

侵入過程に現れる餌食・捕食者モデルの進行波解

Traveling waves for the predator-prey models arising in the invasion process

細野雄三, 武部康平*
京都産業大学 理学部 数理科学科
京都産業大学大学院 理学研究科 数学専攻*

Yuzo Hosono, Kohei Takebe*
Faculty of Sciences, Kyoto Sangyo University
Graduate School of Sciences, Kyoto Sangyo University*

1 序

生物種の侵入過程の解明は、数理生態学のきわめて重要な課題であり、反応拡散モデルに基づく多くの数理解析がなされている。その中において、基本的な種間関係である 2 種餌食・捕食者系に対しては、典型的な侵入過程として (1) 餌食が存在する空間に捕食者が侵入する場合と、(2) 餌食と捕食者が共に存在しない空間に同時に侵入する場合があります。これら 2 つの侵入の過程が進行波解を通して解析されて来た。この小論では餌食・捕食者モデルの基本である Lotka-Volterra 系に基づいて (2) の場合に現れる進行波解を解析し、得られた結果について述べる。

2 問題の設定と主要結果

我々は次の Lotka-Volterra 系

$$(PP) \quad \begin{cases} u_t &= d_1 u_{xx} + (1 - u - w)u \\ w_t &= d_2 w_{xx} + \alpha(u - \beta - \gamma w)w \end{cases}$$

を考える。ここで、 $u = u(x, t)$, $w = w(x, t)$ は時刻 t と場所 x における餌食と捕食者の個体群密度を表す。また、 d_1, d_2 は拡散係数で、 $d_1 \geq 0, d_2 \geq 0$, α, β, γ は定数で、 $\alpha > 0, 0 < \beta < 1, \gamma \geq 0$ であると仮定する。この方程式系で拡散がない場合は (PP) は 2 成分常微分方程式系となり、その平衡点は $O := (0, 0), Q := (1, 0), P := (u^*, w^*)$ である。但し、 $(u^*, w^*) = (\frac{\beta + \gamma}{1 + \gamma}, \frac{1 - \beta}{1 + \gamma})$ であり、仮定より $u^* > 0, w^* > 0$ である。ここで、 O, Q は鞍点、 P は安定結節点、もしくは安定渦状点であることに注意しておく。

次に進行波解の定義をする。 c を定数とし、(PP) の解が

$$u(t, x) = U(x - ct), w(t, x) = W(x - ct)$$

と書けたとする。このとき、関数 U, W は一変数関数で $s = x - ct$ に依存し、(PP) より、

$$(T) \quad \begin{cases} d_1 U'' + cU' + (1 - U - W)U & = 0 \\ d_2 W'' + cW' + \alpha(U - \beta - \gamma W)W & = 0 \end{cases}$$

を満たすことが分かる。' は $\frac{d}{ds}$ を表す。ここで、境界条件として、

$$(BC1) \quad (U(-\infty), W(-\infty)) = (u^*, w^*), \quad (U(+\infty), W(+\infty)) = (1, 0)$$

または、

$$(BC2) \quad (U(-\infty), W(-\infty)) = (u^*, w^*), \quad (U(+\infty), W(+\infty)) = (0, 0)$$

を課する。 $(U(s), W(s))$ は (BC1) を満たすとき、共存状態 (u^*, w^*) と餌食のみが存在する状態 $(1, 0)$ を結ぶ解を表し、(BC2) を満たすとき、共存状態 (u^*, w^*) と餌食・捕食者が共に存在しない状態 $(0, 0)$ を結ぶ解を表す。

Definition 2.1.

関数 (U, W) が方程式系 (PP) の進行波解であるとは、 (U, W) の各成分が非負で、(T)(BC1) または (T)(BC2) を満たす解を言う。

S. Dunbar([1]) にしたがって、(T), (BC1) を満たす進行波解を type I waves、(T), (BC2) を満たす進行波解を type II waves と呼ぶ。これらはそれぞれ侵入過程 (1)、(2) に対応している。

(PP) の進行波解の解析的研究は、S. Dunbar([1],[2]) の研究を含めて多くはない。そして、W. Huang([6]) により $c > c_w^* = 2\sqrt{d_2\alpha(1-\beta)}$ を満たす速度 c に対してのみ type I waves が存在することが証明され、type I waves の存在問題はほぼ最終的に解決された。したがって、Lotka-Volterra 系の進行波解の全体像を得るためには、type II waves の存在とその性質を明らかにしなければならない。これまで type II waves については次の2つの事実が証明されている。(1) 餌食の拡散係数がゼロで $\gamma = 0$ のときに、 $0 < c < c_w^*$ を満たす速度 c に対してのみ type II waves が存在する ([1])。 (2) 捕食者の拡散係数がゼロで $\gamma \geq 0$ のとき type II waves は存在しない ([5])。また、S. Ma([7]) は拡散係数が共に正で $\gamma = 0$ の場合に、 $c > c_u^* = 2\sqrt{d_1}$ を満たす任意の速度 c の共に単調な成分を持つ type II waves が存在すると主張している。以上の結果から、餌食と捕食者のいずれかの拡散係数がゼロの場合には、進行波解の速度を任意に選んだとき、その速度の進行波は type I か type II のいずれかであって、同じ速度を持つ type I と type II の進行波解は共存しないことが導かれる。したがって、この二者択一が餌食と捕食者の拡散係数が共に正の場合にも成り立つことが期待される。しかしながら、S. Ma([7]) による type II の単調な進行波解の存在の主張は、type I waves についての W. Huang([6]) の結果と併せると、同じ速度の type I と type II の進行波解が共存することになり二者択一が成り立たないことを意味する。また、 $\gamma = 0$ の場合の数値計算結果からは、単調な成分を持つ type II waves は得られていない。

我々は上記の問題を解析し、次の結果を得た。

Theorem 2.1. (主要結果)

方程式系 (PP) に対し、速度 c をもつ type II waves が存在すると仮定する。このとき、以下の二つが成立する。

- (i) 速度 c は $c_u^* \leq c < c_w^*$ を満たさなければならない。
- (ii) $(d_1, d_2, c, \beta, \gamma)$ をそれぞれ固定すると、ある $\alpha_1^* \text{ と } \alpha_2^* (0 < \alpha_1^* < \alpha_2^*)$ が存在し、以下が成り立つ。但し、 $\gamma = 0$ のとき、 $\alpha_2^* = +\infty$ である。

- (a) $\alpha \leq \alpha_1^*$ あるいは $\alpha_2^* \leq \alpha$ のとき、関数 (U, W) は $s \rightarrow +\infty$ のとき、

直線 $W - w^* = k(U - u^*)$ に沿って単調に (u^*, w^*) に近づく。ここで、 k は $\alpha \leq \alpha_1^*$ のとき負の定数、 $\alpha_2^* \leq \alpha$ のとき正の定数である。

- (b) $\alpha_1^* < \alpha < \alpha_2^*$ のとき、関数 (U, W) は $s \rightarrow +\infty$ のとき、振動しながら (u^*, w^*) に近づく。

Remark

(i) より、 $c \geq c_w^*$ に対し、type II waves は存在しない。従って同じ速度を持つ type I waves と type II waves は共存できないことが分かる。また、(ii) より、 $\alpha < \alpha_2^*$ のとき、各成分が単調な type II waves は存在しない。また、 $\gamma = 0$ のとき $\alpha_2^* = +\infty$ なので、全ての α に対し、各成分が単調な type II waves は存在しない。

以上より、S. Ma の主張は成立しないことが分かる。

3 主要結果の証明概略

方程式 (T) を以下のように 1 階方程式系に書き換え、 s を $-s$ と置き換える。

$$(D) \quad \begin{cases} u' &= v \\ v' &= \frac{c}{d_1}v - \frac{1}{d_1}(1-u-w)u \\ w' &= z \\ z' &= \frac{c}{d_2}z - \frac{\alpha}{d_2}(u-\beta-\gamma w)w. \end{cases}$$

そのとき、(BC2) に対応する境界条件は

$$(BC3) \quad \begin{aligned} (u(+\infty), v(+\infty), w(+\infty), z(+\infty)) &= (u^*, 0, w^*, 0) &=: P^* \\ (u(-\infty), v(-\infty), w(-\infty), z(-\infty)) &= (0, 0, 0, 0) &=: P_0 \end{aligned}$$

となる。平衡点 P_0 での (D) の右辺の線形化行列の固有値は

$$\begin{aligned} \nu_1 &= \frac{c - \sqrt{c^2 - 4d_1}}{2d_1}, \nu_2 = \frac{c + \sqrt{c^2 - 4d_1}}{2d_1}, \\ \nu_3 &= \frac{c + \sqrt{c^2 + 4d_2\alpha\beta}}{2d_2}, \nu_4 = \frac{c - \sqrt{c^2 + 4d_2\alpha\beta}}{2d_2} \end{aligned}$$

と求まる。

(i) の証明

type II waves の進行波解に対応する (D), (BC2) の解を

$$y(s) = {}^t(u(s), v(s), w(s), z(s)), s \in \mathbb{R}$$

とする。また、 $c \geq c_w^*$ と仮定する。進行波解の定義により、

$$\{y(s) | s \in \mathbb{R}\} \subset \{(u, v, w, z) | u \geq 0, w \geq 0\}$$

である。これより、次の補題が示される。ただし、Lemma 3.1. は証明しない。

Lemma 3.1.

$$\{y(s) | s \in \mathbb{R}\} \subset \Omega := \{(u, v, w, z) | 0 < u < 1, v \in \mathbb{R}, w > 0, z \in \mathbb{R}\}.$$

Lemma 3.2.

$z(s_1) > \frac{c}{2d_2}w(s_1)$ が成立するならば、 $z(s) > \frac{c}{2d_2}w(s), \forall s > s_1$ である。

Proof.

$s_2 := \inf\{s > 0 | z(s) \leq \frac{c}{2d_2}w(s)\}$ とおく。 $s_1 \leq s \leq s_2$ に対し、 $w'(s) = z(s) \geq \frac{c}{2d_2}w(s)$ かつ Lemma 3.1. より $w(s_2) > 0$ 。 また、 $z(s_2) = \frac{c}{2d_2}w(s_2)$ かつ $s_1 \leq s < s_2$ に対し、 $z(s) > \frac{c}{2d_2}w(s)$ である。従って、 $z'(s_2) - \frac{c}{2d_2}w'(s_2) \leq 0$ である。方程式 (D) により、 $s = s_2$ で $\frac{c}{d_2}z - \frac{\alpha}{d_2}(u - \beta - \gamma w)w - \frac{c}{2d_2}z \leq 0$ 。従って、

$$\begin{aligned} 0 &\geq \frac{c}{d_2}z - \frac{\alpha}{d_2}(u - \beta - \gamma w)w - \frac{c}{2d_2}z \\ &= \frac{c}{2d_2}z - \frac{\alpha}{d_2}(u - \beta - \gamma w)w \\ &= \left(\frac{c}{2d_2}\right)^2 w - \frac{\alpha}{d_2}(u - \beta - \gamma w)w \\ &= \frac{1}{4d_2^2} (c^2 - 4d_2\alpha(u - \beta - \gamma w))w \\ &> \frac{1}{4d_2^2} (c^2 - 4d_2\alpha(1 - \beta)) > 0. \end{aligned}$$

これは矛盾である。つまりこのような s_2 は存在しない。

Lemma 3.3.

$$\Omega_1 := \{(u, v, w, z) | 0 < u < 1, v \in \mathbb{R}, w > 0, z > \frac{c}{2d_2}w\}$$

とする。 $c \geq c_w^*$ に対し、 $\{y(s) | s \in \mathbb{R}\} \in \Omega_1$ である。

Proof.

十分小さい $s_1 < 0$ に対し、

$$y(s) \in W_{loc}^u(P_0), s \leq s_1.$$

なので、 $z(s_1) > \frac{c}{2d_2}w(s_1)$ が分かる。実際、安定多様体定理より、 $w = n + \phi(l, m, n) = \Phi(l, m, n)$, $z = \nu_3 n + \nu_4 \phi(l, m, n)$ と表現でき、

$$\Phi(l, m, 0) = 0, \quad \frac{\partial \Phi}{\partial n}(l, m, 0) = 1 + \frac{\partial \phi}{\partial n}(l, m, 0)$$

が成り立つ。ここで十分小さな δ に対し、 $|l| + |m| < \delta$ ならば $|\frac{\partial \phi}{\partial n}(l, m, 0)| \ll 1$ なので $\frac{\partial \Phi}{\partial n}(l, m, 0) \neq 0$ 。従って逆関数の定理より、 $n = \Phi^{-1}(w, l, m)$ と書ける。ここで、 $\frac{\partial}{\partial w} \Phi^{-1}(0, 0, 0) = \frac{1}{\frac{\partial \Phi}{\partial n}(0, 0, 0)} = 1$ が成り立つ。したがって中間値の定理より、

$$\Phi^{-1}(w, l, m) - \Phi^{-1}(0, l, m) = \frac{\partial}{\partial w} \Phi^{-1}(\theta w, l, m)w \quad (\theta \in (0, 1))$$

が得られる。ここで、 $\frac{\partial}{\partial w} \Phi^{-1}(0, 0, 0) = 1$ より $\frac{\partial}{\partial w} \Phi^{-1}(\theta w, l, m) = 1 + o(1)$ となる。ゆえに、 $n = w(1 + o(1))$ と表される。この表現と ϕ の性質より、容易に $z = \nu_3 w(1 + o(1))$ が得られる。ゆえに、十分小さい s_1 では、 $z(s_1) > \frac{c}{2d_2}w(s_1)$ を満たすことが分かる。これと Lemma 3.2. より、 $z = \nu_3 w > \frac{c}{2d_2}w, \forall s \in \mathbb{R}$ が成り立つ。従って、Lemma 3.1. を考慮すると、主張が言える。

以上の補題により、 $\forall s \in \mathbb{R}$ に対し、 $y(s) \in \Omega_1$ である。しかし、境界条件 $P^* \notin \Omega_1$ であるので、これは矛盾。よって (i) が示せた。

(ii) の証明

方程式 (D) の右辺の P^* における線形化行列の固有方程式は

$$\varphi(\lambda) := |A^* - \lambda E| = \begin{vmatrix} -\lambda & 1 & 0 & 0 \\ \frac{u^*}{d_1} & \frac{c}{d_1} - \lambda & \frac{u^*}{d_1} & 0 \\ 0 & 0 & -\lambda & 1 \\ -\frac{\alpha w^*}{d_2} & 0 & \frac{\alpha \gamma w^*}{d_2} & \frac{c}{d_2} - \lambda \end{vmatrix}$$

よりこれを展開すると、

$$\begin{aligned} \varphi(\lambda) &= \lambda^4 - \left(\frac{1}{d_1} + \frac{1}{d_2} \right) c \lambda^3 + \left(\frac{c^2}{d_1 d_2} - \frac{u^*}{d_1} - \frac{\alpha \gamma w^*}{d_2} \right) \lambda^2 \\ &\quad + \frac{c}{d_1 d_2} (u^* + \alpha \gamma w^*) \lambda + \frac{\alpha}{d_1 d_2} (a + \gamma) u^* w^* \end{aligned}$$

である。この固有多項式の根の実部の符号は、Routh-Hurwitz 法 ([3]) を用いると、 A^* は二つの実部が正である固有値と、二つの実部が負である固有値を持つことが分かる。さらに固有値が実数になる場合と、複素共役になる場合がどこで変わるかを考える。 $\gamma = 0$ のときは S. Dunbar ([2]) が Theorem 2.1.(ii) を既に証明しているので、 $\gamma > 0$ と仮定して議論を進める。

$$\begin{aligned} \varphi(\lambda) &= (\lambda^2 - \frac{c}{d_1} \lambda - \frac{u^*}{d_1})(\lambda^2 - \frac{c}{d_2} \lambda - \frac{\alpha \gamma w^*}{d_2}) + \frac{\alpha u^* w^*}{d_1 d_2} \\ &= \lambda(\lambda - \frac{c}{d_2})(\lambda^2 - \frac{c}{d_1} \lambda - \frac{u^*}{d_1}) - \frac{\alpha \gamma w^*}{d_2} (\lambda^2 - \frac{c}{d_1} \lambda - \frac{u^*(1+\gamma)}{d_1 \gamma}) \\ &= \varphi_1(\lambda) - \alpha \varphi_2(\lambda) \end{aligned}$$

とおく。ここで、 $\varphi_1(\lambda) = \lambda(\lambda - \frac{c}{d_2})(\lambda^2 - \frac{c}{d_1} \lambda - \frac{u^*}{d_1})$, $\varphi_2(\lambda) = \frac{\gamma w^*}{d_2} (\lambda^2 - \frac{c}{d_1} \lambda - \frac{u^*(1+\gamma)}{d_1 \gamma})$ である。それぞれ因数分解すると、

$$\begin{aligned} \varphi_1(\lambda) &= \lambda(\lambda - \frac{c}{d_2})(\lambda - \rho_1^-)(\lambda - \rho_1^+) \\ \varphi_2(\lambda) &= \frac{\gamma w^*}{d_2} (\lambda - \rho_2^-)(\lambda - \rho_2^+) \end{aligned}$$

と変形できる。但し、 $\rho_1^\pm = \frac{c \pm \sqrt{c^2 + 4d_1 u^*}}{2d_1}$, $\rho_2^\pm = \frac{c \pm \sqrt{c^2 + 4\frac{1+\gamma}{\gamma} d_1 u^*}}{2d_1}$ である。

この定義より、

$$\rho_2^- < \rho_1^- < 0 < \rho_1^+ < \rho_2^+$$

であることに注意しておく。行列 A^* の固有値を λ_i , ($i = 1, 2, 3, 4$) とおく。このうち、 λ_1, λ_2 は実部が負、 λ_3, λ_4 は実部が正としてよい。

Lemma 3.4.

$\gamma > 0$ とする。 $(d_1, d_2, c, \beta, \gamma)$ をそれぞれ固定すると、以下を満たす α_1^* と α_2^* ($0 < \alpha_1^* < \alpha_2^*$) が存在し、次のことが言える。

- (a) $\alpha \leq \alpha_1^*$ あるいは $\alpha_2^* \leq \alpha$ のとき、 λ_1, λ_2 は負の実固有値である。
(但し、 $\alpha = \alpha_1^*, \alpha_2^*$ のとき $\lambda_1 = \lambda_2$)。
- (b) $\alpha_1^* < \alpha < \alpha_2^*$ のとき、 λ_1, λ_2 は実部が負の複素固有値である。

Proof.

固有多項式 $\varphi(\lambda) = \varphi_1(\lambda) - \alpha \varphi_2(\lambda)$ と書いたのので、 $\varphi(\lambda) = 0$ を解くということは、 $y = \varphi_1(\lambda)$, $y = \alpha \varphi_2(\lambda)$ のグラフの交点を求めるということになる。 $\varphi_1(\lambda) = 0$ の解は、 $\rho_1^-, 0, \frac{c}{d_2}, \rho_1^+$ で、 $\varphi_2(\lambda) = 0$

の解は、 ρ_2^-, ρ_2^+ である。ここで、これらの解は全て α には依存しないことに注意すると、主張が成り立つことが容易に示せる。実際、ある正の数 α_1^* と α_2^* ($0 < \alpha_1^* < \alpha_2^*$) が存在し、 $\alpha \leq \alpha_1^*$ のとき、 $\rho_1^- < \lambda_1 \leq \lambda_2 < 0$ であり、 $\alpha \geq \alpha_2^*$ のとき、 $\lambda_1 \leq \lambda_2 < \rho_2^- < 0$ が成り立つ。

図 1, 2, 3 は $\lambda < 0$ のグラフである。

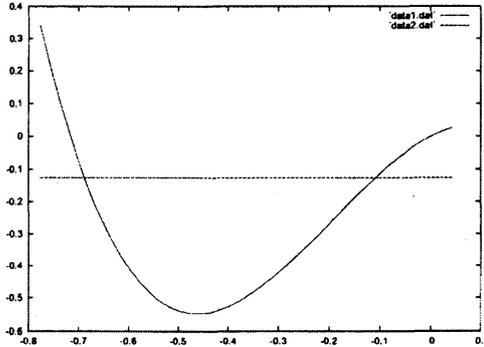


図 1: $\alpha \leq \alpha_1^*$

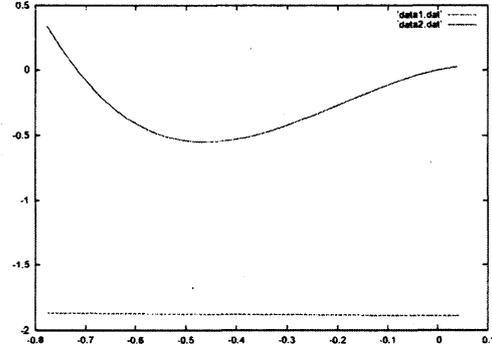


図 2: $\alpha_1^* < \alpha < \alpha_2^*$

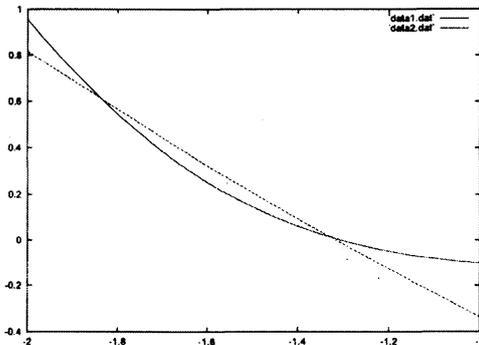


図 3: $\alpha_2^* \leq \alpha$

Lemma 3.4. より、 P^* は安定多様体上で $\alpha \leq \alpha_1^*$ あるいは $\alpha_2^* \leq \alpha$ のときは結節点、 $\alpha_1^* < \alpha < \alpha_2^*$ のときは渦状点であることが分かる。 P^* が結節点のとき、固有値 λ_1, λ_2 ($\lambda_1 \leq \lambda_2 < 0$) に対応する固有ベクトルは、 ${}^t(1, \lambda_i, k_i, \lambda_i k_i)$ ($i = 1, 2$) で与えられる。ここで、 $k_i = \frac{d_1}{u^*} \left(\lambda_i^2 - \frac{c}{d_1} \lambda_i - \frac{u^*}{d_1} \right)$ である。 k_i は $\alpha \leq \alpha_1^*$ のとき負の定数、 $\alpha_2^* \leq \alpha$ のとき正の定数である。よって Theorem 2.1.(ii)(a) が成り立つ。また P^* が渦状点のときは Theorem 2.1.(ii)(b) が成り立つ。

4 数値計算の結果

初期値を

$$u_0(x) = \begin{cases} 0.0 & (x > 50) \\ 50.0 & (x \leq 50) \end{cases}, \quad w_0(x) = \begin{cases} 0.0 & (x > 50) \\ 50.0 & (x \leq 50) \end{cases}$$

とにおいて、(PP) の初期値問題を差分法で解いて得られた結果を示す。図 4 において、横軸が空間、縦軸は餌食・捕食者の個体群密度を表し、実線と破線はそれぞれ、餌食と捕食者を表す。図 5 は (u, w) 平面上に図 4 で示した $t = 150$ での波形の相図を描いたものである。但し、時刻 t における相図とは、

曲線 $C(t) = \{u(x,t), w(x,t) | 0 \leq x \leq 1000\}$ を言う。 $d_1 = 0.1, d_2 = 4, \alpha = 3.0, \beta = 0.5, \gamma = 0.00$ とする。このとき、 $c_u^* = 0.63, c_w^* = 4.47$ であり、 Theorem 2.1.(ii)(b) に該当する以下の図が得られる。

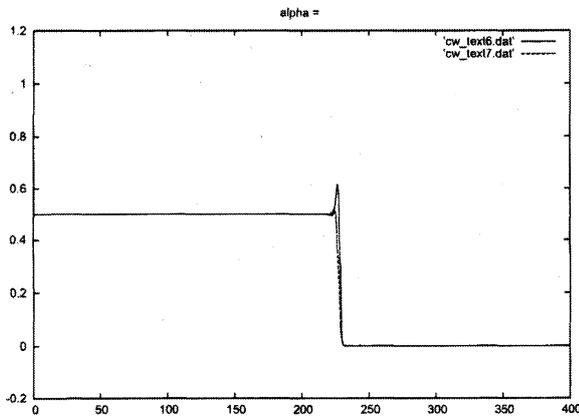


図 4: $t = 150$

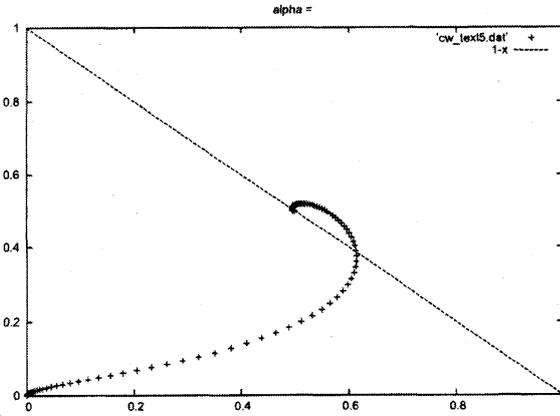


図 5: $C(150)$

参考文献

- [1] S. R. Dunbar, Travelling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra equations, *J. Math. Biology*, **17** (1983), 11-32.
- [2] S. R. Dunbar, Traveling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra equations: A heteroclinic connection in \mathbb{R}^4 , *Trans. American Math. Society*, **286** (1984), 557-594.
- [3] Gantmacher, F. R. : The theory of matrices. Vol. 2. New York: Chelsea Publishing 1964.
- [4] P. Hartman, Ordinary Differential Equations, Wiley and Sons, 1973.
- [5] Y. Hosono, Traveling waves for the Lotka-Volterra predator-prey system without diffusion of the predator, *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, Vol.20, No.1, January (2015), 161-171.
- [6] W. Huang, A geometric approach in the study of traveling waves for some classes of non-monotone reaction-diffusion systems, *J. Differential Equations* (2015), (<http://dx.doi.org/10.1016/j.jde.2015.09.060>).
- [7] S. Ma, Traveling wavefronts for delayed reaction-diffusion systems via a fixed point theorem, *J. Differential Equations*, **171** (2001), 294-314.
- [8] M. R. Owen, and M. A. Lewis, How predation can slow, stop or reverse a prey invasion, *Bulletin of Mathematical Biology*, **63** (2001), 655-684.