

Property of Turing Striped Patterns

京都大学 基礎物理学研究所 昌子 浩登 (Hiroto Shoji)

Yukawa Institute for Theoretical Physics,

Kyoto University

はじめに

魚の体表には斑点、縞模様などの周期的模様が見られる。成長による模様の変化や、解剖操作による検証から、模様の制御には自発的にパターンを作り出すチューリング機構が使われていると説明されている [1, 2]。Turing 構造により形成されるストライプパターンには、ストライプが平行にそろった”ストレイトストライプ (ST) パターン”と、ストライプの途中でしばしば方向を変化させ、枝分かれ構造がよく見られる”ラビリンス (LY) パターン”の 2 種類ある (図 1)。本稿では、ストライプの曲がり具合を定量的に表す空間統計量: Sh を自ら作成し、ストライプパターンが形成されるように確約した線型モデル (区間制約付き線型反応) を用い、形成されるパターンの傾向を数値解析的に調べた。一方、線型解析から不安定モードの生成される波数の範囲: Dk を計算し、数値解析で得られたパターンの指標 Sh と比較すると、得られる分布は 2 つのクラスターに分類される。これらのことから 2 種類のパターンの分類指標として Dk が有効かどうか議論する。また、実際の化学反応系から考案された非線型モデルにも、提案した指標: Dk が ST パターンと LY パターンとの分類に有効であることも確かめる。この指標は、いまだ未開拓である臨界点から遠く離れた系の性質を探る一つの切り口になることが期待できるであろう。

方法と結果

1. モデル:

2 次元空間上 $u(x, y, t)$, $v(x, y, t)$ をそれぞれ時刻 $t \geq 0$, 場所 (x, y) での拡散性の活性因子、抑制因子の濃度とする。これら相互作用が物質間の反応と物質の拡散で支配されるとすれば、次の反応拡散系を用いて記述される。

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= \nabla^2 u + \gamma f(u, v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= d\nabla^2 v + \gamma g(u, v),\end{aligned}\tag{1}$$

d は拡散係数の相対的な比を表わす. γ は空間パラメータをあらわし時間と空間を縮尺して表示するパラメータである. f, g は2つの因子の相互作用を表わす関数である. 具体的な反応項の形として, 活性化因子は自己触媒的に増加し, 抑制因子は活性因子の増加を押さえ, 活性因子は抑制因子を作り出すという Turing の論文[1] に沿って, 下のものを選んだ.

$$\begin{aligned}f(u, v) &= au - v, \\ g(u, v) &= bu - v.\end{aligned}\tag{2}$$

ただし, a, b は正数. ここで (\bar{u}, \bar{v}) を(1)式の空間一様解 (すなわち $f(\bar{u}, \bar{v})=0, g(\bar{u}, \bar{v})=0$) とする. ここで d が1より大きければ, この空間一様状態が不安定になり, 微小な摂動のもとで安定性を失い, 空間周期解が出現する Turing 不安定性を起こすことがある[1]. つまり, 反応項の平衡点では安定で, 空間を導入すると不安定になるパラメータ範囲が存在する. (1), (2) のモデルでは, 図2の3本の線で囲まれた領域がこの不安定を起こす領域に当たる.

ところで, 反応項が(2)のような線型であると, 解が時間と共に発散してしまう. このような解の発散が起こらないように, 非線形項を導入する手法が用いられたりするが, ここでは, [3]の手法に従って u の値の上限: u_{\max} , u の値の下限 u_{\min} を導入することで値が発散しないようにする. チューリング機構で形成される2次元パターンには, 一般にストライプ模様とスポット模様があるが, ここで用いる値の上限, 下限を導入するという手法を用いると, どちらの模様が得られるかは, 反応項の平衡点と, 値の上限と下限との距離の比で決まることが分かる[3]. 平衡点と上限との距離と平衡点と下限との距離を同等にするとストライプになることが分かる[3]. この稿で示すシミュレーション結果は全て, 平衡点と上限, 下限との距離を10.0に固定した結果を示す. が, 距離の比を同じにして, 実際の距離を変化させても得られる結果は変わらない結果が得られている. 実際のシミュレーションは, 1.28×1.28 (格子サイズ: 128×128) の正方格子を用い, 境界条件は周期境界条件を使った. 初期条件は反応項の平衡点 (\bar{u}, \bar{v}) に微小一様乱数を

加えたものを使い、(1)、(2)を差分化した式を陽的差分法により計算した。計算ステップ数は、パターンが固定するのに必要な数に比べ、十分な長い時間を用いた。

2. ストライブクリアネス Sh :

各パラメータより得られたストライブパターンに対して、ストライブの秩序度合い、つまりパターンを構成するストライブが曲がりくねっていてLYパターンのように見えるか、もしくは、きれいにそろっていてSTパターンのように見えるかを判断する指標を考える。STパターンといっても、領域全体で方向がそろっているストライブパターンもあれば、局所的にストライブの方向がそろったパターンも見られる。後者のストライブパターンもSTパターンに近いと判断するように、空間領域を等方16個(4×4)に分割し、それぞれの分割領域において、下の(1)から(4)の操作を行い、 Sh を求めた。ただし、この領域分割数16という数は、領域を等方4分割、16分割、8分割、32分割して試した中で、パターンを16分割が最もよく分類できると判断して採用したものである。

- (1)各パターンのストライブの周期を計算するため、離散フーリエ変換を用い、形成されるストライブの周期のピークを算出し、ピークを中心からの距離からパターンの周期を算出する。

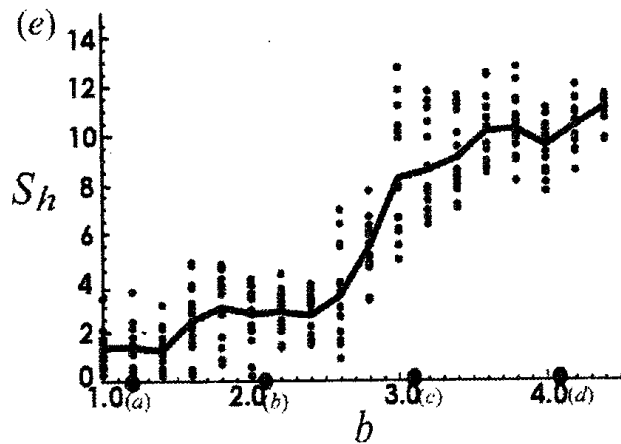
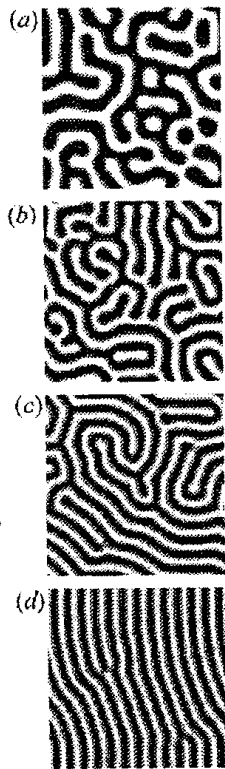


図1. Eq (4)により形成されたパターンとその統計指標 Sh . (a)-(d):Eq (4)を用い、 q のみを変化させた得られたパターン。その他のパラメータは、 $a=0.90$, $d=20.0$, $\gamma=10000$. (a) $b=1.20$. (b) $b=2.20$. (c) $b=3.20$. (d) $b=3.20$. (e): b (横軸)を変化させたとき、得られたパターンの統計量 Sh (縦軸):直線状と、各分割空間の値(.). 横軸上の黒丸は上の図の b と対応。

- (2)各分割領域全体で、ストライブの1本分から1.5本分までの距離のそれぞれの空間相関をとりたし合わせる。(この距離は、[4]で結果を最もきれいに得るために採用した距離と同様である)

(3) 各領域で、フーリエ級数を算出することにより構成周期の強さを取出し、その強さを各領域でのストライプクリアネスとする。

(4) 各領域で計算されたストライプクリアネスの平均をとり、領域全体のストライプのクリアネス: Sh とする。

つまり、この Sh の値が高ければ、生成されたパターンは、ストライプが平行にそろったパターンであることを意味し、逆に Sh の値が低ければ、生成されたパターンは、曲がりくねったストライプパターンであることを意味する。この指標 Sh を用い、基本線型モデルから形成されるパターンの傾向を数値解析的に調べた。図 1 (e) は、 $a=0.90$ に固定して b を変化させたときに得られたパターンそれぞれに対して Sh を計算させたものである。横軸上の黒丸は (a)-(d) で得られたパターンのパラメータを示している。また、図 2 (a) は、 a, b 両方変化させた時に得られた Sh の値をデンスティープロットしたものである。

3. 周期の特徴インデックス: Dk

一方、このストライプの曲がり具合を特徴付けるための形成される波数の特徴インデックスを考察する。形成されるストライプパターンの固有関数を $u = \bar{u} + A \cos(k_x x + k_y y) e^{2t}$, $v = \bar{v} + B \cos(k_x x + k_y y) e^{2t}$ のようにおく。ただし、 (k_x, k_y) は固有関数が形成するストライプパターンの方向の法線ベクトル。A, B は定数。これらを (1) に代入して、平衡点周辺でまとめると

$$\lambda^2 + \{(1+d)k^2 - \gamma(f_u + g_v)\} \lambda + h(k^2) = 0,$$

$$\text{ただし、} h(k^2) = d(k^2)^2 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2(f_u g_v - f_v g_u). \quad (3)$$

これを解くと、

$$\lambda = \frac{1}{2} \left(-(1+d)k^2 - \gamma(f_u + g_v) \pm \sqrt{\{(1+d)k^2 - \gamma(f_u + g_v)\}^2 - 4h(k^2)} \right). \quad (4)$$

k を変化させると、(4) 式の正の解の範囲: $K_{\min} < K < K_{\max}$ が構成するパターンの候補であり、負の解は、常に負になることがわかる。この解の最大波数: K_{\max} と最小波数: K_{\min} を求めると、

$$K_{\min} = \sqrt{\frac{1}{2d} \gamma \left[(df_u + g_v) - \sqrt{(f_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u)} \right]},$$

$$K_{\max} = \sqrt{\frac{1}{2d} \gamma \left[(df_u + g_v) + \sqrt{(f_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u)} \right]}.$$

この波数の範囲： $K_{\min} < K < K_{\max}$ の構成モードの広さを抽出すると指標： Dk は、

$$Dk = \ln(K_{\max}/K_{\min}), \quad (5)$$

のように表わすことができる。つまり、この Dk が大きければいろいろなモードがパターンを構成することが可能であり、 Dk が小さければパターンを構成するモードの種類が少なくなることを意味する。この Dk のデンシティープロットを図 2(b) に示す。図を見ると、 Dk の値は、上側の境界近くでは値が低く（候補のモードの種類が少なく）、下側の境界近くでは値が大きい（候補のモードの種類が多い）ことがわかる。

考察

図 2 (a) と図 2 (b) とを見比べてみる。図 2 (a) では、上側の境界付近のパラメータを用いると、 Sh の値が高い、きれいなストライプが

生成されるのに対して、

下側の境界付近では、 Sh の値が低く、曲がりくねったストライプが生成されることが分かる。図 2 (b) では、上側の境界付近のパラメータを用いると、 Dk の値が低く、パターンを構成する候補のモードの数が少なく、逆に、下側の境界付近のパラメータを用いると、 Dk の値が高くなり、パターンを構成する候補のモードの数が増えることが分かる。そこで、それぞれのパラメータを用い、パターンを形成し、 Sh の値を計算する。また一方で、使ったパラメータに対して (5) より Dk を計算する。縦軸 Sh 、横軸 Dk としてそれぞれのパラメータをプロットしていき、まとめると図 3 のようになる。図 3 の分布を見てみると、得られる分布はおおまかに見ると、2つのクラスターに分類される。つまり、図 3 における左上クラスターのように、選ばれる波数の範囲が狭ければ

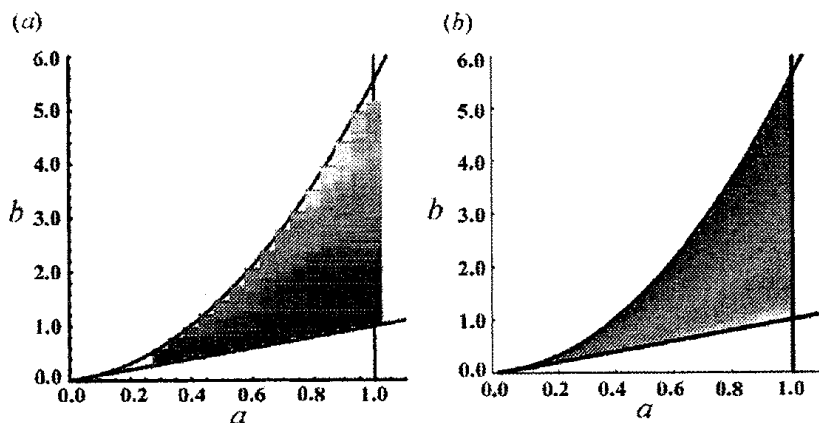


図2. Sh と Dk の各 a, b での値のデンシティープロット。

(a): Sh のデンシティープロット. (b): Dk のデンシティープロット.

(Dk が小さければ), 平行なストライプ (Sh が高いパターン) が構成され, 図3における右下クラスターのように波数の範囲が広ければ (Dk が大きければ), 曲がりくねったストライプ (Sh の低いパターン) が構成されることを表す. そこで, Dk という指標を用いて, 左上のクラスターを ST パターンと呼び, 後者を LY パターンと分類してみよう. 上では, 不安定モードの範を示す指標: Dk のみを表記したが, われわれは, 他の線型解

析で得られる特徴的な波数も用いて, 調べている. 例えば, 臨界波数: $K_{ct} = \sqrt{\gamma \frac{df_u + g_v}{2d}}$

(その周期: $L_{ct} = \frac{2\pi}{K_{ct}} = 2\pi \sqrt{\frac{2d}{\gamma(df_u + g_v)}}$) と, 最も成長速度の速い波数:

$$K_{\lambda_{max}} = \sqrt{\frac{\gamma\{-d(f_u - g_v) + (d+1)\sqrt{-df_v g_u}\}}{d(d-1)}} \quad (\text{その周期: } L_{\lambda_{max}} = 2\pi \sqrt{\frac{(1-d)}{\gamma(df_u - g_v + 2\sqrt{-df_v g_u})}})$$

これらの比を表す指数: $Dh = \log L_{\lambda_{max}} - \log L_{ct}$ を定義して不安定性を起こす特徴的なモードの指標を作成し, Sh と比較を行った. それら作成した指標と, Sh , $\log Sh$ などと比べて, 線形回帰を施し, もっともフィットするものをみると(5)で導入した Dk という指標がもっともよい指標だということがわかった.

また, 実際の化学反応を考慮したモデルである非線形反応項を持つモデル(反応項が(2)ではなく, 下の式)について, でも報告者が予測した指標: Dk が ST パターンと LY パターンとの分類に有効であることを次のようにして確かめた.

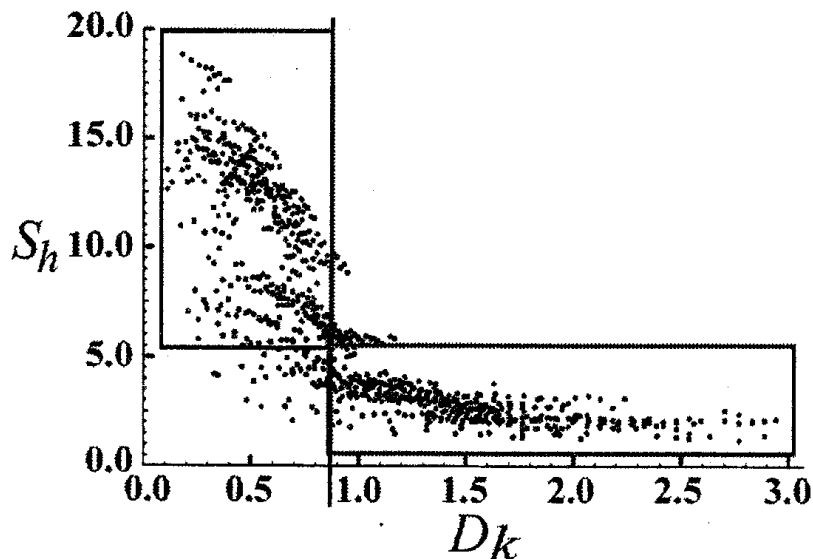


図3. Dk と Sh の相図. Eq(4) の各パラメータに対し, Dk を計算する一方で, 各パラメータも用いてパターンを作成しパターンに対する Sh を計算し, プロットし, まとめた図.

<1> Activator-Inhibitor モデル[5]:

$$f(u, v) = \frac{u^2}{v(1 + a'u^2)} - u,$$

$$g(u, v) = b'(u^2 - v), \quad (6)$$

ただし a', b' は正の定数. ヒドラの形態形成を考え考案されたモデルで, このモデルではしばしばLYストライプが形成されるモデルといわれている. 図4(a)に示す相図上のデンシティープロットは, (6)式の Dk の大小を表わしたものであり, 相図上スポットはストライプパターンが形成されたパラメータを示す. このパラメータの中で, Dk の値が最大の値をとるものパラメータ(点P)を用いて形成されるストライプパターン図4(b), と Dk の値が最小の値をとるパラメータ(点Q)を用いて形成されるストライプパターン図4(c)のようなパターンが得られる.

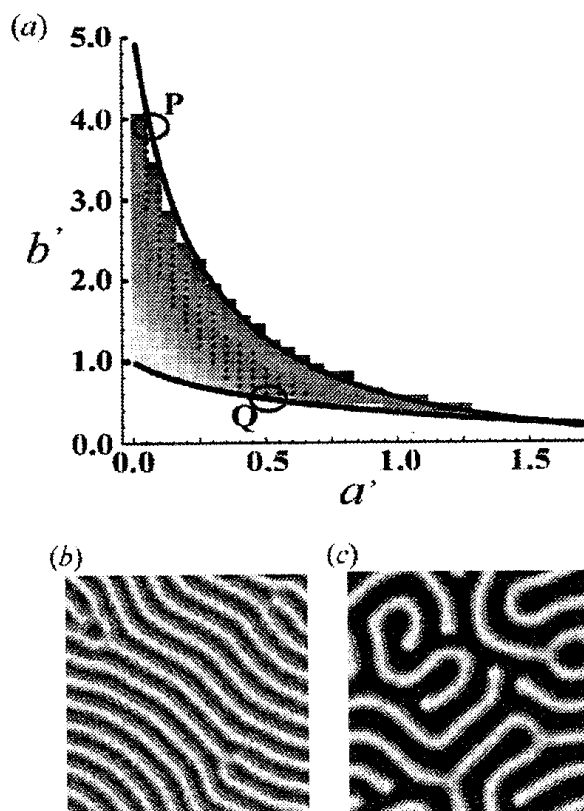


図4. (1),(6)を用いて周期パターンとそのパラメータ領域. (a): Turing不安定性がおこるパラメータ領域. ストライプパターンが形成されるパラメータを●で示し, 領域内での Dk をデンシティープロット(白:高, 黒:低)を示す. ストライプパターンを示すパラメータの中で, Dk が最大をとるもの: P, 最小をとるもの: Qで示した. (b): Pのパラメータを用いて形成されたパターン. (c): Qのパラメータを用いて形成されたパターン.

<2> Substrate-depleted type モデル[6];

$$f(u, v) = a'' - u + u^2v,$$

$$g(u, v) = b'' - u^2v, \quad (7)$$

ただし, a'', b'' は正の定数. このモデルではストライプパターンは全てSTパターンになるといわれている. ここでも<1>式で行った計算と同様に相図を書き, ストライプパターンが得られるパラメータでは, 全て Dk 値が低いことが分かった.

以上から, 反応項の形が線形であろうと非線形であろうと, 形成モード候補の種類

が多ければ(Dk が大きい)、形成される模様は、LY パターンになり、モードの種類が少なければ(Dk が小さい) ことがいえる。一般に、非線形性はパターンを固定するために重要な役割を果たしている[7]。このパターンを固定するための非線形性の性質を調べることも必要であり、現在その非線形性が特徴的に導入することができる FitzHugh-Nagumo [8] モデルを用い解析を行っている。またパターンを構成するモードの生成するスピードによりパターンの種類が異なることが知られている。つまり、モードの成長速度が早いものでパターンが形成されるときは、曲がりくねったストライプによりパターンが形成されるのに対し、モードの形成速度が遅いものでパターンが構成される場合は、まっすぐなストライプによりパターンが形成される[7]。この稿で導入したモードの幅: Dk という観点から、どのような関係でパターンが形成されるのかを調べるのが、今後の課題である。

参考文献；

- [1] A., M. Turing, (1952) *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B327, 37.
- [2] Kondo S., Asai R., (1995) *Nature* 376, 765.
- [3] Shoji H., Iwasa Y., Kondo S., (2003) *J. Theor. Biol.* 224,339.
- [4] Shoji H., Iwasa Y., Mochizuki A., Kondo S., (2002) *J. Theor. Biol.* 214,549.
- [5] Geirer A., Meinhardt H., (1972) *Kybernetik* 12, 30
- [6] Schnackenberg J., (1979) *J. Theor. Biol.* 81,389.
- [7] 西浦 廉政 非線形問題 1 (パターン形成の数理).
- [8] FitzHugh, R., (1961) *Biophys. J.*, 1 445.