

同性間競争によるアオモンイトトンボの 交尾時間の進化モデル

宮部 諒¹ 武藤 敦子¹ 森山 甲一¹ 犬塚 信博¹

概要：近年人工生命の分野で、生物の行動を計算機上でモデル化し進化メカニズムを解明する研究が盛んに行われている。生物の行動は個体間の相互作用によって集合体として複雑な行動が生じる。そのため複雑系モデルであるエージェントベースドモデルが主に用いられている。本研究では、オスの交尾行動に同性間競争が確認されているアオモンイトトンボに着目する。アオモンイトトンボに関しては、メスの色彩の多様性維持のための負の頻度依存選択のモデル化は行われているが、オスの交尾行動の進化を考慮したモデル化は行われていない。アオモンイトトンボは時間帯によって交尾時間が変化することが知られている。本研究では、交尾時間を遺伝子としたエージェントベースドモデルを提案し、さまざまな環境下でのオスの進化動向を観察を行う。その結果、実環境でも観測された午前中の長時間交尾戦略が進化の過程で最適となった。これは、産卵可能になる午後の時間帯までメスを拘束することで自分の遺伝子を確実に残すことができたからであると考えられる。

Evolutionary model of mating time for *I. senegalensis* by intrasexual competition

1. はじめに

生物では、自分の子孫をより多く残すことができる配偶戦略を取る個体が淘汰で勝ち残るとされている。雄は交尾回数を増やしより多くの子孫を残そうとするため、雌を巡って雄内での同性間競争が起きる。この競争によって、様々な形質や繁殖行動の違いが生じる。近年では、交尾相手を探す競争だけでなく、受精を巡る競争である精子競争も注目されている [1]。生物の行動は個体間の相互作用によって集合体として複雑な行動が生じるため、エージェント・ベースド・モデルを用いた複雑系シミュレーションが適しているとされている。本研究のモデル生物であるアオモンイトトンボには、精子競争の一種である他の雄からの精子の掻き出しを防ぐために、産卵活動が開始する前に長時間交尾を行い雌を拘束することが知られている [11]。エージェント・ベースド・モデルを用いたアオモンイトトンボの研究として、藤野らは異性間競争による雌の色彩多様性を維持する機構をモデル化し、シミュレーションを行った [2]。しかし同性間競争である交尾時間という点で

はモデル化はされていない。

山村はこの交尾時間に着目し、交尾時間よりも探索時間を優先する探索型と長時間交尾によってメスをガードするガード戦略を数理モデルによって検証を行った [4]。その結果、オスが多い環境下や探索効率の良い環境下ではガード戦略、すなわち長時間交尾が有利となる結果となったが、具体的な生態を反映させたシミュレーションによる検証は行ってはいない。

そこで本研究では、藤野らのエージェント・ベースド・モデルに雌の色彩から交尾時間に焦点を当てモデルを変更を加え、山村の数理モデルの検証を行う。具体的には、交尾時間を進化要素として同性間競争を最適化し、進化動向を観察する。また、周囲の環境によって交尾時間の進化にも違いが表れると考え、交尾時間に関係があると思われる環境のパラメーターとして山村の数理モデルでも取り上げられていた性比の他に、マッチング相手の発見効率に関係があると思われる個体密度やオスの交尾成功確率を変更した実験を行い、数理モデルとの検証を行う。

2. 交尾時間の繁殖戦略の既存研究

同性間競争の1つである交尾時間の戦略についての既存

¹ 名古屋工業大学
Nagoya Institute of Technology

研究を説明する。

2.1 繁殖戦略

同性間競争はメスを獲得するための競争であるが、Parkerはその説を拡張し交尾後も受精が完了しない限り競争は続くのではないかと考え、精子競争を提唱した [1]。この精子競争は多くの生物で確認されている。イトトンボの仲間は、交尾器に他のオスの精子を掻き出す器官があり、交尾済みのメスでも交尾を行うことができる。そのため、オスは他のオスに精子を掻き出されないために、長時間交尾を行って、メスをガードする戦略が観測されている。

2.2 交尾時間の数理モデル化

イトトンボの例を考えると、交尾時間を延ばすことでメスをガードすることができるが、一方でメスを探索する時間やその交尾相手のメスが産卵する時間も減少する。このため交尾時間と交尾回数はトレードオフの関係にあるのではないかと考えられる。山村はこの交尾時間に着目し、長時間交尾によってメスをガードする「交尾後ガード戦略」とガードをせずに探索を行う「探索戦略」のどちらが有利となるか数理モデル化を行い検証をした [4]。その結果、性比が大きいとき、つまりオスが多い環境のとき、または、メスと出会いやすい環境ではガード戦略が最適戦略となることを明らかにした。さらに、この数理モデルではガード戦略と探索戦略がある割合で混在している環境が進化的に最適になる状況があるという結果となった。しかし、これらの結果は数理モデルのみの結果であり、具体的な生態を反映させたエージェント・ベースド・モデルで検証を行ってはいなかった。また数理モデルでは、オスにとっての単位時間あたりの平均受精卵数を適応度として定義していたが、メスの産卵時間やオスとメスとの性的対立を考慮していない。

3. アオモンイトトンボの既存研究

本研究では、具体的な生態が明らかになっており、長時間交尾による同性間競争が確認されているアオモンイトトンボをモデル生物とした。本節では、アオモンイトトンボの既存研究について説明する。

3.1 アオモンイトトンボの色彩

オスの成体は全身緑色だが、メスの成体には全身が茶色の個体 (gynomorph) と雌に擬態した全身が緑色の個体 (andromorph) が存在する。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。優性遺伝が茶色個体であり劣性遺伝が緑色個体である。

3.2 アオモンイトトンボの1日

アオモンイトトンボは午前と午後で繁殖活動の違いがあ

ることが知られている。午前中ではオスが交尾活動を開始する。オスは1日の初めに交尾したメスの色を嗜好として獲得し、その1日はその嗜好の色と一致するメスのみと交尾を行うことが知られている。そして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 [6]。また、オスは交尾済みのメスとも交尾を行い、精子タンク内にある他のオスの精子を掻き出して自らの精子を入れることができる。そのため、オスは他のオスからの精子の掻き出しを防ぐために長時間交尾を行うことで、メスをガードすることが知られている [11]。このような精子競争が午前中に確認されている。

午後は、オスの交尾活動は継続して行われ、さらにメスの産卵活動も開始される。オスは交尾回数を増やすことでより多くの子孫を残せる可能性が増えるため、メスに対して交尾を行おうとする。このオスの強引の交尾をハラスメントと呼ぶ。しかし、メスは午前中に交尾済みであり産卵活動を行いたいために、オスの交尾を拒もうとする。このように、オスとメスの間に利害の不一致による性的対立が確認されている。

3.3 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、つまり、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シグモイド関数を用いて数理モデル化した [5]。また、高橋らは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た [8]。このモデルは高橋らが提案した数理モデルの検証の際に用いたモデルであり、頻度依存選択の要因などの考察は行っていない。そのため、藤野らは高橋らが使用したモデルを参考にエージェントベースドモデルを設計し、頻度依存選択の要因はオスが嗜好を保持することと交尾によるメスの拘束であることを明らかにした [2]。しかし、これらのモデルは交尾時間の進化に焦点を当てたものではなかった。

4. 提案モデル

藤野らのモデルを改良し、交尾時間を進化要素として加えたモデルを提案する。

4.1 環境の定義

提案モデルでは N 体のエージェントと大きさ F のフィールドで構成される。大きさ 1 のフィールドには、成体のエージェントが 1 体のみ活動できる。幼体のエージェントは交尾可能期の始まりと同時に式 (1) の生存確率 P_{live} で成体になる。生存確率は個体数が多くなるにつれ低くなるよ

うに設定した。実環境でも密度効果によって個体数が多くなるにつれ、餌などの資源も少なくなるために、生存確率も減少することが知られている。また定数 a によって確率に調整を加えたことで密度調整を可能にした。成体になったエージェントは S 日の交尾可能期中に交尾を行い幼体を産む。

$$P_{live} = \frac{1}{1000 + aN} \quad (1)$$

そして交尾可能期が終わると同時に成体は全て死滅し、次の交尾可能期が始まり幼体が成体になる。1世代は D 日で、1日は t_{turn} とする。ここでの $turn$ とは単位時間のことであり、エージェントの行動の基本単位となる。

4.2 エージェントの定義

エージェントの持つ要素は以下の通りである。

4.2.1 先天的要素 (遺伝子)

性別

エージェントはオスかメスいずれかの「性別」を持つ形質 (色彩)

メスの色は長さ 2 のビット列によって決定する。0 が劣性遺伝子、1 が優性遺伝子として扱い *andromorph* を劣性、*gynomorph* を優性とする。オスも形質遺伝子を保持するが発現はしない。

交尾時間

オスの交尾時間は実数値で表す。アオモンイトトンボは午前と午後で生態の変化がある。そのため、本モデルでは午前中と午後の 2 種類の交尾時間を遺伝子として保持することとした。また、メスも交尾時間を遺伝子として保持するが発現はしない。

4.2.2 後天的要素

成長

エージェントは幼体か成体のどちらかの状態をとり、次世代に行くときに幼体が成体に成長し、成体はすべて死滅する。成体と幼体は実環境でも生息域が異なるため、幼体は繁殖場であるフィールドには存在しない。また成体のみ交尾や産卵活動が可能となる。

状態

交尾中であるか交尾中でないかの 2 つの状態をとる。交尾中であるときは、交尾ペアはどちらも他の行動を取ることができない。

精子タンク (メスのみ)

メスのみの要素であり、最後に交尾したオスの精子を保管するタンクである。すべてのメスは T_{max} の容量の精子タンクを持ち、一回の交尾容量最大まで入れることができる。

嗜好 (オスのみ)

オスのみの要素であり、1日の初めに交尾したメスの色彩を記憶する。

4.3 エージェントの行動

1turn 内に行うことができる成体エージェントの行動を説明する。

4.3.1 1turn の行動の流れ

オス

交尾中でない場合、交尾相手を探すマッチングを行う。マッチングに成功した場合は交尾を行う。その後、嗜好保持時間を超過した場合は嗜好を喪失し、寿命の場合はエージェントは死滅する。

メス

交尾中でなく、マッチングに選択された場合はメスは交尾を行う。また、マッチングで選択されず、交尾経験があり、産卵期間内であれば産卵を行う。その後、寿命の場合はエージェントは死滅する。

4.3.2 主なエージェントの行動

マッチング

オスが交尾相手のメスを探すことをここではマッチングという。オスは午前も午後も区別なく 1turn ごとに 1 フィールドを選択しそこにメスがいた場合、嗜好を記憶していない状態であれば選択したメスと交尾を行い、嗜好を記憶している場合は選択したメスと嗜好が合致するならば交尾を行う。また午後の産卵期間内には、交尾行動を行うオスと産卵行動を行うメスとの性的対立があるために、メスは交尾を拒絶することが明らかになっている。そのため、産卵期間内はオスは探索成功して、かつ $P_{success}$ の確率でメスと交尾に成功する。選択したフィールドにメスがいない場合、もしくは嗜好に合わないメスだった場合や交尾に失敗した場合はもう一度フィールドを選択し直す。これを交尾が成立すればマッチングは成功し、 F_{max} 回試行しても交尾相手が見つからない場合はマッチングは失敗となる。

交尾

エージェントは交尾によってオス内の遺伝子である交尾時間が与えられ、その間はオスメスいずれも他の行動を行えない。交尾後嗜好を持っていないオスは相手のメスの色を嗜好するようになり、メスは相手の精子を精子タンク内に保存する。また、1日に最大 S_{max} 回交尾が可能である。

産卵

メスは、産卵期間内で交尾中でなく精子タンク内にオスの精子を保存していればオスの精子を消費して産卵を行う。1turn に生産する卵の数は M_{egg} であり、精子タンクは産卵した分減少する。1日に生産できる卵の上限は M_{max} である。また産卵された個体の性別は P_{sex} で決定し、色はメスの持つ色の遺伝子と保存されたオスの遺伝子によってメンデルの法則に従う。交尾時間は両親の交尾時間から実数値遺伝的アルゴリズム

の交叉手法である BLX- α で決定する。

5. 実験

提案モデルを用いた実験の結果と考察を行う。山村の数理モデルによれば、発見効率と性比が交尾時間に影響を与えるという結果となっていたため、本研究ではマッチング相手の発見効率に大きな影響を与えると思われる個体密度および午後のオスの交尾成功確率を変更した環境と性比を変更させた環境で実験を行い、交尾時間の進化動向を観察する。

5.1 実験 1: 密度変更実験

生存確率定数 a を変化させることで、個体密度に調整を加えた環境で実験を行う。式 (1) より a の値が大きくなるほど、個体数の増加によって生存確率 P_{live} が大きく下がるため、個体密度が小さくなる。これによって、低密度環境では雌とマッチングしにくくなるために最適な交尾時間が変化するのではないかと考えられる。個体密度によって交尾時間が変化する例として、カワトンボの仲間では発見効率が高い場合、つまり個体密度が高い場合は交尾時間が短くなることが知られている [9]。本実験では $a = 5, 10, 20, 30$ の 4 つの密度環境下で実験を 10 回行い、午前と午後の交尾時間の進化動向を観察した。

5.1.1 実験結果・考察

図 1 に全オス個体の午前中の平均交尾時間を示す。高密度の環境下では 70turn もの長時間交尾が確認され、密度が低下するに伴って交尾時間が短くなる推移が見られた。これは低密度ではメスとマッチングしにくくなるために、自分の精子を別のオスに掻き出されるリスクが低くなるので、長時間交尾よりも探索に時間を割いたほうがより繁殖戦略として適していることを示唆している。この結果は山村の数理モデルでの結果と一致した。図 2 は午後の平均交尾時間推移である。午後には産卵活動をするメスと交尾活動を継続するオスとの性的対立があるために、短時間交尾となり密度によって大きな差はなかった。本研究では、主に同性間競争を観察したいため、今後の実験ではより同性間競争が起きやすい午前中の交尾時間に着目する。図 3 は最終世代である 1,000 世代目での横軸を交尾時間、縦軸を適応度とした全オス個体の散布図である。適応度はオス個体が 1 世代の間に残すことができた自分の遺伝子が含まれる卵の総数とした。高密度の環境下では、70~80turn に個体が集中しており、80turn あたりの交尾時間が最も高い適応度を示した。80turn 以上の交尾が高い適応度を示さないのは、午前中の交尾が午後にまで影響を及ぼし、メスの産卵を妨げる可能性が高いからであると推測される。また、40~50turn あたりにもピークが存在しているのが観察できる。これは、午前中の交尾時間を削り、午前中の交尾回数を増やす戦略が代替戦略として出現しているのではな

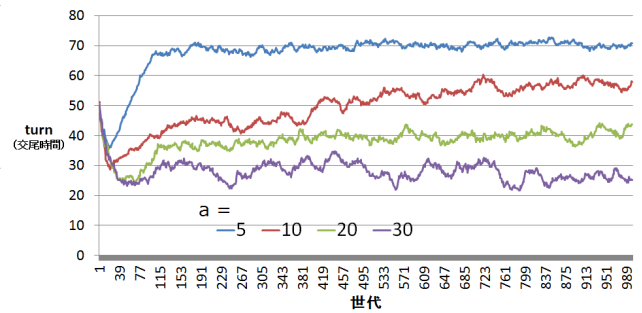


図 1 実験 1: 午前中の交尾時間推移

Fig. 1 Experiment1: mating time transition in the morning.

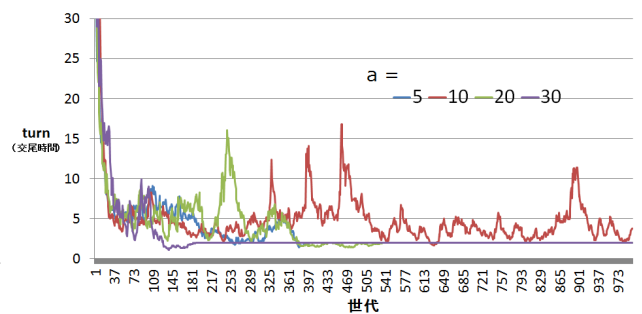


図 2 実験 1: 午後の交尾時間推移

Fig. 2 Experiment1: mating time transition in the afternoon.

いかと考えられる。山村のモデルでも進化的に安定している環境がガード戦略と探索戦略が混在している環境の場合もあることをモデルから示していた。エージェント・ベースド・モデルでも、高密度の環境下では探索戦略とガード戦略が混在しているような環境が安定しており、山村のモデルの結果とも整合する。一方で、低密度の環境下では、高密度のような 2 つのピークは観察できなかった。特に $a = 10$ では個体の分散が大きく、同じ交尾時間付近のオスでも、適応度の変動が大きいように見える。 $a = 20$ では 40~60turn に個体が集まり、交尾回数を増やす戦略に適応しているのが分かる。 $a = 30$ では 10~40turn に個体が集まり、40turn あたりにピークが観察できる。60turn 以上の交尾時間を示す個体もごく少数だが観察できる。探索型の戦略の代替戦略としてガード戦略が出現しているのではないかと考えられる。

5.2 実験 2: 交尾成功確率変更実験

次に、発見効率に直接的に関係があると思われる午後の交尾成功確率を変化させた実験を行う。アオモンイトトンボには、午後には交尾活動を行うオスと産卵活動を行うメスとの性的対立があるため、メスはオスの交尾を拒絶することが明らかになっている。そのため、本モデルでは午後の交尾成功確率 $P_{success}$ を導入することで性的対立を表現した。本実験では $P_{success} = 0.05, 0.25, 0.50, 0.75, 1.00$ の実験を行い、午前中の交尾時間の進化動向を観察した。

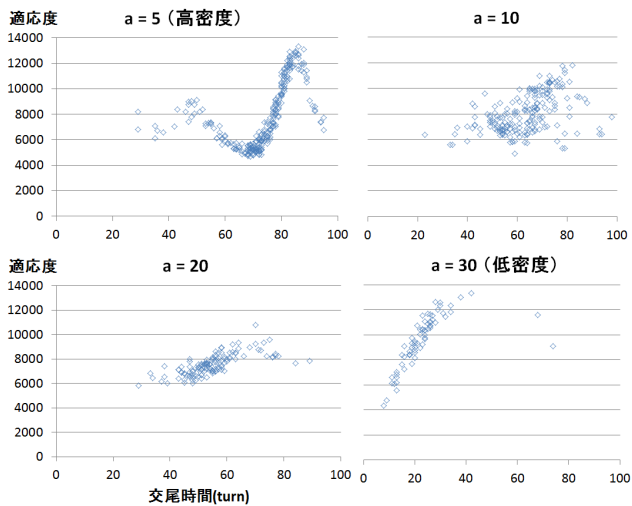


図 3 実験 1: オス個体散布図

Fig. 3 Experiment1: scatter plot of male agents.

5.2.1 実験結果・考察

図 4 にオスの午前中の平均交尾時間の推移を示す。交尾成功確率 $P_{success}$ を変化させることで、発見効率も変化するため、交尾時間にも影響がでるのではないかと推測される。 $P_{success} = 1.00, 0.75, 0.50$ はどれも長時間交尾となり、どれも大きな差はなかったが、それ以外は確率が低くなるにつれて短時間交尾となった。さらに、どれも大きな交尾時間の変動がなく比較的交尾時間が安定している様子が見られた。午後の交尾確率の影響が午前中の交尾時間に出てくるのは、午後に交尾できない可能性が高くなるため、午前中に交尾時間を短くしより午前中の交尾回数を増やすことが最適な戦略であると推測される。山村のモデルでは、性的対立を考慮してはなかったが、性的対立の強さが交尾時間に影響を与えることがモデルから示された。

図 5 は $P_{success} = 0.05, 0.50, 1.00$ の最終世代の全オス個体の交尾時間と適応度の散布図である。性的対立が弱い環境下では代替戦略が現れているような様子を示していたが、高い適応度を示しているにもかかわらず 50turn あたりに個体が少なく、ほとんどが長時間交尾を行っているような環境にあるのではないかと考えられる。一方で、性的対立が強い環境下では 20turn あたりに個体が集中しており、午前中に交尾をより多く行う探索型の戦略が最適になっていることが示唆される。

5.3 実験 3: 性比変更実験

本実験ではオスが生まれる確率を変更し、意図的に性比を変化させて実験を行う。性比によって交尾時間が変化する例は多くの生物で数多くある。トンボの 1 種であるヒメアカネはオスが増加すると、トンボの仲間で見られるタンデム（オスが尾の先でメスの首を挟む）型の長時間交尾を行うことが知られている [10]。本実験ではオスが生まれる確率 $P_{sex} = 0.30, 0.40, 0.50, 0.60, 0.70$ の実験を行

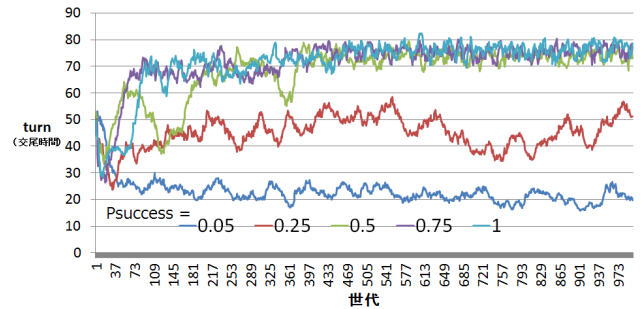


図 4 実験 2: 午前中の交尾時間推移

Fig. 4 Experiment2: mating time transition in the morning

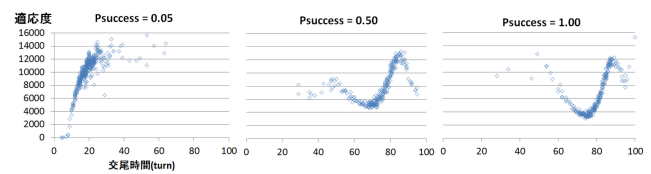


図 5 実験 2: オス個体散布図

Fig. 5 Experiment2: scatter plot of male agents.

い、交尾時間の進化動向を観察した。

5.3.1 実験結果・考察

図 6 はオスの性比が 0.5 以下である環境下での午前中の平均交尾時間推移である。メスが多い環境ではオスはマッチングしやすくなるために交尾時間が短くなり、オスが多い環境では逆に交尾時間が長くなるのではないかと推測される。グラフからオスが少ない環境になるに伴って、交尾時間が低くなっていることが分かる。実験概要でも述べた通り、これはメスが多いことでオスがマッチングしやすく、交尾しやすい環境下であるためであると考えられる。さらに、オスが少ない分同性間競争も弱く、交尾時間の大きな変動は見られなかった。図 7 はオスの性比が 0.5 以上である環境下での午前中の平均交尾時間推移である。オスが少ない環境に比べ、交尾時間の変動が大きいことが分かる。

これは同性間競争が激しく、他のオスの交尾時間に大きな影響を受けやすいためであると考えられる。しかし、交尾時間が性比によって長くなる傾向は見られず、本モデルでは $P_{sex} = 0.50$ よりも交尾時間が短くなっている。これは、図 8 からオスが多い環境下ではメスが少なく適応度が全体的に低く、そのため交尾時間の多様性が高く収束しにくいのではないためであると考えられる。しかし、長時間交尾を行う個体がやや高い適応度を示しているため、長時間交尾が有効であるのではないかと考えられる。これらの結果は、山村のモデルとも一致した。

6. まとめと今後の課題

本研究では、藤野らのアオモンイトトンボのメスの色彩に着目したエージェント・ベースド・モデルから、オスの繁殖戦略の 1 つである交尾時間に焦点を当て、実数値 GA

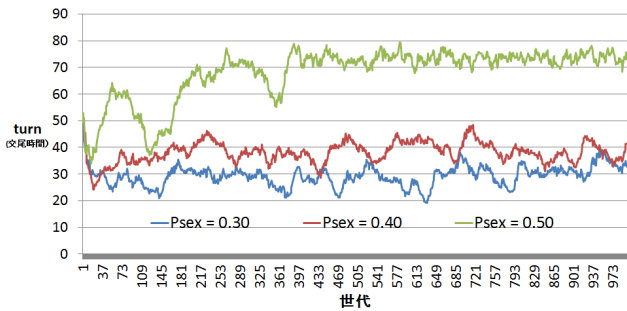


図 6 実験 3: オスが少ない環境下での午前中の交尾時間推移
Fig. 6 Experiment3: mating time transition in the morning in an environment with few males.

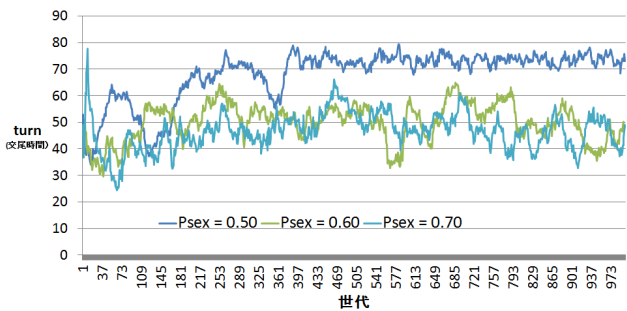


図 7 実験 3: オスが多い環境下での午前中の交尾時間推移
Fig. 7 Experiment3: mating time transition in the morning in an environment with many males.

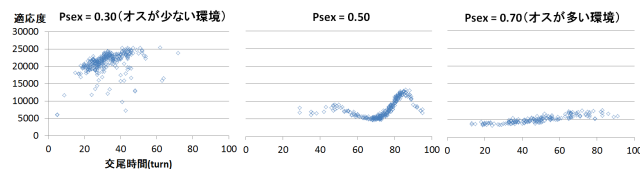


図 8 実験 3: オス個体散布図

Fig. 8 Experiment3: scatter plot of male agents.

を用いて交尾時間を進化させるモデルに変更を加えモデルの提案を行い、山村の数理モデルで明らかになった、交尾時間に影響があると思われる周囲の環境のパラメータである個体密度・午後のメスとの交尾確率・性比を変更した環境下で実験を行い、交尾時間の進化動向を観察した。その結果、環境に沿った最適な交尾時間に進化していることが確認でき、山村のモデルの結果とも一致した。さらに、山村のモデルでは示されてはいなかった性的対立の強さが交尾時間に与える影響も観察でき、性的対立が強い環境下では探索戦略をとることが明らかになった。

一方で、オスが多い環境下では、適応度に差ができにくかったために交尾時間がうまく収束していかなかった。その原因の1つとして、本研究で用いた交叉手法に問題があると考えられるため、今後はBLX- α だけでなく別の交叉法を検討することも必要である。

参考文献

- [1] G. A. Parker, 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. (R. L. Smith ed.), pp. 1-60. Academic Press, Orlando.
- [2] 藤野, 武藤, 加藤, 森山, 犬塚, 2016, 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モデル, 情報処理学会第 78 回全国大会.
- [3] R. Thornhill, J. Alcock, 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts London.
- [4] 山村, 1987. オスのメス獲得競争: 数理モデルによるアプローチ, 生物物理, 27 巻, 6 号, p. 281-286.
- [5] Y. Takahashi, J. Yoshimura, S. Morita and M. Watanabe. 2010. Negative frequency-dependent selection in female color polymorphism of a damselfly. *Evolution*, 64: pp. 3620-3628,
- [6] 高橋, 渡辺, 2008, 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好性. *昆虫*, 11: pp.13-17.
- [7] Y. Takahashi, M. Watanabe, 2009. Diurnal changes and frequency dependence in male mating preference for female morphs in the damselfly *Ischnura senegalensis*, *Entomological Science* 12(3):219 - 226.
- [8] Y. Takahashi, K. Kagawa, E. I. Svensson and M. Kawata. 2014. Evolution of increased phenotypic diversity enhances population performance by reducing sexual harassment in damselflies, *Nature Communications*, 5: pp.44-68.
- [9] S. Nomakuchi, K. Higashi, M. Harada, and M. Maeda. 1984. *Odonatologica*, 13, 259 - 267.
- [10] T. Ueda, 1979, *Res. Popul. Ecol.*, 21. 135- 152.
- [11] 澤田, 2002, アオモンイトトンボの長時間交尾について (特集 トンボの進化生態学-最近の話題から), *昆虫と自然*, 37, pp.4-8.
- [12] R. Miyabe, A. Mutoh, K. Moriyama, and N. Inuzuka, 2018, Optimization of mating strategy for damselflies by sexual selection, *The Twenty-Third international Symposium on Artificial Life and Robotics 2018 (AROB 23th 2018)*, pp.16-20.
- [13] 宮部, 武藤, 森山, 加藤, 犬塚, 2017, エージェントベースモデルを用いた多様性メカニズムの分析, 人工知能学会全国大会 (第 31 回)