

ツマグロヨコバイによるイネ萎縮病ウイルス(RDV)の伝染機構

誌名	日本応用動物昆虫学会誌
ISSN	00214914
巻/号	143
掲載ページ	p. 157-162
発行年月	1970年9月

ツマグロヨコバイによるイネ萎縮病ウイルス (RDV) の伝染機構¹

中 筋 房 夫

(高知県農林技術研究所)

はじめに

日本の虫媒ウイルス病の研究は非常に古く前世紀末にイネ萎縮病がイナズマヨコバイ *Inazuma dorsalis* によって媒介されるという歴史的な大発見に端を発している。その後イネウイルス病の中でも特に萎縮病 (RDV), 縞葉枯病 (RSV) について徹底的な研究がなされて来た。著者は日本におけるイネウイルス病の研究史を次の三つの時期に大きく分け得ると考えている。

第一期は、イネウイルス—媒介昆虫の因果関係を明らかにし、ウイルスの増殖と伝染環を媒介昆虫の個体レベルで究明しようとする方向である。これは FUKUSHI (1934, 1940) に代表され、新海 (1962), 奈須 (1963) 等によって体系づけられた。

第二期は近年発達して来た新しい研究手法、例えば分子生物学的手法や電子顕微鏡、血清法等の技術を導入して、媒介昆虫やイネ体内でのウイルスの増殖過程やウイルス自体の物理、化学性について、細胞分子レベルでの研究が進展させられた時期で現在も増々発展し続けている。

第三期は河野 (1966) が保毒虫率の変動モデルを提起した時点にはじまるウイルス病伝染機構の epidemiological approach である。これに続いて萎縮病を媒介するツマグロヨコバイ *Nephotettix cincticeps* の個体群生態学的研究が久野 (1968) や KIRITANI ら (印刷中) によって発展させられてきた。このことによって epidemiological approach に非常に有利な条件 (システムズ分析法の導入の可能性) が整えられつつあると言える。

従来ウイルス病の伝染量は「保毒虫率」に支配されるとか「媒介昆虫密度」に支配されるとかという議論がおこなわれてきた。例えば RSV について岸本 (1969) は保毒虫率と発病株率の関連を重視し、一方杉野 (1968) はヒメトビウンカの密度の対数と発病株率の間に、原ら (1969) はツマグロヨコバイの密度と RDV 発病株率との間に直線相関をみ出ししている。しかし保毒虫率の重要性を主張する河野 (1966) や岸本 (1969) は長時間または広面積にわたるウイルス病の多寡を問題にしている。これに対し媒介昆虫密度の重要性を主張する杉野 (1968) や原ら (1969) は比較的小面積、短時間の問題を扱っている。このよう

に両者の論争は異った次元で行なわれており互にかみあっていないように思われる。著者は萎縮病ウイルスの発生量がいずれの場合にも保毒虫密度によって決まるだろうと考え、保毒虫密度の変動機構を通して萎縮病の伝染機構を探ろうと試みつつある。このことは保毒虫密度の関数であるツマグロヨコバイ個体群密度と保毒虫率の変動を統一的に理解しようという試みでもある。

この研究を進めるに当たり次の二つの研究方法を柱に行なってきた。すなわち、ツマグロヨコバイの密度変動機構については KIRITANI ら (印刷中) の生命表を基礎にした個体群生態学的研究方法であり、保毒虫率の変動は河野 (1966) に従った model approach である。

調査は高知県南国市 (二期作地帯) の早稲、二番稲の無防除田、および高知県伊野町 (中稲地帯) の中稲無防除田で行なった。調査方法の詳細については NAKASUJI and KIRITANI (1970), NAKASUJI ら (準備中) に述べているので省略する。

萎縮病ウイルスの伝染環

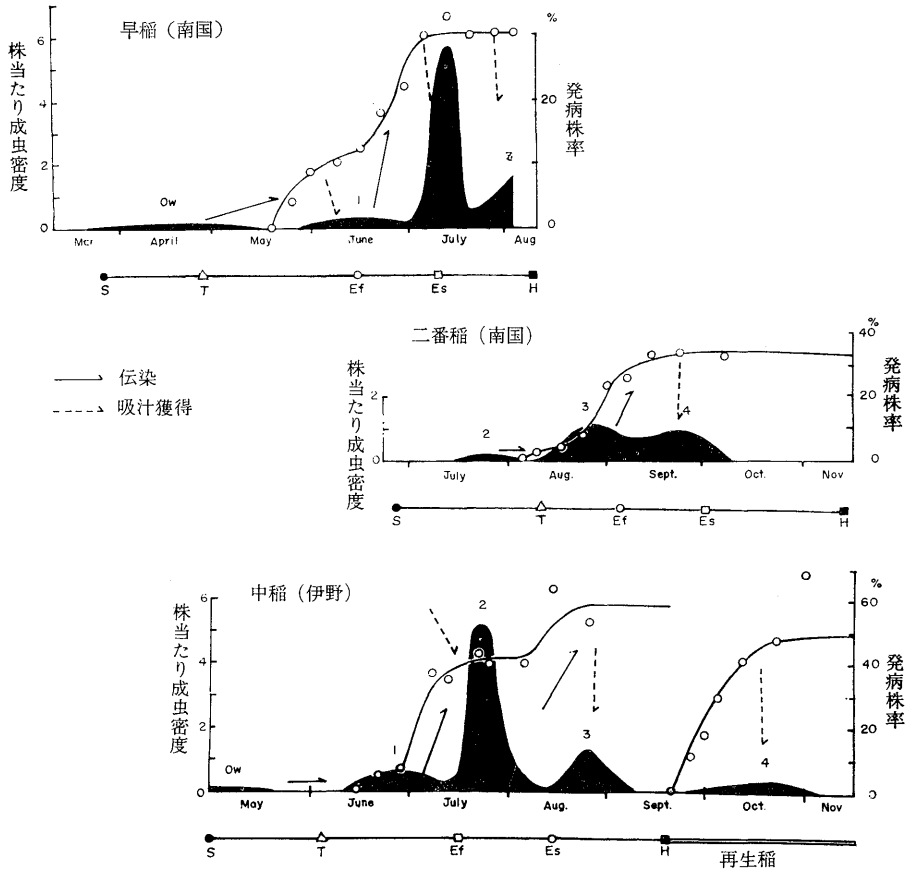
第1図に南国市の早稲、二番稲と伊野町の中稲でのツマグロヨコバイの各世代の成虫密度と萎縮病ウイルス (以下RDV) の伝染環を模式的に示した。早稲では、RDVは苗代に飛び込んだツマグロヨコバイ越冬世代成虫によって、また幼穂形成期前後に第一世代虫によって伝染を受ける。それ等の伝染を受けたイネはそれぞれ本田初期、出穂期前後に発病し第1, 第2, 第3世代虫の吸汁源になる。第3世代幼虫の発育途中でイネは刈り取られる。二番稲は第3世代の飛び込み成虫によって本田初期に伝染を受け、幼穂形成期以後に発病する。それ等のイネから第4, 第5世代虫が吸汁獲得する。第5世代幼虫 (=越冬幼虫) 期にイネは刈り取られる。

伊野町の中稲地帯ではツマグロヨコバイの越冬世代と第1世代は休閑田の雑草で育つ。この第1世代成虫が中稲の本田初期のイネに RDV を伝染し、また幼穂形成期以後に第2世代虫によって伝染を受ける。これ等の伝染を受けたイネはそれぞれ幼穂形成期、出穂期に発病し、第2, 第3世代虫の吸汁源となる。中稲は第4世代の若令幼虫期に刈り取られるが、この地帯は湿田であることと刈り取り時の平均気温が 22~25°C と比較的高いため、刈り取り跡に再生稲が生える。この再生稲には多くの発病茎を含み、第4, 第5世代虫のウイルス吸汁源となる。発病した再生稲のウイルス吸汁源としての重要性は、中筋・桐谷 (1970), NAKASUJI and KIRITANI (準備中) に述べた。

ツマグロヨコバイの個体群密度の世代間変動

ツマグロヨコバイの各発育ステージの密度のうち、野外調査で最も安定して得られるのは卵密度である。(KIRITANI ら, 印刷中)。したがって個体群密度の世代間変動の分析には卵密度を

1 この研究は高知県農林技術研究所、桐谷圭治氏との共同研究であり詳細は別に正式に報告する予定である。なお日頃からいろいろ討論していただいている同研究所、川原幸夫、笹波隆文氏、専門技術員井上孝氏に厚くお礼申し上げる。



第1図 ツマグロヨコバイによる RDV 伝染環の模式図。S: 播種, T: 移植, Ef: 幼穂形成期, Es: 出穂期, H: 収穫。

用いた。

久野 (1968), KIRITANI ら (印刷中) は野外のツマグロヨコバイの個体数の世代間変動は密度依存的な過程で調節されている可能性を示唆した。特に後者の研究では、ツマグロヨコバイの主な死亡要因の密度調節機構における役割を評価し、この可能性を支持した。

そこでここでは各世代の卵密度を世代間ごとに別々に logistic growth を仮定した藤田・内田 (1952) の式に当てはめてみた。ただし世代間の死亡率を示す b を 1, すなわち世代間の重なり合いは起こらないと仮定するといずれの世代間でもかなり良く適合する。世代間の卵密度の関係を求める式で表わすと次のようになる。

$$NE_{n+1} = NE_n \left(\frac{1}{b + cNE_n} - 1 \right) \dots\dots\dots (1)$$

第1式から第1世代卵密度がわかればその年のすべての世代の卵密度を予測することが出来る。

以後の伝染機構の分析でのツマグロヨコバイの密度の取り扱いは次のようである。飛び込み世代虫と RDV 伝染量の関係では成虫密度を、増殖世代虫と RDV 伝染量の関係では 1 令幼虫

密度を用いた。この成虫密度と 1 令幼虫密度は卵密度との関係から次のようにして求めることが出来る。

HOKYO and KIRITANI (1968) は野外のツマグロヨコバイの雌成虫の卵巣を解剖することによって成虫の日当たり生存率を推定する方法を提案した。

この方法を用いて各世代のツマグロヨコバイの 1 雌当たり平均産卵数を求めた。

2 年 (1966, 1967) の各世代の雌当たり平均産卵数 (Fm) を

第1表 雌成虫の平均産卵数 (Fm)

世 代	越冬	1	2	3	4
Fm	300*1	200	100	40	60

*1 奈須 (1963)

平均し、概数であらわすと第1表のようになる。ただし、越冬世代雌の産卵数は奈須 (1963) の結果を引用した。n 世代の卵密度を NE_n とし、これらの卵を産んだ (n-1) 世代の雌成虫の平均産卵数を Fm_{n-1} とすると、その圃場で産卵に関与した雌

成虫 N_{An-1} は、

$$N_{An-1} = \frac{N_{En}}{F_{m_{n-1}}} \dots\dots\dots(2)$$

で求められる。厳密には N_{An-1} は雌成虫密度に当たるが各世代成虫の性比に変動が少ないことから便宜的にこの値を飛び込み成虫密度とした。

過去のツマグロヨコバイののべ37世代についての life table の結果から卵密度 (NE) の対数に対してふ化幼虫数 (N_{L-1}) の対数をプロットすると次のような直線に回帰された。

$$\log N_{L-1} = 0.88 \log N_E - 0.26 \quad (r^2 = 0.876)$$

または

$$N_{L-1} = 0.55 N_E^{0.88} \dots\dots\dots(3)$$

以上より各世代の卵密度が解れば (1)式から予測可能、(2)、(3)式を用いて飛び込み世代成虫密度および増殖世代 1 令幼虫密度が推定出来る。

萎縮病伝染機構のモデル

以下、RDV の伝染機構を記載するモデルの三つの形式について述べるが、これらはモデル 1 からモデル 3 に向って順次複雑な生物学的内容を含めていこうとするものである。

モデル 1

植物が虫媒ウイルス病の伝染を受ける量は媒介昆虫の保毒虫密度に支配されるはずであることは前に述べた。しかし仮りに時間と空間に限った場合イネが RDV の伝染を受ける量がツマグロヨコバイの「保毒虫率」か「密度」のいずれかと比較的密接な関係が見い出されるなら初歩的に伝染量を予測するのに便

利なはずである。しかし伝染株率 (A_T)²⁾ とそれらを伝染したツマグロヨコバイ成虫の保毒虫率 (P) との間には関係が見い出せなかった。

次にツマグロヨコバイの各世代を水田への飛び込み世代と増殖世代に分けて、前者については成虫密度 (N_A) と伝染株率、後者については 1 令幼虫密度 (N_{L-1}) と伝染株率の関係をみてみると次のようになった。

$$\text{飛び込み世代: } A_T = 11.6 \log N_A + 35.6 \quad (r^2 = 0.926) \dots\dots(4)$$

$$\text{増殖世代: } A_T = 7.9 \log N_{L-1} + 16.6 \quad (r^2 = 0.907) \dots\dots(5)$$

以上の結果から (1)、(2)、(3)、(4)、(5)式によって保毒虫率を除外した RDV の伝染機構の初歩的なモデルになる (第 2 表)。

モデル 2

しかしこれまでに述べてきたように伝染株率は理論的には保毒虫密度によって決まるはずである。そこでモデル 1 の(4)、(5)式のツマグロヨコバイの密度に同じ世代の成虫の保毒虫率 (P) を掛け合わせた保毒虫密度を入れて検討してみた。ただし増殖世代は、1 令幼虫密度に成虫保毒虫率を掛け合わせたもので厳密には保毒 1 令幼虫密度にはなっていない。その結果は次のようになった。

$$\text{飛び込み世代: } A_T = 11.3 \log N_A P + 49.1 \quad (r^2 = 0.848) \dots\dots(6)$$

$$\text{増殖世代: } A_T = 9.8 \log N_{L-1} P + 25.5 \quad (r^2 = 0.865) \dots\dots(7)$$

次に保毒虫率がどのように推定出来るかが問題になる。(6)、(7)式から n 世代の保毒虫密度がわかれば (n+1) 世代のツマグロヨコバイが发育する圃場に存在する発病株率 (A_{n+1})³⁾ が分る。もし (n+1) 世代保毒虫率がその世代内で起こったウイルス吸汁獲得率によって主に支配されるとすれば、この発病株率

第 2 表 RDV 伝染機構のモデル

モデル	サブモデル	公式番号
	卵密度の世代間変動	$N_{En+1} = N_{En} \left(\frac{1}{b+c N_{En}} - 1 \right) \dots\dots(1)$
	成虫密度の世代間変動	$N_{An-1} = \frac{N_{En}}{F_{m_{n-1}}} \dots\dots(2)$
	1 令幼虫密度の世代間変動	$N_{L-1} = 0.55 N_E^{0.88} \dots\dots(3)$
	ツマグロヨコバイの密度と伝染株率の関係	
	飛び込み世代	$A_T = 11.6 \log N_A + 35.6 \dots\dots(4)$
	増殖世代	$A_T = 7.9 \log N_{L-1} + 16.6 \dots\dots(5)$
	保毒虫密度と伝染株率の関係	
	飛び込み世代	$A_T = 11.3 \log N_A P + 49.1 \dots\dots(6)$
	増殖世代	$A_T = 9.8 \log N_{L-1} P + 25.5 \dots\dots(7)$
	発病指数と保毒虫率の関係	$P = 4.49 I_v^{0.73} \dots\dots(9)$
	発病株率と発病指数の関係	$I_v = \frac{bA}{(100-A) + aA + bA} \times 100 \dots\dots(8)$
吸汁獲得率と発病指数の関係	$w = 2.45 I_v - 0.67 \dots\dots(13)$	
平均気温と相対増殖率の関係	$\alpha r = -2.8T + 93.8 \dots\dots(12)$	
保毒虫率の世代間変動モデル	$P_{n+1} = P_n \alpha r (1 + P_n) (1 - w) + w \dots\dots(11)$	

2 あるツマグロヨコバイの世代にあらたに伝染を受けた株率。

3 第 1 図にみられた圃場に存在する累積発病株率を示す。1 作期のイネが二つの世代によって伝染を受けるとし、その時の伝染株率をそれぞれ A_{T1} 、 A_{T2} とすると発病株率 A_1 、 A_2 は次のようになる。

$$A_1 = A_{T1}$$

$$A_2 = A_{T1} + A_{T2} - A_{T1} \cdot A_{T2}$$

(A_{n+1}) と関係があるはずである。そこで発病株率と保毒虫率の関係をプロットしてみたがこの両者の間には明確な関係は見い出されなかった (NAKASUJI and KIRITANI 準備中)。これは萎縮病のように発病後極端に萎縮してしまうような病徴のタイプのウイルス病の場合にウイルス吸汁源の量を発病株率であらわすことの不合理さを示すものかも知れない。

そこでウイルス吸汁源の量を圃場全体のイネの重量に対する発病イネの重量比で示す工夫を行なった。この値を発病指数 (Iv) とする。発病指数は発病株率(A)から次のように求める。

$$Iv = \frac{bA}{(100-A)+aA+bA} \times 100 \dots\dots\dots (8)$$

この場合係数 a-b は、健全株の健全葉の重量を1とした時の発病株の中の健全葉と発病葉の相対重量である。この a, b の値はツマグロヨコバイの各世代が发育するイネの三つのステージ (本田初期, 幼穂形成期, 出穂期) についてそれぞれ求められている。これらの値は NAKASUJI and KIRITANI (準備中) に記した。

この発病指数 (Iv) と保毒虫率 (P) の関係は南国市の結果から次のようになる。

$$\log P = 0.73 \log Iv + 0.65 \quad (r^2 = 0.905)$$

または、 $P = 4.49 Iv^{0.73} \dots\dots\dots (9)$

以上より、(1), (2), (3), (6), (7), (8), (9) 式を組み合わせることにより R D V の伝染機構を記載するモデルになる (第2表)。

モデル 3

モデル2では保毒密度をモデルに組み込むことに成功した。しかしながら保毒虫率はウイルス吸汁獲得率によってのみ決まると仮定し、経卵伝染 (FUKUSHI, 1940) による影響を無視した。そこで次に保毒虫率の世代間変動のサブモデルをもう少し理論的な形式におき代える必要がある。

ヒメトビウカの PSV 保毒虫率の世代間変動のモデルは既に河野 (1966) によって提案されている。しかし河野のモデルは経卵伝染率は各世代間で常に一定であり、しかも保毒虫と無毒虫の間に生存率の違いが無いことが前提になっている。

ところが R D V を保毒したツマグロヨコバイは無毒の個体に比べて生理的に悪影響を受けることが知られている (奈須, 1963, NAKASUJI and KIRITANI, 1970)。もしこのような事実があれば、河野のモデルはツマグロヨコバイの R D V 保毒虫率の世代間変動にはそのまま使えない。そこで河野のモデルをより一般的な形式にするためにウイルスを保毒した昆虫の無毒の昆虫に対する相対的な生存率 (α) をつけ加えた。ただしここでは問題を簡単にするために保毒虫の無毒虫に対する相対的な生存率の差が雌成虫の産卵数にのみ現われると仮定した。この仮定の妥当性については NAKASUJI and KIRITANI (1970) に示されている。n, (n+1) 世代の保毒虫率を P_n, P_{n+1} とすると

$$P_{n+1} = \frac{P_n \alpha r}{1 - P_n (1 - \alpha)} (1 - w) + w \dots\dots\dots (10)$$

ただし、r は経卵伝染率、w は吸汁獲得率を示す。

しかし(10)式において、経卵伝染率 (r) と相対生存率 (α)

を別々に求めることは困難なことが多いので ($\alpha \cdot r$) の関数として(10)式を変形すると近似的に次式のようになる。

$$P_{n+1} = P_n \alpha r (1 + P_n) (1 - w) + w \dots\dots\dots (11)$$

(11)式は単なる近似式であって各項に生物学的意味づけは出来ない。(11)式における ($\alpha \cdot r$) は保毒虫の無毒虫に対する相対増殖率と定義することが出来る。

NAKASUJI and KIRITANI (1970) は R D V を保毒したツマグロヨコバイの無毒虫に対する相対増殖率 ($\alpha \cdot r$) は飼育温度 (T) に支配されることを示した。NAKASUJI and KIRITANI (1970) の結果から 20°C から 30°C の温度幅の間では、

$$\alpha r = -2.8T + 93.8 \dots\dots\dots (12)$$

の関係が得られる。もし(12)式の飼育温度のかわりに各世代の平均気温を入れると、各世代の相対増殖率を推定出来る。このようにして推定された各世代の相対増殖率 ($\alpha \cdot r$) と各世代の保毒虫率 (P_n, P_{n+1}) を(11)式に代入することによって各世代に予想されるウイルス吸汁獲得率 (w) を推定した。さらに推定された吸汁獲得率 (w) と前に述べた圃場のウイルス吸汁源の量、すなわち発病指数 (Iv) の関係をみてみると南国市の結果から次のように記載される。

$$w = 2.43 Iv - 0.67 \quad (r^2 = 0.811) \dots\dots\dots (13)$$

以上より(1), (2), (3), (6), (7), (8), (11), (12), (13) 式を組み合わせることによって、保毒虫率の世代間変動の理論モデルを加えた R D V 伝染機構を記載するモデルになる (第2表)。

各モデルによる予測値の精度の検討

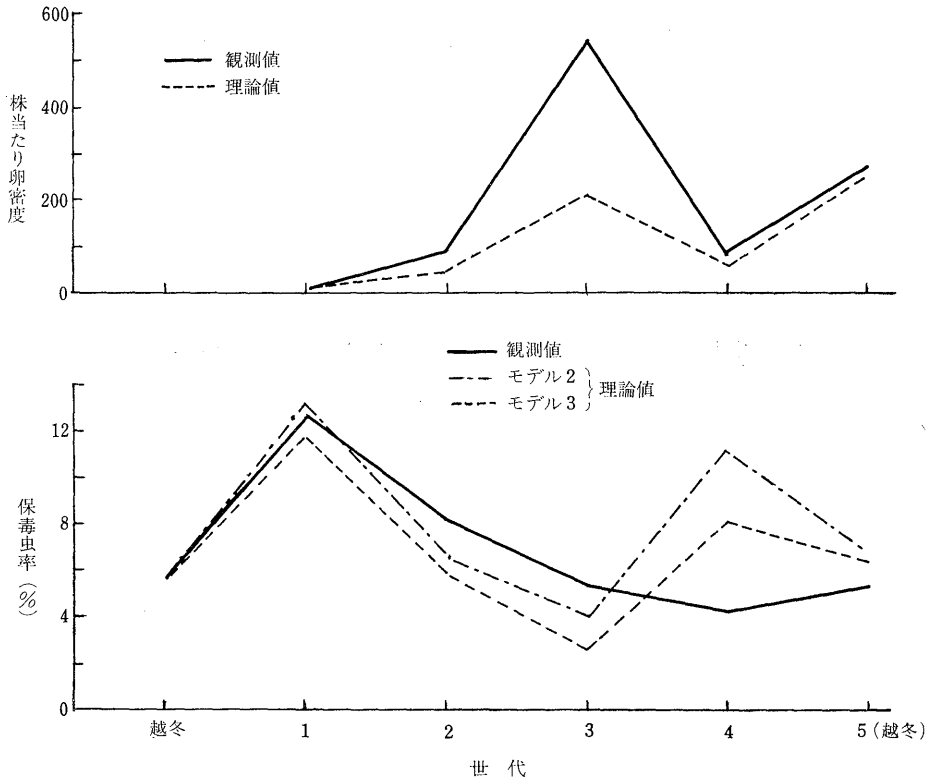
これまで述べて来た各モデルによる予測値の精度をツマグロヨコバイの卵密度、成虫の R D V 保毒虫率、イネの R D V 発病株率について検討した (第2図, 第3表)。モデル計算の初期条件として1967年の第1世代卵密度と越冬世代成虫の保毒虫率を与えた。また(12)式のTには6か年の各世代期間の平均気温を入れた。

第3表 各モデルによる発病株率の推定 (二期作地帯, 1967)

	調査時期	発病株率 (%)			
		観測値	推定値		
			モデル1	モデル2	モデル3
早 稲	本田初期	12.0	13.3	13.4	13.4
	本田後期	30.0	29.2	25.1	24.7
二番稲	本田後期	34.0	37.7	35.5	33.1

まず第2図 (上段) に藤田・内田 (1952) の式を用いてツマグロヨコバイの卵密度の世代間変動を実測値と理論値について比較した。これによると第3世代を除いて各世代の推定値はかなり良く実測値と一致する。

次に保毒虫率の世代間変動をモデル2, 3を用いて推定した (第2図, 下段)。両モデルとも第4世代以外は推定値はかなり



第2図 各モデルによるツマグロヨコバイ卵密度, 成虫保毒虫率の推定値と実測値の比較。

良く実測値と一致している。特により単純なモデル2の方がモデル3よりも比較的良好な推定値を得た。このことは保毒虫率の世代間変動の理論モデルがまだ完全でないことを示している。

三つのモデルを用いて推定した発病株率の推定値と圃場でみられた実測値を第3表に示した。この結果、早稲ではモデル1が、二番稲ではモデル3が良い適合を示した。しかしいずれのモデルの推定値も全く見当外れの予測をしていないように思われる。

あとがき

以上述べてきたように所期の目的である保毒虫の密度を含んだウイルス病伝染機構のモデルの組み立てに一応成功した(モデル2, 3)。しかしながら各モデルを構成している種々のparametersの推定にまだまだ変動が大きい。しかもモデルを組み立てているサブモデルの多くは単なる経験式にすぎず現実の変化を生き生きとらえ得るようなものではない。したがって今後はこのような経験式にもとづくサブモデルを理論的なものに置き換えていく必要がある。

このようにこのモデルはまだ未完成のものであるが、ここで述べたようにウイルス病伝染機構をsystems analysisの手法を用いて分析することはepidemiologyの研究の発展のために有効であると思われる。ただしモデルを限りなく複雑なものにしていくことがsystems analysisの健全な方向とは言い難い。

したがって今後はより理論的な、言い換えればより生物学的な内容を持たせながらより単純なモデルへと進むべきであろう。

引用文献

FUKUSHI, T. (1934, 1940) Jour, Facult, Agric. Hokkaido Imp. Univ. 37 : 41~46; 43 : 83~154.
 原 敬一・馬場口勝男・堀切正俊・深町三郎 (1969) 九州病虫研報, 15 : 95~97.
 HOKYO, N. and K. KIRITANI (1967) : Res. Popul. Ecol. 9 : 130~142.
 藤田 博・内田俊郎 (1952) 個体群生態学の研究 1 : 1~14.
 KIRITANI, K., N. HOKYO, T. SASABA and F. NAKASUJI (印刷中) Res. Popul. Ecol.
 岸本良一 (1969) 九州病虫研報, 15 : 90~91.
 河野達郎 (1966) 植防, 20 : 131~136.
 久野英二 (1968) 九州農試彙報, 14 : 131~246.
 NAKASUJI, F. and K. KIRITANI (1970) Appl. Ent. Zool. 5 : 1~12.
 中筋房夫・桐谷圭治 (印刷中) 四国植防研 5 : 1~9.
 奈須壯兆 (1963) 九州農試彙報, 8 : 153~349.
 新海 昭 (1962) 農技研報, C, 14 : 1~112.
 杉野多万司 (1968) 関東東山病虫研報, 15 : 28~29.

質 疑

伊藤嘉昭：(1) 藤田・内田のモデルにもとづく、内田のロジック性判別式の精度は甘いと思う。実験式として使うのなら良いが a と b に意味を持たせるなら検討を要する。(2) 成虫密度を求める式は「有効(産卵)成虫」を求める式であるが、産卵にかかわらずに感染させる、という成虫はいないか。(3) w と Iv との関係を代入する手続きの部分は tautology (同義反復の手続き) のような気がする。さらに検討を望む。

中筋房夫：(1) ツマグロヨコバイの自然個体群が藤田・内田の式の仮定に従って増殖しているという証拠は得られていない。ここでは藤田・内田の式を単なる実験式として用いたにすぎない。したがってこの式に当てはめた結果得られた係数に生態学的意味づけをすることは出来ない。(2) そのとおりだと考える。しかしこれでも成虫密度の一応の指数になるだろう。(3) w (吸汁獲得率) と Iv (発病指数) の関係にはまだまだ改良の余地がある。しかし論理的には矛盾がないと思う。

伊藤嘉昭：保毒虫率が無限に低下しないのには、mimicry にみられるような stabilizing mechanism があると思う。これは興味のある研究課題だと思われる。

石倉秀次：イネ萎縮病の伝染について保毒虫率よりも保毒個体数を重視すべきであるということと同感であるが、さらに

(保毒個体数) × (吸汁活動期間) を考えることは出来ないか。保毒個体の生存率が温度に影響されるようであるが、吸汁活動期間に対する温度の影響、例えば夏期の高温を考慮すると第4世代あたりの予測値のずれが説明出来ないか。

中筋房夫：そのようなことも関係すると思う。ここで示した各要因間の関係は、それぞれがまだ不完全なものであり、他にもいろいろな要因が関与していると思う。しかしここでは流行機構のモデルアプローチについて基本的な考え方を申し上げたにすぎない。

桐谷圭治：ウイルスの保毒により vector が影響を受けるかどうかはエビデミオロジーの立場から重要な問題である。第1に RDV の常発地帯では自然淘汰によってウイルス保毒による vector の受ける影響は小さいはずと考えられる。もし悪影響(例えば増殖率の低下)がみられるとすれば、保毒することは個体にとっては不利でも個体群にとっては一部個体の劣悪化により過密度化が防がれる結果有利な側面をもつことになる。第2に RDV の流行期と減退期ではウイルスの保毒虫に与える影響が異なることも考えられ、流行期には弱毒性のウイルスが主体となる可能性もある。最後に RDV のみられない地帯におけるツマグロヨコバイと常発地帯のツマグロヨコバイが同一の RDV によってどのような影響の受け方のちがいがあるかを調べるのも興味ある問題だと思う。