生物モデルと反応拡散系

三村昌泰（広大・理）

ある生態系のもとで，捕食－被捕食，競合，共生等の相互作用をしながら生存する多くの種の個体群がとる空間パターンは自然界においてしばしば見られる．それらの構造および機構を理論的に理解するために，モデル方程式として反応拡散系が用いられている。例えば，プランクトンの斑状分布（水の華，赤潮）の出現の原因の一つの理解手段としてTuringの拡散不安定性の概念が登場している，つまり，動物および植物プランクトンが捕食，被捕食者の関係にあること，言い換えれば，前者はinhibitor，後者はactivatorの役割をしていること（May (1973)），動物プランクトンの分散が植物プランクトンのそれよりずっと速いこと（Okubo (1980)）の2つの要因からパターン形成を行うことは現在では周知のことである．（Segel－Jackson (1972), Mimura－Nishiura－Yamaguti (1979)）．

一方，生態系のなかでは，競合しながら棲み分けパターンを形成することによって共存する個体群もある．このような競合パターン形成を反応拡散系を用いて接近しようという試みはいくつか行われているが，捕食，被捕食者のとるパターン形成の理解としてTuringの考えのようなシャープな考え方が適用されないために，パターン形成解析はそれ程進んでいなかった．先ずその理由を2種競合系を用いて示そう．

（Lotka－Volterra－Gause 系）

$$
(1)\quad \left\{
\begin{aligned}
\frac{du_1}{dt} &= (r_1 - a_{11}u_1 - a_{12}u_2)u_1 \equiv f(u_1, u_2)u_1 \\
\frac{du_2}{dt} &= (r_2 - a_{21}u_1 - a_{22}u_2)u_2 \equiv g(u_1, u_2)u_2
\end{aligned}
\right. \qquad t>0
$$

ここで r_i, a_{ij} $(i,j=1,2)$ はすべて正定数であり，r_i は u_i の本来の増殖係数，a_{ii} は u_i の種内競合係数，a_{ij} は u_j から u_i への種間競合係数である。このことから u_1 と u_2 はお互いにinhibitorの役割をしていることがわかる．（Turingの拡散不安定性・カテゴリーにははいらない）．(1)の解は次の4つの場合に分類される：

(I) $\left(a_{12}/a_{22} < r_1/r_2 < a_{11}/a_{21} \right)$：初期値 $(u_1(0), u_2(0))$ がともに正であれば，正の平衡解 $(\bar{u}_1, \bar{u}_2)$ $\left(f(\bar{u}_1, \bar{u}_2) = g(\bar{u}_1, \bar{u}_2) = 0 \right)$ は大域的に漸近安定である．

(II) $(a_{12}/a_{22},\ a_{11}/a_{21} < r_1/r_2)$ ： $u_1(0)$ が正であれば，平衡解 $(r_1/a_{11}, 0)$ が大域的に漸近安定である．

(III) $(a_{11}/a_{21} < r_1/r_2 < a_{12}/a_{22})$ ： 安定な平衡解が $(r_1/a_{11}, 0)$, $(0, r_2/a_{22})$ と2つあり，双安定系となる．

(IV) $(r_1/r_2 < a_{12}/a_{22},\ a_{11}/a_{22})$ ： $u_2(0)$ が正であれば，平衡解 $(0, r_2/a_{22})$ が大域的に漸近安定である．

(1)の拡散モデルを考えよう．

$$
(2)\quad \begin{cases} \dfrac{\partial u_1}{\partial t} = d_1 \Delta u_1 + f(u_1, u_2) u_1 \\[2ex] \dfrac{\partial u_2}{\partial t} = d_2 \Delta u_2 + g(u_1, u_2) u_2 \end{cases} \qquad t>0,\quad x \in D \subset \mathbb{R}^N,
$$

ここで，d_i $(i=1,2)$ は正定数，$\Delta = \sum_{i=1}^{N} \dfrac{\partial^2}{\partial x_i^2}$．(2)の境界条件として

$$
(3)\quad \frac{\partial u_1}{\partial n} = \frac{\partial u_2}{\partial n} = 0, \quad t>0, \quad x \in \partial D.
$$

を課す．n は ∂D 上の点での外向き法線ベクトル．競合拡散系(2)，(3)に対しては次の結果が知られている．

(i) (I)，(II)，(IV)の場合には空間不均一な定常解は存在しない（Hsu (1982)）

(ii) (III)の場合には空間不均一な定常解は存在するが，領域 D が凸形状の場合不安定である（Kishimoto-Weinberger (1983)）．

(iii) (2)．(3)には周期解が存在する可能性があるが，それらは不安定である．（Matano (1983)）．

以上のことから．競合拡散系は，領域が凸形状のとき（例えば，空間一次元）にはパターン形成が起らない．これは inbitor-inhibitor 系から予想した通りである．しかしながら，最近．D の形状が凸からはるか離れた凹形状の場合には．(III)（つまり．ダイナミクスが双安定である場合）の条件のもとで．棲み分けパターンを示す安定な定常解が存在することが示された（Matano-Mimura (1983)）．このように競合系がパターン形成を行うには領域の形が重要であることがわかった．

一方，(2)に対して．移動効果として．拡散のみならず．个体群圧効果を導入したモデ

ルが提出された（Shigesada et al. (1979)）。この系は

$$
(4)\quad \begin{cases} \dfrac{\partial u_1}{\partial t} = \Delta\left[(d_1 + \alpha_{12} u_2) u_1 \right] + f(u_1, u_2) u_1 \\ \\ \dfrac{\partial u_2}{\partial t} = \Delta\left[(d_2 + d_{21} u_1) u_2 \right] + g(u_1, u_2) u_2 \end{cases} \qquad t > 0, \quad x \in D
$$

ここで境界条件は(3)と同じとする。α_{ij}は正定数であり、u_jからu_iへ分散効果を高める係数である。$\alpha_{ij} \equiv 0$のときには(4)は(2)にほかならない。(4)はもはや線形拡散でなく、移流を伴う非線形拡散系である。この理由のために安定な棲み分けパターンが現われることが示される。例えば、(I)の場合には、α_{ij}一不安定性現象が起り、パターンが現われる（Mimura-Kawasaki (1980)）。これはTuringの拡散不安定性の非線形版と考えられる。一方、(II)、(IV)の場合には、d_1/d_2が非常に大きいか、あるいは小さい場合、特異摂動論によってパターンが現われる（Mimura et al. (1984)）。もちろん以上の結果はDが凸形状の場合で在ることを注意しておく必要がある。

このように、inbitor系である競合拡散系のパターン形成には線形拡散とダイナミクスの2つの要因のバランスでパターン形成するactivator-inhibitor系とはいささか異なり、もう一つの要因（例えば、領域の形状、非線形移流-拡散）との三つのバランスによってパターン形成を行う。この事がinhibitor系のパターン形成の解析をいささか困難にしている理由である。しかしながら、このような系は生態系のみならず、神経回路、生理学等に現われているので、更に詳しい研究が必要と思われる。

References:

R. M. May(1973) Stability and complexity in model ecosystems (monogr. in Pop. Biol. 6), Princeton Univ. press.

A. Okubo(1980) Diffusion and ecological problems: Mathematical models, Biomath, 10, Springer-Verlag, Berlin.

L. A. Segel and J. L. Jackson(1972) J. Theor. Biol., 37, 545-559.

M. Mimura, Y. Nishiura and M. Yamaguti(1979) Ann. N. Y. Acad. Sci. 316, 490-510.

S. B. Hsu(1983) On general two-species competition model with diffusion, manuscript

K. Kishimoto and H. Weinberger(1983) J. Differential Equations, in pressed.

H. Matano(1983) Existence of Nontrivial unstable sets for equilibriums of strongly order-preserving systems, to appear in J. Fac. Sci. Univ. Tokyo.

H. Matano and M. Mimura(1983) Publ. R.I.M.S., Kyoto Univ., 19,1049-1079.

N. Shigesada, K. Kawasaki and E. Teramoto(1979) J. Theor. Biol., 79, 89-99.

M. Mimura and K. Kawasaki(1980) J. Math. Biol.9, 49-64.

M. Mimura, Y. Nishiura, A. Tesei and T. Tsujikawa(1984) Coexistence problems of two competing species models with density-dependent diffusion, to appear in Hiroshima Math, J.