

感染症の伝播を記述する反応拡散モデルに たいする進行波解

細野雄三*

Department of Information and Communication Sciences
Kyoto Sangyo University
Kyoto 603, Japan
京都産業大学・工学部・情報通信工学科

概要

この小論の目的は感染症の伝播を記述する反応拡散モデルの研究を概観し、感染症の伝播速度の性質を進行波解をとおして議論することである。ここで用いる数学的手法は相空間解析であり、拡散係数をはじめとするモデル方程式に現れるパラメータと進行波解の速度の関係を議論する。

Key Words: 感染症、反応拡散系、進行波解、伝播速度、相空間

AMS Classification:35K57,34C37

1 序

近年の重症急性呼吸器症候群 (SARS) や鳥インフルエンザ等の地球規模での感染症が発生し、それらの発生と伝播のメカニズムを解明することは緊急の課題となっており、数理モデルに基づく研究も今後活発に行われることが予想される。ところで、感染症伝播の数理モデルは、大きく分けて確率論的モデルと決定論的モデルがあり、モデルの対象とする問題も理論的なものから実際のなものまで、広い範囲に渡っている ([3],[7],[38] 参照)。

一般に、決定論的モデルの多くは、発生した感染症が個体群に伝播していく遷移状態を対象とし、その伝播の速度と感染症の空間的分布を明らかにし、その結果として最終状態に対する情報を与えることを主要な問題としている。出発点として、我々は、各個体が一度感染すると未感染状態に戻らない場合

*This work was in part supported by Grant-in-Aid for Scientific Research No.14540143 Japan Society for the Promotion of Science

に一樣な個体群中を伝染が空間的に伝わる状況を仮定する。そして、感染症の空間的伝播を記述する解である進行波解を通してそれらの問題を考察する。

この小論では、まず感染症の空間的な伝播を記述する決定論的モデルのひとつのクラスである反応拡散モデルについて、これまでに得られている主要なモデルを紹介しそれに対する結果を概観する。ついで、伝播速度の評価を与えるとき広く用いられている方法である線形予測 (linear conjecture, linear determinacy) について説明し、感染率が感染者の密度に依存するとき、感染症の伝播速度はどのように変化するかを議論する。その結果に基づいて線形予測の妥当性を検討する。我々の取り上げるモデルは、現実の問題の直接的な解決を目指したものでなく非常に単純化されたモデルであり、空間的な拡散効果と非線形相互作用が感染症の伝播にどのような役割を果たすのかを理解するための理論的なモデルであることを注意しておく。なお、本稿は、[21] を補うものであり、特に第3節はその後の研究で得られた結果に基づいている。

2 感染症の空間伝播モデル

この節では、感染症の決定論的モデルにおいて歴史的に重要な位置を占める2つのモデル、積分方程式モデルと線形拡散モデルを紹介する。その前に、両方のモデルで共通となる基本的な感染のダイナミクスについて述べておく。

Kermack と McKendrick は、1927年の先駆的な業績 [27] において決定論的な伝染病の数理モデルを提案し、その後の伝染病の数理的な研究の基礎を築いた。彼らは、(1) 対象とする個体群は閉じている、すなわち、病気が感染する時間スケールでは新しい非感染者が個体群の中に流入することは無視できる、(2) すべての個体は同等に感染する、(3) 接触は質量作用の法則に従う、ことを前提として未感染者の個体群密度に関する積分方程式を導き、その特別な場合として、通常 Kermack-McKendrick モデルと呼ばれる常微分方程式系

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -\beta uv, \\ \frac{dv}{dt} = \beta uv - \gamma v, \end{cases} \quad (1)$$

が得られることを示した。ここで、 $u(t), v(t)$ はそれぞれ未感染者と感染者の個体群密度であり、 β は感染率、 γ は回復率あるいは除去率と呼ばれる。この系から、未感染者の初期人口 u_0 が「流行の臨界人口」 $u_c = \gamma/\beta$ より低いとき感染者は単調に減少して伝染病は広がることはないが、 u_0 が u_c を超えているとき感染者の数は初期人口 u_0 より増大し、伝染病が流行するという有名な閾値定理が得られることを注意しておく。

2.1 Kendall モデル (積分方程式モデル)

Kendall [26] は、上にのべた Kermack-McKendrick モデルにもとづいて感染症の決定論的空間伝播モデルを提案した。それは、病気は空間的に離れた個体からも感染するとして、個体群の空間分布考慮に入れた感染症伝播のモデルであり、以下の積分方程式の形で与えられる。

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -\beta u \bar{v}, \\ \frac{dv}{dt} = \beta u \bar{v} - \gamma v, \end{cases} \quad (2)$$

ここで、 x は場所、 t は時間、 $u(x, t)$ は未感染者の数、 $v(x, t)$ は感染者の数の空間的な局所平均であり、

$$\bar{v}(x, t) = \int_R k(\xi - x) v(\xi, t) d\xi \quad (3)$$

で与えられる。

重み関数 $k(x)$ はお互いに近くにあるときにのみ感染の危険が大きくなり (short-range)、対称であるとする。すなわち、

(i) $k(x) \geq 0$, (ii) $k(x) = k(-x)$, (iii) $\int_R k(x) dx = 1$
とする。そのとき、 \bar{v} を次式で近似する。

$$\begin{aligned} \bar{v}(x, t) &= \int_R k(\xi - x) v(\xi, t) d\xi = \int_R k(\xi) v(x + \xi, t) d\xi \\ &\approx \int_R k(\xi) \left\{ v(x, t) + \frac{\partial v}{\partial x}(x, t) \xi + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}(x, t) \xi^2 \right\} d\xi \\ &= v(x) + \bar{k} v''(x). \end{aligned}$$

ここで、 $\bar{k} = \int_R k(\xi) \xi^2 d\xi$ である。この近似を用いて方程式系 (2) を書き換えると、非線形拡散方程式系

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = -k u \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - \beta u v, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = k u \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \beta u v - \gamma v, \end{cases} \quad (4)$$

が得られる。ここで、簡単のため \bar{k} を k と表した。初期状態は、未感染者が一様に空間に分布し、そこに感染者が侵入するとしよう。すなわち、

$$u(x, 0) = u_0 : \text{定数}, \quad v(x, 0) = v_0(x) : \text{有界な台} \quad (5)$$

とする。ここで、無次元化変数 $\tilde{u} = \frac{u}{u_0}$, $\tilde{v} = \frac{v}{u_0}$ を導入し、独立変数のスケーリング $\tilde{t} = \beta u_0 t$, $\tilde{x} = \sqrt{\frac{\beta}{k}} x$ を行い、 $\Gamma = \frac{\gamma}{\beta u_0}$ とおくと、方程式 (4) は無次

元化されて、以下の形に書き換えられる。ただし、簡単のため、変数の \sim は全て省略した。

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = -u \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - uv, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = u \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + uv - \Gamma v. \end{cases} \quad (6)$$

この方程式に対して、感染症の伝播状況を記述する進行波解を求めよう。ここで、進行波解とは、 $(u(x,t), v(x,t)) = (U(z), V(z))$, $z = x - ct$ の形の (6) の特別な解であって、速度 c で動く座標系 $z = x - ct$ で見ると一定の形をしている。もちろん、 $U(z)$ も $V(z)$ もその生物学的意味から非負値関数のみを考える。ここで、 c は感染症の伝播速度であり未知の定数である。そのとき、(6) より $(U(z), V(z))$ に対する方程式は

$$\begin{cases} -UV'' + cU' - UV = 0, \\ UV'' + cV' + UV - \Gamma V = 0, \end{cases} \quad z \in \mathbb{R}, \quad (7)$$

となることが分かる。ここで、 $\mathbb{R} = (-\infty, +\infty)$ である。境界条件は、十分遠方では感染症がまだ到達しておらず $U = 1 > 0, V = 0$ 、感染症が通り過ぎた後では感染者はいない $V = 0$ という状況を与える。すなわち、

$$(U(+\infty), V(+\infty)) = (1, 0), \quad (U(-\infty), V(-\infty)) = (\alpha, 0) \quad (8)$$

を課する。ここで、 α は感染症が終息した後生き残った人の数であり $\alpha < 1$ を満たす未知定数である。問題 (7)(8) は U, V に関する一階の方程式系に書き換えられる。実際、(7) の2つの式を足しあわせると $c(U+V)' = \Gamma V$ が得られる。この式を用いて、(7) の第1式を U で割ってから V を消去すると

$$-V'' + c \frac{U'}{U} - \frac{c}{\Gamma} (U+V)' = 0$$

となる。これを積分して、 $z = +\infty$ での境界条件を用いると、

$$V' - c \log U + \frac{c}{\Gamma} (U+V-1) = 0$$

が導かれる。ここで、

$$F(U) \equiv 1 - U + \Gamma \log U$$

と置くと、 $V' = \frac{c}{\Gamma} (F(U) - V)$ と書け、 $U' = \frac{\Gamma}{c} V - V'$ と併せて、結局

$$\begin{cases} U' = \frac{c}{\Gamma} (bV - F(U)), \\ V' = \frac{c}{\Gamma} (F(U) - V), \end{cases} \quad (9)$$

が得られた。ここで、 $b = 1 + \frac{\Gamma^2}{c^2} > 0$ である。

(9) の平衡点は $b \neq 1$ だから $F(U) = 0, V = 0$ から決まり、1 点は明らかに $(U, V) = (1, 0)$ である。(8) の $z = -\infty$ での境界条件を満たすためには、 α が 1 より小さい $F(U) = 0$ の正の解でなければならない。簡単な計算により、 $F(U) = 0$ は $\Gamma < 1$ のときに限り 1 より小さい正の解 a^* を持つことが分かり、したがって、進行波解が存在するためには $\Gamma < 1$ でなければならないことが導かれる。Kendall [26] は、これら 2 つの平衡点の線形解析と相平面解析により次の定理を証明した。

定理 1 (Kendall [26]) $\Gamma < 1$ と仮定する。そのとき、任意の $c \geq c^* \equiv 2\sqrt{1-\Gamma}$ に対して、 $a = a^*$ のときに限り (6) の進行波解が存在する。ここで、 $a^* (< \Gamma)$ は $F(U) = 0$ の解である。さらに、 U は単調増大、 V は 1 点でのみ最大値をとりその両側で単調である。

$\Gamma \geq 1$ のとき、もしくは $c < c^*$ のときは、進行波解は存在しない。

注意 2 条件 $\Gamma < 1$ を元の方程式 (4) に現れる係数で表すと、

$$\gamma/\beta u_0 < 1 \quad (10)$$

であり、

$$c^* = 2\sqrt{ku_0(\beta u_0 - \gamma)} \quad (11)$$

となる。

注意 3 定理 1 は、Haderer と Rothe [17] により彼等の証明した定理の応用として示されている。

この定理は、常微分方程式モデル (1) と同様、初期の人口 u_0 が γ/β を超えたときに限り感染波は存在して感染症が伝播することを意味し、感染症の空間的伝播に関しても閾値定理が成り立つことを示している。

以上述べた Kendall による積分方程式モデルに基づく研究を出発点として、その後多くの研究がなされている ([6],[33],[41],[38] とその参考文献参照)。さらに、[31],[32],[42] 等、最近の研究では、現実の与えられたデータから伝染病の空間的伝播の速度をモデル方程式から求めることが主要なテーマとなっている。

2.2 Kermack-McKendrick 線形拡散モデル

Noble [36] は、中世ヨーロッパにおけるペストの伝播の様相を Kermack-McKendrick モデル (1) に拡散項を加えた方程式系で数値シミュレーションを行い、モデルに現れるパラメータの値を推定し伝播速度を求め、実際の伝

播速度と比較検討した。また、Källén 達 [24],[25] ($d_1 = 0$) は、ヨーロッパにおける狂犬病の伝播の最も簡単なモデルとして同じ方程式を用いた。彼等の用いたモデルは、(1) で与えられる感染のメカニズムに、各個体がランダムウォークによる空間移動を行うとして得られる次の反応拡散モデルである。

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - \beta uv, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \beta uv - \gamma v. \end{cases} \quad (12)$$

この系は伝染病の空間的伝播の反応拡散モデルの基本となる系である ([34], [39] も参照せよ)。ここで、拡散係数 d_1, d_2 はすべて非負である。前の節と同様に、初期状態として、未感染者が空間に一様に存在するところに、感染者が侵入した状況を考える。すなわち、初期条件として (5) を課する。方程式 (12) に対する進行波解の方程式は

$$\begin{cases} d_1 U'' + cU' - \beta UV = 0, \\ d_2 V'' + cV' + \beta UV - \gamma V = 0, \end{cases} \quad z \in \mathbb{R}, \quad (13)$$

となる。

$d_2 > 0$ のとき次の定理が成り立つ。 $d_1 = 0$ のときの証明は、Kendall モデルの場合と同様に、方程式 (13) を平面上の力学系に帰着して、その相平面解析により示される ([24])。 $d_1 > 0$ のときは4次元力学系となり、その2つの平衡点を結ぶ軌道をシューティング法で求めることによって示される ([18])。

定理 4 (Källén[24], Hosono and Ilyas[18]) $d_2 > 0, \Gamma \equiv \gamma/\beta u_0 < 1$ と仮定する。そのとき、各 $c \geq c^* \equiv 2\sqrt{d_2(\beta u_0 - \gamma)}$ にたいして、正の数 $a^* (< \gamma < \beta)$ が存在して $a = a^*$ にたいしてのみ (12) の進行波解が存在する。そのとき、 U は単調増大、 V は一点でのみ最大値をとりその両側で単調である。 $\Gamma \geq 1$ のとき、もしくは $c < c^*$ のときは、進行波解は存在しない。さらに、 $d_1 = 0$ のとき、 a^* は $a < 1$ を満たす $a - \Gamma \log a = 1$ の解で与えられる。

以上の結果から、モデル (12) に基づくと、感染症が空間的に伝播するには、 $\Gamma < 1$ でなければならない。これは、Kendall モデル (4) の場合と同様、初期未感染者の人口 u_0 が流行の臨界人口 $u_c = \gamma/\beta$ 超えたときのみ感染症が伝わることを意味している。また、最小速度 c^* についても、方程式 (12) の第2式において拡散係数が、 ku_0 であると見ると同じ表現で与えられることが分かる。さらに、 $d_1 = 0$ の場合には、感染症が流行して終息した後の未感染者の数 a^* も Kendall モデルの場合と同じ値となる。

この系 (12) では、最小速度 c^* は d_1 に関係しないから、未感染者の拡散速度にはまったく依らないことを注意しておく。これは、未感染者は病気を運ばないから直感的には当然の結果と言えなくもない (第3節の結果と比較せよ)。

線形拡散モデルは、その後様々な感染症モデルで用いられ感染症の伝播速度の評価に利用されている。ここでは、Murray たち [25],[35] および Yachi たち [43] のヨーロッパにおける狂犬病に関する研究と Dwyer たち [10]-[12] の昆虫のウイルスの伝播の研究を挙げておく。

2.3 進行波解と発展方程式の解について

上記の2つのモデルにたいして、確かに、一定の速度で感染症が伝播する状態を表す解が存在することが分かった。しかしながら、この進行波解の存在が、実際感染症が一定の速度で空間的に拡大し流行していくことを意味するのであろうか。数学的に言うと、初期値問題 (4)(5) あるいは (12)(5) の解が十分時間が経った時、進行波解に近付いていくのか、言い換えると、初期値問題の解の漸近挙動そして進行波解の安定性はどのようになっているのであろうか。

Fisher 方程式 [15] からの類推では、初期値問題 (12)(5) にたいしては初期値から進行波解が形成され、最小速度の進行波解に漸近していくことが期待される ([2], [4], [14], [28] 参照)。実際、数値シミュレーションではそのような結果が得られている ([36], [18])。初期値問題 (4)(5) にたいしても、数値シミュレーションでは、進行波解が形成され最小速度の進行波解に近づくことが示される。しかし、方程式の第1式に拡散項がないため、進行波解が形成されるが、進行波のフロントから離れたところでは初期値の影響は時間が十分経っても残ったままである。これらの結果の数学的に厳密な解析含めて、解の漸近挙動と安定性の問題は、未解決であり今後の解析の進展が期待される重要な問題である。

2.4 伝播速度の線形予測

この節では、前節で述べた定理における最小速度 c^* が発見的議論によりどのように導かれるかを (4) と (12) を例にとり示そう。

空間的に一様に未感染者が存在する個体群中を感染症が伝わる時、その先端では、感染者 (以下 $v(t, x)$ とする) がまだ少なく、未感染者はおよそ最初の状態 $u = u_0$ と考えられるから、 v に関する線形方程式

$$\frac{\partial v}{\partial t} = ku_0 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \beta u_0 v - \gamma v. \quad (14)$$

が成り立つと考えられる。この方程式 (14) にたいする進行波解の方程式は

$$ku_0 V'' + cV' + (\beta u_0 - \gamma)V = 0 \quad (15)$$

となる。(15) 式は線形だから、 $V(z) = \exp(\lambda z)$ とおいてそれを代入すると

$$ku_0 \lambda^2 + c\lambda + \beta u_0 - \gamma = 0$$

が得られ、非負性から λ は実数でなければならないことに注意すると、 c は不等式

$$c \geq c^* \equiv 2\sqrt{ku_0(\beta u_0 - \gamma)}$$

を満たさなければならないことが分かる。言い換えると、線形化方程式が (14) となる反応拡散方程式の非負の進行波解が存在するための必要条件として $c \geq c^*$ が導かれる。同様にして、上の議論を (12) に適用すると、 $c \geq c^* \equiv 2\sqrt{d_2(\beta u_0 - \gamma)}$ が得られる。

以上のように線形化方程式を用いて伝播速度を求める方法を「線形予測 (Linear conjecture)」という。線形予測による伝播速度の評価は進行波解を求めることなく得られるためよく用いられる。実際、2.2 節で述べた Murray たち [35] および Yachi たち [43] は未感染個体、保菌個体、発病個体の個体群密度の 3 変数反応拡散モデルにたいして線形予測により伝染病の伝播速度を求めており、数値実験により線形予測の結果が正しいことを傍証している。また、Dwyer たち [10]-[12] も、未感染宿主、感染宿主、ウイルスの個体群密度の 3 成分反応拡散モデルにたいして線形予測により伝播速度を求め、それと一致する数値実験結果を得ている。

しかしながら、上の説明から分かるように、線形予測で得られる最小速度は下からの伝播速度の評価の一つであって、どのような条件の下で線形予測が伝播速度の正しい最小値を与えているかについては、上で述べた 3 成分反応拡散系の進行波解の存在問題を含めて未解決の部分が多く残している。次節では、2 成分系の感染症モデルで線形予測が成り立たない例を見よう。

3 非線形感染率モデル

第 2 節では、感染症の発生率が、感染者数と未感染者数のそれぞれに比例するという質量作用の法則を仮定したモデルを考察し、最小速度が線形予測により与えられる値と一致することを確かめた。線形予測の妥当性に限っていうと、我々はすでに [21] において、感染率 β が $\beta(1 + kv)$ (k は定数) で与えられるとき k の値が大きくなると線形予測が成り立たなくなることを示した ([16], [20] も参照)。したがって、この節では感染率 β が密度に依存する高次の非線形性を含むモデルにたいして、拡散係数をはじめとする方程式に現れるパラメータと感染症の伝播速度の依存関係に焦点を当てて線形予測の妥当性を検討しよう。以下で考える非線形感染率モデルは単に数学的興味からだけ取り上げるのではないことを注意しておく。実際、感染率 β の密度依存性については実験データから実証されている例があり、この節で扱う非線形感染率モデルに関してもその現実性について数理生物学の立場から検討されている ([13], [29] 参照)。

系 (12) において、感染率 β が未感染者の密度 v に依存し、 βv^{m-1} ($m > 1$) で与えられると仮定する。さらに、簡単のため $\gamma = 0$ 、すなわち、病気に感

染しても死ぬことはないとする。そのとき、モデル方程式は

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - \beta uv^m, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \beta uv^m, \end{cases} \quad (16)$$

となる。(16)式に線形予測を適用して得られる最小速度は0となり、感染症は伝わらないことになってしまう。これは、 $m = 1$ のとき、(16)の進行波解が存在してその最小速度が $c^* \equiv 2\sqrt{d_2 u_0 \beta}$ である([5]参照)ことを考えると、 $m > 1$ となったとたん進行波解がなくなるかあるいは止まってしまうということは考えにくい。言い換えると、線形予測はこの方程式系にたいしては成り立たないことが予想される。実際、[40]において、最小速度の存在と進行波解の存在が示されている。しかしながら、そこでの最初速度の評価は荒く拡散係数にたいする依存性も議論されていない。ここでは、最小速度のパラメータ依存性を議論し、最小速度の性質を明らかにするため、(16)の進行波解を考察しよう。

まず、未感染者は一様に空間に分布し u_0 とする。そして、無次元化変数 $\tilde{u} = \frac{u}{u_0}$ 、 $\tilde{v} = \frac{v}{u_0}$ を導入し、独立変数のスケーリング $\tilde{t} = \beta(u_0)^m t$ 、 $\tilde{x} = \sqrt{\frac{\beta(u_0)^m}{d_2}} x$ を行い、 $d = \frac{d_1}{d_2}$ とおくと、方程式(16)は無次元化されて、以下の形に書き換えられる。ただし、簡単のため、変数の \sim は全て省略する。

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = d \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - uv^m, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + uv^m, \end{cases} \quad (17)$$

この系にたいする進行波解の方程式は

$$\begin{cases} dU'' + cU' - UV^m = 0, \\ V'' + cV' + UV^m = 0, \end{cases} \quad z \in \mathbb{R}, \quad (18)$$

となり、境界条件は

$$(U(+\infty), V(+\infty)) = (1, 0), \quad (U(-\infty), V(-\infty)) = (0, 1) \quad (19)$$

で与えられる。

$d = 0$ と $d = 1$ のときは方程式系(18)は(19)を用いて平面上の力学系に帰着でき、それぞれ最小速度 c_0^* および c_1^* があつて、最小速度以上の速度の進行波解が存在することが示される。ここで、 c_0^* および c_1^* にたいして次の評価が成り立つ([37],[22])。

$$\frac{2}{m(m+1)} \leq c_1^{*2} \leq \frac{2}{(m-1)m}, \quad \frac{1}{m} < c_0^{*2} \leq \frac{1}{m-1}. \quad (20)$$

この評価式より、 $m > 3$ ならば $c_1^* < c_0^*$ が成り立ち、(18)の進行波解の速度が、 d に依存することが導かれる。

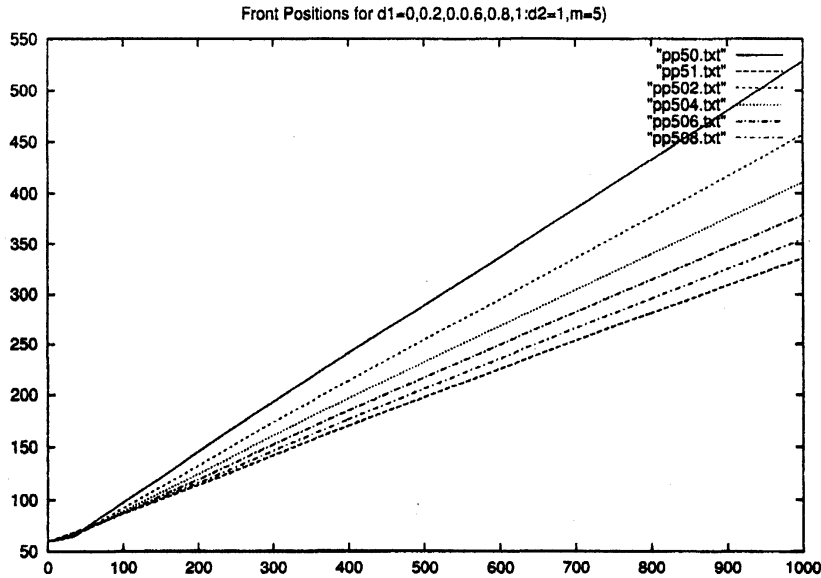


図 1: $m=5$, $d_2 = 1$ のとき $d_1=0$ (pp50), 0.2 (pp502), 0.4 (pp504), 0.6 (pp506), 0.8 (pp508), 1.0 (pp51), の値にたいする $u(x(t), t) = \frac{1}{2}$ を満たすフロントの位置 $x(t)$ ($0 \leq t \leq 1000$). ただし、縦軸がフロントの位置、横軸が時間。

実際、方程式系 (18) は (19) を用いて 3 変数の一階常微分方程式系書き換えることができ、その系の相空間解析を行うことにより、 $0 < d < 1$ にたいして次の定理が得られる。

定理 5 (Hosono [23]) $m > 1$ を固定し、 $0 < d < 1$ と仮定する。そのとき、ある正数 c_d^* があって (17) にたいする進行波解が任意の $c \geq c_d^*$ にたいして存在する。さらに、最小速度 c_d^* は d に関して単調減少であって、 $c_1^* < c_d^* < c_0^*$ を満たす。

注意 6 無次元化する前の方程式系 (16) にたいする進行波解の最小速度を \tilde{c}_d^* で表すと、

$$\tilde{c}_d^* = c_d^* \sqrt{d_2 \beta u_0^m} \quad (21)$$

となる。したがって、 \tilde{c}_d^* は d_2 を固定すると d_1 に関して単調減少となる。

最初に予想したように、モデル方程式 (16) にたいして線形予測が成り立たないことが上記の定理により示された。さらに、このモデルにおいては最小速度が未感染者の拡散係数 d_1 に依存し d_1 が大きいほど感染症の伝播速度が遅くなるのが分かる。言い換えると、線形予測が成り立たない時にはその速度は未感染者の拡散係数に依存することになる。この点が、第 2 節で取り上げたモデルとの重要な相違点である。実際、初期値問題の差分法による数

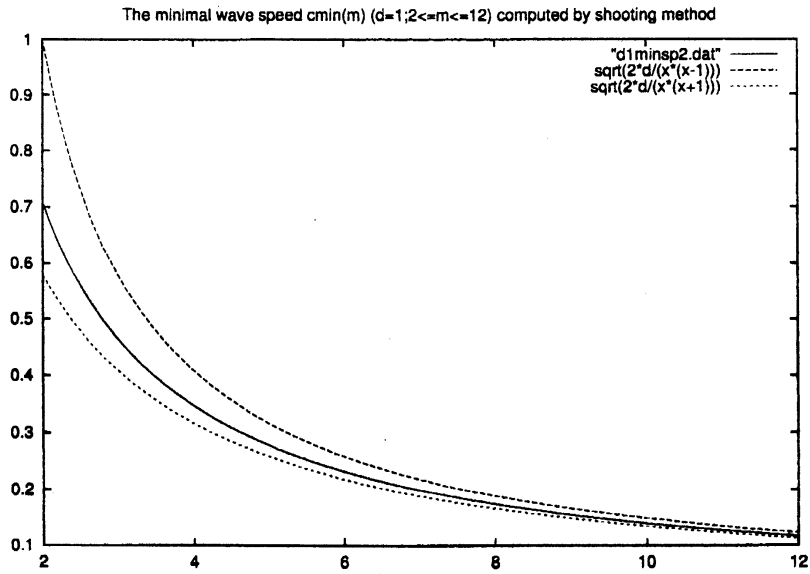


図 2: $1 \leq m \leq 12$ にたいする c_1^* のグラフ

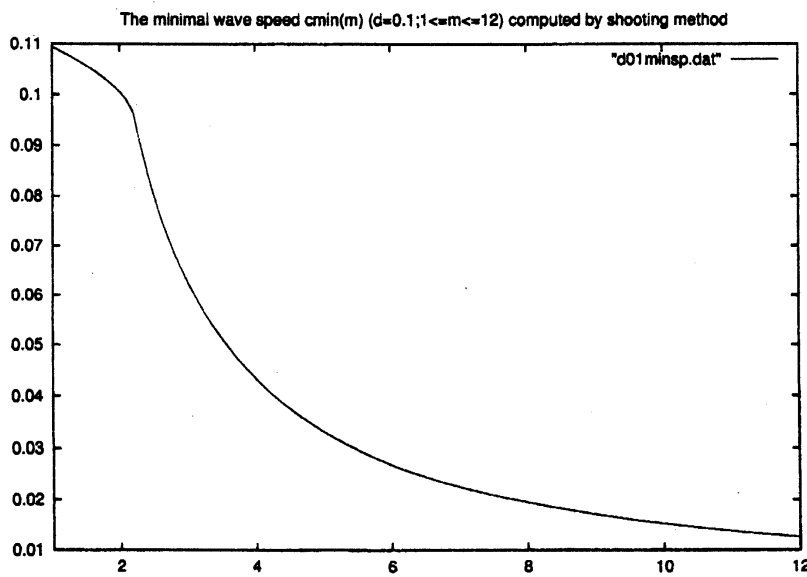


図 3: $1 \leq m \leq 12$ にたいする $\frac{c_d^*}{\sqrt{d}}$ ($d=5$) のグラフ

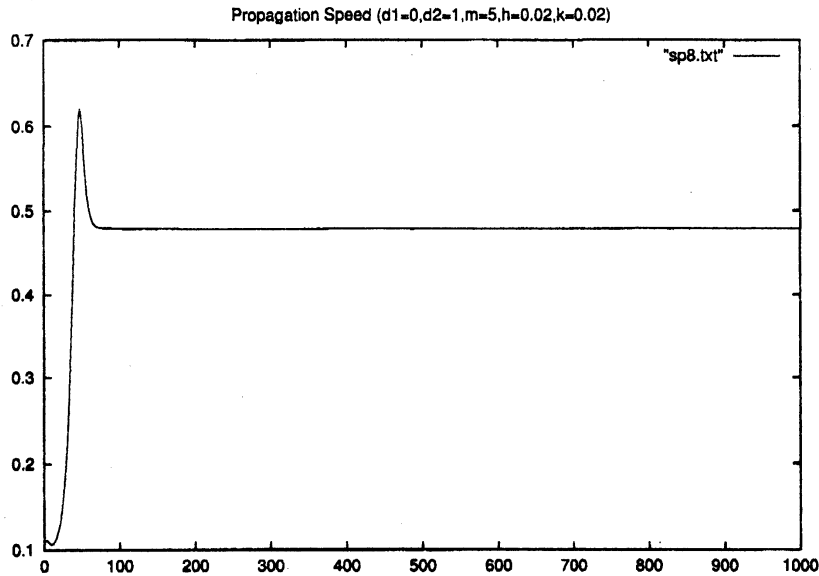


図 4: $0 \leq t \leq 1000$ にたいするフロント速度 $\frac{dx}{dt}(t)$ ($d_1 = 0, d_2 = 1, m = 5$) のグラフ

値計算により最小速度 c_d^* の d に関する依存性を調べた結果が図 1 であり、 d の値が大きくなるにしたがって伝播速度が小さくなり確かに定理 1 の主張が裏付けられている。定理 5 では、 $0 < d \leq 1$ と仮定したが $d > 1$ の場合にも最小速度があってそれ以上の速度の進行波解の存在が言えるがここでは述べない ([23] 参照)。また、評価 (20) より最小速度は指数 m に関して単調減少となることが直感的には予想される。このことは、3 成分力学系の進行波解に対応する結合軌道をシューティング法により求めた数値計算結果からも推測されるが厳密な証明は今後の課題である (図 2, 3 参照)。

4 まとめ

感染症の空間的伝播について反応拡散系の進行波解を通して考察したが、伝播速度を推定する線形予測は、感染症の発生率が感染者数と未感染者数のそれぞれに比例する 2 次の非線形では成り立ったが、高次になると破たんすることが分かった。そして、線形予測が破たんする場合には感染症の伝播速度は感染者と未感染者の両方の拡散係数に依存することを見た。このことは、[19] で議論された 2 種競争種の侵入問題における線形予測の破たんする場合の状況と考えあわせると、一般に線形予測が成り立たない場合にいえると予想できる。

我々は [21] において、感染症の伝播過程は、捕食者と餌食の関係にある 2

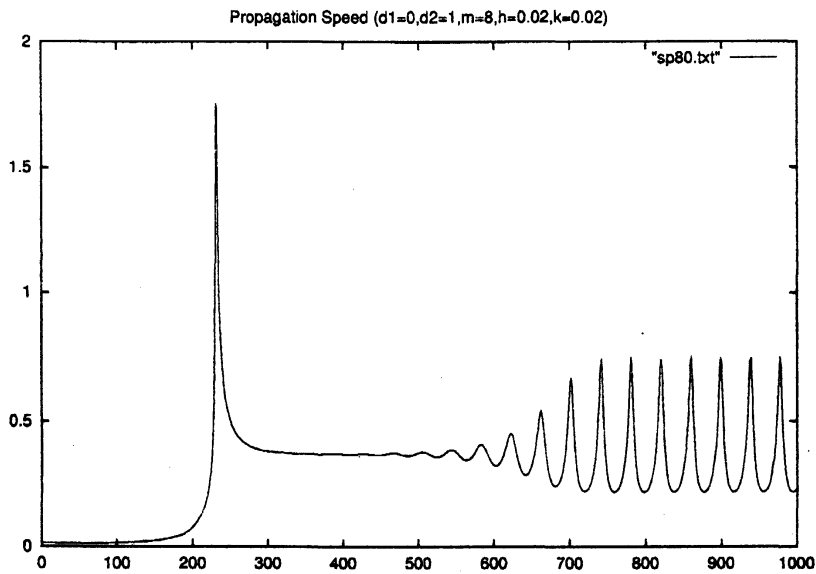


図 5: $0 \leq t \leq 1000$ にたいするフロント速度 $\frac{dx}{dt}(t)$ ($d_1 = 0, d_2 = 1, m = 8$) のグラフ

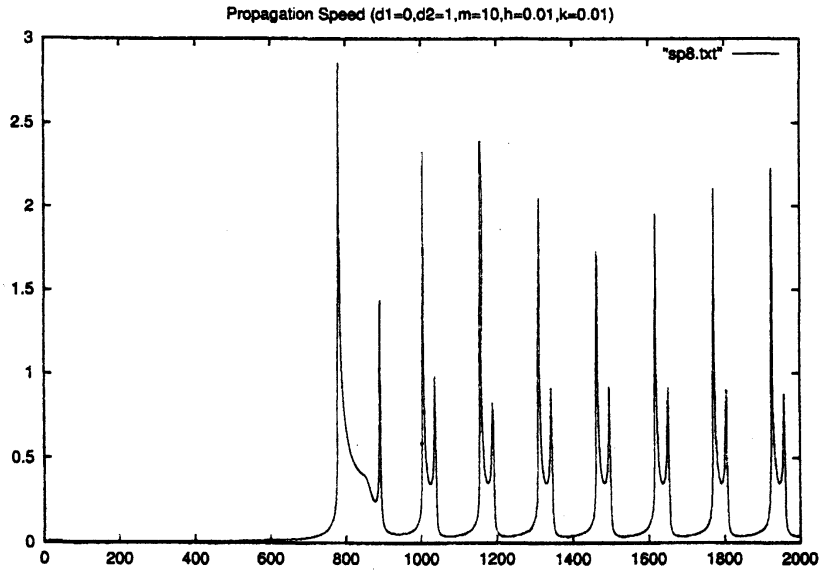


図 6: $0 \leq t \leq 2000$ にたいするフロント速度 $\frac{dx}{dt}(t)$ ($d_1 = 0, d_2 = 1, m = 10$) のグラフ

種系において、一つの種 (感染者) が別の種 (未感染者) の占めている空間に侵入していく過程として捉えることができることを述べ、拡散を伴う Lotka-Volterra 型餌食と捕食者モデルにおいても線形予測が成り立つことを指摘した ([8],[9] 参照)。そして、2次の非線形で表される捕食者と餌食モデルでの捕食者侵入を表す進行波については、線形予測が成り立つことが期待されることを述べた。数値計算結果はこの予想を支持しているが厳密な証明はまだ得られていない。また、餌食と捕食者が空き地に同時に侵入するとき、その伝播速度がどのようになるかについては、線形予測の単純な適用ができないため、まだ未解決であり、この問題も今後の興味ある課題である。

さて、 d を固定するとすべての $m \geq 1$ にたいして進行波解が存在することが第3節で示されたが、その安定性は成り立つのであろうか。答えは m が大きくなると不安定化することが数値的に知られている [30]。実際、われわれの初期値問題の数値計算によるフロントの速度にたいする結果からも確かめられており、その解析も今後の重要な課題である (図4, 5, 6 参照)。

参考文献

- [1] Anderson, R.M., Discussion: The Kermack-McKendrick epidemic threshold theorem, *Bulletin of Mathematical Biology*, 53 (1991), 3-32.
- [2] Aronson, D.G. and Weinberger, H.F., *Nonlinear diffusion in population genetics, combustion and nerve propagation*, *Lecture Notes in Math.* 446, Springer, 1975, 5-49.
- [3] Bailey N.T.J., *The Mathematical Theory of Infectious Diseases*, 2nd ed. Griffin, London, 1975.
- [4] Bramson, M., *Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to traveling waves*, AMS, Rhode Island, 1983.
- [5] Billingham, J. and Needham, D. J., The development of travelling waves in quadratic and cubic autocatalysis with unequal diffusion rates. I. Permanent form travelling waves, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A* 334 (1991), 1-24.
- [6] Diekmann, O., Run for your life. A note on the asymptotic speed of propagation of an epidemic, *Journal of Differential Equations*, 33, (1979), 58-73.
- [7] Diekmann, O. and Heesterbeek, J.A.P., *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*, John-Wiley & Son, Ltd, Chichester 2000.

- [8] Dunbar, S., Travelling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra equations, *Journal of Mathematical Biology*, 17, (1983), 11-32.
- [9] Dunbar, S., Travelling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra equations: a heteroclinic connection in R^4 , *Trans. Amer. Math. Soc.*, 268, (1984), 557-594.
- [10] Dwyer, G., On the spatial spread of insect pathogens: Theory and experiment, *Ecology*, 73 (1992), 479-494.
- [11] Dwyer, G., Density dependence and spatial structure in the dynamics of insect pathogens, *The American Naturalist*, 143 (1994), 533-562.
- [12] Dwyer, G. and Elkinton, J.S., Host dispersal and the spatial spread of insect pathogens, *Ecology*, 76 (1995), 1262-1275.
- [13] Dwyer, G. and Elkinton, J.S. and Buonaccorsi, Host heterogeneity in susceptibility and disease dynamics: test of a mathematical model, *The American Naturalist*, 150 (1997), 685-707.
- [14] Ebert, U. and van Saarloos, W., Front propagation into unstable states: universal algebraic convergence towards uniformly translating pulled fronts, *Physica D*, 146 (2000), 1-99.
- [15] Fisher, R.A., The wave of advance of advantageous genes, *Annals of Eugenics*, 7 (1937), 353-369.
- [16] Focant, S. and Gallay, Th., Existence and stability of propagation fronts for an autocatalytic reaction-diffusion system, *Physica D*, 120(1998), 346-368.
- [17] Hadeler, K.P. and Rothe, F., Traveling fronts in nonlinear diffusion equations, *Journal of Mathematical Biology*, 2 (1975), 251-263.
- [18] Hosono, Y. and Ilyas, B., Traveling waves for a simple diffusive epidemic model, *Math. Models Methods Appl. Sci.*, 5 (1995), 935-966.
- [19] Hosono, Y., The minimal speed of traveling fronts for a diffusive Lotka-Volterra competition model, *Bulletin of Mathematical Biology*, 60 (1998), 435-448.
- [20] Hosono, Y. and Kawahara, H., The minimal propagation speed of travelling waves for autocatalytic reaction-diffusion equations, *Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics*, 18 (2001), 445-458.

- [21] 細野雄三、伝染病伝播の反応拡散モデルについて、応用数理、第14巻、第2号、(2004), 29-39.
- [22] Hosono, Y., Phase plane analysis of travelling waves for higher order autocatalytic reaction-diffusion systems, to appear in DCDS Ser. B (2006).
- [23] Hosono, Y., Traveling fronts for higher order autocatalytic reaction-diffusion systems, to appear in 数理解析研究所講究録 (2006).
- [24] Källén, A., Thresholds and travelling waves in an epidemic model for rabies, *Nonlinear Analysis, TMA*, 8 (1984), 851-856.
- [25] Källén, A., Arcuri, P. and Murray, J.D., A simple model for the spatial spread and control of rabies, *Journal of Theoretical Biology*, 116 (1985), 377-393.
- [26] Kendall D.G., *Mathematical models of the spread of infection*, Mathematics and Computer Science in Biology and Medicine, Medical Research Council, 1965 213-225
- [27] Kermack W.O. and McKendrick, A.G., Contributions to the mathematical theory of epidemics, *Proc. Roy. Soc. A*, 115 (1927), 700-721.
- [28] Kolmogorov, A.N., Petrovsky, N. and Piscunov, .S., A study of the equation of diffusion with increase in the quantity of matter, and its application to a biological problem, *Moscow University Bulletin of Mathematics*, 1 (1937), 1-25.
- [29] Lie, W., Levin, S.A. and Iwasa, Y., Influence of nonlinear incidence rates upon the behavior of SIRS epidemiological models, *J. Math. Biology*, 23 (1986), 187-204.
- [30] M. J. Metcalf, J. H. Merkin and S. K. Scott, Oscillating wave fronts in isothermal chemical systems with arbitrary powers of autocatalysis, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 447 (1994), 155-174.
- [31] Metz, J.A.J., Mollison, D. and van den Bosch, F., The dynamics of invasion waves, *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*, Cambridge University Press, Cambridge, 2000, 482-512.
- [32] Metz and van den Bosch, F., Velocities of Epidemic Spread, *Epidemic Models: their structure and relation to data* (ed. by Mollison, D.), Cambridge University Press, Cambridge, 1995, 150-186.

- [33] Mollison, D., Possible velocities for a simple epidemic, *Adv. Applied Prob.*, 4 (1972), 233-257.
- [34] Murray J.D., *Mathematical Biology*, Springer-Verlag, New York, 1989.
- [35] Murray, J.D., Stanley, E.A. and Brown, D.L., On the spatial spread of rabies among foxes, *Proceedings of Royal Soc. Lond.*, B 229 (1986), 111-150.
- [36] Noble J.V., Geographic and temporal development of plagues, *Nature* 250, 9 (1974), 726-72.
- [37] A. de Pablo and J. L. Vazquez, Travelling wave behaviour for a Porous-Fisher equation, *Euro. J. Applied Mathematics*, 9 (1998), 285-304.
- [38] Rass, L., and Radcliffe, J., *Spatial Deterministic Epidemics*, AMS, 2003.
- [39] Shigesada, N. and Kawasaki, K., *Biological Invasions: Theory and Practice*, Oxford University Press, Oxford, 1997.
- [40] Takase, H. and Sleeman, B. D., Travelling-wave solutions to monostable reaction-diffusion systems of mixed monotone type, *Proc. R. Soc. Lond. A* 455 (1999), 1561-1598
- [41] Thieme, H.R., A model for the spread of an epidemic, *Journal of Mathematical Biology*, 4 (1977), 337-351.
- [42] van den Bosch, F., Metz, J.A.J. and Diekmann, O., The velocity of spatial population expansion, *Journal of Mathematical Biology*, 28 (1990), 529-565.
- [43] Yachi, S., Kawasaki, K., Shigesada, N. and Teramoto, E., Spatial patterns of propagating waves of fox rabies, *Forma*, 4 (1989), 3-12.