

生態学的相互作用が害虫駆除による害虫増加を引き起こす — 数理モデルによって示唆される新しい可能性 —

Native Interspecific Reaction May Cause The Paradox of Pest Control:
A New Possibility Implied by Mathematical Model

瀬野裕美

広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻

Hiromi SENO

Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of Science,
Hiroshima University, Higashi-hiroshima 739-8526 JAPAN
seno @ math.sci.hiroshima-u.ac.jp

We analyze a general time-discrete mathematical model of host-parasite population dynamics with harvesting, in which the host can be regarded as a pest. We harvest a portion of the host population at a moment in each year. The principal target of the harvesting is the host. Our model involves the density effect on the host population. We investigate the condition in which the harvesting of the host results in an eventual increase of its equilibrium population size, analytically proving that the paradoxical increase could occur even when the harvesting does not directly affect the parasite population at all. Our results imply that for a family of pest-enemy systems, the paradox of pest control could be caused essentially by the interspecific relationship and the intraspecific density effect.

1 はじめに

農業における害虫防除の問題は実験的、理論的に重要な課題として研究され続けている ([6, 8, 9, 12, 15, 17, 18, 20, 21, 25])。様々な農薬が害虫防除に使われるが、散布開始後初期のみ効果がみられ、後に害虫密度がむしろ増大する場合がある。害虫防除の目的とは矛盾するこのような現象は誘導多発生 (resurgence) と呼ばれることがあり、多くの研究が行われてきた (たとえば, [2, 3, 4, 5, 7, 18, 25] を参照)。DeBach [3] による狭い定義では、誘導多発生とは、農薬による天敵の減少による害虫の異常かつ急速な復活 [10, 16] を指していたが、近年、他の原因による誘導多発生の生起が研究的に明らかになり、より広い意味として、しばしば、農薬散布などによる害虫防除操作が原因となって起こる逆説的な (paradoxical) 害虫密度の増大を指す語として用いられる [18]。広い意味での誘導多発生としては、たとえば、害虫における農薬抵抗性 (pesticide-resistance) が出現する場合 (総説として文献 [18] を参照) や農薬の効果によって害虫の餌となる作物が害虫にとってより好適になる場合 (trophobiosis) [1, 18]、亜致死濃度 (sublethal dose) の農薬によって、害虫の増殖率が生理的に上昇する場合 (hormesis, homoligosis) [11, 13, 16, 18] がある。本稿では、これらの特別な原因が存在しなくとも、生態的な種間関係や密度効果のバランスによって誘導多発生現象が生起しうる可能性を一般的な数理モデルの解析結果によって理論的に示しうることについて述べる。

2 数理モデル

一般的な寄生者-宿主系個体群ダイナミクスの離散時間モデルは次のように与えられる：

$$\begin{aligned}h_{t+1} &= \lambda R(h_t) \Pi(h_t, p_t) h_t; \\p_{t+1} &= \mu \{1 - \Pi(h_t, p_t)\} h_t.\end{aligned}\tag{1}$$

ここで、 $h > 0$ について $0 < R(h) < \infty$, $\lim_{h \rightarrow 0+} R(h)h = 0$, $h \geq 0$, $p \geq 0$ について $0 \leq \Pi(h, p) \leq 1$ かつ $\Pi(h, 0) = 1$ が満たされる。 h_t, p_t は、それぞれ、 t 年目の (寄生期間の) 初めにおける宿主密度、寄生者密度である。 $\lambda R(h_t)$ が宿主の個体あたり増殖率を意味し、関数 R が宿主個体群内の密度効果 (density effect)

を導入する。もしも、関数 $R(h)$ が $h > 0$ について単調減少であり、 $R(0) < \infty$ ならば、正値パラメータ λ は内的自然増殖率を意味する。関数 Π は、宿主の寄生回避確率を意味しており、一般には宿主密度と寄生者密度の関数である。正値パラメータ μ は、寄生された宿主個体あたりの寄生者増殖率である。寄生者-宿主系個体群ダイナミクスの最もよく知られた離散時間モデルのひとつ、Nicholson-Bailey モデル [19] では $R(h) \equiv 1$, $\Pi(h, p) = e^{-\alpha p}$ (α, T は正定数) と与えられ、宿主個体群内密度効果は導入されていない。

Matsuoka and Seno [14] は、系 (1) に宿主個体群への削減効果を導入した次の様式の数理モデルについて考察した：

$$\begin{aligned} h_{t+1} &= \lambda \{ \theta R(h_t) + (1 - \theta) R((1 - \rho) h_t) \} (1 - \rho) \Pi(\bar{p}_t) h_t; \\ p_{t+1} &= \mu (1 - \rho) \{ 1 - \Pi(\bar{p}_t) \} h_t. \end{aligned} \quad (2)$$

ただし、 $\bar{p}_t = \{1 - (1 - \theta)f(\rho)\}p_t$ である。ここで、パラメータ ρ ($0 \leq \rho < 1$) は、宿主〔害虫〕個体群をターゲットとした農薬散布や一時的な生物防除操作（不妊天敵の導入など）などによる削減率である。また、正定数 θ ($0 \leq \theta \leq 1$) は、削減操作が行われるタイミングに関するパラメータである。削減操作は、 $\theta = 0$ の場合、寄生時期以前に、 $\theta = 1$ の場合、寄生時期以後に行われることに対応している。 $0 < \theta < 1$ の場合、削減操作は寄生期間中のある時点で行われる。さらに、 $f(\rho)$ は、宿主〔害虫〕個体群をターゲットにした削減操作による派生効果として、寄生者〔天敵〕個体群の削減率を導入するものである（数理モデリングの詳細は [14] 参照）。Matsuoka and Seno [14] では、特に、 $R(h) = 1/(1 + bh)$, $\Pi(p) = e^{-\alpha p}$ の場合が考察された。宿主個体群ダイナミクスにおいて導入された密度効果は Beverton-Holt 型であり、正値パラメータ b が密度効果の強さを表す。寄生者が不在の場合、宿主個体群は、任意の正の初期値に対して、与えられたパラメータによって唯一定まる平衡個体群サイズに漸近収束する（logistic 型増殖）。寄生過程は、Nicholson-Bailey モデルと同様に、Poisson 過程として数理モデリングされている [22]。

3 削減操作による害虫の誘導多発生

Matsuoka and Seno [14] による数理モデル (2) の解析により、削減によって系における宿主〔害虫〕個体群の平衡サイズ（平衡点における値）が必然的に増加することが数学的に証明された（図 1 参照）。この結果は、寄生者〔天敵〕個体群に削減の効果が全く及ばない場合（ $f(\rho) = 0$ ）でも成り立つ。また、宿主個体群ダイナミクスにおいて、Beverton-Holt 型の密度効果関数を Ricker 型 $R(h) = e^{-\beta h}$ に入れ替えた場合にも同様の結果が数値計算によって示された。ただし、Beverton-Holt 型の密度効果関数と負の二項分布型（negative binomial distribution type）の寄生回避確率関数 $\Pi(p) = [1 + \{1 - (1 - \theta)f(\rho)\}p/k]^{-k}$ (k は正定数) の組み合わせによる数理モデルの場合には、密度効果パラメータ b と集中度パラメータ k の値の組み合わせによっては誘導多発生が起こらない場合があることも数値計算によって示された。Matsuoka and Seno [14] による数理モデル解析の結果は、削減による生態学的相互作用（密度効果&寄生関係）のバランスに対する攪乱が原因となって害虫の誘導多発生が生起する可能性を示唆している。

実は、Matsuoka and Seno [14] による結果は、数理モデル (2) のより一般的な枠組みで理解することができる [24]。系 (2) における関数 $R = R(h)$ と $\Pi = \Pi(p)$ （寄生確率が寄生者密度のみに依存する場合のみ考える）について、以下を仮定する： $R(0) = 1$, $\lim_{h \rightarrow \infty} R(h) = 0$, $h > 0$ について $R'(h) < 0$, $\Pi(0) = 1$, $\lim_{p \rightarrow \infty} \Pi(p) = 0$, $p \geq 0$ について $\Pi'(p) < 0$ かつ $\Pi''(p) \geq 0$ 。また、宿主〔害虫〕個体群への削減操作自体による寄生者〔天敵〕個体群への直接の影響はないものとし、 $f(\rho) = 0$ とする。これらの仮定を満たす十分に滑らかな関数 R と Π に対して次の条件が満たされる系 (2) の共存平衡点 (h^*, p^*) について、削減率 ρ の微小な上昇が h^* の増加を引き起こすことを証明できる [24]：

$$\left[\theta \cdot R\left(\frac{Q(p)}{1-\rho}\right) \frac{d}{dp} \log \{Q(p)\Pi(p)\} + (1 - \theta) \cdot R(Q(p)) \frac{d}{dp} \log \{R(Q(p))Q(p)\Pi(p)\} \right]_{p=p^*} < 0 \quad (3)$$

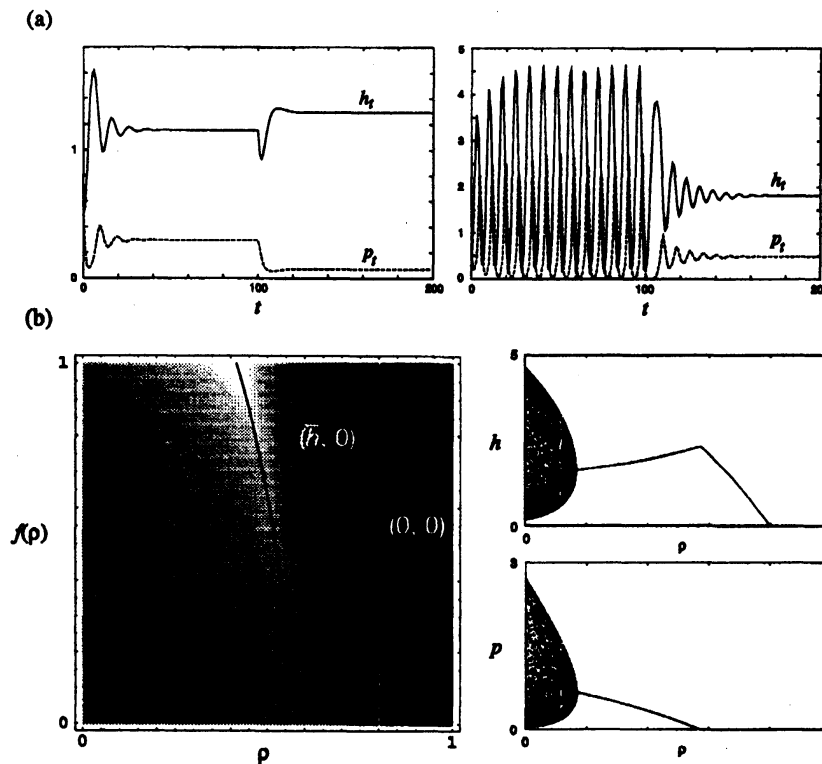


Fig. 1: Matsuoka and Seno [14] による数理モデル (2) (詳細は本文参照) に関する数値計算結果。(a) 削減の導入による個体群サイズ遷移。 $\beta = 0.75$; $\theta = 0.5$; $f(\rho) = 0$ 。 $\lambda = 2.5$, $\rho = 0.2$ (左図) と $\lambda = 5.0$, $\rho = 0.3$ (右図) の場合。削減は $t = 100$ において開始。後者の場合には、削減開始後、カオス変動が平衡点への漸近収束へと遷移する。(b) $t \rightarrow \infty$ における極限状態の $(\rho, f(\rho))$ -依存性。 $\lambda = 5.0$; $b = 0.75$; $\theta = 0.5$; $\alpha = \mu = 1$ 。density plot におけるより濃い領域では宿主個体群の時間平均密度がより小さい。分岐図は $f(\rho) = 0$ の場合。

ただし、 $Q(p) = p/[\mu\{1 - \Pi(p)\}]$ (p の単調増加関数) である。一方、仮定を満たす任意の関数 R と Π に対して、共存平衡点における寄生者個体群密度 p^* は (宿主個体群に対する) 削減率 ρ について単調減少であること (一種の間接効果) も証明できる。これらは、 $\partial h^*/\partial \rho$ と $\partial p^*/\partial \rho$ を数学的に調べることによって直接的に得られる結果である。

系 (2) において誘導多発生が現れる必要十分条件 (3) より、もしも、関数 Π が次の十分条件を満たすならば、平衡点における宿主個体群密度 h^* が削減率 ρ について単調増加になることが容易にわかる：任意の $p > 0$ に対して、

$$\frac{d}{dp} \{Q(p)\Pi(p)\} < 0. \quad (4)$$

実は、Matsuoka and Seno [14] による数理モデルの場合、すなわち、 $\Pi(p) = e^{-\alpha p}$ の場合、この十分条件 (4) が満たされるので、削減のタイミング θ などのパラメータに依存せず、必然的に誘導多発生が現れる。

対照的に、 $\theta = 1$ の場合において、負の二項分布型の寄生回避確率関数 $\Pi(p) = (1 + p/k)^{-k}$ (k は正定数) による系 (2) について、 $k > 1$ の場合には必然的に誘導多発生が生起し、 $k < 1$ の場合には決して誘導多発生は現れないことが容易に証明できる。よって、誘導多発生は、寄生確率の寄生者密度への依存特性に強く依存している。実際、より一般的な寄生回避確率関数 $\Pi(p) = (1 + Cp^\alpha)^{-\beta}$ (C, α, β は正定数) につ

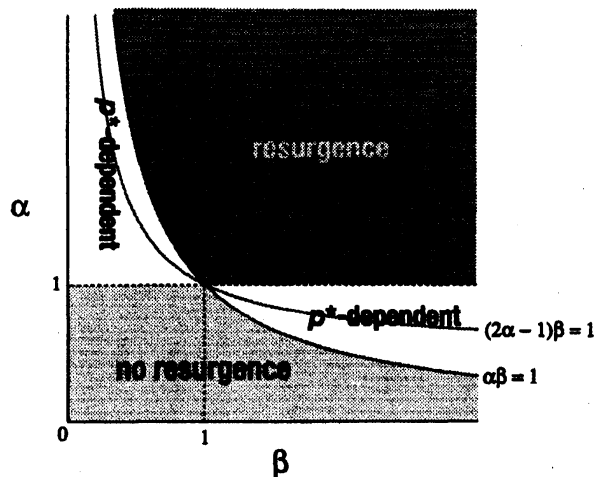


Fig. 2: 系 (2) について, $\theta = 1$, $\Pi(p) = (1 + Cp^\alpha)^{-\beta}$ (C, α, β は正定数) の場合における誘導多発生の生起に関する理論的結果 [24]。領域 p^* -dependence については, 誘導多発生の生起は, 密度効果関数 R や他のパラメータに依存する。

いて, 図 3 に示すような結果が得られる。この結果では, 大凡, 高い寄生者密度においても寄生確率がそれほど大きくならない場合には誘導多発生は現れないが, 高い寄生者密度において寄生確率が相当に大きくなる場合には誘導多発生は必然的に現れる。また, 密度効果関数 R の特性や他のパラメータ値が誘導多発生の生起を左右する場合もあることがわかる。

一方, 条件 (3) より, 関数 R と Π が次の十分条件を満たすならば, 平衡点における宿主個体群密度 h^* が削減率 ρ について単調減少になることが容易にわかる: 任意の $p > 0$ に対して,

$$\frac{d}{dp} \{R(Q(p))Q(p)\Pi(p)\} > 0. \quad (5)$$

すなわち, この条件は, 系 (2) において誘導多発生が決して現れないための十分条件である。この十分条件が成り立つためには, 密度効果関数 R の密度への感受性が十分に弱い (R' の絶対値が十分に小さい) ことが必要である。つまり, 宿主 [害虫] 個体群が十分に弱い密度効果を持つことが必要であり, 逆に, 密度効果が強い宿主個体群では誘導多発生が現れる可能性が大きいことが示唆される。

そこで, さらに, 密度効果関数 R に対する削減の効果によって誘導多発生が生起する可能性について述べる。実は, 系 (2) において $p_t \equiv 0$ の場合に相当する, 削減効果を導入した単一種離散時間モデル

$$n_{t+1} = \lambda \{ \theta R(n_t) + (1 - \theta) R((1 - \rho)n_t) \} (1 - \rho)n_t \quad (6)$$

においても, 誘導多発生が現れる条件を得ることができる [23]: 数理モデル (6) の非自明な平衡状態 $n^* (> 0)$ において, 条件

$$\left[\theta R(n) + (1 - \theta) \frac{\partial}{\partial n} \{ R((1 - \rho)n)n \} \right]_{n=n^*} < 0 \quad (7)$$

が満たされるならば, 削減率 ρ の微小な上昇は n^* の増加を起こす。不等号を反転した条件が満たされる場合には, 削減率 ρ の微小な上昇は n^* の減少を起こす。この結果より, 単一種個体群において, 削減による誘導多発生が現れるためには, $n = (1 - \rho)n^*$ において $d\{R(n)n\}/dn < 0$ でなければならないこと (必要条件) がわかる。閉じた個体群 (closed population) の場合, $\lim_{h \rightarrow 0} R(h)h = 0$ でなければならないので, 削減による誘導多発生が現れるためには, 増殖曲線 (reproductive curve) あるいは return map を与える関数 $R(n)n$ が極大値を持つことが必要になる。このことは, スクランブル型種内競争 (密度効果) を有する個体群に対する削減において誘導多発生が現れやすいことを示唆する。一方, 条件 (7) より, 任意の $n > 0$ に対して $d\{R(n)n\}/dn \geq 0$ ならば, 削減による誘導多発生は決して現れないことも容易にわかる。よって,

コンテスト型種内競争を有する個体群に対する削減では、誘導多発生は現れにくいことが示唆される。また、十分に大きな θ (≤ 1) に対しても条件 (7) が成り立ち得ないことより、生活史の相対的に早い段階に対する削減が誘導多発生を引き起こしやすく、相対的に遅い段階に対する削減では誘導多発生は現れにくいことも示唆される。以上の結果より、密度効果関数が Beverton-Holt 型 $R(n) = 1/(1 + bn)$ の場合 (コンテスト型) には、決して誘導多発生は現れないこと、Ricker 型 $R(n) = e^{-\beta n}$ や logistic 写像型

$$R(n) = \begin{cases} 1 - \frac{n}{n_e} & \text{for } 0 \leq n < n_e; \\ 0 & \text{for } n \geq n_e, \end{cases}$$

(n_e は正定数) の場合 (スクランブル型) には、十分に早い時期 (θ 小) の削減に限り誘導多発生を引き起こすことがわかる [23]。また、ベキ関数型 $R(n) = n^{-\gamma}$ では、やはり、コンテスト型となる $\gamma \leq 1$ では誘導多発生は決して現れないが、 $\gamma > 1$ の場合には現れうることがわかり、個体あたり増殖率が個体群密度からの影響を受けやすい (密度効果が強い) 場合に誘導多発生が生じやすいことが示唆される。これらの結果より、密度効果関数の特性が削減の導入による誘導多発生の生起を左右することは明白である。

単一種個体群ダイナミクス (6) に関する結果は、必ずしも寄生者-宿主系とは別物として議論されるものではない。もしも、寄生者が、削減のターゲット種 (害虫) 以外の豊富な宿主を有する場合には、寄生者密度はターゲット (宿主) 個体群密度にはあまり影響されないと考えられる場合もある。そのような場合は、寄生者-宿主系個体群ダイナミクス (2) における宿主個体群変動を与える第 1 式の寄生者密度が定数として与えられる場合に対応する。この場合、宿主個体群ダイナミクスは、数学的には単一種個体群ダイナミクス (6) に帰着される。

単一種個体群ダイナミクス (6) では誘導多発生が決して生じしない場合 (Beverton-Holt 型 $R(n) = 1/(1 + bn)$ の場合) でも、寄生者-宿主系個体群ダイナミクス (2) では生じうる場合があることより、削減の導入による誘導多発生は、削減によるターゲット個体群における密度効果への影響とターゲット個体群とその天敵の種間関係への影響の協同作用の結果であると考えることができる。そして、最も重要な点は、この誘導多発生は、ターゲット個体群の削減操作のみによって生起するものであり、削減操作が天敵に直接の影響を及ぼす必要はなく、また、ターゲット種の生理的性質が変化する必要もないことである。

4 結論

害虫駆除の操作により害虫密度を下げることに伴う害虫の誘導多発生がその害虫が属する生態系に内在する種間関係によって生じうることを単純な数理モデル解析によって示した。本稿の議論では、特殊な密度効果や種間関係を仮定せずとも誘導多発生が起こりうることを示しており、観測されてきた誘導多発生にもこの生態学的要因によって生じたものも少なくないのではないかと推察を導く。

さらに、一般的に、害虫 (宿主) に対する削減操作により、天敵 (寄生者) 密度の低下が派生することが証明されたので、害虫駆除の操作が「結果として」天敵密度の減少を引き起こす場合に、それを「害虫駆除操作自体の影響が天敵にも及んで天敵密度を下げた」と見なされる可能性が示唆される。しかし、本稿で述べた数理モデル解析によって、害虫に対する削減操作が直接に天敵に影響がなくとも害虫の誘導多発生は現れうる。もちろん、生態学的相互作用の結果としての、害虫削減操作による天敵密度の減少は、害虫の誘導多発生の生起を促す要因ではあるが、必ずしも「原因」とはいえないことを数理モデル解析による結果が示しているといえる。

害虫駆除による害虫の誘導多発生の可能性を下げるためには、害虫駆除操作のタイミングが重要であることが示唆された。特に、害虫の繁殖期以前、害虫が天敵 (寄生者) にさらされる以前の生活史段階に対する駆除操作が誘導多発生を引き起こし易く、害虫が天敵にさらされた後の段階での駆除操作が誘導多発生を引き起こしにくいことが示唆された。これは、天敵と農薬の調和的防除 (harmonious control) あるいは総合

防除 (integrated control), 総合的害虫管理 (integrated pest management, IPM) の設計において, 防除操作の時間的スケジュールが重要な要素であることを示すものである ([6, 9, 17, 18, 20, 25]などを参照)。

寄生者に対する宿主, あるいは, 捕食者に対する被食者の削減が結果として宿主/被食者密度の上昇, それに伴う寄生者/捕食者密度の減少を引き起こすという逆説的な結果は, 相当に広い密度効果関数, 寄生/捕食回避確率関数の組み合わせの族に対して成り立つことが示されたので, 自然界あるいは実験系において観測される可能性が十分にあると考えられる。フィールドあるいは実験系での観測データを見直すことによって新しい問題点が明らかになるかもしれない。

参考文献

- [1] Chaboussou, F., 1966. Nouveaux aspects de la phytiairie et de la phytopharmacie. Le phénomène de la trophobiosse. *Proc. FAO Symp. Integrated Pest Control*, 33-61.
- [2] Cohen, E., 2006. Pesticide-mediated homeostatic modulation in arthropods. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 85: 21-27.
- [3] DeBach, P. (ed.), 1971. *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Chapman and Hall, London, 844pp.
- [4] DeBach, P., Rosen, D. and Keffett, C.E., 1971. Biological control of coccid by introduced natural enemies. In: Huttaker, C.B. (ed.), *Biological control*. Plenum Press, New York, pp. 165-194.
- [5] Gerson, U. and Cohen, E., 1989. Resurgence of spider mites (Acari: Tetranychidae) induced by synthetic pyrethroids. *Exp. Appl. Acarol.*, 6: 29-46.
- [6] Hajek, A.E., McManus, M.L. and Delalibera Jr., I., 2007. A review of introductions of pathogens and nematodes for classical biological control of insects and mites. *Biol. Control*, 41: 1-13.
- [7] Hardin, M.R., Benrey, B., Coll, M., Lamp, W.O., Roderick, G.K. and Barbosa, P., 1995. Arthropod pest resurgence: an overview of potential mechanisms. *Crop Prot.*, 14: 3-18.
- [8] Hochberg, M.E. and Anthony, R.I. (eds.), 2000. *Parasitoid Population Biology*. Princeton University Press, Princeton.
- [9] Huffaker, C.B. (ed.), 1980. *New Technology of Pest Control*. Wiley-Interscience, New York.
- [10] Ito, Y., Miyashita, K. and Sekiguchi, K., 1962. Studies on the predators of the rice crop insect pests, using the insecticidal check method. *Jpn. J. Ecol.*, 12: 1-11.
- [11] James, D.G. and Price, T.S., 2002. Fecundity in twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) is increased by direct and systemic exposure to imidacloprid. *Ecotoxicology*, 95: 729-732.
- [12] Lane, S.D., Mills, N.J. and Getz, W.M., 1999. The effects of parasitoid fecundity and host taxon on the biological control of insect pests: the relationship between theory and data. *Ecol. Entomol.*, 24: 181-190.
- [13] Luckey, T.D., 1968. Insecticide hormoligosis. *J. Econ. Entomol.*, 61: 7-12.
- [14] Matsuoka, T. and Seno H., 2008. Ecological balance in the native population dynamics may cause the paradox of pest control with harvesting. *J. theor. Biol.*, to appear.
- [15] Metcalf, R.L. and Luckmann, W.H. (eds.), 1975. *Introduction to Insect Pest Management*. Wiley-Interscience, New York.
- [16] Morse, J.G., 1998. Agricultural implications of pesticide-induced hormesis of insects and mites. *Hum. Exp. Toxicol.*, 17: 266-269.
- [17] Murdoch, W.W. and Briggs, C.J., 1996. Theory for biological control: Recent developments. *Ecology*, 77: 2001-2013.
- [18] 中筋房夫, 1997. 総合的害虫管理学. 養賢堂, 東京.
- [19] Nicholson, A.J. and Bailey, V.A., 1935. The balance of animal populations. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 3: 551-598.
- [20] Perkins, J.H., 1982. *Insects, Experts, and the Insecticide Crisis*. Plenum Press, New York.
- [21] Plant, R.E. and Mangel, M., 1987. Modeling and simulation in agricultural pest management. *SIAM Review*, 29: 235-261.
- [22] 瀬野裕美, 2007. 数理生物学: 個体群動態の数理モデリング入門. 共立出版, 東京.
- [23] Seno H., 2008a. A paradox in discrete single species population dynamics with harvesting/thinning. Preprint.
- [24] Seno H., 2008b. Ecological balance in the native population dynamics may cause the paradox of pest control with harvesting: General model analysis. In preparation.
- [25] Takagi, M., 1999. Perspective of practical biological control and population theories. *Res. Popul. Ecol.*, 41: 121-126.