

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 20 日現在

機関番号：34304

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2010～2014

課題番号：22540156

研究課題名(和文) 反応拡散系の進行波解と侵入過程のダイナミクス

研究課題名(英文) Traveling waves for the reaction-diffusion systems describing the dynamics of invasion processes

研究代表者

細野 雄三 (HOSONO, Yuzo)

京都産業大学・理学部・教授

研究者番号：50008877

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究の主要な成果は、(1)ロトカ・ボルテラ餌食・捕食者系モデルに対して、餌食が存在している領域に捕食者が侵入する過程を記述する進行波解について、捕食者の拡散係数がゼロのとき相空間解析により存在を証明したこと、(2)ロトカ・ボルテラ2種競争モデルの進行波解の解析に基づいて、個体群が生息領域を拡大する過程において、種間競争関係が中立遺伝子の多様性の空間分布に影響を与えることを明らかにし、さらに進行波解の速度に関する新しい知見を数値的に得たことである。

研究成果の概要(英文)：The major result of this research consists of the following two parts. (1) We investigate the traveling waves describing the process that the predator invades the region already occupied by the prey, and prove the existence of such traveling waves with any positive speed for a diffusive Lotka-Volterra predator-prey model with no predator diffusion. Our mathematical tool is the shooting argument in the phase space. (2) We also discuss the effect of interspecific competition on the dynamics of neutral genetic diversity in a range-expanding population using a traveling wave solution for a diffusive Lotka-Volterra competition model. Our analytical and numerical results show that the genetic diversity in the invasive population is affected by the interspecific competition rate. Furthermore, we show numerically that the analytical results on the speeds of traveling waves obtained previously, can still be improved.

研究分野：数物系科学

 キーワード：反応拡散系 進行波解 侵入過程 餌食と捕食者モデル 2種競争系モデル 侵入速度 相空間解析  
 特異摂動法

### 1. 研究開始当初の背景

外来種やウィルスを初めとする生物種の侵入の問題は、我々を取り巻く生態系に大きな影響を与えるという意味で、数理生態学のきわめて重要な問題である。これら侵入現象の反応拡散モデルによる数理的研究は活発に行われており様々な結果が得られているが、進行波解を通して侵入過程のダイナミクスを解明するという点では多くの数学的未解決問題が存在する。

具体的には、

(1) 餌食・捕食者系においては、1 開放空間への同時侵入と2 餌食が定着している領域への捕食者の侵入の2つの問題が考えられる。これらの問題の解決にとって最も基本となるロトカ・ボルテラ系の進行波解に限っても、存在と一意性、そのプロフィールと速度がどのように拡散係数と非線形項に現れるパラメータに依存するのか等、未解決問題が多く残されている。とりわけ、餌食の拡散係数が捕食者の拡散係数より大きい場合、あるいは捕食者の拡散係数がゼロの場合には、進行波解の存在を含めてほとんど未解決である。

(2) 2 種ロトカ・ボルテラ競争系では、1 開放空間への同時侵入と2 先住定着種がいる領域への他種の侵入の2つが主要な問題として考えられる。1の進行波解については、FifeとTang(1980)の研究があるのみで、2の進行波解については研究代表者の1998年の研究をはじめとして研究は進展しているが、侵入速度、種の空間的分布を初めとする遷移過程の理解に不可欠な性質は十分明らかになっていないとは言えない。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、侵入現象を記述する数理モデルの一つの主要な枠組みである反応拡散モデルに基づいて、侵入過程を数理的に解明することである。

すなわち、本研究では、

(1) 侵入過程を不安定状態から安定状態へ遷移する過程と捉え、不安定状態と安定状態を結ぶ進行波解の存在とその速度を含む諸性質を解析する、

(2) 得られた解析結果と数値的考察を結びつけて、侵入速度、種の空間的分布を初めとする時間的遷移過程のダイナミクスを決定する非線形構造を調べる、

(3) 得られた数理的な結果に基づいて、生物種の侵入のダイナミクスを決定する要因を議論し、侵入問題の生物学的な理解を深める、ことを目的とする。

### 3. 研究の方法

餌食・捕食者系および2種競争系にたいして、進行波解の存在およびそのプロフィールや速度等の性質が、モデル方程式の拡散係数や非線形項に現れるパラメータにどのよう

に依存するかを解明するための数学的手法としては、解析的特異摂動法、幾何学的特異摂動法、Wazewskiの定理を始めとする力学系的手法が有効となる。

実際、解析的特異摂動法の有効性は、多くの研究において示されているが、研究代表者達(1982, 2003)による2種競争系の進行波解の存在証明および進行波解のプロフィールおよび速度に関する解析においても確かめられている。また、シューティング法をはじめとする力学的手法については、Dunbar(1986)による餌食と捕食者の進行波解の存在証明を嚆矢として、様々な反応拡散系の進行波解の存在証明に成功裡に用いられている。研究代表者達(2001, 2007)も、自己触媒反応系に対する進行波解の存在をWazewskiの定理に基づいて証明した。

また、侵入現象を数理的に理解するためには、数値シミュレーションによるモデル方程式の持つ諸性質の解明は不可欠である。実際、数値シミュレーションにより理論解析では捉えることのできない様々な結果が得られ、新しい知見が得ることが可能となる。

### 4. 研究成果

(1) ロトカ・ボルテラ型の餌食・捕食者系モデルの進行波解に関する研究成果

背景でも述べたように、餌食と捕食者系における侵入現象は、既に生息している餌食を追跡して捕食者が餌食のいる領域に侵入する場合と、餌食と捕食者が両方とも存在しない領域に同時に侵入する場合の2つの場合が考えられる。我々は、これらの侵入過程を記述する2つのタイプの進行波解、すなわち、餌食のみが存在する(不安定)状態が捕食者と餌食が共存する(安定)状態に置き換わる過程を表す進行波解(タイプI)と捕食者と餌食が共に存在しない(不安定)状態が捕食者と餌食が共存する(安定)状態に置き換わる過程を表す進行波解(タイプII)を考察した。

餌食・捕食者系モデルの進行波解に関する研究は、ロトカ・ボルテラ型モデルに対するS. Dunbar(1983, 1984)の研究に始まり、その後、J. Huang, G. LuとS. Ruan(2003)、C.-H. Hsu, C.-R. Yang, T.-H. YangとT.-S. Yang(2008)、C.-H. Hsu, C.-R. Yang, T.-H. YangとT.-S. Yang(2012)、Y. HuangとP. Weng(2013)、Y. LvとR. Yuan(2014)等の研究において、より一般の餌食・捕食者関係に対しても進行波解の存在が示されている。しかしながら、以上の研究では、餌食の拡散係数が0の場合もしくは餌食の拡散係数が捕食者の拡散係数より小さいか等しい場合のみが扱われ、それ以外の場合は考察されていない。我々は、古典的なロトカ・ボルテラ型の餌食・捕食者系モデルを対象として、進行波解の全体像を明らかにすることを目標として研究を行い、以下の成果を得た。

1 捕食者の非線形相互作用の項に自己密度効果を含む場合と含まない場合の両方の場合について、捕食者の拡散係数がゼロのときに、任意の正の速度を持つタイプ I の進行波解は存在するが、タイプ II の進行波解は存在しないことを証明した。証明の手法は、Wazewski の定理に基づいたシューティング法で、解軌道の大域的挙動の評価を行うことにより存在証明が可能となった。この証明の過程で、捕食者が自己密度効果を持たない場合には、進行波解の速度がゼロに近づくと進行波解のプロフィールが有界でなくなる可能性があることが示された。さらに、進行波解の速度を十分小さいとして特異摂動解析を行った結果は、捕食者の拡散係数を特異摂動パラメータと考へて形式的特異摂動解析を行って得た結果(細野、李、村田 2009)と整合していることが分かった。以上の結果により、一部形式的な議論を含むが、捕食者の拡散係数が非負で十分小さいときには進行波解の様相を明らかにすることができた。

上記の研究代表者達の得た結果は、より一般の餌食・捕食者モデルに対して拡張可能であり、その証明は今後の課題である。また、餌食の拡散係数が捕食者の拡散係数より大きいとき、捕食者の拡散係数が十分小さいという仮定をはずすと、進行波解の存在はほとんど分かっておらず、その解明も重要な未解決問題として残されている。

2 餌食と捕食者のいずれかの拡散係数がゼロの場合には、1 で得られた結果と Dunbar (1983)の結果から、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タイプ I かタイプ II のいずれかであって、同じ速度を持つタイプ I とタイプ II の進行波解は共存できないことが示される。したがって、この二者択一が、餌食と捕食者の拡散係数とともに正の場合に成り立つことが期待される。しかしながら、S. Ma (2001)によるタイプ II の単調な進行波解の存在証明は、タイプ I の進行波解についての Dunbar (1984)の結果とあわせると、同じ速度のタイプ I とタイプ II の進行波解は共存することになり二者択一が成り立たないことが結論される。また、我々は、餌食の拡散係数が十分小さいとき特異摂動法により単調でないプロフィールをもつタイプ II の進行波解を形式的に構成した。そこで得られた結果と S. Ma (2001)の上述の結果から、同じ速度を持つ異なった形状の進行波解が存在するということが導かれる。このことはタイプ II の進行波解では、進行波解の存在が一意的でないという結果が成り立つことを意味する。以上の考察から、進行波解の全体像を明らかにするためには、一意性の問題の解析を含め、今後、更なる研究の必要性が明らかになった。

(雑誌論文 1、学会発表 1 2 参照)

(2) ロトカ・ボルテラ型 2 種競争系モデルの

進行波解に関する研究成果

我々は、弱い種が既に生息している領域に強い種が侵入し生息領域を拡大する過程において、強い種を持つ中立遺伝子の多様性のダイナミクスが、種間競争によりどのような影響を受けるかという問題を取り上げ、ロトカ・ボルテラ型単安定 2 種競争系に基づいて、進行波解と初期値問題の解の漸近挙動の解析を通して考察した。ここで、単安定 2 種競争系とは、一方の種が他方の種より強いとき、すなわち、強い種のみが存在する状態が安定で、弱い種のみが存在する状態は不安定であるときをいう。我々の結果を述べるのに必要な以下の事実を注意しておく。単安定系では、弱い種が生息している領域に強い種が侵入する現象を記述する最小速度を持つ進行波は、種間競争係数に依存して、プルドフロント (pulled front、PL 進行波と呼ぶ) とプッシュドフロント (pushed front、PS 進行波と呼ぶ) の 2 つの異なったタイプの進行波のいずれかになる。数学的には、これら 2 つの進行波は、PL 進行波の最小速度は線形化により予測される値と一致するが、PS 進行波ではその最小速度が線形化による予測値より真に大きくなるということで特徴付けられる。

以上の準備の下で我々の得た結果を述べる。

1 侵入種が異なる中立遺伝子を持つ複数の個体群からなる場合、これら各中立遺伝子のダイナミクスは、単安定 2 種競争系モデルにおいて侵入種をそれぞれ異なる中立遺伝子を持つ成分に分解することにより記述できる。これにより、侵入種の中立遺伝子の多様性のダイナミクスが 2 種競争系モデルの侵入種の内部ダイナミクスとして考察することが可能となる。我々は、このモデル方程式に対する進行波解と初期値問題の解の漸近挙動を考察することにより、侵入種を持つ中立遺伝子の多様性のダイナミクスに関して以下の結果を得た。2 種系モデルでの進行波が、PL 進行波のときは侵入種における初期の遺伝子の多様性が失われ、PS 進行波のときは侵入種の遺伝子の多様性が維持されることを証明した。この結果を我々の提起した最初の問題に対応して述べると、競争関係が強いときには (PS 進行波となりしたがって)、侵入種内部の遺伝子の多様性が維持されるが、競争関係がないか、弱いときには (PL 進行波となりしたがって)、侵入種の内部で初期に侵入の最も先端にいた遺伝子を持つ個体群が、そのまま侵入の最前面に留まり遺伝子の多様性が失われるということになる。

さらに、我々は、初期値問題の数値シミュレーションを行うことにより、侵入種を構成する異なる中立遺伝子を持つ個体群達の空間的分布が、侵入過程においてどのように変化するか検討し、侵入種の中立遺伝子の多様性のダイナミクスに関して上で述べた解析結果の妥当性を確認した。

2 進行波が PL 進行波になるか PS 進行波にな

るかに対応して、侵入種の中立遺伝子の多様性のダイナミクスが異なることを1で見たが、いずれのタイプの進行波になるかは、モデル方程式に現れるパラメータの値により決定する。したがって、PL進行波とPS進行波のいずれのタイプとなるかを判定するパラメータ領域を特定することは、我々の問題を考える上で重要な課題である。

この課題に対する解答として、PL進行波に関しては、M. LewisとH. Weinberger(2002)が、初期値問題の考察により、強い種の侵入の漸近伝播速度がPL進行波の速度と一致するための十分条件を与えた。その後、W. Huang(2010)、J.-S. GuoとX. Liang(2011)、J.-S. GuoとC.-H. Wu(2012)達は、直接、進行波解の存在を解析し、PL進行波が存在するための十分条件を与えた。我々はこれらの解析的結果を数値的に検討し、彼らの十分条件で与えられるパラメータ領域よりも広い範囲のパラメータの値に対してPL進行波が存在することを示した。この結果により、彼らの十分条件は最適ではなく、まだ改良の余地があることが明らかになった。

一方、研究代表者(2003)およびM. HoltzerとA. Scheel(2012)は強い種の拡散係数が十分小さいときに、また、W. HuangとM. Han(2011)は種間競争係数に対する強い制限の下で、それぞれPS進行波の存在を証明している。PS進行波の存在するパラメータ領域は、当然これらの特別な場合に限定されないことが予想される。実際、我々も数値計算でそのことを確認しており、数値計算結果も含めたPS進行波の存在に関するパラメータ領域の解析は、先に述べたPL進行波の場合も含めて今後の重要な課題である。  
(雑誌論文2、学会発表3参照)

## 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 7件)

1 Yuzo Hosono, Traveling waves for the Lotka-Volterra predator-prey system without diffusion of the predator, Discrete and Continuous Dynamical Systems Ser. B, 査読有, Vol.20, No.1, January 2015, 161-171  
DOI: 10.3934/dcdsb.2015.20.161

2 Lionel Roques, Yuzo Hosono, Olivier Bonnefon and Thomas Boivin, The effect of competition on the neutral intraspecific diversity of invasive species, Journal of Mathematical Biology, 査読有, Published online: 06 September 2014.  
DOI: 10.1007/s00285-014-0825-4

3 Yoshiki Tsujii, Multifractal decompositions of mutual-recursive sets corresponding to a probability and a weight, Acta Humanistica et

Scientifica Universitatis Sangio Kyotiensis, 査読有, Vol. 43, 2014, 23-37.

4 Yoshiki Tsujii, Spin-glass Theory of Random Iteration Algorithm, Acta Humanistica et Scientifica Universitatis Sangio Kyotiensis, 査読有, Vol. 43, 2014, 9-21

[学会発表](計 7件)

1 Yuzo Hosono, Revisit to traveling waves for the diffusive Lotka-Volterra predator-prey model, The ReaDiLab workshop on Mathematics and its applications to complex phenomena arising in biology, chemistry and medicine, June 3 - 5, 2014. CIRM, Luminy, France.

2 L. Roques, T. Boivin, J. Coville, J. Garnier, T. Giletti, F. Hamel, Y. Hosono and E. Klein, The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity, The ReaDiLab workshop on Mathematics and its applications to complex phenomena arising in biology, chemistry and medicine, June 3 - 5, 2014. CIRM, Luminy, France.

3 Takao Miyahara, Yoshiki Tsujii, Applications of Risk-Sensitive Value Measure Method to Portfolio Evaluation Problems, 7<sup>th</sup> Bachelier Finance Society Congress, June 19, 2012, Hilton Hotel Sydney, Australia

4 細野雄三, ロトカ-ヴォルテラ 餌食・捕食者モデルの進行波解再訪-侵入現象の解析-, 研究会「生態系モデルと数学的手法」, 2012年2月18日, 岡山大学環境理工学部(岡山県・岡山市)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

細野 雄三 (HOSONO, Yuzo)  
京都産業大学・理学部・教授  
研究者番号: 50008877

### (2) 研究分担者

辻井 芳樹 (TSUJII, Yoshiki)  
京都産業大学・理学部・教授  
研究者番号: 90065871