

パッチ状環境下における個体群存続条件

— 基礎モデルにみる閾サイズ問題 —

京都大学理学部生物物理学教室 瀬野裕美

Mathematical models making use of linear diffusion systems are constructed to investigate effects of a spatial or temporal variation of environment on population persistence. Both cases of an isolated patchy environment and a multi-patchy one are dealt with. The results demonstrate the importance of taking these environmental heterogeneities into consideration to analyze the population persistence.

population persistence / diffusion system / critical patch size / critical patch number

はじめに

$$\frac{\partial u(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[D \frac{\partial u(x,t)}{\partial x} \right] + Ru(x,t) \quad (1)$$

この型の拡散方程式は様々な自然現象に関する数理モデルにしばしば現れる。生態学においては次の様な対応が考えられる。変数 u を場所 x , 時刻 t における個体群密度とすると、右辺第一項は方向がランダムで拡散係数 D で特徴づけられる移動分散を表し、第二項は単位個体群密度あたり R の割合で増加する増殖を表す。環境の時空間での不均質性や個体(群)間相互作用を反映して、 D や R は一般には t , x , そして u の関数である。例えば、Skellam (1951) はヨーロッパにおけるマスカラット分布域拡大のデータを解析し、その分布の先端の広がる速度がほぼ一定であるという事実を(1)式を用いて明らかにした²⁰⁾。彼のモデルでは D と R は共に正の定数とおかれている。彼は、また、生物集団が孤立したパッチ状環境の中でランダム拡散しながら増殖し、かつ、パッチの端に来た個体は外部に散逸して失われてしまう場合を(1)式を用いて考察し、この集団が絶滅しないで生き残るための条件を調べている。この場合は、個体群が長さ L の一次元パッチ上に存在するとして、その上で(1)式を解いた。パッチ端から外へ出た個体の散逸は、次の様な吸収壁

(absorbing boundary) の条件で表現できる。

$$u(-\frac{L}{2}, t) = u(\frac{L}{2}, t) = 0 \quad (2)$$

個体群が全体として増大するか減少するかはパッチ内での増殖とパッチ端での散逸とのバランスによって決まる。解析の結果、 $L_c = \pi\sqrt{D/R}$ という閾サイズが存在し、 $L_c < L$ なるサイズ L のパッチでは個体群は増殖するのに対して、 $L < L_c$ の場合には絶滅の一途を辿る事が明らかになった。Skellam と独立に Kierstead & Slobodkin も1953年に同じモデルによって赤潮分布を考察している⁶⁾。赤潮は、ある程度サイズの大きなものしか観測されない。これは、上で述べた閾サイズ L_c の存在を示唆している。Skellam, Kierstead & Slobodkin の先駆的研究 (Okubo (1980) の命名に従って、以後(1)式を KISS モデルと呼ぶ¹²⁾) は、その後、多くの研究者によって様々な形に拡張されている^{4), 7), 8), 11)}。例えば、 D や R が x や u の関数で与えられる場合や吸収壁以外の境界条件が課せられた場合、あるいは、増殖項に飽和効果 (Logistic 項) が加えられた場合など、より現実的なモデルが提出され、多様な研究の展開が見られる^{10), 12)}。これらの改良モデルによって幾つか新しい知見が得られているが、いずれも閾パッチサイズの大きさを評価するという問題に焦点が合わせられており、その意味でも KISS モデルはこうしたモデルの原点として高く評価されてよからう。

1. 単パッチ状環境

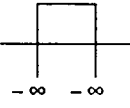
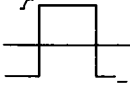
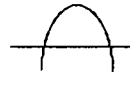
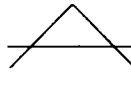
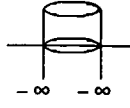
KISS モデルでは、移出した個体群は即死滅するよ
うな、完全に閉じた (completely closed) 単一のパ
ッチから成る環境を考えている。自然界では、たいてい

**On The Condition for Population Persistence
in Patchy Environment: Critical Size Problems
of Mathematical Model**

Hiroimi SENO

Department of Biophysics, Faculty of Science, Kyoto
University

表1 閉じた単パッチ状環境の基礎モデル. (1)式の R を様々に変えたモデルを挙げた. 好適環境のパッチ (R が正) の閾サイズはいずれのモデルでも $c\sqrt{D}/r$ で与えられる. c の値はモデルによって異なり, 下欄に示した. 全ての場合 D は正定数である.

 $R = \begin{cases} r & \text{on } [-\frac{L}{2}, \frac{L}{2}] \\ -\infty & \text{on } (-\infty, -\frac{L}{2}) \cup (\frac{L}{2}, +\infty) \end{cases}$	 $R = \begin{cases} r & \text{on } [-\frac{L}{2}, \frac{L}{2}] \\ -r' & \text{on } (-\infty, -\frac{L}{2}) \cup (\frac{L}{2}, +\infty) \end{cases}$	 $R = r(1 - 4(\frac{x}{L})^2)$	 $R = r(1 - \frac{2 x }{L})$	<p>2-dimension</p>  $R = \begin{cases} r & \text{on } x^2 + y^2 \leq (\frac{L}{2})^2 \\ -\infty & \text{on } (\frac{L}{2})^2 < x^2 + y^2 \end{cases}$
Kierstead & Slobodkin (1953) Skellam (1951)	Evans (1978) Ludwig <i>et al.</i> (1979)	Gurney & Nisbet (1975)	Seno (1986)	Kierstead & Slobodkin (1953) Skellam (1951)
$C = \pi$	$C = 2\text{Arctan}\sqrt{r'/r}$	$C = 2$	$C \sim 2.3$	$C \sim 4.81$

の場合, 環境パッチはその周辺環境から完全に孤立しているのではない. また, パッチ内でも環境条件が空間的に一様でない場合が多かろう. そこで, (1)式で増殖率 R が場所に依存する場合についてこれまでに研究されているモデルと, その閾サイズを表1にまとめた. 閾サイズはいずれも $c\sqrt{D}/r$ で与えられ, KISSモデルのそれと因数 c の部分しか変わらない. c の値はモデルによって様々であるが, 2から10の間に収まっている. R の空間依存性がKISSモデルの結果を本質的には変えないという点は大変興味深い. 特に, 赤潮研究においては, この程度の c の値の違いはオーダーとして問題にならない様である¹²⁾.

さて, ここまで述べた結果においては, 拡散係数 D は常に正の定数であった. しかし, 個体群の拡散速度も空間的に一様でない場合が考えられる. 例えば, R の不均質性が食物分布による場合, 採餌に要する時間の違いが移動分散の速度の違いに反映される事もありえよう. R と D の空間不均質が絡まり合って個体群存続条件に少なからず影響を与える例を次に示そう¹⁹⁾.

(1)式を図1で示す様な完全に閉じた長さ L のパッチ状環境内で考える. パッチ端では吸収壁条件(2)を課す. この環境パッチには S で示される長さ kL の特

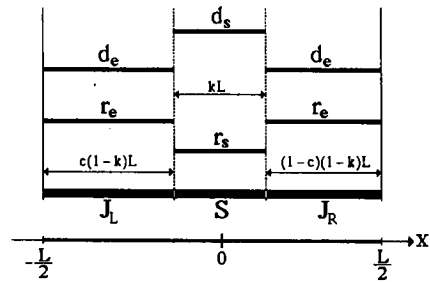


図1 モデルの環境不均質性. 特異領域 S サイズ kL ($0 < k < 1$) を持ち, 左右の領域 J_L, J_R のサイズの比は $c : (1-c)$ に配分されている ($0 \leq c \leq 1/2$). c が0に近いほど, パッチ内環境は左右非対称になる.

異な領域が存在し, 其中では個体群は他領域内と異なる増殖率, 拡散係数を持つ. 左右の領域 J_L, J_R の大きさは, $c : (1-c)$ の割合 ($0 \leq c \leq 1/2$) で分割されている. さて, (1)式の解は一般に次の様な固有関数で展開される.

$$u(x, t) = \sum_{j=0}^{\infty} \varphi_j(x) \exp(\lambda_j t)$$

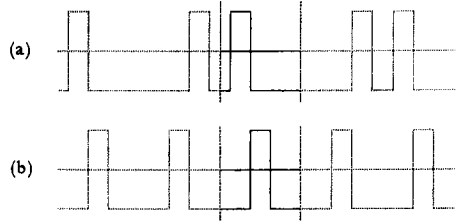
λ_j は系の j 番目の固有値であり, $\varphi_j(x)$ は λ_j に対応する固有関数である. 固有値の実部が全て負ならば個体

群は絶滅に向かうが、正の実部をもつ固有値があれば存続できる。よって、全ての固有値の実部が非正である条件を求める事により、存続が可能か否かの臨界状態でのパラメータ間の関係を同定できる。表1の結果もこの固有値問題を解く事によって求められたものである。多少面倒な固有値方程式の解析によって、今考えている場合も固有値の実部が全て非正となる条件を求める事ができる¹³⁾。その結果、 $L=(L/\pi)\sqrt{|r_s|/d_s}$ という無次元サイズについての閾サイズ L^* が存在し、 $L^* < L$ の場合にのみ個体群が存続することがわかった。 L^* の値が大きいほど存続条件が厳しいことになる。 L^* がパラメータの変化によってどのように変化するかを調べた結果を表2に示す。興味深いのは、特異領域 S の存在は、それが環境パッチのより中央にあるほど (c が $1/2$ に近いほど)、個体群存続へ大きな影響を与えるという事である。つまり、 S が悪条件の時 ($r_s < 0 < r_e$)、 S がより中央にあるほど L^* は大きくなり、 S が良環境の時 ($r_e < 0 < r_s$)、 L^* は逆により減少する。さらに、表2に「 \sim 」で示した場合が興味深い。増殖率がより高い領域で拡散係数もより大きい、「 $r_e < 0 < r_s$ かつ $d_e < d_s$ 」または「 $0 \leq r_e, r_s$ かつ $0 < (r_e - r_s)(d_e - d_s)$ 」の場合、特異領域のあるサイズに対して L^* が最小値をとる場合がある。また、上記の内、後者の場合には、逆に、 L^* が最大になるような特異領域のあるサイズが存在する、という事もありうる。直感的には、増殖率の高い領域が広がれば広いほど個体群の存続に有利になる様に思えるが、必ずしもそうとはいえない事を上の結果は示している。つまり、特異領域内での増殖率が他領域のそれに比べて低くても、特異領域のサイズがある程度大きい方が個体群の存続にはより適している場合もあるのである。このように、環境の不均質構造は個体群の存続を考える上で決して単純でない寄与をもつ。

閉じた単一パッチ状環境内に複数の種が相互作用しながら共存している場合に話を拡張してみよう。1982年に Pacala & Roughgarden は、図1における $c=0$ の場合、すなわち、閉じた環境パッチが二つの領域 (S, J_n) から成り、更に、拡散係数は空間内で一様な場合に限って拡散二種競争系を解析した¹³⁾。彼らは、一方の種のみが存在している環境内へ他種が侵入できる為の条件を求めた。そして、より好適な領域の広さについて閾サイズと二種間の競争の厳しさや拡散の激しさとの関わり合いを考察した。

地理生態学などで論じられてきた様に、一般に、種の多様性と地理条件、すなわち種数と生息領域の空間

(1)



(2)

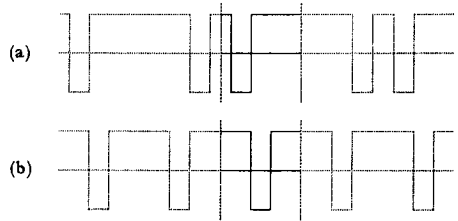


図2 空間的に周期変動する不均質環境。(1),(2)は、それぞれ、図1において、特異領域 S における増殖率が正及び負の場合に対応、(a)は特異領域がパッチ端に近い場合、(b)は中央に位置する場合、にあたる。増殖率の不均質性のみ示した。

的制限との間には正の相関がある⁹⁾。例えば、生物の生息領域(例えば、鳥)のサイズが特定種の存否を左右しているらしいという報告(Brown(1971)によるネバダ山域の哺乳動物相の研究など)がある^{2),14)}。このように種の存続は種間競争とそれらの種が利用する環境の空間構造とが密接に係わり合っていて決まっていると考えられるが、こうした状況に対する数理モデルによるアプローチは未だ多くない。

2. 複パッチ状環境

複パッチ状環境下の個体群動態を考えるモデルには二型がある。まず、(1)式の様な拡散方程式で D や R にモザイク状構造を導入したモデルが考えられる。他方は、空間構造を(1)式の中に直接導入するのではなくて、パッチは各々「番地」をあてがわれ、各「番地」の中の生物の分布は考えず、いわば、その総体的状態(平均密度や総個体数)のみ考える、あるいは、パッチ内では生物が一様に分布しているかの様に考える、いわゆる離散空間の差分方程式を用いたモデルである。前者の例をまず紹介しよう。図2に示した様に D

表2 図1に示した不均質環境下での個体群存続の為の閾サイズ L^* のパラメータ依存性: $R=r_e/r_s$, $D=d_e/d_s$. 対応するパラメータが増加した時の L^* の増減をしめす. L^* が大きいほど存続条件は厳しい. 「~」は増減関係が単純でない場合. 反射壁条件下で増殖率が至る所非負ならば個体群は常に存続するので矢印は入っていない.

	$t_e < 0 < t_g$ の時				$0 \leq t_e, t_g$ の時				$t_e < 0 < t_g$ の時					
	c	k	R	D	R	D	RD	RD	c	k	R	D	R	D
吸収壁条件下	↗	↗	↘	↘	↘	↘	↘	↘	-	-	↗	↗	-	↗
反射壁条件下	↗	↗	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↘

と R が周期的ではあるが少し複雑な空間的変動を持つ複パッチ状環境について(1)式を考える. 実は, 侵入条件に関しては数学的に表2の反射壁条件に対する結果が適用でき, 図2の(1), (2)のいずれでも, 環境パッチが均等に配置した周期的複パッチ状環境(b)よりも, 正の増殖率をもつ環境パッチが固まって分布している(a)の方が個体群はより存続し易いという結論が導かれる. このような周期的複パッチ状環境は, バルサムモミ林における害虫の流布を食い止める為の閾サイズ問題を考える幾つかの数理モデルなどでも扱われている^{41, 71, 81, 201}. さらに, Shigesada 等は, 1987年に, 不規則にパッチサイズが空間的に変動する複パッチ状環境についても解析を試み, 分布拡大の平均速度及び個体群侵入可能(存続)条件について考察している²¹¹.

次に, 離散型モデルの紹介に入ろう. Allen(1987)は N 個の環境パッチが一次元配列している系に M 種が生存している離散空間モデル (1)式の系の空間離散化に対応)を考察し, 第 j 種個体群が絶滅に向かう為の十分条件を導いた¹⁹. その条件から, 種の存続が系のサイズ, すなわち総パッチ数 N に依存し, 閾パッチ数が存在する事がわかる. この結果は, パッチ数減少に伴い, 系内に存続する種数が減少する事を示している.

一方, 筆者は, N 個の環境パッチの内, k 番地のパッチだけ他と違った性質を持っている, 同様な離散系における単一種個体群の動態を考察し, その系の個体群存続の必要十分条件を求めた^{17, 18}. そして, その条件から存続に必要な最小のパッチ数, つまり, 閾パッチ数を決定した. それによると, 特異パッチが他のパッチよりより良い環境をもつ場合には, より中央の番地を持つほど全系内の個体群の存続がより容易になるのに対し, 逆に, 特異パッチがより悪い環境をもち, より中央の番地をもち, その存続はより難しくなる事を示した.

複数のパッチから成る環境内の個体群動態を考える上では, 個体群にとっての各パッチ間の関係は重要な要素の一つであるが, 特に, 上で述べた解析結果は, 環境パッチの空間的配置が個体群の存続にとって如何に重要かを示している.

3. 環境の季節変動の影響

前章までは環境の時間変動を一切除外において話をしてきたが, 現実の系では, 環境条件のランダムな擾乱 (disturbance) や季節変動に伴う時間的変化が重要になってくる場合がある³¹. ここでは, 環境の周期(季節)変動が個体群の存続条件にどのような影響を与えるかに関する, (1)式を拡張したモデルによる研究について述べる. ただし, 拡散係数 D は時空内で一定の場合のみを扱う.

まず, 増殖率が $R=g(x)+f(t)$ で与えられる場合を考えよう. つまり, 増殖率はどの場所でも一様に $f(t)$ だけ時間的に変化している. f の与える時間変動は有界であると仮定する. この時, (1)式は変数分離でき, 個体群存続条件を定式化できる¹⁰. 特に, f が周期的に変動している場合には, その変動の様相とは無関係に, 増殖率がその時間的平均値 $\langle R \rangle = g(x) + \langle f \rangle$ で与えられる場合と同じ条件で個体群存続が決まる.

環境の時間変動の性質が個体群存続に顕著に影響を及ぼす場合について述べよう. 再び KISS モデルを考察する. ただし, 境界条件(2)において, $L=L(t)=L_0 + A \sin(\omega t)$ としよう. これは, パッチサイズが周期的に時間変動をする場合に対応している. 例えば, 湿地のサイズの季節変動や潮間帯を想起して欲しい. このモデルに関して, 解析的に厳密な個体群存続条件は未だ求められていない. 筆者は, Fourier 展開を利用して近似的存続条件を求めた¹⁶. 数値計算も併せた解析の結果, 変動振幅 A がゼロならば当然 KISS モデルの閾サイズが導かれるのだが, 時間変動が加わる ($A \neq 0$) と, パッチサイズの時間平均が KISS モデルの閾サイズより大きくなっても個体群は絶滅する傾向を示す. このことは, 生き残る種の数が少なくなるという結果に導かれるだろう. 従って, 時間的に一定の環境に比べて, 季節変動のある環境のほうが種の多様性が低い, という結論になる. しかし, 種間相互作用や擾乱なども種の多様性に密接に結びついているはずであるから, この結論は上記の基礎モデルにのみ当てはまると考えた方がよいかも知れない. 環境の季節変動を取り入れた数理モデルの考察を更に深める必要があると思われる.

おわりに

環境の空間不均質構造が個体群動態に及ぼす効果に関する数理モデルによる研究はまだ多くの課題を抱えている。本稿の限られた考察の中でも幾つか未解決の問題が浮かび上がってきた。特に、種多様性と環境不均質構造の関係は大きな課題の一つである。空間的にランダムな攪乱が加わると、種の多様性が上がるという議論は多いが、空間的構造をもったランダムでない攪乱を導入した数理モデルについてはこれからの研究が待たれる。さらに、餌となる種の分布の不均質性から種間競争順位が区域によって入れ替わる事もあるかも知れない。食物連鎖網の安定性と環境不均質性との関係も研究の対象となるだろう。

個体群分布のパッチ性は環境のパッチ性に起因すると直ちに考えてしまうのは問題がある。例えば、赤潮分布のパッチ性は、餌食と捕食者の関係にある拡散二種系のいわゆる拡散不安定性の結果として考える事もできるのである¹⁵⁾。

更に、明記しておきたいことは、現実の現象は三次元で起こり、現象の性質によっては二次元空間で考えることができるとしても、一次元空間はあまりに現実に即しない「乱暴」と思われる点である。しかし、一次元モデルは、二、三次元モデルを研究する礎として役立つばかりでなく、しばしば現象を考える上で重要な洞察を与えてくれる。また、「数理モデル」の中には現象から離れて数理的興味だけで研究されているという批判の当たるものもあろうが、KISSモデルのような現象を考える「道標」となる基礎モデルはそれらとは区別されてよからう。そして、多様な基礎モデルを基にした様々な見方の考察の積み重ねは現象の探求を進めるであろう。

最後に、本稿では、もっぱら数理生態学の用語を使って話を展開したが、こうした基礎的なモデルは、より一般的な数理生物学の分野にも応用できると期待できる。自然は、次々と新しい課題をこうした基礎的レベルのモデル研究にも与え続けている。

本稿の執筆にあたり、重定南奈子、山村則男、両博

士からの多くのコメントは大変貴重なものでした。感謝の意を表します。

文 献

- 1) Allen, L. J. S. (1987) *J. Math. Biol.*, **24**, 617–625.
- 2) Brown, J. H. (1971) *Am. Nat.*, **104**, 547–559.
- 3) DeAngelis, D. L., Waterhouse, J. C., Post, W. M., O'Neill, R. V. (1985) *Ecol. Modelling*, **29**, 399–419.
- 4) Guo Ben-Yu, Sleeman, B. D. (1985) *Lect. Not. Math.*, **1151**, 192–203.
- 5) Gurney, W. S. C., Nisbet, R. M. (1975) *J. Theor. Biol.*, **52**, 441–457.
- 6) Kierstead, H., Slobodkin, L. B. (1953) *J. Mar. Res.*, **12**, 141–147.
- 7) Ludwig, D., Jones, D. D., Holling, C. S. (1978) *J. Anim. Ecol.*, **47**, 315–332.
- 8) Ludwig, D., Aronson, D. G., Weinberger, H. F. (1979) *J. Math. Biol.*, **8**, 259–263.
- 9) MacArthur, R. H. (1972) *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*, Harper & Row, N. Y.
- 10) McMurtrie, R. (1978) *Math. Biosci.*, **39**, 11–51.
- 11) Nagylaki, T. (1975) *Genetics*, **80**, 595–615.
- 12) Okubo, A. (1980) *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*, Springer-Verlag, N. Y.
- 13) Pacala, S. W., Roughgarden, J. (1982) *Theor. Pop. Biol.*, **21**, 92–113.
- 14) Rand, A. S., Williams, E. E. (1969) *Breviora*, **327**, 1–18.
- 15) Segel, L. A., Levin, S. A. (1976) *Proc. AIP Conf.*, **27**, 123–152.
- 16) Seno, H. (1986) 京都大学修士論文
- 17) Seno, H. (1988) *Cybernetics and Systems '88* (Trappl, R. ed.) part 1, 391–398, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 18) Seno, H. (1988) *Ecol. Modelling*, **43**, 271–286.
- 19) Seno, H. (1989) (in preparation)
- 20) Shigesada, N., Kawasaki, K., Teramoto, E. (1986) *Theor. Pop. Biol.*, **30**, 143–160.
- 21) Shigesada, N., Kawasaki, K., Teramoto, E. (1987) *Lect. Not. Biomath.*, **71**, 88–97.
- 22) Skellam, J. G. (1951) *Biometrika*, **38**, 196–218.

せのひろみ



1960年、山口県生まれ、蟹座A、京都大学理学部博士後期課程在学中(生物物理)。87-89年、イタリアナポリ大留学、専攻の枠を越えた学生レベルでの積極的な交流の重要性を感じる一人。喫煙せず下戸。プラコンを愛で、ウルサーチェに注目する。スポーツは観るよりやる方、旅行は名勝旧跡より裏町の散策の方を好む。

☎075-753-4222 (直通)