

Does biological control using two natural enemies in combination increase efficiency of pest suppression?

Yusuke Ikegawa¹, Megumi Masuda², Kotaro Mori³, Masayuki Morita⁴

¹*Department of Biology, Graduate School of Science, Osaka Prefecture University*

²*Department of Physics, Graduate School of Science, Osaka University*

³*ISHIHARA SANGYO KAISHA, LTD*

⁴*Graduate School of Engineering, Shizuoka University*

天敵の併用による生物的防除の効率化は可能か?

池川雄亮¹, 増田愛², 森光太郎³, 森田雅之⁴

¹大阪府立大学理学系研究科生物科学専攻, ²大阪大学理学研究科物理学専攻

³石原産業株式会社中央研究所, ⁴静岡大学工学研究科

Recently, biopesticide becomes an important agent for the integrated pest management since people prefer food safety and because farmers have little option of effective agrochemicals in agricultural practices due to the resistance development against pesticides in many pests. In this study, we investigated the effects of combined application of two natural enemies on pest control based on case studies for strawberry and green pepper fields by using Lotka-Volterra predator-prey model. Considering nature of natural enemies actually used, we described the system of strawberry field as 2 predator-1 prey model and the system of green pepper field as intra-guild predation model. Results from analyses of the model of strawberry field indicated that efficiency of pest control is additively increased by combined application of two enemies. The results explain actual situations in strawberry fields where two phytoseiid predators (*Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*) are used together. Analyses of the model of green pepper indicated the combined application is also effective in green pepper field. However, pest population density is often rather increased by combined application, compared with using only one natural enemy. This latter result occurs when there is strong predator-prey interaction (intraguild predation) or interference between natural enemies.

近年、周辺環境や健康への影響が危惧される化学合成農薬に代わって、生物農薬による生物的防除の重要性が認識されている。今回の研究では、実際のイチゴ畑とピーマン畑の事例を基に、性質の異なる 2 種類の天敵の併用が害虫の根絶または個体群密度抑制に与える影響を Lotka-Volterra 型の捕食-被食モデルを用いて調べた。実際に用いられている天敵の性質から、イチゴ畑の系は 2 種類の天敵の間に捕食-被食関係がない 2 捕食者-1 被食者モデル、ピーマン畑の系は 2 種類の天敵の間に捕食-被食関係があるギルド内捕食モデルであると仮定した。解析の結果、イチゴ畑のモデルでは、天敵の併用によって害虫防除の効果が加算的に増加した。これは、実際のイチゴ畑における防除効果の増加と定性的に一致する。一方、ピーマン畑のモデルでは、天敵の併用によって害虫の密度が併用前より増加する場合があることが示された。このことから、併用する天敵間に捕食-被食関係や干渉などがある場合、害虫防除の効率が併用前より悪くなる可能性があることが示された。

1. はじめに

化学合成農薬は作物の病虫害防除に有効である一方、依存・乱用による害虫の抵抗性発

達、他の野生生物への影響、生物濃縮による人体への影響などが懸念されていた。1966年、国際連合食料農業機構（FAO）は、総合的有害生物管理（IPM）を「あらゆる適切な技術を相互に矛盾しない形で使用し、経済的被害を生じるレベル以下に害虫個体群を減少させ、かつその低いレベルを維持するための害虫個体群管理のシステム」と定義した。そして現在、環境負荷の低減および安全な農産物に対する社会的関心、各種害虫の農薬への感受性低下などを受けて IPM への関心が高まりつつある。

IPM の基盤技術である生物的防除（生物農薬）は、病虫害の天敵昆虫類あるいは病原性微生物を用いて病虫害を駆除する方法である。例えば、促成栽培イチゴにおけるハダニ類の天敵として、チリカブリダニ(*Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot)とミヤコカブリダニ(*Neoseiulus californicus* (McGregor)) がしばしば用いられてきた。チリカブリダニはハダニ類よく捕食する上に増殖も速いため、多発したハダニ類の密度低下に非常に有効な天敵である。しかし、食性がハダニ類に専門化しているため (Ashihara et al., 1978; McMurtry and Croft, 1997)、ハダニ類が低密度になると餌不足のため作物から分散し、その結果天敵がいなくなったハダニ類が再び増殖することがある。一方、ミヤコカブリダニはチリカブリダニに比べて増殖速度や捕食量は劣るが (Friesse and Gilstrap, 1982)、食性幅が広く作物の花粉などを代替餌として増殖可能なので (Croft et al., 1998)、ハダニ類が極めて低密度の時期でも作物上に定着可能である (中村, 2005)。また、ハダニ密度が上昇する前から放飼することで未然に被害を抑制可能と考えられる。しかしながら、放飼後の定着率が良いにもかかわらず、ミヤコカブリダニ単独放飼ではハダニ密度を十分に抑制できない例が知られており (Blümel and Walzer, 2002; Abad-Moyano et al., 2010)、その対策として殺虫剤との併用 (Sato et al., 2007; 森本・山口, 2009; 伊藤ら, 印刷中) や、春先にハダニ類が再び増加した場合、チリカブリダニの追加放飼が慣行的に用いられるようになってきた (宮城県農業・園芸総合研究所, 2007)。また最近、静岡県の一部地域からはじまった開花直後のチリカブリダニとミヤコカブリダニの同時放飼は、農家の使い易いスケジュール化した放飼および安定な防除効果から (たとえば井村, 2013)、普及が進んでいる。しかしながら、なぜ安定な効果が得られるかについては不明である。

一方、促成栽培ピーマンでは果実を加害するアザミウマ類が重要害虫である。特に西南日本における各種農薬の著しい感受性低下を受けて、天敵であるスワルスキーカブリダニ(*Amblyseius swirskii* Athias-Henriot)の普及が進んでいる (柿元ら, 2010)。スワルスキーカブリダニは害虫の他に花粉を餌として増殖でき (Lee and Gillespie, 2011)、ミヤコカブリダニと同様に、害虫の有無にかかわらず開花さえしていれば、作物に定着可能である。害虫であるアザミウマ類の天敵としては他に、アカメガシワクダアザミウマ(*Haplothrips brevitubus* Karny)という捕食性のアザミウマが挙げられる (Kakimoto et al., 2006)。スワルスキーカブリダニと同様に、アカメガシワクダアザミウマも害虫だけでなく作物の花粉を捕食することで増殖可能である。また、2種の天敵が同所的に存在すると、スワルスキーカブリダニがアカメガシワクダアザミウマの1齢幼虫を捕食することが知られている (伊藤ら, 未発表)。

また、別の天敵であるタイリクヒメハナカメムシ(*Orius strigicollis* Poppius)も害虫の他にアカメガシワクダアザミウマを捕食することが知られている(柿元ら, 2008)。

井上ら(2008)は、タイリクヒメハナカメムシの圃場への定着性を増加させる方法として、アカメガシワクダアザミウマを天敵としての役割の他にタイリクヒメハナカメムシの餌として圃場へ放飼する「ブースター法」を提案した。この方法による防除効果はナスやイチゴで実証されたものの、普及に向けてはさらに実証試験の事例数が必要である。

促成ピーマンの現場でも、井上ら(2008)の研究と同様に、アカメガシワクダアザミウマと他の天敵の併用が望まれている。しかし、スワルスキーカブリダニとタイリクヒメハナカメムシはアカメガシワクダアザミウマに対する捕食圧が異なることが知られており、それが害虫防除の効果にどのような影響を与えるかは分かっていない。

上記のイチゴにおけるチリカブリダニとミヤコカブリダニの併用およびアカメガシワクダアザミウマとタイリクヒメハナカメムシまたはスワルスキーカブリダニの併用といった複数天敵の併用による防除効果の効率化と安定化(実施者によらずに防除成功すること)は、今後の天敵利用技術開発の主流になると考えられる。これらの防除技術の確立には、天敵種(タイプ)の組み合わせや放飼頭数などの検討のため、多くの実験区(圃場)を設定することが必要である。しかし、現実的には圃場数は限られており、全ての実験を実施するのは困難であることが多い。これを補完する方法として数理モデル作成とその解析は強力なツールである。

そこで本研究では、数理モデルを用いて、性質の異なる天敵の併用が害虫の根絶または個体数抑制に与える影響を調べた。イチゴ畑の系は天敵間に捕食-被食関係がない2捕食者-1被食者系であると考え、ピーマン畑の系は天敵間に捕食-被食関係があるギルド内捕食系であると考えた。

2. モデル

2.1. イチゴ畑の系

イチゴの害虫であるハダニ類の駆除のためにミヤコカブリダニおよびチリカブリダニの2種の天敵を併用する系を考える。ハダニ類、ミヤコカブリダニ、チリカブリダニの個体群密度をそれぞれ C, N, P とおく。2種の捕食者は、害虫をめぐる資源競争関係にあるが、互いに直接相互作用することはないと仮定した。以後、ハダニ類を害虫、ミヤコカブリダニを捕食者1、チリカブリダニを捕食者2とそれぞれ呼称する。それぞれの種の個体群動態を、Lotka-Volterra型捕食-被食モデルを用いて、以下のように記述した。

$$\frac{dC}{dt} = r_C C - a_{CC} C^2 - a_{CP} C - a_{CN} CN \quad (1-a)$$

$$\frac{dN}{dt} = r_N N - a_{NN} N^2 + b_{CN} a_{CN} CN \quad (1-b)$$

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P - a_{PP} P^2 + b_{CP} a_{CP} CP \quad (1-c)$$

r_i は種*i*の内的自然増加率である ($i \in \{C, N, P\}$)。害虫はイチゴの葉を吸汁し、捕食者1はイチゴの花粉を摂食することによって個体群密度が増加するため式(1-a), (1-b)の右辺第1項は正であるが、捕食者2は花粉を摂食しないため式(1-c)の右辺第1項は負である。つまり、害虫と捕食者1はそれぞれ単独でも増加可能であるが、捕食者2は害虫がいなければ増加できない。 a_{ii} は種*i*の種内密度依存効果を示す ($i \in \{C, N, P\}$)。 a_{ij} は種*j*の種*i*に対する攻撃率を示す ($i \in \{C\}, j \in \{N, P\}$)。 b_{ij} は種*i*を捕食することによる種*j*の転換効率である ($i \in \{C\}, j \in \{N, P\}$)。

以上のモデルを用いて、害虫とどちらか1種の捕食者を使用した2種系および捕食者を併用した3種系における平衡状態とその安定性を調べることによって、天敵の併用が害虫の個体群密度の抑制に与える効果を調べた。平衡状態の安定性はRouth-Hurwitzの判定基準を用いることによって調べた。

2.2. ピーマン畑の系

イチゴ畑の系と同様に、害虫であるアザミウマ類を駆除するためにアカメガシワクダアザミウマとスワルスキーカブリダニまたはタイリクヒメハナカメムシを併用する系を考える。これらはいずれもピーマンの花粉を餌として増殖可能である。アザミウマ類、アカメガシワクダアザミウマ、スワルスキーカブリダニまたはタイリクヒメハナカメムシの個体群密度をそれぞれ C, N, P とおく。2種の天敵は、害虫をめぐる資源競争関係にあると同時に、一方がもう一方に捕食される関係であると仮定した。以後、アザミウマ類を害虫、アカメガシワクダアザミウマをギルド内被食者、スワルスキーカブリダニまたはタイリクヒメハナカメムシをギルド内捕食者とそれぞれ呼称する。イチゴ畑の系と同様に、それぞれの種の個体群動態を、Lotka-Volterra 型捕食-被食モデルを用いて、以下のように記述した。

$$\frac{dC}{dt} = r_C C - a_{CC} C^2 - a_{CP} CP - a_{CN} CN \quad (2-a)$$

$$\frac{dN}{dt} = r_N N - a_{NN} N^2 + b_{CN} a_{CN} CN - a_{NP} NP \quad (2-b)$$

$$\frac{dP}{dt} = r_P P - a_{PP} P^2 + b_{CP} a_{CP} CP + b_{NP} a_{NP} NP \quad (2-c)$$

r_i は種*i*の内的自然増加率である ($i \in \{C, N, P\}$)。それぞれの種はピーマンの花粉を捕食することによって個体群密度が増加するため式(2-a), (2-b), (2-c)の右辺第1項は正である。 a_{ii} は種*i*の種内密度依存効果を示す ($i \in \{C, N, P\}$)。 a_{ij} は種*j*の種*i*に対する攻撃率を示す ($i \in \{C, N\}, j \in \{N, P\}$)。 b_{ij} は種*i*を捕食することによる種*j*の転換効率である ($i \in \{C, N\}$,

$j \in \{N, P\}$ 。

以上のモデルを用いて、害虫とどちらか 1 種の捕食者を使用した 2 種系および捕食者を併用した 3 種系における平衡状態とその安定性を調べることによって、天敵の併用が害虫の個体群密度の抑制に与える効果を調べた。平衡状態の安定性は Routh-Hurwitz の判定基準を用いることによって調べた。

3. 結果

3.1. イチゴの系の解析

2 種類の捕食者を併用する効果を調べる前に、害虫と 1 種類の捕食者のみの系を考えて平衡点の安定性とそれぞれの種の侵入条件を調べた。捕食者 2 (P) は以下の侵入条件を満たすとき、害虫 (C) を捕食して安定に存続することが可能である。

$$b_{CP}a_{CP}r_C > r_P a_{CC} \quad (3)$$

捕食者 2 が害虫を食べて得られる利益が自然死亡率を上回るとき、この条件は満たされる。式(3)が満たされる状態で、害虫のみの系における害虫の個体群密度から害虫と捕食者 2 の系における害虫の個体群密度を差し引くと以下の値が得られる。

$$\frac{a_{CP}(b_{CP}a_{CP}r_C - r_P a_{CC})}{(a_{PP}a_{CC} + b_{CP}a_{CP}^2)a_{CC}} \quad (4)$$

捕食者 2 の侵入条件である式(3)が満たされていれば、式(4)の値は必ず正であるため、捕食者 2 を導入することによって、害虫の個体群密度を抑えることが可能である。しかし、捕食者 2 は害虫がいなければ増加できないため、害虫が駆逐されて捕食者 2 のみが残る定常状態 ($C^* = 0, P^* > 0$) は安定ではない。つまり、捕食者 2 のみを用いて害虫を根絶することはできない。

一方、捕食者 1 (N) は害虫のほかに作物の花粉を捕食して増殖することが可能であるため、害虫のみの系に常に侵入可能である。また、捕食者 1 は害虫がいなくても存続可能であるため、捕食者 1 のみが存続する定常状態 ($C^* = 0, N^* > 0$) が安定になり得る。捕食者 1 のみの系に害虫が侵入するための条件は以下のとおりである。

$$r_C a_{NN} > r_N a_{CN} \quad (5)$$

害虫の繁殖率が捕食者 1 に捕食されることによる損失を上回るとき、この条件は満たされる。逆に、式(5)が満たされない場合、害虫は捕食者 1 のみの系に侵入できない。つまり、捕食者 1 のみで害虫を根絶することが可能である。

次に、捕食者 2 と害虫の系に捕食者 1 を追加した場合及び、捕食者 1 と害虫の系に捕食者 2 を追加した場合のそれぞれについて、追加する捕食者の侵入条件を調べた。捕食者 2 と害虫の系に対する捕食者 1 の侵入条件は以下のとおりである。

$$\frac{a_{PP}a_{CC}r_N + a_{PP}b_{CN}a_{CN}r_C + b_{CP}a_{CP}^2r_N + r_Pb_{CN}a_{CN}a_{CP}}{a_{PP}a_{CC} + b_{CP}a_{CP}^2} > 0 \quad (6)$$

パラメータの値は全て正であるため、式(6)の条件は常に満たされる。すなわち、捕食者 2 と害虫の系に捕食者 1 は常に侵入可能である。一方、捕食者 1 と害虫の系に対する捕食者 2 の侵入条件は以下のとおりである。

$$\frac{a_{NN}b_{CP}a_{CP}r_C - r_Na_{CN}b_{CP}a_{CP} - a_{NN}a_{CC}r_P - b_{CN}a_{CN}^2r_P}{a_{PP}a_{CC} + b_{CP}a_{CP}^2} > 0 \quad (7)$$

式(7)の分子の第 1 項と第 2 項は、捕食者 1 のみの系に対する害虫の侵入条件である式(5)が満たされていれば、常に正である。捕食者 2 の自然死亡率または捕食者 1 の害虫に対する攻撃率が小さいとき、式(7)の条件は満たされ、捕食者 2 は捕食者 1 と害虫の系に侵入可能である。

次に、式(6)および式(7)の条件が満たされる 3 種共存状態の安定性を Routh-Hurwitz の判定基準を用いて調べた。モデルから以下のヤコビアン行列を導出する。

$$\begin{pmatrix} -a_{CC}C^* & -a_{CN}C^* & -a_{CP}C^* \\ b_{CN}a_{CN}N^* & -a_{NN}N^* & 0 \\ b_{CP}a_{CP}P^* & 0 & -a_{PP}P^* \end{pmatrix} \quad (8)$$

C^*, N^* および P^* はそれぞれ害虫、捕食者 1 および捕食者 2 の 3 種共存状態における平衡個体群密度である。さらに、式(8)から特性方程式を導出し、その 2 次、1 次および 0 次の項の係数をそれぞれ a_1, a_2, a_3 として、以下のように記述する。

$$a_1 = a_{PP}P^* + a_{NN}N^* + a_{CC}C^* \quad (9)$$

$$a_2 = b_{CP}a_{CP}^2C^*P^* + a_{NN}a_{PP}N^*P^* + a_{CC}a_{PP}C^*P^* + b_{CN}a_{CN}^2C^*N^* + a_{CC}a_{NN}C^*N^* \quad (10)$$

$$a_3 = (b_{CP}a_{CP}^2a_{NN} + b_{CN}a_{CN}^2a_{PP} + a_{CC}a_{NN}a_{PP})C^*N^*P^* \quad (11)$$

Routh-Hurwitz の安定判別法では、 $a_1 > 0, a_3 > 0, a_1a_2 > a_3$ が全て満たされるとき、この平衡点は安定である。いずれかの種に種内密度依存効果があれば、式(9)は常に正である ($a_1 > 0$)。また、式(11)も常に正である ($a_3 > 0$)。さらに $a_1a_2 > a_3$ も満たされる (結果は省略)。以上よ

り、式(6)および式(7)が満たされているとき、3 種共存状態は安定に存続することが示された。

次に、害虫と 1 種類の捕食者のみの系と 2 種類の捕食者を併用した系において、害虫の平衡個体群密度を比較し、捕食者の併用が害虫の個体群密度に与える影響を調べた。捕食者 1 と害虫のみの系における害虫の平衡個体群密度から 3 種共存状態における害虫の平衡個体群密度を差し引くと以下の値が得られる。

$$\frac{a_{CP}a_{NN}(a_{NN}b_{CP}a_{CP}r_C - r_N a_{CN}b_{CP}a_{CP} - a_{NN}a_{CC}r_P - b_{CN}a_{CN}^2r_P)}{(a_{NN}a_{CC} + b_{CN}a_{CN}^2)(a_{PP}a_{CC}a_{NN} + a_{PP}b_{CN}a_{CN}^2 + a_{NN}b_{CP}a_{CP}^2)} \quad (12)$$

分子のカッコ内は捕食者 1 と害虫の系に対する捕食者 2 の侵入条件である式(7)の分子と同一であり、3 種共存状態が安定であるとき、常に正である。よって、式(12)は常に正であるため、2 種類の害虫を併用することによって、捕食者 1 のみの場合よりも害虫の個体群密度を常に減少させることが可能であることが示された。

一方、捕食者 2 と害虫のみの系における害虫の平衡個体群密度から 3 種共存状態における害虫の平衡個体群密度を差し引くと以下の値が得られる。

$$\frac{a_{CP}a_{NN}(a_{PP}a_{CC}r_N + a_{PP}b_{CN}a_{CN}r_C + b_{CP}a_{CP}^2r_N + r_P b_{CN}a_{CN}a_{CP})}{(a_{NN}a_{CC} + b_{CN}a_{CN}^2)(a_{PP}a_{CC}a_{NN} + a_{PP}b_{CN}a_{CN}^2 + a_{NN}b_{CP}a_{CP}^2)} \quad (13)$$

式(13)は常に正であるため、2 種類の害虫を併用することによって、捕食者 2 のみの場合よりも害虫の個体群密度を常に減少させることが可能であることが示された。

さらに、捕食者の併用が害虫の根絶 ($C^* = 0$ になる状態)に与える影響を調べるために数値計算を行った。捕食者 1 と害虫のみの系および追加の捕食者 2 を導入した系における平衡点の分布を Fig. 1 に示した。捕食者 1 と害虫のみの系では、害虫の繁殖率 (r_C)が小さく捕食者 1 の害虫に対する攻撃率 (a_{CN})が大きければ、害虫を根絶できた (Fig. 1a)。ここで、捕食者 2 を導入した場合、導入する捕食者 2 の攻撃率 (a_{CP})によらず、害虫を根絶できるパラメータ領域はほとんど広がらなかった (Fig. 1b-d)。

一方、捕食者 2 と害虫のみの系および追加の捕食者 1 を導入した系における平衡点の分布を Fig. 2 に示した。捕食者 2 と害虫のみの系では害虫を根絶することができなかったが (Fig. 2a)、捕食者 1 を追加で導入することによって害虫を根絶することが可能になった。また、害虫の繁殖率が小さく、新たに導入された捕食者 1 の害虫に対する攻撃率が大きいほど、害虫を根絶しやすいことが示された (Fig. 2b-d)。

3.2. ピーマンの系の解析

この系では、イチゴの系と異なり、害虫 (C)の 2 種類の捕食者 (ギルド内被食者 N およびギ

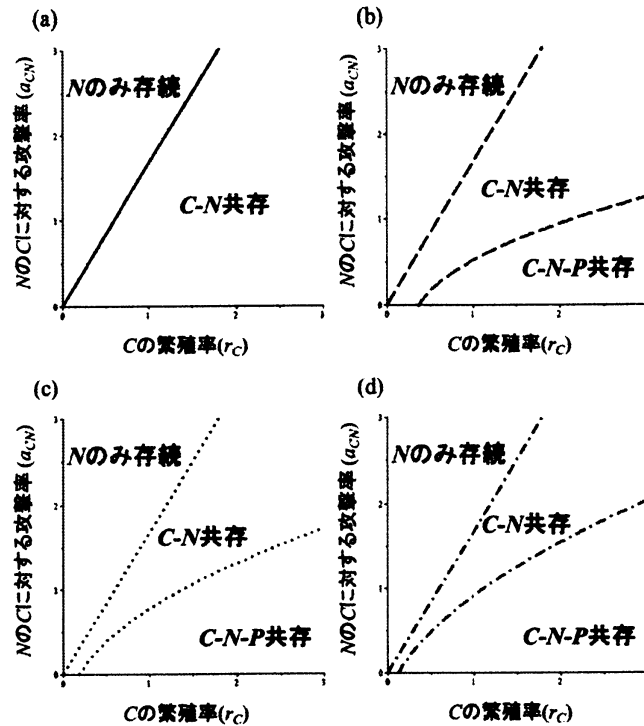


Fig. 2: (a) 害虫と捕食者1のみの系と (b)-(d) 追加の捕食者2を導入した系の平衡点の分布。捕食者2の害虫に対する攻撃率は(b) $a_{CP} = 0.5$, (c) $a_{CP} = 1$, (d) $a_{CP} = 1.5$ である。その他のパラメータは $a_{CC} = a_{NN} = a_{PP} = 0.5$, $r_N = r_P = 0.3$, $b_{CN} = b_{CP} = 0.8$ である。

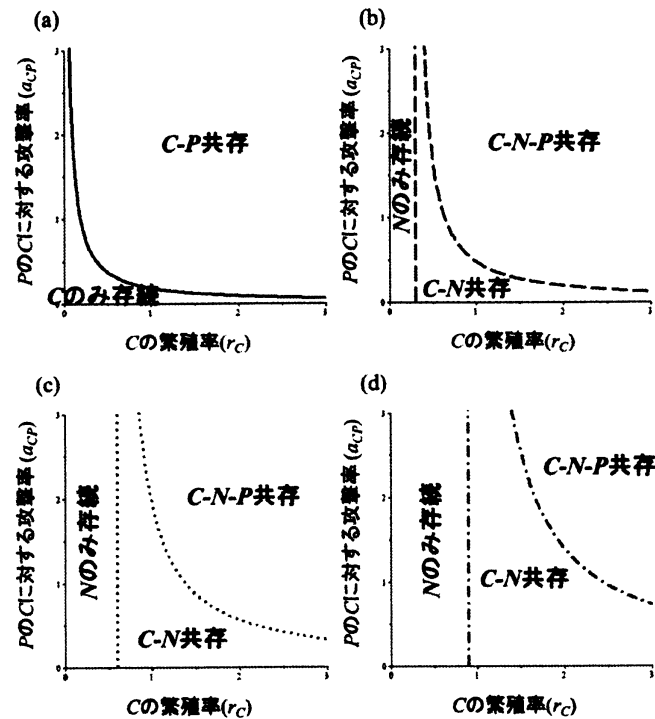


Fig. 1: (a) 害虫と捕食者2のみの系と (b)-(d) 追加の捕食者1を導入した系の平衡点の分布。捕食者1の害虫に対する攻撃率は(b) $a_{CN} = 0.5$, (c) $a_{CN} = 1$, (d) $a_{CN} = 1.5$ である。その他のパラメータは Fig. 1 と同様である。

ルド内捕食者 P)は、作物の花粉を摂食することによって、それぞれ単独で存続可能である。そこで、まず、捕食者のみが存続する平衡点に対する害虫の侵入条件を調べた。ギルド内被食者およびギルド内捕食者のみが存続する平衡点に対する害虫の侵入条件はそれぞれ以下のとおり記述される。

$$a_{NN}r_C > a_{CN}r_N \quad (14)$$

$$a_{PP}r_C > a_{CP}r_P \quad (15)$$

式(14)および式(15)は、害虫の繁殖率がギルド内被食者またはギルド内捕食者によって捕食されることによる損失を上回れば、満たされる。また、ギルド内捕食者のみが存続する平衡点に対するギルド内被食者の侵入条件は以下のとおり記述される。

$$a_{PP}r_N > a_{NP}r_P \quad (16)$$

式(16)は、資源を捕食することによるギルド内被食者の繁殖率がギルド内捕食者によって捕食される損失を上回れば、満たされる。逆に、式(14)が満たされない条件下では、ギルド内被食者とギルド内捕食者が共存する。この平衡点に対する害虫の侵入条件は以下のとおり記述される。

$$\frac{r_C b_{NP} a_{NP}^2 + r_C a_{PP} a_{NN} + r_P a_{CN} a_{NP} - a_{CN} r_N a_{PP} - a_{CP} b_{NP} a_{NP} r_N - a_{CP} r_P a_{NN}}{a_{PP} a_{NN} + b_{NP} a_{NP}^2} > 0 \quad (17)$$

式(17)は、害虫の繁殖率が大きく、2種類の捕食者の害虫に対する攻撃率が小さいとき、満たされる。

次に、ギルド内捕食者と害虫の系にギルド内被食者を追加した場合及び、ギルド内被食者と害虫の系にギルド内捕食者を追加した場合のそれぞれについて、追加する捕食者の侵入条件を調べた。ギルド内捕食者と害虫の系に対するギルド内被食者の侵入条件は以下のとおりである。

$$\frac{a_{CC} r_N a_{PP} + b_{CN} a_{CN} r_C a_{PP} + r_N b_{CP} a_{CP}^2 - a_{CC} a_{NP} r_P - b_{CN} a_{CN} a_{CP} r_P - a_{NP} b_{CP} a_{CP} r_C}{a_{NN} a_{CC} + b_{CN} a_{CN}^2} > 0 \quad (18)$$

花粉を摂食することによるギルド内被食者の繁殖率が大きく、ギルド内捕食者からの捕食による損失が小さいとき、式(18)は満たされ、ギルド内捕食者と害虫の系にギルド内被食者は侵入可能である。一方、ギルド内被食者と害虫の系に対するギルド内捕食者の侵入条件は以下のとおりである。

$$\frac{b_{NP}a_{NP}a_{CC}r_N + b_{NP}a_{NP}b_{CN}a_{CN}r_C + r_P a_{CC}a_{NN} + r_P b_{CN}a_{CN}^2 + b_{CP}a_{CP}a_{NN}r_C - b_{CP}a_{CP}a_{CN}r_N}{a_{NN}a_{CC} + b_{CN}a_{CN}^2} > 0 \quad (19)$$

ギルド内被食者のみが存続する平衡点に対する害虫の侵入条件である式(14)が満たされているとき、式(19)の分子の第5項と第6項は常に正である。よって、式(19)は常に満たされ、ギルド内被食者と害虫の平衡点に対してギルド内捕食者は常に侵入可能である。

次に、式(18)および式(19)の条件が満たされる3種共存状態の安定性を Routh-Hurwitz の判定基準を用いて調べた。モデルから以下のヤコビアン行列を導出する。

$$\begin{pmatrix} -a_{CC}C^* & -a_{CN}C^* & -a_{CP}C^* \\ b_{CN}a_{CN}N^* & -a_{NN}N^* & -a_{NP}N^* \\ b_{CP}a_{CP}P^* & b_{NP}a_{NP}P^* & -a_{PP}P^* \end{pmatrix} \quad (20)$$

C^* , N^* および P^* はそれぞれ害虫、ギルド内被食者およびギルド内捕食者の3種共存状態における平衡個体群密度である。さらに、式(20)から特性方程式を導出し、その2次、1次および0次の項の係数をそれぞれ a_1 , a_2 , a_3 として、以下のように記述する。

$$a_1 = a_{PP}P^* + a_{NN}N^* + a_{CC}C^* \quad (21)$$

$$a_2 = b_{CP}a_{CP}^2C^*P^* + b_{NP}a_{NP}^2N^*P^* + a_{NN}a_{PP}N^*P^* + a_{CC}a_{PP}C^*P^* + b_{CN}a_{CN}^2C^*N^* + a_{CC}a_{NN}C^*N^* \quad (22)$$

$$a_3 = (b_{NP}a_{NP}^2a_{CC} + b_{CP}a_{CP}^2a_{NN} + b_{CN}a_{CN}^2a_{PP} + a_{CC}a_{NN}a_{PP} + b_{NP}a_{NP}b_{CN}a_{CN}a_{CP} - b_{CP}a_{CP}a_{CN}a_{NP})C^*N^*P^* \quad (23)$$

Routh-Hurwitz の安定判別法では、 $a_1 > 0$, $a_3 > 0$, $a_1a_2 > a_3$ が全て満たされるとき、この平衡点は安定である。いずれかの種に種内密度依存効果があれば、式(21)は常に正である ($a_1 > 0$)。一方、式(23)のカッコ内の第5項と第6項より、 $b_{CN}b_{NP} > b_{CP}$ であれば、式(23)は常に正であるが ($a_3 > 0$)、 $a_1a_2 > a_3$ が満たされない場合がある (結果は省略)。もし後者が満たされれば3種共存状態は安定に存続可能であるが、満たされなければ3種共存状態は不安定になりそれぞれの種の個体数が振動する。逆に、 $b_{CN}b_{NP} < b_{CP}$ であれば、 $a_1a_2 > a_3$ は常に満たされるが (結果は省略)、式(21)が負になる場合がある ($a_3 < 0$)。もし後者が満たされれば3種共存状態は安定に存続可能であるが、満たされなければもはや3種は共存不可能であり、それぞれの種の侵入条件である式(17), (18)および(19)が満たされない種は絶滅する。

次に、1種類の捕食者のみの場合と2種類の捕食者を併用した場合で害虫の平衡個体群密度を比較し、捕食者の併用が害虫の個体群密度に与える影響を調べた。ギルド内捕食者と

害虫のみの系における害虫の平衡個体群密度から 3 種共存状態における害虫の平衡個体群密度を差し引くと以下の値が得られる。

$$\frac{(a_{CN}a_{PP}+a_{CP}b_{NP}a_{NP})(a_{CC}a_{PP}r_N+b_{CN}a_{CN}r_Ca_{PP}+r_Nb_{CP}a_{CP}^2-a_{CC}a_{NN}r_P-b_{CN}a_{CN}a_{CP}r_P-a_{NP}b_{CP}a_{CP}r_C)}{(b_{NP}a_{NP}b_{CN}a_{CN}a_{CP}+b_{NP}a_{NP}^2a_{CC}+b_{CP}a_{CP}^2a_{NN}+b_{CN}a_{CN}^2a_{PP}+a_{CC}a_{NN}a_{PP}-b_{CP}a_{CP}a_{CN}a_{NP})(a_{PP}a_{CC}+b_{CP}a_{CP}^2)} \quad (24)$$

ギルド内捕食者と害虫の系に対するギルド内被食者の侵入条件である式(18)が満たされているとき、式(24)の分子の 2 つ目のカッコ内は常に正である。また、分母の 1 つ目のカッコ内は 3 種共存平衡点におけるそれぞれの種の平衡個体群密度の分母に等しく、それぞれの種の侵入条件が満たされている場合、これも常に正である。以上より、式(24)全体も常に正である。つまり、2 種類の害虫を併用することによって、ギルド内捕食者のみの場合よりも害虫の個体群密度を常に減少させることが可能であることが示された。

一方、ギルド内被食者と害虫のみの系における害虫の平衡個体群密度から 3 種共存状態における害虫の平衡個体群密度を差し引くと以下の値が得られる。

$$\frac{(a_{CP}a_{NN}-a_{CN}a_{NP})(b_{NP}a_{NP}a_{CC}r_N+b_{NP}a_{NP}b_{CN}a_{CN}r_C+r_Pa_{CC}a_{NN}+r_Pb_{CN}a_{CN}^2+b_{CP}a_{CP}a_{NN}r_C-b_{CP}a_{CP}a_{CN}r_N)}{(b_{NP}a_{NP}b_{CN}a_{CN}a_{CP}+b_{NP}a_{NP}^2a_{CC}+b_{CP}a_{CP}^2a_{NN}+b_{CN}a_{CN}^2a_{PP}+a_{CC}a_{NN}a_{PP}-b_{CP}a_{CP}a_{CN}a_{NP})(a_{NN}a_{CC}+b_{CN}a_{CN}^2)} \quad (25)$$

ギルド内被食者と害虫の系に対するギルド内捕食者の侵入条件である式(19)が満たされているとき、式(25)の分子の 2 つ目のカッコ内は常に正である。また、分母の 1 つ目のカッコ内は 3 種共存平衡点におけるそれぞれの種の平衡個体群密度の分母に等しく、それぞれの種の侵入条件が満たされている場合、これも常に正である。すなわち、式(25)全体が正であるか負であるかは分子の 1 つ目のカッコの正負によって決定される。

$$a_{CP}a_{NN} > a_{CN}a_{NP} \quad (26)$$

式(26)が満たされるとき、式(25)は常に正であり、2 種類の捕食者を併用することによって、ギルド内被食者のみの場合よりも害虫の個体群密度を常に減少させることが可能であることが示された。これに対して、式(25)が満たされないとき、式(25)は常に負であり、2 種類の害虫を併用することによって、ギルド内被食者のみの場合よりも害虫の個体群密度が返って増加することが示された。

さらに、捕食者の併用が害虫の根絶 ($C^* = 0$ になる状態)に与える影響を調べるために数値計算を行った。ギルド内捕食者と害虫のみの系および追加のギルド内被食者を導入した系における平衡点の分布を Fig. 3 に示した。害虫の繁殖率 (r_C) が小さく、ギルド内捕食者の害

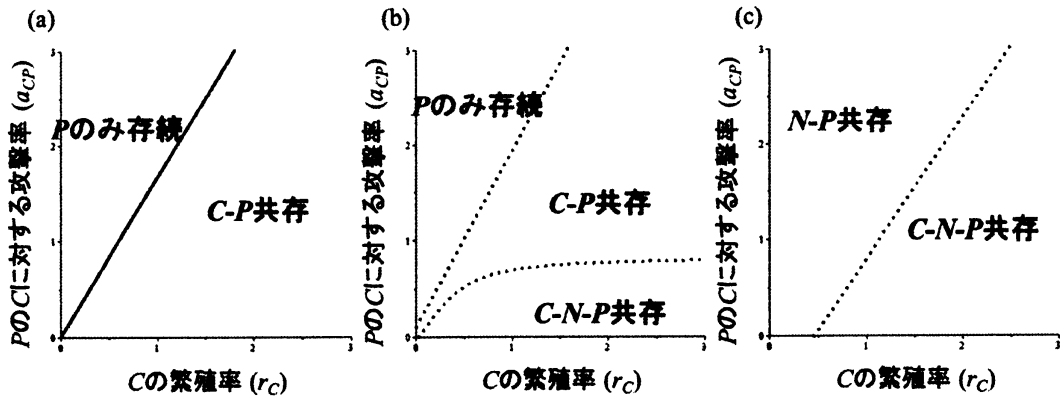


Fig. 3: (a) 害虫とギルド内捕食者のみの系と (b), (c) 追加のギルド内被食者を導入した系の平衡点の分布。ギルド内被食者の害虫に対する攻撃率は (b), (c) $a_{CN}=1$ である。また、ギルド内捕食者のギルド内被食者に対する攻撃率は (b) $a_{NP}=0.6$, (c) $a_{NP}=0.1$ である。その他のパラメータは $r_N=r_P=0.3$, $a_{CC}=a_{NN}=a_{PP}=0.5$, $b_{CN}=b_{CP}=b_{NP}=0.8$ である。

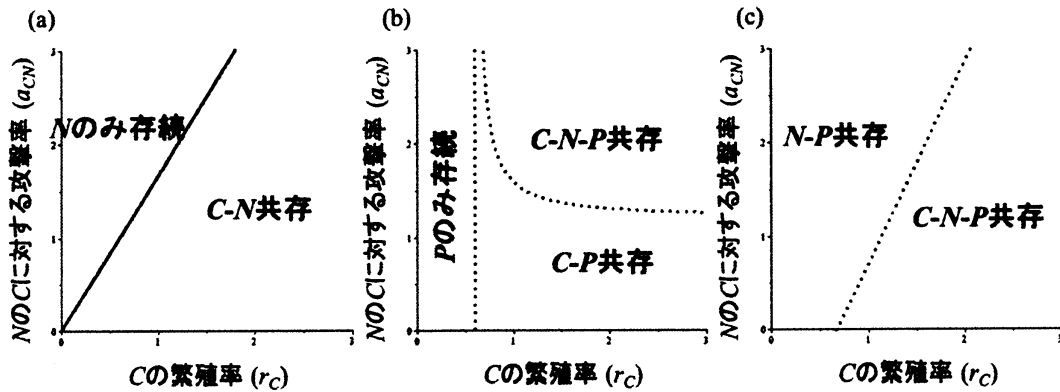


Fig. 4: (a) 害虫とギルド内被食者のみの系と (b), (c) 追加のギルド内捕食者を導入した系の平衡点の分布。ギルド内捕食者の害虫に対する攻撃率は (b), (c) $a_{CP}=1$ である。また、ギルド内捕食者のギルド内被食者に対する攻撃率は (b) $a_{NP}=0.6$, (c) $a_{NP}=0.1$ である。その他のパラメータは Fig. 3 と同様である。

虫に対する攻撃率 (a_{CP}) が大きいとき、ギルド内捕食者のみで害虫を根絶することが可能ある (Fig. 3a)。ここで、新たにギルド内被食者を導入した場合、ギルド内捕食者のギルド内被食者に対する攻撃率 (a_{NP}) が大きければ、害虫を根絶できるパラメータ領域は広がらず、追加されたギルド内被食者は害虫の根絶に貢献していないことが示された (Fig. 3b)。一方、ギルド内捕食者のギルド内被食者に対する攻撃率が小さければ、2種類の捕食者を併用することによって、害虫を根絶できるパラメータ領域が広がり、害虫を効果的に根絶できることが示された (Fig. 3c)。

一方、ギルド内被食者と害虫のみの系および追加のギルド内捕食者を導入した系における平衡点の分布を Fig. 4 に示した。Fig. 3 の場合と同様に、害虫の繁殖率 (r_C) が小さく、ギルド内被食者の害虫に対する攻撃率 (a_{CN}) が大きいとき、ギルド内被食者のみで害虫を根絶することが可能ある (Fig. 4a)。ここで、新たにギルド内捕食者を導入した場合、ギルド内捕食者のギルド内被食者に対する攻撃率 (a_{NP}) が大きければ、ギルド内被食者の存続領域が害虫の存続領域と重ならないため、ギルド内被食者は害虫の根絶に全く貢献できず、ギルド内捕食者の効果のみによって害虫を根絶していることが示された (Fig. 4b)。一方、ギルド内捕食者のギルド内被食者に対する攻撃率が小さければ、2種類の捕食者を併用することによって、害虫を根絶できるパラメータ領域が広がり、害虫を効果的に根絶できることが示された (Fig. 4c)。

4. 考察

4.1. イチゴ畑の生物防除について

まず、2種類の天敵の併用が害虫の個体群密度に与える影響を調べた。式(12)および式(13)より、害虫なしでも増殖できる捕食者 1 (N) と害虫 (C) の系に対する害虫なしでは増殖できない捕食者 2 (P) の侵入条件 (式(7)) および捕食者 2 と害虫の系に対する捕食者 1 の侵入条件 (式(6)) が満たされていれば、天敵の併用によって害虫の密度を、1種類の天敵のみを用いる場合より、減少させることが可能であった。今回のモデルでは、2種の天敵間の干渉を考慮していないため、天敵を併用することによって害虫の個体群密度に対する抑制の効果が加算的に増加したと考えられる。

次に、2種類の天敵の併用が害虫の根絶に与える影響を調べた。数値計算の結果より、天敵として捕食者 2 のみを使った場合よりも、捕食者 1 を併用したほうが害虫を根絶できるパラメータ領域が広いことが示された (Fig. 2a~d)。この結果は、害虫防除にチリカブリダニのみを用いた場合よりも、チリカブリダニとミヤコカブリダニを併用した場合に害虫防除効果が増加する事例と一致する。一方、2種類の天敵を併用しても、捕食者 1 のみを使う場合と比べて、害虫を根絶できるパラメータ領域は広がらなかった (Fig. 1a~d)。この結果は、害虫防除にミヤコカブリダニのみを用いた場合よりも、チリカブリダニとミヤコカブリダニを併用した場合に害虫防除効果が増加する事例とは一致しない (Blümel and Walzer, 2002; Abad-Moyano et al., 2010)。今回のモデルでは、チリカブリダニ (捕食者 2) は害虫

がないと存続できないため、2 種の天敵のみが存続する (害虫が絶滅する) 平衡点が安定にならない。その結果、併用の効果によって一時的に害虫の密度を小さくすることはできるが、害虫を根絶できるパラメータ領域が広がらなかったと考えられる。以上より、実際の防除においては、まず害虫なしでも増殖できる天敵 (例えばミヤコカブリダニ) をあらかじめ導入し、それでも害虫を根絶できなかった場合、別の天敵 (例えばチリカブリダニ) を導入することで、効果的に害虫を抑制することができると考えられる。

4.2. ピーマン畑の生物防除について

まず、いちご畑の系と同様に、2 種類の天敵の併用が害虫の個体群密度に与える影響を調べた。式(24)より、2 種類の天敵を併用することによって、ギルド内捕食者のみを天敵として用いた場合よりも、害虫の個体群密度が減少することが示された。この結果は、ある天敵とその餌となる別の天敵を併用することによって害虫防除効果を上昇させる「ブースター法」を用いた場合と合致する (井上ら 2008)。一方、式(25)より、ギルド内被食者のみを天敵として用いているところに、追加の天敵としてギルド内捕食者を導入すると、害虫の密度が併用前より増加する場合があることが示唆された。これは、追加された天敵が害虫よりも在来の天敵を好んで捕食する (a_{NP} が a_{CP} よりも相対的に大きい) 場合に起こる。

次に、平衡状態のパラメータ依存性を調べることによって、2 種類の天敵の併用が害虫の根絶に与える影響を調べた。まず、天敵としてギルド内捕食者のみを用いた場合と 2 種類の天敵を併用した場合を比較した。ギルド内捕食が強い (a_{NP} が大きい) とき、ギルド内捕食者が新たに導入されたギルド内被食者を捕食して絶滅させてしまうため、害虫を根絶できるパラメータ領域は天敵を併用しない場合と変わらなかった (Fig. 3b)。一方、ギルド内捕食が弱い (a_{NP} が小さい) とき、2 種の天敵が共存することができるため、天敵併用の効果によって害虫を根絶できるパラメータ領域は併用しない場合よりも増加した (Fig. 3c)。このことから、天敵間の捕食が強すぎなければ、ブースター法 (井上ら 2008) を用いることによって害虫を効果的に駆除できることが示唆された。次に、天敵としてギルド内被食者のみを用いた場合と 2 種類の天敵を併用した場合を比較した。ギルド内捕食が弱いときは、先程と同様に、2 種の天敵が共存することができるため、天敵併用の効果によって害虫を根絶できるパラメータ領域は併用しない場合よりも増加した (Fig. 4c)。ギルド内捕食が強いとき、新たに導入したギルド内捕食者が在来のギルド内被食者を絶滅させてしまうため、結局ギルド内捕食者のみが害虫の根絶に貢献した。その結果、ギルド内被食者のみなら害虫を根絶できていたパラメータ領域の一部で、ギルド内捕食者を導入したことによって、害虫を根絶できなくなった (Fig. 4b)。つまり、天敵の併用によって、期待とは逆に害虫の定着を助ける結果になった。以上より、実際の生物防除においては、ギルド内捕食者 (例えばタイリクヒメハナカメムシやスワルスキーカブリダニ) を天敵として用いているところに、追加の天敵としてギルド内被食者 (例えばアカメガシワクダアザミウマ) を導入するのが適切であると考えられる。逆に、ギルド内被食者を天敵として用いているところに追加の天敵と

してギルド内捕食者を導入する場合 (ブースター法)、天敵間の捕食-被食関係が強すぎると害虫の定着を促進する結果になることが予想されるため注意が必要である。

5. 展望

今回のモデルは、実際の圃場の結果とは合致しない点がいくつかある。例えば、実際のイチゴ畑では、害虫なしでも増殖できる天敵だけでは害虫を根絶できない場合に害虫なしでは増殖できない天敵を新たに導入することで害虫を根絶可能だが、今回のモデルではこれと合致する結果は得られない。例えば、害虫の個体群動態にアリー効果が働いていると仮定すると、害虫の密度がある閾値以下になると捕食者なしでも害虫は絶滅に向かうため、この現象と合致する結果が得られるかもしれない。また、今回のモデルはいずれも狭いビニールハウスの系を仮定しているため、天敵の分散や外部からの新しい害虫の流入を考慮していない。露地栽培の作物の系に対してモデルを適用する場合、これらを考慮する必要があるかもしれない。また、農場の面積が非常に広い場合、害虫及び天敵の空間的分布が不均一であることが予想されるため、空間構造を取り入れた個体ベースモデルを考える必要があるかもしれない。また、複数の天敵を併用する場合や天敵に害虫以外の代替餌がある場合、それぞれの餌に対する天敵の選好性が害虫の防除効果に影響することが考えられる。

参考文献

- Abad-Moyano, R., T. Pina, J. Pérez-Panadés, E. A. Carbonell and A. Urbaneja (2010) Efficacy of *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* in suppression of *Tetranychus urticae* in young clementine plants. *Exp. Appl. Acarol.* 50: 317—328.
- Ashihara, W., T. Hmamura and N. Shinkaji (1978) Feeding, reproduction, and development of *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acarina: Phytoseiidae) on various food substances. *Bull. Fruit Tree Res. Stn. Japan* E2: 91—98.
- Blümel, S. and A. Walzer (2002) Efficacy of different release strategies of *Neoseiulus californicus* McGregor and *Phytoseiulus persimilis* Athias Henriot (Acari: Phytoseiidae) for the control of two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) on greenhouse cut roses. *System Appl. Acarol.* 7: 35—48.
- Croft, B. A., L. N. Monetti and P. D. Pratt (1998) Comparative Life Histories and Predation Types: Are *Neoseiulus californicus* and *N. fallacis* (Acari: Phytoseiidae) Similar Type II Selective Predators of Spider Mites? *Environ. Entomol.* 27: 531—538.
- Friese, D. D. and F. E. Gilstrap (1982) Influence of prey availability on reproduction and prey consumption of *Phytoseiulus persimilis*, *Amblyseius californicus* and *Metaseiulus occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae). *Int. J. Acarol.* 8: 85—89.
- 井村岳男(2013)奈良県促成イチゴにおける天敵製剤を利用したナミハダニ黄緑型の防除. 第

57 回日本応用動物昆虫学会大会講演要旨集:28

- 井上 栄明・福田 健・柿元 一樹・柏尾具俊・平野耕治・日本典秀・野田隆志ブースター
天敵を用いた難防除施設園芸害虫の生物的防除技術植物防疫 62(11), 601-606.
- Kakimoto, K., H. Inoue, N. Hinomoto, T. Noda, K. Hirano, T. Kashio, K. Kushigemati, S. Okajima.
Potential of *Haplothrips brevitubus* (Karny) (Thysanoptera_Phlaeothripidae) as a predator of
mulberry thrips *Pseudodendrothrips mori* (Niwa) (Thysanoptera_Thripidae). Biological
Control 37:314-319.
- 柿元一樹・中尾知子・小山只勝 (2010) ここまでわかったスワルスキー. バイオコントロール 14(1):29-48
- 柿元 一樹. 井上 栄明. 山口 卓宏(2008)タイリクヒメハナカメムシの安定的利用技術--卵放
飼法を中心にして. 植物防疫 62(7), 359-365.
- Lee and Gillespie (2011) Life tables and development of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) at
different temperatures. Exp Appl Acarol (2011) 53:17-27
- McMurtry, J. A. and B. A. Croft (1997) Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological
control. Ann. Rev. Entomol. 42: 291-321.
- 宮城県農業・園芸総合研究所 (2007) 天敵ミヤコカブリダニを基幹としたイチゴのハダニ防
除. http://www.pref.miyagi.jp/res_center/research/pamphlet/environ/environ-tyuugai-1.pdf
- 森本健次・山口和広 (2009) 食用ギクにおけるミヤコカブリダニを基幹としたハダニ類の防
除体系の確立 関西病害虫研究会報 51: 105-106. [Morimoto, K. and K. Yamaguchi,
(2009) The establishment of control system of spider mites which assumed *Amblyseius*
californicus (McGregor) in edible chrysanthemum. Ann. Rept. Kansai Pl. Prot. 51: 105-106.]
- Sato M. E., M. Z. D. Silva, M. F. D. S. Filho, A. L. Matioli, and A. Raga (2007) Management of
Tetranychus urticae (Acari: Tetranychidae) in strawberry fields with *Neoseiulus californicus*
(Acari: Phytoseiidae) and acaricides. Exp. Appl. Acarol. 42(2): 107-120