

数理生態学 — 生物の侵入と拡散

重定南奈子 奈良女子大学理学部情報科学科

1. はじめに

生物の多くは自分の子供を生むことにより自己再生産を繰り返しながら、同時に個体数が過剰になると分散によってすみ場所を空間的に拡大していく性質を備えている。こうした生物の分布域拡大過程を拡散方程式を用いて説明する試みが生態学に登場したのは今から60年程前のことである (Fisher, 1937)。中でも、イギリスのSkellam(1951)がヨーロッパに侵入したマスカラット (麝香ネズミの一種) の分布拡大を理論的に説明して以来、拡散モデルは外来の植物、昆虫、伝染病などの侵入過程を説明するモデルとして多角的に応用されてきている (重定, 1992)。

Fisherはその先駆的モデルで、生物の空間的広がりには個体の移動分散と増殖によって引き起こされるとして、次のような一次元空間の中での拡散増殖モデルを扱った。

$$n_t = (Dn_x)_x + (\varepsilon - \mu n)n, \quad t > 0, \quad -\infty < x < \infty \quad (1)$$

ここに、 $n(x,t)$ は注目する生物集団の時刻 t 、場所 x における個体数密度。この式は、左辺の密度 $n(x,t)$ の時間変化が、右辺第1項のランダム拡散と第2項のロジスティック増殖によって引き起こされることを意味している。 D は拡散係数、 ε は内的自然増加率、 μ は種内競争係数と呼ばれ、それぞれ正の定数である。 $(\varepsilon - \mu n)$ は1個体当たりの増殖率で、密度が高くなると限られた資源 (餌, すみ場所) をめぐって競争が起こるため増殖率が低下する効果を表している。

(1)式は、その後Kolmogorov et al.(1937)を始め、多くの数学者(Bramson 1973, Kametaka 1976, Fife 1979, etc.)によって詳しく研究され、今ではその性質はよく分かっている。すなわち、最初に原点付近に局所的に侵入した少数個体の分布は時間と共に広がっていき、やがてその先端は一定の形を保ったまま速度 $2\sqrt{\varepsilon D}$ で前進する進行波に漸近する。

ところで、(1)式は、自然増加率 ε と拡散係数 D が共に正の常数であると仮定しているが、これは生物の生息環境が一様に広がっている事に対応する。しかし、現実の環境は多かれ少なかれ空間的に不均一であり、繁殖や生存にとって好適なパッチ (区画) や不適なパッチがモザイク状に広がっている場合が多い。とくに、近年ますます活発になる人為活動によって、自然はいたるところ道路や農地によって分断化され、好適な生息場所が孤立化している状況が増えている。こうした環境の中では不適なパッチにさしかかると、そこをうまく通過して好適なパッチにたどり着かなければ生物は分布域を広げることができない。不適なパッチの占める割合が多くなると、途中で絶滅

してしまう可能性もある。ここではそうしたパッチ状環境を表す最も簡単な例として、図1aのように帯状の好適パッチと不適パッチが交互に連なっている場合を取り上げ、分布域の拡大過程を調べる。

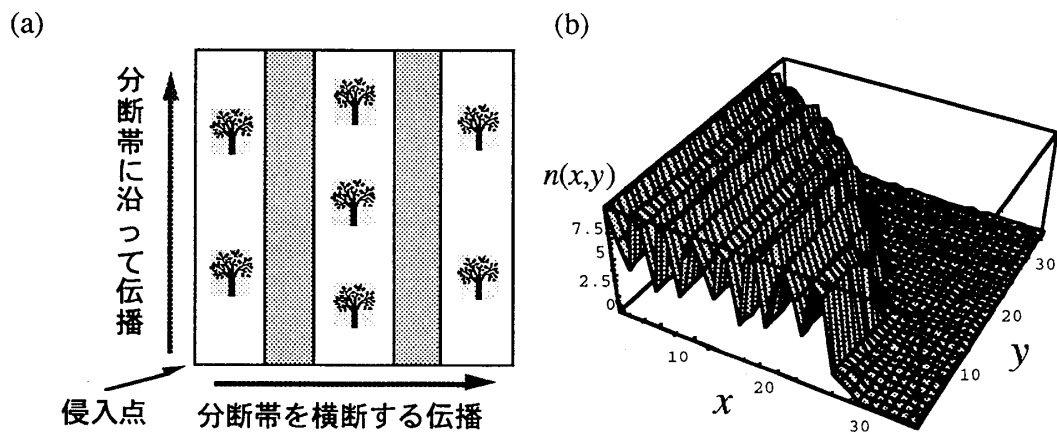


図1. a. 好適な環境が帯状に分断化された環境. b. 分断環境の一点に侵入した個体が、その後拡散と増殖によって分布域を広げていく様子.

2. 帯状の分断環境における周期的進行波

ある生物集団が、図1aのような帯状の好適パッチ（巾 l_1 ）と不適パッチ（巾 l_2 ）が交互に連なっている2次元環境の中に局所的に侵入し、Fisherモデルと同様の拡散とロジスティック増殖を行いながら分布域を広げているとしよう。今、 $n(x, y, t)$ をこの集団の時刻 t 、場所 (x, y) における個体数密度とすると、(1)式は次のように拡張される。

$$n_t = (D(x)n_x)_x + (D(x)n_y)_y + (\varepsilon(x) - n)n, \quad t > 0, \quad -\infty < x, y < \infty \quad (2)$$

$$\text{ただし,} \quad \varepsilon(x) = 1, \quad D(x) = 1 \quad (\text{on 好適パッチ})$$

$$\varepsilon(x) = \varepsilon (\leq 1), \quad D(x) = d (> 0) \quad (\text{on 不適パッチ})$$

また、各パッチ間の境界線上では密度 $n(x, y, t)$ とフラックス $D(x) \partial n / \partial x$ が連続的につながっていると仮定する。

ここでは、無次元化をすることにより、 $\mu=1$ 、好適パッチの拡散係数と増殖率を共に1、不適なパッチでのそれらを ε 、 d とおいている。ただし、 ε は1以下で、負の値も

取りうる。また、 d は正の実数で1との大小関係は問わない。特に、 $\varepsilon=1, d=1$ の時、一様環境となりFisherモデルに帰着する。このように(2)式は4つのパラメータ l_1, l_2, ε, d を含んでいるが、これらの値に依存して、解の形がどのように変化するかに興味がある。

(2)式は常に自明解 $n_0=0$ を定常解として持っており、これは種が死滅した状況を表している。自明解 n_0 の局所安定性は(2)式を線形化して特性方程式を求めることにより、次の式で与えられる。

$$l_1 > l_1^c \text{ のとき, 自明解は不安定} \quad (3)$$

$$l_1 < l_1^c \text{ のとき, 自明解は安定} \quad (4)$$

$$\text{ただし, } l_1^c \equiv 2\text{Arctan}\{\sqrt{-\varepsilon d} \tanh(\sqrt{-\varepsilon d} l_2/2)\}.$$

そこで、初期条件として、まず、原点の周りの局所的な分布を仮定し、(2)式を様々なパラメータの組み合わせに対して数値計算を行った。その結果、 $l_1 > l_1^c$ のとき、分布は楕円状に広がっていき、また、分布の内部では x 軸方向に周期的な定常分布に近づいていく(図1b参照)。逆に $l_1 < l_1^c$ の場合には、分布は減少してやがて0(絶滅)になる。

分布域が広がる場合、先端の進む速度は方向によって異なっている。例えば図1bの場合、分断帯を横断する速度 c_T (Transversal; x 軸方向に進む速度)が最も遅く、分断帯と平行に進む速度 c_p (Paralell; y 軸方向に進む速度)が最も速い。以下では、 x 軸方向と y 軸方の拡がりを取り上げて、その速度を求めることにする。

3. 分断帯を横断する周期的進行波

分断帯に垂直(x 軸方向)に進む波として、初期値が y 軸上の一様分布から出発する解を考える。このとき、解は y に依存しないため、(2)は次の1次元上の式に帰着する。

$$n_t = (D(x)n_x)_x + (\varepsilon(x) - n)n \quad t > 0, -\infty < x < \infty \quad (5)$$

まず、原点に集中する初期分布のもとに(5)の解を数値計算によって求めた。その結果、(3)が成り立つとき、分布は好適なパッチでは速く不適なパッチではゆっくりと増えながら広がっていき、やがて次の性質をもつ進行波に漸近する(図2a参照)。つまり、分布の空間パターンは、時間的に絶えず変化しているけれども(波形を変えないで一定速度で進んでいるのではない)、ある一定の時間間隔 τ おきにとった波形は、 l_1+l_2 だけ平行移動させれば互いに完全に重ね合わせることが出来る。このような進行波は次のように記述できよう。

適当な常数 $t^* (>0)$ が存在し,

$$\begin{aligned} n(x, t-t^*) &= n(x+l_1+l_2, t), \\ n(x, t) &\rightarrow 0 \quad \text{as } x \rightarrow \infty, \\ n(x, t) &\rightarrow n_s(x) \quad \text{as } x \rightarrow -\infty. \end{aligned} \tag{6}$$

ただし, $n_s(x)$ は $n_s(x) = n_s(x+l_1+l_2)$ を満たす(5)の周期解.

以後, (6)を満たす(5)の解を周期的進行波(traveling periodic wave)と呼ぶことにする. 周期的進行波の先端の前進速度は場所によって異なるが, 平均速度は $c_T = (l_1+l_2)/t^*$ で与えられる.

周期的進行波の数学的な解析はこれまでほとんど行われていない. しかし, その平均速度についてはある発見的方法で求めたものが, 数値解と極めて良く一致することから, 以下にその方法について紹介する(Shigesada, Kawasaki & Teramoto, 1986, 1987, 1997).

周期的進行波の先端で, 以下のような漸近展開が成り立つと仮定する.

$$n(x, t) = f(z)g(x) + \text{高次の微少項} \quad (z = x - c_T t) \tag{7}$$

ここで $f(z), g(x)$ は以下を満たす関数である:

$$f(z) \rightarrow 0 \quad \text{as } z \rightarrow \infty, \tag{8}$$

$$g(z) = g(z+l_1+l_2) \tag{9}$$

ただし, $c_T = (l_1+l_2)/t^*$. (7)を方程式(5)に代入し, 高次項を無視すると,

$$v_t = (D(x)v_x)_x + \varepsilon(x)v \quad t > 0, \quad -\infty < x < \infty \tag{10}$$

$$v(x, t) = f(z)g(x).$$

を得る. これから(8)を満たす $f(z)$ を求めると

$$f(z) = \exp(-sz),$$

ただし, s は任意の正の実数 (ダンピング定数). さらに(9)の条件から, s と c_T の関係が次の分散公式で与えられる.

$$s = \frac{1}{l_1+l_2} \log \{G(w) + \sqrt{G(w)^2 - 1}\} \equiv Y(w), \tag{11}$$

$$\text{ただし, } w = sc_T, \quad G(w) = \cosh q_1 l_1 \cosh q_2 l_2 + \frac{q_1^2 + (dq_2)^2}{2dq_1 q_2} \sinh q_1 l_1 \sinh q_2 l_2,$$

$$q_1 = \sqrt{w-1}, \quad q_2 = \sqrt{(w-\varepsilon)/d}.$$

(11)式を c_T を縦軸に s を横軸にとってプロットすると, 下に凸のカーブが得られ c_T の最

小値 $c_{T\min}$ が存在することが分かる。したがって、速度 c_T は $c_{T\min}$ より大きいかあるいは等しい。つまり、

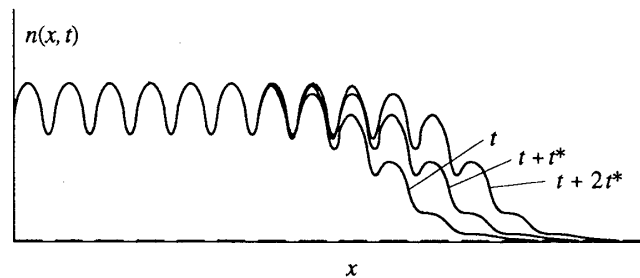
$$c_T \geq c_{T\min}, \quad (12)$$

ただし、 $c_{T\min} = \frac{w^*}{Y(w^*)}$, w^* は $\frac{dY(w^*)}{dw^*} \frac{w^*}{Y(w^*)} = 1$ の解。

一方、先に述べたように、(3)を満たす一組のパラメーターが与えられると、(5)の解は必ず一つの周期的進行波に漸近することが計算機実験によって確かめられているが、その平均速度は、上で求めた $c_{T\min}$ に極めて高い精度で一致することが確認された。ところで、Fisher モデル(1)の進行波は無限に存在するが、実際に漸近する安定な進行波の速度は可能な速度の中の最小値を取ることが数学的に証明されている。周期的進行波の場合も同様に $c_{T\min}$ が安定な進行波の漸近速度と類推される。

図2bに上記の方法で求められた速度 $c_{T\min}$ の d, l_2 依存性を示した。ただし、他のパラメーターは $\varepsilon = -0.5, l_1 = 1$ と固定している。この図では、不適なパッチの巾 l_2 がある閾値 $l_2^* (=2.2)$ より小さい場合、 $c_{T\min}$ は d と共に単調に増えていく。しかし、 l_2 が l_2^* より大きい場合、 d がある程度大きくなると $c_{T\min}$ は逆に減少し始める。この一見パラドキシカルな結果は次のように説明できよう。不適なパッチで拡散係数が高いと好適なパッチから不適なパッチに流れ込む個体が増え、しかも、不適なパッチの巾が十分大きいと次の好適なパッチにたどり着く間に多くの個体が失われる。そのため個体数が全体に下がり、分布の伝播速度も低下する。

(a)



(b)

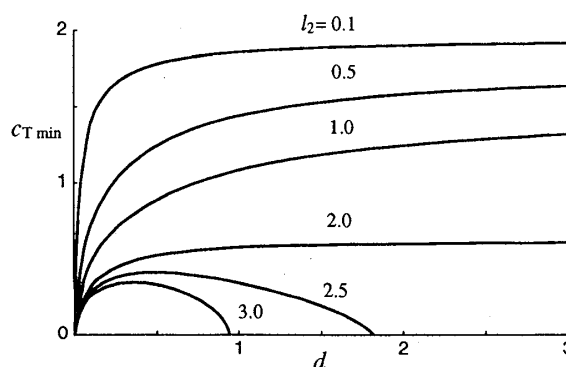


図2 a. 分断帯に垂直に進む周期的進行波. b. 速度 $c_{T\min}$ の d, l_2 依存性. $\varepsilon = -0.5, l_1 = 1$.

4. 分断帯と平行に進む進行波

一方、分断帯と平行に進む波（y 軸方向に進む波）として、(2)をx 軸方向に一樣でy 軸方向には局所的な初期分布（例えば $n(x,y,0)=\delta(y)$ ）のもとに解いた解を考える。このとき分布は、x 軸方向へは周期的に変化しながら、y 軸方向に広がっていくと考えられる。実際、数値解析を行うと、(3)が成り立つとき、分布の先端は好適なパッチの方が不適なパッチより先んじながら、全体として一定の形を保ったまま、y 軸方向に一定速度（ c_p ）で前進する進行波に漸近する（図 3 a 参照）。つまり、分断帯と平行に進む進行波は次の関係を満足している。

$$\begin{aligned} n(x, y, t) &= u(x, z) = u(x+l_1+l_2, z) \quad (z = y - c_p t), \\ u(x, z) &\rightarrow 0 \quad \text{as } z \rightarrow \infty, \\ u(x, z) &\rightarrow n_s(x) \quad \text{as } z \rightarrow -\infty. \end{aligned} \tag{13}$$

ただし、 $n_s(x)$ は(6)で定義した周期解。

この場合も、進行速度 c_p は次のような手続きで求める事が出来る。分断帯と平行に進む進行波の先端で、以下の漸近展開が成り立つと仮定する。

$$n(x,y,t) = f(z)g(x) + \text{高次の微少項} \quad (z = y - c_p t) \tag{14}$$

ここで $f(z)$, $g(x)$ は以下を満たす関数である：

$$f(z) \rightarrow 0 \quad \text{as } z \rightarrow \infty, \tag{15}$$

$$g(x) = g(x+l_1+l_2). \tag{16}$$

(14)を方程式(2)に代入し、高次項を無視すると、

$$v_t = (D(x)v_x)_x + (D(x)v_y)_y + \epsilon(x)v, \quad t > 0, \quad -\infty < x, y < \infty \tag{17}$$

$$v(x, y, t) = f(z)g(x), \tag{18}$$

を得る。(18)を(17)に代入し、(15),(16)を満たす条件を求めると、つぎの分散式を得る。

$$q_1 \tanh(q_1 l_1 / 2) = -d q_2 \tanh(q_2 l_2 / 2), \tag{19}$$

$$\text{ただし, } q_1 = (-s^2 + c_p s - 1)^{1/2}, \quad q_2 = (-s^2 + c_p s / d - \epsilon / d)^{1/2}.$$

(19)式を満たす速度 c_p の内、極小値を $c_{p\min}$ と書くと、 $c_{p\min}$ は数値計算によって得られた進行波の速度と極めて良く一致することが確かめられた。図3bに、こうして求めた $c_{p\min}$ の値の d, l_2 依存性をプロットした。分断帯を横断する速度 $c_{T\min}$ と比較するために、先に求めた図2bの結果を点線で併記している。これから、明らかに、分断帯と平行に進む速度 $c_{p\min}$ は分断帯を横断する速度 $c_{T\min}$ と較べて早い。特にその傾向は d が小さいほどあるいは d が大きいほど強調される。以上の結果を総合すると、原点に侵入した少数の生物集団は、 d が小さいとき、分断帯に平行方向に長軸を持つ縦長の楕円を描きながら広がる。 d が0から増えるにつれ(他のパラメータは一定)、楕円は円形に近づく。しかし、 d がある閾値を超えると分布域は再び縦長の楕円を形成しながら拡大していく。

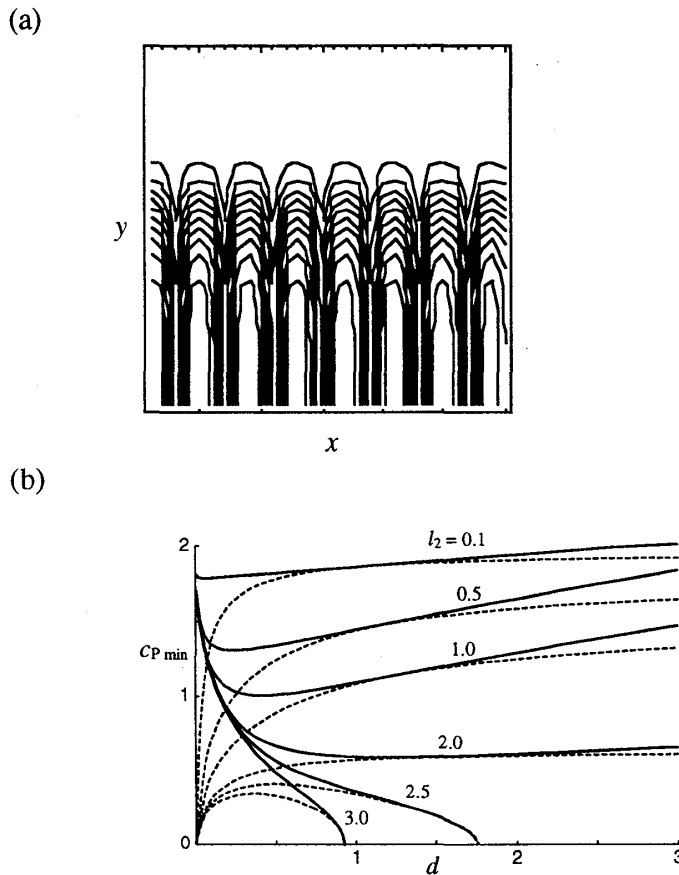


図3a. 分断帯と平行に進む進行波. b. 分断帯と平行に進む速度 $c_{p\min}$ の d, l_2 依存性(実線). 点線は分断帯を横断する速度 $c_{T\min}$. $\epsilon = -0.5, l_1 = 1$.

以上、生物の生息環境が帯状に分断された場合の侵入過程についてみてきたが、環境を縦横十字状に分断された場合についても同様の考察を行うことができる。それらに基づいて、1) 生物の絶滅を回避するためには、好適なパッチを最低限どのぐらい

残さなければならないか、2) 好適な環境を決められた一定の面積だけ残すのなら、小さく細分するのと大きくかためて残すのとではどちらが個体群の存続に有利であろうか、といった問題を議論する。

なお、上記の研究結果は、川崎廣吉（同志社大）、北山真智子、高須夫悟（奈良女）との共同研究によるものである。

引用文献

Bramson, M. (1973). Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves. AMS Memoirs, No. 285, Vol. 44, *American Mathematical Society*, Providence, R.I.

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. *Ann. Eugen. (Lond.)* 7, 255-369.

Kametaka, Y. (1976). On the nonlinear diffusion equation of Kolmogorov- Petrovskii-Piscunov type. *Osaka J. Math* 13, 11-66.

Kolmogorov, A., Petrovsky, N. and Picoounov, N.S. (1937). A study of the equation of diffusion with increase in the quantity of matter, and its application to a biological problem. *Moscow Univ. Bull. Math.* 1, 1-25.

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* (ed. E. Teramoto and M. Yamaguti). *Lecture Notes in Biomathematics* 71, pp. 88-97. Springer- Verlag.

重定 南奈子 (1992) UPBiology 「侵入と伝播の数理生態学」 東大出版会

Shigesada, N., Kawasaki, K. (1997). *Biological Invasions: theory and practice* Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press. pp.205.

Skellam, J.G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38. 196-218.