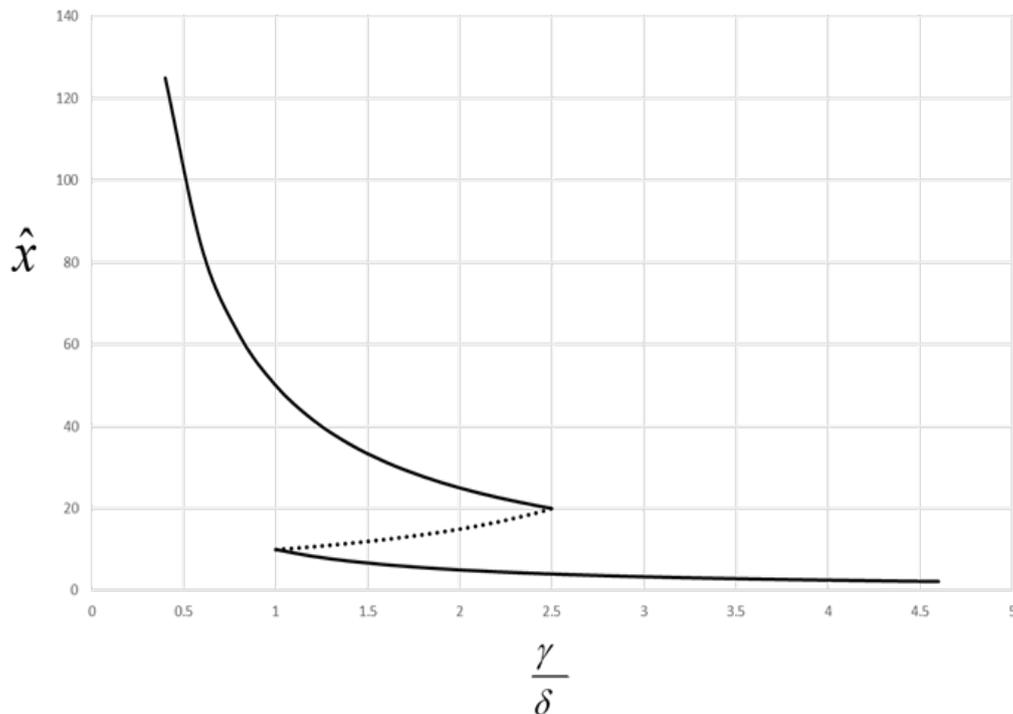


# 交替劇

研究項目 B01 2014 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

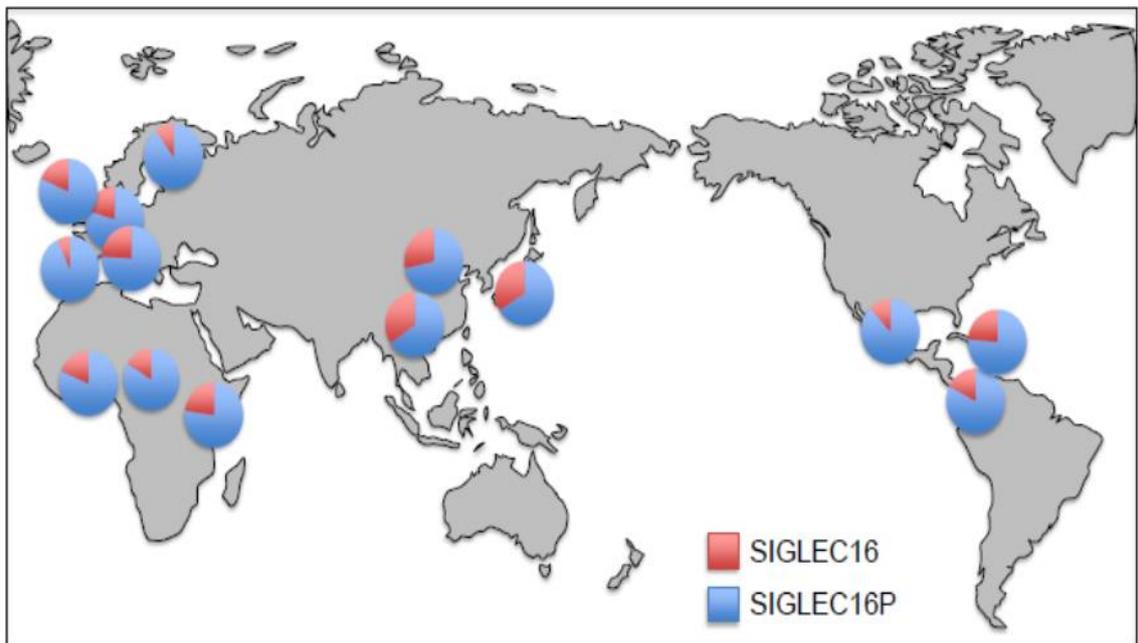
ヒトの学習能力の進化モデルの研究



# 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  
2014 年度





## 目次

研究組織 .....	iv
<b>研究報告</b>	
人類260万年の文化進化のモデリング .....	青木健一 1
文化と学習能力の進化的数理モデル .....	若野友一郎 11
平等な協力社会の下でのイノベーション行動の進化 .....	木村亮介 19
ユーラシアにおけるMP-UP間の文化的連続性に関する理論的考察 .....	小林 豊 25
集団外交流と交代劇～神楽と地域アートの社会調査から～ .....	堀内史朗 33
記憶能力の進化と累積的文化 .....	中丸麻由子 45
シアル酸に関わる分子のヒト特異的な変化と学習能力の進化 .....	早川敏之 51
認知能力と頭蓋サイズに共通する遺伝的基盤の探索 .....	山口今日子 59
個人差が生む社会学習と文化進化への影響 .....	大泉 嶺 67
<b>班会議</b>	
第1回 .....	71
第2回 .....	71
研究発表 .....	73

## 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：明治大学・研究知財戦略機構・客員教授

### 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・総合数理学部・准教授

木村亮介：琉球大学・大学院医学研究科人体解剖学講座・准教授

小林豊：高知工科大学・マネジメント学部・准教授

### 招待研究者

堀内史朗：山形大学・COC推進室・准教授

中丸麻由子：東京工業大学・大学院社会理工学研究科・准教授

早川敏之：九州大学・基幹教育院・准教授

### 研究協力者

山口今日子：琉球大学・大学院医学研究科人体解剖学講座・ポスドク研究員

大泉嶺：明治大学・研究知財戦略機構・ポスドクター

### 海外協力者

Marcus W. Feldman：米国・スタンフォード大学・教授

Laurent Lehman：スイス国・ローザンヌ大学・准教授

# 人類260万年の文化進化のモデリング

青木健一

明治大学研究知財戦略機構

## 1. 序

本プロジェクト「交代劇」の作業仮説は次のように要約できる。1) ネアンデルタールとヒトの間に生得的な学習戦略の違いが存在した、2) 学習戦略の違いは、文化水準の差異など、より高次の差異を両者の間にもたらした、3) これらの差異がネアンデルタールの絶滅とヒトによる置換（いわゆる交代劇）の主な原因である。これを「学習仮説」と呼ぶ。

上記学習戦略の違いの性質について、これが定性的なものであったとする考え方と、定量的なものであったとする考え方が、本プロジェクトのメンバー間に混在していた。しかし、最新の考古学研究から得られた知見は、後者の考え方を支持している。むしろ、違いがなかったとする考え方が、欧米の考古学界で支配的となっているとも言える。つまり、ヒトを特徴付けるとされていた「現代人的行動」（石刃、骨角器、身体装飾、顔料使用、副葬品を伴う埋葬など）が、同時代のネアンデルタールにも（ほとんど）すべて当てはまること示されたのである。これが、ネアンデルタールとヒトの「認知同等性」の主張の根拠となっている。

ここで、考古学の門外漢である私には、一つの疑問が生じる。ネアンデルタールの遺跡から、現代人的行動の証拠はどこくらいの頻度で発見されているのであろうか？例えていうならば、小学3年生と中学3年生を比較したとき、後者の方が知的に発達していると考えるのが自然であろう。小学3年生でも、二次方程式が解ける生徒がいるでしょう。しかし、中学3年生に比べれば、その人数は間違いなく少ない。そこで、ネアンデルタールとヒトの地域集団の文化水準を比較したとき、前者が平均的に劣っていたと仮定すれば、種間競争において後者が優位に立てた理由が頷ける。

本稿では、本プロジェクト期間中に私が関わった主要な理論的研究について簡単にまとめる。詳細は、専門誌と著書に発表した。

## 2. 文化進化速度

文化進化速度が高いほど、集団の文化水準が早く向上すると考えられる。そのため、文化進化速度は、交代劇の研究において重要な概念となる。

集団遺伝学における分子進化速度の理論式（Kimura 1983）を転用して、

$$R = N\mu\pi_1 \tag{1}$$

と定義した (Aoki et al. 2011)。ここに、 $N$  は集団サイズ、 $\mu$  は世代当たり構成員当たりのイノベーション率、 $\pi_1$  は構成員 1 人によって創出されたイノベーションが集団全体に伝播する確率 (固定確率) である。(1) 式はつまり、世代当たり集団全体で総数  $N\mu$  の異なるイノベーションが創出されるが、集団全体でいずれ共有されるイノベーションがその中の割合  $\pi_1$  だけなので、長い目で見れば文化進化速度が  $N\mu$  と  $\pi_1$  の積によって与えられるという意味である。さらに、複数 ( $m$ ) の社会的役割が存在する場合に (1) 式を拡張し、

$$R = \sum_{i=1}^m N_i \mu_i \pi_{1i} \quad (2)$$

と定義した (Aoki et al. 2011)。例えば、男女でイノベーション率や固定確率に違いがある場合に、(2) 式が適用される。

(1) 式は、もともと遺伝子の挙動を表した式であり、文化現象に当てはめるには多少無理がある。つまり、稀な突然変異を除けば、遺伝子は忠実に複製されて、親から子へ伝達される。一方、「文化要素」の習得に際しては、模範からのずれが生じる可能性が高い。また、模範となる文化要素を全く習得できない場合もありうる。ここに、文化要素とは、例えば石器の種類 (礫、薄片、石刃など) を指す。従って、考古学などが提供する経験的なデータを解釈するに当たって、この点を考慮する必要がある。

(1) 式および (2) 式から文化進化速度の理論値を求めるためには、固定確率 ( $\pi_1$  または  $\pi_{1i}$ ) が計算できなければならない。そのために、集団遺伝学のモランモデル (Moran 1958) を転用した。我々が用いるモランモデル (文化モランモデル) では、タイムステップ毎に順次  $N$  人の「年長者」がイノベーションをし、1 人の「新生児」が生まれ、この新生児が年長者から社会学習によって文化要素を習得し、年長者の中の (新生児以外の) ランダムな 1 人が死ぬ。習得した文化要素がイノベーションであるか従来型であるかは、確率的に決まる。また、タイムステップ毎の死亡率が 1 人当たり  $1/N$  となるため、平均寿命は  $N$  タイムステップである。つまり、 $N$  タイムステップを 1 世代と見なすことができる。このようなモデルのことを確率論で出生死亡過程と呼ぶが、その特徴として固定確率の計算が比較的容易である。

さて、社会学習による文化要素の獲得には、様々な伝達様式・経路が存在する。我々は、(1) 式または (2) 式を用いて、ランダム斜行伝達、直接バイアス伝達 (best-of- $K$ )、同調伝達、一対多伝達について文化進化速度を求めた。欧米の考古学界では、文化進化速度の決定要因として集団サイズ ( $N$  または  $\sum_{i=1}^m N_i$ ) を重視する風潮がある。つまり、人口が

多いほど、文化進化速度が高いと。しかし、我々の計算によると、集団サイズが大きいほど文化進化速度が高くなるのは、直接バイアス伝達の場合のみである。ランダム斜行伝達と一対多伝達の場合は、集団サイズの効果が全く見られない。また、同調伝達の場合、集団サイズが大きいほど、むしろ文化進化速度が低くなる (Aoki et al. 2011)。一方、イノベーション率 ( $\mu$  または  $\mu_i$ ) の効果はというと、これが高いほど必ず文化進化速度も高く

なる。

我々は、さらにシミュレーションを行ってこれらの予測を確認し (Fogarty et al. 準備中)、上記モデルとは大きく異なるヘンリックモデル (Henrich 2004) を用いた解析からも同様な結果が得られることを示した (Kobayashi & Aoki 2012)。

ところで、自然淘汰が加われば、つまり従来型よりイノベーションが生存上有利または不利ならば、集団サイズの効果は当然見られる。しかし、一対多伝達に限っていうならば、この効果は僅少である (Seki & Ihara 2012; 関元秀私信)

### 3. 文化多様性

文化多様性 (文化要素の数) も、集団の文化水準の指標となる。ここで、文化多様性を集団中に存在する異なる文化要素の数と定義する。つまり、集団中の少なくとも1人が有する文化要素の数である。文化進化速度を求めたモデルを少し改変して、伝達様式・経路、イノベーション率、集団サイズなどが文化多様性に及ぼす効果を調べることができる (Lehmann et al. 2011; Aoki et al. 2011; Fogarty et al. 2015)。文化多様性のモデルでは、模範となる文化要素を新生児が習得できない場合も考慮に入れ、(社会学習による) 伝達効率  $\beta$  ( $0 < \beta < 1$ ) を定義する。文化要素には、習得が易しいもの (「単純な文化要素」、 $\beta$  大) と習得が難しいもの (「複雑な文化要素」、 $\beta$  小) が存在するであろう。

ランダム斜行伝達と直接バイアス伝達 (best-of- $K$ ) に限っていうならば、文化多様性を計算するための便利な式が求められる (Fogarty et al. 2015)。今、 $N$  人中  $i$  人が持つ文化要素の期待数を  $P_i$  ( $0 \leq i \leq N$ ) とおく。これを、文化要素の「スペクトル」と呼ぶ。すると、文化多様性の期待値は、

$$\bar{C}_{pop} = \sum_{i=1}^N P_i \quad (3)$$

と書ける。

無限座位のイノベーション様式を仮定すると、 $N$  人の年長者がイノベーションをした後、

$$\begin{aligned} P_1^* &= P_1 + \mu \\ P_i^* &= P_i \quad (i \neq 1) \end{aligned} \quad (4)$$

となり、さらに文化モランモデルに従って、新生児が社会学習をし、年長者が死んだ後には、

$$P_i' = P_{i-1}^* b_{i-1} (1 - d_{i-1}) + P_i^* [b_i d_i + (1 - b_i)(1 - d_i)] + P_{i+1}^* (1 - b_{i+1}) d_{i+1} \quad (5)$$

となる。ここに、

$$d_i = \frac{i}{N} \quad (6)$$

であり、ランダム斜行伝達の場合は、

$$b_i = \beta \frac{i}{N} \quad (7)$$

直接バイアス伝達 (best-of-K) の場合は、

$$b_i = \beta \left\{ 1 - \frac{\binom{N-i}{K}}{\binom{N}{K}} \right\} \quad (8)$$

である。なお、(8) 式の  $\binom{x}{y} = \frac{x(x-1)\cdots(x-y+1)}{y(y-1)\cdots 1}$  は、組合せの数を表す。

(4) ~ (8) 式を 1 回適用することにより、1 タイムステップ後の文化要素のスペクトルが得られる。集団サイズ  $N$  が一定な場合、(4) ~ (8) 式を繰り返し適用すれば、スペクトルは平衡値に収束する。また、(4) ~ (8) 式で記述されるモデルの面白さは、集団サイズ  $N$  が一定の場合のみならず、人口が指数増加または指数減少する場合にも拡張できる点にある (Fogarty et al. 準備中)。

(4) ~ (8) 式およびシミュレーションによって、集団サイズが一定の場合の文化多様性の平衡値を求めた。伝達様式・経路に関わらず、集団サイズが大きいほど文化多様性が高いという予測を得た。この理論的結果は、文化進化速度の場合と大きく異なる。

さて、(民族学的な記述のある) 狩猟採集民や小規模農耕民について、集団サイズ (または人口密度) と道具数の間の相関関係を統計的に調べた研究がある。狩猟採集民の場合、単純回帰係数も偏回帰係数も共に有意でなかった (Collard et al. 2005; Read 2006)。つまり、これらのデータとその統計解析を信じるならば、我々のモデルの仮定の一部に問題があることになる。集団サイズが大きいほど文化多様性が高いという予測の元となった仮定には、文化要素が独立に伝達される、文化要素に自然淘汰が加わっていない、集団サイズがパラメータである、集団サイズが一定である、文化多様性が平衡状態にある、文化多様性が (3) 式によって与えられるなどが含まれる。

最後の仮定について一言。  $P_i$  ( $0 \leq i \leq N$ ) の定義は、大きさ  $N$  の集団中の  $i$  人が持つ文化要素の (期待) 数である。(3) 式右辺の和を  $i=1$  から取っているため、1 人だけの場合でも文化要素としてカウントされる。これに対して、2 人以上が共有しなければ文化要素

に該当しない、という考え方も存在する (Whiten et al. 1999) ことを申し添えておく。

#### 4. 学習スケジュール

発達段階や年齢によって社会学習と個体学習を使い分ける戦略のことを、学習スケジュールという。ヒトの文化の特徴は、その蓄積性（累積性）にある。これを可能にしているのが、社会学習を行った後に個体学習を行う学習スケジュール（SE 戦略と呼ぶことにする、Borenstein et al. 2008; Aoki 2010）だと思われる。Aoki et al. (2012) および Lehmann et al. (2013) で我々は、SE 戦略が進化的に安定でありうること、またそうあるための条件を環境変動との関係で示した。

ところが、Wakano & Miura (2014) が社会学習と個体学習のみならず、資源獲得への時間配分を考慮したモデルを解析したところ、SE 戦略が進化的に安定でありえないことが判明した。その後の研究で、学習スケジュールが主に垂直伝達によって（親から子へ）継承されるという条件を追加すれば、SE 戦略の進化的安定性が復活することが示されている (Kobayashi et al. 投稿中)。詳細は、分担者・若野友一郎氏の報告に譲る。

#### 5. 創造の爆発

旧石器時代の文化進化は断続的であったといわれる。考古記録から判断する限り、文化の変化がほとんど観察されない極めて長い時間が続く中、文化の大きな変化を伴う「創造の爆発」が時折見られる。この現象を説明するため、Aoki (2015) を修正した次のようなモデルを考える。

ある集団のサイズを  $N$ 、その文化水準を  $x$  とする。文化水準と集団サイズは、正のフィードバックを通して互いに影響しあって変化する。具体的なダイナミクスは、

$$\frac{dx}{dt} = -\gamma x + \delta N \tag{9}$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{M(x)} \right) \tag{10a}$$

なる連立常微分方程式によって記述する。ただし、

$$M(x) = \begin{cases} K & \text{if } x \leq x^* \\ K + D \frac{x - x^*}{x^{**} - x^*} & \text{if } x^* \leq x \leq x^{**} \\ K + D & \text{if } x^{**} \leq x \end{cases} \tag{10b}$$

は、文化水準に依存する環境収容力である。また、 $x \geq 0, N \geq 0$  である。

モデルのパラメータはすべて正である。(9) 式の右辺第1項は、社会学習が忠実に行われないため、文化水準が時間とともに劣化する効果を表している。パラメータ  $\gamma$  が大きいほど、劣化の度合いも大きい。一方、右辺第2項は、イノベーションのよって文化水準が向上する効果を表している。パラメータ  $\delta$  は構成員1人当たりのイノベーション率である。(10b) 式では、環境収容力  $M(x)$  が文化水準  $x$  の単調不減少関数であると仮定した。なお、Aoki (2015) では (9) 式および (10b) 式に異なる関数形を用いたが、本質的な違いはない。

結果を簡単に述べる。まず、パラメータの間に

$$\frac{K}{x^*} < \frac{K+D}{x^{**}} < \frac{D}{x^{**}-x^*} \quad (11a)$$

または

$$\frac{D}{x^{**}-x^*} < \frac{K+D}{x^{**}} < \frac{K}{x^*} \quad (11b)$$

なる大小関係が可能であり、これ以外の大小関係はありえない。

(11a) 式が成立する場合、(9) 式および (10) 式の正の平衡点は、

$$\frac{K}{x^*} < \frac{\gamma}{\delta} \quad \text{ならば} \quad \hat{x} = \frac{\delta}{\gamma} K, \hat{N} = K \quad (12a)$$

$$\frac{K}{x^*} < \frac{\gamma}{\delta} < \frac{K+D}{x^{**}} \quad \text{ならば} \quad \hat{x} = \frac{K - \alpha x^*}{\frac{\gamma}{\delta} - \alpha}, \hat{N} = \frac{\gamma}{\delta} \frac{K - \alpha x^*}{\frac{\gamma}{\delta} - \alpha} \quad (12b)$$

$$\frac{\gamma}{\delta} < \frac{K+D}{x^{**}} \quad \text{ならば} \quad \hat{x} = \frac{\delta}{\gamma} (K+D), \hat{N} = K+D \quad (12c)$$

である。ただし、 $\alpha = \frac{D}{x^{**}-x^*}$  である。ここに  $\frac{K}{x^*} < \frac{\gamma}{\delta} < \frac{K+D}{x^{**}}$  の範囲内で、同一の  $\frac{\gamma}{\delta}$  について2つの平衡点 (12a) および (12c) が共存することが分かる。この2つの平衡点はともに局所安定であり (双安定)、平衡点 (12b) は不安定である。

一方、(11b) 式が該当する場合の正の平衡点は、

$$\frac{K}{x^*} < \frac{\gamma}{\delta} \quad \text{ならば} \quad \hat{x} = \frac{\delta}{\gamma} K, \hat{N} = K \quad (13a)$$

$$\frac{K+D}{x^{**}} < \frac{\gamma}{\delta} < \frac{K}{x^*} \quad \text{ならば} \quad \hat{x} = \frac{K - \alpha x^*}{\frac{\gamma}{\delta} - \alpha}, \hat{N} = \frac{\gamma}{\delta} \frac{K - \alpha x^*}{\frac{\gamma}{\delta} - \alpha} \quad (13b)$$

$$\frac{\gamma}{\delta} < \frac{K+D}{x^{**}} \quad \text{ならば} \quad \hat{x} = \frac{\delta}{\gamma}(K+D), \hat{N} = K+D \quad (13c)$$

である。同一のパラメータの値について、大域安定な平衡点が1つだけ存在する。

図1および図2に、パラメータ $\frac{\gamma}{\delta}$ および $K$ をそれぞれ連続的に変化させた場合の分岐図を示す。 $\frac{\gamma}{\delta}$ が小さいほど、社会学習が忠実であるか、イノベーションが多く創出されるか、またはその両方である。一方、 $K$ が大きいほど、環境の生産性が高いと考えられる。

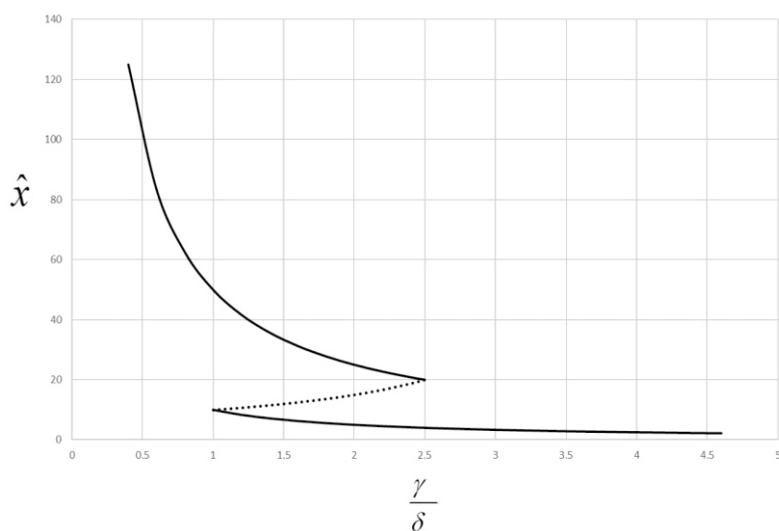


図1. 文化水準のカタストロフ。実線は安定平衡点，点線は不安定平衡点を表す。

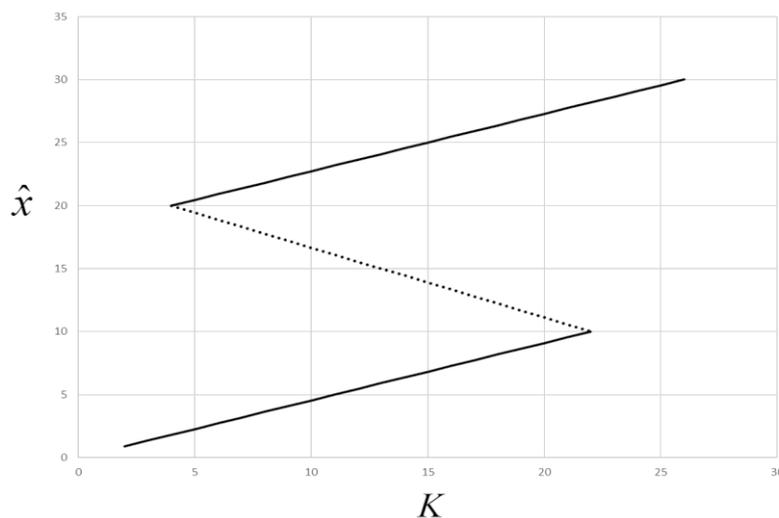


図2. 文化水準のカタストロフ。実線は安定平衡点，点線は不安定平衡点を表す。

## 6. 展望

交替劇は、最終的には人口（数）の問題である。種間競争の結果、ネアンデルタールの人口が0まで減り、ホモ・サピエンスの人口が安定多数を維持するに至った理由を説明しなければならない。種間競争の標準的な生態学モデルは、次のように記述される。

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[ 1 - \frac{N_1 + b_{12} N_2}{M_1} \right] \quad (14a)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[ 1 - \frac{N_2 + b_{21} N_1}{M_2} \right] \quad (14b)$$

ここに、下付きの1と2はそれぞれネアンデルタールとホモ・サピエンスの集団を指すものとする。良く知られているように、パラメータの組み合わせによって、共存、双安定、または競争的排除のいずれかが予測される。

この標準的なモデルを拡張して、集団の文化水準とサイズの間での正のフィードバックを導入する。つまり、集団毎に (9) 式および (10) 式が適用されるとし、また競争の効果を表すパラメータ  $b_{12}$  と  $b_{21}$  が両集団の文化水準に依存すると仮定する。具体的には、 $i=1,2$  について

$$\frac{dx_i}{dt} = -\gamma x_i + \delta_i N_i \quad (15)$$

$$M_i(x_i) = \begin{cases} K_i & \text{if } x_i \leq x_i^* \\ K_i + \frac{D_i(x_i - x_i^*)}{x_i^{**} - x_i^*} & \text{if } x_i^* \leq x_i \leq x_i^{**} \\ K_i + D_i & \text{if } x_i^{**} \leq x_i \end{cases} \quad (16)$$

$$b_{12} = b_{12}(x_1, x_2), b_{21} = b_{21}(x_1, x_2) \quad (17)$$

と置く。

本プロジェクトの残期間では、(14) ~ (17) 式によって与えられる競争モデルについて、知見を得るよう努力する。

## 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 (2015) Modeling abrupt cultural regime shifts during the Palaeolithic and Stone Age. *Theoretical Population Biology* 100, 6-12.
- 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.
- Borenstein E, Feldman MW, and Aoki K 2008. Evolution of learning in fluctuating environments: when selection favors both social and exploratory individual learning. *Evolution* 62, 586-602.
- Collard M, Kemery M, & Banks S (2005) Causes of toolkit variation among hunter-gatherers: a test of four competing hypotheses. *Canadian Journal of Archaeology* 29, 1-19.
- Fogarty L, Wakano JY, Feldman MW, & Aoki K (2015) Factors limiting the number of independent cultural traits that can be maintained in a population. In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, in press. Springer, Tokyo.
- Fogarty L, Wakano JY, Feldman MW, & Aoki K (準備中) The driving forces of cultural complexity: Neanderthals, modern humans, and the question of population size.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses—the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Kimura M (1983) *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Kobayashi Y, Wakano JY, & Ohtsuki H (投稿中) A paradox of cumulative culture.
- 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.
- Read D (2006) Tasmanian knowledge and skill: maladaptive imitation or adequate technology? *American Antiquity* 71, 164-184.
- Seki M, & Ihara Y (2012) The rate of cultural change in one-to-many social transmission: when cultural variants are not selectively neutral. *Letters on Evolutionary Behavioral Science* 3, 12-16.
- Wakano JY, & Miura C (2014) Trade-off between learning and exploitation: the Pareto-optimal versus evolutionarily stable learning schedule in cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 91, 37-43.
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C (1999) Culture in chimpanzees. *Nature* 399, 682-685.

## **Modeling 2.6 million years of hominid cultural evolution**

Kenichi Aoki  
Meiji University

Abstract: Innovativeness, fidelity of social learning, and population size are major determinants of cultural evolution during the Palaeolithic. I summarize modeling work in which I have participated during the past five years. These theoretical studies have shown how the cultural evolutionary rate, cultural diversity, and cultural level of a population depend on these factors. In particular, I point out the importance of incorporating population size as a variable, rather than as a parameter, that interacts with cultural level in a Malthusian-Boserupian manner. Extinction and replacement are trivially and ultimately a matter of numbers, i.e. population size, but I also show that such an approach is useful in interpreting the pattern of cultural evolution seen in the archaeological record of the Palaeolithic, where immense spans of during which little happens are occasionally punctuated by “creative explosions.”

# 文化と学習能力の進化的数理モデル

若野友一郎

明治大学総合数理学部

## 0. 概要

ネアンデルタールからサピエンスへの交代劇における学習仮説を、数理モデルを用いて研究した。どのような違いがあれば革新的な文化爆発が引き起こされるのかという定量的な問題や、学習能力のどの部分の違いが文化進化にとって重要なのか、学習能力が遺伝的形質であるとするならば、その遺伝子の進化によって学習能力が進化し、結果として蓄積的文化進化が起きるための条件は何かなどの理論的課題について、今プロジェクトにおける私と共同研究者の研究成果をまとめる。

## 1. 緒言

ネアンデルタールからサピエンスへの交代劇を考える上で極めて重要なことは、交代劇とほぼ同時期に、石器伝統においても大きな革新が見られることである。本プロジェクト考古学班などの研究によって、交代劇（ネアンデルタールからサピエンスへの種入れ替わり）と文化進化との間の関連は、ますます盛んに研究されている。本プロジェクトは、種の違いを学習能力の違いと考え、学習能力の違いが文化の違いを生み出し、その結果交代劇が促進されたという学習仮説を、作業仮説として採用するところから出発した。実際にネアンデルタールとサピエンスに学習能力の違いがあったのかは、それ自体が重要な研究テーマである。しかし一方で、仮に学習能力の違いがあったとして、どのくらいの違いがあれば、旧石器から新石器のような革新的な文化爆発が引き起こされるのかという定量的な問題や、学習能力のどの部分の違いが文化進化にとって重要なのか、学習能力が種に固有の遺伝的形質であるとするならば、その遺伝子の進化によって学習能力が進化する（すなわち、作業仮説に基づけばサピエンスの祖先から学習能力に優れた新種が誕生する）ための条件はなにか、などといった理論的課題も多く存在する。本プロジェクトで私は共同研究者と共に、学習仮説に対するこれらの理論的課題を、数理モデルを用いて研究してきた。この5年間でいくつかのモデルとその解析結果を発表してきた。2014年度の成果を中心にしつつ、以下にこれまでの成果をまとめる。

## 2. 個体学習と社会学習のモデル

文化進化の最も古典的なモデルは、戦略（遺伝子）として個体学習（IL）と社会学習（SL）のみを考える。すなわち、個体は一生個体学習するか、あるいは一生社会学習するかのいずれかである。また文化形質としては、CORRECTとWRONGの2種類のみを考える。かな

り極端な単純化ではあるが、その単純さゆえにその他の部分により現実的な仮定をおいたモデル研究が可能となる。Wakano et al. (2004) と Aoki et al. (2005) は、環境が変動する場合に、個体学習が進化することを示した。Wakano & Aoki (2006) は、これらのモデルを少し一般化し、個体の戦略として混合戦略を許した。すなわち、個体は一生個体学習するか、あるいは一生社会学習するかのいずれかであるが、どちらを採用するかが確率的に決まるモデルである。これらのモデルでは、環境変動によって新しい知識が常に必要になる状況の下で、個体学習者と社会学習者が共存し、結果として個体学習によって得られた知識が社会学習によって世代を超えて伝えられていく文化ダイナミクスが、どのような時におきるかを調べている。その結果、環境変動の頻度にはある閾値が存在し、この閾値を超えて環境変動が頻繁に起きるときにのみ、文化ダイナミクスがおきうるということが分かった。

Wakano et al. (2011) は、個体学習者と社会学習者のモデルに空間構造を取り入れた反応拡散方程式系を研究した。想定したのは、ヨーロッパに分布するネアンデルタール集団にサピエンス集団が侵入するダイナミクスと、アメリカ大陸などの空き地にサピエンス集団が侵入するダイナミクスである。このモデルでは、空き地への分布拡大のフロント部分でのみ個体学習者は生存できる。すなわち、サピエンスの急速な分布拡大が、高い個体学習能力への正の自然選択を促進したという既往のいくつかの主張を、反応拡散方程式系の等速進行波解の解析から数学的にサポートした。しかし一方で、ネアンデルタール集団とサピエンス集団を明示的に区別したモデルは、あまりに複雑になるために、今のところは未着手である。

Kobayashi & Wakano (2012) は、個体学習者と社会学習者の枠組みはそのままに、社会構造の影響を調べた。具体的には、ヒトの集団は数十人程度のグループをなしているので、モデルとしては Wright の島モデルを拡張し、グループのサイズが有限でかつグループ間の移住率が限定されているときの、個体学習者と社会学習者の進化ダイナミクスを調べた。その結果社会学習者は、グループサイズが大きく、移住率が高いときに増えることを示した。このことは、世界が小さいグループによって分割され、グループ間の交流がほとんどないような場合には、社会学習者の頻度はかなり低くなり、その結果として知識の大半は個体学習、すなわち親世代からではなく自力で獲得した知識で占められる、という可能性を示唆している。このモデルは Kobayashi & Ohtsuki (2014) によって包括適応度理論を用いて発展的に再解釈されており、遺伝子-文化血縁度という新しい解析手法の開発に貢献している。

### 3. さまざまな学習様式

現実の文化は多様であり、個体学習と社会学習としてさまざまな様式が実験でも理論でも観察・提案されている。同調伝達とは、ある文化を頻度  $p$  で観察したとき、同じ文化を  $p$  よりも高い確率で行う（模倣する）ような社会学習様式のことである。すなわち、多数派により同調する社会学習である。同調伝達を仮定すれば、グループ内での文化の一様性やグループ間での文化の多様性が説明できること、これに関連してグループ内での個体間の協力とグループ間の闘争（戦争）なども説明できる可能性があるため、既往の研究によって着目されてきた（例えば Wakano 2012 は、同調伝達を仮定した空間モデルを解析して、協力やスパイト行動が広まっていくダイナミクスを研究している。） Wakano & Aoki (2007) や Nakahashi et al. (2012) は、社会学習が進化するときに同調伝達も同時に進化するための条件を詳細に調

べ、従来言われていたような「社会学習が進化しやすい状況ならば、同時に同調伝達も進化しやすい」とは必ずしも断言できない（特に社会学習が時間的な環境変動によって促進される場合）ことを明らかにした。なお、Wakano（準備中）は、同調伝達が存在せず社会学習が線形の反応曲線を持つ場合にも、相互協力が安定に維持されうることを、進化ゲーム理論と文化ダイナミクスを組み合わせることで、現在研究中である。

Lehmann & Wakano（2013）は、文化形質が取りえる値として  $N$  次元連続空間を考え、次元の大きさ、すなわち獲得しなければならない文化の複雑さが高くなっていったときに、個体学習（試行錯誤）と社会学習のどちらが有利になっていくかを調べた数理モデルである。次元  $N$  が高いとき、学習に必然的に含まれる微小なエラーが最適解への収束を強く阻害し、その結果として単純な試行錯誤と模倣だけでは複雑な文化進化は説明できないことを明らかにした。これは間接的に、成功バイアスなどのより発展的な社会学習の様式が文化爆発には必須であることを示唆している。

Fogarty et al.（2015）は、Aoki et al.（2011）や Lehmann et al.（2011）などの先行研究によって提案されたモデルを拡張することで、社会学習の様式や、各個体ごとの記憶容量の限界などが文化ダイナミクスに与える影響を調べた。特に集団サイズと文化形質の複雑さ（このモデルでは学習のしにくさ）とが、集団が保持できる文化形質の量に与える影響を調べ、個体数が大きく文化形質が単純である場合には、飽和が起きる結果個体数と文化形質の量の間の相関はかなり弱まるなどといった結果を示した。

#### 4. 学習スケジュール（生活史戦略）と蓄積的な文化進化

高度な文化は、1 個体が他者から学ぶことなくゼロから発明することは不可能である。よって、世代から世代へと知識が継承されていく蓄積的な文化進化が人類において起きたと考えられる。しかし文化の継承だけでは、技術の発展はありえない。前世代から学んだ知識に改良を加え、新しい知識や技術を発明する個体が必要である。個体は生まれてきたときには知識を持たないのだから、個体の一生において、いつ頃どのように文化の継承（社会学習）と文化の改良（個体学習）を行うかという生活史戦略は、蓄積的な文化進化を考えるうえで極めて大きな問題である。

蓄積的な文化進化を考えるため、文化レベル・知識量として連続な量  $z$  を考える。この  $z$  は、文化の質を一次元的に表したものであり、出生時には  $z=0$  と考える。例えば社会学習によって  $z=20$  となった個体が、個体学習によって新しい知識 1 をそこに追加すると  $z=21$  となる。 $z=10$  の個体が  $z=21$  の個体から社会学習するときは、その差 11 に比例する効率で学習が進むと仮定する。これらの仮定は、文化形質として CORRECT と WRONG しか考えない場合よりは一般化されているが、一方でこの  $z$  は、1 次元的な量であることは注意を要する。なぜなら、知識を 21 個持つ個体が、知識を 10 個持つ個体に出会った場合、その 2 人が共通に持っている知識があるかもしれず、その効果は一次元的な  $z$  では表現できていないからである。以下に述べるモデルは、Lehmann et al.（2013）を除いて、そのような一次元的な、いわば文化の質的な蓄積についての数理モデルである。

Aoki et al.（2012）は、2 ステージ型の学習スケジュールを考え、各ステージごとに最適な社会学習（SL）と個体学習（IL）の割合を研究した。その結果、SL の効率がある程度高い

場合には、第1ステージでSLのみを行い、第2ステージでILのみを行う戦略が進化的に安定な戦略であり、各個体がこの戦略を採用するとき、蓄積的な文化進化が起きることを、数理モデル解析によって示した。Lehmann et al. (2013) は、2ステージ型ではなく、個体の生涯を連続な時間変数で記述し、斜行伝達、水平伝達、個体学習の3種類の行動を、生活史の中でどのように組み合わせるべきかというモデルを考察した。このモデルはかなり複雑であるものの、ポントリヤギンの最適原理などの制御の数理を用いて進化的に安定な戦略

(ESS) を解析的に記述することができ、結果としてESSは、SL-then-ILタイプの生活史戦略となることを示した。SL-then-ILタイプの生活史戦略は蓄積的な文化進化を可能とするために、これらのモデルは蓄積的な文化進化を支える学習戦略(生活史)の遺伝的進化を説明する。しかしながらLehmann et al. (2013)は同時に、個体間の競争の結果として、理論的に可能な集団にとっての最適状態よりもはるかに低い文化レベルしか進化できないことも示した。

これらの研究を発展させ、とくに蓄積的な文化進化が起きるための条件を明らかにするため、学習スケジュールとしては単純な2ステージ型に回帰し、一方で学習と繁殖のトレードオフを考察したモデルがWakano & Miura (2014)である。ヒトの寿命が有限である以上、個体が死ぬまでに、学習だけでなく、学習で得た知識を活用して食料収集などを行い、知識を繁殖成功に結び付けなければならない。有限の寿命の中で、前世代に存在した知識を完全に吸収するのは不可能であると考えられる。よってヒトは、社会学習によってある程度の知識を獲得したのち、個体学習によって多少の改良を加え、その結果得られた知識を活用して繁殖する生活史戦略を採用していると考えられる。しかし具体的にどのような生活史戦略を採用するのが、生物学的な繁殖成功(適応度)を最大とするのかは明らかではなかった。Wakano & Miura (2014)は、学習と繁殖のトレードオフが存在する場合には、各個体が自己の適応度最大化を目指す場合には、未来の集団への貢献が大きい個体学習をせずに、社会学習によって他者から情報を獲得したあとは、もっぱら繁殖に投資するような生活史のほうが有利に働き、個体学習への投資量が低下するように進化すると予測されることを示した。すべての個体がこのように振舞う結果、知識の改良が行われなくなることから、社会学習時のロスによって集団の文化レベルは低下し、最終的に社会学習への投資量がゼロになり、文化の蓄積がまったく起こらない、いわば「動物解」とでも言うべきESSのみが存在することが解析的に示される。このモデルから、現実に観察されているヒト集団における蓄積的な文化進化を説明するためには、少なくとも個体間になんらかの形で協力が存在し、自己の適応度最大化以外の自然選択が必須であることが示唆された。

この研究をさらに発展させるため、Kobayashi et al. (投稿中)では、個体の生涯の時間軸を連続としつつも、生活史における

1. 出生
2. 社会学習(垂直あるいは斜行伝達)
3. 個体学習
4. 繁殖・食料収集への投資開始

という順番を固定し、その切り替え時刻を連続な戦略として持つモデルを考察した。特に着目したのは垂直伝達の効果である。なぜなら、Wakano & Miura (2014)において蓄積的な文化進化が起きない理由の一つは、繁殖を犠牲にして個体学習によって得た知識が、次世代に

は自分の子供以外にも伝わってしまう点にあったからである。もし知識が垂直伝達によって自分の子孫にしか伝わらないのであれば、蓄積的な文化進化が起きると期待される。解析およびシミュレーションを行ったところ、垂直伝達率が100%で、かつ集団サイズ無限大の極限では期待通り蓄積的な文化進化が起きることが分かった。しかし驚くべきことに、集団サイズが有限である場合(特にグループ構造などは仮定しておらず、全個体数がたとえば4000個体などの場合)には、集団にとっての最適解(COS)は実現されず、文化の蓄積は限定的となることが明らかになった。COSは何世代にも渡って子孫達が同じ学習スケジュールを採用するとき、無限世代経過後の子孫の適応度を最大にするようなスケジュールである。特に垂直伝達率が100%の場合は、他個体(他の家系)との文化的相互作用は一切ないので、子孫の適応度を最大にする戦略が進化すると直感的には予測していたが、理論解析結果およびシミュレーションはそれを否定した。その理由は、集団サイズが有限である故に起こる家系の絶滅と深く関連している。無限世代経過後の子孫の適応度を最大にする戦略(つまりCOS)は、学習への投資時間を最大限確保し、世代間の蓄積によって得られた莫大な知識を用いて、高い効率で短い時間繁殖するような戦略である。よってCOSは、短期的には、学習への投資量がより少ない戦略(ESSはこのような生活史になる)よりも、低い適応度しか得られないことを意味している。十分な世代数を経過すると、最終的にはCOSの適応度がESSの適応度を上回るが、集団サイズが有限だと、その逆転が起きる前にCOSの家系が絶滅してしまう可能性が存在する。通常の進化モデルでは、個体数が数千もあれば、無限集団の理論的結果とほとんど変わらない場合が多いが、蓄積的文化進化を扱うモデルでは、文化の蓄積に数千世代を要するような場合が現れ、このときには遺伝的浮動による影響が強く現れるようになるのである。

このモデルにWrightの島モデル構造を導入し、包括適応度理論を用いてグループ構造の持つ影響を調べる研究も、現在遂行中である。これらの生活史戦略・学習スケジュールに関する研究は、共同研究者である本プロジェクトの分担者でもある小林氏を筆頭著者として論文準備・投稿中であるため、モデルの数理的詳細は小林氏の報告書に譲る。

## 5. 学習におけるノイズと個体差の影響

既往の多くのモデルは、決定論的な文化ダイナミクスを仮定している。しかし現実には、偶然などの要因により、学習にかかる投資量・時間が等しくても、結果として得られる知識・文化量には個体差が存在する。この個体差は、特に成功バイアスや直接バイアスといった伝達様式で社会学習が行われる場合には、きわめて大きな意味を持つ。上述の学習スケジュールのモデルを確率微分方程式で表すことで、ノイズ・個体差が文化ダイナミクスに与える影響を研究する試みを、2014年度中盤から開始している。

## 6. 最後に

学習仮説を作業仮説として、いくつかのモデル解析を行い、特に学習スケジュールと蓄積的文化進化については、いくつかの重要な発展があった。一方で、実証研究との連携を考えると、連続量で表現される文化レベル  $z$  を、データとどのようにすりあわせるべきかは、

重要な課題である。また、文化や知識の構造は単純な1次元距離空間で表わしきれない。例えば、知識Aと知識Bを知っていて初めて知識Cを学習・理解できる、という状況が一般的である。このような知識空間の構造として、数理心理学の分野で Knowledge Space と呼ばれる代数学の体系が、近年活発に研究されている。現在、我々の研究テーマに Knowledge Space の手法を適用するため調査・勉強中である。

ヒトの進化を学習能力と文化進化から説明しようとする壮大なプロジェクトの中で、全体会議や国際会議などで自然人類学・考古学・文化人類学・古気候学・などの異分野の研究者と交流を行い、数理モデルを用いた理論研究がいくばくかの貢献を成しえることを、ある程度は理解してもらえたと思う。新学術領域研究が目論む分野横断的な研究は、5年程度の短期間ではその萌芽が作られたにすぎないが、今回のプロジェクトで構築された研究者ネットワークは大変貴重なものであり、これを有効に活用すれば、ヒトの進化に多方面からせまる研究がより進めることができると考える。

## 引用文献

- Aoki K, Lehmann L, & Feldman MW (2011) Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. *Theoretical Population Biology* 79, 192-202.
- Aoki K, Wakano JY, Feldman MW (2005) The emergence of social learning in a temporally changing environment: a theoretical model. *Current Anthropology* 46, 334-340.
- Aoki K, Wakano JY, & Lehmann L (2012) Evolutionarily stable learning strategies and cumulative culture in discrete generation models. *Theoretical Population Biology* 81, 300-309.
- Fogarty L, Wakano JY, Feldman MW, & Aoki K (2015) Factors limiting the number of independent cultural traits that can be maintained in a population. In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, in press. Springer, Tokyo.
- Kobayashi Y, & Ohtsuki H (2014) Evolution of social versus individual learning in a subdivided population revisited: Comparative analysis of three coexistence mechanisms using the inclusive-fitness method. *Theoretical Population Biology* 92, 78-87.
- Kobayashi Y, & Wakano JY (2012) Evolution of social versus individual learning in an infinite island model. *Evolution* 66, 1624-1635.
- Kobayashi Y, Wakano JY, & Ohtsuki H (投稿中) A paradox of cumulative culture.
- 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.
- Lehmann L, & Wakano JY (2013) The handaxe and the microscope: individual and social learning in a multidimensional model of adaptation. *Evolution and Human Behavior* 34, 109-117.
- Lehmann L, Wakano JY, & Aoki K (2013) On optimal learning schedules and the marginal value of cumulative cultural evolution. *Evolution* 67, 1435-1445.
- Nakahashi W, Wakano JY, & Henrich J (2012) Adaptive social learning strategies in temporally and spatially varying environments. *Human Nature* 23, 386-418.
- Wakano, J. Y. (2012) Spatiotemporal dynamics of cooperation and spite behavior by conformist transmission. *Communications on Pure and Applied Analysis* 11, 375-386.

- Wakano JY, & Aoki K (2006) A mixed strategy model for the emergence and intensification of social learning in a periodically changing environment. *Theoretical Population Biology* 70, 486-497.
- Wakano JY, & Aoki K (2007) Do social learning and conformist transmission coevolve? Henrich and Boyd revisited. *Theoretical Population Biology* 72, 504-512.
- Wakano JY, Aoki K, & Feldman MW (2004) Evolution of social learning: a mathematical analysis. *Theoretical Population Biology* 66, 249-258.
- 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, & Miura C (2014) Trade-off between learning and exploitation: The Pareto-optimal versus evolutionarily stable learning schedule in cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 91, 37-43.

### **Evolutionary models of culture and learning strategies**

Joe Yuichiro Wakano

Meiji University, School of Interdisciplinary Mathematical Sciences

Abstract: Learning hypothesis in Replacement of Neanderthals by Modern Humans (RNMH) has been theoretically studied by using mathematical models. Major research questions are: 1) Which kind of differences in learning ability quantitatively accelerates the rate of cultural evolution? 2) Which part of learning process is more important than the other parts? and 3) What is the condition under which learning ability evolves and realizes cumulative cultural evolution as a result of genetic natural selection, given that learning ability itself is genetically inherited. Here I summarize my and my co-authors' research accomplishments in this five year project.



# 平等な協力社会の下でのイノベーション行動の進化

木村 亮介

琉球大学大学院医学研究科

## 0. 概要

ヒトでのみ顕著にみられるイノベーション行動は、どのような条件の下で進化できるのだろうか。本研究では、資源を平等分配する協力社会の下でリスクの伴うイノベーション行動が許容されることを示すとともに、イノベーションの担い手である個体学習者の集団中の頻度および技術進化速度に影響を及ぼす要因について調べた。協力社会の下においても、イノベーション行動は進化的には弱有害であり、mutation-selection 平衡によって集団中に維持される。このことは、イノベーション行動に係わる遺伝子変異が必ずしも正の自然選択を受けて進化しているわけではないことを意味する。

## 1. 緒言

ネアンデルタール人を含む絶滅した旧人とホモ・サピエンスとの間にイノベーション行動および能力において決定的な違いがあったのか。この問いは、交替劇プロジェクトにおける中心的な課題である。ネアンデルタール人のゲノム情報が得られている現在、この問いに答えることは不可能なことではなくなった。しかしながら、そのためには、認知や学習における神経基盤・分子基盤や遺伝子多型と表現型の関連の解明を待たなければならない。

認知・学習能力におけるネアンデルタール人とホモ・サピエンスの違いはさておき、ヒトの系統において類人猿とは異なる高次脳機能を獲得したことに疑いを挟む者はいないだろう。初期ホモ属の時代に起きた大脳化は石器の使用と時を同じくしており、道具の使用が高次脳機能の獲得と密接に結びついていることを示唆している。また、ヒトの社会では協力行動や分業、食料分配や物資の交換などが発達しており、複雑な社会との共進化の結果、高次脳機能が発達したとも考えられる。そして、ヒトは、学習することで文化や技術を蓄積させて文明を築き上げた地球上で唯一の生物といえる。

しかしながら、学習による技術の蓄積が、生物の繁栄を保証する手段であるならば、なぜ他の生物はそれをしないのだろうか。そして、なぜヒトだけがそれを許されたのだろうか。ヒトの学習能力の進化を理解するためには、ヒトが学習戦略および能力を発達させることができたきっかけを知ることが不可欠である。理論研究は、学習戦略および能力の進化のための条件を理解する上で、重要な役割を果たす。理論研究のモデルでは、個体が自力で達成する学習（試行錯誤やイノベーション）を個体学習

(individual learning: IL) と定義し、他者を模倣することによる学習を社会学習 (social learning: SL) と定義する。蓄積的な技術が達成されるためには、SL と IL の混合戦略が必要になるが、そのような戦略が実現するための条件を考えることになる。

著者は、本プロジェクトにおいて、ヒト系統で協力行動が発達したことが、学習戦略を大きく転換させたという仮説を立て、コンピュータシミュレーションを用いた研究を行ってきた。昨年度までの成果として、①得られた資源を平等分配する協力社会においてはイノベーション行動者がいる程度存在することができ、文化進化が加速すること、②協力するグループの人数が多いほど文化進化速度は速くなることが示唆された。今年度、さらに詳細な解析を引き続き行ったので、その結果を報告する。

## 2. 方法

### 2.1 シミュレーションモデル

集団サイズ  $N=500$  のハプロイド個体から成る集団を仮定し、Wright-Fisher モデルによる前向きなコンピュータシミュレーションを行った。それぞれの個体  $i$  は、‘IL’ か ‘SL’ かを決定する遺伝子  $A$ 、‘individualist’ か ‘collectivist’ かを決定する遺伝子  $B$ 、技術レベル  $q_i$  をもち、全  $L$  個のグループ（バンド）のうちの 1 つに属す。個体が採る戦略は、遺伝子によって決定される。初期条件（0 世代目）では、全ての個体が IL アリルおよび individualist アリルをもち、技術レベルは 1 であるとした。以下に説明する通り、1) 誕生および親からの垂直伝達、2) 突然変異、3) グループ間移動、4) IL によるイノベーション、5) SL による水平学習、6) 技術レベルに応じた資源（＝フィットネス）の獲得、7) collectivist 間での資源（＝フィットネス）の分配を 1 サイクルとし、10000 サイクル（世代）のシミュレーションを行った。シミュレーションは 1 つのパラメータセットにつき、それぞれ 10 回独立に実施した。

- 1) 誕生および親からの垂直伝達：  $t$  世代において、 $t-1$  世代から 2 個体の親がフィットネスに応じて確率的に選択され 1 個体の子が生じる。子は技術レベルと所属グループをセットで一方の親から引き継ぐ。つまり幼少期には全ての個体が垂直学習をしていることを想定している。それぞれの遺伝子はランダムに一方の親から受け継ぐ（セクシャルハプロイド）（Fig. 1a）。この操作を繰り返し、 $N$  個体を誕生させる。
- 2) 突然変異： 遺伝子  $A$  および  $B$  において双方向性の突然変異が、それぞれ  $\mu_A$  および  $\mu_B$  の変異率で生じる（Fig. 1b）。
- 3) グループ間移動： 個体  $i$  は移住率  $M_i$  でランダムに移動する。

$$M_i = m \quad (n_{li} \leq N/L)$$

$$M_i = \min \{1, m + (n_{li} - N/L) / n_{li}\} \quad (n_{li} > N/L)$$

ここで、 $n_{li}$  は個体  $i$  が所属するグループのサイズ、 $m$  は基礎移住率。グループのサイズが平均サイズ ( $N/L$ ) 大きくなったグループからは人があふれる。移住率  $m=1$  とすれば、各世代においてランダムに離合集散するモデルを仮定している。

- 4) IL によるイノベーション： IL アリルをもつ個体だけがイノベーション行動を行う。イノベーション行動により新たに獲得した技術レベルを  $q' = q(1+s)$  とする。ここで、 $s$  は確率密度関数  $f(s; \beta) = \exp(-s/\beta) / \beta - \beta$  ( $s > -\beta$ ) によって確率的に決まる（Fig. 1c）。この関数の下で、 $s$  は負の値をとることがあり、期待値は 0 である。 $\beta$  はイノベーションのばらつきを表すパラメータである。

- 5) SL による水平学習： SL アリルをもつ個体は、 $k$  個体を集団全体から観察し、もっとも技術レベルの高い個体の技術を模倣する（Fig. 1d）。

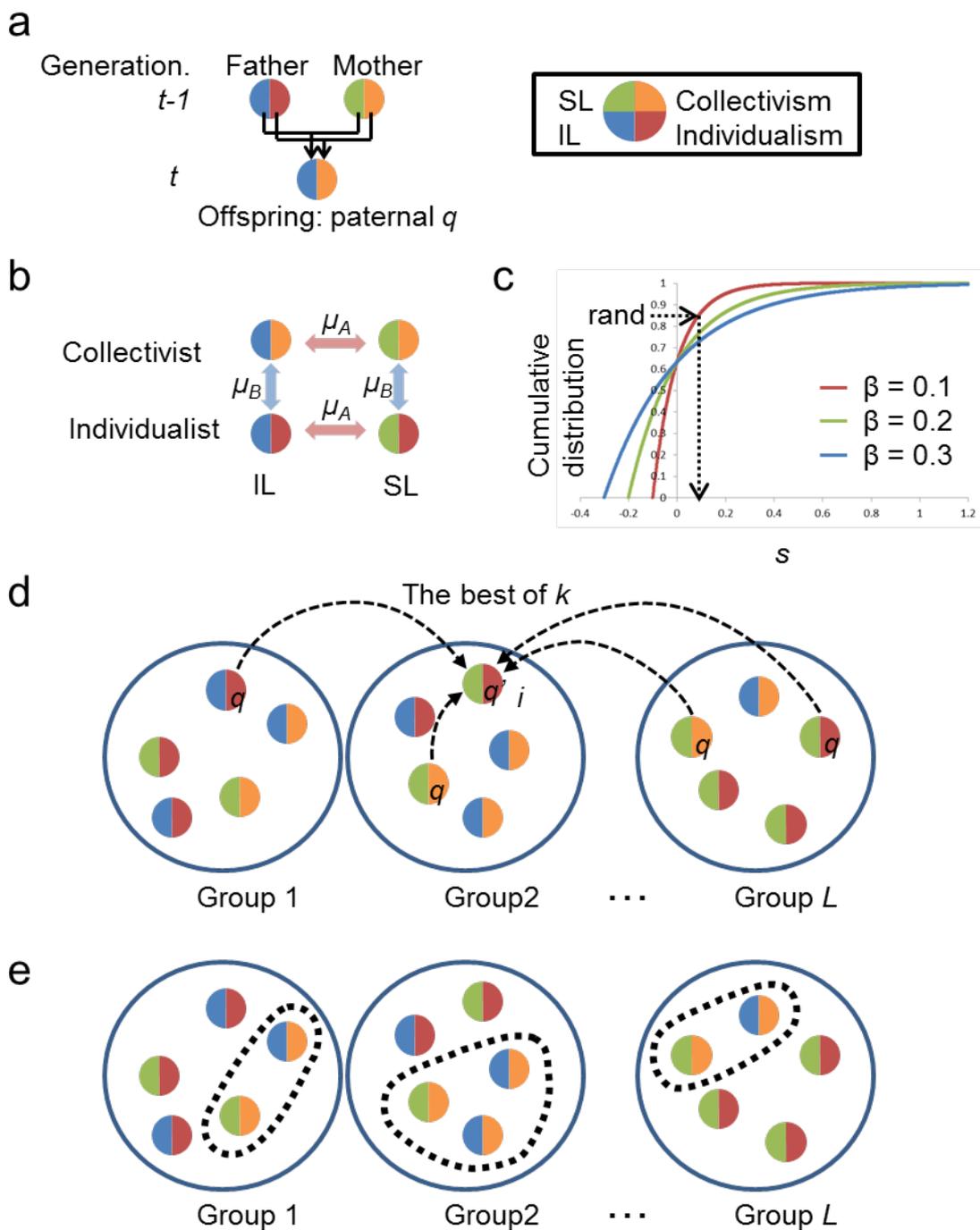


Figure 1. シミュレーションモデル. a) 遺伝様式 (セクシャルハプロイド). b) 突然変異率. c) ILにおけるイノベーションの効果.  $s$ は確率密度関数  $f(s; \beta) = \exp(-s/\beta)/\beta - \beta$  の累積分布と乱数 (rand) によって確率的に決定される. d) SLにおける水平学習. 集団中 (グループ内に限らない) から  $k$  人観察したうちの最大の技術レベルを獲得する. e) collectivistの資源分配. グループ内の collectivistの間で均等に行われる.

- 6) 技術レベルに応じた資源の獲得： 技術レベル  $q$  は資源  $r$  に直接換算される。技術レベル  $q$  は次の世代に引き継がれるが、資源  $r$  は引き継がれない。
- 7) collectivist 間での資源の分配： collectivist アリルをもつ個体は資源  $r$  をグループ内の collectivist 同士で均等に再分配する (Fig. 1e)。その際、分配の利益 ( $\alpha > 0$ ) あるいはコスト ( $\alpha < 0$ ) が発生する。つまり、グループ内の collectivist がもつ資源の平均を  $r_{mean}$  とすると、分配後の資源は  $r' = r_{mean}(1+\alpha)$  である。最終的に資源  $r$  を適応度として換算し、1) に戻る。

## 2.2 簡略モデルによる数値計算

シミュレーション結果についての解釈を深めるため、簡略化したモデルを用いて数値計算を行った。ここでは詳細は省略する。

## 3. 結果

- ① 協力することが有利な条件 ( $\alpha > 0$ ) で、 $\alpha$  の値に応じて collectivist の割合が増え、結果として集団中に保持される IL が増加すること、
  - ② 分配グループのサイズ ( $N/L$ ) が小さくなるにつれて、集団全体に保持される IL が減少すること、
- は昨年報告で示した。集団中にどれだけ IL を保持できるかは、技術の進化速度を決める要因として重要である。本報告書では、他のパラメータの値が集団や技術レベルの動態にどう影響するのかをさらに報告する。
- ③  $\alpha > 0$  で集団中に保持される IL の割合は突然変異率に依存する。自然選択の観点では IL は基本的に弱有害であり、mutation-selection 平衡によって集団中に維持されていると考えられる。このことは、簡略化したモデルを用いた数値計算でも確認された。
  - ④ IL におけるイノベーションとリスクの大きさを決めるパラメータ  $\beta$  が大きいほど、反って SL と IL の平均技術レベルの格差を生み、集団中の IL の割合を減少させる効果をもつ ( $\beta = 0$  ではイノベーションが生まれえない状況になり、IL と SL は中立)。このことは、 $\beta$  の上昇が弱有害であることを示す。
  - ⑤ SL の水平学習における観察個体数  $k$  は、 $\alpha > 0$  で collectivist がほぼ固定している状態においては SL と IL の割合に影響を与えない。ただし、 $k$  が大きくなるほど、技術進化速度は早くなる。
  - ⑥ グループ間移動の効果を調べるため、基礎移住率  $m = 1$  (世代ごとの離合集散) と  $m = 0$  (集団からあふれた場合のみ移住) を比較し結果、移住をしない方が IL の割合が少なくなるが、その効果はごくわずかであった。
  - ⑦ SL の水平学習において、best of  $k$  戦略のかわりに best of group 戦略にすると、IL の割合が増加することが確認された。IL をグループ内に保持することが有利となったためと考えられる。best of group 戦略の下で、移住の有無は集団全体の IL の割合や技術進化速度に影響しなかった。
  - ⑧  $\beta$  と  $k$  を突然変異によって変動する遺伝形質としたシミュレーションモデルにおいて、 $k$  は基本的に単調に増加していく。 $\beta$  は変動しつつも大きな値へと拡散することはない。

#### 4. 考察

本研究は、学習戦略の進化について幾つかの重要な示唆を与える。

1) 食料分配などを行う協力社会が存在しなければ、イノベーション行動の存在は非常に難しい。このことは、ヒトと類人猿の協力行動の違いこそが、学習戦略における違いも生じさせたことを示唆する。協力行動が生まれたことが、学習戦略および能力の進化の引き金になったと考えられる。

2) 協力社会の下においてもイノベーション行動は弱有害であり、mutation-selection 平衡によって集団中に維持される。イノベーション行動を起こす個体学習者の割合は他のパラメータによって変動するが、社会学習者の割合よりは必ず小さい。このことは、イノベーション行動に係わる遺伝子が必ずしも正の自然選択を受けて進化しているわけではないことを意味する。近年のゲノムワイド関連解析などにより学習能力に関する遺伝的要因は非常に多因子でひとつひとつの効果が小さいことが知られているが、弱有害変異の蓄積と考えればつじつまが合うかもしれない。

3) 協力グループのサイズが大きいほど個体学習者の割合は大きくなり、さらにこのことにより、より速い技術進化を生む。集団全体のサイズ、社会学習者が観察する人数 ( $k$ ) など、社会におけるサイズはいろいろあるが、どれも大きいほど技術進化は速くなる。近年のネアンデルタール人のゲノム研究では、ネアンデルタール人の有効集団サイズはホモ・サピエンスと比べ小さかったことが示されているほか、近親婚の痕跡も観察されている。考古学的知見からはネアンデルタール人のバンドサイズも人口密度も初期ホモ・サピエンスと比べ小さかったと考えられている。このような要因がネアンデルタール人とホモ・サピエンスの技術レベルに違いを生じさせた可能性が考えられる。

4) 社会学習の範囲が協力グループ内に限定されれば、グループ間競争により、イノベーション行動がより進化しやすい状況が生まれると考えられる。グループ間競争に関しての解析はまだ不十分であり、今後の課題としたい。

これらの考察から、ヒト系統における学習戦略の進化に関する仮説として、粗削りではあるが次のようなストーリーを描くことができる。

- ① 協力行動が進化することでイノベーション行動が許されるようになった。
- ② 協力グループ間の群間競争によりイノベーション行動は増強された。
- ③ イノベーション行動の増強は社会学習者の観察対象の増大も引き起こした。
- ④ 次第に協力グループのサイズが増大し、個体学習の頻度も増していった。

今後、シンプルなモデルにより、それぞれの現象の因果関係をより詳細に調べるとともに、それらを組み合わせた複雑なモデルにより、人類進化の全体像を再現するような試みが必要である。特に、現実的にはひとつの個体が個体学習と水平的社会学習の複合戦略をとることが普通であり、そのようなモデルを構築しなければならない。また、今回の研究においては協力行動が存在する下での学習戦略の進化を考えたが、協力行動の進化過程を含めたモデルや、逆に学習戦略の進化が協力行動の進化に与える影響を考慮したモデル、不平等な分配社会や財産の貯蓄が可能な社会を考えたモデルなどを構築して、ヒト特異的行動の統一的理解を目指すことは有意義であろう。そして、近年急速に蓄積しているゲノムデータから、上述した仮説の妥当性を検証する

ことも必要である。一層の研究の進展が待たれる。

### **Evolution of innovation behaviors under an egalitarian and cooperative society**

Ryosuke Kimura

Graduate School of Medicine, University of the Ryukyus

**Abstract:** What conditions lead to the evolution of risk-taking innovation behaviors? This question must be a key to consider the difference in the learning strategy between Neanderthals and modern humans. Considering innovation behaviors as a genetic trait, this simulation study shows that an egalitarian and cooperative society allows the presence of innovation behaviors. In addition, this study indicates what factors have an influence on the frequency of individual learners in the population and on the evolutionary rate of technologies. Even in an egalitarian and cooperative society, risk-taking innovation behaviors still have a weakly deleterious effect. Therefore, innovation behaviors are maintained in the population by mutation-selection equilibrium. This suggests that genetic variants involved in the learning strategy and ability are not necessarily under positive selection in the human lineage.

# ユーラシアにおけるMP-UP間の文化的連続性 に関する理論的考察

小林 豊

高知工科大学マネジメント学部

## 0. 概要

本研究では、ユーラシア各地で見られるMP（中部旧石器時代）からUP（上部旧石器時代）への文化的な連続性が、旧人から新人への文化伝達によるものであるという仮説について理論的に検討した。旧人によって占有された特定の地域における新人の拡散を数理モデル化し、旧人から新人への文化伝達が、文化的な連続性に与える影響を検討する。解析の結果、新人集団が拡散初期において低頻度であり、ゆっくりと拡散する場合に、文化的な連続性が観察されやすいことが明らかとなった。この結果は、局所的な環境条件の、新人にとっての相対的な好適度が、文化の連続性を決定する重要な要因となった可能性を示唆する。

## 1. 序論

シャテルペロニアン石器文化が、新人から旧人への文化伝達によるものかどうかという議論が活発に交わされている一方で、MP（中期旧石器）からUP（後期旧石器）への移行期において旧人から新人への文化伝達が果たした役割についてはほとんど議論されていない。本研究では、旧人から新人への文化伝達が、MPからUPへの文化的な連続性の原因であるという仮説について理論的な検討を行う。ここで、文化的な連続性とは、石器伝統（インダストリ）が移行したのにも関わらず特定の道具や石器の加工技術が引き継がれることであり、レヴァント、ザグロス、中央アジア、南シベリアをはじめとして、ユーラシア各地に散見されるが、その連続性の様相は多様である（門脇私信。詳細は、近日発表のKobayashi, Kadowaki, & Naganuma 2015を参照）。旧人から新人への文化的な伝達が起こるためには、少なくとも両者の間に接触があったことが必要とされるが、これに関しては、年代学的にも遺伝学的にも根拠がある（Kadowaki 2013; Green et al. 2010; Gibbons 2014）。

本研究の分析手法としては、集団遺伝学的なフレームワークに基づく数理モデルを用いる。目的は、文化的連続性あるいは不連続性がどのような状況において形成されるのかを明らかにすることである。なお、本稿の内容のより一般向けの解説としては小林（2015）、より専門的な詳細はKobayashi et al.（2015）を参照されたい。

## 2. モデル

この数理モデルでは、旧人集団によって占有されたある領域に、新人の小集団が侵入する状況を想定する。考察下の地域には、新人・旧人合わせて計N個体の人類が居住していると仮定し、Nは一定であるとする（図1）。簡単のため、両種とも、無性的に繁殖している

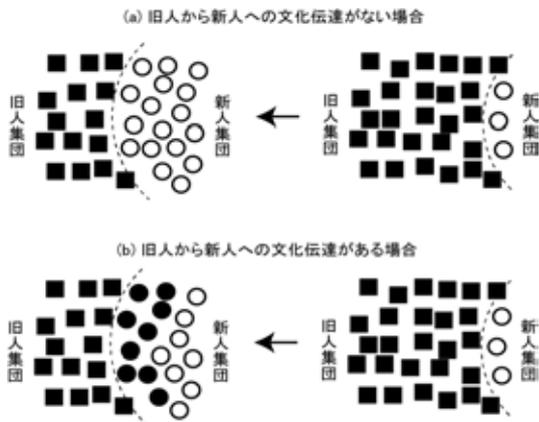


図1：モデルが想定する状況の模式図。小林 (2015) より転載。

旧人から新人への文化伝達を考慮する一方で、逆方向の文化伝達は簡単のため考察から除外する。旧人、新人は、初期状態において、それぞれ記号  $C_A$ 、 $C_M$  で表される独自の文化的表現型を有すると仮定する。ここで、表現型とは、たとえば特定のタイプの道具や、特定の石器加工技術などを指す。表現型は、社会学習によって世代間を伝達する。新人が垂直および斜行伝達を行う確率はそれぞれ  $1-\gamma$  と  $\gamma$  で与えられるとする。新人が斜行伝達により社会学習を行う際は、ある確率で、旧人から学習することがあるとする。結果として、文化  $C_A$  は新人集団の内部に徐々に浸透していくことになる。斜行伝達において、旧人から学ぶ確率は、次の  $X(u,p)$  で与えられると仮定する。

$$X(u,p) = 1 - Y(u,p) = \frac{u(1-p)}{(1-u)p + u(1-p)} \quad (1)$$

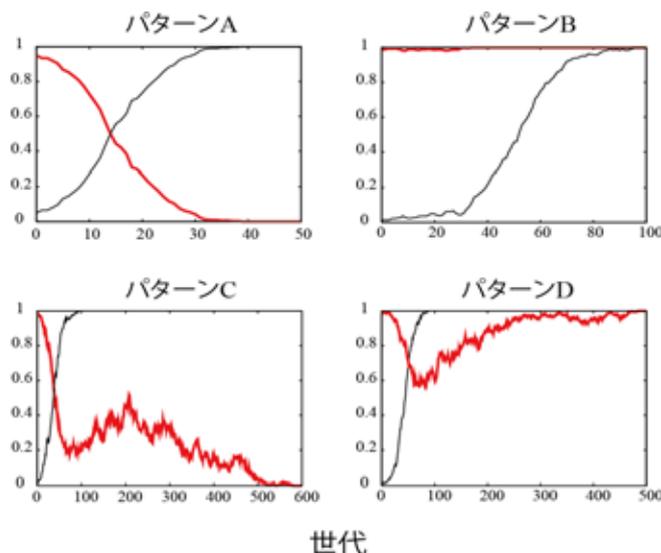


図2：文化ダイナミクスの4つのパターン。黒い線は、新人の頻度、赤い線は、全体における表現型  $C_A$  の頻度を表す。Kobayashi et al. (2015) より改訂のうえ掲載。

とする。世代は、文化伝達の際にのみ重複する。新人集団の頻度を  $p$  で表し、特に初期頻度を  $p_0$  で表すことにする。旧人から新人への交替は所与の事象とし、これをモデル内で再現するため、新人と旧人の相対適応度をそれぞれ  $1, 1-s$  とする。パラメータ  $s$  は、1以下の正数であり、旧人の相対的な不利さを表す。集団サイズが有限であるので、新人集団はランダムな浮動により絶滅してしまうことが理論的にはあり得るが、本研究では  $Ns$  と  $Np_0$  を十分に大きく設定するので、実際には新人の絶滅確率は無視できる。

ここでパラメータ  $u$  は、新人の模倣対象としての旧人に対する選好性を表し、0から1の範囲の値をとる。 $u=0$  ( $u=1$ ) は、新人が、斜行伝達に際して、常に新人 (旧人) を模倣対象として選択する状態を表す。 $u=1/2$  の特別な場合では、選択にバイアスは存在しない。 $Y(u,p)$  は新人が斜行伝達において新人から学ぶ確率である。 $C_A$  と  $C_M$  は自然選択において中立であると仮定する。本研究では、このモデルを分析し、表現型のダイナミクスが、各パラメータにどのような影響を受けるか調べた。以下において、その結果を簡単に報告する。

### 3. 結果

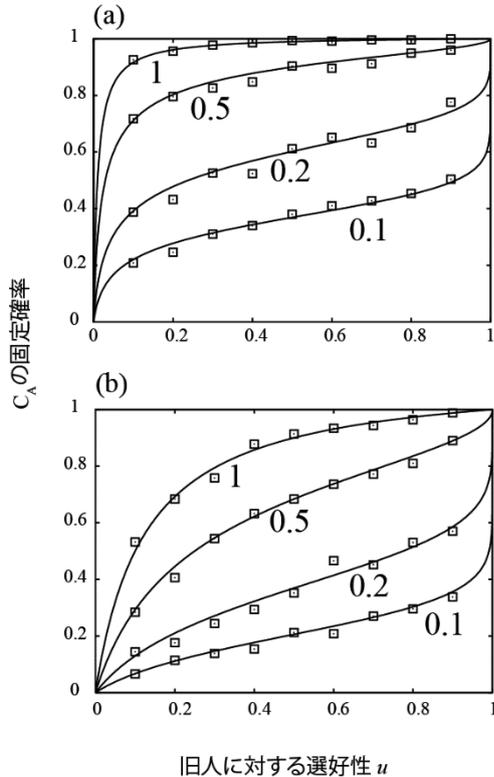


図3:  $C_A$ の固定確率。集団サイズは5000。新人集団の初期頻度は(a) $p_0=0.01$ 、(b) $p_0=0.1$ 。実線は解析的な結果、四角は個体ベースシミュレーションの結果である。実線に添えられた数字は、 $\gamma/s$ の値を表す。Kobayashi et al. (2015)より改訂のうえ転載。

の淘汰係数に対する比  $\gamma/s$  が大きいときに文化の連続性が生じやすいことが分かる。また、旧人に対する選好性が大きいほど文化の連続性が生じやすいことは自明な結果であるが、重要なのはその量的な効果である。図3より、新人集団の初期頻度が十分に小さく、 $\gamma/s$  が十分に大きければ (1.0程度)、極めて小さな  $u$  においても  $C_A$  の固定確率は1に近くなることが分かる。実際には、淘汰係数は斜行伝達率よりもずっと小さいと考えられ、 $\gamma/s$  は1.0よりももっと大きいと考えられるので、文化が連続する確率はかなり大きいと予想される。

### 4. 考察

本研究で発見された4つのパターン(図2)は、考古記録の解釈にとって深い示唆を与える。すなわち、文化の連続性は、新人と旧人の人口動態の詳細に依存しているということである。具体的には、文化的な連続性は、新人集団の初期頻度が小さく、ゆっくり侵入するときに起こりやすいことが明らかとなった。この結果は、局所的な環境条件が、比較的旧人にとって好ましいものであった地域で、文化の連続性が高くなったという可能性を示唆する。たとえば、東ユーラシアにおいては、MP-UPの移行が比較的不明瞭である(門脇、長沼私信)ことから、こうした地域においては新人の拡散が何らかの理由で緩慢であった可能性が

個体ベースのシミュレーションを行ったところ、文化のダイナミクスには以下の4パターンが存在することが分かった(図2)。(A)  $C_A$ が急速に絶滅する場合。このパターンは、淘汰が強いとき( $s$ が大きい)、新人集団の初期頻度が大きいとき( $p_0$ が大きい)、旧人に対する選好性が弱いとき( $u$ が小さい)、あるいは斜行伝達率が低いとき( $\gamma$ が小さい)に起こりやすい。(B)  $C_A$ が高頻度で存続する場合。このパターンは、淘汰が弱いとき( $s$ が小さい)、新人集団の初期頻度が小さい( $p_0$ が小さい)、旧人に対する選好性が高い( $u$ が大きい)、あるいは斜行伝達率が高いとき( $\gamma$ が大きい)に起こりやすい。(C)  $C_A$ がゆっくりと絶滅する場合。(D)  $C_A$ はいったん頻度が減少するが、再び増加して固定に至る場合。これらの両パターンは、パターンAとBの中間的な条件において起こる。

図2におけるパターンBとDでは、旧人の絶滅にも関わらず旧人の文化  $C_A$  が最終的に存続(固定)するため、文化の連続性が観察される場合であると考えられる。そこで、図3は、パターンBもしくはDが起こる確率を表している。図より、新人集団の初期頻度  $p_0$  が小さいか、もしくは斜行伝達率

考えられる。将来的に、各地方の交替劇当時の環境条件と MP-UP の連続性を比較することによってモデルを検証することは有意義であろう。

本研究の最も重要な示唆は、考古記録の連続性は、生物学的な連続性と一対一対応しないということである。たとえば、パターン B (図 2) は、生物学的な交替プロセスが非常に緩慢である場合に観察されるが、これは、生物学的な交替が全く起こらなかった場合と考古記録の点では区別することができない。したがって、本研究の結果は、考古記録のみから生物学的なプロセスを推測するという方法論の限界を示しているともいえる。

本研究のモデルには単純化の仮定が多数置かれている。そのうち重要なものは、新人から旧人への文化伝達を省略していることである。もしシャテルペロニアン文化が新人から旧人への文化伝達の産物であるならば、こうした場合をも含むようにモデルを拡張すべきである。また、本モデルには、現状では有性繁殖や旧人と新人の遺伝的交雑が加味されていない

(Green et al. 2010; Prüfer et al. 2014)。もし旧人と新人の遺伝的交雑が実際にあったならば、垂直伝達によって旧人・新人間での文化伝達が生じ得る。従って、モデルの結果も大きく変わってくる可能性がある。

## 5. 5年間のまとめ

著者は 2010 年 12 月から 2014 年 3 月までの間、研究協力者として、2014 年 4 月以降は研究分担者として、合わせて 5 年間、新学術領域研究「ネアンデルタールとサピエンス交替劇の真相」に関わってきた。本期間中に行った研究は二種類に大別される。一つは学習の進化や文化進化に関する数理モデルを用いた一般的な理論研究 (Kobayashi & Wakano 2012; Kobayashi & Aoki 2012; Kobayashi & Ohtsuki 2014; Tamura et al. 2015; Kobayashi et al. submitted) である。Kobayashi & Wakano (2012)、Kobayashi & Ohtsuki (2014)、Tamura et al. (2015) では、空間構造や社会構造が学習戦略の進化に与える影響を分析した。主要な結果は、集団の構造は、概して社会学習者よりも個体学習者を有利にするというものである。これは、空間構造が存在すると、個体学習者が生み出した有益な情報が、社会学習者の集団に浸透するまでに長い時間を要するため、社会学習者集団が環境の変動についていけなくなるからである。しかしながら、Rendell et al. (2010)、Kobayashi & Ohtsuki (2014)、Tamura et al. (2015) が示したように、構造が社会学習者に対して有利に働く特殊な状況も存在する。このような有利さは、Edge effect と呼ばれている。すなわち、構造が存在すると、各戦略がクラスターを形成することにより、不適応な文化形質をもった社会学習者がクラスター内部に隠されて個体学習者と競争する機会が減るため、社会学習者が有利になることがあるのである。Edge effect が有効に働くかどうかは、文化伝達の様式と選択の強さに複雑に依存している。Kobayashi & Ohtsuki (2014) および Tamura et al. (2015) には、情報伝達の遅れと Edge effect の効果の相対的強さを推定し、どちらが優勢になるか決定することができる統計量が与えられている。しかし、現実の世界では社会学習のみ、個体学習のみを行っている個体はまれであり、特に Edge effect のような特殊性の強い現象の重要性には疑問の余地がある。

Kobayashi & Aoki (2012) では、成功バイアスのもとでの文化進化がどのように起こるかを考察している。Henrich (2004) の離散世代モデルの数学的裏付けを行ったうえで、モラン型の重複世代モデルに拡張した。結果として、二つのモデルには質的・量的差異が存在す

ることが明らかになった。集団サイズが大きくなったとき、重複世代モデルのほうが、離散世代モデルよりも、文化進化速度の伸び率が大きい。理由は、重複世代モデルでは、模範対象となる集団中で最も技術水準の高い個体が、世代を超えて生き残る可能性が高いため（集団サイズが大ききとき、この確率は約0.368である）、世代間で技術が失われる危険が比較的小さいためである。より現実的な年齢構造をもった集団で、この結果がどのように拡張されるのか、理論的に興味深い。

Kobayashi et al. (投稿中) は、未発表であるが、重要な結果を含んでいると思われる。Wakano & Miura (2014) は、学習と繁殖の間に時間的なトレードオフがある場合、累積的な文化進化が大変起きにくいことを示した。これは、トレードオフの存在下では、学習行動が無差別の利他行動のような働きをするからである。つまり、学習行動は繁殖を犠牲にする一方で、学習によって得られた技術は、全く血縁の無い個体によって自由に搾取されてしまうためである。そこで、Kobayashi et al. (投稿中) は、学習によって得られた技術の大部分あるいは全てが、学習者の遺伝的な子孫にのみ伝達される場合のモデルを分析した。しかしながら、この場合でも、現実的な大きさの集団では、有限集団効果が邪魔をして、累積的文化進化は極めて起きにくいことが明らかとなった。学習に多くの時間を投資するような遺伝的系列は、文化を蓄積することができるので十分に多くの世代を経れば有利になるのであるが、その前に遺伝的浮動によってほとんどの場合絶滅してしまうのである。現実の人類集団はこのような難点を克服しているように思われる。現在、空間構造によってこのような困難を克服できるか、新しいモデルを作って分析している (Ohtsuki et al. 準備中)。

もう一つのタイプの研究は、旧人と新人の交替プロセスを、より具体的で特殊なモデルを用いて分析した研究 (Kobayashi 2013; 小林 2015; Kobayashi et al. 2015) である。小林 (2015) と Kobayashi et al. (2015) はすでに上で紹介したものである。その他、Kobayashi (2013) では、大陸の形状、気候変動、文化進化を全て考慮した複雑な個体ベースシミュレーションを行っている。植生には、温帯地域の森林と寒冷地域の草原という二つの状態だけがあると仮定している。シミュレーションの結果、交替劇当時の植生の分布と、大陸の形状が旧人の個体群動態に重要な影響を及ぼした可能性が示唆された。つまり、イベリア半島が森林のリフュージになっている場合、森林に残された旧人と草原に進出した新人の間にニッチのすみわけが起こってしまい、旧人がイベリア半島だけに残された状態が長く続くことが示唆されたのである。この結果は、いわゆるエプロ・フロンティア仮説を理論的に支持する結果である (Zilhão 2000)。

これらの二種類の研究を通して示唆されたのは、考古学と数理生物学の間で連携を進めるのは、前者の一般論的な研究だけでは難しいということである。一方で、後者の具体的なアプローチは、内容が限定的であるために、うまく連携できた場合でも、前者の一般的な理論との関係を明確にするのが難しい。

また、現在の考古データは、博物学的な性質が強く、生物学のデータに比べると量的な側面が弱だけでなく、モデルに動機付けされていない。そのため、データを数理モデルにフィッティングしたりモデルの定量的な予測を検証したりといった通常の客観的アプローチが難しいのが現状である。そのため、数理モデル研究者との学際的な共同研究の結果を高度な科学雑誌に掲載することは容易ではない。今後は、数理生物学の側で具体的なモデルを作るだけでなく、考古学の側でも、モデルに動機づけられた調査・分析が必要とされる。

理論考古学の台頭により考古学が数理モデルを受け入れる気風は高まっているものの、考古学者が数理モデルの知識を教養として持っている時代はもう少し先かもしれない。一方、生物学はすでにこの点を乗り越えている。ほとんどの生態学者は数理モデルの教養を持っており、モデルの検証あるいはモデル構築に動機づけられたデータ収集を行っている。物理学はもっと先を行っている。物理学では、基礎方程式の操作と意味を理解しないで実験に携わっている研究者はいない。「考古学者はみな文化進化の数理モデルを扱えるので、理論専門の研究者はもはや必要ない」と言われるときが早くくればよいと思う。

## 引用文献

- Green R, Krause J, Briggs A, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz M, Hansen N, Durand E, Malaspina A-S, Jensen J, Marques-Bonet T, Alkan C, Prüfer K, Meyer M, Burbano H, Good J, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Höber B, Siegemund M, Weihmann A, Nusbaum C, Lander E, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Ž, Gušić I, Doronichev V, Golovanova L, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz R, Johnson P, Eichler E, Falush D, Birney E, Mullikin J, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D, & Pääbo S (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328, 710-722.
- Kadowaki S (2013) Issues of chronological and geographical distributions of Middle and Upper Palaeolithic cultural variability in the Levant and implications for the learning behavior of Neanderthals and *Homo sapiens*. In Akazawa T, Nishiaki Y, & Aoki K (eds.) *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 1 Cultural Perspectives*, pp. 59-91. Springer, Tokyo.
- Kobayashi Y (2013) A simulation study on the replacement of Neanderthals by modern humans in Europe: Implications of climate change, cultural diversification, and the shape of the continent. In Akazawa T, Nishiaki Y, & Aoki K (eds.) *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 1 Cultural Perspectives*, pp. 237-243. Springer, Tokyo.
- 小林豊 (2015) 「中期旧石器時代から後期旧石器時代への文化の移行パターンを左右する人口学的要因について」 西秋良宏 (編) ホモサピエンスと旧人 3—ヒトと文化の交替劇. 六一書房 (印刷中)
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Kobayashi Y, Kadowaki S, & Naganuma M (2015) A population-genetics based model for explaining apparent cultural continuity from the Middle to Upper Palaeolithic in Eurasia. In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, in press. Springer, New York.
- Kobayashi Y, & Ohtsuki H (2014) Evolution of social versus individual learning in a subdivided population revisited: Comparative analysis of three coexistence mechanisms using the inclusive fitness method. *Theoretical Population Biology* 92, 78-87.
- Kobayashi Y, Wakano JY (2012) Evolution of social versus individual learning in an infinite island model. *Evolution* 66, 1624-1635.
- Kobayashi Y, Wakano JY, & Ohtsuki H (submitted) A paradox of cumulative culture.

Prüfer K, Racimo F, Patterson N, Jay F, Sankararaman S, Sawyer S, Heinze A, Renaud G, Sudmant P, de Filippo C, Li H, Mallick S, Dannemann M, Fu Q, Kircher M, Kuhlwilm M, Lachmann M, Meyer M, Ongyerth M, Siebauer M, Theunert C, Tandon A, Moorjani P, Pickrell J, Mullikin J, Vohr S, Green R, Hellmann I, Johnson P, Blanche H, Cann H, Kitzman J, Shendure J, Eichler E, Lein E, Bakken T, Golovanova L, Doronichev V, Shunkov M, Derevianko A, Viola B, Slatkin M, Reich D, Kelso J, & Pääbo, S (2014) The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505, 43-49.

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.

Tamura K, Kobayashi Y, & Ihara Y (2015) Evolution of individual versus social learning on social networks. *Journal of Royal Society Interface*, in press.

Wakano JY, Miura C (2014) Trade-off between learning and exploitation: The Pareto-optimal versus evolutionarily stable learning schedule in cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 91, 37-43.

Zilhão J (2000) The Ebro frontier: a model for the late extinction of Iberian Neanderthals. In Stringer C, Barton RNE, & Finlayson C (eds.) *Neanderthals on the edge: 150<sup>th</sup> anniversary conference of the Forbes' Quarry discovery, Gibraltar*, pp. 111-121. Oxbow Books, Oxford.

### **A mathematical model for explaining apparent cultural continuity from the Middle to Upper Palaeolithic in Eurasia**

Yutaka Kobayashi

Department of Management, Kochi University of Technology

**Abstract:** In this article, we argue that cultural transmission from archaic hominins to *Homo sapiens* may provide a consistent explanation for varying degrees of cultural continuity across the MP-UP transition widely observed in Eurasia. We simulate the spread of a *Homo sapiens* population in a region preoccupied by an archaic hominin population by means of mathematical modeling to investigate the possible effects of the acculturation of the *Homo sapiens* population on the pattern of the cultural transition associated with biological replacement. The results suggest that cultural continuity is likely to be observed when the *Homo sapiens* population is initially small and/or spreads slowly. This in turn implies that whether the local physical environment was relatively favorable to *Homo sapiens* or to the archaic hominin is an important determinant of the degree of the continuity.



# 集団外交流と交替劇

## ～神楽と地域アートの社会調査から～

堀内 史朗  
山形大学

### 1. はじめに

2010年度から5年間にかけて進められてきた交替劇プロジェクトは、考古学・人類学・数理生物学・気候学・解剖学・脳科学など、多彩な領域を出自とした研究者たちが結集して、ネアンデルタールの絶滅とサピエンス（現代型人類）の成功、いわゆる交替劇が何故、どのように起こったのかを解明しようと試みてきた。異分野の研究者が、交替劇を解明するための共通した作業仮説として掲げてきたのが学習仮説である。サピエンスは、なんらかの理由によって、高い学習能力を獲得し、文化蓄積を可能にした。同時代のネアンデルタールは高い学習能力を獲得できず、文化蓄積ができなかった。その違いが交替劇に影響した、という仮説である。

学習仮説の源流は、青木健一や Marcus Feldman によって提唱されてきた数理モデル研究にある。個体が、生存に影響する知識や技術について学ぶ戦略として、個体学習と社会学習を考える。個体学習は、その環境に最適な知識・技術を、コストを払って獲得する戦略である。社会学習は、他個体がすでに獲得している知識・技術を、コストを払わずに模倣する戦略である。サピエンスに見られる文化蓄積は個体学習が進化したことによるものと想定される。しかし社会学習は個体学習よりも、コストを払わないという点で有利である。そのため、通常であれば、個体学習は社会学習より低い効用しかもたらさず、進化しない。ところが環境が不安定な場合には、個体学習が進化しうることが明らかにされてきた (Feldman et al. 1996; Aoki et al. 2005; Aoki 2010; Wakano et al. 2011)。交替劇の当時、ヨーロッパ大陸は急激な環境変動期にあったと推測されている (Finlayson & Carrion 2007)。厳しい環境で個体学習戦略を進化させたサピエンスが、安定な環境で社会学習戦略に留まっていたネアンデルタールに打ち勝った、というストーリーを考えることができる。このように、考古学の知見は学習仮説の予測を支持している。

いっぽう、学習仮説と異なった観点からサピエンスの文化蓄積を説明しようとするのが Stephen Shennan や Joseph Henrich が提唱する大集団仮説である。人々が普段の生活を共にする集団（バンド・村などを想定）のサイズが大きい時に、より優秀な技術をもつ先導者を模倣することが可能になることを数理モデルで示し、サピエンスの成功には集団サイズが大きくなったことがあると議論している (Shennan 2001; Henrich 2004; Powell et al. 2009; Premo & Kuhn 2010)。

交替劇の関連でいえば、サピエンスはネアンデルタールよりも、集団サイズが大きかったと推測されており (Bar-Yosef 2002)、考古学の知見は大集団仮説も支持しているのである。

しかし学習仮説と大集団仮説は、実際のところ対立仮説ではない。大集団内で優れた戦略を模倣しつつ、そこに改良を加える複合的な学習戦略が進化する環境を考えると、おそらく交替劇の背景を考える上で最も重要な課題であり、そうした理論的研究も進んでいる (Aoki et al. 2011; Kobayashi and Aoki 2012)。

そこで注意すべきなのは、大集団がいかにして可能なのか、という問題である。大集団を形成維持するにあたっては、大人数に伴う食糧不足、感染症の拡大などの様々なコストが発生する (西田 1986)。サピエンスの、顔見知り可能な集団サイズは 150 程度であり、それを超えた集団形成は困難であるという議論もある (Dunbar 2010)。数万年前の狩猟採集時代において、大集団を恒常的に維持することは不可能だったのではないだろうか。

いっぽう、サピエンスを他の動物と分かつ特徴として挙げられるのが集団の境界を超えた交流 (集団外交流) である。ネアンデルタールとサピエンスとの差異として、後者に見られる積極的な集団外交流を挙げられており (Gamble 1982)、広い範囲での集団外交流があったことが、交替劇、さらには有史以降の文明間の争いにも影響したと議論されてもいる

(Diamond 1997)。集団外交流という仕組みを考えるならば、大集団にともなう様々なコストを回避することが可能になる。大集団というよりも、集団外交流の起源をこそ考えるべきである。集団外交流を可能にするような何らかの仕組みが、集団という枠を超えた国家などの社会を可能にしたのであろう。

筆者らは集団外交流が全体としての文化蓄積を加速化しうることを数理モデルで説明しようと試みてきた。各集団から相対的に知識・技術が豊富な人々が交流の場に参加し (Horiuchi & Kubota 2013)、あるいはより豊富な知識・技術を備えた集団の場所が分かち合っており、そこを積極的に訪れる人々が存在するならば (Horiuchi 印刷中)、集団外交流によって文化蓄積は加速化しうる。リスクをともなう他集団との交流へ積極的な好奇心・冒険心こそが、サピエンスに特有の学習戦略であると想定できる。ただし、どのようにして集団外交流が可能になるのか、についてはいまだ明らかにされていない。集団外交流が始まる条件、場所について、筆者は数理的な研究を続けているところである (Horiuchi 2012b; 堀内 2013; 堀内 2014)。

ところで筆者の専門領域は数理社会学である。数理生物学が得意とする、行動戦略を規定する遺伝子頻度の変化、行動戦略の空間的な拡散、などの数万年単位でおこる生物進化は分析対象ではない。むしろ、相対的に短期間 (数日～数十年) のタイムスケールで起こるような社会現象の変化を扱う。数理生物学が、その理論の検証を、考古学ないし生態学的な調査でおこなおうとするのに対し、数理社会学は、その理論の検証を、インタビュー・アンケートなどの社会調査でおこなおうとする。筆者は、交替劇プロジェクトの中で数理モデル分析をすると同時に、社会調査もおこなってきた。本報告書では、これまでの 4 年間におこなってきた筆者の社会調査について紹介し、集団外仮説がどのように検証されてきたかについて報告する。

## 2. 調査の方法

本報告書の主題は、前節で説明した集団外交流に関する社会調査を紹介することである。数理モデルは、ある条件を備えた集団外交流は、文化蓄積を加速化すると予測している。こ

の仮説を社会調査で検証するためには、分析の単位を明確にする必要がある。もし検証すべきテーマが職業・健康・階層など、個人の属性であれば、分析対象は個人とすべきであろう。調査対象を選ぶ際には、選挙人名簿からの無作為抽出、あるいは街頭でのランダムサンプリングなどが適当かもしれない。しかし、集団外交流による文化蓄積を図ろうとする場合、個人を調査対象とするのは不適當である。じっさいに集団外交流をおこなうのが個人であるにせよ、その個人に集団外交流をさせる社会環境こそが分析の対象となるべきである。そこで本調査では、その大きさは事例によって異なるのだが、一貫して地域を分析の対象とする。ここで地域とは、集団外交流が起こり得る、一つの集団の活動域を超えた空間的な広がりをも想定している。

文化蓄積の測定にも注意が必要である。今日では、情報はインターネットを使えば全国どこでも入手することが可能である。技術についても、かつてのようにバンド・村などの中で学ぶことはほとんどなく、学校や会社、各種メディア、刑務所などで習得するのが実際であろう。文化蓄積の場は既に地域ではない。そのため、たとえ集団外間交流の実態に地域差があったとして、その複数の地域を文化蓄積の度合いで比較することにはほとんど意味がない。しかし、集団外交流にサピエンスの英知が含まれているのならば、それは現代社会においても、なんらかのプラスの影響を地域におよぼしていると考えられる。

じつは、今日の日本の地域社会にて喫緊の課題が人口減少問題である。農村部であれば過疎高齢化、限界集落などの言葉で語られ、地方都市であれば中心市街地の空洞化、シャッター街化などの言葉で人口減少の弊害は語られてきた。増田寛也は、数十年の間に相当数の地方自治体が人口減少で消滅すると予測している（増田 2014）。おりしも 2014 年に安倍政権にて設立された地方創世相は、人口減少問題に対応しようとしていた。人口減少問題の解決策として挙げられている対策の一つが交流人口の拡大である。観光業は、今世紀にもっとも成長が見込まれる産業とされている。その地域に雇用をもたらすだけでなく、地域住民にそこへ住むことの誇りを与え、人口減少問題への実際的な解決策となることが期待されている。観光は現代社会における集団外交流である。

筆者は、交替劇プロジェクトの中で、人口減少地域での観光に関する調査をおこなってきた。本報告書は、集団外交流・観光が人口減少問題へどのような解決策を示すか、という観点から、調査結果を紹介する。じっさい、その地域で人口が維持されることで、はじめて地域伝承などの知識、そこで暮らしてきた人々の生きた経験が継承される。新たな人が地域へ入ってくることで、創造地域として知識・技術・新産業が生まれるプロセスについても多くの研究がある（Landry 2000; 佐々木 2014）。人口減少対策が進むことを、文化蓄積の一指標と見ることは、以上のような現代日本の状況からも適切と考えられる。

### 3. 神楽

#### 3.1 神楽とは何か

筆者が交替劇の第 1 期招待研究の際に実施したのが、日本列島の各地に広く伝わる伝統芸能・神楽の調査である。神楽にも諸種類あるが、典型的なのは、舞手が面を被り、笛・太鼓に合わせて舞うものである。舞の演目として、まず神楽の開催を神々に感謝する式 3 番、五

穀豊穰・子孫繁栄・病魔退散などを祈願する舞、天岩戸伝承に取材した一連の舞などがある。もともと、地域によって演目の内容は様々であるため、舞の演目・順番は全国共通ではない。昼間の間におこなう昼神楽、夕方から翌朝までおこなう夜神楽、数日間にかけておこなう神楽など、神楽の長さは地域によって異なる。また神楽に関わる舞手・演奏者の人数、舞う場所（神社の境内、民家、公民館など）も地域によって異なる。どの地域の神楽にも共通しているのは、本来は地域住民が神々を恐れかつ感謝する儀式として、実質的には地域内外の住民が集まって楽しく過ごす場として、各地で伝承され、機能してきた、という点であろう。そして今、日本各地の神楽が、地域内外の人を呼び込む観光資源として活用されている。このように神楽は昔も今も集団外交流の場として機能してきた。

神楽の由来については、さまざまな説があり、はっきりとはしない。ただ、村落で常民がおこなう里神楽については、その起源は奈良時代から平安時代にかけてとされている（本田1993）。とくに、筆者が調査をおこなってきた宮崎県高千穂町の神楽については、その原初的なものは奈良時代頃、今に伝わるような形態の神楽が成立したのは室町時代ごろ、と推測されている（小手川1976）。いずれにせよ、高千穂町の神楽は日本が近代に入る明治中頃より以前から伝わってきていることは確かである。

### 3.2 神楽保存会アンケートの結果

神楽は、遠来からの訪問者との交流を重ねる集団外交流の場であるのと同時に、村民が集まって楽しく過ごし団結を確認する集団内交流の場でもある。集団内の団結と、集団外との交流は、矛盾する性質を持つ。その場に多くの部外者がいれば、地域住民だけで集まって団結心を確認しようもない。地域住民の団結を確認するためには部外者は邪魔者となる。神楽によって、集団内ないし集団外の交流の性質が強くと現れてくると考えられる。そこで筆者らは宮崎県・熊本県・大分県の神楽保存会を対象とした郵送質問紙調査を実施した。回収したサンプルの中での有効回答数は127である。神楽保存会の代表に対して、客の構成（地域住民と外部者どちらが多いか）、ここ十年間の神楽の舞手・客数の増減、神楽を継続してきて良かったことについて尋ねている。

結果の詳細については別稿で報告済み（Horiuchi & Kubota 2013; Horiuchi & Morino 2015）のため省略する。調査対象とした神楽保存会は、神楽の規模が縮退した保存会（グループA）、客が地域住民主体で規模が維持・増大した保存会（グループB）、客が外部者主体で規模が維持・増大した保存会（グループC）に分けられる。グループAを基準にしたグループBの特徴は、舞手たちが神楽を楽しんでいるいっぽう、舞手・客の間の親しみは薄れていることである。同様にグループAを基準にしたグループCの特徴は、やはり舞手たちが神楽を楽しんでいると感じており、外部者との交流に達成感を覚えているいっぽう、伝統文化の継承は困難になっていると感じている。そして、グループCの何よりもの特徴は、若者が地域に定着したと保存会代表が感じていることである。いずれもロジスティック回帰分析をおこない、5%水準の有意差で帰無仮説を棄却して支持される傾向である。

つまり、集団外交流を通して維持ないし拡大してきた神楽は、若者が地域に定着するという意味で、神楽を象徴とした地域の維持に寄与していることが示唆される。外部者との交流は、現代の文脈でも、文化蓄積（の基盤となる集団の維持）へ機能していると言える。伝統

芸能・芸術についての民俗学を切り開いた折口信夫は、地域住民が内向けに継承してきたマツリを芸能、村の外部へ開かれ普遍的な美を追求してきたマツリを芸術としている（折口 1991）。そういう意味で、この調査は神楽保存会に見られる芸能と芸術を量的に分析したものである。文化蓄積を可能にする地域コミュニティの維持のためには芸術の方が適していると言えそうである。ただ、芸術は、伝統文化の継承を困難にしているという側面があることにも注意が必要である。集団外交流を通して新しい文化を獲得するという事は、一面では、それと矛盾する古い文化を捨てることでもあるだろう。

### 3.3 集団外交流の推移

神楽が地域の核として保存され、地域そのものが継続していくためには、何よりも後継者が必要である。調査結果からは、若者へ神楽をつなぐ、という意味では、神楽を村民が客の主体である集団内交流ではなく、外部者が主体の集団外交流とすることが適切であることが示唆される。じっさい、筆者が高千穂町でおこなってきた調査からも、この結果は質的に支持される。若い舞手は、わざわざ遠来から観光客が自分たちの村まで来て神楽を鑑賞してくれることを、何よりも誇りとしている。そのことで、神楽を継承しようという意識を持つ者もいる（Horiuchi 2012a）。

いっぽう、神楽を外部に開くことの弊害もこの結果から示唆されている。すでに民俗芸能を観光化することで、その芸能の真正性が劣化するということが、観光社会学の領域で議論されてきた（Smith 1989）。本調査の結果から言うと、外部者に神楽を開くことで、古くからの伝承が失われる傾向がある。高千穂神楽の場合、以前から大勢の観光客が訪れていた。そういう意味では、神楽を外部に開くことそのものが常態であった。しかし 1977 年に国の重要無形文化財に指定され、また国内旅行を旧国鉄などが喚起するようになって、それまで以上に大勢の観光客が訪れるようになった。ある地区では、神楽の内容をアレンジし、あるいは衣装を新しくして見栄えをよくするなど、観光客に受けるような取り組みをおこなっていたこともある。

ところがその地区では、近年になり、そうした観光客向けに神楽の内容を変えることは、神楽の本来の魅力が失ってしまっていることに気付き、神楽を昔ながらのものへ戻していった。観光客は、そうした昔ながらの神楽にかえって魅力を感じ、地元の舞手・リピーター的な観光客が共同して、境界の緩やかなコミュニティを作り上げてきた（Horiuchi 2012a）。観光化すること、イコール、真正性の劣化とは言えない。そもそも伝統とは当事者たちの営み・自意識によってつくられるものである（Hobsbawm and Ranger 1983）。そして、集団外交流こそが、当事者たちの、こうした営み・自意識を可能にしたのである。そのような意味で、たしかに集団外交流は現代の文脈においても、文化蓄積に正の影響を与えていると言えるのではないだろうか。

## 4. 地域アート

### 4.1 地域アートとは何か

第 1 期におこなってきた研究調査によって、神楽が集団外交流の場となることの現代的な

意義が示唆された。だが、神楽は重要無形文化財という枠が行政によって与えられ、その観点からの交流という側面が否めない。これは、神楽だけでなく、現存の狩猟採集民がおこなっている儀礼についても同様である。儀礼は、国家権力の保護の元、あるいは少数民族・女性など、マイノリティの政治的主張のメディアとしておこなわれている側面が強い。そういう意味で、神楽に代表される伝統芸能は、集団外交流を検証する素材として十分ではない。

筆者が交替劇の第2期招待研究にて実施してきたのが、地域アート（プロジェクト）の研究調査である。地域アートとは、特に21世紀に入ってから日本各地で開催されるようになった一連のイベントであり、一定の期間、ある地域に作家・アート作品が結集し、地元住民・鑑賞者との交流をおこなうものである。とくに有名なのが、横浜市で開催されている横浜トリエンナーレ（初回は2001年、2005年から3年ごと）、新潟県十日町市を中心に開催されている越後妻有大地の芸術祭（初回は2000年、3年ごと）、おもに香川県の瀬戸内の島々で開催されている瀬戸内国際芸術祭（初回は2010年、3年ごと）である。これら代表的な地域アートは、行政・大資本が強力な支援体制をとり、国内・世界中から著名な作家が参加し、その期間、会場地域は多数の来場者で賑わう。それらを見習うようにして、いま日本各地で地域アートが実施されている。

全ての地域アートに行政や大資本の支援があるわけではない。むしろ多くの地域アートは、行政が後援してはいても、その財政規模は些細なものであり、企業等からの供託金も少ない、ないしゼロのものもある。近年になり、地域アートは増殖しており、いま日本各地でどれだけの数の地域アートが展開されているのか、実数を把握することは困難である。このように、21世紀になって急激に発達した小規模な地域アートであれば、集団外交流の起源に迫れるかもしれない。

#### 4.2 奈良・町家の芸術祭「はならあと」

筆者は、地域アートの事例として、奈良・町家の芸術祭「はならあと」（以下、「はならあと」と表記）を調査対象とした。奈良市内でギャラリー経営をしているA氏が2008年に設立し、2010年に第1回目のイベントを開催した奈良アートプロムが「はならあと」の前身である。A氏によれば、奈良には数多くの現代アート作家がいる。しかし現代アートを発表する場が枯渇している。A氏の仕事であるギャラリーの顧客を広げるといった実際的な理由、それ以上に人々の意識を変えていく現代アート作家の運動体を創りたいという理想のため、奈良アートプロムは結成された。予算や時間にも制約があり、規模は小さかった。発表場所も十分には準備できず、奈良市内の空き家をその日だけ借りて展示する作品も多かった。

ところが、空き家を展示場にした地域アートの可能性を見出した奈良県庁職員（B氏）がいた。奈良は、古くから商業が栄えた古都であり、また第二次大戦中も空爆をまぬがれたこともあって、伝統的な町家作りの家が多数のこっている。しかし近年になって、多くの町家が空き家と化してしまっている。B氏は、空き家になっている町家にアート作品を出展することで、空き家の利活用になるのでは、と考えた。

このアイデアをもとにして、2011年から国の補助金を活用した「はならあと」が始まった。「はならあと」実行委員会が中心となり、地域団体に声をかけ、参加地域をつくる。参加する地域団体は、地域NPO、任意団体などが主体である。2011年から2014年までの参加地域

数、期間、開催日数は下表の通りである。

	2011年	2012年	2013年	2014年
参加地域数	10地域	6地域	8地域	8地域
開催期間	10/8-10/30	10/27-11/11	9/27-11/26	11/7-11/24
期間中の開催日数	23日間	16日間	64日間	18日間

筆者は2013年度の「はならあと」への参与観察をおこない、また事務局が実施したアンケートを分析した(統計分析結果は本稿では省略)。作家の多くは、自分たちの活動が地域の活性化に役立てるならば光栄であるというように考えていた。ただし、地域活性化といっても、街並みを一気に変容させるとか、あるいは新商品を開発する、雇用を生み出す、など、大規模なものではない。ある作家の言葉を借りると、芸術と町家のコラボレーションが、住民に地域の物語を再発見させる。住民と作家が交流を果たし、そのなかで建物特有の物語が再発見されることで、建物および芸術の意味も変わっていく。そのような過程で、住民の心の中に小さな灯をつくるのが、現代アートによる地域活性化である、という。来場客との交流を通じて、自分自身のアートの意味合いが変わり、自分自身が成長できたと満足感を覚える作家も多い。その一方で、地域活性化を目的とする芸術祭に違和感を覚えるという作家もいた。近年、各地で地域活性化を企図した芸術祭がおこなわれているが、それらの差別化がおこなわれていない。現状のままでいくと、日本のあちこちで行われている数多くの芸術祭の一つとして、「はならあと」が埋没してしまう、という危機感がそこにある。また、地域活性化を目的として現代アートが安易に使われている現状に不満をもらす作家もいた。本来、現代アートは既存の価値観を転覆しようという意図があるのだが、地域活性化を企図した地域アートの多くは、現代アートの毒に無自覚であるか、あるいは無毒化しようとしている。毒を毒として飲み込む覚悟がない、という批判である。

筆者は2013年度の「はならあと」に参加した8地域団体の代表に対して、それぞれ聞き取り調査をおこなった。どの地区でも、芸術祭を引き受けるにいたった代表は、いまの地域の状況、空き家の増加について危機感を持っていた。空き家が増加していることについて、地区住民の危機意識を高めたい、古い街並みに住んでいることの誇りを喚起したい、住民主体の地域おこし運動を進めたい、など、参加目的の第一は、住民の意識涵養という代表がほとんどである。その一方、ほとんどの代表は、現代アートに強いこだわりがあったわけではない。「はならあと」が現代アートに接したほぼ初めての経験という代表もいるくらいである。現代アートの、既存の価値観を転覆しようとする特徴を強く肯定する代表はいない。むしろ、作家がアートに走りすぎて地域に沿わない作品を展示してしまうことに危機感をもち、地域の風情にあったものに作品をつくってくれと交渉した代表が多い。現代アートに批判的な代表もいた。自分がいる地域は保守的な人間が多く、現代アートに関心を示すものがない。地域活性化であれば、現代アートでなくても良いのでは、という意見だった。ただ、「はならあと」を引き受けた結果、古い街並みと現代アートが奇妙に調和したことに満足感を覚えたという代表もいた。

このように、現代アートの可能性を展望する作家と、地域活性化を意図する地域団体のあ

いだには、その思惑には一致点もあるがズレもある。このズレは、地域アートにどのような帰結をもたらすのか。それが解決しようのないズレであるのならば、いずれは作家と地域団体の軋轢が深刻化し、地域アートが困難になってしまうだろう。しかし、もしそれが互いの対話で解決し、さらにはそのズレを活かして、一方では高質な現代アートの発表、一方では地域活性化という、高レベルの達成ができるのならば、他とは差別化した、奈良ならではの地域アートの誕生が期待できる。

2014年度の「はならあと」はそれまでとは体制を一新して実施されることになった。2012年度にキュレーターとして参加したC氏が、アート部門の総合ディレクターとして招かれた。C氏は、地域活性化を目的とした地域アートの現状に強い危機感を持っており、逆説的な言い方であるが、「はならあと」の水準に達しない地域アートは潰れてしまっても良い」と主張している。水準を挙げるため、事前にキュレーターと地域団体が対等の立場で徹底した議論をおこなって、アート作品をつくりあげることが目標とした。まず地域団体が地域の歴史・文化・魅力などをまとめ、報告をする。その報告をふまえ、その地域を担当するキュレーターがアート作品の統括計画を練る。本番の開始までに地域団体とキュレーターが議論をおこない、作品の内容を決定していく。

このように、地域とキュレーターの綿密な事前打ち合わせをする必要上、2014年度は昨年度と比べて規模を小さくしておこなわれることとなった。8地域の中で、とくに重点的にキュレーターを配置したのは3地域である。キュレーターは、これまでの「はならあと」より遥かに重大な役割を担わされており、2014年度については、キュレーターは公募制ではなく、C氏からの打診によって選ばれた。早い段階からのキュレーターと地域団体の議論が必要と考え、公募では時間が足りなくなると考えたからである。地域によってはキュレーター・地域団体のあいだで相当な議論が展開され、折り合いがつかなかった局面もあったそうである。またC氏は、展示する作品としては、そのルーツを作家が説明でき、かつ地域をモチーフにしたものを展開するよう要請していたが、この現代アートに関する考え方はC氏と各キュレーターの間でも相当の違いがあったようである。この点については、地域アートという文脈では重要なのだが、集団外交流について考察する本稿の目的を超えてしまう。改めて別稿での報告としたい。

### 4.3 集団外交流の推移

「はならあと」は、国・県の補助金が使われているということはあるにせよ、その始まりはまったくの民間のものであった。小規模な地域アートを継続していくためには、そこにたずさわる様々なアクターの折衝・議論が必要であり、その過程で悶着も起こりうる。より具体的に言うと、当初は作家達の運動体としてあったものが、回を重ねるごとに地域団体を強く巻き込んでいった。そのプロセスの中で、作家たちは自由に振る舞えなくなってきた、とも言える。

こうした経緯は、前節での表現を使うならば、当初は地域を超えた普遍性を持つ芸術だったものが、地域に密着した芸能へと変化していった、と言えなくもない。地域アートが芸術でなくなるというのは本末転倒のように見えるが、当初から芸能的な方向性を企図している地域アートもある。端的な例が山形県の東北芸術工科大学が主催で2014年度から実施してい

る「みちのおくの芸術祭」である。総合ディレクターのD氏は、筆者に対し、自分たちの目的は山形発信の「村のマツリ」を作り上げることだ、と主張していた。小規模な地域アートは地域に根付くべきであり、横浜トリエンナーレのような大規模な芸術祭とは一線を画すべきである、とも主張していた。みちのおくの芸術祭は、学生・市民の教育が至上目的で、かつ東日本大震災の鎮魂という目的も持っているため、地域アートとしては特殊なのかもしれない。しかしその方向性は一貫しており、地域アートの典型例として注目されるべきであろう。

では、「はならあと」などの、小規模な地域アートは、成熟するにつれて集団外交流から集団内交流へと、その交流の範囲は閉ざしていくべきなのだろうか。「はならあと」の経緯を丁寧に観察すれば、真相はそうではない、むしろ逆であることが分かる。実際のところ、「はならあと」は、開始当初は集団内交流だったのが、しだいに集団外交流へと変化していったのである。注意すべきなのは、そこで想定している集団は地域住民ではなく作家、という点である。当初は、ほとんど作家集団のイベントであった地域アートが、しだいに地域団体を深く巻き込んでいった。開始当初の2011年度には、現代アートに関心がなかった地元住民が、近年になるにつれて関心を持ち、会場を訪れ、作家と交流するようになった。2014年度のキュレーターの地域アートについての意見は異なっていたのだが、現代アートの客層を広めることに意義を見出している点では一致していた。「はならあと」は、当初は無関心だった地域住民を巻き込む集団外交流へと発展していったと言える。

その端的な成果が、空き家の利活用である。会場として使われた空き家のいくつかは、「はならあと」の後に、その建物の魅力を発見した人々が借りて、利用を始めている。空き家の借り手は、外部者であることが多いようである。だが、その建物はカフェ・雑貨屋・アトリエ・オフィス・ゲストハウスなどとして利用され、地元住民にも開かれた公共空間となっている。「はならあと」は、作家による打ち上げ花火的なイベントで終わっているのではなく、継続して集団外交流をもたらす公共空間を造り上げている。このように、地域アートは、より広さと深さを増す集団外交流をもたらさう。それが現代アートの質を上げていくのかもしれない。もっとも、こうしたプロジェクトの道はまだ半ば、というより、まだ始まったばかりである。結論のためには調査を継続していく必要がある。

## 5. 議論

本報告書は、集団外交流仮説によって予測された、集団外交流の文化蓄積に与える影響を、社会調査の結果から検証しようと試みてきた。まず神楽の調査から分かったことは、外部者を客として巻き込んでいく神楽に誇りを持った若者が地域に定着していくプロセスだった。つぎに地域アートの調査から分かったことは、作家が地域住民を巻き込んでいくことで空き家の利活用が進んでいくプロセスだった。神楽の場合は地元民が外部者を協力者へと変えていった。地域アートの場合は外部者が地元民を協力者へと変えていった。神楽・地域アートを続けるために、より多様な人々が交流する集団外交流空間が作り出されていったのである。

交替劇の当時、集団外交流がどのような経緯で誕生し、発展していったのか。その詳細なプロセスを考古学遺跡から再構成するのは著しく困難だろう。だが、現代社会の調査を通し

て、過去を推測することはできる。強みは、時空を超えていても、同じサピエンスに属するという点である。同じ生物種であれば、条件を整えさえすれば、同じような対応をするという再現可能性を我々は期待して良いはずである。もちろん細かな点は差異が出るにせよ、その本質的な側面は共通するはずである。こうした展望は、仮想空間での検証を試みる数理モデルでは不可能である。社会調査によってこそ、交替劇当時の人類の生活を追体験することができる。

結局、本報告書によって推察される、交替劇当時の集団外交流とは、はじめのうちは少数の個人・集団によって細々と営まれていたのが、やがて、その存続のために、より多くの個人・集団を巻き込んでいくようになり、その結果、その場で、急速な文化蓄積が可能になっていった、というものである。

そこで生まれる新たな問いは、なぜ人々は集団外交流を開始し、続けようとしたのか、ということである。神楽および地域アートの場合、その先覚者たちは、後継者の育成、空き家の利活用を意図していただろう。それ以外の多くの当事者が、そうした成果を先読みしていたかどうかは疑問である。まして集団外交流が長く続いた結果として起こる文化蓄積を、交替劇当時のサピエンスが目指していたと想定するのは、結果から原因を見ってしまう目的論の罠に陥ってしまっている。集団外交流が集団間同盟のきっかけになった、娘の交換のきっかけになった、という理由も同様に困難である。すでに個人の意志を越えた、システムとして成立した集団外交流の意志が、個人の意志を超えて機能したにせよ、苦労も多い集団外交流を続ける理由を、人々は持っていたはずである。

実はこの謎についても、社会調査は答えを示唆してくれている。筆者が関係者へのインタビューや事業への参与観察をおこなって分かってきたのは、当事者たちは、集団外交流にコストをかけて、直接何かを得ようとしているのではない。何よりも神楽や地域アートが楽しいから、その営みを続けていた。生活上の便益を度外視した、そうした楽しみ・遊びの気持ちこそが、集団外交流を始め、続けようとしてきた根源的な動機であって、後継者の育成や空き家の利活用、あるいは地域・コミュニティの活性化は、実は付加物である。そして、多様な人々が集まる集団外交流を続けようという気持ちこそが、我々および祖先のサピエンスに特有の学習能力の本質であり、そうした気持ちこそが、社会変革や技術革新などの文化蓄積に結びついていったのではないだろうか。交替劇のプロセスもまた、当時の人々のそうした気持ちに寄り添ってこそ、より深くその本質が分かるのかもしれない。

## 引用文献

Aoki K, Wakano JY, & Feldman MF (2005) The emergence of social learning in a temporally changing environment: A theoretical model. *Current Anthropology* 46, 334-340.

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 MF (2011) Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. *Theoretical Population Biology* 79, 192-202.

Bar-Yosef O (2002) The Upper Paleolithic revolution. *Annual Review of Anthropology* 31, 363-393.

- Diamond J (1997) *Guns, Germs, and Steel: The Fates of Human Societies*. WW Norton & Co Inc.
- Dunbar R (2010) *How Many Friends does One Person Need? Dunbar's Number and Other Evolutionary Quirks*. Faber & Faber
- Feldman MF, 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.
- Gamble C (1982) Interaction and alliance in Palaeolithic society. *Man* 17, 92-107.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses: the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Hobsbawm E, & Ranger T (eds.) (1983) *The Invention of Tradition*. Cambridge University Press.
- 本田安次 (1993) 本田安次著作集 1 : 日本の伝統芸能. 錦正社.
- Horiuchi S (2012a) Community creation by residents and tourists via Takachiho kagura in Japanese rural area. *Sociology Mind* 2, 306-312.
- Horiuchi S (2012b) Emergence and persistence of communities: Analysis by means of a revised hawk-dove game. *理論と方法* 27, 299-306.
- Horiuchi S, & Kubota S (2013) The effects of cross-boundary rituals on cultural innovation. In Akazawa T, Nishiaki Y, & Aoki K (eds.) *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 1 Cultural Perspectives*, pp. 229-236. Springer, Tokyo.
- 堀内史朗 (2013) 「資源分布と交流の起源」青木健一 (編) 交替劇 No. 3, 55-65. 研究項目 B01 班 2012 年度研究報告書.
- 堀内史朗 (2014) 「交替劇後に本格的な芸術が始まったのは何故か」青木健一 (編) 交替劇 No. 4, 37-47. 研究項目 B01 班 2013 年度研究報告書.
- Horiuchi S, & Morino M (2015) How local cultures contribute to local communities? Case studies of Japanese spirits dance kagura. *International Journal of Social Science and Humanity* 5, 58-62.
- Horiuchi S (2015) Globalization may cause cultural accumulation in the whole population. In *Agent-Based Approaches in Economic and Social Complex Systems VIII*, in press. Springer.
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- 小手川善次郎 (1976) 高千穂神楽. 小手川善次郎遺稿出版会.
- Landry C (2000) *The Creative City: A Toolkit for Urban Innovators*. Routledge.
- 増田寛也 (2014) 地方消滅：東京一極集中が招く人口急減. 中央公論社.
- 西田正規 (1986) 定住革命：遊動と定住の人類史. 新曜社.
- 折口信夫 (1991) 日本藝能史六講. 講談社.
- 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. *PloS One* 5, e15582.
- 佐々木雅之、川井田祥子、萩原雅也 (2014) 創造農村. 学芸出版社.

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.

Smith VL ed. (1989) *Hosts and Guests: the Anthropology of Tourism*. University of Pennsylvania Press.

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

**The origin of cross-boundary communications during the Replacement:  
Analysis by the social survey of spirits dance (kagura) and local art projects.**

Shiro Horiuchi  
Yamagata University

**Abstract:** This study tries to elucidate the origin of cross boundary communication during the Replacement, by the social survey of the present Japanese societies, particularly in the areas of depopulation and aging. At first we studied Japanese spirits dance, kagura, which have been inherited by local residents since hundreds years ago in Kyushu Island. The social survey found that kagura of cross-boundary communication caused young dancers settle into the area, irrespective of depopulation and aging in those areas. We also studied local art projects, which have been started by local residents in Nara prefecture since 2010. The social survey found that the project was involving many stakeholders as time passes and caused some outsiders rent vacant houses in the area, irrespective of depopulation and aging in those areas. The social survey suggest that individuals unintentionally involved others in order to continue dance or art, which may have caused the origin of cross-boundary communication during the Replacement.

# 記憶能力の進化と累積的文化

中丸麻由子

東京工業大学大学院社会理工学研究科

## 1. 目的

人特有の能力の一つに学習能力がある。学習の進化に関する理論研究は Boyd & Richerson (1985) や Rogers (1988)、Feldman et al. (1996) の研究以降、様々な形で進められている。学習の進化に関する理論研究では、数理モデルの単純化のためもあり学習能力のみを進化形質とし、記憶能力を進化形質として捉えるモデルはない。おそらく、学習能力の中に暗に記憶能力も組み込んでいると解釈できるからであろう。つまり、例えば学習能力が低いということは、学習能力の低さだけでなく記憶能力の低さも暗に示しているという事である。しかし、記憶には様々なプロセスがあり、単に学習能力の中に記憶能力を暗に組み込むだけでは上手く記憶プロセスを表現する事が出来ないのである。

記憶は大雑把には「固定」、「保持」、「想起」の3段階に分ける事が出来る (e.g. Gazzaniga et al. 2009; Kandel et al. 2013)。ある情報を学習し、学習した内容を脳の中で「固定」し、そして「保持」をし、実際に使う場面において記憶の「想起」をする。つまり単に学習した内容を固定化しただけでは、必要に応じて記憶した内容を活用する事は出来ない。活用のためには記憶内容を保持し、必要に応じて適切に想起をする必要があるのだ。学習だけでは獲得した情報を活用する事は出来ず、適切に情報を想起する事によって適応度をあげることが出来て初めて学習能力が適応度へ影響を及ぼした事になる。つまり、記憶能力と学習能力の共進化研究は、学習能力の進化研究に寄与をすると考えられる。

新学術領域研究「交替劇」では、旧人ネアンデルタール人と新人ホモ・サピエンスの交替を「学習仮説」を基にして研究を進めている。この2種では記憶能力には違いがあるのだろうか。Wynn & Coolidge (2004) によると、ネアンデルタール人は、さまざまな情報に同時に意識的な注意を向けるための作業記憶 (ワーキング・メモリー) のキャパシティが現生人類よりも小さいため、様々な情報を結びつける事が出来ず、イノベーションや創造のレベルが低くなったとしている。そしてネアンデルタール人の問題解決能力は長期作業記憶によるという仮説も提唱している。このように記憶のタイプの違いもネアンデルタール人とホモ・サピエンスの交替劇に大いに影響したという。しかし Wynn & Coolidge (2004) の仮説は科学的観点から曖昧であるため数理モデル化をする事が難しい。また、この仮説は脳神経科学上の検証がされていない事もあり、現段階では信憑性の判断が難しい。

そこで本研究プロジェクトでは別のアプローチをとる。長期記憶は非宣言記憶と宣言記憶に分類される (e.g. Gazzaniga et al. 2009)。非宣言記憶以上に宣言記憶が人間の作り出す文化、情報、知識に影響し、世代を超えて発展している事もあり、宣言記憶に着目する。そして、宣言記憶を記憶するプロセスである「固定」、「保持」、「想起」を考慮した数理モデルを構築することにした。

本研究プロジェクトでは、記憶の進化モデルを構築するため、まずは記憶プロセスにもコ

コストがかかり、それが適応度へ影響を及ぼす状況を考える。そもそも記憶コストとは何かというと、たとえば長期記憶によって、遺伝子が活性化したり、新しいタンパク質が合成されたり、新しいシナプスが作られることにあたる (Squire & Kandel 2009)。また、始めに無脊椎動物で非宣言記憶が進化し、そして人も含めた脊椎動物に非宣言記憶と宣言記憶の両方が進化したという (Squire & Kandel 2009)。つまり、記憶には記憶を作動させるためにかかるコストに加えて適応度的なコストがかかると仮定することは現実的である。するとコストの観点から、「コストをかけてまで記憶をするよりは、忘却と学習を繰り返した方がコスト的に安上がりになる」という可能性がある。すると、コストをかけてまで記憶をする適応度上のメリットは何であろうか。

本研究では、累積的文化に着目する。累積的文化では、文化レベルが上昇していく状況を考える。つまり、始めはプリミティブな石器であったが、イノベーションが起こってもっと高度な石器が作られていく状況である。このとき、プリミティブな石器の作り方を覚えておかないと、高度な石器の作成方法を習得する事も発明する事も出来ないだろう。そして、高度な石器によって適応度が上昇するならば (たとえば狩猟や料理の効率が上昇)、このような状況においては、記憶にコストがかかったとしてもそのコストを上回る適応度の上昇が見込める可能性もあるだろう。

昨年度の研究報告書では記憶にコストがかかる場合の累積的文化の個体群動態モデルを構築し、その解析結果について報告した (中丸 2014)。この数理モデルを基に、本年度は記憶能力と学習能力を進化形質として進化モデルを構築し、進化的に侵入可能性について調べた (Nakamaru 査読中)。以下では Nakamaru (査読中) をもとにしてモデル式や結果を報告する。

## 2. モデル

まずは、個体は生得的な形質を持つが文化形質は全く存在しないと仮定する。便宜上、生得的形質を生得的形質 1 とよぶ。そして生得的形質 1 だけでも人は集団を増やすことが可能とする。生得的形質 1 のみを持つ個体数を  $x_1$  とする。各個体の死亡率を  $d$  とする ( $0 \leq d \leq 1$ )。増殖率を  $b_1 (= w_1)$  とし、増殖には密度依存の効果として  $\exp(-\delta x_1)$  がかかるとする。 $\delta$  は環境収容力に関するパラメータであり、固定値とする。この仮定を基にして差分方程式を立てると、生得的形質 1 を持つ個体数 ( $N_1$ ) の平衡状態は  $N_1 = (1/\delta) \log(w_1/d)$  となる。以下では、この集団サイズ  $N_1$  を基準として、文化が存在するときこの集団サイズよりも大きくなるかどうかを見ていく。なぜならば、単純に考えると文化拡散はその文化を持つ集団サイズの大きさに依存するため、もし高次な文化を持つが集団サイズは小さくなるのであれば、文化伝播の観点からは好ましくないためである。

つぎに文化形質を導入する。2つの文化形質を考え、文化形質 2、文化形質 3 と呼び、文化形質 3 は文化形質 2 をもとにして発展した文化、つまり累積的文化であるとする。

まずは、生得的形質 1 と文化形質 2 が存在するときのモデルについて説明する。生得的な形質を持つ個体は自分で試行錯誤して文化形質 2 を作り上げる、つまり文化形質 2 を個体学習することもできる。また、文化形質 2 を持つ個体を社会学習 (真似) することで文化形質 2 を獲得出来るとする。個体学習率を  $q$ 、社会学習率を  $s \times x_2 / N$  とする ( $s \geq 0, q \geq 0, 0 \leq s + q \leq 1$ )。

ここで、文化形質2をもつ個体数を  $x_2$ 、集団サイズを  $N = x_1 + x_2$  とする。学習後、学習した内容を固定し記憶とする。固定率を  $u$  ( $0 \leq u \leq 1$ ) とする。符号化 (学習、固定) を通じて学習した内容を記憶したことになり、文化形質2を持つ個体となる。記憶した内容を実際の場面で使用するには、記憶を保持して想起させる必要がある。今回は保持・想起率を  $m$  とする ( $0 \leq m \leq 1$ )。つまり  $1-m$  で学習した内容の保持や想起に失敗し、文化形質2を持っていない個体、つまり生得的形質1のみの個体に戻ると仮定する。

文化形質2の個体の正味増殖率を  $w_2$  とする。学習や記憶にはコストがかかり、それが増殖率に影響すると仮定する。つまり、学習率、固定率、保持・想起率が高いほど個体の増殖率に負の影響を及ぼすと仮定し、 $f(m, q, s, u)$  というコスト関数を定義する。 $f(m, q, s, u) = \exp(-\alpha(\beta_{sr}m + \beta_i q + \beta_s s + \beta_c u))$  とする。 $\beta_{sr}$ 、 $\beta_i$ 、 $\beta_s$ 、 $\beta_c$  はそれぞれ、保持・想起コスト、個体学習コスト、社会学習コスト、固定コストとする。生得的形質の個体および文化形質2を持つ個体の増殖率はそれぞれ  $w_i = b_i \times f(m, q, s, u)$  ( $i = 1, 2$ ) とする。増殖には密度依存の効果として  $\exp(-\delta N)$  がかかるとする。 $\delta$  はロジスティック方程式でいう環境収容力に対応するパラメータである。生まれたての子は生得的形質1しか持っていないとする。各個体の死亡率は  $d$  とする。

本研究では、個体学習、社会学習、固定、想起・記憶を各個体の進化形質とする。そして、野生型の集団に突然変異型が進化的に侵入可能になる条件をさぐる。野生型の進化形質を  $(m_w, q_w, s_w, u_w)$  とする。

すると、野生型の占める集団の個体群動態は以下の式となる。

$$x_{w1}(t+1) = x_{w1}(t) - dx_{w1}(t) - (1-d)(q_w + s_w x_{w2}(t)/N_w(t))u_w x_{w1}(t) + (1-d)(1-m_w)x_{w2}(t) + (x_{w1}(t)w_{w1} + x_{w2}(t)w_{w2})\exp(-\delta N_w(t)), \quad (1a)$$

$$x_{w2}(t+1) = x_{w2}(t) - dx_{w2}(t) - (1-d)(1-m_w)x_{w2}(t) + (1-d)(q_w + s_w x_{w2}(t)/N_w(t))u_w x_{w1}(t). \quad (1b)$$

$x_{w1}(t)$  は時刻  $t$  における野生型の生得的形質1の個体数、 $x_{w2}(t)$  は時刻  $t$  における野生型の文化形質2の個体数、そして  $N_w(t) = x_{w1}(t) + x_{w2}(t)$  である。

野生型の集団に突然変異型の個体が侵入した場合の、突然変異型の個体群動態は式(1)に倣って構築した。式(1)より平衡点での野生型の集団サイズ ( $N_w^*$ ) がもとまり、それを突然変異型の個体群動態式に代入する。そして局所安定性解析によって、突然変異型の個体数が0になる平衡点が不安定になる条件を求め、それを突然変異型の進化的侵入条件とする (Otto & Day 2007)。そして、最大固有値をもとにして pairwise invasibility plot (PIP) を作図すると、1進化形質の進化ダイナミクスを予測する事が可能になる (Otto & Day 2007)。

しかし、本研究では、学習の記憶の共進化、つまり、少なくとも3つの進化形質  $(m, q, s)$  の進化動態を調べる事が目的である (固定率は、今回の数理モデルでは個体学習、社会学習と同じ効果を持つ事もあり、 $u=1$  と固定した)。そこで、進化的侵入性解析に加えて、個体ベースモデルを構築しコンピュータシミュレーションによる解析も行った。また、平衡状態での集団サイズ  $N^*$  が  $N_1$  よりも大きくなるかどうかにも着目した。

次に文化形質2の発展版、つまり累積的文化である文化形質3が存在する場合の仮定およ

びモデルを説明する。文化形質2を保持・想起できない限りは文化形質3を学べないと仮定する。たとえば四則演算が出来なければ微分・積分も解けるようにならない。学習、固定、保持・想起については同じ仮定とする。生得的形質1を持つ個体が文化形質2を社会学習する時は文化形質2あるいは文化形質3の個体の頻度に依存するとし、 $s \times (x_2 + kx_3)/N$ とする( $k=0, 1$ )。  $k=0$ のときは、文化形質2の個体からしか社会学習が出来ない。これは、文化形質3と2がかげ離れすぎていて、文化形質3から文化形質2を学習できない事を表す。  $k=1$ のときは文化形質2あるいは3の個体から社会学習を行うとする。つまり、文化形質3を見て、文化形質2も学習できるような状況である。文化形質2を持つ個体が文化形質3を社会学習する時は文化形質3の個体の頻度に依存するとし、 $s \times x_3/N$ である。なお、文化形質3をもつ個体数を  $x_3$ 、集団サイズを  $N = x_1 + x_2 + x_3$ とする。文化形質3の保持・想起に  $1-m$ で失敗すると、文化形質2の個体に戻ると仮定する。生得的形質1、文化形質2、文化形質3を持つ個体の増殖率をそれぞれ  $w_i = b_i \times f(m, q, s, u)$  ( $i=1, 2, 3$ )とする。増殖率には密度依存の効果として  $\exp(-\delta N)$ がかかるとする。

式(1)と同様にして数式を構築し、突然変異型の侵入可能性を計算する。また、個体ベースモデルをコンピュータシミュレーションで解析し、3つの進化形質の共進化について調べた。

### 3. 主な結果

Nakamaru (査読中)の主な結果のみを説明する。累積的文化がない場合、つまりこのモデルでは生得的文化1と文化形質2が集団にあるときは、保持・想起コストが低ければ保持・想起は進化する。このとき、社会学習コストが低ければ社会学習も進化するが、コストが高いと個体学習が進化する。保持・想起コストが高いときに保持・想起が進化する条件としては、社会学習コストが高く、初期保持・想起率が高い値の時である。このときは、保持・想起と個体学習は共進化するが、社会学習は進化しない。これ以外の条件では、保持・想起は進化せず、社会学習と個体学習が進化する。つまり、コストをかけて覚えるより、忘却と学習の繰り返しが進化する事を意味する。

累積的文化がある時、つまりこのモデルでは生得的文化1と文化形質2、3が集団にあるときは、初期保持・想起率が高いときに社会学習のコストによらずに、保持・想起は個体学習あるいは社会学習と共進化する。

### 4. 結語

本報告では、昨年度の研究報告書の個体群動態モデルをもとにして進化モデルを構築し、累積的文化とコストのかかる記憶、特に保持と想起の関係に関して数理モデル解析や進化シミュレーションを行った。累積的な文化が無いときは「忘却-学習」の繰り返しが進化する事もあるが、累積的文化によって適応度が改善されると保持・想起率は学習とともに共進化することをしめた。

この研究では、環境変動によって文化の適応度への影響が変わる状況は考えていない。先行研究では学習の進化においては環境変動も重要な要因であることをしめしてきた (e.g.

Boyd & Richerson 1985; Rogers 1988; Feldman et al. 1996)。今後の予定としては、これをモデルに加えたときに保持・記憶の進化がどのようにかわるのかを確かめていきたい。また、保持と想起は関係する脳の部位も異なる事から (e.g. Kandel et al. 2013)、この2つを別の進化形質としたモデルも考える必要はあるだろう。

## 引用文献

- Boyd R, & Richerson PJ (1985) *Culture and the Evolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Feldman MW, Aoki K, & Kumm J (1996) Individual versus social learning: evolutionary analysis in a fluctuating environment. *Anthropological Science* 104, 209-232.
- Gazzaniga MS, Ivry RB, & Mangun GR (2009) *Cognitive Neuroscience, the Biology of the Mind*, 3rd Ed. W.W. Norton & Company, Inc.
- 中丸麻由子 (2014) 「記憶と累積的文化」 交替劇研究項目 B01 研究報告書 2013 年度, 29-34.
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, Siegelbaum SA, & Hudspeth AJ (2013) *Principles of Neural Science*, 5th Ed. McGraw-Hill Companies, New York.
- Nakamaru M (査読中) Evolution of costly memory and cumulative culture.
- Otto SP, & Day T (2007) *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Rogers AR (1988) Does biology constrain culture? *American Anthropologist* 90, 819-831.
- Squire LR, & Kandel ER (2009) *Memory: From Mind to Molecules*, 2nd Ed. Roberts & Company, Colorado.
- Wynn T, & Coolidge FL (2004) The expert Neanderthal mind. *Journal of Human Evolution* 46, 467-487.

## **Evolution of costly memory and cumulative culture**

Mayuko Nakamaru

Department of Value and Decision Science, Tokyo Institute of Technology

Abstract: Evolution of learning is an interesting research topic from the viewpoint of evolution and social sciences. Even though memory is essential to learning, there are no theoretical studies dealing with the coevolution of learning and memory.

Memory consists of consolidation, storage and retrieval. If we fail to store and retrieve what we have learned, we can neither use it properly nor modify it to make a new innovation. Therefore, studying the coevolution of learning and memory will contribute to the study of cumulative culture.

I investigate if storage-retrieval can evolve together with individual learning and/or social learning by means of the invasion analysis and the individual-based simulations. The main conclusions are as follows: without cumulative culture, costly memory is better than the repetition of forgetting and relearning only when social learning is costly. While, cumulative culture promotes the evolution of costly memory with social and/or individual learning.

# シアル酸に関わる分子のヒト特異的な変化と 学習能力の進化

早川敏之

九州大学基幹教育院

## 1. 背景

ホモ・サピエンスの重要な特徴として、世代を越えた文化や文明の伝達がある。この文化・文明の伝達には、コミュニケーションによる集団社会での学習が必須である。サピエンスとネアンデルタール人との交替劇を考える上で、そのような集団での学習能力がいつどのように獲得され、交替劇にどのように関わったのかを知ることは重要である。そこで、他者とのコミュニケーションに立脚した集団としての学習能力の向上は、ヒトとしての進化において重要であったと考え、分子レベルからそのような学習能力の向上の背景にせまることとした。

このような学習能力の進化について調べるにあたり、コミュニケーションによる集団での学習能力に関わる障害を示す精神疾患に注目することは非常に有効である。統合失調症は、認知、情動、意欲、行動、自我意識などの多彩な精神機能の障害である。その症状には、これまでになかったものが現れる陽性症状として、幻覚や妄想などがあり、またこれまでにあったものが失われる陰性症状として、考える内容や会話が乏しくなる思考の障害、喜怒哀楽などの感情の起伏が乏しくなる感情の障害、気力が乏しくなる意思・欲望の障害などがある。このような症状を発症することで、他者とのコミュニケーションに障害が生じ、集団での学習能力が損なわれると考えられる。このため、注目する精神疾患として統合失調症を選び、その発症リスクに関わると考えられる分子を対象として研究を行うこととした。

近年、統合失調症に関わる分子としてシアル酸受容体 Siglec-11 が注目されている (Graeber et al. 2010)。シアル酸とは、細胞表面の糖鎖の末端に位置する酸性の単糖であり、Siglec はそのシアル酸を認識し細胞内シグナル伝達を担う受容体である。ヒトを含めた霊長類において、17 種の Siglec が知られているが、Siglec-11 はマクロファージに発現し、シアル酸を認識することで抑制性のシグナルを細胞内に伝達し、細胞機能を抑制する抑制性受容体である。我々は先行研究にて、ヒト Siglec-11 は Siglec-16 遺伝子による遺伝子変換によって、ヒト特異的に脳ミクログリアでの発現を獲得しており、脳で豊富な  $\alpha 2-8$  結合型シアル酸に結合することを見いだした (Hayakawa et al. 2005)。この  $\alpha 2-8$  結合型シアル酸は脳内のポリシアル酸の構成成分であり、ポリシアル酸は主として脳内細胞の Neural cell adhesion molecule (NCAM) に付加されている。このため、Siglec-11 のヒト特異的な脳ミクログリアでの発現の獲得によって、ポリシアル酸と Siglec-11 の結合による脳細胞間の相互作用がヒト特異的に形成されたと考えられる。

興味深いことに、脳ミクログリア自体や、ポリシアル酸や NCAM の量的な異常は、統合失調症に関わっている (Bayer et al. 1999; Kochlamazashvili et al. 2010)。このため、ヒト特異的に獲

得された Siglec-11 による脳細胞間の相互作用は、統合失調症に関与しているとみられ、ヒトとしての脳機能（高次脳機能）の獲得、ひいては集団としての学習能力の向上に関わったかもしれない。そして、Siglec-11 のヒト特異的な脳ミクログリアでの発現獲得は、およそ 100 万年前と推定されていることから (Wang et al. 2012)、このような脳機能の進化はサピエンスとネアンデルタールの共通祖先でおこったと考えられる。

Siglec-11 のヒト特異的遺伝子変換に関わった Siglec-16 もまた、マクロファージに加え、ヒト系統で脳ミクログリアでの発現を獲得していることが示唆されている (Cao et al. 2008)。この脳での発現の獲得は 300 万年前以前と見られることから (Wang et al. 2012)、Siglec-11 の脳ミクログリア発現の獲得は、Siglec-11 が遺伝子変換によって Siglec-16 の脳ミクログリア発現に関わる遺伝子発現調節領域を得たことによると考えられる。一方、ポリシアル酸を合成する酵素 ST8SiaII のプロモーター多型が、統合失調症のリスクに関わっていることが報告されており (Arai et al. 2006)、ポリシアル酸の量的な異常と統合失調症との関係の背景のひとつとみられる。このように、Siglec-11 とともに Siglec-16、ST8SiaII もまた、ヒト特異的な脳細胞間の相互作用に関わっていると考えられる。

本研究では、ヒト特異的な脳細胞間の相互作用と統合失調症との関わりから、ヒトの集団としての学習能力の進化を検討するため、Siglec-11、Siglec-16、ST8SiaII の進化を検討した。

## 2. 方法

### 2.1 ゲノム配列

ヒト Siglec-11 遺伝子の遺伝子上流部分から第 8 エクソンまでを含む領域は、ヒト Siglec-16 遺伝子との間で相同性を示している (Hayakawa et al. 2005)。このため、この相同性を示している領域を対象とし、ヒト (*Homo sapiens*)、チンパンジー (*Pan troglodytes*)、ゴリラ (*Gorilla gorilla*)、テナガザル (*Hylobates lar*) の Siglec-11 遺伝子と Siglec-16 遺伝子から対象領域をゲノム PCR で増幅し、配列を決定した。一方、アカゲザル (*Macaca mulatta*) の対象領域の配列は、NCBI のゲノム配列データベース (Macaca mulatta build 1.2; <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) より得た。一方、ST8SiaII 遺伝子については、統合失調症の発症リスクに関わるプロモーター多型の前後あわせて 10kb ほどの領域をゲノム PCR で増幅し、様々なヒト集団でハプロタイプを決定した。

### 2.2 配列解析

配列のアッセムブルは DNASIS ソフトウェア (Hitachi) にて行った。系統樹作成は MEGA5 ソフトウェア (Tamura et al. 2011)、配列間の相同性を知るためのスライディングウィンドウ解析は DnaSP (Rozas & Rozas 1999) を用いて行った。

### 2.3 Siglec 組換えタンパク

シアル酸認識能の解析に用いるため、Siglec のシアル酸認識に関わる細胞外領域とヒト免疫グロブリン G の Fc 領域 (hIgG Fc) との融合タンパクを作製した。シアル酸認識に直接関

与する第1・第2免疫グロブリン様ドメインをコードするエクソンを含むゲノム領域を、ゲノムDNAを鋳型としたPCRにより得た。得られたPCR断片を発現ベクター上のhIgG Fcコード領域上流に組み込み、作製した発現コンストラクトを293T細胞またはCHO細胞に導入し、その後培養上清に分泌される組換えタンパク (Siglec-Fc) をProtein A固相化担体を用いて精製した。

#### 2.4 Siglec組換えタンパクのシアル酸認識能の解析

Siglec-Fcを、Protein Aでコートしたプレートに加え固定、その後ビオチン化したシアル酸糖鎖プローブを加え、Siglec-Fcと結合させた。続いて、ストレプトアビジン結合アルカリ性フォスファターゼを加えて、ビオチン化シアル酸糖鎖プローブとストレプトアビジン結合アルカリ性フォスファターゼを結合させた。これにより、Siglec-Fcとシアル酸糖鎖プローブとの結合を、アルカリ性フォスファターゼの酵素反応による発色として検出した。

### 3. 結果

#### 3.1 霊長類系統での遺伝子変換

ヒトSiglec-11遺伝子の遺伝子上流部分から第8エクソンまでを含む領域は、ヒトSiglec-16遺伝子との間で相同性を示している (Hayakawa et al. 2005)。先行研究では、その相同領域はより相同性が高い領域 (99.3%; A/A'領域) とそれよりは相同性が低い領域 (94.6%; B/B'領域) とに分けられ、A/A'領域に遺伝子変換がおこっていることを見出した (Hayakawa et al. 2005)。一方、チンパンジー、ゴリラ、テナガザルのSiglec-11遺伝子とSiglec-16遺伝子の対象領域の配列比較でも、ヒトのA/A'領域、B/B'領域とは位置や大きさは違うが、それぞれの霊長類で相同領域は、A/A'領域とB/B'領域に分けられることがわかった。

A/A'領域の中でも各霊長類に共通して相同性が高い部分をA領域、B/B'領域の中でも各霊長類に共通して相同性が低い部分をB領域として抽出し、系統解析を行った。Siglec-11遺伝子とSiglec-16遺伝子は、A領域の系統樹でのみ霊長類ごとにクラスターしており、Siglec-11遺伝子とSiglec-16遺伝子との間での遺伝子変換が、各霊長類のA/A'領域でおこっていることを示している (図1)。

#### 3.2 Siglec-11とSiglec-16のシアル酸認識能

A領域は、シアル酸の認識を行うドメインをコードするエクソンを含んでいる。このため、A領域の遺伝子変換は、Siglec-11とSiglec-16との間でシアル酸の認識ドメインの配列の相同性を高め、Siglec-11とSiglec-16ともに同じシアル酸認識能を示すと期待された。そこで、ヒト、チンパンジー、ゴリラのSiglec-11とSiglec-16の組換えタンパクを用いて、シアル酸認識能の検討を行った。その結果、すべてのSiglecが $\alpha$ 2-8結合型シアル酸 (diSia) への結合を示すとともに、各Siglecで各シアル酸糖鎖に対する相対的な結合親和性のパターンは似ていることが示された (図2)。このため、遺伝子変換によってSiglec-11とSiglec-16のシアル酸認識特性がよく似たものになっており、Siglec-11とともにSiglec-16もポリシ

アル酸に結合できることが示唆された。

### 3.3 Siglec-16 のヒト系統での進化

ヒト Siglec-16 遺伝子には、機能アレル (SIGLEC16) に加え、第2エクソンに 4bp の欠失を持つ不活性化アレル (SIGLEC16P) が存在している (Cao et al. 2008 ; Wang et al. 2012)。興味深いことに、我々の先行研究にて SIGLEC16P は約 300 万年前に出現し、それ以降人類集団に維持されていることがわかっている (Wang et al. 2012)。様々なヒト集団で SIGLEC16P の頻度を調べたところ、どの集団でも SIGLEC16 より SIGLEC16P の方が高頻度で見られ、人類集団全体で SIGLEC16P は 80%ほどであった (図 3)。そこで Siglec-16 遺伝子の機能的制約を検討したところ、ヒト系統で Siglec-16 遺伝子の機能的制約が緩和されており、ほぼ中立的に進化していることがわかった。このことは、ヒト系統では Siglec-16 が機能的に意味をなさなくなっていることを示唆する。

### 3.4 ST8SiaII のヒト系統での進化

ST8SiaII 遺伝子のプロモーター領域において、統合失調症の発症リスクに関わる多型が報告されており、多型は、リスクを上げるリスク型とリスクに関わらない非リスク型とに分けることができる (Arai et al. 2006)。非リスク型はデニソワ人でも見られるとともに、その出現年代は約 80 万年前との結果を得た。このため非リスク型の出現は、サピエンス、ネアンデルタール人、デニソワ人の分岐以前と考えられる。またハプロタイプ解析により、非リスク型に正の自然選択が働いた可能性が指摘された。

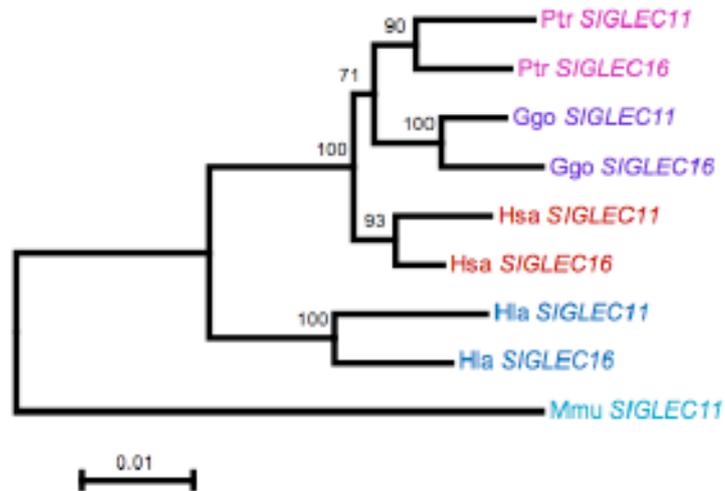
## 4. 考察

Siglec-11 は抑制性受容体であり、シアル酸を認識することで細胞機能を抑制する。一方 Siglec-16 は活性化受容体であり、シアル酸を認識することで細胞機能を活性化する。これら正反対に働く 2 つの Siglec は、同じ細胞上で発現するとともに、遺伝子変換によりシアル酸認識特性がよく似たものになっている。このため Siglec-11 と Siglec-16 は、細胞機能の微調整に働くペア型受容体とみなされる。霊長類系統において、Siglec-11 と Siglec-16 はマクロファージのペア型受容体として働いている。しかしヒトの系統においては、約 300 万年前に SIGLEC16P が出現しており、Siglec-16 は機能的に重要ではなくなったと考えられる。このため、サピエンスとネアンデルタール人の共通祖先の段階で、Siglec-11 は単独で働く Siglec となっており、ポリシアル酸を介したヒト特異的な脳細胞間の相互作用を担っていると見られる。

一方、ST8SiaII は脳内においてポリシアル酸を合成する酵素であるが、その進化解析によって、統合失調症に関わる多型の非リスク型に対し、サピエンス系統において正の自然選択が働いたと示唆された。このことは、Siglec-11 とポリシアル酸を介した脳細胞間の相互作用が、ヒトとしての高次脳機能に関わっていることを示唆し、そのヒト特異的な獲得は、他者とのコミュニケーションに立脚した集団社会での学習能力を向上させたのかもしれない。Siglec-11 による脳細胞間の相互作用および ST8SiaII の非リスク型は、ともにサピエンスと

ネアンデルタール人の共通祖先で出現している。このため、Siglec-11、ST8SiaII の関わる高次脳機能は、サピエンスとネアンデルタール人との間で大きく異なるものではないと考えることができる。

### A領域



### B領域

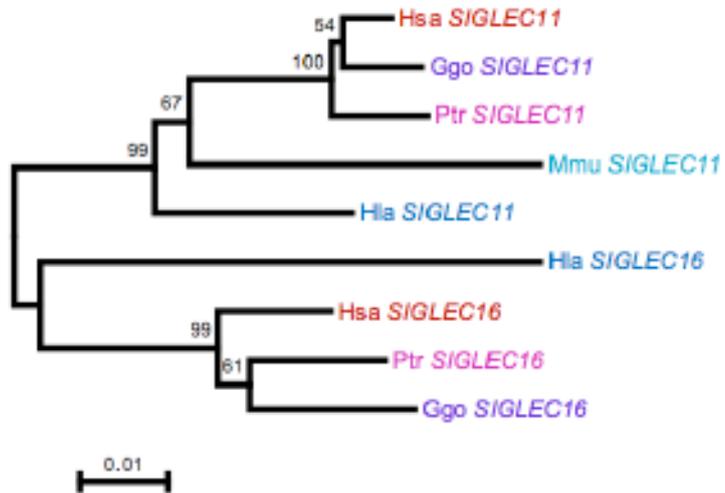


図1. Siglec-11 遺伝子と Siglec-16 遺伝子の系統関係。系統樹は、Jukes-Cantor による補正のもと Neighbor-Joining 法にて作成。数値はブートストラップ値 (1000 回)。Hsa はヒト、Ptr はチンパンジー、Ggo はゴリラ、Hla はテナガザル、Mmu はアカゲザルを示す。

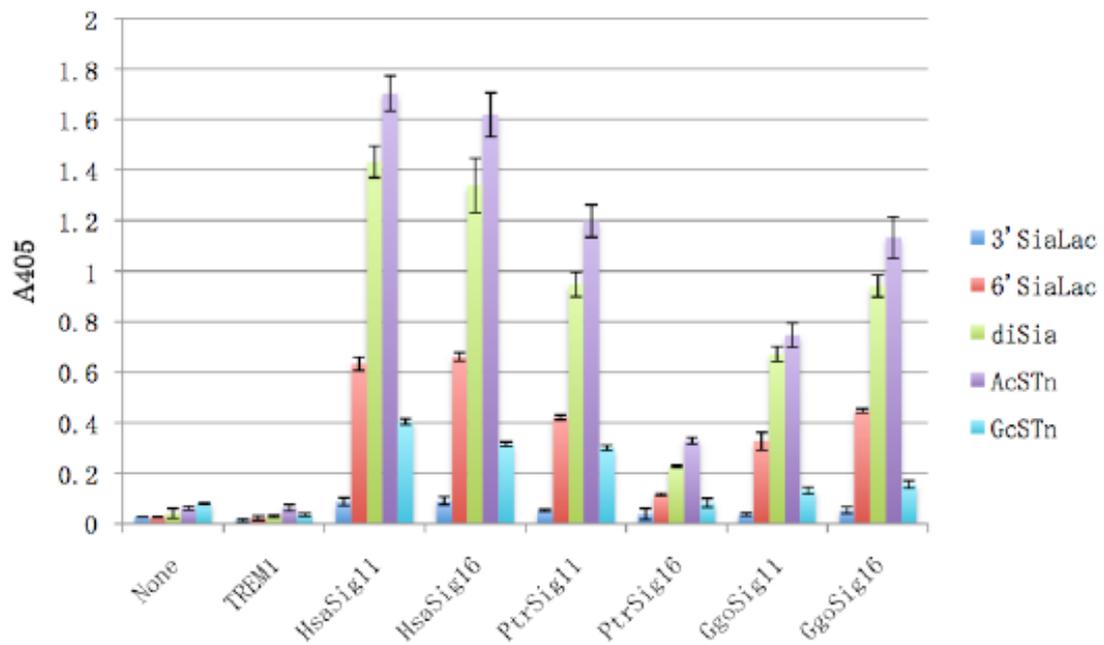


図2. Siglec-11 と Siglec-16 のシアル酸認識能の比較. Hsa はヒト、Ptr はチンパンジー、Ggo はゴリラを示す.

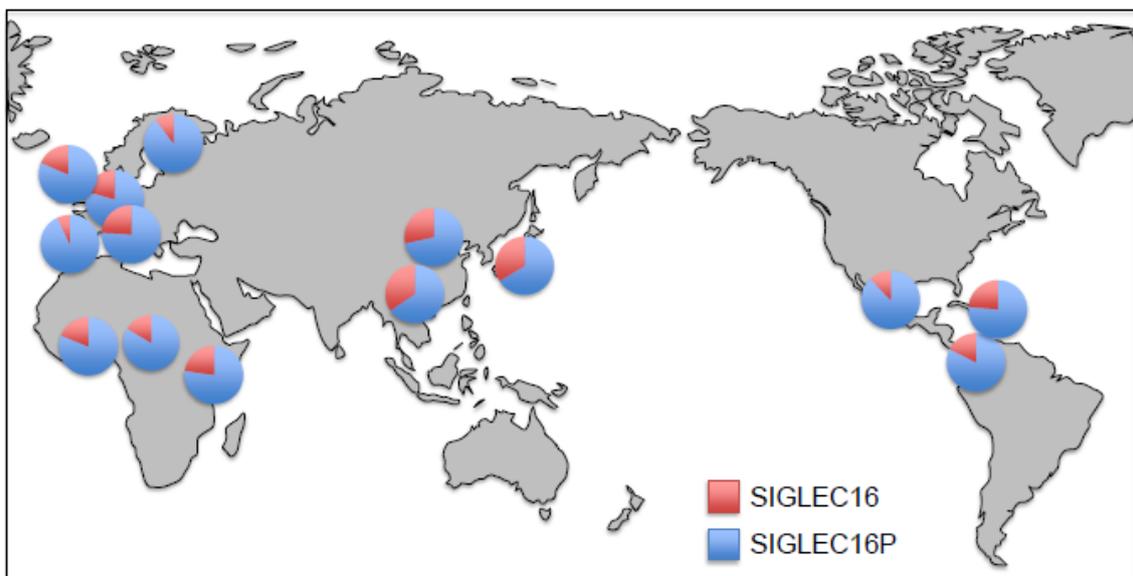


図3. Siglec-16 遺伝子の機能アリル (SIGLEC16) と不活性化アリル (SIGLEC16P) のヒト集団での頻度.

## 引用文献

- Arai M, Yamada K, Toyota T, Obata N, Haga S, Yoshida Y, Nakamura K, Minabe Y, Ujike H, Sora I, et al. (2006) Association between polymorphisms in the promoter region of the sialyltransferase 8B (*SIAT8B*) gene and schizophrenia. *Biological Psychiatry* 59, 652-659.
- Bayer TA, Buslei R, Havas L, & Falkai P (1999) Evidence for activation of microglia in patients with psychiatric illnesses. *Neuroscience Letters* 271, 126-128.
- Cao H, Lakner U, de Bono B, Traherne JA, Trowsdale J, & Barrow AD (2008) SIGLEC16 encodes a DAP12-associated receptor expressed in macrophages that evolved from its inhibitory counterpart SIGLEC11 and has functional and nonfunctional alleles in humans. *European Journal of Immunology* 38, 2303-2315.
- Graeber MB (2010) Changing face of microglia. *Science* 330, 783-788.
- Griffiths RC, & Tavaré S (1994) Simulating probability distribution in the coalescent. *Theoretical Population Biology* 46, 131-159.
- Hayakawa T, Angata T, Lewis AL, Mikkelsen TS, Varki NM, & Varki A (2005) A human-specific gene in microglia. *Science* 309, 1693-1693.
- Kochlamazashvili G, Senkov O, Grebenyuk S, Robinson C, Xiao MF, Stummeyer K, Gerardy-Schahn R, Engel AK, Freig L, Semyanov A, et al. (2010) Neural cell adhesion molecule-associated polysialic acid regulates synaptic plasticity and learning by restraining the signaling through GluN2B-containing NMDA receptors. *Journal of Neuroscience* 30, 4171-4183.
- Rozas J, & Rozas R (1999) DnaSP version 3: an integrated program for molecular population genetics and molecular evolution analysis. *Bioinformatics* 15, 174-175.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, & Kumar S (2011) MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28, 2731-2739.
- Wang X, Mitra N, Cruz P, Deng L, NISC Comparative Sequencing Program, Varki N, Angata T, Green ED, Mullikin J, Hayakawa T, et al. (2012) Evolution of Siglec-11 and Siglec-16 genes in hominins. *Molecular Biology and Evolution* 29, 2073-2086.

## **Sialic acid receptor and the evolution of learning ability of population**

Toshiyuki Hayakawa

Faculty of Arts and Science, Kyushu University

**Abstract:** Learning through social communication is essential for the transmission of culture and civilization in modern human populations. Schizophrenia is one of the mental disorders, and people suffering from schizophrenia have trouble in social communication. It is therefore considered that learning through social communication is disrupted by the onset of schizophrenia.

Sialic acids are a family of nine-carbon sugars that are found at the terminal end of glycan chains on cell surface. Siglec-11 is a sialic-acid receptor that gained expression on brain microglia uniquely in the human lineage, and shows a neuroprotective function in brain immunity. It has been suggested that Siglec-11 is involved in schizophrenia. A mutation that conferred the brain expression of Siglec-11 occurred about one million years ago. It is therefore possible that Siglec-11 played an important role in the evolution of higher brain function in the later stage of human lineage.

Further analysis of Siglec-11 revealed that Siglec-11 functions as paired receptors with Siglec-16 in primates. Both Siglec-11 and Siglec-16 gained brain expression in the human lineage, and recognize Neu5Ac $\alpha$ 2-8Neu5Ac, which is enriched in the brain. However, null allele of human Siglec-16 gene emerged over three million years ago. The frequency of null allele of Siglec-16 gene is much higher than that of functional allele in modern human populations. It is therefore suggested that only Siglec-11 plays an important role in brain microglial function, and mediates cell-cell communication in the human brain. Siglec-11 might contribute to the evolution of learning ability of population in the human lineage.

# 認知能力と頭蓋サイズに共通する遺伝的基盤の探索

山口今日子

琉球大学大学院医学研究科人体解剖学講座

## 1. はじめに

ヒト (*Homo sapiens*) とネアンデルタール人 (*Homo neanderthalensis*) の頭蓋サイズは、身体の大きさを補正するとネアンデルタールの方が大脳化の程度はやや小さいが、脳の大きさは両方でオーバーラップしている (Ruff, Trinkaus, & Holliday 1997)。ホモ属の進化では大脳化とともに認知能力が高くなったと一般に考えられているが、では、ヒトとネアンデルタールの認知能力は同じなのだろうか？両者の分布域の差は遺跡からも明らかであり、現代人の分布拡大は北極圏までにも及ぶ。ネアンデルタールが絶滅し、ヒトが分布拡大を続けた「交替劇」は、両者の学習能力の生得的な差に起因するという「学習仮説」に焦点を当て、当プロジェクトは進められている。ヒトの新たな環境への進出は、食料獲得の技術や住居、衣類等の文化的適応なしでは不可能であったであろう。この過程には創造性を持つ個体が技術を発明し、同時にその技術を身に着ける社会学習能力を他の個体が持っていることが必要であったと考えられる。このようなヒト特有の認知・行動を支える神経基盤は交替劇の頃から存在していたであろう。このようなことから、脳の大きさだけでなく、内部構造の違いが認知能力の差に寄与していることが伺える。プロジェクト C01 班の研究からは、両者の脳のかたちの差は頭頂葉の楔前部 (precuneus) や小脳の大きさや形の差に起因することが示唆されてきた (Bruner 2010; Kubo et al. 2014)。「化石脳」に遺伝学的データからの見地を加えることで、より精密にネアンデルタール人の認知能力を復元し、彼らが進出できなかった地域へ、同時代のヒトが分布拡大できた理由を推測できるであろうか？そこで本稿では、ヒトとネアンデルタールの交替劇に学習能力や社会性がどのように関与したかを検証するために、まずはゲノムワイド関連解析のデータベースを用い、ヒトの認知や行動の遺伝的基盤の見解を得た。また、脳・神経系の遺伝基盤を、認知・行動の神経基盤と、脳・神経を中心において見直した。さらに、頭蓋関連遺伝子を同定したのでここに報告する。

## 2. ヒトの学習・社会性関連遺伝子を探索する

まず、現代人ゲノムのデータベースを用い、学習能力や社会性と関係がありそうな形質の遺伝子を探った。“A Catalog of Genome-Wide Association Studies” は一般公開されているゲノムワイド関連解析のデータベースであり、表現型 (疾患や形質)、遺伝子型、染色体領域などから検索することができる。掲載されている合計 788 疾患/形質より特に学習能力や社会性に関係すると考えられる脳・神経関連形質や精神疾患を 171 個選択し、それらと suggestive な関連を持つ SNP ( $P < 1.0 \times 10^{-5}$ ) を解析した。これら 171 個の疾患/形質の内訳は、精神疾患/発達障害 (37 個)、認知症 (10 個)、依存症/嗜癖 (22 個)、脳神経の形態や発生 (24 個)、認知/

知能 (16 個)、その他神経等に関連するもの (62 個) である。

脳・神経関連では、扁桃体の反応と *PHOX2B* というモノアミン合成に関与する遺伝子の調節領域にある SNP との関連 (rs10014254,  $P=4.16 \times 10^{-8}$ ) が見られた (Ousdal et al. 2012)。扁桃体は表情の読み取り能力と関連し、ヒトの社会行動に重要であると考えられるが、その容量と社会ネットワークサイズとの相関が別の研究で報告されている (Bickart et al. 2011)。この二つの結果を合わせると、古代 DNA の *PHOX2B* の配列を見ることで、その個体が属していた集団の社会ネットワークのサイズを推測できるかもしれない。

アスペルガー症候群は、理系思考やコミュニケーション能力と関係するため、ヒト集団の学習能力や社会性と関連する形質として着目した。自閉症とゲノムワイドの有意水準で関連があった SNP は 2 つあった (rs4307059, rs4141463)。この 2 つの SNP の派生型アリルはヨーロッパ集団において頻度が高く、rs4307059 はネアンデルタールとデニソワ人で祖先型であり、rs4141463 はあいにくネアンデルタールのデータは欠けているが、デニソワ人でも現代人と同じ多型が認められている (Table 1)。また、HapMap 集団 (The International HapMap Consortium 2003) で rs4307059 周辺のハプロタイプを決定し、そのネットワークを描くと、自閉症リスクアリルを含むハプロタイプは祖先型から離れていた (Figure 1)。この結果から、自閉症のリスクタイプはヒトで新たに生じた変異であると示唆されるが、続々報告される大規模研究の結果から、頻度の高い SNP は効果が弱く、そういった関連 SNP が多数存在することが分

Name	Derived Allele Frequency (CEU)	Risk Allele	Human Ancestral	Chimpanzee	Denisova	Near
rs4307059	0.41	C (OR=1.19)	T	T	T	
rs4141463	0.562	C (OR=1.37)	T	T	T/C	

Table 1. GWAS で自閉症と関連があった SNP の派生型アリル頻度、リスクアリル、ヒトの祖先型、チンパンジー、デニソワ人 (Meyer et al. 2012), ネアンデルタール (Green et al. 2010) でのアリル。CEU:ヨーロッパに祖先をもつ HapMap 集団。

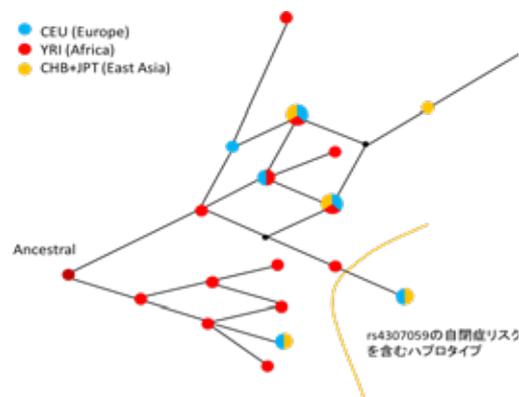


Figure 1. 自閉症関連 SNP rs4307059 を含む 16 SNPs, 37kb のブロックハプロタイプのネットワーク。

かっているため (Weiss et al. 2009)、包括的な解析を進めていく必要がある。

このように、GWAS のデータベースで得られる関連 SNP は少なく、候補遺伝子アプローチによる研究の結果も参考にする必要がある。自閉症関連の *CADPS2* は、ヒトの系統で正の淘汰を受けた可能性のあるゲノム領域に含まれることが、ネアンデルタールゲノムの研究から分かっている (Green et al. 2010)。 *CADPS2* の SNP (rs2429582) は MRI 画像の全ボクセルとの GWAS において、外側側頭葉 (lateral temporal lobe) の構造と関連があった (Stein et al. 2010)。この 2 つの結果を結びつけると、外側側頭葉の構造がヒトで正の淘汰を受けてきた可能性が見えてくる。このように、脳・神経、認知・行動、遺伝子の三者の結びつきを示すデータが蓄積すれば、ヒトとネアンデルタールの認知・行動の差が遺伝データから見えてくる

であろう。

### 3. 頭蓋サイズの遺伝子

ヒトの頭蓋サイズは、脳の大きさを反映すると考えられており、特に乳児期には脳のサイズと相関が強いが、成人でも頭囲と MRI で計測した脳容量とに相関が確認されている ( $r=0.659, P<0.001$ ; Wickett et al. 2000)。頭囲は乳幼児において脳の正常発達の代替指標となっており、自閉症の早期診断にも用いられるが、最近ではその信頼性が問われている (Kanner 1968; Raznahan et al. 2013)。人類学的な研究では、化石人類の頭蓋サイズに基づく脳容量の推定 (Dean & Dresbach 2006)、最大頭長に対する最大頭幅に 100 を掛けた頭長幅示数 (cephalic index, CI) による地域集団など、頭蓋のかたちや大きさは広く研究に用いられてきた。ヒトの CI は環境要因が大きいことが報告されているが (Kouchi 2004)、遺伝的基盤はどうなっているのだろうか。ヒト頭蓋形態の遺伝子は、小頭症の関連遺伝子 *MCPHI* や *ASPM* など、頭蓋形態の異常を伴う疾患に関連して分かってきたが、正常範囲内での個人差をもたらす遺伝的要因は明らかになっていない。最近のゲノムワイド関連解析 (GWAS) では頭蓋サイズに関して 2 例のみ報告があり、乳児の頭囲 (Taal et al. 2012) や成人の頭蓋容量 (intracranial volume) (Ikram et al. 2012) 関連遺伝多型が報告されており、多数の弱い効果を持つ遺伝的多型が関連していることが分かったが、従来候補遺伝子として研究されてきた *MCPHI* や *ASPM* は有意に関連しなかった。また、ヨーロッパ人を対象としており、ヨーロッパ以外の集団で同じ遺伝的多型が関連するかは確認が必要である。そこで、本研究では、頭蓋形態の遺伝子を同定することを目的とし、DNA マイクロアレイを用いてゲノムワイド関連解析を行った。

沖縄在住の日本人 767 名を対象として、巻尺で計測した頭囲、アンソロポメーターで計測した頭長、頭幅、それを基に算出した頭長幅示数、頭頂・鼻下距離、全頭高、乳様突起間距離の形態計測値を得た。それらの頭蓋計測値を従属変数とし、性別、身長、BMI、集団構造をコントロールしたゲノムワイド関連解析の結果、21q21.3 の *LOC284825* 上に存在する SNP が頭囲とゲノムワイドの有意水準で関連していた (Figure 2)。しかし、この遺伝子の機能は分かっていない。

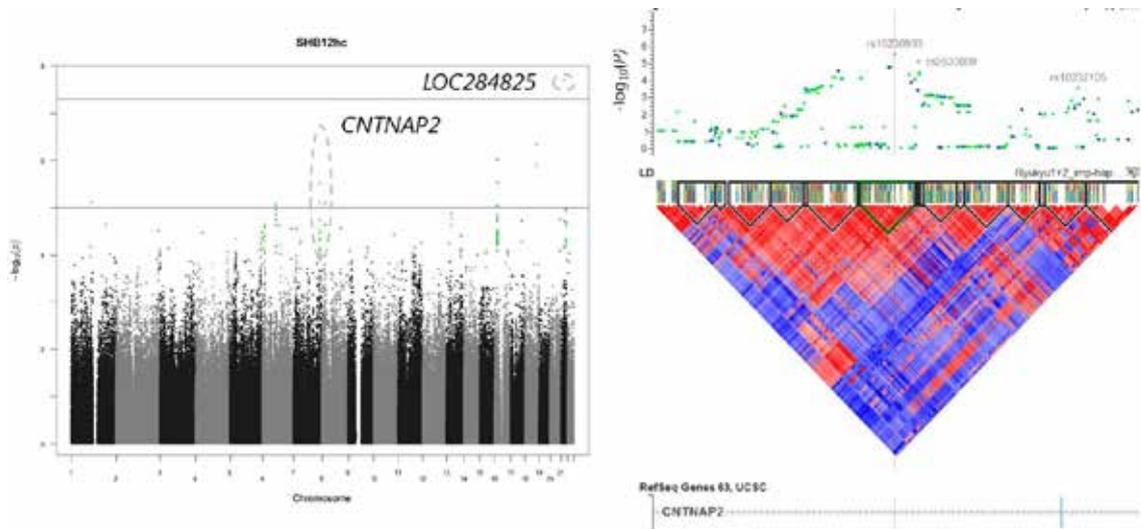


Figure 2. 頭囲のゲノムワイド関連解析のマンハッタンプロット (左) と *CNTNAP2* の領域を拡大したもの (右)

また、頭囲と suggestive association ( $P < 1.0 \times 10^{-5}$ ) を示した SNP の中には、*CNTNAP2* という統合失調症、双極性障害、自閉症などの精神疾患や脳の connectivity との関連が報告されている遺伝子に存在するものもあった (Ji et al. 2013; Alarcon et al. 2008; Clemm von Hohenberg et al. 2013)。*CNTNAP2* は FOXP2 タンパクに調整され、*CNTNAP2* の変異が言語障害を引き起こすことも報告されている (Whalley et al. 2011)。デニソワ人、ネアンデルタール人のゲノムの研究からは、ヒトの系統で *CNTNAP2* に変化が生じたことが示唆されており、自閉スペクトラムや言語能力がヒトとデニソワ人・ネアンデルタール人と異なっていた可能性を示している (Meyer et al. 2012; Prüfer et al. 2014)。*CNTNAP2* は頭幅とも suggestive な関連 ( $P < 1.0 \times 10^{-5}$ ) が見られたが、その他にも脳神経・精神疾患関連の遺伝子と頭部形態との関連がいくつか見られた。このことは、DNA が得られない古人骨標本であっても、頭部形態に基づいた脳神経や認知能力の推測が可能であることを期待させる。

頭蓋形態のゲノムワイド関連解析は、幼児期の頭囲をヨーロッパ集団で調べた一例がこれまで報告されているが、今回の結果と共通する関連遺伝子多型はなかった。このことから、幼児と成人の頭囲は異なる遺伝的基盤が存在する可能性がまず考えられる。最近の研究では、ヒトでは脳が球体に近づくような成長を遂げて、内部構造がヒト特有になるが、ネアンデルタール人では脳の成長の仕方が異なるとの報告もある (Gunz et al., 2012)。さらに、今回の日本人サンプルでヨーロッパ人集団と異なる結果が得られたことは、地域集団によって頭蓋形成の遺伝因子が異なる可能性が考えられるが、アジア人における遺伝的要因の情報はデニソワ人の DNA から形態を復元する際に有用であろう。今後はサンプルサイズを大きくし、再現性を確認するとともに、頭囲を決定する様々な要因と、個々の遺伝子の関連を精査するため、CT 画像を用いた研究を進めていく予定である。

#### 4. おわりに

本研究の目的はヒトとネアンデルタールの遺伝データから交替劇を考証することである。そのためには両者の学習能力や形態のどこに焦点を当てるべきかが重要である。この点に関してプロジェクトを通して他班の研究成果が非常に参考になった。例えば、脳の部位では頭頂葉の楔前部 (precuneus) や小脳の大きさがヒトとネアンデルタールの重要な差であると考えられる。脳機能ではワーキングメモリが創造力や新奇性と関連し、自閉的ではない性質が社会ネットワークや集団サイズを大きく保つのに貢献し、文化進化速度を高めたであろう。これらの形質に着目して、新たに公開されたネアンデルタール DNA 配列データも併せて、デニソワ/ネアンデルタールゲノムとヒトゲノムを比較し、遺伝的基盤の違いを検討するなどして、今後も交替劇の研究を続けていきたい。

#### 引用文献

- Alarcon M, Abrahams BS, Stone JL, Duvall JA, Perederiy JV, Boma, JM, ... & Geschwind DH (2008) Linkage, association, and gene-expression analyses identify CNTNAP2 as an autism-susceptibility gene. *Am J Hum Genet* 82(1), 150-159. doi: 10.1016/j.ajhg.2007.09.005.
- Bruner E (2010) Morphological Differences in the Parietal Lobes within the Human Genus A Neurofunctional Perspective. *Current Anthropology*, 51, S77-S88. doi: 10.1086/650729.
- Clemm von Hohenberg C, Wigand MC, Kubicki M, Leicht G, Giegling I, Karch S, ... & Mulert C (2013) CNTNAP2 polymorphisms and structural brain connectivity: a diffusion-tensor imaging study. *Journal of Psychiatric Research* 47(10), 1349-1356. doi: 10.1016/j.jpsychires.2013.07.002.
- Dean C, & Dresbach T (2006) Neuroligins and neuroligins: linking cell adhesion, synapse formation and cognitive function. *Trends in Neurosciences* 29(1), 21-29. doi: 10.1016/j.tins.2005.11.003.
- Gunz P, Neubauer S, Golovanova L, Doronichev V, Maureille B, & Hublin JJ (2012) A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neandertal newborn from Mezmaiskaya. *Journal Of Human Evolution* 62(2), 300-313. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.11.013.
- Ikram MA, Fornage M, Smith AV, Seshadri S, Schmidt R, Debette S, ... & DeCarli C (2012) Common variants at 6q22 and 17q21 are associated with intracranial volume. *Nature Genetics* 44(5), 539-544. doi: 10.1038/ng.2245.
- Ji W, Li T, Pan Y, Tao H, Ju K, Wen Z, ... & Shi Y (2013) CNTNAP2 is significantly associated with schizophrenia and major depression in the Han Chinese population. *Psychiatry Research* 207(3), 225-228. doi: 10.1016/j.psychres.2012.09.024.
- Kanner L (1968) Autistic disturbances of affective contact. *Acta Paedopsychiatrica* 35(4), 100-136.
- Kouchi M (2004). Secular changes in the Japanese head form viewed from somatometric data. *Anthropological Science* 112(1), 41-52. doi: 10.1537/ase.00071.
- Kubo D, Tanabe HC, Kondo O, Ogihara N, Yogi A, Murayama S, & Ishida H (2014) Cerebellar size estimation from endocranial measurements: an evaluation based on MRI data. In Akazawa T, Ogihara

- N, Tanabe HC, & Terashima H (eds.) Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 2 Cognitive and Physical Perspectives, pp. 209-215. Springer, Tokyo.
- Meyer M, Kircher M, Gansauge MT, Li H, Racimo F, Mallick S, . . . & Pääbo S. (2012) A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science* 338(6104), 222-226. doi: 10.1126/science.1224344.
- Prüfer K, Racimo F, Patterson N, Jay F, Sankararaman S, Sawyer S, . . . & Pääbo S (2014) The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505(7481), 43-49. doi: 10.1038/nature12886.
- Raznahan A, Wallace GL, Antezana L, Greenstein D, Lenroot R, Thurm A, . . . & Giedd JN (2013) Compared to What? Early Brain Overgrowth in Autism and the Perils of Population Norms. *Biological Psychiatry* 74(8), 563-575. doi: 10.1016/j.biopsych.2013.03.022.
- Ruff CB, Trinkaus E, & Holliday TW (1997). Body mass and encephalization in Pleistocene Homo. *Nature* 387(6629), 173-176. doi: 10.1038/387173a0.
- Taal HR, St Pourcain B, Thiering E, Das S., Mook-Kanamori DO, Warrington NM, . . . & Jaddoe VWV (2012) Common variants at 12q15 and 12q24 are associated with infant head circumference. *Nature Genetics* 44(5), 532-538. doi: 10.1038/ng.2238.
- Weiss LA, Arking DE, & The Gene Discovery Project of Johns Hopkins & the Autism Consortium (2009) A genome-wide linkage and association scan reveals novel loci for autism. *Nature* 461(7265), 802-U862. doi: 10.1038/Nature08490.
- Whalley HC, O'Connell G, Sussmann JE, Peel A, Stanfield AC, Hayiou-Thomas ME, . . . & Hall J (2011) Genetic variation in CNTNAP2 alters brain function during linguistic processing in healthy individuals. *American Journal of Medical Genetics B: Neuropsychiatric Genetics* 156(8), 941-948. doi: 10.1002/ajmg.b.31241.

### **Search for common genetic basis for cognitive ability and cephalic size in humans**

Kyoko Yamaguchi

Department of Human Biology and Anatomy, Graduate School of Medicine,  
University of the Ryukyus

Abstract: Encephalization is characteristic to the evolution of the genus *Homo* and cognitive ability would have changed as the brain size increased. Although Neanderthals have large cranial size which overlaps with that of *Homo sapiens*, their cognitive ability is assumed to be different from *Homo sapiens* due to the difference in brain structure. Studying the genetic basis for the cephalic form and cognitive ability may contribute to the reconstruction of archaic population.

First, using a publically available database, “A Catalog of Genome-Wide Association Studies (GWAS)”, the author selected single nucleotide polymorphisms (SNPs) that showed significant

associations with any of 171 traits of brain, nerve, and mental disorders that are possibly related to learning ability or sociality. Among the traits/disorders, autism spectrum would help us understand human specific learning ability and sociality because of its relationship with logical thinking and communication skills. Two SNPs, rs4307059 and rs4141463 were reported to have associations with autism at a genome-wide significance level. Haplotype network analysis suggested that the risk alleles would have arisen in the modern human lineage. Examination of studies by candidate-gene approach was also used to find connections between genetic basis, brain/nerve, and cognition/behavior, such as an association of the amygdala reactivity with a SNP in a regulatory region of the paired-like homeobox 2b (*PHOX2B*), a gene necessary for synthesis of monoamines (Ousdal et al. 2012). The amygdala is associated with social network size in modern societies (Bickart et al. 2011). By connecting these results, it would be possible to estimate the level of individualism or collectivism based on the *PHOX2B* gene of archaic samples.

As to cephalic form, its genetic basis has been studied regarding pathological deformation such as microcephaly caused by mutations *MCPHI* gene. *MCPHI* has played an important role in the evolution of *Homo sapiens* after the divergence from Neanderthals (Green et al. 2010). However, genetic factors for normal variation in cephalic form still remain unclear. For the purpose of identifying genetic polymorphisms that are responsible for cephalic form, we conducted a genome-wide association analysis using DNA microarrays with 767 Japanese subjects living in Okinawa Island, Japan. Multiple regression analyses were conducted for morphological measurements including head circumference, head length, head breadth, cephalic index, as dependent variables. We found an association between head circumference and a polymorphism in LOC284825 located at 21q21.3, at a genome-wide significance level ( $P < 5 \times 10^{-8}$ ) after controlling for sex, height, and BMI. Some of the polymorphisms that showed suggestive associations ( $P < 1 \times 10^{-5}$ ) with head circumference or other morphological measurements were located on the genes related to neuropsychological traits, such as *CNTNAP2*, a gene whose relation to autism and schizophrenia has been reported. Our results would contribute to a better understanding of the evolution of cranium size in genus *Homo*, and may provide an insight into making an inference on cognitive abilities based on the cephalic form of fossil specimens including Denisovan.



# 個人差が生む社会学習と文化進化への影響

大泉 嶺

明治大学研究・知財戦略機構

## 0. 概要

ネアンデルタール人とサピエンスの交替劇を、学習仮説の観点から数理モデルによる解析を試みた。本研究では学習効率の個人差を定量評価する。そのために確率モデルを構築し、様々な統計的違いを持つ学習効率の分散を与える、このとき文化的知識の累積にこれら個人差の影響がどのように反映するか、私と共同研究者の研究経過を報告する。

## 1. 緒言

本プロジェクトはサピエンスとネアンデルタール人との学習能力の差異が文化進化の違いを生み出し、それ故、交代劇が促進されたという学習仮説を作業仮説として採用している。個々の学習効率の統計的特性は、文化進化の違いを議論するための重要な要因である。それは、彼らの文化的革新がいくつかの天才や、個々体による小さな発見の累積的知識、あるいはその両方によって引き起こされたと考えられている。集団が平均的に低い学習効率と低い分散を有する場合には、文化的な革新が発生することは容易ではないかもしれない。逆に、学習効率の高い分散を有する集団は、同じ平均があっても、前者よりも簡単に革新を生じると考えられる。ホモ属において、学習は社会学習と個体学習で構成されていると考えられている。社会学習は、文化的な知識の蓄積をもたらし、そして個体学習は文化的な進化を促進する。しかし、これらの学習様式は一般に明確に区別することができない。そこでこの研究は、個人差が文化的な知識にたいしどのように影響するかを、ノイズを含む社会学習曲線によって解析する。

## 2. 社会学習と個体学習

周囲の人々の影響を受けて、習慣、態度、価値観、行動などを習得していくことを社会学習 SL という。逆に、自分の興味、経験（人との交流以外）など自発性を動機にそれらを習得、または発明する事を個体学習（IL）という。社会学習の効率の特徴として以下が挙げられる。既存の知識を習得する SL は整理され、合理化された文化体系の伝達によって習得されるので学習効率が高い。また、既存の知識の学習となるので、習得知識は既知の文化を超えず、教養が上がるにつれ学習効率は落ちるものとされる。一方、個体学習は発明や文明発達の原動力となり、文化体系の拡充と合理化に寄与する。加えて試行錯誤、失敗など、常に革新的な知識を生み出すものではないので SL に比べると学習効率が低いと推定される。

しかし、文化進化における習得知識を SL と IL との由来に厳密に分類することは難しい。

そこで、平均的な学習効率を  $SL$  と固定しつつ、 $IL$  による影響をそのノイズ、言いかえるなら個体差として以下の確率微分方程式による一般モデルを考案した：

$$dZ_t = \beta (Z^* - Z_t) dt + \sigma (Z_t) dB_t$$

$$Z_0 = 0,$$

ここで、 $Z$ は知識量、 $Z^*$ は前世代から受け継いだ文化の累積的知識量をそれぞれ表す。また、 $B_t$ はブラウン運動と呼ばれる正規分布に従うノイズを表す。学習効率  $dZ$ の統計的特徴は定数  $\beta$ と右辺第二項の  $\sigma(\cdot)$ の関数形で表現される。学習効率  $dZ$ の分散は  $\sigma(Z)^2 dt$ と書ける。つまり  $\sigma(\cdot)$ は学習効率  $dZ$ の標準偏差を規定する。

### 3. さまざまな個体差 $\sigma$

我々は様々な関数形  $\sigma(\cdot)$ をもちいて、学習曲線の統計的性質を調べた。上記で用いた確率微分方程式と呼ばれる方程式で常微分方程式とは異なり解曲線は統計的にしか求まらない。我々はまず、 $\sigma_0$ を定数とおき、 $\sigma(Z) = \sigma_0 Z^\alpha$ とおいて指数  $\alpha$ の値の影響を調べた  $0 < \alpha \leq 1$ となる時は個体差のない場合に比べて統計的に  $Z^*$ より低く知識の蓄積が小さい事が示された。このような場合、文化進化を促すためには成功バイアスによる次世代への文化伝達が必要となる（個体差のない場合には  $Z^*$ を超える事はおろか、一生の間で到達する事すら起こり得ない）。つまり、数少ない  $Z^*$ を超える個体による伝達を不可欠とするためそれらが生ずる可能性を持つに十分な集団サイズと、寿命を必要とする事を意味している。一方  $1 < \alpha < 2$ では、個体差のない場合に比べ比較的短い時間で知識の蓄積が  $Z^*$ より高い所に重みを持つ結果となった。これは先の解析とは逆に成功バイアスに依存せずとも、相対的に少ない人口と短い寿命で文化進化が起こる可能性を示唆している。また  $\alpha$ が2以上であれば一生の間で知識が無限大になる解となってしまうので、現実的には意味の無いモデルとなるだろう。

我々はまた、 $SL$ が既存の  $Z^*$ を超えないという仮定の下で

$$\sigma(Z_t) = \sigma_0 Z_t (Z^* - Z_t)$$

と、

$$\sigma(Z_t) = \sigma_0 \sqrt{Z_t (Z^* - Z_t)}$$

という、場合についても解析を行った。前者は  $Z < Z^*/2$ では学習を遅らせ、 $Z > Z^*/2$ では促進に転じる傾向をもたらすことが示せた。後者では  $\beta > \sigma_0^2/4$ でないと学習は生まれずそれを満たすと今度は、一生の間に  $Z^*$ に到達する個体が現れる場合が存在する事が示された。

### 4. まとめ

個体差による学習効率の統計的差異は文化進化にとって重要な役割を果たす可能性がある。

特に成功バイアスを必要とするような  $0 < \alpha \leq 1$  の条件の下では十分な人口と寿命を必要とするので、例えば同じ平均的学習効率を持っていたとしても集団サイズや寿命の違いによって文化進化の度合いは大きく異なる可能性がある。また単に分散の違いだけでも SL のダイナミクスは集団サイズと強く関連し、SL が上限を持つ場合においても IL による蓄積に影響を及ぼすだろう。この個体差に着目した解析は 2014 年の下半期に始まったばかりであり、今後より一層実証データとの比較において重要な役割を果たすであろう。今後もこの研究を継続し実りある結果をもたらすことに期待し、報告とする。

### **Effects of Individual Difference on Efficiency of Social Learning**

Ryo Oizumi

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

Abstract: Statistical property of individual learning efficiency is an important factor for discussing difference between *sapiens* and Neanderthals. It is thought that their cultural innovations were triggered by genius, cumulative small discoveries, or both. In a population with low average and low variance of learning efficiency, cultural innovation may not easily occur. Conversely, a population with a high variance of learning efficiency is thought to be more favorable for innovation than a population with low variance, even if they have the same average.

It is considered that learning in *Homo* consists of social learning and individual learning. Social learning yields the accumulation of the cultural knowledge, and individual learning promotes cultural evolution. These two forms of learning, however, are not always clearly distinguishable in nature. This study examines how individual difference among members of a population affects cultural knowledge by use of social learning curve with several noises.



## 研究項目 B01 2014 年度班会議

### 第 1 回班会議

日時：2014 年 7 月 12 日～7 月 13 日

場所：山形県蔵王温泉・ZAO センタープラザ会議室

#### プログラム

7 月 12 日

13:30～15:00 小林豊

「『交替劇』の多様性に関する数理モデルの詳細」

15:15～16:45 青木健一

「最終年度のまとめに向けて——文化進化と人口」

17:15～18:30

総合討論

19:00～

懇親会

7 月 13 日

08:45～10:15 山口今日子

「自閉症と頭蓋形態の遺伝的基盤」

10:30～12:00 中丸麻由子

「記憶と学習の進化モデル」

### 第 2 回班会議

日時：2015 年 1 月 23 日～25 日

場所：福岡市・九州大学西新プラザ

1 月 23 日（金）

13:00～14:00 小林豊

「成功バイアスは累積的文化進化を促進するか？」

14:15～15:15 早川敏之

「精神疾患とヒトの進化」

15:30～16:30 山口今日子

「頭蓋サイズ関連遺伝子の進化的考察」

16:45-17:45 川崎廣吉  
「競争系 Lotka-Volterra モデルと反応拡散方程式」

18:45- 懇親会

1月24日 (土)

10:00-11:00 青木健一  
「人類260万年の文化史はどこまで認知能力の向上に依存するか」

11:15-12:15 木村亮介  
「リスクテイキング行動の進化」

14:00-15:00 若野友一郎  
「社会学習は協力へのバイアスを促進するか」

15:15-16:15 大泉嶺  
「個人差が生む社会学習と文化進化への影響」

16:30-17:30 堀内史朗  
「集団外交流と交替劇」

19:00- 懇親会

1月25日 (日)

10:00-10:30 青木健一  
「学習戦略と文化の進化モデリングの総括」

10:30-11:00 山口今日子・木村亮介  
「認知の遺伝的基盤の総括」

11:00-12:30  
「総合討論」

## 研究発表

### 雑誌掲載論文

1. Aoki K (2015) Modeling abrupt cultural regime shifts during the Palaeolithic and Stone Age. *Theoretical Population Biology* 100, 6-12.
2. Aoki K, & Feldman MW (2014) Evolution of learning strategies in temporally and spatially variable environments: a review of theory. *Theoretical Population Biology* 91, 3-19.
3. 堀内史朗 (2014) 「外部者の導入による過少利用資源の持続的管理：ロジスティック方程式の拡張」 *理論と方法* 29, 277-290.
4. Horiuchi S, & Morino M (2015) How local cultures contribute to local communities? Case studies of Japanese spirits dance “kagura”. *International Journal of Social Science and Humanity* 5, 58-62.
5. 木村亮介 (2014) 「集団ゲノム学の方法論①—集団史を推定する—」 *医学のあゆみ* 249, 207-210.
6. 木村亮介 (2014) 「集団ゲノム学の方法論②—遺伝適応の痕跡を探索する—」 *医学のあゆみ* 249, 279-282.
7. Kimura R, Watanabe C, Kawaguchi A, Kim YI, Park SB, Maki K, Ishida H, & Yamaguchi T (2015) Common polymorphisms in WNT10A affect tooth morphology as well as hair shape. *Human Molecular Genetics*, in press.
8. Kobayashi Y, & Ohtsuki H (2014) Evolution of social versus individual learning in a subdivided population revisited: Comparative analysis of three coexistence mechanisms using the inclusive fitness method. *Theoretical Population Biology* 92, 78-87.
9. Mirrahimi S, Perthame B, & Wakano JY (2014) Direct competition results from strong competition for limited resource. *Journal of Mathematical Biology* 68, 931-949.
10. Miyazato E, Yamaguchi K, Fukase H, Ishida H, & Kimura R (2014) Comparative analysis of facial morphology between Okinawa Islanders and mainland Japanese using three-dimensional images. *American Journal of Human Biology* 26(4), 538-548.
11. Nakamaru M, Takada T, Ohtsuki A, Suzuki SU, Miura K, & Tsuji K (2014) Ecological conditions favoring budding in colonial organisms under environmental disturbance. *PLoS One* 9 (3), e91210.
12. Nakamaru M, & Yokoyama A (2014) The effect of ostracism and optional participation on the evolution of cooperation in the voluntary public goods game. *PLoS One* 9 (9), e108423.
13. Sato T, Nakagome S, Watanabe C, Yamaguchi K, Kawaguchi A, Koganebuchi K, Haneji K, Yamaguchi T, Hanihara T, Yamamoto K, Ishida H, Mano S, Kimura R, & Oota H (2014) Genome-wide SNP analysis reveals population structure and demographic history of the Ryukyu Islanders in the southern part of the Japanese Archipelago. *Molecular Biology and Evolution* 31, 2929-2940. doi: 10.1093/molbev/msu230.
14. Scotti T, Mimura M, & Wakano JY (2015) Avoiding toxic prey may promote harmful algal

- blooms. *Ecological Complexity*, in press.
15. Sekiguchi T, & Nakamaru M (2014) How intergenerational interaction affects attitude-behavior inconsistency. *Journal of Theoretical Biology* 346, 54-66.
  16. Takezawa Y, Kato K, Oota H, Caulfield T, Fujimoto A, Honda S, Kamatani N, Kawamura S, Kawashima K, Kimura R, Matsumae H, Saito A, Savage PE, Seguchi N, Shimizu K, Terao S, Yamaguchi-Kabata Y, Yasukouchi A, Yoneda M, & Tokunaga K (2014) Human genetic research, race, ethnicity and the labeling of populations: recommendations based on an interdisciplinary workshop in Japan. *BMC Medical Ethics* 15, 33.
  17. Tamura K, Kobayashi Y, Ihara Y (2015) Evolution of individual versus social learning on social networks. *Journal of the Royal Society Interface*, in press.
  18. Wakano JY, & Lehmann L (2014) Evolutionary branching in deme-structured populations. *Journal of Theoretical Biology* 351, 83-95.
  19. Wakano JY, & Miura C (2014) Trade-off between learning and exploitation: the Pareto-optimal versus evolutionarily stable learning schedule in cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 91, 37-43.
  20. 山口今日子 (2014) 「FORUM ゲノム人類学の最先端 (vol. 9) 遺伝子からみる皮膚色の進化」 *医学のあゆみ* 249(8), 716-719.
  21. Yamaguchi T, Kawaguchi A, Kim YI, Naga S, Katayama K, Ishida H, Park SB, Maki K, & Kimura R (2014) The role of polymorphisms associated with early tooth eruption in dental and occlusal traits in East Asian populations. *Korean Journal of Orthodontics* 44, 96-102.
  22. Yamaguchi T, Nakaoka H, Yamamoto K, Fujikawa T, Kim YI, Yano K, Haga S, Katayama K, Shibusawa T, Park S, Maki K, Kimura R, & Inoue I (2014) Genome-wide association study of degenerative bony changes of the temporomandibular joint. *Oral Diseases* 20, 409-415.

#### 著書・同掲載論文

1. 青木健一 (2014) 「先史文化の数理—ネアンデルタールからヒトへ」 三村昌泰 (編) *現象数理の冒険* pp. 71-94. 明治大学出版会.
2. Aoki K, & Mesoudi A (2015) Introduction. In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, in press. Springer, Tokyo.
3. Fogarty L, Wakano JY, Feldman MW, & Aoki K (2015) Factors limiting the number of independent cultural traits that can be maintained in a population. In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, in press. Springer, Tokyo.
4. Horiuchi S (2015) Globalization may cause cultural accumulation in the whole population. In Nakai Y, Koyama Y, & Terano T (eds.) *Agent-Based Approaches in Economic and Social Complex Systems VIII*, in press. Springer.
5. Kimura R (2014) Interpretations of practical population genetics analyses of genome-wide SNP data on human demography. In Akazawa T, Ogihara N, Tanabe HC, & Terashima H (eds.) *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 2: Cognitive and Physical*

- Perspectives, pp. 105-117, Springer, Tokyo.
6. Kimura R (2014) Human migrations and adaptations in Asia inferred from genome diversity. In Kaifu Y, Izuhu M, Goebel T, Sato H, & Ono A (eds.) *Emergence and Diversity of Modern Human Behavior in Paleolithic Asia*, pp. 34-50. Texas A&M University Press, College Station, Texas, USA.
  7. 小林豊 (2015) 「中期旧石器時代から後期旧石器時代への文化の移行パターンを左右する人口学的要因について」西秋良宏 (編) *ホモサピエンスと旧人 3—ヒトと文化の交替劇*. 六一書房 (印刷中)
  8. Kobayashi Y, Kadowaki S, & Naganuma M (2015) A population-genetics based model for explaining apparent cultural continuity from the Middle to Upper Palaeolithic in Eurasia. In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, in press. Springer, Tokyo.
  9. 中丸麻由子 (2014) 「第 11 章 コンピュータシミュレーションで社会を捉える」西條辰義 (監修)、西條辰義・清水和巳 (編著) *実験が切り開く 21 世紀の社会科学 (フロンティア実験社会科学 第 1 巻)* pp. 125-137. 勁草書房.
  10. 中丸麻由子、小池心平 (2015) 「第 9 章 無縁化をもたらす非協力行動の制度的構造」日本心理学会 (監修)、高木修・竹村和久 (編) *心理学叢書 無縁社会のゆくえ—一人々の絆はなぜなくなるの?* 誠信書房.
  11. 中丸麻由子、小池心平 (2015) 「第 2 章 集団における協力の構造と協力維持のためのルール—進化シミュレーションと聞き取り調査」西條辰義 (監修)、亀田達也 (編著) 「社会の決まり」はどのように決まるか? pp. 49-83. 勁草書房.

## 国際会議発表

1. Aoki K (2014) “Population and culture: a theoretical basis for dramatic regime shifts?” RNMH2014 The Second International Conference, Date City. 2014.11.30-12.6.
2. Fogarty L, Aoki K, Wakano JY, & Feldman MW (2014) “Population change and cultural variation.” RNMH2014 The Second International Conference, Date City. 2014.11.30-12.6.
3. Horiuchi S (2014) “Why did the arts precede prehistoric settlement in modern humans?” RNMH2014 The Second International Conference, Date City. 2014.11.30-12.6.
4. Kimura R (2015) “Genomic anthropology on the Ryukyuan.” OIST Ancient DNA Symposium, Okinawa. 2015.1.17.
5. Kimura R, Nakahashi W, & Tamura K (2014) “The formation of cooperative society initiates the evolution of risk-taking innovative behaviors.” RNMH2014 The Second International Conference, Date City. 2014.11.30-12.6.
6. Kobayashi Y, Kadowaki S, & Naganuma M (2014) “A population-genetics based model for explaining apparent cultural continuity from the Middle to Upper Palaeolithic in Eurasia.” RNMH2014 The Second International Conference, Date City. 2014.11.30-12.6.
7. Kobayashi Y (2014) “Gene-culture coevolution in structured populations.” Joint Annual Meeting

- of the Japanese Society for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology, Osaka International Convention Center, Osaka. 2014.7.28-8.1.
8. Nakamaru M (2014) “The effect of exclusion and participation on the evolution of cooperation.” Joint Annual Meeting of the Japanese Society for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology, Osaka International Convention Center, Osaka. 2014.7.28-8.1.
  9. Nakamaru M (2014) “Strict or graduated punishment? Effect of punishment strictness on the evolution of cooperation.” Joint Annual Meeting of the Japanese Society for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology, Osaka International Convention Center, Osaka. 2014.7.28-8.1.
  10. Wakano JY (2014) “Evolutionary branching in structured populations.” Joint Annual Meeting of the Japanese Society for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology, Osaka International Convention Center, Osaka. 2014.7.28-8.1.
  11. Wakano JY (2014) “Learning schedule and cultural evolution: COS and ESS.” RNMH2014 The Second International Conference, Date City. 2014.11.30-12.6.
  12. Yamaguchi K, Kawaguchi A, Watanabe C, Ishida H, & Kimura R (2014) “Search for genetic polymorphisms related to skin pigmentation in the Japanese population.” Cell Symposium: Evolution of Modern Humans - From Bones to Genomes. Poster presentation. Melia Hotel, Sitges, Spain. 2014.3.18.
  13. Yamaguchi K, Kawaguchi A, Watanabe C, Ishida H, & Kimura R (2014) “Identification of genetic polymorphisms related to skin reflectance in the Japanese population.” The 83<sup>rd</sup> Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropology. Poster presentation. Hyatt Regency Calgary and Telus Convention Center, Calgary, Canada. 2014.4.11.
  14. Yamaguchi K, Hayakawa T, Watanabe C, Sato T, Kawaguchi A, Yamamoto K, Ishida H, & Kimura R (2014) “Genome-wide association analysis of cephalic form in modern Japanese.” RNMH2014 The Second International Conference, Date City. 2014.11.30-12.6.

## 学会発表

1. 早川敏之、藤戸尚子、羽根正弥、北島健、佐藤ちひろ、颯田葉子 (2014) 「ヒト系統におけるシアル酸転移酵素 ST8SiaII の発現多型の進化」日本進化学会第 16 回大会. 高槻市：高槻現代劇場. 2014. 8. 22.
2. 早川敏之、安形高志 (2014) 「脳におけるヒト特異的な Siglec ペア型受容体の出現」日本遺伝学会第 86 回大会. 長浜市：長浜バイオ大学. 2014. 9. 18.
3. 堀内史朗 (2014) 「後期旧石器時代における芸術・交流・定住の過程：文化蓄積 ABM による分析」第 58 回数理社会学会大会. 日本女子体育大学. 2014. 8. 31.
4. 木村亮介、渡辺千晶、宮里絵理、山口今日子、佐藤丈寛、川口亮、石田肇、山本健、河内まき子、持丸正明 (2014) 「日本人における三次元顔面形態のゲノムワイド関連解析」第 68 回日本人類学会大会. 浜松市：アクトシティ浜松. 2014.11.1.
5. 小池心平、中丸麻由子、大高時尚、島尾堯、大和毅彦、下村研一 (2014) 「経済的講集

- 団の進化シミュレーションと被験者実験－All for One の相互扶助－」第 18 回実験社会科学カンファレンス. 岐阜聖徳学園大学岐阜キャンパス 3 号館. 2014.12.14. (ポスター発表)
6. 米須学美、佐藤丈寛、山口今日子、渡邊千晶、川口亮、山本健、石田肇、木村亮介 (2014) 「ヒトの手形態に関するゲノムワイド関連解析」第 68 回日本人類学会大会. 浜松市 : アクトシティ浜松. 2014.11.1-2.
  7. 大出祐輝、中丸麻由子 (2015) 「返済しない借り手を考慮したマイクロクレジットの進化シミュレーション」第 59 回数理社会学会大会. 久留米大学. 2015.3.14-15. (萌芽的セッション報告)
  8. 佐藤丈寛、渡邊千晶、山口今日子、川口亮、山本健、石田肇、木村亮介 (2014) 「ゲノムワイド関連解析による体毛の多さに関連する SNP の探索」2014.11.1-2. 第 68 回日本人類学会大会. 浜松市 : アクトシティ浜松. 2014.11.1-2.
  9. 鈴木信司、砂川昌信、進藤美咲、木村亮介、山口今日子、佐藤丈寛、米田 穰、長岡 朋人、分部哲秋、佐伯和信、平田和明、弦本敏行、石田 肇 (2014) 「日本列島古人骨集団における四肢の変形性関節症性変化」第 68 回日本人類学会大会. 浜松市 : アクトシティ浜松. 2014.11.2.
  10. 山口今日子、川口亮、佐藤丈寛、渡邊千晶、山本健、石田肇、木村亮介 「日本人の頭部形態に関する遺伝要因のゲノムワイド探索」第 68 回日本人類学会大会. 浜松市 : アクトシティ浜松. 2014.11.1.
  11. 山口今日子、川口亮、佐藤丈寛、渡邊千晶、山本健、石田肇、木村亮介 (2014) 「日本人における頭蓋形態のゲノムワイド関連解析」日本人類遺伝学会第 59 回大会 / 日本遺伝子診療学会第 21 回大会. 東京都江戸川区 : タワーホール船堀. 2014.11.20.
  12. 山内忠、木村亮介、佐藤丈寛、川口亮、山口今日子、深瀬均、山口徹太郎、当真隆、宮本潔人、石田肇 (2014) 「側方面頭部 X 線規格写真による琉球弧と本土日本の女性頭蓋顔面形態比較」第 68 回日本人類学会大会. 浜松市 : アクトシティ浜松. 2014.11.2.

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」

2014 年度研究報告書

2015 年 2 月 20 日発行

[編集・発行]

B01 班研究代表者 青木健一

〒164-8528 東京都中野区中野 4-21-1

明治大学 研究知財戦略機構

Tel. (03) 5343-8381

[印刷・製本]

株式会社ブレインズ・ネットワーク

〒162-0801 東京都新宿区山吹町 347 番地 藤和江戸川橋ビル 3 階

Tel. (03) 3267-8711

