

捕食者の休眠を伴う prey-predator 系に現れる Turing 不安定性について

神戸大学人間発達環境学研究科 桑村雅隆

Masataka Kuwamura,
Graduate School of Human Development and Environment,
Kobe University,
e-mail: kuwamura@main.h.kobe-u.ac.jp

1 はじめに

一般的な prey-predator (resource-consumer) 型の反応拡散方程式系は、次の式で与えられる。

$$\begin{cases} u_t = d_u \Delta u + s(u) - f(u)v \\ v_t = d_v \Delta v + kf(u)v - m(v)v \end{cases} \quad (1)$$

ここで、 u と v はそれぞれ被食者と捕食者の個体数密度を表し、 $s(u)$ は被食者の増殖力、 $m(v)$ は捕食者の死亡率を表す。また、 $f(u)$ は機能的反応（捕食者 1 匹当たりが獲得する餌量）を表し、 k は捕食者が餌（被食者）から得たエネルギーの変換効率を表す。 d_u, d_v はそれぞれ被食者と捕食者の拡散係数を表し、 $0 < d_u < d_v$ と仮定される。

(1) は 2 変数からなる反応拡散系であり、適当な条件の下で d_u の値を減少させていくと、共存平衡点（空間一様な正の平衡解）が不安定化して Turing パターン（空間周期的な安定平衡解）が現れることはよく知られている。

ここでは、(1) に休眠状態の捕食者を組み込んだ 3 変数の反応拡散系

$$\begin{cases} u_t = d_u \Delta u + s(u) - f(u)v \\ v_t = d_v \Delta v + k\mu(u)f(u)v + \alpha(u)w - m(v)v \\ w_t = k(1 - \mu(u))f(u)v - \alpha(u)w \end{cases} \quad (2)$$

を考える。ここで、 w は休眠中の捕食者の個体数密度を表し、 $\alpha(u)$ は休眠中の捕食者が目覚める率を表す。また、 $\mu(u)$ は捕食者が休眠するかどうかを決めるスイッチングを表し、 $0 < \mu(u) < 1$ であるとする。さらに、休眠中の捕食者は移動しないと考えると w は拡散しないものとし、休眠中の捕食者の死亡率は非常に小さく無視できるものとする。

(2) に現れる関数やパラメータの値は非負であり、 $f(u), \mu(u), \alpha(u)$ は u の増加関数、 $m(v)$ はそれぞれ v の増加関数であると仮定する。(2) は Kuwamura-Nakazawa-Ogawa [3] で提案された捕食者の休眠を伴う prey-predator 型の常微分方程式系に拡散効果を加えて拡張した偏微分方程式モデルである。

(1) と (2) の平衡解の集合は同一視できることに注意しよう. すなわち, (\bar{u}, \bar{v}) を (1) の平衡解とすると, $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ も (2) の平衡解となる. ここで,

$$\bar{w} = \frac{k\nu(\bar{u})f(\bar{u})\bar{v}}{\alpha(\bar{u})}$$

である. 本報告では, (2) の空間一様な平衡解が Turing 不安定性を起こす条件を解析的に求め, 捕食者の休眠が Turing パターン形成に与える影響を調べる.

2 Turing 不安定性の定義

反応拡散方程式

$$\mathbf{u}_t = D\Delta\mathbf{u} + \mathbf{f}(\mathbf{u}) \quad \text{on } \mathbf{R}^n \quad (3)$$

を考える. ここで, $\mathbf{u} = \mathbf{u}(\mathbf{x}, t) \in \mathbf{R}^m$ であり, Δ はラプラシアンである. また, $D = \text{diag}(d_1, \dots, d_m)$ ($d_j \geq 0$) は拡散を表し, 反応項 $\mathbf{f}(\mathbf{u})$ は \mathbf{u} の滑らかな関数であるとする. $\mathbf{u} = \mathbf{u}_0$ は (3) の空間一様な平衡解であり,

$$L = \frac{\partial \mathbf{f}}{\partial \mathbf{u}}(\mathbf{u}_0)$$

は安定であるとする. すなわち, L のすべての固有値の実部は負であるとする. このことは, \mathbf{u}_0 が常微分方程式

$$\mathbf{u}_t = \mathbf{f}(\mathbf{u})$$

の安定な平衡点であることを意味する.

\mathbf{u}_0 を (3) の平衡解と見たとき, 適当な拡散行列 D の下で \mathbf{u}_0 が不安定になる条件を調べよう. そのために, \mathbf{u}_0 のまわりの (3) の線形化方程式

$$\mathbf{v}_t = D\Delta\mathbf{v} + L\mathbf{v} \quad (4)$$

を考える. この方程式の解で次の形のものを探す.

$$\mathbf{v} = \Psi_{\mathbf{k}} \exp(\lambda t + i\mathbf{k} \cdot \mathbf{x}) + c.c., \quad \Psi_{\mathbf{k}} \in \mathbf{C}^m \setminus \{0\} \quad (5)$$

ここで, $\mathbf{k} \in \mathbf{R}^n$ は波数ベクトル, $c.c.$ は複素共役を表す. (5) を (4) に代入すると,

$$(\lambda I + \sigma D - L)\Psi_{\mathbf{k}} = 0$$

を得る. ここで, $\sigma = |\mathbf{k}|^2$ である. $\Psi_{\mathbf{k}} \neq 0$ であるから,

$$\det(\lambda I + \sigma D - L) = 0$$

を得る.

Definition 2.1 $\lambda = \lambda(\sigma, D; L)$ を $-\sigma D + L$ の固有値とする.

1. ある $\sigma = \sigma_c > 0$ に対して, D を適当に変化させると, 固有値 $\lambda(\sigma, D; L)$ が実軸上を動いて負 $\rightarrow 0 \rightarrow$ 正と変化したとする. さらに, $\lambda(\sigma_c, D; L) = 0$ をみたく D とすべての $\sigma \neq \sigma_c$ に対して $-\sigma D + L$ の固有値が左半平面にあるとする. このとき, (3) の空間一様な平衡解 \mathbf{u}_0 に対して stationary Turing 不安定性が生じるという.
2. ある $\sigma = \sigma_c > 0$ に対して, D を適当に変化させると, 実でない固有値 $\lambda(\sigma, D; L)$ が虚軸を横切り左半平面から右半平面に移動したとする. さらに, $\text{Re}\lambda(\sigma_c, D; L) = 0$ をみたく D とすべての $\sigma \neq \sigma_c$ に対して $-\sigma D + L$ の固有値が左半平面にあるとする. このとき, (3) の空間一様な平衡解 \mathbf{u}_0 に対して oscillatory Turing 不安定性が生じるという.

上の定義からわかるように, Turing 不安定性には2種類のものがある. 一般的によく知られているのは stationary Turing 不安定性のほうであり, この場合は空間一様な平衡解から空間周期的な平衡解が分岐する. 一方, oscillatory Turing 不安定性の場合は, 空間一様な平衡解から周期進行波解もしくは定在波が分岐する. ここでは, stationary Turing 不安定性と oscillatory Turing 不安定性を合わせて, 単に Turing 不安定性という. また, 以下を仮定する.

Assumption 2.2 $-\sigma D + L$ の固有値は単純であるとする. すなわち, その固有値の幾何学的次元と代数的次元はともに1であるとする.

Remark 2.3 oscillatory Turing 不安定性は, wave 不安定性もしくは finite-wavelength Hopf 不安定性とよばれることがある (Yang-Dolnik-Zhabotinsky-Epstein [5]). 定義 2.1 の stationary Turing 不安定性と oscillatory Turing 不安定性は, Anma-Sakamoto-Yoneda [1, Definition 1.1] の primary S-instability および W-instability と同じである.

3 主結果

(\bar{u}, \bar{v}) を (1) の空間一様な平衡解とする. (\bar{u}, \bar{v}) は常微分方程式

$$\begin{cases} u_t = s(u) - f(u)v \\ v_t = kf(u)v - m(v)v \end{cases} \quad (6)$$

の平衡点である. (\bar{u}, \bar{v}) のまわりの (6) の線形化行列

$$A = \begin{pmatrix} s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} & -f(\bar{u}) \\ kf'(\bar{u})\bar{v} & -m'(\bar{v})\bar{v} \end{pmatrix}$$

は安定, すなわち, A のすべての固有値の実部は負であるとする.

$$\bar{w} = \frac{k\nu(\bar{u})f(\bar{u})\bar{v}}{\alpha(\bar{u})}$$

とおく. $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ は (2) の空間一様な平衡解であり, 常微分方程式

$$\begin{cases} u_t = s(u) - f(u)v \\ v_t = k\mu(u)f(u)v + \alpha(u)w - m(v)v \\ w_t = k\nu(u)f(u)v - \alpha(u)w \end{cases} \quad (7)$$

の平衡点でもある. $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ のまわりの (7) の線形化行列を

$$B = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & b_{13} \\ b_{21} & b_{22} & b_{23} \\ b_{31} & b_{32} & b_{33} \end{pmatrix}$$

とする. ここで,

$$b_{11} = s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v}, \quad b_{12} = -f(\bar{u}), \quad b_{13} = 0,$$

$$b_{21} = k(\mu'(\bar{u})f(\bar{u}) + \mu(\bar{u})f'(\bar{u}))\bar{v} + \alpha'(\bar{u})\bar{w},$$

$$b_{22} = -k\nu(\bar{u})f(\bar{u}) - m'(\bar{v})\bar{v}, \quad b_{23} = \alpha(\bar{u}),$$

$$b_{31} = k(\nu'(\bar{u})f(\bar{u}) + \nu(\bar{u})f'(\bar{u}))\bar{v} - \alpha'(\bar{u})\bar{w},$$

$$b_{32} = k\nu(\bar{u})f(\bar{u}), \quad b_{33} = -\alpha(\bar{u})$$

である. 一般に, A が安定であっても B が安定であるとは限らない. 次の定理は B が安定であるための十分条件を与える.

Theorem 3.1 A は安定で

$$\mu'(\bar{u}) > \frac{s'(\bar{u})(m(\bar{v}) + m'(\bar{v})\bar{v})}{kf^2(\bar{u})\bar{v}}$$

であるとする. このとき, $\alpha(\bar{u})$ が十分小さければ, B は安定である.

この定理は, Routh-Hurwitz 条件をチェックすることによって示される. これより, 捕食者の休眠に入るスイッチングが十分鋭いときは, 捕食者の休眠時間が十分長ければ被食者-捕食者系の個体群ダイナミクスは捕食者の休眠によって安定化されることが示唆される. 次の命題は, (1) の空間一様な平衡解 (\bar{u}, \bar{v}) が Turing 不安定性を起こすかどうかの判定条件を与えるものであり, 既によく知られている結果である.

Proposition 3.2 $m'(\bar{v}) > 0$ で, A は安定であるとする. このとき, $s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} \leq 0$ ならば, (1) の空間一様な平衡解 (\bar{u}, \bar{v}) は Turing 不安定性を起こさない. 一方, $s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} > 0$ ならば (\bar{u}, \bar{v}) は Turing 不安定性を起こす.

この命題における条件 $m'(\bar{v}) > 0$ は, (1) の空間一様な平衡解が Turing 不安定性を起こすための必要条件である. すなわち, $m'(\bar{v}) = 0$ のときは Turing 不安定性は生じないことが知られている.

一方, 次の定理は, (2) の空間一様な平衡解 $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ が Turing 不安定性を起こすかどうかの判定条件を与える.

Theorem 3.3 $m'(\bar{v}) > 0$ で, A と B は安定であるとする. このとき, $s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} \leq 0$ ならば, (2) の空間一様な平衡解 $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ は Turing 不安定性を起こさない. 一方, $s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} > 0$ ならば $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ は Turing 不安定性を起こす.

この定理は, Cross [2, Theorem 4] を用いて示される. 命題 3.2 と定理 3.3 より, 通常の被食者-捕食者型の反応拡散方程式において Turing 不安定性が観察されないときには, その反応拡散方程式に捕食者の休眠効果を加えても Turing 不安定性は観察されないことがわかる. すなわち, 捕食者の休眠それ自体に Turing パターンを生み出す効果はないことがわかる.

さて, (1) は 2 成分の反応拡散方程式であるから, oscillatory Turing 不安定性は生じない. 一方, (2) は 3 成分の反応拡散方程式であるから, oscillatory Turing 不安定性が生じる可能性はある. すなわち, 次の定理が成り立つ.

Theorem 3.4 定理 3.3 と同じ仮定の下で, $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ に対する Turing 不安定性は次のように分類される:

- (i) $0 < s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} \leq \alpha(\bar{u})$ ならば oscillatory Turing 不安定性は生じない. すなわち, stationary Turing 不安定性のみが生じる.
- (ii) $s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} > \alpha(\bar{u})$ ならば oscillatory Turing 不安定性が生じる可能性がある.

この定理の証明は, Routh-Hurwitz 条件をチェックすることによって示されるが, その計算はかなり長く複雑である.

定理 3.4 は $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ のまわりの (2) の線形化作用素の固有値の挙動に関する情報から得られたものである. $0 < s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} \leq \alpha(\bar{u})$ の場合は, d_u の値を減少させたときに, 実でない複素固有値で虚軸を横切るものは存在せず, 実固有値で 負 \rightarrow 0 \rightarrow 正 となるものだけが存在する. 一方, $s'(\bar{u}) - f'(\bar{u})\bar{v} > \alpha(\bar{u})$ の場合は, 実でない複素固有値で虚軸を横切るものと, 実固有値で 負 \rightarrow 0 \rightarrow 正 となるものが共に存在する. 現時点では, どちらの固有値が先に虚軸を横切るのかを判定するための条件が不明である. もし, 実でない複素固有値が先に虚軸を横切るのであれば, oscillatory Turing 不安定性が生じることになる. 具体的な数値計算 [4] では, oscillatory Turing 不安定性が生じる例は見つかっていない.

参考文献

- [1] Anma, A., Sakamoto, K., Yoneda, T., Unstable subsystem cause Turing instability, Kodai Math. J. **35** (2012), 215-247.

- [2] Cross, G.W., Three types of matrix instability, *Lin. Alg. Appl.* **20** (1978), 253-263.
- [3] Kuwamura, M., Nakazawa, T., Ogawa, T., A minimum model of prey-predator system with dormancy of predators and the paradox of enrichment, *J. Math. Biol.* **58** (2009), 459-479.
- [4] Kuwamura, M., Turing instabilities in prey-predator systems with dormancy of predators, preprint
- [5] Yang, L., Dolnik, M., Zhabotinsky, A.M., Epstein, I.R., Pattern formation arising from interactions between Turing and wave instabilities, *J. Chem. Phys.* **117** (2002), 7259-7265.