

生態学的側面から見た作物病害の生物防除

農林水産省農業環境技術研究所 まつ もと なお ゆき
松 本 直 幸

はじめに

生物防除は、狭義には食う者食われる者の相互関係を利用した有害生物制御法であるが、作物病害においてこの相互関係を研究することは、害虫に比較して困難である。その理由は、①実験室で明らかにされた拮抗菌-病原菌相互関係が必ずしも野外では再現されず、この相互関係はしばしば植物を介した間接的關係であること、さらに、②微生物数を数えることが難しく、また計数に明確な意義が見い出せないケースが多くて、害虫に比較し数理解析が難しい、ためである。以上の2点において、作物病害の生物防除は、害虫とは異なる難しさがある。また、害虫の生物防除においては、作物とその害虫の生活史戦略の違いに基づいた生態学的な考察が比較的よくなされているが、一方、作物病害においてもこのような考察は有意義なはずであるにもかかわらず (ANDREWS and Rouse, 1982)、ほとんどなされていない。拮抗菌-病原菌相互関係の生態学的考察の欠如が、作物病害の生物防除研究が凋落傾向にあり (松本, 1994)、また今までかなりの遠回りをし、これからの見通しも不透明であるとの印象を受けることと、無関係ではないと思う。ここでは、作物病害の生態学的な違いに基づいて、どのような拮抗微生物を、どのような方法で生物防除に利用すべきか、私見を述べてみたい。なお、本稿では生物防除を狭義にとらえ、病原菌に直接的間接的に負の影響を及ぼす拮抗微生物を用いる生物防除についてのみ言及する。また、本論文の内容は、日本植物病理学会第6回バイオコントロール研究会で講演した内容に訂正・加筆したものである (松本, 1999)。

I 農業の生態的意義

森林を伐採したのち火を放つ焼畑農業は、古くから行われてきた農業形態である。また、ナイル川、チグリス・ユーフラテス川流域では、古代より季節的な河川の氾濫はんらんを利用した灌漑農業かんがいが行われてきた。これらの農法では、いずれも作付け前の火付けや湛水たくらんという攪乱で生息場所を清算する。すなわち、植付け前に発達していた生物相を破壊することになる (灌漑農業では作付け前に必ずしも生物相は発達していないかもしれない)。

現代では、主として耕起によりこのような清算を行っている。すなわち、耕作予定地に生息する多くの生物を耕起によって排除したのち、作物が導入される。そして導入された作物は、生産性が高く競争者を欠いた環境下で、光・水・栄養などの資源を独占的に利用する。また、一方でヒトは一斉に発芽し、より早く成長し、より早く結実し、より多くの種子をつける系統を選抜してきた。生育に年数のかかる果樹においても、接ぎ木、矮化栽培その他により樹体を小型化し、結果年齢を低下させる試みがなされてきた。

以上のことから、農業を生態学的に見ると、ヒトは常にr選択をかけてきたとみなすことができる。r-K理論によれば、生物の生活史に関する形質は自然選択により適応的に進化し、環境収容力 (ある生息場所における生物個体群の成長上限値) に余裕のある環境下では多産、早熟、短い世代時間、小さな体が有利で (r選択)、環境収容力近くの高密度条件下では少産、晩熟、長い世代時間、大きな体などの性質が進化する (K選択)。ヒトは生物相の清算された新しい生息地を造り、そこでより早く収穫できるよう選抜された作物を栽培するので、農業とはr選択化することであると結論される。また、r戦略者は植物遷移の初期段階に有利で、遷移が進むにつれK戦略者が増えてくる。集約的な近代農業においては、遷移段階が作付けのたびに初期段階へとリセットされる (日本のように植物にとって環境条件の良い生息場所では、耕作放棄地は一年生草本→多年生草本→木本へと短時間で遷移してしまう)。後述のように、リセットの繰り返しは連作障害を招く。

II 病原菌の生活史戦略による類別と生物防除

SOUTHWOOD (1977) は、有害生物 (pests) をr-K理論に基づいて分類し、対象とする生物の生活史戦略に応じた防除戦略を提示した。例数の多い害虫について、導入天敵を用いた生物防除の成功例をr-K系列に沿って表-1に示した。一般に、r戦略者の寄主植物にはr戦略者の害虫が、K戦略者の寄主植物にはK戦略者の害虫が寄生する。r選択のかかる組み合わせより、中庸からK選択のかかる組み合わせでより多くの生物防除成功例が見られる。また、完全成功例はK端に片寄り、r端では皆無である。

病害においては、成功例が少なく、また植物病原菌は害虫ほどr-K系列に幅がなく、全体としてr戦略者の

Biocontrol of Plant Diseases as an Applied Field of Ecology.

By Naoyuki MATSUMOTO

(キーワード: 作物病害, 生物防除, 生活史戦略)

表-1 生息場所に基づいて分類した導入天敵による害虫生物防除の成功例 (SOUTHWOOD, 1977 より)

生息場所のタイプ	成功例		完全成功例	
	例数	%	例数	%
r 端				
穀類, 飼料作物	6	4	0	0
野菜	21	14	0	0
サトウキビ, ワタ, 牧草	19	12	2	8
K 端				
樹木	107	70	23	92

であるので, 同様な分析をすることは困難である*。ここでは, インゲンの病原菌である *Sclerotinia sclerotiorum* (Ss と略す) と, レタスの病原菌 *S. minor* (Sm) を, 病原菌の菌核に寄生する *Coniothyrium minitans* (Cm) と *Sporidesmium sclerotivorum* (Sp) をそれぞれ用いて行った生物防除試験結果を比較してみよう。Ss と Cm は, とともに空気伝染により未利用の生息場所に到達し, 増殖速度も速い比較的 r 選択された組み合わせである。Sm と Sp は, とともに土壌伝染性で, 増殖に時間を要し, 移動能力も低く, K 戦略的な性格をしている (表-2)。

TRUTMANN et al. (1982) によれば, 自然汚染圃場において Cm の胞子をインゲン茎葉に散布すると, 罹病植物体に形成された Ss の菌核数は無処理区に比較して半数近くに低下したが, 病気を抑えることはできなかった (罹病植物個体率は, 生物防除区 22.3%, 化学防除区 11.9%, および無処理区 25.1%)。また, Cm 処理区に形成された Ss の菌核のうち, 15.4% が Cm の寄生を受け (化学防除区, 無処理区ではそれぞれ 2.3% と 1.5%), 形成された菌核の発芽率も半減した。以上のことから, 彼らは Cm を長期的に利用し Ss の菌核数を減らすことによる inoculum potential の低下に重きをなし, 農業の保護的な働きと組み合わせるのがよいと考えた。

GERLAGH et al. (1999) は, インゲンを含む 4 種の野菜を輪作した圃場で, 5 年間にわたる Cm を用いた Ss の生物防除試験を行った。年 3 回の Cm 胞子散布により, 毎年栽培の終了時には, Ss の菌核の少なくとも 90% が寄生を受け, 4 年目以降は, ほとんどすべての菌核が Cm の寄生を受けていた。また, 圃場で形成された子のう盤数も処理 3 年目から無処理区に比べ有意に低下した。しかし, インゲンの発病個体率が有意に低下 (半

* : van der PLANK (1963) の提唱した infection rate (r) は r-K 理論に通じるものがある。例えば, r の値が小さく日単位で表される穀物のさび病菌, ジャガイモ疫病菌 ($r=0.1-0.7/\text{day}$) やセルリーの *Cercospora* ($r=0.02-0.43/\text{day}$) は典型的な r 戦略者で, エルム病菌 ($r=0.14-0.51/\text{yr}$), クリ胴枯病菌 ($r=1.9/\text{yr}$) およびバナナのパナマ病菌 ($r=0.14-0.51/\text{yr}$) など, r が年単位で示される菌は, より K 戦略的である。

表-2 二つの生物防除系における生活史戦略の比較

生態を特徴づける項目	インゲン菌核病	レタス菌核病
病原菌	<i>S. sclerotiorum</i>	<i>S. minor</i>
耐久体	菌核	菌核
主たる感染源	子のう胞子	菌核
病気の伝播方法	空気伝染	土壌伝染
増殖速度	早	遅
発生部位	地上部	地際部
生活史戦略	r 選択的	K 選択的
拮抗菌	<i>C. minitans</i>	<i>Sp. sclerotivorum</i>
耐久体	柄子殻, 分生子?	分生子?
感染源	分生子	分生子
伝播方法	空気伝染	土壌伝染
増殖速度	早	遅
宿主特異性	低	高
生活史戦略	r 選択的	K 選択的

減)したのは5年目になってからで, その年には Ss は大発生し, Cm 処理区の発病個体率 18.6% はそれまでの無処理区の発病率を大きく上回った。発病がひどい場合は, Cm は有効ではなく, 翌年の inoculum potential の低下にのみ寄与するであろうと, 筆者らは報告している。

AYEAS and ADAMS (1982) は, レタスを年 2 作, 2 年間連作して, Sp による Sm の生物防除試験を行った。人工汚染圃場は接種により試験の前年に造成し, その後は接種しなくとも春作で 60 数%, 秋作で 30% 弱の植物が毎年発病した。また, Sp は試験開始時に一度導入しただけであった。Sp に感染した Sm 菌核の割合は, 高濃度接種区 (1,000 個分生子/g 土壌) では 1 作目で 52%, 2 作目以降は約 90% であった。低濃度接種区 (10 個分生子/g 土壌) では 1 作目には感染菌核はなかったが, 2 作目以降は高濃度接種区と同じ感染率を示した。防除価は高濃度接種区で 63~83, 低濃度接種区で 9~38 であった。また, 4 作目には無処理区でも 90% の菌核が感染し, 発病個体率は高濃度接種区と有意差がないほどに低下した。

この二つの病原菌-拮抗菌の組み合わせでは, とともに拮抗菌は圃場条件下において, 病原菌菌核に寄生し次の作付けに際して, inoculum potential の低下に貢献したことは明らかである。しかし防除の効率は Sm と Sp の組み合わせが, Ss と Cm の組み合わせよりもはるかに高い。その原因は, 前述のとおり, 両者の生活史戦略の違いによるといえる (表-2)。Ss は耐久体として菌核を形成し, そこから感染源の子のう胞子を飛散させ病気を起こす。したがって, わずかに生存した菌核からでも十分な接種源が供給され, また外部からの接種源飛来の可能性もあり, 耐久体の減少は直接的には発病低下に結びつかない。また Cm の増殖には必ずしも菌核を必要と

しないので、散布した分生子が病原菌に到達するとも限らない。これに対し、Smは菌核から直接発芽して感染するので、Spによる耐久体の減少は直接感染源の低下につながる。Spの胞子は大きく、土壤中で発芽管をのばして自力で病原菌の菌核にたどりつくなど、土壤中での定着能力が高い。

MATSUMOTO and TAJIMI (1985) は、雪腐小粒菌核病菌の生物防除研究を始めるに当たり、菌核数減少による生物防除が、雪腐褐色小粒菌核病菌 (*Typhula incarnata*, Tin) と雪腐黒色小粒菌核病菌 (*T. ishikariensis*, Tish) のいずれに適応可能であるかを検討するため、菌核の生存パターンを比較した。Tinの菌核は土壤に埋没されるとCmをはじめ多くの菌寄生菌の侵害を受け、処理約3か月後には95%が死滅した。これに対しTishの菌核は90%以上が生存した。すなわち、メラニン沈着程度の低いTin菌核は、越夏中に大多数が死滅するが、わずかに残った菌核からは感染性のある担子胞子を多数形成することで密度の低下を補う、いわば多産多死の戦略をとるr戦略者である。これに対し、Tishの菌核はメラニン沈着が著しく、菌寄生菌の影響を受けにくい、担子胞子は感染源として機能しない。Tishは少産少死のK戦略者である。菌寄生菌を用い inoculum potential の減少を利用した生物防除は、前述の *Sclerotinia* 属菌2種の生物防除試験のように、他地域からの胞子による汚染の可能性のあるTinよりも、菌核そのものが感染源として機能するTishに対して有効と考えられたが、彼らは本方法による生物防除を難しいと考えた。その理由は、次章2節(2)に述べる。

III 作物の生育環境の違いと生物防除

1 植物生育環境の類別

GRIME (1977) は、植物の生育環境下におけるストレスと攪乱の程度に基づいて、植物の生存戦略を三つに大別した。ストレスとは、乾物生産速度を低下させる低温、乾燥などの外的要因で、攪乱とは、洪水や火災など植物バイオマスを破壊する作用と定義される。ストレスと攪乱の強弱を組み合わせると、攪乱耐性(低ストレス・高攪乱)、ストレス耐性(高ストレス・低攪乱)、および競争力の発達(低ストレス・低攪乱)の3通りの戦略が明らかになる(表-3)。高ストレス・高攪乱の環境下では生物は生存できない。ヒトは前述のように、主として耕起という攪乱を利用して作物を一度に大量に栽培する方法を考案し、効率的な生産を可能にした。さらに本来、低ストレス・低攪乱に適応した植物にまで攪乱耐性を付与した(表中の矢印に注目)**。以下、三つの異なる環境下における生物防除の可否について論議する。

表-3 異なる環境下で必要とされる生存戦略と適応した作物の種類 (GRIME, 1977 を改変)

		ストレス	
		高	低
攪乱	高	生物生育せず	攪乱耐性 (一年生作物)
	低	ストレス耐性 (耐寒性作物) (耐塩性作物) (耐冷性作物)	競争力 (永年性作物)

↑
農作業

2 異なる生育環境下での生存戦略

(1) 低ストレス・高攪乱環境

低ストレス・高攪乱環境では、未利用の生息場所にいち早く到達し、急速に生育して生活史を終えるr戦略者が有利である。このような環境下では、地上部の病害に対しても(例: BLAKEMAN and FOKKEMA, 1982) や地下部の病害(例: BROWN, 1974) に対しても、拮抗菌を農業的に散布して利用できるが、一般に拮抗菌の効果は持続しない。前者の典型例として、*Bacillus subtilis* を用いたインゲンさび病の防除(BAKER et al., 1985) などがある。種子に拮抗菌を処理して生物防除に用いるバクテリアゼーション***は後者の例で、苗立枯病では、ポットレベルではある程度の効果が確認されている。地上部病害や苗立枯病に対し、生物防除は化学防除ほど顕著な効果がなく、農薬の環境に対する負の影響が強調され、有機農業やIPMの一環として拮抗菌を利用しない限りメリットはない。

生物防除は、主として一年生作物で連作障害の原因となっている土壤病害の対応策として最も期待され、多くの研究がなされたが、圃場レベルで成功した例は少ない。連作する作付け体系では、頻繁に耕起や土壤消毒などによる攪乱を繰り返し、r選択を受けた植物相を維持しようとする。このことを生態学的に見ると、一年生草本→多年生草本→木本と植物相が遷移することを妨げていることになる。遷移の進行するメカニズムには諸説あるが、土壤病害もその一つであると位置づけることができる****。

**：ストレスの強い環境下では収穫年数を短縮することは難しい。

***：ポットレベルで行うバクテリアゼーションは、供試土壤が攪乱されており、低ストレス・高攪乱の環境とみなすことができる。圃場レベルでは、攪乱後時間の経過とともに低ストレス・低攪乱に向かうが、一年生作物を連作する作付け体系では、攪乱が比較的頻繁に起こり、やはり低ストレス・高攪乱環境とみなすべきであろう。

****：天敵や競争者などの生物的要因によって、それぞれの植物種の定着の確率は時間とともに変化するので遷移が起こる(CRAWLEY, 1997) といわれる。

(2) 高ストレス・低攪乱環境

高ストレス・低攪乱環境下での生物防除は容易である。ストレスのため、ほとんどの生物は活動できず、ニッチ(生態的地位)に空白がある。したがって、その環境に存在するストレスに耐性の拮抗菌を利用すれば、拮抗菌の導入・定着は成功する。積雪下の氷点近くで活動する雪腐病の生物防除はその典型である(MATSUMOTO, 1998 a; HSIANG et al., 1999)。 *Typhula phacorrhiza*, *Pseudomonas fluorescens*, および *Humicola grisea* など低温で生育する拮抗菌は、いずれも雪腐黒色小粒菌核病菌などによる病害を圃場レベルで抑制するのみならず、一度導入すると効果は永続する。菌寄生菌を利用した菌核数減少による雪腐病の生物防除は、拮抗菌の活動期が夏期に当たるため、ストレスの少ない環境となりニッチの空白がほとんどなくなるので、拮抗菌の導入・定着は困難であると予想される。高ストレス・低攪乱の環境は農業場面では限られているが、低温貯蔵中の収穫物腐敗に対しては、生物防除は有効な手段と思われる。

(3) 低ストレス・低攪乱環境

農業場面では、永年性作物圃場に代表される。そこでは果樹の根部病害など、いまだに有効な対策が見つからない病害が多い。土壤には多様な生物が共存しているので、特定の生物(病原菌)が優占することは少ない反面、拮抗菌が多様な生物相に割り込み定着することも困難である。むしろ土壤微生物相から離れ、植物体内あるいは病原菌体内で作用する拮抗微生物を利用すべきであろう。根頭がんしゅ病に対する *Agrobacterium radiobacter* 剤は市販されている(KERR, 1980)。果樹類紋羽病の生物防除に菌類ウイルスを利用する試み(MATSUMOTO, 1998 b)も、このような観点に立っている。果樹など永年性作物においては、個体の経済的価値が高く、生物防除は経済的にも見合い、生物防除のためのきめ細かな集約的管理も可能である。

おわりに

生理生態的に無理のない栽培をすれば、病気があまり問題にならないことは明白である。農業という行為は、ストレスの少ない、植物の生育に適した環境下で人為的な攪乱を与え、r選択された作物を大量にかつ同調的に育てることである。すなわち、農作業とは植物遷移過程の初期段階を維持しようとすることである。連作による土壤病害発生を、植物相遷移を押し進めようとする自然の原動力の一つと考えれば、輪作は連作に比較してより自然に逆らわない農法で、したがって、輪作によりある程度土壤病害が回避されることも直感的に理解される。事実、コムギの眼紋病は定着能が高く輪作してもなかなか消失しないが、3年程度の輪作で病気は出ても被害は

出なくなるし、また、病原力の強い条斑病は非寄主作物の作付けで発病は劇的に減るので、2~3年程度の輪作によって発病は極端に低下する(竹内徹, 私信)。土壤微生物相の安定的な飽和(微生物相が多様になり、病原菌に代表される特定の微生物がはびこらない環境収容力の飽和状態)は、連作では得られないと予想される。このような植物相の遷移を意識した連・輪作土壤における土壤微生物相の比較研究は、現在のところなされていない。

生物防除の研究は、地上部病害に対しても、地下部病害に対しても今後ともなされるであろう。地上部病害に対しては、生物防除は、一般に効果や経済性の面から農業ほど完全ではなく、農業散布とともにIPMの体系に組み込むか、あるいは耐性菌対策として利用されるであろう。一年生作物の地下部病害に対し、積極的な拮抗菌の導入効果は期待できない。有機物処理などによるきめ細かい管理によって、連作障害を克服することは可能ではあるが、そのためには大変な努力を要し、限られた作物にしか応用できない。永年生作物の地下部病害は、一年生作物では有効な土壤消毒も、効果の永続性や労力の面から難しい。むしろ永年性作物地下部病害に対しては、拮抗微生物は定着すれば増殖して半永久的に病気を抑えるという生物防除の長所を最大限に生かすことが期待される。探索すべき拮抗微生物は、病原菌と密接に関連し、土壤微生物相の影響を受けにくいものが望ましい。

本稿を草するに当たり、東北農試対馬誠也氏より有益な助言をいただいた。ここに謝意を表する。

引用文献

- 1) ADAMS, P. B. and W. A. AYERS (1982): *Phytopathology* 72: 485~488.
- 2) ANDREWS, J. H. and D. I. ROUSE (1982): *Am. Nat.* 120: 283~296.
- 3) BAKER, C. J. et al. (1985): *Plant Disease* 69: 770~772.
- 4) BLAKEMAN, J. P. and N. J. FOKKEMA (1982): *Annu. Rev. Phytopathol.* 20: 167~192.
- 5) CRAWLEY, M. J. (1997): *Plant Ecology*, Blackwell, Oxford, pp. 475~531.
- 6) Grime, J. P. (1977): *Am. Nat.* 111: 1169~1194.
- 7) HSIANG, T. et al. (1999): *Plant Dis.* 83: 788~798.
- 8) KERR, A. (1980): *ibid.* 64: 25~30.
- 9) 松本直幸 (1994): バイオコントロール研究会レポート 4: 24~27.
- 10) ——— (1999): 同上 6: 92~97.
- 11) MATSUMOTO, N. and A. TAJIMI (1985): *Can. J. Bot.* 63: 1126~1128.
- 12) ——— (1998 a): *Plant Cold Hardiness*, Plenum, New York, pp. 343~350.
- 13) ——— (1998 b): *JARQ* 32: 31~35.
- 14) SOUTHWOOD, T. R. S. (1977): *Origins of Pests, Parasites, Disease and Weed Problems*. Blackwell, Oxford, pp. 35~54.
- 15) TRUTTMANN, P. et al. (1982): *Trans. Br. Mycol. Soc.* 78: 521~529.
- 16) Van der PLANK, J. E. (1963): *Plant Disease; Epidemics and Control*, Academic Press, New York, 349 pp.