

侵入生物の増殖率の空間変動が伝播速度に与える影響

杵崎 のり子

奈良産業大学情報学部

概要

近年の人為的環境攪乱により、生物の生息域が分断化されたり生物にとって好ましくない環境が増えたりするなど、生物の存続に大きな影響が出ている。そのため、環境の不均質が侵入生物の分布拡大に与える影響について数理モデルを用いて調べ保全学的観点から考察を行っていく。

本研究では、不均質な環境の中でも特にパッチ状環境（侵入生物にとって好適な環境と不適な環境が交互に周期的にあらわれる環境）において、増殖率が空間変動する場合に、生物の伝播速度に与える影響の大小について、1次元の拡張 Fisher モデルを用いて解の公式を利用して解いた。現実の環境は今回のモデルのように単純ではないが、このような単純なモデルを用いることにより、増殖率の空間変動が伝播速度に与える影響を捉える事が出来た。

結果として、好適パッチと不適パッチの増殖率の平均値が同じケースであっても、不適パッチの幅が十分に小さければパッチ間の増殖率の差（振幅）が大きいほど伝播速度が増すことや、好適パッチと不適パッチの増殖率の平均値がゼロ以下であっても、分布を拡大させることが可能となる場合があるなど、いくつかの興味深い結果が得られ、生物学的観点から考察をおこなった。

1. はじめに

侵入種の空間伝播についての数理的研究は、Fisher (1937) や Skellam (1951) の先駆的論文が発表されて以来、外来植物や昆虫、伝染病などの侵入を中心に、主として拡散増殖モデルを用いて説明されてきた (Okubo, 1980; Andow et al., 1990; Shigesada and Kawasaki, 1997)。これらの初期の理論的研究のほとんどは均質な環境での研究であったが、当然のことながら現実の環境はしばしば自然または人工的に分断されている。つまり、森や林などのように侵入種にとって好適な環境と河川、道路、建物などのような不適な環境が入り混じっているのが通常である。特に、道路や農耕地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、そこに生息する生物の存続に大きな影響が出ていることから、人為的に作り出された不均質環境に関心が向けられるようになっていった (Soule and Wilcox, 1980; Lande, 1987; Gilpin and Hanski, 1991; Nee and May, 1992; Kubo et al., 1996; Tilman and Kareiva, 1997; Shigesada and Kawasaki, 1997; 杵崎ら, 2001)。

不均質環境における生物の存続問題は、個体ベースモデル、メタ個体群モデル、セルオートマトンモデルや拡散増殖モデルなどの枠組みの中で、主としてコンピュータシミュ

レーションを用いて研究されている (Higgins et al., 1996; Tilman et al., 1997; Etter and Caswell, 1994; Durrett and Levin, 1994; Kareiva and Wennergren, 1995; Hanski, 1999; Takasu et al., 1999; Ohsawa et al., 2002)。

一方、このような不均質空間における存続条件を数学的に解析した研究もある。例えば、Cantrell and Cosner (1989, 1991, 2001) は拡散増殖方程式を用いて不均質環境における種の存続条件を導いている。また、不均質環境の中でも、特に、周期的な媒体の中での進行波は集団遺伝学、集団生物学、物理学などの広い分野で現れる現象として注目されており、中でも多くの数学者がこの問題について反応拡散方程式を用いて研究している (Gartner and Freidlin, 1979; Freidlin, 1984, 1985; Papanicolaou and Xin, 1991; Hudson and Zinner, 1995; Xin, 2000; Weinberger, 2002)。

Shigesada ら (1986) は、生態学的背景における周期的環境として、好適環境と不適環境とが周期的に現れる一次元パッチ状環境での伝播速度を研究した。彼らは周期的環境に侵入した生物の時空間分布について拡散増殖方程式 (一般 Fisher 方程式) を用いて記述し、その解として周期的進行波を特定した。また、周期的進行波の伝播速度に関する数学的公式を導出している。この一次元パッチモデルは、二次元空間のモデル、つまり帯状の好適環境と不適環境とが交互に並んだ帯状分断環境へと拡張され、数学的解析の結果、伝播速度や伝播パターンを数学的に求める方法を導出している (Kinezaki et al., 2003)。さらに、島状環境、格子状コリドー環境を帯状分断環境に加えて3種類の特殊なタイプの2次元周期的分断環境における侵入速度や拡散パターンの研究から周期的分断化の影響の研究がおこなわれてきた (Kinezaki et al., 2010)。

本研究においては、分断環境の中でも最もシンプルな環境であり、近似解の公式も求められてきたモデル、周期的一次元パッチモデルにおいて、増殖率の空間的変動が伝播速度に与える影響の本質を探るために、解の公式を使って、シミュレーションでは計算しにくいようなパラメタの組み合わせで解を求めたり、精度の高い計算も可能としたりすることによって、伝播速度に与える影響を詳しく調べていく。

2. パッチ状環境における侵入生物の伝播

2.1 Fisher モデル

生物の侵入過程を記述する代表的なモデルである Fisher の拡散増殖方程式は、侵入生物が拡散と増殖を行いながら広がっていく様子を記述している。つまり、 $n(x, t)$ を時刻 t における場所 x での侵入生物の密度分布とすると Fisher の拡散増殖方程式は次式のように表せる (Fisher, 1937)。

$$\frac{\partial n(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n(x, t)}{\partial x^2} + (r - \mu n)n \quad t > 0, \quad -\infty < x < \infty \quad (1)$$

ここで、 $D(>0)$ は拡散係数、 r は内的自然増加率（増殖率）、 $\mu(>0)$ は種内競争係数である。第1項はランダム拡散を表し、第2項はロジスティック増殖を表している。環境収容量は r/μ である。

この式を初期条件 $n(x,0) = N_0\delta(x)$ (N_0 は初期侵入個体数、 $\delta(x)$ はデルタ関数) のもとに数値的に解くと、図1のように侵入生物が増殖と拡散を繰り返しながら空間内を拡がっていく様子が求められる。侵入生物は侵入点から左右対称に拡がり、各地点では、密度が環境収容量に達するまで増加し続け、侵入の先端部分の密度分布は一定の形を保ちながら一定速度で拡がっていく。このような解を進行波という。ここで、進行波の先端を、個体密度がある微小値 n^* に達したときの位置と定義する。つまり図1において時刻 $t, t+t^*, t+2t^*$ での進行波の先端は x_1^*, x_2^*, x_3^* である。

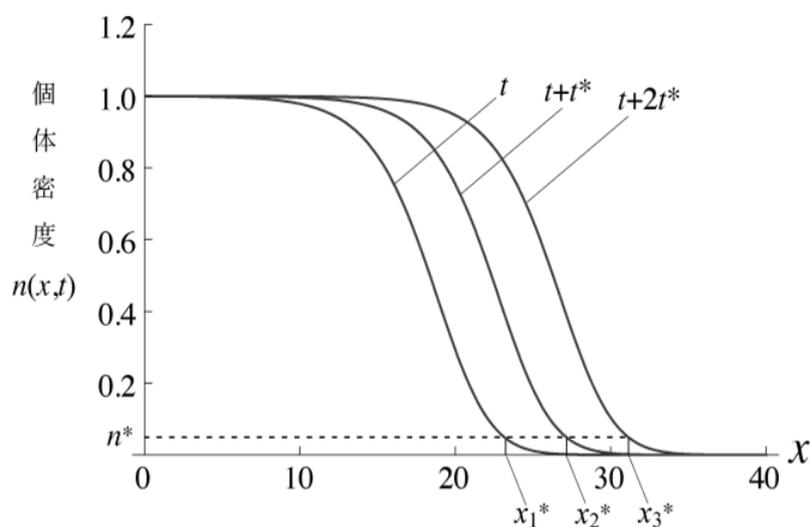


図1 Fisher の拡散増殖方程式の解の例
パラメタ値： $r=1, D=1, \mu=1$.

また、図2は原点からこの進行波の先端までの距離（以後、伝播距離と呼ぶ。）の時間変化を表したグラフであり、侵入初期の過渡的状态を過ぎると（図2の場合、およそ $t=1\sim 2$ あたりから）グラフは直線に漸近していることが分かる。進行波の伝播速度は直線の勾配で与えられ、その値は N_0 の値にかかわらず $2\sqrt{rD}$ であることが数学的に証明されている（Bramson, 1973; Fife, 1979）。

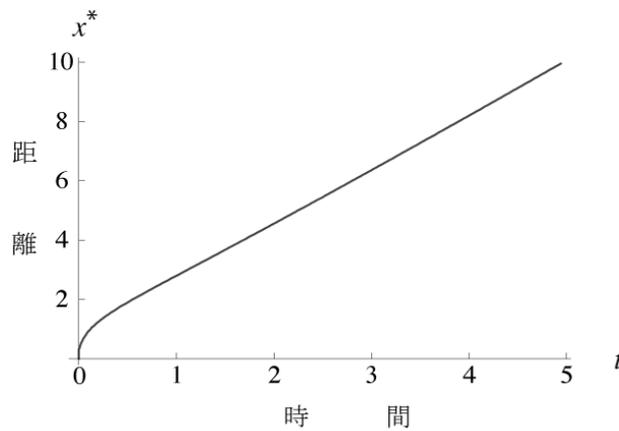


図2 伝播距離の時間変化

縦軸は原点（侵入点）からの分布の先端までの距離 x^* 、横軸は侵入が始まってからの時間 t を表す。パラメタ値： $r = D = 1$ 、分布の先端の密度 $n^* = 0.01$ 。

2.2 パッチモデル

Shigesada ら（1986）は、生態学的背景における周期的環境として、好適パッチと不適パッチが交互に周期的に並べられた一次元パッチ状環境での伝播速度を研究した。彼らは、周期的環境に侵入した生物の時空間の分布を拡散増殖方程式（一般 Fisher 方程式）で記述し、その解として周期的進行波を特定した。また、周期的進行波の伝播速度に関する数学的公式を導出している。

パッチモデルでは、空間の環境を、好適パッチと不適パッチが交互に周期的に現れる環境としている。好適パッチの幅を l_1 、拡散係数を d_1 、内的自然増加率（増殖率。以降、増殖率とよぶ。）を r_1 とする。また、不適パッチの幅を l_2 、拡散係数を d_2 、増殖率を r_2 とする。また、好適パッチと不適パッチの幅の和（周期）を L とする。すなわち、 $L = l_1 + l_2$ とする。これより、パッチモデルは次のように表せる。

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D(x) \frac{\partial}{\partial x} n(x,t) \right) + (r(x) - \mu n)n \quad (2)$$

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

$$\text{好適パッチ： } D(x) = d_1, \quad r(x) = r_1 \quad \left(mL - \frac{l_1}{2} \leq x < mL + \frac{l_1}{2} \right)$$

$$\text{不適パッチ： } D(x) = d_2, \quad r(x) = r_2 \quad \left(mL + \frac{l_1}{2} \leq x < (m+1)L - \frac{l_1}{2} \right)$$

$$m = 0, \pm 1, \pm 2, \pm 3 \dots$$

ここで増殖率 $r(x)$ と拡散係数 $D(x)$ はそれぞれ空間的に変化するので x の関数となっている。この数値解として大きく 2 種類ある。一つは、個体数が一時的に増加することであっても最終的にゼロとなり、絶滅する場合である。もう一つは個体数が空間的に広がっていく場合である。空間的に広がるとき、このパッチモデルの解は図 3 のようになり、好適パッチを通過している間に個体数を増加させ、不適パッチを通過するとき個体数の増殖率を減少させることを繰り返しながら、分布域を外に向けて広がっていく。

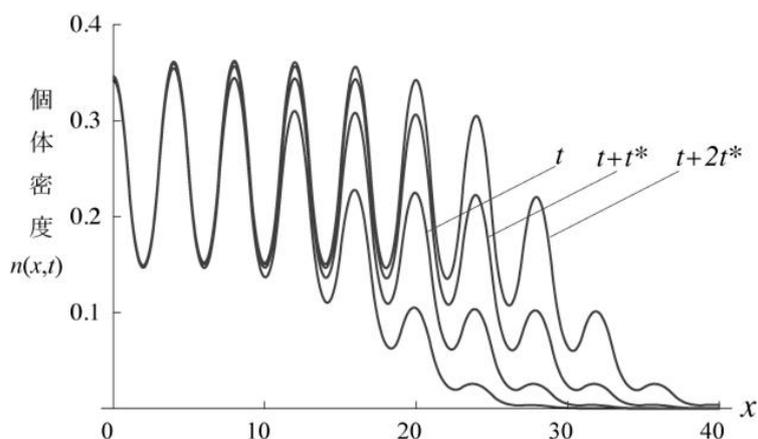


図 3 パッチモデルの解の例

パラメタ値 : $l_1 = l_2 = 2, d_1 = d_2 = 1, r_1 = 1, r_2 = -1, \mu = 1$.

図 3 では、時刻 $t, t + t^*, t + 2t^*$ における個体密度分布のグラフを表しているが、パッチの空間周期 L ずつ平行移動させると完全に重ね合わせることができる。これを周期的進行波 (Traveling Periodic Wave) と呼ぶ (Shigesada et al., 1986)。

2.3 周期的進行波の速度公式

上記のようなパッチモデルにおける周期的進行波の速度公式は Shigesada らによって次のように求められている (Shigesada et al., 1986)。

$$\cosh[s(l_1 + l_2)] = \cosh(q_1 l_1) \cosh(q_2 l_2) + \frac{d_1^2 q_1^2 + d_2^2 q_2^2}{2d_1 d_2 q_1 q_2} \sinh(q_1 l_1) \sinh(q_2 l_2)$$

where $q_1^2 = (c s - r_1)/d_1, q_2^2 = (c s - r_2)/d_2$. (3)

ここで、 c は分布の先端における速度で、 s は先端の形を与えるパラメタであり、(3) 式は、 c と s の関係を表す式となっている。この関係式を dispersion relation と呼ぶ。

c を s の関数 $c(s)$ とすると、 $c(s)$ は下に凸な連続関数となり、その最小値 (極小値) が周期的進行波の伝播速度となる (Shigesada et al., 1986; Kinezaki et al., 2003(2 次元));

Weinberger, 2002; Berestycki et al., 2005a,2005b)。つまり、周期的進行波の伝播速度は以下のように表せる。

$$\text{周期的進行波の伝播速度} : C = \min_s c(s) \quad (4)$$

図4は、好適パッチの幅 l_1 および不適パッチの幅 l_2 の幅がそれぞれ1であり、好適パッチにおける増殖率 $r_1 = 2$ 、拡散係数 $d_1 = 1$ 、不適パッチにおける増殖率 $r_2 = 0$ 、拡散係数 $d_2 = 1$ における dispersion relation の例である。この場合は、 $s = 1.04526$ において $\min_s c(s) = 2.05737$ となるため、伝播速度は2.05737と求められる。

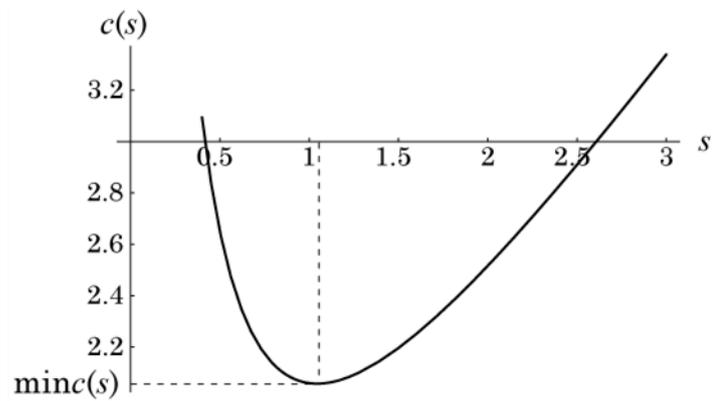


図4 dispersion relation の例

c を s の関数として $c(s)$ を求めると、このような下に凸な連続関数となる。

その最小値が周期的進行波の伝播速度となる。

パラメタ値 : $r_1 = 2, r_2 = 0, d_1 = d_2 = 1, l_1 = l_2 = 1$.

3. 本研究で使用する周期的パッチモデル

3.1 増殖率の空間変動によるパッチモデル

本研究では、増殖率の空間的変動が伝播速度に及ぼす影響を詳しく調べるために、拡散係数は1に固定し、増殖率のみが空間の周期的変動を持つ次元パッチモデルを考えた(図5)。

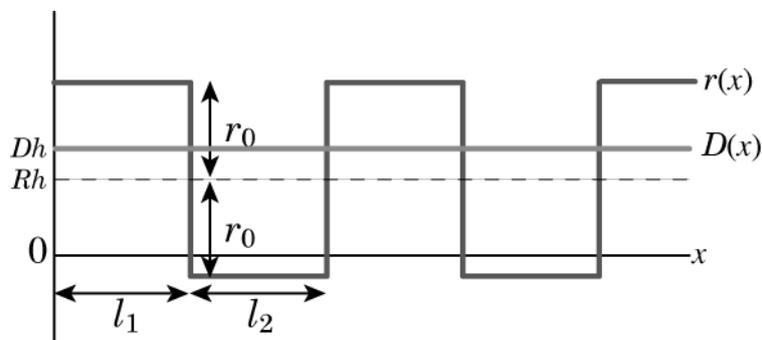


図5 本研究で使用する周期的パッチモデル

2.2節で述べたとおり、パッチモデルでは、空間の環境を、好適パッチと不適パッチが交互に周期的に現れる環境とし、好適パッチの幅を l_1 、不適パッチの幅を l_2 とする。増殖率を考えるにあたって、好適パッチと不適パッチの増殖率の単純平均値を基準値 Rh とし、 Rh からの変化幅 r_0 (≥ 0)を加減することによって、好適パッチと不適パッチの増殖率を決めることにした。ここで単純平均値を Rh としたのは、 Rh を決めるときに、パッチ幅で重みづけをする方法も考えられるが、パッチ幅を先に決めて結果的に Rh が決まるという考え方は不自然であり、好適パッチと不適パッチの増殖値を始めに決めていく方が自然であると考えた。つまり、好適パッチの増殖率は $Rh+r_0$ 、不適パッチの増殖率は $Rh-r_0$ とする。このようなモデルを考えることによって、パッチ環境全体としての増殖率の大きさを Rh で表し、好適パッチと不適パッチの増殖率の差を $2r_0$ と表現できることになる。また、拡散係数については、生物によっては不適環境で素早く移動して不適パッチを逃れるものもあれば、不適環境に入り込むことで移動困難になるものもあるために、今回の研究においては、拡散係数は好適、不適パッチで変化しない場合を考えることにした。つまり、拡散係数は1に固定した。そして、好適パッチ幅 l_1 と不適パッチの幅 l_2 の和(周期)を L とする、すなわち、 $L = l_1 + l_2$ を周期とする周期的パッチ環境を考えた。これより、本研究で使用するパッチモデルは次のように表せる。

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} (D(x) \frac{\partial}{\partial x} n(x,t)) + (r(x) - \mu n)n \quad (5)$$

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

$$\text{好適パッチ} : D(x) = d_1 = 1, r(x) = Rh + r_0 \quad (mL - \frac{l_1}{2} \leq x < mL + \frac{l_1}{2})$$

$$\text{不適パッチ} : D(x) = d_2 = 1, r(x) = Rh - r_0 \quad (mL + \frac{l_1}{2} \leq x < (m+1)L - \frac{l_1}{2})$$

$$m = 0, \pm 1, \pm 2, \pm 3 \dots$$

以上のことから、本研究においては4つの変数、つまり、増殖率の平均値 Rh 、増殖率の振幅 r_0 、好適パッチの幅 l_1 、不適パッチの幅 l_2 の関係から伝播速度への影響を考えていく。

3.2 速度計算の方法

生物の侵入過程を表すモデルの多くは、数学的解析が困難なことから数値計算、すなわちシミュレーションプログラムを作り、計算をしていく場合が多いが、今回使用する周期的パッチモデルにおいては、2.3節で述べたように、近似解の公式が得られている。そこで、(3)式の dispersion relation を今回のモデルに利用する。つまり、 $d_1 = d_2 = 1$, $r_1 = Rh + r_0$, $r_2 = Rh - r_0$ と変数を置き換えて次の(6)式を利用する。

$$\cosh[s(l_1 + l_2)] = \cosh(q_1 l_1) \cosh(q_2 l_2) + \frac{q_1^2 + q_2^2}{2q_1 q_2} \sinh(q_1 l_1) \sinh(q_2 l_2)$$

where $q_1^2 = c s - Rh - r_0$, $q_2^2 = c s - Rh + r_0$. (6)

式(6)に4つの変数、増殖率の平均値 Rh 、増殖率の振幅 r_0 、好適パッチの幅 l_1 、不適パッチの幅 l_2 を代入し、科学技術計算ソフトウェア Mathematica により適宜 dispersion relation のグラフを描き、 s と c の関係を調べながら、Mathematica の FindMinimum 関数により極小値を求めていった。このとき、最終的に絶滅するような条件である場合には、dispersal relation のような下に凸となる連続関数の関係が得られないし、また、 s の範囲や c の初期値として適切な値を選ばないと適切な極小値が求められなかつたりするので、注意が必要である。

しかし、このような解の公式を用いることにより、シミュレーションにかかる時間は不要となり、シミュレーションでは計算しにくいようなパラメタの組み合わせで解を求めることができたり、精度の高い計算も可能となつたりするために、その利点を生かして伝播速度を求めることができる。

4. 結果

4.1 増殖率の振幅 r_0 と伝播速度 c の関係 (1)

図6は、横軸が増殖率の振幅 r_0 、縦軸が伝播速度 c であり、それらの関係を表している。左側の(a)のグラフは、 $l_1 = l_2 = 1$ であり、好適パッチと不適パッチの幅が等しいときであり、右側の(b)のグラフは不適パッチの幅 l_2 がその2倍の $l_2 = 2$ の時である。

それぞれのグラフでは、増殖率の平均値 Rh の値を-1から2まで1刻みに変化させたときの伝播速度の理論値を $0 \leq r_0 \leq 10$ の範囲において計算したものである。

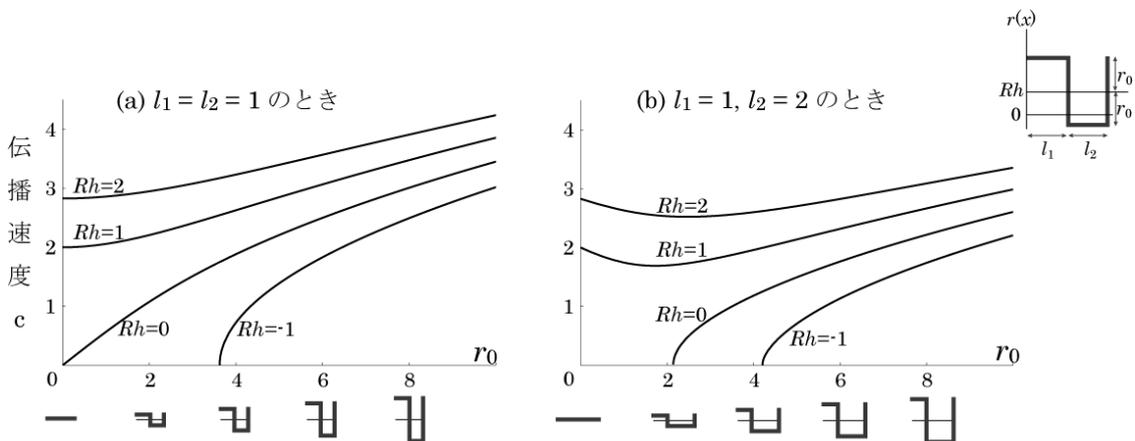


図6 増殖率の振幅 r_0 と伝播速度 c の関係. パラメタ値: $d_1 = d_2 = 1$. 好適パッチと不適パッチの幅(長さ)を固定しておき、各増殖率の平均値 Rh の値に対し増殖率の振幅 r_0 を変化させたときの伝播速度 c の変化を表す。(a)は好適パッチ幅 l_1 と不適パッチの幅 l_2 を1に固定。(b)は好適パッチ幅を1、不適パッチ幅を2に固定。

このグラフから分かることは、(a)のように好適パッチと不適パッチの幅が同じときには、増殖率の振幅が増加するにつれて伝播速度は単調増加しているが、(b)のように不適パッチの幅が大きい場合には、必ずしも単調増加するわけではなく、 $Rh = 1, 2$ では、 r_0 が $0 \sim 2$ の間までにおいて伝播速度は一度減少した後に増加しているということが分かった。(a)の条件において伝播速度が単調増加するという結果は、Kinezaki ら(2006)による正弦関数で空間変動する周期的モデルで得られた結果と同様であることが確認された。今回の研究において、不適パッチと好適パッチの幅をそれぞれに変えることのできるモデルを考えたことにより、(b)のように、不適パッチ幅 l_2 の違いによる不適パッチでの増殖率の影響の違いとして表れている。

また、平均増殖率がゼロ以下の場合 ($Rh \leq 0$) であっても、好適パッチと不適パッチの増殖率の振幅 r_0 が十分あれば、たとえ不適パッチ幅 l_2 が長くても侵入可能となっていくことも分かり、Kinezaki ら(2006)の結果よりもより広い条件で同様のことがいえることを確認することができた。

4.2 増殖率の平均値 Rh と伝播速度 c の関係 (2)

図7のグラフは横軸が増殖率の振幅 r_0 、縦軸が伝播速度 c であり、図6の場合と同様ではあるが、図7のそれぞれのグラフでは視点を変えて、不適パッチの幅 l_2 を 1, 2, 4 に固定して $0 \leq r_0 \leq 10$ の間で伝播速度が変化の様子を表している。このときの好適パッチの幅 l_1 は 1 に固定している。 $r_0 = 0$ のところは、増殖率が全ての x において Rh に等しく、均質であることを表す。よって、 r_0 が十分に大きいところでは、好適環境の増殖率はより大きく、不適環境の増殖率はより小さくなり、その差が大きくなることを意味している。

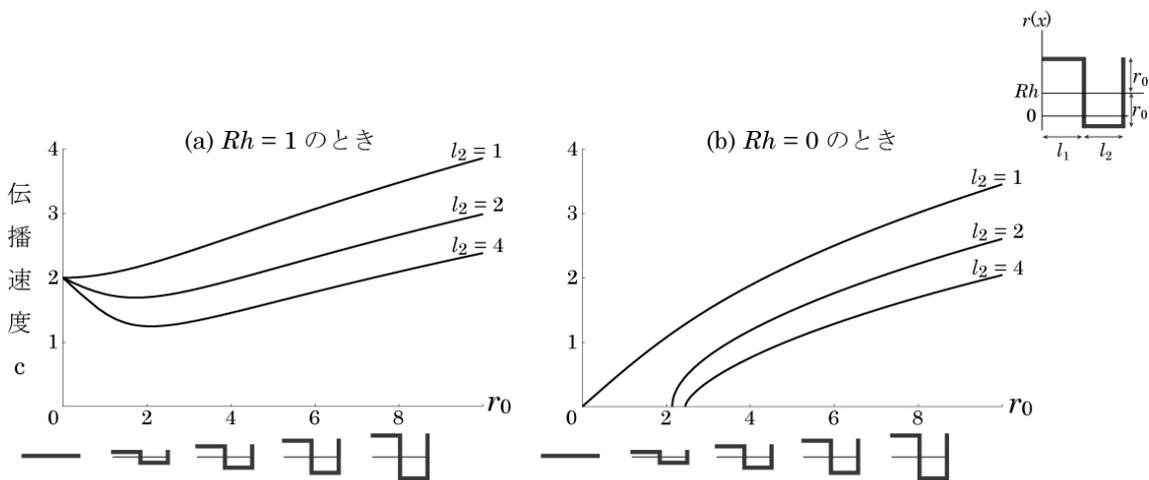


図7 増殖率の振幅 r_0 と伝播速度 c の関係
 パラメタ値 : $d_1 = d_2 = 1$. $l_1 = 1$.

(a)のグラフは $Rh = 1$ のときの様子を表しており、 $l_2 = 2, 4$ において r_0 が2ぐらいまでの間で伝播速度は一旦減少し、その後 r_0 が増加するとともに伝播速度があがっていることが図6のグラフよりもよく分かる。不適パッチの幅 l_2 が増すにつれてこの傾向は強く出ることが確認できている。また、(b)のグラフでは、 $Rh = 0$ の場合の振幅 r_0 の増加に伴い、十分に r_0 が大きくなると侵入可能となり、その後 r_0 が増加すると伝播速度は単調増加していくことが分かる。 Rh が負の値であっても、十分に r_0 が大きくなると同様のことが起こっていることが確認できた。

また、(a)、(b)それぞれの場合において、不適環境の幅 l_2 が大きくなるにつれて、伝播速度は遅くなっていることが分かる。

4.3 不適パッチの幅 l_2 と伝播速度 c の関係

図6、7より不適パッチの幅 l_2 が増すことによって伝播速度が減少することが分かったが、不適パッチにおける増殖率が負の場合、当然であるともいえよう。そこで、この傾向は l_2 の幅がさらに大きくなるにつれて、この傾向がより強く出るか、どうかという点について次に調べた。

図8は、縦軸に伝播速度、横軸に不適パッチの幅 l_2 をとり、 $0 \leq l_2 \leq 10$ の範囲における伝播速度の理論値を求めたグラフである。

図8のグラフ(a)、(b)においては、それぞれ増殖率の平均値 $Rh = 2, 1$ における不適パッチ幅 l_2 が伝播速度に与える影響を調べたものである。この時、増殖率の振幅 $r_0 = 0$ とおくと、増殖率が変化しない、すなわち増殖率が Rh で一定の均一環境となることを意味するので、その均一環境の場合の伝播速度を点線で表した。このように、均一環境における伝播速度と比較すると、増殖率の平均値 Rh が同じであっても、不適パッチの幅 l_2 が十分に短い間は、増殖率の振幅 r_0 が大きいほど伝播速度を上げる方向に大きく作用しているが、不適パッチの幅 l_2 が0から徐々に大きくなるにつれてその影響が小さくなり、伝播速度 c の増加幅は減少し、あるところから伝播速度を引き下げる方向に働くことが分かる。しかし、 l_2 をある程度以上引き伸ばしても伝播速度の減少幅は小さくなり、緩やかに減少の傾向をもつ程度に留まる。(a)や(b)の場合では、 l_2 の幅が6あたりを超えてからはかなり緩やかに減少し、 l_2 を100まで変化させて伝播速度を求めたが、殆ど変化がなかった。また、(a)や(b)のケースでは不適パッチ幅 l_2 が増加すると r_0 の大きさの順に伝播速度が順に大きいというわけではなく、グラフが不規則的に交差している。今回の計算結果では、どの様な規則性の元で大小入れ替わっているのかは分かっていない。

一方、グラフ(c)、(d)においては、増殖率の平均値 $Rh = 0, -1$ における場合について伝播速度を計算した結果である。均一環境において増殖率がゼロ以下であれば、伝播速度はゼロであり侵入不可能となる条件である。ところが、この場合には、不適パッチ幅が十分に小さいときにはグラフ(a)、(b)と同様に増殖率の振幅 r_0 が加わることによって伝播速度を増加させる影響が出るが、不適パッチ幅 l_2 を増加させていくと、増殖率の振幅 r_0 が小さい場合には、速度がゼロに落ちてしまう、つまり、絶滅することがわかる。しかし、増殖率の振幅 r_0 が大きい場合($Rh = 0$ の場合には $r_0 > 4$ において、 $Rh = -1$ の場合には $r_0 > 8$

において) は l_2 が十分に増加しても緩やかな速度減少傾向が見られるものの、不適パッチの幅 l_2 が 20 までの範囲においては絶滅には至っていないことが確認できている。

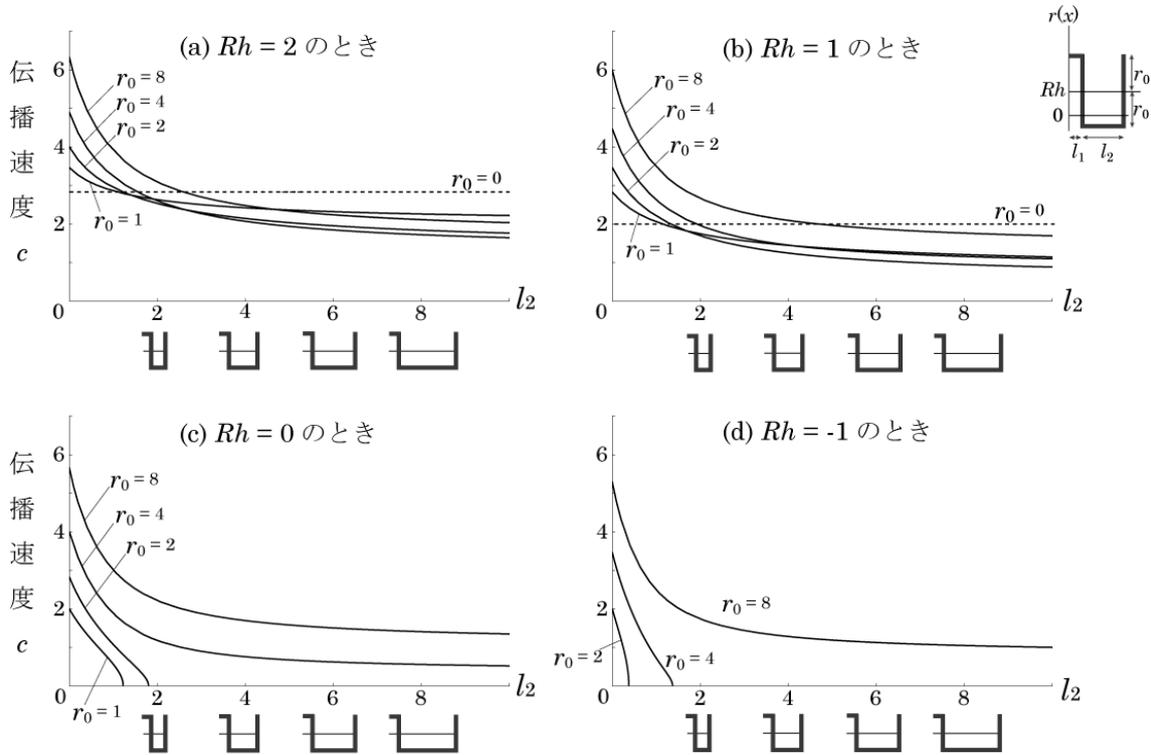


図8 不適パッチの幅 l_2 と伝播速度 c の関係
 パラメタ値 : $d_1 = d_2 = 1, l_1 = 1$.

5. 考察

5.1 増殖率の空間変動が侵入生物の伝播速度に与える影響のまとめ

本研究では、増殖率の空間的変動が伝播速度に及ぼす影響という問題に取り組み、その本質を知るために、拡散係数については一定値をとり、増殖率のみが空間的変動をとる一次元の周期的パッチモデルを考え、解析解の公式をつかって伝播速度を計算し、その結果を示してきた。本研究の結果をまとめると、以下ようになる。

- (1) 増殖率の振幅 r_0 が大きくなるにつれて、伝播速度を単調に増加させる効果があるものとみられてきたが、必ずしも成立するわけではなく、不適パッチ幅が十分に小さい場合には顕著にその傾向が見られるものの、不適パッチ幅が大きくなるにつれて増殖率の振幅によるこのような特性は見られなくなり、不適パッチ幅が十分に大きい場合には、伝播速度はむしろ減少する傾向にある。
- (2) 好適パッチと不適パッチの増殖率の平均値（基準値）が負であっても、増殖率の振幅がある程度以上であれば、不適パッチの幅 l_2 が十分に大きくても侵入可能となり、分布拡大することがある。

(3) 逆に、好適パッチと不適パッチの増殖率の平均値（基準値）が負であって、増殖率の振幅が大きいと分布拡大していても、不適環境の幅 l_2 が増加することによって絶滅することがある。

以上の3つの点は、本課題における伝播速度の計算により分かったことであり、また、(2)については、以前から分かっていたが今回の研究により改めて確認できた特性である。

その他、十分に確認できたわけではなく、理由もはっきりしないが、以下のような新たな傾向も見えてきた。

(4) 好適パッチと不適パッチの増殖率の間に大きな振幅があっても、不適パッチ幅 l_2 が十分に大きい場合には伝播速度は不適パッチ幅が大きくなるほど減少する傾向にあるが緩やかであり、一定値に収束しているように見える。

(5) 上記(4)と同じ条件ではあるが、好適パッチと不適パッチの増殖率の間に大きな振幅があって、不適パッチ幅 l_2 が十分に大きい場合に増殖率の振幅の大きさと関係なく速度の大小が入れ替わっている。

5.2 生物学的意味に関する考察

次に、今回の伝播速度の計算結果における生物学的意味について考察する。

まず、5.1節の(1)については、不適パッチ幅が十分に短い場合において、環境全体としての増殖率を下げる影響があまり強く出ないために、パッチ幅の広い好適パッチの影響が強く表れたものと考えられる。また、好適パッチと不適パッチの幅が同程度の長さがある場合には、好適パッチにおける増殖率の高さにより個体数を上げて伝播速度を上げる効果の方が大きく、このような結果が出ているものと考えられる。しかし、不適パッチの長さが十分に長くなることにより、一度不適パッチに入り込むとそこから脱出するのに時間がかかり、その中で個体数を減らすことにより、伝播速度を落としているものと考えられる。

また、今回の研究において、5.1節の(2)のようにパッチ環境における増殖率の振幅の効果が再確認できた。

6. おわりに

今回のシンプルなモデルを使うことによって、パッチ環境における増殖率が伝播速度に与える影響の本質は、好適パッチと不適パッチの増殖率の値だけでなく、その両者の差による振幅の効果が大きく出る場合があることが分かった。特に、増殖率の平均値が負の場合において、不適パッチの幅が非常に大きくなる場合には、シミュレーションではおこないきい条件ではあるが、解析解を利用することによって、この効果が強く残る場合があることが分かった。5.1節の(4)に見られた現象のように、不適パッチの長さが非常に長く推移しても全滅することなく伝播速度がある一定の値に漸近しながら保っているかどうかということや5.1節の(5)に見られる振幅の大きさの順番とは違った速度の変化が見られたのがどういう原因によるものかという新たな課題が見つかった。

今回は、増殖率の空間的変動が伝播速度に及ぼす影響を見るためにこのような増殖率のみが変化するシンプルなモデルを考え、解析解の公式を利用して、新たな課題が見つかった。

たので、この新たな課題に対して、今後も適切なモデルを考えて増殖率や拡散係数の空間的変動が伝播速度に与える影響の本質を見つけていくことによって、生物の保全的観点から考察していきたい。

謝辞

本研究を進めるにあたり、同志社大学教授・川崎廣吉先生および科学技術振興機構教授・重定南奈子先生にご討論やご意見を頂いた。ここに深謝の意を表する。

参考文献

- Andow, D. A., Kareiva, P. M., Levin, S. A., Okubo, A., 1990. Spread of invading organisms. *Landscape Ecol.* 4, 177-188.
- Berestycki, H., Hamel, F., Roques, L., 2005a. Analysis of the periodically fragmented environment model: I - Species persistence. *J. Math. Biol.* 51, 75-113.
- Berestycki, H., Hamel, F., Roques, L., 2005b. Analysis of the periodically fragmented environment model: II – biological invasions and pulsating travelling fronts. *J. Math. Pures Appl.* 84, 1101-1146.
- Bramson, M. 1973. *Convergence of Solutions of the Kolmogorov Equation to Travelling Waves*. AMS Memoirs, No. 285, vol. 44, American Mathematical Society, Providence, RI.
- Cantrell, R. S., and Cosner, C. 1989. Diffusive logistic equations with indefinite weights: population models in disrupted environments. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 112A, 293-318.
- Cantrell, R. S., and Cosner, C. 1991. The effects of spatial heterogeneity in population dynamics. *Journal of Mathematical Biology*. 29, 315-338.
- Cantrell, R. S., and Cosner, C. 2001. Spatial Heterogeneity and Critical Patch Size: Area Effects via Diffusion in Closed Environments. *J. theor. Biol.* 209, 161-171.
- Durrett, R. and Levin S. A. 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theor. Popul. Biol.* 46, 363-394.
- Etter, R. J. & Caswell, H. 1994. The advantages of dispersal in a patchy environment: effects of disturbance in a cellular automaton model. In: *Reproduction, larval biology and recruitment in the deep-sea benthos* (Eckelbarger, K. J. and Young, C. M. Eds.) pp. 285-305. Columbia University Press.
- Fife, P. C. 1979. "Mathematical Aspects of Reacting and Diffusing Systems". Lecture Notes in Biomathematics 28. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- Fisher, R. A. 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics*. (Lond.) 7, 355-369.
- Freidlin, M. I. 1984. On wavefront propagation in periodic media. *Stochastic Analysis and Applications, Adv. in Prob. And Rel. Top.* 7, 147-166.

- Freidlin, M. I. 1985. Limit theorems for large deviations and reaction-diffusion equations. *Ann. Probab.* **13**, 639-675.
- Gartner, J., and Freidlin, M. I. 1979. On the propagation of concentration waves in periodic and random media. *Soviet Math. Dokl.* **20**, 1282-1286.
- Gilpin, M., and Hanski, I. (Eds). 1991. "Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations". Academic Press.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation Ecology. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, 313pp.
- Higgins, H., Richardson, D.M., and Cowling, R.M. 1996. Modeling invasive plant spread: The role of plant-environment interactions and model structure. *Ecology* **77**, 2043-2054.
- Hudson, W., and Zinner, B. 1995. Existence of travelling waves for reaction diffusion equations of Fisher type in periodic media, in Boundary Problems for Functional Differential Equations, *World Scientific*:187-199.
- Kareiva, P. and Wennergren, U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* **373**, 299-302.
- 杵崎のり子, 川崎廣吉, 高須夫悟, 重定南奈子. 2001. 帯状分断環境における侵入生物の伝播モデル. 数理モデルと問題解決 34-6, 19-22.
- Kinezaki, N., Kawasaki, K., Takasu, F., Shigesada, N., 2003. Modeling biological invasions into periodically fragmented environments. *Theor. Popul. Biol.* **64**, 291-302.
- Kinezaki, N., Kawasaki, K., Shigesada, N., 2006. Spatial dynamics of invasion in sinusoidally varying environments. *Popul. Ecol.* **48**, 263-270.
- Kinezaki, N., Kawasaki, K., Shigesada, N., 2010. The effect of the spatial configuration of habitat fragmentation on invasive spread. *Theor. Popul. Biol.* **78**, 298-308.
- Kubo, T., Iwasa, Y. and Furumoto, N. 1996. Forest spatial dynamics with gap expansion: Total gap area and gap size distribution. *Journal of Theoretical Biology* **180**, 229-246.
- Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist* **130**, 624-645.
- Nee, N., and May, R. M. 1992. Patch removal favour inferior competitors. *Journal of Animal Ecology* **61**, 37-40.
- Nobel, J. V. 1974. Geographic and temporal development of plagues. *Nature* **250**, 726-728.
- Ohsawa, K., Kawasaki, K., Takasu, F. and Shigesada, N. 2002. Recurrent habitat disturbance and species diversity in a multiple-competitive species system. *Journal of theoretical Biology* **216**, 123-138.

- Okubo, A. 1980. "Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models". Springer-Verlag, New York.
- Papanicolaou, G., and Xin, J. 1991. Reaction-diffusion fronts in periodically layered media. *J. Stat. Physics* **63**, 915-932.
- Shigesada, N., Kawasaki, K., and Teramoto, E. 1986. Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theor. Popul. Biology* **30**, 143-160.
- Shigesada, N., and Kawasaki, K. 1997. "Biological Invasions: Theory and Practice". Oxford Series in Ecology and Evolution: Oxford University Press.
- Skellam, J. G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* **38**, 196-218.
- Soule, M. E., and Wilcox, B. A. (Eds). 1980. *Conservation Biology: An Evolutionary Ecological Approach*. Sunderland, Mass., Sinauer.
- Takasu, F., Shiraishi, M., Kawasaki, K., and Shigesada, N. 1999. Mathematical models for biological invasions - competition for open spaces, in "Biological Invasions of Ecosystem by Pests and Beneficial Organisms" (Yano, E., Matsuo, K., Shiyomi, M., and Andow, D.A. Eds.) *NIAES Series* **3**: 78-87.
- Tilman, D., and Kareiva, P. 1997. "Spatial Ecology. The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions". Princeton University Press.
- Weinberger, H. F. 2002. On spreading speeds and travelling waves for growth and migration models in a periodic habitat (submitted).
- Xin, J. 2000. Front Propagation in Heterogeneous Media. *SIAM Review* **42**(2), 161-230.

The effects of intrinsic growth rate in patchy model on biological invasion

Noriko Kinezaki

Faculty of Informatics, Nara Sangyo University, Nara, Japan

Abstract: Range expansions of invading species in homogeneous environments have been extensively studied since the pioneer works by Fisher (1937) and Skellam (1951). However environments for living organisms are often fragmented by natural or artificial habitat destruction. To examine the effects of intrinsic growth rate on biological invasion of a single species in a patchy environment, I use a diffusion-reaction equation in which the intrinsic growth rate periodically fluctuate between favorable and unfavorable habitats. Using the formula for the solution of expanded Fisher equation in patchy model, if the intrinsic growth rate oscillate, the invading speed increases with increases in the amplitude of oscillation under the average of the intrinsic growth rate takes negative value.

