

個体群侵入における段階別侵入速度について

飯田 雅人 (宮崎大学工学部)

iida@cc.miyazaki-u.ac.jp

本稿は、数理生態学のトピックスの一つ「個体群の未開地への侵入」の数理に関する考察である。本文中で紹介する定理は、Roger Lui 氏 (Worcester Polytechnic Institute)・二宮広和氏 (龍谷大学) との共同研究に基づくが、ここで新たに提案する問題や概念の定式化は、共同研究者との間でまだ合意に達していない部分も含む。したがって、本稿は共同研究の途中経過報告であり、定理以外の本文に対する責任は飯田のみが負うことを予めお断りしておく。合意に達していない理由は、応用数理において何を重視するかという個人的な見解の違いによるものなので、ここで提示する概念・問題が近い将来 より良いものへと昇華されるものと信ずる。

複数種の個体群が (未開地へ) 侵入していく状況は、速く侵入していく種とゆっくり侵入していく種が混在し、種間相互作用が侵入状況へ影響するであろうことを考慮すると、単独種による侵入の状況とは様相が大きく異なるであろう。その違いを調べるのが本研究の目的である。なお、「侵入速度」の定式化に主眼を置くため、専ら空間1次元の場合を考察し、多次元への拡張は将来への課題としておく。

1 単独種の侵入速度

複数種侵入を考察する準備として、単独種侵入における「侵入速度」の概念をまとめておく。単独種侵入の最も単純な数理モデルの一つである Fisher-KPP 方程式 [4, 7]

$$u_t = du_{xx} + r(1-u)u \quad (x \in \mathbf{R}, t > 0) \quad (1)$$

を例にして説明しよう。ここで、 $u = u(x, t)$ が (例えば) ある生物集団 (1種個体群) の個体数密度を表すものと考えると、 d と r はそれぞれ拡散係数と内的増殖率を表す正の定数である。方程式の中の増殖機構 (拡散項を除いた部分) に由来する平衡状態は $u = 0$ と $u = 1$ のみである: $u = 0$ は生物集団が侵入する前の状態 (未開地) を表し、不安定である; $u = 1$ は生物集団が侵入した後に落ち着く状態を表し、安定である。Fisher-KPP 方程式に従う種が未開地に侵入する場合には、侵入の最前線は漸近的にほぼ一定の速度で進むことが、数学的に保証されている ([4], [1], [2] など)。例えば、左から右へ侵入していく場合として、次が成り立つ:

命題 Fisher-KPP 方程式 (1) において、初期値 $u(x, 0)$ が ある $\alpha \in (0, 1)$ とある x_1, x_2 ($x_1 < x_2$) に対し、 $\alpha H(-x + x_1) \leq u(x, 0) \leq H(-x + x_2)$ を満たすものとする。ここに、 $H(x)$ は Heaviside 関数である。このとき、

$$\begin{cases} c > 2\sqrt{dr} \text{ ならば,} & \lim_{t \rightarrow \infty} u(x + ct, t) = 0 \\ c < 2\sqrt{dr} \text{ ならば,} & \lim_{t \rightarrow \infty} u(x + ct, t) = 1 \end{cases}$$

が成り立つ。

つまり、右へ $2\sqrt{dr}$ よりも遅く進む観測者から見れば、いつかは個体群の (右への) 侵入過程に追い越されて目の前は侵入後の平衡状態に落ち着くが、右へ $2\sqrt{dr}$ よりも速く進む観測者から見れば、個体群の侵入に追いつかれること無くいつまでも目の前は侵入前の平衡状態のままのように見えるということである。この命題を踏まえ、

$$\begin{cases} c > c_* \text{ ならば,} & \lim_{t \rightarrow \infty} u(x+ct, t) = \text{侵入前の平衡状態} \\ 0 \leq c < c_* \text{ ならば,} & \lim_{t \rightarrow \infty} u(x+ct, t) = \text{侵入後の平衡状態} \end{cases}$$

を満たす $c_* > 0$ が存在するとき、 c_* を「この個体群の (右への) 侵入速度」と呼ぶことが多い。同様に、「(左への) 侵入速度」も定義される。

Fisher-KPP 方程式 (1) の侵入速度は $2\sqrt{dr}$ である。これは、(1) の 2 次の項を無視した線形方程式の解の等高点が進む速度に漸近的に一致し、拡散係数と内的増殖率 ($u \approx 0$ の時の増殖率) によって決まる。つまり、(1) の侵入速度を律する要因は (拡散係数の他には) 侵入直前の環境での増殖率だけである：侵入途中の増殖率は (r よりも小さくなるが)、侵入速度に影響を与えない。この事実は、後述する複数種の侵入速度を理解する際にも (万能ではないが) 基本的な視点を提供する。(そのあたりの微妙な事情については、細野雄三氏の解説 [5] を読まれたし、そこに挙げられた参考文献も参照。) Fisher-KPP 方程式では、さらに、侵入における個体数密度分布の漸近的な形状が伝播速度 $2\sqrt{dr}$ の進行波に収束することも、初期分布に関する適当な制約のもとで保証されている (例えば、[7], [11], [3] など) が、この小文では詳細には分け入らない。

2 2種協調系の二段階侵入

複数種侵入問題の手始めとして、(1) 右辺の増殖率に他種からの影響が単純な形で組み込まれただけの Lotka-Volterra 型 2種協調拡散系を考えよう：

$$\begin{cases} U_t = dU_{xx} + r_1(1 - a_{11}U + a_{12}V)U, \\ V_t = dV_{xx} + r_2(1 + a_{21}U - a_{22}V)V \end{cases} \quad (2)$$

ここに、 $U(x, t)$, $V(x, t)$ は、互いに協調関係にある 2種の個体数密度を表し、 d, r_i, a_{ij} は正の定数である。協調拡散系は適当な関数空間における順序保存力学系と見なすことができ、しかも (2) の 2種の拡散係数は等しいから、(2) は複数種系としては (たぶん) 最も単純な系であろう。それにもかかわらず (2) には単独種侵入と著しく異なる現象が現れることを紹介しよう。本節では、(1) と同様に増殖機構に関する安定な正の平衡状態が唯一つ存在する状況を考察する。即ち、

$$a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21} \quad (3)$$

を仮定しておく。この条件のもとで適当にリスケールすると、(2) は

$$\begin{cases} u_t = u_{xx} + r_u(1 - pu + (p-1)v)u, \\ v_t = v_{xx} + r_v(1 + (q-1)u - qv)v \end{cases} \quad (4)$$

に書き直せる. ただし, $r_u > 0, r_v > 0, p > 1, q > 1$. このとき, (4) の増殖機構 (拡散項を除いた部分) は四つの平衡状態 $(u, v) = (0, 0), (1/p, 0), (0, 1/q), (1, 1)$ を持ち, $(1, 1)$ のみが安定である. しかも (4) は順序保存力学系と見なせるので, 殆どの解は「2種共存」という安定な平衡状態 $(1, 1)$ に落ち着くはずである. 著者たちは, この2種が未開地へ侵入する状況を調べ, 次の結果を得た.

定理 ([6]) 二種協調拡散系 (4) の解 (u, v) の初期値が有界な台を持ち, $0 \leq u(x, 0) \leq 1, 0 \leq v(x, 0) \leq 1, (u(x, 0), v(x, 0)) \neq (0, 0)$ を満たすものとする. また,

$$c_u := 2\sqrt{r_u}, \quad c_v := 2\sqrt{r_v}, \quad c_u^* := 2\sqrt{r_u \left(\frac{p+q-1}{q} \right)}, \quad c_v^* := 2\sqrt{r_v \left(\frac{p+q-1}{p} \right)}$$

とおく. このとき, 各 $x \in \mathbf{R}$ に対し, 以下が成り立つ:

(a). $0 < r_v/r_u < p/(p+q-1)$ の場合:

(i) $c > c_u$ ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{|\zeta-x| \geq ct} u(\zeta, t) = 0$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{|\zeta-x| \geq ct} v(\zeta, t) = 0$.

(ii) $c_v^* < c_1 < c_2 < c_u$ ならば,
 $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{c_1 t \leq |\zeta-x| \leq c_2 t} \left| u(\zeta, t) - \frac{1}{p} \right| = 0$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{c_1 t \leq |\zeta-x| \leq c_2 t} v(\zeta, t) = 0$.

(iii) $0 \leq c < c_v^*$ ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} \min_{|\zeta-x| \leq ct} u(\zeta, t) = 1$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \min_{|\zeta-x| \leq ct} v(\zeta, t) = 1$.

(b). $p/(p+q-1) \leq r_v/r_u \leq 1$ の場合:

(i) $c > c_u$ ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{|\zeta-x| \geq ct} u(\zeta, t) = 0$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{|\zeta-x| \geq ct} v(\zeta, t) = 0$.

(ii) $0 \leq c < c_u$ ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} \min_{|\zeta-x| \leq ct} u(\zeta, t) = 1$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \min_{|\zeta-x| \leq ct} v(\zeta, t) = 1$.

(c). $1 < r_v/r_u \leq (p+q-1)/q$ の場合:

(i) $c > c_v$ ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{|\zeta-x| \geq ct} u(\zeta, t) = 0$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{|\zeta-x| \geq ct} v(\zeta, t) = 0$.

(ii) $0 \leq c < c_v$ ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} \min_{|\zeta-x| \leq ct} u(\zeta, t) = 1$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \min_{|\zeta-x| \leq ct} v(\zeta, t) = 1$.

(d). $r_v/r_u > (p+q-1)/q$ の場合:

(i) $c > c_v$ ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{|\zeta-x| \geq ct} u(\zeta, t) = 0$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{|\zeta-x| \geq ct} v(\zeta, t) = 0$.

(ii) $c_u^* < c_3 < c_4 < c_v$ ならば,
 $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{c_3 t \leq |\zeta-x| \leq c_4 t} u(\zeta, t) = 0$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \max_{c_3 t \leq |\zeta-x| \leq c_4 t} \left| v(\zeta, t) - \frac{1}{q} \right| = 0$.

(iii) $0 \leq c < c_u^*$ ならば, $\lim_{t \rightarrow \infty} \min_{|\zeta-x| \leq ct} u(\zeta, t) = 1$ かつ $\lim_{t \rightarrow \infty} \min_{|\zeta-x| \leq ct} v(\zeta, t) = 1$.

初期値に対する仮定と最大値原理から,

$$0 \leq u(x, t) \leq 1, \quad 0 \leq v(x, t) \leq 1 \quad (x, t) \in \mathbf{R} \times [0, \infty)$$

が成り立つことに留意しよう。

定理の (b) (または (c)) は, (1) における侵入と同様な現象である: 2種が速度 c_u (または c_v) で同時に侵入していく。しかしながら, (a) と (d) は, (1) とは著しくことなる様相を呈している。例えば, (a) は次頁図のように解が変動することも含意するから, 2種の侵入過程が二段階に分かれることを暗示している: 侵入の第1段階で1種 u だけが侵入し, いったん平衡状態 $(u, v) = (1/p, 0)$ に落ち着くかのように見えた後, 第2段階としてもう1種 v が遅れて侵入すると同時に先行種 u の勢いも (v からの協調効果により) 1ランク・アップし, 最終的に平衡状態 $(u, v) = (1, 1)$ に落ち着く。

場合 (a) において, 2種のうち u が先行侵入する原因は次のように理解できよう。

まず, (4) において, v が殆どいなければ, u はほぼ

$$u_t = u_{xx} + r_u(1 - pu)u \quad (5)$$

に従うであろう。逆に, u が殆どいなければ, v はほぼ

$$v_t = v_{xx} + r_v(1 - qv)v \quad (6)$$

に従うであろう。つまり, この協調系の二種それぞれは, 単独種としては Fisher-KPP 方程式に従う個体群である。したがって, 前節の議論から, u の単独種としての侵入速度は $c_u = 2\sqrt{r_u}$ であり, v の単独種としての侵入速度は $c_v = 2\sqrt{r_v}$ である。

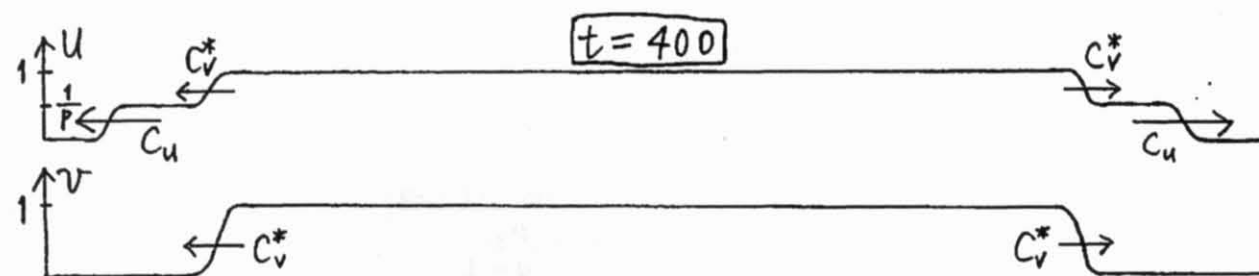
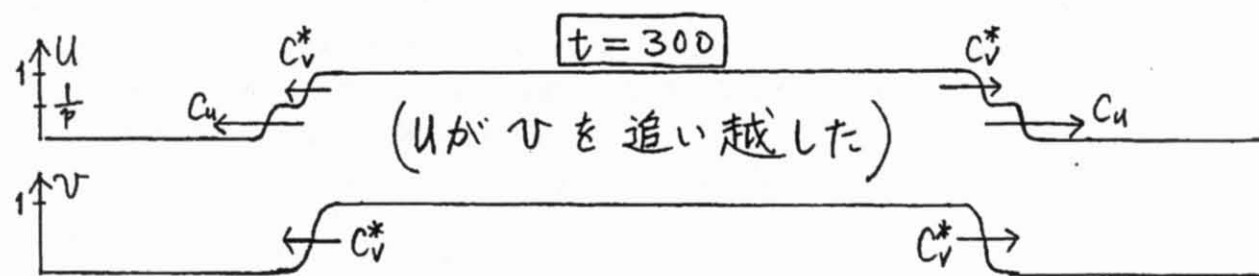
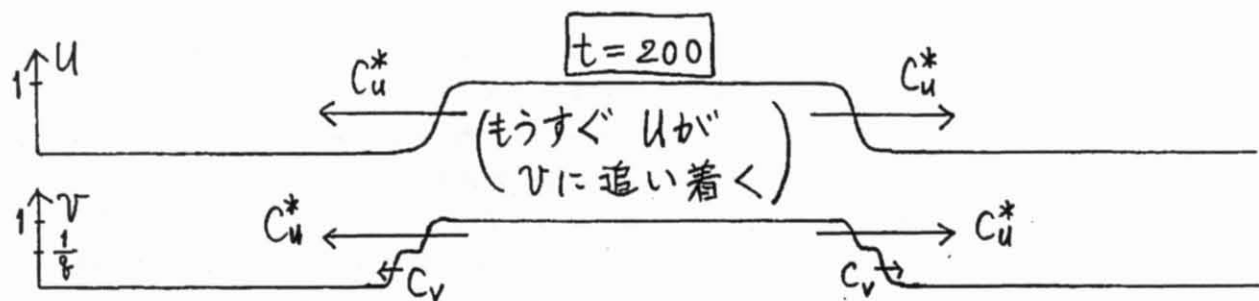
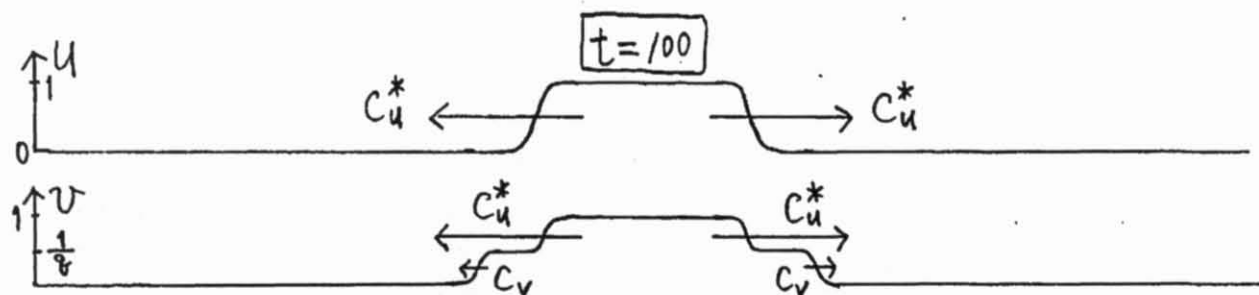
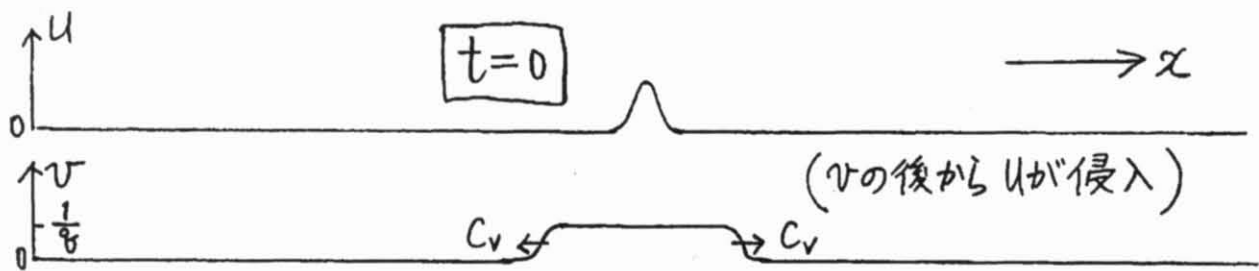
したがって, 2種のうちどちらか一方が先に未開地へ侵入するとしたら, 侵入の最前線では協調種がないものと見なせるから, 単独種としての侵入速度の大きい方が先行侵入するであろう。場合 (a) では, $r_u > r_v$ 即ち $c_u > c_v$ が成り立つから, v が先行侵入する可能性は残されていないわけだ。

なお, (a) と (b) は共に $r_u \geq r_v$ の場合であるが, (b) は (a) に比べて r_u と r_v の大きさの違いがそれほどない場合と見なせる。(c) と (d) についても同様。したがって, 2種の侵入に時差が生ずる (系としての侵入過程が二段階に分かれる) ためには, 2種の (拡散係数が等しいという条件のもとでは) 内的増殖率の違いが一定量以上は必要である。

速度 c_v^* は, 先行種が平衡状態 $u = 1/p$ に落ち着いている場所へ後続種 v が侵入する速さを表している。なぜなら, 後続種 v の侵入最前線では, $u \approx 1/p$ だから, (4) において

$$\begin{aligned} v_t &= v_{xx} + r_v[1 + (q-1)u - qv]v \\ &\approx v_{xx} + r_v \left[\frac{p+q-1}{p} - qv \right] v \end{aligned}$$

が成り立つものと考えられ, 後続種 v の侵入直前の環境での増殖率は $r_v(p+q-1)/p$ と見なせる。よって, 前節での考察により, 後続種 v の侵入速度は $c_v^* = 2\sqrt{r_v(p+q-1)/p}$ となるのであろう。なお, 後続種の侵入の最中には, 先行種の二次的な状態遷移も起こっているが, それに伴う v の増殖率の変化は侵入速度には影響しない: 協調拡散



※ $t=300$ 以降が 定理の(a)に相当する例

系 (4) においても, Fisher-KPP 方程式と同様に, 侵入「直前」の環境での増殖率だけが, 侵入速度を決定するようである.

ちなみに, 四つの場合 (a),(b),(c),(d) を分ける条件を c_u, c_v, c_u^*, c_v^* を用いて書き直すと,

- (a) $\cdots c_u > c_v^* (> c_v)$
- (b) $\cdots c_v^* \geq c_u \geq c_v$
- (c) $\cdots c_u^* \geq c_v > c_u$
- (d) $\cdots c_v > c_u^* (> c_u)$

となる.

場合 (b), 即ち $c_v^* \geq c_u \geq c_v$ が成り立つとき, なぜ侵入が (最終的には) 二段階に分かれないのか? その原因は以下のように理解できる.

仮に, 侵入が二段階に分かれたと仮定してみよう. 2種の単独種としての侵入速度の大小関係は $c_u \geq c_v$ だから, 種 v が先行侵入するのは無理である. (万が一, v が先行侵入したとしても, v の先行侵入速度 c_v は u の後続進入速度 $c_u^* (> c_u)$ よりも遅いから, 先行種 v は後続種 u に追いつかれてしまうことになる.) 一方, u が先行侵入したとしても, 後続侵入してくる v に必ず追いつかれてしまう: なぜなら, u の先行侵入速度 c_u は v の後続侵入速度 c_v^* よりも遅いから. したがって, たとえ初期の侵入過程が二段階に分かれていたとしても, いつかは, 先行種が後続種に追いつかれてしまい, その後は (後続種の追い越しも起きず) 2種の侵入は同時に進むのであろう.

ちなみに, (b)において $c_v^* = c_u$ となる場合には, 初期値によっては, 2種の侵入が永遠に二段階に分かれたまま (ただし, 先行種の侵入最前線と後続種の侵入最前線の距離がほぼ一定に保たれたまま) 進むこともあり得る. しかし, その場合には, c_u よりも速く進む観測者の目の前はいつまでも未開地 $(u, v) = (0, 0)$ のままであり, c_u よりも遅く進む観測者の目の前はいつまでも2種とも侵入した後の平衡状態 $(u, v) = (1, 1)$ のままであるので, どちらの観測者にも途中の暫定的な平衡状態 (1種のみが侵入した状態) は観測されない. 前節で紹介した「侵入速度」の概念では, このような珍しい二段階侵入過程を2種同時侵入過程と区別することができない: 「侵入速度」は精密な概念ではないことに注意しよう.

では, $c_v^* < c_u$ の場合に, なぜ2次侵入速度が c_v^* よりも速くならないのか? その原因は以下のように理解できる:

種 u の増殖率を $z := 1 - pu + (p-1)v$ とおく. このとき,

$$\begin{aligned} v_t &= v_{xx} + r_v \left[1 - qv + \frac{q-1}{p} \{ (p-1)v + 1 - z \} \right] v \\ &= v_{xx} + r_v \left[\frac{p+q-1}{p} + \frac{(q-1)(p-1) - pq}{p} v - \frac{q-1}{p} z \right] v \\ &= v_{xx} + r_v \frac{p+q-1}{p} (1-v)v - r_v \frac{q-1}{p} vz \end{aligned}$$

だから、 $q > 1$ に留意すると、もしも $z \geq 0$ が成り立てば、

$$v_t \leq v_{xx} + r_v \frac{p+q-1}{p} (1-v)v \quad (7)$$

となり、Fisher-KPP 方程式に対する前節での考察と最大値原理により、個体群 v の侵入速度は $c_v^* = 2\sqrt{r_v(p+q-1)/p}$ よりも速くなることはできない。ここで、 $z(x, t)$ の符号については、上の式変形から

$$\begin{aligned} z_t &= -pu_t + (p-1)v_t \\ &= -p[u_{xx} + r_u uz] + (p-1) \left[v_{xx} + r_v \frac{p+q-1}{p} (1-v)v - r_v \frac{q-1}{p} vz \right] \\ &= z_{xx} + \left[-pr_u u - (p-1)r_v \frac{q-1}{p} v \right] z + (p-1)r_v \frac{p+q-1}{p} (1-v)v \end{aligned}$$

が得られることと $p > 1$ に留意すると、 $z(x, 0) \geq 0$ を仮定すれば、最大値原理により、いつでも $z(x, t) \geq 0$ 即ち、

$$u(x, t) \leq \{1 + (p-1)v(x, t)\}/p \quad (8)$$

が保証される。このことは、後続種が侵入して v の値が 0 から立ち上がらない限り、 u の値は暫定的な平衡状態 $1/p$ より大きくなれないことを意味する。つまり、先行種 u の侵入第二段階が始まるスピードも c_u^* より速くなることはできない。

上の推論では、 $z(x, 0) \geq 0$ を仮定したが、それを仮定する代わりに、 (u, v) を上から抑える比較関数 (u^+, v^+) として $1 - pu^+(x, 0) + (p-1)v^+(x, 0) \geq 0$ を満たす解を適当に選ぶことにより、上の推論を正当化することも可能である (cf. [6])。

また、後続種 v の侵入後の平衡状態は 1 を越えられないことが (7) と最大値原理からわかり、先行種 u の侵入第二段階後の平衡状態は $\{1 + (p-1)v\}/p (\leq 1)$ を越えられないことが (8) からわかる。逆に、侵入第二段階後の平衡状態が $u \geq 1, v \geq 1$ を満たすこと (下からの評価) を示すのは易しくない。下からの評価の証明に関心がある方は [6] を参照されたい。

3 複数種による多段階侵入

前節の定理が示唆するように、複数種の個体群が未開地へ侵入するときには、種によって単独侵入速度が異なることや種間相互作用の影響により、侵入が複数段階に分かれて進む可能性がある。そこで、複数種個体群の数理モデル

$$\mathbf{u}_t = D\mathbf{u}_{xx} + \mathbf{F}(\mathbf{u}) \quad (9)$$

における未開地への複数段階侵入を定式化しておこう。ただし、 $D = \text{diag}(d_1, d_2, \dots, d_m)$, $\mathbf{F}(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$ とする。この系 (9) に従う m 種個体群が「 n 段階侵入する」とは：

$$\mathbf{F}(\mathbf{u}_k) = \mathbf{0}$$

を満たす \mathbf{u}_k ($k = 1, 2, \dots, n$) と

$$c_1 > c_2 > \dots > c_n > 0$$

を満たす c_1, c_2, \dots, c_n が存在し、

$$c_k > c > c_{k+1} \text{ ならば, } \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{u}(x + ct, t) = \mathbf{u}_k \quad (k = 0, 1, 2, \dots, n)$$

が成り立つことと定義する。ただし、 $\mathbf{u}_0 = \mathbf{0}$, $c_0 = +\infty$, $c_{n+1} = 0$ とおく。このとき、 \mathbf{u}_k を「第 k 次侵入後の平衡状態」と呼び、 c_k を「第 k 次侵入速度」と呼ぶことにする。

例えば2種協調系(4)の侵入では、定理(a)の場合、二段階侵入が起きる：「第1次侵入」として u だけが未開地へ単独に侵入し、いったん平衡状態 $(1/p, 0)$ に落ち着いた後、「第2次侵入」として v が遅れて侵入すると同時に、 v との協調によって u の勢力が一段階上昇した平衡状態 $(1, 1)$ に落ち着く。第1次侵入は先行種 u の侵入、第2次侵入は後続種 v の参入と見なせる。また、先行種だけに着目すると、その侵入過程が二段階で進む：仮に、先行種が伝染病のウイルスだとすると、第1次侵入後いったん平衡状態 $1/p$ に落ち着いたかにも見えても安心してはいけぬ；しばらく後には、(人類には未知の) 後続種の参入によって先行ウイルスが勢力を増し、手強い状態1にまで達する(かもしれない)。

前節での考察を踏まえると、(9)において各種の単独侵入速度が互いに著しく異なる場合には、これら m 種の未開地への侵入は多段階で進む可能性がある。例えば、1種新規参入する度に先行種たちの状態が遷移するという過程を繰り返し、最終的には全種の侵入が完了する、というように。ただし、「最終次侵入」の後には、平衡状態に落ち着くとは限らないし、数種以上が絶滅しているかもしれない。また、最終段階へ至るまでの各段階はどのような順序で遷移していくのだろうか？ 複数種の侵入問題は存外深い数理を秘めているのかもしれない。

なお、 n 段階侵入において一番初めに侵入する種の個体数密度の値は、(一般には) 新しい段階に移行する度に急激な遷移を繰り返すことになるが、この状況に関連が深い現象として、放物型方程式の複数の(異なる伝播速度を持つ)進行波が積み重なったように挙動する解(“stacked waves”)が[10, 12]で調べられている。ただし、ここでは、本稿とは違い、安定な平衡状態から安定な平衡状態へ遷移していく状況が扱われている。本稿第1節・第2節で扱った状況は、不安定度の強い平衡状態から安定な(あるいは不安程度の弱い)平衡状態へ遷移していく過程に相当する。

最後に、この研究の一部は日本学術振興会科学研究費の基盤研究(A)(課題番号18204010)と基盤研究(C)(課題番号20540200)および岩手大学学長裁量経費(学系プロジェクト経費)平成19年度No.14による援助の下で実施されたことを記し、関係者各位に感謝する。

参考文献

- [1] Aronson, D. G. and Weinberger, H. F., Nonlinear diffusion in population genetics, combustion, and nerve propagation. *Partial Differential Equations and Related Topics, Lecture Notes in Mathematics*, vol. 446, Springer-Verlag, Berlin, 1975.
- [2] Aronson, D. G. and Weinberger, H. F., Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics. *Adv. in Math.*, 30 (1978), 33-76.
- [3] Bramson M., Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves. *Memoirs of the AMS*, vol. 285, (1983).
- [4] Fisher, R. A., The advance of advantageous genes. *Ann. of Eugenics*, 7 (1937), 355-369.
- [5] Hosono, Y., 反応拡散系の進行波解について — 線形予測はいつ成り立つのか —. 盛岡応用数学小研究集会報告集, (2004年10月30日開催分), 1-8.
※ 2004年10月30日開催分の報告集は残部に余裕あり：
御所望の方は飯田 iida@cc.miyazaki-u.ac.jp へ請求されたし.
- [6] Iida, M., Lui, R. and Ninomiya, H., Stacked fronts and spreading speeds for cooperative systems with equal diffusions., preprint.
- [7] Kolmogoroff, A., Petrovsky, I. and Piscounoff, N., Study of the diffusion equation with growth of the quantity of matter and its application to a biology problem. *Dynamics of curved fronts*, ed. Pierre Pelcé, Academic Press, Boston (1988) (Paper originally published in French in *Bulletin de l'université d'état à Moscou, Série internationale, section A*, 1 (1937))
- [8] Lewis, M. A., Li, B. and Weinberger, H. F., Spreading speed and linear determinacy for two-species competition models. *J. Math. Bio.*, 45 (2002) 219-233.
- [9] Li, B., Weinberger, H.F. and Lewis, M. A., Spreading speed as slowest wave speeds for cooperative systems. *Math. Biosciences*, 195 (2005) 82-98.
- [10] Roquejoffre, J-M, D. Terman, and Vitaly A. Volpert, Global stability of traveling fronts and convergence towards stacked families of wave in monotone parabolic systems. *SIAM J. Math. Anal.*, 27 (1996), 1261-1269.
- [11] Uchiyama, K., The behavior of solutions of some non-linear diffusion equations for large time. *J. of Math. of Kyoto U.*, 18 (1978), 453-508.
- [12] Volpert, A. I., Volpert, V. A. and Volpert, V. A., Traveling wave solutions of parabolic systems. *Translations of Mathematical Monographs*, 140, AMS 1994.
- [13] Weinberger, H. F., Lewis, M. A. and Li, B., Analysis of linear determinacy for spread in cooperative models. *J. Math. Bio.*, 45 (2002) 183-218.