

環境変化に着目した Mate-choice copying の進化モデル

尾関 康介^{1,a)} 武藤 敦子^{1,b)} 森山 甲一^{1,c)} 松井 藤五郎^{2,d)} 犬塚 信博^{1,e)}

概要: 本論文ではエージェントベースドモデルを作成しシミュレートを行う事で生物の特徴的な行動である Mate-choice copying (以下MCC) の性質を考察した。本論文では特に今まで言及されることの少なかった MCC のデメリットを解明する事を主題としている。デメリットを考えるにあたり MCC を行うと類似度の高い個体が増加するという性質に注目し、その状態で環境変化等が起きた場合に MCC は不利に働く。という仮説を立てた。仮説を確認するためにMCCの仕組みを取り入れたエージェントベースドモデルを作成し、さらにそのモデル内において環境変化を再現した。その実験結果からMCCが環境変化に弱いという仮説を確認した。

1. はじめに

自然界には、自分以外の個体の行動を観測しそれを学習する生物が存在している。そして、そういった他個体からの学習行動の一つに Mate-choice copying (MCC) と呼ばれる行動が存在する。MCCは生物の繁殖戦略の一つであり、ある個体が他個体の交尾を目撃した際に自らの異性の好みをその時の交尾していた異性と似たものに変化させるというものである [1]。MCCについては「MCCは遺伝的な性質であること」「MCCを行う個体と行わない個体の一つの種に混在していること」等が知られており、シミュレート実験によって「MCCを行うことによって生物の適応度が上昇する」といったことが知られている [2][3][4][5]。ここで、MCCを行うことにデメリットがないのであればMCCを行わない個体は淘汰されると考えられるが、実際にはMCCを行う個体と行わない個体が混在している。そして、MCCのデメリットについて詳しい事は分かっていない。そのため、MCCには明らかになっていない何らかのデメリットがあると考えられる。

ここでMCCの性質について考える。MCCによって異性の好みが似通ってくると生まれてくる子個体も似た個体が増加する。似た個体同士がMCCを行いながら繁殖をしていくためより似た個体が増加する。結果的に種の中の遺伝的多様度が低下する。このような状況で環境変化等の遺

伝的多様性が必要とされる状況に陥った場合、MCCを行うことは不利に働くのではないかと考えられる。

推察したMCCのデメリットについて検証するため、生物の繁殖を再現したエージェントベースドモデル [6][7] を参考に、モデル内に環境変化を再現したMCCエージェントベースドモデルを作成し実験を行った。環境変化が起きた後のMCCを行う個体数や適応度等を観察することにより仮説を確認する。

2. 提案モデル

2.1 モデルの概略

作成したモデルは、誕生、成熟、交尾、子孫の作成、外的要因または寿命による死、といった基本的な生物のライフサイクルを再現したエージェントベースドモデルであり、各エージェントが生物の一個体に対応している。各エージェントにMCCを行うか否かを決める遺伝子や交配相手の好みといった部分を追加することでライフサイクルの中にMCCを再現している。図1は各エージェントの行動フローチャートである。

2.2 各エージェントのパラメータ

各エージェントは個体ごとに性別、年齢、形質遺伝子、嗜好ミーム、配偶戦略遺伝子、Waitinglist、Matinglistといったパラメータをもつ。ここではそれぞれについて説明を行う。

- **性別**
個体の性別 (雌雄) を表す。雄か雌かによって個体の行動も異なる。
- **年齢**

¹ 名古屋工業大学

² 中部大学

a) johotaro@ipsj.or.jp

b) mutoh.atsuko@nitech.ac.jp

c) moriyama.koichi@nitech.ac.jp

d) TohgorohMatsui@tohgoroh.jp

e) evg97739@ict.nitech.ac.jp

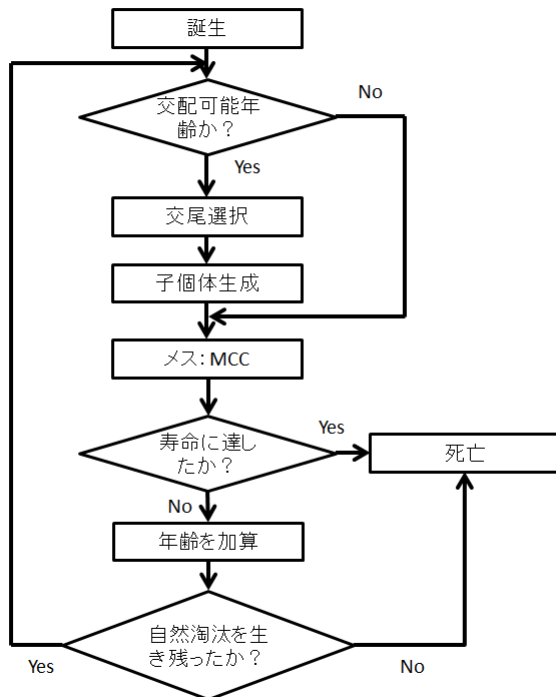


図 1 1 ステップにおけるエージェントの行動

個体の年齢を表す。全ての個体の年齢は 0 からはじまり 1 ステップごとに 1 ずつ増加していく。交配可能年齢に達していない個体は交配を行わず MCC のみを行う。また、年齢が寿命に達した個体は死亡しモデルから取り除かれる。

● **形質遺伝子**

個体そのものの優劣を表すもので、各個体 50bit を持ち、各 bit の値は 0 か 1 の二値である。これにより自然淘汰における個体の生存率が異なり、生存率が高い個体を優秀な個体とする。生存率の形質遺伝子による計算は後述。

● **嗜好ミーム**

個体の嗜好を表すもので、各個体 50bit を持ち、各 bit の値は 0 か 1 の二値である。このモデルでは雌個体のみが使用する。雌個体は自身の嗜好ミームと近い形質遺伝子を持つ雄個体を好み交配相手として選択する。この値は MCC によって後天的に変化する。

● **配偶戦略遺伝子**

MCC を行うか否かを表す遺伝子で、各個体 1bit を持つ。本研究では雌個体のみが使用する。この値が 1 であれば MCC を行う個体、0 であれば MCC を行わない個体である。

● **Waiting List**

各雄個体があつリストで、配偶者選択によりその雄個体を選択した雌個体を記録する。雄個体はこのリストに入っている雌個体の中からそのステップに交尾する

相手をランダムに選ぶ。

● **Mating List**

各雄個体があつリストで、雄個体はそのステップにおいて実際に交尾した雌が記録されている。このリストに入っている雌個体の数が多いほどその雄個体は雌個体に対して人気者あると考える。

2.3 実験環境パラメータ

実験環境のパラメータとして、交配可能年齢、配偶者選択/模倣参照数 (L)、ステップあたりの雄の交配数 (N)、突然変異率、寿命、生存可能個体数があり、ここではそれらについて説明する。

● **交配可能年齢**

年齢がこの値に達していない個体は未成熟とみなし交配を行わず、MCC のみを行う。

● **配偶者選択/模倣参照数 (L)**

雌個体が 1 ステップに出会える雄個体の数は制限されており L で表されている。雌個体が配偶者選択をする際、この値の数だけ雄個体を候補として選択する。雌個体はその中から自分の嗜好に近い雄個体を配偶者として選択する。また、MCC を行う場合にもまずこの値だけ雄個体を候補として選択し、その中で最も人気の個体 (Mating List 内の雌個体の数が最大) の形質遺伝子を嗜好として模倣する。

● **ステップあたりの雄の交配数 (N)**

1step の間に雄個体が雌個体と交配ができる最大回数を表す。この値がモデルにおける配偶システムを表しており、この値が 1 の時は一夫一妻となり、2 以上の場合は一夫多妻となる。

● **突然変異率**

個体が生まれる際、親個体からの交叉が終了した後に子個体の形質遺伝子と交配戦略遺伝子について 1bit ごとにこの確率で bit 反転が起きる。

● **寿命**

年齢がこの値に達した個体は死亡させる。

● **生存可能個体数**

実験において一度に生存可能な最大の個体数。この個体数を上回っている場合、自然淘汰により個体数を調節する。

2.4 各エージェントの行動

ここからは上記のフローチャートに沿って各エージェントの行動について詳しく説明をしていく。

2.4.1 配偶者選択

図 2 は雌による配偶者選択の図である。配偶者選択の段階ではまず雌が L 匹の雄をランダムに選び、その中から自

らの嗜好ミームと最もハミング距離の近い形質遺伝子を持つ雄を選択する。その後、選択した雄の Waitinglist へ入り雄の交尾候補となる。

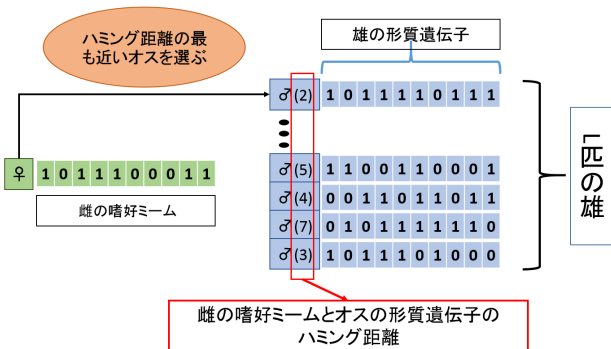


図 2 雌による配偶選択

全ての雌が配偶者選択を終えた後、雄は自らの Waitinglist にいる雌から N 匹の雌をランダムに選び交尾相手とする。

このとき雄に選ばれなかった雌はこのステップにおいて交配することはできず子生成は行わない。また、雌が雄を選ぶタイミングで選ばれなかった雄についても同様である。ここでは図の簡略化のために形質遺伝子が 10bit で表現されているが実際の実験環境では形質遺伝子は 50bit となっている。

2.4.2 子個体生成

交配が行われた場合、雌は 1 回につき 1 匹の子を生成する。このとき子の性別、形質遺伝子、配偶戦略遺伝子は交叉遺伝によって両親のいずれかから引き継がれる。嗜好ミームは両親による遺伝はなく、ランダムに生成される。また、形質遺伝子、配偶戦略遺伝子は 1bit ごとに突然変異率により bit が反転することがある。下の図 3 は交叉と突然変異が bit 列でおきる例である。ここでも図の簡略化のために形質遺伝子が 10bit で表現されているが実際の実験環境では形質遺伝子は 50bit となっている。

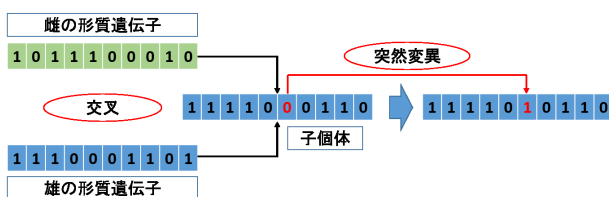


図 3 交叉と突然変異

2.4.3 MCC

MCC は配偶者戦略遺伝子が 1 である雌エージェントのみが行う。まず、雄個体の中からランダムに L 匹の雄を選択する。次に、その L 匹の個体の中で Mating List 内の雌の数が最も多い雄個体を最も人気者の雄個体と判断し、自らの嗜好ミームをその雄個体の形質遺伝子と同じものへ変化させる。図 4 は、とある雌個体が L 匹の雄個体から最も Matinglist サイズの大きい個体を選択し、自らの嗜好ミームを選択した雄の形質遺伝子と同じものへと変更させている例である。ここでも図の簡略化のために形質遺伝子が 10bit で表現されているが実際の実験環境では形質遺伝子は 50bit となっている。

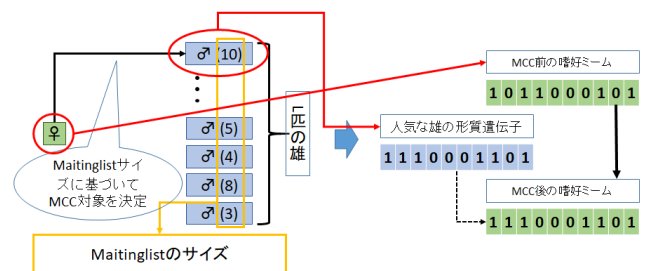


図 4 MCC の例

2.4.4 自然淘汰、寿命

全てのエージェントには寿命が設定されており、この寿命を超えたエージェントは寿命による死により削除される。また、このモデルでは生存可能個体数が設定されており、エージェント数が生存可能個体数を上回った場合は生存個体数を下回るまで自然淘汰を繰り返し、エージェントの数を調節する。自然淘汰による死は寿命による死とは違い、そのエージェントの年齢に関係なく条件によりそのエージェントを削除する。自然淘汰による各エージェントの生存率はそのエージェントの形質遺伝子から算出される適応度によって変化する。適応度は最低で 0、最高で 50 となっており整数値で表される。エージェント i の自然淘汰による生存率 S_i を式 (1) で定義する。

$$S_i = \frac{Trait + Bsr}{100} \quad (1)$$

ここで $Trait$ はエージェント i の形質遺伝子から計算される適応度を表す。適応度が 1 増えるごとに生存率が 1% ずつ上がっていく。また、 Bsr の値は、1 回目の自然淘汰では 50 とし、自然淘汰を繰り返す毎に値を 10 ずつ減らしていく (最少 0 まで)。よって自然淘汰一回毎に全個体の生存率が 10% ずつ下がっていく。すなわち、本研究では形質遺伝子から計算される適応度が高いほど生存率の高い優秀な遺伝子を持つ個体と判断する。

2.5 環境変化

ここでは本研究の主題である環境変化について、提案モデル内における再現方法の説明を行う。

2.5.1 適応度の計算方法

本モデルでは各環境において生存遺伝子というものを設定しそれを使用して適応度の計算を行っている。生存遺伝子とは各環境において最も適応度が高くなる形質遺伝子のことであり、各個体は生存遺伝子と自らの形質遺伝子が似ていれば似ているほど高い適応度を獲得することができる。図5は図のような形質遺伝子を持った個体の場合、生存遺伝子が全て1だった場合は8の適応度を獲得し、生存遺伝子が半分が1、残り半分が0だった場合には5の適応度を獲得する図である。なお、ここでも図の簡略化のために生存遺伝子、形質遺伝子共に10bitで表現しているが実験環境では50bitで同様の計算が行われている。

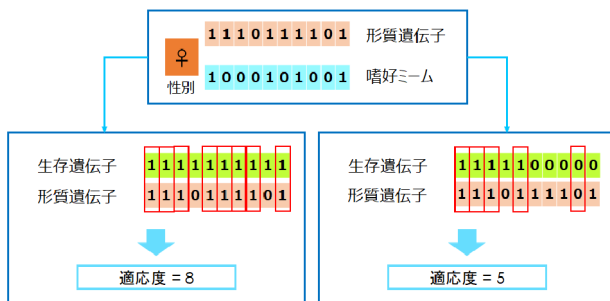


図5 獲得適応度の例

2.5.2 環境変化の再現手法

環境変化については、シミュレートの最中に生存遺伝子を変化させることで再現した。図6は環境変化による適応度の変化を例にしたものである。当初は生存遺伝子が全て

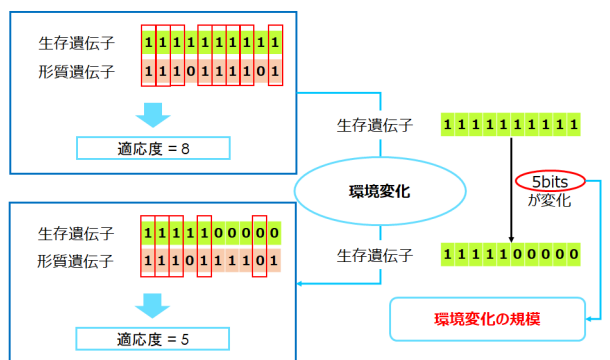


図6 環境変化の例

1であったため、この個体は8の適応度を獲得していたが環境変化が起きた。その結果、生存遺伝子が1と0が半ずつの物に変化し獲得適応度が5に変化した。本モデルにおいては獲得適応度が高ければ高いほど生存率も上昇するためこの個体は環境変化によって周囲が不利な状況に変化

したと考えることができる。

また、図6では変化した生存遺伝子の数が5bitであるが、この変化したbit数を環境変化の規模として考えることができる。なお、ここでも図の簡略化のために生存遺伝子、形質遺伝子共に10bitで表現しているが実験環境では50bitで同様の計算が行われている。

3. シミュレーション実験1

本章では、作成したMCCモデルの妥当性を確認するための実験を行う。ステップあたりの雄の交配数(N)を変化させることで一夫一妻、一夫多妻といった交配システムを再現し、その変化によってMCCを行う個体数を確認する。

3.1 実験環境

一つ目の実験におけるモデルのパラメータの設定値を、表1で示す。

表1 パラメータ設定値

最大ステップ数	500step
実験回数	20回
初期個体数	雌雄各500匹
子生成数	1匹
最大生存可能個体数	雌雄各500匹
配偶者選択/模倣参照数(L)	40
寿命	20step
交配可能年齢	2step以降
形質遺伝子の突然変異率	1%

形質遺伝子と嗜好ミームの初期値は全ての個体でランダムとする。雌個体の配偶戦略遺伝子の初期値は0でありそこから突然変異によって進化していく。

3.2 実験結果と考察

実験結果を図7に示す。

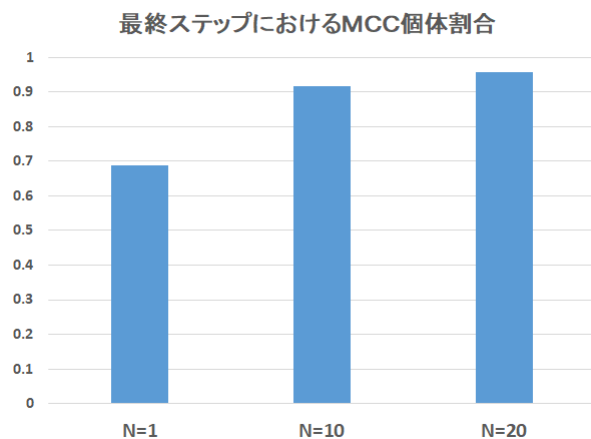


図7 最終ステップでのMCC個体割合

図7は最終ステップにおけるMCCを行う個体の割合をNの値ごとにグラフにしたものである。図7から、Nの値が小さくなるとMCCの個体割合も小さな値に収束していることが分かる。この結果から本実験環境においてMCCは一夫一妻よりも一夫多妻に適しているといえる。そしてこの結果は、一夫一妻においてMCCが流行りにくいとする先行研究と同じ傾向を示している。

4. シミュレーション実験2

本章では、MCCのデメリットに対する仮説を確認するために二つの実験を行う。一つは、実験中に環境変化を起こした際の反応を確認する実験。もう一つは環境変化の規模とMCCを行う個体割合の相関関係を確認する実験である。また、いずれの実験も複数回のシミュレートを行った上での平均値を結果として扱っている。

4.1 環境変化が起きた場合の反応を観測する実験

この実験では、環境変化が起きた場合と起きなかった場合の各個体の適応度やMCCを行う個体の割合がどのように変化するかを観測した。200stepで初めて環境変化が起こりそこから300step毎に環境変化が断続的に起きるようになっている。

4.1.1 実験環境

一つ目の実験におけるモデルのパラメータの設定値を、表2で示す。

表2 パラメータ設定値

最大ステップ数	1400step
実験回数	20回
初期個体数	雌雄各500匹
子生成数	1匹
最大生存可能個体数	雌雄各500匹
配偶者選択/模倣参照数(L)	40
ステップあたりの雄の交配数(N)	10匹
寿命	20step
交配可能年齢	2step以降
形質遺伝子の突然変異率	1%

形質遺伝子と嗜好ミームの初期値は全ての個体でランダムとする。雌個体の配偶戦略遺伝子の初期値は0でありそこから突然変異によって進化していく。

また、図8は生存遺伝子の変遷を示している。本実験では初めて環境変化が起きる200step目から300step毎に20bitずつが変化している。

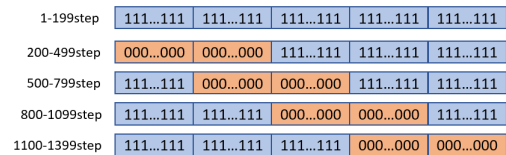


図8 生存遺伝子の変遷

4.1.2 実験結果と考察

実験結果を図9に示す。

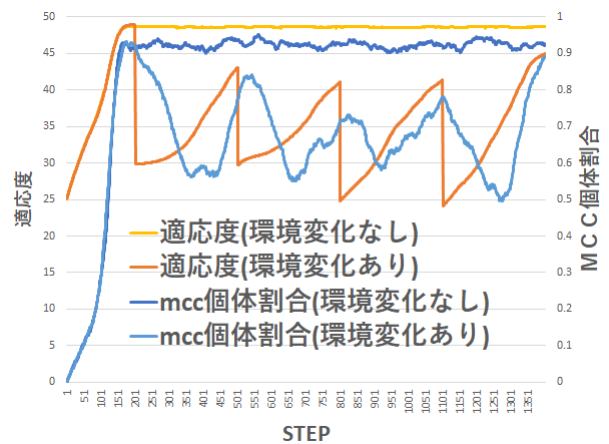


図9 MCCを行う個体の割合と適応度の平均

図9では環境変化を起こさなかった場合と起こした場合の「MCCを行う個体の割合」と「適応度の平均」を示した。環境変化が起きなかった場合、適応度は50近くまで上昇した後横ばいになり、MCCを行う個体の割合も90%以上の値まで上昇した後横ばいとなっている。次に、環境変化が起きた場合に注目する。まず適応度については生存遺伝子が唐突に変わるため環境変化のたび急激に値を下げている。そしてMCCを行う個体の割合については環境変化があるたびに割合が少なくなり遺伝子が一定まで成長すると再び割合が上昇している。

これらの結果から、基本的にはMCCを行う個体が増殖していくが、環境変化が起きるとMCCを行う個体は変化しにくいことから不利になり死滅していく。そして、ある程度種全体が成長したタイミングで再び数を増やすという動きをしていることが分かった。この動きは「MCCは環境変化に弱い」という仮説に近いものであると考える。

4.2 環境変化の規模とMCC個体割合の関係を観測する実験

この実験では環境変化の規模を変えた場合に、その後のMCCを行う個体の割合にどのような変化が出るかを確認した。そのため、シミュレートの最中に一度だけ環境変化を起こす実験を5回行い、それぞれの環境変化の規模を10bitから50bitまで10bit刻みで変化させた。

4.2.1 実験環境

二つ目の実験におけるモデルのパラメータの設定値を、表 3 で示す。

表 3 パラメータ設定値

最大ステップ数	500step
実験回数	20 回
初期個体数	雌雄各 500 匹
子生成数	1 匹
最大生存可能個体数	雌雄各 500 匹
配偶者選択/模倣参照数 (L)	40
ステップあたりの雄の交配数 (N)	10 匹
寿命	20step
交配可能年齢	2step 以降
形質遺伝子の突然変異率	1%

形質遺伝子と嗜好ミームの初期値は全ての個体でランダムとする。雌個体の配偶戦略遺伝子の初期値は 0 でありそこから突然変異によって進化していく。

4.2.2 実験結果と考察

実験結果を図 10 に示す。

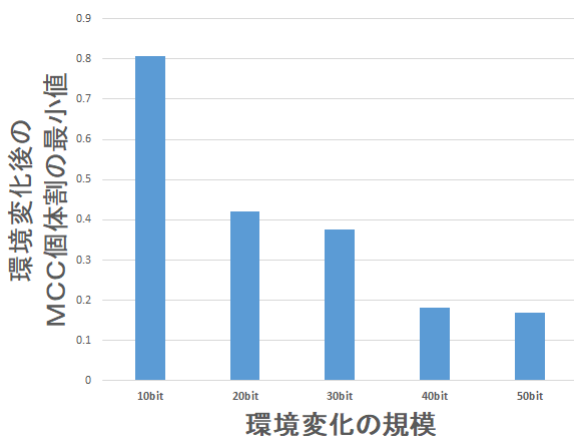


図 10 環境変化後の MCC 個体割合の最小値

図 10 では一度だけ起こした環境変化の後に最大でどの程度まで MCC を行う個体の割合が減少したかを表している。図 10 を見ると環境変化の規模が大きくなるにつれてその後 MCC を行う個体が大きく減少していることが見て取れる。この結果から環境変化の規模と MCC を行う個体の割合の減少量には相関があり、MCC を行う個体の減少の要因は環境変化にあると考えられる。よって、この実験結果からも「MCC は環境変化に弱い」という仮説の確認ができたと考えられる。

5. まとめ

本研究では MCC のデメリットについて環境変化等に対して適応しにくくなることではないかと仮説を立てた。仮説の確認のために MCC を取り入れたエージェントベースモデル内で環境変化を再現し、二つのシミュレーション実験を行った。実験の結果から MCC を行う個体は環境の変化についていけず多くが死滅することが分かった。また、環境変化の規模が大きければ大きいほど死滅する個体数が大きくなることも確認できた。以上のことから「MCC は環境変化に対して弱い」という仮説を確認できたと考えられる。

また、MCC という行動は一夫多妻の種では確認されているが、一夫一妻の種ではこの行動が確認されていないという事実がある [8][9]。そして、一夫一妻の種で MCC が行われていない理由は明確には明らかになっていない。この理由の部分について、今回確認したデメリットの観点から考察を進めることで新たな知見が得られるのではないかと考える。

参考文献

- [1] Dugatkin, Lee Alan: *Sexual selection and imitation: females copy the mate choice of other*, The American Naturalist, 139(6):1384-1389. (1992)
- [2] Servedio, Maria R and Kirkpatrick, Mark: *The evolution of mate choice copying by indirect selection*, The American Naturalist, 148(5):848-867. (1996)
- [3] Sirot, E: *Mate-choice copying by females: The advantages of a prudent strategy*, Journal of Evolutionary Biology, 14(3):418-423. (2001)
- [4] Santos, M., Sapage, M., Matos, M., and Varela, S. A.: *Matechoice copying: A fitness-enhancing behavior that evolves by indirect selection.*, Evolution, 71(6):1456-1464. (2017)
- [5] Vakirtzis, A.: *Mate choice copying and nonindependent mate choice: a critical review.*, In Annales Zoologici Fennici, volume 48, pages 91-107. BioOne. (2011)
- [6] Mutoh, A., Kato, S., and Inuzuka, N.: *Evolution of frequency-dependent sexual selection using agent-based model.*, In Artificial Life Conference Proceedings 14, pages 10-15. MIT Press. (2014)
- [7] Kosuke, O., Atsuko, M., Yutaro, I., Koichi, M., and Nobuhiro, I.: *A model of mate-choice copying focusing on mating systems.*, In Artificial Life and Robotics. (2019)
- [8] Vakirtzis, A. and Roberts, S. C.: *Nonindependent mate choice in monogamy.*, Behavioral Ecology, 21(5):898-901. (2010)
- [9] Dubois, F.: *Mate choice copying in monogamous species: should females use public information to choose extrapair mates?*, Animal Behaviour, 74(6):1785-1793. (2007)