

植防防疫基礎講座：線虫の見分け方(4)

シストセンチュウ

独立行政法人農業技術研究機構北海道農業研究センター もも 百 た 田 よう 洋 じ

はじめに

シストセンチュウ (cyst-forming nematode, cyst nematode) はその生活環にシスト (cyst) のステージを有する線虫 (グループ) をいう。また、シストとは肥大、成熟した雌成虫が死亡したのち表皮がなめし皮化 (tanning) し、体色が茶褐色に変化するとともに、その体内に卵を保有している皮囊 (皮袋) のことである。

シストセンチュウは、かつて *Heterodera* 属線虫のみを指していたが、*Heterodera* 属の細分化と新たに記載された属によって、現在、Siddiqi (2000) の分類による Heroderidae 科 Heteroderinae 亜科の全 6 属、*Afenesistrata*, *Cactodera*, *Dolichodera*, *Globodera*, *Heterodera*, *Punctodera* の線虫を指しているといってよい。

本邦産シストセンチュウの種数は決して多くはないが、ダイズシストセンチュウやジャガイモシストセンチュウのような国際的に重要な種をはじめ農業上の重要な種が含まれている。そのため、この線虫グループについて種レベルの見分け方の習得は有意義と考え、ここに概説する。

I シストの形態

シストセンチュウの最も大きな特徴はシストのステージを有することであるから、その分類もシストの形態が基本となっている。そこで、シストセンチュウの中で最も大きな属である *Heterodera* 属から順に各属シストの形態的特徴について記すことにする。

1 *Heterodera* 属

本属の線虫はレモン形シストを形成し (図-1-1), シスト表皮の表面は網目状構造やレース模様を呈する。レモン果実のヘタをシストの頭部とすればその反対方向の突き出た部分が体後部 (末端域) であり、最も突き出た部分に陰門とそのそばに肛門が位置する。この突出部分を陰門錐 (vulval cone, cone) と呼んでいる。陰門錐の頂部に、背腹軸に直行して陰門隙 (vulval slit) がスリット状に存在する。陰門隙周辺の一部表皮は雌成虫のときから薄くなっている、透き通った窓のように認められ

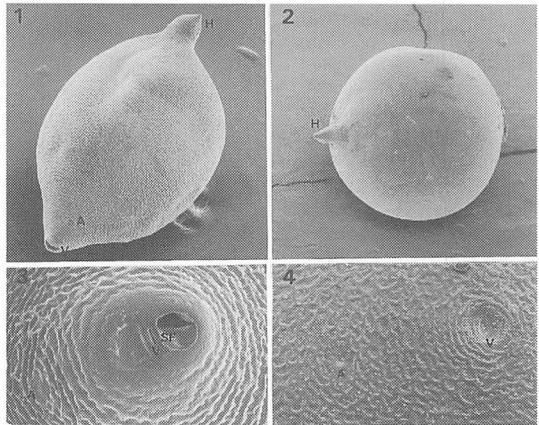


図-1 シストの走査電子顕微鏡像

1: ダイズシストセンチュウ, 2: ジャガイモシストセンチュウ, 3: ムギシストセンチュウの陰門錐 (二窓型), 4: ジャガイモシストセンチュウの末端域。

A: 肛門, H: 頭部, SF: 半窓 (semifenestra), V: 陰門 (隙).

るため、それを陰門窓 (vulval fenestra) あるいは窓 (fenestra) という。窓部分の表皮はシスト化が進むにつれて崩壊し、真の穴となる (図-1-3)。この窓の穴はシスト内ふ化幼虫の脱出口となる。窓の形態は属および種の同定のために重要である。*Heterodera* 属の場合、陰門隙を挟むようにして窓が二つ認められる (一つの窓を半窓 semifenestra という)、半窓の形態と位置関係から 2 タイプに分けられる。2 個の半窓の形状が円形あるいは長円形で陰門隙を中央に互いに離れて位置するタイプを二窓型 (bifenestrata, 図-2-3), 半円形の半窓が陰門隙を挟み込むように接近して向かい合ったタイプを両窓型 (ambifenestrata, 図-2-1) という。半窓と半窓に挟まれた陰門隙を含む橋状の形態を陰門橋 (vulval bridge) と呼ぶ。一般に、陰門橋の幅が広いと二窓型、狭いのが両窓型ということになる。肛門は背腹の軸に沿って後方向に少し離れて位置する。また、シストの内部構造も本属の種の同定に重要である。陰門錐の内部をほぼ陰門隙の下にそれと同一方向に伸びる橋状の構造すなわち下橋 (underbridge, 図-2-2) が認められたり、窓の下や下橋の周辺に茶色の球や長短ささまざまな卵形をした珠胞 (bulla, 図-2-4) が散在する。下橋や珠胞の有

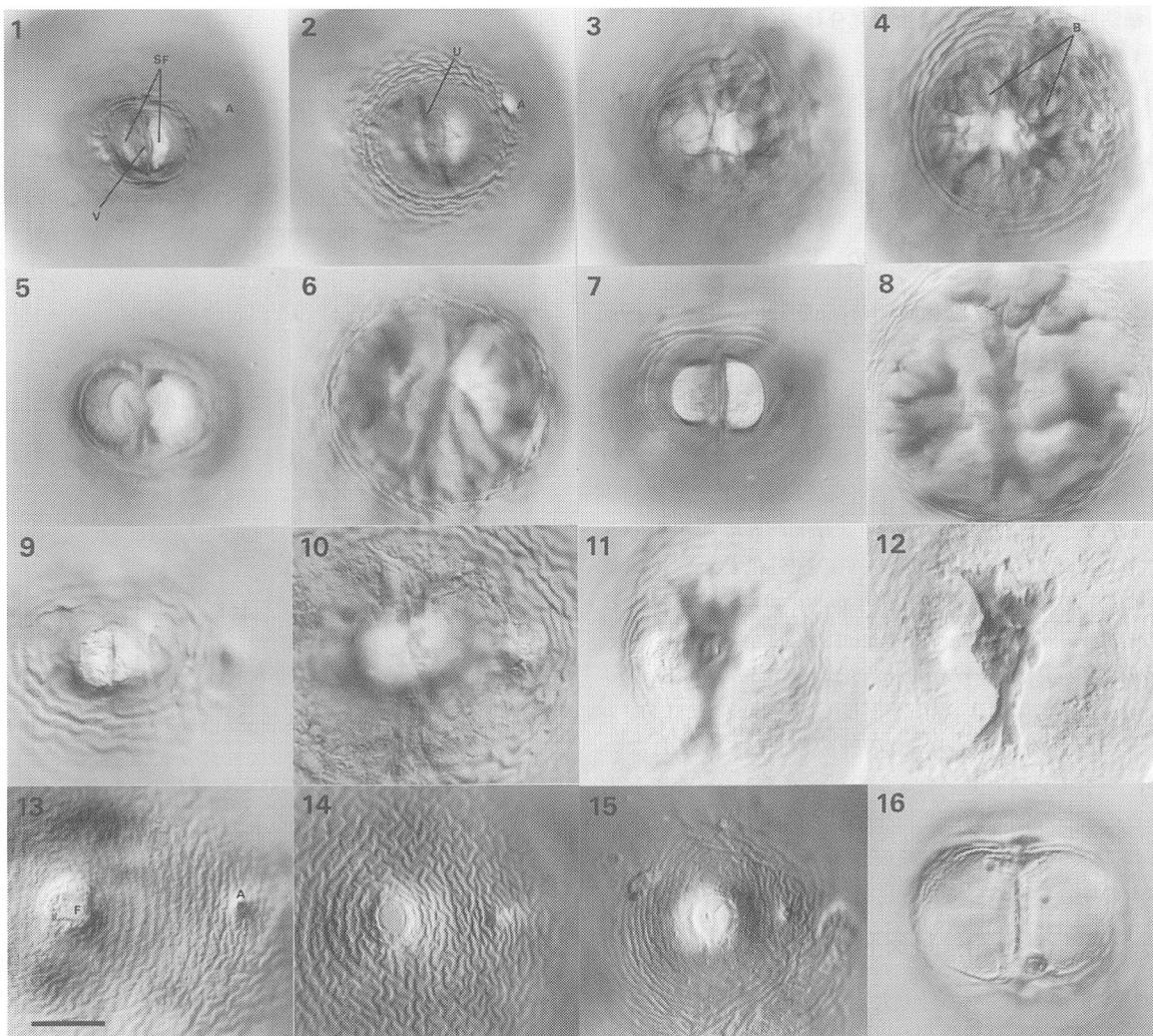


図-2 シストの陰門錐と末端域の形態

1:イネシストセンチュウ(両窓型), 2:イネシストセンチュウの下橋, 3:ムギシストセンチュウ(二窓型), 4:ムギシストセンチュウの珠胞, 5:ダイズシストセンチュウ(両窓型), 6:ダイズシストセンチュウの下橋と珠胞, 7:クローパシストセンチュウ(両窓型), 8:クローパシストセンチュウの下橋と珠胞, 9:マメシストセンチュウ(両窓型), 10:マメシストセンチュウの下橋, 11: *H. latipons*(二窓型), 12: *H. latipons*の下橋, 13:ジャガイモシストセンチュウ(円窓型), 14:タバコシストセンチュウ(円窓型), 15:ヨモギシストセンチュウ(円窓型), 16:タケシストセンチュウの陰門錐頂部(窓がない)。

A:肛門, B:珠胞, F:窓, SF:半窓, U:下橋, V:陰門隙, スケール: 40 μm.

無とその密度や量が同定の決め手となる場合が多い。

2 Globodera 属

球形、長球形あるいは洋ナシ形の雌はシストを形成する(図-1-2)。シスト表皮の表面は網目状構造やレース模様を呈する。頭部のほぼ反対側に体後部(末端域)が位置するが、突出した陰門錐は形成されない。末端域に一つの円形の窓が認められ(円窓型: circumfenestratae, 図-2-13), 雌成虫のときには窓の中心部分に陰門隙がある(図-1-4)。シストへの変化に伴って窓部分

の表皮が崩壊して陰門も消失する。窓の背腹側の端に多数の小隆起がある。肛門は背腹の軸に沿って後方に少し離れて位置する。窓縁から肛門までの距離と窓の長さの比(Granek's ratio)が同定に重要な値である。末端域の内部構造に *Heterodera* 属のような種を分ける特徴はほとんど認められない。

3 Cactodera 属

ほぼ球形の雌、シストを形成し、頭部の反対側に小さな陰門錐を有する。シスト表皮の表面構造は隆起線の粗

い平行模様が特徴で、それらは軸方向あるいは斜め方向の短い隆起線で切断されている。窓は円窓型を呈し、陰門隙は短い。陰門錐の内部構造に下橋、珠胞はない。

4 Afenestrata 属

属名 *Afenestrata* が示すように窓を有さないのが本属の大きな特徴である。雌は球形、長球形で、成熟雌・シストはレモン形を呈する。表皮は比較的薄く、表面構造として条溝あるいはレース模様が認められる。陰門錐は大きく突出し、陰門錐頂部に陰門が位置するが頂部は顕著に発達した陰門唇であり、陰門隙はその間に深く沈む。珠胞はなく、下橋の有無は種による。

5 Punctodera 属（本邦未記録）

球形、洋ナシ形、あるいは卵形のシストを形成する。シスト表皮は網状構造を示し、表皮下に斑点がある。末端部の突出した陰門錐がない。陰門隙は極端に短く、窓は円窓型である。本属のみの特徴として肛門周辺の表皮が薄くなる肛門窓（anal fenestra）を有し、陰門窓と形・サイズともに同じ。下橋や珠胞がない。

6 Dolichodera 属（本邦未記録）

長卵形のシストを形成する。体後部は突出せず、陰門窓は円窓型である。窓の背腹側の端に小隆起を欠く。表皮は体環状構造ではなく不規則な条溝を有す。珠胞は散在するが、下橋はない。

II 属の検索表

SIDDIQI (2000) や WOUTS and BALDWIN (1998) などによるシストセンチュウ 6 属の検索表があるが、一部を改めて以下に示す。

- (1) シストに陰門錐がある (2)
- シストに陰門錐を欠く (4)
- (2) 陰門窓を欠く *Afenestrata* (6 種)
- 陰門窓がある (3)
- (3) 窓は二つの半窓からなる *Heterodera* (65 種)

- 窓は一つで円い（円窓型） *Cactodera* (11 種)
- (4) 肛門部にも窓がある（肛門窓）
 - *Punctodera* (3 種)
 - 肛門窓を欠く (5)
- (5) 窓の背腹側の端に小隆起があり、シストの表面構造は網目・レース模様 *Globodera* (14 種)
- 窓の背腹側の端に小隆起を欠き、シストの表面構造は細い不規則な条溝 *Dolicodera* (1 種)

III 日本産シストセンチュウ

日本産のシストセンチュウは、未記載種も含めて現在のところ以下に示す 4 属 12 種と考えられる。

1 Heterodera 属

我が国のシストセンチュウの約半数が本属に属し、これらはおおむねシストの形態で識別できる。

- (1) イネ（オカボ）シストセンチュウ (*H. elachistae*: 図-2-1, 2; 図-3-1)

イネ寄生の本種は陸稲畠のみならず水田からも検出される。シストは丸みをおびたレモン形で、陰門錐は高くなく、頂部（cone top）はドーム状で、両窓型である。計測値は原記載 (OHSHIMA, 1974) による。陰門隙 (36 μm) は窓幅 (30 μm) より少し長い程度。陰門錐内部には小さな珠胞がわずかに散在し、下橋が存在するものの頑丈でない。2期幼虫は体長 370 μm , 口針長 19 μm , 尾長 53 μm , 透明部尾長 31 μm , 測線 3 本である。シスト、幼虫ともに最も小型の部類に入る。

- (2) ムギシストセンチュウ (*H. avenae*: 図-2-3, 4)

オオムギ、コムギ、エンバクなど麦類に寄生し、茨城南部、千葉、静岡、三重など温暖な地域から検出されてきたが、近年の記録はない。シストは大きく、陰門錐頂部は平坦、窓長 45 μm , 陰門橋幅 5.5 μm で二窓型を呈し、陰門隙 (8 μm) は窓幅 (23 μm) よりも極端に短い (百田, 1979)。陰門錐の内部は密に珠胞が詰まり、

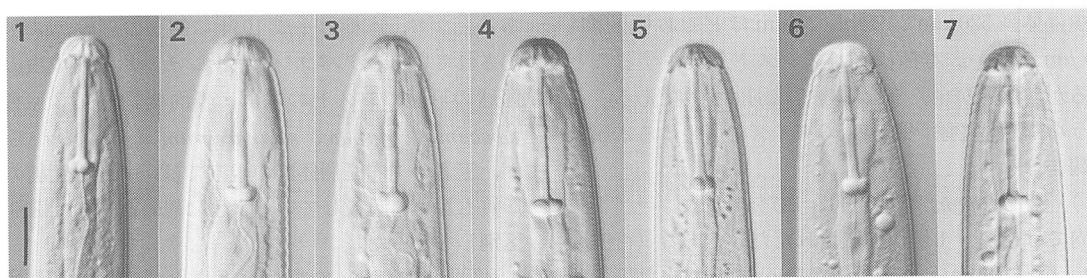


図-3 2期幼虫の頭部形態

1: イネシストセンチュウ, 2: ダイズシストセンチュウ, 3: クローバシストセンチュウ, 4: マメシストセンチュウ, 5: ジャガイモシストセンチュウ, 6: タバコシストセンチュウ, 7: ヨモギシストセンチュウ。スケール: 10 μm .

下橋は認められない。2期幼虫は体長550 μm, 口針長25 μm, 尾長61 μm, 測線4本である(一戸, 1955)。

(3) ダイズシストセンチュウ (*H. glycines*: 図-1-1; 図-2-5, 6; 図-3-2)

ダイズ, アズキ, インゲンなどマメ科寄生の典型的なレモン型シストで, 陰門錐はよく突出している。両窓型であり, 陰門隙(45~50 μm)は窓幅(25~30 μm)よりも長い。陰門錐内部は大きな珠胞が密で, 頑強な下橋が存在する。2期幼虫の形態は地域間差が大きく, 目安として体長450 μm, 口針長24.5 μm, 尾長45 μm程度, 測線は4本である(大島ら, 1981)。

(4) クローバシストセンチュウ (*H. trifolii*: 図-2-7, 8; 図-3-3)

クローバ類, カーネーションに寄生する大型のシストセンチュウで, 接種によりホウレンソウでもよく増殖する。シストは変異に富んだレモン形を呈する。陰門錐は大きく突出し, 両窓型, 陰門隙(50 μm)は窓幅(40 μm)よりも少し長い。内部には大きな珠胞が密で, 幅広の頑強な下橋が存在する。2期幼虫は体長550 μm, 口針長27 μm, 尾長65 μm程度である。

本種はダイズシストセンチュウと比べ幼虫, シストとともに大型であることのほか, 2期幼虫の頭部先端が高いドーム形, 口針節球の前縁が大きく張り出した錨型で節球基部が半球であるのに対し, ダイズシストセンチュウは頭部先端が低い半球形であり, 口針節球の前縁は低い錨型あるいは平坦で節球基部も平らであることなどから識別は容易である。

(5) マメシストセンチュウ(仮称) (*Heterodera* sp.: 図-2-9, 10; 図-3-4)

ダイズ寄生のレモン型シストセンチュウであるが, 陰門錐の突出は小さい。陰門錐頂部は平坦で両窓型を呈し, 窓は小さく, また陰門隙(10 μm)は窓幅の1/2以下である。陰門錐内部には小さな珠胞がわずかに認められる程度で, 下橋はないか認められてもひ弱である。2期幼虫は体長520 μm, 口針長27 μmほどであり, 尾長が70 μmと長い。本種はダイズシストと混生することもあるが, 形態が全く異なるので識別は容易である。このような両窓型で陰門隙が短くダイズに寄生する本属線虫の報告はない。

(6) *H. latipons* (図-2-11, 12)

国内ではシスト1個が検出されただけである(百田, 1979)。窓長70 μm, 陰門橋幅34 μmで典型的な二窓型を呈し, 陰門隙(6 μm)は窓幅(19 μm)よりも頗著に短い。陰門錐の内部はよく発達した下橋があるが, 珠胞はわずかしか認められない。寄主, 分布, 形態など

ギストセンチュウに似るが, 窓長, 陰門橋幅, 下橋・珠胞の有無などのシスト形態で識別できる。

(7) ホップシストセンチュウ (*H. humuli*)

ホップに寄生し, 苗で分布拡大するが, 国内での発生の詳細は不明である。本種のシストは陰門橋幅の大きな二窓型であり, 陰門隙は窓幅より長いので(STONE and ROWE, 1977), 本邦産シストセンチュウの他種とはシストの形態だけで容易に見分けられる。

2 *Globodera* 属

(1) ジャガイモシストセンチュウ (*G. rostochiensis*: 図-1-2, 4; 図-2-13; 図-3-5)

ジャガイモのほかトマト, ナスなどに寄生し, シストは真球形。円窓型で窓縁から肛門までの距離(72 μm)は窓長(16 μm)の約4.5倍(Granek's ratio)である。2期幼虫は体長440 μm, 口針長21 μm, 尾長46 μm, 透明部尾長23 μm, 側線4本である(YAMADA et al., 1972)。

本種は経済的影響から世界的最重要線虫の一種である。海外からの侵入線虫で, 国内では北海道と長崎県に分布する。

(2) タバコシストセンチュウ(仮称) (*G. tabacum*: 図-2-14; 図-3-6)

ナス, トマト, タバコなどに寄生し, シストは球形~長球形であり, ジャガイモシストセンチュウのような真球形ではない。円窓型で窓縁から肛門までの距離(45 μm)は窓長(22.5 μm)の2倍である。2期幼虫は体長475 μm, 口針長22 μm, 尾長50 μm, 透明部尾長23 μm, 側線4本である。

本種は肛門が窓の近くに位置する(Granek's ratioが小さい)ことで, ジャガイモシストセンチュウと異なる。また, 2期幼虫の口針節球の形態が, 本種は大きくて前縁が錨型から平坦であるのに対し, ジャガイモシストセンチュウでは前縁が後ろに傾斜して丸いことなどから, ナス科寄生の日本産 *Globodera* 2種の識別は可能である。なお, 本種は平成10年に四国の施設ナスから検出されている。タバコシストセンチュウは雌成虫の口針節球の形態, シストの輪郭・表面構造等で3亜種ssp. *tabacum*, *virginiae*, *solanacearum*に分けられているが, 筆者の国内産個体群の観察ではいずれの亜種の識別形質も互いに重複しているように思われたので2亜種は区別しなかった。

(3) ヨモギシストセンチュウ (*G. hypolisi*: 図-2-15; 図-3-7)

ヨモギに寄生し, シストは卵形~長球形であり, ジャガイモシストセンチュウの真球形とは異なる。原記載

(OGAWA et al., 1983) によると円窓型で窓縁から肛門までの距離 (44 μm) は窓長 (21 μm) の約 2 倍である。2 期幼虫は体長 460 μm , 口針長 24.6 μm , 尾長 47 μm , 透明部尾長 24 μm , 側線 4 本である。

本種はジャガイモシストセンチュウと比べ Granek's ratio および 2 期幼虫の体長・口針長のいずれもが大で、口針節球が錐型であることで、またタバコシストセンチュウとも 2 期幼虫の口針長が長いことで識別できる。

3 Cactodera 属

(1) サボテンシストセンチュウ (*C. cacti*)

サボテン類に寄生、シストは小型の球形であるが陰門錐がわずかに突出し、円窓型である。窓長 20~40 μm , 窓幅 18~30 μm , 陰門隙 15~28 μm , 珠胞・下橋とも認められない。2 期幼虫は体長 360~450 μm , 口針長 22~29 μm , 尾長 34~52 μm のように変異の幅が広いのは (MULK, 1977), 寄主の種類や地域によるものかもしれない。本邦では古く佐賀県で検出 (横尾, 1966) されたものの、最近の報告はない。

4 Afenestrata 属

(1) タケシストセンチュウ (仮称) (*Afenestrata* sp.: 図-2-16)

タケに寄生し、シストは長球あるいは球形、陰門錐は大きく突出し、窓および下橋を欠き、陰門隙が陰門錐の中に深く沈む。2 期幼虫の正面像はダイズシストセンチュウやクローバシストセンチュウと同タイプの口盤 (背腹部の輪郭を欠く亜鉢形) である。本邦産の種は *A. koreana* か、その近似種の可能性が高い。

IV 日本産シストセンチュウの種の検索表

前述の日本産シストセンチュウ 12 種について作成した検索表を次に示す。

- (1) シストに突出した陰門錐を欠く (2)
- シストに突出した陰門錐がある (4)
- (2) Granek's ratio が(3)より大きい
..... *G. rostochiensis*
- Granek's ratio が(3)より小さい (3)
- (3) 2 期幼虫の口針長が 23 μm 以下 *G. tabacum*
 2 期幼虫の口針長が 23 μm 以上 *G. hypolisi*
- (4) 窓を欠く *Afenestrata* sp.
 窓を有す (5)
- (5) 窓が一つで円い *C. cacti*
 窓が二つの半窓からなる (6)
- (6) 円い半窓が離れて位置する (二窓型) (7)
 半円の半窓が接近して位置する (両窓型) (9)
- (7) 陰門隙が窓幅より長い *H. humuli*

- 陰門隙が窓幅より短い (8)
- (8) 陰門錐に珠胞はわずかで下橋がある *H. latipons*
 陰門錐に珠胞は顕著で下橋を欠く *H. avenae*
- (9) 陰門隙が窓幅より短い *Heterodera* sp.
 陰門隙が窓幅より長い (10)
- (10) 2 期幼虫の体長が 400 μm 以下 *H. elachista*
 2 期幼虫の体長が 400 μm 以上 (11)
- (11) 2 期幼虫の口針長が 25 μm 以下、節球の後縁が平坦 *H. glycines*
 2 期幼虫の口針長が 25 μm 以上、節球の前縁が錐型で後縁が半球形 *H. trifolii*

おわりに

これまで報告のある国内産シストセンチュウ 12 種の形態による見分け方について述べてきたが、大類 (1997) は国内産 5 種について PCR-RFLP 法による迅速な同定を可能とした。シストセンチュウには植物検疫の上で最も重要な種が含まれ、侵入が恐れられているジャガイモシストセンチュウ (*G. pallida*) とテンサイシストセンチュウ (*H. schachtii*) が挙げられる。これらを既知の国内種と形態に基づいて識別することは困難ではないが、迅速性を重視すれば PCR 法等を利用した同定法が優れている。その実用化例として、ジャガイモシスト・シロシストセンチュウの 2 種を種特異的プライマーによる PCR 法によってそれぞれの同定と 2 種の混在確認が容易となっている (MULHOLLAND et al., 1996)。 *Heterodera* 属線虫に比べて形態的特徴が少ない *Globodera* 属の同定には、分子生物学的手法が欠かせなくなると思われ、我が国でもこの分野の研究発展が望まれるところである。最後に、シストセンチュウの同定にとって寄主の確認がなお重要であることも忘れてはならない。

引用文献

- 1) 一戸 稔 (1955) : 北農農試報 48: 1~64.
- 2) 百田洋二 (1979) : 日線虫研誌 9: 73~74.
- 3) MULHOLLAND, V. et al. (1996) : BCP Symposium Proceeding; Diagnostic in Crop Production 65: 247~252.
- 4) MULK, M. M. (1977) : C. I. H. Description of Plant parasitic Nematodes 7: 96.
- 5) OGAWA, Y. et al. (1983) : Jpn. J. Nematol. 12: 41~46.
- 6) OIISHIMA, Y. (1974) : Jpn. J. Nematol. 4: 51~56.
- 7) 大島康臣ら (1981) : 日線虫研誌 10: 52~53.
- 8) 大類幸夫 (1997) : 日線虫誌 27: 67~75.
- 9) SIDDIQI, M. R. (2000) : Tylenchida Parasites of Plants and Insects, CABI Publishing, NY: 392~413.
- 10) STONE, A. R. and J. A. ROWE (1977) : C. I. H. Description of Plant parasitic Nematodes 7: 105.
- 11) WOUTS, W. M. and J. G. BALDWIN (1998) : The Cyst Nematodes, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: pp. 83~122.
- 12) YAMADA, E. et al. (1972) : Jpn. J. Nematol. 2: 12~15.
- 13) 横尾多美男 (1966) : 佐賀大農業報 22: 105~109.