

# 周期的環境における絶滅確率について

J. Math. Biol. 68 (2014) 533-548  
<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01266292>

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement、ボンディ、フランス  
nicolas.bacaer@ird.fr

El Hadi Ait Dads

Cadi Ayyad大学、数学科、モロッコ、マラケシュ

## 概要

周期的な環境でいくつかのタイプの分岐プロセスの場合、再現性が1以下の場合にのみ、消滅の確率が1に等しいことを示します。デモでは、協調システムの漸近的な動作に関する結果を使用します。疫学では、絶滅の確率を流行リスクの定期的な指標として使用できます。例として、フランスでののはしかの流行に関する線形化されたSEIR流行モデルとデータを調べます。控えめな時間モデルについても、保全生物学における潜在的なアプリケーションについて説明します。

## 1.はじめに

ケンドール (1948) は、さまざまな環境で単一のタイプの誕生と死のプロセスを研究しました。私たちは定義します

- $a(t)$  : 受胎能力
- $b(t)$  : 時間  $t$  における死亡率。

当時の個人から  $t_0$ 、絶滅の確率は

$$\omega = 1 - \frac{1}{1 + \int_{t_0}^{\infty} b(s) \exp\left[\int_{t_0}^s (b(u) - a(u)) du\right] ds}, \quad (1)$$

分母の積分が有限か無限か。その場合  $a(t+T) = a(t)$  そして  $b(t+T) = b(t)$ 、 $\omega = 1$  もし そうなら

$$\int_0^T a(t) dt \leq \int_0^T b(t) dt.$$

言い換えると、 $\omega < 1$  そして  $\omega$  はの周期関数です  $t_0$  (ボール、1983、p. 235)。人口規模の予想は、

$$\frac{dI}{dt} = (a(t) - b(t)) I(t).$$

一定の環境でいくつかのタイプの誕生と死のプロセスはよく知られています (Athreya および Ney、1972年、第5章)。周期的な環境では、クラインとマクドナルド (1980) は、異なるタイプの個体群の期待と分散を研究しましたが、絶滅の確率は研究していませんでした。(Parham and Michael、2011) も参照してください。期待値の方程式系は次の形式です

$$\frac{dI}{dt} = (A(t) - B(t)) I(t),$$

- ベクトル  $I(t)$  さまざまなタイプの期待のベクトルです
- $A(t)$  正またはゼロの係数を持つ出生率行列です
- $-B(t)$  死亡率と異なるタイプ間の転送率を含む協力的なマトリックスです。

Jagers と Nerman (1985) は、年齢に依存した死亡率と出生率を伴うが、1つのタイプのみの周期的環境における連続時間での分岐のプロセスを研究しました。閾値は、マルサスのパラメータの観点から定式化されました。

アンダーソンとメイ (1991) による本に続き、多くのモデラーは再現性を使用して、人口モデル、特に流行モデルのしきい値を説明しています。Bacaër と Guernaoui (2006、セクション5) は、再現性の定義を、Diekmann and Heesterbeek (2000) からの次世代オペレーターのスペクトル半径として、周期モデルのケースに適合させました。彼らはまた

$$R_0 = \frac{\int_0^T a(t) dt}{\int_0^T b(t) dt}$$

上記の1タイプのモデルの場合。したがって、Bacaër (2007、§5.2) は、出生と死亡の線形プロセスのしきい値プロパティを、次のように周期的な環境で単一のタイプに再公式化しました。 $\omega = 1$  もし  $R_0 \leq 1$  ながら、 $\omega < 1$  もし  $R_0 > 1$ 。

クラインとマクドナルド（1980）によって研究されたいくつかのタイプの人口のために、 $R_0$  積分演算子のスペクトル半径として定義できます

$$u(t) \mapsto A(t) \int_0^\infty C(t, t-x) u(t-x) dx$$

周期 $T$ の周期的連続関数の空間について。ここに

$$C(t, t-x) = Z(t)Z(t-x)^{-1}, \quad \frac{dZ}{dt} = -B(t)Z(t), \quad Z(0) = \mathbb{I}$$

（単位行列）。Allen and Lahodny（2012）は最近、再現性と一定の環境でのいくつかのタイプの出生および死亡プロセスの消滅確率との関係をまとめました。

この記事では、Klein and Macdonald（1980）と同じクラスの定期的な環境でのいくつかのタイプへの分岐プロセスを検討します。絶滅の確率が $\omega$ 次の場合にのみ1に等しい $R_0 \leq 1$ 。これにより、周期的な環境では単一のタイプの母集団に関する結果と、一定の環境では複数のタイプの母集団に関する結果が拡張されます。セクション2の証明では、消滅の確率を与える非線形微分方程式のシステムが、期待値のベクトルの上の線形システムと密接に関連していることがわかります。次に、証明は、微分方程式の協調システムの漸近的振る舞いに関する結果を使用します。例として、セクション3.1でSEIR流行モデルとその線形化を検討します。絶滅の確率は、フランスでのしかの流行からのデータを使用して計算されます。セクション3.2では、離散時間モデルの場合について説明します。保全生物学では、再導入された種の絶滅の確率を推定するために使用されます。セクション4では、近年提案されている他の手法に加えて、絶滅の確率 $1-\omega$ を流行リスクの定期的な指標として使用することを提案しています。

## 2. 絶滅の確率

最初に、決定論的線形母集団モデルを検討します

$$\frac{dI}{dt} = (A(t) - B(t))I(t), \quad (2)$$

- $I = (I_1, \dots, I_m)$
- $A(t) = (A_{k\ell}(t))$ ,  $A_{k\ell}(t) \geq 0$ ,  $A(t)I(t)$  単位時間あたりに出現する新しい個体の数です。
- $B(t) = (B_{k\ell}(t))$  と

$$B_{k\ell}(t) = -b_{k\ell}(t) \quad \forall k \neq \ell, \quad B_{\ell\ell}(t) = b_{\ell\ell}(t) + \sum_{k \neq \ell} b_{k\ell}(t).$$

システム（2）は、非線形流行モデルの無病の解の近くで線形化することができます。ベクトル $I(t)$ 感染したさまざまな区画の人口を表します。係数 $b_{\ell\ell}(t)$  出口率です。  $b_{k\ell}(t)$  コンパートメント間の転送速度です ( $k \neq \ell$ )。と思う

$$b_{k\ell}(t) \geq 0, \quad \forall k \quad \forall \ell.$$

$-B(t)$ は協調行列です。対角線の外側の係数は正またはゼロです。とする

- (H1) : 行列の少なくとも1つの係数  $A(t)$  すべての $i$ に対して厳密に正
- (H2) :  $M(t) = A(t) - B(t)$  すべての $i$ について既約です
- (H3) : 行列  $A(t)$  そして  $B(t)$  区分的連続関数であり、 $A(t+T) = A(t)$ 、 $B(t+T) = B(t)$
- (H4) :  $\exists \beta > 0, \forall \ell, \forall t, b_{\ell\ell}(t) \geq \beta$ 。

仮説（H4）は、システムの主要なフロケ乗数

$$\frac{dZ}{dt} = -B(t)Z(t), \quad Z(0) = \mathbb{I},$$

つまり、正またはゼロの係数を持つ行列のスペクトル半径  $Z(T)$ 、以下  $\exp(-\beta T) < 1$ 。たとえば、（稲葉、1988）の補題1.1を参照してください。人口は  $A(t) = 0$  すべての $i$ について。仮説（H4）は弱められる可能性があります、いずれにしても、各コンパートメントの死亡率がゼロ以外であるほうが生物学的に現実的です。

次に、（2）に関連するマルチタイプの誕生と死のプロセスを考えます。  $p(t, i_1, \dots, i_m)$  持つ確率です  $i_k$  コンパートメントの人々  $I_k$  時間 $t$ で  $1 \leq k \leq m$  :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} p(t, i_1, \dots, i_m) = & \sum_k \left[ A_{kk}(i_k - 1) + \sum_{\ell \neq k} A_{k\ell} i_\ell \right] p(t, i_1, \dots, i_k - 1, \dots, i_m) \\ & + \sum_{k \neq \ell} b_{k\ell} (i_\ell + 1) p(t, i_1, \dots, i_k - 1, \dots, i_\ell + 1, \dots, i_m) \\ & + \sum_k b_{k,k} (i_k + 1) p(t, i_1, \dots, i_k + 1, \dots, i_m) \\ & - \sum_{k,\ell} (A_{k\ell} + b_{k\ell}) i_\ell p(t, i_1, \dots, i_m), \end{aligned}$$

ここで、係数の時間依存性は省略されています。このシステムは、短い時間間隔 $dt$ で何が起こるかを追跡します。たとえば、システムが次の状態の場合  $(i_1, \dots, i_k - 1, \dots, i_m)$  の場合、タイプ $k$ の人物が同じタイプの新しい人物を生成する確率は  $A_{kk}(i_k - 1)dt$ 。この場合、システムは次の状態になります  $(i_1, \dots, i_k, \dots, i_m)$ 。初期状態とする

$$p(t, i_1, \dots, i_m) = \begin{cases} 1, & (i_1, \dots, i_m) = (I_1(t_0), \dots, I_m(t_0)), \\ 0, & (i_1, \dots, i_m) \neq (I_1(t_0), \dots, I_m(t_0)). \end{cases}$$

目的は、絶滅の確率を計算することです

$$\omega = \lim_{t \rightarrow +\infty} p(t, 0, \dots, 0).$$

式 (2) は、さまざまな区画にいる人数の予想によって検証されることを思い出してください (Klein and Macdonald, 1980)。

**提案。**

- $\omega = 1$  もし  $R_0 \leq 1$ 、
- $\omega < 1$  もし  $R_0 > 1$ 。

証拠。生成関数

$$g(t, x_1, \dots, x_m) = \sum_{i_1, \dots, i_m \geq 0} p(t, i_1, \dots, i_m) x_1^{i_1} \dots x_m^{i_m}$$

方程式の解です

$$\frac{\partial g}{\partial t} = \sum_{k, \ell} [A_{k\ell}(t)x_\ell - B_{k\ell}(t)](x_k - 1) \frac{\partial g}{\partial x_\ell},$$

初期状態で

$$g(t_0, x_1, \dots, x_m) = x_1^{I_1(t_0)} \dots x_m^{I_m(t_0)}. \quad (3)$$

この一次線形偏微分方程式の特性曲線は次のとおりです。

$$\frac{dX_\ell}{dt} = \sum_k [A_{k\ell}(t)X_\ell - B_{k\ell}(t)](1 - X_k). \quad (4)$$

そう

$$\frac{d}{dt}[g(t, X_1(t), \dots, X_m(t))] = 0$$

そして

$$g(t, X_1(t), \dots, X_m(t)) = g(t_0, X_1(t_0), \dots, X_m(t_0)). \quad (5)$$

私たちは定義します  $X^{(\tau)}(t)$ 、システムのソリューション (4)

$$X^{(\tau)}(\tau) = 0.$$

(3) と  $t = \tau$  (5) では、

$$p(\tau, 0, \dots, 0) = g(\tau, 0, \dots, 0) = (X_1^{(\tau)}(t_0))^{I_1(t_0)} \dots (X_m^{(\tau)}(t_0))^{I_m(t_0)}. \quad (6)$$

したがって、絶滅の確率は

$$\omega = (\omega_1)^{I_1(t_0)} \dots (\omega_m)^{I_m(t_0)}, \quad \omega_\ell = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} X_\ell^{(\tau)}(t_0).$$

したがって、問題は微分方程式系の研究に帰着します (4)。私たちは定義します

$$Y_\ell^{(\tau)}(s) = 1 - X_\ell^{(\tau)}(\tau - s). \quad (7)$$

私達は手に入れました

$$\frac{dY_\ell^{(\tau)}}{ds}(s) = \sum_k [A_{\ell k}^*(\tau - s)(1 - Y_\ell^{(\tau)}(s)) - B_{\ell k}^*(\tau - s)] Y_k^{(\tau)}(s). \quad (8)$$

$A^*$  そして  $B^*$  から転置された行列です  $A$  そして  $B$ 。初期状態は

$$Y_\ell^{(\tau)}(0) = 1, \quad \forall \ell.$$

仮説 (H3) は、

$$Y_\ell^{(\tau)}(s) = Y_\ell^{(\tau+T)}(s), \quad \forall s, \quad \forall \tau, \quad \forall \ell. \quad (9)$$

(Zhao, 2003) の定理2.3.4を適用するには、このリファレンスの定理3.1.2の仮説 (A1) から (A4) の類似体をチェックします。ただし、システム (8) は単位立方体で進化します。  $K = [0, 1]^m$  の代わりに  $\mathbb{R}_+^m$ 。まず、システム (8) は  $K$  を不変のままにします。確かに  $F_\ell(s, Y^{(\tau)}(s))$  は (8) の右辺であり、  $Y \in K$ 、

$$\begin{aligned} Y_\ell = 0 &\Rightarrow F_\ell(s, Y) = \sum_{k \neq \ell} (A_{\ell k}^*(\tau - s) + b_{k\ell}(\tau - s)) Y_k \geq 0, \\ Y_\ell = 1 &\Rightarrow F_\ell(s, Y) = -b_{\ell\ell}(\tau - s) - \sum_{k \neq \ell} b_{k\ell}(\tau - s)(1 - Y_k) < 0, \end{aligned} \quad (10)$$

(10) の厳密な不等式は (H4) によるものです。命題のB.7 (Smithおよびウォルトマン、1995) を示し、その中の任意の初期条件の  $K$  時  $s_0$  (8) の対応する解は  $K$  に残ります。さらに、(10) によれば、

$$(\exists \ell, \quad Y_\ell(s_0) = 1) \quad \Rightarrow \quad (\forall s > s_0, \quad Y_\ell(s) < 1).$$

システム (8) は  $K$  で協調的です。

$$Y \in K \quad \Rightarrow \quad \forall k \neq \ell, \quad \frac{\partial F_\ell}{\partial Y_k}(s, Y) = A_{\ell k}^*(\tau - s)(1 - Y_\ell) + b_{k\ell}(\tau - s) \geq 0.$$

カムケの定理 (Smith and Waltman, 1995, Theorem B.1) によると、  $K$  でのシステム (8) のポアンカレアプリケーションは単調です。仮説 (H2) は、ヤコビ行列が

$$\left( \frac{\partial F_\ell}{\partial Y_k}(s, Y) \right) \quad \forall s, \quad \forall Y \in \hat{K} = \{Y \in K : Y_\ell < 1 \forall \ell\}$$

既約です。この特性と厳密な不等式 (10) は、時間の解を投影する  $K$  の (8) のポアンカレアプリケーション  $s_0$  時間まで  $s_0 + T$ 、実際には非常に単調です。確かに

$$Y(s_0) \neq Y'(s_0), \quad Y(s_0) \leq Y'(s_0),$$

つまり  $Y_\ell(s_0) \leq Y'_\ell(s_0)$  全てにおいて  $\ell$ 、その後、

$$Y(s_0 + T/2) \leq Y'(s_0 + T/2),$$

2つのベクトルが異なり、  $\hat{K}$  の既約性の使用  $\hat{K}$ 、 (Smith and Waltman, 1995) の定理B.3は、

$$Y_\ell(s_0 + T) < Y'_\ell(s_0 + T) \quad \forall \ell.$$

システム (8) は厳密に準均一です。確かに、すべてのために  $\alpha \in (0, 1)$  そして  $Y \in K$  と  $Y_\ell > 0$  全てにおいて  $\ell$ 、我々は持っています

$$F_\ell(s, \alpha Y) = \alpha F_\ell(s, Y) + \alpha(1 - \alpha) \sum_k A_{\ell k}^*(\tau - s) Y_\ell Y_k.$$

したがって、  $F_\ell(s, \alpha Y) \geq \alpha F_\ell(s, Y)$  そして  $F(s, \alpha Y) \neq \alpha F(s, Y)$  仮説によれば (H1)。

我々は持っています  $F(s, 0) = 0$ 。私たちが定義します  $f(s, Y)$  の線形部分  $F(s, Y)$  近く  $Y = 0$

$$f_\ell(s, Y) = (M^*(\tau - s)Y)_\ell, \quad F_\ell(s, Y) = f_\ell(s, Y) - \sum_k A_{\ell k}^*(\tau - s) Y_\ell Y_k.$$

したがって  $F_\ell(s, Y) \leq f_\ell(s, Y)$  そして、仮説 (H1) を考慮すると、  $F(s, Y) \neq f(s, Y)$  もし  $Y_\ell > 0$  全てにおいて  $\ell$ 。

システムの主要なFloquet乗数  $\frac{dY}{ds} = M^*(\tau - s)Y$  システムのそれと同じです  $\frac{dY}{dt} = M(t)Y$ 。実際、解を観察してみましょう (時間0の初期条件として単位行列を使用)  $\Phi_1(t)$ 、  $\Phi_2(t)$ 、  $\Phi_3(t)$  そして  $\Phi_4(t)$  の

$$\frac{dY}{dt} = M(t)Y, \quad \frac{dY}{dt} = M(\tau + t)Y, \quad \frac{dY}{dt} = -M^*(\tau + t)Y, \quad \frac{dY}{ds} = M^*(\tau - s)Y.$$

2番目のシステムは最初のシステムと同じですが、時間が遅れます。3番目は2番目の転置です。4番目は、時間が逆になることを除いて、3番目と同じです。そう

$$\Phi_2(T) = \Phi_1(\tau)\Phi_1(T)(\Phi_1(\tau))^{-1}, \quad \Phi_3(T) = ((\Phi_2(T))^*)^{-1}, \quad \Phi_4(T) = (\Phi_3(T))^{-1}$$

(Hsieh and Sibuya, 1999) 。したがって、スペクトル半径  $\rho_0$  の  $\Phi_1(T)$  に等しい  $\Phi_4(T)$ 、発表されたとおり。

(Zhao, 2003) の定理2.3.4を適用します。と  $\rho_0 \leq 1$ 、システムのバランス0 (8) は、一般に  $K$  で漸近的に安定しています。特に、

$$Y^{(\tau)}(s) \xrightarrow{s \rightarrow +\infty} 0.$$

と  $\rho_0 > 1$ 、システム (8) は、周期  $T$  の単一の厳密に正の周期解を持ちます。これは、全体的に漸近的に安定です。  $K \setminus \{0\}$  そして引き付ける  $Y^{(\tau)}(s)$  もし  $s \rightarrow +\infty$ 。

(6) で

$$X_\ell^{(\tau)}(t_0) = p(\tau, 0, \dots, 0)$$

もし

$$I_\ell(t_0) = 1, \quad I_k(t_0) = 0 \quad \forall k \neq \ell.$$

関数  $\tau \mapsto p(\tau, 0, \dots, 0)$  たとえば目に見えて増加している

$$\frac{d}{dt} p(t, 0, \dots, 0) = \sum_k b_{kk} p(t, 0, \dots, 1, \dots, 0) \geq 0.$$

この関数も  $\leq 1$  であり、確率です。そう  $X_\ell^{(\tau)}(t_0)$  限界に収束する  $\omega_\ell \leq 1$  もし  $\tau \rightarrow +\infty$ 。

時間を逆転させるシステム (4) に戻りましょう。我々は持っています  $X_\ell^{(\tau)}(t_0) = 1 - Y_\ell^{(\tau)}(\tau - t_0)$ 。(9) を使用して、私たちはすべてのために持っています  $\tau > t_0$  そしてすべて  $n$

$$X_\ell^{(\tau+nT)}(t_0) = 1 - Y_\ell^{(\tau)}(\tau + nT - t_0).$$

と  $n \rightarrow +\infty$ 、と結論付けます  $\omega_\ell = 1$  もし  $\rho_0 \leq 1$  ながら、  $\omega_\ell < 1$  もし  $\rho_0 > 1$ 。

デモンストレーションを結論付けるために、成長率の間のリンクを思い出すことは残っています  $r_0$  (といった  $\rho_0 = e^{r_0 T}$ ) と再現性  $R_0$  (Bacaërand Guernaoui, 2006; Bacaërand Ait Dads, 2011; Thieme, 2009) :  $r_0 \leq 0$  もしそうなら  $R_0 \leq 1$ 。

**注1.** セクション1によると、システム (2) の再現性は積分演算子のスペクトル半径です。

$$u(t) \mapsto A(t) \int_0^\infty C(t, t-x) u(t-x) dx$$

周期値  $T$  の周期的連続関数の空間で、  $\mathbb{R}^m$ 。この演算子は、  $A(t)$ 。システム

$$\frac{dJ}{dt} = (A(t)/R_0 - B(t))J(t)$$

の再現性は1に等しくなります。つまり、主要なFloquet乗数は1に等しくなります。これにより、再現性を計算する数値的な方法が得られます。(BacaBr, 2007, §3.4, §4.2, §5.1) によって、SEIRモデルやベクトル病モデルなどのいくつかの特定のモデルに使用され、(Wang and Zhao, 2008) によって一般化されました。

**注2.** システムの転置 (2) の役割にすでに気づいているので、  $R_0$  そして、最初の注文のシュトゥルム-リウビル問題。システムを検討する  $dV/dt = -B(t)V(t)$  端の状態  $V(0) = V(T)$ 。(Roseau, 1997) に従って、関連するグリーン関数は次のように与えられます。

$$G(t, s) = \begin{cases} Z(t)[I - Z(T)]^{-1}Z(s)^{-1} & , \quad 0 \leq s < t \leq T, \\ Z(t)[I - Z(T)]^{-1}Z(T)Z(s)^{-1} & , \quad 0 \leq t < s \leq T, \end{cases}$$

(Bacaër, 2007, §2) のように。それを覚えましょう  $dZ/dt = -B(t)Z(t)$  そして  $Z(0) = \mathbb{I}$ 。微分固有値問題の解決策

$$\frac{dW}{dt} + B(t)W(t) = \lambda A(t)W(t), \quad W(0) = W(T)$$

積分固有値問題の解によって与えられます

$$W(t) = \lambda \int_0^T G(t, s)A(s)W(s) ds.$$

この問題の主な固有値は  $\lambda = 1/R_0$  (cf. Baca ArとAit Dads (2012) とThieme (2009) )。

## 3.例

### 3.1はしかの単純な流行モデル

流行の始まりに線形化されたSEIRモデルを考えます。

$$\frac{dE}{dt} = -(b + \mu)E + a(t)(1 - \phi)I \tag{11}$$

$$\frac{dI}{dt} = bE - (c + \mu)I. \tag{12}$$

このようなモデルは、たとえばディーツ（1976）によって研究されています。

- $E$  感染しているが感染していない人の数です
- $I$  感染者の数です
- $1/b$  平均待ち時間です
- $1/c$  平均感染期間です
- $\mu$  死亡です
- $a(t)$  は有効な接触率、つまり接触率と感染確率の積です。季節性をモデル化する周期  $T=1$  年の周期的正関数であると想定します。
- $\phi$  ワクチン接種または以前の感染によって免疫を獲得した人口の割合です。我々は持っています  $0 \leq \phi < 1$ 。

パラメータ  $b$ 、 $c$  および  $\mu$  は厳密に正です。

セクション2のすべての仮定が満たされている

$$A(t) = \begin{pmatrix} 0 & a(t)(1-\phi) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad B(t) = \begin{pmatrix} b+\mu & 0 \\ -b & c+\mu \end{pmatrix}. \quad (13)$$

初期状態全体から始めて、(13)に関連する、いくつかのタイプの、誕生と死のプロセスの絶滅確率  $\omega$  を概算します ( $E(t_0), I(t_0) \neq (0, 0)$ )。まず、次のような  $\tau$  を選択します。  $\tau - t_0$   $T$  に比べて非常に大きい。(6)、(7)、(8) から、

$$\omega \simeq p(\tau, 0, 0) = \left(1 - Y_1^{(\tau)}(\tau - t_0)\right)^{E(t_0)} \left(1 - Y_2^{(\tau)}(\tau - t_0)\right)^{I(t_0)}, \quad (14)$$

と

$$\frac{dY_1^{(\tau)}}{ds}(s) = -(b+\mu)Y_1^{(\tau)}(s) + bY_2^{(\tau)}(s), \quad (15)$$

$$\frac{dY_2^{(\tau)}}{ds}(s) = a(\tau-s)(1-\phi)Y_1^{(\tau)}(s)(1-Y_2^{(\tau)}(s)) - (c+\mu)Y_2^{(\tau)}(s). \quad (16)$$

もし  $0 < s < \tau - t_0$ 、

$$Y_1^{(\tau)}(0) = 1, \quad Y_2^{(\tau)}(0) = 1.$$

これらの方程式は  $\omega$  を計算します。最後に、 $\tau$  の値を大きくして同じアルゴリズムを再利用して、 $\omega$  の概算値が実際に  $\tau$  の選択とは無関係であることを確認する必要があります（ただし、最初の値が十分に大きく選択されている場合）。

例として、2008年から2011年の間にフランスで再び出現した麻疹の流行を考えてみます（図1、2006年と2007年には50例未満が報告されました）。2007年、予防接種の対象となった場合、フランスの2歳児の約10%と6歳児の7%がはしかにかかると推定されています（Parent duChâtelet et al.、2010、p. 4）。2009-2010年には、6歳から29歳の人口の約8%が罹患しやすかった（Lepoutre et al.、2011、p. 5）。フランスの総人口（6500万人）を考えると、危険にさらされている人口は200万人を超えると推定できます。さらに、図1で報告された累積症例数は約22,000であり、一部の場所で推定されている実際の症例数は報告されているものの2倍であると推定されています（Parent duChâtelet et al.、2010、p. 3）。したがって、感受性の高い集団は、2008年から2011年の間、おそらく比較的安定したままであり、線形化されたモデルを正当化します (11) - (12)。

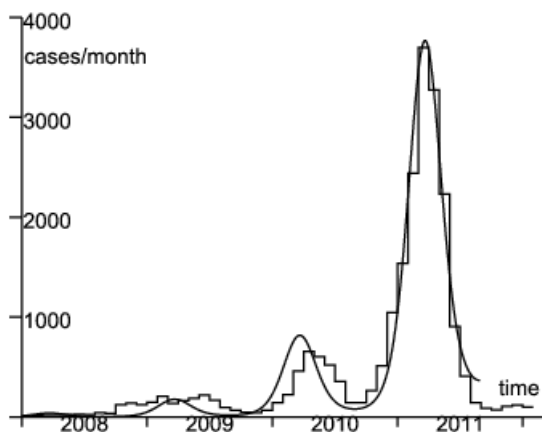


図1. 2008年1月から2012年2月までに報告されたはしかの症例数（階段関数）（InVS、2012）および（Parent duChâtelet et al.、2010）のデータ）。2008年1月から2011年7月までのデータによりよく適合（滑らかな曲線）。

簡単にするために、 $a(t) = \bar{a}(1 + \varepsilon \cos(\omega t - \psi))$  と  $\omega = 2\pi/T$  として  $T = 1$  年。この式は、周期関数のフーリエ級数展開の始まりです  $a(t)$ 。その他のフォーム  $a(t)$  階段関数 (Keeling and Rohani, 2008) と同様に使用することもできます。症例の年齢層別研究が学校への感染を示した場合、階段強制は特に適切であろう。しかし、これはそうではないようです。最も高い発生率は、未就学の1歳未満の子供たちです。報告された症例の年齢の中央値は2010年に14歳、2011年に16歳ですが、ほとんどの症例は30歳未満です (Baudon et al., 2011)。したがって、年齢の中央値は、はしかなどの疾患では特に高くなります。発生率の年齢構成は、実際には学校教育よりも影響を受けやすい人口の年齢構成を反映しています。1歳未満の子供はまだ予防接種を受けていません。上記のように、1~30歳の約8%が感染しやすい。影響を受けやすいのは、30歳から50歳までの1~2%だけです (Lepoutre et al., 2011)。この特定の構造は、1983年に麻疹ワクチンおよび1986年にMMRワクチン (麻疹、おたふく風邪、風疹) が推奨された後、1980年代に麻疹の発生率が急速に低下したためです。

未知のパラメーターを推定するために、(13) に関連付けられている確率過程の予測に対応する決定論的モデル (11) ~ (12) を、2008年1月の初めから2011年7月のデータと比較します。流行を制御するために取られました。パラメータは以前と同じであるとはもはや想定できません。それらの影響は、2011年の終わりに流行波がないときに見ることができます。

とする  $1/b = 8$  日と  $1/c = 5$  (Keeling and Rohani, 2008) の§3.2.2.1にあるような日数。死亡率  $\mu$  はに比べて、無視できる程度である  $B$  と  $C$  : 私たちは取ります  $1/\mu = 70$  年。してみましようがあること、実際に報告されている例割合。図1で報告された症例の発生率を関数で識別します  $f c I(t)$ 。システム (11) - (12) は線形であり、関数によってもチェックされます。  $\dot{E}(t) = f E(t)$  として  $\dot{I}(t) = f I(t)$ 。したがって、目的は  $\dot{E}(t^*)$ 、 $\dot{I}(t^*)$ 、 $\varepsilon$ 、 $\psi$  と製品  $\bar{a}(1 - \phi)$  そのため  $c \dot{I}(t)$  データに最適です。データまでの距離は、月ごとの発生率の差の絶対値の合計によって測定されます。これは、そのサイズのために2011年の波に大きな重みを与える傾向があります。いずれにせよ、2008年と2009年の数値は小さく、やや不規則です。これは、海外からの症例の導入により、いくつかの地方での流行が引き起こされたためと考えられます。(ロトカの安定した人口論の意味で) その「安定した」形にまだ達していない流行曲線のこの部分の決定論的モデルとの良い適合を期待することはできません。2010年の波については、2011年の波よりも1か月遅れてピークに達しました。この遅れは、人口統計学的確率または  $a(t)$  環境の確率論のため、実際には周期的ではありません。これらのコメントとは別に、モデルが単純であることを考えると、(少なくとも2011年の波では) 比較的良好な適合性があります。

$$\dot{E}(t^*) = 3, \quad \dot{I}(t^*) = 2, \quad \varepsilon = 0,33, \quad \frac{\psi}{2\pi} = -0,07, \quad \bar{a}(1 - \phi) = 6,42/\text{mois} \quad (17)$$

(図1)。

これらのパラメーター値を使用して、誕生と死亡のプロセスをシミュレートできます。図1は、月あたりの症例数の予想のみを示しています。確率的バージョンでは、多くのシミュレーションで流行は消滅しています。図2は、流行が終わらなかったシミュレーションと、さまざまな波のサイズが図1のデータと同程度のシミュレーションを示しています (このような例を見つける前に、何十ものシミュレーションが必要でした)。

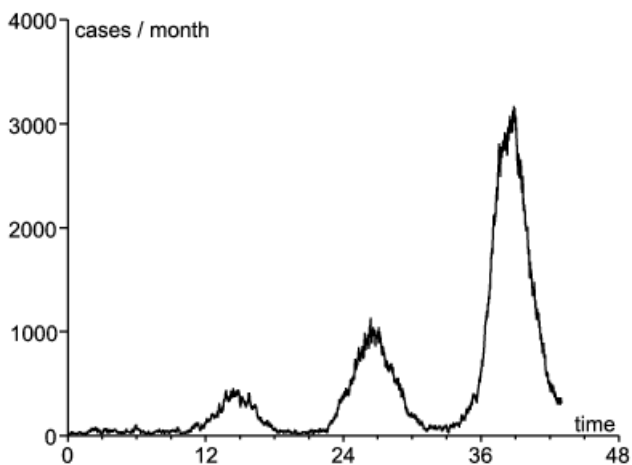


図2. 報告された症例数  $c \dot{I}(t)$  パラメータ値を使用した出生と死亡のプロセスのシミュレーションにおける時間 (月単位) の関数として (17) 初期状態は  $\dot{E}(t^*) = 3$  として  $\dot{I}(t^*) = 2$ 。

表記を守ります  $R_0$  万に備えて  $\phi = 0$ 。(Bacaër, 2007, §3.4) によれば、再現性  $R_\phi$  周期的な線形システムという事実によって特徴付けられます

$$\frac{dJ}{dt} = \begin{pmatrix} -(b + \mu) & a(t)(1 - \phi)/R_\phi \\ b & -(c + \mu) \end{pmatrix} J \quad (18)$$

主要なFloquet乗数は1です。数値的には  $R_\phi \simeq 1,06$ 。ご了承ください  $R_\phi$  これは、1よりわずかに高いだけです。これは、全人口の90%がワクチン接種または以前の感染によってすでに保護されているためです。

また、システム (18) が  $a(t)$  正弦波は、Mingari Scarpello and Ritelli (2008) によって研究された母集団モデルのように、数理物理学のマシューの微分方程式に変換できます。

式 (14) - (16) を使用して、確率を計算できます  $1 - p(\tau, 0, 0)$  プロセスは時間  $\tau$  ( $\tau \geq t_0$ )。コンパートメント  $E$  の人、またはコンパートメントの人のいずれかから開始します  $I$  (図3)。予想通り、 $1 - p(\tau, 0, 0)$  極限  $1 - \omega$  に収束する場合  $\tau \rightarrow +\infty$ 。図3によれば、絶滅は最初の日付の後の最初の年に発生する可能性が最も高いです。

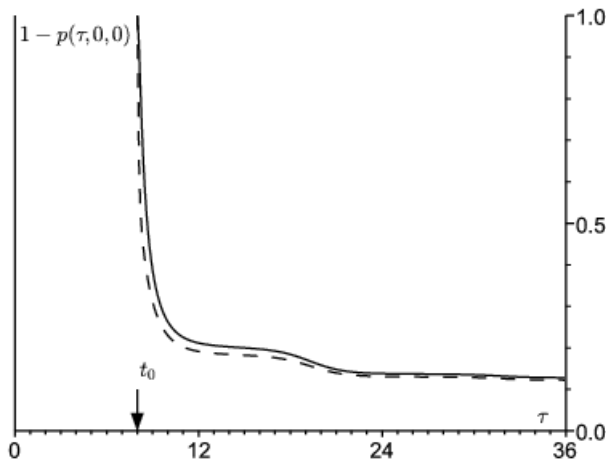


図3.確率  $1 - p(\tau, 0, 0)$  プロセスは時間  $\tau$  (月単位で、 $\tau \geq t_0$ )、コンパートメント  $E$  (実線) の人またはコンパートメントの人から開始  $I$  (点線) 時  $t_0$ 。ここに  $t_0$  9月上旬に相当します。

十分に大きい  $\tau$  を選択し、さまざまな値に対して計算を繰り返すことにより、 $t_0$ 、プロセスが終了しない確率  $1 - \omega$  について図4を取得します。コンパートメント  $E$  の人、またはコンパートメントの人のいずれかから開始します  $I$ 。この確率は9月に最も高くなります。これはおそらく、保健当局がはしかの地方の流行に最も注意を払い、大きな流行を引き起こす前にできるだけ早く行動するべき時期である。1年の他の時期には、流行が自然に消える可能性が高くなります。 $R_0 > 1$ 。

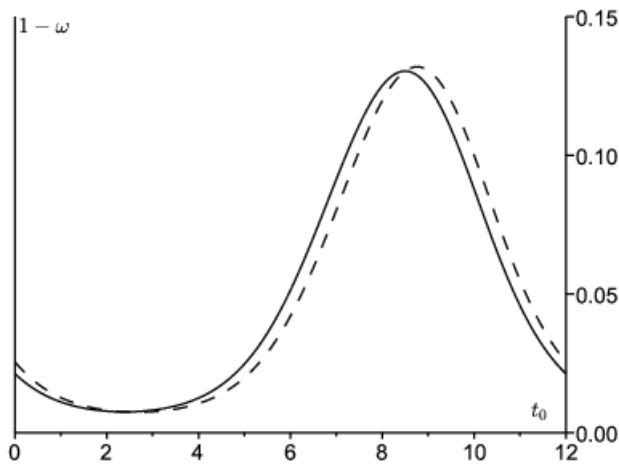


図4.プロセスが消滅しない確率、 $1 - \omega$   $t_0$  (1月から12月まで)。コンパートメント  $E$  (実線) の人またはコンパートメントの人から開始します  $I$  (点線) 時  $t_0$ 。

2011年の波の発生のパークは2011年3月に発生したことに注意してください (図1)。 $\psi$ の推定は、有効接触率が  $a(t)$  2010年と2011年の波の間の谷の底は、 $1 - \omega$ の推定値が最も高い季節の2010年8月または9月です。パラメータの調整に2010年の波を主に使用した場合、 $1 - \omega$ のピークは約1か月だけ相殺されます。したがって、方法が何であれ、発生率が最も低く、発生率のリバウンドが始まると、 $1 - \omega$ は高くなるか低くなるようです。

もちろん、この線形SEIRモデルは、麻疹の伝染のダイナミクスの過度に単純化された表現であることを覚えておく必要があります。特に、それは年齢構成を考慮せず、連絡先の非常に単純な季節的強制を使用します。

### 3.2 保全生物学における動物種の再導入

個体群生物学の他の領域は、特に保全生物学 (Caswell, 2001) の分岐プロセスを使用します。たとえば、特定の地域で絶滅した動物種が人間によって再導入されたとします。個体群が存続する可能性が高いために、何匹の動物を再導入する必要がありますか？単一



のタイプの動物の誕生と死のプロセスでは、 $n$ 匹の動物の集団の絶滅の確率は  $\omega^n$  ここで、 $\omega$ は (1) で与えられます。 $\omega$ がわかっている  
ので、 $n$ を次のように推定できます。 $\omega^n$  一定レベルのリスクを下回っています。もちろん、再導入は $\omega < 1$ の場合にのみ意味がありま  
す。 $\omega^n$  十分に大きい $n$ を選択することにより、小さくすることができます。もう1つの質問が発生します。絶滅の可能性 $\omega$ を最小限に  
抑えるために、動物を1年のどの時点で再導入する必要がありますか？絶滅の可能性を最小限に抑えるためにどのタイプの個人を再導  
入すべきかを尋ねる追加の可能性を伴う、同じタイプの問題が定期的な環境での複数タイプの誕生と死のプロセスのコンテキストで発  
生します。

連続時間モデルは疫学で非常に人気がありますが、保全生物学者はさまざまな理由で離散時間モデルを好む傾向があります。このサ  
ブセクションの残りの部分では、このコンテキストでの絶滅確率の計算方法について簡単に説明します。間のリンクの正当化  $R_0$  消滅  
の確率は、セクション2の連続時間の場合よりも離散時間の場合の方が実際にははるかに単純です。これは既知の方法によるもので  
す。

- 一方、一定の環境でのマルチタイププロセスの場合、
- 一方、決定論的に変化する環境での単一タイプのプロセスの場合 (Athreya and Ney (1972) ; Haccou et al.、2005)。

離散時間モデルを検討する

$$p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t).$$

$A(t)$  そして  $B(t)$  正またはゼロの係数を持つサイズ  $m$  の正方行列です。とする

- $A(t+T) = A(t)$  そして  $B(t+T) = B(t)$  すべての  $t$  ( $T$ は整数)
- のスペクトル半径  $B(T-1) \cdots B(1)B(0)$  厳密に1未満
- $\sum_j B_{ij}(t) \leq 1$  すべての  $j$ 。

対応する確率的バージョンでは、確率を指定する必要があります  $F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$  タイプ  $j$  の個体が出産すること  $k_1$  タイプ1の個人、 $\dots$ 、  
 $k_m$  時間  $t$  と  $t+1$  の間 のタイプ  $m$  の個体。機能  $F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$  は、 $t$  に関する 周期  $T$  の周期関数です。そう

$$A_{ij}(t) = \sum_{k_1, \dots, k_m} k_i F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t).$$

係数  $B_{ij}(t)$  タイプ  $j$  の個体が  $t$  と  $t+1$  の間でタイプ  $i$  に転送される確率を与えます。時間  $t$  でのタイプ  $j$  の個体は、時間  $t+1$  で母集団によって  
置き換えられます。

$$g_j(t, x_1, \dots, x_m) = \left( \sum_{k_1, \dots, k_m} F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t) x_1^{k_1} \cdots x_m^{k_m} \right) \left( 1 + \sum_i B_{ij}(t)(x_i - 1) \right).$$

瞬間の間  $t_0$  そして  $t_0 + T$ 、タイプ  $j$  の個体は、母関数である母集団に置き換えられます  $h_j(x_1, \dots, x_m)$  生成関数を構成することによ  
つて得られます  $g_j(t, x_1, \dots, x_m)$  と  $t = t_0, \dots, t_0 + T - 1$ 。たとえば  $T = 2$ 、

$$h_j(x_1, \dots, x_m) = g_j(t_0, g_1(t_0 + 1, x_1, \dots, x_m), \dots, g_m(t_0 + 1, x_1, \dots, x_m)).$$

瞬間を考える  $(t_0 + nT)_{n \geq 0}$ 。絶え間ない環境でのプロセスの分岐の理論から、絶滅確率は  $\omega_j$  当時の タイプ  $j$  の個人から始まる  $t_0$  上の  
最小のソリューションです  $[0, 1]^m$  システムの

$$\omega_j = h_j(\omega_1, \dots, \omega_m), \quad 1 \leq j \leq m.$$

我々は持っています

$$\frac{\partial g_j}{\partial x_i}(t, 1, \dots, 1) = A_{ij}(t) + B_{ij}(t).$$

平均の行列、つまり  $(1, \dots, 1)$  のヤコビ行列は、

$$\left( \frac{\partial h_j}{\partial x_i}(1, \dots, 1) \right)_{i,j} = (A(t_0 + T - 1) + B(t_0 + T - 1)) \cdots (A(t_0) + B(t_0)).$$

この平均の行列は原始的であり、生成関数は  $h_j$  は特異ではありません。つまり、次のような 行列  $Q$  はありません。

$$h_j(x_1, \dots, x_m) = \sum_k Q_{jk} x_k, \quad \forall j.$$

Athreya and Ney (1972, p. 186) の定理2は、 $(\omega_1, \dots, \omega_m) = (1, \dots, 1)$  この平均行列のスペクトル半径が1以下の場合に限り、これは以  
下と同等です。  $R_0 \leq 1$ 、および

- $R_0$  のスペクトル半径  $AB^{-1}$ 、
- $A$  対角ブロック行列です  $\text{diag}(A(0), A(1), \dots, A(T-1))$

$$B = \begin{pmatrix} -B(0) & \mathbb{I} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -B(1) & \mathbb{I} & & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & \mathbb{I} \\ \mathbb{I} & \cdots & 0 & 0 & -B(T-1) \end{pmatrix}$$

(Bacaër, 2009; BacaërおよびAit Dads, 2012)。と  $p_i(t_0)$  タイプ  $i$  ( $1 \leq i \leq m$ )、絶滅の確率は

$$\omega = (\omega_1)^{p_1(t_0)} \cdots (\omega_m)^{p_m(t_0)}.$$

したがって、結論は連続時間の場合に完全に類似しています。

例として、1種類の動物のみを含むモデルを考えます。  $p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t)$ 、  $T = 2$ 。各個体は、ポアソン分布に従って、時間  $t$  と  $t+1$  の間で子孫を産むと仮定されます。平均は  $A(t)$ 。そう

$$\begin{aligned} g(0, x) &= e^{A(0)(x-1)} (1 - B(0) + B(0)x), \\ g(1, x) &= e^{A(1)(x-1)} (1 - B(1) + B(1)x). \end{aligned}$$

時間0に個体から始まる絶滅の確率は、

$$\omega = g(0, g(1, \omega)), \quad \omega \in [0, 1].$$

同様に、時間1に個体から始まる絶滅の確率は、

$$\omega = g(1, g(0, \omega)), \quad \omega \in [0, 1].$$

これら2つの確率は、以下の場合に厳密に1未満です。

$$(A(1) + B(1))(A(0) + B(0)) > 1.$$

これは  $R_0 > 1$ 。  $R_0$  のスペクトル半径

$$\begin{pmatrix} A(0) & 0 \\ 0 & A(1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -B(0) & 1 \\ 1 & -B(1) \end{pmatrix}^{-1}.$$

#### 4.まとめ

研究は、流行リスクが年間のさまざまな月でどのように変化するかを示すことを試みました。彼らは周期モデルを使用しました。彼らは「再現性」を計算しました  $R(t_0)$ 、モデルの係数を凍結すると仮定します。彼らは描いた  $R(t_0)$  の面では  $t_0$  (Hartemink et al., 2009)。この方法の問題は、  $R(t_0)$  病気が流行する間、常に1未満になることがあります。

私たちの記事で使用されている再現性の定義は、感染症が風土病である可能性があるかどうか (Rebelo et al., 2012)、および流行モデルでの最終的なサイズの動作 (Bacaër and Gomes, 2009) を明確に決定します。さらに、世代ごとの漸近的成長率としての単純な生物学的解釈があります (BacaërおよびAit Dads, 2011年; BacaërおよびAit Dads, 2012年)。しかし、時間に依存しないという明らかな欠点があります。適切なしきい値を持ち、定期的な別の流行リスクインデックスが最近提案されました (Cushing and Ackleh, 2011)。しかし、その生物学的解釈は少し複雑に思われます。

ここでは、伝染病のリスクの代替指標、つまり伝染病モデルの線形化に関連する接続プロセスが絶えない確率を計算しました。その主な数学的特性は、しきい値現象 (セクション2の命題) です。(Bacaër, 2007, §5.2) は、この確率を疫学の応用に使用することをすでに提案していましたが、明確な公式がある単一タイプの集団の場合のみを考慮していました。ほとんどの流行モデルには、たとえばベクター媒介性疾患の場合など、いくつかの感染した区画が含まれます。このようなモデルの流行リスクは、図2と同じ数値手法で分析できます。

絶滅の確率は、特に生物種の再導入のために、保全生物学にも関心があります。一部の動物種、特に明確に定義された営巣期間の鳥については、成功した再導入の可能性を正しく評価するために季節のモデルを使用するのが賢明かもしれません。

#### 参考文献

- Allen LJS, Lahodny GE (2012) Extinction thresholds in deterministic and stochastic epidemic models. *J Biol Dynam* 6 : 590–611
- Anderson RM, May RM (1991) *Infectious Diseases of Humans : Dynamics and Control*. Oxford University Press, Oxford
- Athreya KB, Ney PE (1972) *Branching Processes*. Springer, Berlin
- Bacaër N (2007) Approximation of the basic reproduction number  $R_0$  for vector-borne diseases with a periodic vector population. *Bull Math Biol* 69 : 1067–1091
- Bacaër N (2009) Periodic matrix population models : growth rate, basic reproduction number and entropy. *Bull Math Biol* 71 : 1781–1792
- Bacaër N, Ait Dads E (2011) Genealogy with seasonality, the basic reproduction number, and the influenza pandemic. *J Math Biol* 62 : 741–762

- Bacaër N, Ait Dads E (2012) On the biological interpretation of a definition for the parameter  $R_0$  in periodic population models. *J Math Biol* 65 : 601–621
- Bacaër N, Gomes MGM (2009) On the final size of epidemics with seasonality. *Bull Math Biol* 71 : 1954–1966
- Bacaër N, Guernaoui S (2006) The epidemic threshold of vector-borne diseases with seasonality. *J Math Biol* 53 : 421–436
- Ball F (1983) The threshold behaviour of epidemic models. *J Appl Prob* 20 : 227–241
- Baudon C, Parent du Châtelet I, Antona D, Freymuth F, Poujol I, Maine C, Levy-Bruhl D (2011) Caractéristiques de l'épidémie de rougeole démarrée en France depuis 2008 : bilan des déclarations obligatoires pour les cas survenus jusqu'au 30 avril 2011. *Bull Epidemiol Hebd* 33/34 : 353–358
- Caswell H (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland
- Cushing JM, Ackleh AS (2011) A net reproductive number for periodic matrix models. *J Biol Dyn* 6 : 166–188
- Diekmann O, Heesterbeek JAP (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*. Wiley, Chichester
- Dietz K (1976) The incidence of infectious diseases under the influence of seasonal fluctuations. In : Breger J, Bühler W, Repges R, Tautu P (eds) *Mathematical Models in Medicine*. Springer, New York, p. 1–15
- Haccou P, Jagers P, Vatutin VA (2005) *Branching Processes : Variation, Growth, and Extinction of Populations*. Cambridge University Press, Cambridge
- Hartemink NA, Purse BV, Meiswinkel R, Brown HE, de Koeijer A, Elbers ARW, Boender GJ, Rogers DJ, Heesterbeek JAP (2009) Mapping the basic reproduction number  $R_0$  for vector-borne diseases : a case study on bluetongue virus. *Epidemics* 1 : 153–161
- Hsieh PF, Sibuya Y (1999) *Basic Theory of Ordinary Differential Equations*. Springer, New York
- Inaba H (1988) A semigroup approach to the strong ergodic theorem of the multistate stable population process. *Math Pop Stud* 1 : 49–77
- InVS (2012) Epidémie de rougeole en France. Actualisation des données de surveillance au 16 mars 2012. <http://www.invs.sante.fr>
- Jagers P, Nerman O (1985) Branching processes in periodically varying environment. *Ann Probab* 13 : 254–268
- Keeling MJ, Rohani P (2008) *Modeling Infectious Diseases in Humans and Animals*. Princeton University Press, Princeton
- Kendall DG (1948) On the generalised 'birth-and-death' process. *Ann Math Statist* 19 : 1–15
- Klein B, Macdonald PDM (1980) The multitype continuous-time Markov branching process in a periodic environment. *Adv Appl Probab* 12 : 81–93
- Lepoutre A, Antona D, Fonteneau L, Baudon C, Halftermeyer-Zhou F, Le Strat Y, Levy-Bruhl D (2011) Enquête nationale de séroprévalence des maladies infectieuses 2009–2010, 1ers résultats. *Med Mal Inf* 41(6) Suppl 1, 15–16. <http://www.infectiologie.com/site/medias/JNI/JNI11/CT/JNI2011-Sero-Inf-Lepoutre.pdf>
- Mingari Scarpello G, Ritelli D (2008) Closed form solution of a periodically forced logistic model. *Ann Univ Ferrara* 54 : 85–94
- Parent du Châtelet I, Antona D, Freymuth F, Muscat M, Halftermeyer-Zhou F, Maine C, Floret D, Lévy-Bruhl D (2010) Spotlight on measles 2010 : update on the ongoing measles outbreak in France, 2008–2010. *Euro Surveill* 15(36) : pii : 19656.
- Parham PE, Michael E (2011) Outbreak properties of epidemic models : the roles of temporal forcing and stochasticity on pathogen invasion dynamics. *J Theor Biol* 271 : 1–9
- Rebelo C, Margheri A, Bacaër N (2012) Persistence in seasonally forced epidemiological models. *J Math Biol* 64 : 933–949
- Roseau M (1997) Équations différentielles. In : *Encyclopédie Universalis* (ed. ) Dictionnaire des mathématiques : algèbre, analyse, géométrie. Albin Michel, Paris, p. 222–244
- Smith HL, Waltman P (1995) *The Theory of the Chemostat : Dynamics of Microbial Competition*. Cambridge University Press, Cambridge
- Thieme HR (2009) Spectral bound and reproduction number for infinite-dimensional population structure and time heterogeneity. *SIAM J Appl Math* 70 : 188–211
- Wang W, Zhao XQ (2008) Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments. *J Dyn Diff Equ* 20 : 699–717
- Zhao XQ (2003) *Dynamical Systems in Population Biology*. Springer, New York