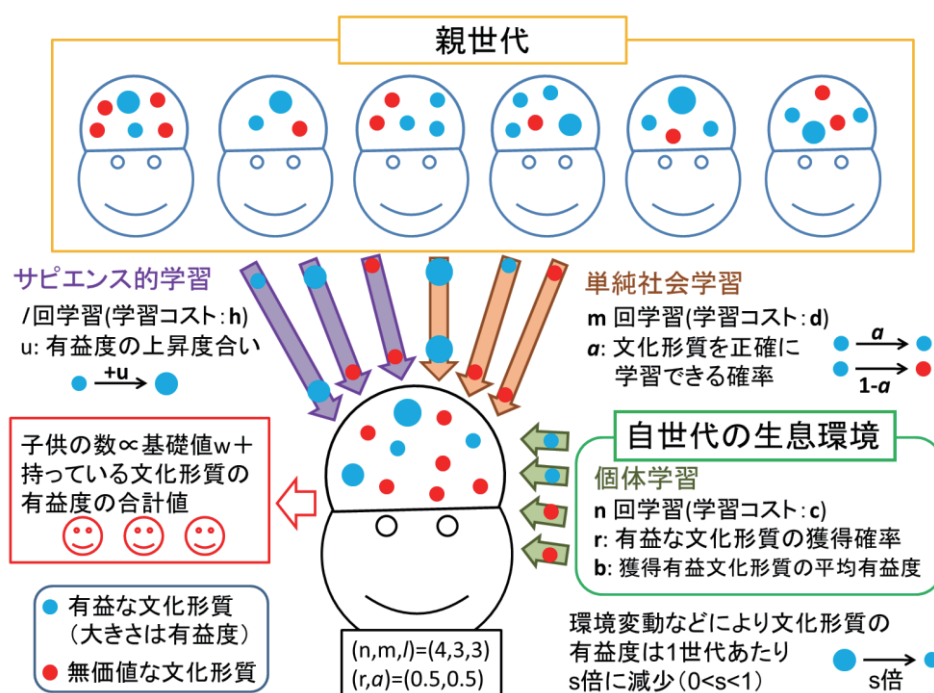


交替劇

研究項目B01 2011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

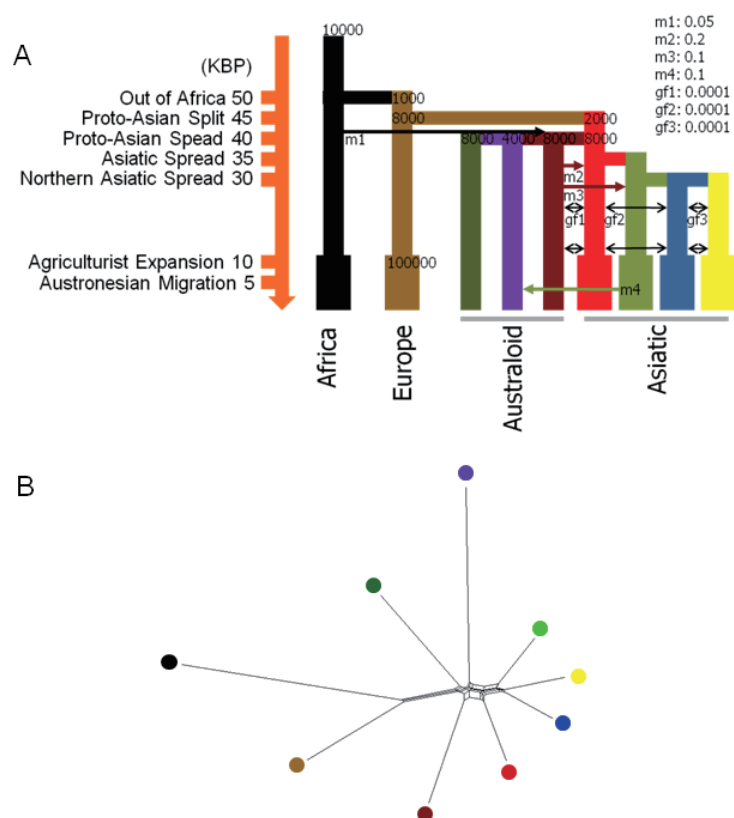
ヒトの学習能力の進化モデルの研究



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

研究項目 B01 研究報告書 2011 年度



目次

研究組織	iv
------------	----

研究報告

進化的に安定な学習スケジュール	青木 健一 1
異質環境下におけるヒトの分布拡大の反応拡散モデル	川崎 廣吉 7
同調伝達による協力行動とスパイト行動の空間ダイナミクス	若野友一郎 15
ヒト集団の分岐と混血：多集団データからのモデル構築	木村 亮介 25
サピエンスの複数の学習能力の測定	高橋 伸幸 43
現代人ゲノム中に報告された古代人由来ハプロタイプ	嶋田 誠 51
集団間交流が文化蓄積速度に与える影響	堀内 史郎 61
サピエンス的な学習戦略の進化	中橋 渉 73
空間構造のある集団における学習能力と分散傾向の進化	小林 豊 93

班会議等

第1回	103
第2回	103
第3回	103
国際ワークショップ	105

研究発表	107
------------	-----

研究組織 研究項目 B01 「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・大学院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

招待研究者

高橋伸幸：北海道大学・大学院文学研究科・社会科学実験研究センター・准教授

嶋田誠：藤田保健衛生大学・総合医科学研究所・講師

堀内史朗：明治大学・知財戦略機構・研究推進員

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生物科学専攻・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・Lausanne 大学・准教授

進化的に安定な学習スケジュール

青木健一

東京大学大学院理学系研究科

1. はじめに

生物の生活史とは、その生涯にわたる成長スケジュールのことである。生活史は種に特徴的であり、種の間で妊娠期間、離乳時期、初産年齢、出産間隔、寿命などに違いが見られる。また、多くの形質と行動は、種に特異的な発達段階または年齢において発現するのが普通である。交替劇研究では、ネアンデルタールとヒトの生活史の類似と相違が一つの関心事となっている。成長に伴う脳容量の増加 (Ponce de León et al. 2008)、第三臼歯の形成 (Smith et al. 2010) などに着目した詳細な比較研究が行われており、議論が続いている (Guatelli-Steinberg 2009)。

生活史に関わる問題で、学習仮説の立場から興味深いのが、学習スケジュールである。学習とは、環境について知り、適切な対応を選択する手段である。自力で対処する個体学習 (試行錯誤、洞察など) と他者を参考にしながら対処する社会学習 (模倣、教示など) に分類される。ヒトは、生涯前期において社会学習に頼り、生涯後期では個体学習を重視すると言われる (大村敬一、私信)。このように、発達段階または年齢によって個体学習と社会学習を使い分ける戦略のことを、学習スケジュールと呼ぶことにする。

Kaplan et al. (2000) によれば、(現生の) 狩猟採集民は、塊茎、蜂蜜、脊椎動物の肉など、栄養価が高いが調達困難な食物を利用している。そのための技術は、かなり長い年月を掛けて習得されなければならない。例えば、男達が捕獲する脊椎動物の肉の場合、生産性が最も高くなるのは中年になってからである。子どもが自力で得られる食物量は限られている。狩猟採集社会の構成員が自活できるようになり、さらには余剰を準備して自分の子どもを扶養できるようになるまでには、長い学習期間が必要である。この「生涯学習」が(上記の意味で) どのようなスケジュールに従って進むのか、Kaplan et al. (2000) は残念ながら、これについて言及していない。

個体学習と社会学習は、ともに学習でありながら、環境についての情報源に違いがあるため、自然淘汰の上で有利となる条件が異なる。先行する学習能力の進化理論は、1 回きりの学習機会が与えられた場合に、どちらが有利となって進化するかを主要な研究課題としてきた (Boyd & Richerson 1985; Rogers 1988; Feldman et al. 1996)。その結果、環境が変わり易いほど個体学習が有利であり、逆に環境が安定であるほど社会学習が有利であることが示された。個体学習と社会学習の効率 (標的、つまり学習目標に、どれ

だけ近づけるか) や、それぞれに伴う外発的コスト (神経基盤の整備に掛かる時間とエネルギー) も、忘れてはならない要因である。

では、生涯に複数の学習機会があり、各々の学習機会で個体学習、社会学習、またはその両方を用いることができたとしたら、どのような学習スケジュールが有利となって進化するであろうか。本稿では、学習機会が2回しかない最も単純な状況設定のもとで、この間に答える。そして、環境が変わらない場合、世代間で変わる場合、世代内で変わる場合のそれぞれについて、進化的に安定な学習スケジュールを求める。進化的に安定な学習スケジュールとは、これが集団中のほとんどの構成員によって用いられるようになったとき、他のどの学習スケジュールもこれに比べて不利であるという性質を持った学習スケジュールのことである (Maynard Smith 1982)。やや厳密性を欠く表現ではあるが、進化の最終到達点といえる。

2. モデルの概要

モデルの概要を述べる。詳細は、Aoki et al. (2012) を参照されたし。生涯に一度だけ、無性生殖によって繁殖をする生物からなる無限集団を考える。世代は離散的であるが、前世代の生物を模範とする社会学習 (斜行伝達) が可能である。繰り返しになるが、この生物は、環境の状態や環境への適切な対応に関する情報を、個体学習によって直接的に、あるいは社会学習によって間接的に習得することができる。この情報は、連続的に変異する表現型 (行動やその産物) として発現する。食物の調達量、槍の長さ、石器の寸法などが、ここで想定している表現型である。

学習前の新生児の表現型を初期表現型と呼び、これを 0 とする。食物の調達量については、初期表現型を 0 とするのが妥当であろう。一方、槍の長さなどについては、尺度の変換を行う必要がある。生涯に2回の学習機会 (第0段階学習と第1段階学習) があり、各段階において個体学習のみ、社会学習のみ、またはその両方 (次段落に詳細) によって表現型を更新することができる。第0段階後の表現型を中途表現型、第1段階後の表現型を成熟表現型と呼ぶ。成熟表現型のみが適応度に寄与する。学習後の生物は、適応度に比例して繁殖し、その後もしばらく生存して次世代の模範となる。

個体学習と社会学習の両方を用いた場合の表現型は、それぞれを単独で用いた場合の表現型に 0 と 1 の間のウェイトを掛けて重みづけ平均したものである。第 i 段階学習 ($i = 0, 1$) において、個体学習に掛かるウェイトが u_i ($0 \leq u_i \leq 1$) ならば、社会学習に掛かるウェイトは $1 - u_i$ である。学習スケジュールは、2回の学習機会における個体学習のウェイト、すなわち u_0 と u_1 の値によって定義される。複数の学習機会と任意のウェイトを同時に考慮したところに、このモデルの新規性がある。

個体学習の標的 (獲得しようとする表現型) は、付与の環境における最適表現型であ

る。環境が変化したときに、最適表現型も変化する。社会学習の標的は、前世代の成熟表現型である。集団中に複数の学習スケジュールが混在している場合は、それぞれの学習スケジュールに対応する成熟表現型の平均値が標的となる。学習効率は、標的からのずれの減少分と定義される。第 i 段階学習における個体学習と社会学習の効率をそれぞれ α_i および β_i ($i = 0, 1$) とおく。ただし、 $0 < \alpha_i, \beta_i < 1$ と仮定する。なお、外発的コストは無視する。以上がモデルの概要である。

3. 主要な予測

環境の世代間の変化は、親世代が繁殖を終え、子世代が学習を開始する前に起きるものとする。一方、世代内の変化は、2回の学習機会の間、つまり第0段階学習後かつ第1段階学習前に起きるものとする。環境が変わらない（安定である）場合と、この2通りの環境変化について、上記モデルから予測される進化的に安定な学習スケジュールを表1に示す。

表1. 環境変化と進化的に安定な学習スケジュール

環境変化	進化的安定学習スケジュール		学習効率パラメタ依存性
	第0段階	第1段階	
安定	純粋 SL	純粋 IL	$\alpha_0(1 - \beta_0) - \alpha_1(1 - \alpha_0)\beta_0 < 0$
安定	純粋 IL	純粋 IL	$\alpha_0(1 - \beta_0) - \alpha_1(1 - \alpha_0)\beta_0 > 0$
世代間	純粋 IL	純粋 IL	無
世代内	純粋 SL	純粋 IL	無

注：IL は個体学習、SL は社会学習、 α_0 は第0段階 IL 効率、 β_0 は第0段階 SL 効率、 α_1 は第1段階 IL 効率。

表1で先ず目に着くのが、いずれの進化的に安定な学習スケジュールにおいても、個体学習または社会学習のウェイトが、必ず0か1の値しか取りえない点である。モデルの仮定として、0から1の間の任意の中間的なウェイトが許されているにも関わらず、である。さらに、進化的に安定な学習スケジュールは、純粋社会学習（個体学習のウェイトが0である）の後に純粋個体学習（個体学習のウェイトが1である）を行う “bang-bang” 制御 ($u_0 = 0, u_1 = 1$)、または生涯を通して純粋個体学習を行う “flat” 制御 ($u_0 = 1, u_1 = 1$) の2通りしかありえない。

環境が変化しない場合、bang-bang 制御と flat 制御のいずれが進化的に安定となるかは、個体学習と社会学習の効率 α_0 、 β_0 および α_1 に依存する。表 1 中の不等式から明らかのように、 α_0 が小さいほど、また β_0 と α_1 が大きいほど、bang-bang 制御が進化的に安定な学習スケジュールになる可能性が高い。これはつまり、生涯前期の個体学習効率が低く、生涯前期の社会学習効率および後期の個体学習効率がともに高い場合である。一方、環境が変化するならば、世代間の変化の場合は flat 制御が、世代内の変化の場合は bang-bang 制御が、学習効率に関わらず進化的に安定となる。

4. 先行研究との比較

先行研究の中には、世代当たり 2 回の学習機会を想定したものもある (Enquist et al. 2007; Borenstein et al. 2008; Aoki 2010)。しかし、これらの先行研究では、各段階で個体学習のみ、または社会学習のみが用いられるとしており、学習スケジュールも一般性を欠くものに限られる。例えば、純粋社会学習の後に純粋個体学習が行われる “critical social learning” (Enquist et al. 2007) や “social-learner-explorer” (Borenstein et al. 2008; Aoki 2010) がそうである。これらの学習スケジュールは、本稿で予測される bang-bang 制御に対応している。つまり、先行研究で仮定として提案された学習スケジュールが、本稿のモデルから進化的に安定な学習スケジュールでありうることが示されたのである。

加えて、本稿のモデルおよび先行研究から得られた知見の間には、整合性が認められる。例えば、環境が世代内で変化する場合、進化的に安定な学習スケジュールは bang-bang 制御である。一方、先行研究によれば、social-learner-explorer が空間的に異質な環境で進化するためには、純粋社会学習後かつ純粋個体学習前に移住が行われなければならない (Aoki 2010)。しかも移住率が高く、その結果として多くの生物が移住前と移住後で異なる環境を経験する必要がある。この 2 つの知見を総合すると、環境が世代内で (時間的または空間的に) 変化することが、bang-bang 制御が進化するために重要であることが分かる。

5. おわりに

生涯前期と後期にそれぞれ社会学習と個体学習を重視する学習スケジュール (例えば、bang-bang 制御) の出現は、学習戦略の進化史上、重要な意味を持つ。なぜならば、このような学習スケジュールなくして蓄積的な文化は考えにくいからである。ヒト以外の動物にも文化があるが、ヒトの文化だけが蓄積性を示すと言われる (Tomasello 1999)。ところが本稿の解析は、bang-bang 制御が進化するための条件が比較的緩やかであることを示している。また、我々が調べた限りでは、ミツバチ (Biesmeijer & Seeley 2005) や

チンパンジー (van Schaik 私信) を含む多くの生物が bang-bang 制御に近いスケジュールに則って学習している可能性がある。ならば、bang-bang 制御などはあくまでも蓄積的な文化の必要条件に過ぎず、ヒトとその他の生物の文化の違いをもたらしている根本的な要因は、学習スケジュール以外にあるのかもしれない。

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, Wakano JY, & Lehmann L (2012) Evolutionarily stable learning schedules and cumulative culture in discrete generation models. *Theoretical Population Biology*, in press.
- Beismeijer JC, & Seeley TD (2005) The use of waggle dance information in honey bees throughout their foraging careers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59, 133-142.
- 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.
- Enquist M, Eriksson K, & Ghirlanda S (2007) Critical social learning: a solution to Roger's 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.
- Guatelli-Steinberg D (2009) Recent studies of dental development in Neandertals: implications for Neandertal life histories. *Evolutionary Anthropology* 18, 9-20.
- Kaplan H, et al. (2000) A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology* 9, 156-183.
- Maynard Smith J (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press.
- Ponce de León MS, et al. (2008) Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 13764-13768.
- Rogers AR (1988) Does biology constrain culture? *American Anthropologist* 90, 819-831.
- Smith TM, et al. (2010) Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 20923-20928.
- Tomasello M (1999) The human adaptation for culture. *Annual Review of Anthropology* 28, 509-529.

Evolutionarily stable learning schedules

Kenichi Aoki

Graduate School of Science, the University of Tokyo

Abstract: Individual learning (e.g., trial-and-error) and social learning (e.g., imitation) are alternative ways of acquiring and expressing the appropriate phenotype in an environment. The optimal choice between using individual learning and/or social learning may be dictated by the life-stage or age of an organism. Of special interest is a learning schedule in which social learning precedes individual learning, because such a schedule is apparently a necessary condition for cumulative culture. Assuming two obligatory learning stages per discrete generation, we obtain the evolutionarily stable learning schedules for the three situations where the environment is constant, fluctuates between generations, or fluctuates within generations. During each learning stage, we assume that an organism may target the optimal phenotype in the current environment by individual learning, and/or the mature phenotype of the previous generation by oblique social learning. In the absence of exogenous costs to learning, the evolutionarily stable learning schedules are predicted to be either pure social learning followed by pure individual learning (“bang-bang” control) or pure individual learning at both stages (“flat” control). Moreover, we find for each situation that the evolutionarily stable learning schedule is also the one that optimizes the learned phenotype at equilibrium. (Cited in full from: Aoki K, Wakano JY, & Lehmann L (2012) Evolutionarily stable learning schedules and cumulative culture in discrete generation models. *Theoretical Population Biology*, in press.)

異質環境下におけるヒトの分布拡大の 反応拡散モデル

川崎廣吉

同志社大学文化情報学部

1. はじめに

人間を含めて生物が新しい環境へと分布域を拡大していく過程は増殖と分散の繰り返りである。特に分散がランダム拡散で表すことが出来る場合、 $n(x, t)$ を場所 x 、時間 t での個体群密度とし、分布域拡大の様子を以下の反応拡散モデルで定式化することが出来る。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + (\varepsilon - \mu n)n \quad (1)$$

ここで、右辺第1項はランダム拡散で、第2項はロジスティック増殖の項であり、 D は拡散係数、 ε は内的自然増殖率、 μ は競争係数である。この方程式は **Fisher** モデルと呼ばれ、分布域の拡大速度が $c = 2\sqrt{\varepsilon D}$ で与えられる。すなわち、その生物にとって新しい環境の1点に侵入した場合、増殖と分散によってその分布域を拡大していき、かつ、その先端が一定の形を保ったまま進行していくことが知られている (cf. Shigesada & Kawasaki 1997)。このような増殖と分散による分布拡大は空間の異質性や生物の分散様式に大きく影響を受けることが予想される。実際、環境の異質性については、周期的環境条件、すなわち、増殖率が $\varepsilon(x + L) = \varepsilon(x)$ 一定の空間周期で変化する場合については、たとえ増殖率の空間平均が0以下 ($\int \varepsilon(x) dx \leq 0$) であっても L が大きく、かつ、 $\varepsilon(x) > 0$ の領域がある閾値より大きいのであれば、侵入が可能で分布域拡大が出来ることが示されている (Shigesada et al. 1986)。

そこでこのような反応拡散モデルをさらに拡張してヒトの分布拡大の過程を明らかにしようとした。以下では (1) この **Fisher** モデルを学習能力の進化のモデルに拡張し、かつ、環境の異質性が学習能力の進化のプロセスに与える影響を調べた。(2) 環境の異質性を増殖率の変化に導入するだけでなく、好適環境への移動を組み込んだモデルを解析し、それが分布域拡大の速度にどのように影響するかを明らかにした。さらに、(3) 分散が個体数密度の高まりと共に大きくなる個体群圧力を導入し、その効果を明らかにした。

2. 異質環境下における学習能力の進化

学習能力の進化モデルとして、個体学習者と社会学習者からなる反応拡散モデルによって、空間が一様な場合、新しい環境への分布域拡大の先端においてのみ、個体学習者が維持されることが示されている (Wakano et al. 2011)。そこで、さらに空間が異質環境である場合について、その影響を調べた。ここで、空間の異質性は図 1 に示すように一定の幅 L で同じ環境が続くが、幅 L ごとに異なった環境になるとする。すなわち、同じ環境が現れることはないとする。



図 1. 異質環境のパターン. 幅 L で同じ環境が続くが、同じ環境条件のものは現れない。

$X_i(x, t)$ を環境型 i ($i = 1, 2, \dots, n$) で正しい行動を取る社会学習者の密度、 $Y(x, t)$ をどの環境でも正しい行動が出来ない社会学習者の密度、 $Z(x, t)$ を個体学習者の密度とすると、それらの時間変化は式 (2) で与えられる。

$$\frac{\partial X_i}{\partial t} = r(X_T + Y) \frac{X_i + \phi_i(x)Z}{A + N} - (mN + s(1 - \phi_i(x)))X_i + D \frac{\partial^2 X_i}{\partial x^2} \quad (2a)$$

$(i = 1, 2, \dots, n)$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = r(X_T + Y) \frac{Y + A}{A + N} - (mN + s)Y + D \frac{\partial^2 Y}{\partial x^2} \quad (2b)$$

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

$$X_T = X_1 + \dots + X_n, \quad N = X_T + Y + Z,$$

$$\phi_i(x) = \begin{cases} 1 & (x \text{ in type-}i \text{ environment}) \\ 0 & (x \text{ in other type environment}) \end{cases}$$

ここで、 r は増殖率、 A は学習誤り係数、 m は競争係数、 s は誤った社会学習のコスト、 c は個体学習のコスト、 D は拡散係数である。図 2 は個体学習のコストの値がそれぞれ $c = 0.08, 0.16, 0.4$ の場合の分布拡大の様子である。なお、計算機シミュレーションに用いたその他のパラメータの値は $r = 1, s = 0.5, m = 1, A = 0.001$ である。

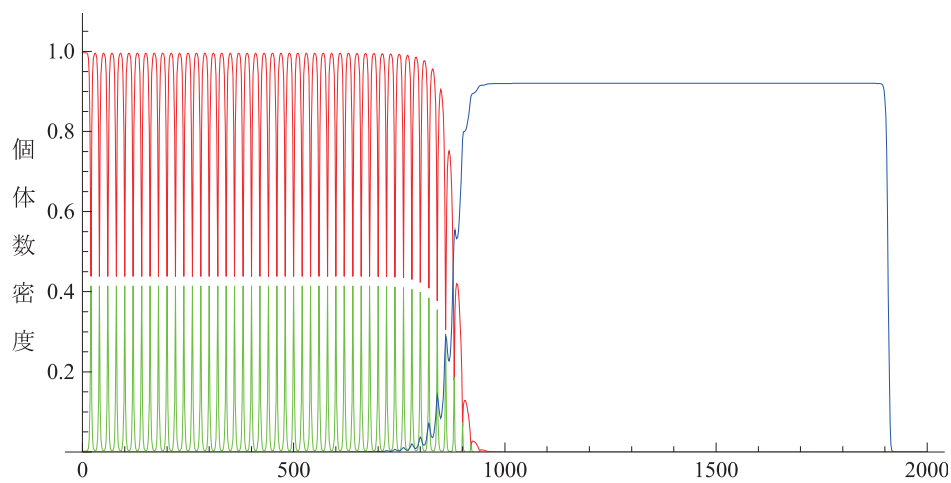


図 2 (a). $c = 0.08$ の場合の分布域拡大の様子.

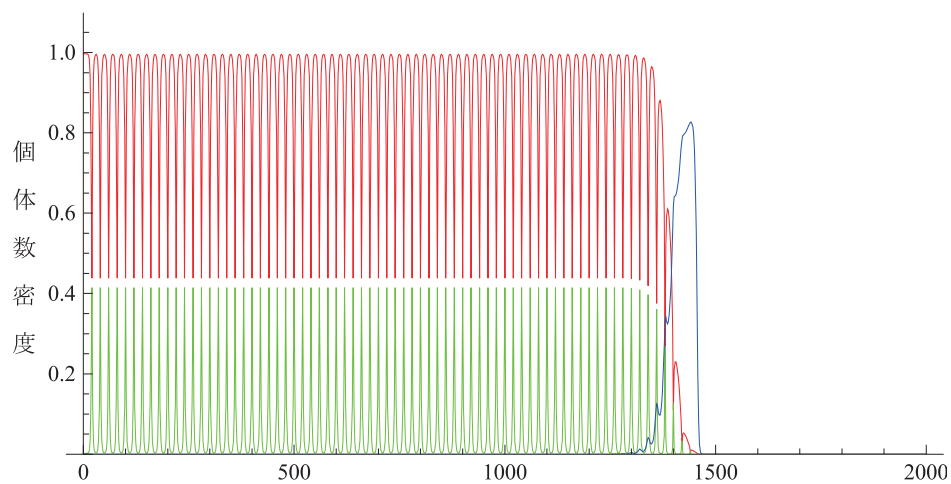


図 2 (b). $c = 0.16$ の場合の分布域拡大の様子.

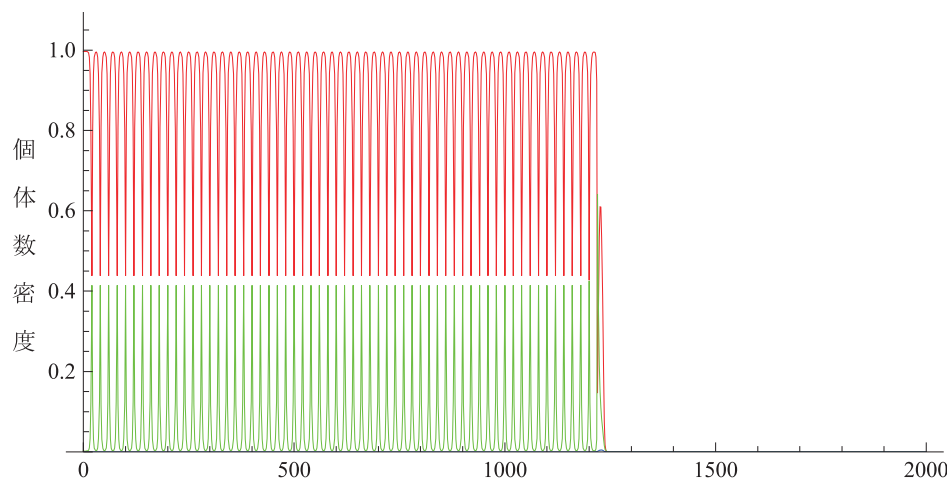


図 2 (c). $c = 0.4$ の場合の分布域拡大の様子.

図2(a) は $c = 0.08$ の場合でコストが小さく、社会学習者の分布より先に個体学習者の分布が広がる。図2(b) の $c = 0.16$ の場合は社会学習者の分布域先端でのみ個体学習者が残る形で分布域が拡大している。以上の様子は空間が一様な場合とおおむね一致しているが、図2(c) の $c = 0.4$ の場合は空間が一様な場合と異なり、図2(b) と同様に社会学習者の分布域先端で個体学習者は残り、消えることはない。

図3は、種々の c の値に対する分布域拡大の速度を○で示した図にしたものである。図では一様空間の場合の拡大速度を実線で表している。赤色は正しい行動の社会学習者、緑色は正しくない行動の社会学習者、青色は個体学習者を表す。図3より、異質環境下では一様環境下と較べて、個体学習者が維持されやすいといえる。

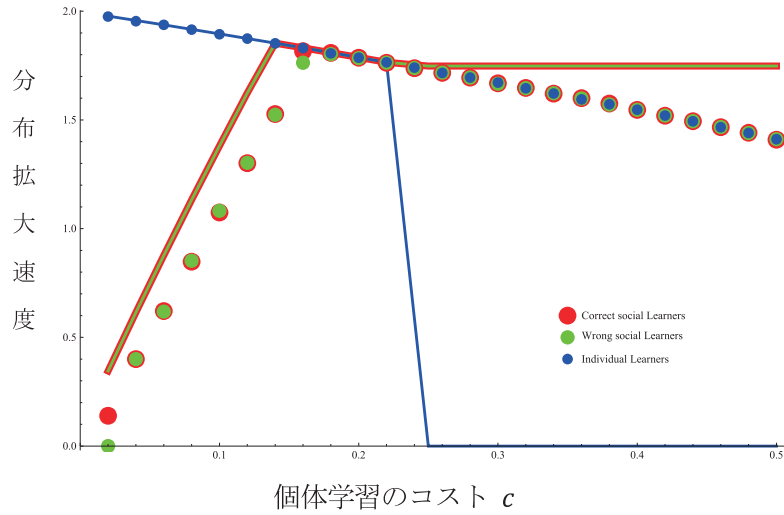


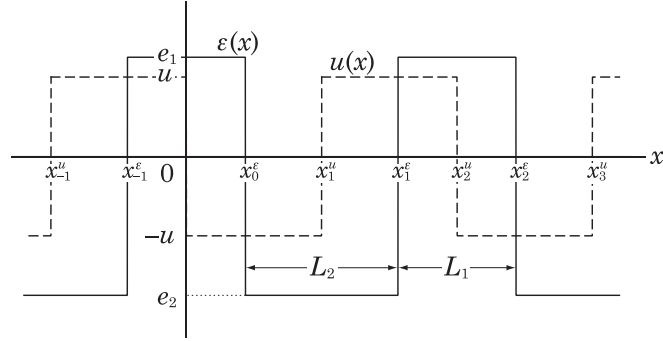
図3. 個体学習コスト c に対する分布域拡大速度.

3. 分布域拡大速度に及ぼす好適環境への移動効果

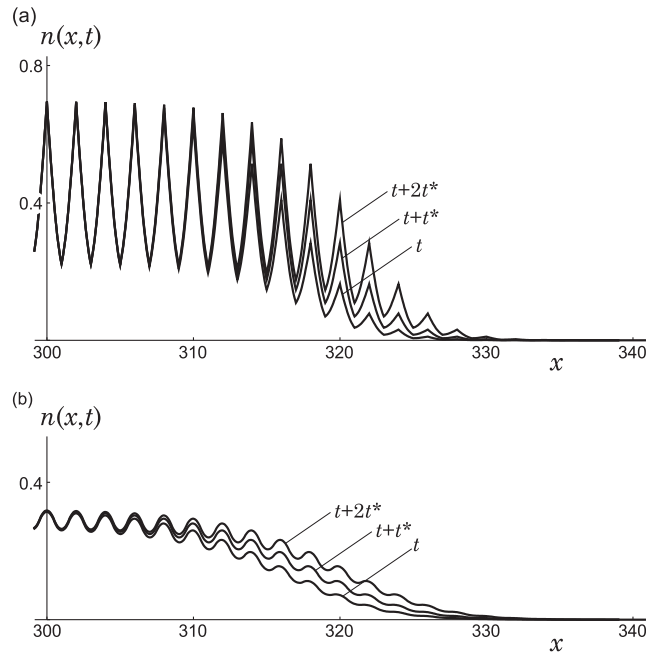
好適環境への移動を取り入れたモデルは反応拡散モデルに移流項を付加することによって式(3)のように定式化でき、移流速度 u の大きさが分布域拡大の速度に大きく影響することが分かった (Kawasaki et al. 2012)。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} - \frac{\partial(u(x)n)}{\partial x} + (\varepsilon(x) - \mu n)n \quad (3)$$

計算に用いた増殖率 $\varepsilon(x)$ と移流の速度 $u(x)$ のグラフを図4に示す。解析解を得るために不連続ではあるが step 関数を用いた。


 図4. 移流の速度 u に対する分布域拡大速度.

分布域拡大のパターンを図5に示す。図5(a) は好適環境への移流がある場合で好適環境では移流のため個体数密度が高くなり、移流関数の不連続性から鋭く尖ったパターンを示す。図5(b) は移流が無い場合の分布拡大パターンである。どちらも一定時間ごとの分布域パターンを環境変化の周期だけ移動すればパターンは重なり合い、周期的進行波 (traveling periodic wave) を形成している。なお、計算機シミュレーションに用いたその他のパラメータの値は $e_1 = 1$, $e_2 = -0.5$, $L_1 = L_2 = D = \mu = 1$ である。


 図5. 分布拡大パターン. (a) $u = 1$, (b) $u = 0$.

好適環境への移流が分布拡大速度に及ぼす効果は図6より見て取れる。環境が一様な

場合： $e_2 = 1$ では仮想的に好適な環境があり、それへ誘引されるとして、 u を大きくすれば拡大速度は一方的に小さくなる。一方、環境が一様でない場合： $e_2 < 1$ のときには、移流速度が小さい内は移流速度の増加関数であるが、大きくなると減少関数となり、全体で一山型の変化を示す。これは直感的には次のように説明される。移動分散がランダム拡散では生物は好適環境で増殖したの周りの不適環境へ拡散して、増殖に不利な状況となるが、好適環境への移流があれば、これをある程度食い止めることになる。結果としてより大きな増殖が可能となり、速度が大きくなる。一方、移流速度が更に大きくなると、今度は隣の好適環境への分散を止めることになり、全体としての分布域拡大速度を小さくすることになると考えられる。

また、好適環境への移流の効果としては、不適度がより大きいときに、移流が無ければ分布拡大が起こらない場合でも移流がある程度大きくなると分布域が拡大することがあげられる。大きな移流の効果を示すものである。

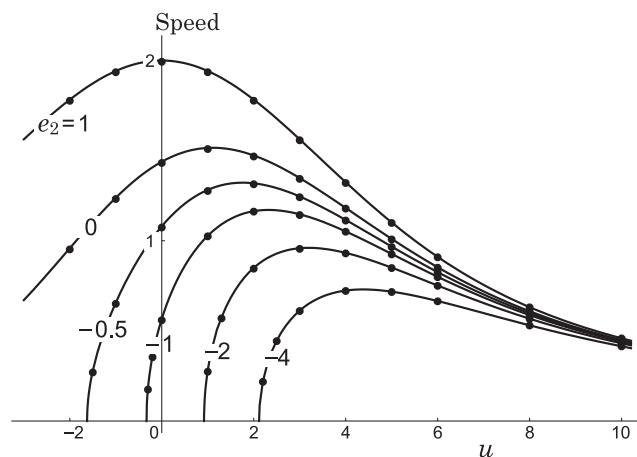


図6．移流の速度 u に対する分布域拡大速度．

4. 個体群圧力の影響

生物の分布拡大に影響を与えるものとして、個体群圧力の効果が考えられる。個体群圧力 (population pressure) は、Morisita (1954) がアリ地獄の分散実験から明らかに現象で、分散の大きさが個体数密度の増加関数になることである。これを Shigesada (1980) は拡散方程式に導入し、拡散係数が密度に比例するとして、Morisita (1954) の実験データをよく説明することを示した。この個体群圧力の効果を異質環境下における分布域拡大に与える影響を予備的に調べてみた。結果、個体群圧力は一様環境では劇的に分布拡大速度を大きくすることが分かった。一方、異質環境下では好適環境への移流が無い場

合はそれほどでもないが、移流があるとかかなり大きな効果があり、個体群圧力係数が多くなるに伴って、分布域拡大速度が大きくなることが明らかになった。これは反応拡散モデルの拡散項において、個体群圧力を個体数密度に比例する形で与えられており、好適環境への移流が好適環境での個体数密度が高め、これが個体群圧力によってより大きい分散力となって分布拡大速度を大きくしたものと考えられる。

5. おわりに

反応拡散モデルによって、環境の異質性や好適環境への移流、個体群圧力など、種々効果が新しい地域への分布拡大に与える影響を考察してきた。そこで得られた結果はネアンデルタール人の棲む地域への新人の分布域拡大を考察する上で重要な視点を与えるものであると思われる。そこで、このような効果を含む反応拡散モデルによって、新人の分布域拡大がネアンデルタール人との交替劇へとつながるかどうかを明らかにしていきたい。

1つのアイデアはネアンデルタールとサピエンスの交替劇につながる反応拡散モデルの定式化としては、両者の学習能力差を食糧確保の差として導入することである。両者が共通の生活資源を食糧として利用しているとしても、学習能力差による利用道具の違いなどから、生活資源の大きさや確保のし易さ、利用生物群の違い、森林あるいは草原と言った生活環境の植生の違いなど、利用資源の質の違いがあろう。このような利用資源の質の違いが交替劇を演じる要因の一つと考え、反応拡散モデルで交替劇を考察しようとするものである。

例えば MacArthur (1972) によって導入された搾取的資源利用モデルを導入するものである。ここでは利用資源の質をパラメータ x で表すとして、各 x に対して資源の利用可能量 $R(x)$ があるとして、各利用者 i は利用関数 $u_i(x)$ でその資源を利用するとして、得られる資源量を $\int R(x)u_i(x)dx$ とする。このようにすると2者は資源利用を通して互いに競争し、数理モデルとしてはロトカ・ボルテラの競争系モデルが導出される。この関係をネアンデルタールとサピエンスの交替劇に適用して、交替劇の真相を明らかにする研究につなげる予定であるあり、今後の成果が期待される。

引用文献

Kawasaki K, & Shigesada N (1997) Biological Invasions: Theory and Practice. Oxford University Press.

Kawasaki K, Asano K, & Shigesada N (2012) Impact of directed movement on invasive spread in periodic patchy environments. Bulletin of Mathematical Biology (in press).

MacArthur RH (1972) Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Harper & Row.

Morisita M (1954) Dispersion and population pressure: experimental studies on the population density of an ant-lion, *Glenuroides japonicus* M'L (2). Japanese Journal of Ecology 4, 71-79.

Shigesada N (1980) Spatial distribution of dispersing animals. Journal of Mathematical Biology 9, 85-96.

Shigesada N, Kawasaki K, & Teramoto E (1986) Traveling periodic waves in heterogeneous environments. Theoretical Population Biology 30, 143-160.

Wakano JY, Kawasaki K, Shigesada N, & Aoki K (2011) Coexistence of individual and social learners during range-expansion. Theoretical Population Biology 80, 132-140.

Reaction-diffusion model for range expansion of modern humans in a heterogeneous environment

Kohkichi Kawasaki

Faculty of Culture and Information Science, Doshisha University

Abstract: In the context of the range expansion of modern humans, we consider (1) the evolution of learning abilities in heterogeneous environment, (2) the effects of advection toward favorable environment on speed of range expansion, and (3) the effect of population pressure. We obtain the following results. (1) Individual learners can survive only at the front of range expansion of social learners in heterogeneous environment, just as in uniform environment. Furthermore, we can see that individual learners can easily survive in the heterogeneous environment. (2) Advection toward favorable environment decreases the speed of range expansion in uniform environment. But in heterogeneous environment, small advection increases the speed of range expansion and large advection decreases it. (3) Population pressure is formulated by assuming that the diffusion coefficient in a reaction-diffusion model is an increasing function of population density. We can see that population pressure has a large effect on the speed of range expansion under the existence of advection.

同調伝達による協力行動とスパイト行動の 空間ダイナミクス

若野友一郎

明治大学大学院先端数理科学研究科

0. 概要

ヒトの社会を記述するモデルとして、多人数2戦略ゲームを行うプレイヤーの集団を考える。ここで各プレイヤーは、次のように戦略を選ぶ：自己の利得が低いときにより高い確率で他者の行動を模倣し（社会学習）、社会学習するときは多数派をより好む（同調伝達）。これは、一種の利得依存型の社会学習ではあるものの、利得は社会学習の動機としてのみ使われ、模倣相手の選択には同調伝達のみが働くという仮定である。この場合の戦略頻度のダイナミクスを、レプリケーター方程式の一般化としてモデル化する。同調伝達の効果が強いつき、どちらの戦略の固定状態も、ともに局所的に安定である。このようなプレイヤーが空間的に分布し、ゲームや学習は局所的に行われる場合に、2戦略のどちらが優位となるかを、反応拡散方程式における等速進行波解の理論を用いて調べた。この研究を空間的公共財ゲームに応用した場合、同調が強ければ、非合理的な行動が広まりうるということが分かった。同調伝達がなければこのような現象は見られないことから、多数派への同調は、集団全体の利得を低下させる文化的衰退を引き起こす可能性が示唆された。

1. 緒言

他者の行動を模倣する社会学習は、人間社会において広く見られる学習様式であり、文化進化を支える原動力ともなっている。社会学習において、行動 A がたとえば 60% の頻度（すなわち多数派）で観察されたとき、行動 A を 60% 以上の確率で模倣する社会学習様式を、同調伝達と呼ぶ。同調伝達は心理学実験など実際に観察されており、その進化的意義については、社会学習そのものの進化と合わせて、最近多くの研究がなされつつある

（Henrich & Boyd 1998; Kameda & Nakanishi 2002; Wakano & Aoki 2007; Nakahashi 2007; Nakahashi et al. 投稿中）。

本稿では、意思決定に自己の利得レベルおよび同調伝達を用いるプレイヤーの集団を考察する。プレイヤーは大人数が同時に参加するゲーム的状况に置かれていると仮定する。ゲームから得られる利得が小さいとき、プレイヤーは自己の行動を「再考」し、集団中の他者の行動を模倣（社会学習）すると仮定する。このとき、多数派に同調する効果が存在

するか否かによって、戦略頻度のダイナミクスにどのような影響が存在するかを調べる。

本研究は、学習戦略の進化の研究ではなく、上述のような意思決定をする集団において、どのような行動が選択されるかを調べた研究である。本稿では、なるべく数理的詳細は割愛し、得られた結果のみを報告する。人類学および本プロジェクトに向けて、本研究の結果が示唆する事柄を、考察にまとめた。

2. モデルと解析結果

2.1 基本的枠組と、その解析

すべてのプレイヤーが同一の多人数2戦略ゲームをプレイしている無限集団を考える。プレイヤーの死亡や繁殖は考えず、プレイヤーは自己の利得が低いときに、他者の行動を模倣する（社会学習）と考える。この結果、集団中に占める戦略1の頻度 u は変化する。具体的には、プレイヤーの現在の利得が p のとき、単位時間あたり $v(p)$ の確率で社会学習を行う（ $v(p)$ は単調減少関数）。このとき、戦略1を模倣する確率は、頻度 u に依存する $T(u)$ という関数であると仮定する（ $T(0)=0, T(1)=1$, 図1参照）。

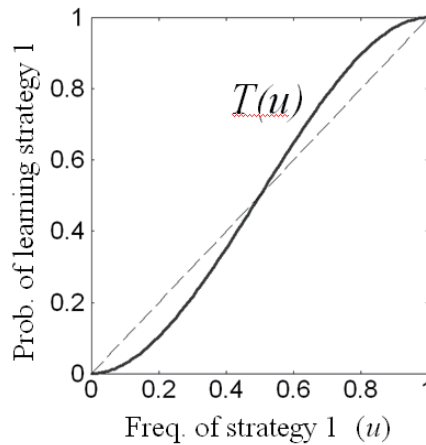


図1. 同調を表す伝達関数 $T(u)$. 図で示したのは $T(u)=u+D(1-u)u(2u-1)$ で、実線は $D=1$ 、点線は $D=0$ の場合。

微小時間 Δt 後の頻度の変化は、

$$(u \text{ の変化量}) = - (\text{戦略1を持ち、かつ社会学習した個体頻度}) \\ + (\text{社会学習によって新たに戦略1を獲得した個体頻度})$$

であるから、

$$u(t + \Delta t) - u(t) = -(v_1 \Delta t)u + \Delta t[v_1 u + v_2(1-u)]T(u)$$

より、戦略の頻度ダイナミクス

$$\frac{du}{dt} = F(u), \quad F(u) = v_1 u [T(u) - 1] + v_2 (1 - u) T(u)$$

を得る。ただし $v_i = v(p_i(u))$ は戦略 i の学習率であり、 $p_i(u)$ は戦略 i の利得であってゲーム構造によって決まる関数である。とくに、 $T(u) = u$ のとき

$$\frac{du}{dt} = u(1 - u)[v_2 - v_1]$$

となり、これは適応度が $f_i = -v_i$ のときのレプリケーター方程式と一致する。

戦略 2 の固定状態 ($u^* = 0$) と、戦略 1 の固定状態 ($u^* = 1$) の局所安定条件は、それぞれ $F'(0) < 0$ と $F'(1) < 0$ である。同調伝達がない場合 ($T(u) = u$) には、これらの安定条件は利得 $p_i(u)$ から通常の方法で計算される ESS 条件と一致する。しかし、 $T'(0)$ や $T'(1)$ の値が 1 より小さいときは、局所安定条件は通常の ESS 条件よりも緩くなる。

同調伝達は、固定状態を安定化させる。このようにして安定化した 2 つの平衡状態を、空間的につないだとき、どちらが優位となるであろうか。プレイヤーはランダムに移住 (拡散率 d) するとし、ゲームや学習は局所的に行われるとすると、次のような空間 1 次元の反応拡散モデルを得る。

$$\frac{\partial}{\partial t} u = d \frac{\partial^2}{\partial x^2} u + F(u) \quad (t \geq 0, x \in R) \quad (\text{RD})$$

$F(u)$ が単一の不安定内部平衡点 $u = u^*$ をもつ双安定系であるとき、標準的な仮定の下で、この方程式の解は等速進行波解

$$u(x, t) = U(x - vt), \quad U(+\infty) = 0, \quad U(-\infty) = 1$$

に収束することが証明されている (Fife & McLeod 1979)。すなわち、初期において、空間の左側で戦略 1、右側で戦略 2 が優勢のとき、やがて左側は戦略 1 ばかり、右側は戦略 2 ばかりとなり、その境界は一定の速度で移動するようになる (後述する図 3 も参照) ここで進行波の向き、すなわち戦略 1 が戦略 2 に侵入するのか、その逆が起こるのかは、

$$\text{sgn}(v) = \int_0^1 F(u) du \quad (\text{Vel})$$

によって決まる。上式が正のとき、戦略 1 が空間ゲームの勝者となる。

2.2 公共財ゲームへの応用

戦略 1 を協力 (頻度 u)、戦略 2 を非協力 (頻度 $1 - u$) と考える。公共財ゲームでは、協力戦略を取るプレイヤーは、コスト c を公共財に対して投資する。すべての投資は R 倍され、利得 $Rc (= r)$ を全プレイヤーが平等に共有する。よって利得関数は、 $p_1(u) = ru - c$ および $p_2(u) = ru$ となり、また利得に応じた社会学習率を $v(p) = \exp(-p)$ と仮定すると

$$v_1 = \exp(-ru + c) = C \exp(-ru)$$

$$v_2 = \exp(-ru)$$

$$C = e^c > 1$$

を得る。ここで C は、リスケールされた協力のコストであり、状況が同じならば協力者は非協力者に比べて（利得が小さいために）、 C 倍社会学習を実行する。以上のモデルを前節の結果に応用すると、

$$u=0 \text{ (全員が非協力) が安定} \Leftrightarrow C > T'(0)$$

$$u=1 \text{ (全員が協力) が安定} \Leftrightarrow C < 1/T'(1)$$

であることがわかる。同調伝達がないとき、 $T'(0) = T'(1) = 1$ なので協力平衡状態は不安定であるが、同調伝達が協力のコストに比べて強ければ、協力平衡状態が安定化する。

さらなる解析のため、以後、同調伝達関数の関数形を

$$T(u) = u + D(1-u)u(2u-1), \quad 0 \leq D \leq 1$$

と仮定する。 $T'(0) = T'(1) = 1-D$ から、系が双安定であるための条件は

$$1-D < C < \frac{1}{1-D}$$

となる（左側の不等式は常になりつつ）。

$$F(u) = \exp(-ru)Q(u)$$

$$Q(u) = u(1-u)[2D(C-1)u^2 + D(3-C)u + 1-C-D]$$

と書くと、 $Q(u)$ は4次関数なので、このとき $u=0$ と $u=1$ の間に不安定な内部平衡解 u^* がただ一つだけ存在する（図2参照）。協力平衡点が安定であるのは、協力のコストが小

さく $C < \frac{1}{1-D}$ を満たすときである。詳細な数理解析によって、協力のコストが無限に小

さくても、協力状態は非協力状態に比べて実現されにくい（吸引領域が小さい）ことを示すことができる。またこれらの結果は、公共財への投資効率 r とは無関係である。

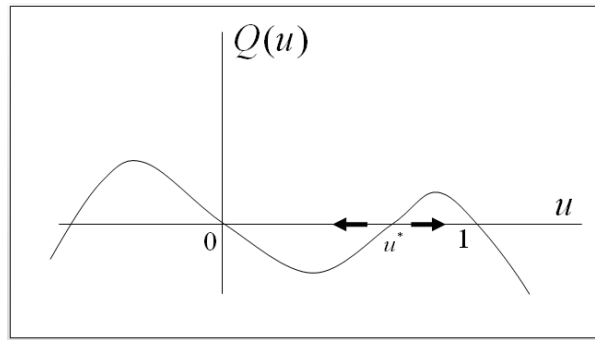


図2. 安定平衡点 $u=0, u=1$ と、不安定内部平衡点 $u=u^*$.

2.3 空間つき公共財ゲームへの応用

公共財が局所的に共有され、学習もまた局所的に行われる場合は、モデルは (RD)式で表される。我々が興味あるのは、等速進行波の向きである。 $r=0$ のとき、(Vel)式は

$$\int_0^1 F(u)du = \int_0^1 Q(u)du = \frac{-1}{60(C-1)(10-D)} < 0$$

となる。すなわち系は、非協力状態が協力状態に侵入していく等速進行波解に収束する。一般の r についても計算は可能で、結果は次のようになる。

まず $r>0$ のときには、 $r=0$ のときと同様に (Vel)式は負である。つまり協力状態は非協力状態に侵入されて、最終的には全空間が非協力となる。この場合の数値計算結果を、図 3 に示した。

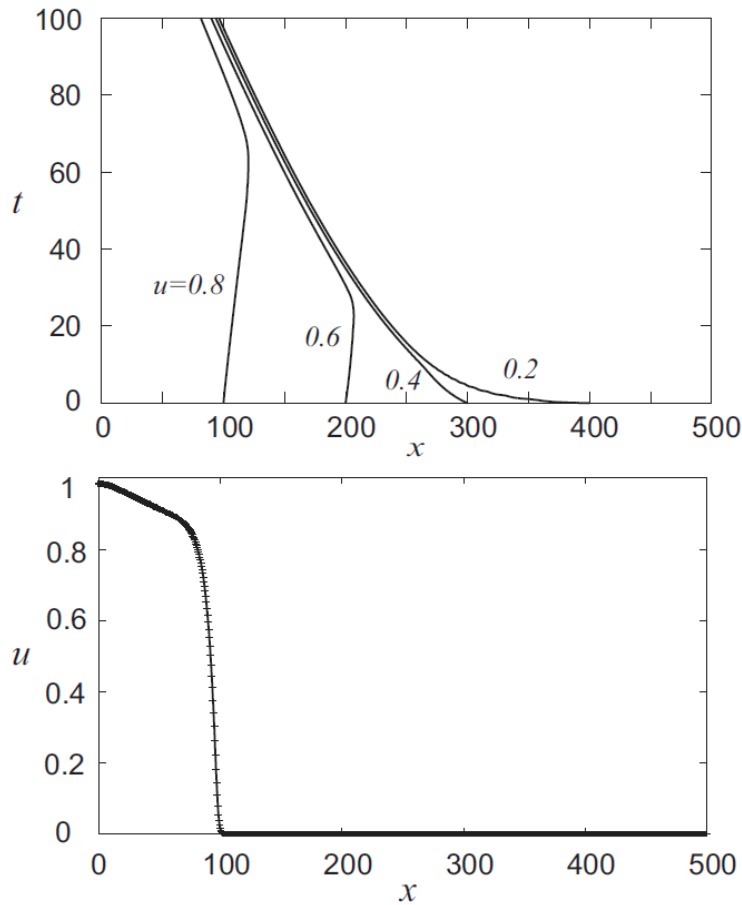


図 3. (RD)式の数値計算結果. 協力者の集団に非協力者の集団が侵入している. 等速進行波が形成され、左へ向かって一定速度で進んでいる. 上のパネルは等高線を、下のパネルは $t=100$ における進行波の形状をあらわす. $d=1, c=0.1, r=10, D=1$.

逆に $r<0$ のときには、 r の値によって (Vel)式の符号は変化しうる。とくに $r \rightarrow -\infty$ のとき、実質的に $u=1$ 近傍の $F(u)$ だけで積分の値が決定するので、任意の有限の C, D (た

だし $C < \frac{1}{1-D}$) に対して $\int_0^1 F(u)du > 0$ である。

$r < 0$ のとき、戦略 1 を協力行動と呼ぶのはもはや適切ではない。この行動は、「コスト c (> 0) を払って他者の利得を下げる行為」であり、スパイト行動である。一方戦略 2 は、何もしない戦略である。スパイト行動は、たとえばコリシン産生型大腸菌などに見られるように、その行動をすることによって競争相手の利得（繁殖や生存力）を、自分の利得よりもさらに下げることによって、結果として競争に勝利しようとする戦略である (Iwasa et al. 1998)。コリシン産生型大腸菌は、当然コリシンに対する耐性を持っており、自ら作った毒で自ら苦しむことはない（毒生産のコストだけが自己の利得減少分となる）。しかしながら、本モデルにおける $r < 0$ の場合の投資行動は、コストを払う上に、自己の利得も他者の利得も同じだけ減少させる。言わばコストを払って自ら毒を作り、その毒に自ら苦しむ行動となっている。このような非合理的行動は、同調伝達が存在しない場合には、決して進化しない（そもそも ESS ではない）。

3. 考察

3.1 同調伝達

本稿では、利得に応じて社会学習を行うプレイヤーの集団を考察した。利得が低いときに社会学習率が上がり、かつ社会学習が線形に行われるならば、系の振る舞いは

$$(\text{適応度}) = - (\text{社会学習率})$$

と考えたレプリケーター方程式と一致することを示した。社会学習率は利得の減少関数なので、これはゲームの利得が個体の繁殖成功を示す場合と定性的に同じ振舞いをすることを意味する。しかし、社会学習に同調伝達の要素が入ると、系の振る舞いは 2 つの意味で大きく変わりうる。1 つ目は、ゲームの利得行列においては安定でない固定状態（純粋戦略平衡点）が、同調の効果により安定となることである。2 つ目は、このように安定化した固定状態は、たとえそれがゲームの利得行列からは考えられないような非合理的戦略であっても、もう一方の（合理的）平衡状態に比べて進化しやすい場合があることである。とくに空間構造があるときは、非合理的戦略が合理的戦略を採用する集団に侵入し、集団全体に広まることができる。本稿では、空間公共財ゲームをこの手法で解析した結果、協力行動は広まらないことが明らかとなった一方で、（非合理的）スパイト行動が広まりうることを示した。

同調伝達は、人間社会において広くみられる学習様式である。社会学習を実行する以上、そこには「集団の多数派は正しい行動をしている」という暗黙の期待が存在している。よって、社会学習において多数派の行動に同調することは、戦略頻度のダイナミクスに対して、それほど大きな影響力は持たないように感じられる。しかし実際には、本稿で示した

ように、同調伝達（あるいは一般的には、歪んだ社会学習）を実行する集団では、およそ非合理的な行動の伝播が促進される可能性があるのである。

3.2 同調伝達は文化の局所性を作るか

同調伝達は文化の局所性（空間的異質性）を作ると一般に考えられているが、本稿の結果によれば、移住率 d （文化交流の活発さとも解釈できる）や同調度合い D がどれほど強くとも、一方の文化が最終的には他方を駆逐するという結論が導かれる。本稿では割愛したが、Wakano (2012) は、連続次元空間モデルだけでなく、2つの集団がつながった島モデルも考察しており、この場合には島間の結合度が低い場合は、文化が一様化せずにそれぞれの島に固有の文化が存続可能である。連続空間モデルにおいても、Wakano et al. (2011) が示すように、2次元空間上で2つの領域が狭い回廊によってつながれている場合には、それぞれの領域において固有の文化が存続しえる。よって本稿の結果から、同調伝達は文化の局所性を作らないとは結論できない。むしろ、同調伝達だけでは局所性が維持されるとは限らないと結論すべきと考える。

3.3 交替劇への考察

本稿では、同調伝達存在を仮定し、自己の利得が低いときに他者を観察し、集団の多数派が採用する行動を自分も採用するような社会学習者の集団を考えた。単純化のため、個体学習者の存在を仮定していない。彼らはいわば、「うまくいっている間はいいが、うまくいかなくなったらひたすら周囲を見回してみんなに合わせる、自分で考えない人」である。このような集団を考えた背景には、たとえ環境が安定していて正しい行動が変化しない場合においても、上のような社会学習者の集団においては、何か不合理なことが起こりうるという私の推量があった。さらに推論を進めれば、個体学習者による集団の舵取りは、たとえその個体学習者の頻度が少数であっても、集団の文化的発展にとってきわめて重要な役割を果たすことを示唆している。長期に渡って同一の石器をつくり続けたネアンデルタール人は、このような個体学習者を欠いていたため、それが文化的停滞（本モデルは、停滞のみならず、非合理的行動の出現と固定という後退が起き得ることも示唆している）を引き起こし、サピエンスへの交替劇の一因となったのかもしれない。

参考

本研究の詳細は、数学的詳細を含めて、以下の論文にまとめられている。

Joe Yuichiro Wakano (2012) Spatiotemporal dynamics of cooperation and spite behavior by conformist transmission. *Communications on Pure and Applied Analysis* 11, 375-386.

引用文献

- Fife PC, & McLeod JB (1979) Lecture Notes in Biomathematics 26, Springer-Verlag, pp. 335-361.
- Henrich J, & Boyd R (1998) The evolution of conformist transmission and the emergence of between-group differences. *Evolution and Human Behavior* 19, 215-241.
- Iwasa Y, Nakamaru M, & Levin SA (1998) Allelopathy of bacteria in a lattice population: Competition between colicin-sensitive and colicin-producing strains. *Evolutionary Ecology* 12, 785-802.
- Kameda T, & Nakanishi D (2002) Cost-benefit analysis of social/cultural learning in a nonstationary uncertain environment: an evolutionary simulation and an experiment with human subjects. *Evolution and Human Behavior* 23, 373-393.
- Nakahashi W (2007) The evolution of conformist transmission in social learning when the environment changes periodically. *Theoretical Population Biology* 72, 52-66.
- Nakahashi W, Wakano JY, & Henrich J (2012) Conditions for the evolution of conformist transmission. *Human Nature*, submitted.
- Wakano JY (2012) Spatiotemporal dynamics of cooperation and spite behavior by conformist transmission. *Communications on Pure and Applied Analysis* 11, 375-386.
- Wakano JY, & Aoki K (2007) Do social learning and conformist bias coevolve? Henrich and Boyd revisited. *Theoretical Population Biology* 72, 504-512.
- Wakano JY, Ikeda K, Miki T, & 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* 120, 1712-1720.

Spatial dynamics of costly spite and cooperation by conformist transmission

Joe Yuichiro Wakano

Meiji University, Graduate School of Advanced Mathematical Science

Abstract: In this paper, I propose a model describing the dynamics of human society. Then I show that classic theorems on traveling wave solutions in a reaction diffusion equation can be readily applied and obtain some mathematical results. My model considers a human society where people play a two-strategy multi-player game. The key concepts are 1) payoff-dependent update rule of strategy and 2) social learning with conformism. Because of conformism, the system can be bistable and my primary concern is whether one global majority appears or not when multiple societies that initially have different local majorities are spatially connected. Applying the result of this general framework to a public goods game example, I show that cooperation is less likely maintained by conformism and that the spread of irrational spite behavior can occur.

ヒト集団の分岐と混血：多集団データからのモデル構築

木村亮介

琉球大学亜熱帯島嶼科学超域研究推進機構

1. 概要

人口動態（デモグラフィ）は生物の進化に影響を与えるものであり、また社会や文化の進化にも密接にかかわっている。更に、現生人類の高度な学習能力の獲得には、移住による環境変化が不可欠であった可能性も理論的研究により指摘されている。このように、ヒトの学習能力進化を解き明かすためには、ヒトの拡散や集団形成の歴史を知ることとは非常に重要である。そこで現在、ゲノムデータの多変量解析により、複数集団の複雑な歴史を再現するための方法を確立することを目的に研究を進めている。昨年度、シミュレーション研究により、分岐や移住の仕方と関連して現れるいくつかの統計解析上のパターンが観察されたことは報告している。その結果を元に、本年度は実データを用いてデモグラフィモデルを構築する方法を検討した。今後、より精巧なモデルを構築することを目指している。

2. 緒言

現生人類（新人）が如何にして高度な学習能力を獲得し得たかという問いに対しては、様々な要因が絡んでいると考えられる。第一に挙げられるのは、新人以前からの人類進化の背景である。類人猿から枝分かれした人類は直立二足歩行を獲得した後、大脳化という進化の道を進んだ。その延長線上に新人の学習能力があるのは言うまでもなく、人類以外の動物が新人のような学習能力をいきなり獲得するのはほぼ不可能であると思われる。さて、本研究課題「交替劇」で問題としているのは、新人とネアンデルタール人（旧人）を分けた要因はどこにあるのかということである。旧人の学習能力に関しては推測するしか手立てが無いのであるが、遺物としてみつかるときの石器の多様性や変化が乏しいことを考えると、新人ほどの学習能力はもっていなかったと推察される。また、分布域の変動も環境変動に合わせたものであり、なるべく生息環境が変わらない方へと移動

していたと思われることから、高い行動適応能力をもっていなかったのではないかと考えられる。対照的に、新人は多種多様な石器を開発し、短期間のうちに未曾有の環境にも移住することができた。そこでの本質的な問いは、なぜ新人だけがそのような能力を獲得でき、他の人類はできなかったのかということである。高度な学習能力を進化させることは、当然、メリットばかりでなくデメリットも存在する。そうでなければ、動物は皆そのような学習戦略を取っているはずである。本研究班（B01）では、高度な学習能力が進化するための条件を理論的に導き出すことに主眼を置いて研究を進めている。

学習には大きく分けて個体学習と社会学習の2種類が存在する。個体学習は個体内で完結した学習であり、試行錯誤やひらめきなどによるものである。ほとんどの動物は、本能と試行錯誤によって行動しており、個体学習を行っている。一方、社会学習は他個体からの教授や模倣によってされる。社会学習能力は個体学習能力の高い個体が存在しないことには進化し得ないと考えられている。皆が横並びの状態ではまねても仕方がないからである。新人は、現存する他の動物と比較して、個体学習と社会学習共に跳び抜けた能力を有していると思われるが、旧人はどうだったのだろうか。新人との違いは個体学習にあるのか、社会学習にあるのか、それとも双方にあるのか。それを知る上でも学習能力進化の道筋を理論的に検証することが重要となる。

学習能力進化の道筋を考える際に状況証拠も必要となる。過去の環境や生態などの状況は、学習能力が進化するための条件と合致するのか。逆に、与えられた状況において学習能力が進化するためには、他にどのような条件が必要となるか。そういった意味で、初期の新人の生態を知ることは非常に重要となる。特に、新人がどのくらいの集団サイズをもち、どのくらいの速度で拡散し、多集団と出会ったときどのように振舞うのかということを知ることは、学習能力進化の理論研究上でも有益な情報となる。そこで筆者は、ゲノム情報を用いて、新人の分布拡大様式を理解することを目的として研究を進めてきた。

近年のDNA解析技術の飛躍的な進歩は、膨大な量のヒトゲノム多様性データの蓄積を可能とした（The International HapMap Consortium 2007）。ヒトゲノム多様性データはゲノム研究の基盤情報として重要であり、ゲノムワイド関連解析によって疾患に関連する遺伝子を同定するのに活用されている（Hardy & Singleton 2009; Hindorff et al. 2009; Manolio et al. 2009; Wellcome Trust Case Control Consortium 2007）。また、ゲノム多様性データによって、これまでにない精度の集団遺伝学研究が可能となった。既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 (The HUGO PanAsian SNP Consortium 2009; Jakobsson et al. 2008; Li et al. 2008; Novembre et al. 2008)。そして、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 (Gutenkunst et al. 2009; Hey 2005; Marth et al. 2004)。しかしながら、このような人口動態 (デモグラフィ) の再構築では、モデルとパラメータを設定した上で、パラメータの値をデータに基づいて最適化する必要があるため、比較的少数の集団を用いた単純なモデルしか扱われていない。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ほとんど為されていない。

膨大なゲノム多様性データを用いて、多数の個人あるいは集団の近縁関係や集団構造などを大まかに知るためには、複雑なモデルの仮定を必要としない系統樹解析や多次元尺度構成法 (Bryant & Moulton 2004; Purcell et al. 2007; Saitou & Nei 1987)、主成分分析 (PCA) (Patterson et al. 2006; Price et al. 2006)、クラスタ解析 (アサインメント法) (Alexander et al. 2009; Pritchard et al. 2000; Tang et al. 2005) などが有用である。しかしながら、これらの統計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 (Ruiz-Linares 1994)。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 (Francois et al. 2010; Novembre & Stephens 2008)。

昨年度の報告で、ゲノム多様性解析で使用される統計解析について、コンピュータシミュレーションを行い、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解釈の方法を検討した結果を示した。この解析により、これらの統計解析から実際のデモグラフィについての知見がある程度得られることがわかっている。本報告では、実際にデータを統計解析することで得られたデモグラフィに関する知見について紹介する。

3. 方法

本研究では、The HUGO Pan-Asian SNP Consortium (The HUGO Pan-Asian SNP Consortium 2009) によるジェノタイピングデータを用いた。このデータには、インド、タイ、マレ

ーシア、シンガポール、インドネシア、フィリピン、台湾、中国、韓国、日本における様々な集団に由来する個体の他、国際 HapMap 計画で用いられている集団 (YRI, CEU, CHB, JPT) およびアメリカ先住民、メラネシア人の個体における約 5 万の一塩基多型 (SNP) のジェノタイプが含まれている。Fig. 1 に The Hugo Pan-Asian SNP Consortium による論文に掲載された図を掲載する (The HUGO Pan-Asian SNP Consortium 2009)。集団に関する詳細はこの図を参照されたい。PCA は、1) 全集団 (ムラブリ族を除く) を対象に、さらに 2) Asia-Pacific 集団、3) Asiatic 集団を抽出して、Eigensoft 3.0 を用いて行った (Patterson et al. 2006)。また、Asia-Pacific 集団に YRI と CEU を加えて、系統樹解析およびクラスタ解析を行った。系統解析は SplitsTree4 を用いて (Huson and Bryant 2006)、Nei の最小遺伝距離を基にした neighbor-joining (NJ) 法 (Saitou & Nei 1987) および neighbor-net (NN) 法 (Bryant & Moulton 2004) を行った。クラスタ解析には ADMIXTURE を用いた (Alexander et al. 2009)。具体的な解析の手順については、結果と考察とともに示す。

4. 結果と考察

Hugo Pan-Asian SNP Consortium による論文に掲載された図 (Fig. 1) の左側に示してある系統樹は、ペアワイズの集団間距離より作成されたものである。そのため、集団間の近縁関係のある程度表してはいるものの、集団の形成過程を表すものではないことに注意されたい。一方、右側に示してあるクラスタ解析の結果は、祖先集団の混血による集団形成を知る上では有用であるが、集団の分岐過程についての情報は示さない。そこでここでは、多集団における複雑な集団の分岐および混血の過程をモデル化するための方法を考えたい。

全集団を用いて行った PCA において PC1 と PC2 のプロット (Fig. 2A) をみると、アフリカ、ヨーロッパ、アジアを表す頂点が観察され、インド系集団やチベット人、ウイグル人などがアジア集団とヨーロッパ集団の間の混血集団であることが示される。さらに PC3 を展開すると、一方の端を東アジア集団、もう一方をメラネシアおよびマレー半島とフィリピンのネグリト (いわゆるオーストラロイド) とする軸が現れた (Fig. 2B)。さらに PC5 は、アメリカ先住民を表す軸となっていた (Fig. 2C)。全集団からインド・ヨーロッパ系との混血がみられない集団を抽出して Asia-Pacific 集団とし、さらに Asia-Pacific 集団からメラネシア、インドネシア、マレーシア、フィリピンの集団を除い

たものを Asiatic 集団として定義し、再度 PCA を行った (Fig. 2D-H)。これらの解析においても、各主成分が集団構造の対立軸を構成し、混血集団がその間に配置されていることがわかる。さらに、同じ言語族の言葉を話す集団は、互いに近い位置にプロットされることも確認できた (Fig. 2G)。しかしながら、注意しなければならないことは、各主成分の中には統計上のアーティファクトも含まれ得るということである。例えば、Asia-Pacific 集団での PCA における PC3 (Fig. 2E) や Asiatic 集団での PC2 (Fig. 2G) などでは、それぞれ PC1 を折りたたんだようなパターンが観察された。さらに、Asiatic 集団での PC3 (Fig. 2H) は、PC1 とともにプロットすると、2つの変曲点がみられた。これは、シミュレーションにおいて飛び石構造をもった集団間での migration を仮定したときにみられるアーティファクトと同じであった。Asiatic 集団での PC3 (Fig. 2H) においては、N 字型を形成する集団の連続から逸脱する集団もみられる。これは、集団の混血を仮定したときにみられるパターンとよく似ている。これらの点は、デモグラフィを再構築する際に参考になるが、PCA から直接的にデモグラフィモデルを設計することは難しい。

上述した Asia-Pacific 集団に HapMap の YRI と CEU を加えて、系統樹解析を用いて再解析を行った結果を Fig. 3 に示す。昨年度の報告の通り、Neighbor-net 法を用いた系統樹では、混血の証としてネット状の構造が観察されるが、集団の数が多く複雑な構造のため、その解釈が容易ではないことがみてとれる。

ADMIXTURE を用いたクラスタ解析の結果を Fig. 4 に示す。ここでは、祖先集団の数 k を仮定した場合に、各個体がそれぞれの祖先集団から遺伝要素を受け継いでいる割合が示されている。つまり、現在の個体はこれらの祖先集団の混血個体として解釈される。また、仮定する祖先集団の数 $k=9$ とした場合の、それぞれの祖先集団の遺伝要素の地理的分布は、Fig. 5A のようになった。さらに、ADMIXTURE では、それぞれの祖先集団における各 SNP のアレル頻度が推定されるため、それを用いて系統樹を描くことができる (Fig. 5B)。Neighbor-net による系統解析の結果、祖先集団間においても混血の痕跡を示すネット構造がみられた。ここで、さらに分類群 (taxa) の数を減らして系統樹を描いてみることで、複雑なネット構造を分解して解釈することを試みた (Fig. 6)。

一番単純なネット構造は4つの分類群の枝の間に形成される四角形で表される (Fig. 7A)。これは、4つの分類群の間の距離に混血による矛盾が生じたときに生じるが、その混血の方向はこの結果からは一意に定めることはできない。例えば、Fig. 6A にみられるネット構造は、Fig. 7B に示したモデルのように解釈可能である。したがって、一番遠い

4つの分類群からスタートし、分岐と混血についてのパラメータを推定していきながら、ひとつずつ分類群の数を増やしていくことで、最終的に複雑なデモグラフィを構築することが可能になると思われる。

現段階では、少し荒削りなデモグラフィックモデルを試行したにすぎないが、Fig. 8Aのようなモデルを仮定してコアレッセントシミュレーションを行うことで、実データによる系統解析の結果と同様のトポロジーとネット構造をもった系統樹が描けることを確認した (Fig. 8A)。今後、さらに綿密なパラメータの推定を繰り返すことで、アジアにおけるデモグラフィを再構築することができると期待される。

以下に本研究で検討したデモグラフィの再構築方法の手順を記す。

- 1) PCA によって大まかな集団構造を把握する。
- 2) ADMIXTURE などのクラスタ解析を利用して、祖先集団の遺伝要素を推定することで、集団の数を減らすことができる。ここで、現在の各個体は、祖先集団の混血個体とみなす。
- 3) それぞれの祖先集団における各 SNP のアリル頻度の推定値から、Neighbor-net 系統樹を描く。
- 4) 複雑なネット構造が観察される場合には、互いに遠い4つ分類群に減らし、再度系統樹を描くことでネット構造を分解しながら解釈し、分岐と混血についてのパラメータを推定していく。
- 5) 分類群を少しずつ増やしながら、パラメータ推定を繰り返すことで多数の祖先集団のデモグラフィを再構築する。
- 6) 最終的に祖先集団間の混血を考えることにより、現在の各集団のデモグラフィまで推定できる。

次世代型シーケンサに代表される昨今のゲノムテクノロジーの発展により、今後ますます大量のゲノムデータが産出されていくことは疑いの余地が無い。全ゲノムシーケンスを用いてデモグラフィを推定するための理論的な研究も進み、実際に少数の個体を用いた研究も進められている (Gronau et al. 2011; Li & Durbin 2011)。本研究は、多個体・多集団のゲノムデータを用いて複雑なデモグラフィを推定するための方法を与えるものである。まだ途上ではあるが、本研究によって、分岐と混血をくり返すことでアジアの集団が形成されてきたことも示唆される。異なる自然および文化環境への移動をヒトが頻繁に繰り返していたならば、それは学習能力進化を促進し、また文化進化を早めることになったかもしれない。今後、デモグラフィについて詳細なパラメータ推定を行うと

もに、それが学習能力進化にどのような影響を及ぼしうるかについても検討していきたい。

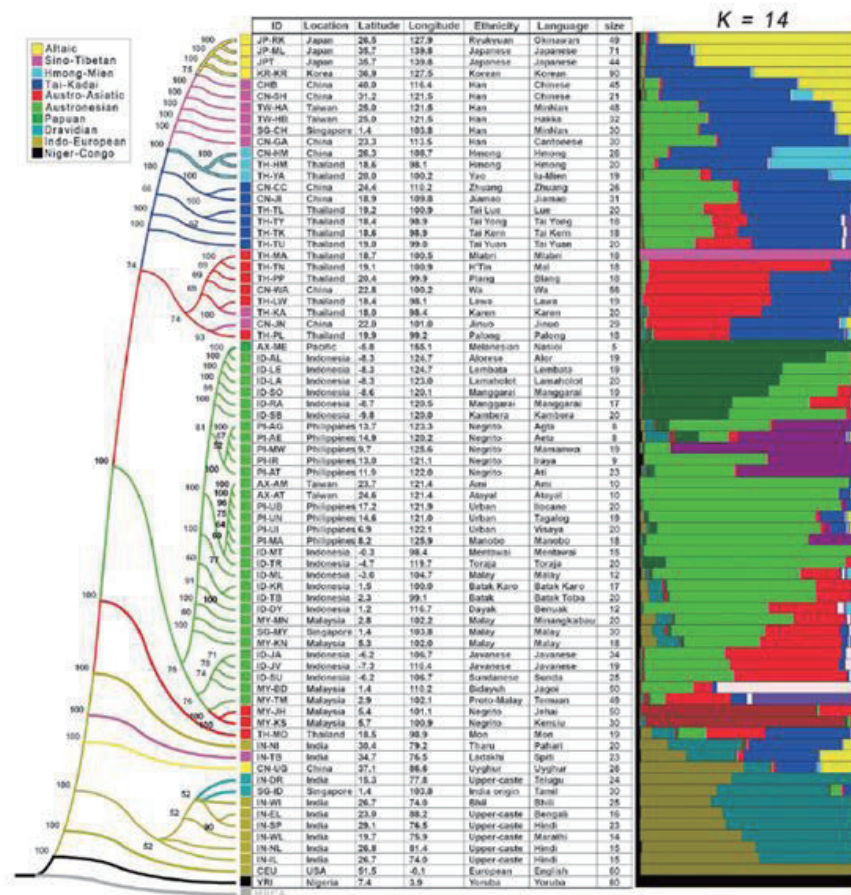


Figure 1. Hugo Pan-Asian SNP Consortium で解析に用いられた集団およびその解析 (Hugo Pan-Asian SNP Consortium 2009 Science より転載).

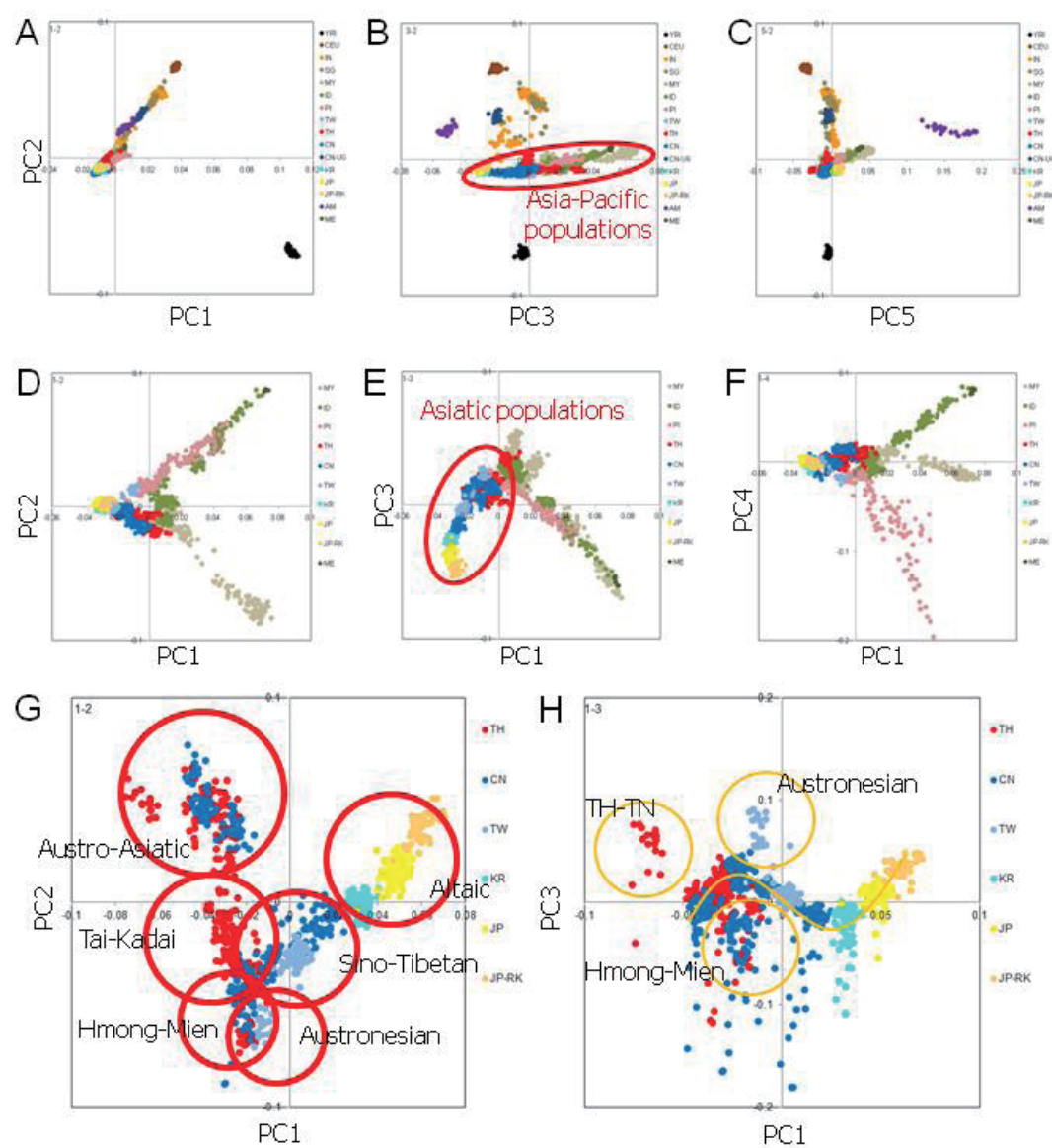


Figure 2. PCA. 全集団(A-C)、Asia-Pacific 集団(D-E)、および Asiatic 集団(G-H)を用いた解析. 同じ言語族の言葉をもつ集団は互いに近くにプロットされる(G). N 字型に連なる集団とそこから逸脱する集団(H).



Figure 3. 系統樹解析. Neighbor-joining 系統樹(A)および Neighbor-net 系統樹.

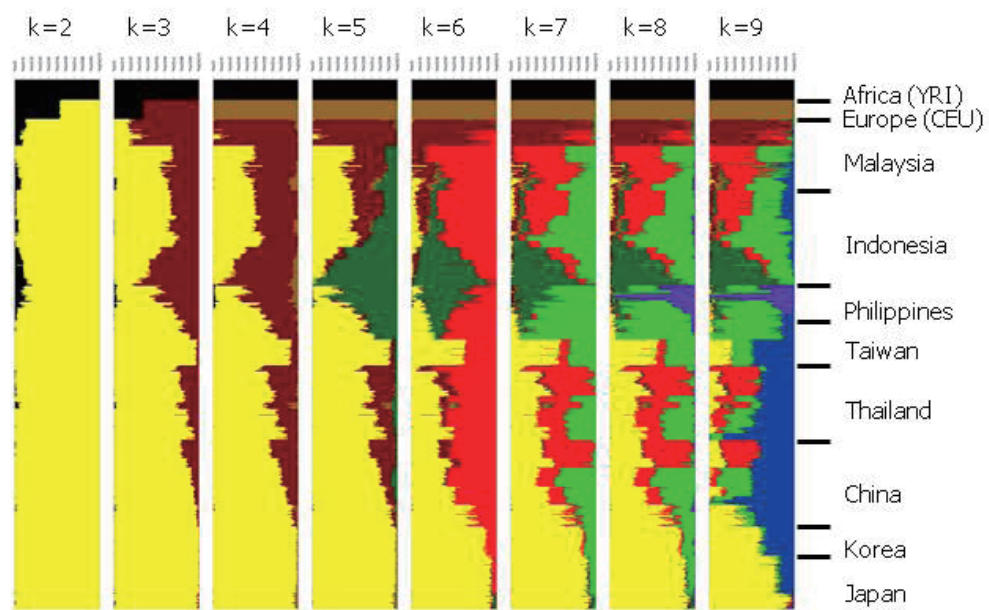


Figure 4. ADMIXTURE によるクラスター解析. k は仮定した祖先集団数.

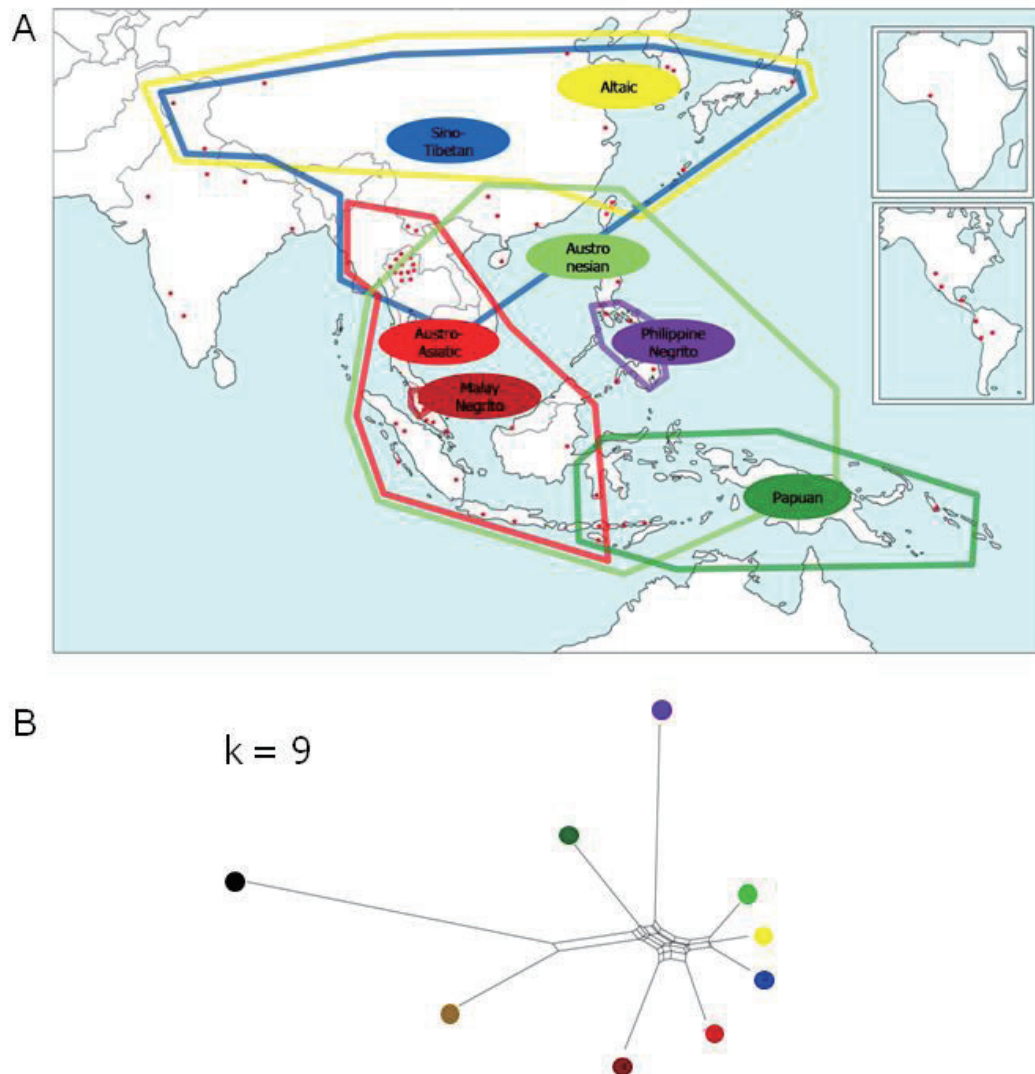


Figure 5. クラスタ解析($k = 9$)の祖先集団における遺伝要素の地理的分布と系統関係. 地理的分布(A). 各祖先集団の遺伝要素は、それを多くもつ集団の民族あるいは言語の名前をつけた. Neighbor-net による系統樹(B).

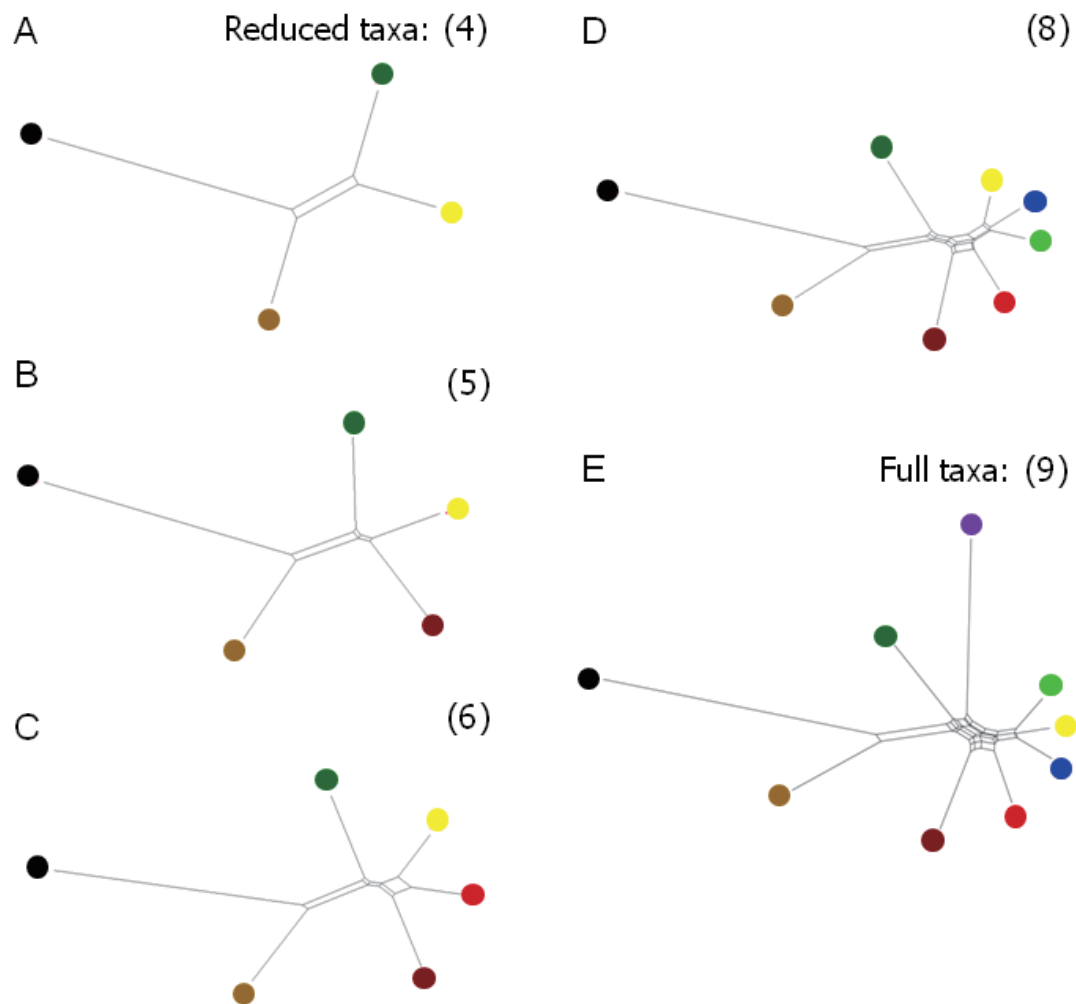


Figure 6. クラスタ解析 ($k = 9$) の遺伝要素の系統関係. 分類群 (taxa) の数を減らして描いた Neighbor-net 系統樹 (A-D). 全ての分類群を用いて描いた Neighbor-net 系統樹 (E).

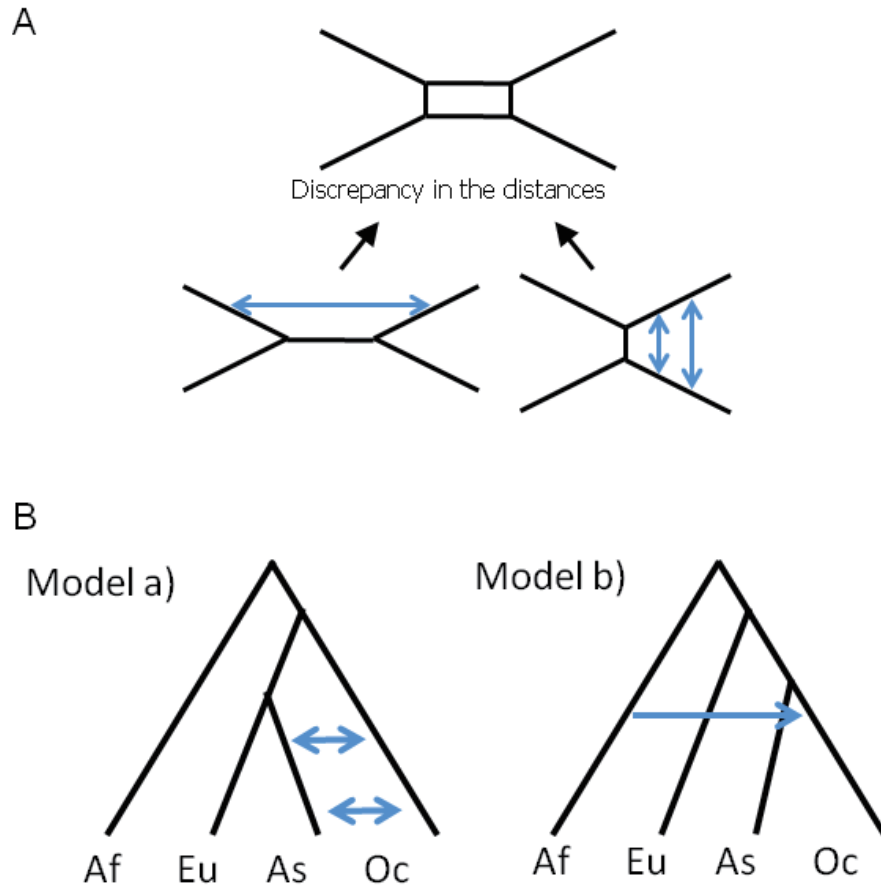


Figure 7. クラスタ解析 ($k = 9$) の遺伝要素の系統関係. 分類群 taxa の数を減らして描いた Neighbor-net 系統樹 (A-D). 全ての分類群を用いて描いた Neighbor-net 系統樹 (E).

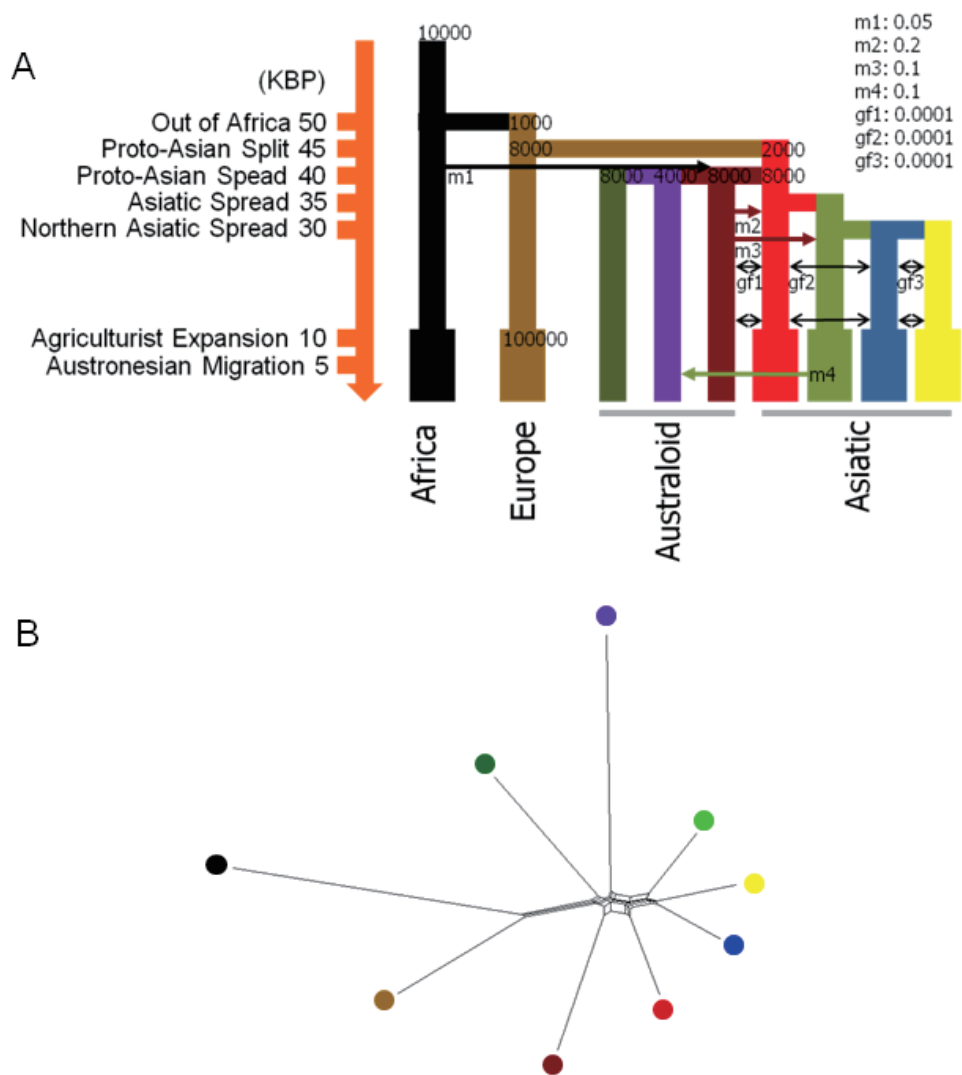


Figure 8. シミュレーションモデル. 祖先集団のデモグラフィをモデル化し(A)、それを基にコアレッセントシミュレーションを行うことで系統樹(B)が得られる。m1-m4 は一方向で一回限りの移住をあらわし、gf1-gf3 は双方向で継続的な移住を表す。

引用文献

- Alexander DH, Novembre J, & Lange K (2009) Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research* 19, 1655-1664.
- Bryant D, & Moulton V (2004) Neighbor-net: an agglomerative method for the construction of phylogenetic networks. *Molecular Biology and Evolution* 21, 255-265.
- Francois O, Currat M, Ray N, Han E, Excoffier L, & Novembre J (2010). Principal component analysis under population genetic models of range expansion and admixture. *Molecular Biology and Evolution* 27, 1257-1268.
- Gronau I, Hubisz, MJ, Gulko B, Danko CG, & Siepel A (2011) Bayesian inference of ancient human demography from individual genome sequences. *Nature Genetics* 43, 1031-1034.
- 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.
- Hardy J, & Singleton A (2009) Genomewide association studies and human disease. *New England Journal of Medicine* 360, 1759-1768.
- Hey J (2005) On the number of New World founders: a population genetic portrait of the peopling of the Americas. *PLoS Biology* 3, e193.
- Hindorff LA, Sethupathy P, Junkins HA, Ramos EM, Mehta JP, Collins FS, & Manolio TA (2009) Potential etiologic and functional implications of genome-wide association loci for human diseases and traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106, 9362-9367.
- Huson DH, & Bryant D (2006) Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution* 23, 254-267.
- Jakobsson M, Scholz SW, Scheet P, Gibbs JR, VanLiere JM, Fung HC, Szpiech ZA, Degnan, JH, Wang K, Guerreiro R, et al. (2008). Genotype, haplotype and copy-number variation in worldwide human populations. *Nature* 451, 998-1003.
- Li H, & Durbin R (2011) Inference of human population history from individual whole-genome sequences. *Nature* 475, 493-496.
- Li JZ, Absher DM, Tang H, Southwick AM, Casto AM, Ramachandran S, Cann HM, Barsh GS, Feldman M, Cavalli-Sforza LL, et al. (2008). Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. *Science* 319, 1100-1104.

Manolio TA, Collins FS, Cox NJ, Goldstein DB, Hindorff LA, Hunter DJ, McCarthy MI, Ramos EM, Cardon LR, Chakravarti A, et al. (2009). Finding the missing heritability of complex diseases. *Nature* 461, 747-753.

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.

Novembre J, Johnson T, Bryc K, Kutalik Z, Boyko AR, Auton A, Indap A, King KS, Bergmann S, Nelson MR, et al. (2008). Genes mirror geography within Europe. *Nature* 456, 98-101.

Novembre J, & Stephens M (2008) Interpreting principal component analyses of spatial population genetic variation. *Nature Genetics* 40, 646-649.

Patterson N, Price AL, & Reich D (2006) Population structure and eigenanalysis. *PLoS Genetics* 2, e190.

Price AL, Patterson NJ, Plenge RM, Weinblatt ME, Shadick NA, & Reich D (2006) Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nature Genetics* 38, 904-909.

Pritchard JK, Stephens M, & Donnelly P (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945-959.

Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, Thomas L, Ferreira MA, Bender D, Maller J, Sklar P, de Bakker PI, Daly MJ, et al. (2007) PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *American Journal of Human Genetics* 81, 559-575.

Ruiz-Linares A (1994) Analysis of classical and DNA markers for reconstructing human population history. In: *The Origin and Past of Modern Humans as Viewed from DNA* (Brenner S, & Hanihara K, eds.), World Scientific, Singapore, pp. 123–148.

Saitou N, & Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4, 406-425.

Tang H, Peng J, Wang P, & Risch NJ (2005) Estimation of individual admixture: analytical and study design considerations. *Genetic Epidemiology* 28, 289-301.

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

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

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.

**Divergence and admixture among human populations:
reconstruction of the demographic model from genome diversity**

Ryosuke Kimura

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

Abstract: Demographic history has a crucial influence not only on the evolution of organisms but also on the social and cultural evolutions. In addition, theoretical studies have suggested that the changes of environments by migrations are essential for the acquirement of learning ability in modern humans. Therefore, for further knowledge of the evolution of human learning, it is very important to elucidate the history of human range expansion and demography. My current work is to establish a method for the reconstruction of the complicated history of multiple populations by utilizing multivariate statistical analyses. In the report of last year, I showed by a simulation study that the results of multivariate analyses exhibit certain patterns specific to given demographic models. Here I discuss how to reconstruct the demographic models from real data. However, further improvements will be needed to reconstruct better models.

サピエンスの複数の学習能力の測定

高橋伸幸

北海道大学大学院文学研究科・社会科学実験研究センター

1. はじめに

ホモ・サピエンスは、行動の規定因としての学習の重要性が現在の地球上で最も大きい種である。サピエンスが生まれ落ちてから極めて多量の情報を学習によって獲得すること、複数のタイプの学習能力を持つこと、生物学的制約により決定されない行動が幅広いことは、これまで繰り返し指摘されてきた。では、なぜサピエンスはこのような高度な学習能力を備えているのだろうか。その究極の説明は、進化の過程で適応的だったために学習能力を獲得してきたのだ、というものである。そこで、各タイプの学習能力について、それが如何にして適応的となるかが理論的に検討されてきた。それらの研究では、暗黙の前提として、学習は個体学習と社会学習の2種類に分類されていた。鍵となる相違点は、学習するための情報の出所が学習者自身なのか、それとも他者なのかという点であり、前者が個体学習、後者が社会学習に該当する。更に、多くの研究では個体学習を代表するものとして試行錯誤による強化学習を、社会学習を代表するものとして他者の行動の模倣を想定してきた。そして一般的には、個体学習は多くの種が備えている生物としての基本的な能力であり、社会学習は他者から得た情報を処理しなければならず、より認知的に高度な能力を必要とするという理由で、進化の歴史上は個体学習よりも後に登場したと考えられている。

これら2種類の学習能力のコストとベネフィットを巡って、多くの研究では個体学習には一定のコストがかかるのに対し、社会学習にはコストがほとんどかからないことから、社会学習ではただ乗り問題が生じることを指摘している。誰かが個体学習をしなければそもそも社会学習の意味がないからである。従って、これらの研究では個体学習と社会学習を相互に背反な二つの学習戦略の選択肢とみなし、社会学習が適応的となる条件、ないしは両者が共存する条件を検討してきた (e.g., Borenstein et al. 2008; Kameda & Nakanishi 2002; Wakano et al. 2004)。多くの研究が共通して指摘する最も重要な条件とは、時間的・空間的環境変動である。環境が変動しなければ、個体学習は無意味であるからである。この点に関する例外は Aoki (2010) で、この研究は社会学習と個体学習の組み合わせがある条件下では決定的に重要であると主張している。そこでは、個人学習と社会学習の双方に秀でたサピエンスが新たな環境へと移住し、移住した先で適応的な行動様式を学習し、更に学習能力が高まった一群が更に新たな環境へ移住する、という正の

フィードバックループが生じ、それが最終的にはサピエンスのネアンデルタールに対する優位性を決定づけたのだ、とされている。それにより、ネアンデルタールは何万年もの間、ヨーロッパから西アジアの限られた地域にしか生息しなかったのに対し、サピエンスは短期間に、それまで未踏であったオーストラリアや南北アメリカ大陸を含め、地球上のあらゆる場所に生息するようになったのである。

しかし、これらの研究はいくつかの大きな問題点を抱えている。第一の問題は、理論研究と比較して実証研究が少ないため、データがほとんど存在しないことである。確かに、個体学習能力と社会学習能力との間の関係について、いくつかの実証研究が行われてきてはいるが、それらは全てサピエンス以外の種のデータである。更に、二つの学習能力の間にトレードオフ関係があるかどうかについては、現時点では両方の見解が並立している (e.g., Bouchard et al. 2007; Giraldeau & Caraco 2000; Kameda & Nakanishi 2002; Reader & Laland 2002)。第二の問題は、個体学習を単一の現象とみなしている点である。本研究は、新奇で馴染みのない環境における試行錯誤による強化学習は、もう一つの個体学習能力である新しい行動パターンを生み出す創造性とは大きく異なると主張する。これらの二つの能力は、学習した行動が最適解かどうか、特定の環境下で学んだ行動を他の状況に一般化可能かどうか、学ぶ際に自分の行動選択の帰結を予測することが必要かどうか等、様々な面で異なっており、最適行動を見出すまでに必要な時間も異なる。従って、これら 2 種類の個体学習能力は弁別されるべきである。

そこで本研究では、2 種類の個体学習能力を区別して測定し、それらと社会学習能力との間の関係をサピエンスの実証データを用いて検討することを初めて試みる。

2. 方法

実験は、北海道大学社会科学実験研究センターの集団実験室で行われた。実験参加者は北海道大学の学部 1 年生で、実験参加者プールの登録者の中からランダムに選ばれた 58 名である。各セッションには 1~5 人の参加者が同時に参加したが、基本的に本実験は個人実験であり、参加者はお互いに他の参加者の行動を知ることはできないようになっていた。

参加者は、実験室に到着後、実験参加同意書に署名し、その後実験の説明を受けた。実験では、参加者はいくつかの課題に連続して取り組んだ。具体的には、創造性を測定する課題である「ひも課題」と「ロウソク課題」を行い、次に模倣能力を測定する「知恵の輪課題」を行い、続いて試行錯誤能力を測定する「ロンボス課題」を行い、更に記憶能力を測定するための「神経衰弱課題」を行い、最後に質問紙に回答して、報酬 1000 円を受け取り、実験室から退出した。

<ひも課題> 認知心理学において創造性を測定する課題の代表例とされている Maier

(1945)に基づいて作成した。参加者は図1を提示され、二本のひもを結ぶためにはどうしたらよいか、正しいと思う方法を3つまで回答した。ここでの創造性とは、機能的固着（あるものの機能のうち、特定のものだけが活性化されていると、他の機能が活性化されにくくなること）を打破することである。正解は、ペンチを本来の機能とは別の使い方、即ち錘としてひもに結びつけて振り子にする、というものである。回答中の正解数（0, 1, 2, 3 個）を従属変数とした。



図1．ひも課題の写真

<ロウソク課題> これも、認知心理学において創造性を測定する課題の代表例とされている Dunker (1945) に基づいて作成した。参加者は、ロウソク、箱にいっぱいのもうち、画鋸、コルクボード（壁として用いる）を実験者から受け取り、ロウソクを壁に固定するようにと教示された。コルクボードは机の上に垂直に立て、そこにロウソクを平行して固定する必要があった。ここでは、マッチを全て箱から出して、マッチ箱をコルクボードに固定し、そこにロウソクを乗せるのが正解である。ここでも、マッチ箱を本

来の用途とは別な用途に用いることがポイントである。ロウソクを立てることに成功したかどうか、また成功するまでにかかった時間（秒）を従属変数とした。

＜知恵の輪課題＞ これは、知恵の輪そのものを解く能力を測定するのが目的ではなく、自分1人では解けないものを、他者が解いているところを見ることによって解けるようになるかどうかを測定するのが目的である。そのため、知恵の輪は難しいものを選んだ。参加者は、まず3分与えられ、自分1人で課題に取り組んだが、ほとんどは解けなかった。次に、実験者が解いている動画を手本として見せ、その後もう一度課題に取り組んだ。2回目に知恵の輪を解けたかどうか、また解けるまでの時間を従属変数とした。

＜ロンボス課題＞ 試行錯誤能力の測定には、ロンボスという市販のパズルを用いた。これは、様々な形のブロックをある一定の形で組み合わせることで、全体としてある形を作り出すというパズルである。今回は、比較的簡単な問題として、5個のブロックを空いているところに敷き詰め、長方形を完成させるという問題を2問用いた（図2参照）。解くまでにかかった時間を2問で平均し、その値（秒）を従属変数とした。

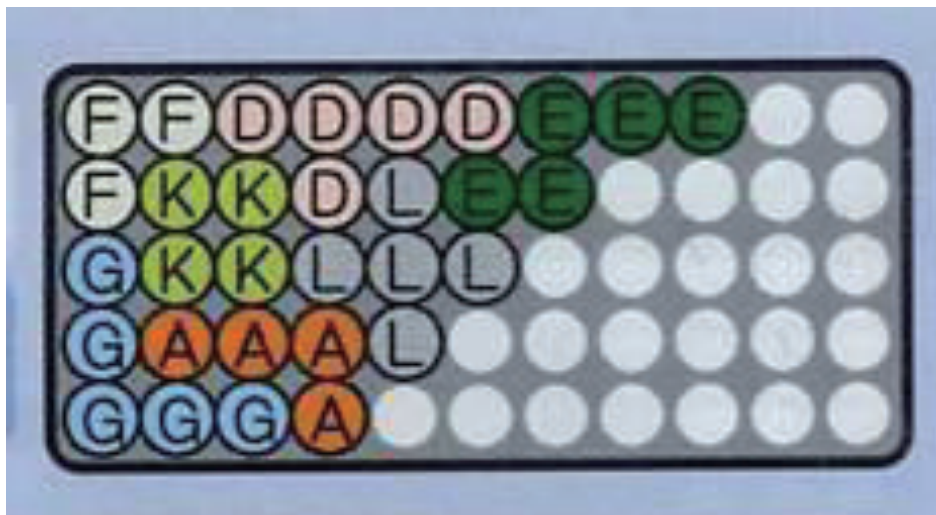


図2．ロンボス課題の1問目

＜神経衰弱課題＞ 本研究の主目的ではないが、記憶能力を測定するために用いた。それは、特にロンボス課題において、記憶能力の個人差が成績に影響する可能性をコントロールするためである。神経衰弱をクリアするまでにかかった時間（秒）と、クリアするまでにめくって裏を見た枚数を従属変数とした。

＜事後質問紙＞ 最後の質問紙では、各課題を事前に知っていたかどうかを確認した他、学習に関連する可能性のある様々な項目を尋ねた。

3. 結果

主要な結果である行動指標間の相関を表 1 に示す。注目すべき結果は、以下の通りである。まず、ロンボス課題を早く解ける人ほどロウソク課題には時間がかかることが分かる。また、ロウソク課題に正解した人の方が知恵の輪課題の成績が良い。しかし、ロンボス課題と知恵の輪課題の間には相関がない。このことは、創造性は試行錯誤能力とは負の関係、模倣能力とは正の関係があるが、模倣能力と試行錯誤能力との間には関係がないことを示唆する。なお、記憶能力は創造性とは負、模倣能力とは正の関係があったが、そもそも危惧していた試行錯誤能力との相関は全く見られなかった。

表 1. 行動指標間の相関

	ロンボス課題	ひも課題	ロウソク課題 (成功 or 失敗)	ロウソク課題 (成功までの秒数)	知恵の輪課題 (成功 or 失敗)	知恵の輪課題 (成功までの秒数)	神経衰弱 (クリアまでの時間)
ひも課題	.014	—					
ロウソク課題 (成功 or 失敗)	-.177	.027	—				
ロウソク課題 (成功までの秒数)	-.437+	-.147	.	—			
知恵の輪課題 (成功 or 失敗)	-.143	-.030	.278+	-.037	—		
知恵の輪課題 (成功までの秒数)	.247	-.066	-.021	-.093	.	—	
神経衰弱 (クリアまでの時間)	.002	-.197	.123	-.367+	-.308*	.275	—
神経衰弱 (めくった枚数)	-.003	-.116	-.033	.160	-.228	.187	.595***

+ $p < .10$. * $p < .05$. *** $p < .001$.

4. 考察

本研究は、創造性、試行錯誤能力、及び模倣能力の間にどのような関係があるのかを、初めてホモ・サピエンスを対象に実験を行うことで明らかにすることを目的としていた。その結果、先行研究では同じ個体学習として区別されてこなかった創造性と試行錯誤能

力との間には実は負の関係がある可能性が示唆された。また、模倣能力との間に負の関係のある能力は見られなかったことから、社会学習能力と個体学習能力はトレードオフ関係にはないのでないか、ということも示唆された。模倣能力と創造性の間には正の関係が見られたが、試行錯誤能力との間には関係が見られなかった。このことは、Aoki (2010) が述べる個体学習が創造性を意味するのであれば Aoki (2010) を支持する結果であるが、試行錯誤能力を意味するのであれば、支持しない結果である。

本研究は、初めての試みであり、様々な問題点も浮上した。その中で特に重要なこととしては、創造性と試行錯誤の定義を明確にし、理論研究との対応を厳密にすることが挙げられる。また、本研究では各能力の測定方法として、1~2 種類の特定の課題のみを用いているが、他の課題を用いた場合にも同様の結果が得られるかどうかを今後検討することが必要である。

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.
- 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.
- Bouchard J, Goodyer W, & Lefebvre L (2007) Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition* 10, 259-266.
- Duncker K (1945) On problem solving. *Psychological Monographs* 58, 5.
- Giraldeau LA, & Caraco T (2000) *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Kameda T, & Nakanishi D (2002) Cost-benefit analysis of social/cultural learning in a nonstationary uncertain environment: an evolutionary simulation and an experiment with human subjects. *Evolution and Human Behavior* 23, 373-393.
- Maier NRF (1945) Reasoning in humans. III. The mechanisms of equivalent stimuli and of reasoning. *Journal of Experimental Psychology* 35, 349-360.
- Reader SM, & Laland KN (2002) Social intelligence, innovation and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99, 4436-4441.
- Wakano JY, Aoki K, & Feldman MW (2004) Evolution of social learning: a mathematical analysis. *Theoretical Population Biology* 66, 249-258.

Measuring multiple learning abilities in Homo sapiens

Nobuyuki Takahashi

Graduate School of Letters and Center for Experimental Research in Social Sciences, Hokkaido University

Abstract: In theoretical studies, individual learning and social learning have been regarded as alternative ways of acquiring the appropriate behavior. Although social learning is usually represented by imitation, there are at least two major abilities that are considered to represent individual learning – creativity and trial-and-error. However, there has been no empirical study that has investigated the relationship among the three learning abilities. The current study is the first attempt to examine the relationship by conducting a laboratory experiment using Homo sapiens as subjects. The results suggested that the relationship between creativity and trial-and-error is negative, although they are usually both considered to be aspects of individual learning. The results also suggested that there is no trade-off between individual learning and social learning since no ability is negatively related to imitation. Finally, only creativity is positively related to imitation, which partly supports a new theoretical argument that a combination of social learning and individual learning is most adaptive under certain fluctuating environments (e.g., Aoki, 2010).

現代人ゲノム中に報告された古代人 由来ハプロタイプ

嶋田 誠

藤田保健衛生大学総合医科学研究所

1. 背景

現代人 (*Homo sapiens*) が出アフリカ後、古代人 (*H. neanderthalensis*) の生息域に置き換わる形でユーラシア大陸に分布拡大したと考えられている。その説明として、生得的な学習能力の差によるとするのが学習仮説 (RNMH web-page) である。近年、ネアンデルタール人やデニソワ人といった古代人のゲノム配列の解読が行われ、公開されるようになった。

現代人と古代人の生得的な学習能力の差の有無について、ゲノム配列比較により明らかにすることは可能なのであろうか。

古代人のゲノム DNA には、経年変化のために、化学修飾によって塩基置換が生じることが知られている。そのため、古代人配列上の塩基置換のように見える結果が得られたとしても、それをそのまま古代人が生きていたときに機能していたゲノム配列とみなすことはできない、という限界がある。

一方、現代人集団のゲノム配列中に、古代人由来、もしくは現代人祖先集団から一時期隔離されていた集団の少数個体が混血することによりもたらされた、と考えられる配列 (以下、古代人由来ハプロタイプ) が存在することは以前より知られていた。(なお、「ハプロタイプ」とはひと塊りの塩基配列という意味で以下用いる。)

古代人由来ハプロタイプ候補とは、次のような特徴を有する。

(1) 現代人中の特定のゲノム領域配列を互いに比較した際に、塩基類似度が他のハプロタイプと比較して著しく離れている、つまり相同の他の現代人ハプロタイプ共通祖先配列より著しく古い時代に分岐し、他の現代人配列との間で組み換えを起こすことなく、現在に至ったと考えらる。

(2) 現代人集団中の空間的分布状況を調べた際に、アフリカよりユーラシアに広がっている。

これらの特徴により、以前からアフリカ単一起源説では説明困難であり、現代人の出アフリカ以後、ユーラシアで古代人との小規模な混血により、現代人集団中にもたらされた可能性のあるハプロタイプとして議論されてきた。

現代人中の古代人由来ハプロタイプが配列レベルで得られたならば、化学修飾による塩基置換の可能性を考慮する必要はない。

また、古代人由来ハプロタイプの全てが現代人のそれと大きく異なっているわけではないと考えられるが、以前から古代人由来の可能性が指摘されてきたハプロタイプ配列は、現代人の相同配列と塩基類似度が著しく離れているために、発見され議論されてきたものが多い。そのため、既知の古代人由来ハプロタイプ配列は古代人由来配列のうちでも、合体 (coalescent) 時間が比較的長い、すなわち、両配列同士の分岐した時間が古い、配列と考えることができる。したがって、混血前に古代人繁殖集団内で突然変異により生じた塩基置換サイトが多く、逆に混血後現代人集団内で置換したサイトは比較的少ないと考えることができる。

したがって、既知古代人由来ハプロタイプは古代人が生きていたときに機能していたゲノム配列に近いと期待することができる。

そこで、著者はこれらの既知古代人由来ハプロタイプが古代人のゲノム配列推定に役立つと考え、精査・検討した。

2. 方法

2.1 連鎖不平衡領域の推定

ヒトのように二倍体生物の核ゲノムの配列は、母系・父系それぞれの染色体の間で組み換えを起こして遺伝する。そのため、組み換えのないミトコンドリア DNA のように個々の配列の起源をひとつながりの情報として遡ることはできない。しかしながら、染色体には組み換えが頻繁に起こる部位とそうでない部位があることが知られ、染色体上の特定の領域では、近接した複数の変異がひと塊りの単位として遺伝したことが推定できる場合がある。そのような現象を連鎖不平衡 (LD) といい、通常は複数の変異が相関して出現することを手掛かりに推定する。

一方、既知のハプロタイプには、実験室での DNA 配列解読作業に今よりコストがかかっていた時から、知られているものもある。そのため、ハプロタイプ領域の広さは LD 領域のような遺伝学的な根拠がなく、決められている場合も多い。そうなると、既知ハプロタイプ領域だけに注目することは、古代人でのゲノム機能の推定において、連鎖する近隣の機能領域が重要な役割を果たしている場合に、的外れな結論を導く危険性がある。

そこで、本研究では、既知のハプロタイプ領域と LD 領域とのゲノム位置上の関連について HapMap (The International HapMap 3 Consortium 2010) データを用いて調べた (Shimada & Kanahashi 2011)。HapMap とは世界の代表的な 11 地域集団 (民族) について、それぞれ 100 人規模で全ゲノム中の SNP 数十万箇所を型判定するという、国際共同研究プロジェクトであり、研究結果は論文のみならず、インターネットを通じて公開されている。HapMap の解析により、ゲノム規模で LD 領域が推定および公開され、本研究で以下のように使用した。

HapMap LD データを日本人集団 (JPT) とヨーロッパ系集団 (CEU) について、HapMap ブラウザ (Thorisson et al. 2005) より、本研究に適したバージョンである、“Release #27 merged II+III, Feb 2009, on NCBI B36 and dbSNP b126” を選択し、次のようにダウンロードした。

本研究では既知のハプロタイプ領域を起点に両端方向へそれぞれ 50 kb 以内にある SNP の組み合わせについて LD データをダウンロードし、その範囲の中で次の条件を満たす最長の領域を LD 領域と定義した。すなわち、あるゲノム領域の 5' 末端および 3' 末端それぞれに、二つの隣接する SNP (A_5, B_5 [5'側])、(A_3, B_3 [3'側]) のように合計 4 つの SNP があるとした場合、SNP A_5 - SNP A_3 間、SNP B_5 - SNP B_3 間、SNP A_5 - SNP B_3 間、および SNP B_5 - SNP A_3 間の合計四組において全て r^2 値が 0.8 以上であることを満たすこと。

2.1 ゲノムアノテーションの取得

既知ハプロタイプ領域あるいはその LD 領域と重なりあう領域について、UCSC ゲノムブラウザ (Kent et al. 2002) を通じて、次のようなアノテーション情報を取得した。すなわち、表現型・疾患関連遺伝子情報 (OMIM genes, OMIM phenotype)、遺伝子位置情報および遺伝子モデル (UCSC genes, RefSeq genes, Ensembl Genes)、mRNA・発現情報 (H-InvDB, Spliced EST, Alt-Splicing)、調節領域情報 (CpG Island, ENCODE Enhancer- and Promoter-Associated Histone Mark, Transcription Factor ChIP-seq, First Exon & Promoter Prediction, Open Chromatin, Conserved Transcription Factor Binding Sites, UCSF Brain DNA Methylation,)、比較ゲノム情報 (Vertebrate Multiz Alignment & Conservation)、ネアンデルタール/デニソワ・ゲノム情報 (Human/Chimp Coding Non-synonymous, Selective Sweep, Neandertal / Denisova Sequenced regions)、変異情報 (dbSNP build130, RepeatMaker) 等。

3. 結果

3.1 LD 領域

表 1 は LD 領域決定結果の概要である。表 1 中 “Region Code” とは個々の領域を区別するために著者が任意につけた領域の名称であり、領域の染色体領域バンドや含まれる遺伝子名から命名した。同じく、“Haplotype” とはこれまでの報告の中で、古代人由来の可能性が議論されたハプロタイプの名称である。表 1 中、“Region Code” が “nh” で始まる領域では “Haplotype” が空欄になっているのは、最近のネアンデルタールゲノム解読により示唆されたネアンデルタール由来候補配列である (Green et al. 2010) ため、発見が新しくハプロタイプごとに検討や議論がなされていないためである。表 1 中の “Haplotype Region” は、既報の論文中で定義された、ハプロタイプ領域の開始点と終了点のゲノム座標およびその間の塩基長を表し、本解析の input 部分である。それに対し、表 1 中 “LD Region” は本解析の output というべき部分であり、上記の条件に合った LD 領域として検出された領

域とそのデータを供した HapMap 集団である。さらに、“Region to be inspected”は“Haplotype Region”と“LD Region”を重ね合わせた領域であり、後述のゲノム・アノテーションを調べた領域を示している。

従来の古代人由来ハプロタイプ領域に対し、LD 領域を定義づけることによって、18 中 7 ハプロタイプ領域が元のハプロタイプ領域より拡張された。つまり、領域塩基長（表 1 中“Span”）が広がった（表 1：Xp11_hX, MCPH1, nh9, nh10-1, nh10-2, nh10-3, nh20-1）。そのうち 4 領域はハプロタイプ領域が LD 領域中に完全にカバーされる状態であった（表 1：“Strict”= “+”）。また、本研究の定義により、検出された LD 領域長は 55.2 kb (Xp11_hX) から 197.3 kb (nh10-2) であった（表 1）。古代人由来ハプロタイプとして知られていた領域は実験デザイン上の制約ゆえ短い領域であったハプロタイプがあり、そのような場合、検出された LD 領域は知られていたハプロタイプ領域の約 5 倍、Xp11_hX (10.1 kb haplotype – 55.2 kb LD)、約 3 倍 MCPH1 (24.5 kb haplotype – 73.3 kb LD) になる場合があった。

表 1 古代人由来ハプロタイプ（候補）領域および LD 領域

Region Code	haplo-type	Chr	Haplotype Region ¹⁾			Condition ²⁾		Population	LD Region ¹⁾			Region to be inspected ¹⁾		Ref
			Start_Ori	End_Ori	Span(bp)	Strict	Mild		Start_LD	End_LD	Span(bp)	Start	End	
Xp11_hX	hX	X	50,583,087	50,593,170	10,083	+	+	CEU	50,566,211	50,621,379	55,168	50,566,211	50,621,379	[a]
17q21inv	H2	17	40,799,295	42,204,344	1,405,049	-	-				0	40,799,295	42,204,344	[b]
MCPH1	D	8	6,276,000	6,300,500	24,500	+	+	JPT	6,257,591	6,330,907	73,316	6,257,591	6,330,907	[c]
RRM2P4	A,B	X	143,219,154	143,221,495	2,341	-	-				0	143,219,154	143,221,495	[e]
dys44	B006	X	32,139,960	32,147,883	7,923	-	-				0	32,139,960	32,147,883	[f]
nh1-1		1	168,110,000	168,220,000	110,000	-	-				0	168,110,000	168,220,000	[g]
nh1-2		1	223,760,000	223,910,000	150,000	-	-				0	223,760,000	223,910,000	[g]
nh4-1		4	171,180,000	171,280,000	100,000	-	-				0	171,180,000	171,280,000	[g]
nh5-1		5	28,950,000	29,070,000	120,000	-	+	JPT	28,913,797	29,056,374	142,577	28,913,797	29,070,000	[g]
nh6-1		6	66,160,000	66,260,000	100,000	-	-				0	66,160,000	66,260,000	[g]
nh9		9	32,940,000	33,040,000	100,000	+	+	CEU	32,928,217	33,067,914	139,697	32,928,217	33,067,914	[g]
nh10-1		10	4,820,000	4,920,000	100,000	-	-	JPT	4,842,869	4,922,085	79,216	4,820,000	4,920,000	[g]
nh10-2		10	38,000,000	38,160,000	160,000	-	+	JPT	38,002,384	38,199,702	197,318	38,000,000	38,199,702	[g]
nh10-3		10	69,630,000	69,740,000	110,000	-	+	JPT	69,642,706	69,760,269	117,563	69,630,000	69,760,269	[g]
nh15-1		15	45,250,000	45,350,000	100,000	-	-				0	45,250,000	45,350,000	[g]
nh17-1		17	35,500,000	35,600,000	100,000	-	-				0	35,500,000	35,600,000	[g]
nh20-1		20	20,030,000	20,140,000	110,000	+	+	JPT	20,023,996	20,146,163	122,167	20,023,996	20,146,163	[g]
nh22-1		22	30,690,000	30,820,000	130,000	-	-	CEU	30,679,063	30,793,875	114,812	30,690,000	30,820,000	[g]

1) NCBI Build 36/ hg18

2) Strict condition: LD region covers the entire region of haplotype, Mild condition: LD region overlaps partially (<20kb) with the haplotype region.

3) [a] Shimada *et al.* (2007), [b] Zody *et al.* (2008), Donnelly *et al.* (2010), Stefansson *et al.* (2005), Hardy *et al.* (2005), [c] Lari *et al.* (2010), Evans *et al.* (2006, 2005), [e] Cox *et al.* (2008), Garrigan *et al.* (2005), Hammer *et al.* (2004), [f] Yotova *et al.* (2011, 2007), Labuda *et al.* (2000), Zietkiewicz *et al.* (2003, 1997), [g] Green *et al.* (2010)



図1：UCSC Genome Browser による、Xp11_hX 領域を含んだ LD 領域のゲノム・アノテーション。Xp11_hX 領域は図上部の黒い線で表され、その中の赤い領域は re-sequencing の際の Gap を表している。

3.2 ゲノム・アノテーション調査

本研究により LD 領域を定義して拡張した領域では、18 領域中、16 領域が遺伝子領域を含んでいた (RRM2P4 と nh5-1 を除いた全領域)。

そのうち、少なくとも 10 領域 (Xp11_hX, MCPH1, nh1-1, nh1-2, nh4-1, nh10-2, nh10-3, nh15-1, nh17-1, nh22-1) に、エクソン領域以外であっても、Promoter あるいは Enhancer のシグナルが観察された。

脳神経系あるいは行動に関わるとされる遺伝子を含むとされた領域としては、従来から議論のあった、MCPH1、17q21inv の 2 領域に加え、Xp11_hX の SHROOM4 および、nh9 の APTX、nh17-1 の THRA 各遺伝子の少なくとも一部が古代人由来ハプロタイプに連鎖する LD 領域に含まれていることが分かった。

約 670 人の配列を解読した研究により、古代人由来候補ハプロタイプ (hX) を含んでいることが明らかにされた領域である、Xp11_hX 領域 (Shimada et al. 2007) は、X 染色体上で最も組み換えの影響を受けておらず、かつ一塩基多型 (SNP) とマイクロサテライト多型 (STR) を含んだ遺伝子間領域の中より、機械的に選ばれた約 10 kb 長の領域である。そのため、Xp11_hX 領域には遺伝子領域との関係は調べられてこなかった。ところが、本研究であらたに定義された LD 領域には SHROOM4 遺伝子のプロモータ、第 1 エクソン、第 1 イントロンの各領域を含むことがわかった。

SHROOM4 遺伝子はミオシン II の空間分布を制御することで細胞骨格を調節する機能を有すると考えられている。SHROOM4 の発現は様々な組織に及ぶが、特質すべきは神経管形成に重要な役割を果たしていることである。それは SHROOM4 の異常が精神遅滞 (Stoccos dos Santos X-linked mental retardation syndrome) を招くことにより、明らかにされた。さらに、OMIM の疾患関連情報によると、少なくとも 17 の研究において、Xp11_hX を含む LD 領域が精神遅滞に関連することが示唆されていることが示されていた (図 1 : 17 本の薄緑色トラック)。

4. 考察

古代人由来ハプロタイプが配列レベルで取得することができたならば、化学修飾の問題を憂慮することなく、古代人由来の配列として近似することが可能になる。古代人由来ハプロタイプの配列を現代人ゲノムデータ中から抽出するには、haploid 配列であることを確認する必要がある。従来ヒトに限らず二倍体生物のゲノム配列は、diploid (2 本) の配列を断片化して得られた、短い配列を組み合わせ (アッセンブルし) て、ひとつの種を代表する配列 (reference 配列) としている。さらにヒトゲノムの場合は、複数の個人由来の配列をひとつにした、仮想的な配列である。近年、個人の diploid 配列それぞれを区別してアッセンブルし、配列を再構築することに、いくつかの研究機関で成功し、公開されている。また 1000 Genomes project (The 1000 Genomes Project Consortium 2010) と呼ばれる千人規模の個人ゲノム解読プロジェクトが進行中である。

著者は hX 配列に特異的な SNP allele をもつ個体 ID を dbSNP (Sherry et al. 2001) の登録

情報から取得し、同一個体が個人ゲノム解読に供されているか調査した。すると3個体がhX配列に特異的なSNP alleleをヘテロ接合で保有することがわかった。ところが、それらの個体は1000 Genomes projectにおいて配列解読が実施されていないことが分かった。せめてその親個体の配列が得られていないか、家系データを調査し、1000 Genomes projectでの実施状況を調べた。するとSNPアレイデータは一部存在するものの、phase決定されていない状況であることが分かった。つまり、現代人配列間で一般的に見られるSNPの型判定を実施した段階のままで、各SNPのalleleが2倍体染色体のどちらかの上に存在するのか決定されていない状態であった。そのため、ハプロタイプの推定すらできない状態であった。

今後の1000 Genomes projectの予定を調査し、その結果によっては個々の研究者が配列決定を行う必要があると思われる。

また、Xp11_hX以外の領域についても同様に、古代人由来ハプロタイプの配列をまずは公表されているデータベース上に求め、現代人と古代人との配列の異なる部分を探し、機能の違いに迫りたいと考えている。

引用文献

- Cox MP, et al. (2008) Testing for archaic hominin admixture on the x chromosome: Model likelihoods for the modern human rrm2p4 region from summaries of genealogical topology under the structured coalescent. *Genetics* 178, 427-437.
- Donnelly MP, et al. (2010) The distribution and most recent common ancestor of the 17q21 inversion in humans. *The American Journal of Human Genetics* 86, 161-171.
- Evans PD, et al. (2006) Evidence that the adaptive allele of the brain size gene microcephalin introgressed into homo sapiens from an archaic homo lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, 18178-18183.
- Garrigan D, et al. (2005) Evidence for archaic asian ancestry on the human x chromosome. *Molecular Biology and Evolution* 22, 189-192.
- Green RE, et al. (2010) A draft sequence of the neandertal genome. *Science* 328, 710-722.
- Hammer MF, et al. (2004) Heterogeneous patterns of variation among multiple human X-linked loci: The possible role of diversity-reducing selection in non-africans. *Genetics* 167, 1841-1853.
- Hardy J, et al. (2005) Evidence suggesting that homo neanderthalensis contributed the h2 mapt haplotype to homo sapiens. *Biochemical Society Transactions* 33, 582-585.
- Labuda D, Zietkiewicz E, & Yotova V (2000) Archaic lineages in the history of modern humans. *Genetics* 156, 799-808.
- Lari M, et al. (2010) The microcephalin ancestral allele in a neanderthal individual. *PLoS ONE* 5,

e10648.

Shimada MK, & Kanasashi T (2011) Determination of linkage disequilibrium region suggests association of the ancient haplotype, hx with neural function. *Nature Precedings*.

hdl:10101/npre.2011.6737.1, <http://hdl.handle.net/10101/npre.2011.6737.1>.

Shimada MK, et al. (2007) Divergent haplotypes and human history as revealed in a worldwide survey of X-linked DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution* 24, 687-698.

Stefansson H, et al. (2005) A common inversion under selection in europeans. *Nature Genetics* 37, 129-137.

Thorisson GA, et al. (2005) The international hapmap project web site. *Genome research* 15, 1592-1593.

Yotova V, et al. (2011) An X-linked haplotype of neandertal origin is present among all non-african populations. *Molecular Biology and Evolution* 28, 1957-1962.

Yotova V, et al. (2007) Tracing genetic history of modern humans using x-chromosome lineages. *Human Genetics* 122, 431-443.

Zietkiewicz E, et al. (2003) Haplotypes in the dystrophin DNA segment point to a mosaic origin of modern human diversity. *American Journal of Human Genetics* 73, 994-1015.

Zietkiewicz E, et al. (1997) Nuclear DNA diversity in worldwide distributed human populations. *Gene* 205, 161-171.

Zody MC, et al. (2008) Evolutionary toggling of the mapt 17q21.31 inversion region. *Nature Genetics* 40, 1076-1083.

Archaic haplotype found in modern human populations

Makoto K. Shimada

Institute for Comprehensive Medical Science, Fujita Health University,

Abstract: Innate differences between the Neandertal and modern humans in learning ability are critical to explain why modern humans replaced quickly in Eurasia after the out-of-Africa. Although genome sequences of archaic humans such as Neandertal and Denisova have been published, those sequences are not *bona-fide* sequence functioned in archaic human bodies because of base substitution caused by chemical modification has been occurred across the ages. Modern human populations are known to contain “ancient haplotypes” that originated from archaic humans by hybridization. To estimate innate differences between archaic and modern humans using features of genome sequences, haploid sequences of archaic haplotypes are required. Moreover, to infer biological functions that linked with the ancient haplotypes, information of linkage disequilibrium (LD) is useful. Thus, I determined LD regions surrounding the known ancient haplotype regions. This revealed that most of LD region surrounding the known archaic haplotype contain genic and/or regulatory regions. These also contained the regions that may associate with neural and brain functions.

集団間交流が文化蓄積速度に与える影響

堀内史朗

明治大学研究・知財戦略機構

1. はじめに

人類が全地球に移動して、各地の環境に適応できた最大の要因は、その優れた文化にあると言えるだろう。ここで文化とは、地域個体群の中で後天的に学習獲得された知識・技術・行動レパトリーの集合を表す。ここに定義したような文化自体は、鳥類・霊長類など他の動物にも存在する (Laland & Hoppitt 2003)。たとえば現生動物で人類にもっとも近縁なチンパンジーは、非常に豊かで多様な文化を持つことが知られている (McGrew 1992; Whiten et al. 1999)。だがチンパンジーと比較しても、人類の文化の複雑さ・洗練度合いは際立っている。人類の文化が洗練されたものである理由は、文化が世代を経て蓄積していくことに原因を求められる (Alvard 2003; Henrich & McElreath 2003; Hill et al. 2009)。文化蓄積の背景には、人類の優れた学習能力があると考えられている (Boesch & Tomasello 1998)。

その学習能力によって人類に優れた文化がもたらされたとする仮説 (学習仮説) は、学習を「社会学習」と「個体学習」という互いに背反する二つのプロセスとして分析してきた。社会学習とは、他個体の文化形質を観察や相互交渉によって自身のものへと複製するプロセスであり、不確実性を軽減する優れた手法である (Boyd & Richerson 1985; Henrich & Boyd 1998; Rendell et al. 2010)。しかし、単に他個体の文化を複製するにすぎない社会学習は、けっして文化蓄積をもたらすものではない。地域個体群内に社会学習者が増えれば増えるほど、学習相手もまた社会学習者ということになる。進出した新しい環境へ対応できる文化が社会学習によってもたらされることはない。また社会学習者が増えるほど全体としての平均適応度が下がるという、直感から外れた帰結が数学的に予測されている (Rogers 1988)。それに対して個体学習とは、試行錯誤によって環境へ適応した文化を発見するプロセスである。個体学習は、試行錯誤に伴うコストがあるにも関わらず、不安定な環境下では社会学習よりも有利になることが先行研究によって示されてきた (Feldman et al. 1996; Aoki et al. 2005; Enquist & Ghirlanda 2007; McElreath & Strimling 2008; Wakano et al. 2011)。しかし、新しく文化を発見する個体学習もまた、文化蓄積をもたらすものではない。個体学習は、それぞれの環境へ対応した文化を各個独立に発見することが想定されているからである。近年の研究では、社会学習と個体学習を組み合わせた複合戦略の分析が進み、環境が不安定な時に複合戦略が支配的になることが示されている (Enquist et al. 2007; Borenstein et al. 2008; Aoki 2010; Nakahashi 2010)。この複合学習は人類の文化蓄積を考える上では非常

に参考になる。だが、その学習モデルにおいても、蓄積される文化そのものは明示的に扱われていない。

人類の文化蓄積を考える上で、近年の研究が注目しているのが人口サイズである。後期旧石器時代においてサピエンスが占拠していたレバント地方では人口サイズが大きかったことが分かっている (Bar-Yosef 2002)。Shennan (2000)は、人口サイズの小さな地域個体群が頻繁に絶滅し、より大きな地域個体群が空白地を占拠していったことが、遺跡にみられる文化蓄積の背景ではないかと議論している。その後、人口サイズが大きいと文化蓄積が可能になるとする理論研究が蓄積してきた (Shennan 2001; Henrich 2004; Powell et al. 2009)。また小人口サイズの地域個体群が頻繁に絶滅すると文化蓄積が難しくなると予測されている (Premo & Kuhn 2010)。じっさい、人口サイズの小さな地域個体群は洗練した文化を築くことができなかった (Lycett & Norton 2010)。洗練された文化は、人々が集まることを可能にし、さらなる文化の蓄積を可能にしたのかもしれない (Hill et al. 2009)。この、大きな人口サイズが文化蓄積を可能にしたという仮説 (人口仮説) は、蓄積される文化を明示的に扱っている。しかし、そこで考える人口が具体的にどの範囲を指しているのか、そして学習がどの範囲でおこなわれるかを明示的に考えていない。たとえば Henrich (2004)は、N 人の人間を想定し、そのなかでもっとも優秀な文化を持っている人間が他の人間に模倣される過程で文化蓄積が進むと考えている。互いに相互交渉する N 人は、一つの同じ集団を形成していると考えるのが妥当だろう。ところで、おそらく先史人類は、他の動物と同様に、血縁で結び付いた基礎集団を形成していたはずである。Henrich はそうした基礎集団のサイズが時代に伴って大きくなっていたと考えているのかもしれない。だが、集団サイズが大きくなればなるほど、たとえメンバーが血縁関係で結びついていても、利害対立の度合いが強くなるし、感染症などのリスクも高まる。Dunbar (1998)は、大脳新皮質比率と基礎集団サイズを霊長類群で比較し、人類の集団サイズは 100 から 200 の間でおさまると予測している。それ以上の集団サイズは初期人類には困難だったのではないだろうか。また集団サイズが大きくなればなるほど、利他的な個体学習者の比率が減り、個体学習者にタダ乗りする利己的な社会学習者の比率が増える、大集団のジレンマが発生するだろう (Olson 1965)。あるいは、Henrich の考えた N 人とは、同じ集団を形成しているのではなく、複数の集団を合わせた地域個体群全体の人間のことを指しているのかもしれない。しかし、人類がどのようにして、集団の境界を越えた学習をおこなうのか、明示的な議論がなされていない。

以上のような、学習仮説、人口仮説それぞれが明らかにしてきたことと、その問題点を踏まえ、本研究は新たな要素を踏まえた数理モデルによって文化蓄積を分析する。ここで導入する新要素とは、人類に特有な行動である「集団間の交流」である。個体同士が協力し合うことは、他の多くの動物でも広く確認されている。しかし協力する相手は、どんな動物でも、同じ集団を構成する仲間同士の間に限られている。たとえばチンパンジーでは

集団間の関係は敵対的である。平和的な類人猿として知られるボノボでさえ、共存が可能
 なだけであり、集団の枠を越えた超集団を構成することは不可能である (Wrangham &
 Peterson 1998)。それに対して人類は、同じ集団の構成員だけでなく、集団外の人間との交
 流も可能であり、また集団間交流もあまねくみられる。このような集団の枠を越えた交流
 がいつの時代から可能になったのかは定かではない。ただ、ネアンデルタール人と比較し
 た時、現代型人類はより積極的に遠く離れた集団と交流をおこなっていた証拠が蓄積され
 ている (Gamble 1999)。集団間交流が人類の成功に何らかの影響をもたらしたと考えるの
 はけっして突飛な考え方ではない (Diamond 1997)。現代のわれわれも、市場、宗教上の聖
 地、大学などにおいて、異なる地域の人々と交流する。こうした交流は、なんらかのメカ
 ニズムで文化の蓄積に影響するのではないだろうか。

本研究は、集団間交流が文化蓄積に与える影響を、エージェントベースモデル (ABM)
 を構築することで分析する。ABM は、各エージェントが非線形な相互作用をすることで
 ボトムアップ的に社会を作り上げる過程を分析することに優れており、近年、人類学だけ
 でなく、社会学、生態学など、さまざまな学問分野で研究が進んでいる (Epstein 1999; Macy
 & Miller 2002; Grimm et al. 2005)。

2. モデル

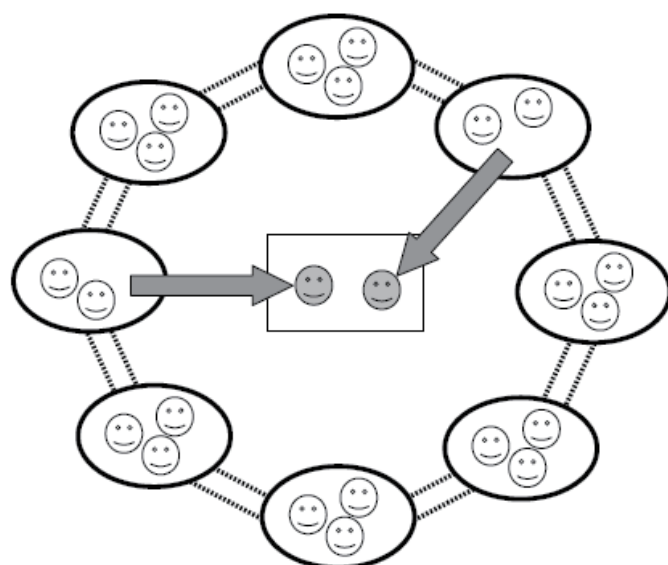


図1 各集団には N/M 人のエージェントがいる。相対的に多数の文化要素をもったエージェントのうち二人が選ばれ、集団間交流が中央でおこなわれる。

計算機上に N 人のエージェント、 M 個の集団を設定する。はじめ、 N 人は M 個の集団に等分に分布している (N は M で割り切れる値を用意する)。本モデルでエージェントは時間がたっても死なないものとする。なお M 個の集団は円形飛石状に並んでいる (図1)。

K 次元で表されるベクトル $(c_{i,1}, c_{i,2}, \dots, c_{i,K})$ を、エージェント i が持つ文化と定義する。各成分は文化を構成する文化要素であり、0 か 1 の値をとる。もし $c_{i,a} = 0$ なら、文化要素 a をエージェント i は知らない。1 なら知っている。

はじめ、どのエージェントも、知っている文化要素数は一つである。集団 j に所属するエージェント i については、 $c_{i,a}=0 (a \neq j)$ 、 $c_{i,b}=1 (b=j)$ とする。つまり、どのエージェントも、その所属する集団特有の文化要素のみを知っている。なお本モデルでは、簡単のため、文化の次元 K = 集団の数 M とする。

シミュレーションのアルゴリズムは以下のようなものである。1) 1 エージェント、1 文化要素をそれぞれランダムに選び、確率 p_1 で 1 にする。つまり個体学習がおこなわれる。2) 1 エージェント、1 文化要素をそれぞれランダムに選び、確率 p_2 で 0 にする。つまり文化要素を忘却する。3) 1 エージェントをランダムに選び、そのエージェントが所属する集団の中から、もう一人のエージェントをランダムに選ぶ。前者の文化要素をランダムに 1 つ選び、後者の同じ文化要素の数値と一致させる。つまり前者が後者の文化要素を模倣（社会学習）する。ただしこのステップでは 2 エージェントを選ぶことになるが、今回のシミュレーションでは、同じエージェントが二回選ばれる可能性もある。その場合、社会学習はおこなわれないことになる。4) 1 エージェントをランダムに選び、確率 x で隣接する集団へ移動させる。以上のステップ（1）（2）（3）（4）におけるエージェントの選択は、各回においてすべて独立である。それゆえ、同じエージェントが異なるステップで複数回選ばれることもありうる。5) すべてのエージェントについて、各自が知っている文化要素の総数 $\sum_a c_{i,a}$ を調べる ($0 \leq \sum_a c_{i,a} \leq K$)。全エージェントの文化要素数の平均値と標準偏差を計算し、それぞれ AC 、 DC とする。つまり $AC = \sum_i \sum_a c_{i,a} / N$ 、 $DC = \sqrt{\{\sum_i (\sum_a c_{i,a} - AC)^2 / N\}}$ である。各エージェントについて、その所有する文化要素数の Z 得点 ZC をしらべる。たとえばエージェント i の場合、 $ZC_i = \{\sum_a c_{i,a} - AC\} / DC$ である。全エージェントの中から、 ZC が閾値 y より高いエージェントをランダムに二人、それぞれ独立に選ぶ。ステップ（3）と同様で、このステップでも同じエージェントが二回選ばれる可能性がある。二人のうちどちらか一方のエージェントの文化要素をランダムに 1 つ選び、もう一方のエージェントの文化要素の数値と一致させる。つまり前者が後者の文化要素を模倣（社会学習）する。このステップ（5）が本モデルの考える集団間交流である。交流終了後、参加した 2 エージェント（場合によっては 1 エージェント）は元の集団へ戻る。ステップ（3）と同様で、たまたま 1 エージェントしか選ばれなかった場合、集団間交流はおこなわれないことになる。

ステップ（1）から（5）を T 回繰り返す。このシミュレーションの目的はどのような集団間の移動と交流がある時に、具体的には x と y がどのような値を満たす場合に、文化の蓄積が速く進むかを明らかにすることである。文化の蓄積を示す指標として、本研究では二つの従属変数を定義する。一つは全エージェントのうちもっとも多い文化要素を持つエージェント（文化英雄と呼ぶ）の文化要素数 MC 、もう一つは上にも定義した、全エージェントの文化要素数の平均値 AC である。

3. 結果

はじめに、エージェント数 $N=200$ 、集団数 $M=20$ 、文化要素数 $K=20$ 、個体学習率 $p_1=0.001$ 、忘却率 $p_2=0.01$ として分析をおこなった。二つの独立変数である移動率 x と集団間交流参加閾値 y について、 x は 0 または 1、 y は ∞ (つまり誰も集団間交流に参加しない) または 1 とした。各 (x, y) について、MC が T に従ってどのように変化したか、各条件について 20 回シミュレーションし、その平均値を示したのが図 2a である。集団間の移動があると ($x=1$ の場合に)、はじめ文化英雄の文化要素数 MC は速く蓄積するが、時間が十分経過すると移動の効果が無くなってくることが分かる。いっぽう、集団間交流がおこなわれると ($y=1$ の場合に)、文化英雄の文化要素数 MC の蓄積が速くなることが分かる。 $T=10^5, 10^6$ それぞれの場合について、MC の大きさを 4 群間で一元配置分散分析によって比較すると、有意確率 $P<0.001$ で MC に差がないという帰無仮説は棄却された。

次に同じ条件のもとに、AC が T に従ってどのように変化したか、それぞれの条件について 20 回シミュレーションし、各時刻における平均値を示しているのが図 2b である。この図から、エージェントが集団間を移動し ($x=1$)、かつ集団間交流がおこなわれる場合 ($y=1$) に、文化要素数平均値 AC の蓄積が速くなることが分かる。 $T=10^6$ の場合について、AC の大きさを 4 群間で一元配置分散分析によって比較すると、有意確率 $P<0.001$ で AC に差がないという帰無仮説は棄却された。

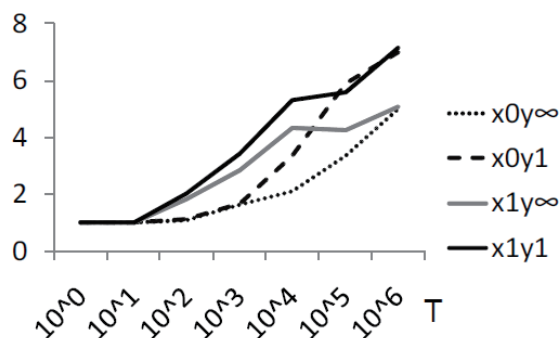


図2a 横軸は T (対数スケール)、縦軸はMCの平均値(20回試行)。

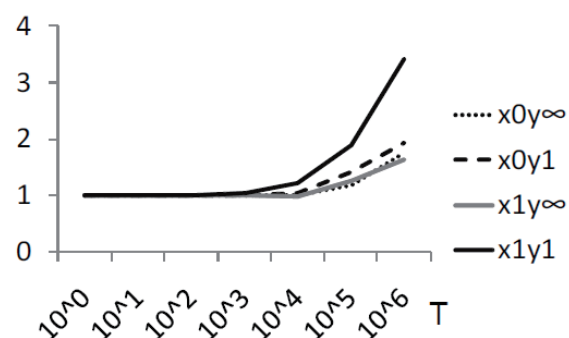


図2b 横軸は T (対数スケール)、縦軸はACの平均値(20回試行)。

個体学習率 p_1 、忘却率 p_2 、集団数 M 、文化要素数 K を適宜変えて同じシミュレーションを行い、 $T=10^5$ および 10^6 における MC、AC の値の平均値と標準偏差を示したのが表 1、表 2 である。表を見て明らかなように、文化英雄の文化要素数 MC は、 x の値に依らず、地域間交流がある時 ($y=1$) のほうが、ない時 ($y=\infty$) よりも多くなる。それに対して、一般人の文化要素数 AC は、エージェントが集団間を移住し ($x=1$)、かつ地域間交流がある時 ($y=1$) において、他の場合よりも高くなることが分かる。ただし、 $T=10^6$ において

はどの場合も4群間で有意差があるが、 $T=10^5$ のときは差がない場合もある。一般人の文化要素数ACが蓄積するには、MCより長い時間がかかることが示唆される。

表1. (p_1, p_2) がMC、ACに与える影響

(p_1, p_2)		T	(x, y)				
			(0, ∞)	(1, ∞)	(0, 1)	(1, 1)	
$(10^{-3}, 10^{-2})$	MC	10^5	3.6 ± 0.8	4.3 ± 0.9	5.8 ± 1.1	5.8 ± 1.1	$P < 0.001$
		10^6	5.3 ± 1.0	5.2 ± 0.8	7.0 ± 1.4	7.0 ± 1.4	$P < 0.001$
	AC	10^5	1.3 ± 0.2	1.2 ± 0.4	1.3 ± 0.3	1.4 ± 0.5	$P > 0.1$
		10^6	1.8 ± 0.2	1.8 ± 0.7	2.0 ± 0.5	2.9 ± 0.5	$P < 0.001$
$(10^{-2}, 10^{-2})$	MC	10^5	9.1 ± 1.0	10.0 ± 1.2	11.9 ± 1.2	11.4 ± 1.0	$P < 0.001$
		10^6	15.4 ± 0.9	15.1 ± 1.0	17.7 ± 0.7	17.2 ± 1.2	$P < 0.001$
	AC	10^5	4.4 ± 0.4	4.5 ± 0.6	4.7 ± 0.5	4.9 ± 0.6	$P < 0.05$
		10^6	9.9 ± 0.3	9.9 ± 1.2	10.4 ± 0.6	10.8 ± 0.9	$P < 0.005$
$(10^{-2}, 10^{-3})$	MC	10^5	10.0 ± 1.2	10.5 ± 1.2	12.7 ± 1.3	11.7 ± 1.3	$P < 0.001$
		10^6	19.8 ± 0.4	19.7 ± 0.5	20.0 ± 0.0	20.0 ± 0.0	$P < 0.01$
	AC	10^5	5.3 ± 0.3	5.2 ± 0.6	5.3 ± 0.6	5.7 ± 0.9	$P > 0.1$
		10^6	17.0 ± 0.5	16.8 ± 0.9	17.4 ± 0.3	18.2 ± 0.7	$P < 0.001$

表2. (M, K) がMC、ACに与える影響.

(m, k)		T	(x, y)				
			(0, ∞)	(1, ∞)	(0, 1)	(1, 1)	
(20, 20)	MC	10^5	3.6 ± 0.8	4.3 ± 0.9	5.8 ± 1.1	5.8 ± 1.1	$P < 0.001$
		10^6	5.3 ± 1.0	5.2 ± 0.8	7.0 ± 1.4	7.0 ± 1.4	$P < 0.001$
	AC	10^5	1.3 ± 0.2	1.2 ± 0.4	1.3 ± 0.3	1.4 ± 0.5	$P > 0.1$
		10^6	1.8 ± 0.2	1.8 ± 0.7	2.0 ± 0.5	2.9 ± 0.5	$P < 0.001$
(10, 10)	MC	10^5	3.1 ± 0.6	3.0 ± 0.7	4.6 ± 1.0	4.7 ± 1.1	$P < 0.001$
		10^6	3.1 ± 0.6	3.3 ± 0.9	4.4 ± 1.0	5.2 ± 1.5	$P < 0.001$
	AC	10^5	1.1 ± 1.1	0.8 ± 0.3	1.3 ± 0.4	1.4 ± 0.6	$P < 0.001$
		10^6	0.9 ± 0.2	0.9 ± 0.4	1.2 ± 0.4	1.8 ± 0.9	$P < 0.001$
(40, 40)	MC	10^5	3.7 ± 0.6	5.1 ± 1.0	6.7 ± 1.1	6.2 ± 1.2	$P < 0.001$
		10^6	7.9 ± 1.1	7.2 ± 1.4	9.9 ± 1.6	9.3 ± 1.7	$P < 0.001$
	AC	10^5	1.3 ± 0.1	1.4 ± 0.3	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.4	$P > 0.1$
		10^6	3.1 ± 0.2	2.7 ± 0.7	3.2 ± 0.4	3.9 ± 1.0	$P < 0.001$

エージェント数 $N=200$ 、集団数 $M=20$ 、文化要素数 $K=20$ 、個体学習率 $p_1=0.001$ 、忘却率 $p_2=0.01$ として、移動率 x を 0、0.1 または 1、集団間交流参加閾値 y を -3、-2、-1、0、1、2、3 または ∞ として、 $T=10^6$ における MC、AC の 20 回試行の平均値を示したのが図 3 である。MC の値は、 x の大きさに依らず、 y が大きい有限値をとる場合に大きくなる（図 3a）。移動率 x 、集団間交流参加閾値 y を独立変数として、MC の大きさについて二元配置分散分析をおこなったところ、 y の主効果についてのみ群間で差がないとする帰無仮説が有意確率 $P<0.001$ で棄却された。いっぽう AC の値は x が正の値をとり、かつ y が大きい有限値をとる場合に大きくなる（図 3b）。移動率 x 、集団間交流参加閾値 y を独立変数として、AC の大きさについて二元配置分散分析をおこなったところ、 x 、 y それぞれの主効果と x 、 y の交互作用効果すべてについて、群間で差がないとする帰無仮説が有意確率 $P<0.001$ で棄却された。ただし図からわかるように、AC の大きさに強く影響しているのは x 、 y の交互作用効果である。

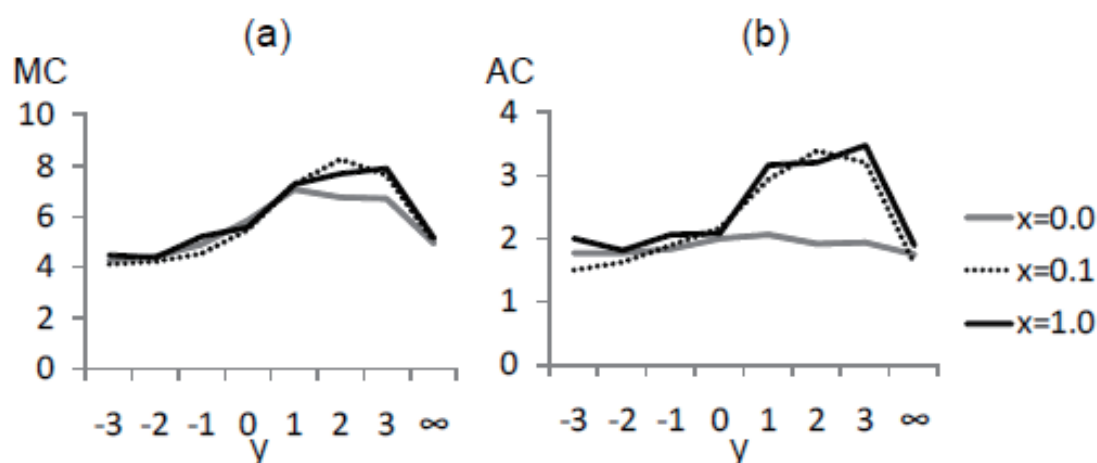


図3 $T=10^6$ 後のMCとACの平均値(20回試行)。

4. 考察

本研究は、もし相対的に多くの文化要素を所有するエージェントが集団の枠を超えてあつまり社会学習をするならば、文化英雄（文化要素数が最大のエージェント）が持つ文化要素数の蓄積が速くなることを示した。そうした集団間交流があって、さらに一般のエージェントが集団間を移動する場合、文化英雄だけでなく一般エージェントの文化要素数の蓄積速度も速くなることを示した。ただし後者のプロセスにはより長い時間がかかることも分かった。

本研究が示したモデルは、非常に単純化したアルゴリズムによって社会学習と個体学習を表している。エージェントは社会学習および個体学習によって新しい文化要素を習得す

るだけでなく、忘却する可能性も考えている。また本研究は人口を明示的にはモデルの中に入れていない。しかし、集団間交流がない場合に比べてある場合、また集団間の移住がない場合に比べてある場合は、各エージェントにとって社会学習の潜在的な相手数が多いという意味で、人口サイズの効果が入っている。このように本研究が示したモデルは、学習仮説、人口仮説を踏まえつつ、集団間交流というこれまで明示的には考えられていなかった要素を導入することで、文化蓄積に関して新しい知見をもたらした。

近年、Lehman et al. (2011) は、本モデルと同様な手法で、文化を独立した複数の要素のベクトルとして表現する数理モデルを発表した。その研究は、集団サイズが文化の多様性に及ぼす影響を分析しており、本研究とは分析の目標が異なっている。ぎゃくにいえば、文化をベクトルとして表現する手法は、こんご文化の問題を考えるにあたって、さまざまな応用が可能であることを示唆していると言える。

集団間交流があるかどうかを変数としつつも、実は本モデルは人口仮説に則ったモデルを追試しただけのように見えるかもしれない。しかし、たとえば Henrich (2004) は、どのようなメカニズムによって最優秀な個体が社会学習のモデルとして選ばれるのか示していなかった。また Enquist et al. (2007) は、文化蓄積が起こるためには文化のフィルタリングが必要であると主張しているが、そのメカニズムについても考えられていない。本研究は、集団間交流に参加するために必要とされる文化要素数の Z 値を用いることで、優秀なエージェントによる文化蓄積がおこるメカニズムを明示した。Rossano (2009) は、集団間交流が伴う儀礼行為において、高い知能が必要になることを紹介している。とくに先史時代において、ふだん所属している集団から離れて他集団個体との交流をしようとする個体には、高い知識や技術が必要とされたであろう。このように集団間交流という装置を考えることで、より合理的に文化蓄積が進むメカニズムを再構成することが可能になった。

本モデルをふまえ、なぜ人類において集団間交流が普遍的に見られるかを考えることができる。集団間交流に参加するためには、遠距離の移動、対立関係にある他集団との協調、妥協など、さまざまなリスクやコストをとまなう。それにもかかわらず、人類が集団間交流をおこなってきたのは、文化を蓄積するためだったと言えるのではないだろうか。そのような特性があったことで、たとえばネアンデルタールとの競争に勝つことができ、また地球上の様々な環境に人類は進出することができた。集団間交流を媒介にすれば、ふだんの生活は小さな基礎集団でまかなうことができるので、大集団サイズ化に伴う利害対立や様々なコストを避けることができただろう。これからも人類が生き残っていくためには、親密な社会交渉の場である基礎集団、具体的には家族や友人、地域社会を維持しつつも、その集団の枠を越えた集団間交流が必要である。

本モデルは、集団間交流が文化蓄積に与えた影響を分析した。しかし、どのようなメカニズムで集団間交流が進化したかについては考えていない。おそらく集団間交流が成功するためには、あるエージェントが集団間交流を仲立ちする必要があるはずである。最近

著者は、複数の集団が仲介されるメカニズムを数理モデルによって分析した。人々の異質性が高く、社会の複雑性が高いときには、集団間を移動するエージェントによって集団間の仲介がおこなわれる（堀内 2011a）。人々が集団間を移動すると、集団間の文化の多様性が高く維持されることも明らかにした（Horiuchi 2011b）。それらの研究で示したように、人類が集団の境界を越えた交流をおこない、そして文化の蓄積をおこなうためには、人々の自由な移動が必要条件となる。人類が長距離移動をしようとする性向は、たんに人類の生息域を地球全体に広める効果をもっただけでなく、文化そして社会そのものを豊かにすることにも貢献したのではないだろうか。

引用文献

- Alvard MS (2003) The adaptive nature of culture. *Evolutionary Anthropology* 12, 136-149.
- Aoki K (2010) Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. *Evolution* 64, 2575-2586.
- 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.
- Bar-Yosef O (2002) The Upper Paleolithic revolution. *Annual Review of Anthropology* 31, 363-393.
- Boesch C, & Tomasello M (1998) Chimpanzee and human cultures. *Current Anthropology* 39, 591-614.
- 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.
- Diamond J (1997) *Guns, Germs, and Steel: The Fates of Human Societies*. Norton & Co, New York.
- Dunbar RIM (1998). *Grooming, Gossip, and the Evolution of Language*. Harvard University Press, Cambridge.
- Enquist M, & Ghirlanda S (2007) Evolution of social learning does not explain the origin of human cumulative culture. *Journal of Theoretical Biology* 246, 129-135.
- Enquist M, Eriksson K, & Ghirlanda S (2007) Critical social learning: a solution to Rogers's paradox of nonadaptive culture. *American Anthropologist* 109, 727-734.
- Epstein JM (1999) Agent-based computational models and generative social science. *Complexity* 4, 41-60.
- Feldman MW, Aoki K, & Kumm J (1996) Individual versus social learning: evolutionary analysis in a fluctuating environment. *Anthropological Science* 104, 209-232.
- Gamble C (1999) *The Palaeolithic Societies of Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Grimm V, Revilla E, Berger U, Jeltsch F, Mooij WM, Railsback SF, Thulke HH, Weiner J, Wiegand T, & DeAngelis DL (2005) Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* 310, 987-991.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: How adaptive cultural processes can produce maladaptive losses - The Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Henrich J, & Boyd R (1998) The evolution of conformist transmission and the emergence of between-group differences. *Evolution and Human Behavior* 19, 215-241.
- Henrich J, & McElreath R (2003) The evolution of cultural evolution. *Evolutionary Anthropology* 12, 123-135.
- Hill K, Barton M, & Hurtado AM (2009) The emergence of human uniqueness: characters underlying behavioral modernity. *Evolutionary Anthropology* 18, 187-200.
- 堀内史朗(2011a)「コミュニティ形成に資する仲介者の性質：エージェント・ベース・モデルによる分析」*理論と方法* 26, 51-66.
- Horiuchi S (2011b) Diversity of local cultures maintained by agents' movements between local societies. The 7th Conference of the European Social Simulation Association, CD-ROM.
- Laland KN, & Hoppitt W (2003) Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology* 12, 150-159.
- Lehmann L, Aoki K, & 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.
- Lycett SJ, & Norton CJ (2010) A demographic model for Palaeolithic technological evolution: The case of East Asia and the Movius Line. *Quaternary International* 211, 55-65.
- Macy MW, & Willer R (2002) From factors to actors: computational sociology and agent-based modeling. *Annual Review of Sociology* 28, 143-166.
- McElreath R, & Strimling P (2008) When natural selection favors imitation of parents. *Current Anthropology* 49, 307-316.
- McGrew WC (1992) *Chimpanzee Material Culture: Implications for Human Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nakahashi W (2010) Evolution of learning capacities and learning levels. *Theoretical Population Biology* 78, 211-224.
- Olson M (1965) *The Logic of Collective Action*. Harvard University Press, Cambridge.
- Powell A, Shennan S, & Thomas MG (2009). Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science* 324, 1298-1301.
- Premo LS, & Kuhn SL (2010) Modeling effects of local extinction on culture change and diversity in the Paleolithic. *PlosOne* 5, e15582.
- Rendell L, Boyd R, Cownden D, Enquist M, Eriksson K, Feldman MW, Fogarty L, Ghirlanda S, Lillicrap T, & Laland KN (2010) Why copy others? Insights from the social learning strategies

tournament. *Science* 328, 208-213.

Rogers AR (1988) Does biology constrain culture? *American Anthropologist* 90, 819-831.

Rossano (2009) Ritual behaviour and the origins of modern cognition. *Cambridge Archaeological Journal* 19, 243-256.

Shennan S (2000) Population, culture history, and the dynamics of culture change. *Current Anthropology* 41, 811-835.

Shennan S (2001) Demography and cultural innovation: a model and its implications for the emergence of modern human culture. *Cambridge Archaeological Journal* 11, 5-16.

Wakano JY, Kawasaki K, Shigesada N, & Aoki K (2011) Coexistence of individual and social learners during range expansion. *Theoretical Population Biology* 80, 132-140.

Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, & Boesch C (1999) Cultures in chimpanzees. *Nature* 399, 682-685.

Wrangham RW, & Peterson D (1996) *Demonic Males: Apes and the Origins of Human Violence*. Houghton Mifflin, Boston.

The effect of inter-group communication on cultural accumulation

Shiro Horiuchi

Organization for the Strategic Coordination of Research and Intellectual Property, Meiji University

Abstract: This study incorporates inter-group communication into the learning process of modern humans to investigate its effect on the accumulation of culture. The model shows that if agents who have relatively more cultural traits communicate with each other beyond the boundaries of their groups (inter-group communication), the “culture heroes,” who have the greatest number of cultural traits among all agents, increase their cultural traits swiftly. The model also shows that if some agents migrate between groups and inter-group communication as described above happens, the number of cultural traits of all the agents increases swiftly, in addition to that of the culture heroes. The model suggests that modern humans may have accumulated their culture and succeeded in expanding over the entire planet, owing to their tendencies to communicate beyond the boundaries of their groups. Moreover, these tendencies may have formed the basis for the evolution of market, religion, and state.

サピエンス的な学習戦略の進化

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、「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」という構図で両種の学習能力の違いが捉えられている。その根拠は、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、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にある。しかしながら、学習進化モデルにおける定義では、「個体学習」は情報や行動の獲得に他者の影響が全くない学習形態であるにも関わらず、サピエンスの石器伝統の革新は多くの場合それまでの石器伝統の改変によって生じている。

このような、既存の文化形質を社会学習した上で、それを独自に改変し新しい文化形質を生み出すという学習形態はヒトの大きな特徴であり、ヒト独特の蓄積的な文化を生み出す基盤となっている。しかし今までの学習戦略の進化モデルの多くは、他者の文化形質をそのまま模倣する社会学習と他者の影響を全く受けない個体学習を考えている。それゆえ、これらのモデルは、ヒト以外の種においてどのような学習戦略が進化するかを考える上では有用であるが、ヒトの学習の進化に適用するには不十分である。社会学習と個体学習を融合させ採用する文化形質を決めるとするモデルもあるが、社会学習した文化形質の価値判断にコストがかからない (Enquist et al. 2007)、極めて特殊な状況を考えている (Borenstein et al. 2008; Aoki 2010) など問題点が多い。

そこで、ヒトの学習の進化を考えるため、サピエンス的な学習戦略を導入した新しいモデルを2種類構築し解析を行った。1 つめは、Nakahashi (2010) の学習回数モデルにサピエンス的な学習戦略を導入し、どのような条件でサピエンス的な学習戦略が進化するかを調べるモデルである。2 つめは、ネアンデルタール的な学習を行っている集団にサピエンス的な学習戦略が侵入し固定する確率が高いのはどのような場合かを調べるモデルである。後者の研究は、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ている。これらの研究で考えるサピエンス的な学習戦略とは、何らかの方法で社会学習した文化形質をより良いものにしようと努力する学習戦略のことである。本稿では、これらの研究をそれぞれ紹介し、サピエンス的な学習戦略がホモ・サピエンスにおいて進化した要因を考察していく。なお、それぞれのモデルの解析の詳細に関しては、今後投稿予定の論文に譲る。

2. 学習回数モデル

2.1 モデルのあらまし

ヒトは極めて多くの行動や情報（文化形質）を学習によって獲得するという点で、他の種と大きく異なっている。すなわち、学習にかかる労力が非常に大きいことがヒトの大きな特徴である。では、なぜヒトはこれだけ多くのことを学習によって獲得するように進化したのだろうか。それを考えたのが Nakahashi（2010）の学習回数モデルである。

Nakahashi（2010）では、学習戦略として従来の単純な個体学習と社会学習だけが考えられていた。ホモ属における脳容量の増大と学習への依存度の増加を考える上では、他の種の延長でその進化を考える必要があるため、このような単純な学習戦略だけを考えるのがむしろ適切であった。しかし、サピエンスとネアンデルタールという、脳容量に有意な差が見られない2種を比較するには、この単純化は不適切であろう。そこで本モデルでは、単純な個体学習と社会学習に加えて、社会学習で獲得した文化形質を改変するというサピエンス的な学習戦略を導入した。

モデルの大枠は以下のとおりである。各個体は、最初に学習期間、次に繁殖期間を持つ。学習期間に以下に述べる3種類の学習方法で文化形質を学習する。学習にかかる労力が大きいほど多くのことを学習できるが、その分、学習期間の間に死ぬ可能性が高まる。学習期間に、より有益な文化形質をより多く獲得しているほど、繁殖期間で作ることのできる子供の数は多くなる。このような条件下で、個体学習、単純社会学習（斜行伝達）、サピエンス的な学習のそれぞれをどれだけ行うように進化するかを解析した。注目すべきは、どのような条件下で、サピエンス的な学習をより多く行うようになるかである。

2.2 モデルのパラメータ

本モデルで考慮するパラメータは以下のとおりである。学習戦略パラメータだけが各個体で異なり、それ以外のパラメータはすべての個体で同様であるとし、どのような学習戦略が進化するかを解析した。学習戦略の進化と学習能力の進化の関係については後で論じる。

学習戦略パラメータ

n : 個体学習回数

m : 社会学習回数

l : サピエンス的学習の回数

学習能力パラメータ

r : 個体学習成功率

b : 個体学習のレベル
 a : 社会学習成功率
 u : サピエンス的学習のレベル

学習コスト（それぞれの学習 1 回にかかる労力）

c : 個体学習のコスト
 d : 社会学習のコスト
 h : サピエンス的学習のコスト

環境パラメータ

s : 環境の安定性
 w : 環境の穏やかさ

2.3 モデルの詳細

まず、本モデルを要約した図をご覧ください。なお、本稿では数式による記述はできるだけ避け、代わりに図を用いて説明する。

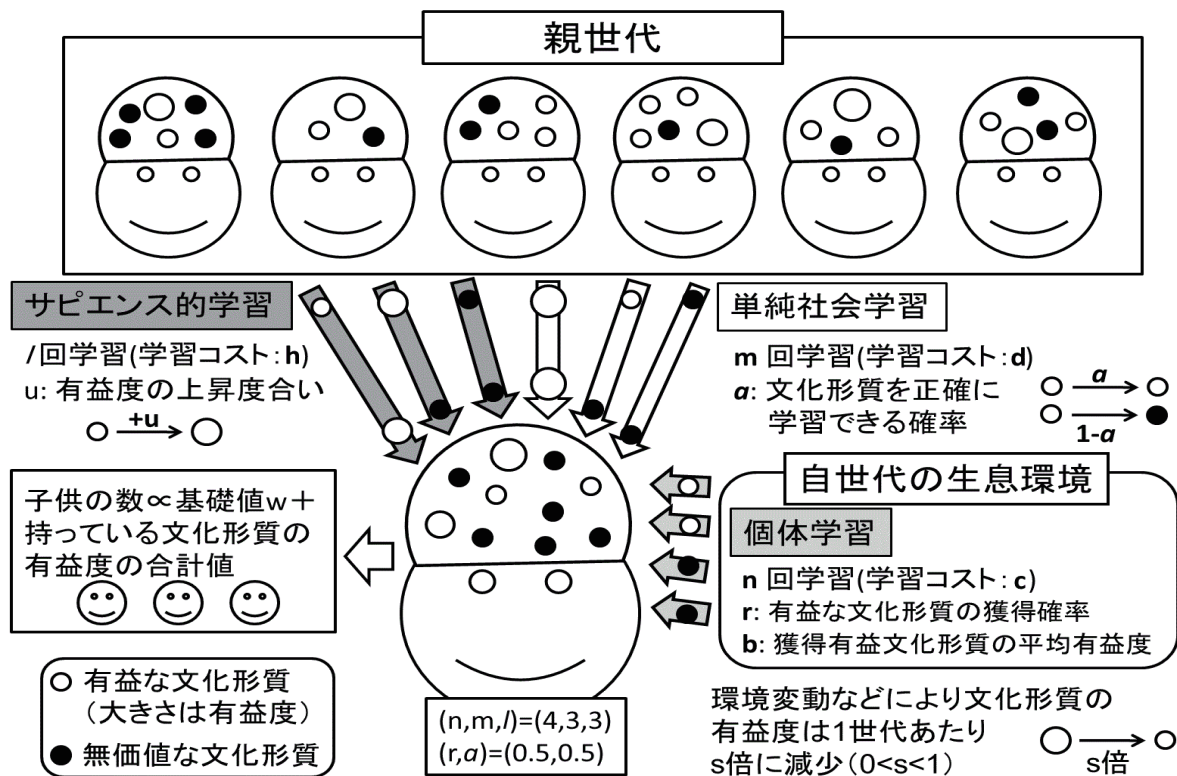


図 1. モデルの概要図

では、モデルの詳細を図1を参考にしながら見ていこう。ある個体が学習戦略 (n, m, l) をとる個体であったとする。その場合、この個体は自分のいる環境を調べ、 n 個の何らかの情報（文化形質）を個体学習する。1回の個体学習につき労力 c がかかり、それによって有益な文化形質を獲得できる確率は r である。仮に図のように $n=4$ 、 $r=0.5$ だとすると、4つの文化形質を個体学習し、そのうち有益な文化形質は平均2つということになる。図で個体学習によって4つの文化形質を獲得し、うち2つが白丸なのがそれにあたる。白丸が有益な文化形質、黒丸が無価値な（適応度に影響しない）文化形質であり、白丸の大きさは文化形質の有益度を表す。図の個体が個体学習した有益な文化形質の平均有益度は、個体学習のレベル b である。つまり、個体学習で獲得された白丸の大きさが b であると思って頂きたい。

この個体はまた、親世代の任意の個体から m 個の文化形質を単純社会学習する。1回の単純社会学習につき労力 d がかかり、それによって文化形質を正確に学習できる確率は a である。図のように $m=3$ 、 $a=0.5$ だとすると、3回単純社会学習し、仮に任意に選んだ親世代の文化形質3つのうちの2つが有益な文化形質（白丸）だったとすると、平均1回は単純社会学習に成功し、1回は失敗する。図の単純社会学習を表す白い矢印3つのうちの真ん中の矢印で、上で白丸だったのが下で黒丸になっているのは、単純社会学習に失敗し有益だった文化形質が無価値なものになってしまったことを表す。また、白い矢印3つのうちの左側の矢印で、白丸の大きさが上と下で変化していないのは、単純社会学習が成功しても文化形質の有益度が変化しないことを表している。

そしてまた、この個体はサピエンス的学習も l 回行う。サピエンス的学習には1回あたり労力 h がかかる。本モデルで考えるサピエンス的学習は、親世代の任意の個体から文化形質を社会学習したうえで、それが有益な文化形質だった場合、それに改良を加えることである。図のように $l=3$ 、 $a=0.5$ だとすると、3回サピエンス的学習を行い、仮に任意に選んだ親世代の文化形質3つのうちの2つが有益な文化形質（白丸）だったとすると、平均1回は社会学習に成功し、1回は失敗する。社会学習に成功した文化形質には改良を加え、サピエンス的学習のレベル u だけ有益度を上げる。図のサピエンス的学習を表す濃い灰色の矢印3つのうちの左側の矢印で、白丸の大きさが下の方で大きくなっているのは、サピエンス的学習による有益度の上昇を表している。白丸の大きさが u だけ大きくなっていると思って頂きたい。

モデルには3種類の環境の安定性を表すパラメータがある。1つ目は、親世代での文化形質の有益度が子世代でどれだけ保たれるかを表すパラメータ s である。これは例えば、親世代で獲物が10獲れていた方法で狩猟をして、子世代では8しか獲れないという場合、 $s=0.8$ ということである。このパラメータは、有益なものが、有益度が減るにしろ有益なままであるような環境変動を表す。

有益なものが無価値なものになるような環境変動も考えることができる。その場合、親

世代で有益であったものが子世代で無価値とならず有益なままである確率は、モデル上、単純社会学習の成功率 a に含めて考えられる。すなわち、パラメータ a は、親世代で有益であったものが子世代で無価値とならない確率と、社会学習の成功率の積であると見なすことができる。同様にパラメータ s は、親世代での文化形質の有益度が子世代でどれだけ保たれるかと、社会学習によって有益度が変化する場合、それがどれだけ保たれるかの積であるとも考えることもできる。

本モデルでは、学習で獲得した文化形質の有益度の合計値が大きくなるほど子供の数が多くなると考える。そして、学習による情報を全く持たず本能に従って生きていても子供はある程度作ることができると考え、基礎値 w を置き、子供の数が「基礎値 w + 有益度合計値」に比例するとする。環境が穏やかで、本能に従って生きていても十分子供を作ることができる場合、 w は大きくなる。すなわち、パラメータ w は環境の穏やかさを表すパラメータである。

2.4 解析結果

さて、ではどのような条件のもとで、サピエンス的な学習をより多く行うようになるかを見ていこう。以下の図は、他のパラメータを固定した上でどれか1つのパラメータを横軸にとり、その条件で個体学習、単純社会学習、サピエンス的な学習をそれぞれどれだけ行うように進化するかを縦軸に表したものである。IL とラベルしてあるのが個体学習回数、SL が社会学習回数、SE がサピエンス的な学習の回数である。

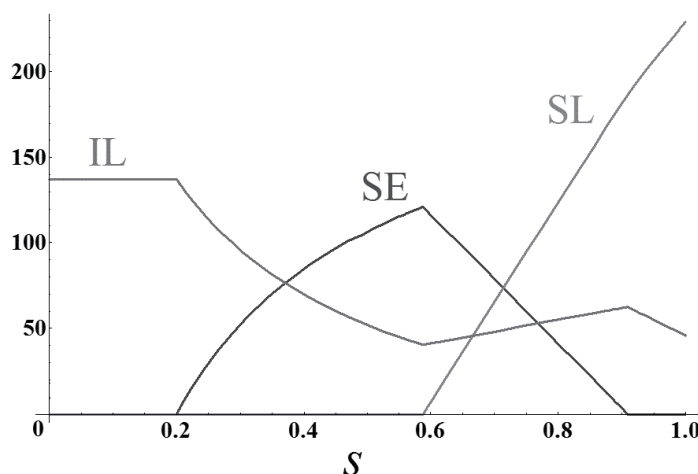


図 2a. 環境の安定性との関係

$w = 50, c = 0.005, d = 0.002, h = 0.004, r = 0.8, b = 1, a = 0.8, u = 0.8$

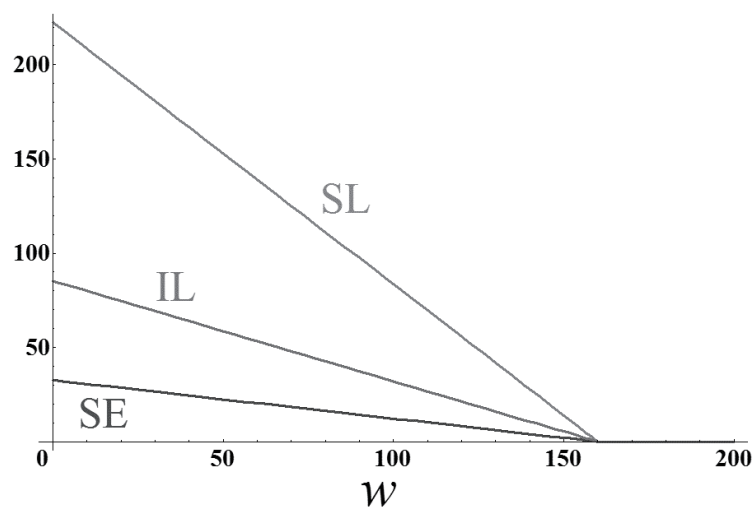


図 2b. 環境の穏やかさとの関係

$c = 0.005, d = 0.002, h = 0.004, r = 0.8, b = 1, a = 0.8, u = 0.8, s = 0.85$

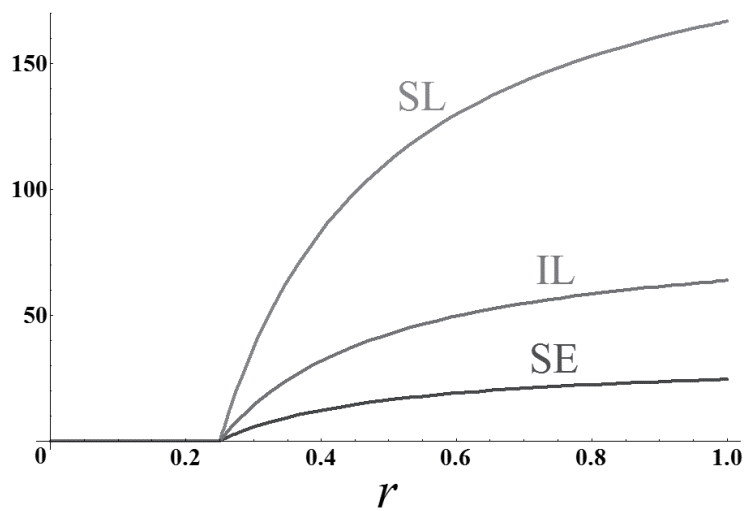


図 2c. 個体学習成功率との関係

$w = 50, c = 0.005, d = 0.002, h = 0.004, b = 1, a = 0.8, u = 0.8, s = 0.85$

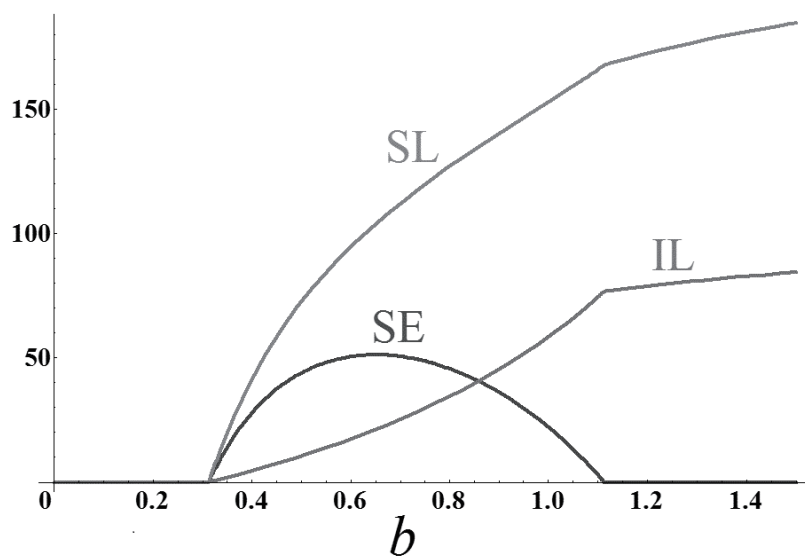


図 2d. 個体学習のレベルとの関係

$w = 50, c = 0.005, d = 0.002, h = 0.004, r = 0.8, a = 0.8, u = 0.8, s = 0.85$

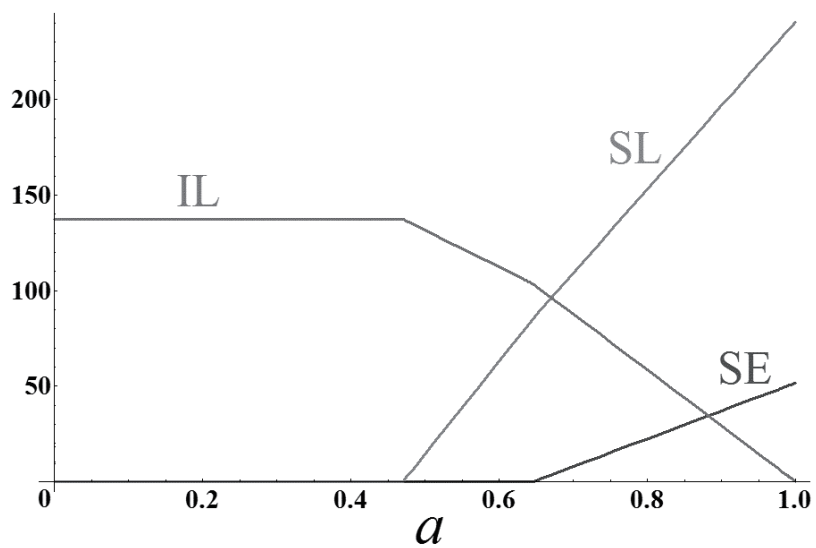


図 2e. 社会学習成功率との関係

$w = 50, c = 0.005, d = 0.002, h = 0.004, r = 0.8, b = 1, u = 0.8, s = 0.85$

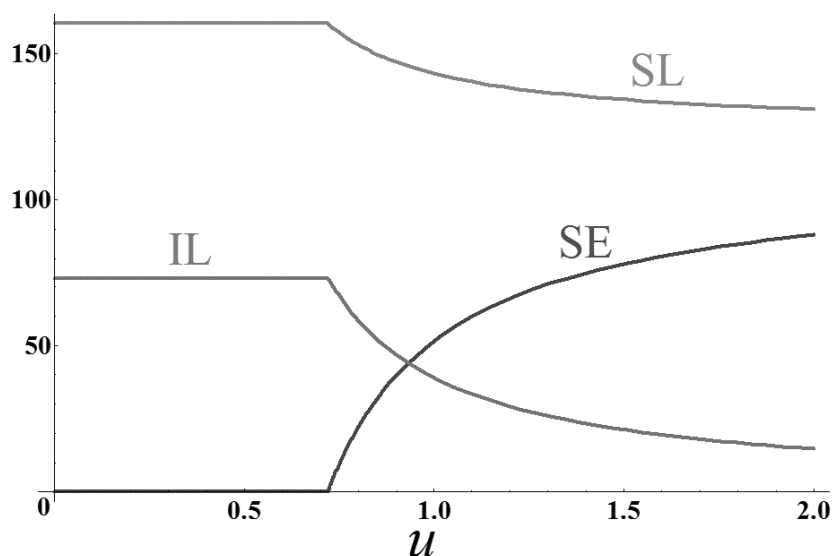


図 2f. サピエンス的学習のレベルとの関係

$$w = 50, c = 0.005, d = 0.002, h = 0.004, r = 0.8, b = 1, a = 0.8, s = 0.85$$

まず、図 2a を見て分かるように、有益度が減りやすい環境では個体学習が、減りにくい環境では単純社会学習が、中間的な状況ではサピエンス的学習が増えることがわかる。これは、親世代の人の言うことがほとんど役に立たなくなるなら自分で一から考えるのがよく、そのままで十分役に立つなら黙って言うことを聞き入れるのがよく、ある程度役に立つがやや物足りないという時に、話を聞いた上で自分でも改良してみるのがよいということである。

次に、図 2b を見て分かるように、環境が穏やかになるほど、全ての学習回数が減少する。これは、環境が穏やかで、本能に従って行動しても十分生きていけるなら、面倒な学習などはしないということである。

図 2c を見て分かるように、個体学習の成功率が上がると、全ての学習回数が増加する。同じ労力で成功率が高いならたくさん学習した方が得なので、個体学習が増えるのは当然である。また個体学習によって有益な文化形質が獲得されやすいと、他者の持っている文化形質が有益なものである可能性が上がるので、それを学習する単純社会学習もサピエンス的学習も効率が上がり、回数が増加する。

図 2d を見て分かるように、個体学習のレベルが上がると、個体学習、単純社会学習が増えるが、サピエンス的学習は個体学習のレベルがある程度のときに最も多くなる。同じ労力でよりレベルの高いことを個体学習できるなら、個体学習が増えるのは当然である。また、それによって他者の持つ文化形質の有益度も高くなるので、単純社会学習もたくさんした方が有利になる。サピエンス的学習も、他者の持つ文化形質の有益度が高くなる影響

で初めは増えていくが、あまりに高くなるとそれをいちいち自分で改良するメリットが減るため、今度は減少に転じる。そのため、ある程度の個体学習レベルのときにサピエンス的学習を最もよく行うようになる。ただしこれはサピエンス的学習のレベル u が個体学習のレベル b に依存せず一定だとしているためで、個体学習のレベルが上がるに伴いサピエンス的学習のレベルも上がると考えれば、個体学習のレベルが上がるに伴いサピエンス的学習の回数も単調に増加する。

図 2e を見て分かるように、社会学習の成功率が上がるにつれ、個体学習が減少し、単純社会学習とサピエンス的学習が増加する。同じ労力で成功率が高いなら、よく単純社会学習するようになるのは当然である。サピエンス的学習もまず社会学習によって他者の文化形質を獲得するところから始まるので、社会学習の効率が高いと増加する。そして効率のよい社会学習に労力を傾ける分、個体学習は減少する。また先述したように、横軸のパラメータ a は、環境変動によって親世代で有益であったものが子世代で無価値とならず有益なままである確率とみなすこともできる。すなわち、有益なものが有益であり続けるような環境であるほど、単純社会学習とサピエンス的学習が増え、個体学習は減少する。これはそのような環境ほど、社会学習の効率がよいからである。

最後に、図 2f を見て分かるように、サピエンス的学習のレベルが上がるほど、サピエンス的学習が増え、個体学習と単純社会学習は減少する。3 つの学習回数のトータルは変わらない。サピエンス的学習のレベルが高いと、社会学習した文化形質の有益度を同じ労力でより高められるので、サピエンス的学習が増えるのは当然である。そしてそれに労力を傾ける分、個体学習と単純社会学習は減少する。

以上をまとめると、サピエンス的学習をよくするようになるのは以下の条件のときである。有益なことが有益なままではありつつ有益度が時間とともに減少していく場合、その減少の仕方が中程度の環境。有益なことが無価値になる場合、無価値になりにくい環境。本能行動だけでは生きていきにくい厳しい環境。個体学習や社会学習の成功率が高い場合。個体学習で得られる文化形質の有益度が低すぎず、高すぎない場合。サピエンス的学習によって文化形質の有益度が大きく上がる場合。

2.5 考察と議論

ではこれらの結果をもとに、人類の脳容量の増加と学習能力上昇の進化史、そしてネアンデルタールとサピエンスの交替劇について考えていこう。本モデルでは、学習能力に係るパラメータ（個体学習成功率、個体学習のレベル、社会学習成功率、サピエンス的学習のレベル）は一定との条件のもとで、どの学習方法をよくするようになるかを見てきた。Nakahashi (2010) によって、「好きこそものの上手なれ」で、ある学習方法をよくするようになると、その学習能力の上昇が起きやすくなることが示されている。すなわち、それぞれの学習回数が多くなる条件を見ることで、対応する学習能力の上昇が起きやすく

なる条件がわかる。

ホモ属以前の初期人類においては、チンパンジー系統との分岐以降数百万年に渡って、その脳容量はチンパンジーと同程度であり (Brunet et al. 2002, 2005; Zollikofer et al. 2005; Suwa et al. 2009)、学習能力も類人猿レベルであったことが推察される。しかし二百数十万年前のホモ属出現以降、脳容量は急激に増加し始め (Robson & Wood 2008 に総説)、それに伴い石器などの道具の出現や、それらの技術の進歩が見られることから (Klein 1999)、学習能力の上昇が脳容量の増加に関連していると考えられる。ではホモ属における脳容量の増加と学習能力の上昇をもたらした進化要因は何だったのであろうか。

旧来よく取り上げられてきた仮説は、ホモ属出現の時期に、複雄複雌の大きな群れができ、社会関係が複雑になったため、脳容量の増加が促されたという考えである (Dunbar 1998 の社会脳仮説など)。この仮説の根拠は、ホモ属以前のアウストラロピテクス属では体サイズの性差が大きく (McHenry 1994)、ゴリラ的な単雄複雌群を形成していたと考えられることにあった。しかし近年の研究から、アウストラロピテクス属の体サイズの性差は現生人類と同レベルであり (Reno et al. 2003, 2010)、またそれ以前のラミダス猿人においてすら性差は非常に小さいことがわかってきた (White et al. 2009)。すなわち、ホモ属出現期に社会関係の大きな変化があったという根拠は失われ、むしろチンパンジーとの分岐後の初期人類段階において既にヒト的な社会が形成され始めていたと考えられるようになってきている (Lovejoy 2009)。このあたりの議論については、Nakahashi & Horiuchi (2012) も参照されたい。

社会性に変化がなかったとすれば、環境に脳容量増加の進化要因が求められる。古気候学の研究から、2-300 万年前ごろに地球規模の寒冷化が始まり、アフリカでは乾燥化が進んだことがわかっている (deMenocal 2004; Elton 2008)。この環境変化はアウストラロピテクス属にとって非常に厳しいもので、それまでの状態のままでは適応できないくらいのものであった。いわゆる頑丈型猿人は、この乾燥化に伴う植生の変化に対応して咀嚼器を頑丈化させたと考えられている。一方でホモ属は、咀嚼器を頑丈化させるのではなく (ある程度の頑丈化はみられるが)、脳容量を増やし学習能力を高めることで環境変動に適応したのだろう。図 2b で示したように、厳しい環境では学習回数の増加が起きる。それが学習能力上昇のトリガーになったのだろう。

ホモ属出現以前の段階においては、学習能力は類人猿レベルであったと考えるのが妥当である。すなわち、個体学習能力、社会学習能力ともに決して高くない状態である。図 2c, 2d で示したように、個体学習能力が低いと社会学習の回数は増えず、社会学習能力の上昇は促されない。そのため、学習能力の進化は、まず個体学習能力の上昇が起き、それによって社会学習回数が増え、そして社会学習能力の上昇が促されるという順番になると考えられる。このあたりまでの詳しい議論については、Nakahashi (2010) も参照されたい。そしてサピエンス的学習の回数は、図 2e で示したように、社会学習能力が上昇するに伴い増

加する。すなわち、社会学習能力の上昇がサピエンス的学習能力の上昇を促す。

まとめると以下のとおりである。厳しい環境にさらされ、本能行動だけでは耐えられなくなったため、自力で新しい適応策を見つける個体学習をよく行うようになり、個体学習能力が上昇した。個体学習能力の上昇によって他者が有益なことを知っている可能性が高くなったため、それを学習する社会学習が増え、社会学習能力が上昇した。社会学習能力の上昇により、他者の知識を正確に学習できるようになったため、それを改良するサピエンス的学習もやりやすくなり、その回数が増え、その能力が増加した。これが人類の学習能力進化の巨視的な流れであろう。

では次に、ネアンデルタールとサピエンスの交替劇について考えていこう。ネアンデルタールの石器伝統が長い間変化に乏しかったことから判断して、ネアンデルタールは高い単純社会学習能力を持っていたが、サピエンス的学習能力は高くなかったと考えられる。それに対して、サピエンスは高いサピエンス的学習能力をどこかの段階で獲得し、頻繁に技術革新を行うようになった。両種とも高い社会学習能力は持っていたと考えられるため、学習能力的にはサピエンス的学習能力の上昇の必要条件は満たしていただろう。すなわち、両種の違いをもたらせた原因は環境に求められよう。モデルで示したように、文化形質の有益度が時間とともに目減りしていく場合、その減少の仕方が中程度の環境でサピエンス的学習が多くなり、あまり減少しない環境で単純社会学習が多くなる。つまり、サピエンス祖先の居住していたアフリカの環境が、ネアンデルタールの居住していたユーラシアの環境に比べて変化しやすかったとすれば、サピエンスにおいてのみサピエンス的学習を頻繁に行うようになり、その能力が上昇したことが説明できよう。アフリカの環境の方がユーラシアに比べて変化しやすかったことがサピエンスとネアンデルタールの学習能力の違いをもたらせたという視点は、単純な個体学習と社会学習を考えていた従来の学習仮説で主張されてきたことと基本的には一致する。しかし、あまりにも頻繁に環境が変わりすぎると、個体学習が増えサピエンス的学習は減るため、サピエンス的学習能力が上昇しなくなるという点は、従来の学習仮説では見過ごされていた。これは今後、古気候学や考古遺跡の分布データなどと照合して環境と学習能力の関係を議論していくうえで重要な視点となるだろう。

最後に、脳容量と学習能力・学習戦略の関係について議論しよう。先述したように、ホモ属においては脳容量が増加してきたが、ネアンデルタールと初期サピエンスの段階で頭打ちになり、両種に有意な脳容量差はない。脳容量が学習能力の高さを反映しているとする、両種に差がないことは説明困難である。しかし脳容量がトータルの学習回数（一個人の持つ知識量）を反映していると考えれば、これが説明できる。図 2c, 2d から、個体学習能力が上がるとトータルの学習回数が増える（図ではトータルの学習回数は明示されていないので、3つの学習回数の合計を目分量で測って頂きたい）。また、図 2e から、社会学習能力が上がってもトータルの学習回数が増える。しかし図 2f を見てわかるように、サ

ピエンス的学習能力が上がってもトータルの学習回数は一定のままである。すなわち、ホモ属の進化において、ネアンデルタール段階と初期サピエンス段階までは個体学習能力と社会学習能力の上昇があったとすれば、そこまでは脳容量が増えてきたことを説明できる。そして、サピエンスとネアンデルタールの違いが個体学習能力や社会学習能力ではなくサピエンス的学習能力にあったとすると、両種のトータルの学習回数は変わらないことになるので、脳容量に違いがなかったことも説明できる。むしろ学習能力や学習戦略は脳の高次な機能と関連しているであろうから、脳容量だけで議論するのは必ずしも適切ではないが、量的な変化をもたらさない質的な学習能力の変化がありうるという視点は重要である。今後の脳科学の研究の進展によって、脳の大きさや形状がどのような学習能力と関連しているかが明らかになっていくことで、この議論がより深まっていくことが期待される。

3. 行動改変戦略侵入モデル

3.1 モデルのあらまし

今までの学習進化モデルの多くは、環境の違いが学習能力や学習戦略の進化にどのような影響を与えるかを調べている。しかし、先述した Dunbar (1998) の社会脳仮説のように、社会構造が脳や学習能力の進化に影響したという可能性についても検討する必要がある。

社会と文化進化の関係を論じた理論研究には Henrich (2004) があり、集団サイズが大きくなるほど集団中から良い文化形質が失われにくくなり、文化の発展速度が速くなると主張されている。またこの研究を受けて、ネアンデルタールとサピエンスの交替劇に関連して、サピエンスで先に現代人的行動が現れたのは、アフリカのサピエンス集団の方がヨーロッパのネアンデルタール集団よりも人口密度が高く、文化の発展速度が速かったからであると主張する理論研究もおこなわれている (Powell et al. 2009)。すなわち、集団サイズが小さかったり、一個体がコミュニケーションできる相手数が少なかったりすると、良い文化形質が集団から失われやすくなり、文化の発展速度が遅くなることが理論的に分かっている (Aoki & Kobayashi 投稿中)。

実際、ネアンデルタールのミトコンドリア DNA の解析から、ネアンデルタールの有効集団サイズはサピエンスの 3 分の 1 程度であるといわれている (Briggs et al. 2009)。また、ネアンデルタールの社会ユニットは 10 個体程度であったのに対して (Vallverdú et al. 2010)、12 万年前ごろのタンザニアのサピエンスは 30 個体以上で構成されるグループを形成しており (Gibbons 2011 に報告)、現代の狩猟採集民のバンドサイズは 25 個体程度である

(Terashima 1985)。すなわち、これらの社会人口学的違いが両種の文化の発展速度の違いの原因となった可能性がある。

これらのモデルは、サピエンスとネアンデルタールが同じ学習能力を持っていたとしても、社会人口学的違いによって両種の文化の発展速度に差が生まれた可能性があることを

示している。では、これだけでネアンデルタールとサピエンスの交替劇が説明できるだろうか？たとえサピエンスの文化が先に発展したとしても、もしネアンデルタールがそれを完全に学習できるだけの、サピエンスと同等の学習能力を持っていたとすれば、絶滅は起きないのではなかろうか。例えば、産業革命はヨーロッパで起きたが、それが原因で非ヨーロッパ人が絶滅したりはしていない。より発展した文化を持った弥生人が日本列島に侵入してきたが、それによって在来縄文人が絶滅したりはせず、現在の日本人は遺伝的に縄文人と弥生人の混成でできている。すなわち、ネアンデルタールの学習能力にはサピエンスとの違いがあり、それゆえネアンデルタールの文化はサピエンスに追いつけず絶滅したと考えるのが妥当なのではなかろうか。実際、ネアンデルタールゲノムの解析から、サピエンスの認知やコミュニケーションに関係する遺伝子に正の淘汰がかかったことが示されており（Green et al. 2010）、これは両種に学習能力の違いがあったことを強く示唆する。また、ネアンデルタールの子供の骨の研究から、幼少期の脳の成長パターンの違いが示されており（Ponce de León et al. 2008）、これも両種の学習戦略の違いを示唆する。

では、両種の学習能力にはどのような違いがあったのだろうか。これを考えるにはまず、サピエンスがその生活史でどのように文化形質を学習していくかを見る必要がある。多くの研究が示しているように、サピエンスはまず、幼少期・子供期に両親や近親者から行動を学習する。その後、思春期以降になって、同じグループに所属する年長者や同年代の個体からより良い行動を社会学習し、行動を改変していく。2011年2月の第2回全体会議において、A02班のHewlett氏夫妻は、サピエンスの大きな特徴はこの思春期の行動改変であり、これがネアンデルタールには欠如していたのではないかと仮説を提示した。この仮説が正しいとすると、ネアンデルタールは親からの学習（垂直伝達）に強く依存していたこととなり、その文化が長年にわたり単調であったことが説明できるし、サピエンスで文化の変異が頻繁に起こったことも説明できる（文化進化速度と社会学習戦略の関係については、Aoki et al. 2011 を参照されたい）。また、親子での文化伝達の方が非血縁個体間での情報伝達よりも正確に行われやすい分、垂直伝達に頼る集団では文化が変化しにくいとも考えられる。そしてサピエンスの新しい文化をネアンデルタールが完全には学習できなかったことも、ネアンデルタールが親からの学習に強く依存していて、非血縁個体からの学習が不得手だったからだと考えれば説明できる。

そこで本研究では、親からの学習に依存する戦略をネアンデルタールの学習戦略、親から学習したことを同じグループの他個体からの学習に基づき改変する戦略をサピエンス的学習戦略と考える。そして、初期サピエンス集団とネアンデルタール集団のどちらも、もともとは同じネアンデルタールの学習戦略をとっていたが、アフリカのサピエンス集団ではサピエンス的学習戦略が進化したのに対してユーラシアのネアンデルタール集団ではサピエンス的学習戦略が進化しなかったと考え、ネアンデルタールの学習戦略を行う個体で占められている集団にサピエンス的学習戦略を行う個体が侵入し固定しやすい条件を調べ

ることで、両種が異なる進化過程をたどった要因を検討する。

ネアンデルタールの学習戦略とサピエンス的学習戦略のメリット・デメリットは何だろうか。ネアンデルタールの学習戦略は、両親からの社会学習に頼る。人類はその大きな脳のため未熟な状態で生まれざるを得ず、それゆえ成長に時間がかかり、また親からの多くの投資が必要である。これは少なくともネアンデルタール段階では現生人類と基本的に同様であっただろう (Ponce de León et al. 2008)。すなわち、人類では親と子の結びつきが強く、子は親から多くのことを学びやすい状況にある。一方で、非血縁個体から学ぶのは親から学ぶのより困難であり、情報をもらう代わりに何らかの見返りを与える必要があったりするだろう。もし同じグループに属する他者が特に新しい情報を持っていないなら、わざわざ他者から学習するのは無駄であり、親から受け継いだ行動だけをしていれば良い。つまり、文化の発展速度が遅く新しい文化が現れにくいならネアンデルタールの学習戦略が有利になり、文化の発展速度が速く新しい文化が頻繁に現れるならサピエンス的学習戦略が有利になるだろう。

本研究で検証する仮説は以下のとおりである。ネアンデルタールとサピエンスには集団全体のサイズやグループサイズに違いがあった。それが両種の文化の発展速度の違いをもたせた。その文化の発展速度の違いが、翻って両種の学習戦略の違いをもたせた。それが交替劇をもたせた。

3.2 モデル

簡単のため、2種類の学習戦略、NとSを考える。戦略Nをとる個体は、親から文化形質を学習し、改変しない。戦略Sをとる個体は、まず親から文化形質を学習し、その後集団中の他個体 m 人の文化形質を調べ、より良い文化形質を見つければそちらの文化形質をとるように変化する。また、他個体の文化形質を調べる過程で試行錯誤し、自らより良い文化形質を見つける可能性も考慮する。ただしこのような更なる学習をする分、戦略Sをとる個体の方が戦略Nをとる個体よりも死亡率が高くなるとする。

2種類の文化形質、GとBを考える。Gの方がBより優れた文化形質で、Gを持っている個体の方が死亡率が低くなるとする。例えば、Bがムステリアン文化、Gがオーリナシアン文化であるとでも考えてもらいたい(実際にどちらの文化が優れていたかはさておき)。

Aoki et al. (2011) の文化的モランモデルを拡張し、1個体ずつ選ばれて、学習、出生、死亡が起きる状況を考える。初期段階では、全ての個体が戦略N、文化形質Bを持っているとする。これはネアンデルタールも(いわゆる行動学的現代人になる以前の)初期サピエンスも、ネアンデルタールの学習戦略とムステリアンの文化を持っていたと考えられることと対応する。ここに戦略Sをとる個体が突然変異で1個体だけ生じ、最終的に集団の全員が戦略Sに置換される確率を考える。サピエンスでは最終的に全員がサピエンス的学習戦略をとるようになったが、ネアンデルタールではそうならなかった。すなわち、

この確率を計算することでサピエンス的な進化の起きやすさがわかる。

本モデルで考えるパラメータは以下のとおりである。

n : 集団全体のサイズ

m : 1 個体が参照できる相手の数

μ : 戦略 S をとる個体が自らより良い文化形質を見出せる確率

g : 文化形質 G を持つ戦略 S 個体の相対死亡率 ($g < 1$)

c : 文化形質 B を持つ戦略 S 個体の相対死亡率 ($c > 1$)

(文化形質 B を持つ戦略 N 個体の相対死亡率を 1 とする)

先述したように、ネアンデルタール集団の方がサピエンス集団よりも人口が少なかった可能性がある。すなわち、ネアンデルタール集団とサピエンス集団で本モデルの n が異なっていたと考えられる。また、サピエンス集団の方がグループサイズが大きかったり、人口密度が高かったり、遊動域が広がったりしたならば、本モデルの m がサピエンス集団の方で大きかったと考えられる。そこで本研究では、戦略 S の進化にパラメータ n と m がどう影響するかを見ることで、社会人口学的要因がネアンデルタールとサピエンスの学習戦略の違いをもたらせたという仮説を検討する。誤解を生じないようにここで改めて注意しておく、本モデルはユーラシアのネアンデルタール集団にサピエンスが侵入していくような状況を考えているのではない。アフリカのサピエンス集団のように、最初は全員がネアンデルタールの学習戦略をとっている集団が、最終的に全員がサピエンス的な学習戦略をとる集団に変わるような状況を考えている。このような学習戦略の置換がアフリカのサピエンス集団では起こり、ユーラシアのネアンデルタール集団では起こらなかった理由を、どういう社会人口学的要因なら置換が起こりやすいかを調べることで検討しようというのである。

さて、では何が置換の起こりやすさの指標となるだろうか。ネアンデルタールもサピエンスも同じ時間を過ごしていた。戦略 N から戦略 S へ突然変異が起こる確率はどちらも同程度で、また非常に低かっただろう。ある一定期間に集団中に生じる突然変異の量は集団サイズ n に比例する。そのため、突然変異で生じた戦略 S が最終的に固定する確率を F_s とすると、ある一定期間に最終的に固定する戦略 S が生じる確率は nF_s に比例する。すなわち、 nF_s がどういう条件で大きくなるかを見ることで、学習戦略の置換の起こりやすさがわかる。

3.3 解析結果と考察

解析はガウス・ジョルダン法を用い、遷移確率行列を数値的に解くことで行った。その技術的制約のため以下に示す図では、あまり大きな n や m の値をとることができていな

い。しかしながら、ある特殊な条件のときの近似計算から、この図の傾向には普遍性があることが示唆される。

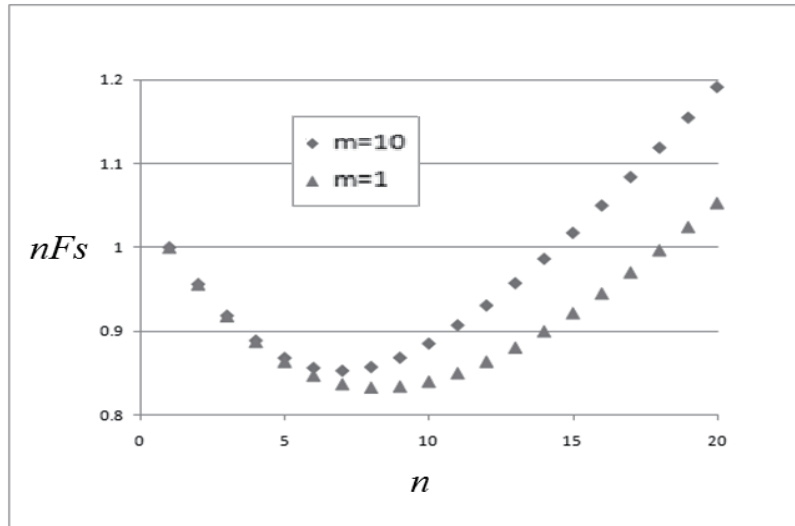


図 3. パラメータ n と m の影響, $c = 1.1, g = 0.5, \mu = 0.01$

図は横軸に全体の集団サイズ n をとり、学習戦略の置換の起こりやすさ nF_s が、参照できる相手の数 m が多いときと少ない時でそれぞれどうなるかを示している。先述のように n は極めて小さい値となっているが、横軸と縦軸の数字には本質的な意味はなく、全体の傾向を見てほしい。図を見てまず明らかなように、参照できる相手の数 m が多いときの方が少ない時よりも nF_s が大きくなっている。これは、参照できる相手が多い方が、サピエンス的学習戦略をとった時に良い文化形質を持っている個体を見つけやすくなるためである。そして、全体の集団サイズ n に対しては、 nF_s は下に凸のカーブを描く。これは、基本的には集団サイズが大きいくほど nF_s が増加していく傾向にあるが、 n が少なくなるとランダムドリフトの効果が淘汰圧の効果を上回り、 nF_s が 1 に近づくことで生じていると考えればよい。なお、 $g = 0$, $c = 1 + \delta$ ($0 < \delta < 1$), $\mu \ll 1$ の条件では、解析的に近似解を求めることができ、

$$nF_s \approx 1 + \frac{n-1}{2}(n\mu - \delta)$$

となることが示せる。すなわち、 $n=1$ と $n=\delta/\mu$ で $nF_s=1$ となる下に凸な 2 次曲線となる。このことから、図に示されている傾向が普遍性を持つことが示唆される。

以上から、ネアンデルタール的学習戦略をとる集団がサピエンス的学習戦略をとる集団に変わりやすいのは、集団サイズが大きいくときおよび交流相手が多いときであることがわかる。このようになるのは以下の理由による。集団サイズが大きいくと、サピエンス的学習

戦略をとる個体の誰かが、より良い文化形質を探す過程での試行錯誤で、それまでになかった良い文化形質を見出す可能性が高まる。交流相手が多いと、サピエンス的な学習戦略をとる個体が良い文化形質と出会う可能性が高まる。すなわち本モデルの結果は、ネアンデルタール集団とサピエンス集団の社会人口学的な違いが両種の文化の発展速度の差をもたらした、それが学習戦略の違いを生み出したという仮説に合致する。

4. 全体の総括

2種類のモデルで検討したかったのは、個体学習と社会学習という極度に単純化された既存の枠組みを組み直し、より実際のサピエンスらしい学習戦略を考えた場合に何か新しいことがわかるのではないかとということである。それぞれのモデルでは、考えたいことを検証するのにより適したモデルとするため、様々な仮定が異なっている。たとえば、後者のモデルではまず垂直伝達で基礎となる文化形質を獲得すると考えているが、前者のモデルではそれを斜行伝達で獲得すると考えている。あるいは、後者のモデルでは1種類の文化形質だけに着目しているが、前者のモデルではたくさんの文化形質を獲得する状況を考えている。これらの違いが今回示した様々な結果にどのように影響しているかを検証するのは今後の課題ではあるが、直観的に説明可能な大きな結果は細かな仮定の違いによらず普遍的であろう。

両方のモデルでサピエンス的な学習として考えたのは、社会学習した文化形質を自ら改変していくという学習戦略である。ヒトが新しいものを生み出すとき、ほとんどの場合それは既存のものを改良したものである。既存のものに満足せず、より良いものがあるのではないかと探究する姿勢こそが、ヒトをヒトたらしめているといえる。そしてこの飽くなき探究心こそが、ヒトの文化の爆発と大繁栄をもたらせたのだろう。考えたかったことは、ヒトのこの性質がなぜ進化したのかということである。

サピエンスで進化した能力がネアンデルタールで進化しなかったとするならば、両種の置かれていた環境の違いにその原因が求められるのが自然である。それがアフリカとユーラシアの環境変動のパターンの違いなのではないかと考えたのが前者のモデルということになる。後者のモデルでは、一見すると環境は出てこない。しかし、グループサイズや人口密度は実際には環境と強く関連するパラメータであり、両種の間でのこれらの違いは環境によってもたらされたと考えるのが妥当である。人類や類人猿でのグループ構造と環境の関係については、Nakahashi & Horiuchi (2012) も参照されたい。実際、アファール猿人では、有名な『最初の家族』と呼ばれる約320万年前の化石群の研究から、少なくとも17個体で群れが構成されていたことがわかっている (Johanson 2004)。ネアンデルタールが10個体程度で群れを構成していたとすると、群れサイズが進化とともに減少したということになり、奇妙に思える。これは、アフリカのアファール猿人やサピエンスと異なり、ユ

ーラシアのネアンデルタールに群れを小さくするような環境の圧力がかったと考えるべきであろう。集団構造と学習能力の共進化も起こったであろうが、それを考えるのは今後の課題である。

今後、古気候学と考古学の共同研究により、交替劇当時のネアンデルタールやサピエンスで、どのような環境でどのような社会が構成されていたかが詳しくわかっていけば、社会構造と学習の関係を考える数理モデル研究もさらに発展すると期待される。また、現代の狩猟採集民において、どのような環境でどのような社会構造を作るか、遊動域がどうなるか、バンド間の関係性がどうなるか、あるいは学習の仕方や行動を成長とともにどう変えていくかなどといった知見を取り入れていくことで、より現実的なモデルに近づけるだろう。実際本研究のモデルの構築には、考古学・狩猟採集民研究・古気候学・脳科学・形質人類学・古人類学などの知見が大いに参考になっている。交替劇プロジェクトにおける様々な分野の膨大な知見を、われわれ理論班が集約して理論研究を行っていくことで、一見つながりがなさそうな知見の間の関係性が明らかになり、それが交替劇の真相に近づく一助となると確信している。

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, 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, & Kobayashi Y 投稿中. Innovativeness, population size, and cumulative cultural evolution.

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.

Briggs AW, Good JM, Green RE, Krause J, Maricic T, Stenzel U, Lalueza-Fox C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Z et al. (2009) Targeted retrieval and analysis of five Neandertal mtDNA genomes. *Science* 325, 318-321.

Brunet M, Guy F, Pilbeam D et al. (2002). A new hominid from the Upper Miocene of Chad, central Africa. *Nature* 418, 145-151.

Brunet M, Guy F, Pilbeam D et al. (2005) New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature* 434, 752-755.

deMenocal PB (2004) African climate change and faunal evolution during the Pliocene–Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters* 220, 3-24.

- Dunbar RIM (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 6, 178-190.
- Elton S (2008) The environmental context of human evolutionary history in Eurasia and Africa. *Journal of Anatomy* 212, 377-393.
- Enquist M, Eriksson K, & Ghirlanda S (2007) Critical social learning: a solution to Roger's paradox of nonadaptive culture. *American Anthropologist* 109, 727-734.
- Gibbons A (2011) Ancient footprints tell tales of travel. *Science* 332, 534-535.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai WW, Fritz MHY et al. (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328, 710-722.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: How adaptive cultural processes can produce maladaptive losses--The Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Johanson DC (2004). Lucy, thirty years later: an expanded view of *Australopithecus afarensis*. *Journal of Anthropological Research* 60, 465-486.
- Klein RG (1999) *The Human Career*, 2nd Ed. The University of Chicago Press.
- Lovejoy CO (2009) Reexamining human origins in light of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 74(e1-e8). DOI: 10.1126/science.1175834.
- McHenry HM (1994) Tempo and mode in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91, 6780-6786.
- Nakahashi W (2010) Evolution of learning capacities and learning levels. *Theoretical Population Biology* 78, 211-224.
- Nakahashi W, & Horiuchi S (2012) Evolution of ape and human mating systems. *Journal of Theoretical Biology* 296, 56-64.
- Ponce de León MS, Golovanova L, Doronichev V, Romanova G, Akazawa T, Kondo O, Ishida H, & Zollikofer CPE (2008) Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 13764-13768.
- Powell A, Shennan S, and Thomas MG (2009). Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science* 324, 1298-1301.
- Reno PL, Meindl RS, McCollum MA, Lovejoy CO (2003) Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100, 9404-9409.
- Reno PL, McCollum MA, Meindl RS, Lovejoy CO (2010) An enlarged postcranial sample confirms *Australopithecus afarensis* dimorphism was similar to modern humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365, 3355-3363.
- Robson, S.L, Wood, B. 2008. Hominin life history: reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy* 212, 394-425.
- Suwa G, Asfaw B, Kono RT et al. (2009) The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for

hominid origins. *Science* 326, 68(e1-e7). DOI: 10.1126/science.1175825.

Terashima H (1985) Variation and composition principles of the residence group (band) of the Mbuti Pygmies--beyond a typical/atypical dichotomy. *African Study Monographs Supplementary Issue* 4,103-120.

Vallverdú J, Vaquero M, Cáceres I, Allué E, Rosell J, Saladié P, Chacón G, Ollé A, Canals A, Sala R et al. (2010) Sleeping activity area within the site structure of archaic human groups: Evidence from Abric Romaní level N combustion activity areas. *Current Anthropology* 51, 137-145.

White TD, Asfaw B, Beyene Y et al. (2009) *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326, 75-86.

Zollikofer CPE, Ponce de León MS, Lieberman DE et al. (2005) Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434, 755-759.

Evolution of learning strategies that characterize modern humans

Wataru Nakahashi

Meiji Institute for Advanced Study of Mathematical Sciences, Meiji University

Abstract: Human culture is cumulative, and cultural traits are not innovated independently of extant traits. That is, new cultural traits are often produced by modifying socially learned traits. Simple social learning (acquiring cultural traits by simply imitating others' traits) and individual learning (acquiring cultural traits independently of others' traits) cannot create cumulative culture. We have to consider other learning strategies that can modify socially learned traits. I analyze two models that include such options. In the first model, I consider the evolution of the social-learner-explorer strategy (Borenstein et al. 2008) by extending Nakahashi's (2010) learning capacity model. I assume that individuals can use individual learning to modify cultural traits acquired socially from others. I show that the social-learner-explorer strategy is more likely to evolve when environmental stability is intermediate. I also show that high individual and social learning levels are necessary for the evolution of social-learner-explorer strategy. In the second model, which is a collaborative research with Joseph Henrich (University of British Columbia) and Joe Yuichiro Wakano (Meiji University), we consider the evolution of updater strategy. We assume that the updater initially learns a cultural trait by vertical transmission and updates it by horizontal transmission. We show that the updater strategy is more likely to evolve when the population size is large and the social network is wide. These results shed light on the replacement of Neanderthals by modern humans.

空間構造のある集団における学習能力と分散傾向の進化

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

最終氷期の気候変動とそれに伴う動物相の変動は、ユーラシアにおいてネアンデルタール人や解剖学的現代人の分布の変遷に大きな影響を与えていたことが明らかになりつつある。おそらく、森林の広がる南の温暖な領域と平原の広がる北の寒冷な領域の境界において局所集団の絶滅と再植民が繰り返され、それを通して新地開拓能力が試され続けることで、サピエンスは高度な個体学習能力を進化させたのであろう。さらには、進化的な正のフィードバックによって未知環境への拡散傾向が増強され、その後のロシアや新北区への急速な分布拡大へつながった可能性がある。本研究では、環境変動による局所的な分集団の絶滅と再植民が、ヒトの学習様式と分散傾向の進化に与える影響を、数理モデルを用いて解析する。解析の結果、社会学習率の進化的平衡値は、絶滅率の減少関数であり、分散率には依存しないことが明らかになった。一方で、分散率の進化的平衡値は社会学習率のU字型関数になった。この結果は、文化的蓄積への依存度が高いと、移住率が低下する方向へ選択圧が生じることを示唆する。これらの理論的予測と、交代劇の関連性について論じる。

1. 序論

前年度において、筆者は、集団の空間構造がヒトの学習能力の進化に与える影響を分析するため、多くの分集団から構成される集団の数理モデルを解析した。その結果、空間的に均質な環境では、空間構造は個体学習者に対して有利に、社会学習者にとっては不利に働くという結果を得た (Kobayashi & Wakano 2012)。筆者は前年度報告書において、モデルの結果と先行研究の知見を踏まえ、以下のような疑問点および不満点を挙げた (小林, 2011)。

A) Rendell et al. (2010) は、筆者のモデル (以下、小林・若野の島モデルと呼ぶ) と同じく均質な環境での学習の進化を、二次元格子モデルを用いて研究した。彼らは、空間構造は社会学習者に対し有利に働くという逆の結果を導いているが、なぜか。

B) 小林・若野の島モデルでは、移住によって個体が新しい環境を経験する可能性が無

視されている。

C) 小林・若野の島モデルでは、社会学習と個体学習が別々の対立遺伝子によりコードされる離散的な戦略であると仮定しており、非現実的である。

本年度では、主にこれらの問題点を解消すべく研究を進めた。まず、項目 A に対処するため、小林・若野の島モデルを二次元飛び石モデル化した（分集団が格子様にならんだモデル）。解析の結果、空間の存在により社会学習者が有利になるためには、格子状の集団構造だけでなく、垂直伝達と水平伝達を組み合わせた文化伝達様式、異常に強い選択圧、および比較的高い移住率が必要であり、Rendell らのモデルはこれらの条件を満たしていることが明らかになった。この飛び石モデルと小林・若野の島モデルをまとめた論文は、学術雑誌に受理されオンラインで読めるので、詳細は原著に委ねる（Kobayashi & Wakano 2012）。

以下では、項目 B および C の不満点に対処するために考案した別のモデルを紹介する。このモデルでは、分集団が環境の急激な変化で繰り返し絶滅すると仮定する。そこを再開拓しようとする個体は、新しい環境にさらされると同時に先住者を模倣することもできないので、個体学習に頼らざるを得ない。先住者不在と個体学習の有利性に関する理論研究では、B01 班員による一次元拡散方程式を用いた先行研究があり、空き地への分布拡大の途中では先端部分において模範対象者不足の効果（密度効果）により個体学習者が存続できることが分かっている（Wakano et al. 2011）。ここで紹介するモデルでは、繰り返し起こる絶滅により分布拡大の先端と同じような状況が継続的・局所的に生み出される。

近年の古気候学の発展により、交代劇当時のヨーロッパにおけるネアンデルタールと解剖学的現代人の分布は、気候の変動に伴う植生と動物相の変動に大きな影響を受けていたことが明らかになりつつある。当時、森林や樹木がまばらに生えるステップから構成される領域と、それ以北の平原ゾーンの境界付近では、数世紀単位（二百年未満）の周期で植生を含む生物相が交代していたと考えられる（Allen et al. 1999）。森林地帯では、待ち伏せによりシカやアイベックスなどの獲物を仕留められる。しかしながらヒトが平原へ進出するためには、ウマ、トナカイ、ステップバイソンといった動物の群れを長距離探索・追跡する必要があった。最終氷期における森林地帯と平原地帯の境界は、Aurignacian インダストリの出現初期（48-38kya）の分布と大まかに一致しており、後の Gravettian インダストリを含む軽量あるいは投擲可能なツール群が、平原での長距離移動や狩りに適応するためのイノベーションであったことが示唆される（Finlayson & Carrion 2007）。おそらく、森林地帯と平原地帯の境界における局所集団の絶滅と果敢な再植民の繰り返しのなかで新地開拓能力が試され続けることで、サピエンスは高度な個体学習能力を進化させたのであろう。さらには、未知の環境に対応する個体学習能力が高まったことで、未知環境への拡散傾向がさらに増す方向に進化的なフィードバックが働き、その後のロシアや新北區への急速な分布拡大へつながったと考えられる。本研究では、モデルの解析を通し、環境変動に

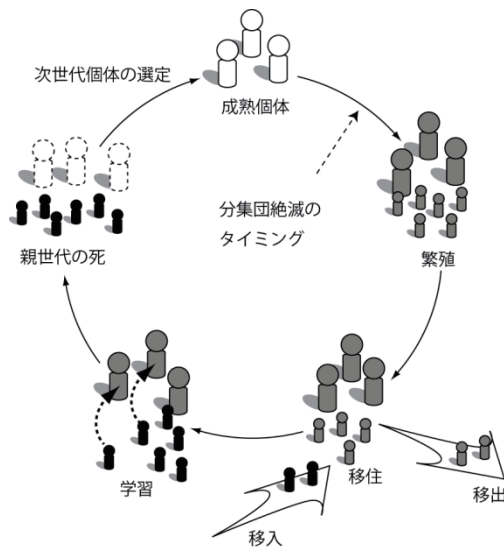


図1：モデルで仮定される分集団の生活史

よる局所的な絶滅と新環境への植民の繰り返しが選択圧となって、ヒトの個体学習能力と新地への拡散傾向が進化的に増強されていくための条件を導く。

2. 方法

多くの分集団からなるヒトの集団を考える。それぞれの分集団も十分に大きいものとする。数学的な取り扱いでは、これらの大きい数は無限大によって近似される。簡単のため、ハプロイド生殖、離散世代を仮定する。それぞれの個体は戦略 z を持っており、確率 z で社会学習者に、 $1-z$ で個体学習者へ

と成長する。ゲーム理論の世界では、このような確率的戦略は、混合戦略と呼ばれており、学習理論における先行研究でこのような仮定を採用したものが幾つかある (Feldman et al. 1996; Wakano & Aoki 2006)。必ず親と同じ学習様式をとらなければならない小林・若野の島モデルより比較的表現型の柔軟性を反映したモデリングであり、序論の項目 C で論じられた不満をある程度解消するものである。ただ、一度学習様式が確定すると死ぬまで変わらないので、そういった意味では可塑的ではない。確率 z の値は、親からそのまま受け継がれるとする。一方、表現型 (生活・行動様式) は離散的で、「正しい」と「間違っただけ」のものがあるとする。正しい表現型は現在の生息地に適した生活・行動様式を表し、間違っただけの表現型は、全ての正しくない表現型を一括して表す。簡単のため、多くの先行研究に倣い、個体学習を行った個体は必ず正しい表現型を獲得できると仮定する。このモデルでは、最適な生活様式が分集団ごとに異なっていると仮定しても、同じであると仮定しても結果は同じになるが、とりあえず環境は分集団ごとに異なるとしておく。

それぞれの分集団は、毎世代、次の一連のイベントを経験する (図1)。すなわち、世代の最初には成熟個体だけがおり、分集団の絶滅、繁殖、移住、学習、親の死と新しい成熟個体の確立というイベントが順に起こる。絶滅のステージでは、それぞれの分集団は確率 e で絶滅する。分集団が絶滅すると、空の生息地だけが残される。図1で灰色になっている個体は、絶滅が起こった場合には存在しない個体を表している。繁殖ステージでは、もし分集団が絶滅していなければ、それぞれの成熟個体は十分大きな数の子供を生産する。この際、生まれる子供の数は、親の学習様式と、表現型によって決まる。正しい表現型を持った個体学習者、正しい表現型を持った社会学習者、間違っただけの表現型を持った社会学習者が生む相対的な子供の数は、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であり、 s は間違っただけの行動をとることによるコストを表す。

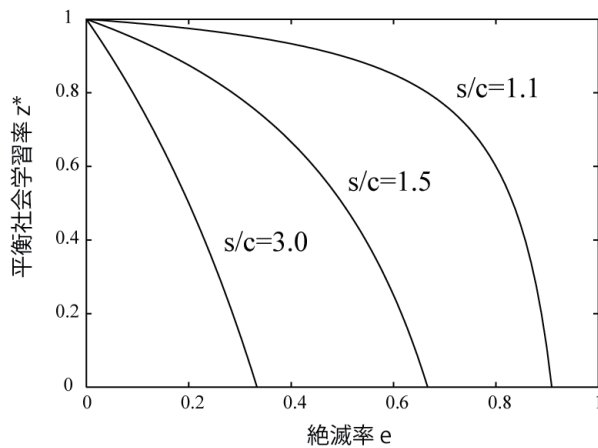


図2: 社会学習率の進化的平衡値

次に、生まれた子供の割合 m だけが他の分集団にランダムに移住する。その際、移住個体の生存率は α であるとする。移住ののち、子供が学習を行う。個体学習戦略をとっている個体は、独力で正しい表現型を獲得する。一方、社会学習戦略をとっている個体は、同じ分集団内の成熟個体を一個体ランダムに選び、その個体の表現型を模倣する。問題は、絶滅を経験したばかりの分集団では、模倣の対象とすべき成熟個体がないことである。この場合、社会学

習者は無条件に間違った表現型を獲得すると仮定する。最後に成熟個体がすべて死に、それぞれの分集団内で子供の中からランダムに選ばれた N 個体が次世代の成熟個体になり、次世代が始まる。

本研究の目的は、進化の結果達成される、社会学習率 z あるいは移住率 m の進化的平衡値 z^* および m^* を求め、絶滅率 e の影響や z^* と m^* の相互依存性を明らかにすることである。学習戦略と移住率の進化は、少しだけ異なった形質値を持った変異体の侵入と固定の繰り返しによって起こるとする。

3. 結果

3.1 学習戦略の進化

まず、移住率は変化しないと仮定して、学習戦略の進化を論じる。進化ゲーム理論的解析を行ったところ、間違った表現型のコスト s と個体学習のコスト c が十分小さい場合は、社会学習率は次の平衡点に向かって進化的に収束することが明らかになった。

$$z^* = \frac{1}{1-e} \left(1 - \frac{se}{c} \right) \quad (1)$$

図2は式(1)をグラフで表したものである。予想されたように、絶滅率 e が大きくなると、平衡社会学習率 z^* は小さくなる。特に、絶滅率が c/s より大きいと $z^*=0$ となり、平衡点では、確率1で個体学習を行う。逆に、絶滅率が0に向かう極限で、 $z^*=1$ となり、平衡点では確率1で社会学習を行う。また、平衡点の社会学習率は s/c の減少関数であり、これも、直観的予想に合っている。意外なのは、 z^* が移住率 m に依存しないことである。

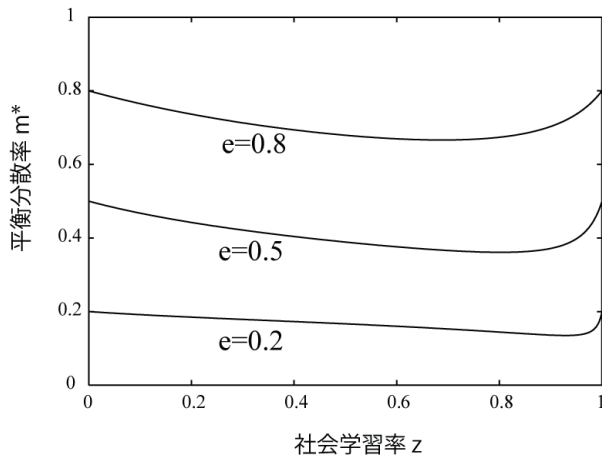


図3: 分散率の進化的平衡値

直観的には、移住率 m が大きくなると、新しい環境に触れる機会が増えて、個体学習率が増えそうであるが、そうはならない。これはおそらく、局所的な人口制御により毎世代全ての分集団のサイズが均一に揃えられるためである。この仮定のもとでは、移住率によらず、実質的に常に人口の割合 e だけが空き地を経験する。分集団において成熟個体の数が子供の数に依存する場合には、 z^* は移住率 m に依存するかもしれない。もう一つ、学習が移住の後に起こる

と仮定したことが理由として考えられる。学習が移住の前に起こると仮定すれば、移住率の増加に伴ってそれぞれの分集団における間違っ表現型の頻度は増えるので、個体学習戦略が相対的に有利になり得る (Aoki & Nakahashi 2008)。

やっかいなことに、平衡点 (1) は、進化ゲーム理論でいうところの安定性条件をすべて満たしてはいない。専門的に言うと、収束安定性 (convergence stability) を満たしてはいないが、進化的安定性 (evolutionary stability) を満たしてはいない。つまり、進化の結果、平衡点 (1) が少なくとも一度は達成されることが保証されているが、その平衡点がいつまで維持されるかについては何ら保証がなく、新たな変異体が侵入して多型に分岐してしまう可能性がある。残念ながら、実際にどのような結果が実現するかを予測するための数学理論はあまり発達しておらず、この問題には実質的に手が出せない。本モデルは大変高い次元を持っており (非常に大きな分集団が非常にたくさん存在する)、少なくとも現在の高性能ワークステーション程度の計算資源で近似的な数値計算を行うことは大変難しい。このような難点を回避するため、現在、分集団のサイズが有限であるようなモデルを解析中である。

3.2 分散率の進化

次に、学習戦略を固定したうえで、分散率がどのように進化していくかを考える。上と同様の手法を適用すると、分散率の進化的平衡点が原理的には得られるが、一般の場合について解析的な値を具体的に求めることは難しい。しかしながら、特に、分散の際の生存率 α が小さい場合には、次のような近似解が得られる。

$$m^* = e \frac{1 - c(1 - z) - s\bar{w}}{1 - c(1 - z) - s\bar{w}^2 / z} \quad (2a)$$

ただし、

$$\bar{w} = \frac{ez}{1-z(1-e)} \quad (2b)$$

は、集団中に存在する間違っただ表現型をもった個体の頻度である。式(2a)の平衡点は、収束安定性と進化的安定性をともに満たしているため、進化の結果この平衡点が達成され、しかも維持されることが保証されている。式(2a)の解は、集団の学習様式が均一なとき ($z=0$ もしくは $z=1$) は $m^*=e$ となり、これは van Valen (1971) によって得られた学習を考えない場合の古典的な結果に一致する。

図3は、平衡点(2a)をグラフに表したものである。パラメータの値は $s=0.9$ および $c=0.7$ を選んだ。面白いことに、 m^* は、 $z=0$ および $z=1$ のときに最大値をとり、中間的な社会学習率で最小になる。なぜこのようになるかを直観的に説明するため、絶滅を経験したばかりの生息地に新たに形成された分集団を考える。まず、 z が中間的な値をとっている場合を考える。新しく形成された分集団では、初期に正しい表現型を持っているのは個体学習者だけである。しかしながら、時間がたつにつれ、正しい表現型が社会学習者の間に広まっていくため、古い分集団ほどより多くの個体が正しい表現型を持っているということになる。よって、長く同じ分集団にとどまったほうが高い適応度が期待されるという効果が生まれる。しかしながら、 z が境界値をとる場合は、このような効果は生まれない。というのも、 $z=0$ ならば、すべての個体が個体学習者だから、分集団の古さに関わらず正しい表現型を持っている個体の割合は1である。また逆に、 $z=1$ の場合は、個体学習者がいないので、分集団の古さに関わらず正しい表現型を持っている個体の割合は0である。このような理由で、 z が中間的なときに、平衡分散率が一番小さくなるのである。

式(2)を調べると、平衡分散率を一番小さくする社会学習率は常に0.5以上であることが分かる。よって、一般には、個体学習が増えると平衡分散率は増える傾向があり、その意味で結果は直観に合致する。

3.3 学習戦略と分散率の相互作用進化

式(1)より、 z^* は m に依存しないが、 m^* は z に依存している。よって、社会学習率が進化すると、それにつれて分散率の平衡値は動くことになる。この場合、最終的に達成される分散率の値は、式(1)の z^* を式(2)の z に代入したものになり、次で得られる。

表 1：相互作用進化の下で各パラメータが平衡分散率 m^* に与える影響の正負

条件	e	c	s
$0 < c/s < e$	+	影響なし ($z^*=0$)	影響なし ($z^*=0$)
$e < c/s < \sqrt{e}$	+	—	+
$\sqrt{e} < c/s < (1+e)/2$	+	—	—
$(1+e)/2 < c/s < 1$	+	+	—
$1 < c/s$	+	影響なし ($z^*=1$)	影響なし ($z^*=1$)

$$m^* = e \left[1 - \frac{(c - se)(s - c)}{s(1 - e)} \right] \quad (3)$$

ただし、 s と c の二次以上の項は小さいとして無視している。式 (3) が妥当であるのは、間違った表現型のコスト s と学習のコスト c が小さく、尚且つ分散個体の生存率 α が小さいときだけである。 s や c が小さいと、括弧内の第二項はほとんど 0 なので、式 (3) は $m^*=e$ とほとんど違いがなく、 c や s の量的な影響を予測する目的にはほとんど使えない。それでも、パラメータの質的影響を伺い知る手助けにはなる。表 1 は、各パラメータを独立に増加させたときに、式 (3) で与えられる平衡分散率が受ける影響を符合の正負で表したものである。ここから、平衡分散率は常に絶滅率の増加関数であることが分かる。一方で、 c が増加するとき、 c/s が $(1+e)/2$ を超えるまでは平衡分散率は減少していくが、 $(1+e)/2$ を超えると、増加に転じることが分かる。これは、 c が増えると社会学習率が増える方向に進化するため、最初は平衡分散率が減少するが、図 3 の谷を越えると平衡分散率が増加しはじめるからである。同様に、 s を増やすと、 c/s が $\sqrt{e}$ を下回るまでは減少するが、 $\sqrt{e}$ を下回ると、増加に転じる。これは、図 3 の谷を右から左へ横切るためである。増加に転じるタイミングが二つのパラメータで異なるのは、 c や s は z^* を通してだけでなく、直接平衡分散率に影響を与えることによる (式 (2) 参照)。

4. 考察

本研究では、局所絶滅と再植民の繰り返し、模範対象者不在の効果を通して社会学習率と分散の進化に与える影響を考えた。解析の結果、社会学習率の進化的平衡値は局所絶滅率の減少関数であることが確かめられた。この結果は、交代劇当時の環境変動による局所的絶滅と再植民の繰り返し、より個体学習能力の高いサピエンスに有利に働いたであろうという推測と矛盾しない。意外にも、分散率は社会学習率の進化に影響を与えないこ

とが分かった。既に述べたように、この結果は、(1) 強い人口学的制御および(2) 移住後の学習という二つの仮定が原因であると思われる。これらの仮定が修正されれば、社会学習率の進化は移住率の影響を受けるだろう (Aoki & Nakahashi 2008)。

面白いのは、分散率の進化的平衡値が、社会学習率のU字型関数になるという結果である。しかしこれは良く考えれば直観に合う。すなわち、もし仮に社会学習者ばかりであるならば、どれだけ現在の環境にとどまっても一切の文化的発展が期待できない。よって、古い環境にとどまろうが、新しい環境に移動しようが、結局のところ同じであるので、最適な分散率は移住者の生存率と絶滅率だけで決まる。集団が、個体学習者ばかりで構成されていても結果は同じである。このように考えれば、分散率の進化的平衡値が社会学習率のU字型関数になるのは大変自然で一般性のある結果である。重要なのは、文化が存在するかどうか、すなわち、社会学習と個体学習が両方とも有るか否かである。文化が存在すれば、現在地に留まることに意義が生まれる。

それでは、サピエンスが非常に高い新地開拓傾向を維持できたのはなぜだろうか。恐らく、サピエンスは、想像力とでもいうべき高次の個体学習能力を持っており、新しい環境ではどういった生活戦略が適しているか実際に試してみるまでもなく適切に予想できたのではないだろうか。それに対しネアンデルタールはそういった想像力を持たず、なんでも実際にやってみるまではその効用を評価できなかった。結果として、彼らにとって新環境は常に真の冒険であり、新地開拓は避けてもっぱら土着の文化に甘んじていた、すなわち図3のU字の谷の深いところで留まっていたのではないだろうか。冒頭で述べた森林と平原の文脈で言えば、ネアンデルタールは森林ゾーンに適した既存の文化に依存し、その維持に終始するだけで、平原へ進出しようとしなかった。ここで注意したいのは、ネアンデルタールにもある程度の個体学習能力が備わっていたはずだということである。そうでなければ、エラーの蓄積により、テクノロジーを現状維持することすらできなかっただろう (Henrich 2004; Aoki & Kobayashi 投稿中)。この考察は、ネアンデルタールの分散率が図3のU字の谷に対応するという考え、つまり彼らが高い社会学習能力と若干の個体学習能力を持ち合わせていたという考えと整合性がある。

今後の課題としては、社会学習率の進化的安定性に関する議論の完備に加え、より広範囲なパラメータ条件のもとでの数値解析が残されている。前者の問題に関しては、現在の枠組みでは対処が難しいので、今後の解析の結果次第では分集団のサイズが有限の場合のモデルに完全に切り替える予定である。

引用文献

Allen JRM, Brandt U, Brauer A, Hubberten H-W, Huntley B, et al. (1999) Rapid environmental changes in southern Europe during the last glacial period. *Nature* 400, 740-743.

- Aoki K, & Kobayashi Y (submitted) Innovativeness, population size, and cumulative cultural evolution.
- Aoki K, & Nakahashi W (2008) Evolution of learning in subdivided populations that occupy environmentally heterogeneous sites. *Theoretical Population Biology* 74, 356-368.
- Feldman M, Aoki K, & Kumm J (1996) Individual versus social learning: Evolutionary analysis in a fluctuating environment. *Anthropological Science* 104, 209-232.
- Finlayson C, & Carrion JS (2007) Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 213-222.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: How adaptive cultural processes can produce maladaptive losses – The Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- 小林 豊 (2011) 集団の空間構造が学習能力の進化に与える影響. 交代劇 B01 班 2010 年度研究報告書 (青木健一編). pp. 39-46. 東京大学.
- Kobayashi Y, & Wakano JY (2012) Evolution of social versus individual learning in an infinite island model. *Evolution*, in press.
- Rendell L, Fogarty L, & Laland KN (2010) Rogers' paradox recast and resolved: population structure and the evolution of social learning strategies. *Evolution* 64, 534-548.
- van Valen L (1971) Group selection and the evolution of dispersal. *Evolution* 25, 591-8.
- 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, Kawasaki K, Shigesada N, & Aoki K (2011) Coexistence of individual and social learners during range-expansion. *Theoretical Population Biology* 80, 132-140.

Evolution of learning and dispersal in a spatially structured population

Yutaka Kobayashi

Graduate School of Science, the University of Tokyo

Abstract: It has recently been revealed that variable climate and associated faunal turnover in the last glaciation significantly affected the geographic patterns of the distributions of Neanderthals as well as anatomically modern humans in Eurasia. Probably, in the boundary between the southern warm area dominated by woodlands, savannahs, or wooded steppes and the northern cold area dominated mainly by plains, local extinction and recolonization repeatedly challenged humans' ability to manage new environments, triggering the evolution of sophisticated individual learning in *Homo sapiens*. Further, it may have in turn facilitated the evolution of increased dispersal propensity toward new habitats, enabling later rapid expansion of the distribution of *H. sapiens* to the Russian Arctic and Nearctic. The purpose of the present study is to investigate the potential effect of repeated extinction and colonization on a local scale on the evolution of the learning mode and dispersal propensity in humans, using a mathematical model. The model reveals that the evolutionary equilibrium rate of social learning is a decreasing function of the rate of local extinction and is independent of the rate of dispersal. On the other hand, the evolutionary equilibrium rate of dispersal is a U-shaped function of the social learning rate. This result suggests that overreliance on cultural accumulation can result in a selection pressure favoring a decreased dispersal rate. Implications of these theoretical results are argued in relation to replacement of Neanderthals by modern humans.

研究項目 B01 2011 年度班会議プログラム

第 1 回班会議

日程：平成 23 年 4 月 25 日（木）9:30～12:00

場所：東京大学理学部 2 号館第 3 会議室

議題：(1) 既存班員および招待研究者の顔合わせ
(2) 事務連絡

第 2 回班会議

日程：平成 23 年 8 月 3 日（水）－4 日（木）

場所：沖縄県宜野湾市 カルチャーリゾートフェストーネ

第 1 日：平成 23 年 8 月 3 日（水）

13：00－13：15 開会の辞

13：15－14：15 高橋 伸幸

「問題解決状況における試行錯誤と創造性」

14：30－15：30 嶋田 誠

「絶滅古人類混血の痕跡：公表データ検索調査と研究戦略」

15：45－16：45 堀内 史朗

「地域間交流を背景にした学習モデルの分析」

第 2 日：平成 23 年 8 月 4 日（木）

9：15－10：00 事務連絡

10：00－11：45 総合討論

第 3 回班会議

日時：平成 24 年 2 月 17 日（金）－19 日（日）

場所：明治大学紫紺館（東京・御茶ノ水）3 階 S3 会議室

第 1 日：平成 24 年 2 月 17 日（金）

13：00－14：30 小林 豊

「空間構造のある集団における学習能力と分散傾向の進化」

- 14 : 30－15 : 30 高橋 伸幸
「試行錯誤能力、創造能力、模倣学習能力の測定」
- 15 : 50－16 : 50 青木 健一
「進化的に安定な学習スケジュール（続）」
- 15 : 45－16 : 45 岡寫 亮子（招待講演）
「移動分散と適応（絶滅）の歴史：哺乳類における事例」

第2日：平成24年2月18日（土）

- 10 : 00－11 : 30 中橋 渉
「新人旧人の学習能力の差異とその進化要因」
- 11 : 30－12 : 30 木村 亮介
「学習戦略進化のシミュレーション：ディプロイドモデル」
- 13 : 30－15 : 00 堀内 史郎
「郵送質問紙調査による祭り仮説の検証計画」
- 15 : 10－17 : 30 総合討論，他班との意見交流

第3日：平成24年2月19日（日）

- 10 : 00－11 : 00 嶋田 誠
「古代人由来ハプロタイプの生物情報学的解析」
- 11 : 00－12 : 00 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」
- 13 : 00－14 : 30 若野 友一郎
「個体学習のモデル：経験による強化学習と想像による強化学習」

研究項目 B01 主催 国際ワークショッププログラム

Workshop on the Evolutionary Theory of Learning

Dates: November 28-30, 2011

Venue: Kanbaikan, Doshisha University, Kyoto

Program

Day 1 (Monday, November 28)

9:45-10:00 Kenichi Aoki
“Opening remarks”

Chair: Makoto Shimada

10:00-11:00 Yoshihiro Nishiaki (with Seiji Kadowaki)
“Patterns of cultural change in the Middle and Upper Palaeolithic of the Levant”

11:00-12:00 Ryosuke Kimura
“Reconstruction of the history of human migrations and admixtures from genome data: how to interpret multivariate genomic analysis”

Chair: Nobuyuki Takahashi

13:30-14:30 Laurent Lehmann
“Accumulation of cultural information under games of repeated cultural transmission”

Chair: Shiro Horiuchi

15:00-16:00 Stephen Shennan
“Demography, adaptation, and cumulative culture”

16:00-17:00 Kenichi Aoki
“Innovativeness, population size, and cultural evolution”

Day 2 (Tuesday, November 29)

Chair: Yasuo Ihara

9:00-10:00 Joseph Henrich
“It’s better to be social than smart”

10:00-11:00 Wataru Nakahashi
“Vertical transmission and updating by horizontal transmission”

Chair: Joe Yuichiro Wakano

11:30-12:30 Yutaka Kobayashi
“Evolution of social versus individual learning in an infinite island model”

Day 3 (Wednesday, November 30)

Chair: Wataru Nakahashi

9:30-10:30 Marcus Feldman (with Michal Arbilly)
“Evolution of learning and cognition in producers and scroungers”

10:30-11:30 Magnus Enquist (with Alberto Acerbi and Stefano Ghirlanda)
“The evolution of fashion cycles”

Chair: Yutaka Kobayashi

13:00-14:00 Joe Yuichiro Wakano
“Competition for empty space among individual and social learners”

14:00-15:00 Kohkichi Kawasaki
“Reaction-diffusion model for range expansion of modern humans in a heterogeneous environment”

15:30-16:00 Marcus Feldman
“Closing remarks”

研究発表

雑誌論文

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.

Lehmann L, Aoki K, & 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.

堀内史朗 (2011) 「コミュニティ形成に資する仲介者の性質: エージェント・ベース・モデルによる分析」『理論と方法』 26, 51-66.

Wakano JY, Kawasaki K, Shigesada N, & Aoki K (2011) Coexistence of individual and social learners during range-expansion. *Theoretical Population Biology* 80, 132-140.

Wakano JY, Ikeda K, Miki T, & 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* 120, 1712-1720.

Horiuchi S, & Takasaki H (2012) Boundary nature induces greater group size and group density in habitat edges: an agent-based model revealed. *Population Ecology* 54, 197-203

Kobayashi Y, & Wakano JY (2012) Evolution of social versus individual learning in an infinite island model. *Evolution*, in press.

Wakano JY (2012) Spatiotemporal dynamics of cooperation and spite behavior by conformist transmission. *Communications on Pure and Applied Analysis* 11, 375-386.

Aoki K, Wakano JY, & Lehmann L (2012) Evolutionarily stable learning schedules and cumulative culture in discrete generation models. *Theoretical Population Biology*, in press.

Kawasaki K, Asano K, & Shigesada N (2012) Impact of directed movement on invasive spread in periodic patchy environments. *Bulletin of Mathematical Biology*, in press.

著書・同掲載論文

Horiuchi S (2012) The boundary between “bad” and “good” outsiders and the construction of unifying elements underpinning rural communities. In: *Advances in Sociology Research* Volume 12. Nova Science Publishers.

学会発表

小林豊 (2011)「集団構造と学習能力の進化」『第 22 回ダーウィンセミナー』東京：東京工業大学田町キャンパス. 2011.6.24.

小林豊 (2011)「学習進化の島模型」『第 21 回日本数理生物学会大会』東京：明治大学駿河台キャンパス. 2011.9.13.

木村亮介 (2011)「ゲノム集団遺伝学でみるホモ・サピエンスの拡散と遺伝適応」『第 21 回日本数理生物学会大会』東京：明治大学駿河台キャンパス. 2011.9.13.

青木健一 (2011)「文化的モランモデル」『第 21 回日本数理生物学会大会』東京：明治大学駿河台キャンパス. 2011.9.13.

中橋渉 (2011)「ヒトをヒトたらしめているもの」『第 21 回日本数理生物学会大会』東京：明治大学駿河台キャンパス. 2011.9.13.

木村亮介 (2011)「ゲノム多変量解析から読み解く集団の移動史」『第 65 回日本人類学会大会』ポスター発表. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.4.

佐藤丈寛、山口今日子、川口亮、石田肇、木村亮介 (2011)「本土日本ー琉球人集団間における体毛分布差異の統計学的評価」『第 65 回日本人類学会大会』ポスター発表. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.4.

中伊津美、氷上光輝、中山一大、古賀農人、西田奈央、木村亮介、古澤拓郎、夏原和美、山内太郎、石田貴文、稲岡司、松村康弘、大塚柳太郎、土屋尚之、大橋順 (2011)「オセアニア集団における β アドレナリン受容体プロモーター多型と肥満との関連」『第 65 回日本人類学会大会』ポスター発表. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.4.

中橋渉 (2011)「学習回数モデルにおける探究的社会学習戦略の進化」『第 65 回日本人類学会大会』若手会員大会発表賞大賞セッション 3. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.4.

宮里絵里、山口今日子、深瀬均、石田肇、木村亮介 (2011)「3 次元顔面画像データの特徴点による琉球および本土日本人の判別」『第 65 回日本人類学会大会』ポスター発表. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.4.

諸見里恵一、山口今日子、深瀬均、石田肇、木村亮介 (2011)「若年成人の全身性関節弛緩性と左右の優位性との関係について」『第 65 回日本人類学会大会』ポスター発表. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.4.

山口今日子、宮里絵理、川口亮、石田肇、青木健一、木村亮介 (2011)「沖縄在住日本人の皮膚色変異とその遺伝的要素」『第 65 回日本人類学会大会』ポスター発表. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.4.

青木健一 (2011)「進化的に安定な学習スケジュール」『第 65 回日本人類学会大会』シンポジウム 6. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.6.

久高将臣、深瀬均、木村亮介、埴原恒彦、松村博文、佐宗亜依子、請久嶺忠彦、

石田肇 (2011)「日本列島およびアジアにおけるヒト四肢骨の形態的特徴」『第 65 回日本人類学会大会』一般口演 13. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.6.
露木玲、青木健一 (2011)「第三者の近親相姦行動に対する道徳的評価」『第 65 回日本人類学会大会』一般口演 14. 那覇：沖縄県立博物館・美術館. 2011.11.6.
中橋渉、堀内史朗 (2011)「繁殖戦略の進化と家族の起源」『日本人間行動進化学会第 4 回大会』札幌：北海道大学. 2011.11.19.

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）
研究項目 B01「ヒトの学習能力の進化モデルの研究」
2011 年度研究報告書

2012 年 3 月 2 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 347

<http://www.brains-network.com/>

r66@brains-network.com

Tel. (03) 3267-8711

