

捕食系の感染症数理モデルにおける進行波解の速度

梶原 毅* 沖田 知毅*

Speeds of travelling wave solutions in a mathematical model of some
infectious disease in predator-prey system

Tsuyoshi KAJIWARA* and Tomoki OKITA*

(Received October 31, 2000)

In this paper we construct a simple mathematical model for infectious disease in a predator-prey system, and study the speeds of travelling wave solutions of this model. We present a method of estimation of the speeds and make a numerical study about this matter.

Keywords: Travelling wave, Infectious disease

1 はじめに

生物がある地点に侵入し、増殖しながら拡散して勢力を広げていく現象は、古来生物的に、また数理的に研究されてきた。単一の種がロジスティック増殖しながら拡散していく現象は Fisher によってモデル化された。それは次のようなものである。

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \varepsilon u(1 - u/K)$$

ここで、 u は考えている生物種の密度、 D は拡散係数、 ε は内的増加率、 K は環境容量である。このとき、一定の速度で進んでいくいわゆる進行波解が存在することが知られており、しかもその速度は、 D と ε によって $c = 2\sqrt{\varepsilon D}$ という簡単な式で与えられる。

Murray ら [2] は、Anderson ら [1] によってつくられた狂犬病の数理モデルに拡散項を付け加えた偏微分方程式の進行波解の速度について考察した。一つの生物種の中で感染個体が広がっていく様子も、数学的には生物拡散と同様な方程式で与えられる。彼らは、ヨーロッパにおいて進行中であった狂犬病の伝播速度を、かなりの精度でモデルから導くことができた。なお、Yachi ら [4] は、Murray らのモデルを少し変形した狂犬病モデルを考え、その進行波解の速度を考察している。

Okubo ら [3] はアカイロリスとハイイロリスの競合など、ある種が生息しているところに他の種が侵入して競合しながら勢力をひろげていく状況をモデル化して、進行波の速度についても研究している。

本稿では、捕食者と被食者の間で感染環が存在するような感染症に関して単純な数理モデルを考え、一定速度で伝播していく進行波解の速度について、数値計算を援用しながら考察する。なお、ここでは、現在北海道で流行しているエキノコックス症を念頭におき、伝播速度を見積もることを目的としてモデル化しているが、現象を忠実に記述することは意図していない。

*Department of Environmental and Mathematical Sciences, Faculty of Environmental Science and Technology, Okayama University, Okayama, 700-8530 Japan.

2 モデルとその解析

最初に、エキノコックス症を念頭においた感染症に関する簡単な常微分方程式モデルを考える。これは進行波の速度をできるだけ数学的に解析することが目的であるので、世代の存在、環境の季節変動などの要因はすべて考えず、極力単純化している。なお、以下このモデルで考えている捕食者をキツネ、被食者をネズミと呼ぶことにする。

キツネとネズミを、それぞれ未感染、感染個体に分ける。今考えている病気は、エキノコックス症にならうて、キツネ、ネズミの生存にはあまり影響を与えないものとする。

モデルを立てるために、状況を単純化していくつかの仮定をもうける。

1. キツネ、ネズミはそれぞれ一定の割合で生まれる。なお、生まれた個体は常に未感染とする。
2. 死亡率は病気に関係なく一定とする。
3. 捕食効果は、キツネに対しては死亡率を下げるように、ネズミに対しては死亡率をあげるように働く。
4. キツネの感染の割合は、未感染キツネと感染ネズミの密度の積に比例し、ネズミについても同様とする。ここでは、虫卵の介在によるキツネからネズミへの感染についての時間遅れは考えない。
5. ネズミに関してのみ密度効果が存在すると考える。

これをもとに微分方程式を考える。変数としては、未感染キツネの密度を F_S 、感染キツネの密度を F_I 、未感染ネズミの密度を R_S 、感染ネズミの密度を R_I とする。また $F = F_S + F_I$ 、 $R = R_S + R_I$ とする。

$$\begin{aligned}\frac{dF_S}{dt} &= \varepsilon_F F + (k_F R - d_F) F_S - p F_S R_I \\ \frac{dF_I}{dt} &= p F_S R_I + (k_F R - d_F) F_I \\ \frac{dR_S}{dt} &= \varepsilon_R R + (-k_R F - \mu R - d_R) R_S - q R_S F_I \\ \frac{dR_I}{dt} &= q R_S F_I + (-k_R F - \mu R - d_R) R_I\end{aligned}$$

ここで、 ε_F 、 ε_R はそれぞれキツネとネズミの出生率、 d_F 、 d_R は、それぞれキツネとネズミの捕食効果が無い場合の死亡率、 k_F 、 k_R はキツネとネズミの捕食の死亡率におよぼす効果、 μ はネズミの個体群における密度効果、 p 、 q はそれぞれキツネとネズミの感染率を表す。

キツネに関する方程式、ネズミに関する方程式をそれぞれ加えると次の微分方程式系を得る。

$$\begin{aligned}\frac{dF}{dt} &= (\varepsilon_F - d_F + k_F R) F \\ \frac{dR}{dt} &= (\varepsilon_R - d_R - k_R F - \mu R) R\end{aligned}$$

この微分方程式系は有名な捕食系であり、

$$\frac{\varepsilon_R - d_R}{\mu} > \frac{d_F - \varepsilon_F}{k_F}$$

であるときに、次の式で与えられる第一象限の平衡点 (F^*, R^*) をもつ。以下、常にこの条件はみたされているものとする。

$$R^* = \frac{d_F - \varepsilon_F}{k_F} \quad F^* = \frac{(\varepsilon_R - d_R) - \mu R^*}{k_R}$$

よく知られているように、この平衡点は第一象限の中に存在する限り、第一象限全体で大域安定である。したがってこのモデルにおいては、キツネとネズミの個体数(密度)は、平衡点の近くに存在し、少し摂動を受けてもまた平衡点に回帰する。その点では、数年サイクルで変動するネズミの個体数の変化などを記述することはできない。

もとの方程式の平衡点を考察する。もとの方程式の平衡点において、 $F = F^*$ 、 $R = R^*$ をみたしていることに注意する。2番目の式と、4番目の式に $F = F^*$ 、 $R = R^*$ を代入すると、

$$\begin{aligned} pF_S R_I + (k_F R^* - d_F) F_I &= 0 \\ qR_S F_I + (-k_R F^* - \mu R^* - d_R) R_I &= 0 \end{aligned}$$

であり、さらに、平衡点の値より次のようになる。

$$\begin{aligned} pF_S R_I - \varepsilon_F F_I &= 0 \\ qR_S F_I - \varepsilon_R R_I &= 0 \end{aligned}$$

$F_I = 0$ 、 $R_I = 0$ となる平衡点 $P_0 (F^*, 0, R^*, 0)$ は常に存在する。さらに、 $\varepsilon_F \varepsilon_R < pqF^* R^*$ のときに限り、第一象限の平衡点 $P_1 (\bar{F}_S, \bar{F}_I, \bar{R}_S, \bar{R}_I)$ が存在する。さらに、 P_1 が存在するとき、

$$\varepsilon_F \varepsilon_R = pq\bar{F}_S \bar{R}_S$$

がなりたっている。

これらの平衡点の安定性を考える。 P_0 におけるヤコビ行列は、

$$\begin{pmatrix} 0 & \varepsilon_F & k_F F^* & (k_F - p)F^* \\ 0 & -\varepsilon_F & 0 & pF^* \\ -k_R R^* & -(k_R + q)R^* & -\mu R^* & \varepsilon_R - \mu R^* \\ 0 & qR^* & 0 & -\varepsilon_R \end{pmatrix}$$

固有多項式は、

$$(\lambda^2 + \mu R^* \lambda + k_R k_F R^* F^*) \{ \lambda^2 + (\varepsilon_F + \varepsilon_R) \lambda + \varepsilon_F \varepsilon_R - pqR^* F^* \}$$

であるので、

$$\varepsilon_F \varepsilon_R > pqR^* F^*$$

のときに P_0 は漸近安定、

$$\varepsilon_F \varepsilon_R < pqR^* F^*$$

のときには P_0 は不安定である。

P_1 におけるヤコビ行列は、

$$\begin{pmatrix} -p\bar{R}_I & \varepsilon_F & k_F \bar{F}_S & (k_F - p)\bar{F}_S \\ p\bar{R}_I & k_F R^* - d_F & k_F \bar{F}_I & k_F \bar{F}_I + p\bar{F}_S \\ -k_R \bar{R}_S & -(k_R + q)\bar{R}_S & -\mu \bar{R}_S & \varepsilon_R - \mu \bar{R}_S \\ -k_R \bar{R}_I & q\bar{R}_S - k_R \bar{R}_I & q\bar{F}_I - \mu \bar{F}_I & -\varepsilon_R - \mu \bar{R}_I \end{pmatrix}$$

固有多項式は、

$$(\lambda^2 + \mu R^* \lambda + k_F k_R F^* R^*) \{ \lambda^2 + (p\bar{R}_I + q\bar{F}_I + \varepsilon_F + \varepsilon_R) \lambda + pq\bar{F}_I \bar{R}_I + p\varepsilon_R \bar{R}_I + q\varepsilon_F \bar{F}_I \}$$

であるから、 P_1 は第一象限に存在する限り漸近安定であることがわかる。

次に、感染の伝播について考える。本稿では、進行波の速度に興味があるので、一次元の伝播モデルに限定する。

考えている領域は $[0, \infty)$ であり、 $x = 0$ は反射壁で、 $x = 0$ において感染したキツネが侵入した状況を考える。感染を考えない捕食者と被食者の個体数のモデルとしては、安定な平衡点に近づくので、問題の設定を簡単にするため、 F と R が $[0, \infty)$ で一定値 F^* 、 R^* をとっているものとする。そのとき、 F_I と R_I がみたす微分方程式は、

$$\begin{aligned} \frac{dF_I}{dt} &= p(F^* - F_I)R_I - \varepsilon_F F_I \\ \frac{dR_I}{dt} &= q(R^* - R_I)F_I - \varepsilon_R R_I \end{aligned}$$

となる。これは常に平衡点 $(0, 0)$ をもち、 $\varepsilon_F \varepsilon_R < pqF^*R^*$ のときに第一象限の平衡点 (\bar{F}_I, \bar{R}_I) をもつ。安定性はすでに考察したとおり、 $\varepsilon_F \varepsilon_R > pqF^*R^*$ のとき $(0, 0)$ が安定、 $\varepsilon_F \varepsilon_R < pqF^*R^*$ のとき、 $(0, 0)$ は不安定(鞍点)で、 (\bar{F}_I, \bar{R}_I) が安定になる。

エキノコックス症の伝播については、キツネの拡散が本質的であり、ネズミの拡散は問題にならないので、キツネの項にのみ、拡散項を付加する。なお、感染状態に関わらずキツネの拡散係数は一定とする。次の偏微分方程式を考える。

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_I}{\partial t} &= p(F^* - F_I)R_I - \varepsilon_F F_I + D \frac{\partial^2 F_I}{\partial x^2} \\ \frac{\partial R_I}{\partial t} &= q(R^* - R_I)F_I - \varepsilon_R R_I\end{aligned}$$

なお、 $x = 0$ では反射壁(ノイマン)条件、また、 $t = 0$ のときに F_I は $x = 0$ の近くのみで小さい正の値でそれ以外では 0、 R_I は恒等的に 0 とする。

ここで、 x 軸の正の方向に一定速度 c で伝わっていく進行波解が存在するとして、次のように一変数の関数 F_I, R_I (同じ記号を用いる) を定義する。

$$F_I(x - ct) = F_I(x, t) \quad R_I(x - ct) = R_I(x, t)$$

これを、もとの偏微分方程式に代入する。

$$\begin{aligned}-cF_I' &= p(F^* - F_I)R_I - \varepsilon_F F_I + DF_I'' \\ -cR_I' &= q(R^* - R_I)F_I - \varepsilon_R R_I\end{aligned}$$

境界条件は、 $F_I(-\infty) = \bar{F}_I, R_I(-\infty) = \bar{R}_I, F_I(\infty) = 0, R_I(\infty) = 0$ であり、 $F_I > 0, R_I > 0$ でなければならない。ここで、左端の境界を $-\infty$ にしているのは反射壁条件と合致しないが、数値計算でみると、値が変化する領域は狭く、このようにしてもかまわないと思われる。

$G_I = F_I'$ と置いて、次のように一階の方程式に変形する。

$$\begin{aligned}F_I' &= G_I \\ G_I' &= -\frac{c}{D}G_I - \frac{p}{D}(F^* - F_I)R_I + \frac{\varepsilon_F}{D}F_I \\ R_I' &= -\frac{q}{c}(R^* - R_I)F_I + \frac{\varepsilon_R}{c}R_I\end{aligned}$$

境界条件は、 $F_I(-\infty) = \bar{F}_I, G_I(-\infty) = 0, R_I(-\infty) = \bar{R}_I, F_I(\infty) = 0, G_I(\infty) = 0, R_I(\infty) = 0$ であり、さらに $F_I > 0, R_I > 0$ でなければならない。これは、 $(\bar{F}_I, 0, \bar{R}_I)$ から $(0, 0, 0)$ を結ぶヘテロクリニック軌道で、 $F_I > 0, R_I > 0$ をみたくものを探すことに対応する。

$\xi = x - ct$ とする。 $\xi \rightarrow \infty$ のとき、解は $(0, 0, 0)$ の安定多様体を通して平衡点 $(0, 0, 0)$ に近づかなければならない。そこで、 $(0, 0, 0)$ において上の微分方程式を線形化する。ヤコビ行列は、

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ \frac{\varepsilon_F}{D} & -\frac{c}{D} & -\frac{p}{D}F^* \\ -\frac{q}{c}R^* & 0 & \frac{\varepsilon_R}{c} \end{pmatrix}$$

となる。固有多項式を $f(\lambda)$ として、

$$f(\lambda) = \lambda^3 + \left(\frac{c}{D} - \frac{\varepsilon_R}{c}\right)\lambda^2 - \frac{\varepsilon_F + \varepsilon_R}{D}\lambda + \frac{\varepsilon_F \varepsilon_R - pqF^*R^*}{cD}$$

である。 $f(0) < 0, f'(0) < 0$ より、 $f(\lambda) = 0$ は必ず正の実数解 λ_1 をただ一つもつ。したがって、二つの負の実数解 λ_2, λ_3 を持つか、負の重解 $\lambda_2 = \lambda_3$ を持つか、互いに共役な虚数解を持つかのいずれかである。虚数解を持つ場合は平衡点の近くで解は振動するので、単調に平衡点に近づく解は存在しない。負の実数解を持つ場合に、それぞれの固有値に対応する固有ベクトルの F_I 成分と R_I 成分は同じ符号になるので、 $F_I > 0,$

$R_I > 0$ の方向から $(0, 0, 0)$ に近づくことが可能になる。二つの状況の臨界値は重解をもつ場合であり、過去の [2] [4] においても、臨界値になるような速度の進行波が存在しているので、考えている状況でも、 $f(\lambda) = 0$ の負の重解の速度が選択される可能性が高いと思われる。

ここまでに導いた進行波の速度に関する条件はあくまでも必要条件であり、実際に臨界条件となるような進行波が存在すること、およびそれが安定であり、その速度の進行波が実現することなどは、数値実験で検証する。

L を正の定数とし、一次元区間 $0 \leq x \leq L$ で偏微分方程式

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_I}{\partial t} &= p(F^* - F_I)R_I - \varepsilon_F F_I + D \frac{\partial^2 F_I}{\partial x^2} \\ \frac{\partial R_I}{\partial t} &= q(R^* - R_I)F_I - \varepsilon_R R_I\end{aligned}$$

を考える。 $x = 0$ では反射壁条件（ノイマン条件）を、数値計算の都合上、 $x = L$ ではディリクレ条件 $F_I(0, t) = 0$ 、 $R_I(0, t) = 0$ をつける。 F_I は $t = 0$ では $x = 0$ の近くでは小さい正の値に設定し、それ以外では 0 とする。 R_I は $t = 0$ においては全区間で 0 にする。

パラメータは $\varepsilon_F = 1.0$ 、 $\varepsilon_R = 7.0$ 、 $F^* = 1.0$ 、 $R^* = 1000.0$ 、 $p = 0.01$ 、 $q = 2.0$ 、 $D = 1.0$ とする。これは、拡散係数を除いては、比較的現実に近い値である。

F_I と R_I の解のグラフを重ねて等時間間隔でグラフ化すると下のようになる。

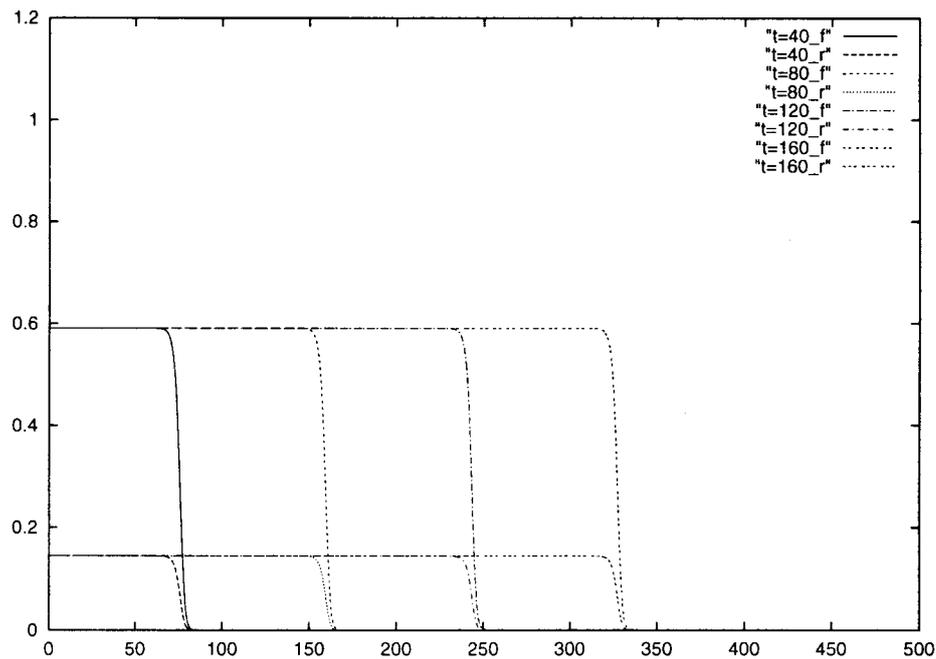


図 1: Travelling wave

確かに、進行波が x 軸の正の方向に一定速度で進んでいることが観察できる。さらに、このとき、進行波の速度を数値的に求めると、 $c = 2.095$ となる。この c の値に対して、 $f(\lambda)$ のグラフをかくと、次のようになる。

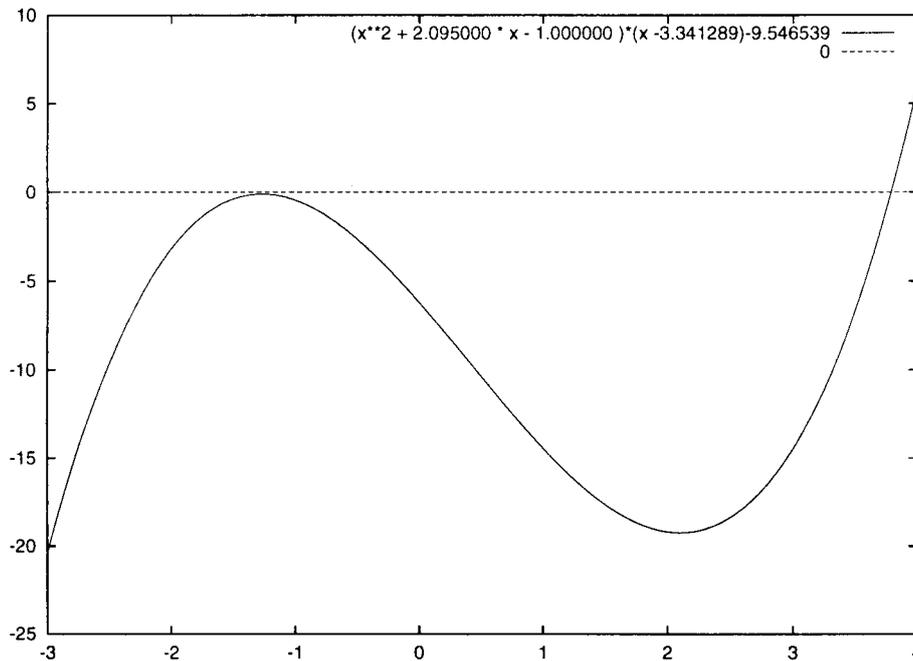


図 2: Graph of eigenpolynomial

極大値のところ、グラフと x 軸がほぼ接していることが観察できる。

この他のいくつかのパラメータセットに対しても、同様のグラフを得ることができるので、ここにあげた臨界値の速度が選択されているものとおもわれる。

3 考察

単一種の侵入、競争種、捕食種の拡散現象と同様に、捕食者-被食者感染症モデルにおいても、感染の進行波解が存在することを数値的に観察した。また、進行波解の一つの理論的な下界を、平衡点の安定多様体の解析によって与えることができ、いくつかのパラメータに対してこれが実際の進行波の速度に非常に近いことが、やはり数値実験によって検証できた。

この方程式はエキノコックス症の感染、伝播現象を単純化したものであり、このモデルからおおざっぱではあるが、伝播速度における各パラメータの依存性を解析的に調べるのが期待できる。

本稿では数学的には、あくまで伝播速度の一つの臨界値を与えているだけであるので、さらに進行波解が存在する条件、さらには、ここで考えた進行波解が安定になることなどを考察するのが今後の課題である。

4 謝辞

キツネ、ネズミの生態、およびエキノコックス症に関してお話をうかがった、北海道大学獣医学研究科神谷正男教授、奥祐三郎助教授、北海道立衛生研究所高橋健一疫学部医動物科長に心から感謝します。また、著者の一人(梶原)は、厚生科研費(代表 神谷教授)の補助を受けています。

参考文献

- [1] Anderson R.M., Jackson H.C. and May R.M., Population dynamics of fox rabies in Europe, Nature 280(1981), 765-771

- [2] Murray J.D., Stanley E.A. and Brown D.L., On the spatial spread of rabies among foxes, Proc. Royal Soc. London Ser. B 229(1986), 115-150
- [3] Okubo A., Maini P.K., Williamson M.H. and Murray J.D., On the spatial spread of grey squirrel in Britain, Proc. of Royal Soc. London Ser. B 238(1989), 113-125
- [4] Yachi S., Kawasaki K., Shigesada N. and Teramoto E., Spatial patterns of propagating waves of fox rabies, Forma 4 (1989), 3-12
- [5] Shigesada N. and Kawasaki K., Biological invasions: Theory and Practice, Oxford Univ. press, Oxford, 1997
- [6] 内藤 貴子, エキノコックスの侵入と伝播、大阪女子大学卒業論文, 1999 年