

## エージェントベースドモデルを用いた多様性維持メカニズムの分析

## Analysis of Mechanism for Maintaining Diversity Using Agent Based Model

宮部 諒      武藤敦子      森山甲一      加藤昇平      犬塚信博  
Ryo Miyabe    Atsuko Mutoh    Koichi Moriyama    Shohei Kato    Nobuhiro Inuzuka

名古屋工業大学大学院工学研究科情報工学専攻

Department of Computer Science, Graduate School of Engineering, Nagoya Institute of Technology.

Although living organisms have diversity such as color and shape even within the same species, the mechanism for maintaining diversity has not been clarified. In this study, we focused on *Ischnura senegalensis* with "negative frequency-dependent selection" in which minorities benefit, and analyzed using several indicators from the aspect of diversity by agent-based model. Experimental results showed that the population with high diversity was advantageous for breeding, and the merit of negative frequency-dependence selection became clear.

## 1. はじめに

地球上に生きる生物は様々な多様性を有しており、同一種内の多様性を特に「遺伝的多様性」と呼ぶ。遺伝的多様性の高い種は、環境の変化が起きた際に適応できる可能性を高め、絶滅リスクを低下させると考えられている。

遺伝的多様性を維持する機構として提唱されているものの1つに、「負の頻度依存選択」がある。頻度依存選択とは、集団のなかである形質を持つ個体の出現頻度によってその適応度が決まることである。特に負の頻度依存選択は、頻度が低いものが集団の中でなんらかのメリットを受けるといえるものである。

アオモンイトトンボにはメスの色の出現頻度に負の頻度依存選択が確認されている。アオモンイトトンボの個体数推移を数理モデルで示す研究 [Takahashi 10] や、負の頻度依存選択の要因をエージェントベースドモデルを用いて調べる研究 [藤野 16] がこれまでにされてきたが多様性という観点からの研究はされてはいなかった。本研究では、実環境では実験不可能な架空な条件設定での実験を行うことができる人工生命アプローチにより繁殖面で多様性が与える影響を検証し、考察を行う。

本論文では、2節で従来研究であるアオモンイトトンボの生態やモデル化について述べ、3節で今回提案する分析方法について述べ、4節で実験と考察を行う。最後に5節でまとめを行う。

## 2. 先行研究

### 2.1 アオモンイトトンボの生態

アオモンイトトンボは日本では岩手県以南の離島を含む幅広い地域の池沼に生息している。成体の寿命は1~2ヶ月だが、1年2世代で春に羽化した個体の産んだ個体が夏頃に羽化するため春から夏の終わり頃まで成体を見ることができる。また夏に羽化した個体の産んだ個体は幼体のまま冬を超え、次の春に一斉に羽化する。

オスの成体は全身緑色 (図 1(a)) だが、メスの成体には全身が緑色の個体 (andromorph) (図 1(b)) と全身が茶色の個体 (gynomorph) が存在する (図 1(c))。

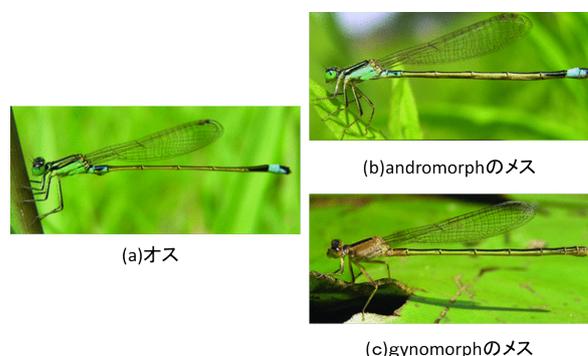


図 1: アオモンイトトンボの色彩 [Takahashi 10]

個体へ遺伝する色は2つの遺伝子の組み合わせによって決まり、メンデルの法則に従う。優性遺伝が gynomorph であり劣性遺伝が andromorph である。

図 2 にアオモンイトトンボの1日の流れを示す。オスには配偶者の選好性が確認されており、1日のはじめに交尾したメスの色を記憶し、その日はその色のメスとしか交尾を行わない。日を跨ぐとその記憶は消え、次の日のはじめに交尾したメスの色に記憶が切り替わる [高橋 08]。

メスは精液を貯めておけるタンクを保有しているため一度の交尾で生涯産卵するために必要な精子を得られるが、オスは精子を保有しているメスとも交尾を試みる。この際オスはメスのタンク内の精子を掻き出し自らの精子をタンクに充填する。そのため、他のオスに交尾されないようにオスは交尾後もメスを拘束する。これによってメスは産卵をするための時間や食事を摂るための時間が奪われる。このようなオスとメスの利害の不一致をハラスメントと呼ぶ。

以上のことからハラスメント行為を受けやすい多数派は繁殖面で不利、少数派が有利になることでアオモンイトトンボは負の頻度依存選択が起きる生物として知られている。

連絡先: 連絡先:宮部 諒, 名古屋工業大学大学院工学研究科情報工学専攻, 愛知県名古屋市昭和区御器所町, r.miyabe.817@nitech.jp

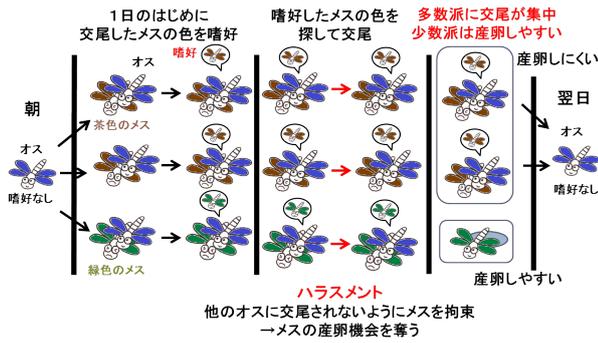


図 2: アオモンイトトンボの生態

## 2.2 高橋らの数理モデル化

高橋らは生態調査に加えて、得られたデータを元に“オスに記憶されやすいメス” = “出現頻度の大きなメス”はハラスメントを受ける回数が多くなり不利益を背負うため、出現頻度の小さいものが相対的に有利になると予測し、andromorph と gynomorph のメス全体に対する出現割合を用いた環境への適応度を数理モデル化した [Takahashi 10]。さらに高橋らは数理モデルの妥当性を示すために、個体の生態や行動などの影響を反映したエージェントベースドモデルを設計し、様々な指標を導入して実験を行った [Takahashi 14]。

## 2.3 藤野らのエージェントベースドモデル

藤野らは高橋らのエージェントベースドモデルを参考に、頻度依存選択の影響を考察するためのエージェントベースドモデルを設計した。さらに、頻度依存選択に影響があると思われるパラメータを変化させた実験を行った [藤野 16]。ここでは、本研究で使用する藤野らのエージェントベースドモデルを説明する。

### エージェントの定義

エージェントは先天的な「性別」と「色」の遺伝子と、成体か否かを示す「状態」を持つ。「色」はエージェントがメスの場合にのみ表出する。そして、オスは好みのメスの色を「嗜好」として持ち、メスは最初に交尾を行ったオスの精子（遺伝子）を保持する「精子タンク」を持ち、どちらも後天的に変化する。

### 生息域の定義

生息域のサイズを表すフィールドという概念を導入した。フィールドは  $F$  の大きさを持ち、大きさ 1 のフィールドには 1 匹のエージェントが活動することができる。成体となった個体はこのフィールドに追加される。

### エージェントの行動

エージェントの行動を図 3 に示す。オスは交尾中でない場合、フローチャート中の点線部分の交尾相手を探すマッチングを行う。マッチングしたメスが嗜好と合致するならば交尾を行い、嗜好を持たないオスであれば探索したメスの色を新たに嗜好として持ち、交尾を行う。また、嗜好保持時間を超えると嗜好を失い、寿命を迎えると死滅する。メスは交尾中でなくオスに選択されていない状態で交尾経験があり産卵期間内であれば産卵を行う。また産卵された個体の性別はランダムで決定し、色はメスの持つ遺伝子とメスの精子タンクに保有された遺伝子によってメンデルの法則に従って決定する。オスのマッチング、交尾、産卵にはエージェントは一定の時間を消費し、寿命を迎えるとエージェントは死亡する。産卵された卵は一定確率で成体となり、実生態に見られるように同時期に次世代が開始する

こととした。

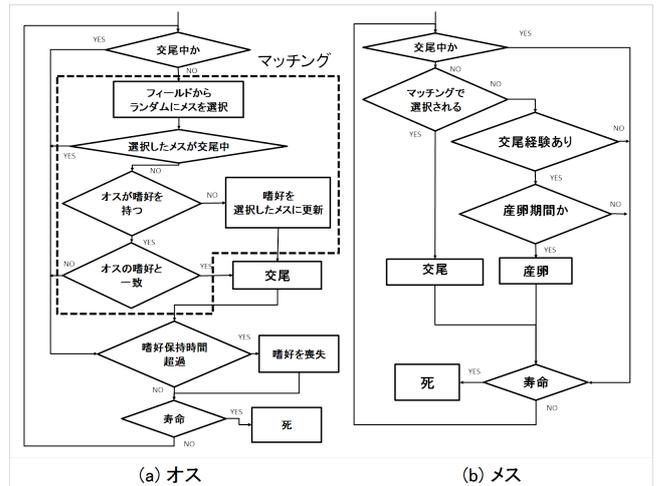


図 3: 成体エージェントのフローチャート

## 3. 提案手法

本研究では、遺伝的多様性が集団に与える影響と、高い繁殖力を持つ集団は遺伝的多様性とどのような相関があるのか調べるために、2つの分析方法を用いる。

### ● 分析方法 1

藤野らのモデルと多様性、ハラスメントリスク、増殖力、密度の 4 つの高橋らの指標を用いて、モデルにランダムな多様性を与えたときに、その他の指標にどのような相関があるのか分析する。

### ● 分析方法 2

負の頻度依存選択で重要だと思われるパラメータを変化させ、実環境とは異なった集団を設定しシミュレーションを行うことで増殖力を高める条件を探り、その時の多様性推移を分析する。

### 利用する指標

利用する指標は、高橋らのエージェントベースドモデルとフィールドワークから得られた実測値との比較のために用いられていた指標 [Takahashi 14] を利用した。これらの指標は、本来はオスもしくはメスの個体数が 0 の場合は定義できないものもあるが、今回の実験では個体数が 0 になることがある。そのような場合は、指標の値は 0 と定義した。

### ● 多様性：多様性を表す尺度

$$diversity = \frac{1}{p_a^2 + p_g^2}$$

$p_a, p_g$ : メス全体に対する andromorph, gynomorph の割合

### ● ハラスメントリスク：メス 1 個体が受けるハラスメントのリスク

$$harassment\ risk = p_a \times R_a + p_g \times R_g$$

$R_a, R_g$ : オス全体に対する andromorph, gynomorph を嗜好するオスの割合

### ● 増殖力：1 匹あたりのメスの産卵数

$$productivity = \frac{E_a + E_g}{N_f}$$

$E_a, E_g$ : andromorph, gynormorph の合計産卵数  
 $N_f$ :メスの個体数

- 密度: 生息域に対する個体数割合

$$density = \frac{N}{F}$$

$F$ : 生息域のサイズ  $N$ : 総個体数

## 4. 実験結果と考察

2つの分析方法を用いて実験と考察を行う。

### 4.1 分析方法1

分析方法1では、藤野らのモデルと高橋らの指標を利用して、遺伝的多様性が繁殖面に与える影響を分析する。ここでは、メスの andromorph と gynormorph の割合をランダムに設定することで様々な多様度を与え、1世代までの実験を50回行い増殖力、ハラスメントリスク、密度を散布図としてプロットする。表1は実験で用いた現実に近いとされるパラメータである。図4は高橋らによる実際のフィールドワークから得られたデータと分析方法1によるシミュレーション結果である。

表1: 実験で用いるパラメータ

値	概要
2000	生息域のサイズ
200	初期個体数 (オス:メス=1:1)
200	メス1匹の1日の最大産卵数
6	1turn に産卵可能な卵の数
45	1世代の日数
160turn	1日内の単位時間の数
1	嗜好保持時間 (日数)
1日の80~160turn内	産卵を行う期間
$\frac{1}{2000}$	幼体が成体になれる確率
40turn	交尾拘束時間

### 4.2 分析方法1の考察

エージェントベースドモデルで用いた実験結果と実際に観測されたデータのどちらにおいても、多様度が高くなるにつれてハラスメントリスクは小さくなり、増殖力、密度は大きくなる傾向が現れた。これによって、多様度の増加に伴って増殖力や密度が高い値をとることが分かる。これらの結果から藤野らのモデルは現実のアオモイトトンボの挙動を再現できているモデルであることが伺える。

### 4.3 分析方法2

分析方法1では多様度を高くすることで、増殖力が高くなることが確認できた。増殖力の高い集団は多くの遺伝子を残すことができるため、生物進化において重要な要素であると考えられる。そこで、負の頻度依存選択に関係があると思われるパラメータを変更したときに、多様度、増殖力にどう影響があるのか観察する。今回の実験では、負の頻度依存選択に関係があると思われるパラメータとして、嗜好保持時間とハラスメントの交尾拘束時間に着目し、それぞれのパラメータを変化させた実験を行う。その他のパラメータは表1と同様のものを用いた。

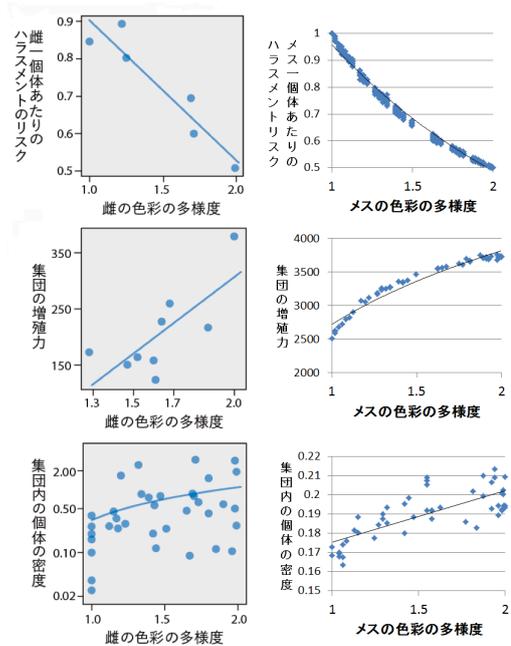


図4: 左: 実際のデータ [Takahashi 14] 右: モデルの結果

### 4.3.1 嗜好保持時間の実験

嗜好保持時間は嗜好を持たない場合 (嗜好保持時間=0) と現実のアオモイトトンボと同じく1日の終わりに嗜好が喪失する場合と、半日、5日、15日、45日の実験を行った。図5は40世代までのシミュレーションを50回行った嗜好保持時間別の平均多様度推移で、図6はランダムに多様度を与えて1世代のみのシミュレーションを50回行った場合の増殖力の散布図である。嗜好保持時間が5日以上集団はほとんど同じ結果となったため、グラフ中では省略した。

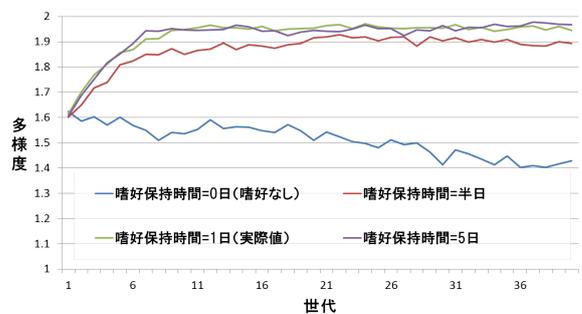


図5: 嗜好保持時間別平均多様度推移

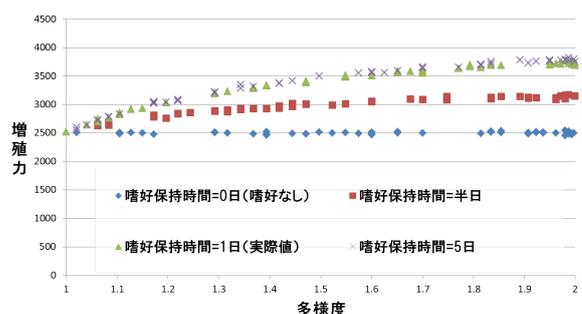


図6: ランダムに多様度を与えた時の増殖力

### 4.3.2 嗜好保持時間の実験の考察

嗜好を持つ集団は世代を重ねるにつれて多様度が2に近づく推移が見られ、増殖力も多様度が高くなるに連れて増加する傾向が見られたが、嗜好を持たない集団は世代を重ねるにつれて多様度は減少し、増殖力は多様度によって変化せず低い値を示した。また、嗜好保持時間が半日の集団よりも、1日以上以上の集団のほうがより高い多様度と増殖力を示した。増殖力が低い集団は進化の過程で淘汰されやすいため、増殖力を高くする嗜好を1日以上保持する集団が進化の過程で生き残ると考えられる。しかし、現実のアオモンイトトンボは嗜好を1日のみしか持たないことが確認されている。これは、嗜好保持時間を1日以上長くすることによる増殖力の影響は小さいため、嗜好保持時間が1日で安定したのではないかと推測される。

### 4.3.3 交尾拘束時間の実験

現実のアオモンイトトンボに近いとされる交尾拘束時間40turnのほかに、交尾拘束時間が0（ハラスメントを行わない集団）20,40,70turnの実験も行った。図7は40世代までのシミュレーションを50回行った拘束時間別の平均多様度推移で、図8はランダムに多様度を与えて1世代のみのシミュレーションを50回行った場合の増殖力である。

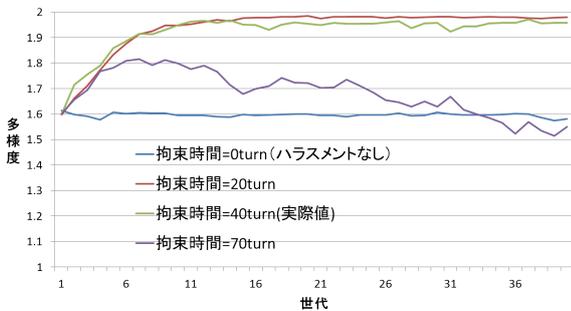


図 7: 拘束時間別平均多様度推移

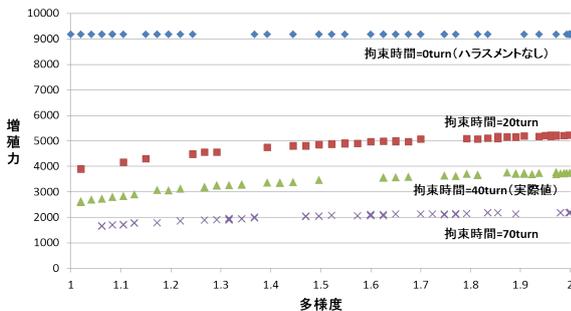


図 8: ランダムに多様度を与えた時の増殖力

### 4.3.4 交尾拘束時間の実験の考察

交尾拘束時間が短いほどハラスメントの影響力が小さくなるため増殖力が高く、拘束時間がない集団が最も増殖力が高い結果となった。また多様度は、拘束時間が長すぎる集団は多様度を高く維持できず、短い集団ほどより多様度が2に近づく推移が見られた。しかし、拘束時間がない集団は多様度が上昇せずほぼ一定の値を取った。これは、拘束時間がない集団のメスは多数派と少数派共に産卵機会を奪われることがないため、負の頻度依存選択が起こらず、メンデルの法則により3:1の個体数で安定化したためと考えられる。

ハラスメントをしない集団、すなわち、拘束時間が0の集団が最も増殖力が高いという結果となり、実環境と矛盾するよ

うに思えるが、これは、ハラスメントという行為が他のオスに交尾されるのを防ぎ、確実に自分の子孫を残そうとするオスの利己的な行動であるためである。オスがハラスメントをすることによって、メスにとっては不利益を被るため種全体としては増殖力が低くなっているが、ハラスメントをするオスのほうが確実に子孫を残せるため自然淘汰に勝ち残った集団であると推測される。

## 5. まとめ

本研究では、アオモンイトトンボの多様性維持メカニズムの分析として、エージェントベースドモデルを用いた2つの分析方法の提案を行った。

1つ目の分析方法では、藤野らのモデルと高橋らの指標を用いて、モデルにランダムな多様度を与えることで多様性が与える影響を分析した。その結果、多様度が高い集団ほどハラスメントリスクが小さいため、増殖力や密度が高くこれらは現実のアオモンイトトンボのデータとも一致した。

2つ目の分析方法では、藤野らのモデルの負の頻度依存選択で重要だと思われるパラメータを変更して現実のアオモンイトトンボとは異なる集団を設定し、シミュレーションを行った。そして、増殖力が高い条件を探り、その時の多様度推移の分析を行った。このような人工生命アプローチを取ることによって、現実では実験不可能な実験を行うことができた。その結果、嗜好を保持できない集団は増殖力が低く、多様度も高く維持できないため、進化の過程で淘汰されたのではないかと考えられる。また、現実とは異なる交尾拘束時間がない集団が最も増殖力が高い結果となったが、これはハラスメントによって種全体としては増殖力が低くなるが、オスにとっては確実に子孫を残しやすいため、ハラスメントをする集団のほうが自然淘汰で勝ち残ったのではないかと考えられる。

今後の課題として、これらの分析方法を他の負の頻度依存選択を持つような生物（アフリカのタンガーニカ湖に生息するカワズメ科の鱗食魚など）に適用した実験などが考えられる。

## 参考文献

- [Takahashi 10] Takahashi, Y., J. Yoshimura, S. Morita and M. Watanabe ; Negative frequency-dependent selection in female color polymorphism of a damselfly. *Evolution*, 64: pp. 3620–3628, 2010
- [藤野 16] 藤野準平, 武藤敦子, 加藤昇平, 森山甲一, 犬塚信博 ; アオモンイトトンボの頻度依存選択に関するエージェントベースドモデル:情報処理学会第78回全国大会, 2016
- [高橋 08] 高橋佑磨, 渡辺守 ; 直前の交尾経験に依存したアオモンイトトンボの雄の配偶者選択性. *昆虫*, 11: pp.13–17. 2008
- [Takahashi 14] Takahashi, Y., K. Kagawa, E. I. Svensson and M. Kawata ; Evolution of increased phenotypic diversity enhances population performance by reducing sexual harassment in damselflies, *Nature Communications*, 5: pp.44–68. (*Nature Communications Biology Selections*, Vol. 1, No. 5).2014