

《論 文》

季節変動が侵入生物に与える影響

—— 時間変動を伴うパッチモデルからの一考察 ——

杵 崎 の り 子

1. はじめに
2. モデル
3. 数値計算の方法
4. 数値計算結果
5. 考察
6. おわりに

1. はじめに

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、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、思いがけない新種ウイルスの発生、その感染によるパンデミック等の問題も起こっている。そのため、侵入種の空間伝播の数理的研究が大変重要となっている。

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、その後現実的な環境、つまり、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)。

その流れの中で、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)。このようなパッチ状環境、二次元の周期的分断環境の研究は、シンプルな環境における侵入生物の伝播問題に対する取り組みであったが、侵入問題の本質的な問題を解くものであった。

以上のようにパッチモデルを使った研究は、固定されたパッチサイズ上で伝播速度や拡散パターンを中心に研究されてきた。しかし、季節変化や気候変動によって環境が時間的に変化したり、何年かに一度の周期で起こる地震などの地殻変動や気象変動などを生物の伝播問題で取り扱ったりするには、パッチモデルに時間変動を取り入れたモデルを考えることが、より自然ではないかと考え、生物の侵入問題や拡散問題に適用することを試みることにした。

この問題に取り組む一歩として、単純なモデルではあるが、好適パッチと不適パッチのパッチサイズの周期的時間変動をパッチモデルに取り込み、パッチサイズの時間変化や変動周期、変動の仕方が伝播速度に与える影響の大まかな方向性を得た(杵崎, 2012)。この研究は、好適パッチと不適パッチの生物の増殖拡散問題における増殖率を表す内的自然増加率と好適パッチや不適パッチの大きさ、比率、時間変動の周期、変動幅などに着目した研究であり、拡散のしやすさを表す拡散係数については、好適パッチや不適パッチに関係なく同一、つまり拡散係数は一様の下でシミュレーションを行ったものであった。

そこで、本研究では、周期的時間変動を伴うパッチモデルを使い、先行研究とは増殖率の異なるケースで結果を再確認するとともに、もう一歩進めて、好適環境と不適環境の間で拡散係数の異なるケースにおける侵入問題に取り組む。さらに、時間変動の影響についてさらに深く考察するために、時間変動を行う地点、場所における増殖率や拡散係数の時間平均を求め、それらの時間平均を使った増殖拡散モデルを作り、シミュレーションを行った結果と比較することにした。

2. モデル

2.1 周期的時間変動を伴うパッチモデル (時間変動モデル)

季節によって好適環境が広くなったり狭くなったりするような季節変動を考えるにあたり、好適パッチと不適パッチが交互に周期的に現れる一次元パッチモデル (Shigesada et al., 1986) に、好適パッチ幅を時間的に変化させたモデル、つまり周期的時間変動を伴うパッチモデル (杵崎, 2012) を考えた。

周期的時間変動を伴うパッチモデルは、以下の式で表わすことができる。なお、以後このモデルを時間変動モデルとよぶことにする。

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D(x,t) \frac{\partial n(x,t)}{\partial x} \right) + \left(\varepsilon(x,t) - \mu m(x,t) \right) n(x,t) \quad (1)$$

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

$$\begin{aligned} \text{好適パッチ: } D(x,t) = D_1, \varepsilon(x,t) = \varepsilon_1 \quad \left(mL - \frac{h_1(t)}{2} \leq x < mL + \frac{h_1(t)}{2} \right) \\ \text{不適パッチ: } D(x,t) = D_2, \varepsilon(x,t) = \varepsilon_2 \quad \left(mL + \frac{h_1(t)}{2} \leq x < (m+1)L - \frac{h_1(t)}{2} \right) \\ m = 0, \pm 1, \pm 2, \pm 3 \dots \end{aligned} \quad (3)$$

$$\text{好適パッチ幅: } l_1(t) = l_{10} + 2l_{11} \sin(2\pi t / T) \quad (4)$$

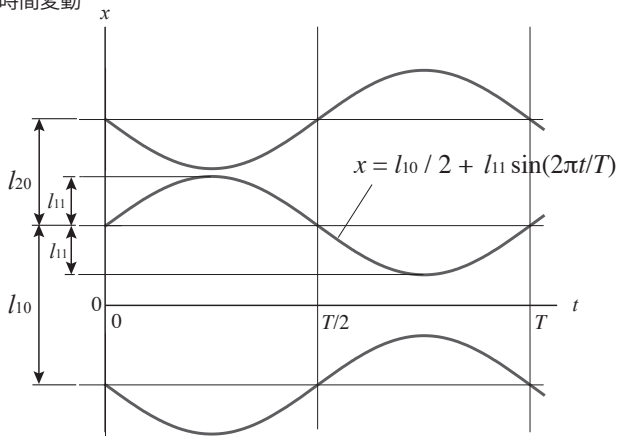
$$\text{不適パッチ幅: } l_2(t) = l_{20} - 2l_{11} \sin(2\pi t / T) = L - l_1(t) \quad (5)$$

ここで、式(1)は時刻 t における場所 x での侵入生物の密度分布 $n(x,t)$ を表す Fisher の拡散増殖方程式である。 $D(x,t) (>0)$ は拡散係数、 $\varepsilon(x,t)$ 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 ε/μ である。式(2)の初期条件 ($\delta(x)$ はデルタ関数) は、 $t = 0$ で原点に N_0 個体が侵入したことを意味する。また、式(3)では好適パッチの拡散係数を D_1 、増殖率を ε_1 とし、不適パッチの拡散係数を D_2 、増殖率を ε_2 とおいた。ただし、 $D_1, D_2 \geq 0$ 、 $\varepsilon_1 \geq \varepsilon_2$ であり、 ε_2 は負の値も取り得る。好適パッチと不適パッチの幅については、図1をもとにして以下に説明する。

図1は、時間変動モデルを図式で表したものである。図1(a)のグラフは横軸を時間軸とし、縦軸に好適パッチと不適パッチの時間変化の様子を表している。好適パッチと不適パッチの境界線は、時間周期 T をもつ \sin カーブを描いて時間変化するものとする。好適パッチ幅 h_1 と不適パッチ幅 h_2 は時間関数となるためにそれぞれ $h_1(t)$ 、 $h_2(t)$ と表せる。このとき、好適パッチの長さ $h_1(t)$ と不適パッチの長さ $h_2(t)$ を合わせた環境周期 L は常に一定とする。つまり、 $L = h_1(t) + h_2(t)$ の条件を満たすものと

する。ここで、好適パッチと不適パッチの境界線の変化幅を $-l_{11}$ 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式 (4) および式 (5) のように表すことができる。ただし $l_1(t) \geq 0$ 、 $l_2(t) \geq 0$ とし、 $\min(l_{10}, l_{20}) \geq 2l_{11}$ とする。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。

(a) パッチの時間変動



(b) パッチの増殖率の変化

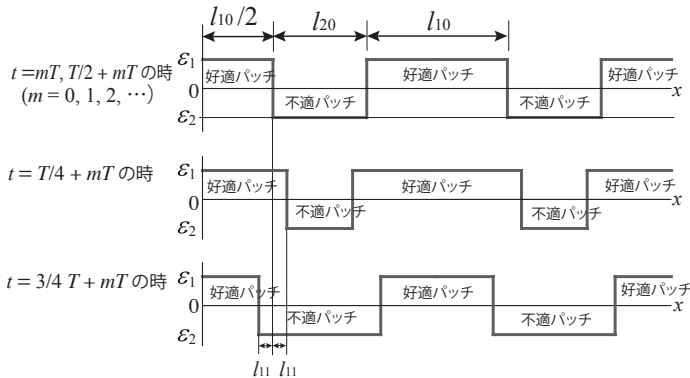


図1 時間変動を伴うパッチモデル

好適パッチと不適パッチの境界線が周期 T の \sin 関数で変化するため、図 1 (b) のように、 $t = mT, (1/2 + m)T, (m = 0, 1, 2, 3, \dots)$ 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。また、 $t = (1/4 + m)T, (m = 0, 1, 2, 3, \dots)$ のときには、好適パッチ幅が最大となり、 $t = (3/4 + m)T, (m = 0, 1, 2, 3, \dots)$ のときには、好適パッチ幅が最小となる。

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)。

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

$$d = \frac{D_2}{D_1}, \quad e = \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}, \quad n' = \frac{\mu}{\varepsilon_1} n, \quad t' = \varepsilon_1 t, \quad T' = \varepsilon_1 T, \quad N'_0 = \frac{\mu}{\varepsilon_1} N_0 \quad (6)$$

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増殖率を表す。そして、 n' は環境収容密度 ε_1/μ を単位としたときの個体密度を表す。

(6) 式の変数変換式により、(1)~(5) 式の各変数を変換し、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。

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D(x,t) \frac{\partial}{\partial x} n(x,t) \right) + (\varepsilon(x,t) - n(x,t))n(x,t) \quad (7)$$

$$\text{初期条件 : } n(x,0) = N_0 \delta(x) \quad (8)$$

$$\text{好適パッチ下 : } D(x,t) = 1, \quad \varepsilon(x,t) = 1 \quad \left(mL - \frac{l_1(t)}{2} \leq x < mL + \frac{l_1(t)}{2} \right)$$

$$\text{不適パッチ下 : } D(x,t) = d, \quad \varepsilon(x,t) = e \quad \left(mL + \frac{l_1(t)}{2} \leq x < (m+1)L - \frac{l_1(t)}{2} \right)$$

$$m = 0, \pm 1, \pm 2, \pm 3 \dots \quad (9)$$

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

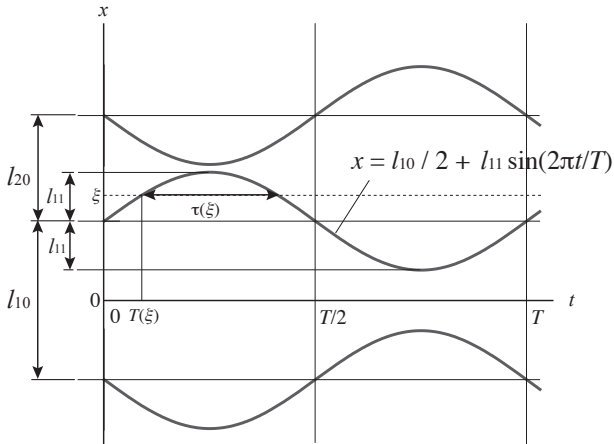
$$\text{不適パッチ幅 : } l_2(t) = l_{20} - 2l_{11} \sin(2\pi t/T) = L - l_1(t) \quad (11)$$

この(7)～(11)式を、時間変動モデルとして本研究で扱っていく。

2.2 時間平均モデル

時間変動モデルでは好適パッチと不適パッチの境界点をもとにして $-l_{11}$ から l_{11} の変動域の範囲で境界点が移動するケースを考えてきたが、そのモデルに対してこの変動域の各点における増殖率や拡散係数として時間の重み付き平均を計算し、その平均値を使ったモデルを考えた(図2(b))。

(a) 時間変動モデルのパッチの時間変動



(b) 時間平均モデルの増殖率

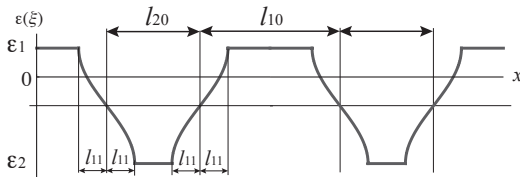


図2 時間平均モデル

このモデルを時間平均モデルと呼ぶことにする。時間変動モデルの変動域における増殖率の平均値を求めるにあたり、次のように考えた。

図2 (a) より、 $\tau(\xi)$ と $T-\tau(\xi)$ を以下のように定める。

$\tau(\xi)$: 場所 ξ で変動周期 T の間に好適パッチである時間

$T-\tau(\xi)$: 場所 ξ で変動周期 T の間に不適パッチである時間

$(\frac{1}{2}+m)L-l_{11} \leq \xi < (\frac{1}{2}+m)L+l_{11}$ のとき変動域 A とし、 $mL-l_{11} \leq \xi < mL+l_{11}$ のとき変動域 B とすると、場所 ξ での平均増殖率 $\overline{\varepsilon(\xi)}$ は以下のように表せる。

$$\text{変動域A内: } \overline{\varepsilon(\xi)} = \varepsilon_1 \frac{\tau(\xi)}{T} + \varepsilon_2 \frac{T-\tau(\xi)}{T} \quad (12)$$

$$\text{変動域B内: } \overline{\varepsilon(\xi)} = \varepsilon_1 \frac{T-\tau(\xi)}{T} + \varepsilon_2 \frac{\tau(\xi)}{T} \quad (13)$$

図2 より ξ は、 $\xi = l_{11} \sin \frac{2\pi \tau(\xi)}{T}$ と表せることから、 $\tau(\xi)$ は次の式で表すことができる。

$$\tau(\xi) = \frac{T}{2\pi} \arcsin \frac{\xi}{l_{11}} \quad (14)$$

また、図2 より $\tau(\xi) = \frac{T}{2} - 2\tau(\xi)$ であることから、これに上式の $\tau(\xi)$ の値を代入することによって以下のように $\tau(\xi)$ を求めることができる。

$$\tau(\xi) = T \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{l_{11}} \right) \quad (15)$$

これを好適パッチと不適パッチの境界でも平均増殖率 $\overline{\varepsilon(\xi)}$ の式に代入すると、以下のように時間変動の起こる場所 ξ における平均増殖率 (時間の重みつき平均増殖率) を求めることができる。

$$\text{変動域A内: } \overline{\varepsilon(\xi)} = \varepsilon_1 \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{l_{11}} \right) + \varepsilon_2 \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{l_{11}} \right) \quad (16)$$

$$\text{変動域B内: } \overline{\varepsilon(\xi)} = \varepsilon_1 \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{l_{11}} \right) + \varepsilon_2 \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{l_{11}} \right) \quad (17)$$

これらの平均増殖率は図3のグラフのようになる。

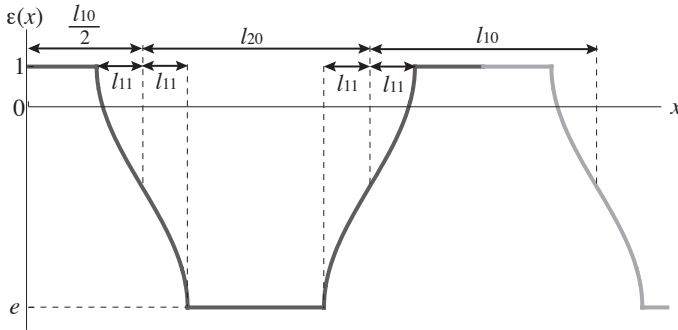


図 3 平均増殖率の例 $e = -5$

また、時間変動の起こる地点 ξ における平均拡散係数（時間の重みつき平均拡散係数）については算術平均と調和平均の両方を計算した。Kinezaki et al., 2003 において 2 次元パッチモデルにおける平均速度を求めるにあたって、パッチを横断する場合には拡散係数の調和平均、また、パッチに沿った方向に進む場合には算術平均が妥当であったことから、今回はどちらの平均を使って比較するのが良いのかを確認する。算術平均は式 (18) および (19) で表される。

$$\text{変動域A内} : \overline{d(\xi)} = d_1 \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{h_{11}} \right) + d_2 \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{h_{11}} \right) \quad (18)$$

$$\text{変動域B内} : \overline{d(\xi)} = d_1 \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{h_{11}} \right) + d_2 \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{h_{11}} \right) \quad (19)$$

また、調和平均は式 (20) および (21) で表される。

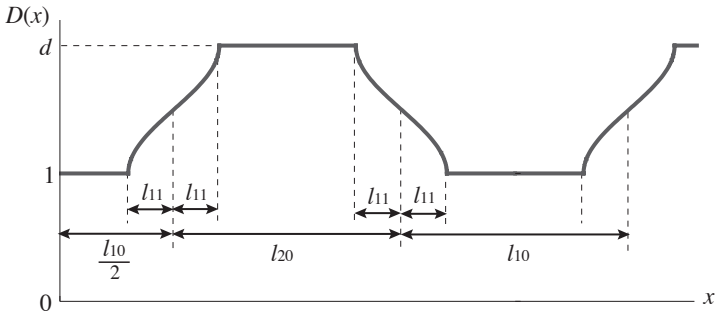
$$\text{変動域A内} : \overline{d(\xi)} = \frac{T}{\tau(\xi)/d_1 + (T-\tau(\xi))/d_2} = \frac{d_1 d_2}{d_2 \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{h_{11}} \right) + d_1 \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{h_{11}} \right)}$$

$$\text{変動域B内} : \overline{d(\xi)} = \frac{T}{(T-\tau(\xi))/d_1 + \tau(\xi)/d_2} = \frac{d_1 d_2}{d_2 \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{h_{11}} \right) + d_1 \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arcsin \frac{\xi}{h_{11}} \right)}$$

各々 (20)、(21)

これらの平均拡散係数をグラフで表すと、図 4 の (a) 算術平均の場合および (b) 調和平均の場合となる。

(a) 重み付き算術平均の場合



(b) 重み付き調和平均の場合

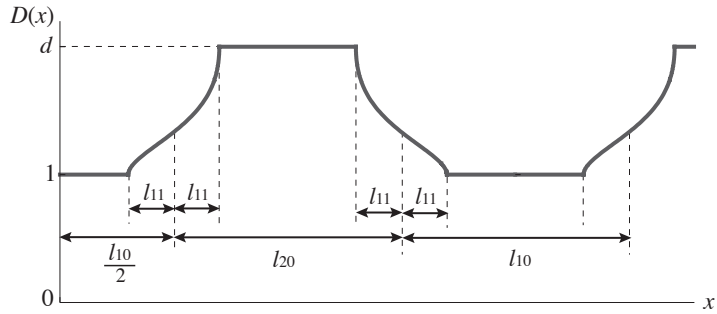


図4 平均拡散係数の例 $d = 2$

3. 数値計算の方法

3.1 手法

数値計算については、陽的差分法や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く精度が高い陰的差分法を使うことにする。時間刻み幅 $\Delta t = 0.005$ 、空間刻み幅 $\Delta x = 0.05$ (または 0.025)、空間格子点の数を 40000 として、各格子点における増殖率や拡散係数などの拡散増殖条件から各格子点の個体数の時間変化を求め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、各格子点における個体数の時間変化のシミュレーションをおこなって、各時間における伝播の先端の位置を求め、先端の位置と時間の関係から侵入生物の伝播速度を計算する。

3.2 伝播速度の求め方

図5(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。

$$c = \frac{x_2^* - x_1^*}{t_2 - t_1} \quad (22)$$

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。

3.3 解析の手順

本研究のモデルはできるだけシンプルに考えているが、好適パッチや不適パッチの平均幅 l_{10} 、 l_{20} パッチの変動幅 l_{11} 、時間変動周期 T 、不適パッチの増殖率 e 、不適パッチの拡散係数 d という6種類の変数があるために、その値の組み合わせは無数となる。そこで本研究では、 $l_{10} = l_{20} = \frac{1}{2}L = 3$ (L は環境周期) と固定し、変動幅が好適パッチと不適パッチとの間で重なることのないように変動幅 $l_{11} \leq 1.5$ として、次の手順により解析をおこなう。

- (1) 不適パッチの増殖率 e が伝播速度に及ぼす影響を調べる。そのために、拡散係数を一様とし ($d = 1$)、変動周期も一定 ($T = 10$) の条件下で変動幅 l_{11} を変化させてシミュレーションをおこなう。
- (2) 変動周期 T が伝播速度に及ぼす影響を調べる。拡散係数 d および増殖率 e を一定の下 ($d = 1, e = -5$) で変動周期 T を変化させて

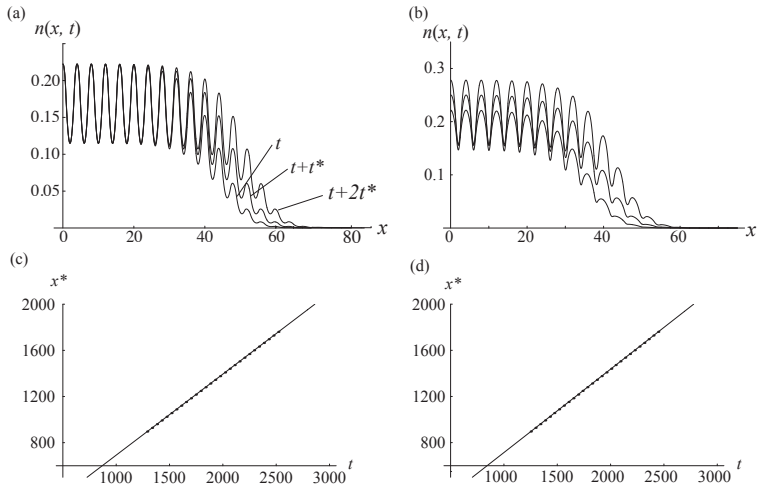


図5 時間変動を伴うパッチ環境での伝播と伝播速度

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。

シミュレーションをおこなう。

- (3) 拡散係数 d が伝播速度に及ぼす影響を調べる。拡散係数が好適パッチと不適パッチの間で一樣の場合 ($d=1$)、好適パッチよりも不適パッチでの拡散係数が高い場合 ($d>1$)、好適パッチよりも不適パッチでの拡散係数が低い場合 ($0<d<1$) に分けて伝播速度の変化を調べる。
- (4) 上記 (1) ~ (3) では、の時間変動モデルによるシミュレーションをおこなってきたが、ここで、時間平均モデルによるシミュレー

ションをおこない、それぞれのモデルによる伝播速度の比較をすることにより、「時間変動」そのものの影響を考察する。

4. 数値計算結果

4.1 不適パッチの増殖率が伝播速度に及ぼす影響

まず、拡散係数を一様とし ($d = 1$)、変動周期も一定 ($T = 10$) の条件下で変動幅 l_{11} を変化させてシミュレーションをおこない、増殖率 e の違いが伝播速度に与える影響を調べた。

図6は、不適環境の増殖率 e を $e = 0.5, 0, -1, -5$ に固定したとき、それぞれの変動幅 l_{11} を変化させて伝播速度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、不適パッチの内的自然増加率が小さいほど伝播速度は小さい。
- (2) $e = 0.5, 0, -1, -5$ の各グラフにおいてグラフは右下がりとなり、変動幅 l_{11} が大きくなるにつれて伝播速度は減少する傾向があることがわかる。特に、不適パッチの増殖率 e が小さくなるほど下がり

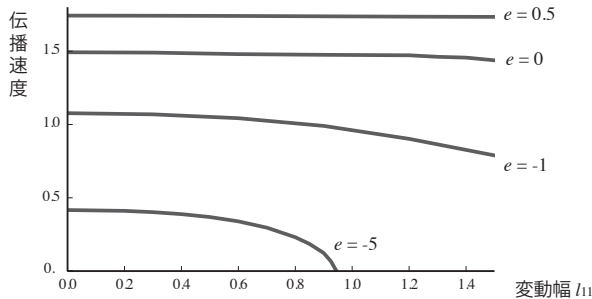


図6 異なる増殖率における変動幅 (l_{11}) と伝播速度の関係

パラメタ値 $T = 10, L = 6 (l_{10} = l_{20} = 3), d = 1$

幅は大きく、つまり、伝播速度に与える影響が大きくなる。また、 e が十分小さい場合には、 h_1 がある程度以上大きくなると絶滅する（図6の $e = -5$ のケース）こともあることが分かった。

4.2 変動周期 T が伝播速度に及ぼす影響

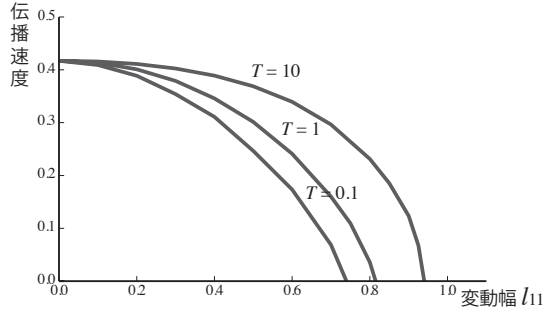
前節の不適パッチの増殖率が伝播速度に大きく影響した e の値を使って、次に、変動周期 T が伝播速度に及ぼす影響を調べることにした。つまり、拡散係数 d および増殖率 e が一定の下（ $d = 1$, $e = -5$ ）で、変動の時間周期 T を変化させてシミュレーションをおこなった。その結果が図7(a)のグラフである。

図7(a)のグラフは横軸が変動幅 h_1 であり、縦軸が伝播速度である。時間周期 T の値は、上から $T = 10, 1, 0.1$ となり、変動周期が大きいほど伝播速度が速くなる傾向があるように見える。そこで、次に、グラフの軸を横軸に変動周期とし、変動周期が十分大きくなるにつれて伝播速度がどのように変化するかを調べた。それが図7(b)のグラフである。このとき、変動幅は $h_1 = 0, 0.3, 0.6, 0.9$ に固定して変動周期を上げてシミュレーションをおこなった。(b)のグラフから分かることは、各グラフは右上がりとなり、時間変動周期 T が長いほど伝播速度は速いが、これらのグラフはそれぞれある値に漸近しているということである。

4.3 拡散係数 d が伝播速度に及ぼす影響

パッチモデルにおける好適パッチおよび不適パッチは、増殖率の大小によって決められている。つまり、増殖率の高いほうが好適パッチであり、低いほうは不適パッチと定義している。ところが、拡散係数については特に定めていない。これは、侵入生物にとって不適パッチに入ったときにそのパッチから早く抜け出そうとするケース（つまり拡散係数が上がる場合）と、不適パッチに入ることにより悪い環境から動きが悪く

(a) 異なる変動周期における変動幅と伝播速度の関係



(b) 異なる変動幅における変動周期と伝播速度の関係

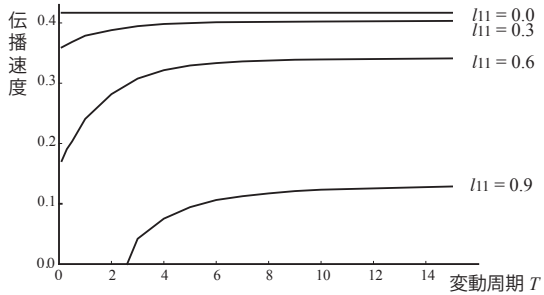


図 7 変動周期 T と伝播速度の関係

パラメタ値 $L = 6$ ($l_{10} = l_{20} = 3$), $d = 1$, $e = -5$

なってしまう場合（拡散係数が下がる場合）もあるからである。

そこで、拡散係数が伝播速度に及ぼす影響を調べるにあたって、拡散係数が好適パッチと不適パッチの間で一樣の場合 ($d = 1$)、好適パッチよりも不適パッチでの拡散係数が高い場合 ($d > 1$)、好適パッチよりも不適パッチでの拡散係数が低い場合 ($0 < d < 1$) の 3 ケースについ

て伝播速度の変化を比較した。

図8は、不適パッチでの増殖率を $e = -5$ 、変動の時間周期を $T = 10$ に固定して、異なる拡散係数 $d = 0.5, 1, 2$ ごとの変動幅 l_{11} と伝播速度の関係を表したグラフである。3本のグラフは途中で交差し、変動幅 l_{11} が十分に小さいところでは拡散係数が大きいほど伝播速度は高いが、変動幅 l_{11} が十分に大きいところでは拡散係数が大きいほど伝播速度が低い。この条件の場合、変動幅が大きくなると絶滅するケースであるが、 d の値が大きいほど振動幅 l_{11} の値が小さいときに絶滅するという興味深い結果になった。

4.4 時間平均モデルと時間変動モデルとの結果の比較

時間平均モデルは、時間変動を伴うモデルにおいて変動を起こす範囲における増殖率や拡散係数の時間重み付きの平均値を求めて、その平均値をその地点の増殖率や拡散係数として、伝播速度をシミュレーションしている。平均増殖率にしても平均拡散係数にしても、それぞれの式(16)～(17)や式(18)～(21)には変動幅 l_{11} は含むが、時間変動周期 T を含んで

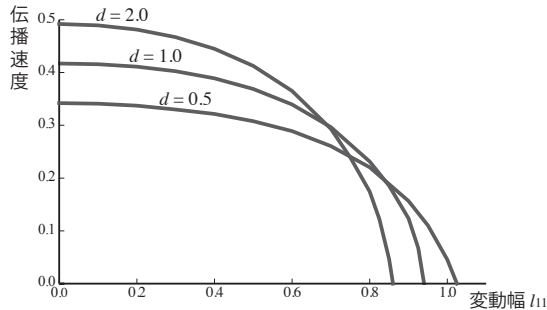


図8 異なる拡散係数 d における変動幅 l_{11} と伝播速度の関係
パラメタ値 $T = 10, L = 6 (l_{10} = l_{20} = 3), e = -5$

いない。時間変動モデルでは、4.2節で示したように伝播速度が時間変動周期 T の値に影響されていたために、この時間平均モデルでのシミュレーション結果と時間変動モデルでのシミュレーション結果との関係には大変興味深いものがある。

4.4.1 拡散係数が均一の場合

拡散係数が好適パッチや不適パッチにとらわれずに均一の場合には、増殖率の時間平均が伝播速度に大きく関わってくる。

図9には、図7(a)で示したグラフに、 $d = 1$ 、 $e = -5$ における時間平均モデルの結果を点線で表して合わせている。横軸は変動幅 l_{11} 、縦軸は伝播速度である。この結果を見ると、時間変動モデルの周期 $T = 0.1$ の場合のグラフにほぼ重なっている。つまり、拡散係数が均一の場合には、時間平均モデルは時間変動モデルの時間周期が非常に小さいときの極限に近い結果を表していると言えそうである。

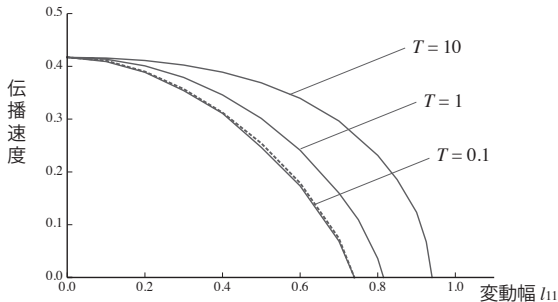


図9 時間変動モデルと時間平均モデルの比較 $d = 1$

パラメタ値 $L = 6$ ($l_{10} = l_{20} = 3$), $e = -5$, $d = 1$

実線は時間変動モデル($T = 10, 1, 0.5$)の結果.

点線は時間平均モデルの結果.

4.4.2 不適パッチでの拡散係数が小さい場合

不適パッチでの拡散係数が小さい場合の例として、図 10 では、不適パッチの拡散係数 $d = 0.5$ の場合の時間変動モデルのシミュレーション結果と時間平均モデルでの結果を合わせてグラフにしている。時間変動モデルの結果を実線で表し、時間平均モデルの結果を点線および破線で表している。横軸は変動幅 l_{11} であり、縦軸が伝播速度である。また、時間変動モデルの結果は、 $T = 10, 1, 0.1$ の 3 種類の時間変動周期の結果である。時間平均モデルの結果は、拡散係数の算術平均を平均拡散係数 $\overline{d(\xi)}$ としたものを点線で表し、調和平均としたものを破線で表している。拡散係数の算術平均と調和平均を比べた場合、調和平均 \leq 算術平均となるが、調和平均を平均拡散係数とした場合のグラフの方が算術平均のものよりも伝播速度が遅くなっている。また、時間変動モデルの結果と比べた場合には、算術平均の結果も調和平均の結果も拡散係数が均

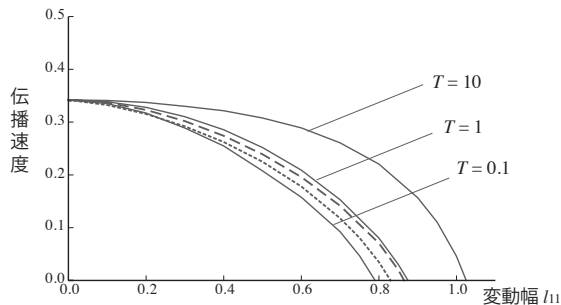


図 10 時間変動モデルと時間平均モデルの比較 $d = 0.5$

パラメタ値 $L = 6$ ($l_{10} = l_{20} = 3$), $e = -5$, $d = 0.5$

実線は時間変動モデル($T = 10, 1, 0.5$)の結果。

点線は時間平均モデル(拡散係数の算術平均)の結果。

破線は時間平均モデル(拡散係数の調和平均)の結果。

一の場合の結果と違って、 $T = 1$ と $T = 0.1$ とのグラフの間あたりに位置している。

4.4.3 不適パッチでの拡散係数が大きい場合

図 11 は、不適パッチでの拡散係数 $d = 2$ の場合の時間平均モデルと時間変動モデルとの結果を比較している。この場合も横軸は変動幅 l_{11} 、縦軸は伝播速度である。時間変動モデルの $T = 10, 1, 0.1$ の 3 ケースの結果を実線で表し、時間平均モデルの平均拡散係数を算術平均としたものを点線で表し、調和平均としたものを破線で表している。算術平均の結果と調和平均の結果の関係は図 10 の場合と同様に、時間平均モデルの算術平均のものの方が調和平均のものよりも伝播速度は遅くなっている。また、時間変動モデルの結果との比較については、図 9 の拡散係数が均一の場合とも図 10 の拡散係数 $d < 1$ の場合とも異なり、拡散係

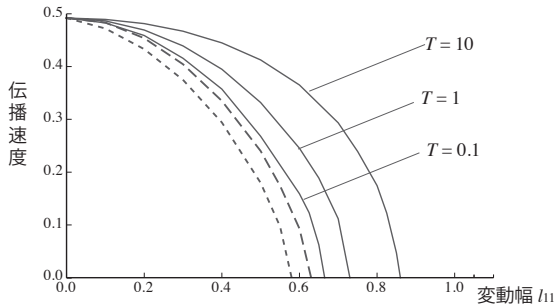


図 11 時間変動モデルと時間平均モデルの比較 $d = 2$

パラメタ値 $L = 6$ ($l_{10} = l_{20} = 3$), $e = -5$, $d = 2$

実線は時間変動モデル($T = 10, 1, 0.5$)の結果

点線は時間平均モデル(拡散係数の算術平均)の結果

破線は時間平均モデル(拡散係数の調和平均)の結果

数 $d > 1$ の場合には、時間変動モデルの $T = 0.1$ のグラフよりも下に位置し、時間平均モデルの伝播速度は遅くなっていることがわかる。

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、好適パッチと不適パッチの境界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、変動幅 $-l_1$ 以上 l_1 以下の範囲で正弦関数的に変動するモデルを使い、環境周期 $L = 3$ に固定した条件の下で数値計算をおこなって、結果を示してきた。

本研究の数値計算結果から得られた特徴をまとめると、以下のようになる。

- (1) 不適パッチの増殖率 e が小さいほど伝播速度は小さくなる。また、時間変動幅 l_1 が大きくなるにつれて伝播速度は減少する傾向にある。特に不適パッチの増殖率がある程度より小さいケースでは、振幅 l_1 が十分に小さい場合には増殖拡散をしても、変動幅 l_1 がある程度以上大きいと絶滅することもあることが分かった (図 6)。
- (2) 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り一定値に収束していく (図 7 (b))。この点は、先行研究の再確認となった。
- (3) 不適パッチの拡散係数 d が伝播速度に与える影響は、変動幅 l_1 が小さい場合には拡散係数が大きいほど伝播速度は速いが、変動幅 l_1 が大きくなるにつれて拡散係数 d が大きいほど急速に伝播速度を落としていく。変動幅が大きくなると絶滅するケースにおいては、 d の値が大きいほど振幅 l_1 の値が小さいときに絶滅するという興味深い結果になった (図 8)。

(4) 時間変動モデルと時間平均モデルとの関係については、拡散係数が均一の場合には、時間平均モデルは時間変動モデルの時間周期 T が非常に小さいときの極限に近い結果を表しているように見え (図9)、不適環境の拡散係数が大きい場合や小さい場合にはその関係とは異なったものとなった (図10、図11)。

以上の4つの点が本課題における数値計算結果から見てきた特性である。

5.2 生物学的意味に関する考察

これまでの時間変動モデルを使った研究と今回の研究との大きな違いは、以下の2点であった。

1. 不適パッチでの拡散係数を変化させることによって、拡散係数が伝播速度に与える影響が分かったこと。
2. 時間変動モデルに対して、時間平均モデルを新たに考えて対照的にシミュレーションすることによって、結果を比較してみることができたこと。

そこでまず、拡散係数の大小による伝播速度への影響について考察する。

4.3節の結果 (図8) のように、変動幅が小さいケースでは、不適パッチの拡散係数が高い方が伝播速度は速くなるにもかかわらず、変動幅が大きいケースでは、拡散係数が低い方が伝播速度は速い。このように、変動幅の大小によって、拡散係数の大きさが伝播速度に与える影響が異なることが分かった。

一般に拡散係数が高いほど拡散しやすくなるので、物理的には拡散係数が高いと伝播速度は上がることになる。生物の侵入伝播を考える場合には、増殖と拡散を合わせて考える必要がある。今回の時間変動モデル

では、好適パッチの拡散係数を 1、不適パッチの拡散係数を d として数値計算してきた。よって、拡散係数 $d > 1$ の場合には、生物が不適パッチに入るとより速く移動できるようになり、伝播速度が速くなるのは当然のことに思われる。なお、このような傾向は、パッチモデルの研究（杵崎，2013）や正弦関数で空間変動する周期的モデルの研究（Kinezaki et al., 2006）において、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という結果が得られており、今回のモデルにおいても同様の傾向が表れると言えよう。それに加えて、今回のケースでは、不適パッチ内の増殖率を $e = -5$ にして強い負の値を設定しているために、不適パッチでの負の増殖率の影響をうける時間が短くなり、個体数の減少を食い止める方にはたらいっていると考えられる。このような前提の下で好適パッチと不適パッチが時間変動をするために、好適パッチ幅 $h_1(t)$ は $l_{10} - 2l_{11} \leq h_1(t) \leq l_{10} + 2l_{11}$ の範囲で増減を繰り返し、不適パッチ幅 $h_2(t)$ は $l_{20} - 2l_{11} \leq h_2(t) \leq l_{20} + 2l_{11}$ の範囲で増減を繰り返す。ただし、好適パッチ + 不適パッチのパッチ周期は L に固定しているために、好適パッチが最大のときには不適パッチは最小の長さとなる。このような条件があるために、変動幅が大きき場合には時間 t によっては、環境全体のほとんどを好適パッチが占めたり不適パッチが占めたりすることになる。好適パッチが広く占めているときには個体数を十分に増やすことができ伝播速度を保つことができても、不適パッチが広く占めているときには個体数を大幅に減らすことになり伝播の先端の方では分布域を拡げることができないほど個体密度を下げたり、分布域を狭めたり、また、絶滅の危機を招くことになると考えられる。よって、変動幅が大きくなると伝播速度が大きくなり下がり、侵入可能域を狭めることになる。

不適パッチの拡散係数が小さい場合 ($d < 1$) には、環境全体としての拡散係数が下がり移動しにくい状態となり伝播速度も下がるといえ

る。また、別の観点から見ると、不適パッチの拡散係数が小さいと、好適パッチから不適パッチに入りにくくなり、入ってしまうと不適パッチから出るのが困難になるともいえる。特に、不適パッチの拡散係数がゼロに近い場合には、好適パッチから不適パッチの中に入り込んでいくことが非常に困難になっていると考えられる。このように考えると、不適パッチの拡散係数が低ければ低いほど、変動幅が広くて好適パッチが狭い時間であっても好適パッチに留まる個体数をできるだけ多く残すことのできる環境であるといえる。ゆえに、拡散係数 d が高くて個体数を十分に保つことができずに伝播速度を大きく下げたり絶滅したりするような広い変動幅があるケース（図8の変動幅 h_1 が0.7以上のとき）であっても拡散係数が十分に低いと個体数を残すことができるようになる条件になると考えられる。

次に、時間変動モデルと時間平均モデルの数値計算結果の比較より、生物学的に考察を試みる。

拡散係数が一樣な場合 ($d = 1$) には、拡散係数の時間平均も $\overline{D(x)} = 1$ となるために、変動域において増殖率のみの時間平均を考えればよいことになる。変動域の平均増殖率は図3のように arcsin 曲線を描く。時間変動モデルと時間平均モデルによる伝播速度の結果を比較したときに、図9のグラフのように $T = 0.1$ の結果とほぼ一致していたことから、変動周期をゼロに限りなく近づけたときに時間平均モデルの結果と等しくなるようにも見える。

また、拡散係数 $d < 1$ のケースとして $d = 0.5$ で時間平均モデルを使って数値計算をした結果と時間変動モデルとの結果比較（図10）については、予想に反して時間変動モデルの $T = 1$ の伝播速度のグラフと $T = 0.1$ のグラフの中間に位置し、拡散係数が一樣な場合と異なる結果となった。さらに、拡散係数 $d > 1$ のケースとして $d = 2$ の時間平均モデルの結果との比較（図11）については、時間平均モデルの伝播速度は時間

変動モデルの結果で最も伝播速度の遅い $T = 0.1$ の結果よりもさらに遅いという結果であった。これらの結果は、時間変動モデルの同じ条件の場合と比較すると、拡散係数 d が小さいほど時間平均モデルの結果の方が時間変動モデルの結果よりも相対的に伝播速度が速くなっている。見方を変えると、時間変動を起こすことによって、拡散係数が低いケースであるほど、時間平均モデルより伝播速度が相対的に低くなっており、時間変動という現象は、拡散係数が低いほど伝播速度を下げる影響が強くなるとも言えそうである。この生物学的意味を考えると着目すべきことは、時間変動モデルは変動域で好適パッチと不適パッチの境界が実際に変動して好適パッチと不適パッチの比を変えているという点であり、時間平均モデルでは変動域での各点での好適パッチになっている時間と不適パッチになっている時間から拡散係数や増殖率の時間平均をとっているという点である。拡散係数や増殖率の平均値は両モデルにおいて同じであっても、実際に時間変動するかしないかで伝播速度に与える影響が違ふことで伝播速度に現れてくると考えられることから上記のような結論が見えてきた。

6. おわりに

本研究により、環境の時間変動が生物の侵入に与える影響の中でも、特に不適環境の拡散係数の大小が伝播速度に与える影響について、生物学的意味を含めてその傾向が分かったことが成果であったと考えている。しかし、時間平均モデルを新たに作って比較することにより、結果のデータからは興味深い傾向は見えてきたが、まだ十分とはいえず、その根拠などの考察にまでは至らなかった。今後、本研究の結果をもとにして、さらに広く研究することによって、環境の時間変動が生物の侵入に与える影響についての本質を見つけていくことが当面の課題となっている。

謝辞

本研究を進めるにあたり、奈良女子大学名誉教授・重定南奈子先生および同志社大学教授・川崎廣吉先生にモデルの作成やシミュレーション結果の解釈に関して、有益な助言をしていただきました。ここに深謝の意を表します。なお、本研究は奈良産業大学経済経営学会特別研究助成金によるものです。

参考文献

- Andow, D. A., Kareiva, P. M., Levin, S. A., Okubo, A., 1990. Spread of invading organisms.
- 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.
- 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., 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.
- 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.

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.

杵崎のり子. 2012. 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. 奈良産業大学「産業と経済」25-1, 31-51.

杵崎のり子. 2013. 空間の分断化が侵入生物の伝播に与える影響. 奈良産業大学紀要 29, 53-68.

