

# チューリングモデルにおける2次の反応項の パターンに与える影響

山内 憲一\* 梶原 毅\*\*

A note on the effect of quadratic term on final pattern in Turing model

Ken-ichi YAMAUCHI\*, Tsuyoshi KAJIWARA\*\*

(Received November 30, 2002)

The effect of the quadratic term on the final pattern in Turing model is discussed numerically. Turing models are non linear reaction diffusion equations. Linear analysis for wave length is very useful to find evolving waves. But when a quadratic term appear in the equation, an initial wave can disappears and changes drastically to a spot which is independent of linear analysis.

**Keywords:** Turing instability, Reaction Diffusion equation, Quadratic term

## 1 序

自然界には様々な生物が存在し、各々の体に表われる模様もまた様々である。動物の皮膚のパターンの生成原因を記述するモデルとして Turing が提唱したモデルがある。チューリングモデルは、位置に依存しない反応項と拡散項を持つ反応拡散方程式の一種である。チューリングモデルにおいては、拡散の無い状態では一様な状態は安定だが拡散を付け加えると不安定化し、解が空間一様でないパターンに収束する。その際、平衡点の周りで反応項を線形化することにより不安定化したときに成長していく波の波長を求めることができる。この方法は線形解析と呼ばれ、最終的な一様でないパターンを求めるために多くの場合で有効である。

しかし、線形解析が平衡点の近くでしか有効でないため、最終的にどのようなパターンに近づくかは数学的には難しい問題であり、反応項の形にも依存する可能性がある。この問題に関して反応項に2次の項があると、最初は線形解析に従った波が成長するのだが、あるところから全く別のパターンに変化

することが起こり得ることがわかった。これについては、Ermentrout [1] によっても調べられているが、本論文では、チューリング方程式に具体的なパラメータを与え、反応項における2次の係数を変化させて、不安定化した時に成長する波と最終的に安定化する波との関係をグラフィックスによって観察した。

## 2 2次元 Turing モデル

Turing モデルについて概説する。ある細胞の中に、例えば手足を作ろうとする化学物質とそれを抑えようとする化学物質があるとする。前者を活性因子、後者を抑制因子と呼ぶこととし、これらの化学物質は以下の仮定のもとで細胞分化をせよとしよう。

- 仮定
- (a) 活性因子は自己触媒的に増殖する
  - (b) 活性因子は抑制因子を作り出す
  - (c) 抑制因子は活性因子の働きを抑制する

$u$  を活性因子の密度、 $v$  を抑制因子の密度とする。2次元の Turing 方程式は以下の式で表される。詳細については、Murray [3] 参照。

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_{ux} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + D_{uy} \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} + R_1(u, v) \quad (1)$$

\*Division of Environmental System, Graduate School of Natural Science and Technology,

Okayama University, Okayama, 701-1151 Japan.

\*\*Department of Environmental and Mathematical Sciences, Faculty of Environmental Science and Technology Okayama University, Okayama, 701-1151 Japan.

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_{vx} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + D_{vy} \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} + R_2(u, v)$$

平衡点  $(u^*, v^*)$  の周りで線形化し、平衡点からのずれも再び  $(u, v)$  と表すとすると、

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_{ux} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + D_{uy} \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} + k_{11}u + k_{12}v \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_{vx} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + D_{vy} \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} + k_{21}u + k_{22}v \end{aligned} \quad (2)$$

となる。なお、境界条件としては、次の Neumann 条件を採用する。

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial x}(t, 0, y) = \frac{\partial u}{\partial x}(t, L, y) = 0 \\ \frac{\partial v}{\partial x}(t, x, 0) = \frac{\partial v}{\partial x}(t, x, M) = 0 \end{cases} \quad (3)$$

(2)、(3) の不安定化していく波の波長をみつけるため、次の形の解 (4) について考える。

$$\begin{cases} u(t, x) = P_1 e^{\lambda_{m,n} t} \cos\left(\frac{m\pi}{L} x\right) \cos\left(\frac{n\pi}{M} y\right) \\ v(t, x) = P_2 e^{\lambda_{m,n} t} \cos\left(\frac{m\pi}{L} x\right) \cos\left(\frac{n\pi}{M} y\right) \end{cases} \quad (4)$$

拡散の無い状態では安定でなければならない ( $D = 0, m = n = 0$ )。その条件は、安定条件は

$$\begin{cases} k_{11} + k_{22} < 0 \\ k_{11}k_{22} - k_{12}k_{21} > 0 \end{cases}$$

である。不均一な空間パターンが成長するのは、ある波長に対して安定条件が成立しなくなるときである。線形解析により、空間パターンが形成されるのは次のような不安定化条件を満たす  $m, n$  をもつ解が存在する時であることがわかる。 $(\delta : x$  方向に対する  $y$  方向の拡散係数  $D$  の比)

$$\alpha < \left(\frac{m\pi}{L}\right)^2 + \delta \left(\frac{n\pi}{M}\right)^2 < \beta \quad (5)$$

なお、このように方向ごとに拡散計数が異なることにより、以下のように、1つだけの波長が不安定化する状況を容易に作りだすことができる。

### 3 2次項の効果

以下では、数値計算を行うため、反応項の形を

$$\begin{cases} R_1(u, v) = u - u^3 - v \\ R_2(u, v) = 3u - 2v \end{cases} \quad (6)$$

と仮定する。この反応項は1次と3次の項から成る。非線形項である3次の項  $u^3$  は数値計算をするにあって解が無限大に発散しないように便宜上おいた。そしてパラメータを

$$\begin{cases} \text{最大時間 } 90000.0 \\ \text{時間の分割数 } 2000000 \\ x, y \text{ 領域の分割数 } 50 \\ \delta = 1.5 \\ L = 10.0 \\ M = 10.0 \end{cases} \quad (7)$$

とした。さらに、 $(D_u = 0.3, D_v = 7.5D_u)$  とする。このパラメータの場合、(5) を満たすのは  $(m, n) = (3, 0)$  のときのみである。つまりストライプ模様が発生するはずである。計算結果を図1に示す。

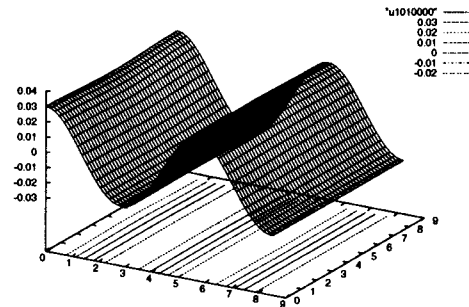


図1:  $(m, n) = (3, 0)$

また、 $D_u = 0.5, D_v = 7.5D_u$  とすると(5) を満たすのは  $(m, n) = (1, 2)$  のみである。つまりスポット模様が発生するはずである。計算結果を図2に示す。

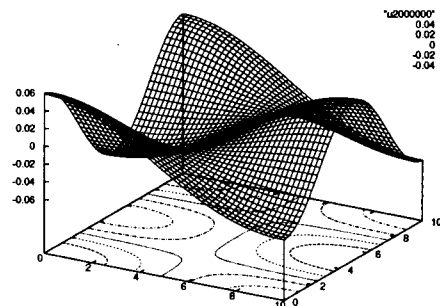


図2:  $(m, n) = (1, 2)$

このことおよび他のパラメータに関する数値計算より、(6) 式のような反応項の形を用いると、線形理論に沿った結果が得られることが観察される。

さて、今度は式 (6) のような反応項に、非線形項である2次の項  $-Qu^2$  を入れる。そこで、反応項  $R_1(u, v), R_2(u, v)$  を次のようにする。

$$\begin{cases} R_1(u, v) = u - Qu^2 - u^3 - v \\ R_2(u, v) = 3u - 2v \end{cases} \quad (8)$$

2 次項の係数  $Q \geq 0$  をいろいろ変えて数値計算する。(7) のパラメータだと2次項がない ( $Q = 0.0$ ) 場合、図 1 のように初期値に依存すること無く  $(m, n) = (3, 0)$  のストライプになることがわかっている。

しかし  $Q$  の値が大きくなると様子が異なってくる。 $Q = 0.0$  から始めて  $Q = 0.19$  の付近までは図 1 のように  $(0, 3)$  のストライプのままである。しかし  $Q = 0.19$  からさらに増やしていき  $Q = 0.20$  にすると最終的なパターンに変化が生じる。途中までは同じ様子だが、波が成長して波の高さが 0.6 以上になると変化が生じる (図 3~図 5 を参照)。

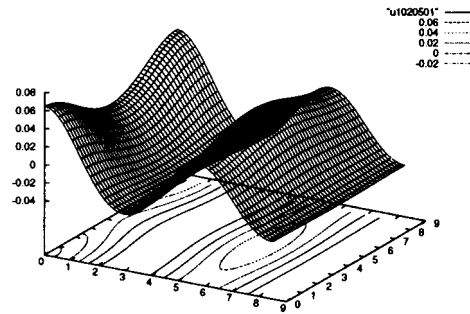


図 4: broken2

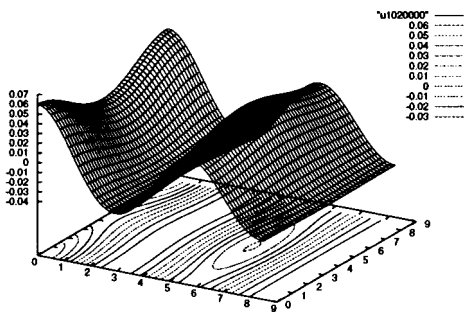


図 3: broken1

図 3~図 4 にかけてはゆっくりとストライプが崩れるが図 4~図 5 にかけては突然変化しそれ以後、変化はなかった。

このことから2次項の影響が強くなると、最初は線形解析の結果に従って不安定性の強い波長の波が成長していくようであるが、途中から突然パターンが崩壊してスポットになることがわかる。つまり、非線形項が最終的なパターンおよび、それにいたる途中の過程に影響を与えている。

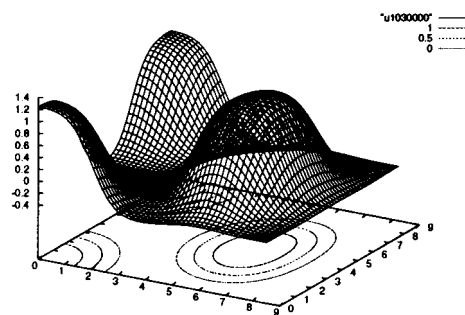


図 5: spot

#### 4 考察

反応項に非線型項が入ると線形の理論では説明できない現象が起こり得ることが数値実験で観察できた。2次項の係数  $Q \geq 0$  が小さい時には線形解析で不安定化した波が最終的に安定化するが、係数が大きくなると、線形解析とは無関係にあるスポットに急激に変化する。パラメータ  $Q$  に関して或る種の分岐現象が起こっていると考えられる。また、その時最初は線形解析で不安定化する波が成長していくが、波がある高さになった瞬間に崩壊して一定のスポットに変化することが確認できた。

一般に、線形解析でわかる不安定化する波長は、パラメータの変化に対して非常に不安定である。動物の皮膚の場合には、体長などのパラメータが違っていても種が同じであれば似通ったパターンが出現する。魚の場合は、たとえば、Shoji *et al* [2] において解析されている。しかし線形解析だけでは現象を説明するには必ずしも十分ではないと思われる。また、線形解析が行われて非線型の反応項の差異は考慮されないことが多いが、反応項の違いによって最終的に違うパターンになることが起こるので、現象に対して相応しい反応項を見つける努力も必要であると思われる。また、生態系の拡散モデルなどで、反応項が与えられたときには、反応項に基因する要因を調べることも重要である。

#### 参考文献

- [1] Ermentrout B. *Stripes or spots?* Proc. Royal. Soc. London A434(1991),413-417,1991
- [2] Shoji, H., Y. Iwasa, A. Mochizuki, and S. Kondo Directionality of stripes formed by anisotropic reaction-diffusion models. *Journal of Theor. Biology* 214(2002), 549-561.
- [3] Murray J.D. *Mathematical Biology* Springer-Verlag, New York, 1989