

令和 5 年 6 月 16 日現在

機関番号：12702

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2019～2022

課題番号：19K22447

研究課題名(和文) R0中心性に基づく大規模階層ネットワーク上の流行動態・防除理論の新展開

研究課題名(英文) R0 centrality based control of epidemic diseases in metropolitan commute networks

研究代表者

佐々木 顕 (Sasaki, Akira)

総合研究大学院大学・統合進化科学研究センター・教授

研究者番号：90211937

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文)：異質な環境下の局所個体群が個体の移動によって結合したメタ個体群における伝染病の広がりや形質の進化を理解するために、R0中心性理論やメタ個体群侵入適応度理論を発展させることにより、(1)宿主免疫からの逃避を繰り返す病原体が強毒化する一般的傾向を持つこと、(2)メタ個体群における移動分散や生産力の不均一性が、病原体の毒性を必ず上昇させること、(3)ニッチ空間の中心から辺境に至る環境勾配のもとで適応進化する分類群の進化動態の解析により、ある分類群のニッチ空間の中心域での種分化のホットスポットが出現することや、ニッチ空間辺境において「生きた化石」種が必然的に出現することなどを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

人間社会も野生生物の個体群の異質な環境のもとで複雑なネットワークで繋がっており、このような空間的異質性や結合の異質性が、伝染病の伝播や制圧、形質の進化にもたらす影響を解明することには大きな社会的要請がある。この理論研究により導入されたR0中心性やメタ個体群侵入適応度の概念は、多様で複雑な構造のもとでの流行や進化を解明する上でのブレークスルーとなりうる。この研究ですでに、「宿主個体群の異質性が病原体の毒性を必ず上昇させる」、「宿主集団の免疫力の異質性が病原体の免疫逃避速度を上昇させる」などの一般的で重要な理論的知見が得られている。

研究成果の概要(英文)：To understand the spread of infectious diseases and evolution of traits in heterogeneous meta-populations, in which local populations with heterogeneous conditions are connected by migration of individuals, we have developed R0 centrality theory and meta-population invasion fitness theory to show that (1) pathogens that repeatedly escape host immunity have a general tendency to become highly virulent, (2) that heterogeneity in migration rates and productivity in meta-populations invariably increases pathogen virulence to be evolved, (3) and that the evolutionary dynamics of a taxa that evolve under productivity gradients from the center to peripheral niche has led to the emergences of speciation hotspot in the central niche and "living fossils" in the peripheral niche.

研究分野：数理生物学

キーワード：環境の異質性 メタ個体群 免疫逃避 毒性の進化 生きた化石 種分化のホットスポット 形質分岐 集団構造

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

2002年のSARS、2009年の新型インフルエンザ、さらにエボラ出血熱、デング熱、MARSといった新興・再興ウイルスの世界的流行が発生し感染地域が拡大する度に、各国は自国への伝染病の侵入と拡大を防ぐ対策に追われてきた。しかし、空港等での感染の疑いのある旅客の検疫と隔離などの**水際対策**を中心とする従来の防疫政策の有効性は、海外渡航者の増加や、感染者が潜伏期や不顕性感染時にチェックゲートを通り過ぎてしまう「トンネル効果」もあって、その効果は極めて限定的であり、感染者のゲート通過は不可避であると見越した防除戦略の確立が急務であった（不顕性感染の多い2019年の新型コロナウイルス流行でこの問題は顕在化する）。

単一の空間的に均質な集団を仮定し、空間や階層ネットワーク構造を無視する古典的な疫学モデルにおいては、伝染病の制圧のために必要なのは、ワクチン接種等によって感受性の宿主の密度を減少させ、病原体の**基本再生産数 R_0** を**流行のための閾値 1**以下に抑えることである。しかしながら、抗ウイルス剤事前服用、出勤制限、学校閉鎖等の宿主の接触密度や感受性率を下げる対策には、多大の経済的・社会的コストがかかるため、大都市圏全体に一律に大規模な対策を行うことは現実的ではない。つまり、**貴重な防除資源の投資や、コストを伴う対策を、どこにどれだけ施すか**が最大の問題であった。しかし、**多数の局所集団が複雑に連結したメタ集団構造**を持ち(図1)、その間の個体の流動で連結された**複雑な階層ネットワーク**をなす大都市圏のような宿主集団への伝染病流行を効果的に防ぐための**理論的指針は存在しなかった**。

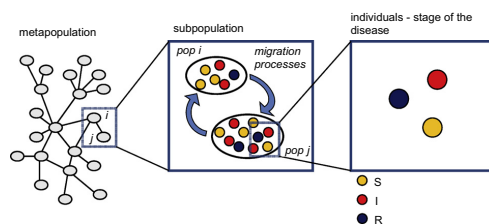


図1 メタ集団ネットワーク上の流行動態

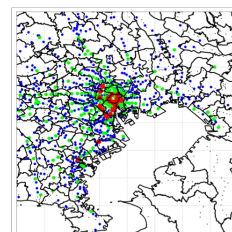
2. 研究の目的

そこで、本研究課題では、大都市圏での個人の動きを考慮した**メタ集団ネットワーク構造内での伝染病流行のプロセス**において、**何を定量的指標として対策の効果**を測るのか、そして**その指標を効果的に改善する対策はなにか**という、未解決問題に答えることを目的とした。

申請者らは、国土交通省が5年おきに実施している**大都市交通センサス**の14万人アンケートに基づく、首都圏の居住駅と通勤・通学先駅間のパーソナルトリップデータを利用し、平日の人の動きをモデルに組み入れ、この**交通流動ネットワーク上の伝染病の動態**を解析した(Yashima and Sasaki, PLoS ONE 2014, 2016)。伝染病の首都圏での流行を防ぐためには、流行初期の多集団連結疫学動態を律する行列(**次世代行列**)の最大固有値 R_0 を閾値1以下にする必要がある。ここで通勤制限などによる各地域の宿主密度の低下をどこに施すと R_0 を効果的に下げることができるかを解析すると、**首都圏で乗降客数1位の新宿通勤集団への対策の効果は、乗降客数2位の東京以下への対策の効果の10,000倍以上**という、圧倒的な重要を持つことが分かった(図2)(Yashima and Sasaki, PLoS ONE, 2016より改変)。この驚くべき**防除対策効果の一極集中の原因を理論的に探り、その結果を普遍化、一般化して、複雑なネットワークにおける最適な感染防除戦略の確立につなげる**のがこの課題の目的である。

R_0 centralities:

Station	Daily passengers (thousands)	R_0 centrality (relative)
1 Shinjuku	541	1
2 Tokyo	360	3.8×10^{-5}
3 Shibuya	299	2.8×10^{-5}
4 Shinbashi	264	1.5×10^{-5}
5 Ikebukuro	255	2.2×10^{-5}



One suspension from Shinjuku commuters worths 14,000 suspensions from Tokyo commuters in reducing R_0

図2 首都圏に伝染病が侵入したときどこに対策を行うのが最も効果的か？

冒頭で述べたように、新興再興伝染病の流行を防ぐための対策は効果のほとんど無い**水際対策**に頼っている現状である(図3)。ネットワーク上での感染動態において、**ハブ(連結度数の大きいノード)**が重要であることは良く認識されている。2002年のSARSの世界的流行において、多くの病室を回り多数の患者と接した医師達が初期流行の

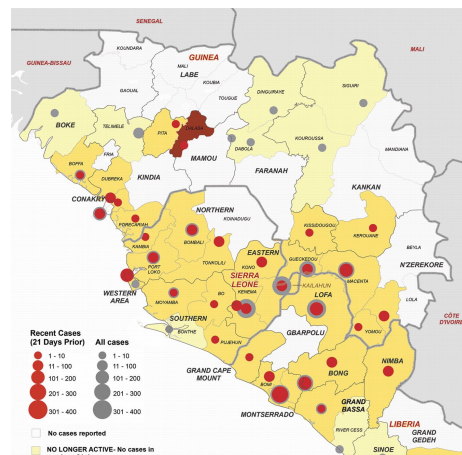


図3 西アフリカ3国におけるエボラ出血熱患者の分布(2014年9月)。封じ込めの難しさを示している。WHO, N Engl J Med 2014

核になったことは理論からも実証データからも確認されているが、その重要性は、度数(連結数、接する人の数)に比例するものにすぎない。我々の首都圏交通流動ネットワーク動態解析によって明らかにされた新宿駅の重要性は、局所集団内感染による正のフィードバックを背景とした、明らかにそれとは異なる現象(「最大ノードへの感受性の超局在」現象)である。この理論が完成すれば、かつて SARS の流行で理論・実証両面で流行における「ネットワーク上のハブ」の重要性が明らかになって、我々の伝染病流行に対する理解が格段に進んだように、複雑な大都市圏交通流動ネットワーク上の伝染病の流行ダイナミクスが持つ感受性の超局在の重要性と、その理論的解明にブレークスルーをもたらすことができる。そして、この R0 中心性理論から導かれる従来とは大きく異なる最適防除戦略は、実践的に極めて大きなインパクトを与えると期待される。

さらにこの理論は、**宿主体内におけるウイルスの複雑な感染経路への介入戦略**、指標を逆転させて**ヘテロな環境に生息する絶滅危惧種の保全政策**、さらに**メタ集団構造のなかでの進化のホットスポット**などの解析にも適用が可能であり、大きな波及効果が期待できる。

3. 研究の方法

これまで申請者が構築してきた、実データに基づく個体ベース流行動態シミュレーションに加え、大都市圏における流行動態を記述する行列の感受性に摂動展開を適用することにより、予測可能で、現象の生起するロジックを明快に明らかにする数学的理論(R0 中心性理論)を構築した。この理論を仮想的な交通流動ネットワークに適用した解析は、この R0 中心性理論が高い予測性を持ち、この著しい防除効果の一極集中の生じるメカニズムを明らかにした(図 4)。

この構造化され、個体の移動で連結されたメタ個体群における伝染病の広がり方の指標に関する R0 中心性理論を拡張することにより、(1)クラス構造を持つ集団における進化における局所繁殖価と局所適応勾配の影響に関する一般的結果、(2)宿主交差免疫の存在のもとでの抗原空間におけるウイルスの免疫逃避の進化、(3)宿主集団の免疫力の強さの不均一性が、ウイルスの免疫逃避の進化に及ぼす影響、(4)宿主の地域個体群の生産力や地域個体群間の移動分散の不均一性が、病原体の毒性の進化に及ぼす影響の一般則、(5)ある分類群でニッチ中心からニッチ辺境に渡って分布する種群を考え、ニッチ空間上の資源競争による分断淘汰と、基礎形質の改善に関わる方向性淘汰の両方の淘汰を受ける進化動態をモデル化し、種分化と絶滅の結果、ニッチ中心から辺境への進化的な種の流れや、ニッチ辺境で「遅れた」形質を持って存続する「生きた化石種」が出現するプロセスなどを解析した。

4. 研究成果

異質な環境下の局所個体群が個体の移動によって結合したメタ個体群における伝染病の広がり方を理解するために導入した R0 中心性理論を拡張することにより、異質なメタ個体群における形質の進化を解析した。具体的には、メタ個体群における伝染病の R0 に対応する「メタ個体群侵入適応度」を導入し、adaptive dynamics と量的集団遺伝学の理論とを結合した oligomorphic dynamics (Sasaki and Dieckmann, 2012) と組み合わせることで解析することにより、以下の研究成果(1)-(5)を得た。

(1) 構造をもつ個体群にお

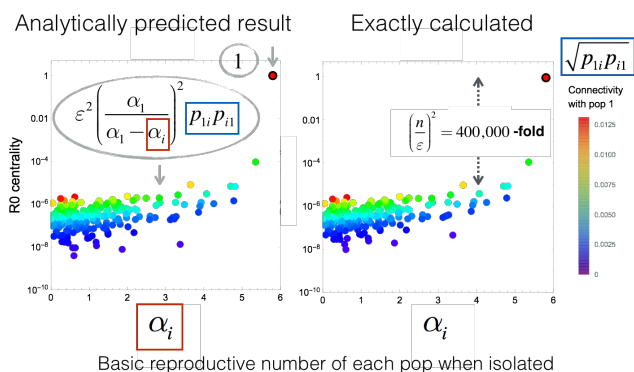


図 4 ランダムに生成したメタ集団ネットワークの弱連結摂動理論による R0 中心性の予測(左)とその正確な値(右)との比較。最も大きな集団(右上の赤点)への対策が著しい効果を持つことなど、詳細な依存性を正確に予測している。

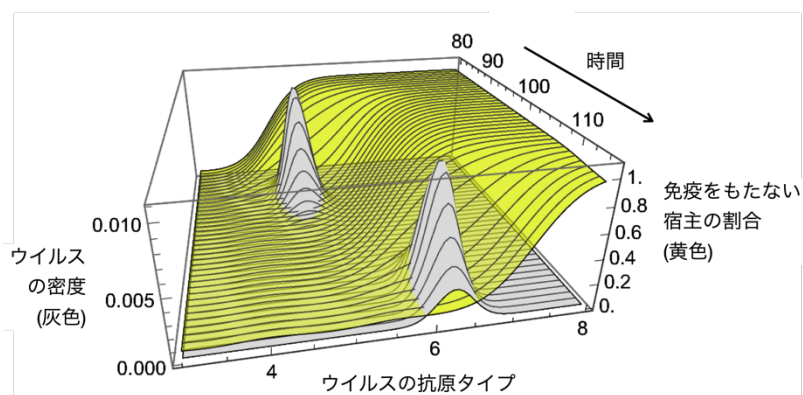


図 5 病原体が特異的免疫系から逃げ続ける進化のダイナミクスのシミュレーション。ある抗原タイプによる爆発的な流行の後、ウイルスは宿主免疫の幅をもった警戒網(交差免疫)に捉えられ、進化が停滞する。十分時間がたち、警戒網の幅を超えるだけの変異が蓄積すると次の大流行が起き、ふたたび進化が停滞する。

ける異質な環境への適応や形質分岐、急速な進化などの挙動が、メタ個体群侵入適応度の摂動展開により、局所個体群での適応勾配と繁殖値（局所集団のメタ個体群全体での進化への貢献度）の観点から統一的に解析できることを示した(Lion, Boots and Sasaki, *American Naturalist*, 2022; Lion, Sasaki and Boots, *Ecology Letters* 2023)。

(2) 新型コロナウイルスやインフルエンザウイルスのように宿主免疫からのエスケープを繰り返す病原体では、感染宿主からのトータル2次感染者数（基本再生産数）ではなく、瞬間的な増加率を上げる病原体の方が有利になるため、免疫エスケープを繰り返さない病原体に比べて、高い毒性が進化する一般的な性質があることを、適応進化動態と量的形質遺伝学を結合した「多峰分布量的形質遺伝学」(Oligomorphic dynamics)で明らかにした(図5, 6)。研究成果は *Nature Ecol Evol* 誌(2022)に掲載された他、NHK ニュース日本などで報道された。

(3) 病原体の宿主免疫系からの逃避を抗原空間上の進行波として捉え、免疫逃避の進化速度と宿主集団中での免疫不全宿主の割合との関係を解析し、少数の免疫不全個体の存在が、病原体の免疫逃避の進化速度を敏感に上昇させることを明らかにした(Kumata and Sasaki, *Proc R Soc B*, 2022)。

(4) メタ個体群における移動分散や生産力の不均一性が、病原体の毒性を必ず上昇させるという一般的な法則性を見出した(Sato, Dieckmann, Sasaki, submitted; 図7, 8)。これは、強毒病原体が有利になる生産性の高い局所集団と弱毒病原体が有利になる生産性の低い局所集団が移動分散で結合される時、メタ個体群全体への進化的貢献は生産性の高い局所集団の方が高いため、強毒への進化傾向が弱毒への進化傾向と相殺されず、強毒化への進化が優先されるためである。この結果は、集団の異質性があれば必ず強毒化するという意味で、極めて一般的であり、また異質性の程度が大きいほど、進化する毒性も高くなるという点で、高度に予測可能な結果である。

(5) ニッチ空間の中心から辺境に至る環境勾配（生産力の異質性）の存在のもとで適応進化する分類群の進化動態の解析により、ある分類群のニッチ空間の中心域での種分化のホットスポットが出現することや、ニッチ空間辺境において「生きた化石」種が必然的に出現することなどを、「適応前線方程式」の理論で解明した(Ito and Sasaki, *American Naturalist*, 2023, in press; 図9)。

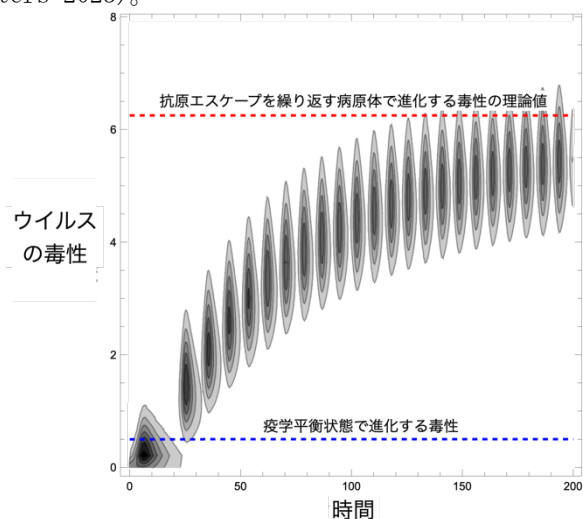


図6 免疫からの逃走を繰り返す病原体の毒性の進化。宿主免疫から逃げるために抗原を変え続ける病原体では、免疫からの逃避がない病原体のもとで進化する毒性（青い破線）よりは桁違いに高い毒性（感染者の超過死亡率）が進化する

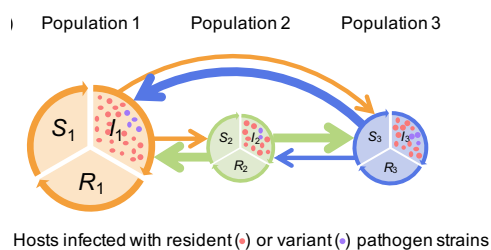


図7 生産性や移動率の異なる宿主メタ個体群における病原体の毒性進化のモデル。環境収容力（円の大きさ）の異なる3つの集団が異なる移動率（矢印の太さ）で連結しているメタ個体群に、毒性の異なる病原体（色の異なる粒）が感染している状況で、毒性がどの方向に進化するかを予測する。

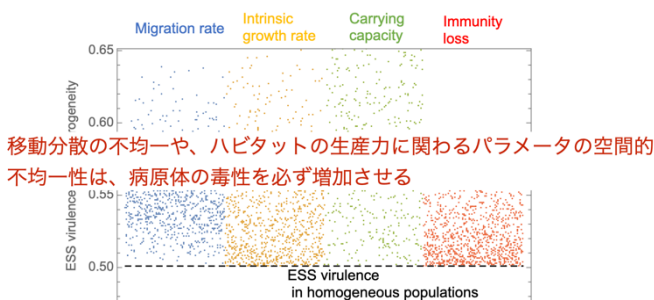


図8 局所個体群間の移動率(青)、局所個体群の内的自然増加率(オレンジ)、環境収容力(緑)、免疫喪失率(赤)をランダムにばらつかせて生成した多数のメタ個体群においてそれぞれ進化した病原体の毒性（異なる点）。パラメータが全て均一な場合に比べて（破線）、進化する毒性は必ず増加することがわかる。

原著論文業績

1. Hiroshi Ito, Akira Sasaki. Hiroshi Ito and Akira Sasaki: The adaptation front equation explains diversification hotspots and living-fossilization. *American Naturalist* (in press,2023).

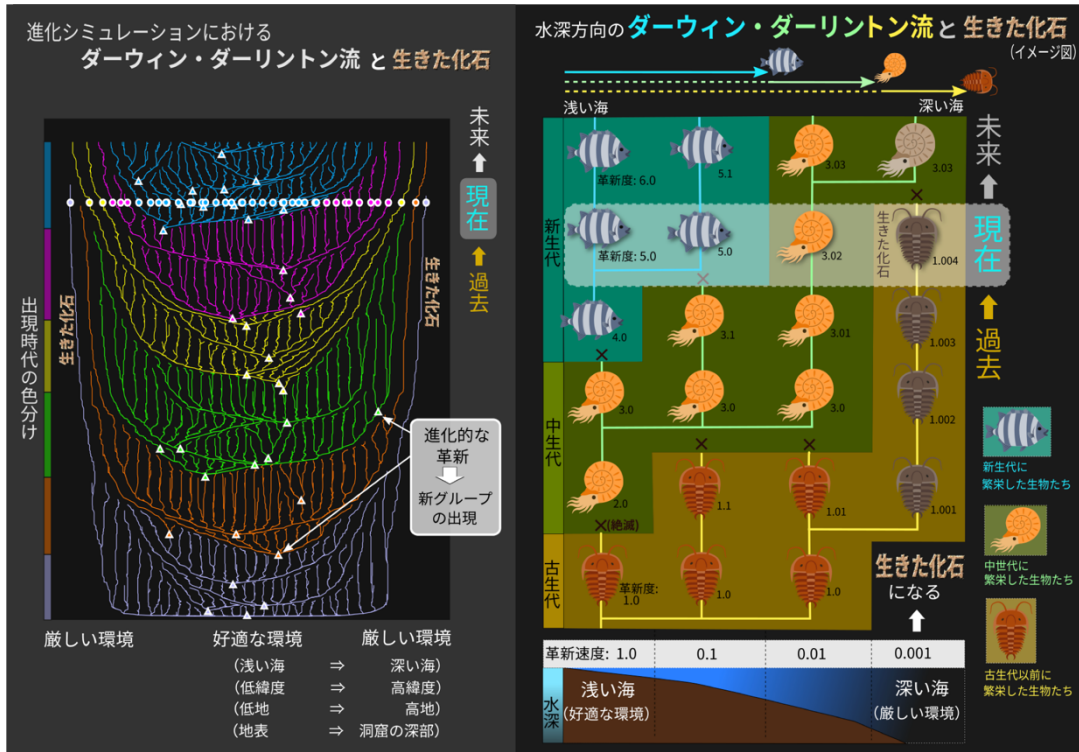


図 9 ニッチ中心から辺境へのダーウィン・ダーリントン流と生きた化石出現の理論

2. Koichi Saeki, Akira Sasaki. Cell-to-cell transmission promotes the emergence of double-drug resistance. **Virus Evolution**: vead017 (2023).
3. Mariko Ito, Akira Sasaki. Casting votes of antecedents play a key role in successful sequential decision-making. **PLOS ONE** 18(2): e0282062 (2023).
4. Sébastien Lion, Akira Sasaki, Michael Boots. Extending eco-evolutionary theory with oligomorphic dynamics. **Ecology Letters** 2023:00: 1-25 (2023).
5. Ryuichi Kumata, Akira Sasaki. Antigenic escape accelerated by the presence of immunocompromised hosts. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 289: 20221437 (2022).
6. Yu Uchiumi, Masato Sato, Akira Sasaki. Evolutionary double suicide in symbiotic systems. **Ecology Letters** 26: 87-98 (2022).
7. Kouji Ishikawa, Tomohisa Kuroda, Takeshi Hori, Daisuke Iwata, Seijiro Matsuzawa, Jun Nakabayashi, Akira Sasaki, Taketo Ashizawa. Long-term blast control in high eating quality rice using multilines. **Scientific Reports** 12(1): 14880 (2022).
8. Sébastien Lion, Mike Boots, Akira Sasaki. Multi-morph eco-evolutionary dynamics in structured populations. **American Naturalist** 200(3): 345-372 (2022).
9. Akira Sasaki, Sébastien Lion, Mike Boots. Antigenic escape selects for the evolution of higher pathogen transmission and virulence. **Nature Ecology and Evolution** 6: 51-62 (2022).
10. Masato Sato, Akira Sasaki. Evolution and maintenance of mutualism between tubeworms and sulfur-oxidizing bacteria. **American Naturalist** 197(3): 351-365 (2021).
11. Yu Uchiumi, Akira Sasaki. Evolution of division of labour in mutualistic symbiosis. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 287(1930): 20200669 (2020).
12. Hiroshi C. Ito, Akira Sasaki. Evolutionary branching in distorted trait spaces. **Journal of Theoretical Biology** 489: 110152 (2020).
13. Sayaki U. Suzuki, Akira Sasaki. Ecological and evolutionary stabilities of biotrophism, necrotrophism, and saprotrophism. **American Naturalist** 194(1): 90-103 (2019).
14. Yu Uchiumi, Hisashi Ohtsuki, Akira Sasaki. Evolution of self-limited cell division of symbionts. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 286(1895): 20182238 (2019).

総説・プレスリリース

1. 佐々木颯、免疫やワクチンをかいくぐって進化するウイルスを数理で捕らえる、**現代化学** 611 50-53 2022年2月
2. 免疫不全宿主の存在がウイルスの免疫逃避を加速する
<https://www.soken.ac.jp/news/2022/20221122.html>
3. 免疫やワクチンからの逃避を繰り返す病原体は高い病原性を進化させる
<https://www.soken.ac.jp/news/2021/20220117.html>

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計15件（うち査読付論文 14件／うち国際共著 3件／うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Ito Hiroshi, Sasaki Akira	4. 巻 (in press)
2. 論文標題 The adaptation front equation explains diversification hotspots and living-fossilization	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 The American Naturalist	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Saeki Koichi, Sasaki Akira	4. 巻 vead017
2. 論文標題 Cell-to-cell transmission promotes the emergence of double-drug resistance	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Virus Evolution	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/ve/vead017	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Ito Mariko I., Sasaki Akira	4. 巻 18
2. 論文標題 Casting votes of antecedents play a key role in successful sequential decision-making	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0282062
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0282062	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Lion Sebastien, Sasaki Akira, Boots Mike	4. 巻 (in press)
2. 論文標題 Extending eco evolutionary theory with oligomorphic dynamics	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecology Letters	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ele.14183	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Kumata Ryuichi, Sasaki Akira	4. 巻 289
2. 論文標題 Antigenic escape is accelerated by the presence of immunocompromised hosts	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20221437
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2022.1437	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Uchiyama Yu, Sato Masato, Sasaki Akira	4. 巻 26
2. 論文標題 Evolutionary double suicide in symbiotic systems	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Ecology Letters	6. 最初と最後の頁 87 ~ 98
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ele.14136	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ishikawa Kouji, Kuroda Tomohisa, Hori Takeshi, Iwata Daisuke, Matsuzawa Seijiro, Nakabayashi Jun, Sasaki Akira, Ashizawa Taketo	4. 巻 12
2. 論文標題 Long-term blast control in high eating quality rice using multilines	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 14880
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-19237-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Lion Sebastien, Boots Mike, Sasaki Akira	4. 巻 in press
2. 論文標題 Multi-morph eco-evolutionary dynamics in structured populations	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The American Naturalist	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1086/720439	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Akira Sasaki, Sebastien Lion, Mike Boots	4. 巻 6
2. 論文標題 Antigenic escape selects for the evolution of higher pathogen transmission and virulence.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nature Ecology and Evolution 6: 51-62	6. 最初と最後の頁 51-62
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41559-021-01603-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Masato Sato, Akira Sasaki	4. 巻 197
2. 論文標題 Evolution and maintenance of mutualism between tubeworms and sulfur-oxidizing bacteria.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 American Naturalist	6. 最初と最後の頁 351-365
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1086/712780	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 佐々木顕	4. 巻 611
2. 論文標題 免疫やワクチンをかいくぐって進化するウイルスを数理で捕らえる	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 現代化学	6. 最初と最後の頁 50-53
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Uchiumi Yu, Sasaki Akira	4. 巻 287
2. 論文標題 Evolution of division of labour in mutualistic symbiosis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20200669
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2020.0669	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ito Hiroshi C., Sasaki Akira	4. 巻 489
2. 論文標題 Evolutionary branching in distorted trait spaces	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology	6. 最初と最後の頁 110152
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jtbi.2020.110152	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suzuki Sayaki U., Sasaki Akira	4. 巻 194
2. 論文標題 Ecological and Evolutionary Stabilities of Biotrophism, Necrotrophism, and Saprotrophism	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The American Naturalist	6. 最初と最後の頁 90 ~ 103
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1086/703485	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Uchiumi Yu, Ohtsuki Hisashi, Sasaki Akira	4. 巻 286
2. 論文標題 Evolution of self-limited cell division of symbionts	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20182238
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2018.2238	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計17件 (うち招待講演 8件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 佐々木顕
2. 発表標題 協働して侵入する2種(2エージェント)の進行波速度
3. 学会等名 第70回日本生態学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 佐々木顕
2. 発表標題 ガン細胞の免疫逃避と進行波：交差免疫と幹細胞エスケープの効果
3. 学会等名 第 32 回日本数理生物学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Akira Sasaki
2. 発表標題 Mathematical Models Describing Evolutionary Immune Escapes of Pathogens
3. 学会等名 ReaDiNet 2023: International conference on parabolic and stochastic models in mathematical biology, (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 佐々木顕
2. 発表標題 抗原エスケープが進化させる病原体の高い感染性と毒性
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 佐々木顕
2. 発表標題 下水のコロナウイルス調査で感染者数を推計する方法について
3. 学会等名 第81回日本公衆衛生学会総会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 佐々木顕・Sebastien Lion・Mike Boots
2. 発表標題 抗原エスケープで進化する高い感染性と毒性
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 熊田隆一・佐々木顕
2. 発表標題 寄生者が媒介する捕食抵抗性の進化とその個体群動態への影響
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡部輝明・佐々木顕
2. 発表標題 メタ R0 理論で解明するウイルス連続抗原変異の低次元性、及び多様性と進化速度
3. 学会等名 日本数理生物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 桑野友輔・佐々木顕
2. 発表標題 生息環境の変化にともなう蚊の休止時間の進化
3. 学会等名 日本数理生物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 伊藤洋・佐々木顕
2. 発表標題 系統間選択の効果を環境収容力分布の形から推定する式
3. 学会等名 日本数理生物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐々木顕
2. 発表標題 免疫やワクチンをかいくぐって進化するウイルスを数理で捕まえる
3. 学会等名 京大大学生態学研究センター公開講演会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 佐々木顕
2. 発表標題 下水のコロナ調査で感染者数を推計する方法について
3. 学会等名 日本公衆衛生学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐々木 顕
2. 発表標題 進化疫学理論によるCOVID-19パンデミックの流行と進化予測
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会(2021年3月、岡山)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐々木 顕
2. 発表標題 日本におけるSARS-CoV-2流行解析：実効再生産数Rtと23403A/G系統置換、Mobility Trends
3. 学会等名 日本数理生物学会大会（2020年9月、名古屋）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Akira Sasaki
2. 発表標題 Finding epidemiological and evolutionary hot spot in metapopulation network
3. 学会等名 CIJK-MB-2019-BEIJING（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐々木顕
2. 発表標題 複雑で不均一な系における病原体の流行と進化をひもとく摂動理論
3. 学会等名 第16回 生物数学の理論とその応用 ～生命現象の定量的理解に向けて（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐々木顕
2. 発表標題 移動分散のソースシンク構造が病原体の病原性進化に与える影響
3. 学会等名 日本生態学会大会 シンポジウム「繁殖様式の多様性と空間構造」（招待講演）
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
米国	カリフォルニア大学・パーク レー校			
フランス	モンペリエ大学			
オーストリア	国際応用システム解析研究所			