

プッシュ・プル法による害虫管理

—アフリカにおける事例とその検証—

東京農業大学国際食料情報学部 **あ 足 達 太 郎**
 金沢大学地域連携推進センター **こ 小 達 路 太 郎**

はじめに

「プッシュ・プル」という言葉は、工学や経済学など様々な分野で使われているが、害虫管理手法としての「プッシュ・プル法」(原語は push-pull strategy/system/technology など) という用語は, Pyke et al. (1987) が初出である。ワタを加害するタバコガ類を防除するため、「おとり作物」としてトウモロコシやキマメをワタ畑に栽植するとともに、害虫が忌避するニーム種子抽出物を施用することによって、おとり作物が害虫をおびきよせ(プル)、忌避剤がこれを遠ざける(プッシュ)ことから、こう名づけられた。続いて MILLER and COWLES (1990) は、タマネギバエを誘引する作用をもつ腐敗したタマネギを畑に並べるとともに、忌避剤となる桂皮アルデヒドを施用することにより、害虫の産卵数が減少することを報告した。この論文では、「プッシュ・プル法」という一般的呼称のほかに、「stimulo-deterrent diversion」という学術用語が使われている。

本稿では、プッシュ・プル法の定義について概説したあと、この方法が近年急速に普及しているケニアでの事例を紹介し、その機能について既発表の文献をもとに解説する。さらにプッシュ・プル法の課題と今後の展望について述べたい。

I プッシュ・プル法とは

Cook et al. (2007) は、プッシュ・プル法に関する初めての本格的な総説の中で、定位・定着・摂食・産卵といった昆虫の行動を刺激する因子と抑制する因子を組み合わせることにより、圃場における昆虫個体群の分布と密度を意図的に調節する手法として定義した。「プッシュ・プル法」イコール「おとり作物と忌避作物を利用する害虫管理技術」ととらえる向きもあるが、先の定義に従えば、後者はプッシュ・プル法に含まれるバリエーションの一種といえよう。要するに、昆虫の行動を制御する「刺激因子」(stimulant) と「抑制因子」(deterrent)

を組み合わせた手法はすべてプッシュ・プル法である。

プッシュ・プル法では、行動制御因子として植物由来のアロモンやカイロモン、昆虫由来のフェロモンといった化学的因子や、視覚刺激のような物理的因子を利用することも理論的には可能である。また、行動を制御する対象には、害虫だけでなく、天敵などの有用昆虫も想定されている。天敵の行動を制御して害虫の発生場所に集めることができれば、害虫管理上有効であることはいうまでもない。

害虫や天敵の行動を様々な因子を用いて制御しようとする試みは、以前から行われてきたことである。しかし、従来の方法は、刺激因子か抑制因子のどちらかを単独で用いるものがほとんどであった。これら二つの相反する作用因子を同時に使用して昆虫個体群を制御する点において、プッシュ・プル法はこれまでの手法とは一線を画すものといえよう。

II ケニアにおけるプッシュ・プル法の開発と普及

ケニア西部のビクトリア湖岸から北にかけて広がる丘陵地域は、東アフリカ有数の穀倉地帯である。この地域の農業関係者の間で近年、プッシュ・プル法が関心を集めている。これは、トウモロコシ害虫を防除するために、昆虫学者たちが主体となって開発と普及が進められてきたものであるが、害虫防除効果以外にも作物栽培や農業経営などの面で様々なメリットがあるとされ、2008年現在、約1万2,000世帯もの農家がこの農法を実施しているという(ICIPE, online)。

プッシュ・プル法の概念は、上述のように以前から提唱されており、ケニアで開発されたものがオリジナルではない。それにもかかわらず、この事例が画期的なのは、この農法を多くの一般農家が積極的に実践している点にある。ここでは、プッシュ・プル法を一躍有名にした西ケニアでの事例を紹介する。

1 研究の背景と発端

トウモロコシは西ケニアにおける主要作物であるが、複数の種を含むズイムシ類(主にツトガ科の *Chilo partellus* とヤガ科の *Busseola fusca*) による被害が大きい(口絵参照)。しかし、この地域の農業は自給自足的

な色合いが強く、食用作物に対して化学合成殺虫剤が施用されることはまれである。そんな中で、1994年、ケニアの国際昆虫生理生態学センター (ICIPE) とイギリスのロザムステッド研究所が共同して、ズイムシ類に対する新たな害虫管理技術の開発に乗り出した。

2 おとり作物の探索

研究グループはまず、ケニア各地に自生するイネ科・カヤツリグサ科・ガマ科など約400種の植物について、ズイムシ類の寄主としての適性を調べ、さらにズイムシ成虫による産卵選好性を調査した。その結果、スーダングラス *Sorghum sudanense* とネピアグラス *Penisetum purpureum* という2種の牧草類に対してズイムシの成虫が高い産卵選好性を示すことがわかった (KHAN et al., 1997 a)。特にネピアグラスには雌成虫が好んで産卵するが、これを餌として幼虫を飼育すると、図-1のように大多数の個体が死亡した (KHAN et al., 2006)。

3 忌避作物の発見

一方、ズイムシ類が忌避する作物として、トウミツソウ *Melinis minutiflora* というイネ科牧草の一種が見つかった (KHAN et al., 1997 a)。さらにこのトウミツソウには、*C. partellus* の幼虫内部寄生蜂である *Cotesia sesamiae* を誘引する性質があることも明らかになった (KHAN et al., 1997 b)。その後、やはりズイムシ類に対する忌避作用をもち、トウモロコシに寄生するゴマノハグサ科の難防除雑草ストリガ *Striga hermonthica* に対して高い防除効果をもつマメ科牧草のデスマディオム *Desmodium uncinatum* (ヌスピトハギ属の一種) が、トウミツソウに代わる忌避植物として用いられることになった

(KHAN et al., 2001)。

4 プッシュ・プル法の普及と農民の認識

KHAN et al. (2001) は、おとり作物のネピアグラスと忌避作物のトウミツソウまたはデスマディオムを組み合わせたプッシュ・プル法の畑で、ズイムシによる被害とトウモロコシ収量を調査し、トウモロコシ単作の場合と比較した。その結果、いずれの年と調査地においても、プッシュ・プル法のほうがズイムシの個体数が少なく、被害株率も低かった (表-1)。

研究グループは、ここまでの一連の研究から、ズイムシ類にとっての忌避作物であるデスマディオムをトウモロコシ畑に間作し、おとり作物であるネピアグラスを畑のまわりに植えるという「ケニア版プッシュ・プル法」を提唱した (口絵参照)。

農民向けに作られたプッシュ・プル法のガイドブックには、畑のサイズと各植物を植えつける手順が具体的に記されており、こうした農法の標準化は一般農家への普及をはかる際に有効であった。実際、この農法は ICIPE や行政組織による積極的な普及活動によって、西ケニアの農村にまたたく間に広がっていった。現在も公的機関や NGO による普及員の巡回や野外講習会の開催、ラジオ番組などによって普及や宣伝が行われているほか、「農民教師」と呼ばれる地域リーダーの組織的育成がはかられている。既にプッシュ・プル法を実施している農民から勧められて自分も始めたという事例も少なくない。

KHAN et al. (2008) によれば、プッシュ・プル法を実施している農民にその利点をたずねたところ、80～

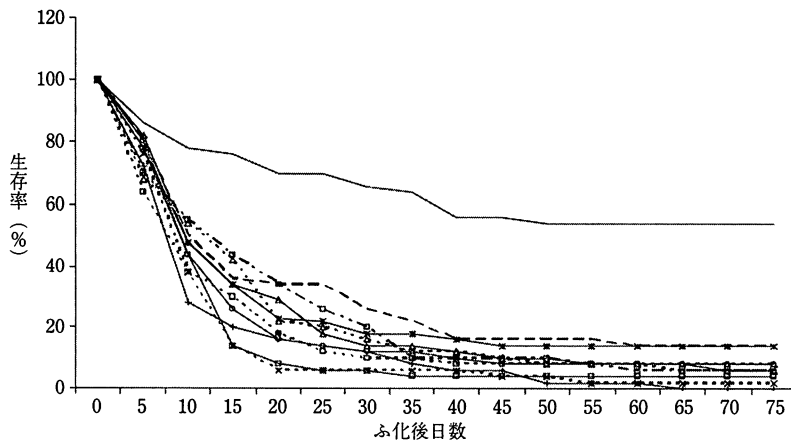


図-1 ネピアグラス10品種を給餌した場合の *Chilo partellus* 飼育幼虫のふ化後の生存率

1品種当たり幼虫25頭×2反復の飼育試験の結果。記号のない実線はトウモロコシを給餌した場合の生存率を示す (KHAN et al., 2006)。

表-1 西ケニアのプッシュ・プル法およびトウモロコシ単作の畑におけるズイムシ個体群密度と被害株率 (KHAN et al., 2001)

年	調査地	トウモロコシ+ネピアグラス				トウモロコシ+ネピアグラス +デスマディウム				トウモロコシ+ネピアグラス +トウミツソウ			
		被害株率 (%)		ズイムシ個体 数/40株		被害株率 (%)		ズイムシ個体 数/40株		被害株率 (%)		ズイムシ個体 数/40株	
		PP	MC	PP	MC	PP	MC	PP	MC	PP	MC	PP	MC
1998	トランスンゾイア	8.3	18.8*	18.6	37.3*	4.8	20.2**	7.7	45.4**	6.5	18.9*	10.2	41.6**
	スバ	14.9	25.7*	16.9	35.9*	6.7	21.6**	8	39.4**	—	—	—	—
1999	トランスンゾイア	11.7	23.1**	22.6	49.6*	9.7	18.5**	13.6	41.8**	12.1	19.9	7.6	39.9**
	スバ	18.7	29.3*	22.7	425.8*	13.5	36.6**	19.7	57.4**	—	—	—	—

PP：プッシュ・プル法，MC：トウモロコシ単作. * (**): *t*検定 5% (1%) 水準でプッシュ・プル法と単作の間でズイムシ密度に有意差がある。

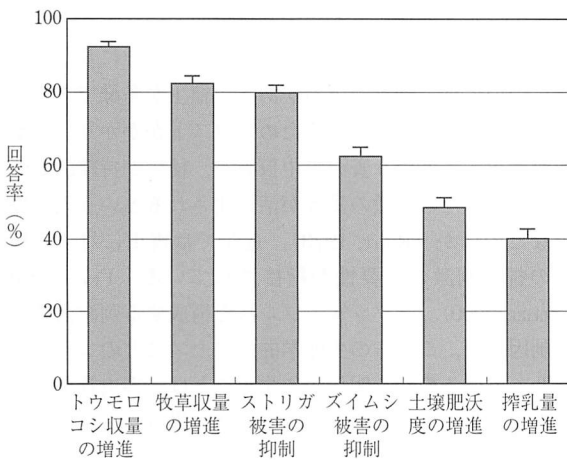


図-2 実施農民が認識しているプッシュ・プル法の利点
2005年に西ケニアで行った聞き取り調査における回答率。サンプル数は346人。
縦線は標準誤差を示す (KHAN et al., 2008の地域別データより筆者作成)。

90%の人がトウモロコシおよび牧草の収量の増進とストリガ雑草による被害の抑制をあげたという (図-2)。西ケニアでは、畑作農業とともに家畜を飼養する複合農業が一般的であるため、牧草は飼料として需要が大きく、価値も高い。一方、プッシュ・プル法の利点としてズイムシ類による被害の抑制をあげた農民の比率は60%程度にとどまった。ズイムシによる被害低減を目的として開発されたプッシュ・プル法だが、農民にとっては、ストリガの抑制や牧草収量の増加といった派生的効果のほうがむしろ評価されているようである。

III ケニアにおけるプッシュ・プル法の機能

ケニアのプッシュ・プル法は、研究グループが害虫に及ぼす植物の効果を検討したうえで忌避作物とおとり作

物を選定し、農民が実施しやすい栽培手順を考案して、組織的に普及活動を行った結果、極めて短期間のうちに多くの一般農家に広まった。しかし、当事者である農民たちは、ズイムシ類の防除についてはプッシュ・プル法の利点をあまり認識していないようである。果たして、研究者たちが企図したような昆虫行動の刺激と抑制による害虫や天敵個体群の制御は、ケニアの畑では実際どのように機能しているのだろうか。

1 害虫の制御

ケニアのプッシュ・プル法で採用されたおとり作物については、ズイムシに対する誘引のメカニズムが化学生態学的に解明されている。そのネピアグラスとトウモロコシを一定の光周期のもとで栽培し、植物が放出する揮発成分 (ヘキサナール・青葉アルコール・青葉アルデヒドなど) を分析したところ、ネピアグラスでは揮発成分の放出量が消燈後1時間で消燈前の約100倍という劇的な増加を示したのに対し、トウモロコシでは10倍程度にしか増加しなかった (CHAMBERLAIN et al., 2006)。*C. partellus* の雌成虫は日没から2時間の間に産卵のため飛来することが知られており、ネピアグラスの誘引作用はこれら揮発成分によるものと考えられる。

一方、忌避植物については植物揮発成分のGC-EAG分析が行われた。トウミツソウとデスマディウムに共通する成分としては、図-3に示した(E)- β -オシメンと(E)-4,8-ジメチル-1,3,7-ノナトリエン (DMNT) が検出され、いずれに対しても *B. fusca* がEAG反応を示した (KHAN et al., 2000)。しかし、これらの成分の機能について、行動・化学生態学的な分析はなされておらず、個々の成分がズイムシ類に対する忌避作用にどのように関与しているのかは不明である。

2 天敵の制御

トウミツソウおよびデスマディウムから検出された

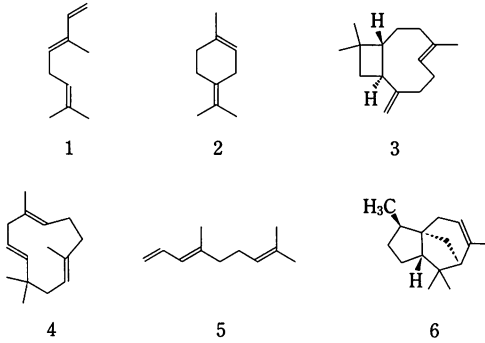


図-3 トウミツソウおよびデスマディウムより検出された *Busseola fusca* に対する EAG 活性揮発成分
 1: (*E*)- β -オシメン, 2: α -テルピノレン, 3: β -カリオフィレン, 4: フムレン, 5: (*E*)-4,8-ジメチル-1,3,7-ノナトリエン (DMRT), 6: α -セドレン.
 トウミツソウからは1~5が, デスマディウムからは1, 5, 6が, それぞれ検出された (KHAN et al., 2000 を一部改変).

DMNT は, ズイムシ類に対する効果は不明だが, その捕食寄生性天敵である *Cotesia sesamiae* (コマユバチ科) に対して強い誘引活性を示すことが明らかにされている (NGI-SONG et al., 1996; KHAN et al., 1997 b). (*E*)- β -オシメンや DMNT は, 害虫による加害が引き金となって植物から放出され, その害虫の天敵を呼びよせる植食者誘導性植物揮発成分 (HIPV) として知られている (TAKABAYASHI et al., 1994). トウミツソウとデスマディウムの場合, 食害の有無によらず, これらの成分が放出されている点で興味深い。

また, 捕食性天敵については, トウモロコシ単作とプッシュ・プル法の畑でサンプリングを行ったところ, アリ類・ハサミムシ類・クモ類といったズイムシの主要な捕食者の種多様度と個体群密度は, いずれもプッシュ・プル法のほうが高かった (MIDEGA and KHAN, 2003). プッシュ・プル法では, 複数の植物が同じ圃場内で栽培されることによって植生が多様化し, これらの捕食者に対して多用なニッチや豊富な餌が供給されたためと推測されるが, 詳しい検証は行われていない。

IV プッシュ・プル法の課題と展望

1 混作の害虫抑制効果

ケニア版プッシュ・プル法も含めて, 複数の作物を一つの畑栽培することを一般に混作と呼ぶ。混作が害虫の発生を抑えることは経験的に知られてきたが, これまでに行われてきた数多くの圃場試験によっても, 混作が一般的に害虫個体数を抑制するという明確な結論は必ずし

も得られていない (ANDOW, 1991)。

一般に, 混作される作物は, 栽培上や経営上の理由など, 害虫管理以外の理由によって選択されるケースが多く, 作物と害虫との関係についての知識がア priori に活用されることはまれである。これに対し, ケニアのプッシュ・プル法では, 害虫を制御する刺激因子 (おとり作物) と抑制因子 (忌避作物) が科学的データに基づいて選択された結果, 害虫抑制効果が得られたのであった。このことは, 個々の作物や害虫種に応じて適切な混作植物を選ぶことが重要であることを意味している。もちろん, 害虫や天敵などの生物相は地域によって異なるから, ある地域で混作により害虫を抑制できたからといって, 他の地域でも成功するとは限らないことは, プッシュ・プル法の仕組みからすれば自明といえよう。

混作による圃場植生の多様化が害虫個体群に及ぼす影響については, 様々な議論がある。植生が多様であるほど害虫が餌資源を探索するためのコストがかかり, 増殖率が減少するという資源集中仮説や, 植生が持続的かつ多様であるため天敵の働きが活性化されるという天敵仮説などのほか (ROOT, 1973), 近年では害虫に対する植生の視覚刺激の重要性が指摘されている (FINCH and COLLIER, 2000)。プッシュ・プル法を構成する刺激因子と抑制因子が, これらの生態学的プロセスにどのように関わっているのかを明らかにすることは, 害虫管理のみならず, 化学生態学的・群集生態学的視点から見ても極めて興味深い。

2 圃場における生物間相互作用

既に述べたように, ケニア版プッシュ・プル法においてトウミツソウから検出された DMNT は, 害虫の食害を受けた植物から放出され, 害虫の天敵を誘引する HIPV として知られている。HIPV は, 加害を受けた植物個体のみならず, それを感知した隣接する健全株からも放出される現象が明らかにされている (ARIMURA et al., 2000; DICKE and BRUIN, 2001)。さらに, 隣接する異種の植物個体間でも, 一方が機械的損傷を受けると他方が害虫に対する抵抗性を高めることが報告されている (KARBAN, 2001)。このような事例は, 混作の害虫抑制効果を部分的に裏づける現象といえるかもしれない。今後, 様々な作物においてプッシュ・プル法を試みるうえで, 作物-害虫-天敵間の化学的相互作用の解明は不可欠であろう。

3 確率論モデルによるプッシュ・プル法の検証と評価

プッシュ・プル法において, おとり作物の誘引性が不十分であれば, 害虫はおとり作物に隣接する主作物に分

散し、被害をもたらす可能性がある。あるいは、忌避作物の忌避性が弱ければ、害虫は畑の中にとどまり、虫がより好む主作物を加害するかもしれない。このように、おとり作物や忌避作物を混作することには、一定のリスクが伴う。おとり作物や忌避作物の混作が効果的に作用するかどうかは、誘引性と忌避性との相互作用や主作物との距離・位置関係などに依存するはずである。

このことに関連して、BANKS and EKBOM (1999) は確率論モデルによるシミュレーションを行い、主作物とおとり作物または忌避作物の作付比率および害虫の定着率といったパラメーターから、害虫個体数の変化を予測している。POTTING et al. (2005) は、さらにこのモデルを拡張し、植生に対する昆虫個体の行動反応などを加えたモデルを考案した。こうしたシミュレーションは、プッシュ・プル法の成否を予測する際に有効であろう。

おわりに

以上に述べたように、プッシュ・プル法とは、害虫や天敵の行動を制御するあらゆる因子を活用し、それらを最も適切なデザインで配置することにより害虫個体群を低いレベルに維持する、まさしく総合的害虫管理技術といえる。その意味では、ズイムシ類による被害軽減に成功したケニア版プッシュ・プル法にも、おとり作物や忌避作物の選択、配置などの点で、さらに改善の余地が残されている。

プッシュ・プル法は、アフリカの在来農法である混作栽培や植生管理といった従来の害虫管理手法を土台にしたながらも、圃場植生の多様化と害虫個体群動態との関

係、生物間相互作用、情報化学物質などに関する最新のトピックと密接にかかわっている。化学生態学や個体群生態学の分野では、我が国には既に長年にわたる蓄積があり、生理活性物質や昆虫フェロモンなどについての有用なデータベースが構築されている。これらを応用しつつ、環境保全型害虫管理を推進してゆくに当たって、プッシュ・プル法は大きな可能性を秘めているといえるだろう。

引用文献

- 1) ANDOW, D. A. (1991) : Ann. Rev. Entomol. 36 : 561 ~ 586.
- 2) ARIMURA, G. et al. (2000) : Nature 406 : 512 ~ 515.
- 3) BANKS, J. E. and B. EKBOM (1999) : Agric. Forest Entomol. 1 : 165 ~ 170.
- 4) CHAMBERLAIN, K. et al. (2006) : J. Chem. Ecol. 32 : 565 ~ 577.
- 5) COOK, S. M. et al. (2007) : Ann. Rev. Entomol. 52 : 375 ~ 400.
- 6) DICKE, M. and J. BRUIN (2001) : Biochem. Syst. Ecol. 29 : 981 ~ 994.
- 7) FINCH, S. and R. S. COLLIER (2000) : Entomol. Exp. Appl. 96 : 91 ~ 102.
- 8) ICIPE (online) : <http://push-pull.net/dissemination.shtml> (2008年9月30日閲覧).
- 9) KARBAN, R. (2001) : Biochem. Syst. Ecol. 29 : 995 ~ 1005.
- 10) KHAN, Z. R. et al. (1997 a) : Insect Sci. Applic. 17 : 143 ~ 150.
- 11) _____ et al. (1997 b) : Nature 388 : 631 ~ 632.
- 12) _____ et al. (2000) : Pest Manag. Sci. 56 : 957 ~ 962.
- 13) _____ et al. (2001) : Insect. Sci. Applic. 21 : 375 ~ 380.
- 14) _____ et al. (2006) : Entomol. Exp. Appl. 119 : 15 ~ 22.
- 15) _____ et al. (2008) : Crop Prot. 27 : 976 ~ 987.
- 16) MIDEGA, C. A. O. and Z. R. KHAN (2003) : Insect Sci. Applic. 23 : 301 ~ 308.
- 17) MILLER, J. R. and R. S. COWLES (1990) : J. Chem. Ecol. 16 : 3197 ~ 3212.
- 18) NGI-SONG, A. J. et al. (1996) : ibid. 22 : 307 ~ 323.
- 19) POTTING, R. P. J. et al. (2005) : Ecol. Model. 182 : 199 ~ 216.
- 20) PYKE, B. et al. (1987) : Aust. Cotton Grow. May-July : 7 ~ 9.
- 21) ROOT, R. B. (1973) : Ecol. Monogr. 43 : 95 ~ 25.
- 22) TAKABAYASHI et al. (1994) : J. Chem. Ecol. 20 : 1329 ~ 1354.

新しく登録された農薬 (20.10.1 ~ 10.31)

掲載は、種類名、登録番号：商品名（製造者又は輸入者）登録年月日、有効成分：含有量、対象作物：対象病害虫：使用時期等。ただし、除草剤・植物成長調整剤については、適用作物、適用雑草等を記載。（登録番号：22259 ~ 22282）下線付きは新規成分。

「殺虫剤」

●メタアルデヒド粒剤

22259：スネック粒剤（第一農薬）08/10/08

メタアルデヒド：3.5%

アフリカマイマイが加害する農作物等（圃場、温室、庭園、森林）：アフリカマイマイ：—

●DDVPくん蒸剤

22267：園芸用バポナ殺虫剤（アース製薬）08/10/08

DDVP：18.6%

豆類（倉庫）：アズキノゾウムシ：保管中

米（倉庫）：ノシメダラメイガ、コクゾウムシ：保管中

葉たばこ（倉庫）：タバコシバンムシ、チャマダラメイガ：

保管中

きゅうり（施設栽培）（温室、ビニールハウス、トンネル栽

培）：アブラムシ類、ハダニ類：収穫前日まで

ピーマン（施設栽培）（温室、ビニールハウス、トンネル栽培）：アブラムシ類、ハダニ類：収穫3日前まで

なす（施設栽培）（温室、ビニールハウス、トンネル栽培）：アブラムシ類、ハダニ類：収穫3日前まで

いちご（温室、ビニールハウス、トンネル栽培）：アブラムシ類、ハダニ類：収穫7日前まで

花き（温室、ビニールハウス、トンネル栽培）：アブラムシ類、ハダニ類：—

●フルベンジアミド水和剤

22269：スティンガーフロアブル（日本農薬）08/10/08

フルベンジアミド：42.0%

(10 ページに続く)