活性因子–抑制因子系におけるパターンの崩壊と基礎生産項の役割

東北大学大学院理学研究科
高木　泉

1. 序

A. M. Turing [18] が「拡散誘導不安定化」という現象を発見してから 60 年近い年月が経つ．これは，拡散率の異なる二つの化学物質が反応するとき，空間的に一様な状態が不安定化し，その結果，空間的に自明でない構造が現れ得る，というものである．拡散とは本来平均化の過程であり，一様な状態をますます安定にする性質があると考えるのが自然であるが，そのような常識を覆す驚くべき発見であった．Turing の考えを発展させ，A. Gierer と H. Meinhardt [1] は生物のパターン形成のモデルとして，いくつかの反応拡散方程式系を提唱した．その中の一つがゆっくり拡散する活性因子と速く拡散する抑制因子からなる次の反応拡散系である:

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

ここで，$a = a(x,t)$ は活性因子の, $h = h(x,t)$ は抑制因子の濃度を表し，D_a, D_h, μ, ν, c, c', ρ_0 は正定数である．一方，$\rho(x)$ と $\rho'(x)$ は正値函数である．Gierer と Meinhardt は活性因子の濃度が高いところから細胞や組織の変化が始まると假定し，ヒドラの再生や移植実験を説明するシミュレーションを行った．彼らの計算機シミュレーションでは，ρ と ρ' が空間変数に依存するのは，ヒドラの体軸に沿って存在すると信じられている「極性」を反映している．極性はヒドラの頭部を向いているとされる．方程式系 (GM) は異なる源泉項をもつ活性因子–抑制因子系とよばれ，生物の形態形成のモデルとして広く用いられてきた．

生物の形態形成は通常非均一な環境下で行われ空間的非均一性は例えば向きを選択するなどの際に本質的な役割を果たす．したがって，係数が空間変数に依存する反応拡散系を考えるのが自然である．

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，

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

が，すべての $\xi \in \mathbb{R}^N$ と $x \in \Omega$ に対し，満たされるものとする．函数 $d_{i,j}^{(a)}(x)$ と $d_{i,j}^{(h)}(x)$ およびその一階偏導函数 $\nabla d_{i,j}^{(a)}(x)$, $\nabla d_{i,j}^{(h)}(x)$ 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

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

および，附随する境界作用素 $\boldsymbol{B}_a$ と $\boldsymbol{B}_h$

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

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．次の方程式系は Gierer と Meinhardt によって提唱された活性因子–抑制因子系を少し一般化したものである．

$$\begin{cases} \dfrac{\partial A}{\partial t} = \varepsilon^2 \boldsymbol{\Lambda}_a A - \mu_a(x)A + \rho_a(A,H,x)\dfrac{\partial A^p}{\partial H^q} + \sigma_a(x) \quad (x \in \Omega,\ t > 0), \\ \tau\dfrac{\partial H}{\partial t} = D\boldsymbol{\Lambda}_h H - \mu_h(x)H + \rho_h(A,H,x)\dfrac{A^r}{H^s} + \sigma_h(x) \quad (x \in \Omega,\ t > 0). \end{cases} \tag{1.1}$$

流束なしの境界条件と初期条件

$$\boldsymbol{B}_a A = 0 \quad \text{かつ} \quad \boldsymbol{B}_h H = 0 \qquad (x \in \partial\Omega,\ t > 0), \tag{1.2}$$

$$A(x,0) = A_0(x), \quad H(x,0) = H_0(x) \qquad (x \in \Omega), \tag{1.3}$$

を課す．ここで，ε, D および τ は正定数であり，除去率 $\mu_a(x)$, $\mu_h(x)$ は $\overline{\Omega}$ 上の Hölder 連続函数で

$$0 < k_1^{(a)} \leqslant \mu_a(x) \leqslant k_2^{(h)}, \qquad 0 < k_1^{(h)} \leqslant \mu_h(x) \leqslant k_2^{(h)} \qquad (x \in \overline{\Omega}); \tag{1.4}$$

交叉反応係数 $\rho_a(A,H,x)$ と $\rho_h(A,H,x)$ は $-\infty < A < +\infty$, $-\infty < H < +\infty$, $x \in \overline{\Omega}$ において定義された連続函数であり，(A,H) に関して連続的微分可能で $x \in \overline{\Omega}$ 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

$$0 < c_a \leqslant \rho_a(A,H,x) \leqslant C_a, \quad \left|\frac{\partial \rho_a}{\partial A}(A,H,x)\right| + \left|\frac{\partial \rho_a}{\partial H}(A,H,x)\right| \leqslant C_a \tag{1.5}$$

$$0 < c_h \leqslant \rho_h(A,H,x) \leqslant C_h, \quad \left|\frac{\partial \rho_h}{\partial A}(A,H,x)\right| + \left|\frac{\partial \rho_h}{\partial H}(A,H,x)\right| \leqslant C_h \tag{1.6}$$

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

$$\sigma_a,\ \sigma_h \in C^{\gamma}(\overline{\Omega}) \qquad \text{かつ} \qquad \sigma_a(x) \geqslant 0,\ \sigma_h(x) \geqslant 0 \quad (x \in \overline{\Omega}) \tag{1.7}$$

を假定する．また，初期値については

(1.8)
$$A_0,\ H_0 \in C^{2+\gamma}(\overline{\Omega}),\ \boldsymbol{B}_a A_0|_{\partial\Omega} = \boldsymbol{B}_h H_0|_{\partial\Omega} = 0 \quad \text{かつ} \quad A_0(x) > 0,\ H_0(x) > 0\ (x \in \overline{\Omega})$$

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

$$0 < \frac{p-1}{r} < \frac{q}{s+1} \tag{1.9}$$

を満たすものと假定する．なお，係数 μ_a, μ_h, ρ_a, ρ_h の名前は Koch-Meinhardt [3] に従った.

1.2. 初期–境界値問題の解の存在と有界性.

まず，これまでに得られている初期–境界値問題 (1.1)–(1.3) の解の存在と有界性に関する諸結果をまとめておく．$\boldsymbol{\Lambda}_a$ と $\boldsymbol{\Lambda}_h$ が Laplace 作用素 $\Delta = \sum_{j=1}^{N} \partial^2/\partial x_j^2$ であり，μ_a, μ_h が定数である場合，[14], [6], [20], [4], [2] などでいくつかの結果が得られている．特に，$\min_{x\in\overline{\Omega}} \sigma_a(x) > 0$, $\sigma_h(x) \equiv 0$ かつ $(p-1)/r < 2/(N+2)$ という假定のもとで，増田と高橋 [6] は解がすべての $t > 0$ に対して存在することのみならず，$t \to +\infty$ のとき，集合 $\{(A(x,t), H(x,t)) \in \mathbb{R}^2 \mid x \in \Omega\}$ は初期値に無関係なある固定された長方形に閉じ込められることを証明した．一方，$\rho_a(A,H,x) \equiv \rho_h(A,H,x) \equiv 1$, $\rho_h(x) \equiv 0$ の場合について，Li, Chen, Qin[4] は $p-1 < r$ かつ $\min_{x\in\overline{\Omega}} \sigma_a(x) > 0$ を假定して，解がすべての $t > 0$ に対して存在することを証明した．Jiang[2] および鈴木と高木 [15] は独立に $\min_{x\in\overline{\Omega}} \sigma_a(x) = 0$ の場合を含めて解の存在と有界性に関する同様の結果を導いた．これらの結果を証明する方法はそのまま非定数係数の場合にも適用できる．以上を併せると，共通の假定

$$p - 1 < r \tag{1.10}$$

のもとで，以下の定理 A–C が得られる．こらは [6], [4], [2], [15] で得られたことを補足するもので，一般化された活性因子–抑制因子系 (1.1)–(1.3) の解の存在と一意性に関する完全な理解が得られたことになる．

定理 A. 指数に対する假定 (1.9) と (1.10) が満たされるとする．さらに，(1.7) に加えて，

$$\max_{x\in\overline{\Omega}} \sigma_a(x) > 0$$

を假定する．このとき，初期–境界値問題 (1.1)–(1.3) はすべての $t > 0$ に対して一意的な解を持つ．さらに，初期値 $(A_0(x), H_0(x))$ に依存しない正定数 r_a, r_h, R_a, R_h が存在し

$$r_a \leqslant \liminf_{t\to+\infty} \min_{x\in\overline{\Omega}} A(x,t) \leqslant \limsup_{t\to+\infty} \max_{x\in\overline{\Omega}} A(x,t) \leqslant R_a,$$
$$r_h \leqslant \liminf_{t\to+\infty} \min_{x\in\overline{\Omega}} H(x,t) \leqslant \limsup_{t\to+\infty} \max_{x\in\overline{\Omega}} \leqslant R_h.$$

が成立する．

定理 B. (1.9) に加えて (1.10) を假定する．さらに

$$\sigma_a(x) \equiv 0 \quad \text{かつ} \quad \max_{x\in\overline{\Omega}} \sigma_h(x) > 0$$

とする．このとき，初期–境界値問題 (1.1)–(1.3) はすべての $t>0$ に対して一意的な解をもつ．さらに，初期値 $(A_0(x), H_0(x))$ に依らない正定数 r_h, R_a, R_h が存在し

$$e^{-k_2^{(a)}t}\min_{x\in\overline{\Omega}} A_0(x) \leqslant A(x,t) \quad (x\in\overline{\Omega},\ t>0), \qquad \limsup_{t\to+\infty}\max_{x\in\overline{\Omega}} A(x,t) \leqslant R_a$$
$$r_h \leqslant \liminf_{t\to+\infty}\min_{x\in\overline{\Omega}} H(x,t) \leqslant \limsup_{t\to+\infty}\max_{x\in\overline{\Omega}} H(x,t) \leqslant R_h$$

が成立する．

定理 C. (1.9) に加えて (1.10) が満たされるとする．また

$$\sigma_a(x) \equiv 0 \quad \text{かつ} \quad \sigma_h(x) \equiv 0$$

とする．このとき，初期–境界値問題 (1.1)–(1.3) はすべての $t>0$ に対して一意的な解をもつ．さらに，p, q, r, s, τ, $k_1^{(a)}$, $k_1^{(h)}$, C_a と c_h にのみ依存する正定数 λ と μ および初期値 $(A_0(x), H_0(x))$ にも依存する正定数 C が存在し

$$e^{-k_2^{(a)}t}\min_{x\in\overline{\Omega}} A_0(x) \leqslant A(x,t) \leqslant Ce^{\lambda t}, \quad e^{-k_2^{(h)}t}\min_{x\in\overline{\Omega}} H_0(x) \leqslant H(x,t) \leqslant Ce^{\mu t}$$

がすべての $t>0$ と $x\in\overline{\Omega}$ に対して成立する．

ここで定理 A–C に関連するいくつかの注意をしておく．まず，これらの定理はすべて $p-1<r$ を假定している．この条件は有限時間で解が爆発することを除外する上で重要である．以下では，$d_{ij}^{(a)} = d_{ij}^{(h)} = \delta_{ij}$, $\mu_a \equiv \mu_h \equiv 1$, $\rho_a \equiv \rho_h \equiv 1$, かつ σ_a, σ_h が非負定数の場合に，(1.1)–(1.2) を均一な媒体であるとよぶことにする．このとき，論文 [4] および [7] において，均一な媒体の場合，$p-1>r$ ならば，(1.1)–(1.3) は有限時間で爆発する解をもつことが示されている．

次に，均一な媒体の場合に $p-1\leqslant r$, $q\geqslant s+1$ かつ $s+1<(p-1)\tau\leqslant q$ ならば，(1.1)–(1.3) で $\sigma_a(x)\equiv\sigma_h(x)\equiv 0$ のとき，(1.1)–(1.3) の解ですべての $t>0$ に対して存在

するが非有界なものがあることが示されている ([7]). 定理 A によると, σ_a が自明でなければ, すべての解は有界である.

3. パターンの崩壊

基礎生産項がともに自明な場合，つまり，$\sigma_a(x) \equiv \sigma_h(x) \equiv 0$ のとき，数値シミュレーションによると，つぎのような振舞いをする解がある: 殆ど一様な初期値から出発すると，次第にパターンがつくられてていくが，やがて振動し始め，振幅がどんどん大きくなっていく．しかし，ある時点で振動をやめて，今度は活性因子，抑制因子ともに恒等的に0である状態に一様に収束していく.（`http://morpho.sci.tohoku.ac.jp/~morpho/activities/results.html` にあるシミュレーション「パターンの崩壊」の図を参照のこと.）このような現象を**パターンの崩壊**と呼ぶことにする．本研究は，パターンの崩壊が数値的誤差として観察されるのではなく，実際に初期–境界値問題 (1.1)–(1.3) の解で，そのような挙動を示すものが存在することを厳密に証明した．さらに，パターンの崩壊が起こるための条件について体系的に考察し，その発生機構を明らかにした．以下，これらのことを解説する．

まず，二つの函数 $\Sigma_{a,\varepsilon}(x)$, $\Sigma_{h,D}(x)$ を次の線型境界値問題の解とする:

$$\begin{cases} \varepsilon^2 \boldsymbol{\Lambda}_a \Sigma_{a,\varepsilon} - \mu_a(x)\Sigma_{a,\varepsilon} + \sigma_a(x) = 0 \quad (x \in \Omega), \\ \boldsymbol{B}_a \Sigma_{a,\varepsilon} = 0 \quad (x \in \partial\Omega), \end{cases} \tag{1.11}$$

$$\begin{cases} \varepsilon^2 \boldsymbol{\Lambda}_h \Sigma_{h,D} - \mu_h(x)\Sigma_{h,D} + \sigma_h(x) = 0 \quad (x \in \Omega), \\ \boldsymbol{B}_h \Sigma_{h,D} = 0 \quad (x \in \partial\Omega). \end{cases} \tag{1.12}$$

よく知られているように，これらの境界値問題はそれぞれただ一つの古典解をもつ．

さて，基礎生産項を次のように分類すると便利である:

場合 I: $\sigma_a(x) \equiv 0$ かつ $\sigma_h(x) \equiv 0$;　　場合 II: $\sigma_a(x) \equiv 0$ かつ $\sigma_h(x) \not\equiv 0$;

場合 III: $\sigma_a(x) \not\equiv 0$ かつ $\sigma_h(x) \not\equiv 0$;　　場合 IV: $\sigma_a(x) \not\equiv 0$ かつ $\sigma_h(x) \equiv 0$;

次の定理は Wu-Li [20] による結果を少し一般化したものである．

定理 1. (パターンの崩壊の最終段階, 場合 I 及び場合 II)　$\sigma_a(x) \equiv 0$ と假定する．τ は $\tau > qk_2^{(h)}/[(p-1)k_1^{(a)}]$ を満たし，初期値は

$$\left(\min_{x\in\overline{\Omega}} H_0(x)\right)^q > \frac{C_a(p-1)}{k_1^{(a)}(p-1) - qk_2^{(h)}/\tau}\left(\max_{x\in\overline{\Omega}} A_0(x)\right)^{p-1} \tag{1.13}$$

を満たすものとする．このとき，(1.1)–(1.3) の解 $(A(x,t), H(x,t))$ は

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

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 (1.12) の解である．

初期値 $(A_0(x), H_0(x))$ は極限 $(0, \Sigma_{h,D}(x))$ から大きく離れていてもよいという意味で定理 1 は半大域的な結果といえるであろう．場合 II では，次のような結果も得られる．

定理 2. (パターンの崩壊の最終段階，場合 II) $\sigma_a(x) \equiv 0$ かつ $\max_{x\in\overline{\Omega}}(x) > 0$ と仮定する．$S_m = \min_{x\in\overline{\Omega}} \Sigma_{h,D}(x)$, $S_M = \max_{x\in\overline{\Omega}} \Sigma_{h,D}(x)$ とおく．もし，初期値 $(A_0(x), H_0(x))$ が

(1.14)

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

を満たすならば

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

が成り立つ．ここで，C は $(A_0(x), H_0(x))$ にも依存する正定数であり，$\Sigma_{h,D}(x)$ は (1.12) の解である．

場合 I においては，パターンが崩壊するには τ が大きくなければならない：

命題 3. $\sigma_a(x) \equiv \sigma_h(x) \equiv 0$ と仮定する．初期–境界値問題 (1.1)–(1.3) 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 $H(x,t)^q > \rho_a(A(x,t), H(x,t), x)A(x,t)^{p-1}/\mu_a(x)$ 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れば，$\tau \geqslant qk_1^{(h)}/[k_2^{(a)}(p-1)]$ でなければならない．

場合 III, IV を考察するとき，次に定義する「殆ど分離されたパターン」が重要な役割を果たす．

定義 4. 初期–境界値問題 (1.1)–(1.3) の定常解 $(A(x), H(x))$ が すべての $x \in \overline{\Omega}$ に対して

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

を満たすとき，**殆ど分離されたパターン**であるといわれる．

次のことを証明することができる:

定理 5. (殆ど分離されたパターン)　$\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)>0$ 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 $\min_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\geqslant\gamma_a(\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x))^p$ と假定する．ただし，γ_a は $\sigma_a(x)$ に無関係なある正定数である．このとき，正定数 m_0 が存在し，$\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\leqslant m_0$ である限り，(1.1)–(1.3) の定常解 $(A_*(x),H_*(x))$ で

$$\|A_*-\Sigma_{a,\varepsilon}\|_{L^\infty}\leqslant C\left(\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\right)^p,\quad \|H_*-\Sigma_{h,D}\|_{L^\infty}\leqslant C\left(\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\right)^r \tag{1.15}$$

を満たすものが存在する．ここで，C は適当な正定数で，$\Sigma_{a,\varepsilon}$, $\Sigma_{h,D}$ はそれぞれ (1.11), (1.12) の解である．さらに，この定常解は漸近安定である．

さて，場合 III に関する結果を述べるうえで重要な量 κ_a, K_a を導入する．$S_m=\min_{x\in\overline{\Omega}}\Sigma_{h,D}(x)$ とおき，$0<\kappa_a<K_a$ を代数方程式

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

二つの根とする．ただし，$\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)\leqslant m_0$ とする．m_0 は定理 1.5 に現れる正定数である．容易に確かめられるように, $\max\sigma_a(x)\to 0$ のとき

$$\kappa_a=\frac{1}{k_1^{(a)}}\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)+O\left((\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x))^p\right), \tag{1.16}$$

$$K_a=\left(\frac{k_1^{(a)}S_m^q}{C_a}\right)^{1/(p-1)}-\frac{k_1^{(a)}}{p-1}\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)+o(\max_{x\in\overline{\Omega}}\sigma_a(x)) \tag{1.17}$$

である．

定理 1.6. (殆ど分離したパターンへの崩壊，場合 III)　定理 1.5 と同じ假定のもとで，初期値 $(A_0(x),H_0(x))$ が

$$\max_{x\in\overline{\Omega}}<K_a,\quad H_0(x)\geqslant\max_{x\in\overline{\Omega}}\Sigma_{h,D}(x)$$

を満たすならば，(A_0,H_0) にも依存する正定数 C と γ が存在し

$$|A(x,t)-A_*(x)|+|H(x,t)-H_*(x)|\leqslant Ce^{-\gamma t}$$

がすべての $x\in\overline{\Omega}$ と $t>0$ に対して成り立つ．ここで，(A_*,H_*) は定理 1.5 によって与えられる殆ど分離したパターンである．

いくつかの注意を述べよう.

注意 1.7.

i) 命題 1.3 は，場合 I において，$t \to +\infty$ のとき $(0,0)$ に収束する (1.1)–(1.3) の解が存在するための τ に関する必要条件を与えている．$k_1^{(h)}/k_2^{(h)} \leqslant 1 \leqslant k_2^{(a)}/k_1^{(a)}$ であるから，定理 1.1 で述べた τ に対する十分条件のほうがこの必要条件よりも強い.

ii) 場合 III においては定理 1.1 と 1.2 の両方を適用することができる．τ が大きく，かつ $\min_{x\in\overline{\Omega}} H_0(x)$ も大きいときには，定理 1.1 の十分条件の方が弱い.

iii) $\sigma_{\boldsymbol{h}}(\boldsymbol{x}) \equiv 0$ **のとき，殆ど分離されたパターンは存在しない**. 実際,

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

であるから，$-\mu_h + \rho_h A^r/H^{s-1} < 0$ が成立することはない.

iv) パターンの崩壊を避ける最も簡単な方法は，$\sigma_a(x) \not\equiv 0$ かつ $\sigma_h(x) \equiv 0$ ととることである.

v) 既に 30 年以上も前に柳原二郎先生 [21] が $\rho_0 = 0$ とした (GM) に対し，$t \to +\infty$ のとき $(a(x,t), h(x,t)) \to (0,0)$ となる解の存在を証明されている.

4. シャドウ系の定常解における基礎生産項の影響

本節では活性因子の基礎生産項 $\sigma_a(x)$ が定常解の形にどのような影響を与えるかを考察する．均一な媒体において，$\sigma_h(x) \equiv 0$ かつ σ_a が非負定数の場合に，境界にスパイクをもつような (1.1)–(1.3) の定常解の存在が証明されている (たとえば [17, 5, 8, 9, 10, 19, 12] を見よ)．ここでは，$\sigma_a(x)$ が x の函数である場合にそれが定常解の形にどのような影響を及ぼすかについて考察する．以下では，最も単純な状況，すなわち，空間次元は 1 で，$\boldsymbol{\Lambda}_a = \boldsymbol{\Lambda}_h = d^2/dx^2$, $\mu_a(x) \equiv \mu_h(x) \equiv 1$ かつ $\rho_a(A,H,x) \equiv \rho_h(A,H,x) \equiv 1$ として論じる．このとき，境界作用素は $\boldsymbol{B}_a = \boldsymbol{B}_h = d/dx$ である．さらに，$D \to +\infty$ の極限として得られる系を考える．この極限系は (1.1)–(1.3) の**シャドウ系**と呼ばれる．方程式系 (1.1) の第二式の両辺を D で割り，$D \to +\infty$ とすると形式的な極限として $\partial^2 H/\partial x^2 \to 0$ を得る．境界条件により，これは極限 H が x と無関係であることを意味する．この定数を決めるため，(1.1) の第二式を Ω 上で積分する．そうすると $\tau \frac{d}{dt}\int_0^l H\,dx = -\int_0^l H\,dx + \int_0^l A^r/H^s\,dx + \int_0^l \sigma_h(x)\,dx$ が得られる．$H(x,t) \to \xi(t)$ として, $\xi(t)$ に対する方程式を得る．したがって，$\sigma_h(x) \equiv 0$ と假定して, 次のシャドウ系が得られる:

$$\frac{\partial A}{\partial t} = \varepsilon^2 \frac{\partial^2 A}{\partial x^2} - A + \frac{A^p}{\xi^q} + \sigma_a(x) \qquad (0 < x < l,\ t > 0), \tag{1.18}$$

$$\tau \frac{d\xi}{dt} = -\xi + \frac{1}{l\xi^s}\int_0^l A^r\,dx \quad (t > 0), \tag{1.19}$$

$$\frac{\partial A}{\partial x}(0,t) = \frac{\partial A}{\partial x}(l,t) = 0 \quad (t > 0). \tag{1.20}$$

活性因子の漸近形を記述するために不可欠な函数を導入したあとで結果を述べる．w を次の境界値問題の解とする:

$$\begin{cases} w'' - w + w^p = 0, \quad \text{かつ} \quad w > 0 \quad (0 < y < +\infty), \\ w'(0) = 0, \quad \lim\limits_{y \to +\infty} w(y) = 0. \end{cases} \tag{1.21}$$

解 w は一意的であり，$y \to +\infty$ のとき指数的に減衰する: $\sup_{0<y<\infty} e^y w(y) < +\infty$. 次に $\Phi(y)$ を

$$\begin{cases} \Phi'' - \Phi + pw^{p-1}\Phi + pw^{p-1} = 0, \quad (0 < y < +\infty), \\ \Phi'(0) = 0, \quad \lim\limits_{y \to +\infty} \Phi(y) = 0. \end{cases} \tag{1.22}$$

の解とする．この境界値問題は一意的な解をもつことが知られている (たとえば, [pp. 330–331, 10] を見よ).

次の定理は σ_a が定数の場合を扱った [17] の Theorem 1 を少し拡張したものである．$\sigma_a(x)$ が定常解の形にどのように影響するかが見て取れるであろう：

定理 1.8. $\max_{0\le x\le l}\sigma_a(x)>0$ と假定する．さらに，$0<r<1$ の場合には，$\min_{0\le x\le l}\sigma_a(x)>0$ を假定する．このとき，正定数 ε_0 があり，各 $\varepsilon\in(0,\varepsilon_0)$ に対し，シャドウ系は定常解の組 $(A_{1,\varepsilon}(x),\xi_{1,\varepsilon})$, $(A_{2,\varepsilon}(x),\xi_{2,\varepsilon})$ をもち $\varepsilon\downarrow 0$ のとき

$$A_{1,\varepsilon}(x)=\xi_{1,\varepsilon}^{q/(p-1)}\left\{w\left(\frac{x}{\varepsilon}\right)+o(1)\right\}+\sigma_a(x)+\sigma_a(0)\Phi\left(\frac{x}{\varepsilon}\right)+o(1), \tag{1.23}$$

$$\xi_{1,\varepsilon}=\left\{\varepsilon\left(\frac{1}{l}\int_0^\infty w(z)^r\,dz+o(1)\right)\right\}^{-(p-1)/[qr-(p-1)(s+1)]}, \tag{1.24}$$

$$A_{2,\varepsilon}(x)=\xi_{2,\varepsilon}^{q/(p-1)}\left\{w\left(\frac{l-x}{\varepsilon}\right)+o(1)\right\}+\sigma_a(x)+\sigma_a(l)\Phi\left(\frac{l-x}{\varepsilon}\right)+o(1), \tag{1.25}$$

$$\xi_{2,\varepsilon}=\left\{\varepsilon\left(\frac{1}{l}\int_0^\infty w(z)^r\,dz+o(1)\right)\right\}^{-(p-1)/[qr-(p-1)(s+1)]}, \tag{1.26}$$

ここで, (1.23) と (1.25) の項 $o(1)$ は $x\in[0,l]$ について一様である．

厳密に云うと，一般に (1.23) と (1.25) の $\sigma_a(x)$ は滑らかではないから，$\boldsymbol{\Lambda}_a=d^2/dx^2$, $\mu_a(x)\equiv 1$ とした (1.11) の $\Omega=(0,l)$ における解 $\Sigma_\varepsilon(x)$ で置換える必要がある:

$$\varepsilon^2\Sigma_\varepsilon''-\Sigma_\varepsilon+\sigma_a(x)=0\quad(0<x<l),\qquad \text{かつ}\quad \Sigma_\varepsilon'(0)=\Sigma_a'(l)=0. \tag{1.27}$$

これらの定常解の安定性については以下のような結果が得られる．

定理 1.9. $r=2$ かつ $1<p<5$ とする．十分小さな α_0 を選べば，各 $\alpha\in(0,\alpha_0)$ に対し $\varepsilon_1>0$ をとって，$0<\varepsilon<\varepsilon_1$ ならば $\tau_1>0$ と $\tau_2>0$ があって

(i) もし $0<\tau<\tau_1$ ならば $(A_{1,\varepsilon}(x),\xi_{1,\varepsilon})$ は漸近安定である; もし $0<\tau<\tau_2$ ならば $(A_{2,\varepsilon}(x),\xi_{1,\varepsilon})$ は漸近安定である;

(ii) $\tau>\tau_1$ ならば $(A_{1,\varepsilon}(x),\xi_{1,\varepsilon})$ は不安定である．$\tau>\tau_2$ ならば $(A_{2,\varepsilon}(x),\xi_{1,\varepsilon})$ である．

定理 1.10. $1 < p < 5$ かつ $r = p + 1$ と假定する．α は十分小さいと假定する．このとき，十分小さい $\varepsilon > 0$ に対し，(p, q, s) および ε に依存する正定数 $0 < \tau_{2,1} < \tau_{1,1}$ と $0 < \tau_{2,2} < \tau_{1,2}$ が存在して以下が成り立つ:

(i) もし $\tau_{2,1} < \tau < \tau_{1,1}$ ならば $(A_{1,\varepsilon}(x), \xi_{1,\varepsilon})$ は漸近安定である; もし $\tau_{2,2} < \tau < \tau_{1,2}$ ならば $(A_{2,\varepsilon}(x), \xi_{1,\varepsilon})$ は漸近安定である;

(ii) もし $\tau > \tau_{1,1}$ ならば $(A_{1,\varepsilon}(x), \xi_{1,\varepsilon})$ は不安定である．また，$\tau > \tau_{1,2}$ ならば $(A_{2,\varepsilon}(x), \xi_{1,\varepsilon})$ は不安定である．

注意. 定理 1.9 および 1.10 における假定 $r = 2$ と $r = p + 1$ は技術的な理由からおかれたものであり (たとえば，[11] を見よ) かなり緩めることができる．

以上をまとめると，r に適当な假定をおけば，区間の一方の端点に非常に大きなスパイクがあり，それに基礎生産項 $\sigma_a(x)$ の分布を重ね合わせたような形をした安定な定常解が存在する．したがって，このような解では境界上のスパイクが主要部であり，$\sigma_a(x)$ の寄与は比較的小さい．しかし，このことは，区間の内点にスパイクがあるような解の存在を除外するものではない．

基礎生産項 σ_a の主な役割は系を安定化する（つまり，解の有界性を保証する）こととパターンの崩壊を防ぐことにあり，結果として現れるパターンにはあまり影響を与えないようである．生物学的な観点からは，これは重要な注意である．一方，交叉反応係数 $\rho_a(A, H, x)$ に非均一性を含めた場合には，状況は大きく変わる．たとえば，Ren [13] を見よ．

引用文献

[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] A. J. Koch and H. Meinhardt, *Biological pattern formation – from basic mechanisms to complex structures,* Rev. Modern Physics **66** (1994), 1481–1507.

[4] 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.

[5] C.-S. Lin, W.-M. Ni and I. Takagi, *Large amplitude stationary solutions to a chemotaxis system*, J. Differential Equations **72** (1988), 1-27.

[6] 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.

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

[8] W.-M. Ni and I. Takagi, *On the shape of least energy solution to a semilinear neumann problem*, Comm. Pure Appl. Math. **44** (1991), 819–851.

[9] W.-M. Ni and I. Takagi, *Locating the peaks of least-energy solutions to a semilinear neumann problem*, Duke Math. J. **70** (1993), 247–281.

[10] W.-M. Ni and I. Takagi, *Point condensation generated by a reaction-diffusion system in axially symmetric domains*, Japan J. Indust. Appl. Math. **12** (1995), 327–365.

[11] W.-M. Ni, I. Takagi and E. Yanagida, *Stability analysis of point condensation solutions to a reaction-diffusion system*, preprint.

[12] W.-M. Ni, I. Takagi and E. Yanagida, *Stability of least energy patterns of the shadow system for an activator-inhibitor model*, Japan J. Indust. Appl. Math. **18** (2001), 359–272.

[13] X. Ren, *Least-energy solutions to a non-autonomous semilinear problem with small diffusion coefficient*, Electron. J. Differential Equations **1993** (1993), 1-21.

[14] F. Rothe, *Global Solutions of Reaction-Diffusion Systems*, Lecture Notes in Math. **1072**, Springer, 1984.

[15] K. Suzuki and I. Takagi, *On the role of the source terms in an activator-inhibitor system proposed by Gierer and Meinhardt*, Adv. Stud. Pure Math. **47**-2, Math. Soc. Japan, Tokyo, 2007, 749–766.

[16] K. Suzuki and I. Takagi, *On the role of basic production terms in an activator-inhibitor system modeling biological pattern formation*, preprint, 2010.

[17] I. Takagi, *Point-condensation for a reaction-diffusion system*, J. Differential Equations, **61** (1986), 208–246.

[18] A. M. Turing, *The chemical basis of morphogenesis*, Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B **237** (1952), 37-72.

[19] J. Wei, *On the boundary spike layer solutions to a singularly perturbed neumann problem*, J. Differential Equations, **134** (1997), 104–133.

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

[21] Niro Yanagihara, private communications.