ある活性因子－抑制因子系におけるパターンの崩壊現象

鈴木香奈子*

東北大学国際高等研究教育機構

1　はじめに

自然界に見られるパターンの自律的形成のメカニズム解明は，数理生物学において最も関心を集める問題の一つである．1952 年に A. M. Turing が「拡散誘導不安定化現象」を発見して以来，反応拡散系を用いて多くの現象が説明可能であることが分かってきた．Turing のアイディアを発展させ，A. Gierer と H. Meinhardt は，具体的にどのような反応がどのようなパターンを生み出すかを考え，いくつかの生物の形態形成のモデルを提唱している．そのうちの一つが，次の反応拡散系である [1]：

$$\begin{cases} a_t = D_a a_{xx} - \mu a + \rho \left(c\dfrac{a^2}{h} + \rho_0 \right) & (0 < x < l, \quad t > 0), \\ h_t = D_h h_{xx} - \nu h + c' \rho' a^2 & (0 < x < l, \quad t > 0), \\ a_x = h_x = 0 \qquad (x = 0,\ l, \quad t > 0). \end{cases} \tag{GM}$$

ここで，$a = a(x,t)$, $h = h(x,t)$ は活性因子，抑制因子と呼ばれる化学物質の濃度を表し，D_a, D_h, μ, ν, c, c', ρ_0 は正定数である．一方，$\rho = \rho(x)$ と $\rho' = \rho'(x)$ は正値関数である．この方程式系は，活性因子は自己触媒作用により自己増殖し，さらに抑制因子の生産を促進する．一方，抑制因子は活性因子の際限ない増加を抑制するという相互作用を持つ．さらに，活性因子の拡散は遅く，抑制因子の拡散は速いと仮定すると，ほとんど一様な初期濃度分布から，始めに少し活性因子が増加した場所では自己触媒作用により活性因子はどんどん増殖し，一方，抑制因子の拡散は速いので，遠方での活性因子の増加は抑制される．その結果，初めに活性因子が増加を始めた場所では，活性因子の増加が続き，その周囲は抑制因子によって増加が抑制され，活性因子の空間非一様な濃度分布が得られる．Gierer と Meinhardt は，活性因子の濃度が高い場所から細胞や組織の変化が始まると仮定し，このモデルを用いて，ヒドラの頭部再生実験や移植実験を説明する数値実験を行った．

このように，(GM) においては活性因子の空間的非一様な濃度分布（パターン）が得られることが期待される．そしてそのパターンが，実際の現象を説明する際に重要な役割を果たしている．しかし，次節に述べる結果からわかるように，$\rho_0 = 0$ の場合，活性因子はパターンの形成に失敗する場合がある（パターンの崩壊）．ここで ρ_0 は基礎生産項と呼ばれ，単位時間当たりに生産される活性因子の量を表す．パターンの崩壊現象は，パターン形成のモデルとしては期待されない．では，このような現象はどのような状況で起こりうるのだろうか，パターンの崩壊のメカニズムはどのようなものか，これらの問題に答えることは，逆にパターン形成のメカニズム解明へつながると期待する．

2　主結果

ここでは，(GM) を少し一般化した反応拡散系を考察する．生物の形態形成は通常非均一な環境の下で行われるのが自然であるため，係数が空間変数に依存する反応拡散系を考察する．

* kasuzu-is@m.tains.tohoku.ac.jp

Ω を N 次元 Euclid 空間 $\mathbb{R}^N$ の有界領域とし，その境界 $\partial\Omega$ は滑らかとする．$(d_{i,j}^{(a)}(x))$ および $(d_{i,j}^{(h)}(x))$ を $N \times N$ 実対称行列で，正定数 d_a, d_h が存在し，

$$|\xi|^2 \leq \sum_{i,j=1}^{N} d_{i,j}^{(a)} \xi_i \xi_j \leq d_a |\xi|^2, \quad |\xi|^2 \leq \sum_{i,j=1}^{N} d_{i,j}^{(h)} \xi_i \xi_j \leq d_h |\xi|^2$$

がすべての $\xi \in \mathbb{R}^N$ と $x \in \Omega$ に対し成立するとする．関数 $d_{i,j}^{(a)}(x)$, $d_{i,j}^{(h)}(x)$ とその一階偏導関数 $\nabla d_{i,j}^{(a)}(x)$, $\nabla d_{i,j}^{(h)}(x)$ は $\overline{\Omega}$ 上 Hölder 連続であるとする．二つの楕円型偏微分作用素

$$\boldsymbol{A}_a = \sum_{i,j=1}^{N} \frac{\partial}{\partial x_i} \left(d_{i,j}^{(a)}(x) \frac{\partial}{\partial x_j} \right), \quad \boldsymbol{A}_h = \sum_{i,j=1}^{N} \frac{\partial}{\partial x_i} \left(d_{i,j}^{(h)}(x) \frac{\partial}{\partial x_j} \right)$$

および，境界作用素

$$\boldsymbol{B}_a = \sum_{i,j=1}^{N} \nu_i d_{i,j}^{(a)} \frac{\partial}{\partial x_j}, \qquad \boldsymbol{B}_h = \sum_{i,j=1}^{N} \nu_i d_{i,j}^{(h)} \frac{\partial}{\partial x_j}$$

を導入する．ただし，$\nu = (\nu_1, \ldots, \nu_N)$ は，$\partial\Omega$ の外向き単位法線ベクトルである．これらを用いて，考える方程式は以下のものである：

$$\begin{cases} \dfrac{\partial A}{\partial t} = \varepsilon^2 \boldsymbol{A}_a A - \mu_a(x) A + \rho_a(A, H, x) \dfrac{A^p}{H^q} + \sigma_a(x), \\ \tau \dfrac{\partial H}{\partial t} = D \boldsymbol{A}_h H - \mu_h(x) H + \rho_h(A, H, x) \dfrac{A^r}{H^s} + \sigma_h(x). \end{cases} \tag{2.1}$$

境界条件と初期条件には

$$\boldsymbol{B}_a A = 0 \quad \text{かつ} \quad \boldsymbol{B}_h H = 0 \qquad \text{for } x \in \partial\Omega,\ t > 0, \tag{2.2}$$

$$A(x, 0) = A_0(x), \quad H(x, 0) = H_0(x) \qquad \text{for } x \in \Omega \tag{2.3}$$

を課す．ここで，ε, D および τ は正定数であり，$\mu_a(x)$, $\mu_h(x)$ は $\overline{\Omega}$ 上 Hölder 連続関数で

$$0 < k_1^{(a)} \leq \mu_a(x) \leq k_2^{(a)}, \quad 0 < k_1^{(h)} \leq \mu_h(x) \leq k_2^{(h)} \quad (x \in \overline{\Omega}) \tag{2.4}$$

を満たす．反応係数 $\rho_a(A, H, x)$ と $\rho_h(A, H, x)$ は，$(A, H, x) \in (\mathbb{R}, \mathbb{R}, \overline{\Omega})$ で定義された連続関数であり，(A, H) に関して連続的微分可能で，x については Hölder 連続とする．さらに正定数 c_a, C_a, c_h, C_h が存在して

$$0 < c_a < \rho_a(A, H, x) \leq C_a, \quad \left| \frac{\partial \rho_a}{\partial A}(A, H, x) \right| + \left| \frac{\partial \rho_a}{\partial H}(A, H, x) \right| \leq C_a, \tag{2.5}$$

$$0 < c_h < \rho_h(A, H, x) \leq C_h, \quad \left| \frac{\partial \rho_h}{\partial A}(A, H, x) \right| + \left| \frac{\partial \rho_h}{\partial H}(A, H, x) \right| \leq C_h \tag{2.6}$$

がすべての $A \geq 0$, $H \geq 0$, $x \in \overline{\Omega}$ に対して成立するとする．基礎生産項 σ_a と σ_h に対しては

$$\sigma_a,\ \sigma_h \in C^{\gamma}(\overline{\Omega}), \quad \text{かつ} \quad \sigma_a(x) \geq 0,\ \sigma_h(x) \geq 0 \text{ on } \overline{\Omega} \tag{2.7}$$

を仮定する．また，初期値については

$$A_0,\ H_0 \in C^{2+\gamma}(\overline{\Omega}),\ \boldsymbol{B}_a A_0|_{\partial\Omega} = \boldsymbol{B}_h H_0|_{\partial\Omega} = 0 \quad \text{かつ} \quad A_0(x) > 0,\ H_0(x) > 0 \text{ on } \overline{\Omega}$$

とする．ただし，$0 < \gamma < 1$ である．最後に，指数 (p, q, r, s) は

$$p > 1, q > 0, r > 0, s \geq 0 \quad \text{かつ} \quad 0 < \frac{p-1}{r} < \frac{q}{s+1}. \tag{2.8}$$

を満たすと仮定する．

2.1 パターンの崩壊

活性因子と抑制因子の基礎生産項がともに自明な場合，つまり $\sigma_a(x) \equiv \sigma_h(x) \equiv 0$ の場合に，真に正の初期値から出発して，最後には活性因子と抑制因子の濃度がともに恒等的に 0 に収束する現象が数値実験により観察される．ここで，$\sigma_a(x) \equiv \sigma_h(x) \equiv 0$ とした (2.1)–(2.3) において，$(A,H) = (0,0)$ は定常解ではないということに注意する．定常解とは，(2.1) の左辺を 0 として得られる時間によらない解のことである．このことからも分かるように，$(A,H) = (0,0)$ に収束する解の存在は自然なことではなく，そのダイナミクスを詳しく解析することには意味がある．以下では，活性因子が空間パターンの形成に失敗することをパターンの崩壊と呼び，基礎生産項とパターンの崩壊の関係について述べる．基礎生産項について次のように場合分けをしておくと便利である：

$$\begin{aligned} &\text{Case I}: \ \sigma_a(x) \equiv 0, \ \sigma_h(x) \equiv 0; && \text{Case II}: \ \sigma_a(x) \equiv 0, \ \sigma_h(x) \not\equiv 0; \\ &\text{Case III}: \ \sigma_a(x) \not\equiv 0, \ \sigma_h(x) \not\equiv 0; && \text{Case IV}: \ \sigma_a(x) \not\equiv 0, \ \sigma_h(x) \equiv 0; \end{aligned}$$

さらに，二つの線形境界値問題の解 $\Sigma_{a,\varepsilon}$, $\Sigma_{h,D}$ を導入する：

$$\begin{cases} D\boldsymbol{\Lambda}_a \Sigma_{a,\varepsilon} - \mu_a(x)\Sigma_{a,\varepsilon} + \sigma_a(x) = 0 \quad \text{for } x \in \Omega, \\ \boldsymbol{B}_a \Sigma_{a,\varepsilon} = 0 \quad \text{for } x \in \partial\Omega, \end{cases} \tag{2.9}$$

$$\begin{cases} D\boldsymbol{\Lambda}_h \Sigma_{h,D} - \mu_h(x)\Sigma_{h,D} + \sigma_h(x) = 0 \quad \text{for } x \in \Omega, \\ \boldsymbol{B}_h \Sigma_{h,D} = 0 \quad \text{for } x \in \partial\Omega. \end{cases} \tag{2.10}$$

境界値問題 (2.9) と (2.10) がそれぞれただ一つの古典解をもつことはよく知られている．もし $\sigma_h(x) \geq 0$ かつ $\sigma_h(x) \not\equiv 0$ ならば，(2.9) の解 $\Sigma_{a,\varepsilon}(x)$ は真に正の値をとるが，一方 $\sigma_h(x) \equiv 0$ ならば，$\Sigma_{h,D}(x) \equiv 0$ である．同じ性質が (2.9) の解$\Sigma_{h,D}(x)$ に対しても成立する．

では，主結果を述べていこう．仮定 (2.7) と最大値の原理 ([6] などを参照) からすぐに分かるように，$\sigma_a(x) \not\equiv 0$ の場合は，(2.1)–(2.3) の解は真に正となる．従って，Case III と Case IV では，上に述べたような $(A,H) \to (0,0)$ に収束する解は存在しない．一方，Case I と Case II でかつ係数が空間変数によらない定数の場合，$t \to +\infty$ のとき，$\overline{\Omega}$ 上一様に $(A,H) \to (0,0)$ となる解の存在を示すことができる ([8, 5])．次の定理 2.1 は，[8] の結果を (2.1)–(2.3) の場合に一般化して得られる：

定理 2.1 (Case I と Case II)**.** $\sigma_a(x) \equiv 0$ とする．τ は $\tau > qk_2^{(h)}/[(p-1)k_1^{(a)}]$ を満たし，初期値は

$$\left(\min_{x\in\overline{\Omega}} H_0(x)\right)^q > \frac{C_a(p-1)}{k_1^{(a)}(p-1) - qk_2^{(h)}/\tau} \left(\max_{x\in\overline{\Omega}} A_0(x)\right)^{p-1} \tag{2.11}$$

を満たすとする．このとき，(2.1)–(2.3) の解 $(A(x,t), H(x,t))$ は

$$0 < \max_{x\in\overline{\Omega}} A(x,t) \leq Ce^{-k_1^{(a)}t}, \quad \max_{x\in\overline{\Omega}} |H(x,t) - \Sigma_{h,D}(x)| \leq Ce^{-k_1^{(h)}t/\tau}$$

を満たす．ただし，C は $(A_0(x), H_0(x))$ に依存する正定数であり，$\Sigma_{h,D}(x)$ は (2.10) の解である．

また，Case II に限れば次の定理が得られる．

定理 2.2 (Case II)**.** $\sigma_a(x) \equiv 0$ かつ $\max_{x\in\overline{\Omega}} \sigma_h(x) > 0$ と仮定する．$\delta_h = \min_{x\in\overline{\Omega}} \Sigma_{h,D}(x)$, $\Gamma_h = \max_{x\in\overline{\Omega}} \Sigma_{h,D}(x)$ とおく．もし初期値 $(A_0(x), H_0(x))$ が

$$\min\left\{ \left((\delta_h/\Gamma_h)^{k_2^{(h)}/k_1^{(h)}} \min_{x\in\overline{\Omega}} H_0(x) \right)^q, \left(\delta_h k_1^{(h)}/k_2^{(h)} \right)^q \right\} > \frac{C_a}{k_1^{(a)}} \left(\max_{x\in\overline{\Omega}} A_0(x) \right)^{p-1} \tag{2.12}$$

を満たすならば,

$$0<\max_{x\in\overline{\Omega}}A(x,t)\le Ce^{-k_1^{(a)}t},\quad \max_{x\in\overline{\Omega}}|H(x,t)-\Sigma_{h,D}(x)|\le Ce^{-k_1^{(h)}t/\tau}$$

が成立する．ここで C は初期値 $(A_0(x),H_0(x))$ に依存する正定数であり，$\Sigma_{h,D}(x)$ は (2.10) の解である．

定理 2.2 は，τ の大きさによらない結果であることに注意する．これに対し，Case I の場合のパターンの崩壊には，τ が大きいという条件は外すことができない：

命題 2.3. $\sigma_a(x)\equiv\sigma_h(x)\equiv 0$ とする．初期−境界値問題 (2.1)–(2.3) の解 $(A(x,t),H(x,t))$ で，(i) すべての $x\in\overline{\Omega}$ と $t>0$ に対して $H(x,t)^q>\rho_a(x)A(x,t)^{p-1}/\mu_a(x)$ を満たし，(ii) $t\to+\infty$ のとき $(A(x,t),H(x,t))\to(0,0)$ となるものが存在するならば，$\tau\ge qk_1^{(h)}/(k_2^{(a)}(p-1))$ でなければならない．

定理 2.1 と定理 2.2 から, $\sigma_a(x)\equiv 0$ の場合には, 初期値がある条件を満たせば $t\to+\infty$ のときに $A(x,t)\to 0$ となることが分かる．特に定理 2.2 から， 仮定 $\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_h(x)>0$ はパターンの崩壊を防ぐ役割を果たさず，それどころか，τ に関する条件が不要になることが分かる．さらに注意を二つ述べておく．(i) Case II の場合には定理 2.1 と 2.2 のどちらも適用可能である．τ が大きく，かつ $\min_{x\in\overline{\Omega}}H_0(x)$ も大きい場合には，定理 2.1 の十分条件の方が弱い．(ii) 定理 2.1 の τ に対する条件と命題 2.3 のそれは，$k_1^{(h)}/k_2^{(h)}\le 1\le k_2^{(a)}/k_1^{(a)}$ であるから，定理 2.1 での条件の方が強い．しかし，もし μ_a と μ_h がともに定数の場合は一致する．

Case III と Case IV のときパターンの崩壊は起きないのだろうか．ここでは，次に定義するほとんど分離されたパターンが重要な役割を果たす．

定義 2.4. 初期−境界値問題 (2.1)–(2.3) の定常解 $(A(x),H(x))$ がすべての $x\in\overline{\Omega}$ に対して

$$-\mu_a(x)+\rho_a(A(x),H(x),x)\frac{A(x)^{p-1}}{H(x)^q}<0\quad かつ\quad -\mu_h(x)+\rho_h(A(x),H(x),x)\frac{A(x)^r}{H(x)^{s+1}}<0$$

を満たすとき，ほとんど分離されたパターンであると呼ぶ．

Case III の場合，ほとんど分離されたパターンの存在とその漸近安定性を証明することができる．

定理 2.5. $\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)>0$ かつ $\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_h(x)>0$ とする．さらに, $0<r<1$ の場合には $\min_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\ge\gamma_a(\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x))^p$ を仮定する．ただし，γ_a は $\sigma_a(x)$ に無関係な正定数である．このとき $m_0>0$ が存在して，$\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\le m_0$ である限り，(2.1)–(2.3) の定常解 $(A_*(x),H_*(x))$ で

$$\|A_*-\Sigma_{a,\varepsilon}\|_{L^\infty}\le C\left(\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\right)^p,\quad \|H_*-\Sigma_{h,D}\|_{L^\infty}\le C\left(\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\right)^r \tag{2.13}$$

を満たすものが存在する．ここで C は正定数で，$\Sigma_{a,\varepsilon}$, $\Sigma_{h,D}$ はそれぞれ (2.9), (2.10) の解である．さらに，この解は漸近安定である．

定理 2.5 に現れる m_0 は小さい量なので, 定常解 $(A_*(x),H_*(x))$ がほとんど分離されたパターンであることは容易に分かる．なぜなら，仮定 $\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\le m_0$ と $\sigma_a(x)$ によらないある定数 $\delta>0$ が存在して $H(x)>\delta$ である事実から分かる．もし，(2.1)–(2.3) の解で $(A_*(x),H_*(x))$ に収束するものが存在するならば，その現象もパターンの崩壊と呼ぶことにする．実際 (2.13) から，m_0 が十分小さいとき $(A_*(x),H_*(x))$ の形状はほとんど $(\Sigma_{a,\varepsilon}(x),\,\Sigma_{h,D}(x))$ と同じであることに注意し，さらに $\Sigma_{a,\varepsilon}(x)>0$ かつ $\max_{x\in\overline{\Omega}}\Sigma_{a,\varepsilon}(x)<m_0/k_1^{(a)}$ であることを使うと，$A_*(x)$ は x について一様に小さい値をとる関数となるからである．

次の定理で，Case III の場合のパターンの崩壊について述べる．そのために準備をする．二つの量 $0<\kappa_a<K_a$ を次の代数方程式の二つの根とする：

$$-k_1^{(a)}\xi+\frac{C_a}{\delta_h^q}\xi^p+\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)=0.$$

ただし，$\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x) \le m_0$ とする．m_0 は定理 2.5 に現れる正定数である．次のことが容易に確かめられる：$\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x) \to 0$ のとき

$$\kappa_a = \frac{1}{k_1^{(a)}}\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x) + O\left((\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x))^p\right), \tag{2.14}$$

$$K_a = \left(\frac{k_1^{(a)}\delta_h^q}{C_a}\right)^{1/(p-1)} - \frac{k_1^{(a)}}{p-1}\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x) + o(\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)). \tag{2.15}$$

定理 2.6 (Case III)**.** 定理 2.5 の仮定が成立しているとする．もし初期値 $(A_0(x), H_0(x))$ が

$$\max_{x\in\overline{\Omega}} A_0(x) < K_a, \qquad H_0(x) \ge \max_{x\in\overline{\Omega}} \Sigma_{h,D}(x) \tag{2.16}$$

を満たすならば，$(A_0(x), H_0(x))$ に依存する正定数 C と γ が存在して

$$\max_{x\in\overline{\Omega}}\left(|A(x,t) - A_*(x)| + |H(x,t) - H_*(x)|\right) \le Ce^{-\gamma t}$$

がすべての $t > 0$ で成立する．ここで，$(A_*(x), H_*(x))$ は定理 2.5 で与えられる定常解である．

定理 2.6 の仮定 (2.16) は (2.15) とあわせると，初期値が $(A_*(x), H_*(x))$ から大きく離れていてもパターンの崩壊が起きることを意味している．一方，Case IV のときほとんど分離されたパターンは存在しない．なぜなら，(2.1) の H に対する方程式を使って

$$0 = \int_\Omega \left\{D\boldsymbol{\Lambda}_h H - \left(\mu_h - \rho_h\frac{A^r}{H^{s+1}}\right)H\right\}dx = \int_\Omega -\left(\mu_h - \rho_h\frac{A^r}{H^{s+1}}\right)H\,dx$$

より，$-\mu_h + \rho_h A^r/H^{s+1} < 0$ が成立することは無いからである．従って，パターンの崩壊を最も簡単に避ける方法は，Case IV を考察することである．

3 証明

定理 2.1, 2.2 と 2.6 で示されるパターンの崩壊の最終局面を証明するアイディアは，最大値の原理を使って，解の下からの評価と上からの評価を求めることにある．ここでは定理 2.1 の証明の概略を述べる．その後に，定理 2.5 の証明のアイディアを述べることにする．

定理 *2.1* の証明の概略*.* $(A(x,t), H(x,t))$ を (2.1)–(2.3) で $\sigma_a(x) \equiv \sigma_h(x) \equiv 0$ としたものの解とする．最大値の原理を使うと，次の補題が成立することが容易にわかる：

補題 3.1. すべての $x \in \overline{\Omega}, t > 0$ に対して，次が成り立つ：

$$A(x,t) \ge e^{-k_2^{(a)}t}\min_{x\in\overline{\Omega}} A_0(x), \quad H(x,t) \ge e^{-k_2^{(h)}t/\tau}\min_{x\in\overline{\Omega}} H_0(x).$$

ここで，$\underline{v}(t) = e^{-k_2^{(h)}t/\tau}\min_{x\in\overline{\Omega}} H_0(x)$ とおく．

次に，解の上からの評価を求める．まず $A(x,t)$ の上からの評価を求めるには，次の補題が重要な役割を果たす：

補題 3.2. τ は $\tau > qk_2^{(h)}/((p-1)k_1^{(a)})$ を満たし，正数 m_1 は

$$m_1^{p-1} < \frac{1}{C_a}\left(k_1^{(a)} - \frac{qk_2^{(h)}}{(p-1)\tau}\right)\underline{v}(0)^q \tag{3.1}$$

を満たすとする．このとき初期値問題

$$\frac{dm}{dt} = -k_1^{(a)} m + C_a \frac{m^p}{\underline{v}^q}, \quad m(0) = m_1 \tag{3.2}$$

の解はすべての $t > 0$ で存在し，さらに m_1 と $\underline{v}(0)$ に依存する正数 C が存在して $m(t) \le Ce^{-k_1^{(a)} t}$ が成り立つ．

ここで C_a は (2.5) で現れた正数である．

補題 *3.2* の証明. $M(t) = 1/m(t)^{p-1}$ とおく．$M(t)$ を t で微分すると

$$\frac{dM}{dt} = (p-1)k_1^{(a)} M - (p-1)C_a \frac{1}{\underline{v}^q}$$

である．$M(0) = 1/m_1^{p-1}$ だから，

$$M(t) = \frac{1}{m_1^{p-1}} e^{k_1^{(a)}(p-1)t} - (p-1)C_a \int_0^t \frac{e^{k_1^{(a)}(p-1)(t-\xi)}}{\underline{v}(\xi)^q} \, d\xi$$

が得られる．$\underline{v}(t)$ の定義を思い出すと

$$\begin{aligned} M(t) &= \frac{1}{m_1^{p-1}} e^{k_1^{(a)}(p-1)t} - C_a \frac{p-1}{\underline{v}(0)^q} \int_0^t e^{k_1^{(a)}(p-1)(t-\xi) + qk_2^{(h)}\xi/\tau} \, d\xi \\ &= \left\{ \frac{1}{m_1^{p-1}} - C_a \frac{p-1}{\underline{v}(0)^q} \cdot \frac{1 - e^{-[k_1^{(a)}(p-1) - qk_2^{(h)}/\tau]t}}{k_1^{(a)}(p-1) - qk_2^{(h)}/\tau} \right\} e^{k_1^{(a)}(p-1)t} \end{aligned}$$

である．もし

$$\frac{1}{m_1^{p-1}} > C_a \frac{p-1}{\underline{v}(0)^q} \cdot \frac{1}{k_1^{(a)}(p-1) - qk_2^{(h)}/\tau}$$

が成り立てば，すべての $t > 0$ で $M(t) > 0$ が成立する． 従って，$m(t)$ がすべての $t > 0$ で存在し，かつ正数 C が存在して $m(t) \le Ce^{-k_1^{(a)} t}$ が成り立つ． □

補題 3.2 から，$\tau > qk_2^{(h)}/(k_1^{(a)}(p-1))$ と (2.11) が満たされるならば，

$$\frac{d\bar{u}}{dt} = -k_1^{(a)} \bar{u} + C_a \frac{\bar{u}^p}{\underline{v}^q}, \quad \bar{u}(0) = \max_{x \in \overline{\Omega}} A_0(x)$$

の解はすべて $t > 0$ で存在し，かつ $\bar{u}(t) \le Ce^{-k_1^{(a)} t}$ が成り立つ．ここで，C は $\bar{u}(0)$ and $\underline{v}(0)$ に依存する正数である．最大値の原理を適用すると

$$A(x,t) \le \bar{u}(t) \le Ce^{-k_1^{(a)} t} \qquad \text{for all } x \in \overline{\Omega},\ t > 0 \tag{3.3}$$

が分かる．これで $A(x,t)$ の上からの評価が得られた．$H(x,t)$ の上からの評価を求めるには，次の常微分方程式を考える：

$$\tau \frac{d\bar{v}}{dt} = -k_1^{(h)} \bar{v} + C_h \frac{\bar{u}^r}{\bar{v}^s} + \max_{x \in \overline{\Omega}} \sigma_h(x), \quad \bar{v}(0) = \max_{x \in \overline{\Omega}} H_0(x). \tag{3.4}$$

ここで C_h は (2.6) で導入した正定数である．評価 (3.3) を使うと，(3.4) の解はすべての $t > 0$ で存在することが分かり，さらに最大値の原理を使うと，$H(x,t) \le \bar{v}(t)$ が得られる．

最後に，これまで求めた評価を使って定理 2.1 の主張を示す．(3.3) から，$t \to +\infty$ のとき $\overline{\Omega}$ 上一様に $A(x,t) \to 0$ となることは明らかである．ゆえに，$H(x,t)$ の振る舞いを考察する．

$\Sigma_{h,D}(x)$ を (2.10) の解とし，$W(x,t)=H(x,t)-\Sigma_{h,D}(x)$ とおく．$W(x,t)$ は次の初期—境界値問題の解である：

$$\tau\frac{\partial W}{\partial t}=D\boldsymbol{\Lambda}_h W-\mu_h(x)W+\rho_h(A,H,x)\frac{A^r}{H^s}\quad\text{for } x\in\Omega,\ t>0,$$
$$\boldsymbol{B}_h W=0\quad\text{for } x\in\partial\Omega,\ t>0,$$
$$W(x,0)=H_0(x)-\Sigma_{h,D}(x)\quad\text{for } x\in\Omega.$$

$A(x,t)$ の上からの評価と，初めに求めた $H(x,t)$ の下からの評価を用いると

$$\rho_h(A,H,x)\frac{A^r}{H^s}\le C_h\frac{C^r e^{-rk_1^{(a)}t}}{\left[e^{-k_2^{(h)}t/\tau}\min_{x\in\overline{\Omega}}H_0(x)\right]^s}=C'e^{-\left[rk_1^{(a)}-sk_2^{(h)}/\tau\right]t}$$

が成り立つ．$\omega_0=\max_{x\in\overline{\Omega}}\left(H_0(x)-\Sigma_{h,D}(x)\right)$ とおき，$\omega(t)$ を次の初期値問題の解とする：

$$\tau\frac{d\omega}{dt}=-k_1^{(h)}\omega+C'e^{-\left[rk_1^{(a)}-sk_2^{(h)}/\tau\right]t}\quad\text{for } t>0,\quad \omega(0)=\omega_0.$$

ここで C' は正定数を表す．最大値の原理より，すべての $x\in\overline{\Omega}$ と $t>0$ に対して $W(x,t)\le\omega(t)$ が成り立つ．今

$$\omega(t)=\left\{\omega_0+C'\frac{1-e^{-\left[rk_1^{(a)}-\left(sk_2^{(h)}+k_1^{(h)}\right)/\tau\right]t}}{\tau rk_1^{(a)}-sk_2^{(h)}-k_1^{(h)}}\right\}e^{-k_1^{(h)}t/\tau},$$

であり，かつ $\tau>qk_2^{(h)}/[(p-1)k_1^{(a)}]$ と (2.8) から

$$\tau rk_1^{(a)}-\left(sk_2^{(h)}+k_1^{(h)}\right)>k_2^{(h)}[qr/(p-1)-(s+1)]+k_2^{(h)}-k_1^{(h)}>0$$

が成立するので，定理の主張が証明される． □

次に，定理 2.5 の証明のアイディアを述べてこの節を終わりにする．

定理 *2.5* の証明のアイディア．

ほとんど分離されたパターンの存在

存在の証明には，縮小写像の原理を用いる．$(A(x),H(x))$ を (2.1)–(2.3) の定常解とする．$A(x)=\Sigma_{a,\varepsilon}(x)+\phi(x)$, $H(x)=\Sigma_{h,D}(x)+\psi(x)$ とおき，方程式に代入し，$(\phi(x),\psi(x))$ が満たす方程式に書き換える：

$$\begin{cases}\varepsilon^2\boldsymbol{\Lambda}_a\phi-\mu_a(x)\phi+F_A^0\phi+F_H^0\psi=-F^0-R_1(\phi,\psi),\\ D\boldsymbol{\Lambda}_h\psi-\mu_h(x)\psi+G_A^0\phi+G_H^0\psi=-G^0-R_2(\phi,\psi).\end{cases}\tag{3.5}$$

境界条件は $\boldsymbol{B}_a\phi=\boldsymbol{B}_h\psi=0$ を課す．ここで

$$F^0=\rho_a(\Sigma_{a,\varepsilon},\Sigma_{h,D},x)\frac{\Sigma_{a,\varepsilon}^p}{\Sigma_{h,D}^q},$$
$$F_A^0=\frac{\partial\rho_a}{\partial A}(\Sigma_{a,\varepsilon},\Sigma_{h,D},x)\frac{\Sigma_{a,\varepsilon}^p}{\Sigma_{h,D}^q}+\rho_a(\Sigma_{a,\varepsilon},\Sigma_{h,D},x)p\frac{\Sigma_{a,\varepsilon}^{p-1}}{\Sigma_{h,D}^q},$$
$$F_H^0=\frac{\partial\rho_a}{\partial H}(\Sigma_{a,\varepsilon},\Sigma_{h,D},x)\frac{\Sigma_{a,\varepsilon}^p}{\Sigma_{h,D}^q}-\rho_a(\Sigma_{a,\varepsilon},\Sigma_{h,D},x)q\frac{\Sigma_{a,\varepsilon}^p}{\Sigma_{h,D}^{q+1}}$$

で，G^0, G_A^0 と G_H^0 は上で ρ_a, p と q を ρ_h, r と s で置き換えて同じ様に定義される．さらに $R_1(\phi,\psi)$ と $R_2(\phi,\psi)$ は

$$R_1(\phi,\psi)=\rho_a(\Sigma_{a,\varepsilon}+\phi,\Sigma_{h,D}+\psi,x)\frac{(\Sigma_{a,\varepsilon}+\phi)^p}{(\Sigma_{h,D}+\psi)^q}-\left(F^0+F_A^0\phi+F_H^0\psi\right),$$

$$R_2(\phi,\psi)=\rho_h(\Sigma_{a,\varepsilon}+\phi,\Sigma_{h,D}+\psi,x)\frac{(\Sigma_{a,\varepsilon}+\phi)^r}{(\Sigma_{h,D}+\psi)^s}-\left(G^0+G_A^0\phi+G_H^0\psi\right)$$

と定義する．

作用素

$$\mathscr{L}_\varepsilon=\varepsilon^2\boldsymbol{\Lambda}_a-\mu_a(x)+F_A^0 \quad \text{and} \quad \mathscr{L}_D=D\boldsymbol{\Lambda}_h-\mu_h(x)+G_H^0$$

が可逆であることは，最大値の原理と $m_a=\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)/k_1^{(a)}$ が小さいと仮定すれば，確かめられる．次に二つの空間 X and Y を導入する：

$$X=\{\phi\in C^0(\overline{\Omega})\mid \|\phi\|_X\le\kappa\},\quad Y=\{\psi\in C^0(\overline{\Omega})\mid \|\psi\|_Y\le\kappa\}.$$

ここではノルムの入れ方を少し工夫し，$\|\phi\|_X=\|\phi\|_{L^\infty}/m_a^p$, $\|\psi\|_Y=\|\psi\|_{L^\infty}/m_a^r$ と定義する．ただし，$f\in C^0(\overline{\Omega})$ に対して $\|f\|_{L^\infty}=\sup_{x\in\Omega}|f(x)|$ である．さらに，κ は証明の中で決まる正数である．$X\times Y$ から $C^0(\overline{\Omega})\times C^0(\overline{\Omega})$ への写像 $\mathcal{F}(\phi,\psi)=(\mathcal{F}_1(\phi,\psi),\mathcal{F}_2(\phi,\psi))$ を

$$\mathcal{F}_1(\phi,\psi)=\mathscr{L}_\varepsilon^{-1}\left[-F^0-R_1(\phi,\psi)-F_H^0\psi\right],\quad \mathcal{F}_2(\phi,\psi)=\mathscr{L}_D^{-1}\left[-G^0-R_2(\phi,\psi)-G_A^0\phi\right]$$

と定義する．もし (ϕ_*,ψ_*) が $\mathcal{F}(\phi,\psi)$ の不動点ならば，それは (3.5) の解となることが分かる．そして実際，$\mathcal{F}$ は $X\times Y$ 上の縮小写像となることが示されるので，ただ一つ不動点 $(\phi_*,\psi_*)\in X\times Y$ が存在する． その結果，$(A_*,H_*)=(\Sigma_{a,\varepsilon}+\phi_*,\Sigma_{h,D}+\psi_*)$ は (2.1)–(2.3) の定常解を与える．ここで $\|\phi_*\|_{L^\infty}\le\kappa m_a^p$ かつ $\|\psi_*\|_{L^\infty}\le\kappa m_a^r$ である．これが求めていた，ほとんど分離されたパターンである．$\mathcal{F}$ が $X\times Y$ 上の縮小写像となることを示すには，$\phi,\hat{\phi}\in X$, $\psi,\hat{\psi}\in Y$ に対して，$F_1(\phi,\psi)\in X$ かつ $F_2(\phi,\psi)\in Y$ であること，さらに

$$\|\mathcal{F}_1(\phi,\psi)-\mathcal{F}_1(\hat{\phi},\hat{\psi})\|_X\le\frac{1}{2}\left(\|\phi-\hat{\phi}\|_X+\|\psi-\hat{\psi}\|_Y\right),$$
$$\|\mathcal{F}_2(\phi,\psi)-\mathcal{F}_2(\hat{\phi},\hat{\psi})\|_Y\le\frac{1}{2}\left(\|\phi-\hat{\phi}\|_X+\|\psi-\hat{\psi}\|_Y\right)$$

が成立することを示せばよい．これは，いろいろな量に注意して計算をすれば分かるが，少し長くなるのでここでは省く．

ほとんど分離されたパターンの安定性

実際は非線形安定性を示すことができるが，それには長くなるので，ここでは基本的な線形安定性を調べてみよう．$(A_*(x),H_*(x))$ を上で求めた (2.1)–(2.3) の定常解とする．線形安定性とは，この定常解の周りでの線形化方程式を求め，その線形化作用素の固有値の実部がすべて負であることを見ればよい．従って，次の固有値問題を考えることになる：

$$\mathscr{L}_{\varepsilon,*}[\phi]+F_{H,*}^0\psi=\lambda\phi, \tag{3.6}$$
$$\mathscr{L}_{D,*}[\psi]+G_{A,*}^0\phi=\lambda\psi, \tag{3.7}$$
$$\boldsymbol{B}_a\phi=0,\quad \boldsymbol{B}_h\psi=0 \qquad \text{on } \partial\Omega. \tag{3.8}$$

ここで，

$$\mathscr{L}_{\varepsilon,*}=\varepsilon^2\boldsymbol{\Lambda}_a-\mu_a(x)+F_{A,*}^0,\quad \mathscr{L}_{D,*}=D\boldsymbol{\Lambda}_h-\mu_h(x)+G_{H,*}^0$$

であり，$F^0_{A,*}$, $F^0_{H,*}$, $G^0_{A,*}$, $G^0_{H,*}$ などは，(3.5) の下で定義した F^0_A, F^0_H, G^0_A, G^0_H で $\Sigma_{a,\varepsilon}$ と $\Sigma_{h,D}$ の代わりに A_* と H_* を代入したものである．λ の実部が負になることを示すには，まず次の固有値問題を考える：

$$D\boldsymbol{\Lambda}_h\psi_j - \mu_h(x)\psi_j = l_j\psi_j \quad \text{in } \Omega, \quad \boldsymbol{B}_h\psi_j = 0 \quad \text{on } \partial\Omega.$$

ここで l_j を重複度を含めて数え上げ

$$l_0 > l_1 \geq l_2 \geq l_3 \geq \cdots \geq l_j \geq l_{j+1} \geq \cdots \downarrow -\infty$$

とし，さらに固有関数 $\{\psi_j\}$ は $L^2(\Omega)$ の完全正規直交基底となるように選ぶ．このとき次がわかる：

補題 3.3. $l_0 \leq -\min_{x\in\overline{\Omega}}\mu_h(x) = -k_1^{(h)}$.

もし λ の実部が非負であると仮定すると，補題 3.3 から $|l_j - \lambda| > -k_1^{(h)}/2$ が成り立つ．これと，m_a が十分小さいと仮定すれば，(3.7) から

$$\|\psi\|_{L^2} \leq C\|\phi\|_{L^2} \tag{3.9}$$

が得られる．ここで $C = 4\|G^0_{A,*}\|_{L^\infty}/k_1^{(h)}$ である．

$\bar{\phi}$ を ϕ の複素共役とし，(3.6) の両辺にかけてから Ω 上積分すると

$$\int_\Omega \mathscr{L}_{\varepsilon,*}[\phi]\overline{\phi}\,dx + \int_\Omega F^0_{H,*}\psi\overline{\phi}\,dx = \lambda\int_\Omega |\phi|^2\,dx \tag{3.10}$$

が得られる．(3.10) の左辺第一項は直接計算することにより負であることが確かめられる．左辺第二項には，シュワルツの不等式と (3.9) と，さらに m_a が十分小さいことを使うと，(3.10) の左辺が全体として負になることが分かる．これは，λ の実部が非負であると仮定したことに矛盾する． □

ここで示した線形安定性は，非線形方程式系 (2.1)–(2.3) の意味での安定性を示すものではないことに注意する．しかし，線形安定性が分かれば，それを使って非線形安定性を示すことが可能な場合が多いので，一般にまずは線形安定性を示すことが第一歩となる．さらに，これらの議論は $(A_*(x), H_*(x))$ のごく近傍でのみ成立するものであることに注意する．つまり $(A_*(x), H_*(x))$ の近くに初期値をとれば，解は $t \to +\infty$ のときこの定常解に収束することを意味する．しかし，定理 2.6 の主張は，定常解から大きく離れた初期値から出発しても解が収束することを示しており，とても興味深い結果である．

4　まとめ

第一節で紹介した，Gierer と Meinhardt によって提唱された方程式系 (GM) は，活性因子が満たす方程式にのみ基礎生産項が正で含まれており，まさに Case IV の場合である．これは最もパターンの崩壊を避けるのに適した形をしており，パターン形成のモデルとして理にかなっていると言える．

方程式系 (2.1) は (GM) はもちろん，飽和効果をもつ (GM)

$$\begin{cases} a_t = D_a\Delta a - \mu a + \rho\left(c\dfrac{a^p}{h^q(1+\kappa a^p)} + \rho_0\right) \\ h_t = D_h\Delta h - \nu h + c'\rho'\dfrac{a^r}{h^s} \end{cases} \qquad (\kappa > 0),$$

や，1982 年に H. K. MacWilliams によって提唱されたヒドラの移植実験モデル

$$\begin{cases} u_t = \varepsilon^2\Delta u - u + \dfrac{u^p}{u^p+v^q} + \sigma_a, \\ \tau v_t = D\Delta v - v + \dfrac{\alpha u^r}{u^r+\beta} + \sigma_h \end{cases}$$

を例として含んでいる．ここで MacWilliams モデルにおいて，ε, D, α, β, τ は正定数で，σ_a と σ_h は非負の関数である．指数 (p,q,r) は (2.8) を $s=0$ として満たすものとする．従って，パターンの崩壊は，ある種の反応拡散系に普遍的な現象であることが分かる．

最後に，初期－境界値問題 (2.1)–(2.3) の解の存在と有界性について，既知の結果を簡単にまとめておく．

<table>
<tr><th></th><th>$p-1>r$</th><th>$p-1<r$</th></tr>
<tr><td rowspan="2">$\sigma_a(x)\not\equiv 0$</td><td>有限時間で爆発する解が存在する．[3, 9, 5]</td><td>解はすべての $t>0$ で存在する．さらに，それは真に正でかつ有界である．[4, 3, 2]</td></tr>
<tr><td colspan="2">$t\to+\infty$ のとき，$\overline{\Omega}$ 上一様に $(A,H)\to(A_*,H_*)$ となる解が存在する．[7]</td></tr>
<tr><td rowspan="2">$\sigma_a(x)\equiv 0$</td><td>有限時間で爆発する解が存在する．[3, 9, 5]</td><td>解はすべての $t>0$ で存在する．しかし，非有界な解が存在する．[5]</td></tr>
<tr><td colspan="2">$t\to+\infty$ のとき，$\overline{\Omega}$ 上一様に $(A,H)\to(0,\varSigma_{h,D})$ となる解が存在する．[8, 5, 7]</td></tr>
</table>

解の時間大域的な存在や有界性については，(2.8) 以外に $(p-1)/r$ の大きさに仮定を置くことで，まとめることができる．しかし，ここで述べてきた定理では，指数に対して (2.8) 以外に何も条件を課していないことに注意しよう．これは，指数の代わりに初期値に条件を課すことで，解がすべての $t>0$ で存在し，かつ有界であることを示している．

参考文献

[1] A. Gierer and H. Meinhardt, *A theory of biological pattern formation*, Kybernetik (Berlin) **12** (1972), 30-39.

[2] H. Jiang, *Global existence of solutions of an activator-inhibitor system*, Discrete Contin. Dyn. Syst., **14** (2006), 737–751.

[3] M. Li, S. Chen and Y. Qin, *Boundedness and blow up for the general activator-inhibitor model*, Acta Math. Appl. Sinica **11** (1995), 59-68.

[4] K. Masuda and K. Takahashi, *Reaction-diffusion systems in the Gierer-Meinhardt theory of biological pattern formation*, Japan J. Appl. Math. **4** (1987), 47-58.

[5] W.-M. Ni, K. Suzuki and I. Takagi, *The dynamics of a kinetic activator-inhibitor system*, J. Differential Equations **299** (2006), 426-465.

[6] M. Protter and H. Weinberger, Maximum principles in Differential Equations, Springer 1984.

[7] K. Suzuki and I. Takagi, *On the role of basic production terms in an activator-inhibitor system modeling biological pattern formation*, preprint.

[8] J. Wu and Y. Li, *Classical global solutions for the activator-inhibitor model*, Acta Math. Appl. Sinica **13** (1990), 501-505.

[9] Q. Zhang and K. Li, *Global solutions and blow up for activator-inhibitor model*, Systems Sci. Math. Sci. **11** (1998), 238-244.