



羽色パターンの形成モデル

明治大学 総合数理学部 現象数理学科 池田研究室 4年



1. 背景

鳥類の羽毛は発生過程で縞模様や目玉模様等多様なパターンを示す



過程をモデル化して模様再現

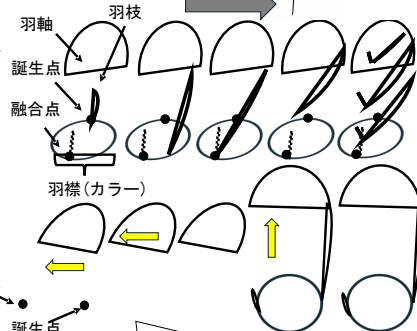
羽の成長

表皮から羽毛胚が羽軸に包まれ円筒状に成長

羽枝が誕生点から融合点にカラー上を進み螺旋状に成長

融合点で羽枝が羽軸と融合羽軸に沿って上部にずれる

後方で羽軸が開いて羽毛が左右に平面展開する



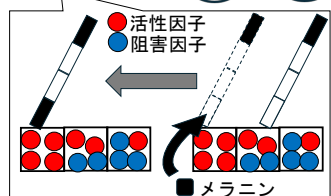
色素化

カラー領域の細胞で因子が反応拡散し時空間パターンを作る

羽枝がカラー上を移動

活性因子が閾値を超えた位置で羽枝が色素を受け取る

色素状態が固定され成長と共に模様を形成する。



この二つの流れで羽色パターンが形成される

Prum & Williams (2002) Figure. 1を一部1改変

2. 目標

1. 羽色パターン形成モデルを用いて先行研究Figure6 (h) の模様を再現する。
2. 羽色パターン形成モデルにおいてパラメータが模様を与える影響を調べる。

3. A2I型反応拡散方程式

羽毛の円周方向位置xと時間tにおけるモルフオゲン場を定義する。ただし色素の移行は瞬間的に行われ、成長終了まで色が固定される。さらにカラーの半周長をLとして誕生点の座標をx=L、融合点x=0とする。また細胞に存在する色素はメラニンのみとする。つまり模様は白黒パターンとなる。

活性因子aの濃度

$$\frac{\partial a}{\partial t} = \frac{r_a a^2}{c} + b_a - r_a a + D_a \frac{\partial^2 a}{\partial x^2}$$

阻害因子bの濃度

$$\frac{\partial b}{\partial t} = \frac{r_b a^2}{c} - r_b b + D_b \frac{\partial^2 b}{\partial x^2}$$

阻害因子cの濃度

$$\frac{\partial c}{\partial t} = r_c a - r_c c + D_c \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}$$

空間場の定義

$a(x, t)$: 羽毛の円周方向位置xと時間tにおける活性因子の濃度を表す

$b(x, t)$: aの阻害項 $c(x, t)$: aの阻害項

$\frac{\partial a}{\partial t}$: 時間あたりの変化の速さ $(\frac{\partial b}{\partial t}, \frac{\partial c}{\partial t})$

$\frac{\partial^2 a}{\partial x^2}$: 拡散項 $(\frac{\partial^2 b}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 c}{\partial x^2})$ も同様

D: 拡散係数 r: 自己増殖の係数

ba, bb: 独立した生成速度

色素判定の式

$$pig(x, t) = H(a(x, t) - threshold)$$

連続値である $a(x, t)$ をHeaviside関数により閾値thresholdで二値化する。

$a \geq threshold$ ならば $pig = 1$ (有色)

$a < threshold$ ならば $pig = 0$ (無色)

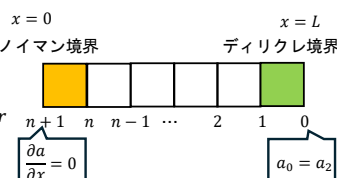
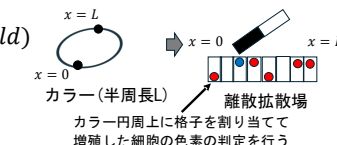
境界条件

$$\frac{\partial a}{\partial x} = \frac{\partial b}{\partial x} = \frac{\partial c}{\partial x} = 0$$

$$a_{n+1} = a_0, b_{n+1} = b_0, c_{n+1} = c_0$$

$$a_0 = a_2, b_0 = b_2, c_0 = c_2$$

誕生点側を反射境界、融合点側をディリクレ境界



4. 羽の成長モデル

発生中の羽毛では、カラー一周方向に沿って羽枝が誕生点から連続的に生まれる時刻tにおける羽枝本数を $N(t)$ 羽枝間隔をdとすると、カラー一周長と誕生率は

誕生率関数

$$\beta(t) = \frac{1}{2} w \left(1 + \frac{\tan^{-1} q \left(1 - \frac{t}{t_{max}} \right)}{\tan^{-1} q} \right)$$

カラー一周長

$$C(t) = N(t)d$$



変化する羽枝数に応じてカラー一周増減

各バンプは周方向位置 $x_i(t)$ を持ち、rachis方向へ一定速度で移動する。絶対成長速度をm、螺旋成長角を θ とすると移動速度 $h = m \sin \theta$ により

$$x_i(t_{k+1}) = x_i(t_k) - h \Delta t$$

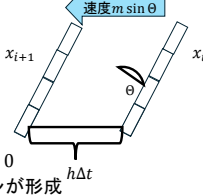
そして $sig(x_i, t)$ で色素状態を二値化、時刻刻み Δt あたり

伸長量 $dL = m \Delta t$ 、累積伸長 $L_{curr,i}(t)$ とすると

$$[S_0, S_1] = [L_{curr,i}(t), L_{curr,i}(t) + dL]$$

が新たに形成され、ここに $sig(x_i, t)$ を割り当て、 $x_i(t) \leq 0$

まで以上の操作を繰り返すことでxy平面上にパターンが形成



5. シミュレーションとパラメータ解析

Prum & Williams (2002) Figure6 (h) Table1ラベル5hより引用
A2I型反応拡散モデルと羽の成長モデルを組み合わせて先行研究のFigure6 (h)をTable1ラベル5hのパラメータを利用して再現、シミュレーションは一つのパラメータの値のみを変えて行います。

D_a	D_b	D_c	b_a	r_a	r_b	r_c	thr	s_x	s_t	a_{0r}	a_{0n}	b_0	c_{0r}	c_{0n}
0.02	0.4	0.14	0.05	0.02	0.01	0.005	0.14	8	4	0.75	0.75	1	1	1

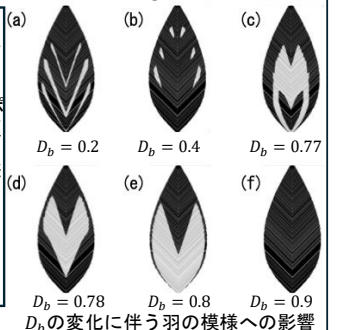
Figure6 (h)の複数段に渡る左右非対称な明領域スポットや羽軸方向への複数段の構造の再現に成功している。
線分群で表現し、色素分布は活性因子aを二値化した結果として与えているため実羽で見られる微細な羽枝に沿った条線や濃淡の強調などは簡略化されている。

パラメータ変化による影響を分析

拡散係数 D_b による変化

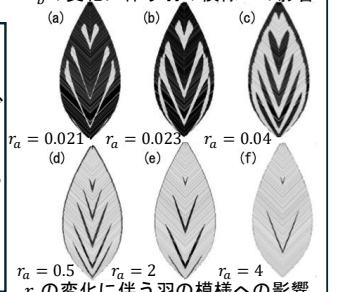
小さい D_b では羽弁内に細かい模様要素が多数存在し、明領域のスポット同士が短い間隔で存在し、またスポット自体が細長く明暗の切り替えが頻繁に発生している。中程度 D_b では明領域が拡大し、微細なスポットは統合されて、羽中央部に大きな明領域が確認される。さらに D_b を大きくするとスポット構造はほとんど消失し、場が一様化して模様の切り替わりが発生しない。 D_b の増大は阻害作用が広範囲に伝播することに相当し、結果として特徴的な空間スケールを増大させる方向に動くと同時に羽弁内に現れる模様要素数を減少させ流方向に動くことが示唆される。

再現図(左)とFigure6 (h) (右)の比較



反応係数 r_a による変化

小さい r_a では羽弁内に細かいV字構造が繰り返し現れ、明暗の切り替えが高頻度。 r_a を増加させると明領域の連結性が増加し、 r_a の模様要素の細かい切り替えが減少することで少数の粗くて太い要素が羽弁を占めるようになる。さらに大きい r_a では模様は少数のV字構造へと単純化され、側方の細かな分岐構造やスポット構造は抑制される。最終的には暗領域が消失した状態へと模様となる。 r_a の増加は模様を粗くし準一様状態への模様の遷移を引き起こし、空間スケールと要素数を同時に調整する働きがある。



6. 結論

1. 羽色パターン形成モデルを用いて先行研究Figure6 (h) の模様を再現できた。
2. 羽色パターン形成モデルにおいてパラメータが模様を与える影響を調べられた。