

ジャガイモシロシストセンチュウの 形態と生態の特徴

農研機構 北海道農業研究センター
線虫害グループ長

な ら ぶ たかし
奈良部 孝

1 はじめに

2015年にわが国で初めて発生が確認されたジャガイモシロシストセンチュウ (*Globodera pallida*、以下Gpと略) は、1972年から発生確認されているジャガイモシストセンチュウ (*G. rostochiensis*、以下Grと略) ときわめて類似しており、形態的・生態的に区別するのが難しい。世界的にジャガイモの大きな減収要因となっている害虫「ジャガイモシストセンチュウ」類は、1923年にヨーロッパで記載されて以来、長く1種類のみとされていた。しかし、徐々に種内の形態や生態の違いが明らかになり、1973年にGpはGrから独立して別種となった。その後、シスト(数百個の卵を内包する包囊)を形成する線虫のうち、ジャガイモシストセンチュウ類が属する「球形シスト」グループは1992年に*Globodera*属となり、ダイズシストセンチュウ等が属する「レモン形シスト」グループの*Heterodera*属と区別された。わが国では前者が4種、後者が6種記録されているが、ジャガイモに寄生するのはGpとGrの2種のみである。GpとGrは互いに近縁で類似するが、後述のようにわずかな生態的差異が農業害虫としてのGpの防除をより困難にしている面もある。今後のGp対策を検討する上でGrとの差異を理解することは

重要であり、以下にGrと対比したGpの特徴を述べる。

2 生活史と形態的特徴

GpとGrはともに土壤中のシスト内で卵が孵化して幼虫となり、寄主植物の根に侵入して定着し、根内の養分を奪って成長する。雌成虫は球形に膨らみ、線形の雄成虫と交尾後体内に産卵し、やがて表皮が硬くクチクラ化してシストを形成し、卵を内包して10年以上生存可能な耐久態となる。通常ジャガイモ一作の間に一世代が経過する。両種のシストや幼虫の形態を実体顕微鏡等で観察しても全く区別ができないが、主に以下の3点においてGpとGrを形態的に区別できる。

(1) 雌成虫の色

Gp、Grともシストの色は茶褐色であるが、シストになる前の雌成虫はGrでは白色からやがて鮮やかな黄色になる(図1)のに対し、Gpは白色のままクリーム色程度である(図2)。ほ場においては開花後から2週間程度を目安にジャガイモの根を引き抜き、白色と茶褐色が混じっていればGp、ほとんどが鮮やかな黄色であればGrの雌成虫である可能性が高い。しかし、時期が早すぎると両者とも白色であり、遅すぎると両者とも茶褐色になってしまうた



図1 ジャガイモシストセンチュウ (Gr)
生育ステージに従い白色→黄色→茶褐色と変化する



図2 ジャガイモシロシストセンチュウ (Gp)
白色と茶褐色のステージが同時に見られる

め、タイミングが難しい。

(2) シスト陰門部の形態

球形シストの末端域にある陰門部分（図3）を生物顕微鏡で400倍程度に拡大して観察する。Grは肛門（anus）から陰門（vulva）までの距離が、他種と比較して長いのが特徴である。具体的には、窓（vulval basin）の直径（図の横の矢印）と窓縁から肛門までの長さ（図の縦の矢印）の比率（Granek's ratio、G値）で比較する。G値が3以上であればGr、3未満であればGpの可能性が高いが、3前後の値の場合は判断できない。

(3) 二期幼虫の口針形態

頭部を1000倍程度に拡大して観察する。Grは口針（根に穴を開け侵入し、養分を吸うための器官）の長さが $21-23\mu\text{m}$ で、基部（口針節球）が球形であるのに対し、Gpの口針は若干長く（ $21-26\mu\text{m}$ ）、基部が碇（いかり）形である（図4）。

なお、GpとGrを区別する方法として、

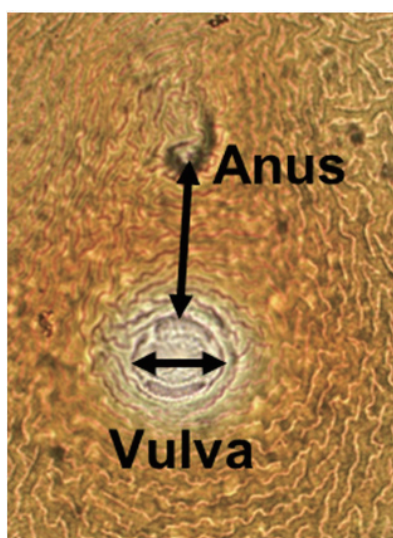
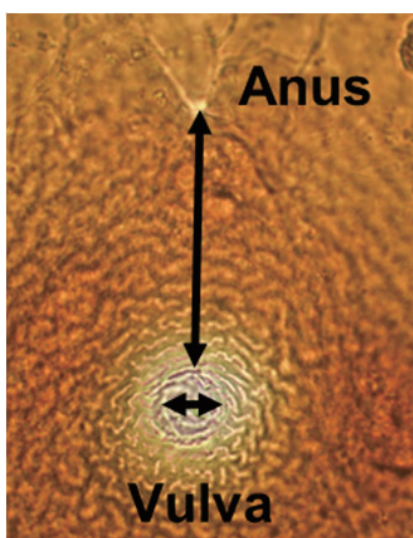


図3 シスト陰門部の形態（左：Gr、右：Gp）

Anus：肛門、vulva：陰門

Grは横向きの矢印（窓 vulval basin の直径）に対し、縦向きの矢印（窓縁から肛門までの長さ）が他種と比較し長い

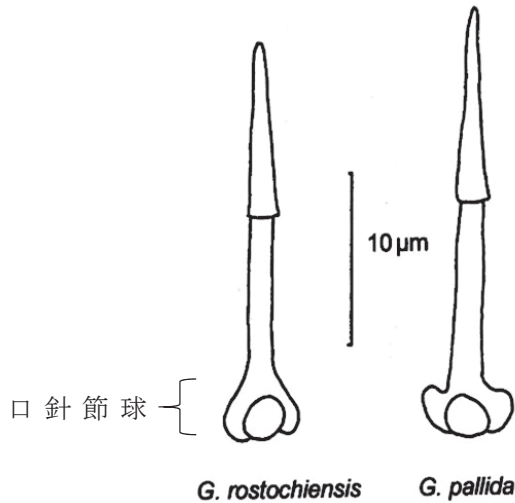


図4 二期幼虫の口針形態（左：Gr、右：Gp）

上記（１）～（３）の形態以外に、両者のリボゾームDNAのITS領域の塩基配列の差異を利用したPCR-RFLP法がよく利用されている。また、同領域の塩基配列の両種の相同性は97%である。

3 起源と分布

GpとGrの起源はともに南米のアンデス高地であり、その寄主である栽培ジャガイモおよび野生種の起源と同一地域である。また、より低温耐性の高いGpは更新世（いわゆる氷河時代）にGrから種分化したと考えられている。現産地ではGpとGrの分布は一樣ではないことから、生息地の気候やジャガイモ原種・野生種の分布状況、およびその分散を阻害する地理的な障壁などがその後の両種の分布を規定したと考えられている。さらに、人類の活動とともにジャガイモは世界的に広まり、同時にジャガイモシストセンチュウ類もヨーロッパと南米を中心に分布を拡大した。それらの国の多くはGp・Gr両種が分布しているが、Grの

みが分布しGpの見つかっていない国もある。その他の地域のGp発生国は、アジアではインド・パキスタン、北中米では米国・カナダ・パナマ、オセアニアではニュージーランド、等である。

4 寄主範囲とパソタイプ

農業害虫としてのGpとGrの最大の違いは寄主範囲である。寄主作物はどちらもジャガイモ、トマト、ナスであり違いはないが、*Solanum*属の野生種（遺伝資源）に対して寄生反応が異なる。*S. tuberosum* ssp. *andigena*由来のHI遺伝子を持つジャガイモ品種には基本的にGrは寄生できないが、Gpは寄生する。このため、これまでわが国で育成されたHI遺伝子を有するジャガイモシストセンチュウ抵抗性品種は、Gpに対しては抵抗性が期待できない。なお、Grの中にもHI由来抵抗性品種に寄生する系統が存在する。この同種内の寄生性の違いをパソタイプとよぶ。HI以外にも抵抗性遺伝子（遺伝資源）がいくつか知



図5 ジャガイモシストセンチュウ類の対抗植物
左：ハリナスビ、右：トマト野生種

られており、それらに対する寄生性から1970年代にGrは5パソタイプ、Gpは3パソタイプに分けられた。Gpは原産地である南米ではさらに多くのパソタイプ(7つ)が知られる。その後、ヨーロッパを中心に新たなGp抵抗性遺伝資源が導入され、それら遺伝資源に対するGpの寄生性はさらに多様で上記のパソタイプにはあてはまらなくなった。このため、現在の品種開発においてはパソタイプの概念はあまり重視されていない。一方で、Gp抵抗性品種で何世代も栽培を繰り返すと、抵抗性を打破するGp個体群が出現する例もあり、Gpは寄生性の変化に柔軟に対応できる種とも考えられる。

ジャガイモシストセンチュウ類の寄主植物は休眠中の線虫卵の孵化を促進する刺激物質(後述する「孵化促進物質」)を分泌することが知られる。一方、*Solanum*属の中にはジャガイモシストセンチュウ類の非寄主でありながら、寄主植物と近縁なため、同様の孵化促進物質を分泌する植物が存在する。この植物を線虫発生ほ場で栽培すると、休眠中のシスト内の卵が一斉に孵

化するが、孵化した幼虫は餌となる植物がないため数週間程度で餓死する。このように生存線虫密度の低減に有効な植物は、「対抗植物」あるいは幼虫が根に侵入しても成長できず根に取り込まれて死亡するため「捕獲植物」と呼ばれる。GpとGrの対抗植物にはハリナスビ *S. sisymbriifolium* やトマト野生種 *S. peruvianum* 系統が知られる(図5)。前者はGpとGrの全てのパソタイプに有効であるとされており、Gp防除への利用が進められている。

5 その他の生態的特性

(1) 温度反応

孵化および増殖ともにGpの方がGrより低温を好む。孵化適温は増殖適温より $\pm 3^{\circ}\text{C}$ ほど温度域が広いが、最適温度はほぼ共通でGpが $12-21^{\circ}\text{C}$ 、Grが $18-24^{\circ}\text{C}$ である。両者の適温範囲でGpとGrを等量混合し培養した実験では、Grが早く孵化し早く増殖するため、やがてGrが優占しGpが消失した。一方、ほ場レベルで両者が混合発生した場合、両者の個体群密度がどのように推移するかは、その土地の気候要因等

によって異なると考えられる。

(2) ふ化反応

シストセンチュウ類はシストという耐久態を作る一方、寄主植物が近くにある場合は速やかに休眠から覚醒する必要がある。このためのシグナル物質として、各シストセンチュウは寄主植物の根から分泌される寄主固有の物質を「孵化促進物質」として選択した。ジャガイモから分泌される孵化促進物質としては「ソラノエクレピンA」が同定され、化学合成にも成功している。GpとGrは休眠中の卵がこの物質を感知すると24時間以内に形態的变化が起こり、約1週間で幼虫出現が開始する。寄主範囲の広い*Heterodera*属の線虫では孵化促進物質がなくても孵化するものもあるが、GpとGrは特に孵化促進物質への依存度が高い。ジャガイモを栽培しない畑での1年間のGpとGrの生存線虫の減少率(≒ふ化率)は30%程度であるが、冷涼な地域では減少率はわずか数%であった。また、孵化促進物質が十分ある場合、GpはGrより初期のふ化率が低く、孵化期間はGpの方がGrより数週間長い。この特徴は接触型粒剤タイプの殺線虫剤(農薬)の効果に影響を与える。これらの剤は孵化した幼虫が土壤中や浸透移行した根中で接触することで殺虫効

果を発揮するが、耐久態のシストに対しては効果が劣る。また残効期間は1か月以内のことが多い。このためこれらの剤は、残効期間内にほとんどが孵化するGrに対しては高い効果が期待できるが、残効期間後も幼虫が孵化するGpには効果が劣ることがある。この孵化期間の差異の要因として、Gpはより高濃度で長期間の孵化促進物質への接触が必要と考えられている。また、Gpが種分化した当時の環境要因から考察し、Gpは集団内の競合を避けより多くの子孫を残すため、寄主植物の根の伸長に合わせて徐々に孵化することで寄主植物へのダメージを最小限にし、確実に寄生できるよう進化したとも考えられる。

6 おわりに

以上は、ヨーロッパを中心にこれまで解明されたGpとGrの形態的・生態的特徴を要約したものである。わが国では2015年に初めてGpが確認されたことから、発生地におけるGp生態解明の研究は開始されたばかりである。これまでの研究成果をベースに、今後、さらなる線虫生態の解明と生態的特性を生かした防除法の開発を目指し、研究を進めたい。