

特集：発生予察とシミュレーション〔2〕

虫媒性ウイルス病の疫学におけるシミュレーションモデル

農林水産省東北農業試験場 ^{みや}宮 ^い井 ^{しゅん}俊 ^{いち}一

は じ め に

圃場における虫媒性ウイルス病の発生ならびに進展には、媒介虫の個体数や移動・分散、ウイルス源、媒介虫の飛来源、気象要因、ウイルス—寄主植物—媒介虫の間の相互作用関係など、種々の要因が複雑に関与している。これらの要因の働きも含めて、病気の発生動態の理解を深めるためには、シミュレーションモデルが有効な手段になると考えられる。その大きな理由の一つは、シミュレーションモデルの作成のために、これまでばらばらに得られている知識を論理的に総合化することを行わなければならないからである。その過程で、現時点での問題点が整理され、今後の研究方向を決めるのに役立てることができる。また、虫媒性ウイルス病の発生動態にとって重要であると考えられる要因の中には、実験や観察によって定量的なデータをとることが不可能あるいはきわめて難しいものがあるが、シミュレーションモデルを用いることにより、それらがどのような影響を及ぼすかを予測できるようになる。

糸状菌類による病気のシミュレーションモデルはこれまで多数作成されてきたが、それに比較すると虫媒性ウイルス病の疫学モデルに関する研究はかなり少ない(CAMPBELL and MADDEN, 1990)。この理由は、おそらく、虫媒性ウイルス病の疫学研究がウイルス—寄主植物—媒介虫の3者からなるシステムを対象としなければならないところにあると思われる。一般に植物病理学研究者はウイルスと寄主植物の関係は研究するが、媒介虫の野外での生態には関心が無い。一方昆虫学研究者は媒介虫の生態には関心があるが、ウイルス病との関係にまでは手が回らない。したがって、虫媒性ウイルス病の疫学研究には両分野の共同研究が不可欠となるが、これがあまり行われてこなかったことに問題があると思われる。

これまで作成された虫媒性ウイルス病のシミュレーションモデルを表-1に示した。媒介虫の種類は、ヨコバイ、ウンカ、アブラムシである。これら媒介虫の個体数や移動などの生態が、病気の進展に及ぼす影響がモデル化されている。

虫媒性ウイルスは媒介虫と関係した伝染様式から、永続的、半永続的、非永続的ウイルスに分けられる。非永続的ウイルスの種類が最も多いにもかかわらず、モデル

作成の研究は少ない。ジャガイモ Y ウイルスのモデル(SIGVALD, 1986)、ダイズモザイクウイルスのモデル(RUESINK and IRWIN, 1986)と後で詳しく紹介する MARCUS and RACCAH(1986)のモデルが非永続的ウイルスに対するものである。

BERGER and FERRISS (1989) と FERRISS and BERGER (1993) の一般的モデル及び MIYAI (1991) と 宮井 (1993) のダイズわい化病のモデルは、後で紹介するように部分的に確率論的であるのに対して、その他のモデルはすべて決定論的である。確率論的モデルでは、シミュレーションにおいて乱数を発生させる必要がある。パラメータの一つのセットに対して、決定論的モデルではシ

表-1 虫媒性ウイルス病のシミュレーションモデル
(MIYAI, 1993 に追加)

寄主植物	ウイルス	媒介虫	伝染様式	文 献
イネ	イネ萎縮ウイルス	ヨコバイ	永続的	NAKASUJI and KIRITANI (1972), NAKASUJI et al. (1985), MIYAI et al. (1986)
	イネ縞葉枯ウイルス	ウンカ	永続的	村松(1979), KISIMOTO and YAMADA (1986), MIYAI and HOKYO (1992)
オオムギ、コムギなど	オオムギ黄萎ウイルス	アブラムシ	永続的	KENDALL et al. (1992)
ジャガイモ	ジャガイモ Y ウイルス	アブラムシ	非永続的	SIGVALD (1986)
ダイズ	ダイズモザイクウイルス	アブラムシ	非永続的	RUESINK and IRWIN (1986)
	ダイズわい化ウイルス	アブラムシ	永続的	MIYAI (1991), 宮井 (1993)
サブクローバ	Subterranean clover stunt virus	アブラムシ	永続的	GUTIERREZ et al. (1974)
カンキツ	カンキツトリステザウイルス	アブラムシ	半永続的	FISHMAN et al. (1983)
植物一般		アブラムシ	非永続的	MARCUS and RACCAH (1986)
		昆虫一般		BERGER and FERRISS (1989), FERRISS and BERGER (1993)

Simulation Models of Epidemics of Insect-Borne Plant Viruses. By Shun'ichi MIYAI

ミュレーションの回数は1回で済むが、確率論的モデルでは乱数系列を変えて必要な数だけ何度もシミュレーションを繰り返さなければならない。

本稿では、虫媒性ウイルス病の疫学のシミュレーションモデルを具体的にいくつか紹介しながら、モデルの仮定、構造、応用などについて解説したい。

なお、CARTER (1986) はウイルス病の疫学との関係でシミュレーションモデリングの基礎をわかりやすく解説しているし、KIRITANI et al. (1987) は、虫媒性ウイルス病を中心にして、病気の疫学におけるシステムアプローチについて総説しているので、合わせて参考にするとい

I 虫媒性ウイルス病の一般的シミュレーションモデル

通常のモデルは、表-1 からわかるように、それぞれ具体的なウイルス病を対象にして作られている。それに対して、BERGER and FERRISS (1989) と FERRISS and BERGER (1993) のシミュレーションモデルは、特に特別なウイルス病を想定せずに、一般的な虫媒性ウイルス病の時間的・空間的進展をシミュレーションするモデルである。

1 モデルの仮定と構造

モデルは、長方形の格子状に配置されている 425 個体の植物からなる圃場において、最初中央に位置する 1 個体の植物だけが発病しているとし、その後時間の経過とともにウイルスがどのように広がってゆくかをシミュレーションするものである。したがって、圃場外のウイルス源からのウイルスの侵入は考えない。圃場内の媒介虫の個体数は一定であるとし、繁殖や死亡による変動はないものとする。また、いったんウイルスに感染した植物個体は最後までウイルスを保有し、ウイルス源となり続けるものと仮定する。

モデルに含まれる九つのパラメータを、その標準値と定義とともに表-2 に示した。モデルは、時間に関して離散的であり、計算は、例えば 1 日あるいは 1 週間などに対応するような時間単位ごとに行われる。このモデルは確率論的モデルであり、確率に基づいて決定しなければならない過程に対しては、乱数を発生させて決定を行う。例えば、媒介虫が発病植物からウイルスを獲得する確率が 0.6 であるならば、0 と 1 の間の一様乱数を発生させて、その値が 0.6 以下であればウイルスを獲得し、0.6 より大きければ獲得しないものとする。

シミュレーションにおいては、時間単位ごとに媒介虫の各個体に対して、ウイルスを獲得するかどうか、あるいはウイルスを接種するかどうかの決定がなされる。また、媒介虫の各個体がどの植物個体上に滞在しているか、ウイルスに感染しているかどうか、などが記録とし

て残される。ウイルスに感染している植物個体に対しては、いつの時間単位のときにウイルスを接種されたのかが記録として残される。

媒介虫の移動は、格子状に配置された植物の間でのランダムウォークの形をとる。一つの時間単位の中で、媒介虫はあらかじめ定めておいた回数だけ移動に関する決定を反復する（これを移動反復と呼ぶことにする）。各移

表-2 FERRISS and BERGERの虫媒性ウイルス病の一般的シミュレーションモデルにおけるパラメータと状態変数 (FERRISS, and BERGER, 1993)

パラメータと状態変数	標準値*	定 義
パラメータ		
・ウイルス獲得確率	0.5	媒介虫が滞在している発病植物個体から 1 時間単位の間ウイルスを獲得する確率。
・ウイルス接種確率	0.5	保毒虫が滞在している健全植物個体に 1 時間単位の間ウイルスを接種する確率。
・植物での潜伏期間	8	健全植物個体がウイルスを接種されてから発病個体になるまでの期間(時間単位数で表す)。
・媒介虫での潜伏期間	v	健全虫がウイルスを獲得してから保毒虫になるまでの期間(時間単位数で表す)。
・媒介虫のウイルス保有期間	v	保毒虫がウイルスを接種できる期間(時間単位数で表す)。
・植物の総個体数	425	長方形の格子状に配置された植物個体の総数。
・媒介虫の密度	1	植物 1 個体当たりの媒介虫の数。
・媒介虫の移動確率	0.8	媒介虫が現在滞在している植物個体から 1 移動反復の間に移動する確率。前後左右の 4 個体の植物へ等確率で移動する。
・1 時間単位当たりの移動数	1	1 時間単位内で起こる媒介虫の移動の反復回数。各移動反復において、移動するかどうかの決定は移動確率を用いて行われる。
状態変数		
・潜伏期の植物	...	ウイルスが潜伏期間中の植物の個体数。
・発病植物	...	媒介虫がウイルスを獲得できる植物の個体数。
・感染植物	...	潜伏期の植物と発病植物を合わせた個体数。
・潜伏期の媒介虫	...	ウイルスが潜伏期間中の媒介虫の個体数。
・保毒虫	...	ウイルスを接種できる媒介虫の個体数。
・感染虫	...	潜伏期の媒介虫と保毒虫を合わせた個体数。

*標準値の中の v はウイルスの伝染様式の違いにより変化させることを示す。

動反復において、媒介虫が移動するかどうかは移動確率に基づいて確率論的に決められる。移動は前後左右の4個体の植物へ等確率で起こる。例えば、移動確率が0.8であるとするば、0と1の間の一様乱数を発生させて、その値が0~0.2ならば前へ、0.2~0.4ならば後ろへ、0.4~0.6ならば左へ、0.6~0.8ならば右へ移動させ、0.8~1.0ならば移動しないものとする。

モデルの主なアウトプットとして、表-2に示した状態変数の値と感染植物個体の空間的な位置が時間単位ごとに得られる。

2 モデルによるシミュレーション

このモデルを用いて、例えば虫媒性ウイルスの伝染様式の違いが病気の時間的・空間的な進展にどのような影響を及ぼすかをシミュレーションしている。すなわち表-2のパラメータの中の媒介虫での潜伏期間と媒介虫のウイルス保有期間の値を、それぞれ、伝染様式が非永続的ウイルスでは0と1、半永続的ウイルスでは0と2、永続的(循環型)ウイルスでは1と8、永続的(増殖型)ウイルスでは6と32のように置いて、感染虫の個体数や感染植物の空間分布のパターンがどうなるかを、他のパラメータの影響も含めて調べている。

II アブラムシが媒介する非永続的ウイルス病のシミュレーションモデル

アブラムシが媒介する非永続的ウイルス病の疫学モデルの例として、一つの圃場内でどのように病気が進展するかをシミュレーションするために作成された MARCUS and RACCAH (1986) のモデルを少し詳しく紹介する。元のモデルは複数種のアブラムシが関与する場合も扱えるようになっているが、ここでは説明を簡単にするためにただ一種のアブラムシが媒介する場合だけを考える。

1 モデルの仮定と構造

時間の単位を1日、1週間など離散的に考える。 j 番目の時間単位の初めに圃場内に存在する健全作物の個体数を $H(j)$ 、その時間単位内に作物個体がウイルスを接種されない確率を $\phi(j)$ とするならば、 j 番目の時間単位($j=1, 2, \dots$)の間に初めてウイルスを接種されて感染する作物個体の数 $I(j)$ は、

$$I(j) = H(j) \cdot [1 - \phi(j)] \quad (1)$$

によって与えられる。以下の記述において (j) が付いている文字はすべて「 j 番目の時間単位」に関するものであるが、説明を簡略化するために、誤解を生じやすい場合を除き、そのような表現は省略する。

アブラムシによるウイルスの伝搬は、圃場内への外からの移入(一次伝搬)と圃場内の作物個体間での移動(二次伝搬)とによって起こると仮定する。したがって、モデルでは外から圃場内へ飛来するアブラムシと既に圃

場内にいるアブラムシを区別している。この区別に対応して、 $\phi(j)$ は二つの成分の積に分割される：

$$\phi(j) = \phi_1(j) \cdot \phi_2(j) \quad (2)$$

すなわち、 $\phi_1(j)$ は作物個体が飛来してくるアブラムシによってウイルスを接種されない確率であり、 $\phi_2(j)$ は作物個体が圃場内のアブラムシによってウイルスを接種されない確率である。

(1) ウイルスの一次伝搬のサブモデル

圃場に飛来するアブラムシの中に外部のウイルス源からウイルスを獲得した個体があり、それらが圃場にウイルスを持ち込むのが一次伝搬である。それらの飛来個体による作物1個体当たりのウイルス接種の平均数を $A_1(j)$ で表し、それが

$$A_1(j) = \mu_1(j) \cdot \alpha_1(j) \cdot v(j) \cdot \beta_1(j) / Q$$

で与えられるものと仮定する。ただし、 $\mu_1(j)$ は圃場へ飛来するアブラムシの総個体数、 $\alpha_1(j)$ は外部のウイルス源となる植物からウイルスを獲得する効率、 $\beta_1(j)$ は圃場の作物にウイルスを接種する効率、 $v(j)$ はアブラムシの飛来源となる場所における寄主植物中でウイルス源となる植物の割合、 Q は圃場の作物の総個体数である。飛来してくるアブラムシによる圃場内でのウイルス接種の空間分布がランダムであると仮定すると、作物1個体当たりのウイルス接種数は、平均が $A_1(j)$ のポアソン分布に従うことになる。したがって、 $\phi_1(j)$ は

$$\phi_1(j) = \exp[-A_1(j)] \quad (3)$$

で与えられることになる。

(2) ウイルスの二次伝搬のサブモデル

圃場内に既に存在しているアブラムシも、発病作物個体をウイルス源にして他の作物個体にウイルスを感染させる。これがウイルスの二次伝搬である。まず、 j 番目の時間単位の初めに圃場内のウイルス源として発病作物1個体だけしかないと考える。圃場内に既に存在しているアブラムシによるウイルス接種の平均数を $R_2(j)$ で表し、

$$R_2(j) = \mu_2(j) \cdot \alpha_2(j) \cdot \beta_2(j) / Q$$

で与えられるものと仮定する。ただし、 $\mu_2(j)$ は圃場内の作物間を動き回っているアブラムシの総個体数、 $\alpha_2(j)$ は発病作物個体からウイルスを獲得する効率、 $\beta_2(j)$ は圃場の作物にウイルスを接種する効率である。したがって、作物1個体当たりのウイルス接種の平均数 $A_2(j)$ は、

$$A_2(j) = R_2(j) / Q$$

となる。次に、 j 番目の時間単位の初めに圃場内のウイルス源となる発病作物個体の数が $S(j)$ であるとする、作物1個体当たりのウイルス接種の平均数は $A_2(j) \cdot S(j)$ となる。圃場内のアブラムシによるウイルス接種の空間分布が、平均が $A_2(j) \cdot S(j)$ の負の二項分布で表される集中分布をしていると仮定するならば、

$$\phi_2(j) = \{k/[k + A_2(j) \cdot S(j)]\}^k \quad (4)$$

となる。ただし、 k は負の二項分布のパラメータの一つであり、分布集中度の指数として用いられることもある。

(3) 両サブモデルの結合と潜伏期間の組み入れ
一次伝搬に関する (3) 式と二次伝搬に関する (4) 式を (2) 式に代入することにより、

$$\phi(j) = \{\exp[-A_1(j)]\} \cdot \{k/[k + A_2(j) \cdot S(j)]\}^k$$

が得られ、二つのサブモデルが結合される。したがって、(1) 式は、

$$I(j) = H(j) \cdot \{1 - [\exp(-A_1(j))] \cdot [k/(k + A_2(j) \cdot S(j))]^k\}$$

となる。

モデルでは、作物体内におけるウイルスの潜伏期間を組み入れることができ、それを p 時間単位とする。したがって、ある時間単位において、作物は、健全個体、潜伏期の個体、発病個体の三つのグループのどれかに属することになる。アブラムシがウイルスを獲得吸汁できるのは発病作物個体からだけである。 $I(j)$ と潜伏期間 p の定義から、発病作物個体の数 $S(j)$ は、

$$S(j) = \sum_{i=1}^{j-p-1} I(i)$$

となる。

最後に、 j 番目の時間単位の初めにウイルスに感染している作物個体（潜伏期の個体と発病個体）の割合を $X(j)$ で表すとすれば、それらは、

$$X(j+1) = X(j) + I(j)/Q$$

なる式により順次計算されることになる。ただし、 $X(1) = 0$ である。

2 モデルによるシミュレーション

MARCUS and RACCAH (1986) は、トウガラシ圃場においてキュウリモザイクウイルスを媒介する 4 種類のアブラムシに対して、時間単位を 1 週間として $A_1(j)$ と $R_2(j)$ の値をおおまかに推定している。すなわち、ワタアブラムシ、ユキヤナギアブラムシ、モモアカアブラムシ、チューリップヒゲナガアブラムシに対して、 $A_1(j)$ の平均値はそれぞれ 0.0105, 0.0215, 0.004, 0.001 と推定され、 $R_2(j)$ の平均値は 0.04, 0.08, 0.06, 0.10 と推定されている。

圃場の作物の総個体数 $Q = 10000$ 、負の二項分布のパラメータ $k = 0.5$ 、潜伏期間 $p = 1$ と置いて、 $A_1(j)$ と $R_2(j)$ の値を変化させて罹病個体の割合 $X(j)$ を計算した数値例を図-1 に示した。ただし、 $A_1(j)$ と $R_2(j)$ はすべての j の値に対して一定であるとした。

非永続的ウイルス病の発生を少なく抑える手段としては、殺虫剤、抵抗性品種、シルバーマルチの利用、ウイルス源となる雑草や罹病作物の除去などがあるが、これ

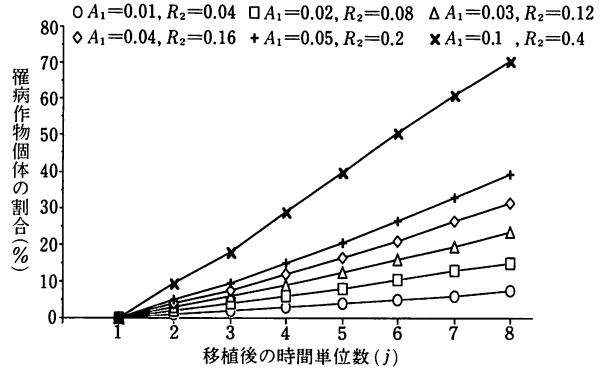


図-1 MARCUS and RACCAH (1986) のアブラムシ媒介性非永続的ウイルス病の疫学モデルにおけるシミュレーションの結果

らが病気の進展に及ぼす効果は、 $A_1(j)$ と $R_2(j)$ の値を減少させることによりシミュレーションができる (MARCUS and RACCAH, 1986)。

III ダイズわい化病（永続的ウイルス病）のシミュレーションモデル

アブラムシにより永続的に媒介されるウイルス病のシミュレーションモデルの例として、ダイズわい化病の疫学モデル (MIYAI, 1991; 宮井, 1993) を紹介する。ダイズわい化ウイルスの媒介虫はジャガヒゲモヒゲナガアブラムシ（以下、ジャガヒゲと略す）である。ウイルスはジャガヒゲの脱皮によって失われることはないが、産卵あるいは産子を通して次世代へ伝染されることはない。

このモデルは、一つのダイズ圃場におけるわい化病の時間的な並びに空間的な進展をジャガヒゲの発生動態と関連させて記述するものである。その構造をできるだけ単純にするために、わい化病ウイルス、ダイズ、ジャガヒゲの諸特性やそれらの間の関係に関しては、以下に述べるようないくつかの仮定を置いている。

1 モデルの構造と仮定

モデルは時間に関して離散的であり、タイムステップの単位は日とし、ダイズの発芽日を 1 日目として起算する。

(1) ダイズ圃場への有翅胎生雌虫の飛来と滞在日数
圃場においてダイズ株は格子状に配置されている。圃場でのわい化病の一次感染は、ウイルスを保有しているジャガヒゲ有翅胎生雌虫（以下では、有翅虫と略す）が飛来してくることにより起こる。この有翅虫の幼虫期の寄主植物はギシギシやシロクロバなどであるが、ウイルス源は保有したシロクロバと考えられている。

t 日目にダイズ圃場に飛来する有翅虫の総数を $N(t)$ で表す。これらの有翅虫は圃場内のダイズ株にランダ

ムに降り立つものと仮定し、一様乱数を発生させてダイズ株にランダムに割り振る。

ダイズ株に降りた有翅虫は、その株に死ぬまで居続けるわけではなく、何日か滞在した後圃場外へ飛び去るものとする。1日しか滞在しない有翅虫の割合を65%, 2日間滞在するものの割合を35%, 3日以上滞在する有翅虫はいないとし、モデルではこの確率に基づいて有翅虫各個体の滞在日数を一様乱数を用いて決める。

(2) 有翅虫によるウイルスの接種

ダイズ圃場へ飛来する有翅虫のウイルス保毒率を p で表す。有翅虫の各個体が保毒虫であるか否かは、この確率に基づいて、一様乱数を発生させて決める。

また、ウイルスを保毒している有翅虫が滞在したダイズ株はすべてウイルスを接種され、感染する。

(3) 有翅虫による産子

滞在したダイズ株上で有翅虫は毎日一定の数の幼虫を産むものとし、その数を F で表す。有翅虫の産む幼虫はすべて無翅胎生雌虫（以下では、無翅成虫と略す）になる。

(4) 幼虫の発育と死亡

幼虫の発育速度は温度に依存して変化するが、このモデルでは幼虫期間は一定で7日間とする。

幼虫及び無翅成虫の日当たり生存率は一定であるとし、 S で表す。タイムステップごとに各個体の生死は一様乱数を発生させて決める。

(5) 無翅成虫による産子

無翅成虫は、成虫化後3日目からダイズ株上で毎日一定の数の幼虫を産むものとし、その数を f で表す。有翅虫の場合と同様に、無翅成虫の産む幼虫はすべて無翅成虫になるものとする。

(6) 幼虫と無翅成虫の株間移動

幼虫と無翅成虫はタイムステップごとに前後左右の4

株へ等確率で移動する。移動率を q で表すならば、それぞれの株へ $q/4$ の確率で移動する。各個体の移動の有無及びどの株に移動するかは、一様乱数を発生させて決められる。

(7) 幼虫と無翅成虫によるウイルスの獲得と接種

タイムステップの初めからすでに発病している株に新たに滞在するようになった健全な（ウイルスを保毒していない）幼虫及び無翅成虫は、すべてこのタイムステップの間にウイルスを獲得吸汁して保毒虫になる。同様に、タイムステップの初めに健全である（ウイルスに感染していない）株のうち少なくとも1頭の保毒虫が移動してきた株は、すべてこのタイムステップの間にウイルスを接種されて感染株になる。

(8) ウイルスの潜伏期間

ダイズわい化病の最短の潜伏期間は、ダイズにおいては2日、ジャガヒゲでは1日である（玉田, 1975）が、モデルにおいてはどちらの潜伏期間もないものとする。

2 モデルによるシミュレーション

圃場に飛来する有翅虫のウイルス保毒率と幼虫及び無翅成虫の株間移動がわい化病の進展と感染株の空間分布に及ぼす影響を調べるために、保毒虫率 p は0.01, 0.05, 0.1に、移動率 q は0.04と0.08に変化させてシミュレーションを行った。その他のパラメータ値などは以下のように設定した：①圃場は200株（8畦×25株）のダイズから成る、②飛来有翅虫数 $N(t)$ の値は実際の圃場で推定された値と大体同じような値を用いる、③有翅虫の日当たり産子数 $F=3$ 、無翅成虫の日当たり産子数 $f=4$ 、④幼虫と無翅成虫の日当たり生存率 $S=0.7$ 。

病気の進展を感染株率で表すと図-2のような曲線となった。この結果から次のことがわかる。①有翅虫の保毒虫率が低くても、幼虫や無翅成虫の株間移動が起こる

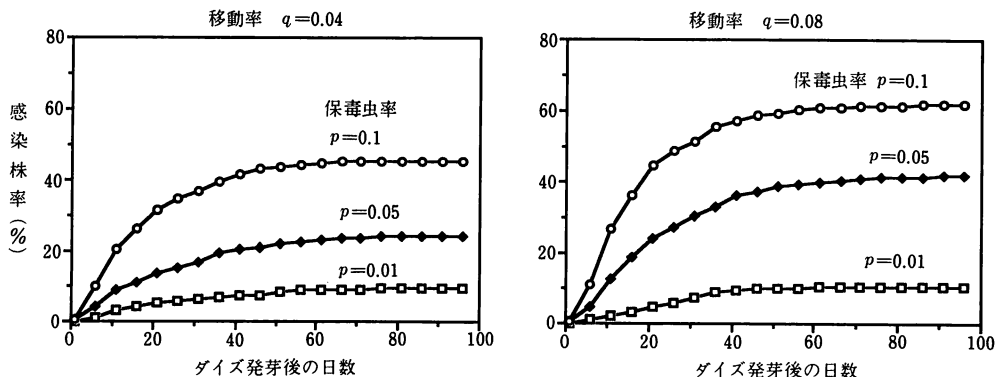


図-2 有翅虫の保毒虫率 p と幼虫及び無翅成虫の移動率 q がダイズわい化病の進展に及ぼす影響（宮井, 1993）
 $p=0.01$ の場合は15回、その他の場合は10回の計算の平均値を示す。

ことにより感染株率は高くなる、②移動率が高まることにより感染株率が高くなる効果は、保毒虫率が高いときには大きくないが、それは重複感染が頻繁に起こるためである、③同様にその効果は、有翅虫の保毒虫率が低いときにも大きくないが、それは圃場内のウイルス源が少ないためである。

また、感染株の空間分布は、どの場合も有意な集中分布となった。これは、保毒有翅虫により一次感染を起こした株をウイルス源にして、その周りの株で幼虫と無翅成虫の株間移動による二次感染が起こり、感染株のクラスター（塊）が形成されるからである。

お わ り に

虫媒性ウイルス病の疫学は、ウイルス、寄主植物、媒介虫という三つの異なる要素から構成される複雑な相互作用システムを対象にしている。このシステムの理解を深めるために、ここで紹介したようなシミュレーションモデルの作成が行われてきた。このようなシミュレーションモデルにより得られる結果は、一見したところでは、どれも当たり前のものばかりで、なにも面倒くさいモデルを作るまでのこともないように思われるかもしれない。例えば、保毒虫率が高ければ高いほどウイルス病の進展は速いとか、媒介虫の移動率が高ければ高いほど発病植物個体のクラスターは大きくなるとかなど、どれも常識的なことである。けれども、これは個々の要因の効果を単独に考えた場合に限られるものである。二つ以上の要因を組み合わせたときの効果については、必ずしも直感的には明らかではなく、それを調べられる点にシミュレーションモデルの利用価値がある (FERRISS and BERGER, 1993)

また、ここで紹介したようなシミュレーションモデルは、推定が非常に難しい（あるいは不可能な）パラメータや測定が難しい変数を含んでいることからわかるように、それ自身は圃場における病気の発生予測には利用できない。発生予測のためには、測定が容易な少数の変数からなる単純なモデル（例えば、回帰モデルなど）であることが要求される。けれども、多くの関係する要因を論理的に総合化しているシミュレーションモデルは、このような発生予測のモデルを開発するために、例えば、どのような変数が予測に役立つかなどを分析するような形で役立てることができると期待される。

引 用 文 献

1) BERGER, P.H. and R.S. FERRISS (1989) : Mechanisms of arthropod transmission of plant viruses: Implications for the spread of disease. In : M.J. JEGGER (ed.) Spatial Components of Plant Disease Epidemics.

Prentice Hall, Englewood Cliffs. pp.40~84.
 2) CAMPBELL, C.L. and L.V. MADDEN (1990) : Introduction to Plant Disease Epidemiology. John Wiley & Sons, New York. 532pp.
 3) CARTER, N. (1986) : Simulation modelling. In : G.D. McLEAN, R.G. GARRETT and W.G. RUESINK (eds.) Plant Virus Epidemics : Monitoring, Modelling and Predicting Outbreaks. Academic Press, Sydney. pp.193~215.
 4) FERRISS, R.S. and P.H. BERGER (1993) : Phytopathology 83 : 1269~1278.
 5) FISHMAN, S. et al. (1983) : Phytoparasitica 11 : 39~49.
 6) GUTIERREZ, A.P. et al. (1974) : J. Appl. Ecol. 11 : 1~20.
 7) KENDALL, D.A. et al. (1992) : J. Appl. Ecol. 29 : 414~426.
 8) KIRITANI, K. et al. (1987) : Systems approaches for management of insect-borne rice diseases. In : K.F. HARRIS (ed.) Current Topics in Vector Research, Vol.3. Springer-Verlag, New York. pp.57~80.
 9) KISIMOTO, R. and Y. YAMADA (1986) : A planthopper - rice virus epidemiology model: Rice stripe and small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* Fallén. In : G.D. McLEAN, R.G. GARRETT and W.G. RUESINK (eds.) Plant Virus Epidemics : Monitoring, Modelling and Predicting Outbreaks. Academic Press, Sydney. pp.327~344.
 10) MARCUS, R. and B. RACCAH (1986) : J. Appl. Stat. 13 : 167~175.
 11) MIYAI, S. (1991) : Modelling the effects of aphid vector (*Aulacorthum solani*) movement on the spread of soybean dwarf virus. In : Proceedings of International Seminar on Migration and Dispersal of Agricultural Insects. National Institute of Agro-Environmental Sciences, Tsukuba, Japan. pp.145~154.
 12) ——— (1993) : Simulation approach to the control of insect-borne virus diseases. In : Proceedings of International Symposium on the Management of Insect-Borne Virus Diseases in Temperate and Subtropical Asia.. FFTC, Taiwan. pp.1~14.
 13) 宮井俊一 (1993) : 今月の農業 37 (12) : 74~79.
 14) MIYAI, S. and N. HOKYO (1992) Modelling approach to simulate the progress of insect-borne rice virus diseases in paddy fields. In : M. SHIYOMI, E. YANO, H. KOIZUMI, D.A. ANDOW and N. HOKYO (eds.) Ecological Processes in Agro-Ecosystems. National Institute of Agro-Environmental Sciences, Tsukuba, Japan. pp.139~154.
 15) ——— et al. (1986) : Models of epidemics of rice dwarf. In : G.D. McLEAN, R.G. GARRETT and W.G. RUESINK (eds.) Plant Virus Epidemics : Monitoring, Modelling and Predicting Outbreaks. Academic Press, Sydney. pp.459~480.
 16) 村松義司 (1979) : 静岡農試研報 24 : 1~13.
 17) NAKASUJI, F. and K. KIRITANI (1972) : Res. Popul. Ecol. 14 : 18~35.
 18) ——— et al. (1985) : J. Appl. Ecol. 22 : 839~847.
 19) RUESINK, W.G. and M.E. IRWIN (1986) : Soybean mosaic virus epidemiology: A model and some implications. In : G.D. McLEAN, R.G. GARRETT and W.G. RUESINK (eds.) Plant Virus Epidemics : Monitoring, Modelling and Predicting Outbreaks. Academic Press, Sydney. pp.295~313.
 20) SIGVALD, R. (1986) : Forecasting the incidence of potato virus Y°. *ibid.* pp.419~441.
 21) 玉田哲男 (1975) : 北海道立農試報 25 : 1~144.