

# 時間変動を伴うパッチ環境における侵入生物の数理モデル

杵 崎 のり子

## 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)。

その後このアプローチは、周期的な分断化された環境に拡張されたり (Shigesada et al., 1987)、自然個体群の中での遺伝子組み換え生物の拡散に拡張されたり (Cruywagen et al., 1996)、河川における移流を伴った拡散 (Lutscher et al., 2006) や、正弦関数で変化する環境 (Kinezaki et al., 2003) などに拡張されて研究されている。

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)。たとえば、Gartner and Freidlin (1979) は、多次元の周期的空間の下で一般 Fisher 方程式を定義し、伝播速度の漸近値について数学的解析を行っている。

近年、厳密な数学的解析が周期的進行波やその速度について、より一般的な多次元空間にお

いての研究 (Weinberger, 2002; Berestycki et al., 2005b; Nadin, 2010) や、種の存続のために最適な生息域の形状についての研究 (Berestycki et al., 2005a; Roques and Hamel, 2007) がおこなわれている。一次元環境の一種個体群の拡散速度に関してはすでに積分モデルのフレームワークでも調べられてきた (Van Kirk and Lewins, 1997; Kawasaki and Shigesada, 2007; Weinberger et al., 2008)。積分モデルはアリー効果を組み込んだり (Dewhurst and Lutscher, 2009) あるいは種内競争を組み込んだりして (Samia and Lutscher, 2010) 発展してきた。

一方、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を拡散増殖方程式 (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種類の特異なタイプの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)。

最近の自然界では、異常気象や大地震などが、これまでの自然や都市や街をも破壊して大きな社会問題になっている。また、別の観点から見ると、このような環境の変化により、人為的な生物の移動だけではなく、思いがけない新種の生物が侵入してくることもある。

従来のパッチ環境、二次元の周期的分断環境の研究では、パッチのサイズを最初に固定した中での伝播速度や拡散パターンを研究してきた。そこで本研究では、パッチ状環境において、各パッチのサイズが季節変化や気候変動によって時間的に変化するケースを考える。このような時間的な変化が分断された周期環境に起こった場合に、侵入生物の侵入や拡散に与える影響を調べることにする。この問題に取り組む一歩として、単純なモデルを考えて、分断環境の時間変化と拡散速度の関係から、環境の時間変化が伝播速度に与える影響の大まかな方向性を得ることを目標とする。

## 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拡がっていく様子を記述している。他にも生物の侵入過程を表すモデルとして積分モデル (Kot et al., 1996) や階層的拡散増殖モデル (Shigesada et al., 1995; Shigesada and Kawasaki, 1997)、格子モデル (Ellner et al., 1998) が存在するが、それらは一般的に数学的解析が困難なことから本研究は、Fisher の拡散増殖方程式をもとに進めていく。

$n(x, t)$  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)。

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

ここで、 $D (> 0)$  は拡散係数、 $\varepsilon$  は内的自然増加率、 $\mu (> 0)$  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  $\varepsilon/\mu$  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。この図では  $x$  軸の正の向きへの拡散しか表されていないが、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る様子が分かる。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。

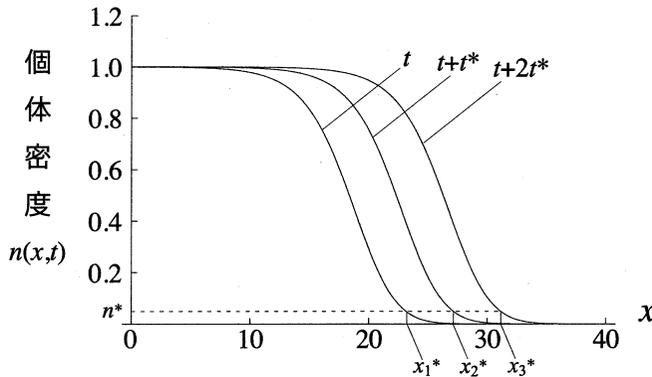


図1 一次元 Fisher モデルの解  
パラメタ値:  $\varepsilon = 1, D = 1, \mu = 1$ .

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  $t = 1 \sim 2$  あたりで) 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  $2\sqrt{\varepsilon D}$  であることが数学的に証明されている (Bramson, 1973; Fife, 1979)。

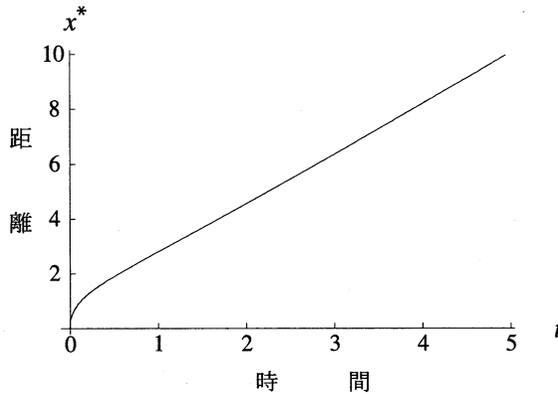


図2 伝播距離の時間変化

縦軸は原点（侵入点）からの分布の先端までの距離、横軸は侵入が始まってからの時間を表す。

なお、分布の先端とは、十分小さい観測限界密度  $n^*$  を定めて、各時間  $t$  ごとに  $n(x^*, t) = n^*$  となる  $x^*(t)$  とする。

パラメタ値：  $\varepsilon = 1, D = 1, \mu = 1, n^* = 0.01$ .

## 1.2 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する。好適パッチの幅を  $l_1$ 、拡散係数を  $D_1$ 、内的自然増加率を  $\varepsilon_1$  とする。また、不適パッチの幅を  $l_2$ 、拡散係数を  $D_2$ 、内的自然増加率を  $\varepsilon_2$  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なる。

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

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

(2)

$$\text{好適環境下： } D(x) = D_1, \varepsilon(x) = \varepsilon_1 \quad \left( mL - \frac{l_1}{2} \leq x < mL + \frac{l_1}{2} \right)$$

$$\text{不適環境下： } D(x) = D_2, \varepsilon(x) = \varepsilon_2 \quad \left( mL + \frac{l_1}{2} \leq x < (m+1)L - \frac{l_1}{2} \right)$$

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

ここで内的自然増加率  $\varepsilon(x)$  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。個体数が空間的に拡がっていくとき、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に個体数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拡がっていく。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と呼ぶ (Shigesada et al., 1986)。

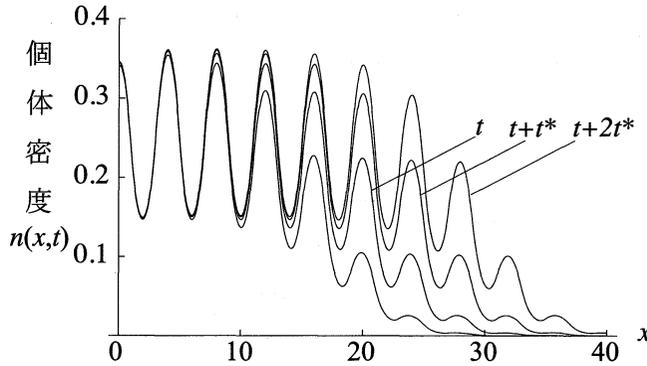


図3 パッチモデルの解  
 パラメタ値 :  $l_1 = l_2 = 2, D_1 = D_2 = 1, \varepsilon_1 = 1, \varepsilon_2 = -1, \mu = 1$ .

### 3. 周期的時間変動を伴うパッチモデル

#### 3.1 モデル

本研究では、前述の一次元のパッチモデルに、好適環境のパッチ幅が季節によって変動するような場合を考える。

好適パッチ幅  $l_1$  を時間的に変化させる。すると、パッチ環境全体における内的自然増加率  $\varepsilon$  は空間的・時間的に変化するために  $\varepsilon(x,t)$  と表せる。また、好適パッチ幅  $l_1$  と不適パッチ幅  $l_2$  は時間関数となるためにそれぞれ  $l_1(t)$ 、 $l_2(t)$  と表せる。ただし、 $L = l_1(t) + l_2(t)$  の条件は満たすものとする。好適パッチと不適パッチの境界は、 $\sin$  関数的に好適パッチと不適パッチの幅をそれぞれ変化させるものとする。その環境変化の時間的周期を  $T$ 、境界線の変化幅を  $-l_{11}$  から  $l_{11}$ 、好適パッチと不適パッチのそれぞれのパッチ幅の平均値を  $l_{10}$ 、 $l_{20}$  とすると、好適パッチと不適パッチの幅はそれぞれ以下のように表せる。

$$\text{好適パッチ幅} : l_1(t) = l_{10} + 2l_{11}\sin(2\pi t/T) \tag{3}$$

$$\text{不適パッチ幅} : l_2(t) = l_{20} - 2l_{11}\sin(2\pi t/T) = L - l_1(t)$$

ただし、 $l_1(t)$ 、 $l_2(t)$  が負となる場合は0とし、 $L$  を超える場合は  $L$  とする。時間変動をともなうパッチ環境の時間変化を図に表すと図4のようになる。横軸を  $x$ 、縦軸を  $t$  とし、時間の経過とともに好適パッチと不適パッチの幅が変化する様子を表している。初期状態 ( $t = 0$ ) では、好適パッチ幅を  $l_{10}$ 、不適パッチ幅を  $l_{20}$  とする。ここで、好適パッチは太線で表し、不適パッチは太い点線

で表している。好適パッチと不適パッチの境界線が  $\sin$  関数で変化するために、変動周期を  $T$  とすると、 $t = \frac{n}{2} T$  ( $n = 0, 1, 2, 3, \dots$ ) において、好適パッチと不適パッチの幅はそれぞれのパッチ幅の平均値  $l_{10}$ 、 $l_{20}$  に等しくなる。

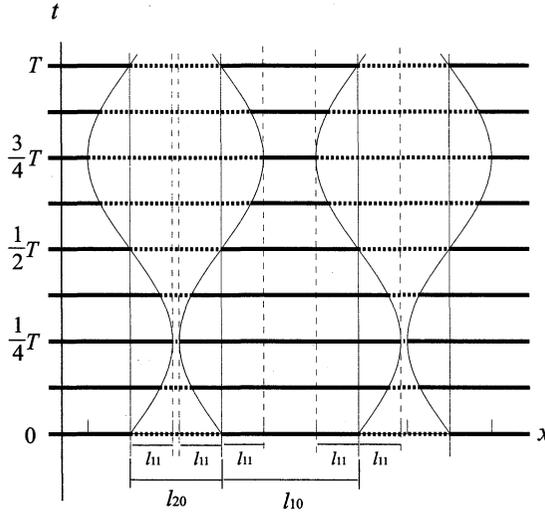


図4 時間変動するパッチモデルの環境図

横軸  $x$ 、縦軸  $t$  とし、時間の経過とともに好適パッチと不適パッチのそれぞれの幅が変化する。好適パッチを太線、不適パッチを太い点線で表す。

次に、解析を簡単にするために以下のようなスケール変換をおこなう (Shigesada et al., 1986; Kinezaki et al., 2003)。

$$x' = \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{D_1}} x, \quad L' = \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{D_1}} L, \quad l'_1 = \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{D_1}} l_1, \quad l'_2 = \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{D_1}} l_2, \quad (4)$$

$$d = \frac{D_2}{D_1}, \quad e = \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}, \quad n' = \frac{\mu}{\varepsilon_1} n, \quad t' = \varepsilon_1 t, \quad T' = \varepsilon_1 T, \quad N'_0 = \frac{\mu}{\varepsilon_1} N_0$$

$x', L', l'_1, l'_2$  はそれぞれ  $\sqrt{D_1/\varepsilon_1}$  を単位の長さとしたときの  $x$  の長さ、環境周期の長さ、好適パッチ幅、不適パッチ幅を表し、 $d$  と  $e$  は不適パッチの好適パッチに対する相対的な拡散係数と内的自然増加率を表す。そして、 $n'$  は環境収容密度  $\varepsilon_1/\mu$  を単位としたときの個体密度を表す。

上記の(4)式の変数を Fisher の拡散増殖方程式に代入して、各変数のプライムをはずすと、以下の無次元化された式を得る。これが、本研究で使用する、時間変動を伴うパッチモデルとなる。

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} (D(x,t) \frac{\partial}{\partial x} n(x,t)) + (\varepsilon(x,t) - n)n$$

初期条件 :  $n(x, 0) = N_0 \delta(x)$

$$\text{好適環境下 : } D(x,t) = 1, \varepsilon(x,t) = 1 \quad (mL - \frac{l_1(t)}{2} \leq x < mL + \frac{l_1(t)}{2}) \quad (5)$$

$$\text{不適環境下 : } D(x,t) = d, \varepsilon(x,t) = e \quad (mL + \frac{l_1(t)}{2} \leq x < (m+1)L - \frac{l_1(t)}{2})$$

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

好適パッチ幅 :  $l_1(t) = l_{10} + 2l_{11} \sin(2\pi t/T)$

不適パッチ幅 :  $l_2(t) = l_{20} - 2l_{11} \sin(2\pi t/T) = L - l_1(t)$

この(5)式を、時間変動を伴うパッチモデルとして本研究で扱っていく。

### 3.2 数値計算の方法

一次元空間の数値計算については、Appendix 1 で示すように、陽的差分法、陰的差分法があるが、本研究では時間刻みと空間刻みに制約が少ない陰的差分法を使うことにする。これは、さらに利点として、同じ刻み幅をとった場合に陽的差分法よりも精度が高くなるという結果も得られている。そこで、時間変動を伴うパッチモデルに陰的差分法を適用して Appendix 2 のような差分式を得て、時間刻み幅  $\Delta t = 0.005$ 、空間刻み幅  $\Delta x = 0.05$ 、空間格子点の数を 40000 とする数値計算をおこなう。シミュレーションプログラムを C 言語で作成の上、パラメタ値をそれぞれ与え、シミュレーションをおこなって得られた結果から侵入生物の伝播速度を計算する。

### 3.3 パッチサイズが時間変動する場合の侵入生物の伝播

まず、上記モデルの数値計算を行って解を求め、周期的な時間変動をするパッチ環境内における侵入生物の伝播の様子を表す（伝播距離と個体密度の関係図）。加えて、伝播速度についても考察し、この環境においても固定的なパッチモデルの場合と同様に周期的伝播速度の考え方が成立するかどうかについて確認する。

#### (a) 伝播距離と個体密度の関係

図 5 では、時間変動を伴うパッチモデルの個体密度変化の様子を表している。この環境はパッチ周期が  $L = 4$  であり、好適パッチと不適パッチの幅の平均値はそれぞれ  $l_{10} = l_{20} = 2$  である。そして、変動幅  $l_{11} = 0.8$ 、変動周期は  $T = 2$  である。そして、(a)~(d)のグラフは、 $t = 4.1 \sim 7.9$  において時間間隔 0.2 ごとの場所  $x$  における個体密度を表している。好適パッチと不適パッチの幅が変動することによって一地点の個体数は増加したり減少したりを繰り返しているため

に、グラフの見やすさを考えて(a)~(d)の4つに分けている。

(a)や(c)のグラフは、おおよそ好適パッチ幅  $l_1$  が増加している時期である。つまり、好適パッチ幅が  $l_{10}$  から  $l_{10} + 2l_{11}$  まで増加し、再び  $l_{10}$  あたりまで減少している時期である。個体密度を表したグラフは時間とともに下から上にあがっている。つまり、広がりつつある好適パッチで増殖をして個体密度があがっているのがわかる。なお、グラフ中に示した矢印は、時間経過とともに個体密度が上向きまたは下向きのどちらに変化しているかを表している。

また、(b)や(d)のグラフはおおよそ好適パッチ幅が減少している時期であり、好適パッチ幅  $l_1$  は  $l_{10}$  から  $l_{10} - 2l_{11}$  まで減少し、再び  $l_{10}$  まで増加している。このとき、個体密度を表したグラフは時間の経過とともに上から下に下がっている。つまり、不適パッチ幅が増加することで個体密度を下げている。ところが、伝播の先端に近いところの好適パッチではあまり密度を下げることなく、ほぼ維持しながら外へ広がっているように見える。

以上のように、個体密度を増加させたり減少させたりしているが、伝播の先端に近い部分では多少の前進や後退を繰り返しながらも、拡散している様子がわかる。

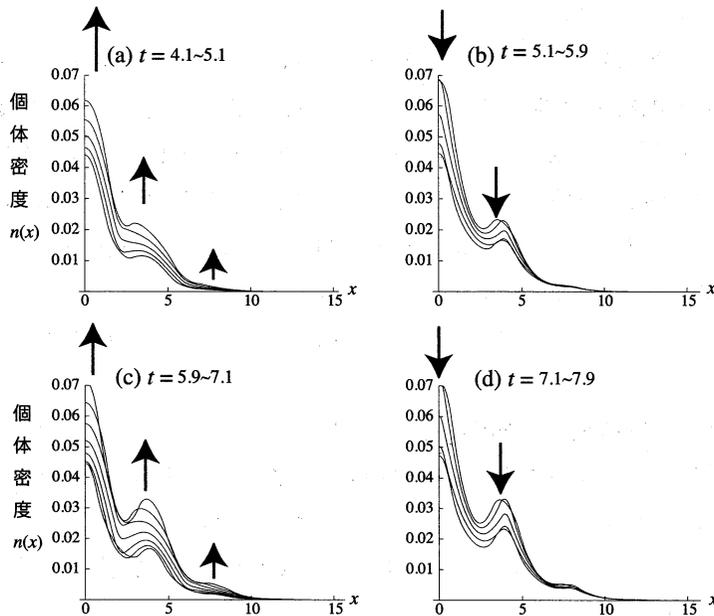


図5 時間変動を伴うパッチモデルの個体密度変化の様子

好適パッチの幅が時間とともに変化するために、好適パッチがある程度以上あるときには個体数を増加させながら拡散し、好適パッチがある程度より小さくなると個体数を減らしながらも拡散をおこなうが、極端に狭くなる場合には後退し、また好適パッチがある程度以上になったところで個体数を増加させて拡散していく。

グラフ (a) は下から  $t = 4.1, 4.3, 4.5, \dots, 5.1$ . (b) は上から  $t = 5.1, 5.3, \dots, 5.9$ .

(c) は下から  $t = 5.9, 6.1, \dots, 7.1$ . (d) は上から  $t = 7.1, 7.3, \dots, 7.9$ .

パラメタ値:  $d = 1, e = -1, L = 4, l_{10} = l_{20} = 2.0, l_{11} = 0.8, T = 2$ .

(b) 伝播速度の求め方

前述のように、時間変動を伴うパッチ環境の場合、時間周期を単位として個体数の増減を行いながら拡散していくために、環境周期  $L$  だけ進行する時間がちょうど時間周期  $T$  の整数倍であれば周期的進行波ができる (図 6 (a) のグラフ)。しかし、一般的にはそのような関係にはなっていない。たとえ、進行波の先端部分の形が同じ形になるように進行波を取りだすのに成功したように見えても、 $t^*$  の時間が変動周期とずれていれば、環境収容量が異なるためにグラフを平行移動させても重なることがない (図 6 (b) のグラフ)。

そこで、図 6 (c)、(d) のように伝播の先端の位置と時間の関係のグラフの傾きから伝播速度を求める。すなわち、伝播速度  $c$  は以下のように求められる。

$$c = \frac{x_2^* - x_1^*}{t_2 - t_1} \tag{6}$$

ただし、 $x_1^*$  は時刻  $t_1$  における分布域の先端、 $x_2^*$  は時刻  $t_2$  における分布域の先端の位置であり、 $t_1$  は侵入初期の過渡的状態が過ぎて安定してからの時刻とし、 $t_2$  は分布域が十分に拡がってからの時刻とする。

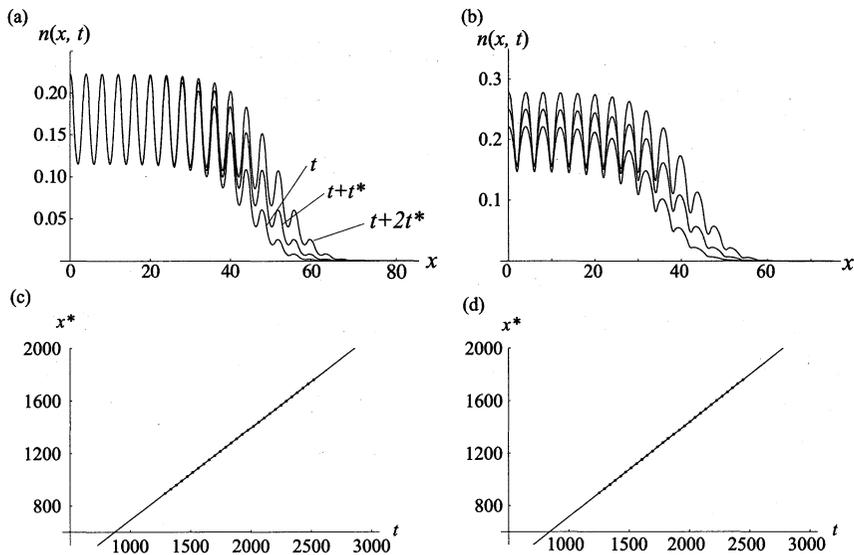


図 6 時間変動を伴うパッチ環境での伝播と伝播速度

パラメタ値：(a),(c) は  $T=2$ , (b),(d) は  $T=5$ .

共通のパラメタ値は  $L=4, l_{10}=l_{20}=2, l_{11}=0.8$ .

(a) では、3本のグラフは平行移動してほぼ重なる ( $t=83.09, t^*=6.0=3T$ ).

(b) では、3本のグラフの進行波の先端部分の形は似ているが、変動周期  $T$  と  $t^*$  には開きがあるために ( $T=5, t^*=5.21$ ), 3本のグラフは平行移動しても重ならない。時間変動を伴うパッチ環境では、(c)、(d) のように進行波の先端の位置と時間の関係のグラフの傾きから伝播速度を求める。

## 4. 数値計算結果

4.1 変動幅  $l_{11}$  と伝播速度  $c$  の関係 (環境周期  $L$  を固定した場合)

図7は、変動幅  $l_{11}$  を変化させた場合の伝播速度  $c$  への影響を表したグラフである。横軸は  $l_{11}$  であり、縦軸は伝播速度  $c$  である。

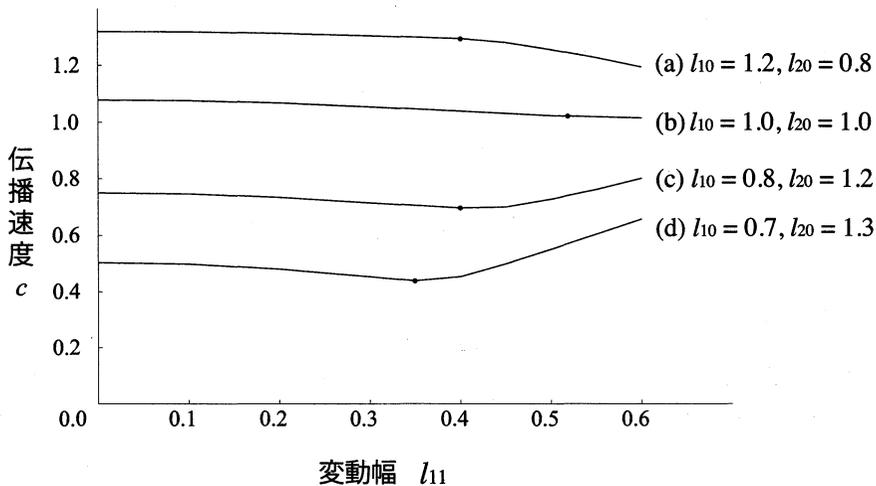


図7 変動幅  $l_{11}$  と伝播速度の関係 (環境周期  $L$  固定)

環境周期  $L$  を固定して、異なる好適環境率 ( $l_{10}/L$ ) の場合で比較。

(a)  $l_{10} = 1.2, l_{20} = 0.8$ , (b)  $l_{10} = 1.0, l_{20} = 1.0$ , (c)  $l_{10} = 0.8, l_{20} = 1.2$ ,

(d)  $l_{10} = 0.7, l_{20} = 1.3$ . その他のパラメタ値は  $L = 2.0, T = 1.0, d = 1, e = -0.5$ . 各グラフ上の・より右側は好適環境あるいは不適環境のパッチが消滅する期間が生じる場合である。

ここで、(a)~(d)のグラフは、空間の環境周期  $L$  を 2.0 に固定し、好適パッチと不適パッチの平均幅  $l_{10}$ 、 $l_{20}$  が異なる場合に、変動幅  $l_{11}$  の大小が伝播速度に及ぼす影響の違いを調べたものである。この時、その他のパラメタ、つまり変動の時間周期  $T$  を 1.0、不適環境の内的自然増加率  $e$  を -0.5 に固定した。そして、それぞれのグラフにおいて、上から(a)  $l_{10} = 1.2, l_{20} = 0.8$ 、(b)  $l_{10} = 1.0, l_{20} = 1.0$ 、(c)  $l_{10} = 0.8, l_{20} = 1.2$ 、(d)  $l_{10} = 0.7, l_{20} = 1.3$  である。

この結果から分かることは、以下のとおりである。

- (1) 当然のことながら、好適パッチ幅の平均値  $l_{10}$  が大きいほど、伝播速度は大きい。(a) > (b) > (c) > (d)
- (2) 好適パッチの平均幅  $l_{10}$  の 1/2 以下の変動幅  $l_{11}$  ( $l_{11} < l_{10}/2$ ) において、 $l_{11}$  が大きくなるほど伝播速度は減少する傾向にある。
- (3) 好適パッチの平均幅  $l_{10}$  が不適パッチの平均幅  $l_{20}$  より大きい ( $l_{10} > l_{20}$ ) とき、 $l_{11} > l_{20}/2$  において伝播速度の減少度合いが大きくなる傾向にある。
- (4) 好適パッチの平均幅  $l_{10}$  が不適パッチの平均幅  $l_{20}$  より小さい ( $l_{10} < l_{20}$ ) とき、 $l_{11} > l_{10}/$

2において $l_{11}$ が大きくなるほど伝播速度は増加する傾向にある。

上記の(3)や(4)が起こる理由については次のことが考えられる。(3)の好適パッチの平均幅が不適パッチのそれより広い $l_{10} > l_{20}$ かつ $l_{11} > l_{10} / 2$ の場合、好適パッチが広がる変動が起こっているときに不適パッチがゼロになるとそれ以上は好適パッチが広がる機会を失うのに対して、好適パッチが狭まる変動が起こっているときには変動幅 $l_{11}$ のところまで不適パッチが広がるができるために、一周期あたりの好適パッチの比率は、好適パッチの平均幅の比率( $l_{10}/L$ )に比べて減少することになる。よって、平均伝播速度は好適パッチの減少による影響を含み、速度の減少幅が大きくなる。逆に(4)の好適パッチが狭い場合には、一周期当たりの好適パッチの比率( $l_{10}/L$ )が増加するために平均伝播速度を増加させる影響が含まれることになる。このパッチ比率による影響の方が変動幅による影響よりも強いために、結果として伝播速度のグラフは増加の方向へ変化したものと考えられる。

以上のように、 $l_{10}$ または $l_{20}$ のどちらかの幅の方が短い場合、その幅の $1/2$ 以上の変動幅 $l_{11}$ を設定すると、全体の平均不適環境と平均好適環境の割合が変わることによる伝播速度への影響が、強く出てくるために、純粋に変動幅 $l_{11}$ の大小による伝播速度への影響が見えにくくなってくることが分かった。

よって、以降、この研究課題においては、周期環境の幅 $L$ や変動周期の幅 $l_{11}$ 、環境変動の周期時間 $T$ が侵入生物の侵入速度に及ぼす影響を見出すという目的があるために、 $L$ 、 $l_{11}$ 、 $T$ 以外のパラメタはできるだけ固定する方がその影響を見つけやすいことから、 $d = 1, e = -1, l_{10} = l_{20} = L / 2$ と固定することにする。ここで、 $e$ の値を図7で設定したものより小さくした理由は、不適パッチの内的自然増加率をより下げることによって好適パッチと不適パッチの環境差を大きく出すことができ、伝播速度による影響がより分かりやすく得られることによる。

このように、このモデルは、 $L$ 、 $l_{11}$ 、 $T$ の3つのパラメタを持つ問題として取り扱うことによって、 $l_{11}$ が伝播速度に与える影響が分かりやすくなる。さらに、 $l_{11} \leq L / 4$ とし、同じ環境(好適パッチと好適パッチ、もしくは不適パッチと不適パッチ)同士が重ならない範囲で数値計算をするものとする。ただし、接することはある(空間すべてが好適環境または不適環境に統一されてしまうことはある)としてイコール(=)を入れている。

以下では、(5)式の解を上記の条件の下で、数値計算により求めることにする。

#### 4.2 変動幅 $l_{11}$ と伝播速度の関係(好適環境率を固定した場合)

図8は、変動幅 $l_{11}$ と伝播速度の関係を表したグラフであり、横軸は変動幅 $l_{11}$ 、縦軸は伝播速度である。図7との違いは、好適環境率を固定 $l_{10} = l_{20} = L/2$ に固定し、異なる環境周期 $L$ について伝播速度を比較している点である。

この図から、 $L = 2, 4, 6$ のどの場合にもグラフは上に凸な右下がりとなり、変動幅が長いと伝播速度が下がり、下がり幅も大きくなる傾向となることがわかる。また、図7よりも図8の速度

の下がり方が大きいのは、不適パッチの内的自然増加率  $e$  を小さく設定しているためである。

また、環境周期  $L$  が長いほど伝播速度は速いことがわかり、これは、パッチ幅の比を一定に保ったまま、パッチのスケールを変えていったときの伝播速度はパッチ幅の増加にともなって伝播速度が増えていく (Shigesada et al., 1986a) という現象、2次元モデル上でのスケール効果 (Kinezaki et al., 2010) と同様の結果が得られている。これより、時間変動が伴う場合にもスケール効果が表れているといえよう。

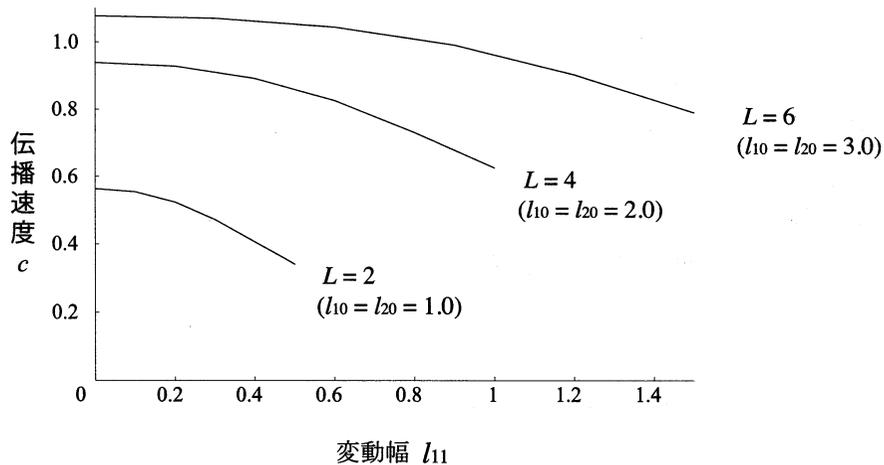


図8 変動幅  $l_{11}$  と伝播速度の関係 (好適環境率を固定した場合)

好適環境率を固定し、異なる環境周期  $L$  を持つ場合で比較。  
 パラメタ値は  $T = 10, d = 1.0, e = -1.0$ .

#### 4.3 時間変動の周期 $T$ と伝播速度の関係

図9は、異なる環境周期  $L$  ごとの変動の時間周期  $T$  と伝播速度との関係を表したグラフである。3種類のグラフは上から(a)  $L = 2$  の場合の  $l_{11} = 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5$  のとき、(b)  $L = 4$  の場合の  $l_{11} = 0.6, 0.8, 1.0$ 、(c)  $L = 6$  の場合の  $l_{11} = 0.9, 1.2, 1.5$  のデータである。このグラフを見る限り、どの場合にも変動の時間周期  $T$  がある程度まで長くなるにつれて伝播速度は増加傾向にあり、ゆるやかに一定値に収束していく傾向にあることがわかる。

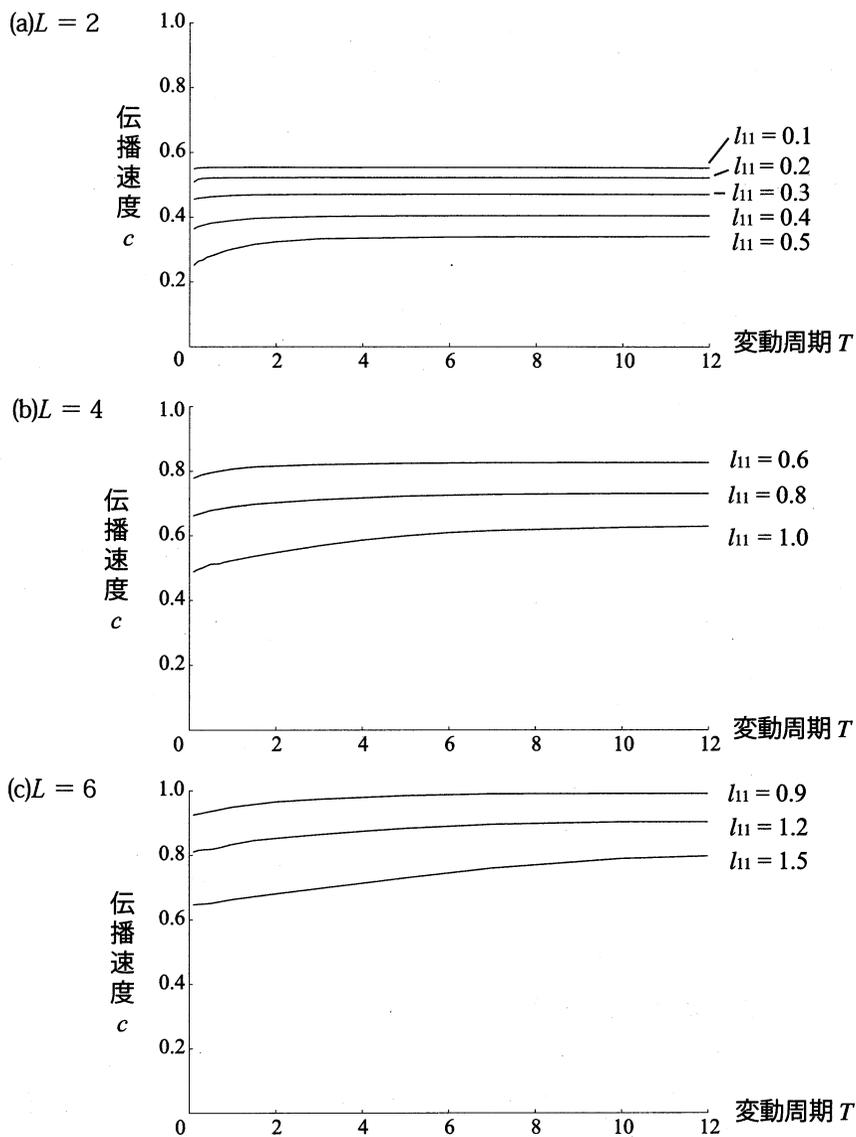


図9 変動の時間周期  $T$  と伝播速度との関係

グラフ (a)  $L = 2$  ( $l_{10} = l_{20} = 1.0$ )、(b)  $L = 4$  ( $l_{10} = l_{20} = 2.0$ )、(c)  $L = 6$  ( $l_{10} = l_{20} = 3.0$ ).  
 共通のパラメタ値は  $d = 1.0, e = -1.0$ .

## 5. 考察

### 5.1 時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、パッチの長さの時間変動が侵入生物の伝播速度に与える影響という問題に取り組み、その方向性を知るために一次元の周期的なパッチ状環境の境界点において、ある幅、 $-l_{11}$  以上  $l_{11}$  以下の範囲で正弦関数的に変動するモデルを考え、数値計算をおこない、結果を示してきた。

本研究の数値計算結果をまとめると、以下のようになる。

- (1) 周期的変動環境において、変動の一周期当たりの好適パッチと不適パッチの平均比率が変化しない限り、変動幅  $l_{11}$  が増加すると伝播速度は減少する傾向にある。
- (2) 初期値としての好適パッチの長さ  $l_{10}$  と不適パッチの長さ  $l_{20}$  の長さが異なる場合、短い方の半分の長さよりも変動幅  $l_{11}$  が長い場合、変動の一周期当たりの好適パッチと不適パッチの平均比率が変化する（変化の幅が大きく、好適パッチ同士が重なり合う、または不適パッチ同士が重なり合う）ときに伝播速度に与える影響は、変動幅  $l_{11}$  の大きさの影響よりも、好適および不適比率の増減の影響の方が大きく効いてくる。
- (3) パッチ状環境の周期が大きいほど、伝播速度は大きい傾向がある。これは、時間変動の有無にかかわらずスケール効果があることを示している。
- (4) 変動周期  $T$  が大きくなるほど伝播速度はゆるやかに大きくなる傾向にあり、変動周期  $T$  の値がある程度以上になると一定値に収束しているようにみえる。このとき、環境の周期  $L$  が短いほど収束は早い、すなわち変動周期の短いところで一定の速度に収束している。また、同じ環境周期  $L$  であれば、変動幅  $l_{11}$  が短いほど収束は早い。

以上の4つの点が本課題における数値計算結果から見えてきた特性である。

### 5.2 生物学的意味に関する考察

次に、今回の数値計算結果から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、大変興味深い結果が出たといえる。時間的に好適パッチと不適パッチの比率が変化しても、変動の一周期単位の平均好適比率は変化していないし、拡散係数にしても好適パッチも不適パッチも拡散係数を同じ値  $d = D_2 / D_1 = 1$  としているのに、変動幅  $l_{11}$  が大きいほど侵入速度に与える影響は大きく、侵入速度が遅くなるという結果が出ている。

変動幅  $l_{11}$  が大きくなるということは、好適パッチと不適パッチの比率が、好適パッチの比率が非常に大きくなる場合もあれば、逆に好適パッチが小さくなる、あるいは全て不適パッチとなるという状況を指している。これは、ある意味、二次元環境におけるランダム度合いが大きくなった場合にパッチの広さにバラツキができるのと状況が似ているようにも感じられる。しかし、ランダム環境の場合には、ランダム度が高いほど伝播速度はあがるという結果が出ている (Kinezaki et. al., 2010) ために、今回の結果とは全く逆である。

今回のモデルでは、時間変動により、あらゆるところで好適パッチが広がり、またある時間に

は好適パッチがほとんどなくなるという危機的状況に陥るということである。よって、好適パッチが広がる時期があり、個体数を十分に増加させたとしても、時間の経過とともに危機的状況がやってくると、その時期には個体数を減少させる一方であり、好適時期に増やした個体数の維持をできる場所がなくなるために、伝播速度を落とすことになると考えるのが自然であろう。

5.2節の(2)の結果より、好適パッチと不適パッチとの比率の方が、環境の時間変動という要素よりも伝播速度に与える影響が大きいという一つの傾向が見えたことは確かである。ただし、今回は好適環境や不適環境の条件をシンプルにした経緯があるために、不適パッチの条件によっては、好適パッチの比率よりも変動幅の影響が大きく出る場合も考えられそうである。今回おこなわなかったが、侵入可能条件などを詳しく調べることによって、新たなことが分かってくるかもしれない。今後の課題としたい。

5.2節の(3)のスケール効果については、これまでの多様な環境においてもいえたことであり、時間的変動がともなう場合についても同様のことが示されたといえよう。

5.2節の(4)の変動周期と環境周期および変動幅との関係については、まず、変動周期を長くするということは、変動の起こり方が緩やかになるということになり、変動のない状態に近くなると考えられるために伝播速度に対する影響は非常に小さくなると考えられる。

## 6. おわりに

本研究により、分断環境の侵入問題に時間変動という要素を加えた単純なモデルを作り、数値計算をおこなうことによって、時間変動が侵入生物の伝播速度に対して与える影響の方向性がある程度みえてきた。単純なモデルであるからこそ発見できたものである。しかし、今回は、大きな方向性をみつけることを目標としたために、侵入の条件となるパラメタ値をかなり限定したものととなっているし、数値計算をした範囲も限定されたものとなっている。

今後、これらの結果をもとに広く研究することによって、環境の時間変動が生物に与える影響についての本質を見つけることが当面の課題である。

## 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。また予備計算にご協力頂いた赤松智也氏に感謝の意を表す。

## Appendix1 数値計算の方法

一次元の数値計算については、陽的差分法、陰的差分法がある。ここではそれぞれの計算方法について概要し、それらの特徴について述べる。

### A1.1 陽的差分法

陽的差分法は、拡散増殖方程式を陽的差分法によって数値的に解く方法である。Fisherの拡散増殖方程式(1)式を差分化すると、次の式を得る。

$$n(x, t + \Delta t) = n(x, t) + \frac{D\Delta t}{(\Delta x)^2} \{n(x + \Delta x, t) - 2n(x, t) + n(x - \Delta x, t)\} + \{\varepsilon - \mu n(x, t)\}n(x, t)\Delta t \quad (\text{A1.1})$$

ここに、 $\Delta t$ は時間の刻み、 $\Delta x$ は空間の刻みである。

この差分方程式に対して、 $\Delta t$ と $\Delta x$ を適当に与えて数値計算を行う。ただし、この陽的差分法では、拡散項から生じる条件で、次の条件を満たしていない場合には不安定な解になる。

$$\frac{D\Delta t}{(\Delta x)^2} < \frac{1}{2} \quad (\text{A1.2})$$

よって、本手法では、時間刻みは空間刻みに対して十分小さくとらなくてはならないため、計算するパラメタの条件によっては、数値計算に時間がかかりすぎる欠点がある。

### A1.2 陰的差分法

陰的差分法は、拡散増殖方程式を陰的差分法によって数値的に解く方法である。つまり、拡散増殖方程式の左辺は陽的差分法と同様の差分化をするが、右辺については、時刻 $t + \Delta t$ における差分を行う。Fisherの拡散増殖方程式(1)式を陰的差分化すると、次の式を得る。

$$\begin{aligned} n(x, t + \Delta t) \\ = n(x, t) + \frac{D\Delta t}{(\Delta x)^2} \{n(x + \Delta x, t + \Delta t) - 2n(x, t + \Delta t) + n(x - \Delta x, t + \Delta t)\} \\ + \{\varepsilon - \mu n(x, t)\}n(x, t)\Delta t \end{aligned} \quad (\text{A1.3})$$

ここに、 $\Delta t$ は時間の刻み、 $\Delta x$ は空間の刻みである。

なお、この場合は陽的差分法のように拡散項から生じる $\Delta t$ 、 $\Delta x$ の間に課せられる条件はない。よって、かなり制約なく時間刻みをとることができるという利点がある。また、後述するように、同じ時間刻みと空間刻みをとった場合、陽的差分法に比べて陰的差分法の方が精度は高くなるという結果が得られている。

(A1.3) 式を実際に数値計算するためには、時間ステップごとに線形の連立方程式を解く必要があるが、三重対角行列になるので Gauss の消去法でも少ない計算量で解くことができる (Press et al., 1992)。

### A1.3 数値計算の精度

表 A1.1 に 1 次元の Fisher 方程式を陽的差分法と陰的差分法との両方で伝播速度を計算した結果を示した。先に述べたとおり、陰的差分法の方が陽的差分法よりも良い精度で計算できることが分かる。表中の「---」は (A1.2) を満たさない場合か、満たしても増殖項のために密度分布が収束せずに計算不能であったことを示す。すなわち、陽的差分法の収束条件からはずれた値で計算を試みた場合であり、陽的差分法における刻み時間の制約がここに表れている。

表 A1.1 陽的差分方法、陰的差分方法による伝播速度の精度比較

D	$\Delta t$	理論値	陰的差分法		陽的差分法	
			計算値	誤差 (%)	計算値	誤差 (%)
0.10	0.01	0.632456	0.628180	-0.67	0.611411	-3.32
	0.05		0.627282	-0.81	---	---
	0.10		0.624731	-1.22	---	---
0.05	0.01	0.447214	0.440406	-1.52	0.434847	-2.76
	0.05		0.439690	-1.68	0.419463	-6.20
	0.10		0.438329	-1.98	---	---
	0.20		0.435273	-2.67	---	---
0.01	0.01	0.200000	0.202108	1.05	0.200750	0.37
	0.05		0.201838	0.91	0.193673	-3.16
	0.10		0.201254	0.62	0.185505	-7.24
	0.20		0.199300	-0.00	---	---
	0.50		0.194088	-2.95	---	---

パラメタ値は、 $\varepsilon = 1.0$ 、 $\mu = 1.0$ 、 $\Delta x = 0.1$ 。

### Appendix2 パッチモデルでの差分化について

周期的に時間変動するパッチ環境 (図 4) における一般 Fisher 方程式(5)式に、陰的差分法を適用すると、差分式は次のようになる。

$$\begin{aligned}
 n(x, t + \Delta t) &= n(x, t) + \frac{\Delta t}{2(\Delta x)^2} [D(x + \frac{1}{2}\Delta x, t + \Delta t)n(x + \Delta x, t + \Delta t) \\
 &\quad - \{D(x + \frac{1}{2}\Delta x, t + \Delta t) + D(x - \frac{1}{2}\Delta x, t + \Delta t)\}n(x, t + \Delta t) \\
 &\quad + D(x - \frac{1}{2}\Delta x, t + \Delta t)n(x - \Delta x, t + \Delta t)] + \Delta t \{ \varepsilon(x, t) - \mu n(x, t) \} n(x, t)
 \end{aligned} \tag{A2.1}$$

ここで、好適環境と不適環境との境界線上の点における拡散係数と内的自然増加率の値が問題となるが、それらは以下のように取り扱う。

拡散係数については、Fick 型の拡散を考えているため各格子点と隣接格子点の中間点における値を用いる。たとえば、ちょうど境界点上で、左側が好適環境、右側が不適環境である場合には、境界点の左側への拡散は拡散係数  $D_1$  を適用し、右側への拡散は、不適環境内の拡散となるので、拡散係数  $D_2$  を適用する。

内的自然増加率については、格子点のある場所の増加率を適用する。境界線上の格子点においては、好適環境と不適環境との平均をとって、を内的自然増加率として適用する。

以上の条件のもとに、陰的差分法によって数値計算を行った。

### 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.
- Cruywagen, G. C., Kareiva, P., Lewis, M. A., Murray, J. D., 1996. Competition in a spatially heterogeneous environment: modeling the risk of spread of a genetically engineered population. *Theor. Popul. Biol.* 49, 1-38.
- Dewhurst, C., Lutscher, F., 2009. Dispersal in heterogeneous habitats: thresholds, spatial scales, and approximate rates of spread. *Ecology* 90, 1338-1345.
- Durrett, R. and Levin S. A. 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theor. Popul. Biol.* 46, 363-394.

- 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.
- 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.
- Kawasaki, K., Shigesada, N., 2007. An integrodifference model for biological invasions in a periodically fragmented environment. *Jpn. J. Ind. Appl. Math.* 24, 3-15.
- 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.
- Kot, M., Lewis, M. A., Driessche, P. 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77(7): 2027-20042.
- 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.
- Lutscher, F., Lewis, M. A., McCauley, E., 2006. Effects of heterogeneity on spread and persistence in rivers. *B. Math. Biol.* 68, 2129-2160.
- Nadin, G., 2010. The effect of the Schwarz rearrangement on the periodic principal eigenvalue of a nonsymmetric operator. *SIAMJ, Math. Anal.*, 41, 2388-2406.
- 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.
- Press, W. H., Teukolsky, S. A., Vetterling, W. T. and Flannery, B. P. 1992. Numerical recipes in C (2nd ed.) ; the art of scientific computing. Cambridge Univ. Press, New York.
- Roques, L., Hamel, F., 2007. Mathematical analysis of the optimal habitat configurations for species persistence. *Math. Biosci.* 210, 34-59.
- Samia, Y., Lutscher, F., 2010. Coexistence and Spread of Competitors in Heterogeneous Landscapes. *B. Math. Biol.* DOI 10.1007/s11538-010-9529-0.
- Shigesada, N., Kawasaki, K., and Teramoto, E. 1986. Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theor. Popul. Biology* 30, 143-160.
- 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" (Teramoto, E., and Yamaguti, M. Eds.). *Lecture Notes in Biomathematics* 71, 87-97. Springer-Verlag.
- Shigesada, N., Kawasaki, K. and Takeda, Y. 1995. Modeling stratified diffusion in biological invasions. *The American Naturalist* 146: 229-251.
- 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.
- Tilman, D., Lehman, C. L., and Yin, C. 1997. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *Am. Nat.* 149, 407-435.
- Van Kirk, R. W., Lewis, M. A., 1997. Integrodifference models for persistence in fragmented habitats. *B. Math. Biol.* 59, 107-137.
- Weinberger, H. F. 2002. On spreading speeds and travelling waves for growth and migration models in a periodic habitat (submitted).
- Weinberger, H. F., Kawasaki, K., Shigesada, N., 2008. Spreading speeds of spatially periodic integro-difference models for populations with nonmonotone recruitment functions. *J. Math. Biol.* 57, 387-411.
- Xin, J. 2000. Front Propagation in Heterogeneous Media. *SIAM Review* 42(2), 161-230.