

ミミズと土壌病害

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	豊田,剛己
発行元	養賢堂
巻/号	84巻1号
掲載ページ	p. 213-218
発行年月	2009年1月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



ミミズと土壤病害

豊田 剛己*

〔キーワード〕：シマミミズ、フトミミズ、ダイコン萎黄病菌, *Aeromonas hydrophila*

1. はじめに

ミミズは土壤生態系において粗大有機物の第一次分解者として、また、土壤の攪乱者として大きな役割を担っている。古くは、進化論で有名なチャールズダーウィンもミミズの働きに注目し、ミミズが“土壤の耕耘・改良”に大きな役割を果たしていることを明らかにした。ミミズは周囲の環境を効果的に変化させる役割を有することから“ecosystem engineers (生態系改変者)”と呼ばれる (Lavelle and Spain 2001)。

ダーウィンによれば、肥沃な土はすべてミミズの腸管を何度も通過したものであり、10年間に3~4cmもの厚さの肥沃な土が作られるという (Darwin 1881)。日本とは異なり、イギリスでは図1に示すようなミミズの糞塚を至るところで目にする。ダーウィンが注目した理由がわかる気がする。日本でも森林や草地ではミミズ糞を見ることがある。一方、堆肥化にミミズを用いて、より効果的な堆肥を作るなど、自然条件下のみでなく、ミミズを作物生産へ

積極的に利用しようとする試みもなされるようになってきている。本報告では、ミミズが土壤微生物に及ぼす影響を概説し、土壤病害防除のための可能性について論じる。

2. 生活型に応じたミミズの分類

ミミズはその生活型により3つに大別される (Bouche 1977)。Soil Ecology (Lavelle and Spain 2001) によれば、①Epigeic (表層性種) と呼ばれるミミズは土壤表層のリター層に生息し、クオリティの高い餌であるリターを食べる。表層性種は生長速度ならびに繁殖力が高い、典型的なR戦略型の生物である。一方、②Endogeic (地中性種) は土壤層内に生息し、リターに比べると餌としてのクオリティが低い土壤有機物や土壤に残存した植物根を餌とする。③Anecic (表層採食地中性種) は、表層にあるリターを餌とし、土壤と混ぜる。生活時間の大半を土壤層内に形成した坑道において過ごす。比較的寿命が長く、生長速度ならびに死滅率の低い、K戦略型である。表層性種はミミズコンポストの作成には最適であるが、土壤構造には影響が小さい。表層採食地中性種は土壤層内に坑道ネットワーク

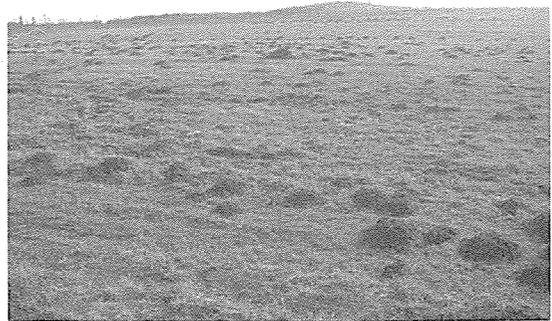


図1 イギリスの草地で見られたミミズ糞 (左) とミミズを食べるモグラにより掘り起こされた土壤の跡 (右)

*東京農工大学大学院共生科学技術研究部 (Koki Toyoda)

を作り、リターを土壌内部に運び、糞を表層に排出する。地中性種は土壌の団粒化促進や土壌有機物の安定化に貢献するとされる。

3. ミミズが土壌微生物に及ぼす影響

いずれの生活型を有するミミズも、餌として何らかの有機物を食べて、糞をするという活動形態に違いはない。こうしたミミズは土壌微生物にどういった影響を及ぼすのであろうか？

ミミズ腸内を通過するに伴って微生物数が増加すること、ミミズ糞は相対的に微生物数が多いことは1960年代にすでに知られている。したがって、ミミズの影響を受けた土壌部位（ミミズの糞や坑道の壁）は相対的に微生物の数ならびに活性が高くなる。こうした事実は、土壌中の微生物が通常貧栄養な条件下にあるとされることとは対照的である。

植物根の周囲（Rhizosphere：根圏）、あるいは、落葉落枝などの粗大有機物の周囲（Detritosphere：デトリタス圏）と同様に、ミミズ腸内やミミズ体表面、ミミズ糞やミミズの坑道などミミズの影響を受ける生態系の各部分を”Drilosphere：ミミズ生活圏（金子2007）”と呼ぶ。ミミズ生活圏は土壌中において微生物活動の活発な貴重な部位で、ホットスポットといえる。

ミミズが土壌微生物に及ぼす影響を詳細に見る前に、まず、ミミズ腸内にどういった微生物が生育しているのか調べた（Toyota and Kimura 2000）。堆肥舎より採取した表層性種のシマミミズを実験材料とした。ミミズの体内には採取した時まで食べていた餌が多く含まれるため、ミミズを採取後、24時間程度殺菌蒸留水中で飼育し体内の内容物を排出させた。そのほかに、ミミズの糞およびミミズの生息していなかった堆肥を用いて、これらの細菌数を希釈平板法により測定した（図2）。ミミズが生息していた堆肥は生息していない堆肥に比べ1桁ほど高い値を、また、ミミズ糞はそれら堆肥より1～2桁ほど高い菌数を示し、ミミズが生息することにより細菌数が高まることが確認された。ミミズ糞の細菌数の絶対値は乾物1g当たり 10^{10} を超えていた。通常の土壌の細菌数が 10^{7-8} であることを考えると、如何に多くの細菌がミミズ糞に生育しているかがわかる。ところで、細菌数は、土壌希釈液を培地に

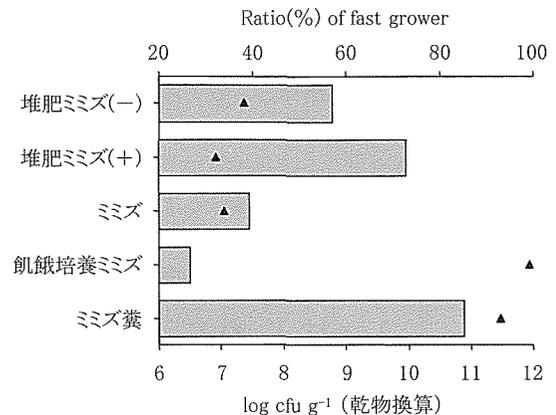


図2 各試料中の全細菌数（棒グラフ）と全細菌数にしめるFast growerの比率（▲）Toyota and Kimura（2000）を基に作図。
fast grower：早い時期（培養2日目）にコロニーを形成する細菌の比率

塗布し2週間の培養の間に形成されたコロニー数として示しているが、このとき、培地に塗布後2日間に全体のどれだけの比率のコロニーが出現したかを求めた。堆肥、飢餓培養していないミミズ中の細菌の多くは培養3日目以降にコロニーが出現する“slow grower”であったのに対し、飢餓培養したミミズ中の細菌は培養2日以内にコロニーを形成する“fast grower”であった。つまり、ミミズ腸内（可能性としてはミミズの体細胞に共生ないし内生している細菌も含まれるが、腸内に生育しているか、細胞内に生育しているかを識別できないので、ここではミミズ腸内と便宜上呼ぶ）に生育する細菌と堆肥に生育する細菌とはまったく異なるタイプであることがわかり、こうした培地上に素早くコロニーを形成する細菌群がミミズ腸内に特徴的な細菌であると考えられた。堆肥、飢餓培養したミミズ、ミミズ糞からバクテリアをランダムに20株程度分離し、その性質を調べたところ、ミミズおよび糞のみ発酵性の菌株が存在した。これらの結果はミミズ腸内に有機物に豊富な環境であること、また、それらの有機物分解は好気および嫌気的な条件で進行することを示唆する。これらの菌株の多くは細菌同定システム（パイルチューブ No.1）によれば*Aeromonas hydrophilia*となった。16S rDNAのシーケンス解析の結果も99%の類似性で*A. hydrophilia*に近縁となり（図3）、これらがシマミミズ腸内に特異的な細菌と考えられた。堆肥舎の近

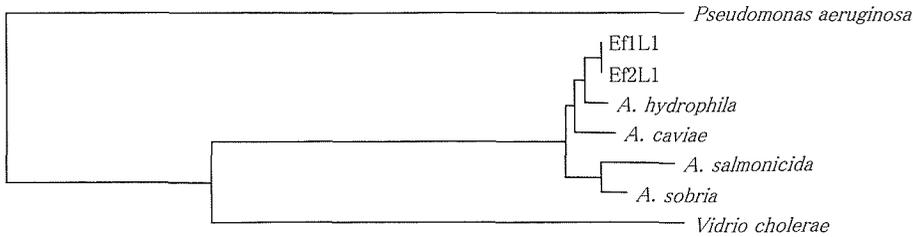


図3 シマミミズより分離した細菌の分子系統樹

16S rDNA の 5' 末端からの約 1,400 塩基配列をもとに Neighbor-joining 法により作成

傍から採取したフトミミズの腸内細菌も同様の性質をもつ菌株が優占していた。ミミズ腸内に *A. hydrophila* が優占している理由は不明ではあるが、本種は淡水あるいは水生動物のヒル、マス、サケなどから分離されている。土壤中から *A. hydrophila* が分離されたという例はほとんどないと思われることから、ミミズに特有な細菌群は、土壤中では優占種とはなれないのであろう。そうであれば、土壤に元々生育する土着の微生物はミミズによりどういった影響を受けるのだろうか？

先にミミズ腸内で、細菌数が増えることを述べた。同様に、放線菌（現在はこうした表現は用いられないが、*Actinobacteria* の中で糸状性の形態を取るものに相当する）数も増えることが知られる。そうは言っても、すべての細菌種が増える訳ではなく、5種の細菌を用いてミミズ (*Lumbricus* spp.) 腸内における細菌数の挙動を追跡した例 (Pedersen and Hendriksen 1993) によると、*Pseudomonas putida* , *Enterobacter cloacae* は増加したが、*Escherichia coli* は変化せず、*P. putida* の別の菌株は減少したという。一方、糸状菌に関しては、選択的に消費されると言われる。粉末状にしたコムギわらをオートクレーブ殺菌してから、異なる糸状菌を接種・蔓延させた後、ミミズ (*Lumbricus terrestris* , *Apporectodea longa* , *A. chlorotica*) の餌として与えたところ、*Fusarium lateitium* を接種した餌が最もミミズに食べられた (Moody ら 1995) 。*Trichoderma* sp. や *Mucor hiemalis* を接種した餌も比較的好まれたが、*Chaetomium globosum* , *Sphaerobolus strelatus* , *Agrocybe gibbetosa* を接種した餌は好まれなかった。

ミミズに食べられた糸状菌はどうなるのであろうか？ミミズに添加した餌とミミズ腸内から分離した糸状菌胞子の生存力を調べた例 (Moody ら

1996) によると、ミミズ腸内の *Fusarium lateitium* , *Trichoderma* sp. , *Agrocybe temulenta* の胞子はほとんど生存力を無くしていた。一方、*C. globosum* の胞子は餌の胞子と同程度の生存力を有していた。したがって、餌として好んで食べられ消化される糸状菌種と、食べられにくく食べられたとしても消化されない糸状菌種とに分かれることがわかる。こうした微生物の消化に大きな役割を果たすミミズの消化酵素に関しては、金子 (2007) によれば、“土壤や落葉がミミズに食べられて、どのように消化されるかは実はよくわかっていない”とされる。ミミズ腸内にはキチナーゼ、プロテアーゼ、フォスファターゼ、セルラーゼ活性などが検出される例 (Brown ら 2000) , セルラーゼ活性は認められないものの、 α -および β -グルコシダーゼ、デンプンおよびキシラン分解酵素などが検出された例 (Garvin ら 2000) などがあり、有機物分解に関与するさまざまな種類の酵素が存在することは確かである。これらの酵素活性を考慮すると、糸状菌細胞壁はキチン、セルロース、 β -1,3-グルカンなどからなるため、ミミズ腸内に存在する一連の酵素群で消化される可能性があるが、ペプチドグリカンの主成分とする細菌細胞に関しては消化できないのではないかと類推できる。

4. ミミズによる 土壤病害抑制の試み

ミミズを積極的に農業利用しようとする例として、前述のようにミミズがある種の糸状菌を摂食して消化することが知られることから、ミミズによる植物病原性糸状菌の摂食を期待し、土壤病害を抑制しようとする試みがあげられる。ミミズを用いた病害防除の最初の取り組みは、オーストラリアのグ

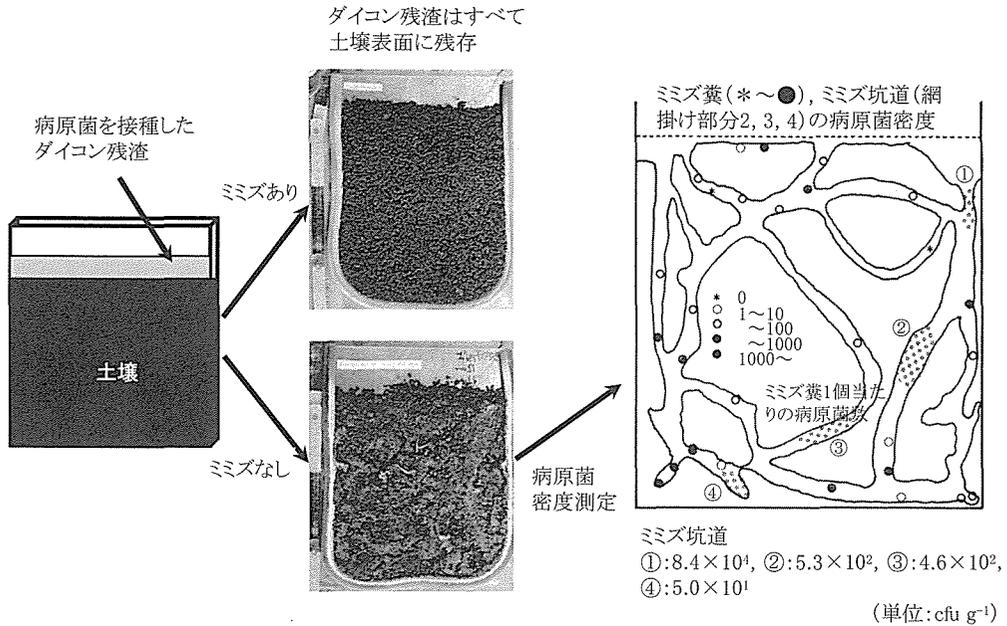


図4 ダイコン萎黄病菌を蔓延させたダイコン残渣およびミミズを添加したマイクロコズムでのミミズの動態
Toyota and Kimura (1994) を基に作図

ループであろう。 *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* (Ggt) によって引き起こされるコムギ立枯病が土壌中における必須要素の不足によってより深刻になるという知見, および, 南オーストラリアのコムギ栽培地帯に広く分布するミミズ (*Aporrectodea rosea*, *A. trapezoids*) がコムギの葉中の幅広い多量および微量要素含量を増やすという知見に基づいて, ポット試験を行ったところ, ミミズの存在数が増えるにつれて, Ggt による被害が減少し, コムギの収量が増加した (Stephens ら 1994)。病害抑制のメカニズムとしては, 正確には不明とされたが, 前述したように, ミミズによるコムギへの養分供給能の増加, 摂食による病原菌の活性低下, あるいは, ミミズによる土壌の攪乱・耕耘作用が間接的に被害軽減に作用した可能性などがあげられた。その他にはクローバーやライグラスにおける *Rhizoctonia solani* による立枯病のミミズ (*A. rosea*, *A. trapezoids*) による抑制 (Stephens and Davoren 1997), アブラナ科作物の根コブ病のミミズ (*Pheretima hilgendorfi*) による抑制 (Nakamura ら 1995) の例などが知られる。一方, ミミズを添加しても病害が抑制されなかった例が, Ggt によるコムギ立枯病 (Clapperton ら 2001) やアブラナ科作物の

根コブ病 (Friberg ら 2008) で知られており, ミミズを添加することで必ずしも土壌病害が抑制される訳ではない。

ミミズ添加による土壌病害への影響は評価されていないが, ミミズが病原菌に及ぼす影響を定量的に評価した例として, 著者らの報告がある (Toyota and Kimura 1994)。モデル実験として, 2枚のガラス板を用いて縦 30 cm, 横 25 cm, 厚さ 8 mm のマイクロコズムを作り, 土壌を充填し, その土壌表面に病原菌 *Fusarium oxysporum* f. sp. *raphani* が蔓延したダイコン残渣を静置した (図4)。フトミミズを6匹添加した区とミミズ無添加区を用意したところ, ミミズ添加区では9日後に表層のダイコン残渣がすべてミミズに食べられ表層から持ち去られていたので, その後, ガラス板を解体し, ミミズ腸内, ミミズ糞, ミミズ坑道の壁等の病原菌密度を測定した。ミミズ糞については1個1個を別々に測定したところ, まったく病原菌が検出されない糞が2個だけ見つかったが, 残りの26個の糞からは1~2,000個, 平均すると1g当たり 9.4×10^4 個の病原菌が検出された。一方, ミミズ坑道の土壌においても1g当たり 1.7×10^4 個が検出され, ミミズ腸内を通過しても病原菌の一部は生残していること, また, ミミズの

表1 ミクロゾム内の
ダイコン萎黄病菌の分布と密度

各画分の病原菌密度 (cfu/g)	ミミズ(-)	ミミズ(+)
ダイコン残渣中	1.4×10^8	—
ミミズ中	—	1.0×10^1
ミミズ	—	9.4×10^4
ミミズ坑道土壤	—	1.7×10^4
土壤	—	—
ミクロゾム全体	8.1×10^8	5.6×10^5

Toyota and Kimura (1994)より

体表面を通して病原菌が運搬されることがわかった。ミミズが生息することで、糞および坑道形成を通して病原菌が土壤の広い範囲に分散されることは、病害発生の点ではネガティブな側面である。一方、ミミズを飼育していない土壤ではダイコン残渣中で病原菌が活発に増殖し、1 g の残渣中に 1.4×10^8 個にまで増殖した。ミクロゾム当たりの病原菌密度を算出すると(表1)、ミミズ有りの区では 5.6×10^5 個であったのが、ミミズ無しの区では 8.1×10^8 個となり、1,000 倍以上高いことがわかった。今回のモデル実験は、病原菌が付着している作物残渣が圃場に残された場合を想定している。このケースではミミズが生息することで、病原菌が広い範囲に運搬されてしまうが、病原菌密度自体は低下させることができ、病害抑制につながる可能性がある。

ミミズにより土壤微生物活性が高まることは多くのデータから明らかである。土壤病害の抑制には一般微生物活性が重要な役割を示すケース(General suppression)と特異的な微生物の働きが重要なケース(Specific suppression)の2タイプがある(Cook and Baker 1983)。後者では、前述の *P. putida* の例から類推されるように、ミミズが特定の微生物に対してどういった影響を及ぼすのかは、種に共通して見られる現象ではなく、菌株特異的な可能性が高く、予測が困難である。一方、前者の場合では、ミミズが生息していることで幅広い範囲の病害抑制が期待できるのではないかと類推される。

5. ミミズ堆肥による 土壤病害抑制の試み

ミミズ自体を用いるのではなく、ミミズの働きを利用して堆肥化した vermicompost (ミミズ堆肥)を

用いて土壤病害を抑制する試みもなされている。ミミズ堆肥はミミズと微生物の作用により分解・安定化された有機物であり、微細に分断された泥炭の様相を持ち、高い孔隙率・通気性・排水性・保水性・微生物活性を有するのが特徴である(Singhら 2008)。ミミズ堆肥の性質は、牛糞や鶏糞、植物残渣やパルプ残渣など堆肥の原料として用いる有機物の種類によって大きく異なる。しかし、これら有機物にミミズが作用することで、有機態窒素の一部がアンモニアや硝酸に変換されたり、リンやカリウムの一部が可給態となるなど、有機物中に含まれる各種養分の植物に対する有効性が高められ、植物生育を促進する(Edwards 1998)。さらに、ミミズ堆肥にはオーキシシン、ジベレリン、サイトカイニンといった植物ホルモンや植物生長促進効果を有する腐植酸が含まれている場合があり、それらによっても植物の生長が高まることもある(Singhら 2008)。植物に対する直接の生育促進効果以外にも、*Pythium*、*Rhizoctonia*、*Verticillium* といった病原菌を抑制し、病害発生を抑える働きがあること(Hoitink and Fahy 1986)、*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* によるトマト萎ちょう病(Szczeczek 1999)、イチゴの *Botrytis* 病(Singhら 2008)を軽減するといった報告がなされている。

6. 有用微生物のベクター としてのミミズ

窒素固定菌や菌根菌といった有用微生物がミミズにより土壤に幅広く運ばれることもよく知られる現象である。また、ある種の細菌はミミズ腸内および糞中でその菌数が増加することが知られるので、ミミズに有用生物のベクターならびにインキュベーターとしての機能が期待できる。拮抗菌 *P. corrugata* がミミズ (*A. trapezoids*) が存在することで、土壤の多くの部位に運ばれ、作物根への定着能自体も高くなった(Stephensら 1993)。

7. ミミズ利用の新たな展開

ミミズが温室効果ガスであるメタンや亜酸化窒素の土壤からの発生に影響することがある。表層採食地中性種 *L. terrestris* が脱窒過程經由の亜酸化窒素発生を促進し、地中性種 *A. caliginosa* は硝化過程由来の亜酸化窒素発生を促進するなど、ミミズの

種類により亜酸化窒素に及ぼす影響が異なることが知られる (Speratti and Whalen 2008) . 一方, *L. terrestris* は土壌からのメタンや亜酸化窒素生成を促進するという報告例もある (Borken ら 2000) . どういうメカニズムを通して, メタンや亜酸化窒素生成が影響を受けるのか, 詳細にはわかっていないが, ミミズは土壌微生物の数や活性に影響を及ぼすことから, メタン生成や亜酸化窒素を発生する主要なプロセスである硝化や脱窒活性にもミミズの働きが影響することが十分に考えられるので, 今後の検討課題になろう.

ミミズが微生物活性を促進することを活用して, 油汚染土壌の浄化にミミズが利用できないか現在検討中である. ミミズとその餌としてお茶殻を土壌に添加すると, ある種の油分解細菌の活性を高めることで油分解を促進できるというデータが得られている (安ら 2005) .

ミミズは餌を食べ, 排糞し, 土壌を移動するという活動様式を通して土壌微生物の数・活性・構造に大きな影響を及ぼす. その結果, 一般微生物活性を高めることで土壌病害の抑制に寄与することがこれまでに明らかにされてきている. また, 特異的な微生物の活性を制御することで, やはり土壌病害抑制能を高めたり, 油等の有害物質の分解を促進するといった機能が期待できる. ミミズとその餌, あるいは土壌改良資材との組み合わせを工夫することでこうした機能を強化できる可能性があり, 大いに期待できる. 一方, 温室効果ガス発生について, 今後の研究蓄積が必要である.

引用文献

- Borken, W., S. Grundel and F. Beese 2000. Potential contribution of *Lumbricus terrestris* L. to carbon dioxide, methane and nitrous oxide fluxes from a forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 32:142-148.
- Bouche, M.B. 1977. Strategies lombriciennes. *Ecological Bulletin* 25:122-132.
- Brown, G.G., I. Barois and P. Lavelle 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology* 36:177-198.
- Clapperton, M.J., N.O. Lee, F. Binet and R.L. Conner 2001. Earthworms indirectly reduce the effects of take-all (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) on soft white spring wheat (*Triticum aestivum* cv. Fielder). *Soil Biology & Biochemistry* 33:1531-1538.
- Cook, R.J. and K.F. Baker 1983. The nature and practice of biological control of plant pathogens. *The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota*, p539.
- Darwin, C. 1881. The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits. (渡辺弘之 訳. ミミズと土. 平凡社).
- Edwards, C.A. 1998. The use of earthworms in the breakdown and management of organic wastes. In : *Earthworm Ecology*, Ed. Edwards, C. A., CRC Press LLC, Boca Raton, Florida, p327-354.
- Friberg, H., J. Lagerlof, K. Hediund and B. Ramert 2008. Effect of earthworms and incorporation of grass on *Plasmodiophora brassicae*. *Pedobiologia* 52:29-39.
- Garvin, M.H., C. Lattaud, D. Trigo and P. Lavelle 2000. Activity of glycolytic enzymes in the gut of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae). *Soil Biology & Biochemistry* 32:929-934.
- 金子信博 2007. 土壌生態学入門—土壌動物の多様性と機能—. 東海大学出版会.
- Lavelle, P. and A.V. Spain 2001. *Soil Ecology*, Kluwer Academic Publisher. p654.
- Moody, S.A., M.J.I. Briones, T.G. Pearce and J. Dighton 1995. Selective consumption of decomposing wheat straw by earthworms. *Soil Biology & Biochemistry* 27:1209-1213.
- Moody, S.A. T.G. Pearce and J. Dighton 1996. Fate of some fungal spores associated with wheat straw decomposition on passage through the guts of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea longa*. *Soil Biology & Biochemistry* 28:533-537.
- Nakamura, Y., J. Itakura and I. Matsuzaki 1995. Influence of the earthworm *Pheretima hilgendorfi* (Megascopelidae) on *Plasmodiophora brassicae* clubroot galls of cabbage seedlings in pot. *Edaphologia* 54:39-41.
- Pedersen, J.C. and N.B. Hendriksen 1993. Effect of passage through the intestinal tract of detritivore earthworms (*Lumbricus* spp.) on the number of selected Gram-negative and total bacteria. *Biology and Fertility of Soils* 16:227-232.
- Singh, R., R.R. Sharma, S. Kumar, R.K. Gupta and R.T. Patil 2008. Vermicompost substitution influences growth, physiological disorders, fruit yield and quality of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Bioresource Technology* 99:8507-8511.
- Speratti, A.B. and J.K. Whalen 2008. Carbon dioxide and nitrous oxide fluxes from soil as influenced by anecic and endogeic earthworms. *Applied Soil Ecology* 38:27-33.
- Stephens, P.M., C.W. Davoren, B.M. Doube and M.H. Ryder 1994. Ability of the Lumbricid earthworms *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides* to reduce the severity of take-all under greenhouse and field conditions. *Soil Biology & Biochemistry* 26:1291-1297.
- Stephens, P.M., C.W. Davoren, B.M. Doube and M.H. Ryder 1993. Influence of the Lumbricid earthworm *Aporrectodea trapezoides* on the colonization of wheat roots by *Pseudomonas corrugata* strain 2140r in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 25:1719-1724.
- Stehens, P.M. and C.W. Davoren 1997. Influence of the earthworms *Aporrectodea trapezoides* and *Aporrectodea rosea* on the disease severity of *Rhizoctonia solani* on subterranean clover and ryegrass. *Soil Biology & Biochemistry* 29:511-516.
- Toyota, K. and M. Kimura 1994. Earthworms disseminate a soil-borne plant pathogen, *Fusarium oxysporum* f. sp. *raphani*. *Biology and Fertility of Soils* 18:32-36.
- Toyota, K. and M. Kimura 2000. Microbial community indigenous to the earthworm *Eisenia foetida*. *Biology and Fertility of Soils* 31:187-190.
- 安智子・豊田剛己・白石祐彰 2005. シママミミズとお茶がらを用いた油汚染土壌の浄化促進. *Edaphologia* 77:1-10.