

帯状分断環境における侵入生物の伝播モデル

杵崎のり子¹, 川崎廣吉², 高須夫悟³, 重定南奈子³

¹ 奈良女子大学大学院人間文化研究科, ² 同志社大学工学部, ³ 奈良女子大学理学部

近年, 道路や建物などの人為的な環境攪乱による生物の生息域分断化が種の存続に大きな影響を与え, 不均質環境における生物の存続や侵入の問題は保全生態学観点からも極めて重要な課題となっている. そこで本研究では, 不均質環境に対する生物の侵入問題に対して解析的なアプローチを試みた. つまり, 帯状の好適環境と不適環境とが周期的にあらわれる 2 次元帯状分断環境を取り上げ, これに拡張 Fisher モデルを適用して分布拡大過程の数学的な解析を行った. 特に, 少数の生物がある点に侵入した場合に帯状分断環境を伝播する速度と分布拡大パターンを解析的に描く手法を提出する.

Range Expansion of Invading Species in a Periodically Striped Environment

Noriko Kinezaki¹, Kokichi Kawasaki², Fugo Takasu³, Nanako Shigesada³

¹ Graduate School of Human Culture, Nara Women's University, ² Dept. of Knowledge Engineering and Computer Sciences, Doshisha University, ³ Dept. of Information and Computer Sciences, Nara Women's University

Environments for living organisms are often fragmented by natural or artificial habitat destruction. To simulate the range expansion of a single species in such a heterogeneous environment, we present a diffusion-reaction equation in which the rates of diffusion and reproduction periodically fluctuate between favorable and unfavorable habitats arranged in a striped pattern. Using this model, we derive a mathematical formula for the invasion speed together with the spatio-temporal pattern of range expansion.

1. はじめに

侵入種の空間的伝播についての数理的研究は, Fisher の拡散方程式 (1937) や Skellam の理論 (1951) が発表されて以来盛んとなり, 拡散モデルを用いて外来植物や昆虫, 伝染病などの侵入過程が説明されてきた. Skellam の理論は均質空間が前提となっていたが, 実際の自然環境下では, 好適環境 (森や林など) と不適環境 (河川, 道路, 建物など) が入り交じっているのが現状である. 特に, 近年道路や建物などの人為的な環境攪乱により生物の生息域が分断化され, 種の存続に大きな影響が出ている. 従って, 不均質環境における生物の存続や侵入の問題は保全生態学的観点からも極めて重要な課題となっている. しかし, こうした問題に対するこれまで

の研究は, 一般に数値計算によるシミュレーションが多く, 解析的な研究はほとんど行われていない. そこで本研究では, 不均質環境の例として帯状の好適環境と不適環境とが周期的にあらわれる 2 次元帯状環境を取り上げ, これに拡張 Fisher モデルを適用して分布拡大過程の数学的な解析を行う.

2. モデル

図 1 のような 2 次元帯状分断環境を考えた. これは, 侵入生物にとって好適な帯状の環境と不適な帯状の環境が x 軸方向に交互に周期的に現れる環境である.

この帯状分断環境に Fisher の拡散方程式を適用すると次のようになる.

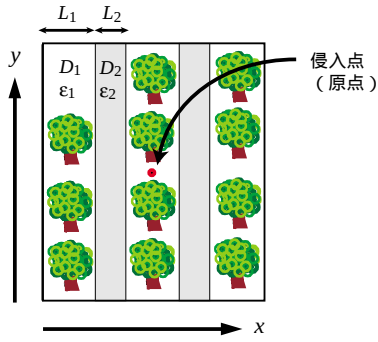


図1 帯状分断環境

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x}(D(x)\frac{\partial n}{\partial x}) + \frac{\partial}{\partial y}(D(x)\frac{\partial n}{\partial y}) + (\varepsilon(x) - \mu n)n \quad (1)$$

$$\text{初期条件: } n(x, y, 0) = N_0 \delta(x) \delta(y) \quad (2)$$

ここに、拡散係数 D と内的自然増加率 ε は x に依存する．拡散項は Fick 型を採用している．また、拡散係数 $D(x)$ と内的自然増加率 $\varepsilon(x)$ を次のように定める．

$$\begin{aligned} \text{好適環境下: } D(x) &= D_1 & \varepsilon(x) &= \varepsilon_1 \\ (mL - \frac{L_1}{2} < x < mL + \frac{L_1}{2}) \end{aligned} \quad (3)$$

$$\begin{aligned} \text{不適環境下: } D(x) &= D_2 & \varepsilon(x) &= \varepsilon_2 \\ ((m-1)L + \frac{L_1}{2} < x < mL - \frac{L_1}{2}) \end{aligned} \quad (4)$$

$$\text{ただし, } m = 0, \pm 1, \pm 2, \dots \quad (5)$$

ここで L_1 は好適環境の幅、 L_2 を不適環境の幅とし、 L は環境 1 周期の幅、 $L = L_1 + L_2$ である．当然のことながら、不適環境での増加率 ε_2 は好適環境の増加率 ε_1 より小さく ($\varepsilon_1 > \varepsilon_2$)、 ε_2 は出生率より死亡率が高いこともあるため、負の値をとる．拡散係数 D_1 と D_2 の間には大小関係をつけない．なぜなら、不適環境に入るとより速く移動して、その環境から素早く脱出しようとする生物と、逆に、移動が困難になる生物とが考えられるからである．

ところで、2 種類の環境の境界、つまり好適環境と不適環境との境界では、個体密度 n とフラックス $D(x)\frac{\partial n}{\partial x}$ が連続的につながっていなければならない．つまり、次式が満たされる必要がある．

個体密度の連続性より

$$\lim_{x \rightarrow x_n^+} n(x, y, t) = \lim_{x \rightarrow x_n^-} n(x, y, t) \quad (6)$$

フラックスの連続性より

$$\lim_{x \rightarrow x_n^+} D(x) \frac{\partial n(x, y, t)}{\partial x} = \lim_{x \rightarrow x_n^-} D(x) \frac{\partial n(x, y, t)}{\partial x} \quad (7)$$

である．ここで、 x_n は好適環境と不適環境との

境界線の x 座標を表す．

以上のモデルにおいて、環境の幅、拡散係数などのパラメタを様々に変えて、数値計算によるシミュレーションを行うことにより、次のような伝播の特徴を見いだすことができた．まず、侵入点から任意の動径方向へ拡がる速度は、好適環境では速度を上げ、不適環境では速度を下げながら、十分に時間がたつと、環境変化の周期単位で周期的に変化する周期的進行波に漸近することが分かった．また、分布域の空間パターンの包絡線は、ほぼ楕円形の形を保って拡がっていく．ただし、その形状はパラメタ値によって、先の尖った縦長の形状や円状など様々に変化した．

3. 解析

以上の特徴を踏まえた上で、次の 2 段階の手順を踏むことによって数学的解析を可能とした．

(1) まず、一般 Fisher 方程式を数学的に解析して、波面の平均 (包絡線) がノーマル方向に進む速度公式を求める．(2) 実際に求めたい速度は、包絡線の動径方向の速度であるが、これは一般にノーマル方向の速度とは異なっている．そこで、両者の幾何学的関係に着目して、包絡線の動径方向の速度を求める手法を展開する．侵入種の分布域は、この包絡線の動径方向の速度に比例して拡がるので、侵入点を中心として動径方向の速度を各方向にプロットすることによって伝播図を得る．

【解析 1】図 2 のように進行波面が進んでいる場合を考える．ここで、波面の進む方向を φ とする．進行波が 1 周期分進む時間を t^* 、平均速度を $\tilde{C}_\varphi$ とすると、

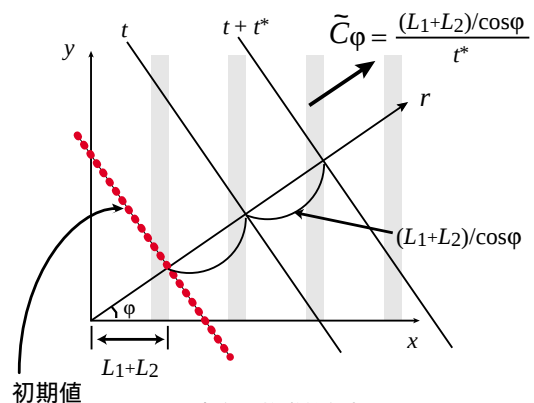


図2 速度の数学的解析

$$\tilde{C}_\varphi = (L_1 + L_2) / t^* \cos \varphi \quad (8)$$

となる．ここで任意の点の分布を $n(x, y, t)$ と表すと， t^* 後には同じ分布が環境の 1 周期分進むので，

$$n(x, y, t) = n(x + L_1 + L_2, y + (L_1 + L_2) \tan \varphi, t + t^*) \quad (9)$$

が得られる．ここで，

$$n(x, y, t) \rightarrow 0 \quad \text{as } x, y \rightarrow \infty \quad (10)$$

である．この周期を満たす周期的進行波解を

$$n(x, y, t) = f(z)g(x) \quad (z = x \cos \varphi + y \sin \varphi - \tilde{C}_\varphi t) \quad (11)$$

とする．ただし，

$$f(z) \rightarrow 0 \quad \text{as } z \rightarrow \infty \quad (12)$$

$$g(x) = g(x + L_1 + L_2) \quad (13)$$

この段階では， $\tilde{C}_\varphi$ は未知の常数である．このように仮定して式 (1) を解くと，以下のような $\tilde{C}_\varphi$ と s の間の関係が求まる．

$$\begin{aligned} & \cosh \{s \cos \varphi (L_1 + L_2)\} \\ &= \cosh(q_1 L_1) \cosh(q_2 L_2) + \frac{D_1^2 q_1^2 + D_2^2 q_2^2}{2D_1 D_2 q_1 q_2} \sinh(q_1 L_1) \sinh(q_2 L_2) \end{aligned} \quad (14)$$

$$\begin{aligned} \text{ただし, } q_1 &= \sqrt{-s^2 \sin^2 \varphi + (\tilde{C}_\varphi s - \varepsilon_1) / D_1}, \\ q_2 &= \sqrt{-s^2 \sin^2 \varphi + (\tilde{C}_\varphi s - \varepsilon_2) / D_2} \end{aligned}$$

である．この式を満たす $\tilde{C}_\varphi$ の値の中で，最小の $\tilde{C}_\varphi$ が角度 φ 方向へ進む進行波の速度となる．

【解析 2】図 3 のように包絡線が円形ではない場合，ノーマル方向と動径方向との間にずれが生じる．

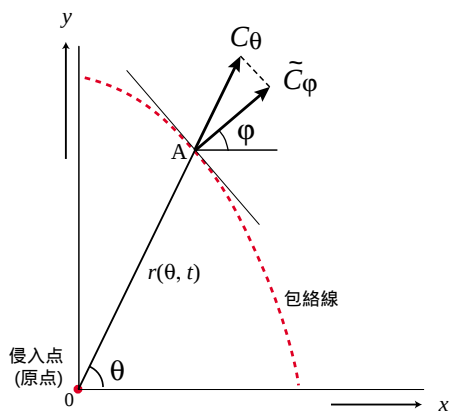


図3 伝播図の計算

波面が定常な形に達した場合を考え，その包絡線を $r(\theta)$ ，包絡線上の θ 方向の点を A とし，求める動径方向の速度を C_θ とする．幾何学的性質により，次の関係式が成立する．

$$r = C_\theta t \quad (15)$$

$$\cos(\theta - \varphi) C_\theta = \tilde{C}_\varphi \quad (16)$$

$$\tan \varphi = - \frac{\frac{dC_\theta}{d\theta} \cos \theta - C_\theta \sin \theta}{\frac{dC_\theta}{d\theta} \sin \theta + C_\theta \cos \theta} \quad (17)$$

以上の 3 式を連立させることにより， C_θ の θ に関する 1 階微分方程式に帰着するため，これを解くことにより， C_θ を求めることが可能となる．

4．解析結果

以上の手法を使って解析的に描いた伝播図が図 4 である．これに数値計算結果をあわせたものが図 5 である．極めてよく一致することが確認でき，数学的解析法の妥当性を確信することができた．

5．考察

上記の解析結果より，好適環境と不適環境の幅や拡散係数が伝播パターンに及ぼす影響について検討した．その結果，(1) 不適環境の幅が大きくなると帯を横切る方向の速度が相対的に大きく減少するため，伝播パターンは縦長に変形しながら小さくなる．(2) 不適環境の幅が閾値以下の場合，不適環境の拡散係数の増加とともに，帯に沿った方向の速度が一旦減少し，再び徐々に増加する．しかし，不適環境の幅が閾値以上の場合，不適環境の拡散係数の増加とともに，帯に沿った方向の速度は単調に減少し，やがて速度はゼロになり，集団は絶滅する．(3) 不適環境の幅と拡散係数の値に関わらず，あらゆる動径方向の伝播速度の中で，帯に沿った方向の速度が一番速く，帯を垂直に横切る速度が一番遅い．(4) 不適環境の幅がある程度広く，そこでの拡散係数が非常に小さい場合には，帯に沿った方向の先端は鋭く尖り，楕円とは大きく異なる縦長の形状をとる．

最後に，以上の結果をもとに生物学的意味について考察を加えると，不適環境の幅と拡散係数が相まって，個体数の損失数や，好適環境と不適環境の間の行き来のしやすさ，ひいては個体密度の大きさに影響を与えることから，こちら 2 つのパラメタの大小関係が，伝播速度や伝播パターンの形状を規定する大きな要因となることが結論された．

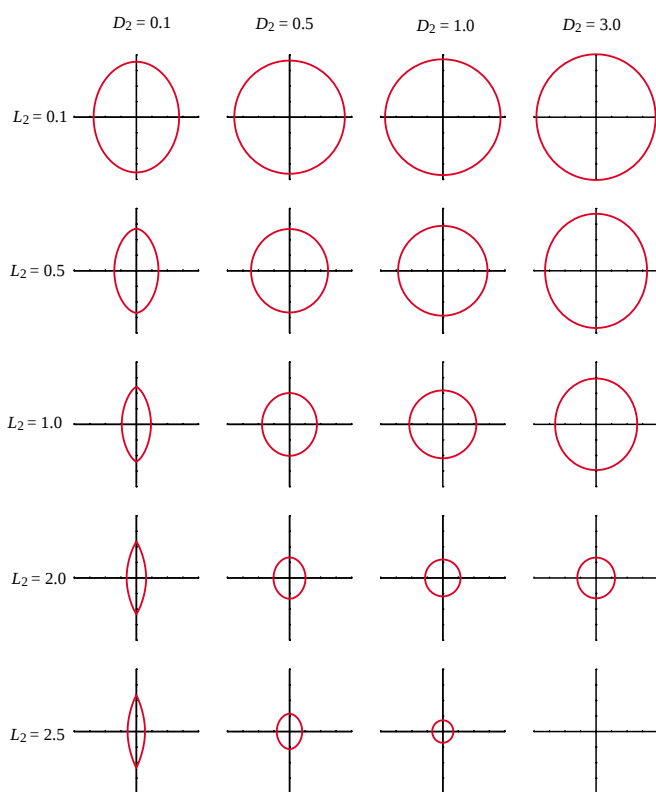


図4 数値解析による帯状環境の伝播図形

$L_1 = 1.0$, $D_1 = 1.0$, $\mu = 1.0$, $\varepsilon_1 = 1.0$, $\varepsilon_2 = -0.5$ に固定 . L_2 と D_2 を変化させる .

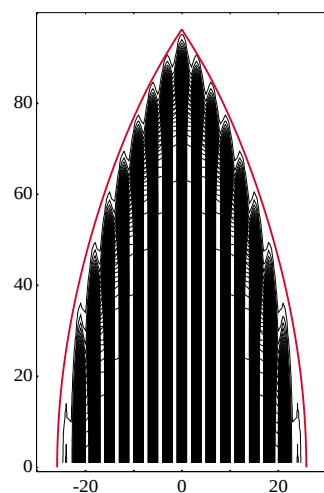


図5 解析値と数値計算結果の伝播図比較

等高線は数値計算結果, 外側のなめらかな曲線は解析値を表す .

$L_1 = 1.0$, $D_1 = 1.0$, $\varepsilon_1 = 1.0$,
 $L_2 = 2.0$, $D_2 = 0.1$, $\varepsilon_2 = -0.5$, $\mu = 1.0$.

参考文献

- [1]Ellner, S. P., Sasaki, A., Haraguchi, Y. and Matsuda, H. (1998). Speed of invasion in lattice population models : Pair-edge approximation. *Journal of Mathematical Biology* **36**(5): 469-484.
- [2]Fisher, R. A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics*. (Lond.) **7**: 255-369.
- [3]Kot, M., Lewis, M. A., Driessche, P. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, **77**(7): 2027-20042.
- [4]Mann, K. J. (1982). Inversion of large sparse matrices: Direct Methods. In: *Numerical Solutions of Partial Differential equations*, pp.338-343.
- [6]Shigesada, N., Kawasaki, K. and Teramoto, E. (1986). Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theor. Popul. Biology* **30**: 143-160.
- [7]Shigesada, N., Kawasaki, K. and Teramoto, E. (1987). The speeds of traveling frontal waves in heterogeneous environments. In *Mathematical topics in population biology, morphogenesis and neurosciences* (eds. Teramoto, E. and Yamaguti, M.). *Lecture Notes in Biomathematics* **71**: 87-97. Springer-Verlag.
- [8]重定南奈子(1992). UP Biology「侵入と伝播の数理生態学」東京大学出版会.
- [9]Shigesada, N., Kawasaki, K. and Takeda, Y. (1995). Modeling stratified diffusion in biological invasions. *The American Naturalist* **146**: 229-251.
- [10]Shigesada, N. and Kawasaki, K. (1997). *Biological Invasions; Theory and Practice*. Oxford UK: Oxford University Press.
- [11]Skellam, J. G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* **38**: 196-218.
- [12]Weinberger, H. F. (1982). Long-time behavior of a class of biological models. *SIAM J. Math. Anal.* **13**: 353-396.