生息パッチの有限性に基づく非線形移住：

一種系のメタ個体群モデル

泰中啓一[1]，横井大樹[2]，中桐斉之[3]，佐藤一憲[1]

[1] 静岡大学工学部数理システム工学科　[2] 水産研究・教育機構国際水産資源研究所

[3] 兵庫県立大学環境人間学部環境人間学科

概要

従来のメタ個体群モデルでは、生物個体は自由にパッチ間を移動していた。しかし、現実の生息地においては、パッチ許容量は有限である。この有限性を考慮すると、反応拡散方程式における拡散項は密度の非線形関数となる。メタ個体群動態は、線形かそれとも非線形かによって大きく異なることが分かった。本研究では、パッチは２つ、生物種は１つだけという簡単な場合を扱う。

Nonlinear migration due to the finite capacities of patches:

metapopulation model for a single-species system

Kei-ichi Tainaka[1], Hiroki Yokoi[2], Nariyuki Nakagiri[3] and Kazunori Sato[1]

[1] Department of Mathematical and Systems Engineering, Shizuoka University

[2] National Research Institute of Far Seas Fisheries, Fisheries Research Agency

[3] School of Human Science and Environment, University of Hyogo

Abstract

Conventional metapopulation models assumed that individuals freely migrate between patches. However, the patch capacity in real ecosystems is finite. When we take into account the finiteness, the diffusion term in reaction-diffusion equation becomes the nonlinear function of densities. The nonlinearity largely effects on metapopulation dynamics, even if the system only has two patches and a single species.

---

1 はじめに

生物の生息地は、空間的に離れた場所（パッチ）から構成されることが多い。最近、このようなパッチ環境下でのダイナミクスが色々な分野で研究されている[1,2]。生態学の分野では、メタ個体群動態として、古くから研究されてきた。Yokoiら(2019)は、パッチ許容量が有限であるという仮定の下で、餌・捕食者系を扱い、非線形拡散モデルを提案した[3]。本研究では、もっと単純な系、すなわち１つの生物種から成る系を扱い、最新の非線形拡散と従来の線形拡散モデルの動態を比較する。

図１に、Yokoiら(2019)の移住モデルを示した[3]。図では、生物個体（X）がパッチ１から２へ移動するときだけが描かれている。図１(b)では、各セルは、生物個体（X）または空地（O）とし、移動によってXとOが入れ替わるため、各パッチの総セル数（パッチ許容量）は時間に依存しない。Agent-based モデルを適用し、ダイナミクスは平均場理論から求める。格子サイズ（セル総数）が、Sの系を考える。相互作用は次のようである：

$$\mathrm{X}+\mathrm{O} \rightarrow \mathrm{X}+\mathrm{X} \quad (\text{rate } r), \qquad \mathrm{X} \rightarrow \mathrm{O} \quad (\text{rate } \mu) \tag{1}$$

ここで反応速度率 r は増殖率、μは死亡率である。初めにOne patchの場合を考える。簡単のため全セル数を１と規格化する：$S=1$。個体密度の平均場理論を求めると次のようになる：

$$dx(t)/dt = rx(t)[1-x(t)] - \mu x(t) = Rx(t)[1-x(t)/K] \tag{2}$$

ここで $x(t)$ は時刻 t における生物個体(X) の密度、$R=r-\mu$、$K=1-\mu/r$ である。式(2)における正の定常密度(x^*)は、$x^*=1-\mu/r$ であり、この解が唯一安定である。

(a) Previous (linear) migration　　(b) Nonlinear migration

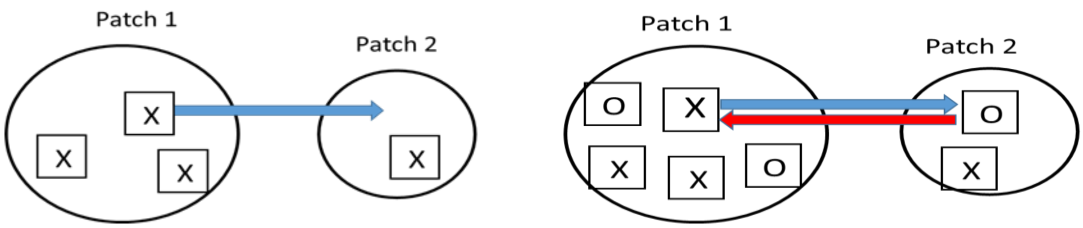


図１：移住モデル[3]。個体Xがパッチ１から２へ移住する場合。(a)伝統的な線形拡散モデル。(b)非線形拡散モデル：個体Xは空地（O）にのみ移動でき、移動後XとOが入れ替わる。

2 従来のメタ個体群モデル

伝統的なパッチ環境下でのダイナミクスを紹介する[4]。図１(a)のように、生物個体（X）は自由にパッチ１と２の間を移動する。パッチ j における増殖率と死亡率をそれぞれ r_j、μ_j と置く（$j=1,2$）。密度の時間変化は、次式で与えられる

$$\frac{dX_j}{dt} = R_j X_j [1 - X_j / K_j] + m\left[X_k - X_j\right] \tag{3}$$

ここで $k \neq j$。パッチ j における全セル数を S_j とすると、Agent-based モデルとの関連式 $R_j = r_j S_j - \mu_j$ と $K_j = \left(r_j S_j - \mu_j\right)/r_j$ が成立する。式(3)における最後の項は移動を意味する線形項である。またパラメータ m は、移動率である。

3 モデル

図１(b)のような非線形移動を考える。簡単のため全セル数を１と規格化する：$S_1+S_2=1$。密度の時間変化は、次式で与えられる：

$$\frac{dX_j}{dt}=X_j\left[-\mu_j+r_jE_j\right]+m\left[X_kE_j-X_jE_k\right] \tag{4}$$

ここで E_j は、パッチ j における空地(O)の密度である：$E_j=S_j-X_j$。右辺第一項は、式(3)における右辺第一項と等価である。したがって、式(3)と式(4)の違いは、単に最後の移住項だけである。式(4)の場合、移住項は密度の非線形関数となっている。移住が可能であるためには、移住先に空地(O)が必要である。

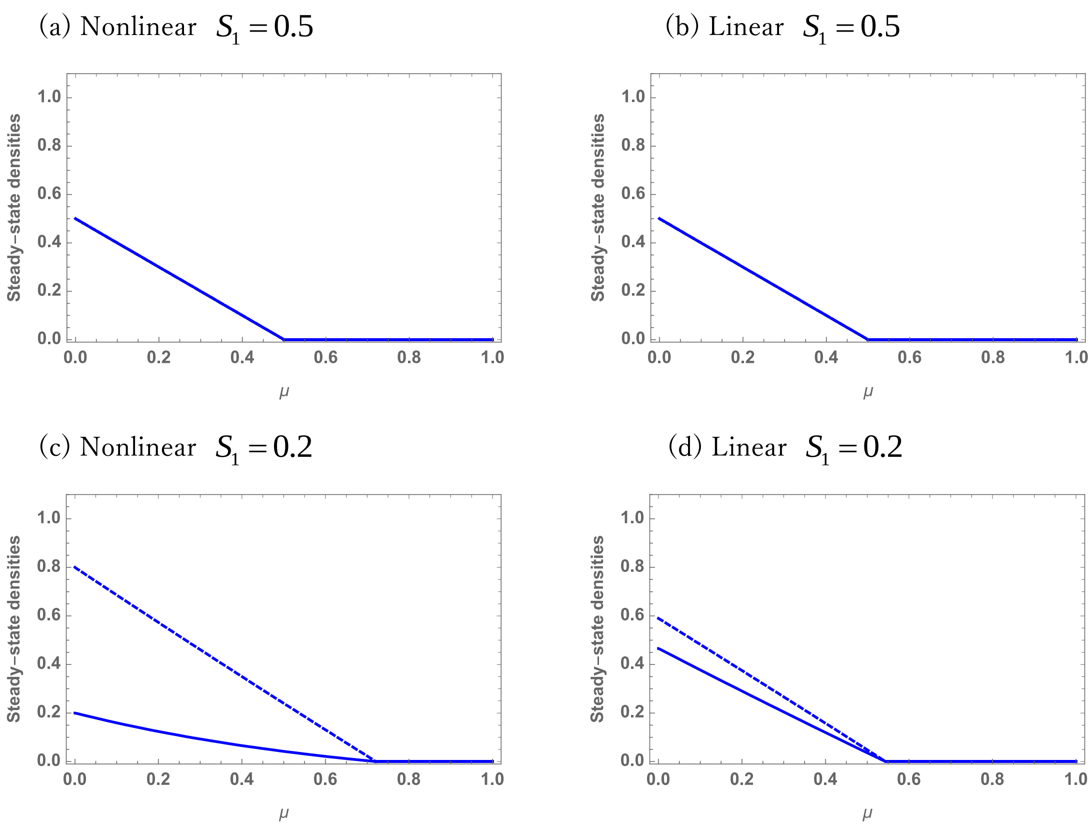


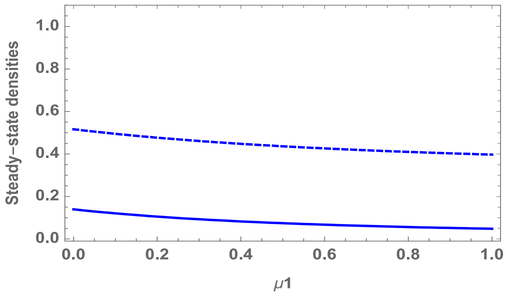
図２：死亡率 μ に対する定常密度（$\mu_1=\mu_2=\mu$）。実線はパッチ１、点線はパッチ２を表す。

4 結果

式(3)と式(4)を数値的に解いて、個体群動態をもとめた。各密度は、初期値に依存せずに単一の値（定常密度）へと進んだ。ここからは $r_j=m=1$ と固定する。横軸が $\mu_1=\mu_2=\mu$ に対して、定常密度を図示すると図２のようになった。２つのパッチにおけるパッチ許容量が同じとき（$S_1=0.5$）、線形でも非線形でも、まったく同じ概形となる。しかし、パッチ許容量が異なると（S_1=0.2）、概形が異なる。線形のときに比べ、非線形のときは、２つのパッチにおける密度

は大きく異なっている。しかし、絶滅が起きる相転移点（絶滅点）は、両パッチで等しくなる。図 3 は横軸が μ_1 のときの定常密度である。図 3(a)は、絶滅が起きない場合である。

(a) Nonlinear $S_1 = 0.2$　　(b) Linear $S_1 = 0.2$



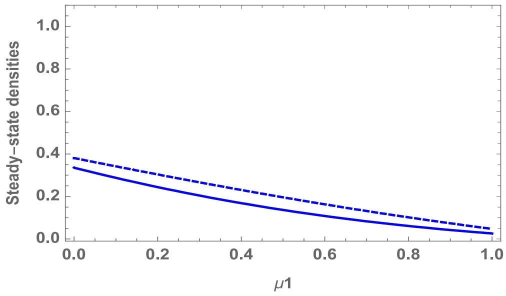


図 3 ：図 2 と同じ、ただし横軸はパッチ 1 における死亡率（ μ_1 ）。 $\mu_2 = 0.3$ と固定。

表 1 ．臨界点（絶滅点）の比較。式(3)または式(4)の右辺を 0 とおいて共存平衡点の値を求め，それらが 0 となる μ_1 の値を示した。

(i) 横軸が $\mu_1 = \mu_2 = \mu$ の場合

	Nonlinear	Linear migration
$S_1 = 0.5$	$\mu = 1/2$	$\mu = 1/2$
$S_1 = 0.2,\ \ 0.8$	$\mu = \sqrt{13}/5 \approx 0.721$	$\mu = (-5+\sqrt{109})/10 \approx 0.544$

(ii) 横軸が μ_1 の場合($\mu_2 = 0.3$)

	Nonlinear	Linear migration
$S_1 = 0.2$	絶滅しない	$\mu_1 = 6/5 = 1.2$
$S_1 = 0.5$	$\mu_1 = 5/6 \approx 0.833$	$\mu_1 = 3/4 = 0.75$
$S_1 = 0.8$	$\mu_1 = 7/9 \approx 0.778$	$\mu_1 = 39/55 = 0.709$

5 まとめ

本研究で述べたような非線形性を考慮すると、両パッチ間での定常密度差や絶滅点が大きくなることが分かった（表 1 ）。現実のパッチ許容量は有限なので、非線形性は“より現実的”モデルといえる。例えば、図 3 (a)は現実的結果と思われる：小さいパッチで死亡率を高めても害虫（X）は駆除できないであろう。

参考文献

[1] Nagatani, T., Ichinose, G., Tainaka, K. Scientific Reports 8 (2018) 7094.

[2] Kabir, K.M.A, Tanimoto, J. Chaos, Solitons and Fractals 120 (2019) 41–55.

[3] Yokoi, H., Tainaka, K. and Sato, K. *J. Theor. Biol.* 477 (2019) 24-35.

[4] Shigesada, N., Kawasaki, K., 1997. Biological Invasions. Oxford Univ. Press, Oxford, UK .