

侵入過程に現れる進行波解について

京都産業大学理学部 細野雄三 (Yuzo Hosono)
Faculty of Sciences, Kyoto Sangyo University

岡山大学環境学研究科 李聖林 (Seirin Lee)
Graduate School of Environmental Science, Okayama University

京都産業大学理学研究科 村田宙俊 (Hirotooshi Murata)
Graduate School of Sciences, Kyoto Sangyo University

1 はじめに

生物種の侵入の問題は、個体群生態学の主要な問題の一つである。C.S. Elton による先駆的名著 [4] を初めとして、R. Hengeveld [5], N. Shigesada and K. Kawasaki [9] 等の著書において、生物種の侵入の数多くの実例とそれに伴う生態系への影響が論じられている。

この小論では、Lotka-Volterra 型餌食-捕食者モデルに基づいて、餌食が空間的に一様に存在し定常状態にあるところに捕食者が侵入したときに現れる進行波の性質を、主として数値的に得られている結果を紹介し今後の課題を提示する。

2 問題の設定

我々の対象とする方程式系は拡散を伴う餌食-捕食者モデル

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} + r f(u, v) \\ v_t = d_2 v_{xx} + g(u, v) \end{cases} \quad (1)$$

であり、非線形相互作用は最も簡単な Lotka-Volterra 型

$$\begin{cases} f(u, v) = (1 - u - v)u \\ g(u, v) = (-1 - \alpha v + \beta u)v \end{cases}$$

のみを考える。上式に現れる係数は、 $d_1 \geq 0$, $d_2 > 0$, $r > 0$, $\alpha \geq 0$, $\beta > 1$ とする。

(1) において拡散項がない場合、平衡点は $P_0 = (0, 0)$, $P_1 = (1, 0)$, $P_2 = (\frac{\alpha+1}{\alpha+\beta}, \frac{\beta-1}{\alpha+\beta})$ の 3 点であり、 P_0 , P_1 は不安定 (鞍点)、 P_2 は安定 (結節点もしくは渦状点) である。したがって、我々は餌食のみがいる状態 P_1 に捕食者が侵入し、共存状態 P_2 に遷移して行く過程を記述する進行波解を考察する。ここで、進行波解とは

$$(u(x, t), v(x, t)) = (U(z), V(z)) \quad (z = x - ct)$$

の形の非負で有界な (1) の解で、 $z \rightarrow +\infty$ で状態 P_1 、 $z \rightarrow -\infty$ で状態 P_2 をとるものを言う。すなわち、方程式系

$$\begin{cases} d_1 U'' + cU' + r f(U, V) = 0, \\ d_2 V'' + cV' + g(U, V) = 0, \end{cases} \quad (2)$$

と境界条件

$$P_2 \equiv (U(-\infty), V(-\infty)) = (u^*, v^*), \quad P_1 \equiv (U(+\infty), V(+\infty)) = (1, 0). \quad (3)$$

を満たす非負で有界な関数 $(U(z), V(z))$ を (1) の進行波解と言う。ここで、 $(u^*, v^*) = (\frac{\alpha+1}{\alpha+\beta}, \frac{\beta-1}{\alpha+\beta})$ であり、' は $\frac{d}{dz}$ を表す。

まず、これまでに得られている結果を我々の考える問題に関係する部分に限って述べる。S. R. Dunbar [1] は $d_1 = 0, d_2 = 1, \alpha = 0$ のとき、 $c \geq c^* \equiv 2\sqrt{\beta-1}$ を満たす任意の c に対して、(1) の進行波解が存在し、 $c < c^*$ を満たす任意の c に対して、(1) の進行波解が存在しないことを示した。さらに、S. R. Dunbar [2] は $0 < d_1 \leq 1, d_2 = 1, \alpha = 0$ の仮定のもと、進行波解が $c > c^*$ のとき存在し、 $c < c^*$ のとき存在しないことを証明した。したがって、これらの結果から $\alpha = 0$ のとき、 $0 \leq d_1 \leq 1$ ならば侵入速度の最小値 c^* は餌食の拡散速度に依らないことが分かる。したがって、我々の問題は $d_1 > 1$ のとき、進行波解の存在と最小速度を調べることである。以後、一般性を失うことなく $d_1 = 1, d_2 = d < 1$ と仮定する。

次節で数値計算結果について述べるが、その前に次の点を注意しておく。S. R. Dunbar [1] ([7] も参照) の結果から、

$$c < c^* \equiv 2\sqrt{d(\beta-1)}$$

に対して、進行波解が存在しないことが分かる。この結果は、(1) の平衡点 $(U, U', V, V') = P_+ = (1, 0, 0, 0)$ での線形化解析から導かれる。実際、 P_+ での線形化方程式の固有値は

$$\lambda_{\pm} = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 + 4r}}{2}, \quad \mu_{\pm} = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4d(\beta-1)}}{2d}$$

であり、安定多様体は 3 次元であり、そのうち 1 次元は固有値 λ_- に対応する不変多様体 $\{(U, U', V, V') \mid V = 0\}$ となる。したがって、 $P_- = (u^*, 0, v^*, 0)$ を出た軌道が P_+ に入るためには固有値 μ_{\pm} に対応する 2 次元安定多様体上になければならない。もし、 $c < c^*$ ならば μ_{\pm} は複素共役となり V 成分は $V = 0$ の周りを振動し、進行波解の非負値性の要請に反することになる。以上のことから、条件

$$c \geq c^* \equiv 2\sqrt{d(\beta-1)} \quad (4)$$

は、進行波解が存在するための必要条件である。 c^* を線形速度と呼ぶ。

3 $\alpha = 0$ の場合

まず、 $\alpha = 0$ の場合に我々の得た数値計算結果について述べる。以下のいずれの計算も、速度 c の値は発展方程式 (1) の初期値問題を差分法で解いて得たものである。

3.1 速度 c の拡散係数 d への依存性

$r = 1, \beta = 2.5$ とする。このとき、平衡点は $(0.4, 0.6)$ となり、線形速度は

$$c^* = 2\sqrt{d(\beta-1)} = \sqrt{6d} \approx 2.4494\sqrt{d}$$

で与えられる。計算結果は表1の通りである。

表1 c の d 依存性

d	c	$state$	$time$	h
10^{-2}	$2.4252 * 10^{-1}$	↗	100	0.01
10^{-4}	$2.4360 * 10^{-2}$	↗	1000	0.005
10^{-6}	$2.2399 * 10^{-3}$	→	15000	0.001

h は空間格子幅であり、 c の値は時刻 $time$ における値である。 $state$ ↗ はまだ速度が定常状態に達していきながら増えている状態で、 $state$ → は速度が一定になっている状態を表している。前節の最後に述べたように、進行波解は $c < c^*$ では存在しないにもかかわらず、数値計算では、 d が小さくなると $c < c^*$ となり、あたかも線形速度より遅い進行波が現れているように見える。したがって、

課題1 表1の計算結果をどのように理解するか。

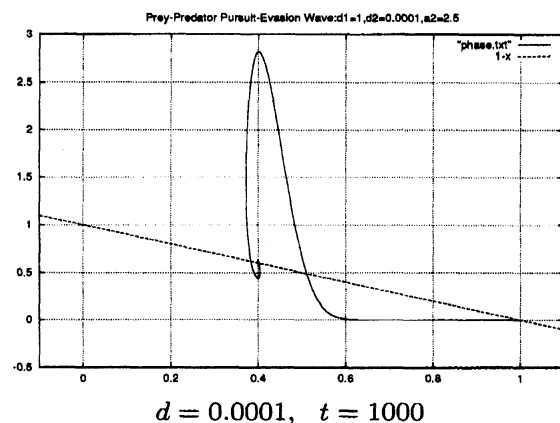
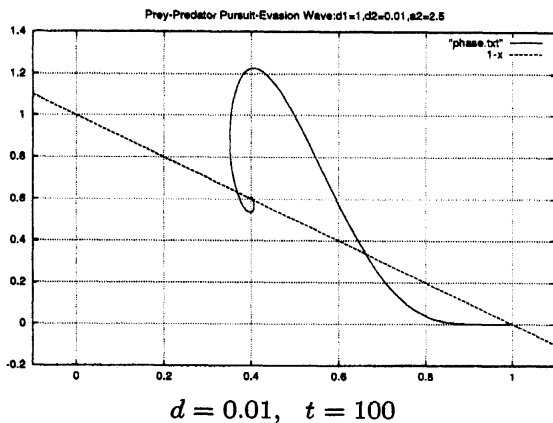
が問題となる。

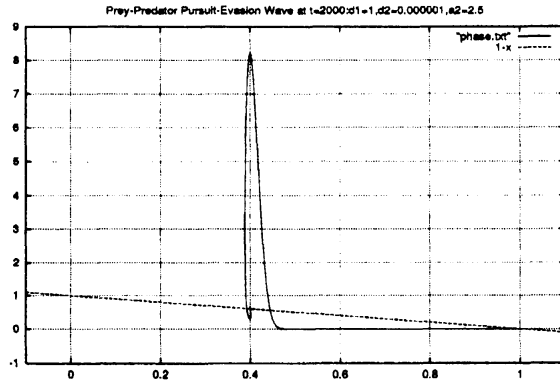
一つの直感的な理解としては捕食者のフロントでの餌食の値、すなわち、相平面図で V が急に変化している所の U の値は1より小さくなっている。これは、餌食の拡散に比べて捕食者の拡散が非常に小さいため、捕食者のフロントで餌食が拡散するためそこでの餌食の値 u_f が1より小さくなって、フロントの動く速度が $c = 2\sqrt{d(\beta u_f - 1)} < c^*$ となっているためと考えられる。すなわち、数値計算上ではあたかも進行波解が得られているように見えるが、実は、進行波解に至る遷移状態の解を捉えていると考えるのである。以後我々は、このように理論上は存在しない進行波解が数値計算上現れるとき、それを偽進行波解 (pseudo traveling wave) と呼ぶことにする。いずれにしろ、上記の直感的な理解を含めて、課題1への解答を与えることが今後の課題の一つである。

次に、相平面図によると拡散係数 d が小さくなると、捕食者のフロントの傾斜が急になり、かつその最大値が大きくなっており、 $d \rightarrow 0$ のとき

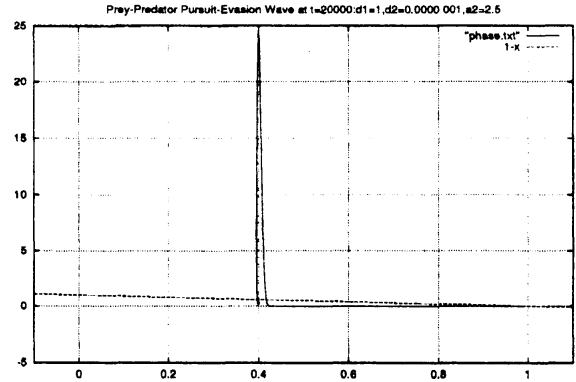
$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left(\sup_{x \in \mathbb{R}} v(x, t) \right) \rightarrow \infty \quad (5)$$

が予想され、 d に関する進行波解の一意有界性も成り立たないと考えられる。





$$d = 10^{-6}, \quad t = 2000$$



$$d = 10^{-8}, \quad t = 20000$$

各 t での相平面上の軌道 $(u(x, t), v(x, t))$ ($x \in \mathbb{R}$) の描く曲線 (横軸: u , 縦軸: v)

したがって、数学的な興味として

課題2 $d \rightarrow 0$ のとき、(5) が成り立つか。またそのとき進行波解の形状を論ぜよ。

が問題として提起される。課題2に対しては、4節で $\alpha \neq 0$ の場合との関連で考察する。

3.2 速度 c の r に関する依存性

次に、形式的な摂動法により議論が可能である r が十分大きい場合を考える。(2) で $\epsilon = 1/r$ とおくと、

$$\begin{cases} \epsilon U'' + c\epsilon U' + f(U, V) = 0, \\ dV'' + cV' + g(U, V) = 0, \end{cases} \quad (6)$$

が得られる。この式で $\epsilon = 0$ とおくと、第1式は $(1 - U - V)U = 0$ となる。したがって、 $U = 1 - V$ とおくと、第2式は

$$dV'' + cV' + G(V) = 0, \quad (7)$$

となり、境界条件は

$$V(-\infty) = v^*, \quad V(+\infty) = 0 \quad (8)$$

で与えられる。ここで、 $G(V) = g(1 - V, V) = (\beta - 1 - \beta V)V$ である。(6)(8) の解 $V_0(z)$ が求まると、 $U_0(z) = 1 - V_0(z)$ とおくと、 $U_0 = (U_0(z), V_0(z))$ は境界条件(4)を満たしており、(6) の (ϵ に関する0次の) 近似解を与えていると期待される。(7) は Fisher 方程式に対する進行波の方程式で、任意の $c \geq c^*$ に対して進行波解が存在する。したがって、次の主張が成り立つと考えられる。証明は現在追及中である。

主張1 $d > 0$ を固定する ($d \geq 1$ でもよい)。十分小さい ϵ_0 が存在して、 $0 < \epsilon < \epsilon_0$ を満たす任意の ϵ に対して、(1) の進行波解 $U_\epsilon = (U_\epsilon, V_\epsilon)$ が任意の $c \geq c^*$ に対して存在する。

さらに、 $\epsilon \rightarrow 0$ のとき、 $\sup_{\mathbb{R}} |U_\epsilon - U_0| \rightarrow 0$ が成り立つ。

実際、数値計算結果の表2から、 r が大きくなるといずれの場合にも伝播速度は最小速度 c^* 近づいていることが分かり、主張1が成り立つと思われる。

表2 速度 c の r への依存性

$d = 1$				$d = 0.01$			
r	c	state	time	r	c	state	time
1	2.4213	↗	100	1	0.242516	↗	300
50	2.4302	↗	100	10	0.242862	↗	300
100	2.4302	↗	100	100	0.244342	↗	300

4 $\alpha \neq 0$ の場合

前節では、 $\alpha = 0$ の場合、(1) の解の $t \rightarrow \infty$ のときの有界性が $d \rightarrow 0$ のとき保証されていないことを述べた。そのことが、進行波解の存在とその形状の解析を難しくしていると考えられる。したがって、我々は、 d に関して一様に、 $t \rightarrow \infty$ まで込めて (1) の解の有界性が保証される $\alpha \neq 0$ の場合を調べよう。実際、 $\frac{\beta-1}{\alpha} \geq 1$ のとき、任意の $d \geq 0$ に対して $\Sigma = \{(u, v) | 0 \leq u \leq 1, 0 \leq v \leq \frac{\beta-1}{\alpha}\}$ は不変領域となり、初期値が Σ に属していると (1) の解はすべての $t \geq 0$ に対して Σ に属する ([10], p.218, Example 1 参照) ことが証明される。

さて、 $d = \epsilon^2$ とおき、 ϵ が十分小さいとして進行波解を特異摂動法により構成しよう。線形速度は $O(\sqrt{d}) = O(\epsilon)$ だから、進行波解の速度 c も $O(\epsilon)$ と仮定して $c = \epsilon\sigma$ とおく。そのとき、(2) は

$$\begin{cases} U'' + \epsilon\sigma U' + rf(U, V) = 0, \\ \epsilon^2 V'' + \epsilon\sigma V' + g(U, V) = 0, \end{cases} \quad (9)$$

となる。 $\epsilon = 0$ とおき、上式第2式から得られる2つの解 $V = 0$ と $-1 - \alpha V + \beta U = 0$ から、不連続関数 $V = h_\omega(U) := \frac{1}{\alpha}(\beta - 1)$ ($u^* \leq U < \omega$) $:= 0$ ($\omega < U \leq 1$) を定義し、それを第1式に代入すると外部問題

$$U'' + rF_\omega(U) = 0, \quad U(-\infty) = u^*, \quad U(+\infty) = 1, \quad U(0) = \omega \quad (10)$$

が得られる。ここで、 $F_\omega(U) = f(U, h_\omega(U))$ であり、最後の条件は平行移動の任意性を除くために課した条件である。

補題1 $J(\omega) = \int_{u^*}^1 F_\omega(s) ds = \int_{u^*}^{\omega} \frac{1}{\alpha} \{(\alpha + 1) - (\alpha + \beta)s\} s ds + \int_{\omega}^1 (1 - s)s ds$ とおく。

このとき、 $J(\omega) = 0$ は区間 $(u^*, 1)$ に唯一の解 ω^* を持ち、 $\omega = \omega^*$ のときに限り、外部問題 (10) は $C^1(\mathbb{R})$ に属する解を唯一持つ。

次に、拡大変数 $\zeta = z/\epsilon$ を導入し方程式系 (9) を書き換えた後で $\epsilon = 0$ とおくと、内部問題

$$\ddot{V} + \sigma \dot{V} + g(\omega^*, V) = 0, \quad V(-\infty) = 1 - \omega^*, \quad V(+\infty) = 0, \quad (11)$$

が得られる。ここで、 \cdot は ζ に関する微分を表し、 $g(\omega^*, V) = (\beta\omega^* - 1 - \alpha V)V$ である。

補題 2 任意の $\sigma \geq \sigma_0^* = 2\sqrt{\beta\omega^* - 1}$ に対して内部問題 (11) は (平行移動を除いて) ただ一つの単調な解を持つ。

補題 1、2 に基づいて [6] の結果を適用すると次の定理が得られる

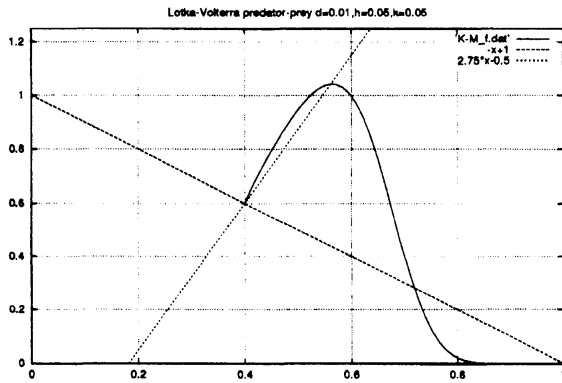
定理 1 ϵ_0 を十分小さい正の数とする。そのとき、 $\epsilon \in (0, \epsilon_0)$ に対して、ある $\omega(\epsilon) \in (u^*, 1)$ が存在して、任意の $\sigma > \sigma_\epsilon^* = 2\sqrt{\beta\omega(\epsilon) - 1}$ ($> \sigma_0^*$) に対して (9)(3) の解が存在する。ここで、 $\omega(\epsilon)$ は $\lim_{\epsilon \rightarrow 0} \omega(\epsilon) = \omega^*$ を満たす。

ここで注意すべきは、上記の定理は (1) の進行波解の存在を主張しているのではないことである。すなわち、定理 1 では進行波解の条件である非負値性を保証していない。第 1 節で述べたように、非負値性を保証するには $\sigma \geq \sigma^* = 2\sqrt{\beta - 1}$ でなければならない。したがって、

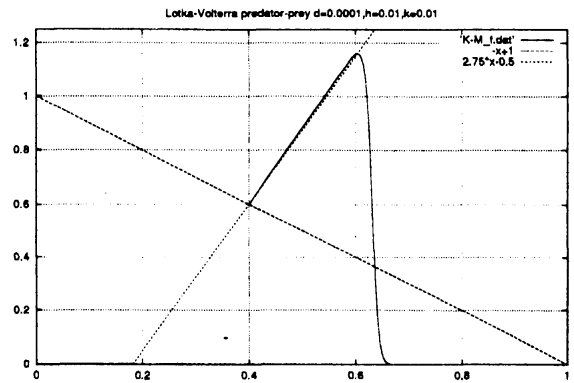
課題 3 $\sigma \geq \sigma^* = 2\sqrt{\beta - 1}$ のとき、定理 1 で与えられた (9)(3) の解は (1) の進行波解であることを示せ。

が次の問題となる。

一方、数値計算により得られた相平面図を見ると、確かに $\epsilon \rightarrow 0$ のとき軌道は $V = h_\omega(U)$ に近づいていることが分かり、上記の課題 3 は肯定的に証明されることが期待される。



$d = 0.01$



$d = 0.0001$

$t = 500$ での相平面上の軌道 $(u(x, t), v(x, t))$ ($x \in \mathbb{R}$) の描く曲線 (横軸: u , 縦軸: v)

以上の結果に基づいて $\alpha \rightarrow 0$ としたときの進行波解の挙動を考える。そのために (u^*, v^*) を固定し、ヌルクライン $-1 + \beta U - \alpha V = 0$ の傾きを $k = \frac{\beta}{\alpha} \rightarrow \infty$ ($\alpha \rightarrow 0$) とする。そのとき、次の補題が成り立つ。

補題 3 $J(\omega) = \int_{u^*}^1 F_\omega(s) ds = (k+1) \int_{u^*}^\omega (u^* - s)s ds + \int_\omega^1 (1-s)s ds = 0$ の解を $\omega^*(k)$ とおく。そのとき、 $\lim_{k \rightarrow \infty} \omega^*(k) = u^*$, $\lim_{k \rightarrow \infty} k(\beta\omega^*(k) - 1) = \infty$ が成り立つ。

定理 1 の解が (1) の進行波解となることを仮定すると、補題 3 より、 $\alpha \rightarrow 0$ としたとき、(1) の

進行波解 $U(z; \alpha) = (U(z; \alpha), V(z; \alpha))$ に対して

$$\lim_{\alpha \rightarrow 0} \left(\lim_{\epsilon \rightarrow 0} \left(\sup_{z \in \mathbb{R}} V(z; \alpha) \right) \right) = \infty$$

が成り立つ。したがって、 $U(z; \alpha)$ と $\alpha = 0$ に対する (1) の進行波解 $(U(z), V(z))$ の関係について

課題4 十分小さい $d > 0$ を固定する。十分小さい任意の $\delta > 0$ に対して

$$\lim_{\alpha \rightarrow 0} \left(\|U(\cdot; \alpha) - U(\cdot)\|_{C^1(\mathbb{R})} + \|V(\cdot; \alpha) - V(\cdot)\|_{C^1(\mathbb{R} \setminus (-\delta, \delta))} \right) = 0$$

が成り立つか。

ということが問題となる。上記が成り立つとすると、 d が十分小さいとき、 $\alpha = 0$ のときの進行波の形状が $\alpha > 0$ のときの進行波の形状と近いことが保証される。

5 おわりに

以上見てきたように、Lotka-Volterra 型餌食-捕食者モデルに対する追跡侵入進行波について、一見簡単に見える基本的なモデルであっても様々な数学的に未解決な問題が多く残されていることが理解されるであろう。今後の研究が大いに期待される場所である。

本研究は科学研究費基盤研究 (C)(課題番号 18540144) および京都産業大学総合研究支援 (支援番号 325) の援助を受けた。

参考文献

- [1] Dunbar, S., Traveling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra equations, *J. Math. Biol.*, **17** (1983), 11-32.
- [2] Dunbar, S., Traveling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra equations: a heteroclinic connection in R^4 , *Trans. Amer. Math. Soc.*, **286** (1984) 557-594.
- [3] Dunbar, S., Traveling waves in diffusive predator-prey equations: Periodic orbits and point-to-periodic heteroclinic orbits, *SIAM. J. APPL. Math.*, (1986) 1057-1078.
- [4] Elton, C. S., *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, Methuen and Company, London (1958)
- [5] Hengeveld, R., *Dynamics of Biological Invasions*, Chapman and Hall, London (1989).
- [6] Hosono, Y., Traveling waves for a diffusive Lotka-Volterra competition model I: Singular perturbations, *Discrete and continuous dynamical systems, Series B*, **3** (2003), 79-95.
- [7] Huang, J. Lu, G. and Ruan, S., Existence of traveling wave solutions in a diffusive predator-prey model, *J. Math. Biol.*, **46** (2003), 132-152.
- [8] Owen, M.R. and Lewis, M.A., How predation can slow, stop or reverse a prey invasion, *Bulletin of Mathematical Biology*, **63** (2001), 655-684.
- [9] Shigesada, N. and Kawasaki K., *Biological Invasions: Theory and Practice*, Oxford University Press, Oxford (1997).
- [10] Smoller, J., *Shock Waves and Reaction-Diffusion Equations*, Springer-Verlag, New York (1994).