

2次元反応拡散方程式の空間位相同調と その紋様形成への応用

小川育男 Ogawa Ikuo 大阪大学文学部
倉田耕治 Kurata Koji 大阪大学基礎工学部

平成6年 2月 8日

2つの非線形振動子を結合したときに、振動子の周期がほぼ同じであると、相互作用によって位相差が固定され周期が等しくなってしまうことは、位相同調あるいは周波数引き込みとして広く知られている。この現象は、生体内の様々なところで観測されている。

この(時間的な)位相同調は、数学的には系が自励系であることによる振動解の軌道安定性から生じている。これと類比的に考えれば、空間的に一様な系の解は波形安定となり、空間的な位相同調が起こる。

本研究では、空間的に一様な系の例として2次元平面上の反応拡散系をとりあげ、これを弱く結合したときの空間位相同調を調べる。この系は数学的にも比較的簡単なので、非線形振動子と同様の解析が可能である。

反応拡散系は様々な生物の紋様を形成できるモデルとして広く知られている。ところが、生物の紋様の中には1つの反応拡散系では説明が付きにくい現象が存在する。例えば、ハリセンボンは、針と斑点がほぼ1対1対応しており、ほぼ独立に形成される針と斑点が空間位相同調を起こしていると考えれば説明可能である。しかし、本研究のモデルの有効性はその例外の説明可能性にある。すなわち、ハリセンボンは個体によっては針と斑点が1対1対応していないのも存在するが、本研究のモデルでも針と斑点の密度差がある程度大きくなると空間位相同調を起こさないことを示すことができる。

また、このモデルを応用すると、アメリカスジハタリスの持つような複雑な紋様形成も説明可能である。アメリカスジハタリスの背には縞の中にほぼ等間隔で斑点が並んでいる。この紋様を形成できるモデルは、従来知られていなかった。

1 弱く結合した反応拡散方程式

この章では、2つの2次元2成分反応拡散方程式を弱く結合したときの解析を行う。すなわち、位相方程式を導出し、そのとき、2つの反応拡散系の空間周波数の引き込み現象が起こるであろうことを示す。

1.1 安定性に関する仮定

二次元平面上の反応拡散方程式、

$$\frac{\partial}{\partial t} \mathbf{u}(x, y, t) = D \nabla^2 \mathbf{u} + \mathbf{f}(\mathbf{u}), \mathbf{u} \in \mathbf{R}, D = \text{diag}(d_1, d_2, \dots, d_n). \quad (1.1)$$

この方程式が2方向に周期的な安定定常解を持つと仮定する.

$$\mathbf{u} = \phi(x, y) = \phi(x + T_x, y) = \phi(x, y + T_y). \quad (1.2)$$

すると, 系の一様性から, $\theta \in \mathbf{R}/T_x$, $\eta \in \mathbf{R}/T_y$ を任意定数とすると,

$$\mathbf{u} = \phi(x + \theta, y + \eta), \quad (1.3)$$

も, (1.1) 式の解である.

これ以降, x 方向に T_x 周期, y 方向に T_y 周期の関数を (T_x, T_y) 周期関数と書くことにする.

(1.2) 式を (1.1) 式に代入すると次の式が得られる:

$$D\nabla^2 \phi + \mathbf{f}(\phi) = 0. \quad (1.4)$$

(1.2) 式で表わされる解の安定性を調べるため, ϕ のまわりの変分を考える.

$$\mathbf{u} = \phi(x, y) + \varepsilon e^{\lambda t} \tilde{\mathbf{v}}(x, y) \quad |\varepsilon| \ll 1. \quad (1.5)$$

$\tilde{\mathbf{v}}(x, y)$ は有界であるとする.

これを, (1.1) 式に代入して, ε^2 オーダーの項を無視して整理すると,

$$\lambda \tilde{\mathbf{v}} = D\nabla^2 \tilde{\mathbf{v}} + A(\phi(x, y)) \tilde{\mathbf{v}}, \quad (1.6)$$

となる. ここで,

$$A(\mathbf{a}_i) = \frac{\partial \mathbf{f}_i(\mathbf{a}_i)}{\partial \mathbf{u}_i} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(\mathbf{a}_i)}{\partial u_1} & \frac{\partial f_1(\mathbf{a}_i)}{\partial u_2} \\ \frac{\partial f_2(\mathbf{a}_i)}{\partial u_1} & \frac{\partial f_2(\mathbf{a}_i)}{\partial u_2} \end{pmatrix}, \quad (1.7)$$

である.

さて, \mathbf{R}^2 上で定義された C^∞ 級 n 次元ベクトル値関数の中で, x, y 方向にそれぞれ T_x, T_y 周期であるものの集合を S とし, 線形作用素 $\mathcal{L}: S \rightarrow S$ を次のように定義する.

$$\mathcal{L}(\theta, \eta) \equiv D_i \nabla^2 + A(\phi(x + \theta, y + \eta)). \quad (1.8)$$

すると, (1.6) 式は次のように書ける.

$$\lambda \tilde{\mathbf{v}} = \mathcal{L}(0, 0) \tilde{\mathbf{v}}. \quad (1.9)$$

この式は, 線形作用素 $\mathcal{L}_i(0, 0)$ に関する固有値問題である.

通常は, 任意の有界な固有関数 $\tilde{\mathbf{v}}$ に対して, $\text{Re} \lambda < 0$ のとき, 解 (1.2) は安定とされるのであるが, この場合は, 系の一様性のために, 安定条件が少し違ったものになる.

(1.4) 式を x と y でそれぞれ偏微分してみると,

$$\begin{aligned} D\nabla^2 \frac{\partial \phi}{\partial x} + A(\phi) \frac{\partial \phi}{\partial x} &= \mathcal{L}(0, 0) \frac{\partial \phi}{\partial x} = 0, \\ D\nabla^2 \frac{\partial \phi}{\partial y} + A(\phi) \frac{\partial \phi}{\partial y} &= \mathcal{L}(0, 0) \frac{\partial \phi}{\partial y} = 0, \end{aligned} \quad (1.10)$$

となる. ϕ が自明な解 $\phi \equiv \mathbf{0}$ でなければ, $\frac{\partial \phi}{\partial x}, \frac{\partial \phi}{\partial y}$ は, いずれも恒等的に 0 ではない. これは $\frac{\partial \phi}{\partial x}, \frac{\partial \phi}{\partial y}$ が, $\mathcal{L}(0, 0)$ の固有値 0 の固有ベクトルであることを示している. ここで我々は $\frac{\partial \phi}{\partial x}$ と $\frac{\partial \phi}{\partial y}$

が線形独立であると仮定する. この仮定は $\phi(x, y)$ が縞模様のような1次元的なパターンを表していないことを意味する. \mathcal{L} は線形作用素であるから, $\frac{\partial\phi}{\partial x}$ と $\frac{\partial\phi}{\partial y}$ の線形和も固有値0の固有ベクトルとなる. つまり, $\frac{\partial\phi}{\partial x}(0, 0)$ と $\frac{\partial\phi}{\partial y}(0, 0)$ は $\mathcal{L}(0, 0)$ のkernelの基底をなしている. また, $\mathcal{L}(\theta, \eta)$ のkernelは $\frac{\partial\phi}{\partial x}(\theta, \eta)$, $\frac{\partial\phi}{\partial y}(\theta, \eta)$ で張られることもわかる.

これは, (1.1)式の解(1.2)は xy 平面上で解をずらすような外乱には無抵抗であるということの意味している.

通常, (1.1)式のような \mathbf{R}^2 上の一様な系における解 ϕ の線形安定性とは, 周期的でないものも含めて任意の有界な \tilde{v} に対して, (1.6)式が成立するならば $\text{Re}\lambda \leq 0$ であり, $\text{Re}\lambda = 0$ であるのは, \tilde{v} が

$$\tilde{v}(x, y) = a \frac{\partial\phi(x, y)}{\partial x} + b \frac{\partial\phi(x, y)}{\partial y}, \quad (1.11)$$

と表される場合に限られることである. 我々は $\phi(x, y)$ が安定であると仮定したのであるから, S における $\text{Ker}\mathcal{L}(0, 0)$ の次元は2次元であり, $\frac{\partial\phi}{\partial x}$ と $\frac{\partial\phi}{\partial y}$ で張られるものとする.

1.2 位相方程式の導出—斑点と斑点との引き込み—

次に, 2つの反応拡散方程式を弱く結合することによる位相の変化を見るために, 位相方程式を導く.

まず, 2つの反応拡散方程式を弱く結合した次のような系を考える.

$$\frac{\partial \mathbf{u}_i}{\partial t} = D_i \nabla^2 \mathbf{u}_i + \mathbf{f}_i(\mathbf{u}_i) + \varepsilon \mathbf{h}_i(\mathbf{u}_1, \mathbf{u}_2), \quad |\varepsilon| \ll 1, \quad i = 1, 2, \quad (1.12)$$

この系の, 解が ϕ_i を用いて次のように書けたとする.

$$\mathbf{u}_i = \phi_i(x + \theta_i(\tau; \varepsilon), y + \eta_i(\tau; \varepsilon)) + \varepsilon \tilde{\mathbf{u}}_i(x, y, \tau; \varepsilon). \quad (1.13)$$

ここで, $\tau = \varepsilon t$ は, ゆっくりと変化する時間変数である.

また, θ_i, η_i はそれぞれ x 方向, y 方向の空間位相を表し, $\tilde{\mathbf{u}}_i$ は ϕ_i からの波形の変化を表している.

このとき, ε が有限だと $\theta_i, \eta_i, \tilde{\mathbf{u}}_i$ は相互に関係して一意には決まらないが, $\varepsilon \rightarrow 0$ の極限では $\tilde{\mathbf{u}}_i$ の自由度は残るが θ_i, η_i は一意に決まる. ε は非常に小さいと考えており, ここで興味のあるのは θ_i, η_i の動きなので $\tilde{\mathbf{u}}_i$ の自由度は問題にならない.

(1.13)式を(1.12)式に代入して, (1.4)式を利用し, ε^2 オーダーの項を無視して整理すると,

$$\mathcal{L}_i(\theta_i, \eta_i) \tilde{\mathbf{u}}_i = \mathbf{m}_i, \quad (1.14)$$

$$\mathbf{m}_i \equiv \frac{\partial \phi_i}{\partial x} \frac{\partial \theta_i}{\partial \tau} + \frac{\partial \phi_i}{\partial y} \frac{\partial \eta_i}{\partial \tau} - \mathbf{h}_i(\phi_1, \phi_2), \quad (1.15)$$

を得る. ここで, $\phi_i = \phi_i(x + \theta_i, y + \eta_i)$, $i = 1, 2$, である.

ここで, S に次のような内積を定義する.

$$\langle \mathbf{a}, \mathbf{b} \rangle = \int_0^{T_y} \int_0^{T_x} \mathbf{a}^T(x, y) \mathbf{b}(x, y) dx dy, \quad \mathbf{a}, \mathbf{b} \in S. \quad (1.16)$$

この内積に関する $\mathcal{L}_i(\theta_i, \eta_i)$ の共役作用素を $\mathcal{L}_i^*(\theta_i, \eta_i)$ とすると, (1.14)式より任意の $\mathbf{a} \in S$ に対し, 次の式が成り立つ.

$$\langle \mathcal{L}_i^*(\theta_i, \eta_i) \mathbf{a}, \tilde{\mathbf{u}}_i \rangle = \langle \mathbf{a}, \mathcal{L}_i(\theta_i, \eta_i) \tilde{\mathbf{u}}_i \rangle = \langle \mathbf{a}, \mathbf{m}_i \rangle. \quad (1.17)$$

$\mathcal{L}_i^*(\theta_i, \eta_i)$ は次のように陽に書ける.

$$\mathcal{L}_i^*(\theta_i, \eta_i) = D_i \nabla^2 + A_i (\phi_i(x + \theta_i, y + \eta_i))^T. \quad (1.18)$$

ここで, T は転置を表わす. (1.17) 式より, $\mathcal{L}_i^*(\theta_i, \eta_i) \bar{u}_i^* = 0$ を満たす関数 \bar{u}_i^* に対して,

$$\langle \bar{u}_i^*, m_i \rangle = 0 \quad (1.19)$$

が成立する. ところで, $\dim \text{Ker} \mathcal{L}_i^*(\theta_i, \eta_i) = \dim \text{Ker} \mathcal{L}_i(\theta_i, \eta_i) = 2$ であるから $\text{Ker} \mathcal{L}_i^*(\theta_i, \eta_i)$ の基底を一組選んで, これを $b_{i1}(x + \theta_i, y + \eta_i), b_{i2}(x + \theta_i, y + \eta_i)$ とおく.

(1.19) 式の \bar{u}_i^* に b_{i1}, b_{i2} を代入し, (1.15) 式を使うと,

$$\begin{aligned} & \langle b_{ij}(x + \theta_i, y + \eta_i), \frac{\partial \phi_i(x + \theta_i, y + \eta_i)}{\partial x} \rangle \frac{\partial \theta_i}{\partial \tau} \\ & + \langle b_{ij}(x + \theta_i, y + \eta_i), \frac{\partial \phi_i(x + \theta_i, y + \eta_i)}{\partial y} \rangle \frac{\partial \eta_i}{\partial \tau} \\ & = \langle b_{ij}(x + \theta_i, y + \eta_i), h_i(\phi_1(x + \theta_1, y + \eta_1), \phi_2(x + \theta_2, y + \eta_2)) \rangle, \end{aligned} \quad (1.20)$$

となる. ここで, $\alpha_{ij}, \beta_{ij}, \gamma_{ij}$ を次のように定義する.

$$\begin{aligned} \alpha_{ij} & \equiv \langle b_{ij}(x, y), \frac{\partial \phi_i(x, y)}{\partial x} \rangle, \\ \beta_{ij} & \equiv \langle b_{ij}(x, y), \frac{\partial \phi_i(x, y)}{\partial y} \rangle, \\ \gamma_{1j}(\theta, \eta) & \equiv \langle b_{1j}(x, y), h_1(\phi_1(x, y), \phi_2(x - \theta, y - \eta)) \rangle, \\ \gamma_{2j}(\theta, \eta) & \equiv \langle b_{2j}(x, y), h_2(\phi_1(x + \theta, y + \eta), \phi_2(x, y)) \rangle. \end{aligned} \quad (1.21)$$

このとき, α_{ij}, β_{ij} は定数となることに注意しておく.

(1.20) 式は, $i = 1, 2, j = 1, 2$ だから, 全部で4つの方程式がある. これを行列を用いて表すと,

$$\begin{pmatrix} \alpha_{11} & 0 & \beta_{11} & 0 \\ \alpha_{12} & 0 & \beta_{12} & 0 \\ 0 & \alpha_{21} & 0 & \beta_{21} \\ 0 & \alpha_{22} & 0 & \beta_{22} \end{pmatrix} \frac{\partial}{\partial \tau} \begin{pmatrix} \theta_1 \\ \theta_2 \\ \eta_1 \\ \eta_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \gamma_{11}(\theta_1 - \theta_2, \eta_1 - \eta_2) \\ \gamma_{12}(\theta_1 - \theta_2, \eta_1 - \eta_2) \\ \gamma_{21}(\theta_1 - \theta_2, \eta_1 - \eta_2) \\ \gamma_{22}(\theta_1 - \theta_2, \eta_1 - \eta_2) \end{pmatrix}, \quad (1.22)$$

となる. (1.22) 式の右辺の行列の行列式を Q とすると, $Q \neq 0$ のとき,

$$\frac{\partial}{\partial \tau} \begin{pmatrix} \theta_1 \\ \theta_2 \\ \eta_1 \\ \eta_2 \end{pmatrix} = \frac{1}{Q} \begin{pmatrix} (\alpha_{22}\beta_{21} - \alpha_{21}\beta_{22})(\beta_{12}\gamma_{11} - \beta_{11}\gamma_{12}) \\ (\alpha_{12}\beta_{11} - \alpha_{11}\beta_{21})(\beta_{22}\gamma_{21} - \beta_{21}\gamma_{22}) \\ (\alpha_{21}\beta_{22} - \alpha_{22}\beta_{12})(\alpha_{12}\gamma_{11} - \alpha_{11}\gamma_{12}) \\ (\alpha_{11}\beta_{12} - \alpha_{12}\beta_{11})(\alpha_{22}\gamma_{21} - \alpha_{21}\gamma_{22}) \end{pmatrix}, \quad (1.23)$$

$$Q = \alpha_{11}\alpha_{22}\beta_{12}\beta_{21} - \alpha_{11}\alpha_{21}\beta_{12}\beta_{22} - \alpha_{12}\alpha_{22}\beta_{11}\beta_{21} + \alpha_{12}\alpha_{21}\beta_{11}\beta_{22}, \quad (1.24)$$

を得る. (1.23) 式の1行目から2行目, 3行目から4行目をそれぞれ辺々引き, $\bar{\theta} = \theta_1 - \theta_2, \bar{\eta} = \eta_1 - \eta_2$ と置くと次のように書ける.

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{\theta}}{\partial \tau} & = G_\theta(\bar{\theta}, \bar{\eta}), \\ \frac{\partial \bar{\eta}}{\partial \tau} & = G_\eta(\bar{\theta}, \bar{\eta}), \end{aligned} \quad (1.25)$$

$$\begin{aligned}
G_{\theta}(\bar{\theta}, \bar{\eta}) &= \frac{1}{Q} \{ (\alpha_{22}\beta_{21} - \alpha_{21}\beta_{22})(\beta_{12}\gamma_{11}(\bar{\theta}, \bar{\eta}) - \beta_{11}\gamma_{12}(\bar{\theta}, \bar{\eta})) \\
&\quad - (\alpha_{12}\beta_{11} - \alpha_{11}\beta_{21})(\beta_{22}\gamma_{21}(\bar{\theta}, \bar{\eta}) - \beta_{21}\gamma_{22}(\bar{\theta}, \bar{\eta})) \}, \\
G_{\eta}(\bar{\theta}, \bar{\eta}) &= \frac{1}{Q} \{ (\alpha_{21}\beta_{22} - \alpha_{22}\beta_{12})(\alpha_{12}\gamma_{11}(\bar{\theta}, \bar{\eta}) - \alpha_{11}\gamma_{12}(\bar{\theta}, \bar{\eta})) \\
&\quad - (\alpha_{11}\beta_{12} - \alpha_{12}\beta_{11})(\alpha_{22}\gamma_{21}(\bar{\theta}, \bar{\eta}) - \alpha_{21}\gamma_{22}(\bar{\theta}, \bar{\eta})) \}. \tag{1.26}
\end{aligned}$$

(1.25) 式は, $\bar{\theta}, \bar{\eta}$ を独立変数とする連立微分方程式である. $\bar{\theta}$ は, 結合された2つの反応拡散方程式の x 方向での位相差を示している. また, 同様に $\bar{\eta}$ は y 方向での位相差を示している. 従って, (1.25) 式は2つの反応拡散方程式の位相差を決定する微分方程式であり, これが求める位相方程式である.

1.3 位相方程式の導出—斑点と縞との引き込み

前節で導出した位相方程式は斑点と斑点との, つまり, x 方向にも y 方向にも位相の変化のある場合のものであった. ところが, 縞を考える場合は少し事情が異なってくる. 縞は適当な座標変換を施せば, y 方向には定数とみなすことが出来る. そこで,

$$\phi_2(x, y) = \phi_2(x), \tag{1.27}$$

と仮定する. すると, $i=2$ での (1.13) 式は,

$$u_2 = \phi_2(x + \theta_2(\tau), t) + \varepsilon \tilde{u}_2(x, \tau), \tag{1.28}$$

となる. あとは, $i=2$ について同じように計算を行えばよい. 気をつけなければならないのは, $\frac{\partial \phi_2}{\partial y} = 0$ であるから $\dim \text{Ker } \mathcal{L}_2 = 1$ となることである. 従って, $\text{Ker } \mathcal{L}_2^*$ は1次元であり, 1本の基で張られる. この基が y 方向に一定であることは容易にわかるので, これを $b_2(x + \theta_2)$ とおく.

そのとき, 全部で4つあった (1.20) 式は次のような3つの式になる.

$$\begin{aligned}
\left\langle b_{1j}, \frac{\partial \phi_1}{\partial x} \right\rangle \frac{\partial \theta_1}{\partial \tau} + \left\langle b_{1j}, \frac{\partial \phi_1}{\partial y} \right\rangle \frac{\partial \eta_1}{\partial \tau} &= \langle b_{1j}, h_1(\phi_1, \phi_2) \rangle, \quad j=1, 2, \\
\left\langle b_2, \frac{\partial \phi_2}{\partial x} \right\rangle \frac{\partial \theta_2}{\partial \tau} &= \langle b_2, h_2(\phi_1, \phi_2) \rangle. \tag{1.29}
\end{aligned}$$

(1.21) 式と同じように,

$$\begin{aligned}
\alpha_{1j} &= \left\langle b_{1j}(x, y), \frac{\partial \phi_1(x, y)}{\partial x} \right\rangle, \\
\beta_{1j} &= \left\langle b_{1j}(x, y), \frac{\partial \phi_1(x, y)}{\partial y} \right\rangle, \\
\alpha'_2 &= \left\langle b_2(x), \frac{\partial \phi_2(x)}{\partial x} \right\rangle, \\
\gamma'_{1j}(\theta) &= \langle b_{1j}(x, y), h_1(\phi_1(x, y), \phi_2(x - \theta)) \rangle, \\
\gamma'_2(\theta) &= \langle b_2(x), h_2(\phi_1(x + \theta, y), \phi_2(x)) \rangle. \tag{1.30}
\end{aligned}$$

とおける.

次に、 $\bar{\theta} = \theta_1 - \theta_2, \bar{\eta} = \eta_1$, とおくと、次のように書ける。

$$\frac{\partial \bar{\theta}}{\partial \tau} = G'_\theta(\bar{\theta}), \quad \frac{\partial \bar{\eta}}{\partial \tau} = G'_\eta(\bar{\theta}), \quad (1.31)$$

$$G'_\theta = \frac{-\beta_{12}\gamma'_{11}(\bar{\theta}) + \beta_{11}\gamma'_{12}(\bar{\theta})}{\alpha_{12}\beta_{11} - \alpha_{11}\beta_{12}} - \frac{\gamma'_2(\bar{\theta})}{\alpha'_2}, \quad G'_\eta = \frac{\alpha_{12}\gamma'_{11}(\bar{\theta}) - \alpha_{11}\gamma'_{12}(\bar{\theta})}{\alpha_{12}\beta_{11} - \alpha_{11}\beta_{12}}. \quad (1.32)$$

(1.31) 式が、斑点と縞との引き込みを表わす位相方程式である。 $\bar{\theta}$ は、斑点と斑点の場合と同じように結合された2つの反応拡散方程式の x 方向での位相差を示しているが、 $\bar{\eta}$ は斑点をつくる反応拡散方程式だけに参与している。

1.4 解に対象性のある場合

ここでは、斑点と縞の引き込みにおいて解に対象性のある場合を考察する。多くの場合、反応拡散系によって形成される定常パターンは対象性を持ち、本研究で行なったシミュレーションにおいても解は対象性を持っている。

まず、 $\phi'_1(x, y) = \phi_1(x, -y)$ であるような解 ϕ'_1 を考える。系の対象性から ϕ'_1 も (1.12) 式を満たす。そこで、同様に位相方程式を導出することができるのだが、そのとき、(1.30) 式の β_{1j} は符号が変わる。つまり、 $\beta'_{1j} = -\beta_{1j}$ となる。従って、このときの位相方程式は、

$$\frac{\partial \bar{\theta}}{\partial \tau} = G'_\theta(\bar{\theta}), \quad \frac{\partial \bar{\eta}}{\partial \tau} = -G'_\eta(\bar{\theta}), \quad (1.33)$$

となる。

ここで、 $\phi_1(x, -y) = \phi_1(x, y)$ と仮定する。つまり、適当な位相をとったとき、 x 軸に対して ϕ_1 は対称であると仮定するのである。このとき、 $\phi'_1(x, y) = \phi_1(x, y)$ となり、(1.31) 式と (1.33) 式の位相方程式は一致するはずであるが、両式の第2式の右辺は符号が異なっている。従って、 $G'_\eta(\bar{\theta}) \equiv 0$ でなければならない。

まとめると、斑点を形成する反応拡散方程式の解が、適当な位相をとったとき、 x 軸に対して対称性を持つ場合、位相方程式は次のようになる。

$$\frac{\partial \bar{\theta}}{\partial \tau} = G'_\theta(\bar{\theta}), \quad \bar{\eta} = c(\text{定数}). \quad (1.34)$$

つまり、このときには斑点の y 方向の位相は初期値によってのみ決定される。

1.5 空間位相同調の可能性

位相方程式は、(1.25) 式及び (1.31) 式で表わせた。この2つの微分方程式の独立変数は、位相差 $\bar{\theta}, \bar{\eta}$ であるから、この2つの変数はトーラス上の1点を指定する。このトーラス上では、(1.25) 式及び (1.31) 式によって解の流れが決定される。このトーラス上のベクトル場が安定平衡点 $(\bar{\theta}_0, \bar{\eta}_0)$ を持つとすれば、それは、2つの反応拡散方程式の解の位相差が x 方向には $\bar{\theta}$ に固定され、 y 方向には $\bar{\eta}$ に固定されることを示している。これが、空間位相同調である。

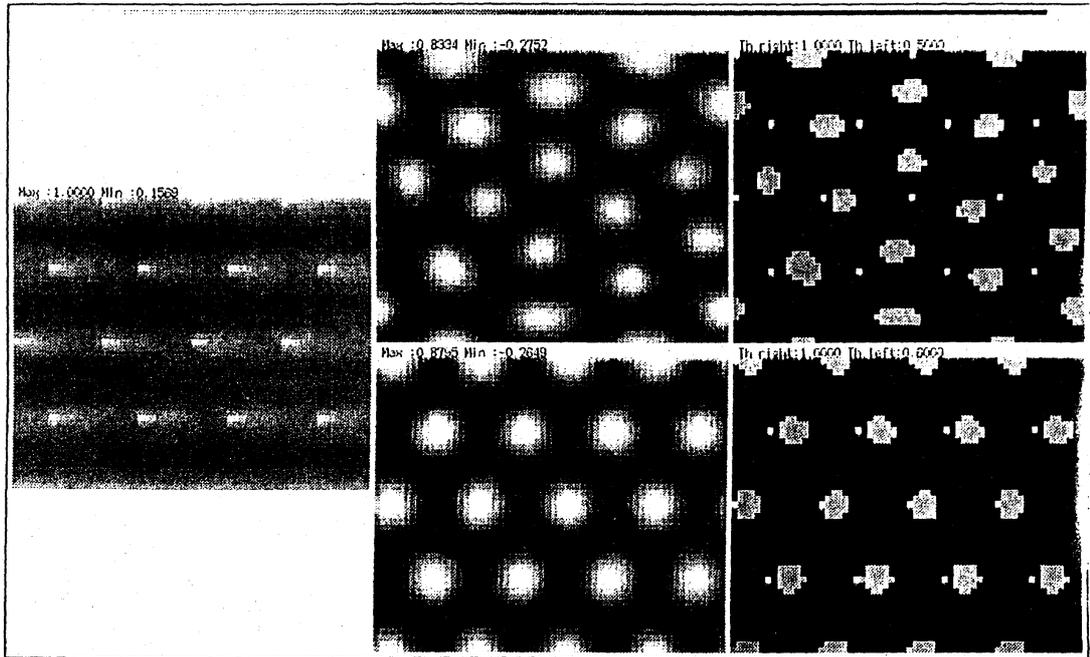


図 1: ハリセンボン 針と斑点の密度がほぼ同じ場合.

2 シミュレーション

2.1 ハリセンボン

ここでは、ハリセンボンを例として行ったシミュレーションのモデルの説明とシミュレーション結果を示す。

2.1.1 シミュレーションに際しての仮定

図(4)は、ハリセンボンの標本である。この標本では、針と斑点はほぼ1対1対応しているように見える。この場合は、針の位置によって斑点の位置が決定されていると考えることができる。ところが、別の標本(図5)では、針と斑点は必ずしも1対1対応していないことが分かる。このため、針の位置によって斑点の位置が決定されると考えることは難しくなる。そこで、反応拡散系を用いて次のような仮説を提出する。まず、針の位置は、斑点の形成に先だてて決定され、斑点は、針から分泌される物質の弱い影響を受けながらも、その物質からは独立な反応拡散系によって形成される。針の位置は、遺伝的に決定されると考えてもよいし、斑点とは別の反応拡散系によって作られると考えてもよい。これは、斑点を形成するひとつの反応拡散系が、空間周期的で時間的に一定の弱い外力の影響を受けるという仮定であるが、式(1.12)で $h_2 \equiv 0$ とおけば、1章で取り扱った定式化の枠内で論ずることができる。ここでは、計算量の節約のため針の形成メカニズムはモデル化せず、針の位置を直接与えることにする。

このモデルで導入した新たな仮定は、針と斑点の位置関係を説明するための、物質の流れである。図(4)から分かるように、針と斑点の間に1対1の対応が見られる場合、斑点は対応する針の尾側に位置している。これを説明するために、斑点の形成を弱く促す物質は、針から分泌された後、拡散、分解しながら、ハリセンボンの吻側から尾側に流れるものと仮定する。その物質の

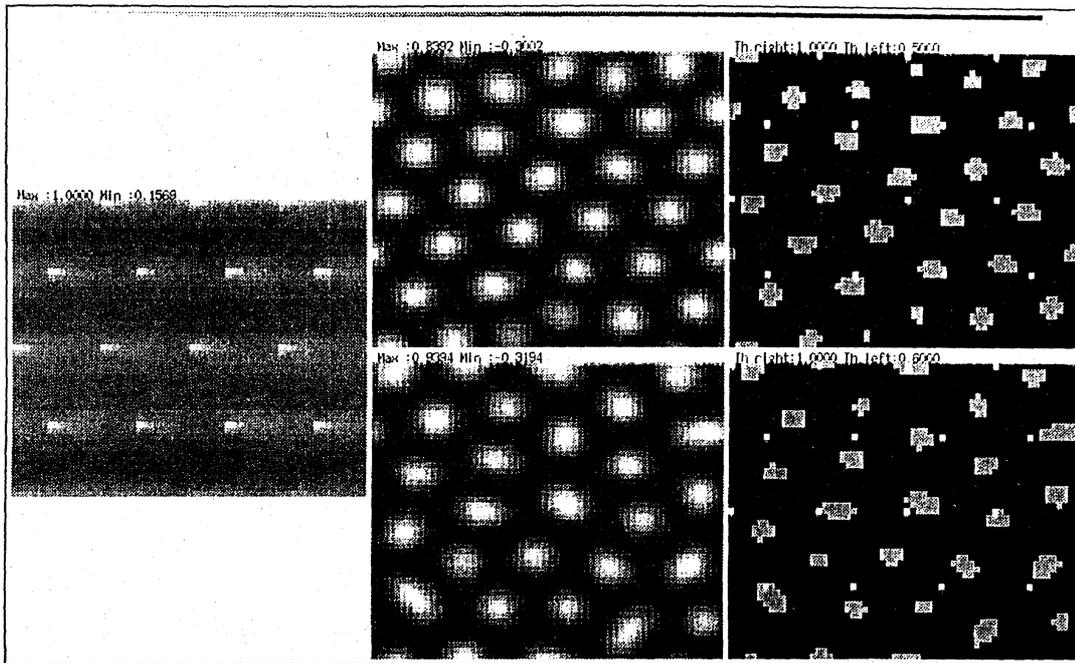


図 2: ハリセンボン 針と斑点の密度が異なる場合.

濃度を u_0 とおくと, この仮定は,

$$\frac{\partial u_0}{\partial t} = d_0 \nabla^2 u_0 - b_0 \frac{\partial u_1}{\partial x} - c_0 u_0, \quad \text{針の位置では, } u_0 = A (\text{定数}), \quad (2.1)$$

と表わされる. ただし x 軸正の向きを吻から尾に向かう方向とした. この方程式は, 安定な定常解をただ一つ持つ.

この物質の弱い影響を受けた斑点形成のメカニズムは, 次の反応拡散系で表わされるものとする.

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} = D \nabla^2 \mathbf{u} + \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} b_1 u_1 u_2 + c_1 (u_1)^3 \\ b_2 u_1 u_2 + c_2 (u_2)^3 \end{pmatrix} + \varepsilon \begin{pmatrix} u_0 \\ u_0 \end{pmatrix}. \quad (2.2)$$

簡単のため, 周期境界条件を仮定し, x 方向, y 方向の周期はそれぞれ 8π , $4\sqrt{3}\pi$ とする. 針は一辺が 2π の六方格子上に並んでいるとする. 実際のシミュレーションでは, 式 (2.1) の定常解を数値的に求めた後, それを式 (2.1) に代入して式 (2.2) を解いている. u_1, u_2 の初期値は $[-0.1, 0.1]$ 区間の一様疑似乱数とした.

2.1.2 シミュレーション結果

図 (1) は引き込みの起こったときの結果である. 右は流れのあるときの拡散方程式を用いて行ったものである. 六方格子状に並んでいる白く見える点が針の位置であり, 物質はこれらの点で持続的に生産, 分泌されると仮定する. 上段中央が針からでた物質の影響を受けない場合, つまり (2.2) 式の $\varepsilon = 0$ の場合である. 下段中央は針からでた物質からの影響を受ける場合である. 上段左は影響がない場合に閾値を適当に設定して得られた模様であり, 下段左が影響がある場合, 同様にして得られた模様である.

このときのパラメタは, $d_0 = 2.0$, $b_0 = 14.0$, $c_0 = 8.0$,

$D = \begin{pmatrix} 1.10 & 0 \\ 0 & 0.45 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2.8 & 3.5 \\ -2.25 & 2.5 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} b_1 & c_1 \\ b_2 & c_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.0 & -1.0 \\ 0.0 & -1.0 \end{pmatrix}$ である。

次に、図(2)は図(1)のときと拡散係数以外はすべて同じ値で、初期値も等しくして行った場合である。拡散係数を小さくしたのだが、そのとき物質は遠くまで拡散していくのに時間がかかるため、形成された斑点の周期は小さくなる。従って、図(1)と比べて斑点の密度は大きい。下段左を見れば分かる通り、斑点の密度が大きいと針からでた物質の影響がある場合も引き込みが起こらない。これは、図(5)と同じ現象である。斑点のいくつかが大きく歪んでいるが、これは実際のハリセンボンでも引き込みが成立しなかったときに観察される。

このときのパラメタは、 $d_0 = 2.0, b_0 = 14.0, c_0 = 8.0, D = \begin{pmatrix} 0.8 & 0 \\ 0 & 0.3 \end{pmatrix},$
 $\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2.8 & 3.5 \\ -2.25 & 2.5 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} b_1 & c_1 \\ b_2 & c_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.0 & -1.0 \\ 0.0 & -1.0 \end{pmatrix}$ である。

2.2 アメリカスジハタリス

従来、反応拡散系で実際に作ることでできた模様は縞模様や斑点などで、非常に単純なものに限られていた。しかし、空間位相同調の考え方を使えば、単純なパターンをいわば「部品」として用い、これらを自由自在に組み合わせることにより、より複雑なパターンを生成する道が開かれる。

ここでは、リスの1種であるアメリカスジハタリスを例に取ってこの方法の有効性を示す。

2.2.1 シミュレーションに際しての仮定

アメリカスジハタリスの紋様は、普通のシマリスのように背中に縞が入っているのだが、その縞に沿って斑点があるというものである。これは、Bardの論文[1]で、形成法のまったく分からないパターンの例とされている。

ここでは、それぞれ縞と斑点を生成することをシミュレーションによって確認した2つの反応拡散系を用い、その2つの系を弱く結合した。つまり、縞と斑点はほぼ独立な酵素代謝系で形成されるのだが、そこには若干の相互作用があると仮定したのである。

シミュレーションに用いたモデルは次のようなものである。

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_{11} \\ u_{12} \end{pmatrix} &= D_1 \nabla^2 \mathbf{u}_1 + A_1 \mathbf{u}_1 + \begin{pmatrix} b_{11} u_{11} u_{12} + c_{11} (u_{11})^3 \\ b_{12} u_{11} u_{12} + c_{12} (u_{12})^3 \end{pmatrix} + \varepsilon \begin{pmatrix} u_{21} \\ u_{22} \end{pmatrix}, \\ \frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_{21} \\ u_{22} \end{pmatrix} &= D_2 \nabla^2 \mathbf{u}_2 + A_2 \mathbf{u}_2 + \begin{pmatrix} b_{21} u_{21} u_{22} + c_{21} (u_{21})^3 \\ b_{22} u_{21} u_{22} + c_{22} (u_{22})^3 \end{pmatrix} + \varepsilon \begin{pmatrix} u_{11} \\ u_{12} \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (2.3)$$

ハリセンボンのときと同様に周期境界条件をもちいており、周期は x, y 方向共に 8π としている。初期値も同じく $[-0.1, 0.1]$ 区間の疑似乱数である。

2.2.2 シミュレーション結果

図(3)にシミュレーション結果をあげる。上段は結合させていないとき、下段は弱く結合させたときである。1番右はそれぞれ適当な値を定め、その値以上の所は白、または灰色にしてある。

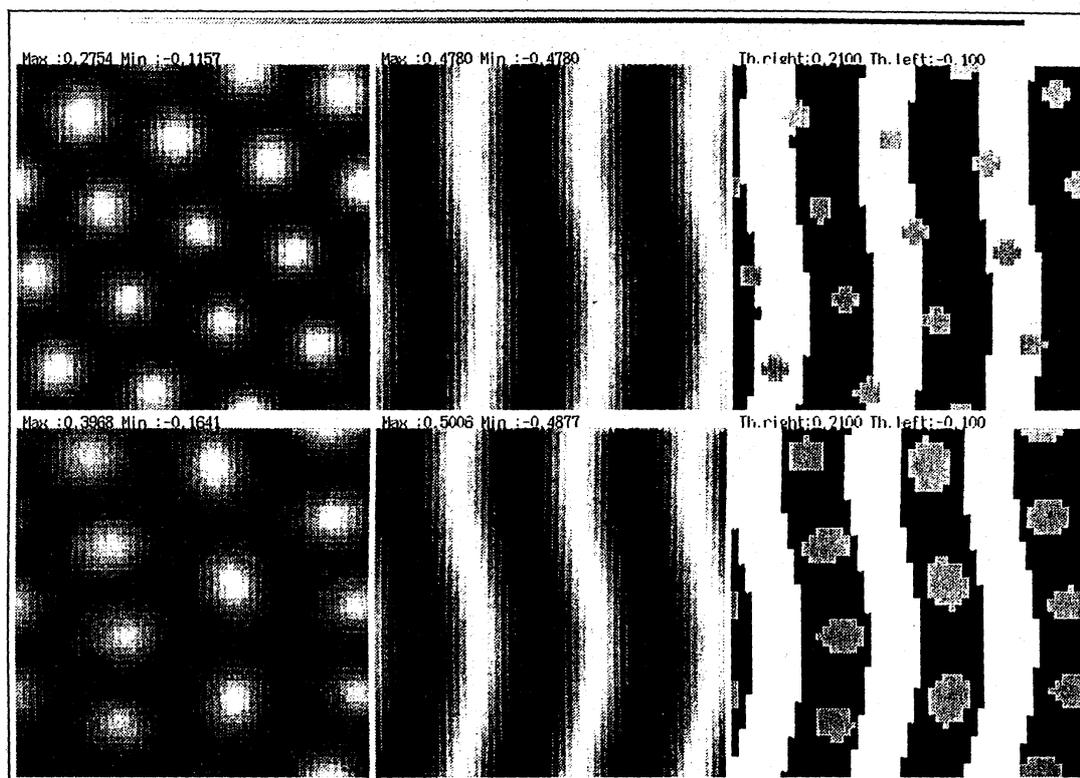


図 3: アメリカスジハタリス

見たとおり、下段は白の縞の上に灰色の斑点がきれいに並んでいるが、上段はそうでない。このように縞と斑点の間に弱く結合させると位相の引き込みが起こることが示された。

$$\text{このときのパラメタは } D_1 = \begin{pmatrix} 1.5 & 0 \\ 0 & 0.65 \end{pmatrix}, A_1 = \begin{pmatrix} -2.8 & 3.5 \\ -2.25 & 2.5 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} b_{11} & c_{11} \\ b_{12} & c_{12} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1.0 & -2.0 \\ 1.0 & -2.0 \end{pmatrix},$$

$$D_2 = \begin{pmatrix} 1.5 & 0 \\ 0 & 3.5 \end{pmatrix}, A_1 = \begin{pmatrix} 3.5 & -4.0 \\ 3.5 & -3.6 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} b_{21} & c_{21} \\ b_{22} & c_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.0 & -1.0 \\ 0.0 & -1.0 \end{pmatrix}, \varepsilon = 0.02 \text{ である.}$$

3 おわりに

以上、2つの2次元2成分の反応拡散方程式に弱く結合させたときの影響について、みてきたが、そのとき、2つの方程式系の解の周期がある程度近い場合には、空間的な位相の引き込みが起こることが示された。この結果はある種の生物の模様形成において酵素代謝系間の相互作用が重要な役割を果たしていることを示唆している。生体内では時間的な位相の引き込みはよく知られている現象であるが、それと同様に空間的な位相の引き込みも多様な役割を演じている可能性があると考えられる。

参考文献

- [1] Bard, J. B. L. (1981). *J. theor. Biol.* **93**, pp. 365-385.
- [2] Ermentrout, G. B. (1981). *J. Math. Biol.* **12**, pp. 327-342.
- [3] 蔵本由紀, (1987). *物性研究*. **49**, pp. 299-326.



図 4: ハリセンボン 引き込んでいる例



図 5: ハリセンボン 引き込んでいない例