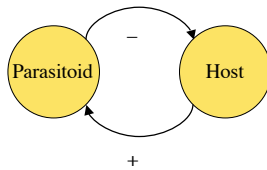


寄生のモデル

寄生することで**寄生者**は利益を受けるが、寄生される**宿主**は何らかの害を受ける。基本的に捕食関係と類似。

昆虫の寄生バチ、寄生バエなど、宿主を食い尽くして発育するものが多い。

寄生者 Parasite は宿主 Host に産卵し、宿主を食べて成長する（捕食寄生）



実験室での飼育が可能であり、詳細なデータの蓄積がある。

アズキゾウムシとコマユバチ



<http://www.nfri.affrc.go.jp/contents/database/chozougaijyu/zukan/11.html>



<http://www.museum.kyushu-u.ac.jp/INSECT/07/07-1.html>

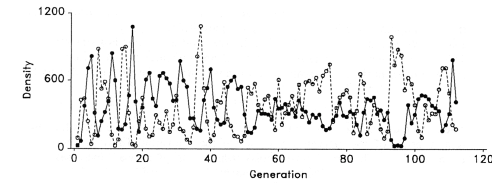


Figure 10.12 Changes in densities of the parasitoid braconid wasp (solid line) and its host the azuki bean weevil (broken line) in an experimental population (after Utida, 1957).

モデル

昆虫は繁殖が同期しているので、離散時間モデルを用いる

H_t : 時刻 t における宿主個体密度

P_t : 時刻 t におけるパラサイト個体密度

$$H_{t+1} = R H_t f(H_t, P_t)$$

↑
寄生されなかった宿主密度

R : ホスト 1 個体の増殖率
 $f(H_t, P_t)$: ホストが寄生を免れる確率

$$P_{t+1} = c H_t [1 - f(H_t, P_t)]$$

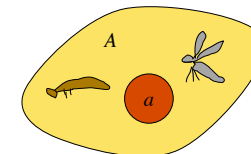
↑
寄生された宿主密度

c : 寄生した宿主 1 個体から成長するパラサイト個体数

Nicholson-Bailey モデル

- 1) パラサイトが存在しなければ、ホストは指数的に増加
- 2) パラサイトは互いに独立に宿主をランダムに探索する

面積 A の区画のパラサイト密度を P_t とする。パラサイト総個体数は AP_t 。パラサイトはランダムに宿主を探索し、面積 a の範囲の宿主に寄生する。1 匹の宿主がどの寄生者にも見つからない確率は



A が十分大きいと

$$\left(1 - \frac{a}{A}\right)^{AP_t} \longrightarrow \exp[-aP_t]$$

宿主が寄生を免れる関数 $f(H_t, P_t)$ を次式で与える (Nicholson-Bailey model)

$$f(H_t, P_t) = \exp[-aP_t]$$

パラサイトのランダム探索

平均 λ のポアソン分布

$$P_\lambda(n) = \frac{e^{-\lambda} \lambda^n}{n!} \quad \text{平均 } \lambda \text{ 回起こる事象が実際に } n \text{ 回起こる確率}$$

ホストが寄生される回数の平均が $\lambda = aP_t$ であるポアソン分布の第 t 項

$$f(H_t, P_t) = \exp[-aP_t]$$

5

モデル

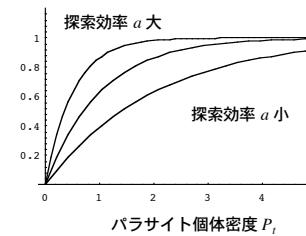
$$H_{t+1} = RH_t \exp[-aP_t]$$

Nicholson-Bailey モデル

$$P_{t+1} = cH_t \{1 - \exp[-aP_t]\}$$

暗黙の仮定として $R > 1$
(宿主が自ら絶滅する場合を排除)

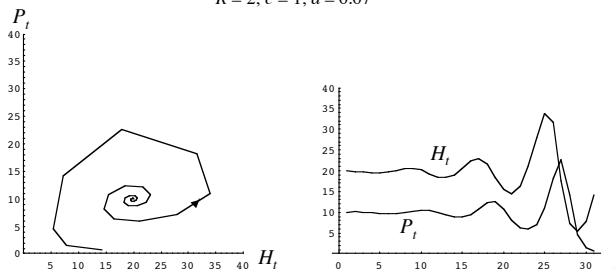
ホストが寄生される確率



6

数値計算例

$R = 2, c = 1, a = 0.07$



平衡点からわずかに外れた状態から出発

P, H ともに振動しながら発散する

7

2 変数差分式の解析

$$X_{t+1} = f_1(X_t, Y_t)$$

平衡点は $X_{t+1} = X_t = X^*, Y_{t+1} = Y_t = Y^*$ を満たす。

$$Y_{t+1} = f_2(X_t, Y_t)$$

$$X^* = f_1(X^*, Y^*)$$

$$Y^* = f_2(X^*, Y^*)$$

平衡点からの微小なずれをそれぞれ、 x_t, y_t とすると、

$$X_t = x_t + X^*, \quad Y_t = y_t + Y^*$$

元の式に代入して、平衡点の周りでテイラー展開

$$\begin{aligned} x_{t+1} + X^* &= f_1(x_t + X^*, y_t + Y^*) = f_1(X^*, Y^*) + \frac{\partial f_1}{\partial X} x_t + \frac{\partial f_1}{\partial Y} y_t + O(x_t^2, y_t^2) \\ y_{t+1} + Y^* &= f_2(x_t + X^*, y_t + Y^*) = f_2(X^*, Y^*) + \frac{\partial f_2}{\partial X} x_t + \frac{\partial f_2}{\partial Y} y_t + O(x_t^2, y_t^2) \end{aligned}$$

8

線型近似

微量の高次の項を無視して ベクトルと行列を用いて書き直すと

$$\begin{aligned} x_{t+1} &= \frac{\partial f_1}{\partial X} x_t + \frac{\partial f_1}{\partial Y} y_t \\ y_{t+1} &= \frac{\partial f_2}{\partial X} x_t + \frac{\partial f_2}{\partial Y} y_t \end{aligned}$$

$$\begin{bmatrix} x_{t+1} \\ y_{t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial X} & \frac{\partial f_1}{\partial Y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial X} & \frac{\partial f_2}{\partial Y} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix}$$

ヤコビ行列に平衡点を代入したもの

$$\begin{bmatrix} x_{t+1} \\ y_{t+1} \end{bmatrix} = A \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix} \quad \Rightarrow \quad \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix} = A^t \begin{bmatrix} x_0 \\ y_0 \end{bmatrix}$$

9

行列 A を対角化すると

$$P^{-1}AP = \begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{bmatrix} \quad P^{-1}APP^{-1}AP \dots P^{-1}AP = \begin{bmatrix} \lambda_1^t & 0 \\ 0 & \lambda_2^t \end{bmatrix}$$

λ_1, λ_2 は行列 A の固有値

$$\begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix} = A^t \begin{bmatrix} x_0 \\ y_0 \end{bmatrix} \quad \Rightarrow \quad \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix} = c_1 \begin{bmatrix} a_{11} \\ a_{21} \end{bmatrix} \lambda_1^t + c_2 \begin{bmatrix} a_{12} \\ a_{22} \end{bmatrix} \lambda_2^t$$

a_{ij} は固有ベクトル

c_i は初期条件で決まる定数

2つの固有値の絶対値が 1 未満であれば、 x_t, y_t はゼロに収束

$|\lambda_1| < 1$ and $|\lambda_2| < 1$: 平衡点は局所安定

$|\lambda_1| > 1$ or $|\lambda_2| > 1$: 平衡点是不安定

10

Nicholson-Bailey モデルの安定性解析

$$H_{t+1} = RH_t \exp[-aP_t] \quad P_{t+1} = cH_t \{1 - \exp[-aP_t]\}$$

平衡点 H^*, P^* は次式を満たす

$$H^* = RH^* \exp[-aP^*] \quad \longrightarrow \quad H^* = 0 \text{ or } P^* = \frac{\log R}{a}$$

$$P^* = cH^* \{1 - \exp[-aP^*]\}$$

これを第 2 式に代入して

$$H^* = 0, P^* = 0$$

$$H^* = \frac{R \log R}{ac(R-1)} \quad P^* = \frac{\log R}{a}$$

11

局所安定性解析その 1

$$H_{t+1} = RH_t \exp[-aP_t] = f_1$$

$$P_{t+1} = cH_t \{1 - \exp[-aP_t]\} = f_2$$

$$J = \begin{bmatrix} R \exp[-aP] & -aHP \exp[-aP] \\ c\{1 - \exp[-aP]\} & acH \exp[-aP] \end{bmatrix}$$

平衡点 $(H^*, P^*) = (0, 0)$ を J に代入して

$$A = \begin{bmatrix} R & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$

固有値は $R > 1$ と 0



$(0, 0)$ は不安定

12

局所安定性解析その 2

寄生者と宿主が共存する平衡点

$$H^* = \frac{R \log R}{ac(R-1)} \quad P^* = \frac{\log R}{a}$$

これを J に代入すると

$$|\lambda I - A| = \begin{vmatrix} \lambda - 1 & \frac{R \log R}{c(R-1)} \\ \frac{1-R}{R}c & \lambda - \frac{\log R}{R-1} \end{vmatrix} = \lambda^2 - \frac{R-1+\log R}{R-1}\lambda + \frac{R}{R-1}\log R = 0$$

正 ($R > 1$) 1 以上 ($R > 1$)

固有値は複素数 (判別式は $R > 1$ の時常に負)。固有値は複素共役、かつ $|\lambda|^2 > 1$ 。不安定。

13

モデルの改良

パラサイトが存在しないときでも ($P=0$) ホスト個体密度には上限がある
 ホストの増殖に密度効果を組み込んだモデルとして次式がある

$$H_{t+1} = H_t \exp\left[r\left(1 - \frac{H_t}{K}\right)\right] \exp[-aP_t]$$

密度効果

$$P_{t+1} = cH_t \{1 - \exp[-aP_t]\}$$

$P=0$ の時、ホスト密度 H は r の値に依って様々に変化する

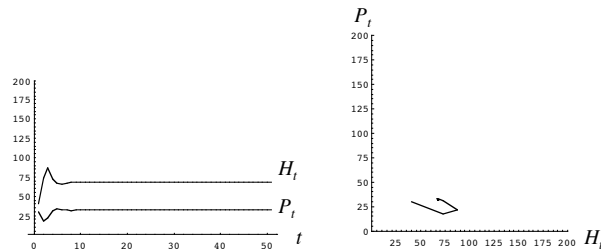
$$H_{t+1} = H_t \exp\left[r\left(1 - \frac{H_t}{K}\right)\right]$$

Ricker ロジスティック増殖
安定解、周期解、カオス

14

数値計算例 1

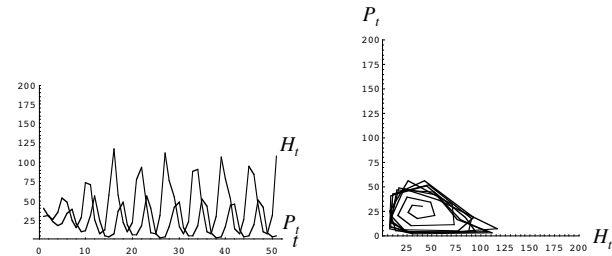
パラサイトの探索効率 a 小



15

数値計算例 2

パラサイトの探索効率 a 大



16

寄生のモデル

寄生者と宿主の利害は一致しないため、基本的に捕食・被食者の関係と同じ。

捕食モデルで個体密度の振動が起こったように、寄生のモデルでも振動が起こりうる。

寄生系の実験系でも、個体密度に振動が起こる例が知られている。

管理された実験系とモデルを比較することで、モデルの仮定の妥当性を検証可能。多くの場合で、寄生者の探索効率、寄生者密度や宿主密度に左右されることが知られている。より詳細なモデル解析の必要性。

Nicholson Bailey モデル

現実系

$$\text{寄生確率: } f(H_t, P_t) = \exp[-aP_t]$$

より複雑な関数型

伝染病のモデル

インフルエンザ、マalaria、はしか、AIDS などの伝染病がどのように人間集団中に広がるのか（感染者が増えるのか）は保健衛生上重要な問題。

保健衛生以外にも、天敵やウイルスを用いた、害虫・害獣駆除（生物防除）は、農林業の大問題の一つ。

- ウサギを駆除するためのウイルスの人為的導入
- ヨーロッパにおける狂犬病の拡大
- 害虫駆除のための天敵導入

伝染病感染患者は、保健当局による詳細なデータの蓄積がある

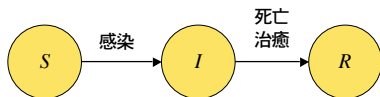
伝染病の拡大過程をより良く理解するための数理モデル

モデルの応用：予防接種率の設定、感染者隔離政策などへの提言

SIR モデル

Kermack McKendrick (1927) の古典的な伝染病のモデル

集団を3つのクラスに分割する



Susceptible:
感染可能者
免疫を持たず感染可能
(健康な人)

Infectious:
感染者
接触した感染可能者に
病気を伝染

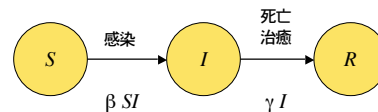
Removed:
感染して死亡、もしくは
免疫を獲得した人
(系から排除された人)

S, I, R の時間変化を数式で記述する

モデル

仮定 感染可能者は感染者との接触により感染する。
接触率は、両者の密度の積に比例。

感染者は一定の率で Removed に移る（治療もしくは死亡）

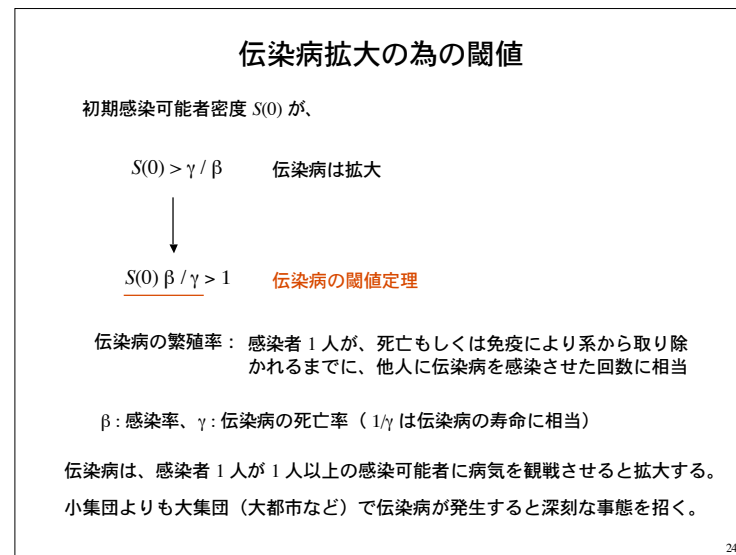
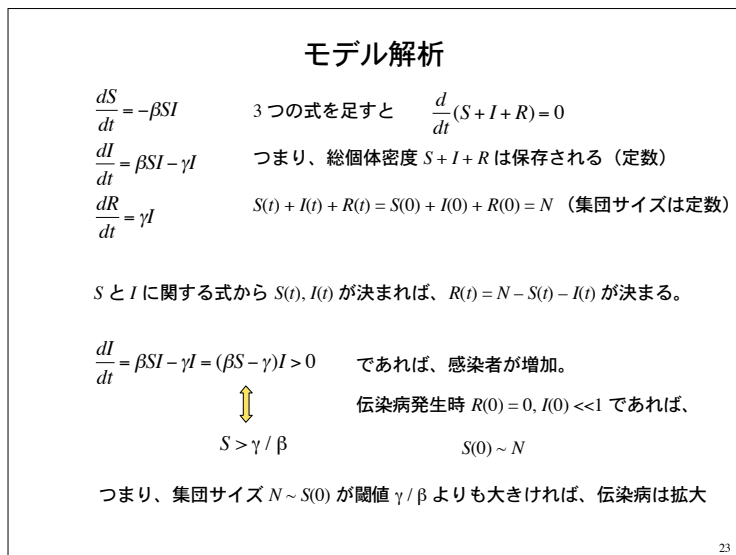
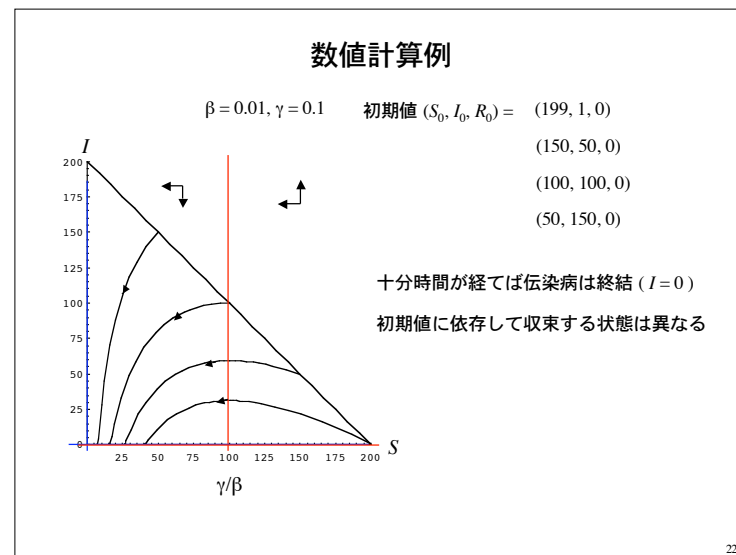
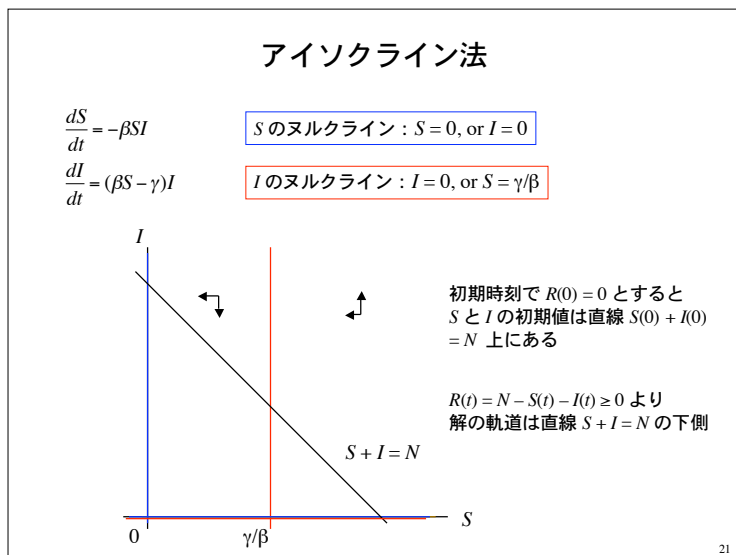


$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -\beta SI \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - \gamma I \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma I \end{aligned}$$

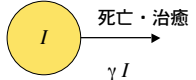
β : 感染率

γ : Removal rate

$$S + I + R = \text{const}$$



感染可能な期間



$$\frac{dI}{dt} = -\gamma I$$

解は $I(t) = I(0)e^{-\gamma t}$

時刻 t まで生き残る確率 $p(t) = \frac{I(t)}{I(0)} = e^{-\gamma t}$

平均寿命 T は $T = \frac{\int t p(t) dt}{\int p(t) dt} = \frac{1}{\gamma}$

離散時間の場合平均寿命は死亡率 d を使って $\frac{1}{d}$

25

感染を免れた感染可能者数

十分時間が経つと感染者数 I はゼロに収束。感染を免れたものはどれだけか？

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -\beta SI \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - \gamma I \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma I \end{aligned}$$

$$\frac{dS}{dR} = -S/\rho \quad \rho = \gamma / \beta$$

$S(t) = S(0)e^{-R(t)/\rho}$ $R(0) = 0$ である

十分時間が経った $t = \infty$ では、 $S(\infty) + I(\infty) + R(\infty) = N$ つまり $S(\infty) + R(\infty) = N$

$S(\infty) = S(0)e^{-R(\infty)/\rho} = S(0)e^{-(N-S(\infty))/\rho}$

初期感染者数はごくわずか $I(0) \sim 0$ である場合が多いので $S(0) \sim N$ とすると

$S(\infty) = Ne^{-(N-S(\infty))/\rho}$ 集団サイズ N と ρ が決まれば、 $S(\infty)$ が決まる

26

閾値理論と感染を免れた個体数

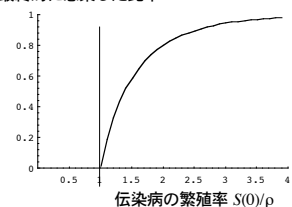
$S(\infty) = Ne^{-(N-S(\infty))/\rho}$ 初期には感染者が少ないので、 $S(0) \sim N$

この式を変形すると、感染可能者のうち実際に感染した個体の比率 π は

$$\pi = 1 - \frac{S(\infty)}{S(0)} = 1 - e^{-S(0)\pi/\rho} = 1 - e^{-\text{Rep}\pi} \quad \text{で決まる}$$

伝染病の繁殖率 $\text{Rep} = S(0)/\rho$ を決めれば π が決まる

最終的に感染した比率 π



伝染病の繁殖率 $S(0)/\rho$

繁殖率が高いとほぼすべての個体が感染する。

$S(0)$ が大きい、もしくは、 $\rho = \gamma / \beta$ が小さい

↓

伝染病の爆発的流行

27

実例 1

17 世紀後半のイギリスのとある村でのペストの流行
 村の住民 350 人のうち、感染を免れて生き残ったのは 83 人
 261 人のうち、7 人が初期感染者、254 人が感染可能者

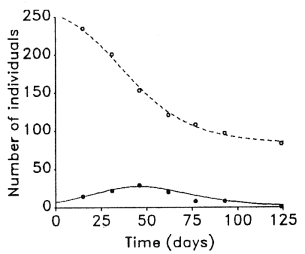
$S(\infty) = 83, S(0) = 254, I(0) = 7, N = 261$

$S(\infty) = Ne^{-(N-S(\infty))/\rho}$ より $\rho = \gamma / \beta = 159$

実際のデータに合致するように γ を選ぶと、

$\gamma = 0.0090$ per day

実際ペストの感染期間は 11 日なので、 $1/11 = 0.0091$ per day は γ と一致している



28

実例 2

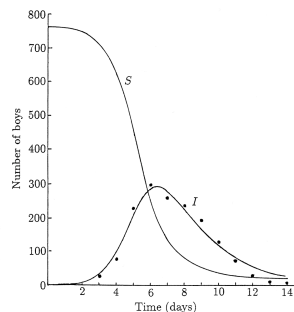


Fig. 19.3. Influenza epidemic data (•) for a boys boarding school as reported in British Medical Journal, 4th March 1978. The continuous curves for the infectives (I) and susceptibles (S) were obtained from a best fit numerical solution of the SIR system (19.1)–(19.3); parameter values $N = 763$, $S_0 = 762$, $I_0 = 1$, $\rho = 202$, $r = 2.18 \times 10^{-2}/\text{day}$. The conditions for an epidemic to occur, namely $S_0 > \rho$ is clearly satisfied and the epidemic is severe since R/ρ is not small.

Murray 1993 より

伝染病のダイナミクスモデル

数理モデル研究の有用性

感染可能者、感染者、免疫獲得者などの個体密度変化のモデル解析

古典的 SIR モデル、その他、拡張 SIR モデル

現実には、年齢、性別等の違いにより、感染率や死亡率などは異なる。

免疫が永続的か一時的なものか、もしくは、ワクチン接種により人工的に免疫を獲得させるなど、様々な状況をモデル化して解析することにより、効率的な公衆衛生施策への提言が可能。

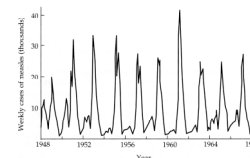


Figure 3.0. Weekly cases of measles in England and Wales, 1948–1968 prior to the introduction of mass vaccination. From Anderson and May, 1991.

Bulmer 1994

予防接種が実施される以前
感染者数は 2 年周期で変動

問題 1

ホスト集団の無制限な増殖を抑える密度効果を組み込んだモデルについて

$$H_{t+1} = H_t \exp\left[r\left(1 - \frac{H_t}{K}\right)\right] \exp[-aP_t]$$

$$P_{t+1} = cH_t \{1 - \exp[-aP_t]\}$$

1) 適当な初期値 H_0, P_0 を取り、 H と P の時間変化を数値計算せよ。
 $r = 1, K = 100, c = 1$ と固定して、探索効率 a を様々な値で計算。

2) 探索効率 a および、 r の値を大きくすると H と P の振る舞いはどのように変化するか調べよ。Mathematica, Gnuplot などの視覚化ツールを使う。

問題 2

寄生確率として次の関数を考える。 $f(H_t, P_t) = \left(1 + \frac{\beta P_t}{k}\right)^{-k}$

$$H_{t+1} = R \left(1 + \frac{\beta P_t}{k}\right)^{-k} H_t$$

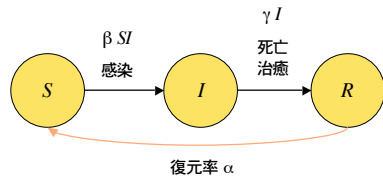
$$P_{t+1} = cH_t \left\{1 - \left(1 + \frac{\beta P_t}{k}\right)^{-k}\right\}$$

上モデルに関して、平衡点を求め、平衡点の局所安定性を行え。
特に k の値は局所安定性に影響するかどうか注目せよ。

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \left(1 + \frac{aP_t}{k}\right)^{-k} = \exp[-aP_t]$$

問題 3

古典的な SIR モデルは、死亡や免疫獲得などで一旦系から取り除かれると二度と感染しない場合を想定している。しかし、伝染病によっては、免疫を失うなど、再び感染可能者になる場合がある（下図）。



この効果を取り入れたモデルは左のようになる。

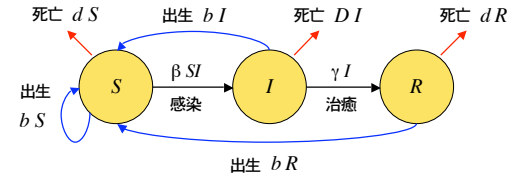
- 1) アイソクライン法で解の振る舞いを調べよ。
- 2) 平衡点の局所安定性を調べよ。
- 3) 数値計算により解の振る舞いを調べよ。
パラメータ値は適当で良い

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -\beta SI + \alpha R \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - \gamma I \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma I - \alpha R \end{aligned}$$

33

問題 4

古典的な SIR モデルでは総個体密度は一定に保たれる。集団への新規加入（新しく生まれた子供はすべて未感染者 S）と死亡がある場合のモデル。



$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -\beta SI + b(S + I + R) - dS \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - \gamma I - DI \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma I - dR \end{aligned}$$

b: 出生率

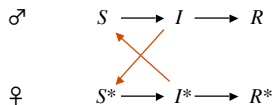
d: 死亡率 (S and R)

D: 死亡率 (感染者) $D > d$

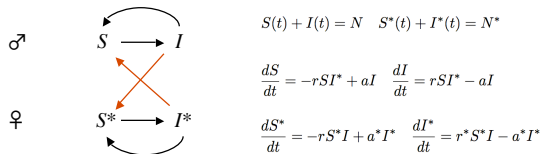
34

問題 5

性行為によって伝染する性病 STD (Sexually Transmitted Diseases) のダイナミクスは様々な形態が考えられる。



最も単純な形態（下図）について S, I, S*, I* の振る舞いを調べよ。



$$S(t) + I(t) = N \quad S^*(t) + I^*(t) = N^*$$

$$\frac{dS}{dt} = -rSI^* + aI \quad \frac{dI}{dt} = rSI^* - aI$$

$$\frac{dS^*}{dt} = -rS^*I + a^*I^* \quad \frac{dI^*}{dt} = r^*S^*I - a^*I^*$$

35