



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Patterns in natural systems

Sewalt, L.

Citation

Sewalt, L. (2016, September 8). *Patterns in natural systems*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/42756>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/42756>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/42756> holds various files of this Leiden University dissertation

Author: Sewalt, Lotte

Title: Patterns in natural systems

Issue Date: 2016-09-08

Samenvatting

Patronen in natuurlijke systemen

Zoals in de Preface van dit proefschrift al werd betoogd, kan de wiskundige een belangrijke rol spelen in het aanpakken van de globale uitdagingen die de groeiende wereldbevolking met zich meebrengt. Door de gestructureerde aanpak van een wiskundige worden vraagstukken namelijk ontdaan van onnodige details, waardoor deze dikwijls beter te beantwoorden zijn. Voor een dergelijke aanpak is interdisciplinaire samenwerking echter cruciaal. In veel projecten in de toegepaste wiskunde wisselen ecologen, biologen, natuurkundigen of scheikundigen ideeën uit, waardoor de wiskunde steeds meer geïntegreerd raakt in andere wetenschappen. Hiermee is eigenlijk de deelwetenschap van de toegepaste wiskunde geboren.

Een veelgebruikte wiskundige vorm om natuurlijke fenomenen mee te beschrijven is de differentiaalvergelijking, die beschrijft hoe een bepaalde grootte verandert met het verstrijken van, bijvoorbeeld, de tijd. Binnen de toegepaste wiskunde richt patroonformatie zich op oplossingen van stelsels van zulke differentiaalvergelijkingen die een zekere regelmaat vertonen. In een groot deel van de gevallen gaat het hierbij om reactie-diffusiestelsels, waarbij patronen zich tentoonstellen in de vorm van bijvoorbeeld pulsen, fronts of periodieke oplossingen. Dit proefschrift is een bloemlezing van verschillende patroonoplossingen in reactie-diffusiestelsels met een singuliere verstoring, die een natuurlijk fenomeen beschrijven. De singuliere verstoring betekent in dit geval dat er in ieder van deze patronen sprake is van meerdere schalen in tijd of ruimte. In de analyse en studie van de verschillende modellen die besproken worden, worden uiteenlopende methodes uit de verstoringsanalyse gebruikt. In deze Nederlandse samenvatting wordt per hoofdstuk een beknopt overzicht gegeven van de resultaten.

5.8 Uitgebreide centrumvariëteitreductie

Het ontstaan van patronen in reactie-diffusiestelsels is al vaak bestudeerd, bijvoorbeeld als het gevolg van een bifurcatie of middels een studie naar de amplitude

van een patroon. Wat daarna gebeurt, de evolutie van dergelijke patronen, is vaak minder begrepen, omdat de analyse onvermijdelijk gecompliceerder wordt. Één van de klassieke manieren om patroonformatie te bestuderen is door middel van centrumvariëteitreductie. Door middel van deze techniek kan het gedrag van een differentiaalstelsel bestudeerd worden rondom een bifurcatie, door het stelsel te projecteren op de deelvariëteit die geassocieerd is met de kern van de differentiaaloperator. Deze methode geeft een lokaal resultaat, omdat één van de voorwaarden voor de toepassing ervan is dat er een ‘spectraal gat’ bestaat, wat ervoor zorgt dat de reductie daadwerkelijk lager-dimensionaal is. In Hoofdstuk 2 breiden we centrumvariëteitreductie uit naar het parameterregime waar die voorwaarde op het spectrum net niet meer geldt. Dit creëert ook de gelegenheid om eventuele secundaire bifurcaties van het primair ontspringende patroon te vinden, waardoor we de evolutie van een patroon na diens formatie beter kunnen begrijpen. De achtergrond waartegen we de methode ontvouwen is die van singulier verstoorde reactie-diffusiestelsels op een begrensd gebied met een homogene, stationaire oplossing. Het (niet-essentiële) spectrum behorende bij een dergelijke differentiaaloperator en achtergrondoplossing valt namelijk uiteen in twee verzamelingen van discrete eigenwaarden, met verschillende asymptotische grootte. Deze splitsing geeft precies de grip die nodig is om de klassieke centrumvariëteitreductie uit te breiden. In wezen is deze klassieke reductie een speciaal geval van de Galerkin methode, waarbij het stelsel geprojecteerd wordt op een oneindig aantal Fourierrichtingen. Galerkins methode resulteert in een oneindig aantal *gewone* differentiaalvergelijkingen die de amplitude van het patroon in verschillende richtingen beschrijft. In het geval van een bifurcatie is het inzichtelijk welke van deze amplitudevergelijkingen bepalend is voor het gedrag, namelijk precies die welke geassocieerd worden met de centrumeigenwaarden. Wanneer er een oneindig aantal eigenwaarden is met dezelfde asymptotische grootte, is het echter niet te verwachten dat het relevante gedrag beschreven kan worden door een laag-dimensionaal stelsel van gewone differentiaalvergelijkingen. Het gedrag van elke afknotting van oneindig veel vergelijkingen kan immers drastisch veranderen wanneer er slechts één vergelijking meer of minder beschouwd wordt. Een bekend voorbeeld van dit fenomeen is de chaotische attractor in het drie-dimensionale Lorenz stelsel.

Door een geschikte projectie te kiezen en de verstoringsparameter expliciet in te zetten, laten we in Hoofdstuk 2 zien dat toch ook wanneer er een oneindig aantal eigenwaarden is met vergelijkbare grootte, een laag-dimensionale reductie mogelijk is. We laten zien dat het op deze manier mogelijk is om vanuit de spectraalanalyse van een homogene, stationaire oplossing niet alleen een transkritische bifurcatie te volgen, maar ook de evolutie van de ontspringende, niet-homogene oplossing. Dit komt doordat het overgrote deel van de amplitudevergelijkingen in essentie

exponentieel aantrekkend gedrag beschrijft, wat gemakkelijk te analyseren is. In het stelsel dat we in eerste instantie analyseren blijkt die evolutie te vangen in een reductie van twee dimensies, en binnen die reductie leiden we vervolgens voorwaarden af die een Hopf-bifurcatie genereren. Dit betekent dat we door middel van de spectraalanalyse van een triviaal patroon, we het ontstaan van een niet-triviaal patroon kunnen beschouwen, alsmede oscillerend gedrag van het patroon kort na diens ontstaan. Bovendien blijkt uit numerieke simulaties dat deze bifurcaties en het laag-dimensionale gedrag blijven bestaan wanneer de dynamica van het volledige PDV-stelsel beschouwd wordt (en dus alle oneindig veel dimensies in principe gesimuleerd worden). Vervolgens is deze *uitgebreide centrumvariëteitreductie* in Hoofdstuk 2 toegepast op verschillende andere stelsels van reactie-diffusievergelijkingen, om te tonen hoe breed inzetbaar de ontwikkelde methode is. In het bijzonder is hierbij een laag-dimensionale chaotische attractor gevonden, die, anders dan de oorspronkelijke Lorenz attractor, blijft bestaan in simulaties van het volledige PDV-stelsel.

Al met al kunnen we concluderen dat de uitgebreide centrumvariëteitreductie ervoor zorgt dat niet alleen het ontstaan van patronen in een primaire bifurcatie, maar ook diens evolutie volgens secundaire (of tertiaire, etc.) bifurcaties bestudeerd kunnen worden op een laag-dimensionale variëteit. Doordat het grootste deel van de amplitudevergelijkingen tot op leidende orde exponentieel aantrekkend gedrag vertoont, is het helder te identificeren welke vergelijkingen bepalend zijn voor de dynamica van het gehele systeem.

5.9 Stabiliteit van een bodemlaag van fytoplankton

De aanleiding voor het onderzoek dat gepresenteerd is in Hoofdstuk 2 was het artikel [176], waarin de methode min of meer ontwikkeld werd voor een specifiek model wat toegepast wordt op de dynamica van fytoplankton. Deze toepassing vereist wat uitleg. Binnen de verschillende planktonsoorten onderscheidt fytoplankton zich doordat het zijn energie verkrijgt via fotosynthese. Het is het soort plankton dat vergelijkbaar is met een plant, tegenover zoöplankton, wat meer weg heeft van een beestje. Fytoplankton vormt de basis van de voedselketen in de oceanen, maar is ook een belangrijke schakel in het aanpakken van het broeikaseffect, omdat het op zeer effectieve wijze koolstofdioxide uit de atmosfeer haalt en omzet in zuurstof.

Wiskundig gezien is fytoplankton interessant omdat observaties laten zien dat de koloniën zich concentreren op een zeer specifieke diepte: ze zijn gelokaliseerd. Dit is toe te schrijven aan de balans die zij trachten te vinden tussen de beschikbaarheid van licht en voedingsstoffen, afkomstig van respectievelijk het wateroppervlak en de bodem. Wanneer het water waar het model betrekking op heeft erg diep of troebel is, kan licht niet tot aan de bodem penetreren. Het plankton

zal in dat geval de gunstige diepte zoeken waar zowel licht als voeding optimaal verkrijgbaar zijn, en dat is niet aan de bodem. Dit fenomeen noemen we een *diep chlorofyl maximum*, en is de focus van [176]. Wanneer het water echter niet erg diep is, reikt het zonlicht tot aan de bodem, en aangezien de voedingsvoorziening aan de bodem optimaal is, is de gunstigste diepte voor de planktonkolonie dan wel op de bodem; er vormt zich dan een *bodemlaag*.

In Hoofdstuk 3 staat een reactie-diffusiestelsel centraal dat de interactie tussen fytoplankton en diens voedingsstoffen beschrijft. Dit bewuste model is in wiskundige context eerder geanalyseerd in [177] en [176]. In [177] is de lineaire stabiliteit van de homogene oplossing (geen plankton, constante voedingsstof) bestudeerd, en daar werd al ontwaard welke parameters verantwoordelijk zijn voor het vormen van een diep chlorofyl maximum, dan wel een bodemlaag. Het spectrum van de homogene oplossing verdeelt zich over twee verzamelingen, en afhankelijk van de precieze parameters van het systeem is de eigenwaarde die hoort bij een bodemlaag of een diep chlorofyl maximum het grootst. Dit geeft precies aan welk van beide profielen in de eerste plaats zal ontstaan bij het destabiliseren van de homogene oplossing. Numerieke continuatie van deze bifurcaties heeft in [177] laten zien dat een diep chlorofyl maximum vrijwel direct na ontspringen periodiek gaat trillen. In [176] wordt bewijs geleverd voor deze numerieke conclusie door te laten zien dat de transkritische bifurcatie die hoort bij de oorsprong van de gelokaliseerde oplossing, binnen een klein parametergebied wordt opgevolgd door een (secundaire) Hopf bifurcatie. Eigenlijk wordt in [176] dus een rudimentaire versie van uitgebreide centrumvariëteitreductie uitgevoerd.

Na de ontplooiing van de precieze methodiek die aan de resultaten van [176] ten grondslag ligt, in Hoofdstuk 2, wordt deze reductie in Hoofdstuk 3 toegepast op het fytoplanktonmodel. In eerste instantie wordt de methode nog verder verfijnd. In plaats van een reductie naar twee niet-triviale, en oneindig veel triviale amplitudevergelijkingen (gewone differentiaalvergelijkingen), presenteren we deze reductie in Hoofdstuk 3 in een equivalente vorm waarbij een gewone differentiaalvergelijking aan één lineaire partiële differentiaalvergelijking gekoppeld is. Deze lineaire PDV blijkt oplosbaar, waardoor de reductie helder gepresenteerd en toegepast kan worden. In eerste instantie herontdekken we in Hoofdstuk 3 kort de resultaten uit [176]. Dat wil zeggen, we vinden de transkritische bifurcatie waarbij een diep chlorofyl maximum ontstaat, en de vrijwel direct daaropvolgende Hopf bifurcatie die maakt dat de planktonconcentratie gaat oscilleren.

Vervolgens bekijken we het parameterregime waarin een bodemlaag ontspringt in plaats van een diep chlorofyl maximum en analyseren we de stabiliteit van deze ontstane bodemlaag. Anders dan in het geval van een diep chlorofyl maximum, tonen we met behulp van de uitgebreide centrumvariëteitreductie aan dat een stationaire bodemlaag niet kort na zijn ontstaan kan destabiliseren.

In plaats daarvan blijft het patroon bestaan als stationaire oplossing van het systeem, in elk geval binnen het parameterregime waarin onze reductie toepasbaar is. Dit gedrag is bovendien bevestigd door middel van numerieke simulaties. Toch blijkt de analyse van de bodemlaag significant anders dan die van het diep chlorofyl maximum, omdat er hogere orde termen nodig zijn in de asymptotische analyse.

5.10 Tumorspreiding met een Allee effect

Binnen de ecologie is het Allee effect een bekend fenomeen. Het beschrijft de groeidrempel van een populatie; de populatie kan zich pas voortplanten wanneer er genoeg individuen zijn. Er zijn verschillende verklaringen voor dit Allee effect, zoals de noodzaak voor genetische diversiteit, het niet kunnen vinden van een partner, of te weinig bescherming van elkaar tegen roofdieren. Het Allee effect is al in vele disciplines een bekend begrip, maar dat dit ook aanwezig zou zijn in de groei van sommige tumoren is een vrij recent inzicht. Desalniettemin is het intuïtief heel goed te motiveren, alleen al door het feit dat kleine tumoren minder gevaarlijk worden geacht dan grote.

We richten ons in Hoofdstuk 4 op hoe tumorcellen de omgevende gezonde cellen infiltreren. Het model dat gebruikt wordt neemt aan dat dit gebeurt via hapto- of chemotaxis, dóór de extracellulaire matrix; de voorkeursrichting van de tumorcellen om naartoe te groeien, is die van de gezonde cellen. We simplificeren het model tot één oneindig lange ruimtelijke dimensie en wiskundig gezien is zo'n doordringend front van tumorcellen een lopende golf met verschillende randvoorwaarden aan beide kanten van het domein. Aangezien de tumoren waar we ons op richten een heel duidelijke rand hebben, zou de overgang tussen de twee gebieden scherp moeten zijn. Zo'n snelle transitie is een fenomeen dat je vaak ziet bij singulier verstoorde problemen, dus er is in ons model ook een kleine parameter aanwezig.

Binnen kankeronderzoek is het vrijwel onmogelijk om een modelkeuze te maken die onbetwist blijft. Onze keuze viel op een model dat voorgesteld is in [125] en verder ontwikkeld is in [67] vanwege de relevante ervaring die we hiermee al hadden en de goede vergelijkingsmogelijkheden. Evenwel is het reactie-advectie-diffusiestelsel uit [67] aangepast om het Allee effect te bestuderen, tegenover het oorspronkelijke model waarin de voortplanting van tumorcellen gemodelleerd is door middel van een logistische groeiterm. Dit houdt in dat de populatie groeit via een kwadratisch verband totdat zij zo groot is dat de draagkracht van het ecosysteem bereikt is. Wanneer er sprake is van een groeidrempel, zou de voortplantingsterm van de populatie negatief moeten zijn bij een kleine populatiedichtheid. We modelleren het Allee effect daarom met een kubische term.

In [67] is bewezen dat het model met logistische groei vier types lopende golfoplossingen heeft. De soorten worden van elkaar onderscheiden door de snelheid van de transitie van tumorisch naar gezond gebied, maar ook door de dichtheid van tumorcellen in het gezonde gebied verder weg van deze transitie. Wegens de eerdergenoemde scherpe rand van sommige tumoren, worden niet alle types die geconstrueerd zijn in [67] relevant geacht. Toch blijken drie van de vier soorten oplossingen zichtbaar in numerieke simulaties van het PDV-model, wat een indicatie is voor de stabiliteit van deze lopende golven.

Het toevoegen van het Allee effect in het model heeft een tweevoudig resultaat. Enerzijds laten we zien dat alleen de meest relevante van de verschillende types oplossingen uit [67] blijft bestaan in de aanwezigheid van een groeidrempel, terwijl de andere types niet meer bestaan. Anderzijds, bevestigen we de experimentele resultaten die eerder niet te verklaren waren met een model van deze vorm. Dit betreft de relatie tussen de invasiesnelheid van een tumor en de dichtheid van collageen (het belangrijkste onderdeel van de extracellulaire matrix). Die relatie blijkt niet monotoon te zijn, maar een duidelijk maximum te hebben. Deze *bifasische relatie* is ook aangetoond in het model dat we beschouwen in Hoofdstuk 4, en was geen kenmerk van het logistische groeimodel.

De methoden die we gebruiken in dit hoofdstuk zijn afkomstig uit de geometrische verstoringsanalyse en canard theorie, wat wordt toegelicht in sectie 1.4.

5.11 Vegetatiepatronen met een lange golfenlengte

De laatste natuurlijke toepassing van wiskundige modellen die beschouwd wordt in dit proefschrift speelt zich af in semi-droge gebieden van de aarde. Het is een breed geaccepteerd feit dat, onderhevig aan klimaatverandering, de woestijnen zich langzaam uitbreiden. Dit is problematisch omdat woestijngrond onvruchtbaar is voor de verbouwing van de gewassen die nodig zijn voor het voeden van de continu groeiende maatschappij. Omdat tijdens de overgang van vruchtbaar naar kale grond allerlei vegetatiepatronen geobserveerd zijn is dit bij uitstek een natuurfenomeen waar wiskundigen zich over kunnen buigen. De patronen die geobserveerd worden zijn grofweg in te delen in drie groepen: strepen, stippen, en labyrinthpatronen. In het geval dat het grondoppervlak licht glooiend is en er geen sprake is van begrazing, zijn het vooral de streepatronen die geobserveerd worden. Deze strepen vormen zich parallel aan de hoogtecontouren van de helling, en migreren langzaam omhoog. Deze beweging kan verklaard worden door het feit dat er een wateroverschot bovenaan de helling is, waardoor een gewas zich aan die zijde beter kan voorplanten, terwijl het watertekort onderaan de helling ervoor zorgt dat vegetatie afsterft. Dit specifieke fenomeen bestuderen we in Hoofdstuk 5.

Het model dat geanalyseerd wordt is wederom van het reactie-advectie-diffusietype en modelleert de interactie tussen water- en vegetatiedichtheid op gebieden met een helling. Het model heet het *gegeneraliseerd Klausmeier-Gray-Scott (gKGS) model*, omdat het in een zeker opzicht lijkt op twee voorgangers: het Klausmeier model [88] en het Gray-Scott model [62]. De eerste modelleert water zonder diffusie, en de tweede modelleert een gebied zonder helling. Door beide mechanismen samen te voegen kunnen meer aspecten van dit natuurlijke fenomeen beschreven worden dan in ieder van de individuele modellen doet.

Het ruimtelijke domein waarop de analyse van Hoofdstuk 5 zich afspeelt is twee-dimensionaal. Maar aangezien strepen triviaal uitgebreid zijn in één richting, is het existentieprobleem van streepoplossingen in het gKGS model in essentie één-dimensionaal. De streepatronen zoals ze geobserveerd worden in de woestijn zijn daarom wiskundig te beschrijven als een periodieke herhaling van bijna gelokaliseerde pulsen van vegetatie, die met een constante snelheid voortbewegen. Net als in het vorige hoofdstuk, gaat het hier dus om een lopende golfoplossing.

Een studie naar het bestaan van dergelijke oplossingen en diens stabiliteit was in het geval van vlak terrein al gedaan in [34, 39, 36], met het Gray-Scott model. De technieken die gebruikt zijn in Hoofdstuk 5 zijn grotendeels afkomstig van deze referenties, maar dienden in sommige gevallen sterk aangepast te worden. Een cruciaal verschil tussen beide modellen is namelijk het gebrek aan symmetrie in het gKGS model. Hierdoor zijn een groot deel van de argumenten voor de bewijzen ongeldig. In Hoofdstuk 5 hebben we daarom andere technieken ontwikkeld en toegepast om ook zonder symmetrie stellingen te kunnen bewijzen over het bestaan van streepatronen.

Het moet gezegd worden dat in dit hoofdstuk, waarin de resultaten sterk afhankelijk zijn van asymptotische argumenten, een tamelijk specifieke keuze is gemaakt voor de parameterruimte waarin de patronen zich vormen. Ook deze schalingsafhankelijkheid is gepresenteerd in Hoofdstuk 5.

Nadat eerst de existentie van streepatronen met een lange golflengte is afgeleid, beschouwen we de stabiliteit van deze patronen. De numerieke resultaten uit [143], die aantonen dat strepen stabiel kunnen zijn tegen verstoringen (zoals je die tegenkomt in de natuur), gaf aanleiding om te verwachten dat de geconstrueerde patronen van Hoofdstuk 5 dat ook zouden zijn. Het feit dat streepatronen instabiel zijn op vlak terrein (wat volgt uit eerdere resultaten in het Gray-Scott model, [143]) maar stabiel worden wanneer het terrein glooit, is bovendien te motiveren vanuit het feit dat het ene geval niet, en het andere wel geobserveerd wordt. Toch tonen we in Hoofdstuk 5 aan dat, in het schalingsregime waar we ons tot beperkt hebben, verstoringen in de transversale richting van het patroon groeien. Met andere woorden; de streepatronen uit dat

hoofdstuk zijn, wanneer beschouwd in twee ruimtelijke dimensies, instabiel. De meest aannemelijke verklaring hiervoor is de restrictie die opgelegd wordt door de verstoringsanalyse; de parameters waarmee numerieke simulaties gedaan zijn in [143] vallen wellicht niet in het door ons toegestane parametergebied.

Toch is de kous hiermee nog niet af. Hoewel twee ruimtelijke dimensies overduidelijk een betere beschrijving geven van de realiteit, zijn de patronen in één dimensie (dus zonder de triviale uitbreiding) in wiskundig opzicht zeker ook interessant. Deze patronen blijken wel stabiel te kunnen zijn, en in Hoofdstuk 5 wordt een precies overzicht gegeven van de mogelijke bifurcaties.

De methoden die gebruikt worden in dit hoofdstuk zijn geometrische verstoringsanalyse, alsmede een Evans functie analyse waarbij het meerschallige karakter van dit probleem uitgebuit wordt.