

イネ縞葉枯病の疫学モデル：媒介者の空間分布の影響

独立行政法人農業環境技術研究所 ^{やま}山 ^{むら}村 ^{こう}光 ^し司

はじめに

イネ縞葉枯病はヒメトビウカによって媒介されるイネのウイルス病であり、1960～80年代に関東地方やその他の地域で大流行して問題となった。その後は1990年代以降に問題が沈静化していたが、最近になって再び大流行が見られるようになってきた。一般に、感染症の流行を考える際には病気の空間分布の問題が極めて重要である。かつて新型インフルエンザが日本に侵入した当初には、空港における感染者の隔離が大きく報道された。「隔離」とは病気の空間分布を制御する操作であり、感染者を完全に隔離すれば感染は広がることはないため、その意味では、病気の空間分布が感染症の流行を決めているとも言える。しかし、空間分布の問題自体が非常に複雑であるため、現実の空間分布を疫学モデルに組み込むことは必ずしも容易ではない。このとき定量的な予測を可能にするためには、疫学モデルを大胆に単純化する必要がある。本稿ではYAMAMURA (1998) の疫学モデルで得られた予測を紹介する。かなり昔に行った研究であるため、現在とは異なる状況もあるだろうが、何らかの参考になれば幸いである。詳細については山村(2001)を参照していただければと思う。なお、疫学モデル全般については本誌では鈴木(2009)の解説がある。また、本文に先立ち、原稿に対して貴重なコメントをくださった横須賀知之氏(茨城県農業総合センター)に感謝する。

I イネ縞葉枯病の疫学システム

茨城県周辺において、冬季にはヒメトビウカは休閑水田のまわりの畦で幼虫態(主として4齢幼虫)で越冬している。羽化した成虫の多くは短翅型であり、5月に大麦畑や小麦畑に侵入し産卵を行う。この卵が発育して6月ごろに第1世代の成虫となる。この成虫の多くは長翅型であり、田植えされて間もない水田へ5～6月に飛び込む。水田では3～4世代が繰り返される。最終世代の幼虫は畦に移動し、短日低温条件に誘発されて休眠に

入る。

媒介虫は2種類の経路によりウイルスに感染する。一つは卵を通じてウイルスが親から子へと伝えられる「垂直伝染」であり、もう一つは感染したイネから虫が吸汁する際にウイルスを獲得する「水平伝染」である。経卵伝染率は0.93～0.97とされている。感染したイネから虫が吸汁する際にウイルスを獲得する率は20%以下と考えられている。ウイルスの水平伝染は水田の中でのみ生じる。大麦・小麦や他のイネ科雑草も場合によってはウイルスに感染はするが、ヒメトビウカがこれらの植物からウイルスを獲得することはほとんどないとされる。

健全なイネが5～6月に保毒虫(ウイルスを持つ媒介虫)に吸汁された場合には、そのほとんどのイネは感染する。しかし、イネのウイルスに対する感受期は若いステージに限られる。媒介虫の生活史パラメーター(例えば成虫の寿命、産卵数、幼虫の発育率等)は、媒介虫がウイルスに感染してもあまり低下しない。イネ萎縮病ウイルスの場合には、媒介虫がウイルスに感染すると、媒介虫の生活史パラメーターが悪影響を被ることが知られているが、それとは対照的に、イネ縞葉枯病の場合にはそのような悪影響はないと考えられている。

II イネ縞葉枯病の疫学モデル

以上のような本疫学システムの特徴を踏まえ、ここでは以下のような大胆な仮定を採用することにより疫学モデルを単純化する。

- ①水田では媒介虫は1区画の内部で生活する。この区画を「生物的区画」と定義し、野外観測を行うときに用いる「観測用区画」とは区別する。
- ②生物的区画内の個体数の分布は負の二項分布で近似できる。
- ③6月にこの区画の中に1匹以上の保毒虫が存在すると、その区画内のすべてのイネが感染・発病する。
- ④非保毒虫が感染したイネで生活するとき、その非保毒虫は一定の確率で保毒虫になる。
- ⑤ウイルスは卵を通じて一定の確率で垂直伝染される。
- ⑥保毒虫と非保毒虫は決定論的な方式で同じ率で増殖する。
- ⑦媒介虫は5～6月に麦畑から水田へ生息場所を転換するときに十分に混ざりあう。

Epidemiological Model for Rice Stripe Disease : Influence of the Spatial Distribution of Vectors. By Kohji YAMAMURA

(キーワード：イネ縞葉枯病，疫学モデル，空間分布集中度，根絶条件，平均こみあい度)

ここで次のように記号を定義する。

α : 1年当たりの垂直伝染確率

β : 1年当たりの水平伝染確率

m_t : 第 t 年の「生物的区画」当たり第1世代成虫数平均

u_t : 第 t 年の「観測用区画」当たり第1世代成虫数平均

w : 生物的区画と観測用区画のサイズ比 (= m_t/u_t)

k_t : 第 t 年における負の二項分布の k パラメーター

d_t : 第 t 年における発病区画率 (発病株率)

q_t : 第 t 年の第1世代成虫の保毒虫率

これらの記号のうち、 α と β に関しては少し補足が必要である。第1世代成虫のうち、前年の第1世代成虫の保毒メスからの子孫である1個体がウイルスを持つ確率が α である。この確率はいくつかの複雑なケースを含んでいる。例えば、前年の保毒メスに由来する子孫のうち、一度ウイルスを失ってから再び感染植物からウイルスを獲得したケースも含んでいる。仮定③より、前年の区画内の保毒成虫数にかかわらず α は一定である。また、第1世代成虫のうち、前年の第1世代成虫の非保毒メスからの子孫である1個体が、前年に同じ区画に1匹以上の保毒成虫が侵入したという条件のもとでウイルスを持つ条件付き確率が β である。この確率はウイルス獲得とウイルス消失の適当な組合せからなるいくつかのケースを含んでいる。仮定③より、前年の区画内の保毒成虫数が1以上であるかぎり、保毒成虫数にかかわらず β も一定である。

負の二項分布のパラメーター k_t は空間分布の集中性に関係するパラメーターであり、 $1/k_t$ が大きいほど集中性が高い。一般に昆虫の空間分布は負の二項分布によって近似できるが、その集中度 $1/k_t$ の値は平均個体数 m_t とともに変化する。その変化の記述の仕方をめぐって、かつて日本と英国の二つの学派が存在して論争を行ってきた (山村, 2002)。ただし、ウンカ類に関しては、例外的に k_t がほぼ一定に保たれることが知られている (久野, 1968)。茨城県におけるヒメトビウンカの場合もそれは同様であるため、以降の部分では k_t を定数と見なして単に k と表記することにする。

第 t 年における発病株率の期待値 $E(d_t)$ は、区画に1匹以上の保毒虫が入る確率の期待値であることから、負の二項分布のゼロ項を用いることにより次式で与えられる。

$$E(d_t) = 1 - \left(1 + \frac{q m_t}{k}\right)^{-k} \quad (1)$$

ここに $E(\quad)$ は期待値であることを示す記号である。一方、第 $(t+1)$ 年の第1世代保毒虫率の期待値 $E(q_{t+1})$ は、垂直伝染による寄与と水平伝染による寄与を合計することによって与えられる。その導出には少し面倒な計

算が必要であるが、途中経過を省略すれば次式となる。

$$E(q_{t+1}) = \alpha q_t + \beta (1 - q_t) \left[1 - \left(1 + \frac{q m_t}{k}\right)^{-k-1}\right] \quad (2)$$

III パラメーターの推定

茨城県内の四つの地域 (県西部, 県北部, 県南部, 県東部) において野外調査が茨城県農業試験場および防除所によって行われてきた。第1世代成虫の観測個体数 (u_t) は6月に25株当たり個体数として調べられており、したがって25株が「観測用区画」の大きさである。発病株率は6~9月に調べられてきた。病徴はしばしばマスクされるため、イネが発病していると判定するのに適した時期は年によって変化する。そのため、 d_t の推定値としては、その年に観察された発病株率の最大値を用いることにする。第1世代成虫の保毒虫率 (q_t) は4地域ごとに各1~2地点において6月に調べられている。保毒虫率の判定には約200個体のサンプルに対して赤血球凝集反応が用いられた。県西部, 県北部, 県南部については8年間の連続データを使用できるが、県東部については2年間の連続データしか使えないため、以下の議論では三つの地域についてのみ議論を行うことにする。

一般に分布集中性のパラメーターは区画サイズの影響をあまり強くは受けないため、生物的区画における分布集中性のパラメーターを観測用区画における分布集中性のパラメーター推定値で代用する。このとき推定値は $1/\hat{k} = 3.07$ である。次に、式(1)中の m_t を $w u_t$ で置き換えたのちに d_t , q_t , u_t の観測値と k の推定値を代入して非線形最小二乗法で w を推定すると、その推定値は $\hat{w} = 2.70$ である。さらに、式(2)中の m_t を $w u_t$ で置き換えたのちに q_t , u_t の観測値と w , k の推定値を代入してから非線形最小二乗法で α と β の推定値を求めると、それらの推定値は $\hat{\alpha} = 0.80$, $\hat{\beta} = 0.085$ である。図-1に観測値とモデルの比較を示す。

推定されたパラメーターの意味を吟味しよう。ヒメトビウンカは茨城県では1年に5世代ほど経過すると考えられている。経卵伝染率が KISIMOTO ら (1986) の報告のように0.94と考えると、水平伝染のないときの1年当たりの垂直伝染確率は $0.94^5 = 0.73$ である。垂直伝染確率の推定値 $\hat{\alpha} = 0.80$ はこの実験値と合致しているように見える。また、生物的区画のサイズは観測用区画のサイズ (25株) の $\hat{w} = 2.70$ 倍であることから、ヒメトビウンカは水田内では $25 \times 2.7 = 68$ 株内で実質的な相互作用を行っている と推定されている。ただし、県によって調査方法や調査時期が異なるため、パラメーターの値は異なっている可能性がある。こうした疫学モデルを実

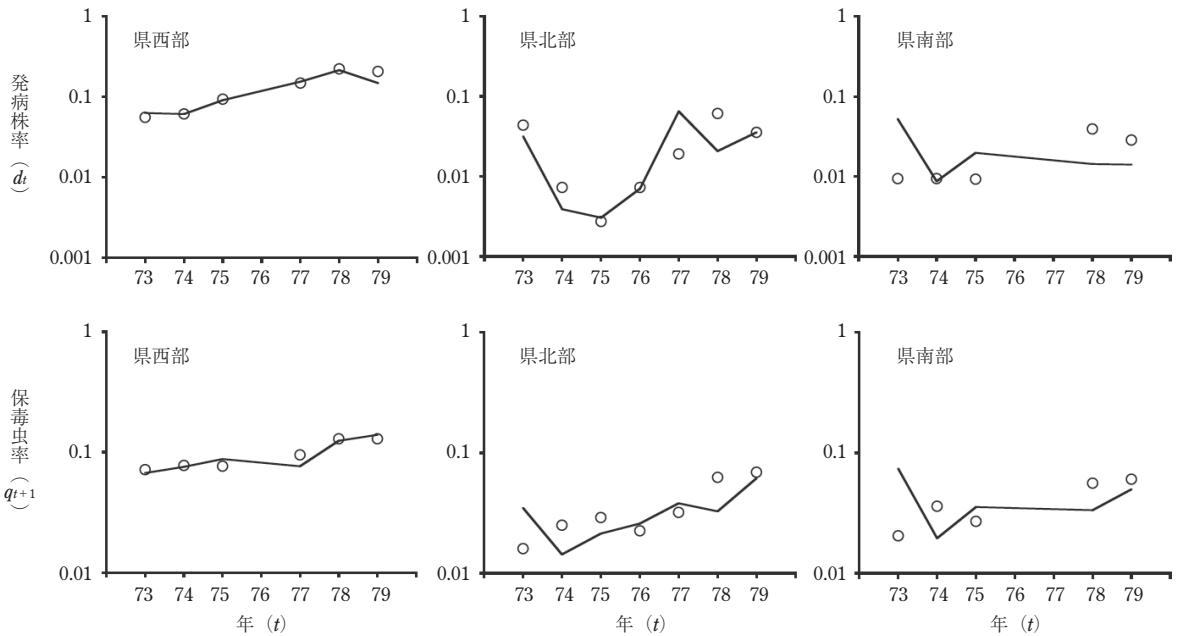


図-1 茨城県のデータへのモデルの当てはめ
 上：発病株率の年変動。下：保毒虫率の年変動。
 白丸は観測値を示し、折れ線は最小二乗法によって当てはめられたモデル値(式(1)および式(2))を示す。

際に適用する際には、各県ごとにパラメーターを推定しなおすべきであろう。

IV 病気の根絶条件

疫学モデルにおいては基本再生産数 R_0 がしばしば重視される。これは1個体の感染者がどれだけの数の感染者を生成するかを示す値であり、この値が1より大きい場合にのみ病気が系内に侵入する。イネ縞葉枯病の場合にも同様な議論が可能であり、第 t 年の保毒虫率 q_t に関して $q_t = 0$ の近くで $E(q_{t+1}) > q_t$ となる条件が病気の存在条件である。この条件を、負の二項分布に限らずに一般的に求めると次式のようになる。

$$\overset{*}{m}_t > (1 - \alpha) / \beta \tag{3}$$

ここに $\overset{*}{m}_t$ は LLOYD (1967) の「平均こみあい度」であり、もともとは「区画当たり個体当たり平均他個体数」として定義された値であるが、この値は(平均) × (分布の集中性) という性質も持っており、 k 一定の負の二項分布の場合は $\overset{*}{m}_t = m_t(1 + 1/k)$ と表記することができる。また、先述のように観測個体数 u_t は $m_t = wu_t$ の関係にある。これらの関係式を式(3)に代入すると次式が得られる。

$$u_t \beta > (1/w)(1 - \alpha) / (1 + 1/k) \tag{4}$$

α , β , k , w の推定値をこの式に代入すれば、限界

u_t は 0.21 となる。つまり、25 株当たりのヒメトビウンカ個体数が 0.21 より小さければイネ縞葉枯病は系に侵入することができず病気は自動的に消滅する。1973 ~ 79 年に観測された 25 株当たり平均個体数は県西部で 0.86、県北部で 0.33、県南部で 0.18 であった。県西部と県北部ではヒメトビウンカの密度は病気の侵入限界密度よりもかなり高かったことがわかる。例えば県西部で病気を根絶するためにはヒメトビウンカの密度を $0.21/0.86 = 0.24$ 倍程度に低下させる必要がある。

式(4)は、病気の根絶条件に関しては、水平伝染確率 β を低下させることは媒介虫密度 u_t を低下させることと完全に同一の効果を持つことを意味している。これは病気抵抗性品種を導入する際の効果についての示唆を与えている。いま病気抵抗性品種の植えられた水田では水平伝染が生じないと仮定する。病気抵抗性の品種は媒介者の増殖には影響を与えないことが示唆されている(江塚, 1985) ため、その場合には、ヒメトビウンカの増殖率、密度、空間分布および垂直伝染率が病気感受性品種水田と病気抵抗性品種水田で変わらないと仮定することができる。このとき、病気抵抗性品種水田に関しては $\beta = 0$ であるから、見かけ上の β はもともとの β に病気感受性水田面積率をかけることによって与えられる。したがって、県西部では、ヒメトビウンカの個体数を 0.24

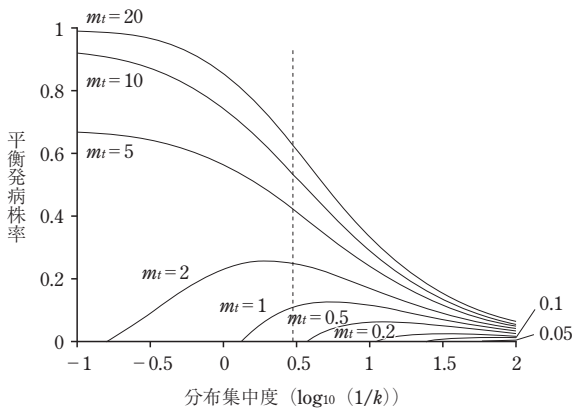


図-2 媒介虫の空間分布集中性が平衡発病株率に与える影響
媒介虫の様々な平均個体数 m_i についてプロットしてある。分布集中度 $1/k$ は一般に媒介虫の平均個体数とともに変化するが、ヒメトビウカの場合は平均個体数と無関係にほぼ一定値（点線上）にとどまる。

倍に低下させる代わりに、病気感受性品種面積率を 0.24 倍に低下させても病気が根絶できることがわかる。また $\sqrt{0.24} = 0.5$ であるから、ヒメトビウカの密度を半分に減らして、かつ病気抵抗性品種を 50% 導入することによっても、県西部から病気を根絶できることがわかる。

V 空間分布集中性の影響

昆虫の種類と環境が決まれば、空間分布の集中性は密度の関数として決まるため、現実には密度を議論するだけで十分であり、空間分布自体を明示的に議論する必要はない。上で求めた病気の侵入限界条件「25 株当たり 0.21 匹」というのはヒメトビウカの空間分布集中性も考慮して計算されている。しかし、基礎的な観点から考えれば、密度と空間分布の間の関係をいったん切り離して議論することも重要であろう。そのような観点から、最後に平衡条件における二つの特性を調べる。一つは $E(d_{t+1}) = d_t$ を満たす平衡発病株率であり、もう一つは $E(q_{t+1}) = q_t$ を満たす平衡保毒虫率である。図-2 および図-3 は分布集中度 $1/k$ の常用対数値に対してこれら二つの平衡値をプロットしたものである。野外データでは媒介虫密度 m_i は 0 ~ 34 の範囲にわたっていたため、ここでは 0.05 ~ 20 の範囲の m_i について示してある。図-2 によれば、平衡発病株率はしばしば中程度の集中度において最大値となる。一方、図-3 によれば、平衡保毒虫率は集中度が増加するにつれて最大値 $\hat{\beta} / (1 - \hat{\alpha} + \hat{\beta}) = 0.30$ に近づきながら増加する。図-2、図-3 のいずれにおいても、集中度 $1/k$ が小さいときには平衡値は媒介虫密度 m_i に依存して大きく変化するのに対し

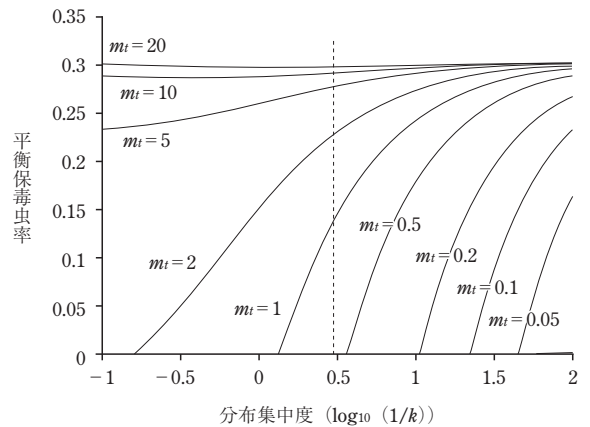


図-3 媒介虫の空間分布集中性が平衡保毒虫率に与える影響
媒介虫の様々な平均個体数 m_i についてプロットしてある。点線の意味は図-2 に同じ。

て、集中度が大きくなると平衡値は m_i に影響されにくくなる。空間分布集中度が極端に大きくなると、たとえ媒介虫密度が極めて低くても平衡保毒虫率は高くなり、そして平衡発病株率は小さくなる。すなわち病気は潜在的な状態となり、病気の根絶が極めて困難となることがわかる。

おわりに

本稿で紹介した疫学モデルの解析によれば、ヒメトビウカの防除と病気抵抗性品種の植え付けを組合せることによって速やかにイネ蒟蒥葉枯病を根絶させることが可能であることが示唆されている。直接に加害するタイプの虫害の場合には、害虫密度が低密度になっても多少の虫害は残る。それに対して、媒介性の感染症の場合には媒介虫自体を根絶しなくても病気を根絶することが可能である。前回のイネ蒟蒥葉枯病の流行が収束した際には、おそらく病気存続のための閾値条件（式(4)）が満たされなくなったのであろう。近年の再流行に対しても、しっかりと目標を見据えたうえで対策が行われることが望まれる。

引用文献

- 1) 江塚昭典 (1985): 植物防疫 36: 520 ~ 524.
- 2) KISIMOTO, R. and Y. YAMADA (1986): Plant Virus Epidemics: Monitoring, Modelling and Predicting Outbreaks, Academic Press, Sydney, p. 327 ~ 344.
- 3) 久野英二 (1968): 九州農試彙報 14: 131 ~ 246.
- 4) LLOYD, M. (1967): J. Anim. Ecol. 36: 1 ~ 30.
- 5) 鈴木清樹 (2009): 植物防疫 63: 614 ~ 618.
- 6) YAMAMURA, K. (1998): Res. Popul. Ecol. 40: 227 ~ 238.
- 7) 山村光司 (2001): 農環研報告 19: 1 ~ 60.
- 8) ——— (2002): 植物防疫 56: 436 ~ 441.