

家系図ネットワークにおける遺産の継承過程

Inheriting Process on a Family Tree Network

大阪府立大学大学院 工学研究科

生田 成望 (Narumi Ikuta), 水口 毅 (Tsuyoshi Mizuguchi)

Department of Mathematical Sciences,
Osaka Prefecture University

1 はじめに

有性生殖する生物個体の先祖数は世代を遡る毎に 2 のべきで増加する。この先祖数の指数関数的な増加は、ある世代で先祖数が当時の総人口を超えてしまう矛盾を引き起こす。この矛盾は先祖個体の中には重複した役割を持つ個体が存在することにより解消されるが、同時にこれは生物集団全体における親子関係を結ぶネットワーク、家系図ネットワークの構造が複雑であることを示す。このネットワークの構造に関して、Derrida らはある個体と家系図上の先祖個体との関係の特徴づけるウェイトや生物集団内の非血縁者の割合を表す非先祖率を定義し、中立的な生物集団のモデルを用いて先祖方向に遡る際に現れる特徴を解析した [1, 2]。そこでは非先祖率の世代に対する発展則が理論的に導出されたほか、十分世代を経るとある先祖個体の持つウェイトは注目する子孫個体を変えても同じ値に収束すること、また同一世代の個体が持つウェイトの分布はウェイトの小さな領域でべき則を示すことなどが分かった。

本研究では同じ中立的な生物集団モデルを用いて、子孫方向に辿る際に現れる特徴を解析した。ある個体に対し親の数は一定だが仔の数は確率的に決まるため、家系図を先祖方向に辿る場合と子孫方向で辿る場合にはネットワークの特徴が異なる。ウェイトが注目する個体からネットワーク上を過去方向にのみ辿る場合の到達確率という意味も持つことに注意して、未来方向に辿る場合の到達確率を遺産と名付けその統計的な解析を行った。その結果、遺産の伝播量は注目する先祖個体に強く依存すること、その確率分布はウェイトの分布と同じく値の小さな領域でべき則を示すこと、遺産はウェイトとは異なり注目する子孫個体にも依存し、その分布は有限の歪度を有する分布関数に収束することが分かった。

2 先行研究

2.1 モデル

Derrida らが家系図のネットワーク構造の解析に用いた中立的な生物集団のモデルは以下の 4 つの条件を満たす。

1. 世代間の重複はない
2. オスとメスが同数

3. ランダムに対をなし仔を作る

4. 対あたりの仔数は平均 m のポアソン分布に従う

最も過去の個体が属する世代を $g = 0$ と定義し, $g = 1$ は $g = 0$ の子供の世代, $g = 2$ は $g = 0$ の孫の世代, ..., を表す (図1参照). 本研究でも同じモデルを用いているが, 簡単のため $m = 2$ と固定し, 各世代の個体数 N が一定となる条件下にて家系図を構成した.

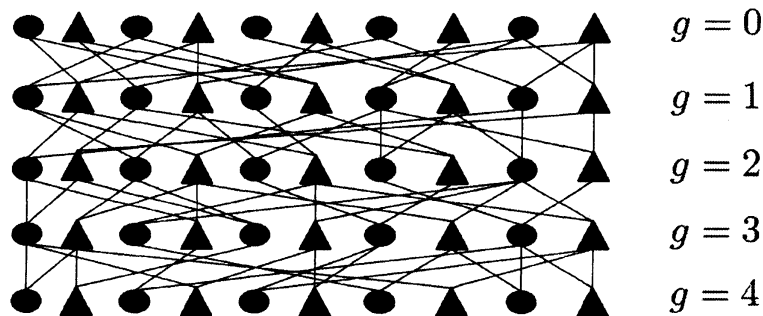


図1: モデルによって作られた仮想的な生物集団の家系図の例. ●と▲がそれぞれオスとメスを表している. 図中の一番上の個体群が最も過去の世代で, そこから下にいくにつれて子の世代, 孫の世代, ... を表す.

2.2 ウェイト

Derrida らはある注目した個体に対して, その先祖らそれぞれが与える寄与の大きさを測る量としてウェイトを定義した. 注目する子孫個体 α を主個体と呼び, 主個体 α に対する先祖個体 γ のウェイトは以下の式によって再帰的に定義される.

$$w(\gamma, \alpha) = \frac{1}{2} \sum_{\gamma' \text{ の仔個体 } \gamma'} w(\gamma', \alpha). \quad (1)$$

主個体自身のウェイトは $w(\alpha, \alpha) \equiv 1$ とする. 具体的にウェイトを計算するには, 主個体から過去方向に家系図を辿り, 自身の持つ量の半分をそれぞれ割り当てる. つまり主個体の両親のウェイトは $1/2$, 祖父母は $1/4$, ..., となるが, 役割の重複が発生した場合には子孫らの持つウェイトの半分の和になる (図2参照).

仔は両親から半分ずつ遺伝子を受け取るため, ウェイトは主個体 α と先祖個体 γ との血縁の濃さを表現している. と同時に, 主個体をスタート地点として両親のいずれか一方をランダムに選択しながら家系図を先祖方向に辿る時, その先祖個体に辿りつく到達確率であると考えることが出来る. ウェイトは保存量であり, ある世代の個体が持つウェイトの和は1になる.

Derrida らは主個体から十分世代を辿ると, 各世代の個体らが持つウェイトの分布が微小領域でべき則を示すような分布に収束すること, 主個体を変えてもある先祖個体の持つ

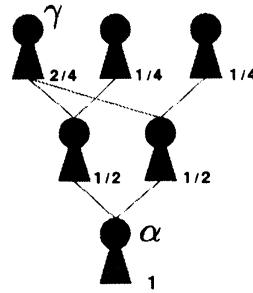


図 2: ウェイトの計算例. 個体の右下の値はそれぞれの持つウェイトを表す. 先祖個体 γ の主個体 α に対するウェイトは $w(\gamma, \alpha) = 2/4$ となる.

ウェイトの大きさは変わらないことを示した [1, 2]. なお, 本稿では Derrida らによって得られたウェイトの分布を『D 分布』と呼ぶ.

3 遺産

3.1 定義およびウェイトとの比較

Derrida らとは逆に親子関係を未来方向にたどることを考えよう. ウェイトが持つ到達確率という意味に対応する量を遺産と名付け取り扱った. すなわち, 注目する先祖個体 γ を主個体と呼び, 主個体 γ の子孫個体 α の持つ遺産を以下の式により再帰的に定義した.

$$h(\gamma, \alpha) = \sum_{\alpha' \text{ の両親個体}} \frac{h(\gamma, \alpha')}{N_{\alpha'}}. \quad (2)$$

ここで, $N_{\alpha'}$ は α' の仔数を表す. 主個体自身の遺産は $h(\gamma, \gamma) \equiv 1$ とし, 主個体から仔へ自身の持つ遺産を仔数で等分した量を継承させる. $N_{\alpha} = 0$ となる子孫個体 α は仔がいないが, この時は遺産の継承が行われない. これらの継承過程はいわゆる財産の相続手続きを想起させるため, ここで定義した量を遺産と名付けた. 役割の重複が起きた際は, オス親から受け継ぐ遺産とメス親から受け継ぐ遺産の和になる (図 3 参照).

親の数は常に 2 であるが仔数は確率的に決まる. そのため遺産が継承されないことが起こる. つまりウェイトとは異なり, 世代間で遺産は非保存量であることに注意が必要である.

3.2 解析手順およびその分布

前節で述べた生物集団モデルを作成し解析を行った. 各個体の遺産の計算は次のように行った. 仔数に合わせて仔が受け取る量が異なるため, まずは各個体の仔数を計算した. その後, 0 世代から主個体 γ を選び取り, γ には 1, それ以外の個体には 0 を与えた. 次に 1 世代の個体全てに対して, (父個体の遺産) / (父個体の仔数) と (母個体の遺産) / (母

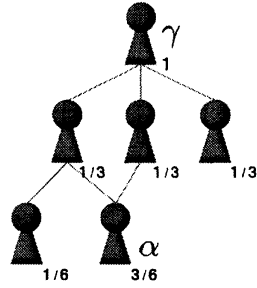


図 3: 遺産の計算例. 個体の右下の値はそれぞれの持つ遺産を表す. たとえば子孫個体 α が主個体 γ から継承する遺産は $h(\gamma, \alpha) = 3/6$ となる.

個体の仔数) の和を与えた. これを $2, 3, \dots, g, \dots$ と世代を順に下げていき, 生物集団全体に γ の遺産という量を与えた.

遺産の継承過程を特徴づけるため, 主個体 γ に対する世代毎の遺産の平均 $\langle h(\gamma, \alpha) \rangle_{\{\alpha\}=I(g)}$ を以下のように定義した.

$$\langle h(\gamma, \alpha) \rangle_{\{\alpha\}=I(g)} \equiv \frac{1}{N} \sum_{\alpha \in I(g)} h(\gamma, \alpha). \quad (3)$$

ここで, $\{\alpha\}$ は子孫個体の集合, $I(g)$ は世代 g に属する個体の集合を示す. したがって式 (3) は主個体 γ から世代 g の個体らに継承される遺産の平均を表す. 世代 g を変えた時の $\langle h(\gamma, \alpha) \rangle_{\{\alpha\}=I(g)}$ を図 4 に示した. 仔を持たない個体が持っていた遺産は次世代へ受け

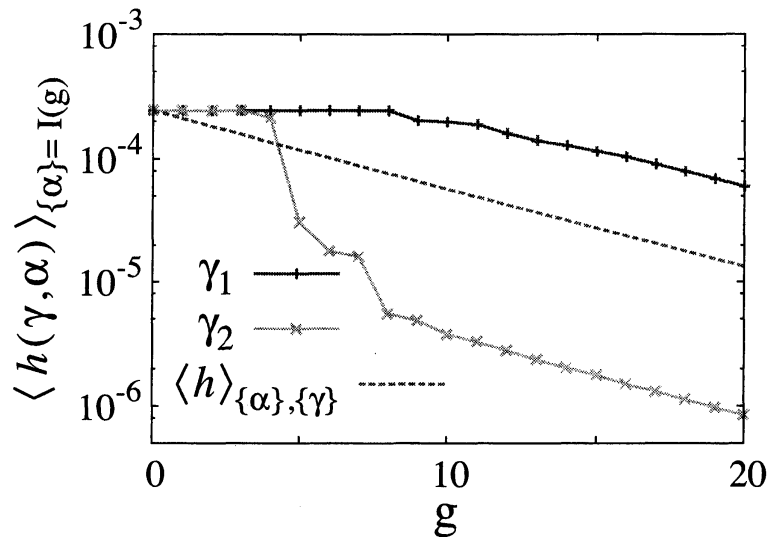


図 4: 主個体を変えた時の各世代での遺産の平均. 実線はそれぞれ $\langle h(\gamma_1, \alpha) \rangle_{\{\alpha\}=I(g)}$, $\langle h(\gamma_2, \alpha) \rangle_{\{\alpha\}=I(g)}$ を表す. 破線は $g=0$ の個体を母集団とした時の $\langle h(\gamma, \alpha) \rangle_{\{\alpha\}=I(g)}$ の平均 $\langle h \rangle_{\{\alpha\}, \{\gamma\}}$ であり, 0 世代から g 世代へ継承される遺産の平均の変化を表す. $N = 4096$.

継がれないため、世代が経つにつれて遺産の総量は単調減少する。生物集団の仔数が平均 m のポアソン分布に従う時、生物集団全体で見れば世代毎に e^{-m} の割合で遺産は減少する。このモデルにおいて、生物集団全体で継承される遺産の平均の g 依存性は

$$\langle h \rangle_{\{\alpha\}, \{\gamma\}} \equiv \frac{1}{N} \sum_{\gamma \in I(0)} \langle h(\gamma, \alpha) \rangle_{\{\alpha\} = I(g)} = \frac{1}{N} (1 - e^{-2})^g, \quad (4)$$

となる。図4にある γ_1 と γ_2 の実線が、それぞれ $g = 10$ 前後から直線に乗っているが、この直線の傾きは式(4)と一致する。また、 γ の選び方に依って受け継がれる遺産量がおおよそ100倍も変化することから、受け継がれる遺産量は先祖個体 γ の選び方に大きく依存することが分かった。

次に図4で用いた γ_1 と γ_2 に対して、 g 世代の個体の持つ遺産の分布を求めた(図5)。すなわち、図4はこれらの分布の平均値である。図5から、十分に世代が経てば遺産の分

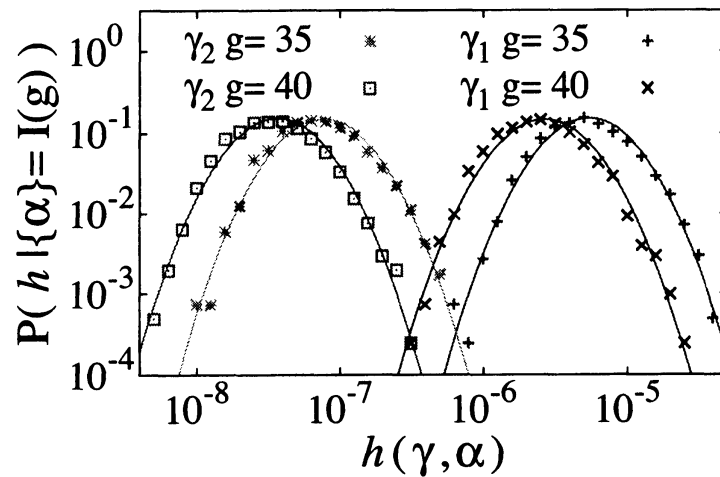


図5: 個体 γ_1 と γ_2 から35世代と40世代へ継承される遺産の分布。シンボルはシミュレーションから求めた遺産の分布を示し、実線はプロットした点を対数正規分布でフィッティングしたものである。 $N = 4096$ 。

布は平均値のシフトを除いて収束することと、個体及び世代の差は全て平均値だけに反映されていることが分かった。対数正規分布でよくフィッティングできているように見えるが、歪度を求めたところ、全て0でない有限の歪度を持っており、純粋な対数正規分布ではないことが分かった。このため図5で示されるような分布を『FS (Finited Skewness) 分布』と呼ぶ。

どの主個体を選んだとしても、血が絶えることさえなければ平均値だけが異なるFS分布に収束すると考えられる。従って、0世代の個体を母集団とした場合の平均値の分布を求めれば、継承される遺産の分布も決まることになる。0世代の全個体が、40世代の個体らに伝える遺産の量を示す分布を両対数プロットで描くと図6ようになった。ただし、血が絶えることにより遺産が受け継がれない場合はこの図には表れない。血が絶える割合

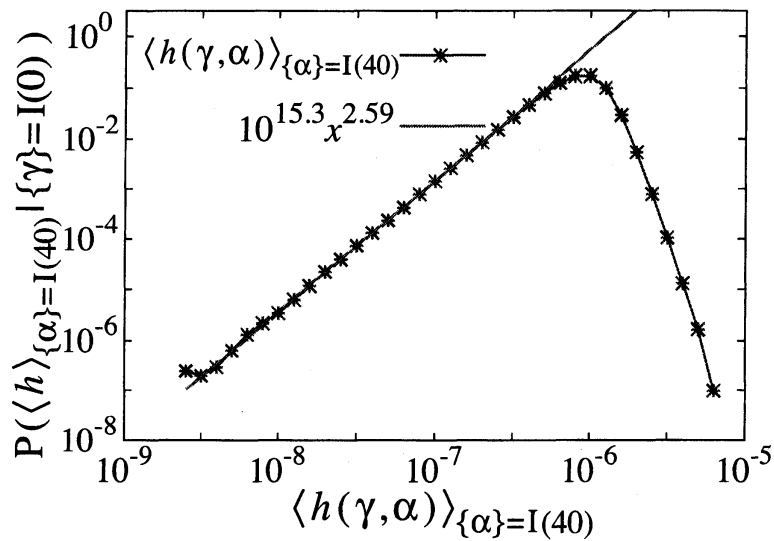


図 6: $I(0)$ の個体 γ 毎の 40 世代の個体群 $\{\alpha\} = I(40)$ へ継承する遺産の平均値 $\langle h(\gamma, \alpha) \rangle_{\{\alpha\}=I(g)}$ の分布. Derrida らの用いた条件で生物集団を 1000 回作成し, それらの結果の平均を取った. 直線は得られた分布をその微小領域でフィッティングしたものである. $N = 4096$.

は数値計算の結果 0.2 程度と求められた. この割合は Derrida らによって解析的に求められた値と一致する. 図 6 より, それぞれの個体が十分離れた世代に与える遺産の分布は微小領域 ($\langle h(\gamma, \alpha) \rangle_{\{\alpha\}=I(g)} < 10^{-7}$) においてべき則を示す. この特徴は先行研究で求められたウェイトに関する結果と類似している. しかし, ウェイトで求めた分布 (D 分布) に対して求められたべきの指数はおよそ 1.3 であり, 遺産に対して今回求められた指数のおよそ半分であるという違いがある. D 分布と特徴が似ているが指数が異なることから, この分布を『D' 分布』と呼ぶ. 図 6 は $g = 40$ としたが, $g > 10$ であれば, 微小領域のべき性は観測される.

4 まとめ

中立的なモデルによって仮想的な生物集団及びその家系図を構築した. ウェイトの到達確率に対応する量として遺産を定義し, その統計的な解析を行った. その結果, 以下のことが明らかになった.

ある世代に継承される遺産の値は, 集団内で選ぶ γ と α に大きく依存する. ウェイトは集団内で選ぶ γ には大きく依存するが α にはよらない量であり, 同じ到達確率という意味を持つ量だが辿る方向により特徴が異なる. 仔数がポアソン分布であるため, 世代毎の遺産の総量は次第に減少していく. この減少割合は, 世代を十分経ることで一定値に収束し, 収束値は理論から求められる値と一致する. この減少割合が収束した際の, 子孫世代へ受け継がれる遺産の平均量の分布を求めると微小領域でべき則を示す D' 分布となる.

遺産の平均とウェイトは子孫個体 α ではなく先祖個体 γ に依存するという性質を共有している。この性質が2つの分布が微小領域でべき則を示す一因だと考えられる。また、べきの指数が異なるのはウェイトが先祖に自身の持つ量の $1/2$ という決まった割合を与えるのに対し、遺産は辿る子孫数に応じて異なる割合で受け継がれることによるからだと考えられる。

十分世代が経つと主個体から受け継がれる遺産の分布は一定の歪度を持つ FS 分布となる。主個体毎に受け継がれる遺産の量は異なるが、平均値を除いて分布の特徴は一致する。平均仔数が2であり主個体と子孫個体を結ぶ経路の数は世代を経る毎におよそ2のべき乗で増加することと、継承する遺産は各経路によって継承する遺産の総和であることを考慮すると、もし各経路が独立ならば中心極限定理より遺産の分布は正規分布に従うと考えられる。しかし実際は役割の重複によって各経路の独立性が成り立たず、FS 分布が実現されると考えられる。また、主個体とある子孫個体を結ぶ1つの経路に注目した時、その経路で受け継がれる遺産は経路上の個体の仔数の逆数の積となるが、それがFS分布が対数正規分布に似た分布となる一因と考えられる。

今後の課題としては、第一に D' 分布に現れたべき則とべきの指数の理論的な導出が挙げられる。仔数分布に応じてこの結果が異なるのか、役割の重複による効果なのかなどを検証するため、そうした要因を変えたモデルを用いて比較検証することで、各要因の家系図ネットワークの構造への寄与や相互作用を解析できると考える。第二の課題としてFS分布の理論的な導出が挙げられる。ポアソン分布以外の仔数分布を用いた家系図ネットワークを用いて同一量を測り分布を求めること、また分布を精度よくフィッティングできる関数を探索することで、分布の理論的な導出や役割の重複による効果の解明の助けになると考えられる。第三に図4の $g < 10$ に見られるような遺産継承の過渡期の理論的導出も挙げられる。選択する γ の影響が強く出ている領域であることと、世代を経ることによってFS分布や D' 分布に収束することから、この過渡期に起こる作用を突き止めることは生物集団の特徴を求める上で大きな意味合いを持つと推測される。加えて性比や配偶ルールの効果についても今後の課題である。これら以外にも別条件を加えた生物集団のモデルを用いた検証や、実データを用いた解析結果との比較が必要である。

参考文献

- [1] B. Derrida, S. C. Manrubia and D. H. Zanette, *Phys. Rev. Lett.* **82**, 1987-1990 (1999).
- [2] B. Derrida, S. C. Manrubia and D. H. Zanette, *J. Theor. Biol.* **203**, 303-315 (2000).
- [3] 西村麻衣子, 水口毅, 数値解析研究所講究録 **1597**, 191-197 (2008).
- [4] 堀内陽介, 水口毅, 守田智, 数値解析研究所講究録 **1663**, 11-13 (2009).
- [5] 堀内陽介, 水口毅, 守田智, 数値解析研究所講究録 **1704**, 61-67 (2010).
- [6] 堀内陽介, 水口毅, 守田智, 数値解析研究所講究録 **1751**, 85-88 (2011).