

平成 21 年 6 月 3 日現在

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2006～2008

課題番号：18570029

研究課題名（和文） 侵入生物の時空間伝播パターンに関する数理的研究：環境変動と分断化の効果

研究課題名（英文） Modeling spatio-temporal patterns of biological invasions into fragmented environments

研究代表者

重定 南奈子（SHIGESADA NANAOKO）

同志社大学・文化情報学部・教授

研究者番号：70025443

研究成果の概要：

外来種の侵入とその伝播パターンが、環境の自然のおよび人為的攪乱によりいかに影響を受けるかを数理モデルを用いて明らかにした。

具体的には、人為的攪乱により生物の生息環境がモザイク状に分断化されている状況を定式化し、こうした分断化環境に侵入した生物の分布拡大過程を記述する数理モデルを構築した。さらに、数理モデルを解析することにより、どのようなモザイク構造が侵入パターンに大きなインパクトを与えるかを明らかにし、合わせて保全への提言を試みた。

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	1,700,000	0	1,700,000
2007年度	800,000	240,000	1,040,000
2008年度	700,000	210,000	910,000
年度			
総計	3,200,000	450,000	3,650,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：(1) Biological Invasions (2) Fragmented Environment (3) Traveling periodic wave (4) Stochastic CA model (5) Stratified diffusion (6) Integro-difference equation (7) Reaction-diffusion model (8) Fisher equation

1. 研究開始当初の背景

一般に、生物の分布拡大は増殖と移動分散によって引き起こされる。侵入生物の分布拡大に関する理論的研究は、従来、Skellam(1951)によって提案された拡散増殖方程式を用いて進められてきた。このモ

デルは、環境が一様な場合を扱っているため、増殖率や拡散率は時間・場所に無関係に常に一定と仮定されている。一方、本研究のテーマである変動環境下では、増殖や移動は個体の生息する環境条件に依存して変化すると考えられる。さらに、

Skellam のモデルでは、移動がランダムな近距離拡散を介して起こるため、分布域は親集団の周辺から連続的に広がって行く。しかし、最近の侵入のデータには、移動がランダム拡散によるだけでなく、風や人為などの他力により飛び火的に行われる場合が多く見られる。短距離移動と長距離移動を組み入れたモデルには、すでに申請者が提案した階層的拡散モデル、および、Kot が提案した積分差分モデルがある。ただし、いずれも様な環境下での侵入しか扱っていない。

以上の背景から、申請者等は、人為あるいは自然攪乱により生成されたモザイク状環境において、侵入生物が示す分布拡大過程を、多角的かつ包括的にとらえ、環境保全にも一般的な提言を与えることの出来る数理モデルの必要性を強く感じてきた。実際、申請者のグループでは、これまで既に、最もシンプルな帯状分断環境について研究を始めており、環境分断の形状やスケールの大きさが侵入種の分布拡大パターンや伝播速度に与える影響を数理的に示すことに成功している。しかし、本研究で取り上げる、好適なハビタットが孤立している島状環境や、好適ハビタットの繋がったコリドール環境などのより現実に即した分断環境については、申請者のグループにおいて最近研究の緒がつけられた程度で、世界的にみてもほとんど手つかずの状況である。

2. 研究の目的

近年急速に巨大化する人間活動の影響により、地球上の様々な地域で外部より植物、動物、微生物、病原菌にいたる各種の生物が侵入を繰り返し既存の生物相に甚大な影響を与えている。

一般に、生物の生息ハビタットは、自然的攪乱あるいは人為的攪乱により、空間的にモザイク構造を呈している。また、各ハビタット内での非生物のおよび生態学的環境は季節変動や気候変動に伴い時間的にも変動する。本研究は、こうしたモザイク構造をできるだけ簡単な形でパラメータ化して数理モデルに組み込むことにより、外来種の侵入とその伝播パターンが、環境の自然のおよび人為的変動により、いかに影響を受けるかを数理モデルを用いて明らかにすることを目的とする。

なお、生息環境のモザイク構造については、まず、以下の典型的な3つの周期的なモザイク状変動環境（帯状分断環境、島状分断環境、コリドール環境）を定式化する。

- 帯状分断環境：好適な一様環境が帯状の不適な環境により周期的に分断された環境。これは、一次元的なコリドールが一定方向に縞状に並んだ状況に対応する。
- 島状分断環境：二次元の一様な好適空間が不適な帯状環境により縦方向と横方向ともに格子状に分断されて、矩形の好適環境が周期的に孤立して残っている環境。
- コリドール環境：二次元の不適な一様空間を好適な帯状環境が縦方向と横方向ともに格子状に走っている環境。これは、好適なコリドールが縦と横のネットワークで繋がっている状況に相応。

次いで、より現実的なモザイク状環境として、上記の帯状分断環境、島状分断環境やコリドール環境において、それぞれ好適環境と不適環境の位置や幅を一定の確率に従ってランダムに移動させることにより準周期的なモザイク状変動環境を生成する。

3. 研究の方法

上述の目的を遂行するために、(1) 生息環境の空間的モザイク構造の定式化を行い、ついで、(2) 変動環境下での侵入生物の時空間ダイナミクスを記述する数理モデルを拡散反応方程式、積分差分方程式、および、セルオートマトンをもちいて構築する。さらに、(3) 数理モデルを解析することにより、環境の時空間変動が伝播パターンに及ぼすインパクトの分析を行い、合わせて保全への提言を試みる。

とくに、近年生態学的回廊（コリドール）の役割に注目が集まっているが、本研究で取り上げる、帯状分断環境とコリドール分断環境において、コリドールの巾と長さおよびコリドールの形状が、伝播速度に与える影響を比較することにより、コリドールの機能を多角的に分析する。

一方、コリドールを全く持たない島状分断環境においても、飛び火的な移動分散があれば、分布の前線は分断を一気に突破する

ことができると予想される。そこで、飛び火の頻度に依存して伝播速度がどのように加速されるかを調べる。

また、準周期的なモザイク状変動環境と対応する周期的モザイク状環境とを比較することにより、環境変動の不規則性が伝播速度に及ぼす効果を明らかにする。

4. 研究成果

本研究によって得られた結果は以下の通りである。

(1) 上記3つの周期的分断環境において、分断を構成している周期的単位（単位構造）の面積、および単位構造内の好適パッチと不適パッチの面積を同じにして、伝播速度を求めた。その結果、分断構造のスケールが大きい場合、分布拡大速度は、縞状分断環境、コリドール環境、帯状分断環境、の順に速くなることが明らかになった。

(2) 周期的分断構造（縞状分断環境、コリドール環境、帯状分断環境）と対応する不規則分断環境（分断の平均面積を同じにする準周期的ランダム環境）のもとで拡がる速度は、後者の方が優位に速い（顕著な場合は5割近く加速される）ことが示された。すなわち、ランダムな変動は伝播速度を上昇させることが明らかになった。

(3) 拡散モデルによる分布拡大速度と対応する差分積分モデルによる分布拡大速度の比較を行った。反応拡散モデルと積分差分モデルの枠組みの本質的な違いは、個体の移動距離分布が、前者はガウス分布に限られるのに対して、後者はより一般的な移動距離分布の場合にも適用出来る点にある。我々は、すでに拡散モデルの枠組みの中で、帯状分断環境については、伝播速度を解析的に求めていたが、積分差分モデルにおいても移動距離分布が指数分布の場合、同様に数学的な速度公式を導くことに成功した。そこで、分断の無い一様空間で両モデルの速度が一致するようにパラメータを設定した上で、分断化を加えたところ、積分差分モデルの速度が反応拡散モデルより常に速くなることが明らかになった。すなわち、分断化が速度を減速する効果は、個体の移動距離分布が指数分布よりガウス分布の方が大きいことが示された（本研究は日本応用数理学会誌 JJIAM に掲載され、論文賞を受賞した）。

(4) 上記の研究では差分積分モデルから得

られる進行波解と伝播速度を直感的な手法で導いたが、この解が数学的に厳密に正しいことを、数学者の Hans Weinberger と共同研究によって証明した。

(5) また、確率セルオートマトンモデルを用いた分布拡大速度の解析により、分散の確率性が侵入速度を大きく加速させる事を示した。さらに、侵入が飛び火を伴う階層的分散により行われる場合、侵入速度が飛び火の出現率によりどのように加速されるかを評価する semi-empirical formula を導いた。この研究は生態学会誌 Ecological Research に掲載され、論文賞を受賞した。

(6) 上記のモデルでは、一様な好適パッチと一様な不適パッチがモザイク状に入り交じっている環境を考えたが、各パッチ内でも局所的に質的变化がある場合について分布拡大過程を解析し、ローカルな不均一性が伝播速度に及ぼす効果を明らかにした。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計7件）

- ⑦ Noriko Kinezaki, Kohkichi Kawasaki and Nanako Shigesada, Spatial dynamics of invasion in sinusoidally varying environments. *Population Ecology* 48:263-270 (2006) 査読の有
- ⑥ Katsumi Togashi and Nanako Shigesada, Spread of the pinewood nematode vectored by the Japanese pine sawyer: modeling and analytical approaches. *Population Ecology* 48:271-283 (2006) 査読の有
- ⑤ Kohkichi Kawasaki, Fugo Takasu, Hal Caswell and Nanako Shigesada, How does stochasticity in colonization accelerate speeds of invasion in a cellular automaton model? *Ecological Research* 21:334-345 (2006) 査読の有
- ④ Kohkichi Kawasaki and Nanako Shigesada, An integrodifference model for biological invasions in a periodically fragmented environment. *Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics*. 24: 3-15 (2007) 査読の有
- ③ Nanako Shigesada, Memory of Prof. Ei Teramoto (1925-1996). *Mathematical Biosciences*. 214 3-5 (2008) 査読の有

- ② Hans F. Weinberger, Kohkichi Kawasaki and Nanako Shigesada. Spreading speeds of spatially periodic integro-difference models for populations with non-monotone recruitment functions. *J. Math. Biol.* 57:387-411, (2008) 査読の有
- ① Hans F. Weinberger, Kohkichi Kawasaki and Nanako Shigesada Spreading speeds for a partially cooperative 2-species reaction-diffusion model. *Discrete and Continuous Dynamical Systems.* 23:1087-1098 (2009) 査読の有.
- [学会発表] (計 14 件)
- ⑭ Nanako Shigesada. Spatial Dynamics of Biological Invasions: theory and practice. TUAT-NEICC International Workshop on Ecological Informatics of Chaos and Complex Systems March 2, 2006. **東京農工大**
- ⑬ Nanako Shigesada. How is spatial dynamics of invasion influenced by fragmentation of environments? Mathematical Biology Institute workshop "Spatial Ecology". March 13-17, 2006. Ohio State University.
- ⑫ 川崎廣吉. 囚人のジレンマゲームによる協調文化の拡大パターン. 生態学会 53 回大会. 2006. 3
- ⑪ Nanako Shigesada. Spatial Dynamics of Biological Invasion into Fragmented Environments. Japan-China Colloquim. 2006 April 24-28. Chongqing University, China
- ⑩ Nanako Shigesada. Dispersal of Populations. The First Symposium of the Korean Society for Mathematical Biology. June 29 – 30, 2006. Seoul, Korea.
- ⑨ Nanako Shigesada. Modelling spatio-temporal phenomena of biological invasions. ReaBiLab Conference. Oct. 3-5, 2006 (Bordeau, France).
- ⑧ Nanako Shigesada. How do long-distance dispersal and stochasticity in colonization accelerate invasive speeds in a cellular automaton model? The International Symposium on Dynamical Systems Theory and Its Applications to Biology and Environmental Sciences. March 14-17, 2007 (Shizuoka University)
- ⑦ 川崎廣吉. 周期的環境下における分布域拡大: 積分差分方程式モデル. 日本生態学会大会 2007 年 3 月 22 日 (松山大学)
- ⑥ Nanako Shigesada. Stratified colonization in a CA model and its

- application to the epidemic propagation of pine wilt disease. The Joint Annual Meetings of SMB and JSMB. 2007/07/31-18/03 (San Jose, USA)
- ⑤ Kohkichi Kawasaki. An integro-difference model for biological invasions in a periodically fragmented environment. The Joint Annual Meetings of SMB and JSMB. 2007/07/31-18/03 (San Jose, USA)
- ④ Nanako Shigesada. Spatio-temporal Patterns of Invading Species in Fragmented Environments. BIOCOMP International Conference on Bioinformatics & Computational Biology September 24-28, 2007. (Vietri et Mar, Italy)
- ③ Nanako Shigesada. An integrodifference model for biological invasions in a periodically fragmented environment. European Conference on Mathematical and Theoretical Biology. June 30-July 4, 2007, Edinburgh University
- ② Nanako Shigesada. An integrodifference equation model for population with non-monotone recruitment functions in a periodically fragmented environment. The Second China-Japan Colloquium of Mathematical Biology. August 4-7, 2008. Okayama University.
- ① 浅野恵介, 川崎廣吉, 重定南奈子. 周期的変動環境における侵入生物の分布拡大-好適環境への移流は伝播速度を加速するか? 日本数理生物学会 2009 年 9 月 17 日 (同志社大学)

[図書] (計 5 件)

- ② 杵崎のり子, 川崎廣吉, 重定南奈子. 不均一環境下における生物集団の分布拡大パターン. In: シリーズ数理生物学要論『「空間」の数理生物学』. 日本数理生物学会編 (瀬野裕美責任編集) 共立出版 pp1-10. 2009
- ③ 重定南奈子・露崎史朗編. 「攪乱と遷移の自然史: 「空き地」の植物生態学」(北海道大学出版会. 1-258. 2008
- ④ ③ 重定南奈子. 数理を通して見た攪乱と生物多様性. In: 「攪乱と遷移の自然史: 「空き地」の植物生態学」(重定南奈子・露崎史朗編著). 北海道大学出版会. pp. 17-34. 2008
- ⑤ ④ 重定南奈子, 川崎廣吉, 協調文化の発生と伝播 -囚人のジレンマゲームより-, 文化情報学入門 (村上征勝編) 勉

誠出版 154-168 (2006)

- ⑥ ⑤ 重定南奈子 「数理生態学」生物物理
ハンドブック (日本生物物理学会編) 朝
倉書店 pp. 587-589. 2006.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

重定 南奈子 (SHIGESADA NANAKO)

同志社大学・文化情報学科・教授

研究者番号：70025443

(2) 研究分担者

川崎 廣吉 (KAWAKAKI KOHKICHI)

同志社大学・文化情報学科・教授

研究者番号：10150799