

ダイズシストセンチュウの生態と防除

独立行政法人農業技術研究機構中央農業総合研究センター **相 場** **きとし 聡**

はじめに

ダイズシストセンチュウはダイズやアズキ、インゲンなどのマメ科作物の重要害虫である。我が国においては以前から「月夜病」や「大豆嫌地病」、「萎黄病」などの名で恐れられていたが、1915年に福島県のダイズの葉に発生する黄化現象や萎縮症状が、テンサイシストセンチュウの近縁種によって生ずる事が初めて報告され(堀, 1915), その後, 1952年に一戸によって原因線虫がダイズシストセンチュウ (*Heterodera glycines* Ichinohe) と命名され (Ichinohe, 1952), 現在に至っている。また, 世界的に見ても, 原産地である中国大陸はもちろん, 主要なダイズ生産国である南北アメリカでも大きな被害をもたらしており, ダイズ生産における最重要障害要因であると言って過言ではない。

本線虫はマメ類に寄生し, 主にダイズ, アズキ, インゲン, ハナマメで被害が見られる。これに対し, 同じマメ科作物でもエンドウ, ソラマメ, ラッカセイにはほとんど寄生が見られない。また, 作物以外のマメ類についてみると, レンゲなどでは非常によく増殖する一方, クローバやクロタリヤ, キンギョソウなどではほとんど増殖しないなど, 比較的寄主範囲の狭い線虫である。

I 発 生 生 態

本線虫は我が国においては北海道から九州までほぼ全土に分布しているが, 生育に最適な温度は24°C前後とされており, 比較的冷涼な気候を好む。そのため, 特に北海道から本州中部にかけての被害が大きく, 西南暖地での甚大な被害の報告は少ない。これは温暖な地域では寄主作物が栽培されていない冬季間にもふ化が起きてしまい, その結果, 土壤中の卵密度が低下するためと推測される。また, 土壌的には火山灰土壌での被害が大きい。

シストセンチュウ類の大きな特徴は, 胎内に蔵卵した雌成虫が体外に産卵しないまま表皮を変質させ, 卵を覆ったシストを形成する事である (写真-1)。このシスト

によって卵が守られるため, シストセンチュウは環境耐性が高く, 防除を困難にしている大きな要因となっている。また, 土壌中での生存年限も極めて長く, 湿潤ダイズ根で7年, 風乾土壌で9年に及ぶこともある。

土壌中の卵は適度な水分, 温度, 酸素が与えられるとふ化するが, この時, 寄主作物の根から分泌される物質に反応してふ化が促進される。このふ化促進物質のうち, インゲン根に含まれる物質が正宗らによって分離・合成されており, 「glycinoeclepin A」と命名されている (FUKUZAWA, 1985; MASAMUNE, 1982)。

本線虫も他の多くの線虫と同様に, 卵胚発生を終えた幼虫がふ化前に一度脱皮を済ませ, 2期幼虫の状態であふ化する。ふ化幼虫はシストを脱出した後, 土壌中を移動して寄主作物根に接近する。根表面に達した幼虫は, 口針を用いて根先端分裂組織などの表面に穿孔し, そこから皮層に侵入する。次いで組織内を移動分散後に定着し, 幼虫の頭部付近の植物細胞に数個の巨大細胞 (giant cell) を形成させる。これがさらにまわりの細胞を合併して成長し, その時に核を取り込んで多核質細胞 (syncytium) となる。この細胞は植物体から栄養分を取り込む伝達細胞 (transfer cell) として働き, 線虫はここから養分を吸収する。なお, 同様に巨大細胞を形成するネコブセンチュウ類の場合, 寄生部位に虫えい (gall) を形成して根を瘤状に変形させるが, シストセンチュウ類では虫えいの形成は認められない。また, 一度定着した線虫は成虫に達するまでその場所で摂食を続

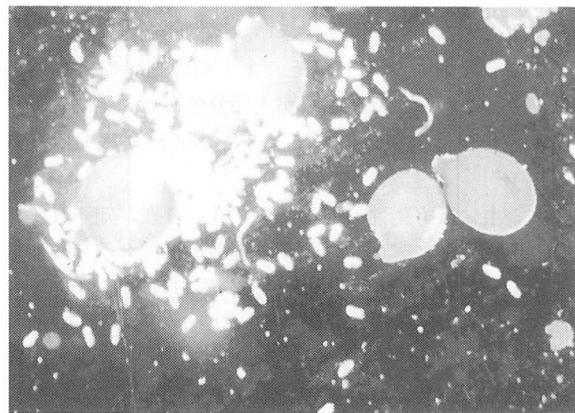


写真-1 ダイズシストセンチュウのシストおよびシスト内の卵

Ecology and Prevention of Soybean cyst nematode. By. Satoshi AIBA

(キーワード: ダイズシストセンチュウ, *Heterodera glycines*, 豆類, 線虫類)

け、根内では移動しない。

根部に定着した幼虫はソーセージ状に肥大し、3回の脱皮を経て成虫になる。第3期幼虫以降は外見上で雌雄の判別が可能となる。雌虫は成虫化後も定着部位に留まって摂食を続け、その肥大に伴って虫体周囲の植物皮層細胞組織が崩壊する。そのため雌成虫は頸部を除いた虫体の大部分を根表面に露出する。この時期になると外部からも肉眼で根の表面に寄生した雌成虫が確認できる。これに対して雄成虫は第3期幼虫以降は摂食を行わないため、形成された巨大細胞は退化する。その後、第4期幼虫が脱皮して細長い「うなぎ型」の雄成虫となり、根から脱出し、雌成虫に誘引されて交尾を行う。

交尾後の雌成虫は体表に化学変化が起こってタンニン化し、胎内に卵を蔵したままシストを形成する。また、環境によっては一部の卵を体外のゼラチン様卵嚢物質内に産卵する場合もある。1つのシスト内の蔵卵数は個体によって著しい差が見られるが、通常は200~400卵程度である。

本線虫が1世代を経るのに要する日数は温度によって大きく異なる。主要な被害地域である北海道では年2ないし3世代、また、関東地域では3ないし4世代を経るものと考えられている。また、休眠に関してはいまだ明らかになっていないが、ふ化率に季節的な変動があったり、様々な温度処理によってふ化率が大きく変動することが知られており、何らかの休眠機構を持っている可能性は高い。

土壌中の垂直分布をみると、深度50 cmまではシストの存在が確認されるものの、深度20 cmまでに全体の60~90%が分布し、30 cmを越えるとシストは極端に少なくなる。シスト自体には移動能力がないため、垂直分布は寄生植物の根の分布に依存している。また、伝搬に関しても線虫自身の移動は無視してよいほど小さく、主に人為的な要因が大きい。農作業機械に付着した土壌に含まれたシストがそのまま別の圃場に持ち込まれ、そこで増殖するケースが大部分である。また、風や流水等の自然現象によってシストが運ばれる場合もある。

本線虫には寄生性の異なるレースの存在が知られており、現在は主にアメリカの4系統の抵抗性ダイズ品種を使用して行うレース判別法が用いられている(GOLDEN, 1970)。4品種に基づく寄生性の違いから理論上16通りの組み合わせが生じるが、その内、12レースが実際に確認されており、我が国で発見されているものはレース1, 3, 5の3レースである。この中では一番寄生性が弱いレース3が最も広く分布しており、検出される割合は

1, 3, 5がそれぞれ13%, 85%, 2%とされている。

レースは必ずしも固定的なものではない。例えば、高度抵抗性を持つダイズ品種‘Peking’を寄主にして7世代の継代飼育を行うと、この品種に対する寄生指数が当初の22倍に達するという事例が報告されている(TRIANTAPHYLLOU, 1975)。また、圃場より分離したシストの1つから増殖して得られた個体群のレースを検定すると寄生性が分化し、その中にそれまでに発見されていなかった別のレースが出現したという報告や(清水, 1991)、そのようにして得られた同一の雌成虫起源の個体群から、再度単シストによる増殖を繰り返す、同様にレースの検定を行った場合もやはり寄生性が分化し、複数のレースが出現すること(相場, 1995)から考え、圃場内には多様なレースが複雑に混在しているものと思われる。そのため、今後はレースに関して遺伝的な解析を行う事が必要となるであろう。

なお、日本で発見されたレースのうち、レース1と5の個体群は一般に国産の‘下田不知(げでんしらず)’系の抵抗性遺伝子を持つダイズ品種にも寄生する。しかし、レース3では、寄生する固体群としない固体群の両方が存在する。一方、島根県で発見されたレース1個体群は‘下田不知’系抵抗性品種に寄生しない。このように日本国内で主に使用されている抵抗性品種に対する寄生性は上記の国際判別法のみでは判断できない。そのため、日本でのダイズ栽培に適合したレース検定体系を整備することが急務であるといえよう。

II 被害

本線虫による被害は、まず根に対する直接的な加害による収量の減少がある。その寄生によって最も大きな被害が生じるのはダイズである。ダイズの場合、寄生を受けると播種2か月目頃から茎葉の発育が悪くなり、黄化現象や萎凋症状が起き始める。罹病株では健全株に比較すると草丈の低下、落葉の早期化、莢数の減少傾向などが見られる(写真-2)。これらの症状は圃場の一部分に集中していることが多い。地下部では根自体の発育が劣化するほか、窒素固定を行う根粒の形成にも影響を及ぼし、根粒数、根粒重、窒素固定能力などの低下が見られる。その結果、激発圃場では9割近い減収を示す場合もある。なお、被害程度は土壌環境や温度などによって異なるが、5%の減収を被害許容範囲と設定した場合、乾土100 gあたり3シストが要防除水準と考えられる。

ダイズ以外のマメ科作物ではアズキやインゲンにも被害が見られるが、いずれもダイズに比べて耐性が強い傾向があり、線虫密度が低い場合には直接的な被害は表面



写真-2 ダイズシストセンチュウの被害を受けたダイズ

化しにくい。また、アズキはインゲンよりも被害を受けやすく、インゲンでも‘金時’は強く、‘手芒’はやや弱いなどの違いがある。

本線虫の寄生によって複合的な感染症が引き起こされる場合がある。特に問題が大きいのがアズキにおける「アズキ落葉病」である。アズキ落葉病は *Phialophora gregata* によって土壌感染する病害であるが、温室内で接種試験を行った場合、菌単独の接種ではあまり病徴を示さない。しかし、ダイズシストセンチュウと同時接種を行った場合は著しい被害を示す（根岸・小林，1984）。これは線虫が侵入した根表面の傷から病原菌が容易に侵入し、感染が助長されるためと考えられる。その他、*Fusarium* 属の病原菌などでダイズシストセンチュウとの複合感染を引き起こす例が知られている。

Ⅲ 防 除

一般に線虫に対して幅広く用いられている防除法は殺線虫剤の使用である。ダイズシストセンチュウにおいても殺線虫剤の利用は有効であり、D-D 剤や EDB 剤などで効果が認められる。しかし、この線虫は土壌中ではシスト内の卵として生存していることもあり、薬剤に対する感受性は低い。そのため、通常の薬剤使用量ではシスト内の卵が完全に死滅せず、十分な防除効果を得ることは難しい。さらに薬剤価格が経済的に見合わないことも障害となり、薬剤のみによる防除は困難と言わざるを得ない。

そのため、この線虫に対する対策は耕種的防除法が中心となっている。中でも重要なものは抵抗性品種の利用であり、これまでにいくつかの本線虫抵抗性のダイズ品種が育種されている。我が国では主に秋田県の在来種である‘下田不知’から育種された‘ゲデンシラズ1号’・‘ネマシラズ’を起源とする品種が、品質や収量などの点で

も優れているため、線虫抵抗性品種の中心となっている。しかし、前述のようにこの抵抗性を打破する線虫の系統の発生が報告されており、抵抗性品種の導入にあたっては注意が必要である。また、より抵抗性の強い中国の飼料用ダイズ‘Peking’の遺伝子を導入した育種も進められており、これまでに高度抵抗性品種‘スズヒメ’が育成されている。なお、現在までに高度抵抗性品種に寄生可能なレースは国内では発見されていない。

抵抗性品種の場合、感受性品種と同様に幼虫の侵入は認められるものの、その後の巨大細胞の形成は見られず、成虫まで発育できない。また抵抗性は温度とも密接な関係があり、‘下田不知’系の抵抗性ダイズ品種は温度上昇に伴って抵抗性が低下し、25°C前後で感受性品種と同等の線虫の増殖を示すようになる（清水，1986）。

また、抵抗性品種であっても幼虫の侵入によって根にダメージを受けるためか、収量は低下する。しかしその減収程度は小さく、感受性品種の減収率のおおよそ5分の1程度である。また、抵抗性品種は線虫は増殖させないが、感受性品種と同様に卵をふ化させるため、土壌中の卵の密度が低下し、翌年以降の栽培での被害低減にも役立つ。

一般に、抵抗性品種は品質面で劣り、アズキやインゲンではいまだ抵抗性品種が育種されていない。したがって、抵抗性品種のみを用いた被害回避は実用的ではない場合が多く、他の防除法との組み合わせや総合的な栽培体系に組み込んだ形で使用する必要がある。また、レースによって有効な抵抗性品種は異なるため、発生しているレースの把握が抵抗性品種の利用に関しては必要不可欠となる。

一般に線虫防除の基本は輪作であるが、本線虫の土壌中での生存年限は極めて長いため、短期間の輪作では十分な効果は得られにくく、感受性作物の栽培によって速やかに密度が回復する。田畑転換による湛水処理は短期間でもある程度の密度低減効果があるが、1、2年の湛水処理ではその後のダイズ栽培による線虫密度の復帰が早いため、十分な効果を得るためには3年以上の処理が望ましい。

シスト内の卵の生存年限は長い、卵からふ化した幼虫は1~2か月程度で寄生活性を失うため、寄主作物が存在しない状態で卵をふ化させ、幼虫を餓死に到らしめる方法は防除法として有効である。ふ化促進物質である glycinoclepin A の防除への応用はいまだ大量製造法が確立せず、非常に高価なことから、現段階では極めて困難であるが、寄主植物以外から分泌されるふ化促進物質を利用した防除法の開発が進められている。それらには

クローバやクロタリヤがあり、これらを緑肥として栽培体系に組み込むことによって線虫密度を大きく低下させることが可能である。ただし、クローバはネコブセンチュウやネグサレセンチュウにとっては好適な寄主であるため、これらの線虫密度が増大する危険性があること、またクロタリヤは南方系の植物であるため低温に弱く、ダイズシストセンチュウ害が著しい北海道・東北地域での栽培は困難であるなどの問題も抱えており、栽培体系に組み込む作物の種類等については、今後の検討が必要である。また、植物が分泌する物質以外にもふ化促進効果を示す物質がいくつか知られており、牛糞の持つふ化促進効果を利用し、シストセンチュウ発生圃場に牛糞を施用して線虫密度を低下させる方法も検討されている。

現在、世界中で注目されているのが、天敵を利用した生物的防除法である。本線虫の天敵にはウイルス、細菌、原生動物、糸状菌、線虫、昆虫等が知られているが、中でも最も有望視されているものが *Pasturia* 属の天敵出芽細菌である。この属の細菌ではネコブセンチュウ類に寄生する *P. penetrans* が著名であり、すでに生物農薬として市販されているが、同属の *P. nishizawae* はシストセンチュウ類に特異的に寄生する。この菌は絶対寄生菌であるため、人工培地などによる大量増殖が困難であり、いまだ実用化には到っていない。しかし、*P. penetrans* がすでに製剤化されたことから、近い将来の実用化が期待される。

また、卵寄生性糸状菌も有望な天敵と考えられている。シストセンチュウ卵に寄生する糸状菌に *Verticil-*

lum chlamydsporium, *Paecilomyces* spp., *Fusarium* spp.等が知られており、それぞれについて防除への応用の研究が進められている。いまだ実用レベルに達したものはないが、有機物の施用によって天敵微生物の活動が活性化されるという報告もあることから、耕種的防除法と組み合わせた防除技術の開発が進められている。

おわりに

近年、ダイズシストセンチュウ害は以前ほど問題視されなくなっているが、被害そのものがなくなったわけではなく、むしろ普遍化してしまったものと思われる。したがって、適正な線虫防除を行えば収量が増加する可能性は高い。今後のダイズ栽培の拡大に伴い、その被害は増大すると予想され、事前に十分な対策を講じる事が必要である。また、本線虫は難防除害虫であることから、低コストでありながら効果が高い防除法の開発を今後も推進する必要がある。

引用文献

- 1) 相場 聡ら (1995): 北海道農試研報 160, p 75~83.
- 2) FUKUZAWA A. et al. (1985): J. Chem. Soc. Chem. Commun. 4, p 222~224.
- 3) GOLDEN, A. M. et al. (1970): Plant Dis. Repr. 54, p 544~546.
- 4) 堀正太郎 (1915): 病虫雑 2(11), p 927~932.
- 5) ICHINOHE, M. (1952): 応動 17 (1/2), p 1~4.
- 6) MASAMUNE T. et al. (1982): Nature 297, p 495~496.
- 7) 根岸秀明・小林喜六 (1984): 日植病報 50, p 500~506.
- 8) 清水 啓 (1986): 日線虫研誌 16, p 32~34.
- 9) 清水 啓ら (1991): 北日本病虫研報 42, p 186~188.
- 10) TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1975): J. Nematol. 7, p 356~363.

書評

カメムシはなぜ群れる？

—離合集散の生態学—

藤崎憲治著

京大学術出版会刊, 平成 13 年 2 月発行

258 頁, 本体価格 2100 円 + 税

カメムシと聞けば斑点米や果実の吸汁被害を思い浮かべるのが農業関係者のごく普通の反応である。本書で扱われている主なカメムシは、ナス科やサツマイモに発生するホオズキカメムシ、越冬のため集団で家屋に侵入するスコットカメムシ、サトウキビの害虫カンシャコバナナガカメムシである。しかし斑点米や果実の加害は 1970 年代から始まったことからわかるように、カメムシの生活にとっては例外的な行動である。

カメムシは卵をかためて卵塊として生む。1 齢幼虫は通常摂食せずに卵殻上に集合している。他方成虫は一見バラバラにいるように見える。私はかつてミナミアオカメムシ、クロカメムシ、ホオズキカメムシ成虫の圃場に

おける分布を調べたことがある。驚いたことに前 2 種の雄は集中分布を、雌はランダム分布を示したのに対し、ホオズキカメムシではその逆であった。本書を読めば、カメムシでは雄が集合フェロモンを出すこと、これが前 2 種の雄の集合性を、またホオズキカメムシは一夫多妻制で雄がハレムをもち、その縄張りを守ることがその原因であることがわかった。昆虫のハレムの発見は世界を驚かせた。

カメムシが餌 (第 1 章)、捕食者 (第 2 章)、異性 (第 3 章)、越冬場所 (第 4 章)、繁殖場所 (第 5 章) をめぐって繰り返す集合と分散の有様を、最近の生態学・進化理論で裏打ちしながら、また新たな仮説の提案となっていく。最後の第 6 章「飛翔性喪失の進化」ではカメムシの短翅型、長翅型への多型分化の道筋を集合と分散の観点から迫っている。著者はほぼ 10 年を単位に、大学院、試験場、大学 (岡山)、そして京都大学で最後の 10 年を歩もうとしている。応用と基礎の両分野に席を置いた著者ならではの力作で、読者は本書を通じてカメムシの本来の姿を読みとり、それを防除につなげて欲しい。

(桐谷圭治)