

環境攪乱と侵入生物の分布拡大

重定南奈子 奈良女子大学 理学部

1. 帯状分断環境における拡散増殖モデル

ある生物集団が、図 1 a 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、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． $n(x, y, t)$ 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、 n の時間変化は次式で与えられる（Shigesada and Kawasaki 1997）．

$$n_t = (D(x)n_x)_x + (D(x)n_y)_y + (\varepsilon(x) - n)n, \quad t > 0, \quad -\infty < x, y < \infty \quad (1)$$

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

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

初期条件として、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ーの組み合わせに対して数値計算を行うと、(1) 式の自明解が不安定なとき、分布は楕円状に拡がり、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 1 b 参照）．逆に不安定な場合には、密度は減少してやがて 0（絶滅）になる．

分布域が広がる場合、先端の進む速さは方向によって異なる．例えば図 1 b 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（図 2 参照）．以下では、 x 軸方向と y 軸方の拡がりに注目し、その速度を求める．

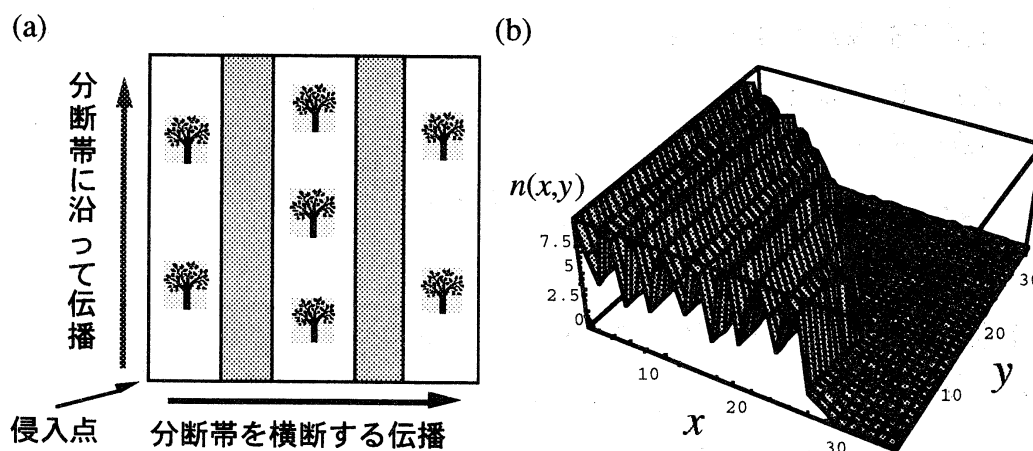


図 1. a. 好適な環境が帯状に分断化された環境. b. 分断環境の一点に侵入した個体が、その後拡散と増殖によって分布域を広げていく様子.

2. 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, (1) は次の 1 次元上の式に帰着する.

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

まず, 原点に集中する初期分布のもとに (2) の解を数値計算によって求めた. その結果, 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り, やがて次の性質をもつ進行波に漸近する. つまり, 分布の空間パターンは, 時間的に絶えず変化するが (波形を変えないで一定速度で進むのではない), ある一定の時間間隔 t^* 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. つまり,

適当な常数 $t^* (>0)$ が存在し,

$$\begin{aligned} n(x, t - t^*) &= n(x + l_1 + l_2, t), \\ n(x, t) &\rightarrow 0 \quad \text{as } x \rightarrow \infty, \\ n(x, t) &\rightarrow n_s(x) \quad \text{as } x \rightarrow -\infty. \end{aligned} \quad (3)$$

が成立する. ただし, $n_s(x)$ は $n_s(x) = n_s(x + l_1 + l_2)$ を満たす (2) の周期解.

以後, (3) を満たす (2) の解を 周期的進行波 (traveling periodic wave) と呼ぶ. 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.

周期的進行波の先端で, 以下のような漸近展開が成り立つと仮定する (Shigesada, Kawasaki & Teramoto, 1986, 1997).

$$n(x, t) = f(z)g(x) + \text{高次の微少項} \quad (z = x - c_T t) \quad (4)$$

ここで $f(z)$, $g(x)$ は以下を満たす関数である:

$$f(z) \rightarrow 0 \quad \text{as } z \rightarrow \infty, \quad (5)$$

$$g(z) = g(z + l_1 + l_2) \quad (6)$$

(4) を方程式 (2) に代入し, 高次項を無視すると次式を得る.

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

ただし, s は任意の正の実数 (ダンピング定数). さらに (6) 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.

$$s = \frac{1}{l_1 + l_2} \log \{ G(w) + \sqrt{G(w)^2 - 1} \} \equiv Y(w), \quad (7)$$

ただし, $w = sc_T$, $G(w) = \cosh q_1 l_1 \cosh q_2 l_2 + \frac{q_1^2 + (dq_2)^2}{2dq_1 q_2} \sinh q_1 l_1 \sinh q_2 l_2$,
 $q_1 = \sqrt{w-1}$, $q_2 = \sqrt{(w-\varepsilon)/d}$.

(7)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. したがって, 速度 c_T は $c_{T\min}$ より大きいあるいは等しい. つまり,

$$c_T \geq c_{T\min}, \quad (8)$$

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

図2の実線は上記の方法で求められた速度 $c_{T\min}$ の d , l_2 依存性を示している. ただし, $\varepsilon = -0.5$, $l_1 = 1$. 黒丸は数値計算の結果であり, 解析解と数値解はきわめて良く一致している.

3. 分断帯と平行に進む進行波

分断帯と平行に進む波 (y 軸方向に進む波) として, (1)を x 軸方向に一様で 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 軸方向へは周期的変化をし, y 軸方向へは一定の形を保ったまま, 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.

$$\begin{aligned} n(x, y, t) &= u(x, z) = u(x+l_1+l_2, z) \quad (z = y - c_p t), \\ u(x, z) &\rightarrow 0 \quad \text{as } z \rightarrow \infty, \\ u(x, z) &\rightarrow n_s(x) \quad \text{as } z \rightarrow -\infty. \end{aligned} \quad (9)$$

いま, 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.

$$n(x, y, t) = f(z)g(x) + \text{高次の微少項} \quad (z = y - c_p t) \quad (10)$$

ただし, $f(z)$, $g(x)$ は以下を満たす関数である:

$$f(z) \rightarrow 0 \quad \text{as } z \rightarrow \infty, \quad (11)$$

$$g(x) = g(x+l_1+l_2). \quad (12)$$

(10)を方程式(1)に代入し, 高次項を無視すると, つぎの分散式を得る.

$$q_1 \tanh(q_1 l_1 / 2) = -dq_2 \tanh(q_2 l_2 / 2), \quad (13)$$

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

(13)式を満たす速度 c_p の内、極小値を $c_{p\min}$ と書くと、 $c_{p\min}$ は数値計算による進行波の速度と極めて良く一致する (図2の点線と白丸). 図2で、各 l_2 に対して、点線は実線より常に大きいため、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 $c_{T\min}$ と較べて速いことが分かる. 特にその傾向は d が小さいほど強調される.

以上まとめると、原点に侵入した少数の生物集団は、 d が小さいとき、分断帯の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)、楕円は相対的に小さい円形に近づく. しかし、 d がさらに大きくなると再び縦長の楕円を形成しながら拡大していく.

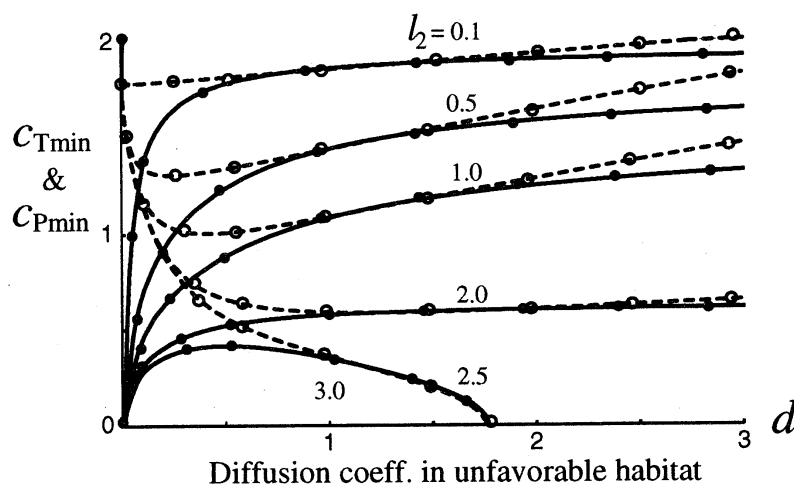


図2. a. 分断帯と平行に進む進行波の速度 $c_{p\min}$ (点線) と分断帯を横断する進行波の速度 $c_{T\min}$ (実線) の d , l_2 依存性. 黒丸と白丸は対応する数値計算の結果. $\varepsilon = -0.5$, $l_1 = 1$.

本稿では、Fisher 方程式(1)に従って帯状分断環境の中を広がる進行波に注目し、分断環境を横断する周期的進行波と分断環境に平衡に進む進行波を、それぞれ変数分離形をした(4)と(10)の漸近展開を仮定して導いた. ただし、これらの進行波の族の構造の決定や漸近展開の正当性などの数学的な検証は今後に残された課題である.

引用文献

- Shigesada, N., Kawasaki, K. and Teramoto, E. (1986). Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theor. Popul. Biology* 30, 143-160.
- 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.