

空間の分断化が侵入生物の伝播に与える影響

杵崎 のり子
Noriko Kinezaki

1. はじめに

地震や台風などの自然災害や人為的な建造物や道路などにより、生物の生息域はさまざまな形や大きさに分断され、環境の分断化が問題となる一方、地球温暖化問題のような気候の変化が生物の生息に大きな問題を与えている。このような生物の生息環境の変化に対する問題の他に、人間の活動の活発化による飛行機や船、各種乗り物などの発達により、さまざまな地域に新たな動物や植物、微生物、伝染病などが新たな場所に侵入し、在来種が絶滅の危機に陥ったり、新たな病気が流行したりして問題となっている。

このような問題に対する数理的研究は、Fisher (1937) や Skellam (1951) の先駆的論文が発表されて以来、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)。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、生物の生息域の分断化が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)。

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、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、帯状分断環境に島状環境、格子状コリドー環境を加えて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)。

こうした背景の中、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を使って、空間の分断化が侵入生物の伝播に与える影響の本質を探るために、解の公式を利用して伝播速度に与える影響を詳しく調べ、生物学的観点から考察をおこなっていく。

2. 数理モデル

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に Fisher の拡散増殖方程式がある。これは、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、一次元の 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（一般的に増殖率をさす。以後、増殖率とよぶことにする。）、 $\mu (> 0)$ 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。

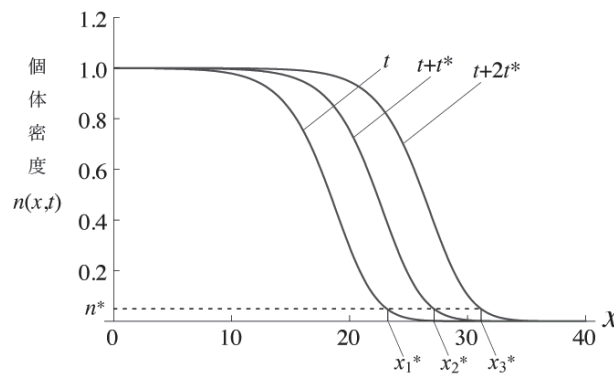


図1 Fisher の拡散増殖方程式の解の例 (パラメタ値 : $r = 1, D = 1, \mu = 1.$)

一次元のこの Fisher モデルにおいて、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。

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、侵入初期の過渡的狀態を過ぎると（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く。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)。

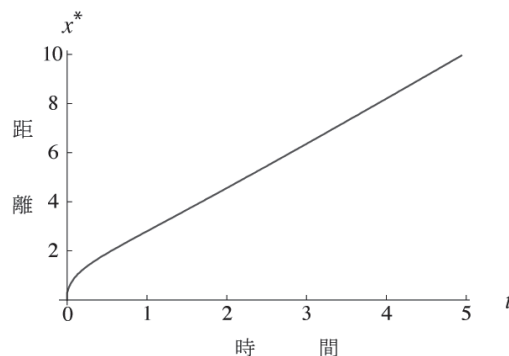


図2 伝播距離の時間変化

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 、増殖率を r_1 とし、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。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。これを Fisher 方程式に代入すると、パッチモデルは次のように表せる。

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

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

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

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

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

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があっても最終的に 0 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。

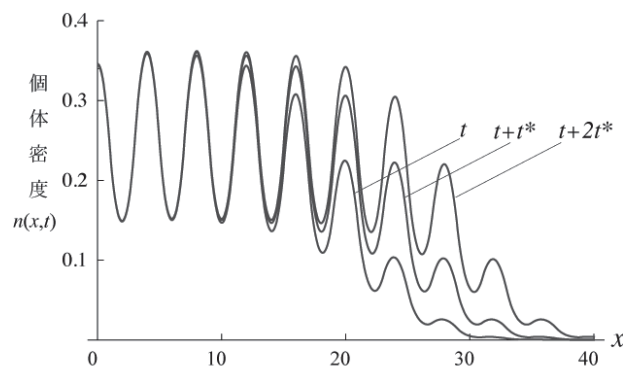


図 3 パッチモデルの解の例

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

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いて個体数が空間的に拡がり、周期的進行波をつくる場合において、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 $q_1^2 = (cs - r_1)/d_1$, $q_2^2 = (cs - r_2)/d_2$. (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 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 $\min_s c(s) = 2.05737$ となり、伝播速度は2.05737と求められる。

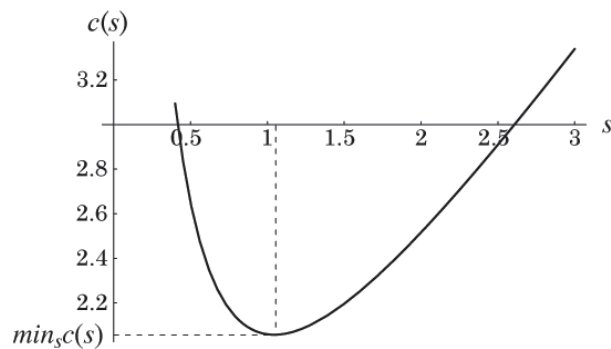


図4 dispersion relation の例

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と解の公式

3.1 増殖率と拡散係数の空間変動によるパッチモデル

環境の空間変動の大きさが侵入生物の伝播速度に与える影響を考えるにあたり、周期的パッチモデルを利用する。このとき、空間変動の大きさを何で表すかということになる。そこで本研究では、伝播速度を決める増殖率や拡散係数を、好適パッチでの値と不適パッチでの値という従来の考え方から離れ、環境全体における増殖率や拡散係数が基準値からどれだけの変化幅をもっているかという考え方に基づいてパッチモデルを考えた。

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。なお、変化幅のことを振幅と呼ぶことにする。すると、好適パッチの増殖率は $Rh + r_0$ 、不適パッチの増殖率は $Rh - r_0$ となる。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小を 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。拡散係数についても同様に、好適パッチと不適パッチの拡散係数の単純平均値を基準値 Dh とし、 Dh からの振幅 d_0 を加減することによって、好適パッチと不適パッチの拡散係数を決めることにした(図5)。つまり、好適パッチの拡散係数は $Dh + d_0$ 、不適パッチの拡散係数は $Dh - d_0$ とする。このとき、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、 d_0 は負の値も取り得る。好適パッチ幅 l_1 と不適パッチの幅 l_2 の和を周期と呼び、 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。

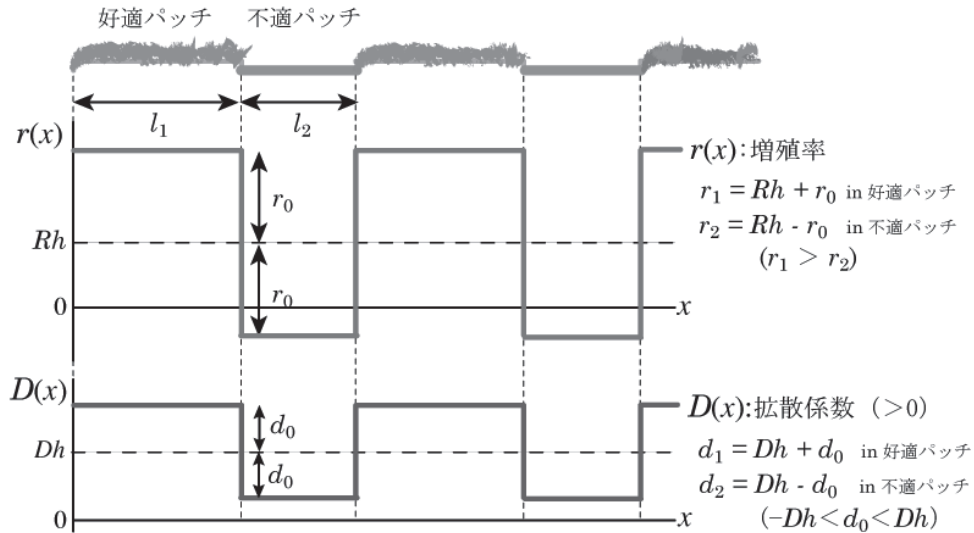


図5 本研究で使用する周期的パッチモデル

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。

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

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

$$\text{好適パッチ: } D(x) = d_1 = Dh + d_0, \quad r(x) = Rh + r_0 \quad (mL - \frac{l_1}{2} \leq x < mL + \frac{l_1}{2})$$

$$\text{不適パッチ: } D(x) = d_2 = Dh - d_0, \quad r(x) = Rh - r_0 \quad (mL + \frac{l_1}{2} \leq x < (m+1)L - \frac{l_1}{2})$$

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

以上のことから、本研究においては6つの変数、つまり、増殖率の基準値 Rh 、増殖率の振幅 r_0 、拡散係数の基準値 Dh 、拡散係数の振幅 d_0 、好適パッチ幅 l_1 、不適パッチ幅 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、 $d_1 = Dh + d_0$, $d_2 = Dh - d_0$, $r_1 = Rh + r_0$, $r_2 = Rh - r_0$ と変数を置き換えて次の(6)式を利用する。

$$\cosh[s(l_1 + l_2)] = \cosh(q_1 l_1) \cosh(q_2 l_2) + \frac{(Dh + d_0)^2 q_1^2 + (Dh - d_0)^2 q_2^2}{2(Dh + d_0)(Dh - d_0)q_1 q_2} \sinh(q_1 l_1) \sinh(q_2 l_2)$$

where $q_1^2 = (cs - Rh - r_0)/(Dh + d_0)$, $q_2^2 = (cs - Rh + r_0)/(Dh - d_0)$. (6)

式(6)に 6 つの変数、増殖率の基準値 Rh 、増殖率の振幅 r_0 、拡散係数の基準値 Dh 、拡散係数の振幅 d_0 、好適パッチの幅 l_1 、不適パッチの幅 l_2 に各値を代入し、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る。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ったりするので、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ったりするために、その利点を生かして伝播速度を求めていくことにする。

3.3 解析の手順

本研究のモデルはシンプルではあるが、好適パッチの幅 l_1 、不適パッチの幅 l_2 、増殖率の基準値 Rh 、増殖率の振幅 r_0 、拡散係数の基準値 Dh 、拡散係数の振幅 d_0 という 6 種類の変数があるために、その組み合わせは無数にある。そのために、次のような手順により、伝播速度に与える影響の本質が何であるかを分析していく。

- (1) 拡散変数の基準値が伝播速度に与える影響
- (2) 拡散係数の振幅が伝播速度に与える影響
- (3) 不適パッチの幅が伝播速度に与える影響
- (4) 増殖率や拡散係数の振幅と伝播速度との関係

4. 結果

4.1 拡散係数の大小が伝播速度に与える影響について (拡散係数の振幅が 0 の場合)

本研究におけるパッチモデルでは、増殖率や拡散係数、パッチ幅という大きく 3 種類の変動要素を持ち、それぞれの要素においても、増殖率の場合には、好適パッチと不適パッチの増殖率の基準値 Rh と、その基準値からの変動幅 (増殖率の振幅) r_0 の 2 つの変数を持つ。また、拡散係数についても同様に、基準値 Dh と振幅 d_0 の 2 つの変数を持つ。さらに、好適パッチ幅 l_1 と不適パッチ幅 l_2 の 2 つの変数をもつ。

そこで、本研究では、まず、拡散係数の大きさが伝播速度に与える影響を調べた。好適パッチの幅 l_1 と不適パッチ

チの幅 l_2 をそれぞれ1に固定した上で、パッチの増殖率の基準値 Rh とパッチの振幅 r_0 をある値に固定して拡散係数を変化させることによって伝播速度がどのように変化するかを計算して求めた。

まずは、好適パッチと不適パッチで増殖率は異なるものの拡散係数は変化しない場合、つまり拡散係数が均一の場合($d_0 = 0$)を考え、拡散係数の大小による伝播速度への影響を調べた。その結果が図6である。

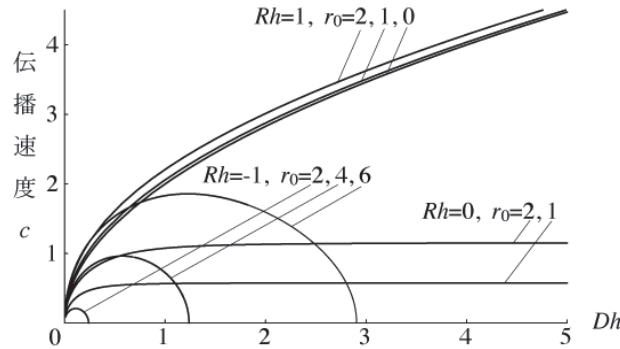


図6 拡散係数の基準値 Dh と伝播速度 c の関係

共通パラメータ値： $d_0 = 0$, $l_1 = l_2 = 1$.

図6は、横軸が拡散係数の基準値 Dh 、縦軸は伝播速度 c である。増殖率の基準値 Rh と振幅を固定して Dh と伝播速度との関係を表している。増殖率の基準値 Rh が1の時、0の時、-1の時でグラフの形が大きく異なった結果が得られた。 Rh が1の場合は単調増加のグラフとなり、その振幅が0、1、2と少々変化しても伝播速度は増殖率の振幅には大きな影響を受けず、グラフの形や速度もあまり変化していない。ただし、この図6の他にも振幅をさらに大にして調べたところ、 $r_0=4, 6, 8$ という具合に増加させるごとに伝播速度の増加幅が大きくなった。

Rh が0の場合、つまり、好適パッチと不適パッチの増殖率の基準値が0であっても、振幅があることによって、伝播速度が0より大きくなり侵入可能となっていることがわかる。このとき、振幅 r_0 が1や2になることによって、伝播速度に差が比較的大きく出ており、拡散係数 Dh がある値以上になると、グラフはフラットになり、拡散係数が増加しても伝播速度に大きな変化は見られない。つまり、拡散係数の大きさはあまり伝播速度に影響していないように見える。

Rh が負の場合には、上に凸なドーム型のグラフとなり、好適パッチの増殖率が少なくとも正にならないと増殖できるチャンスがないことから、侵入は不可能ではあるが、振幅がある程度以上あると、拡散係数が増加するとともに伝播速度は大きくなり、ある程度まで伝播速度が大きくなると、今度は拡散係数の増加とともに伝播速度が減少し、さらに速度は0に落ちる。つまり、侵入不可能となることがわかった。

4.2 好適パッチと不適パッチの拡散係数の差が伝播速度に与える影響について

次に、好適パッチと不適パッチとで、拡散係数に差をつけて、その差の大小が伝播速度に与える影響を調べた。図7、8は拡散係数の振幅と伝播速度の関係を表すグラフである。図7は、増殖率が1および0の場合、図8は増殖率が-1の場合の計算結果である。

図7の(a),(b)の各グラフの横軸は拡散係数の振幅 d_0 、縦軸は伝播速度 c である。グラフ(a)は増殖率の基準値 $Rh = 1$ における拡散係数の振幅 d_0 と伝播速度 c の関係を表す。拡散係数の基準値 $Dh = 1$ のときには、拡散係数の振幅 $d_0 = 0$ から0.99まで、 $Dh = 2$ のときには $d_0 = 0$ から1.99まで、 $Dh = 3$ のときには $d_0 = 0$ から2.99まで増加

させて伝播速度 c を計算した。それぞれの場合において増殖率の振幅 $r_0 = 0, 1, 2$ についての速度は、 $Dh = 1$ では $d_0 = 0$ で 2 程度の速度であり、 d_0 を増加させても上に凸な単調減少のグラフを描き、 $d_0 = 1$ で速度は 0 に落ちる、 $Dh = 2, 3$ の場合には拡散係数が大きくなると、伝播速度も増えて、同様の形のグラフを描いている。つまり、拡散係数の基準値が上げれば伝播速度は上がり、拡散係数の基準値が同じであっても振幅が増大すると伝播速度は下がる。この結果と図 6 の $Rh = 1$ のグラフより得られた結果とも矛盾はしていない。また、増殖率の振幅が少々増えても伝播速度に対する影響は小さい。しかし、この点については、図 7 のグラフには描いていないが、増殖率の振幅 r_0 を 4, 8 と増大させたときに、伝播速度は全体的に増えていく傾向があることを確認した。この点については、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の結果が、本研究のパッチ状周期的モデルでも確認できたことになる。

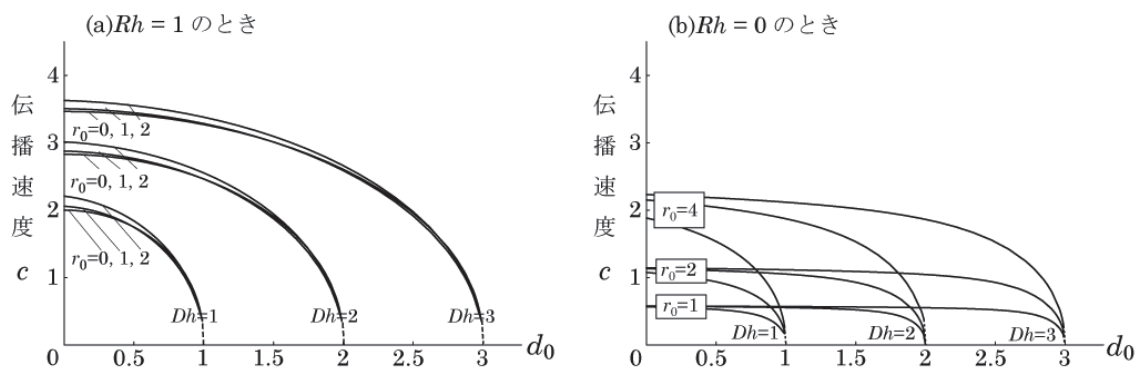


図 7 拡散係数の振幅 d_0 と伝播速度 c の関係 (増殖率の基準値が 1, 0 場合)

(a) のグラフは増殖率の基準値 $Rh = 1$ の場合、(b) のグラフは $Rh = 0$ の場合。共通のパラメタ値: $l_1 = l_2 = 1$ 。

図 7 の(b)のグラフは、増殖率の基準値 $Rh = 0$ の場合における拡散係数 d_0 と c の関係を表す。増殖率の振幅 r_0 が 1 や 2 のときには、 $Dh = 1, 2, 3$ のいずれにしても、 $d_0 = 0$ あたりからほぼ同じ値をとり、振幅 d_0 が Dh にある程度近い値になると伝播速度は減少していき、直近で 0 に落ちるといった形をとっている。つまり、不適パッチでの拡散係数が 0 に近づいているときには、伝播速度 c がほぼ 0 となり、侵入不可能となることが分かる。この結果と図 6 の $Rh = 0$ のときのグラフで得られた結果を合わせると、パッチ状環境において $Rh = 0$ のときには、拡散係数が伝播速度に大きく影響を与える条件は、拡散係数の基準値 Dh が 0 に近い場合、または拡散係数の振幅 d_0 が基準値 Dh に近い場合ということになり、それはつまり、拡散係数の値が 0 に近い場合に、伝播速度を大きく下げる影響があるといえる。

次に増殖率の基準値が負の場合について、図 8 の $Rh = -1$ の場合のグラフをもとにして検討する。

図 8 のグラフは増殖率の基準値 $Rh = -1$ の場合における拡散係数の振幅 d_0 と伝播速度 c の関係を表す。増殖率の基準値が負であるために、増殖率の振幅 r_0 が 0 の場合、つまり均一の場合には、当然のことながら侵入不可能である。ところが、増殖率にある程度以上の振幅があると、侵入可能となる。グラフより、 $r_0 = 4$ のときには、好適パッチの増殖率 $r_1 = 3$ 、不適パッチの増殖率 $r_2 = -5$ であり、拡散係数の振幅が 2.35 付近以上から伝播速度が 0 以上となり、上に凸の線を描き、 d_0 が 3 (Dh の値) に近づくと急に 0 に落ちる。 $r_0 = 6$ の場合にも、侵入が可能となる d_0 の値は 0.7 程度と小さくなるものの、 $r_0 = 4$ のグラフと同様の形のグラフを描いている。 $r_0 = 8$ ぐらいになると、拡散係数の振幅が 0 であっても侵入可能であり、伝播速度も 2.7 程度もあり、 d_0 が Dh に近い値になるまで

は伝播速度にはあまり変化は見られないが、 d_0 が Dh に近づくと急速に伝播速度を落としていることが分かる。つまり、増殖率の基準値が負であっても、増殖率に振幅が十分あると侵入可能状態となり、 Rh が正の場合に近い形のグラフを描く。しかし、増殖率の振幅が足りなくて侵入不可能な場合であっても、拡散係数に振幅があることによって、侵入可能となる場合もあることが分かる。そのように拡散係数の振幅があるために侵入可能となった場合でも、拡散係数の振幅が基準値に近くなると急速に伝播速度は 0 に近づき、侵入不可能となることが分かった。

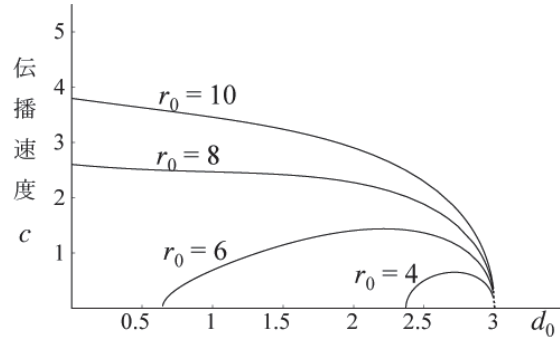


図8 拡散係数の振幅 d_0 と伝播速度 c の関係 (増殖率の基準値 $Rh = -1$ の場合)

拡散係数の基準値 $Dh = 3$ 、増殖率の基準値 $Rh = -1$ 。好適パッチ幅 $l_1 = 1$ 、不適パッチ幅 $l_2 = 1$ 。

4.3 不適パッチ幅 l_2 が伝播速度 c に与える影響

次に、不適パッチ幅が伝播速度に与える影響について調べた結果を示す。

図9、図10の各グラフは、横軸が不適パッチの幅 l_2 、縦軸が伝播速度 c であり、不適パッチ幅を変化させた場合の伝播速度に与える影響について表している。

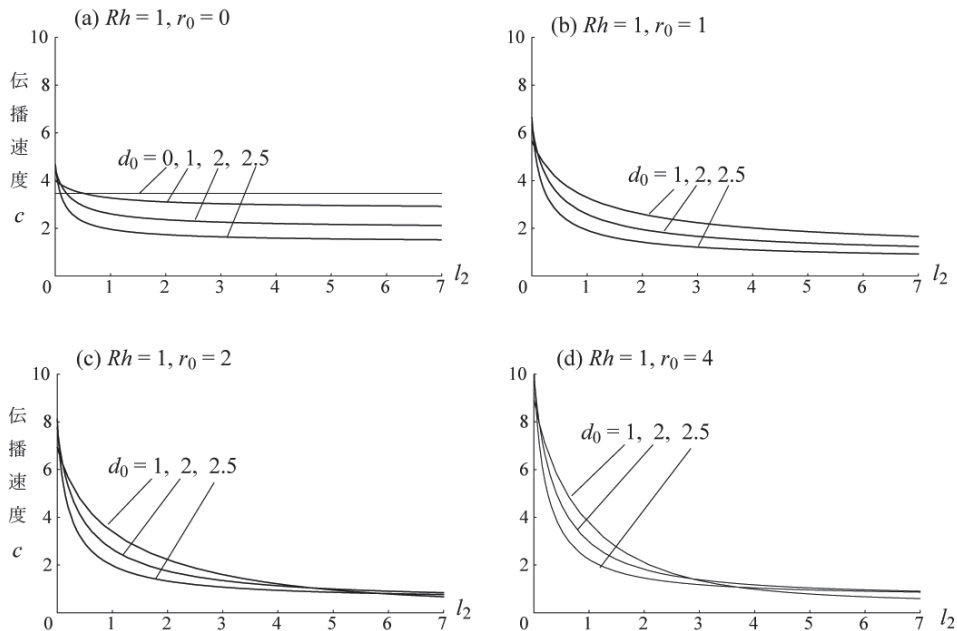


図9 不適パッチ幅 l_2 と伝播速度 c の関係 (増殖率の基準値が正の場合)

共通のパラメタ値：増殖率の基準値 $Rh = 1$ 、拡散係数の基準値 $Dh = 3$ 、好適パッチの幅 $l_1 = 1$ 。

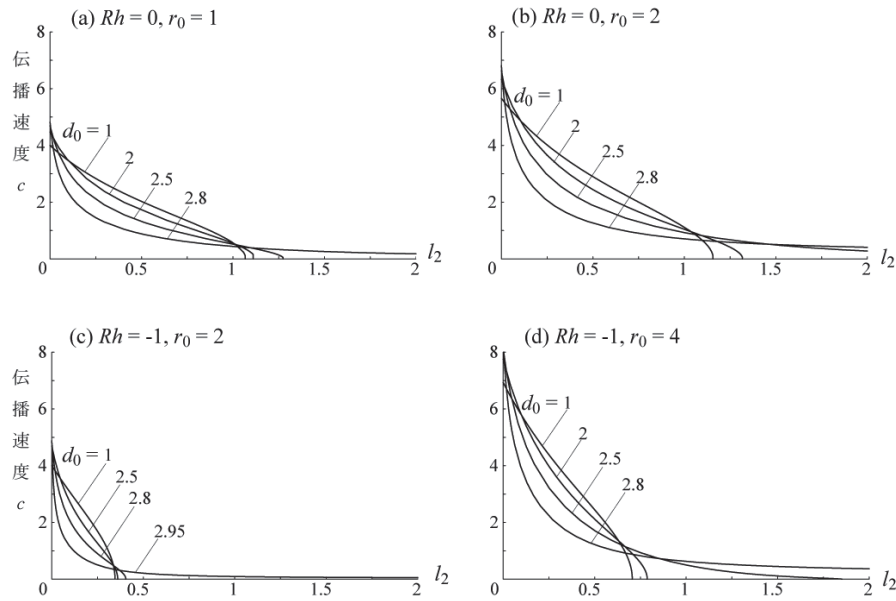


図 10 不適パッチ幅 l_2 と伝播速度 c の関係 (増殖率の基準値が 0 または負の場合)

共通のパラメタ値：拡散係数の基準値 $Dh = 3$ 、好適パッチの幅 $l_1 = 1$ 。

このとき、拡散係数の基準値 $Dh = 3$ 、好適パッチ幅 $l_1 = 1$ に固定して、増殖率の基準値や振幅、および拡散係数の振幅を変えて l_2 と c の関係を表したものである。図 9 では、 $Rh = 1$ の場合、図 10 では $Rh = 0, -1$ の場合について表している。

図 9 では、 $Rh = 1$ に固定して、(a)では、増殖率の振幅 $r_0 = 0$ つまり増殖率は 1 に固定した場合、(b)では $r_0 = 1$ の場合、(c)では $r_0 = 2$ の場合、(d)では $r_0 = 4$ の場合を表している。(a)~(d)のグラフでは、それぞれの増殖率の下で拡散係数の振幅 $d_0 = 1, 2, 2.5$ の場合についてグラフ化して d_0 の影響も調べている。図 9 全体から共通して言えることは、 l_2 が増加することによって伝播速度 c は単調減少しているということである。均一環境での伝播速度は $2\sqrt{rD}$ であることから、(a)の環境から不適環境の振幅を 0 にした場合には、増殖率 $r = 1$ 、拡散係数 $D = 3$ になることから伝播速度は $2\sqrt{3} \cong 3.46$ となるが、(a)のグラフにおいては、拡散係数の振幅による伝播速度の増加に働いているのは、 $l_2 < 0.5$ の間だけであり、 l_2 がそれ以上になると伝播速度を下げる影響が大きく出てくる。この傾向は、増殖率の振幅が増すと、 l_2 が十分に小さい範囲では伝播速度を増加させる影響が強くなり、 l_2 が増加するにつれて伝播速度は急速に減少している。このとき、グラフ(d)に見られるように l_2 が十分に長くなると、振幅が小さいほど急速に伝播速度を落としている。この特徴は、図 10 のように、 $Rh = 0$ または -1 のときに強く表れている。

4.4 増殖率の振幅 r_0 や拡散係数の振幅 d_0 が伝播速度に与える影響について

最後に増殖率の振幅や拡散係数の振幅が伝播速度に与える影響について調べた。図 11 は、横軸に増殖率の振幅 r_0 、縦軸に伝播速度 c をとり、(a)~(d)のグラフにおいて、増殖率の基準値 Rh や拡散係数の基準値 Dh の値の組み合わせを変えて伝播速度を求めた。特に、拡散係数の基準値については単調であるために、 $Dh = 3$ を代表値としてとり、増殖率の基準値については正、0、負におけるグラフの違いがよく出ていたために、 $Rh = 1, 0, -1$ の場合について

調べた。また、モデルの定義においては $r_0 \geq 0$ としていたが、このグラフでは負の値についても調べた。負の値をとるということは、好適パッチと不適パッチが入れ替わることを意味し、これはつまり、拡散係数の振幅が負になることと同意であり、増殖率と拡散係数の位相が逆になることを意味している。これまで、 r_0 および d_0 を正の値で調べていたが、これは、増殖率の高い好適パッチの方の拡散係数が高く、不適パッチの拡散係数が低い場合であった。位相を逆にするることによって、不適パッチの拡散係数の方が高い場合を表している。

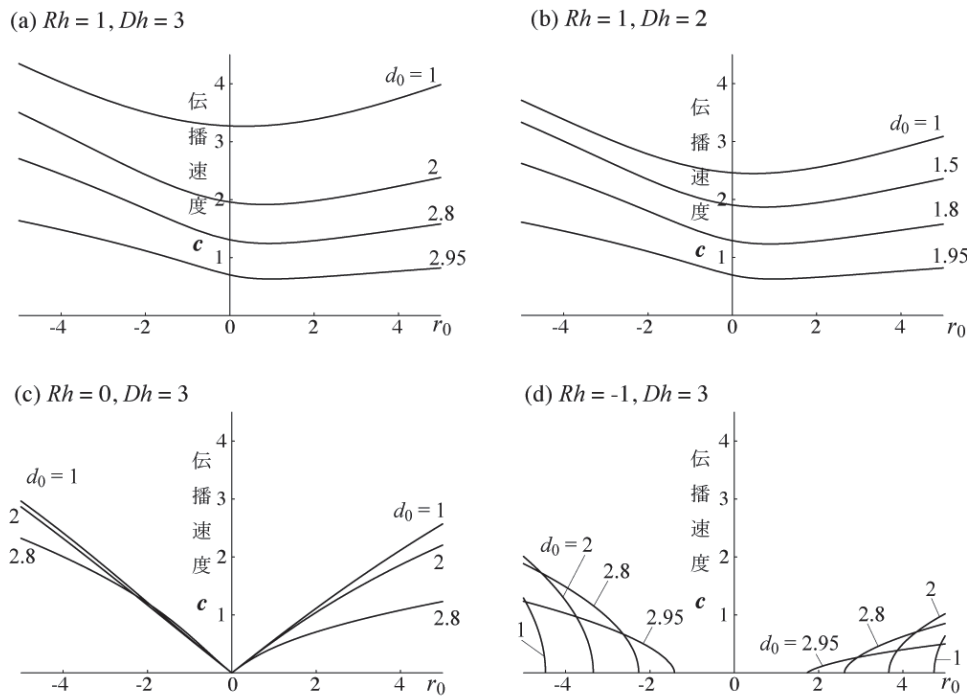


図 1.1 増殖率の振幅と拡散係数の振幅が伝播速度に与える影響

共通のパラメタ値： $l_1 = l_2 = 1$ 。 r_0 が負の場合は、増殖率と拡散係数の位相が逆転している場合を表す。つまり、好適パッチの拡散係数よりも不適パッチの拡散係数の方が大きい場合を表す。

図 1.1 によると、(a)や(b)のグラフのように $Rh = 1$ のときには、増殖率の振幅を大きくすると概ね伝播速度をあげる方向にはたらくが、伝播速度が最小となるのは、 r_0 が 1 あたりとなっていることが分かる。また、グラフの形は r_0 が 0 以上と 0 以下では対称ではなく、増殖率の振幅の絶対値が同じであれば振幅が負の値をとっているときの方が伝播速度は大きい、つまり増殖率と拡散係数の位相が逆の方が伝播速度が速いことを表している。また、図 7 (a)のグラフからも言えたように、拡散係数の振幅が大きいと伝播速度を減少させる方にはたらくことが分かる。(c)のグラフのように $Rh = 0$ の場合には、増殖率の振幅が 0 のときには、当然のことながら伝播速度は 0 になる。また、増殖率の振幅が大きいくほど伝播速度はあがる。拡散係数の振幅に関しては、振幅が大きくなると伝播速度を減少させる影響が強くなるが、 $d_0 = 2.8$ の場合のように一部のところで拡散係数の振幅が大きくても振幅が小さい場合よりも伝播速度がやや速くなる場所も出てくる。特に(d)のグラフのように、増殖率の基準値が負の場合には、増殖率に振幅が十分加わることによって伝播速度が正となる場所も出てくる。そして、拡散係数の振幅が大の方が増殖率の振幅がより小さいところから伝播速度が正となり、侵入可能となっているところが興味深い。これは、図 8 にも見られた特徴であるが、図 1.1 のようなグラフに描くことにより、増殖率の振幅と拡散係数の振幅の

両方が伝播速度を上げる方向に働き、伝播速度を上げることもあるということがよく分かる。

5. 考察

5.1 環境の空間変動が侵入生物の伝播速度に与える影響についての考察

空間の分断化が侵入生物の伝播に与える影響を、パッチモデルを使って、増殖率や拡散係数の基準値とその振幅という観点から伝播速度を計算し、その特徴を調べることによって、前述のように多くのことが分かってきた。そこで、それらの結果を整理する上で、表にまとめた（表1）。

表1 増殖率や拡散係数の基準値と振幅が伝播速度に与える影響

	$Rh > 0$ のとき	$Rh = 0$ のとき	$Rh < 0$ のとき
$r_0 = 0$ のとき (増殖率均一)	伝播速度 > 0 $Rh \rightarrow$ 大の時、伝播速度 \rightarrow 大	伝播速度 $= 0$	
r_0 の影響 ($r_0 > 0$ の時)	伝播速度を上げる効果(以下、これを r_0 効果と呼ぶことにする) (図11(a)~(c))		r_0 が十分に大きくなると伝播速度 > 0 となる(図11(d))。
Dh の影響	伝播速度を上げる効果(図6)	r_0 効果で伝播速度 > 0 の時、ある程度 Dh が大きくなるとそれ以上で伝播速度はあまり変化せず(図6)。	伝播速度 $= 0$ であっても、 r_0 がある程度以上あれば Dh があまり大きくないときに伝播速度 > 0 となることがある(図6)。
d_0 の影響 ($d_0 > 0$ の時)	d_0 が Dh に近い時、伝播速度は大きく減少(図7(a))。 その他の時には d_0 の大小は伝播速度にあまり影響せず(図7(a))。	r_0 効果で伝播速度 > 0 の時、 d_0 が小さいときには伝播速度への影響が小さい(r_0 の影響が強くなる)(図7(b))。	r_0 が十分に大きくなくて伝播速度 $= 0$ の時に、 d_0 を増加させることで伝播速度 > 0 となることもある(図8の $r_0 = 6, 4$)。
不適パッチ幅 l_2 の影響 ($l_1 = 1$ に固定した場合)	l_2 が十分に小さい時、 r_0 効果で伝播速度が大きくなる(図9)。 l_2 が十分に大きいと伝播速度は減少するが、ある程度以上になると伝播速度はあまり変化せず(図9)。	r_0 効果で伝播速度 > 0 の場合であっても d_0 が小さい場合、 $l_2 = 1$ 付近で伝播速度 $= 0$ となる(図10(a)~(d)の $d_0 = 1, 2$ 他)。しかし、 d_0 が十分に大きいと l_2 を非常に大きくしても伝播速度 $= 0$ とならずに低速度を保つ場合がある(図10(a)の $d_0 = 2.8$ 、(b)の $d_0 = 2.5, 2.8$ 、(c)の $d_0 = 2.95$ 、(d)の $d_0 = 2.5, 2.8$)。	

注) Rh : 増殖率の基準値、 r_0 : 増殖率の振幅、 Dh : 拡散係数の基準値、 d_0 : 拡散係数の振幅、 l_1 : 好適パッチの幅、 l_2 : 不適パッチの幅

表1より、以下の5つの特徴にまとめられる。

- (1) 増殖率が0以下である場合には、個体数を減らす状態にあることから、拡散の初期効果により一旦拡がることはあっても、その後個体数を減らすことによって一般的には伝播することはないが、増殖率の基準値を0と

した場合であっても、振幅を持たせることによって、伝播速度が0より大となり、侵入可能となる場合がある。

- (2) 拡散係数は一般に、伝播しやすさを表すために、拡散係数が大きいと伝播速度は大きく、拡散係数が小さいと伝播速度は小さくなるが、上記(1)のように増殖率が0以下のときに振幅を持たせて伝播速度が0より大となっている場合には、拡散係数の基準値 Dh がある程度以上になると伝播速度を上げる効果が出なくなったり、伝播速度を下げたりするはたらきをする場合がある。
- (3) 拡散係数の振幅 d_0 は増殖率の基準値 $Rh > 0$ の場合には伝播速度に与える影響は少ないが、 $Rh \leq 0$ の場合には d_0 が適度に小さいときに伝播速度を上げる影響が強くなる。また、 d_0 が大きい時、つまり Dh に近い時には、不適パッチで拡散係数そのものが0に近い状態となり、伝播速度を大きく下げる要因となる。
- (4) 上記の(3)の場合に d_0 が Dh に非常に近い時に伝播速度を大きく下げる要因となっているにも関わらず、不適パッチの幅 l_2 が非常に長くなっても伝播速度が0に落ちることがない場合がある。
- (5) 増殖率の振幅と拡散係数の振幅とが逆位相になると、伝播速度は全体的に速くなる。

以上の特徴の中でも(2)～(4)については、興味深い結果である。また、(1)および(5)については、正弦関数で空間変動する周期的モデルにおける研究(Kinezaki et al., 2006)で得られた結果と同様のことがパッチモデルでも確認できたことになる。

5.2 生物学的意味に関する考察

本研究では、空間の分断化が侵入生物の伝播に与える影響について、パッチ環境における、増殖率や拡散係数を好適パッチと不適パッチの単純平均とする標準値、および標準値からの差、つまり振幅という観点から伝播速度を計算して分析をおこなうことにより、5.1節で述べたような5つの特徴を見つけることができた。そこで、それらの生物学的意味について考察を加えることにする。

まず、5.1節の(1)については、増殖率の基準値 Rh が負であっても、増殖率の振幅 r_0 が十分に大きい場合には好適パッチでの増殖率 $r_1 = Rh + r_0 > 0$ で個体数を十分に増加させることができ、不適パッチでの増殖率 $r_2 = Rh - r_0 < 0$ でもその個体数を減少させても不適パッチを出るまでにある程度の個体数を残すことができれば、また次の好適パッチで十分に個体数を増加させることができ、絶滅させることなく伝播し続けることが可能となる。これは、好適パッチと不適パッチの拡散係数やパッチ幅との兼ね合いもあるが、この特徴は、増殖率の振幅効果ともいえよう。

5.2節の(2)については、拡散係数 Dh がある程度以上ある場合に伝播速度を下げることがあるという現象については、拡散係数値が高いことは、伝播速度を上げるという効果はあるが、たとえば好適パッチの増殖率 $Rh + r_0$ があまり高くない場合に拡散係数が高ければ、好適パッチにおいて十分に個体数を増やすことができないうちに好適パッチを通り過ぎて不適パッチに入って、個体数を下げってしまうという状況に陥り、結果的には伝播速度を下げていることになっていると考えられる。特に、増殖率の振幅効果によって伝播速度をあげているような場合には、環境全体における個体数があまり多くないままに伝播速度が上がっているという状況が予想されるために、拡散係数が高い場合には、個体数が薄く広く拡がりを見せているものと考えられる。

5.2節の(3)については、 $Rh \leq 0$ の場合には d_0 が適度に小さいときに伝播速度を上げる影響が強くなるという特徴は、予想できなかった現象であり興味深いものである。しかし、(2)の現象と合わせて考えると理解できることである。 $Rh \leq 0$ ということから、環境全体における個体数はあまり多くはないと予測できる。その場合、 d_0 が適度に小さい場合には、好適パッチを通過するためにかかる時間も適度に長く、したがって個体数を増加させ

ながら通過でき、不適パッチを通過する時間も長すぎず、つまり個体数を減らすこともあまり多くなく通過できると考えられる。また、 d_0 が Dh に非常に近い値をとるにつれて伝播速度が大きく下がる原因は、不適パッチでの拡散係数 $d_2 = Dh - d_0$ から、 d_2 は非常に0に近い値となることが分かる。個体数を減らしてしまう不適パッチでこのように拡散係数が低いということは、一度不適環境に入り込んだら、なかなか抜け出せなくなり、ますます個体数を減らしてしまうという悪循環を繰り返し、伝播速度が急に減少するものと考えられる。

5.2節の(4)のように、不適パッチにおいて拡散係数が非常に小さい状態にあつて、不適パッチ幅 l_2 が非常に長くても低速度を保って分布を拡大するという現象については、非常に興味深い現象であり、また、生物学的な説明が大変難しいところであり、今後の課題としたい。

5.2節の(5)については、今回のパッチ環境において、 $l_1 = l_2$ という条件で調べたために、結果としては正弦関数で空間変動する環境と特徴は同様と捉えることができ、より広い意味で同様の特徴が観測できたと考えられる。

6. おわりに

これまで、拡散係数が伝播速度に与える影響は単調なものであると考えてきたために、今回の研究の結果は、予測していたものよりはるかに変化に富んだものであり、興味深いものであった。これは、パッチ環境という、これまでに十分に研究されてきた環境における伝播速度を調べたものではあったが、増殖率と拡散係数の値を好適パッチと不適パッチの単純平均値である基準値およびその基準値からの変動幅という捉え方をしたために得られた結果であった。

このような数理モデルを使った研究においては、単純なモデルであっても、何に着目してモデルをどのように考えるかによって、新しい結果を見いだすことも可能であるということ、今回の研究で強く感じた。

今後はこのパッチモデルにおいて、侵入生物が侵入可能となるような条件や不可能となるような条件を示すマップを描くなど、生物の保全的観点から方向性を提示することを課題としたい。

謝辞

本研究を進めるにあたり、科学技術振興機構教授・重定南奈子先生、および、同志社大学教授・川崎廣吉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.
- 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.
- Gilpin, M., and Hanski, I. (Eds). 1991. "Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations". Academic Press.
- 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.
- Okubo, A. 1980. "Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models". Springer-Verlag, New York.
- 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.
- 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, *Mathematical Biology* **45**, 511-548.