

# 個体群動態の数理

奈良女子大学理学部・化学生物環境学科  
環境科学コース 高須夫悟

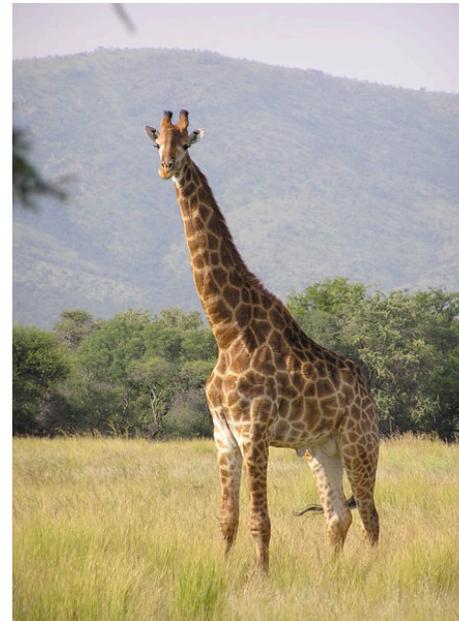
- ・ 科目ナンバリングコード：2223011A3
- ・ 開設科目名：個体群動態の数理
- ・ 講義コード：4802000
- ・ 開講期・曜日・時限・教室：前期 水曜日 1・2時限 情報科学講義室（G302）
- ・ 対象学生：3年生

# パターン形成のモデル

## 動物の表皮パターン



<http://www.asazoo.jp/doubutu/zoostar/1simauma/simauma.html>



<http://ja.wikipedia.org/wiki/キリン>



[http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/~z3/research/research\\_j.htm](http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/~z3/research/research_j.htm)

表皮模様(パターン)は、発生段階の様々な機構により生じると考えられる

多数の物質と複雑な代謝機構が関係しないと生じない現象なのか?

# 化学反応におけるパターン形成

## 化学反応における振動

Belousov-Zhabotinskii Reaction (BZ) ベロウソフ・ジャボチンスキー反応

マロン酸の酸化反応  $\text{HBrO}_2, \text{Br}^-, \text{Ce}^{4+}, \text{BrO}_3^-, \text{HOBr}$

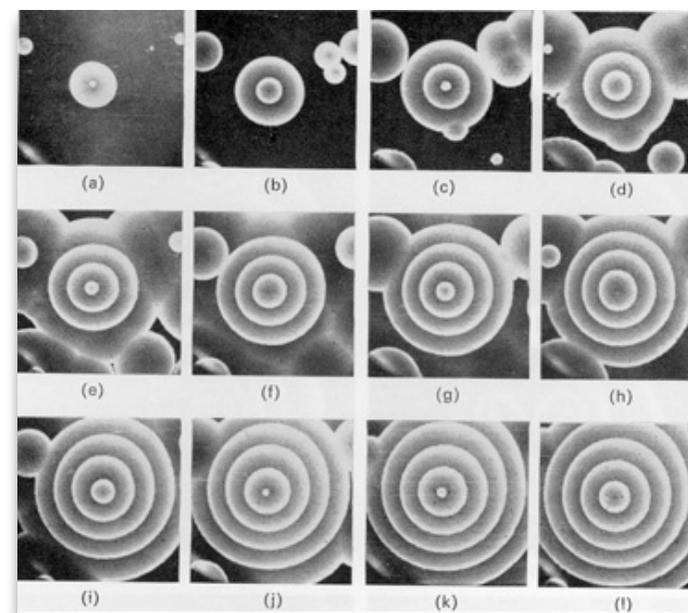
各物質濃度が周期的な変動を示す現象

[http://www.uni-regensburg.de/Fakultaeten/nat\\_Fak\\_IV/Organische\\_Chemie/Didaktik/Keusch/D-oscill-e.htm](http://www.uni-regensburg.de/Fakultaeten/nat_Fak_IV/Organische_Chemie/Didaktik/Keusch/D-oscill-e.htm)

BZ reaction in two-dimensional medium

2次元媒体上でリング・ラセン状パターンを示す

[http://www.scholarpedia.org/article/Belousov-Zhabotinsky\\_reaction](http://www.scholarpedia.org/article/Belousov-Zhabotinsky_reaction)



# パターン形成の数理

単純なルールにより様々なパターン形成が可能

複数物質の反応と拡散がもたらすパターン

反応拡散方程式で記述されるパターン形成

物質  $u, v$  がそれぞれ関数  $f, g$  に従い反応すると同時に拡散するモデル

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta u + f(u, v)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \Delta v + g(u, v)$$

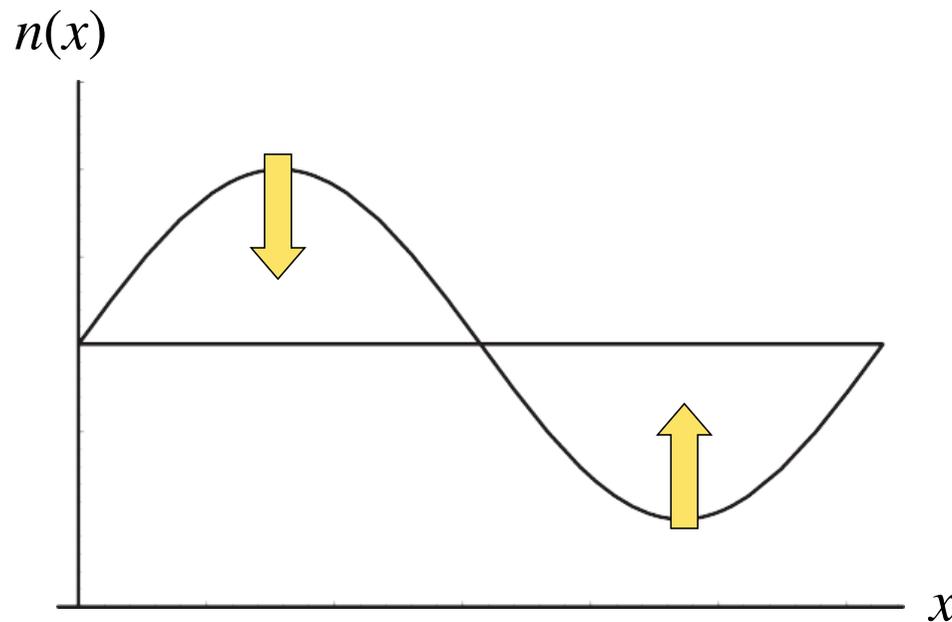
# 拡散の性質

拡散は、空間上の濃度変位を均す

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}$$

濃度が高い(上に凸)--> 濃度減少

濃度が低い(下に凸)--> 濃度増加



境界上で物質の行き来が無い  
反射条件下では、一様分布に収束

# 拡散不安定性

一様分布の不安定化: チューリングパターン Turing pattern

2種類の物質  $u, v$  の反応と拡散により  
空間的に不均一なパターンが生じる

1) 一様解  $u^*, v^*$  は線型安定

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta u + f(u, v)$$

$$\frac{du}{dt} = f(u, v)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \Delta v + g(u, v)$$

$$\frac{dv}{dt} = g(u, v)$$

2) 拡散の働きにより一様解が不安定化し  
不均一パターンが生じる

# 拡散不安定が起こる条件

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta u + f(u, v)$$

一様解からの摂動に関する線型近似

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \Delta v + g(u, v)$$

$$\mathbf{w} = \begin{pmatrix} u(t, x) - u^* \\ v(t, x) - v^* \end{pmatrix}$$

$$\frac{\partial}{\partial t} \mathbf{w} = A \mathbf{w} + D \nabla^2 \mathbf{w} \quad A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \quad D = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}$$

不安定周期解が出現する条件

$$f_u + g_v < 0 \quad \text{and} \quad f_u g_v - f_v g_u > 0$$

$$\mathbf{w} = \sum_k c_k e^{\lambda t} \exp[ikx]$$

$$df_u + g_v > 0 \quad \text{and}$$

$$(df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0$$

# 拡散不安定性の例1

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta u + f(u, v)$$

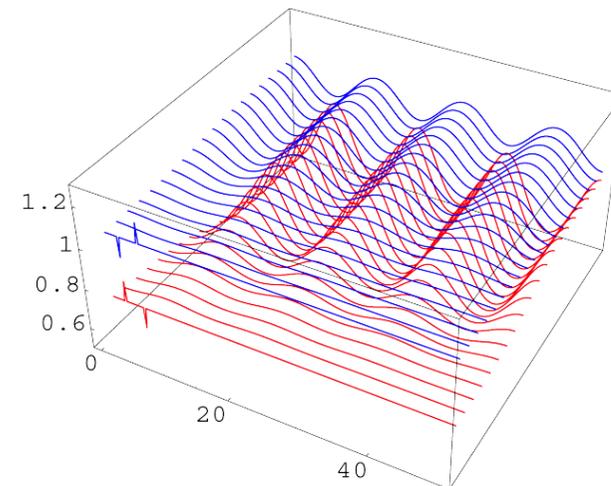
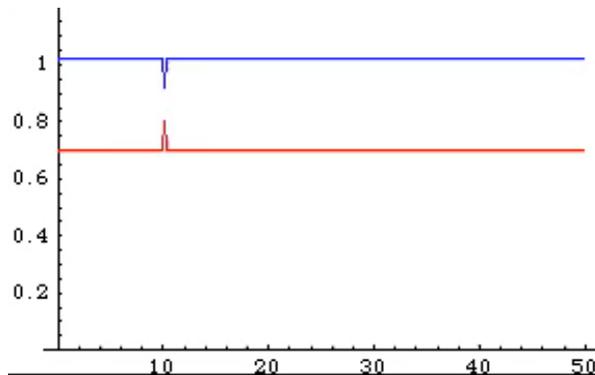
$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \Delta v + g(u, v)$$

Schnakenberg kinetics:

$$f(u, v) = k_1 - k_2 u + k_3 u^2 v$$

$$g(u, v) = k_4 - k_3 u^2 v$$

## 1次元空間上の拡散不安定



適当なパラメータを用いて安定一様解  $u^*, v^*$  に摂動を加えると空間周期的パターンが生じる

## 拡散不安定性の例2

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta u + f(u, v)$$

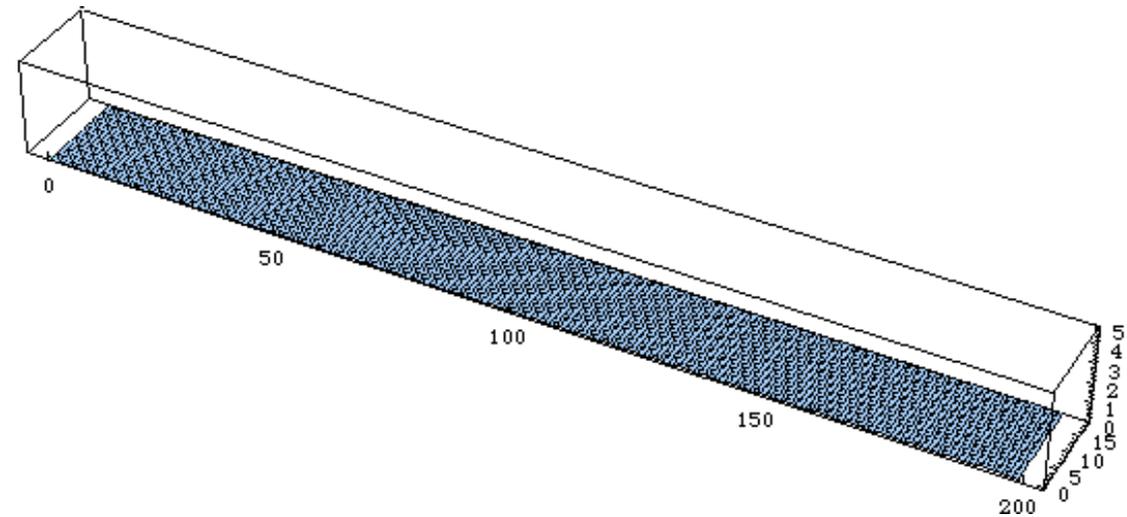
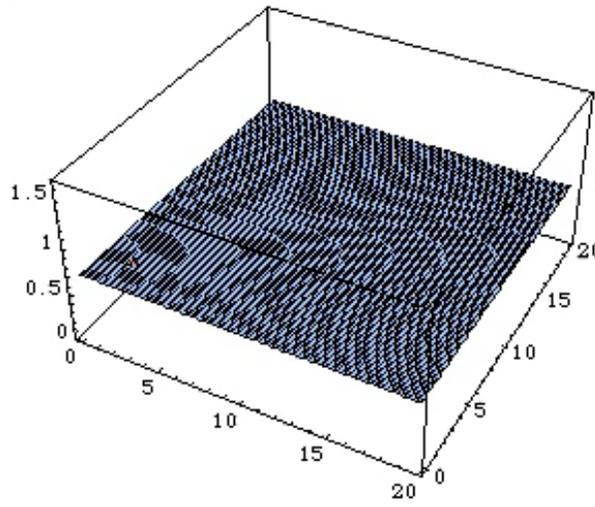
$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \Delta v + g(u, v)$$

Schnakenberg kinetics:

$$f(u, v) = k_1 - k_2 u + k_3 u^2 v$$

$$g(u, v) = k_4 - k_3 u^2 v$$

2次元空間上の拡散不安定



# 拡散不安定性は表皮パターンを説明できるか

拡散不安定性: 2 種類の物質の反応+拡散により非均一パターンが可能

単純なルールであってもパターンを産み出すことは可能

反応拡散モデルによる拡散不安定性と現実系との比較

これらの因子に対応する物質が実在するのか?

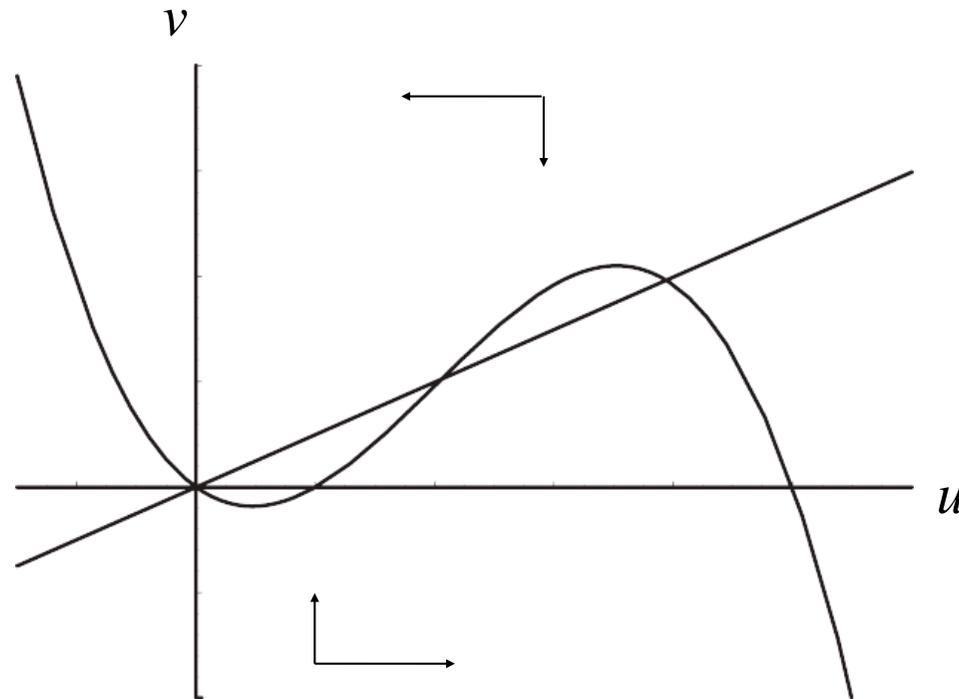
# 双安定ダイナミクス＋拡散

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta u + f(u, v)$$

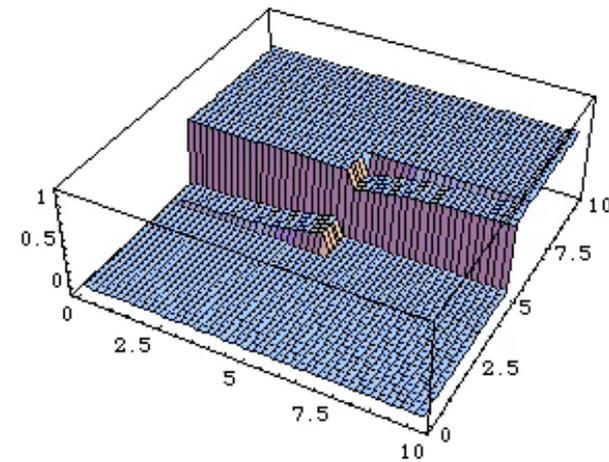
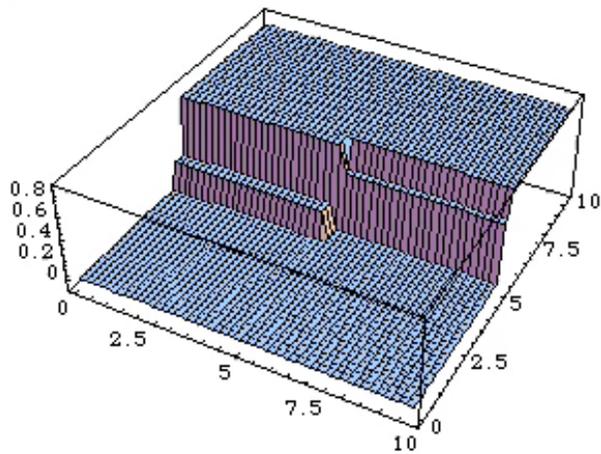
$$f(u, v) = \frac{u(u-a)(1-u) - v}{\epsilon}$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \Delta v + g(u, v)$$

$$g(u, v) = u - \gamma v$$



# 例 1



各パラメータ値、初期分布、領域サイズに依存して様々な非均一パターンが生じる

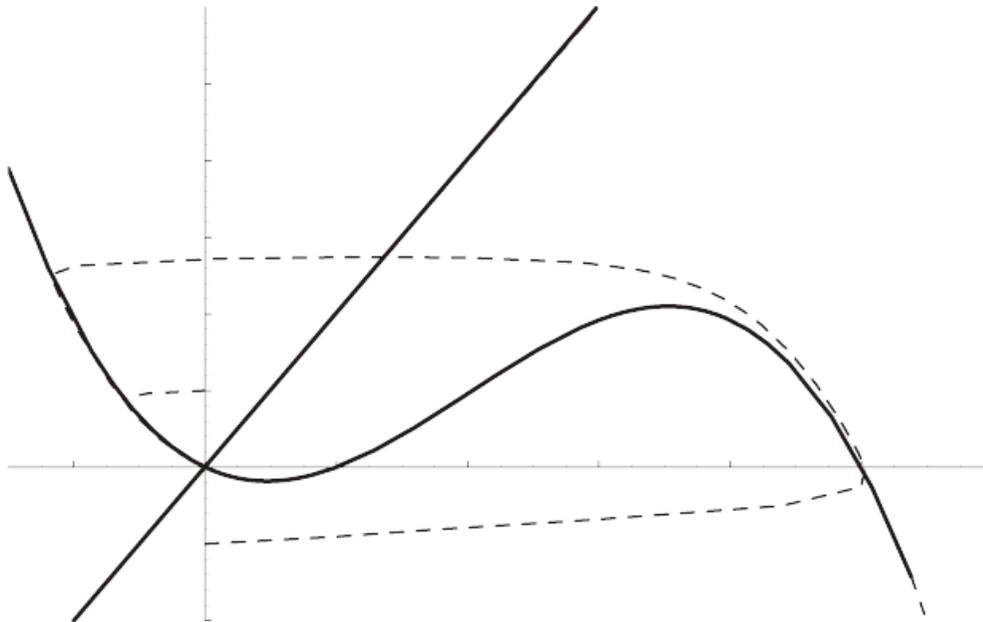
# 興奮性ダイナミクス＋拡散

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta u + f(u, v)$$

$$f(u, v) = \frac{u(u - a)(1 - u) - v}{\epsilon}$$

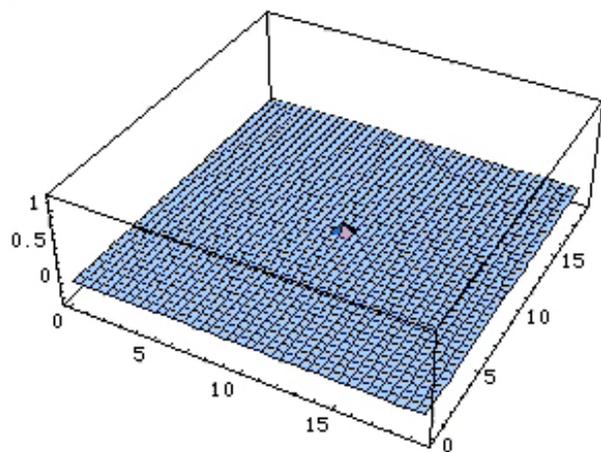
$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \Delta v + g(u, v)$$

$$g(u, v) = u - \gamma v$$

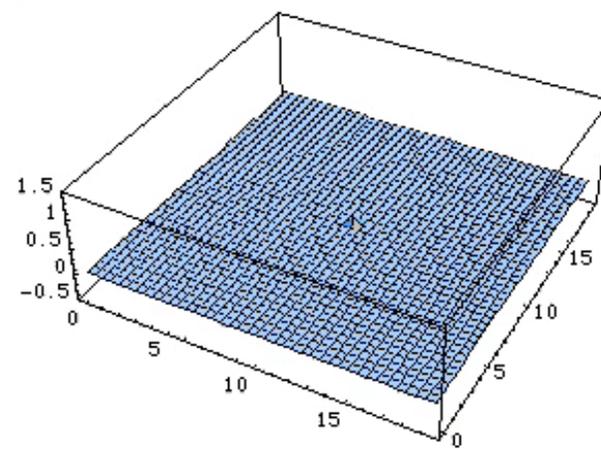


閾値を超える刺激により  
解軌道が大きく周回する

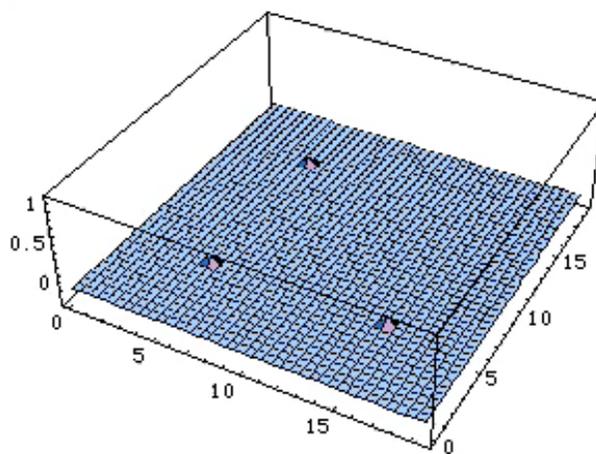
## 例 2



ディスク状平衡解



リング波

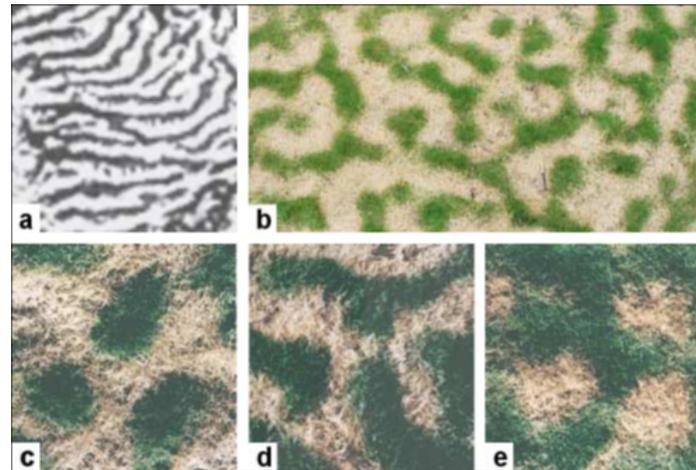


迷路模様

# 生態系におけるパターン形成

## 植物の分布パターンの数理

Hardenberg et al., Diversity of vegetation patterns and desertification, Physical Review Letters, 87(19):198101, 2001



異なる条件下での植物の分布(縞模様、点模様、一様分布)

2次元空間における植物の成長+拡散+水分分布のダイナミクスモデル

# Hardenberg モデル

$n(t, x, y)$  :  $(x, y)$  における植物生体量

$w(t, x, y)$  :  $(x, y)$  における水量

クローン繁殖+種の分散による拡散

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\gamma w}{1 + \sigma w} n - n^2 - \mu n + \nabla^2 n$$

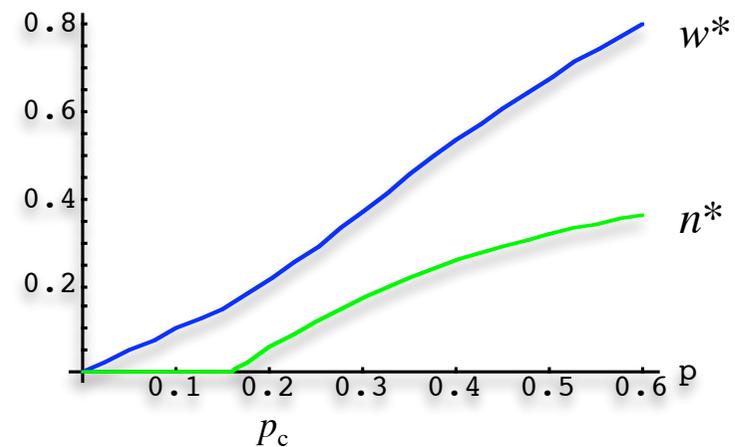
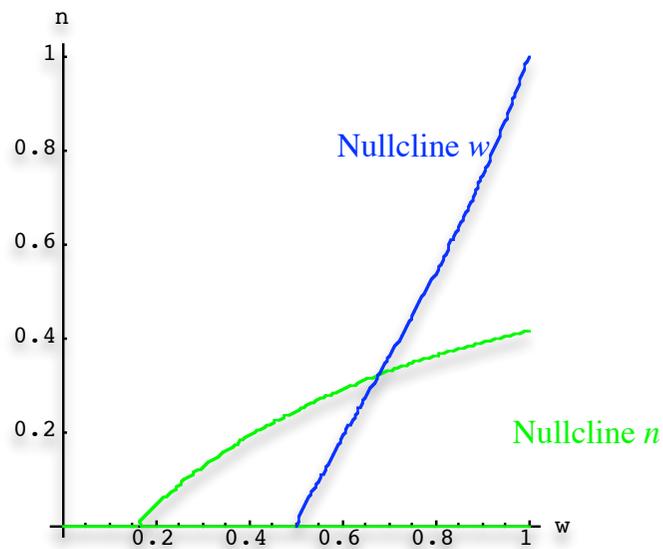
水量  $w$  に依存するロジスティック成長

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \underbrace{p}_{\text{降水量}} - \underbrace{(1 - \rho n)w}_{\text{蒸発量}} - \underbrace{w^2 n}_{\text{植物吸収量}} + \underbrace{\delta \nabla^2 (w - \beta n)}_{\text{植物依存拡散}}$$

# 空間一様解のダイナミクス

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\gamma w}{1 + \sigma w} n - n^2 - \mu n \quad \frac{\partial w}{\partial t} = p - (1 - \rho n)w - w^2 n$$

$\gamma, \sigma, \mu, \rho$  : 固定、 $p = 0.5$



$p_c < p$  の時、非負植物生体量平衡点

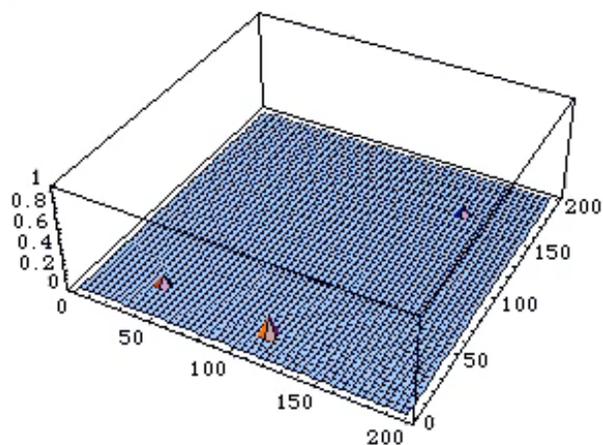
# パターン形成の例 1

水の拡散は植物生体量に依存 (Cross diffusion)

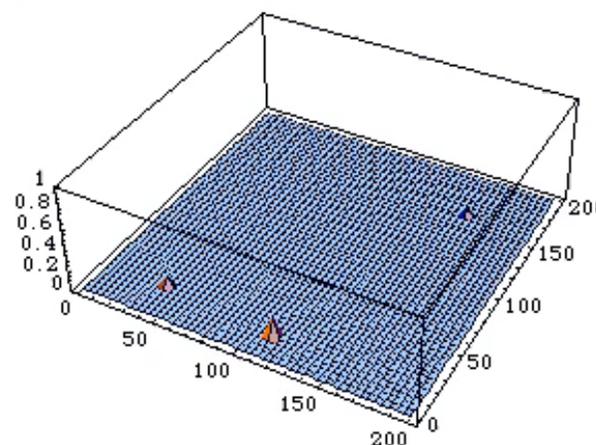
$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\gamma w}{1 + \sigma w} n - n^2 - \mu n + \nabla^2 n$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = p - (1 - \rho n)w - w^2 n + \delta \nabla^2 (w - \beta n)$$

降水量  $p$  大

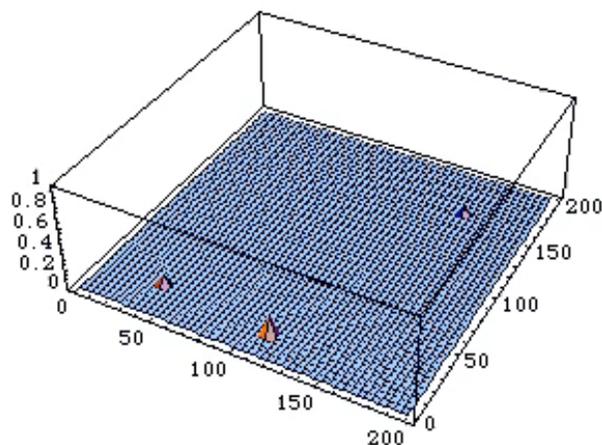


降水量  $p$  中

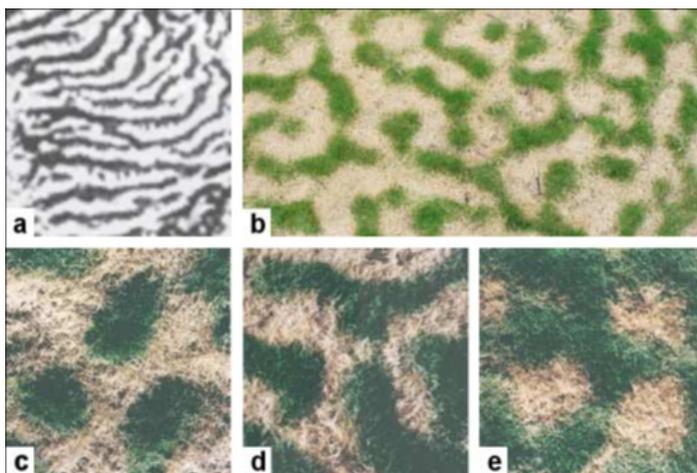
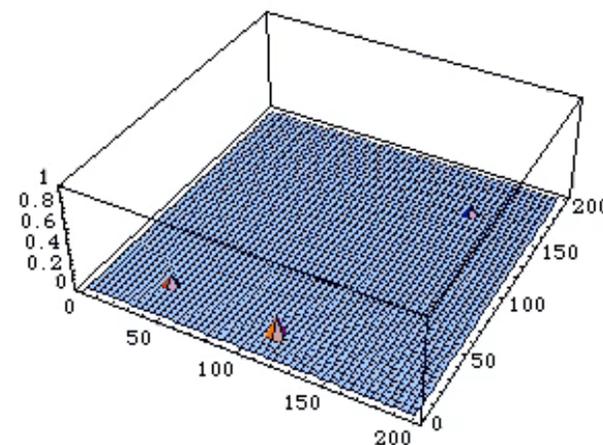


## パターン形成の例 2

降水量  $p$  小



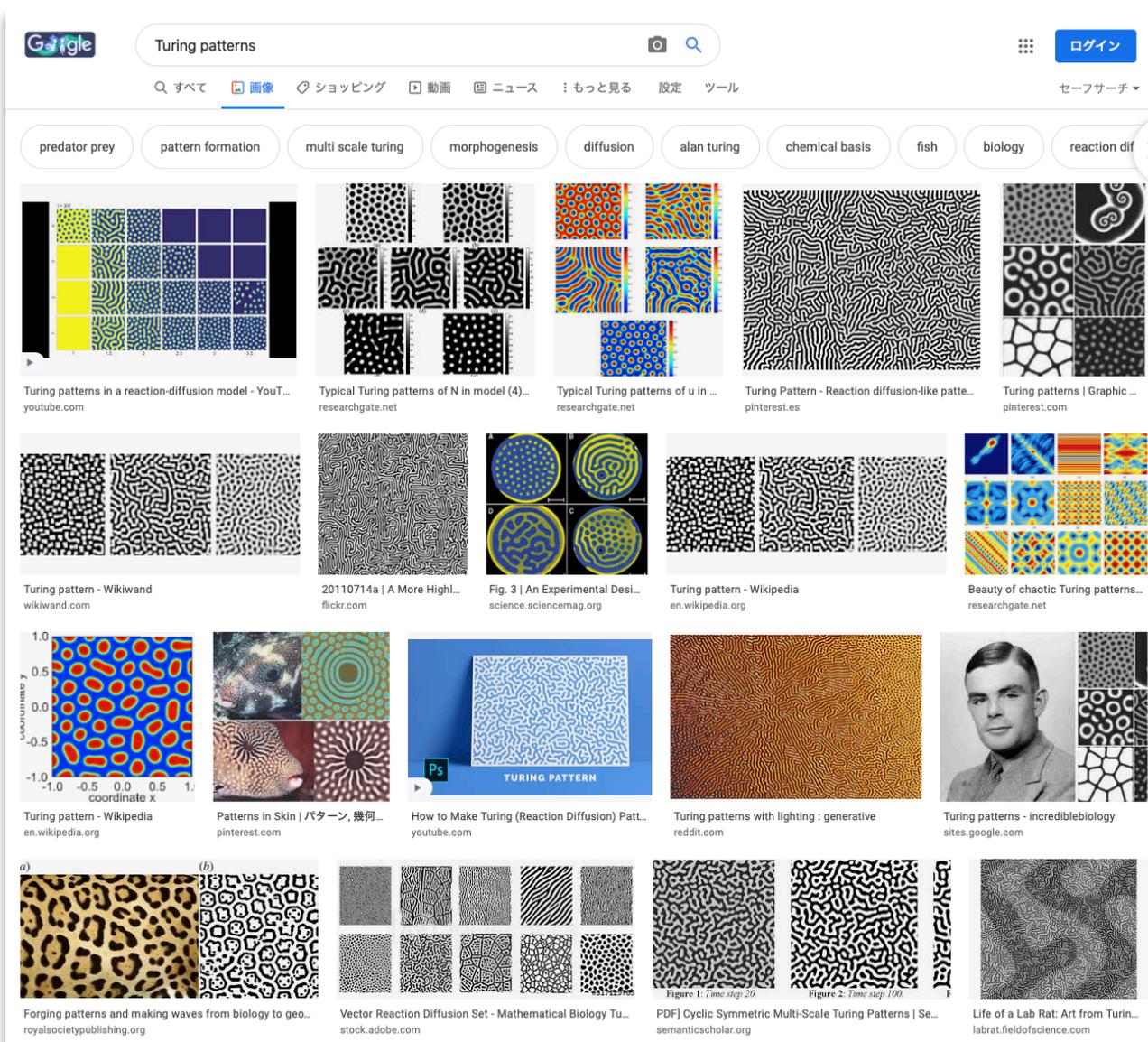
降水量  $p$  微小



美直に見られる植生パターンは、  
植物と水の反応+拡散で説明可能か？

# チューリングパターン Turing patterns

様々なチューリングパターンが知られている



Google image search on “Turing pattern”

# パターン形成の数理

## 反応拡散方程式による様々なパターン形成

自然界に見られる多種多様なパターン形成の仕組みを統一的に理解する  
枠組みを提供

パターンをもたらす普遍的なメカニズムの解明

数学理論と計算機シミュレーションの融合

+現実系でパターン形成に関わる物質・代謝機構の同定