

セミの羽化と交尾についての確率論的考察

Probabilistic considerations on eclosion and copulation of cicadas

税所 康正

広島大学工学研究院応用数学教室

Yasumasa SAISHO

Department of Applied Mathematics, Graduate School of Engineering,
Hiroshima University, Higashi-hiroshima, 739-8527 JAPAN

saisho@hiroshima-u.ac.jp

Since cicadas are difficult to keep, many ecological problems are left open. For example, in many species of cicadas in Japan it is observed that the peak of eclosion of males precedes that of females, but the reason for this sexual difference is not known. In this paper we construct a stochastic model and handle the following two problems: the first is that the peak period of copulations of cicadas. The second problem is to consider the relation between the sexual difference of eclosion periods and copulation ratio of female cicadas. This is a résumé of the author's article [10].

1 Introduction

セミは日本においてはよく知られた昆虫であるにもかかわらず、飼育することが極めて難しいため、その生態の多くは未解明のまま残されている。日本のセミの多くの種では、羽化はメスに先立ってオスのピークが先に来ることが観察されているが（例えば [6], [8] 参照）、この理由についても知られていない。しかしこの羽化ピークのずれによって、生存個体数のピークはオスとメスでずれることが予想され、そのため交尾回数がどの時点でピークを迎えるのかについても不明である。屋外においても交尾は発見が困難なこともあって観察報告はない。本稿では、確率モデルを考えてシミュレーションすることによって交尾が最も盛んに行われる時期と羽化のピークの性差との関係を調べ、さらに、羽化のピークの性差の存在がメスの交尾率に与える影響について同じモデルを用いて考察した、Saisho [10] の結果を紹介する。

多くの種のセミのメスは生涯に高々 1 回しか交尾しないのにもかかわらず、オスは複数回交尾することが報告されている（周期ゼミについては Williams and Simon [11]）。したがって、本研究では、「セミのオスは複数回交尾可能で、メスは高々 1 回交尾する」という仮定の下で、1 頭のセミの羽化から配偶行動を経て死までを確率変数ととらえて、

- (i) 羽化日の確率分布～正規分布
- (ii) 羽化後の生存日数の確率分布～正規分布
- (iii) ♂の交尾時間間隔の確率分布～指数分布
- (iv) ♂の交尾回数の確率分布～Poisson 分布

の法則に従うとし、各分布の平均、分散などのパラメータと、さらに羽化後性的に成熟するまでの日数（定数）を定め計算機によるシミュレーションを行う（詳細は §2, §3 参照）。

§2 では数学的な準備をし、§3 では §2 で準備した理論的な背景に基づいた数学的モデルを構築する。§4 で計算機によるシミュレーションの結果を示し、§5 で得られた結果の考察を行う。

2 数学的背景

ある確率空間 $(\Omega, \mathcal{F}, P)$ の上で、 $\{J_t\}_{t \geq 0}$ をパラメータ λ の Poisson 過程とし Y を $\{J_t\}_{t \geq 0}$ と独立な確率変数で正規分布 $N(m, \sigma^2)$ に従っているものとする。ここで、 $m, \sigma (> 0)$ は定数。さらに、 $E(J_Y \vee 0) = \mu$, $Y \vee 0 \equiv \max(Y, 0)$ とする。このとき、次の命題が成り立つことを示すことができる（証明は [10] を参照）。

Proposition 2.1. Z を $Z \sim N(0, 1)$ である任意の確率変数とすると,

$$\mu = \lambda m \left\{ \frac{1}{2} + P\left(0 < Z \leq \frac{m}{\sigma}\right) \right\} + \frac{\lambda \sigma}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{m^2}{2\sigma^2}}.$$

Example. $\mu = 1, m = 21, \sigma = 8$ のとき, $P(0 < Z \leq \frac{m}{\sigma}) \doteq 0.9957$ であるから, $\lambda \doteq 0.2403$.

Remark 2.1. m が十分大きいとき, $\mu \doteq \lambda m$.

Remark 2.2. $J_1, J_2, \dots, J_n$ が独立同分布確率変数列 (*i.i.d.* と略記) で, ある $\lambda(>0)$ に対して, J_1 がパラメータ $\lambda(>0)$ の Poisson 分布に従っているとすると (これを $J_1 \sim \mathcal{P}(\lambda)$ と略記), $\sum_{k=1}^n J_k \sim \mathcal{P}(n\lambda)$ であることがよく知られている。また, ある 1 日に 1 頭のオスが交尾する回数は, ある数 $\lambda(>0)$ をパラメータとする Poisson 分布であると考えたと (たとえば [5], [9] 参照), すべてのオスの交尾が互いに独立であると仮定すれば, 個体数が n であるとき 1 日の交尾総数は Poisson 分布 $\mathcal{P}(n\lambda)$ に従うことになる。

3 モデルの構築

あるシーズンにおけるオスの発生個体数を n_m , メスの発生個体数を n_f とし,

$$\mathbf{X}'_m := \{X'_{m,1}, X'_{m,2}, \dots, X'_{m,n_m}\}, \quad \mathbf{X}'_f := \{X'_{f,1}, X'_{f,2}, \dots, X'_{f,n_f}\}$$

とおく。ここで $X'_{m,1}, X'_{m,2}, \dots, X'_{m,n_m}$ は *i.i.d.* 確率変数列で, $X'_{m,1} \sim N(\mu_m, \sigma_m^2)$, 同様に, $X'_{f,1}, X'_{f,2}, \dots, X'_{f,n_f}$ も *i.i.d.* 確率変数列で, $X'_{f,1} \sim N(\mu_f, \sigma_f^2)$ とする。 $\mathbf{X}'_m$ と $\mathbf{X}'_f$ も独立とする。ここで, $\mu_m, \mu_f, \sigma_m, \sigma_f$ は正定数。

$$X_{m,k} := \text{round}(\max(X'_{m,k}, 0)), \quad X_{f,k} := \text{round}(\max(X'_{f,k}, 0)), \quad k = 1, 2, \dots$$

とおくと, オス, メスの羽化日のリストはそれぞれ

$$\mathbf{X}_m = \{X_{m,1}, X_{m,2}, \dots, X_{m,n_m}\}, \quad \mathbf{X}_f = \{X_{f,1}, X_{f,2}, \dots, X_{f,n_f}\}$$

で表される。ここで, $\text{round}(x)$ は x の小数第一位で四捨五入した整数を表す。

次に,

$$\mathbf{Y}'_m := \{Y'_{m,1}, Y'_{m,2}, \dots, Y'_{m,n_m}\}, \quad \mathbf{Y}'_f := \{Y'_{f,1}, Y'_{f,2}, \dots, Y'_{f,n_f}\}$$

とする。ここで $Y'_{m,1}, Y'_{m,2}, \dots, Y'_{m,n_m}$ は *i.i.d.* 確率変数列で, $Y'_{m,1} \sim N(\tilde{\mu}_m, s_m^2)$, 同様に, $Y'_{f,1}, Y'_{f,2}, \dots, Y'_{f,n_f}$ も *i.i.d.* 確率変数列で, $Y'_{f,1} \sim N(\tilde{\mu}_f, s_f^2)$ とし, $\mathbf{Y}'_m$ と $\mathbf{Y}'_f$ も独立, $\mathbf{X}' = \{\mathbf{X}'_m, \mathbf{X}'_f\}$ と $\mathbf{Y}' = \{\mathbf{Y}'_m, \mathbf{Y}'_f\}$ も独立とする。ここで, $\tilde{\mu}_m, \tilde{\mu}_f, s_m, s_f$ は正定数。

$$Y_{m,k} := \text{round}(\max(Y'_{m,k}, 0)), \quad Y_{f,k} := \text{round}(\max(Y'_{f,k}, 0)), \quad k = 1, 2, \dots$$

とおくと, オス, メスの羽化日からの生存日数のリストはそれぞれ $\mathbf{Y}_m = \{Y_{m,1}, Y_{m,2}, \dots, Y_{m,n_m}\}$, $\mathbf{Y}_f = \{Y_{f,1}, Y_{f,2}, \dots, Y_{f,n_f}\}$ で表される。

個体群でその年に羽化するオス, メスの (index) 集合を各々 $\Lambda_m := \{1, 2, \dots, n_m\}$, $\Lambda_f := \{1, 2, \dots, n_f\}$ とする。次に, τ_m, τ_f を各々オス, メスが羽化後性的に成熟するまでに要する日数とする (0 以上の整数)。すなわち, 羽化後それぞれ $\tau_m - 1, \tau_f - 1$ 日後までは交尾しないものとする。このとき,

$$\mathcal{E}_m(t) := \{k \in \Lambda_m : X_{m,k} = t\}, \quad \mathcal{E}_f(t) := \{k \in \Lambda_f : X_{f,k} = t\}, \quad t = 1, 2, \dots$$

とおくと、それぞれ第 t 日に羽化するオス、メスの集合を表す。さらに

$$N_m(t) := \{k \in \Lambda_m : X_{m,k} \leq t - \tau_m, X_{m,k} + Y_{m,k} \geq t\}, \quad t = \tau_m, \tau_m + 1, \dots,$$

$$N_f(t) := \{k \in \Lambda_f : X_{f,k} \leq t - \tau_f, X_{f,k} + Y_{f,k} \geq t\}, \quad t = \tau_f, \tau_f + 1, \dots$$

$$\tilde{V}_f(t) := \{k \in \Lambda_f : X_{f,k} + \tau_f = t, X_{f,k} + Y_{f,k} \geq t\}, \quad t = 1, 2, \dots$$

とおくと、 $N_m(t)$, $N_f(t)$ は t 日に生存している成熟したオス、メスの集合、 $\tilde{V}_f(t)$ はちょうど第 t 日に成熟するメスの集合を表す。

ある 1 頭のオスの成熟後 s 日後までの交尾回数を J_s として、 $\{J_s\}_{s \geq 0}$ はパラメータ λ の Poisson 過程と仮定する。成熟後の寿命を Y とすると、 $Y \stackrel{d}{=} \text{round}(\max(Y_{m,1} - \tau_m, 0))$ で、このオスのすべての交尾回数は J_Y となる。ここで、 $\stackrel{d}{=}$ は分布が等しいことを表す。このことから、オスの平均交尾回数（期待値） μ は $\mu = E(J_Y)$ となる。いまオスとメスの個体数が同じ場合、すなわち $n_m = n_f$ のとき、 $\mu = 1$ とすると ([9] 参照), Proposition 2.1 から、

$$\lambda \simeq \left\{ (\mu'_m - \tau_m) \cdot \Phi\left(\frac{\mu'_m - \tau_m}{s_m}\right) + \frac{s_m}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(\mu'_m - \tau_m)^2}{2s_m^2}} \right\}^{-1}$$

を得る。いま、 $\tilde{M}_n$ を Poisson 分布 $\mathcal{P}(\lambda n)$ に従う確率変数で、 $\{X_m, X_f, Y_m, Y_f\}$ と独立なものとし、 $m(t) := \min(\tilde{M}_{\#N_m(t)}, \#N_f(t))$ とおくと、Remark 2.2 から、 $m(t)$ は t 日に行われる個体群全体の交尾の総数を表す。ここで、 $\#A$ は集合 A の要素の個数を表すものとする。

Remark 3.1. Remark 2.2 から、

$$P(\tilde{M}_{\#N_m(t)} = k | \#N_m(t) = n) = \frac{(\lambda n)^k}{k!} e^{-\lambda n}, \quad k = 0, 1, 2, \dots, \quad n = 1, 2, \dots$$

メスの交尾回数が高々 1 回であることに注意して、 $V(t)$, $M(t)$ を

$$\begin{cases} V(1) = V(2) = \dots = V(\tau_f) = \emptyset, \\ M(1) = M(2) = \dots = M(\tau_f) = \emptyset, \\ V(t) = \{V(t-1) \cap (M(t-1))^c \cap N_f(t)\} \cup \tilde{V}_f(t), \quad t = \tau_f + 1, \tau_f + 2, \dots \\ M(t) = V(t) \text{ から等確率でランダムに } m_t \text{ 選び出された部分集合} \end{cases}$$

で定義すると、 $V(t)$ は第 t 日に生存する成熟した処女メスの集合、 $M(t)$ は第 t 日に交尾したメスの集合を表す。以上から、第 t 日における交尾の総数は $m(t) = \#M(t)$ 、生存する成熟した処女メスの個体数は $v(t) := \#V(t)$ 、また、セミの発生期間を $t = 1, 2, \dots, T$ として、この期間内に交尾したメスの総数（＝個体群全体の交尾総数）は $\sum_{t=1}^T m(t)$ 、メスの交尾比率は $r := \sum_{t=1}^T m(t)/n_f$ で表される。

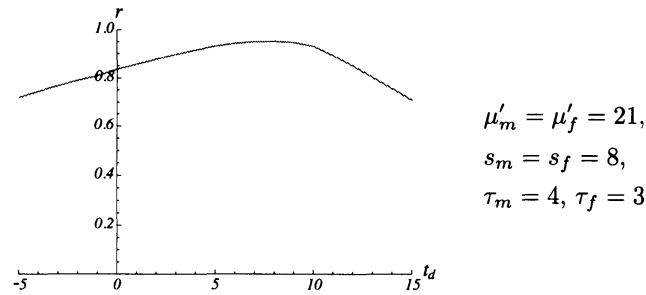
4 シミュレーション

羽化についての様々なパラメータを Mohri [6] の観察結果を参考に定めて、Mathematica を用いて計算した結果を述べる。

4.1 オス・メスの羽化日の性差とメスの交尾率

羽化日の平均の性差（オスがメスよりも早い日数）を $t_d := E(X_{m,1}) - E(X_{f,1}) = \mu_m - \mu_f$ とおいて、 t_d を変えたときのメスの交尾率 r の変化を調べる。ここではその他のパラメータを次のように設定したと

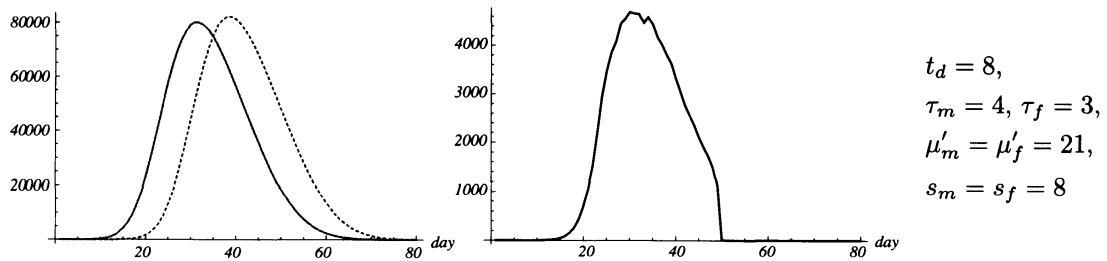
きの結果を示す（パラメータの数値を変えたときの結果は [10] を参照）。



羽化日の平均の性差 t_d （横軸）に対するメスの交尾率 r （縦軸）の変化

4.2 個体群の交尾回数の推移

§4.1 で求めた、メスの交尾率 r を最大にする羽化日の平均の性差 t_d における、生息する成熟個体数の推移と個体群全体の交尾回数の推移を調べる。ここではその他のパラメータを次のように設定したときの結果を示す（パラメータの数値を変えたときの結果は [10] を参照）。



セミの発生期の日（横軸）に対する生息個体数の推移（左側グラフ：実線がオス、破線がメス）、交尾回数の推移（右側グラフ）

5 考察

5.1 オス・メスの羽化日の性差 t_d とメスの交尾率 r

§4 で見たように、羽化時期や生存日数の分布パラメータや成熟までの日数によらず、ある $t_d(>0)$ でメスの交尾率 r は最大となり、 r の変化は $t_d = 0$ に関して対称にはならない。これは羽化後の成熟までの日数の性差にもよらない。本モデルの設定においてこのような非対称性が生じる原因は、交尾回数についてオスが複数回可能であるのに対して、メスは1回のみとしたこと以外にはない。すなわち、この数学モデルで仮定した範囲で考えると、このような交尾生態の違いがメスの交尾率に対して、オスよりもメスの羽化が遅れることの優位をもたらしていると考えられる。しかしながらこの結果は、必ずしも羽化のずれの理由が、交尾生態の違いだけであることを意味してはいない。言い換えると、§4 の結果は、メスの羽化が遅れることは交尾率の点では有利に働くことはあっても、不利にならないことを示したことに他ならない。実際、セミと異なりメスの複数回交尾が確認されているチョウ類などでも同様の羽化時期のずれが観察されていることから、その他の要因によっても羽化時期のずれが生じる可能性があることになる（チョウ類の羽化の性差については、[2], [3], [4], [7] 参照）。

さらに, Mohri [6], Williams and Simon [11] の観察結果にもとづいて, 性比 $r_s := n_m/n_f$ が 0.8 と 1.25 の場合に考察しても, 基本的な現象は変化がないことがわかる。ただし, $r_s = 1.25$ の場合は $r_s = 1$ のときと比較して, 羽化時期のずれによるメスの交尾率の変動が小さくなることがわかる。

5.2 個体群の交尾回数の推移

やはり §4 で見たように, 羽化時期や生存日数の分布パラメータや成熟までの日数を変えて, それぞれの設定の下におけるメスの交尾率 r の最大値を与える羽化日のピークの性差 t_d において, 個体群の交尾回数の推移を求めると, いずれの場合も成熟したオスの個体数のピークにはほぼ一致し, 成熟したメスの個体数のピークとは異なることがわかる。これはメスの交尾回数は高々 1 回ということで, 交尾回数は成熟したオスの個体数に強く依存するということだと思われる。

5.3 今後の課題

今回の数理モデルの設定では, 羽化後の生存日数の確率分布に正規分布を仮定した。しかし実際の確率分布がどのような分布であるかは全く不明である。これはセミの飼育が極めて困難であることに要因する。したがって今後さらに適切な確率分布が見つければ別の結果が出る可能性は残されている。

今回は進化の観点からの考察は行わなかったが, 例えば §4 で得られた「戦略」が進化的安定戦略 (ESS) であるかどうか調べることも非常に重要な問題であることは間違いない。

参考文献

- [1] J.R. Cooley and D.C. Marshall, *Thresholds or comparisons: mate choice criteria and sexual selection in a periodical cicada, Magicicada septendecim (hemiptera: cicadidae)*, Behaviour, **141** (2004), 647–673.
- [2] T. Fagerström and C. Wiklund, *Why do males emerge before females? Protandry as a mating strategy in male and female butterflies*, Oecologia, **52** (1982), 164–166.
- [3] Y. Iwasa and P. Haccou, *ESS emergence pattern of male butterflies in stochastic environments*, Evolutionary Ecology, **8** (1994), 503–523.
- [4] Y. Iwasa, F.J. Odendaal, D.D. Murphy, P.R. Ehrlich and A. Launer, *Emergence pattern in male butterflies: a hypothesis and a test*, Theor. Pop. Biol., **23** (1983), 363–379.
- [5] A. Joshi, M.H. Do and L.D. Mueller, *Poisson distribution of male mating success in laboratory populations of Drosophila melanogaster*, Genet. Res., Camb., **73** (1999), 239–249.
- [6] H. Mohri, *Sex ratios of two cicadas, Graptopsaltria nigrofuscata and Cryptotympana facialis*, Cicada, **17** (2003), 37–43 (in Japanese with English summary).
- [7] F.J. Odendaal, Y. Iwasa and P.R. Ehrlich, *Duration of female availability and its effect on butterfly mating systems*, The American Naturalist, **125** (1985), 673–678.
- [8] Y. Saisho, *A report of field researches on Terpnosia vacua*, Cicada, **17** (2003), 49–54 (in Japanese with English summary).
- [9] Y. Saisho, *A stochastic model describing the number of male insects which are left without partners*, Ecological Modelling, **207** (2007), 155–158.

- [10] Y. Saisho, *Mathematical observations on the relation between eclosion periods and the copulation rate of cicadas*, Mathematical Biosciences and Engineering, **7-2** (2010), 443-453.
- [11] K.S. Williams and C. Simon, *The ecology, behavior and evolution of periodical cicadas*, Annual Review of Entomology, **40** (1995), 269–295.