

不均質環境における侵入生物の進行波：拡散，走性，個体群圧力の効果

科学技術振興機構 重定南奈子
同志社大学文化情報学部 川崎廣吉
奈良産業大学情報学部 杵崎のり子
同志社大学文化情報学部 飯沼万美子

Nanako Shigesada^a, Kohkichi Kawasaki^b, Noriko Kinezaki^c, Mamiko Iinuma^b

^aJapan Science and Technology Agency

^bFaculty of Culture and Information Science, Doshisha University

^cFaculty of Informatics, Nara Sangyo University

はじめに

侵入生物の分布拡大に関する数理モデルの古典として，下記の Fisher 方程式が有名である (Fisher 1937, Okubo 1980, Shigesada and Kawasaki 1996)。

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

$n(x,t)$ は侵入生物の時刻 t , 場所 x における個体数密度で，右辺第一項はランダム拡散，第 2 項はロジスチック型の増殖率を表す。 $D(>0)$ は拡散係数， $r(>0)$ は密度が低いときの増殖率である。最初少数の個体が原点に侵入したとして (1) を解くと，解は，図 1(a) のように，分布の先端が一定の形を保ったまま一定速度で前進する進行波に漸近し，また，その速度は $2\sqrt{rD}$ で与えられることが示されている。ただし， D と r は何れも正の定数であることから，(1) 式は生物の生息環境が空間的に一様であることが前提となっている。しかし，自然界は生物にとって好適な環境と不適な環境がパッチ状に入り混じっているのが通常である。また，そうした不均質環境における生物の移動分散は，いわゆるランダム拡散だけでなく，好適な環境に向かって方向性を持って移動する走性や，さらには，密度が高くなるとランダム拡散を強める個体群圧力などの影響を受ける場合がある。

以下では，上記の Fisher 方程式に環境の不均一性を組み入れたモデルとして，(1)．周期的なパッチ状環境を取り入れた拡張 Fisher モデル；(2)．(1) のモデルに好適環境への走性を加味したモデル；(3)．(2) のモデルに更に個体群圧力を考慮したモデルを紹介し，それぞれ追加した効果が分布拡大パターンと拡大速度にどのような影響を及ぼすかを示す。

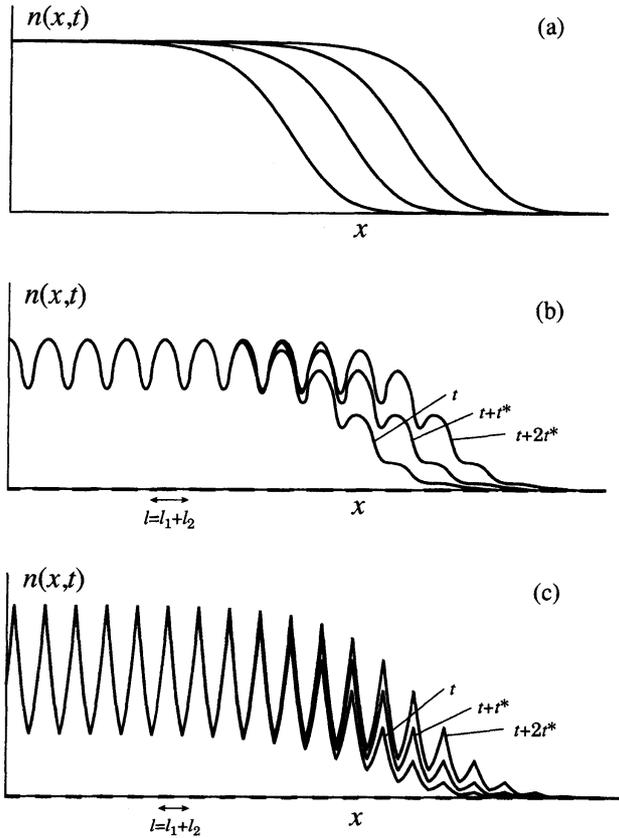


図1. (a) Fisher 方程式(1)の進行波。
 (b) 周期的パッチ状環境下における拡張 Fisher 方程式(2)の周期的進行波解。
 $d_1=1, d_2=0.5, r_1=1, r_2=-0.5, l_1=2, l_2=1$ の場合。一定の時間間隔 t^* おきにとった空間パターンは、空間の一周期 l だけ平行移動させると完全に重ね合わせることが出来る。
 (c) 反応拡散走性方程式(9)の周期的進行波解。 $d_1=d_2=1, r_1=1, r_2=-0.5, l_1=1, l_2=1, v=1$ の場合。

1. 周期的なパッチ状環境における拡張 Fisher 方程式

簡単のために、Fisher 方程式(1)と同様の 1 次元空間を考える。また、環境は 1 次元上を周期的に変化すると仮定する(Shigesada et al. 1986)。環境の空間変動は、 D と r の場所依存性に反映されるとして、それぞれ $D(x), r(x)$ と表すと、以下の拡張 Fisher 方程式が得られる。

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

$$D(x) = D(x+l), \quad r(x) = r(x+l)$$

ただし、 l は環境の空間変動の周期を表す。

以下では、特に、数学的な解析が可能な、幅 l_1 の好適パッチと幅 $l_2 (=l - l_1)$ の不適パッチが一次元上に交互に並んだ周期的パッチ状環境を取り上げる。好適パッチと不適パッチの内部では、環境はそれぞれ一様であるとして、拡散係数と増殖率を以下のように設定する。

$$\begin{aligned} D(x) &= d_1, \quad r(x) = r_1 && \text{on 好適パッチ} \\ D(x) &= d_2, \quad r(x) = r_2 && \text{on 不適パッチ} \end{aligned} \tag{3}$$

ただし, $r_1 \geq r_2$, $d_1, d_2 > 0$ である。また, 各パッチ間の境界で $D(x)$ と $r(x)$ は不連続であるが, 密度 n と flux $= -D \frac{dn}{dx}$ は連続的につながっていると仮定する。

周期的パッチ状環境における拡張 Fisher 方程式(2)については, 伝播速度の発見的な導出法が得られているので, 後の議論のために, 以下に簡単にまとめておく (Shigesada et al. 1986, Shigesada and Kawasaki 1996)。

まず, (2) 式を数値的に解くと, 平衡解 $n=0$ が不安定なとき, 図 1(b) のように, 好適パッチと不適パッチの間で密度に高低があるものの各場所での密度は単調に増加することによって分布域は広がって行く。これは, 図 1(a) のように, 一定の形を保ったまま一定の速度で前進する進行波ではない。ただし, ある一定の時間間隔 t^* おきに取った空間パターンは, 空間の一周期 l だけ平行移動させると互いに完全に重ね合わせることが出来る。即ち, すべての t と x について, 下の式が成り立つ。

$$\begin{aligned} n(x, t) &= n(x + l, t + t^*) \quad (l = l_1 + l_2) \\ n(x, t) &\rightarrow 0 \quad \text{as } x \rightarrow \infty \end{aligned} \quad (4)$$

以後, この定義に従う波を周期的進行波と呼ぶ。また, t^* と l の定義から, 周期的進行波の伝播速度は $c = l/t^*$ で与えられる。

以下では, 周期的進行波の先端に注目し, 拡張 Fisher 方程式(2)を $n=0$ の回りで線形化した式

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D(x) \frac{\partial n}{\partial x} \right) + r(x)n \quad (5)$$

において, (4) を満たす解を求めることにする。下の式は(4)を自動的に満たす $n(x, t)$ の一般的な候補である事は容易に理解できよう。

$$\begin{aligned} n(x, t) &= \exp\{-s(x-ct)\} g(x), \\ \text{ただし, } g(x) &= g(x+l) \text{ and } c=l/t^* \end{aligned} \quad (6)$$

そこで, (6) を(5) に代入して $g(x)$ を求めると, 以下の式が求まる。

$$\begin{aligned} g(x) &= \begin{cases} A_1 \exp\{(s+q_1)x\} + B_1 \exp\{(s-q_1)x\} \\ A_2 \exp\{(s+q_2)x\} + B_2 \exp\{(s-q_2)x\} \end{cases} \\ \cosh[s(l_1 + l_2)] &= \cosh(q_1 l_1) \cosh(q_2 l_2) + \frac{d_1^2 q_1^2 + d_2^2 q_2^2}{2d_1 d_2 q_1 q_2} \sinh(q_1 l_1) \sinh(q_2 l_2) \\ q_1 &= \sqrt{(sc - r_1)/d_1}, \quad q_2 = \sqrt{(sc - r_2)/d_2} \end{aligned} \quad (7)$$

(7) 式は分散関係式と呼ばれ, (7) を満たす全ての c と s の組み合わせに対して(6)式は周期的進行波解となる。その中で, 実際に出現する安定な周期的進行波は, 最も遅い速度を持つ c と s の組を代入した(6)式で与えられる。なお, 上記の周期的パッチ状環境における周期的進行波解は著者ら (Shigesada et al. 1986) が求めたものだが, その

後, Weinberger (2002)や Berestycki et al. (2005)によって, $D(x)$ と $r(x)$ がより一般の周期関数であっても, (4)の定義を満たす周期的進行波が存在し, また, 分散関係式を満たす最小速度が実際に実現する安定な進行波の速度となることを数学的に証明した。

以下では, (7)の分散関係式を用いて, $D(x)$ と $r(x)$ の空間的な変動が周期的進行波の速度にどのような影響を及ぼすかを示す(杵崎 2013)。

議論の見通しを良くするために, (3)のパラメーターを変数変換して, 拡散係数 d_1 と d_2 の平均値を \hat{D} , \hat{D} からのずれを δ と表す。同様に, 増殖率 r_1 と r_2 の平均値 \hat{r} とそれからのずれを ρ と表す。すなわち,

$$\begin{aligned} D(x) &= \hat{D} + \delta, & r(x) &= \hat{r} + \rho & \text{on 好適パッチ} \\ D(x) &= \hat{D} - \delta, & r(x) &= \hat{r} - \rho & \text{on 不適パッチ} \end{aligned} \tag{8}$$

ただし, $\rho \geq 0$ 。また, δ は正負を問わないが, $\delta \geq 0$ の時, $D(x)$ と $r(x)$ の空間変動は同位相であり, $\delta < 0$ の時逆位相である。図2は, 平均値 \hat{D} , \hat{r} およびパッチ幅 l_1, l_2 を固定して, (δ, ρ) 平面上に伝播速度を等高線で示したものである。黒の濃淡が薄いほど速度が速い。右半分(第一象限)は, $D(x)$ と $r(x)$ が同位相($\delta\rho > 0$), 左半分は逆位相($\delta\rho < 0$)の状態にある。原点は変動の全くない様な環境を意味し, そこから逆位相の中を破線に沿って進むと速度は単調に上昇して行く。逆に同位相の中を点線に沿って進むと, 速度は単調に減少する。全体的に見て, 速度は増殖率の振幅 ρ が大きいほど速くなるが, その傾向は逆位相の領域でより強い。一方, 拡散係数の振幅 $\pm\delta$ が大きくなるほど速度は下がり, $\hat{D} \pm \delta$ のどちらかが0に近づくと速度も0になる。ではなぜ, 逆位相の方が, 全体的に速度が速くなるのであろうか。逆位相では拡散が好適環境で遅く不適環境では早いため, 好適環境では個体はそこにより長く滞在し個体数を増やすことができる。一方, 不適環境では逆に滞在時間が短いため個体のロスが少なくなる。これらの相乗効果により個体数が全体的に増え, ひいては伝播速度が上がるといえよう。

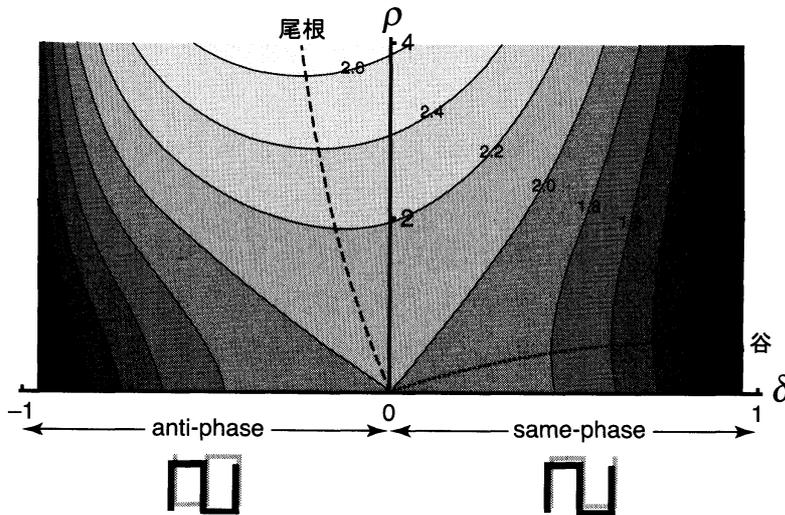


図2. 拡張 Fisher 方程式 (2)と(8)の周期的進行波の伝播速度に及ぼす δ と ρ の効果。 $\hat{D} = \hat{r} = 1$ 。実線は速度 c の等高線。

2 好適環境に誘引される走性を組み入れた、反応拡散走性方程式

環境が一様でない場合、多くの動物は、ランダム拡散をするだけでなく、視覚、聴覚、嗅覚、触覚を働かせてより好ましい方に方向性をもって移動をする習性をもつ。このような行動は走性と呼ばれる。(2)式に走性を組み入れると下の式が導かれる(Kawasaki et al. 2012)。

$$\frac{dn}{dt} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D(x) \frac{\partial n}{\partial x} \right) - \frac{\partial v(x)n}{\partial x} + (r(x) - n)n \quad (9)$$

$v(x)$ は、場所 x における個体の走性による速度を表し、周期 l の周期関数である。ただし、速度の向きは、 $v(x) > 0$ のとき右向きに、 $v(x) < 0$ のとき左向きに移動するとする。

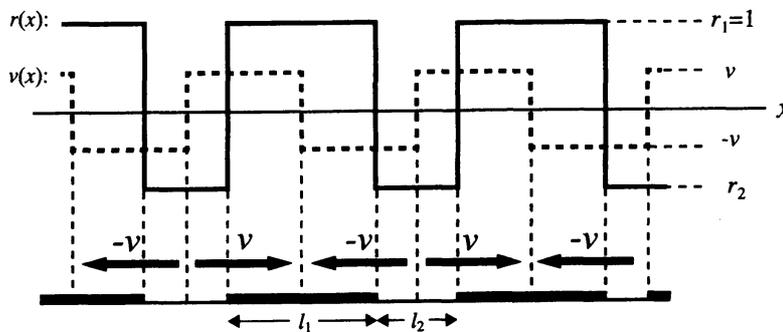


図 3. 増殖率 $r(x)$ と走性速度 $v(x)$ の空間変化。

以下では、 $r(x)$ は(3)のステップワイズ関数を採用する。また、簡単のために、拡散係数 D は一定とする。走性速度 $v(x)$ は図3の破線のような変化をすると仮定する。これは、各不適パッチの中心とその右隣の好適パッチの中心の間にいる個体は右方向に一定速度 $v (> 0)$ で、逆に不適パッチの中心とその左隣の好適パッチの中心の間にいる個体は左方向に一定速度 $-v$ で、それぞれ好適パッチの中心に向けて誘引されることを意味している。さらに、一般性を欠くことなく $D = r_1 = 1$ と置く。従って、このモデルに含まれるパラメータは走性速度 v 、不適パッチでの増殖率 r_2 、好適パッチと不適なパッチの幅 l_1 と l_2 の4つになる。まず、これらのパラメータを色々変えて(9)を数値的に解いて見ると、平衡解 $n=0$ が不安定なとき、図1(c)に示すように、(4)の定義を満たす周期的進行波に漸近しながら分布域を広げていくことが分かった。これを図1(b)と比較すると、個体は好適環境の中心に鋭く集まっており、また、好適環境と不適環境とで密度の振幅が大きい。このような走性の効果が速度にどのような影響を与えるか興味があるが、幸い周期的進行波の形で伝播しているので、1節と同様にして、進行波の先端が $n(x,t) = \exp\{-s(x-ct)\} g(x)$ の形で表されるとして、 $g(x)$ を求め、進行波の速度公式を導いた(詳細は Kawasaki et al. 2012 を参照されたい)。

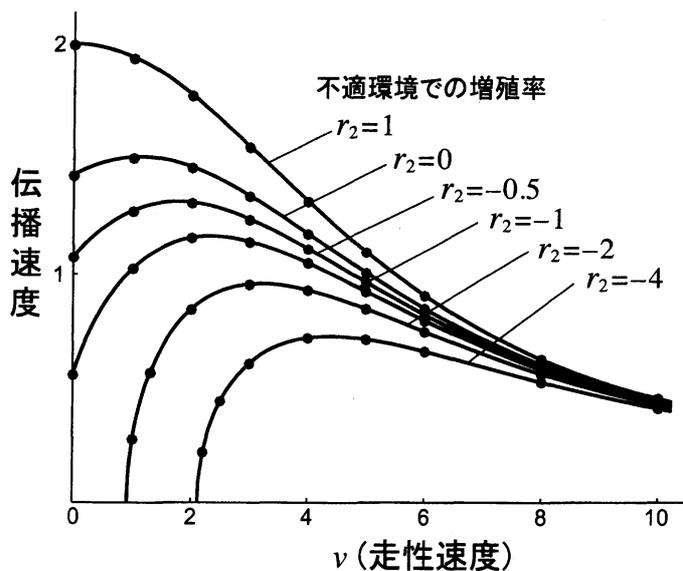


図4. 様々な r_2 に対して、走性速度 v が伝播速度 c に及ぼす影響。
 $d_1=d_2=1, r_1=1, l_1=l_2=1$ 。

図4は、こうして求めた伝播速度 c を走性速度 v の関数として示したものである。実線が解析的に求めた結果で、黒丸はシミュレーションによる結果である。様々な不適環境での増殖率 r_2 に対して、速度はいずれも一山型のカーブを描いており、 v の増加に伴って最初は加速するが、 v が大きすぎると逆に減速することが分かる。また、この傾向は r_2 が小さいほど顕著である。たとえば、 $r_2 = -2$ の場合、走性が無い($v=0$)ときには生存できなくても、 v の値が適度にあれば死滅せずに分布域を広げることが可能になる。これは、走性によって好適環境に集まった個体が、そこで個体数を回復して広がるができるようになるからである。しかし、 v が大きくなりすぎると、一旦好適環境にトラップされた個体はそこでの誘因力が強すぎて隣の好適環境にたどりつけない。これが一山型となる理由と考えられる。

3 好適環境に誘引される走性と個体群圧力を組み入れた、非線形拡散反応走性方程式

森下(1952)は、アリジゴクを用いた実験をもとに、個体群圧力を定量的に評価する環境密度論を発表した。著者らは、この理論を拡散モデルの枠組みで定式化した所、拡散係数が個体密度に比例して増加する形で表現できることを見いだした(Shigesada et al. 1979, Shigesada 1980)。そこで(9)式の拡散係数に上で求めた個体群圧力の式を組み入れると下の式を得る。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial x^2} (D + \beta n)n - \frac{\partial v(x)n}{\partial x} + (r(x) - n)n \quad (10)$$

拡散項は伊藤型で表され、拡散係数は $D+\beta n$, β は正の定数で個体群圧力係数と呼ばれる。この場合も $r(x)$ と $v(x)$ は 2 節と同じ周期的ステップワイズ関数を用いて、シミュレーションを行った。その結果、漸近解は、やはり、周期的進行波の定義を満たしていることが確認された(データ省略)。また、この周期的進行波の時空間パターンは、個体群圧力が無い場合と比較して、好適環境での密度は大きく減少しているのに対して不適環境での密度は上昇している。つまり、個体群圧力で好適環境を飛び出した個体は不適環境にも行き渡るようになり全体に一様化することが明らかになった。残念ながら、拡散項が非線形であるため、1節で述べた速度公式の導出法は適用できない。図 5 は、個体群圧力と走性が伝播速度に及ぼす影響をシミュレーションによって求めたものである。個体群圧力が全くない場合 ($\beta=0$) に対して、個体群圧力が増えると、カーブは一山型を保ちながら全体に右上方向にシフトしている。従って、どんな v に対しても、個体群圧力を加えて行くと速度は加速されることが分かる。■は各 β について速度の最大値を示しているが、 β が大きくなると最大値を与える v の値も大きくなっている。別の表現をすれば、走性と個体群圧力は協働して速度を高める作用があると言えよう。こうした効果が、周期的進行波における密度分布にどのような影響をあたえるかは今後に残された問題である。

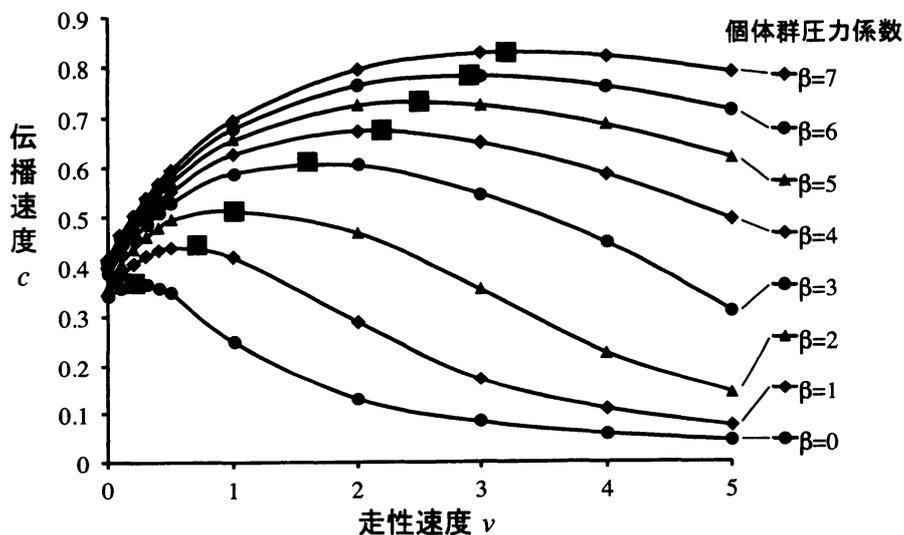


図 5. 個体群圧力係数 β と走性速度 v が伝播速度 c に及ぼす影響。
 $d_1=d_2=1, r_1=1, r_2=-1, l_1=l_2=1$ 。

引用文献

- Berestycki, H., Hamel, F., Roques, L. (2005). Analysis of the periodically fragmented environment model: II –biological invasions and pulsating travelling fronts. *J. Math. Pures Appl.* 84, 1101-1146.
- Fisher, R.A. 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics.* (Lond.) 7, 355-369.
- Kawasaki, K., Asano, K., & Shigesada, N. (2012). Impact of Directed Movement on Invasive Spread in Periodic Patchy Environments. *Bull Math Biol.* 74, 1448–1467.
- 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.
- 森下正明. (1952). 棲息場所選択と環境の評価. アリジゴクの棲息密度についての実験的研究 I. *生理生態*, 5, 1-6.
- Okubo, A. (1980). “Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models”. Springer-Verlag, New York.
- Shigesada, N. (1980). Spatial distribution of dispersing animals. *J. Math. Biol.*, 9, 85–96.
- Shigesada, N., and Kawasaki, K. (1997). “Biological Invasions; Theory and Practice”. *Oxford Series in Ecology and Evolution.* Oxford University Press.
- Shigesada, N., Kawasaki, K., & Teramoto, E. (1979). Spatial segregation of interacting species. *J. Theor. Biol.*, 79, 83–99.
- Shigesada, N., Kawasaki, K., & Teramoto, E. (1986). Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theor. Popul. Biol.*, 30, 143–160.
- Weinberger, H. F. (2002). On spreading speeds and traveling waves for growth and migration models in a periodic habitat. *J. Math. Biol.*, 45, 511–548.