

Reaction-diffusion approximation for understanding pattern formations through non-local interactions

公立ほこだて未来大学・システム情報科学部 田中吉太郎

Yoshitaro Tanaka

School of Systems Information Science, Future University Hakodate

1 はじめに

魚の表皮の色素細胞において、対象までの距離に依存して働きをかえる相互作用の存在が実験的に報告された [3, 6]。このような相互作用は空間大域的に影響を及ぼすため、適当な積分核との合成積で数式化され、発展方程式がいくつか提案されている。この合成積による相互作用（非局所相互作用と呼ぶ）は脳の神経の発火現象 [1] や動物表皮のパターン形成 [3]、細胞接着現象 [4] の数理モデルに応用されており、この積分項付きの発展方程式（非局所発展方程式と呼ぶ）は、近年盛んに解析がなされている。中益ら [6] の報告において、魚の表皮の色素細胞には、活性化作用が局所的でありながら、抑制化作用が大域的である相互作用の存在が生物実験的に報告された。この相互作用は図 1(a) のような形状の関数で記述され、その形状から「メキシカンハット」と呼ばれる。このメキシカンハット型の積分核を用いて、単独の非局所発展方程式の数値計算を行うと、積分核の形状を変えるだけで様々なパターンが形成されることが報告されており [3, 5]、パターン形成や発生等の理論的な研究への応用が期待されている。

上記で紹介したように、非局所発展方程式は、様々なパターンを再現することが知られている。[5] において、積分核の形状によって、非局所発展方程式の定数定常解が不安定化を起すことが報告された。しかし、積分核が与えられた時、積分核を作り出す現象の背後にある因子間の相互作用や機構を予想することは困難である。このことを動機として、我々は [7] で、区間上に周期境界条件を課して、非局所相互作用付きの発展方程式を提案し、反応拡散系に近似することで、非局所発展方程式と反応拡散系の関係を数学的に明らかにした。本講究録では、二宮広和氏 (明治大学) と山本宏子氏 (東京大学) との共同研究である [7] に基づいて、その結果について紹介する。

2 数理モデルと主結果

$u = u(x, t)$ をある物質の濃度や密度とし、以下の非局所発展方程式を調べた：

$$\begin{cases} u_t = d_u u_{xx} + g(u, J * u), & \text{in } \mathbb{T} \times \{t > 0\}, \\ u(x, 0) = u_0(x), & \text{on } \mathbb{T}, \end{cases} \quad (1)$$

ここで, $\mathbb{T} = [-L, L]$ で周期境界条件を課し, $J \in C_{per}(\mathbb{T}) = \{u \in C(\mathbb{R}) \mid u(x) = u(x+2L)\}$ は積分核で, $J * u = \int_{\mathbb{T}} J(x-y)u(y,t)dy$ であり, J の典型例はガウス核や, メキシカンハット型の積分核である. 関数 g は, \mathbb{R}^2 から \mathbb{R} への C^1 級関数とし, 以下を満たすと仮定する.

$$(A1) \quad f(u) = g(u, 0), \quad g(0, 0) = g(1, 0) = 0, \quad g_u(1, 0) < 0, \quad g_v(1, 0) > 0,$$

$$(A2) \quad g(u, v)u \leq -g_0|u|^{p+1} + g_1|u^2v| + g_2|uv| + g_3|u^2|,$$

$$(A3) \quad \left| g_u(u, v) + g_0p|u|^{p-1} \right| \leq g_4|v| + g_5,$$

$$(A4) \quad |g_v(u, v)| \leq g_6|u| + g_7,$$

$$(A5) \quad p \geq 3 \text{ or } g_1 = g_6 = 0 \text{ if } 2 \leq p < 3,$$

ここで, g_0 は正定数で, g_1, \dots, g_7 は非負定数であり, $p \geq 2$ とする. 典型的な関数 g の例は, 以下のような関数である:

$$f(u) = au(1-u^2), \quad g(u, v) = uv + au(1-u^2), \quad (2)$$

$$f(u) = au(1-u), \quad g(u, v) = v + au(1-|u|), \quad (3)$$

ここで, $a > 0$ は定数である. 例えば (1) の g と (2) を見比べると $J * u$ と v が対応するので, (2) において非局所相互作用 $J * u$ が u の成長率の働きをする. この非局所的な成長率の効果は以下のように理解することができる. 簡単のため, J がメキシカンハットの場合を説明する. まず $J * u$ は合成積なので, 解 u を積分して初めて, 点 x での濃度の成長率の増減が決まる. つまり, ある点 x での成長率は, $u \geq 0$ であることを合わせると, その点 x の近傍では u の大きさに比例して増加する効果と, 点 x の遠方では u の大きさに比例して減少する効果を合わせた量が成長率になっている. 一方 (3) では, v に関して線形であるので, 例えば J が正值な積分核とすると, 遠方における J の値と u の値の分だけ u が遠隔的に移動することに対応するので, 積分項は濃度や密度が空間大域的に散布する効果を表している.

この非局所発展方程式の解を近似するために, 補助的な活性因子と抑制因子 $v_j = v_j(x, t)$, ($j = 0, \dots, M$) を導入して, 以下の反応拡散系を提案した:

$$\begin{cases} u_t = d_u u_{xx} + g(u, \sum_{j=0}^M \alpha_j v_j), & x \in \mathbb{T}, t > 0 \\ v_{j,t} = \frac{1}{\varepsilon} (d_j v_{j,xx} + \mu u - v_j). \end{cases} \quad (4)$$

ここで, $d_j > 0$ は拡散係数, $\mu > 0, \alpha_j$ は定数, $0 < \varepsilon \ll 1$ である. 形式的に, $\varepsilon \rightarrow +0$ とすれば, v_j は定常解に収束し, つまり, $0 = d_j v_{j,xx} - v_j + u$ を満たすことが予想される. この方程式は, 周期境界条件下での $d_j v_{j,xx} - v_j + u = 0$ の Green 関数

$$k^d(x) := \frac{1}{2\sqrt{d} \sinh \frac{L}{\sqrt{d}}} \cosh \frac{L-|x|}{\sqrt{d}}$$

を用いて、解くことができ、

$$v_j = \mu k^{d_j} * u$$

となる。この解 $k^{d_j} * u$ を (4) に代入すれば、 $J = \mu \sum_{j=0}^M \alpha_j k^{d_j}$ となる非局所発展方程式が得られる。実際、 $\varepsilon \rightarrow +0$ のとき、任意の偶関数 $J \in C_{per}(\mathbb{T})$ に対して適切に $\{d_j, \alpha_j\}_{j=0}^M$ を選び、反応拡散系 (4) の解により非局所発展方程式の解を近似することが可能である。我々の結果は以下の通りである：

定理 2.1 ([7] の主定理). 任意の偶関数 $J \in C_{per}(\mathbb{T})$ と任意の定数 $T > 0$ 、十分小さい $\varepsilon > 0$ に対し、ある自然数 M と定数 $\{d_j, \alpha_j\}_{j=0}^M$ が存在し、(1) の解 u と、(4) の解の第一成分 \tilde{u} は

$$\sup_{t \in [0, T]} \|u(\cdot, t) - \tilde{u}(\cdot, t)\|_{C_{per}(\mathbb{T})} \leq \varepsilon$$

を満たす。

証明は Weierstrass の定理とエネルギー法による。

3 応用

メキシカンハット型の積分核によって得られるパターンが、ある反応拡散系によって近似できることを説明する。メキシカンハット型の積分核を作り出す反応拡散系として以下を考える：

$$\begin{cases} u_t &= d_u u_{xx} + g(u, v_1 - v_2), \\ v_{1,t} &= \frac{1}{\varepsilon} (d_1 v_{1,xx} + \mu u - v_1), \\ v_{2,t} &= \frac{1}{\varepsilon} (d_2 v_{2,xx} + \mu u - v_2), \end{cases} \quad (5)$$

ここで $d_1 < d_2$ を仮定する。この反応拡散系に対して $\varepsilon \rightarrow +0$ の極限をとると、定理 2.1 から、解 u は $J = \mu(k^{d_1} - k^{d_2})$ である (1) の解に収束する。 $d_1 < d_2$ の仮定から実現される非局所相互作用は、メキシカンハット型の積分核になることがわかる (図 1(a))。非局所発展方程式の解を反応拡散系で近似できることが保証されているので、(5) の反応拡散系で、平衡点周りの解の不安定化を考える。(A1) より平衡解は $u = 1$ なので、この周りで (5) を線形化し、以下の固有値問題を考える：

$$\lambda \begin{pmatrix} u \\ v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -d_u \sigma_k + g_u(1, 0) & g_v(1, 0) & -g_v(1, 0) \\ \frac{\mu}{\varepsilon} & \frac{-1 - d_1 \sigma_k}{\varepsilon} & 0 \\ \frac{\mu}{\varepsilon} & 0 & \frac{-1 - d_2 \sigma_k}{\varepsilon} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v_1 \\ v_2 \end{pmatrix},$$

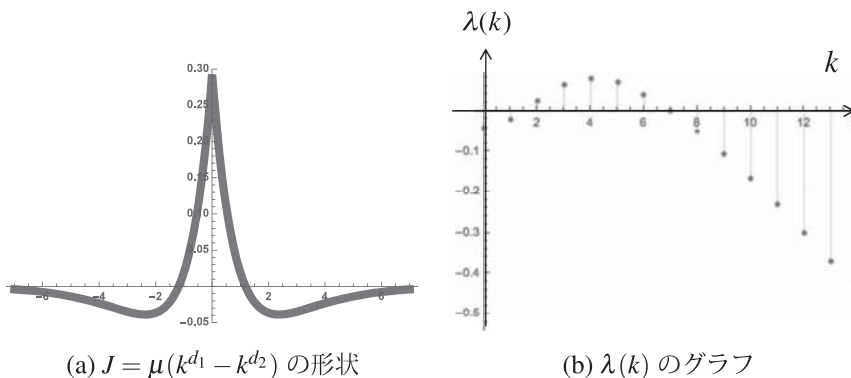


図1 非線形項は (2) を用いており, パラメーターは $d_u = 0.1, d_1 = 1, d_2 = 2, \mu = 1, a = 0.02$ である.

ここで, $\sigma_k := (k\pi/L)^2, k \in \mathbb{N} \cup \{0\}$ で, λ は固有値である. 上式から定まる固有多項式を解いて, $\varepsilon \rightarrow +0$ をとると, 陰関数定理から固有値は一つの関数 $\lambda(k)$ に収束することがわかる. その固有値は以下の式で与えられる:

$$\begin{aligned} \lambda &= \frac{\mu g_v(1,0)(d_2 - d_1)\sigma_k - (d_u\sigma_k - g_u(1,0))(1 + d_1\sigma_k)(1 + d_2\sigma_k)}{(1 + d_1\sigma_k)(1 + d_2\sigma_k)} \\ &= -d_u\sigma_k + \left(\frac{\mu g_v(1,0)}{1 + d_1\sigma_k} - \frac{\mu g_v(1,0)}{1 + d_2\sigma_k} \right) + g_u(1,0). \end{aligned}$$

この固有値の波数 k に対する分布は図 1(b) である. 空間方向の相互作用がないとき, すなわち $k=0$ のとき固有値は負となり, 平衡解は微小な摂動に対して, 安定であることがわかる. しかし, k が増えていくと, ある k で固有値が正となり, 平衡解が不安定化することがわかる. 定理 2.1 より, $J = \mu(k^{d_1} - k^{d_2})$ である (1) の方程式は反応拡散系によって近似されるので, この不安定化は, 反応拡散系において拡散の効果によって安定な平衡解が不安定化する拡散誘導不安化と考えることができる. メキシカンハット型の積分核によって引き起こされる解の不安定化は, 拡散誘導不安定化とみなせることが理論的にわかった.

4 まとめ

本テクニカルレポートでは, 区間上の非局所発展方程式の解が反応拡散系の解で近似できることを紹介し, その応用として, メキシカンハット型の積分核によって引き起こされる解の不安定化が拡散誘導不安定化とみなせることを説明した.

定理 2.1 から, 任意の積分核をもつ非局所発展方程式が反応拡散系で近似されることが示された. しかし, 近似できるパラメーター $\{d_j, \alpha_j\}_{j=0}^M$ が存在することを示しただけで, 具体的に, $\{\alpha_j\}_{j=0}^M$ は求められていない. そこで, 我々は [8] において, \mathbb{R} 上の非局所発展方

程式を同様の反応拡散系で近似した上で、Gram-Schmidt の直交化法を用いた $\{\alpha_j\}_{j=0}^M$ を求める方法の一つを報告している。このことから、積分核が与えられたときに、その積分核を有する非局所発展方程式を具体的な反応拡散系で近似することができ、解析が可能となると考えている。現在、これらの理論を周期境界条件を課した平面の場合に拡張しようとしている。

参考文献

- [1] S. Amari, *Dynamics of Pattern Formation in Lateral-Inhibition Type Neural Fields*, Biol.Cybernetics, **27**, 77-87 (1977)
- [2] H. Berestycki, G. Nadin, B. Perthame, L. Ryzhik, *The non-local Fisher-KPP equation: traveling waves and steady states*, Nonlinearity, **22**, 2813-2844 (2009)
- [3] S. Kondo, *An updated kernel-based Turing model for studying the mechanisms of biological pattern formation*, J. Theor. Biol., **414** 120-127 (2017)
- [4] J. A. Carrillo, H. Murakawa, M. Sato, H. Togashi, O. Trush, *A population dynamics model of cell-cell adhesion incorporating population pressure and density saturation*, J. Theor. Biol., **474** 14-24 (2019)
- [5] J. D. Murray, *Mathematical Biology. II. Spatial models and biomedical applications*, vol. **18** of Interdisciplinary Applied Mathematics. Springer, 3rd ed., (2003)
- [6] A. Nakamasu, G. Takahashi, A. Kanbe, S. Kondo, *Interactions between zebrafish pigment cells responsible for the generation of Turing patterns*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **106**, 8429-8434 (2009)
- [7] H. Ninomiya, Y. Tanaka, H. Yamamoto, *Reaction, diffusion and non-local interaction*, J. Math. Biol., **75**, 1203-1233 (2017)
- [8] H. Ninomiya, Y. Tanaka, H. Yamamoto, *Reaction-diffusion approximation of nonlocal interactions using Jacobi polynomials*, Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics, **35** (2), 613-651 (2018)