

細菌—ウイルス—捕食者系の理論—ウイルスの進化と生態系機能—

Evolution of virus and its consequences in ecosystem functioning in bacteria-virus-predator systems

三木 健 (京都大学生態学研究センター)

はじめに

地球の表面積の七割を占める海洋は、微生物の世界である。とくに、細菌とウイルスの密度はそれぞれ、 10^9 cells/L、 10^{10} particles/L と突出している。このことから、細菌とウイルス（バクテリオファージ）の間の相互作用は地球上の生物間相互作用の中で最も高頻度に起きているもののひとつであると言えよう。ウイルスの他にもうひとつ、細菌と強い相互作用を結ぶ生物がいる。それが原生動物である。彼らは細菌を捕食し、その捕食圧は細菌の死亡率のうちの50%以上を占める。このような、細菌—ウイルス—原生動物の相互作用は、海洋の食物網の中で、非常に重要な位置を占めている。なぜなら、細菌は、一次生産者である植物プランクトンが生産した有機物の多くを消費し、上位栄養段階にエネルギーと物質を伝達する役割を持っているからである。つまり、細菌は、原生動物に捕食され、原生動物がさらに大型の動物プランクトンに捕食されることによって物質の流れが上位栄養段階に到達するのである。しかし、ウイルスが感染すると、細菌の持つ物質は、ウイルスの溶菌過程において直接水中に放出されてしまい、食物連鎖の上方へと伝達されない。したがって、ウイルスの感染率が高いほど、細菌から上位栄養段階への物質の伝達率が低下してしまうのである。このことから、細菌—ウイルス—原生動物間の相互作用において、ウイルスの感染率がどのように決まっているかを理解することが、海洋の食物網の中の物質循環を理解する上で非常に重要であると言えよう。そこで私は、数理モデルを用い、ウイルスの感染率の ESS を求めることによってこの問題に取り組もうと考えた。

モデル

細菌—ウイルス—原生動物の相互作用をモデル化するために以下のような常微分方程式に基づく食物網モデルを構築した。S は非感染細菌、I は感染細菌、R はウイルス耐性（非感染）細菌、Z は原生動物、N は細菌の増殖のための資源、 T_N は系内の総資源量である。ここで、重要なパラメータは感染率 β とウイルス感染による死亡 m_L の2つである。

$$dS/dt = (a_S N - a_Z Z - \beta I - D)S \quad (1)$$

$$dI/dt = (\beta S - a_Z Z - m_L - D)I \quad (2)$$

$$dR/dt = (a_R N - a_Z Z - D)R \quad (3)$$

$$dZ/dt = (e_Z a_Z (S + I + R) - m_Z - D)Z \quad (4)$$

$$dT_N/dt = I_p - DT_N \quad (5)$$

$$N = T_N - S - I - R - Z \quad (6)$$

この、細菌—ウイルスの相互作用においては、ウイルスの増殖は必ず宿主である細菌細胞の死亡を伴う。したがって、感染率と死亡率の間には正の相関があると考えるのが自然である。言い換えると、感染率を高めるためには死亡率も高くなるというトレードオフが存在する。そこで、以下のようなトレードオフを考えた。

$$m_L = c\beta^n \quad ; n > 1 \quad (7)$$

このようなトレードオフのもとで、進化的に安定な感染率 β_{ESS} を求めるのが本研究の目的である。ここで、(1) - (6) の系は、複数の平衡点を持つ。すなわち、食物網の構成メンバーの異なる複数の平衡状態である。以下では、 β_{ESS} が食物網の構造に依存する点に注目し解析を進めた。具体的には、以下の4つの平衡状態に注目した： $W_0(S^* > 0, I^* > 0, R^* = 0, Z^* = 0, N^* > 0)$, $W_{OR}((S^* > 0, I^* > 0, R^* > 0, Z^* = 0, N^* > 0)$, $W_Z(S^* > 0, I^* > 0, R^* = 0, Z^* > 0, N^* > 0)$, $W_{ZR}(S^* > 0, I^* > 0, R^* > 0, Z^* > 0, N^* > 0)$ 。 β_{ESS} を求める方法は、野生型のウイルス (β_w) が占める平衡状態への変異型のウイルス(β_m)の侵入可能性を示す以下の不等式

$$F(\beta_m | \beta_w) = \frac{1}{I_m} \frac{dI_m}{dt} = \beta_m S^*(\beta_w) - a_Z Z^*(\beta_w) - c\beta_m^n - D > 0$$

を用いて、ESS の条件 ($\partial F / \partial \beta_m = 0$ & $\partial^2 F / \partial \beta_m^2 < 0$ at $\beta_m = \beta_w = \beta_{ESS}$) を使った。これにより、 β_{ESS} は以下の方程式を満たすことが分かった。

$$a_Z Z^*(\beta_{ESS}) + D - (n-1)c\beta_{ESS}^n = 0 \quad (8)$$

結果と考察

式8を用いて、異なる食物網 (W_0, W_{OR}, W_Z, W_{ZR}) それぞれに対する ESS を求めた。その結果、現実的なパラメータの条件の下で、以下のような関係を得た。

$$\beta_{ESS}(W_0) = \beta_{ESS}(W_{OR}) < \beta_{ESS}(W_Z) < \beta_{ESS}(W_{ZR}) \quad (9)$$

また、主要なパラメータ依存性を調べるにより以下の結果を得た;

$$\frac{\partial \beta_{ESS}(W_0)}{\partial I_p} = \frac{\partial \beta_{ESS}(W_{0R})}{\partial I_p} = 0, \quad (10)$$

$$\frac{\partial \beta_{ESS}(W_Z)}{\partial I_p} > 0, \frac{\partial \beta_{ESS}(W_{ZR})}{\partial I_p} > 0, \quad (11)$$

$$\frac{\partial \beta_{ESS}(W_{ZR})}{\partial a_R} > 0. \quad (12)$$

これらの不等式から以下のような考察ができる。

- (1) 捕食者である原生動物が存在しないとき、ウイルス耐性タイプ R の存在の有無は、ウイルスの感染率の進化に影響を与えない ($\beta_{ESS}(W_0) = \beta_{ESS}(W_{0R})$)。
- (2) 捕食者が存在する時は、ウイルス耐性タイプ R の存在によって、より高い感染率のウイルスが進化する ($\beta_{ESS}(W_Z) < \beta_{ESS}(W_{ZR})$)。
- (3) 捕食者の存在は一般に、より高い感染率のウイルスの進化を促進する ($\{\beta_{ESS}(W_0), \beta_{ESS}(W_{0R})\} < \{\beta_{ESS}(W_Z), \beta_{ESS}(W_{ZR})\}$)。
- (4) 捕食者がいないとき、系に流入する資源量の多寡 (I_p) は、ウイルスの感染率に影響しない (式 10)。
- (5) 捕食者がいるとき、系に流入する資源量の増加はより高い感染率のウイルスの進化を促進する (式 11)。
- (6) ウイルス耐性タイプの細菌の成長速度が大きいほど、より高い感染率のウイルスが進化する (式 12)。

以上のことから、一般に病気の進化は、宿主が入れ込まれている食物網の形に依存するとともに、環境条件によっても大きく異なることが示唆された。今後は、平衡点の安定性を数学的に確かめることによって、以上の結果の妥当性を高めたい。