### 修士論文

## 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

平成 29 (2017) 年度

佐藤宏樹 Hiroki SATO

### B6IM1011

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 Sciense Graduate School of Information Sciences Tohoku University Aramaki-Aza-Aoba 6-3-09, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8579 JAPAN

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 Sciense, Graduate School of Information Sciences Tohoku University Aramaki-Aza-Aoba 6-3-09, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8579, JAPAN

#### はじめに 1

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2 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の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 J<sub>1</sub>(k):k 年目の幼虫期始めにおける感染幼虫数

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。



### 数理モデル

$$J_{I}(k+1) = h\gamma(1-\sigma)bA_{I}(k)$$

$$J_{S}(k+1) = h\{bA_{S}(k) + (1-\gamma)(1-\sigma)bA_{I}(k)\}$$

$$A_{I}(k) = (1-v)(1-q)J_{I}(k) \qquad (1)$$

$$+ (1-v)(1-q)\beta_{k}J_{S}(k)$$

$$A_{S}(k) = (1-q)(1-\beta_{k})J_{S}(k)$$

$$1-\beta_{k} = (1-\beta_{a})e^{-\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}J_{I}(k)}$$

 $J_S(k)$ : 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

 $h: ふ化率 (0 \le h \le 1)$ 

- $\gamma$ : 垂直感染率  $(0 \le \gamma \le 1)$
- $\sigma$ : 卵の生産に対する病毒性  $(0 \le \sigma \le 1)$
- 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  $(0 \le v \le 1)$

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 <  $\beta_k < 1$ )

- $\beta_a$ : 死骸食以外による経口感染率  $(0 \le \beta_a < 1)$
- $\alpha$ : 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<sub>0</sub> < 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<sub>0</sub> < 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<sub>0</sub>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,引き続く2 つの個体群サイズ極大年にはさまれた期間にお 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が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

- 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.

# 目次

1	序	1
2	数理モデリングのための感染症伝染ダイナミクスに関する仮定	3
2.1	宿主の生活史	3
2.2	微胞子虫の病毒性	3
2.3	卵のふ化率	3
2.4	微胞子虫病の感染経路....................................	4
3	感染症伝染ダイナミクスに関する数理モデリング	4
3.1	病毒性	4
3.2	垂直感染	4
3.3	経口感染	5
3.4	ふ化卵数	5
3.5	感染成虫数	6
3.6	未感染成虫数	6
3.7	個体群サイズの年次変動ダイナミクスモデル	6
3.8	有病率の年次変動ダイナミクスモデル............................	7
4	微胞子虫病が不在の場合の数理モデル	8
5	経口感染率が定数の場合の数理モデルの解析	9
5.1	有病率の年次変動と平衡値	9
5.2	個体群の絶滅条件	10
6	経口感染率に密度効果が入った数理モデルの解析	13
6.1	自明な平衡点の局所安定性	14
6.2	非自明な平衡点の存在性...................................	16
6.3	非自明な平衡点の局所安定性..................................	16
6.4	個体群サイズの幾何級数的増大	17
6.5	個体群サイズの年次変動に関する定常状態の分岐..................	17
6.6	定常振動状態の特性....................................	21
6.7	有病率の振る舞い	22
6.8	個体群サイズと有病率の極大年間隔....................................	24
6.9	個体群サイズ極大年から直近の有病率最大年までの年数	25

7	結び
•	4°H O

27

付録 A	Nicholson-Bailey モデル	30
付録 B	軌道 $\{P_J(k)\}$ に関する蜘蛛の巣法による解析	31
付録 C	経口感染率が定数の場合の数理モデルの平衡点 $(0,0)$ に関する固有値解析	31
付録 D	経口感染率が定数の下での特殊な場合の有病率の年次変動	33
付録 E	非自明な平衡点の局所安定性解析の手順と基礎事項	34
付録 F	数値計算プログラム	36
付録 G	アトラクターのパラメータ $R_0, \ s$ への依存性	40

### 1 序

昆虫は,独特の構造を有しながらも,他の動物と同様に食物の摂取や代謝,排泄,呼吸など,生物としての基本的な営みを通して生命活動を営んでいる。一般に,生物は外部環境の変化に柔軟に対応し,生体内部の環境をほぼ一定に保ちながら正常な生命活動を営んでいるが,何らかの原因によりこの恒常性の維持が困難になり,正常な生命活動が損なわれた状態を病気という。昆虫の病気に関する病因は様々あり,生物的要因として,昆虫病原微生物(天敵微生物)や線虫,寄生虫の感染が挙げられる。昆虫病原微生物には,細菌,糸状菌,ウイルス,原生動物が含まれる[5]。

昆虫病原微生物となりうる微胞子虫類は,原生動物に属する単細胞性真核生物であり,多様な行動様式や生活環をもつ。原生動物によって引き起こされる病気を原虫病と呼び,特に,微胞子虫類 によって引き起こされる病気を微胞子虫病と呼ぶ。微胞子虫類は,ウイルスと同様に自己増殖がで きないため,その増殖には昆虫などの生細胞が必要不可欠である。

微胞子虫の胞子には、極糸と呼ばれる細長いコイル状の管が内蔵されており、宿主昆虫の中腸内 に胞子が入った際に発芽し、突出した極糸が中腸細胞などの組織細胞を貫通する。その後、極糸内 腔を通って宿主細胞内へ送り込まれた芽体が発育を開始し、分裂・増殖を繰り返しながら多数の胞 子を形成する。微胞子虫の増殖による組織の機械的破壊が、宿主昆虫に対する病毒性となり、宿主 昆虫の直接的な死因となり得る。重症感染個体の行動は緩慢となり、共食い現象が促進され、脱皮 直後の個体がその犠牲となる。また、感染個体では幼虫期の成長が遅延し、成虫に達しないまま脱 皮時に死亡することも多い。感染の程度が軽い個体は羽化して成虫になるが、感染していない個体 に比較して産卵数が著しく減少する [5]。

微胞子虫類は、幅広い感染経路を持つ。宿主昆虫が、他個体から排出された糞や死亡幼虫などを 介して胞子を摂食し、病気に罹る感染経路を経口感染と呼ぶ。この感染経路は同世代の宿主昆虫に 病気を伝播させることから、水平感染と呼ばれる。死亡幼虫を介する胞子の摂食には、同種個体の 死骸を生存個体が食餌とする死骸食も含まれる。また、他の昆虫病原微生物にはほとんどみられな い、経卵巣伝達による感染が存在することがわかっている [5]。経卵巣伝達では、雌の卵巣内で発 育中の胚子が微胞子虫に感染するため、幼虫は生まれながらに微胞子虫病に感染してふ化する。感 染昆虫の卵細胞表面に病原体が付着することにより病気が伝播される経卵伝達が存在することも知 られている [5]。経卵巣伝達と経卵伝達は、親から子への特別な感染であり、次世代の宿主昆虫に 病気を伝播させることから、垂直感染と呼ばれる(図1参照)。

微胞子虫類は、水平感染と垂直感染による感染を行うことから、ひとたび宿主個体群に微胞子虫 を散布導入すれば世代を超えて定着し、対象害虫個体群内に流行病を慢性的に引き起こす可能性が あり、害虫防除の長期防除剤への利用が期待されている [2–10, 12, 13, 15]。

トノサマバッタはユーラシア,アフリカ,オーストラリア大陸とその周辺の島々に生息し,しば しば大発生して農作物に被害を加える害虫の一種である [5,13]。そのようなバッタ類害虫は,低密 度時と高密度時で生理,行動,体色,形態などが大きく異なる相変異という現象を示し,その相変 異は大発生と密接に関係している。



図1 感染経路の略図。詳細は本文参照。

ヨーロッパやアフリカのトノサマバッタは、日長に反応して産卵を抑制したり、休眠卵と非休眠 卵を産み分ける休眠性の地理的変異を持ち、高緯度地方では1年に1回、中緯度地方では1年に2 回発生を繰り返すが、低緯度地方では休眠がなく1年に3~4回の発生を繰り返す。日本において は、北海道および東北地方では1年に1回、関東地方から九州地方では1年に2回、南西諸島で は1年に3回の発生を繰り返している。高密度時には、幼虫の黒化、成虫の長翅化、後脚節の短化 (飛翔、移動に適した形態)、産卵数の減少、卵の重量の増加がみられ、また、幼虫の行進、成虫の 群飛、移動といった低密度時とは異なる行動も生じる [13]。

野外における感染症伝染ダイナミクスの例として、トノサマバッタ微胞子虫病の病原 Antonospora locustae が、季節により宿主となるバッタの種類が入れ替わりながら 90 種以上の バッタ類やコオロギ類に感染し、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 [5]。

トノサマバッタは、農作物の害虫として薬剤による防除が行われており、日本では、特に、空港 での大発生が飛行機の離着陸に支障をきたす可能性が問題となっている [13]。日本においてのトノ サマバッタの大発生は、天敵不在の生物的環境が大きな要因になっていると推察されており、防除 に際しては節足動物なども含めた天敵の保護も考慮に入れた検討が必要とされている。

本論文では、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



図2 宿主昆虫の生活史のモデリング。詳細は本文参照。

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 次変動の間の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い,その結果についてまとめる。

### 2 数理モデリングのための感染症伝染ダイナミクスに関する仮定

#### 2.1 宿主の生活史

微胞子虫の宿主昆虫の生活史は,卵期,幼虫期,成虫期の3期に分けられるとする(図2)。卵期 とは,産卵後,卵がふ化するまでの期間,幼虫期とは,ふ化後から成虫期の始まりまでの期間,成 虫期とは,成虫になって繁殖活動を行う期間を示す。産卵は成虫期末に集中するものとする。本研 究では,以後,これら3期から成る期間を1年と称する。成虫は産卵後に死亡するものとし,世代 重複はないものとする。

#### 2.2 微胞子虫の病毒性

微胞子虫病への感染により、幼虫期の生存率と、成虫期における産卵数が病害を受けるものとす る。感染した幼虫の幼虫期における生存率は、未感染の個体に比べて減少する。また、感染した成 虫の産卵数は、未感染の個体のそれに比べて減少する [5]。

#### 2.3 卵のふ化率

感染成虫が産んだ卵と未感染成虫が産んだ卵のふ化率は等しいものとする。すなわち,微胞子虫 病への感染は,卵のふ化に対する病毒性を現さないものとする。

#### 2.4 微胞子虫病の感染経路

微胞子虫病の感染経路として,経口感染による水平感染と経卵巣伝達と経卵伝達による垂直感染 を考える。経口感染は、幼虫期のみに起こるものとする [5]。経口感染を宿主の死骸食とそれ以外 の経口感染に分ける。また、垂直感染は感染成虫が産生した卵にのみ起こり得るとし、経卵巣伝達 と経卵伝達を区別しない。

### 3 感染症伝染ダイナミクスに関する数理モデリング

#### 3.1 病毒性

未感染成虫1個体が成虫期末に産む卵の期待数を正定数bとする。そして、感染した成虫1個体 が成虫期末に産む卵の期待数を $(1 - \sigma)b$ とする $(0 \le \sigma \le 1)$ 。 $\sigma = 0$ ならば、感染成虫の産卵数 は未感染成虫の産卵数と等しく、微胞子虫病による産卵数への影響がないことを意味する。 $\sigma = 1$ ならば、感染した成虫の産卵数は0であり、微胞子虫病によって卵が生産できなくなる場合に相当 する。すなわち、 $\sigma$ は卵の生産に対する微胞子虫病による病毒性を表すパラメータであり、微胞子 虫病による産卵数への影響の強さを表す。

幼虫期における未感染幼虫の自然死亡率をqとし,生存率を1-qとする (0 < q < 1)。そして, 幼虫期における感染幼虫の生存率を(1-v)(1-q)とする (0 ≤ v ≤ 1)。幼虫期における感染幼虫 の死亡率は1-(1-v)(1-q)である。v = 0ならば,感染幼虫の生存率は未感染幼虫の生存率と 等しく,微胞子虫病による生存率への影響がないことを意味する。v = 1ならば,感染幼虫の生存 率は0であり,微胞子虫病への感染が致死的であることを意味する。すなわち,vは宿主幼虫の生 存に対する微胞子虫病による病毒性を表すパラメータであり,微胞子虫病による幼虫の生存率への 影響の強さを表す。

本論文では、 $\sigma = 0,1$ やv = 0,1といった特殊な場合については、数理モデルによる理論的 議論において扱う意味は無用なので、特に断らない限りこれらの特殊な場合は扱わず、以後は、  $0 < \sigma < 1, 0 < v < 1$ として考える。

#### 3.2 垂直感染

k年目の幼虫期の始めにおける感染幼虫の数を $J_I(k)$ によって表す(図 2)。k+1年目の $J_I(k+1)$ は、k年目の成虫が産んだ感染卵の内ふ化した総数によって与えられる。それは、k年目の成虫が産む感染卵の総数に卵のふ化率hをかけたものである (0 < h < 1)。

k年目の成虫が産む感染卵の総数は、k年目の感染成虫が産む卵の総数に垂直感染率  $\gamma$  をかけた もので与える ( $0 \le \gamma \le 1$ )。そして、k年目の感染成虫が産む卵の総数は、k年目の成虫期の始 めにおける感染成虫の数  $A_I(k)$ に感染成虫 1 個体あたりの期待産卵数 ( $1 - \sigma$ )b をかけたもので与 える。

$$J_I(k+1) = h\gamma(1-\sigma)bA_I(k) \tag{1}$$

前節の $\sigma$ , vに関する研究上の取り扱いと同様に、以後は、特に断らない限り、0 < h < 1、 0 <  $\gamma$  < 1 として考える。

#### 3.3 経口感染

k年目の幼虫期において死亡した感染幼虫の総数は, k年目の幼虫期の始めにおける感染幼虫の数  $J_I(k)$ に幼虫期における感染幼虫の死亡率 1-(1-v)(1-q)をかけたもの  $\{1-(1-v)(1-q)\}J_I(k)$ で与える。本研究では、死骸食による経口感染に密度効果を導入し、死骸食による経口感染率を

$$1 - e^{-\alpha \{1 - (1 - v)(1 - q)\}J_I(k)}$$

死骸食以外による経口感染率を定数  $\beta_a$  ( $0 \le \beta_a < 1$ )により与える。ここで、 $\alpha$  は、宿主幼虫の 死骸食による感染のし易さを表すパラメータである ( $\alpha > 0$ )。より大きな  $\alpha$  は、宿主の死骸食に よる微胞子虫病へのより高い感受性やより高い死骸食頻度を意味する。この密度効果の数理モデリ ングは、Nicholson–Bailey モデル(付録 A)におけるものと同類である。

今, k 年目の幼虫期における経口感染率を  $\beta_k$  (0 <  $\beta_k$  < 1)と表せば,経口感染を免れる確率 1 –  $\beta_k$  は、次のように与えられる:

$$1 - \beta_k = (1 - \beta_a) e^{-\alpha \{1 - (1 - v)(1 - q)\} J_I(k)}$$
(2)

この式 (2) により, k 年目の幼虫期における経口感染率  $\beta_k$  は, 感染幼虫の密度  $J_I(k)$  の関数とし て次のように与えられることになる。

$$\beta_k = \beta_k(J_I(k)) = 1 - (1 - \beta_a) e^{-\alpha \{1 - (1 - v)(1 - q)\}J_I(k)}$$
(3)

#### 3.4 ふ化卵数

k年目の幼虫期の始めにおける未感染幼虫の数を  $J_S(k)$  によって表す(図 2)。k + 1年目の  $J_S(k+1)$ は、k年目の成虫が産んだ未感染卵の内ふ化した総数によって与えられる。それは、k年目の成虫が産む未感染卵の総数に卵のふ化率 hをかけたものである。k年目の成虫が産む未感染卵の総数は、k年目の未感染成虫が産む未感染卵の総数と、k年目の感染成虫が産む未感染卵の総数は、k年目の成虫期の始めにおける 表感染成虫の数  $A_S(k)$ に未感染成虫 1 個体が産む期待産卵数 bをかけたもの、k年目の感染成虫 が産む未感染卵の総数は、k年目の感染成虫が産むれる確率 1 –  $\gamma$ をかけたもので与えられる。

$$J_S(k+1) = h\{bA_S(k) + (1-\gamma)(1-\sigma)bA_I(k)\}$$
(4)

#### 3.5 感染成虫数

k年目の成虫期の始めにおける感染成虫の数  $A_I(k)$  は, k年目の幼虫期の終わりまで生き残る感染幼虫の総数によって与えられる。それは, k年目の幼虫期の始めにおける感染幼虫の総数からの寄与の部分と k年目の幼虫期に新規に感染した幼虫の総数からの寄与の部分の和で与えられる。k年目の幼虫期の始めにおける感染幼虫の総数からの寄与は, k年目の幼虫期の始めにおける感染幼虫の総数からの寄与は, k年目の幼虫期の始めにおける感染幼虫の総数からの寄与は, k年目の幼虫期の始めにおける感染幼虫の総数からの寄与は, k年目の幼虫期に新規に感染した幼虫の総数からの寄与は, k年目の幼虫期の始めにおける未感染幼虫の数  $J_S(k)$ に経口感染率  $\beta_k$ をかけて得られる新規に感染した幼虫の総数に生存率 (1-v)(1-q)をかけたもので与える。

$$A_I(k) = (1-v)(1-q)J_I(k) + (1-v)(1-q)\beta_k J_S(k)$$
(5)

#### 3.6 未感染成虫数

k年目の成虫期の始めにおける未感染成虫の数  $A_S(k)$ は, k年目の幼虫期の終わりまで生き残る 未感染幼虫の総数で与えられる。それは, k年目の幼虫期に経口感染を免れた未感染幼虫の総数に 幼虫期の生存率 1 - qをかけたものである。k年目の幼虫期に経口感染を免れた未感染幼虫の総数 は, k年目の幼虫期の始めにおける未感染幼虫の数  $J_S(k)$  に経口感染を免れる確率  $1 - \beta_k$ をかけ たもので与える。

$$A_{S}(k) = (1 - q)(1 - \beta_{k})J_{S}(k)$$
(6)

#### 3.7 個体群サイズの年次変動ダイナミクスモデル

3.2 節の式 (1), 3.3 節の式 (3), 3.4 節の式 (4), 3.5 節の式 (5), 3.6 節の式 (6) によって, 微胞 子虫病感染を伴う昆虫個体群における個体群サイズの年次変動ダイナミクスを与える次の差分方程 式系モデルが得られた。

$$J_{I}(k+1) = h\gamma(1-\sigma)bA_{I}(k)$$

$$J_{S}(k+1) = h\{bA_{S}(k) + (1-\gamma)(1-\sigma)bA_{I}(k)\}$$

$$A_{I}(k) = (1-v)(1-q)J_{I}(k) + (1-v)(1-q)\beta_{k}J_{S}(k)$$

$$A_{S}(k) = (1-q)(1-\beta_{k})J_{S}(k)$$
(7)

数理モデル (7) において,  $J_I(k+1) \ge J_S(k+1)$ の右辺に  $A_S(k) \ge A_I(k)$ の式を代入すれば,  $J_I \ge J_S$  について閉じた次の系が得られる。

$$\begin{bmatrix} J_I(k+1) \\ J_S(k+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} J_I(k) \\ J_S(k) \end{bmatrix}$$
(8)

ただし,

$$a_{11} = s\gamma R_0$$

$$a_{12} = s\gamma \beta_k R_0$$

$$a_{21} = s(1-\gamma)R_0$$

$$a_{22} = \{1 - \beta_k + s(1-\gamma)\beta_k\}R_0$$
(9)

である。ここで、 $\beta_k$ は式 (3) で与えられており、 $J_I(k)$ の関数である。また、

$$R_0 = (1 - q)hb, \quad s = (1 - v)(1 - \sigma) \tag{10}$$

である。特に,  $R_0$  は, 微胞子虫が存在しない場合の, 産卵された卵のうち次世代の親になる個体の期待数, すなわち, 微胞子虫病に感染していない個体群についての「純増殖率」を表し, 微胞子虫病を伴う宿主個体群における純増殖率の上限となる。パラメータsはvと $\sigma$ により決まる病毒性を代表する指数である ( $0 \le s \le 1$ )。以後, 特に断らない限り, 特殊な場合, s = 0,1は考えないで, 0 < s < 1とする。

同様に,系(7)から,A<sub>I</sub>とA<sub>S</sub>について閉じた次の系を得ることもできる。

$$\begin{bmatrix} A_{I}(k+1) \\ A_{S}(k+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} A_{I}(k) \\ A_{S}(k) \end{bmatrix}$$
(11)  
$$m_{11} = s\gamma R_{0} + s(1-\gamma)\beta_{k}R_{0}$$
  
$$m_{12} = (1-v)\beta_{k}R_{0}$$
  
$$m_{21} = (1-\sigma)(1-\gamma)(1-\beta_{k})R_{0}$$
  
$$m_{22} = (1-\beta_{k})R_{0}$$

### 3.8 有病率の年次変動ダイナミクスモデル

#### 幼虫期の始めの有病率の年次変動

k年目の幼虫期の始めの個体群の有病率 P<sub>J</sub>(k) は次式により定義される。

$$P_J(k) = \frac{J_I(k)}{J_S(k) + J_I(k)}$$
(13)

この定義式に基づいて、式(8)から、次の1階差分方程式を導くことができる。

$$P_J(k+1) = \frac{c_{11} + c_{12}P_J(k)}{c_{21} - c_{22}P_J(k)}$$
(14)

$$c_{11} = s\gamma\beta_k c_{12} = s\gamma(1 - \beta_k) c_{21} = s + (1 - s)(1 - \beta_k) c_{22} = (1 - s)(1 - \beta_k)$$

 $c_{11}, c_{12}, c_{21}, c_{22}$ はいずれも正値をとる。式 (14)により,幼虫期の始めにおける有病率の年次変動  $\{P_J(k)\}$ が定まる。式 (14)において, $R_0$ への依存性がないことに注意。特に,昆虫個体群の 繁殖力を表すパラメータ h, b へはまったく依存していない。

#### 成虫期の始めの有病率の年次変動

k年目の成虫期の始めの個体群の有病率  $P_A(k)$  は次式により定義される。

$$P_A(k) = \frac{A_I(k)}{A_S(k) + A_I(k)}$$
(15)

成虫期の始めにおける有病率の年次変動を与える漸化式は,式(11)から,

$$P_A(k+1) = \frac{c'_{11} + c'_{12}P_A(k)}{c'_{21} - c'_{22}P_A(k)}$$
(16)

$$\begin{aligned} c_{11}' &= (1-v)\beta_k \\ c_{12}' &= (1-v)[\{1-(1-\gamma)(1-\sigma)\}(1-\beta_k)-\sigma] \\ c_{21}' &= 1-\beta_k + (1-v)\beta_k \\ c_{22}' &= v\{1-(1-\gamma)(1-\sigma)\}(1-\beta_k) + (1-v)\sigma \end{aligned}$$

となる。 $c'_{11}$ ,  $c'_{21}$ ,  $c'_{22}$  はいずれも正値をとるが,  $c'_{12}$  は負値もとりうる。式 (16) により,幼虫期 の始めにおける有病率の年次変動 { $P_A(k)$ } が定まる。式 (16) においても,  $R_0$  への依存性がない ことに注意。やはり,パラメータ h, bへはまったく依存していない。

なお、成虫期の始めの有病率  $P_A(k)$  と、幼虫期の始めの有病率  $P_J(k)$  との間には次の1対1の 関係式が成り立つことが容易にわかる。

$$P_A(k) = \frac{(1-v)\beta_k + (1-v)(1-\beta_k)P_J(k)}{1-v\beta_k - v(1-\beta_k)P_J(k)}$$
(17)

### 4 微胞子虫病が不在の場合の数理モデル

微胞子虫病が不在の場合には、任意の k について  $J_I(k) = 0$ ,  $A_I(k) = 0$  となる。もちろんいか なる経口感染も起こり得ないので、任意の k について  $\beta_k = 0$  である。すなわち、式 (7) から、個 体群サイズの年次変動を与える系は、

$$J_S(k+1) = hbA_S(k)$$
$$A_S(k) = (1-q)J_S(k)$$

となる。よって,

$$J_S(k+1) = R_0 J_S(k)$$
$$A_S(k+1) = R_0 A_S(k)$$

であり、個体群サイズは、 $R_0 > 1$ のとき、幾何級数的に単調増大し、 $R_0 < 1$ のとき、幾何級数的 に単調にゼロに向かう。つまり、 $R_0 < 1$ ならば、個体群は絶滅に向かう。



図 3 経口感染率が定数の場合 ( $\alpha = 0$ )の数理モデル (7) における有病率  $P_J(k)$ の年次 変動ダイナミクス (14)の数値計算例。 $\beta_k = \beta_a = 0.01$ ,  $R_0 = 5.0$ , s = 0.12,  $\gamma = 0.1$ 。 (a)  $P_J(0) = 0.0003$ ; (b)  $P_J(0) = 0.00005$ 。いずれの場合も  $P_J^* = 0.000122547$  に漸近する。

### 5 経口感染率が定数の場合の数理モデルの解析

式 (3) による経口感染率  $\beta_k$  において,  $\alpha = 0$  とすれば,  $\beta_k = \beta_a$  であり, 経口感染率は感染幼 虫の個体群サイズによらない定数となる。本節では, この場合についての数理モデル (7) による個 体群ダイナミクスの特性についてまとめる。

#### 5.1 有病率の年次変動と平衡値

k年目の幼虫期の始めの個体群の有病率  $P_J(k)$  については,初期値  $0 \le P_J(0) \le 1$ に対する式 (14) に関する蜘蛛の巣法を用いた年次変動  $\{P_J(k)\}$ の解析 (付録 B) により,時間経過に伴って, 正の平衡有病率  $P_I^*$  に単調に近づくことがわかる (図 3 参照)。

平衡有病率  $P_J^*$  については、式 (14) において、 $P_J(k) = P_J(k+1) = P_J^*$  と置くことにより導かれる二次方程式

$$f_J(P_J^*) = c_{22} P_J^{*2} - (c_{21} - c_{12}) P_J^* + c_{11} = 0$$
(18)

の小さい方の解として定まる (付録 B)。

$$P_J^* = \frac{c_{21} - c_{12} - \sqrt{(c_{21} - c_{12})^2 - 4c_{11}c_{22}}}{2c_{22}} \tag{19}$$

平衡有病率  $P_I^*$ は,  $\beta_a$ , s,  $\gamma$  のいずれに対しても正の相関をもつ (図 4)。

また,成虫期の始めの有病率の平衡値  $P_A^*$ を調べるため, $P_J$ に関してと同様に,初期値  $0 \leq P_A(0) \leq 1$ に対する式 (16)に関する蜘蛛の巣法を用いると,成虫期の始めの有病率  $P_A(k)$ は,時間経過に伴って,二次方程式

$$f_A(P_A^*) = c'_{22} P_A^{*2} - (c'_{21} - c'_{12}) P_A^* + c'_{11} = 0$$
<sup>(20)</sup>



図 4 経口感染率が定数の場合 ( $\alpha = 0$ )の数理モデル (7)における平衡有病率  $P_J^*$ のパラメータ  $\beta_a$ , s,  $\gamma$  への依存性に関する数値計算による明示。(a) s = 0.12,  $\gamma = 0.1$ ; (b)  $\beta_a = 0.01$ ,  $\gamma = 0.1$ ; (c)  $\beta_a = 0.01$ , s = 0.12。



図 5 経口感染率が定数の場合 ( $\alpha = 0$ )の有病率  $P_A(k)$ の年次変動ダイナミクス (16) に関する蜘蛛の巣法の適用。詳細は本文参照。

の小さい方の解

$$P_A^* = \frac{c'_{21} - c'_{12} - \sqrt{(c'_{21} - c'_{12})^2 - 4c'_{11}c'_{22}}}{2c'_{22}} \tag{21}$$

に近づくことがわかる (図5)。

#### 5.2 個体群の絶滅条件

前節の解析結果により,  $P_J(k) \rightarrow P_J^*(k \rightarrow \infty)$  であるから, 十分大きな k に対して  $P_J(k) \approx P_J^*$ と考えてよい。よって, 定義式 (13) により, 十分大きな k に対して,

$$\frac{J_I(k)}{J_S(k) + J_I(k)} = P_J(k) \approx P_J^*$$

が成り立つことから、十分大きな k に対して、近似

$$J_S(k) \approx \frac{1 - P_J^*}{P_J^*} J_I(k)$$

を用いることができる。すると、式(8)から、十分大きな k に対して、

$$J_{I}(k+1) = a_{11}J_{I}(k) + a_{12}J_{S}(k)$$

$$\approx (a_{11} + a_{12}\frac{1 - P_{J}^{*}}{P_{J}^{*}})J_{I}(k)$$
(22)

が成り立つ。

式 (9) により  $a_{11}$  と  $a_{12}$  は正定数であるから,式 (22) により, $a_{11} + a_{12}\{(1 - P_J^*)/P_J^*\} < 1$ , すなわち, $a_{12} < (1 - a_{11} + a_{12})P_J^*$  ならば個体群は絶滅に向かう (図 6 参照)。したがって,  $a_{12} < (1 - a_{11} + a_{12})P_J^*$  ならば, $k \to \infty$  において ( $J_I(k), J_S(k)$ )  $\to$  (0,0) であり,平衡点 (0,0) は漸近安定である。不等号の向きが逆の条件が成り立つならば,個体群の絶滅は起こり得ない。  $1 - a_{11} + a_{12} \le 0$ の場合,得られた絶滅条件が成り立たず,絶滅は起こらないので,条件

$$1 - a_{11} + a_{12} > 0 \tag{23}$$

は絶滅が起こるための必要条件である。

したがって、絶滅条件は、条件(23)、かつ、次の条件が成立することである。

$$P_J^* > \frac{a_{12}}{1 - a_{11} + a_{12}} \tag{24}$$

ここで, $P_J^*$ は,方程式 (18) の  $0 \le P_J^* \le 1$  なる唯一の解 (19) として定まるので,条件 (24) は次の条件と同値である。

$$\begin{cases} f_J(\frac{a_{12}}{1-a_{11}+a_{12}}) > 0\\ \frac{a_{12}}{1-a_{11}+a_{12}} < 1 \end{cases}$$
(25)

同様に,成虫の有病率  $P_A$  が平衡値  $P_A^*$  に漸近することを用いて導かれる絶滅条件は,式 (20) から,次の条件として得られる。

$$\begin{cases}
1 - m_{11} + m_{12} > 0 \\
f_A(\frac{m_{12}}{1 - m_{11} + m_{12}}) > 0 \\
\frac{m_{12}}{1 - m_{11} + m_{12}} < 1
\end{cases}$$
(26)

 $m_{ij}(i, j = 1, 2)$ は、 $\beta_k = \beta_a$ とした式 (12) によって与えられる。

絶滅条件 (23) かつ (25) をさらに分析すると,条件は a<sub>11</sub> < 1 かつ (25) の第 2 式に縮約でき, その結果,条件を表す次式が導かれる。

$$\begin{cases}
R_0 < \frac{1}{s\gamma} \\
R_0 < \frac{2}{1 - \beta_a + (\gamma + \beta_a - \gamma\beta_a)s + \sqrt{\{1 - \beta_a + (\gamma + \beta_a - \gamma\beta_a)s\}^2 - 4s\gamma(1 - \beta_a)}}
\end{cases}$$
(27)
$$(28)$$

一方,絶滅条件 (26) は,条件 
$$m_{11} < 1$$
かつ (26) の第 3 式に縮約でき,それらの表式は,

$$R_0 < \frac{1}{s\gamma + s(1-\gamma)\beta_a} \tag{29}$$



図 6 経口感染率が定数の場合 ( $\alpha = 0$ )の数理モデル (7) における個体群サイズの年次変動 の数値計算例。 $R_0 = 5.0, s = 0.12, \gamma = 0.1, J_I(0) = 0.01, J_S(0) = 1.0$ 。(a) 単調増大 の場合: $\beta_k = \beta_a = 0.01, P_J^* = 0.000122547$ ; (b) 絶滅に向かう場合: $\beta_k = \beta_a = 0.92, P_J^* = 0.059597$ 。



図 7 経口感染率が定数の場合 ( $\alpha = 0$ )の数理モデル (7)における個体群の存続性の  $\beta_a$ , s,  $\gamma$  への依存性についての数値計算による明示。(a) s = 0.12,  $\gamma = 0.1$ ; (b)  $\beta_k = \beta_a = 0.01$ ,  $\gamma = 0.1$ ; (c)  $\beta_k = \beta_a = 0.01$ , s = 0.12.

かつ条件 (28) となる。

以上 2 つの場合の絶滅条件は, さらに, いずれの場合も条件 (28) のみに縮約できることがわか るので,条件 (28) が個体群の絶滅条件である。平衡点 (0,0) に関する固有値解析によっても,平 衡点 (0,0) が局所漸近安定である条件として,同じ条件 (28) を得ることができる (付録 C)。

絶滅条件 (28) から,  $R_0 > 1$ の場合であっても, 微胞子虫病の感染により, 個体群が絶滅する ことがあることがわかる (図 6, 7 参照)。より大きな  $\beta_a$  や  $\gamma$ , より小さな s において, 絶滅条件 (28) はより満たされ易い。

なお,条件 (28) において  $\beta_a = 0$  とすれば経口感染が全く起こらない場合 ( $\beta_a = 0$ )の絶滅条件として,  $R_0 < 1$  となり,条件 (28) が微胞子虫病が不在の場合の絶滅条件と一致する。他の特別 な場合として, $\beta_a = 1$  や  $\gamma = 0,1$ の場合についての系の振る舞いに関する結果は付録 D にまと めた。

### 6 経口感染率に密度効果が入った数理モデルの解析

本論文では,経口感染率に密度効果が入った数理モデルとして,死骸食以外の経口感染が無視で きる次の場合 ( $\beta_a = 0$ の場合)の非線形モデル (7) について考える。

$$\beta_k = \beta_k (J_I(k)) = 1 - e^{-\alpha \{1 - (1 - v)(1 - q)\} J_I(k)}$$
(30)

4節の解析結果により、微胞子虫病が不在の場合の数理モデルにおいて  $R_0 < 1$ ならば個体群は 絶滅に向かうので、 $R_0 < 1$ ならば、必然的に、微胞子虫病が存在する場合も絶滅に向かう。よっ て、以降では条件  $R_0 > 1$ の下で考える。

#### 6.1 自明な平衡点の局所安定性

自明な平衡点  $(J_I^*, J_S^*) = (0, 0)$  の局所安定性を調べる。関係式

$$e^{-ax} = 1 - ax + \sum_{k=2}^{\infty} \frac{(-ax)^k}{k!}$$

を用いると,式(8)と(30)により,平衡点 $(J_I^*, J_S^*) = (0, 0)$ からの摂動 $(\epsilon_I(k), \epsilon_S(k)) = (J_I(k) - J_I^*, J_S(k) - J_S^*)$ に関する次の式が得られる。

$$\epsilon_{I}(k+1) = s\gamma R_{0}\epsilon_{I}(k) + s\gamma R_{0} [\alpha \{1 - (1 - v)(1 - q)\}\epsilon_{I}(k) - o(\epsilon_{I}(k))]\epsilon_{S}(k)$$
  

$$\epsilon_{S}(k+1) = s(1 - \gamma)R_{0}\epsilon_{I}(k) + (1 - \alpha \{1 - (1 - v)(1 - q)\}\epsilon_{I}(k) + o(\epsilon_{I}(k))$$
  

$$+ s(1 - \gamma) [\alpha \{1 - (1 - v)(1 - q)\}\epsilon_{I}(k) - o(\epsilon_{I}(k))] ]R_{0}\epsilon_{S}(k)$$

 $o(\epsilon_I(k))$ は、 $\epsilon_I(k)$ について 2 次以上の剰余関数項を表す。 $|\epsilon_I(k)| \ll 1$ 、 $|\epsilon_S(k)| \ll 1$ であるとき、  $\epsilon_I(k)$ と  $\epsilon_S(k)$ に関する 2 次以上の項を無視した次の線形化方程式が得られる。

$$\tilde{\epsilon}_{I}(k+1) = s\gamma R_{0}\tilde{\epsilon}_{I}(k) 
\tilde{\epsilon}_{S}(k+1) = s(1-\gamma)R_{0}\tilde{\epsilon}_{I}(k) + R_{0}\tilde{\epsilon}_{S}(k)$$
(31)

 $(\tilde{\epsilon}_I(k), \tilde{\epsilon}_S(k))$ の時間変動は、平衡点 (0,0)の近傍における摂動  $(\epsilon_I(k), \epsilon_S(k))$ の時間変動を近似する。式 (31) により、平衡点 (0,0) に関する 2 つの固有値  $s\gamma R_0$ ,  $R_0$  が得られる。 $R_0 < 1$  ならば  $s\gamma R_0 < 1$  であり、2 つの正の固有値は共に1 より小さいので、平衡点 (0,0) は、局所漸近安定である。 $R_0 > 1$  ならば、不安定である(図 8 参照)。

得られた結果は、4節において得られた、微胞子虫病が不在の場合の平衡点(0,0)の安定性に関 する条件と等しい。したがって、5節で取り扱った経口感染率が定数の場合とは異なり、微胞子虫 病が不在の場合に個体群が存続するならば、微胞子虫病が出現しても個体群は絶滅せず、集団中に 微胞子虫病が定着する可能性がある。

以上の数学的結果として,  $\beta_a = 0$ の場合の数理モデル (7) においては, 微胞子虫病によって昆 虫個体群が絶滅に向かうことはないことがわかった。しかしながら, 後述のとおり, 系 (8)の数値 計算による解析結果では, 数学的には絶滅には向かわない  $R_0 > 1$ の場合であっても, 生物学的に は, 昆虫個体群サイズに年次振動が現れる場合には, 個体群サイズが著しく小さくなる年における 化学的防除などの複合的施策や生態的攪乱により絶滅が誘因される可能性が示される。



図 8 数理モデル (7) における個体群サイズの年次変動の数値計算例。 $\beta_a = 0$ の場合。  $\alpha = 1.0, s = 0.12, \gamma = 0.1, v = 0.6, q = 0.5, J_I(0) = 2.0, J_S(0) = 40.0$ 。(a) 定常振動 を伴いながら存続する場合 ( $R_0 = 5.0$ ); (b) 絶滅する場合 ( $R_0 = 0.9$ )。(a-1, b-1) ( $J_I, J_S$ ) 相平面における軌道; (a-2, b-2) 個体群サイズの年次変動; (a-3, b-3) 有病率の年次変動。 図 (a-2, b-2) における赤は  $J_I$  (×10),青は  $J_S$ 。図 (a-3, b-3) における赤は  $P_A$ ,青は  $P_J$ 。

#### 6.2 非自明な平衡点の存在性

非自明な平衡点 (J<sub>I</sub><sup>\*</sup>, J<sub>S</sub><sup>\*</sup>) は,式 (8) から,連立方程式

$$J_{I}^{*} = s\gamma R_{0}J_{I}^{*} + s\gamma R_{0}\beta^{*}J_{S}^{*}$$
  

$$J_{S}^{*} = s(1-\gamma)R_{0}J_{I}^{*} + \{1-\beta^{*} + s(1-\gamma)\beta^{*}\}R_{0}J_{S}^{*}$$
  

$$\beta^{*} = 1 - e^{-\alpha\{1-(1-\nu)(1-q)\}J_{I}^{*}}$$
(32)

の解であり、次のように陽に求めることができる。

$$(J_I^*, J_S^*) = \left(\frac{1}{\alpha\{1 - (1 - v)(1 - q)\}} \ln\left[\frac{\{1 - s - s\gamma(R_0 - 1)\}R_0}{1 - sR_0}\right], \left\{\frac{1 - s}{s\gamma(R_0 - 1)} - 1\right\} J_I^*\right)$$
(33)

正の平衡点として存在するための必要十分条件は、 $1 < R_0 < 1/s$ である。

### 6.3 非自明な平衡点の局所安定性

自明な平衡点の局所安定性解析と同様に、非自明な平衡点  $(J_I^*, J_S^*)$  からの摂動  $(\epsilon_I(k), \epsilon_S(k)) =$   $(J_I(k) - J_I^*, J_S(k) - J_S^*)$  に関する次の式が得られる。ここで、 $\beta^*$  は、式 (32) で与えられている。  $\epsilon_I(k+1) = [s\gamma R_0 + s\gamma R_0 J_S^*(1-\beta^*)\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}]\epsilon_I(k)$   $+s\gamma R_0 \{1-(1-\beta^*)[1-\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}\epsilon_I(k)-o(\epsilon_I(k))]\}\epsilon_S(k)$   $-s\gamma R_0 J_S^*(1-\beta^*)o(\epsilon_I(k))$   $\epsilon_S(k+1) = [s(1-\gamma)R_0 - R_0(1-\beta^*)\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}J_S^* + s(1-\gamma)R_0(1-\beta^*)J_S^*]\epsilon_I(k)$   $+ [R_0(1-\beta^*)[1-\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}\epsilon_I(k)-o(\epsilon_I(k))]$   $+s(1-\gamma)R_0 \{1-(1-\beta^*)[1-\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}\epsilon_I(k)-o(\epsilon_I(k))]\}$  $+s(1-\gamma)R_0 J_I^* + [R_0(1-\beta^*)\{1+o(\epsilon_I(k))\} + s(1-\gamma)R_0\beta^* - 1]J_S^*$ 

 $o(\epsilon_I(k))$ は,  $\epsilon_I(k)$ について 2 次以上の剰余関数項を表す。仮定  $|\epsilon_I(k)| \ll 1$ ,  $|\epsilon_S(k)| \ll 1$  から,  $\epsilon_I(k)$ と  $\epsilon_S(k)$ に関する 2 次以上の項を無視した次の線形化方程式系が得られる。

$$\tilde{\epsilon}_{I}(k+1) = \left[s\gamma R_{0} + s\gamma R_{0}J_{S}^{*}(1-\beta^{*})\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}\right]\tilde{\epsilon}_{I}(k) + s\gamma R_{0}\beta^{*}\tilde{\epsilon}_{S}(k) 
\tilde{\epsilon}_{S}(k+1) = \left[s(1-\gamma)R_{0} - R_{0}\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}(1-\beta^{*})J_{S}^{*} + s(1-\gamma)R_{0}(1-\beta^{*})J_{S}^{*}\right]\tilde{\epsilon}_{I}(k) 
+ \left\{R_{0}(1-\beta^{*}) + s(1-\gamma)R_{0}\beta^{*}\right\}\tilde{\epsilon}_{S}(k)$$
(34)

非自明な平衡点からの摂動に関する線形化方程式系(34)は次の行列 A により表される。

$$A = \begin{bmatrix} a_{11}' & a_{12}' \\ & & \\ a_{21}' & a_{22}' \end{bmatrix}$$
(35)

$$\begin{aligned} a'_{11} &= s\gamma R_0 + s\gamma R_0 J_S^* (1-\beta^*) \alpha \{1 - (1-v)(1-q)\} \\ a'_{12} &= s\gamma R_0 \beta^* \\ a'_{21} &= s(1-\gamma) R_0 - R_0 \alpha \{1 - (1-v)(1-q)\} e^{-\{1 - (1-v)(1-q)\} J_I^*} J_S^* + s(1-\gamma) R_0 (1-\beta^*) J_S^* \\ a'_{22} &= R_0 (1-\beta^*) + s(1-\gamma) R_0 \beta^* \end{aligned}$$

行列 A についての trA, detA を用いて, 行列 A の固有値の絶対値と1の大小関係を評価すること により,非自明な平衡点  $(J_I^*, J_S^*)$ の局所安定性解析を行うことができる(付録 C および付録 E 参 照)。trA > 0 は明らかである。よって,条件 trA < detA + 1 かつ |detA| < 1 が成り立つとき, 非自明な平衡点  $(J_I^*, J_S^*)$  は局所漸近安定である。

$$s\gamma(1-\beta^{*})\left(1+\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}J_{S}^{*}-[1-\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}]s(1-\gamma)J_{S}^{*}\beta^{*}\right)R_{0}^{2} -\left([s\gamma J_{S}^{*}\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}+1-s(1-\gamma)](1-\beta^{*})+s\right)R_{0}+1 > 0$$

$$\left|s\gamma(1-\beta^{*})\left(1+\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}J_{S}^{*}-[1-\alpha\{1-(1-v)(1-q)\}]s(1-\gamma)J_{S}^{*}\beta^{*}\right)R_{0}^{2}\right| < 1$$

$$(36)$$

この条件のパラメータ依存性については,後の 6.6 節において検討する。

#### 6.4 個体群サイズの幾何級数的増大

極限  $R_0 \rightarrow 1/s - 0$  に対して,式 (33) で与えられる非自明な平衡点について  $(J_I^*, J_S^*) \rightarrow (\infty, \infty)$ となることから,  $R_0 > 1/s$  の場合については,個体群は際限なく増大することが示唆されるが, 数学的な証明は未解決である。

+分に個体群サイズが大きくなる場合  $(J_I \gg 1)$  には、近似  $\beta_k \approx 1$  により、系 (8) において  $a_{11} \approx a_{12}, a_{21} \approx a_{22}$  となり、個体群サイズの年次変動についての近似式

$$J_I(k+1) + J_S(k) \approx (a_{11} + a_{21}) \{ J_I(k) + J_S(k) \} = R_0 s \{ J_I(k) + J_S(k) \}$$
(37)

が得られるので、 $R_{0s} > 1$ ならば、十分に大きなkに対する個体群サイズの年次変動は、幾何級数的な単調増大に漸近することがわかる。実際、後の 6.5 節に示す数値計算では、 $R_{0} > 1/s$ における個体群サイズの幾何級数的な増大が現れた。

#### 6.5 個体群サイズの年次変動に関する定常状態の分岐

#### 定常状態の分岐図の数値計算手法

系 (8) の定常状態の  $R_0$ , s,  $\gamma$  それぞれへの依存性を調べる。 $R_0$  (または  $\gamma$ , s) について, 1 <  $R_0 < 1/s$  ( $0 \le \gamma \le 1$ ,  $0 \le s \le 1/R_0$ ) の範囲を 200 分割し, 分割された  $R_0$  (または  $\gamma$ , s) の値それぞれに対して,数理モデル (8) が生成する年次変動における 500  $\le k \le$  700 についての 個体群サイズ,および,有病率の値をプロットする。初期値は、平衡点における値以外を用いる。 (実際に用いたプログラムは付録 F を参照)

#### 数値計算に用いるパラメータ

以下に述べる通り,文献に示されている実験データの値を元に,数値計算に用いるパラメータ値 を定める。ただし,バッタ目昆虫と微胞子虫に関する同一の種間についての実験に限定すると,本 研究における数値計算で用いるすべてのパラメータ値が得られるような文献は見出せなかったた め,本論文では,異なる種のバッタ目昆虫についての実験データから得られる相当値を混合して用 いた。

Ewen and Mukerji (1980) [2] では、感染集団における卵からふ化した幼虫の内、約 10% が感 染個体であったと記されており、本論文の数値計算では、垂直感染率  $\gamma = 0.1$  とする。また、同 文献には、感染による幼虫の死亡率増加により、感染集団における死亡率が非感染集団にくらべ て 20 ~ 60% 増加することが報告されており、本論文の数値計算では、幼虫の生存に対する病 毒性 v = 0.6 とする。さらに、同文献中の、感染集団における平均産卵数が非感染集団に比べて 20 ~ 40% 程度になるという報告から、本論文の数値計算では、卵の生産に対する病毒性  $\sigma = 0.7$ とする。この結果、本論文の数値計算では、 $s = (1 - v)(1 - \sigma) = 0.12$  である。

一方, Habtewold *et al.* (1995) [3] に示された実験結果に基づけば,幼虫期における生存率は未 感染の場合,55% である。そこで,本論文の数値計算では,未感染幼虫の自然死亡率 q = 0.5 とす る。また,同文献では,未感染個体の純増殖率として値 38.6 が示されている。しかし,未感染個 体の純増殖率  $R_0 = 38.6$  とすれば,上で定めた s = 0.12 に対して  $R_0 > 1/s$  となるので,本論文 の数理モデルにおける個体群は際限なく増大する場合に対応してしまう (6.2 節参照)。この理由, および,文献 [3] で示されている値 38.6 が異常に大きな値であることから,本論文の数値計算では  $R_0 = 5.0$  を用いる。たとえば,同様の病原微生物と昆虫個体群の相互作用ダイナミクスに関する 数理モデルによる初期の研究としてよく知られている Anderson and May(1981) [1] では,文献か ら得られる情報を元に, $R_0$  としては1に近い値に着目している。

#### 数値計算結果

上述のパラメータ値と手法を用いた系 (8) の数値計算の結果,系の定常状態を 4 つに分類で きることがわかった。4 節で示した結果から, $R_0 < 1$ 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 (6.4 節参照)。図 9 で示されているように, $1 < R_0 < 1/s$ 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,個体群サイズは式 (33) が与える有限平衡値 ( $J_{I}^*, J_{S}^*$ )へ漸近する。

個体群サイズの年次変動の定常状態の垂直感染率  $\gamma$  への依存性については,図 10 が示す通り,  $R_0 = 5.0$ の場合には、 $0 \le \gamma \le 1$ なるすべての  $\gamma$  に対して、個体群サイズの年次変動が有限な振 幅の振動を示す。対照として調べた  $R_0 = 7.0$ の場合には、ある閾値  $\gamma_c$  が存在し、 $0 \le \gamma \le \gamma_c$  な らば、個体群サイズは式 (33) が与える有限平衡値  $(J_I^*, J_S^*)$ へ漸近する。 $\gamma_c \le \gamma \le 1$ ならば定常振 動が起こる。

系の定常状態のパラメータsへの依存性については、 $s > 1/R_0$ の場合、個体群サイズが際限な



図 9 数理モデル (7) に関する個体群サイズの年次変動の定常状態の  $R_0$  依存性に関する数値計 算による分岐図。 $\beta_a = 0$ の場合。 $\alpha = 1.0$ , s = 0.12,  $\gamma = 0.1$ , v = 0.6, q = 0.5。



図 10 数理モデル (7) に関する個体群サイズの年次変動の定常状態の  $\gamma$  依存性に関する数値 計算による分岐図。 $\beta_a = 0$ の場合。 $\alpha = 1.0$ , s = 0.12, v = 0.6, q = 0.5。(a)  $R_0 = 5.0$ ; (b)  $R_0 = 7.0$ 。



図 11 数理モデル (7) に関する個体群サイズの年次変動の定常状態の s 依存性に関する数値計 算による分岐図。 $\beta_a = 0$ の場合。 $\alpha = 1.0$ ,  $R_0 = 5.0$ ,  $\gamma = 0.1$ , v = 0.6, q = 0.5。



図 12 非自明な平衡点に関する線形化方程式 (34) に対して得られる式 (35) が与える行列 A に 関する det A,  $D = (\text{tr}A)^2 - 4 \det A \text{ or } R_0$  依存性。 $\gamma = 0.1, s = 0.12$ 。

く増大する(6.4 節参照)。 $0 < s < 1/R_0$ 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  $s_c$ (< 1/ $R_0$ )より小さい $0 < s < s_c$ の場合には定常振動が起こる。 $s_c < s < 1/R_0$ の場合には、個体群サイズは式 (33) が与える有限平衡値 ( $J_I^*, J_S^*$ )へ漸近する。

#### Neimark-Sacker 分岐

これらの数値計算における平衡点と定常振動の分岐点における分岐は,離散力学系における Neimark–Sacker 分岐と考えられる [11]。実際,非自明な平衡点についての線形化方程式系 (34) に 関する行列 A の detA および  $D = (trA)^2 - 4 detA$  のそれぞれの値の数値計算による図 12 が示す ように,分岐点における行列 A の固有値は大きさ 1 の虚数であることがわかる。なお,系 (7) の  $(J_I, J_S)$ -相平面におけるアトラクター,および, $(J_I + J_S, P_J)$ -相平面におけるアトラクターの数 値計算による描画例を付録 G に示しておく。



図 13 数理モデル (7) における非自明な平衡点が局所漸近安定であるパラメータ領域。 $\beta_a = 0$ の場合の条件 (36) による数値計算結果。有色の部分が局所漸近安定領域。(a)  $\alpha = 1.0$ ,  $R_0 = 5.0$ , v = 0.6, q = 0.5; (b)  $\alpha = 1.0$ , s = 0.12, v = 0.6, q = 0.5; (c)  $\alpha = 1.0$ ,  $\gamma = 0.1$ , v = 0.6, q = 0.5。(c) においては,数値計算スキームの制限により,  $R_0$  が1に近い 範囲の結果に誤差が生じている。

#### 6.6 定常振動状態の特性

6.3 節で導出した非自明な平衡点 (*J<sub>I</sub>*, *J<sub>S</sub>*) の局所漸近安定条件 (36) のパラメータ依存性を数値 計算によって図 13 に示す。

特に興味深い点は、 $\gamma$  依存性である。図 13(a, b) が示すように、ある ( $R_0$ , s) の値については、 $\gamma$  の値によらずに系が定常振動状態に陥る場合が存在する。すなわち、垂直感染率の値(さらには、 その有無)によらず系が定常振動状態に陥る場合があることがわかる。

同様に数値計算によってそのような  $(R_0, s)$  領域を求めた結果が図 14 である。この数値計算は, 図 13(a, b) の結果に基づいて,  $\gamma \to 0$  における条件 (36) の det A についての極限式

$$\det A \Longrightarrow sR_0 \frac{1 - sR_0}{R_0 - 1} \ln\left[\frac{(1 - s)R_0}{1 - sR_0}\right] \left(\frac{1}{s} + \left[1 - \frac{1}{\alpha\{1 - (1 - v)(1 - q)\}}\right] \left\{1 - \frac{1 - sR_0}{(1 - s)R_0}\right\}\right) > 1$$
(38)

を用いた。この結果から、十分に強い病毒性 (s < 0.4)の下では、垂直感染率によらずに系が定常 振動状態に陥る可能性が存在することがわかる。一方、病毒性が十分に弱い場合 (s > 0.4)には、 定常振動状態が出現するか否かは、垂直感染率にも依存しており、図 13(a, b)が示すように、十分 に大きな垂直感染率が必要である。

系が定常振動状態に陥る機序について2つの場合,強い病毒性と相対的に小さな純増殖率が機序 となる場合と,弱い病毒性と大きな垂直感染率,相対的に小さな純増殖率が機序となる場合がある ことがわかった。



図 14 数理モデル (7) における非自明な平衡点が任意の  $\gamma$  の値について不安定である  $(R_0, s)$ 領域。 $\beta_a = 0$  の場合の  $\gamma \to 0$  における条件 (36) の detA > 1 の領域 38 の数値計算結果。有 色の領域  $\Omega$  が当該領域。 $\alpha = 1.0, v = 0.6, q = 0.5$ 。領域  $\overline{\Omega}$  に対しては,系が定常振動状態 を現すための  $\gamma$  の値についての条件が存在する。



図 15 数理モデル (7) に関する有病率の定常状態の  $R_0$  依存性に関する数値計算による分岐図。  $\beta_a = 0$ の場合。 $\alpha = 1.0$ , s = 0.12,  $\gamma = 0.1$ , v = 0.6, q = 0.5。

#### 6.7 有病率の振る舞い

有病率の年次変動に関する定常状態は、 $1 < R_0 < 1/s$ の場合、6.5節で述べた個体群サイズの年次変動に関する定常状態の定性的性質と同一の定性的性質をもつ(図 15)。また、定常状態の $\gamma$ 依存性やs依存性についても、個体群サイズの年次変動に関する定常状態と同一の定性的性質をもつ(図 16、17)。

6.5節で述べた個体群サイズの年次変動の定常状態の分類において、 $R_c < R_0 < 1/s$ の場合、す



図 16 数理モデル (7) に関する有病率の定常状態の  $\gamma$  依存性に関する数値計算による分岐図。  $\beta_a = 0$ の場合。 $\alpha = 1.0$ , s = 0.12, v = 0.6, q = 0.5。(a)  $R_0 = 5.0$ ; (b)  $R_0 = 7.0$ 。



図 17 数理モデル (7) に関する有病率の定常状態の s 依存性に関する数値計算による分岐図。  $\beta_a = 0$ の場合。 $\alpha = 1.0$ ,  $R_0 = 5.0$ ,  $\gamma = 0.1$ , v = 0.6, q = 0.5。

なわち,個体群サイズが平衡点に漸近する場合,幼虫期の始めの個体群の有病率 PJ は

$$P_J^* = \frac{J_I^*}{J_S^* + J_I^*} = \frac{s\gamma(R_0 - 1)}{1 - s}$$
(39)

に漸近することが容易にわかる。

一方, 6.4 節で述べた個体群サイズが際限なく増大する場合 ( $R_0 > 1/s$ )の有病率については,幼 虫期の始めの個体群の有病率  $P_J$ は  $\gamma$  に漸近し,成虫期の始めの個体群の有病率  $P_A$ は1に漸近す る。これらは,この場合には  $\beta_k$  が1に漸近することにより,式 (14), (17)を用いて容易に導か れる。

また,個体群サイズが0に向かう場合 ( $R_0 < 1$ )には,幼虫期の始めの個体群の有病率  $P_J$ は, 十分大きな k に対して  $J_I \ll 1$ ,  $J_S \ll 1$  であることを用いて,式 (14) に関する蜘蛛の巣法を適用 することにより,0 に漸近することを容易に示すことができる。



図 18 個体群サイズ極大年間隔。詳細は本文参照。

#### 6.8 個体群サイズと有病率の極大年間隔

#### 極大年の定義

ある *k* 年目の個体群サイズが, *k* – 1 年目の個体群サイズ,および, *k* + 1 年目の個体群サイズ より大きな値となっているときの *k* 年目を「極大年」と呼ぶ(図 18 参照)。有病率の極大年につい ても同様の定義とする。

#### 極大年間隔の数値計算手法

6.5 節で示したパラメータ値を用いて、6.5 節の数値計算と同様に、引き続く 2 つの極大年間隔 の  $R_0$ , s,  $\gamma$  それぞれへの依存性を調べる(図 18 参照)。 $R_0$  ( $\gamma$ , s) について、1 <  $R_0$  < 1/s( $0 \le \gamma \le 1$ ,  $0 \le s \le 1/R_0$ )の範囲を 200 分割し、分割された  $R_0$  ( $\gamma$ , s)の値それぞれに対し て、系 (8)が生成する年次変動の 500  $\le k \le$  700 における個体群サイズの極大年間隔、および、有 病率の極大年間隔の値をプロットする(プログラムは付録 F 参照)。

#### 数値計算結果

6.5 節で示したパラメータ値を用いた数値計算によって,個体群サイズ,および,有病率の定常振動における極大年間隔は6年以上であり,より小さな $R_0$ に対してより長いこと(図 19),より大きな $\gamma$ に対してより長いこと(図 20),より小さなsに対してより長いこと(図 21)が示された。



図 19 数理モデル (7) における幼虫の (a) 総個体群サイズ  $J_I + J_S$  の極大年間隔, (b) 有病 率  $P_J$  の極大年間隔の  $R_0$  依存性に関する数値計算結果。 $\beta_a = 0$  の場合。 $\alpha = 1.0$ , s = 0.12,  $\gamma = 0.1$ , v = 0.6, q = 0.5。



図 20 数理モデル (7) における幼虫の (a) 総個体群サイズ  $J_I + J_S$  の極大年間隔, (b) 有病 率  $P_J$  の極大年間隔の  $\gamma$  依存性に関する数値計算結果。 $\beta_a = 0$  の場合。 $\alpha = 1.0$ ,  $R_0 = 5.0$ , s = 0.12, v = 0.6, q = 0.5。

#### 6.9 個体群サイズ極大年から直近の有病率最大年までの年数

#### 有病率最大年の定義

引き続く2つの個体群サイズ極大年にはさまれた期間において,有病率が最大となる年をその期 間における有病率最大年と呼ぶ(図22参照)。有病率最大年は,6.8節で扱った有病率極大年のう ちの1つである。なお,個体群サイズの年次変動と有病率の年次変動の間にはフィードバックを含 む因果関係があることから,本研究の数理モデル(7)についての数値計算においても個体群サイズ と有病率の極大年が一致する結果は現れていない。



図 21 数理モデル (7) における幼虫の (a) 総個体群サイズ  $J_I + J_S$  の極大年間隔, (b) 有病 率  $P_J$  の極大年間隔の s 依存性に関する数値計算結果。 $\beta_a = 0$  の場合。 $\alpha = 1.0$ ,  $R_0 = 5.0$ ,  $\gamma = 0.1$ , v = 0.6, q = 0.5。



図 22 個体群サイズ極大年から直近の有病率最大年までの間隔。詳細は本文参照。

#### 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の数値計算手法

6.5 節で示したパラメータ値を用いて、6.5 節、6.8 節の数値計算結果と同様に、個体群サイズ極 大年から直近の有病率最大年までの年数の $R_0$ ,  $\gamma$ , s それぞれへの依存性を調べる。 $R_0$  ( $\gamma$ , s) に ついて、 $1 < R_0 < 1/s$  ( $0 \le \gamma \le 1$ ,  $0 \le s \le 1/R_0$ )の範囲を 200 分割し、分割された  $R_0$  ( $\gamma$ , s) の値それぞれに対して、系 (8) が生成する年次変動における 500  $\le k \le$  700 についての個体群サ イズ、および、有病率の極大年の値と、それぞれの極大年に対する個体群サイズ、有病率のデータ を得る。

 $500 \leq k \leq 700$ の範囲で引き続く2つの個体群サイズ極大年にはさまれた期間に存在する有病率 極大年とそれぞれの極大年に対する有病率のデータを調べ,その内,有病率が最大である年と2つ の個体群サイズ極大年のうちの小さい方の個体群サイズ極大年との差のデータを得る。こうして得 られ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数の値を,分割された $R_0$  ( $\gamma$ , s)の 値それぞれに対してプロットする (プログラムは付録 F 参照)。



図 23 数理モデル (7) における幼虫の総個体群サイズ  $J_I + J_S$  の極大年から直近の有病率  $P_J$  の最大年までの年間隔のパラメータ  $R_0$ ,  $\gamma$ , s への依存性に関する数値計算結果。 $\beta_a = 0$ の場合。 $\alpha = 1.0$ , v = 0.6, q = 0.5。(a) s = 0.12,  $\gamma = 0.1$ ; (b)  $R_0 = 5.0$ , s = 0.12; (c)  $R_0 = 5.0$ ,  $\gamma = 0.1$ 。

#### 数値計算結果

個体群サイズの極大年から直近の有病率最大年までの年数は,ほとんどの場合,2年または3年 となった(図 23)。

### 7 結び

微胞子虫病が不在の場合には、宿主個体群の純増殖率  $R_0$  について、 $R_0 > 1$  ならば宿主個体群が 幾何級数的に単調増大しながら存続し、 $R_0 < 1$  ならば幾何級数的に単調に絶滅に向かう性質をも つ数理モデルに対して、微胞子虫病が存在し、経口感染率が定数の場合には、 $R_0 > 1$  であっても 宿主個体群が絶滅に向かう場合がある。ただし、有病率は、個体群サイズの存続・絶滅によらず、 時間経過に伴ってある正の平衡有病率に漸近する性質をもつ。

経口感染率に密度依存性がある場合には、微胞子虫病への感染が存在することによって、個体群 サイズが有限値で存続しうる場合がある。それは、純増殖率  $R_0$ が大きすぎない範囲に限られる。  $R_0$ に関するある閾値  $R_c > 1$ が存在し、 $1 \le R_0 < R_c$ ならば、個体群サイズと有病率は有限振幅 をもつ定常振動状態に陥る。文献 [2] には、バッタ目個体群における、有病率の年次振動が報告さ れている。一方、 $R_0 \ge R_c$ の場合には、 $R_0$ が(ある閾値を超えない程度に)大きすぎなければ、個 体群サイズと有病率はある正の平衡値に漸近する年次変動を現す。さらに大きな  $R_0$ に対しては、 個体群サイズは爆発的に増大する。

個体群サイズの年次振動が定常振動状態に陥る場合のより小さな R<sub>0</sub> に対して,振動の振幅はより大きく,個体群サイズと有病率の極大値はより大きく,極小値はより小さい(図 9)。定常振動状態に陥った個体群については,純増殖率がより小さいほど,大発生の年の個体群サイズがより大きいことを意味する結果である。しかし,一方で,純増殖率がより小さいほど,個体群サイズがより

極端に小さくなる年が現れることも意味しているので,個体群の永続性(permanence)の点においては,より脆弱である。なぜならば,著しく小さな個体群サイズは,化学的防除などの人為的要因や自然要因による生態的攪乱によって個体群の絶滅が誘因され易い性質をもつからである。

個体群サイズの年次振動が定常振動状態に陥る場合のより大きな垂直感染率  $\gamma$ に対しては、振動の振幅がより大きい (図 10)。また、病毒性を表すパラメータ s がより小さい、つまり、病毒性がより強いほど、振動の振幅がより大きい (図 11)。以上の結果は、微胞子虫病感染を原因とした個体群サイズと有病率の年次振動が、純増殖率  $R_0$  が大きすぎず、十分に大きな垂直感染率  $\gamma$  があり、病毒性が十分に強い場合に顕在化することを示唆している。

定常振動状態下の個体群サイズの年次変動における極大年間隔についての数値計算による結果に おいて、5年以下の極大年間隔は現れず、6年以上の極大年間隔のみが現れた(図 19)。より小さ い純増殖率  $R_0$  に対して、極大年間隔はより長い。また、より大きい垂直感染率  $\gamma$ 、より強い病毒 性(より小さな s) に対して、極大年間隔はより長い。有病率の極大年間隔についても同様である。 この極大年間隔が、宿主昆虫と微胞子虫病の特性に強く依存する結果とは対照的に、個体群サイズ の極大年から直近の有病率最大年までの年数は、宿主昆虫と微胞子虫病の特性にはほとんど依存せ ず、2~3年という結果が得られた。これらの結果は、文献 [5] に記された、有病率のピークが個 体群サイズのピークから2年遅れて観察できるという記述や、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] において着目された、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。

本論文では,共食いによる個体数の減少の効果は数理モデルに入れていない。しかし,経口感染 率に死骸食の感染個体数に対する密度効果が存在することによって,上記のような結果を得られた 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という現象においては, 幼虫期における死骸食を介した密度効果が重要な役割を果たしている可能性が示唆されていると考 えられる。

### 謝辞

本研究を進め修士論文を執筆するにあたり,厳しく,優しく,厳しく,丁寧にご指導を頂いた瀬 野裕美教授に深く感謝申し上げます。私は,この2年の間に,改めて無力さを感じふてくされたこ とも,日々のご鞭撻によりいじけたこともありました。しかし,瀬野先生は,私のような学生でも 見放さず,学問に関することでも生活に関することでも,いつでも本気で叱咤激励をしてくれる先 生でした。例え2年間が人生の短い期間であっても,瀬野先生に教わることができ,修士論文を書 いたことを幸せに思っています。ありがとうございました。

端川さん,谷地村さんをはじめとする数学教室の先輩方にも大変お世話になりました。博士 課程前期の学生として研究に触れる態度や居酒屋の楽しみかたを教わりました。Lorenzo さん, Emmanuel さんをはじめとする留学生の方にもお世話になりました。学校教育に関する文化の違 いを話すなど,英語が得意ではない私にも気さくに話しかけて頂きました。岩渕君,武居君たち後 輩にも恵まれました。毎日朝から夜まで学習・議論をするひたむきな態度に,活力をもらいまし た。また,奈良坂さんをはじめとする事務員や食堂の従業員の方には,生活のサポートをして頂き ました。最後に,2016 年春に出会ってから,家族のように喜びや苦しさを分かち合ってきた武田 君,六車君,五十嵐さん,半田君に心から感謝します。

研究を行い修士論文を執筆し大学院を修了するということは,学力の有無のみで決まるものでは なく,やる気の持続であったり生活の充実であったり,環境の影響を受けるものだと拝察します。 指導教員である瀬野裕美教授,支えてくれた人たち,祖父母,父母に感謝の意を表します。

### 参考文献

- 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] A.B. Ewen and M.K. Mukerji, 1980. Evaluation of Nosema locustae (Microsporida) as a control agent of grasshopper populations in Saskatchewan, J. Invertebr. Pathol., 35: 295–303.
- [3] T. Habtewold, J. Landen, U. Wenergen and K.-O. Bergman, 1995. Life table for the tef grasshopper, *Aiolopus longicornis*, under laboratory conditions and demographic effects of the pathogen *Nosema locustae*, *Biol. Control*, 5: 497–502.
- [4] W.P. Kemp and B. Dennis, 1993. Density dependence in rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae), Oecologia, 96: 1–8.
- [5] 国見裕久・小林迪弘, 2014. 最新 昆虫病理学, 講談社, 東京.
- [6] L.A. Lacey, D. Grzywacz, D.I. Shapiro-Ilan, R. Frutos, M. Brownbridge and M.X. Goettel, 2015. Insect pathogens as biological control agents: Back to the future, *J. Invertebr. Pathol.*, 132: 1–41.
- [7] C.E. Lange, 2005. The host and geographical range of the grasshopper pathogen Paranosema (Nosema) locustae revisited, J. Orthop. Res., 14(2): 137–141.
- [8] C.E. Lange and M.M. Cigliano, 2005. Overview and perspectives on the introduction and establishment of the grasshopper (Orthoptera: Acridoidea) biocontrol agent *Paranosema locustae* (Canning) (Microsporidia) in the western Pampas of Argentina, *Vedalia*, **12**(1): 61–84.
- [9] 仲井まどか・大野和朗・田中利治, 2009. バイオロジカル・コントロール 害虫管理と天敵の 生物学—, 朝倉書店, 東京.
- [10] J. Règnié, 1984. Vertical transmission of diseases and population dynamics of insects with discrete generations: A model, J. theor. Biol., 107: 287–301.
- [11] 瀬野裕美, 2016. 数理生物学講義【基礎編】 数理モデル解析の初歩, 共立出版, 東京.
- [12] W.-P. Shi, Y.-Y. Wang, F. Lv, C. Guo and X. Cheng, 2009. Persistence of *Paranosema* (*Nosema*) locustae (Microsporidia: Nosematidae) among gasshopper (Orthoptera: Acrididae) populations in the Inner Mongolia Rangeland, China, *BioControl*, 54: 77–84.

- [13] 田中寛, 2015. トノサマバッタの生態と防除, 大阪府立環農水研報, 2: 1-8.
- [14] M.B. Thomas, S.N. Wood and C.J. Lome, 1995. Biological control of locusts and grasshoppers using a fungal pathogen: the importance of secondary cycling, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 259: 265–270.
- [15] M.B. Thomas, 1999. Ecological approaches and the development of "truly integrated" pest management, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 96: 5944–5951.

## 付録 A Nicholson-Bailey モデル

寄生者個体群と宿主個体群のダイナミクスを表す次の2次元差分方程式による数理モデルは Nicholson–Bailey モデルと呼ばれる [11]。

$$H_{k+1} = r e^{-\alpha P_k} H_k + q e^{-\alpha P_k} H_k$$

$$P_{k+1} = \theta P_k + b(1 - e^{-\alpha P_k}) H_k$$
(40)

k+1回目の寄生期間の始めにおける未寄生宿主の個体群密度  $H_{k+1}$  は, k+1回目の寄生期間 の始めにおける新規の未寄生宿主の個体群密度の部分と k回目の寄生期間の始めから k+1回目の 寄生期間の始めまで生き残り,かつ,k+1回目の寄生期間の始めに再び繁殖能力をもった未寄生 宿主の個体群密度の部分との和で与えられる。k回目の寄生期間で寄生を逃れる宿主密度の期待値 は,k回目の寄生期間の始めにおける未寄生宿主の個体群密度  $H_k$  に,第k回目の寄生期間の間に 1 宿主が寄生を逃れる確率  $e^{-\alpha P_k}$ をかけたもので与える。ここで, $\alpha$  は,宿主–寄生者関係におけ る寄生過程の強度の指標となるパラメータであり,より大きな $\alpha$  は,寄生者のより高い宿主探索効 率,寄生のより高い成功率,あるいは,より長い寄生期間を反映し,宿主個体群への寄生の影響が より重篤であることを意味する。なお,寄生を受けた宿主は,繁殖能力を持たないとしている。

k+1回目の寄生期間の始めにおける新規の未寄生宿主の個体群密度の部分は、k回目の寄生期間で寄生を逃れる宿主密度の期待値に、個体群密度に依存しない宿主1個体あたりの繁殖率rをかけたもので与える。k回目の寄生期間の始めからk+1回目の寄生期間の始めまで生き残り、かつ、 k+1回目の寄生期間の始めに再び繁殖能力をもった未寄生宿主の個体群密度の部分は、k回目の寄生期間で寄生を逃れる宿主密度の期待値に寄生期間終了時の未寄生宿主が次の寄生期間まで生き 残り、かつ、再び繁殖能力をもつ確率qをかけたもので与える。

第k+1回目の寄生期間の始めにおける(寄生能力をもつ)寄生者密度  $P_{k+1}$ は,越年した寄生 者の部分個体群と,新規に産生された寄生者の部分個体群の和で表される。越年した寄生者の部分 個体群は,第k回目の寄生期間の始めにおける寄生者密度  $P_k$ に次の寄生期間に再び参加できる能 力を持つ確率  $\theta$  をかけたもので表される。新規に産生された寄生者の部分個体群は,第k回目の寄 生期間で寄生を受けた宿主密度の期待値に,被寄生宿主1個体から産出し,次の寄生期間の寄生過 程に参加できる新規の寄生者個体の期待密度 b をかけたもので表される。第k回目の寄生期間で寄 生を受ける宿主密度の期待値は,第k回目の寄生期間の始めにおける未寄生宿主の個体群密度  $H_k$ に,第k回目の寄生期間の間に1宿主が寄生を受ける確率  $1 - e^{-\alpha P_k}$ をかけたもので表される。

### 付録 B 軌道 $\{P_J(k)\}$ に関する蜘蛛の巣法による解析

蜘蛛の巣法は,関数 g による 1 階差分方程式  $x_{k+1} = g(x_k)$  が生成する数列  $\{x_k\}$  を図式的に表 すことによって, $x_k$  の値の変動の特性を定性的に理解しようとする手法であり,(x, y) 平面に描い た y = g(x) のグラフと原点を通る傾き 1 の直線 y = x を利用し,下記の手順を繰り返すことで, 数列  $\{x_k\}$  がどのように変動するかをグラフ上に描く [11]。

- [1] y = g(x)上の点  $(x_k, g(x_k)) = (x_k, x_{k+1})$ から y = x に交わる水平線分を引き、交点  $(x_{k+1}, x_{k+1})$ を定める;
- [2]  $y = x 上の点 (x_{k+1}, x_{k+1})$ から y = g(x) に交わる鉛直線分を引き、交点  $(x_{k+1}, g(x_{k+1})) = (x_{k+1}, x_{k+2})$ を定める。

ただし、蜘蛛の巣法の適用は、y = g(x)が単調増加な範囲においては  $x_k$  の変動特性を定性的に示 す強力的な手法であるが、y = g(x)が単調減少な範囲においては  $x_k$  の変動特性の解析についての (有益ながら)補助的手法にすぎない。

有病率  $P_J(k)$  の年次変動ダイナミクスを与える式 (14) に関する平衡点の存在性と安定性についての議論に応用する場合には、 $0 \le x \le 1$ に対して、

$$y = f(x) = \frac{c_{11} + c_{12}x}{c_{21} - c_{22}x}$$

とおく。5 節における経口感染率が定数の場合についての議論では,  $P_J(k+1) = f(P_J(k))$  に対し て蜘蛛の巣法を用いると, 図 24 が得られる。曲線 y = f(x) と y = x の交点は, 方程式  $P_J^* = f(P_J^*)$ を満たす点  $(P_J^*, P_J^*)$  であり, 平衡点を表す。図 24 から得られる  $P_J(k+1) = f(P_J(k))$  が生成す る軌道  $\{P_J(k)\}$  により, 有病率  $P_J(k)$  ( $\leq 1$ ) が, その初期値によらない特定の正値  $P_J^*$  に単調に 漸近収束することがわかる。

## 付録 C 経口感染率が定数の場合の数理モデルの平衡点 (0,0) に関 する固有値解析

平衡点 (0,0) をもつ 2 次元線形差分方程式系は,行列 A を用いて以下のように書き表すことができる。

$$\begin{bmatrix} x_{k+1} \\ y_{k+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_k \\ y_k \end{bmatrix}$$
(41)

一般に,  $x_k \ge y_k$ の一般解は行列 A が 2 つの異なる固有値  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$  をもつとき,次のように書き表 すことができる。

$$\begin{cases} x_k = c_{x1}\lambda_1^k + c_{x2}\lambda_2^k \\ y_k = c_{y1}\lambda_1^k + c_{y2}\lambda_2^k \end{cases}$$



図 24  $P_J(k+1) = f(P_J(k))$ への蜘蛛の巣法の適用。

 $c_{x1}, c_{x2}, c_{y1}, c_{y2}$ は、初期条件  $(x_0, y_0)$ によって定まる定数である。2 つの固有値の絶対値が、1 よりも小さいとき、 $k \to \infty$  で (x, y) = (0, 0)となることがわかる。2 つの固有値の絶対値が1よ り小さい条件が、x、y が個体群サイズを表すときの絶滅条件である。

行列 A の固有値  $\lambda$  に関する固有方程式 det $(A - \lambda E) = 0$  は,行列 A の行列式 det $A := a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$  と対角和 tr $A := a_{11} + a_{22}$ を用いて,次の二次方程式

$$f(\lambda) = \lambda^2 - (\mathrm{tr}A)\lambda + \mathrm{det}A = 0$$

となる。この二次方程式において,実数解があるならば, $f(1) \ge f(-1)$ が正で,かつ,頂点がx軸の -1から1の間にあるとき,固有値の絶対値が1よりも小さい。また,虚数解の場合には,detA < 1が相当する条件である。

方程式 f(x) = 0 が実数解をもつとき, trA による場合分け (a) trA ≥ 0, (b) trA < 0 を考える と, (a) の場合,条件 f(-1) > 0 は条件 f(1) > 0 に含まれるので,2つの条件 detA + 1 > trA, trA < 2 が導ける。(b) の場合,条件 f(1) > 0 は条件 f(-1) > 0 に含まれるので,2つの条 件 detA + 1 > -trA, trA > -2 が導ける。よって,2つの場合 (a) と (b) によらない条件 |trA| < min{detA + 1,2} が得られるが,解と係数の関係より,  $|\lambda_1| < 1$  かつ  $|\lambda_2| < 1$  ならば 0 < detA + 1 < 2 が成り立つので, |trA| < detA + 1 が成り立てばよいことがわかる。条件 |detA| < 1を要求したことに注意すると,結論として,2つの式 |trA| < detA + 1 かつ |detA| < 1が絶滅条件である。また,固有値が虚数の場合においても,以上の条件は満たされるため,絶滅条 件は等しい。 経口感染率が定数の場合の数理モデルに関する5節の議論に応用すれば、幼虫の絶滅条件と成虫の絶滅条件が等しいことに注意すると、式(8)から、結果として、絶滅条件

$$\begin{cases} s\gamma(1-\beta_a)R_0^2 - \{s\gamma+1-\beta_a+s(1-\gamma)\beta_a\}R_0 + 1 > 0\\ s\gamma(1-\beta_a)R_0^2 < 1 \end{cases}$$

が導かれる。これらの2つの条件をさらに詳細に検討すれば、5節で得られる条件 (28) と一致することが容易にわかる。

### 付録 D 経口感染率が定数の下での特殊な場合の有病率の年次変動

垂直感染率  $\gamma = 0$  の場合,式 (14) から,幼虫期の始めの有病率  $P_J$  は,常に 0 である。垂直感 染が存在しない場合であり、すべての新規幼虫は未感染である。一方,成虫期の始めの有病率  $P_A$ は,式 (16) により,

$$P_A(k) = \frac{(1-v)\beta_a}{1-\beta_a + (1-v)\beta_a}$$

となることがわかる。

垂直感染率  $\gamma = 1$  の場合,幼虫期の始めの有病率  $P_J$  は,式 (14) に関する蜘蛛の巣法により,  $\beta_a < 1 - (1 - v)\sigma$  ならば,年次的に幼虫期における平衡有病率 (19) について  $\gamma = 1$  としたものに 近づき, $\beta_a > 1 - (1 - v)\sigma$  ならば,年次的に1 に近づくことがわかる。同様に,成虫期の始めの 有病率  $P_A$  は, $\beta_a < 1 - (1 - v)\sigma$  ならば,年次的に成虫期の平衡有病率 (21) について  $\gamma = 1$  とし たものに近づき, $\beta_a > 1 - (1 - v)\sigma$  ならば,年次的に1 に近づくことがわかる。この結果は,経 口感染率  $\beta_a$  が閾値  $1 - (1 - v)\sigma$  を超えているならば,そのときに限り,微胞子虫病が昆虫集団全 体に広がることを意味する。

一方,経口感染率  $\beta_a = 0$ の場合には、幼虫期の始めの有病率  $P_J$  と成虫期の始めの有病率  $P_A$ がいずれも年次的に 0 に近づくことが、式 (14)、(16) に関する蜘蛛の巣法によりわかる。また、経 口感染率  $\beta_a = 1$ の場合には、幼虫期の始めの有病率  $P_J$  は式 (14) から  $\gamma$  となり、成虫期の始めの 有病率  $P_A$  は式 (16) から 1 になる。

さらに特殊な場合として、 $\gamma = 0$ かつ  $\beta_a = 0$ の場合には、幼虫期の始めの有病率  $P_J$ と成虫期 の始めの有病率  $P_A$  はいずれも、式 (14)、(16) から 0 になる。垂直感染も水平感染も存在しない 場合であり、当然の結果である。 $\gamma = 0$ かつ  $\beta_a = 1$ の場合には、幼虫期の始めの有病率  $P_J$ は、 式 (14) から 0 になるが、成虫期の始めの有病率  $P_A$ は、式 (16) から 1 になる。 $\gamma = 1$  かつ  $\beta_a = 0$ の場合には、幼虫期の始めの有病率  $P_J$ は、式 (14) に関する蜘蛛の巣法により、初期値  $P_J(0) = 1$ のならば 1 であるが、 $0 \le P_J(0) < 1$ ならば年次的に 0 に近づくことがわかる。同様に、成虫期の 始めの有病率  $P_A$ は、式 (16) から、初期値  $P_A(0) = 1$ ならば 1 であるが、 $0 \le P_A(0) < 1$ ならば 年次的に 0 に近づく。 $\gamma = 1$ かつ  $\beta_a = 1$ の場合には、幼虫期の始めの有病率  $P_J$ と成虫期の始め の有病率  $P_A$  はいずれも 1 になる。経口感染によりすべての成虫が微胞子虫に感染し、感染成虫か ら生まれる幼虫は垂直感染によりすべて感染するので、当然の結果である。

### 付録 E 非自明な平衡点の局所安定性解析の手順と基礎事項

本付録では、Nicholson–Bailey モデル (40) を例に、2 次元の差分方程式系に関する平衡点  $(H^*, P^*)$  の局所安定性解析の手順と関連する基礎事項について述べる。まず、式 (40) の自明な平 衡点  $(H^*, P^*) = (0, 0)$  の局所安定性を調べる。

平衡点  $(H^*, P^*) = (0, 0)$  からの摂動  $(h_k, p_k) = (H_k - H^*, P_k - P^*)$  に関する差分方程式系を 考える。今, (H, P) 相平面における平衡点  $(H^*, P^*) = (0, 0)$  の近傍での状態  $(H_k, P_k)$  の時間変 動を考えるので,  $|h_k| \ll 1$ ,  $|p_k| \ll 1$  を仮定する。また,指数関数について,

$$e^{-ax} = 1 - ax + \sum_{k=2}^{\infty} \frac{(-ax)^k}{k!}$$

であることを用いると、自明な平衡点  $(H^*, P^*) = (0, 0)$  からの摂動  $(h_k, p_k)$  に関する次の差分方 程式系が得られる:

$$h_{k+1} = (r+q)h_k\{1 - \alpha p_k + o(p_k)\}\$$
  
$$p_{k+1} = \theta p_k + bh_k\{\alpha p_k - o(p_k)\}\$$

 $o(p_k)$ は、 $p_k$ についての 2 次以上の剰余関数項を表している。仮定  $|h_k| \ll 1$ 、 $|p_k| \ll 1$  から、 $h_k$ と  $p_k$ に関する 2 次以上の項を無視すれば、次の線形化方程式系

$$\begin{aligned} h_{k+1} &= (r+q)h_k \\ \tilde{p}_{k+1} &= \theta \tilde{p}_k \end{aligned}$$

$$(42)$$

が導出できる。 $(\hat{h}_k, \hat{p}_k)$ の時間変動は,自明な平衡点(0, 0)の近傍における摂動 $(h_k, p_k)$ の時間変動を近似する。

自明な平衡点に関する線形化方程式系 (42) の 2 つの差分方程式は独立しており, $\tilde{h}_k$ , $\tilde{p}_k$ の等比 数列を与える。ある寄生期間における寄生者が次の寄生期間まで生き残り,かつ,その寄生過程に 参加できる能力をもつ確率  $\theta < 1$  より, $k \to \infty$  において  $\tilde{p}_k \to 0$  である。そして,r+q < 1 な らば, $k \to \infty$  において  $\tilde{h}_k \to 0$  である。r+q = 1 ならば,系 (40) により, $P_k > 0$  である限り  $H_{k+1} < H_k$  なので, $k \to \infty$  において  $H_k \to 0$  である。r+q > 1 ならば, $\tilde{h}_k \to \infty$  である。よっ て,系 (40) の自明な平衡点 (0,0) は, $r+q \leq 1$  ならば漸近安定,r+q > 1 ならば不安定である という結論が得られた。

次に, Nicholson–Bailey モデル (40) の非自明な平衡点の存在性と局所安定性を調べる。系 (40) から, 非自明な平衡点  $(H^*, P^*)$  は,次の連立方程式の解である:

$$H^{*} = (r+q)e^{-\alpha P^{*}}H^{*}$$

$$P^{*} = \theta P^{*} + b(1 - e^{-\alpha P^{*}})H^{*}$$
(43)

この連立方程式の解として得られる非自明な平衡点は,

$$(H^*, P^*) = \left(\frac{1-\theta}{\alpha b \{1 - 1/(r+q)\}} \ln(r+q), \frac{1}{\alpha} \ln(r+q)\right)$$
(44)

であり,数理モデルとして意味を持つ正の平衡点として存在するための必要十分条件は,r+q>1である。前記の自明な平衡点の局所安定性解析の議論と同様に,仮定  $|h_k| \ll 1$ ,  $|p_k| \ll 1$ を用い,系 (40) により,非自明な平衡点  $(H^*, P^*)$ からの摂動  $(h_k, p_k) = (H_k - H^*, P_k - P^*)$ に関する次の差分方程式系が得られる:

$$h_{k+1} = h_k \{1 - \alpha p_k + o(p_k)\} - H^* \{\alpha p_k - o(p_k)\}$$
  
$$p_{k+1} = bh_k [1 - e^{-\alpha P^*} \{1 - \alpha p_k + o(p_k)\}] + \theta p_k + bH^* e^{-\alpha P^*} \{\alpha p_k - o(p_k)\}$$

仮定  $|h_k| \ll 1$ ,  $|p_k| \ll 1$  から,  $h_k \ge p_k$  に関する 2 次以上の項を無視すれば, 次の線形化方程式系

$$\tilde{h}_{k+1} = \tilde{h}_k - \alpha H^* \tilde{p}_k 
\tilde{p}_{k+1} = b(1 - e^{-\alpha P^*}) \tilde{h}_k + (\theta + \alpha b H^* e^{-\alpha P^*}) \tilde{p}_k$$
(45)

が導出できる。

系 (45) の一般解  $(\tilde{h}_k, \tilde{p}_k)$  は,行列

$$A = \begin{bmatrix} 1 & -\alpha H^* \\ b(1 - e^{-\alpha P^*}) & \theta + \alpha b H^* e^{-\alpha P^*} \end{bmatrix}$$
(46)

の固有値を用いて,以下のように与えられる。行列 A の固有値が異なる 2 つの実数  $\lambda_+$ ,  $\lambda_-$  の 場合,

$$\tilde{h}_k = c_{h1}\lambda_+^k + c_{h2}\lambda_-^k \tag{47}$$

$$\tilde{p}_k = c_{p1}\lambda_+^k + c_{p2}\lambda_-^k \tag{48}$$

行列 A の固有方程式の解が重解 λ の場合,

$$\tilde{h}_k = (c_{h1} + c_{h2}k)\lambda^k \tag{49}$$

$$\tilde{p}_k = (c_{p1} + c_{p2}k)\lambda^k \tag{50}$$

行列 A の固有値が虚数  $\lambda$ ,  $\overline{\lambda}$  の場合,

$$\tilde{h}_k = |\lambda|^k (c_{h1} \cos k\phi + c_{h2} \sin k\phi) \tag{51}$$

$$\tilde{p}_k = |\lambda|^k (c_{p1} \cos k\phi + c_{p2} \sin k\phi) \tag{52}$$

である。 $\phi = \arg \lambda$  であり,  $c_{h1}$ ,  $c_{h2}$ ,  $c_{p1}$ ,  $c_{p2}$  は初期条件 ( $\tilde{h}_0$ ,  $\tilde{p}_0$ ) によって定まる定数である。こ れらの一般解により,線形化系 (45) について,式 (46) によって定義される行列 A のすべての固有 値の絶対値が1よりも小さいならば,非自明な平衡点は漸近安定であること,1よりも大きいなら ば,非自明な平衡点は不安定であることがわかる。

式(46)によって定義される行列 Aの固有値を定める固有方程式

$$\lambda^2 - (\mathrm{tr}A)\lambda + \mathrm{det}A = 0 \tag{53}$$

において,

$$trA = 1 + \theta + \alpha b H^* e^{-\alpha P^*}$$
(54)

$$\det A = \theta + (1 - \theta) \frac{\ln (r + q)}{1 - 1/(r + q)}$$
(55)

である。非自明な平衡点の存在条件はr+q > 1であり、このとき、 $\ln(r+q)/\{1-1/(r+q)\} > 1$ となることから、 $\det A > 1$ である。方程式 (53) について、二次方程式の解と係数の関係より、固有値が実数ならば、2つの固有値の積、つまり、 $\det A$ が1より大きいことから、2つの固有値の符号が等しく、少なくともそのうち1つは絶対値が1よりも大きくなければならない。また、固有値が虚数ならば、2つの固有値の積、つまり  $\det A$ が1より大きいことから、固有値の絶対値は1より大きい。従って、Nicholson-Bailey モデル (40)の非自明な平衡点は存在しても常に不安定である。

### 付録 F 数値計算プログラム

Clear["Global'\*"];

```
tmax = 500;
kmax = 200;
arange = 10^{-6};
[Xi] = 0.2;
\[Gamma] = 0.1;
[Beta]0 = 0.0;
smin = 0.0;
smax = 0.2;
mesh = 200;
ds = (smax - smin)/(mesh);
v = 0.5;
q = 0.6;
fji[x_, y_] := (1/\langle Xi \rangle) s \langle Gamma \rangle x
                   + (1/\[Xi]) s \[Gamma] (1 - (1 \- \[Beta]0) Exp[- x]) y;
fjs[x_, y_] := (1/\langle Xi \rangle) s (1 - \langle Gamma \rangle) x
                   + ((1/\[Xi]) (1 - \\[Beta]0) Exp[- x]
                        + (1/\[Xi]) s (1 - \[Gamma]) (1 - (1 - \[Beta]0) Exp[- x])) y;
pert = 6.0;
solh = \{\};
solp = {};
solg = \{\};
soltt = {};
solrr = {};
diffdata = {};
```

```
{
s = smin + j ds;
hh[0] = Log[((1/\langle Xi]) (1 - (1/\langle Xi]) s \langle Gamma] - s + s \langle Gamma]))/(1 - (1/\langle Xi]) s)]
                     (1 + 10<sup>(-pert)</sup>);
pp[0] = (((1/[Xi]) s (1 - [Gamma]))
              /(1 - ((1/\[Xi]) Exp[-hh[0]]
                 + (1/\[Xi]) s (1 - \[Gamma]) (1 - Exp[-hh[0]]))) hh[0] (1 + 10^(-pert));
Do [
  {
  hh[t + 1] = fji[hh[t], pp[t]];
  pp[t + 1] = fjs[hh[t], pp[t]];
  },
  {t, 0, tmax}
  ];
h[0] = hh[tmax];
p[0] = pp[tmax];
Do[
  {
  h[k + 1] = fji[h[k], p[k]];
  p[k + 1] = fjs[h[k], p[k]];
   solh = Append[solh, {s, h[k]/(1 - (1 - v) (1 - q))}];
   solp = Append[solp, {s, p[k]/(1 - (1 - v) (1 - q))}];
  solg = Append[solg, {s, h[k]/(h[k] + p[k])};
  }
  \{k, 0, kmax\}
  ];
maxt = Max[Table[p[k] + h[k], {k, 0, kmax + 1}]];
mint = Min[Table[p[k] + h[k], {k, 0, kmax + 1}]];
maxr = Max[Table[h[k]/(p[k] + h[k]), {k, 0, kmax + 1}]];
minr = Min[Table[h[k]/(p[k] + h[k]), {k, 0, kmax + 1}]];
solt = {};
solr = \{\};
 datnt = 0;
datnr = 0;
If[maxt - mint > arange && maxr - minr > arange,
```

Do[

```
{Do[
  {
  If[
   h[kk] + p[kk] \le h[kk + 1] + p[kk + 1] \&\&
    h[kk + 1] + p[kk + 1] >= h[kk + 2] + p[kk + 2],
    solt = Append[solt, kk + 1]];
   If[
   h[kk] + p[kk] \le h[kk + 1] + p[kk + 1] \&\&
    h[kk + 1] + p[kk + 1] >= h[kk + 2] + p[kk + 2],
    datnt = datnt + 1];
   If[
   h[kk]/(h[kk] + p[kk]) \le h[kk + 1]/(h[kk + 1] + p[kk + 1]) \&\&
    h[kk + 1]/(h[kk + 1] + p[kk + 1]) >=
     h[kk + 2]/(h[kk + 2] + p[kk + 2]),
    solr = Append[solr, kk + 1]];
   If[
   h[kk]/(h[kk] + p[kk]) \le h[kk + 1]/(h[kk + 1] + p[kk + 1]) \&\&
    h[kk + 1]/(h[kk + 1] + p[kk + 1]) >=
      h[kk + 2]/(h[kk + 2] + p[kk + 2]), datnr = datnr + 1];
  },
  \{kk, 0, kmax - 1\}
 ];
 z1 = Table[{s, solt[[n + 1]] - solt[[n]]}, {n, 1, datnt - 1}];
 z2 = Table[{s, solr[[n + 1]] - solr[[n]]}, {n, 1, datnr - 1}];
 soltt = Append[soltt, z1];
 solrr = Append[solrr, z2];
Do[{
   selectr = {};
   selectcounter = 0;
  Do[{
     If[
       solr[[k]] - solt[[m]] >= 0 &&
        solt[[m + 1]] - solr[[k]] >= 0,
       {selectr = Append[selectr, solr[[k]]];
        selectcounter = selectcounter + 1;}
       ];
    }, {k, 1, datnr}
   ];
   If[selectcounter > 0,
    {
     If[selectcounter == 1, ppeaktime = selectr[[1]],
      {ppeaktime = selectr[[1]];
```

```
Do[If[h[ppeaktime]/(h[ppeaktime] + p[ppeaktime]) <</pre>
              h[selectr[[n]]]/(h[selectr[[n]]] + p[selectr[[n]]]),
             ppeaktime = selectr[[n]]
             ], {n, 2, selectcounter}
            ];
           }
          ];
         diffdata = Append[diffdata, {{s, ppeaktime - solt[[m]]}}];
         }];
       }, {m, 1, datnt - 1}
      ];
     },
    {soltt = Append[soltt, {{s, 1}}];
     solrr = Append[solrr, {{s, 1}}];
     }];
   }
  {j, 1, mesh}
  ];
maxh = Max[Table[solh[[k, 2]], {k, 1, (kmax + 1) mesh}] // Flatten];
maxp = Max[Table[solp[[k, 2]], {k, 1, (kmax + 1) mesh}] // Flatten];
maxg = Max[Table[solg[[k, 2]], {k, 1, (kmax + 1) mesh}] // Flatten];
vmax = Max[{maxh, maxp, maxg}];
gr0 = ParametricPlot[{\[Xi], y}, {y, 0, vmax}, PlotStyle -> {Dashed}];
maxhaba1 = 15;
maxhaba2 = 15;
maxhaba3 = 3.0;
grh = ListPlot[solh, PlotRange -> {{0, smax}, {0, maxh}},
  PlotStyle -> {Red, PointSize[0.0015]}]
grp = ListPlot[solp, PlotRange -> {{0, smax}, {0, maxp}},
  PlotStyle -> {Red, PointSize[0.0015]}]
grg = ListPlot[solg, PlotRange -> {{0, smax}, {0, maxg}},
  PlotStyle -> {Red, PointSize[0.0015]}]
haba1 = ListPlot[Flatten[soltt, 1], PlotRange -> {{smin, smax}, All},
  PlotStyle -> {Blue}, AxesOrigin -> {0, 0}]
haba2 = ListPlot[Flatten[solrr, 1], PlotRange -> {{smin, smax}, All},
  PlotStyle -> {Red}, AxesOrigin -> {0, 0}]
haba3 = ListPlot[diffdata, PlotRange -> {{smin, smax}, All},
  PlotStyle -> {Red}, AxesOrigin -> {0, 0}]
```





図 25 系 (7) の  $(J_I, J_S)$ -相平面におけるアトラクターの数値計算例。 $\beta_a = 0$  の場合。 $\alpha = 1.0, \gamma = 0.1, v = 0.6, q = 0.5, (J_I(0), J_S(0)) = (2.0, 40.0)$ 。



図 26 系 (7) の  $(J_I + J_S, P_J)$ -相平面におけるアトラクターの数値計算例。 $\beta_a = 0$  の場合。  $\alpha = 1.0, \gamma = 0.1, v = 0.6, q = 0.5, (J_I(0), J_S(0)) = (2.0, 40.0)$ 。