

昆虫個体群における病原微生物による感染症伝染ダイナミクスの数理モデル研究
 A mathematical model for the epidemic dynamics in the insect population with a pathogenic microbe

佐藤宏樹
 Hiroki SATO

東北大学大学院情報科学研究科情報基礎科学専攻
 Department of Computer and Mathematical Science, Graduate School of Information Sciences
 Tohoku University
 Aramaki-Aza-Aoba 6-3-09, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8579, JAPAN

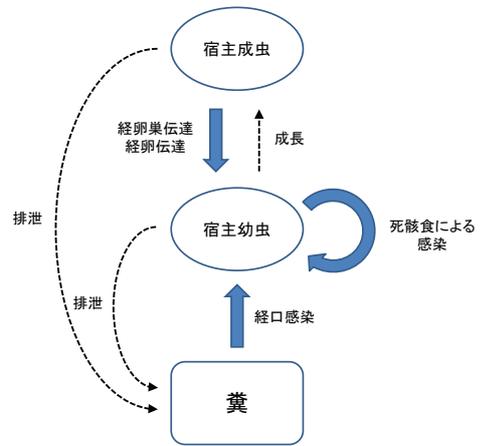
1 はじめに

昆虫病原微生物であるトノサマバッタ微胞子虫病の病原 *Antonospora locustae* は、宿主域が広く、90 種以上のバッタ類やコオロギ類に感染し、宿主に様々な症状を引き起こす。重症感染した幼虫期の個体においては、行動の緩慢化や、共食い現象の促進が観察される。また、幼虫期の成長が遅延し、脱皮時に死亡することが多い。感染の程度が軽い個体は羽化して成虫となるが、非感染個体と比較して、産卵数が著しく減少する。*A. locustae* による微胞子虫病の感染経路には、垂直感染として、経卵巣伝達と経卵伝達、水平感染として、死骸食を介した感染がある。経卵巣伝達とは、病原微生物が宿主卵巣内で卵母細胞に侵入することにより親から子へ感染する経路、経卵伝達とは、病原微生物が卵表面に付着することにより親から子へ感染する経路のことである。他に、感染個体の糞とともに土中に残存した胞子による経口感染もある。

野外では、季節により *A. locustae* の宿主となるバッタの種類が入れ替わりながら、微胞子虫病感染が継続維持されていることが知られている。北アメリカでの野外のバッタ個体群における *A. locustae* による微胞子虫病の有病率は、通常では 1% 以下であるが、感染の流行時には、約 5% 程度の有病率になっているという。さらに、バッタ個体群における *A. locustae* による微胞子虫病の有病率のピーク時期は、バッタ個体群密度のピークから 2 年遅れて観察されるという [2]。

本研究では、微胞子虫病の宿主昆虫個体群における感染経路の特性を組み込んだ数理モデリングによる数理モデルを構築し、特に、宿主昆虫の個体群サイズの年次変動と微胞子虫病の有病率の年次変動の間関係に注目しながら、宿主昆虫個体群における微胞子虫病の感染ダイナミクスに関する数理モデル解析を行った。死骸

食が感染ダイナミクスに与える影響に焦点をあて、微胞子虫病が不在の場合や、経口感染率が定数の場合についての解析結果も活用して、経口感染率に密度効果が入った数理モデルにおける、個体群サイズの年次変動の特性について調べた。特に、個体群サイズが定常振動する場合について、個体群サイズと有病率の極大年間隔、個体群サイズ極大年から直近の有病率最大年までの年間隔を数値計算を用いて解析した結果、観測されてきた現象に定性的に対応すると考えられる理論的結果を得た。



2 数理モデル

$$\begin{aligned}
 J_I(k+1) &= h\gamma(1-\sigma)bA_I(k) \\
 J_S(k+1) &= h\{bA_S(k) \\
 &\quad + (1-\gamma)(1-\sigma)bA_I(k)\} \\
 A_I(k) &= (1-v)(1-q)J_I(k) \\
 &\quad + (1-v)(1-q)\beta_k J_S(k) \\
 A_S(k) &= (1-q)(1-\beta_k)J_S(k) \\
 1-\beta_k &= (1-\beta_a)e^{-\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}J_I(k)}
 \end{aligned}
 \tag{1}$$

$J_I(k)$: k 年目の幼虫期始めにおける感染幼虫数

$J_S(k)$: k 年目の幼虫期始めにおける未感染幼虫数
 $A_I(k)$: k 年目の成虫期始めにおける感染成虫数
 $A_S(k)$: k 年目の成虫期始めにおける未感染成虫数
 h : ふ化率 ($0 \leq h \leq 1$)
 γ : 垂直感染率 ($0 \leq \gamma \leq 1$)
 σ : 卵の生産に対する病毒性 ($0 \leq \sigma \leq 1$)
 b : 未感染成虫 1 個体が成虫期末に産む卵の期待数 ($b > 0$)
 v : 宿主幼虫の生存に対する病毒性 ($0 \leq v \leq 1$)
 q : 未感染幼虫の自然死亡率 ($0 < q < 1$)
 $\beta_k = \beta_k(J_I(k))$: 死骸食による経口感染率 ($0 < \beta_k < 1$)
 β_a : 死骸食以外による経口感染率 ($0 \leq \beta_a < 1$)
 α : 死骸食による感染のし易さを表す指数 ($\alpha > 0$)

3 解析結果

数理モデル (1) において、経口感染率が定数の場合 ($\alpha = 0, \beta_a > 0$) には、有病率は昆虫個体群の存続絶滅に関わらず、時間経過に伴ってある正の平衡有病率に漸近する。一方、経口感染率に密度効果を導入した場合 ($\alpha > 0, \beta_a = 0$) には、個体群サイズと有病率の年次変動の定常状態は 4 つに分類できることがわかった。パラメータ $R_0 = (1 - q)hb$ に着目すると、 $R_0 < 1$ の場合では、個体群は絶滅に向かう。 $R_0 > 1/s$ の場合では、個体群サイズが際限なく増大する。 $1 < R_0 < 1/s$ の場合には、個体群サイズの年次変動は正の有限値をとり、ある閾値 $R_c (< 1/s)$ より小さい $1 < R_0 < R_c$ の場合には定常振動（周期振動もしくはカオス振動）が起こる。 $R_c < R_0 < 1/s$ の場合には、個体群サイズは正の平衡値へ漸近する。なお、 $1 < R_0 < 1/s$ の場合には、有病率の年次変動は個体群サイズの年次変動と同一の定性的性質をもつ。

さらに、 $1 < R_0 < 1/s$ なる R_0 に対して、個体群サイズがひとたび極大となってから再び極大となるまでの年数である極大年間隔を、文献に報告された実験データに基づいて定めたパラメータ値を用いた数値計算によって調べた結果、

極大年間隔は 6 年以上であり、より小さな R_0 に対して極大年間隔はより長い傾向が得られた。また、個体群サイズ極大年から直近の有病率最大年までの年間隔は、ほとんどの場合、2 年または 3 年となった。（有病率最大年とは、引き続き 2 つの個体群サイズ極大年には含まれた期間において、有病率が最大となる年である）

4 まとめ

文献 [2] には、有病率のピークが個体群サイズのピークから 2 年遅れて観察されると記述されている。本研究における数理モデル解析の結果においても、個体群サイズ極大年後直近の有病率最大年までの年数が概ね 2 年、または、3 年という対応する結果が得られた。

本研究で考察した数理モデルに関する以上の解析結果は、病原微生物と昆虫個体群の相互作用に関する数理モデルの研究をまとめた Anderson and May(1981) [1] において参照されている実際の昆虫個体群のデータにみられる傾向とも合致している。

本研究では、バッタ類の幼虫個体群において見られる共食いによる個体数減少の密度効果は数理モデリングとして組み込んでいないが、死骸食を介した密度効果を経口感染率の数理モデリングに導入した数理モデルの解析によって、上記の結果を得られたことから、個体群サイズが最大となった 2 ~ 3 年後に有病率が最大になる現象においては、幼虫期の死骸食を介した経口感染における密度効果とその機序として重要な役割を果たしている可能性が示唆された。

参考文献

- [1] R.M. Anderson and R.M. May, 1981. The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts, *Philo. T. Roy. Soc. B*, **291**: 451–524.
- [2] 国見裕久・小林迪弘, 2014. 最新 昆虫病理学, 講談社, 東京.