

植物での病原体伝播モデルの解析

北海道大学大学院環境科学院環境起学専攻 酒井 佑植

Yuma Sakai

Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University

1 Introduction

植物における病気の発病には大きく分けて 3 つの要因 (主因、素因、誘因) が影響すると考えられている。主因とは病原体の性質、毒性や伝播方法、伝播速度に起因するものである。一方、素因は感受体 (植物) の性質、遺伝情報や繁殖様式に起因する。誘因はその場所の環境条件に関する情報である。植物では、これら 3 つの要因のバランスにより病気が発病する。つまり、同じ種の植物でも遺伝情報が異なれば病原体に感染しても発病しない可能性がある。

クローナル植物は栄養繁殖、種子繁殖の 2 つの繁殖様式を持つ。栄養繁殖では、親株と遺伝的に同一の個体を生み出す。また、ラメットなどで親株と繋がることで栄養を分配することができ、種子と比べて死亡率を低くすることができる [3, 1]。しかし、親株と遺伝情報が同一ということは特定の病原体が侵入し、ある個体が発病した場合に個体群全体に病気が広がる恐れがあると考えられる。さらに、その場合はラメットが病原体を運ぶパイプの役割をしてしまいますこともある。病気が発病すると植物の成長率の低下などを引き起こす [4]、つまりクローナル植物は病原体の侵入時に個体群に深刻なダメージを受けてしまう可能性があると考えられる。従って、植物の空間的な繋がりが個体群の維持に大きな役割を担うと考えられる。

そこで、本研究では格子空間上でのダイナミクスを解析することにより空間構造の影響を考察する。また、病原体の伝播過程を表現するために contact process を基にモデルを構築する。contact process は病気の伝播を表現する簡単なモデルで各格子点が 0、1 (健康、病気) のいずれかの状態をとり、その状態が時間と共に移り変わっていくものである。また、two stage contact process (TCP) は 3 状態を仮定した contact process である。この内、本研究は植物の分布と病原体伝播の関係を考えるために空地、健康体、感染体の 3 つの状態を考えるために TCP を採用する。さらに、数学的な結果を得るためにペア近似を用いた解析を行う。ペア近似とは離れた格子点の影響は隣接した格子点から受ける影響に比べて無視できる程小さいと仮定する近似手法である。その結果として今回のモデルは初期値によって平衡点の値が変化することが分かった。そこで数値シミュレーションによって初期値の与える影響を解析することで、

クローナル植物での病気伝播に関する生物学的な考察を与える。

2 Model

$$\begin{array}{ccc}
 + & \rightarrow & - \\
 - & \rightarrow & 0
 \end{array}
 \begin{array}{l}
 \text{at rate } \frac{\lambda n_-}{z} \\
 \text{at rate } d
 \end{array}$$

ここで、0 は空、+ は健康な植物が繁殖している、- は病原体に感染した植物が繁殖している格子点をそれぞれ表現している。 λ は病原体の伝播率、 d は病原体の毒性 (植物に対する殺傷率)、 n_- は状態 - である隣接格子点の数を表している。病原体伝播モデルでは、健康な植物は、隣接する感染した植物の数に比例した感染速度 λn_- で病気に感染し、感染した植物は死亡速度 d で死亡する。ここで、空の格子点には植物は繁殖しないと考える。つまり、1 度状態 0 となった格子点は他の状態に変化することはない。さらに、健康な植物は病気に感染しない限り死ぬことはない。

病原体伝播モデルをマスター方程式で表現すると

$$\begin{aligned}
 \dot{P}_{00} &= P_{0-} + P_{-0} \\
 \dot{P}_{0+} &= P_{-+} - \frac{3}{4}m_-q_{-/++}P_{0+}, \\
 \dot{P}_{0-} &= P_{--} + \frac{3}{4}m_-q_{-/++}P_{0+} - P_{0-}, \\
 \dot{P}_{+0} &= P_{+-} - \frac{3}{4}m_-q_{-/++}P_{+0}, \\
 \dot{P}_{++} &= -\frac{3}{2}m_-q_{-/++}P_{++}, \\
 \dot{P}_{+-} &= \frac{3}{4}m_-q_{-/++}P_{++} - \left\{1 + m_- \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4}q_{-/+-}\right)\right\} P_{+-}, \\
 \dot{P}_{-0} &= P_{--} + \frac{3}{4}m_-q_{-/++}P_{+0} - P_{-0}, \\
 \dot{P}_{-+} &= \frac{3}{4}m_-q_{-/++}P_{++} - \left\{1 + m_- \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4}q_{-/+-}\right)\right\} P_{-+}, \\
 \dot{P}_{--} &= m_- \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4}q_{-/+-}\right) P_{+-} + m_- \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4}q_{-/+-}\right) P_{-+} - 2P_{--}.
 \end{aligned} \tag{D}$$

となる。ここで、上記のマスター方程式はスケール変換を行っており、 $m_- = \lambda/d$ とする。 λ は単位時間あたりの病原体の感染率、病気は感染した植物と共に死亡するため d は病原体の死亡率とも考えられ、 $1/d$ は病原体の平均寿命となる。つまり、 m_-

は病原体 1 個体が生涯に感染できる数に対応している。また、 $P_{\sigma\sigma'}$ はランダムに選んだ隣接する格子点のペアが状態 σ と σ' である確率、 ρ_σ はランダムに選んだ格子点が σ である確率で、 $q_{\sigma'/\sigma}$ はランダムに選んだ格子点が σ であり、その隣に σ' の格子点がある条件付き確率で、 $\rho_\sigma q_{\sigma'/\sigma} = P_{\sigma\sigma'}$ となる。さらに、状態空間を $S = \{0, +, -\}$ としたとき、それぞれの変数に関しては以下のような関係式が成り立つ。

$$\sum_{\sigma \in S} \rho_\sigma = 1, \sum_{\sigma' \in S} q_{\sigma'/\sigma} = 1 \quad (1)$$

$$P_{\sigma\sigma'} = P_{\sigma'\sigma} = \rho_\sigma q_{\sigma'/\sigma} = \rho_{\sigma'} q_{\sigma/\sigma'}, \quad \text{if } \sigma \neq \sigma' \quad (2)$$

3 Analysis

本研究では、式 (D) に対してペア近似を用いた解析を行う。

式 (D) に関して、ペア近似 $q_{-/+ \sigma} \approx q_{-/+}$ を適用し、さらに

$$\dot{P}_{\sigma\sigma'} = \dot{\rho}_\sigma q_{\sigma'/\sigma} + \rho_\sigma \dot{q}_{\sigma'/\sigma}$$

より、 ρ_σ と $q_{\sigma'/\sigma}$ のみを用いた閉じた力学系を構成する。さらに、式 (1) を用いて変数を減らすと以下の式が導かれる。

$$\begin{aligned} \dot{\rho}_0 &= 1 - \rho_0 - \rho_+, \\ \dot{\rho}_+ &= -m_- \rho_+ (1 - q_{0/+} - q_{+/+}), \\ \dot{q}_{0/0} &= 2(1 - q_{0/0} - q_{+/0}) - \frac{1 - \rho_0 - \rho_+}{\rho_0} q_{0/0}, \\ \dot{q}_{+/0} &= \frac{1 - \rho_0 - \rho_+}{\rho_0} \left(q_{+/-} - \frac{3m_-}{4} q_{+/-} q_{0/+} - q_{+/0} \right), \\ \dot{q}_{0/+} &= \left(1 + \frac{m_-}{4} q_{0/+} \right) (1 - q_{0/+} - q_{+/+}), \\ \dot{q}_{+/+} &= -\frac{m_-}{2} q_{+/+} (1 - q_{0/+} - q_{+/+}), \\ \dot{q}_{0/-} &= 1 - q_{0/-} - q_{+/-} + q_{+/-} \left(\frac{3m_-}{4} q_{0/+} - m_- q_{0/-} \right), \\ \dot{q}_{+/-} &= \frac{m_-}{4} q_{+/-} (6q_{+/+} + 3q_{0/+} - 4q_{+/-} - 4) \end{aligned} \quad (3)$$

さらに、式 (3) を式 (2) を用いて整理すると、

$$\begin{aligned}
 \dot{\rho}_0 &= 1 - \rho_0 - \rho_+ \\
 \dot{\rho}_+ &= -m_- \rho_+ q_{-/ +} \\
 \dot{q}_{0/0} &= 2 \left(1 - q_{0/0} - \frac{\rho_+ - \rho_+ q_{+/ +} - \rho_+ q_{-/ +}}{\rho_0} \right) - \frac{q_{0/0}}{\rho_0} (1 - \rho_0 - \rho_+) \\
 \dot{q}_{+/ +} &= -\frac{m_-}{2} q_{-/ +} q_{+/ +} \\
 \dot{q}_{-/ +} &= \left(\frac{3}{4} m_- q_{+/ +} + \frac{1}{4} m_- q_{-/ +} - \frac{1}{4} m_- - 1 \right) q_{-/ +}
 \end{aligned} \tag{4}$$

となり、最終的に 5 次元の力学系で書き表すことができる。

式 (4) を解析することで、平衡点は病気により植物が絶滅する平衡点 (自明) と絶滅せずに生き残る平衡点 (非自明) の 2 種類が求められる (付録??)。さらに、条件式 (1),(2) より、すべての変数の平衡点を求めることができる。各平衡点は、

$$\begin{aligned}
 \tilde{E} &\equiv (\tilde{\rho}_0^*, \tilde{\rho}_+^*, \tilde{\rho}_-^*, \tilde{q}_{0/0}^*, \tilde{q}_{+/0}^*, \tilde{q}_{-/0}^*, \tilde{q}_{0/+}^*, \tilde{q}_{+/+}^*, \tilde{q}_{-/ +}^*) \\
 &= (1, 0, 0, 1, 0, 0, 1, 0, 0) \\
 \hat{E} &\equiv (\hat{\rho}_0^*, \hat{\rho}_+^*, \hat{\rho}_-^*, \hat{q}_{0/0}^*, \hat{q}_{+/0}^*, \hat{q}_{-/0}^*, \hat{q}_{0/+}^*, \hat{q}_{+/+}^*, \hat{q}_{-/ +}^*) \\
 &= \left(\hat{\rho}_0^*, 1 - \hat{\rho}_0^*, 0, \hat{q}_{0/0}^*, 1 - \hat{q}_{0/0}^*, 0, \frac{\hat{\rho}_0^* - \hat{\rho}_0^* \hat{q}_{0/0}^*}{1 - \hat{\rho}_0^*}, \frac{1 + \hat{\rho}_0^* (\hat{q}_{0/0}^* - 2)}{1 - \hat{\rho}_0^*}, 0 \right)
 \end{aligned}$$

となる。ここで、 $q_{\sigma/-}^*$ は $\rho_-^* = 0$ より存在しない。また、非自明な平衡点において $\hat{\rho}_0^*, \hat{q}_{0/0}^*$ がそのままになっているのは、2 次元の自由度を持つ平衡面に収束するためであると考えられる。つまり、各平衡点の値は初期値により異なる値に収束する。(ただし、初期値の範囲は $q_{0/0}(0) > 2 - \frac{1}{\rho_0(0)}$ 。)

次に、各平衡点の安定性解析を行う。ヤコビ行列 (??参照) に平衡点 $\tilde{E}$ を代入し固有値を求めると、

$$(0, 0, -1, -2, -\frac{m_-}{4} - 1)$$

また、平衡点 $\hat{E}$ を代入し固有値を求めると、

$$\left(0, 0, -1, -2, \frac{3m_-}{4} \frac{1 + \hat{\rho}_0 (\hat{q}_{0/0} - 2)}{1 - \hat{\rho}_0} - \frac{m_-}{4} - 1 \right)$$

となる。ここで、2 つのゼロ固有値が現れてしまうことにより安定性を議論するにはさらに高次の項の影響を調べる必要がある。しかし、その解析は非常に複雑になる。

そこで、[2] の解析結果を基に状態“+”の推移率と死亡率の極限を取る事によって絶滅平衡の安定条件を解析する。

結果として、絶滅平衡に関しては状態“-”の推移率 m_- が正の値を取る場合には常に不安定となることがわかった。つまり、系 D での m_- の閾値は

$$(m_-)_c = 0$$

となる。非自明な平衡点に関しては、平衡点の値を解析的に求めることが困難なため今後の課題として取り組む必要がある。

4 Simulation

系 D の平衡状態は初期分布の影響を大きく受けることが解析的に示された。そこで、数値シミュレーションによって初期分布における大域的密度と局所密度を変化させた場合の健康な個体の平衡密度 (ρ_+^*) の変化を図 1 に示す。結果として、初期大域的密度の影響は初期局所密度に比べて小さい。健康体の初期局所密度が低い時には、病気の伝播力 m_- が大きくなるとともに健康体の平衡密度は低くなる。つまり、初期分布における密集度が病気の蔓延に大きく影響を与えられられる。

5 Conclusion

本研究では、クローナル植物のように個体同士に物理的な繋がりがある植物における病気の伝播過程を数理モデルを用いて解析している。すべての個体が同一の遺伝子型を持つクローナル植物においては、個体群に病原体が侵入した場合に、ほぼすべての個体が病原体に感染する恐れがあり個体群が絶滅する可能性がある。ウイルスや菌などの病原体は ramets の維管束などを通してクローナル植物の個体群に広がることのできる。このようなクローナル植物における病原体の伝播過程を解析するために、伝染病の伝播過程を表現する数理モデルであるコンタクトプロセスを応用した。しかし、植物における病気の伝播を考える場合には、植物の繁殖と病原体の伝播のタイムスケールの違いを考慮する必要があると考えられる。実際、ウイルスではその感染速度は植物の繁殖速度に比べてとても速いことが知られている。病原体伝播モデルでは、病気が広がる時間スケールでは植物の繁殖や自然死亡は起こらないと仮定した。そしてモデルに対してペア近似を用いた解析、数値シミュレーションを行った。

ペア近似による解析では、健康な植物が生き残る平衡点 (非自明) と植物が絶滅する平衡点 (自明) の 2 種類が存在する。これは、空地に新しく健康な植物が侵入してく

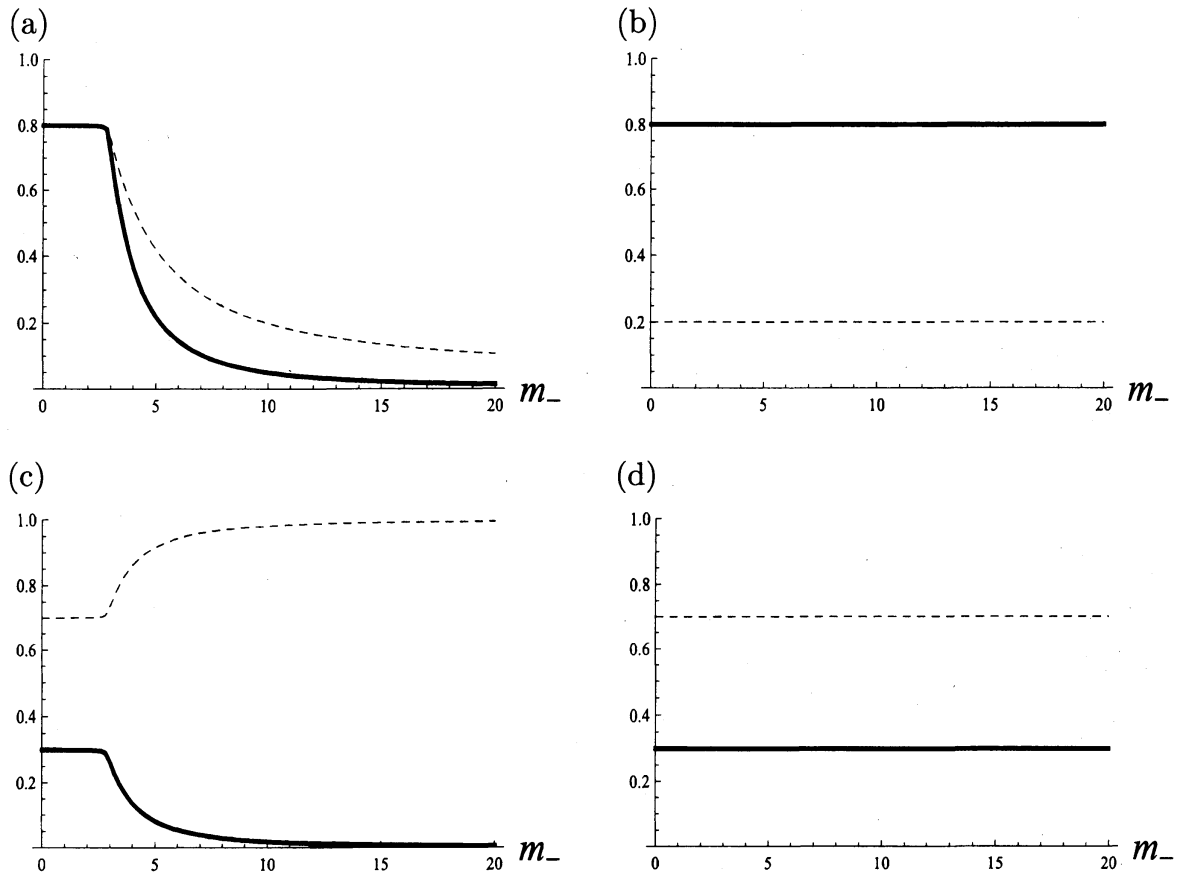


図1 初期分布による平衡密度の比較;(a) 大域的密度:High, 局所密度:High;(b) 大域的密度:Low, 局所密度:High;(c) 大域的密度:High, 局所密度:Low;(d) 大域的密度:Low, 局所密度:Low。実線は平衡状態における健康な植物の大域的密度 (ρ_+^*)、波線は局所密度 ($q_{+/+}^*$) を示す。

るというプロセスを考慮していないために、病原体と健康な植物の共存関係が成り立つことがないためである。2種類の平衡点のうち非自明な平衡点は2次元の自由度を持ち、初期値に依存して平衡値が決まる。また、どちらの平衡点においてもヤコビアンが0固有値を持つ。そのため、各平衡点の安定性を議論するには非常に複雑な解析を必要とする。そこで、3状態のコンタクトプロセスの先行研究である??での解析結果を基に、極限を求めることにより安定性を証明した。その結果、病気の伝播力 m_- が正の値をとるとき絶滅平衡は不安定となり、植物が絶滅することはないということが分かった。これは、感染力の強い病原体が侵入してきたときも、感染個体の死亡によって物理的な繋がりが切れることでそれ以上病気が広がるができなくなるためであると考えられる。

数値シミュレーションによる結果より、初期局所密度が高く病原体の伝播力が強い場合には、平衡状態に達した時に植物の密度が非常に低くなることが分かった。これは、植物の局所密度、つまり個体同士が密集しているほど病気が侵入にできたときに個体群に大きなダメージを受けることを表している。したがって、実際のクローナル植物は病原体の侵入時にも絶滅を回避することができるような繁殖戦略 (低い局所密度をとるような) をとっていることが予想される。

今回の解析では [2] の結果を基に絶滅平衡に関する安定性の証明を行った。しかし、非自明な平衡点に関してはいまだに解析ができておらず、今後の課題として残っている。

参考文献

- [1] C Marshall. Sectoriality and physiological organisation in herbaceous plants: an overview. *Vegetatio*, 127(1):9–16, 1996.
- [2] Kazunori Satō, Hirotugu Matsuda, and Akira Sasaki. Pathogen invasion and host extinction in lattice structured populations. *Journal of mathematical biology*, 32(3):251–268, 1994.
- [3] Andrew J Slade and Michael J Hutchings. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *glechoma hederacea*. *The Journal of Ecology*, pages 1023–1036, 1987.
- [4] JF Stueffer, H De Kroon, and HJ During. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant. *Functional Ecology*, pages 328–334, 1996.