

A significant relation between cross-diffusion and reaction-diffusion

岩手大学・人文社会科学部 飯田 雅人 (Masato Iida)
Department of Mathematics, Faculty of Humanities and Social Sciences,
Iwate University

明治大学・理工学部 三村 昌泰 (Masayasu Mimura)
Department of Mathematics, School of Science and Technology,
Meiji University

龍谷大学・理工学部 二宮 広和 (Hirokazu Ninomiya)
Department of Applied Mathematics and Informatics,
Ryukoku University

Abstract It is formally shown that some cross-diffusion systems can be a singular limit of suitable reaction-diffusion systems. This fact enables us introduce a new framework of describing (quasi-linear) repulsive bio-diffusion like a Shigesada-Kawasaki-Teramoto model for competing two species.

1 序

数理生物学では、各個体の分散的移動による集団の分布の時間変化を“生物的な拡散”の過程として記述することが多い。修飾語「生物的な」を付すのは、ある程度ランダムな分散ではありながらも、「各個体の分散志向は環境の善し悪しに左右されるもの」という“生きものらしさ”が組み入れられたモデルになっているからである。生物的拡散には、各個体の移動様式の特徴を反映した拡散の型がいくつか提唱されている (cf. Okubo [7]) が、中でも

$$(1) \quad \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta[D(x, t)u]$$

は生物的拡散の数理モデルとしてしばしば登場する。ここで、 $u = u(x, t)$ はある生物種 U の位置 x 時刻 t での個体数密度を表し、 $D(x, t)$ は各個体が現在の居場所からランダムに離れる確率を反映する係数 (即ち、分散率：次節参照) である。生物が現在の居場所に留まりやすいか否かはその「居心地」に左右されるということを想定して、分散率の値が居場所の状況に応じて変わるように設定されているわけだ：居心地が悪ければ分散率は高く、居心地が良ければ分散率は低いであろう。

本稿では、(1) に従って生物的に拡散する集団が「居心地に応じて二種類の“機械的な拡散” (遅い拡散と速い拡散) を使い分ける個体の集団」と見なせることを主張したい。即ち、種 U の各個体の分散は“slowly diffusive state” (小さな拡散係数 d の線形拡散に従う状態：以後、“状態 S” と略記する) か “rapidly diffusive state” (大きな拡散係数 $d + \alpha$

の線形拡散に従う状態：以後，“状態 R”と略記する）のどちらか一方の状態の下で行われ、どの個体も（必要なら状態を切り替えることにより）現在の居心地が悪ければ状態 R になる可能性が高まり、現在の居心地が良ければ状態 S になる可能性が高まるものと考えたい。この状況を方程式に書き下すために、U の個体数密度 u を状態 S になっているものの個体数密度 u_s と状態 R になっているものの個体数密度 u_r に分けておく：

$$u = u_s + u_r.$$

上の状況を、 u_s と u_r の発展方程式として

$$(2) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_s}{\partial t} = d\Delta u_s + \gamma[m_{r \rightarrow s}(x, t)u_r - m_{s \rightarrow r}(x, t)u_s], \\ \frac{\partial u_r}{\partial t} = (d + \alpha)\Delta u_r + \gamma[m_{s \rightarrow r}(x, t)u_s - m_{r \rightarrow s}(x, t)u_r] \end{cases}$$

と表すことにしよう。ここで、各個体が一方の状態から他方の状態へ転換する速さの尺度を正のパラメータ γ で表し、状態 S から状態 R へ転換する速さの場所・時刻による相対的な違いを $m_{s \rightarrow r}(x, t)$ で表し、状態 R から状態 S へ転換する速さの場所・時刻による相対的な違いを $m_{r \rightarrow s}(x, t)$ で表した。我々は、種 U が居心地に関して敏感な生物であると想定して、状態転換の速さの尺度 γ の値を非常に大きく設定しておこう。

分散率 $D(x, t)$ が与えられたとき、遅い拡散係数 d と速い拡散係数 $d + \alpha$ および相対的な状態転換率 $m_{s \rightarrow r}(x, t)$, $m_{r \rightarrow s}(x, t)$ をどのように選べば、(2) に従う集団を (1) に従う集団と見なすことができるのだろうか？ この問いに答えることが本稿の主目的である。結果として、生物学的拡散を理解する新たな枠組が得られる。さらに、その応用として、競争関係にある 2 種個体群の分散的移動と増殖を記述する数理モデル

$$(3) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta[(d_u + \alpha v)u] + (a_1 - b_{11}u - b_{12}v)u, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_v \Delta v + (a_2 - b_{21}u - b_{22}v)v \end{cases}$$

のような準線形拡散方程式（系）が実は反応拡散系（“線形拡散”と単純反応から成る半線形拡散方程式系）の特異極限と見なせることを明らかにしよう：系 (3) に対するそのような反応拡散系の例は、第 4 節で与えられる。系 (3) は、競争関係にある 2 種 U と V の“空間的棲み分け”を再現するために Shigesada-Kawasaki-Teramoto [9] によって提唱されたモデルを単純化したものである； u と v は競争関係にある 2 種の個体数密度を表し、 $d_u, d_v, a_1, a_2, b_{11}, b_{12}, b_{21}, b_{22}$ は正の定数であり、 α は負でない定数である；各方程式の右辺前半で（生物学的）拡散を表し、右辺後半で Lotka-Volterra 型の競争的な増殖を表している。競争相手が多い場所ほど居心地が悪くなるものと想定して、分散率が競争相手の個体数密度に応じて増大するように U の生物学的拡散を設定しているため、結果的に系 (3) では競争相手 V が少ない場所に U が集まりやすくなって 2 種の棲み分けのような現象が起きるであろうと期待されている。この系のように（自身の密度勾配のみならず）相互作用する相手の密度勾配に応じて拡散する様式を備えた準線形拡散方程式系は“交差拡散系 (cross-diffusion system)”とも呼ばれる。一般に、交差拡散系は 2 種が準線形に絡む外見のために、（拡散が線形である）反応拡散系に比べて格段に豊富な構造を内包しているだろうと思いたくなる。しかしながら、本稿で示唆されるように、少なくとも上記のような生物学的拡散を記述する交差拡散系に関しては、その解構造がある種の（準線形で

ない) 反応拡散系の中に再現できてしまうらしい… 準線形拡散が引き起こす現象の中には、本質的には線形拡散と単純反応の組み合わせだけでも再現できるものが存外たくさんあるのではなかろうか？

2 拡散係数の切り替えは「生物的拡散」を生み出す

この節では、生物的拡散の仕組みの観点から、(2) を用いた (1) の新たな解釈を述べた上で、(2) に従う集団は状態転換の速さの尺度 γ が十分大きければ (1) を実質的にみたくことを形式的に導く。

まず、(1) と (2) の関係を理解しやすくするために、(1) に現れる係数 $D(x, t)$ の意味を復習しておこう。それには、(1) を離散時空中の「生物的な」random walk の連続化極限と見なすとよい。その概略を Okubo [7] に従って紹介しておく：

記述を簡単にするため、空間の次元は 1 とする。種 U は格子間隔 ξ の 1 次元格子上に分布していて、時間 τ 毎に各個体は現在の居場所の居心地に応じた確率で隣接格子点へ等方的に移るものとする。ただし、 ξ と τ は小さな正の数を表す。格子点の一つを x と表し、時刻 t には x に $u(x, t)\xi$ 匹の個体が存在するものと考え、これらの各個体が時間 τ の後に隣接格子点 $x - \xi$ または $x + \xi$ へ移る確率を $p^{\xi, \tau}(x, t)$ と表しておく。種 U の出生・死亡を考慮しなければ、格子点 x における時間 τ あたりの個体数の変化は

$$\begin{aligned} & u(x, t + \tau)\xi - u(x, t)\xi \\ &= \frac{p^{\xi, \tau}(x - \xi, t)}{2} u(x - \xi, t)\xi + \frac{p^{\xi, \tau}(x + \xi, t)}{2} u(x + \xi, t)\xi - p^{\xi, \tau}(x, t) u(x, t)\xi \end{aligned}$$

に従う（隣接格子点への移動は、居場所の状況には依存するが、等方的であることに注意しておく）。ここで、 u と $p^{\xi, \tau}$ が x, t に関して十分滑らかだと仮定すれば、この等式の両辺を点 (x, t) においてテーラー展開することにより、

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x, t) = \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left(\frac{\xi^2}{2\tau} p^{\xi, \tau} u \right) (x, t) + O(\tau + \xi^4 \tau^{-1})$$

が得られる。そこで、有限な極限值

$$\lim_{\substack{\xi \rightarrow +0, \tau \rightarrow +0 \\ \xi^4 = o(\tau)}} \frac{\xi^2}{2\tau} p^{\xi, \tau}(x, t) =: D(x, t)$$

が存在するような適当なスケーリングの下で形式的に $\xi \rightarrow +0, \tau \rightarrow +0$ の極限に移行すると、空間次元 1 の場合の (1) が得られる。この形式的導出からわかるように、係数 $D(x, t)$ は時刻 t において各個体が居場所 x から離れようとする程度を反映しているため、種 U の「(反発的な) 分散率」と呼ばれることがある。(Okubo [7] では上記の他に「(吸引的な) 分散率」「(中立的な) 分散率」と呼ばれる別様式の生物的拡散を導く random walk のモデルも紹介されている。) 特に、位置 x によらない分散率は拡散係数とも見なせることに注意しておこう。

上記の形式的導出において、格子点 x から隣接格子点への遷移確率 $p^{\xi, \tau}(x, t)$ は点 x を中心とした長さ ξ の線分上に存在する個々の個体の遷移確率の値を平均したものと見な

せるだろう。特に、各個体が移動に関して「頻繁に位置を変えている状態」(状態 R) と「あまり位置を変えていない状態」(状態 S) というたった二つの状態しかとり得ないような内部構造をしている種 U を想定してみよう。微生物やバクテリアが示す走熱性や走化性のような移動特性をこのような「二つの内部状態をもつ粒子」から成る集団の分散移動として説明しようという試みは [8] などいくつかある (cf. [5, 6])。我々は状況を単純化して、状態 R ではどの個体も等しく大きな遷移確率 $\overline{p^{\xi,\tau}}$ を持ち、状態 S ではどの個体も等しく小さな遷移確率 $\underline{p^{\xi,\tau}}$ を持つと仮定しておく。ただし、 $\overline{p^{\xi,\tau}}$ と $\underline{p^{\xi,\tau}}$ は x, t によらず、 $0 \leq \underline{p^{\xi,\tau}} < \overline{p^{\xi,\tau}} \leq 1$ を満たすものとする。従って、 $p^{\xi,\tau}(x, t)$ は点 x 付近での状態 S にある個体数と状態 R にある個体数の比率に応じた $\underline{p^{\xi,\tau}}$ と $\overline{p^{\xi,\tau}}$ の局所的平均値と見なされるであろう。このとき、「各個体が居心地に応じて状態 S と状態 R を切り換えることによって、各地点の居心地に応じた分散率 $D(x, t)$ が実現される」ものと見なそうというのが、我々の立場である。上記と同様に、状態 S の個体数密度 u_s と状態 R の個体数密度 u_r に対する random walk をそれぞれ考え、二つの有限な極限值

$$\lim_{\substack{\xi \rightarrow +0, \tau \rightarrow +0 \\ \xi^4 = o(\tau)}} \frac{\xi^2}{2\tau} \overline{p^{\xi,\tau}} =: d, \quad \lim_{\substack{\xi \rightarrow +0, \tau \rightarrow +0 \\ \xi^4 = o(\tau)}} \frac{\xi^2}{2\tau} \underline{p^{\xi,\tau}} =: d + \alpha$$

がともに存在するようなスケーリングの下で $\xi \rightarrow +0, \tau \rightarrow +0$ の形式的極限をとると、

$$\begin{cases} \frac{\partial u_s}{\partial t} = d \frac{\partial^2 u_s}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial u_r}{\partial t} = (d + \alpha) \frac{\partial^2 u_r}{\partial x^2} \end{cases}$$

が得られる。分散率 $d, d + \alpha$ が x によらない定数になるので、 d は状態 S にある集団の拡散係数、 $d + \alpha$ は状態 R にある集団の拡散係数と見なせる。さらに、状態 S と状態 R の間の相互転換が瞬時に（拡散に比べて著しく速く）行われる効果を組み入れることによって、いつでもどこでも

$$\frac{du_s(x, t) + (d + \alpha)u_r(x, t)}{u_s(x, t) + u_r(x, t)} = D(x, t)$$

となるように u_s と u_r の比率が調節されていれば、集団全体の分散移動が (1) に従うものと期待される。二つの状態各々の拡散と相互の状態転換による u_s と u_r の時間発展を記述する (2) が、上で述べたような機構を備えているようにするためには、 $d, \alpha, m_{s \rightarrow r}(x, t), m_{r \rightarrow s}(x, t)$ をどのように設定すればよいだろうか？ この問いに対する回答はいく通りかあり得るだろうが、我々は次のように設定することを提唱したい：

$$(4) \quad \begin{cases} d := \inf D (\geq 0), \\ \alpha := \sup D - \inf D (\geq 0), \\ m_{s \rightarrow r}(x, t) \geq 0, \quad m_{r \rightarrow s}(x, t) \geq 0, \\ \frac{m_{r \rightarrow s}(x, t)}{m_{s \rightarrow r}(x, t)} := \frac{\alpha}{D(x, t) - d} - 1 \left(= \frac{\sup D - D(x, t)}{D(x, t) - \inf D} \geq 0 \right). \end{cases}$$

ここで、(2) において $m_{s \rightarrow r}(x, t)$ と $m_{r \rightarrow s}(x, t)$ の値は、両者の比を決めておけば十分である（各々の絶対値はパラメータ γ の中に反映しておけばよい）ことに注意しておく。設定 (4) と仮定

$$[A1] \quad m_{s \rightarrow r}(x, t) + m_{r \rightarrow s}(x, t) \geq m_0 > 0$$

$$[A2] \quad \Delta u_s|_{t=0}, \Delta u_r|_{t=0} \text{ は有界}$$

$$[A3] \quad \frac{\partial m_{s \rightarrow r}(x, t)}{\partial t} = O(1), \quad \frac{\partial m_{r \rightarrow s}(x, t)}{\partial t} = O(1) \quad \text{as } \gamma \rightarrow \infty$$

のもとで、(2) に従う集団 U は γ が十分大きければ少なくとも形式的には (1) を満たしていることが、以下のようにわかる。(わざわざ仮定 [A3] をここで持ち出すのは、次節以降で (3) のような準線形拡散を論ずるときに $m_{s \rightarrow r}(x, t)$ と $m_{r \rightarrow s}(x, t)$ が U 自身の (x, t) での状態に直接的にまたは間接的に依存する状況を扱いたいからである。その場合は、 $m_{s \rightarrow r}(x, t)$ と $m_{r \rightarrow s}(x, t)$ は (2) の解自身の値を介して γ にも依存することになる。) 改めて $u = u_s + u_r$, $w = u_r$ と置いて (2) を書き直すと、

$$(5) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = d\Delta u + \alpha\Delta w, \\ \frac{\partial w}{\partial t} = (d + \alpha)\Delta w + \gamma[m_{s \rightarrow r}(x, t)u - \{m_{s \rightarrow r}(x, t) + m_{r \rightarrow s}(x, t)\}w] \end{cases}$$

となる。ここで

$$\theta(x, t) := \frac{m_{s \rightarrow r}(x, t)}{m_{s \rightarrow r}(x, t) + m_{r \rightarrow s}(x, t)} \left(= \frac{D(x, t) - d}{\alpha} = \frac{D(x, t) - \inf D}{\sup D - \inf D} \right)$$

と置くと、 γ が十分大きいので、初めの僅かな時間を除けば、

$$w \approx \theta(x, t)u$$

が成り立つであろう。なぜなら、もしも

$$(6) \quad w - \theta(x, t)u = O(\gamma^{-1})$$

が成立しなければ、 u が殆んど変化しない短時間のうちに時間スケール $T = \gamma t$ で進行する速いダイナミクスによって w が素早く $\theta(x, t)u$ に近づいてしまうから。実際、[A2] を仮定すると初めの僅かな時間 $0 \leq t\gamma^{-1} \log \gamma$ (即ち、 $0 \leq T \leq \log \gamma$) では

$$(7) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial T} = O(\gamma^{-1}), \\ \frac{\partial w}{\partial T} = -\{m_{s \rightarrow r}(x, t) + m_{r \rightarrow s}(x, t)\}[w - \theta(x, t)u] + O(\gamma^{-1}) \end{cases}$$

に従うことになり、さらに [A1] と [A3] を仮定すると $\frac{\partial \theta(x, t)}{\partial T} = O(\gamma^{-1})$ が成り立つから、 $T \approx \log \gamma$ ($t \approx \gamma^{-1} \log \gamma$) の頃には (6) となる。条件 [A1] のもとでは、 γ が十分大きければ (Δu や Δw に特異性が現れない限り) w と $\theta(x, t)u$ の差が成長することはないと思われるので、いったん (6) が成立したら以後 (通常の時間スケール t のもとで) 当分の間は (6) が保持されるものと期待される。従って、初めの僅かな時間を除けば、形式的には

$$d\Delta u + \alpha\Delta w \approx \Delta[\{d + \alpha\theta(x, t)\}u] = \Delta[D(x, t)u]$$

が成り立ち、 $u = u_s + u_r$ は (1) をほぼ満たすものと期待される。このとき、

$$\begin{cases} u_r = w \approx \theta(x, t)u, \\ u_s = u - w \approx (1 - \theta(x, t))u \end{cases}$$

だから、

$$\frac{u_r(x, t)}{u_s(x, t) + u_r(x, t)} \approx \theta(x, t)$$

が成り立つ。つまり、 $\gamma \rightarrow \infty$ の特異極限では、 $\theta(x, t)$ は「時刻 t に位置 x のまわりで U が状態 R になっている確率」を表すので、 $D(x, t)$ が d と $d + \alpha$ の局所平均になっていることが

$$D(x, t) = (1 - \theta(x, t))d + \theta(x, t)(d + \alpha) \approx \frac{u_s(x, t)d + u_r(x, t)(d + \alpha)}{u_s(x, t) + u_r(x, t)}.$$

からわかる。

この形式的推論の結果は、適当な条件のもとで正当化される（次節参照）。

3 準線形拡散を「線形拡散 + 単純反応」と見なす

種 U の分散率を決める「居心地」を左右する環境要因は、実際には U 自身と何らかの意味で相互作用していることも多い。そういう場合は、その要因自身の時間発展も考慮する必要がある。そのような場合の一つとして、他の生物種（または化学成分） V によって U の居心地が決まる状況に対して、前節のアイデアを応用してみよう。

以下では、 U の分散率 $D(x, t)$ の下限を d_u 、上限を $d_u + \alpha$ ($\alpha \geq 0$) と書いて、 V の個体数密度（または濃度） v に応じた重み $\phi(v) (\in [0, 1])$ を付した d_u と $d_u + \alpha$ の平均として $D(x, t)$ を表すことにしよう：

$$D(x, t) = \{1 - \phi(v(x, t))\}d_u + \phi(v(x, t))(d_u + \alpha) = d_u + \alpha\phi(v(x, t)).$$

従って、 U の生物学的拡散を表す方程式は

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta[(d_u + \alpha\phi(v))u]$$

となる。重み $\phi(v)$ の値が大きくなるほど分散率が高まって U は現在の居場所に留まりにくくなることに注意しておく。さらに、 U の増殖と V の増殖・分散移動も組み入れてみる：

$$(8) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta[(d_u + \alpha\phi(v))u] + f(u, v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_v \Delta v + g(u, v). \end{cases}$$

ただし、考察を簡単にするために、 V の分散移動はとりあえず線形拡散に従うものとした。また、個体数密度あるいは濃度を表す u と v の値が負にならないように、増殖項に条件

$$(9) \quad \begin{cases} f(0, v) \geq 0 & \text{for } v \in [0, \infty), \\ g(u, 0) \geq 0 & \text{for } u \in [0, \infty) \end{cases}$$

を課しておく. 一方, 前節と同様に U が二つの内部状態 S, R を持つものと考え, 二つの状態各々の線形拡散と相互の状態転換としても U の生物的拡散を記述しておこう. 種 U のうち 状態 S にある個体の数密度を u_s , 状態 R にある個体の数密度を u_r とおく:

$$(10) \quad u = u_s + u_r.$$

状態 S の拡散係数を d_u , 状態 R の拡散係数を $d_u + \alpha$ と設定し, u_s, u_r, v の発展方程式を大きなパラメータ γ を含む反応拡散系

$$(11) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_s}{\partial t} = d_u \Delta u_s + f_s(u_s, u_r, v) + \gamma(\mu_{r \rightarrow s}(v)u_r - \mu_{s \rightarrow r}(v)u_s), \\ \frac{\partial u_r}{\partial t} = (d_u + \alpha) \Delta u_r + f_r(u_s, u_r, v) + \gamma(\mu_{s \rightarrow r}(v)u_s - \mu_{r \rightarrow s}(v)u_r), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_v \Delta v + g_{sr}(u_s, u_r, v), \end{cases}$$

で表すことにする. ただし, u_s, u_r, v の値が負にならないように, 増殖項と状態転換率に条件

$$(12) \quad \begin{cases} f_s(0, u_r, v) \geq 0 & \text{for } (u_r, v) \in [0, \infty)^2, \\ f_r(u_s, 0, v) \geq 0 & \text{for } (u_s, v) \in [0, \infty)^2, \\ g_{sr}(u_s, u_r, 0) \geq 0 & \text{for } (u_s, u_r) \in [0, \infty)^2, \end{cases}$$

$$(13) \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) \geq 0, \quad \mu_{r \rightarrow s}(v) \geq 0 \quad \text{for } v \in [0, \infty)$$

を課しておく. ここで, (8) と (11) を関係づけるために $f_s(u_s, u_r, v)$, $f_r(u_s, u_r, v)$, $g_{sr}(u_s, u_r, v)$, $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ は $(u, v) \in [0, \infty)^2$ に対して

$$(14) \quad f_s(\{1 - \phi(v)\}u, \phi(v)u, v) + f_r(\{1 - \phi(v)\}u, \phi(v)u, v) = f(u, v),$$

$$(15) \quad g_{sr}(\{1 - \phi(v)\}u, \phi(v)u, v) = g(u, v),$$

$$(16) \quad \frac{\mu_{r \rightarrow s}(v)}{\mu_{s \rightarrow r}(v)} = \frac{1 - \phi(v)}{\phi(v)}; \quad \text{i.e.,} \quad \frac{\mu_{s \rightarrow r}(v)}{\mu_{s \rightarrow r}(v) + \mu_{r \rightarrow s}(v)} = \phi(v).$$

となるように設定し,

$$(17) \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) + \mu_{r \rightarrow s}(v) > 0 \quad \text{for } v \in [0, \infty)$$

を仮定すれば, 十分大きな γ に対して (11) が (8) に近いことが形式的に推察される: それを見るには, (11) を $u = u_s + u_r$, $v, w = u_r$ に対する半線形拡散方程式系

$$(18) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = d_u \Delta u + \alpha \Delta w + \tilde{f}(u, v, w), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_v \Delta v + \tilde{g}(u, v, w), \\ \frac{\partial w}{\partial t} = (d_u + \alpha) \Delta w + h(u, v, w) + \gamma m(u, v, w) \end{cases}$$

に書き換えて, 前節の (5) 以降の議論と同様に考えればよい. ただし,

$$\tilde{f}(u, v, w) = f_s(u - w, w, v) + f_r(u - w, w, v),$$

$$\tilde{g}(u, v, w) = g_{sr}(u - w, w, v),$$

$$h(u, v, w) = f_r(u, v, w),$$

$$m(u, v, w) = \mu_{s \rightarrow r}(v)u - (\mu_{s \rightarrow r}(v) + \mu_{r \rightarrow s}(v))w.$$

である。特に,

$$(19) \quad \begin{aligned} \tilde{f}(u, v, w) &= f(u, v) + f_s(u - w, w, v) + f_r(u - w, w, v) \\ &\quad - f_s(\{1 - \phi(v)\}u, \phi(v)u, v) - f_r(\{1 - \phi(v)\}u, \phi(v)u, v) \\ &= f(u, v) + O(|w - \phi(v)u|), \end{aligned}$$

$$(20) \quad \begin{aligned} \tilde{g}(u, v, w) &= g(u, v) + g_{sr}(u - w, w, v) - g_{sr}(\{1 - \phi(v)\}u, \phi(v)u, v) \\ &= g(u, v) + O(|w - \phi(v)u|), \end{aligned}$$

$$(21) \quad m(u, v, w) = -(\mu_{s \rightarrow r}(v) + \mu_{r \rightarrow s}(v))[w - \phi(v)u]$$

と変形できることに注意しておく。

さらに, 自身の群れの混雑度も居心地に影響するような場合まで念頭において, 一般に

$$(22) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta[(d_u + \alpha\phi(u, v))u] + f(u, v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \Delta[(d_v + \alpha\phi(v))v] + g(u, v) \end{cases}$$

を考えよう。ここでは, V も生物学的拡散をするものとした。この交差拡散系と殆んど同じダイナミクスを記述できる反応拡散系を, 上記と同様に構成してみると,

$$(23) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_s}{\partial t} = d_u \Delta u_s + f_s(u_s, u_r, v_s, v_r) + \gamma(\mu_{r \rightarrow s}(u, v)u_r - \mu_{s \rightarrow r}(u, v)u_s), \\ \frac{\partial u_r}{\partial t} = (d_u + \alpha) \Delta u_r + f_r(u_s, u_r, v_s, v_r) + \gamma(\mu_{s \rightarrow r}(u, v)u_s - \mu_{r \rightarrow s}(u, v)u_r), \\ \frac{\partial v_s}{\partial t} = d_v \Delta v_s + g_s(u_s, u_r, v_s, v_r) + \gamma(\nu_{r \rightarrow s}(u, v)v_r - \nu_{s \rightarrow r}(u, v)v_s), \\ \frac{\partial v_r}{\partial t} = (d_v + \beta) \Delta v_r + g_r(u_s, u_r, v_s, v_r) + \gamma(\nu_{s \rightarrow r}(u, v)v_s - \nu_{r \rightarrow s}(u, v)v_r) \end{cases}$$

となる。ただし, $u_s(x, t)$ と $v_s(x, t)$ は状態 S にある U と V の個体数密度を表し, $u_r(x, t)$ と $v_r(x, t)$ は状態 R にある U と V の個体数密度を表す:

$$u = u_s + u_r, \quad v = v_s + v_r.$$

また, (22) と (23) の解の値が負にならないような条件を $f(u, v)$, $g(u, v)$, $\phi(u, v)$, $\psi(u, v)$, $f_s(u_s, u_r, v_s, v_r)$, $f_r(u_s, u_r, v_s, v_r)$, $g_s(u_s, u_r, v_s, v_r)$, $g_r(u_s, u_r, v_s, v_r)$, $\mu_{s \rightarrow r}(u, v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(u, v)$, $\nu_{s \rightarrow r}(u, v)$, $\nu_{r \rightarrow s}(u, v)$ に課すものとする。ここで, 増殖項と転換率は $(u, v) \in [0, \infty)^2$ に対して

$$\begin{aligned} & f_s(\{1 - \phi(u, v)\}u, \phi(u, v)u, \{1 - \psi(u, v)\}v, \psi(u, v)v) \\ & + f_r(\{1 - \phi(u, v)\}u, \phi(u, v)u, \{1 - \psi(u, v)\}v, \psi(u, v)v) = f(u, v), \\ & g_s(\{1 - \phi(u, v)\}u, \phi(u, v)u, \{1 - \psi(u, v)\}v, \psi(u, v)v) \\ & + g_r(\{1 - \phi(u, v)\}u, \phi(u, v)u, \{1 - \psi(u, v)\}v, \psi(u, v)v) = g(u, v), \\ & \frac{\mu_{r \rightarrow s}(u, v)}{\mu_{s \rightarrow r}(u, v)} = \frac{1 - \phi(u, v)}{\phi(u, v)}, \quad \frac{\nu_{r \rightarrow s}(u, v)}{\nu_{s \rightarrow r}(u, v)} = \frac{1 - \psi(u, v)}{\psi(u, v)} \end{aligned}$$

となるように設定し,

$$(24) \quad \mu_{s \rightarrow r}(u, v) + \mu_{r \rightarrow s}(u, v) > 0, \quad \nu_{s \rightarrow r}(u, v) + \nu_{r \rightarrow s}(u, v) > 0 \quad \text{for } (u, v) \in [0, \infty)^2$$

を仮定すれば、 $\gamma \rightarrow \infty$ での (23) の特異極限として (22) が形式的に得られる。

以上は形式的な洞察ではあるが、(8) と (11) の関係に限れば、以下の状況のもとで正当化できる。(より一般化された (22) と (23) の関係を正当化することは将来に残された課題である。) 係数 $\phi(v)$, $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ および増殖項 $f(u, v)$, $g(u, v)$, $f_s(u_s, u_r, v)$, $f_r(u_s, u_r, v)$, $g_{sr}(u_s, u_r, v)$ には、関数として十分な滑らかさを要請しておく。十分滑らかな境界を持つ有界領域 $\Omega \subset \mathbf{R}^N$ の内部で (8) と (11) を正の時刻 t に対して考え、(11) には境界条件・初期条件

$$(25) \quad \frac{\partial u_s}{\partial n} = \frac{\partial u_r}{\partial n} = \frac{\partial v}{\partial n} = 0 \quad x \in \partial\Omega, t > 0,$$

$$(26) \quad u_s = u_{s0}, \quad u_r = u_{r0}, \quad v = v_0 \quad x \in \Omega, t = 0$$

を課し、(8) には境界条件・初期条件

$$(27) \quad \frac{\partial u}{\partial n} = \frac{\partial v}{\partial n} = 0 \quad x \in \partial\Omega, t > 0,$$

$$(28) \quad u = u_{s0} + u_{r0}, \quad v = v_0 \quad x \in \Omega, t = 0$$

を課す。ただし、 $\frac{\partial}{\partial n}$ は境界 $\partial\Omega$ に対する法線微分を表す。また、 u_{s0} , u_{r0} , v_0 は $\partial\Omega$ まで込めて十分滑らかな関数であり、

$$(29) \quad u_{s0} \geq 0, \quad u_{r0} \geq 0, \quad v_0 \geq 0 \quad x \in \Omega$$

を満たすものとする。

定理 条件 (14), (15), (16), (17) のもとで、(8), (27), (28) の解 $(u_\infty, v_\infty) = (u_\infty(x, t), v_\infty(x, t))$ と (11), (25), (26) の解 $(u_s, u_r, v) = (u_s(x, t; \gamma), u_r(x, t; \gamma), v(x, t; \gamma))$ がともに $\bar{\Omega} \times [0, T]$ 上で十分なめらかに存在するような正の数 T を一つ固定しておく。さらに、 γ によらない正の数 M が存在して、十分大きな γ に対して

$$(30) \quad \sup_{(x,t) \in \Omega \times [0,T]} \{ |u_s(x, t; \gamma)| + |u_r(x, t; \gamma)| + |v(x, t; \gamma)| \} \leq M$$

が成り立つことを、仮定する。このとき

$$(31) \quad \sup_{(x,t) \in \Omega \times [0,T]} \{ \|u_s + u_r - u_\infty\|_{L^2(\Omega)} + \|v - v_\infty\|_{L^2(\Omega)} \} \leq C\gamma^{-1}$$

が十分大きな γ に対して成り立つ。ただし、 $C = C(M, T)$ は γ によらない正の定数である。

この定理は、(8) の解と (18) の解の差 $u(x, t; \gamma) - u_\infty(x, t)$, $v(x, t; \gamma) - v_\infty(x, t)$, $w(x, t; \gamma) - w_\infty(x, t)$ の時間発展を評価できるようにエネルギー積分を巧妙に構成することによって、証明される。ただし、 $w_\infty = \phi(v_\infty)u_\infty$ である。エネルギー積分を評価する際に、(18) の解がパラメータ γ の値によらず $\Omega \times (0, T)$ 上で有界になることを利用するため、(30) が仮定されている。詳細は [1] に記す。

反応拡散系 (11) が交差拡散系 (8) に近いことを、定理とは別の観点から裏付ける状況証拠として、(8) と (11) の平衡状態の線形化安定性が酷似していることを第5節で述べよう。次節では、定理の条件を満たす例の中から、興味深い生物学的拡散の数値モデルになり得るものをいくつか挙げておこう。

4 さまざまな例

この節では、様々な種類の生物学的拡散の数値モデルとして我々の定式化の枠組がどの程度の可能性を秘めているのかを判断する目安として具体例をいくつか検討してみよう。

4.1 種 V が存在すると U の居心地が悪くなる場合

種 V が多くなるほど U の居心地が悪くなって U の分散率が高まる状況を表すには

$$(32) \quad \phi'(v) \geq 0$$

を仮定すればよいだろう。例えば、2種の個体群 U, V が競争関係にあり、特に U の方が競争相手を回避する傾向が強い場合が想定される。増殖様式を Lotka-Volterra 型、即ち

$$f(u, v) = (a_1 - b_{11}u - b_{12}v)u, \quad g(u, v) = (a_2 - b_{21}u - b_{22}v)v.$$

に設定するなら、(8) は

$$(33) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta[(d_u + \alpha\phi(v))u] + (a_1 - b_{11}u - b_{12}v)u, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_v\Delta v + (a_2 - b_{21}u - b_{22}v)v \end{cases}$$

となる。ただし、 $a_1, a_2, b_{11}, b_{12}, b_{21}, b_{22}$ は正の定数とする。ここで、(32) を満たす $\phi(v)$ として特徴的な例を三つ挙げておく：

例 1.1 $\phi(v) = v.$

例 1.2 $\phi(v) = \frac{v}{1+v}.$

例 1.3 $\phi(v) = \frac{v^2}{1+v^2}.$

例 1.1 は U の分散率が競争相手 V の個体数密度とともに線形に増大する場合であり、Shigesada-Kawasaki-Teramoto モデル [9] で採用された分散率である。もしも分散率を(第2節のように) random walk からの一様時空スケーリングによる連続化極限として解釈するのであれば、分散率自身は (V の個体数密度とは無関係に) 上に有界になってほしいところである。おそらく [9] では、競争相手 V の個体数密度が有界にとどまるものと想定しているか、あるいは、V の個体数密度が少ない場合に限って生物学的拡散を近似することを想定しているのであろう。因みに、例 1.1 に対する (8), (27), (28) の時間大域解 (u_∞, v_∞) の v_∞ の一様有界性は、 u_∞ の非負値性 および v_∞ に関する単独拡散方程式に対する最大値の原理から、保証される。ただし、 v_∞ の上限は初期値 v_0 より小さくならないので、例 1.1 を採用するなら v_0 の大きさを適当な有界範囲内に限定する必要があるだろう。さらに、例 1.1 を拡張して V の分散率も同様に U の個体数密度とともに線形に増大するように設定する際には、両種の個体数密度の一様有界性自体が(数学理論としては) 完全には解決されていないことにも留意すべきであろう。

一方、居心地の悪さに関する U の感受性は V が多くなるとだんだん鈍くなるものという(生物の感受性としては自然な?) 状況を想定しているのが例 1.2 と例 1.3 である。両者の違いは、この感受性が、V が少ない時には鋭敏なのか(例 1.2)、V が少なすぎる時

にも鈍感な (V がある程度多くなるまでは居心地が悪いとは感じない) のか (例 1.3), の違いと見なせるであろう. ここでは, 前節の定理の枠組に入るように, 例 1.2 と例 1.3 を

$$0 \leq \phi(v) \leq 1 \quad \text{for } v \in [0, \infty)$$

となるように定式化した.

以上の例を導出できる (11) の例を挙げておこう. 状態 S と 状態 R の出生量に関しては, 例えば, 生まれてくる子の状態は親の状態には無関係に出生時の環境によって決定されるものと考えれば, 単位時間あたりの出生数は u に比例するであろう. それに対して, 状態 S の単位時間あたりの死亡数は u_s に比例し, 状態 R の単位時間あたりの死亡数は u_r に比例すると考えるのが自然であろう. そこで, $f_s(u_s, u_r, v)$, $f_r(u_s, u_r, v)$ として

$$\begin{aligned} f_s(u_s, u_r, v) &= p_s(v) a_1^+ \{u_s + u_r\} - [a_1^- + b_{11} \{u_s + u_r\} + b_{12} v] u_s, \\ f_r(u_s, u_r, v) &= p_r(v) a_1^+ \{u_s + u_r\} - [a_1^- + b_{11} \{u_s + u_r\} + b_{12} v] u_r, \\ g_{sr}(u_s, u_r, v) &= [a_2 - b_{21} \{u_s + u_r\} - b_{22} v] v \end{aligned}$$

を採用してみよう. ここで, a_1^+ と a_1^- は理想的な環境のもとでの種 U の理想出生率と自然死亡率をそれぞれ表す. また, $p_s(v)$ と $p_r(v)$ は, 例えて表現するなら, U の生まれたばかりの子が 状態 S になっている確率と 状態 R になっている確率をそれぞれ表すとも云えようか. 考察を簡単にするため, 種 U の死亡率は 2 つの状態の違いには左右されないものと仮定した. さらに, 係数には

$$\begin{aligned} a_1^+ &> a_1^- > 0, \quad a_1^+ - a_1^- = a_1 (> 0), \\ p_s(v) &\geq 0, \quad p_r(v) \geq 0, \quad p_s(v) + p_r(v) = 1 \end{aligned}$$

を仮定してもよいだろう. このとき, (14), (15) および (12) が成り立つことに注意しておこう. 結局, この場合の (11) として

$$(34) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_s}{\partial t} = d_u \Delta u_s + p_s(v) a_1^+ \{u_s + u_r\} - [a_1^- + b_{11} \{u_s + u_r\} + b_{12} v] u_s \\ \quad + \gamma (\mu_{r \rightarrow s}(v) u_r - \mu_{s \rightarrow r}(v) u_s), \\ \frac{\partial u_r}{\partial t} = (d_u + \alpha) \Delta u_r + p_r(v) a_1^+ \{u_s + u_r\} - [a_1^- + b_{11} \{u_s + u_r\} + b_{12} v] u_r \\ \quad + \gamma (\mu_{s \rightarrow r}(v) u_s - \mu_{r \rightarrow s}(v) u_r), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_v \Delta v + [a_2 - b_{21} \{u_s + u_r\} - b_{22} v] v, \end{cases}$$

を採用する.

一方, $\phi(v)$ を導く $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ としては「 V が多くなるほど, U の居心地が悪くなって 状態 S から 状態 R への転換が起きやすくなり, 状態 R から 状態 S への転換は起きにくくなる」(即ち,

$$(35) \quad \mu'_{s \rightarrow r}(v) \geq 0, \quad \mu'_{r \rightarrow s}(v) \leq 0$$

が成り立つ) ように設定するのがよいだろう. このことに留意した $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ の例を挙げておこう:

例 1.1 に対応する U の転換率 $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ は (16) 即ち,

$$\frac{\mu_{r \rightarrow s}(v)}{\mu_{s \rightarrow r}(v)} = \frac{1-v}{v}$$

を満たすように選べばよいので、例えば

$$(36) \quad \mu_{r \rightarrow s}(v) = 1 - v, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = v$$

あるいは、それぞれを v に関して有界になるように設定したければ、

$$(37) \quad \mu_{r \rightarrow s}(v) = \frac{1-v}{1+v}, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = \frac{v}{1+v}$$

としておけばよい。いずれにせよ、 $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ は v がある程度大きくなると負値をとらざるを得ないことに注意しておこう。従って、例 1.1 に対しては (34) の解のうち v の有界性を何らかの意味で保証しておく必要があろう（現在のところ、それは未解決である）。ただし、いずれも $0 \leq v \leq 1$ さえ保証されれば、(13) と (17) は満たすので、前節で述べた意味で (11) は (8) に近いことが保証される。

例 1.2 に対応する U の転換率 $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ は (16) 即ち、

$$\frac{\mu_{r \rightarrow s}(v)}{\mu_{s \rightarrow r}(v)} = \frac{1}{v}$$

を満たすように選べばよいので、例えば

$$(38) \quad \mu_{r \rightarrow s}(v) = 1, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = v$$

あるいは、それぞれを v に関して有界になるように設定したければ、

$$(39) \quad \mu_{r \rightarrow s}(v) = \frac{1}{1+v}, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = \frac{v}{1+v}$$

としておけばよい。例 1.1 と違って、 $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ も負にならないように設定できる。やはり、(38) も (39) も (13) と (17) を満たすので、前節で述べた意味で (11) は (8) に近いことが保証される。

例 1.3 に対応する U の転換率 $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ は (16) 即ち、

$$\frac{\mu_{r \rightarrow s}(v)}{\mu_{s \rightarrow r}(v)} = \frac{1}{v^2}$$

を満たすように選べばよいので、例えば

$$(40) \quad \mu_{r \rightarrow s}(v) = 1, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = v^2$$

あるいは、それぞれを v に関して有界になるように設定したければ、

$$(41) \quad \mu_{r \rightarrow s}(v) = \frac{1}{1+v^2}, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = \frac{v^2}{1+v^2}$$

としておけばよい。例 1.2 と同様に、 $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ も負にならないように設定できる。やはり、(40) も (41) も (13) と (17) を満たすので、前節で述べた意味で (11) は (8) に近いことが保証される。

4.2 種 V が存在すると U の居心地が良くなる場合

種 U にとって餌が豊富な場所はそうでない場所に比べて居心地が良い（と解釈してもよい）だろう。また、ある種の微生物が示すような走化性や走熱性的のように、特定の化学的刺激や熱的刺激を好む種もある。そこで、特定の生物種（または化学成分）V が多い場所ほど U にとって居心地が良くて留まりやすい（U の分散率が低い）という状況を想定して、

$$(42) \quad \phi'(v) < 0$$

を仮定してみよう。この状況では U の生物学的拡散を表す流量を二つの流量に分解して表そう：

$$\Delta[(d_u + \alpha\phi(v))u] = -\nabla \cdot [-\delta(v)\nabla u + u\chi(v)\nabla v].$$

ただし、

$$\begin{aligned} \delta(v) &:= d_u + \alpha\phi(v) \quad \dots \quad U \text{ の拡散係数,} \\ \chi(v) &:= -\alpha\phi'(v) \quad \dots \quad U \text{ の移流の強度 (V が多い方へ)} \end{aligned}$$

である。つまり、V が多い場所ほど U は拡散しにくくなり、しかも V が多い方へまとまって移動しようという傾向があると見なせる。

例えば、微生物 U が居心地の良い化学的環境条件を整えるために化学成分 V を分泌する場合を想定して、

$$\begin{aligned} f(u, v) &\equiv 0, \quad g(u, v) = a(v)u - b(v)v \\ a(v) &: \quad V \text{ の生成率, } b(v) : \quad V \text{ の分解率} \end{aligned}$$

と設定したモデルや、「U が栄養分 V を消費する（あるいはロジスティック増殖する生物 V を捕食する）」場合を想定して、

$$\begin{aligned} f(u, v) &= \rho(v)c(v)u - k_1u, \quad g(u, v) = -c(v)u + (k_2 - k_3v)v \\ c(v) &: \quad U \text{ 1匹が V を消費する速さ, } \rho(v) : \quad U \text{ の栄養転換効率,} \\ k_1 &: \quad U \text{ の死亡率, } k_2 - k_3v : \quad U \text{ がいない時の V の増殖率} \end{aligned}$$

と設定したモデルも考えられるだろう。前者のモデルでは (8) として

$$(43) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} + \nabla \cdot [-\delta(v)\nabla u + u\chi(v)\nabla v] = 0, \\ \frac{\partial v}{\partial t} - d_v\Delta v = a(v)u - b(v)v \end{cases}$$

を条件

$$a(v) > 0, \quad b(v) \geq 0 \quad \text{for } v \in [0, \infty)$$

のもとで考察することになろう。関数 $b(v)$ の例として念頭にあるのは

$$b(v) = \frac{b_1}{1 + b_2v} \quad (b_1, b_2 \text{ は } 0 \text{ または正の定数})$$

である (cf. [2]). 後者のモデルでは (8) として

$$(44) \quad \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} + \nabla \cdot [-\delta(v)\nabla u + u\chi(v)\nabla v] = \rho(v)c(v)u - k_1 u, \\ \frac{\partial v}{\partial t} - d_v \Delta v = -c(v)u + (k_2 - k_3 v)v \end{cases}$$

を条件

$$\begin{aligned} \rho(v) > 0, \quad c'(v) > 0 \quad \text{for } v \in (0, \infty); \quad c(0) = c'(0) = 0 \\ k_1 \geq 0, \quad k_2 \geq 0, \quad k_3 \geq 0 \end{aligned}$$

のもとで考察することになろう。これら二つのモデルでは「V が多い場所の近くに U が集まる」現象が実現するものと期待される。

これらのモデルに対して, (42) を満たす $\phi(v)$ の例を二通り考えておこう:

例 2.1 $\phi(v) = 1 - \left(\frac{v}{v^*}\right)^p \quad (0 < p \leq 1, \quad v^* > 0)$

即ち, $\delta(v) = d_u + \alpha \left\{ 1 - \left(\frac{v}{v^*}\right)^p \right\}, \quad \chi(v) = \frac{\alpha p}{v^*} \left(\frac{v}{v^*}\right)^{p-1}.$

例 2.2 $\phi(v) = \frac{1}{1+v^p} \quad (0 < p \leq 1)$

即ち, $\delta(v) = d_u + \frac{\alpha}{1+v^p}, \quad \chi(v) = \alpha \frac{d}{dv} \left(\frac{v^p}{1+v^p} \right) = \alpha p \frac{v^{p-1}}{(1+v^p)^2}.$

どちらの例も $p=1$ の場合を除けば, $v \rightarrow +0$ において U の移流の強度が $\chi(v) = O(v^{p-1})$ という共通した特異性を帯びている。また,

$$\phi(v) \leq 1 \quad \text{for } v \in [0, \infty)$$

となるように設定してあるが, もしも $\lim_{v \rightarrow +0} v\chi(v) > 0$ となるように設定したければ, 第 2 節で考察したような分散率の解釈に伴う制約 $\lim_{v \rightarrow +0} \phi(v) < \infty$ を満たすことは諦めねばならない。二つの例の大きな違いは

$$\phi(v) \geq 0 \quad \text{for } v \in [0, \infty)$$

を満たすか否かである。例 2.1 では, $v > v^*$ ならば, $\phi(v) < 0$ だから前節の定理の枠組では $\mu_{r \rightarrow s}(v) < 0$ となってしまう, (11) の解の非負値性を保証する上で支障をきたす。したがって, 例 2.1 を採用するなら,

$$\sup v \leq v^*$$

を仮定しておく必要がある。

さて, 上記の交差拡散系に対応する 3 成分反応拡散系の例を挙げよう。まず, U の状態転換率 $\mu_{s \rightarrow r}(v), \mu_{r \rightarrow s}(v)$ は「V が多くなるほど, U の居心地が良くなって状態 S から状態 R へは転換しにくくなるものの, 状態 R から状態 S へは転換しやすくなる」(即ち,

$$(45) \quad \mu'_{s \rightarrow r}(v) \leq 0, \quad \mu'_{r \rightarrow s}(v) \geq 0$$

が成り立つ) ように設定するのがよいだろう。

例 2.1 に対応する $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ は (16), 即ち

$$\frac{\mu_{r \rightarrow s}(v)}{\mu_{s \rightarrow r}(v)} = \frac{v^p}{v^{*p} - v^p}$$

を満たすように選べばよいので, 例えば

$$\mu_{r \rightarrow s}(v) = v^p, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = v^{*p} - v^p$$

あるいは, それぞれを v に関して有界になるように設定したければ,

$$\mu_{r \rightarrow s}(v) = \frac{v^p}{1 + v^p}, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = \frac{v^{*p} - v^p}{1 + v^p}$$

としておけばよいが, $v > v^*$ ならば $\mu_{s \rightarrow r}(v) < 0$ となってしまうことに留意しておく必要がある.

例 2.2 に対応する $\mu_{s \rightarrow r}(v)$, $\mu_{r \rightarrow s}(v)$ は (16), 即ち

$$\frac{\mu_{r \rightarrow s}(v)}{\mu_{s \rightarrow r}(v)} = v^p$$

を満たすように選べばよいので, 例えば

$$\mu_{r \rightarrow s}(v) = v^p, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = 1$$

あるいは, それぞれを v に関して有界になるように設定したければ,

$$\mu_{r \rightarrow s}(v) = \frac{v^p}{1 + v^p}, \quad \mu_{s \rightarrow r}(v) = \frac{1}{1 + v^p}$$

としておけばよい.

反応項 $f_s(u_s, u_r, v)$, $f_r(u_s, u_r, v)$, $g_{sr}(u_s, u_r, v)$ の例として, (43) に対しては

$$\begin{aligned} f_s(u_s, u_r, v) &\equiv 0, \\ f_r(u_s, u_r, v) &\equiv 0, \\ g_{sr}(u_s, u_r, v) &= a_s u_s + a_r u_r - b(v)v \end{aligned}$$

とおいてみよう. ただし, $0 < a_s < a_r$ を満たす定数 a_s, a_r を用いて V の生成率 $a(v)$ が

$$a(v) = \{1 - \phi(v)\}a_s + \phi(v)a_r$$

と表せるものと仮定する. この仮定のもとでは, V が少なくなると ($a(v)$ の値が a_r に近づくため) U はより多くの V を分泌し, V が多くなると ($a(v)$ の値が a_s に近づくため) U はより少なく V を分泌することになる: 不自然な仮定ではないだろう. 結局, (43) に対する (11) として

$$(46) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_s}{\partial t} = d_u \Delta u_s + \gamma(\mu_{r \rightarrow s}(v)u_r - \mu_{s \rightarrow r}(v)u_s), \\ \frac{\partial u_r}{\partial t} = (d_u + \alpha) \Delta u_r + \gamma(\mu_{s \rightarrow r}(v)u_s - \mu_{r \rightarrow s}(v)u_r), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_v \Delta v + a_s u_s + a_r u_r - b(v)v, \end{cases}$$

を採用する．さらに， a_s と a_r を v の関数 $a_s(v)$ と $a_r(v)$ に一般化し， $a(v)$ が

$$a(v) = \{1 - \phi(v)\}a_s(v) + \phi(v)a_r(v)$$

で与えられるものとも考えることもできるだろう．

一方，(44) に対しては，例えば「餌 V が豊富な所では 状態 S になって食べることに専心するが，餌 V が乏しい所では食べることなく 状態 R になって餌の探索に専心する」ような種 U を想定して，

$$\begin{aligned} f_s(u_s, u_r, v) &= \rho(v)c_s(v)u_s - k_1u_s \\ f_r(u_s, u_r, v) &= -k_1u_r, \\ g_{sr}(u_s, u_r, v) &= -c_s(v)u_s + (k_2 - k_3v)v \end{aligned}$$

とおいてみよう．ここで， $c_s(v)$ は U 1 匹が 状態 S にある時に V を消費する速さであり，

$$c_s'(v) > 0, \quad c_s''(v) \leq 0 \quad \text{for } v \in [0, \infty); \quad c_s(0) = 0$$

を満たすものとする．また，新たに生まれてくる個体はすぐには活発に動けない（状態 S になっている）ものと仮定している： 餌が乏しい所では子を産まない（細胞分裂しない）．二つの消費率 $c(v)$ と $c_s(v)$ の間には

$$c(v) = \{1 - \phi(v)\}c_s(v)$$

という関係が要請される．結局，(44) に対応する (11) として

$$(47) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_s}{\partial t} = d_u \Delta u_s + \rho(v)c_s(v)u_s - k_1u_s + \gamma(\mu_{r \rightarrow s}(v)u_r - \mu_{s \rightarrow r}(v)u_s), \\ \frac{\partial u_r}{\partial t} = (d_u + \alpha)\Delta u_r - k_1u_r + \gamma(\mu_{s \rightarrow r}(v)u_s - \mu_{r \rightarrow s}(v)u_r), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_v \Delta v - c_s(v)u_s + (k_2 - k_3v)v, \end{cases}$$

を採用する．条件を満たす $c(v)$ と $c_s(v)$ の一例として，例 2.2 の $\phi(v)$ を用いた

$$c_s(v) = \frac{c_1v}{1 + c_2v}, \quad c(v) = \frac{c_1v^{1+p}}{(1 + v^p)(1 + c_2v)}$$

を挙げておこう．

Remark ここで考えた (43) と (44) は，生物 U が化学成分 V の多い方へ向かって局所的にまとまって移動するという移流項を含む点において，Keller-Segel [2, 3, 4] で考察された生物学的拡散の数値モデルに似ている．しかしながら，[2, 4] では走化性による微生物の集合パターンや縞状パターンを発生させるために $\lim_{v \rightarrow +0} v\chi(v) > 0$ という条件のもとで考察しているのに対し，(43) と (44) では（例 2.1, 2.2 の下で述べたように）“生物学的 random walk” の時空一様な連続化極限として解釈するならば制約

$$(48) \quad \lim_{v \rightarrow +0} v\chi(v) = 0$$

を外すわけにはいかないだろう。ただし, [2, 4] が拡散係数 $\delta(v)$ (微生物の “motility”) を定数だと仮定しているのに対し, (43) と (44) では V が多い場所ほど $\delta(v)$ が小さくなるように設定されているので, 制約 (48) にもかかわらず (43) と (44) は集合パターンを再現できるのではなかろうか? 一方 [3] では, 生物的拡散が “吸引力的な” 分散としてモデル化されているため, その流量の係数 $\delta(v), \chi(v)$ の間には関係「 $\delta'(v)$ と $\chi(v)$ は互いに同符号」が要請される。それに対し, “反発的な” 分散として生物的拡散をモデル化した (43) と (44) の設定からは

$$\delta'(v) = -\chi(v)$$

が要請される。(因みに, [2, 4] では $\delta'(v) \equiv 0$ と仮定されている。) 現実には, 吸引力的に分散する微生物も, 反発的に分散する微生物も, どちらもあると思われるので, [3] の設定と我々の設定は各々別種の微生物集団の分散移動に対する現象論的モデルになり得るのではなかろうか? 微生物の分散移動に関する実験事実の集積が望まれるところである。

5 平衡状態の線形化安定性に関する構造の酷似

この節では, 十分大きな γ に対して (11) が (8) に近い構造を持つことを, 第3節の定理とは別の観点から裏付けるために, 両者の平衡状態の線形化安定性を比べてみる。まず, 境界条件 (27) もとでの (8) の平衡状態 $(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty)$ は

$$(49) \quad \begin{cases} \Delta[(d_u + \alpha\phi(\bar{v}_\infty))\bar{u}_\infty] + f(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty) = 0, & x \in \Omega, \\ d_v\Delta\bar{v}_\infty + g(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty) = 0, & x \in \Omega, \\ \frac{\partial\bar{u}_\infty}{\partial n} = \frac{\partial\bar{v}_\infty}{\partial n} = 0 & x \in \partial\Omega \end{cases}$$

を満たし, 境界条件 (25) のもとでの (11) 即ち (18) の平衡状態 $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ は

$$(50) \quad \begin{cases} d_u\Delta\bar{u} + \alpha\Delta\bar{w} + \tilde{f}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w}) = 0, & x \in \Omega, \\ d_v\Delta\bar{v} + \tilde{g}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w}) = 0, & x \in \Omega, \\ (d_u + \alpha)\Delta\bar{w} + h(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w}) + \gamma m(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w}) = 0, & x \in \Omega, \\ \frac{\partial\bar{u}}{\partial n} = \frac{\partial\bar{v}}{\partial n} = \frac{\partial\bar{w}}{\partial n} = 0 & x \in \partial\Omega \end{cases}$$

を満たす。特に, 十分大きな γ に対して形式的に考えると, (21) を利用して (50) の第三方程式を

$$(51) \quad \bar{w} = \phi(\bar{v})\bar{u} + O(\gamma^{-1})$$

と書き直せるから, (19) と (20) を利用して $(\bar{u}, \bar{v})$ が

$$\begin{cases} \Delta[(d_u + \alpha\phi(\bar{v}))\bar{u}] + f(\bar{u}, \bar{v}) = O(\gamma^{-1}), \\ d_v\Delta\bar{v} + g(\bar{u}, \bar{v}) = O(\gamma^{-1}) \end{cases}$$

を満たすことになる。従って, 斉次 Neumann 境界条件のもとでは γ が十分大きければ (8) の平衡状態の近くに (11) の平衡状態を構成できるのではなかろうか?

そこで, (50) を満たす $(\bar{u}, \bar{v})$ が (49) の解 $(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty)$ に十分近いものと期待して, それぞれの安定性を左右する線形化固有値問題を比べてみよう. 平衡状態 $(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty)$ に対する (8), (27) の線形化固有値問題は

$$(52) \quad \begin{cases} \lambda U_\infty = \Delta[(d_u + \alpha\phi(\bar{v}_\infty))U_\infty + \alpha\phi'(\bar{v}_\infty)\bar{u}_\infty V_\infty] \\ \quad + \frac{\partial f}{\partial u}(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty)U_\infty + \frac{\partial f}{\partial v}(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty)V_\infty, & x \in \Omega, \\ \lambda V_\infty = d_v \Delta V_\infty + \frac{\partial g}{\partial u}(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty)U_\infty + \frac{\partial g}{\partial v}(\bar{u}_\infty, \bar{v}_\infty)V_\infty, & x \in \Omega, \\ \frac{\partial U_\infty}{\partial n} = \frac{\partial V_\infty}{\partial n} = 0, & x \in \partial\Omega \end{cases}$$

であり, 平衡状態 $(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})$ に対する (18) (即ち, (11)), (25) の線形化固有値問題は

$$(53) \quad \begin{cases} \lambda U = d_u \Delta U + \alpha \Delta W \\ \quad + \frac{\partial \tilde{f}}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})U + \frac{\partial \tilde{f}}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})V + \frac{\partial \tilde{f}}{\partial w}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})W, & x \in \Omega, \\ \lambda V = d_v \Delta V + \frac{\partial \tilde{g}}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})U + \frac{\partial \tilde{g}}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})V + \frac{\partial \tilde{g}}{\partial w}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})W, & x \in \Omega, \\ \lambda W = (d_u + \alpha) \Delta W + \frac{\partial h}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})U + \frac{\partial h}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})V + \frac{\partial h}{\partial w}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})W \\ \quad + \gamma \left[\frac{\partial m}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})U + \frac{\partial m}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})V + \frac{\partial m}{\partial w}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})W \right], & x \in \Omega, \\ \frac{\partial U}{\partial n} = \frac{\partial V}{\partial n} = \frac{\partial W}{\partial n} = 0, & x \in \partial\Omega \end{cases}$$

である. ここで (21) を利用して (53) の第三方程式の右辺後半を書き直しておく:

$$\begin{aligned} & \frac{\partial m}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})U + \frac{\partial m}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})V + \frac{\partial m}{\partial w}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})W \\ &= -(\mu_{s \rightarrow r}(\bar{v}) + \mu_{r \rightarrow s}(\bar{v}))\{W - \phi(\bar{v})U - \phi'(\bar{v})\bar{u}V\} - (\mu'_{s \rightarrow r}(\bar{v}) + \mu'_{r \rightarrow s}(\bar{v}))\{\bar{w} - \phi(\bar{v})\bar{u}\}V. \end{aligned}$$

従って, 十分大きな γ に対して形式的には, (51) から

$$W = \phi(\bar{v})U + \phi'(\bar{v})\bar{u}V + O(\gamma^{-1})$$

が得られる．よって，(20) を利用して

$$\begin{aligned}
& \frac{\partial \tilde{g}}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})U + \frac{\partial \tilde{g}}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})V + \frac{\partial \tilde{g}}{\partial w}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})W \\
&= \frac{\partial g}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v})U + \frac{\partial g}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v})V \\
&\quad + \frac{\partial}{\partial \bar{u}} [g_{sr}(\bar{u} - \bar{w}, \bar{w}, \bar{v}) - g_{sr}(\{1 - \phi(\bar{v})\}\bar{u}, \phi(\bar{v})\bar{u}, \bar{v})] U \\
&\quad + \frac{\partial}{\partial \bar{v}} [g_{sr}(\bar{u} - \bar{w}, \bar{w}, \bar{v}) - g_{sr}(\{1 - \phi(\bar{v})\}\bar{u}, \phi(\bar{v})\bar{u}, \bar{v})] V \\
&\quad + \frac{\partial}{\partial \bar{w}} [g_{sr}(\bar{u} - \bar{w}, \bar{w}, \bar{v}) - g_{sr}(\{1 - \phi(\bar{v})\}\bar{u}, \phi(\bar{v})\bar{u}, \bar{v})] W \\
&= \frac{\partial g}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v})U + \frac{\partial g}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v})V \\
&\quad + \left[\frac{\partial g_{sr}}{\partial u_s}(\bar{u} - \bar{w}, \bar{w}, \bar{v}) - \frac{\partial g_{sr}}{\partial u_s}(\{1 - \phi(\bar{v})\}\bar{u}, \phi(\bar{v})\bar{u}, \bar{v}) \right] U \\
&\quad + \left[\frac{\partial g_{sr}}{\partial v}(\bar{u} - \bar{w}, \bar{w}, \bar{v}) - \frac{\partial g_{sr}}{\partial v}(\{1 - \phi(\bar{v})\}\bar{u}, \phi(\bar{v})\bar{u}, \bar{v}) \right] V \\
&\quad + \left[\left\{ \frac{\partial g_{sr}}{\partial u_r}(\bar{u} - \bar{w}, \bar{w}, \bar{v}) - \frac{\partial g_{sr}}{\partial u_s}(\bar{u} - \bar{w}, \bar{w}, \bar{v}) \right\} W \right. \\
&\quad \left. - \left\{ \frac{\partial g_{sr}}{\partial u_r}(\{1 - \phi(\bar{v})\}\bar{u}, \phi(\bar{v})\bar{u}, \bar{v}) - \frac{\partial g_{sr}}{\partial u_s}(\{1 - \phi(\bar{v})\}\bar{u}, \phi(\bar{v})\bar{u}, \bar{v}) \right\} \{ \phi(\bar{v})U + \phi'(\bar{v})\bar{u}V \} \right] \\
&= \frac{\partial g}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v})U + \frac{\partial g}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v})V + O(\gamma^{-1})
\end{aligned}$$

と計算できる．同様に，(19) を利用して

$$\frac{\partial \tilde{f}}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})U + \frac{\partial \tilde{f}}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})V + \frac{\partial \tilde{f}}{\partial w}(\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})W = \frac{\partial f}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v})U + \frac{\partial f}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v})V + O(\gamma^{-1})$$

と計算できるから，(53) の U と V は

$$(54) \quad \begin{cases} \lambda U = \Delta[(d_u + \alpha\phi(\bar{v}))U + \alpha\phi'(\bar{v})\bar{u}V] + \frac{\partial f}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v})U + \frac{\partial f}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v})V + O(\gamma^{-1}), \\ \lambda V = d_v\Delta V + \frac{\partial g}{\partial u}(\bar{u}, \bar{v})U + \frac{\partial g}{\partial v}(\bar{u}, \bar{v})V + O(\gamma^{-1}) \end{cases}$$

を形式的に満たすことがわかる．このことは， γ が十分大きければ固有値問題 (53) は固有値問題 (52) に何らかの意味で近いことを示唆しているのではなからうか？

ただし，(54) の $O(\gamma^{-1})$ は U, V の二次以下の導関数と W の四次以下の導関数の一次形式であり，その係数の一部が λ の一次式になるので，上記の希望的観測の正否は明らかではない．しかしながら，少なくとも空間的に一様な平衡状態に限れば，固有値問題 (52), (53) を Δ の固有関数で展開して有限次元の固有値問題に帰着することにより，両者の固有値の差を厳密に評価できる．その結果， γ が十分大きければ，(8), (27) の空間的に一様な平衡状態の近くに (11), (25) の空間的に一様な平衡状態を構成することができ，両者の線形化安定性が（中立安定な場合を除いて）一致することも示せる (cf. [1])．

平衡状態とその線形化安定性ばかりでなく、平衡状態の大域的な分岐構造に関する (11) と (8) の酷似性に関しても、稿を改めて触れる予定である。

参考文献

- [1] M. IIDA, M. MIMURA AND H. NINOMIYA, in preparation.
- [2] E. F. KELLER AND L. A. SEGEL, Initiation of slime mold aggregation viewed as an instability. *J. Theor. Biol.* **26**, 399-415 (1970).
- [3] E. F. KELLER AND L. A. SEGEL, Model for chemotaxis. *J. Theor. Biol.* **30**, 225-234 (1971).
- [4] E. F. KELLER AND L. A. SEGEL, Traveling bands of chemotactic bacteria: a theoretical analysis. *J. Theor. Biol.* **30**, 235-248 (1971).
- [5] S. KITSUNEZAKI, Interface dynamics for bacterial colony formation. *J. Phys. Soc. Japan* **66**, 1544-1550 (1997).
- [6] M. MIMURA, H. SAKAGUCHI AND M. MATSUSHITA, Reaction-diffusion modelling of bacterial colony patterns. *Physica A* **282**, 283-303 (2000).
- [7] A. OKUBO, "Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models". Springer, 1980.
- [8] F. OOSAWA AND Y. NAKAOKA, Behavior of micro-organisms as particles with internal state variables. *J. Theor. Biol.* **66**, 747-761 (1977).
- [9] N. SHIGESADA, K. KAWASAKI AND E. TERAMOTO, Spatial segregation of interacting species. *J. Theor. Biol.* **79**, 83-99 (1979).