

植物防疫基礎講座：

昆虫やダニの「内的な発育最適温度」の理論と実際
(2) 推定計算法

帝京大学医学部微生物学講座 池 本 孝 哉

VI SSIモデル曲線のフィッティングの基本

いろいろな温度設定に対する発育期間を調査したデータから、SSIモデル曲線を描画して内的な発育最適温度を推定する手順を紹介しよう。S字型など曲線的に並んだデータポイントにフィッティングする方法には準ニュートン法やマルカート法等いくつかあり、それらを使えば簡単だと考える方もあると思うが、初期値の与え方でいく通りもの結果が得られてしまうので実用に耐えない。つまり数学的に一意的 (unique) な結果が得られないのである。その原因はSSIモデルは定数が八つもある複雑な構造をしていることと、定数相互の間に強い関連性があることに起因する。そこで未知定数をできるだけ減らす工夫をしながら、残った各定数値を少しずつ変化させて、最良なフィッティングを示す定数セットを採用するという手順が必要となる。基本的な手法はIKEMOTO (2005) に発表したのが、IKEMOTO (2008), SHI et al. (2011) で少し修正を加えている。

1 SSIモデルの定数と定数決定の概要

読者の便宜のためSSIモデル式を再掲しておく。

モデル第1式

$$r(T) = \frac{\rho\phi \frac{T}{T_\phi} \exp\left[\frac{\Delta H_A}{R} \left(\frac{1}{T_\phi} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_L} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T}\right)\right]} \quad (3)$$

モデル第2式

$$T_\phi = \frac{\Delta H_L - \Delta H_H}{R \ln\left(-\frac{\Delta H_L}{\Delta H_H}\right) + \frac{\Delta H_L}{T_L} - \frac{\Delta H_H}{T_H}} \quad (4)$$

八つの定数を三つのカテゴリーに分けて作業する。

[既知定数]

$$R: R = 1.987$$

[あらかじめ決定する定数 $\rho\phi$, ΔH_A , T_L]

$\rho\phi$: 線型モデル上の T_ϕ における発育速度により近似する。後の手順で T_ϕ を試行的に仮決定することに値が決まる。線型モデルの直線フィッティングは不偏長軸を用いた池本・高井法 (IKEMOTO and TAKAI, 2000; 池本・高井, 2001) により行う。

ΔH_A : アレニウスプロットによる直線部分の傾き β から $\Delta H_A = -\beta R$ の関係により求める。絶対温度の逆数を横軸に、発育速度の自然対数値を縦軸にしたグラフ上に、有効積算温度の定数を推定するのに用いた直線部分のデータ点をプロットして、直線フィッティングする。この場合も不偏長軸である。なお、アレニウスプロットはコンピュータのない時代にS字的曲線を分析するのによく使われた手法である。このプロットによりS字曲線は超低温部、中温部、超高温部それぞれ、計3本の直線が融合接続した形として表示される。

$$\beta = -\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n \left[\ln r_i - (\overline{\ln r}) \right]^2}{\sum_{i=1}^n \left[\frac{1}{T_i} - \left(\overline{\frac{1}{T}} \right) \right]^2}}$$

T_L : 線型モデルの発育ゼロ温度で置き換えて近似する。

[試行的にもとめる定数 T_ϕ , ΔH_L , ΔH_H , (T_H)]

まず T_ϕ 値を固定し ΔH_L (初期値 - 150,000) と ΔH_H (初期値 30,000) の数値をそれぞれ少しずつ (500 またはそれ以下) 増加させた数表をつくり、固定された T_ϕ 値において最良のフィッティングを示す二つの組合せを決定する。

このとき、 T_H は(4)式を変形した

$$T_H = \frac{\Delta H_H}{R \ln\left(-\frac{\Delta H_L}{\Delta H_H}\right) + \frac{\Delta H_L}{T_L} + \frac{\Delta H_H - \Delta H_L}{T_\phi}} \quad (4-2)$$

What is the Intrinsic Optimum Temperature for Development of Insects and Mites? (2) Practical Method for Estimating the Temperature. By Takaya IKEMOTO

(キーワード: 内的な発育最適温度, SSIモデル, 熱力学モデル, 非線型モデル, 線型モデル, 温度, 発育速度)

により、ほかの定数値が決まれば自動的に決まる。

次いで T_ϕ 値を 0.5 ずつ変化させておなじ作業を行い、

最終的に、これら四つの定数値の最良の組合せセットを決定する。そのときの T_ϕ 値が求める内的な発育最適温度である。

<最良のフィッティングは χ^2 値で評価する>

モデル曲線による各温度における期待速度値 (E) と観察速度値 (O) の食い違いの速度を χ^2 値により評価してこの値が最小となるときに定数の組合せを採用する。

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$$

ここで、 i は i 番目の観察データであり、 n 個すべてについて計算した総和を求める。

VII 実例による計算

Kuo et al. (2006) によるトウモロコシアブラムシ 1-4 齢若虫期のデータ (表-1) について実際に計算してみよう。計算例としてあえてデータポイント数が少ないものを選んだ。

1 データの吟味

この例では 6 ~ 35℃ まで七つの温度で観察している。実際にグラフを描いてみると 10 ~ 25℃ までのデータポイントが直線的であるので、これら四つのデータポイントから直線フィッティングする。また、35℃ の観察値はわずか 3% の生存 2 個体によるものであり、これら個体はその後に産子もできなかったので、曲線フィッティングからも除外する。

これらの作業は今のところ自動化できず、少し主観が入る余地が残っている。いろいろな場合を試行するのがよいかも知れない。

2 ρ_ϕ , T_L , ΔH_A の計算

直線部分 4 ポイントに対する池本・高井法による定数値は、 $DT = k + tD = 113.95974 + 5.42154D$ ($r = 0.9896$) となり、これを普通の (T , $1/D$) 平面の関係に戻すと $Y = -0.0476 + 0.0088X$ ($r = 0.9973$) である。

まず T_ϕ を仮に 15℃ に固定すると線型モデルから ρ_ϕ は

$$\rho_\phi = \frac{T_\phi - t}{k} = \frac{15 - 5.42154}{113.95974} = 0.08405$$

となる (摂氏温度で計算)。また発育ゼロ点温度より $T_L = 5.42154^\circ\text{C} = 273.15 + 5.42 = 278.57 \text{ K}$ である。

アレニウスプロット (図-1) により $\beta = -0.6857142857$ となり、 $\Delta H_A = -\beta R$ の関係から、これに $R = 1.987$ を掛けて $\Delta H_A = 16.442$ となる。

(直線フィッティングについての詳しい方法は本誌 2001 年 55 巻 7 月号にある拙著をご覧ください。そこに書き落としたのであるが、不偏長軸 β の符号は $S_{xy} > 0$ のとき正、 $S_{xy} < 0$ のとき負となる)

3 試行計算による T_ϕ と ΔH_L , ΔH_H の決定

まず T_ϕ を観察値の中間あたりの温度 $15^\circ\text{C} = 288.15 \text{ K}$ と仮固定しておき、上記で計算した定数値を使って ΔH_L と ΔH_H をそれぞれの初期値を $-150,000$ と $30,000$ にする。

4 T_H の計算

最後に残った T_H を (4-2) 式により計算すると、すべての定数値がセットとして一時的に揃うので曲線の形が決まる。

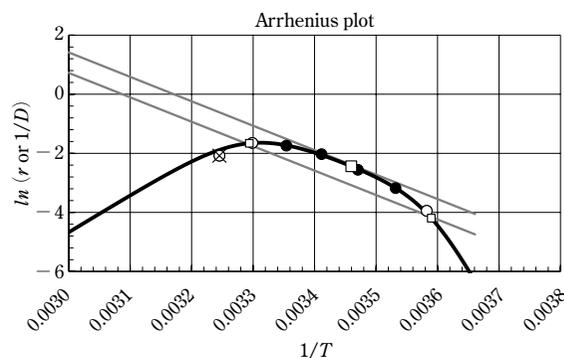


図-1 温度と発育速度に関するアレニウスプロット

横軸は絶対温度の逆数、縦軸は発育速度の自然対数値。直線モデルに適用したデータ点 (黒丸) だけを用いて直線フィッティングを行うと、中温部における直線が得られる。下側の直線は速度を $1/2$ にずらせたもの ($\ln 0.5 = -0.693$)。これら直線の傾きから ΔH_A の値を計算する (傾きを β とすると $\Delta H_A = -\beta R$, R は気体定数)。□印は左から温度 T_H , T_ϕ , T_L における発育速度の自然対数値。

Arrhenius プロットでは、観測データがある中温部、左下方に超高温部、右下方に超低温部の 3 直線が融合接続した形で表示される。曲線モデルにおいて S 字的に曲がるデータ部分は接続部に存在している。曲線はすべての定数値が定まった後に描画されている。

表-1 トウモロコシアブラムシ幼虫期の温度と発育日数 (Kuo et al., 2006 より改変)

温度 (°C)	生存率 (%)	発育日数
6	15	51.7
10	71	24.0
15	86	12.9
20	81	7.6
25	97	5.7
30	83	5.2
35	3	8.0

表-2 各 T_{ϕ} 値における定数の推定値

T_{ϕ} (°C)	15	15.5	16	16.5	17
T_{ϕ} (K)	288.15	288.65	289.15	289.65	290.15
ρ_{ϕ}	0.08405	0.08844	0.09283	0.09721	0.10160
ΔH_A	16,442	16,442	16,442	16,442	16,442
T_L	278.57	278.57	278.57	278.57	278.57
T_H	303.59	303.59	303.59	303.61	303.63
ΔH_L	-68,485	-62,600	-57,860	-54,065	-51,070
ΔH_H	40,280	41,110	42,435	44,265	46,625
χ^2	0.000397	0.000328	0.000318	0.000384	0.000541

T_{ϕ} 値を 16°C にした場合に χ^2 が最小となったので、この列の定数セットを採用する。この前段階で、各 T_{ϕ} 値において χ^2 値を最小にする ΔH_L と ΔH_H 値の組合せがそれぞれ探索抽出されている。

5 χ^2 値の計算

上述の式にしたがって試行した各々の定数値における χ^2 値を計算し、記録しておく。

6 ΔH_L , ΔH_H の変化による組合せ試行計算

ΔH_L と ΔH_H の値を 5 ずつ増分させながら 3-5 の作業を繰り返して、 χ^2 値が最小となる ΔH_L と ΔH_H の組合せを探索抽出する。

7 T_{ϕ} の変化による試行計算

T_{ϕ} の値を 0.5 ずつ増減させて、3-6 の試行作業を繰り返す。このように二重に試行作業して得られた定数セットを表-2 に示した。この場合では T_{ϕ} 値が 16°C (289.15 K) のとき、 χ^2 値が最小となったのでこの列の定数セットが採用されたことになる。このセットを使って描いた SSI モデル曲線を図-2 に示した。データポイントと理論曲線が見事にフィットしていると実感していただけるだろう。

しかしながら、計算手順は説明するのに骨が折れるほどややこしく、定数値の組合せは数万以上である。ここは要するに、ほかの方法で決めることができなかった定数 T_{ϕ} と ΔH_L , ΔH_H について、値を少しずつ変えながら、あらゆる組合せのうち χ^2 値が最小となって、データポイントと理論曲線が最もフィットする組合せセットを選ぶのだということだけを理解していただければ十分かも知れない。私は以上の計算を表計算ソフトエクセルを使ってやっていた。もちろん自動計算や手順の一部にはマクロプログラムを組み込んである。それでも一つのモデル曲線を決めるのに最低で 3 時間、少し手間取ると数日かかることも珍しくなかった。

VIII 統計プログラム R による全自動計算

ウインドウズ (マックも可) パソコンで使える R と

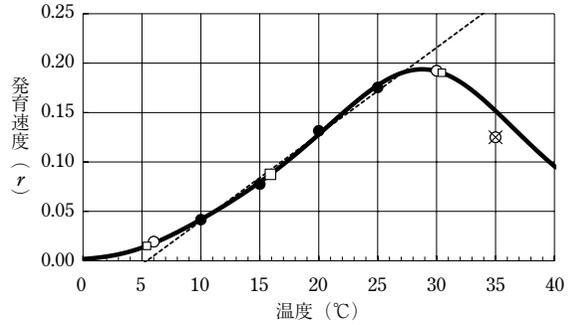


図-2 トウモロコシアブラムシ幼虫期の温度と発育速度 (Kuo et al., 2006) を表す SSI モデル曲線 (実線) と線型モデル (破線)

直線モデルや図-1 に示した Arrhenius プロットは黒丸四つのデータ点だけを用い、SSI モデルには×印を除く六つのデータ点を用いてフィッティングを行った。 T_{ϕ} は 16°C と推定された (中の大きな□)、小さな左下の□は T_L 、右上の□は T_H を示す。

いう統計ソフトがある。世界中のたくさんの人たちが参加して日々改良され充実度を増しているソフトでありながら、誰でもダウンロードして無料で使えるという優れたものである (<http://www.r-project.org/>)。日本にも愛用しておられる研究者が大変多いと聞く。このソフトの中に SSI モデルの定数値を決めるプログラムを組み込み計算させると、何と 1~2 分で完了する。中国科学院、時培建さんのただならぬ才能によるもので、Shi et al. (2011) として発表された。このプログラムは前章で述べた手順をそっくりそのまま行わせるものだが、 ΔH_L と ΔH_H 値の増分は 5 でなく、500 になっている。さすがに自動計算でもあまり細かくするとそれだけ時間がかかり実用的でないし、この程度ではほかの定数値にあまり影響しないとの総合判断による。その代わり T_{ϕ} 値はデフォルトの 0.5°C 刻みから 0.1°C 刻みにしても所要時間がそれほど増えない工夫がなされた。

1 R ソフトのダウンロードとインストール

(1) ネット検索語に「CRAN」とし、The Comprehensive R Archive Network を開く。

(2) Download and Install R から Windows をクリックして選択。

(3) R for Windows の「base」を選択。

(4) R-2.13.0 for Windows (32/64 bit) から Download R-2.13.0 for Windows を選択。

(5) 保存。

(6) R-2.13.0-win32.exe をダブルクリックしてインストールを開始する。

(7) インストール中に使用する言語の選択は English にする。Japanese にすると menu が文字化けしてしまう。ソフト自体は日本語の Windows 上では自動的に日本語に対応する。

(8) Next を 2 回ほど続け、インストール先 C:\Program Files\R\R-2.13.0 を確認。

(9) Select Components で Full installation を選択。

(10) Startup option で Yes (customized statup) を選択。

(11) Display Mode で SDI (separate windows) を選択。

(12) Help style で Plain txt を選択。

(13) Internet access で Standard を選択。

これ以降は menu のデフォルトに従い Next でインストール完了 Finish。

2 SSIプログラムのセットアップ

(1) アメリカ昆虫学会のホームページから定期刊行物 Environmental Entomology 40(2) 462 ページから始まる論文 (SHI et al.) の Abstract 下にある Appendix S1 を開いて pdf ファイルをダウンロードする。

<http://esa.publisher.ingentaconnect.com/content/esa/event/2011/00000040/00000002>

(2) プログラムは A1 と A2 に分かれており、これらをそれぞれコピーしてメモ帳に貼り付けて二つのファイルをつくる。ファイル名は一つ目を SSI.R, もう一つは IKEMOTO.R とする。拡張子を txt でなく R とすることに注意されたい。

(3) マイドキュメントにフォルダをつくり、名前を例えば「SSI モデル定数値の推定」などとし、この中に上記二つのファイルを入れておく。

3 SSIプログラムの使い方

(1) デスクトップにできたアイコンをクリックして R プログラムを開く。R Console ウィンドウのメニューにある「ファイル」をクリックし、「ディレクトリの変更」から先ほどつくったマイドキュメントの中の「SSI モデル定数値の推定」フォルダを選択する。

(2) コンソールウィンドウのカーソルの位置に測定温度を入力する。七つの温度で測定した場合の書式例は $T < -c$ (6, 10, 15, 20, 25, 30, 35) (改行)

続いてその時の発育日数を各温度と対応する順にして

$D < -c$ (51.7, 24, 12.9, 7.6, 5.7, 5.2, 8) (改行)

3 行目と 4 行目

source ("SSI.R") (改行)

SSI (T, D, 1, 6, 2, 5) (改行)

と入力して 1 ~ 2 分待つと定数の各推定値が表示される。

4 行目の書式の数値はそれぞれ次のような意味をもつ。'1' と '6' は七つのデータポイントのうち、1 番目から

6 番目までを使って曲線フィッティングする。したがって 7 番目のデータポイントは曲線からのはずれ点と判定したことになる。次の '2' と '5' は直線フィッティングに用いるデータポイントを指定している。1, 6, 7 番目は有効積算温度法則から外れており、2, 3, 4, 5 番目が直線的だと判定した場合である。

T_{ϕ} 値をデフォルトの 0.5°C 刻みから 0.1°C 刻みに変更したい場合は 4 行目を

SSI (T, D, 1, 6, 2, 5, 0.1) (改行)

とすればよい。ただし結果が表示されるまで 10 分あまり要する。

R プログラムを終了する際に作業スペースを保存しますか? と問われるが、私は保存しないことにしている。その代わり終了する前に必要な部分をコピーしてワードにペーストして保存する。データもワードなどであらかじめ作成しておき、コンソール画面に貼り付けるのがよさそうである。

以上に紹介した SSI プログラムは学術誌に紹介された関係上、会員でないと無料でダウンロードできない。また、プログラム内容も必要最低限なものに限られている。手元にはグラフも自動的に作成されるパッケージ化した別のプログラムがあるので、私までメールで連絡いただければすぐにお送りしたい (ikemotot@js2.so-net.ne.jp)。

IX より正確な推定値を得るために

1 データポイント数

ある日本の学会誌に温度点が二つしかないデータに有効積算温度法則を当てはめた結果が出ていた。なんと 2 点の座標から連立方程式を解いて直線を決めてある。常識外れの方法で求められた発育ゼロ点や有効積算温度の定数値も、いったん情報として登録されてしまうと一人歩きを始めるから要注意である。 T_{ϕ} 値の推定はまだ始まったばかりであるが、同じような過ちを繰り返してはならない。

それなら SSI モデルのフィッティングにはデータポイントが最低いくつ必要であろうか。多いほど好ましが、直線傾向を示すポイントが 4 以上、その両側に S 字の頭部尾部それぞれ 2 以上、合計 8 ポイントくらいが最低限の目安と考えたい。当然のこと、恒温器の台数が気になるところであるが、複数回に分けて測定する工夫で乗り切れるのではないだろうか。海外の論文では 20 近い温度点により測定してある例もそれほど珍しくなく、ある研究者から先進国日本のデータがおしなべて貧弱なのはどうかと問われて窮したことがある。

2 S字的に並んでいないデータ (はずれ点)

SSI モデルは描写力が思いのほか強く、データポイントが少なく、しかも S 字的にきれいに並んでいない場合にフィッティングすると、すべてのポイントを通過しようとして異様に曲がりくねった曲線となる場合がある。特に高温部のポイントが要注意である。あまり高温になると死亡個体が多くなり、発育期間の測定から除外される。もしほかの温度と較べて生存率が極端な差があれば、そのような温度での測定値はフィッティング対象からはずして差し支えないだろう。もちろんグラフにはそのはずれ点も明示し、×印をつけておく必要がある。パッケージ化されたソフトにはその機能も備わっている。

3 供試虫を多くできないデータ

ある温度における発育所要日数を測定する場合、多くの供試虫の平均値が計算され、それをもとに温度-発育速度の関係をグラフにするのが一般的である。しかし技術的な理由によりそれほど多くの個体を使って測定することができない場合も考えられる。その場合は個体毎の測定値を使って分析することも可能である。もちろん温度により供試虫数があまり変わらないようにするほうがよい。

ある温度における発育所要日数を調べた結果、供試個体数が少なすぎる場合、追加実験を行うことがあり得る。このとき恒温器の設定温度を以前と同じにしても、外部温度により実際の温度が 1 ~ 2℃ 違ってしまふことがよく起こる。設定温度ではなく実際の温度を用いたい。

4 高温部低温部が欠けたデータ

S 字の頭と尾の部分のデータがほとんどなく、軸の部分だけの場合がある。中軸の部分が完全に直線傾向を示していると、本来は SSI モデルの曲線が定まらない。しかしわずかな「ひねり」を感知して曲線が定まってしまうことがある。おそらくこのような結果から推定された T_{ϕ} 値の信頼度は低いであろう。作業の労苦を惜しまず、中軸から見てほんの少しでも S 字の頭・尾部の始まりが視覚的に判別できるくらいの温度範囲のデータが必要

である。

おわりに

ここで紹介したプログラムはさらに進歩する余地を残している。気鋭の統計学者である東京大学医学系研究科特任教官の倉橋一成さんを中心に、計算速度の向上をはかること、推定値の信頼区間を求めることを当面の目標に鋭意作業が進められている。モデル式が複雑なことや未知定数の推定手順が複雑なことから一朝一夕には行かないものの、かなりの水準まで達成されつつある。おそらく 1 年以内には公開できよう。さらにその先の課題も少し見えている。例えば削除点など人為的な判断をすべて排除した完全自動化プログラムである。統計ソフト R はオープンであり、誰でも開発に参加できる。興味のある方々のご参集を大いに期待したい。

本研究を進めるにあたり、それぞれの分野から具体的な助言提言いただいたり、作業に加わってくださった方々のお名前をあげてお礼申し上げたい。相田 麗、江上親宏、倉橋一成、時培 建、高井憲治、浜崎活幸、山村光司 (順不同)。

引用文献

- 1) EYRING, H. (1935): J. Chem. Phys. 3: 107 ~ 115.
- 2) HAVE, T. M. VAN DER and G. DE JONG (1996): J. Theor. Biol. 183: 329 ~ 340.
- 3) IKEMOTO, T. and K. TAKAI (2000): Environ. Entomol. 29: 671 ~ 682.
- 4) 池本孝哉・高井憲治 (2001): 植物防疫 55: 311 ~ 315.
- 5) IKEMOTO, T. (2005): Environ. Entomol. 34: 1377 ~ 1387.
- 6) ——— (2008): J. Med. Entomol. 45: 963 ~ 969.
- 7) 池本孝哉 (2010): 地球温暖化と昆虫, 全国農村教育協会, 東京, p. 264 ~ 284.
- 8) KUO, M.H. et al. (2006): Appl. Entomol. Zool. 41: 171 ~ 177.
- 9) MESSENGER, P. S. and N. E. FILTERS (1958): Ann. Entomol. Soc. Am. 51: 109 ~ 119.
- 10) SCHOOLFIELD, R. M. et al. (1981): J. Theor. Biol. 88: 719 ~ 731.
- 11) SHARPE, P. J. H. and D. W. DEMICHELE (1977): ibid. 64: 649 ~ 670.
- 12) SHI, P. et al. (2011): Environ. Entomol. 40: 462 ~ 469.
- 13) YAPI, Y. A. et al. (2007): Entomological Science 10: 343 ~ 352.

発生予察情報・特殊報 (23.6.1 ~ 6.30)

各都道府県から発表された病害虫発生予察情報のうち、特殊報のみ紹介。発生作物：発生病害虫 (発表都道府県) 発表月日。都道府県名の後の「初」は当該都道府県で初発生の病害虫。

※詳しくは各県病害虫防除所のホームページまたは JPP-NET (<http://www.jpnn.ne.jp/>) でご確認下さい。

- ニンジン：ホモノハダニ (茨城県：初) 6/1
- トルコギキョウ：葉巻病 (兵庫県：初) 6/13
- キク：茎えそ病 (長野県：初) 6/3
- ピーマン：炭疽病 (千葉県：初) 6/17
- シシトウ・ピーマン (施設栽培)：コムドリチビトビカス
- キク：茎えそ病 (長崎県：初) 6/17
- ミカメ (高知県：初) 6/8