

## 生態系における Turing 不安定性について

岡山大学環境理工学部 梶原 毅 (Tsuyoshi Kajiwara)

Department of Environmental and Mathematical Sciences

岡山大学大学院自然科学研究科 山内憲一 (Ken-ichi Yamauchi)

Graduate School of Natural Science, Division of Environmental System

### 1 序

自然界におけるパターン形成の原理の1つとして, A. Turing [5] によって提唱されたものがある. 空間構造を考えない常微分方程式系のある平衡点を考え, その平衡点が安定とする. この常微分方程式に拡散項を付け加えた偏微分方程式の対応する平衡解が不安定となると, Turing 不安定性, または拡散不安定性が起こると言う. 有限個パッチモデルに対しても, 同様に Turing 不安定性を考えることができる.

Turing 不安定性はもともと化学反応に対して考えられたものだが, 生態系のモデルに対しても適用され, 過去に多くの研究がある. ただし, 最も典型的な Gausee 型の捕食モデルでは, Turing 不安定は起こらない. Segel-Jackson [4] は, 被食者の密集効果, 捕食者の密度依存死亡率などを仮定して Turing 不安定性が起こることを示した. また, Cavali-Farkas [3], Aly-Farkas [1] は, 被食者の死亡率が有界な増加関数になることを仮定している. 本稿では, 自然な捕食関数と思われる Bedington-deAngelis 捕食関数を用いた捕食モデルに対して, Turing 不安定性が起こるかどうかを調べる.

### 2 Turing 不安定性

被食者の個体数を  $v$ , 捕食者の個体数を  $p$  として, 2種よりなる捕食モデル

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = R_1(v, p) \\ \frac{dp}{dt} = R_2(v, p) \end{cases} \quad (1)$$

が唯一つの内部平衡点  $(v^*, p^*)$  をもつとする. 一方, 一次元領域  $[0, L]$  上で, 方程式

$$\frac{dv}{dt} = D_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + R_1(v, p) \quad (2)$$

$$\frac{dp}{dt} = D_p \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + R_2(v, p) \quad (3)$$

を、ノイマン境界条件のもとで考える。(1)の内部平衡点 $(v^*, p^*)$ が漸近安定であり、(3)の平衡解 $v(t, x) = v^*$  and  $p(t, x) = p^*$ が不安定になるような $D_v > 0, D_p > 0$ が存在するとき、(1)は Turing 不安定であるという。

空間連続なモデルのかわりに、有限パッチ拡散モデルを考えることもできる。 $N$ 個のパッチがあり、それぞれのパッチで捕食者と被食者が(1)に従うとする。つながっているパッチ同士の被食者と捕食者の拡散係数はすべて同じで、それぞれ $D^v > 0$ と、 $D^p > 0$ とする。もとの系(1)の内部平衡点が漸近安定で、対応するパッチモデルの平衡点が不安定になるような $D^v > 0, D^p > 0$ があるときも、Turing 不安定性が起こるといふ。

生態系モデルにおける Turing 不安定性については、古典的には次のことが知られている。

- 2種のロトカ・ヴォルテラ競争モデルにおいては、Turing 不安定性は起こらない。
- ガウゼ型の捕食モデルにおいては、Turing 不安定性は起こらない。
- Segel-Jackson によるモデル [4] は密集効果と捕食者の密度依存死亡率がモデルに取り込まれており、Turing 不安定性が起こる。

Cavani-Farkas [3] は、 $\gamma < \delta$  として次のモデル

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = \varepsilon v \left(1 - \frac{v}{K}\right) - \frac{\beta vp}{\beta + v} \\ \frac{dp}{dt} = -\frac{p(\gamma + \delta p)}{1 + p} + \frac{\beta pv}{\beta + v} \end{cases}$$

に対して Turing 不安定性が起こることを示した。このモデルでは、捕食者の死亡率が増加関数だが有界である点が、ガウゼ型との相異点である。なお、Aly-Farkas[1]は Cavani-Farkas [3] と同じ捕食モデルに対して、2パッチモデルにおいても、Turing 不安定性が起こることを示している。

空間連続モデル、および有限パッチモデルにおいて Turing 不安定性が起こるかどうかは、常微分方程式系(1)の内部平衡点における線形化行列の情報で判断できる。すなわち、内部平衡点 $(p^*, v^*)$ におけるヤコビ行列を

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$$

とするとき、空間連続モデルまたは有限パッチモデルで Turing 不安定性がおこる条件は次で与えられることが知られている。

1.  $a_{11} + a_{22} < 0$
2.  $a_{11} > 0$ , または  $a_{22} > 0$

従って、空間連続モデルと有限パッチモデルの場合を別々に考える必要はないと思われる。

### 3 Bedington-deAngelis モデル

Bedington-deAngelis モデルとは,

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = f_1(v)v - f_2(v,p)p \\ \frac{dp}{dt} = k_1 f_2(v,p)p - k_2 p \end{cases},$$

の形の捕食モデルである. ここで,

$$f_1(v) = 1 - v \quad f_2(v,p) = \frac{\gamma v}{1 + \alpha v + \beta p}.$$

で与えられる. このモデルの場合, Cantrell-Cosner [2] は, このモデルの内部平衡点について調べた. 内部平衡点  $P : (v^*, p^*)$  が存在する必要十分条件は,  $(1 + \alpha)k_2 < \gamma k_1$  である.  $P$  は安定にも不安定にもなり得る.

$P$  におけるヤコビアン  $J$  は次のとおり.

$$J = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -v^* + \frac{\alpha k_2}{\gamma k_1}(1 - v^*) & \frac{\beta k_2}{\gamma k_1}(1 - v^*) - \frac{k_2}{k_1} \\ \left(k_1 - \frac{\alpha k_2}{\gamma}\right)(1 - v^*) & -\frac{k_2 \beta}{\gamma}(1 - v^*) \end{bmatrix}$$

$J$  の成分の符号を調べる,  $\beta > 0$  に対して,  $a_{22} < 0$ ,  $a_{21} > 0$  がわかる.  $a_{11}$  は正にも負にもなり得る.  $\beta > 0$  として,  $\beta$  を動かして考える. そのために, 極端な場合として,  $\beta = 0$  および,  $\beta \rightarrow \infty$  の状況を見る.

$\beta = 0$  のときは次のようになる.

- $a_{22} = 0$ , である.
- $a_{11}$  は正にも負にもなりえる.
- $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$  となる.

$\beta \rightarrow \infty$  のとき, は次のようになる.

- $\lim_{\beta \rightarrow \infty} a_{21} = 0$
- $\lim_{\beta \rightarrow \infty} a_{11} = -1$
- $\lim_{\beta \rightarrow \infty} a_{22} < 0$

これらより,  $\lim_{\beta \rightarrow \infty} a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$  となるので,  $\beta \rightarrow \infty$  においては Turing 不安定性は起こらない.

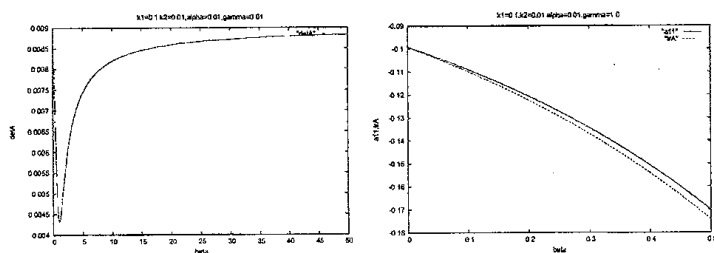
ここで,  $\beta = 0$  で  $a_{11} > 0$  を仮定する.  $\beta > 0$  で  $a_{22} < \beta$  であることより,  $\beta > 0$  に対して,  $(a_{11} + a_{22}) < a_{11}$  となる. 以上のことより,  $a_{11} > 0$ ,  $(a_{11} + a_{22}) = 0$  となるような  $\beta$  の値  $\beta_0 > 0$  が存在する. すなわち,

- もし、 $\beta = \beta_0$  の近くで  $a_{11}a_{22} - a_{21}a_{12} > 0$  であるならば、ある  $\beta_1 > \beta_0$  が存在し、 $\beta_0 < \beta < \beta_1$  に対して Turing 不安定性が起こる。

しかしながら、一般の  $\beta > 0$  に対して  $(a_{11}a_{22} - a_{21}a_{12})$  の形は複雑であって符号を判定することがむずかしいので、数値計算を行った。左側のグラフは  $\beta$  に対する  $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$  の値をプロットしたもので、右側のグラフは、 $\beta$  に対する  $a_{11}$  と  $a_{11} + a_{22}$  の値をプロットしたものである。

### 数値計算 1

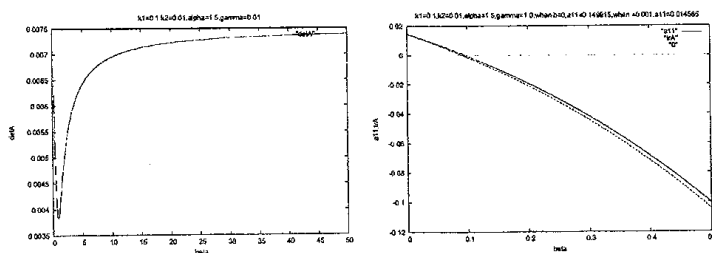
- $k_1 = 0.1$ ,  $k_2 = 0.01$ ,  $\gamma = 1.0$  and  $\alpha = 0.01$ .



Turing 不安定性は起こらない. ( $0 < \alpha < 1$ )

### 数値計算 2

- $k_1 = 0.1$ ,  $k_2 = 0.001$ ,  $\gamma = 1.0$  and  $\alpha = 1.5$ .



- Turing 不安定性はおこる. ( $1 < \alpha$ ) しかしながら  $\beta$  の範囲は非常にせまく、 $0.298 < \beta < 0.299$  である。
- Turing 不安定性が起こり得るパラメータに対して、拡散係数  $D_v$ ,  $D_p$  の比を非常に大きくとらなければならない。

結論は次の通りである.

- Bedington-DeAngelis 捕食モデルに対しては, Turing 不安定性が起きる領域は, 確かに存在し, 実際に見付けることができる.
- しかし, Turing 不安定性がおこるようなパラメータの範囲は非常に小さい.
- さらに, Turing 不安定性が起きるようなパラメータに対して, 必要な  $D_p/D_v$  の比は非常に大きくなければならない.

## References

- [1] Aly A. and Farkas M., *Bifurcations in a predator-prey model in patchy environment with diffusion*, *Nonlinear Analysis: Real World Appl.*, 5(2004), 519-526
- [2] Cantrell R.S. Cosner C., *On the dynamics of predator-prey models with the Beddington-DeAngelis functional response*, *J. Math. Anal. Appl.* 257(2001), 206-222
- [3] Cavani M. and Farkas M., *Bifurcations in a predator-prey model with memory and diffusion. II: Turing bifurcation*, *Acta Math. Hugar.* 63(3)(1994), 373-393
- [4] Segel L.A. and Jackson J.L., *Dissipative structure: An explanation and an ecological examples*, *J. Theor. Biol.* 37(1972), 545-559
- [5] Turing A., *The chemical basis of morphogenesis*, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 237(1952), 37-72