

Outbreak Model and Boundary Condition

呉 蒙 (Wu Meng) 上村 豊 (Yutaka Kamimura)
 東京水産大学 (Tokyo University of Fisheries)

1. はじめに

カナダの森に spruce budworm と呼ばれる害虫が大発生し、その調査のために長期に渡る大規模な研究が行なわれたことがあった。この個体数密度は、一度高いレベルに達すると殺虫剤の散布にもかかわらず、数年間は高い密度にとどまり、その後、たまたま低くなると数年間低いレベルにとどまるように見える変動を示す。これは捕食者によって密度制御されているためではないかと考えられた。

1979 年に, Ludwig-Aronson-Weinberger [3] は spruce budworm の個体数密度 $B(X, T)$ が $\Sigma: -L/2 \leq X \leq L/2, -\infty < Y < \infty$ の 2 次元住み家の内部で, 以下の方程式を満たすと考えて大発生のメカニズムを考察した。

$$\frac{\partial B}{\partial T} = \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2 B}{\partial X^2} + rB \left(1 - \frac{B}{K}\right) - \beta \frac{B^2}{\alpha^2 + B^2}.$$

右辺の第一項は生物の空間変動による拡散項である。σ は住み家内部の拡散係数である。第二項は生物の個体数密度が logistic モデルに従って増殖することを表す。r は虫の増殖率で、K は環境収容力である。第三項は捕食者（鳥等）によって、spruce budworm が食べられる速度（すなわち、消費率）を表している。B → ∞ 時、第三項は β になる。β は飽和消費率と呼ぶ。α は消費率が飽和消費率の 1/2 時の個体数密度である。

この微分方程式のパラメーターを減らすために、

$$t = rT, \quad x = \frac{\sqrt{2r}}{\sigma} X, \quad u = \frac{B}{\alpha}, \quad R = \frac{r\alpha}{\beta}, \quad Q = \frac{K}{\alpha}, \quad l = \frac{\sqrt{2r}}{\sigma} L$$

とにおいて、無次元化すると

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \phi(u; R, Q), \quad |x| < l/2, \quad t > 0$$

になる。ただし

$$\phi(u; R, Q) = u - \frac{u^2}{Q} - \frac{1}{R} \frac{u^2}{1 + u^2} \tag{1.1}$$

である。φ におけるパラメーター R は森の葉（spruce budworm の食物）の豊かさを表しており、パラメーター Q は虫と鳥のインタラクションから決まる係数で、鳥の虫に対する捕食能力などを表している。

空間拡散を考える場合、住み家の境界における境界条件をどのように設定するかは重要な問題である。Ludwig-Aronson-Weinberger [3] では考えている生物が、住み家の外へ出たら戻ってこれないという状況にあるとして Dirichlet 条件を課している。本文は、考えている生物が住み家の外へ出た時に、ある程度で戻ってこれるという状況にあるとして第三種境界条件を課した場合に大発生の空間パターンがどのようになるかを調べてみたい。即ち、モデルは

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \phi(u; R, Q), & |x| < l/2, \quad t > 0, \\ u'(\pm l/2) = \mp \zeta u(\pm l/2) \end{cases} \tag{1.2}$$

である。パラメーター $\zeta (> 0)$ は住み家から出た虫が戻れる率（帰還率）を表す。Dirichlet条件は $\zeta = +\infty$ の場合に対応する。このモデルで実現される空間パターンはこのモデルの定常解、即ち、

$$\begin{cases} v'' + \phi(v; R, Q) = 0, & |x| < l/2, \\ v'(\pm l/2) = \mp \zeta v(\pm l/2). \end{cases} \quad (1.3)$$

の解であり、方程式(1.2)から見て安定なものにより実現される。以下の議論は(1.3)をベースにして行う。

2. $F(v)$ のグラフと場合分け

方程式(1.3)中の非線形項 $\phi(u; R, Q)$ の積分

$$F(v) = F(v; R, Q) = \int_0^v \phi(u; R, Q) dw = \frac{1}{2}v^2 - \frac{v^3}{3Q} - \frac{v}{R} + \frac{1}{R} \arctan v$$

のグラフが R, Q によって、どう変わるかということは以下の議論において重要なことであるので、その性質について、まとめておく。

F の極値を求めるために ϕ の零点を求めると、それは、 $u = 0$ および方程式

$$R \left(1 - \frac{u}{Q} \right) = \frac{u}{1+u^2} \quad (2.1)$$

の解である。(2.1)の解は、 $v = \frac{u}{1+u^2}$ で表される曲線 C と $v = R \left(1 - \frac{u}{Q} \right)$ で表される直線 L_R との交点である(図2.1参照)。 $Q < 3\sqrt{3}$ の時、(2.1)の正の解はただ1つである。

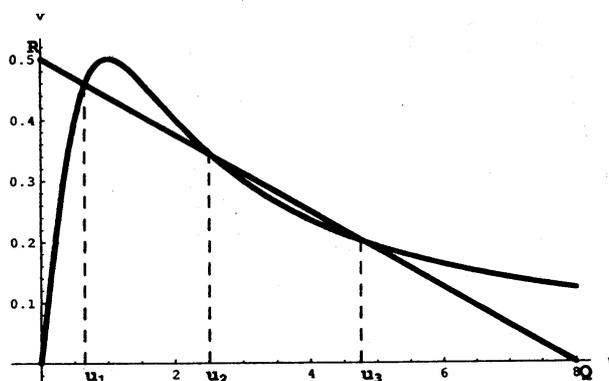


図 2.1. 曲線 C と直線 L_R の関係

それを $u_1(R, Q)$ と書く。 $Q > 3\sqrt{3}$ の時、 L_R は2つの R の値で C の接線になる。その2つの R の大きい方を $R_1(Q)$ 、小さい方を $R_2(Q)$ と書く。この時、(i) $R < R_2(Q)$ とすれば、(2.1)はただ1つ正の解 $u_1(R, Q)$ をもつ。(ii) $R_2(Q) < R < R_1(Q)$ とすれば、(2.1)は3つの正の解をもつ。それを小さい順に並べると $0 < u_1(R, Q) < u_2(R, Q) < u_3(R, Q) < Q$ となる。(iii) $R > R_1(Q)$ とすれば、(2.1)はただ1つ正の解 $u_3(R, Q)$ をもつ。

$Q < 3\sqrt{3}$ の時は、モデル(1.3)からは大発生のパターンは得られない。そこで、以下 $Q > 3\sqrt{3}$ と仮定する。この時、 $R_1(Q), R_2(Q)$ が存在する。 $\phi(v; R, Q)$ の正、負から、 F の特徴が得られる。(i) $R < R_2$ の時、 F は $0 < v < u_1$ の範囲で、増加するが、 $v > u_1$ の範囲で、減少する。よって、 F は u_1 で極大値を取る(図2.2参照)。(ii) $R_2 < R < R_1$ の

時, F は u_1, u_3 で極大値を取り, u_2 で極小値を取る. ゆえに, $F(u_1; R, Q) = F(u_3; R, Q)$ を満たす R を \tilde{R} とすれば, $R_2 < R < \tilde{R}$ の時, $F(u_1) > F(u_3)$ であり (図 2.3 参照), $\tilde{R} < R < R_1$ の時, $F(u_1) < F(u_3)$ である. この時, $F(\hat{u}) = F(u_1)$ となる \hat{u} ($u_2 < \hat{u} < u_3$) がある (図 2.4 参照). (iii) $R > R_1$ の時, F は u_3 で極大値を取る (図 2.5 参照).

本稿では, 方程式 (1.3) の原点对称で, 正值で, $0 \leq x \leq l/2$ において単調減少な解の

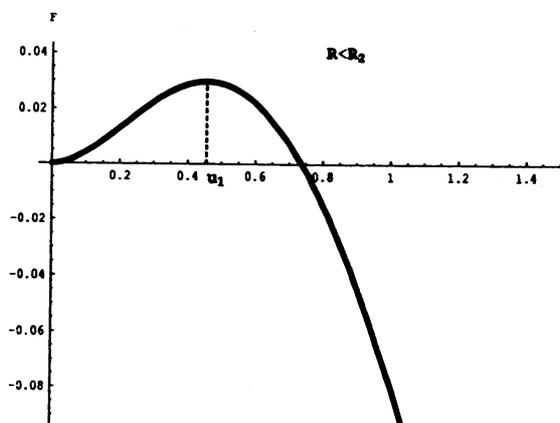


図 2.2. $R < R_2$ 時の F の図

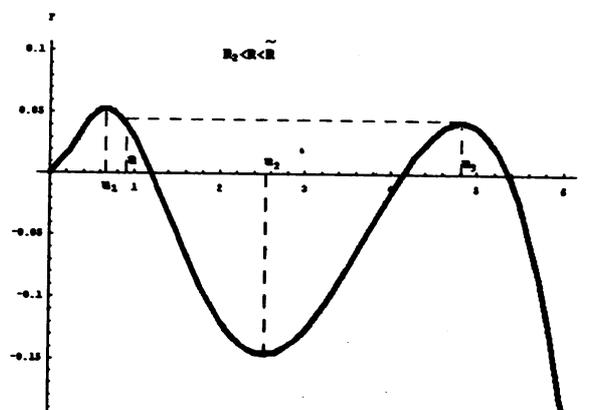


図 2.3. $R_2 < R < \tilde{R}$ 時の F の図

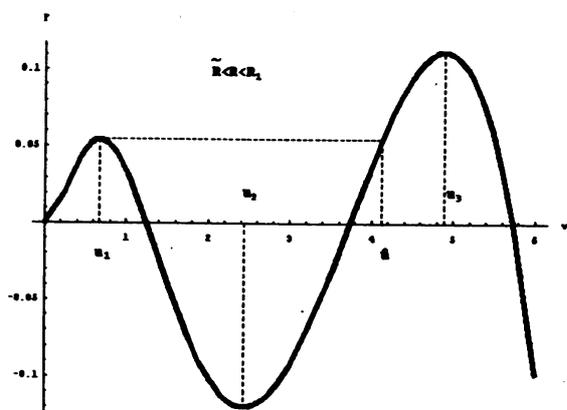


図 2.4. $\tilde{R} < R < R_1$ 時の F の図

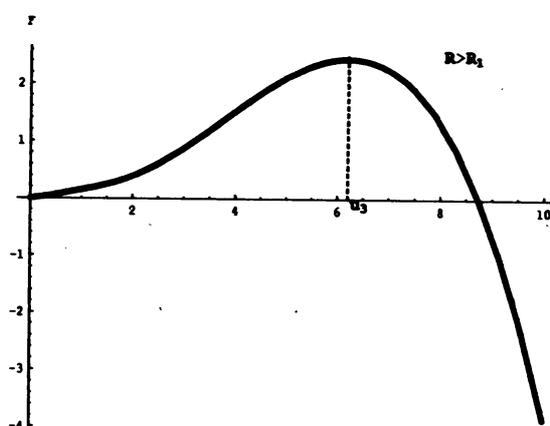


図 2.5. $R > R_1$ 時の F の図

みを考える. (1.3) の解は $\frac{d}{dx} \left(\frac{1}{2}(v')^2 + F(v) \right) = 0$ を満たす. 対称性により, $v(0) = \mu$ とおくと,

$$\frac{1}{2}(v')^2 + F(v) = F(\mu) \quad (2.2)$$

が得られる. $v(x)$ は $F(\mu) > F(v)$ を満たし, 単調性により,

$$v'(x) = \begin{cases} \sqrt{2}\sqrt{F(\mu) - F(v)}, & -l/2 \leq x \leq 0, \\ -\sqrt{2}\sqrt{F(\mu) - F(v)}, & 0 < x \leq l/2 \end{cases}$$

となる。これより

$$\int_{v(x)}^{\mu} \frac{dz}{\sqrt{F(\mu) - F(z)}} = \sqrt{2}|x|, \quad |x| < l/2 \quad (2.3)$$

が得られる。本稿では、 v の $\pm l/2$ の値を λ と書く： $\lambda = v(\pm l/2)$ 。(これは μ に依存している。) この時、(2.3) で $x = l/2$ として

$$l = \sqrt{2} \int_{\lambda}^{\mu} \frac{dz}{\sqrt{F(\mu) - F(z)}} \quad (2.4)$$

となる。

方程式 (2.4) の右辺の積分 (μ の関数である) を $h_{\zeta}(\mu)$ で表す。証明は省略するが、 $h_{\zeta}(\mu)$ は次の性質をもつ：(1) $\mu \rightarrow 0$ の時、 $h_{\zeta}(\mu) \rightarrow 2 \arctan \zeta$ である。(2) $0 < \zeta < \infty$, $0 < \mu < u_1$ の時、 $R < R_1$ の場合には、住み家の広さ $h_{\zeta}(\mu)$ は μ の増加関数である。(3) $h_{\zeta}(\mu)$ は、 $\mu \rightarrow u_1, \hat{u}, u_3$ の時 $+\infty$ となる。

3. 境界条件と大発生のパターン

方程式 (2.2) で $x = \pm l/2$ とすると $\frac{1}{2}(v'(\pm l/2))^2 + F(\lambda) = F(\mu)$ となる。(1.3) の境界条件 $v'(\pm l/2) = \mp \zeta v(\pm l/2) = \mp \zeta \lambda$ をこの式に代入すると $F(\lambda) = F(\mu) - \frac{1}{2}\zeta^2 \lambda^2$ が得られる。今までの議論をまとめると：

命題 3.1. $v(x)$ を (1.3) の原点对称、正值、 $0 \leq x \leq l/2$ で単調減少な解とし、 $v(0) = \mu$, $v(l/2) = \lambda$ とおくと λ, μ, l は次を満たす。

- (i) $F(\lambda) = F(\mu) - \frac{1}{2}\zeta^2 \lambda^2$,
- (ii) $\lambda < \mu$,
- (iii) $F(z) < F(\mu)$ ($\lambda < z < \mu$),

(iv) $l = \sqrt{2} \int_{\lambda}^{\mu} \frac{dz}{\sqrt{F(\mu) - F(z)}}$.

逆に、 λ, μ, l ($\lambda, \mu, l > 0$) が (i) ~ (iv) を満たす時、(1.3) の原点对称、正值、 $0 \leq x \leq l/2$ で単調減少な解 $v(x)$ が存在する。 $v(x)$ は (2.3) で定められる。

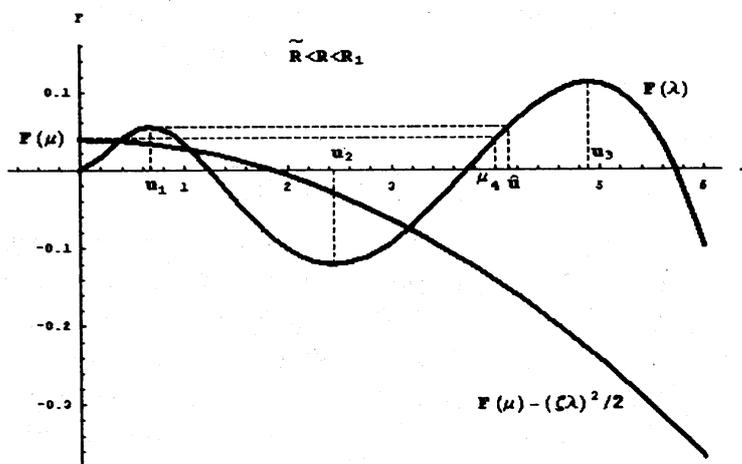


図 3.1. $\tilde{R} < R < R_1$ の場合の根の個数

命題 3.1 により, v の境界値は関数 $F(\lambda)$ と関数 $F(\mu) - \frac{1}{2}\zeta^2\lambda^2$ のグラフの交点で, 且つ, 命題の条件 (ii), (iii) を満足するものである. $v(x)$ の境界値の個数は, μ と ζ により異なる. u_3 より小さいものは最大で 3 個ある. これらの値を小さい順に $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ と書く, よって, $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ は $0 < \lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \lambda_3 < u_3$ を満たす.

第 2 節で見たように, R と Q により異なる F の形状は 4 つの場合大別される. Case 1: $R < R_2$ の場合. Case 2: $R_2 < R < \tilde{R}$ の場合. Case 3: $\tilde{R} < R < R_1$ の場合. Case 4: $R_1 < R$ の場合. 本稿では, Case 3 の場合について議論する. 他の場合も同様の方法で議論される.

Case 3: $\tilde{R} < R < R_1$ の場合には, $F(\lambda)$ の極値は, u_1, u_2, u_3 の 3 点 (図 3.1 参照) で取る. 命題 3.1 より, $\mu > \lambda$ であり, $F(\mu) > F(v(x))$ ($0 \leq x \leq l/2$) である. よって, $\mu < u_3$ でなければならない.

命題 3.1 より, v の境界値は必ず関数 $F(\lambda)$ と関数 $F(\mu) - \frac{1}{2}\zeta^2\lambda^2$ のグラフの交点である. 図 3.1 から見ると, 交点の個数は μ と ζ によって変わるが, u_3 より小さい交点の個数 (したがって, 境界値の取る値) は 0~3 の 4 通りの可能性がある. μ, ζ と境界値の個数の関係は図 3.2, 図 3.3 で示す. 図の中の上接線 (又は下接線) は関数 $F(\mu) - \frac{1}{2}\zeta^2\lambda^2$ の曲線が関数 $F(\lambda)$ の曲線の上の接線 (又は下の接線) になる時の (μ, ζ) をプロットした曲線である.

ζ を固定すると l と μ の関係は

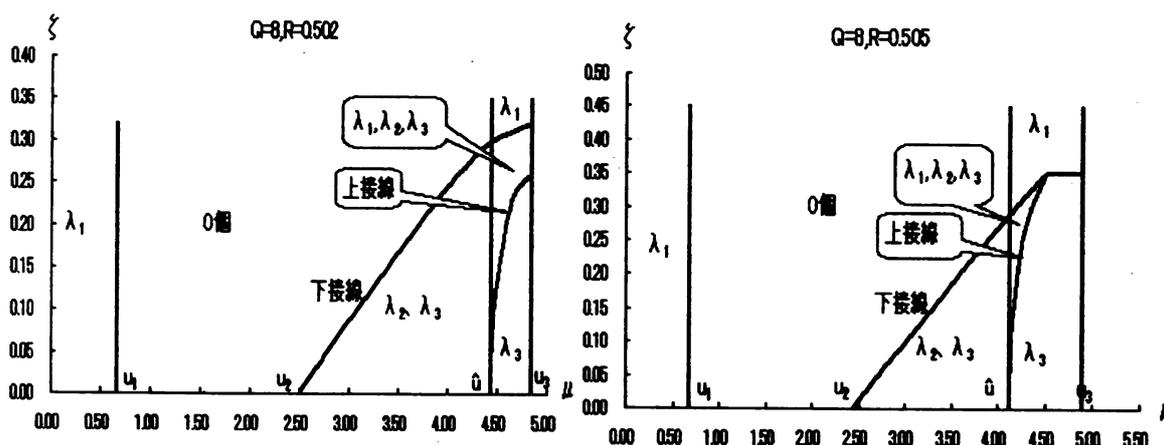


図 3.2. $\tilde{R} < R < R_1$ の場合の根の個数

図 3.3. $\tilde{R} < R < R_1$ の場合の根の個数

$$l = \sqrt{2} \int_{\lambda_i}^{\mu} \frac{dz}{\sqrt{F(\mu) - F(z)}} \quad (3.1)$$

である. 分岐図で表せば, 図 3.4 のようなパターンが出る. この図は境界値が 3 個ある場合の図である. 分岐図と横軸の交点は $2 \arctan \zeta$ である. 図中の長二点鎖線は最小の境界値 λ_1 と対応する線で, 点線は λ_2 と対応する線, 実線は λ_3 と対応する線である.

与えられた l_0 に対し, (3.1) を満足する μ が分岐図と $l = l_0$ の交点の μ である. 図 3.4 の場合には, l_0 が小さいなければ, 交点が 5 個出る. この 5 個の交点は (1.3) の定常解を表す. それぞれの交点 (l_0, μ) に対し, 命題 3.1 で $v(x)$ を定める. 図で表せば, 図 3.5 のようなパターンが出る (図は $(0, l/2)$ 部分だけで, $(-l/2, 0)$ の部分はこれと対称である). 図 3.5 の長二点鎖線で表した解は, 図 3.4 の長二点鎖線との交点と対応する解である. 同様に, 図 3.5 の点線で表した解は, 図 3.4 の点線との交点と対応する解であり, 図

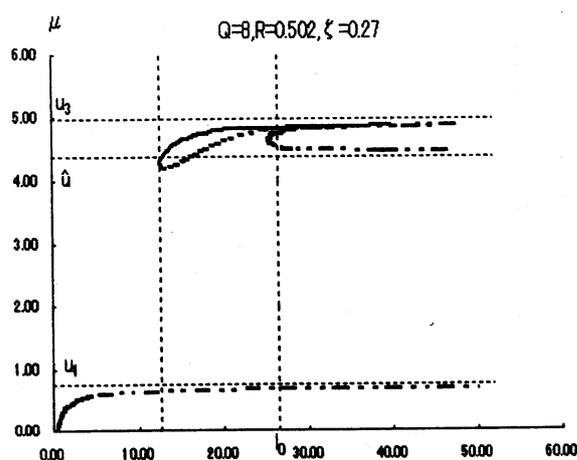


図 3.4. $\tilde{R} < R < R_1$ の場合の分岐図

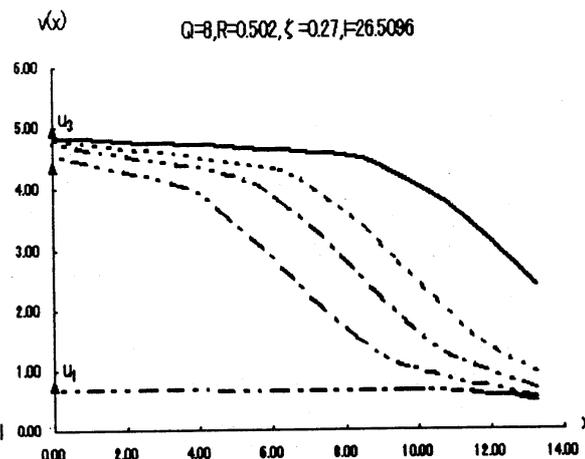


図 3.5. $R_2 < R < \tilde{R}$ の場合の $v(x)$ の図

3.5の実線で表した解は、図3.4の実線との交点と対応する解である。

λ_1 に対応する一番下の交点から得る解は、必ず u_1 より小さいので、生物の通常状態である。この解は安定な解である（この安定の意味については第4節で述べる）。下から二番目の交点から得る解は不安定な解である。下から三番目の交点から得る解は境界に近いところでは、通常状態に近いから、局所大発生 (local outbreak) 状態と呼ぶ、この解も安定である。 λ_3 に対応する解は、広い範囲で $v(x)$ が大きいから、大域大発生 (global outbreak) 状態である。この解も安定である。 λ_2 に対応する解は、不安定である。初期条件が下から二番目の定常解 (不安定) より下のものは、 $t \rightarrow \infty$ の時、一番下の定常解へ収束し、初期条件が下から二番目の定常解 (不安定) より上、下から四番目の定常解 (不安定) より下のものは、 $t \rightarrow \infty$ の時、local outbreak 状態へ収束し、初期条件が下から四番目の定常解 (不安定) より上のものは、 $t \rightarrow \infty$ の時、上の global outbreak 状態へ収束する。証明は第4節を参照。

ζ を変化すると、 l と μ の関係は分岐図式で表せば、図3.6, 図3.8, 図3.4, 図3.10のような変化がある。 ζ が0.27から大きくなると、 λ_2 に対応する曲線と λ_3 に対応する曲線を囲む区域が段々狭くなる、最後消える。 ζ が0.27より小さくすると、 λ_2 に対応する曲線と λ_1 に対応する曲線は合流して、 l が大きい方では、消滅する。これらの分岐図と対応する $v(x)$ のグラフは図3.7, 図3.9, 図3.5, 図3.11のようである。 ζ を $+\infty$ から変化させる時、はじめは、 $\zeta = \infty$ と同様に、局所大発生状態と通常状態が存在する。 ζ を (もつと小さくしていき) 図3.2の下接線と $\mu = u_3$ との交点より小さくすれば、大域大発生状態が出現する。出現した当初では、 λ_2 に対応する曲線と λ_3 に対応する曲線とは接近した状態にあるが、 ζ をさらに小さくすると、図3.4のような形に発達する。さらに小さくすると、図3.8のように局所大発生状態が消える。

以上により、Case3: $\tilde{R} < R < R_1$ の場合では、 ζ が ∞ から0まで小さくなると、パターンとしての変化は

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{局所大発生状態} \\ \text{通常状態} \end{array} \right\} \Rightarrow \left\{ \begin{array}{l} \text{大域大発生状態} \\ \text{局所大発生状態} \\ \text{通常状態} \end{array} \right\} \Rightarrow \left\{ \begin{array}{l} \text{大域大発生状態} \\ \text{通常状態} \end{array} \right\}$$

であることがわかる。

Case2: $R_2 < R < \tilde{R}$ の場合では、Case3と似ている方法で解決できる。得られた結

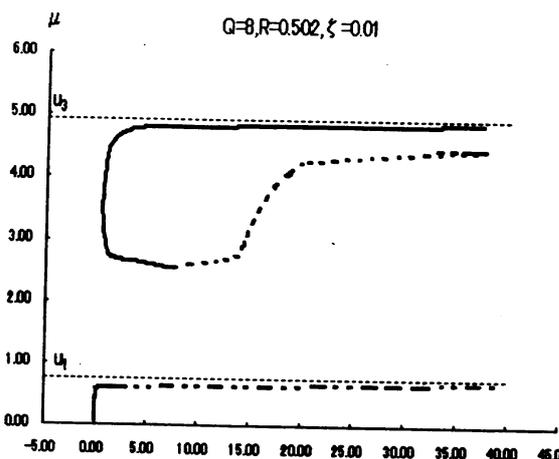


図 3.6. $\tilde{R} < R < R_1$ の場合の分岐図

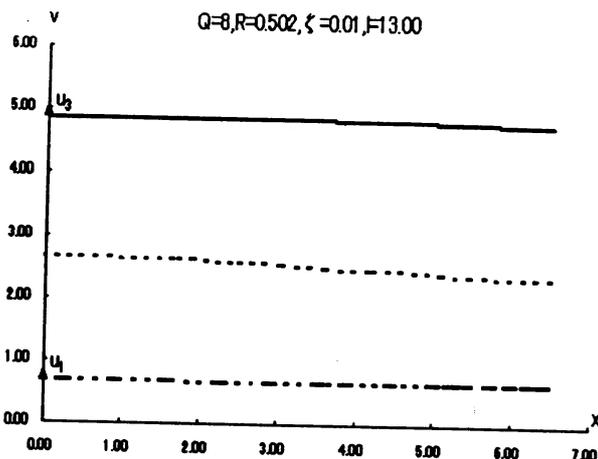


図 3.7. $R_2 < R < \tilde{R}$ の場合の $v(x)$ の図

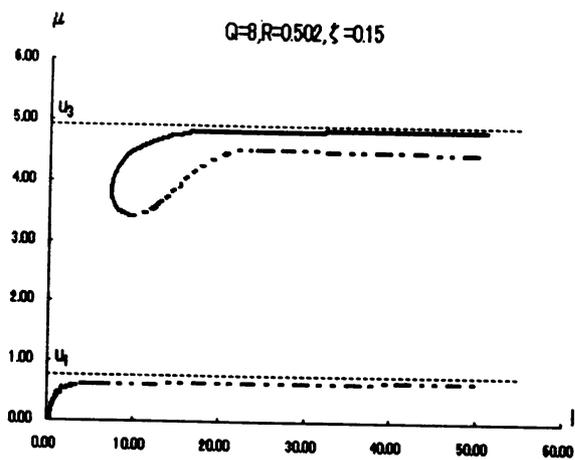


図 3.8. $\tilde{R} < R < R_1$ の場合の分岐図

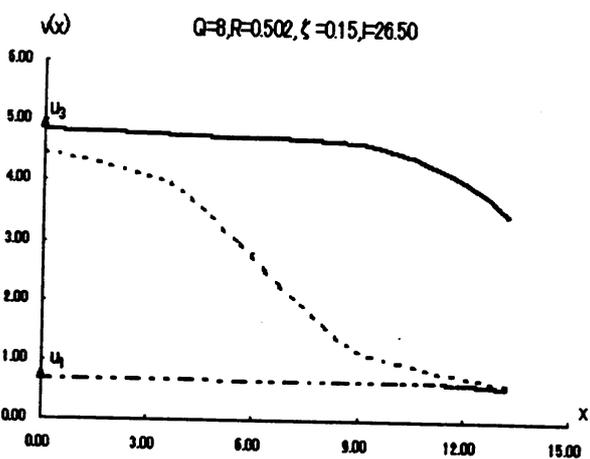


図 3.9. $R_2 < R < \tilde{R}$ の場合の $v(x)$ の図

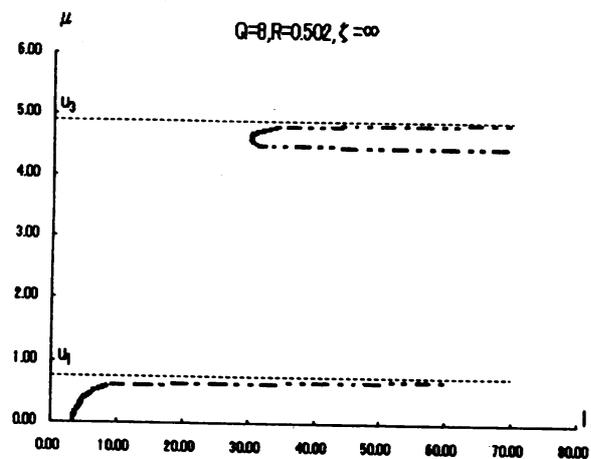


図 3.10. $\tilde{R} < R < R_1$ の場合の分岐図

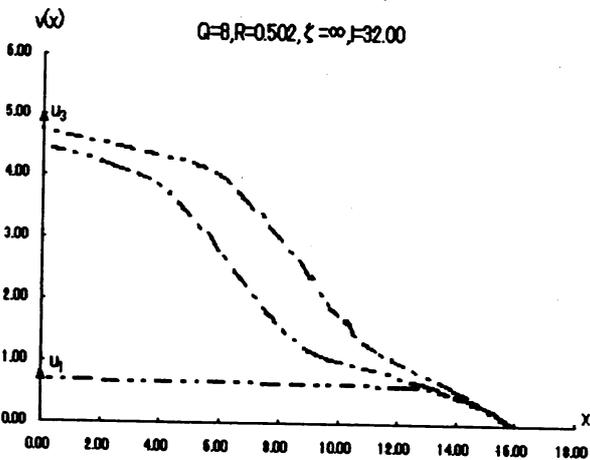


図 3.11. $R_2 < R < \tilde{R}$ の場合の $v(x)$ の図

果： ζ が ∞ から0まで小さくなると、パターンとしての変化は

$$\text{通常状態} \implies \begin{cases} \text{大域大発生状態} \\ \text{通常状態} \end{cases}$$

であることがわかる。

Case 1: $R < R_2$ の場合と Case 4: $R_1 < R$ の場合では、Case 3 より簡単に解決できる。得られた結果: Case 1: $R < R_2$ の場合では、通常状態が存在するが、大発生 (outbreak) 状態は存在しない。Case 4: $R_1 < R$ の場合では、境界条件がきつくしでも (即ち、 ζ が大きくても) 大域大発生状態があると解釈できる。

この節での考察からの大発生防止の観点からの生物学の解釈を与えておこう。 R と Q による4つのCaseの分類は、この場合においても重要である。すなわち、Case 2 と Case 3 における R と Q に対しては、境界条件をきつくする (すなわち、 ζ を大きくする) ことの効果は絶大である。一方、Case 4 の場合には、境界条件をきつくしでも、 ζ が小さい場合と差異が生じないことがわかる。

4. 定常解の安定性議論

今まで、(1.2) の定常解 (即ち、(1.3) の解) の安定性に関しては断片的に (かつ証明なしで) 述べできた。残りのスペースでこの点に関し、補足しておく。

以下 (1.3) に対して、既知の l について、Case 3 の場合の5つの解が存在する分岐図 (図 3.4 参照) を考えよう。 $v^{(\mu)}(x)$ を

$$\int_{v^{(\mu)}(x)}^{\mu} \frac{dz}{\sqrt{F(\mu) - F(z)}} = \sqrt{2}|x| \quad (4.1)$$

で定義する。 $v^{(\mu)}(x)$ は (4.1) が意味を持つ (即ち、 $F(\mu) - F(z) > 0$ である) ような x に対し、定義される。 $v(0) = \mu$ の時、 λ_i ($i = 1, 2, 3$) に対応する住み家の広さを $h_i(\mu)$ ($i = 1, 2, 3$) と書く。住み家の広さは l である時、 $x = 0$ の時の値 $\mu_1, \mu_2, \mu_3, \mu_4, \mu_5$ (小さい順に並べた) を取る解はそれぞれ $v_1(x), v_2(x), v_3(x), v_4(x), v_5(x)$ で、上の記号 $v^{(\mu)}(x)$ を用いて、 $v_i = v^{(\mu_i)}$, $i = 1, 2, 3, 4, 5$ と書ける。

例えば、 $v_1(x)$ の安定性に関し、次の定理が得られる:

定理 4.1. $0 < p(x) < v_2(x)$ なる $p(x)$ を初期関数とする反応拡散方程式

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \phi(u), & |x| < l/2, t > 0, \\ u(x, 0) = p(x), & |x| \leq l/2, \\ \zeta u(\pm l/2, t) \pm u'(\pm l/2, t) = 0, & t > 0 \end{cases}$$

の解を $u(x, t)$ とすると、各 $|x| \leq l/2$ に対し、 $\lim_{t \rightarrow \infty} u(x, t) = v_1(x)$ 。

$v_3(x), v_5(x)$ の安定性に関しても、類似の定理が得られる。

これらの定理の証明は、Ludwig-Aronson-Weinberger [3] の Dirichlet 条件の場合の安定性の議論で用いられる優解、劣解の利用により得られる。第三種境界条件に対し、優解を次のように定義する:

関数 $v(x)$ を $|x| \leq l/2$ に対する連続関数で、高々、有限個の点 (x_1, x_2, \dots, x_k) 以外で2次連続微分でき、 x_1, x_2, \dots, x_k においては、左導関数と右導関数が存在すると仮定する。 $v(x)$ が

$$(i) \quad -v'' - \phi(v) \geq 0, \quad |x| < l/2 \text{ の中 } v'' \text{ が存在するところ,}$$

$$(ii) v'(x_i + 0) - v'(x_i - 0) \leq 0, \quad \text{for } i = 1, 2, \dots, k,$$

$$(iii) \zeta v(\pm l/2) \pm v'(\pm l/2) \geq 0$$

を満たす時, $v(x)$ は (1.2) の優解であると言う。(これらの双対として劣解も定義される.)

熱方程式の比較原理 ([4], [5] 参照) を利用して, 次の補題が得られる。(この双対も劣解を用いて得られる.)

補題 4.2. 関数 $\bar{v}(x)$ を (1.2) の優解とし, $u(x, t)$ を (1.2) の初期関数 $u(x, 0) = \bar{v}(x)$ の時の解とする. その時, 任意の x に対して, $u(x, t)$ は t の非増加関数である. さらに, もし $u(x, t)$ は下に有界ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} u(x, t) = v(x)$ が成り立つ, 但し, $v(x)$ は (1.3) の $v(x) \leq \bar{v}(x)$ を満たす最大の解である.

定理 (4.1) は, (4.1) の μ をうまくとって, 優解, 劣解を構成し, 補題 (4.2) を適用することにより証明される.

参考文献

- [1] Skellam, J. G.: *Random dispersal in theoretical populations*. Biometrika 38, 196-218 (1951).
- [2] Ludwig, D., Jones, D. D., Holling, C. S.: *Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and the forest*. J. Anim. Ecol. 47, 315-332 (1978).
- [3] Ludwig, D., Aronson, D. G., Weinberger, H. F.: *Spatial patterning of the spruce budworm*. J. Math. Biology 8, 217-258 (1979).
- [4] Aronson, D. G., Weinberger, H. F.: *Multidimensional nonlinear diffusions arising in population genetics*. Adv. in Math. 30, 33-76 (1978).
- [5] Aronson, D. G., Weinberger, H. F.: *Nonlinear diffusion in population genetics, combustion and nerve propagation*. Partial differential equations and related topics, Lecture Notes in Mathematics, vol.446, Berlin: Springer-Verlag, 1975.
- [6] A.C.Fowler: *Mathematical models in the applied sciences*, Cambridge University Press, Cambridge, 1997.
- [7] J.D.Murray: *Mathematical Biology*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 1993.
- [8] 上村 豊: 積分方程式—逆問題の視点から—. 共立業書 現代数学潮流, 共立出版株式会社, 2001.
- [9] 巖佐 庸: 物理生物学入門. 共立出版, 1998.
- [10] 大久保 明: 生態学と拡散. 株式会社筑地書館, 1975.
- [11] 三村 昌泰: 生物の増殖と空間分布. 入門現代の数学 [1], 非線形の現象と解析, 55-80, 日本評論社, 1979.