線虫研究の歩み

日本線虫研究会創立20周年記念誌

日 本 線 虫 研 究 会

A

B

第1図　ジャガイモシストセンチュウの雌成虫とジャガイモの被害
A：根に寄生した雌成虫、黄金色（ゴールデン）を呈する。褐変したシストも見られる。
B：萎凋症状（毛叩き症状）を呈したジャガイモの被害株。本文286ページ参照。
（山田英一　原図）

A

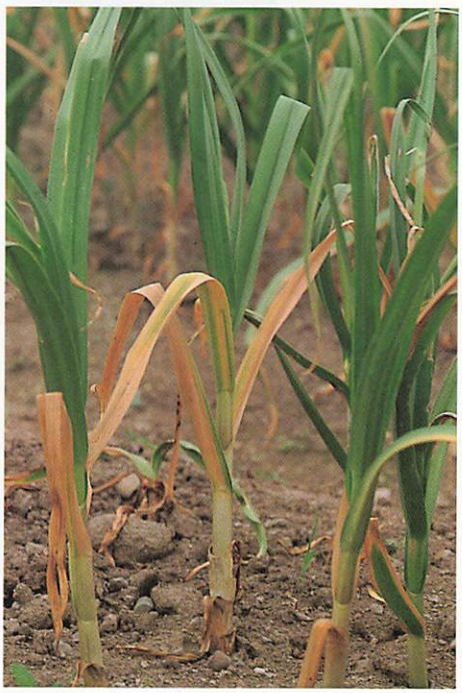
B

第２図　ネコブセンチュウの雌成虫とニンジンの被害株
A：マングビーンの根に寄生したジャワネコブセンチュウの雌成虫。
B：サツマイモネコブセンチュウによるニンジンの被害。本文133ページ参照。
（A、樋田幸夫、B、西澤　務　原図）。

A

C

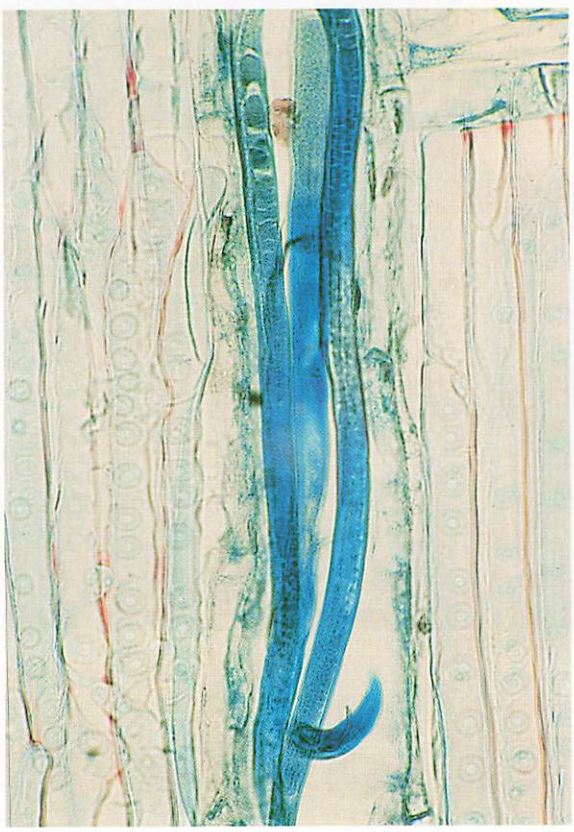
B



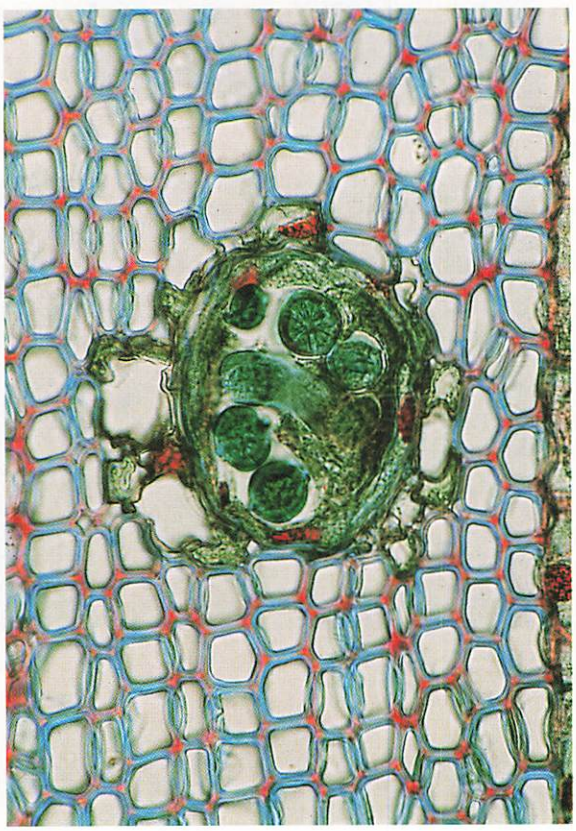
D

第3図　キタネグサレセンチュウとイモグサレセンチュウによる被害、マリーゴールドによる防除
A：キタネグサレセンチュウによる三浦ダイコンの被害症状。
B：三浦半島におけるキタネグサレセンチュウ防除のためのマリーゴールドの栽培。本文290ページ参照。
C：イモグサレセンチュウによるニンニクの鱗茎の被害症状。
D：イモグサレセンチュウに感染したニンニクの被害株。本文172ページ参照。
（A、B、大林延夫、C、D、藤村建彦　原図）

A



B1



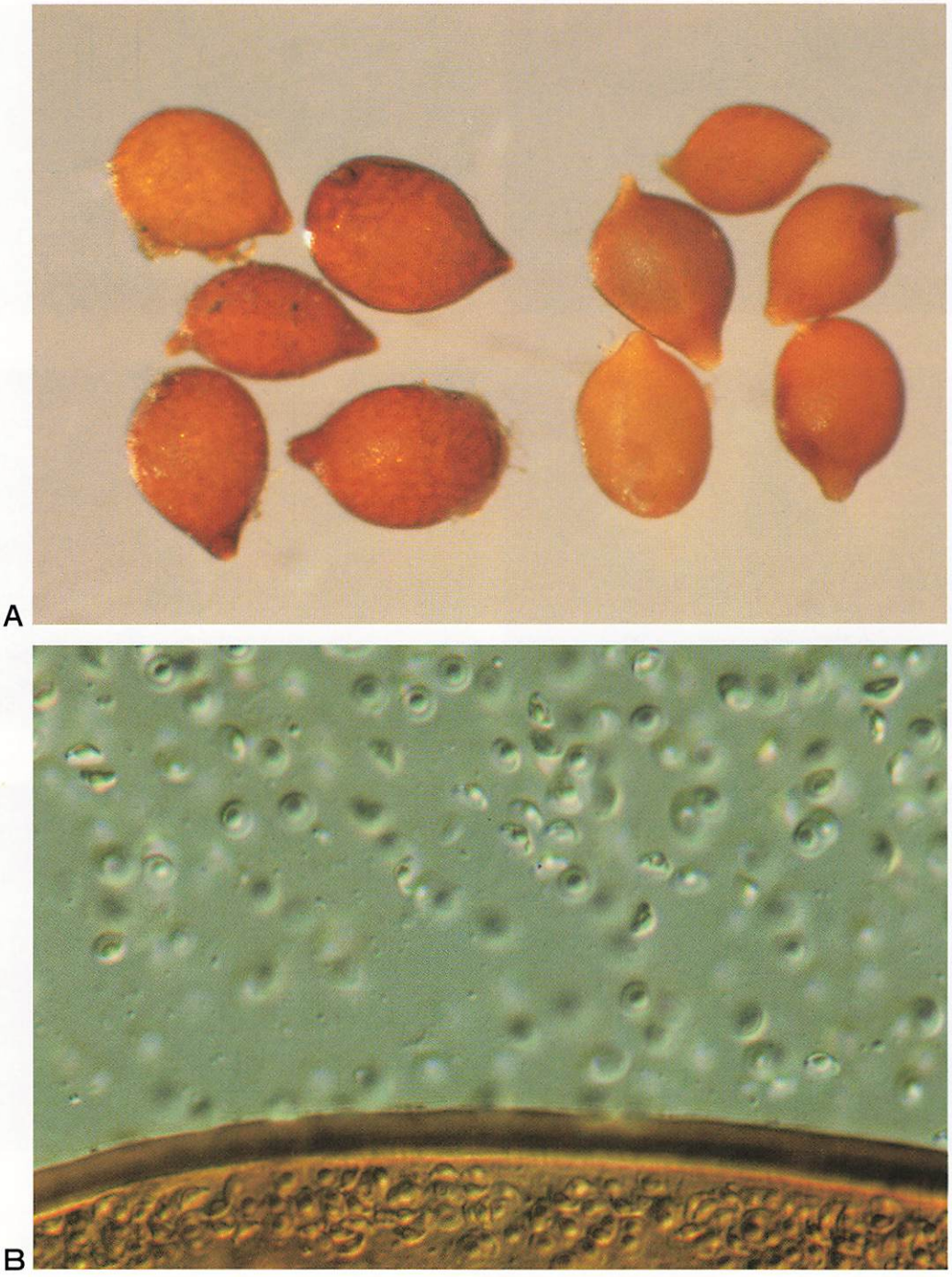
B2

第4図　マツ材線虫病

A：アカマツ林の被害（6～7月に感染した木が10月に枯死する）。

B：罹病マツ材中のマツノザイセンチュウ。

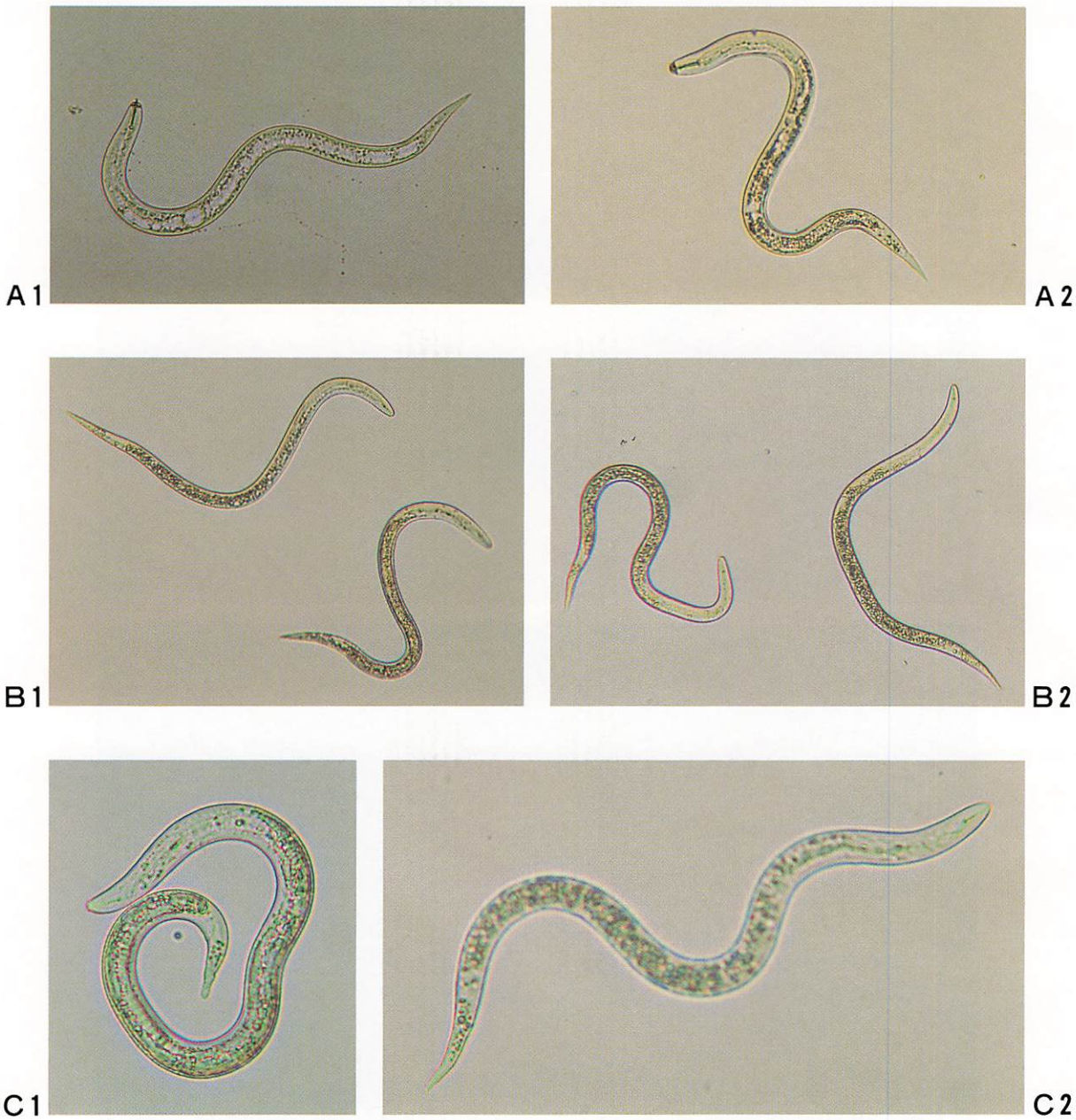
B1：樹脂道中の線虫（縦断面）、B2：樹脂道中の線虫（横断面）。本文201ページ参照。（真宮靖治　原図）



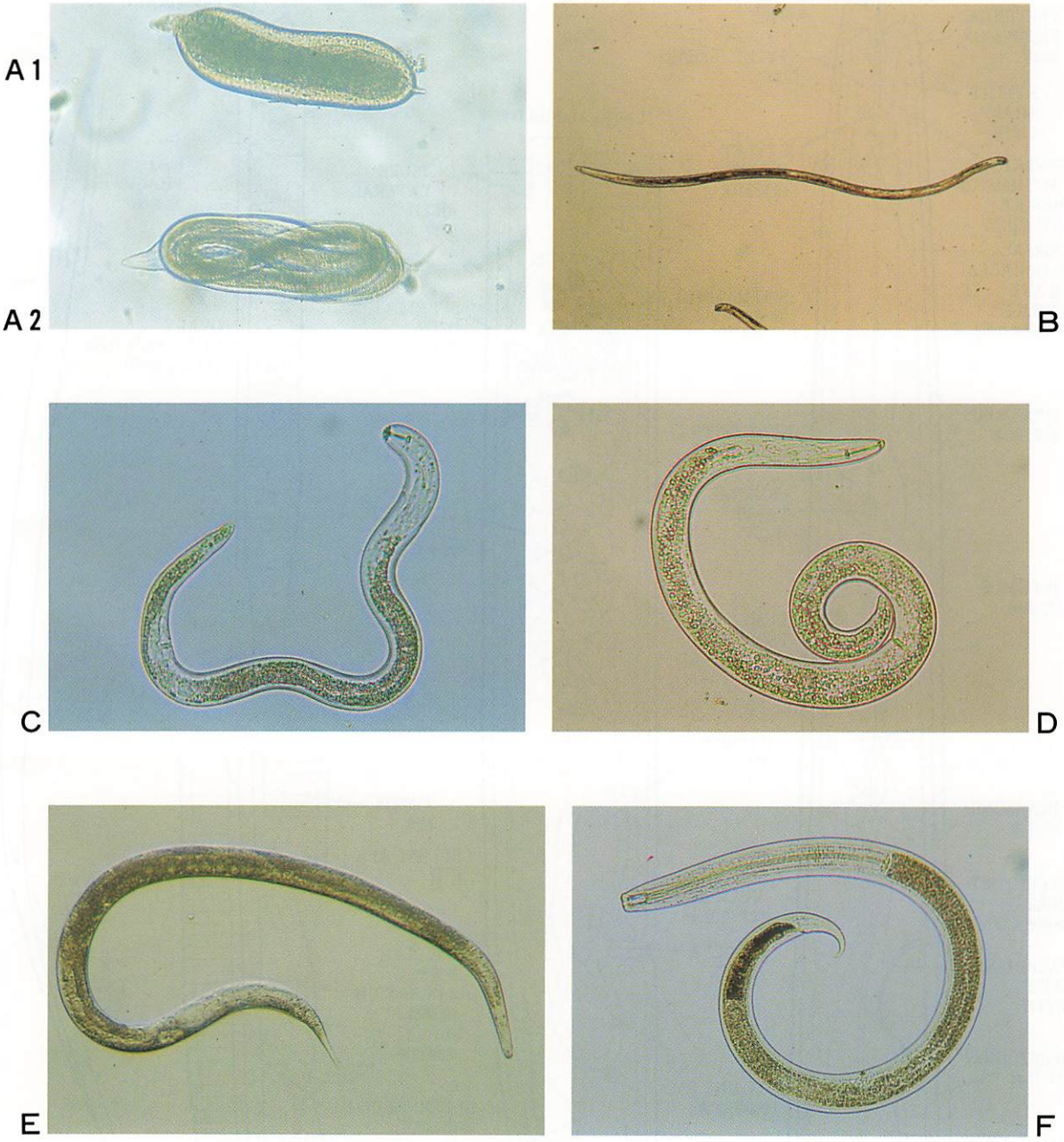
第5図　シストセンチュウに寄生する出芽細菌（*Pasteuria nishizawae*）とダイズシストセンチュウ

A：健全なシスト（左）と出芽細菌に感染したシスト（右：体内には約2×10^6個の出芽細菌の胞子が増殖して充満）。

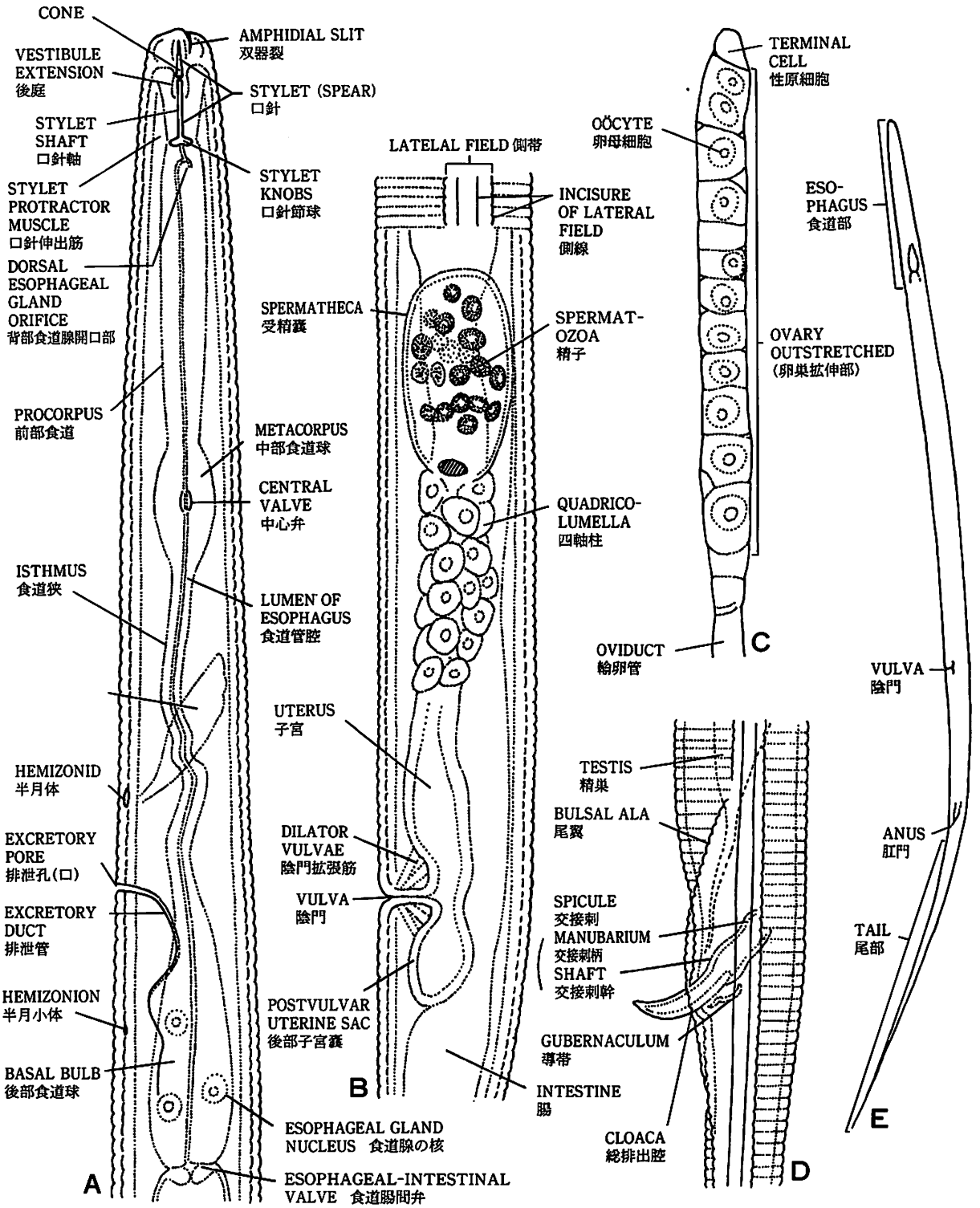
B：シスト外に流出した胞子と雌虫体（シスト）内で増殖した胞子。本文267ページ参照。（西澤　務　原図）



第6図　ベルマン法で分離される主な植物寄生性線虫第2期幼虫の形態と特徴
A：シストセンチュウ（×220）
A1：ジャガイモシストセンチュウ、A2：ダイズシストセンチュウ(本文121ページおよび125ページ参照)
B：ネコブセンチュウ（×200）
B1：サツマイモネコブセンチュウ、B2：ジャワネコブセンチュウ
C：尾部に見られる形態の特徴（×420）
C1：スギナミネコブセンチュウ(尾端がやや太く丸い)、C2：ジャワネコブセンチュウ（尾端が細く尖る)。本文29ページ参照。
(中園和年・樋田幸夫　原図)



第７図　主な線虫の発育期または成虫の形態的特徴
A1：ソーセージ型に発育したネコブセンチュウの第２期幼虫(第３期幼虫への脱皮が進行中)、Ａ２：脱皮殻中の発育した雄成虫。本文135ページ参照。
B：スギナミネコブセンチュウの雄成虫。
C：キタネグサレセンチュウ雌成虫（×180)。本文40ページおよび290ページ参照。
D：ナミラセンチュウの雌成虫。
E：イモグサレセンチュウの雌成虫（×140)。本文172ページ参照。
F：捕食性線虫モノンクスの１種（他の線虫を捕らえる)。
（A、B、樋田幸夫、C、D、E、F、中園和年　原図)



第8図　植物寄生性線虫の祖先型に近いチレンクス科線虫（*Filenchus thornei*）の形態（構造と各部の名称）
A：雌成虫の食道部、B：同陰門周辺部、C：卵巣拡伸部、D：雄成虫の生殖器周辺部、E：雌成虫の全体像。（水久保隆之　原図）

目　　次

グラビア

I．研究史

日本線虫研究史：一戸　稔 …… 3

旧海上試験地における甘藷の線虫研究：近藤鶴彦 ……10

我が国線虫研究の国際協力史：後藤　昭 ……15

II．分類と分布

ティレンクス科線虫の分類と分布：水久保隆之 ……19

シストセンチュウの分類およびレース：清水　啓・百田洋二 ……24

ネコブセンチュウの形態分類およびレース研究の現状と問題点：荒城雅昭 ……29

ネコブセンチュウの生化学的・分子生物学的分類同定法：奈良部　孝 ……37

ネグサレセンチュウの分類・形態および分布：水久保隆之 ……40

ワセンチュウ科線虫の分類の歴史と現状：皆川　望 ……48

ドリライムス目 Dorylaimida：宍田幸夫 ……55

日本産自由生活性海産線虫の研究概観：吉川信博 ……64

III．生態と生理

土壌生態系における線虫の役割：石橋信義 ……71

土壌の物理・化学的要因と植物寄生性線虫の行動・生存：佐野善一 ……77

植物寄生性線虫の移動・分散と分布拡大：奈良部　孝・稲垣春郎 ……82

ネコブセンチュウの個体群動態と密度推定法：皆川　望 ……87

シストセンチュウの孵化と孵化促進物質：岡田利承 ……93

線虫の脱皮：近藤栄造 ……100

センチュウ *Caenorhabditis elegans* の有機燐感受性：細野隆次・神谷泰子 ……106

Caenorhabditis elegans の耐久型幼虫の出現機構：大羽克明 ……114

IV. 植物寄生性線虫—発生生態と加害性

ジャガイモシストセンチュウ：相場　聡・稲垣春郎 ……121

ダイズシストセンチュウ：相場　聡・一戸　稔 ……125

イネシストセンチュウ：清水　啓・百田洋二 ……129

サツマイモネコブセンチュウ：吉田睦浩 ……133

キタネコブセンチュウ：高倉重義・湯原　巌 ……138

リンゴネコブセンチュウ：伊藤喜隆 ……142

キタネグサレセンチュウ：大林延夫・三井　康 ……148

ミナミネグサレセンチュウ：後藤　昭 ……152

クルミネグサレセンチュウ：脇部秀彦 ……155

イネネモグリセンチュウ：川島嘉内 ……159

イネシンガレセンチュウ：氣賀澤和男 ……164

ニセフクロセンチュウ：中園和年 ……167

クキセンチュウ類：藤村建彦 ……172

イチゴセンチュウ・イチゴメセンチュウ：三枝敏郎 ……177

クワを加害する線虫の種類と分布：樋田幸夫 ……181

茶を加害する線虫類：小泊重洋 ……185

タバコを加害する線虫類：福留信明・田中　勇 ……188

果樹類を加害する線虫：宮川経邦 ……192

林業苗畑の線虫被害：真宮靖治 ……197

マツ材線虫病

1）マツ材線虫病の被害と研究の歴史：真宮靖治 ……201

2）マツノザイセンチュウの生態：真宮靖治 ……202

3）媒介者：田村弘忠 ……203

4）感染と発病：真宮靖治 ……205

5）病気の伝染と拡大：二井一禎 ……208

6）マツ材線虫病と環境要因：清原友也 ……210

7）マツノザイセンチュウの病原力の変異と誘導抵抗性：清原友也 ……212

8）マツ材線虫病に対する抵抗性：二井一禎 ……214

9）防除：田村弘忠 ……216

V．昆虫寄生性線虫―生態と利用

昆虫寄生性線虫の研究と利用の現状および将来の展望：石橋信義 ……223

Steinernema kushidai の培養法とコガネムシ類幼虫の防除：小倉信夫 ……228

VI．線虫関連病害

線虫による植物ウイルス伝搬：亀谷満朗 ……235

植物寄生性線虫とバーティシリウム病：百田洋二 ……239

VII．防除法

線虫の薬剤防除史と今後の課題：西澤　務 ……245

対抗植物と抵抗性作物の線虫密度抑制効果：佐野善一 ……253

線虫防除における有機物の効果：中園和年 ……258

線虫寄生菌の生態とその利用：三井　康 ……262

Pasteuria 属出芽細菌の種類と特性および利用上の諸問題：西澤　務 ……267

ジャガイモのシストセンチュウ抵抗性品種の育成：森　元幸・梅村芳樹 ……272

ダイズのシストセンチュウ抵抗性品種の育成：酒井真次 ……277

サツマイモのネコブセンチュウ抵抗性品種の育種：樽本　勲 ……282

北海道におけるジャガイモシストセンチュウの総合防除：山田英一 ……286

キタネグサレセンチュウの総合防除：近岡一郎・大林延夫 ……290

VIII．地域における線虫問題

北海道の線虫：山田英一 ……297

東北の線虫：藤村建彦 ……301

関東の線虫：萩谷俊一 ……306

東海の線虫：小林義明 ……310

東山・北陸の線虫：後藤　昭 ……313

近畿の線虫：山本敏夫 ……316

中国地域の線虫：田中福三郎 ……322
四国の線虫：松崎征美 ……326
九州の線虫：古賀成司 ……330
沖縄の線虫：照屋林宏 ……334

IX. 資料

線虫抵抗性品種一覧：荒城雅昭・百田洋二 ……341
線虫防除剤一覧表：大羽克明・中園和年 ……348

索引

線虫名索引 ……355
植物名索引 ……362
事項（除 線虫・植物）索引 ……367

あとがき ……383

I 研究史

日本線虫研究史*

日本で線虫の文字が初めて文献に現われたのは、岩川友太郎の「生物學語彙」(1884、明治17年) にNematoideaの訳語としてである[19]。以来百余年、この間の研究史について、彌富[12]、平野[5]による紹介があり、更に1986年には、皆川・大島・中園の「線虫学関連日本文献記事目録」により明治以来の文献と内容、研究の発展が精細にまとめられた[19]。この小論も前記著作に負うところが極めて大きく、ここに特記して謝意を申しあげる。

1．線虫問題の発見 (1880～1928)

皆川らは「我国最初の植物寄生性線虫報文」[19]として1884 (明治17) 年の玉利喜造「小麦の害虫予防法質問・答」[36]をあげている。この報文は現東京都下に発生した小麦の〝山椒粒〟の病原をアングイルラ・トリチシィ (現和名コムギツブセンチュウ) と同定し、予防に種子の精選を奨めたもので、2年後には茨城の発生も報告された。

前記文献目録[19]に収録される1900(明治33)年までの文献28編の内容をみると、昆虫 (カマキリ) に寄生する鉄線虫 (ハリガネムシ) *Gordius* が9編、コムギツブセンチュウが7編で、この2種が当時最も目立った線虫であった。なお、ハリガネムシは現在線形虫類として扱われ、一方のコムギツブセンチュウは1930年代に愛知に発生し[16]、横尾[43]も朝鮮でこれを研究したが、今ではインドや東欧の一部に発生を見るに過ぎない。

ネコブセンチュウが初めて報告されたのは1894 (明治27)年、安田[42]によりツルレイシ (ニガウリ) からで、翌年小貫[33]もこの線虫の生態、防除試験を報告した。池田 (1902) は「桑樹栽培全書」の中でクワを初めてネコブセンチュウの寄主として記録し、辻 (1909) ほかの報告がこれに続いた。クワの被害は当時の蚕業での大きな問題とされ、野津は防除に関する永年の成果をまとめ[29]、石井五郎・樋田らもその研究を継承した。のち、樋田・八重樫はクワ寄生のネコブセンチュウの一種を新種 *Meloidogyne suginamiensis* と命名した[37]。ネコブセンチュウの形態について長倉が発表した論文[22]はT. GOODEY (1933) ほかの線虫学図書にも引用された。

ダイズシストセンチュウが1915 (大正4) 年、堀により福島の大豆嫌地病の病原として報告され[6]、続いて新潟、茨城の大豆にも発生、伊藤は北海道の被害を大豆萎黄病と呼称した[11]。1952年一戸はこの線虫を新種 *Heterodera glycines* として記載したが[7]、'54年には本種が米国ノースカロライナ州でも発見され、その後20数州に拡がり、更に、米国では多数の raceが知られるようになり、日本でも百田・稲垣 (1980) 他の調査により三つの raceの発生が確定した。中国東北部(旧満洲) で大豆の線虫を調査した石川正示は、戦後、東北農試 (刈和野) で耐虫性在来品種ゲデンシラズから画期的な新抵抗性品種「ネマシラズ」を育成し、その後道立農試の小山、砂田、酒井、長野農試の杉山、農林省放射線育種場らにより多数の奨励品種が育成された。

次表は初期の日本の研究史を海外のそれと比較したものである。

第1表 我が国の初期研究史の国外との比較 (1740～1930)

年 代	日 本	国 外
1743		コムギツブセンチュウを英国で小麦穀粒に混じるgallから発見 (NEEDHAM)
1855		ネコブセンチュウを英国でキュウリに発見 (BERKELEY)
1859		シストセンチュウをドイツでテンサイから報告 (SCHACHT)
1865		自活性線虫の分類体系を発表 (BASTIAN)
1884 (明17)	コムギツブセンチュウ東京都下に発生 (玉利)	線虫学モノグラフを発表 (DE MAN)
1887 (明20)		コーヒーのネコブセンチュウを新属 *Meloidogyne* として記載 (GOELDI)
1894 (明27)	ネコブセンチュウをツルレイシ (ニガウリ) から報告 (安田)	

*) 一戸 稔 (元 農林省農業技術研究所)
Minoru ICHINOHE: Historical review of nematological researches in Japan.

1900 (明33)	稲心枯線虫病の病徴を新潟より報告（堀）	
1902 (明35)	クワのネコブセンチュウの記載（池田）	
1907 (明40)		米国農務省、COBBの主宰で線虫研究を開始
1909 (明42)	東京市長がワシントン市に贈ったサクラ苗木2,000本にネコブセンチュウ寄生、米国農務省はCOBBの助言で焼却処分	
1915 (大4)	ダイズシストセンチュウ福島より最初の報文（堀）。熊本の稲黒枯病にイネシンガレセンチュウを認める（角田）	
1922 (大11)		線虫分類学モノグラフを発表（MICOLETZKY）
1929 (昭4)	東大駒場の鏑木教室で線虫研究始まる。応用動物学会を創設（鏑木）	

2．線虫学東大駒場に誕生（1929～1940）

線虫類は通常、淡水・海水・土壌・腐敗物の中で自由生活を営む種群と動植物に寄生する種群とに分けられ、前者は自活性（種）と略称される。ここで扱う線虫学には、植物寄生性、昆虫寄生性、一部の自活性を中心に線形虫類も含め、水生および人畜寄生性は対象から除くこととした。

我が国で初めて線虫の組織的研究を始めたのは1929（昭和4）年東京駒場の東大農学部鏑木教室であった。鏑木の線虫学に「最も刺戟を与えたのはCOBB一派の研究[12]」といわれ、この年鏑木は応用動物学会を創設、同雑誌1巻1号には進藤文二の「土壌中における小貧毛類と線虫の季節的及び垂直的分布」が登載された。

鏑木門下の一人今村は、駒場の水田土壌から5科25属48種の線虫を検出し、新属1、新種10、新変種3を記載、また潅漑前後の線虫相の消長を報告した[9]。この論文を彌富は進藤の研究と共に「土壌線虫のpopulation dynamicsを扱った本邦嚆矢の業績」と称揚し、今村の夭折（32才）を惜しんだ[12]。

今村[9]がここで新種とした*Tylenchus apapillatus*は、のちSHER (1968)により2種の混在とされ、1種は*Hirschmanniella oryzae*（イネネモグリセンチュウ）のシノニムに、他は今村の名を冠したSHERの新種*H. imamuri*（イマムラネモグリセンチュウ）となった。両種は今でも全国の水田土壌から単独または混生して高率に検出され（検出率96%）、各県の線虫検診員による特殊調査（後述）で種別の分布と生態が明らかになった[26]。

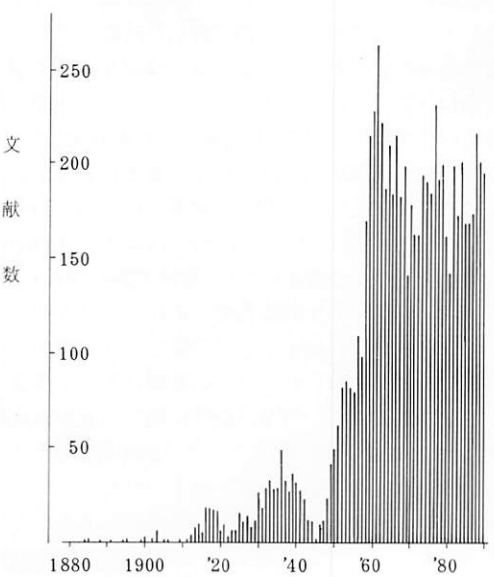
鏑木・今村（1932）は稲作害虫のニカメイガほかに寄生する糸片虫として新属新種*Amphimermis zuimushi*（ズイムシシヘンチュウ）と新種*Agamermis unka*（ウンカシヘンチュウ）を記載し経過習性も報告した。両種のうち後者は今尚重要な天敵線虫である。

この頃鏑木教室で線虫学を学んだ人は渋谷正健、彌富喜三、横尾多美男、高木信一らで、それぞれ大学や公立機関で研究と後進の育成に盡くされた。

3．戦中戦後の研究史（1941～1956）

戦中戦後の一時期は食糧増産が国にとっての至上命題で、研究者は全員稲作の研究に駆り出され、線虫学には研究の空白が長く続いた。下図は我が国線虫文献数の推移を示したもので、大戦終了の1945(昭和20)年には最低となり当時の窮状を良く表わしている。

一方、戦争たけなわの1941（昭和16）年、千葉では、



第1図　我が国線虫関連文献数の推移
（皆川ら[19]および'85年以降日線虫研誌の文献目録による）

過重な増産と連作のためネコブセンチュウによる甘藷のタコアシ症状が農家に広がり深刻な事態となった。村長らの懇請を承けた農林省は、同県海上郡嚶鳴村江ヶ崎（現在は旭市）に「甘藷線虫病防除試験圃場」を設置した。国が線虫を対象に設けた最初の研究室である。圃場は30年後に県に返還されたが、今でもこの「海上試験地」は、サツマイモネコブセンチュウの和名と共にその研究発祥の地として日本の研究史に生きている。近藤鶴彦は'42年からここで線虫の発生生態、品種間差異を中心に研究を開始し、'57年より国井喜章が後を継いだ。'48年に輸入線虫剤D-Dの我が国最初の試験が行われたのもここであった。

サツマイモ線虫害は関東以西にも広く発生し、鹿児島大の澁谷は、甘藷品種間にネコブセンチュウ抵抗性の差をもたらす機構を明らかにした[34]。

宮崎では甘藷はネグサレセンチュウの被害の方が大きく、高坂は品種抵抗性と根の防衛木栓層との関わりを解明した[14]。この研究は後藤重喜が継承し[4]、更に長崎愛野を拠点とした後藤　昭・大島・井上らによる馬鈴しょ加害ネグサレセンチュウ研究へとつながった。のち後藤　昭は本邦産ネグサレセンチュウ16種を確定し、分布・生態を報告した[3]。

関東の陸稲連作障害について、東京農試山崎ら（1958）の調査の後、農事試渡辺らはイネシストセンチュウが原因で起こる事を消去法の実験で明らかにした[40]。大島はこの線虫を新種 *Heterodera elachista* と命名[31]、清水は'70年よりその生態・被害を報告した[35]。

水稲のイネシンガレセンチュウが堀（1900）、角田[13]により報告され、'41年には九州に大発生し、九大の吉井・山本はこれを線虫心枯病と呼称、種籾の温湯処理による防除法を報告した[44]。研究は更に深野[2]、横山、西沢正洋、後藤（和）・深津、田村・氣賀澤、上林らが続け、またキクハガレセンチュウを福士・斉藤（1930）、河村・寺田（1955）他が報告した。

1949年米国で線虫分類学の二つの重要な報告がなされたが、敗戦国日本では文献・情報の入手さえ何年も遅れた。論文はTHORNEのTylenchida目の創設と、CHITWOODによる *Meloidogyne*（ネコブセンチュウ属）の改訂で、特に後者は、それまで *Heterodera marioni* 一種とされたネコブセンチュウが雌成虫の会陰紋（perineal pattern）により複数種に分けられるとするもので、分類上だけでなく寄主範囲の違いから防除面にも役立つ変更を示唆していた。この分類に従い'55年サツマイモネコブセンチュウ *M. incognita acrita*（'63より *M. inc.*）とキタネコブセンチュウ *M. hapla* の2種が確定した[8]。CHITWOODの論文は1新種を含む5種1変種を有効としたが、現在この属の種類数は70を超えている。

4．畑作振興と線虫検診（1957～1970）

国の農政の柱に畑作振興が取り上げられた1957（昭和32）年、応用動物学会は日本応用昆虫学会と合併して日本応用動物昆虫学会となり、その最初の大会でシンポジウム「農業における線虫の問題点」が討議された。

翌58年、農林省は農業技術研究所（東京西ヶ原）に線虫研究室を新設、翌59年全国の農業試験場に配置された線虫検診員による土壌線虫対策事業を発足させた。検診員は、横浜植防三枝敏郎らが中心に作成した検診要綱に基づき、県内地区毎に土壌を採取して線虫密度を調べ、密度が基準以上の地帯では殺線虫剤による防除展示圃を設けて効果を農家に実見させ、防除技術の定着と普及を図る事を主業務とした。農技研線虫研も関係者の技術研修や検出線虫の分類同定で事業に協力し、研究と行政が一体となって線虫調査を進めた。

検診員による初の全国線虫調査は1959年から5年間続けられ、初年度の検診面積は3,448地区の90,301ha、うち線虫密度〝中〟以上が55,599ha（62%）、薬剤防除面積は指定地区3,475ha、同地区外5,301haであった。5年間の総計では、検診面積が27,000地区の1,290,000ha、薬剤防除面積が指定地区60,849ha、地区外57,435ha、合計118,284haとなった。この事業をひと口で云えば、ゼロから出発して5年間で全国の畑地面積の48%、約130万haを検診し、その9%に当たる約12万haで薬剤防除が実施された。

検診事業は畑作に続いて'64年から更に5年間、対象を果樹等永年作物に拡げ、他方、水田線虫の特殊調査や、林業試験場が推進する林業苗畑の線虫検診も加わって、全国全農地の線虫問題が一挙に発掘された。これらの問題を、皆川らの文献目録[19]にある1959年から'70年頃までの報文、学会発表、関連記事等約2,500編によって整理すると次の通りである（なお文中＿＿付きはセンチュウの省略を示す）。

野菜その他　ネコブセンチュウ（キタネコブとサツマイモネコブが主、他にジャワネコブ）。主な作物はキュウリ（青森・高知・沖縄）、トマト（東京）、ナス（同）、ダイコン、ハクサイ（大阪）、ニンジン、ヤマゴボウ（長野）、ショウガ（長崎）、馬鈴しょ（北海道）、サツマイモ、アズキ（北海道）、エンドウ（同）、ヤマトイモ（埼玉・千葉・神奈川）、ツクネイモ（千葉）、イチゴ（神奈川）、落

花生（茨城・埼玉・千葉）、テンサイ（北海道・青森・大分・鹿児島）、コンニャク、ハッカ（北海道）、薬用ニンジン（福島）、タバコ（岡山、鹿児島）、カーネーション（静岡）、ドラセナ（岡山）。

ネグサレセンチュウ（キタネグサレ、ミナミネグサレが主、他にクルミネグサレ、ムギネグサレ）。作物はナス（青森）、ダイコン、ニンジン、ゴボウ（岩手・茨城・埼玉）、ヤマゴボウ（長野）、馬鈴しょ（北海道・長崎・宮崎）、サツマイモ、サトイモ（三重）、ダイズ（神奈川）、イチゴ（北海道・神奈川）、フキ（愛知）、タマネギ（青森）、コンニャク、ナタネ（青森）、テンサイ（青森）、ハッカ（北海道）、陸稲（埼玉）、薬用ニンジン（福島）、キク（埼玉・静岡・九州一円）、切花用トリカブト（山梨）、温室バラ（滋賀）、ボタン（島根）。

前述の作物の中にはネコブ、ネグサレの共通寄主も少なくない。ニンジンではネコブが北海道*・岩手・東京・長野、ネグサレが埼玉・静岡・兵庫。ダイコンではネコブが三重*・京都・鳥取、キタネグサレが神奈川・兵庫。サツマイモはネコブが関東以西、ミナミネグサレが熊本・宮崎。コンニャクはネコブが福島・茨城・山梨、ネグサレが群馬。

シストセンチュウ　ダイズシストがダイズ（全国）の他アズキ（北海道）、インゲン（同）。イネシストが陸稲（栃木・埼玉・東京）。ムギシストがムギ（千葉）。

その他の線虫　ナミクキがスイセン球根(大阪)、ラセンがイ（広島）。中園[23]により関東以西の分布・種類・生態が明らかになったニセフクロがサツマイモ・ゴボウ他。ピンがハッカ（北海道）およびカーネーション（静岡）、ハガレがキク（全国）の他イチゴ（北海道）・ボタン（島根）、ニセネグサレがサツマイモ（愛知・滋賀・大阪）。西澤・彌富[27]により世界初の加害例として報告されたイチゴメがイチゴ（神奈川・静岡・兵庫・広島）。ユミハリがナガイモ（福島）。

永年作物　リンゴはネコブが北海道・青森・福島・長野、ネグサレが青森、群馬。モモもネコブが福島・埼玉・千葉・富山・高知、ネグサレが福島・富山。ブドウ（千葉・山梨・島根）、オウトウ（埼玉）、イチジク（千葉・兵庫）はいずれもネコブ、ナシはネグサレ（埼玉・鳥取）、ミカンにミカンネ（栽培全県）の他チャネグサレ（三重）、カキにミカンネ（奈良）、クリにワセンチュウ（茨城・兵庫・島根）、チャにチャネグサレ（埼玉・静岡・三重・京都・高知・鹿児島）のほかサヤワ、ピンなど（鹿児島は苗木にネコブも）。クワのネコブが岩手・宮城・茨城・群馬・東京・長野・鹿児島、サツキのイシュクが三重・福岡。

林業苗畑　キタネグサレがスギ（岩手・宮城・秋田・福島・茨城・栃木・埼玉・静岡・愛知・島根・岡山）、マツ（北海道・青森・宮城・栃木・埼玉・愛知）、ヒノキ（栃木・埼玉・愛知・佐賀）。ネコブはスギ（岩手）、アカマツ（岡山）、ヒノキ（佐賀）、モリシマアカシヤ（福岡）。なお前記両種にユミハリ、イシュク、ラセン、オオハリの混生が多い。

牧草　イネ科ではネグサレ（北海道・福島）、マメ科ではネコブ（北海道・千葉）。

水稲　イネシンガレとイネネモグリ・イマムラネモグリが全国。

日本産線虫の和名は、線虫対策委員会により1958年に17種（植物防疫 12、p. 265に掲載）、64年に30属36種（同18、p. 159）が決められ、その後日本線虫研究会は「線虫学関連学術用語集」(1977)に科、属、種の和名158（国内未確認種8を含む）を登載した。現在、日本で種または属レベルで同定発表された線虫は、植物寄生種約190、自活種約110、昆虫寄生種10以上、海生種約110、合計約420種、線形虫類14種である（皆川私信）。

1959年、線虫研究者の初の学術的交流の場として線虫学談話会が結成され、翌年から71年まで12回の談話会が開催され延17名による話題提供がなされたが、日本線虫研究会の発会によりその役割を終った。

5．広がる研究基盤（1971～1991）

日本線虫研究会の発会

1971年4月7日、日本線虫研究会は彌富会長の下、東京農工大学で発会式を行ない、翌72年には「日本線虫研究会誌」第1巻を発刊した。研究会の設立には関東地域の若手研究者多数の熱意と献身があった事を銘記したい。発足時の個人会員178名、うち81名は公立の農・園・林・蚕試に所属する人達であった。会誌は90年12月に第20巻が発刊され、この間の登載論文は、綜説9、報文150、短報24、解説2、資料57編を数えた。報文は植物寄生種および自活種の形態・分類、分布、生理生態、被害、培養、実験法、複合病、防除等にわたった。本誌の発刊は米国のSociety of Nematologistsの会誌 *Journal of Nematology* より2年遅れたが、かっての応用動物学雑誌に代わる我が国初の線虫学専門誌として、この20年間その役割を果たしてきた。

マツノザイセンチュウの発見

1968年から始まった農林省林業試験場（現森林総合研究所）の「まつくいむしによるマツ類の枯損防止に

*近年はネグサレセンチュウの被害の方が目立っている。

関する特別研究」は、題名が示すまつくいむしによる枯損が、マツノザイセンチュウの発見によりその原因が解明されただけでなく、線虫と昆虫との見事な相利共生の姿を浮き彫りにする劇的な成果を収めた。その研究経過をたどると、1．マツ枯死木中に普遍的に生息する *Bursaphelenchus* 属線虫の1種を発見（1969）、2．この線虫をマツ生立木に接種するとマツが枯死に至ることを確認(1971)、3．まつくいむしと総称されるカミキリムシ科昆虫がこの線虫を体内に保持し伝播する事実の確認によりマツノマダラカミキリを媒介者と特定、4．病原体マツノザイセンチュウと媒介者マツノマダラカミキリ両者の組合せでマツ枯損の発生機構の全容が解明された(1972)。この研究のうち1と2は徳重・清原[38]および真宮により、3と4は真宮・遠田[17]および森本・岩崎（1972）による業績である。

ジャガイモシストセンチュウの発生

今世紀初めから欧州を中心に第一級の重要害虫と見なされ、アジアではインドの他は未発生であったジャガイモシストセンチュウが、1972年7月北海道羊蹄山麓の真狩（マッカリ）・留寿都（ルスツ）両村の馬鈴しょ畑で確認された。発見の端緒は、数年来馬鈴しょの生育不良が目立つ真狩村の畑を調査した普及員が根に顆粒（シスト）の着生を認めた事であった。関係機関は直ちに生産物と土壌の移動を禁じて蔓延を防いだが、発生は年々道内他地域にも及んだ。道農政部資料による発生面積は、1972年370ha、80年2,400ha、85年4,300ha、90年6,300haとなった。発生後、道立中央農試・（農林省）北海道農試・同農技研は共同して研究を進め、種名 *Heterodera*（＝*Globodera*）*rostochiensis* とパソタイプ〝Ro 1〟の確定、シストが検出された輸入ペルーグアノが伝播経路の一つと考えられること[10]、トヨアカリを筆頭に抵抗性品種育成の進展、線虫密度に応じた非寄主・薬剤処理を含む4年輪作総合防除対策[41]などの成果をあげた[28]。

ダイズシストセンチュウ孵化機構の究明

ダイズシストセンチュウ幼虫の孵化が、他の同属種と同様に、寄主植物の根分泌物で促進される事実が堤・桜井により見出された[39]。この研究から、岡田は同線虫の孵化に関する遊離卵の生理的条件を調べ、孵化関与物質として、線虫由来の孵化促進物質（PSn）、同孵化抑制物質（RS）、寄主植物根の孵化促進物質（PSp）の三者が存在するとした[32]。ここで岡田が云うPSpについて、北大の正宗らは82年に世界に先駆けて単離に成功し"glycinoeclepin A"と命名[18]、85年には構造の決定（福沢晃夫他）、87年には合成にも成功した。

対抗植物の実用化

輪作や抵抗性品種の利用と並ぶ有効な耕種的防除法の一つに、根に殺線虫成分を含む対抗植物の栽培がある。神奈川でダイコンに加害するキタネグサレセンチュウ防除に対抗植物マリーゴールドの利用を実用化させた近岡[1]および大林[30]の研究は世界的にも少ない成功例である。元来、対抗植物は薬剤ほどの速効性がなく、また自身の経済性が低い場合が多いため、慣行の作付体系に対抗植物を無理なく組み込めるか否かが鍵となるが、神奈川ではマリーゴールドとスイカの混植で線虫密度を下げ、のち冬作のダイコンを栽培する方法が'70年代に画期的新技術として農家に受け入れられた。夏作の集約化が進んだ近年は、混植によるスイカの減収を避けるためマリーゴールドの全面栽培とすき込みが主流に変わり、他の産地にも波及しつつある。

昆虫寄生性線虫による害虫防除

昆虫寄生性線虫による害虫防除の研究は、1980年以来佐賀大石橋を中心に成果を上げてきた。線虫はラブディティス目の *Steinernema feltiae*（＝*S. carpocapsae*＝*S. bibionis*）が主体で、以前は *Neoaplectana*、DD-136系統などと呼ばれていた。その殺虫機構は、線虫の腸内共生細菌が昆虫体内で増殖し死亡原因となる。線虫は大量生産と保存が可能で、殺虫スペクトルが広く、自ら宿主を探索して殺虫に至るが、反面、共生細菌は他微生物との競争に弱い。佐賀大近藤は同属3種線虫のハスモンヨトウ幼虫における感染性と増殖から、線虫の殺虫力決定要因を解析した[15]。本線虫の実用化に向けて企業による研究開発が進み、大羽（'89）によると米国A社の製品（感染態幼虫）は保存期間が半年から1年という。なお、'89年に農水省森林総研が静岡で発見したクシダネマ *S. kushidai* は、土壌中での生存期間が比較的長く、コガネムシ幼虫の防除に有望視される一種である。

生物モデルのセノラブヂチス線虫

ラブディティス目の一線虫 *Caenorhabditis elegans* が、遺伝学、分子生物学、細胞学など広い生物学の各分野で、高等動物の生命現象解明の生物モデルとして

世界的に使われ始めた。つまりこの線虫に起こる生命現象の機構解明が、そのまま高等動物に見られる生命現象の発見、解釈、予測に役立つという訳である。体長約1㎜、代表的な自活種であるこの線虫が一躍生物モデルとして重要視される理由は、細胞数が幼虫533、成虫954と信じ難い程少ないこと、BRENNER(1973、74)により細胞系譜が明らかにされていること、更に雌雄同体現象(hermaphrodite)という遺伝因子解析上好都合な種類であること、等が挙げられる。我が国では大羽が'79年以来この線虫の老化や耐久型幼虫発現について発表し、生命科学分野では'77年より細野、三輪、田伏らによる行動分析、mutant、染色体地図、老化、tumor promoter等の業績がある。*C. elegans*は"将来、動物界のthe *Escherichia coli*(大腸菌)になるだろう"(ZUCKERMAN, 1980)といわれている。

第5回ICPPの京都開催

第5回国際植物病理学会議が1988年8月20～27日京都で開催された。参加者1,500名、4 symposiumと16のSectionで口頭591、ポスター637編の論文が発表され、線虫関係は2 Section (8 Session)およびポスターで86(うち日本人21)の論文発表があった[25]。この会議で佐賀大石橋は線虫部会のCoordinatorとして企画と実行に当たった。各Sessionの標題、(発表論文数)は次の通りである。

SECTION IV. NEMATOLOGY -Session 1: Morphology and Taxonomy (6). Session 2: Physiology and Biochemistry (8). Session 3: Complex Diseases (5). Session 4: Population Ecology (6). Session 5: Host-parasite Relationships (6). Session 6: Biological Control (6). Session 7: Nematode Management (6). Poster Session (25). SECTION X. FOREST PATHOLOGY -Session 1: Pine Wilt Disease caused by Pine Wood Nematode (8). Poster Session (10).

天敵微生物の利用(生物的防除の研究)

線虫の天敵糸状菌のうち捕捉器官を形成するHyphomycetes 31種の我が国での分布と生理生態が三井により解明された[20]。近年、糸状菌*Paecilomyces lilacinus*と出芽細菌*Pasteuria penetrans*が世界的に注目され、後者には西澤　務がダイズシストセンチュウから発見した日本産の新種、西澤種*P. nishizawae*も加わった。西澤によると、出芽細菌は乾燥や高温に強い耐性を示し、従って適用面での取扱いや保存が容易であり、殺線虫剤にも耐性を示すので化学防除との併用も可能、かつ寄主特異性が大きいので生態系や人畜には影響を及ぼさない。残された課題は人工培地による工業的大量培養法の開発であろう。

分類学への期待

農環研の水久保・皆川は分岐論(cladistics)に基づく分類学的方法を*Coslenchus*属に適用し、近縁属との関係を分析した[21]。近藤栄造('82)は米国研究者と共同で、マツノザイセンチュウとニセマツノザイセンチュウの日本産および北米産との間で交雑試験を行ない、日本産の両種を別種として扱うことが正しいこと、および我が国のマツノザイセンチュウの北米からの侵入説を支持する結果を得た。農研センターの奈良部らは、日本産ネコブセンチュウ3種が蛋白酵素のアイソザイムを用いた電気泳動パターンで同定が可能と報告した[24]。線虫分類学も、形態的特徴と共に新しい手法を取り入れる時代となり、特に奈良部らの生化学的・分子生物学的手法は、将来DNAの塩基配列の相違を利用したレース・系統の同定、生物的機能の異同解析への発展が期待される。

引用文献

1) 近岡一郎(1983)神奈川農総研研報 **125**, 1-72.
2) 深野　弘(1962)福岡農試特報 **18**, 1-108.
3) 後藤　昭(1974)九州農試報告 **17**, 139-224.
4) 後藤重喜(1964)宮崎農試研報 **5**, 1-121.
5) 平野和弥(1980) In：日本植物病理学史, 日本植物病理学会, 東京, 59-65.
6) 堀正太郎(1915)病虫雑 **2**, 927-932.
7) 一戸　稔(1952)応動 **17**, 1-4.
8) 一戸　稔(1955)応動 **20**, 75-82.
9) 今村重元(1931) J. Coll. Agric., Imp. Univ. Tokyo **11**, 193-240.
10) 稲垣春郎・氣賀澤和男(1973) Appl. Entomol. Zool. **8**, 97-102.
11) 伊藤誠哉(1921)北海道農試報 **11**, 47-59.
12) 彌富喜三(1955)応動 **20**, 33-35.
13) 角田鷹次郎(1915)病虫雑 **2**, 214-218.
14) 高坂淳爾(1950)九州農業研究 **7**, 65-66.
15) 近藤栄造(1989)佐賀大農彙 **67**, 1-88.
16) 鍬塚喜久治(1936)病虫雑 **23**, 194-201.
17) 真宮靖治・遠田暢男(1972) Nematologica **18**, 159-162.
18) 正宗　直・姉帯正樹・高杉光雄・勝井信勝(1982) Nature **297**, 495-496.
19) 皆川　望・大島康臣・中園和年(1986)線虫学関連日

本文献記事目録.九州農試研究資料 **67**, 414pp.
20) 三井　康 (1983) 農技研報 C**37**, 127-211.
21) 水久保隆之・皆川　望 (1985) 日線虫研誌 **15**, 14-25.
22) 長倉快一郎 (1930) Jap. J. Zool. **3**, 95-160.
23) 中園和年 (1983) 農技研報 C**38**, 1-67.
24) 奈良部孝・難波成任・山下修一・土崎常男 (1989) 日線虫研誌 **19**, 46-51.
25) 日本植物病理学会 (編) (1988) Section IV. Nematology, Section X.Forest Pathology, 日植病報 **54** 特別号 709-716, 755-756.
26) 西澤　務 (編) (1973) 水田線虫の検診方法の確立に関する特殊調査.農作物有害動植物発生予察特別報告 **25**, 175pp.
27) 西澤　務・彌富喜三 (1955) 応動 **20**, 47-55.
28) 農林水産技術会議事務局 (編) (1980) ジャガイモシストセンチュウの防除に関する研究. 研究成果 **127**, 158 pp.
29) 野津六兵衛 (1940) 島根蚕試特報 95pp.
30) 大林延夫 (1989) 神奈川園試研報 **39**, 1-90.
31) 大島康臣 (1974) 日線虫研誌 **4**, 51-56.
32) 岡田利承 (1977) 日線虫研誌 **6**, 特別号 1-52.
33) 小貫信太郎 (1895) 大日本農会報 **161**, 7-19.
34) 渋谷正健 (1952) 鹿児島大農紀要 **1**, 1-22.
35) 清水　啓 (1977) 日線虫研誌 **7**, 49-57.
36) 玉利喜造 (1884) 大日本農会報 **37**, 20-23.
37) 樋田幸夫・八重樫隆志 (1984) 日線虫研誌 **14**, 49-57.
38) 徳重陽山・清原友也 (1969) 日林誌 **51**, 193-195.
39) 堤　正明・桜井　清 (1966) 応動昆 **10**, 129-137.
40) 渡辺敏夫・安尾正元・石井和夫・永井政雄・市来小太郎 (1963) 農事試研報 **5**, 1-44.
41) 山田英一 (1987) 北海道立農試報 **61**, 1-98.
42) 安田　篤 (1894) 動雑 **6**, 448-451.
43) 横尾多美男 (1944) 朝鮮総督府農試研報 **21**, 1-96.
44) 吉井　甫・山本重雄 (1950) J. Fac. Agric., Kyushu Univ. **9**, 209-234, 287-310.

旧海上試験地における甘藷の線虫研究*

はじめに

1941年（昭和16年）12月、第二次世界大戦勃発とともに、我が国の食糧事情はきわめて厳しくなり、アルコール原料として重要視されていたサツマイモは、戦中・戦後を通じ、食糧としてもいっそう重要な役割を担い、その増産が叫ばれるようになった。ところが、このようにしてサツマイモの増産が進められて来た半面においては、千葉県をはじめ全国各地のサツマイモ主産地において、サツマイモの極端な減収が認められるようになり、その原因として、線虫の加害が確認され、大きな問題となった。

Ⅰ．海上試験地ができた経緯[1]と沿革

1938年の秋、千葉県香取郡橘村において、ネコブセンチュウの加害を受けたサツマイモが、千葉農試の中臺技師により発見されたが、同技師によれば、橘村では、1935年頃から同様の被害藷が認められていたとのことであった。

さらに翌1939年秋には、千葉県海上郡嚶鳴村（現旭市および海上町）においても被害標本が採集され、翌1940年秋、同村で行われた調査では、サツマイモの減収が著しく目立ち、農家の間では大きな問題となっていた。このサツマイモの減収について深い関心を持ち、観察を怠らなかったのが地元の熱心な篤農家（故）崎山真一郎氏であった。同氏は、サツマイモの根にできたこぶの中から白い小さなつぶつぶ（ネコブセンチュウの雌成虫）を多数発見し、これが被害減収の原因であると提唱したが、その頃農林省農事試験場(西ヶ原)の技師であった(故)河田　党博士をはじめ、農林省・県の係官による調査が行なわれ、ネコブセンチュウが被害の原因であることが確認されたのである。

以上の被害状況は、やがて農林省に報告される運びとなった。

当時、千葉県における被害面積は、県内各地のサツマイモ主産地を合計すると、1,200haに及び、被害の甚しい場合には、90～50％の収量減が見られ、全般に被害は、平均3割以上と推算された。

千葉県で認められたような被害は、静岡、宮崎、鹿児島、島根、岡山、愛媛、和歌山、三重、岐阜、山梨、茨城等の諸県においても相前後して確認され、問題となりつつあった。

農林省は、1941年(昭和16年)、千葉県農事試験場に設置されていた農林省指定酒精原料作物試験の中の甘藷病害試験に新しく甘藷線虫対策試験を加え、甘藷線虫病防除試験圃場が千葉県海上郡嚶鳴村江ヶ崎（現旭市江ヶ崎）に設置され、「嚶鳴試験地」と名付けられ[2]、後に「海上試験地」の名で知られるようになった。

この試験地は、当時この地方でサツマイモ生産上最大の障害となっていたネコブセンチュウの被害対策確立を目的とした研究を推進するために、地元の村長をはじめ有志の絶大な尽力により、被害の最も激甚であった江ヶ崎の地に試験圃場約1haの提供を受け、後藤和夫博士が当初この研究を担当[6]、農林省農事試験場（西ヶ原）から田島　斉氏が着任するとともに、地元の浪川　良氏らが鋭意試験地建設作業に当たった。

この年の12月、第二次世界大戦が勃発し、記念すべき年となったが、田島氏は、都合により間もなく退任し、翌1942年(昭和17年)、農林省農事試験場(西ヶ原)から筆者（近藤鶴彦）が主任として着任した。

研究は、1944年（昭和19年）から甘藷根瘤線虫試験として甘藷病害試験から独立した[6]。

1947年(昭和22年)、この試験地は、新しく設置された農林省千葉農事改良実験所の所管となり、1951年(昭和26年）には、農林省関東東山農業試験場（鴻巣）へ移管され、栽培第1部第10研究室（千葉試験地）に、1953年（昭和28年）には、害虫第2研究室になった。

1959年(昭和34年)、この研究室は埼玉県鴻巣市の本場に移され、環境部の虫害第2研究室となったが、試験地はそのまま存置し、名称を「海上試験地」とし、1971年（昭和46年）千葉県へ返還されるまで存続した[2,6]。

1951～1957年（昭和26～32年）の室長は近藤鶴彦、室員は山本（石橋）和多留、三枝敏郎、(故)浪川　良で、研究は、サツマイモを加害するサツマイモネコブセンチュウに関する研究が主体であった。

---

*）近藤鶴彦（松阪市、元　三重県農業技術センター）
Tsuruhiko KONDO: Studies of the southern root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (KOFOID & WHITE) on sweet potato in the former Kaijo Experiment Station.

1957年（昭和32年）3月、近藤室長は三重農試へ転出し、その後の室長は、国井喜章(1957～1969年)、西澤　務(1969～1976年)、後藤　昭(1977～1981年)と引継がれ、この間室員として試験研究に参加したのは、氣賀澤和男、石橋信義、土橋貞夫、浪川　良、増田道雄、大島康臣、清水　啓、長島利仁、鶴岡　勇、後藤耀一郎、百田洋二、稲垣春郎の諸氏で、鴻巣本場および海上試験地を舞台に、線虫の形態ならびに分類、線虫の生態、生理および被害、線虫の薬剤防除等に関する広範囲の試験研究が展開されるようになったのである[6,7]。

II．海上試験地における主な研究成果の概要

1．甘藷畑におけるサツマイモネコブセンチュウ *Meloidogyne incognita* の季節的消長[3]

1949年1月～1950年12月、千葉県旭市江ヶ崎の海上試験地の甘藷畑において、サツマイモネコブセンチュウの生息密度の季節的消長を調査した。

生息密度の消長は、Baermann法により50ｇの土壌から分離した第2期幼虫数の増減を以てあらわし、地表下25cmまでの土壌を5層に分けて調査し、同時に、採取した土壌中に含まれるサツマイモの根の中のネコブセンチュウの寄生虫態を観察した。

第2期幼虫の土壌中への游出は、冬季においてはきわめて少数であるが、翌春5月には、発生が顕著となり、サツマイモ植付後しばらくは、游出が少なくなるが、7月中下旬には第2世代の第2期幼虫が孵化し、8月中旬または9月上旬に最高の生息密度を示す。秋季地温の下降とともに幼虫游出数は漸減し、サツマイモ掘取後は、きわめて少数となる。

夏季においては、地表近くの幼虫生息密度がきわめて低く、下層において高密度であるのに対し、10～11月においては、上層において比較的高密度となる。このような生息密度の垂直分布の変動は、サツマイモの根の分布と密接な関係があるように思われる。

夏季の高温に伴う土壌の乾燥は、ネコブセンチュウの第2期幼虫を死滅させ、土壌への游出を激減させるもののようである。

2．サツマイモにおけるサツマイモネコブセンチュウの寄生度、増殖および被害の品種間差異

1943～1956年の14年間にわたり、サツマイモネコブセンチュウの被害激甚地である海上試験地の圃場において、本線虫に対するサツマイモの抵抗性ならびに本線虫によるサツマイモの被害の品種間差異について解析を行い、本線虫防除対策としてのサツマイモネコブセンチュウ抵抗性品種系統の利用性について検討した。

(1)　サツマイモにおけるサツマイモネコブセンチュウ寄生度の品種間差異[4]

サツマイモネコブセンチュウの寄生顕著な赤鹿児島、鹿児島、関東14号、農林1号などの品種のいずれかを前年に栽培し、ネコブセンチュウの増殖をはかっておいた圃場に、サツマイモの在来種ならびに全国各地の甘藷育種試験地で育成された品種系統を栽培し、各品種系統におけるサツマイモネコブセンチュウの寄生度を比較調査した。サツマイモの栽培は、試験地周辺農家の慣行法に近い方法をとり、栽植密度は、畦幅60cm、株間30cm、植え付けは、主として5月中下旬、掘り取りは主として10月中下旬～11月上旬に行った。試験区の面積および配列は、1943～1949年においては、従来寄生度が異ると考えられた代表品種を意識的に適宜挿入した1区33m²の1区制、1950年には、1区約7m²、3区制の乱塊法、1951～1953年には、1区16.5m²、4区制の乱塊法のほか1953年に1区9.9m²、3区制の乱塊法とした。

サツマイモネコブセンチュウの寄生度は、根こぶ指数、茎寄生率と茎寄生密度、いも寄生率といも寄生密度および根寄生率と根寄生密度の調査等によった[4]が、いずれの方法を用いても、サツマイモの品種系統間に顕著な寄生度の差が認められた。

(2)　サツマイモの品種とサツマイモネコブセンチュウの増殖[5]

サツマイモの諸品種系統の間に、サツマイモネコブセンチュウの寄生度のきわめて明瞭な差異が認められることは、前述[4]のとおりであるが、このような本線虫の寄生度を異にするサツマイモの品種系統について、根における本線虫の侵入および発育の状況を観察することにより、寄生度の品種間差異の実態を探索し、さらに、サツマイモの品種が、圃場における本線虫の増殖にいかなる影響を及ぼすかを調査した。

本線虫は、サツマイモのいずれの品種系統の根にも侵入し得るが、侵入後の発育は、寄生度の高い品種ほど順調で、寄生度のきわめて高い品種では、卵のう密度きわめて高く、産卵可能の雌成虫にまで発育する歩留まりがきわめて高いのに対し、寄生度のきわめて低い品種では、卵のうの形成数もきわめて少なく、産卵可能の雌成虫に達する歩留まりがきわめて低く、本線

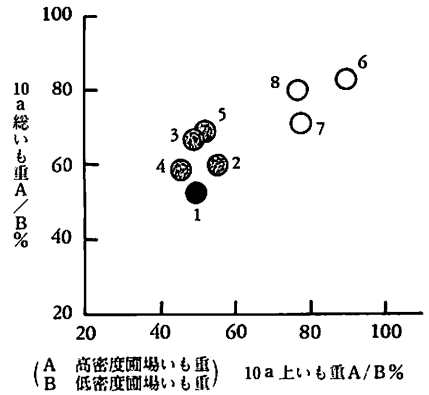
虫に対するサツマイモの抵抗性が品種によって明らかに異なることを認めた。

圃場における本線虫の増殖は、栽培品種の本線虫の抵抗性と関連して、品種によりきわめて顕著な差が認められ、本線虫抵抗性のきわめて弱い関東14号を栽培した区では、抵抗性のきわめて強い農林5号を栽培した区にくらべ、本線虫は、はるかに高い生息密度を示し、後者においては、Baermann法によって分離された幼虫数は、年間を通じてきわめて少数であった。

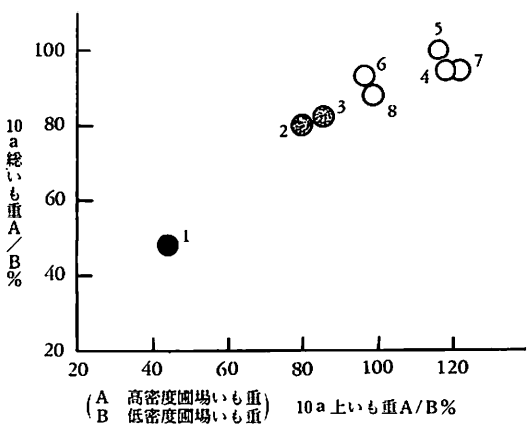
(3) サツマイモネコブセンチュウによるサツマイモの被害（減収度）の品種系統間差異

サツマイモネコブセンチュウの寄生によるサツマイモの減収度の品種系統間差異をみるために、1951～1953年においては、本線虫の生息密度の高い圃場（A）と低い圃場（B）とを設け、前者（A）に対する後者（B）のサツマイモの収量比率（A/B%）を各品種系統の総いも重および上いも重（1個100g以上のいもの重量）の10a当たり収量について、サツマイモネコブセンチュウの寄生度との関係において比較した。ただし、この場合のネコブセンチュウ寄生度は、本線虫の高密度圃場での各品種系統の根こぶ指数を用いた（第1～3図）。

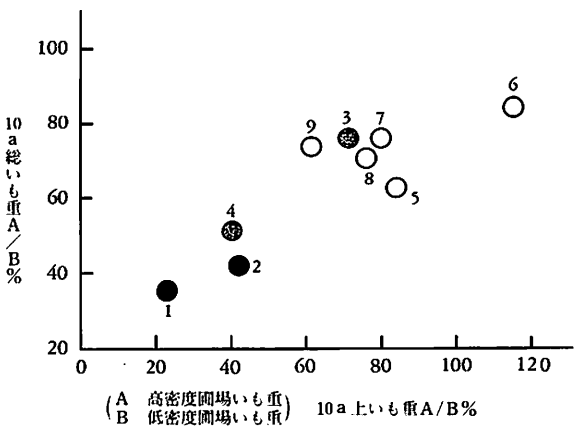
第1～3図によれば、いも重のA/B%は、根こぶ指数の低い品種系統ほど高く、したがって、減収率は、根こぶ指数の低い（本線虫抵抗性の強い）品種系統ほ



第2図　サツマイモネコブセンチュウの寄生度を異にするサツマイモの品種系統間における被害（減収度）の差異（1952）
供試品種系統と（根こぶ指数）
1：関東14号（85%）、2：関東35号（60%）、
3：岐阜1号（52.5%）、4：沖縄100号（47.5%）、
5：ナカムラサキ（27.5%）、6：農林5号（0%）、
7：関東34号（0%）、8：農林7号（0%）



第1図　サツマイモネコブセンチュウの寄生度を異にするサツマイモの品種系統間における被害（減収度）の差異（1951）
供試品種系統と（根こぶ指数）
1：関東14号（100%）、2：シロセンガン（45%）、
3：沖縄100号（45%）、4：農林2号（0%）、
5：農林5号（0%）、6：関東32号（0%）、
7：関東33号（0%）、8：農林9号（0%）



第3図　サツマイモネコブセンチュウの寄生度を異にするサツマイモの品種系統間における被害（減収度）の差異（1953）
供試品種系統と（根こぶ指数）
1：関東14号（95%）、2：鹿児島（90%）、
3：関東38号（40%）、4：沖縄100号（35%）、
5：九州16号（15%）、6：関東37号（12.5%）、
7：農林2号（0%）、8：農林3号（0%）、
9：農林5号（0%）

ど低く、被害が少いことが推定された。

3．殺線虫剤D-Dによるサツマイモネコブセンチュウ防除効果試験[8]。

米国産殺線虫剤D-Dは、わが国では、1948年(昭和23年)、サツマイモネコブセンチュウの被害激甚地海上試験地において、はじめて試験された。

(1) 試験方法

面積3.3m²のコンクリート框に、サツマイモネコブセンチュウ被害圃場の砂壌土を入れ、30cm間隔千鳥、深さ15cmの孔に、所定量の薬液を注入し、覆土した。なお、薬剤注入区の一部は、覆土後、地表に、1区(3.3m²)当たり約18lの水を散布した。

薬液注入は7月3日、1週間後地表を撹拌、7月24日サツマイモ関東14号の苗を挿植した。注入後挿植までの地下10cmの地温（10時）は、24℃～30.3℃であった。11月2日、サツマイモ掘取調査を行った。

(2) 試験結果

殺線虫効果は、D-D 1孔当たり2.7ml注入区において最も著しく、サツマイモの根こぶ指数は、D-D 1孔当たり1.8ml注入区、クロルピクリン注入区、無処理区のいずれよりも顕著に低かった（第1表）。

D-D注入区は、各区とも薬害なく、初期生育きわめて良好であったが、クロルピクリン注入区は、初期生育が無処理区よりも劣り、薬害が認められた。

いも(塊根)の収量は、殺線虫効果の最も顕著であったD-D 1孔当たり2.7ml注入区において最も優れ、殺線虫効果のはるかに劣る本剤1孔当たり1.8ml注入区では顕著に劣った。また、クロルピクリン1孔当たり2.7ml注入区では、殺線虫効果が不十分であるとともに初期生育抑制が見られたので、いも（塊根）の収量は、無処理よりも著しく劣った。

各薬剤処理区において、水散布（水封）区の方が水無散布区よりもやや収量が少くなっているのは、水散布区では、初期生育においてやや徒長の傾向が見られたことと関連するのではなかろうか。

本試験では、サツマイモネコブセンチュウに対するD-Dの防除効果は、30cm間隔千鳥、深さ15cmに、1孔当たりD-D 2.7mlを注入した場合に最も顕著で、有望と思われた。

D-Dの試験は、さらに1951年（昭和26年）まで継続され、一般圃場における本剤実用化上の諸問題なども検討されている。

第1表　試験結果（1948年）

処理別	根こぶ指数	挿植後35日目（8月30日）15株当総茎長	同左15株当分枝数	11月2日のいも収量（15株当）	
				いも数	いも重
無処理A	100%	2,045cm	159	23	1,181g
無処理B	80	2,768	180	27	2,081
クロールピクリン 2.7ml	72.5	1,772	179	21	900
クロールピリン 2.7ml、水散布	45	1,821	139	10	562
D-D 1.8 ml	90	4,686	220	37	2,325
D-D 1.8 ml 水散布	70	5,005	203	35	2,100
D-D 2.7 ml	12.5	4,252	222	58	5,212
D-D 2.7 ml 水散布	5	5,513	209	62	4,687

（備考）薬量は1孔当りの注入量を示す。

むすび

1．海上試験地は、砂壌土からなる平坦で広い圃場に恵まれ、サツマイモ減収の主因となったサツマイモネコブセンチュウが高密度に分布していたので、圃場の管理と試験研究の遂行にはきわめて好適な条件下にあった。

2．甘藷畑における「サツマイモネコブセンチュウの季節的消長」の調査では、サツマイモに寄生しながらの本線虫の生息密度の増減の実態を、或程度まで把握することができた。

3．サツマイモネコブセンチュウによるサツマイモの減収率は、根こぶ指数の低い（本線虫抵抗性の強い）品種系統ほど低く、被害が少いことが推定された。

4．1948年、わが国ではじめて実施されたD-Dの試験では、サツマイモネコブセンチュウ発生土に、30cm間隔千鳥、深さ15cmの孔に、1孔当たりD-D 2.7mlを注入した場合、最も殺線虫効果が高く、サツマイモの収量も最高であった。

引用文献

1）後藤和夫（1942）日植病報 11, 172-185.
2）井上　平（1978）指定試験事業50年史, 421-422.

3）近藤鶴彦（1957）防虫科学 22, 144-149.
4）近藤鶴彦（1972）日線虫研誌 1, 14-17.
5）近藤鶴彦（1972）日線虫研誌 2, 16-19.
6）農林省農事試（1971）「海上試験地」のおもな成果.
7）農水省農事試（1981）農事試験場研究史, 172-178.
8）農林省千葉農事改実（1948）昭和23年度甘藷根瘤線虫防除試験成績概要, 17-22.（謄写）

我が国線虫研究の国際協力史*

1．農業関係

国井喜章（農事試）は1963～64年の間、海外技術協力事業団（OTCA）派遣のコロンボプラン稲作チームの線虫専門家として、マラヤの水田地域におけるイネネモグリセンチュウの分布およびこの線虫とイネのPenyakit Merah（赤枯病）との関連を調査した。その結果、マレイ半島の各地で、赤枯病発症イネ、対照の健全イネともに多数の本線虫を検出したが、赤枯病発症との関連は明確に出来なかった[11]。

タイ国における畑作物の線虫の種類、線虫害、その防止法と関連して、熱帯農業研究センターは樋田幸夫を長期（1984、1986～90年）派遣し、短期として佐野善一（1989年、九州農試）、水久保隆之（1990年、農環研）を送って研究協力を行った[26]。内容は、主要有害線虫の種類および被害畑作物の概括的調査[21]、線虫害の実態調査、主要畑作物の被害解析[22]、ネコブセンチュウの耕種的防除[23]、クワ根ぐされ発生桑園の線虫相調査などである。水久保は分類同定、佐野はネコブセンチュウの同定および耕種的防除に関して調査助言し、樋田が総括の筆頭となった[26]。

インドネシアでは、国際協力事業団派遣の形で西澤務（農技研）が作付体系に係る豆類研究の一環として線虫の生態に関する指導助言を行った（1982年）。その中ではジャワ島主要ダイズ地帯の線虫発生調査を行い、ダイズシストセンチュウ（*Heterodera glycines*）、その他を検出した。その他の作物についても線虫の発生調査を行い、ダイズではサツマイモネコブセンチュウに対する品種間の抵抗性検定を行った[20]。

一戸　稔（1976年）はブラジルへコショウの病害研究のため渡航するにあたり、事前にインドネシアのスマトラ島ランポン州とバンカ島を訪れ、バンカ島のこの作物におけるネコブセンチュウの問題を指摘した[7]。

フィリピン、ミンダナオ島の香料作物パチョリの異常について、国際協力事業団は大島康臣（農研センター）を短期派遣（1987年）した。本圃における連作障害の病徴が明らかにされ、ネグサレセンチュウ*Pratylenchus brachyurus*と病菌との複合病害であることが示唆された。

インドネシアの工芸作物の病害研究強化協力の一環として、国際協力事業団は百田洋二（農研センター、1989年、1990年）に短期調査を依頼した。香辛料・薬用植物の線虫調査を行い、その結果では西カリマンタン（ボルネオ）、バンカ島のコショウのyellows病の主因としてのバナナネモグリセンチュウ（*Radopholus similis*）の関与が問われている。クローブ、パチョリについても調査し、被害解析試験の必要性を示し、必要な基礎技術の移転を行った。

大韓民国では、三井　康（北農試、1986年）は国際協力事業団の依嘱により、ビニール被覆栽培が線虫発生に及ぼす影響を調査した。限られたビニールハウスでネコブセンチュウの発生が見られた。線虫捕食菌についても調査を行い、線虫の培養法を指導した。

南米大陸では一戸（農技研）が1974～75年（2か月間）熱帯農業研究センターからブラジル国サンパウロ大学およびアマゾンに派遣され、コショウのほか各種作物の線虫調査を行い、コショウでのネコブセンチュウの超過密寄生を報じた[4, 5]。その後同国へ中園和年（農技研）が熱研センターより短期派遣され（1976年）、引き続いて1977～79年の間サンパウロ大学において、主にサトウキビの線虫の生態とコーヒーの線虫に関する研究協力を行い[19]、ブラジル線虫学会で日本における線虫研究史を紹介した[17]。また、調査地のサトウキビ畑から1新種（*Xiphidorus parthenus* MONTEIRO, LORDELLO & NAKASONO, 1981）が発見記載された。中園はブラジルにおける線虫問題を総括し[18]、以後の研究協力のための参考資料とした。

一戸（農技研）は、サンパウロ大学へ中園を送った後、国際協力事業団の依嘱により1976～1979の3年間にわたって、アマゾン流域のパラ州トメアスーの日系移民入植地の試験場（アマゾナス熱帯農業総合試験場）で、コショウ（ピメンタ）栽培における線虫管理の問題研究に尽力した。その報告書では、イネ科草本の敷き草（マルチ）によるピメンタの樹容積の増大とピメンタの収量増、苗植付け時の殺線虫剤処理、対抗植物を用いた草生栽培の効果が記録されている[8, 9, 10]。

三井　康（北農試）は国際協力事業団の依嘱でブラ

*）後藤　昭（日科情報株式会社）
Akira GOTOH: History of the international cooperation on nematode researches.

ジリアに近いセラード農牧研究センターの線虫研究施設において、連邦区内セラード地域の線虫捕食菌の調査を行った。

一方、サンパウロ州に隣接するパラナ州でも、パラナ州農学研究所において、熱帯農業研究センターによる研究協力がおこなわれた。線虫では大島康臣（熱研派遣、1981～83年）、後藤　昭(農事試、1980年、熱研、1984～86年）が研究に従事した。パラナ州の主要作物寄生性線虫に関する同定分類で、大島はコーヒーネコブセンチュウ（*Meloidogyne exigua*）を検出し、大島・後藤はコーヒー等でのサツマイモネコブセンチュウ等の寄生を示した[2]。さらに後藤らは主要線虫を同定し[3]、後藤は同定用マニュアルを作成するとともに、サツマイモネコブセンチュウの生態を追究した。

ウルグアイでは、日本・ウルグアイ野菜研究プロジェクトが設けられていたが、皆川　望（農環技研）は国際協力事業団の短期専門家として1983年に同国の野菜・果樹・畑作物等の線虫相を調査し、トマト・ジャガイモのネコブセンチュウ、イチゴのクルミネグサレセンチュウ、ニンニクのナミクキセンチュウの被害および*Pratylenchus scribneri*のサトウキビ、自然草地における発生分布を報告した[16]。

2．林業関係

真宮靖治（林試）は1977年に熱帯農業研究センターよりフィリピンに派遣され、ベンゲットマツの枯損原因の調査で線虫等に関する検討を行い、キクイムシの加害性が再確認された[12]。

マツノザイセンチュウが日本で問題となり、その研究が進むにつれて諸外国でも関心が高まった。

台湾政府（日台交流協会）の要請を受けて遠田暢男は1987年に台湾に赴き、本線虫の分布調査を行い、病徴鑑別および総合防除について指導した[1]。

中国へは林試の真宮（1985年）が国際協力事業団を通して北京林業大学へ招かれ、本線虫にかかわる研修会の講師をつとめ、同時に情報収集を行った。南京周辺の現地調査で、本線虫の発生を確認している[15]。

また、真宮（1980年）は科学技術庁中期在外研究員としてアメリカ全土を対象とした本線虫の研究集会に参加し、各地訪問、現地調査を行った[13, 14]。

フランスの在アンチーブ国立農業研究所へも科学技術庁より真宮（1980年）が派遣された。その折、ニセマツノザイセンチュウは検出されたが、マツノザイセンチュウの分布は見出していない[13, 14]。

3．むすび

国際協力ではカウンターパートの育成、供与機器の有効利用等を通してその効果が問われる。本稿ではそれらを具体的に示すには至らなかったが、日本からの線虫研究者の長期派遣は、タイ国、およびブラジル国（アマゾニア農試、サンパウロ大、パラナ州農研）であったことを付記しておく。

引用文献

1）遠田暢男（1988）森林防疫　**37**, 161-166.
2）後藤　昭（1985）Informe da Pesquisa No. 58, 10 pp. Fundaçao IAPAR, Brasil.
3）後藤　昭&Carneiro, R. G.（1987）第31回応動昆大会講要 60.
4）一戸　稔（1975）日線虫研誌　**5**, 36-40.
5）Ichinohe, M.（1976）JARQ　**10**(1), 17-20.
6）一戸　稔（1976）今月の農薬　20(3), 1-5.
7）一戸　稔（1976）国際協力事業団業務資料　**393**, 1-15.
8）一戸　稔（1979）国際協力　1979-7, 45-50.
9）一戸　稔（1980）北日本病虫研報 **31**, 1-8.
10）一戸　稔（1984/85）Agric. Ecosys. Environ. **12**, 271-283.
11）国井喜章（1964）*Rice Culture in Malaya*, Summary of Symposium on Rice Culture in Malaya, Kyoto, Sept. 1964, OTCA, Tokyo, Japan, 59-62.
12）真宮靖治（1977）森林防疫 **309**, 191-195.
13）真宮靖治（1981）森林防疫 **349**, 65-70.
14）真宮靖治（1981）森林防疫 **468**, 7-10.
15）真宮靖治（1985）森林防疫 **413**, 145-150.
16）皆川　望 & Maeso-Tozzi, D.（1990）日線虫研誌 **20**, 44-50.
17）中園和知（1978）III Reun. Bra. da Nematol. Esc. Sup. Agr. Mossoro, RN, Brasil. Col. Moss. LX II, 19-35.
18）中園和年（1980）熱研集報 **36**, 25-34.
19）中園和年・Lordello, R. R. A., Monteiro, A. R., & Lordello, L. G. E.（1979）IV Reun. Bra. Nematol. Soc. Bra. Nematol. Inst. Biol. SP. 33-46.
20）西澤　務（1989）*Report on Japan—Indonesia Joint Agricultural Research Project*, JR 84-87, 165-185 (JICA).
21）樋田幸夫（1986）第30回応動昆大会講要　192.
22）樋田幸夫（1989）第65回熱農学会講要　18-19.
23）樋田幸夫（1989）第33回応動昆大会講要　45.
24）樋田幸夫（1989）Thai Phytopathology **9**(1), 39-45.
25）樋田幸夫（1990）Proc. Mungb. Meet. **90**, 141-145.
26）Toida, Y., Keereewan, S., Sano, Z., Mizukubo, T., Iemwimangsa, M. & Chunram, C.（1990）Studies on prevention of crop damage caused by nematodes in Thailand. 熱帯農研・タイ国農務省, 107pp.

II　分類と分布

ティレンクス科線虫の分類と分布*

ティレンクス科（Tylenchidae 科）のメンバーは耕地、原野、林地を問わず国内に広く分布し、高頻度に検出される。これらの生態やその農業上の実害はほとんど知られていない。しかし、この群は Tylenchina 亜目のなかでは祖先的（原始的）な形質を多く保持していると考えられており[1,4,17]、本科の理解が Tylenchida 目の系統発生の考察—ひいては分類体系の基礎になっているという意味で重要なグループである。

科の定義

GERAERT と RASKI による科の定義[2]を以下に示す。

体長0.33～1.3㎜；**細長く**体環を有す。側線数は0、2、3、4、6が主だが、SEM により多数の側線が見いだされるものもある（例えば *Malenchus* 属）。唇部輪郭は通常高く丸く体環が認められる（例外もある）；唇部骨格の発達は弱い。**口針は通常細く短い**（3～20 μm）、明瞭な口針節球を有す（例外 *Psilenchus* 属等）。双器開口部形態は極めて多様だが概して後方に伸びる縦長の深裂となる；唇部に稀に剛毛（sensillae）が存在する（*Atylenchus* 属）。幻器に似た構造（陥没せず、丸くクチクラで覆われる）が陰門の付近に認められる。**前部食道は細い**；中部食道球は紡錘形で筋肉質でない場合が多い（一部では球形で筋肉質）；中部食道弁の発達程度は様々である；**食道狭は狭く長い**；**食道葉は左右対称で洋梨形の後部食道球を形成する**（例外 *Epicarinema* 属と *Cephalenchus* 属の一部）。食道部末端に腸に迫り出す噴門がある。排泄孔は半月体の近傍に、神経環は食道狭の水準にある。貯精嚢には丸いものから長いものまで様々な型が見られる；卵巣に直接つながる型とくびれる型がある；精子は丸く直径2 μm 以下。**雌の生殖系は単卵巣型即ち前卵巣型**（例外 *Psilenchus* 属、*Atylenchus* 属等）；**子宮は四軸柱型**（4列の細胞が並ぶ）；陰門部体幅より短い後部子宮嚢が存在する（稀に欠如）。雄の交接刺は基部で膨らみ腹方に湾曲する；導帯は単純；尾翼は総排出腔の部位に限定され、尾端まで延びることはない（*Miculenchus* 属では欠如）。**尾部は長く円錐形、ほとんどの場合細長く、先端は糸状**、さらに毛状になる場合もある；尾部形態に性的二型はない。

研究史

Tylenchidae 科の概念は、めまぐるしく変わってきた[15]。植物寄生性、食菌性、昆虫寄生性の系列の線虫の全てが、一時期、Tylenchidae 科に属していた。Tylenchidae 科は ÖRLEY (1880) により *Tylenchus* 属 (BASTIAN, 1865) に基づく科として提案され、他に *Tylopharynx* 属、*Aphelenchus* 属の2属を含んでいた。ÖRLEY の *Tylenchus* 属は現在の Tylnchina 亜目をおおよそ代表している。FILIPJEV (1934) は Tylenchidae 科に5亜科：Diplogasterinae、Tylopharynginae、Tylenchinae、Hoplolaiminae、Sphaerulariinae を含めた。FILIPJEV の科は、現在は亜目、上科或場合には亜科になっており、彼の Tylenchinae 亜科は部分的に現在の Aphelenchina 亜目、Tylenchina 亜目、Criconematoidea 上科、Tylenchidae 科のメンバーを含んでいた。FUCHS (1937) は前述の Tylenchidae 科から *Aphelenchus* 関連群だけを外して上科に上げた。CHITWOOD と CHITWOOD (1937) は Tylenchidae と Allantonematidae の2科を含む Tylenchoidea 上科を提案した。THORNE (1949) は *Aphelenchus* 関連群と *Tylenchus* 属関連群を一つの目とし、初めて Rhabditida 目と区別した。Tylenchidae 科は Hoplolaiminae、Pratylenchinae、Tylenchinae の3亜科に分けられた。THORNE の体系は Tylenchidae 科の近代的概念の出発点になった。THORNE の亜科のカテゴリーは GOLDEN (1971) では上科に昇格している。GOLDEN の Tylenchidae 科には7亜科：Dactylotylenchinae、Tylodorinae、Psilenchinae、Sychnotylenchinae、Anguininae、Tylenchinae、Ditylenchinae が含まれていた。

近年の体系の比較と問題点

1）近年の3体系の構成上の相違点

ANDRÁSSY[1]、SIDDIQI[17]、GERAERT と RASKI[2]の体系が近年の Tylenchoidea 上科の代表的な体系である（第1表）。GERAERT と RASKI の体系は、MAGGENTI ら[6]が提出した Tylenchina 亜目の体系の一部として

*）水久保隆之（農業環境技術研究所）
Takayuki MIZUKUBO: Tylenchidae-Comparison of recent systematics and distribution in Japan.

第1表　Tylenchidae 科の体系の比較

ANDRASSY (1976)	SIDDIQI (1986)	GERAERT & RASKI (1987)
Tylenchoidea 上科	**Tylenchoidea 上科**	**Tylenchidae 科**
Tylenchidae 科	**Tylenchidae 科**	
Tylenchinae	Tylenchinae	**Tylenchinae 亜科**
Tylenchus	*Tylenchus*	*Tylenchus*
Aglenchus	*Aglenchus*	*Michulenchus*
Cephalenchus	*Coslenchus*	*Filenchus*
Filenchus	*Discotylenchus*	*Malenchus*
Irantylenchus	*Filenchus*	*Irantylenchus*
Malenchus	*Irantylenchus*	*Polenchus*
Miculenchus	*Polenchus*	*Allotylenchus*
Ottolenchus	*Sakia*	*Cucullitylenchus*
Tylodorinae	Boleodorinae	**Ecphyadophorinae亜科**
Tylodorus	*Boleodorus*	*Ecphyadophora*
Anguinidae 科	*Basiria*	*Lelenchus*
Anguininae	*Neopsilenchus*	*Ecphyadophoroides*
Anguina	Thadinae	*Epicharinema*
Cynipanguina	*Thada*	*Mitranema*
Diptenchus	*Neothada*	**Tylodorinae 亜科**
Ditylenchus	Duosulcinae	*Tylodorus*
Paranguina	*Duosulcius*	*Eutylenchus*
Pseudohalenchus	*Allotylenchus*	*Macrotrophorus*
Sychnotylenchinae	*Duotylenchus*	*Cephalenchus*
Neoditylenchus	*Malenchus*	*Campbellenchus*
Sychnotylenchus	*Miculenchus*	**Atylenchinae 亜科**
Atylenchidae 科	*Mukazia*	*Atylenchus*
Pleurotylenchinae	*Neomalenchus*	*Aglenchus*
Pleurotylenchus	*Ottolenchus*	*Pleurotylenchus*
Atylenchinae	*Zanenchus*	*Antarctenchus*
Atylenchus	**Ecphyadophoridae 科**	*Gracilancea*
Psilenchidae 科	Ecphyadophorinae	*Coslenchus*
Basiriinae	*Ecphyadophora*	**Boleodorinae 亜科**
Basiria	Ecphyadophoroidinae	*Boleodorus*
Basiroides	*Ecphyadophoroides*	*Psilenchus*
Neopsilenchus	*Mitranema*	*Basiria*
Psilenchinae	*Tenunemellus*	*Neopsilenchus*
Psilenchus	**Atylenchidae 科**	*Atelylenchus*
Antarctenchus	Atylenchinae	*Neothada*
	Atylenchus	*Duotylenchus*
	Eutylenchinae	*Basirienchus*
	Eutylenchus	
	Tylodoridae 科	
	Tylodorinae	
	Tylodorus	
	Campbellenchus	
	Cephalenchus	
	Imphalenchus	
	Pleurotylenchus	
	Epicharinematinae	
	Epicharinema	
	Gracilancea	

提案された。この体系の Tylenchina 亜目は、1981年の MAGGENTI の提案[5]に沿って ANDRÁSSY や SIDDIQI の体系の複数の目を一つの目に統合するところから出発している。このため、この体系のカテゴリー（目、科、属などの分類階層の総称）はそれ以前の2体系に比べて1ランクずつ繰下がっている。したがって、GERAERT と RASKI の Tylenchidae 科は、比較した二つの体系の Tylenchoidea 上科とほぼ等価になる。以下では、これらのランクが異なる三つの体系のカテゴリーを、Tylenchid で総称することにしたい。

構成員の内容では、SIDDIQI および GERAERT と RASKI の Tylenchid は共通している（但し、SIDDIQI に見られる属の幾つかを GERAERT と RASKI は単一の属に統合した：例えば後者の *Filenchus* 属は、*Ottolenchus*、*Zanenchus*、*Discotylenchus*、*Duosulcius* を含む）。両者と ANDRÁSSY の Tylenchid の間には明白な隔たりがある：前二者は、Tylenchid から ANDRÁSSY の Anguinidae 科（*Ditylenchus* 属を含む）を除外し、代わりに *Ecphyadophora* 属関連群を科または亜科として加えた。Anguinidae 科のメンバーは、概して双器が横長の裂け目である点、受精嚢が生殖管上に同列に並んでいる点、尾部が円錐型で短い点、精子に多量の細胞質がある点、顎突起や幻器が一般に欠如する点で Tylenchid と区別され、SIDDIQI では別亜目に、GERAERT と RASKI では Tylenchina 亜目の別の科におかれた。一方、Ecphyadophorinae 亜科には食道腺と腸の重複がなく、双器が縦に長いなどの特徴がみられる。RASKI ら[16]は双器や食道部形態の一般的類似を根拠としてこの群を Tylenchid

に含めるよう提案した。更に、GERAERT と RASKI[2]は Tylenchinae 亜科と形質状態の共有が多い *Lelenchus* 属（SIDDIQI では *Filenchus* 属のシノニムであった！）を Ecphyadophorinae 亜科に含め、その Tylenchidae 科との架け橋としての役割を強調している。

2）SIDDIQIおよびGERAERTとRASKIの分類哲学の相違

SIDDIQI[17]の体系と MAGGENTI らのグループ[2,4,6]の体系は異なった分類哲学に基づいている。前者は分岐学（cladistics：HENNIG（1950）が提唱）の手法に立ち、一方、後者は MAYR（1969）に代表される進化分類学（evolutinary taxonomy）の立場を採っている。両学派とも、カテゴリーの基礎を系統発生に置いているが、分岐学派は系統樹の分岐関係以外の要素のカテゴリーへの混入を排除し、姉妹群（同じ祖先から枝別れした同等の群）を必ず同等のランクに置く。そこで、分岐学の考え方を分類体系へ厳格に適用すれば無数の細分されたカテゴリーが必要になる。一方、進化分類学派は分岐関係（clade）のみならず、進化的段階（grade）をも重視してカテゴリーを形成するため、進化のレベルが著しく異なると判断されれば、彼らは姉妹群を敢えて別のランクに置く。SIDDIQI[17]と MAGGENTI らのグループ[2,4,6]の間には系統発生の大枝の認識でも重視する形質の違いに基づく若干の相違があるが、彼らの分類体系の相違には、この分類哲学の立場の相違が大きく反映しているように思う。

3）Tylenchid の下位カテゴリーの問題

上で検討したように、SIDDIQI および GERAERT と RASKI の分類哲学は互いに異なっている。残念ながら、彼らは Tylenchid の内部の系統発生や、彼らが Tylenchid の下位のカテゴリーを決定した過程に言及しなかった。筆者は、両者とも彼らの下位のカテゴリーの系統発生を明らかにできなかったものと推測する。SIDDIQI および GERAERT と RASKI の Tylenchid はおよそ同じ種で構成されているが、両者の下位のカテゴリーの構成員は、甚だしく入れ替っている。高次のカテゴリーの系統発生の場合と同様、低次の系統発生の推論にも形質進化の極性の決定が不可欠であるが、Tylenchina 亜目の諸形質の進化の傾向は、LUC ら[4]が認めているように低次分類群には当てはまらない。Tylenchid 自体が多くの祖先的形質状態で特徴付けられている上に、概して進化した形質状態で特徴づけられる属においても、個々の種の形質には先祖返りを想定しなければ説明がつかない原始的な形質状態が頻繁に現れる。例えば、Tylenchidでは後方に長く延びる縦型の双器形態が属間に広く分布することが知られるが、双器形態は既存属の中で多様性を示している。*Filenchus* 属の双器は様々なバリエーションを持つ縦に長い型の他に小孔状のタイプもあり、Ecphyadophorinae亜科の一部属の双器は完全に小孔状である。小孔状の双器形態がTylenchina亜目の祖先状態と想定されている[4]ので、縦型の双器はTylenchidの大多数の群に固有な派生形質と考えられるが、属のレベルでの小孔状の形態の不均等な分布は過去のある段階で先祖返りがあったことを想像させる。形質の先祖型への回帰が起こった時点を特定する作業は、低次の分類群であるほど困難になる[11]。また、属を分ける形質のなかには、その進化の傾向が明らかでないものもある（GERAERT と RASKI[2]は口針錐長の口針長に対する割合に基づいて *Filenchus* 属（約1/3）と *Tylenchus* 属（約1/2）を区別した）。これらの状況は、二つのTylenchid の下位の分類群が共に根拠のある系統発生に基づいた設定ではなく、各々の理論的基盤とは無関係に類型的に認識されていることを示唆している。Tylenchid の低次カテゴリーは今後も変動すると予想される。

Tylenchidae 科の属の国内分布

今村[3]は、東京大学の水田から *Tylenchus* 属の 5 種：*T. gracilis* DE MAN, 1880, *T. apapillatus* IMAMURA, 1931, *T. intermedius* DE MAN, 1880, *T. filiformis* BÜTSCHLI, 1873 および *T. leptosoma* DE MAN, 1880 を報告した。このうち *T. gracilis* と *T. apapillatus* は各々 *Hirschmanniella imamuri* および *H. oryzae*（イネネモグリセンチュウ）に変わり、*T. intermedius* は *Ditylenchus* 属に移された。今日、Tylenchid に属すると認められるものは残る 2 種のみであるが、その同定は正しくない（それらの種名は記載が不完全であるため確定できないが、*Filenchus* 属のメンバーだと思われる）。以降、Tylenchid 類の分類は、MIZUKUBO[7,8,9]、MIZUKUBO と MINAGAWA[10,11,12,13]、MIZUKUBO と NAKASONO[14]による報告が現れるまで顧みられなかった。日本で正式に報告された Tylenchid の属は 6 属：*Filenchus* 属[8,9,13]、*Coslenchus* 属[10]、*Aglenchus* 属[7]、*Lelenchus* 属[7]、*Cephalenchus* 属[7,12]および *Psilenchus* 属[14]のみである。以下で述べる Tylenchid の主要属の国内における分布と寄主

には、農環研所蔵標本から得られた未発表データも含めた。

Filenchus 属：11種が確認された：*F. vulgaris* (BRZESKI, 1963); *F. cylindricus* (THORNE & MALEK, 1968); *F. ditissimus* (BRZESKI, 1963); *F. discrepans* (ANDRÁSSY, 1954); *F. helenae* (SZCZYGIEL, 1969); *F. misellus* (ANDRÁSSY, 1958); *F. nakasonoi* MIZUKUBO, 1991; *F. pseudospicatus* MIZUKUBO, 1991; *F. quartus* (SZCZYGIEL, 1969); *F. takachihoensis* MIZUKUBO, 1991; *F. thornei* (ANDRÁSSY, 1954) (*Filenchus japonicus* MIZUKUBO & MINAGAWA, 1986 は *F. vulgaris* のシノニムである可能性が高い)。本属の種は北海道から沖縄まで全国に隈なく分布し、次の作物根圏土壌から見いだされている：ダイコン、ニンジン、ブロッコリー、サトイモ、ネギ、エンドウ、レタス、フキ、トマト、バレイショ、ダイズ、アブラナ、ムギ、オカボ、エンバク、リンゴ、カキ、ウメ、温州ミカン、ハッサク、チャ、キク、ツツジ、モウソウチク。草地・原野・林地からも高頻度で検出されている（例えば、アブラガヤ、アザミ、コクサギ、ミズナラ等の根圏土壌から検出報告がある)。

Malenchus 属：種の同定報告はない。本属の種は北海道、本州（秋田、岩手、宮城、福島、茨城、千葉、長野、静岡、三重、和歌山、奈良、兵庫)、四国(高知)、九州（長崎)、沖縄（本島）から検出され、全国的に分布するものと思われる。これらは次の植生の土壌から分離されている。耕地：キャベツ、アスパラガス；草地・原野：芝、スミレ、ヨモギ、ノギク；林地：ササ、サクラ、スギ、マツ類、ツガ、ツバキ、ツツジ、カエデ類、カンバ類、ブナ、カシ類、その他。

Ecphyadophora 属および近縁属：種の同定報告はない。本属または近縁属の種は北海道、本州（福島、茨城、千葉、長野、静岡、愛知、和歌山、兵庫)、九州（長崎、熊本、大分、鹿児島)、沖縄（本島、石垣島、西表島）から検出され、全国的に分布するものと考えられる。これらは以下の植生の土壌から分離されている。耕地：カンショ、キク、ブドウ、ウメ、バナナ(石垣)、クリ；草地・原野：スミレ、ススキ、ササ、ヨモギ、ハイビスカス(石垣)；林地：シダ類、サクラ、ミズナラ、カエデ類、マツ類、スギ、キハダ、カシ類、アセビ、クマイチゴ、サンショウ、クロベ、ダンコウバイ、シモツケ、ズミ、トウヒ、イヌマキ他多数。

Lelenchus 属：*L. leptosoma* DE MAN, 1880 のみが報告されている。本属の種は本州(茨城、長野、三重、和歌山、奈良)、九州（長崎、熊本、鹿児島）で検出された。以下の植生の土壌から分離されている。耕地：ムギ；草地・原野：ササ、ススキ；林地：シモツケ、イスノキ、イヌヤマワラビ、カクレミノ、リュウキュウマツ、ホソバシケシダ、ランの一種、イチイガシ、アセビ、モミ、イノデ、フキ、キイチゴ、ジゾウカンバ。

Cepahlenchus 属：以下5種が報告されている：*C. leptus leptus* (SIDDIQI, 1963); *C. leptus daisuce* (MIZUKUBO & MINAGAWA, 1985); *C. nemoralis* MIZUKUBO & MINAGAWA, 1985; *C. potamophilus* MIZUKUBO & MINAGAWA, 1985; *C. planus* SIDDIQUI & KHAN, 1984 (RASKI & GERAERT (1987) によれば *C. hexalineatus* のシノニム)。本属の種は北海道、本州(宮城、茨城、長野、三重、和歌山、奈良)、九州（佐賀、長崎、熊本、大分)、沖縄（石垣島）から検出された。以下の植生の土壌から分離されている。耕地：タマネギ、リンゴ、ウメ、フキ、ツツジ；草地・原野：アブラガヤ、ツクシアザミ、ササ、ススキ、スミレ、ヨモギ、イネ科草本；林地：ナルコユリ、アオキ、タカノツメ、フキユキノシタ、サカキ、モミ、キイチゴ、アカソ、カエデ類、マツ類、ミズキ、ヤマグワ、ミズナラ、タニウツギ、カンバ類、サキシマスオウノキ、イタジイ。

Aglenchus 属：*A. ainakamurae* MIZUKUBO, 1989 のみが正式に報告されている。本属の種は北海道、本州（福島、茨城、千葉、長野、静岡)、九州（長崎）から検出され、以下の植生の土壌から分離されている：カキ、ススキ、イラクサ、ホテイチク、リョウブ、ケヤマハンノキ、ウリハダカエデ、サンショウ。検出頻度は低い。

Coslenchus 属：本属からは *C. costatus* (DE Man, 1921) と *C. japonicus* MIZUKUBO & MINAGAWA, 1984 のみが報告されている。検出記録には北海道、本州(秋田、岩手、福島、茨城、千葉、栃木、長野、静岡、愛知、和歌山、兵庫)、四国（香川、高知)、九州（福岡、長崎、熊本)、沖縄（石垣島、西表島）があり、全国的に分布するものと思われる。これらは以下の植生の土壌から分離されている。耕地：サトウキビ、ムギ、ネギ、カキ、ウメ、ブドウ、イチジク、ツツジ；草地・原野：芝、ススキ、アザミ、ヨモギ、イタリアンライグラス、クマザサ、ギシギシ、ハマダイコン、ハマウ

ド；林地：コクサギ、センペルセコイア、スギ、クス、ヤブツバキ、ヒサカキ、イヌマキ、カエデ類、ブナ、カシ類、ハリギリ他。

Psilenchus 属：*P. bilineatus* MIZUKUBO & NAKASONO, 1987 のみが報告されている。この属の種は本州(茨城、和歌山、富山、愛知)、沖縄(本島、石垣島)に分布し、以下の植生の土壌から分離されている。耕地：チューリップ、ブドウ、レタス；草地・原野等：ツツジ、ジンチョウゲ、ニッケイ、イノデ、キョウチクトウ、タチアワユキセンダングサ。

Basiria 属：本属の未同定種2種が沖縄県(耕地：作物不明)と大分県(原野：植生不明)からそれぞれ検出された。

主要属の検索表

1 卵巣は前後2本 ……*Psilenchus*
(唇部に横長の双器；口針節球しばしば欠如)
— 卵巣は一本…… 2
2 極く細長い(a＝57-180(平均値))；雄の尾翼は垂れ下がる…… 3
— 通常の細さ(a＜60(平均値))；雄の尾翼は半円形または狭い…… 4
3 唇部は平たくない；双器は見えない……
……*Ecphyadophora* (双器は唇盤上)
— 唇部は平たい；双器は縦の裂け目……
……*Ecphyadophoroides* (口針長6-12μm)
4 口針は長い(14-22μm) ……*Cepahlenchus*
(唇部はくびれる；側帯の側線は概ね6本)
— 口針は短い(6-15μm) …… 5
5 双器は横裂型で唇部側面にある ……*Basiria*
(口針節球は稀に欠如；尾端は稀に棍棒状)
— 双器は縦裂型あるいは見えない…… 6
6 体表は多数の縦走隆起に囲まれる …*Coslenchus*
(腟壁が肥厚する；半球形の陰門蓋がある)
— 体表を囲む縦走隆起はない…… 7
7 腟壁が肥厚する；半球形の陰門蓋がある……
Aglenchus (側帯の側線は3本：後部子宮嚢欠如)
— 窒壁は薄い、陰門蓋は欠如するか目だたない… 8
8 口針錐は口針の約50%長 ……*Tylenchus*
(V'値[頭端-陰門長/頭端-肛門長]＝76.2±3.1%)
— 口針錐は口針の約1/3 (30-40%) …… 9
9 概してずんぐり(a＝18-33)；体環の刻みは深い
…*Malenchus* (側線は2本に見えるものが多い)
— 細長い(a＝25-93：平均値30-60)；体環の刻みは浅い……10
10 体環概して明瞭；唇部は低く体環あり；双器は縦型の場合も波状でない；側線2、3、4本……
……*Filenchus*
(a値概して30-43(平均値)；口針節球は丸い；
背部食道腺開口部は口針節球に接近する)
— 体環きわめて不明瞭；唇部は高く体環無し；双器は縦型で長く波状；側線は2本または欠如……
……*Lelenchus*
(a＝43-58(平均値)；唇部は上下に平たい)

属名の後に括弧書きで検索表に現れなかった形質を付記した。属の詳しい同定には、GERAERT と RASKI[2]の検索表を参照されたい。

引用文献(抜粋)

1) ANDRÁSSY, I. (1976) *Evolution as a Basis for the Systematization of Nematodes.* Pitman Publishing, London, 288 pp.
2) GERAERT, E. & RASKI, D.J. (1987) Revue Nématol. **10**, 143-161.
3) IMAMURA, S. (1931) J. Coll. Agr., Imper. Univ. Tokyo. **11**, 193-240.
4) LUC, M., MAGGENTI, A.R., FORTUNER, R., RASKI, D.J. & GERAERT, E. (1987) Revue Nématol. **10**, 127-134.
5) MAGGENTI, A.R. (1981) *General Nematology.* Springer Verlag, New York, 372 pp.
6) MAGGENTI, A.R., LUC, M., RASKI, D.J., FORTUNER, R. & GERAERT, E. (1987) Revue Nématol. **10**, 135-142.
7) MIZUKUBO, T. (1989) Jpn. J. Nematol. **19**, 18-31.
8) MIZUKUBO, T. (1991) Edaphologia **45**, 15-22.
9) MIZUKUBO, T. (1991) Edaphologia **46**, 17-24.
10) MIZUKUBO, T. & MINAGAWA, N. (1984) Jpn. J. Nematol. **14**, 28-39.
11) MIZUKUBO, T. & MINAGAWA, N. (1985) Jpn. J. Nematol. **15**, 14-25.
12) MIZUKUBO, T. & MINAGAWA, N. (1985) Jpn. J. Nematol. **15**, 26-40.
13) MIZUKUBO, T. & MINAGAWA, N. (1986) Jpn. J. Nematol. **16**, 1-9.
14) MIZUKUBO, T. & NAKASONO, K. (1987) Jpn. J. Nematol. **17**, 54-56.
15) RASKI, D.J. & MAGGENTI, A.R. (1983) In: *Concepts in Nematode Systematics.* (STONE, A. R., et al., eds.) Academic Press, London, 131-142.
16) RASKI, D.J., MAGGENTI, A.R., KOSHY, P.K. & SOSSAMMA, V.K. (1980) Revue Nématol. **3**, 297-304.
17) SIDDIQI, M.R. (1986) *Tylenchida Parasites of Plants and Insects.* Com. Agr. Bur., Slough, 645 pp.

シストセンチュウの分類およびレース*

1．はじめに

近年の分類に従えば、シストを形成する植物寄生性線虫の一群はHeteroderidae科のHeteroderinae亜科（1991年現在、18属121種）の一部に含まれる。そのうち我が国に産する種は*Heterodera avenae*（ムギシストセンチュウ）、*H. elachista*（イネシストセンチュウ）、*H. glycines*（ダイズシストセンチュウ）、*H. trifolii*（クローバシストセンチュウ）、*Globodera hypolysi*（ヨモギシストセンチュウ）、*G. rostochiensis*（ジャガイモシストセンチュウ）の2属6種に過ぎず、その他に*H. latipons*、*Cactodera cacti*（サボテンシストセンチュウ）の記録がある[9,10,15,16,19,20,31]。また、同亜科に属し、シストを形成しない*Cryphodera* spp. と*Verutus mesoangustus*[14]の発生が知られている。

シストの分類・形態学の研究は、走査型電子顕微鏡[21]、分子生物学および多変量解析等の新たな手法の導入に伴う化学的分類、数量分類等の知見の集積によってめざましい発展を遂げつつある。分類体系については多くの議論の余地を残しつつも、系統分類に立脚した、合理的で客観的な体系の試案も提示され、一つの方向性が見られる[3,28]。

応用分野に目を向けると、シストセンチュウの防除手段として抵抗性品種が育成されているが、線虫個体群によってはこれらの品種に寄生性を有することが判明している[22]。数種のシストセンチュウには同種内で寄生性を異にするタイプが存在しており、これらはbiological race、physiological race、geographycal race、あるいは単にrace、pathotype等と種々に呼ばれている[6]。

レースについても、寄生性の差異、形態的変異、アイソザイムパターンの変異など様々な点からの検討が進められている。

本文に先立ち、種々の文献をご恵与下さいました農業研究センター大島康臣線虫害研究室長に厚く御礼申し上げる。

*）清水 啓（東北農業試験場）・百田洋二（北陸農業試験場）
Kei SHIMIZU and Yoji MOMOTA: Taxonomy and race problems of cyst nematodes.

2．分　　類

a）歴史概要

シストセンチュウとネコブセンチュウは共通祖先を持つと云われてきた。1909年以来、これらの線虫は同属と見なされてきたが、1949年CHITWOODはネコブセンチュウを*Meloidogyne*属として定義し直し、*Heterodera*とは別個のものと位置づけた[4]。1956年にはCHITWOODらは、新たに*Meloidodera*属を記載し、この属を上記2属をむすぶ「中間的なシスト非形成種」としている[5]。

*Heterodera*と*Meloidogyne*の間の密接な関係は、この中間的な属によってだけでなく、雌の長期間の定着寄生性、性的二型の存在、雄の尾翼欠如、寄主の多核養育細胞の形成などの共通点によってもうかがえる。Heteroderinae亜科とMeloidogyninae亜科の密接な関連を認める一方で、Tylenchida目の中で雌が肥大して球形となる線虫、即ち、*Tylenchulus*、*Rotylenchulus*、*Nacobbus*といった属との系統発生関係も検討された。「Tylenchina亜目の再評価」の中で、LUCらは、Heteroderinae亜科とMeloidogyninae亜科の発生の違いを強調し、Heteroderidae科をHeteroderinae亜科（*Heterodera*：シスト形成線虫、*Meloidodera*：シスト非形成線虫等18属）、Meloidogyninae亜科（*Meloidogyne*：ネコブヤンチュウ）およびNacobboderinae亜科（*Nacobbodera*、*Meloinema*、*Bursadera*）の3亜科に分類した[13]。

一方、*Heterodera*と*Meloidogyne*は系統発生的に「遠く離れている」という別の考え方がある[29]。そこでは、雌と雄の特徴的な性的二型は共通しており、尾翼欠如はそれに伴う二次適応と考えられた。このようなことから、WOUTSはHeteroderidae科（*Heterodera*、*Meloidodera*他）およびMeloidogynidae科（*Meloidogyne*）の二つの独立した科を提唱した[27]。WOUTSはHeteroderidae科はぜん虫状体形、双卵巣型、体環、短尾長、大型双器、縦唇部条溝を備えていることから、Hoplolaiminae亜科より生じたと想定した。宿主反応、食道、クチクラ、唇部形状、その他の電顕形状から、*Heterodera*と*Meloidogyne*間の相違および*Heterodera*と*Hoplolaimus*が共通の祖先を持つ

可能性を論じた。

Heteroderinae 亜科内部の系統発生関係をめぐる議論を見ると、主として古典的形質（形態）に基づく仮説は FERRIS および WOUTS により提唱された[7, 28]。BALDWIN および SCHOUEST は多数の新形質（生理、生化学等）および古典的形質のより詳細な分析をパソコン上で系統解析ソフトウェアを用いて行った[3]。その結果、Heteroderinae 亜科に複数の属からなる三つの族、Sarisoderini、Ataloderini、Heteroderini を設けた。一方、これと並んで単一属から成る Verutini、Criphoderini および Meloidoderini の三つの族を設け、これらは対等の姉妹グループに位置づけられた。これら 3 族（属）は一つの共通祖先に起源するとされた。加えるに、*Atalodera* および *Heterodera* は一つの共通祖先に収斂するものとされた。Heteroderinae 亜科内部と同様にシストセンチュウ、ネコブセンチュウおよびヤリセンチュウの系統関係について形態学、発生学および分子生物学的な研究が進むことによって作業仮説として出されているものが近い将来、事実として確認されるようになるだろう。

Heteroderinae 亜科は18属を含むが、農業上の主な有害線虫は、*Heterodera*、*Globodera* および *Punctodera* のシスト形成属 3 属である。

b）属の検索

属の検索表（一部は種まで）は下に示した[2]。なお、本亜科のシスト形成属（*Heterodera*、*Globodera*、*Dolichodera*、*Sarisodera*、*Cactodera*、*Punctodera*）の種までの検索表は MULVEY と GOLDEN によって示された[17]。

Heteroderinae 亜科の属の検索表

1．陰門の位置は亜赤道帯にある…… 2
陰門の位置は末端にある…… 3
2．雌は腎臓形である……*Verutus* 属（3 種）
雌は腎臓形ではない……*Meloidodera* 属（6 種）
3．シストを形成しない（雌成虫遺体内に卵を保有しない）…… 4
シストを形成する（なめし皮化した雌成虫遺体内に少なくとも卵を保有する）……13
4．肛門と陰門間の距離は35μm …… 5
肛門と陰門間の距離は35μm 以上……10
5．第 2 期幼虫の食道腺葉の直径は太く、体腔を満たす…… 6
第 2 期幼虫の食道腺葉の直径は細く、体腔直径の1/3である …… 7
6．雌の尾端は球形である…*Hylonema* 属（1 種）
雌の尾端には陰門錐がある…… 8
7．雌の尾端には陰門錐が無いか微小である……
……*Thecavermiculatus* 属（4 種）
雌の尾端には陰門錐がある…*Atalodera* 属（5 種）
8．雌体表面中央部には条溝のクチクラ模様がある ……*Rhizonema* 属（1 種）
雌体表面中央部には条溝のクチクラ模様がない …… 9
9．雌のクチクラ模様はジグザグ……
……*Sarisodera* 属（3 種）
ジグザグは無く、粗い表面と縦の溝がある……
……*Ekphymatodera* 属（1 種）
10．雌の体中央部のクチクラは明瞭な条溝を呈する……11
雌の体中央部のクチクラは明瞭な条溝は無い…12
11．成熟雌はレモン型、突出した陰門錐がある……
……*Bellodera* 属（1 種）
成熟雌は球形で、陰門錐は無いかあっても貧弱である ……*Cryphodera* 属（5 種）
12．成熟雌は球形で、末端の突出は無いかあっても貧弱である ……*Thecavermiculatus andinus*
成熟雌は球形で、末端の突出は明瞭である……
……*Camelodera* 属（1 種）
13．シストは陰門部に窓を欠く……
……*Afenestrata* 属（2 種）
シストは陰門部に窓がある……14
14．シストの肛門部に窓がある……
……*Punctodera* 属（3 種）
シストの肛門部に窓を欠く……15
15．シストの陰門部に 2 つの半窓がある……
……*Heterodera* 属（62種）
シストの陰門部の窓は 1 つである（円窓型）…16
16．雌の末端の陰門錐の突出はやや弱い……
……*Cactodera* 属（12種）
雌の末端の陰門錐は欠如、末端は球形……17
17．雌のクチクラ模様はジグザグ……
……*Globodera* 属（13種）
雌のクチクラ模様はすじ状
……*Dolichodera* 属（1 種）

3．レ　ー　ス

シストセンチュウのレースはジャガイモシストセンチュウ（*Globodera rostochiensis*）、ジャガイモシロシストセンチュウ（*G. pallida*）、ムギシストセンチュウ（*Heterodera avenae*）、ダイズシストセンチュウ（*H. glycines*）が世界的に良く調べられており、わが国でもムギシストセンチュウを除く他の種類についてレースの報告がある[1, 8, 11, 12, 23, 24]。

レースは1組の判別寄主の中で、各々の寄主に対する線虫個体群の増殖程度を予め設けた基準に従って分類し、決定される。用いる寄主が多いとそれだけレースも細分化されることが多く、このため混乱が生じた。そこで、世界的に統一した基準（判別寄主、試験法等）に従って試験を行うこととされている。

シストセンチュウの種類別に判別寄主とレースおよび分布を第1～2表にまとめた。

a）ジャガイモシストセンチュウと近縁種のレース

レースの判別寄主には *Solanum* 属の4種7系統を用い、増殖率が1以上を＋、1以下を－としており、レースは第1表の基準にしたがって決定される。*G. rostochiensis* では Ro1～Ro5 の5レース、*G. pallida* では Pa1～Pa3 の3レースが知られており、わが国には Ro1 のみが分布する。ペルーからは Pa1～Pa3 とさらにこの他に、別の基準による3レースが分布する。遺伝の表現型で分類すると、判別寄主の番号順に、1は H_1、2はAとB、3、4、5および7は複合遺伝子、6は H_2 となる。

b）ダイズシストセンチュウのレース

レースの決定は、ダイズシストセンチュウ抵抗性ダイズ4品種を用いて、これら4品種に対する寄生度を

第1表　ジャガイモシストセンチュウおよびジャガイモシロシストセンチュウのレース[a]と判別寄主および分布

判別寄主[b]	レース Ro1	Ro2	Ro3	Ro4	Ro5	Pa1	Pa2	Pa3
Solanum tuberosum（感受性品種）	＋	＋	＋	＋	＋	＋	＋	＋
1．*S. andigena* CPC1673 (gene H_1)	－	＋	＋	－	＋	＋	＋	＋
2．*S. kurtzianum* KTT60-21-19	－	－	＋	＋	＋	＋	＋	＋
3．*S. vernei* G-LKS 58.1642/4	－	－	－	＋	＋	＋	＋	＋
4．*S. vernei* (VT[n])[2]62.33/3	－	－	－	－	±	－	－	＋
5．*S. vernei* 65.346/19	－	－	－	－	－	＋	＋	＋
6．*S. multidissectum* P55/7 (gene H_2)	＋	＋	＋	＋	＋	－	＋	＋
7．*S. vernei* 69.1377/94	－	－	－	－	－	－	－	－
日本（北海道）	＊[c]							
英国	A					B		E
オランダ	A	B	C	F			D	E
ドイツ	Hil.	Obe.			Har.			Fre. Cha.

注）a）*Globodera* 属の場合は通常パソタイプを用いるが本稿ではレースに統一した。
b）KORTら[12]による。
c）点線以下は各国に発生が報告された統一基準以前のレース（旧称）を示し、アルファベットまたは固有の呼称が国により異なる。＊は特に固有名がないことを示す（以下の表も同じ）。
Hil.＝Hiltrup, Obe.＝Obersteinbach, Har.＝Harmerz, Fre.＝Frenswegen, Cha.＝Charvorney.

第2表　ダイズシストセンチュウのレースと判別寄主および分布

判別寄主[a]	レース 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Pickett	－	＋	－	＋	＋	＋	－	－	＋	＋	－	－	－	＋	＋	－
Peking	－	＋	－	＋	－	－	－	－	－	－	＋	＋	＋	＋	－	＋
PI88788	＋	＋	－	＋	＋	－	＋	－	－	－	＋	－	－	－	＋	＋
PI90763	－	－	－	＋	－	－	＋	＋	＋	＋	－	＋	－	＋	＋	＋
日本	＊		＊		＊											
韓国	＊				＊											
米国	＊	＊	＊	＊	＊	＊	＊		＊	＊				＊	＊	＊

注a）GOLDENら[9]による。

感受性ダイズ品種「Lee」の寄生度で除し、10%以上であれば＋、10%を切れば－として第2表の基準を設定した[8]。従来知られていたのはレース1からレース5までの5種類だが、近年これ以外にも寄生性を異にする個体群の存在が明らかにされてきた。わが国には1、3および5の3レースが分布し、検出される割合はそれぞれ13%、85%、2%となっている。在来の抵抗性系統、「下田不知」の抵抗性は、わが国に発生するレース1（島根個体群を除く）およびレース5の全てとレース3の一部によって打破される[23]。単一圃場の個体群の単シストに由来する線虫の寄生性にも差異が認められた。このことはレースの混在を示唆している。抵抗性品種「Peking」で7世代継代飼育すると、この品種に対する寄生指数が当初の22倍に増加した[25]。

c）ムギシストセンチュウおよび近縁種のレース

ムギシストセンチュウとムギに寄生する近縁2種については、エンバク6品種、オオムギ9品種、コムギ6品種およびライムギ1品種の合計22品種・系統を判別寄主として日本、ヨーロッパ、オーストラリア、北アメリカおよびカナダに分布するレースが明らかにされている[6]。その他3種類の牧草を判別寄主に加えることによって判明した別の五つのレースがインドから報告されている。わが国のムギシストセンチュウには *H. avenae* および *H. latipons* の2種類があり、前者はコムギに良く寄生し、エンバクにはほとんど寄生しないところから、ヨーロッパに分布する種類とはレースが異なることが予想された。国際判別寄主への寄生性の試験結果から、本種はレースHa31に近似していることが後に判った[24]。オーストラリアに分布するレースは卵のふ化のための低温要求性が低く、日本およびヨーロッパ等にみられるレースとは生態的特徴が異なる。

d）レース間の形態の差異

ダイズシストセンチュウの第2期幼虫では、体長、尾長および尾端長等はそれらの計測値がレースによって異なり、これらの値を用いたレースの判別が試みられた[16, 26]。

e）生化学的手法および核酸分析の同定・分類への応用[6]

電気泳動法（2次元ゲルおよび免疫ディスク）により、蛋白パターン、酵素（酸性フォスファターゼ、エステラーゼ、マレイン酸脱水素酵素）バンド等が各種シストで明らかにされ、免疫学的手法により、*G. rostochiensis*-*G. pallida*、*H. schachtii*-*H. trifolii*、*H. cruciferae*-*H. carotae*-*H. goettingiana* の各々の種間における識別が可能となった。これらの手法で注意を要する点は、材料に用いる線虫の発育ステージおよび宿主植物が同じものとなるように揃えることである。種間よりもパソタイプ間の識別はより難しい。即ち、同一パソタイプ内にも変異性が存在するためである。*G. pallida* の核酸切断片は同種の二つのパソタイプのものとは交雑可能であるが、第3番目のパソタイプ、*G. rostochiensis* のパソタイプ、*Heterodera* 属の3種および *Meloidogyne* 属の2種とは交雑しなかった。

引用文献

1）ANDERSEN, S. (1959) Nematologica **4**, 91-98.
2）BALDWIN, J. G. & MUNDO-OCAMPO, M. (1991) In: *Manual of Agricultural Nematology* (NICKLE, W. R., ed.), Dekker, New York, 275-362.
3）BALDWIN, J. G. & SCHOUEST, L. P., Jr. (1990) System. Parasitol. **15**, 81-106.
4）CHITWOOD, B. G. (1949) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **16**, 90-104.
5）CHITWOOD, B. G., HANNON, C. J. & ESSER, R. P. (1956) Phytopathology **46**, 264-266.
6）DROPKIN, V. H. (1988) Annu. Rev. Phytopath. **26**, 145-161.
7）FERRIS, V. R. (1979) Am. Zool. **19**, 1195-1215.
8）GOLDEN, A. M., EPPS, J. M., RIGGS, R. D., DUCLOS, J., FOX, A. & BERNARD, R. L. (1970) Pl. Dis. Reptr. **54**, 544-546.
9）ICHINOHE, M. (1952) Oyo-Dobutsugaku-Zasshi **17**, 1-4.
10）一戸　稔（1955）北海道農試報 **48**, 46-53.
11）INAGAKI, H. (1979) Jpn. J. Nematol. **9**, 1-4.
12）KORT, J., ROSS, H., RUMPENHORST, H. J. & STONE, A. R. (1977) Nematologica **23**, 333-339.
13）LUC, M., MAGGENTI, A. R. & FORTUNER, R. (1988) Revue Nématol. **11**, 159-176.
14）MINAGAWA, N. (1986) Appl. Entomol. Zool. **21**, 277-282.
15）百田洋二（1979）日線虫研誌 **9**, 73-74.
16）百田洋二・稲垣春郎（1980）24回応動昆大会講要　107.
17）MULVEY, R. H. & GOLDEN, A. M. (1983) J. Nematol. **15**, 1-59.
18）OGAWA, Y., OHSHIMA, Y. & ICHINOHE, M. (1983) Jpn. J. Nematol. **12**, 41-46.
19）OHSHIMA, Y. (1974) Jpn. J. Nematol. **4**, 51-56.
20）大島康臣・百田洋二・滑水　啓（1981）日線虫研誌　**10**, 52-53.
21）OTHMAN, A. A., BALDWIN, J. G. & MUNDO-OCAMPO, M. (1988) Revue Nématol. **11**, 53-63.
22）ROSS, J. P. & BRIM, C. A. (1957) Pl. Dis. Reptr. **41**, 923-924.

23) 清水　啓・三井　康 (1985) 北海道農試研報　141, 65-72.
24) 清水　啓・百田洋二・大島康臣・三井　康 (1987) 日線虫研誌　17, 42-47.
25) TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1975) J. Nematol. 7, 356-363.
26) 湯原　厳・桜井　清 (1971) 北海道農試報　99, 89-96.
27) WOUTS, W. M. (1973) Nematologica 18, 439-446.
28) WOUTS, W. M. (1985) System. Parasitol. 7, 295-328.
29) WOUTS, W. M. & SHER, S. A. (1971) J. Nematol. 3, 129-144.
30) YAMADA, E., TAKAKURA, S. & TEZUKA, H. (1972) Jpn. J. Nematol. 2, 12-15.
31) 横尾多美男 (1966) 佐賀大農彙　22, 105-109.

ネコブセンチュウの形態分類およびレース研究の現状と問題点*

はじめに

ネコブセンチュウ（*Meloidogyne* spp.）は、寄主の根にこぶを形成し、その成育を阻害し、場合によってはこれを枯死させる。ネコブセンチュウは世界的に広く分布し、農業生産上最も重要な植物寄生性線虫となっている[52, 53]。

ネコブセンチュウの種の同定は、防除対策上また様々な生物学的研究の基礎として重要である。一部の種では同一種内の寄主範囲等を異にする個体群がレースとして区別される。レースの存在は、被害回避のための作付体系の策定、抵抗性品種の利用、育成等防除対策を立てる上で種と同様の意味を持つ。

本稿ではネコブセンチュウの形態的分類の発展経過を概観し、我が国における現状を解説する。またレース研究の現状についても触れる。

1．CHITWOODによる*Meloidogyne*属の確立

CHITWOODが1949年にネコブセンチュウ属（*Meloidogyne* GOELDI, 1887 (1892)）を確立するまでの研究史をCHITWOOD[12]、WHITEHEAD[67]の記述に基づいて述べる。

ネコブセンチュウとして初めて記載された種は、*Anguillula marioni* CORNU, 1879であった。1884年MÜLLERは、ネコブセンチュウの一種を*A. radicicola* GREEFF, 1872と同定し、ヘテロデラ属（*Heterodera* SCHMIDT, 1871）に移した。その後ネコブセンチュウは*H. radicicola* (GREEFF, 1872) MÜLLER, 1884と、1932年以後は、GOODEYが種*radicicola*を他属に移したので、*H. marioni* (CORNU, 1879) GOODEY, 1932と呼ばれていた。COBBがネコブセンチュウとシストセンチュウの違いに着目して記載した属、*Caconema* COBB, 1924は*Meloidogyne*属のシノニムとされた。

1949年、CHITWOOD[12]は、ネコブセンチュウは雌成虫がシストを形成しない、体表は横方向の条線で覆われ、会陰部では指紋状になる、第2期幼虫では頭部骨格が発達しない、口針長が短い等の点からシストセンチュウとは別属であることを明らかにした。彼は属名として、*M. exigua* GOELDI, 1887 (1892) を模式種とする*Meloidogyne* GOELDI, 1887 (1892) を採用し、*H. javanica* TREUB, 1885および*A. arenaria* NEAL, 1889、*Oxyuris incognito* COFOIDO & WHITE, 1919を所属させ、*M. hapla* CHITWOOD, 1949を新種として記載して現在に続くネコブセンチュウ分類研究の基礎を確立した。

種小名*radicicola*は、現在ではディチレンクス属（*Ditylenchus* FLIPJEV, 1936）の下に置かれている。上記5種以外の1949年以前に命名されたネコブセンチュウ、*M. marioni* (CORNU, 1879) CHITWOOD, 1949と*M. vialae* (LAVERGNE, 1901) CHITWOOD & OTEIFA, 1952は未確定種として扱われており[26]、記載が不充分で今後種が確定されることはないと思われる。

2．研究の発展経過

1960年代に入ってからは新種の命名が多数行われ、1968年にはWHITEHEAD[67]によって5種の新種記載を含む23種を取りまとめたモノグラフが著された。この中で、かれは既記載の各種の統計解析に耐える計測値を提供した。

1970年代にもネコブセンチュウの新種記載が相次ぎ、36種がESSERら[20]によって取りまとめられた。1975年にはアメリカ合衆国ノースカロライナ州立大学のSASSERによってInternational *Meloidogyne* Project (IMP) が開始された[53, 54, 55]。

1980年代始めには、ネコブセンチュウの既記載種は53種に達した[26]。IMPとも一部関連して第2期幼虫の尾部の形状[37]、雄成虫の体前端の形状[17, 38]、第2期幼虫の体前端の形状[14]等によるネコブセンチュウの分類方法が発表されるようになった。この頃から走査型電子顕微鏡の利用が本格化した。IMPの成果は1985年に2冊の本[10, 54]にまとめられ、世界のネコブセンチュウの種類と分布、被害の実態が解明された。ネコブセンチュウの種類数は、1987年、JEPSON[40]による世界のネコブセンチュウの分類・同定に関する著書では54種が、1992年現在では72種が認められる。

近年の新種記載は、変異の大きい*M. arenaria*（アレ

*）荒城雅昭（九州農業試験場）
Masaaki ARAKI: Present status of the morphological taxonomy of *Meloidogyne* spp., with reference to their races.

ナリアネコブセンチュウ)[13, 19, 48]や *M. graminis* SLEDGE & GOLDEN, 1964 等の種の細分化が中心となる傾向にある。前者から分離、記載された種としては *M. hispanica* HIRSCHMANN, 1986、*M. morocciensis* RAMMAH & HIRSCHMANN, 1990 等、後者から分離された種としては、*M. marylandi* JEPSON & GOLDEN, 1987、*M. maritima* JEPSON, 1987 等が上げられる。

M. incognita var. *acrita* CHITWOOD 1949 (＝*M. i. acrita, M. acrita*)、*M. elegans* DA PONTE, 1977、*M. grahami* GOLDEN & SLANA, 1978、*M. wartellei* GOLDEN & BIRCHFIELD, 1978 はサツマイモネコブセンチュウのシノニムとされた[40]。JEPSON はこのうち *grahami* と *wartellei* を亜種名として残した[40]。地理的隔離が認められる場合以外、亜種の採用には、特に変異の大きいサツマイモネコブセンチュウでは慎重を期す必要があろう。

一時 *M. graminis* 等一部の種が雌成虫が会陰隆起を持ち角皮が厚いこと等から、*Hypsoperine* SLEDGE & GOLDEN, 1964 とされた[56]が、これには *Meloidogyne* 属との決定的な違いがなくシノニムとされた[40]。

ネコブセンチュウの核型および染色体数と関連付けて、生殖方法や寄主範囲から類推されるネコブセンチュウの系統や進化が論議される。現在ネコブセンチュウは、染色体数の少ない種から倍数性種へ、両性生殖性の種から減数分裂型単為生殖性、体細胞分裂型単為生殖性の種へ、狭い寄主範囲のものから広い寄主範囲のものへと進化したと考えられている[63, 64, 66]。キタネコブセンチュウでは 4 倍体で体細胞分裂型単為生殖のものは 2 倍体で減数分裂型単為生殖を行うものより第 2 期幼虫が大型であることが明らかにされた[65]。この例は核型と形態の変異が関連する例として注目される。しかしこれまでのところ、種の範囲を越えてネコブセンチュウの系統、進化と関連する形態的特徴は知られていない。ネコブセンチュウの系統を構築、論議して行けるような形態的特徴が見出せないか、さらに検討する必要がある。

世界のネコブセンチュウの分類研究は、1960～70年代が雌成虫の会陰紋中心の記載、分類および第 2 期幼虫、雄成虫の光学顕微鏡による記載、分類の時代、1980年代が走査型電子顕微鏡による各ステージの頭部正面像等の記載の時代と区分できよう。走査型電子顕微鏡による形態の記載も大抵の種に行きわたりつつあると見られる。ネコブセンチュウの形態分類の発展方向としては、Nemaid[21]のようなコンピュータープログラムや画像処理装置を利用した計測および同定の自動化が指向されよう。

3．形態分類上重要な形質

CHITWOOD[12]が記載図示した雌成虫の会陰紋、口針等、第 2 期幼虫の体長、a 値、c 値等、雄成虫の体長、交接刺長等の形質は今日でも原記載等に必ず記載されるが、数値には統計処理がなされていなかった。最近の論文では、主な計測値は平均値だけでなく計測個体数、レンジ、標準偏差とともに示される。

第 1 表には JEPSON[40]がネコブセンチュウの分類・同定に重要として挙げた形質に筆者が本邦産の種の同定上の有用性を認めた形質を加えて示した。雌成虫の会陰紋は最も重要な形質の一つであるが、他にも第 2 期幼虫の尾長、尾端透明部長、尾部の形状等分類・同定に役立つ形質は多い。

雄成虫は、検出される個体数が雌成虫等に比べ少ないことが多い等、ネコブセンチュウの分類・同定における活用が他のステージに比べ困難である[20]。第 1 表に記した雌成虫および第 2 期幼虫の形質(一部)によって、本邦産のネコブセンチュウ（第 1 図）は充分識別し、同定することができる（荒城、未発表)。

4．我が国における研究の発展経過

我が国におけるネコブセンチュウの初記録は、1894年の安田によるツルレイシに寄生するセンチュウの報告[70]であった。学名は *H. radicicola*、和名は〝恭菜線虫〟が充てられた。1953年までは、ネコブセンチュウに対してはこの学名か *H. marioni* が用いられた。和名は初期には根線虫、ネマトーダ、桑線虫等様々であったが、1937年からは根瘤(コンリュウ)線虫と呼ばれ始め、1943年にはこの和名が定着した[41]。

1953年一戸は、我が国で初めて CHITWOOD[12]に基づいてキタネコブセンチュウ（和名はジャガイモ根瘤線虫とした)の同定を行った[30]。その後相次いでサツマイモネコブセンチュウ[31]、ジャワネコブセンチュウ[50, 51]、アレナリアネコブセンチュウ[51, 71]が我が国から報告された。ネコブセンチュウの和名は、1958年日本植物防疫協会線虫対策委員会によって現在のように定められた[33]。

我が国で 5 番目のネコブセンチュウは、1969年に ITOH らが日本人として初めて記載したリンゴネコブ

第1表　ネコブセンチュウの分類・同定に重要な形質

ステージ	量的形質 最も重要	重　要	有用性有	質的形質 最も重要	重　要	有用性有
第2期幼虫	尾長	体長	a*	尾部の形状	半月体の位置*	頭部側面像；光顕
	尾端透明部長	口針長	c*			口針の形状；光顕
		口針節球の幅**				頭部正面像；電顕**
		口針節球の高さ**	側線数*		直腸膨大部の有無*	
	DGO	排泄孔から				
		体前端までの距離**				
		口針節球から				
		体前端までの距離				
雌成虫	口針長	口針節球の幅**				
		口針節球の高さ**		口針の形状		体の全形
		DGO		会陰紋		
		排泄孔の位置				
雄成虫**	口針長	体長		頭部側面像；光顕	側帯横条溝	尾部の形状
	口針錐の長さ	口針節球の幅		口針の形状；光顕	半月体の位置	交接刺の形状
	DGO	口針節球の高さ		頭部正面像；電顕		
		中部食道球の長さ				
		排泄孔から				
		体前端までの距離				
		頭部体環数				

JEPSON[40]に筆者が重要と考える形質を追加して示す。
*：筆者が付け加えた形質　**：筆者が通常は利用していない形質

第2表　ネコブセンチュウ主要4種およびそのレースの判別寄主に対する反応

ネコブセンチュウの種およびレース（センチュウは省略）	判別寄主					
	タバコ	ワタ	ピーマン	スイカ	ラッカセイ	トマト
サツマイモネコブ						
レース1	−	−	+	+	−	+
レース2	+	−	+	+	−	+
レース3	−	+	+	+	−	+
レース4	+	+	+	+	−	+
ジャワネコブ	+	−	−	+	−	+
キタネコブ	+	−	+	−	+	+
アレナリアネコブ						
レース1	+	−	+	+	+	+
レース2	+	−	−	+	−	+

TAYLOR と SASSER[58]より作成。
判別寄主の品種は、タバコ：NC95、ワタ：Deltapine 16、ピーマン：California Wonder、スイカ：Charlston Grey、ラッカセイ：Florrunner、トマト：Rutgers。

センチュウ（*M. mali* ITOH, OHSHIMA & ICHINOHE, 1969）[36]であった。1967年にはカキツバタに寄生する特異な種が新井[2]、一戸[32]により発見されたが命名はなされなかった。相原らはアメリカ合衆国で我が国から輸出されたツバキ苗から検出、命名された *M. camelliae* GOLDEN, 1979[23]（ツバキネコブセンチュウ）を国内で確認し[1]、1984年に TOIDA と YAEGASHI はスギナミネコブセンチュウ（*M. suginamiensis* TOIDA & YAEGASHI, 1984）をクワから発見、命名した[61]。平野[29]、西澤ら[45]は *M. graminis* (SLEDGE & GOLDEN, 1964)

WHITEHEAD, 1968 を同定し、和名をシバネコブセンチュウとした。

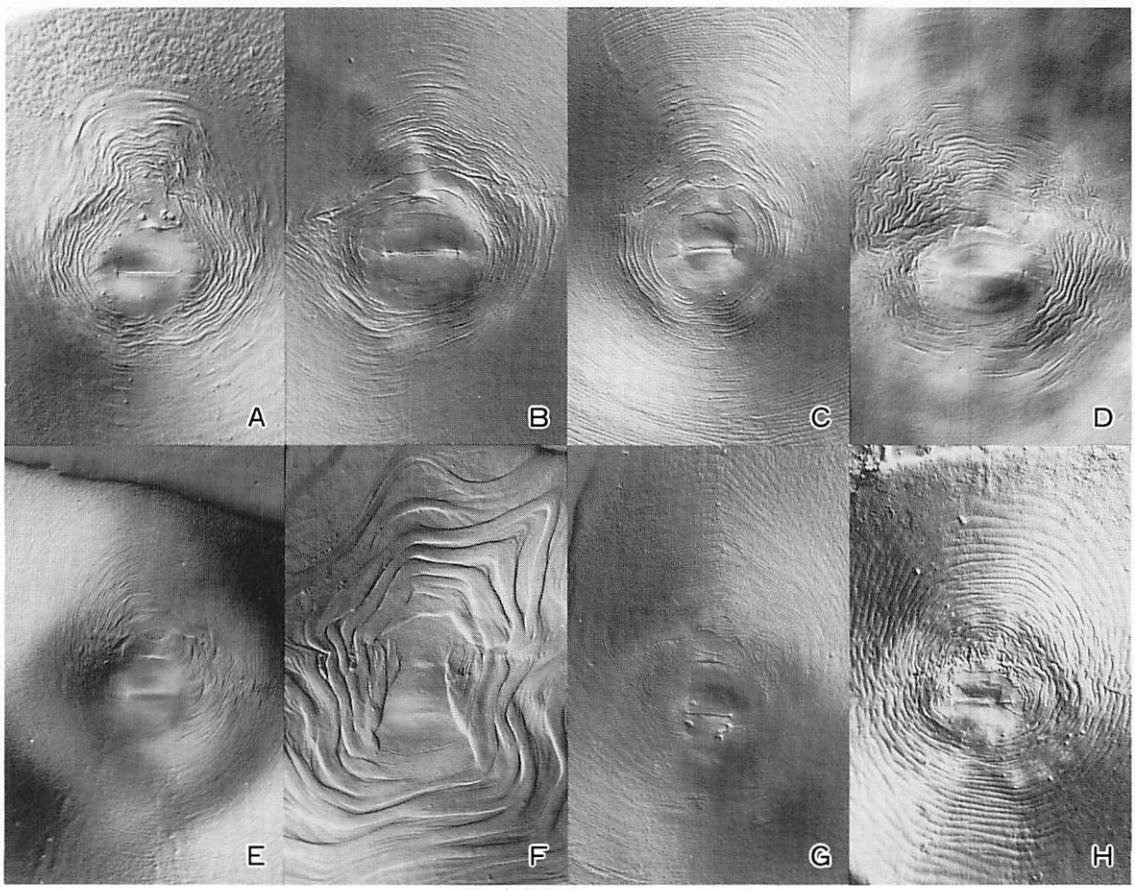
岡本・八重樫[47]、八重樫・岡本[69]はその当時我が国から知られていたネコブセンチュウの第2期幼虫ならびに雄成虫の頭部正面像の観察を行った。ある一定の地域あるいは作目に発生するネコブセンチュウのとりまとめは、長野県[35]、宮崎県[27]の例、クワ[60]での例が挙げられる程度である。

我が国のネコブセンチュウの形態分類研究は、世界の趨勢を反映しながら進歩し、岡本と八重樫の研究からは走査型電子顕微鏡利用の時代に入った。しかし個別的で継続性に欠ける研究が多く、未記載種が放置される等問題点が残されている。

4．我が国における既知種

現在我が国から報告されているネコブセンチュウ8種の雌成虫の会陰紋を、その学名とともに第1図に示した。

サツマイモネコブセンチュウ、ジャワネコブセンチュウ、キタネコブセンチュウは報告例も多く、我が国における分布は確実である[34]。しかし本邦産の個体群については第1表に示した重要形質が論文に発表されたことがない。これらの種は変異が多く、特に後2種は第2期幼虫の体長等により二つのグループに分けられ[8, 9]、その倍数性、生殖方法との関連に興味が持たれる。



第1図　本邦産ネコブセンチュウ8種の会陰紋

A：サツマイモネコブセンチュウ, *M. incognita*　B：ジャワネコブセンチュウ, *M. javanica*　C：キタネコブセンチュウ, *M. hapla*　D：アレナリアネコブセンチュウ, *M. arenaria*　E：リンゴネコブセンチュウ, *M. mali*　F：ツバキネコブセンチュウ, *M. camelliae*　G：スギナミネコブセンチュウ, *M. sugi-namiensis*　H：シバネコブセンチュウ, *M. graminis*

アレナリアネコブセンチュウは確実な発生例が極めて少ない種で、筆者が確認した[6]ガジュツでの発生例以外は再確認できていない。樋田の報告[60]等はトマトに寄生しない未記載の別種[5, 42]であった（樋田・荒城、未発表）。本種はサツマイモネコブセンチュウとの区別が問題となるが、雌成虫の会陰紋の弓状域が低く、背側の条線が側線で内側に曲げられ、第2期幼虫の体長、尾長、DGOがより大きい点で区別できる。

リンゴネコブセンチュウは、雌成虫では会陰紋が細い滑らかな条線で構成され（第1図E）、第2期幼虫でも半月体が排泄孔の後方に位置し、直腸膨大部を欠き、尾長が約30μmと短い点で、スギナミネコブセンチュウ以外の種とは容易に区別できる[61]。クワに寄生する個体群は会陰紋が異なりリンゴに寄生しない等分類学上問題があり[5, 42]、未記載種と考えられる（奈良部・荒城、未発表）。

スギナミネコブセンチュウはリンゴネコブセンチュウと類似するが、トマトに寄生し、雌成虫の会陰紋の条線がさらに繊細、弓状域で条線が屈曲する（第1図G）、第2期幼虫の尾長がさらに短く尾端が丸い点で区別される[61]。

ツバキネコブセンチュウはアメリカ合衆国の植物検疫で発見、記載された種[23]で、後に我が国でも発生が確認された[1]。雌成虫が独特な星型の会陰紋を持ち（第1図F）同定は容易である。

シバネコブセンチュウは会陰紋の条線および側線がはっきりしており、弓状域は低いものから高く角張るものまで見られ、側線で背腹両側の条線が内側に曲げられる[44]（第1図H）。第2期幼虫は半月体が排泄孔の後方に位置し、直腸膨大部を有する。尾長は約60μmと本邦産の種の中では長い。筆者が九州で発見したシバに寄生するネコブセンチュウ[7]は、雌成虫の会陰紋の側線が不明瞭で、第2期幼虫の体長・尾長が短く尾部の形態が異なり、*M. graminis* ではなかった。

この他我が国からは、テムズネコブセンチュウ（*M. thamesi* CHITWOOD, 1952（GOODEY, 1963））の報告もあるが、この種は樋田が自らの記録[59]を訂正した[62]ので我が国のファウナから除かれる。

以上の8種の既記載種とともに、カキツバタ寄生種（荒城、投稿中）をはじめとする3種の未記載種、1種の未記録種（荒城、投稿中）がある。さらにもう1種、ブドウに寄生する未記載種の報告がある[34]。

5．走査型電子顕微鏡の利用

WHITEHEADが記載[67]して以来ネコブセンチュウの分類・同定上有用とされてきたネコブセンチュウの雄成虫および第2期幼虫の頭部の正面像は、走査型電子顕微鏡の利用によって、従前の光学顕微鏡に比べはるかに明瞭な像が得られるようになった[15, 16, 47, 69]。雌成虫の頭部正面像にも分類・同定上の有用性は認められる[18]。

ネコブセンチュウの雌雄成虫や第2期幼虫の口針の形態も走査型電子顕微鏡を利用することにより明らかにされつつあり、EISENBACK[14]、EISENBACKとHIRSCHMANN[17]、EISENBACKら[18]、JEPSON[39, 40]により取りまとめられた。このための手法は繁雑であるが、分類学上の問題点の解決に役立つ場合もあろう。

雌成虫の会陰部の形態が走査型電子顕微鏡によって観察された例[18, 54]では、会陰紋そのものは明瞭に観察されるが、キタネコブセンチュウの尾端の点刻が見えない[18]等失われる情報もある。得られた像の解釈には注意する必要があろう。

6．ネコブセンチュウの寄主範囲およびレース

農業上重要な広い寄主範囲を持つネコブセンチュウは限られた一部の種で、多くの種は限られた少数の寄主に寄生する。ネコブセンチュウ主要4種は広い寄主範囲を持つが、種ごとあるいはレースごとに固有の寄主範囲を示し、第2表に示した6種の標準判別寄主の反応による同定が可能である[58]。

我が国でもサツマイモネコブセンチュウ、ジャワネコブセンチュウ、キタネコブセンチュウの3種は様々な寄主から検出される。ただし筆者の調査では、ジャワネコブセンチュウはダイズ等マメ科作物から検出されることが多い。その他の線虫のうち特に寄主あるいは産地名を冠する種は寄主範囲の狭いものが多い。

同一種であるが寄主範囲が異る等、生理的性質を異にする個体群はレースとして区別される。ネコブセンチュウでは第3表[49]に示した多数のレースが報告されている。キタネコブセンチュウのレースA、Bのように、寄主範囲は同一だが、減数分裂型単為生殖性か体細胞分裂型単為生殖性かで区別されるレースや、染色体数で区別されるレースも認められている（第3表）。我が国から報告されたレースについては、第3表で〝*〟を付して示した。キタネコブセンチュウの、先

第3表　ネコブセンチュウで認められているレースおよびその特徴

ネコブセンチュウの種	レース名（レースの数）[a]	判別寄主／繁殖方法・染色体数
寄主反応によって区別されるレース		
サツマイモ	レース1 *[46]	タバコ（NC95）－[b]、ワタ－
ネコブセンチュウ	レース2 *[43, 46]	タバコ（NC95）＋[c]、ワタ－
	レース3 *[3]	タバコ（NC95）－、ワタ＋
	レース4 *（奈良部、私信）	タバコ（NC95）＋、ワタ＋
	（3）*[46]	NC95・トマト・サツマイモ各抵抗性品種＋
	（2）*[4]	サツマイモ3品種
	（6[d]）	ワタ・ササゲ・スイカ・ピーマン品種
	Wartelle[c]	ダイズ抵抗性品種＋
	（1）	ブドウ抵抗性品種＋
	〝B〞レース	NC95・トマト・サツマイモ抵抗性品種＋
アレナリア	レース1	ラッカセイ＋、ピーマン＋
ネコブセンチュウ	レース2 *[6]	ラッカセイ－、ピーマン－
	（1）	ブドウ抵抗性品種＋
ジャワ	（2[d]）	9種植物
ネコブセンチュウ	（1）	イチゴ＋
	（1）	ワタの1品種＋
	（1）	ラッカセイ＋
	（2[d]）	オオムギ、コムギの品種
	（1）	ピーマン＋
	（1）	ブドウ抵抗性品種＋
キタ	（6[d]）	7種作物
ネコブセンチュウ	（1）	NC95・ラッカセイ－、スイカ＋
	（1）	ラッカセイ品種－
M. graminicola	（2[d]）	イネの品種
M. exigua	（2[d]）	コーヒーの品種
M. naasi	（5[d]）	22種の植物
M. chitwoodi	（1）	アルファルファ＋
繁殖方法・染色体数によって区別されるレース		
サツマイモ	レースA	40～46（3n）
ネコブセンチュウ	レースB	32～36（2n）
アレナリア	レースA	50～56（3n）
ネコブセンチュウ	レースB	34～37（2n）
キタ	レースA	14～17（n）、減数分裂型単為生殖
ネコブセンチュウ	レースB	30～32（2n）、体細胞分裂型単為生殖

RIGGS[49]より作成、〝*〞で示す我が国で知られているレースについては文献を示した。
a：レース名の記載のないものについては、（　）内に一般的な個体群と異なる寄主反応を示すレースの数を記した。
b：寄生　c：非寄生　e：*M. incognita* の亜種[24]とされることもある。
d：一般的と言える寄主反応が不明なので、区別されたレースの総数を記した。

に2．で述べた例[65]や第2期幼虫の頭部正面像でレースAとBが区別できるとの報告[15]を除いて形態的に区別ができるレースは知られていない。

〝B〞レースと呼ばれる、ワタ、トマト、サツマイモの抵抗性品種を同様に侵すサツマイモネコブセンチュウのレースがアフリカで発生している[22]。一方サツマイモネコブセンチュウのダイズ[68]、ワタ[4]を侵すレースがそれぞれサツマイモに対する寄生性を失っているとの報告も見られる。ネコブセンチュウの寄生性が判別寄主によって影響されるかどうか、今後解明する必

要がある。この〝B〟レースはエステラーゼのアイソザイムパターンで区別できる[22]ので、レースが生化学的方法によって識別できる可能性があると考えられる。ただしこの〝B〟レースは、*M. enterolobii* YANG & EISENBACK, 1983との関連が指摘されている[22]。生化学的方法で区別ができる〝レース〟は別種である場合も考えられる。

トマト等線虫抵抗性が少数の遺伝子に支配される真性抵抗性の場合、特に高温条件下でこれを侵す線虫の系統（レース）が分化して抵抗性品種が効果を失い問題となることがある[28]。サツマイモ[57]、ダイズ[11]では、抵抗性を打破するレースに対する抵抗性品種の育成が試みられている。

これまでのところ、寄主反応によって区別されるレースの寄主反応以外の相違点はほとんど認められていない。今後生化学的、遺伝学的手法によってレースの違い、寄主範囲の違いを生じさせている原因を究明し、寄生の成立、不成立を決定する機構、新レースの発生機構に迫って行く必要があろう。

おわりに

CHITWOODがネコブセンチュウ属を確立して約50年が経過しているが、JEPSON[40]が1987年に取りまとめた後これまでの5年間に18種の新種が命名されて、ネコブセンチュウの種類数はいまだに増加の一途をたどっている。分類学の進歩によって種が分割され、過去の研究の材料がどちらの種であるかが問題になった例がある[40]。本邦産の種についてもこのようなことが起こらないとは限らない。古い標本でも形態分類をやり直し、新しい分類体系に基づく同定を行うことができる。研究材料は一部を、できれば各ステージを取りそろえて固定し、保存しておきたいものである。

引用文献

1）相原孝雄・湯原　巌・山崎和雄（1983）日線虫研誌　12, 33-40.
2）新井邦夫（1967）11回応動昆大会講要　41.
3）荒城雅昭（1987）日線虫研誌　17, 59-60.
4）ARAKI, M. (1988) 5th I.C.P.P. Abst. 143.
5）荒城雅昭（1989）33回応動昆大会講要　43.
6）荒城雅昭（1990）34回応動昆大会講要　208.
7）荒城雅昭（1991）35回応動昆大会講要　55.
8）荒城雅昭・中園和年（1986）30回応動昆大会講要　191.
9）荒城雅昭・中園和年（1986）Delphax 30, 3.
10) BARKER, K. R., SASSER, J. N. & CARTER, C. C. (eds.) (1985) *An Advanced Treatise on Nematology, Vol. II. Methodology.* North Carolina State University Graphics, Raleigh, 223pp.
11) BOQUET, D., WILLIAMS, C. & BIRCHFIELD, W. (1976) Crop Sci. 16, 783-785.
12) CHITWOOD, B. Y. (1949) Proc. Helminthol. Soc. Wash. 16, 90-104.
13) CLIFF, G. M. & HIRSCHMANN, H. (1985) J. Nematol. 17, 445-450.
14) EISENBACK, J. D. (1982) J. Nematol. 14, 339-343.
15) EISENBACK, J. D. & HIRSCHMANN, H. (1979) J. Nematol. 11, 5-16.
16) EISENBACK, J. D. & HIRSCHMANN, H. (1980) J. Nematol. 12, 23-32.
17) EISENBACK, J. D. & HIRSCHMANN, H. (1981) J. Nematol. 13, 513-521.
18) EISENBACK, J. D., HIRSCHMANN, H. & TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1980) J. Nematol. 12, 300-313.
19) ESBENSHADE, P. R. & TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1987) J. Nematol. 19, 8-18.
20) ESSER, R. P., PERRY, V. G. & TAYLOR, A. L. (1976) Proc. Helminthol. Soc. Wash. 43, 138-150.
21) FORTUNER, R. (1986) Revue Nematol. 9, 277-279.
22) FRAGETTE, M. & BRAAKSMA, R. (1990) Revue Nematol. 13, 375-386.
23) GOLDEN, A. M. (1979) J. Nematol. 11, 175-180.
24) GOLDEN, A. M. & BIRCHFIELD, W. (1978) J. Nematol. 10, 269-277.
25) GOODY, T. (1963) In: *Soil and Freshwater Nematodes* (2nd. ed. revised and rewritten by J. B. GOODEY). Methuen, London, 57-59.
26) HEWLETT, T. E. & TARJAN, A. C. (1983) Nematropica 13, 79-102.
27) 後藤重喜・岩橋哲彦・川越　仁（1964）宮崎農試研報 3, 37-42.
28) HOLTZMANN, O. V. (1965) Phytopatholoy 55, 990-992.
29) 平野和弥（1984）28回応動昆大会講要　158.
30) 一戸　稔（1953b）札幌農林学会報　39(3), 23-24.
31) 一戸　稔（1955）応動　20, 75-82.
32) 一戸　稔（1967）11回応動昆大会講要　41.
33) 一戸　稔（1971）In：植物防疫この二十年.（「植物防疫事業二十周年記念誌」編集委員会編）植物防疫事業二十周年記念会, 東京, pp. 78-81.
34) INAGAKI, H. (1985) JARQ 18, 194-201.
35) 伊藤喜隆・広瀬健吉（1960）長野園試報　2, 45-50, 2pls.
36) ITOH, Y., OHSHIMA, Y. & ICHINOHE, M. (1969) Appl. Entomol. Zool. 4, 194-202.
37) JEPSON, S. B. (1983) Nematologica 29, 11-28.
38) JEPSON, S. B. (1983) Revue Nematol. 6, 291-309.
39) JEPSON, S. B. (1983) Nematologica 29, 132-143.
40) JEPSON, S. B. (1987) *Identification of Root-Knot Nematodes* (Meloidogyne *species*). C・A・B International, Wallingford, 265pp.
41) 皆川　望・大島康臣・中園和年（1986）線虫学関連日本文献記事目録. 九州農試研究資料 67, 414pp.

42) 奈良部　孝・百田洋二・大島康臣（1991）35回応動昆大会講要　179.
43) 西澤　務（1981）植物防疫　35, 176-181.
44) 西澤　務（1985）今月の農薬　29(9), 26-32.
45) 西澤　務・細辻豊二・吉田正義（1984）28回応動昆大会講要　158.
46) 岡本好一・三井　康（1977）日線虫研誌　7, 10-14.
47) 岡本好一・八重樫隆志（1981）日線虫研誌　10, 35-42.
48) OSMAN, H. A., DICKSON, D. W. & SMART, G. C., JR. (1985) J. Nematol. 17, 79-285.
49) RIGGS, R. D. (1991) In: *Manual of Agricultural Nematology.* (NICKLE, R. D., ed.), Marcel Dekker, New York, 827-851.
50) 三枝敏郎（1957）応動昆　1, 238-243.
51) 三枝敏郎（1958）日植病報　23, 21.
52) SASSER, J. N. (1979) In: *Root-knot Nematodes* (Meloidogyne *species*) *Systematics, Biology and Control.* (LAMBERTI, F. & TAYLOR, C. E., eds.) Academic Press, New York, 257-268.
53) SASSER, J. N. (1980) Plant Dis. 64, 36-41.
54) SASSER, J. N. & CARTER, C. C. (eds.) (1985) *An Advanced Treatise on Nematology Vol. I Biology and Contol.* North Carolina State University Graphics, Raleigh, 422 pp.
55) SASSER, J. N., EISENBACK, J. D., CARTER, C. C. & TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1983) Annu. Rev. Phytopath. 21, 271-288.
56) SLEDGE, E. B. & GOLDEN, A. M. (1964) Proc. Helminthol. Soc. Wash. 31, 83-88.
57) 田淵尚一・荒城雅昭・久木村　久・中園和年（1986）九州農業研究　48, 68.
58) TAYLOR, A. L. & SASSER, J. N. (1978) *Biology, Identification and Control of Root-knot Nematode* (Meloidogyne *Species*). North Carolina State University Graphics, Raleigh 111pp.
59) 樋田幸夫（1972）日線虫研誌　1, 18-21.
60) 樋田幸夫（1984）日線虫研誌　14, 20-27.
61) TOIDA, Y. & YAEGASHI, T. (1984) Jpn. J. Nematol. 14, 49-57.
62) TOIDA, Y. & YAEGASHI, T. (1991) Jpn. J. Nematol. 21, 48.
63) TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1970) J. Nematol. 2, 26-32.
64) TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1979) In: *Root-knot Nematodes* (Meloidogyne *species*). *Systematics, Biology and Control.* (LAMBERTI, F. & TAYLOR, C. E., eds.), Academic Press, London, 85-109.
65) TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1984) Revue Nematol. 7, 65-72.
66) TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1985) In: *An Advanced Treatise on* Meloidogyne. *Volume I. Biology and Control.* (SASSER, J. N. & CARTER, C. C., eds.), North Carolina University Graphics, Raleigh, 113-126.
67) WHITEHEAD, A. G. (1968) Trans. zool. Soc. Lond. 31, 263-401.
68) WILLIAMS, C., BIRCHFIELD, W. & HARTWIG, E. F. (1973) Crop Sci. 13, 299-301.
69) 八重樫隆志・岡本好一（1981）日線虫研誌　10, 43-52.
70) 安田　篤（1894）動雑　6(74), 448-451.
71) 吉岡謙吾（1958）神戸植防情報　148, 1.

ネコブセンチュウの生化学的・分子生物学的分類同定法*

I. はじめに

ネコブセンチュウの分類には、第2期幼虫および成虫の形態や寄主範囲などが従来より利用されてきた。しかし、従来の分類法では多数の調査個体と多大の時間・労力を要するため、より簡便な分類同定法が求められるとともに、寄生性の異なるレースの簡便な判別法が望まれていた。このようななか、1970年以降、遺伝子の表現型であるタンパク質や遺伝子の本体であるDNAそのものが分類学に利用されるようになり、多くの成果をあげてきた。本稿では、アイソザイムおよび全タンパク質の生化学的差異ならびにDNAの塩基配列の差異に基づく分類同定法に分けて、その研究の歴史と現在の到達点について概説する。

II. タンパク質を用いた分類同定法

可溶性タンパク質およびアイソザイムの電気泳動法による分類は1970年代にネコブセンチュウで初めて試みられた。DICKSONらはネコブセンチュウ主要4種〔サツマイモネコブセンチュウ(以下、センチュウは略す)、ジャワネコブ、キタネコブ、アレナリアネコブ〕の雌成虫の磨砕液を用いて電気泳動を行い、6種類の酵素を検定し、そのうち三つの酵素で種間差異を認めた[5]。HUSSEYらは可溶性タンパク質とアイソザイムの電気泳動を行い、サツマイモネコブとジャワネコブは容易に区別できることを示した[11]。ISHIBASHIは可溶性タンパク質とアイソザイムの電気泳動を行い、ネコブセンチュウ3種の識別を行うと共に、寄主植物の種類や栄養状態によりバンドパターンが異なることを示した[13]。これら初期の研究では数百頭の雌成虫が必要であり、ディスクゲルであるため、多検体の同時比較が困難であった。

DALMASSOとBERGEは2～3頭の雌成虫でバンドを検出できるように泳動法を改良し、ネコブセンチュウ6種83個体群のアイソザイムを検出して種間差異を認めたほか、同一種内でのバンド変異を認めた[3]。LAWSONらはネコブセンチュウの主要4種について可溶性タンパク質の等電点電気泳動を行い、種間差異のみならず、生育ステージによりバンドピークが異なることを見いだした[14]。

1980年代になると薄層スラブゲル電気泳動法が開発され、これを適用してESBENSHADEとTRIANTAPHYLLOUは65カ国16種291個体群のネコブセンチュウについて4種類のアイソザイム検出を行った[7]。その結果、エステラーゼはネコブセンチュウの同定に最も有効で、主要バンドについてみれば、サツマイモネコブで98%、ジャワネコブで100%、キタネコブで94%の個体群が同一バンドパターンを示し、他種と区別可能であった。また、アレナリアネコブは6通りのバンドパターンを示したが、全調査個体群の84%は他種とは異なる3通りの主要なパターンを示した。主要ネコブセンチュウ以外(*Meloidogyne chitwoodi, M. naasi* など)でも、エステラーゼのみで同定が可能なものがあった。さらに、エステラーゼと他のアイソザイムを組み合わせることによって、ほぼ全ての種の同定が可能であった。主要バンド以外では変異が認められたが、それらの変異はレースや形態的差異あるいは寄主植物の違いとは一致せず、これらをアイソザイムで区別することはできなかった。以上のことは本邦産の主要ネコブセンチュウについてもあてはまった[16]。

ESBENSHADEとTRIANTAPHYLLOUは、さらに検出する酵素数を増やし、それぞれのアイソザイムについて共有するバンド数が多いものほど類縁関係が近いことを利用して、ネコブセンチュウ10種30個体群の系統分類を試みた[9]。その結果、倍数型単為生殖(MtP)タイプ(サツマイモネコブ、ジャワネコブ、アレナリアネコブなど)と両性生殖・単数型単為生殖(AMP+MeP)タイプ(*M. chitwoodi, M. graminis* など)に2大別される系統樹が作成された。生殖型の異なるキタネコブのレースAとBはともにAMP+MePタイプと同一分枝にあった。

二次元電気泳動法は、分子量と等電点によってタンパク質試料を数百個の分子スポットに分離する方法で、わずかな差異も検出することができる。この方法を用いて、DALMASSOらはトマト抵抗性品種に病原性を有するサツマイモネコブ系統と非病原性系統を比較し、病原性系統にのみ共通して存在する1個のタンパ

*) 奈良部 孝(農業研究センター)
Takashi NARABU : Biochemical and molecular biological taxonomy and identification in *Meloidogyne* spp.

ク質スポットを見いだし、系統間の識別に成功した[4]。

血清学的手法による分類も試みられている。HUSSEYはサツマイモネコブ2個体群、アレナリアネコブ2個体群の雌成虫の磨砕液で免疫化した家兎より抗血清を調製し、寒天ゲル内二重拡散法により上記4個体群の類縁関係を調べた[10]。その結果、両種間の抗原抗体反応において、主要な沈降帯の数や連続性はほとんど共通していたが、サツマイモネコブ抗血清と同抗原間に他と区別できる1本の明瞭な沈降帯が存在した。アレナリアネコブ2個体群間では9本中1本の沈降帯でわずかなスパーを生じ、個体群間に差が認められたが、サツマイモネコブ2個体群間には差異はなかった。MISAGHIとMCCLUREはサツマイモネコブ、ジャワネコブ、アレナリアネコブの3種の卵および第2期幼虫を用いて同様に血清反応を調査し、3種は互いに血清学的に類似するが、沈降帯の形成にわずかな差異を見いだした[15]。西澤はサツマイモネコブのサツマイモ抵抗性品種寄生個体群と非寄生個体群間で血清反応を調査し、非寄生個体群抗血清に対する両抗原の沈降帯の数および濃度にわずかな差異を見いだした[18]。

III. DNAを用いた分類同定法

DNAの塩基配列の差異に基づくネコブセンチュウの分類では、近年、制限酵素断片長多型（Restriction Fragment Length Polymorphism; RFLP）およびハイブリダイゼーション法を利用し、多くの成果をあげている。

制限酵素断片長多型とは、制限酵素を用いて切断したDNA断片の長さが示す多型で、DNA上に生じた変異を直接電気泳動のバンドパターンとしてとらえることができる。

CURRANらは主要なネコブセンチュウ4種とそれらレース間でRFLPを比較し、それぞれ1系統のみの実験ではあったが、種間・レース間で泳動パターンが全て異なることを示した[1]。しかしこの方法で検出できるDNAは、反復配列を持つDNA(ネコブセンチュウでは全DNAの約20%[19])に限られるうえ、この部分は系統間の変異が現れにくい傾向があるため、一般的には系統間の分類に用い難い。

このような核DNAに代わり、現在RFLP解析に盛んに用いられているのはミトコンドリアDNA（mtDNA）である。mtDNAは、物理的サイズが小さい、分離精製が容易である、核DNAの10～100倍の速さで変異する、反復配列を多数持つ、といった特性のためRFLP解析による系統分類に利用し易い。

POWERSとSANDALLはネコブセンチュウ主要4種とそれぞれのレースを含む12系統について、12種類の制限酵素を用いてmtDNAのRFLP解析を行い、さらに、検出された総バンド数に対する共有・非共有バンド数の割合を全系統間で調べ、塩基配列の相同性から系統間の類縁関係を求めた[20]。この結果、サツマイモネコブのレース間では相違度0.5～1.0%、キタネコブのレース間では1.3～1.8%、アレナリアネコブのレース間では相違は認められなかった。mtDNAの塩基配列は同一種内でも変異があり、例えば、ヒトで0.36%、チンパンジーで1.33%の変異が認められている[21]。このことから、ネコブセンチュウのレース間の差異は種内変異の範囲内にあると考えられ、RFLPによるレースの判別は難しいと思われる。また、最も遠縁のアレナリアネコブ－キタネコブ間の相違度でも2.4%で、ネコブセンチュウ主要4種はいずれも近縁な関係にあると推定される。

生物の核酸の一部を切り出してクローン化したDNA、あるいはRNAを鋳型にして合成した相補DNA（cDNA）をプローブとして、目的の核酸配列を検出しようとするのがハイブリダイゼーション法である。ハイブリダイゼーション法を用いる上で最も重要なのは、対象とする線虫の種（系統）に特異的な核酸領域に対するcDNAをデザインして用いることである。

キタネコブは有性生殖または半数型単為生殖のレースAと倍数型単為生殖のレースBに分けられ、レース内の形態的差異も指摘されているが[6]、その識別は困難であった。CURRANとWEBSTERは、両レースの全DNAをEcoRIで切断し、電気泳動後、*Caenorhabditis elegans*の28sおよび18sリボゾームDNAの反復配列をクローニングしたプローブを用いてハイブリダイゼーションを行った[2]。その結果、レースAでは1本、レースBでは2本のバンドが認められ、両レースは明確に識別された。

HYMANは*M. chitwoodi*およびキタネコブが感染したゴールをそれぞれ数系統用意し、その粗汁液を直接ニトロセルロースフィルターに吸着させ、*M. chitwoodi*のmtDNAをプローブにして、ハイブリダイゼーションを行った[12]。両線虫は形態的には非常に類似するが、この方法では*M. chitwoodi*の感染した

ゴールにのみ反応を示し、フィールド試験においても近縁種の判別にハイブリダイゼーション法が利用可能であった。

V. むすび

アイソザイムを用いた最近の方法では、1頭の雌成虫を用いた約30分の電気泳動で種を判別したり[9]、ネコブセンチュウが寄生した根を磨砕後泳動して寄生種を判別するなど[17]、迅速で正確な同定が可能になってきている。また、アイソザイムの差異は、形態的に類似した近縁種の分類を行う際の重要な基準ともなっている。しかし、寄生性の異なるレースの判別では、得られたアイソザイムパターンがレースに特異的なものか、あるいは個体群に特異的なものかの判断は、多数の個体群を用いないと正確でない。タンパク質を使ったレース判別では、二次元泳動などで分離した多数のタンパク質について解析する必要があるだろう。

一方、レースおよび系統の判別は、DNAの塩基配列の相違を利用することによって高精度で行うことが可能になってきた。特にハイブリダイゼーション法では、種や系統の識別が明確に行われ、利用価値が高い。今後はどのようにして目的にあったプローブを作成するかが重要な課題と思われる。

引用文献

1) CURRAN, J., MCCLURE, M.A. & WEBSTER, J.M. (1986) J. Nematol. **18**, 83-86.
2) CURRAN, J. & WEBSTER, J. M. (1987) Can. J. Pl. Pathol. **9**, 162-166.
3) DALMASSO, A. & BERGE, J.B. (1978) J. Nematol. **10**, 323-332.
4) DALMASSO, A., CASTAGNONE-SERENO, P., BONGIOVANNI, M. & JONG, A., DE (1991) Revue Nématol. **14**, 277-283.
5) DICKSON, D.W., HUISINGH, D. & SASSER, J.N. (1971) J. Nematol. **3**, 1-16.
6) EISENBACK, J. D. & HIRSCHMANN, H. (1979) J. Nematol. **11**, 5-16.
7) ESBENSHADE, P.R. & TRIANTAPHYLLOU, A.C. (1985) J. Nematol. **17**, 6-20.
8) ESBENSHADE, P.R. & TRIANTAPHYLLOU, A.C. (1987) J. Nematol. **19**, 8-18.
9) ESBENSHADE, P.R. & TRIANTAPHYLLOU, A.C. (1990) J. Nematol. **22**, 10-15.
10) HUSSEY, R. S. (1972) J. Nematol. **4**, 101-104.
11) HUSSEY, R.S., SASSER, J.N. & HUISINGH, D. (1972) J. Nematol. **4**, 183-189.
12) HYMAN, B. C. (1990) J. Nematol. **22**, 24-30.
13) ISHIBASHI, N. (1970) Appl. Entomol. Zool. **5**, 23-32.
14) LAWSON, E.C., CARTER, G.E. & LEWIS, S.A. (1984) J. Nematol. **16**, 91-96.
15) MISAGHI, I. & MCCLURE, M.A. (1974) Phytopathology **64**, 698-701.
16) 奈良部　孝・難波成任・山下修一・土崎常男 (1989) 日線虫研誌 **19**, 46-51.
17) 奈良部　孝・難波成任・山下修一・土崎常男 (1990) 日植病報 **56**, 151.
18) 西澤　務 (1974) 日線虫研誌 **4**, 37-42.
19) PABLEO, E.C. & TRIANTAPHYLLOU, A.C. (1989) J. Nematol. **21**, 260-263.
20) POWERS, T.O. & SANDALL, L.J. (1988) J. Nematol. **20**, 505-511.
21) WILSON, A.C., CANN, R.L., CARR, S.M., GEORGE, M., GYLLENSTERN, U.B., HELM-BYCHOWSKI, K.M., HIGUCHI, R.G., PALUMBI, S.R., PRAGER, E.M., SAGE, R.D. & STONEKING, M. (1985) Biol. J. Linnean Soc. **26**, 375-400.

ネグサレセンチュウの分類・形態および分布*

LOOFは、SHERとALLEN[32]が提起したネグサレセンチュウ属（*Pratylenchus* FILIP'JEV, 1936）の分類体系を重ねて検討し、種の識別形質の確定と有効種の整理を行った[10, 11]。LOOFの体系[11]は本属の分類のスタンダードと見なされてきた。しかし、近年ほぼ同時に本属の分類を再考した五つの著作が発表された。これらにおける有効種数にはかなりの開きがある：これまでに記載された約90種のネグサレセンチュウは、各々45種（RYSS[28]）、49種（FREDERICKとTARJAN[4]）、60種（LUC[12]）、63種（HANDOOとGOLDEN[8]）、69種（SIDDIQI[34]）に整理された。ネグサレセンチュウの種の識別形質のいくつかは、変異性の観点から詳しく研究されてきた[3, 25, 27, 35, 36]。これらの成果の評価の相違が、上記の有効種数の相違に反映されているものと考えられる。以下の各論では、各々の種の形態の変異性に触れたい。

現在までに国内から確認されている本属の種数は22に及び、いくつかの未記載種が含まれている。本属の国内における研究史は後藤・大島[7]に、また種類と分布は主に後藤[6]に詳しくまとめられた。関連属も含めたネグサレセンチュウ属の分類に関する最近の知見は、皆川・水久保[16]により簡潔にまとめられている。本稿では1974年以前の種の分布記録はなるべく簡略化し、1975年以降の新たな分布記録を重点に掲載した。

1．ネグサレセンチュウ属の識別形質

体長0.3-0.8㎜；体の前方部に著しい性的二形はない。頸突起は欠如する。唇部は一般に低く、平たく、体部から区別できる（*P. macrostylus* は例外）。走査電子顕微鏡（SEM）による観察では唇盤（oral disc）は唇部中央扇状部（submedian sector）と融合する（例外あり[2]）；側方の扇状部（lateral sectors）は退化しない。食道腺葉は腸と腹方で重なる；食道腸間弁は十分に発達していない。雌の生殖巣の後半部は後部子宮枝に退化する。雌の尾部は肛門の幅の2-3倍の長さ；尾端は丸い（稀に尖る）；幻器は尾部の半ばかやや後方。雄の尋帯は平滑で突出しない。雄の尾翼は尾部を囲む。

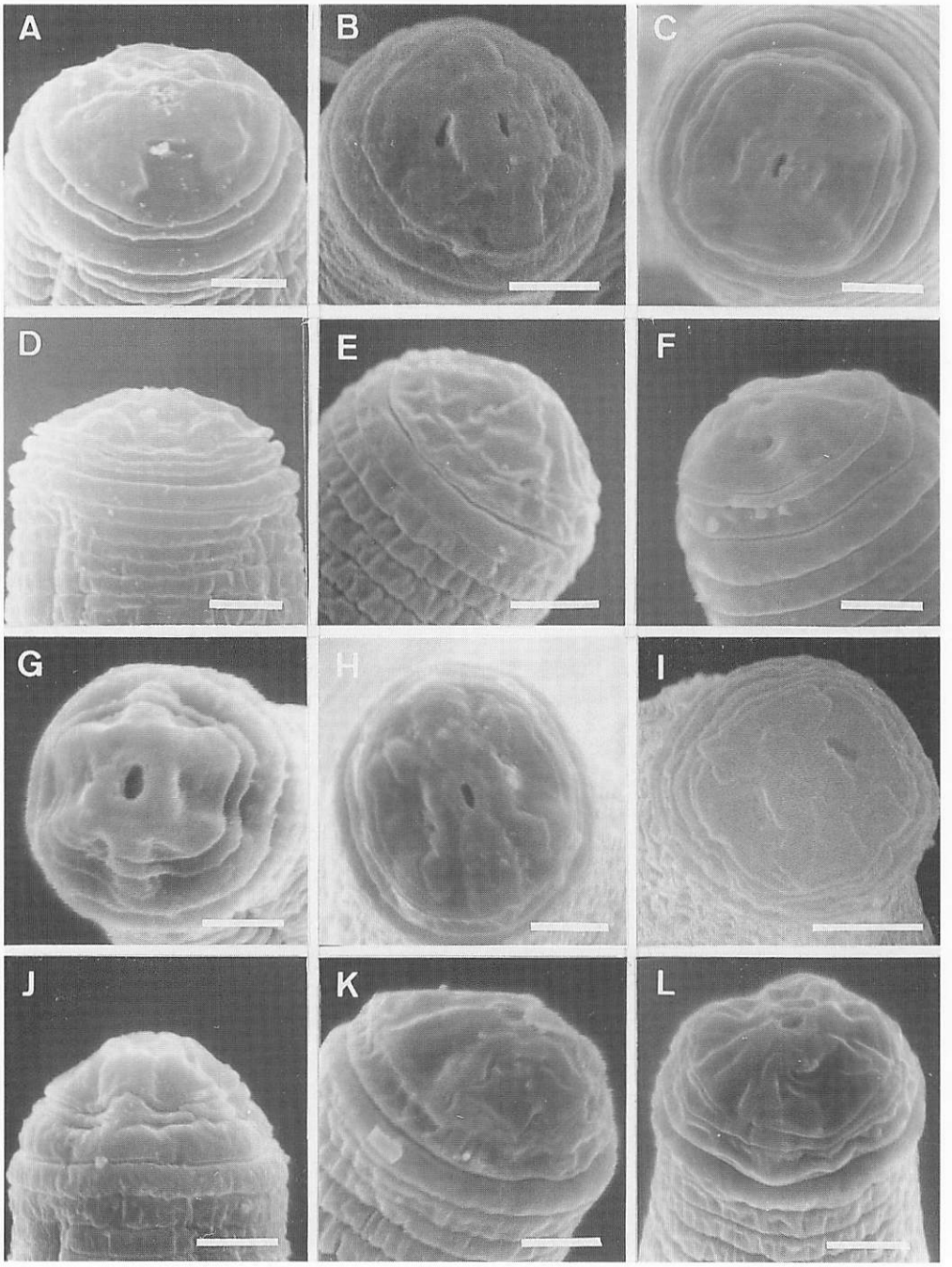
2．種の識別形質

LOOFは、形態変異性に関する諸研究を考慮し、ネグサレセンチュウ属の種の信頼できる形質として次の12形質：①唇部体環数、②唇部の輪郭、③口針長、④食道腺葉の腸と重複する部分の長さ、⑤体環の深さと幅、⑥側帯の構造、⑦陰門の位置（V値）、⑧受精嚢における精子の有無、⑨受精嚢の形態、⑩後部子宮枝の長さと構造、⑪雌尾部の形態（尾端の形と体環の有無）、⑫尾部の体環数を挙げた[11]。彼が選んだ形質は広く支持されてきたが、⑤、⑥、⑫などには疑問が提示された[3]。一方、観察が困難なためにLOOFが取り上げなかった識別形質に唇部正面の形態がある[11]。近年の新種の記載の多くはその電顕（SEM）写真を添えている。正面像の変異性はまだ十分に調べられてはいないが、その形態は地理的に離れた同種間で一致しており[3, 18, 24, 33]、分類形質として十分活用できると主張された[3]。CORBETTとCLARKはネグサレセンチュウの正面像に三つのグループを認めた：彼らの第1群は唇盤、背方と腹方の中央扇状部、側方の扇状部が融合し平坦な面になるタイプである[3]。BAUJARDらはこれをi）第一体環は完全に平面である；ii）明瞭な唇盤（labial disc）があり、それに側方の扇状部が融合する；iii）唇盤は条溝で区切られる[2]、の三つのタイプに細分している。CORBETTとCLARKの第2群と第3群は、側方の扇状部が背方と腹方の扇状部に融合しないタイプである。背方と腹方の扇状部の側縁が直線または緩やかな曲線である型が第2群、それが角張る型が第3群とされた。各々の種の唇部正面形態については下記で触れる。

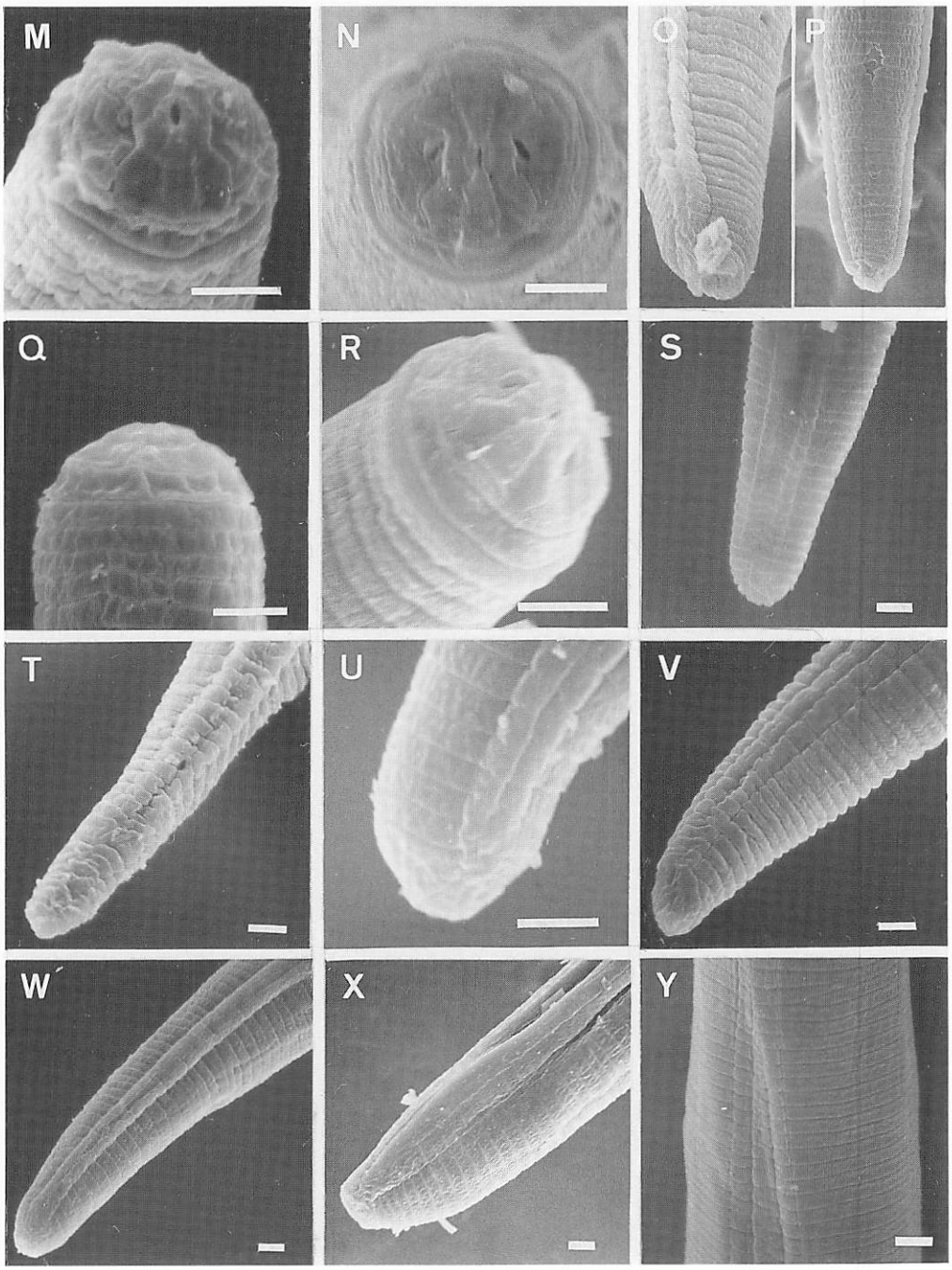
3．日本産既知種の分布と形態

1）*P. brachyurus*（GODFREY, 1929）FILIPJEV & SCHUURMANS STEKHOVEN, 1941（和名未定）：種子島以南に分布し、サツマイモ、サトウキビから報告された。付図に西表島（カンヒザクラ）から初検出された標本のSEM写真を挙げた（第1図A、D）。本種の唇部正面像は平坦（第1群）[3]（第1図A）だが、唇盤と周辺部の間に条溝がある点で上述の報告と一致しない

*）水久保隆之（農業環境技術研究所）
Takayuki MIZUKUBO: The classification, morphology and distribution of the genus *Pratylenchus* in Japan.



第1図　*Pratylenchus* spp. 頭部. A-C, G-I：正面像；D-F, J-L：側面像；A, D：*P. brachyurus*（from *Prunus campanulata*, 西表島）；B, E：*P. coffeae*（B : from maize, 長野; E : from bamboo, 西表島）；C, F：*P. crenatus*（from radish, 岩手）；G, J：*P. macrostylus japonicus*（from tree, 奈良）；H, K：*P. penetrans*（from radish, 岡山）；I, L：*P. vulnus*（I : from *Acer* sp., 長崎；L : from unknown host, 埼玉）. Scale bars : 2μm.



第1図（続き）*Pratylenchus* spp. 頭部. M,N：正面像；Q, R：側面像；M, Q：*P.* sp. C (from chrysanthemum, 宮崎)：N, R：*P.* sp. E (from *Artemisia* sp., 雲仙岳). 尾部. O, P：*P. coffeae*；S：*P. crenatus*；T：*P. macrostylus japonicus*；U：*P. penetrans* (from *Artemisia* sp., 長崎)；V：*P. vulnus* (from unknown host, 埼玉)；W：*P.* sp. C；X：*P.* sp. E.食道部の側帯開始部.Y：*P. crenatus.* Scale bars : 2μm.

個体群も報告されている[2]。唇部には2体環が観察される（第1図D）が、変異（片側が3）もある[25]。口針節球は丸く、形態の変異は小さい[27]。尾部形態（広く丸い）には変異が少ない[27]が、単雌由来の個体群の尾部形態に著しい変異を認めた報告もある[35]。口針長とV値の変動は小さく[27]、単雌由来の個体群内[25, 35]および地理的に隔たった個体群間で安定していた[25]。唇部形態と後部子宮枝の長さには著しい変異がある[35]（第1表）。

2）*P. coffeae* (ZIMMERMAN, 1898) FILIPJEV & SCHUURMANS STEKHOVEN, 1941　ミナミネグサレセンチュウ：北海道を除く日本全土に分布し、オカボ、トウモロコシ、サトウキビ、タケ、ダイズ、サツマイモ、ジャガイモ、コンニャク、サトイモ、バナナ等の植生から報告された。西表島（リョクチク）にも分布する[18]。本種の唇部正面像は平坦[3, 18, 24]（第1図B）で、この形質は種内で安定している[18]。尾部形態が広く丸く変異が少ないタイプ[27]とこれに著しい変異（丸いものから方形に切れたもの）を示すタイプ[35]がある。日本産個体群の尾部には方形に切れた形の変異〔SEMにより尾端の著しいシワとして観察される（第1図O、P）〕が頻出する。側帯の変異（点刻が生じる）[27]、唇部体環数（一般に2）の変異（片側が3）[27]、口針節球形態の大きな変異（丸い一狭く長い）[27]も報告された。単雌由来の個体群の唇部形態、後部子宮枝の長さには著しい変異があった[35]。V値および口針長の変異は小さい[27, 35]。なお、以下の形質を全て満たせば本種と考えて差し支えない：唇部の体環（2）、V値（80±1%）、受精嚢（楕円形）、尾端（いびつ：即ち、方形に切れたり、中央が窪む等）、口針長（16±1 μm）。

3）*P. crenatus* LOOF, 1960　ノコギリネグサレセンチュウ：北海道、本州、九州のリンゴ、ダイズ、イチゴ、トマト、トウモロコシ、サツマイモ、牧草等の植生から散発的に記録される。筆者は、熊本県（ジャガイモ）および岩手県（ダイコン）から分離された標本を本種と同定した。本種の唇部正面は癒合の痕跡も認められないほど平坦である[3, 23]（第1図C）。尾端の体環はSEMでも確認される[3]（第1図S）。側線は体環により分断される（第1図Y）。本種の空の受精嚢（およびその位置）、唇部体環数（3）、尾部体環数（平均22）は種の識別形質として重要だと考えられた[31]。

4）*P. convallariae* SEINHORST, 1959　スズランネグサレセンチュウ：唯一新潟県のドイツスズランから知られ（一戸、1960；三枝、1969等）、他に検出記録がないことから移入種と考えられた[6]。

5）*P. gibbicaudatus* MINAGAWA, 1982（和名未定）：稀種。熊本県の阿蘇山（アブラガヤ）から報告され[13]、他に検出記録はない。尾端は切断状で体環を有する。本種は近似する *P. flakkensis* から、尾部体環が多いこと、口針節球の形態の相違、幻器の位置で区別された。

6）*P. gotohi* MIZUKUBO & MINAGAWA, 1991　マキバネグサレセンチュウ：後藤が岩手県から種子島に至る各地の牧地・原野の主としてイネ科植物から発見し、*Pratylenchus* sp. 3と仮称した[5, 6]。水久保らが大分県（ススキ・チガヤ）から報告した標本も本種である[20]。本種の形態は *P. neglectus* に酷似するが、これよりV値がやや低い、口針節球が高い、m値が低い（50%以下）、尾部体環数の分布域が高いなどの相違で区別される。本種には斜めに切れたような尾端形態は出現しない。本種は *P. neglectus* の同胞種だと考えられた[21]。

7）*P. loosi* LOOF, 1960　チャネグサレセンチュウ：本種は青森県以南、沖縄本島まで分布するとされた[4]が、北海道（リンゴ）からも検出された[38]。チャの害虫として知られるが、ミカン、リンゴ、ナシ、カキ等の果樹からも検出される。本種の唇部正面は第1群の平坦な構造である[2, 3]。

8）*P. macrostylus japonicus* RYSS, 1988　オオハリネグサレセンチュウ：本種は最初、*Pratylenchus* sp. 1として長崎県（ビワ）と長野県（リンゴ）から報告され[7]、MINAGAWAは熊本県（クヌギ・カシワ・コナラ）産の標本を *P. macrostylus* WU; 1971と同定した[13]。最近、徳島県相生町、群馬県東村から追加報告され[16]、奈良県当麻町からも検出された。検出記録から木本寄生性の種だと考えられる。RYSSは模式個体群（カナダ産）の口針長が日本の個体群のものより長い（21-24.7 μm）ことから、日本産の個体群を *P. macrostylus* の亜種とし[28]、HARTMANとEISENBACKは日本産の個体群と北米の *P. macrostylus* の独立性を示唆した[9]。北米産の *P. macrostylus* の唇部正面像形態には *P. neglectus* に似た直線的な側縁を持つ中央扇状部がある[9]。一方、奈良県の個体群から得られた正面像では中央扇状部は区画されない[23]（第1図G）。これは、日本産の個体群が独立種であることを示唆している。

9) *P. neglectus* (RENSCH, 1924) FILIPJEV & SCHUURMANS STEKHOVEN, 1941 ムギネグサレセンチュウ：北海道から鹿児島まで分布し、ムギ、オカボ等のイネ科作物の他、アブラナ科の作物、マメ科作物、サツマイモ、ゴボウ、ニンジン等から検出されている。四国および南西諸島からの記録はない。本種の唇部正面には側縁が直線的な中央扇状部がある[3, 33]。尾端は典型的には斜め切断状だが、細く丸い変異もある[7]。尾部体環数（平均17）は種の識別形質として重要である[1, 21, 31]。なお、以下の形質を全て満たせば本種と考えて差し支えない：唇部の体環（2）、V値（82± 1％）、受精嚢（空）、尾部体環数（17± 2）、口針節球（著しく平たい錨型）、口針長（16± 1 μm）。

10) *P. okinawaensis* MINAGAWA, 1991（和名未定）：沖縄本島のリュウキュウハリギリ等多数の木本の根圏土壌から検出された[14, 15]。本種は *P. flakkensis* に類似しているが、この種とはV値とc値が大きく、受精嚢が長円形である点で区別される。

11) *P. penetrans* (COBB, 1917) FILIPJEV & SCHUURMANS STEKHOVEN, 1941 キタネグサレセンチュウ：北海道から九州まで分布する。後藤[6]は本種が寒地型の線虫で、九州での発生は散発的であると述べた。しかし、熊本県におけるゴボウの本種による被害報告[29]、長崎県のカエデからの検出記録[17]や鹿児島県の沖永良部島のユリからの検出記録[30]（目下、分布の南限）等、近年九州各地からの検出報告が目立つ。本種は多犯性で、イネ科、アブラナ科、セリ科、マメ科、ヒルガオ科等の作物や林木苗に被害を与え、花き、果樹からも検出される。唇部正面には側縁が角張った亜鈴型の中央扇状部がある[1, 3, 24]（第1図H）。尾端の条溝を生ずる変異がしばしば記載され[19, 27, 36, 37]、尾端の体環に関する多形現象が示唆された[36]。SEMによる観察では尾端には体環は確認されなかった[3]が、日本産個体群（ヨモギ由来）には薄く体環が見えるものがある（第1図U）。本種の口針節球の形態には著しい変異（丸い一椀状で前方に尖る）がある[27, 36]。唇部骨格[36]、受精嚢の形態[19, 36]、側帯形態[27]に変異が報告される一方、唇部の体環数[27]、口針長[27, 36]、V値[27, 36, 37]は安定していると報告された。水久保は国産の個体群の口針長の平均値に約1 μmの差（15.3-16.2μm）があるのを認めた[19]。尾部体環数（平均20）は種の識別形質と考えられた[31]。なお、以下の形質を全て満たせば本種と考えて差し支えない：唇部の体環（3）、V値（80± 1％）、受精嚢（球形）、尾端（半球形・体環無し）、口針長（16± 1 μm）。コメント：FREDERICK と TARJAN は本種を *P. pratensis* (DE MAN, 1880) のシノニムと考えた[4]が、この扱いには異論がある[20]。

12) *P. scribneri* STEINER, 1943 スクリブナーネグサレセンチュウ：南西諸島の徳之島、喜界島、沖永良部島（全てサトウキビ）から知られるだけであったが、熊本県（チガヤ）からも報告された[16]。本種の唇部体環数（一般に2）には変異（片側が3）があるが、口針節球形態と尾部の形態（広く丸く滑らか）は安定している[27]。本種の尾部体環数（平均23）は重要な種の識別形質だと考えられた[31]。

13) *P. thornei* SHER & ALLEN, 1953 ソーンネグサレセンチュウ：稀種。九州の長崎県五島地区（寄主不詳）と佐賀県（ススキ・チガヤ・クズ）から知られる[6, 7]。唇部正面には側縁が丸い亜鈴型の中央扇状部（第2群）がある[3, 33]。本種の尾部体環数（平均23）は種の識別形質になると考えられた[31]。

14) *P. vulnus* ALLEN & JENSEN, 1951 クルミネグサレセンチュウ：北海道から九州の熊本まで分布するが、南西諸島からは知られていない。イチゴ、リンゴ、モモ、ナシ、バラ、ビワ、ジャガイモ、ダイズ、ゴボウ、庭樹等から検出される。本種の唇部正面の中央扇状部は、*P. penetrans* に似た直角の側縁を有する[3, 24]（第1図I）。唇部には3ないし4体環がある[27]。口針節球には変異が少ない[27]。尾部は概して尖るがその形態には著しい変異（滑らかで丸い；条溝がある；方形に切れる；指状）がある[17, 27]。本種の体長には著しい変動がある。水久保はこれまで知られるうちで最も小型の個体群を長崎県（カエデ）から[17]、佐野らは同様の個体群を佐賀県（ススキ）から報告した[30]。本種の尾部体環数（平均24）は種の識別形質になると考えられた[31]。なお、以下の形質を全て満たせば本種と考えて差し支えない：唇部の体環（4）、V値（80± 1％）、受精嚢（卵型～長楕円形）、尾端（明らかに尖る）、口針長（15± 1 μm）。

15) *P. yamagutii* MINAGAWA, 1991（和名未定）：北海道の恵庭岳山頂のミヤマハンノキ、ウコンウツギから検出された[14, 15]。この種は短い体長と唇部正面像（2群）の相違により *P. coffeae* から区別され、*P. neglectus* から雄が普通に検出され、受精嚢に精子が存在する点で区別された。

16) *P. zeae* GRAHAM, 1951　モロコシネグサレセンチュウ：栃木県以南に分布する。西表島のローズグラス、サトウキビ、チガヤ等からも検出された。トウモロコシ、オカボ、イネ科牧草類の他、ナス、ハクサイ、キャベツ、スイカ、パイナップル、ツツジ、ブドウ等から検出されている。本種の唇部正面像は平坦で中央扇状部は区画されない[2,3]。唇部体環数（通常3）には変異（片側に4）がある[27]。口針節球の形状にも著しい変異（丸い一椀状で前方に尖る）が認められる[27]。尾端は概して滑らかで尖る[27]が、多少の変異があり[27,37]、尾端に体環のある個体も出現する[37]。口針長は安定しており[25,27]、V値の変動も小さい[25,27,37]。尾部の体環数（平均26）は識別形質になると考えられた[31]。なお、以下の形質を全て満たせば本種と考えて差し支えない：唇部の体環（3）、V値（72±2%）、受精嚢（空）、尾端（明らかに尖る）、口針長（15±1 μm）。

17) *Pratylenchus* sp. A：後藤が *Pratylenchus* sp. 4として、大分県九重三俣山および久住町（ツツジ、ササ、ハギ等）から報告した種である[5,6]。本種は、V、c、c'の値の相違から *P. pseudopratensis* と、V値と尾端の形態の違いから *P. pratensis* と区別された。追加検出記録はない。

18) *Pratylenchus* sp. B：後藤が *Pratylenchus* sp. 5として北海道十勝（未耕地のカシワ等）から報告した種である[5,6]。最も近似する *P. fallax* とは、口針長の相違で区別できるとされた。追加検出記録はない。

19) *Pratylenchus* sp. C MIZUKUBO[18]　ニセミナミネグサレセンチュウ：宮崎県高千穂（キク）および長崎県多良見町（ヨモギ）から検出された[18,22,23]。本種は酷似する *P. coffeae* から唇部の3体環の高い出現率（約30%）と変異が少ない尾端形態（概して半球形で、方形に切れたり2叉する形態変異が認められない）で区別される。唇部正面には、明瞭に区画された中央扇状部（第2群）が確認され[23]（第1図M）、これが側扇状部と融合する *P. coffeae* とは区別される。国内の *P. coffeae* 個体群とは、口針節球の幅、背部食道腺開口部の節球からの距離の僅かな差異でも区別可能だとされた[18]。

20) *Pratylenchus* sp. D：（皆川記載準備中）：熊本県の九州農試構内のヨモギ根圏から検出された。本種は *P. coffeae* に似るが、唇部の3体環の出現率が50%に近く、後部食道腺葉が背側で腸に重なる個体の出現頻度が約60%、V値がやや低く、口針が短いなどの著しい特徴で後者から区別される。本種は *P.* sp. C から食道腺葉が背部で重なる個体が多い点、V値が低い点、口針が短い点により区別できる。唇部正面には側縁が曲線を描く亜鈴型の中央扇状部（第2群）が観察された。

21) *Pratylenchus* sp. E（水久保記載準備中）：長崎県雲仙仁田峠のヨモギから検出された。尾端に条溝があるものと滑らかなものが混じり、唇部体環は3または2であった（約30%の個体の片側に2体環が出現）。本種の唇部正面の中央扇状部の側縁はなだらかで（第1図N）、SEMではこの個体群の尾端には体環が認められなかった（第1図X）。本種は *P. pratensisobrinus* に近いが、これより口針がやや短く後部子宮枝が分化しない等の特徴で区別される。*P. pratensis* とはc値が低い点、唇部に2体環を有する個体がある点、尾端が滑らかな個体が出現する点および第2群の唇部正面像を持つ点で区別される。*P. pratensis* の中央扇状部の側縁は、*P. penetrans* と似て直角に角張り、その尾端には明瞭な体環が観察されている[3]。本種は *P.* sp. A にも近似するが、V値と受精嚢の形態が異なるため、区別して掲載した。

22) *Pratylenchus* sp. F MIZUKUBO & MINAGAWA[21]：鹿児島県溝辺町のキャベツから検出され、ムギネグサレセンチュウとの相違が論議された[21]。唇部体環は2または3で尾端に条溝はない。本種は *P. yamagutii* に最も近似するが、後者とは生息地の平均気温の著しい差に加え、口針節球の高さ、頭端と排泄孔の距離、G_2の値、c値、後部子宮枝に分化が認められる点が異なる[21]。

以上、各種の個体群の雌による検索表を第1表に示した。

国内分布が確定できない種

1）*P. fallax* SEINHORST, 1968　キクネグサレセンチュウ：この種を *P. cerealis* HAQUE, 1966 のシノニムにする研究者もいる[4]。本種と *P. penetrans* とは主に尾端の条溝の有無で区別され、その他の形態的差異は小さい。しかし、これらは好適な寄主が異なり（CORBETT, 1972）、両者の交配でF_1は僅かしか得られなかった（PERRY ら、1980）ため、別種と認められた。欧州産の個体群の正面像は *P. penetrans* と同じパターン（第3群）を示し[1]、その尾端の体環がSEMにより確認された[3]。大島・西澤は奈良県のキクから本種

第1表　日本産個体群に基づくネグサレセンチュウ（雌）の検索表

種名（報告者）	唇部体環	尾端体環	V (%)	口針 (μm)	尾部形態	受精嚢	c	U*	尾部体環数	唇部形態	体長 (μm)	その他
P. brachyurus	2	SMO	82-89	17-22	TRC-SHM	空(球)	13-28	>1	15-21	OFF;ANG;	390-750	雄：稀
			(86)	(19)						CONV		唇部に稀に3体環
P. loosi	2	SMO	77-85	14.9-18.0	BLP	楕円形	16-21	<1	16-29	OFF;RND;	428-680	雄：有
			(81-83)	(16.1-16.9)			(18-19)		(24)	CONV	(482-589)	稀に偵跡卵巣
P. neglectus	2	SMO	80-85	15.5-17	SHM-BLP	空	16-25	0.8-1.4	12-19	OFF;ANG;	340-520	雄：無(稀)
			(82)	(15.5-16.0)			(20-21)	(0.9-1.0)	(17)	CONV	(386-446)	口針節球が低い(2.0μm)
P. gotohi	2	SMO	78-86	13.0-16.6	SHM-BLP	空	14-24	0.8-2.1	17-25	OFF;ANG;	335-480	雄：無
			(81)	(15.8)			(18.8)	(1.1-1.3)	(20)	CONV	(395-402)	口針節球が高い(2.6μm)
P. coffeae	2	SMO	76-84	14.0-17.8	SHM-TRC	楕円形	16-24	0.7-2.2	17-26	OFF;RND;	405-660	雄:有;偵跡卵巣(稀);唇部
			(79-82)	(15.5-17.0)	CFT	長楕円	(19-20)	(1.0-1.4)	(21)	CONV	(479-609)	正面平坦；唇部3体環10%
P. yamagutii	2	SMO	78-82	15.3-18.0	SHM-BLP	球形	16-21	0.7-1.3	17-25	OFF;RND;	330-528	雄：有；唇部正面亜鈴型
			(79.3)	(16.2)		楕円形	(18.8)	(1.0)	(20.2)	FLT	(406)	唇部3体環10%程度
P. scribneri	2	SMO	73-80	14-15	SHM-BLP	空	17-23	0.9-1.5	18-22	STP;ANG;	410-570	雄：無；唇部体環稀に3；
			(77)							FLT		唇部第2体環幅広く厚い
P. okinawaensis	2	ANN	77-82	16.0-18.0	HEM-BLP	楕円形	16-21	0.8-1.3	17-25	OFF;RND;	392-514	雄：有
			(79.2)	(17.2)		長楕円	(18.3)	(1.0)	(21)	FLT	(457)	
P. gibbicaudatus	2	ANN	70-77	13.9-16.5	HEM-TRC	空(球)	13-19	0.7-2.6	24-39	STP;ANG;	409-532	雄：稀
			(72.8)	(15.3)			(15.5)	(1.5)	(30)	FLT	(483)	c′=1.6-3.9(2.4)
P. macrostylus	2-3	SMO	82-89	17.5-20.8	HEM-BLP	空(球)	13-21	1.0-1.8	20-30	CON;RND;	429-698	雄：稀；偵跡卵巣
japonicus	(2)		(86)	(19.0-19.3)			(17)		(24-26)	DOM	(521-538)	c′=1.4-4.5(2.9)
P. sp. C (MSA, 89)	2-3	SMO	79-82	14.9-17.8	HEM-SHM	楕円形	17-22	0.9-2.2	16-24	OFF;RND;	363-658	雄：有；唇部3体環出現率
	(2)		(80-81)	(16.0-16.4)	BLP	長楕円	(19)	(1.4-1.7)	(18-20)	H;CONV	(471-554)	30%；正面像亜鈴型(2群)
P. sp. F (MM, 91)	2-3	SMO	78-81	15.2-15.8	SHM-BLP	球形	15-19	1.3-1.6	18-24	CON;RND;	376-444	雄：有；偵跡卵巣
			(79.5)	(15.6)			(16.6)	(1.4)	(21.0)	FLT	(407)	
P. sp. D (MN, 91)	2-3	SMO	74-81	13.2-14.9	HEM-SHM	楕円形	17-23	1.1-3.4	17-29	OFF;RND;	452-653	雄：有；偵跡卵巣
			(78.3)	(14.1)			(19.5)	(2.1)	(22)	CONV	(534)	唇部3体環の出現率50%
												食道葉背側重複60%
P. sp. E (MT, 91)	2-3	SMO	75-79	13.9-15.2	SHM-BLP	長楕円	12-17	0.9-1.5	22-2?	CON;RND;	384-451	雄：有；正面像第2群
	(3)	ANN	(77.1)	(14.5)			(14.3)	(1.3)	(25)	FLT	(414)	c′=2.4-3.8(2.8)
P. penetrans	3	SMO	78-85	14-17	SHM-HEM	球形	15-24	0.5-2.2	18-30	CON-OFF;	450-628	雄：有
			(80-81)	(15.3-16.2)			(19-20)	(1.0-1.1)	(23)	RND;FLT	(511-552)	尾端に稀に不規則条溝あり
P. sp. B (GA, 74)	3	SMO	78-79	15	HEM-SHM	球形	18-23	0.7-1.6	?	CON;RND;	450-520	雄：有
		ANN			BLP-CLF	楕円形				FLT		
P. thornei	3	SMO	75-78	15.0-15.5	TRC	空	19-23	0.9-1.2	20-29	CON;ANG;	520-600	雄：無
			(76.9)	(15.3)			(20.4)			H;FLT	(562)	
P. sp. A (GA, 74)	3	SMO	73-78	13.5-15.0	SHM-TRC	球形	14-16	0.7-1.4	?	CON;	355-478	雄：有
			(75.4)	(14.42)		楕円形	(14.2)	(1.1)		FLT	(412)	c′=2.5-3.4(3.0)
P. zeae	3	SMO	67-75	14.2-16.0	BLP	空(球)	15-23	1.1-1.9	21-26	CON;RND;	410-520	雄：無(稀)
			(72.3)	(15.1)			(17.3)	(1.5)	(25)	FLT	(458)	唇部体環稀に4
P. crenatus	3	ANN	80-85	15.0-17.1	HEM-CLA	空	17-24	1.2-1.8	16-27	CON;ANG;	400-562	雄：無；稀に偵跡卵巣
			(82-83)	(16.0-16.4)			(20-22)	(1.5-1.7)	(21-25)	FLT	(440-489)	唇部に稀に2，4体環
P. convallariae	3	ANN	77-80	15.0-16.5	TRC	球形	14-23	1.0-1.6	16	OFF;RND;	500-575	雄：有
		不規則	(78.8)	(15.9)			(19.4)	(1.3)		H;FLT	(539)	c′=1.9-2.6(2.3)
P. vulnus	3-4	SMO	76-84	13.5-16.5	BLP-SHM	楕円形	15-26	0.5-3.1	20-30	CON;ANG;	374-790	雄：有；偵跡卵巣
			(79-81)	(14.3-15.0)	CFT	長楕円	(20-22)	(1.0-2.4)	(24)	H;FLT	(468-676)	

＊U＝後部子宮枝長／陰門部体環。計測値の上段はレンジ、下段は平均値のレンジ。

略号：報告者：GA(後藤)、MN(皆川)、MT(水久保)、MM(水久保・皆川)、NSA(水久保・佐野・荒城)；唇部形態：CON(体部と連続する)、OFF(体部とくびれる)、STP(唇部体環の間に段が付く)、ANG(前縁両隅角張る)、RND(前縁両隅丸い)、FLT(前縁部が平たい)、DOM(前縁部が丸く膨らむ)、CONV(前縁部がやや突出する)、H(高い)；尾部形態：HEM(半球形)、SHM(亜半球形)、BLP(鈍く尖る)、TRC(方形に切れる)、CFT(中央で割れる)、SMO(条溝がなく滑らか)、ANN(条溝または体環あり)；その他：偵跡卵巣(後部子宮枝末端に卵巣の偵跡がある)。

の少数個体を *P. penetrans* と共に検出した[26]。*P. fallax* と同定された国内の1個体群（長野県飯山市ゴボウ由来）の唇部正面像は、*P. penetrans* と区別できなかった[24]が、同じ個体群からSEMにより明瞭な尾端の体環が確認される個体が得られている[19]。一方、尾端の条溝は *P. penetrans* にもしばしば出現することが知られており[19, 27, 36, 37]、それはSEMでも確認できる（第1図U）。国内の *P. fallax* が、*P. penetrans* と混じって検出された事実は、前者が後者の変異体である可能性も示唆している。

2）後藤の *Pratylenchus* sp. 2：後藤[6]（九州農試部内資料（1970）に初出）が長崎県のキクから報告した。口針長の記載がないため、既知種のリストには入れられない。本種は長い受精嚢と尖った尾端を持つ点で、*P. vulnus* に似ているとされたが、唇部の体環が2または3でV値が低い点で区別れた。また、上述の *P.* sp. Fにも似るが、後者とは尾端の形態（尖る）が異なっている。

引用文献

1）Anderson, R. V. & Townshend, J. L. (1980) Can. J. Zool. **58**, 1336-1340.
2）Baujard, P., Mounport, D. & Martiny, B. (1990) Revue Nématol. **13**, 203-210.
3）Corbett, D. C. M. & Clark, S. A. (1983) Revue Nématol. **6**, 85-93.
4）Frederick, J. J. & Tarjan, A. C. (1989) Revue Nématol. **12**, 243-256.
5）後藤　昭（1970）九病虫研会報 **16**, 34-37.
6）後藤　昭（1974）九州農試報告 **17**, 139-224.
7）後藤　昭・大島康臣（1963）応動昆 **7**, 187-199.
8）Handoo, Z. A. & Golden, A. M. (1989) J. Nematol. **21**, 202-218.
9）Hartman, K. M. & Eisenback, J. D. (1991) J. Nematol. **23**, 104-109.
10) Loof, P.A.A. (1960) T. Plziekt. **66**, 29-90.
11) Loof, P.A.A. (1978) Vaxtskyddsrapporter, **5**, 1-50.
12) Luc, M. (1987) Revue Nématol. **10**, 203-218.
13) Minagawa, N. (1982) Appl. Entomol. Zool. **17**, 418-423.
14) Minagawa, N. (1991) Jpn. J. Nematol. **21**, 18-25.
15) 皆川　望・水久保隆之（1986）31回応動昆大会講要　59.
16) 皆川　望・水久保隆之（1991）農環研研究成果情報　**7**, 6.
17) Mizukubo, T. (1990) Jpn. J. Nematol. **20**, 51-55.
18) Mizukubo, T. (1992) Appl. Entomol. Zool. **27**, 213-224.
19) 水久保隆之（1991）35回応動昆大会講要　178.
20) 水久保隆之（1991）日線虫研誌　**21**, 43-47.
21) Mizukubo, T. & Minagawa, N. (1991) Jpn. J. Nematol. **21**, 26-42.
22) 水久保隆之・佐野善一・荒城雅昭（1989）33回応動昆大会講要　43.
23) 水久保隆之・吉田睦浩・西澤　務（1990）34回応動昆大会講要　209.
24) 百田洋二（1978）関東病虫研報 **25**, 126.
25) Olowe, T. & Corbett, D. C. M. (1984) Indian J. Nematol. **14**, 6-17, 30-35, 97-101.
26) 大島康臣・西澤　務（1973）18回応動昆大会講要　137.
27) Roman, J. & Hirschmann, H. (1969) J. Nematol. **1**, 363-386.
28) Ryss, A. Yu. (1988) *Kornevye paraziticheskie nematody semeistva Pratylenchidae (Tylenchida) mirovoi fauny.* [Parasitic root nematodes of the family Pratylenchidae (Tylenchida) of the world fauna.], Leningrad, 367 pp.
29) 佐野善一・中園和年（1987）日線虫研誌 **17**, 57-58.
30) 佐野善一・中園和年・水久保隆之（1991）35回応動昆大会講要　181.
31) Seinhorst, J. W. (1968) Nematologica **14**, 497-510.
32) Sher, S. A. & Allen, M. W. (1953) Univ. Calif. Publ. Zool. **57**, 441-470.
33) Sher, S. A. & Bell, A. H. (1975) J. Nematol. **7**, 69-83.
34) Siddiqi, M. R. (1986) *Tylenchida Parasites of Plants and Insects.* Commonwelth Agricultural Bureaux. Slough, 645 pp.
35) Tarjan, A. C. & Frederick, J. J. (1978) J. Nematol. **10**, 152-160.
36) Tarte, R. & Mai, W. F. (1976) J. Nematol. **8**, 185-195, 196-200.
37) Taylor, D. P. & Jenkins, W. R. (1957) Nematologica **2**, 159-174.
38) 山田英一（1984）北海道立農試集報　**51**, 23-32.

ワセンチュウ科線虫の分類の歴史と現状*

ワセンチュウ科（Criconematidae）の線虫は、体長0.2㎜から1㎜、体は円筒形ないし紡錘形、体環は大きく、口針は太くて長い。体環は輪を積み重ねたように見え、一部の種は体環の表面あるいは後縁に様々な形の付属物を有し、土壌線虫としては特異な形態の線虫である（第1図）。また、雄成虫は生殖器官と運動器官は持つが、口針および機能を持つ消化器官を欠き、雌成虫とは大きく形態が異なるほか、成虫と幼虫の間で外部形態を異にする種類も多い（第2図）。

この線虫は、イネ、サトウキビ、ラッカセイ等の畑作物やリンゴ、ナシ、モモ、カンキツ類等の果樹から検出され、また、林業苗畑にも生息する。多くの種類は主に木本に寄生し、林地には普通に見られる。ごく一部の種は淡水または汽水域から記録されている。外部寄生性で植物の根の表皮および髄組織に口針を挿して吸汁するものの、植物の生育に与える影響は一般に大きくない。ベルマン法を用いた場合、土壌からの分離効率は低く、遠心分離法では比較的よく検出される。

本科の線虫は経済上重要な種類はごく少数にもかかわらず、形態が多様なため昔から研究者の注目を集めてきた。1986年時点で約300種（サヤセンチュウを含めると約430種）が世界から記録されている[13]。日本では、筆者の手元におおよそ70種の標本があり、このうちの三分の一程度は未記載のもののようである。

この科の分類については、1965年以降様々な意見が出されており、属レベルでの細分化と統合、亜科、科、上科等高次の分類単位における細分化と統合あるいは位置付けに関する意見の相違等がきわめて多い。このため、しばしば属名が変更されたり、研究者によって使用する属名が異なっていたりする。例えば、以前*Criconema*と呼ばれた線虫は、現在は*Ogma*属とされることが多いが[10]、時には、一部を*Crossonema*等として分けることもある[1, 13]。また、以前の*Criconemoides*属は分割され、一時は*Criconemoides*、*Macroposthonia*等の属名が使われたが、現在ではかなりの部分が*Criconemella*属となり、一部は*Nothocriconema*属とされた後に、今は*Criconema*属とされている[10]。しかし、両方とも一部をさらに別属とすべきとする意見がある。属名として*Criconemella*の代わりに*Mesocriconema*を使う研究者もいる[5]。

こうした混乱の原因は二つある。第一は、属、亜科、科等の分類単位をまとめるに当たってどのような形態的特徴をもってグルーピングしていくかという分類学上の考え方（カテゴリー）の相違に基づくものである。第二は、主に属名として何を使うかという命名上の問題である。これらが絡みあって問題をさらに複雑にしている。

最初の発見と高次の分類体系の流れ

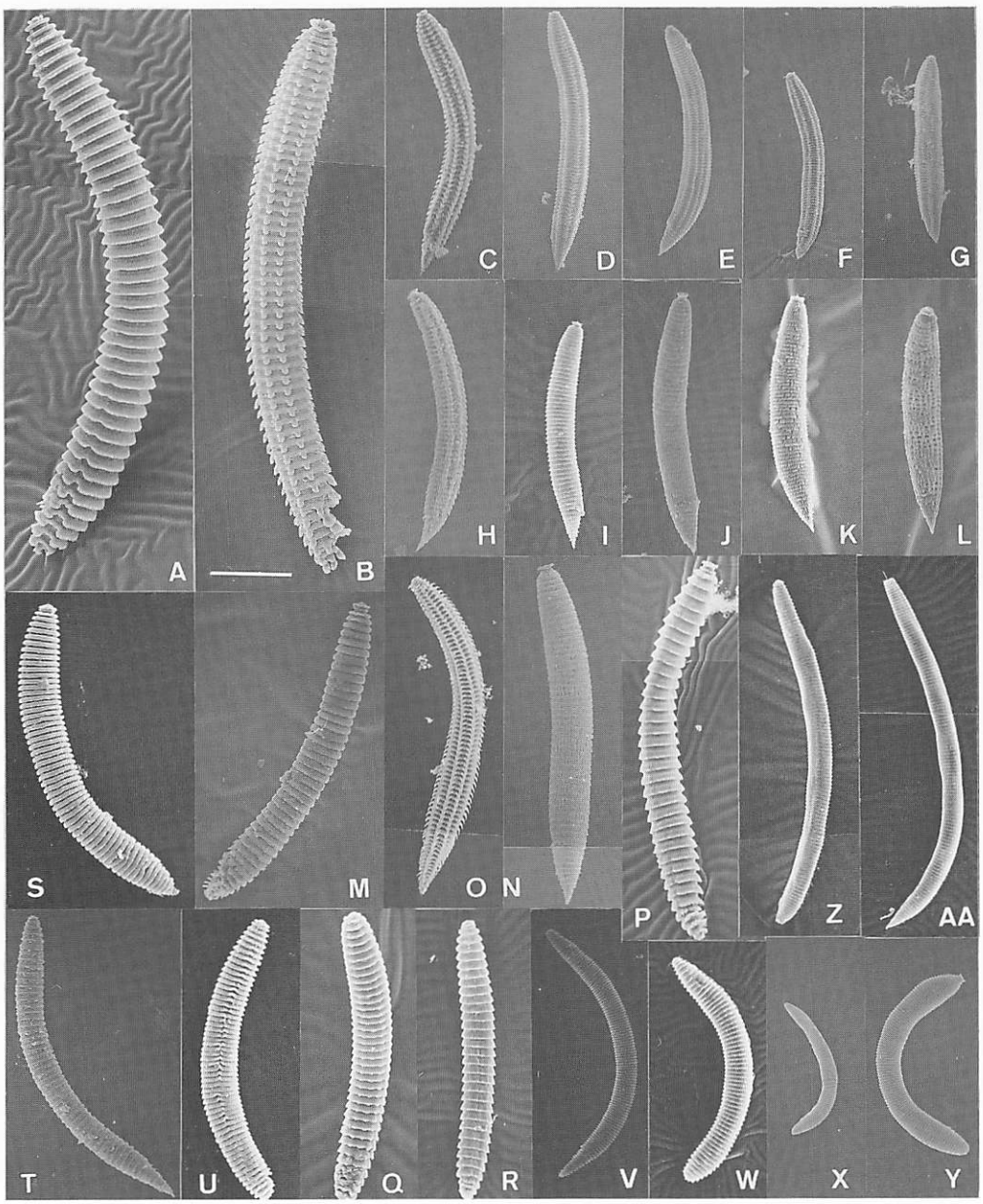
ワセンチュウ科の模式属である*Criconema*属をHOFMÄNNERとMENZELが創ったのは1914年であった[4]。この属の模式種となった線虫は、皆既日食観測等のため1882年から翌年に派遣された国際探検隊によって南米の最南端に近いHoste島から採集され、1889年にフランスの原生動物研究者CERTESによって*Eubostrichus guernei*として記載された種類である。これは体の表面に縦に並ぶ三角形の突起を持つ種で、同時に同じ場所から*Dorylaimus*属の1新種が記載された。

1913年にはCOBBによって*Iota*属が、1914年にはSOUTHERNによって*Ogma*属が創られた。1921年にはDE MANが*Macroposthonia*属を創った。これらの内、*Ogma*を除く二つは、雄成虫を基に記載されたものであり、現在では実体が不明であるとして使われていない。

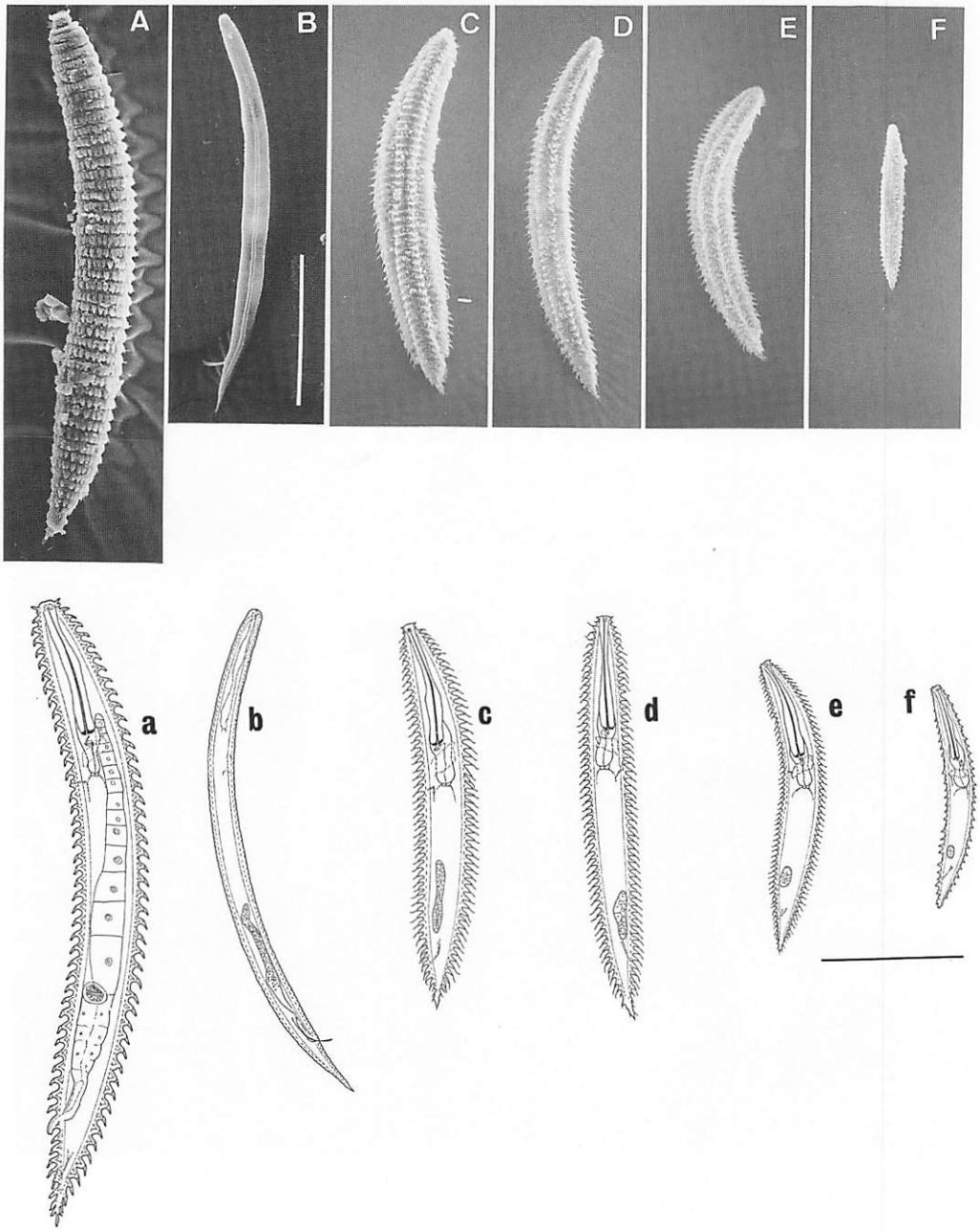
1936年にTAYLORは、*Criconema*属の定義を変更し、この属には体環に付属物を持つ種類だけを所属させた[14]。体環に付属物を持たない種類は、新たに設けた*Criconemoides*属に移した。その際、*Iota*と*Ogma*を*Criconema*属のシノニム（同物異名）とした。また、Anguillulinidae科の中にCriconematinae亜科を創り*Criconema, Criconemoides*、ピンセンチュウ属（*Paratylenchus*）およびサヤセンチュウ属（*Hemicycliophora*）を含めた。

この亜科は、カテゴリーを若干変えつつ、その後、1949年にはTHORNEによって独立の科とされ[15]、1966年にはGERAERTによって上科に[2]、1967年にはPAR-

*）皆川 望（農業環境技術研究所）
Nozomu MINAGAWA: Taxonomy and systematics of Criconematid nematodes: past and present.



第1図　走査型電子顕微鏡で見たワセンチュウ科線虫の外部形態（日本から記録された種の一部）
A: *Ogma hirakuraense* [*Neolobocriconema*], B: *O. querci* [*Macrocriconema*], C: *O. trigonolepidum*, D: *O. octangulare*, E: *O. decalineatum*, F: *O. coffeae* (=*O. gracile*), G: *O. brebistylum*, H: *O. octozonale* [*Crossonema, Seriespinula*], I: *O.* sp. [*Crossonema*], J: *O. menzeli* [*Crossonema, Neocrossonema*], K: *O. abies* [同前], L: *O.* sp. [同前], M: *O. civellae* [*Crossonema*], N: *Ogma* sp. [*Cossonema, Neocrossonema*], O: *O. japonicum* [*Pseudocriconema*], P: *Criconema aberrans* [*Paralobocriconema, Neolobocriconema, Ogma*], Q: *C. serratum* [同前], R: *C. oryxae* [*Lobocriconema*], S: *C. jaejuense*, T: *C. longulum*, U: *C. palliatum*, V: *Criconemella komabaensis* [*Mesocriconema*], W: *C.* sp. [同前], X: *C. macrodora* [*Xenocriconemella*], Y: *Discocriconemella* sp., Z: *Hemicriconemoides brachyurus*, AA: *H. chitwoodi*. *属名は RASKI & LUC (1987) による。
[ ] 内は属の異名を示す。スケールは50μm を示す（全図共通）。



第2図　*Ogma dryum* の形態

A-F：外部形態（走査型電子顕微鏡写真）．A：雌成虫、B：雄成虫、C：第4期幼虫(雌)、D：第4期幼虫(雄)、E：第3期幼虫、F：第2期幼虫．a-f：内部形態(光学顕微鏡観察に基づくスケッチ)．a：雌成虫、b：雄成虫、c：第4期幼虫(雌)、d：第4期幼虫(雄)、e：第3期幼虫、f：第2期幼虫．スケールは100μmを示す（全図共通）。

AMONOV が科と上科の間のものと位置付け[9]、1980年に SIDDIQI は亜目とするに至った[12]。現在、比較的多く使われているのは、ワセンチュウとトゲワセンチュウ、時にサヤセンチュウをまとめて一つの科として扱い、これとピンセンチュウ、ネセンチュウ（*Tylenchulus*）、マルセンチュウ（*Sphaeronema*）等をそれぞれ独立の科あるいは単一の科の中の亜科と位置づけて、これら全体をまとめて上科とする体系である（第1表）。

第1表　RASKI と LUC[5]によって提唱された Criconematoidea 上科の分類体系

科 Criconematidae
　亜科 Criconematinae:
　　属 *Criconema*, *Ogma*（トゲワセンチュウ）, *Hemicriconemoides*（サヤワセンチュウ）, *Bakernema*, *Criconemella*（ワセンチュウ）, *Discocriconemella*, *Nothocriconemoides*, *Bladicephalanema*, *Pateracephalanema*
　亜科 Hemicyliophorinae:
　　属 *Hemicycliophora*（サヤセンチュウ）, *Caloocia*

科 Tylenchulidae
　亜科 Tylenchulinae:
　　属 *Tylenchulus*（ネセンチュウ）, *Sphaeronema*（マルセンチュウ）, *Trophotylenchulus*, *Trophonema*, *Meloidoderita*
　亜科 Paratylenchinae:
　　属 *Paratylenchus*（ピンセンチュウ）, *Cacopaurus*, *Gracilacus*
　亜科 Tylenchocriconematinae:
　　属 *Tylenchocriconema*

DE GRISSE の登場と *Criconemoides* 属の細分化

1936年に *Criconemoides* 属が記載され、ほぼ20年の後、1957年にサヤワセンチュウ属 *Hemicriconemoides* が記載された。この間、世界各地から新種の報告が相次ぎ、次第に種類が増加した。1960年代の初めからベルギーの Gent 大学の DE GRISSE は、*Criconemoides* 属の多くの新種を記載する一方、この属の種について種内変異、あるいは複数の種を対象に形態の比較を行った。

DE GRISSE は、1965年にオランダの Wageningen 農科大学の LOOF と共著で、*Criconemoides* 属の再検討と題する論文を発表した[3]。その中で、雌成虫の頭部体環の形態、正面像（face view）、特に Submedian lobe の形態、生殖器官の開口部の形態等とともに、幼虫期における体環の突起の有無を重視してこの属を6属に分割した。この内の5属は新属であり、また、*Criconemoides* 属は *Macroposthonia* のシノニムとされた。1967年に同じ著者達によって *Criconemoides* 属の模式種となった *C. morgensis* のタイプ標本の発見とこれの調査に基づく *Criconemoides* 属の復活が報ぜられた。タイプ標本は作り直し（remount）の過程で紛失してしまったということだが、それ以前の調査によって結論を得ており、California 大学の RASKI も確認したとしている。RASKI は後に、タイプ標本は見たが DE GRISSE らの結論には同意できないと述べている[10]。タイプ標本の発見にもかかわらず、*Criconemoides* 属を巡る問題には決着がつかないまま、今では疑問属として処理されている。

この頃から属の細分化と命名上の混乱が顕在化した。しかし、当時おおよそ80種あった *Criconemoides* 属は、DE GRISSE らの処置によってそれ以前の雑多な集団から均質な集団となった。このため、しばらくの間はこの分類は大方の分類研究者に受け入れられた。この最大の理由は、彼らが属を分割するに当たって採用した形質の多くが、現在でもこの科の分類で使われている重要なものであり（属を分ける重要な形質とされた submedian lobe について、筆者は最近、有効性に疑問を持つようになったが）、また、当時と現在とでは属名の変更、一部の属の統合等が見られるものの、分類体系自体は基本的に継承されているためである。

DE GRISSE の一連の論文の評価としては、細分化を進めたという意見がある。しかし、一方では当時新しく開発された走査型電子顕微鏡を線虫分類学に用いて頭部正面像、体環の付属物等の形態を鮮明な写真として示し、多くの線虫研究者に新鮮な驚きを与えるとともに、走査電顕の有用性を認識させたと言えるだろう。またこれと並んで、それまでは分類学上の単なる一形質に過ぎなかった幼虫の形態について、Criconematidae 科の分類にあっては Key character として重要なものであることを明らかにした功績は大きい。

Criconema 属の細分化と模式種の再発見

Criconema 属は和名をトゲワセンチュウ（刺輪線虫）ということから分かるように、体の表面に刺状あるいは鱗状の突起を持つ線虫である。この属も次第に

記載された種類が増加した。MEHTA と RASKI は、1971年にこの属の再検討の論文を発表した[7]。この中で、*Criconema* 属は、狭義の *Criconema* 属と 4 新属を含む 5 属に分割された。

ここで問題となったのは *Criconema* 属の模式種の扱いであった。模式種は初めの方でも書いたように、南米の最南端に近い辺境の地で採集されたものであり、タイプ標本は残されておらず、また、原記載も不完全であるため、実体は不明であった。このため、MEHTA らは *Criconema* 属の中に亜属を創り、狭義の *Criconema* 亜属には模式種のみを所属させ、模式種を除いた他のすべての種を新たに設けた *Variasquamata* 亜属に入れた。この離れ技で模式種を棚上げにした形で一応の形式は整ったが、模式種の正体は不明のまま問題は先送りにされた。この問題が解決されたのは1984年であった。

1984年、RASKI らは *Criconema* 属の模式種の再発見を報告した[11]。RASKI らは、最初の発見からちょうど100年たった1983年 1 月、チリ大学およびチリ国農牧局の協力のもとに模式産地をチリ海軍の補給艦 Castor 号で訪れ、3 時間の上陸の間に24点のサンプルを採取した。その中から幸運にも原記載と一致する線虫が検出された。

三角形の突起をもつ線虫は幼虫であった。この種類の成虫は、1889年の論文で *Dorylaimus giardi* とされていた種類である。これは、DE GRISSE らが1965年に創った *Nothocriconema* 属に相当する線虫で、成虫の体表には刺を持たない種類である。この時点で、以前は *Criconemoides* 属とされ、1965年以降は *Nothocriconema* 属とされていた線虫は、*Criconema* 属として扱われることとなった。つまり、1984年を境としてこれ以前と以後では、*Criconema* 属の定義が刺の有無を含めて全く異なっている。また、それまで *Criconema* 属とされていた線虫は、*Ogma* 属とされた（これは既に1979年、ANDRÁSSY が *Criconema* の属名の使用を否定する代償措置として提唱している[1]）。

種類の増加と細分化の進行

1930年代には十数種が知られているにすぎなかったこの一群は、1960年代の半ばにはおおよそ100種となり、1986年には300種、現在はより多くの種が記載されている。1970年代および1980年代においては、急速な種数の増加とともに、属を分ける基準として Submedian lobe の形態の違い等の有効性が広く認められたことや走査型電子顕微鏡の普及によってこれらの形質が比較的容易に観察可能となったこともあって、次々と新しい属が創られた。カナダの EBSARY、主に南太平洋の島々を調べている ORTON-WILLIAMS、日本の種を扱っている筆者[8]も細分化に一役かった形になったようである。

最も極端なのが SIDDIQI である。1980年の論文[12]では、属を細かく分けて、それらをまとめ上げる形で亜科を作り、それを科にまとめ、さらに上科、亜目と体系を構築していった。ここでは、従来の亜科が科になり、科が上科になり、上科が亜目となって、それぞれが一つずつランクが底上げされている。1986年の著書[13]では、Criconematidae 科を 3 亜科13属に分け、さらにこの内の 3 属（*Criconema, Crossonema, Ogma*）は、合計13の亜属に分けている。LUC らは、既知の種類数に比べて属や科の数が多すぎると述べるとともに、このような現象を分類体系のインフレーションと呼んだ[6]。

再び統合化へ向かう

1987年から翌年にかけて、LUC, MAGGENTI, FORTUNER, RASKI, GERAERT の 5 人のヨーロッパとアメリカの指導的な線虫分類研究者は、「Tylenchina 亜目の再評価」と題する11編からなる論文を発表した。このシリーズの10番目の中で Criconematidae 科を扱い[10]、著者の RASKI と LUC はこの科を Criconematinae 亜科と Hemicycliophorinae 亜科に分け、前者に 9 属を認めた（第 1 表）。Criconematinae 亜科の中では、属の一部は統合され、また、属名は変更されているが、体系的には1965年の DE GRISSE と LOOF[3]や1971年の MEHTA と RASKI[5]の論文に近いものである。LOOF は1988年の論文[7]で11属を有効としており、*Lobocriconema* 属を有効とする等 RASKI ら[10]と若干の意見の相違がある。

RASKI と LUC は、このシリーズの他の論文でも同様であるが、従来別属とされていたものでも、多少とも移行的な種が存在する場合は一つの属として統合した。このため、大きく統合された属は内容的に不均質な印象となっている。亜科より上については、THORNE が1949年に提唱して以来続いてきた考え方[15]と大きく異なる点もあるが、全体的に見て従来の体系より妥当

な点も多い。しかし、SIDDIQI[12, 13]を含め、従来の分類体系が共通の形質を持つものをグルーピングし、属・亜科・科と順次これを下から上に積み上げているのに対して、RASKIらの体系は、特に属レベルで、どちらかというと上から見おろした仕分けとなっているように感じられる。

Criconematidae 科に限らず、LUCらによる Tylenchina 亜目の新しい分類体系の評価は未だ定まっていない。彼らの考え方と異なる論文も目につく[7, 13]。Criconematidae 科についても、当分の間、いくつかの属は「誰々の言うところの」と注釈が必要なようである。属だけでなく、亜科や科についても、くくり過ぎという反論がありそうである。

Criconematidae 科の分類体系は、まとめの論文が出る度に変わってきた。分割、細分また統合と大きな振幅で動いてきた。RASKI と LUC は、この科の分類は進化論的観点から見て袋小路に入っていると表現している[10]。近年発表された二つの分類体系は、一方は細分、もう一方は統合と大きく内容が異なっている。第1表には RASKI と LUC のものを示したが、これもまた定着したものではないことをお断わりしておきたい。このような訳で、分類研究は大きく振れながら、それでもすこしずつ進展していることは確かだと思う。しかし、Criconematidae 科の分類体系については、今後とも議論が続くと予想される。

おわりに代えて：疑問あるいは問題提起

以上、分類体系に関する世界の動きについて述べた。日本のことはほとんど触れてこなかったが、1931年に今村重元によって東京駒場の水田から *Criconema komabaensis*（第1図R、現在は *Criconemella* 属の不完全種とされることが多く、再記載が必要）が記載されて以来、主として1960年代以降に、横尾、一戸、中園、百田、大島、樋田、八重樫、宍田等によって全部で30数種が確認されている（第1図）。しかし、最初に書いたように、日本にはこの倍以上の種類が分布し、今後、検討すべきことも多い。筆者もこのグループに興味を持ちここしばらく調べてきた[8]。この過程で感じたことが二つある。

その一つは、「計測値でどの程度種の区別ができるか」、ということである。この科の線虫は、雌成虫や幼虫の体の表面に様々な形態をした突起があり、また、体環の概形、頭部正面像、頭部体環や尾部の形態等を基に種を区別しているが、計測値では種を分けるほどの違いはあまりない。例えば、現在調べている *Ogma* 属の一部あるいは *Crossonema* 属とされるグループでは、日本産は17種を数える（未発表）。このうち、a値、b値、c値、V値等の計測値で識別可能な個別の種類はほとんどないと言ってよいだろう（数種を含むグルーピングは可能）。体環数、生殖器官や排泄器官の開口する体環の頭部あるいは尾部からの位置（RV、Ran、Rex と表示される値）、口針長等でかろうじて5、6種が識別可能である。それ以外は、光学顕微鏡や走査型電子顕微鏡を用いて雌成虫と幼虫の体環の付属物や頭部正面像を観察してはじめて、別種と判断できるものである。

現在、線虫の種の区別は、口針から肛門に至る消化器官や生殖器官の形、配置等、主に内部器官の形態を基に行われている。Criconematidae 科は土壌線虫の中では例外的に、体環が少ないうえに大きくて数えやすく、また、体の概形、雌成虫とともに幼虫における体表の付属物、雌成虫の頭部体環等に種間の差異が明瞭で、しかも調べやすいこともあって、これらを手がかりとして種の識別が可能なグループである。そのような形質を持たない多くの植物寄生性線虫では、計測値を基にして従来同じ種と考えられていた線虫は本当にすべて同じ種なのであろうか。本当は別種なのだが、計測値では違いが識別できないだけなのかも知れない。

二つ目は、前の疑問とも関連するが、「線虫の分布は広く世界的というのは本当か」、ということである。植物寄生性線虫の中では、*Radopholus* 属だけが例外的に特異な分布を示し、オーストラリアから多数の種類が記録されている。Criconematidae 科でも同様に、オーストラリアとその周辺には独特の属（*Pateracephalanema, Bladicephalanema*）が生息する。南太平洋諸島には、*Syro* 属としてまとめられたことのある一群の線虫がいる。アフリカの *Crossonema* の仲間は他の地域のものと違っている。アジアでも、*Neolobocriconema, Macrocriconema, Paralobocriconema* 属等とされた種類は、他地域の線虫と異なったグルーピングが可能な線虫である。

このような属ないし亜属（？）レベルにおける Criconematidae 科の分布の特異性は、この科独特のものなのか、単に調査が不十分な地域が多いためか、あるいは最初の問題提起と同様に、属レベルにおいて

も他の線虫では違いが判別できないだけなのだろうか。

これは種レベルについても同様である。17種を数える日本の *Crossonema* を見ると、日本特産は10種、この内の4種は沖縄だけに分布する。残り7種の内の2種は韓国との共通種。日本国内で北海道のみに分布する2種は、一方はシベリアにも分布し、他方はシベリア・ヨーロッパ・北米に分布する。本州と北海道の高山帯にいる種は、シベリアと北米に分布する。本州の中山帯にいる種は、ヨーロッパと北米から記録されている。最後の1種だけが世界に広く分布し、インド・ヨーロッパ・北米・南米からも記録されている。

以上のように、この線虫は日本特産種も多いし、同じような気候帯に分布が広がっているものの、最後の1種を除いてそれほど広範囲ではない。このことも従来の線虫の分類研究および分布調査の結果に疑問を持つ理由である。

結論らしい結論は無いが、問題提起ということで終えたい。

引用文献（抜粋）

1) ANDRÁSSY, I. (1979) Opusc. zool., Bdpest, **16**, 11-57.

2) GERAERT, E. (1966) Nematologica **12**, 362-368.

3) DE GRISSE, A. & LOOF, P.A.A. (1965) Meded. Landb. Hogesch. Gent, **30**, 577-603.

4) HOFMÄNNER, B. & MENZEL, R. (1914) Revue suisse Zool. **23**, 109-243.

5) LOOF, P.A.A. (1988) In: *Nematode Identification and Expert System Technology* (FORTUNER, R., ed.). Plenum Press, New York, 139-152.

6) LUC, M., MAGGENTI, A.R., FORTUNER, R., RASKI, D.J. & GERAERT, E. (1987) Revue Nématol. **10**, 127-134.

7) MEHTA, A.R. & RASKI, D.J. (1971) Indian J. Nematol. **1**, 145-198.

8) MINAGAWA, N. (1986, 1988) Bull. Nat. Inst. Agro-Environ. Sci. **1**, 95-126; **4**, 105-124; **5**, 123-173.

9) PARAMONOV, A.A. (1967) Trudy gel'minth. Lab., Acad. Nauk SSSR **18**, 78-101.

10) RASKI, D.J. & LUC, M. (1987) Revue Nématol. **10**, 409-444.

11) RASKI, D.J., LUC, M. & VALENZUELA, A. (1984) Revue Nématol. **7**, 301-314.

12) SIDDIQI, M.R. (1980) Revue Nématol. **3**, 179-199.

13) SIDDIQI, M.R. (1986) *Tylenchida Parasites of Plants and Insects.* Commonwealth Agricultural Beauroux, Slough, X+645 pp.

14) TAYLOR, A.L. (1936) Trans. Am. Micr. Soc. **55**, 391-421.

15) THORNE, G. (1949) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **16**, 37-73.

ドリライムス目 Dorylaimida*

"ドリライムス"の歴史は、1845年のDUJARDINによる*Dorylaimus stagnalis*の記載をもって始まりとする[16]。1876年、DE MANは*Dorylaimus*をドリライムス科Dorylaimidaeに格上げした[14]が、その後19世紀中には、1880年にいくつかの属が追加されたのみであり[15, 31]、今世紀に入るまでは、口針をもつ線虫で弁状器官のないピン型の食道のものはすべて*Dorylaimus*におかれた。1913年になってCOBBは、Dorylaimidaeの中に*Trichodorus*・*Xiphinema*を含むいくつかの属および亜属を創設し[10]、これ以降にDorylaimida、特に植物寄生性Dorylaimidaの分類研究が進んだとみることができる。

Dorylaimidaの分類研究に最も貢献の大きかったのはGerald THORNE(1890-1975)である。THORNEはDorylaimidaのいくつかのモノグラフで[42, 43, 44, 45]、上位段階での大きな改訂と多数の属・種の記載を行ったが、特にTHORNEとSWANGER[45]およびTHORNE[42]はDorylaimidaの近代的研究の先駆けとなり、その後の本分類群研究の刺激的役割りを果たしたばかりでなく、現代のDorylaimida分類大系の基礎ともなっている重要なものである。

THORNE以降にDorylaimidaの分類研究に重要な寄与をした者としては、I. ANDRÁSSY, J. HEYNS, A. COOMANS, P. A. A. LOOFおよびM. S. JAIRAJPURIなどを挙げることができるが、彼らの果たした役割りについては、例えばJAIRAJPURIとAHMAD[19]などを参照されたい。ここでは近年のANDRÁSSYによる一連の著作にふれておきたい。ANDRÁSSY[3, 4, 5, 6, 7]は、増大したDorylaimidaの属および種の整理、大きな属の細分化(例えば*Eudorylaimus*[3]、*Mesodorylaimus*[4]など)を中心に、ドリライムス上科Dorylaimoideaの各分類群の改訂を次々に進め、その作業は現在も続いている。これらの仕事は、THORNEの業績に次ぐものになるものと思われる。

ドリライムス目は、現在では23科、200を超える属を含む大きな分類群で、個体数の多さや現存量biomassの大きさから見ても、土壌線虫類のみならず土壌動物全体の中でも重要なグループであるが、現在までの知見では、高等植物に寄生するのはLongidoridaeの一部と、Trichodoridaeのみである。従ってここでは、日本産LongidoridaeとTrichodoridaeのみを扱う(第1表)。

第1表 植物寄生性 Dorylaimida

Dorylaimida PEARSE, 1942
Dorylaimina PEARSE, 1942
Dorylaimoidea (DE MAN, 1876) THORNE, 1934
Longidoridae (THORNE, 1935) MEYL, 1961
Longidorinae THORNE, 1935
Longidorus (MICOLETZKY, 1922) FILIPJEV, 1934
Paralongidorus SIDDIQI, HOOPER & KHAN, 1963
Xiphinematinae DALMASSO, 1969
Xiphinema COBB, 1913
Diphtherophorina COOMANS & LOOF, 1970
Trichodoroidea (THORNE, 1935) SIDDIQI, 1974
Trichodoridae (THORNE, 1935) CLARK, 1961
Trichodorus COBB, 1913
Paratrichodorus SIDDIQI, 1974
Monotrichodorus ANDRÁSSY, 1976
Allotrichodorus RODRIGUEZ-M., SHER & SIDDIQI, 1978

I. 日本産Longidoridaeの分類

DE MANは1876年に*Dorylaimus elongatus*を記載し[14]、これが後に*Longidorus*の模式種となった。*Xiphinema*として最初に記載されたのは*X. americanum* COBB, 1913である[10]が、それ以前の1893年にCOBB自身がFijiより*Tylencholaimus ensiculiferus*を記載しており[9]、これは1937年にTHORNEにより*Xiphinema*に移されている。*Xiphinema*の最初の総説は1939年に出たTHORNE[42]であり、ここでTHORNEは3新種を追加し、*Xiphinema*の既知種を10種としている。*Xiphinema*の種数について見ると、LORDELLO[25]が雌のもつ形態形質により検索表を作った時の既知種は24種、LUCとTARJAN[30]では有効種29種および未確定種9種、COHNとSHER[11]が雌の生殖腺の形態と尾部の形態とから8亜属を設けた時の有効種は50種および未確定種は10種、ESSER[17]の簡便表での*Xiphinema*として記載された種のリストでは81種、

*) 宍田幸男(群馬県農業総合試験場)
Yukio SISHIDA: Systematics of plant parasitic Dorylaimida of Japan

Luc と Dalmasso[28]の"lattice"での有効種74種、最新(1990年)の Loof と Luc[24]では有効種172種および未確定または疑問種13種となっている。また *Longidorus* についてみると、Lamberti[20]では有効種32種および疑問種3種であるが、その後本属についてのまとまった研究はなく、現在の既知種数は定かでない。日本からはこれまでに、*Xiphinema* 8種、*Longidorus* 3種が報告されている。

(1) Longidoridae の識別(第2表)

Longidoridae は土壌線虫としては大形のグループであり(体長1.1～8㎜)、目立って細長い体と同様に、長い口針(odontostyle、以下 ods.と略称)をもつことで、低倍率顕微鏡下で他の土壌線虫から容易に識別が可能である[37]。慣れない観察者が Longidoridae と混同するおそれのある分類群には以下のものがある。

① *Californidorus*

1978年に記載された時には Longidoridae に置かれた[32]が、その後の形態学的検討により、*Enchodelus* や *Pungentus* に近縁とされ、現在は Pungentidae に置かれている[39]。細長い口針は Longidoridae に酷似するが、本属では食道後部拡張部が食道全体の40%にも達することにより Longidoridae から区別可能である。現在までのところ、北アメリカ以外から未知である。

② Nordiidae

Longidorella, *Enchodorella* などは、ods.の形態が Longidoridae のものによく似る。しかし、これらの属の線虫は体も短く、ずんぐりしている。

③ *Xiphinemella*

本属の属する Tylencholaimidae は Longidoridae とは遠縁であると考えられているが、Longidoridae に似た細長い口針をもつ。しかし、体がずんぐりしているので容易に区別される。

(2) Longidoridae の属の識別

現在の知見では、Longidoridae には5属が認められている。日本から報告のあるのはその内の2属のみであるが、5属を識別する形態的特徴に簡単にふれておく。

Family Longidoridae
  Subfamily Longidorinae
    Tribe Xiphidorini
      Genus *Xiphidorus**
    Tribe Longidorini
      Genus *Paralongidorus*
      Genus *Longidoroides**
      Genus *Longidorus*
  Subfamily Xiphinematinae
    Genus *Xiphinema*

*植物寄生性の確認されていないもの

Longidoridae の5属は、双器窩の形態・口針導管(以下、GR)の位置・ods.の形態の組み合わせにより、識別される(第2表および第1・2図)。

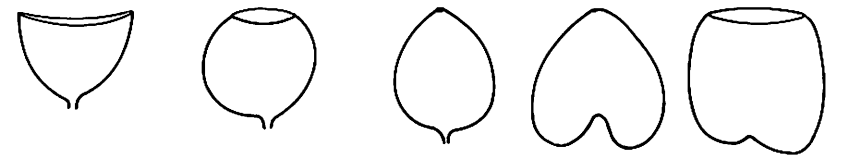
(3) Longidoridae における種の識別形質

Xiphinema

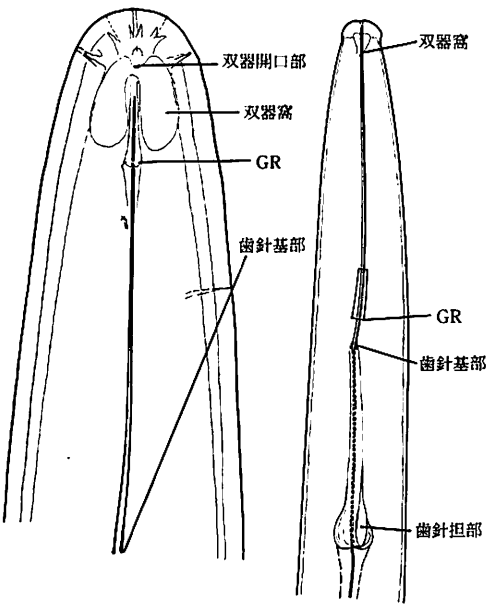
Luc と Tarjan[30]は、*Xiphinema* の重要な識別形質として、Luc[26]を基礎にして、下記の1～6を挙げ、Luc[27]はこれに補助的な形質として7～10を挙げてい

第2表 Longidoridae 科5属の識別(Coomans[12]より作成)

	Xiphinema	*Xiphidorus*	*Paralongidorus*	*Longidorus*	*Longidoroides*
双器窩の形	あぶみ型またはゴブレット型	ゴブレット型・ポーチ型または二裂型	あぶみ型	ポーチ型だが、形はさまざま	ポーチ型
双器開口部	広い裂目	小さい裂目または孔	広い裂目	小さい孔	広い裂目
GRの位置	ods.前端より2/3付近	2/3付近	3/1～3/5付近	1/3～2/5付近	1/3付近
ods.基部の形態	叉状	叉状	叉状でない	叉状でない	叉状でない
odontophore基部の形態	強く膨らむ、錨状	強く膨らむが、錨状にならない	膨らみは弱い	膨らみは弱い	膨らみは弱い



第1図　Longidoridae の双器窩および双器開口部の形態



第2図　*Longidorus* および *Xiphinema* の頭部形態

る。

1）体長（L）

2）体長に対する陰門の位置（V）

3）口針長（ods.＋odontophore）

4）雌生殖器系のタイプ

Xiphinema では、前部生殖枝に以下の4タイプが認められる（Luc と Dalmasso[28]による分類）。

① 子宮・輸卵管・卵巣とも、後部のものとほぼ同程度に発達し、正常に機能していると見られる。

② 三つの器官ともそろっているが、卵巣は、明らかに機能していない程度の退化が見られる。

③ 卵巣は認められないか、子宮と輸卵管の間のsphincter、そして時には輸卵管の分化が認められ、全長が陰門部体幅の数倍をこえる。

④ 前部子宮枝は全くないか、あるいは器官の分化が認められないほどに退化している。

これらは各種について非常に安定しており、尾部の形・長さとともに、*Xiphinema* における最も重要な識別形質と考えられる。

5）子宮における Z-differentiation の有無

6）尾部の形と長さ

Xiphinema の種では、尾部の形や長さが、線虫の一つの属内の変異としては珍らしいほど、さまざまである。Luc[27]は c'値と尾の形が、種の識別に大変有用な基準で、また最も精確な形質であるとしている。筆者はこれに、尾端の透明部の絶対長（Lamberti と Bleve-Zacheo[21]ほかの、J 値）と、これの尾長に対する割合 hyaline %[36]（Luc と Southey[29]の、h%）とを、重要な形質として加えたい。

7）固定状態での体の概形

8）唇部の概形

正確に記述・描画することも、また客観的に判断することも難しい質的形質で（例えば、Heyns[18]）、種の識別形質としては、稀に補助的に使われる域を出ないものと思われる。

9）雄の有無

ただし、集団により、雄が皆無であったり、高頻度で現われたりする種がある。

10）幼虫の尾部の形態

ただし、全幼虫期の尾部の形態が完全に記載されているのは、ごく一部にすぎない。

Longidorus

Lamberti[20]は、*Longidorus* の重要な識別形質として、以下の1～5を挙げ、6・7を二次的に重要なものとしている。

1）体長（L）
2）唇部の概形
3）尾部の形

*Longidorus*においては、尾部の形態は*Xiphinema*におけるほど多様ではないが、以下の三つのタイプが認められる。

① 尾部全体が丸い
② 円錐形の尾であるが、先端は丸い
③ 円錐形の尾であり、先端も尖りぎみ

また、c'値も良い形質であるとしている。

4）ods.の長さ
5）GRの頭端からの距離
6）尾長およびodontophore長
7）双器窩の形

幼虫の尾部の形態も重要な識別形質になり得ると考えられる[20]が、*Xiphinema*におけるよりも更に記載が少ない。また、*Longidorus*においては雌生殖器はすべて両卵巣型であり、また子宮も単純な構造をもつため、これらの形質は識別形質としては重要ではない。

(4) 日本産Longidoridaeの分類

Xiphinema

これまでに日本から報告されている8種の*Xiphinema*は、すべて雄が未知であるかまたは極めて稀な種である。

日本産*Xiphinema*の、雌の形態に基づく検索

1 尾は半球形……2
- 尾は指状突起をもつか、あるいは細長い……3
2 陰門はほぼ中央：L=1.1-2.0mm、ods.=82-94 μm、c=44-75、V=44-54、尾長=25-38μm、c'=0.9-1.3（日本全土；韓国・台湾）……*X. incognitum* LAMBERTI & BLEVE-ZACHEO, 1979
- 陰門はやや前方：L=2.3-3.3mm、ods.=101-127μm、c=63-102、V=32-35、c'=0.8-1.1（群馬；インド）……*X. arcum* KHAN, 1964
3 前部生殖枝は良く発達し、卵巣をもつ……4
- 前部生殖枝は多少なりとも退化し、卵巣をもたない……6
4 尾は指状突起をもつ：L=2.7-4.7mm、ods.=115-142μm、c=42-85、V=29-40、尾長=50-70μm、c'=1.3-1.6（東北～九州；韓国・北アメリカ）……*X. bakeri* WILLIAMS, 1961
- 尾は細長くのびる……5
5 尾長<90μm；L=1.7-2.8mm、ods.=83-117 μm、c=27-47、V=35-49、尾長=46-88μm、c'=1.6-3.3（石垣島；フィジー～南アジア・中東・アフリカ）……*X. elongatum* SCHUURMANS STEKHOVEN & TEUNISSEN, 1938
- 尾長>100μm；L=2.5-3.1mm、ods.=80-110 μm、c=15-31、V=28-39、尾長=107-156 μm、c'=3.0-8.0（関東～沖縄；北アメリカ・南アジア・中東・モーリシアス）……*X. insigne* LOOS, 1949（*insigne*-form）
6．前部生殖枝は痕跡的な子宮・輸卵管をもつ；L=2.1-2.5mm、ods.=98-113μm、c=15-25、尾長=89-92μm、c'=3.8-4.9（東京；スーダン）……*X. simillimum* LOOF & YASSIN, 1971
- 前部生殖枝は完全に退化……7
7．尾は指状突起をもつ、c'<2；L=1.3-2.4mm、ods.=98-136μm、c=32-62、V=27-37、尾長=38-48μm、c'=1.1-1.6（静岡；中南米・南アジア・アフリカ西北部）……*X. brasiliense* LORDELLO, 1951
- 尾は細長くのびる、c'>4；L=1.8-2.5mm、ods.=114-123μm、c=15-22、V=23-26、尾長=113-131μm、c'=4.3-5.6（関東；北アメリカ）……*X. chambersi* THORNE, 1939

LUCとDALMASSO[28]は、STEGARESCU[40]を発展させ、*Xiphinema*における重要な識別形質（前記）の各々を二つから七つ、多くは四つにランクづけし、これにより当時の有効種74種の持つ形態を数値により表現することを試みた。その後LOOFとLUC[24]は、1989年時点での*Xiphinema*の既知種213種を整理し、基本的にはLUCとDALMASSO[28]に従い、検索表を作成した。

日本から既知の*Xiphinema* 8種をLOOFとLUC[24]の基準に従って整理すると、第3表のような"lattice"ができる。

Longidorus

日本から報告されている*Longidorus*はわずかに3種であるが、内2種は未記載種であり、形態的知見も

第3表　LOOF と LUC[24]による日本産 *Xiphinema* の lattice（形質評価組合せ）

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
chambersi	1	4	2	23	1	23	2	2	23	2	2	1
brasiliense	1	4	5a	45	123	12	23	2	3	5		1
simillimum	23	4	2	3	12	2	2	3	23			1
arcum	3	4	7b	56	2	23	2	2	2			1
insigne	4	4	2	23	123	23	12	2	23	2	2	1
elongatum	4	4	23	34	345	23	12	2	3	2	2	1
bakeri	4	4	4	45	234	4	2	2	3	4	2	1
incognitum	4	4	3	56	456	12	1	23	4	3	23	1

注）記号は文献[24]を参照。

乏しい。

日本産 *Longidorus* の、雌の形態に基づく検索

1　GR は、頭端から唇部体幅の1.5倍付近に位置する；L＝6.1mm、頭端から GR までの距離＝35 μm、ods.＝102μm、尾長＝46μm、ABW＝40 μm、c'＝1.2（群馬）……*L.* sp. 1

-　GR は、頭端から唇部体幅の5倍付近に位置する……2

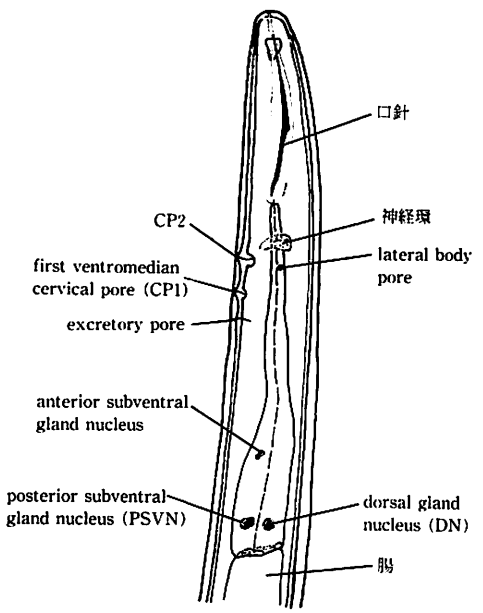
2　唇部は膨らむ、ABW＜30μm；L＝2.9-4.3μm、頭端から GR までの距離＝53-66μm、ods.＝83-111μm、尾長＝23-29μm、ABW＝23-27μm、c'＝0.9-1.3（東北～関東；ローデシア）……*L. martini* MERNY, 1966

-　唇部は後方の体部になめらかに続く、ABW＞30μm、L＝2.8-4.5mm、頭端から GR までの距離＝69-79μm、ods.＝128-154μm、尾長＝28-35 μm、ABW＝37-54μm、c'＝0.6-0.9（群馬）……*L.* sp. 2

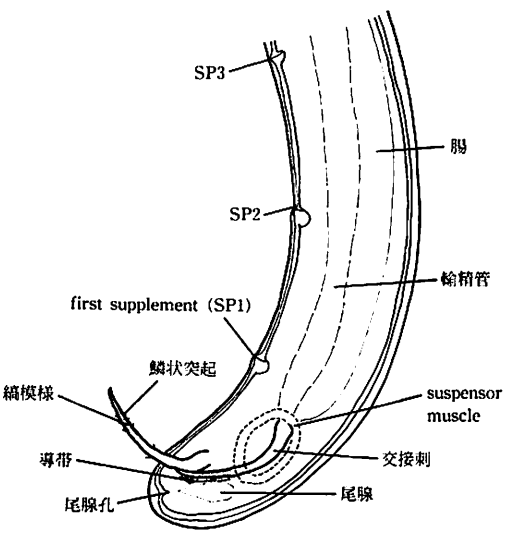
II．日本産 Trichodoridae の分類

Trichodoridae は、近年では Dorylaimida 以外の目として扱われることも多く（例えば、JAIRAJPURI と AHMAD[19]）、Dorylaimida をまとまりのある分類群として見るには確かにその方が合理的である。しかし、本科は長い間 Longidoridae とともに重要な植物寄生性 Dorylaimida として扱われてきた歴史があり、一般にはなお Dorylaimida に入れられるのが普通であるため、ここでは Dorylaimida の一つの科としておく。

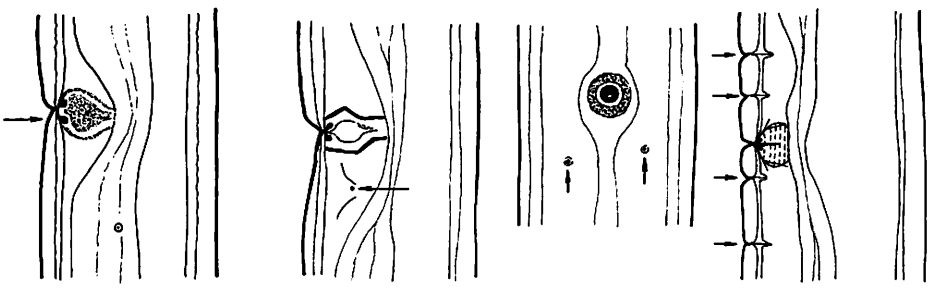
Trichodoridae 内で最も記載の古い *Trichodorus primitivus* は、1880年に *Dorylaimus primitivus* として記載された[15]。現在では Trichodoridae は既知種およそ70数種を含み、日本からはその内、*Trichodorus* 3種・*Paratrichodorus* 2種の報告がある。



第3図　Trichodoridae 頭部の形態（雄）



第4図　Trichodoridae 雄の生殖器の形態



A　B　C　D

A *Trichodorus tricaulatus*（側面図）　B *Trichodorus cedarus*（側面図）　C 同（腹面図）陰門は小さな横裂型　D *Paratrichodorus porosus*（側面図）

第5図　Trichodoridae 雌の陰門付近の形態
矢印：ventrosubmedian pore

(1) Trichodoridae の識別

Trichodoridae は体長1mm 内外の（日本から知られているものはすべて0.9mm 以下）、小さなずんぐりしたグループで、特異な形をした口針（onchiostyle）をもつために、低倍率顕微鏡観察下で他の土壌線虫から容易に識別される[36]（第3図）。

(2) Trichodoridae の分類の基準となる形質（第3～5図）

CHRISTIE と PERRY[8]が *Trichodorus* が植物に病気をひきおこすことを1951年に報告して以来、本属線虫の病理学的研究は盛んに行われたが、分類学的研究はさしたる進展もなく、ALLEN[1]の最初の改訂までに4種しか記載されていなかった。ALLEN はカリフォルニア大学所蔵の、主として北アメリカ産の *Trichodorus* 標本を整理し、新種10種（内1種は *T. minor* COLBRAN、1956の junior synonym）を含む12種の記載を行ったが、この中で、12種が雄については二つのグループにはっきりと分けられることを明示した。しかし、類縁関係がつかめなかったことと、雌については形態学的差違を見出せなかったことから、二つの亜属

第4表　Trichodoridae 科4属の識別（SIDDIQI[38]、LOOF[22]、RODRIGUEZ-M. ら[34]より作成）

		Trichodorus	*Paratrichodorus*	*Monotrichodorus*	*Allotrichodorus*
雌・雄	食道腺核の位置	PSVNは食道と腸との接続部より少し前方で、DN と同じ位置	第5表を参照	PSVNはDNより後方で、同じ大きさ	PSVNはDNより後方で、同じ大きさ
	固定時の角皮	膨れない	膨れる	膨れない	膨れる
雄	尾　　翼	な　し	あ　り	な　し	あ　り
	Supplements	ほとんど等間隔で配置；SP2*・SP3 は交接刺より前方	SP1 と SP2 とは近接し、交接刺の範囲内；もしくは SP1 しかもたない	少くとも一つは交接刺の前方	三つとも交接刺の範囲内
	Suspensor muscles	顕著、卵形	目立たない	顕著、卵形～細長型	目立たない
	固定時の尾	腹側に曲がる	真直ぐ	腹側に曲がる	腹側に曲がる
雌	生　殖　腺	両卵巣型	両卵巣型	単卵巣型	単卵巣型
	陰門後方の lateral body pores	普通はあり**	な　し	あ　り	な　し
	腔壁末端の硬化	強　い	弱　い	強　い	強　い
	陰門の位置	V = 50-60	V = 50-60	V = 85	V = 85

*総排出腔に近い方の supplements から順に、SP1・SP2・SP3 とする[35]。
** *T. cedarus* では、陰門後方の lateral body pores はなく、かわりに、発生的には相同と思われる ventrosubmedian pores がある。

第5表　*Paratrichodorus* 属の3亜属の識別（SIDDIQI[38]、LOOF[22]、RODRIGUEZ-M.[34]より作成）

		Paratrichodorus	*Atlantadorus*	*Nanidorus*
雌・雄	excretory pore の位置	神経環の近く、食道基部よりずっと前方	神経環の近く、食道基部よりずっと前方	食道基部のすぐ手前、あるいは後方
	PSVN の位置	食道と腸との接続部の近くで、DN のずっと後方	食道と腸との接続部よりずっと前方で、DN の近く	食道と腸との接続部の近くで、DN のずっと後方
雄	supplements の数	3	3	1
	lateral cervical pores	普通はなし	あり	なし
雌	lateral body pores	あり、又はなし	あり	なし
	caudal pore	あり	あり	なし
	陰門	縦裂型	小孔型	横裂型

を作ることを差し控えた。その後1974年、SIDDIQIは *Paratrichodorus* を設け、*Paratrichodorus* を *P.*(*P.*)・*P.*(*Atlantadorus*)・*P.*(*Nanidorus*)の3亜属とした[38]。更に Andrássy は、Siddiqi[38]が“何か別属のもの”としておいた *Trichodorus monohystera* ALLEN, 1957 を、新属の diagnosis なしに、*Monotrichodorus monohystera* とした[2]。その後、RODRIGUEZ-M.ら[34]は、SHER が世界各地より集めた、カリフォルニア大学所蔵の標本により卵巣1本のグループを整理し、*Monotrichodorus* と新属 *Allotrichodorus* の diagnoses を与え、更に、Trichodoridae 4属の類縁関係を論じた。

1）属の分類

Trichodoridae 科4属の特徴と識別形質とを、第4表に示す。ALLEN が、*Trichodorus* に二つのグループを考えたとき、その分類基準は尾翼の有無であった[1]が、SIDDIQI[38]は *Trichodorus* と *Paratrichodorus* との間に様々な形態的差違を見出した。ただし SIDDIQI は、雌についての形質は雄についてのものほど信頼性がなく、*Trichodorus* 雌は陰門後方の1対の lateral body pore によって特徴づけられる、と述べている（ただし、*T. cedarus* ではこれを欠く[35]）。また LOOF と COOMANS[23]以来、Dorylaimida の上位分類における食道腺核（oesophageal gland nuclei）の位置の重要性が認識され、Trichodoridae 科4属の分類、*Paratrichodorus* 属3亜属の分類においても、重要な形質の一つとされている（第4・5表）。

2）*Paratrichodorus* 属の3亜属の分類

SIDDIQI[38]により設けられた *Paratrichodorus* の3亜属の識別形質を、第5表に示す。

3亜属は最初、lateral body pores・caudal pores の有無、excretory pore・PSVN の位置、supplements の数等により特徴づけられた[38]が、その後、一般的に保守性が強いとされる生殖器官の、陰門の形状によっても特徴づけられることが示され[33]、これらの亜属がより客観性の高いものとなった。ただし、*Paratrichodorus* を3亜属に分割することに反対の立場をとる者もいる[13]。

3）Trichodoridae における種の識別形質

Trichodoridae においては、DE MAN's formulae のすべてが多くの種でほぼ同じ値を示し、この分類群の識別には全く役に立たない。口針長、交接刺長等の量的形質は一部の者により本科においても識別形質とされているが、種内変異の大きい種が多く、取り扱いに注意を要する。Trichodoridae においては、以下に挙げる質的形質や量的形質の方がより安定しており、かつ各種について特有的であることが多く、識別形質として重要であると考えられている[35]。

① 食道後部の形状（雌・雄）
② excretory pore の食道に対する相対的位置（雌・雄）
③ 交接刺および導帯の形状、交接刺表面上の鱗状突起の有無と分布（雄）
④ supplements の位置、特に SP1 の交接刺に対する相対的位置（雄）
⑤ lateral cervical pores の数と位置、特に口針に対する相対的位置（雄）
⑥ 陰門の形状（雌）
⑦ 陰門部を囲む refractive thickening の、側方から見た形状（雌）
⑧ 陰門後方の ventrosubmedian pores の有無

(雌)

⑨ 陰門付近の ventromedian pores の有無（雌）

⑩ lateral body pores の数（雌）

ただし実際には、若干の種群において、雌の形態のみでは近縁種との識別の困難なものがいくつかあり、この場合には雄の形態による識別が必要となる。

(3) 日本産 Trichodoridae の分類

日本から知られている3種の *Trichodorus* は、雄が高頻度で出現し(雌雄ほぼ同数)、かつ雄のみでも雌のみでも同定可能な種である。また、*Paratrichodorus* の2種では、日本の集団からは現在までのところ雄は未検出である。

日本産 Trichodoridae の、雌の形態に基づく検索

1 固定すると角皮は膨れ、体はほとんど真っ直ぐになる；陰門の前後にいくつかの ventromedian pores をもつ(北海道～九州；汎世界的に分布) ……*Paratrichodorus* (*Atlantadorus*) *porosus* (ALLEN, 1957) SIDDIQI, 1974

- 角皮はそれほど膨れず、体はやや腹側に曲る… 2

2 excretory pore は食道基部に近い（関東～九州；汎世界的に分布） ……*P.* (*Nanidorus*) *minor* (COLBRAN, 1956) SIDDIQI, 1974

- excretory pore は食道基部よりずっと前方 … 3

3 陰門のすぐ後方に1対の ventrosubmedian pores がある；lateral body pores はない（北海道～九州） ……*Trichodorus cedarus* YOKOO, 1964

- 陰門後方に ventrosubmedian pores はない；2対の lateral body pores がある …… 4

4 食道基部は丸く、腸によりかからない（関東・中部；台湾・北アメリカ） ……*T. aequalis* ALLEN, 1957

- 食道基部は腸にベッタリと接する（東京） …… *T. tricaulatus* SHISHIDA, 1979

日本産 Trichodoridae の、雄の形態に基づく検索

1 SP1 は交接刺の中ほどに位置する ……*T. cedarus* YOKOO, 1964

- SP1 は交接刺の基部に位置する …… 2

2 交接刺は縞模様をもたない……*T. aequalis* ALLEN, 1957

- 交接刺は先端を除く前半部に縞模様をもつ……*T. tricaulatus* SHISHIDA, 1979

引用文献

1) ALLEN, M.W. (1957) Nematologica **11**, 32-62.
2) ANDRÁSSY, I. (1976) *Evolution as a Basis for the Systematization of Nematodes*. Pitman, London, 288 pp.
3) ANDRÁSSY, I. (1986) Opusc. Zool., Budapest **22**, 3-42.
4) ANDRÁSSY, I. (1986) Acta Zool. Hung. **32**, 207-261.
5) ANDRÁSSY, I. (1987) Acta Zool. Hung. **33**, 277-315.
6) ANDRÁSSY, I. (1988) Opusc. Zool., Budapest, **23**, 3-63.
7) ANDRÁSSY, I. (1990) Acta Zool. Hung. **36**, 163-188.
8) CHRISTIE, J. R. & PERRY, V. G. (1951) Science **113**, 491-493.
9) COBB, N.A. (1893) Macleay Mem. Vol. Linn. Soc. N. S. Wales 252-308.
10) COBB, N. A. (1913) J. Wash. Acad. Sci. **3**, 432-444.
11) COHN, E. & SHER, S. A. (1972) J. Nematol. **4**, 36-65.
12) COOMANS, A. (1985) Agr. Ecosyst. Environ. **12**, 335-354.
13) DECRAEMER, W. & DE WAELE D. (1981) Nematologica **27**, 82-94.
14) DE MAN, J. G. (1886) Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. **2**, 78-196.
15) DE MAN, J. G. (1880) Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. **5**, 1-104.
16) DUJARDIN, F. (1845) *Histoire Naturelle des Helminthes ou Vers Intestinaux*. Libraire Encycl. de Roret, Paris, 654 pp.
17) ESSER, R. P. (1974) Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla. **33**, 88-92.
18) HEYNS, J. (1983) In: *Concepts in Nematode Systematics* (STONE, A. R., PLATT H. M. & KHALIL L. F., eds.). Academic Press, London, 163-174.
19) JAIRAJPURI, M. S. & AHMAD, W. (1992) *Dorylaimida*. E.J. Brill, Leiden 458pp.
20) LAMBERTI, F. (1975) In: *Nematode Vectors of Plant Viruses* (LAMBERTI, F., TAYLOR, C. E. & SEINHORST, J. W., eds.). Plenum Press, London, 71-90.
21) LAMBERTI, F. & BLEVE-ZACHEO, T. (1979) Nematol. medit. **7**, 51-106.
22) LOOF, P. A. A. (1975) In: *Nematode Vectors of Plant Viruses* (LAMBERTI, F., TAYLOR, C. E. & SEINHORST, J. W., eds.). Plenum Press, London, 103-127.
23) LOOF, P. A. A. & COOMANS, A. (1970) Zesz. probl. Postep. Nauk Roln. **92**, 79-161.
24) LOOF, P. A. A. & LUC, M. (1990) Syst. Parasitol. **16**, 35-66.
25) LORDELLE, L. G. E. (1955) Proc. Helminthol. Soc.

Wash. **22**, 16-21.
26) Luc, M. (1961) Nematologica **6**, 144-154.
27) Luc, M. (1975) In: *Nematode Vectors of Plant Viruses* (Lamberti, F., Taylor C. E. & Seinhorst, J. W., eds.). Plenum Press, London, 39-52.
28) Luc, M. & Dalmasso, A. (1975) In: *Nematode Vectors of Plant Viruses* (Lamberti, F., Taylor C. E. & Seinhorst, J. W., eds.). Plenum Press, London, 53-70.
29) Luc, M. & Southey, J. F. (1980) Revue Nématol. **3**, 243-269.
30) Luc, M. & Tarjan, A. C. (1963) Nematologica **9**, 111-115.
31) Örley, L. (1980) Természetr. Füz. **4**, 16-150.
32) Robbins, R.T. & Weiner, A. C. (1978) Revue Nématol. **1**, 189-195.
33) Rodriguez-M., R. & Bell A.H. (1978) J. Nematol. **10**, 132-141.
34) Rodriguez-M., R., Sher, S. A. & Siddiqi, M. R. (1978) J. Nematol. **10**, 141-152.
35) Shishida, Y. (1979) Jpn. J. Nematol. **9**, 28-44.
36) Shishida, Y. (1983) Jpn. J. Nematol. **12**, 1-14.
37) 宍田幸男 (1991) In：日本産土壌動物検索図説 (青木淳一編) . 東海大学出版会, 東京, 16-33, 3 - 8 .
38) Siddiqi, M. R. (1974) Nematologica **19**, 259-278.
39) Siddiqi, M. R. (1983) In: *Concepts in Nematode Systematics* (Stone, A. R., Platt, H. M. & Khalil, L. F., eds.). Academic Press, London, 113-129.
40) Stegarescu, O.P. (1966) In: *English Translations of Selected Taxonomic Papers in Nematology*, Vol. 5 (1989) (Brown, D. J. F., Fortuner R. & Creamer, L., eds.), Analysis and Identification Nematology Laboratory, 59-67.
41) Thorne, G. (1935) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **2**, 96-98.
42) Thorne, G. (1939) Capita Zool. **8**(5), 1-261.
43) Thorne, G. (1964) Univ. Puerto Rico Agr. Exp. Sta. Tech. Paper **39**, 51pp.
44) Thorne, G. (1967) Univ. Puerto Rico Agr. Exp. Sta. Tech. Paper **43**, 48 pp.
45) Thorne, G. & Swanger, H. (1936) Capita Zool. **6**(4), 1-223.

日本産自由生活性海産線虫の研究概観*

はじめに

線虫類は、寄生性、自由生活性とその生活型が多様で、空中以外の生活圏では、後生動物のなかでこれほど地球上のあらゆる生息場所に適応放散しているものはいない。

海洋においても普通に、そして極めて豊富に見られるが、人々の注目を浴びる事は少なく、その研究は遅れている。海産の線虫類は、1979年までに世界で約450属4,000種が報告されている[8]が、ほとんどは地中海、大西洋および北海からの報告で、海域によって研究の進展には大きな隔たりが見られる。

日本からは現在のところ70種の自由生活性線虫が報告されているに過ぎず、少なくとも1,000種以上の未記載種が生息していると考えられている。また我が国では分類学的研究だけでなく、生態学的研究でも欧米に大きく水をあけられている。ここでは日本での自由生活性海産線虫の研究の足跡をたどってみる。

研究概観

日本産の自由生活性海産線虫についてのリストは、今まで作成されていなかったが、今回、第1表にまとめてみた。分類体系は、LORENZEN[20]に準拠した。属名のアルファベット配列が不規則なのは、亜科名を省略してあるためである。

さて、日本での分類学的研究は、1926年にSTEINERとHOEPPLI[25]が、G. スミス氏によって収集された標本を調べ、1新属を含む4新種を発表した時点から始まった。後にこのうちの*Euchromadora archaica*は、第1表の15番の*Steineridora archaica*と属名が変更された。この論文で創設された*Dicriconema*属は、今のところ模式種である*D. tenue*しか知られていない。これらの標本は神戸近くのJoshi島で採集されたとあるが、正確な場所は不明であるため、第1表では仮に「瀬戸内海」とした。

1949年にTOKIOKAが、*Chaetosoma* sp.を日本人として最初に報告した[27]が、記載、図ともに不十分で、種名を明らかにするには至っていない。

1951年にALLGENが、相模湾沖から59番の*Leptosomatum abyssale*を報告した[2]。後に、BONGERSは、本種の記載は図が不十分である事から、種として疑問であると述べている[7]。ここでは、その点には触れずにリストに載せておいた。

1955年にWIESERは、和歌山県白浜から4新種を含む21種を報告した[28]。後に、*Chromadoropsis parva*が1番の*Atrochromadora parva*に、*Euchromadora amokurae*が13番の*Graphonema amokurae*に、*Eurystomina ornatum*が65番の*E. ophthalmophora*に変更されている。

その後、1976年のKITO（鬼頭）の報告まで研究は途絶えたままであった。KITOにより、初めて日本人によって新種の記載がなされたのであり、日本での自由生活性海産線虫の研究は、本当の意味では、この時始まったと言ってもよい。KITOの1976～1981年の北海道を中心とした精力的な研究により、15新種1新亜種を含む25種が追加記載された[12, 13, 14, 15, 16, 17, 19]。

1978年、ALLENとNOFFSINGERが、Draconematoidea上科について世界中から集められた標本を用いて再検討を行い、日本から2新種を含む4種を報告した[1]。

また、日本人のYOSHIMURAは1980年より、種の記載を行い、7新種を含む11種を報告している[29, 30, 31]。彼は、自由生活性線虫の他に、陸棲カニの鰓室に生息している線虫の研究も行っており、*Monhystrium tenuis*、*M. brevis*など数種を報告している[32, 33]。これらの線虫は鰓表面のデトリタス（残屑物）を餌としているらしく、純粋に寄生性ではないようだが、本来の自由生活性ではないので、第1表のリストには載せていない。

1989年にはタイ国からの留学生であったARYUTHAKAが、熊本県天草から3新種を含む5種を報告している[4, 5]。

これにより日本産の自由生活性海産線虫は、43属70種となった。このうち、日本以外から採集の記録のないものが35種にのぼる。

生態学的研究については、同定が難しい事から、線虫に限定した報告は大変少なく、KITOのホンダワラ属海藻葉上の線虫群集についての研究[17]、ARYUTHA-

*）吉川信博（東京都在住）
Nobuhiro YOSHIKAWA: Brief review of Japanese researches on free living marine nematodes.

第1表　日本産海産自由生活性線虫リスト　　＊印は現在のところ日本でのみ採集された種を示す

	採集地	文献
CLASS Adenophorea		
ORDER Chromadorida		
FAMILY Chromadoridae		
1 *Atrochromadora parva* (DE MAN, 1893)	白浜（和歌山）	28
2 *Chromadora brevipapillata* MICOLETZKY, 1924	白浜（和歌山）	28
3 ＊ *Chromadora brevipapillata japonica* KITO, 1978	西日本～沖縄	15
4 ＊ *Chromadora heterostomata* KITO, 1978	北海道	14, 15
5 *Chromadora macrolaimoides* STEINER, 1915	西日本～沖縄	15, 28
6 *Chromadora nudicapitata* BASTIAN, 1865	日本各地	14, 15, 28
7 ＊ *Chromadora yamadai* KITO, 1978	西日本～沖縄	15
8 *Chromadorella filiformis* (BASTIAN, 1865)	白浜（和歌山）	28
9 ＊ *Chromadorina inversa* WIESER, 1955	白浜（和歌山）	28
10＊ *Dicriconema tenue* STEINER & HOEPPLI, 1926	瀬戸内海	25
11＊ *Euchromadora ezoensis* KITO, 1977	忍路湾（北海道）	13
12 *Euchromadora tokiokai* WIESER, 1955	白浜（和歌山）	28
13 *Graphonema amokurae* (DITLEVSEN, 1921)	白浜（和歌山）	28
14＊ *Graphonema metuliferum* KITO, 1981	忍路湾（北海道）	17
15 *Steineridora archaica* (STEINER & HOEPPLI, 1926)	瀬戸内海	25
16＊ *Steineridora borealis* KITO, 1977	忍路湾（北海道）	13
17＊ *Dichromadora amphidiscoides* KITO, 1981	忍路湾（北海道）	17
18＊ *Neochromadora bilineata* KITO, 1978	忍路湾（北海道）	14
19 *Neochromadora craspedota* (STEINER, 1916)	白浜（和歌山）	28
20＊ *Neochromadora oshoroana* KITO, 1981	忍路湾（北海道）	17
21 *Spilophorella paradoxa* (DE MAN, 1888)	白浜（和歌山）	28
22＊ *Spilophorella tollenifera* WIESER, 1955	白浜（和歌山）	28
FAMILY Cyatholaimidae		
23＊ *Acanthonchus* (*Acanthonchus*) *setoi* WIESER, 1955	白浜（和歌山）	28
24＊ *Acanthonchus* (*Seuratiella*) *tridentatus* KITO, 1976	忍路湾（北海道）	12
25 *Paracanthonchus hawaiiensis* ALLGEN, 1951	白浜（和歌山）	28
26＊ *Paracanthonchus kamui* KITO, 1981	忍路湾（北海道）	17
27 *Paracanthonchus macrodon* (DITLEVSEN, 1919)	忍路湾（北海道）	14
28＊ *Paracanthonchus perspicuus* KITO, 1981	忍路湾（北海道）	17
FAMILY Selachinematidae		
29 *Halichoanolaimus robustus* (BASTIAN, 1865)	白浜（和歌山）	28
FAMILY Desmodoridae		
30＊ *Acanthopharynx japonicus* STEINER & HOEPPLI, 1926	瀬戸内海	25
31 *Desmodora* (*Desmodora*) *scaldensis* DE MAN, 1889	白浜（和歌山）	28
32＊ *Desmodora* (*Croconema*) *mammillatum* STEINER & HOEPPLI, 1926	瀬戸内海	25
33＊ *Metachromadora* (*Metachromadora*) *itoi* KITO, 1978	忍路湾（北海道）	14
FAMILY Draconematidae		
34＊ *Dracograllus filipjevi* ALLEN & NOFFSINGER, 1978	大洗（茨城）	1
35＊ *Dracograllus gerlachi* ALLEN & NOFFSINGER, 1978	指宿（鹿児島）	1
36 *Draconema cephalatum* COBB, 1913	北海道～九州	1

第1表 つづき

37* *Draconema japonicum* KITO, 1976	北海道、沖縄	12, 16, 19
38 *Paradraconema floridense* ALLEN & NOFFSINGER, 1978	指宿(鹿児島)、下田(静岡)	1
FAMILY Monoposthiidae		
39 *Monoposthia costata* (BASTIAN, 1865)	忍路湾（北海道）	17
FAMILY Leptolaimidae		
40* *Onchium minutum* KITO, 1981	忍路湾（北海道）	17
ORDER Monhysterida		
FAMILY Monhysteridae		
41 *Monhystera disjuncta* BASTIAN, 1865	忍路湾（北海道）	17
42 *Monhystera refringens* BRESSLAU & SCHUURMANS STEKHOVEN in SCHUURMANS STEKHOVEN, 1935	忍路湾（北海道）	17
FAMILY Xyalidae		
43 *Cobbia trefusiaeformis* DE MAN, 1907	天草（熊本）	4
44 *Paramonohystera* (*Leptogastrella*) *pellucida* (COBB, 1920)	忍路湾（北海道）	17
45 *Paramonohystera* (*Leptogastrella*) *paranormandica* (MICOLETZKY, 1922)	白浜（和歌山）	28
46* *Rhynchonema amakusanum* ARYUTHAKA, 1989	天草（熊本）	5
47* *Rhynchonema kikuchii* ARYUTHAKA, 1989	天草（熊本）	5
48 *Theristus* (*Theristus*) *acer* BASTIAN, 1865	忍路湾（北海道）	17
FAMILY Linhomoeidae		
49 *Terschellingia longicaudata* DE MAN, 1907	天草（熊本）	4
FAMILY Diplopeltidae		
50 *Araeolaimus elegans* DE MAN, 1888	忍路湾（北海道）	12
51* *Pseudaraeolaimus ocellatus* KITO, 1981	忍路湾（北海道）	17
ORDER Enoplida		
FAMILY Enoplidae		
52 *Enoplus anisospiculus* NELSON, HOPPER & WEBSTER, 1972	忍路湾（北海道）	12
53 *Enoplus michaelseni* (LINSTOW, 1896)	和歌山	29
FAMILY Anticomidae		
54* *Anticoma elegans* YOSHIMURA, 1980	和歌山	29
55 *Anticoma trichura* COBB, 1898	和歌山	29
FAMILY Ironidae		
56* *Conilia monospiculata* ARYUTHAKA, 1989	天草（熊本）	4
57 *Syringolaimus striaticaudatus* DE MAN, 1888	白浜（和歌山）	28
58 *Thalassironus britannicus* DE MAN, 1889	和歌山	29
FAMILY Leptosomatidae		
59* *Leptosomatum abyssale* ALLGEN, 1951	相模湾	2
FAMILY Oncholaimidae		

第1表 つづき

60 *Viscosia carnleyensis* (DITLEVSEN, 1921)	白浜（和歌山）	28
61* *Meyersia japonica* YOSHIMURA, 1982	和歌山	31
62* *Metoncholaimus filispiculum* YOSHIMURA, 1982	和歌山	31
63 *Oncholaimus dujardini* DE MAN, 1876	白浜（和歌山）	28
FAMILY Enchelidiidae		
64* *Eurystomina indica* YOSHIMURA, 1980	黒島（沖縄）	30
65 *Eurystomina ophthalmophora* (STEINER, 1921)	白浜（和歌山）	28, 30
66* *Eurystomina pareurylaima* YOSHIMURA, 1980	西表島（沖縄）	30
67* *Eurystomina parva* YOSHIMURA, 1980	西表島（沖縄）	30
68* *Eurystomina setosa* YOSHIMURA, 1980	和歌山	30
69 *Polygastrophora tenuicollis* (ALLGEN, 1951)	白浜（和歌山）	28
CLASS Secernentea		
FAMILY Rhabditidae		
70 *Rhabditis marina* BASTIAN, 1865	忍路湾（北海道）	17

KAらのアマモ場の底泥に生息する線虫[3]、アマモ葉上の線虫[6]の群集構造の研究、SHIRAYAMA と OHTA の相模湾初島沖の深海底の線虫の群集構造の研究[24]のみである。

おわりに

このように日本の自由生活性海産線虫の研究は、外国の研究者がポツポツと報告してきたのがほとんどであったのが、ここ10数年に日本人研究者が今までの空白を埋めようと精力的に活動し、ようやくその緒にたどりついたという状況である。日本の海産線虫の研究者は、札幌医科大学生物学教室の鬼頭研二氏、宇部短期大学環境衛生学科の吉村克生氏、東京大学海洋研究所の白山義久氏の3名であり、このあとに続く研究者の出現が待たれる。研究者が少ない理由は、海産生物のなかで自由生活性線虫はなじみが薄く、研究対象として地味な動物群であるのに加えて、学生や若い研究者を指導できる教官が少ない事、それに独力で勉強、研究するためには文献収集などの準備に多大な時間、労力そして資金が必要な事によると考えられる。近年属までの検索を初心者でも行えるようにという目的で検索表などが発表されているので仕事がしやすくなってきている。学生の教育用に作成された Key[24]、図が中心でわかりやすい pictorial key[21]、Chromadorida についての diagnosis 集[21]、Enoplida についての Key[11]などが出ている。分類については、系統発生的見地による LORENZEN の分類体系[19]が広く受け入れられている。種については世界的レベルのチェックリスト[9, 10]が出ており、研究者の必須アイテムとなっている。

日本では、海洋研の白山氏が、海産自由生活性線虫の文献をほぼ完璧に揃え終わり、研究者のための資料・研究センターとして機能させるべく準備中である。これが機能すれば、後続の研究者も極めて仕事がしやすくなるだろう。日本でのこの分野の研究が大きく飛躍，発展する事を切に願うものである。

引用文献

1) ALLEN, M.H. & NOFFSINGER, E.M. (1978) Univ. Calif. Publs. Zool. **109**, 1-133.
2) ALLGÉN, C. (1951) Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. **113**, 263-411.
3) ARYUTHAKA, C. (1985) Benthos Res. **28**, 42-62.
4) ARYUTHAKA, C. (1989) Publ. Amakusa Biol. Lab. **10**, 1-15.
5) ARYUTHAKA, C. (1989) Hydrobiologia **171**, 3-10.
6) ARYUTHAKA, C. & KIKUCHI, T. (1988) Benthos Res. **33/34**, 53-60.
7) BONGERS, T. (1983) Proc. Biol. Soc. Wash. **96**, 807-855.
8) GERLACH, S.A. (1980) Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **18**, 249-255.
9) GERLACH, S.A. & RIEMANN, F. (1973) Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Supple. **4**, 1-404.
10) GERLACH, S.A. & RIEMANN, F. (1974) Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Supple. **4**, 405-736.
11) KEPPNER, E.J. & TARJAN, A.C. (1989) *Illustrated key to the Genera of Free-living Marine Nematodes of*

the order Enoplida. U.S. Department of Commerce, 26p.
12) KITO, K. (1976) J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser VI, Zool. **20**, 568-578.
13) KITO, K. (1977) Proc. Jap. Soc. Syst. Zool. **13**, 17-23.
14) KITO, K. (1978) J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. **21**, 248-261.
15) KITO, K. (1978) Ann. Zool. Jap. **51**, 164-178.
16) KITO, K. (1979) J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. **22**, 88-98.
17) KITO, K. (1981) J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. **22**, 250-278.
18) KITO, K. (1982) J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. **23**, 143-161.
19) KITO, K. (1987) Galaxea **6**, 69-73.
20) LORENZEN, S. (1981) Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Supple. **7**, 1-472.
21) 野沢治治・吉川信博 (1990) 水生線虫クロマドラ目　恒星社厚生閣　488pp.
22) PLATT, H.M. & WARWICK, R.M. (1983) *Free-living Marine Nematodes, I. British Enoplids.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, 307pp.
23) PLATT, H. M. & WARWICK, R. M. (1988) *Free-living Marine Nematodes, II. British Chromadorids.* E.J. Brill, Leiden, 502pp.
24) SHIRAYAMA, Y. & OHTA, S. (1990) J. Oceanogr. Soc. Jap. **46**, 118-124.
25) STEINER, G. & HOEPPLI, R. (1926) Arch. Schiffs -Tropenhyg. **30**, 547-576.
26) TARJAN, A.C. (1980) *An Illustrated Guide to the Marine Nematodes.* Inst. Food. Agric. Sci., Univ. Florida, 135p.
27) TOKIOKA, T. (1949) Publ. Seto Mar. Biol. Lab. **1**, 69 -70.
28) WIESER, W. (1955) Publ. Seto Mar. Biol. Lab. **4**, 159 -181.
29) YOSHIMURA, K. (1980) Publ. Seto Mar. Biol. Lab. **25**, 39-49.
30) YOSHIMURA, K. (1980) Publ. Seto Mar. Biol. Lab. **25**, 373-387.
31) YOSHIMURA, K. (1982) Publ. Seto Mar. Biol. Lab. **27**, 133-142.
32) YOSHIMURA, K. (1990) Zool. Sci. **7**, 755-761.
33) 吉村克生 (1990) 宇部短期大学特別研究報告 **2**, 10-13.

III 生態と生理

土壌生態系における線虫の役割*

1．土壌生態系の構造と機能

先ず最初に生態系について復習してみよう。生態系にはそれを構築する構造 structure があり、現存する有機体（生物）の種類、個体数、これらの表面的な関係等がその構成要素 components となる。この系に関与する種々の無機成分の種類、量、分布等も、要素のなかに含まれる。この系のなかでエネルギーの捕捉、転移、水や栄養素の摂取、循環がおこなわれる。これが生態系の機能functionと呼ばれる。機能は構造のように容易には認識できないが、その表現には系へのエネルギーや栄養素等の出入りの率、蓄積や転移の速度等で表される。これらの算定には、構成要素となる生物の個体数(/m²)、バイオマス(g/m²/yr)、呼吸量(ml O_2/mgまたはm²/yr)、カロリー(kcal/m²/yr)などが基準となっているが、研究者によりまた対象とした調査地点によって、差異があるのは避けられない。いくつか例をあげてみよう。

比較的容易に推定できる線虫の個体数は、第1表のように生息地による差は大きいが、1平方メートル当たりほぼ10^5から10^6の範囲とみられる[17]。10^7、10^8のオーダーで算出したものもある[13]。一般的には、線虫の個体数は草地＞森林＞耕地の順になるであろう[17]。これらは深さ20cmぐらいまでを算入しているが、海浜の底質では深さ1cm程度までで2×10^6/m²を筆者は算出したことがある。個体数は種類数と正の相関があると一般に認められており、第1表からも、$r=0.80824$が得られる。しかし、果樹園、畑地となるにつれ、農薬や肥料、耕起等人手が入るようになると、逆に種類数と個体数は負の相関になる場合がある。耕地は土壌環境が激変するため、個体数の年間変動は大きいが、森林、草地の線虫個体群は年間を通して変動は小さく、ほぼ平衡状態にあるといえよう。

第1表　種々の生息地における土壌線虫の年間平均発生量
（個体数／m²）

生息地	線虫数／m²	種類数
草原（混合植生）	6,513,000	80
カシ・シデ混淆林	5,288,000	92
ブナ　林	1,432,000	75
カシ　林	1,000,000	22
沼沢地（混合植生）	719,000	13
ハンノキ・クロウメモドキ	416,000	20
砂丘（混合植生）	215,000	50
スゲ	204,000	17
クロウメモドキ	178,000	12
葦原	2,400	1

（YEATES[17]から）

バイオマス（生体量）は1個体の重量×個体数で算出される。線虫の重量(μg)は、(体幅²×体長)/(16×100,000)が採用されている[1]が、これは成虫で計算されるので、第2表はやや過大評価されるかもしれない。線虫は個体数では後生動物のなかで最も多いが、バイオマスからみると、環形動物、節足動物類よりも小さい。もっとも、表中の生物は同時に存在しているわけではなく、それぞれの生物の最大生息数が示されているだけである。

バイオマス生産量はカロリーで算出される。デンマークのぶな林で最小生産量[17]は3.23kcal/m²、一方、ポーランドの草地[16]では10-25kcal/m²、スウェーデンの松林[11]で5.07kcal/m²。ほかにも例はあるが、全般的にカロリーの計算は線虫の個体数推定よりも数値の開きが大きい。計算方法が、直接に算出するのと呼吸率から割り出すのと研究者によって違っており、確定したものは得られないが、カロリーとバイオマスとはかなり高い相関があることは一般的な事実である。

線虫個体群の呼吸代謝は実験室内で得られる呼吸率を野外の温度で補正し、バイオマスで乗じて算出される。この表示には1.52ml O_2/g fw/hr at 16°C（線虫1個体を0.2μgとして）が線虫には用いられている[17]が、呼吸率、代謝率などに導入されるパラメーターがまだ多くの場合出揃っていない。しかしそれでも土壌生態系のなかでの線虫の呼吸は、せいぜい1％程度と、個体数が最も多い生物の割りには極めて低く評価されている。土壌は一つの有機体であるが、その呼吸のなかで占める線虫の役割は比較的小さいと言えよう。

生態系のなかでエネルギーフローに用いられる理論式は、概念としては必要であるが、線虫に関しては、未だに全く算出されていないので、本稿では省略する。

*）石橋信義（佐賀大学）
Nobuyoshi ISHIBASHI: Nematodes in soil ecosystems.

第2表　草地（仮想）における土壌動物の個体数とバイオマス

生物	個体数／m²	バイオマス（g／m²）
細　菌	3×10^{14}	300
糸状菌		400
原生動物	5×10^{8}	38
線虫	10^{7}	12
環形動物	10^{5}	132
ダ　ニ	2×10^{5}	3
トビムシ	5×10^{4}	5
その他無脊椎動物	2×10^{3}	36

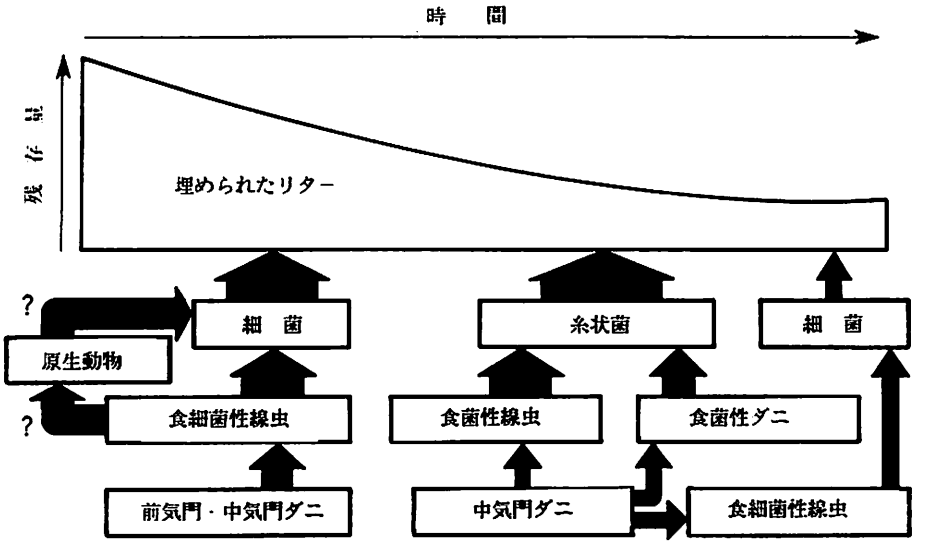
（RICHARD[10]から）

土壌のなかで線虫類を我々が最も関心事とする所は、前に戻るがやはり種類(数)と個体数であろう。植物寄生性ばかりでなく自活性線虫においてもこれらを決定する要因は植生である。草地では地上部生産量が大きいほど、あるいは地下部の根量が多くなるほど、線虫個体数も多くなる。牧野や農耕地でも石灰や燐酸肥料の施用で、とくにネグサレセンチュウなどが増加する[17]。森林では腐植層（F層）からAo層で線虫は多い。その下のミネラル層では急速に少なくなる。ミミズが多いと、線虫も土粒と一緒に食入されるのか線虫数は減少するという報告もある[18]。森林土壌では地上部の一次生産量と線虫数とに負の相関が報告されている[9]が、この場合は志賀高原の針葉樹林で線虫数は6.87×10^{6}/m²、水俣の常緑カシ樹林で3.23×10^{6}/m²、落葉は前者で409、後者で732g/m²/yr、地上部生産量は前者が7.63、後者は18.38t/ha/yrであった[9]。樹種や場所も違うが、上と逆の報告もある[12]。このような差異の原因はおそらく落葉の成分にあるのではないだろうか。全般的にみて自活性線虫の場合は、植物の一次生産量と線虫個体数に正の相関があり、翻って考えると分解と線虫数にも同様な関係があることにもなろう。しかし線虫は直接の分解者ではない。むしろ分解の立て役者である細菌や糸状菌を餌にしており、また同時にミミズやダニ、トビムシ、クマムシなどの餌にもなっているが、このように栄養（とくに燐酸、ある場合は窒素）の循環が高められることにより、生態系のエネルギーの流れは一次生産の増大に還元されるわけである。

2．土壌生態系の調節者—線虫

さて、土壌線虫は植生、とくに根圏の生物というところで論旨を元に戻そう。

植物の根は伸長するとともに、古い組織はスベリン化し、リグニンやセルローズは増してくる。こういう組織は養分吸収力は低下してきて、最後には表層細胞は抜け落ちてしまう。そこには植物には利用できない炭素の塊があるだけで、土壌のC/N比は高くなる。しかし細菌、糸状菌、放線菌などの微生物がこの炭素源によって増殖し、植物に利用できる養分へと変えていく。微生物の増殖とともに微小動物もそれを餌として増加するから、地下部植物遺体には一時的にせよ微生物、微小動物のコロニーが形成されるのである。そこでキチンやセルローズを基質として細菌あるいは糸状菌を加え、2、3日後に食細菌性線虫や食菌性線虫を接種して、NH_4-NとCO_2の発生を追跡した実験がある[12]。結論だけを述べると、線虫を加えたほうが、有機物の分解を速め、微生物個体群を長期間維持することになった。土壌中では比較的拡散の遅い微生物群を分散させ、より活性化させるのに、線虫を含めた微小動物の役割は大きいとみられている。しかし、これらの線虫があまりに多い場合は、とくに食菌性線虫の場合は我々も実験室内で容易に観察できることだが、微生物による栄養循環の系は抑制されることもある。これを裏付ける実験がアメリカの砂漠で落葉の分解速度を検討することで行われている[14]。落葉をクロールデンで処理して前気門ダニ（コハリダニの一種）を減少させると、食細菌性の線虫が増加し細菌は減少して、落葉の分解は低下した。この実験系では、食細菌性線虫が増加したあと、落葉は糸状菌による分解が進み、同時に食菌性線虫が増加した。最後に再び細菌が分解に関与した(第1図)。これは砂漠という栄養系の単純な系での実験であるが、我々の身の回りでもある程度共通するところはあるだろう。砂漠では落葉の上層は日中50°Cともなり微生物や線虫の活動する条件ではない。しかし朝方は結露があり、節足動物が分解にあずかる。その糞を細菌や糸状菌が栄養源とし、これら微生物を線虫が食い、さらに線虫類を微小節足動物（主にダニ類)が食うという栄養系が成り立つとみられる。砂漠の線虫類は乾燥条件でも生存できるような耐無水生存anhydrobiosisに入りやすい。食菌性線虫*Aphelenchus avenae*は多くの土壌病原菌を摂食するため、土壌病害の生物的防除に利用できるが、我々の実験でも大量に土壌施用して*Rhizoctonia solani*による苗立枯病を完全に防除することができた。線虫が土



第1図　北アメリカ砂漠において、埋められた落葉（*Lepidium* sp.）の分解に関与する栄養系の模式図（WHITFORD ら[15]から改変）

壌微生物をいかに暴食するか、この実験でも知ることができる。

以上のように、自活性線虫の土壌生態系のなかでの役割といえば、調節者とみるのが妥当である。つまり分解者である細菌や糸状菌の個体群のバランスを維持していくのに役立っている。線虫が体の内外に微生物を保持することにより、微生物の維持あるいは分散に寄与するところは大である。実験室でも観察されるように、微生物は集団となって生活するし、同様なことは土壌内でも起こっているわけで、いうなれば土壌生物はそれぞれ自分達のアパートの中に住んでいるようなものである。従って適度な微生物と線虫類との共存は、植物遺体の分解を促進する。一方、病原菌が植物組織に存在するときは、自活性線虫による菌の分散などによって、2次的な被害が進行することもある。

3．農薬連用と土壌線虫相

以上述べたことは、自活性線虫の一般的見方であるが、実際に我々が直面する問題として、農薬施用と土壌線虫を考察してみよう。

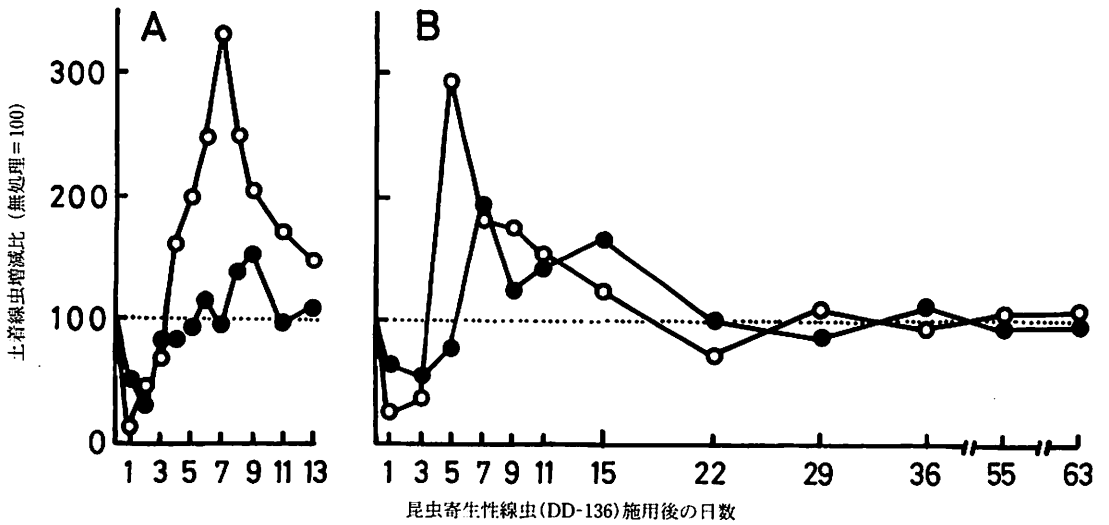
農薬の土壌施用は、それが長期に残留して水質等を汚染しない限り、公害としてはそれ程問題にはならないが、一時的にせよ、土壌生物相に劇的なインパクトを与えることは容易に想像できることである。起こりうるであろうことは、土壌生態系と物質循環の攪乱であるが、その結果生じるであろう生産性（地力）の低下が懸念されることである。このような観点から、果樹園での除草剤の連用が土壌線虫相に及ぼす影響を調査した[4]。みかん園で除草剤パラコートとブロマシルを10年以上連用した区と草生区の線虫相を、母岩（花崗岩、玄武岩、三紀砂岩）を異にする3地点でみたところ、いずれの地点でも線虫相の類似性（C—λ 値）は連用区間（0.6233～0.8168）で、草生区間（0.369～0.5003）よりも高くなった。母岩の違いと場所も離れていることによって、雑草の種類も量も差異があり、線虫相もそれなりに独自の様相を示していたものが、除草剤を連用することによって、似たような線虫相になったのである。連用区では草生区でみせた圧倒的に多い食細菌性が全般的に減少し、残ったものは耐無水生存に強い *Cephalobus* sp.などで、代って食菌性の *Aphelenchus avenae* などが増加した。植物寄生性線虫は草生区でラセンセンチュウ、ピンセンチュウ、ワセンチュウ、オオガタハリセンチュウ、ユミハリセンチュウ、ミカンネセンチュウ、ネグサレセンチュウと種類は多く、どれが優勢種であるか判然としない時もあったが、連用区では歴然とミカンネセンチュウ

第3表　みかん園における除草剤連用区と草生区の線虫

	花崗岩		三紀砂岩		玄武岩	
	10年以上連用	草生区	7年以上連用	敷藁区	2年連用	草生区
個体数／土壌50g	596	624	1,596	2,095	1,045	1,188
植物寄生性(%)	65.8	33.1	70.4	56.4	76.6	54.1
自活性　(%)	32.9	55.6	26.5	38.1	21.6	41.9
捕食性　(%)	1.3	11.3	3.1	5.5	1.8	4.0
種多様性(β指数)	2.165	4.560	2.137	2.472	2.286	3.904

(石橋[3]から)

だけが95～96%を占めるようになった。捕食性(Mononchida目)、雑食性(Dorylaimida目)は草生区で多かった。全般的に線虫の種多様性(β指数)は明らかに草生区で高かった(第3表)。ダニ類においては、前気門、中気門亜目が除草剤連用区で減少し、無気門亜目はむしろ増加した。隠気門亜目では乾燥につよい系統発生学的に高等なササラダニ有翼団が多くなり、また、これらのなかには線虫を捕食するものが多く占めるようになった。水田においても数種除草剤の連用で、みかん園と同様な線虫相の収斂をみることができた[5]。除草剤連用区のみかん園土壌は保水性が低下し、降雨のあとはぬかるみ、少し晴天が続くと硬くなり、日中の温度差も大きい。pHは草生区よりも0.1～1.6低く、糸状菌が増えて、細菌数は相対的に減少した。この結果として、食菌性線虫が増加したことも考えられる。また一方、不良環境下で生き延びる線虫やダニが多くなったと見ることもできよう。植物寄生性線虫はこのような不良条件下ではしぶとく生きていくものであり、また一般的に食細菌性は食菌性よりも不良環境下での生存に弱い。もっとも、連用区で優勢種となるダニ、センチュウ、トビムシ等は不良環境が特別好きであるとも思われない。むしろ生息範囲の広い生物種とみるべきで、他の種類が減少した分だけ生息空間が広がり、増加したものと思われる。前にも述べたが、土壌生物はそれぞれのアパートに住むように、われわれの想像以上に閉鎖系のなかで生活しているものである。これを傍証するようなことが、昆虫寄生性線虫を大量に土壌に投入することで得られている[7]。昆虫寄生性線虫 *Steinernema carpocapsae* 感染態幼虫の500万頭/m²を二つの圃場(半年前にテロンIIで処理した区としない区)に投入して、土着線虫の動態をみると、両区とも土着線虫は一時的に急速に低下し、約1週間後には上昇し、再び数日後には低下するというように変動したが、この変動の大きさはテロンII処理区で大きかった(第2図)。もとのレベルにまで戻るにもテロンII無処理区より時間がかかった[7]。殺線虫剤処理区の土壌線虫の種多様性は当然、無処理区よりも低い。つまり生物的緩衝能が低いということで、こういうところによそ者が大量に闖入してくると、大変な動揺(撹乱)が起こるわけである。一方、投入した昆虫寄生性線虫は線虫剤処理区で比較的長期間生存できた。無処理区土壌では、とくに夏の高温時には施用後2週間ほどで投入した昆虫寄生性線虫はいなくなってしまった。また別の実験で、大量の昆虫寄生性線虫と同時または後に植物寄生性線虫を接種すると、植物寄生性線虫はなかなか殖えきれない[6]。植物の被害は植物寄生性線虫(この場合、ネコブセンチュウ)だけ接種したものの半分以下になった[8]。この理由はまだ判然としないが、多分、生息空間の競合によるのではないかと考える。実際、昆虫寄生性線虫も根に積極的に誘引され、根の周囲にびっしりと集合してくる。さぞ植物寄生性線虫には迷惑なことであろう。つまり生息空間を先に占拠したものが勝ちだということである。このことは何も昆虫寄生性線虫に限ったことではない。根の周りは、根からの分泌物(糖、アミノ酸、核酸)などで覆われており、微生物が繁殖する。それを餌として自活性線虫が集まる。だから植物寄生性線虫の防除には、自活性線虫を大量に施用するだけでも、ある程度の効果は期待できるのである。さらに有効打を狙おうとするなら、土壌を燻蒸剤などで処理したあとに、このような処置をすればよい。しかし自活性線虫を大量に施用するのは困難だから、一番手っ取り早い昆虫寄生性線虫か食菌性線虫(土壌病害防除に大量生産可能)を施用する方策が考えられる。そうすることによって、外から侵入する土壌病害虫の防除ばかりでなく、植物寄生性線虫の急速な繁殖を抑えることにもなろう。土壌燻蒸処理は年に3回も行われているところが九州には多く見られる。土壌燻蒸処理は、先に述べた除草剤以上に、土壌生物相には劇的な影響を与える。微生物の激減により物質循環の遅滞ばかりでなく、土壌の物理性も劣悪化する。連続して使用してい



第2図　昆虫寄生性線虫 *Steinernema carpocapsae* (strain DD-136) の感染態幼虫を約500万頭／m²投入した後の土着線虫個体群の変動（対照区を100として）。○は約半年前にテロンIIで処理した圃場の土壌線虫、●は燻蒸剤無処理の土壌線虫。Aは9月、Bは11月の試験。100の点線のラインは昆虫寄生性線虫を投入しなかった○●それぞれ対照区の土着線虫。(ISHIBASHI ら[7]から)

けば、土壌微生物に対する部分殺菌効果も危惧される。従って、燻蒸処理は必要最少限に止どめるべきであるが、その対策として、今直ちに解答は得られないけれども、今までほとんど顧みられなかった自活性線虫について、より多くの研究が推進されることを期待するものである。

4．むすび

除草剤施用から多少脱線したが、論旨は一貫して土壌生物は、この場合とくに線虫類は、閉鎖系のなかで生活していると述べてきた。端的に言えば、線虫は局所的に集合して生息しているから、ベルマン法などで土壌から均一に抽出されないのは当然である。自活性線虫は土壌生態系のなかで、調節者としての役割をもっている。細菌や糸状菌のような直接の分解者ではない。むしろこれらの捕食者であるが、線虫が存在することによって、微生物個体群のバランスは維持され、生物遺体の分解は促進されて物質（栄養）はスムースに循環し、生産者である植物に還元される。これは農耕地においても言えることであって、自活性線虫の繁殖しやすい土壌環境を作っていくことが、生産性を高めることになる。

引用文献

1) ANDRÁSSY, I. (1956). Acta Zool. Acad. Sci. Hungr. **2**, 1-15.
2) FRECKMAN, D.W. (ed.) (1982). *Nematodes in Soil Ecosystems*. Univ. Texas Pr., Austin, 208pp.
3) 石橋信義 (1978) 遺伝 **32**(11), 36-44.
4) 石橋信義・村岡　実・近藤栄造・山崎　浩・甲斐秀昭, 岩切　徹・中原美智男 (1978) 佐賀大農彙 **44**, 43-55.
5) ISHIBASHI, N., KONDO, E. & ITO. S. (1983). Crop Protect. **2**, 289-304.
6) ISHIBASHI, N. & KONDO, E. (1986). J. Nematol. **18**, 310-316.
7) ISHIBASHI, N. & KONDO, E. (1987). J. Nematol. **19**, 404-412.
8) ISHIBASHI, N. & CHOI, D-R. (1991). J. Nematol. **23**, 175-181.
9) NORTON, D. C. (1978). *Ecology of Plant-Parasitic Nematodes*. John Wiley & Sons, New York, 268 pp.
10) RICHARDS, B. N. (1974). *Introduction to the Soil Ecosystem*. Longman Group Limited, Harlow, 266pp.
11) SOHLENIUS, B. (1980) A carbon budget for nematodes, rotifers and tardigrades in a Swedish coniferous forest soil. Holarctic Ecology (cited from 17)
12) TROFYMOW, J. A. & COLEMAN, D. C. (1982). In: *Nematodes in Soil Ecosystems* (FRECKMAN, D. W.,

ed.), Univ. Texas Pr., 117-138.
13) VOLZ, P. (1951). Zool. Jahrd., Abt. Syst. 79, 514-566. (cited from 17)
14) WHITFORD, W. G., BRYANT, M., ETTERSHANK, G., ETTERSHANK, J. & SANTOS, P. E. (1980) Pedobiologia 4, 243-245.
15) WHITFORD, W. G., FRECKMAN, D. W., SANTOS, P. F., ELKINS, N. Z. & PARKER L. W. (1982) In: *Nematodes in Soil Ecosystems* (FRECKMAN, D. W., ed.), Univ. Texas Pr., 98-116.
16) WASILEWSKA, L. (1976) Pol. Ecol. Stud. 2, 137-156.
17) YEATES, G.W. (1979) J. Nematol. 11, 213-229.
18) YEATES, G.W. & COLEMAN, D. C. (1982) In: *Nematodes in Soil Ecosystems* (FRECKMAN, D. W., ed.), Univ. Texas Pr., 55-80.

土壌の物理・化学的要因と植物寄生性線虫の行動・生存*

1．はじめに

米国南東部の砂質土壌に発生する *Belonolaimus longicaudatus* は、砂80%以上、粘土10%以下の土壌でのみ特異的に増殖できるとされている[33]。わが国ではネコブセンチュウやネグサレセンチュウは黒ボク土で増殖しやすく、被害が大きな問題となっている。このように土壌線虫の発生には土壌の種類によって大きな違いがみられる。

多くの植物寄生性線虫は土壌中が主要な生活の場であり、外部寄生性線虫はもちろんであるが、内部寄生性線虫も根に侵入、寄生するまでは土壌中の孔隙にあって土壌水に被われた状態で生存している。その間にこれらの線虫は、土壌の物理・化学的な環境要因、すなわち、土壌の構造、水分、酸素濃度、温度等によって様々な影響を受けている。これらの要因は土壌の種類によって異なっており、そのことが線虫の発生や作物の被害と関係していると考えられる。

この分野の研究は国内では限られているが、海外ではすでに多くの研究が行われており、植物寄生性線虫の運動、寄生、発育、増殖、さらには生存に及ぼす影響が報告されている[29, 50, 54]。ここでは線虫の生存に及ぼす影響に比重をおきながら、国内に限定することなく既往の報告を概観してみたい。

2．土性および土壌構造の影響

土壌は、粘土、シルト、および砂の1次粒子が通常は腐植などの有機物と多かれ少なかれ集合して団粒を作り、この団粒が立体的に配列した複雑な構造をしている。このような土壌の1次粒子の構成比—土性や、土壌構造は、土壌の孔隙の大きさや量と密接に関係し、水の保持や移動、空気の流通に大きく影響する。

冒頭引用したように[33]、線虫の発生と土性や土壌型との関連性を指摘した多くの報告がある。WALLACE はそれぞれ軽しょう土壌と重粘土壌に特徴的な線虫を分類し、ネコブセンチュウやシストセンチュウなど多くの線虫を前者に区分けしている[50]。また、NORTON は、土性と線虫の発生に関連した報告を取りまとめている[29]。しかし、土壌中では多くの要因が複合的に線虫に影響しており、土性以外の要因の重要性を指摘した報告が多くなりつつある[29]。

JONES は、土壌構造、特に線虫が生活できる孔隙の量や形が線虫に影響を及ぼす最も基本的な要因であるとし、その調査の必要性を強調している[24]。線虫の移動には好適な大きさの孔隙があり、小さすぎると移動できないことが分かっている[54]が、線虫が利用できるのは一般に団粒間にある孔径30μm 以上のマクロ孔隙であり、団粒内のミクロ孔隙は利用できないとされている[24]。しかし、黒ボク土壌では団粒の内部にもサツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫が生息していて、内部の線虫は外部の線虫よりも明らかに長く生存できる（佐野、未発表）。このような生存期間に関わる線虫の生理的機作やミクロの生活場所についてはさらに詳しく解析することが必要と考えられる。

3．土壌水分の影響

線虫は本来水棲動物であり、土壌中では通常、土壌の水膜に被われた状態で生存する。土壌水分の影響を受けやすく、正常な生活を送るためには一定量の水分が不可欠である[47]。

土壌水分は、水の量的な多少を示す含水比（乾土%）や含水率（生土%）、あるいは存在状態を物理的な力で表示する pF などで表される。しかし、両者の関係（pF—水分曲線）は土壌の種類によって一定ではない。線虫による水の利用しやすさや生活との関係を検討するためには、pF など水の存在状態に基づく測定値を用いる必要がある。

一般に土壌線虫の生活に好適な土壌の水分条件は圃場容水量（約 pF1.8）とされている[54]。これは重力水がほとんど落水して空隙となるため土壌孔隙の通気がよく、しかも毛管水は十分含まれている状態である。線虫の卵の孵化に関しては異論があるが[1, 51]、この状態は線虫の移動に最適であり[8, 53]、根への侵入[25, 51]や繁殖[7, 25]はもっとも盛んとなる。

しかし、線虫の生存（survival）についてみた場合は、水分を十分に含む土壌が必ずしも好適であるわけでは

---

*）佐野善一（四国農業試験場）
Zen-ichi SANO: Influence of physical and chemical factors on behavior and survival of plant parasitic nematodes.

ない。ネコブセンチュウやネグサレセンチュウ、イシュクセンチュウは圃場容水量またはそれ以上の水分条件で死亡が早まる[25, 27, 34]。ROBINSONらはジャガイモシストセンチュウ幼虫の活動や脂質の消費は土壌水分が多い（pF1.66）方が大きく、低水分（pF1.95）で消耗が少ないことを明らかにしている[34]。ただし、SIMONSは、pF0.5～pF 4の範囲では水分条件による生存の違いはないとし、前記の報告とは異なる結果を得ている[40]。

逆に、大半の線虫には乾燥状態でも長く生存する能力があり、このような耐無水生存（anhydrobiosis）は土壌線虫のひとつの生存戦略と考えられている[16]。コムギツブセンチュウやナミクキセンチュウ等の地上部寄生性線虫の耐無水生存は広く知られており、前者では28年間、後者では23年間乾燥した被害植物の組織内で生存した記録がある[20]。わが国の水稲に被害をもたらすイネシンガレセンチュウも乾燥種籾中で3年間は生存し、種子伝染が本線虫による病害発生の主要因となっている[56]。地下部寄生種ではシストセンチュウの卵や第2期幼虫は乾燥シスト内で7、8年から10年以上もの長期間にわたり生存する[20, 23]。

前述したような特殊な形態以外でも、多くの土壌線虫は低水分（pF 4～5）の土壌中で長期間生存する。サツマイモネコブセンチュウは永久萎凋点（pF4.2）以上に乾燥した土壌でも6週間は生存できる[24, 42]。同様に、SIMONSは*Paratylenchus*、*Helicotylenchus*、*Rotylenchus*、*Tylenchorhynchus*属の線虫の長期生存を報告し[40]、さらに、キタネグサレセンチュウや*P. minyus*の場合は風乾土壌中でも10数カ月以上生存することが知られている[27, 35]。このような水分条件の土壌中の線虫は水に戻した後も活動の回復にかなりの時間を要することから、静止状態（quiescence）あるいは耐無水生存の状態となっていると考えられる[22, 35, 40]。線虫の耐乾性は発育ステージや種類によって異なり、卵は一般に乾燥に弱く、また、*Trichodorus pachydermus*はきわめて弱いことが分かっている[40]。しかし、土壌線虫は空気中に放置して急激に乾燥すると、通常、分単位の短時間で死亡し[17, 18]、耐乾性を獲得するためには緩やかな乾燥が必要である[40]。ナミラセンセンチュウの例では、線虫収容容器内の相対湿度を4日間かけて100%から97.7%に低下させた後に0%の相対湿度に24時間さらした場合にはすべての供試個体が死亡したが、8～16日間かけた後0%にした場合には21～24%が生存した[14]。この理由は明かでないが、EVANSとPERRYは脱水の速さが分子レベルの構造のバランスに影響を与えるのかもしれないと考えている[19]。

砂漠の乾燥土壌からコイル状に巻いた線虫が分離され[21]、耐無水生存状態のコムギツブセンチュウやベントグラスセンチュウ[6]、ナミクキセンチュウ[10]もコイル状をしていることが分かっている。DEMEUREらおよびDEMEUREは、線虫がコイル状となる含水率が土壌の種類や線虫の種類間で異なること、コイル状個体の検出率と土壌の含水率との間には逆相関関係が認められ、土壌粒子の周りの水膜が薄くなるとその物理的な力が線虫をコイル状にさせることを明らかにしている[13, 15]。このような形態的な変化は、これらの線虫がコイル状になることによって表面積を小さくし、水の蒸発を抑えるための、乾燥に対する適応と考えられている[5]。線虫によって一様ではないが、耐無水生存の線虫にはさらに、グリセロールやトレハロースなどの集積が認められ、水分の減少に対して生化学的な適応が行われていると考えられている[55]。

耐無水生存状態の線虫は、乾燥はもちろんのこと、高温、低温、殺線虫剤等の不良環境条件に対する高い耐性が大きな特徴であり、高温乾燥地帯では風塵にともなう線虫の分散に役立っているとされている[16]。

逆に飽和水分状態や湛水状態の土壌中では一般に線虫の生存は短くなる。耕種的防除技術として実用化されている田畑輪換や湛水処理はこのことを利用したものである。線虫の死亡のメカニズムは酸素不足、硫化水素や有機酸等の有害物質の発生、有害微生物の発生等、いくつかの要因の複合的な作用によると考えられている[40]。

4．土壌酸素の影響

土壌線虫の多くは条件的嫌気性生物（facultative anaerobe）とされ、嫌気的条件のもとでも狭義の発酵（嫌気的代謝）によって一定期間生存することができる。しかし、正常な生活をするためには多量の酸素を必要とする[10]。

土壌中の通気は、主に大気中の酸素の土壌中への拡散と、土壌中の炭酸ガスの逆方向への拡酸によって行われる。拡散は土壌のマクロ孔隙を通して行われ、孔隙率が高いと大きくなる。しかし、水中におけるガスの拡散は極めて遅いため、土壌水分の増加により、水

に満たされた孔隙が多くなるにしたがって拡散は遅くなる。この拡散によって、土壌空気中の炭酸ガス濃度は通常1％以下で、5％を越えることはめったにない[54]。ただし、湛水状態等一部特殊な条件の土壌では嫌気的となりやすく、また、団粒内部の孔隙も酸素濃度は低下しやすいと考えられる。なお、孔隙率は土性や土壌構造の発達との関係が深い。

酸素が不足すると線虫は運動や発育が抑制され、産卵、卵の孵化および増殖が低下する。ジャワネコブセンチュウの活動は酸素濃度5.5%以下で、また、産卵は3.5%以下で大きく低下する[43]。*Heterodera oryzae* の第2期幼虫は無酸素条件下では活動できない[31]。BAXTER と BLAKE は、運動や孵化は酸素濃度が15%付近から緩やかに減少してゆき、5％以下で急激に減少することを明らかにしている[2]。一方、トマトにおける *Hemicycliophora arenaria* の個体数は酸素の拡散量の増加とともに増加する[45]。COOPER と VAN GUNDY は、このような線虫の活力低下の理由として、嫌気的な解糖では十分なエネルギーを生産できないことと、解糖過程で生じる有害物質の集積の可能性を指摘している[10]。

絶食状態の土壌線虫は、好気的条件下では主に体内に貯蔵された脂質をエネルギー源として生存する[9, 32, 48]。無酸素では脂質の代謝はできないが、グリコーゲンを用いて解糖を行い一定期間生存することができる。脂質の代謝は、酸素濃度が低い場合も阻害されるかあるいは抑制される。いずれにしても、嫌気的条件下においても生存できるこのような線虫の能力は、不良環境における生存に有利に働いていると考えられる。例えばニセネグサレセンチュウは、酸素濃度が5％未満になると酸素呼吸を停止し解糖に切り変えるが、120時間経過すると無代謝生存状態（cryptobiosis）となって長期間生存していく。ところが、*Caenorhabditis* sp. は解糖は同じように行うが無代謝生存状態に入ることはなく、グリコーゲンの枯渇とともに死亡する[9]。ジャワネコブセンチュウ第2期幼虫の場合は、100%N_2 ガスの中では脂質の消費は行われず、24時間後まで生存する個体は約10%にすぎないが、酸素濃度が2～3％の条件下では脂質の消費は極めて緩やかとなり、生存は逆に長期化する[48]。酸素の欠乏に対して、*Trichodorus christiei* やアメリカオオハリセンチュウはサツマイモネコブセンチュウやミカンネセンチュウより弱く[44]、脱皮中の線虫も影響を受けやすいなど[45]種類や生理状態による違いがみられる。

5．土壌温度の影響

線虫は変温動物であり、周囲の温度にしたがって代謝速度が変わり、活動、発育、孵化等の速さが変化する。WALLACE は温度に関する既往の研究結果をとりまとめ、線虫の適温域は15～30°Cであり、5～15°Cまたは30～40°Cの範囲では、低温または高温のために生活活動が停止し、この範囲外の温度は致死的に作用することを明らかにしている[50]。地温の日変化や季節的な変化は、土壌線虫の季節的な密度変動や地理的な分布などを支配する主要因の一つである。

土壌中の植物寄生性線虫は、*Aphelenchoides* 等の菌食性種を除けば寄主植物に感染するまでは摂食することなく、体内の貯蔵養分をエネルギー源として生存している。すでに触れたように、土壌中では低水分、低酸素等の要因によっても線虫は生理的に変化し、代謝レベルの低い状態となることがあるので一概には言えないが、通常、温度が上昇すると酸素呼吸が加速され、体内貯蔵養分の消費は大きくなり、早く消耗して死亡していく[31, 41, 48]。この意味で、地温は休耕圃場等の無寄主条件下における植物寄生性線虫の密度低下を左右する基本的な要因と言える。低温側の10°Cあるいは13°Cでもっとも長く生存していく[3, 4]のは、上述した理由で低温によって代謝が抑制されるためと考えられる。同様に九州でサツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫が安定的に越冬していくのも、この線虫の低温順化能ともあいまって、低温による消耗の遅延が大きく影響していると考えられる[36, 37]。また、低温では湛水処理の線虫防除効果があがりにくい原因も、かなりの部分が線虫の養分消費と関連していると言えそうである。

一方、極端な低温は線虫に障害をもたらす。熱帯や亜熱帯を中心に分布するサツマイモネコブセンチュウやジャワネコブセンチュウは、寒冷地を中心に分布するキタネコブセンチュウに比べて低温に弱く、このような低温耐性の違いがこれらの線虫が分布域を異にする主要な原因と考えられている[4, 12, 38, 49]。低温耐性は発育ステージ[30, 49]やレース[11, 12]によっても異なり、また、線虫は低温に順化して耐性が発達することも知られている[36]。

SAYER は低温感受性に基づいて線虫を三つのグループに分類している[39]。すなわち、1）冷温感受性

(susceptible to chilling injury) 線虫：0℃以上の低温によっても障害を受ける線虫、2）凍結感受性 (freezing-susceptible) 線虫：0℃以下でも過冷却によって凍結を回避し、障害を受けない線虫、3）凍結抵抗性 (freezing-resistant) 線虫：凍結しても障害を受けない線虫である。サツマイモネコブセンチュウは冷温感受性とされ、このような線虫は低温によって温度に依存している酵素等、代謝系にバランスの乱れが起き、障害を受けると考えられている[39,46]。このことと関連して、温度を下げていくと、暖地性のジャワネコブセンチュウには10℃付近で呼吸速度の変化とリン脂質の相変化が生じ、何らかの異常の発生が示唆されるが、寒地性のキタネコブセンチュウやコムギツブセンチュウでは0℃に至るまでこのような変化が起こらないことが分かっている[26]。さらに、凍結しても障害を受けない線虫の場合は、温度の低下にともない細胞質の粘性を高めるなどして非常に小さい氷の結晶を作り、障害を回避していると考えられている[39]。

高温による障害については、線虫の種類やレースにより差異があるが、40℃以上では数時間で、52℃以上では数分で概ね死滅する[50]。このような高温の致死的な作用は温湯浸漬法に応用され、イネシンガレセンチュウなどの防除に活用されている。

6．おわりに

ここでは紙面の都合をもあって、これまでに比較的研究の進んでいる主な要因に限って取りまとめた。pHや浸透圧が線虫の生存に及ぼす影響はあまり大きくないとされている[54]が、土壌中の化学物質は線虫にさまざまな影響を及ぼしていると考えられる。これらの要因は、実際の圃場では相互にきわめて密接な関係にあり、複合的に線虫に影響していると考えられるが、その実態については必ずしも明らかでない。また、土壌中の線虫のミクロの住み場所、行動や生存の実態、生理状態についての研究はあまり行われていない。

一方、わが国には黒ボク土が広く分布し、ここに主要な畑作地帯が展開している（全畑耕地の約60%）[28]。この土壌は腐植に富み、孔隙率の高い、物理性に優れた土壌であるが、有害線虫が増殖しやすく、作物は被害を受けやすい。日本に特徴的な土壌で、その物理化学的な特性と線虫の生存や増殖との関係を明らかにすることは、効果的な防除方法の開発に役立つとともに、土壌環境と線虫の生理・生態に関する基礎的な研究の発展にとっても大きな意義があると考えられる。

引用文献

1) Baxter, R. I. & Blake, C. D. (1969) Ann. Appl. Biol. **63**, 183-190.
2) Baxter, R. I. & Blake, C. D. (1969) Ann. Appl. Biol. **63**, 191-203.
3) Barker, K. R., Nasbaum, C. J. & Nelson, L. A. (1969) J. Nematol. 1, 240-247.
4) Bergeson, G. B. (1959) Nematologica **4**, 344-354.
5) Bird, A. F. & Buttrose, M. S. (1974) J. Ultrasturact. Res. **48**, 177-189.
6) Bird, A. F., Stynes, B. A. & Thomason, W. W. (1980) Phytpathology **70**, 1104-1109.
7) Bird, G. W. & Mai, W. F. (1967) Phytopathology **57**, 1368-1371.
8) Blake, H. R. (1962) Nematologica **8**, 177-192.
9) Cooper, A. F. & Van Gundy S. D. (1970) J. Nematol. **2**, 305-315.
10) Cooper, A. F., Jr. & Van Gundy, S. D. (1971) *Plant Parasitic Nematodes*. Vol. I (Zuckerman, B. M., Mai, W. F. & Rohde, R. A., eds.). Academic Press, New York, 297-318.
11) Dao, F. (1970) Meded. LandbHogesch. Wageningen, **70-2**, 1-181.
12) Daulton, R. A. & Nusbaum, C. J. (1961) Nematologica **66**, 280-294.
13) Demeure, Y., Freckman, D. W. & Van Gundy, S. D. (1979) J. Nematol. **11**, 189-195.
14) Demeure, Y., Freckman, D. W. & Van Gundy, S. D. (1979) Revue Nématol. **2**, 203-210.
15) Demeure, Y.(1980) Revue Nématol. **3**, 283-290.
16) Demeure, Y. & Freckman, D. W. (1981) In: *Plant Parasitic Nematodes*. Vol. III (Zuckerman, B. M. & Rohde, R. A., eds.). Academic Press, New York, 205-226.
17) Ellenby, C. (1968) Nematologica **14**, 544-548.
18) Endo, B. Y. (1962) Phytopathology **52**, 80-88.
19) Evans, A. A. F. & Perry, R. N. (1976) *The Organization of Nematodes* (Croll, L. A., ed.). Academic Press, New York, 383-424.
20) Fielding, M. J. (1951) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **18**, 110-112.
21) Freckman, D. W., Kaplan, D. T. & Van Gundy, S. D. (1977) J. Nematol. **9**, 176-181.
22) de Guiran, G. (1979) Revue Nématol. **2**, 65-77.
23) Inagaki, H. & Tsutsumi, M. (1971) Appl. Entomol. Zool. **6**, 156-162.
24) Jones, F. G. W. & Thomasson, A. J. (1976) Nematologica **22**, 133-137.
25) Kable, P. F. & Mai, W. F. (1968) Nematologica **14**, 101-122.
26) Lyons, J. M., Keith, A. D. & Thomason, I. J. (1975) J. Nematol. **7**, 98-104.
27) Meagher, J.W. (1970) Nematologica **10**, 333-347.

28) 西尾道徳 (1981) In：土の微生物（土壌微生物研究会編), 博友社, 東京, 89-126.
29) NORTON, D. C. (1978) *Ecology of Plant-Parasitic Nematodes*. John Wiley & Sons, New York, 268 pp.
30) PATEL, K. P. & MACDONALD, D. H. (1968) Phytopathology **58**, 266-267.
31) REVERSAT, G. (1977) Nematologica **23**, 369-381.
32) REVERSAT, G. (1980) Revue Nématol. **3**, 233-241.
33) ROBBINS, R. T. & BARKER, K. R. (1974) J. Nematol. **6**, 1-6.
34) ROBINSON, M., ATOKINSON, H. J. & PERRY, R.N. (1987) Revue Nématol. **10**, 343-348.
35) ROSSNER, J. (1971) Nematologica **17**, 127-144.
36) 佐野善一 (1978) 日線虫研誌 **8**, 43-47.
37) 佐野善一 (1990) 日線虫研誌 **20**, 8-17.
38) SAYRE, R. M. (1963) Can J. Plant Sci. **43**, 361-364.
39) SAYRE, R. M. (1964) Nematologica **10**, 168-179.
40) SIMONS, W. R. (1973) Mededl. Landbouwhgeschool Wageningen **73**, 1-85.
41) 田中 勇・福留信明・木原宮子 (1970) 鹿児島たばこ試験場報告 **16**, 1-15.
42) TOWSON, A. J. & APT, W. J. (1983) J. Nematol. **15**, 110-115.
43) VAN GUNDY, S. D. & STORZY, L. H. (1961) Science **134**, 665-666.
44) VAN GUNDY, S. D., STORZY, L. H., SZUSZKIEWICZ, T. E. & RACKHAM, R. L. (1962) Phytopathology **52**, 628-632.
45) VAN GUNDY, S.D. & STORZY, L.H. (1963) Nematologica **9**, 605-612.
46) VAN GUNDY, S. D. (1965) Annu. Rev. Phytopathol. **3**, 43-68.
47) VAN GUNDY, S. D. (1965) Nematologica **11**, 19-32.
48) VAN GUNDY, S. D., BIRD, A. F. & WALLACE, H.R. (1967) Phytopathology **57**, 559-571.
49) VRAIN, T. C. (1978) J. Nematol. **10**, 177-180.
50) WALLACE, H. R. (1963) *The Biology of Plant Parasitic Nematodes*. Arnold, London, 280 pp.
51) WALLACE, H. R. (1966) Nematologica **12**, 57-69.
52) WALLACE, H. R. (1966) Proc. Roy. Soc. Ser. B**164**, 592-614.
53) WALLACE, H. R. (1968) Annu. Rev. Phytopathol. **6**, 91-114.
54) WALLACE, H. R. (1971) In: *Plant Parasitic Nematodes*. Vol. I (ZUCKERMAN, B.M., MAI, W.F. & ROHDE, R.A., eds.). Academic Press, New York, 257-280.
55) WOMERSLEY, C. (1987) *Vistas on Nematology* (VEECH, J. K. & DICKSON, D. W., eds.). Society of Nematologists. 165-173.
56) YOSHII, H. & YAMAMOTO, S. (1950) J. Fac. Agric., Kyushu Univ. **9**, 287-292.

植物寄生性線虫の移動・分散と分布拡大*

1．はじめに

土壌中に生息する線虫や植物寄生性の線虫は、水中に分離すると活発に泳ぐものが多いが、土壌中や寄主植物の組織内での動きは極めて緩慢で、移動距離も限られている。植物体表の水の被膜や湛水水田の水中あるいは土壌中を移動するハガレセンチュウ類（*Aphelenchoides* spp.）の例などを除くと、1頭の線虫が1年間あるいは一生のうちに移動する距離は数cmから数10cm程度と考えられている。従って、線虫自体の移動による生息域の拡大はごく僅かと考えてよい。

しかし、一方では多くの重要な植物寄生性線虫が、圃場内あるいは地域や国境を越えて、急速に分布を拡大している。例えば、米国フロリダのオレンジ園ではカンキツネモグリセンチュウ（*Radopholus similis*＝*R. citrophilus*）の被害は1年間に6～60m（平均15m）の速さで拡大したと計算され[36]、ダイズシストセンチュウ（*Heterodera glycines*）やジャガイモシストセンチュウ（*Globodera rostochiensis, G. pallida*）では、海を越えた分布の拡大が知られる。

このような、植物寄生性線虫の圃場レベルでの分布拡大、あるいは地域、国、大陸レベルでの広域的な分布拡大は、①流水や風などの自然現象による場合、②鳥や昆虫など他の動物に付着、あるいは体内に取り入れられて運ばれる場合、および③種苗や生産物、有機質資材、耕耘等による土壌の移動、あるいは機械などに付着した土壌など人為的に運ばれる場合、の三つに大別できる。本稿ではこれらについて事例を示しながら、主要な植物寄生性線虫の移動・分散および分布の拡大について概説する。

2．流水や風による移動

流水には、降雨や融雪時の地上表面の水の流れ、河川、灌漑用水、地下への浸透水、地下水などがあげられる。地表面の水の流れで最大のものは洪水であり、ジャガイモシストセンチュウでは米国の汚染地帯で、1シーズンに洪水によって259mの移動が確認された[3]。FAULKNERとBOLANDERはワシントン州コロンビア盆地の灌漑用水から線虫を分離したところ、3,785 *l* の水中から25～200頭の割合で線虫が検出され、そのうちの10～20％は *Ditylenchus*、*Paratylenchus*、*Pratylenchus*、*Tylenchorhynchus*、*Heterodera*、*Meloidogyne*、*Trichodorus*、*Hemicycliophora* 属などの植物寄生種であった[8]。これを1日当たりの線虫数に換算すると、2×10^9～16×10^9の線虫がこの地点を通過したことになる。土壌くん蒸後、この灌漑用水と井戸水を使って灌水した区を比較すると、井戸水区では健全であるのに対し、灌漑用水区では3年で植物寄生性線虫にひどく侵され[9]、灌漑用水が線虫の汚染源となることが実証された。地下への浸透水も線虫の垂直移動を助ける重要な手段と考えられ、実際、カンキツネモグリセンチュウでは浸透水によって下方移動が助長された[4]。地下水は主要な線虫汚染源とは考えにくいが、フロリダの浅い井戸からカンキツネモグリセンチュウが検出された例もあり[4]、井戸水からの分布拡大の可能性も否定できない。

乾燥に耐性を持ったシストセンチュウ類の蔵卵シストや、枯れ葉の中で仮眠状態を続けるハガレセンチュウ類などの場合、強い風によって相当距離の移動が可能である。

CHITWOODはジャガイモシストセンチュウの蔵卵シストが1回の嵐によって汚染圃場から285mまで飛ばされ、シスト内卵は孵化能力を失っていないことを確認した[3]。WHITEはジャガイモシストセンチュウ汚染圃場の上に97㎠の網トラップを仕掛け、1日分の粉塵を回収したところ、地上15～53cmの高さで2,077個、102～140cmの高さでも103個の蔵卵シストを回収した[98]。ORRとNEWTONはテキサス州の数か所の圃場の高さ2mの地点に粉塵トラップを仕掛け、粉塵より線虫を回収したところ、*Criconemoides*、*Helicotylenchus*、Meloidogyne、Pratylenchus、Merlinius、Tylenchorhynchus 属などの植物寄生種を検出し、シストセンチュウ以外の植物寄生性線虫も風によって運ばれることを示した[28]。また、植物の葉に寄生する *Ditylenchus dipsaci* や *Aphelenchoids* spp.では落ち葉が風に吹き飛ばされることによって遠距離を運ばれる。

*）奈良部　孝（農業研究センター）・稲垣春郎（北海道農業試験場）
Takashi NARABU and Haruo INAGAKI: Dissemination and dispersal of plant parasitic nematodes.

3．動物による移動

動物による線虫の移動で最もよく知られているのは、昆虫を媒介者としたものである。ココヤシの赤輪病（red ring disease）の病原線虫である*Rhadinaphelenchus cocophilus*はヤシにつくゾウムシの一種*Rhynchophorus palmarum*によって伝搬される[2,15]。また、日本では、マツノマダラカミキリ（*Monochamus alternatus*）によるマツノザイセンチュウ（*Bursaphelenchus xylophilus*）の伝搬が知られている[22]。

昆虫以外の動物による伝搬では、ミミズ、モグラ、野ネズミなどが線虫汚染土壌を体表面に付着して運ぶ他、採食後消化器系を通過し、糞の中に排出されて伝搬する場合が考えられる。EPPSはテネシー州のダイズシストセンチュウ汚染圃場で普通に見られる3種のムクドリ類に、蔵卵シストを採食させたところ、いずれも採食後48時間内の糞中に孵化能力を持つ卵を検出し、鳥による遠距離伝搬の可能性を示した[6]。INAGAKIとKEGASAWAは、ニワトリとブタにジャガイモシストセンチュウの蔵卵シストを採食させたところ、共に糞中にシストを検出したが、ニワトリではジャガイモへの寄生能力はなく、ブタでは採食後48時間以内に排出された糞中にジャガイモ苗に寄生可能なシスト内卵を検出した[19]。シスト内卵の生死の差は、両者の体温の差によると結論し、シスト付着の生ジャガイモを豚に与えた場合、その糞から圃場へと伝搬される可能性を示した。

4．人為的手段による移動

農家や地域内の圃場レベルでの移動から、国や海洋を越えた移動に至るまで、植物寄生性線虫の移動は人為的な手段によるものが多いと考えられる。その主なものは、線虫に汚染された生産物や種苗・種いもなどの植物体そのものおよびこれらの植物体や農業機械、運搬用の容器に付着して運ばれる汚染土壌などがあげられる。

(1) ネコブセンチュウ類、ネグサレセンチュウ類

ネコブセンチュウやネグサレセンチュウの中で農業上重要な種は寄主範囲が広く、環境に対する適応力が強いものが多い。米国では、ジャワネコブセンチュウ（*Meloidogyne javanica*）やアレナリアネコブセンチュウ（*M. arenaria*）は他地域から侵入したものと考えられているが、その経路などについては不明である[26]。SASSERはある線虫が非汚染地域に広まり、農業上重要な種となる過程として①生存力のある線虫がある地域から別の地域にもたらされる段階、②新たな地域で定着する段階、③経済的に大きな影響を与える種になる段階、の3段階をあげ、各段階の要因となる項目をいくつか設定し、項目ごとに評価点を与え、総合点の高いものほど分布拡大能力があるとし、サツマイモネコブセンチュウ（*M. incognita*）は他の線虫と比較して、②、③の得点が非常に高く、分布拡大能力が大きいという[33]。

海外から日本へ侵入した線虫としてはシバネコブセンチュウ（*M. graminis*）の例がある[25]。本線虫は日本では1980年代以降、静岡県と埼玉県のゴルフ場でのみ発生が確認されており、海外でも分布は米国南部諸州とドイツのシルト島に限られる。米国国内の分布拡大には芝苗の州間移動が決定的なルートと考えられており、日本での発生についても芝苗による危険性が高いと考えられる。一方、ツバキネコブセンチュウ（*M. camelliae*）は、GOLDENによって、日本から米国に輸出されたツバキから発見され、新種として記載された[12]。現在のところ本線虫は関東地方を中心とした日本国内でのみ発生が認められ、外国における発生記録はない。

国内の移動では、サツマイモネコブセンチュウが1973年に北海道の温室で[39]、キタネグサレセンチュウ（*Pratylenchus penetrans*）が1986年に九州のゴボウ畑で[32]それぞれ発見されたケースがあり、いずれも種苗等による線虫の人為的移動が考えられる。サツマイモネコブセンチュウはもともと北海道には分布が認められていなかった種で、露地では越冬できないと考えられているが、ハウス内では十分に増殖できることが実証された。キタネグサレセンチュウの発生は九州中部の1農家の圃場に限定され、他地域ではみられないため、外部から持ち込まれた可能性が強い。本来、北方型の線虫と考えられるキタネグサレセンチュウが温暖な九州の平地で増殖し、被害を与えていることから、今後の分布拡大と併せて九州の他地域での調査が望まれる。

(2) シストセンチュウ類

シストセンチュウの蔵卵シストは乾燥や化学物質に対する耐性が強いため、長期間にわたる長距離移動の可能性が最も高い。

ダイズシストセンチュウは1915年に日本で最初に報告され、以後、朝鮮半島（1938年）、中国東北部（旧満州）（1938年）、米国（1954年）、エジプト（1968年）で発生が報告された。このうち、米国では発生当初、本線虫は海外から侵入したものと考えられていた。EPPSは日本からのダイズ種子の袋地に付着して、ノースカロライナ州のミシシッピ川デルタ地帯にもたらされたと報告した[5]。また、研究用に日本と中国から導入した根粒菌にシストが混入し、そのことが知られないまま各農業試験機関に配布され、野生種寄主やダイズ、クローバに寄生し、ダイズ栽培の拡大に伴って、被害が拡大したとの報告もある[1]。しかし、日本とノースカロライナのダイズシストセンチュウの間には、形態的に若干の差異が認められ[13]、また、タンパク質の2次元電気泳動パターンには、米国各地の個体群と日本の北海道の個体群間に大きな差異が認められた[10]。この結果から、本線虫は日本からの侵入種ではなく、北米大陸土着のもので、アジア・北米にまたがって広く分布した共通の祖先から分化したものという説も提唱されている[10]。いずれにせよ、米国では、本線虫は第2次世界大戦後のダイズ栽培の拡大と共に、急速にその分布を拡大していった。その原因として、農業の大規模化・企業化により、共通の農業機械で多くの土地を耕作したこと、農家間での汚染土壌の混入した種子の譲渡、風や洪水、鳥による伝搬等があげられている[29]。

ジャガイモシストセンチュウはヨーロッパのジャガイモ栽培地帯を中心に、北米、中南米、南アフリカ、ニュージーランド、インド、スリランカ、日本などに分布が知られ、その原産地はヨーロッパと考えられていた。しかし、南米のジャガイモ自生地での現地調査の結果、本線虫が広く認められ、現在では、南米アンデス高原が原産地とされている[21]。EVANSらは、1845年以降ジャガイモ疫病抵抗性品種探索のため南米より種いもを導入した結果、ヨーロッパに本線虫が侵入したと結論した[7]。米国では1941年にニューヨークのロングアイランド島で最初に発見され、第1次大戦後ヨーロッパから復員してきた陸軍の車両等機材に付着してもたらされ、本線虫に汚染した袋やコンテナの再使用により、分布が広がった可能性が高い[21]。当時、ウイルスを保有している危険性があったため種いもの移動は少なく、種いもによる伝搬の可能性は低いと考えられた。またSPEARSによれば、カナダのバンクーバー島では、ヨーロッパのジャガイモ栽培跡地で作られた花の球根を輸入したところ、これにシストが付着しており、本線虫の汚染源となったという[35]。日本では、1972年に北海道後志支庁管内真狩村で本線虫が最初に発見され、その後、網走、胆振支庁管内にも発生が認められた。INAGAKIとKEGASAWAは本線虫の日本への伝搬経路に関する調査研究の中で、南米ペルーから輸入し、各種作物、特にテンサイ育苗用床土に施用していたグアノ（海鳥糞）から本線虫のシストを発見し、シスト内卵の生存を確認した[18]。また、ペルー現地での調査研究によっても、本線虫によるペルーグアノへの汚染が確認された[17]。このことから、ペルーグアノは本線虫の日本への伝搬経路の一つと考えられた。しかし、ペルー現地でのグアノへのシストの混入経路としては、グアノ島に持ち込まれる採掘人夫用のジャガイモ、グアノ運搬用の袋、カモメ類の糞等が考えられたが、結論は得られなかった。北海道に侵入した本線虫は、当時、毎年地域内全圃場の60%を越えて作付されていたジャガイモ畑に定着し、高密度となった。圃場内においては耕耘や収穫等大型機械による農作業によって分布が拡大し、さらに、これら機械器具等に付着して他の圃場に運ばれ、分布が拡大したものと考えられた。また、本線虫はジャガイモ塊茎に寄生して、遠距離にまで伝搬する可能性が示唆された。

ムギシストセンチュウ（*H. avenae*）はコムギ、オオムギ、エンバク、ライムギなどの麦類に寄生する線虫で、その分布は、新旧両大陸の麦類栽培地帯に広く認められる。本線虫はヨーロッパで最初に発見され、ヨーロッパには多数のバイオタイプが見いだされること、コムギ・オオムギの原産地である小アジアやイラン、イラク、アフガニスタンでは本線虫が認められないことなどから、ヨーロッパが本線虫の原産地であると考えられた[23]。旧大陸にはコムギ・オオムギの栽培と共に分布が拡大したと考えられるが、その歴史は古く、土着か伝搬されたものかの判断は難しい。しかし、北米・南米、オーストラリアなどの新大陸には、明らかに人の移動に伴い、本線虫の分布が拡大したと考えられている。我が国においては、一戸により千葉県下のコムギ圃場で本線虫の発生が確認され[15]、その後コムギ栽培最盛時には三重（伊勢志摩）から静岡の東海地方、さらに茨城（波崎）の主として砂質土壌に広く分布した時期があるが、コムギ栽培の減少と共にこれらの地域での分布は認められなくなった（清水啓、私信）。

(3) その他の線虫

かつてミカンネモグリセンチュウとされた線虫は、分類学上カンキツネモグリセンチュウ（*Radopholus citrophilus*）とバナナネモグリセンチュウ（*R. similis*）の2種に分割され、前者は米国フロリダ州とハワイにのみ分布し、カンキツを中心に被害が認められ、後者は両地域を含め熱帯から亜熱帯にかけて広い地域に分布し、バナナ、コショウを中心に被害が認められている。本線虫は被害植物を介して地域・国の間を移動し、寄主範囲が広いため定着力も強く、各地に被害を拡大している[27]。日本では1966年ハワイから導入したアンスリウム（*Anthurium* spp.）を介して、本線虫の八丈島への侵入が認められた[31]が、早期に緊急防除対策がとられた結果、翌年までには撲滅作業は完了した[34]。

マツノザイセンチュウ（*B. xylophilus*）は、現在米国、中国、台湾に分布が認められている。本種は1971年日本で発見された後、米国でも確認され、日本から導入されたものと考えられたが、1934年以前からその存在が報告されており、Liは米国から日本へ、そして中国へと人為的に伝搬されたと推論した[20]。一方、日本で病原性が弱く、形態も若干異なるニセマツノザイセンチュウ（*B. mucronatus*）が報告され、さらにフランスや米国でも本種の存在が明らかにされた。各地に生存する両種のDNAのハイブリダイゼーション試験や交雑試験の結果、DE GUIRANとBRUGUIERは両種の起源はヨーロッパであり、*B. mucronatus*が各地に分布を広げ、陸続きの時代に米国やアジア・日本へと到達し、米国において*B. xylophilus*への種分化が起こり、それが日本、中国、台湾に人為的に伝搬されたと推論した[14]。

イモグサレセンチュウ（*Ditylenchus destructor*）は主にヨーロッパ、アメリカでジャガイモ、テンサイなどに寄生し、腐敗させる重要線虫であるが、我が国では1975年以降、アイリス球根より、新潟、富山、奈良、大阪、兵庫、岐阜、愛知、北海道の8道府県で相次いで発見された[24, 30, 37]。本線虫の我が国への侵入経路は明らかにされていないが、球根アイリス育成地である新潟、富山両県に侵入し、線虫汚染球根の流通を通して各地に被害が広まったものと考えられる。また、1984年には青森県においてニンニクに本線虫の被害が報告され[11]、種子ニンニクを介して今後さらに発生、被害が拡大する可能性がある。

この他、コムギツブセンチュウ（*Anguina tritici*）やイネシンガレセンチュウ（*Aphelenchoides besseyi*）はそれぞれコムギ穀粒やイネ籾に寄生したまま運ばれ、これらが種子として用いられると確実に汚染源となる。

5．むすび

現在では植物検疫体制が整い、重要な植物寄生性線虫の国を越えた分布の拡大には、一応の歯止めがかけられている。しかし、国内や地域内での汚染植物や汚染土壌の移動については、一部を除いて特段の制限はなく、被害拡大の防止が難しいのが現状である。基本的には線虫密度の低減や健全種苗の生産、土壌検診等によって線虫の分布拡大の機会および可能性を少なくすることが重要である。

引用文献

1) ANON, (1968) Soybean News 20, 4.
2) BLAIR, G. P. & DARLING, H. M. (1968) Nematologica 14, 395-403.
3) CHITWOOD, B. G. (1951) U.S. Dept. Agric. Circ. 875, 48pp.
4) DUCHARME, E. P. (1955) Proc. Fla. State Hort. Soc. 68, 29-31.
5) EPPS, J. M. (1968) Plant Dis. Rep. 52, 45.
6) EPPS, J. M. (1971) J. Nematol. 3, 417-419.
7) EVANS, K., FRANCO, J. & SCURRAH, M. M. DE (1975) Nematologica 21, 365-369.
8) FAULKNER, L. R. & BOLANDER, W. J. (1966) Nematologica 12, 591-600.
9) FAULKNER, L. R. & BOLANDER, W. J. (1970) J. Nematol. 2, 368-374.
10) FERRIS, V. R., FERRIS, J. M. & MURDOCK, L. L. (1985) J. Nematol. 17, 422-427.
11) 藤村建彦・鷲尾貞夫・西澤　務 (1986) 日線虫研誌 16, 38-47.
12) GOLDEN, A. M. (1979) J. Nematol. 11, 175-189.
13) GOLDEN, A. M. & EPPS, J. M. (1965) Nematologica 11, 38.
14) GUIRAN, G. D. DE & BRUGUIER, N. (1989) Nematologica 35, 321-330.
15) HAGLEY, E. A. C. (1963) J. Econ. Entomol. 56, 375-380.
16) 一戸　稔 (1956) 北海道農試報 48, 1-60.
17) INAGAKI, H. & SCURRAH, M. M. DE (1976) Jpn. J. Nematol. 6, 96-97.
18) INAGAKI, H. & KEGASAWA, K. (1973) Appl. Entmol. Zool. 8, 97-102.
19) INAGAKI, H. & KEGASAWA, K. (1976) Jpn. J. Nematol. 6, 7-9.
20) LI, G.W. (1983) Forest Sci. Technol. 7, 25-28.
21) WAI, W. F. (1977) J. Nematol. 9, 30-33.

22) MAMIYA, Y. & ENDA, N. (1972) Nematologica **18**, 159-162
23) MEAGHER, J. W. (1977) J. Nematol. **9**, 9-15.
24) 中西喜徳 (1979) 関西病虫研報 **21**, 12-20.
25) 西澤 務 (1985) 今月の農薬 **20**(9), 26-32.
26) NORTON, D.C. (1978) *Ecology of Plant-Parasitic Nematodes*. John Wiley & Sons, New York, 257pp.
27) O'BANNON, J. H. (1977) J. Nematol. **9**, 16-25.
28) ORR, C. C. & NEWTON, O. H. (1971) Plant Dis. Rep. **55**, 61-63.
29) RIGGS, R. D. (1977) J. Nematol. **9**, 34-39.
30) 三枝敏郎・相原孝雄・中臣康範 (1977) 植防研報 **14**, 1-16.
31) 三枝敏郎・松本安生・堀江典昭・永沢 実 (1968) 植防研報 **4**, 41-42.
32) 佐野善一・中園和年 (1987) 日線虫研誌 **17**, 57-58.
33) SASSER, J. N. (1977) J. Nematol. **9**, 26-29.
34) 清水四郎 (1967) 植物防疫 **21**, 179-180.
35) SPEARS, J. F. (1968). U.S. Dep. Agric. Handbook **353**, 81pp.
36) SUIT, R. F. & DUCHARME, E. P. (1953) Plant. Dis. Rep. **37**, 379-382.
37) 上住 泰 (1976) 植物防疫 **30**, 31-32.
38) WHITE, J. H. (1953) Nature **172**, 686-687.
39) 山田英一・高倉重義 (1975) 北海道立農試集報 **31**, 43-49.

ネコブセンチュウの個体群動態と密度推定法*

はじめに

植物寄生性線虫の生態については古くから研究があるが、高木信一[16]によって20年前に指摘されているように、いわゆる個体群生態学的な視点からの論文は少なく、最近でも事情は大きく変わっていないようである。これは、欧米では、線虫学は植物病理学の一分野とされてきたため、線虫研究者の多くは動物生態学、特に昆虫生態学を核に発達してきた個体群生態の手法になじみが薄かったことが、大きく影響してきているように思われる。また、線虫の計数に当たっては、実体顕微鏡あるいは生物顕微鏡が不可欠であり、肉眼で計数可能な生物と比較して多大の労力を必要とすることも、研究を遅らせた原因と言えるだろう。

筆者は、サツマイモネコブセンチュウ(*Meloidogyne incognita*)の個体群生態に興味を持ち、1972年からしばらく調査を行った[7,8,9]。ネコブセンチュウ属の線虫は、我が国に数種が知られているが、この中で、サツマイモネコブセンチュウは、主に関東以西に分布し、多くの野菜、畑作物等に被害を与える重要な線虫である[18]。本種の生態については、すでに近藤、三枝等による研究があり[5,12]、最近では、佐野による越冬生態に関する詳細な論文が出されている[11]。本稿では初めに、サツマイモネコブセンチュウを中心に土壌線虫一般を対象としてこれらの密度推定にかかわる諸問題を検討し、次に、ここで検討した密度推定法に基づき、筆者自身が実施したサツマイモネコブセンチュウの個体群動態の調査結果を紹介したい。これらに関連して、被害解析関係の研究は、理論および実験に関わるいくつかの重要な論文があるが、今回は触れることができなかったことを、初めにお断りしておきたい。

1．圃場における線虫密度推定法

線虫の密度推定法について書かれた本[13,14]を見ると、多くのページが土壌サンプルからの線虫分離法の説明に費やされている。そこでは多くの方法が取り上げられ、それぞれの特色と操作手順が述べられている。しかし、どの方法をもって標準とすべきか、あるいは、最も一般的なベルマン法を用いる場合にどのような分離条件を設定すべきか、といった実験や調査の指針となる内容は書かれていないのが普通である。

線虫の密度推定には大きく分けて二つのステップがある。第一のステップは圃場からの土壌サンプリングであり、第二のステップはサンプリングした土壌サンプルからの線虫の分離である。第一のステップでは圃場の線虫密度を推定するためには、どのようなサンプリングを行うべきかが問題となる。第二のステップでは土壌からの線虫の分離効率と分離精度が問題となる。しかしながら、線虫学では多くの場合、圃場サンプリング法の問題はあまり重要視されずに、線虫分離法に多くの議論が集中してきた。本稿では、サツマイモネコブセンチュウを対象にして、これら両方の問題を検討する。また、可能なものについては、調査手法のガイドラインとなるものを示してみた。

1）土壌サンプルからの線虫分離効率

試料から線虫を分離する方法として古くはふるい分け法（sieving method）が用いられてきた[1]。その後、多くの研究者によって検討が重ねられ、また、改良が加えられてきた。詳細については、"Laboratory Methods for Work with Plant and Soil Nematodes (6th ed.)"等を参照されたい[13,14]。

多くの方法の中で、従来から現在まで最も広く使われてきたのはベルマン法（Baerman funnel technique)である。この方法は、高価な器機を必要とせず、使用する器具は一般的なものであり、労力と熟練をそれほど必要としない等多くの優れた特徴を持っている。分離効率および分離精度は低いと言われるが、試料の混和、フィルター上の試料の載せ方、漏斗内の水位等に十分な注意を払えば、線虫密度の調査、検診上、大きな問題はないと言って差し支えないだろう。

このベルマン法による線虫の分離効率を調べた[6]。方法としては、直径9cmのガラス漏斗と和紙のフィルターを用いて、土壌10gから線虫を分離した。この分離虫数と、土壌試料を小皿（0.1g）ずつ水中でほぐしながら調べた線虫検出数（直接検鏡法）を比較した。

20°Cの恒温状態で、分離開始から24時間以内に漏斗内の水に泳ぎ出したサツマイモネコブセンチュウ第2

*）皆川 望（農業環境技術研究所）
Nozomu MINAGAWA: Population dynamics and density estimation of root-knot nematodes.

期幼虫は、直接検鏡法の検出数の17.6%であった。これは、漏斗の壁（斜面）の14.5%と漏斗の底（stemの先端)の3.1%を合計した値である。つまり、漏斗の壁には漏斗の底よりはるかに多くの線虫が分離されていた。漏斗の壁と底に分離された幼虫を合計した分離率は、分離開始から2日目までが22.4%、3日目までが24.5%、4日目までが28.1%、5日目までが30.2%、10日目では35.5%となった。

最初の2日間の分離率は、分離時の温度が5℃となれば0.1%というように、温度が低くなると小さくなった。20℃恒温において最初の2日の間に分離されるのは、ラセンセンチュウでは16.0%、ハセンチュウの仲間（*Aphelenchoides* 属）では92.4%、Rhabditida目では67.3%、Monhysterida目では90.0%、Dorylaimida目では10.4%となり、線虫の種類によって大きく異なった。ライフ・サイクルの短い線虫では、分離時間が長くなるにつれて孵化幼虫と思われる若齢幼虫の分離が増えて、直接検鏡法による虫数を超えるに至った。分離率は、土質の影響も受けて、粘土質土壌では低く、砂質土壌では高い。土壌自体が障害物となることから、同じ大きさの漏斗を使った場合、一試料の量が少ないほど(フィルター上の土壌の層が薄いほど)、単位重量当りの土壌からの線虫分離数は多くなる[17]。フィルターの種類による影響もあるかも知れない。ベルマン法を用いる場合、山本[17]も述べているように、一つの漏斗に載せる土壌の量は20g、分離時間は2日ないし3日、温度は25℃程度が分離効率が高い。また、フィルターは使い捨てできる紙（和紙または濡れてもすぐに破れないティシュペーパー類）がよい。

先に書いたように、ベルマン法以外にも線虫分離法には多くのものがある[13, 14]。このうちの一つ、高木一夫[15]によって考案された二層遠心浮遊法について線虫分離効率を調べた[9]。分離条件としては、50m*l*の遠心管を用いて、この中に10gの土壌サンプルを入れ、さらに水を加えて懸濁液にし、次いで、ピペットにより遠沈管の底に50%ショ糖液（比重1.23）を注入した後、1,000Gで5分間遠心分離した。これは、ショ糖液の上に乗った土壌懸濁液を遠心分離機で回転させることによって、比重の重い土壌粒子はショ糖の比重液中に沈み、比重1.08から1.13と言われる線虫[11]は、水には沈むがショ糖液には浮かぶことから、遠心管の中の二つの液体の境界面に集められるという原理である。

この方法によるサツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫の分離率は、1回目の調査では86.6%、別の調査では68.1%であった[9]。殺菌土壌に孵化幼虫を接種して回収した実験では、回収率は64.5%となった[8]。二層遠心浮遊法を用いた場合、分離虫数を1.5倍した値が土壌中の真の線虫密度と考えれば、大きな間違いはなさそうである。一般的に、二層遠心浮遊法の分離精度はベルマン法と比較して高い。

ただし、この方法はベルマン法に比べて分離率は高いが、やや熟練を要するためか、操作する人による個人差が大きい。また、土質による影響等もあるらしく、線虫分離数がベルマン法と同じ、あるいは、より低いこともある。線虫の種類による分離率の違いはベルマン法より小さく、ほとんどの線虫で50～80%台であるが、例外的にDorylaimida目線虫は1.9～5.4%、Monhysterida目では18.0～46.9%と低い値であった。

2）圃場密度推定のためのサンプル・ユニットの大きさ

圃場から土壌サンプルを取る際に、どのくらいの大きさのもの（サンプル・ユニット）を一カ所から取ればよいのかを検討した[8]。結論から先に言えば、サンプル・ユニットの大きさは比較的小さなもので十分ということであった。これは、サツマイモ圃場から採取した土壌ブロック中のサツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫の分布型の解析から得た結果である。

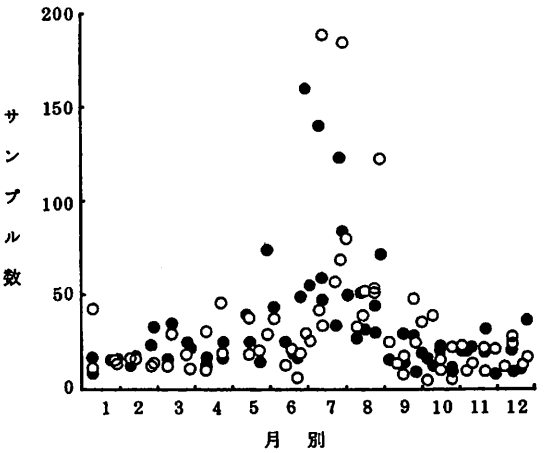
調査は、サツマイモ連作圃場の地表下10～15cmの深さから、高さ5cm、長さ10cm、幅4～10cmの土壌塊を壊さないようにプラスチックの枠をはめた状態で採取した。この土壌塊を薄い刃のカッターを用いて高さ5cm、縦横各1cmの棒状のサブサンプルに分割し、二層遠心浮遊法によってそれぞれから線虫を分離した。

土壌ブロック中における幼虫の分布の一例を第1図に示した。次に、隣接するサブサンプルの線虫数を合計し、2㎠、3㎠、4㎠と次第にサブサンプルの大きさを増加させて、これに伴って線虫の分布型がどのように変化していくかをみた[6]。この結果、1㎠では幼虫の分布型はランダム分布ではなく、弱い集中分布であるが、サブサンプルが大きくなるにつれて集中度は弱くなる傾向にあった。さらに詳しく見ると、1㎠から2㎠になるときに分布型の変化があるが、2㎠から3㎠およびこれ以上にサブサンプルの大きさを増加させても、分布型の変化は小さい。

つまり、幼虫は土壌中で2㎠（高さ5cmなので体積

25	21	5	3	10	46	6	7
20	6	14	9	11	36	11	3
15	10	x	7	4	15	13	22
7	5	x	16	7	5	5	39
10	9	15	14	2	5	2	4
11	21	16	5	2	20	3	3
23	12	6	6	3	9	12	6
31	20	8	6	4	21	5	x
11	5	31	28	19	4	17	x
15	17	x	9	15	19	x	x

第1図　土壌塊中におけるサツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫の分布（1978年4月）
数字は縦横1cm、高さ5cmに切り出したサブサンプルからの分離虫数を示す。x：欠測。



第2図　サツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫密度推定のための時期別必要サンプル数（○：地表下5cmの層、●：地表下10cmの層）
$n > t2s2/e2$ の式によった。n：サンプル数、t：スチューデントのt(t=1を用いた)、s2：バリアンス、e：抽出誤差の許容限界(0.2を用いた)。サンプル・ユニットの大きさは10m*l*。

は10㎤）程度の空間に集中的に分布しており、この幼虫の塊がランダム分布となっていた。このようなことから、圃場密度の推定に当たって、サンプル・ユニットの大きさは、10㎤以上であれば結果に大きな違いはないといえる。

3）圃場密度推定のためのサンプリング法

線虫のサンプリングを扱ったいくつかの論文では、層別抽出[6]あるいはランダム抽出[1]と異なった提案がなされていた。これについてサツマイモ連作圃場で妥当性を検討した[8]。調査は、一枚の圃場を50cm四方、あるいは50cmの長さのうねの小区画に分割し、この小区画一つずつから4～10個のサブサンプルを採取する層別抽出を行った。このデータを基に、小区画からの最適抽出サンプル数を求めた[4]。

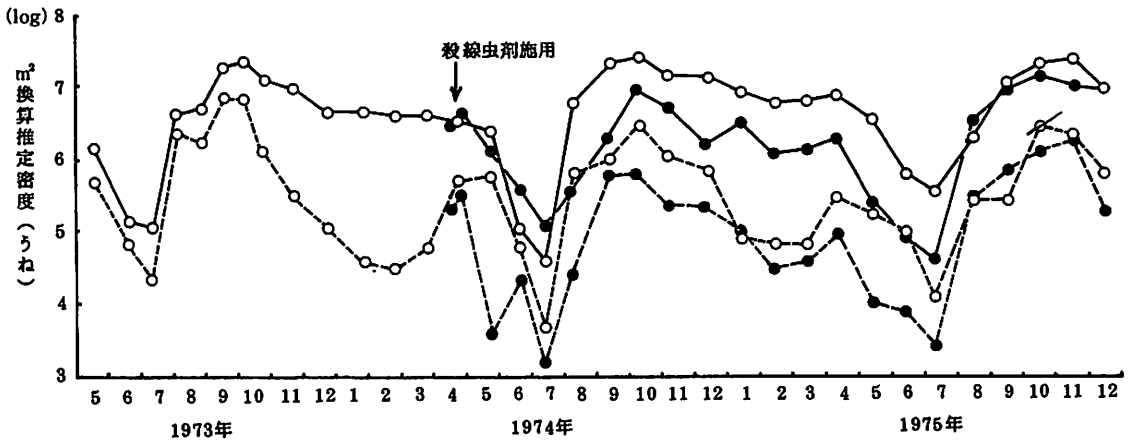
この結果によると、一つの小区画からの最適抽出サブサンプル数は1個であった。つまり、層別抽出より単純抽出のほうが良いという結論であった。このことは、圃場において幼虫は密度の高いところ、低いところとパッチ状に分布しており、この調査を行った程度の面積の小区画内の線虫数のばらつきは、小区画間にみられるばらつきより小さいことを示している。また、サンプリングは層別抽出ではなく単純抽出であれば、無作意抽出、系統抽出のどちらであっても結果に差は見られない。これは、季節を問わず、また、第2期幼虫以外の発育ステージについても同じことが言える。

4）圃場密度推定のための必要サンプル数

では、どのくらいの数のサンプルを取ればよいのだろうか。第2図に示したのは、後で述べるサツマイモネコブセンチュウの季節変動調査のデータを基に計算した、抽出誤差を20%以内とするとき（密度の変動が1.5倍以上となれば確実に検出できる精度）に必要なサンプル数（ユニットの大きさは10㎤）である[2,8]。

これによると、6月上旬のサツマイモ苗植え付け時から7月中旬の第1世代の出現期、8月から9月にかけての第2世代の出現期までは、100個以上と多数のサンプルを必要とするが、これ以外の9月から10月にかけての第3世代の出現期とこの後から越冬中と春先の苗植え付けの直前までは比較的少数（50個以下）でよい。従来言われていた1圃場から9点とか20点ではやや少なく、30点以上のサンプルを採取すると、かなり高い精度で圃場密度の推定ができることが分かった。

一般に線虫は圃場の比較的表面に近い層に多く、深くなるにつれて密度は低下する。地表面の風乾状態の土壌からも生きた線虫が少ないながらもベルマン法で分離される。線虫の圃場密度を調査するためには、地表附近も含めた全作土層から、また種類や分布調査のためには地表面の2～3cmを取り除いた下層15cm程度



第3図　サツマイモ連作圃場におけるサツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫の発生経過（うね）
○：無処理区、●：殺線虫剤処理区。実線は二層遠沈浮遊法、破線はベルマン法による推定値。縦軸は対数目盛り。

までの土壌を採取するのが適当と考えられる。

2．サツマイモ圃場におけるサツマイモネコブセンチュウの個体群動態

1）連作圃場における発生経過

サツマイモネコブセンチュウの発生経過について、本線虫の好適寄主「サツマイモ農林1号」を調査開始時で5年連作している九州農業試験場（熊本）の圃場で調査した[8]。調査は、10m*l*のコアサンプラーで地表面、地表下5cm、同10cm、15cm、20cmから採取したサンプルを二層遠心浮遊法（1,000G、5分間処理）およびベルマン法（24時間分離）を用いて線虫分離を行った。得られたデータは、面積1m²、深さは地表から25cmまでの密度に換算した。結果は第3図に示した。

連作圃場において、6月上旬のサツマイモ苗の植え付け時に見られるサツマイモネコブセンチュウの発育ステージは第2期幼虫である。この時の推定密度は、137万/m²（1973）から316万/m²であった。この時期から7月中旬までの1カ月半で、線虫密度は急激に減少し、挿苗時の1.6%から9.8%となる。この間にサツマイモの根に侵入する幼虫は挿苗時の3.7%から5.6%であった。これらを除いた残る約9割の幼虫は、垂直分布のデータからは土壌の下層に移動したとは考えられないことから、幼虫の持つ栄養分の消耗、土壌の乾燥、天敵による寄生・捕食等によって死亡したと推測される。

サツマイモの根に雌成虫が見られるようになるのは、6月の末、産卵開始は7月上旬、第1世代の幼虫の孵化が始まるのは7月中旬であった。第1世代の孵化直前の線虫密度が年間で最も低くなる時期には、土壌中の幼虫は42万/m²から75万/m²となった。第1世代の幼虫の孵化が盛んとなる8月上旬には、幼虫密度は415万/m²から634万/m²に増加した。

第1世代の孵化はだらだらと続き、9月上旬に始まる第2世代の孵化と重なった。土壌中の幼虫密度の増加は、10月上旬まで続き、この時点で例年2,000万/m²を上回った。最高は3,234万/m²（ただし1975年11月初）であった。

サツマイモは11月上旬に収穫するが、サツマイモ畑における年間発生世代数は、この線虫の発育に要する有効積算温度および圃場における密度の経時的な増加率のパターンから推測して、3世代と考えられる。しかし、これらの世代は明瞭に分離することなく、重なって経過した。

調査を行った3年のうち2年は10月上旬に最高密度を記録し、この後、11月初めの収穫時にかけて密度の減少が見られた。収穫時の幼虫密度は1,134万/m²から1,478万/m²であった。これはサツマイモの挿苗時の6.1倍から8.3倍である。幼虫密度は収穫から1カ月で半分になり、それに続く1カ月でさらにその半分になった。1月から4月上旬まではゆるい減少傾向にあったが、密度変化は少なく、400万/m²から600万/m²で安定して

いた。4月上旬から幼虫密度は再び減少を始め、6月上旬の植え付け時には前年とほぼ同じ密度に戻った。

以上は、二層遠心浮遊法で調査した場合の線虫密度の季節的変化である。ベルマン法を用いると、これとは異なった結果が得られた（第3図）[8]。この場合、苗の植え付け時から収穫時までは、線虫密度の値は常に低いものの、密度変化のパターンは二層遠心浮遊法による調査結果とほぼ同じように経過した。しかし、秋のサツマイモ収穫後から翌春までの密度変化のパターンは全く違ったものとなった。

ベルマン法では、幼虫密度は10月以降、急激に減少し、この減少は2月上旬まで続いた。この時点で、ベルマン法による推定密度は、二層遠心浮遊法による値の1％程度にまで低下した。その後、分離虫数は増加に転じ、この傾向は5月上旬まで続いた。5月上旬の分離虫数は、最も少なかった2月下旬の9倍から20倍となった。

冬期に二層遠心浮遊法で調査すると多数の線虫が分離されるのに、ベルマン法ではきわめて少ないのはどうしてだろうか。ベルマン法でも分離時間を長くすると（3日間）、ここに示した20倍から30倍の幼虫が分離されてくる。このことから、二層遠心浮遊法で分離虫数が多いのは死亡した幼虫が大量に分離された結果ではなく、一方、冬期は土壌中の第2期幼虫は、低温のため運動能力が低下しているため、ベルマン法では分離されにくいと考えられる。

では次に、ベルマン法で春先に見られる分離虫数の増加は、どのようなメカニズムによるのだろうか。筆者は、冬期に圃場に残っている枯れたサツマイモの根に卵嚢がみられること、後で述べる殺線虫剤処理圃場の調査データを見ると、春先に採取した多くの土壌サンプルからは幼虫はごく少数しか検出されず、一部のサンプルからのみ多くの幼虫が検出されることから、この春先の増加は越冬した卵から幼虫が孵化するためと考えた。ベルマン法では土壌から分離される幼虫数の増加が見られるにもかかわらず、二層遠心浮遊法では分離される幼虫数の減少がみられ、両線虫分離法の間で全く逆の密度変動パターンとなった。では、春季には越冬卵からの幼虫の孵化があるのに、二層遠心浮遊法ではなぜ分離線虫数は増加せず減少傾向がつづくのであろうか。その後、佐野によってより詳しく調べられた結果では、違った説明がなされている[11]。

佐野は秋に卵嚢の付いた根を圃場に埋め込み、これを冬期に定期的に掘り出して調査した[11]。これによると、土壌中の卵嚢内の卵は、初冬にはほとんど孵化してしまい、ベルマン法による分離虫数の増加の始まる春先には土壌中には孵化していない卵は認められなくなった。従って、この頃からの分離虫数の増加は、卵からの孵化によるものではなく、幼虫態で越冬していたものが、地温の上昇によって活性化されたものという結論を出した。そうなると、春先に一部のサンプルからのみ幼虫が検出されるのは、圃場内で幼虫の生存に特に適した場所があって、そこでは多くの幼虫が生き残り、これ以外のほとんどの場所では幼虫は死滅したということになる。

2）殺線虫剤処理に伴う線虫密度の低下と回復

上記の調査を行った圃場で、一部をEDB･EDC油剤（40％：15％）で処理し、殺線虫剤施用後の密度変動を調査した。薬量は32l/10a相当を手動式の土壌消毒器で点注した（第3図）。

薬剤施用1カ月後のベルマン法を用いた線虫分離結果によると[8]、第2期幼虫に対する補正殺虫率は97.8％ないし98.2％であった。薬剤施用区における線虫の発生経過は、無防除区と同じく、7月中旬に第1世代、8月下旬から9月上旬に第2世代の孵化が始まった。二層遠心浮遊法による推定密度は、8月上旬には無防除区の5.3％、9月上旬には9.8％であった。11月上旬の収穫期には35.6％と、無防除区の約1/3まで幼虫密度が回復した。この年のサツマイモの収量は、無防除区と比較して39％の増収となった[7]。

冬期は休閑とし、翌年に前年と同様にサツマイモを植え付けると、線虫密度は収穫時までに完全に回復した。この場合、密度だけではなく、土壌中における幼虫の分布パターンも無防除と差がなくなった。このことから、薬剤防除の効果は、1作目は認められるが、好適寄主作物を連作すると、2作目からは無防除とほとんど同様の線虫密度となることが分かった。サツマイモの収量も薬剤防除区と無防除区で差が無くなった。殺線虫剤の効果は、線虫密度抑制および被害防止ともに施用直後の1作のみと考えてよいだろう。

引用文献

1）Cobb, N.A. (1918) U.S. Dep. Agr., Bur. Plant Ind., Agr. Tech. Circ. 1, 48 pp.

2）伊藤嘉昭 (1963) 動物生態学入門：個体群生態学編.古今集院, 東京, 394pp.

3）Iwao, S. (1972) Res. Popl. Ecol. 14, 97-128.

4) IWAO, S. & KUNO, E. (1971) In: *Statistical Ecology, Vol. 1. Spatial patterns and statistical distributions* (PATIL, G. P., PIELOU, E. C. & WATERS, W. E., eds.). Penn. St. Univ. Pr., University Park, 461-513.
5) 近藤鶴彦 (1957) 防虫科学 **22**, 144-149.
6) LEWIS, T. & TAYLOR, L.R. (1967) *Introduction to Experimental Ecology*, Academic Pr., London, 401 pp.
7) 皆川 望 (1976) 九病虫研会報 **22**, 121-123.
8) 皆川 望 (1978) 植物防疫 **32**, 247-252.
9) MINAGAWA, N. (1979) Appl. Entomol. Zool. **14**, 469-477.
10) NICHOLAS, W.L. (1984) *The Biology of Free-Living Nematodes, 2nd ed.*, Clarendon Pr., Oxford, 251 pp.
11) 佐野善一 (1990) 日線虫研誌 **20**, 8-17.
12) 三枝敏郎 (1964) 植物防疫 **18**, 45-48.
13) SEINHORST, J.W. (1988) Vaxtskyddsrapporter **51**, 107 pp.
14) SOUTHEY, J.F. (ed.) (1986) *Laboratory Methods for Work with Plant and Soil Nematodes, 6th ed.*, Reference Book Ministry of Agriculture, Fisheries and Food No. 402, London, Her Majesty's Stationery Office, 202 pp.
15) 高木一夫 (1970) 応動昆 **14**, 108-110.
16) 高木信一 (1972) 日線虫研誌 **1**, 1-8.
17) 山本敏夫 (1970) 三重農試研報 **5**, 29-40.
18) 吉田睦浩 (1992) 線虫研究の歩み, 日本線虫研究会 133-137.

シストセンチュウの孵化と孵化促進物質*

1．はじめに

シストセンチュウは、ネコブセンチュウ、ネグサレセンチュウと共に、我が国の作物に甚大な被害を与えている重要な線虫群である。シストセンチュウの卵は、雌成虫の表皮が硬化したシストと呼ばれる特別な袋の中に入っているため、自然環境の変化や薬剤の影響を受けにくく、また、一部の卵内幼虫は孵化せずに卵の中で何年も生存し続け、寄主植物が栽培されると孵化して寄生することから、防除の困難な線虫として恐れられている。一方、寄主植物の根浸出液にシストを入れると、幼虫が卵から容易に孵化してくることが知られており、これを利用した画期的な防除法の開発が期待されてきた。すなわち、寄主植物の根浸出液に含まれている孵化促進物質の化学的成分を明らかにし、これを合成して寄主植物が栽培されていない圃場に散布すれば、幼虫は一斉に孵化して餓死するであろうし、また、これに殺線虫剤の処理を併用すれば、短期間に高い防除効果が得られると考えられたのである。このような期待から、孵化促進物質を単離・同定するための研究が、1930年代からジャガイモシストセンチュウを中心に精力的に進められてきた。しかしながら、有効物質がきわめて微量なため研究はなかなか進展しなかった[24]。その中にあって、ダイズシストセンチュウの孵化促進物質に挑戦した正宗らのグループが、インゲンの根から Glycinoeclepin A を単離・構造決定し、合成してその効果を確認したことは特筆すべき成果である。しかし、これを利用した防除剤の開発までは現在のところ進展していない。

シストセンチュウの孵化に関する研究は、寄主植物の根に含まれる孵化促進物質を化学的に解明するための研究と関連しながら進んできた部分が多い。物質解明に必要な生物検定法を確立するためには、孵化に影響する温度・水分・酸素などの環境要因や、休眠・老化などの生理的変化を明らかにする必要があるためである。一方、孵化促進物質によって卵の中で何が起きるのか、などの科学的興味からも多くの研究が進められてきた。さらに、既知物質の中から孵化促進物質と同じような効力を持つ物質を探索するための努力も続けられてきた[24]。本報では、まず、ダイズシストセンチュウの孵化促進物質について紹介したあと、ジャガイモシストセンチュウの孵化機構に関する近年の研究成果と、これとは異なるダイズシストセンチュウの孵化機構について述べ、最後にシストセンチュウが進化の過程で採用した生存戦略について考察する。なお、孵化機構についての理解を助けるため、最初にシストセンチュウの生活史を述べておくべきであるが、これについては本誌125～126ページを参照されたい。また、シストセンチュウの中には冬季でも孵化しやすいテンサイシストセンチュウ[34]や、低温の作用で卵内幼虫の活動が開始するムギシストセンチュウなど[7,35]、孵化機構が異なると考えられる種類があるが、紙面の都合で思い切って省いたことをお断りする。

2．寄主植物の根浸出液中の孵化促進物質

シストセンチュウの孵化は、寄主植物の根に含まれている孵化促進物質によって強く促進される。孵化にあたってこの物質を必要とする程度は、ジャガイモシストセンチュウでは大きく、テンサイシストセンチュウでは小さく、ダイズシストセンチュウではかなり大きいというように、種類によって異なっている。根浸出液の効果は、最初室内実験によって確かめられたが、その後野外でも確認されてきた。例えば、寄主植物が栽培されている圃場では土壌中へ遊出する幼虫数が多くなり、その結果シスト中の未孵化卵数は減少する。また、寄主植物が生育している土壌中では、根に近い位置にあるシスト中の卵ほど幼虫が孵化しやすいことが報告され[29]、さらに、孵化促進物質は寄主植物が収穫された後も土壌中に残っていて、シストからの幼虫の遊出を刺激する、などが確かめられている。

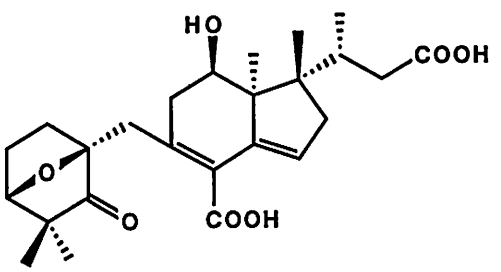
根浸出液の効果は、寄主植物であっても種類や品種によって程度に差のあることが知られていて、交雑種は中間の効力を示す[14]。また、抵抗性品種にも孵化促進効果があり、しかも、抵抗性品種の根に侵入した幼虫は発育が止まって成虫になれないか、なっても少数に限られるので、抵抗性品種の栽培は圃場の線虫密度を積極的に低下させるのに有効であると考えられてい

*）岡田利承（農業環境技術研究所）
Toshitsugu OKADA: Hatching and hatching stimulants of cyst nematodes.

る。根浸出液を人為的に土壌に処理しても、シストからの遊出幼虫数を多くすることができる。しかし、圃場に処理した根浸出液中の有効物質は、ほとんどが土壌に吸着されたり、流されたり、分解されたりして急速に効力を失ってしまうので、有効物質を防除に利用するためには、効果を持続させるための工夫が必要であると考えられている。

寄主植物の根に含まれている孵化促進物質の化学構造を明らかにするための努力は1930年代から進められてきたが、これまでに構造決定と合成が行われたのはインゲンの根に含まれているダイズシストセンチュウの孵化促進物質だけである。北海道大学の正宗らのグループは、堤・桜井[33]がマメ類の根浸出液に孵化促進作用のあることを発表した翌年の1967年から研究を開始し、1981年になって有効物質を単離することに成功した[19]。この物質は25℃の水溶液中で、10^{-10}～10^{-12} g/ml のようなきわめて薄い濃度でも孵化を刺激することができる。この成果に引続いて化学構造を決めるための研究が進められ、1984年に決定したのが第1図のGlycinoeclepin Aである[15]。分子量は446、分子式は$C_{25}H_{34}O_7$の2塩基酸であった。そして更に3年後、スタートから20年目の1987年にこの物質の合成に成功し、その効果が確かめられた[20]。これらの研究では、毎年1ヘクタールに栽培したインゲンの根を集めて乾燥しておき、必要に応じて水で抽出して濃縮した液が利用された。また、生物検定法にシストからの幼虫の遊出数ではなく、卵の孵化率を用いたこと[24]が、研究の進展に大きく寄与した。単離の過程で、孵化促進効果を有する物質は複数であると考えられていたが、その後、Glycinoeclepin BおよびCの化学構造も決定されている[16]。

研究歴の最も長いジャガイモシストセンチュウの孵化促進物質については、すでに「eclepins」の名が提案されている[9]が、構造決定はされていない。北海道大学では現在、ジャガイモシストセンチュウの孵化促進物質についても単離・同定に向けて研究を進めており、ダイズシストセンチュウでの実績を踏まえた成果が期待されている。



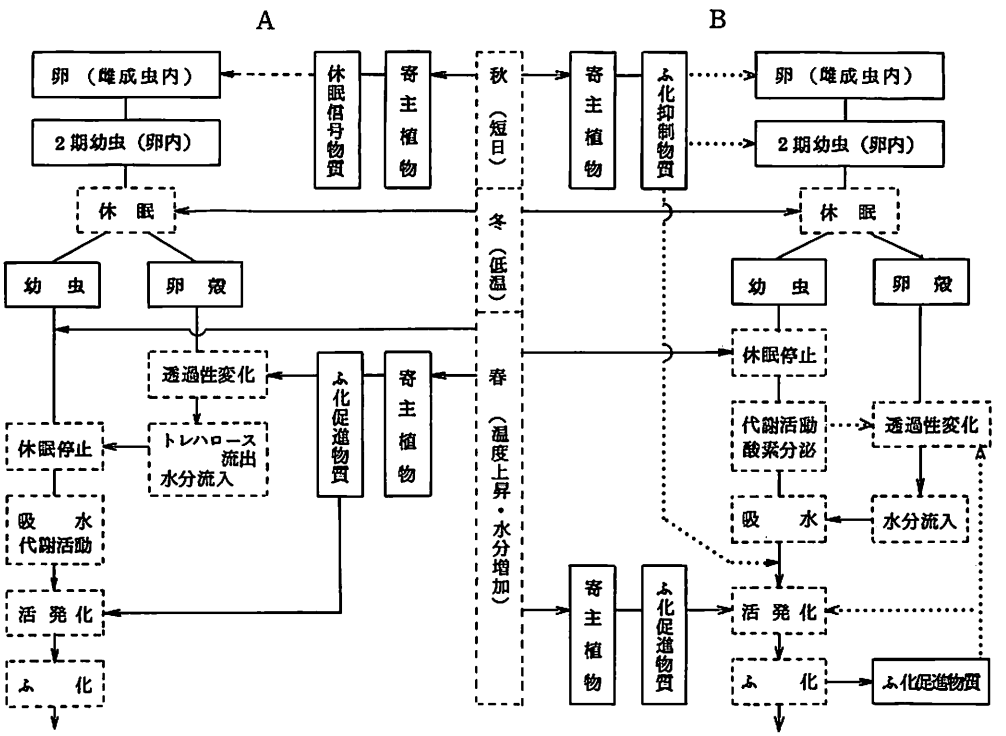
第1図　インゲンの根から発見されたダイズシストセンチュウの孵化促進物質 Glycinoeclepin A

3．ジャガイモシストセンチュウの休眠と孵化機構

シストセンチュウが休眠するかどうかについては論議が続いているが、ジャガイモシストセンチュウは冬季に温度と水分が与えられても孵化しにくく、休眠すると考えられている[18]。HOMINICKは、暗所やいろいろの光条件でジャガイモを育て、ジャガイモシストセンチュウを寄生させたところ、光を制限すると次世代の卵の休眠期間が長くなったことから光周期が植物を経て雌成虫の発育に影響し、それが次世代の幼虫の孵化に影響したと考えた[17]。冬季における孵化反応はシストセンチュウの種類によって異なっていて、温度と水が与えられるとダイズシストセンチュウでは一部が孵化し、テンサイシストセンチュウではよく孵化する。

ジャガイモシストセンチュウは、休眠状態の卵の中に0.35Mの高濃度のトレハロースを含んでいる[12]。トレハロースは動物寄生性線虫や節足動物で、卵殻の脂肪層の安定化や未孵化幼虫の水分含量の低下、さらには過冷却点の低下などに重要な働きをしている物質である。ジャガイモシストセンチュウでは後述するように、根浸出液の中に卵を入れると卵殻の透過性に変化がおき、卵からトレハロースが流出して、乾燥状態だった卵と未孵化幼虫が水分を吸収するようになる。そして水分を十分吸収した後、卵内幼虫は代謝活動を開始すると考えられている。この過程を第2図Aのように推測してみた。

ジャガイモシストセンチュウでは、根浸出液が卵殻の透過性に影響を与えていることは間違いないと考えられるものの、それが卵殻に直接作用するのか、卵内の幼虫を介して間接的に作用するのかは明確でない。動物寄生性線虫のある種では、外部からの刺激で卵内の幼虫が神経ホルモンを分泌し、それによって脱皮や孵化に必要な酵素を放出すると考えられているし、植物寄生性線虫でも、例えば、ジャワネコブセンチュウでは、神経組織である半月体が刺激を受けると、亜腹部食道腺の中に卵殻の脂肪層を加水分解する酵素が合



第2図　シストセンチュウの孵化過程と孵化機構
A：ジャガイモシストセンチュウ、B：ダイズシストセンチュウ、
□：物質、⋯：現象、点線は未確認の作用

成されると考えられている[8]。ジャガイモシストセンチュウでも、根浸出液の中に卵を入れると卵内幼虫の背部食道腺の中に顆粒の蓄積が進み、腺細胞の仁が肥大するなどの観察があるが[5,28]、これらが孵化に関係しているかどうかは確認されていない。したがって現在までの知見では、根浸出液が卵殻に直接作用して透過性を変えていると考えてよいであろう。また、卵殻の透過性の変化がどのようにして起こるのかについては、卵内のCa^{2+}の動きに注目したいくつかの報告があり[3,10]、根浸出液がCa^{2+}と結びつき膜の構造を変える可能性もあるが、結論はでていない。根浸出液によって卵殻の脂肪層の内側にあるとされるリポプロテイン膜のCa^{2+}に変化が生じ、これによって透過性が変化するのではないかとの考えは注目される[4,11]。

根浸出液に入れたジャガイモシストセンチュウの卵は、僅か数分で孵化に至る一連の変化にスイッチが入るといわれている[26]。24時間以内に卵殻の透過性は変化し[27]、シスト中の酸素消費量は増加する[1]。そして、この時期にアデニル酸エネルギーの蓄積量が減少する[2]。これらの現象は、根浸出液の中で卵内幼虫の代謝活動が開始することを示しているであろう。卵を根浸出液中に入れると未孵化幼虫は代謝活動により脂肪を消耗していくため、孵化が遅れると脂肪の貯蔵量が少なくなり、寄生した後の発育が遅れるという報告もある[30]。

4．ダイズシストセンチュウの休眠

ダイズシストセンチュウの休眠は、まだ明らかにされていないので、最初に休眠や孵化抑制に関係がありそうな現象について考察してみる。前述のように、生育中の寄主植物の根には孵化促進物質が含まれているが、その活性は植物の生育が旺盛な時期に高いことが知られている。また、越冬中のシストの中には何らかの孵化抑制物質が含まれていると報告されている[21]。そこで、夏の間は植物から孵化促進物質が雌成虫へ送り込まれるため、次世代幼虫はよく孵化し、秋になっ

て短日になり寄主植物の生育が衰えると、植物の中に孵化抑制に関与する物質がつくられ、それが雌成虫へ送られシストの中に残るため、次世代幼虫の孵化が抑制されることもありうるであろう。しかし、この点については現在のところ想像の域を出ない。

ダイズシストセンチュウの卵内幼虫は、冬の間、低温と乾燥条件の中で活動を停止しているが、春に温度と水分が与えられると寄主植物からの刺激がなくとも一部は孵化する。このことはダイズシストセンチュウの孵化条件が、春になると容易に調うことを示している。ただし、寄主植物からの刺激がくる前に簡単に孵化してしまわないように、シストという閉鎖環境と孵化抑制物質とによる孵化活動制御機構が発達しているのかも知れないのである。

秋に採集したシストを土壌と共に5℃の低温に保存しておき、必要に応じてシストから卵を取り出して根浸出液に入れ、孵化させようとする場合、卵を直接25℃の根浸出液に入れると孵化率はなかなか高まらないが、25℃の水に1～2週間、あるいは30℃の水に4～7日間程度、前処理をしてから25℃の根浸出液に入れると、数日で高い孵化率を得ることができる[25]。前処理と根浸出液処理の日数を加えても、直接根浸出液に入れるより短い期間で、ずっと高い孵化率を得ることができるようになる。このことは、ダイズシストセンチュウが休眠すると仮定しても、根浸出液によって直接打破されるのではないことを示していると思われる。

5．ダイズシストセンチュウの孵化機構

ダイズシストセンチュウの卵内幼虫は温度と水分を与えれば冬でも活動を始め、一部は孵化することは前に述べたが、さらにTEFFTとBONEによって卵の遠心浮遊液層から脱皮や孵化に関与するロイシン・アミノペプチターゼ活性が発見された[31]。これらのことから推測するとダイズシストセンチュウの卵内幼虫は加温によって代謝活動を開始して酵素を分泌し、その結果、卵殻の透過性が変化し、卵の吸水が起こり、幼虫が孵化行動を開始するという仮説を立てることが出来る。根浸出液が卵の酵素活性を直接増加させなかったとの報告は[32]、根浸出液の関与なしに酵素の分泌がおこる可能性を示している。この仮説は、前述した前処理の効果をもうまく説明している。すなわち、前処理の間に酵素活性が高まり、卵殻の透過性に変化が起きるのだと仮定すると、前処理中に孵化が起きることは容易に想像できるし、前処理をしていない卵内幼虫が孵化促進物質の強い刺激を受けた場合には、丈夫なままの卵殻の中で急に孵化行動が刺激され、エネルギーを消耗し、孵化する個体数が減少することも想像できるからである。前処理中に卵内幼虫や卵殻は孵化促進物質を受入れる状態になり、シスト内の孵化抑制機構とバランスを保った状態になるのかも知れない。とすれば、根浸出液に入れたシストからの幼虫遊出数が個体によって差が大きくなる原因は、シストによって孵化抑制機構の強さが一様でないことを反映した結果であると考えることができるであろう。

OKADAはダイズシストセンチュウの卵内に他の卵の孵化を刺激する物質のあることを報告した[22]。この物質は根浸出液中の孵化促進物質と異なり、前処理をしていない卵にも作用し、シストセンチュウの別種に対しても孵化を促進させることができる[23]。このことは、この物質が卵殻に直接作用することを示しているであろう。卵内幼虫の中や幼虫の体外にあり、生きた幼虫からも分泌されることから推測すると、野外環境でシスト内の一斉孵化に役立っている可能性がある。すなわち、先に孵化した幼虫とその卵液に含まれる物質が、周辺の卵の孵化を促進しているのかも知れないのである。この物質の正体が明らかにされれば、ダイズシストセンチュウの孵化機構はより明確に説明できるようになるであろう。ところで、上記の仮説からすると根浸出液中の孵化促進物質の作用は、幼虫の行動活性を高めることに限定されるかも知れない。しかし、そうであっても、孵化にとって補助的な役割しかはたしていないと考えてはならない。幼虫の特異な孵化行動を引きおこし、孵化率そしてシストからの遊出率を極端に高めるという重要な働きをしているからである。

以上のように推測した孵化過程を第2図Bに示した。ジャガイモシストセンチュウとの主な違いは根浸出液中の孵化促進物質の作用を行動活性に限ったことである。なお、卵内の孵化促進物質については、ジャガイモシストセンチュウにもあることが確かめられている[23]が、その役割については考察されていないので、第2図Aからは省略した。

6．幼虫の孵化行動

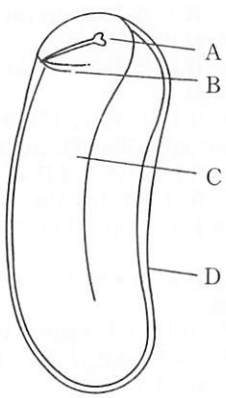
根浸出液に入れたダイズシストセンチュウの卵から

幼虫が孵化するまでの間の、卵内幼虫の行動を要約すると次のようである[25]。幼虫は時々ゆっくりと動くようになり、次第に動きが大きくなって、やがて体の位置を変えるようになる。次にゆっくりと口針を出すようになり、しばらく休んでから体の位置を変え、探るように口針を出す行動を繰り返す。この頃には幼虫の体は水分を十分に吸収してふくらみ、ほどけようとするゼンマイの様になっている。やがて口針を律動的に早く動かすようになる。およそ1秒間に1.6回の早さである。この行動によって卵殻に穴をあける。幼虫は体の先端部をゆっくり左右にふるように動かしながら穴を接近してうがつ。この時、体の最初の折れ曲がり部分を支点にして頭頂部を左右に動かすため、卵殻には中央の下がったゆるい弧を画いた傷がつくことが多い(第3図)。傷をつけた場所への唇部あるいは体の他の部分の強い押しつけで裂け目ができ、そこから体の一部がとび出す。しめつけから開放された幼虫はゆっくり蛇行しながら卵殻から脱出する。以上のような行動は、基本的には他のシストセンチュウでも同じと考えられる。[6,13]。

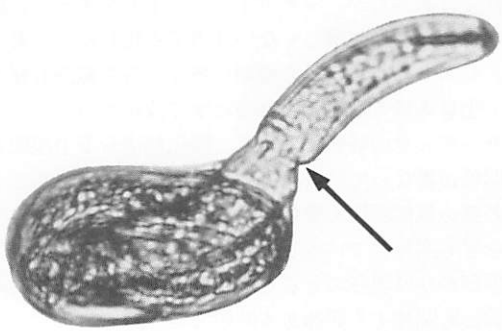
シストセンチュウの卵殻は3層からなっており、幼虫は卵から脱出するために全ての層を破壊しなければならない。最内層の脂肪層は卵液の浸透圧に関係しており、幼虫が動くようになると物理的に壊れる。中間のキチン層は機械的に卵の形を形成している丈夫な層である。幼虫が口針で傷をつけたり圧力をかけたりするのは、おそらくこの層を壊すためである。最外層のビテリン膜は弾力があり、キチン層をしめつけて卵全体を丈夫にしていると考えられる。ダイズシストセンチュウでの観察によると、この膜は風船を割るように口針で破るか、キチン層の破壊と同時に体の圧力で破る。キチン層の一部が破壊された時にビテリン層が破れないと、幼虫の体の一部が膜を被ったまま卵からコブ状に突き出すことになる。第4図のような例もまれに観察される。

7．シストセンチュウの生存戦略と防除

シストセンチュウの寄主は一般に、ある少数の植物種に特定化している。その上、土壌中を幼虫が移動できる距離はごく短いから、春の地温上昇に反応して一斉に孵化する方法では、寄主にたどり着ける幼虫の数は極度に少なくなる危険性がある。これに対して寄主植物の根が近くに来たことを確認してから孵化する方法は幼虫の寄主探索に要するエネルギーの消耗を抑え、天敵に遭遇する危険を少なくする上で、きわめて優れた生存戦略といえよう。このような、寄主の根から分泌される物質を感知して孵化するシステムとシスト化とは、どちらが先に発達したのであろうか。シスト中の卵の生理・生態的特性が、耐乾性、耐飢餓性に優れていることを考えると、ある特定のグループの植物が寄主として選ばれる前に、そのシストセンチュウが生息する場所の乾燥化などの気候環境の変化と、その変化に耐えられた植物だけが淘汰されてきた歴史があったと考えることができよう。気候の変化の初期の段階では、シストセンチュウもネコブセンチュウなどのように、多種類の植物に寄生することが可能であっ



第3図　口針で卵殻に穴あけ中の幼虫
A：口針、B：穴あけ行動による卵殻のすき間、
C：卵殻内第2期幼虫、D：卵殻



第4図　卵殻から脱出中の幼虫
矢印はVitelline膜によるくびれを示す。

たのではなかろうか。やがて気候の変化が進み、乾燥の期間が続くと、まず、卵をシスト化によって保護できるように形態的変化が生じたと想像することができよう。さらに環境の変化が進み、これに耐えられなくなった植物が徐々に絶滅し、生き残る戦略を獲得した植物の種類のみが生き残るようになると、これに伴って、シストセンチュウの寄主植物の種類も減少し、特定の種類への依存度が高くなった結果、やがて寄生性の特化が起こったのではあるまいか。そして、一層の厳しい気候変化とそれに伴う寄主植物の出現率の減少に適応して、寄主の根が近くにきたことを感知して孵化する機構を発達させたのであろう。

このような厳しい条件では寄主植物の存在する時期と幼虫の孵化時期を同調させることが重要である。シストの発達はおそらく耐乾燥性を発達させるためにあったが、その形態は同時に孵化を抑制する機能を発達させるのに好都合であったと考えられる。その結果、植物からの刺激があるまで何年も待ち続けるという生理的特性の発達をも可能にし、寄生可能な寄主植物の存在を感知して孵化を開始するという劇的な機構を完成する結果になったのであろう。ジャガイモシストセンチュウのような、強い休眠と、寄主植物の根浸出液に強く依存した孵化機構が成立し得たのは、ジャガイモシストセンチュウとジャガイモ野生種の発祥の地とされるアンデス高地の現在の気候からも、推察できるように思われる。そのように考えると、寄主植物の種類が豊富で、温度と水分があると冬でも孵化することが可能なテンサイシストセンチュウは、気候条件が比較的おだやかな地方で進化したのかも知れないし、ダイズシストセンチュウは寄主の出現率が低下する気候条件ではあったが、ジャガイモシストセンチュウと比較すればそれほど厳しくない地方で進化したのであろう。シストセンチュウの種類は多く、寄主範囲も様々で、生息地域も熱帯から寒帯にまで及んでいる。シストセンチュウの種類によって、孵化機構や寄主植物との関係が異なっている原因については、現在に至るまでの長い気候環境の変化や、寄主植物の環境耐性の変化なども関与していると思われるが、これらについての手がかりは現在のところなにもない。系統分類学的研究とも関連する興味ある問題である。

シストセンチュウが現在のように害虫として問題にされるようになったのは、言うまでもなく人間が寄主植物を作物として栽培するようになったためである。ことに、これら作物の連作は潜在的な繁殖力を十二分に発揮させることになり、驚異的な高密度を出現させることになった。シストセンチュウの弱点はこの優れた、しかし特殊化した生存戦略の中にあるように思われる。根浸出液中あるいは線虫自身に含まれる孵化促進物質、さらにはこれらと同等の作用を有する物質が比較的容易に合成されるようになり、これを基に防除用の製剤が開発されるようになることを期待したい。有効成分が極めて少量で広い面積に処理できることは製剤開発に有利であるが、一方、圃場に投与した物質が土壌中で短期間に活性を失わないための研究や、製剤を土壌中にむらなく混入させるための研究も重要になると思われる。これとは別に、線虫抵抗性品種を栽培して孵化数を多くし、線虫密度を低下させる方法も重要である。この方法を実用性のあるものとするためには根を十分に広げる必要があり、品種の改良や栽培法などについての研究蓄積が必要になると考えられる。新防除法の開発はこれからの研究努力にかかっているのである。

（謝辞）近年の文献収集と孵化機構の解析に関して、農業環境技術研究所の皆川　望研究室長と同室の研究員の皆様に大変お世話になった。また、シストセンチュウの生存戦略については九州農業試験場の中園和年博士から貴重な助言を戴いた。ここに厚くお礼申し上げる。

引用文献

1）Atkinson, H.J. & Ballantyne, A.J. (1977) Ann. appl. Biol. 87, 159-166.
2）Atkinson, H.J. & Ballantyne, A.J. (1977) Ann. appl. Biol. 87, 167-174.
3）Atkinson, H.J. & Ballantyne, A.J. (1979) Ann. appl. Biol. 93, 191-198.
4）Atkinson, H.J., Taylor, J.D. & Ballantyne, A.J. (1980) Ann. appl. Biol. 94, 103-109.
5）Atkinson, H.J., Taylor, J.D. & Fowler, M. (1987) Ann. appl. Biol. 110, 105-114.
6）Banyer, R.J. & Fisher, J.M. (1972) Nematologica 18, 18-24.
7）Banyer, R.J. & Fisher, J.M. (1980) Nematologica 26, 390-395.
8）Bird, A.F. (1968) J. Parasitol. 54, 475-489.
9）Clarke, A.J. & Hennessy, J.A. (1972) Rep. Rothamsted Exp. Stn., 1971, 164-165.
10）Clarke, A.J. & Hennessy, J.A. (1983) Revue Nématol. 6, 247-255.
11）Clarke, A.J. & Perry, R.N. & Hennessy, J.A.

(1978) Nematologica **24**, 384-392.
13) Doncaster, C. C. & Shepherd, A. M. (1967) Nematologica **13**, 476-478.
14) Farrer, L. A. & Phillips, M. S. (1983) Revue Nématol. **6**, 165-169.
15) Fukuzawa, A., Furusaki, A., Ikura, M. & Masamune, T. (1985) J. Chem. Soc. **4**, 222-224
16) Fukuzawa, A., Matue, H., Ikura, M. & Masamune, T. (1985) Tetrahed. Let. **26**, 5539-5542.
17) Hominick, W.M. (1987) Nematologica **32**, 408-418.
18) Hominick, W.M., Forrest, J.M.S. & Evans, A.A.F. (1985) Nematologica **31**, 159-170.
19) Masamune, T., Anetai, M., Takasugi, M. & Katsui, N. (1982) Nature **297**, 495-496.
20) Murai, A., Tanimoto, N., Sakamoto, N. & Masamune, T. (1988) J. Am. Chem. Soc. **110**, 1985
21) Okada, T. (1972) Appl. Entomol. Zool. **7**, 99-102.
22) Okada, T. (1972) Appl. Entomol. Zool. **7**, 234-237.
23) Okada, T. (1974) Appl. Entomol. Zool. **9**, 49-51.
24) 岡田利承 (1975) 日線虫研誌 **5**, 1-9.
25) 岡田利承 (1977) 日線虫研誌 **6** (特), 1-52.
26) Perry, R.N. & Beane, J. (1982) Revue Nématol **5**, 221-224.
27) Perry, R.N. & Clarke, A.J. (1981) Parasitology **83**, 435-449.
28) Perry, R.N., Zunke, V. & Wyss, V. (1989) Revue Nématol. **12**, 91-96.
29) Rawsthorne, D. & Brodie, B.B. (1987) J. Nematol, **19**, 119-122.
30) Robinson, M. P., Atkinson, H. J. & Perry, R. N. (1985) Nematologica **31**, 171-178.
31) Tefft, P.M. & Bone, L.W. (1985) J. Nematol. **17**, 270-274.
32) Tefft, P.M. & Bone, L.W. (1985) J. Nematol. **17**, 275-279.
33) 堤　正明・桜井　清 (1966) 応動昆 **10**, 129-137.
34) Viglierchio, D.R. & Yu, P.K. (1966) J. Am. Soc. Sug. Beet Technol. **13**, 698-715.
35) Williams, T.D. & Beane, J. (1979) Nematologica **25**, 397-405.

線虫の脱皮*

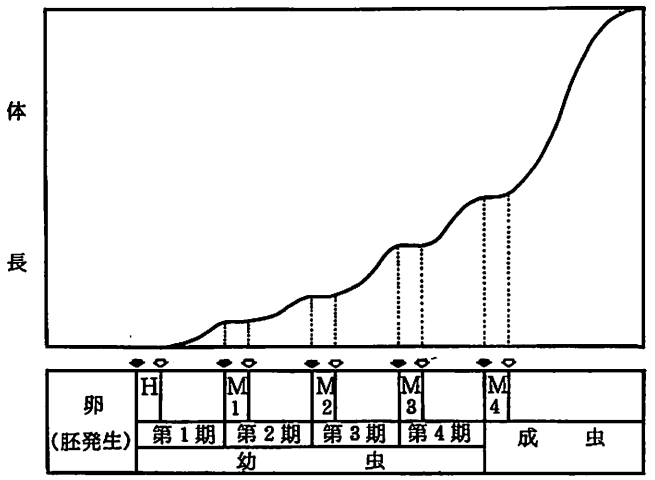
線虫の食性は、食細菌性、食菌性、捕食性、植物寄生性、昆虫寄生性、動物寄生性と多様で、食性の違いによって線虫の形態や大きさは著しく異なる。だが、いずれの線虫も複数の層から構成された弾力性に富む角皮（クチクラ）で外形が規定され、脱皮を繰り返しながら発育していくことにおいて変わりがない。ここでは、発育、寄生、生存などにおいて重要な役割を果たしている脱皮の過程とその生態的意義について述べる。

1．脱皮の形式とその意義

線虫の発育は、卵、第1期から第4期の幼虫、および成虫の6段階に分けられる。構造的・機能的特殊化の程度が小さい自活性線虫を例にとって孵化後の発育経過を模式的に示すと第1図になる。卵内で第1期幼虫まで発育した線虫の多くは、特別の孵化刺激を受けなくても孵化する。従来、第1期幼虫として孵化するのはAdenophorea亜綱の線虫と言われていたが、Secernentea亜綱の *Acrobeles complexus*、*Caenorhabditis elegans*、*Caenorhabditis briggsae* なども第1期幼虫として孵化する。

卵内で1～2回脱皮した後に孵化する線虫の種類は多い。1回脱皮後に第2期幼虫として孵化する線虫はSecernenteaで多く、*Anguina agrostis*、*A. tritici*、*Meloidogyne javanica*、*Orrina phyllobia* などでは微細構造学的にも卵内脱皮が確認され、*A. agrostis* や *M. javanica* は第2期幼虫の角皮形成1日後に孵化する。Adenophoreaでは第2期幼虫として孵化するものは希で、電顕レベルで卵内脱皮が確認された線虫としては、*Romanomermis culcivorax* が知られているにすぎない。しかしこのことは、Adenophoreaの線虫は卵内で脱皮し難いということを必ずしも意味しない。卵内脱皮を実証するには、卵内で脱がれたクチクラの存在を確認しなければならないが、ビテリン層、キチン層および脂質層から構成される卵殻で保護された卵内幼虫を電顕観察に適した状態で固定、樹脂包埋、超薄切片作成をするのは容易でないという技術的な問題による面が大きい。*Ascaris* や *Toxocara* などの動物寄生種は、卵内で2度脱皮し第3期幼虫として孵化する。以上の例にみるように、卵内脱皮は寄生性線虫で普遍的であることから、感染能力を獲得するまで卵内で十分に発育し、その後に孵化することによって寄生の機会を高めるための脱皮様式とみなされる。

硬化蛋白質で体を覆われた昆虫は、より大きく成長



第1図　線虫の発育経過模式図　Hは幼虫孵化、M1～M4は第1回～第4回の脱皮、黒の矢印はApolysis、白の矢印はEcdysisを示す。

*近藤栄造（佐賀大学）
Eizo KONDO: The moulting of nematodes.

するために脱皮を繰り返す。コラーゲンを主成分とする角皮で覆われた線虫も、成長の過程で必ず脱皮する。機能的にみると線虫の脱皮は、各脱皮後に角皮の厚さを段階的に増すことによって成長を可能にすると共に、生活環境の変化に応じて角皮の機能を一気に変えるためのステップであり、孵化後に体細胞数が増えない線虫において、体細胞の構造と機能を大きく変える時期が脱皮となる。もちろん、角皮そのものは通常の体細胞とは異なるが、酵素活性が認められることから理解されるように生理機能をもった組織であり、その機能を大きく変える契機として脱皮の意義は非常に大きい。例えば、生息環境が悪化すると耐久型幼虫(dauer larva)や分散型幼虫(dispersal form)を出現させる自活性や寄生性線虫の場合、耐久型(分散型)幼虫の角皮の構造と機能は他の発育ステージの角皮とは著しく異なり、リン脂質に富んだ角皮最外層(エピクチクラ)は肥厚して耐乾性を高め、角皮に機械的強度を与えて運動性を高める基底層は厚く発達する。第1期から第3期の幼虫が自由生活性、第4期幼虫と成虫が寄生性である動物寄生性線虫 *Trichostrongylus* においても同様に、感染態第3期幼虫から寄生型第4期幼虫への脱皮の際に角皮の構造と機能は著しく変化する。*Heterotylenchus* の場合には、イエバエ成虫の血体腔中に寄生する両性生殖型成虫の角皮表面には体外に通じる多くの小管があり、宿主から経皮的に栄養を吸収する。耐久型幼虫や感染態幼虫ほど顕著でないが、増殖期の自活性線虫でも脱皮に伴う角皮の変化が認められ、*C. elegans* では、SDS-ポリアクリルアミド電気泳動法で調べた角皮蛋白質の組成と微細構造は脱皮ごとに変化する。発育ステージ間にみられるこのような角皮の構造的・機能的差異は、情報が読み取られている遺伝子群(genes set)が発育ステージ間で異なり、感染態幼虫においては、宿主からの刺激を受けた後に寄生生活に必要な生理機能を司る遺伝子群の情報が読み取られることを意味している。

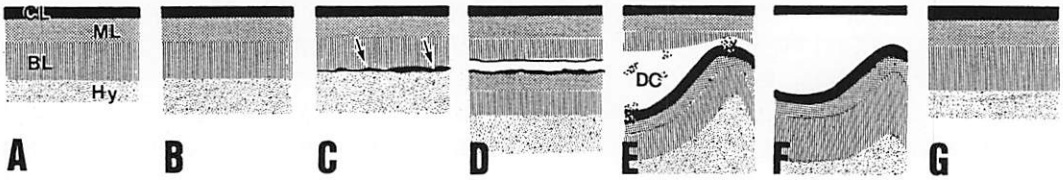
2．脱皮型と生態

脱皮は、脱ぎ捨てられる角皮の形状によって三つのタイプに分けることができる。第1のタイプは、前のステージの角皮をほぼ完全に脱ぎ捨てるもので、Secernentea および Adenophorea の線虫でみられる。脱皮中は角皮と体筋肉のつながりが一時的に断たれるために線虫の運動性は著しく低下する。従って、腸内腔に寄生する *Nematospiroides dubius* などの線虫が旧皮全体を素早く脱ぎ捨てることは、腸の蠕動運動によって動物体外へ押し出される危険を小さくするのに適している。また、宿主の腸内では線虫の発育に必要な栄養が十分に補給されるので、旧皮を再吸収する必要がないからともいえる。旧皮全体を脱ぎ捨てるのに十分な空間的余裕がある土壌粒子間の水中に生息する自活性線虫が脱皮時間を短くすることは、摂食を早く開始して速やかに発育・増殖することを可能にするとともに、捕食者から攻撃される危険性を小さくする。事実、*Panagrellus silusiae* や *C. elegans* は脱皮の全プロセスを素早く完了し、アイソトープでラベルした $NaH^{14}CO_3$ を用いた実験で、*C. elegans* の脱がれた角皮は再利用されないことが示されている。

第2のタイプは旧皮の半分ほどを脱ぎ捨てるもので、このタイプの線虫は比較的少ない。*Trichinella spiralis* の場合、角皮の中間層より外側の部分が脱ぎ捨てられ、残りの部分は分解される。だが、この分解が線虫から分泌される酵素の作用によるものか宿主の消化酵素の作用によるものかは不明であり、分解された旧皮が再吸収されるかどうかも明らかでない。

第3のタイプは角皮最外層のエピクチクラだけが脱ぎ捨てられ、他の部分は分解・再吸収されるもので、多くの植物寄生性線虫がこの型の脱皮を行なう。*M. javanica* の第2期幼虫は、根内に侵入後に巨大細胞から栄養を摂取して発育した後、摂食することなしに3回続けて脱皮して成虫となる。この時、旧皮をできるだけ分解して再吸収することは、根内という限られた空間内での脱皮や発育を容易にすると考えられている。無摂食で脱皮を繰り返す例は根に半内寄生する *Rotylenchulus reniformis* でも知られ、この第2期幼虫は摂食することなしに3回脱皮を繰り返して成虫になった後に摂食を開始し、成長、肥大、成熟する。動物寄生性線虫のカイチュウ(*Ascaris*)は、前述のように卵内で2回脱皮し、その後に宿主からの刺激を受けて第3期幼虫として孵化するが、卵内脱皮の際に旧皮はほとんど再吸収される。これは、卵内という限られた空間内で外部からの栄養補給なしに脱皮・発育を進める上での適応とみなされる。

以上のようにみてくると、脱ぎ捨てられる角皮の部位の違いは線虫の生息環境や生活様式を反映し、旧皮を分解・利用する自活性線虫が非常に少ないことからみて、旧皮の再吸収は寄生性線虫で発達した脱皮様式

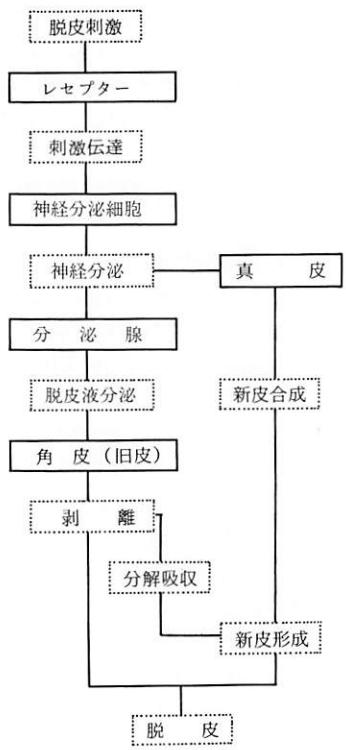


第2図　脱皮のプロセス　A：脱皮間期。CL、皮層；ML、中間層；BL、基底層；Hy、真皮。B：真皮の肥厚。C：新皮の皮層形成(矢印)。D：新皮と旧皮の剝離。E：旧皮下層の分解と新皮による再吸収。矢印は旧皮分解物 (DC) の吸収部位を示す。F：完成された波状の新皮。G：脱皮 (Ecdysis) した角皮。

と思われる。

3．脱皮のプロセス

基本的な脱皮過程を理解する上で自活性線虫は重要だが、*Caenorhabditis* 属と *Panagrellus* 属の線虫を除くと詳細な研究は少ない。すなわち、脱皮過程についての電顕レベルでの研究は寄生性線虫が中心で、特に、生理的に均一な研究材料を大量に得やすい感染態幼虫について多くの研究がなされてきた。それらの結果を基に整理すると、脱皮は、脱皮刺激受容、旧皮の剝離(アポリシス、apolysis)、新皮の形成、旧皮の脱落(ecdysis、狭義の脱皮) の四つの過程に区分される (第2図)。そして、被鞘幼虫は適当な刺激を受けるまでは鞘内に留まり脱鞘しないことから理解されるように、脱皮 (広義) の開始時は ecdysis (狭義の脱皮) ではなくてアポリシスとなる。脱皮の調節機構については今もって不明なことが多いが、その概略を示すと第3図になる。



第3図　脱皮の調節機構(仮説)　実線で囲んだ個所は線虫の組織あるいは細胞を、点線で囲んだ個所は生理的機能あるいは現象を示す。

1）脱皮刺激受容

脱皮の第1段階は、内的あるいは外的な刺激を線虫が感受し、脱皮を誘導する神経細胞分泌物が生産・放出される過程である。脱皮刺激としては、寄主(宿主)から放出される物質がよく知られている。植物寄生性線虫の脱皮刺激物質についての研究はピンセンチュウ類 (*Paratylenchus*、*Gracilacus*) が主で、無寄主状態や乾燥に耐えて長期間生存する第4期幼虫は根浸出液で刺激されて成虫へ脱皮する。マツノザイセンチュウでは、分散型第4期幼虫は、媒介昆虫 (マツノマダラカミキリ) から出る炭酸ガスや不飽和脂肪酸やマツの成分の一つである β-ミルセンなどに刺激されて脱皮する。

自活性線虫の脱皮は一般に、特別の外部刺激を受け

なくても開始されるが、脱皮開始の機構は明確でない。寄生性線虫にも共通する脱皮刺激と考えられているのは、線虫の発育・体容積の増大によって高まる角皮の緊張度である。このストレッチ説（strech theory）を認めるためには、角皮にかかる緊張度を感受するレセプター（receptor）の存在を証明しなければならないが、緊張刺激を受けた感覚細胞からの情報を神経環で統合しているのではないかという示唆はあっても、肝心のレセプターがどこにあるのか証明されていない。昆虫では、タバコスズメガなどで知られているように、幼虫の頭幅が一定の大きさに達することが引き金となってホルモンによって制御された一連の脱皮過程が進行する。類似の現象は植物寄生性線虫でも古くから知られ、*Rotylenchus buxophilus* の各発育ステージの体長範囲には重なりがほとんどなく、一定の大きさになると脱皮する。角皮の構造や弾力性は線虫の種類や発育ステージによって差異があるので全ての線虫に適用するのは無理としても、内的脱皮刺激を重視するストレッチ説には魅力がある。だが、脱皮前に摂食期間があること、すなわち体容積の増大がこの説の前提になっているため、卵内での脱皮には適用できない。

動物寄生性線虫には、感染前の自由生活期、感染期および寄生生活期がある。これらの各期における脱皮は、寄生虫による感染を予防するという実際的な要請から、感染期から寄生期への脱皮が主に研究され、自由生活期および寄生生活期の脱皮に関する知見は非常に限られている。*Ancylostoma*、*Haemonchus*、*Trichostrongylus* などの第1～2期幼虫は糞中で細菌を食べて生活し、環境が悪化すると被鞘した感染態第3期幼虫を出現させる。*Haemonchus contortus* の場合、感染態幼虫の鞘が最初に乾くことによって線虫自体を急激な乾燥から守り保護する。この感染態幼虫の脱鞘は、自然条件下では宿主の消化管内で起こる。実験的には、37～38℃の条件下で炭酸ガスや炭酸を作用させると脱鞘する。その他の脱皮刺激としては、7～8のpH、還元物質、宿主の消化酵素が重要である。このような脱皮刺激を線虫はどこで感受しているかを決定するのは容易でないが、*Phocanema decipinens* を用いた実験で、体の異なる部分を結紮したり、60μmほどに細く絞ったUVで照射したり、組織化学的手法を用いて調べた結果、レセプターは排泄孔の近くにあり、それは神経分泌と関連した半月体ではないかと推察された。*Trichostrongylus colubriformis* においても、感染態第3期幼虫の体の前方1/3ほどのところに脱鞘刺激の受容レセプターが存在し、レセプターにあるスルフヒドリルグループが炭酸ガスと反応して-S-C-S-リングが形成されることによって活性化されると考えられた。

2）アポリシス

内的あるいは外的刺激を受けて、一連の脱皮過程は進行する。外見的には、脱皮前に運動性と発育が一時的に休止（発育前休止期）することによって脱皮開始を知ることができる。ただし、休止期の長さは線虫の種類によって著しく異なり、*Angiostrongylus cantonensis* では長くて明瞭であるが、連続的に成長する *Ascaris galli* ではほとんど認められない。

このような運動性の変化と併行して体色の黒化が認められる。これは、発育前休止期に先だって起きる真皮細胞の肥厚と顆粒化によるもので、電顕観察では、ミトコンドリア、小胞体、ゴルジ体の増加と核および仁の大型化が認められる。脱皮初期における微細構造の変化は、真皮における蛋白質合成の高まりを示し、蛋白質合成は新皮形成時に最も顕著になる。

3）新皮の形成

新皮形成時における真皮の微細構造は *Hemicycliophora*、*Heterodera*、*Meloidogyne*、*Aporcelaimellus* など多くの線虫で調べられ、いずれの線虫においても新皮形成時に蛋白質合成が高まることが微細構造学的に明らかにされている。例えば、*M. javanica* の真皮中のRNAは新皮形成の初期に著しく増加する。脱皮の際に新皮と鞘を同時に形成する *Hemicycliophora arenaria* では、特有の球状小体が脱皮初期の真皮中に出現する。脱皮における真皮の重要性は、レーザー光線で *C. elegans* の側索細胞を照射すると正常な交尾翼が脱皮後に形成されず、*P. silusiae* の直腸を照射するとクチクラ形成も脱皮もおこらないことなどからも明らかである。*P. silusiae* では、ラジオアイソトープを利用した実験により、ミトコンドリア、リボゾーム、小胞体、コルジ体に富む代謝活性の高い真皮細胞で合成された蛋白質が新皮へ移行することが証明されている。

4）脱皮　Ecdysis

脱皮時に起こる旧皮の分解に関与する酵素についての研究は多い。植物寄生性線虫では、その脱皮液中にロイシンアミノペプチダーゼ（以下、LAPと略す）、セルラーゼ、ペルオキシダーゼなどが検出されている。

このうち、ペルオキシダーゼは植物由来と思われ、セルラーゼは線虫由来か植物由来か必ずしも明確でない。線虫の酵素としては、1952年にカイチュウから初めて発見されたLAPの働きが注目された。例えば、*Xiphinema index*では、真皮中のLAPの濃度は脱皮過程が進行するにつれて高まり、ecdysis開始直前に最高となり、ecdysisが始まると低下する。このような実験結果に基づいて、旧皮はLAPで分解されるとされてきたが、*H. contortus*の脱鞘に関する一連の研究などからこの見解は疑問視されるようになった。すなわち、この線虫の脱鞘液中には、LAP、リパーゼ、コラーゲナーゼが検出されるけれども、これらの酵素のうちでコラーゲナーゼのみが鞘と線虫の間を分離するのに有効でLAPは鞘を分解しなかったことから、LAPはコラーゲンを主成分とする角皮を直接的に分解するのではなく、不活型の脱鞘酵素を貯えている膜に作用、すなわち、角皮を分解する脱鞘酵素の活性化と放出の段階で働いているのではないかと考えられるようになった。脱鞘酵素は不活型で貯えられ必要時に活性化されるのであって脱皮開始時に新規に合成されるのではないとする考えは、10分以内という短い時間で脱鞘が完了することからも支持されている。

脱皮時には、角皮と同時に角皮（クチクラ）で裏うちされた摂食・分泌・感覚・繁殖器官の部分も脱ぎ捨てられ、その脱ぎ方は線虫の種類によって異なる。*Paratylenchus nanus*や*Seinura oxura*などは旧皮をひとまとめに脱ぎ、*Trichostrongylus*、*H. contortus*や*C. briggsae*などは頭部のキャップ部とそれより後方の部分に分けて脱ぐ。後者の脱皮方式をとる*H. contortus*の場合、頭端から体環数で20番目辺りの旧皮を脱鞘液の作用で弱め、その部分からキャップ状に脱ぎ捨てて幼虫が脱出する。ここで働く脱鞘液は咽頭の基部近くから分泌されるのではないかと推察されていたが、食道と排泄細胞の二つが脱鞘液を生産していると考えられるようになり、貯蔵されている酵素と思われる電子密度の高い球状構造が排泄腺中に高密度で含まれていることが示された。近年、輪状に角皮を消化する酵素として、pseudocolagenaseと思われる44-KDaの蛋白質分解酵素が分離・純化され、その性質と微細構造が調べられた結果、この酵素は、カゼイン、アゾカゼイン、アゾアルブミンを加水分解するがnativeなコラーゲンを分解しないことが分かった。*Pseudoterranova*（＝*Phocanema*）*decipinens*の第4期幼虫では、排泄腺中で酵素が合成され、排泄孔より新旧の角皮の間に分泌される。この酵素（LAP）の合成と分泌は腹部神経球中の神経分泌細胞の支配下にあり、栄養のよい培地中では脱皮するが、不良な培地中では神経分泌細胞が活性化されないために酵素合成も脱皮も起こらない。

脱皮における食道腺の重要性が指摘されている。*C. elegans*では、屈折率の大きな大型顆粒が脱皮前の食道腺の中に出現し、この顆粒は脱皮のサイクルと同調して周期的に変化する。同様の変化は、*M. javanica*の孵化前の第2期幼虫でも認められている。動物寄生性線虫*H. contortus*では、38℃で炭酸ガス処理すると食道腺の細胞に変化が生じる。食道腺にみられるこれらの変化は脱皮と関連した変化と思われるが、脱皮への関与が直接的か間接的かは明らかでない。線虫における主要な神経分泌細胞である双器については、脱皮への関与がほとんど注目されてこなかったが、近年、*Dirofilaria immitis*の感染態第3期幼虫の双器からでる各1個の神経細胞から分泌されるフクシン好染色性物質の関与が推察されるようになった。

4．脱皮へのホルモンの関与

昆虫の脱皮、変態、休眠はホルモンによって制御されている。昆虫における脱皮調節からの類推で、線虫の脱皮もホルモンによって制御されているのではないかと考えられ、多くの研究がなされてきた。

線虫の体は小さく体内の膨圧は高いため、解剖・移植・結紮などの実験形態学的手法は、大型の動物寄生性線虫を除くと採用しにくい。そのため、各種のホルモン溶液に線虫を浸漬し、その結果から発育・脱皮に果たすホルモンの役割を調べるという方法が多く採用されてきた。昆虫の脱皮ホルモンであるポナステロンやエクダイソンは、*Aphelenchus avenae*、*C. briggsae*、*Strongylus fullebornii*に作用させてもほとんど影響しないが、*H. contortus*の発育はエクダイソン処理によって阻害される。一方、幼若ホルモン（以下、JHと略す）は、低濃度では線虫の発育・増殖を抑制することが多い。JH活性をもつファルネゾールやファルネゾールメチルエテール（以下、FMEと略す）は脱皮を阻害し、雄の交尾付属器官の発達を抑制する。抗JH活性をもつプレコセンIIで*C. elegans*を処理すると、線虫の発育が著しく抑制されるが、JH活性をもつメソプレンで処理すると、ある程度の発育回復がみられる

ことから、線虫においてもJHが生理機能を果たしていると推察された。また、JHによる過剰脱皮誘起も知られ、FMEおよび合成JHは*in vitro*条件下で*Phocanema*の第4期幼虫の神経分泌系を活性化し、脱皮液の生産と放出を引き起こす。このように、昆虫ホルモンを外部から線虫に作用させた場合の反応は線虫の種類やホルモンの種類・濃度によって異なり、ホルモンが昆虫と同様の機構で脱皮を制御しているという包括的な結果は得られていない。また、ホルモン処理によって何らかの生理的反応が起きたとしても、その反応がホルモン感受器官に作用して発揮された正常な反応なのか、あるいは、非特異的な単なるストレス作用に過ぎないものか、結果の解釈にあたっては注意が必要である。

線虫におけるホルモン制御を明らかにするには、当然のことながら、線虫の体内にあるホルモン産生器官(細胞)と内在性ホルモンと特異的に反応する刺激受容器官を明らかにしなければならないが、両方ともほとんど分かっていない。とはいえ、線虫の内在性ホルモンを検出する試みはある程度なされており、エクダイソン、20-ハイドロキシエクダイソン、20, 26-ジハイドロキシエクダイソンなどのステロイド系昆虫ホルモンが、ラジオイムノアッセイ法などを用いて、*Aphelenchus*、*Caenorhabditis*、*Panagrellus*、*Dirofilaria*、*Ascaris*など各種線虫で検出されている。しかし、これらの各種ホルモンの線虫体内での生理機能や産生細胞はまだ明らかでない。JH様物質も、*H. contortus*、*P. decipines*、*Nippostrongylus brasiliensis*の感染態幼虫から検出されている。*P. decipiens*では神経分泌細胞が見つかっており、神経分泌物を特異的に検出する色素(クロモヘマトキシリン、パラアルデヒドフクシンなど)に対する染色性は脱皮と同調して周期的に変化することが明らかになっている。この例にみるような脱皮サイクルと同調した神経分泌がより多くの線虫で調べられれば、神経細胞分泌ホルモンと脱皮の関係がより明らかになると期待される。

5. おわりに

以上に述べてきたように、脱皮は線虫の構造と機能を一挙に変える重要な発育過程である。しかし、脱皮機構に関する実証的な研究はまだ少なく、その調節機構の詳細は不明である。とはいえ、線虫における発育調節機構を解明する上で脱皮は絶好の目標であり、今後の研究の発展が望まれる。また、脱皮に関する知識の集積は、昆虫発育調節剤による害虫防除のように、新しい線虫防除法への道を拓くことも期待される。

参考図書*

1) BIRD, A. F. (1971) *The Structure of Nematodes.* Academic Press, New York, 318 pp.
2) BIRD, A. F. (1976) In: *The Organization of Nematodes* (CROLL, N. A., ed.). Academic Press, New York, pp. 107-137.
3) BIRD, A. F. & BIRD, J. (1991) *The Structure of Nematodes* (2nd edition). Academic Press, New York, 316 pp.
4) CHITWOOD, D. J. (1987) In: *Vistas on Nematology* (VEECH, J. A. & DICKSON, D. W., eds.). Society of Nematologists, Hyattsville, pp. 122-130.
5) DAVEY, K. G. (1976) In: *The Organization of Nematodes* (CROLL, N. A., ed.). Academic Press, New York, pp. 273-291.
6) LEE, D. L. (1965) *The Physiology of Nematodes.* Oliver & Boyd, London, 154 pp.
7) LEE, D. L. & ATKINSON, H. J. (1976) *Physiology of Nematodes* (2nd ed.). Macmillan Press, London, 215 pp.
8) SHEPHERD, A. M. & CLARKE, A. J. (1971) In: *Plant Parasitic Nematodes.* Vol. II. (ZUCKERMAN, B. M., MAI, E. F. & ROHDE, R. A., eds.). Academic Press, New York, pp. 107-137.
9) SULSTON, J. (1988) In: *The Nematodes* Caenorhabditis elegans (WOOD, W. B., ed.). Cold Spring Harbor Laboratory, New York, pp. 123-155.
10) WILLETT, J. D. (1980) In: *Nematodes as Biological Models.* Vol. 1. (ZUCKERMAN, B. M., ed.). Academic Press, New York, pp. 197-225.
11) WHITE, J. (1988) In: *The Nematode* Caenorhabditis elegans (WOOD, W. B., ed.). Cold Spring Harbor Laboratory, New York, pp. 81-122.

*図書および総説のみ示し、原著論文は割愛した。

センチュウ *Caenorhabditis elegans* の有機燐感受性*

遺伝子変異に伴う *Caenorhabditis elegans* のトリクロロフォン感受性を調べた。*C. elegans* にはアセチルコリン分解酵素（acetylcholinesterase : AChE）に対し、三つの構造遺伝子（*ace-1*、*ace-2*、*ace-3*）が知られている。*ace-1* や *ace-2* が欠損してもトリクロロフォン感受性は変わらないが、*ace-3* が欠損すると10倍高まる。逆にアセチルコリン合成酵素（choline acetyltransferase : ChAT）の構造遺伝子 *cha-1* が欠損するとトリクロロフォン抵抗性となる。更に、*unc-3*、*unc-10*、*unc-17*、*unc-18*、*unc-13*、*unc-11*、*unc-41*、*unc-63*、*unc-64*、および *unc-11* 遺伝子が欠損しても抵抗性となる。こうした遺伝子変異に伴う種々のトリクロロフォン感受性神経系内アセチルコリン存在様式で説明することを試みた。

はじめに

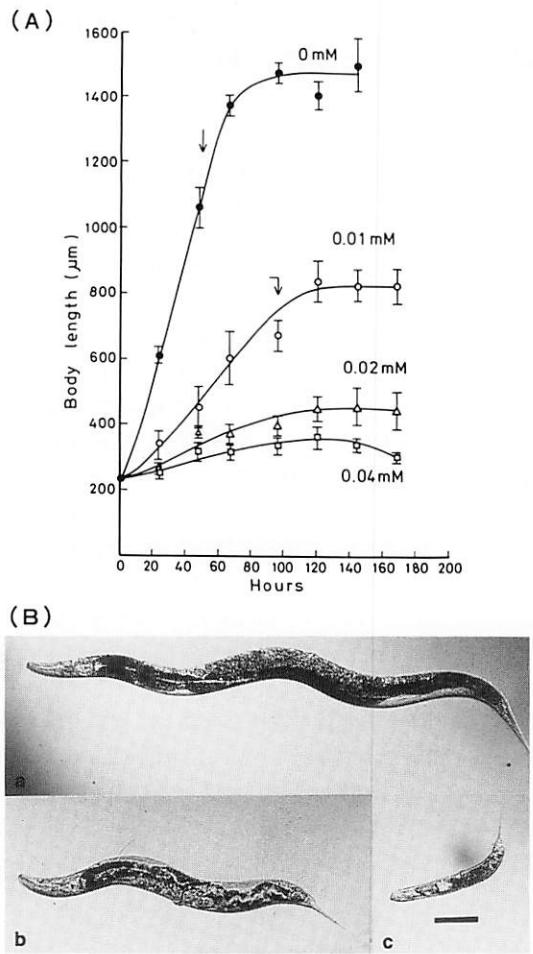
昆虫や線虫の駆除を目的に、有機ハロゲン化物、有機イオウ剤や有機リン剤（organophosphates）等多数の殺虫剤が開発されている。有機リンによる殺虫性はacetylcholinesterase（AChE）阻害によることがパラチオンなどで認められている[1]。しかし、線虫の薬剤に対する防衛能力についてはこれまであまり注目されていなかった。

センチュウ *Caenorhabditis elegans* を用いて温度感受性行動異常突然変異体分離を行い、高温でマヒし、同時にAChE阻害剤に対し抵抗性となる変異株を得た[2]。この過程で *C. elegans* の有機リンに対する反応を詳細に調べる必要が生じ、突然変異体の分離を行い、かかわるほぼ全ての遺伝子を同定できた[3]。この研究はまた、線虫の殺虫剤に対する防衛能力を知る側面を持つ。

ここではまず *C. elegans* のトリクロロフォン感受性にかかわる遺伝子と変異に伴う表現型について述べる。次いで感受性の分子機構を通じて神経生物学への寄与について触れる。また、*C. elegans* で採用されている遺伝子クローニング技術についても述べたい。

1．トリクロロフォン感受性

トリクロロフォンがあると *C. elegans* の成長は濃度に依存して抑えられる[2]（第1図）。成長が抑えられても0.02mMまでは生殖系も成熟し子孫（F_2）を維持できる。トリクロロフォンを除くと体形も運動能ももと通り回復する。

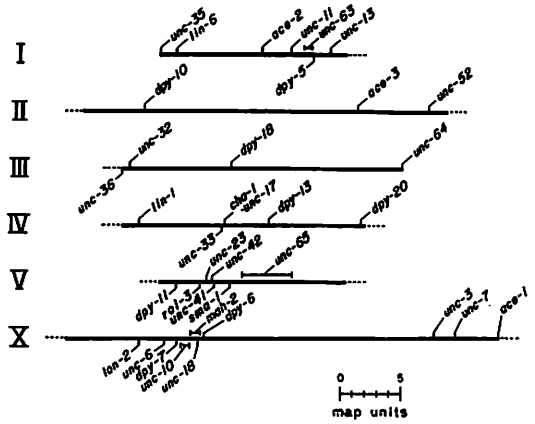


第1図　トリクロロフォン存在下での *C. elegans* 野生株の成長（A）と虫体の写真（B）[3]
（A）　示指された濃度のトリクロロフォンを含むNGM培地で飼育（20°C）。
↓　産卵開始時期
（B）　トリクロロフォン存在下の虫体。
0 mM (a)、0.02mM (b)、0.04mM (c)。

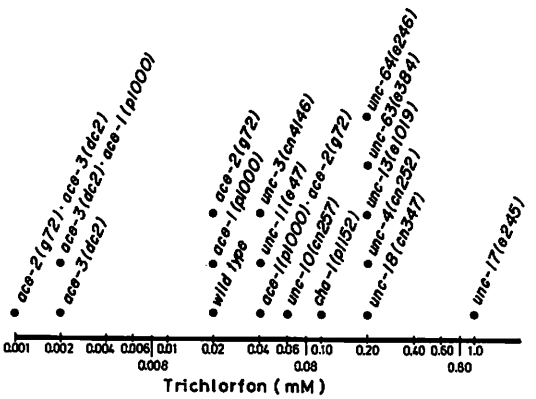
*）細野隆次・神谷泰子（金沢大学）
Ryuji HOSONO and Yasuko KAMIYA : Susceptibility of *Caenorhabditis elegans* to organophosphates.

2．アセチルコリン分解酵素

有機燐の多くはAChEの阻害剤であり、トリクロロフォンも本酵素に働いて運動や生存に影響しているのであろう。*C. elegans* には *ace-1*、*ace-2* および *ace-3* がコードするAChE構造遺伝子がある[4,5]（第2図）。3遺伝子何れが欠損しても外見上野生株と差がないが、*ace-1*・*ace-2* 二重変異では運動異常となり、三重変異では致死となる[6]。このように生存には3遺伝子のうち何れかが正常であれば十分であるが正常運動には



第2図　トリクロロフォン感受性に関与する遺伝子座[3]
unc-3、*unc-10*、*unc-17*、*unc-18*、*unc-41*、*unc-13*、*unc-11*、*unc-63*、*unc-64*
ace-1、*ace-2*、*ace-3*、および *cha-1*。その他のマーカーの多くは形態と運動に関連する遺伝子では染色体地図作製の際に使用。



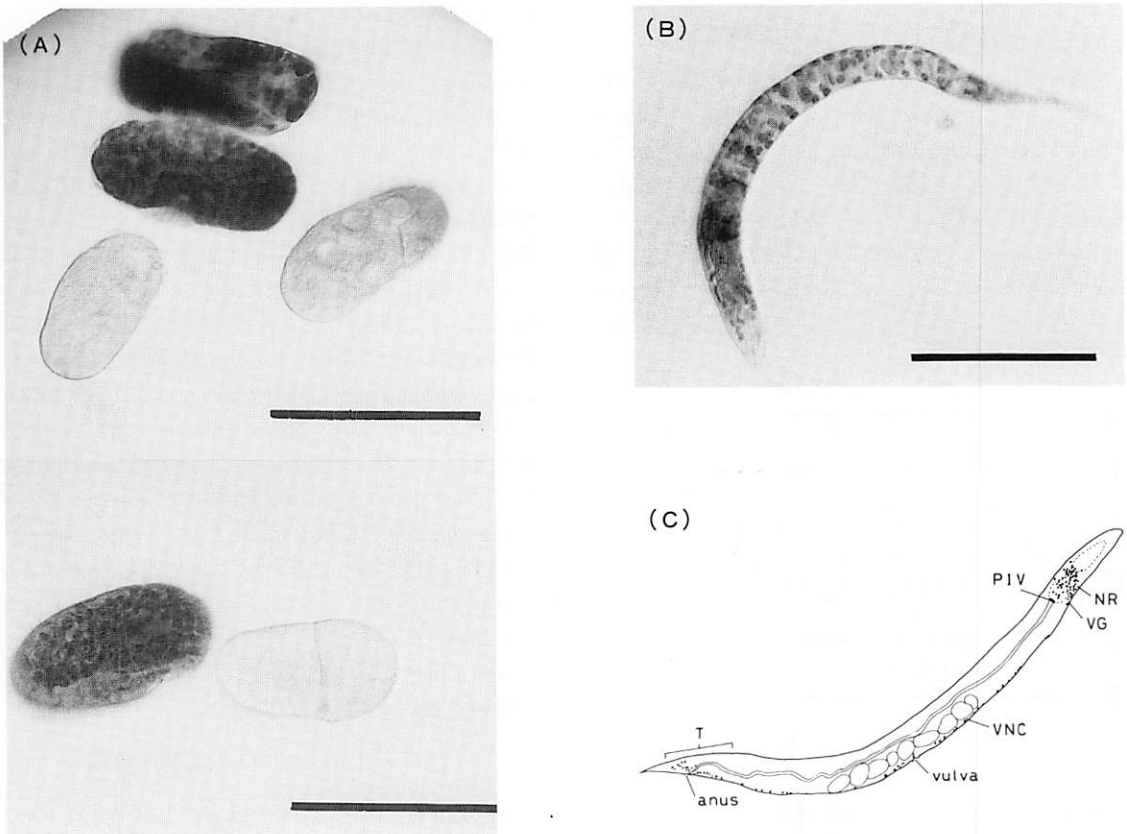
第3図　各遺伝子亜種のトリクロロフォン感受性
図示したトリクロロフォン濃度で培養し(20°C)、10日以内に F_2 が出現できる最高濃度を示す。

は *ace-1* か *ace-2* が必須である。*ace* 欠損株のトリクロロフォン感受性は *ace-1*、*ace-2* が欠けても変わらない。しかし、*ace-3* が欠けるとほぼ10倍高感受性になる（第3図）。AChEの発現、組織分布をKARNOVSKYの変法[7]で調べた（第4図）。野生株では胚期の未だニューロンが出現しない胚発生初期に既にAChE陽性部域が出現し、孵化直後ではほとんど全ての細胞が陽性となる。しかし、後胚発生の進行と共に反応は弱くなり、陽性部域も限局されてくる。その中では神経環が最も強く反応する。意外にも神経終末より細胞体、特に細胞核が強く染色される。*ace* 変異株では *ace-1*・*ace-2* 欠損株はほとんど染色されない。二重変異体をトリクロロフォン中で運動が止まるまでマヒさせた後トリクロロフォンを洗浄除去し、運動能力の回復を見た。トリクロロフォンに抵抗性のある *ace-3* のみを持つ *ace-1*・*ace-2* 欠損株はマヒしにくいがいったんマヒすると回復が著しく遅れた。これに対し、*ace-1* または *ace-2* のみをもつ株はマヒしやすいが回復も早かった。つまりトリクロロフォン存在下での生存能が *ace-3* に依存するのは酵素量によるのではなく、酵素の質的差異によると思われる。

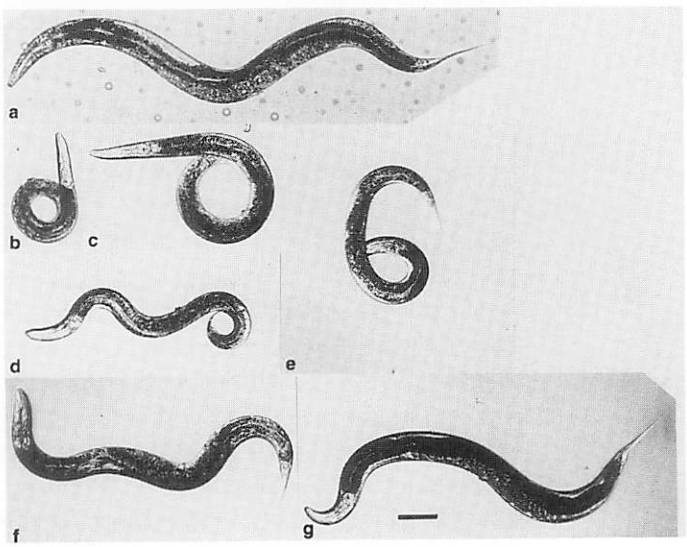
3．トリクロロフォン抵抗性変異

ace 遺伝子とは逆に変異によってトリクロロフォン抵抗性となる遺伝子を調べ10遺伝子を同定した（第2図）。抵抗性の程度は各遺伝子変異によって異なる（第3図）。変異体の多くは低濃度トリクロロフォンが存在するほうが生育に良く、運動能も部分的に回復する。変異体は何れも運動に欠陥があり、体もいびつになっている（第5図）。更に注意すると *unc-3*、*unc-10* を除く8遺伝子変異は後胚発生異常で正常より発生が遅く、成熟しても体が小さい。その上8遺伝子変異はアセチルコリン量が異常で *cha-1* 変異は少なく、残り7遺伝子変異は逆に多くなっていた[3,8]。

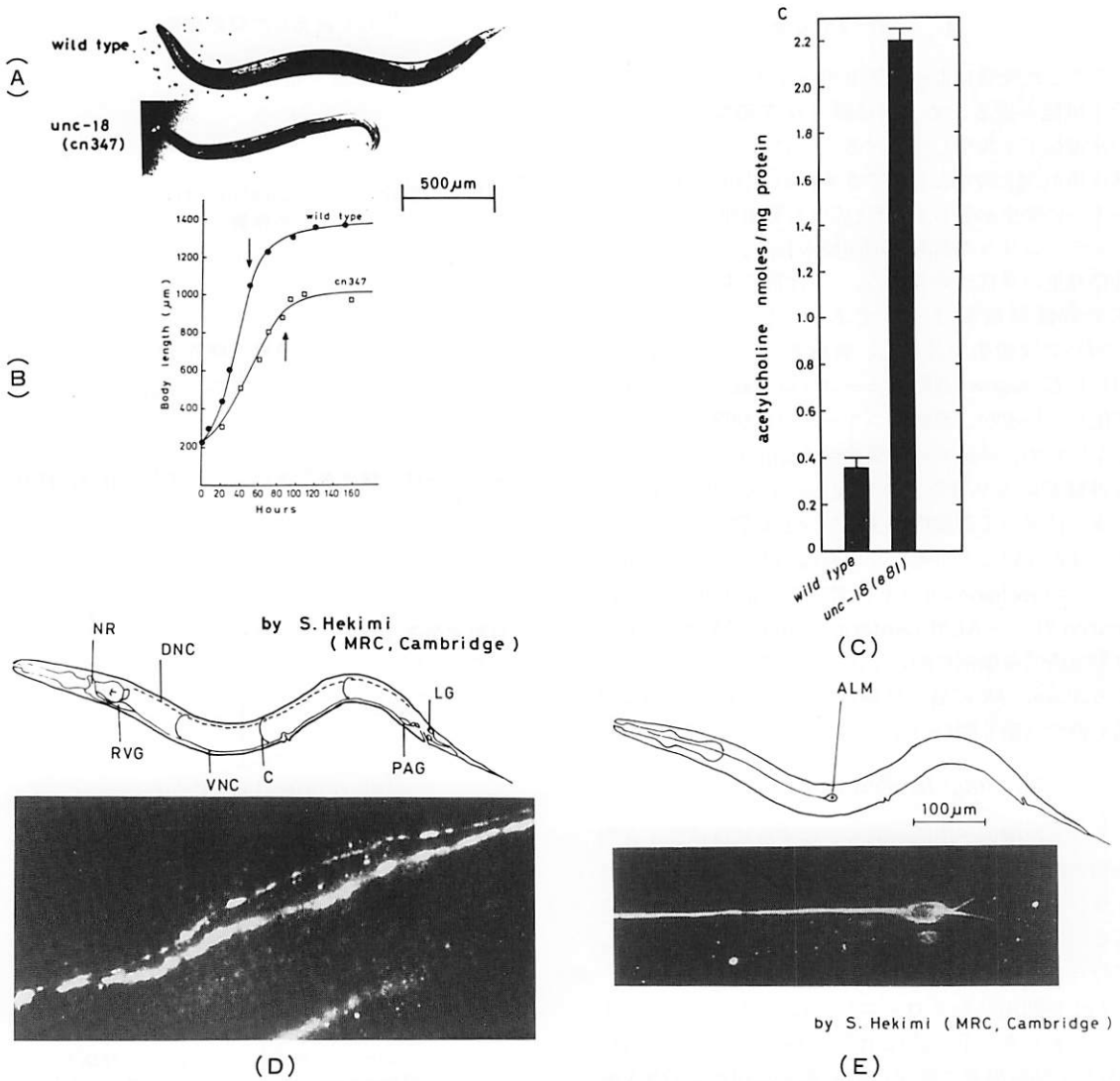
以上の結果からトリクロロフォンの作用と同定された遺伝子の役割は次のようになるだろう。AChE活性がトリクロロフォンで阻害されるとアセチルコリンが分解されず、アセチルコリン受容体からアセチルコリンが解離されなくなる。そのためコリン作動性ニューロンでの信号伝達がうまくゆかず、麻痺や成長阻害を招く。*cha-1* はアセチルコリン合成酵素の構造遺伝子で、変異体はアセチルコリン合成能が低下している。*cha-1* 変異がトリクロロフォン抵抗性になるのは神経



第4図　AChE局在の発生に伴う変化　（A）胚。Bar＝50μm,（B）第1期幼虫。Bar＝50μm,（C）成虫で特に強く染色される部分。NR, nerve ring; VG, ventral ganglion; PIV, pharyngeal-intestinal valve; VNC, ventral nerve cord; T, tail region.



第5図　代表的トリクロロフォン耐性株の虫体写真[3]
a，野生株；b，*unc-13* (*cn490*)；c，*unc-17* (*cn355*)；d，*unc-41* (*cn252*)；e，*unc-18* (*cn347*)；f，*unc-10* (*cn257*)および*g*，*unc-3* (*cn4146*)。Bar＝0.1mm。



第6図　*unc-18* (*cn347*)変異の表現型　(A) 成虫写真, (B) 成長曲線。↓産卵開始, (C) 第一期幼虫でのアセチルコリン量, (D)上：正常の背部神経索(Dorsal Nerve Cord : DNC)模式図。NR, nerve ring; RVG, retro vesicular ganglion; VNC, ventral nerve cord; C, commissure; PAG, preanal ganglion; LG, lateral ganglion;下：*unc-18* (*e81*) DNCの抗体染色。一部が途中で分枝し、後背部で再び融合している。(E) 上：Mecanosensory neuronの1つALMの配置。ALM, anterior lateral microtubule cell; 下：*unc-18* (*e81*) ALMの抗体染色。

終末でのアセチルコリン放出が不十分でシナプス間隙での蓄積が少ないためであろう。実際トリクロロフォンを与えると野生株はアセチルコリンが蓄積するが*cha-1*変異では蓄積しない。それでは、アセチルコリンが異常蓄積する遺伝子変異はなぜトリクロロフォン抵抗性となるのだろう？　可能性の一つは、*cha-1*と同じようにアセチルコリンの放出量が少ないためではないだろうか。もしそうであればアセチルコリンはシナプス間隙ではなくシナプス前終末に蓄積している。*unc-17*変異ではトリクロロフォンを与えても野生株のようにアセチルコリン量の増加が見られず[8]、この考えを支持している。

4．*unc-18* 変異

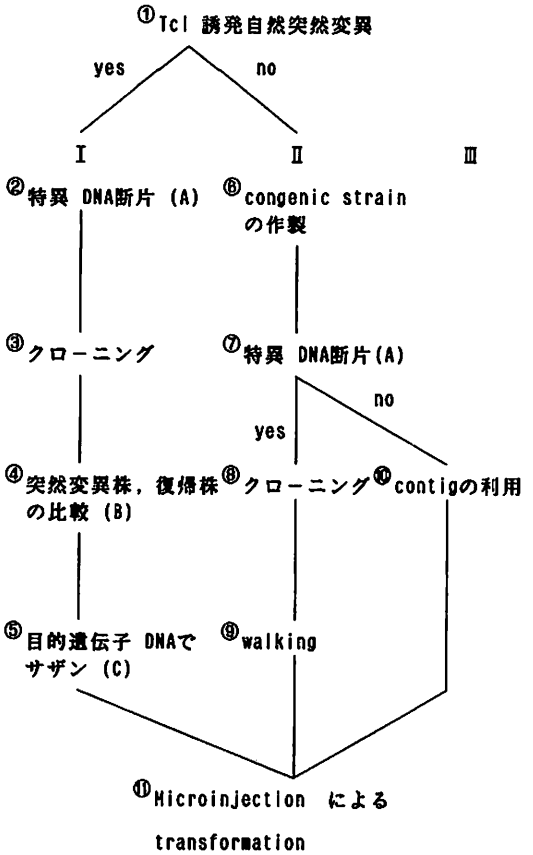
こうした変異によってアセチルコリン昂進を伴う遺伝子機能を探るため、特に顕著な表現型を示す *unc-18* 遺伝子を集中して調べることにした。*unc-18* 変異は見かけ上動くことができず、第6図に要約してあるように発生が著しく遅れ、成虫も野生株より小さく、アセチルコリンの異常蓄積が見られる。その上二つの神経発生の異常が見られた。一つは神経索発生異常で、本来背部神経索は1本である。ところが *unc-18* (*e81*) では途中で分枝し、再融合している（第6図(D)）。*C. elegans* 運動ニューロンは4縦列の筋肉束を支配しているが、運動性ニューロンは腹側にしか存在しないため、神経突起は横連合 (commissure) を経て背神経索に入り背筋束を支配している[9,10]。*unc-18* 変異では従って運動性ニューロンと背筋との共役がうまくゆかないことが動けない原因かもしれない。他の一つは mechanosensory 異常で、mechanosensory neuron の一つ ALM (Anterior Lateral Microtable) は野生株では頭部に向けて太く長い軸索しかない。ところが *unc-18* 変異では尾部に短い分枝した神経突起を持つ（第6図(E)）。

5．*unc-18* 遺伝子クローニング

こうした遺伝子機能を明らかにするには遺伝子産物を知らねばならない。分離された変異体のいくつかはトランスポゾン Tc1 挿入によって誘発されたものであるので、遺伝子クローニングは Tc1 をプローブとして行った。

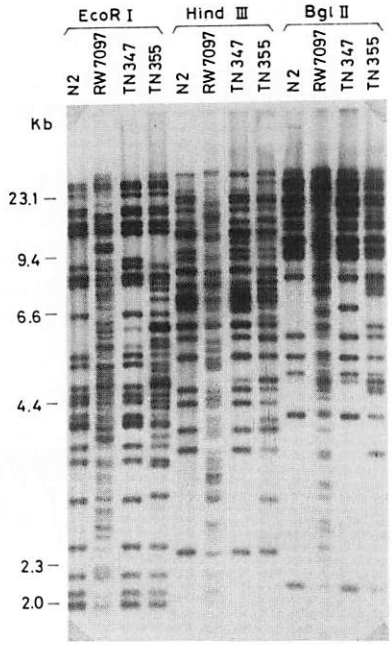
Tc1 を利用したクローニングは通常次のような手順で行われる（第7図）。(1)野生株、Tc1 誘発変異株 DNA を制限酵素で消化し、変異株に固有な DNA 断片を探す。(2)固有 DNA を切り出しクローニングする。(3)フランキング配列 (flanking sequence) をプローブにして、野生株、変異株、復帰変異株(revertant)DNA で Southern を行い、変異株にのみ Tc1 が挿入していることを確認する。(4)隣接遺伝子マーカーで三点交雑 (three-factor cross) を行い、変異とクローンの挙動が一致しているかを見る。(5)形質転換を行い目的とするクローンであることを確認する。

unc-18 遺伝子についても変異体 *cn347* を用い上述の手順で行った。まず種々の酵素で消化すると BglII の場合 6.8 kb の固有のバンドが認められた。この



第7図　*C. elegans* で行われている遺伝子クローニング法
（A）①Mutator 株を用い、Tc1 誘発自然突然変異体を分離する。
I ②いくつかの制限酵素を利用し変異株に固有 DNA 断片を探す。
③固有バンドを切り出しクローニングする。
④クローンをプローブにして Tc1 polymorphism が変異株固有であることを確認する。
⑤Flanking DNA（＝目的とする遺伝子又は近傍 DNA）を用いてサザンし、変異体にのみ Tc1 が含まれていることを確認する。
II ⑥Bristol と Bergerac 株で congenic strain を作製し変異株に固有な DNA 断片を探す。
⑦特異的 DNA 断片を切り出しクローニングする。
⑧cosmid clone 等を利用して genome walking を行い、目的遺伝子を単離する。
III ⑨contig から、直接単離する。
⑩何れの方法によっても最終的に変異株に clone 化した DNA を microinjection し形質転換能を見る。

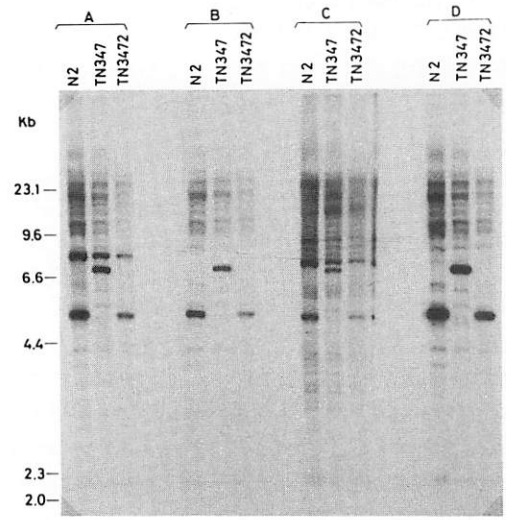
DNA をクローニングし、flanking DNA で Southern



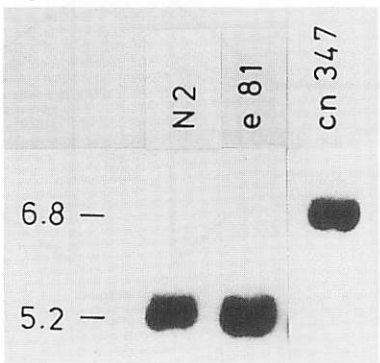
第7図 （B） いくつかの制限酵素で消化後の Tc1 をプローブとしたサザン。変異株固有の DNA バンドを探す。N2、Bristol 系野生株；RW7097、Tc1 誘発ミューテーター株；TN347 と TN355 はそれぞれトリクロロフォン抵抗性変異株。

すると変異株 DNA は、野生株、復帰株より Tc1 が入っている分だけ大きい固有のバンドが検出された。

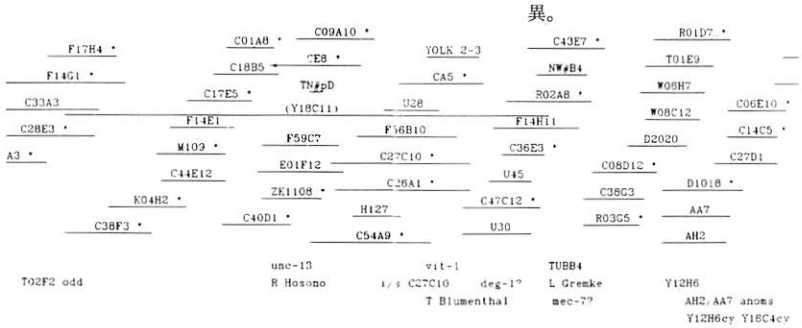
トランスポゾンタッギングは非常に有効なクローニング法である[11, 12]。しかし、目的とする遺伝子に Tc1 が挿入するとは限らない。その場合は Bristol と近縁の Bergerac と交雑し Tc1 の RFLP （Restriction Fragment Length Polymorphism）から近傍の Tc1 を捕え walking によって目的遺伝子に到達できる。ま



第7図 （C） トリクロロフォン抵抗性変異株と復帰株のトランスポゾンをプローブとしたサザン。変異株に野生株や復帰株にない固有の DNA バンドが認められる。



第7図 （D） トリクロロフォン抵抗性変異株の目的遺伝子 DNA をプローブとしたサザン。N2、野生株；*e81*、*cn347*、*unc-18* 亜種。*e81* は変異剤 ethylmethane sulfonate 誘発。残りは自然誘発突然変異。



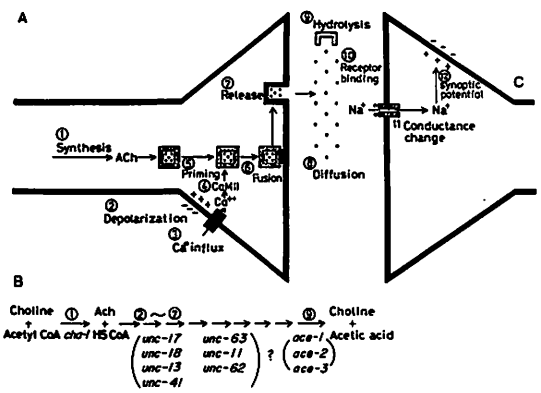
第7図 （E） *unc-18* 遺伝子付近の contig（A. COULSON と J. SULTON より提供）。全染色体に沿って cosmid clone と染色体地図との対応がある。contig 同志は YAC クローンによって接続されている。

た、*C. elegans* では遺伝子地図と物理地図の対応がほぼ完成しているのでトランスポゾンによらなくても任意の遺伝子をクローニングすることが可能となりつつある[13]。

6．神経情報伝達にかかわる分子

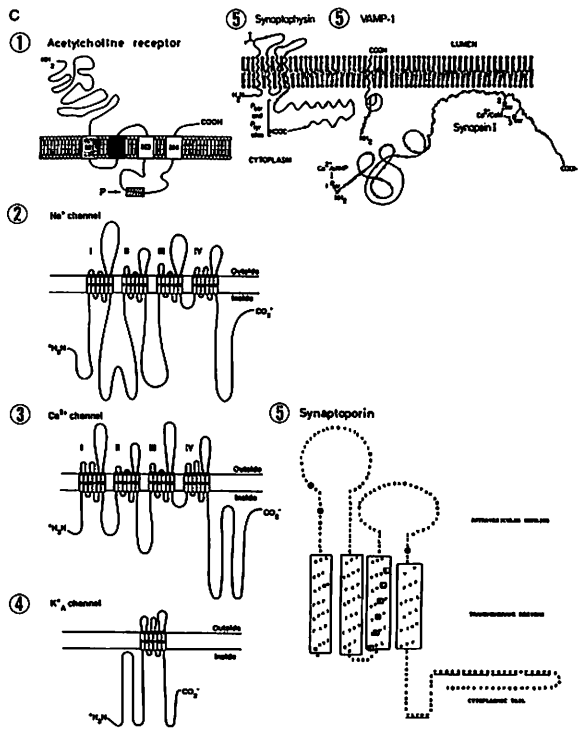
得られたクローンを利用して *unc-18* ゲノム、cDNA の全貌を明らかにしつつある。*unc-18* はその表現型から神経系でのシナプスを介した情報伝達にかかわっていると考えられる。コリン作動性ニューロンでの興奮伝導は次のように行われているであろう（第8図）。刺激が伝わると Na^+イオンが軸索内に流入し活動電位が発生する。活動電位がシナプス前終末に伝幡し、脱分極すると Ca^{++}イオンが流入する。Ca^{++}イオンがシナプス小胞に結合すると、リン酸化が促進され、exocytosis によってアセチルコリンが放出される[14]。アセチルコリンがシナプス間隙を横断してアセチルコリン受容体に結合するとチャンネルが開き Na^+ イオンが流入し、シナプス後節が脱分極し筋肉細胞では収縮が、神経細胞では活動電位が発生する。

こうした過程に寄与する分子は生物種を問わず構造がよく保存されている。受容体やチャンネルにはおよそ20の疎水性アミノ酸の膜貫通部域がある。シナプス小胞は20ほどの因子から構成され、これまで判明したタンパクは何れもプロリンに富んでいるなどの特徴を持つが、この過程には未だ不明のことが多い。*unc-18* は、これまでのところ過去に知られていないタンパク質をコードしていた。



第8図　（A）　コリン作動性ニューロン化学シナプス[15]。シナプス伝達での興奮伝導とアセチルコリンの挙動を12段階に区分。①アセチルコリン合成、②脱分極、③ Ca^{++}イオン流入、④ CaM II 活性化、⑤起爆（priming）、⑥シナプス小胞融合、⑦アセチルコリン放出、⑧拡散、⑨加水分解、⑩アセチルコリン受容体への結合、⑪conductance 変化、⑫ synaptic potential。

（B）　アセチルコリン代謝回転と遺伝子。アセチルコリンが合成（①）されてから分解（⑨）されるまでには、輸送、蓄積、放出（⑦）や受容体への結合（⑩）などの過程を経る。本論で述べた遺伝子のうち、この過程に寄与することが明らかなのは *cha-1* だけで、3種の *ace* 遺伝子の機能分担は未だ検討中である。残りの *unc* 遺伝子では表現型に共通性が見られるが、刺激伝達に寄与している確証はない。



第8図　（C）　コリン作動性ニューロンに見られる分子種。多くは種を超えて共通性が見られる。Synaptic vesicle 因子は代表的なもののみ掲げた。アセチルコリン合成酵素（①）、分解酵素（⑨）の構造も他の生物種では明らかになっているが、*C. elegans* では何れも未だ不明。

① Acetylcholine receptor[23]。
② Na channel[18]。
③ Ca^+ channel：骨格筋L型[17]。
④ K^+ channel[16]。
⑤ Synaptic vesicle：synaptophysin[19]、VAMP-1[20]、synapsin 1[21]、synaptoporin[22]。

7．おわりに

C. elegans のトリクロロフォン感受性を遺伝子変異を利用して調べたところ多数の遺伝子がかかわっていることが明らかになった。その程度は遺伝子によって異なるが、ほとんどが何らかの形でコリン作動性ニューロンに関係すると思われた。高感受性は *ace* 変異によって、抵抗性は *cha-1*、および *cha-1* と類似の表現型を示す遺伝子群によってもたらされていた。こうした感受性は既に述べたようにアセチルコリンの存在様式で説明できる(第8図(B))。即ち *ace* 変異ではアセチルコリンが分解されずシナプス間隙に蓄積し高感受性となる。残りの遺伝子変異では、シナプス間隙に蓄積しないことが抵抗性の原因になっている。なぜ蓄積しないのかは今の所推測に過ぎないが二つに分けられるであろう。一つはアセチルコリンが合成されてから、神経軸索を輸送され、神経終末に蓄積され、放出されるまでの過程のどこかに欠損があることによる。他方は神経発生の異常によるもので、そのためシナプス接合が正常でなく、神経伝達物質の放出が不能となる。実際 *unc-18* や *unc-13* 遺伝子変異体は運動神経系に異常が観察されている。

C. elegans は S. BRENNER[24]によって遺伝学が確立されて僅か20年足らずで急速に進展し今や発生、生殖、老化や神経を含む生物学の広汎な研究対象になっている[9]。こうした分子レベルでの研究は将来線虫学全般にも役立つに違いない。逆に他の線虫学からもたらされる情報は *Ascaris* での電気生理学的研究のように大いに *C. elegans* 研究を前進させるであろう。

引用文献

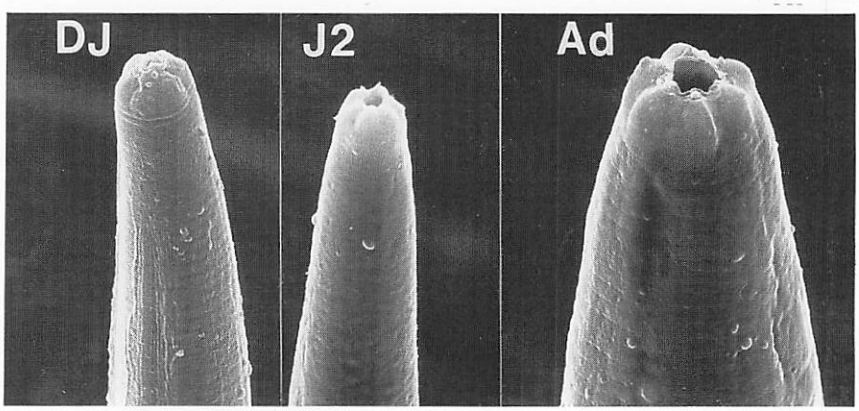
1) ELDEFRAWI, A.T. (1985) Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology, **12**, 115-130.
2) HOSONO, R., KUNO, S. & MIDSUKAMI, M. (1985) J. Exp. Zool., **235**, 409-421.
3) HOSONO, R., SASSA, T. & KUNO, S. (1989) Zool. Sci., **6**, 697-708.
4) JOHNSON, C.D., DUCKETT, J.G., CULOTTI, J.G., HERMAN, R.K., MENEELY, P.M. & RUSSELL, R.L. (1981) Genetics **97**, 261-279.
5) KOLSON, D.L. & RUSSELL, R.L. (1985) J. NEUROGENET., **2**, 93-110.
6) JOHNSON, C.D., RAND, J.B., HERMAN, R.K., STERN, B. D. & RUSSELL, R.L. (1988) Neuron **1**, 165-173.
7) KARNOVSKY, M.J. & ROOTS, L. (1964) J. Histochem. Cytochem. **12**, 219-221.
8) HOSONO, R., SASSA, T. & KUNO, S. (1987) J. Neurochem. **49**, 1820-1823.
9) WOOD, W.B. (ed.) (1988) *The Nematode* Caenorhabditis elegans, Cold Spring Harbor Laboratory, New York, 667pp.
10) WHITE, J.G., SOUTHGATE, E., THOMSON, J.N. & BRENNER, S. (1976) Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci. **375**, 327-348.
11) GREENWALD, I. (1985) Cell **43**, 583-590.
12) MOERMAN, D.G., BENIAN, G.M. & WATERSTON, R.H. (1986) Proc. Natl. Acad. Sci. USA **83**, 2579-2583.
13) COULSON, A., SULSTON, J., BRENNER, S. & KARN, J. (1986) Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **83**, 7821-7825.
14) CASTILLO, D. & KATZ, B. (1954) J. Physiol., **124**, 560-573.
15) SHEPHERD, G.M. (ed.) (1988) *Neurobiology*, Oxford University Press, New York, 689pp.
16) TEMPEL, B.L., PAPAZIAN, D.M., SCHWARZ, T.L., JAN, Y.N. & JAN, L.Y. (1987) Science **237**, 770-775.
17) TANABE, T., TAKESHIMA, H., MIKAMI, A., FLOCKERZI, V., TAKAHASHI, H., KANGAWA, K., KOJIMA, M., MATSUO, H., HIROSE, T. & NUMA, S. (1987) Nature **328**, 313-318.
18) NODA, M., IKEA, T., KAYANO, T., SUZUKI, H., TAKESHIMA, H., KURASAKI, M., TAKAHASHI, H. & NUMA, S. (1986) Nature **320**, 188-192.
19) SUDHOF, T.C, LOTTSPEICH, F., GREENGARD, P., MEHL, E. & JAHN, R. (1987) Science **238**, 1142-1144.
20) TRIMBLE, W.S., COWAN, D. & SCHELLER, R.H. (1988) Proc. Natl. Acad. Sci. USA **85**, 4538-4542.
21) DECAMILLI, P. & GREENGARD, P. (1986) Biochem. Pharmacol. **35**, 4349-4357.
22) KNAUS, P., MARQUEZE-POUEY, B., SCHERER, H. & BETZ, H. (1990) Neuron **5**, 453-462.
23) NODA, M., TAKAHASHI, H., TANABE, T., TOYOSATO, M., KIKYOTANI, S., FURUTANI, Y., HIROSE, T., TAKASHIMA, H., INAYAMA, S., MIYATA, T. & NUMA, S. (1983) Nature **302**, 528-532.
24) BRENNER, S. (1974) Genetics **77**, 71-94.

Caenorhabditis elegans の耐久型幼虫の出現機構*

はじめに

自活性線虫 *Caenorhabditis elegans* DAUGHERTY は、Rhabditida 目に属し、成虫の体長は約1.5㎜で土壌線虫としては比較的大型の食細菌性線虫である。胚子発生は約10時間で完了し、以後4回の脱皮で区別される幼虫期（I～IV）を経て成虫となる。孵化から成虫までの所要時間は25℃で約2日、16℃では5日と極めて短い。成虫は雌雄同体 hermaphrodite で通常は自家受精し、約300個の卵を産むが、約1/700の頻度で出現する雄と交配することも可能である[5]。エチルメタンスルホン酸処理で生じた表現型を異にする突然変異を利用して遺伝学的解剖の出来ることが明らかにされて以来[4]、生物学のいろいろな分野における実験材料として脚光を浴び、発生過程における完全な細胞系譜 cell-lineage[21]はもとより遺伝子レベルにおける全貌が明らかにされつつある。本線虫の興味深い特徴としては耐久型幼虫 dauer larva＝dauer juvenile（DJ）を生ずることが挙げられる。寒天平板上で大腸菌を餌として培養していると、まず、個体群密度の上昇が見られた後、DJが出現し、そのうち平板上はDJでほとんど占められてしまうのが観察される。このDJは動物寄生性線虫の感染態幼虫に相当し、活発な運動性を持つ一方、口腔は閉じ(第1図)、腸管細胞内に大量に蓄えられた脂質顆粒を利用して長期間生存することができる[17,18]。更に高温、低温あるいは乾燥などの不良環境に対しても比較的強く[6,15]、種々の化学物質に対しても高い耐性を示す。たとえば、2.5%グルタルアルデヒド中で容易に固定されないし、また、1%SDS (sodium dodecyl sulfate) 内に浸漬すると、増殖ステージにある個体は30分以内にすべて体が透明化して死亡するが、DJは数日間も生存可能である。これはDJが生存に適した環境に移動する目的を持つためであると考えられている。なお、このSDS浸漬はDJの判別法[6]としても便利である。さらに、DJの最も大きな特徴は非加齢性 non-aging という点である。増殖ステージは通常2、3週間で一生を終えるがDJでは約2カ月間も生存し、食物の豊富な環境に置かれると、速やかに脱皮して増殖型第IV期幼虫になり、DJ期間は寿命に加算されない[12]。

DJは被鞘し、化学物質を含めた種々の不良環境に高い耐性を示すところより感覚器は外部に開口していないように見えるが(第1図)、増殖型ステージに見られない感覚器を持つなどして環境の変化を鋭敏に感知



第1図　*C. elegans* の耐久型幼虫(DJ)、増殖型第II期幼虫(J2)および成虫(Ad).
スケールは15μm.

*）大羽克明（塩野義製薬株式会社）
Katsuaki OHBA: Mechanisms on the formation of dauer juveniles in the free-living namatode, *Caenorhabditis elegans.*

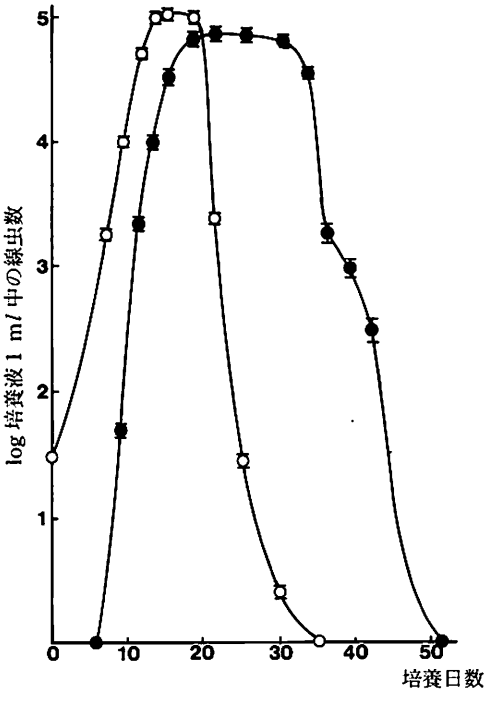
しているようである[2]。

1．耐久型幼虫の出現条件

C. elegans はその生活環に耐久型ステージを持つが普段は卵→第Ⅰ期幼虫（J_1）→第Ⅱ期幼虫（J_2）→第Ⅲ期幼虫（J_3）→第Ⅳ期幼虫（J_4）→成虫のサイクルを繰り返す。そして過密および飢餓に遭遇するとJ_2からJ_3に脱皮する代わりにＤＪに発育すると言われてきた[6]。すなわち、*C. elegans* は条件に応じて発育回路を使い分けているのである。KLASS と HIRSH は培地上の大腸菌数の変化を調べ、餌となる大腸菌数の減少（＝飢餓）がＤＪへの発育の引き金になるとした[12]。また、J_2からJ_3へ脱皮する直前で咽頭部のポンピングの停止する時期の個体を飢餓状態にすると、ＤＪへ発育するという報告もある[22]。一方、無菌培養においては、液体静置培養よりも寒天平板培養でＤＪの出現率が高い傾向にある。しかし、同じ液体培養でも振盪培養すればＤＪの出現率は高くなり、2週間後に約10万頭／m*l* を得ることができ、ＤＪへの発育には高密度と酸素の要求性が考えられた。しかしながら、食物不足の状態を設定してここにJ_1を接種し観察したところ、接種密度に関係なく発育の遅延や停止が見られたのみでＤＪは出現しなかった[16]。他方、YARWOOD と HANSEN は *C. elegans* の近縁種である *C. briggsae* を懸滴培養し、ＤＪへの発育には線虫の代謝物の蓄積あるいは個体相互の接触刺激が関与していることを示唆した[23]。

2．耐久型幼虫誘起物質

液体振盪培養下で観察すると、まず、増殖ステージの個体群の増加が始まり、密度が10^3/m*l* を越えた頃よりＤＪの出現が始まり、以後、急速にその個体数を増す。培養開始4週間後における生存個体（10^5/*ml*）は、ほとんどＤＪとなる（第2図）。このようなＤＪの出現傾向は、増殖ステージの個体群の指数関数的増加と共にＤＪ誘起物質が本線虫の生活環境内に蓄積してゆく様相に他ならない。長期間放置して生存個体の見られなくなった無菌液体培地を濾過して線虫の死骸を除去し、線虫の代謝物を多量に含んでいると考えられるその濾液（pH 約8.0、アンモニアを100ppm前後含む）を寒天平板に吸収させ、そこにJ_1を接種したところ、接種密度にかかわらず極めて高率にＤＪが出現した。つぎに大量の線虫を集め、これを蒸留水中で2、3日



第2図　液体振盪培養における増殖型成幼虫および耐久型幼虫の個体群密度の推移。
○—○増殖型、●—●耐久型、Ⅰ：標準偏差

間振盪した後線虫を除去した、いわゆる線虫の水浸漬液を調製し、これを1/4程度に希釈した液体培地と共に寒天平板に吸収させ、ここにJ_1を接種したところＤＪに発育した。しかし、線虫浸漬液だけを吸収させた寒天平板上（栄養分無し）では生育が停止したのみであった。すなわち、ＤＪに発育するには線虫体より排泄される信号物質が必要であるが、そこには不十分ながらも生育を支えるだけの食物の存在が不可欠である。なお、線虫の水浸漬液を凍結乾燥したものには、その投与量とＤＪ発生率の間に直線関係が認められている[14]。一方、GOLDEN と RIDDLE は大腸菌を餌とした本線虫の培養において、過密状態に対応してＤＪ誘起物質が分泌されると考え、この物質を過密フェロモン crowding pheromone と呼び、さらにこの物質がＤＪからJ_4への脱皮を阻止する作用のあることを示した[8]。彼らはこれをプロスタグランデイン様あるいは胆汁酸様物質の複合体と推察している[9]。なお、この物質はメタノール可溶であり、クロロホルム・メタノール・酢酸（60：40：1、V/V）で展開した場合、Rf0.8

に弱いＵＶ吸収とニンヒドリン無反応な単一のスポットが得られ、ほぼ単離されているようであった[16]。

3．ＤＪ発育に関与する遺伝子

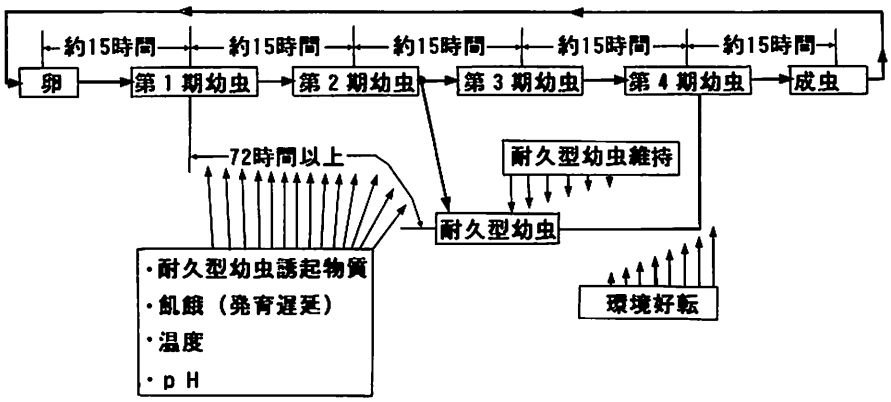
ＤＪへの発育における各々のステップに関与する遺伝子の欠損する突然変異体は、遺伝学的解剖の重要な指標である。この指標を利用してＤＪ発育に関与する遺伝子（*daf -1*～*22*）が解明され、その調節経路も明らかになっている[19,22]。とりわけ、*daf -1* は生活環境からシグナルを受けいれる第１段階の遺伝子であり、完全なアミノ酸配列も決定されている[7]。これを欠損した突然変異体（dauer constitutive mutant）は、ＤＪ誘起物質や環境条件の如何に関わりなくＤＪに発育する。他方、ＤＪ発育に関与する遺伝子の欠損した突然変異体（dauer defective mutant）はどのような条件に曝してもＤＪに発育しないことが知られている。さらに *daf-22* はＤＪ誘起物質の生合成に関わることが報告されている[10]。

4．発育方向の切り替え

遺伝学的解剖の結果、発育方向の選択性は遺伝子プログラムによるものであることが明らかにされてきた。SWANSON と RIDDLE は、ＤＪ形成（*daf*）に関与する20以上の遺伝子とその調節経路を報告している[22]。さらに最近ではＤＪ特有な表皮を分化させるスイッチ機構が解明されつつある[13]。

耐久型幼虫への発育は、まず、ＤＪ誘起物質（ＤＪフェロモン）を感知することから始まる。続いて各々の遺伝的プログラムが働き、発育方向の切り替えをするのであろう。本線虫の生活環におけるＤＪ誘起物質の作用を模式的に表したのが第３図である。この物質は線虫が生活環境内に排泄するもので、ある一定のレベル以上の濃度に達すると、そこにいる J_2 は J_3 に発育しないでＤＪへ発育する。そして蓄積量の増加に応じてＤＪ数が増加する。しかし、このＤＪ誘起物質が十分な活性を発揮するには食物が不足し、生育がやや遅れるくらい不良環境条件（最適条件よりやや外れた温度、pH 等）が必要である。食物量が多いと耐久型幼虫誘起物質に拮抗的に働き、ＤＪは J_4 に脱皮して増殖サイクルに戻る。また、ＤＪの状態を維持するにもこれらの要因の持続が必要である。これら要因の働きが小さくなるとＤＪは J_4 に脱皮して再び増殖サイクルに入る。

一方、線虫の感覚器のうちで双器あるいは幻器のニューロンがＤＪ発育に関係していることはすでに示唆されていた[1]。BARGMANN と HORVITZ によれば、幼虫発育は４群の化学的感覚ニューロンに支配されていて、このニューロンは双器あるいは幻器と結ばれている[3]。通常の発育かＤＪへの発育かの選択は、この双器を通じて環境からの刺激、即ち食物とＤＪ誘起フェロモンのシグナルの何れが強いかによって決定される。双器には ASE、ADF、ASG、ASH、ASI、ASJ、ASK および ADL と命名されている８個の感覚細胞のあることがノマルスキー顕微鏡観察で確認されてい



第３図　*C. elegans* の生活史における耐久型幼虫の出現様式。

る。彼らはJ_1の双器の細胞をマイクロレーザービームで順次破壊し、その後の発育方向を調べた。その結果、双器に連絡しているADF、ASG、ASTおよびASJニューロンが破壊されるとJ_2は環境条件に関係なくDJに発育することが示された。この事実から考えるとDJへの発育は、あらかじめプログラムされた経路であり、これらのニューロンは生活環境からのシグナルを受けてDJへの発育を指示する。すなわち、生活環境内のDJ誘起物質と食物量のバランスを判断し、発育方向を制御しているものと思われる。食物シグナルによってDJはJ_4へ脱皮するとされているが、これは大腸菌を餌とした場合でも半合成培地による無菌培養でも同じであるところより、DJ誘起物質のシグナルの消失と考えた方がよいかもしれない。

おわりに

*C. elegans*のDJ出現には、生活環境内に信号物質が蓄積し、閾値を越える必要がある。続いて感覚器官につながる各遺伝子が点火され、発育方向が切り替わる。発育方向の切り替えに関わる遺伝子やそのメカニズムは明らかにされてきたが、DJ誘起物質に関してはまだ構造決定には至っていない。DJ誘起物質は種特異性がある[14]ことよりフェロモンと呼ぶのがふさわしいが、線虫の磨砕液中にも存在するので線虫の体内成分の一つと見た方がよいかもしれない[14]。DJが出現するときには線虫密度が高く、当然、死骸も増えるので体内成分も放出されることであろう。

マツノザイセンチュウの分散型幼虫や昆虫寄生性線虫の感染態幼虫の出現様態は、見かけ上*C. elegans*の場合とまったく同じであるように見える。この共通性は*C. elegans*が動物寄生種と自由生活種の中間に位置するためかもしれない。まだ明らかになってはいないが誘起物質の存在が考えられ、今後の究明が待たれる。線虫類の不良環境耐性は、重要な関心事であり[11]、*C. elegans*で明らかになった知見が農業線虫学に一刻も早く利用されることを望むものである。

本稿を草するにあたり、多大な助言を賜った佐賀大学農学部石橋信義教授に深謝する。

引用文献

1) Albert. P.S., Brown, S.J. & Riddle, D.L. (1981) J. Comp. Neurol. **198**, 435-451.
2) Albert, P.S. & Riddle, D.L. (1983) J. Comp. Neurol. **219**, 461-481.
3) Bargmann, C.I. & Horvits, H.R. (1991) Science **251**, 1243-1246.
4) Brenner, S. (1974) Genetics **77**, 71-94.
5) Byerly, L., Cassada, R.C. & Russell, R.L. (1976) Develop. Biol. **51**, 23-33.
6) Cassada, R.C. & Russell, R.L. (1975) Develop. Biol. **46**, 326-342.
7) Georgi, L.L., Aibert, P.S. & Riddle, D.L. (1990) Cell **61**, 635-645.
8) Golden, J.W. & Riddle, D.L. (1982) Science **218**, 578-580.
9) Golden, J.W. & Riddle, D.L. (1984) J. Chem. Ecol. **10**, 1265-1280.
10) Golden, J.W. & Riddle, D.L. (1985) Mol. Gen. Genet. **198**, 534-536.
11) 石橋信義・近藤栄造 (1978) 日線虫研誌 **4**, 1-4.
12) Klass, M. & Hirsh, D. (1976) Nature **260**, 523-525.
13) Liu, Z. & Ambros, V. (1991) Nature **350**, 162-165.
14) Ohba, K. & Ishibashi, N. (1982) Nematologica **28**, 318-325.
15) 大羽克明 (1985) 日線虫研誌 **15**, 55-60.
16) 大羽克明・西村正暢・斉藤哲夫 (1986) 日線虫研誌 **16**, 35-37.
17) O'Riordan, V.B. & Burnell, A.M. (1989) Comp. Biochem. Physiol. **92B**, 233-238.
18) O'Riordan, V.B. & Burnell, A.M. (1990) Comp. Biochem. Physiol. **95B**, 125-130.
19) Riddle, D.L., Swanson, M.M. & Albert, P.S. (1981) Nature **293**, 668-671.
20) Singh, R.N. & Sulston, J.E. (1978) J. Comp. Neurl. **163**, 215-226.
21) Sulston, J.E. & Horvits, H.R. (1977) Dev. Biol. **56**, 110-156.
22) Swanson, M.M. & Riddle, D.L. (1981) Dev. Biol. **84**, 27-40.
23) Yarwood, E.A. & Hansen, E.L. (1969) J. Nematol. **1**, 184-189.

IV　植物寄生性線虫—
発生生態と加害性

ジャガイモシストセンチュウ*

ジャガイモシストセンチュウ（*Globodera rostochiensis* WOLLENWEBER, 1923）は、南米ペルー・アンデスを原産とする国際植物検疫上第1級の有害線虫である。我が国では、1972年夏に、北海道虻田郡真狩村のジャガイモ圃場において、初めてその発生および被害が確認された[17]。その後、現地においては本線虫の分布拡大を阻止するための諸対策が講じられたが、次第に発生面積および地域を拡大し、現在では道東斜網地区（'77年）、道東中標津地区（'87年）、および道南函館地区（'88年）と、道内の合計4地域において発生が確認されるに至っている。しかし、現在までに北海道以外からの発生の報告はない。侵入経路としては、発見時の10数年前より、ペルーから輸入されていたグアノ（海鳥糞）に混入してきた可能性が示されている[8]。

本線虫は百数種類のナス科植物を寄主としており、栽培植物ではジャガイモ、トマト、ナスの3種に寄生する。特にジャガイモの被害が大きい。激発圃場では収穫皆無となる場合もあり、ジャガイモ栽培上、また植物防疫上、最も重要な線虫の一つとされる（グラビア参照）。

1．発生生態

本線虫の寄生部位は地下部で、ジャガイモの場合は主に根に寄生するが、塊茎やストロンにも寄生する。土壌中のシスト内の卵では、多くの他の線虫と同様に、胚発生を終えた幼虫が1回目の脱皮を経て、第2期幼虫となって存在している。この卵内幼虫は適当な水分と温度（10°C以上）が与えられると孵化し、シストから土壌中に遊出する。本線虫の孵化には、ジャガイモ等の根から分泌されるある種の化学物質が促進作用を持っていることが知られているが、未だ単離されていない。土壌中を移動して根の表面に達した幼虫は、寄主植物の根の先端からやや後方の部位から皮層へと侵入する。

植物根に侵入した幼虫は、適宜分散後に定着する。この時、線虫の分泌物の刺激によって、線虫頭部付近の植物組織に巨大細胞（giant cell、syncytium）が数個形成され、これがnurse cellあるいはtransfer cellとして働き、そこから栄養分を摂取し発育する。幼虫はソーセージ状に太り、以後3回の脱皮を経て成虫になる。雌成虫は肥大を続け球形になるのに対し、雄成虫は最終脱皮後に再び線形に戻る。巨大細胞は、雄においては第3期幼虫以後は摂食しなくなるために退化するが、雌の場合は産卵が終了するまで維持される。また、雌成虫の発育肥大に伴い、線虫の周囲の根皮層部の組織が崩壊し、雌成虫は頸部のみを根内に挿入し、球状の虫体の大部分を根面に露出した状態となる。これに対し、雄成虫は根より脱出し、雌成虫に誘引されて交尾を行う。

交尾後の雌成虫は体内に卵を形成し、保持する。体表皮は徐々にタンニン化して雌成虫は死に、「シスト（包嚢）」を形成する。本線虫はこの過程で、一時期、体表皮が濃黄色を呈するようになるため、「ゴールデン・ネマトーダ」とも呼ばれる。その後、シストは褐色となり、根から脱落する。1シストが内蔵する卵数は200～500卵である。

本線虫の孵化および発育の適温は共に20°C前後とされ、比較的冷涼な条件を好む線虫である[6,14,15]。高温での発育には雌雄で差が見られ、雌成虫は25°Cでごく少数しか成熟しないが、雄成虫は31°Cでも少数ながら成熟する[7]。北海道では、土壌中の孵化幼虫密度が最大となるのが、ジャガイモ播種後4～5週間の6月上旬で、孵化幼虫の根部侵入もこの時期が最大となる。その後、6月中旬から根面に白い雌成虫が観察され始め、7月上～中旬には黄変した雌成虫の数がピークとなる。8月に入るとシストは褐変し、根から容易に脱落する。孵化幼虫侵入から褐色シストの出現までを1世代と考えると、本線虫は北海道では6月から8月にかけての約40日間で1世代を経過することになる[16]。

一方、恒温条件下では、土壌温度16°Cで49～51日、22°Cで37～39日で1世代を完了し、積算温度は約815日度と計算される[7]。また、25°C恒温ではほとんど増殖しないが、昼夜変温で夜間の土壌温度を16°C又は19°Cにすると、昼間25°C、28°Cでも増殖する[6]。

新しく形成されたシストからの孵化により、8月上～中旬に土壌中の孵化幼虫密度は第2のピークを示

*）相場　聡・稲垣春郎（北海道農業試験場）
Satoshi AIBA and Haruo INAGAKI: The popato cyst nematode, *Globodera rostochiensis* (WOLL.).

す。しかし、この時期のジャガイモ根は老化し始めているため、寄生した幼虫が世代を繰り返すには至らない。また、ジャガイモ植え付け前の3～4月には、土壌から幼虫は検出できないため、土中に残った孵化幼虫は越冬できずに死滅するものと思われる。そのため本線虫は、北海道では基本的には年1世代であると考えられている[4]。

作物の違いによる土壌中の線虫密度の差は、5～6月にかけては前作の影響が大きく、前年にテンサイを作付けしたジャガイモ圃場より、前年にジャガイモを作付けしたコムギ圃場の方が幼虫密度が高いが、6月中旬以降は当年のジャガイモ圃場の方が高くなる[5]。一方、非寄主作物作付けによる線虫密度抑制効果は、通常栽培される畑作物間では大きな差はないと思われる[16]。

土壌中のシストの分布は地下50cmまで存在が確認されているが、地下25cmまでに全体の83.5%が分布している[9]。シスト内の卵は乾燥状態では強度の低温耐性を有し、−20℃で160日間処理した場合でも孵化率に大きな変化は見られない。しかし、湿潤土壌または蒸留水中では−10℃で3日間の処理によって孵化率が大きく低下し、−5℃の処理では、80日間処理した場合に孵化率の低下が確認されている。これに対して高温耐性をみると、80℃蒸留水中で10秒、75℃で20秒、70℃で30秒で100%の線虫卵が死滅し、50℃で15分、55℃で3～4分、60℃で1分、65℃で10秒処理で50%の卵が死滅した[16]。

圃場より採取したシストを土壌中の自然条件下で保管した場合は、17年目に寄生性が失われたが、5℃の恒温条件下で保管した場合は19年目の現在でも活性を保っている。一方、ポットで栽培したジャガイモに卵および幼虫を接種して新たに形成させたシストを同様に保管した場合、自然条件下、5℃共に14年目に寄生活性は失われた（実験継続中、未発表）。

新たに形成されたシストは、一部の幼虫が孵化するものの、卵の多くはシスト内に残留し、翌年の発生源となる。しかし、寄主作物を栽培しなかった場合、シスト内の卵は徐々に孵化し、減少していく。この減少率は、寄主作物の栽培間隔が近いほど高い傾向がある。これは土中に孵化促進物質が残留していることや、線虫卵が新しいために孵化活性が高いなどの理由によるものと思われる。長期間にわたって非寄主作物を栽培した場合の卵密度の減少率は、栽培される非寄主作物の種類、気象条件、土性などによって異なるが、平均すると年間約30%程度とされている。従って、非寄主作物を10年作付けし続けた場合でも、土壌中には約3%の卵が残留している計算になる。

感受性品種を作付けした場合の本線虫の増殖率は、一般に植え付け時の線虫密度と負の相関があり、初期密度が低いほど増殖率は高くなる傾向がある。真狩村で感受性ジャガイモ品種「紅丸」を作付けした圃場の場合、植え付け時の乾土1g当たりの卵数をX、増殖率をYとすると、両者の関係は

$$Y = -29.3 \log X + 72.6 \quad (r = 0.892)$$

の式で表されることが報告されている[16]。この式から計算すると、乾土1g中に5卵という検出限界に近い線虫低密度圃場であっても、一度、感受性品種を栽培すると収穫時には300卵以上の高密度となることになる。また、植え付け時と収穫時の線虫密度が同じとなる平衡密度を求めると、この試験の場合は約300卵/乾土1gである。平衡密度については品種や栽培条件で変わる可能性もあり、200[12]、230卵/乾土1g[10]という報告もある。

これらのことから考えて、10年間非寄主作物を栽培し続けて密度を低下させたとしても、1年間の寄主作物の栽培で密度は復元してしまうことになる。しかしながら、本線虫の総合防除法としては非寄主作物や抵抗性品種との組み合わせによる長期輪作体系を中心とすることが基本である。

本線虫の伝播方法について見ると、線虫自体の移動量は極めて小さいので、事実上、ほとんど問題にならない。むしろ、その他の要因による移動が大きく、シストを含んだ土壌が、特に春先に吹く強い風で広域に広がることが考えられる。また、雨や雪解け水などの自然流水によってシストが流される場合もある。これらの自然現象による伝播は、防ぐことが極めて困難である。

人為的な原因による伝播としては、農機具や自動車、また作業者の履物や衣服などにシストが付着して運ばれる場合がある。同一圃場内での本線虫の分布拡大は、これら耕転やジャガイモの収穫等の作業に伴うものが大きい。未発生の地域への移動は、被害地からのジャガイモ塊茎の移動によるものが最も大きいと思われる。また、この他の根菜類、球根類、苗木などの移送に伴って、付着土壌にシストが混入し、伝播する可能性もある。

2．被　　害

本線虫の寄生を受けたジャガイモ根組織は壊死（necrosis）を生じ、根系の発達が不良になる[13]。また、巨大細胞の形成による通導組織への障害も、萎凋症状発現における大きな要因となっていることが考えられる。ジャガイモ根に寄生した場合には、本線虫によるゴール（gall）の形成は見られないが、トマト根の場合は、品種によって、サツマイモネコブセンチュウのゴールに似た肥大症状が見られる[2]。

寄生を受けたジャガイモ株は、線虫高密度区では、まず開花期の1～2週間前から葉に軽い萎凋が見られ始め、生育が不良となる。開花期前後からは全身的なしおれと下方1～3葉の黄化退色が目立ち始める。その後、下位葉の枯死と落葉が始まり、さらにはそれが中葉まで進む。上葉だけが残っている株の状態は毛ばたき（feather duster）症状と呼ばれ、地上部の末期症状の一つである。被害が甚だしいと、気象条件によっては、通常よりも1カ月程度早く枯死することがある。

線虫密度が高い場合にはジャガイモの収量が減少する。これは播種時2卵/土壌1 m*l*のレベルから起きる[7]。収量の低下は、いも重やいも数、そして澱粉価の低下となって現れるが、その程度は気象、栽培条件、品種によって異なってくる。しかし、本質的には植え付け時の線虫密度水準によって決まる。

ジャガイモの収量と線虫密度の関係では、従来は線虫密度の対数と収量・生育量との間に直線回帰が適合するとした報告が多い[1,11]。しかし、近年になってコンピュータを利用した解析が進み、直線回帰よりもNICHOLSONの競合曲線に基づく当てはめの方が適合度が高いか、もしくは同等の適合度を持っていることが報告されている[3]。

初期密度が10卵/乾土1 gの場合のジャガイモの減収率は2～8％ほどであり、栽培上、この程度の減収は許容範囲と考えられ、これを耐性限界密度と考えることができる。初期密度が100卵/乾土1 gの場合の減収率は、品種間差異などがあるが、20～50％である[16]。

ジャガイモの各品種に対する被害の差異を見ると、まず、「ツニカ」や「Ehud」のような線虫抵抗性品種であっても、感受性品種ほどではないが、高密度圃場においては減収の程度が著しい。特に「ツニカ」はその傾向が大きい。これは抵抗性品種であっても、幼虫の寄生を受け、根組織が破壊されるためである。ただし、抵抗性品種に侵入した幼虫は大部分が第2期幼虫以上には発育できないため、結果として線虫密度が大きく低下する。また、「農林1号」や「Ehud」はいも数よりもいも重が低下することによる収量の低下が大きく、「紅丸」や「ツニカ」は反対に、いも数の減少が収量に影響を及ぼすという傾向が見られる。澱粉価の低下は「紅丸」や「ツニカ」で大きい（第1表）。

これらは生・加工食用もしくは澱粉原料用の場合の被害であるが、本線虫の発生圃場では、植物防疫上、種いも栽培が禁止されるため、その被害は甚大なものとなる。一度発生した線虫を完全に根絶することは事実上不可能に近いため、種いも栽培からの撤退を余儀なくされる。

3．む　す　び

このように本線虫は、増殖力が強く、防除が困難であり、その被害も大きいため、今後さらに防除法、伝

第1表　初期線虫密度とジャガイモの生育および収量[16]

品　種	密度*)	根重（g）	いも数	いも重（g）	いも重比（%）	澱粉価（%）
紅丸	高密度**)	19	8	483	32	14.1
	1/2	27	9	578	38	14.4
	1/10	29	14	1,040	68	15.7
	1/100	23	15	1,473	97	16.0
	0	24	19	1,523	100	16.9
農林1号	高密度	15	8	738	58	14.1
	1/2	19	8	798	63	15.3
	1/10	30	9	1,069	84	15.8
	1/100	15	10	1,280	101	17.6
	0	12	10	1,273	100	16.0
Ehud	高密度	—	13	728	62	—
	1/2	—	12	997	85	—
	1/10	—	15	1,134	97	—
	1/100	—	11	953	81	—
	0	—	11	1,172	100	—
ツニカ	高密度	35	11	774	47	15.1
	1/2	26	12	979	59	15.8
	1/10	30	14	1,173	71	17.6
	1/100	19	14	1,509	91	17.5
	0	26	20	1,658	100	18.0

調査年　紅丸：1975～'77　農林1号：1977、Ehud：1975、ツニカ：1976～'77

*）低密度は高密度土壌の希釈

**）高密度は160（1975）、265（1976）、387（1977）卵／乾土1 g。

播防止法について研究を進める必要がある。また、本線虫には異なった寄生性を示すパソタイプの存在が知られているところから抵抗性品種の育成やその栽培においては注意を要する。

引用文献

1) Brown, E.B. (1969) Ann. appl. Biol. **63**, 493-502.
2) Ellis, P.R. (1968) Ann. appl. Biol. **61**, 151-160.
3) Ferris, H., Turner, W.D. & Dunkan, L.D. (1981) J. Nematol. **13**, 300-304.
4) Inagaki, H. (1977) Jpn. J. Nematol. **7**, 33-38.
5) 稲垣春郎 (1980) 研究成果 (農林水産技術会議事務局) **127**, 35-48.
6) 稲垣春郎 (1980) 研究成果 (農林水産技術会議事務局) **127**, 67-72.
7) Inagaki, H. (1984) Res. Bull. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn. **139**, 73-144.
8) Inagaki, H. & Kegasawa, K. (1973) Appl. Entomol. Zool. **8**, 97-102.
9) 稲垣春郎・氣賀澤和男 (1974) 日線虫研誌 **4**, 57-58.
10) Jones, F.G.W. (1974) In: *Biology in Pest and Disease Control.* Blackwell, Oxford, 249-268.
11) 今 友親・上野賢司・高宮泰宏・山田英一・高倉重義 (1982) 北農 **49**(9), 1-15.
12) Seinhorst, J.W. (1967) Nematologica **13**, 429-442.
13) Seinhorst, J.W. & Ouden, H. Den (1971) Nematologica **17**, 347-369.
14) 堤 正明 (1976) 日線虫研誌 **6**, 9-12.
15) 堤 正明・稲垣春郎 (1980) 研究成果 (農林水産技術会議事務局) **127**, 57-60.
16) 山田英一 (1987) 北海道立農試報 **61**, 1-98.
17) Yamada, E., Takakura, S. & Tezuka, H. (1972) Jpn. J. Nematol. **2**, 12-15.

ダイズシストセンチュウ

ダイズシストセンチュウ（*Heterodera glycines* ICHINOHE, 1952）は日本から朝鮮半島、中国大陸、そしてアメリカ大陸に分布する植物寄生性線虫である。わが国では、関東以北に普遍的に分布し、それ以南の九州などの暖地でも散発的な発生が見られる。

今世紀初めから、日本各地でこの線虫が原因と思われるダイズの葉の黄化現象や萎凋症状が認められていた。これらの障害は“月夜病”、“大豆嫌地病”、“スッコム”、“萎黄病”などと俗称されていたが、1915年に初めて、堀[2]によってこの症状がテンサイシストセンチュウ *Heterodera schachtii* の近似種の寄生によって生ずるものであることが明らかとなった。その後、この線虫の種名については、1952年に一戸[3]によって新種 *H. glycines* と命名され、ダイズシストセンチュウの和名で現在に至っている。

本線虫は数種類の豆科植物に寄生するが、ダイズ、アズキおよびインゲンが事実上の被害作物で、特に北海道では、基幹作物である豆類の安定生産を阻害する大きな要因となっている。さらに、近年の水田再編対策によって、転換畑においてダイズ、アズキの作付けが多くみられるようになったため、そこでの被害が増加している。また、アメリカでは1954年ノースカロライナ州での初発生以来、既に20以上の州に拡がり、最重要線虫の一つとして多くの研究蓄積がある。

1．発生生態

本線虫の寄生部位は地下部であり、豆類の根に寄生する。寄生形態は半内部寄生性である。根に侵入後は皮層部位に定着し、寄生後の移動は見られない[4]。

生活環を見ると、卵からの幼虫の孵化については豆科植物の根から分泌される孵化促進物質の働きが必要である。正宗ら[13]はインゲンの根を材料に、この物質の単離・合成に成功し、Glycinoeclepin　A と命名した[1]。ただし、ジャガイモシストセンチュウの卵に対して働く孵化促進物質に比べ、その効果は顕著ではなく、本線虫の新たに形成されたシストでは、蒸留水中でも約15%の卵から孵化が見られる場合がある。

一方、卵の孵化率には季節的な変動があり[19]、休眠の可能性が示唆されている。この場合、急激に温度が低下したときに卵が休眠するものと考えられ、アメリカ北部などの秋から冬にかけて温度の低下が著しい地方では卵が休眠に入るが、南部では温度は徐々に低下するために休眠まで至らず、結果として線虫卵の越冬が困難になると考えられる[16]。

土壌中のシスト内の卵は、多くの他の線虫と同様に、胚発生を終えた幼虫が孵化前に一度脱皮を行っており、適当な温湿度条件下で孵化促進物質の刺激を受けて第2期幼虫として孵化し、さらにシストから土壌中へ遊出する。植物体へ侵入するのは、この第2期幼虫である。シストからの幼虫の遊出は16℃から36℃の温度条件で起こり、24℃で最も高い[26]。また、pH との関係をみると、pH3.5でシストからの遊出が最も多いが、卵をシストから取り出してその孵化をみると、pH6.0で最も高いとする報告がある[25]。

第2期幼虫は、土壌中を移動して寄主植物根に達すると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。この時、幼虫はネコブセンチュウのそれと比較して口針が強大なため、比較的硬質な組織への侵入も可能である。一方、寄主作物のない土壌中で幼虫が寄生活性を保っている期間は、平均地温20.0～23.2℃で約50日である[27]。ただしこの実験は、集めた孵化幼虫を再び土壌に戻した場合の例であるので、自然条件下とは異なる可能性がある。なお、シストの状態での卵または幼虫の生存年限は、乾燥土壌中で11年という報告がある[6]。

根に侵入後の幼虫は、分散し定着する。この場合、大部分の幼虫は尾部を根の先端方向に向け、中心柱と平行に位置させる。定着した幼虫は、その頭部付近の植物組織に数個の巨大細胞（giant cell）を形成する。これが、さらにまわりの細胞を合併して生長し、その時に核を取り込むため多核質細胞（syncytium）となる。この細胞は植物体から栄養分を線虫に送る特殊な働きを持つ伝達細胞（transfer cell）としての働きもあると考えられている。この場合、ネコブセンチュウで起こるようなゴール（gall）の形成は見られない。また、線虫抵抗性を示す植物では、第2期幼虫の根内侵入は観察されるものの、巨大細胞の形成は見られず、結果

*）相場 聡（北海道農業試験場）・一戸 稔（元 農業技術研究所）
Satoshi AIBA and Minoru ICHINOHE: The soybean cyst nematode, *Heterodeara glycines* ICHINOHE.

として幼虫は成虫（雌）まで発育できない。また、幼虫の寄生部位にnecrosisを生じることも報告され、抵抗性ダイズ品種に生じるnecrosisが感受性品種のそれと比較して著しく大きいことから、necrosis形成が抵抗性機作に関与するものと考えられている[7]。なお、抵抗性機作については温度の関連も指摘され、「下田不知」系抵抗性ダイズ品種は温度の上昇で抵抗性が低下し、25℃前後で感受性品種と同等な線虫の増殖を示すようになる[23]。

根内に定着した幼虫は、ソーセージ状に肥大し、その後3回の脱皮を経て成虫となるが、外見上雌雄の判別が可能なのは第3期幼虫以降である。雌虫は根内に留まって摂食を続け、その発育肥大に伴って虫体周囲の皮層細胞組織が崩壊し、その結果、雌成虫は頸部を除き虫体の大部分を根の表面に露出させる。雄虫は、第3期幼虫以降摂食を行なわないため、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雄成虫となり、根から土壌中に移動し、雌成虫に誘引されて交尾を行う。

交尾後の雌成虫は、一般には卵を体内に蔵したまま体表にタンニング(tanning)の化学変化が起こり、「シスト（包嚢）」を形成する。ただし、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り、これは寒地よりも暖地で多く見られる。雌成虫がシスト化する過程で、ジャガイモシストセンチュウの場合と異なり、体色が濃黄色を呈する時期はない。1シスト内の卵数は個体により著しい差が見られるが、通常は200～400卵である。

本線虫の1世代所要日数は温度により大きく異なる。第2期幼虫が根に侵入後、第2世代の第2期幼虫が確認されるまでの日数は、平均地温23.3℃で24日に対して、17.8℃では41日であった。また、1世代所要日数と平均地温の関係はほぼ直線的で、このことから計算した発育限界低温度は10℃、1世代に必要な有効積算温度は313.4日度、この数値から北海道札幌近郊での年間最大世代数は3回と推定された[4]。

実際に札幌地方の枠試験圃場で本線虫の発生消長をみると、土壌中の第2期幼虫数が6月下旬～7月中旬と8月下旬、シスト数が7月中旬と9月上旬に、それぞれ2回ずつピークを示した。また、シスト内の卵数は6月上旬、8月中旬、そして9月下旬以降と3回のピークを示し、従って年間発生数は2ないし3回と考えられる[24]。

第1表　乾土50g当たり播種時シスト数（X）とダイズの生育・収量（Y）の関係[22]

No.	項目	回帰式	相関係数
1.	主茎長cm	Y＝−0.7382X＋59.6954	(r＝−0.9053***)
2.	葉色	Y＝−0.1437X＋7.4417	(r＝−0.8718***)
3.	主茎長cm	Y＝−0.7075X＋57.6969	(r＝−0.8725***)
4.	主茎節数	Y＝−0.0074X＋13.0327	(r＝−0.1894)
5.	分枝数	Y＝−0.0068X＋3.2983	(r＝−0.1826)
6.	茎の太さmm	Y＝−0.0614X＋6.9679	(r＝−0.7739***)
7.	茎重g	Y＝−0.2269X＋8.4883	(r＝−0.8543***)
8.	稔実莢数	Y＝−1.0657X＋45.7051	(r＝−0.8256***)
9.	不稔実莢数	Y＝−0.1478X＋12.6409	(r＝−0.3377)
10.	完全粒数	Y＝−1.8146X＋74.5243	(r＝−0.8134***)
11.	不完全粒数	Y＝−0.0719X＋5.1906	(r＝−0.4731**)
12.	莢重g	Y＝−0.1499X＋6.4180	(r＝−0.8197***)
13.	100粒重g	Y＝−0.4381X＋23.1217	(r＝−0.9391***)
14.	完全粒重g	Y＝−0.5758X＋17.0140	(r＝−0.8959***)

(＊0.05＝0.3610、＊＊0.01＝0.4629、＊＊＊0.001＝0.5703)

注）6月29日播種、7月10日シスト数調査。
No.1～2は播種55日後調査、No.3～14は10月15日に刈取、乾燥後調査。

北海道十勝地方では、野外観察により、土壌中のシストおよびダイズ根の寄生シストのピークがそれぞれ年2回であることが確かめられており、3世代以上の可能性は少ないとする報告がある[8]。一方、茨城県筑波地方において上記の有効積算温度より世代数を計算すると4回という数字が求められるが、実際圃場での線虫の発生消長をみると、根内の第2期幼虫で3回、根内および根面の雌成虫で4回のピークを示し、ここでは年3回ないし4回の世代経過が示唆される[5]。

アメリカでは、冷涼な地域で年に3ないし4世代、温暖な地域で6ないし7世代を経ると思われるが、その内の第1世代の増殖が最も大きいと報告されている[11]。なお、発育に必要な最低および最高地温は、それぞれ14℃、35℃で、この場合、31℃において1世代に要する時間が最も短く、それを越えると発育は遅くなる。しかし、増殖率が最も高いのは24℃である[20]。

ダイズシストセンチュウの増殖率は初期密度依存的である。北海道芽室町で線虫感受性ダイズ品種「キタムスメ」を栽培した場合、播種前の卵数/乾土1 ml をX、Xに対する収穫時の卵数の比率をYとすると、両者の間には

$$Y = 36.37X^{-0.735} \quad (R^2 = 0.871^{**})$$

の、べき乗回帰曲線式の関係が認められた[24]。

次に、本線虫のシストの土壌深度分布は、深度50cm

までは存在が確認できるが、深度20cmまでに全体の60～90%が分布し、深度30cmを超えるとシストは極めて少なくなる。土壌中でのシストの移動はないと考えられるので、この分布は寄主植物の根の分布に依存すると思われる[9,18]。

2．被　　害

ダイズシストセンチュウによるダイズ被害としては、まず収量の減少があげられる。関東地方のダイズ「スズユタカ」において播種時のシスト数/乾土50gをX、ダイズの収量（完全粒重g）をYとすると、両者の関係は

$Y=-0.5758X+17.0140$ （$r=-0.8959^{***}$）

の方程式で表わされる直線回帰となった[22]。被害許容水準を5%とすると、この式より経済的許容密度は1.5シスト/乾土50gとなる。また、稔実莢数や完全粒数などについても、シスト数との高い相関が見られる（第1表）。ただし、これらはダイズ品種の抵抗性などによって異なってくる。

北海道において同様の試験を行い、線虫抵抗性ダイズ品種「トヨスズ」と線虫感受性ダイズ品種「北見白」を比較すると、播種前の乾土1 m*l*当たりの卵数をX、ダイズ子実重をYとした場合、「トヨスズ」で

$Y=-0.32X+189$ （$r=-0.450^{*}$）

「北見白」で

$Y=-1.40X+189$ （$r=-0.650^{**}$）

の直線回帰式が求められた[24]。この二つの式を比べると、抵抗性品種の減収率は感受性品種のそれの約5分の1となっており、明らかに抵抗性品種の方が線虫の被害は小さい。

また、上の二つの式から5%の減収を被害許容範囲と考え、それに対応する初期卵密度を計算すると、「トヨスズ」で29.5卵/乾土1 m*l*、「北見白」で6.8卵/乾土1 m*l*となり、これ以上の密度水準で被害が起こることになる。上記の例での線虫密度の表示は、シストまたは卵数により、また土の量の単位も異なるので単純な比較は出来ないが、いま乾土1 m*l*を0.75g、1シストの平均蔵卵数を300と仮定すると、「スズユタカ」では6.75卵/乾土1 m*l*が経済的許容密度となり、「北見白」の場合のそれとほぼ一致する。また、経済的許容水準に関しては「大谷地」において3シスト/乾土10g[4]や、600卵・幼虫/250m*l*もしくは12シスト/250m*l*[15]という報告もある。

次に地下部の生育を見ると、寄生を受けたダイズ根はその分布深度が浅くなり、比較的上層部分に多くの根の分布が見られ、また、生根量の減少も確かめられている[17]。さらに、本線虫は窒素固定の働きをする根粒の形成にも影響を及ぼし、ダイズシストセンチュウが寄生したダイズ根では、根粒数、根粒重や窒素固定能力などの低下が知られている[10]。また、この場合、ダイズシストセンチュウのレースによってその程度に違いがみられ、レース2、4に比較してレース1の方が影響が大きい[12]。

以上に述べた直接的な被害に対し、間接的被害も発生する。現在、北海道におけるアズキの栽培上、最も重要な病害は「アズキ落葉病」であるが、この病害の発生がダイズシストセンチュウの存在により助長されることが実験的に証明された。この病原菌*Cephalosporium gregatum*を線虫と混合接種した場合、菌の単独接種の場合よりも菌の感染、導管の褐変が著しくなる。また、接種後40～45日の莢成熟期には、両者の混合接種区では急速に萎凋、落葉症状が見られたが、菌単独や線虫単独接種区では急速な落葉症状が見られない。また、これらの症状は菌と線虫を同時に接種した場合に最も強く現れ、それぞれの接種日を変えるとその間隔が離れるほど褐変節数や褐変個体率は減少する[14]。このことから、線虫侵入時に出来た根の傷が菌の侵入門戸になったと考えられる。その他、本線虫との複合病害を起こす病原菌として、米国で*Fusarium oxysporum*が知られている[21]。

このように本線虫がダイズやアズキに起こす被害は多岐にわたり、様々な影響を及ぼしている。今後、水田再編対策が進むにつれて豆類の作付けの増加が予想され、本線虫の重要性は益々増大していくと思われるので、その防除法に向けた一層の研究の進展が必要となろう。

引用文献

1）Fukusawa, A., Furusaki, A., Ikura, M. & Masamune, N. (1985) J. Chem. Soc., Chem. Commun. 4, 222-224.
2）堀正太郎（1915）病虫雑 2, 927-932
3）Ichinohe, M.（1952）応動 17, 1-4.
4）Ichinohe, M.（1961）Hokkaido Nat. Agr. Exp. Sta., Rep. No. 56.
5）井口慶三・百田洋二・稲垣春郎（1983）関東病虫研報 30, 187-189.
6）Inagaki, H. & Tsutsumi, M.（1971）Appl. Entomol.

Zool. 6, 156-162.
7) 稲垣春郎・湯原　厳(1964)北日本病虫研報 15, 135.
8) 井上　寿 (1962) ダイズシストセンチュウに関する試験および調査. 北海道立農試十勝支場　229pp (謄写).
9) 井上　寿・春木　保・小山睦寛 (1959) 北日本病虫研報 10, 109-110.
10) Ko, M.P., Huang, P.-Y., Huang, J.-S. & Barker, K. R. (1985) Phytopathology 75, 159-164.
11) Lawn, D. A. & Noel, G. R. (1986) J. Nematol. 18, 98-106.
12) Lehman, P. S., Huisingh, D. & Barker, K. R. (1971) Phytopathology 61, 1239-1244.
13) Masamune, T., Anetai, M., Takasugi, M., & Katsui, N. (1982) Nature 297, 495-496.
14) 根岸秀明・小林喜六 (1984) 日植病報 50, 500-506.
15) Noel, G.R. (1984) Proc. Fifth Cyst Nematode Workshop, 17pp.
16) Noel, G. R. (1986) *Cyst Nematodes* (Lamberti, F. & Taylor, C.E.,eds.). Plenum Press, New York, 257-268.
17) 岡田利承 (1965) 北海道農試彙報 88, 74-86.
18) 大森秀雄・佐藤昭美 (1962) 北日本病虫研報 13, 121-123.
19) Ross, J. P. (1963) Phytopathology 53, 608-609.
20) Ross, J. P. (1964) Phytopathology 54, 1228-1231.
21) Ross, J. P. (1965) Phytopathology 55, 361-364.
22) 斉藤浩一 (1985) 関東病虫研報 32, 227-228.
23) 清水　啓 (1986) 日線虫研誌 16, 32-34.
24) 清水　啓 (投稿中)
25) Slack, D. A. & Hamblen, M. L. (1961) Phytopathology 51, 350.
26) Tefft, P. M., Rende, J. F. & Bone, L. W. (1982) Proc. Helminthol. Soc. Wash. 49, 258-265.
27) 堤　正明 (1969) 北日本病虫研報 22, 63.

イネシストセンチュウ*

1．はじめに

イネに寄生し、加害する線虫で *Heterodera* 属の仲間は *H. elachista*、*H. oryzae*、*H. oryzicola*、*H. sacchari* の4種が知られている[1,8,17,22]。このうちわが国で発生が確認されている種類は *H. elachista* のみである。本種は1955年、岡田富信により栃木県下の陸稲連作圃場から発見され、オカボシストセンチュウ（陸稲線虫）と仮称された[18]。以下に同氏の未発表メモを原文のまま掲載する。

岡田メモ（1954）

形　態

1．成熟雌（cyst）

成熟♀は夏季の繁殖時期は体尾部に卵のうを形成し産卵し乳白色を呈している。根が老化すると体内に産卵し褐色から暗色を呈し自体は死んで卵を保護する cyst となる。全体の形はレモン状をしており首部は多少湾曲し尾部は突出して陰門と肛門は同一孔として開口している。体表皮は網状紋をなしており、不規則の密な点刻(punctation)の分泌が認められる。

体長	310-530μ	平均 424.0±49.1μ
体幅	195-410	平均 291.2±47.1
体長/体幅	1.06-1.95	平均 1.48±0.42

2．雄

雄は蠕形状で交接刺は尚腹面に湾曲し先端は次第に細まり曲がってその両辺は融合して管状をなし先端は斜円となって開口している。また尾部の末端は二つのくびれを有し三つの塊状の突起を有する。

体長	500.5-836.0μ	平均 707.8±79.0μ
体幅	16.3-25.0	平均 19.5±0.35
体長/体幅	23.8-28.8	平均 26.7±0.86
体長/食道長	28.4-40.4	平均 3.34
体長/尾長	7.0-11.5	平均 9.41

3．2期幼虫

蠕虫形で尾部はほっそりしてやや湾曲する。尾部側面の側線は3本からなっている点は他の種と区別するのに最も主要な特徴である。

体長	350.0-420.0μ	平均 388.7±15.6μ
体幅	15.0-17.5	平均 17.3±0.52
体長/体幅	20.0-25.0	平均 23.45
体長/食道長	5.3-6.5	平均 5.92
体長/尾長	7.0-11.5	平均 9.41
口針	17.5-20.0	平均 19.7±0.57

4．卵

1♀のシスト内保有卵は100～200個でその大きさは

体長	75.0-100.0μ	平均 90.2±4.28μ
体幅	35.0-47.5	平均 37.3±1.77
体長/体幅	1.9-2.9	平均 2.42±0.14

（資料提供は元栃木農試星野三男氏のご厚意による。単位の欠落は原文のままとした。）

1964年、第2回日本植物防疫協会線虫対策委員会は本種の和名をイネシストセンチュウと決定し、*Heterodera oryzae* と同種であるとしたが、その後、種々の形質において合致しないことが判明し、新種として1974年、大島により *H. elachista* と命名された[17,29]。シストはレモン形で、*schachtii* グループに属する。本種は *H. oryzae*、*H. sacchari* および *H. leuceilyma* とは幼虫の側線が3本である点や寄主がいずれもイネ科植物という点で、それぞれ近縁種と考えられるが、多くの形質が小型である点などから、最も小さいという意味のギリシャ語が種名に付けられた。さらに、1976年、百田らにより走査型電子顕微鏡による表面構造の詳細な検討なども行われ[12]、また Luc と Taylor（1977）による *H. oryzae* の再記載などによって本種は形態的に *H. oryzae* に極めて近縁な種であることが明かとなり、両種を明確に分けるための比較研究が必要であろう。なお、*H. oryzae* は西アフリカおよびバングラデシュの湛水田に分布しているが、生息環境からも本種とは生態を異にしている[2,21]。

1959年より5カ年の土壌検診の結果から、陸稲栽培24都県の内、本種の分布が確認されているのは13都県で、北は福島県から関東全域に及び東海近畿を経て南

*）清水　啓（東北農業試験場）・百田洋二（北陸農業試験場）
Kei Shimizu and Yoji Momota: The upland rice cyst nematode, *Heterodera elachista* Ohshima.

九州に分布している。寄主はイネ、ヒエ、イヌビエおよびトウモロコシで、コムギ、オオムギ、エンバク等の麦類では根に侵入するが成熟雌に達しない[4,19]。

本種は陸稲、畑水稲および乾田直播水稲のような畑および半ば畑状態で良く増殖するが、湿田のような常時湛水条件では成虫になることはほとんどない[6]。

2．発生生態と被害

a）生活史：陸稲圃場では、越冬シストから4月中旬頃（地温15°C前後）卵がふ化し、第2期幼虫が土壌中に遊出し、陸稲が播種され、発根すると根の生長点付近に集中的に侵入し、陸稲の生育初期の6～7月頃に1世代目を完了し、年間3～4世代を重ねる[4]。一方、畑水稲圃場ではイネ根への幼虫の侵入は早いものは5月中旬より始まり、侵入開始5週間後（6月中旬）には卵のうの付着した成虫が多数認められ、6～8週間後（6月下旬～7月上旬）にはシストの形成が完了する。圃場から採集されたシスト1個当たりの平均蔵卵数は191±4.8である。土壌中幼虫数の発生の第1の山は6月中旬までに現れ、第2の山は7～8月、第3の山は8月中旬、第4の山は9月上旬に認められた。第1の山は越冬シストからのふ化幼虫の山と考えられるので、世代数は3回と推定される[26]。

b）生理・生態的特徴：本種の発育零点は10.6°C、第2期幼虫の侵入から卵のう内卵のふ化までの有効積算温度は455日度である。ふ化適温は30°Cで、25°Cがこれに次ぐ。増殖適温は20～30°Cの範囲の高温側にあり、低温側の1.2～1.6倍の蔵卵数が認められる。また全卵数に対する卵のう内卵数の比率は20°C、25°Cおよび30°Cでそれぞれ0.32、0.41および0.48であり、高温になるほど卵のう内卵数の割合が大きくなる[26]。卵のう内卵はシスト内卵に比較してふ化までの日数が短く、ふ化率も著しく高く、卵のう内卵は年内の主たる増殖源であり、シスト内卵は越冬後翌年の主たる増殖源であると考えられる[11]。イネ根の磨砕抽出液あるいは根滲出液のふ化に及ぼす影響が調べられ、ふ化促進効果が認められている[16,20]。一方、蒸留水中で、卵のう内卵はシスト内卵より良くふ化し、温度が最も支配的要因として関与しているが、加うるに寄主作物根からの滲出物の作用も明らかに認められた[3]。

c）垂直分布：陸稲は深根性の作物でありシストセンチュウの分布も深部に至る。収穫後の調査では地表面から30cmまでに全層から採集されたシストの95%が検出され、50cmの深さでも全体の1.2%のシストが認められた。深度別に得られたシストからの幼虫の遊出率は、上層ほど高く、0から10cm層では30～40cm層に比べて3倍近い遊出数を示した。幼虫はシストに比較して表層に多く分布する傾向がある[4]。

一方、畑水稲の根の分布は浅く、従って線虫の分布も比較的地表面に多い。即ちイネ根圏に分布する線虫は、幼穂形成期では地表面から10cmまでに全層のシスト数の77%、幼虫数の88%が分布し、収穫後でも全シスト数の93%が見いだされた。15～20cmの層にはシストは極めてわずかしか認められず、陸稲とは大きな違いを示した[26]。

d）被害：陸稲では充実シスト接種によるポット試験の結果、接種頭数の増加につれて被害は著しく現れ、無肥料栽培で1/2,500aワグネルポット当たり10,000頭接種区では草丈は無接種区の87%、茎数は33%、株当たり総重量は34%、株当たり玄米重は40%に激減し、低密度の100頭接種区でも玄米重は56%と半減近い値を示した。一方、慣行施肥では、同じ接種量で草丈は97%、茎数は37%、株当たり地上部重は71%、株当たり精籾重は42%となり、施肥により被害を回避できるとは考えられない[4]。他方、畑水稲での線虫接種ポット試験では、草丈、茎数および主桿葉数にはっきりした差は現れないが、幼虫4,000頭接種区の地上部乾物重は無接種区に比べて13%、地下部は13.8%減少した。精玄米重の減収率は400頭接種区で7.2%、4,000頭接種区で18.7%であった。またイネの生育時期別に接種したポット試験の結果では、幼虫50,000頭接種区の精玄米重の減収率はイネの発芽期接種区が24.5%、分けつ期接種区が23.1%と両者ほぼ同じ減収率を示し、出穂期接種区は12.2%と低下した。これらの結果から接種時期が早いほど線虫の及ぼす影響が高いこと、つまり線虫の感染がイネの生育ステージの早い時期であればあるほど減収率が高まるといえよう[23]。

被害発生の程度は線虫の初期密度に依存する。線虫初期密度が高い場合にはイネの栄養成長期に甚大な被害を被り、必要茎数の確保が不可能となる。一方、初期密度が低い場合にはイネの生育後半になって線虫が増殖し、イネの生殖生長期に被害を受け、1穂粒数が減少し、登熟歩合や千粒重が低下して減収となる。

陸稲では、星野らによれば線虫高密度区で6月中旬の胚乳栄養期を過ぎた頃から葉の伸展が劣り、黄変葉が現れた[4]。生育は遅延し、草丈より茎数に大きな減

少をもたらした。葉身長および葉幅とも顕著な減少を来し、株当たりの根重も無接種区の4割近く減少した。生殖生長期に入って登熟歩合は30%以上減少し、千粒重も約5%減少した。

畑水稲では清水によれば栄養生長期の被害は目立たないが、イネの地下部重量は前述の通り1割以上減少し、水の吸収能力も減少し、水管理したポットにおいて、線虫接種区の土壌は過湿を示した[24]。またアイソトープの燐酸および尿素の吸収量は無接種区の56%、71%とそれぞれ減少し、水分の蒸散も低下した。土壌水分の低下で萎凋現象の著しいのも線虫寄生イネであった。生殖生長期に入って1穂粒数は、線虫接種区で23%減少し、千粒重は3%減少した。トレーサー法により同化産物の転流を調べた結果、分けつ最盛期の第2葉に取り込まれた^{14}Cの第1葉および根部への移行は無接種区に比較して劣った[23]。

乾田直播水稲では陸稲と同様、生育初期に被害が顕著に現れる。即ち、イネの生育が灌水後著しく阻害され、特に減水深が大きいと被害は助長され、一方、トラクターの土壌鎮圧により、被害が軽減される。また移植イネに比較して乾田直播イネの被害は大きく現れる[6]。

3．防除対策

a）輪作の効果：本種は前述のとおり、自然ふ化率が高く、非寄主作物の栽培により、線虫密度をかなりの程度まで低下させることが出来る。陸稲連作圃場に10種類の非寄主作物を栽培したところ、各作物とも顕著な密度減少効果を示し、2年間、非寄主作物を栽培することによってシスト密度は陸稲連作区の10%以下に減少した。また1年間非寄主作物を栽培した後陸稲に戻した場合、線虫密度は連作に比較すれば低いが、かなりの程度の密度回復が認められた。しかし陸稲の生育は連作に比較して良好であった。以上の結果から、本種の場合、1～2年の非寄主作物との組み合わせによる輪作体系で実効をあげ得ることが分った[4]。畑水稲では、非寄主作物のダイズおよびサツマイモの組み合わせで大きな増収効果が得られ、線虫密度も低く抑えることが出来る[16]。

b）品種の利用：陸稲には本種に対して免疫性の品種は知られていないが、品種間に寄生の量的差異が認められ、線虫が多数寄生しても生育障害の目立たない「農林15号」、「農林21号」、「農林26号」、「ハタコバネモチ」、「石系13号」等の品種がある。畑水稲では関東東山・東海近畿地方で普及している水稲の早生品種と陸水稲交配種合わせて30品種から免疫性の品種は見いだされなかったが、品種間に線虫増殖率および被害程度（減収率）の差が認められ、陸稲および陸水稲交配種は水稲に比較して線虫の増殖率が高い割には収量が下がらない、いわゆる〝耐虫性〟の傾向を示した[6]。3年間の圃場試験の結果、陸水稲交配種の「ミズハタモチ」、「石岡9号」および「関東糯111号」が有望であった[25]。

c）薬剤防除その他：ポット試験では、D-D 2 m*l*/穴処理でも効果があり、5 m*l*/穴ではシスト数は約1%に減少し、草丈は1.8倍となった。圃場試験では、D-D（2、4 m*l*）、EDB（2、4 m*l*）処理の結果、対無処理区比でD-D 4 m*l*/穴/30cm千鳥区のシスト数は無処理区の9%、EDB 4 m*l*区は同31%となりD-Dの効果が優れたが、玄米重は同処理量でD-Dが対無処理区比119に対しEDB131とEDBの増収効果が勝った。しかし両薬剤ともに収穫後の線虫密度回復は著しく両薬剤間に差はなかった[4]。殺線虫剤の効き方について土壌の深度別調査を行った結果、陸稲連作圃場で、線虫高密度区の黒色火山灰土壌の深さ15cmにD-DおよびEDBを32.4*l*/10 a灌注し、処理後の土壌を10cmごとに表層より50cmまで採土し、シストからの幼虫総遊出数を調べ、防除効果を求めたところD-Dは0～50cmまで、EDBは0～20cmまで効果が認められた。D-Dは10～30cmまでは約100%の防除効果を示したが、0～10cmでは78%、30～50cmで52%と表層と深層でやや効果が劣った。EDBでは0～20cmまでは71%の防除効果が認められたが、20～50cmでは0%と、20cm以下では効果は認められなかった。全体として、D-Dの防除効果はEDBに勝った[4]。施用方法を検討した結果、D-D 3 m*l*播溝処理は2 m*l*全面処理と実用的には同等の効果を示し、精玄米重で30%以上の増収効果が得られた[4]。畑水稲においても陸稲と大体同じ傾向を示した。即ちD-D油剤を30*l*/10 a全面灌注した場合、約30%の畑水稲の増収効果が得られたが、EDB(30%)油剤での同処理量では有意な増収効果が見られなかったばかりか、処理年度の収穫期には無処理区以上の顕著なシスト密度の回復が認められた[16]。

本線虫が低密度に抑えられている陸稲の連作圃場[15]から天敵微生物の出芽細菌（*Pasteuria nishizawae*）が発見される事例が各所であり[14]、これを用いた生物的

防除法の検討が近年活発になされている。

4．おわりに

陸稲・畑水稲栽培が盛んであった1950年代から1960年代にはこれら作物の連作障害が大きな問題であり、種々検討の結果、本線虫が大きく障害要因として関わっていることが判明した[5,7,10,13,19,27,28]。その後、国の数次にわたる減反政策によって水稲栽培自体が大きく縮小されたため、陸稲・畑水稲はその栽培面積が激減し、以前のように本線虫の問題は大きくは騒がれなくなったが、潜在的には本線虫の被害は依然として存在しており、今後低コスト稲作の奨励とともに、地域によって乾田直播法による大規模稲作が復活する可能性もあり、本線虫の稲作害虫としての今日的意義は決して過小に評価してはならないものと考える。

引用文献

1) Babatola, J.O. (1983) Nematol. medit. **11**, 21-25.
2) Brizuela, R.B. & Merny, G. (1964) Rev. Pathol. veg. Entom. agric. **43**, 43-53.
3) 平野和称 (1970) 13回応動昆大会講要 46.
4) 星野三男・尾田啓一・谷中清八・滝田泰章・熊沢隆義 (1968) 栃木農試研報 **12**, 127-140.
5) 河村貞之助・平野和弥・中山敬一・青木正則・菅原軍二 (1967) 農電研報告 **67019**, 16-28.
6) 川島嘉内 (1968) 福島農試研報 **4**, 17-31.
7) 久保田勝 (1970) 新潟農試研報 **20**, 41-58.
8) Luc, M. & Brizuela, R. B. (1961) Nematologica **6**, 272-279.
9) Luc, M. & Oaylor, D.P. (1977) *C. I. H. Descriptions of plant-parasitic nematodes*, Set 7 (No. 91). 3 pp.
19) 松田 明・下長根鴻・尾崎克己・渡辺文吉郎 (1973) 茨城農試研報 **14**, 1-19.
11) Merny, G. (1966) Ann. Epiphyties **17**, 445-449.
12) 百田洋二・大島康臣 (1976) 日線虫研誌 **6**, 14-23.
13) 中里筆二・黒沢次男 (1965) 関東病虫研報 **12**, 100.
14) Nishizawa, T. (1988) 5th Internat. Congr. Plant Pathol. abstr., 151.
15) 西澤 務・大島康臣・栗原 浩 (1971) 関東病虫研報 **18**, 121-122.
16) 西澤 務・清水 啓・長島利仁 (1972) 日線虫研誌 **2**, 27-32.
17) Ohshima, Y. (1974) Jpn. J. Nematol. **4**, 51-56.
18) 岡田富信 (1955) 応動・応昆合同大会講要 11.
19) 岡田富信 (1960) 農及園 **35**, 1475-1478.
20) Okada, T. (1974) Appl. Entomol. Zool. **9**, 49-51.
21) Page, S.L.J. & Bridge, J. (1978) Ministry of Overseas Development, U. K. Report on Visit to Bangladesh, 48p.
22) Rao, Y.S. & Jayaprakash, A. (1978) Nematologica **24**, 241-346.
23) 清水 啓 (1970) 13回応動昆大会講要 46.
24) 清水 啓 (1976) 日線虫研誌 **6**, 1-6.
25) 清水 啓 (1976) 20回応動昆大会講要 122.
26) 清水 啓 (1977) 日線虫研誌 **7**, 49-57.
27) 田辺市郎・北山登喜男・草水 崇 (1973) 鹿児島農試鹿屋支場研報 **10**, 17-30.
28) 渡辺敏夫・安尾正元・石井和夫・永井政雄・市来小太郎 (1963) 農事試研報 **5**, 1-44.
29) Anon. (1964) 植物防疫 **18**, 159-160.

サツマイモネコブセンチュウ*

はじめに

サツマイモネコブセンチュウ(*Meloidogyne incognita*)は熱帯から温帯にかけて広く分布し、わが国では主に本州以南に見られる。多犯性の線虫で、多くの作物に被害を及ぼすため有害線虫として最重要種の一つとされている。そして、ネコブセンチュウ類をターゲットとした世界的規模のプロジェクトInternational *Meloidogyne* Project (IMP) が、米合衆国ノースカロライナ州立大学を中心に1975年から1984年にかけて進められた。このプロジェクトの最終目標は、ネコブセンチュウ類の被害から発展途上国の農業を守り、食料増産を支援することであった[42]。

1．分　　類

本種は米国のテキサス州で人糞から発見され、卵をもとにギョウチュウ (*Oxyuris*) の1種として1919年に報告された。その後、*Heterodera marioni* のシノニムとされたが、1949年にCHITWOODによって *Meloidogyne* 属に移された。日本でも古くから分布が認められており、1950年以前に *H. marioni* 等として記録されたものの中には本種が含まれていると考えられる。我が国のサツマイモネコブセンチュウの学名は当初は *Meloidogyne incognita acrita* とされた[10]が、現在では、*M. incognita* が使用され、亜種の *acrita* は前者のシノニムになっている。

2．分　　布

日本においては、南は沖縄県、北は本州の太平洋側では茨城県、日本海側では新潟県まで分布し、内陸部の岐阜県および長野県以北には分布していない[6]。しかし、北海道においてもハウス栽培のトマトおよびキュウリから発見されているので[57]、苗等の移動により東北・北海道でも発生している可能性がある。また、九州の阿蘇、九重では標高650m以上の自然草地および人工草地では分布は認められていない[5]。

世界的には中央・南アメリカ、米合衆国、メキシコ、アフリカ、アジア、中近東、インド、オーストラリア、イギリス等、温帯から熱帯域にかけて広く分布するが[42]、カナダおよび西ヨーロッパにおいては、発生は温室等施設内に限られる。

3．寄主植物および品種抵抗性

世界的には700種以上の寄主植物が記録されており、日本では55科60属200種以上の寄主植物が確認されている。主な寄主としては次のような植物が知られている。

〔作物・シバ〕イネ科：イネ、コムギ、オオムギ、トウモロコシ、サトウキビ、キビ、シバ；マメ科：ダイズ、アズキ、エンドウ、インゲン、アルファルファ、アカクローバー、シロクローバー、ラジノクローバー；ユリ科：タマネギ、ネギ、アスパラガス；ナス科：トマト、ナス、ジャガイモ、タバコ；アカザ科：ホウレンソウ、フダンソウ；アブラナ科：ハクサイ、カブ、ダイコン、ナタネ、ブロッコリー；キク科：ゴボウ、フキ；ウリ科：キュウリ、スイカ、マスクメロン、マクワウリ、ニガウリ、カボチャ；セリ科：ニンジン、パセリ、ミツバ、セロリ；ヒルガオ科：サツマイモ、カンピョウ；サトイモ科：サトイモ、コンニャク；ヤマノイモ科：ナガイモ；クワ科：アサ、クワ；タデ科：ソバ；アオイ科：ワタ、オクラ；ツバキ科：チャ等。

〔果樹〕バラ科：リンゴ、モモ、スモモ、ナシ；ブドウ科：ブドウ；カキ科：カキ；パイナップル科：パイナップル；アカバナ科：バナナ；クワ科：イチジク等。

〔花き類・花木〕ツリフネソウ科：ホウセンカ；サボテン科：サボテン；キキョウ科：キキョウ；ナデシコ科：カーネーション、ナデシコ；キク科：キク、キンセンカ、マーガレット、ダリア、ガーベラ、ヒマワリ、ヒャクニチソウ；ヒルガオ科：アサガオ；アヤメ科：グラジオラス；サクラソウ科：サクラソウ；キンポウゲ科：シャクヤク、ボタン；バラ科：バラ；ツバキ科：ツバキ；スミレ科：パンジー等。

〔雑草類〕キク科：ヨモギ、ノアザミ、タンポポ、ヒメジオン、ハチジョウナ、ヂシバリ；アブラナ科：イヌガラシ；カヤツリグサ科：カヤツリグサ；イネ科：

*）吉田睦浩（農業環境技術研究所）
Mutsuhiro YOSHIDA: The southern root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*.

メヒシバ、エノコログサ、スズメノカタビラ；オオバコ科：オオバコ；タデ科：イヌタデ、ギシギシ；ゴマノハグサ科：イヌノフグリ；ナデシコ科：ハコベ、ツメクサ；アカザ科：アカザ等[7,34,35]。

このように本線虫は寄主範囲が広いので、圃場に寄主となる作物がない時期も雑草を寄主として高い密度を維持している可能性がある。しかし、これらの寄主は全て同じように本種の増殖を許すわけではない。例えば、サトイモ、ブロッコリー、ダイコン、ミツバ等では本種の増殖率が低いことが知られている[46]。またイネ科作物にも、本種の寄生は受けるものの増殖率の低いものが含まれる。しかし、北アメリカでは密度抑制効果を持つと言われているトウモロコシは、我が国では本種の好適寄主となっている[14]。

一方、寄主作物の一部、例えばサツマイモ、トマト、タバコ等では本種の被害を受けない抵抗性品種も作出されている。ウリ類には抵抗性品種は見いだされていないが、メロンの近縁野生種 *Cucumis metuliferus* がメロンやキュウリの抵抗性台木として有望視されている。

抵抗性の主要なメカニズムとしては、1)殺線虫物質生産、2)線虫の成長・繁殖に必要な物質の欠如・不足、3)線虫誘引物質の欠如、4)植物組織の過敏感反応による線虫の感染阻止等が知られている[4]。例えばトマトの場合は、過敏感反応による感染阻止が起こり、この反応はサイトカイニンの濃度に依存することが知られている[3]。サツマイモの農林5号のような根こぶ指数0の品種では、過敏感反応および発育等に関する栄養源の不足が抵抗性の原因として挙げられる[16]。タバコの抵抗性品種の場合、根のニコチン含量が感受性品種より多くなっていることが知られている[9]。また、非寄主作物であるラッカセイにも前記4)に類似の反応が認められる[39]。

このような抵抗性品種を線虫類の防除手段として利用することは有意義なことである。しかし、本種にも植物に対する寄生性の異なるレースが存在する。本種はタバコ（NC95）、ワタ（デルタパイン16）、ピーマン（カリフォルニアワンダー）、スイカ（チャールストングレー）、ラッカセイ（フローランナー）およびトマト（ルツガー）を判別寄主として世界的に4レースが認知されている[48]。これらのうち日本ではピーマン、トマト、スイカには寄生するがタバコ、ワタ、ラッカセイの上記品種に寄生しないレース1が最も普通に分布し、稀にタバコに寄生するレース2およびワタに寄生するレース3が記録されている[1,28,54]。

さらに、本種においても抵抗性を打破するレースが出現した事例があること[31]から、抵抗性品種の連作は避けることが望ましい。抵抗性打破系統は圃場の自然個体群中に混在している場合もあるが、高温等の条件下で打破系統が分化してくることも知られている[32]。この抵抗性の打破に関しては、高温条件が作物の抵抗性を低下させるため、線虫の寄生が可能となると一般的には言われている[12]。また、ある作物の抵抗性品種に寄生するようになったネコブセンチュウの子孫は同じ作物の別の抵抗性品種には寄生性を示すが、他種作物の抵抗性品種には寄生性を示さない[32]。

4．被　　害

ネコブセンチュウの寄生による寄主植物の典型的な反応パターンは、第2期幼虫が植物の根に侵入し、根の中心柱に数個の巨大細胞（多核体細胞）を形成して、その細胞から養分を吸収し成長することによって起きる根のゴール形成である（詳しくは後述）。そのため根系全体が奇形となったり、根菜類では岐根が生じたり表皮がざらついたりし、品質や貯蔵性が著しく悪くなる。このような地下部の被害が大きくなると、地上部の成育は貧弱になり、節間がつまり、葉色があせ、落葉が早まったりする。ただし、地上部だけから被害の徴候を知ることは困難なことが多い。以下に主な作物の被害について述べる。

サツマイモ：塊根、不定根に寄生し、細根では寄生部位全体が肥大してゴールとなる。加害が激しくなると塊根の形成が阻害され“たこ足状”となる。したがって、株当りの塊根数が減少する。しかし1個当りの塊根の重さには差は認められない。また、塊根に裂開、黒斑が発生するため品質が極端に低下することが多い[21,23]。このような被害の軽重はサツマイモの品種によって異なり、前述したような抵抗性品種ではほとんど被害は見られない。

ニンジン：被害を受けやすい作物で、異常に大きいこぶや岐根を形成し著しい奇形を呈することが多い。このような異常根の発生による被害は、初期密度20頭程度（ベルマン法による土壌20g当たりの分離幼虫数）から経済的影響を及ぼすようになる[37]。

キュウリ・トマト・ナス：寄生を受けると根部にゴールが形成されるが、地上部への被害が顕著となる時期

は通常生育が進んでからで、全体的な生育不良や葉のしおれ・枯れ上がりとして現れてくる[45]。

サトウキビ：本種の寄生を受けると、初期生育時の発根量が通常の56%にも減少することがあり、29.1%もの減収につながる[49]。

本種によって作物の被害が大きくなるもう一つの側面として、土壌病害の発生を助長する複合病害が挙げられる。例えば、本種が細菌病に関与した例としては、トマトのかいよう病(*Corynebacterium michiganense*)、ナス科の青枯病（*Pseudomonas solanacearum*)、糸状菌病に関与した例としては、トマト・オクラ・タバコの根腐病（*Rhizoctonia solani*)、エンドウ・スイカ・メロン・キュウリ・トマト等の萎凋病（*Fusarium oxysporum*)、タバコ・トマトの立枯病（*Pythium ultimum*）などがよく知られている[24]。

5．発生生態

1）繁殖・成長：本種は他の多くの線虫と同じく雌雄異体であるが、通常は単為生殖で繁殖する[52]。雄成虫の生殖への関与は不明である。雄は侵入した寄主の生育条件の悪いときや寄主への寄生密度の高いときに多く出現する。性が決定される発育ステージは第2期であるが、第3期の幼虫でも生殖腺がU字状に発達する前の発育段階では、雌から雄への性転換が可能と見られる[11]。本種の個体群の大多数は三倍体(3n＝48)で稀に二倍体も見られる[50]。

発育ステージは4回の脱皮によって区別される。すなわち、卵殻内の第1期幼虫は脱皮して第2期幼虫になってから孵化する。孵化した紐状の第2期幼虫が、寄主植物への侵入ステージとなる。侵入した第2期幼虫は、定着後肥大成長し、ソーセージ状になり、2回目の脱皮が起こり、第3期幼虫となる。第3期幼虫は肥大した第2期幼虫と体の大きさ・長さともよく似るが、尾部は丸く、尾端部の突起がないことから区別可能である。第3期幼虫になって数時間で3回目の脱皮が起こり終齢（第4期）幼虫となる。第3期と第4期幼虫は口針を欠き、摂食は行わないのでこの間における虫体の肥大成長は起こらない。しかし、第4期中に雌雄ともに生殖腺がかなり発達する。第4期幼虫になって数日で成虫脱皮（第4回脱皮）が起こる。雌の場合はソーセージ状のまま成虫となるが、雄の場合は第4期の間にソーセージ状幼虫から紐状幼虫に変態した後に、成虫脱皮が起こり紐状の成虫になる。成虫脱皮の後に再び口針が出現し、雌は摂食してさらに肥大成長をするが、雄は摂食も肥大成長もせず、性成熟する。感受性トマトに侵入した幼虫が雌成虫に成長する場合、29℃で、侵入後11～13日で第2回の脱皮、その数時間後に第3回の脱皮、そしてその2～4日後に成虫脱皮が観察され、その6日後から産卵が観察された[51]。卵は直腸腺から分泌されたゼラチン状物質によって形成された卵嚢内に産下される[17]。卵嚢は通常は白色であるが、生育環境が悪化すると雌成虫の産卵数が減少し、卵嚢物質が黄色または褐色を帯びたいわゆる“褐色卵嚢”が形成される。この褐色卵嚢はゼラチン状物質が酸化重合して形成される[11]。また、産卵数は通常400から800卵[2]であるが、2,882卵もの産卵数の記録もある[53]。

2）温度条件：本種は高温を好む線虫で、分布は年平均気温が15～30℃の地域（温帯～熱帯)、発生は24～37℃の範囲で多い[13]。熊本(九州農試)の個体群では、発育零点は12℃、孵化から産卵開始までに要する有効積算温度は265日度、1世代所要有効積算温度は410日度と推定されている。1世代に要する日数は盛夏で25日、それ以外の時期では1カ月ないし1カ月半となり、年に平均4世代を経過する[8]。一方、北アメリカにおける本種の発育零点は10.08℃であるとされ[55]、熊本の個体群とは約2度の差異が認められる。

3）越冬・越夏：本種は0℃前後の低温によって生理障害を受けるため[44]、冬季の地温が0℃以下になる地域では越冬できないと言われていた[43]。しかし、予冷処理によって低温耐性が強くなり、その強さは卵も幼虫も大差ないということが知られている[36]。越冬態に関しては従来、関東地方・九州地方ともに卵越冬[22,33]とされていたが、近年になって九州地方では作付体系により異なることが明らかになった。すなわち、キュウリ夏作後の圃場およびサツマイモ圃場では第2期幼虫での越冬が主体で、キュウリ跡地にニンジンを作付した秋作区では同じ比率の卵と第2期幼虫が越冬態となる[38,40]。九州(熊本)のサツマイモ圃場における冬期の発生動態パターンは次のようになっている。越冬前の秋期の個体群のほとんどは幼虫であり、その幼虫がそのまま越冬し、この間の生存率は最終的に低い場合で30～40%、高い場合で60%以上となり、卵がそのまま越冬することはほとんどない[38]。一方、北アメリカのテキサスでは、越冬態は卵よりも第2期幼虫のほうが主体のように推察できるが、越冬後の個

体群に占める卵の比率は同じ綿畑であっても、試験地によって0％から87％まで大きな差が観察されている。テキサスにおける冬期の平均的な発生動態パターンは次のようになっている。秋期の個体群のほとんどは卵であるが、10月から12月にかけて第2期幼虫の増加と卵の減少、それに続く1月からの第2期幼虫および卵の減少が起き、最終的な生存率は8.9％であった。また、生存率は分布する深さによっても異なり、深さ20cmまでの部分と20cmから40cmまでの部分とでは後者における生存率の方が大きい[47]。このような九州とテキサスにおける越冬態および生存率の差異は、調査地の初期密度および土性の違いによると考えられている[38]。

一方、夏期の高温と強度の乾燥条件下では、卵および第2期幼虫は一種の休止状態にはいり、卵の孵化および幼虫の遊出が抑制される。したがって、乾燥時には土壌中の第2期幼虫の密度は卵に対して相対的に低下する。乾燥土壌中の卵は降雨によって急激に孵化し、土壌中の幼虫数は大きく増加する。以上のように、乾燥は、幼虫の孵化遊出を抑制するとともに、第2期幼虫の寄主への侵入を阻害するので、結果的には本種の発生消長に大きく影響する[41]。

4）垂直分布：本種の防除後の個体群密度回復に関連して考慮しなければならない問題の一つとして、幼虫の深層までの分布が挙げられる。例えば九州のサツマイモ畑の調査では、ほとんどは25cmまでの部分に分布するが、一部は65cmの深さまで分布することが明らかになっている[26]。前項でも述べたように深層部の越冬個体群の生存率が表層部より高いこと[47]、また、上層での燻蒸剤処理や乾燥等による幼虫密度の撹乱が起きても、深層に分布する幼虫個体群は安定しているということ[26,27]などから、深層に分布する個体群が様々な環境変動に対する個体群維持という点でも重要な役割を果たしていることがうかがわれる。

6．加害機構

本種の被害の特徴であるゴールの形成機構については次のようなことがわかっている。第2期幼虫は根の先端あるいは側根を形成中の生長点付近から組織内に侵入し、中心部を移動して定着する。幼虫は周囲の細胞に口針を挿入して摂食を開始するが、線虫の摂食刺激や分泌物の刺激によって頭部周辺の細胞が融合・肥大・多核化し巨大細胞となる。線虫はこの巨大細胞から栄養を摂取しながら成長する。この間に、寄主組織においては呼吸量、デンプンやグルコース等の同化物質、シュウ酸・クエン酸・イソクエン酸等の有機酸、オーキシン・サイトカイニン・エチレン等の植物ホルモンの増加が起こり、タンパク質合成が盛んになる。その結果として、例えばホウセンカでは細胞分裂による髄組織の肥厚、細胞分裂と細胞肥大による皮層の異常肥大・維管束組織の体積増加が起こり、ゴール形成に到る[18,19,20]。また植物生長調節物質はゴールの肥大に大きく影響し、IAA＋KN処理には大きな肥大促進効果があり、CCC、B-9、MHの処理ではいずれも顕著な抑制効果があるという結果が得られている[20]。

7．防　　除

1）耕種的防除：寄主植物の項で述べた抵抗性品種・台木、非寄主作物、対抗植物を輪作等に組み入れた防除対策の他に、夏季短期湛水、田畑輪換、夏季のハウス密閉処理、鶏糞・乾燥豚糞・堆厩肥・植物の茎葉等の有機物施用等も本種の防除に効果がある[15,25,56]。

2）生物的防除：天敵を利用した手段で、本種に寄生する天敵微生物としては線虫捕食菌 *Arthrobotrys irregularis*、卵寄生菌 *Paecilomyces lilacinus*、出芽細菌 *Pasteuria penetrans* 等がある。また捕食性天敵としては *Mononchus*、*Dorylaimus* などの捕食性線虫、ヒメミミズ類・クマムシ類・ダニ類・トビムシ類等の小動物が知られている。なかでも、糸状菌の *A. irregularis*、*P. lilacinus* は海外では製剤化がなされている。また、*P. penetrans* はその寄主特異性および強い環境耐性等が注目されており、線虫防除への利用が期待されている[29,30]。

3）化学的防除：殺線虫剤としては燻蒸型と接触型とがある。我が国で広く使用されている防除剤のほとんどは前者で、D-D剤・MITC剤等が使われている。なお、かつて広く普及していたDBCP剤およびEDB剤は、人体に対する毒性等のため生産、使用が中止となった。接触剤ではオキサミル粒剤・カルボスルファン粒剤・ホスチアゼート粒剤・ピラクロホス粒剤等が実用化されているがそれぞれに一長一短があり、今後その効果的利用法や新剤の開発、発展が期待される。

謝辞：本論をまとめるに当たり、数々のご教示を頂いた九州農業試験場中園和年室長に厚く御礼申しあげ

る。

引用文献

1) 荒城雅昭 (1987) 日線虫研誌 **17**, 59-60.
2) DECKER, H. (1989) *Plant Nematology and their Control* (*Phytonematology*). E. J. Brill, Leiden, 540pp.
3) DROPKIN, V. H., HELGESON, J. P. & UPPER, C. D. (1969) J. Nematol. **1**, 55-61.
4) GIEBEL, J. (1974) J. Nematol. **4**, 175-184.
5) 後藤 昭 (1971) 九病虫研会報 **17**, 78-80.
6) 後藤 昭 (1972) 日線虫研誌 **1**, 9-13.
7) 後藤 昭 (1976) 九病虫研会報 **22**, 123-126.
8) 後藤 昭・佐野善一・皆川 望 (1973) 九病虫研会報 **19**, 124-127.
9) HANOUNIK, S. B. & OSBORNE, W. W. (1975) J. Nematol. **7**, 332-336.
10) 一戸 稔 (1955) 応動 **20**, 75-82.
11) 石橋信義 (1967) 農事試研報 **11**, 177-219.
12) JATALA, P. & RUSSELL, C. C. (1972) J. Nematol. **4**, 1-7.
13) JEPSON, S. B. (1987) *Identification of Root-Knot Nematodes* (Meloidogyne *Species*). CAB International, Wallingford, 191 pp.
14) 古賀成司 (1979) 九州農業研究 **41**, 7-8.
15) 古賀成司 (1984) 植物防疫 **38**, 132-137.
16) 近藤鶴彦 (1972) 日線虫研誌 **2**, 16-19.
17) MAGGENTI, A. R. & ALLEN, M. W. (1960) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **27**, 4-10.
18) 松井弘之・中川昌一 (1973) 園学雑 **42**, 221-227.
19) 松井弘之・中川昌一 (1976) 園学雑 **45**, 238-244.
20) 松井弘之・中川昌一 (1977) 園学雑 **45**, 342-348.
21) 皆川 望 (1976) 九病虫研会報 **22**, 121-123.
22) 皆川 望 (1978) 植物防疫 **32**, 247-252.
23) 皆川 望 (1981) 地力維持・連作障害克服のための畑地管理技術指針. 農林水産技会事務局, 342-347.
24) 三井 康 (1988) 植物防疫 **42**, 425-428.
25) 中園和年 (1989) 日線虫研誌 **19**, 38-45.
26) 中園和年・古賀成司 (1991) 日線虫研誌 **21**, 49-52.
27) 中園和年・佐野善一・荒城雅昭 (1986) 日線虫研誌 **16**, 56-63.
28) 西澤 務 (1981) 植物防疫 **35**, 176-181.
29) 西澤 務 (1984) 植物防疫 **38**, 125-130.
30) 大島康臣 (1988) 農業技術 **43**, 395-400.
31) 岡本好一 (1978) 関東病虫研報 **25**, 123.
32) 岡本好一・三井 康 (1977) 日線虫研誌 **7**, 10-14.
33) 三枝敏郎 (1964) 植物防疫 **18**, 45-48.
34) SAIGUSA, T. & MATSUMOTO, Y. (1961) Res. Bull. Pl. Prot. Japan **1**, 84-88.
35) SAIGUSA, T. & MATSUMOTO, Y. (1970) Res. Bull. Pl. Prot. Japan **8**, 63-64.
36) 佐野善一 (1978) 日線虫研誌 **8**, 43-47.
37) 佐野善一 (1988) 九病虫研会報 **34**, 127-130.
38) 佐野善一 (1990) 日線虫研誌 **20**, 8-17.
39) 佐野善一・中園和年 (1986) 日線虫研誌 **16**, 48-55.
40) 佐野善一・中園和年・荒城雅昭 (1984) 九病虫研会報 **30**, 115-119.
41) 佐野善一・中園和年・荒城雅昭 (1985) 九病虫研会報 **31**, 179-182.
42) SASSER, J. N. & CARTER, C. C. (ed.) (1985) *An Advanced Treatise on* Meloidogyne: *Vol. 1. Biology and Control*. North Carolina State University Graphics, Raleigh, 422pp.
43) SAYRE, R. M. (1963) Can. J. Pl. Sci. **43**, 361-364.
44) SAYRE, R. M. (1964) Nematologica **10**, 168-179.
45) 渋谷正夫 (1963) 農及園 **38**, 1552-1556.
46) 清水 啓・後藤 昭(1979)関東病虫研報 **26**, 139-140.
47) STARR, J. L. & JEGER, M. J. (1985) J. Nematol. **17**, 252-256.
48) TAYLOR, A. L. & SASSER, J. N. (1978) *Biology, Identification and Control of Root-Knot Nematodes*. North Carolina State University Graphics, Raleigh, 111pp.
49) 照屋林宏 (1971) 植物防疫 **25**, 458-460.
50) TRIANTAPHYLLOU, A. C. (1981) J. Nematol. **13**, 95-104.
51) TRIANTAPHYLLOU, A. C. & HIRSCHMANN, H. (1960) Ann. Inst. Phytopathol. Benaki, N. S. **3**, 3-11.
52) TYLER, J. (1933) Hilgardia **7**, 373-388.
53) TYLER, J. (1938) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **5**, 49-54.
54) 上田康郎・百田洋二・大島康臣・髙井 昭 (1986) 関東病虫研報 **33**, 227-228.
55) VRAIN, T. C., BARKER, K. R. & HOLTZMAN, G. I. (1978) J. Nematol. **10**, 166-171.
56) 脇部秀彦・石橋泰之・浦田丈一 (1986) 九病虫研会報 **32**, 186-188.
57) 山田英一・髙倉重義 (1975) 北海道立農試集報 **31**, 43-49.

キタネコブセンチュウ*

はじめに

キタネコブセンチュウは世界の温帯域に広く分布し、イネ科作物など一部の植物を除いた多くの作物に寄生する。その被害は慢性的な減収と根菜類にみられるような根こぶの着生、奇形による外見的な品質低下が大きい。

本種は、古くは *Heterodera* 属に含まれていたが、1949年、CHITWOOD によって *Meloidogyne hapla* とされた。

日本における分布は一戸により明らかにされ、ジャガイモコンリュウセンチュウとして研究が進められたが、1958年にキタネコブセンチュウの和名が付与された[6,7]。その後、土壌線虫対策事業の一環として全国的に防除改善試験が開始され、1961年からは“牧草地の線虫”、1971年から“水田転換畑の線虫の発生変動”として研究が進展した。

1．分　　布

日本における分布は、北海道・本州ではほぼ全域に発生している。とくに、北海道の露地では本種のみが生息するのに対し[6,27]、本州ではサツマイモネコブセンチュウ・ジャワネコブセンチュウなどと混生することが多いが、福島県・岐阜県・長野県以北ではキタネコブセンチュウが主体である[3]。四国・九州では阿蘇九重地区のように年平均気温12°C以下の標高600m以上の地帯では本種のみが生息するが、平地にも分布するものの全般的に見ると部分的で点発生である[2,3,4]。

また作目別では、畑はもとより、水田転換畑・自然の林地、草地にも生息している。

世界的には、アメリカはミネソタからイリノイおよびバージニア等北部諸州、ヨーロッパ北部、カナダ、中国大陸に広く分布し、オーストラリア、南アフリカ、中部アフリカ、東アフリカなどの高地にも分布し、全世界の温帯域を中心に広く生息している[40]。

2．寄主植物

日本における寄主植物は多く、34科100種以上を数え、栽培作物の中で寄生の多いものは、ニンジン・ゴボウ・ジャガイモ・トマト・キュウリ・メロン・サントウサイ・ホウレンソウ・チシャ・パセリー・ミツバ・ダイズ・アズキ・インゲン・ラッカセイ・エンドウ・クローバ類・ハッカ・テンサイ等と多い。寄生を受ける雑草には、ハチジョウナ・タンポポ・ヒメスイバ・エゾノギシギシ・イヌタデ・アブラナ・スカシタゴボウ・イヌガラシ・ナギナタコウジュ・アカザ・ハコベ・ツメクサ・オオバコ等多数あり、一般の畑に普通に見られる[7,15,17,24,25]。

寄生しない作物は、イネ科の他、スイカ・コンニャク・アスパラガス・サツマイモ・ワタ等少数しかない[13]。これらの内でイネ科のムギ類・トウモロコシ・牧草などは北海道の畑作において輪作の中に組み入れて線虫密度を低下できる有効な作物である[7]。スイカには寄生しない品種が多い中で「乙女」にはわずかな寄生が認められている[18]。

野生植物ではトクサ・ワラビに寄生しない。また、マリーゴールド・クロタラリア等は寄生した線虫が幼虫態にとどまり成虫になれない、いわゆる捕獲植物として有効なものである[7,38,39]。

3．被　　害

1）作物の症状

根の生長点付近に侵入した第2期幼虫の頭部口針から出される分泌物の刺激により、巨大細胞ができ、さらに細胞の異常増殖により“こぶ”ができる。また、こぶから多数の細根がでて、分岐するのが本種の特徴である。“こぶ”の大きさは作物によって異なり、ラッカセイ・アズキ・エンドウ・ゴボウ・トマト・ニンジン・テンサイではジャガイモ・クローバ類よりも大きい。

根菜類では細根が多くなり、生長点を加害されると寸づまり状態となり、品質面での被害が大きい。

地上部の症状としては、線虫密度の高い場合には生育は劣るが一般的にははっきりしない。

*）高倉重義（北海道立北見農業試験場）・湯原　巌（元　横浜植物防疫所）
Shigeyoshi TAKAKURA and Iwao YUHARA: The northern root-knot nematode, *Meloidogyne hapla* CHITWOOD.

2）作物の被害

千葉県や埼玉県ではラッカセイを連作すると減収することが多い。その原因として、ネコブセンチュウ、黒渋病、褐斑病などが知られるが、そのうちキタネコブセンチュウによるものが約半分とされる[30]。本線虫発生圃場では、7月には茎葉が黄変して生育は停滞するが、連作するとその初期から生育不良となり、3～4年連作では約30%減収する[10,41]。

テンサイの直播栽培では稚苗期に寄生を受けるため枯死したり生育不良となり、根こぶ指数50で23%、100で44%の減収となる[26]。しかし、ペーパーポット育苗による移植栽培では線虫の侵入が遅れるため、被害回避の効果が大きい[33]。

マメ類ではエンドウ・アズキの被害が大きく、根こぶ指数100では約50%の減収となった[31]。

ニンジン・ゴボウでは生育不良による減収とともに、寸づまり・分岐根などの奇形による品質低下が大きく、商品としては収穫は皆無となることがある。また、商品化率80%を得るには、播種時の線虫密度2～3頭／生土25g以下でなければならない[32]。

ジャガイモの被害については、北海道では根こぶ指数50で約20%の減収、長崎県では収量低下とともに“こぶ”塊茎の発生が認められている[8]。

アカクローバー・アルファルファなどのマメ科牧草では線虫密度が高い場合、著しい生育不良となる[14,34]。

線虫の寄生・被害と土壌条件との関係では、火山灰土・砂壌土＞壌土＞泥炭土＞埴壌土＞埴土の順、すなわち粘土含量の少ないほど甚だしくなる[12,29]。また、土壌粒子が42～80メッシュで寄生が多く、粘土質でも団粒化すると寄生が多くなる[12]。一方、火山灰土では土壌固相の割合が低いほど、線虫の寄生・増殖が多く、被害も甚だしくなる[42]。また、火山灰土壌ではC／N率が高いほど、線虫密度が高まり被害も大きい[43]。

4．生　　態

1）繁殖方法

ひも形の第2期幼虫が寄主植物の根に侵入し、第3期幼虫までは雌雄ともに同様の発育経過をたどり、その後に分化して雌は球形、雄はひも形となる。このように、雌雄異体であるが、単幼虫で継代飼育を続けても繁殖力は低下せず、環境耐性が大きく孵化しない褐色卵嚢の生成にも雄成虫は関与しない[9]。このように、雄の役割は明らかにされていない。

2）生活環境条件

寄主への侵入適温は15～20°C、生育適温は20～25°Cで、30°C以上では寄生が著しく減少する[1,18]。

しかし、低温耐性は強く、北海道のように地温マイナス5°C以下の寒冷地でも土壌および寄主内で卵および幼虫態で越冬できる[28]。このように、本種は明らかに北方型の線虫である。

環境条件としては土壌の固相・液相・気相のバランス、土壌中の孔隙量および孔隙の大きさが、線虫の移動・寄生に適したものでなければならない。火山灰土・砂壌土で寄生が多く、粘土質土壌においても腐植を多くし、団粒化した場合に寄生が多いのは、こうした物理的条件が適しているためと考えられる[12,28]。

3）野外における生態

年間の発生消長：千葉県では土壌中で卵と第2期幼虫で越冬し、ラッカセイでは寄生して約3週間で成虫になり、播種後1カ月毎に土壌中の幼虫密度が高まり、年間4世代を経過すると考えられる[41]。

北海道の場合、土壌中では卵・第2期幼虫で、アカクローバの根中では幼虫各態で越冬する。土壌中の孵化幼虫のピークは5月にみられ、寄主に侵入して8月上旬までに1世代を終わり、以後2回目の寄生をするが露地ではほぼ2世代経過する。寄主作物の生育期間、気象条件、栽培環境等によって異なるが、土壌中の第2期幼虫のピークは、春播作物では5～6月と9～10月の2回、越冬したクローバでは7月下旬にもピークがある[28]（第1図）。

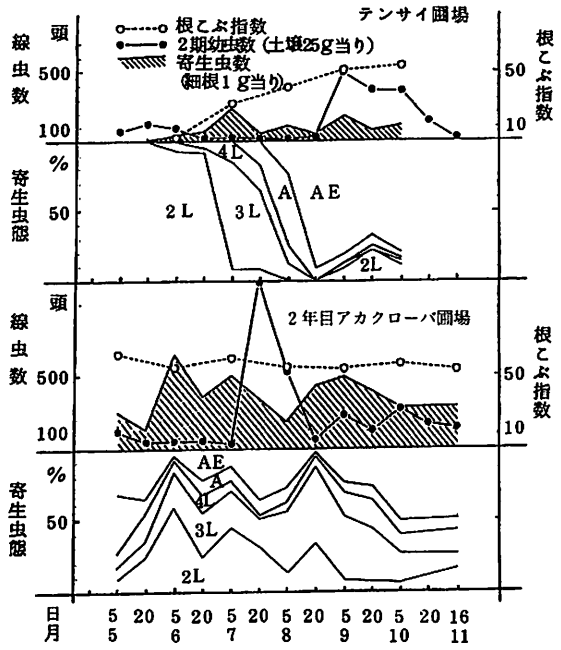
このように、線虫密度の消長は地域および寄主植物等によって異なるが、いずれの地域でも裸地および非寄主植物畑では夏の密度低下が著しいことからみて、幼虫の生存期間は高温条件では短く、越夏する幼虫は少ないと考えられる[28,44]。

線虫の伝搬は一般的には農機具等による付着土壌や残根により起こるが、ツクネイモ等の栄養繁殖の作物では種いもに寄生した成・卵・幼虫態で越冬し、休眠状態を経た卵からの孵化幼虫が新たな感染源となる[11]。

雑草に寄生して生存するものも多く、非寄主作物の栽培による耕種的な防除効果を低下させる。

線虫の増殖率：成熟した雌成虫はゼラチン質の卵嚢を根の組織外に形成し、数百の卵を産む。

圃場での増殖率は栽培前の線虫密度によって異なり、比較的低密度では寄主植物の生育も旺盛なため増



第1図　北海道におけるキタネコブセンチュウの発生消長
小清水町、1964、2L：第2期幼虫、3L：第3期幼虫、
4L：第4期幼虫、A：雌成虫、AE：蔵卵雌成虫。

殖率は約10倍になるが、寄主植物の生育が劣るような高密度条件では増殖率は低く、栽培前よりも密度が低下することもある[29]。

5．防　　除

1）抵抗性品種

アルファルファVernal系「M-9」、アカクローバの北海道在来「月寒」はかなりの抵抗性がある[35,37]。テンサイ野生種 *Beta webbiana*（WB11）は強い抵抗性を示す[36]。

エンドウの「はまかぜ絹鞘」、「利根」、「白花つる無」、アカクローバの「ハミドリ」は根こぶは少ないが成虫に達するものも多く抵抗性ではない[23]。以上のように、抵抗性品種として実用に供し得るものは少ない。

2）輪　作

サツマイモ、スイカ、オカボ、トウモロコシ、ムギ類などの非寄主作物を組み入れた輪作を行えば線虫密度が低下し、後作の被害は回避される。しかし、線虫密度の復元が早いため、非寄主作物の栽培を2年以上連続するか、好適寄主作物は3年に一度の栽培などが適当である[16,20,21,41]。また、非寄主作物栽培の効果を高めるためには、感受性の雑草の除去も重要である。

3）その他の耕種的方法

クロタラリア・スペクタビリス、マリーゴールド野生種の根・茎葉（400～800kg/10a）の施用、ケンタッキーブルーグラスの栽培または茎葉の施用により、線虫密度は次第に低下する[38,39]。これらの機作については、殺線虫成分によるもの、拮抗微生物の増殖に好適な環境をつくる等の働きが考えられている。

線虫の天敵微生物として、千葉県の例では *Monacrosporium ellipsosporum*, *Arthrobotrys dactyloides* が線虫捕捉菌として密度抑制に関与している[19]。また、寄主特異性をもつ *Bacillus* sp.（＝*Pasteuria* sp.）がラッカセイ畑のキタネコブセンチュウに45%～75%の寄生をしていた[5,22]。これらの菌の積極的な利用方法については、今後の研究に待たなければならないが、有機物などの施用によって菌の増殖環境の改善を図ることも必要と考えられる。

4）殺線虫剤

裸地には、D-Dなどの油剤を播種の2週間位前に灌注処理するか、作物収穫後の秋期処理が有効である。処理は地温が10°C以上の時期に行い、処理後約2週間後にガス抜きをする必要がある。

播種時の処理としては、オキサミル粒剤などの播種直前の土壌全面混和処理が有効である。

引用文献

1）Bird, A, F, & Wallace, H, R, (1965) Nematologica **11**, 581-589.
2）後藤　昭（1971）九病虫研会報 **17**, 78-80.
3）後藤　昭（1972）日線虫研誌 **1**, 9-13.
4）後藤　昭（1984）関東病虫研報 **31**, 178-179.
5）萩谷俊一・岡本好一・石井良助（1982）日線虫研誌 **11**, 44-45.
6）一戸　稔（1955）応動 **20**, 75-82.
7）一戸　稔・湯原　巌（1956）日生態誌 **6**, 24-28.
8）井上　平（1975）長崎農試研報 **3**, 48-59.
9）Ishibashi N. & Kondo E. (1976) Jpn. J. Nematol **6**, 35-38.
10）石川元一・熊倉喜八郎（1974）埼玉農試研報 **35**, 69-81.
11）河村貞之助・平野和弥（1961）日植病報 **16**, 7-15.
12）川島嘉内（1961）北日本病虫研報 **12**, 95-96.
13）川島嘉内・酒井　豊（1969）福島農試研報 **6**, 69-74.
14）氣賀澤和男（1965）北日本病虫研報 **16**, 100-101.
15）工藤　磬・八重樫隆志・小宮書之助（1966）明大農研報 **19**, 27-29.
16）木村　宏・高倉重義（1961）北日本病虫研報 **12**, 102-103.
17）小宮書之助・工藤　磬・八重樫隆志（1964）明大農研

報 17, 9-11.
18) 増田安弘・知脇勝久 (1972) 園芸雑 41, 265-271.
19) 三井 康・吉田 猛・岡本好一・石井良助 (1976) 日線虫研誌 6, 47-55.
20) 武笠耕三 (1941) 北農 8, 185-190.
21) 武笠耕三 (1957) 北農 24, 239-244.
22) 西澤 務 (1983) 研究ジャーナル 6(7), 22-28.
23) 岡本好一・西澤 務・千本木市夫・高橋兼一 (1979) 関東病虫研報 26, 141-143.
24) SAIGUSA, T. & MATSUMOTO, Y. (1961) 植防研報 1, 84-88.
25) SAIGUSA, T. & MATSUMOTO, Y. (1970) 植防研報 8, 63-64.
26) 佐々木篤太・木村 宏・高倉重義・桐山優光 (1962) 北日本病虫研報 13, 31-33.
27) 高倉重義・手塚 浩 (1963) 北日本病虫研報 14, 116-117.
28) 高倉重義 (1967) 北農 34(12), 33-47.
29) 高倉重義 (1984) 北日本病虫研報 35, 176-179.
30) 高橋芳雄 (1971) 千葉農試研報 11, 1-12.
31) 手塚 浩・高倉重義 (1962) 北日本病虫研報 13, 123-124.
32) 山田英一 (1991) 北海道農業試験会議資料.
33) 湯原 巌 (1965) てん菜研報 補 5, 147-151.
34) 湯原 巌 (1965) 北日本病虫研報 16, 92-93.
35) 湯原 巌 (1966) 北日本病虫研報 17, 98.
36) 湯原 巌 (1968) てん菜研報 補 9, 169-172.
37) 湯原 巌 (1968) 北日本病虫研報 19, 101.
38) 湯原 巌 (1971) 北日本病虫研報 22, 62.
39) 湯原 巌 (1972) てん菜研報 補 13, 201-205.
40) 横尾多美男(1972)植物のセンチュウ(2), 誠文堂新光社, 東京, 195pp.
41) 吉田 猛 (1966) 農及園 41, 478-482.
42) 吉田 猛・宇田川 理・三井 康 (1967) 関東病虫研報 14, 143.
43) 吉田 猛 (1968) 関東病虫研報 15, 126.
44) 蔵原敏夫 (1983) 九病虫研会報 29, 121-123.

リンゴネコブセンチュウ*

事　始　め

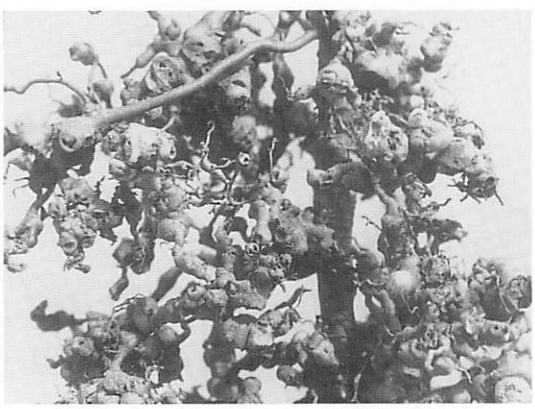
1957年（昭32）から畑作振興の一環として、土壌線虫検診事業が開始され、長野県でも畑作物、花卉、野菜、果樹等の線虫調査と線虫防除が実施された。

国庫補助による大規模な線虫防除対策の具体的内容は、1）土壌および作物を採集して、線虫を分離、抽出して、種の同定を行う、2）線虫の寄生性の調査-寄主植物の確定、3）新しく登場したD-D、EDB剤等による有害線虫の防除法の確立、であった。

1958年(昭33)、塩尻市のリンゴ栽培園で、異常樹が見られた。毎年、生育が極端に悪く、果実肥大も極端に劣るという。根を掘って観察したところ、根にはマッチ頭大のコブが重なり合うように多数着生し、新根がほとんど見られなかった。

このコブは、根頭癌腫病やメンチュウ、アブラムシなどによる被害根とは明らかな違いを示した。即ち形が小さく、粒が揃っていること、更に、コブの中央に穴のあいているものが多いなどである（第1図）。

穴のないコブも、解剖してみると、その中央に、ケシ粒大の乳白色の物体が存在する。ネコブセンチュウの雌成虫であった。樹勢の衰退の原因を線虫の寄生、加害によるものであると推定した。



第1図　リンゴネコブセンチュウの寄生によりこぶこぶになったリンゴの被害根

種の同定

そこで、種の同定に着手した。会陰部の指紋様の模様（会陰紋―perineal pattern）に大きな特徴があった。クチクラが厚く、幻器（phasmids）が大きく、陰門隙は小さく、陥没ぎみである。

鉢を使っての接種試験による寄生性の検討でも、寄主範囲が極めて狭い。

Patternの形状や寄生性から判断し、既知種に該当するものが見当たらず[6,7,8]、「新種」ではないかと考えた[8,9]。

しかし、慎重を期す必要がある。小職は、まだ線虫分類の門外漢であった。アメリカ農務省のA. L. TAYLOR氏にperineal patternの顕微鏡写真を送って同定を依頼した。その結果、*Meloidogyne incognita*（サツマイモネコブセンチュウ）か、*M. arenaria*（アレナリアネコブセンチュウ）という回答を得た。TAYLOR氏は、当時、ネコブセンチュウの世界的権威であった。権威には「門外漢」として最敬服したが、回答結果には納得しかねた。

たまりかねて、再度、同定依頼を試みた。今度は雌成虫のホルマリン漬標本を送付した。しかし、結果は、前回と同様な回答しか得られなかった。この線虫が新種との確信を持っていただけに失望は小さくなかった。

反省すべき点も多くあった。patternや寄生性だけでは説得力に欠け、客観性に乏しいのは否定できない。

そこで、分類形質のすべてを検討し[1,2,3,4,5,22,24,27]、新種の記載に必要なデータを集積することに傾倒した。標本採取も、北海道、青森、岩手、秋田、福島、群馬、山梨、栃木、埼玉に直接出かけ、あるいは標本の送付を受け、長野県は塩尻市以外の20数カ所から線虫を集めた。対象の植物も、リンゴ以外にモモ、ブドウ、サクラ、クワ、クリ、カエデ、シラカバ等に広げた。

数百枚のプレパラートを作成し、顕微鏡写真を撮り、patternだけでも、かなり部厚い「アルバム」となった。徹底的な文献調査を重ね、本線虫が既知種とは明らかに別種であることに確信を深めた。

1969年（昭44）伊藤・大島・一戸の共著で、

---

*）伊藤喜隆（元 長野県園芸試験場）
Yoshitaka ITOH：　The apple root-knot nematode, *Meloidogyne mali* ITOH, OHSHIMA & ICHINOHE.

Meloidogyne mali の学名を創り、新種を記載した[21]。この線虫を「発見」してから、10年が経過していた。

形態の特徴：雌成虫の体形は変異が大きい。若い根に着生した個体は首が長く、西洋ナシ型を呈するが、古い根（2～3年）では、球形あるいはタマネギ型で、首は短いのを普通とする。

成熟雌の体環は明瞭で、クチクラは極めて厚く硬い。古い根に寄生した個体ほど、より厚い傾向を示す。口針節球は、よく発達し、中部食道球も大きい。会陰紋はアーチが低いものが多く、巨大な幻器をもつ。二つの幻器を繋ぐ下垂状の連結線は明瞭で太く、その反対、上側にも細い線が見られ、楕円形状に平担な空白部位がある。

側線は太い波状、あるいは背側と腹側の体環の縫合線状で、明瞭に認められる。体環の間隔は密で、その線は細い。背部、腹部の線ともにスムーズな個体が多い。陰門は小さく、少し陥没ぎみで、幅は、二つの幻器の間隔よりやや狭い（第2図）。

雄は大型で、尾が短い。幼虫は、やや短く、尾部が太く短い。尾の先端部近くで、2～3カ所くびれる。

分　　布

長野県ではリンゴ、モモ、ブドウ、カエデ、サクラから本種を確認し、他の地域では、東北、北海道のリンゴ、寒冷地のサクラ、シラカバ、長野県のクワで本種の寄生を認めた（第1表）。

第2図　リンゴネコブセンチュウ雌成虫の会陰紋

第1表．リンゴネコブセンチュウの発生地

樹種	場　　所
リンゴ	長野県　三郷村　塩尻市　波田町 山の内町　豊野町　豊田村 牟礼村　佐久町　長野市(2) 須坂市(2)　岡谷市　小諸市(2) 長門町　松本市　大町市
	北海道　青森県　秋田県　福島県 栃木県　群馬県　山梨県
モモ	長野県　塩尻市（須坂市）
	福島県　埼玉県
ブドウ	長野県　塩尻市　長門町　長野市(2)
クワ	長野県　大町市　茅野市　山の内町
サクラ	長野県　塩尻市　波田町
	群馬県
カエデ	長野県　須坂市　三郷村
シラカバ	岩手県　盛岡市
ラジノクローバー	長野県　長野市

発生生態と被害

発生生態：リンゴ、モモ、ブドウでは長野県以外でも、多くは火山灰土壌に多発し、一部、沖積土などに発生が見られる。長野県の発生地帯では、前作物にクワを栽培した所に、本線虫が見られる場合が多い。

養蚕農家の古老によると、昔は、コブの付いたクワ苗を、線虫の寄生したものと知らずに植え付けることがあったと言う。これらのことから、リンゴ、モモ、ブドウに発生する本線虫の起源はクワに由来したと推定され、クワには、原野のカイドウから来た可能性がある。

桑園やリンゴ園の跡地を苗圃にして、リンゴ、モモ、ブドウなどを育苗し、そこで線虫の寄生した苗木を、本圃に移・定植した線虫伝播の事例を、長野県で追跡、例証できた。

水田あるいは野菜類の栽培跡地のリンゴに本線虫の発生が認められる場合も、リンゴの苗木によって持ち込まれたと考えるのが妥当であろう。イネや野菜類を寄主とするネコブセンチュウは、*Meloidogyne arenaria*、*M. hapla*、*M. incognita*、*M. javanica* であり、これらはリンゴに寄生せず、*M. mali* はイネ、野菜類に寄生しないからである。

寄主植物：果樹園地で、ネコブセンチュウの発生跡地に他作物を作付けする場合や、また、その逆の場合において、その線虫の種類と寄主範囲を確認することが肝要である。耕種的あるいは物理・化学的な線虫防除の基礎資料を提供する上から必要である。

本線虫の寄主は、リンゴ、モモ、ブドウ、クリ、クワ、サクラ、山野の植物ではシラカバ、バラ、カイドウで、特に、リンゴ(カイドウ類)、クワ、サクラでは寄生が多く見られる。ナシ、アンズ、カキでの寄生は皆無であった。

野菜類を含む草本植物では、唯一、ラジノクローバーに若干、寄生が認められた以外、他植物では全く寄生が見られず、特異的な線虫といえる。

リンゴおよびその近縁植物の本線虫に対する感受性を検討した。マルバカイドウ(栄養系と結実系)、エゾノコリンゴ、ロブスター、アノルデアーナ、プラテカパー、ナガサキズミ、コバノズミ、リンゴの実生の鶴の卵、東北4号、国光、旭、恵、紅玉、倭錦、東北3号、ゴールデンデリシャス、印度、スターキング、翠玉など、各数本ずつを供試した[12,14,26]。

結果は、すべての供試植物に多数の線虫寄生を認め、供試植物間に、寄生・感受性の有意な差異を見いだせなかった。もちろん、線虫抵抗性らしき形質も見当たらない。

寄生生態：卵、幼虫、雌成虫、雄成虫とも普通に観察され、雄成虫の検出頻度は *M. incognita* や *M. javanica* などよりも高い。永年性植物や多年性の宿根植物は経年的に根が生育を続けるため、根のゴール(gall、根こぶ)内には周年、未成熟、成熟の雌虫が存在し、成熟雌はゴール内に卵のう物質を排出して産卵を始め、多くは、ゴールの先端が破れ、卵のうを外に出し、産卵している。

卵のう周辺には数頭の雄成虫の集まっているのが観察された。

土中には第2期幼虫が多数認められる。以上のことから推定し、特定の越冬虫態は無いと考えて間違いない。

本線虫の発育は、地温12°C以上で開始されることを確認した。

1年生マルバカイドウを供試し、定期的に抜きとって本線虫の生活環を観察した。6月下旬からゴールの形成が始まり、ゴール内に肥大し始めた幼虫も確認した。7月下旬には成熟雌虫を認め、ゴール内に卵のうを産出するのが見られた。8月初旬から、卵のうをゴールの外に産出するのが多くなり、産卵を開始した。この頃から雄虫が雌虫の尾部附近に集まり始める。

産卵は10月下旬に最大となり、孵化幼虫は9月中旬から認められた。この結果は、線虫の寄生していないマルバカイドウを、本線虫汚染土に、早春、植え付けた試験によるが、線虫が既に寄生したマルバカイドウでは、線虫の発育開始と産卵時期は早くなる。

これらのことから推定して、リンゴ栽培地域での本線虫の生活環は、一般に、年1.5～2回と考えられる。

被害様相：線虫の侵入は、細根の先端部の生長点附近になるが、ゴールの形成は、細根先端より少し上部で開始され、根の中心柱を軸として、やや紡錘状に肥大し、漸次、丸く膨れ、根中心部から横に肥厚する。

ゴールがマッチ頭大になる頃からゴール外に卵のうが排出され、産卵が開始される。卵からの幼虫の孵化終了後、雌成虫は死滅し、その位置が穴となって残る。本線虫寄生根の典型的な病徴の一つである。

卵のう内で孵化した幼虫の大部分は、土中に游出して、別の新しい根を求め、侵入、寄生を始めるが、一部は、近くの組織に移り、定着、発育してゴールを形成する。

多数の線虫の寄生と、それら線虫の発生の繰り返しによる、ゴール形成の増大、累積によって、根はショウガ根のような肥大様相を呈する。線虫加害の進行に伴い、新根の出現を見なくなり、根は活力を失い老化する。

本線虫の寄生・加害は、根の組織の破壊、毒素と称される細胞分解酵素などの分泌、細胞の養水分の吸脱などによって、細根の枯死、根の衰弱を生じ、土壌中からの養水分吸収機能を極端に悪くし、最悪の場合は停止させる。

地上部植物体は、肥料・水分等を根からの吸収、移送に依存しているため、線虫加害による根の機能障害は、いわゆる“肥料不足”や水分欠乏状態を招き、樹勢が衰退する。

この結果、リンゴ、モモでは新梢の伸張が悪くなり、葉は小さい。果実の肥大も悪く、果肉は硬い。果実の着色は早まるが、収量は劣る。

本線虫の加害による樹体の枯死は未見であるが、線虫に寄生された果樹は、慢性的な生育不良と収量の減退で栽培を放棄、あるいは伐採される例は多い。その跡地に植え付けられた樹も同様な樹勢低下をきたし、

根を調査して、初めて線虫による被害と解る例もある。その後は、野菜類の栽培などに切り替わる場合が多い。

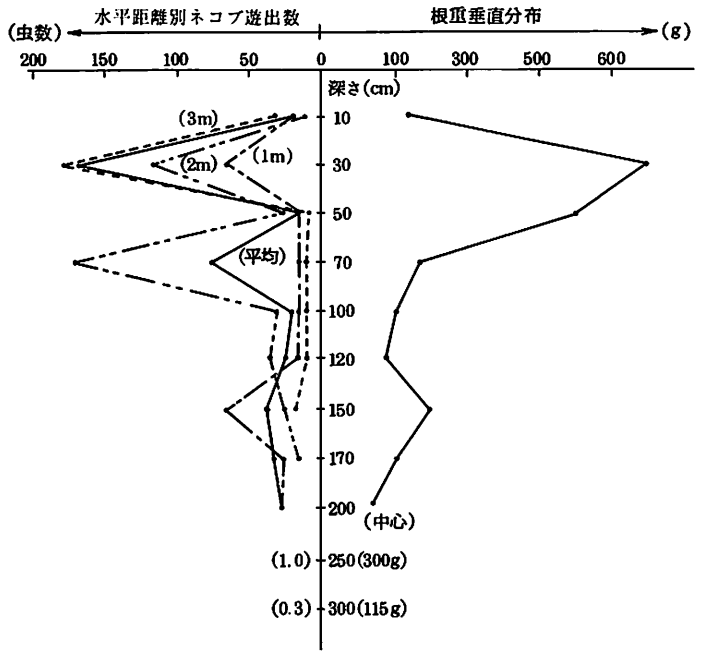
果樹園内の線虫分布：リンゴおよびブドウ園での線虫寄生樹の分布に、一定の規則性は見出せない。点在的か、一方に偏った発生などが多く見られる。これは、線虫の寄生した苗木による持ち込みや、前作の線虫加害樹の跡地などが線虫発生源となり、移動、拡散した結果と推察される。

傾斜地では、縦方向の帯状に線虫寄生樹の分布の認められる事例もある。これは、上方の寄生樹の線虫が、雨水や、土壌流亡によって移動、定着したものと考えられる[14]。

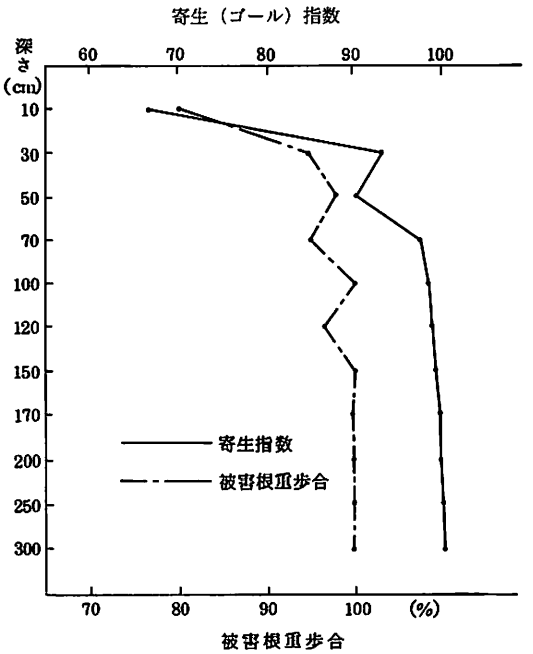
樹冠内の線虫分布：リンゴ、モモおよびブドウでは、根の垂直・水平分布は異なっても、根のゴール寄生度と土壌中の本線虫第2期幼虫の密度との関係は高い相関を示す。また、根量と土壌中の線虫密度もよく一致する。

一樹で全根系の⅓～½が部分的に寄生されていることがある。この場合は、恐らく、隣接の被害樹からの線虫移動、感染の結果と思われる。

水平分布：リンゴの細根量は、深さ10～50cmでは幹から2～3mの部分がもっとも多く、次いで、深さ70～120cmでは幹から1～2mの位置に多い。土壌中の本線虫第2期幼虫密度とゴール着生指数も、細根の水平分布と比例した（第3図）。



第3図　根の垂直分布とネコブセンチュウ遊出数（桔梗ヶ原）



第4図　土壌の深さ別に見たリンゴ樹のリンゴネコブセンチュウ被害根の分布

垂直分布：リンゴの細根量は、深さ30～50cmの部分で多く、土中の線虫検出数の多いのも、同じ位置である。

しかし、ゴール着生数は、根の発育旺盛な、深さ10cm部で少なく、30cm部から急激に高くなり、300cm部まで高い（第4図）。

また、ゴール内の雌成虫の大きさは、深度を増すにしたがって大きく、球形あるいはタマネギ状となり、300cm深度の雌成虫も健全で、産卵も可能であることを確認した。

この調査では、本線虫の垂直生息限界を、深度300cm部としたが、これは、根の深部分布の限界のためであり、根が300cmよりも深く伸張、存在が可能であれば、

本線虫も、そこで充分、生息できると考える。

防除法

本線虫の寄生、加害中の果樹の線虫防除は、薬害の危険があって、燻蒸剤は使用できない。薬害の心配がなく、効果的な殺線虫剤と、その処理技術を確立した。DBCP剤（ネマゴン、ネマセット等）の土壌処理である。しかし、本剤は、現在、健康阻害を理由に、製造が中止され、購入、使用の途が断たれた。DBCP剤による防除法を参考までに記す。

果樹の生育中の薬剤処理では、根を出来る限り切らないように心がける。次に、根量の多い、つまり線虫密度の高い場所に、充分な量の薬剤を到達させる必要がある。傾斜地では動力噴霧機による注入がよく、それ以外の場所では、40～50cm間隔の溝処理が適当である。薬量は㎡当たり乳剤8 m*l*を300*l*（1樹当たり）の水で希釈して、これを幹を中心とした20～25㎡に処理する。その後、覆土する[10,11,13,15,16,17,18,19,20,23]。この2方法とも処理後は、よく鎮圧する。

本線虫の生息が確認された圃場では、植え付け前に殺線虫剤処理を行うことがもっとも望ましい。燻蒸剤（D-D、テロン）が使用でき、効果的である。

傾斜地では土壌の流亡による線虫の伝播、被害の拡大が考えられるので全面を草生栽培にすることが必要である。また、良質な有機物は線虫の増殖を抑制する作用が実証されている。

今後の問題

果樹の生育中に処理が可能で、薬害の危険性皆無の、乳・液状タイプの殺線虫剤の開発が望まれるところである。

至近距離にあると思われるのが、ホスチアゼート剤（ネマトリン）であろう。有機燐系の殺線虫剤でネコブセンチュウ防除には卓効がある。浸透性が強い。現在の登録・適用範囲はキュウリ、トマト、ナス、タバコのネコブセンチュウで、1％粒剤となっている。低毒性で分解も早いため、液状タイプのホスチアゼート剤が作られても、薬害、健康阻害、環境汚染などの危険性は小さいと思われるが、その他の新薬剤も含め、試験の必要がある。

線虫抵抗性台木の探索と育種が必要である。更に、本線虫に殺線虫活性を持ち、しかも土壌保全効果のある、匍匐性対抗植物の検索も望まれる。それはサツマイモネコブセンチュウの防除に有効な、野生種の地這いラッカセイの類である。

附記

ネコブセンチュウの分類では、最近、生化学的手法が導入され、数個体の雌標本で、迅速、厳密な同定が可能となった。数種酵素の電気泳動によるアイソザイムパターンの比較である。リンゴ、オウトウ寄生線虫群（*M. mali*）とクワ寄生の線虫群は、形態的に類似するが、別（新）種の可能性が出てきたという。リンゴ、オウトウ寄生個体群は4種酵素でクワ寄生個体群との間に差異が見られ、クワに対し、卵のうを形成しない（奈良部・百田・大島，1991）。

引用文献

1）Chitwood, B. G. (1949) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **16**, 90-104.
2）Franklin, M. T. (1961) J. Helminth., R. T. Leiper suppl. 85-92.
3）Franklin, M. T. (1965) Nematologica **11**, 79-86.
4）Franklin, M. T. (1957) Nematologica **2**, suppl., 387S-397S.
5）Goodey, J. B. (1959) Nematologica **4**, 211-216.
6）一戸　稔（1955）応動　**20**, 75-82.
7）一戸　稔（1956）日生態誌　**6**, 24-28.
8）伊藤喜隆（1960）農業時報　**42**(9), 1-10.
9）伊藤喜隆（1960）長野園試病虫部成績　139-180（謄写）.
10）伊藤喜隆（1960）主要植物寄生性土壌線虫に関する研究（日植防編），pp. 75-82
11）伊藤喜隆（1960）長野園試報　**2**, 45-50.
12）伊藤喜隆（1961）長野県園試病虫部成績　pp. 3-26（謄写）.
13）伊藤喜隆（1962）農薬　**9**（5）, 58-63.
14）伊藤喜隆（1962）長野園試病虫部成績 pp. 121-145（謄写）.
15）伊藤喜隆（1963）長野園試病虫部成績 pp. 1-10（謄写）.
16）伊藤喜隆（1964）長野園試病虫部成績 pp. 1-16（謄写）.
17）伊藤喜隆（1967）植物防疫　**21**, 414-417.
18）伊藤喜隆・広瀬健吉（1960）長野園試病虫部成績　**2**, 45-50（謄写）.
19）伊藤喜隆・広瀬健吉（1961）関東病虫研報　**8**, 66.
20）伊藤喜隆・広瀬健吉（1968）関東病虫研報　**15**, 129.
21）Itoh, Y., Ohshima, Y. & Ichinohe, M. (1969) Appl. Entomol. Zool. **4**, 194-202.
22）弥富喜三・西澤　務（1958）植物寄生線虫（植防叢書）. 日本植物防疫協会，東京，29-37.
23）国井喜章・伊藤喜隆（1965）線虫とその防除．その2．シエル化学，33-50, 93-111.
24）三枝敏郎（1957）応動昆　**1**, 238-243.

25) SASSER, J. A. (1952) Pl. Dis. Reptr. **36**, 84-86.
26) 塩川晴寿・石川五郎・桑名寿一 (1960) 蚕糸研究 **34**, 23-35.
27) TAYLOR, A. L., DROPKIN, V. H. & MARTIN, G. C. (1955) Phytopathology **45**, 26-34.
28) 横尾多美男 (1959) 土壌線虫. 明文堂, 東京, 541pp.

キタネグサレセンチュウ*

はじめに

キタネグサレセンチュウは寒地系のセンチュウとされるが、世界各地から記録され、ヨーロッパ、カナダ、アメリカ、エジプト、インド、日本、オーストラリア、ニュージーランドや南アフリカ、南アメリカ、フィリピンなどまで、広く寒帯から熱帯域にかけて分布している[9]。我が国での分布については、後藤の研究があり、北海道から本州にかけては連続的に分布し、四国、九州では点在型の分布を示す[11]。

本種は単純な生活環を持った内部寄生性のセンチュウで両性生殖をし、雌は受精後、根内または土壌中に産卵する。最初の脱皮は卵の中で行なわれ、第2期幼虫が卵からふ化してその後3回の脱皮を経過して成虫となる。増殖の適温は24～25°Cとされ[21,22]、15°Cでも土壌から根への侵入は活発に行われることが認められている。1世代を経過するのに必要な期間は、30～86日で、30°Cの時に最も短期間である[21]。温度と生存期間については近岡の詳細な報告があり、土壌中では2～5°Cでほぼ5年間生存し、15°Cで3年5カ月、25°Cで1年9カ月生存した[3]。また、−20°Cでも数日間の生存が確認され、低温耐性が高いことが明らかにされている。キタネグサレセンチュウの寄主植物に関する報告は多く、CORBETTは350種以上に及ぶとし[9]、近岡は48科177種を調べて、非寄主植物はわずかに4種と記録するなど[4]、極めて寄主範囲が広い。大部分の農作物に寄生するが、必ずしも被害に結びつくとは限らない。

キタネグサレセンチュウによる普通作物および野菜類の被害は、ニンジン、ゴボウ、ダイコンなどの根菜類で多く、ニンジンやゴボウでは、品質低下だけでなく、収量の低下も知られている。根菜類以外では、トマト、レタス、フキなどの被害例が知られる。

1．ダイコンでの発生生態および被害

(1) 被害症状：キタネグサレセンチュウによるダイコンの被害は、近岡[1,2,5]、大林[29]などの報告に詳しい。被害の大部分は収穫時に肥大根の表面に生ずる加害斑が商品価値を低下させることによる。加害斑は、ダイコンの表皮組織に初め微細な乳白色斑として現われ、その後次第に拡大して、大きいものでは4～5㎜の不正形の白濁斑となる。拡大した病斑は、その中心に褐色の小斑点を生じ、これが進行すると中心部から裂開して黒変する。

加害斑が初期の白濁斑症状のままで、しかも少数ならば被害は目立たず、商品としても問題はない。しかし、症状が進行して黒変し、また、その密度が高くなると著しく外観を損ない、肌の白さを売り物にするダイコンでは、商品価値が失われる。

(2) 密度と被害：ダイコンのキタネグサレセンチュウによる被害の程度は、土壌中のキタネグサレセンチュウ密度と収穫時期に左右され、密度が高いほど、また収穫時期が遅くなるほど被害は大きくなる。したがって、土壌中のキタネグサレセンチュウ密度から推定する被害程度には幅がある。キタネグサレセンチュウの密度とダイコンの被害度の間には高い相関があること、被害の多い年、通常の年および少ない年では回帰式がそれぞれ異なることが知られている[7,8,29]。実用的な要防除密度は10頭/50ｇ程度（ベルマン法）と推定され[29]、ダイコンのキタネグサレセンチュウ防除の困難さは、まさにこの要防除密度の水準の低さにある。

(3) 発生消長：キタネグサレセンチュウは、作物の細根などの伸長交替に伴って、土壌と根の間を移動しており、土壌中の密度が必ずしも作物体内の生息密度を示すものではない。しかし、作物が収穫されて根の分解が進むと土壌中に出てその密度は上昇する。神奈川県の三浦半島で行なわれている年間3作物の輪作体系下での年間発生消長は、春キャベツ収穫後の土壌中密度が最も高く、スイカ栽培期間中に低下するが、ダイコン栽培で再び増加傾向を示すのが一般的である。すなわち、増殖率は春キャベツで最も高く、ダイコンがこれに次ぐが、スイカでは顕著な増殖が認められない[6,29]。キタネグサレセンチュウの増殖適温は24～25°C

*）大林延夫（神奈川県園芸試験場）・三井　康（北海道農業試験場）
Nobuo OHBAYASHI and Yasushi MITSUI: The northern root lesion nematode, *Pratylenchus penetrans* (COBB, 1917) FILIPJEV & SCHUURMANS STEKHOVEN.

とされており[21]、地温から見れば、ダイコンやキャベツの栽培時期よりスイカの生育期がより適温と思われる。しかし、温度が高くなると土壌中での死亡率が高まるとともに、スイカは好適な寄主であるにもかかわらず、その根量はキャベツやダイコンに比べて著しく少ないため圃場の生息密度が低下すると考えられる。年3作の輪作に対し、春キャベツを入れないで、ダイコンとスイカの年2作とする体系では、キタネグサレセンチュウ密度が年々低下する点を見ても、キャベツが増殖の役割を果たしていることがうかがえる[29]。

2．ニンジンでの発生生態および被害

(1) 被害症状：圃場での被害は、その一部が円形に生育不良になって発現することが多い。被害株は、根の先端が切れたような寸づまりとなり、その先に細根を叢生する。このため、肥大根は生育が劣って減収するほか、商品価値も低下する。山口が報告した8月播きの長ニンジンの被害の発生経過をみると、9月中旬頃、地上部に症状が認められない場合でも間引いた株の主根先端が枯死しており、10月上旬になると地上部の生育が衰え、葉の生気がやや失われて下葉の1～2葉が黄変するようになる。このような株を引き抜くと主根の先端が切れたようになり、その部分がやや肥大し、細根を叢生する。この細根は枯死したり黄変するものは少なく、大部分白色である。10月中旬には地上部の生育は停止し、地下部は先端から伸びた細根の多くが枯死し、それに代わって主根の中央部から細根を叢生する。11月になると、健全株では主根長が20cmに達するのに対し、被害株は根長10cmに満たず、細根はさらに増加するが大半は枯死し、残ったものも黄変することが多い[34]。近岡は、長ニンジンと短根ニンジンの被害を比較し、短根ニンジンは長ニンジンほど被害が顕著でなく、キタネグサレセンチュウの増殖率も低いことを報告している[5]。

(2) 密度と被害：土壌中のキタネグサレセンチュウ密度と被害の関係については、いくつかの報告があるが[5,13]、いわゆる寸づまり症状の再現には至っていない。圃場試験で寸づまり症状の認められた事例での密度は44頭/50g[34]、数10頭/50g[14]等がある。また萩谷らは被害許容水準をM級（100～170g/本）以上のニンジンの総収量が3t/10a以上得られ、かつ100g以上の本数がそれ未満の本数を上回ると仮定したとき、収穫時のキタネグサレセンチュウ密度は20.6頭で、この密度は播種時の密度に換算すれば9.0頭になるとし、これを要防除密度とした[15]。

(3) 発生消長：兵庫県明石市の夏まきニンジン地帯での調査によれば、本種の活動時期は春と秋で、土壌50gの密度が6月上旬150頭、8月上旬2頭、9月上旬5頭、11月上旬50頭、1月中旬50頭、3月下旬30頭という結果が得られている[35]。千葉県では、春まきの作型での初期密度は低いが、根部肥大とともに急激に密度が増加し、7月の収穫時には当初の10倍になったのに対し、夏まきでは8月下旬から密度が増加して播種12週後の11月上旬にピークとなり、その後はやや低下する傾向を示したと報告されている[15]。

(4) キクネグサレセンチュウによる被害との違い：ニンジンではキタネグサレセンチュウのほかに、キクネグサレセンチュウ（*Pratylenchus fallax*）による被害が知られるが、その症状はキタネグサレセンチュウの被害と次のように区別される[19]。加害斑はリゾクトニア菌による褐変症状に似る大小様々な黒褐色乾腐斑で、1㎜を越えるような病斑では縦に亀裂ができるのが特徴とされる。病斑は肥大根の全面に発生するが、どちらかといえば下端部に多い。7月播き短根ニンジン圃場における土壌中の本センチュウの発生消長は、播種後しばらくは密度の増加がなく、10月頃から急激に増加して1～2月頃に最高の密度になり、病斑が認められるのは11月以降になるという。また、11月のセンチュウ密度と1月の病斑発生との間には高い相関が認められている[19]。

3．ゴボウでの発生生態および被害

(1) 被害症状：センチュウ密度が高いと圃場の一部が坪枯れ状に生育不良となる。ネグサレセンチュウの侵入部位には、しみ状の褐点や亀裂が生ずる。センチュウの寄生部位は次第に腐敗が進行し、黒変したりくびれや寸づまりとなる。病斑が黒変したり、大型で楕円形の、あるいは不整形の斑点を生ずるものを、いわゆるヤケ症状というが、これの原因はキタネグサレセンチュウとフザリウム、リゾクトニア、ピシウムなどの土壌病原菌の複合的な感染によるものと考えられている[16,20,32]。一方、キクネグサレセンチュウによる根腐れ症状として、根が全体に黒褐色化し、表面が粗造となり、地下10～20cmの部位で岐根を生じ、著しく不整形となり、細根の腐敗により直根の伸長・肥大生長が阻害され、甚だしいものでは生育途中で枯死する

例があり、ヤケ症状と区別している[17]。

(2) 密度と被害：キタネグサレセンチュウの土壌中密度とゴボウの生育については、中里らの報告があり、密度が高いほど草丈、根長、根の太さに対する影響が大きく、収量は減少する。例えばキタネグサレセンチュウの土壌中密度が4.0頭（50ｇベルマン法）の時の根重92.9kg/ａに対し、18頭で71.4kg、77.5頭では13.0kgであった。一方、ゴボウを４年間連作した圃場に比べて毎年ゴボウの後にムギを導入した輪作圃場では、ムギでキタネグサレセンチュウが増殖するため密度が高まり、収量が約１/３であったと報告している[25]。

４．フキでの発生生態および被害

(1) 被害症状：フキは、キタネグサレセンチュウの寄生によって根腐れを起こし生育が不良となる。根は新根が腐敗して根茎が生長不良となり、日中の高温時には葉が萎凋する。被害根は暫時褐変腐敗するため、地上部の生育が不揃いとなり、ついには枯死して欠株が目立つようになる。根の被害症状は、寄生部位に褐色斑点性の病斑を形成し、健全部との境界が不明瞭な病斑型と、寄生部位全体が褐色で根の先端から基部に向かって腐敗し、健全部との境界が明瞭な褐変型に分けられ、太い根には前者が多く、細根には後者が多い傾向がある[24,27]。

発生消長：土壌中の密度は年間を通して最高で20頭/30ｇ前後で大きな変動はなく、５～10cmの深さが15～20cmより多く、浅根性作物の特徴を示す。一方、根内の生息数は極めて高く、年間を通しての増減も激しい。根内密度は春先から徐々に増加するが、地下茎が急激に伸長して株が生長する10～11月にかけて急激に増加してピークとなり、冬場には低密度となる[24]。

５．その他の作物

根菜類以外の作物では、一般にキタネグサレセンチュウの寄生加害を受けても大きな被害になることはまれで、場合によってはかえって生育がよくなる例[29,30]も報告されている。しかし、土壌50ｇ当たり1,000頭を越えるような密度となると、トマトやレタスなどでも生育、収量が低下することが確認されている[5,23,33]。

ジャガイモは、ミナミネグサレセンチュウの被害が大きいことが知られている[14]が、キタネグサレセンチュウの寄生加害によっても生育、収量が低下する。近岡は、センチュウ密度の異なる圃場を設定して３月上旬にジャガイモを植え付け、５月下旬に掘りとって収量を比較し、高密度区（ベルマン法で植え付け時土壌50ｇあたり203.9頭）は低密度区（同0.4頭）に比べ個数で27%、重量で24%減収したと報告している[5]。DICKERSONらは、アメリカでもジャガイモ圃場から検出されるセンチュウ類の中で、キタネグサレセンチュウだけが収量に影響するとし、その被害の重要性を指摘している[10]。

一方、九州地域では最近キタネグサレセンチュウの分布が広がり、各地で根菜類の被害が増加している。その原因の一つとして種ジャガイモによる移動、伝搬の可能性が高いことが知られている[26]。北海道や本州の種ジャガイモ栽培地域におけるキタネグサレセンチュウの発生が懸念される。近岡は、キタネグサレセンチュウによるジャガイモの被害は、細根に加害することによる根の機能障害によって地上部の生育や塊茎の肥大が抑制されるものと考察している[5]。塊茎の病斑は不明瞭でわずかに小褐色斑が認められる程度である[5,26]ことから被害が見過ごされているものも多いと思われる。

引用文献

1）近岡一郎（1966）植物防疫 **20**, 303-306.
2）近岡一郎（1976）神奈川農総研報 **116**, 35-43.
3）近岡一郎（1977）日線虫研誌 **7**, 45-48.
4）近岡一郎（1979）日線虫研誌 **9**, 49-53.
5）近岡一郎（1983）神奈川農総研報 **125**, 1-72.
6）近岡一郎・片木尚寿（1964）関東病虫研報 **11**, 103-104.
7）近岡一郎・水沢芳名（1968）関東病虫研報 **15**, 125.
8）近岡一郎・大林延夫・推名滑治（1971）神奈川県農業試験研究機関共研報 **2**, 50pp.
9）CORBETT, D. C. M. (1973) C. I. H. Descr. Pl. Parasit. Nematodes **2** (25), 4pp.
10）DICKERSON, O. J., DARLING, H. M. & GRIFFIN, G. D. (1964) Phytopathology **54**, 317-322.
11）後藤　昭（1974）九州農試報告 **17**, 139-224.
12）後藤　昭・大島康臣（1963）応動昆 **7**, 187-199.
13）萩谷俊一・三井　康（1977）日線虫研誌 **7**, 78-79.
14）萩谷俊一・渡辺政夫・鵜澤　博（1978）関東病虫研報 **25**, 128-129.
15）萩谷俊一・篠原茂幸・白崎隆夫（1982）千葉農試研報 **23**, 21-29.
16）稲生　稔・谷芳　明（1969）関東病虫研報 **16**, 141.
17）伊藤喜隆・西澤　務（1973）関東病虫研報 **20**, 154-156.
18）小林義明（1974）関東病虫研報 **21**, 147-148.
19）小林義明・深沢永光・佐藤　清（1972）静岡農試研報

17, 21-29.
20) 高野光之丞・石川元一 (1960) 関東病虫研報 7, 73.
21) MAMIYA, Y. (1971) Nematologica 17, 82-92.
22) MITSUI, Y., YOKOZAWA, R. & ICHINOHE, M. (1975) Jpn. J. Nematol. 5, 48-55.
23) 永沢 実・堀江典昭 (1965) 東京農試特報 21, 76-81.
24) 中込輝雄・尾崎典光 (1970) 愛知農総試研報 (B) 2, 50-54.
25) 中里筆二・八木克祐・青柳直二郎 (1981) 関東病虫研報 28, 136.
26) 中園和年 (1990) 今月の農業 34(10), 70-73.
27) 西澤 務・彌富喜三・石上孔一 (1968) 関西病虫研報 10, 120.
28) OLTHIF, T. H. A. & POTTER, J. W. (1973) Phytopathology 63, 577-582.
29) 大林延夫 (1989) 神奈川園試研報 39, 1-90.
30) POTTER, J. W. & OLTHIF, T. H. A. (1977) J. Nematol. 9, 290-295.
31) 桜井 清・湯原 厳・山田英一 (1962) 北日本病虫研報 13, 179-180.
32) 佐藤昭美 (1967) 北日本病虫研報 18, 126.
33) 紫本 精 (1980) 今月の農薬 24(8), 24-26.
34) 山口福男 (1959) 植物防疫 13, 257-259.
35) 山口福男・牧 良忠 (1960) 兵庫農試研報 8, 59-63.

ミナミネグサレセンチュウ*

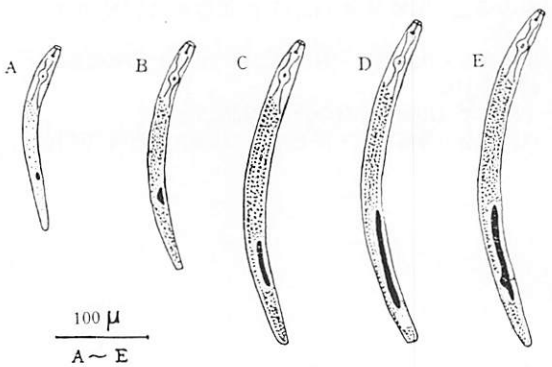
はじめに

ミナミネグサレセンチュウは、広食性で、木本や草本植物に寄生し、熱帯・亜熱帯に広く分布する[12,23]。日本では本州以南で見出されているが[3]、農作物における被害は関東以西、以南の地域で著しい。

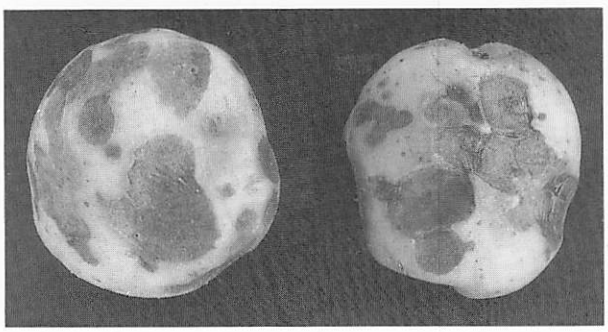
内部寄生性の線虫で、第2期幼虫が卵からふ化し、その後3回の脱皮を経て成虫となる。幼虫の発育経過を第1図に示した[2]。水中における卵期間は25～30°Cの場合6～10日で、35°Cでは卵のふ化が見られなかった。1世代所要日数は、ジャガイモ農林1号の塊茎への接種試験によれば、25→30°Cの場合ほぼ1か月(平均27日)であった[2]。15～20°Cの場合、接種したふ化幼虫は45日で成虫に達したが、抱卵は未だ見られなかった。ジャガイモ圃場における観察も加えると、20°C以上35°C未満がこの線虫の増殖温度で、25～30°Cが最適温度とみられる[1,2,4]。根への侵入は、地温14°C程度で見られている[4]。8°Cでは侵入がない[29]。

休閑土壌中での残存（検出）は、長崎県の圃場で9～16か月後まで認められ、水中での観察から高温ほど残存率が低下することがわかった[2,4]。

寄主範囲はきわめて広いが[5]、普通作物や野菜類の被害は、ジャガイモ、サツマイモ、サトイモ、コンニャクのような根部を利用する作物が多く、品質の低下が一般的で、収量の低下も知られている。



第1図　ミナミネグサレセンチュウ *Pratylenchus coffeae* の幼虫発育（後藤[2]より）
A　第2期幼虫（L_2）
B　第3期幼虫（L_3）
C　若い第4期幼虫（L_4）
D　齢の進んだ第4期幼虫の雄（L_4・♂）尾端が角張っており，総排泄孔の部分が透白化している）
E　齢の進んだ第4期幼虫の雌（L_4・♀）（尾端の形状と形成中のvaginaに注意）



第2図　ミナミネグサレセンチュウによるジャガイモ塊茎の被害（後藤・大島[4]より）

1．ジャガイモでの生態、被害および防除

(1)　発生、被害：長崎県の場合、被害症状は地上部へは現われない。根の病徴は線虫寄生部位に褐色ないし暗褐色の縦長の2㎜程度の条斑が形成され、後にこの条斑が拡大し、その部分の根の全周に及ぶ。塊茎における病斑の形成は、春作のみにみられ、初期病斑は褐色ないし暗褐色、不定形で直径1㎜から種々の大きさの病斑を表皮下の肉質部に生ずる。この病斑は好適温度においては拡大融合し、更に進むと乾腐状を呈するようになり、塊茎表面を広くおおうに至る（第2図）[4]。

ジャガイモ栽培土壌中での垂直分布は、地表から20cmまでの間で密度が高く、50cmまでみられる。4月上旬の地温14°C前後で根に侵入し、土壌中の密度は6月下旬から増加し始め、7月から8月にかけてピークが

*）後藤　昭（日科情報株式会社）
Akira GOTOH: The root lesion nematode, *Pratylenchus coffeae*, in Japan.

現われる[4]。

塊茎における病斑発生を起こす植付前の土壌中線虫密度は、土壌50g当たり成幼虫の実在数で10頭、つまり、ベルマン法で検出できる限界付近である[4]。

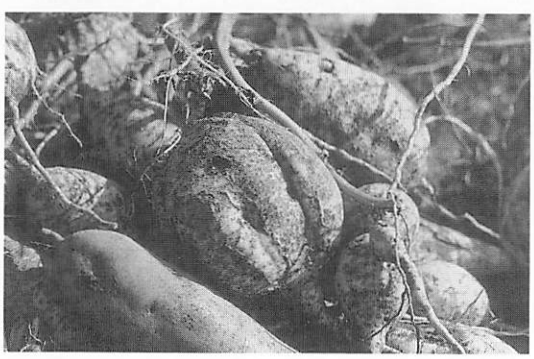
(2) 防除のねらい：品種により病斑の拡大に若干差はあるが[4]、防除対策としては取上げられていない。栽培時期（地温）と被害との関係は明瞭で、九州の秋作では被害が出ない。春作でも早掘りすると被害が少ない[4]。この線虫は53℃、10～15分で死滅し[28]、このことを利用した種いもの温湯処理試験の結果が示されている[25]が、実用には至っていない。メチルブロマイド剤による塊茎のくん蒸処理は48.9g/m³、4時間で相当の防除効果を示した[25]。

D-D剤、クロルピクリン剤による土壌消毒は効果が高く、実用化されている。

水田跡地での栽培は線虫被害の回避に有効である。線虫汚染薯を種用とすることは伝播源の持込みとなるので特に注意を要する[4]。またリクトウではこの線虫が増殖しやすい。好適寄主の連作と同様に輪作での前作に注意の要がある。

2．サツマイモでの生態、被害および防除

(1) 発生、被害：根が寄生を受けると小黒斑を生ずる。吸収根で病斑が拡大すると根は枯死し、地上部の生育も不良となり、茎葉の伸長停止、黄変、早期落葉が起こる。塊根では線虫侵入による壊死部は拡大し、黒褐色の病斑を生ずる。被害が甚だしい場合は、減収し、澱粉含量が低下する[5]。塊根は表面が粗となり（第3図）、商品価値を失う。



第3図　サツマイモにおけるミナミネグサレセンチュウの被害（中央：感受性品種、農林2号、左下：同一圃場で栽培した抵抗性品種、農林1号）（後藤原図）

九州の普通栽培の場合（6月上旬挿苗）、土壌中の線虫密度の増減は、根への侵入、そこでの増殖、根系の腐敗脱落にともなう土壌中への遊出を反映する。土壌中密度は7月下旬、8月下旬、9月下旬にピークを示し、10月下旬に最高となる[5]。

(2) 防除のねらい：本線虫による被害はサツマイモの品種間で異なり[5,10]、抵抗性品種では線虫侵入部位の周辺での防衛木栓層の形成が早く、線虫の生存、被害の進行が阻止される[11]。抵抗性に関する育種的基礎知見があり[9,13,24]、近縁野生種も利用しての育種的対応が防除のための大きな柱となっている[22]。

D-D剤等による土壌消毒は有効である[5]。ダイズ、リクトウ、サトイモは本線虫の好適寄主で、前作として好ましくない[5]。ラッカセイの作付は本線虫の密度を低下させる[6]。サツマイモの本線虫抵抗性品種は、土壌中の本線虫の密度を低下させるが、サツマイモネコブセンチュウの混在地での連作は後者がミナミネグサレセンチュウ抵抗性品種で増殖することがあるため、防除対策上問題が残る。

3．サトイモにおける生態、被害および防除

(1) 発生、被害：本線虫の被害は、主としてサトイモの連作障害と関連して、埼玉[19,20]、三重[27]、愛媛[14]、福岡[16]、宮崎[26]、鹿児島[15,21]等から報告されている。鹿児島県における試験によると、本線虫による連作害は、初作・線虫無接種対照区の収量を100とした場合、2～4年の連作区での収量は年次を追って65%、33%、23%と低下し、ベルマン法でみた本線虫の土壌中密度を、初作の初期から4年連作まで調べた結果では、2頭、179頭、291頭、241頭、136頭となっている[15]。

本線虫の侵入により根が加害され、養水分の吸収が減少する。これによって塊茎の分球数が減少し、発育肥大が阻害される。これにともなって地上部の生育も劣り、甚だしい場合は枯死し、欠株となる。塊茎では、線虫侵入部は当初赤褐色の病斑、後にそれが進行して黒褐色の斑紋となり、商品価値を失う。この病斑拡大は収穫後も進行し、食用はもとより、種イモにも利用できなくなる。

本線虫の土壌中での季節的消長は、前記の連作試験で2年連作区の場合、6月、8月、9月の各上旬のベルマン法による分離ではそれぞれ2頭、64頭、291頭であった[15]。

(2) 防除のねらい：水稲作3年＋サトイモ1年の田

畑輪換で防除できる。水田化2年でほぼ障害が解消される[16]。D-D剤、クロルピクリン剤等による土壌消毒は有効である。連作は避けるとともに、輪作においても、前作にリクトウのような本線虫の好適寄主を組み込まないように注意する[18,19,20]。

4．その他の作物および今後の問題

コンニャクはネコブセンチュウ、ネグサレセンチュウの双方に加害されるが、ミナミネグサレセンチュウによる減収は試験の結果では2～4割とみられ、被害には品種間差が知られている[17]。宮崎県における試験でダイズ、陸稲のミナミネグサレセンチュウによる被害が示された[7,8]。

以上、作物別にこの線虫の生態、被害とそれに基づく防除のねらいをみてきた。植付前の土壌消毒は各作物に有効で、また水田跡作でのジャガイモ栽培、田畑輪換でのサトイモ栽培も有効な発生・被害回避対策として挙げられる。サツマイモでは抵抗性品種の育種が一つの柱となっているが、ネコブセンチュンに対する抵抗性とが一致しない場合があり問題となる。作期との関係ではこの線虫の活動、増殖と温度との関係から、ジャガイモでは秋作で塊茎被害を見ず、春作でも早掘りでは被害が少ない。

この線虫は広食性であることから、輪作による防除は今後さらに検討が必要である。冬作では本線虫の寄生活動が低い故か、エンバクや対抗植物の効果がみられない。夏作にラッカセイやマリーゴールド（フレンチ種）を入れると、2年の短期輪作でもサトイモの線虫被害軽減にかなりの効果が期待できる。輪作においては本線虫に感受性の作物を組入れないことが肝要である[18]。

土壌中の本線虫の検出におけるベルマン法の使用は、ネコブセンチュウにおけるより問題は少なく、一応有効である。作付前の土壌中の線虫密度と作物被害との関係は、ジャガイモ以外でも究明する必要がある。

ミナミネグサレセンチュウは、本州、四国、九州の林業苗畑で被害が知られている。この線虫はもともと未耕地には分布していないが、既耕地を苗畑に供用する場合には注意が必要である。

引用文献

1）後藤　昭（1958）長崎農試創立60周年記念試験研究報告集　285-296.
2）後藤　昭（1964）応動昆　8，26-33.
3）後藤　昭（1974）九州農試報告　17，139-224.
4）後藤　昭・大島康臣（1965）指定試験（病害虫）（農林水産技術会議事務局・長崎県総合農林センター），5，1-77.
5）後藤重喜（1964）宮崎農試研報　5，1-121.
6）後藤重喜・長友ミチ（1961）　昭36応動昆大会講要　19.
7）川越　仁・後藤重喜（1960）九州農業研究　22，113-114.
8）川越　仁・後藤重喜（1960）九州農業研究　22，114-115.
9）菊川誠士・坂井健吉（1969）九州農試彙報　14，365-397.
10）高坂淳爾（1950）防疫時報　17，43-56.
11）高坂淳爾（1950）九州農業研究　7，65-66.
12）Loof, P.A.A.（1960）Tijdschr. PlZiekt. 66, 29-90.
13）丸峯正吉・坂本　敏（1979）九州農業研究　41，48.
14）松本益美・吉岡幸治郎・隅田俊三・近藤武由・高橋　晋・南条治彦・真鍋義夫（1973）四国植防　8，57-63.
15）宮路龍典・白沢禾雄（1979）鹿児島農試研報　7，5-15.
16）三善重信・山田俊雄・吉鹿正三（1971）福岡農試研報　9，45-48.
17）中里筆二・井野光夫（1967）関東病虫研報　14，141.
18）中園和年（1984）In：地力維持・連作障害対策新技術（総合農業研究叢書第2号）．287-293.
19）西澤　務・大島康臣・栗原　浩（1971）関東病虫研報　18，121-122.
20）農事試験場虫害第2研究室（1977）研究成果（農林水産技術会議事務局）98，38-116.
21）小芦健良（1984）日線虫研誌　14，61-62.
22）坂本　敏（1970）JARQ 5(4), 1-4.
23）Sher, S.A. & Allen, M.W.（1953）Univ. Calif. Publ. Zool. 57, 441-470.
24）田淵尚一・久木村久・吉田智彦・小巻克己（1985）九病虫研会報　31，233.
25）田中伊之助・宮本健太郎・藤井　溥・相川英雄（1956）九病虫研会報　2，5-7.
26）八尋　健・中園和年・大島康臣・岩田岩保（1983）日作紀　52（別2）　52-53.
27）山本敏夫（1963）農研（三重農試）8(4), 7-11.
28）横尾多美男・松延浩気（1957）　佐賀大農彙　5，97-102.
29）横尾多美男・黒田善紀（1966）　佐賀大農彙　22，92-103.

クルミネグサレセンチュウ*

はじめに

クルミネグサレセンチュウ（*Pratylenchus vulnus*、以下、ネグサレセンチュウと略す）は、はじめカリフォルニアのクルミで発見され、現在では世界各地の暖地に広く分布することが知られている。また、北欧では温室内に生息している。我が国においては、北海道、本州、四国、九州の果樹、鑑賞用木本類、林木苗などから検出されている。被害の見られた寄主は、本州では、リンゴ、モモ、ブドウ、ナシ、スギ、カラマツであり、四国・九州では、モモ、ビワ、バラ、カナメモチ、スイリュウヒバ、ヒノキが知られている。一方、本州では畑地でもジャガイモを加害し問題となっているが、四国・九州の畑地にはほとんど生息せず、ジャガイモで被害を見ることはない。ところが近年、四国・九州ではイチゴで発生が確認され、被害が大きく問題となっている[5]。そこで、イチゴにおける発生生態と被害について佐賀県の事例を紹介する。

佐賀県におけるイチゴの促成栽培は9月上旬に定植し、11月～翌年4月まで収穫する栽培法であり、1967年頃に始まり、1971年からは米の生産調整による転換作目の一つとして急速に普及した。ところが、県下における促成イチゴの栽培面積が増加の一途をたどるなかで、1977年4月から県内各産地のイチゴに、茎葉が萎縮し、下葉の葉先が枯れ、根は褐変し腐敗状態となって、やがて枯死する症状が発生しはじめた。

この症状は“イチゴ根腐萎凋症”と判定され、ネグサレセンチュウが主な発生要因であることが明らかにされた[2]。

また、本症は福岡県においても発生が確認され[14]、長崎県でもほとんどのイチゴ産地に発生し、減収ならびに品質低下をまねいていることが報告されている[9, 10]。

佐賀県における本症の発生は1979年まで増加したが、イチゴの親株床、仮植床および本圃にいたるまで、殺線虫剤（EDB乳剤等）による一貫したネグサレセンチュウの防除が行われ、さらに水田転換畑の場合は青刈水稲栽培や夏季湛水処理などの耕種的防除法が確立されたため、1980年以降は急速に減少し、1982年にはほとんど発生をみなくなった[1]。しかし、1983年には再び本症と思われる異常株が県下各地で発生し、翌1984年には広域的に激増し大きな被害をもたらした[13]。そこで、県内の主要な各産地におけるネグサレセンチュウの発生実態を調査し、発生要因を解析した。

1．同時期に広域的に多発した要因

1985年3月上旬から5月中旬にかけて、佐賀県内19市町（上峰町、三根町、神埼町、千代田町、三田川町、大和町、芦刈町、牛津町、三日月町、福富町、白石町、有明町、江北町、鹿島市、太良町、塩田町、嬉野町、武雄市、および伊万里市）の253圃場で本症（茎葉がわい化し、下位葉の葉先が周辺から枯れはじめ、根が褐～黒変腐敗状態となり、やがて枯死する症状）の発生実態を調査した。発生の見られた圃場からは、発症株を株際の土壌（約1 *l*）とともに2～3株ずつ採取した。

線虫の分離は、1株当たり約500m*l*の土壌をとり、篩別法（100メッシュと400メッシュの篩を使用）と二層遠心浮遊法の組み合わせにより行った。

一方、本症が発生した圃場についてはイチゴの連作年数、育苗方法および栽培品種について聞き取り調査を行った。

1）発生実態

本症の発生は調査を行ったすべての市町で確認され、異常株が見いだされた圃場は186点であった。また、ネグサレセンチュウの検出圃場率は76.9%（143点）に達し、本症の発生にネグサレセンチュウが大きく関与していることが判明した。

2）発生と連作年数との関係

本調査では、連作年数が1～3年の圃場においても発生しており、連作年数の増加に伴って発生が多くなるという傾向は見られなかった。

3）発生とイチゴの育苗方法との関係

県内ではイチゴの育苗は、従来からの地床育苗法と新しく開発されたポット育苗法で行われている。ポット育苗法は夏期にイチゴ株体内の窒素量を低下させ、花芽分化の早期化を図るのを目的に山砂を詰めた12cm

*）脇部秀彦（佐賀県上場営農センター）
Hidehiko WAKIBE: The walnut root lesion nematode, *Pratylenchus vulnus* ALLEN & JENSEN, on strawberry.

のビニルポットに親株から出たランナーを誘引して育苗する方法で、近年急増しており、調査時には約5割を占めていた。

ポット育苗法では、ランナーを直接別の育苗ポットに誘引するため、ネグサレセンチュウの発生が少ないと予想したが、本育苗法によるイチゴ圃場でもかなりの発生が認められた。

4）発生と栽培品種との関係

本県におけるイチゴの品種別作付け面積は1982～1984年にかけて急激に変化している。すなわち、1982年には全作付のわずか11%であった“とよのか”、“はるよい”の両品種が、1984年では85%を占め、逆に従来の主力品種である“はるのか”は80%から4%に減少しており、わずか2年で県内の栽培品種はほぼ完全に更新されている。

一方、ネグサレセンチュウが発生した圃場の栽培品種は、“とよのか”と“はるよい”の両品種が92%を占めており、主として更新した品種に発生していることが判明した。

5）考察

以上のとおり、本症は広い範囲で同一時期に、しかも連作年数に関係なく発生しており、その発生原因はネグサレセンチュウの寄生密度の極めて高い汚染株・苗あるいは土壌を多量に持ち込んだためと考えられ、短期間の内に行われた栽培品種の更新と関係があることが示唆される。

すなわち、イチゴでは産地間競争が激しく、優れた品種への更新の早晩は、産地の明暗を分けると言っても過言でない。そのため、生産者は優秀な品種が育成されると短期間のうちに更新することを迫られる。このようなことから、優秀な品種の株・苗は恒常的に不足状態にあり、ネグサレセンチュウが高密度に寄生した、生育状態の良くない株・苗でも他の生産者から多量に導入し、止むを得ずにそのまま本圃に植え付けたため、県内広域で本線虫が同時的に多発生したものと推定される。

2．新しい産地におけるクルミネグサレセンチュウの発生密度と連作年数および収量との関係

イチゴを導入し、促成栽培を開始して7年目の新産地、佐賀県上場地域の全イチゴ圃場（予定地も含む）を対象に、ネグサレセンチュウの発生状況を調査した。調査時のイチゴ生産農家数は64戸（総面積は19ha）で、その栽培品種はすべて“とよのか”であった。また、調査時まで、いずれの圃場でも病害虫防除を目的とした土壌消毒および太陽熱処理等は全く行われていなかった。

1）調査方法

1988年6月16日～7月16日に、イチゴの収穫を終了した圃場から順次に、1圃場につき20箇所の深さ5～15cmの土壌を約100m*l*ずつ採取した。連棟ハウスの場合は棟ごとに分けてそれぞれの1棟を1圃場とした。調査した圃場数はイチゴ栽培予定地を含めて343点であった。

採取した土壌はビニル袋に封入後、発泡スチロール製の箱に詰め実験室に持ち帰り、線虫の分離を行うまで10°Cの恒温室で保管した。

線虫の分離方法は、1圃場ごとに標本土壌をよく撹拌した後200m*l*を取り、篩別法（200と400メッシュの篩を使用）と二層遠心浮遊法（2,000rpmで3分間）を併用して行った。分離した線虫をピーターの1 m*l*計数板にのせ生物顕微鏡下で調査した。ネグサレセンチュウの発生密度を土壌200m*l*中のネグサレセンチュウ数で0、1～24、25～100、101～500、501～1,000および1,001頭以上の6段階に区分し、これをそれぞれ圃場ごとの発生程度：無、微、少、中、多、甚とした。

2）イチゴの連作回数とネグサレセンチュウの発生状況

この調査で、ネグサレセンチュウの発生が認められた圃場は115点（33.5%）であった。

ネグサレセンチュウは、イチゴ栽培予定地（未栽培園）では全く検出されなかった。しかし、1作した圃場の15%に発生がみられ、2作で22%、3作で30%、4作で55%、5作で37%、6作で89%、7作で58%となり、連作回数の増加とともに発生圃場率は高まった。

一方、圃場をネグサレセンチュウの発生程度別に分類し、同一程度ごとに平均連作回数（連作年数）を算出したところ、無では2.4回（n=228）、微では3.1回（n=42）、少では3.9回（n=27）、中では5.0回（n=36）、多では5.1回（n=9）、甚では6回（n=1）となり、発生程度は連作回数の増加とともに高くなる傾向が窺われた。

3）イチゴの被害状況

発生程度が中以上の圃場では、イチゴの株が萎縮し、下葉の周縁部より褐変して枯れはじめ、やがて枯死する症状がみられたが、少および微の圃場では異常株の

発生はないことを確認した。

さらに、ネグサレセンチュウが収量におよぼす影響を検討するため、所有するイチゴ圃場間のネグサレセンチュウ発生程度にばらつきが少なく、栽培管理も類似した農家を抽出し、11月～翌年3月までの出荷量を調べて10a当たりの収量を算出した。調査した農家数は、発生程度の多が2戸、中が5戸、少が4戸、微が6戸、無が18戸であった。ネグサレセンチュウの発生程度別にみた10a当たりのイチゴの収量は、多が1,628kg、中が1,965kg、少が2,173kg、微が2,358kg、無が2,325kgであった。発生程度が多および中では無と比較して有意な収量の低下を認めたが、少および微では収量への影響は明瞭でなかった。さらに、11月～3月までの各月ごとの収量をみると、ネグサレセンチュウの発生程度が多の農家は、11月が顕著に低く、12、1、2月にはわずかに回復するが、3月には再び低下した。一方、発生程度が中の農家は11、12、1、2月の収量に差は見られないが、3月の収量が顕著に低くなっていた。

4）考察

イチゴ以外の作物の圃場からは本線虫は全く検出されなかったこと、および1作目のイチゴ圃場においてもその15%からは本線虫が検出されたことは、元来は当地域の畑地には生息していないクルミネグサレセンチュウが、イチゴの植え付け時に外部から持ち込まれたことを示している。しかし、この産地では持ち込まれたネグサレセンチュウの密度は低いと思われる。

発生圃場率は連作年数の増加とともに高まり、4年以上の圃場では56%に達した。これは、1～2作の圃場における線虫密度が低いため、本調査方法（篩別-遠心法）によっても発生を検出できなかったものもあったと思われる。したがって、当地域ではイチゴの栽培開始時から苗のネグサレセンチュウ汚染割合は極めて高く、圃場の線虫密度は連作に伴い、しだいに高くなっていった[12]と推察される。事実、圃場の発生程度と連作年数を見ても、微＝3、少＝4、中＝5、多＝5および甚＝6年とほぼ1年ごとに圃場の線虫密度が高まることが判明している。

このように、当地域のイチゴ栽培においてネグサレセンチュウの発生圃場率が高いのは、ネグサレセンチュウ汚染株・苗を植え付けることに一因があることは明らかである。これには、栽培農家による親株床の設置場所およびその育苗用土に問題があると思われる。すなわち、本線虫は全国各地に分布し、主として木本類に寄生し[4]、当地域では、ジャガイモ畑畦畔のススキ根辺からも検出されている[8]。一方、当地域の農家は親株床をしばしば開墾地に設置し、また、樹木やススキ等の生育した林地・原野の土壌を採取してポット育苗用土にしている。このために、本来は畑地には分布していなかった本線虫がイチゴ苗に感染し、その後のイチゴ圃場での発生の助長要因になったと推定される。なお、本線虫の地理的分布については人為的な要素が強いことはすでに指摘されている[4]。

年ごとにイチゴ圃場の線虫密度が高くなるのは、①イチゴによる増殖と汚染苗による新たな持ち込み、さらに②耕運機による耕起時、汚染土壌の拡散に伴う線虫の圃場内における分布の拡大が大きく関与している。すなわち、作付けごとに圃場が耕起されるため、栽培回数の増加とともに、当初侵入株元で増殖した線虫は株（点発）から、坪状、そして圃場全面へと広がるという増殖と圃場内密度上昇・分布拡大の経過をたどったものと思われる。

一方、本圃におけるイチゴ栽培期間中、本虫にとって生育に適した時期は、生育適温（12℃～27℃）[3, 6, 7, 11]から推定すると9～10月と3～5月と思われる。事実、本虫による被害は3月以降の地温が高い時期に最も顕著となる。当地域で一般に行われている促成栽培のイチゴ株は6月までに処分され、その後7、8月は休耕されるので、この時期に線虫密度は著しく低下する。このため、イチゴでは栽培初期の線虫密度が低い場合は、被害は発生しにくく、顕著な被害を生ずる密度レベル（前述）に達するまでには、かなり長期の連作（4回以上）を要するものと思われる。

ま と め

佐賀県におけるクルミネグサレセンチュウの分布は、元来、林地や原野に限られ、畑地にはほとんど分布していなかったと推定される。1980年代に当県のイチゴ促成栽培に生じた本線虫の被害の急増は、イチゴ品種の更新にともなう線虫密度の極めて高い汚染苗の持ち込みと、本線虫が生息する開墾地にイチゴの親株床を設置し、あるいは林地や原野の線虫生息土壌を育苗用土としたことが主な原因と推察される。

イチゴに本線虫の被害が認められた圃場の線虫密度は、中程度（100頭/土壌200ml）以上であった。圃場密度はイチゴの連作とともに高くなる傾向を示し、圃場

に持ち込まれる苗の線虫密度が低い場合は、被害水準に達するまでには4回以上の連作が必要と推定される。

引用文献

1）阿部恭洋・松崎正文・石橋信義（1982）佐賀農試研報 **22**, 4-37.
2）阿部恭洋・百武一真（1981）九病虫研会報 **27**, 102-103.
3）CHITAMBAR J. J. & RASKI D. J. (1985) J. Nematol. **17**, 235-236.
4）後藤　昭（1974）九州農試報告 **17**, 139-224.
5）後藤　昭（1976）九州農試研究資料 **54**, 1-61.
6）LOWNSBERY B. F., HUANG C. S. & JOHNSON R. N. (1967) Nematologica **13**, 390-394.
7）MOODY E. H., LOWNSBERY B. F. & AHMED J. M. (1973) J. Nematol **5**, 225-226.
8）佐野善一・中園和年・水久保隆之（1991）35回応動昆大会講要 181.
9）新須利則（1982）植物防疫 **36**, 541-544.
10）新須利則・坂口荘一・小川義雄（1980）九病虫研会報 **26**, 48-51.
11）TOWSON A. J. & LEAR, B. (1982) J. Nematol **14**, 602-603.
12）植松清次・松本幹雄・杉田恒雄・小野木静夫（1982）関東病虫研報 **29**, 176-177.
13）脇部秀彦・鬼塚朔朗・石橋泰之（1987）九州農業研究 **49**, 136.
14）吉武貞雄・大場支征・田中澄人・中村利宣・中島靖之・松井正徳（1982）福岡農総試報　B-1, 35-40.

イネネモグリセンチュウ*

我が国におけるイネネモグリセンチュウ類の最初の記録は1931年、今村重元が東京大学駒場農場の水田土壌から数十種の線虫を検出した中で、*Tylenchus apapillatus* IMAMURA を新種とし、他の1種を *T. gracilis* DE MAN として記載報告したものである[10]。その後、源馬らが山形県田川地方の水稲根の皮層組織中に寄生した線虫の生態および分布について報告するまで、約30年間全く注目されなかった[8]。

1961年、静岡[25]、福島[4]で水稲への寄生を確認し、中田らはこの線虫に異なったA、B型の存在を報告した[25]。さらに、1967年2種の生息を明らかにしながらも、分類学的に未同定のまま、研究は両種を分けることなく進められた。

もともと、本線虫は1880年、DE MAN が *Tylenchus gracilis* と記録したのが最初で、1968年、SHER が本属の再検討を行なうまで、種名も多くの変遷[27]があった。SHER は論文の中で従来の7種に新たに8種を加え、その中に今村の *Tylenchus gracilis* を新種 *Hirschmanniella imamuri* SHER 1968〔体長：2.44㎜ (2.15～2.72)〕とし、*T. apapillatus* IMAMURA, 1931 を、*H. oryzae* (SOLTWEEDEL, 1889) LUC & GOODEY 1963、〔体長：1.44㎜ (1.14～1.63)〕のシノニムとして記載した[30]。生態、被害については VAN DER VECHT と BERGMAN らによりジャワのイネの風土病 "Mentek" を対象に、その関連性について研究が行われた[34]。

1960年代は我が国の米穀事情は需給不均衡で増産期であったことと、殺線虫剤の初めての水田処理で極めて増収したことなどから、本線虫に関する研究は防除を含めて急速に進展した。しかし、1968年、SHER が2種を記載するまでは両種を分けずに取り扱われた。その後の研究は両種を分けて行われたので、両種の生態的な差異もかなり明らかとなった。

防除については、大部分の水田で両種が混生しているため、包括して対象線虫としてきた。この線虫の生態や防除法の研究はほぼ10年であり、未解明の分野も多いが、いままでの成果を参考にし、試験方法も含めた生態、被害、防除等についての概要を述べる。

*）川島嘉内（大内新興化学工業株式会社）
Kanai KAWASHIMA: The rice root nematode, *Hirschmaniella imamuri* SHER and *H. oryzae* (SOLTWEDEL).

1．イネネモグリセンチュウ類の生態

(1) 調査方法：イネネモグリセンチュウ類の生息の場が水田であるため、畑地の土壌線虫とは生態的に異なるものとして、調査方法が検討された。特にベルマン法による水稲根からの分離温度は *H. imamuri*（イマムラネモグリセンチュウ）は6～35°Cの範囲に対し、*H. oryzae*（イネネモグリセンチュウ）は10°C以上、25～35°Cが最も効率的で[7]、低温帯に両種の生理的違いがある。さらに、根の切断長、処理量、時間について解析し[21]、根の発育ステージで遊出数に差はあるが、切断長5～10㎜、処理温度20～25°C、処理時間24時間以上という条件が一般化した。組織中の動態解明のための染色法も考案され[2]、周年根中での生態解析が可能となった。また、両種の識別や齢期の判定も、口針長[5]や尾端突起の形状[27]で容易となり、短期間でおおよそ統一された調査法が確立され、生態研究が深化した。

(2) 分布：イネネモグリセンチュウ類の分布は日本植物防疫協会特殊委託(1965～1968)、農林省発生予察特殊調査（1968～1971）により、ほぼ全国的に精査された。その結果、ほとんどの水田で両種の混生が確認された。しかし、北海道東北部の冬期間土壌凍結地帯は両種とも生息が認められないが、一般に北部は *H. imamuri* の単独分布地が多い[35]。さらに、*H. imamuri* は北へ行くにつれて生息率が高い傾向を示した。また、*H. oryzae* は年平均気温が低くなるにしたがって体長が長くなり、BERGMAN の法則が適用される[28]。佐賀県でも体長の大きい *H. imamuri* は寒冷地域に、小さい *H. oryzae* は温暖地域に主に分布し、結果として、平均気温11°Cの地域は *H. oryzae* が多く、年平均最高気温21°Cの低温地域で *H. imamuri* が多い[37]。しかし、福島県の調査によると高冷地帯の水田では生息密度が低い[17]。

H. oryzae は *H. imamuri* と比較して耐寒性が弱く[32]、栽培体系が早期化することで、適応性の弱い *H. oryzae* が消滅していることから、低温地帯では淘汰され易いものと考えられる。

水田条件では乾田、半湿田、湿田の順に生息密度が高まり[13,20]、還元の進んだ水田の生息数は常に多い。反

面、乾田直播田[9]、同一水田でも水口の生息密度は低い。本線虫類は乾燥には弱く、暗渠の完備した水田[8]、転換田で少なくなるが、特に *H. oryzae* の減少率が大きい。

開田地の密度が既墾地並の密度水準となるのは暖地で4年を要し、寒冷地ではさらに遅れる[32]。線虫密度は水田の土性による違いは明らかでないが[20]、漏水田では低い。栽植密度の違いによる差はなく[31]、苗代様式は本田の生息密度への影響が大きい[20]。秋落ちし易い畑苗では初期密度は低いが、8月中旬頃から、水苗代苗、保温折衷苗代苗より多くなる[9]。稲作期間中の深度分布は0～20cmに多く、期間外でも根重に比例して0～20cmで生息密度は高い。80cmの深層まで根および根辺土壌中での生息が確認されている。

(3) 寄生条件：水稲根への寄生は早く、発芽8日後には既に侵入している[21]。侵入部位は根の伸長域の組織の若い、厚膜組織も木化していない部位で、同一場所から続けて侵入することもある[8]。*H. imamuri* では初期の侵入は成虫と老熟幼虫で、根の節位では最若節位より一段古い節位根に最も多く寄生し、節位根が古くなるにしたがい寄生数は少なくなる[6]。水田でも古い根へ侵入することはなく、根の活力に反応し、寄生侵入する。この寄生様式は移植期が異なっても同じである[6]。*H. imamuri* の成虫の寄生は移植後30日位の生育早期だけに集中して起る[16,31]。*H. oryzae* の成虫は生育初期に集中寄生するようなことはなく、早期栽培では移植後10日目頃から認められ、密度は8月以降に増加し、両者の寄生様式に明らかな違いが見られる（第1表）。

移植期による差は、東北北部では早植より晩植で密度が高く[31]、群馬は早植で密度が高い[24]。この地域差は移植期の温度が関係するものと考えられる。栽培法では *H. oryzae* 成虫は明らかに早植が普通植、直播稲より少ないが、*H. imamuri* はこの差が明瞭でない[31]。品種間差異は明らかでなく[13,20,32]、したがって、現在の栽培品種で抵抗性を示すものはないが、農林22号が強いこと[36]は、現品種群の交配親として注目される。

施肥量との関係では、珪酸カルシウム、堆肥の連用は線虫の密度を抑え、加里施用も侵入を抑える[9]。窒素の多用は寄生を多くするほか[9]、多肥で初期根の伸長を抑えるため寄生数が少ないとする調査もあり、寄生数についてはさらに検討が必要である。

イネネモグリセンチュウ類は水稲以外の水辺雑草に寄生し[8]、アギナシ（*Sagittaria aginashi Makino*）、オモダカ（*S. triforia* L.）など8科25種が寄主として確認され、寄生条件も水稲に酷似する。沼沢では水辺の寄生が湛水部より多い[4]。両種の寄生性の違いについては今後の検討にまちたい。

(4) 発生消長：*H. imamuri* の寄生は水稲根の活力に反応し、成虫、老熟幼虫の発育ステージで侵入する。雌成虫は組織を移動しながら、1卵ずつ産卵する。産卵の適温は15～25℃で、産卵数は20個程度、根に侵入後間もなく産下する。移植後25～40日が産卵の盛期で[13,16,21]、水田でも移植後40日頃がピークとなる[14]。卵期間は25℃で1週間、15～20℃で2週間である[13,16]。卵の発生に要する温度と時間には有効積算温度の法則が適用される（発育零点7.7℃、有効積算温度145日度）[5]。第2期幼虫は卵より約2週間遅れで、卵に類似した消長を示し、その出現はイネの生育初期だけで、8月には終息する[19]。その後は9月頃まで発育し、それ以降は第3、4期幼虫の一定比で越年する。齢構成では第3期幼虫態が異常に多く、第3期幼虫期間の長いことが *H. imamuri* の生態的特徴の一つである。本種の成虫は本田でイネの生育初期に産卵を終了した後は土壌中に脱出する[26,32]。土壌中の消長は、春季は老熟幼虫と成虫、夏季は成虫が多く、秋冬季は根中から成虫を検出することはほとんどない[32]。苗代期はすべての成虫は土壌中に脱出しており、本田初期の根に直ちに侵入産卵する。このような経過から、*H. imamuri* は年1世代と考えられるが[16,32]、成虫の寿命等は明らかでなく、根中で越冬した第3、4期幼虫の動向も不明な点を残す。

H. oryzae では越冬はほとんど老熟幼虫と成虫であるが、新根への寄生は前述の種より遅れる。したがって、産卵時期、第2

第1表　イネの根における *H. imamuri* 成虫の *H. oryzae* に対する時期別出現率
（1970福島農試）

調査日(月)	6	7			8		9			10
水田条件 ＼ (旬)	30	10	21	30	11	20	1	10	24	3
乾　田(%)	77.8	40.0	100	11.1	0	0	0	1.4	0	0
湿　田(%)	63.4	73.7	77.9	7.7	13.5	10.6	21.6	3.0	5.9	10.1

注）品種　ササニシキ、苗代様式　保温折衷苗代、移植月日　昭和44年5月25日。
出現率は *H. imamuri* と *H. oryzae* 成虫の比（特殊調査成績書より）。

期幼虫の出現時期もやや遅れるが、大部分はほぼ同時期に起こる。産卵期間はややながく、産卵数も多少多い[26]。産下卵は8月頃まで認められ、極くわずか8月中下旬にも卵および第2期幼虫が観察されている。幼虫期間は27日で成虫となり[26]、前種と比較し幼虫期間が著しく短かく、7月下旬頃から成虫が急激に増加する[19,31,32]。本種は成、幼虫共根中での生息が大部分で、前種のように根からの脱出は少ない。しかし、環境抵抗性が弱く、冬期間の低温、乾燥による稲作期間外の密度の低下が大きい。さらに、出芽細菌が本種のみに寄生する[18]などから前種とは生態的に大きな相違がある。しかし、稲作期間中の増殖率は高い。卵および第2期幼虫の推移から年1世代が主であるが、一部2世代を経過することもあるように推測される。

稲作期間中の消長を寄生総数で表わすと、地域的差は多少認められるが、消長のピークは、一般栽培で8月中下旬～9月中旬の幼穂形成期から穂揃期に[24]、東北北部は出穂期より穂揃期の8月上中旬[31]、北海道は収穫直前が高密度となり[32]、北にゆくにつれて、イネの生育後期のステージにピークが移る。同一地帯では移植期の遅れでピークの出現も遅れるが、水稲の生育ステージとピークの出現期とはほぼ同調し、一定している。

線虫の発生消長は穂ばらみ期から穂揃期にかけた1山型[18]か漸増型[32]である。しかし、7月中旬と9月中旬の出穂期以降に2回のピークも認められ[21]、7月中下旬に密度増加が停滞もしくは下降することもある[19]。このような消長は特に湿田で、しかも寄生の多い場合、根ぐされの発生し易い所、さらに品種などにより生ずる。極晩植、漏水田、直播栽培、寒地のイネでは収穫期前後を中心とした1山型が多い。本邦の水稲の栽培体系には地域差があり、品種の特性、さらに、気候、土壌条件などの環境条件も異なっているため、線虫の消長にも違いが見られるが、基本的には1山型と考えられる。

2．被害について

イネネモグリセンチュウ類による被害は両種に生態的差はあっても、水稲根を主生活の場とし、混生していることから、一括した解析が多い。手法として接種、副次的作用のない薬剤の使用、実態調査によっている。

本線虫類の被害をジャワでは風土病の Mentek 関連で実施し、本病との関連は認められなかったが、イネの初期生育の遅れ、分げつ数の減少などを報告している[34]。線虫の侵入根でヘマトキシリンで染色される物質の集積や壊疽[8]が認められた。また線虫の侵入加害は、時期によっては葉いもちの発病を増加させることが接種で確かめられている[23]。さらに、寄生された

第2表　殺線虫剤を水田に施用した場合の薬剤別の増収率（昭和38～42年）

薬剤名、形態		l 或は kg/10a	増収 20%以上 件数	増収 20%以上 %	増収 5～20% 件数	増収 5～20% %	± 5～－5% 件数	± 5～－5% %	減収 －5%以上 件数	減収 －5%以上 %	試験件数	減収とならない 5%増収 件数	減収とならない 5%増収 %	確率 (90%)
D－D	油	30～50	9	12.0	30	40.0	19	25.3	17	22.7	75	39	52.0	40.6～63.4
		20～29	6	18.8	7	21.9	12	37.5	7	21.9	32	13	40.6	23.6～57.7
		10			9	45.0	8	40.0	3	15.0	20	9	45.0	23.1～66.8
	乳	3～10			2	20.0	7	70.0	1	10.0	10	2	20.0	
EDB	油	40～50	1	33.3			1	33.3	1	33.3	3	1	33.3	
		30	3	7.3	11	26.8	14	34.1	13	31.7	41	14	34.1	19.6～48.6
		20			2	25.0	4	50.0	2	25.0	8	2	25.0	
		10			1	25.0	2	50.0	1	25.0	4	1	25.0	
	乳	3～6			3	15.8	13	68.4	3	15.8	19	3	15.8	
DBCP	乳	3～5	3	8.6	6	17.1	14	40.0	12	34.3	35	9	25.7	11.2～40.2
		2～1			17	36.2	25	53.2	5	10.6	47	17	36.2	22.7～49.7
		10～20			6	23.1	14	53.8	6	23.1	26	6	23.1	
クロルピクリン		10～30	2	20.0	3	30.0	5	50.0			10	5	50.0	
0795	粉	40～150	7	50.0	3	21.4	4	28.6			14	10	71.4	47.7～95.1

1968年「線虫に関する特殊委託試験成績」p. 189 より抜粋。

水稲は同化、異化に明らかな異常を示し[15]、生理的影響を示唆している。

線虫の寄生により生育初期の草丈、生体重の減少、根の酸化力の低下や[14]、種子根の伸びが悪くて、概観上粗大となり、地下部の生体重が著しく減少し、叉状根の発生がみられる[33]。土壌還元下では茎数、穂数への影響が強く、着粒数が少なくなる[13]。米粒で屑米、小粒歩合が寄生により高まる[29]。泥炭地で、K_2O、P_2O_5、N含有量が少なく、ゴマハガレ病の発病を助長し、複合的な減収をともなう[13]。線虫接種によって土壌の還元が進み、約1割の減収がおきている。

実態調査も多く試みられ、線虫密度と収量との関係は明確でないとする報告もあるが、同一栽培体系下で精玄米重と7月中の寄生虫数の間に負の相関関係が認められている[13]。時期別線虫密度と収量との間には線虫密度の増加期の7月中旬頃の虫数と収量の間に負の関係があるが、その他の時期では両者の関係はほとんど認められない[12]。特に湿田、根ぐされの発生し易い高密度水田で、最高分げつ期頃に密度が急激に増加する条件下でこの傾向が強く、緩慢な増加の水田ではほとんど影響はないように考えられる。

イネは一般的に補償力が強いため、線虫による加害に加えて、土壌条件、品種、栽培管理が総合されて被害となるものと推測される。いずれにしても本線虫の被害が外観的に急性的な特異症状を示さないため、等閑視されていると言える。また、線虫の増殖期の雄成虫の多出現はイネの根ぐされと関係があり[13]、これらの水田では被害もかなりあるものと考えられ、今後の検討が必要である。

3．防除について

イネネモグリセンチュウ類の生息が全国的に確認されるとともに本虫に対する防除対策も殺線虫剤処理を始めとし、新薬剤、除草剤にまで及び、移植田、乾田直播田、種々適用性が検討された[1,3,11,29,38]（第2表）。

殺線虫剤D-D、EDB、DBCPは何れも殺線虫力が優れ、顕著な増収効果が認められた。しかし、EDB剤の処理は草丈の矮化、多けつとなり、窒素、燐酸の含量が高く、黒ずむ程の濃緑色を呈するなど、特異な生育相を示し、また、高位節間の伸長で倒伏し易くなって収量は不安定であった[22]。

殺線虫剤処理による著しい増収は線虫との関連のほかに稲に対する生理的な作用もあり、これらの研究も進んで増収要因が乾土効果の機作に類似することが明らかとなった。

副次的な作用は微生物的原因による土壌中のアンモニア態窒素の集積[22]、薬剤の稲生育への刺激的効果[1]、土壌還元の抑制によるとされ、殺線虫剤処理時は窒素質肥料の減量および持続効果時の施肥管理について留意点が公表された[11]。しかし、線虫密度の高い湿田、半湿田での処理効果はないとされた。

薬剤の処理で根腐れの発生が少なく、秋落現象が防げること[38]、紋枯病の発病軽減[29]、イネシンガレセンチュウ[9]や秋落地帯のゴマハガレ病の減少[38]などが認められている。反面、ウンカ類、イネツトムシが多発生することも報告されている。

耕種的には本線虫の生態から秋耕、基盤整備による水田の乾田化、栽培法の早期化は何れも線虫密度低下への手段であり、さらに、珪酸肥料、加里肥料、堆肥の連用は有効な線虫対策といえる。また、農林22号を親とする品種の栽培拡大は本線虫にも影響し、生産安定上効果的であると考えられる。

1973年を境にイネネモグリセンチュウ類に関する研究は米の過剰基調の背景から、少なくなったが、燻蒸剤を主とした薬剤処理で驚異的に増収したことは、本線虫を含めた水稲栽培技術の一環として特筆すべきと考えられる。

引用文献

1）江村一雄・植木昭三・諸橋重郎（1965）北陸病虫研報 13, 94-96.
2）藤沼敏子・川島嘉内（1966）農業技術 21, 577-578.
3）藤本　清・山根伸夫（1964）兵庫農試研報 12, 20-22.
4）堀　呈治・川島嘉内（1961）北日本病虫研報 12, 10.
5）後藤三千代（1970）山形農林学会報 27, 22-28.
6）後藤三千代（1973）北日本病虫研報 24, 1-5.
7）後藤三千代（1973）山形農林学会報 30, 20-27.
8）源馬琢磨・渋谷紀起（1959）山形農林学会報 14, 11-14.
9）石川元一（1964）農業技術 19, 229-231.
10）IMAMURA. S (1931) J. Coll. Agr., Imp. Univ. Tokyo 11, 193-240.
11）井上　敞・伊藤春男（1966）北日本病虫研報 17, 140.
12）川島嘉内（1969）応動昆大会講要 昭44, 10.
13）川島嘉内（1969）農及園 44, 987-990.
14）川島嘉内・藤沼敏子（1965）福島農試研報 1, 57-64.
15）国井喜章・石橋信義・小林宏信（1967）応動昆大会講要 昭42, 39.
16）桑原雅彦・弥富喜三（1970）応動昆 14, 117-121.
17）氣賀澤和男・川島嘉内（1962）関東病虫研報 9, 72.
18）小林義明（1970）応動昆大会講要 昭45, 47.
19）小林義明・杉野多万司（1969）関東病虫研報 16, 138.

20) 三浦春男・東海林久雄 (1964) 北日本病虫研報 15, 132-133.
21) 守田美典・望月正己 (1962) 北陸病虫研報 10, 63-64.
22) 宮崎政光・清家義明 (1966) 農及園 41, 947-948.
23) 中川九一・川島嘉内 (1966) 日植病報 32, 69-70.
24) 中里筆二・山崎武男・樹下毎郎 (1966) 関東病虫研報 13, 129.
25) 中田正彦・深沢永光・小林義明 (1961) 植物防疫 15, 395-398.
26) 西澤　務・百田洋二 (1970) 応動昆大会講要 昭45, 46.
27) 農事試 (1968) 線虫に関する特殊委託試験 (日植防協) 55-65.
28) 大島康臣・国井喜章 (1967) 応動昆大会講要 昭39, 39.
29) 清家義明・井手　篤 (1964) 愛媛農試研報 4, 29-32.
30) SHER, S. A. (1968) Nematologica 14, 243-275.
31) 佐藤テイ・湖山利篤・腰原達雄 (1970) 東北農研報 39, 207-219.
32) 高倉重義・山本忠志 (1970) 北日本病虫研報 21, 27-31.
33) 友永　冨・黒川秀一 (1964) 北陸病虫研報 12, 74-76.
34) VAN DER VECHT, J. & BERGMAN, B. H. H. (1952) Pember Balai Besar Penjel. Pertan. 131, 1-82.
35) 山田英一 (1963) 北農 30(1), 13-17.
36) 横尾多美男・大串和夫 (1967) 九病虫研会報 13, 104-106.
37) 横尾多美男・仲　冽 (1970) 佐賀大農彙 30, 45-61.
38) 吉田　猛・鈴木哲郎 (1966) 関東病虫研報 13, 127.

イネシンガレセンチュウ*

イネシンガレセンチュウによるイネの病徴は「ホタルイモチ」あるいは各地方でいろいろな方言で呼ばれ、その発生は全国各地で相当古くからあったと考えられている。吉井は水稲の葉先の一部が白変する症状の発生が、米国で「white tip」と呼ばれているものに似ていることに注目して調査したところ、イネシンガレセンチュウの寄生を確認し「線虫心枯病」と名付けた[20]。その後、横尾により本線虫は *Aphelenchoides oryzae* と命名され[19]、さらに西澤・彌富により *A. besseyi* CHRISTIE と報告された[9]。

1．寄主植物および発生生態

イネシンガレセンチュウは、水稲のほか陸稲、粟、キビやヒエ、ノビエ、エノコログサ、メヒシバ、カヤツリグサなどの雑草[22]およびイチゴに寄生する。

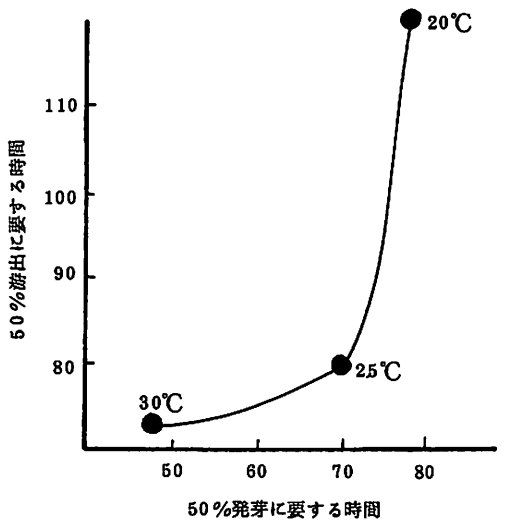
イネに寄生したセンチュウは貯蔵中の乾燥種籾や籾がらの内側で休眠状態で越冬しており、乾燥状態では3年以上も生存力をもっている。被害籾が播種されると、水湿と温度を得て、運動活性を取り戻し、大部分の個体は水中に游出する。游出した個体はイネが発芽して間もない幼苗内に潜入する。

冬期間水田内に放置された籾および籾がら内での越冬は乾燥状態にあったものに限られる。しかし、この状態は実際上ほとんど保たれないので生存個体は検出できず問題にはならないものと考えられる[5]。

センチュウ寄生籾を水に浸漬すると、センチュウは水中へ游出するが、その初発現は20°Cで最も遅く、25°C、30°Cでは早い。初発現数は30°Cが多く20°Cが少ない。総游出数の50%が游出する時間は第1図に示すように30°Cで処理後（加温後）72～78時間で最も短く、これに次いで、25°Cでは78～88時間内、20°Cでは102～120時間と最も長く、これと対比する供試籾発芽数の50%発芽に要する時間は30°Cが最も短くて48時間後、25°Cがこれについで48～72時間内、20°Cが最も長く72～78時間で、水温の高いほど水中へのセンチュウ游出、籾発芽が早く、センチュウが50%游出に要する時間と種籾が50%発芽するに要する時間とは密接な関係がある。さらに、種籾から大部分のセンチュウが游出し終わった後の籾内の残存センチュウ数は、20°Cは約35%、30°Cは約18%で高温ほど少ないが、35°Cは100%残存する。この残存センチュウの死亡率は低温ほど小、高温ほど大で、35°Cでは100%が死亡個体である[11]。籾殻のみを水浸したときは游出時期は極めて早く、水温20°Cでは浸漬1時間以内に約19%の個体が游出し、3時間以内には、ほとんどの個体が游出してしまう。

センチュウの水中での運動は水温15～27°Cが活発であるが、適温範囲は19～23°Cである。水中に游出したセンチュウは数日から数十日間生存するが、時間の経過とともに順次死亡する。水温が高いほど死亡時期は早く、生存率は水温20～25°Cでは游出2日後で約70%、4日後では約50%であり、游出後4昼夜まで経過した生存個体の侵入による病徴発現は大差がないが、以後、游出後の時間経過とともに低下する。この傾向は収穫時の籾内センチュウ密度で一層明らかである[11]。

水中に游出したセンチュウの伝播・感染は、水を介在して行なわれる。水苗代より陸苗代や高密度高温条件の育苗箱が段違いに伝播効率が高い[7]。これは育苗箱では苗代育苗より播種量が15倍ほど多くイネ体への



第1図　定温下におけるセンチュウ游出時間と籾発芽時間との関係（田村・氣賀澤、1956）

*）氣賀澤和男（元東北農業試験場）
Kazuo KEGASAWA: The rice white-tip nematode, *Aphelenchoides besseyi* CHRISTIE.

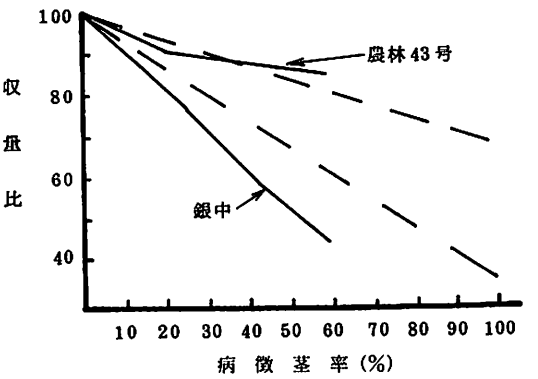
侵入の機会が増大しているとともに、イネ体からの多量の誘引物質が影響しているといえる[3]。即ち、幼苗に含まれる数種の有機酸、グルタミン酸、アスパラギン酸などの誘引物質に走向して侵入が促される[4]。また、伝播は育苗中のみならず、移植後でも十分に行なわれ、健全苗と罹病苗の3～4葉齢期の混植で高い株間移動率が示されている[12]。したがって、稚苗～中苗（1～4葉頃まで）の機械移植は成苗（5葉以上）手植に比べ伝播が多くなる[9]。伝染源から10～20m離れた隣接水田へも移動侵入したことが確認されており、潅漑水によって広面積に分散が行なわれていることが明らかである。イネの肥培条件によっても移動侵入が異なり、窒素2倍肥の栽培では1葉齢期に最高の株間移動率であった例もあるように、株間移動はイネの生育条件と深く関わりを持っている。植物体への侵入部分は、根部からは全く行なわれず、根ぎわ以上の部分から行なわれ、イネの生育初期は外葉の葉鞘に多く生息し、この時期が外部との移動が容易に起こるときである。

イネ苗に侵入したセンチュウは穎の割れ目とか葉鞘の隙間から内腔に漸次侵入する。次第に生長点付近に集中生息し、イネ体組織の外部から食害し、抽出葉の葉先に病徴（害徴）として現われる。イネの生長するに従いセンチュウはイネ体内（組織内ではない）を上昇し、幼穂形成期頃には幼穂の周りに集中する。この時期までは繁殖は少なく低密度で経過する[16]。穂ばらみ期以後は、もっぱら、穂に集中寄生し、順次穎内に潜入し、成熟した籾では、内穎と外穎の内側に生存する。幼穂形成期以後からは旺盛な増殖が行なわれ、穂ばらみ期末期には最高に達し、収穫期には籾100粒当たりで300～600個体にもなる。寄生数は精籾に多く、粃には少ない[2]。

2．病徴および被害

被害は、イネの生育不良、収量減として現わるとともに玄米粒の傷害としての黒点米の発生は米の品質低下、特に、等級低下をもたらす。

稚苗期における被害は、罹病苗の草丈が、無罹病苗の約1/2と生長が悪い。イネ生育中の被害徴候は生長点付近で食害された葉が抽出後に特有の葉先の変色病徴、即ち、出葉当初は淡緑色で、日時の経過とともに黄白色に変化し、健全部分との境は白色半透明を呈する。この症状は止葉に最も多く現われ、次いで上から1葉目、2葉目と上位葉に現われる。主茎は病徴が現われ易く、他の茎はまれである。病徴はセンチュウが寄生していても出現しない場合がしばしば起こるほか、水稲の品種間でも差が顕著で、センチュウが高密度に寄生していても葉先に病徴が生じない品種もある。さらに、センチュウ寄生茎で葉色濃厚な株では、幼穂形成期頃に異常な分枝、いわゆる高位分蘖が誘起されることがあるが、そのほとんどは出穂しないか、出穂しても不稔で無効茎となることが多い[1]。

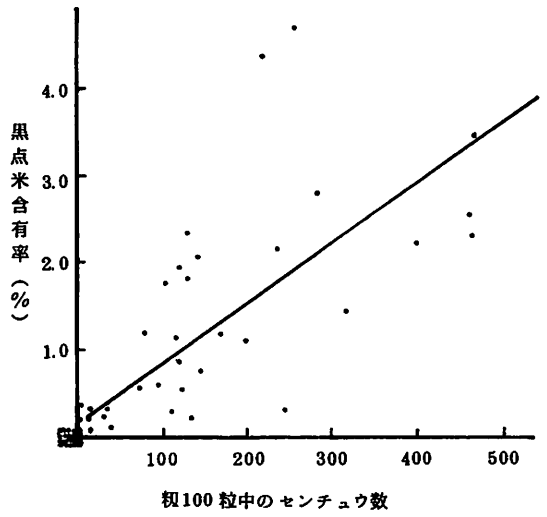


第2図　実測および計算値による品種別の減収傾向
（田村・氣賀澤[13]）

葉先の病徴の出た茎は草丈が低く、病徴茎率の高い株は全体的にも草丈が低い。また、1株中の有効茎数が減少し、減収傾向である。収穫物は穂長が短かく、稔実不良で粃粒が多く、穂重は軽く、精籾重量、玄米重、千粒重が軽くなる[13,21]。

感受性、抵抗性両品種について病徴茎率と穂長、穂重、玄米重、千粒重を総合した収量比との関係を求めると第2図に示す通りで、感受性品種（銀中）は計算値は60%前後の減収であるが、実測値は病徴茎率が100%の場合に65%以上の顕著な収量減となり、抵抗性品種（農林43号）は減収傾向が軽く、計算値は20%前後の減収であるが、実測値は逆に計算値より軽い被害傾向を示しており[13]、品種間の抵抗性はかなり明らかである。

1967年に愛知県下でカメムシ類による吸汁被害粒と類似症状の異常米が発生した。その種籾に本センチュウが多数寄生していることが確認され、“黒点米”と命名された[14]。その後、各地から黒点米の発生が記録され、玄米の品質低下をもたらす障害であることが明らかとなった。黒点米はセンチュウの加害が直接の発生



第3図　籾中のセンチュウ寄生数と黒点米発生歩との関係
（上林・天野・中西[14]）

誘因で、これに菌類が侵入して発達し、それに関与する菌として腐生性黄色細菌の存在が明らかにされている[10,17]。

黒点米は糊熟期末期から発生しはじめ、完熟初期には増加率が鈍る[15]。玄米粒の被害は最初は果皮に油浸状の部分が認められ、果皮の横の裂開へと進む。一部は胚乳組織に達する裂開が見られる。さらに、果皮全面に、ひび割れ状の細かい裂開となり、縦の裂開も発生する。横型、縦型の裂開とも玄米の腹面に多く発生する[16]。縦型の裂開は、開花後5～6日以内のセンチュウによる傷から発生し、横型裂開は、玄米としての幅と厚さに決定される頃までについた傷から発生する。これらの時期は穂内でのセンチュウの増殖期と一致する[17]。大きな裂開は胚乳組織が露出し黒色に変化する。また、浅い裂開で黄白色のものもかなり多い[6]。黒色の変化は澱粉細胞の変化であって、糊粉粒、澱粉粒が変色したものではない。

黒点米の発生条件は、自然光、高温、多肥のときに多発し、米粒の登熟に好ましい条件と一致する[16]。

1穂内の黒点米の発生位置は上部枝梗に少なく、中部または下部枝梗に多く分布する傾向があり、同一枝梗内では先端または茎部に多い[15]。

黒点米の多発地帯の102点の種籾について、黒点米混入率（Y）と籾100粒当たり籾内線虫数（X）との関係は第3図に示した通りで、高い相関関係（$r=0.768$、$Y=0.0703X+0.155$）が認められ、黒点米の発生にセンチュウが深く関係していることが明らかである。黒点米は出穂後20日頃から認められ、40～50日後には、ほぼ一定の被害粒率となる[14]。また、センチュウが寄生していても黒点米の発生がない場合もあり、葉先に変色病徴がない場合でも、黒点米が発生することがあり、葉先の変色病徴だけで、黒点米の発生を推測することは困難である。

本センチュウは、米国でイチゴの病原線虫として知られており、わが国でもイチゴでその寄生が確認されている[9]。ハウス栽培のイチゴでイチゴセンチュウと類似した葉の萎縮、奇形と異常花がみられる。この症状は高温条件で多く[7]、高温条件のハウスで栽培の多いイチゴでは被害が問題であろう。

引用文献

1）深野　弘・横山佐太正（1960）九病虫研会報 6, 75-76.
2）深野　弘（1962）福岡農試特報 18, 1-108.
3）後藤和夫・深津盛栄（1956）農技研報　C 6, 123-149.
4）後藤和夫・豊田　栄（1957）日植病報 21, 46.
5）石川元一（1977）関東病虫研報 24, 134.
6）川村　満・氣賀澤和男（1983）四国植防 8, 45-52.
7）小林義明（1976）日線虫研誌 6, 80-83.
8）小林義明・杉山朝一（1977）日線虫研誌 7, 74-77.
9）西澤　務・彌富喜三（1955）日植病報 20, 33.
10）西澤　務（1976）日線虫研誌 6, 73-79.
11）田村市太郎・氣賀澤和男（1957）日生態誌 7, 111-114.
12）田村市太郎・氣賀澤和男（1958）日生態誌 8, 37-42.
13）田村市太郎・氣賀澤和男（1959）日生態誌 9, 120-124.
14）上林　譲・天野　隆・中西　勇（1971）愛知農総試研報 A 3, 46-55.
15）上林　譲・天野　隆・中西　勇（1973）愛知農総試研報 A 5, 63-69.
16）上林　譲・天野　隆・中西　勇（1974）愛知農総試研報 A 6, 77-82.
17）上林　譲・天野　隆・中西　勇（1976）日線虫研誌 6, 67-72.
18）山田　済・塩見正保（1950）岡山農試時報 46, 15-28.
19）横尾多美男（1948）日植病報　13, 40-43.
20）吉井　甫（1944）農及園 19, 981-982.
21）吉井　甫（1951）九大農学誌 12, 133-141.
22）吉井　甫（1951）農及園 26, 23-26.

ニセフクロセンチュウ*

1．来　　歴

ニセフクロセンチュウ（*Rotylenchulus* 属）はその英名 reniform nematode からも分かるように、雌が寄主植物の根に半内部定着寄生して成長するにつれ、根外に露出した虫体の後半部分が腎臓形に肥大し（第1図H）、我が国でも古くから知られるミカンネセンチュウ［*Tylenchulus* 属＝フクロセンチュウ（旧称）］に似ることからこの和名が生れたらしい[1]。

本線虫は1935年にハワイのパイナップル畑のササゲ根から発見され、1940に LINFORD と OLIVEIRA により新属新種 *Rotylenchulus reniformis* として記載された。同時に本種の特異な生活環も記述された[18]。原記載によれば本種の特徴の一つは雌と雄とがほぼ同率で出現することである。他方、わが国では1954年、YOKOO と TANAKA が、鹿児島県出水郡三笠村（当時）のタバコ畑から分離した線虫を、*Tetylenchus nicotiana* として命名記載した[36]。1962年に至り、BAKER は *T. nicotiana* を *Rotylenchulus* 属に編入した。本種の特徴は通常、雄がいないことである。中園らも1960年、埼玉県所沢のゴボウ畑から本属の線虫を検出したが、分離・検出されたのは第2期幼虫と雌のみで、雄は検出されなかった[25]。1963年、長崎県下では本属の雄が普通に検出される個体群と雌だけが検出される個体群が大島らによって見出された[28]。1968年、DASGUPTA らは世界各地の本属線虫標本を分類学的にレビューし、上記の *T. nicotiana* および *R. nicotiana* を *R. reniformis* の synonym（同物異名）とするとともに、新たに6新種を追加し、他の2既知種を含め、本属線虫として9種を識別した[12]。以上の経過については中園に要説があり[23]、最近における本属線虫の種および近縁属の分類学については FORTUNER が詳しい[15]。以下においては *R. reniformis* に限って述べることとする。

2．形態および生理・生態的変異

DASGUPTA らが雄の見出されていない *R. nicotiana* を雄が普通に見られる *R. reniformis* の synonym とした主な理由は、世界各地の本種標本の形態計測値は変異が大きく、各個体群間の計測値が重なることとされ、本種は多型種としての特徴が示された[12]。

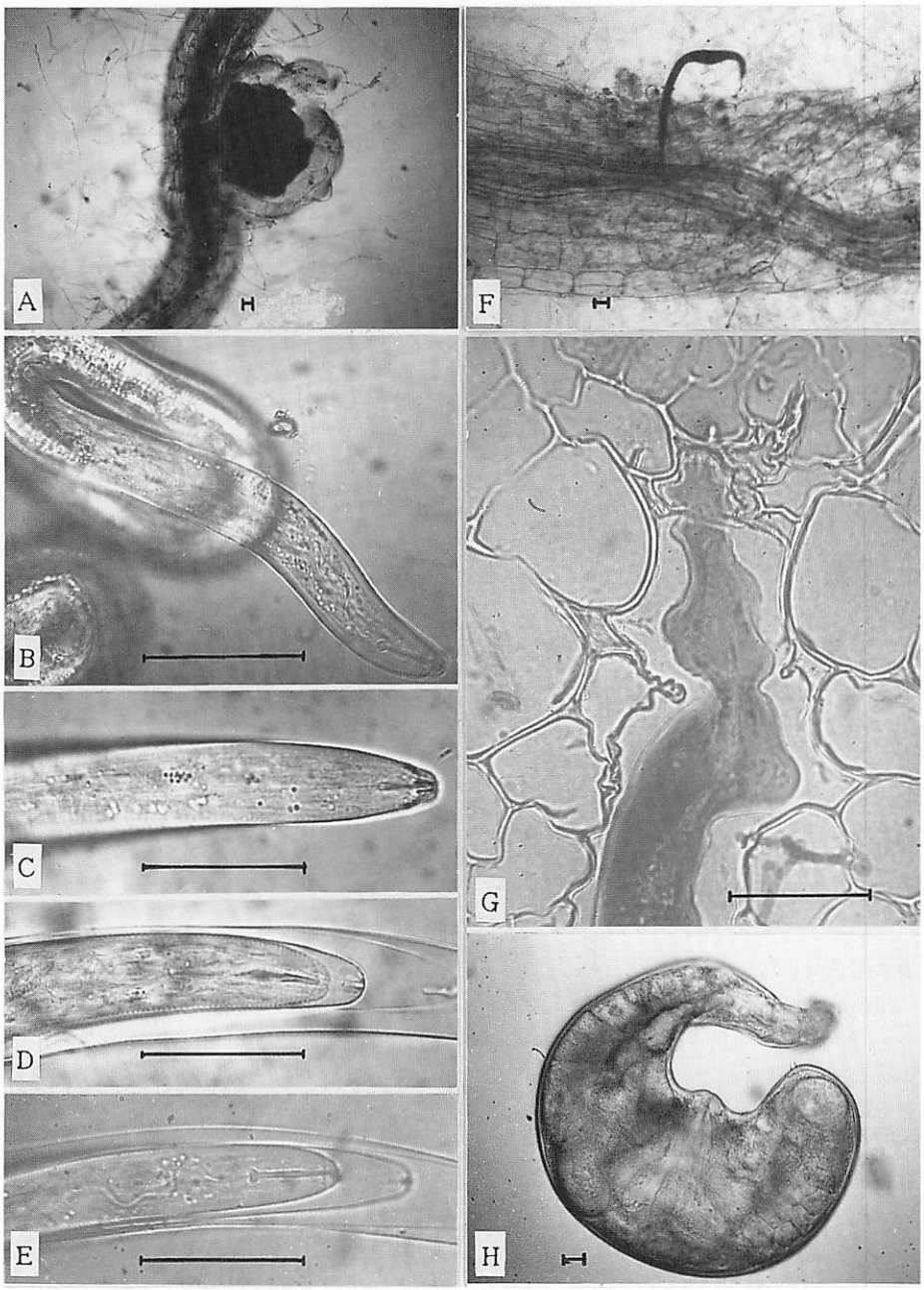
我が国における本種の分布は年平均気温14°C等温線（関東平野北部）以南に限られている[23]。これら各地の個体群および米国ハワイとテキサスから導入した個体群を供試し、形態や生理・生態的変異を比較検討したところ、主成分分析法による若雌（後述）の形態は、三つのグループ：(1)体長（平均439.2μm）と各部形態が大柄で、体幅は相対的にやや細身、(2)体長（平均375.5μm）と各部形態が小柄、および(3)体長（平均393.8μm）と各部形態が前2者の中間、体幅は相対的に太め、に大別された。これらは雄の出現頻度に関しても異なる特徴を示し、(1)は雄が時々出現する（0.0003%）群（雄少発型）、(2)は雄が多発生する（50%）群（雄多発型）および(3)は雄は通常ほとんど出現しない群（雄不在型）であること、これら雄の出現率の変異は、環境支配的ではなく、恐らく遺伝的な性の決定によるものであることが分かった。各群のうち、我が国での分布がもっとも広いのは(3)群であり、(1)群は局在的（散発的）、(2)群は偏在的（長崎県下、南西諸島等、暖地・亜熱帯）である。

海外においては南北アメリカ、アフリカ、中東・インド、東南アジア、オセアニア等の温帯、亜熱帯および熱帯を通じて(2)群の分布が普遍的であり、まれに(1)群または(3)群の分布が知られる[12]。雌による雄の性誘引にも差異が見られ、(2)群に属する各個体群相互間では強い誘引性を示し、相互交配により子孫を産むことが確認された（生物学的種の同一性）。しかし、これら雄と(1)群および(3)群の雌との間の誘引性は弱く、これらは生殖的に隔離された存在であることが分かった。(2)群は生殖上、雄との交配を必須とし（両性生殖型）、(1)群と(3)群は交配を必要としない（単為生殖型）[23]。インドの雄多発型の個体群では雄を欠いた条件（無交配）で次世代が正常に生れ、その際、雄も正常に出現したとの報告がある[35]が実験操作に疑問が残る。

本線虫は卵からふ化した第2期幼虫（以下、J2と記す）が無摂食のまま3回の脱皮を繰返し（第1図）、若雌または雄に分化発育する点に特徴がある（もっと

---

*）中園和年（九州農業試験場）
Kazutoshi NAKASONO: The reniform nematode, *Rotylenchulus reniformis* LINFORD & OLIVEIRA.



第1図　ニセフクロセンチュウの発育ステージと形態的変化
A,トマトの根に寄生した雌による卵のう(雌虫体は産下した80～200の卵とゼラチン物質に包まれている)；B,卵からふ化脱出中の第2期幼虫；C,第2回脱皮を始めた第2期幼虫(口針の節球から口針幹まで消失)；D，第4回脱皮中の第4期幼虫(口針は前端＝口針錐から再形成し脱皮の終了時に節球が完成)；E，脱皮を完了した若雌（寄生性を獲得)；F，トマトの根に寄生した若雌（接種後4日頃)；G，トマトの根に寄生した雌の口頭部とトマトの組織(5 μm 切片、線虫の周辺細胞壁が厚化)；H，雌成虫。図はいずれも単為生殖型の線虫。図中の横棒は50μm。(著者原図)

もこれは必ずしも固有の性質とは言えない、例えばネコブセンチュウの第3～4期幼虫やミカンネセンチュウの雄性幼虫等で同様の脱皮)。中園によれば蒸留水中におけるJ2が若雌または雄に発育するまでの形態的変化は20の「発育過程」に区分でき、これを物差として、発育に対する温度や各種化学物質の影響を比較することができる。この方法により、J2の脱皮・発育に及ぼす温度の影響を調べた結果、単為生殖型(1)および(3)の個体群は高温条件（34°C）下では脱皮・発育不能となったが、同じ温度で両性生殖型(2)の個体群は30°C条件に比べ脱皮・発育がやや遅れただけであった[23]。

インド各地の雄多発型個体群では数種植物に対する寄生性の差異によるレース（A、B）が知られる[13]。

3．寄主植物および品種抵抗性

寄主植物：LINFORDとYAPは本種の寄主植物としてササゲ、パイナップルの他、ダイコン、キャベツ、テンサイ、ジャガイモ、ナス、トマト、キュウリ、ニンジン、アフリカンマリーゴールド、フレンチマリーゴールド、オクラ、インゲンマメ等30科65種を報告した[19]。米国南部、中南米各地、アフリカ、インドおよび東南アジアでは特にワタを始め、ダイズ、サツマイモの他、各種の熱帯作物および果樹に寄生加害する。AYALAとRAMIREZはプエルトリコにおける寄主植物と世界各地の報告をまとめて200種以上の植物が本線虫の寄主であるとした[2,4]。我が国ではタバコ、ゴボウ、サツマイモ、ニンジン、ダイズ、ビワ（園）、スイカ、ナス、リクトウなどでの寄生ないし圃場検出の記録があり[10,16,25,28]、特に千葉県下ではサツマイモ圃場での検出率が17.8%に達し、ネコブ、ネグサレセンチュウに次ぐものであった[41]。マリーゴールドは本種の寄主植物とされる[19]が、埼玉県所沢の単為生殖型個体群は高生種（*Tagetes erecta* L.）ではよく増殖したのに倭生種（*T. patula* L.）では密度が抑制された[21]。

品種抵抗性：米国南部諸州のダイズでは本線虫による被害が大きい[5,8]。REBOISらはダイズ品種PicketとDyerが本線虫に対し抵抗性であること、BraggとJacksonは感受性であることを見出した[32,33]。前2品種はダイズシストセンチュウに対しても抵抗性を示すことから、両線虫に対する品種抵抗性はその共通育種母本であるPekingに由来する共通の遺伝子または連関遺伝子が関与すること、他方、後2品種はサツマイモネコブセンチュウに対して抵抗性であり、この場合には相互に異なる抵抗性遺伝子が関与するものと推定した。BIRCHFIELDらによれば、ダイズ品種Pickett、Pickett 71のほか数品種が本線虫に対し抵抗性であったが、ダイズシスト抵抗性品種の中には本線虫に対して抵抗性を示さないものもあった[6,7]。同様にフィリピンの条件下でも65ダイズ品種のうち9品種が抵抗性を示した[17]。ワタ（*Gossypium* 属）の野生種および栽培品種においても本線虫に対する抵抗性の差異が見られたが、ネコブセンチュウ抵抗性との関連はなかった[40]。我が国のサツマイモ品種農林2号（ネコブセンチュウ抵抗性）は本線虫の好適寄主である[21]。西アフリカではコーヒー（*Coffea robusta* LINDEN）、タチナタマメ（*Canavalia ensiformis* D. C.）、マメ科1種（*Stizolobium deeringianum* BORT.）およびトウガラシ（*Capsicum frutescens* L.）が本種に抵抗性を示した[29]。

4．発生生態および被害

発生生態：土壌中でふ化した第2期幼虫は無摂食のまま、数日の間に3回の脱皮を経過し、若雌または雄成虫に成長し(第1図)、若雌は脱皮完了後24時間内外で寄生能力を獲得する[23]。西アフリカ（旧ゴールドコースト）の条件下ではダイズ播種後4日目には雌の寄生が見られ（第1図F、雄は寄生しない）、7日目に卵のう物質を分泌した雌成虫が10日目から産卵を始めた。この時期、組織外に露出した虫体は産下卵と卵のう物質により囲包される（第1図A）。22日目にはほとんどの卵が幼虫となり、ふ化も見られた。1雌当たり平均産卵数は39個、トマトでは最高102卵、平均63卵を数えた[29]。卵のう内には複数の雄が滞在し、交尾中の個体が観察された[23,29]。LINFORDとOLIVEIRAによれば、ハワイ個体群（両性生殖型）の1雌産卵数は最高196卵(平均121)であった[18]。我が国単為生殖型個体群（温室トマトに寄生）の産卵は接種14日後に始まり、1雌産卵数は68個よりは多いものと推定されたがこれはハワイ産個体群の約半数に当たる[24]。

恒温条件下における温度と発育の関係を生殖型を異にする個体群間で比較した結果、発育適温域はどの個体群も20～30°C（地温）で、1世代所要日数は18～29日、この温度域では両性生殖型個体群の発育が速く進んだ。33°Cの高温になると単為生殖型個体群は著しい発育阻害を受け、世代を全うすることができなかった

(特に脱皮阻害)。1世代所要有効温量は両性生殖型の387.6日度に対し、単為生殖型は345.2日度、また発育零点は前者が12.3℃、後者が13.4℃と計算された。以上のように両性生殖型個体群の発育温度域は単為生殖型個体群より広いことが分った[22,23]。REBOISは両性生殖型個体群の発育最適温度は29.5℃とみなした[31]。

我が国における越冬虫態は若雌と雄成虫が主体と見られ、発生消長は5月作付のゴボウ＋高生種マリーゴールドでは8月以降に密度が急増する1山型となった[21]。米国ジョージア州のワタ、ダイズ畑では作付(4～5月)後、約45日間、土壌中密度は急減して6月に最低(約10頭／100g土)になる。この後、急増して9～10月にピーク(約10,000頭)に達し、11月以降、冬季を通じ翌春の作付期へ向けて約800頭まで漸減する(1山型消長)[8]。フィリピンのダイズ作においては、第1作期(6～9月、雨季)で初期密度約200頭／300ml土が収穫期には14,000頭に増加し、その後2ヵ月間の休閑期には60頭まで減じた。これに続く第2作期(11～1月、雨季)には300頭まで増し、その後の休閑期(約1ヵ月)に10頭以下まで減り、第3作期(2～5月、乾季)には約400頭まで増すという変動パターン(3山型消長)を示した。ラッカセイ畑での密度の増加は見られなかった。熱帯においては年間を通じて気温較差はなく(平均29℃)、作付期とその作物の好適度が年間の密度消長パターンを定める要因といえよう[9]。以上の2例を比べると、ピーク密度は米国ジョージア州(温帯)の場合がフィリピン(熱帯)に比べ高いようである。恒温条件下の鉢試験(トマト)では20℃のピーク密度が最も高かった[22]。米国のサツマイモでは混生するサツマイモネコブセンチュウに対し本線虫が生態的に優勢である[37]。我が国のサツマイモ畑でも両線虫の混生がしばしば観察されるが、その生態的相互関係は明らかでない。

被害：本線虫の寄生と根の組織学的変化に関する知見は多い。若雌による根の侵入部位はネコブセンチュウとは異なり、根の先端だけにとどまらない。若雌は頭部を根にほぼ直角に挿入し、皮層を貫通して口唇部が内鞘に達する(第1図F、G)。この内鞘組織の1細胞(feeding cell)に口針を挿入して定着するとfeeding cellとその周辺の内鞘細胞層が巨大細胞(通常細胞の数倍大)となり、feeding zoneを形成する。巨大細胞は顆粒質に富み、核、核仁とも大きくなる(詳細は文献[14,30,34]参照)。寄生を受けた根はゴールは形成しないがしばしば褐変症が見られる。高密度の寄生によりまず根毛が脱落し、やがて細根が枯死、脱落する[4]。米国のワタでは40～60%の減収となり[5]、またサツマイモ塊茎の裂開症は本線虫による事例が多い[11]。

インドのVARAPRASADとSWARUPは本線虫の初期密度と各種作物の収量(生育量)との関係をSEINHORSTのモデル[$y=m+(1-m)Z^{P-T}$、ただし、yは無線虫条件下収量に対する相対収量、mは初期密度の増加に対し不変となる最低収量、Zは＜1なる定数、Pは初期密度、Tは耐性限界密度]に従って解析したところ、耐性限界密度は根の生育量に対し多くの作物で2頭／1,000㎠となり、地上部生育量に対しては14～20頭となって、本線虫の影響は根と地上部とでは異なることを示した[39]。(ただし、この論文の土壌1,000㎠当たり密度が2頭というのは異常に低い値であり、他の多くの線虫では通常、土壌100㎠または100g当たり、5～1,800頭の範囲にある)[3]。

5．おわりに

我が国においては本線虫は南方性の線虫として分布が関東以南に限られ、その被害はネコブセンチュウ害の大きさに隠されている可能性は否めない。外国では他の病原菌との関連病害助長要因ともなることが知られ[27]、我が国亜熱帯沖縄地域では本線虫の高密度な圃場がしばしば観察されているので[26]、決して無視できない有害線虫の一つである。本線虫における両性生殖型の染色体数は2n＝18であり[20,38]、その多型的種の問題はDNA解析などによる今後の興味ある研究課題である。

引用文献

1) Anon (1964) 植物防疫 18, 35-36.
2) AYALA, A. & RAMIREZ, C. T. (1964) J. Agr. Univ. Puerto Rico. 48, 140-161.
3) BARKER, K. R. & OLTHOF, T. H. A. (1976) Annu. Rev. Phytopathol. 14, 327-353.
4) BIRCHFIELD, W. (1962) Phytopathology 52, 862-865.
5) BIRCHFIELD, W. & JONES, J. E. (1961) Pl. Dis. Reptr. 45, 671-673.
6) BIRCHFIELD, W. & BRISTER, L. R. (1969) Pl. Dis. Reptr. 53, 999-1000.
7) BIRCHFIELD, W., WILLIAMS, C., HARTWIG, E. E. & BRISTER, L. R. (1971) Pl. Dis. Reptr. 55, 1043-1045.
8) BIRD, G. W., CRAWFORD, J. L. & MCGLOHON, N. E. (1973) Pl. Dis. Reptr. 57, 399-401.
9) CASTILLO, M. B., ARCEO, M. B. & LITSINGER, J. A.

(1978) Phil. Agr. **61**, 238-252.
10) 近岡一郎 (1964) 神奈川県農試病虫科成績 **121**, 1-29.
11) CLARK, C. A. & WRIGHT, V. L. (1983) J. Nematol. **15**, 197-203.
12) DASGUPTA, D. R., RASKI, D. J. & SHER, S. A. (1968) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **35**, 169-192.
13) DASGUPTA, D. R. & SESHADRI, A. R. (1971) Indian J. Nematol. **1**, 21-24.
14) EL-HAMEED, S. H. ABD, KHEIR, A. M. & SHAFIEE, M. F. (1977) Phytopath. medit. **16**, 11-15.
15) FORTUNER, R. (1987) Revue. Nématol. **10**, 219-232.
16) 福留信明 (1978) 鹿児島たばこ試報 **21**, 43-62.
17) LIM, B. K. & CASTILLO, M. B. (1979) J. Nematol. **11**, 275-282.
18) LINFORD, M. B. & OLIVEIRA, J. M. (1940) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **7**, 35-42.
19) LINFORD, M. B. & YAP, F. (1940) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **7**, 42-44.
20) NAKASONO, K. (1966) Appl. Entomol. Zool. **1**, 203-205.
21) 中園和年 (1973) 日線虫研誌 **3**, 38-41.
22) 中園和年 (1978) 日線虫研誌 **8**, 32-42.
23) 中園和年 (1983) 農技研報 C**38**, 1-67.
24) 中園和年 (1983) 日線虫研誌 **12**, 21-25.
25) 中園和年・一戸 稔・武田和子 (1960) 昭35応動昆大会講要 17.
26) 中園和年・鶴町昌市・照屋林宏 (1984) 九病虫研会報 **30**, 126-128.
27) NEAL, D. C. (1954) Phytopathology **44**, 447-450.
28) 大島康臣・後藤 昭・市川三郎・大串竜一 (1963) 九病虫研会報 **9**, 69-70.
29) PEACOCK, F. C. (1956) Nematologica **1**, 307-310.
30) RAZAK, A. R. & EVANS, A. A. F. (1976) Nematologica **22**, 182-189.
31) REBOIS, R. V. (1973) J. Nematol. **5**, 10-13.
32) REBOIS, R. V., JOHNSON, W. C. & CAIRNS, E. J. (1968) Crop. Sc. **8**, 394-395.
33) REBOIS, R. V., EPPS, J. M. & HARTWING, E. E. (1970) Phytopathology **60**, 695-700.
34) REBOIS, R. V., MADDEN, P. A. & ELDRIDGE, B. J. (1975). J. Nematol. **7**, 123-139.
35) SIVAKUMAR, C. V. & SESHADRI, A. R. (1972) Indian J. Nematol. **2**, 173-181.
36) 田中 勇 (1954) 鹿児島たばこ試報 **9**, 59-63.
37) THOMAS, R. J. & CLARK, C. A. (1983) J. Namatol. **15**, 204-214.
38) TRIANTAPHYLLOU, A. C. & HIRSCHMANN, H. (1964) Annu. Rev. Phytopathol. **2**, 57-80.
39) VARAPRASAD, K. S., SUD, U. C. & SWARUP, G. (1987) Indian J. Nematol. **17**, 11-16.
40) YIK, C.-P. & BIRCHFIELD, W. (1984) J. Nematol. **16**, 146-153.
41) 吉田 猛 (1965) 千葉農試研報 **6**, 69-78.

クキセンチュウ類*

1．発生の経緯

現在、国内で発生が確認されているクキセンチュウ属の線虫類は、ナミクキセンチュウ *Ditylenchus dipsaci* (KÜHN) FILIPJEV、イモグサレセンチュウ *D. destructor* THORNE、キノコセンチュウ *D. myceliophagus* GOODEY の3種である。一方、1965年前後の全国的な土壌線虫検診事業の中で各地の土壌から *Ditylenchus* 属線虫が検出されているが、ナミクキセンチュウを除くと、種名、被害状況等まで明らかにされた事例はほとんどない。

ナミクキセンチュウは、タマネギ、コムギ、スイセン等で古くから発生が確認されている。出田（1903）は大阪府立農学校実習地試験畑のタマネギ腐敗球から本種を検出し、茎線虫の名称を与えている。詳細な研究は、コムギにおける弥富・横尾が最初であろう[39]。しかし、その後の調査研究の報告は、1958年の三浦・出水のスイセンにおける研究[15]まで途絶えている。しかも、この間に研究対象作物がコムギからスイセンに変わり、コムギでの研究は見あたらなくなっている。一方、イモグサレセンチュウについては、1958年1月～'59年12月にアメリカから輸入されたジャガイモから検出されており[26]、以前から重要線虫として侵入が懸念されていた線虫の一種であったが、その後10年以上本種についての記載は見あたらない。ところが球根アイリスにおける本種の被害が、1975年に奈良県[18, 34]、新潟県、富山県[25]、兵庫県[7]、大阪府（三枝、1976）で、ほぼ同時に確認され、その後、北海道、岐阜県、愛知県でも確認されている[25]。また、1984年に青森県のニンニクでも発生が確認された[10]。同時にナミクキセンチュウとの識別点が記載されている[10, 21, 25]。キノコセンチュウはマッシュルームから検出されている[11]が、マッシュルームにおける本種の被害の明瞭な記載例は少なく、発生実態についても不明な点が多い。しかし、発生すると大きな被害を与えることはまちがいなく、収穫できなくなることもある[6]。

2．寄主範囲

ナミクキセンチュウ[4]、イモグサレセンチュウ[5]ともに寄主範囲はきわめて広いが、ナミクキセンチュウでは各々の植物に寄生する線虫の寄主範囲は比較的限られ、寄生性を異にする11系統の存在が確認されている[31]。国内では、圃場レベルで被害が確認されている植物は、ナミクキセンチュウが、コムギ[39]、タマネギ[12]、スイセン[15, 28]、ヒヤシンス[20]、アイリス[16, 19]である。また、千葉県のシバ（吉田、1965）、北海道のマメ科牧草（湯原、1967）の圃場からも検出されているが、被害状況等は不明である。イモグサレセンチュウでは、球根アイリス[7, 18, 25, 34]とニンニク[10]、キノコセンチュウではマッシュルーム[11]である。

両種とも接種により寄生性が検討されている。スイセンのナミクキセンチュウでは、47種の植物のうち、タマネギ、インゲン、エンドウ等で寄生、増殖することが確認され、SEINHORST のスイセン系統[31]に該当することが明らかにされている[28]。イモグサレセンチュウはきわめて多くの植物に寄生し、チューリップ、スイセン、ユリ等のごく一部の植物を除き試験されたほとんどの植物で寄生が確認され[14, 17, 21, 25]、既知寄主[25]のほかに33種の植物が寄主として加えられている。イモグサレセンチュウのニンニクへの寄生は、世界的にも報告例がなく、国内でも接種により寄生しないとされていた[25]ことから、新しい記録と考えられる。ニンニク寄生線虫は球根アイリスに激しい被害を発生させる（藤村：未発表）。一方、ナミクキセンチュウが発生している大阪府のスイセン栽培地帯にはタマネギ、アイリス、ヒヤシンス等が栽培されているが外観上は何等病徴は認められていない[15]。ナミクキセンチュウの防除に輪作を取り入れようとする場合は、その地方の線虫の各種植物に対する寄生性を検討する必要があることが指摘されている[33]。また、タマネギの被害が再確認されていること[12]、SEINHORST のタマネギに対する各系統の寄生性の報告[31]とを考え合わせると、系統の問題もさらに検討する必要があるように思われる。また、イモグサレセンチュウは、寄主範囲が広く、輪作による防除は難しい[33]とされ、国内の接種試験でも多くの植物への寄生が確認されている。しかし、それに

*）藤村建彦（青森県農業試験場）
Takehiko FUJIMURA: The stem nematode, *Ditylenchus dipsaci* (KÜHN) FILIPJEV and potato rot nematode, *D. destructor* THORNE.

もかかわらず、新潟県や奈良県の球根アイリスでの発生地の後作物、輪作作物に被害は確認されていない[17, 21]。また、ニンニクのイモグサレセンチュウ発生地に栽培されているタマネギからは生育中期まではニンニク並の線虫が検出されるが、収穫後、貯蔵中の鱗茎からはほとんど線虫が検出されず、何等の被害症状も発生していない（藤村：未発表）。

線虫密度が著しく高い土壌で行われる接種試験であっても、寄生、増殖が確認された植物を供試するのは当然であろう。しかし、通常の栽培圃場条件では寄主とされた作物すべてに実害が現れるとは限らないように思われる。線虫汚染圃場における作物の選定は生産現場では極めて重要な問題であり、さらに詳細な検討が必要である。

3．被害の特徴

ナミクキセンチュウは球根にも寄生し、被害症状を発生させるが、地上部の葉、茎での増殖、加害が著しく、葉や茎に部分的な隆起（spikkles）を伴った特徴的な被害症状を呈する[4, 39]。このためコムギでは葉には波状の皺、よじれ、湾曲等[39]が、スイセンでは黄褐色の条斑や水泡状のふくらみ等[15, 28]が生じる。被害が著しい場合は、いずれの場合も生育が著しく悪くなり、黄変、枯死する[15, 28, 39]。スイセン等の鱗茎では、前年度の同化葉の鱗片に褐変が現れ、その後、鱗片部に沿って次第に半円形に広がり、被害が進むと輪状に数重の褐変が見られるようになる。このため球重が軽くなり、被害が著しい場合には腐敗する[15, 28]。タマネギでは保護葉や外側の肥厚葉の葉鞘下部が盤茎部から剝離する。このため、内部の肥厚葉の肥大に伴って裂球、奇形球、腐敗球が発生する[12]。これに対してイモグサレセンチュウでは主に地下部の鱗茎内での寄生、増殖が著しく、地上部の被害症状はその結果として現れることが多い[2, 5]。球根アイリスでは、収穫後の鱗茎の腐敗が大きな問題になるが、種球の汚染度が高くなるにしたがい、地上部の生育が悪くなり、生育中に黄変、枯死株が多発するようになる[7, 17, 21, 25]。枯死する前に葉に捻転がみられることもある[25]。鱗茎では、線虫寄生部位に乾腐状の症状やスポンジ状の変質部がみられることが多い[7, 17, 21, 25]。ニンニクにおける被害症状も基本的には球根アイリスと同様であるが、球根アイリスとは形態的、生態的差異があるためか、やや異なる点もみられる[8, 10]。ナミクキセンチュウによるヒヤシンス[22]、アイリス[19]の被害の特徴についても記載がある。キノコセンチュウによるマッシュルームの被害の特徴については HOOPER[6] を参照されたい。

4．発生生態

ナミクキセンチュウの生態的な特徴の一つに、前期成虫（第4期幼虫）がきわめて長期間乾燥や低温に耐え、球根類の乾燥した保護葉や乾燥した植物組織内等では、いわゆる（eelworm）wool を形成する[4, 33]ことがあげられる。コムギでは収穫間際になって乾燥し始めると前期成虫は作物体から脱出し、土壌中で長期間生存する[39]ことが知られているが、このほかには、国内での検討例は見あたらない。昆虫の休眠に似たこの現象は、非寄主植物との輪作、薬剤による防除、球根内線虫の温湯浸漬による防除等の効果に大きな影響を与えているものと考えられるので[3, 30, 32]、今後の検討が必要であろう。なお、これと関連して、夏期の活動休止期では土壌中線虫のベルマン法による分離が困難となるが、5℃、2～3週間の低温処理により分離効率が高くなることが明らかにされている[27]。

一方、イモグサレセンチュウについて、HOOPER はナミクキセンチュウとよく似た生活史を持っているが、ナミクキセンチュウの eelworm wool のような環境に対する抵抗性のステージを持っていないように見えるとし[5]、寄主植物がない土壌では、雑草や菌類で生存していることを示唆している。また、THORNE は卵での越冬を示唆している[33]。国内の試験では、好適な寄主植物が存在しない土壌でも不活発な状態で3カ月以上[25]あるいは132日以上[7]の長期間生存するものと考えられている。寄主植物がない土壌での線虫の動向、湛水期間と線虫の生存状況等は、輪作や今後の田畑輪換栽培を考えるうえできわめて重要である。ナミクキセンチュウの植物体への侵入経路は、葉鞘等の表皮および気孔であり、導管組織内には侵入せず、通常、細胞間隙内で表層および柔組織を加害する[15, 39]。スイセンのナミクキセンチュウは地上部植物体から多数検出され、地下部の鱗茎にも侵入するが、根からは検出されない[15, 24, 28]。また、鱗茎掘取後は土壌中の線虫密度は急速に低下するが、生育中に腐敗する鱗茎が多いと鱗茎掘取後も多数の第4期幼虫が検出される[24, 28]。球根アイリス[21, 25]、ニンニク[8, 10]におけるイモグサレセンチュウの寄生部位、根辺土壌における線虫の動向についてナミクキセンチュウとの相違点は、

生育中に地上部から検出される線虫数は少なく、種子鱗茎や種子鱗片に多い。線虫は根にも侵入し、生育が進むに従って増加する。これに伴って根辺土壌の線虫数も増加する。また、掘取後の鱗茎では、線虫数は下部に多く、貯蔵中にも著しく増殖し、被害が進行する。また、球根アイリスのイモグサレセンチュウについては、発育ステージ別構成比の季節的な変化[28]、鱗茎の被害程度と植付後の生育、線虫数[21]との関係等が検討された。また、両種はともに各種の菌類[7]、カルス[4,5]（三井、1977；西澤、1967）による飼育が可能である。これらの飼育法を利用することにより、各種の実験が容易になるものと考えられる。キノコセンチュウはマッシュルーム菌の接種点を中心に食害しているようで、感染源は覆土等の土壌であると考えられる[11]。また、本種は湿度が低下すると、線虫の発育段階とは関係なく、環状または渦巻状の休眠型になるという。休眠型の線虫は不良環境に抵抗性と考えられ、水を与えられると、ほとんど全個体が蘇生する。この休眠状態は人為的にもつくることができる。線虫が短期間に増殖する温度と菌糸が最も速く発育する温度は26～28℃付近で一致している[35,36,37]。また、篩を用いた線虫回収方法の問題点についても検討されている[38]。

5．防　除　法

球根アイリスのイモグサレセンチュウでは、殺菌剤であるチウラム、ベノミル、チオファネートメチル水和剤等の高濃度（20～30倍液）短時間浸漬または粉衣（種子鱗茎重の0.3%量）処理[21]、ニンニクのイモグサレセンチュウでは、チウラム・ベノミル水和剤の湿粉衣（種子鱗片重の1.0%）処理[9]により実用的な防除効果が得られる。しかし、このほかの殺虫剤、殺菌剤の低濃度浸漬、殺虫剤、殺線虫剤等による土壌消毒は、効果が高いとする報告もあるが、全般的には効果が不十分あるいは経済的ではないとする報告が多い[4,5,7,15,17,21]。

温湯処理による防除は、両種に対する実用的な防除法として多くの報告[4,5,7,15,17,21,25,29]がある。三枝・葭原は、ナミクキセンチュウに対する処理温度と致死に要する時間との関係、鱗茎内部の温度が所定の温度に達するまでの時間と鱗茎の大きさとの関係について詳細に検討しており[29]、両種の温湯浸漬処理による防除法の基礎になるものと考えられる。実用的な防除効果が得られる温湯浸漬の温度、処理時間は、両種ともに43℃では3～4時間、50℃では15～30分間の範囲で、概ね三枝・葭原[29]の試験結果の範囲内にあるものと考えられる。また、温湯処理前の24℃温湯での予浸、0.5%のホルマリン加用は温湯浸漬の効果を高める[19,21]。さらに、より効率的な処理方法として水稲種籾催芽用の蒸気出芽室利用の実用性、問題点等について検討されている[21]。また、水稲の籾乾燥機の利用を想定した乾熱処理に関して、線虫致死温度の48.2℃以上を保つ必要があること、乾熱処理は湿熱処理より高い温度が必要であること等が指摘されている[17]。ニンニクのイモグサレセンチュウでは収穫直後から2週間前後の温風暖房機を利用した35℃での強制乾燥の防除効果が高い。この線虫の死亡は収穫時の寄生部位である保護葉や盤茎の急速な乾燥によるものと推定されている[8]。温湯処理は、スイセン、球根アイリスともに生育への影響等から休眠中の早い時期に処理する必要がある[7,15,17,21,25,29]。なお、乾熱処理では、生育に与える影響は湿熱より少ない傾向にあることが指摘されている[17]。

一方、三枝・葭原は、スイセンでナミクキセンチュウ致死に必要な温度・時間以上の組合せでの温湯浸漬をしても少数の線虫が検出されることを記載しており[29]、両種ともに温湯処理をしてもわずかながら線虫が検出される事例が多い。これは種球生産では大きな問題となろう。輸出用のスイセン、アイリス鱗茎からナミクキセンチュウが検出された事例があり[16]、また、ニンニクではナミクキセンチュウ、イモグサレセンチュウともに発生地拡大の要因に種子としての鱗片の移動があげられており[1,8,10]、両種ともに種子としての鱗茎、鱗片の取扱いには厳重な注意が必要である。原則的には、種球生産は非汚染圃場でおこなうべきであろうが、鱗茎、鱗片内の線虫の根絶法の確立はLEARとJOHNSON[13]、SLOOTWEG[32]の報告からも可能と考えられ、今後、検討が必要であろう。さらに、イモグサレセンチュウについてはナミクキセンチュウのような環境に対する抵抗性のステージはないとされている[5]が、単に高温に対する耐性が高いだけなのか、THORNEが指摘した卵での越冬[33]との関連があるのか、この点についての解明も重要な課題であろう。

非寄主植物との輪作は恒久的な線虫密度抑制法として重要である。ナミクキセンチュウについては外国では多くの研究がある[4]。国内でも、三枝・葭原は、神奈

川県のスイセン連作圃場でシロクローバー、オオムギとの輪作が高い防除効果を示すことを明らかにしている[28]が、これらに関する国内での報告は少なく、今後の検討課題であろう。一方、寄主植物が存在しない土壌における前期成虫の生存期間は、土壌水分[30, 31, 39]、温度[30]、さらには土壌の種類[31]にも左右されることが明らかにされており、試験にあたってはこれらの点に十分な配慮が必要であろう。イモグサレセンチュウの輪作体系あるいは田畑輪換栽培による土壌線虫密度の制御法については、国内外ともに今のところほとんど検討されていないが、中西によれば、奈良県の球根アイリスが平坦地の田畑輪換栽培のなかに組み込まれており、これが分布拡大や他作物での被害発生防止に役立っているのではないかとしており[17]、これは大いに示唆に富むものである。

コムギでは1930年代にナミクキセンチュウに対する抵抗性品種が記載されている[39]。スイセンのナミクキセンチュウ[15]、球根アイリスのイモグサレセンチュウ[7, 18, 21, 25]ともに被害程度には品種間差がみられるが、今のところ被害を回避できるまでのものではなさそうである。ナミクキセンチュウについて、アメリカやヨーロッパでは長期間をかけて、アルファルファ、アカクローバー、ライムギ、トウモロコシ等の抵抗性品種が育成されている[4]。抵抗性品種の育種は将来に向けての重要な課題の一つと考えられる。

このほかの防除法としては、球根アイリスでは、生育不良株、被害症状発生株の抜取り[21, 25]、比重選による被害球の除去[21]は土壌中線虫密度抑制と被害防止に有効である。また、ヒヤシンスの子球生産のための鱗茎母球の芯をえぐり取るスクーピング法は本種の被害の判別法となる[23]。キノコセンチュウの防除法としては、コンポスティングをコンクリートの上で行い、できるだけ土との接触を避けること、栽培終了後の廃床は培養舎やコンポストの堆積場の近くに置かないこと、被害を受けたコンポストは加圧殺菌すること等があげられている[6, 11]。

6．むすび

ナミクキセンチュウ、イモグサレセンチュウの寄主範囲や寄生性の問題は前記したように多くの課題を残したままである。近年の野菜・花きは多様化が極めて著しく、このままでは防除対応に混乱を招く恐れがある。また、欧米でジャガイモの重要線虫とされているイモグサレセンチュウは、国内でも接種によりジャガイモへの寄生、被害が確認されているが、未だに生産現場からの被害報告はみあたらない。筆者の調査では、イモグサレセンチュウによるニンニクの被害跡地に作付けされたジャガイモから少数の線虫が検出されることはあったが、被害は確認されていない。他方、人為的な高密度汚染圃場のジャガイモでは、収穫後の増殖により発生したとみられる被害塞が認められたが、試験圃場の密度を考慮すると被害塞率が低く、寄生性の異なる系統の混在が示唆された（藤村　未発表）。

一方、イモグサレセンチュウは、ナミクキセンチュウのような不良環境に対する耐性のステージを持っていないのではないかとされているが、ニンニクのイモグサレセンチュウでは、収穫・乾燥後の鱗茎保護葉にキノコセンチュウにみられるような渦巻状の線虫が大量に観察される（藤村　未発表）。この渦巻状の線虫が不良環境に対して耐性を示すか否かは、今後の課題であるが、欧米で記載されているイモグサレセンチュウとは生態的に異なるのであろうか。

これらの問題は、防除法を確立する上で極めて重要であると同時に、系統さらには種の問題としても早急に解明すべき課題と考えられる。近年、生化学的手法により系統や種の判別が可能になっており（奈良部、1989）、これらの問題の解明にも大いに役立つものと期待される。

引用文献

1）Godfrey, G. H. & Scott, C. E. (1935) Phytopathology **25**, 1003-1010.
2）Goodey, J. B. (1951) Ann. Appl. Biol. **38**, 79-90.
3）Hastings, R. J. & Newton, W. (1934) Can. J. Res. **10**, 793-797.
4）Hooper, D. J. (1972) *C. I. H. Descriptions of Plant Parasitic Nematodes*, Set 1, No. 14.
5）Hooper, D. J. (1973) *C. I. H. Descriptions of Plant Parasitic Nematodes*, Set 2, No. 21.
6）Hooper, D. J. (1974) *C. I. H. Descriptions of Plant Parasitic Nematodes*, Set 3, No. 36.
7）藤本　清・足立年一（1978）応動昆中国支報 **20**, 18-27.
8）藤村建彦（1989）平成元年度野菜病害虫防除研会シンポ講要. 農水省野菜・茶試, 日植防協編　30-43.
9）藤村建彦・市田忠夫・木村利幸（1989）日線虫研誌 **18**, 22-29.
10）藤村建彦・鷲尾貞夫・西澤　務（1986）日線虫研誌 **16**, 38-47.
11）神谷育男・高瀬尚明（1966）愛知園試研報 **4**, 72-75.

12) 黒木功令 (1987) 日線虫研誌 17, 61-64.
13) LEAR, B. & JOHNSON, D.E. (1962) Pl. Dis. Reptr. 46, 635-639.
14) 松下慶三郎・佐伯 聡・石川勝典 (1981) 植防研報 17, 97-99.
15) 三浦 脩・出水忠夫 (1958) 関西病虫研報 1, 109-117.
16) 中村満夫・堺 武志・三枝敏郎 (1974) 植防研報 12, 69-73.
17) 中西喜徳 (1979) 関西病虫研報 21, 12-20.
18) 中西喜徳・上住 泰 (1976) 20回応動昆大会講要, 113.
19) 中田正彦 (1961) 植物防疫 15, 114-115.
20) 中臣康範・江村一雄 (1965) 新潟園試研報 1, 47-57.
21) 中臣康範・桜井 精 (1985) 新潟園試研報 12, 57-96.
22) 荻屋 薫 (1963) 農及園 38, 1459-1462.
23) 荻屋 薫 (1964) 農及園 39, 82-86.
24) 三枝敏郎 (1972) 16回応動昆大会講要, 117.
25) 三枝敏郎・相原孝雄・中臣康範 (1977) 植防研報 14, 1-16.
26) 三枝敏郎・松原孝雄・松本安生 (1960) 植物防疫 14, 309-312.
27) 三枝敏郎・山本洋祐・葭原敏夫 (1972) 植防研報 10, 1-7.
28) 三枝敏郎・葭原敏夫 (1966) 植防研報 4, 29-44.
29) 三枝敏郎・葭原敏夫 (1970) 植防研報 8, 21-29.
30) SAYRE, R.M. & MOUNTAIN, W.B. (1962) Phytopathology 52, 510-516.
31) SEINHORST, J.W. (1957) Nematologica 2, Suppl. 1, 355S-361S.
32) SLOOTWEG, A.F.G. (1962) Daffodil Tulip Yearb. 28, 82-87.
33) THORNE, G. (1961) *Principles of Nematology.* McGraw-Hill, New York, 115-148.
34) 上住 泰 (1976) 植物防疫 30, 31-32.
35) 山田隆保 (1962) 高峯研年報 14, 138-141.
36) YAMADA, T. (1964) Ann. Sankyo Res. Lab. 16, 79-83.
37) 山田隆保 (1965) 9回応動昆大会講要 36.
38) 山田隆保・戸塚邦子 (1966) 応動昆 10, 44-46.
39) 弥富喜三・横尾多美男 (1934) 応動 6, 188-207.

イチゴセンチュウ・イチゴメセンチュウ*

イチゴセンチュウ　*Aphelenchoides fragariae* (RITZEMA BOS) CHRISTIE

イチゴセンチュウによるイチゴの病害は、原因不明のまま、かなり古くからヨーロッパとアメリカ合衆国で知られていた。その病原としてのセンチュウは、1890年に英国でRITZEMA BOSによって報告され[16]、アメリカ合衆国では1901年にイチゴで記録された[9]。日本では、1948年頃から静岡県特産の露地イチゴでの被害が知られていた[8]。その被害は、現在、全国的で、葉が赤色を呈することから、赤芽、また、馬鹿苗、かんざし苗などと呼ばれている。ヨーロッパでは、イチゴの葉や花が奇形となり、芽が密生し、ハナヤサイのような外観を呈するため、cauliflower disease、また、縮れた葉が赤色を呈することから、red plantとも呼ばれている。ただし、葉が赤色となる程度は品種間でまちまちなので適切な表現ではない。アメリカ合衆国では、イチゴのspring dwarfあるいはcrimpと呼ばれている。

病原センチュウは*A. fragariae*であるが、そのsynonymである*A. olesistus*の寄主植物として数多くの植物が報告されている[10]。GOFFARTは、60種以上の寄主植物をあげ[7]、そのなかには、アネモネ、ベゴニア、キク、コリウス、プリムラなどの主要花卉40種以上が含まれている。次いで、CROSSMANらは、キャベツ、白クローバ、キク、アヤメ、スミレ、シャクヤク、ナシなど、主要野菜や果樹を含む175種の寄主植物をあげ[4]、その後、ALLENは、スイセン、クロフトユリを追加している[1]。また、シダ類には寄主植物がきわめて多く、少くも55種がある。このように、本種の寄主植物の数はきわめて多数に及んでいる。

イチゴの被害とセンチュウの生態

春の被害株は、株全体の勢いが弱く、生育が遅れ、芯部が異状となる。葉は小さく、簇生して内側に巻き、萎縮症状を呈して開花に達しない株も多い[9]。捲縮、退化した芯葉は、開出すると主脈および鋸歯が赤味をおび、葉柄も赤くなり、毛茸が著しく少なくなる[19]。

被害株を連続して栽培すると、2～3年で褐変、枯死する。そうした圃場では、集団的な欠株が随所に現われる。開花に至らない株も多く、着花をみても数花で終わり、結果した果実も途中で発育を停止し、形が小さく緑色のままの堅い未熟果で終わる。被害の軽度の株はランナーを出すが、その子株にはイチゴセンチュウが寄生しているものが多い。伝染源は罹病イチゴのほか、雑草その他多くの寄主植物があり、センチュウの増殖力が著しく旺盛なことから、思わぬ被害の発生することがある。

センチュウはイチゴが苗の時期に芽の生長点付近に寄生、加害するが、組織内部には侵入せず、組織外で生活する。枯死した株のなかでもセンチュウは休眠状態で生存し、再び活動できる条件がととのうまで、かなり長期間生存する。一度被害の発生をみたイチゴ圃場では、外見上は健全に見えても、その株からも少数のイチゴセンチュウが分離検出されるのが普通である。

イチゴセンチュウの増殖力はきわめて旺盛で、最適条件下では、1世代を7日程度でくりかえすと思われる。とくに、早春および晩秋、冷涼の気候で急激に増殖し、春、最初の葉が展開する頃には、1芽に数千頭が検出されるようになる。

被害が軽度の株では、活動するセンチュウが減少すると、再び草勢を回復し、あたかも健全であるかのように生育し、健全株のようなランナーを伸ばす場合もある。

ユリの被害と生態

イチゴセンチュウによるユリの被害は、我が国では1976年頃から北海道のスカシユリで、山田・高倉により認められた[21]。それより23～31年前に、アメリカ合衆国[3, 13]、デンマーク[12]、オランダ[15]ではユリ栽培上の重要病害として問題視されていた。

被害は、下位葉から始って高位葉に及ぶ。センチュウ寄生葉では、葉脈を境に寄生部分が退色して黄化し、葉緑部分とモザイク症状を呈し、やがて、葉全体が黄色から褐色となり枯死する。

---

*）三枝敏郎（元　横浜植物防疫所、現　三枝線虫研究所）
Toshiro SAIGUSA: Strawberry leaf and bud nematodes, *Aphelenchoides fragariae* (RITZEMA BOS) CHRISTIE and *Nothotylenchus acris* THORNE.

枯死葉は茎から離れずに垂れ下がる。葉の裏面はセンチュウの加害によって乾きぎみとなり、葉脈が顕著に現われ、ざらついた状態に観察される。

山田らは、1979年7月、北海道石狩管内厚田村産花ユリ被害株の枯れ葉と土壌から、それぞれ3,477頭/葉5gと49頭/土壌25g(いずれもベルマン法)を検出し、葉裏組織内でセンチュウが寄生増殖することを確かめ、葉位と検出数との関係を以下のように報告している[21]。黄変する葉位は褐変葉が高葉位に及ぶほど高く、葉からの検出数は黄褐変葉位の高い株ほど多い。葉位別では、褐変葉が多くを占める下位葉にセンチュウが多く、黄変葉が多い中位葉がこれに次ぎ、健全葉の多い上位葉からは検出されても少数であった。葉の変色と検出センチュウ数の関係では、褐変葉、黄変葉、健全葉の順に検出頻度が少なくなり、葉の変色に本センチュウが深くかかわっていることがわかった。また、下葉および鱗茎からの検出数をみると、両者から検出される割合が30%、葉からのみが45%であった。

圃場の鱗茎からの検出数は、5月に多く、これ以降、センチュウの葉への移行につれて6月中旬より8月上旬には少ない。センチュウは鱗茎(木子を含む)および根に少数が外部寄生しているのが認められたが、その組織内に侵入した個体はなかった[21]。

花ユリでの寄生被害は、キカノコユリ *L. henryi*、テッポウユリ *L. longiflorum*、タカサゴユリ *L. philippinense* var. *formosanum*、イトバユリ *L. pumilum*、リーガルリリー *L. regale*、スルフリーガルリリー *L. sulphuregale*、フンボルトリリー *L. humboldtii*、レオパードリリー *L. pardalinum*、およびオルレアンリリー *L. aurelianense* などがヨーロッパとアメリカ合衆国で、1932年から1952年にかけて報告されている(ここにユリの種名はDRYSDALEら[5]による)。

斑入りインドゴムノキ

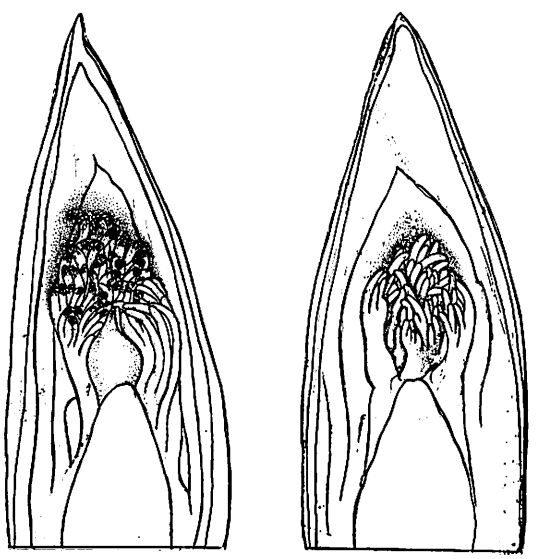
DE MAESENEERは、ユリの葉と同様にインドゴムノキの葉組織に侵入して斑入葉を生ずるイチゴセンチュウをあげている[6]が、ゴムノキの斑入葉は高価格とされ、線虫の寄生が経済作物に好結果をもたらす数少ない事例の一つである。

ボタンの被害と生態

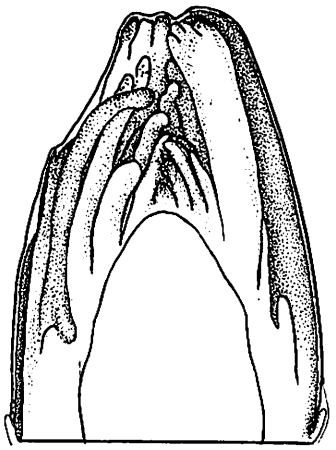
ボタンについてのイチゴセンチュウの寄生は、1933年までにヨーロッパで記録されている[8]が、その頃の報告のなかには、*A. ritzemabosi* と混同されているものもあるのではないかと思われる。

1963年、新潟県のボタン苗木産地では、ボタンの頂芽へのイチゴセンチュウの寄生によって開花に到らず枯損する花芽が増加し、被害の著しい株では側芽も枯れ、枯死株も出現した[17,18]。被害がはっきりするのは、ボタンの花芽がふくらむ2、3月頃で、センチュウの寄生増殖する芽は発育が停滞し、乾きぎみとなった。なかには、芽の形がゆがみ、芽の包葉が早期から褐変しはじめ、芽の枯損するものも出現した。こうした芽を縦断して検鏡すると、花弁や葉の原基の先端部分に多数の点状の異変が認められた(第1図)。症状が進むと、それらの原基の一部が欠落したり、捲縮して不正形となった(第2図)。葉芽ではその後に展葉するものもあるが、そうしたものでは5～6葉分の原基のうち数枚分が腐敗をまぬかれたり、ときには1枚分が残され、ほかの部分が黒褐色の乾腐状を呈していた。花芽では完全に腐敗の進行する場合が多いことが認められた。

被害が比較的軽微で終わる場合は、若葉の時に葉縁部が上方にわずかに捲縮したり、小葉の一部に奇型を生じたりする程度で、その後は秋まで著しい生育障害として現われないことも多い。春に花芽が枯損するような重症株では、普通なら自然に枯れたり、あたかも



第1図　ボタン(品種大正光)頂芽のイチゴセンチュウによる初期症状(9月の縦断面)左・寄生芽、右・健全芽



第2図　ボタン（大正光）の著しい被害症状

アクセサリーのように堅い褐紫色の小片のままにとどまる側芽が突如として生育してくることがある（ボタンは頂芽優勢の著しい植物）。

ボタンの母木および苗木圃場では、9月下旬から頂芽からわずかにセンチュウの検出がみられるが、茎部、側芽（小型で堅固）、葉（枯死葉を含む）からは検出皆無であった。頂芽から検出されるセンチュウの大部分は成虫で、11、12月には、芽の縦断面に軽微な症状の認められるもので、1芽平均40頭、同じくその病徴の著しいものでは1芽あたり、1,000～4,000頭が検出された。

この時期は、苗木の掘取り、出荷作業とも重なり、仮植または輸送の荷作り内容によってはセンチュウ増殖の好条件となることも考えられる。このような条件では圃場で引続きセンチュウが増殖する状態よりも急激な場合もある。ボタン苗木は、ヤマシャクヤクの実生台木に接いで1～3年生苗木で出荷するが、その被害と苗木の年数との関係は認められていない。

本センチュウは12月から2月にかけて増殖の最盛期となり、この時期には卵および孵化幼虫が多数認められる。増殖は芽の内部が充実する3月頃までで、芽の展開、葉の生長にともなってセンチュウは全く検出できなくなる。また、センチュウの被害により、枯損状態の芽からも、4月以降は全く検出できない。夏期間においては、苗木圃場の地上部からの検出は皆無であった。ボタンの地下部（苗木はヤマシャクヤクが台木、母木はボタンまたはヤマシャクヤク台木）からの検出はほとんどなく、密植されている母木圃場からの根と根辺土壌を同時に試料としたものから、わずかに検出されたのみであった。

イチゴメセンチュウ　*Nothotylenchus acris* THORNE

1952年9月、西澤・彌富はイチゴメセンチュウによるものと同様の症状を示す静岡県のイチゴから *Nothotylenchus acris* を検出、同定し、本種をはじめて植物寄生種として報告した[14]。THORNEはアメリカ合衆国でビートやレッドクローバの根およびアルファルファの生育する土壌などから *N. acris* を検出、記載した[20]が、植物に対する寄生性については明かにしていなかった。

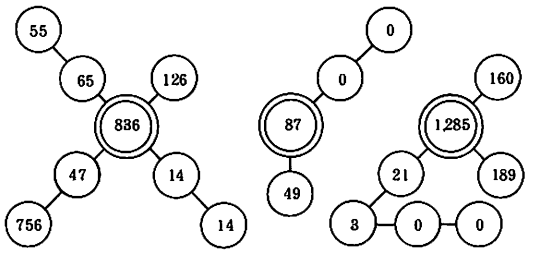
本種は全国の栽培イチゴから高頻度で検出され、イチゴセンチュウと共生していることもしばしばである。寄生部位は芽の生長点付近が最も多く、芽の組織内には侵入せずに、幼芽組織の間で生息して芽から養分を吸収する。

病徴については西澤・彌富[14]および山口[22]によって詳述されている。本種の多数寄生する株では、dwarf（いじけた小型）またはcrimp（縮れ）症状を呈するが、苗の時代に寄生をうけると、まず主芽が犯され、腋芽の発生が異状に増加し、それら腋芽も奇形となることが多い。この状態を芽の上方から見ると、カリフラワーのようで、このためカリフラワー症状とも呼んでいる。病勢がさらに進むと、葉は暗緑色を呈して奇形となり、葉柄も短小で株全体が萎縮症状を示し、芽は枯死するようになる。萎縮症状を呈するとき、イチゴの品種によっては赤味をおびて枯死する株が増加する。

イチゴの花芽分化期に寄生加害されると、被害の軽い場合でも花器が奇形となり、結実した果実も奇形となる。被害の著しい場合には、花芽が退化し、欠落するものが多くなり、収量に及ぼす影響は甚大となる。

本センチュウの加害による症状は、*Aphelenchoides* 属諸種による病徴に類似している。例えば、イネシンガレセンチュウの侵害をうけたイネでは葉先に症状が現われるが、イチゴでは、芽の葉柄原基の先端部が褐変症状を呈することがあげられる[14]。また、被害株の特徴として、葉柄の著しい捲曲、縮皺を生ずる矮化葉があげられるが、これは寄生した線虫から分泌される特殊な物質に対する反応として生ずるものと考えられている[14]。

罹病株では、はじめ、一芽が侵害をうける結果、多

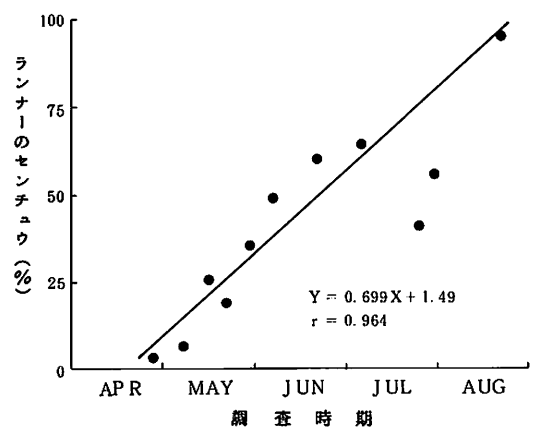


第3図　軽度の病状を呈する親株3株におけるランナーでのイチゴメセンチュウの移行[14]

くの場合、茎部側面から小側芽を数個発生し、やがて側芽にも症状が現われる。重症株は株全体が萎縮して枯死する。病徴が顕著に現われるのは7、8月頃からで、冬期にはそのような症状はほとんど出現しない。

症状の程度と芽のセンチュウ数との関連は明らかである(第3図)。また、根に褐変や腐敗は認められない健全とみられる株からも少数のセンチュウが検出されることがある。

近藤・石橋によれば[11]、佐賀県の露地栽培イチゴでは、1株あたりのセンチュウ検出数が、春には400頭以下で、高温、乾燥の夏には10頭以下に減り、秋には急激に上昇しはじめ、11月には2,800頭のピークに達し、2月には40頭以下となっている(第4図)。なお、ビニールトンネル栽培では、春のセンチュウ生息密度は高くなり、明瞭な年間2山型の発生をすることが報じられている[11]。また、低密度期のセンチュウ発育ステージは、未熟成虫と第4期幼虫の割合が高く、8月には第



第4図　親株および子株（ランナー）から検出されたイチゴメセンチュウの総センチュウ数に対する子株のセンチュウの割合（%）[11]

2・3期幼虫の減少が著しいとしている。

本センチュウの増殖力はきわめて旺盛で、最適条件下では1世代を7日程度で過すといわれ、また、15℃で60日、20℃で20日、25℃で15日程度ともいわれている[2]。

センチュウは雨水や灌漑水によって被害株から游出し、隣接株に伝搬するほかは、イチゴセンチュウ同様に親株からのランナーによって子株に移行する。この移行はランナーの頂芽が親株内にある時に起る。伸長したランナーの節間部分からはセンチュウは検出されず、子株発生後にランナーを伝わって移行する可能性は低いとも報じられている[11]。

引用文献

1) Allen, M.W. (1952) Proc. Helmimthol. Soc. Wash. **8**, 21-23.
2) 安部　浩 (1974) 島根植防　**14**(3), 8-21.
3) Courtney, W.D. (1945) Phytopathology **35**, 572.
4) Crossman, L. & Christie, J.R. (1936) Pl. Dis. Rep. **20**, 155-165.
5) Drysdale, H., Woodcock, K.C. & Coutts, J. (1935) *Lilies,* Country Life Ltd. London, 242pp.
6) De Maeseneer, J. (1964) Nematologica **10**, 403-408.
7) Goffart, H. (1930) *Die Aphelenchen der Kulturpflanzen.* Monogr. Pflanzenschut **4**, Springer, Berlin, 105pp.
8) Goodey, T. (1933) *Plant Parasitic Nematodes and the Disease They cause,* Methuen, London, 306pp.
9) 一戸　稔 (1957) 北農 **24**(12), 7-12.
10) 河村貞之助・寺田伊斗子 (1955) 栃内・福士両教授還暦記念論文集, 36-40.
11) 近藤栄造・石橋信義 (1977) 日線虫研誌　**7**, 39-44.
12) Lindhardt, K. (1950) Gartner-Tidende **66**, 468-469.
13) McWhorter, E.P. (1945) Plant Dis. Rep. **29**, 40-44.
14) 西澤　務・彌富喜三 (1955) 応動 **20**, 47-55.
15) Oostenbrink, M. (1953) Versl. Meded. Plziektenk Dienst. Wageningen **120**, 165-175.
16) Ritzema Bos, J. (1891) Z. Pflkrankh. 1, 1-16.
17) 三枝敏郎 (1968) 植防研報 **5**, 17-30.
18) 三枝敏郎・葭原敏夫・武田和子 (1966) 20回応動昆大会講要, 30-31.
19) 鈴木一平 (1956) 農及園 **31**, 311-312.
20) Thorne, G. (1941) The Great Basin Natularist **2**, 37-85.
21) 山田英一・高倉重義 (1982) 日線虫研誌　**11**, 28-32.
22) 山口福男 (1962) 植物防疫 **16**, 373-377.

クワを加害する線虫の種類と分布*

クワを加害する線虫の研究は、ネコブセンチュウの防除試験を主体に、今世紀初頭から池田[10]、丹羽[20]、長野農試松本分場[16]、星野[6]によって始められた。1902年、池田[10]はわが国で初めてクワに寄生するネコブセンチュウを報告し、丹羽[20]は、当時東京蚕業所研究生であった井上英治郎なる人物が、1906年、クワのネコブセンチュウは *Heterodera radicicola* であるとした(未発表)、と報告している。これら草創期の研究者につづいて野津[21]、西川[19]、原ら[4]、吉田[46]、深田[3]、島根県蚕試[25]などによって線虫の生態が観察され、さまざまの防除法が試験された。その後、野津[22]は線虫の形態、生態、防除に関する詳細な研究を行い、その結果を重厚な報告書にまとめた。この報告は恐らく作物加害線虫に関する我が国最初の総合的な論文といえよう。その内容の水準は高く、特にネコブセンチュウの土壌中における移動の緻密な観察や堆肥の施用が土壌中の線虫の行動を阻害し、クワの根への到達を困難にするなどの考察は、今日なお斬新な研究課題としてその結論の検証をわれわれに求めているものといえる。

野津の研究以後、1950年代から'80年代にかけてクワの線虫に関する研究は、一時期、殺線虫剤による防除試験が主流となったが、同時に、外国で進展した線虫の分類体系が我が国へも導入され、横尾[43]、YOKOO[44]、一戸[8, 9]、桑名ら[15]、石井ら[11]、樋田ら[28]、樋田[32]などによりクワのネコブセンチュウの同定に関する研究が行われるようになった。さらに、それまで問題視されなかった外寄生性線虫や他の内寄生性線虫の研究もすすめられ、桑園の植物寄生性線虫相の全貌がほぼ明らかになった[1, 5, 28, 29, 30, 31, 43, 44, 45]。種の同定と併行して、その地理的分布についても平田[5]、樋田ら[28]、樋田[32]、渡辺・樋田[38]、吉野ら[47]などによって調査が行われ、種ごとの分布型の特徴が次第に明らかになってきた。

クワのネコブセンチュウに関しては、堆厩肥[1, 21, 22, 25]、家畜糞[35]、草生栽培[35]、マリーゴールド[27]、生石灰[20, 21, 22, 25, 46]、ホルマリン[3, 25]、温湯[21, 22, 25, 42, 46]、二硫化炭素[20, 22, 25]、各種殺線虫剤[3, 22, 23, 24]などによるさまざまの防除試験が行われるとともに、最近、クワの線虫害の解析も試みられるようになった[34, 36]。また、八木田らによって *Longidorus martini* がクワ輪紋ウイルスを媒介することが発見されるなど、クワの線虫に関する研究はその領域を大きく拡げた[41]。しかし、ここではクワの線虫の種類と地理的分布に限定して、なるべく多くの研究例を示しつつ述べることにする。

1．クワを加害する線虫の種類

ネコブセンチュウ：クワのネコブセンチュウは当初 *Heterodera radicicola*（井上（1905、未発表）、丹羽による[20])として扱われ、その後、学名の変更に伴い、*H. marioni* と改められた[42]。1950年代、一戸によって我が国のネコブセンチュウ2種が同定されて以来[7]、桑名ら[15]、石井ら[11]、斉藤ら[24]他により、クワのネコブセンチュウは *Meloidogyne arenaria* と *M. hapla* あるいはこれらの近似種と報告された。伊藤・広瀬は長野県のリンゴから採集した *M. arenaria* 近似種がクワにも寄生すると報告した[12]が、のちにこの線虫は新種であることがわかり、*M. mali* として記載された[13]。樋田らは *M. arenaria*、*M. hapla*、*M. incognita*、*M. javanica* および *M. mali* の5種がクワに寄生することを明らかにし、あわせて野津が扱った島根県大社町のクワのネコブセンチュウを調べたところ、従来推測されてきた *M. hapla* ではなく、*M. arenaria* が検出されたと報告した[7, 22, 28]。樋田は東京都杉並区の旧蚕糸試験場のクワから採集したネコブセンチュウを *M. thamesi* と報告した[27]が、その後行った保存標本の再調査から、この線虫は *M. mali* であることがわかった[37]。八重樫・岡本は杉並区のクワから採集される *M. mali* の中に、SEM（走査型電顕）による観察から、形態の異なる個体群が混在することを見い出し[39]、TOIDA と YAEGASHI はこれら個体群の雌の会陰紋と第2期幼虫の尾の形状が *M. mali* のそれと明らかに異なることをつきとめ、新種 *M. suginamiensis* として記載した[33]。吉野らは東京のクワから *M. arenaria*、*M. hapla*、*M. javanica* および *M. mali* を[47]、荒城は九州で初めて *M. mali* を[2]、奈良部らは千葉県のクワから *M. arenaria* を[18]それぞれ検出したほか茨城県つ

*）樋田幸夫（熱帯農業研究センター）
Yukio TOIDA: Nematodes attacking mulberry and their geographical distribution in Japan.

第1表　クワを加害するネコブセンチュウの種類と検出率[32,33]

ネコブセンチュウ	検出率(%)*
Meloidogyne arenaria	28.8
M. hapla	7.2
M. incognita	8.2
M. javanica	30.3
M. mali	44.2
M. suginamiensis	0.5

*(線虫検出地点数/調査地点数)×100

くば市の桑園から、これまで模式産地以外からは検出されていない *M. suginamiensis* を[17]検出した。

以上述べた通り、今日まで我が国のクワから検出されたネコブセンチュウは6種であるが(第1表)、その検出頻度の高さからみて *M. mali* が最重要有害種と考えられる。他の単一作物でこれだけ多種のネコブセンチュウが検出された事例は見あたらないが、奈良部らによると、リンゴ由来の *M. mali* とクワ由来のそれはアイソザイムの電気泳動パターンが異なるとされ、クワを加害するネコブセンチュウは *M. mali* を含め、その種類が今後さらに変更、あるいは追加される可能性もある[18]。

外寄生性線虫と他の内寄生性線虫：桑園土壌から検出される線虫については、最初一戸が *Helicotylenchus erythrinae*、*Meloidodera* (=*Cryphodera*) sp.、*Paratylenchus elachistus* を[9]、ついで横尾[43]、YOKOO[44]、KASHIO と YOKOO[14]、横尾ら[45]が *P. aciculus*、*P. morius* および *Xiphinema bakeri* をそれぞれ報告した。その後、平田によって群馬県の桑園線虫相の詳しい調査が行われ、*H. erythrinae*、*Longidorus martini*、*Trichodorus* (=*Paratrichodorus*) *porosus*、*P. elachistus*、*X. americanum*、*X. arcum*、*X. bakeri* および *X. insigne* の8種と *Criconema* および *Cryphodera* の2属が検出された[5]。これより前、八木田は埼玉県の桑園周辺土壌から *Longidorus* および *Xiphinema* 両属を検出した[40]。さらに、樋田らは31都府県の桑園土壌から *Gracilacus*、*Macroposthonia* (=*Criconemella*)、*Nothocriconema* (=*Criconema*)、*Variasquamata* (=*Ogma*)など、当時わが国ではほとんど記録されていなかった線虫および *Xiphinema* 属4種を含む多数の線虫を検出し、このうち10種を同定した[28]。TOIDA と MOMOTA は *Macroposthonia* (=*Criconemella*) *xenoplax*、*Nothocriconema mutabile* (=*Criconema mutabilis*)、*Variasquamata* (=*Ogma*) *querci* などわが国では未記録であった線虫を含むトゲワセンチュウ3種とワセンチュウ4種を検出し、それらの形態を詳しく報告した[29]。また、TOIDA は本邦暖地のクワから *Hemicriconemoides chitwoodi*、*Crossonema* (=*Ogma*) *dryum* を検出するとともに、*Nothocriconema* (=*Criconema*) *yakushimense* および *Ogma brevistylum* の2新種を記載した[31]。さらに TOIDA らは横尾が *Paratylenchus aciculus* と報告した線虫を各地のクワから検出し、これらの標本と熊本産のそれとを比較して、形態に差異はないが *P. aciculus* とは異なることを確かめ、新種 *Gracilacus yokooi* として記載した[30,44]。樋田はほぼ全国の桑園土壌から線虫を採集し、これらのうち20種を同定し、それぞれの種のクワへの寄生性を調べ、12種が寄生性を有し、他に2種が寄生の可能性が大きいと判定した[32]。また、渡辺・樋田は香川県のクワから *Gracilacus yokooi* など9種を検出し、そのうち6種を[38]、吉野らは東京都の多摩近辺と島しょのクワから20種を検出し、そのうち17種を[47]それぞれ同定した。ネコブセンチュウ以外の内寄生性線虫は *Cryphodera* sp.と *Pratylenchus* spp.の2属のみであるが、後者のクワへの寄生の可能性は、その低い検出頻度からみてきわめて小さい。

以上述べてきたクワの外寄生性線虫を第2表に示した。これによると外寄生種であってもクワへの寄生性を有するものが多いことがわかる。なおこの表では、宍田の報告に従って、*Xiphinema americanum* を *X. incognitum* としたほか、ワセンチュウ、トゲワセンチュウについても、現在一般的に用いられている属名に改めた[26]。また、これらの他に *Aphelenchoides*、*Aphelenchus*、*Ditylenchus*、*Tylenchus* 各属の線虫もしばしば検出されたが、根部に寄生しないものや純植物寄生種とはいい難いものもあり、さらに種の識別が困難なものが多い、などの理由により桑園の線虫リストから除外した。第1表と第2表から分かるように我が国の桑園線虫相の特徴は、全体として種類が多く、特にネコブセンチュウ、オオハリセンチュウ、トゲワセンチュウなどにこの傾向が認められる反面、ネグサレセンチュウとシストセンチュウがほとんど検出されないことである。

第2表　桑園から検出される外寄生性線虫と他の内寄生性線虫の種類、検出率およびクワへの寄生性[5, 28, 32]

線虫の種類	検出率(%)*	寄生性
Criconema mutabilis	0.5	+
C. yakushimense	0.5	?
Criconemella sphaerocephala	2.4	?
C. xenoplax	5.3	+
Cryphodera sp.	22.1	+
Gracilacus yokooi	30.8	+
Helicotylenchus dihystera	26.0	+
H. erythrinae	52.9	+
Hemicriconemoides chitwoodi	1.0	?
Hemicycliophora sp.	1.4	?
Hoplolaimus sp.	1.4	?
Longidorus martini	1.9	+
Ogma brevistylum	0.5	?
O. coffeae	59.1	+
O. dryum	0.5	?
O. multisquamatum	1.0	?
O. querci	2.4	+
O. serratum	1.4	?
Paratrichodorus porosus	8.7	+
Paratrophurus sp.	1.0	?
Paratylenchus elachistus	57.2	+
Pratylenchus spp.	1.9	?
Tylenchorhynchus spp.	2.9	?
Xiphinema arcum	1.0	?
X. bakeri	55.8	+
X. incognitum	14.4	+
X. insigne	5.3	+

*(線虫検出地点数/調査地点数)×100

2．クワを加害する線虫の地理的分布

クワの線虫の地理的分布に関しては、平田[5]、樋田[32]、渡辺・樋田[38]、吉野ら[47]の報告がある。平田は群馬県の桑園から検出した8種の線虫について、土壌型と検出率との関連を調べ、ネコブセンチュウは沖積土や腐植質火山灰土壌から、また、ラセンセンチュウは鉱質火山灰土や浮石土壌からそれぞれ比較的多く見い出されることを明らかにした[5]。渡辺らは香川県の桑園から10種（うち6種を同定）を検出し、ここではネコブセンチュウが少なく、ピンセンチュウ(*Gracilacus yokooi* と *Paratylenchus elachistus*) が多かったと報告している[38]。さらに吉野らは、東京各地の桑園から線虫を採集、桑園の地理的条件によって線虫相が異なることを明らかにした[47]。すなわち、市街地近辺のよく管理された桑園では特にネコブセンチュウやニセシストセンチュウが多かったのに対し、八丈島など島しょ桑園では、周囲の樹木由来と思われるトゲワセンチュウ、*Xiphinema incognitum*、*Paratrichodorus porosus* などが多かった。一方、西多摩地区の山間地の桑園では *P. elachistus* と *Ogma decalineatum* (＝*O. coffeae*) が比較的多かったのみで線虫の種類、個体数ともに少なかったと報告している。これらはいずれも都県単位の、限られた地方の線虫相を調べたものであるが、樋田は全国規模の調査を行い、我が国の桑園に生息する線虫が、その分布型によって5グループに大別されることを報告した[32]。これを要約して第3表を作成した。もちろんいずれの範ちゅうにも該当しない種や、二つ以上のグループにまたがるものもみられたが敢えて類型化を試みた。第1のグループは、全国の桑園に分布すると考えられる線虫で、*Ogma coffeae*、*Xiphinema bakeri* などがこれに属する。第2のグループは寒冷地から高頻度に検出される線虫で、*Meloidogyne hapla* と *M. mali* がこれに当てはまる。第3のグループは暖地、亜熱帯の桑園によくみられる線虫で *Helicotylenchus dihystera*、*Meloidogyne incognita*、*Xiphinema incognitum* などがこれに属する。線虫の種類数はこのグループが最多であった。第4のグループは寒冷地と暖地の中間地帯ともいうべき地域からよく検出される線虫で、*Gracilacus yokooi*、*M. arenaria* などがこれに該当すると考えられる。そして第5のグループは上述の4グループのいずれにも当てはめにくい、いわ

第3表　わが国の桑園から検出される植物寄生性線虫の地理的分布の型[32, 47]

第1グループ（全国型）	*Helicotylenchus erythrinae, Ogma coffeae, Paratylenchus elachistus, Xiphinema bakeri*
第2グループ（寒冷地型）	*Meloidogyne hapla, M. mali*
第3グループ（暖地型）	*Helicotylenchus dihystera, Hemicriconemoides chitwoodi, Hemicycliophora* sp., *Hoplolaimus* sp., *Meloidogyne incognita, M. javanica, Ogma querci, Paratrophurus* sp., *Xiphinema incognitum, X. insigne*
第4グループ（中間地型）	*Cryphodera* sp., *Gracilacus yokooi, Meloidogyne arenaria*
第5グループ（局地型）	*Meloidogyne suginamiensis, Criconema mutabilis, C. yakushimense, Ogma brevistylum*

ばその他の線虫であるが、いずれもその産地が極度に限定されている。*M. suginamiensis*、*Nothocriconema* (＝*Criconema*) *yakushimense* など、最近発見された新種のほとんどがこのグループに属するが、新種であるが故にデーターに乏しく、その分布が限定されているように思われるのかも知れない。

我が国の桑園面積は近年減少の一途をたどっているとはいえ、クワは今日なお北海道から沖縄まで分布している。このようなクワの地理的広がりは、そのままこれを加害する線虫の分布域となっており、単一作物としては、他に例をみないほど豊かな線虫相を形づくっている。クワの線虫の分布を考えるとき、苗木の頒布による人為的伝搬が大きな役割を果たしていることを見逃すことはできない。本来、寒冷地分布型とみられる *M. mali* の神津島、熊本県などにおける不連続分布や *M. suginamiensis*、*Nothocriconemella* (＝*Criconema*) *mutabilis* などの局地分布（東京都杉並区の旧蚕糸試験場構内桑園のみ）が苗木による伝搬の可能性を強く示唆している。

クワは草本植物にも普遍的に寄生する多種のネコブセンチュウの共通寄主であり、しかも今日まで本邦固有種とみられ、1年生作物からはほとんど検出されない *Meloidogyne mali* や *M. suginamiensis* の好適寄主でもある。さらに古くからよく知られている割には、普通の作物からの検出頻度が意外に低い *M. arenaria* もクワによく寄生する。したがって、これらの線虫の研究を行うにあたりクワは格好の材料を提供してくれるであろう。クワの線虫の研究を通じ、今後、ネコブセンチュウの新手法による分類、同定や外寄生性線虫の作物への加害の研究などが、大幅に進展することが期待される。

引用文献

1）青木幸夫（1976）茨城蚕試要報　7，8-12.
2）荒城雅昭（1988）九病虫研会報　34, 205-207.
3）深田亮平（1927）大日本蚕糸会報　429, 31-34.
4）原正三郎・中山孫三郎・高瀬　礼・手塚友一（1920）愛知原蚕種製造所報告　7，181.
5）平田明由（1971）群馬蚕試報　44，1-12.
6）星野仙之丞（1913）大日本蚕糸会報　263, 30-33.
7）一戸　稔（1955）応動　20, 75-81.
8）一戸　稔（1967）植物防疫　21，1-5.
9）ICHINOHE, M. (1968) *Reports of the eighth International Symposium of Nematology*, 72-73.
10）池田栄太郎（1902）桑樹栽培全書，博文堂，東京　748 pp（特に647-648pp.）
11）石井五郎・江森　京・樋田幸夫・桑名寿一（1960）蚕糸研究　35, 35-41.
12）伊藤喜隆・広瀬健吉（1960）長野園試報　2，45-50.
13）ITOH, Y., OHSHIMA, Y. & ICHINOHE, M. (1969) Appl. Entomol. Zool. 4, 194-202.
14）KASHIO, T. & YOKOO, T. (1972) Agr. Bull. Saga Univ. 32, 57-61.
15）桑名寿一・石井五郎・塩川晴寿（1959）蚕糸研究　31, 43-60.
16）長野農試松本分場（1912）線虫調査桑樹試験成績　2，223-230.
17）奈良部孝・難波成任・山下　修・土居養二（1988）昭63年度日植病大会講要，184.
18）奈良部孝・百田洋二・大島康臣（1991）35回応動昆大会講要，179.
19）西川　砂（1918）大日本蚕糸会報　311, 27-32.
20）丹羽四郎（1911）大日本蚕糸会報　237，7-9.
21）野津六兵衛（1918）病虫雑　5，15.
22）野津六兵衛（1940）島根蚕試特報　95pp.
23）岡部光波・小島　暁・平田明由（1967）群馬蚕試年報（昭41），32.
24）斉藤　敬・呉羽好三・大槻　昭・小林和夫・関谷一郎（1962）関東病虫研報　9，77.
25）島根県蚕試（1935）桑線虫防除試験成績概要（とう写），11pp.
26）SHISHIDA, Y. (1983) Jpn. J. Nematol. 12, 1-14.
27）樋田幸夫（1972）日線虫研誌　1，18-21.
28）樋田幸夫・大島康臣・平田明由（1978）蚕試報　27, 369-396.
29）TOIDA, Y. & MOMOTA, Y. (1981) Jpn. J. Nematol. 10, 27-34.
30）TOIDA, Y., OHSHIMA, Y. & HIRATA, A. (1983) Jpn. J. Nematol. 12, 15-20.
31）TOIDA, Y. (1983) Jpn. J. Nematol. 13, 14-19.
32）樋田幸夫（1984）日線虫研誌　14, 20-27.
33）TOIDA, Y. & YAEGASHI, T. (1984) Jpn. J. Nematol. 14, 49-57.
34）樋田幸夫・山下忠明（1985）日蚕雑　54, 21-25.
35）樋田幸夫（1986）蚕糸研究　136, 61-69.
36）樋田幸夫（1986）蚕糸研究　136, 71-77.
37）TOIDA, Y. & YAEGASHI, T. (1991) Jpn. J. Nematol. 21, 48.
38）渡辺丈夫・樋田幸夫（1983）香川農試研報　35, 61-65.
39）八重樫隆志・岡本好一（1983）日線虫研誌　10, 43-51.
40）八木田秀幸（1970）埼玉蚕試要報　42, 78-84.
41）八木田秀幸・小室康雄（1972）日植病報　38, 275-283.
42）横尾多美男（1937）朝鮮総督府農事試験報　9，422-430.
43）横尾多美男（1970）佐賀大農彙　29, 15-28.
44）YOKOO, T. (1970) Agr. Bull. Saga Univ. 30, 1-10.
45）横尾多美男・近藤栄造・外園博人（1973）佐賀大農彙　35，7-13.
46）吉田和吉（1926）蚕業新報　401, 1301-1303.
47）吉野治男・国見裕久・樋田幸夫（1984）東京蚕指要報　18, 11-20.

茶を加害する線虫類*

はじめに

現在、我が国には59,000haの茶園がある。茶は古くから国民的飲料として親しまれているが、近年嗜好の変化や他飲料との競合により、消費は減少傾向にある。この状況に対応するため、一層の良質茶生産が求められ、病害虫の防除にも多くの関心が払われている。その対象に、土壌線虫も含まれるはずであるが、昭和40年代後半から土壌線虫に対する関心は急速に減退し、防除の対象にされることはほとんど無い状態になっている。これは、線虫が減少したためではなく、優良品種の普及や肥培管理の向上により園相がよくなり、線虫害が表面に出にくくなっているためである。元来、茶樹における線虫害そのものが、根部の物理、化学的障害や樹の老齢化による生育不良等と混同されることが多かった。しかしながら、近年、多肥栽培の反省にたって、施肥の合理化と共に根部の健全育成に目が向けられ、線虫害にも再び関心が払われようとしている。

我国の茶園において寄生性線虫を確認した記述は、酒井[21]が最初であろう。外国の茶園では、早くから線虫害が知られ、1901年にインドにおいて、*Meloidogyne* sp.の加害が記録され[1]、1939年には *Pratylenchus loosi* の被害がセイロンで確認されている[3]。我が国で、茶園の線虫について本格的な調査が行われ、その被害と実態が明らかになり、防除が実施されるようになったのは昭和34年頃からのことである[20]。

1．チャを加害する線虫の種類

世界的には、チャを加害する線虫として18種が挙げられているが[27]、我が国で、チャに寄生するとして記録されているのは、次の9種である[29]。

Pratylenchus loosi LOOF
Helicotylenchus erythrinae ZIMMERMANN
Helicotylenchus dihystera COBB
Tylenchorhynchus nudus ALLEN
Hemicriconemoides kanayaensis NAKASONO & ICHINOHE
Paratylenchus curvitatus VAN DER LINDE
Meloidogyne incognita CHITWOOD
Trichodorus sp.
Xiphinema sp.

主要線虫の検出比率を見ると、最も一般的に見られるのは、*P. loosi* で、静岡県[24]では82%の圃場から検出され、三重県[35]でも55%の茶園で発生している。*Par. curvitatus* もよく見られ、静岡県、三重県では68%の茶園から検出されている。*H. kanayaensis* は静岡県の牧之原地帯で多く見られるが、全県下的には約3%の検出率である[24]。これは佐賀県嬉野町、宮崎県川南町、鹿児島県知覧町など特定の地域に多発園が見られるなど、特異な分布をしている[9]。

M. incognita も各県で認められているが、幼木園や苗圃が主で、成木園ではほとんど見られない[20,24,35]。*Helicotylenchus* spp. はかなり普遍的に見られているが[24,35]、密度は低い。

2．茶園における線虫の被害

P. loosi が寄生した園では、全体的に樹が衰弱し、芽数が少なく、芽の伸びも悪くなる。また、葉が小さく、樹高や株張りも劣り、早春には落葉しやすくなる。さらに、特徴的なことは着蕾数が極めて多くなることである。当然、被害園では減収する[35]。被害許容水準は24°Cの条件下で40頭／土100gと推測される[6]。*M. incognita* が苗木や幼木に寄生すると生育が著しく悪くなり、枯死することもある[16]。とくに、苗床で発生した場合には、苗の生産は不可能となる。

Par. curvitatus も各地の茶園で、普遍的に検出されるが、その被害は少ないものと見られている[35]。

一般的に線虫害により根量が減少することから干害を受け易くなり、僅かの乾燥でも地上部が萎凋する。排水不良園ではさらにその被害がひどくなる[9]。

3．茶園における分布と季節的消長

茶園内における線虫類の水平、垂直分布は、永年作物ゆえ、それぞれの園で根の生育や土質が異なり一定の傾向が出にくい。これまでの調査結果[10,15,19,20,28,32,33]をまとめると、次のようである。垂直分布では、*H. kanayaensis* と *Par. curvitatus* は上下にほぼ万遍なく見ら

*）小泊重洋（静岡県茶業試験場）
Shigehiro KODOMARI: Nematode parasites of tea plant.

れるが、比較的下層部(深さ20～50cm)に多い。これに対して、*P. loosi*と*Helicotylenchus* spp.は上層部(0～20cm)に多い。岡田によると、*P. loosi*と*Helicotylenchus* spp.はそれぞれをさけて棲み分け[19]、松崎によれば*P. loosi*と*Par. curvitatus*は競争関係にあると推測している[15]。また、*H. kanayaensis*と*Par. curvitatus*は互いに分布域を分けている[15,19]。水平分布を見ると、幹を中心に約50cmの部分に多い。これは細根の分布域と合致する。東西(南北畝の場合)に分けると、東側に多い傾向が見られているが[15]、逆の観察例もある[11]。

各線虫の生活環や地温によって、土中の線虫密度には季節により消長が見られる。全体的に見て、土壌中の生息密度は4～6月と9～10月に多く、冬は少ない[10,15,20]。

4．発生に及ぼす環境要因

チャの品種間差異について、横山らが*P. loosi*について調査した結果では、やまとみどりで特に検出率が高く、紅茶品種であるべにほまれでは低く、品種による差が認められている[35]。松崎もやまとみどりで*P. loosi*の密度が高いことを報告している[15]。一方、金子は*P. loosi*は紅茶品種や在来種に加害が多く、*H. kanayaensis*は緑茶品種に加害が多い傾向を認めている[9]。この原因は細根堆積層が出来やすいか否かが関係するとしている。線虫に対する感受性の強弱も品種によって異なると考えられるが、我が国では、次のように類別した例がある[9]。敏感型品種(Y1、Y3)、感受性品種(べにほまれ、あさつゆ、みよし)、非感受性品種(Y2、Y5)、中間型品種(やぶたき、べにふじ、Z1)。スリランカでは、*P. loosi*、*Radopholus* sp.に抵抗性あるいは耐性のある系統が選抜されている[5]。樹齢との関連では、*P. loosi*について、横山らの調査例がある[35]。20年未満の茶園でやや検出率が低いが、大差はなく、1～10年の若い茶園でも44%の園から検出されている。

肥料との関係について、*H. kanayaensis*は窒素の多用区で少なく、*Par. curvitatus*は逆に多くなる[10]。*P. loosi*による被害はカリの施用を増すことにより軽減される[4]。また、窒素を多く施すと本線虫による被害は表面に出にくくなる[25]。

土質では、一般に埴壌土に多く、粘土質土壌では少ない[24]。しかし、一旦発生した場合には粘土質土壌では、細根が少ないので被害は大きく出る。砂質土壌では、*M. incognita*の発生がよく見られるが、これはサツマイモなどの前作物とも関連する。天敵類については、捕食性線虫や寄生菌[11]が知られる。横尾は、*Dorylaimus* spp.と*Mononchus* spp.の茶園内の分布の違いから、捕食対象線虫の違いを推測している[33]。

5．チャを加害する主要線虫類の生態

Pratylenchus loosi(チャネグサレセンチュウ):横山によると、成木茶園では地下15～30cmの太根および細根に寄生し、茶色から黒褐色の明瞭な病斑を作る[35]。被害が甚だしい場合は、畦間にはほとんど細根が見られなくなり、枝根および主根は黒褐色になり、機能を失い、皮層部は剝がれ易くなる。根中の生息数は3、4月に多く、土壌中には8、9月に多く見られる。1世代の発育所要日数は40～50日で、卵は根の組織内に産み付けられる。幼虫は4回脱皮して成虫になる。外国でも本種はチャの線虫では最も普遍的であり、被害も大きい。スリランカでは、海抜900m以上の茶園で見られ、1,000～1,500mの場所の茶園で被害が大きい。18～24℃が適温で、これ以上ないし以下では増殖およびチャへの加害は減る[26]。

Meloidogyne incognita(サツマイモネコブセンチュウ):主に苗圃および幼木園で見られ、成木園では、ほとんど被害は認められない。これは外国でも同様である。しかし、スリランカおよびインドでは、*M. brevicauda*の寄生が知られ[8]、これは成木を加害する。我が国の茶園における*M. incognita*の経過習性については、南川の記述がある[16]。寄主植物が極めて多いので、挿木床や新植園では前作物との関連で、思いがけない被害を被ることがある。

Hemicriconemoides kanayaensis(カナヤサヤワセンチュウ):全国の主要茶産地で局部的に高密度の茶園が見られる。現在のところ、寄主植物はチャのみが報告されている[11]が、サカキ、ツバキ、サザンカ等の根辺土壌からも見い出されている[18]。1960年、静岡県金谷町のチャの根から分離され、中園・一戸により*H. kanayaensis*と命名された[17]。佐賀県嬉野の茶園から多数検出され[33]、*H. ureshinoensis*と命名[34]されたものは、その後、*H. kanayaensis*のシノニムとされた[2]。金子らによると、主根には寄生が少なく、大部分は細根に寄生する[10,18]。細根周辺の土壌粒子中で虫体を根に絡ませ、寄生している。被害根は表皮組織が中心柱

から剝離して円筒形に抜け易くなり、残った中心柱は褐変する。越冬は主に雌成虫で行い、産卵は根辺土壌中に1卵ずつ行う。雌成虫の蔵卵数は14～15粒である。雌の産卵期間は6～7月では7日、11月では20～23日である。卵期間(室温)は6～7月では15～20日、11月では35～40日である。茶園土壌から検出される雄成虫は非常に少ない。本種の活動は5～7月に最も盛んになり、冬季は成虫、幼虫とも活動力を失い、生殖活動もしない。また夏季でも、茶の細根が無い状態では冬季と同様に成、幼虫とも不活動状態となる。

6．防　除　法

まず、線虫害か否かを確認する必要がある。マクロ的方法として、高木は赤外カラー写真により線虫被害園を確認できるとしている[31]。直接茶樹を観察する場合には、前述の被害症状を目安にする。線虫を直接計数するためには、ベルマン法や高木の二層遠心浮遊法[30]により土壌から線虫を分離する。防除要否の基準は、HUTCHINSON[7]や高木[29]が *P. loosi* について作成しているが、現在の我が国の茶園に適用させるには厳しいように思われる。

防除剤については、これまでにD-D剤、EDB剤、DBCP剤、DCIP剤、クロルピクリン剤など多くの薬剤についてその有効性と使用方法が試験されてきた[9,12,13,14,20,22,23,29,33,35]。それらの多くは、効果が認められ広く普及したが、生産中止、登録抹消などにより、現在使用されているのは、苗床消毒剤としてはクロルピクリン剤、D-D剤(混合剤も含む)、立毛処理剤としてはDCIP剤のみである。

おわりに

近年茶園の管理が熱心に行われ、園相が良好に保たれるようになったこともあって線虫害に対する関心が薄らいでいる。また、適当な殺線虫剤に乏しいことも線虫防除が行われなくなった一因である。したがって、茶園における線虫の調査もほとんど行われなくなり、線虫を判別できる病害虫担当者も極めて少ないのが現状である。しかし、近年の省資源、環境汚染防止、生産費低減の観点から、茶園の多肥栽培にも反省の声が大きい。線虫害は肥効阻害にも大きく関与すると考えられるので、今後この面の追及が必要である。

引用文献

1) BARBER, C. A. (1901) Tropical Agriculturist 21, 238.
2) DASGUPTA, D. R., RASKI, D. J. & Van GUNDY, S. D. (1969) J. Nematol. 1, 126-145.
3) GADD, C. H. (1939) Tea Quarterly 12, 131-139.
4) GNANAPRAGASAM, N. C. (1982) Tea Quarterly 51, 169-174.
5) GNANAPRAGASAM, N. C. (1984) Rep. Tea Res. Ints. Sri Lanka 67-75.
6) GNANAPRAGASAM, N. C. & Manuelpillai, M.E.K. (1984) Tea Quarterly 53, 19-22.
7) HUTCHINSON, M. T. & FOSTER-BARHAM, C. B. (1963) Tea Quarterly 34, 34-37.
8) HUTCHINSON, M. T. & VYTHILINGAM, M. K. (1963) Tea Quarterly 34, 119-126.
9) 金子　武 (1962) 八洲情報 37(1), 1-12.
10) 金子　武 (1963) 茶技研 28, 31-41.
11) 金子　武・一戸　稔 (1963) 応動昆 7, 165-174.
12) 小泊重洋 (1966) 関東病虫研報 13, 141-142.
13) 小泊重洋・向笠芳郎 (1968) 静岡茶試研報 2, 23-35.
14) 増田清志・金子　武 (1963) 茶技研 28, 26-30.
15) 松崎征美・吉井孝雄・堀内正也 (1968) 高知農林研報 1, 51-57.
16) 南川仁博 (1950) 茶 3 (11), 18-19.
17) NAKASONO, K. & ICHINOHE, M. (1961) Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. 5, 273-276.
18) 農林省茶試虫害研究室 (1975) 昭36-45年　茶害虫試験成績　100-123.
19) 岡田利承・金子　武・大泰司誠(1981)茶技研 60, 17-26.
20) 岡本信發 (1964) 農及園 39, 1255-1260.
21) 酒井久馬 (1947) 新茶業 3, 6-11.
22) 関谷昭二郎 (1963) 茶技研 28, 22-25.
23) 下田美智子 (1978) 関東病虫研報 25, 132.
24) 静岡県農産課 (1961-1964) 土壌線虫対策事業検診成績.
25) SIVAPALAN, P. (1968) Rep. Tea Res. Inst. Ceylon 70-78.
26) SIVAPALAN, P. (1972) In: *Economic Nematology,* (WEBSTER, J. M., ed). Academic Pr., London, 285-310.
27) SIVAPALAN, P & GNANAPRAGASAM N.C. (1990) In: *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture* (M. LUC, et al., eds.). C.·A. B. Internat., Wallingford, 404-430.
28) 鈴木久弥・中川喜之 (1967) 関西病虫研報 9, 123-124.
29) 高木一夫 (1967) 植物防疫 21, 429-432.
30) 高木一夫 (1970) 応動昆 14, 108-110.
31) 高木一夫 (1973) 植物防疫 27, 159-162.
32) 戸崎正弘 (1963) 関西病虫研報 5, 7-10.
33) 横尾多美男 (1963) 佐賀大農彙 16, 1-31.
34) YOKOO, T. (1963) Agr. Bull. Saga Univ. 16, 31-35.
35) 横山俊祐・山本敏夫・近藤鶴彦 (1967) 三重農試研報 2, 47-61.

タバコを加害する線虫類*

はじめに

タバコに寄生する線虫として最初に報告されたのはネコブセンチュウであると思われる（小貫信太郎、1895）。1911年(BESSEY)、1912年(PETERS と SCHWARTZ) にアメリカやドイツからも報告されている。

同じ頃、我が国では専売局鹿児島試験場が線虫を検出し、早くも薬剤試験を行い（Anon、1912）、また1925年、静岡県下の遠州葉の産地で、タバコの根瘤病あるいは節根病として、ネコブセンチュウがまず注目された。同地方では、そのために収穫皆無に近い大きな被害を受けている[10]。その後、各産地のタバコにも被害が確認され、特に九州地方のような温暖多雨地帯では被害が著しく、タバコの主要病害の一つとなっている。また土壌伝染による病害、たとえば立枯病（*Pseudomonas solanacearum*）、腰折病（*Rhizoctonia solani*）、疫病（*Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*）などの発生に、ネコブセンチュウが有力な要因として関与し、一層被害を大きくしている。ネコブセンチュウのほかに、ネグサレセンチュウやハセンチュウもタバコに寄生することが明らかになった。

我が国のタバコ線虫病に関する本格的研究は、1946年頃に始まり、各産地における防除試験と並行して、ネコブセンチュウの生態を中心とした研究、特にネコブセンチュウのタバコへの侵入、生活環、年間の発生消長と被害、および関連病害等の研究が行われ、さらに、その他の植物寄生性線虫の調査研究が行われた。防除法に関しては、薬剤による防除、生物的防除および耕種的防除法などが研究された。

1．タバコに寄生する線虫の種類と分布ならびに病徴

1）ネコブセンチュウ

我が国でタバコに寄生が確認されているネコブセンチュウは、サツマイモネコブセンチュウ（*Meloidogyne incognita*）、ジャワネコブセンチュウ（*M. javanica*）、キタネコブセンチュウ（*M. hapla*）の3種である。

サツマイモネコブセンチュウは九州、沖縄のほとんどのタバコ産地から検出され、被害の大きいことが確認されている[3,5,24]。関東甲信越地域では、千葉県と茨城県の東南部に発生・分布している[12]。

ジャワネコブセンチュウは、九州のタバコ産地では熊本県、大分県、佐賀県ならびに鹿児島県の一部産地に分布し、沖縄産地では、全ての地域から検出され、サツマイモネコブセンチュウと混在している[5]。また関東甲信越地方では、山梨、群馬、長野の各県の大部分と茨城県の北東部ならびに栃木県の大半、新潟県の内陸部で発生が認められている[12]。

キタネコブセンチュウは、九州地域では、大分県、鹿児島県の一部産地で、本州地域では、新潟県と長野県の一部で確認されている[3,12,24]。

ネコブセンチュウによるタバコの病徴は、線虫の侵入によって生ずる根の病変と根部加害による地上部の生育反応とに分けられる。根部には、大小のゴールが形成され、形は不整形で、色も無色～黒褐色となり、組織が腐敗崩壊する場合もある。そのため、根群の発育は不良となる。また、ゴールの表面には多数の卵嚢が観察される。サツマイモネコブセンチュウとジャワネコブセンチュウによる根の症状は、ほとんど同じで、ゴールの形状だけでは見分けるのは困難である。キタネコブセンチュウの寄生によるゴールの形状は小型、球形を呈し、ゴールの表面より細根を多数分岐し、根がもつれあうような特徴を示し、前2者とは識別しやすい。地上部は根部のゴール形成による栄養ならびに水分の通導障害のため、生育が遅れ、要素欠乏症と類似の生育不振となる。葉は淡緑色で、日照が続くと日中しおれるなどの症状を示す。病勢が進むと葉縁や先端から、クロロシスを起こし、あるいは褐色のえそを生じ、漸次拡大して、葉の大半に及ぶ。または葉色があせて白化現象を呈する。すなわち、水分欠乏から、カリや苦土等の要素欠乏症に類似した病徴を示す。これらの病徴は通常慢性的であるため、本圃ではしばしば見落とされ、他の病害等と見誤ることがある。畑土壌中の線虫密度が高く、加害の著しい場合は、生育初期より明確な病徴が認められる。

*）福留信明（日本たばこ産業株式会社）
田中　勇（元　専売公社鹿児島たばこ試験場）
Nobuaki FUKUDOME and Isamu TANAKA: Plant parasitic nematodes in tobacco fields.

2）ネグサレセンチュウ

サツマイモネコブセンチュウと同様、発生が多く広範囲に分布する代表的な線虫である。

我が国のタバコに寄生する種類は、ミナミネグサレセンチュウ(*Pratylenchus coffeae*)、モロコシネグサレセンチュウ（*P. zeae*）およびキタネグサレセンチュウ（*P. penetrans*)の3種である。前2種は九州を中心とした西南暖地に多く分布し、後者は関東以北で多く分布がみられる[3,5,13,24]。

本線虫類の生態は複雑で、寄主体内での寄生生活だけでなく、腐敗根組織中でも生存は可能であるが、増殖はしないと見られる。タバコ根への侵入は、第2期幼虫態で侵入するネコブセンチュウとは異なり、生活環のすべての発育ステージで可能である[4]。侵入後、根の皮層組織内を移動しながら組織細胞から栄養を摂取して生活する。侵入初期の根部は淡褐色に変色し、次第に部分的に褐色から黒色の条斑状の病斑がみられる。細根は腐敗脱落し、病勢が進展すると根全体が腐敗する。このような病徴は糸状菌による黒根病(*Thielaviopsis basicola*)に類似する。根の病変のため生育の停滞が見られるが、これらの生育不振は、微生物による病害あるいは栄養障害等、他の原因でも同様の生育反応を示すので、ネグサレセンチュウ病と決定するには根部を精査し、多くの病原線虫を検出、同定しなければならない。

3）ハセンチュウ

(1) ハガレセンチュウ（*Aphelenchoides ritzemabosi*)

我が国のタバコでは1960、1961年に徳島県下において[19]、また1982年には、宮崎県串間市で発生が確認されている[7]。

線虫は、葉の気孔部から侵入し、細胞間隙で定着し、生活環を繰り返すため、細胞の崩壊と淡緑色から淡褐色の病斑が形成される。病斑は急速に広がり、黒褐色に変わり、葉脈で境された特徴ある病斑となる。激発の場合は葉全体に及ぶ。線虫の移動は、葉および茎表面の水膜を通して行なわれる。病斑部を鏡検すると幼虫から成虫までの各虫態が観察され、卵も多数見られる。

発生はいずれも、梅雨期の降雨量の多い心止期に多発し、局部的には著しい被害が出た例がある[7,19]。この例では特に葉柄托葉部が本線虫の増殖に好条件(多湿)であるため、その部分が腐敗し、脱落した葉で畦が覆われる状態となり、タバコの下葉の被害が大きかった。その被害畑の畦にはキクやムラサキツユクサの生育が見られ、それらの葉も本線虫の寄生による病斑を示し、病原線虫が多数検出された。

(2) イチゴセンチュウ（*A. fragariae*)

我が国のタバコでは、1969年鹿児島県川辺町、熊本県山鹿市のいずれも苗床（子床）で発生した。山鹿市の場合、本圃の数ヘクタール分の苗床で発生が見られた[7]。

苗の症状は、下葉に不整形の病斑を生じ、高温多湿条件で、病斑は急速に広がり、腐敗する。著しい場合は心葉部にまで及び、生育が抑制されて移植に耐える苗は得られない。病斑部より多くの病原線虫が検出される。

4）その他の寄生性線虫

タバコ畑土壌から多くの線虫が検出されているが、タバコとの関係については、検討がなされていない。九州、沖縄のタバコ産地から検出され、タバコに寄生することが確認されたその他の線虫は、*Helicotylenchus* sp., と *Rotylenchulus remiformis* の2種である[5]。そのほか外寄生性線虫として、タバコの茎えそ病（Tabacco rattle virus）のベクターとして *Trichodorus* 属の線虫が確認されている。

2．ネコブセンチュウの生態

従来、ネコブセンチュウの侵入は一般にふ化後の第2期幼虫による根端部からの侵入が知られているが、田中は、サツマイモネコブセンチュウの試験管培養法を用いて、寄主体侵入、生活環について検討した[20]。その結果、タバコ根への侵入は、根端より0.2㎜～0.5㎜の範囲で認められ、また、まれに、根の分岐部位でも起こること、侵入数は20℃以上の温度では、侵入までの期間は短く、侵入数の温度間差もほとんど見られないが、15℃では侵入までの期間が長引くこと、第2期幼虫は侵入後定着するまで、組織内を幾らか移動することを明らかにした。また、温度と発育日数については、ネコブセンチュウの最適発育温度とされる28℃では、第2期幼虫接種後14～18日で産卵が開始され、侵入個体の50%以上による産卵は24～28日後であった。20℃では、発育が遅れ、特に15℃での発育の遅れは著しかった。

3．タバコ畑における線虫の生態

田中は、九州のタバコ産地において年間の垂直分布を調査し、線虫の大部分は、年間を通じて地表面から27cmの範囲に生息し、最も高い生息密度は9～18cmの範囲であること、線虫の季節的消長は9～10月に最大密度となり、12～1月に低下することを明らかにした。また、水平移動は、接種部位より最大約50cmの範囲であること、さらに、九州地方のタバコ産地において低温期の1～2月に各種の野生植物を採取し、ネコブセンチュウの寄生と越年形態を調査したところ、九州地方のように温暖多雨の条件下では、特定の発育ステージによる越年形態は認められず、低温期においてもこれら野生植物の根には各発育ステージの寄生がみられ、世代所要日数は長くなるものの、周年的な寄生生活を営み、生活環を繰り返すことを明らかにした[17,22]。

田中らは寄主植物が存在しない条件下でのサツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫の寄生能力（感染力）の持続性について、土壌、水中および水田条件との関係を検討した[21]。水中の保存では幼虫の感染力は短期間の間に急激に低下し、土壌中では、水中ほど急激ではないが、保存期間の経過にしたがって感染力は徐々に低下した。土壌温度が20℃以上では感染力は著しく早く低下し、低温条件（10℃）では、緩慢であった。さらに滞水と流水条件とを比較したところ、滞水中での低下が流水中よりも著しく早かった。

一方、福留は、土壌中の線虫密度とネコブ指数、タバコ移植前の線虫密度とタバコの生育ならびに感染時期と被害について検討し[6,8]、土壌中の線虫密度が50g当たり100頭以上のとき、ネコブ指数3以上となって、タバコの生育、収量に及ぼす影響が大きく、30～50%の減収になること、また、ネコブセンチュウのタバコへの感染が移植後30日程度遅れることにより、被害は著しく軽減され、移植期の線虫密度や感染時期が減収と密接に関係することを明らかにした。このことはタバコ線虫病防除にあたって、単に線虫撲滅のみではなく、生態的線虫密度管理が重要なことを示しており、定植後一定期間の根圏部保護をねらった密度低減技術等新しい観点からの防除体系の開発が可能なことを示唆するものである。

4．線虫と他の病害との関係

タバコ線虫病の発生地では、他の病害との混合感染の事例は多く観察されている。タバコ線虫病の場合、むしろ他病害との関係を重視する必要がある。このことは線虫病、とくにタバコ線虫病被害の特徴ともいえよう。

1）タバコ立枯病との関係

大橋は、線虫による根の傷口が立枯病菌の感染と発病を助長することを立証した[11]。一方、福留は、サツマイモネコブセンチュウと立枯病菌との時差接種ならびに同時接種による立枯病発病について検討した結果[2]、線虫接種後、ある一定期間後（3週間）に立枯病菌を接種した場合が、発病と病勢の進展がより早くなり、同時接種では、立枯病菌単独接種や有傷接種より、早く発病し、病勢進行も早まること、立枯病菌数は一定であっても、接種線虫数を増やすと立枯病の発病は激しくなること、さらに立枯病菌単独接種では発病し得ない菌密度でも、線虫と混合接種すると発病することを明らかにした。

以上の結果は、立枯病の発病に線虫が密接に関係していることを立証し、同時に線虫は、単に病原菌の侵入部位の提供だけではなく、タバコの生理的変化を引き起こし、病害耐性に影響することを示唆するものである。

2）タバコ疫病との関係

佐々木・田中は、サツマイモネコブセンチュウとタバコ疫病との関係について検討し[23]、線虫の侵入による根の傷口が疫病菌の侵入を助長するだけでなく、線虫感染に伴う寄主の生理的変化が、疫病の発生を促進することを明らかにした。また、疫病抵抗性品種であっても、本線虫に抵抗性がない場合には、疫病抵抗性が本線虫の感染によって失われることが明らかにされ、防除対策を講ずる上で貴重な知見となっている。

3）その他の土壌病害との関係

田中は、ネコブセンチュウとタバコ腰折病や白絹病との関係で、線虫加害の増大にしたがって、腰折病や白絹病の発生も増加することを明らかにしている[18]。

ネコブセンチュウ以外の線虫では、外寄生性線虫 *Trichodorus* sp. によって、タバコ茎えそ病ウイルスが媒介されることが確認されている（本誌235～237ページ参照）。

5．線虫病の防除

タバコの線虫病防除には、薬剤による化学的防除と休閑、抵抗性品種あるいは対抗植物の栽培、輪作等の

耕種的防除の二つの方法がある。

1）薬剤防除

現在使用されている土壌くん蒸剤は、塩素系のクロルピクリン、D-Dならびに臭素系を中心に、その他有機燐、カーバメイト剤等に分類できる。

産地で広く実用化されているクロルピクリンやD-D等の使用方法について、田中は、タバコ圃場での殺線虫範囲を検討し、タバコの移植位置を中心に30cm立方内の処理が効果的であることを立証した。さらに、クロルピクリンとD-Dを用いて、薬剤の効果範囲を検討し、1点2 m*l*の注入で、注入位置より24～30cmの部分が効果範囲であることを明らかにした[16,17]。これらの結果を基本として、ほとんどのタバコ産地では、30cm間隔に2 m*l*ずつ注入する全面消毒の方法とタバコ移植位置を中心に消毒する部分消毒の方法が実用技術として確立されている。

田中・福留によれば、土壌消毒後のネコブセンチュウの回復は早く、クロルピクリン、EDBの春期消毒（2月）では、消毒後5～6ヶ月で消毒前の密度あるいはそれ以上の密度になった。また、秋期消毒(11月)では消毒前の密度に回復するには10ヵ月以上を要したが、土壌消毒の効果は一作限りのものであった[1]。

これらの化学的防除法の他、耕種的防除法については、タバコの前後作として栽培されるソルゴー類の利用[9]、あるいは線虫捕食菌による生物的防除については、大島らによる報告がある[14]。

むすび

本稿では主に1946年から現在まで、我が国におけるタバコを加害する線虫に関する調査・研究の概要について記述した。

我が国のタバコの線虫病はネコブセンチュウが主な病原であるが、その他の病原として、ネグサレセンチュウ、ハガレセンチュウがある。特にサツマイモネコブセンチュウは、我が国のタバコ産地のほとんどの地域に分布しているものと考えられ、九州・沖縄産地では本線虫による被害は著しいものがある。一部産地では、ジャワネコブセンチュウやネグサレセンチュウによる被害実態も確認されている。しかしながら、その他の寄生性線虫のタバコの生育等への影響については、ほとんど研究されていないのが現状であり、今後検討を要する課題であろう。

引用文献

1）福留信明・田中　勇（1965）九病虫研会報 11, 112-114.
2）福留信明・酒瀬川義一（1971）九病虫研会報 18, 100-102.
3）福留信明（1972）葉たばこ研究 60, 84-92.
4）福留信明（1975）19回応動昆大会講要 436.
5）福留信明（1978）鹿児島たばこ試報 21, 43-62.
6）福留信明・宵木昌三（1983）九病虫研会報 29, 181.
7）福留信明（1984）葉たばこ研究 96, 135-136.
8）福留信明・下地朝秀・中敷領哲弘（1985）九病虫研会報 31, 233.
9）福留信明（1985）鹿児島たばこ試報 26, 45-53.
10）中村寿夫（1955）煙草植物学 89-91.
11）大橋雄司（1957）葉たばこ研究 12, 55-57.
12）大橋雄司・石井一清・前田初江（1972）葉たばこ研究 60, 80-84.
13）小野邦明・大関和彦・中村　裕・三輪　強（1975）葉たばこ研究 68, 71-74.
14）大島俊一・小野邦明・赤沢俶紀（1979）岡山たばこ試報 40, 47-66.
15）田中　勇（1953）九州農業研究 11, 47-48.
16）田中　勇・津曲彦寿（1954）鹿児島たばこ試報 9, 1-16.
17）田中　勇（1954）鹿児島たばこ試報 9, 41-57.
18）田中　勇（1959）葉たばこ研究 18, 70-73.
19）田中　勇（1962）葉たばこ研究 29, 44-47.
20）田中　勇（1962）鹿児島たばこ試報 10, 1-42.
21）田中　勇・福留信明・木原宮子（1970）鹿児島たばこ試報 16, 1-15.
22）田中　勇・福留信明（1970）鹿児島たばこ試報 16, 27-35.
23）佐々木壮・田中　勇（1970）鹿児島たばこ試報 16, 37-43.
24）横尾多美男（1961）鹿児島たばこ試参考資料 88pp.

果樹類を加害する線虫*

1．カンキツ

カンキツには40種以上の線虫が関与するとされるが、それらのすべてが経済的に影響を及ぼしているわけではない。世界的な分布と被害が知られる線虫はミカンネセンチュウ（*Tylenchulus semipenetrans*）であり[28]、ついでネグサレセンチュウ（*Pratylenchus* spp.）の加害が知られる。米国フロリダ州のカンキツ産地では、カンキツネモグリセンチュウ（*Radopholus citrophilus*）による衰弱症（spreading decline）の発生が著名である[23]。

a）ミカンネセンチュウ　citrus nematode, *Tylenchulus semipenetrans* COBB

1912年、米国カリフォルニア州において発見され、同じ頃イスラエルでも発見された。その後、世界各地のカンキツ地帯で分布が知られ、日本での分布は澤田兼吉（1916）の記録、および宮川の報告がある[16]。

この線虫の寄生を受けたカンキツ樹の症状は慢性的な衰弱であることから、米国では"slow decline"とよばれる。被害樹は枯死することなく、徐々に生産力が低下する。現地圃場におけるこの線虫の被害解析については、殺線虫剤処理後の増収効果から推定できる多くの試験例があるが、処理による世界的な増収の平均はほぼ20～30%程度とされ、全般的な被害率は8.7～12.2%と推定される。

ミカンネセンチュウには四つの生態型（biotype）が知られる[6]。Poncirus（カラタチ）型、Citrus（カンキツ）型、Mediterranean（地中海）型、およびGrass（イネ科植物）型で、それぞれに寄主範囲と寄生性が異なる。我が国に分布するのはPoncirus型であり[1]、カンキツ、カラタチ、ブドウで増殖し、オリーブに寄生しない。Citrus型はカンキツ属植物でよく増殖し、カラタチでは劣るがオリーブ、ブドウ、カキに寄生性がある。Mediterranean型はCitrus型に似ているが、オリーブに寄生せず、地中海地域、南アフリカ、インドに分布する。Grass型はイネ科植物の一種、*Andropogon rhizomatus* だけに寄生し、その分布はフロリダだけに限られる[6]。

カンキツ園内におけるミカンネセンチュウの生息分布は極めて不均一である。一般にカンキツ樹の生育に好適な土壌湿度、pHはこの線虫の生育にも好適条件となる。ほとんど全ての土壌型に生息するが、微細粒性の有機質土壌で生息密度の増加がはやい。実験条件下のポット試験で、この線虫の増殖と被害解析が試みられている[27]。

本線虫の高密度生息はカンキツ園の慢性的な生産減退の原因として改植時の忌地対策を提起し、我が国でも各種の土壌処理が試みられてきた[12, 14, 18, 26]。

b）カンキツネモグリセンチュウ　citrus burrowing nematode, *Radopholus citrophilus* HUETTEL, DICKSON & KAPLAN

Radopholus citrophilus は *R. similis*（バナナネモグリセンチュウ）と形態的に全く同型であるが、*R. similis*（banana race）はカンキツに寄生性がなく、染色体数はn＝4でcitrus raceのn＝5と異なる。この理由から、*R. similis* のcitrus raceがsibling species（同胞種）として別個に分離され、*Radopholus citrophilus* と命名された[5]。

この線虫は米国フロリダ州のカンキツ地帯に発生するspreading declineの病原である[23]。この種の分布はフロリダ州のカンキツ地帯に広く見出されるが、耕土の深い、排水のよい砂質土壌のフロリダ中部において被害が大きい。Spreading decline罹病樹は栄養欠乏症状を呈して果実収量が減退し、被害は次第に周辺樹に拡大するのでこの病名がある。毎年、ほぼ15mの割合で拡散するとされ、被害による減収率は大きく、グレープフルーツとオレンジで40～80%に達する。

Spreading declineの一次的な病原はカンキツネモグリセンチュウとされるが、それがすべてではなく、多くの土壌微生物が二次的侵害者として関与している。線虫を寄生させた鉢試験でキャプタン剤の処理が根群を倍増し、地上部の生育量を3倍に増加させた試験例がある。

この線虫加害の影響は土壌組成と土壌湿度に影響されるところが大きく、寄生を受けた樹がすべて衰弱症状を示すとは限らない[19]。3%以上の粘土を含む土壌ではこの線虫の影響は見られない。

*）宮川経邦（南九州大学）
Tsunekuni MIYAKAWA: Nematode diseases of fruit trees.

R. citrophilus の土壌中の生息密度は深さによって異なり、地表から30cmまでは20%の細根が失われ、25～75cmの間では25～30%、75cmでは90%が失われる。生育適温は24°C、発育と侵入温度は12～32°Cである[23]。

果実収量に及ぼす経済的限界点の線虫密度は明らかでないが、台木種、環境、栽培管理等に影響される。Spreading decline罹病被疑樹は細根の線虫検診によって寄生範囲を判断し、それに基づいて、すべての感染樹と周辺の2樹を含めて伐去して、焼却する。圃場跡地は深耕して残根を除去、D-Dで土壌処理し、その部分には6ヵ月間は植物を生育させない。さらに、カンキツ樹の栽植までに2年間の休閑期間を設けるものである。この方法でも、土壌中の細根がすべて除去できないので完全に有効だとはいえない。

c）ネグサレセンチュウ root lesion nematode, *Pratylenchus* spp.

我が国ではチャネグサレセンチュウ（*Pratylenchus loosi*）の被害が知られるが、外国では *P. brachyurus*、*P. coffeae* および *P. vulnus* の加害が知られる[2, 20]。

三重県内のミカン園からのチャネグサレセンチュウの検出率は47%に達した[29]。被害樹は細根が腐敗消失するが、褐色病斑を呈した小根、細根から多量のネグサレセンチュウが検出され、土壌菌の関与も相まってこの線虫の被害が推察された。また、徳島県内の一部地域のユズ台ミカンに発生した衰弱症状はチャネグサレセンチュウの寄生と関係があり、台木種の影響が大きい[17]。この他にも、ミカン園におけるチャネグサレセンチュウの発生分布が確認されているが[26]、被害が明瞭に現れた例は少ない。

米国フロリダ州においては、*P. brachyurus* の寄生密度が高いとカンキツ樹に衰弱症状が現れ、特に幼木の被害が大きい[2]。*P. coffeae* の発生は限られた地域に認められるが、高密度に発生するとcitrus slumpとよばれる症状を呈する。排水のよい土壌では、この種によってもspreading declineと類似の衰弱症状が現れる。*P. coffeae* の分布が限られるのはカンキツ寄生の他の線虫種との競合によるとされる[10]。

d）その他の線虫

我が国のカンキツ園から検出された線虫として前述の他、*Criconema* sp.、*Ogma* sp.、*Xiphinema* spp.、*Paratylenchus* sp.、*Paratrichodorus* sp.、*Helicotylenchus* sp.などがあげられるが、これらがミカン樹に及ぼす影響については明らかでない[26]。

フロリダでは *Belonolaimus longicaudatus*（sting nematode）がカンキツに被害を与えている。とくに、幼木は低密度の線虫寄生によって影響を受ける。汚染圃場で育成した苗木は根部の土壌を洗い落として、45°Cの温湯に5分間の浸漬処理で線虫を除去できる[9]。

2．リンゴおよびナシ

世界を通じてリンゴおよびナシ園土壌からは数属100種以上の寄生性線虫が発見されているが、加害力があるとされるのは数種に過ぎない。そのなかで、我が国のリンゴではネコブセンチュウ（*Meloidogyne* spp.）、ナシではネグサレセンチュウ（*Pratylenchus* spp.）の被害が大きく、外国ではリンゴ、ナシともにネグサレセンチュウ（*Pratylenchus* spp.）が経済的に重要である。また、オオガタハリセンチュウ（*Xiphinema* spp.）はウィルスの媒介線虫として知られる。

a）ネコブセンチュウ root-knot nematode, *Meloidogyne* spp.

我が国のリンゴでは外国と異なり、ネコブセンチュウによる被害が大きく、主に日本北部に分布する種が *Meloidogyne mali* として記載された[8]。

リンゴ園内での被害樹は2～3本ずつか、園内のある部分に片寄ったりして不均一に発生し、一つの圃場の全樹が被害を受ける事はない[7]。これは苗木によって持込まれたものが前者の発生型を示し、後者は圃場内に線虫が分布していたところに植えることによっておこる。ネコブセンチュウの発生地は火山灰土壌、砂土に多くみられるが、粘土質土壌に被害が見られることもある。

b）ネグサレセンチュウ root-lesion nematode, *Pratylenchus* spp.

我が国のナシ園には *Pratylenchus loosi* と *P. vulnus* が分布する[32]。ネグサレセンチュウはナシ幼苗に対する接種試験では明らかに生育阻害をおこすが、圃場のナシ成木に対する線虫寄生と樹勢との関係は不明瞭である[32]。ネグサレセンチュウはナシ樹の古い褐色根より、新しい白色根の方に寄生密度が高いが、これらの新根はまもなく褐変して腐敗する。

日本を除いて、リンゴおよびナシ園に広く分布して経済的に重要なのは *P. penetrans* である。さらに、軽視できない種として *P. vulnus*、*P. brachyurus*、*P. coffeae* があげられる。

米国の実験では、リンゴとナシは実験条件下ではネグサレセンチュウによって同程度の被害を受けるが、圃場ではリンゴの被害が大きい。これは、ナシ生産地が重粘土質土壌地帯にあるためである。同一圃場内でも被害の発生は一様でなく、被害樹では細根が壊死、または、腐敗して減少し、witches' broom（てんぐす症状）を呈する。

被害は他の土壌微生物の存在でさらに加速される。この線虫の被害程度は栽植時の土壌中の線虫密度と土壌型に影響され、砂質土壌で大きく現れる。多量の有機物を施用することによってネグサレセンチュウ密度が低下するが、おそらく、寄生性、捕食性微生物の増加によるものと推察される。

c）オオガタハリセンチュウ　dagger nematode

Xiphinema 属の線虫でリンゴおよびナシに関係する種は、*X. americanum*、*X. rivesi* および *X. vittenezi* の3種とされ、世界的に広く分布し、一年生、多年生の宿主植物が多い。

X. rivesi はリンゴ挿木苗やモモ実生苗にトマトリングスポットウィルス（TmRSV）を伝搬した実験結果がある。これらの種のうち、*X. americanum* を除いて日本における分布は知られていない。

3．ブ　ド　ウ

ブドウ線虫病の最初の報告はおよそ100年前、米国東部におけるネコブセンチュウについてである。以来、1950年代半ばまではブドウの線虫に関する報告は極めて少ないが、その後に多くの線虫が発見された。ブドウに対する線虫の寄生は症状が目立たないために見逃されやすく、その生態、防除については今後の課題が多い。

ブドウ寄生の主な線虫類として、ネコブセンチュウ（*Meloidogyne* spp.）、ネグサレセンチュウ（*Pratylenchus* spp.）、オオガタハリセンチュウ（*Xipihinema* spp.）、ナガハリセンチュウ（*Longidorus* spp.）およびミカンネセンチュウ（*Tylenchulus semipenetrans*）があげられる。

a）ネコブセンチュウ　root-knot nematodes

1911年、米国フロリダ州において、ブドウに対するネコブセンチュウ寄生の最初の記載があり、その後、*Meloidogyne* 属の4種（*M. incognita*、*M. javanica*、*M. arenaria* および *M. hapla*）がブドウ寄生の線虫として確認され、世界のブドウ産地で見出されている。我が国でのブドウ寄生種には、上記の他に *M. mali* も含まれる。

ブドウにおけるネコブセンチュウの被害は、他の線虫も同様であるが、地上部に特徴のある病徴を現さず、収量の減退、生育、果実の着色不良をおこして、しばしば水分不足や栄養欠乏症状と混同される。新植園が被害を受けると、栽植した幼木の定着が悪く、支柱への誘引が困難な事がある。

生産力が低下して、栽植中の殺線虫剤処理の効果が現れないブドウ園は改植の必要があり、被害樹を伐去する。跡地は少なくとも1年間は休閑をするか、ネコブセンチュウの宿主植物を植えないようにする。殺線虫剤処理後のブドウ苗の活着はよく、均一な生育が得られる。

b）オオガタハリセンチュウ　dagger nematodes

世界の主要ブドウ産地には10種のオオガタハリセンチュウ（*Xiphinema* spp.）が分布するが、*X. index*（ブドウオオハリセンチュウ）が最も広く知られ、ついで *X. americanum* がヨーロッパ以外で分布する。前者はブドウへの加害に加えて、ブドウファンリーフウィルス（grapevine fanleaf virus, GFV）の媒介線虫として知られる。我が国には、*X. index* の分布は認められておらず、GFV の線虫伝搬の記録はない。

外国においても、*Xiphinema* 属線虫のブドウに対する加害の実態は明らかにされていないが、被害樹の細根先端は伸長が止り、てんぐす症状を呈する。

防除はネコブセンチュウと同様で、DBCP 剤の使用中止以前の事例で、DBCP 剤の生育期処理は *X. index* の被害を受けたブドウ園で顕著な処理効果を示した。1回の処理で、*Xiphinema* を主とする線虫類を数年間抑制し、生育と収量回復への効果は著しかった。改植前の1，3-dichloropropene、あるいはmethylbromide の処理が有効であるが、残存線虫の増殖は避けられず、米国では改植ブドウ園の経済的寿命は12～20年とされる。

c）ネグサレセンチュウ　root-lesion nematodes

世界的に見ると、ブドウには5種の *Pratylenchus* 属（*P. vulnus*、*P. brachyurus*、*P. scribneri*、*P. neglectus* および *P. pratensis*）が発見されているが、*P. vulnus* が最も広く分布する。我が国でも *P. vulnus* および *P. coffeae* の発生が確認されている。

ネグサレセンチュウに加害されると、根の発育が悪く、細根が枯死するが、地上部の症状には特徴がない。

この線虫によるブドウの被害はネコブセンチュウより激しく、一旦衰弱すると栽培管理による回復は不可能で、被害を軽減することは出来ない。

d）ミカンネセンチュウ　citrus nematode

カンキツ類に広く寄生する線虫であるが、1956年にカリフォルニアでブドウへの寄生が報告されて以来、世界各地のブドウで確認された。カンキツ園の跡地にブドウを栽植すると加害を受ける。樹勢の低下と不十分な肥培管理下での適応力を失う。オーストラリアではカンキツよりブドウにおいてこの線虫の影響が重視され、研究と対策がすすめられてきた[15]。

4．核　果　類

モモに寄生する線虫として、ネコブセンチュウ（*Meloidogyne* spp.）とネグサレセンチュウ（*Pratylenchus* sp.）のほか数種があげられるが、主要なのはネコブセンチュウ、ついでネグサレセンチュウである。

Meloidogyne 属として、*M. hapla*、*M. incognita*、*M. arenaria*、*M. javanica* および *M. mali* があげられ、これらは他の果樹類にも寄生性を有する。

日本における1960年代、モモのネコブセンチュウの発生は、1940～50年代食糧難時代のサツマイモ連作圃場跡での線虫の高密度発生に一つの原因があり、さらに汚染苗木栽植による拡散もある[4]。圃場内における被害樹の発生はリンゴと同様に、圃場汚染による局部発生型と汚染苗木による散発発生型とがみられる。

モモは果樹類の中では最も寿命が短く、改植時の連作障害の発生が大きな問題とされてきた。その原因は栽培環境や条件により複雑であるが、ネコブセンチュウの影響がかなり大きい。米国ではモモ樹の短命現象 peach tree short-life（PTSL）として取りあげられ、PTSL に関与する要因として、台木、剪定時期、改植時の土壌燻蒸、線虫害、園自体の環境があげられた。線虫としては、ネコブセンチュウの影響が多いことから、この線虫に対する抵抗性台木の有効性が期待された。しかし、ネコブセンチュウ抵抗性台木では PTSL を防止できず、その理由として、これらの台木はワセンチュウ（*Criconemalla xenoplax*）に罹病性で、さらに凍害を受けやすく、細菌病にも弱い事が指摘されている[22]。

我が国における薬剤防除の事例では、栽植前の燻蒸剤処理と生育期処理とがあり、後者はネコブセンチュウが侵入してゴールを形成する前の春期処理の効果が大きい[3]。

米国では1920年代から線虫抵抗性台木の選抜育成が始められたが、我が国では1960年代後半からネコブセンチュウ抵抗性台木の選抜が試みられている[11, 31]。モモ台木の抵抗性はネコブセンチュウの種、あるいは他属の線虫に対して異なることが知られるので、選抜にあたっては留意すべきであろう。

5．そ　の　他

兵庫県内の調査では、イチジクでネコブセンチュウの寄生を受けない木はほとんど見当らない。被害樹は枝が短く、着果数も少ない上に奇形果、小果が多く、樹勢が衰えて落葉が早い。樹齢5～6年生を盛果期として10年生くらいで改植が必要になるし、間接的に廃園の原因になった例がある[13]。

イチジクのネコブセンチュウ被害は生育期の殺線虫剤処理で顕著な防除効果が見られ、結果枝の伸長度、残葉数が著しく大きくなった。

クリでは立枯病（ポックリ病）に関連して衰弱樹から *Ditylenchus anchilisposomus* が検出されたが、クリへの病原性については明らかではない[29]。

キウイフルーツではネコブセンチュウ（*Meloidogyne hapla*、*M. incognita* および *M. javanica*）が検出された。

6．おわりに

本稿は主要な果樹について内外の文献からその概要を記述したが、それらすべての文献を文末に列記できなかった。外国の全般的な概況については、1988年以降に刊行された APS（米国植物病理学会）発行の「Compendium of Diseases」シリーズの各果樹編（Citrus, Apple and Pear および Grape）と Nickle, W. P.（1984）編集の Plant and Insect Nematodes (Chapt. 11, 12, 13) を参照した。

文献の検索にあたり、文献供与の御好意と御助言をいただいた、農研センター大島康臣線虫害研究室長ならびに九州農試中園和年線虫制御研究室長に厚くお礼を申し上げたい。

参考文献

1）Baines, R. C., Miyakawa, T., Cameron J. W. & Small, R. H. (1969) J. Nematol. 1, 150-159.
2）Brooks, T. L., & Perry, V. G. (1967) Plant Dis.

Rep. **51**, 569-573.
3) 引地直至 (1968) 福島園試報 **1**, 63-73.
4) 平野和弥 (1965) 農及園 **40**, 87-92.
5) HUETTEL, R. N., DICKSON, D. W. & KAPLAN, D. T. (1984) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **51**, 32-35.
6) INSERRA, R. N., VOVLAS, N. & O' BANNON, J. H. (1980) J. Nematol. **12**, 283-287.
7) 伊藤喜隆 (1967) 植物防疫 **21**, 414-417.
8) ITOH, Y., OHSHIMA, Y. & ICHINOHE, M. (1969) Appl. Entomol. Zool. **4**, 194-202.
9) KAPLAN, D. T. (1985) J. Nematol. **17**, 408-414.
10) KAPLAN, D. T. & TIMMER, L. W. (1982) J. Nematol. **14**, 368-373.
11) 河瀬憲次 (1972) 園試報 D7, 1-11.
12) 栗山隆明・下大迫三徳・吉田 守・横尾多美男 (1966) 福岡園試特報 **1**, 1-8.
13) 牧 良忠・山下優勝 (1960) 農及園 **35**, 1625-1628.
14) 牧野 朗・伊沢房雄・西澤 務 (1968) 愛知園試研報 **7**, 23-28.
15) MEAGHER, J. W. (1969) In: *Proc. 1st Int. Citrus Symp.* (CHAPMAN, H. D., ed.) Univ. Calif., Riverside, 999-1006.
16) 宮川経邦・森下 実 (1957) 植物防疫 **11**, 182-184.
17) 宮川経邦 (1971) 植物防疫 **25**, 70-74.
18) 中園和年・山本敏夫・岡本好一・一戸 稔 (1974) 日線虫研誌 **4**, 43-46.
19) O' BANNON, J. H. & TOMERLIN, A. T. (1971) J. Nematol. **3**, 255-260.
20) O' BANNON, J. H. & TOMERLIN, A. T. (1973) J. Nematol. **5**, 311-316.
21) RASKI, D. J., SHER, S. A. & JENSEN, F. M. (1956) Plant Dis. Rep. **40**, 1047-1048.
22) RITCHIE, D. F. & CLAYTON, C.N. (1981) Plant Dis. **65**, 462-469.
23) SUIT, R. F. & DU CHARME, E. P. (1953) Plant Dis. Rept. **37**, 379-383.
24) SUIT, R. F. & FELDMAN, A. W. (1965) Proc. Fla. State Hort. Soc. **77**, 52-56.
25) 牛山欽司・大垣智昭 (1965) 神奈川園試研報 **13**, 23-31.
26) 牛山欽司・大垣智昭 (1970) 神奈川園試研報 **18**, 46-56.
27) Van GUNDY, S. D., MARTIN, J. P. & TSAO, P. H. (1964) Phytopathology **54**, 294-299.
28) Van GUNDY, S. D. & MEAGHER, J. W. (1977) Proc. Int. Soc. Citriculture **3**, 823-826.
29) 山本公志 (1974) 日線虫研誌 **4**, 20-26.
30) 山本敏夫 (1967) 農及園 **42**, 659-662.
31) 吉田雅夫 (1983) 育種学最近の進歩 **24**, 80-89.
32) 吉田 猛 (1967) 植物防疫 **21**, 422-425.

林業苗畑の線虫被害*

1．林業における線虫問題の背景

林木の線虫被害として古くは1932年に、山口が北海道の苗畑でエゾマツ苗の根を腐らせる線虫（ネグサレセンチュウ）について報告している[22]。しかし、その後林業では線虫問題に対してまったく関心がはらわれずに過ぎていた。1950年代に始まる畑作振興政策の推進で、農業では線虫に関する試験研究が飛躍的に進展した。その成果の一般への普及も急速で、いちはやく近代農業技術の一環として土壌線虫防除は欠かせぬものとなった。こうした農業での動向から、林業でも苗木の線虫被害に関心が寄せられるようになった。立枯病や根腐病、あるいは原因不明の生育障害など、いわゆる土壌病害として、被害も大きく、また解決の困難な問題に線虫がどのように関与しているかということの究明が出発に当たっての目標であった。そして事実、線虫は直接の病原体として、また病気の進行を助長するものとして、苗木生育上の障害となっていることが明らかにされていった。

このように林業での線虫問題への取り組みは1960年代に入ってからである。時あたかも拡大造林推進（第二次世界大戦後の荒廃した森林の復旧と、木材需要の高まりなどから、全国的規模で人工林の造成事業が進められた。経済林の伐採跡地への造林はもとより、天然林や広葉樹林なども積極的に人工林への転換が図られた。造林されたのは、スギ、ヒノキ、カラマツなど数種の有用な針葉樹に限られ、結果的にはこれらの樹種からなる同齢単純な一斉林が広く各地に成立した。その面積は１千万haに達し、全森林面積の40％を占めるに至っている）のさなかで、苗木増産への要請は大きかった。こうした背景において、苗畑における線虫問題の解決は重要な研究ニーズとして提起されたのである。しかし、その後の輸入外材への依存度の高まりや、社会構造の変化などによる林業の低迷、また自然保護意識の高揚などもあって、造林面積は縮小の方向に転じた。それまで年間30万ha以上で推移した造林面積は、1970年代以降は減少が続き、1988年には８万haと最盛期の20％弱となっている。それにともない苗木の生産量も11％へと激減した。このような変遷のなかで新たに出現したマツノザイセンチュウ問題は、林業における線虫問題の所在を一変させた。林業では、苗畑を対象とした土壌線虫の研究は1970年代以降途絶えたままとなっている。一般の関心も離れてしまった。

2．林業苗畑における線虫被害実態調査

線虫問題への取り組みは、苗畑における被害実態解明のための調査で始まった。1963年以来、国有林苗畑を対象とした調査が進められる一方、1964年、1965年の２か年にわたり、国庫補助の連絡試験として12道県（北海道、福島、新潟、茨城、群馬、埼玉、静岡、岐阜、岡山、島根、福岡、佐賀）の林業試験場により各地民間苗畑の線虫被害実態調査が統一的、組織的に実施された。連絡試験の実施に当たっては、調査方法書の作成、担当者の研修、必要器具の整備など十分な準備が行われた。２年にわたって1,000に近い各地苗畑が調査対象となり、苗木寄生の線虫の種類と分布、生息密度、被害の程度などが明らかにされた。調査の結果は、それぞれの道県で個別的に印刷・公表された。また、これら成果については、総合的なとりまとめも行われた[1]。上記12の道県以外にあっても、多くの県がこれを追って同様の調査に着手した。

北海道から九州までの全国にわたる国有林苗畑については、農林省林業試験場（当時）が中心となって調査が実施された。調査に際しては、各地区営林局が主催する研修会で、種苗、保護担当官、苗畑主任などに対して、調査内容の説明や実習を行った。こうした研修を通じ、苗畑関係者の線虫問題に対する認識を深め、積極的な協力を得て、より効果的な調査を進めることができた。国有林苗畑における調査結果は各担当者により逐次報告された[4, 6, 7, 14, 24]。

これら民間苗畑、国有林苗畑について行われた全国的規模での調査結果から、林業苗畑における特徴ある線虫相が明らかになるとともに、線虫問題の所在も明確になった。

3．林業苗畑に分布する線虫の種類と被害

一般に、苗畑では限られた樹種の苗木を長い間にわ

*）真宮靖治（森林総合研究所）
Yasuharu MAMIYA: Nematodes in forest nurseries in Japan.

たって繰り返し養成してきているので、そこにはこれらの樹種に関連した固有の線虫相ができあがっている。

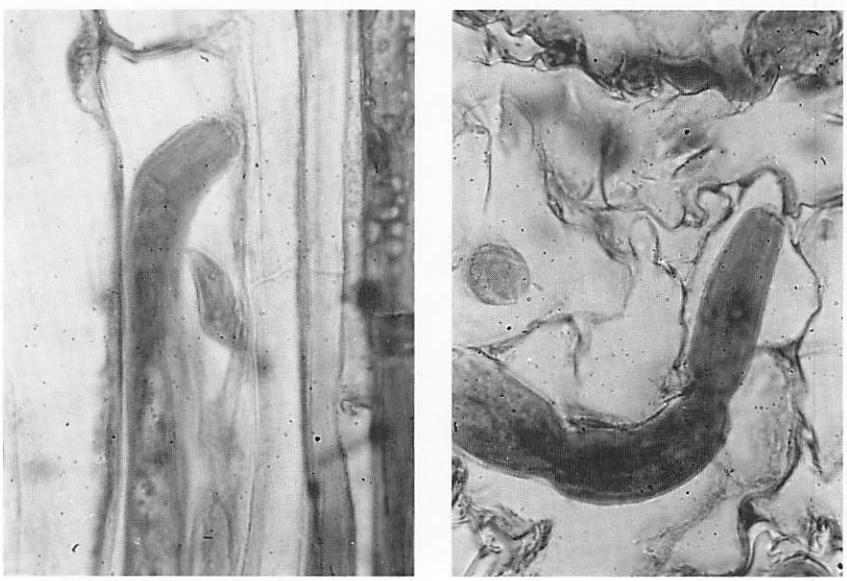
1）ネグサレセンチュウ

ネグサレセンチュウは各地苗畑に広く分布していて、生息密度も他の線虫に比べ一段と高く、林業苗畑で最も問題の大きい線虫である。スギ、ヒノキ、カラマツ、トドマツなどはネグサレセンチュウの好適な宿主であり、これらの主要樹種との関連で、苗畑ではどこでも共通してネグサレセンチュウが中心となる線虫相となったのである[1, 4, 6, 7, 8, 14, 19, 24]。北海道、本州ではキタネグサレセンチュウ（*Pratylenchus penetrans*）、九州、四国、また本州西南地域の一部ではミナミネグサレセンチュウ（*P. coffeae*）がそれぞれ問題になるというように、この2種のネグサレセンチュウが地理的な分布を異にして各地苗畑に広がっている。また、クルミネグサレセンチュウ（*P. vulnus*）もごく一部の苗畑から検出されている[7]。

ネグサレセンチュウの高密度の生息、苗木への寄生が根腐症状、生育不良などと密接に関連することが被害実態の調査結果から認められていたが、このような線虫の病原性、加害性は実験的にも確かめられた。苗木の被害解析を目的として、線虫の寄生性や生態、また線虫密度と加害性などが究明された[3, 5, 8, 9, 10, 11, 12]。それらについて、明らかにされた結果をまとめると以下のようになる。

キタネグサレセンチュウは、スギ、ヒノキ、カラマツ、トドマツおよびエゾマツに対する寄生性が大で、これらの苗木の根で高い増殖率を示す。なかでも、スギ、ヒノキはより好適な宿主である。一方、マツ類に対する寄生性は明らかに劣っていて、増殖率は他の針葉樹と比べると顕著な差があり、むしろ不適当な宿主といえるほどである。例えば、同じ苗畑においてもスギ苗とアカマツ苗とでは、根に寄生する線虫の数が大きく違っている[7, 14]。ミナミネグサレセンチュウでも同様な傾向が認められている[6]。

キタネグサレセンチュウのスギの根組織内での生活は次のとおりである。線虫は根の表皮を貫通して侵入する。根のなかでは皮層を主な生活の場とする（第1図）。線虫は皮層細胞内に位置して養分を摂取し、産卵、増殖を行う。孵化した幼虫は根組織内で成虫へと発育する。線虫は細胞壁を突き破りながら皮層内を自由に移動して、根の組織中に広がっていく。線虫の摂食活動、移動通過などで皮層組織は破壊され、さらには糸状菌や細菌の侵入、定着をまねいて、根の腐敗脱落が起こる。二次生長して皮層を欠いた古い根には線虫は



第1図　スギの根組織内のキタネグサレセンチュウ
左：縦断面、皮層細胞内の線虫。
右：横断面、皮層細胞を貫通して移動する線虫。

第2図　キタネグサレセンチュウの寄生加害によりタコ足状の根系となったスギ当年生苗。

寄生できないので、線虫の寄生加害は若い細根が主となる。当年生の稚苗では、まず主根が線虫の寄生加害で失われると、これに代わって新しい根が分岐し、それらがまた侵されるという経過の繰り返しで、結局タコ足状の根系となるのが特徴的である（第2図）。

キタネグサレセンチュウについてみた一世代の長さは、25℃の条件下でおよそ35日である。卵は10日前後で孵化する。雌成虫1頭が平均35日の産卵期間中に約40個の卵を生む。温度が下がると一世代の経過日数は長引く。一方、30℃をこえると産卵活動に影響が現れ、33℃以上では増殖しなくなる。発育限界温度としては理論値で8.2℃が導かれている。根の中で増えた線虫は、根の腐敗脱落とともに土壌中にでて、新しい宿主を探す。苗床では前年養成の苗木の根が大小の断片となって土壌中に残っている。これらの根の断片に入ったまま線虫は冬を越し、翌春、播きつけ苗床の場合、芽生えてきた稚苗の根に新たに侵入する。

どのような線虫密度のときに、根がどのような影響を受け、その結果線虫個体数がどうなるかを明らかにすることは、被害解析の基礎として重要である。ネグサレセンチュウが生息する土壌で芽生えた稚苗の根はいちはやく線虫の侵入・寄生をうける。この最初の線虫密度が高い場合、根への寄生数も多くなり、線虫加害の影響が早くに現れて根の生育が阻害される。その結果、食物や生活空間の不足で線虫の密度上昇は抑えられて、個体数はかえって少なくなる。一方、初期の線虫密度が低い場合には、侵入虫数も少なく、根への影響も小さい。線虫はどんどん増える生活空間と食物とに支えられて増殖していく。初期密度をいろいろに変えて行った接種実験の結果はこのことをよく示している。生育期の終わったところでは、低い密度から出発した苗木の根には、高い密度から出発した場合よりもかえって多くの線虫が寄生している。スギ苗について、発芽後間もない時期での根組織内侵入虫数が10頭をこえるような場合、早くから被害が目立ち枯死苗も多くでる。5頭以上でも影響は明らかで、根系の褐変腐敗が顕著に現れる。1頭でもその後の生育に影響がある。線虫被害は初期密度の大小にかかっているということで、苗畑での線虫防除の要点もこの初期密度を低く抑えることにある。

2）ユミハリセンチュウ

ネグサレセンチュウについで林業苗畑での広い分布が認められたのはスギユミハリセンチュウ（*Trichodorus cedarus*）である。この線虫は、いままでのところ、わが国の林業苗畑だけから検出されていて、針葉樹苗木との特異的な関係がうかがわれる。しかし、苗木に対する加害性などについては十分には解明されていない。その他、ヒメユミハリセンチュウ（*Paratri-*

chodorus minor）もよく検出されている。

3）イシュクセンチュウ

林業苗畑に分布しているのは、ナミイシュクセンチュウ（*Tylenchorhynchus claytoni*）である。苗畑によっては高い密度で生息している場合があり、その被害も指摘されている[2, 6, 18, 21, 24]。

4）その他の植物寄生性線虫

林業苗畑での特徴的な線虫相をなす植物寄生性線虫は、ネグサレセンチュウ以外すべてが外寄生性線虫である。これらの外寄生性線虫については、その検出状況から苗木への寄生は推定されるものの、明確な宿主一寄生者関係を確認するまでには至っていない。また、線虫寄生と被害との関連性も解明されていない。ネグサレセンチュウほどの被害はないと考えられている。

苗畑に生息するその他の植物寄生性線虫として、ラセンセンチュウ（*Helicotylenchus dihystera, Scutellonema brachyurum, Rotylenchus pini*）、オオハリセンチュウ（*Xiphinema americanum*）等がある。

5）ネコブセンチュウ

農業では最も重要な線虫であるネコブセンチュウも、林業苗畑での被害はあまり一般的でない。特に、針葉樹苗木のみの養成が続いているような苗畑にはあまり分布していない。しかし、こうした状況のなか、九州の苗畑での検出がやや目立つ[2, 6]。農作物との輪作が行われている苗畑ではネコブセンチュウの検出されることもあるが[13]、それでも針葉樹苗木の被害は目立たない。一方、広葉樹の苗木は激しい被害をうけることが多い。フサアカシヤやナンキンハゼがサツマイモネコブセンチュウ（*Meloidogyne incognita*）、ジャワネコブセンチュウ（*M. javanica*）による被害で栽培上問題となったり[2, 25]、ダケカンバの苗木がリンゴネコブセンチュウ（*M. mali*）の寄生をうけて生育が不良になったという報告がある[15]。その他、キリやサクラについてもネコブセンチュウの被害は広く知られている。

4．林業苗畑における線虫防除

実態調査の結果から、線虫が苗木被害の加害者として無視できず、特に土壌病害の一因としては重要な位置を占めることが明らかになった。そこで実態調査に引続き、苗畑線虫防除試験が多くの公立林業試験場などで実施された（1966年以降）。各種薬剤の殺線虫効果比較試験が行われ、施用時期、施用量なども検討された。効果的薬剤やその施用方法に関する、多くの成果が苗畑での実用化に結びついた。

林業でも苗畑の場合は、環境的にも管理方式などにおいても農業での畑作の場合と類似し、線虫防除法も基本的には共通する。一方、永年作物の観点では線虫被害の現れ方や評価の仕方、栽培様式、経済性で違いがあり、林業苗畑として独自な防除体系が要求される。苗畑における線虫防除については、薬剤の施用を中心とした試験が進められた結果、苗畑の実状により適合した薬剤の選択も可能となった。例えば、カーバム剤（NCS）などがその一つである。苗畑における土壌病害が全体として解決困難な問題として残っているなかで、殺線虫剤としてだけでなく、殺菌剤としての効果もあわせもつものが望まれていて、NCSなどはそうした要望に応える形で現れてきたといえる。NCSには、ネグサレセンチュウ被害で最も問題となる残留根断片の組織内に残る線虫に対しても高い駆除効果のあることが示された[16, 17, 20, 23]。

引用文献

1）千葉　修（1968）森林防疫ニュース　17, 26-36.
2）橋本平一（1962）日林誌　44, 248-252.
3）橋本平一（1968）日林北海道支講　17, 91-95.
4）橋本平一（1970）北方林業　22, 53-56.
5）橋本平一（1970）北方林業　22, 182-186.
6）清原友也（1970）林試研報　232, 1-12.
7）真宮靖治（1969）林試研報　219, 95-119.
8）真宮靖治（1969）日林誌　51, 199-200.
9）真宮靖治（1970）日林誌　52, 41-50.
10）真宮靖治（1970）林業と薬剤　34, 1-5.
11）真宮靖治（1971）Nematologica 17, 82-92.
12）真宮靖治（1977）成果報告（農林水産技術会議）98, 182-189.
13）真宮靖治・末永　健（1969）森林防疫ニュース　18, 21-22.
14）庄司次男（1971）林試研報　241, 19-29.
15）庄司次男・瀬川幸三（1973）森林防疫　22, 59-61.
16）末永　健（1969）日林東北支誌　21, 131-133.
17）周藤靖雄（1973）島根林試研報　23, 1-50.
18）周藤靖雄（1977）島根林試研報　27, 1-10.
19）周藤靖雄・井上二郎・原　幾雄（1983）島根病虫研報　9, 7-11.
20）周藤靖雄・原　幾雄・山田栄一（1977）森林防疫　26, 118-124.
21）山田栄一・周藤靖雄（1966）島根林試研報　14, 1-27.
22）山口捨雄（1932）北大演習林報　7, 209-215.
23）山崎秀一・伊藤弘康・丸山　卓（1973）新潟林試研報　16, 99-117.
24）陳野好之・五十嵐豊（1972）林試研報　246, 11-20.
25）陳野好之・真宮靖治（1976）森林防疫　25, 128-131.

マツ材線虫病

1．マツ材線虫病の被害と研究の歴史*

今世紀初頭、長崎でその被害が初めて記録された後、マツ材線虫病＝松くい虫被害は、1930年代までに九州一円、兵庫県、岡山県など西日本を中心とした広がりをみせた。この時期から第二次世界大戦中の1940年代前半にかけて、被害量（被害木材の材積）は年間3万m³から40万m³へと増加した。戦後の混乱期には被害は一層増大し、100万m³を超えるにいたった。被害地も関東以西に広く分布するようになった。被害木の伐倒焼却あるいは利用（燃料として）を主とする防除努力で被害は減少したとはいえ、1950年代から1960年代にかけては年間40万m³前後で推移した。1970年代にはいり、被害は関東北部、甲信越、東北へと顕著な拡大を示した。また、山陰や北陸では、それまでの点としての被害地が面の拡大へと転じた。今日、本病は北海道、青森県を除く全国的な分布を示すにいたっている。被害量の増大もはなはだしく、100万m³を超える被害が続き、1979年には240万m³のピークを記録した。被害拡大にみられる特徴は、飛火的な広がりであり、これは伝染源（被害丸太）の人為的な移動によるものである。その典型的な例を、1973年沖縄本島[32, 80]、1975年宮城県石巻市[142]、それぞれにおける本病の侵入・伝播にみることができる。また、太平洋上遠く離れた小笠原諸島での被害発生も同じである[14]。日本の森林面積の10%を占めるマツ林（260万ha）のうち約25%が本病に侵されている。

今世紀初頭における被害発生の最初の記録[172]は、本病の病徴あるいは病状進行の経過を的確に記していて、同じ枯死原因による被害との認定を容易にした。マツ（本文中でいうマツとは、日本におけるマツ属の主要種であるアカマツ（*Pinus densiflora*）、クロマツ（*P. thunbergii*）、あるいはリュウキュウマツ（*P. luchuensis*）を指す）が枯れる原因については、昆虫、とくに穿孔虫を対象としての追求が長く続けられた（「松くい虫」の名の由来がそこにある。そしてその被害については、1947年制定の森林病虫害防除法でこの名が使用され、法的には今日もこれが生きている）。しかし、1968～1971年に原因究明のため農林省林業試験場（当時）で実施された特別研究「まつくいむしによるマツ類の枯損防止に関する研究」において、清原・徳重[72]はマツノザイセンチュウ（*Bursaphelenchus xylophilus*）が枯死原因をなす病原体であることを明らかにした。引き続く第二次の特別研究「マツ類材線虫の防除に関する研究」（1973～1975年）では、被害発生の機構が十分に究明された。特別研究の成果は、「松くい虫」をマツノザイセンチュウ（以下線虫と記すこともある）によって引き起こされるマツの萎凋病として位置づけ、そして病原体が媒介者によって伝播される伝染病であることを明確にした。ここに、学問的には材線虫病（日本植物病理学会での登録病名）の名が与えられた。成果はまた、被害対策として病原体を媒介するマツノマダラカミキリ（*Monochamus alternatus*）（以下カミキリと記すこともある）防除の有効性を示し、1977年制定の「松くい虫防除特別措置法」（～1982年）に基づく防除事業推進の基礎となった。

6～7月にマツノザイセンチュウの侵入・感染により発病したマツは、全身的な萎凋症状の発現とともに、顕著な針葉の赤褐変を示して秋には枯死にいたる。このように、きわめて急激な病状進展の経過をたどるのが本病の特徴である。一方、被害が寒冷な地にも及び、発病経過や病状の進展にそれまでとは異なる様相がみられるようになった[174]。こうした相違は低い気温が制限的に働くことで説明される。接種実験の結果がこれを裏付けている[55, 143]。線虫に感染した後の病状進行の遅れは、年越し枯れ（線虫感染の翌年になって枯れること）という発病経過で寒冷地の本病を特徴づけている。わが国における本病の初発生、そしてその拡大が温暖な地ではやく、また被害も激甚であったことから、病原体や媒介者の生態およびマツの発病に温暖な気候条件が有利であることが予想された。実験的にもこれは証明された[34, 61]。被害発生と激化は年平均気温14°C以上の地で一般的であった。寒冷地や高海抜地での被害分布や発生状況からすると、本病の地域的分布は制限要因、とくに気温の影響を受けるところにまで達したというのが現状のようである。

マツノザイセンチュウの分布は、日本、中国[93, 144, 162]、台湾[15, 169]、韓国[16]、アメリカ[7, 8]、そして

*）真宮靖治（森林総合研究所）
Yasuharu MAMIYA: History of pine wilt disease.

カナダ[78]で確認されている。1979年に日本以外ではアメリカで初めて線虫被害が確認された[7]。その後の調査で、マツノザイセンチュウの北米大陸における広い分布や古くからの生息と、その風土病的背景が明らかにされた[88]。北米原産のマツはほとんどが抵抗性であり、線虫はそれらのマツに対する二次的寄生で永続してきた土着種であると考えられている。一方、線虫によるマツの流行病的被害の広がりや、また線虫分布拡大の実態などから、日本をはじめアジアでは侵入者としての分布であるといえる。

日本におけるマツ材線虫病による激甚な被害は、感受性マツの分布と環境条件、とくに気温の影響とで、侵入病原体マツノザイセンチュウの跳梁を許した結果としてもたらされたものである。

2．マツノザイセンチュウの生態*

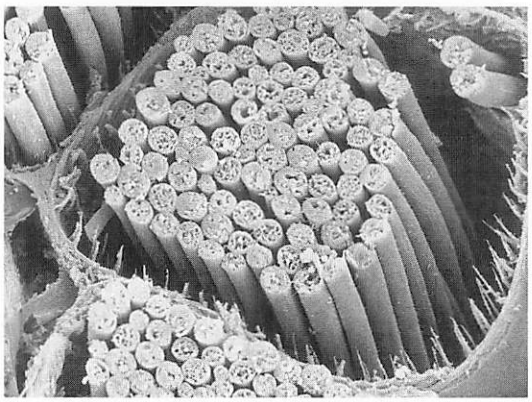
マツを枯らす病原体として発見された線虫は"マツノザイセンチュウ"という和名が与えられ[100]、新種として*Bursaphelenchus lignicolus*の種名で記載された[101]。しかし、後に本種がアメリカで1934年にダイオウショウ（*P. palustris*）の材組織から検出、記載されていた*B. xylophilus*と同種であることが分かり、先名権によってこちらの種名が使われることになった[90, 115]。

マツノザイセンチュウは、本来がAphelenchoididae科に属する昆虫嗜好性線虫であり、食性上の特徴は食菌性で、糸状菌を用いた実験室内の培養が可能である。また、マツのカルス細胞や無菌条件下のマツ稚苗樹体内でも増殖することから[82, 158]、マツ樹体柔細胞からの養分摂取の可能性が示唆されている。このことは、本線虫のマツに対する寄生性を裏付けるものである。

マツノザイセンチュウの個体の発育、成長、生活史などについては、以下のようなことが明らかにされている[86, 98]。25°Cの温度条件下で、卵は約30時間で孵化する。*Botrytis cinerea*の菌そう上での発育経過をみると、卵内で1回脱皮した後、孵化した第2期幼虫は直ちに摂食活動に入り、3回の脱皮を経て、4日後には成虫となって産卵を始める。幼虫は摂食しないと成長できない。雌雄の交尾後産卵が行われ、雌成虫は30日前後の産卵期間中におよそ80個の卵を産む。このような速い発育と、旺盛な繁殖力でマツノザイセンチュウの増殖率は高い。理論値として、一対の雌雄の子孫は15日後には26万頭に増える。温度条件と発育の関係は次のとおりである。線虫の生活史についてみると、15°Cで12日、20°Cで6日、25°Cで4日、30°Cで3日、という日数でそれぞれ完了する。温度が上がるとともに発育が速くなって、生活史完了に要する時間は短くなる。しかし、ある温度以上になると発育上の障害が起こり、増殖も抑えられる。30°Cでは25°Cの場合に比べて明らかに繁殖力は落ちている。33°C以上ではさらに影響は大きく、もはや繁殖は見られない。また、発育限界温度としては9.5°Cが示されている。なお、発育可能な上限の温度については、堆積されたマツ材チップでの繁殖が35°Cでも盛んであったという報告がある[9]。この場合、高温となる堆積チップ中でも繁殖している糸状菌のあることが指摘されていて、餌の条件が高温における線虫の発育を左右している可能性が推測される。

マツノザイセンチュウは、発病したマツ樹体内で数多く世代を繰り返しながら旺盛に繁殖する。そして樹体内に広く分布する。このような個体数の増加は、針葉の変色などで樹体の枯死が外観的にもはっきりするころをピークとするまでつづく。このころの線虫密度は材絶乾重1g当たり1万頭に達することもある。線虫の生息場所である材組織は、枯死後の時間的経過とともに変質の度合を進めていく。このような変化に対応するように、分散型第3期幼虫が現れてくる[50, 85, 86]。このステージの出現はマツノザイセンチュウ個体群の消長において起こる、増殖期から分散期への質的な変化ということができる。分散型第3期幼虫の比率は次第に高くなっていく。線虫としては耐性を備えたステージとしての対応である。増殖期の幼虫とは形態的にも区別できる特徴をもち、とくに体内の貯蔵物質が目立っていて、それら脂質の存在形態が他のステージのものと異なることが明らかにされている[77]。やがて2月頃から、分散型第3期幼虫はマツノマダラカミキリが材中に穿孔してつくった孔道あるいは蛹室周辺に集中するようになる。カミキリが蛹化する時期になって、分散型第3期幼虫は脱皮して分散型第4期幼虫（＝耐久型幼虫）へとすすむ。この耐久型幼虫が羽化したばかりのカミキリ成虫の体に乗り移る。気門から虫体内に入った耐久型幼虫は気管内に保持される（第1図）。耐久型幼虫は移動のためのステージであり、形態

*）真宮靖治（森林総合研究所）
Yasuharu MAMIYA: Biology of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*.



第1図　マツノマダラカミキリ成虫気管内のマツノザイセンチュウ耐久型幼虫（走査型電子顕微鏡写真：近藤栄造氏原図）

もそのように適応している。口針や食道などが未分化なのは、餌をとる必要がないからである。体の表面をおおう粘着性の物質は、乾燥に耐え、さらに媒介者の体にとりつくのに役立っている。媒介者によって新たな生息場所、すなわちマツに運ばれた耐久型幼虫は、脱皮して成虫となり、再び増殖期へもどる。

マツノザイセンチュウと形態的に非常によく似た線虫が東北から九州まで広い範囲にわたり分布している。分布はマツノザイセンチュウより広く、生態的にみてむしろ激害地が拡大される前から、すなわちマツノザイセンチュウの分布以前から、それぞれの地に分布していたものと推測される。この線虫はマツノザイセンチュウと性的隔離もはっきりしていることから[94]、別種として記載され、ニセマツノザイセンチュウ（*Bursaphelenchus mucronatus*）と命名された[97]。マツ枯死木から検出されるが、マツに対する病原力はほとんどない。マツノマダラカミキリを媒介者とするなど、マツをめぐる生態は病原性の有無を除くと、マツノザイセンチュウとほぼ共通している。他の原因によって衰弱したマツを対象とするマツノマダラカミキリの産卵活動がこの線虫の伝播、そして生活、繁殖の始まりとなる。北米大陸における抵抗性マツに対するマツノザイセンチュウと相通ずる生態である。ニセマツノザイセンチュウは中国[93]やヨーロッパ[33, 107, 132]にも広く分布していて、マツノザイセンチュウとの相互関係には、分類学的類縁性とともに、その起源や病原性の分化など興味ある問題点が多い。

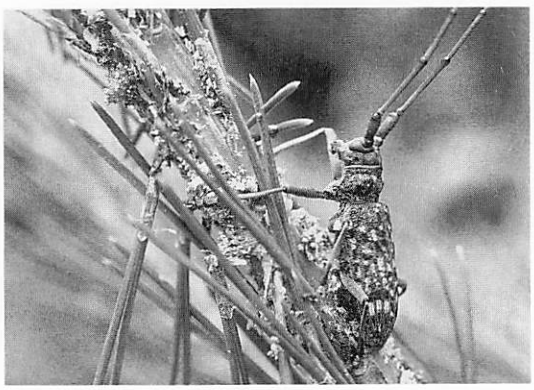
3．媒　介　者*

マツノザイセンチュウがマツ枯損の病原体であることが判明し、この線虫の属するグループは昆虫と関係あることから直ちに枯死したマツに生息する甲虫類が調べられた。その結果、マツノマダラカミキリがこの線虫の最も重要な伝搬者であることがわかった[96, 113]。その後、マツ材線虫病が寒冷地方にも拡大するようになると、これらの地方ではマツノマダラカミキリと似た生態をもつ同属のカラフトヒゲナガカミキリ（*M. saltuarius*）による線虫媒介の可能性が注目された[131, 150]。なお、我が国でこれまでにマツノザイセンチュウを体に保持していることが確認されているのは、カミキリムシ科の10種である（第1表）。アメリカでは同じくカミキリムシ科の12種で線虫の保持が確認されている[84]。

第1表　マツノザイセンチュウを運ぶカミキリムシ科昆虫

地域	種	名
日本	*Monochamus alternatus*	マツノマダラカミキリ
	M. saltuarius	カラフトヒゲナガカミキリ
	M. nitens	シラフヒゲナガカミキリ
	Spondylis burprestoides	クロカミキリ
	Arhopalus rusticus	サビカミキリ
	Corymbia succedanea	アカハナカミキリ
	Uraecha bimaculata	ヤハズカミキリ
	Acalolepta degener	ビロウドカミキリ
	Acanthocinus clavipes	ナカバヤシモモブトカミキリ
	A. griseus	ヒゲナガモモブトカミキリ
北米[84]	*Monochamus carolinensis*	
	M. marmorator	
	M. mutator	
	M. obtusus	
	M. scuttellatus	
	M. titillator	
	Neacanthocinus obsoletus	
	N. pusillus	
	Xylotrechus saggitatus	
	Amniscus sexguttatus	
	Arhopalus rusticus obsoletus	
	Agemum stratum	

*）田村弘忠（森林総合研究所）
Hirotada TAMURA: Sawyer beetle vectors of the pine wood nematode.



第2図　健全なマツの枝を後食するマツノマダラカミキリ成虫（遠田暢男氏原図）

1）マツノマダラカミキリの生態

マツノマダラカミキリはカミキリムシ科フトカミキリ亜科ヒゲナガカミキリ族に属し、国内では北海道と青森県を除く全土に分布することがわかっている。国外では韓国、中国、台湾、ラオス、ベトナムでその分布が記録されている[73]。

衰弱して樹脂分泌も行われなくなったようなマツに産みつけられたマツノマダラカミキリの卵は孵化した後、内樹皮を摂食しながら成長し、齢を重ねる。産卵は7月から9月頃まで、また寒冷地方では10月頃まで行われる。秋頃に終齢幼虫になって材内に作った蛹室で越冬し、翌年5月から7月にかけて蛹になる。羽化・脱出は5月から8月にかけてである。成虫は健全なマツの枝を摂食（後食）する（第2図）ことによって性的に成熟し、雌雄交尾して産卵活動に入る。後食期間は3～4週間である。1頭の雌成虫は約100個の卵を産む。樹幹や枝に産卵のためにつけた傷のうち30～80%に実際卵が産みつけられ、卵の孵化率は75～88%である[73, 75]。

卵の死亡要因にはヒメアリなどによる補食があげられる。幼虫と蛹の死亡要因は食物と生息場所をめぐる競合、オオコクヌストなどによる捕食や病気であり、成虫の場合は脱皮時の死亡、奇形や脱出の失敗などである。卵から成虫脱出までの主変動要因は多くの場合、餌をめぐる幼虫の競合である。脱出後の成虫の4～6%が死亡し、ほとんど餌を食べていない例があるが、その原因ははっきりしていない。クモ類や鳥類による捕食が観察されている[73, 75, 173]。

2）媒介者への線虫の乗り移りと離脱

カミキリの蛹室周辺に集中したマツノザイセンチュウは、カミキリが蛹化する時期に分散型第4期幼虫（耐久型幼虫）となり、蛹室内に繁殖する青変菌の子実体など突出するものの先端へ登ってカミキリの体表面や上翅裏面に付着する。これらの幼虫はカミキリ成虫の排出する二酸化炭素に対する正の反応で誘引されて気門へと入っていくことが実験的に示された[111]。また、カミキリ成虫から出る揮発成分のうちトルエンとo-キシレンにも線虫に対する誘引活性が認められた[138]。

マツノザイセンチュウを保持するカミキリの割合は、場所によって、また年によって異なり、27～95%の幅がある[73, 75]。同じように、1個体のカミキリが保持する線虫数にも大きな変異があり、平均で170～19,500、最高数で5,100～289,000である[73]。保持線虫数はカミキリの雌雄あるいは体の大きさとは関係がないようである[157]。

カミキリの線虫保持数は、枯死木材内の線虫密度と材の含水率に有意に影響を受けることが明かにされている[166]。線虫密度が材乾重1g当たり10頭以下の場合、カミキリ成虫の線虫保持数は30頭以下であったが、材内密度が100頭を超えると10万頭以上の線虫を保持する成虫が現れ、その変異の幅が広がる、という結果が示された。また、材の極度の乾燥は線虫の移行を阻害し、蛹室周辺に多数の線虫が集中していても、カミキリ成虫は線虫を1頭も保持しないで脱出することが知られている。

線虫はカミキリの腹部第一気門に直接つながった気管内に最も多くみられるが、さらに全身に及ぶ気管内に保持される。カミキリの後食時に線虫がカミキリから離脱することを促す要因について、β-ミルセン[52]あるいはモノテルペン[17]を浸透させたマツの切り枝の効果などが調べられた。対照の無処理枝に比べて離脱線虫数は多かったという結果が得られているが、そのメカニズムの解明にはいたっていない。

線虫はカミキリの羽化脱出後間もなく離脱し始め、カミキリ成虫の線虫保持数は日齢とともに減少する。保持数の急激な減少は、成虫の羽化脱出後10日から40日の間に起こっている。この減少は初期の線虫保持数の大小にかかわらず同じ頃に起こる[168]。マツノザイセンチュウの伝播曲線としては、カミキリ成虫の羽化脱出後15～25日に離脱数がピークとなる1山型の経過が普通にみられる[13, 135 165]。また、脱出直後にピークをも

つL字型のあることも指摘されている[58, 165]。

実験的に自然状態のカミキリの後食痕に似せてマツの枝に傷を付け、そこに分散型第4期幼虫を接種して線虫の動きを観察した結果、多くの線虫は傷口から出た樹脂に捉えられて2日間は接種点に局在し、3日目にほとんどの幼虫はそこで成虫になり、4日目からその10%弱が内樹皮を上下に移動し始めた[154]。野外における後食部でも同じようなことが観察された[113]。

カミキリが体内に持っている線虫数と線虫のカミキリからの離脱数との間、また離脱数と線虫のマツ樹体への侵入数との間に正の相関が認められた[157]。

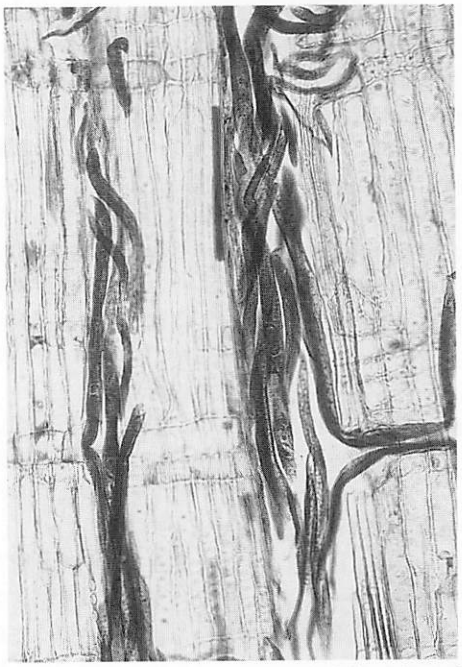
マツノマダラカミキリ成虫の羽化脱出消長、生存曲線とマツノザイセンチュウのマツ樹体侵入経過を組み合わせたマツ林の枯損動態のシミュレーションが試みられている[164]。それに基づいた計算では、カミキリの50%が羽化脱出する日と線虫の50%が樹体に侵入する日との間に10日間、マツの50%が枯れる日とカミキリの持っている線虫の50%が樹体に侵入する日との間に56日間の経過があるという報告がある[134]。

カミキリが体内に持っている線虫数が多いほどそのカミキリの寿命が短いという報告があり、このようなカミキリは線虫伝搬の役割は果たすが、短命のために繁殖に寄与できないと推論された[168]。

4．感染と発病*

1）樹体侵入・感染

線虫を体に保持して羽化脱出したカミキリが、マツの若い枝を後食（性成熟のための摂食）するとき、線虫はカミキリの体を離れて枝に移る。カミキリの後食による傷痕が線虫の感染の場である。人工的な接種においても、樹皮をはぎ、木部を露出させるような傷に対してのみ線虫は樹体へ侵入できる。2カ月足らずの稚苗であっても、表皮からの直接の侵入は起こらず、傷を付けたり、またカルス化した部分がある場合に線虫はそこから侵入する[153, 158]。カミキリ体内を出て傷口に達した線虫（耐久型幼虫）は直ちに樹体組織内へと侵入する（第3図）。傷口に露出した皮層や木部の樹脂道が侵入門戸となる。樹体侵入後、耐久型幼虫は脱皮して成虫となり、樹脂道を生息の場として定着する。傷口で、耐久型幼虫の多くは樹脂に捕捉されるので、



第3図　マツノザイセンチュウのマツ樹体内への侵入（縦断面）。感染部位における樹脂道への集中的な侵入。

組織内侵入を果たすのは、運ばれた線虫のうちの一部であるという報告もある[154]。培養線虫による接種実験でも、樹体内定着を果たすのは、接種線虫の5～10%という数字が示されている[92, 146]。なお、耐久型幼虫の脱皮はマツ樹体組織成分の刺激によって促進されることが明らかになっている[91]。このような刺激に遭うと、ほぼ48時間で脱皮が進行する。

発病枯死したマツでは、根にも多数の線虫が生息分布しているので、土壌感染の有無が問題となった。土壌に対する接種実験の結果から、土壌を経由しての伝染の可能性は否定された[104]。さらに、この線虫にとって土壌中での生存は困難であることも明らかになった。

2）発病と線虫の樹体内動態

接種実験の結果などから、樹体侵入後の早い時期に、線虫が樹体内広く移動分散することが知られている[37, 71, 83, 92, 146]。一方、感染初期において、侵入線虫の大部分は接種点近辺にとどまることも明らかにされている[36, 70, 86, 91, 146]。そしてまた、侵入部位からの線虫の継続的な移動を示すような、樹体各部での経時的な線虫数の増加も認められていない[70, 146]。線虫は侵入部

---

*）真宮靖治（森林総合研究所）
Yasuharu MAMIYA: Pathological aspects of pine wilt disease.

位の周辺で、樹脂道を主な生活の場としてまず定着する。そこでは樹体組織の柔細胞が食餌源になっていると考えられる[82, 87, 158]。線虫の活動で、侵入部位近辺では組織破壊が進み、柔細胞の壊死などに見られる病理学的な組織反応も顕著となる[87, 92]。しかし、その頃はまだ侵入部位を離れると線虫はほとんど見られない。線虫生息分布のこのような状況のうちに、やがて樹体各部で樹脂分泌異常という本病に特徴的な初期病徴が現れてくる。感染初期の樹体内における線虫の移動分散と発病経過とを対応させて、樹体の発病にかかわる線虫の役割を探った実験がある[92]。苗木(4年生)や幼齢木(8～9年生)に対し枝への線虫接種を行い、接種後経時的に接種枝を切除した。接種1日後、3日後、それぞれで接種枝を除去した場合、樹体内に残る線虫の数、つまり接種枝から移動分散した線虫はともに非常に少なく、両処理区間の差はなかった。しかし、発病に関しては、はっきりとした差が現れた。接種3日後の切除では、それ以後の切除、あるいは枝を切除しなかった場合と発病経過は変わらず、同じように高い枯死率をもたらした。一方、1日後の切除では、幼齢木での発病はなく、苗木の場合も発病、枯死の経過が3日以後の切除と比べかなり遅れた。こうした結果は、発病経過が感染初期に樹体内に移動分散した線虫の活動や作用だけによるものではなく、侵入部位における線虫の定着、活動の影響、すなわち樹体組織の病理的反応の全身的な波及のあることを示唆している。線虫侵入後の経過時間の違いによる病理反応の質的、量的な差が、接種1日後と3日後それぞれにおける発病の有無を左右したものと考えられる。

侵入部位(＝接種部位)での線虫の活動による直接的な影響は組織の壊死をもたらし、全身的な発病に至らない場合でも、その部分は、例えば癌腫状を呈するなどの痕を残す。とくに抵抗性のマツに対する接種結果として顕著である[1]。抵抗性マツの場合でも(テーダマツなど)、感染初期において線虫は樹体内に広く移動分散することが知られている[36, 146]。その速さや、広がりについては、感受性マツと変わらない。しかし、全身的な発病へとは進まないのである。

マツの発病を示す初期病徴としては、生理的あるいは物理的な樹体の変化がいろいろと明らかにされてきているが、樹体内に広がるそれらの変化が線虫の直接的な作用によることもあるとし、分散移動した線虫の役割を認める説もある[81, 83, 146]。

樹体の全身に及ぶ発病が、侵入線虫が数の上では局在する状況で起こることは、多くの報告が一致して示すところである。感染初期における線虫の動態を樹体の発病と直接結びつけるには、まだ明白でない部分が残されていて、今後の詰めがなお必要である。

線虫感染後の早い時期に、樹体にはいろいろな生理的、病理的な反応の現れることが明らかにされている。感染初期におけるエチレン生成の増加や呼吸速度の上昇[112]、樹脂の樹脂道外への漏出と仮道管の部分的閉塞現象[130]などである。また、線虫侵入部位に始まる柔細胞の変性、壊死の拡大が発病の初期症状として顕著である。感染初期におけるこのような症状の発現は、線虫の定着がまだ侵入部位に限られ、個体数の増加もほとんど見られない時に起こっている。

一般には線虫に対して抵抗性であるカラマツ(*Larix leptolepis*)の苗木に線虫を接種した場合、線虫感染後の顕著な樹体反応として、接種部位を中心に垂直方向の広範囲にわたり傷害樹脂道が形成される[102]。それは線虫の分布範囲(接種部位に限定)を大きく超えての形成である。低率ながら発病、枯死する苗木もあるが、そのような場合、柔細胞の様子などから傷害樹脂道が線虫の生息の場として利用されたことが明らかであった。このことは、線虫の生息分布に先立って傷害樹脂道はすでに形成されていたことを示している。

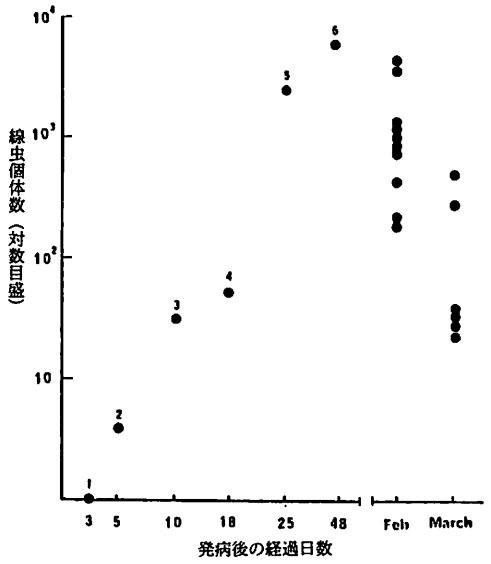
仮道管を通っての樹体内における水の上昇は、らせん状に行われる。この水の動きに乱れが生じること、つまり部分的な通水阻害が発病のごく初期に起こることが示されている[159]。これは、線虫感染の結果としてマツ樹体内に多く生成された揮発性の物質(モノテルペン類)が、仮道管のキャビテーション、つまり空洞化を引き起こしたためとされている[81, 83]。樹体各部で起こる仮道管のキャビテーションが、感染初期に樹体内に広く分散移動した線虫の活動の直接的な影響ではないかとの推論もなされている[83]。このような初期症状をその後の病状進展と関連付ける理論的根拠には見るべきものがある。しかし、初期症状の発現にいたる経過については、とくに線虫の動態との関連でなお解明が必要である。

線虫接種の結果として水分通導抵抗が大きくなること、すなわち通水阻害の起こることについては、仮道管におけるキャビテーション形成とそれによる有縁壁孔の閉塞という観点からの指摘もなされている[45]。放射柔細胞の代謝の変化がキャビテーションの起こるこ

とと関連しているとの推論であるが、このような現象は線虫の生息分布の範囲を超えて起こっていることも示された。通水阻害発生のメカニズムについて次のような説も提起されている[28]。線虫の樹体侵入とともに、組織柔細胞中にカテコールタンニンの蓄積が起こり、やがて柔細胞の壊死をもたらす。そして、仮道管内に漏出した物質が有縁壁孔を閉塞して、水分通導を阻害することになる。

組織の病理的反応や症状の発現は線虫の増殖・分散に先立って進行、拡大している。つまり、樹体の発病に関与する線虫の一次的な役割は、感染初期の侵入部位近辺での定着と活動にかかっていることが推測され、これに関連して、発病における化学物質の関与が推定された。そして、このような物質の追求が行われた。罹病木材組織からの抽出物[125, 133, 170]、また線虫自身が持つセルラーゼ[117]などについて、発病における役割が検討された。また、線虫の培養の過程で、培地中に多量のセルラーゼが生産されることも確認された[99]。

3）樹体発病後の線虫個体数増加



第4図　マツ樹体内のマツノザイセンチュウ個体数（材乾重1g当たり）
7年生クロマツに対する接種（6月）。接種後14日目で発病（樹脂分泌の停止）。主幹の節間ごとに調べた線虫個体数の平均値。1：外観健全　2：外観健全　3：外観健全、蒸散停止　4：外観健全、蒸散停止　5：萎凋　6：針葉変色

材線虫病の初期症状として早くから注目され、また実用的にも樹体発病の診断基準とされていたものに樹脂分泌の異常、停止がある。マツが健全であるなら、つけた傷から樹脂が流出するほどの分泌があるが、発病した木ではその分泌が起こらない。前項でみたいろいろな初期症状は、いずれも樹脂分泌に先立って現れている。こうした初期症状の発展が樹脂分泌の停止という病徴発現にいたったと考えることができる。この時期、樹体内の線虫はまだ一部に局在していて、個体数の増加もないことは先に見たとおりである。

発病経過において、樹脂分泌の停止をさかいとして、以後線虫個体数は急激に増加する[89]。蒸散活動の停止、針葉の黄変化、材含水率の減少と、症状が進行するにつれて、線虫個体数の増加は一層顕著となり、樹体全体に広がる（第4図）。このような線虫の増殖を促す条件についてはまだ十分に解明されていない。発病によってもたらされるような条件であることが、いままで述べてきた経過から推測できる。なお、枯死木樹体内における線虫は集中分布を示すようになる[151]。

組織解剖による直接的な観察では、増殖の盛んな時期にあっても樹体内に糸状菌などの旺盛な繁殖が認められることはほとんどなく、量的にみて、糸状菌を唯一の食餌源とする根拠は薄いように思われる。無菌的に育てた稚苗に対する接種結果では、線虫の組織中での生活、増殖も認められて、マツのカルス細胞での培養結果とも合わせると、マツ組織中の柔細胞を摂食している可能性が大きい[82]。マツ柔細胞に多い不飽和脂肪酸が線虫の生活に有利にかかわっていることを示す実験結果もだされている[95]。

樹脂分泌異常発現後に線虫個体数が増加するという経過については、発病が遅れた場合のそれをたどる時一層はっきりする。接種実験で、接種木の中に発病の遅れるもののでてくることが多くの例としてあるが、このように樹脂分泌異常が遅れて起こる場合でも、線虫個体数の増加はそれ以後になることが共通している。

東北や中部山岳地方のような寒冷の地では、病状の進展が遅れるため、感染の翌年になって枯死する、いわゆる「年越し枯れ」の割合が高くなる。このような木では、病状が進んだ後でも樹体内の線虫個体数は少なく、また遍在したままであることが多い[141]。これには、発病経過における温度の影響が線虫増殖の条件にとって抑制的であるということと、また低温の時期を

経ることで線虫の増殖そのものが抑制され、病状進展の経過と一致しない、ということなどが原因として考えられる。

マツ樹体侵入後の線虫の動態には、樹体の発病、とくに樹脂分泌の異常発現をさかいとして、その前後で異なった局面が見られる。発病前では樹体の発病に直接関与した役割、また発病後においては個体数増加をもたらす増殖活動、のそれぞれである。発病機構解明のためには、発病前の線虫の動態に焦点が合わされる。

5．病気の伝染と拡大*

マツ材線虫病が一般の植物寄生性線虫病の中にあってひときわ異彩を放つのは、本病が媒介者による伝染性の疾病という点である。ここで、この病気が枯死木から健全木へと伝染し、被害分布を拡大していく場合二つの方法が考えられる。一つは、被害木を人間が別の地域に移動して持ち込むことにより、飛火的に感染源をつくってしまう場合であり、他の一つは媒介者マツノマダラカミキリ自体の分散行動によって起こる被害分布の拡大である。前者の長距離を隔てた人為による分布拡大は、それまで被害の全く出ていなかった地域に突如として新たな被害発生のセンターを出現させるため、ゆゆしい結果をもたらす場合が多い。九州方面から土木工事用に持ち込んだ被害材が感染源となって沖縄県のリュウキュウマツ林に被害が発生したのがこの典型的な例である[32]。

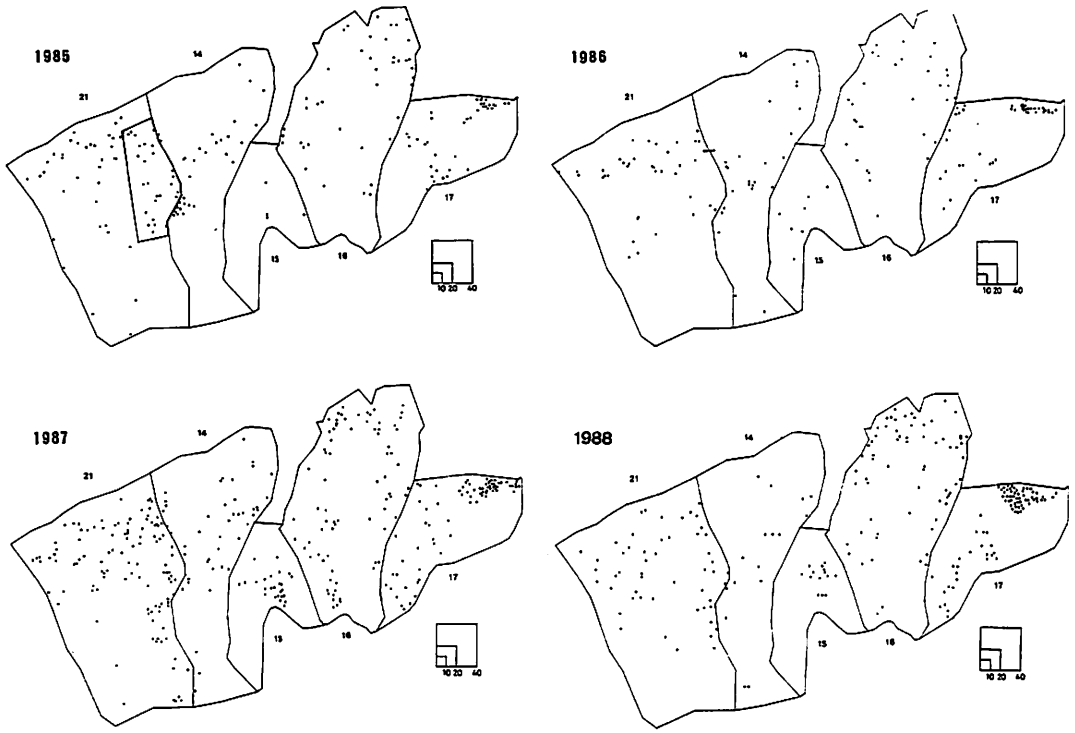
一方、カミキリの分散行動自体ではどの程度の被害分布の拡大が起こるのであろうか。カミキリの飛翔力は相当大きく、標識・放虫したカミキリを4日後に2.4㎞離れた地点で再捕獲した実験結果[44]や、陸地から数キロメートル隔たった海上の小島での捕獲例[58]は、このカミキリが一度の飛翔で、2～3㎞は移動する能力を持つことを教えている。さらに、カミキリの生存日数は平均で約30日、長ければ100日にも達する。これらの点を加味すると、被害分布は1年間に数十キロメートルの単位でその前線を拡大しても不思議ではない。しかしながら、実際の報告例では年間に20㎞拡大するという宮崎県でのケース[38]が最も大きな値であって、数キロメートルから10㎞前後という例が多い。それでも、これらの事実は、被害分布の前線はカミキリの分散行動だけで年間10㎞以上拡大する可能性があることを示している。

都道府県の規模で、本病が侵入した当初からその後の被害の拡大の過程を経年的に追跡した唯一の例が茨城県の報告[60]にみられる。この報告によると侵入確認の初年より同県内全域に被害が広がるのに8年程しかかかっていない。単純に見積ると年間10㎞程度の速度で被害が拡大していったことが分かる。このように茨城県のマツ材線虫病の伝染、拡大の実態は上で述べたカミキリの分散行動で説明できる。

ただし、カミキリの林内における〝平均的な分散移動距離〟はここで述べた例が示すほど長距離ではない。富樫[167]の野外における詳細な調査結果によると、枯死木から羽化・脱出したカミキリ成虫はランダムに分散するが、その距離は一週間当り7～38m程度であるという。また、この距離は林分の鬱閉度によって異なり、林分がマツ枯れによって疎開してくると、移動分散距離は長くなる。このように、媒介者の分散行動の特性が、同一林内や、隣接する林分間での本病の伝染の様式に決定的な影響を及ぼす。

さて、野外においてマツ材線虫病がどのように伝染し、被害分布を拡大していくのかを知るためには、特定の林分を対象として、経年的に感染枯死木の分布調査を実施する必要がある。富樫[167]は石川県の海岸クロマツ林に設定したマツノマダラカミキリ個体群の調査地で1980年から1983年にかけて発生した衰弱枯死木を対象に、空間的分布パターンを解析した。解析のためには巌[53, 54]によって提起された、枠サイズを順次変えることによって種内と種間の平均密度と平均こみ合い度の関係を解析する方法が用いられた。その結果、調査初年度は林内の一部で衰弱木が集中的に発生し、翌年のシーズン初期にもその分布はまだ集中的であったが、季節が進むにしたがって林分全体に被害が広がり、その後の2年間の調査期間を通じこの傾向は続いた。この他、衰弱木のコロニーのサイズの変化や健全木の空間分布の変化、続く2年の衰弱木発生位置の関係などが調べられた。それらの結果のうち、被害発生とその分布拡大を考える上で、きわめて興味深い点は、毎年シーズンが始まる前に、衰弱枯死木を徹底的に除去したにもかかわらず、前年の衰弱木の発生位置近くで新たな枯死木が多く発生したという事実である。同様の現象は、京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地でも問題になっていた。この試験地では毎年少なくとも

*）二井一禎（京都大学）
Kazuyoshi FUTAI: The pattern of spread of pine wilt disease.



第5図　京大農学部付属演習林上賀茂試験地におけるマツ材線虫病被害木の分布[31]

第6図　特別調査区における健全木と被害木の経年的な移り変わり。白丸は健全木、黒丸は被害木。Aは1985年5月時点の調査開始前の健全木、Fは1989年6月時点に残された健全木の分布。B～Eはこの間の経年変化。矩形は最小区画サイズを示す。(*特別調査区とは第5図最上段の1985年の図中に黒枠で囲った部分)(岡本ら 1990[123])

2回、感染枯死木を対象に、ほぼ徹底した駆除を実施してきた。ところが、この様な駆除努力にもかかわらず被害は終息するどころか、むしろ増加する傾向すらある。しかも、毎年の衰弱枯死木はその前年の枯死木発生位置近くで発生するという経験的事実があった。富樫の調査結果[167]や、上賀茂試験地での経験的事実を確かめるため被害資料の解析が行われた[31]。解析に当たっては、カミキリの分散、飛翔力を考慮して出来るだけ調査範囲を広く取ること、天然生のアカマツという解析対象の大きさを考慮して枠サイズを吟味することの2点が留意された。この解析の結果、調査林班(5林班：7.7ha)では少数の枯れたマツがゆるやかにまとまって基本単位を成し、それらが林班内に集中して分布することが明らかにされた(第5図)。また、引き続く二つの年度の枯れたマツの分布には明らかな重なりがみられ、富樫の調査結果や、当該試験地での駆除担当者により示された経験的事実と一致した。しかし、この解析では対象林班内の健全木の分布は明らかでなく、枯死木の集中的な分布が実は健全木の分布の偏りに起因したものである可能性もあった。その後、解析に供した林班の一部で健全木と伐根の毎木調査が実施され、枯損木の分布や、その年度間での重なりが、健全木の分布様式だけでは説明できないことが明らかにされた[123](第6図)。このように、これまでの調査、解析結果は「駆除した枯損木の周囲に翌年再び異常枯死木が発生しやすい」ということを強く示唆している。この様な現象が起こる理由としては、(1)外見上健全な樹体の一部にすでにマツノザイセンチュウが感染していて、それが翌年になってそのマツを発病させる、あるいは(2)マツノザイセンチュウが癒合した根系を介して隣接木へ移動する、(3)枯死木の駆除により林分の微環境が変わり、それが周囲のマツの発病を促す、などのいくつかの説明が可能であるが、未だその真の理由は不明のままである。しかし、この現象はマツ材線虫病の防除を考える上で極めて重要であり、今後解明すべき課題の一つである。

6．マツ材線虫病と環境要因*

マツ材線虫病は、宿主であるマツ、病原体マツノザイセンチュウおよび媒介者マツノマダラカミキリの3者によって織りなされる流行病である。従って本病の発生に及ぼす環境要因といっても一元的には論じられない。まずマツノマダラカミキリの生理・生態に及ぼす環境要因について論じるのが順序であろうが、これについては他の項に譲ることにし、本文では病原体と宿主および両者の相互関係の場に働く環境要因について研究の結果を概観してみたい。

1）温度（気温）

温度は、繁殖をはじめとする生物の生理・生態に影響を及ぼす重要な因子である。マツ材線虫病によるマツ枯損被害が、夏季の高温、乾燥時に進行すること、南西日本の海岸沿いの低海抜地で多発し標高が高まるにつれ少なくなる事実から、本病の発生と温度の関係が早くから注目され多くの論議の対象にされてきた。

本線虫には、*Botrytis cinerea* など糸状菌を食餌として容易に増殖する性質があるので、温度適応など生理的性質を in vitro で調べるのに好都合であった。本種の増殖適温をさぐるため、糸状菌上での温度別増殖試験が行われた。*B. cinerea* 菌上では、15°C前後から旺盛な増殖がはじまり25-30°Cで高い増殖率を示した[6]。30°C以上では生育阻害がみられ、発育限界温度は9.5°Cと推定された[86]。

マツ樹体内での増殖と温度の関係については、マツの発病に関連して関心がもたれた。線虫を接種した鉢植えのマツを、温度階を設定した growth chamber 内にいれ病状の推移とともに線虫数の動向が調べられた。20、25、30°Cの恒温条件下での鉢植えの3年生クロマツに対する接種において、20°C以下では線虫の増殖はほとんど認められず、枯死も生じなかった。一方、25、30°Cでは線虫の増殖が起こり苗木は枯死した[61]。他の同様の接種試験においては、15°Cではマツ苗は正常であったが、20、25°Cで枯死の発生を認めた[41]。また、18°Cでは枯れなかったが、28、35°Cでは枯死したとの報告もある[42]。20°Cにおける実験結果が一致しないようだが、これは灌水管理などの違いに起因するものであろう。

growth chamber の代わりに標高による温度差を利用した接種実験や枯損調査も行われた。熊本県の標高50、550、850m の各地点において同条件で接種が行われたが、550m 以上では枯死は発生しなかった[121]。福岡県における同様の試験から、400～500m が枯損の起こる限界標高と推定された[118]。雲仙や霧島山系における現実の枯損でも、標高400m 以下では10%以上

*）清原友也（森林総合研究所）
Tomoya KIYOHARA: Environmental factors associated with pine wilt disease.

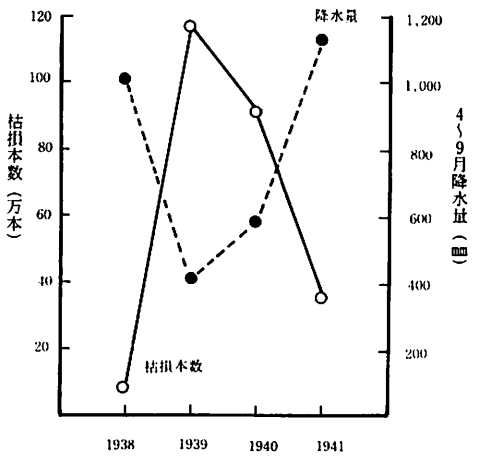
の枯損率であったが、標高が増すにつれ枯損率は低下し、600～700mでは散発的な枯損、それ以上になると材線虫病とは異なる慢性型の枯損が現れた[38]。広島県宮島の調査例では、標高450m以上の枯損率は1％以下であった[76]。

接種時期をずらすことによっても温度の影響をみるための実験をすることができる。2～10月の隔月接種試験の結果によると、6～8月の接種で速やかな発病と高率の枯死が起こったのに対し、春季や秋季の接種では発病の遅延と低い枯死率を示した[72]。このほかにも温度と発病の関係を知るための種々の実験および調査が行われたが、高温下の接種がマツの発病を促進し、宿主の枯死率を高めるという結果が得られている。

2）土壌水分（降水量）

マツ材線虫病の発生誘因として温度とともに重要視されているものに土壌水分がある。佐多[127]は1942年にすでに、夏季の気象値とマツ枯損量との関係を調べ、気温と枯損との間には一定の関係はなかったが、降水量とは密接な関係があり、降水量の少ない年には被害が増大することを示した（第7図）。小林ら[74]による茨城県における近年の被害解析でも、マツ枯損に及ぼす夏季の高温・少雨の影響の強さが指摘された（第2表）。

鈴木ら[145, 147]は、野外とgrowth chamber内での平行した試験からつぎのことを明らかにした。すなわち、夏季の野外のマツには著しく蒸散量の低下するいわゆる水ストレスを起こす時期がある。この水ストレスを



第7図　夏季の降水量と枯損本数との関係[127]

第2表　夏期の気温・降雨量と松枯れ被害量〈茨城県〉[74]

年（昭和）	気温		降雨量		松枯れ被害量（m³）
	6～8月の計	1ケ月の平均気温	6～8月の計	対平年値（%）	
平年	67.4	—	454.8	100.0	—
52	65.4	−0.7	620.5	136.4	26,500
53	74.2	+2.3	159.0	35.0	742,000
54	21.0	+1.2	285.5	62.3	712,500
55	64.7	−0.8	444.0	97.6	394,200

（気温・降雨量は水戸気象台のデータより）

起こしているマツ樹体内では線虫の増殖が容易となり、マツは発病し枯死にいたる。水ストレスを起こす主要な要因として土壌水分の不足が考えられ、灌水によって水ストレスを緩和すると、枯死率は著しく減少した。

竹下ら[149]は西日本におけるマツ枯損と環境要因の関係を解析し、水分環境については、当該年の絶対値よりも平年値との較差が大きいとマツは枯れやすくなると推察した。この他にも土壌水分とマツ材線虫病の発現について論及した報告は数多い。

3）その他の要因

マツ属植物が大気汚染の影響で枯死したり衰弱したためにキクイムシ類の寄生・加害を招来する例は北米などで知られている。わが国でも、大気汚染や酸性雨の森林衰退に及ぼす影響については注目されているが、マツ材線虫病の発現に及ぼすSO_2やNO_2の影響を検討した報文も2、3認められる。

0.2ppmのSO_2を2年生クロマツに11週間くん煙し続けても供試木に樹脂流出異常は認められず、枯死も起こらなかった。しかし、処理後マツノザイセンチュウを接種したものはほとんど枯れた。しかも、通常はマツに病原性を示さないニセマツノザイセンチュウ接種でもSO_2処理木には枯死が起こった[161]。

8年生クロマツに30～40ppmという高濃度のSO_2を2時間くん煙した場合も、くん煙そのものでは枯れなかったが、くん煙後に線虫を接種したものはほとんど枯れた[114]。二井ら[30]はH_2SO_4のミストを噴霧した3年生クロマツにおける接種試験で、H_2SO_4処理が病徴の進展を早め、枯死率を高めるとした。

光環境とマツ材線虫病の関係を知るため、赤色蛍光と白色蛍光を照射して実験が行われた[56]。赤色蛍光を

照射したアカマツに線虫を接種した場合は、白色蛍光照射のものに比べ病徴の進展が遅く、枯死率も低かった。前者の苗木では後者よりも光合成速度は速くなっており、光合成が活発であれば本病に対する抵抗性は増高することが示唆された。

マツ材線虫病の発現に関与する要因を、既往の研究の中からとりあげ検討した。異常な高温と土壌の乾燥は宿主であるマツの生理に不利に働き線虫の増殖を許容するが、とりわけ、土壌の水分不足の影響は大きく病徴の進展を助長することが推察される。水ストレスに強いマツを選抜することも、本病を回避する一手段になりうるかも知れない。

環境要因と発病の関係を調べるとき、環境因子と罹病率や枯死率の関係のみに注目するのではなく、環境因子が寄主植物の生理にいかなる影響を与えるかをまず把握し、その影響下での寄主と病原体の相互関係を解析することが重要と思われる。

7．マツノザイセンチュウの病原力の変異と誘導抵抗性*

1）病原性の変異

変異は生物の属性であり、各種生物の様々な形質において種内変異が認められている。植物の病原体としてのウイルス、細菌、糸状菌ならびに線虫についても同一種に属しながら病原性や病原力を異にする系統が知られており、race あるいは pathotype の名のもとに幾多の研究が行われている。

マツノザイセンチュウも例外でなく、病原性や病原力の変異が明らかにされており、北米ではバルサムファー(*Abies balsamea*)、ヨーロッパアカマツ(*Pinus sylvestris*)ならびにストローブマツ(*P. strobus*)の各々を特異的に加害する、いわゆる pathotype が知られている[3, 171]。一方、わが国では寄主選好性を示す例はほとんど知られていないが、病原力レベルでの変異は顕著で、地理的な変異から単雌系統間の変異まで詳細に調べられている[43, 63, 65, 68, 69]。

本文では、北米における本線虫の病原性の変異についての研究を紹介し、病原力に関しては、わが国の試験結果を概説する。

WINGFIELD ら[171]はミネソタ州で、枯死したバルサムファーからマツノザイセンチュウを検出した。この線虫につき、ヨーロッパアカマツから分離した線虫ならびにニセマツノザイセンチュウとの形態比較、交配試験およびレジノーサマツ（*P. resinosa*）およびバルサムファーへの交互接種を行った。

第3表　ヨーロッパアカマツおよびバルサムファー由来のマツノザイセンチュウの相互接種試験[171]

供試樹種	線虫分離源	接種結果(本数) 枯死	健全
コーロッパアカマツ	バルサムファー	0	30
Pinus sylvestris	ヨーロッパアカマツ	8	22
	無接種対照	0	30
バルサムファー	バルサムファー	9	21
Abies balsamea	ヨーロッパアカマツ	0	30
	無接種対照	0	30

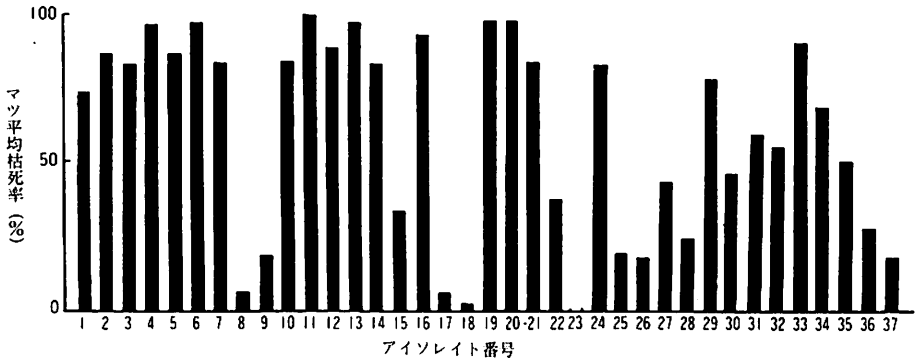
バルサムファーからの線虫は雌成虫の尾端に突起があり、ヨーロッパアカマツ由来の尾端が丸い線虫とは形態を異にした。尾端の形状はむしろニセマツノザイセンチュウに近かった。しかし、交配試験ではマツノザイセンチュウとの交配が成功したのに対し、ニセマツノザイセンチュウとは交配しなかった。接種試験の結果は第3表に示すとおりで、互いの線虫は由来する樹種にのみ病原性を示し、非由来の樹種には病原性がなかった。別の試験の中で彼らは、上記の両線虫を寄主の一つであるブラックスプルース（*Picea mariana*）にも接種したが、双方とも本樹種に全く病原性を示さなかった。また BOLLA[3]は、ヨーロッパアカマツおよびストローブマツの各々の樹種を特異的に加害する pathotype の存在を示唆した。

2）病原力の変異

わが国では、クロマツおよびアカマツが主としてマツノザイセンチュウの被害を受けている。両樹種の各々を特異的に加害する pathotype が存在するのではないかと考えられ、それを検証するための接種試験が行われた。しかし、どちらかのマツを特異的に加害する系統は検出されず、両樹種を同程度に加害した[64, 163]。

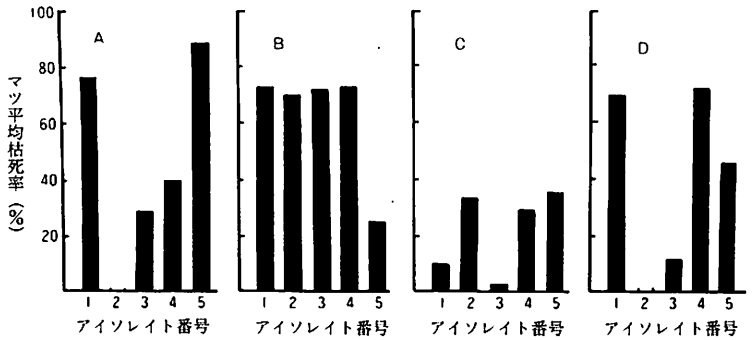
一方、病原力には顕著な違いが予測されたので、病原力に視点を合わせた試験が行われた[67]。その結果、マツにほとんど病原力を示さないものから、接種したマツの大部分を短期間のうちに枯死させる強病原力のものまで幅広い変異が明らかになった。病原力に関す

*）清原友也（森林総合研究所）
Tomoya KIYOHARA: Pathogenic variability of the pine wood nematode and induced resistance.



1　宮城県石巻市　→　37　鹿児島県日置郡金峰町

第8図　日本各地の被害林から分離したマツノザイセンチュウの病原力の比較



第9図　同一林分内の枯死木またはマツノマダラカミキリ別に分離したマツノザイセンチュウの病原力の比較。A＆C：枯死木からのアイソレート。B＆D：マツノマダラカミキリからのアイソレート。

る試験結果を略記すると以下のとおりである。

a．線虫の病原力を全国規模で見た場合、林分ごとに著しい違いがあったが、全般的にみると被害歴の新しい北日本の線虫は被害歴の古い南日本のそれに比べ病原力がやや強い傾向がうかがえた（第8図）。

b．線虫の病原力は、生息するマツ林分によって異なるばかりでなく、同一林分内の枯死木間でも著しい違いを示した（第9図）。

c．1本の枯死木中または1頭のカミキリに生息する線虫の病原力はほぼ等しいものと考えられた。

d．強・弱の線虫間で交配試験を行った結果、病原力は遺伝的形質であることが示唆された[67]。

e．永く継代培養を続けると病原力が低下する場合があった[62]。

3）誘導抵抗性

上記のように、マツノザイセンチュウの病原性を調べる過程で、本線虫の集団中には病原力のきわめて弱い線虫も存在することが明らかになった。このこと自体興味ある現象であり、種内変異の問題も重要な研究課題と考えられた。しかし、病原力の差を利用した誘導抵抗性の問題もさらに重要な課題と考えられたので研究はこの方向へ展開された。

例えばキュウリの炭そ病において、弱病原性系統や非病原菌を寄主植物に事前に接種しておくと、本来感受性であるキュウリに抵抗性が生じ罹病度が軽減する現象がある。この現象は誘導抵抗性と呼ばれ多くの作物病害で知見が集積されている。

マツ材線虫病における誘導抵抗性の試験を始めるに当たり室内培養個体群の中から強・弱各一系統が選ばれ、クロマツを寄主植物にして苗畑や林地で試験が行

われた[65, 66, 67]。試験結果の概要を以下に示す。

a．弱病原性線虫の摩砕液や培養濾液の前接種では抵抗性は誘導されなかった。

b．抵抗性の誘導には生きた弱病原性線虫の接種が必要であった。

c．前接種は3万頭以上で約1カ月前に行うのが有効であった。

d．前接種の部位を問わず抵抗性は全身的に誘導された。

抵抗性の誘導機構は未だ十分に明らかにされていないが、前接種を受けたマツには線虫の増殖を抑制する性質が生じていることがわかった。この性質の生理的、生化学的な基盤を明らかにすることが今後の重要な課題である。

アメリカではマツノザイセンチュウの病原性に変異が生じており、寄主選好性を示すpathotypeの存在が明らかにされている。アメリカでは線虫と寄主との接触の年月が長く、寄主による長期間の選択が働いたことが推測される。永い選択の過程でヨーロッパアカマムやバルサムファーなどの各々を特異的に加害する個体群が生じたのではないかと考えられる。

一方、わが国の場合、テーダマツ林が激しい被害を受けている例も[12]あるが、寄生性の分化を示唆する報告はほとんど見受けられない。病原機構の解明や抵抗性育種を進める上でも本線虫の病原性および病原力の変異については今後とも詳細な調査・研究を行う必要があろう。

8．マツ材線虫病に対する抵抗性*

松くい虫被害の病原体としてマツノザイセンチュウが発見されると、直ちにいくつかのマツ属樹種に対する接種試験が行われ、マツ属の中にも抵抗性樹種の存在することが明らかにされた[72]。その後、何人かの研究者の手によりいくつかのマツ属樹種に接種が試みられたが、これらの結果をCRITCHFIELDとLITTLE[4]による分類体系に基づいて整理することを提案したのは田中[160]であった。世界でも有数のマツ属樹種の収集、育成機関である、京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地では、可能な限り多くの樹種を対象に接種実験が行われた。供試したマツ属は30種、延べ600本で、その結果は概ね田中の予想を裏付けるものとなった[29]。すなわち、CRITCHFIELDとLITTLEの分類体系でAustrales亜節に属するテーダマツ（*P. taeda*）やリギダマツ（*P. rigida*）、スラッシュマツ（*P. elliottii*）はマツノザイセンチュウに抵抗性であり、日本のアカマツやクロマツと同じSylvestres亜節に属するものではリュウキュウマツやフランスカイガンショウ（*P. pinaster*）、ヨーロッパアカマツ（*P. sylvestris*）等のように感受性の樹種が多かった。一方、自然条件下でマツ材線虫病のため激害を被っているアカマツやクロマツの林の中にも生き残る個体があり、接種検定の結果これら感受性のマツの中にも抵抗性に関して変異のあることが明らかにされた[120]。

それでは、このようにマツ属種間に、あるいは種内に存在する本病に対する抵抗性の変異はどの様にして生じるのであろうか。マツノザイセンチュウのマツ樹体への感染は媒介者マツノマダラカミキリの後食部位から行われるので、このカミキリの後食選好行動が線虫の寄主範囲をまず限定する。これまでの実験結果は、このカミキリがマツ属ならいずれの種でも後食する可能性があることを示している[21]。さらに、マツ属以外でもトウヒ（*Picea hondoensis*）、オウシュウトウヒ（*P. excelsa*）、モミ（*Abies firma*）、ヒマラヤスギ（*Cedrus deodara*）、カラマツ等がこのカミキリの後食を受けることが知られており、本病による野外での枯損例も報告されている[10, 11]。しかし、同じ針葉樹の中でもスギやヒノキはこのカミキリの後食を免れる事により本病を回避している。この“回避”という観点からRUTHERFORDとWEBSTER[126]は北米やヨーロッパの本病に感受性の樹種の分布を大胆に説明している。つまり、これら感受性の樹種は、材線虫病が発病し得ない低温域に逃げ込んでいるというのである。

マツ枯死木から脱出するカミキリの虫体に取り付き、健全木へ到達したマツノザイセンチュウは、後食によってできた若枝の傷口へ移行しなければならない。ISHIKAWAら[52]はマツ類に含まれるモノテルペンの一種β-ミルセンがマツノザイセンチュウに対して強い誘引力を持つことを発見した。さらに、本病に対する抵抗性の異なる様々な樹種のミルセン含量を調べたところ、その含量が多いほど感受性が高いことを認め、この物質の含量の多寡が、線虫の樹体への乗り移り行動を介して各樹種の抵抗性を決定していると考えた。しかし、この点を確認するためには、少なくとも

---

*）二井一禎（京都大学）
Kazuyoshi FUTAI: The mechanism of resistance to pine wilt disease.

ミルセン量の異なる各樹種へのマツノザイセンチュウの乗り移り効率を直接比較する必要があろう。

マツ樹体へ乗り移った線虫が後食部位で遭遇するのは樹体内よりにじみでたマツヤニを主とする樹液である。この物質が線虫を後食部位から忌避させることにより、寄主を防御することはないのであろうか。しかし、各樹種の樹液に対する線虫の集合行動を調べた実験[23]では、抵抗性の樹種の樹液に、より多くの線虫が集まるような場合すら生じ、この可能性を否定した。

後食痕に移行した線虫は樹体への侵入を開始するが、この樹体への侵入の難易が寄主の抵抗性を左右している可能性がある。それには寄主の機械的な、あるいは化学的な形質が影響するであろうが、各種マツの枝の断片を用いたモデル実験でFUTAI[26, 27]は寄主体内への侵入、とくに樹皮部への侵入の難易とそれらの樹種の抵抗性の間に一定の関係を見いだした。さらに、その侵入行動を制御する因子として冷水で抽出可能な物質の存在を示し、とくに抵抗性樹種であるテーダマツに阻害的な因子を確認した[22]。BENTLEY ら[2]も健全なマツからマツノザイセンチュウを不動化する物質を見いだしており、その含量は抵抗性のテーダマツの方が感受性のクロマツよりも多かった。侵入に成功した線虫は引き続き樹体内を移動拡散するが、その難易にも寄主の抵抗性が反映されている[5]。ところで、この線虫の初期の移動経路は樹皮部である。その意味で、マツノザイセンチュウの樹体内移動は上で述べた樹皮部への侵入を制御するのと共通の因子によって制御されている可能性がある。奥ら[124]はマツノザイセンチュウの樹体内移動が抵抗性の樹種では阻害されること、しかもそれが線虫が移動中に誘導される動的な抵抗性の結果であると報告しているが、この場合もその原因を水溶性の線虫不動化物質に帰している。

マツノザイセンチュウに対する寄主の抵抗性には、この線虫が感染する以前から備わった寄主の因子（静的抵抗性）も関与しているが、奥らが指摘したように動的な抵抗性も大きな役割を果たしている可能性がある。例えば大山ら[122]はクロマツやアカマツあるいはそれらの雑種の接木クローンの抵抗性が感染前に樹皮に含まれる縮合型タンニン量と相関があることを明らかにしているが、この量が線虫感染後に著しく増加すること、また、非病原性のニセマツノザイセンチュウの感染では顕著には増加しないことはこの抵抗性を考える上でさらに重要である[25]。ちなみに、この縮合型タンニンの基本骨格であるカテキンには、マツノザイセンチュウに対する忌避作用があり、その増殖を抑制する作用もある（二井、未発表）。

移動に成功した線虫に対して寄主が示す最後の防波堤は、その増殖に対する抵抗性であろう。橋本ら[36]はマツノザイセンチュウが抵抗性のテーダマツの生立木内では感受性のアカマツやクロマツの樹体内におけるほど増殖できないことを見いだしたが、これらのマツを伐倒丸太にするとその差がなくなる点[35]は興味深い。さらに、アカマツはクロマツに比べて少し抵抗性が強いことが知られているが、両種の苗木上でのマツノザイセンチュウの増殖経過を比較すると、明らかにアカマツ苗木上での方が増殖が遅く、増殖の難易が抵抗性と関係があることをうかがわせた[24]。ただ、ある時点での樹体内での線虫密度は、樹体内への侵入、移動、増殖といった全ての感染過程を経た最終結果であるから、樹体内密度だけから増殖の難易を判定するのには問題がある（例えば、ある部位で線虫密度が低くともそれはただ線虫がそこまで移動できなかっただけのことかも知れない）。樹体内での線虫の増殖を制御する因子としては、縮合型タンニンが阻害的であることは上にも述べた通りである。一方、HINODE ら[40]は彼らがマツノザイセンチュウに対して誘引作用を持つ物質として注目したβ-ミルセンがこの線虫の増殖に対しても促進作用があることを報告しており、樹皮部でのこの物質の含量が各樹種の抵抗性と反比例している事実[52]も考え併せ、各樹種の抵抗性を決定する上でβ-ミルセンが果たす役割を強調している。以上マツノザイセンチュウの感染の過程を追って、それぞれの場で想定される抵抗性のメカニズムについて考察してきたが、ここで扱ったのはすべて寄主の化学物質やその動的な変化が対応するミクロなレベルの抵抗性である。しかし、野外では、たとえ感受性樹種であっても、その樹体の一部だけを犠牲にすることによって個体としては生き残ったり（部分枯れ）、翌年の生長に悪影響を残しながらも抵抗性を全うする例[20]が知られている。これらはいわば、個体レベルでのエネルギー配分によるマクロな抵抗性である。さらに、上にも述べた通り感受性とされるアカマツやクロマツの中にもその抵抗性には変異がある。各々の個体はその抵抗性の強さに応じて枯死に至るまでの時間が長くかかるようになり、その分だけ次世代を残す機会が多くなる（二井・中井、未発表）。自然は驚くほどの長い時間をかけ

て抵抗性の選抜育種に成功するのかも知れない。

9．防　　除*

マツ材線虫病の防除には、まずマツノザイセンチュウの媒介者を防除することが最も効果的であると考えられた。そのためには薬剤（殺虫剤）散布が行われる。大面積のマツ林にはヘリコプターや軽飛行機による空中散布を行い、単木的には地上からのホースによる散布、マツに取り付けたスプリンクラーによる散布、あるいはクレーン車かヘリコプターからのガンノズルによるジェット散布が行われる。生理活性物質の利用では、カミキリに対する誘引剤が実用化されている。

感染枯死木については、羽化脱出する前にカミキリを駆除する。それには枯死木の伐倒剝皮、焼却、薬剤処理、そして微生物処理などの方法がある。

病原体であるマツノザイセンチュウに対する予防法には殺線虫活性のある薬剤のマツ樹幹への注入と土壌処理が試みられてきた。樹幹注入には有効な薬剤が実用化されているが、土壌処理については実用化にいたっていない。

恒久的なマツ枯損防止対策としては、抵抗性マツの育成が基本になる。

1）感染の予防

薬剤散布：春、枯木からマツノマダラカミキリが羽化脱出して健全木を後食する時期に、マツに対して予め殺虫剤を散布し、薬剤の付着した枝を後食するカミキリを防除する。

1972年以降、フェニトロチオン（MEP剤）、フェンチオン（MPP剤）などの有機燐系薬剤、またカーバメイト系のカーバリル剤（NAC）などが実用化されている[46]。

樹幹注入：防除体系の一つとして、病原体であるマツノザイセンチュウそのものの防除の試験が行われた。その結果、メスルフェンホスと酒石酸モランテルが1982年に農薬登録され、実用化されるようになった。その後、塩酸レバミゾールが加わった[108]。

この方法は樹体内に殺線虫活性を示す薬剤を線虫が感染する前に予め注入しておいて病気を防ぐというものである[109]。メスルフェンホスはマツノザイセンチュウの神経環などにあるアセチルコリンエステラーゼを阻害することが明らかにされ、酒石酸モランテルと塩酸レバミゾールについても同様のことが検討されている[109, 110]。

誘引剤：1980年、感染木から発生するα-ピネンとエタノールがマツノマダラカミキリに対して誘引活性をもつことがわかり、粘着板やいろいろな捕虫器と併用して実用化されている[47, 48]。さらに、誘引剤で集めたカミキリに対し集中的に殺虫剤を使用する方法もとられている[49]。この誘引剤は産卵時における誘引活性なので、カミキリが捕獲される前に保持する線虫の80%が離脱しているために、その年のマツの被害阻止には直接役立たない。翌年におけるカミキリ密度の低下をはかるものである。また、この誘引剤はモニタリング調査などに活用されている。

2）感染源の駆除

枯死木の伐倒・剝皮・焼却：枯死木が翌年の感染源にならないように伐倒して樹皮を剝離し、材の乾燥を促してその中のカミキリの幼虫が死ぬようにする。さらにその効果を確実にするために、伐倒した枯死木を一箇所に集めて焼却する。

薬剤による処理：上記の処理が行えないような場所では、伐倒木に殺虫剤を散布する。これにはフェニトロチオンが使用されているが、カミキリが蛹室を作って穿入孔に木屑を詰めた状態では殺虫効果は落ちる。一方、燻蒸処理は伐倒した枯死木を一箇所に集めて、ビニールシートなどで覆い、カーバム剤（NCS）やメチルブロマイドなどの薬剤を施用する方法である。この方法で材内のカミキリとマツノザイセンチュウを効果的に駆除できる[139, 140]。

天敵利用：マツノマダラカミキリの天敵昆虫[116]やマツノザイセンチュウの天敵生物としての微生物[105, 152]、ダニ[155, 156]などが発見されているが、天敵として利用できるものはまだない。死亡したカミキリの体から分離される糸状菌と細菌の中で、*Beauveria bassiana* と *Serratia macrscens* がカミキリに強い病原性を示すことから、それらの培養物を春に伐倒した枯死木に散布して、材のなかの幼虫に感染させる試みがなされ、一定の効果をあげている[136, 137]。さらに、*Beauveria* 菌の種駒を枯死丸太に打ち込むことによって効果を高めることも検討されている。

殺虫力が強い *Steinernema* 属線虫をマツノマダラカミキリ駆除に利用しようという試みもある。材内に穿入しているカミキリ駆除のため、*Steinernema* 属線虫の施用効果が試験された[57, 103, 106, 119]。50～80%の殺

*）田村弘忠（森林総合研究所）
Hirotada TAMURA: Control of pine wilt disease.

虫率が示されているが、施用方法など解決すべき問題点が多い。

マツノマダラカミキリ成虫の雌雄の生殖器に寄生する線虫が見いだされていて、この線虫が昆虫寄生期と菌食期をもっていることなどの生態が明らかにされた[79]。カミキリムシに対するこの線虫の寄生率は九州個体群では37.5%、四国個体群では3.2%、近畿個体群では12.5%、中部個体群では20.0%、関東個体群では3.3%であった。天敵生物としての利用のため、現在この線虫のカミキリ個体群に対する影響などが究明されつつある。

東北地方ではキツツキ類のアカゲラがマツノマダラカミキリの材内幼虫を比較的高率に捕食することが明らかにされていて、カミキリが低密度の場合、天敵として有効に働くことが期待される[173]。

枯死木の搬出利用：枯死木の積極的な利活用により、感染源の有効な除去を目的とした技術開発が進められてきた。枯死木を林内に設置した簡易炭焼き釜で炭にして利用することもその一環である。また、パルプやチップボードへの利用も、枯死後6カ月以内であれば材質の劣化は問題にならないことが分かっている[148]。

3）抵抗性育種

選抜育種：マツ材線虫病の激害地で生き残ったマツから候補木を選び、穂木を取って接ぎ木をし、線虫接種による検定が行われた。全国から約26,000本の抵抗性候補木を選定し、一次検定、二次検定を経て、アカマツで92本、クロマツで16本の抵抗性個体が選ばれた。これらについて、接ぎ木増殖を行って、各地で採種園を造成し、1995年までには種子を採取して供給する予定になっている[18]。

交雑育種：マツ材線虫病に強いとされる中国原産のタイワンアカマツ（*Pinus massoniana*）とクロマツとの交雑種が材線虫病抵抗性であることが確認され[19, 128, 129]、和華松と命名されて普及の段階に入っている。

引用文献

1）Bedker, P. J., Wingfield, M. J. & Blanchette, R. A. (1987) Can. J. For. Res. **17**, 51-57.
2）Bentley, M. D., Mamiya, Y., Yatagai, M. & Shimizu, K. (1985) 日植病報 **51**, 556-561.
3）Bolla R. I., Winter, R. E. K., Fitzsimons, K. & Linit, M. J. (1986) J. Nematol. **18**, 230-238.
4）Critchfield, W. B. & Little, E. L., Jr. (1966) *Geographic Distribution of the Pine of the World.* U. S. Forest Service, 97 pp.
5）堂園安生・清原友也・橋本平一（1973） 日林九支研論 **26**, 183.
6）堂園安生・吉田成章（1974） 日林誌 **56**, 146-148.
7）Dropkin, V. H. & Foudin, A. S. (1979) Plant Dis. Rep. **63**, 904-905.
8）Dropkin, V. H., Foudin, A. S., Kondo, E., Linit, M., Smith, M. & Robbins, K. (1981) Plant Dis. **65**, 1022-1027.
9）Dwinell, L. D. (1086) Res. Pap. SE-258, U.S.D.A. Forest Service, Southeastern For. Exp. Sta., 14 pp.
10）海老根翔六（1980） 森林防疫 **29**, 201-205.
11）海老根翔六（1981） 森林防疫 **30**, 117-119.
12）海老根翔六（1981） 92回日林論, 379-380.
13）遠田暢男（1972） 24回日林関東支講, 32.
14）遠田暢男（1978） 森林防除 **27**, 79-81.
15）遠田暢男（1988） 森林防除 **37**, 161-166.
16）遠田暢男（1989） 森林防除 **38**, 148-152.
17）遠田暢男・池田俊弥（1983） 94回日林論, 479-480.
18）藤本吉幸（1985） 林木の育種 **137**, 11-14.
19）古越隆信（1986） 林木の育種 **138**, 13-14.
20）古野東洲・二井一禎（1986） 京大演報 **57**, 112-127.
21）古野東洲・上中幸治（1979） 京大演報 **51**, 12-22.
22）Futai, K. (1979) 日線虫研誌 **9**, 54-59.
23）Futai, K. (1980) Appl. Entomol. Zool. **15**, 193-197.
24）Futai, K. (1980) Appl. Entomol. Zool. **15**, 458-464.
25）二井一禎（1984） 95回日林論, 473-474.
26）Futai, K. (1985) Mem. Coll. Agr. Kyoto Univ. **126**, 35-43.
27）Futai, K. (1985) Mem. Coll. Agr. Kyoto Univ. **126**, 45-53.
28）Futai, K. (1989) 5th ICPP Abstr. Papers 374.
29）二井一禎・古野東洲（1979） 京大演報 **51**, 23-36.
30）Futai, K. & Harashima, S. (1990) 日林誌 **72**, 520-523.
31）二井一禎・岡本憲和（1989） 100回日本論, 549-550.
32）我如古光男（1974） 森林防疫 **23**, 42-44.
33）De Guiran, G. & Boulbria, A. (1986) EPPO Bull. **16**, 445-452.
34）橋本平一・千原賢次（1976） 87回日林論, 237-238.
35）橋本平一・堂園安生（1973） 日林九支研論 **26**, 185-186.
36）橋本平一・堂園安生（1975） 86回日林講, 301-302.
37）橋本平一・清原友也（1973） 84回日林講, 330-332.
38）橋本平一・清原友也・堂園安生・滝沢幸雄・宮崎 徹・川畑克己・勝 善鋼・谷口 明（1974） 85回日林講, 253-256.
39）日高義明（1943） 赤松林施業報研論集, 261-272.
40）Hinode, Y., Shuto, Y. & Watanabe, H. (1987) Agric. Biol. Chem. **51**, 1393-1396.
41）細田隆治・竹谷昭彦・柴田叡弋（1979） 日林九支研論 **32**, 253-254.
42）堀田 隆・橋本平一・増田隆哉（1975） 86回日林講, 303-304.

43) 茨木親義・大庭喜八郎・戸田忠雄・橋本平一・清原友也 (1978) 日林九支研論 31, 211-212.
44) 井戸規雄・武田丈夫・小林一三・奥田素男・細田隆治・古田公人 (1975) 26回日林関西支講, 213-215.
45) IKEDA, T. & SUZAKI, T. (1984) 日林誌 66, 412-420.
46) IKEDA, T. (1984) Eur. J. For. Path. 14, 398-414.
47) IKEDA, T., ENDA, N., YAMANE, A., ODA, K. & TOYODA, T. (1980) Appl. Entomol. Zool. 15, 358-361.
48) IKEDA, T. & ODA, K. (1980) 日林誌 62,432-434.
49) IKEDA, T., YAMANE, A., ENDA, N., MATSUURA, K. & ODA, K. (1981) 日林誌 63, 201-207.
50) ISHIBASHI, N. & KONDO, E. (1977) Appl. Entomol. Zool. 12, 293-302.
51) ISHIKAWA, M., KANEKO, A., KASHIWA, T. & WATANABE, H. (1987) Agric. Biol. Chem. 51, 3187-3191.
52) ISHIKAWA, M., SHUTO, Y. & WATANABE, H. (1986) Agr. Biol. Chem. 50, 1863-1866.
53) IWAO, S. (1972) Res. Popul. Ecol. 14, 97-128.
54) IWAO, S. (1977) Res. Popul. Ecol. 18, 243-260.
55) 金子 繁・窪野高徳 (1989) 100回日林論, 545-546.
56) 金子 繁・陳野好之 (1986) 日林誌 68, 208-209.
57) 片桐一正・真宮靖治・島津光明・田村弘忠・串田 保 (1984) 95回日林論, 479-480.
58) 川畑克己 (1979) 日林九支研論 32, 381-282.
59) 岸 洋一 (1978) 日林誌 60, 179-182.
60) 岸 洋一 (1980) 茨城林試研報 11, 1-83.
61) 清原友也 (1973) 84回日林講, 334-335.
62) 清原友也 (1976) 日線虫研誌 6, 56-59.
63) 清原友也 (1977) 日林九支研論 30, 241-242.
64) 清原友也 (1981) 92回日林論, 371-373.
65) 清原友也 (1982) 日林九支研論 36, 161-162.
66) 清原友也 (1984) 日林九支研論 37, 171-172.
67) 清原友也 (1989) 林試研報 353, 127-176.
68) 清原友也・橋本平一・大庭喜八郎・西村慶二 (1977) 88回日林論, 329-330.
69) 清原友也・橋本平一・藤本吉幸 (1983) 日林九支研論 36, 189-190.
70) 清原友也・鈴木和夫・橋本平一 (1975) 86回日林論, 299-300.
71) KIYOHARA, T. & SUZUKI, K. (1978) Eur. J. For. Pathol. 28, 285-292.
72) 清原友也・徳重陽山 (191) 日林誌 53, 210-218.
73) KOBAYASHI, F. (1988) In: *Dynamics of Forest Insect Population* (BERRYMAN, A. A., ed.). Plenum, New York, 431-454.
74) 小林富士雄・中原二郎 (1982) 松枯れを防ぐ. 第一プランニングセンター, 157 pp.
75) KOBAYASHI, F., YAMANE, A. & IKEDA, T. (1984) Annu. Rev. Entomol. 29, 115-135.
76) 小林 一三・細田隆治・奥田素男 (1975) 日林関西支講 26, 224-227.
77) KONDO, E. & ISHIBASHI, N. (1978) Appl. Entomol. Zool. 13, 1-11.
78) KONDO, E. S. & TAYLOR, R. G. (compil.) (1986) *Forest Insects and Disease Conditions in Canada, 1985.*, Canadian Forestry Service, Ottawa, 107 pp.
79) 小坂 肇・小倉信夫・遠田暢男 (1989) 100回日林論, 539-540.
80) 国吉清多 (1974) 森林防疫 23, 40-42.
81) 黒田慶子 (1989) 林業と薬剤 110, 9-15.
82) 黒田慶子・真宮靖治 (1986) 97回日林論, 471-472.
83) KURODA, K., YAMADA, T., MINEO, K. & TAMURA, H. (1988) 日植病報 54, 606-615.
84) LINIT, M. J. (1988) J. Nematol. 20, 227-235.
85) MAMIYA, Y. (1972) Rev. Plant Prot. Res. 5, 46-60.
86) 真宮靖治 (1975) 日線虫研誌 5, 16-25.
87) 真宮靖治 (1975) 86回日林論, 285-286.
88) 真宮靖治 (1981) 森林防疫 30, 65-70.
89) MAMIYA, Y. (1981) Proc. XVII IUFRO World Congress, Div. 2, 275-280.
90) 真宮靖治 (1982) 森林防疫 31, 104-107.
91) MAMIYA, Y. (1983) 日線虫研誌 13, 6-13.
92) MAMIYA, Y. (1985) 日植病報 51, 546-555.
93) 真宮靖治 (1985) 森林防疫 35, 145-150.
94) MAMIYA, Y. (1985) Appl. Entomol. Zool. 21, 159-163.
95) MAMIYA, Y. (1990) Appl. Entomol. Zool. 25, 297-307.
96) MAMIYA, Y. & ENDA, N. (1972) Nematologica 18, 159-162.
97) MAMIYA, Y. & ENDA, N. (1979) Nematologica 25, 353-361.
98) MAMIYA, Y. & FURUKAWA, M. (1977) 日線虫研誌 7, 6-9.
99) MAMIYA, Y. & HAYASHI, Y. (1984) Proc. FICN, 51.
100) 真宮靖治・清原友也・徳重陽山 (1971) 15回応動昆大会講要, 28.
101) MAMIYA, Y. & KIYOHARA, T. (1972) Nematologica 18, 120-124.
102) 真宮靖治・庄司次男 (1985) 98回日林大会講要, 94.
103) 真宮靖治・庄司次男 (1985) 36回日林関東支講, 135-136.
104) MAMIYA, Y. & SHOJI, T. (1989) 日線虫研誌 18, 1-5.
105) 真宮靖治・田村弘忠 (1976) 森林防疫 25, 147-149.
106) 真宮靖治・田村弘忠 (1983) 35回日林関東支講, 163-164.
107) MCNAMARA, D.G. & SOEN, M. (1988) EPPO Bull. 18, 353-363.
108) 松浦邦昭 (1984) 植物防疫 36, 27-31.
109) MATSUURA, K. (1986) 日線虫研誌 16, 21-25.
110) 松浦邦昭・細野隆次 (1987) 日線虫研誌 17, 17-22.
111) 宮崎 信・山口 彰・尾田勝夫 (1978) 日林誌 60, 203-208.
112) 林 徳典・井上 夫 (1986) 日林誌 68, 43-50.
113) 森本 桂・岩崎 厚 (1972) 日林誌 54, 177-183.
114) 中島康博・小河誠司 (1976) 森林防疫 29, 68-72.
115) NICKLE, W. R., GOLDEN, A. M., MAMIYA, Y. & WERGIN, W. P. (1981) J. Nematol. 13, 385-392.
116) 野淵 輝 (1980) 森林防疫 29, 23-28.
117) ODANI, K., SASAKI, S., NISHIYAMA, Y. & YAMAMOTO,

N. (1985) 日林誌 **67**, 366-372.
118) 小河誠司 (1976) 日林九支研論 **29**, 211-212.
119) 小河誠司 (1988) 福岡林試時報 **35**, 56-73.
120) 大庭喜八郎・戸田忠雄・西村慶二・岩下礼治・松永健一郎 (1977) 日林九支研論 **30**, 67-68.
121) 大山浪雄・斉藤 明 (1972) 林試九州支場年報 **15**, 18.
122) 大山浪雄・白石 進・福島 勉・知念正儀 (1983) 日林九支研論 **36**, 105-106.
123) 岡本憲和・渡辺政俊・中井 勇・古野東洲 (1990) 京大演習林集報 **20**, 26-43.
124) OKU, H., SHIRAISHI, T. & CHIKAMATSU, K. (1989) 日植病報 **55**, 603-608.
125) OKU, H., YAMAMOTO, H., OHTO, H. & SHIRAISHI, T. (1985) 日植病報 **51**, 303-311.
126) RUTHERFORD, T. A. & WEBSTER, J. M. (1987) Can. J. For. Res. **17**, 1050-1059.
127) 佐多一至 (1942) 兵庫県林業試験場, 53 pp.
128) 佐々木研・古越隆信 (1976) 87回日林論, 183-184.
129) 佐々木研・古越隆信 (1979) 90回日林論, 239-240.
130) 佐々木恵彦・小谷圭司・西山嘉彦・林 良興 (1984) 日林誌 **66**, 141-148.
131) 佐藤平典・作山 健・小林光憲 (1987) 日林誌 **69**, 492-496.
132) SCHAUER-BLUME, Von M. (1987) Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschtzd. **39**, 152-154.
133) SHAHEEN, F., WINTER, R. E. K. & BOLLA, R. I. (1984) J. Nematol. **16**, 57-61.
134) SHIBATA, E. (1985) Appl. Entomol. Zool. **20**, 241-245.
135) SHIBATA, E. & OKUDA, K. (1989) 日線虫研誌 **18**, 6-14.
136) SHIMAZU, M. & KATAGIRI, K. (1981) Proc. XVII IUFRO World Congress, Div. **2**, 291-295.
137) 島津光明・串田 保・片桐一正 (1983) 94回日林論, 485-486.
138) SHUTO, Y. & WATANABE, H. (1987) Agric. Biol. Chem. **51**, 1457-1458.
139) 庄司次男 (1984) 日線虫研誌 **14**, 58-60.
140) 庄司次男 (1985) 日線虫研誌 **15**, 61-63.
141) 庄司次男・真宮靖治・黒田慶子 (1986) 97回日林論, 467-469.
142) 庄司次男・滝沢幸雄・五十嵐正俊・早坂義雄・小原憲由・高橋 勉 (1976) 森林防疫 **25**, 53-56.
143) 庄司次男・陳野好之 (1985) 96回日林論, 461-462.
144) 孫 永春 (1982) 紅蘇林業科技(7), 47.
145) 鈴木和夫 (1979) 森林防疫 **28**, 90-94.
146) 鈴木和夫 (1984) 林試研報 **325**, 97-126.
147) SUZUKI, K. & KIYOHARA, T. (1978) Eur. J. For. Pathol. **8**, 97-107.
148) 高野 勲・宮崎 信・香山 彊 (1981) 林試研報 **315**, 113-124.
149) 竹下敬司・萩原幸弘・小河誠司 (1975) 福岡林試時報 **24**, 1-45.
150) 滝沢幸雄 (1988) 森林防疫 **37**, 140-144.
151) 田村弘忠 (1976) 日線虫研誌 **6**, 60-66.
152) 田村弘忠 (1980) 森林防疫 **29**, 20-23.
153) TAMURA, H. (1983) 日線虫研誌 **13**, 1-5.
154) TAMURA, H. (1984) Appl. Entomol. Zool. **19**, 125-129.
155) 田村弘忠・遠田暢男 (1980) 応動昆 **24**, 54-61.
156) 田村弘忠・遠田暢男 (1980) 日林誌 **62**, 301-307.
157) TAMURA, H. & ENDA, N. (1984) Proc. of the United States-Japan Seminar: *The Resistance Mechanisms of Pines Against Pine Wilt Disease*, pp. 98-104.
158) TAMURA, H. & MAMIYA, Y. (1975) Nematologica **25**, 149-151.
159) TAMURA, H., MINEO, K. & YAMADA, T. (1987) 日線虫研誌 **17**, 23-30.
160) 田中 潔 (1973) 森林防疫 **22**, 7-11.
161) 田中 潔 (1975) 86回日林論, 293-295.
162) 程 瑚瑞・林 茂松・黎 伟强・方 中达 (1983) 森林病虫通迅 1983(4), 4-5.
163) 戸田忠雄・坂本和子・一丸喜八郎 (1979) 日林九支研論 **32**, 203-204.
164) 富樫一巳 (1980) 日林誌 **62**, 381-387.
165) TOGASHI, K. (1985) Appl. Entomol. Zool. **20**, 246-251.
166) TOGASHI, K. (1989) Appl. Entomol. Zool. **24**, 379-386.
167) 富樫一巳 (1989) 石川林試研報 **20**, 1-142.
168) TOGASHI, K. & SEKIZUKA, H. (1982) Appl. Entomol. Zool. **17**, 160-165.
169) TZEAN, S. S. & SHANG-TANG, J. (1985) Proc. 6th ROC Symp. Electr. Microscopy, 38-39.
170) UEDA, T., OKU, H., TOMITA, K., SATO, K. & SHIRAISHI, T. (1984) 日植病報 **50**, 166-175.
171) WINGFIELD, M. J., BLANCHETTE, A. & KONDO, E. (1983) Eur. J. For. Pathol. **13**, 360-372.
172) 矢野宗幹 (1913) 山林公報(4), 付録 1-14.
173) 由井正敏 (1980) 森林防疫 **29**, 34-36.
174) 陳野好之・滝沢幸雄・佐藤平典 (1987) 寒冷・耕地地方におけるマツ材線虫病の特徴と防除法. わかりやすい林業研究解説シリーズ 86, 75 pp.

V　昆虫寄生性線虫—生態と利用

昆虫寄生性線虫の研究と利用の現状および将来の展望*

昆虫寄生性線虫をアメリカから導入して12年になる。その前に九州大学で鳥井酉蔵教授の研究もあるが、これはほとんど一人芝居であった。私はすぐ全国的な取り組みにしたかったけれど、世間の関心を引き付けるには、2年間の準備期間を要した。その間、欧米での研究は続々と報告され、当時すでに米国では実用化直前であったし、多少の焦りさえ覚えたくらいである。もっとも、この線虫は、生物学的に極めて面白いということに私は魅せられていたので、日本にも多数の研究者がいてほしいと願ったものである。全国的に研究班を組織するのに、最大の障壁はなんと、最も理解してほしい昆虫関係者であった。ようやく1984年に文部省科学研究費補助金で試験研究班を組織することができ、その後のわが国での研究は誠に目覚ましいものであったと自負している。しかし当初から順風満帆であったわけではない。まず班員のほとんどがぶち当たった問題は、線虫の殺虫効果を評価する標準試験法がないということであった。いわゆる殺虫試験法にプロトコールなるものがなく、各分担研究者の独自のやり方にまかせる以外になかったのである。しかし対象害虫の生理生態的特性に沿った試験法を各研究者が樹立するようになり、結果的にはこれでよかったと思われる。現在はペトリ皿内で沪紙を用いる沪紙法、土壌または砂を用いるカップ法など指針となるものはある。最も紛糾したのは圃場試験であろう。施用区では害虫が消えてしまうとか、死んだ昆虫の体内から線虫は見出せないとか、今となっては説明がつくことを、当初は随分議論したものであった。これらは現在全て解決済みとなったが、線虫の施用法が改善され効果が認識されるにつれて、ますます大きく我々の前に立ち塞がるものが現れた。農薬取締法である。一部は芝草害虫の防除で認可の方向に進みつつあるが、この制約でわが国での有用線虫の普及は大きく立ち遅れたといってよい。米国では1982年、自然界に通常生息する生物は、人畜に無害として、合成農薬に適用される規制から除外されたため、線虫は企業ベースに乗って実際への利用は急速に進展した。ヨーロッパもその後、同様な方向に進んでいる。わが国においての実際の利用は、やっとその兆しが見えてきたにすぎないが、ポテンシャルは十分に高まっている。以下過去6、7年のわが国での研究の経緯を振り返り、現状を考えて、将来を展望してみよう。

*）石橋信義（佐賀大学）
Nobuyoshi ISHIBASHI: Contemporary issues and perspectjves in basic studies and application of entomophathogenic nematodes.

1．基礎的研究の進展

(1)　感染態幼虫の行動：生存と感染（分担研究者：石橋・近藤）

感染態幼虫（以下IJとする）の行動は生存と感染という二つの大きなカテゴリーにわけられる。線虫を利用する側からみれば、このほうが目的に適っていよう。IJが静止状態に入りやすいことは、生存に都合がよい。IJは水中では容易に直線状に伸びきって静止する。多分土壌に施用した時も宿主昆虫が近くにいないときは、このような状態になるものが多いのではないかと思われる。土壌では多くの捕食者が待ち構えており、施用した線虫は急速に減少していく。確かに静止状態になることは、実際に生活していくのには不利益なことであるが、宿主昆虫のいない時は無駄な労力を消費しないで済むし、ダニや捕食性線虫は静止した線虫には食欲を示さないので、多分捕食者に対しては護身となっているだろう。IJはまた集合して塊になりやすい。線虫は紫外線や乾燥には弱いにもかかわらず、地表面に上がってくる習性がある（森林では腐植層のあたり）ので、塊になることで周囲の線虫は死んでも、中にいる線虫は生き延びる可能性が高い。地上部寄生の植物寄生性線虫にも集合することはよく見られることであり、線虫にとっては生存のための主要な戦略とみられる。しかしながら、集塊になることは、昆虫感染には無駄なことで、施用量を多くしても期待したほどの効果があがらない原因とも見られる。

動いている宿主に感染するには、運動性を高めなければならない。IJはこの特性を十分に発揮し、宿主からでる化学物質や排泄物に積極的に誘引される。寄生態（増殖サイクル）の線虫はCO_2に誘引されない。誘引行動は、宿主からなんらかのシグナルがでて、それを線虫がキャッチするところから始まるわけだが、我々はこの事象を、昆虫の血清に対する脱鞘IJ（正常

のIJを砂を通して脱鞘させた。被鞘IJよりも遙かに応答能が高い）の誘引行動で検討した。結果だけ述べると、線虫の体表に存在する受容体は炭水化物（糖）ではなく、多分糖蛋白質と思われる。すなわちレクチン、数種の糖分解酵素、リパーゼ、ヒアルロニダーゼ、蛋白分解酵素やフォスフォリパーゼで体表面を処理しても誘引行動には全く影響せず、$NaIO_4$か NaOCl で処理すると完全に誘引行動を阻止する。すなわち、受容体はかなり安定した糖蛋白質（プロテオグリカン）であろう。$NaIO_4$や NaOCl で線虫は全く盲目になってしまうのだが、24時間経つと、感覚受容細胞から刺激受容に関与する物質が新たに分泌されるのか、完全にもとに戻る。シグナルとなるものは昆虫血清のなかの、多分、ペプチドではないかと予想している。線虫の宿主選好性も血清に対する応答で知ることができる。哺乳類（ウサギ）の血清には全く誘引されない。

IJの移動と分散は新たな生息環境を求める行動である。集団となってこのような行動に移るのは、互いに接触を求めるkinesisによるもので、条件によっては前述の集塊となって静止状態にはいる。

NictationはIJにだけみられる特異な行動である。尾部を底面につけ体全体を立ち上がらせ左右に揺れ動く。少しでも周囲の変化（湿度、光等）があると、体をループ状にして一瞬のうちに跳躍（leaping）する。多分、体を立ち上がらせたほうが、昆虫と接触する機会も大きくなるであろう。しかし何故このようなことをするのか正確には未だ分かっていない。奇妙に一致することは、nictationが最も多く見られる土壌湿度のときが、殺虫率も最も高い。Nictationから跳躍に至るまでは、いくつかの段階を経る行動があるが、これらは一連の連鎖的行動（behavioral sequence）としてセットされているように考えられる。つまり途中で失敗したときは、何度も始めからやり直しているようで、何かしら線虫は物に取り憑かれている感じさえうける。跳躍して着地したIJは全く動かない。Nictatingしているを水にいれると、これも直ぐに静止状態になる。ところが薄い殺虫剤や植物の搾汁に入れると、活発にいつまでも動く。昆虫の体液に入れると、直ちに脱鞘する。

昆虫体への侵入は、誘引行動とは全く別の次元の行動といえよう。*Heterorhabditis*属のIJは昆虫体に接触すると、脱鞘し、頭部先端の突起を露出させ、表皮に傷をつけて、つまり表皮からも侵入できるが、突起をもたない*Steinernema*属の線虫は口、肛門などの開口部から侵入する。希に気門、気管系からも認められるというのが定説であった。ところがハスモンヨトウで実験してみると、傷口からはもちろん、癒った傷口、小嚢からも侵入は容易で、とくに臭角のようにめくり出る小嚢（食道下神経節の真下あたりに開口する）は構造的にも薄膜であり、多数のIJの侵入が確かめられた。小嚢からは分泌物もあるだろうし、多分それに誘引されたものとみられる。角状突起を持たないIJが何故経皮侵入ができるかを電顕で解析すると、1）*Steinernema*のIJの頭部はとくに硬い。2）頭部先端が小さく、力が一点にかかり易い。3）運動性と関連の深い角皮基底層と筋肉の発達等が認められ、これらが機械的侵入を容易にしていると推察される。

(2) 共生細菌の性状（分担：山中）

共生細菌*Xenorhabdus* spp.はグラム陰性、絨鞭毛をもつ任意的嫌気性桿菌（2μm）で、現在、5種類が記載されている。我々と最も縁の深いのは*S. carpocapsae*の共生菌*X. nematophilus*である。共生菌は土壌や水中では独りで生存できないし、昆虫に食入させただけでは病原性を発揮できない。細菌にはI相とII相があり、昆虫の血体腔に注入した段階では両相の病原性に差はない。I相からII相に移行することはあっても、その逆は起らない。II相はI相よりも早く繁殖するが、線虫の繁殖にはI相がよいとされている。I相は繁殖段階の後半になると抗菌物質や色素を生産し（従って、昆虫死体は共生菌特有の色になる）細胞内に結晶性蛋白の封入体を持つ、など両相には歴然とした差異があるが、何故II相が存在するのか、それが線虫にとってどのような意味を持っているのかは不明である。ところが、わが国で発見されたクシダネマ（*S. kushidai*）の共生菌は、*Xenorhabdus*属であることは証明されたが、炭水化物の資化性で*X. nematophilus*とは大きく異なり、別種ではないかと考えられている。菌株によっては菌の培養濾液にも殺虫活性を示すものがあり、またある菌株では、菌自身はほとんど活性を示さないが、他の菌の培養沪液を加えると活性が現れるものもある。従って、*Xenorhabdus*菌には菌自体が昆虫の防御作用を潜り抜けるもの、またある菌では、菌体外に何等かの物質を出して（他の菌の繁殖を助け）、殺虫活性を発現するものと、いくつかのパターンが存在するようである。

(3) 宿主昆虫の液性防御機構（分担：藤條・岩花）

共生細菌は、昆虫の体液内にあって顆粒細胞やプラズマ細胞等から取り巻かれることはない。これは共生細菌がこれらの細胞の異物認識（昆虫の細胞性防御機構）を不能にしているからである。一方、線虫自体も共生菌の活動を援護していることがわかっている。他の細菌で免疫にしたセクロピア蚕に、*X. nematophilus* 菌だけを注入すると、セクロピンという物質によって分解されるが、線虫を同時に接種すると、共生菌は健全に増殖する。これは線虫からのセリン分解酵素によるものである。線虫からはもう一つ、フェノールオキシダーゼ（PO）系を介した昆虫の液性防御機構を阻害する物質を出すということがわかってきた。つまり昆虫体液内で異物を粘性蛋白質で覆い、メラニン化してしまうにはPOが関与するが、線虫から出る物質は、POが活性化してくる系を途中でブロックするらしい。POは通常、昆虫体内では不活性な前駆体（Pro-PO）として存在しており、皮膚由来の活性化酵素（PPAE）や、異物（細菌等）細胞膜のペプチドグルカンなどで一連のカスケード系が活性化されて、POが現れる。このPOによって生じたメラニンが蛋白質と結合し、粘性蛋白質となって異物を被嚢化していく。ところで線虫から出されるある物質はこのカスケード系の前半の部分を阻害するのである。前半と推測されるのは、α-キモトリプシンを添加すると再び活性化されるためで、PPAEの活性は抑制されていないことが分かる。この物質は熱処理すると失活する。共生菌だけを昆虫の血体腔に注入するよりも、線虫も一緒に接種した時が昆虫の死亡は早く、死亡率も高い。共生細菌と線虫との共生関係は極めて密接であることがうかがえる。

(4) 施用線虫の土壌中での動態（分担：石橋）

線虫は大量に施用しても土壌中では急速に減少する。冬期で滅菌した土壌であれば3カ月後もかなり回収されるが、夏の高温期でしかも非滅菌土壌であれば1㎡あたり500万頭投入しても、3週間後にはほとんど回収されない。土壌中では静止状態になるものも多いが、非滅菌土壌では寄生菌や捕食者の圧力も個体数の減少を招く大きな要素になっている。一方、土着線虫も、大量によそ者が闖入してくるのだから、平常ではない。すなわち、大量に昆虫寄生性線虫が投入されると、土着線虫相は大きく攪乱される。土壌中の線虫個体数は最初急速に低下し、数日後には急激に上昇、再び低下、上昇と繰返しながら減衰し、約1月かかって元の状態に落ち着く。この変動の振幅は線虫相が単純で種多様性の低い土壌ほど大きい。面白いことに植物寄生性線虫の密度は抑えられたまま、なかなか回復してこない。それは昆虫寄生性線虫も植物の根に誘引され、根の周りに密集するから、植物寄生性線虫の摂食・侵入の場が塞がれることによるものと思われる。実験的にもネコブセンチュウの接種3日前に大量（ネコブセンチュウの5,000倍）のIJを接種すると、ゴール数は1/4以下になった。捕食—被捕食関係などではない線虫種間の競合は生物学的にも興味があり、また未開拓の分野であるので、今後もさらに追究されるであろう。

(5) 本邦産昆虫寄生性線虫の探索（分担：真宮・小倉・小坂・石橋・吉田・柴田）

Steinernematidae科の線虫は、かなり普遍的に世界中に分布しているように見られる。とくに、*S. feltiae*（＝*S. bibionis*）は英国（ウェールズ）で40%の頻度、九州でも63地点のうち23地点、北海道や岩手、秋田、茨城からも高頻度で検出されている。落葉樹の下の腐植層あたりを集中的に探索すれば、検出頻度は比較的に高い。*S. carpocapsae* も *S. feltiae* と生息地は類似している。九州で2カ所、東北で1カ所から検出された。*S. kushidai* は静岡で発見され、コガネムシ幼虫の防除に期待されている。*Steinernema* 属の線虫ではないが、森林総研ではマツノマダラカミキリに偽産卵させる線虫（*Contortylenchus* sp.?）が鋭意研究されている。糸状菌で大量生産できるから、オーストラリアでキバチ防除に成功した *Deladenus silicidicola* のようになればと期待される。また農環研では昆虫寄生のDiplogasteridae科線虫が取り扱われている。これらの研究はたとえ現時点での実用性には欠けるとしても、日本でのこの分野の研究の層の厚さを誇れるものとして、大いに発展してもらいたいものである。

2．施用技術の現状

線虫は土壌生物であるから、本来は土壌害虫の防除に適している。一方、ライフサイクルのほとんどを地上部で過ごす昆虫は、線虫による淘汰圧がなかったため、室内試験での死亡率は極めて高い。とくに鱗翅目幼虫は殆ど100%死亡する。従って、地上部施用を成功させたい欲求は当然高まってくる。ところがいざ施用してみると、全く悲観的になることもある。もっとも、夕方、曇天、無風、気温25～26度、湿度80%以上のような条件のときは、室内試験に近い効果を期待できる

が、このような条件は容易には得られない。夕刻の施用は必須条件としても、線虫を乾燥から護る何等かの方策が必要である。パラフィンと軽油の混合、脂肪酸とパラフィンの混合などはあるが、葉菜類の害虫防除には向かない。脂肪酸と蔗糖のエステル（シュガーエステル）は比較的良好で生存率を30～40%上げることができた。我々はこれを定法として茎葉部施用には用いているが、さらに有効な乾燥保護剤の開発が望まれる。IJは太陽光線にはきわめて弱いが、紫外線防護剤として適当なものはまだ見出されていない。このような保護剤を添加するときは、IJが十分行動できる媒体としなければならない。またIJは静止しやすい習性があるから、行動を賦活するものがあればなお望ましい。2、3の殺虫剤にはそのような効果があり、混合施用することで、更に防除効果を高めることができる。芝草害虫のシバツトガ、コガネムシには慣行施用量以下のスミチオンまたはダイアジノンとの混合でそれぞれの単独施用よりも遙かに高い防除効果が得られた（廿日出）。同様な効果はオキサミルとの混合でカブラヤガに、またDDVP、アセフェート、ペルメトリンなどとの混合でキャベツの鱗翅目害虫防除に著効があった（石橋）。不可解なことに室内試験では、上記の薬剤との混合は必ずしも殺虫率を高める結果とはなっていない。しかし線虫のもう一つの利点は農薬抵抗性となった害虫も、線虫感受性には変わりはなく（線虫感染により害虫の農薬抵抗性は崩壊する）、農薬との混合施用は総合防除の道を開くものとして推進されるであろう。一方、吸汁性害虫に対して線虫は全く効果がない。従って、これらの害虫は農薬でたたき、その他の害虫には、もしその農薬が線虫の感染行動を高めるものであれば、更に防除効果を高めるという図式も成立しよう。農薬混合はとくに低温時の施用に効果がある。

当研究班で防除対象とした害虫は極めて多岐にわたっている。防除に成功した害虫も多いし、防除困難であったものも少なくない。線虫は大気に晒されると、穴や割れ目に逃げ込むので、葉巻虫、ミノガ、カミキリムシ等隠生する害虫の防除には効果が高い。イエバエの防除には、その発生源が高温である場合が多く、線虫は30°C以上で活動が低下するので、期待した効果は得られなかった。コナガは若齢期のサイズが線虫の侵入にはあまりに小さく、ほとんど失敗に終わった。室内試験では良好な結果が得られるのに、実際の防除では困難な場合は以上の二例にほぼ集約される。また、一般に線虫を施用すると害虫は逃散する傾向があり、移動性の大きい害虫では試験データがうまく取れないこともある。非常に活発に動く昆虫も線虫の侵入を困難にするかもしれない。ハスモンヨトウの老齢幼虫には、葉面施用よりも株元の地際に集中して散布するほうがよい。農薬混合の相乗効果は、農薬によって活動がやや弱った害虫に線虫が侵入しやすいということもあるかもしれないが、まだ証明されていない。

線虫は土壌害虫の防除に最適であると述べたが、きわめて防除の容易なシバツトガでさえ1㎡あたり25万頭は必要である（地上部施用では3,000～5,000/m*l*で十分）。また、施用しただけではIJは地表面に止どまるので、散布後十分に散水する必要がある（雨量で4～5㎜相当）。線虫施用の原点は害虫がいる場所に直接かけることであるが、地下部ではそれがわからない。いきおい多量の線虫を必要とする。せいぜい株下または株元に集中して施用するのが経済的であろう。蜜柑のゴマダラカミキリにはバーク堆肥と混合した線虫を株元に施用し、マツノマダラカミキリには枯損木を集めて集中的に散布して、良好な成果が得られた。ヒトリガの幼虫には繭巣中にある若齢期に集中して散布するが、繭のなかにIJを到達させるため高圧散布機が必要である。IJにはかなりの圧力をかけても構わない。

昆虫寄生性線虫が植物寄生性線虫と拮抗することを、実際に応用してみる価値はあろう。この場合は、土壌を先に燻蒸剤で処理しておいたほうがよい。それでは昆虫寄生性線虫を施用する意味はないという意見もあろうが、通常は燻蒸剤処理土壌で植物寄生性線虫密度は急速に回復し、作付けごとに土壌を燻蒸処理しているのが現状である（九州では年3回の処理例もある）。また一方、カブラヤガなど外から入ってくる害虫も、このような殺線虫剤で処理した土壌では天敵となるものが減少するため、大いにのさばって被害は大きくなる。同じことは施用した昆虫寄生性線虫にも当てはまり、燻蒸処理してダニ、捕食性線虫、線虫捕捉菌など拮抗生物が減少した土壌では、施用線虫の生存率あるいは感染率は高まってくる。それだけに、ネキリムシ、ネモグリバエ、ゾウムシ等の土壌害虫には、昆虫寄生性線虫による効果的な防除が期待されるわけである。大量に施用すれば、線虫は根の周囲に密集して植物寄生性線虫やネアブラムシ等の接近を邪魔す

る。その結果、植物寄生性線虫の密度回復は遅れてくる。以上のような現象は、小規模ながら実験的に我々は確かめており、実際的にも燻蒸剤の処理回数を減らすことはできると確信している。燻蒸剤（とくにメチルブロマイド）の使用は成層圏のオゾン層を破壊するものとして、将来は規制される方向にあり、我々は極力、燻蒸剤への依存度を低めるような技術の開発に努めなければならない。

最後に、菌食性線虫（*Aphelenchus avenae*）の有用性についても、少しふれておきたい。*A. avenae* は植物寄生性として有害線虫にされたこともあったが、この線虫による被害は、滅菌土壌を用いて *A. avenae* だけを接種した場合だけに再現される。このような状態でキュウリ種子を接種すると、確かに発芽障害を起こすこともある。このとき昆虫寄生性線虫と混合接種すれば、*A. avenae* による被害は全く起こらない。すなわち、苗立枯病菌（*Rhizoctonia solani*）とハスモンヨトウ幼虫を同時接種した土壌（鉢）に、*S. carpocapsae* と *A. avenae* を混合施用してキュウリ種子を播種したとき、*A. avenae* はキュウリに発芽障害を起こさず、苗立枯病を完全に抑え、*S. carpocapsae* はハスモンヨトウ幼虫をよく殺し、両有用線虫の効力は全く低下しなかった。従って、両有用線虫の混合施用は、将来的に土壌病害虫総合防除の可能性を秘めている。さらに、両線虫とも農薬には比較的耐性であるから、農薬（殺虫剤、殺菌剤、除草剤、殺ダニ剤など）、昆虫寄生性線虫、菌食性線虫三者の種々の組み合わせ利用というものが今後の検討課題にもなるであろう。

参考文献

1）石橋信義（編）（1987） 昆虫寄生性線虫による生物的防除手法の開発.昭和61年度科学研究費補助金 文部省試験研究(1) 研究成果報告書 179pp.

2）石橋信義（編）（1990） 有用線虫による病害虫総合防除法の開発.平成元年度文部省試験研究(1) 研究成果報告書 159pp.

3）GAUGLER, R., & KAYA, H. K. (ed.) (1990) *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control.* CRC Press, Boca Raton. 365pp.

4）ISHIBASHI, N., & CHOI, D.-R. (1991) J. Nematol. **23**, 175-181.

5）岡田斉男・坂 斉・玉木佳男・本吉総男（編）（1987） バイオ農薬・生育調節剤開発利用マニュアル. エル・アイ・シー社 東京, 563pp.

6）江草周三・駒田 旦・岩花秀典（監修）（1991） バイオ農薬・水産薬の開発と利用. シーエムシー社 東京, 334pp.

Steinernema kushidai の培養法とコガネムシ類幼虫の防除*

1．はじめに

1984年2月静岡県浜北市のサツマイモ畑で採取した土壌からドウガネブイブイ幼虫に寄生して死亡させる線虫が検出された[9]。この線虫は *Steinernema* 属線虫特有の形態と生活史を示し、主に全発育期線虫の排泄孔の位置・交接刺と導帯の形態、感染態幼虫（J_3）の体長の比較によって新種と判明し、*Steinernema kushidai* MAMIYA と命名された[11]。一般にクシダネマと称されている。

クシダネマはドウガネブイブイの他にヒメコガネ・ナガチャコガネなどの幼虫に対しても高い殺虫性を示すことから、難防除害虫であるコガネムシ類幼虫の生物防除への利用に期待が持たれている[10]。

ここでは、クシダネマの人工培地による増殖法と継代維持法およびこれまでに行われた施用試験について概説する。

2．クシダネマの増殖用培地

Steinernema 属の線虫は腸内に共生細菌を保持している[1, 16]。J_3は宿主昆虫体腔に侵入後、共生細菌を放出する。宿主昆虫は共生細菌の繁殖によって敗血症を起こして死亡するが、線虫そのものはこの共生細菌を摂食して増殖し、やがて多数の J_3が再び生じる。*Steinernema* 属線虫の共生細菌の多くは、ドッグフードや家畜の内臓組織の磨砕物で作製した人工培地で盛んに繁殖するので、線虫もこれらの培地で増殖する[7, 8]。しかし、クシダネマは従来用いられているこれらの培地では容易に増殖しない。クシダネマをこれらの培地に接種すると培地中に異常にアンモニアが蓄積する。この原因としてクシダネマの共生細菌の繁殖には大量のタンパク質分解物が必要であるためと推察されている[12]。

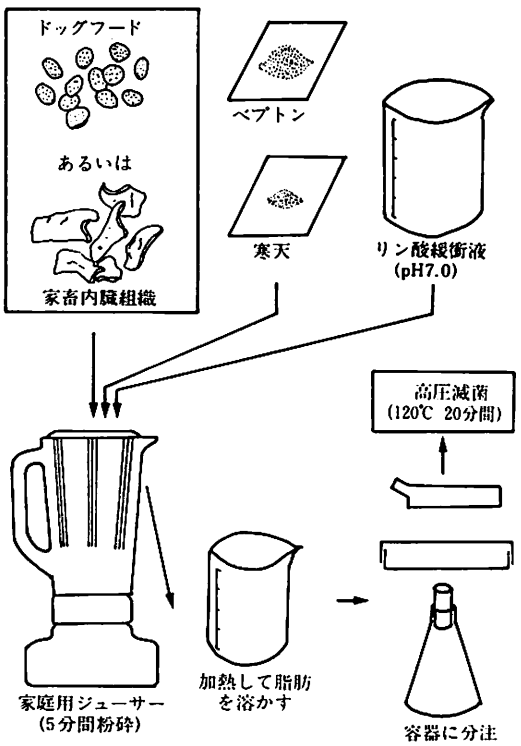
第1表に現在用いられているクシダネマの増殖用培地の組成を示す。この培地は基本的には従来の線虫増殖用培地にペプトンを添加したものである。第1図に示すように各成分を家庭用ジューサーで5分間粉砕し、約80°Cまで加熱して脂肪を溶かした後、培地をスターラーで撹拌しながらピペットで培養容器に分注して、高圧滅菌（120°C、20分間）する。培養容器としてはシリコセンをした角型培養瓶や三角フラスコあるいはペトリ皿などを用いる。

第1表　クシダネマ用人工培地の組成と培養成績

成分	培地A	B	C	D	E
ドッグフード	8.8g	8.8	—	—	—
脂肪(ラード)	—	4.0	—	—	—
ブタ腸	—	—	8.8	26.4	28.0
ペプトン	1.2	1.2	1.2	3.6	2.0
寒天	0.2	0.2	0.3	0.3	0.3
リン酸緩衝液	89.8m*l*	85.8m*l*	89.7	69.7	69.7
培地5 m*l*での増殖 J_3頭数	154,833 ±31,671	228,350 ±38,550	116,000 ±31,974	314,500 ±42,060	345,333 ±25,366

注）ドッグフード：味の素ゼネラルフーズ・ゲインズハーティ
ブタ腸：市販のブタ腸（加熱処理が施されている）
リン酸緩衝液：1/3M KH_2PO_4（22.7g/500m*l*）と、1/3M Na_2HPO_4（23.7g/500 m*l*）を4：6の割合で混合して10倍に希釈（pH7.0）
線虫の増殖試験：$J_3$500頭を角型培養瓶内の培地5 m*l*に接種して15日間培養、5～10反復

*）小倉信夫（森林総合研究所）
Nobuo OGURA: Artificial culture of *Steinernema kushidai* and control of scarabaeid beetles.



第1図　クシダネマ用人工培地の調製法

Steinernema 属や *Heterorhabditis* 属線虫の培養にはこの他に牛筋組織抽出物・ペプトン・糖・酵母抽出物などを成分とする培地が考案されている[3,18]。これらを成分とする培地でのクシダネマ増殖の試みはなされていない。

3．クシダネマの人工培地への接種と継代維持法

クシダネマ J_3 は Hg 系薬品による表面殺菌で死亡しやすい。このため、0.1%塩化ベンゼトニウム溶液に5分間ずつ3回浸漬して、さらに滅菌蒸留水で3回洗浄して表面殺菌する。ここでいう洗浄とは遠心沈澱管に線虫懸濁液をいれて沈澱させ、上澄みを捨てることであるが、処理中の線虫はガラス管壁に付着しやすいので遠心操作による線虫の沈澱は行わないほうがよい[13]。

表面殺菌した J_3 を培地に接種すると、4～5日後に雌雄成虫に成長して交尾・産卵し、15日後には多数の J_3 が生じる。各種培地5 m*l* での培養で得られた J_3 頭数を第1表に示す。ドッグフードを主体とした培地では脂肪（ラード）を2～4%添加することによって頭数が約50%増加する。

角型培養瓶（45×85×25㎜）に培地C（5 m*l*）を入れ、J_3 500頭を接種して25℃で15日間培養後、5、10、15、20および25℃で6ヶ月間保存した。その結果、5、10、15および25℃で保存した培養瓶中の J_3 は多くが死亡していたが、20℃で保存したものでは保存開始時に生じていた J_3 の約22%が生存していた。クシダネマは20℃での保存期間を挟むことによって半年に一回の植え継ぎ（J_3 を含む培地をピペットで吸い取り、新しい培地に注入すること）で安定した継代維持が可能である。

野外施用試験に用いるクシダネマの増殖には、培地BやE(60～100m*l*)をスポンジにしみこませてペトリ皿（直径12cm、高さ3cm）に入れて高圧滅菌した培地で行っている。1ペトリ皿当り約300万頭の J_3 が得られる[13]。

4．クシダネマ J_3 の保存

宿主由来の J_3 を蒸留水による懸濁液（水深約0.7cm）にした場合、10～15℃100日間の保存では死亡率は5%以下である。5℃（家庭用冷蔵庫など）では J_3 は急激に死亡する[10]。生物農薬として実用に供されている *S. carpocapsae* の J_3 は、湿潤で酸素供給の容易な状態で冷蔵庫での長期保存が可能なので[2]、この違いに留意を要する。

土壌やバーク堆肥中では25℃で10ヶ月間殺虫性を維持したまま保存できる[9]。表層腐植質黒ボク土では、20℃の66日間で約50%の J_3 が生存可能である[17]。

5．クシダネマの殺虫性

ペトリ皿（直径9cm）内の土壌に放飼したドウガネブイブイ2～3齢幼虫への J_3 懸濁液100μl 滴下試験では、J_3 50頭の施用でも死亡幼虫が生じるが、500頭以上の施用ではほぼ100%の幼虫が4～5日で死亡する。体色が黄色になった老熟幼虫に対しては殺虫効果が劣る[10]。

プラスチックコンテナ(53×33×18cm)の土壌（深さ10cm）に放飼したドウガネブイブイ3齢幼虫25頭に対しては、J_3 1,800頭（1万頭/㎡）、18,000頭(10万頭/㎡)および180,000頭(100万頭/㎡)の懸濁液の施用で、各々平均25、84および96%の死亡率が得られている[10]。

ペトリ皿あるいはポリエチレン製カップ（底面直径

7 cm、深さ 5 cm）内の土壌に放飼したマメコガネ、ヒメコガネ、ナガチャコガネ、ビロードコガネおよびシロテンハナムグリの幼虫への J_3 1,000～2,000頭の施用では、3.5～7.2日後までに80%以上が死亡する。カブトムシ幼虫のような大型の幼虫でも感染死亡が起こる[10]。

ハチミツガ、ハスモンヨトウ、ミツモンキンウワバ等の鱗翅目昆虫幼虫に対しても殺虫性を示す。ミミズやコガネムシ類の天敵であるシオヤアブの幼虫に対しては殺虫性を示さない[10]。

6．クシダネマの圃場施用試験

人工培地による大量増殖の困難さにより、圃場施用試験例は非常に少ない。

森林総合研究所（茨城県稲敷郡）では、円形状に畦畔板を地中30cmまで埋めて 1 ㎡を囲み、ヒノキ苗25本を植えて区画を作り試験している。ここに宿主由来 J_3 の懸濁液（10万～100万頭／2 *l*）を注いで軽く土壌で覆って放置し、1ケ月後にドウガネブイブイ 2 齢幼虫40頭を放したところ、18日後の掘り取り調査の結果でクシダネマの卓越した殺虫性が示された。この試験では J_3 施用 2 年後に放飼したドウガネブイブイ 2 齢幼虫でも高い死亡率が示された[6]。

茨城県農業試験場（茨城県水戸市）では、正方形状に畦畔板を地中40cmまで埋めて 1 ㎡を囲み、サツマイモを 4 株ずつ植えて宿主由来 J_3 の懸濁液（1万頭、5万頭および10万頭/500m*l*）をじょうろで散布した。6日後あるいは46日後にドウガネブイブイ 1 齢幼虫20頭ずつを放飼し、収穫後にサツマイモの被害芋率と食害痕の長さを調査した。その結果、J_3 接種区はいずれの接種密度においてもサツマイモの被害芋率および食害長の減少が認められた。特に10万頭施用区ではコガネムシ類幼虫の防除に使用されている MPP 粒剤（9 g/㎡）施用区と比較して食害長に差がなく、クシダネマの高い防除効果が示された[17]。

鹿児島県農業試験場大隅支場（鹿児島県肝属郡）では、幅30cmの畦畔板で土中を仕切り、5 m×2.5m の試験区を設定し、この区内に畝間80cm、株間30cmでサツマイモを 2 列栽培した。人工培地で増殖した J_3 の懸濁液をサツマイモ植え付け 2 日前（6月下旬）に区内全面あるいは植え穴に施用し、11月上旬に全株を掘り取り、被害芋率・被害度指数を調査した。その結果、J_3 20万頭施用区では、被害芋率・被害度指数とも無施用区の約40%に減少した[14]。同支場では J_3 懸濁液を土中（サツマイモ根圏）に注入する施用法で、さらに高い防除効果が得られている。この地域では主にヒメコガネ、サクラコガネ、ドウガネブイブイおよびアオドウガネ幼虫がサツマイモを加害しており[14]、クシダネマはこれらの土壌害虫の防除に有効であると思われる。

7．*Steinernema* 属線虫および *Heterorhabditis* 属線虫によるコガネムシ類幼虫の防除試験

1930年および1940年代にアメリカ東部でマメコガネ幼虫防除に *S. glaseri* を用いて大きな成果を上げた[15]。わが国でも、海外より導入した数種線虫のコガネムシ類幼虫に対する殺虫性が調べられた。ペトリ皿で単独飼育したヒメコガネ幼虫への、*S. carpocapsae*（DD-136）、*S. carpocapsae*（Mexican 系統）、*S. glaseri*、*S. feltiae* および *Heterorhabditis* sp.の J_3 5,000頭の施用では、それぞれ60、60、60、87および30%の幼虫が死亡した。*S. glaseri* J_3 1,000頭の施用では施用後 5 日間の死亡率は50%であった[5]。

クシダネマはこれらの導入線虫と比べてコガネムシ類幼虫に対して高い殺虫性を示す線虫といえる。しかし、この特性がクシダネマとその共生細菌そのものによるものか、随伴している他の微生物によるものなのかは厳密には明らかにされていない。また、殺虫性の高いクシダネマ J_3 と継代維持中に生じた殺虫性の低いクシダネマ J_3 からは異なる型の共生細菌が検出されているので[4]、これらと関連した殺虫性の解明がクシダネマや他の線虫のコガネムシ類幼虫の生物的防除への利用にとって重要と思われる。

引用文献

1）Akhurst, R. J. (1980) J. Gen. Microbiol. **121**, 303-309.
2）Bedding, R. A. (1984) Ann. Appl. Biol. **101**, 117-120.
3）Dunphy, G. B. & Webster, J. M. (1989) Revue Nématol. **12**, 113-123.
4）藤家 梓・横山とも子・沢田正明（1990） 34回応動昆大会講要 213.
5）川崎政治・原口直人・柴田 勝（1986） 34回日林中支論 83-86.
6）Koizumi, C., Kushida, T. & Mitsuhashi, J. (1988) J. Jpn. For. Soc. **70**, 417-419.
7）近藤栄造・本多鈴美・石橋信義（1985） 日線虫研誌 **15**, 1-10.
8）近藤栄造・石橋信義（1984） 日線虫研誌 **14**, 40-48.
9）串田 保・真宮靖治・三橋 淳（1986） 37回日林関東

支論 163-164.
10) 串田 保・真宮靖治・三橋 淳 (1987) 応動昆 **31**, 144-149.
11) MAMIYA, Y. (1988) Appl. Entomol. Zool. **23**, 313-320.
12) OGURA, N. & MAMIYA, Y. (1989) App. Entomol. Zool. **24**, 112-116.
13) 小倉信夫 (1990) 森林防疫 **39**, 27-32.
14) 大矢慎吾・上和田秀美 (1990) 九病虫研会報 **36**, 126-128.
15) POINAR, G. O., Jr. (1979) *Nematodes for Biological Control of Insects.* CRC Press Inc., Boca Roton, 277 pp.
16) 田辺博司・山中 聰・石橋信義 (1990) 34回応動昆大会講要 212.
17) 上田康郎・橋本ほしみ・島津光明 (1989) 日線虫研誌 **19**, 59-61.
18) WOUTS, W. M. (1981) J. Nematol. **13**, 467-469.

VI　線虫関連病害

線虫による植物ウイルス伝搬*

はじめに

植物ウイルスが線虫により媒介されることは、1958年 HEWITT[13]らが grapevine fanleaf の *Xiphinema index* による伝搬を報告して以来、多くの報告があり、現在20種以上の例が知られている。また、ウイルスを媒介する線虫は Dorylaimida 目に属する4属の外部寄生性線虫（*Xiphinema*、*Longidorus*、*Trichodorus*、*Paratrichodorus*）に限られている。外国においては線虫とウイルスの特異性、そのウイルスの特性等について詳細に研究されてきたが、わが国においては経済的に大きな被害を起こす病害が少ないこともあり、一部のウイルスを除いてはあまり研究されていない。

1．わが国における線虫媒介ウイルス

線虫媒介ウイルスに関する研究はわが国においては外国より約10年遅れて開始された。これまでに8種ウイルスが知られているが、このうち線虫による伝搬の確認されたものは4種ウイルスである（第1表）。また、これらのうち、わが国で被害を起こしているウイルスは tobacco rattle virus（TRV）と mulberry ringspot virus（MRSV）である。TRV ははじめタバコにおける発生が確認され、タバコ茎えそ病と命名された[39]。これがわが国で確認された最初の線虫媒介ウイルスである。TRV は神奈川、千葉、茨城、栃木、兵庫県下のタバコに発生した[40]ほか、アスター[21]、スイセン[15]、ダイズ[27]、クロッカス[14]、ホウレンソウ[26]、ミョウガ[28]に発生していることが知られている。これらのうち、アスターに発生した TRV について、*Trichodorus minor*（後に *Paratrichodorus minor* と改められた）により伝搬されることが明らかにされた[21]。

MRSV はクワに発生し、モザイク病を起こしている。そのモザイク病は古くから発生が知られており、河川流域に発生が多いこと、土壌伝染や種子伝染することなどから、線虫媒介ウイルス病である可能性が考えられた。そして、*Longidorus martini* により伝搬されることが明らかにされた[43]。モザイク病には輪紋や糸葉、黄葉症状を示すものもあるが、すべて本線虫により伝搬された[42]。*L. martini* はわが国のクワ畑に広く分布しており、MRSV もかなり広く分布している可能性がある。モザイク病罹病株は春の芽の伸長が悪くなり、被害を起こしている。

第1表　わが国に発生する線虫媒介性ウイルスと媒介線虫

ウイルス	媒介線虫	文献
Arabis mosaic virus	*Xiphinema bakeri*	岩木・小室[15]
Grapevine fanleaf virus[31]		
Mulberry ringspot virus	*Longidorus martini*	八木田・小室[43]
Tobacco ringspot virus[5]		
Tomato black ring virus[17]		
Tomato ringspot virus	*X. americanum*	岩木・小室[15]
Cycas necrotic stunt virus[22]		
Tobacco rattle virus	*Paratrichodorus minor*	小室ら[21]

L. martini による MRSV の媒介様態について詳細に研究され[41]、①保毒 *L. martini* は脱皮後ウイルス伝染性を失った、②保毒線虫のウイルス媒介性は無寄主状態で、室温では（0～28°C）13カ月、0～9°Cでは18カ月、20～24°Cでは3カ月間維持された、③成虫と第2、3期幼虫の間では媒介力に差がなかった、などが明らかにされた。MRSV の寄主範囲は狭いが、線虫が長期間ウイルスを保持することが本病の土着する要因になっているかも知れない。

Arabis mosaic virus（ArMV）は最初スイセンから検出されたが[18]、その後東海以西の栽培フキに広く分布していることが明らかにされた[38]。クワ畑土壌から分離した *X. bakeri* により媒介されたが[18]、スイセンやフキの栽培圃場ではウイルスを媒介する属の線虫が検出されなかったことから、これらの畑では伝搬されていないと考えられる。

Tomato ringspot virus（TomRSV）はわが国では最初千葉市のスイセンから検出され、その周辺土壌から分離した *X. americanum* によって伝搬されることが明らかにされた[15]。その後、北海道のメロン[45]とジャガイモ[7]からも検出されたが、わが国での分布は限られていると思われる。

X. americanum による TomRSV の媒介様態につ

*）亀谷満朗（山口大学）
Mitsuro KAMEYA-IWAKI: Transmission of plant viruses by nematodes.

いて調べられ[19]、病土を低温(4～10℃)においた場合14カ月後にもウイルスが伝染し、保毒線虫をグループで3日間隔で8回目まで移したところ、8回目まで感染が認められた。また、成虫と幼虫、幼虫の大きさによる媒介率に差が見られなかった。

Tomato black ring virus (TBRV) もわが国では最初スイセンから検出された[17]が、その後ガーベラからも検出されている[2]。これらのウイルスの線虫による媒介は確認されておらず、TBRVの媒介線虫として知られている *Longidorus attenuatus* や *L. elongatus* の発生がわが国では知られていないので、畑では伝搬されていないものと思われる。

Tobacco ringspot virus (TRSV) は茨城県下のグラジオラスから検出されている[5]が、線虫による伝搬は調べられていない。

Grapevine fanleaf virus (GFV) は試験場内とごく一部の農家のブドウから検出されている[31]が、線虫による伝搬は確認されておらず、またGFVの媒介線虫とされている *Xiphinema index* がわが国でまだ検出されておらず、畑では伝搬されていないものと思われる。

Cycas necrotic stunt virus (CNSV) は千葉県下のソテツに発生して[22]、被害を起こしているが、線虫による媒介は確認されていない。CNSVはわが国でのみ発生しているウイルスであるが、諸性状から、線虫媒介性ウイルスと同定された。CNSVはソテツのほか、ジンチョウゲ[23]、アオキ[23]、グラジオラス[6]などにも発生していることが知られている。

2．線虫によるウイルス媒介の特異性

わが国においてはこれまで述べてきたように、3種ウイルスについて線虫による伝搬等が調べられているが、外国においてはさらに詳細な特異性に関する研究がなされてきた。それについて紹介する。

線虫媒介性ウイルスはその粒子の形態からNepovirusとtobravirusに大別されている。Nepovirusは径約28nmの球状粒子のウイルスで、*Xiphinema* と *Longidorus* 属線虫により媒介され、tobravirusは棒状粒子のウイルスで *Trichodorus*、*Paratrichodorus* 属線虫により媒介される。中には線虫による媒介の確認されていないものもあるが、性状が類似しているため、含められているものもある。ウイルスの種類と媒介線虫の属および種との間には高い特異性がみられる。

線虫によるウイルス媒介様態について詳細に調べられている。まず、ウイルス獲得および接種吸汁について、*X. americanum* とTomRSVの組合せでは両者とも最短が1時間であった[37]。また、*X. index* とGFVの組合せでは15分の吸汁で保毒すると言われている[3]。このように短時間の吸汁で線虫はウイルスを獲得したり、接種でき、さらにこれらの時間が長くなると媒介率も高くなる。

このようにウイルスを獲得した線虫が伝染力を示すまでに潜伏期間はないが、いったんウイルスを獲得した線虫は長期間ウイルスを保持し、伝染力を示す。これは線虫媒介性ウイルスの土着する要因の一つとなっている。

X. index はいったんGFVを保毒すると室温下の植物のない土で122日後にも伝染力を示した[29]。TRSVを保毒した *X. americanum* を10℃で絶食させておいたところ、49週間後にも伝染力を示した[1]。*X. diversicaudatum* はArMVを保毒31日後でも伝染し[20]、同じく *X. diversicaudatum* がstrawberry latent ringspot virus (SLRV) を保毒32日後にも伝染した[9]。

一般に *Xiphinema* と *Trichodorus*、*Paratrichodorus* で保毒期間が長く、*Longidorus* で短いといわれている。

また、*X. diversicaudatum* とSLRVの組合せでは、保毒した線虫を1頭ずつ1植物体に2～4日間接種吸汁させ、3週間のうちに順次8個体まで移したところ、4番目の植物で21株中4株が発病し、8番目の植物にも伝搬された[9]。

X. americanum とTRSVの組合せで、保毒線虫を4～7日間隔で順次健全植物に移していったところ、4番目のものにも発病が見られた。1日間隔では8番目の植物にも発病が見られた[24]。

つぎに線虫の雌雄と幼虫の大きさによるウイルス媒介率については、一般に *Xiphinema* と *Trichodorus* ではそれらの間に差が見られず[8, 9, 12, 25]、*Longidorus* では成虫による媒介率が低く、幼虫で高い。*L. elongatus* とTRSVの組合せでは成虫の媒介率が低く、幼虫で高く、しかも幼虫の発育段階による差は見られなかった[44]。

このように線虫は長期間ウイルスを保持しているが、脱皮するとウイルス伝染力を失う[12, 32]ことが示されている。

以上のような特異的な媒介のほかに、非特異的な媒介も知られているが、これは実験によってのみ起る現象と考えられる。この場合、brome mosaic virus[4, 30]のように一つのウイルスが *Xiphinema* と *Longidorus* 属の両線虫により媒介される。

3．線虫体内におけるウイルスの存在様式

線虫体内におけるウイルスの存在様式についてはいくつかのウイルスについて、電顕的に調べられてきたが、その様式はウイルスによるのではなく、線虫の種類により異なっていることが明らかとなった。*Xiphinema* では食道管腔すなわち歯針担の先端から後部食道球の後端までの角皮内壁[34]、*Longidorus* では口針誘導管の内壁[33]、*Trichodorus* では咽頭と食道管腔の角皮内壁[35]にウイルス粒子が吸着されている。このようにウイルスは線虫の口腔や食道管内壁に存在しているが、それらを通して体組織細胞内にはとり込まれていないことも示されている。また、食道管腔の表面組織にウイルスが存在していたものが、脱皮によりそのウイルスの付着した組織もはがれ、脱落し、ウイルス伝染力を失うことが示された[34]。

線虫がいったんウイルスを保毒すると長期間ウイルス伝搬能力を有することから、ウイルスが線虫体内で増殖しているのではないかとも考えられていたが、現在では増殖していないと判断されている。

ウイルスと線虫の特異的な関係はウイルス粒子と線虫の食道管腔などの表面構造との間に見られる特異的な親和性の存在に左右されていると思われる。そして、この親和性に関与するウイルス側要因は血清学的性質と関係のあることが明らかとなっている。すなわち、血清学的に離れている場合には二つの系統間の伝搬の特異性が明瞭に出てくるが、血清学的に類似している場合には伝搬の特異性が不明瞭になってくる。

Raspberry ringspot virus（RRV）のゲノムは2種類あり、それぞれ外観的に同じの粒子の中に別々に含まれている。一つはRNA1であり、分子量は約2.4×10^6、他はRNA2であり、分子量は1.4×10^6である[25]。そして、RRVの特性の異なる二つの系統間で、RNA1と2を入れ換えて合の子ウイルスを作り、その特性の変化を調べることにより、線虫による媒介に関与するRNAはウイルス粒子の蛋白質を生成する遺伝情報に関与するRNA2に含まれていることが明らかとなった[11]。すなわち、線虫媒介性を支配するウイルスRNAはRNA2である（第2表）。TBRVでも同じである[10]。

線虫体内の組織の表面に吸着しているウイルスが、ある時点で離脱して、線虫の加害の時に植物に注入され、伝染が起こる。このウイルスの離脱は吸汁の初めに食道腺（oesophageal glands）から出る唾液が食道管を通って、植物細胞に行く時に起こると思われる。食道管ではウイルス粒子の表面チャージを変え、吸着面からの離脱を起こすpHかイオン強度（ionic condition）の変化が起こるのであろう。他にどのような要因があるか明らかではないが、この過程はゆっくり進むようである。なぜなら、線虫は長期間ウイルスを伝染し、また、連続して他の植物にウイルスを伝染することができるからである。

線虫体内に吸着されたウイルス粒子が離脱しないために伝染されないこともある。*L. macrosoma*はRRV-English strain（E）をよく伝染するが、RRV-Scottish strain（S）はあまりよく伝染しない。しかし、両ウイルスとも歯針部には粒子が吸着されており、S strainが離脱できないためであることが明らかになっている[36]。

第2表　Raspberry ringspot virusのEnglish（E）とScottish（S）系統間の雑種ウイルスの*Longidorus elongatus*による媒介と血清学的性質（HARRISONら[11]より引用）

項目	RNA構成 RNA1：	S	E	S	E
	RNA2：	S	S	E	E
*L. elongatus*による媒介率		84	84	28	24
血清学的特異性		S	S	E	E

おわりに

わが国においては、線虫媒介性ウイルスの種類は多く知られているが、ウイルス媒介線虫の種類が比較的少なく、大きな被害を起こすに到らなかったと思われる。ただ、TRVの発生はかなり広範囲から報告され、最近になってもホウレンソウ、ミョウガなどでの発生が明らかになり、しかも土壌伝染性が確認されていることから、発生し、被害を起こす可能性はある。

これらの病害は一度発生すると根絶がむつかしいことから、注意する必要がある。

引用文献

1) Bergeson, G. B., Athow, K. L., Laviolette, F. A. & Thormasine, S. M. (1964) Phytopathology **54**, 723-728.
2) 張　茂雄・土居養二・與良　清 (1976)　日植病報　**42**, 383.
3) Das, S. & Raski, D. J. (1968) Nematologica **14**, 55-62.
4) Fritzsche, R. (1970) Proc. 9th Int. Nematol. Symp., Warsaw 1967. pp. 293-300.
5) 福本文良・伊藤善文・栃原比呂志 (1976)　日植病報 **42**, 384.
6) 福本文良・花田　薫・楠木　学・伊藤善文・亀谷満朗 (1987)　日植病報　**53**, 64.
7) 後藤忠則・佐藤仁敏・吉田幸二・本田要八郎 (1989)　日植病報　**55**, 110.
8) Harrison, B. D. (1964) In: *Plant Virobogy* (Corbett, M. K. & Sisler, H. D., eds.). Univ. Florida Press, Gainesville, 118-147.
9) Harrison, B. D. (1967) Ann. appl. Biol. **60**, 405-409.
10) Harrison, B. D. & Murant, A. F. (1977) Ann. appl. Biol. **86**, 209-212.
11) Harrison, B. D., Murant, A. F., Mayo, M. A. & Roberts, I. M. (1974) J. gen. Virol. **22**, 233-247.
12) Harrison, B.D. & Winslow, R.D. (1961) Ann. appl. Biol. **49**, 621-633.
13) Hewitt, W. B., Raski, D. J. & Goheen, A. C. (1958) Phytopathology **48**, 586-595.
14) 井上成信・前田孚憲・光畑興二 (1981)　日植病報　**47**, 40.
15) 岩木満朗・小室康雄 (1971)　日植病報　**37**, 108-116.
16) 岩木満朗・小室康雄 (1972)　日植病報　**38**, 137-145.
17) 岩木満朗・小室康雄 (1973)　日植病報　**39**, 279-287.
18) 岩木満朗・小室康雄 (1974)　日植病報　**40**, 344-353.
19) 岩木満朗・小室康雄 (1974)　日線虫研誌　**4**, 27-31.
20) Jha, A. & Posnette, A.F. (1961) Virology **13**, 119-123.
21) 小室康雄・吉野正義・一戸　稔 (1970)　日植病報　**36**, 17-26.
22) 楠木　学・長井雄治・山下修一・土居養二・與良　清 (1975)　日植病報　**41**, 285-286.
23) 楠木　学・白子幸男・張　茂雄・土居養二・與良　清 (1979)　日植病報　**45**, 571-572.
24) McGuire, J. M. (1964) Phytopathology **54**, 799-801.
25) Murant, A. F., Mayo, M. A. & Harrison, B. D. (1972) J. gen. Virol. **16**, 327-338.
26) 都澤香織・夏秋知英・奥田誠一・寺中理明 (1987)　日植病報　**53**, 421-422.
27) Natsuaki, T., Yamashita, S., Doi, Y. & Yora, K. (1980)　日植病報　**46**, 357-360.
28) 大越一雄・花田　薫・亀谷満朗 (1990)　関東病虫研報 **37**, 107-108.
29) Raski, D. J. & Hewitt, W. B. (1960) Nematologica **5**, 160-170.
30) Schmidt, H. B., Fritzsche, R. & Lehmann, W. (1963) Naturwissenschaften **50**, 386.
31) Tanaka, H. & Kugoh, T. (1978) Proc. 6th Conf. on Virus and Virus Diseases of the Grapevine p. 69.
32) Taylor, C. E. & Raski, D. J. (1964) Nematologica **10**, 489-495.
33) Taylor, C. E. & Robertson, W. M. (1969) Ann. appl. Biol. **64**, 233-237.
34) Taylor, C. E. & Robertson, W. M. (1970) Ann. appl. Biol. **66**, 375-380.
35) Taylor, C. E. & Robertson, W. M. (1970) J. gen. Virol. **6**, 179-182.
36) Taylor, C. E. & Robertson, W. M. (1973) Rep. Scot. Hort. Res. Inst. **19**, 77.
37) Teliz, D., Grogan, R. G. & Lownsberry, B. F. (1966) Phytopathology **56**, 658-663.
33) 栃原比呂志・田村　実 (1976)　日植病報　**42**, 533-539.
39) 都丸敬一 (1964)　植物防疫　**18**, 350-354.
40) 都丸敬一・中田和男 (1967)　秦野たばこ試報　**58**, 89-100.
41) 八木田秀幸 (1977)　日線虫研誌　**7**, 15-20.
42) 八木田秀幸・岩木満朗 (1984)　日植病報　**50**, 85.
43) 八木田秀幸・小室康雄 (1972)　日植病報　**38**, 275-283.
44) Yassin, A. M. (1968) Nematologica **14**, 419-428.
45) 吉田幸二・後藤忠則・根本正康・土崎常男 (1980)　日植病報　**46**, 339-348.

植物寄生性線虫とバーティシリウム病

はじめに

線虫寄生により作物は萎ちょう症状を示すことが多い。導管病であるバーティシリウム病も萎ちょう症状を示すので、半身萎ちょうや導管褐変が現れるまで、線虫病と混同されやすい。線虫と *Verticillium* 菌の複合感染を受けた作物は、両病原による相乗的作用、相加的作用、あるいは拮抗的作用による影響を受ける。この複合感染による病害は、真正複合病の典型とされる[15]。複合病の被害症状がそれぞれの病原単独による被害症状の総和として現れる場合は当然のことと受け取られるようであるが、相乗的に現れる場合は、作物生産者にとっても極めて重要な問題となる。

線虫加害の著しい場合を除いて、*Verticillium* 菌－線虫複合病は、通常線虫がバーティシリウム病を助長するという形で現れる。このことを、最初に実証したのはナス半身萎ちょう病に関するMcKEENとMOUNTAIN[22]の研究である。それ以来、欧米では *Verticillium* 菌-線虫複合病について、多くの研究がなされてきた。一方、わが国では、現在までのところこの分野の研究はほとんどなされて来なかった。わが国でもバーティシリウム病研究が進展しつつある現在、欧米における *Verticillium* 菌-線虫複合病研究の概要を紹介したい。

第1表　*Verticillium* 菌-線虫複合病に関与することが知られている線虫

線虫＼作物	ナス	トマト	トウガラシ	ジャガイモ	ワタ	ハッカ	アマ	ナタネ	ハクサイ	ホウセンカ	イチゴ	オウトウ	ダイズ
(A) *Meloidogyne hapla*		○		○					⊙			○	
M. incognita		◎			○								
M. javanica		○											
M. spp.					○								
Globodera pallida				○									
G. rostochiensis		○		○									
G. tabacum		○											
Heterodera glycines													⊙
H. schachtii								○					
(B) *Pratylenchus neglectus*				○		○							
P. penetrans	◎	◎	○	○		○	○		⊙	○	○	○	⊙
P. scribneri				○									
P. thornei				○									
P. vulnus										○			
(C) *Hoplolaimus seinhorsti*					○								
Rotylenchulus reniformis					○								
Tylenchorhynchus capitatus		○											
T. claytoni												○	
(D) *Paratrichodorus christiei*		○											

(A)：定着性内部寄生性線虫、(B)：移動性内部寄生性線虫、(C)：半内部寄生性線虫、(D)：外部寄生性線虫
⊙：わが国で試験されたもの、◎：わが国でも試験されたもの。

1．複合病と線虫の種類

1960年以降、*Verticillium* 菌と線虫との混合接種試験によってバーティシリウム病の発病に関与する線虫の種類が明らかにされてきた。各作物のバーティシリウム病に関与する線虫の種類を寄生様式別に第1表にまとめたが、ここでは病原菌の *V. dahliae* と *V. albo-atrum* を区別していない。バーティシリウム病に関係した線虫種を寄生様式から類別すると、内部寄生種が大半を占め、しかも根内を自由に移動できるネグサレセンチュウが主体をなしている。*Fusarium* 菌との複合病で重要な、定着性内部寄生線虫であるネコブセンチュウに関する研究は多いとはいえない。また、バーティシリウム病の感染や発病に、線虫が関与しないとした研究例もある。その中で線虫の種類ではネコブセンチュウ、作物ではトマトに関し、結論の相反する報告が多い[4,17,33他]。

第1表から明らかなように、確認された複合病のほとんどにキタネグサレセンチュウ（*Pratylenchus penetrans*）が関与しており、本種はバーティシリウム複合

*）百田洋二（農業研究センター、現 北陸農業試験場）
Yoji MOMOTA: Interactions between plant-parasitic nematodes and *Verticillium*.
（本論文は日本植物防疫協会の許可を得て、「植物防疫」掲載論文を一部修正して転載するものです。）

病にとって最も重要な線虫であるといえよう。キタネグサレセンチュウは、世界共通種で、寄生範囲がきわめて広いうえ、加害性が強く、活動適温が *Verticillium* 菌に似て比較的低温であることなどが、*Verticillium* 菌との複合病を起こす機会を多くしていると推察される。

2．バーティシリウム病に及ぼす線虫の影響

1）感染・発病への影響

一般に両病原が混合接種された植物は、菌単独接種の場合と比較して、バーティシリウム病の発病に至るまでの潜伏期間が短くなる。発病株が増し、病徴の進行も急速で、発病程度が増大して、生育衰退、品質低下、減収となる。特に、菌密度が低い場合に、菌単独接種と比べ、線虫の発病助長の影響が大きく現れる。菌濃度が一定のときは、線虫数が多いほど発病率あるいは発病度が高まる[4,11,22,35他]。

2）発病適温と線虫

線虫の関与によって発病適温が変化することが報告されている。ハッカの *V. dahliae* とムギネグサレセンチュウ（*P. neglectus*）の関係では、菌単独感染の場合、萎ちょう症進行の最適土壌温度は24℃であるのに対し、線虫との複合感染の場合は27℃であった[10]。また、サツマイモネコブセンチュウ（*Meloidogyne incognita*）は、トマトの *V. albo-atrum* による萎ちょう症に22℃や25℃では関与せず、29℃で影響した[31]。ジャガイモの potato early dying disease（PED）の場合、*V. dahliae* とキタネグサレセンチュウの複合感染は、PED の症状を常に激化したのに対し、スクリブナーネグサレセンチュウ（*P. scribneri*）は、ジャガイモ塊茎形成時の異常高温年のみに PED に関与した[34]。このように、線虫との複合感染時には、病徴や被害が菌単独感染の場合より、線虫の活動適温である高温側で激しくなるように思われる。

3）バーティシリウム病抵抗性品種と線虫

フザリウム病抵抗性品種が線虫の加害により抵抗性を失ったり、抵抗性が弱まり、罹病しやすくなることはよく知られている。

バーティシリウム抵抗性イチゴ品種 Catskill や抵抗性中品種 Sparkle では、キタネグサレセンチュウがよく増殖するが、バーティシリウム萎ちょう症は認められない[1]。また、抵抗性トマト品種の Tropic、VFM6428 はサツマイモネコブセンチュウや *Tylenchorhynchus capitatus* の介在下でも発病しなかった[31]。同様に抵抗性トマト品種 Gilat 38 も、ジャワネコブセンチュウ（*M. javanica*）の接種によって抵抗性は失われていない[30]。

しかし、SIDHU[37]によれば、ネコブセンチュウ感染によって、トマトのバーティシリウム萎ちょう病抵抗性が失われた。また、ジャガイモでは耐病性品種 Blanka、Desiréeがソーンネグサレセンチュウ（*P. thornei*）の感染によって、線虫だけでは生じないような大きな被害を受けた[20]。ワタでも抵抗性品種 Acala 4-42-77 と SJ-4 が、ニセフクロセンチュウ（*Rotylenchulus reniformis*）の接種によって同様な結果が得られている[40]。

4）バーティシリウム病と線虫抵抗性品種

バーティシリウム-線虫複合病において、線虫抵抗性品種の導入によって、両病原の相互作用を断ち切ることで、複合病を防除する可能性が考えられる。

D'ERCOLE ら[8]は、トマトのネコブセンチュウ抵抗性品種（Ronita、Roma、Royal Chico、Rossol）が感受性品種（Ventura、ChicoIII）よりも菌感染の少ないことを認めている。ところが、ムギネグサレセンチュウ抵抗性ジャガイモ品種 Butte は線虫密度を減らしたが、バーティシリウム病の発生は線虫感受性品種より多かった[7]。線虫抵抗性品種は、侵入抵抗性を示さないことが多いので、定着性線虫と移動性線虫の複合病における役割を比較検討するうえでも、これらの結果は非常に興味深い。ちなみに、*V. dahliae* の接種がネコブセンチュウ抵抗性トマト品種の線虫抵抗性を弱めたとする報告もある[14]。

3．線虫に及ぼすバーティシリウム病（菌）の影響

Verticillium 菌感染植物と線虫単独感染植物では、線虫の増殖率にしばしば差異が認められている。病原菌の存在下で、定着性内部寄生線虫の増殖率は低下し、移動性線虫は増加する[32]とされるが、多くの例外がある。

1）線虫密度の増加

Verticillium 菌感染植物のほうが、健全植物よりも線虫が増えるとされた作物-線虫には、ナスとトマトのキタネグサレセンチュウ[26]、ジャガイモのキタネコブセンチュウ[18]、ワタのニセフクロセンチュウ[39]、ハッカのムギネグサレセンチュウ[11,12]、イチゴのキタネグサレ

センチュウ[23]、ハクサイのキタネグサレセンチュウ[25]、アメリカニレとサトウカエデのキタネグサレセンチュウ[9]などがある。*Verticillium* 菌感染植物の根は、おそらく滲出液に変化を生じ、線虫をより誘引するようになるか、線虫の増殖にとって栄養的に好適な状態に変わると考えられている[2,16]。

また、ハッカのムギネグサレセンチュウは線虫単独感染時の場合、30℃で増殖数が最大であったのに対し、バーティシリウム病罹病時には24℃で最大値を示し、線虫の増殖適温が病原菌の有無により異なった[10]。*Verticillium* の系統によっても線虫の増殖率が異なり、トマトの *V. albo-atrum* のある系統では、イシュクセンチュウの一種 *T. capitatus* が13倍の増加に対し、ほかの系統では9倍であった[31]。

2）線虫の増殖率低下

線虫単独感染植物からの線虫数に比べ、菌感染植物からの線虫数が少ないとされる作物-線虫には、トマトのキタネグサレセンチュウ[5]、同じくサツマイモネコブセンチュウ[4]、トウガラシのキタネグサレセンチュウ[26]、ジャガイモのキタネグサレセンチュウ[3,21,34]、同じくスクリブナーネグサレセンチュウ[34]などがある。これらの線虫数減少の理由として、病原菌感染により、線虫の栄養となる作物の根が衰弱し、線虫が適当な養水分を十分に摂取できず、増殖に不利な条件になるためと考えられている[3,21]。*V. dahliae* 感染トマトに寄生したジャガイモシストセンチュウ（*Globodera rostochiensis*）の性比が高まる[19]ことも、同様の理由によるものである。

4．複合病における線虫の基本的役割

多くの植物寄生性線虫の中で、特に移動性内部寄生線虫であるネグサレセンチュウが *Verticillium* 菌と密接に作用する理由として、線虫加害によって根が損傷することが影響すると考えられる。ネグサレセンチュウは卵期間を除くすべてのステージで、根への侵入、寄生、組織の破壊が可能であり、寄生部位が崩壊すれば新しい健全な部位へ、移動あるいは再侵入を繰り返す。これによって菌の侵入口となる傷やネクロシスが多数形成され、さらには表皮から導管に至るまでの菌の侵入通路が作られる[23,27,28]。また、傷口からの滲出液は菌核の発芽を促し、菌糸を誘引する。定着性のジャガイモシストセンチュウの場合でも、*V. dahliae* は皮層に定着した線虫が成長肥大するにつれてできた根の表皮の裂け目から侵入し、皮層中の巨大細胞、内皮、内層、師部柔組織を侵した後、導管組織に感染すると考えられている[6]。キタネコブセンチュウ寄生による根こぶは放射状に多数の細根を生じるため、菌の感染の場が増えるのかもしれない[16]。しかし、これまで線虫による根部組織の破壊や形態的変化が、*Verticillium* 菌の侵入、感染を容易にしたという組織解剖学的研究による証明はない。

FAULKNER ら[12]は、ハッカの同一個体の2か所から発根させたそれぞれの根に、*V. dahliae* とムギネグサレセンチュウを隔離接種し（分割根法）、線虫が病原菌と隔離された状態で感染した場合でも、菌単独接種より発病が増加することを明らかにした。このことにより、彼らは線虫が寄主組織において *Verticillium* 菌に対する抵抗性を弱めるような生理的変化を誘導していると推論した。しかし、ジャガイモのジャガイモシストセンチュウ[6]、トマト、ホウセンカ、ハクサイのキタネグサレセンチュウ[5,24,28]の分割根法による隔離接種では、線虫による発病助長作用は認められなかった。

ノコギリネグサレセンチュウ（*P. crenatus*）はジャガイモを寄主とするが、*V. dahliae* との混合接種でキタネグサレセンチュウのようにはPEDに関与せず[35]、ホウセンカでは根に侵入したネグサレセンチュウ5種のうち、特定の2種だけがバーティシリウム萎ちょう症を起こした[29]。複合病を引き起こす両病原の関係はきわめて種特異的であると思われる。

このように、*Verticillium* 菌-線虫複合病における線虫の役割は、根の機械的破壊によって病原菌の感染口や侵入通路を形成することとともに、作物に生理的変化を引き起こし、病原菌に対する抵抗性を低下させることにあると考えられる。

おわりに

これまでの複合病研究の中には、SIKORA と CARTER[38]が指摘しているように、特殊な条件下で試験が行われ、圃場の実態との関連が不明なものも多い。現在、最も精力的に研究されているジャガイモの PED[36]に関しては、菌核数と線虫密度による減収予測の試みなどもあり[13]、現場に根ざした示唆に富む複合病研究が少なくない。一方、わが国では、バーティシリウム病発生圃場における線虫相でさえ、ほとんど知られていないのが現状である。最近、バーティシリウム病の新病害や発生の報告が増えてきているが、防除対策上

からも複合病の可能性を考慮した線虫調査が望まれるところである。

引用文献

1) Abu-Gharbieh, W., Varney, E. H. & Jenkins, W. R. (1962) Phytopathology **52**, 921.
2) Baker, K. F. (1981) In: *Fungal Wilt Diseases of Plants* (M. E. Mace, et al., eds.). Academic Press, New York, 523-561.
3) Burpee, L. L. & Bloom, J. R. (1978) J. Nematol. **10**, 95-99.
4) Conroy, J. J. & Green, R. J., Jr. (1974) Phytopathology **64**, 1118-1121.
5) Conroy, J. J., Green, R. J., Jr. & Ferris, J. M. (1972) Phytopathology. **62**, 362-366.
6) Corbett, D. C. M. & Hide, G. A. (1971) Ann. Appl. Biol. **68**, 71-80.
7) Davis, J. R., Hafez, S. L. & Sorensen, L. H. (1986) Phytopathology **76**, 842.
8) D'Ercole, N., Tacconi, R. & Sportelli, M. (1982) Inf. Agrar., Verona **38**, 21054.
9) Dwinell, L. D. & Sinclair, W. A. (1967) Phytopathology **57**, 810.
10) Faulkner, L. R. & Bolander, W. J. (1969) Phytopathology **59**, 868-870.
11) Faulkner, L. R. & Skotland, C. B. (1965) Phytopathology **55**, 583-586.
12) Faulkner, L. R., Bolander, W. J. & Skotland, C. B. (1970) Phytopathology **60**, 100-103.
13) Francl, L. J., Madden, L. V., Rowe, R. C. & Riedel, R. M. (1987) Phytopathology **77**, 579-584.
14) Hasan, A. & Khan, M. N. (1985) Nematol. medit. **13**, 133-136.
15) 平野和弥(1983)千葉大園学報 **32**, 129-206.
16) Hussey, R. S. & McGuire, J. M. (1987) In: *Principles and Practice of Nematode Control in Crops* (Brown, R. H. & Kerry, B. K., eds.). Academic Press, New York, 293-328.
17) 飯島 勉(1983)東京農試研報 **16**, 63-128.
18) Jacobsen, B. J., MacDonald, D. H. & Bissonetts, H. L. (1979) Phytopathology **69**, 288-292.
19) Ketudat, U. (1969) Nematologica **15**, 229-233.
20) Krikun, J. & Orion, D. (1977) Phytoparasitica **5**, 67.
21) Martin, M. J., Riedel, R. M. & Rowe, R. C. (1982) Phytopathology **72**, 640-644.
22) McKeen, C. D. & Mountain, W. B. (1960) Can. J. Bot. **38**, 789-794.
23) McKinley, R. T. & Talboys, P. W. (1979) Ann. Appl. Biol. **92**, 347-357.
24) 百田洋二・河本征臣・大島康臣 (1988) 日植病報 **54**, 370.
25) 百田洋二・河本征臣・大島康臣(1988)32回応動昆大会講要 **44**.
26) Mountain, W. B. & McKeen, C. D. (1962) Nematologica **7**, 261-266.
27) Mountain, W. B. & McKeen, C. D. (1965) Can. J. Bot. **43**, 619-624.
28) Müller, J. (1973) Z. PflKrankh. PflSchutz **80**, 295-311.
29) Müller, J. (1977) Z. PflKrankh. PflSchutz. **84**, 215-220.
30) Orion, D. & Krikun, J. (1976) Phytoparasitica **4**, 41-44.
31) Overman, A. J. & Jones, J. P. (1970) Phytopathology **60**, 1306.
32) Powell, N. T. (1971) Annu. Rev. Phytopathol. **9**, 253-274.
33) Price, T. V., McLeod, R. W. & Sumeghy, J. B. (1980) Aust. J. agrl. Res. **31**, 1119-1127.
34) Riedel, R. M., Rowe, R. C. & Martin, M. J. (1985) Phytopathology **75**, 419-428.
35) Rowe, R. C., Riedel, R. M. & Martin, M. J. (1985) Phytopathology **75**, 412-418.
36) Rowe, R. C., Davis, J. R., Powelson, M. L. & Rouse, D. I. (1987) Plant Dis. **71**, 482-489.
37) Sidhu, G. S. (1976) Proc. Can. Phytopath. Soc., 42nd Sess. **42**, 38-39.
38) Sikora, R. A. & Carter, W. W. (1987) In: *Vistas on Nematology* (Veech, J. A. & Dickson, D. W., eds.). SON, Hyattville, 307-312.
39) Tachatchoua, J. & Sikora, R. A. (1978) Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent. **43**, 757-764.
40) Tachatchoua, J. & Sikora, R. A. (1983) Z. PflKrankh. PflSchutz **90**, 232-237.

VII 防　除　法

線虫の薬剤防除史と今後の課題*

第二次世界大戦の最中あるいはその直後に、主として欧米で開発された卓効をもついくつかの農薬は、戦後の各国における農業生産の向上と、植物防疫にかかわる各研究領域の飛躍的な発展に計り知れない効果をもたらした。しかしながら、時間の経過に伴って、効力・生産第一主義の中にかくれていた各種の弊害が次第に顕在化し、今や植物防疫の各分野とも大きな転換期に遭遇している。

有害線虫の薬剤防除においても例外ではなく、理想的な持続型農業のための体系的技術を構築してゆくため、新しい発想での精緻な研究開発の必要性に迫られている。

殺線虫剤開発利用の経過と現状

薬剤による土壌線虫の防除は、1881年にドイツでKÜHNによりテンサイシストセンチュウを対象に、二硫化炭素が使われたのが最初であろうといわれている[30]。しかしながら、その効果は必ずしも満足できるものではなく、その後アメリカその他でも本剤の利用について数多くの試みがなされてきたが、広く一般に普及する技術とはならなかった。続いて、ホルマリン、シアン化合物、生石灰等について利用法開発の努力がなされたが、それらもやはり実用に供しうるものとはならなかった[30]。わが国においても、線虫研究の黎明期から第2次大戦終了までの間に、より多様な薬品や資材を用いて折々に同様な試みが続けられてきたが、やはりいずれも満足すべき結果は得られなかった[24,32,34,52]

より実用性に富む線虫防除薬剤として登場したのがクロルピクリンである。それは1919年に英国ロザムステッド試験場での小規模試験で最初に線虫防除効果が確かめられたのであるが[30]、大規模に実用されたのは1930年代に入ってからのアメリカ、特にハワイのパイナップル栽培における線虫防除であった[17]。かくして、第一次世界大戦の遺物としてのクロルピクリンが消費し尽される頃、1941年に臭化メチルの効果が実証されるに至った[66]が、その理化学性に基づく使用上の難点から、それは広く一般圃場に普及することはなかった。わが国では、クロルピクリンの線虫防除効果は1928年、三宅・加藤[47]によって初めて確かめられたが、経済的な理由や施用上の問題点などから、長い間必ずしも広く普及するには至らなかった。臭化メチルによる床土などの線虫防除試験が始められたのは遙か後のことであり、小沢・戸部による1956年の報告[57]が最初のものと思われる。

こうしたなかで、試行錯誤の結果とはいえ、まさに太平洋戦争最中の1943年に、ハワイ大学パイナップル研究所のCARTERによりD-D mixtureの卓効が発見され[4,5]、それは線虫研究史のなかで革命的変化をもたらしたと言える程に、大きな意味をもつものとなった。使いやすさや防除効果ならびに経済性等において、これまでのどの薬剤をも遙かに凌駕するものであり、渇望されていたものが入手できたからである。たちまちにして本剤は真の実用殺線虫剤第1号として、アメリカ国内はもちろん戦後間もない全世界に広く普及し始め、そこここで例外なくその卓効が実証され、これまで潜在的であった線虫害の実態が大きく浮き彫りにされることとなり、ひいては国際的に線虫研究が飛躍的な発展を始める契機となったのである[70]。わが国では1948年、上遠[31]によってこの特効薬が紹介され、いちはやく各地で実証試験が始められるようになった[1]。

同様な、またはよりよい薬剤の開発をめざす試みの中で、間もなく第2号の実用殺線虫剤として二臭化エチレン(EDB)が1945年に登場し[8]、D-Dと並んで世界の殺線虫剤市場を席巻してゆくようになった。

しばらく間をおいて、1954年にはジブロモクロロプロパン(DBCP)が前二者にはない特性をもった第3の実用殺線虫剤として開発された[42]。本剤は蒸気圧が低いためか、やや遅効的ではあるが、使いやすい粒剤や乳剤として製剤利用することができ、線虫に対する基礎毒性は実用3薬剤の中で最も高く、しかもナス科植物などの一部のものを除いて薬害が生じにくいため、予防薬としてはもちろん、作物の立毛中に治療薬としても使用できるなどの特性が高く評価された。このため、本剤は特に果樹類等永年性作物の線虫防除に格好の薬剤として普及していった。

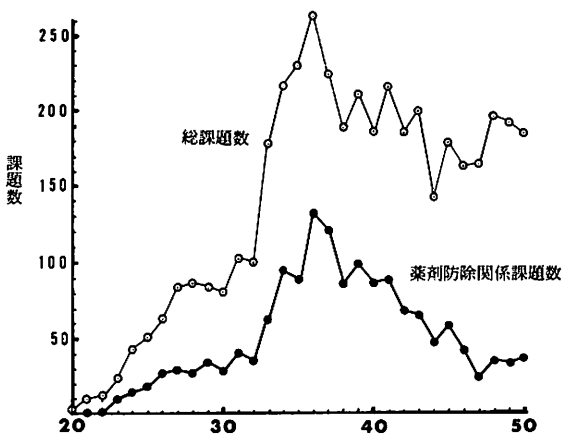
以上の真正殺線虫剤とは異なり、殺虫、殺菌および

*) 西澤 務(日本植物防疫協会研究所)
Tsutomu NISHIZAWA: A historical review and prospect on chemical control of plant-parasitic nematodes.

除草作用をもつ多目的土壌くん蒸剤としてのカーバム剤（metham）の強い殺線虫力が1956年に確かめられ[37]、灌注処理剤などとして使われるようになった。

これらの薬剤の実際的効果を端的に示す数値として、アメリカにおいては、薬剤、作目および線虫の種類をこみにした853件の線虫防除試験成績を集計すると、平均増収率は187%となり[67]、同様にオランダでの数年間にわたる約2,400件の試験成績の集計でもその値は奇しくもほぼ等しく188%となったという[10]。

このような背景の中で、畑作農業の後進性が問題となっていたわが国においては、農林省により畑作振興政策が施行される運びとなり、その中での具体的基本方策の一つとして“土壌線虫検診事業”と、それに連動した“土壌線虫パイロット防除事業”が昭和34年度から10年間にわたり実施された。後者は、検診事業によって選び出された各都道府県の代表的な線虫汚染圃場を対象に、国庫補助により展示的かつ模範的に、上記の真正殺線虫剤3剤を使って薬剤防除を実施したものである。その実績は、一般畑作物を対象とした当初の5か年間では合計14,744地区、60,848haに及び、続いて果樹等永年性作物を対象とした後半の5か年間のそれは1,484地区、4,521haにわたった[46]。かくして、この事業が契機となって、農林省内および都道府県の試験研究機関における線虫研究体制が曲りなりにも整い、一方では、農業生産現場の関係者にとっては、これまで潜在的であった線虫害の実態を卓効ある殺線虫剤の力を借りて如実に認識することができるようにな



第1図　わが国の戦後30年間における線虫関係文献記事課題数の推移

り、それに伴って次第に自主的な線虫防除が普及・定着するようになって行った。

因みに、皆川ら[45]による「線虫学関連日本文献記事目録」に採録された課題につき、戦後30年間における課題数の年次推移を示せば第1図の通りである。D-Dが導入されて以来、課題数の急激な増加が起こり、さらに線虫検診およびパイロット防除事業の実施が一層それを加速し、事業の終了に伴って安定状態に向いつつあるようにみえる。なお、この30年間の総課題数は4,266にのぼるが、そのうち1,531課題（36%）は薬剤防除関連課題であり、殊に事業実施期間中の課題の大半は薬剤防除関連課題であることが特徴的である。それらの課題のうち主要なものについて、一戸[26]および西澤[50]によって対象別や事項別に大筋のとりまとめが行なわれている。

なお、上記の事業開始後2年目の昭和35年度には、土壌くん蒸に関する世界的権威者 GORING の論文[20]が石橋らによって和訳され[28]、農林省植物防疫課から関係者に事業推進のための参考資料として配布された。さらに翌36年度には、応用動物昆虫学会大会の第5回シンポジウムに「殺線虫剤とその施用上の問題点」がとりあげられ、7題の話題提供があり[15,21,25,27,35,36,59]、一般畑作における主要線虫の薬剤防除や動力消毒機利用上の諸問題を中心に活発な討論が行なわれた。

DBCP剤の導入によって、これまで不可能であった果樹等永年性作物での治療的線虫防除が可能となり、その代表的な成功例がビワ[39]やリンゴ[29]のネコブセンチュウ防除で報告されるようになり、その他の果樹類やチャおよびクワを含めて、“永年作物線虫防除基準”が1965年に土壌線虫対策委員会によってまとめられた[9]。しかしながら、現実にはブドウやミカンなどで激しい薬害が問題となる場合もあった。

この時代にわが国で登録されていた線虫防除剤については、岡田によって分かりやすい一覧表として整理されている[53,54]。

以上のようなくん蒸剤全盛の時代にあって、より理想的なものとして、向基的浸透移行性を備えた薬剤の開発をめざした PEACOCK[58]の試みは注目に価するものであった。そうした動きがみられるなかで、少なくともくん蒸剤がもつ共通的な短所である薬害問題を解消し、治療的にも安全に施用できるものとして、非くん蒸性の薬剤が姿をみせ始めるようになった。その主要なものは有機燐剤とカーバメート剤に大別できる

第1表　アメリカ合衆国における線虫防除用主要登録薬剤[22, 30]
(1985年現在)

一　般　名	商品名	製剤形態
くん蒸剤		
Chroropicrin	Larvacide	液剤
Methyl bromide	Dowfume	ガス剤
Metham (SMDC、MITC)	Vapam	液剤
Dazomet	Basamid	粉剤
1, 3-Dichloropropene	Telone	液剤
有機燐剤		
Phenamiphos	Nemacur	粒剤、乳剤
Ethoprop	Mocap	粒剤、乳剤
Fensulfothion	Dasanit	粒剤
カーバメート剤		
Aldicarb	Temik	粒剤
Oxamyl	Vydate	粒剤、乳剤
Carbofuran	Furadan	粒剤、フロアブル

が、それらのほとんどはコリンエステラーゼ阻害を作用機作とし、本来殺虫・殺ダニ剤として開発されたものであった。

VC-13を筆頭に、これまでにアメリカでは数多くの有機燐剤が登録されてきたが、汎用の殺線虫剤として同国をはじめ現在多くの国々で使用されている代表的な有機燐剤は、1963年以降に開発された Fensulfothion、Phenamiphos、Ethoprop の3剤である[30]（第1表参照)。

一方、カーバメート剤については、1965年に登場した Aldicarb (現有殺虫剤の中で急性毒性が最も高い) をはじめとする Carbofuran と Oxamyl の3剤は、上記の有機燐剤に劣らず優れたコリンエステラーゼ阻害作用や浸透移行性をもち、現在広く世界で実用に供されている[30]（第1表参照)。このうち Oxamyl については向基的浸透移行性をもつことで注目されたが、毒性面などからその特性を利用した線虫の実際防除は現在のところ無理である。

以上6種の非くん蒸性薬剤のうち、1980年代までにわが国で登録されたのはオキサミル剤1種に過ぎなかった。これは国際植物検疫上重要なジャガイモシストセンチュウの防除に優れた特性を示す[76]ことから、特に登録が認められたものであり、その後、僅かながら適用拡大が認められつつある（第2表)。

1984年現在での世界の殺線虫剤使用状況は第4表に示した通りである[22]。当時の殺線虫剤総出荷量を金額で表示すれば約5億米ドルで、全農薬(約750億米ドル)の僅か2.5%を占めるに過ぎなかったのである。しかしながら、国（地域）別の消費量をみると、この狭い耕地しか持たないわが国一国での消費量が、全体の16%（8,000万米ドル）にも及んでいたのである。しかも世界の動向にそむいて、非くん蒸剤の比率が僅か1%でしかなかったことも大きな特徴であった。その主な原因として、すでにアメリカではくん蒸剤に対する世間の批判的な動きが高まりつつあったという背景の違いに加えて、わが国の農薬登録制度に関する厳しい国内事情が災いしている点があげられる。つまり、上記の非くん蒸性薬剤などは、原体のもつ急性毒性が高いために、国会の場において「この世に存在して欲しくない危険な薬物」として位置づけられたことがあり、そうした風潮は今も生き続けているためと思われる。

施設栽培が増加の一途を辿りつつあるわが国の農業生産現場では、自ら線虫害を増幅させる環境作りをしていることになり、同時にそこでは高い経済効率が求められるため、必然的に土壌くん蒸剤の過剰施用を余儀なくされ、終局的には世界初の記録としてのくん蒸剤に対する感受性低下線虫個体群の出現[7]を招く結果へとつながる悪循環が繰返されている。さきの16%および1%の数値は、このことを暗示するものといえよう。

1977年にアメリカのある DBCP 生産工場で発生した男性不妊問題[2]が発端となって、それまで世界中で最も愛用されてきた DBCP 剤に対して発癌性や地下水汚染の嫌疑さえかけられるようになり、4年にわたる検討期間を経て1981年にアメリカ政府当局はその登録抹消（ハワイ州のパイナップル栽培での使用に限って継続許可)を決定した[30,69]。かくして、本剤の供給を全面的にアメリカに依存していたわが国では、自然にその供給が断たれることになり、自動的に市場から姿を消して行った。

引続いて EDB 剤についても地下水汚染等を理由に、アメリカ政府当局は1983年に土壌くん蒸剤としての使用禁止を決定した[30,69]。アメリカでのそうした動向に呼応して、わが国でも関係業界が自主規制に踏切り、1986～7年頃から殺線虫剤としての EDB 剤は店頭から次第に姿を消して行った。こうした情勢の中で D-D mixture についても地下水汚染や変異原性が問

第2表　わが国における線虫防除用適用農薬一覧表(1)*

薬剤名	適用作物		
	畑作物	野菜類	その他
オキサミル粒剤	かんしょ ばれいしょ	きゅうり、すいか、トマト、だいこん、にんじん、ごぼう、やまごぼう、レタス	たばこ、きく
カーバム剤			松類、杉、きく
クロルピクリンくん蒸剤	むぎ、とうもろこし、かんしょ、ばれいしょ、だいず等12種	きゅうり、すいか、メロン、トマト、なす、だいこん、にんじん等21種	たばこ、てんさい、こんにゃく、きく、カーネーション
クロルピクリン・DCIP油剤	かんしょ	きゅうり、トマト、なす	きく
クロルピクリン・D-D油剤	やまのいも	きゅうり、にんじん、ごぼう	たばこ、こんにゃく、きく
クロルピクリン・臭化メチルくん蒸剤		メロン、にんじん	たばこ、きく
臭化メチルくん蒸剤	かんしょ、ばれいしょ、だいず等10種	きゅうり、すいか、メロン、トマト、なす、だいこん、レタス等16種	たばこ、こんにゃく、きく、カーネーション、シクラメン、杉
石灰窒素	かんしょ、ばれいしょ、だいず等10種	きゅうり、すいか、トマト、なす、だいこん等19種	
ダゾメット粉粒剤		トマト、なす、だいこん、にんじん	たばこ、きく、つつじ
ピラクロホス粒剤		きゅうり、トマト、だいこん	
ホスチアゼート粒剤		きゅうり、トマト、なす	たばこ
メチルイソチオシアネート油剤		きゅうり、だいこん	たばこ
メチルイソチオシアネート・DCIP粒剤		きゅうり、すいか、トマト、なす	たばこ、きく
メチルイソチオシアネート・D-D油剤		きゅうり、トマト、なす、だいこん、にんじん	茶、たばこ、こんにゃく、きく
DCIP粒剤	かんしょ	きゅうり、すいか、はくさい、セルリー、レタス	茶、桑、たばこ、カーネーション
DCIP乳剤		きゅうり、すいか、トマト、なす、はくさい	茶、桑、いちじく
D-D剤	かんしょ、ばれいしょ、やまのいも、だいず、らっかせい	きゅうり、すいか、メロン、トマト、なす、だいこん、にんじん等20種	たばこ、てんさい、こんにゃく、きく、杉

*：平成4農薬年度適用農薬一覧表（日本植物防疫協会）より作表。

題化するなどして世の批判を浴びることとなり、アメリカの関係業界は自主的に市場からの引上げを実行するに至った。

かくしてアメリカ市場で生き残った唯一の真正殺線虫剤は、D-D mixtureの中から公害の元凶とされる不純物を除去した高純度の1,3-D（Telone）のみとなった。このため、アメリカを代表する農業地帯のカリフォルニア州では、多くの線虫問題をかかえていることもあって、しばらくの間州内の全農薬消費量の約12%をTelone 1品目が占めるという情況が続くようになった[44]。そして当分は安泰と思われていた本剤についてさえ、間もなく、1986年にはアメリカ環境保護局の特別レビューの対象となり、遂に1990年4月にはカルフォルニア州当局は本剤の使用停止に踏切ることに

第3表　わが国における線虫防除用適用農薬一覧表(2)*

薬剤名	適用作物	薬剤名	適用作物
カルボスルファン粒剤	きく、いちご	ベンフラカルプ粒剤	いちご（ネグサレセンチュウ）
カルタップ水溶剤	種子消毒（稲、ばれいしょ、さといも）	メソミル水和剤 メソミル粉粒剤	いちご（メセンチュウ） にんじん(キタネコブセンチュウ)
ダイアジノン粉粒剤	稲（イネシンガレセンチュウ）	DEP乳剤	いちご（メセンチュウ）
ダイアジノン粒剤	稲（イネシンガレセンチュウ）	DEP水溶剤	いちご（メセンチュウ）
チウラム・チオファネートメチル水和剤	稲（イネシンガレセンチュウ）	クロルピクリン・臭化メチルくん蒸剤	たばこ
チウラム・ベノミル水和剤	稲（イネシンガレセンチュウ） にんにく(イモグサレセンチュウ)	モナクロスポリウム・フィマトパガム剤	たばこ
チオシクラム水和剤	稲(イネシンガレセンチュウ)		
ベノミル水和剤	稲（イネシンガレセンチュウ）	塩酸レバミゾール液剤	松類（マツノザイセンチュウ）
MEP乳剤	稲（イネシンガレセンチュウ）	酒石酸モランテル液剤	松類（マツノザイセンチュウ）
MPP粉剤	稲（イネシンガレセンチュウ）	メスルフェンホス油剤	松類（マツノザイセンチュウ）
MPP乳剤	稲（イネシンガレセンチュウ）		

*：平成4農薬年度適用農薬一覧表（日本植物防疫協会）より作表。

第4表　世界の殺線虫剤使用状況[22]

国または地域	世界市場における消費割合(%)	地域市場における非くん蒸剤の比率(%)
西欧諸国	20.0	15.1
北アメリカ	40.6	38.4
中央アメリカ	6.4	92.0
南アメリカ	4.0	87.0
	71.0	
日本	16.0	1.0
フィリピン	2.0	—
その他のアジア諸国	0.8	—
	18.8	
南アフリカ	6.0	68.0
ジンバブエ	1.7	6.0
アイボリーコースト	0.9	—
その他のアフリカ諸国	0.4	53.0
	9.0	
オーストラリア	1.2	64.0

なった。それは州内のある地域における1,3-Dの空中濃度が警戒域に達したためとされ、今後の事態改善の結果を待って禁止措置が再検討されることにはなっているという[51]。

わが国で現在使われている線虫防除用の登録薬剤は、第2表（汎用的なもの）および第3表（特殊用途のもの)に示した通りであり、D-D剤に関しては、今後の情勢の変化が気掛りではあるが、現在のところ格別な規制は及んでいない。しかし、D-D剤と共に市場出荷量が並外れて多い臭化メチルとクロルピクリンについては、元来その大部分は線虫防除以外の目的に使われており、かつ既に別の側面からの大きな問題を抱えているため、やがては線虫防除に使用できる実質的なくん蒸剤はメチルイソチオシアネート剤のみとなる可能性が予想される。

現在のわが国の線虫防除用登録農薬に関して、以下のような特徴が指摘できる：①オキサミル粒剤については、その有効成分含量は1％であり、欧米諸国のそれに比べて桁違いに低く抑えられている。②カーバム剤は伐倒された材木中のマツノザイセンチュウやマダラカミキリの防除に著効を示す[62]が、一般畑作物や野菜類には適用がない。③石灰窒素やDCIP剤が含まれている。④非くん蒸剤については、既に述べた特殊事情の他に、最近ピラクロホス剤およびホスチアゼート剤が加わった。特に後者については浸透移行性をもち、線虫および害虫防除効果が高い割に低毒性であり[75]、やがて国際市場に誇れる可能性を秘めた稀有の国産品と認められる。⑤DBCP剤が姿を消して以来、果樹類の線虫防除に登録のある薬剤は事実上皆無の状態が続いている。⑥現在たばこに限定されているが、モナク

ロスポリウム属の線虫捕食菌製剤が登録されている。⑦立木におけるマツノザイセンチュウの直接的防除のための樹幹注入剤が開発され[41,65]、実用化されている。

今後の課題

アメリカ線虫学会被害査定委員会の報告によれば、全米農耕地の平均で、土壌線虫による被害の総量は期待植物生産量の約10%に及ぶと推計されている[63]。MAGGENTI[38]によると、それは約45億ドル相当となり、「約60億ドルと推定される昆虫害と大差ない」とさえ言われている。

とはいえ、線虫害は依然としてその本質的な潜在性のために正当に評価されにくい存在であり、しかも防除対象が厄介な土壌中にひそんでいるため、地上部対象の病害虫防除の場合とは比較にならない程に多量の薬剤投下が必要となり、このため弊害を伴なう割には効果が上がりにくく、適切な防除の手が届きにくい。

しかしながら、全地球規模での人口動態を予測するとき、一層の食料生産の増強が必要となることは明らかである。従って、最も端的に効果が期待できる線虫の薬剤防除の必要性は、代替技術開発の必要性と相俟って、高まりこそすれ、軽視できるものではない[22,69]。

にもかかわらず、線虫対策の決め手となってきた主力薬剤が、昨今次々と抹殺されつつある。一方、今新たに登録農薬を開発するためには、およそ4,000万米ドルもの開発費が必要といわれている。業界の新農薬開発意欲が停滞しつつあるのもけだし無理からぬことではある[22,30,69]。だがしかし、この厳しい現状に見切りをつけ、将来に向けての新しい技術開発の努力をみんながやめてしまう訳にはゆかない。こういう時にこそ、経済大国の責任と底力を期待したいものである。

さし当りなすべきことの一つとして、消極策ではあるが、現有薬剤の延命工作の必要性が指摘されている。例えば、そのための過剰施用問題を解消するためには、技術的対応の場面として製剤形態や施用方法等の再検討が必要である。その具体例として、製剤技術に関しては"controlled release (CR) technology"が、また、施用方法については灌漑技術を活用した"chemigation"の改善などがアメリカでは始まっている[14,69]。

次に、従来型の毒物学的薬剤開発に関しては、くん蒸性薬剤について2種類の"理想的"な薬剤（INAおよびINB）の設計書がすでに以前から提示されており[23]、そうした方向での化学構造と殺線虫活性の関係を基本とした地道な開発研究が一部研究者により続けられている[11,12,33]。

一方、非くん蒸性薬剤については、実用的に意味のある向基的浸透移行性をもった線虫防除剤が、今なお大きな開発目標の一つであることに変りはない[14,22,30,69]。もしも理想的な防除剤が開発できるならば、あえて繁雑で非能率的な総合防除法の組立てにこだわって、あくせくする必要はないのである[55]。

生物学的諸現象を解明し、それを逆手にとって従来にない新しい線虫制御剤を開発しようとする動きも、遅ればせながら線虫学領域においても始まっている。その主なものは以下のとおりである。

内分泌系関係：線虫の発育や脱皮も昆虫の場合と同様に内分泌ホルモンによって支配されていることが追々証明されつつあり、昆虫で発育阻害を起すことが知られているアルキルアミンやアミド化合物が、ネコブセンチュウの寄生阻害を起す[11]ことや、マツノザイセンチュウに高い毒性を示すこと[48]が知られている。構造的にアルキルアミンに酷似するdimethyl 1-dodecane-phosphonateが強い殺線虫活性を示すとする報告もある[13]。性ホルモンやインシュリン等のペプチドホルモンの代謝拮抗現象の利用も重要な目標になるといわれている[14]。

外分泌系関係：線虫でも性フェロモンが繁殖活動に重要な機能を果している事例がいくつか明らかにされ、繁殖制御への利用の可能性を検討する価値が認められるようになってきた。しかし動物寄生性線虫の*Nippostrongylus*でそれが一種のポリペプチドであることが明らかにされた以外、それらの活性物質の本体は不明の状態である[14]。*Caenorhabditis*からは脂質の"ダウエル-フェロモン"の存在が明らかにされている[18]。

神経系関係：既存の有機燐剤やカーバメート剤はコリンエステラーゼ阻害が主要作用機作であるが、線虫の神経伝達系においてはカテコールアミンやインドールアミンが関与するニューロンの存在が分かっているので、それも重要な新しい攻撃目標の一つにあげられている[74]。

一次・二次代謝系関係：線虫は多細胞動物の中では異例的に、高等植物も備えている代謝経路であるグリオキシル酸系路を持っているという特徴がある。しかし線虫はキチン質の卵殻、コラーゲン性のクチクラ、

ならびにグリコーゲンを持っている点で植物と大きく異っている。従ってそれらの生成を阻害する化合物は新しい線虫制御剤となる可能性をもっている。一例として、昆虫のキチン合成阻害剤である diflubenzuron がネコブセンチュウの卵形成を阻害することが証明されている[71]。

寄主-寄生者相互作用系関係：線虫と植物との間の生理・生化学的相互作用については既にいくつかのレビューがあり[16,19,72]、多くの植物が殺線虫作用をもつ物質、例えば種々のポリチエニール、グリコシド、アルカロイド、テルペンおよびフェノール性物質等を持っていることが知られている。そしてそれらの直接的な利用の試みがいくつかなされてきたが、残念ながら未だ実用的な成功例は見当たらない。その後、熱帯植物のカミボウキやメボウキからのオイゲノールやリナロールがネコブセンチュウ殺線虫効果をもつとするもの[6]や、ニーム（*Azadirachta indica*）も殺線虫成分を含有し、その油粕施用がアルディカーブ粒剤施用に劣らずネコブセンチュウ防除に有効であったとする報告[3]などがある。

被害植物組織に起こる病理化学的変化に関連する現象として、マレイン酸ヒドラジドなど抗オーキシン剤処理でネコブセンチュウの加害作用が軽減される[15,49]し、線虫でもファイトアレキシンの生成が数例ながら確認されるようになったので、それらの類似化合物の利用の可能性が期待されている[73]。加えて、ジャガイモの軟腐病菌が生成するリシチンがオオハリセンチュウに忌避・殺線虫作用を示す[64]など、他の病原菌の作用で生成されたものが線虫にも効く場合がある。

寄主植物が分泌するシストセンチュウふ化刺激物質について、古くからその本体の解明とそれを利用した線虫密度制御の試みがしばしばなされてきているが、それらは概して複雑かつ不安定な高分子化合物であるためか、人為的利用に関して未だはっきりした成功例はみられていない[40,61]。

寄主一寄生者の認識機構に関連して、線虫体表の炭水化物の特性解明が続けられ、レクチンの関与が証明されつつあり、コンカナバリンAなどを使ってこの生理機構を逆手にとった線虫制御法開発も試みられている[43,64]。

土壌微生物の代謝産物・抗生物質：土壌微生物の世界も、新しい素材の宝庫であるかも知れない。近年アメリカで話題とされてきたものの一つに、放線菌 *Streptomyces avermitilis* から得た抗生物質 avermectins がある[14,60]。

以上のような種々の素材の中からいち早くめぼしいものを選び、さらに若干の奇抜なものさえ交えてスクリーニングを試みた異色の報告[56]もある。

引用文献

1) Anon. (1948) 農薬 **2** (10/11), 100-104.
2) Anon. (1977) Newsweek, Aug. 29, 69.
3) Bhattacharya, D. & Goswami, B.K. (1987) Revue Nématol. **10**, 467-470.
4) Carter, W. (1943) Science **97**(2521), 383-384.
5) Carter, W. (1945) J. Econ. Ent. **38**, 35-44.
6) Chatterjee, A., Sukul, N.C., Laskar, S. & Ghoshmajumdar, S. (1982) J. Nematol. **14**, 118-120.
7) 近岡一郎・竹沢秀夫 (1982) 関東病虫研報 **29**, 168.
8) Christie, J.R. (1945) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **12**, 14-19.
9) 土壌線虫対策委員会 (編) (1965) 永年作物線虫防除基準. 日本植物防疫協会, 東京, 28pp.
10) Eissa, M. F. M. (1971) Meded. LandbHogesch. Wagenigen 71-14, 129pp.
11) Feldmesser, J., Thompson, M.J., Robbins, W.E. & Sponaugle, R.P. (1976) Experientia **32**, 466-467.
12) Feldmesser, J. & Kochansky, J. (1983) In: *Pesticide Chemistry Vol.1 Synthesis and Structure-Activity Relationships* (Doyle, P. & Fujita, T., eds). Pergamon Press, Oxford, 261-264.
13) Feldmesser, J., Kochansky, J. P. & Robbins, W.E. (1983) Experientia **39**. 81-83.
14) Feldmesser, J., Kochansky, J. P., Jaffe, H. & Chitwood, D. J. (1985) In: *Agricultural Chemicals of the Future* (Hilton, J.E., ed.), Rowman & Allanheld, Totowa, 327-344.
15) 藤沢博信 (1961) 応動昆第5回シンポジウム記録, 48-51.
16) Giebel, J. (1982) Annu. Rev. Phytopath. **20**, 257-279.
17) Godfrey, G.H. (1935) Phytopathology **25**, 67-90.
18) Golden, J.W. & Riddle, D. (1982) Science **218**, 578-580.
19) Gommers, F.J. (1981) Helminth. Abstr. **50**B, 9-24.
20) Goring, C.A.I. (1962) Advances in Pest Control Research **5**, 47-84.
21) 後藤　昭 (1961) 応動昆第5回シンポジウム記録, 46-48.
22) Hague, N.G.M. & Gowen, S.R. (1987) In: *Principles and Practice of Nematode Control in Crops* (Brown, R.H. & Kerry, B.R., eds.). Academic Pr., London, 131-178.
23) Hollis, J.P. (1958) Pl. Dis. Reptr. **42**, 291-307.
24) 堀　正太郎 (1915) 病虫雑 **2**, 927-932.
25) 一戸　稔 (1961) 応動昆第5回シンポジウム記録, 39-41.
26) 一戸　稔 (1971) In:植物防疫この二十年. 植物防疫二十

周年記念会, 東京, 78-81, 190-195.
27) 稲賀 恒 (1961) 応動昆第5回シンポジウム記録, 52-54.
28) 石橋信義・国井喜章・一戸 稔 (訳) (1960) 土壌燻蒸の理論. 農林省振興局植物防疫課, 87pp.
29) 伊藤喜隆 (1970) 農業技術 **25**, 108-113.
30) JOHNSON, A.W. & FELDMESSER, J. (1987) In: *Vistas on Nematology* (VEECH, J.A. & DICKSON, D.W., eds.). SON, 448-454.
31) 上遠 章 (1948) 農薬 **2**(7/8), 25-26.
32) 木村重兵衛 (1914) 病虫雑 **1**, 155-159.
33) KOCHANSKY, J. & FELDMESSER, J. (1989) J. Nematol. **21**, 158-163.
34) 小貫信太郎 (1895) 大日本農会報 **161**, 7-19.
35) 国井喜章 (1961) 応動昆第5回シンポジウム記録, 41-43.
36) 呉羽好三 (1961) 応動昆第5回シンポジウム記録, 51-52.
37) LEAR, B. (1956) Pl. Dis. Reptr. **40**, 847-852.
38) MAGGENTI, A.R. (1981) Annu. Rev. Microbiol. **35**, 135-154.
39) 牧 良忠・山下優勝 (1960) 農及園 **35**, 1625-1628.
40) MASAMUNE, T., ANETAI, M. & TAKASUGI, M. (1982) Nature **297**(5866), 495-496.
41) 松浦邦昭 (1984) 植物防疫 **38**, 27-31.
42) MCBETH, C.W. (1954) Pl. Dis. Reptr., Suppl. **227**, 95-97.
43) MCCLURE, M.A. & ZUCKERMAN, B.M. (1982) J. Nematol. **14**, 39-44.
44) MCKENRY, M.V. & ROBERTS, P.A. (1985) *Phytonematology Study Guide*. Univ. Calif. Publi. **4045**, 1-56.
45) 皆川 望・大島康臣・中園和年 (1986) 線虫学関連日本文献記事目録. 九州農試研究資料 **67**, 414pp.
46) 簑島龍久(1971)In:植物防疫この二十年. 植物防疫事業二十周年記念会, 東京, 70-73.
47) 三宅市郎・加藤兎太郎 (1928) 病虫雑 **15**, 423-426.
48) NAGASE, A. KUWAHARA, Y, & TOMINAGA, Y. (1982) Agric. Biol. Chem. **46**, 167-172.
49) 西澤 務 (1957) 応動昆第1回シンポジウム要旨, 17-23.
50) 西澤 務 (1979) 農林水産研究文献解題7 野菜害虫編. 農林水産技術会議事務局, 354-423, 508-533.
51) NOFFSINGER, M. (1990) Nematol. Newsletter **36**(4), 20.
52) 野津六兵衛 (1940) 桑線虫防除に関する試験研究成績. 島根蚕試特別報告, 95pp.
53) 岡田利承 (1972) 日線虫研誌 **1**, 36-42.
52) 岡田利承 (1975) 日線虫研誌 **5**, 56-59.
55) OOSTENBRINK, M. (1972) In: *Economic Nematology* (WEBSTER, J.M., ed.), Academic Pr., London, 497-514.
56) OSMAN, A.A. & VIGLIERCHIO, D.R. (1988) Revue Nématol. **11**, 93-98.
57) 小沢 博・戸部敬哉 (1956) 農及園 **31**, 337-339.
58) PEACOCK, F.C. (1966) Nematologica **12**, 70-86.
59) 桜井 清 (1961) 応動昆第5回シンポジウム記録, 43-45.
60) SASSER, J.N. & KIRKPATRICK, T.L. & DYBAS, R.A. (1982) Pl. Dis. **66**, 691-692.
61) SHEPHERD, A.M. & CLARKE, A.J. (1971) In: *Plant Parasitic Nematodes Vol. 2* (ZUCKERMAN, B.M. & ROHDE, R.A., eds.), Academic Pr., New York, 267-287.
62) 庄司次男 (1985) 日線虫研誌 **15**, 61-63.
63) Society of Nematologists (1971) Special Publc. **1**, 1-8.
64) SPIEGEL, Y., COHN, E. & SPIEGEL, S. (1982) J. Nematol. **14**, 33-39.
65) 高瀬 巌・小山寛史・藤下章男 (1982) 日農薬誌 **7**, 473-480.
66) TAYLOR, A.L. & MCBETH, G.W. (1941) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **8**, 26-28.
67) TAYLOR, A.L. (1961) Abstr. 6th Intnl. Nematol. Symp., Gent 1961, 80.
68) THOMAS, J.W.A., ROBERTSON, W.N. & LYON, G.D. (1988) Revue Nématol. **11**, 399-404.
69) THOMASON, I.J. (1987) In: *Vistas on Nematology* (VEECH, J.A. & DICKSON, D.W., eds.), SON, 469-476.
70) VAN GUNDY, S.D. (1987) In: *Vistas on Nematology* (VEECH, J.A. & DICKSON, D.W., eds.), SON, 28-31.
71) VEECH, J.A. (1977) J. Nematol. **9**, 184-185.
72) VEECH, J.A. (1981) In: *Plant Parasitic Nematodes Vol. 3* (ZUCKERMAN, B.M. & ROHDE, R.A., eds.). Academic Pr., New York, 337-403.
73) VEECH, J.A. (1982) J. Nematol. **14**, 2-9.
74) WILLETT, J.D. (1980) In: *Nematodes as Biological Models Vol. 1* (ZUCKERMAN, B.M., ed.). Academic Pr., New York, 197-225.
75) WOOD, A.C., FRENCH, J.R. & ICHINOHE, M. (1991) J. Nematol. **23**, 556.
76) 山田英一 (1987) 北海道立農試報 **61**, 1-98.

対抗植物と抵抗性作物の線虫密度抑制効果*

1．はじめに

有害線虫は畑作物や野菜類の連作障害の原因として知られている。これは、これらの線虫が微小なため(多くは1㎜以下)肉眼では認め難く、しかも生息場所が土壌中にあって地下部を加害し、分布は広範にわたり、不良環境に強く、長期間生存でき、その密度は寄主植物に依存して高まり、被害はどちらかと言えば慢性的であるなどの特徴を持つことによる。このような線虫の発生と被害の特徴を考えると、輪作などを基本にした耕種的な対策が、線虫防除においてとりわけ重要と考えられる。しかし、わが国で問題の大きいネコブセンチュウ(*Meloidogyne* spp.)やネグサレセンチュウ(*Pratylenchus* spp.)は非常に多種類の植物に寄生するため、効果的な輪作体系を組むことは容易でない。現実には、湛水処理などの耕種的な対策が可能な一部の圃場を除いて薬剤防除が中心であり、今日に至るまで限られた少数の殺線虫剤に主に依存してきた。

ところで、植物の中には輪作などに用いることによって有害線虫の防除に有効なものがある。対抗植物は栽培すると、後述するような様々なメカニズムによって、根辺の有害線虫の密度を積極的に低下させる特性を持っている。また、抵抗性作物は本来は被害の軽減が栽培のねらいであるが、高度に抵抗性のものは線虫の発育・繁殖を抑制するため密度を増加させることはない。このような植物の特性を活用し、輪作、間作などに組み込むことによって非農薬的に有害線虫を防除していくことが、農薬の環境に対する悪影響が問われている今日、きわめて重要と考えられる。

対抗植物に関する研究は、1950年代に始まって主にネコブセンチュウとネグサレセンチュウを対象とした多くの研究が行われてきた。わが国の研究もほぼ同時期まで遡る[15]が、三浦ダイコンのキタネグサレセンチュウ(*P. penetrans*)防除にマリーゴールドが実用化されるなど、多くの成果が得られている[26]。また、抵抗性作物については、早くから抵抗性育種が進められてきたサツマイモにおいて、近年抵抗性品種を輪作に組み込み、土壌中のネコブセンチュウの密度を抑制しようという試みが各方面で行われている[13,38]。

ここでは、畑作物・野菜類の被害が甚大であるが、多犯性であるため効果的な輪作作物が選定しにくいネコブセンチュウとネグサレセンチュウを対象に、このような植物の線虫密度抑制効果の特徴と密度抑制のメカニズム、利用上の問題点について概説する。

2．密度抑制効果が期待される植物

わが国の主要なネコブセンチュウやネグサレセンチュウの対抗植物、抵抗性植物あるいは非寄主植物を既往の報告をもとに、第1表に整理した。これらの植物には輪作による線虫密度の低下が期待される。後述するように、実際に輪作に組み込んだ場合の有効性や利用法が検討された植物は限られており、今後実用化を進めるための一層の研究が望まれる。なお、このリストは、線虫防除を目的に作成したため、少しでも線虫が繁殖する植物は除外した。したがって、これまでしばしば対抗植物として扱われてきたエビスグサ、*Crotalaria juncea*およびタヌキコマツナギ(*Indigofera hirusuta*)は、サツマイモネコブセンチュウ(*M. incognita*)が多少とも増殖するため除いてある(佐野、未発表)。

本表では、植物は種のレベルで表示しているが、線虫抵抗性あるいは密度抑制効果は種間で異なるのはもちろんのこと、同一種内でも品種や系統によって違う場合がある。例えば、古くから抵抗性品種の育種が進んでいるサツマイモの場合、抵抗性の大きい農林2、3、5、および10号ではサツマイモネコブセンチュウは全く繁殖しないが、他の多くの品種は好適な寄主である[18]。同様に、対抗植物のマリーゴールドにも品種による差異がみられ[16,26]、アフリカン種(*Tagetes erecta*)のキューピットオレンジやキューピットエローはキタネグサレセンチュウを増殖させる[26]。これらの植物を利用および研究する際には以上のような点に留意し、あらかじめ品種、系統まで明確にしておく必要がある。

一方、第1表はそれぞれの植物の有効な線虫が特定の種類に限られることを示している。一般の圃場では複数の有害線虫の混発は普通にみられる。したがって、

*) 佐野善一(四国農業試験場)
Zen-ichi SANO: Control of plant-parasitic nematodes by crop rotation with antagonistic and non-host plants.

第1表　主要線虫の対抗植物および非寄主植物[a)]

植物名	対象線虫[b)]	植物名	対象線虫[b)]
(イネ科)		(マメ科)	
ギニアグラス	Mi、Mj、Mh	*Cajanus cajan*	Mi
グリーンパニック	Mi、Mj、Mh	*Centrosema pubescens*	Mi
ダリスグラス	Mi、Mj、Mh、Ma	*Clitoria* sp.	Mi
パヒアグラス	Mi、Mj、Mh、Ma	*Crotalaria incana*	Mi、Mj、Mh、Pc
ペレニアルライグラス	Mi、Mh	*C. lanceolata*	Mi、Mj、Mh、Pc
パールミレット	Mi、Mj、Mh	*C. mucronata*	Mi、Mj、Mh、Ma
ウィーピングラブグラス	Mi、Mj、Mh、Ma	*C. nubica*	Mi、Mj
パンゴラグラス	Mi、Mh	*C. retusa*	Mi、Mj、Mh、Pc
ローズグラス	Mj、Mh	*C. spectabilis*	Mi、Mj、Mh、Ma、Pc、Pv
カーペットグラス	Mj、Mh	*C. striata*	Mi
レスクグラス	Mi、Mj、Mh、Ma	*Desmodium tortuosum*	Mi、Mj、Ma
コースタルバーミューダグラス	Mi、Mj、Mh、Ma	*Glycine wightii*	Mi
		Pueraria phaseoloides	Mi
スイッチグラス	Mi、Mj、Mh、Ma	*Stizolobium deeringianum*	Mh
ビッグブルーテム	Mi、Mh	(キク科)	
ブッフェルグラス	Mi、Mh	アフリカンマリーゴールド	Mi、Mj、Ma、Pp
ベイズイグラス	Mi、Mh	フレンチマリーゴールド	Mi、Mj、Mh、Ma、Pc、Pp、Pv
Agropylon trachycaulum	Mi、Mh	メキシカンマリーゴールド	Mi、Mj、Mh
Bromus ciliatus	Mi、Mh	ベニバナ	Mi、Mh
Calamagrostis purpurascens	Mi、Mh	(バラ科)	
		イチゴ	Mi、Mj、Ma
Cenchrus fulua	Mi、Mj、Mh	(ナス科)	
C. grahamiana	Mi、Mj、Mh	トウガラシ(ピーマン)	Mj
Digitaria exilis	Mi、Mh	*Lycopersicon peruvianum*	Mi
D. sanguinalis	Mi、Mh、Ma	(アオイ科)	
Eragrostis lehmanniana	Mi、Mj、Ma	ワタ	Mi、Mj、Mh、Ma
Panicum deustum	Mi、Mh	(ヒルガオ科)	
Pennisetum spicatum	Mi、Mj、Mh	サツマイモ[c)]	Mi、Mj、Ma、Pp
Sorghum vulgare	Mh、Ma	(ウリ科)	
Trisetum spicatum molle	Mi、Mh	スイカ	Mh
(マメ科)		(ヒユ科)	
ラッカセイ	Mi、Mj、Pc、Pp	アオゲイトウ	Mh
サイラトロ	Mi、Mj、Mh、Pp	(ユリ科)	
ハブソウ	Mh、Pp	アスパラガス	Mh、Pc、Pp、Tr

a)：引用文献2)、5)、9)、10)、12)、16)、18)、19)、21)、23)、24)、26)、28)、29)、31)、34)より作成.
b)：Ma-アレナリアネコブセンチュウ、Mh-キタネコブセンチュウ、Mi-サツマイモネコブセンチュウ、Mj-ジャワネコブセンチュウ、Pc-ミナミネグサレセンチュウ、Pp-キタネグサレセンチュウ、Pv-クルミネグサレセンチュウ、Tr-ユミハリセンチュウ.
c)：抵抗性品種.

輪作に際しては、事前の線虫の種類の調査と適切な対抗植物の選定が必要であり、むやみに輪作すると逆に線虫害を増大させる危険性がある。

さらに注意すべき点はレースの存在である。ネコブセンチュウやシストセンチュウでは寄生性を異にするレースの存在が明らかにされ、抵抗性品種利用上の問題となっている。輪作によって線虫防除を行なう場合には、このようなレースの発生と分布について明確にしておく必要があり、それに対応した植物の種類の選定と新たなレースの出現に備えた利用法の確立が求められる。

3．対抗植物等の線虫密度抑制効果

これまでに、マリーゴールド、クロタラリア属の植物、ラッカセイ、一部のイネ科の植物において栽培方法、期間などとネコブセンチュウやネグサレセンチュウの密度抑制効果との関係が研究されている。さらに、国内ではサツマイモの抵抗性品種を輪作に組み入れた試験もかなりみられる[13,38]。

これらの研究によると、キタネグサレセンチュウに対してはマリーゴールドの密度抑制効果は大きく、安定しており、密度は休閑の1/5から1/10以下に低下し、効果も400日以上(4作目まで)持続する。ただし、効果的に密度を低下させるためには最低3ヵ月から4ヵ月の栽培が必要とされている[26,27]。ところが、ネコブセンチュウに対する対抗植物の効果は必ずしも安定しない。すなわち、①効果が非常に高い場合：*Crotalaria spectabilis* 2ヵ月の栽培はサツマイモネコブセンチュウの密度をDBCPやDasanit処理と同程度、すなわち休閑の1/10に低下させ、また後作のオクラにおける密度の回復も薬剤処理区や休閑区よりはるかに遅い[11]、②かなり高い場合：マリーゴールドの3ヵ月栽培は密度を休閑区の1/2に低下させるが、後作スイカにおける密度回復は速い[39]、③休閑をやや上回るか同程度[16,23,36]、④効果は十分でない場合[17]などの報告がある。

対抗植物の防除効果は、①固有の密度抑制力一捕獲作用によるものであれば、一定量の根が一定の時間に取り込み死滅させる線虫の量、②栽培要因（栽培期間や栽植密度等）一線虫に作用する根の量とその分布、および③環境要因（温度や土壌条件等）一好適条件で線虫の活動が盛んであれば寄生量も増加し、高温では消耗による密度低下が加速、によって変化すると考えられる。また、効果の持続性には線虫の増殖率が大きく影響すると思われる。この点に関し、一雌当たりの産卵数が数十個のキタネグサレセンチュウ[20]は、数百個以上のネコブセンチュウに比べて増殖率が低く、そのことがこの線虫で対抗植物の効果が持続しやすい一つの理由とも推察される。いずれにしても対抗植物の線虫防除効果とその持続に関しては、有効利用を図るために解明すべき多くの課題が残されている。

4．線虫防除のメカニズム

ハセンチュウ（*Aphelenchoides*）など食植性と同時に食菌性の性質を持つ種類を別にすれば、植物寄生性線虫は寄主植物が存在しない場合は栄養の摂取ができないため、しだいに体内の貯蔵養分を消耗して死亡していく。輪作の防除効果は一部はこのような消耗による線虫密度の減少による。ただし線虫は長期生存能にすぐれ、寄主を欠く土壌中でも長期間生存するため、簡単に絶滅することはない[14]。対抗植物や抵抗性の植物を栽培すると、線虫密度は一部は前述した餓死によって減少し、一部は植物自身の線虫に対する直接的な作用によって減少する。その作用は大きく二つに分けて考えることができ、一つは根外に殺線虫物質を分泌して根圏の線虫を死滅させる作用で、もう一つは根に侵入した線虫に対して根内で作用するいわゆる捕獲作物的な作用である。

1）根外における作用

アスパラガスのユミハリセンチュウに対する防除効果は、この作用によるとされている。この植物は、根から分泌する低分子量の配糖体と推定される殺線虫性の物質によって線虫を死滅させる[30]。アスパラガスからは、この物質の外にもシスト卵の孵化阻害作用やその幼虫に対する殺虫作用を有する植物生長阻害物質、アスパラガス酸が見出されている[37]。

他の植物については、いままでのところ殺線虫物質が根外に分泌されることを裏付ける結果は得られていない。

2）根内における作用

(1) 殺線虫物質の作用

植物は種々の殺線虫物質を含んでいる。マリーゴールドのα-terthienylは広く知られており[40]、別の対抗植物ウィーピングラブグラスもpyrocatecholを含んでいる[35]。その外にも、アルカロイド類、テルペン類、フェノール類など、様々な殺線虫性の物質が多くの植

物から検出され、線虫抵抗性や密度抑制に重要な働きをしていると考えられている。ただし、これらの物質の存在と植物の線虫密度抑制効果との関連性は、いまだに十分解明されていない。例えば、α-terthienyl は *in vitro* では好気的条件下における近紫外線照射によって活性化され、嫌気的条件下や暗黒条件のもとでは殺線虫効果は低い[1]。キタネグサレセンチュウに密度抑制効果を持つキク科の多くの植物がこの物質または類縁化合物を含むこと[7]や、マリーゴールドの根から分離されたネグサレセンチュウは近紫外線の照射によって急激に死亡していくことから、この物質は根の内部でも殺線虫活性があると考えられている[6]が、光の届かない土壌中の根内における α-terthienyl の活性化のメカニズムについては、いまだに解明されていない[8]。なお、マリーゴールドの根からの拡散物や浸出液には殺線虫効果はなく、根外での効果はないとする見方が一般的である[25,36]。

その他、古くからネコブセンチュウの対抗植物として知られているクロタラリア属の植物は脊椎動物に有毒なアルカロイド、monocrotaline を含み、*in vitro* での殺線虫作用も認められるが、線虫抵抗性や密度抑制効果との関係は否定されている[4]。

(2) 根の組織的変化および線虫の発育

対抗植物や抵抗性植物には、寄生した線虫の正常な発育や繁殖を阻害するさまざまな組織的な変化が現れる。

ネコブセンチュウやシストセンチュウなどの定着性の内部寄生性線虫は、寄生した根の中心柱に形成される特殊な「摂食の場」が必要であり、それから栄養をとって発育、繁殖する。ネコブセンチュウの場合は巨大細胞、シストセンチュウではシンシチウムと呼ばれ、いずれも多核の大型の細胞である。ところが、サツマイモネコブセンチュウの対抗植物、ラッカセイでは線虫が侵入した根の細胞が肥大することはなく、線虫周辺の細胞に速やかな壊死が起こる[33]。このようないわゆる過敏感反応はマリーゴールドでも見られるし、サツマイモ[22]やダイズ[3]など抵抗性の作物にも広く知られた現象である。サイラトロ（マメ科の飼料・被覆作物）では、巨大細胞が形成されるが、十分に発達することなく途中から退化していく。このような植物では線虫はまったく発育できないか、発育の途中で死亡する。*Crotalaria spectabilis* の場合は様相が異なり、発達した巨大細胞が形成され、維持されるにもかかわらず、寄生した線虫は生殖巣の成長がほとんどなく、第3期幼虫への脱皮も起こらない。一方、ホウキモロコシの例では線虫は成虫まで発育するにもかかわらず、ほとんどの個体が雄成虫に発育するため増殖しない[32,33]。

以上のように、線虫と植物の組み合わせによって線虫の反応は一様ではないが、これらの植物においては、侵入した線虫は餓死あるいは次項で述べるファイトアレキシンの作用で死滅し、ある場合は栄養分の不足、特に生殖器官の成長や脱皮に関連した物質の不足などによって正常な発育ができず、繁殖も起こらないため、結果的に線虫密度が低下すると考えられる。

(3) ファイトアレキシンの生成

これまで、作物のネコブセンチュウやシストセンチュウに対する抵抗性の機構に関連して生長調節物質、アミノ酸類、フェノール類の関与に注目した多くの研究が行なわれてきたが、最近線虫抵抗性がファイトアレキシンの生成によることを示す有力な結果が報告されている[41]。スクリブナーネグサレセンチュウ(*P. scribneri*) が寄生したライマメ（*Phaseolus lunatus*）において comestrol および psoralidin の集積が、サツマイモネコブセンチュウの寄生した抵抗性ダイズ、センテニアルおよび抵抗性のワタではそれぞれ、glyceollin と terpenoid の集積が明らかにされている。これらの例では、ファイトアレキシンが効果的に作用するための3条件、すなわち、適当な生成(集積)の時間、適当な集積の場および十分な殺虫あるいは発育阻害効果についてさらに検討すべき点が残されているが、ファイトアレキシンの生成は線虫抵抗性発現の重要なメカニズムと考えられている。

5．おわりに

これからの線虫防除は、ますます非農薬的な方向が強まってくると予想されるが、そうした流れの中で、以上述べてきた対抗植物や抵抗性作物の重要性が一段と高まってくると考えられる。しかし、わが国のような集約的な農業には、一般に収益性の低いこのような植物は単独では取り入れにくいことも事実である。土壌生態系のバランスの改善、有機物付与等の多面的な効果を評価するとともに、総合的な防除対策の中に生かしていくことが今後の課題と思われる。

引用文献

1）Bakker, J., Gommers, F. J., Nieuwenhuis, I. &

WYNBERG, H. (1979) J. Biol. Chem. **254**, 1841-1844.
2) DAULTON, R. A. C. & CURTIS, R. F. (1963) Nematologica **9**, 357-362.
3) DROPKIN, V. H. & NELSON, P. E. (1960) Phytopathology **50**, 442-447.
4) FASSULIOTIS, G. & SKUCAS, P. G. (1969) J. Nematol. **1**, 278-288.
5) 五味美知男・千本木市夫 (1989) 関東病虫研報 **36**, 209-211.
6) GOMMERS, F. J. & GEERLINGS, J. W. G. (1973) Nematologica **19**, 389-393.
7) GOMMERS, F. J. & HOLT, D. J. M. VOOR IN'T (1976) Netherl. J. Pl. Pathol. **82**, 1-8.
8) GOMMERS, F. J. (1981) Helminth. Abstr., Ser. B **50**, 9-20.
9) GOOD, J. M., MINTON, N. A. & JAMORSKI, C. A. (1965) Phytopathology **55**, 1026-1030.
10) HAROON, S. & SMART, G. C., JR. (1983) J. Nematol. **15**, 649-650.
11) HUANG, C. S., TENENTE, R. C. V., DA SILVA, F. C. C. & LARA, J. A. R. (1981) Nematologica **27**, 1-5.
12) 一戸 稔 (1980) 北日本病虫研報 **31**, 1-8.
13) 稲垣春郎・百田洋二(1983)関東病虫研報 **30**, 183-184.
14) 石橋信義・近藤栄造 (1974) 日線虫研誌 **4**, 1-10.
15) 弥富喜三・西澤 務(1959)応動昆大会講要 昭34 17.
16) 古賀成司・古閑孝彦 (1981) 熊本農試研報 **7**, 51-90.
17) 小林義明 (1974) 関東病虫研報 **21**, 147-148.
18) 近藤鶴彦 (1972) 日線虫研誌 **2**, 16-19.
19) LINDE, W. J. VAN DER (1956) Nematologica **1**, 177-183.
20) MAMIYA, Y. (1971) Nematologica **17**, 82-92.
21) MCGLOHON, N. E., SASSER, J. N. & SHERWOOD, R. T. (1961) North Carolina Agric. Expt. Sta., Tech. Bull. **148**, 39pp.
22) 溝上淳爾 (1949) 九農業試研究成果発表会 **1**, 19-20.
23) MURPHY, W. S., BRODIE, B. B. & GOOD, J. M. (1974) J. Nematol. **6**, 103-107.
24) 農林水産技術会議事務局編 (1984) 地力維持・連作障害克服を基幹とする畑地新管理方式の開発に関する総合研究. 研究成果 **155**, 216. pp.
25) OMIDVAR, A. M. (1961) Nematologica **6**, 123-129.
26) 大林延夫・近岡一郎 (1973) 神奈川園試研報 **21**, 91-102.
27) OOSTENBRINK, M., KUIPER, K. Z. & S'JACOB, J. J. (1957) Nematologica **2**, 424-433s.
28) PEACOCK, F. C. (1957) Nematologica **2**, 76-84.
29) POTTER, J. W., TOWNSHEND, J. L. & DAVIDSON, T. R. (1969) Nematologica **15**, 29-34.
30) ROHDE, R. A. & JENKINS, W. R. (1958) Univ. Maryland Agric. Expt. Sta. Bull., **A-97**, 20pp.
31) 佐野善一・中園和年・荒城雅昭 (1982) 九病虫研会報 **28**, 224.
32) 佐野善一・中園和年・荒城雅昭 (1983) 九病虫研会報 **29**, 132-136.
33) 佐野善一・中園和年 (1986) 日線虫研誌 **16**, 48-55.
34) SASSER, J. N. (1954) Univ. Maryland Agr. Exp. Sta. Bull. **A-77**, 31pp.
35) SCHEFFER, F., KICKUTH, R. & VISSER, J. H. (1962) Z. PflKrankh. Bodenk. **98**, 114-120.
36) WINOTO SUATMADJI, R. (1969) *Studies on the effect of* Tagetes *species on plant parasitic nematodes.* H. Veenman & Sonen N. V., Wageningen, 132pp.
37) 高杉光雄・戸田久之・高杉百合子・正宗 直・氣賀澤和男 (1977) 北農試研報 **118**, 105-111.
38) 上田康郎・小川 奎・千葉恒夫・渡辺 健 (1986) 関東病虫研報 **33**, 229-230.
39) 上村道雄 (1979) 農及園 **54**, 1503-1508.
40) UHLENBROEK, J. H. & BIJLOO, J. D. (1958) Rec. Trav. chim. Pays-Bas **77**, 1004-1009.
41) VEECH, J. A. (1982) J. Nematol. **14**, 2-9.

線虫防除における有機物の効果

現今、線虫防除の主流をなす殺線虫剤は、しばしば土壌処理後の密度回復が急激で農業現場の悩みの種となっている。密度の急激な復元には、連作に伴う線虫生息部位の深まりやくん蒸剤の処理法の不備ないし効果の限界[23]、あるいは、天敵微生物相への悪影響[20]等の関連が考えられる。有機物の利用はこのような状況における一つの打解方策ともいえる側面をもつ。

一般に、土壌に施された有機物は植物養分の補給源、土壌の物理・化学的性質の改善、土の微生物相とその活性の維持増進等の効果を与えるといわれる[12]。ここでは、我が国の線虫防除における有機物利用の歴史を概観し、線虫防除における有機物の機能について考えてみたい。

1．我が国における有機物の利用と線虫防除効果

我が国の線虫防除における有機物利用の歴史はかなり古い。1915年、堀正太郎は、当時関東以北で猖獗をきわめたダイズ嫌地病の病原がシストセンチュウの1種であることを初めて報告した中で、被害防止のため窒素肥料（石灰窒素）の施用を推奨した[7]。また、1941年の論稿の中では、クワの線虫防除に堆肥の利用を勧めたと記し、野津によるクワの線虫防除におけるその実証を高く評価している[8]。第1表に有機物の施用例と対象線虫および効果を年代順にまとめて示した。

野津は1933年（昭和8年）から農林省（当時）の指定試験としてクワの線虫（ネコブセンチュウ）の防除に関する研究を行い、広範にわたる基礎的、先駆的成果を残した[25]。この試験における堆肥の効果は土性の改変による線虫の移動・行動の阻害にあると結論された（後述）。

以後の研究は第二次世界大戦の終了まで空白であった。第1表から分かるように、線虫防除試験に利用された有機物は初期段階では堆肥ないし厩肥であり、近年になってはコンポスト、牛糞、鶏糞、バーク堆肥、緑肥、キャベツ葉、マノン有機堆肥等のいわゆる有機質資材、米ぬか、ペプトン、グルコース等のほか、動物質資材として、羊毛堆肥、蒸製蹄角粉、乾血粉末などである。試験がなされた土壌はいずれも線虫の被害が出やすいとされる砂土、砂壌土、火山灰土（黒ボク土）となっている。防除対象線虫はネコブセンチュウ、ダイズシストセンチュウおよびネグサレセンチュウが主体となっており、作物としては、かつて最重要作物であったクワ、ダイズ、サツマイモを始めとし、近年になっては商品作物としての重要性のゆえに各種の葉根菜および果菜類が対象となっている。施用量は研究者により区区であり、10a当たり最低0.5tから何等かの効果が出るように見受けられる。ある程度の安定した効果は資材の種類にもよるが、おしなべて1t以上を要し、作付けごとの連用が基本と見られる。

生育・収量に対する効果は資材、作物および線虫による特徴があり、多くの場合、作物の生育・収量は増加している。中には、乾燥鶏糞（0.5t）の施用によりダイコンの岐根が増え、上物率が減った例もある[29]。このことはダイコン、ニンジン、ゴボウ等のような、きれいな根が収穫の対象となる作物では特に施用上の工夫（有機物の種類、量、時期）が必要なことを示している。一方、線虫の土壌中密度や寄生度ないし被害度等に対する効果は変動が大きく、作物の生育ないし収量が増加したときでも必ずしも明瞭でない場合が多い。このような変動の要因として試験圃場内あるいは試験区内の線虫の分布と密度の不均一性（偏り）、土壌試料のサンプリング法の問題も関係していると思われる。この問題はさておき、井上によれば厩肥の施用により、ダイズシストセンチュウの寄生に伴うダイズの黄変症状は軽微となり、施用量の増加につれて症状の現れる時期がおくれ、草丈、子実重とも増加したが、同時にシストの数も増えたことから、厩肥の効果は線虫に対する密度抑制ではなく、寄主植物に対する肥料的条件の改善にあるとされた[9]。しかし、同じダイズシストでありながら、関谷らの試験ではダイズ連作の一定段階ではダイズの生育・収量増とともに、シスト数の減少が示されている[28]。

同様の効果は、ネコブセンチュウでもまたネグサレセンチュウでも見られ（第1表）、有機物が直接的にせよ間接的にせよ、土壌中の線虫生存に対して抑圧的に働くことは明らかである。例えば、古賀によれば、水田転換畑における線虫の耕種的防除技術として夏季

*）中園和年（九州農業試験場）
Kazutoshi NAKASONO: Effect of organic materials on soil nematodes.

第1表　我が国における有機物による線虫防除試験概要

有機物の種類	施用量 (t／10a)	試験条件	土壌型	対象線虫	作物	効果		文献
						生育・収益	線虫密度・発病度	
1）腐熟堆肥	3.8、7.5	枠・圃場	砂土	ネコブセンチュウ	クワ	枝条増	侵入・寄生虫数減	野津[25]
2）厩肥	0.9～7.5	圃場	砂壌土	ダイズシストセンチュウ	ダイズ	草丈・子実増	シスト数増	井上[9]
3）堆肥＋硫安	1.9	圃場	火山灰土	同上	同上	草丈・子実増	シスト数減	関谷ら[28]
または石灰窒素						根瘤数増	(連作で増)	
4）堆厩肥	1.2、2.4	圃場	黒色火山灰土	ミナミネグサレセンチュウ	サツマイモ	いも収益増	発病度減	後藤(重)[6]
5）粗堆肥・厩肥	0.6～2.3	圃場	火山灰含安山岩堆壌土	同上	ジャガイモ	いも収益増	発病度の差なし	後藤・大島[5]
6）完熟堆肥	9	圃場	火山灰壌土	サツマイモネコブセンチュウ	キュウリ、サツマイモ、アカクローバー	―	圃場密度減、雌の産卵数増	石橋[10]
7）稲わら堆肥	1	圃場	火山灰土	キタネグサレセンチュウ	ダイコン	無増収	年次間の密度増抑	近岡ら[2]
麦わら堆肥	1	〃	(多腐植質)		スイカ(裏作)	〃	制、自活性線虫増	
おが屑堆肥	1	〃			キャベツ(裏作)	〃		
コンポスト	1	〃				〃		
牛糞	1	〃				減収		
乾燥人糞	1	〃				〃		
8）脱水豚糞	0.5～1	圃場枠＋	黒色火山灰土	サツマイモネコブセンチュウ、ジャワネコブセンチュウ	無寄主	―	密度の激減	古賀[12,13]
緑肥	0.5	堪水処理			ナス、ホウレンソウ	収益増	密度の激減	
稲わら＋石灰窒素	2.7+0.3	(2ヵ月)			ニンジン		(1～2作で復元)	
ペプトン	2.4							
グルコース	2.5							
9）乾燥鶏糞	1(毎作)	ワグネル	黒色火山灰土	キタネグサレセンチュウ	インゲン(初作)	―	3作目で密度減	近岡[3]
牛糞	1(毎作)	ポット			キャベツ(2作)		効果なし	
					トマト(3作)			
10）バーク堆肥	3.5	圃場	―	ナミイシュクセンチュウ、ユミハリセンチュウ	ツツジ	生育増	ナミイシュク：密度減	山本[31,32]
生わら	2	〃				普通		
おが屑	3.5	〃				普通	ユミハリ：密度増	
11）バーク堆肥	5	圃場	―	ナミイシュクセンチュウ ナガイモユミハリセンチュウ	ツツジ	生育増	密度増加	山崎ら[33]
12）鶏糞＋苦土石灰	0.5+0.2	圃場	淡色黒ボク土	キタネグサレセンチュウ	ダイコン	岐根多発	効果なし	千本木ら[29]
乾燥鶏糞	0.5	(一部3			トウモロコシ	やや増収	2～3年密度減	
鶏糞＋HSC-1	0.5+0.2	年連用)			(裏作)	増収	効果なし	
マノン有機堆肥	0.5					増収	密度抑制、被害度減	
同上＋石灰窒素	0.5+0.1					〃	密度抑制	
蚕糞	0.2					岐根多発	同上	
13）羊毛堆肥	各0.25～	ポット	―	サツマイモネコブ、キタネグサレセンチュウ	キュウリ	―	寄生度低下、細菌増	中込・
鶏糞	0.75				トマト	―	同上	宮川[21]
汚泥							効果なし	
蒸製蹄角粉							ネグサレには無効	
乾血粉末							〃	
14）のこ屑牛糞	2.5、5、10	ワグネル	黒色火山灰土	サツマイモネコブセンチュウ	トマト	生育増	寄生度やや減、被害度減	中園[22]
堆肥(完熟)		ポット						
15）稲わら堆肥	1	圃場	黒色火山灰土	キタネグサレセンチュウ	ダイコン	―	密度・被害指数減	大林[26]
おが屑堆肥	1	(3年連					〃	
コンポスト	1	用)					〃	
米糠	(1～2g)	腰高シャーレ					効果顕著	
その他								

2ヵ月の湛水だけでは十分でなかったネコブセンチュウの防除効果が脱水豚糞等の0.5t以上を併用処理することで飛躍的に高まった[13,14]。一方、大林によれば各種有機物の施用による三浦半島のキタネグサレセンチュウの防除効果は、薬剤処理のような劇的な密度の低減ではなく、緩慢な効果であり、高密度の線虫防除よりも薬剤処理後の密度回復の抑制にその本領があるという[26]。また、山本によれば、ツツジのナミイシュクセンチュウの防除には粗大有機物、特にバーク堆肥（3.5t／10a）の施用が極めて有効であったが、混生するユミハリセンチュウはかえって増殖した[31,32]。有機物の効果にも線虫の種類との関連性があることを示す事例である。

以上のように見てくると、有機物の線虫防除効果は単に有機物と線虫の間の1対1の対応関係ではないことが推察され、その効果は各種の要因と条件によって定まる総合的な結果といえそうである。

2．有機物の線虫密度抑制および被害軽減の機作

有機物の線虫防除効果に関する解析的な研究は、我が国ではほとんどない。ここでは諸外国の報告も参照しながら問題点を以下のように整理してみた。

1）線虫の移動・行動の阻害による効果

既に述べたとおり、野津は堆肥の施用によりクワのネコブセンチュウ防除に好結果を得た[25]。実験の一部をかいまみると以下の通りである。砂土と堆肥の混合比（重量比）を種々にかえた試験枠の中心点にネコブセンチュウの第2期幼虫を接種し、15cmの距離に植えたキュウリの根こぶ着生数を11日後に調べたところ、砂土10に対する堆肥の割合が2以上では零、1以下ではその割合が小さくなるほど根こぶ数は増加した。同様の試験によるネコブセンチュウの移動距離も堆肥の混合比が小さくなるほど長くなった。本線虫の生存率に対する堆肥の施用効果はなかったこと、および幼虫の移動に最適の土壌粒径組成（0.2～0.4mm）があったことから、砂土のクワにおける堆肥の効果は、土性の改変による線虫の行動阻害が主要な機作であろうと結論された。他の土壌型においても同様の効果があるかどうかについては、残念ながらいまだ研究事例がない。

2）天敵微生物および自活性線虫の増殖による効果

土壌線虫の天敵としては、小はウイルスから糸状菌、細菌、そして大は昆虫類（トビムシ、ハエの幼虫）まで多種多様である[24]。LINFORDらは、ハワイのパイナップル栽培で問題の大きいネコブセンチュウの防除に、パイナップルと牧草（*Panicum* 属）の生茎葉および砂糖を土壌施用したところ（室内試験）、12週間後のネコブセンチュウ密度が極めて効果的に減少した。同時に、有機物施用区では、腐食性・食細菌性線虫（自活性線虫）と捕食性線虫の密度が高まり、土壌生息性ダニ類の増殖もみられた。一方、土壌中の植物片や線虫の遺体からは多くの線虫捕食菌類（*Arthrobotrys oligospora*、その他）が検出された[16]。以上のことから、彼らは、本試験の有機物施用は糸状菌や細菌類の増殖を促し、これらを餌とする自活性線虫の増殖、線虫捕食性のダニ類や菌類の増殖と活性の増大という食物連鎖の中で、ネコブセンチュウの密度が抑えられたと考察した。この研究に刺激されて、有機物の施用による線虫天敵など各種微生物および自活性線虫の増殖と遷移、それに伴う捕食菌類の活性の増大などに関する数多くの研究が生まれた（例えば、COOKE[4]）。

以上のように、有機物の土壌施用には各種土壌微生物や小動物の増殖を促し、線虫の天敵微生物の活性を高めることに一つの大きな機能があるとみられる。また、増殖した自活性線虫と植物寄生性線虫との植物根面での生態的拮抗関係も観察されている[11]。さらに、各種微生物の培養濾液が殺線虫性をもつことも知られている[18]。

3）土壌中における分解産物の殺線虫効果

植物の含有する成分には殺線虫性を帯びるものがあり、代表的なものとしてマリーゴールドの α-terthienyl が知られている。これらは *in vitro* での効果はあっても *in vivo* では効果を生じないものが多い。ここではそれらについては省略し、土壌中における分解産物の殺線虫効果にふれる。

SAYREらは、土壌施用により線虫密度抑制効果が知られるライムギとチモシーの茎葉を室内および圃場条件の土壌中で腐敗分解させ、所定の方法により分解産物を抽出し、分画した。各画分のサツマイモネコブセンチュウ第2期幼虫およびキタネグサレセンチュウに対する殺線虫力を検定したところ、Rf値が0.45～0.58の画分が強い殺線虫効果を示した。この画分の分解産物は酪酸と同定され、pH4.0で効果が大きく、pH7.0ではほとんど失効した。面白いことに自活性線虫に対する殺線虫力は微弱であった[27]。家禽や家畜類の糞の土壌施用効果も分解生成される低級脂肪酸やフェノール類の殺線虫作用に負うところが大きいようである[1]。

4）作物の線虫抵抗性を高める効果

VAN DER LAAN によれば、堆肥または厩肥施用区のジャガイモにおけるシストセンチュウの根への侵入寄生虫数は、化学肥料区に比べて少なく、侵入虫の発育が遅れ、雄虫の出現率が著しく高まった[30]。これは抵抗性品種でみられる現象に類似し、有機物の施用が作物の生理的条件に影響し、線虫抵抗性が向上したためと考察された。

5）植物の生育促進と被害軽減の効果

以上に述べた有機物施用効果の他に、最終的に無機化した窒素その他の成分が栄養素として植物生育の増進に役立つことには疑問の余地がない。著者らの研究室が行ったトマトのネコブセンチュウ加害に対する厩肥施用の効果は明瞭であった。すなわち、線虫無接種条件の無厩肥区におけるトマトの地上部生育量（生体重206g）＝100に対する線虫接種条件（16.5頭／1 ml土壌）の生育量は、無厩肥区では70に減じたが、厩肥区（10t／10a）では127となり、無厩肥の無線虫区よりもなお大きかった[22]。根に対する線虫の寄生度に大差はなかったので、施用した厩肥の効果はトマトの生育増進に寄与したものと考えられる。

この試験で注意を引いた現象として、地下部重の全生体重（地上部＋地下部）に対する割合が厩肥無施用区に比べ施用区で小さかったことが挙げられる。一般にネコブセンチュウの密度が高いほど根こぶ量は増大し、根重量も増すが、この試験ではほぼ同じ線虫寄生度であっても厩肥の施用によって根こぶの重量が軽減されることが示された。また、根の細根が増えることも観察された。松口・新田は、堆厩肥による連作障害軽減効果は根圏微生物生態の改善、病害抑止力の増大、根群発達促進、根活力増大などの根圏生態に対する作用によるものであると主張している[19]。著者らの試験も根の機能増進と厩肥効果との関連を示すものと思われ[22]、有機物の線虫防除効果はなお興味深い課題を残している。

おわりに

有機物の線虫防除効果は決して劇的な抑圧力ではなく、多分に遅効的、総合的である。有機物の効果を過信することもいましめねばなるまい[15]。最近、連作圃場で知られている有害線虫の密度減衰現象等をも含め、今後、解析的、かつターゲットを絞った研究が必要であろう。

引用文献

1）BADRA, T., SALEH, M. & OTEIFA, B. A. (1979) Revue Nématol. **2**, 29-36.
2）近岡一郎・大林延夫・推名清治（1971）神奈川農試共研報 **2**, 1-50.
3）近岡一郎・竹沢秀夫（1978）関東病虫研報 **25**, 127.
4）COOKE, R. C. (1962) Ann. Appl. Biol. **50**, 507-513.
5）後藤 昭・大島康臣（1965）農林省指定試験（病害虫）**5**, 1-77.
6）後藤重喜（1964）宮崎農試報 **5**, 1-121.
7）堀正太郎（1915）病虫雑 **2**, 927-930.
8）堀正太郎（1941）病虫雑 **28**, 704-711.
9）井上 寿（1958）北日本病虫研報 **9**, 89-90.
10）石橋信義（1970）応動昆 **14**, 127-133.
11）ISHIBASHI, N. & KONDO, E. (1988) J. Nematol. **21**, 567.
12）甲斐秀昭・橋本秀教（1976）土つくり講座 III, 農文協, 東京, 206pp.
13）古賀成司（1976）九州農業研究 **38**, 112.
14）古賀成司（1976）九病虫研会報 **22**, 126-130.
15）駒田 旦（1983）関東病虫研報 **30**, 1-9.
16）LINFORD, M. B., YAP, F. & OLIVEIRA, J. M. (1938) Soil Sci. **45**, 127-140.
17）LINFORD, M. B. & YAP, F. (1939) Phytopathology **29**, 596-609.
18）MANKAU, R. (1969) Phytopathology **59**, 1170.
19）松口龍彦・新田恒雄（1988）土肥誌 **59**, 1-11.
20）三井 康（1972）日線虫研誌 **1**, 25-29.
21）中込暉雄・宮川寿之（1986）関西病虫研報 **28**, 78.
22）中園和年（1989）日線虫研誌 **19**, 38-45.
23）中園和年・古賀成司（1991）日線虫研誌 **21**, 49-52.
24）西澤 務（1984）植物防疫 **38**, 125-131.
25）野津六兵衛（1940）島根蚕試特報 94pp.
26）大林延夫（1989）神奈川園試研報 **39**, 1-90.
27）SAYRE, R. M., PATRICK, Z. A. & THORPE, H. J. (1965) Nematologica **11**, 263-268.
28）関谷一郎・早河広美・呉羽好三・柳 武・山岸義男（1959）長野農試報 **2**, 157-171.
29）千本木市夫・千吉良律治・高橋哲夫（1984）関東病虫研報 **31**, 183-185.
30）VAN DER LAAN, P. A. (1956) Nematologica **1**, 112-115.
31）山本敏夫（1978）園芸学会東海支部シンポ資料 **24**, 44-46.
32）山本敏夫（1990）植物防疫 **44**, 191-195.
33）山崎和雄・高橋栄治・岡部 誠・相原孝雄・湯原 巌（1980）関東病虫研報 **27**, 176-177.

線虫寄生菌の生態とその利用*

線虫寄生の糸状菌に関する数多い報告によれば、線虫の天敵微生物の種類は約150種に及ぶ。これら糸状菌は線虫の発育期あるいは寄生の方法により、外部寄生菌、内部寄生菌、シスト寄生菌、卵寄生菌等に分けられる。分類に関してはCOOKEとGODFREYにより整理された[6]が、その後属名が変更されたものもある。

1．蠕虫型線虫寄生菌

卵・シスト以外の発育期に寄生する菌で捕食菌と総称され、BARRON[3]、GRAY[11, 12]らの総説がある。

1）分類

(1) 外部寄生菌

ほとんどの菌がZygomycetes（接合菌類）とHyphomycetes（不完全糸状菌綱）に属し、線虫を捕捉する器官を形成する。捕捉器官は、(a)菌糸のある部分の表面に粘着性をおびる、(b)粘着性の分岐した菌糸、(c)粘着性の網状の菌糸、(d)粘着性の有柄あるいは無柄の球、(e)収縮する環、(f)収縮しない環の6群に分けられる。菌の種類によっては(d)と(f)を形成する。外部寄生菌について国内では田村[49]、三井[21]の総説がある。

(2) 内部寄生菌

この菌には多くの種類があるが次の3群に分けられる。(a)被嚢を形成するChitridiomycetes（ツボカビ綱）（*Catenaria*等）とOomycetes（卵菌綱）（*Myzocytium*）、(b)分生子が付着するDeuteromycotina（不完全菌類）（*Verticillium*、*Cephalosporium*、*Meria*）とBasidiomycetes（担子菌類）（*Nematoctonus*）、(c)分生子が線虫に摂食される（*Harposporium*）。これらの菌類は、線虫体内で増殖し、土壌中では分生子、厚膜胞子、遊走子嚢で生存しているものが多い。

日本国内では次の種類が検出されている。

外部寄生菌としては捕捉器官が網状：*Arthrobotrys cladodes* var. *macroides*、*A. clavispora*、*A. conoides*[34]、*A. doliformis*、*A. musiformis*、*A. oligospora*、*A. polycephala*、*A. superba*、*A. thaumasia*[34]、*A. vermicola*、*Monaclosporium cystosporum*、*M. eudermatum*、*M. reticulatum*、*M. salinum*；分枝状：*A. ellipsospora*[54]、*Acaulopaga pectospora*[24]、*M. cinopagum*、*M. gephylopagum*；球型：*A. haptotyla*、*A. pauca*、*A. asthenopaga*、*M. drechsleri*、*M. ellipsosporum*[53]、*M. mammillatum*、*M. mutabilis*；収縮環：*A. anchonia*、*A. brochopaga*、*A. dactyloides*、*M. aphrobrochum*、*M. bembicodes*、*M. doedycoides*；非収縮環：*Dactylella leptospora*；球型・非収縮環：*A. candida*。

内部寄生菌では*Euryancale sacciospora*[26]、*E. mariospora*[26]、*Goninochaete horridula*[27]、*G. pyriforme*[40]、*Haptoglossa heterospora*[25]、*Harposporium anguillulae*[37]、*H. subliforme*[43]、*H. diseraeum*[42]、*H. oxycoracum*[45]、*Meria coniospora*[39]、*Meristacrum astenospermum*[27]、*Zygnemomyces echimulatus*[27]、*Nematoctonus pachysporus*[41]、*Verticillium sphaerosporum* var. *bispora*[55]。

2）分布および生態

(1) 外部寄生菌

植生（作物）と菌の分布：外部寄生菌の中で検出頻度の高い種は、*Arthrobotrys oligospora*、*Monacrosporium eudermatum*、*M. cytosporum*、*A. dactyloides*、*M. ellipsosporum*である[21]。捕捉器官別による検出頻度は畑作土壌では、網状菌が普遍的で、ついで収縮環菌・球型菌であり、その他の菌はまれである。ラッカセイの根から捕捉器官が不明瞭で分生子を作らない菌の検出率が高かったが未同定である。ラッカセイ、サトイモ、サツマイモ、陸稲等の連作圃場における捕食菌の種類および検出頻度は作物間の差異がなく、またトウモロコシ、バレイショ、ダイズ、コムギ、ヒエ、ナタネ等の作付圃場間では、堆肥が施用されているトウモロコシ、バレイショ圃場で検出頻度が高かった。火山灰土壌のラッカセイ圃場での検出頻度は圃場ごとに異なっていた。キュウリ、トマトの施設栽培土壌における捕食菌の種類、検出頻度はともに露地畑土壌よりも高く、これは施設栽培土壌には多量の堆肥が施用されているためと考えられる。果樹園土壌の捕食菌の種類は一般の畑土壌よりも多く、モモ園から10種、ミカン園から11種が検出された。ミカン園土壌での捕食菌の種類別の検出圃場率は網状菌がpHの低い園と高い園で共に高く、球型菌はpHの低い園、収縮環菌は中間のpHの園で高かった[21]。

*）三井 康（北海道農業試験場）
Yasushi MITSUI: Fungal parasites of nematodes.

森地における捕食菌は雲仙岳および鶏頂山では収縮環菌（*M. bembicodes*）と球型菌（*M. ellipsosporum*）が広く分布し、奥日光では収縮環菌（*A. dactyloides*）が広葉樹林相にのみ分布し、球型菌および網状菌は広葉樹林と針葉樹林相に分布していた。十和田においては、分枝状菌（*M. cinopagum*）と球型菌の分布が広く、他の菌はまれに検出された[21]。

土壌中の捕食菌の分布は、キタネコブセンチュウが発生しているラッカイ圃場では、細根の分布が多く線虫密度が高い場所で検出頻度が高く、また捕食菌検出頻度の高い区ではキタネコブセンチュウの増殖率が低かった[22]。施設栽培土壌では、自活性線虫密度が高い施設で捕食菌量が多く、ネコブセンチュウ密度は低かった[19]。またマツノマダラカミキリの蛹室内からマツノザイセンチュウに寄生する捕食菌4種（*Arthrobotrys* sp.、*A. ellipsospora*、*Dactylaria polycephala*、*Dactylella leptospora*）が検出されている[20, 50]。

培養性質と捕食活性：捕食菌の培養は合成培地でも可能であり、菌糸生育速度は網状菌、収縮環菌、球型菌の順に速い。糖類の利用を蔗糖と比較すると、リグニンでは供試した8菌種全てが生育不良であった。収縮環菌（*A. dactyloides*、*A. brochopaga*）は澱粉、カルボキシメチルセルローズで良好であり、ペクチンでの生育は収縮環菌および球型菌（*M. ellipsosporum*）は蔗糖と同程度であったが、網状菌（*A. oligospora*、*A. superba*、*M. eudermatum*、*A. musiformis*、*M. cinopagum*）は劣った[21]。

培地のpHによる菌糸の生育は、クエン酸緩衝液と燐酸緩衝液で異なっていた。クエン酸緩衝液のpH 3～7では*A. oligospora*の菌糸生育と捕捉器官形成はpH4.2とpH7.0で良好であり、*M. ellipsosporum*はpH3.6～4.2で菌糸生育・器官形成とも良好であった。しかし、*M. eudermatum*と*A. dactyloides*は菌株により、pHの菌糸生育と捕捉器官形成に及ぼす影響が異なっていた。また*A. dactyloides, A. brochopaga, M. ellipsosporum*の捕捉器官は線虫が存在すると、分生子から形成した[21]。

捕捉器官形成適温は捕食菌の種類により異なり、*A. dactyloides*は菌糸生育適温と一致し、27℃であったが、*A. conoides*および*M. ellipsosporum*では菌糸生育適温より低く、前者は*Ditylenchus destructor*の存在下では25℃、*Pratylenchus penetrans*の存在下では20℃であり、後者は両線虫の存在下で共に25℃であった[21]。

捕捉器官の形成要因：多くの捕食菌は線虫の存在により捕捉器官を形成し、その刺激物質は"Nemin"と呼ばれ、バリンと結合したdipeptideの化合物である。線虫を入れた液中で線虫種類間に差がない例[48]や差がある例[21]もあるが菌の栄養条件には影響されない[23]。またレクチンは*A. dactyloides*の捕捉器官形成を促進する。

試験管内での線虫捕捉活性は菌と線虫との組み合わせにより異なり、*A. conoides*と*A. dactyloides*の捕捉活性は*D. destructor*で最も高く、次いで*Meloidogyne incognita*、*Aphelenchoides besseyi*、*P. penetrans*の順であったが、*M. ellipsosporum*は*M. incognita*に対し最も高かった。捕捉器官には線虫を捕捉する物質があり、分枝状菌（*A. pectospora*[44]）や収縮しない環（*D. leptospora*）の内側にも認められ[38]、レクチンと線虫体表面の糖質[56]や蛋白質との関連も調査されている。

(2) 内部寄生菌

内部寄生菌で植物寄生性線虫への寄生は次の種類で知られている。*Catenaria vermicola*は3種のシストセンチュウのほか11種の植物寄生性線虫に寄生する[9]。また*C. anguillulae*は*Xiphinema rivesi*、*X. americanum*を含む13属の種に寄生する[13]。*Hirustella rhossiliensis*は*Heterodera*の3種の他、*Criconemella xenoplex*[14]、*X. diversicaudatum*[5]、*D. dipsaci*、*M. incognita*[4]に寄生し、線虫密度に依存している。国内では*Heterodera* sp.から*Hirustella* sp.が検出された[32]。*Harposprium anguillulae*は*Ditylenchus*、*Aphelenchoides*に、*H. oxycoracum*は後者に寄生する。*Cephalosporium balanoides*、*M. coniospora*は普遍的に検出されている。*M. coniospora*[39]、*H. anguillulae*[37]の分生子は粘着性物質を分泌し、線虫体表皮から菌糸が侵入する。

2．卵およびシスト寄生菌

*Heterodera*属や*Globodera*属のシストあるいは*Meloidogyne*属の卵から多くの種類の菌が分離され、これらの菌の一部は雌成虫および卵に対し寄生性がある[30, 52]。*H. glycines*のシストにコロナイズしている菌には多くの種類があり、地域によって異なっている。米国のアーカンソー、フロリダ、ミシシッピ、ミズーリ州において、全州から分離された菌は*Fusarium*、

Gliocladium、*Neocosmospora* および *Stagonospora* であり、州によっては *Chaetomium*、*Codinaea*、*Heterderae*、*Exophiala pisciphila*、*Thielavia*、*Verticillium lamericola* および"black yeast"が検出されている[28]。*G. rostochiensis* および *G. pallida* についてはヨーロッパ、ペルー等で調査されている[8,31]。

1）卵寄生菌

Fusarium spp.および *Cephalosporium* spp.が卵に寄生することが LYSEK (1963) によって初めて報告されて以来、*V. chlamydosporium*、*V. bulbillosum*、*Mortierella nana*、*Paecilomyces lilacinus*、*Acremonium bacillosporum* および *Helicoon furinosum* 等の報告がある。その後、各種のネコブセンチュウ、シストセンチュウ卵の寄生菌が報告され、*P. lilacinus* は *M. incognita*、*G. rostochiensis*、*Nacobbus* sp.に対し寄生性が高く、*Tylenchulus semipenetrans*、*M. incognita* に対する寄生機構も調査された[16]。*H. glycines* から分離された *V. lamellicola*、*V. leptobactrum*、*P. macrostoma*、*P. multirostrata* は *M. arenaria* に寄生性がある。国内では東北地方で *H. glycines* から *Paecilomyces* sp.が高頻度に分離され、寄生性は供試した4菌株中3菌株に認められ[2]、また北海道の *H. glycines* と *G. rostochiensis* からも検出された。さらに両シストセンチュウから *V. chlamydosporium* が検出され寄生性が確認された[1]。その他"black yeast"および *Fusarium* spp.も検出されたが寄生性は確認されていない。

2）雌寄生菌

Catenaria auxiliaris が西ドイツの各地域の *H. schachtii* に寄生している。また、*G. rostochiensis* にも寄生する。本菌は遊走子嚢から遊走子が遊出し寄生する。雌成虫の若い時期に感染すると線虫体を破壊し胞子嚢を形成する。*Nematophthora gynophila* は、*H. avenae*、*G. rostochiensis*[7]に寄生する。

3）シストおよび卵寄生菌の種類

これらの菌のうち主要な6属について MORGAN-JONES と RODRIGUEZ-KABANA の解説[30]がある。

(1) *Cylindrocarpon* spp.

この属のうちヘテロデラ科のシストから分離された種類は *C. destructans*、*C. didymum*、*C. gracile*、*C. tonkinense* および未同定菌2種である。*C. destructans* は広く分布しており、スコットランドおよびペルーの *Globodera* からも検出されている。感染された卵は卵内で増殖した菌糸により赤褐色になる。

(2) *Exophiala-Phialophora*

いわゆる"black-yeast"と称されている菌で褐色、緑褐色ないし黒色の菌そうで小型の単細胞の卵一楕円形の分生子を形成する。多くの地域から検出されている。これまでに同定された種は *Phialophora malorum*、*Exophiala jeanselmi* var. *heteromorpha*、*E. pisciphila*、*E. jeanselmi*、*E. mansonii* 等があり、*E. pisciphila* は *H. glycines* から、*E. mansonii* は小麦圃場から分離され、*H. avenae* の卵寄生菌と考えられている。

(3) *Fusarium* spp.

シストから多種の *Fusarium* が分離され、その検出頻度も高い。同定された菌は *F. equisetii*、*F. lateritium*、*F. moniliforme*、*F. oxysporum*、*F. semilectum*、*F. solani* および *F. tabacinum* である。*F. oxysporum* と *F. solani* の報告が最も多い。これらのうち生態型により卵に寄生するものがある。

(4) *Gliocladium* spp.

G. catenulatum および *G. roseum* は *H. avenae*、*H. glycines* および *Globodera* のシストから分離されている。*G. roseum* は土壌病原菌の寄生菌でもある。

(5) *Paecilomyces* spp.

P. lilacinus および *P. variotii* は *Globodera* および *Heterodera* のシストから広く分離されている。*P. lilacinus* は北米、ペルーで *M. arenaria*、*M. incognita* の卵からも検出されている。*P. lilacinus* は熱帯地方では昆虫の卵寄生菌として知られている。

(6) *Verticillium* spp.

V. catenulatum、*V. chlamydosporium*、*V. lamellicola*、*V. lecanii*、*V. leptobactrum* および *V. psalliotae* が *Globodera*、*Heterodera* および *Meloidogyne* のシストまたは卵から検出されている。

3．感染機構

線虫に寄生するための要因として、捕食菌では捕捉器官が線虫を誘引し、内部寄生菌では遊走子が線虫の開口部に誘引される。また分生子の線虫体表皮への付着や、侵入については電子顕微鏡により観察され、さらに菌の代謝産物の線虫に対する毒性等も研究されている。これらについては、JANSSON と NORDBRING-HERTZ による総説[15]がある。

4．線虫寄生菌の利用

線虫密度の自然的衰退現象が知られており、カリフォルニアのモモ園のネコブセンチュウの衰退は*Dactyllela oviparasitica*の寄生によるものとされ、英国の小麦連作圃場の*H. avenae*は*C. auxiliaris*、*Nema-tophthora gynophila*、Oomycetes類似菌および*V. chlamydosporium*等の寄生[36]、また日本国内ではダイズ試験圃場の*H. glycines*が*Paecilomyces* sp.の寄生によるとする報告[2]がある。

線虫の寄生菌利用に関する総説は天敵微生物利用による防除も含め数多い[15, 17, 19, 29, 33, 35, 47]。寄生菌利用による線虫密度抑制効果については、実用化の可能性を示した例や実用性は無いとする例があるが、GRAYは寄生菌の生態と、土壌水分、有機物、pHおよび線虫密度との関連を調査した[10]。寄生菌を利用する方法として、(1)土壌中に存在する菌の増殖をはかる方法、あるいは活性を高める方法と(2)人工的に菌を接種する方法の2通りが考えられる。(1)については有機物施用、土壌条件（pH、水分、土性）の改良等がある。有機物施用については各種の植物残渣、堆厩肥等の施用が試みられてきた。しかし、堆厩肥あるいは油粕等の有機物の施用により寄生菌の活性を高めることにより、線虫密度を下げ、増収効果があったという報告は少ない。多くの卵寄生菌にはキチナーゼ活性があることからキチン施用の報告もある。土壌条件を変えて防除効果を試した報告は鉢試験ではあるが、圃場試験ではほとんどない。(2)については約10種の菌で行われている[17]。いずれも各種の培地で増殖したものを使用しているが、施用量および製造費用の点から実用化には未だほど遠いと思われる。

線虫に拮抗を示す土壌微生物相は多様であり、シスト内に存在する菌のなかには寄生性を示さないが、卵膜を軟化（恐らく酵素）することによって寄生菌の侵入を容易にするものもある。

多くの寄生菌は同一種でも分離株により寄生性に差異があり、また*V. chlamydosporium*はシストセンチュウとネコブセンチュウに対する寄生性が異なっている[18]ので菌種・菌株の選抜が必要である。さらに土壌により線虫寄生菌に拮抗する物質、微生物相が異なり、寄生菌の種類により反応が異なる。また土壌に有機物を施用しても線虫寄生菌の増殖は単期間で、さらに施用した菌も約3ヶ月後には密度が低下する。したがって土壌中において長期間にわたり寄生菌の活性を維持するにはその条件をさらに深く検討する必要がある。

5．むすび

以上、線虫寄生菌の利用法を確立するためには、線虫密度衰退現象がみられた圃場の土壌微生物学および土壌学的解明を詳細に行い、寄生菌の生理、生態との関連を研究しなければならない。またネコブセンチュウやシストセンチュウの寄生菌の生態解明には菌根菌（*Glumus* spp.）等根面微生物相の解明も必要である。その他、キノコ類（*Hohenbushelia* sp., *Pleurotus ostrealus*[46, 51]）も線虫に寄生するのでこれらの面からの調査も必要であろう。これまでにネグサレセンチュウに対する天敵微生物による防除の報告がほとんどないのは不思議である。

引用文献

1）相場　聡・三井　康（1991）応動昆・昆虫北海道支部大会講要　3．
2）赤坂安盛（1989）北日本病虫研報　40, 149-151.
3）BARRON, G.L.（1977）*The Nematode-Destroying Fungi*（*Topics in mycology*, No. 1）. Canadian Biol. Pub., Guelph, 140pp.
4）CAYROL, J. C., CASTET, R. & SAMSON, R. A.（1986）Revue. Nematol. 9, 412-414.
5）CIANCIA, A., LOGRIECO, A. & LAMBERTI, F.（1986）Nematol. mediter. 14, 187-192.
6）COOKE, R. C. & GODFREY, B. E. S.（1964）Trans. Brit. mycol. Soc. 47, 61-74.
7）CRUMP, D. H. & MOORE, H.（1990）Nematologica 36, 324-326.
8）DACKMAN, C.（1990）J. Nematol. 22, 594-597.
9）DHAWAN, S. C.（1985）Indian Phytopath. 38, 380-381.
10）GRAY, N. F.（1985）Soil Biol. Biochem. 17, 499-507.
11）GRAY, N. F.（1987）Biol. Rev. 62, 245-304.
12）GRAY, N.F.（1988）In: *Diseases of nematodes Vol.* II（POINAR, G. O., JR. & JANSSON, H.-B., ed.）CRC Press, Boca Raton, 4-38.
13）JAFFEE, B. A.（1986）J. Nematol. 18, 87-93.
14）JAFFEE, B. A., GASPARD J. T. & FERRIS, H.（1989）Microbial. Ecol. 17, 193-200.
15）JANSSON, H.-B. & NORDBRING-HERTZ, R.（1988）In: *Diseases of Nematodes Vol. II*（POINAR, G. O., JR. & JANSSON, H.-B., eds.）. CRC Press, Boca Raton, 59-72.
16）JATALA, P.（1986）Annu. Rev. Phytopath. 24, 453-489.
17）KERRY, B. R.（1987）In: *Principles and Practice of Nematde Control in Crops*（BROWN, R. H. & KERRY, B. R., eds.）Academic Press, Sydney, 233-263.
18）KERRY, B.R.（1990）J. Nematol. 22, 621-631.

19) 小林義昭・三井　康 (1975) 静岡農試研報 **20**, 41-47.
20) 真宮靖治・田村弘忠 (1976) 森林防疫 **25**, 147-149.
21) 三井　康 (1983) 農技研報 C **37**, 127-211.
22) 三井　康・吉田　猛・岡本好一・石井良助 (1976) 日線虫研誌 **6**, 47-55.
23) MIURA, K. (1966) Trans. mycol. Soc. Japan **7**, 320-324.
24) MIURA, K. (1967) J. Jap. Bot. **42**, 202-206.
25) MIURA, K. (1970) J. Jap. Bot. **45**, 233-241.
26) MIURA, K. (1972) J. Jap. Bot. **47**, 65-70.
27) MIURA, K. (1973) Tottori Mycol. Insit. **10**, 517-522.
28) MORGAN-JONES, G., GINTIS, B. O. & RODRIGUEZ-KABANA, R. (1981) Nematropica **11**, 155-163.
29) MORGAN-JONES, G. & RODRIGUEZ-KABANA, R. (1987) In: *Vistas on Nematology* (VEECH, J. A. & DICKSON, D. W., eds.). SON, Hyattsville, 94-99.
30) MORGAN-JONES, G. & RODRIGUEZ-KABANA, R. (1988) In: *Diseases of Nematodes Vol. II*. (POINAR, G. O., JR. & JANSSON, H.-B., ed.) CRC Press. Boac Raton, 39-58.
31) MORGAN-JONES, G., RODRIGUEZ-KABANA, R. & JATALA, P. (1986) Nematropica **16**, 21-31.
32) 中園和年・GASPARD, J. T. (1991) 34回応動昆大会講要 209.
33) 西澤　務 (1984) 植物防疫 **38**, 125-131.
34) 大島俊市・小野邦明・赤沢俶紀 (1979) 岡山たばこ試報 **40**, 47-66.
35) 大島康臣 (1987) 研究ジャーナル **10**(2), 16-21.
36) ROVIRA, A. D. (1989) In: *Suppressive Soils and Plant Disease*. (SCHNEIDER, R.W., ed.) APS Press, St. Paul, 23-25.
37) SAIKAWA, M. (1982) J. Erect. Microsc. **31**, 90-92.
38) SAIKAWA, M. (1985) Trans. mycol. Soc. Japan. **26**, 209-213.
39) SAIKAWA, M. (1982) Can. J. Bot. **60**, 2019-2023.
40) SAIKAWA, M. & ANAZAWA, T. (1985) Can. J. Bot. **63**, 2326-2331.
41) SAIKAWA, M. & ARAI, K. (1986) Trans. mycol. Soc. Japan **27**, 33-39.
42) SAIKAWA, M. & ENDO, J. (1986) Trans. mycol. Soc. Japan **27**, 341-347.
43) SAIKAWA, M. & MORIKAWA, C. (1985) Trans. mycol. Soc. Japan **26**, 215-219.
44) SAIKAWA, M. & MORIKAWA, C. (1985) Can. J. Bot. **63**, 1386-1390.
45) SAIKAWA, M., TOTSUKA, J. & MORIKAWA, C. (1983) Can. J. Bot. **61**, 893-898.
46) SAIKAWA, M. & WADA, W. (1986) Trans. mycol. Soc. Japan **27**, 113-118.
47) STIRLING, G. R. (1988) In: *Diseases of Nematodes Vol. II* (POINAR, G. O., JR. & JANSSON, H.-B., eds.). CRC Press, Boca Raton, 93-140.
48) 田村弘忠 (1971) 応動昆 **45**, 264-266.
49) 田村弘忠 (1973) 日線虫研誌 **3**, 9-18.
50) 田村弘忠 (1980) 森林防疫 **29**, 39-42.
51) THORN, R. G. & BARRON, G. L. (1984) Science **224**, 76-78.
52) TRIBE, H.T. (1977) Biol. Rev. **52**, 477-507.
53) TUBAKI, K. (1971) TFO Res. Comm. **5**, 78-90.
54) TUBAKI, K. & YAMANAKA, K. (1984) Trans. mycol. Soc. Japan **25**, 349-353.
55) WATANABE, T. (1980) Ann. Phytopath. Soc. Japan **46**, 598-606.
56) YAMANAKA, K., WAKABAYASHI, K. & SAITO, T. (1988) Agric. Biol. Chem. **52**, 675-683.

Pasteuria 属出芽細菌の種類と特性および利用上の諸問題*

他の病害虫分野の場合と同様に、殺線虫剤全盛時代にかげりが見え始めた頃から、必然的な傾向として、線虫研究分野においても天敵類や生物的防除に関する研究が重視され始め、最近ではその傾向が一層高まりつつあるようにみえる。

例えば、1990年に開催された第2回国際線虫学会議における研究発表についてみると、全発表課題304題のうち39題(13%)が生物的防除関連のものであり、セッション別で第1位の課題数を占めていた。さらにその中味を対象別に整理してみると、*Pasteuria* 属の出芽細菌に関するものが11題と群を抜いて多く、「数ある線虫天敵の中で、利用上の視点から最も有望なものは本属細菌」と高く評価する研究発表もあり[14]、最近国際的に特に本属細菌に高い関心が寄せられている傾向が認められる。

1．種類と分布

植物寄生性線虫に寄生し、菌糸状の構造を示すステージを経た後、概ね円盤状の胞子嚢の中に球形の内生胞子を形成するこの種の天敵微生物は、1940年に、THORNE[65]によって最初に記録された。米国内のネグサレセンチュウ2集団で共に高い罹病率を示すことなどから、将来有望な天敵微生物と認めながらも、同定には難渋し、多分微胞子虫類のノゼマ科に属する一種とみなし、異例の新種記載として、*Duboscqia penetrans* という仮の種名が与えられた。

以後長い間その所属に疑いがもたれながら、各地の各種線虫から同様な微生物が折々に検出されてきた。かくして35年が経過した後、1975年に MANKAU[26]は電顕観察の結果などから微胞子虫でないことを明らかにし、真正細菌類に属するものとみなして、種名を *Bacillus penetrans* と改めた[27]。以後10年間、線虫学分野ではこの種名が用いられてきたが、細菌学会からは容認されないまま経過してきた。一方、1977年、SAYRE と WERGIN[48]はむしろ放線菌類あるいはミジンコに寄生する珍しい出芽細菌 *Pasteuria ramosa* により近い、とする見解を表明して、その方向で検討が重ねられ、1985年、SAYRE と STARR[46]により、所属を失っていたこの微生物に *Pasteuria penetrans* という新しい種名が与えられ、今日に至っている。因みに、*P. ramosa* は、1888年に、METCHNIKOFF[32]により新属新種として記載されたものであるが、その後、およそ一世紀の間、本属に2番目の種類の発見と記載が無かったのである。ただし、その模式種をめぐって一時本属の分類に混乱を招いたこともあったが、それはやがて適正に処置された[49, 56]。

かくして、線虫寄生のこの種の微生物は、発見以来約50年の間に三度属名を変えてきたほどに所属が不安定であったために、この間に形状や寄生性に相違があり明らかに別種とみられるものの存在に気づきながらも、常に一つの種名が、暗に同属内の種のグループを意味するものとして、使われてきた。

そうしたなかで、1988年、STARR と SAYRE[55]は身近かな材料についてあらためて形態および寄生性の差を精査した上で、これまでにしばしば *Meloidogyne* spp. から検出されてきた系統を狭義の *P. penetrans* とし、*Pratylenchus brachyurus* から検出される系統を第2の線虫寄生種として *P. thornei* と命名した。続いて、それらより胞子がやや大形であり、シストセンチュウ類にのみ特異的に寄生し、それらの密度制御に高い機能が認められる本邦産の一系統[34, 35, 36, 37]は、形態精査を経て[50]、最近第3の種として *P. nishizawae* と命名された[51]。機能的に注目される本種は本邦固有種の可能性があり、これまで本邦以外からの発生の記録はないが、近縁の他種とみられる菌株が、2・3のシストセンチュウから報告されている[1, 67]。

以上のほかにも、胞子がさらに大形でこれらとは明らかに異なる新種候補の系統がすでに数多く知られている[10, 20, 46, 47]。それらの種名未確定のものは当分"*P. penetrans* group"として取扱うことが提案されている[55]が、出芽細菌の感染はこれまでの世界の検出記録を集計すれば、51カ国からの96属205種の線虫に及んでいる[64]。

2．生 活 環

微細構造の観察を伴った信頼できる生活環の記録は、狭義の *P. penetrans* について、MANKAU と

*）西澤 務（日本植物防疫協会研究所）
Tsutomu NISHIZAWA: Species of *Pasteuria* and some problems in the utilization for nematode control.

IMBRIANI[29]、IMBRIANI と MANKAU[23]および SAYRE と WERGIN[48]によって行なわれている。

土壌中に散在している本細菌の胞子は、接近してきた寄主線虫（第2期幼虫）の体表に接着する。ネコブセンチュウでは胞子を着生した幼虫が寄主植物の根内に侵入し、栄養摂取を始めると体表の胞子が発芽し、発芽管を線虫体内に侵入させる。侵入した発芽管は二分法で分裂を繰返し、隔膜をもった菌糸の塊が球形のコロニーを形成する。分裂は更に進行し、線虫体内は多数のコロニーで満されるようになり、菌糸の先端部から胞子が形成されてゆく。寄主線虫の頭部や食道部にはコロニーが形成されないので、寄主線虫は何の支障もなく健全幼虫の場合と同じく、巨大細胞を形成して摂食し、成長する[2]。かくして健全な線虫が洋梨形に肥大成長して卵嚢形成を行なう時期に、本細菌の罹病線虫は外見上同様な形状を示しながら、造卵は完全に阻止され、体内には平均約200万個の胞子が増殖、充満し、虫体は白色の皮袋に変ってゆく。それは極めて破れやすく、流出した胞子の一部は土壌水などによって受動的に土壌中に分散してゆき、他の一部は線虫の寄生根に附着して残存し、次世代の感染源となる。

シストセンチュウを寄主とする *P. nishizawae* も明らかにこれとほとんど同じ生活環を営んでいる[50]。これらの寄生細菌では寄主線虫の増殖抑止効果が大きい。他方、これらとは異なり、寄主線虫の幼虫体内で生活環を全うすることのできる *Pasteuria* の種類または系統がある。それらの *Pasteuria* では胞子の増殖率が極めて低いため、線虫密度抑止効果は乏しい[12, 19, 20]。

生活環に影響する環境要因のうち、温度条件についてみると、胞子の接着には寄主線虫の発育適温前後(25～28°C)がやはり適温とみられるが、菌の増殖には30°C前後の高温条件が好まれる[57, 63]。土壌水分や土性等との関係を詳しく調べた報告はほとんど見当たらないが、経験的な判断で寄主線虫にとっての好適条件が本細菌にとっても同じとみて差し支えないであろう。

3．利用上の視点からみた本属細菌の特性

HUFFAKER らによれば、天敵利用による害虫防除の成功のための必要条件として、その天敵の①移動性および寄主探索能力が高く、②生活環が寄主のそれによく同調しており、③寄主特異性が高く、④環境適応性に富み、⑤無寄主の期間中も耐久生存が可能であり、⑥大量増殖法が確立されていること、等の諸特性が挙げられている[71]。

以上のうち①については、本属細菌にはもちろん自動能力はなく、能動的寄主探索はしないので欠陥といえなくもない。しかし、感染期の胞子は長径が数ミクロン以内と極めて微小であり、土壌水の動きに伴って効率的に分散される[14, 40]のでその欠陥は十分に補いうるであろう。②についても既述の通りで問題はない。③、④、⑤については以下に述べるように理想的な特性を備えている。従って、人畜に対しても無害であるので、残るは、寄主特異性の著しく高い絶対寄生菌がもつ側面として、⑥の経済的大量培養法の開発が今後に残された唯一最大の課題といえる。

1）寄主特異性：これまでに調べられてきた本属細菌の線虫寄生性は、ほとんどの場合線虫体表への胞子の着生の有無や程度如何によって判定されてきているが、より正しくは感染・発病の調査が必要といえる。しかしながら、約200種に及ぶ線虫からの検出記録や、いくつかの寄生性実験の結果から、本属細菌はいずれも極めて寄主特異性が高く、寄主は概ね発見されたときの寄主線虫の種またはその同属近縁種に限定されている[18, 34, 47, 64]。また、同一種または同一系統のものでも菌株間に微妙な寄生性の相違がみられることが数多く報告されている[11, 31, 40, 52, 54, 59]。

そのような系統間の生理的差異についても解明されつつあり[5]、線虫体表への胞子の接着に関わる特異性に、レクチン－炭水化物反応が働いている[4]とする報告もみられる。ともあれ、寄主特異性の高い絶対寄生菌であるということは、標的線虫以外の生態系に及ぼす影響を最小限にとどめうる利点をもつ反面、大量培養が至難であるという欠陥を伴うことになる。

2）内生胞子の環境耐性および耐久生存性：細菌類の内生胞子は概して極限的環境条件に耐えうる性質をもっているといわれるが、本属細菌もその例外ではない。寄主線虫にまさる顕著な乾燥耐性[30, 40, 60, 69]や驚異的な高温耐性[18, 38, 62]ならびに低温耐性[5, 45]を備えている。従って、長期間の耐久生存が可能であり、例えば無寄主の土壌中で *P. penetrans* と *P. nishizawae* が、共に風乾土壌と湿潤土壌の間で大差なく、それぞれ6年間および3年間以上室温条件下で高い活性を維持し続けている（西澤、未発表）。このような特性をもつために、保存や取扱いが甚だ容易であるうえに、ひとたび定着させると永続的に寄主線虫との出合いを待期さ

せること、すなわち“線虫抑止性”をその土壌に与えることになり、多くの天敵寄生蜂や捕食性ダニ等の場合と異り、長期にわたり寄主のリサージェンスを許さないのである。加えて、薬剤、特に各種の殺線虫剤に対して強い耐性を示すので[22, 30, 38, 58]、それらとの併用も可能である。

3）大量培養法開発の試み：細菌分類学の中で本属細菌は「絶対寄生菌であり人工培地での培養は未成功」であることが一つの特性とされているだけに、これまでに種々な試みがなされてきたなかで *in vitro* での培養はすべて未成功であり[69]、わずかにその可能性を窺わせる程度の部分成功例の報告があるにすぎない[43, 44]。

現在とられている次善の策としては、ポット等に栽培した線虫寄主植物に胞子着生幼虫を接種して育て、得られた本属細菌の胞子を高濃度に含む植物根を乾燥して粉砕し、それを接線源として用いる方法が提案された[60]。これにより試験段階での接種源調達は極めて効率化されたが、これとても一般圃場への普及には程遠い状態である。この方法をより効率化したいわば箱育苗法の提案[53]や、毛状根を利用した室内培養効率化の試み[66]などもある。

4．線虫密度抑制作用

1）接種試験の事例：本属細菌による線虫密度抑制作用は、胞子着生幼虫の移動性や寄主植物への侵入率の低下と罹病雌虫のへい死による繁殖阻害とによってもたらされる[2, 7, 11, 13, 21, 31, 52, 58]。しかし、線虫の体表に接着した胞子のすべてが発芽・感染しうる訳ではないため、接種の効果を確かなものにするためには、*P. penetrans* の場合第2期幼虫1頭当り5～15胞子の着生が必要であり[11, 58]、そのための土壌中の必要胞子密度はおよそ10^5/土壌1g以上とみられている[58]。ところで、線虫体表への胞子の接着率は、胞子懸濁液の超音波処理[11, 39, 62, 69]、もしくは風乾処理[39]によって顕著に高まる。これは多分胞子を保護している二重の被膜（sporangeal wall）が破れるか、除かれるためと考えられる。

P. penetrans の汚染土壌を接種源とした接種実験は、MANKAUによって最初に試みられ[27]、極く小規模なポット試験ながら、著効が報告された。NISHIZAWAはより大きなポットを用いた実験で同様な卓効が得られた[34]ことから、野外のマイクロプロットでサツマイモネコブセンチュウ高密度土壌に本細菌汚染土壌を接種源として2.5t/10aの割合で混和接種し、以後サツマイモを連作して線虫密度や線虫の罹病率の推移を調べたところ、6年目以降から急速に線虫密度が減衰して無被害となり、その後幼虫密度の復活も起らないことを確かめた[34]。その後BROWNら[8]やCHANNERら[9]も、胞子汚染土壌を接種源とした試験で、ネコブセンチュウ防除に著効をあげている。

胞子汚染植物乾燥粉末を接種源とした試験は数多く報告されているが[6, 16, 17, 21, 24, 25, 42]、代表的な試験例として、STIRLING[58]は、ポット試験ながら、胞子密度がおよそ10^8～10^9/gの接種源を200～600mg/土壌1kg（約30～90kg/10aに相当）の割合で土壌混和処理することでジャワネコブセンチュウ防除に卓効をあげている。なお、本細菌と線虫卵寄生菌*Paecilomyces lilacinus* の併用で相乗的に効果が増強されるとする報告があり[16, 17, 24]、接触型殺線虫剤との併用では共力作用が認められる場合[6, 25]と逆の場合[68]の報告がある。

2）自然制御の事例：ネコブセンチュウ類に寄生する狭義の *P. penetrans* については、以下のような実態調査の記録がある。

WILLIAMS[70]は、モーリシャス島のサトウキビ畑において、本細菌による雌成虫の罹病率が34%にも及んでいることなどから、これがネコブセンチュウの密度自然制御に重要な役割を果しているに違いないと報告した。南アフリカのサトウキビ畑からもこれと全く同様な実態が報告されている[54]。また、セネガルの野菜産地においても、ネコブセンチュウの発生変動に本細菌が重要なかかわりをもっているとする実態調査報告がある[28]。

オーストラリアのブドウ園においては、樹齢とネコブセンチュウおよび*P. penetrans*の発生量との間に高い相関が認められ、高樹齢園におけるネコブセンチュウ抑止性は明らかに本細菌の作用によるものであることが証明された[3, 58, 61]。

アメリカからは、本細菌が要因となって生じている芝草や落花生の連作に伴うネコブセンチュウ密度抑止現象が報告されている[15, 33, 41]。

本邦固有種の可能性が高い *P. nishizawae* は、東関東地域の一般圃場での検出圃場率が陸稲圃場で21%、ダイズ圃場で7%であったこと[37]から、わが国での発生分布はかなり普遍的なものと思われる。そして、陸稲あるいはダイズの連作に伴うイネシストセンチュウ

あるいはダイズシストセンチュウの密度自然減衰現象がみられる場合、本細菌が決定的な役割を果しているものと認められる[34, 35, 36, 37]。

ま と め

Pasteuria 属の線虫寄生性出芽細菌は、近年有害土壌線虫の天敵微生物、ひいては生物防除素材として、特に注目されるようになり、200種以上の線虫から記録されるに至った。それらのうち、これまでに特性や機能が調べられたのは、狭義の *P. penetrans* と *P. nishizawae* の2種にほぼ限定されているが、いずれも、寄主特異性の高い絶対寄生菌であるため大量培養法が未開発である点を除いて、期待される天敵として具備すべき諸性質を備え、接種試験や圃場での実態調査で顕著な線虫密度抑制効果が確かめられている。従って、将来経済的な大量培養法が確立されれば、これらは直ちに優れた生物農薬として普及しうる可能性が高いが、現状でも接種による導入と耕地管理方式を吟味改善することで、本属細菌の機能を農業生産の現場で最大限に活用することは可能と考えられる。

引 用 文 献

1) Abrantes, I. M. De O. & Vovlas, N. (1988) Can. J. Zool. **66**, 2852-2854.
2) Bird, A. F. (1986) Parasitology **93**, 571-580.
3) Bird, A.F. & Brisbane, P.G. (1988) Revue Nématol. **11**, 75-81.
4) Bird, A. F., Bonig, I. & Bacic, A. (1989) Parasitology **98**, 155-164.
5) Bird, A. F., Brisbane, P. G., McClure, S. G. & Kimber, R. W. L. (1990) J. Invert. Pathol. **55**, 169-178.
6) Brown, S. M. & Nordmeyer, D. (1985) Revue Nématol. **8**, 285-286.
7) Brown, S. M. & Smart, G. C., Jr. (1985) J. Nematol. **17**, 123-126.
8) Brown, S. M., Kepner, J. L. & Smart, G. C., Jr. (1985) Soil Biol. Biochem. **17**, 483-486.
9) Channer, A. G., Daudi, A. T. & Gowen, S. R. (1990) Nematologica **36**, 339-340.
10) Ciancio, A. & Mankau, R. (1989) Nematropica **19**, 105-109.
11) Davies, K. G., Kerry, B. R. & Flynn, C. A. (1988) Ann. Appl. Biol. **112**, 491-501.
12) Davies, K. G., Flynn, C. A., Laird, V. & Kerry, B. R. (1990) Revue Nématol. **13**, 303-309.
13) Davies, K. G., Laird, V. & Kerry, B. R. (1991) Revue Nématol. **14**, 611-618.
14) Dikson, D. W., Oostendorp, M. & Mitchell, D. J. (1990) Nematologica **36**, 345.
15) Dikson, D. W., Mitchell, D. J., Hewlett, T. E., Oostendorp, M. & Kannwischer-Mitchell, M. E. (1991) J. Nematol. **23**, 526.
16) Dube, B. (1990) Nematologica **36**, 346.
17) Dube, B. & Smart, G. C., Jr. (1987) J. Nematol. **19**, 222-227.
18) Dutky, E. M. & Sayre, R. M. (1978) J. Nematol. **10**, 285.
19) Fattah, F. A., Saleh, H. M. & Aboud, H. M. (1989) J. Nematol. **21**, 431-433.
20) Giblin-Davis, R.M., McDaniel, L. L. & Bilz, F. G. (1990) J. Nematol. **22** 750-762.
21) Gowen, S. R., Channer, A. C. & Hague, N. G. M. (1989) J. Nematol. **21**, 563.
22) 萩谷俊一・岡本好一・石井良助 (1982) 日線虫研誌 **11**, 44-45.
23) Imbriani, J. L. & Mankau, R. (1977) J. Invert. Pathol. **30**, 337-347.
24) Maheswari, T. U. & Mani, A. (1988) Intl. Nematol. Network Newsl. **5**(3), 10-11.
25) Maheswari, T.U. & Mani, A. & Rao, P. K. (1978) J. Biol. Control **1**, 53-57.
26) Mankau, R. (1975) J. Protozool. **22**, 31-34.
27) Mankau, R. (1975) J. Invert. Pathol. **26**, 333-339.
28) Mankau, R. (1980) J. Nematol. **12**, 230.
29) Mankau, R. & Imbriani, J. L. (1975) Nematologica **21**, 89-94.
30) Mankau, R. & Prasad, N. (1972) Nematolopica **2**, 7-8.
31) Mankau, R. & Prasad, N. (1977) J. Nematol. **9**, 90-45.
32) Metchnikoff, E. (1888) Ann. Inst. Pasteur **2**, 165-170.
33) Minton, N. A. & Sayre, R. M. (1989) J. Nematol. **21**, 574-575.
34) Nishizawa, T. (1984) Proc. First Intl. Cong. Nematol., Guelph, Canada, 60-61.
35) Nishizawa, T. (1986) Revue Nématol. **9**, 303-304.
36) Nishizawa, T. (1987) J. Nematol. **19**, 546.
37) Nishizawa, T. (1988) Abst. 5th Intl. Cong. Plant Pathol., Kyoto, Japan, 151.
38) Nishizawa, T. (1989) J. Nematol. **21**, 576-577.
39) Nishizawa, T. (1990) Nematologica **36**, 377.
40) Oostendorp, M., Dickson, D. W. & Mitchell, D. J. (1990) J. Nematol. **22**, 525-531.
41) Oostendorp, M., Dickson, D. W. & Mitchell, D. J. (1991) J. Nematol. **23**, 58-64.
42) Raj, M. A. J. & Mani, A. (1988) Intl. Nematol. Network Newsl. **5**(1), 3-4.
43) Reise, R. W., Hackett, K. J., Sayre, R. M. & Huettel, R. N. (1988) J. Nematol. **20**, 657.
44) Reise, R. W., Hackett, K. & Huettel, R. N. (1991) J. Nematol. **23**, 547-548.
45) Sayre, R. M. & Gherna, R. L. (1989) J. Nematol. **21**, 586.

46) SAYRE, R. M. & STARR, M. P. (1985) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **52**, 149-165.
47) SAYRE, R. M. & STARR, M. P. (1988) In: *Diseases of Nematodes*. Vol. 1. (POINAR, G. O., JR. & JANSSON, H. B., eds.), CRC Press, Boca Raton, 69-101.
48) SAYRE, R. M. & WERGIN, W. P. (1977) J. Bact. **129**, 1091-1101.
49) SAYRE, R. M., GHERNA, R. L. & WERGIN, W. P. (1983) Intl. J. System. Bact. **33**, 636-649.
50) SAYRE, R. M., WERGIN, W. P., NISHIZAWA, T. & STARR, M. P. (1991) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **58**, 68-81.
51) SAYRE, R. M., WERGIN, W. P., SCHMIDT, J. M. & STARR, M. P. (1991) Res. Microbiol. **142**, 551-564.
52) SELL, P. & HANSEN, C. (1987) Med. Fac. Landbouw. Rijkuniv. Gent. **52**, 607-615.
53) SHARMA, R. D. & STIRLING, G. R. (1991) Nematologica **37**, 483-484.
54) SPAULL, V. W. (1984) Revue Nématol. **7**, 277-282.
55) STARR, M. P. & SAYRE, R. M. (1988) Ann. Inst. Pasteur/Microbiol. **139**, 11-31.
56) STARR, M. P., SAYRE, R. M. & SCHMIDT, J. M. (1983) Intl. J. System. Bact. **33**, 666-671.
57) STIRLING, G. R. (1981) Nematologica **27**, 458-462.
58) STIRLING, G. R. (1984) Phytopathology **74**, 55-60.
59) STIRLING, G. R. (1985) Nematologica **31**, 203-209.
60) STIRLING, G. R. & WACHTEL, M. F. (1980) Nematologica **26**, 308-312.
61) STIRLING, G. R. & WHITE, A. M. (1982) Pl. Dis. **66**, 52-53.
62) STIRLING, G. R., BIRD, A. F. & CAKURS, A. B. (1986) Revue Nématol. **9**, 251-260.
63) STIRLING, G. R., SHARMA, R. D. & PERRY, J. (1990) Nematologica **36**, 246-252.
64) STURHAN, D. (1988) Nematologica **34**, 350-356.
65) THORNE, G. (1940) Proc. Helminthol. Soc. Wash. **7**, 51-53.
66) VERDEJO, S. & JAFFEE, B. A. (1988) Phytopathology **78**, 1284-1286.
67) WALIA, R. K., BANSAL, R. K. & BHATTI, D. S. (1990) Intl. Nematol. Network Newsl. **7**(3), 30-31.
68) WALKER, G. E. & WACHTEL, M. F. (1988) Nematologica **34**, 477-483.
69) WILLIAMS, A. B., STIRLING, G. R., HAYWARD, A. C. & PERRY, J. (1989) J. Appl. Bact. **67**, 145-156.
70) WILLIAMS, J. R. (1960) Nematologica **5**, 37-42.
71) HUFFAKER, C. B., MESSENGER, P. S. & DEBACH, P. (1971) In: *Biological Control*. (HUFFAKER, C. B., ed.), Plenum Press, New York, 16-67.

ジャガイモのシストセンチュウ抵抗性品種の育成*

1．はじめに

ジャガイモに寄生するシスト線虫は、ジャガイモシストセンチュウ（*Globodera rostochiensis*）とジャガイモシロシストセンチュウ（*G. pallida*）の2種類が知られており、ヨーロッパ、南米各国など50ヵ国近い国々に分布が認められている。わが国には従来から本線虫は分布していないとされていたが、1972年（昭和47年）7月、北海道虻田郡真狩村で、ジャガイモシストセンチュウの発生が初めて確認された[4,16]。その後の調査で、周辺の南羊蹄地区に広く分布が認められ、1977年には初発生地から東へ約300km離れた、斜里郡清里町にも発生し、その周辺の斜網東部地区に広く認められた。その直後から抵抗性品種の普及を基幹とする総合防除が進められているにも関わらず、発生地域と面積は年ごとに増加し、北海道の重大な害虫となっている。

線虫の発見と同時に、農林省北海道農業試験場（当時）および北海道立農業試験場の協力のもと、総合防除の基幹となる抵抗性品種育成に着手した[12]。新しい病害虫に対する抵抗性品種の育成には、いくつかの段階を要し、次のような育種戦略を展開した。1）既存の国内品種の中に抵抗性品種がないか検索する。2）すでに国外で育成されている抵抗性品種を導入して直接利用する。3）抵抗性遺伝資源を探索導入し、国内の品種に抵抗性を付与した新品種を育成する。4）病害虫の異なるレースや種の発生により現有の抵抗性が破られたときに備えて、異なる起源の抵抗性遺伝子を導入して、母本を育成する。1）と2）が比較的短期間で一応の目的を達成できるのに対し、3）は目的達成までに長期間を要するが抵抗性以外の形質についても優れた品種を育成できる利点がある。4）は将来への備えである。

線虫抵抗性品種の育成では、その対策としてまず、既存の抵抗性品種の中から生産力と適応性に優れた品種を選定し普及に移すとの考えのもとに抵抗性品種の導入とその利用可能性を検討した。続けて国内品種に抵抗性遺伝子を導入し新しい抵抗性品種を育成する試験を実施した。

2．抵抗性品種の育成

(1) 抵抗性遺伝資源の探索

国内にすでに抵抗性品種・系統があれば、それを増殖し普及することにより最も早く線虫の対応ができる。このため保有する遺伝資源について北海道産線虫（パソタイプRo 1）に対する抵抗性検定を行なったが、実用性を有する国内品種、保存している育成系統や外国品種に抵抗性を見いだせなかった[12]。

線虫抵抗性品種として新たに外国から導入した6品種は北海道産線虫に対しても抵抗性を示し、近縁栽培種および野性種4種41系統の検定結果は、3種8系統、*Solanum andigena*（179、186、210、216、232）、*S. vernei*（181、445）、*S. ballsii*（93）に抵抗性が認められた[17]。また、種間雑種81系統のうち32系統が抵抗性であることが確認された。これらの種間雑種は、上記の近縁野生種の他に、*S. famatinae*、*S. macolae* の後代が含まれていた。

(2) 導入品種「ツニカ」の選抜

1971年に旧東ドイツから導入した「Tunika」、「Skutella」、1973年にオランダから導入した「Prevalent」、「Ehud」、「Mara」および1974年導入の「Prominent」の抵抗性の検定を行った後、生育特性と生産力の検定をするとともに線虫発生地帯における適応性を検討した。結果は、「Ehud」は中生の品種で塊茎腐敗が多い。「Mara」は生育途中の茎の腐敗による損傷倒伏が多く褐色心腐が多発する。「Skutella」は晩生であり低でん粉、草丈高く倒伏が多い。「Prevalent」は多収であるが極晩生である。「Prominent」は晩生で葉巻病類似症状個体が多い。以上のような欠点のため実用性が劣ると判断し、試験を中止した。

「Tunika」は中晩生で草丈がやや高く、「農林1号」並の収量が期待でき、でん粉価は20%程度で、「農林1号」より2%高い。1975年以降現地試験により適応性を検討した結果、線虫発生地帯の主要品種の「紅丸」および「農林1号」に代わるでん粉原料用抵抗性品種として認められ、1978年「ばれいしょ導入3号」として登録され、「ツニカ」と命名されるとともに北海道における奨励品種に採用された[6]。しかし線虫発生地帯

*）森　元幸・梅村芳樹（北海道農業試験場）
Motoyuki MORI and Yoshiki UMEMURA: Potato breeding for cyst nematode resistance.

でもあまり普及せず1982年の69haを最高にその後栽培面積は減少した。

(3) 導入抵抗性品種利用による交雑育種

1)「ツニカ」由来の抵抗性品種育成

線虫被害の発生している地帯を含めてより広い適応性と高品質、高生産性の抵抗性品種を育成する目的で、既存の品種および中間母本に抵抗性遺伝子を導入し、新しい遺伝子構成を持つ抵抗性品種育成を進めた。

方法は栄養繁殖性作物の交雑育種法により、1974年より交配を開始した。抵抗性個体の選抜は当初、イ) 幼苗検定法によったが、抵抗性個体の選抜のために通常の育種過程より1年多く要する難点があり、これを解決する方法として、ロ) ペアー塊茎法を開発し、その後は本法によった。

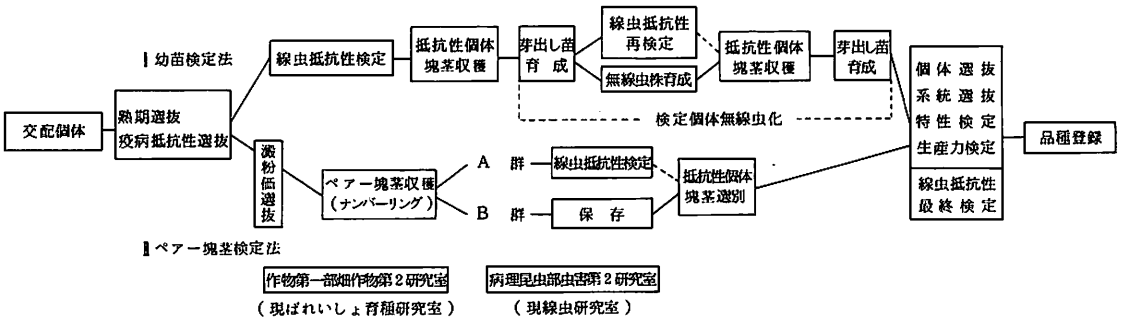
「ツニカ」を母本とする交配からは比較的優良な後代が得られたが、「Prominent」の後代では、塊茎に皮目肥大や網目状の割れなどが多発し[14]、また他の導入抵抗性品種を母本とする後代の特性もあまり優れなかった。「ツニカ」の後代から下記の線虫抵抗性3品種を選抜した。「トヨアカリ」は、「ばれいしょ農林27号」として品種登録され、「ツニカ」より高でん粉多収のでん粉原料用品種である[7,10]。「キタアカリ」と「エゾアカリ」は、1988年12月にそれぞれ「ばれいしょ農林29号」「ばれいしょ農林30号」として品種登録された食用品種である[13]。「キタアカリ」は黄色粉質の肉質で調理後黒変が少ない高ビタミンCの早生食用品種、「エゾアカリ」は、黄白色粘質の肉質で煮崩れせず煮物に向く早生食用品種である。

2) 抵抗性検定法[3]

(イ) 幼苗検定法：交配種子を播種して実生幼苗を養成し、個体ごとに接種試験を行い、根に雌成虫の寄生が認められなかった個体のみの塊茎を収穫する。線虫の接種方法は、分離したシストを砕いて卵・幼虫を集め、ふ化液（ジャガイモ栽培土壌浸出液）に浸漬して約10日間、22℃で処理し、卵・幼虫がポット当り200個体以上となるように調整した10m*l*の懸濁液として接種する。収穫した塊茎はよく水洗し、3～4カ月して休眠明け後にバーミキュライトに植え、萌芽させる。3～5cmに伸びた芽を塊茎からかき取り、各個体毎に共通番号を付して、1本を塊茎生産用に、残りを線虫抵抗性再検定用に供する。再検定において抵抗性と認められた個体は塊茎生産用鉢から塊茎を収穫し、水洗して貯蔵する。3～4カ月して休眠明け後に再びバーミキュライトで個体ごとの萌芽を育て、通常の育種過程の個体選抜供試用に塊茎を収穫する(第1図)。このように、第1次検定で生産された塊茎は、抵抗性と認められても線虫に汚染されているおそれがあるため、2回にわたってバーミキュライトで萌芽を育て、無線虫化を図り、以後の選抜に供する必要があった。バーミキュライトで育てた萌芽に線虫が移行しないことは別途確認した。

(ロ) ペアー塊茎検定法：幼苗検定は、特に検定後個体の無線虫化という点で手間と時間がかかるため、大量の育種材料を取り扱うには適さない。そこで、改良法としてペアー塊茎法を案出した。

実生個体をポットで養成し、同一株から収穫された2個の塊茎に同じ番号を付し2群に分け、一方を線虫の検定に用い、他方を種薯として保存する。検定の結果、抵抗性と認められた個体のみを以降の選抜に供する(第1図)。この方法によると、検定後個体の無線虫化が必要なくなり、線虫抵抗性検定が大幅に簡略化された。また、幼苗の移植による植え傷みがなく、検定



第1図 ジャガイモシストセンチュウ抵抗性検定手順[3]

第1表　検定交配後代におけるジャガイモシストセンチュウ抵抗性出現率[3]

交配番号	交配組合せ ♀×♂	検定個体数	抵抗性個体数	抵抗性個体率%
74011	Tunika × WB68057-38	815	406	49.8
74067	Tunika × WB61037-4	791	397	50.2
74012	Skutella × WB61037-4	283	108	38.2
74072	Skutella × 67003E-34	165	71	43.0
75027	Mara × WB61037-4	353	76	21.5
76025	Mara × SH-480	150	64	42.7
75028	Ehud × WB61037-4	548	256	46.7
76028	Ehud × 67003E-34	150	69	46.0
75029	Prevalent × WB61037-4	87	34	39.1
76026	Prevalent × オオジロ	50	27	54.0
76041	HK-57 × Prominent	150	72	48.0
76059	71091-5 × Prominent	150	81	54.4
74 N1	Tunika N.P.	150	115	77.7
76 N1	Prevalent N.P.	50	27	55.1
76 N2	Prominent N.P.	150	107	71.3
R392	Hudson × Wauseon	175	160	91.4

注1）幼苗検定法による。
注2）WB系統は野生種を利用した戻し交雑（wild back cross）系統である。
注3）N.P.は自然交雑種子を示す。

個体の生育が旺盛となり、線虫の接種効率も高くなった。しかし、このペアー塊茎法では、線虫抵抗性検定が1回に限られるため、その後の選抜試験で系統がしぼられた段階で、再検定を実施することとした。

ペアー塊茎法を用いて、年間3回、1回に3,000個体の検定、合計で9,000個体の線虫抵抗性検定を行うことにより、初期世代における効率的な抵抗性の早期選抜がなされるようになった[9]。

3）抵抗性の遺伝様式とmultiplex lineの作出

「Tunika」、「Skutella」などの抵抗性品種から得られた後代の抵抗性個体出現率は、交配組合せにより16.7%から60.8%まで変動したが、平均は45.4%であった。これから推測して、抵抗性と感受性とはほぼ1対1に分離するものと考えられた。また、抵抗性品種の自然交雑個体では350個体中249個体、71.1%が抵抗性を示した（第1表）。

アメリカ合衆国コーネル大学から導入した交配種子「Hudson×Wauseon」（R392）では91.4%の個体が抵抗性であった（第1表）。この「R392」は、抵抗性遺伝子がduplex（H_1H_1hh）とsimplex（H_1hhh）の組合せであるため、その後代では$H_1H_1H_1h$ 3: H_1H_1hh 15: H_1hhh 15: hhhh 3と分離し、抵抗性個体は33／36、すなわち91.7%となることが期待され、この理論値と検定結果はよく一致した。また、抵抗性遺伝子をtriplex（$H_1H_1H_1h$）7.7%、duplex（H_1H_1hh）76.9%に持つ個体の出現が期待された[3]。

交配番号「R392」のうち個体選抜、系統選抜を経て実用形質に優れる30系統を選抜保存すると同時に、抵抗性遺伝子H_1をtriplexもしくはduplexに持つ系統を選抜する目的で、1978年に感受性品種「トヨシロ」などを検定親として検定交配を行い、1979年に実生幼苗を用いて抵抗性の検定を行った（第2表）。分離比の結果から「R392-50」は抵抗性遺伝子をtriplex（$H_1H_1H_1h$）に持つことが判明した[5]。ジャガイモは同質4倍体であり、その遺伝様式には2仮説がある。一つは4個の相同染色体が成熟分裂において交叉が起こらず任意に組合さる場合、他の一つは成熟分裂において完全に4価染色体を形成し、50%の交叉が起こり染色分体が任意に組合さる場合である。検定交配の結果は、後者の理論値とより適合した（第2表）。

「R392-50」を交配親とする組合せでは、後代の96.4%以上が抵抗性であると期待されるため、実生世代での線虫抵抗性検定を行わず、生産力予備検定終了後に確認の検定を行うのみで十分となり、抵抗性育種の効率化がなされた[11]。本系統の後代からは、抵抗性遺伝子をduplex（H_1H_1hh）に持つ島系542号（早生でん粉原料用）、島系544号（大粒でん粉原料用）、北海70号（早生大粒食用）のような優れた母本が得られ、多数の優れた実用系統を選抜した。

(4) 近縁野生種の利用による中間母本の育成

南米の栽培種 *S. andigena* 以外の野生種の抵抗性導入を図るため、近縁野生種および種間雑種系統の抵抗性遺伝子の探索とその育種的利用について検討した。これらの抵抗性野生種は2倍体種で、4倍体の普通栽培種 *S. tuberosum* との交雑はきわめて困難であった。これを克服するために2倍体 *S. tuberosum* を作出し、抵抗性野生種との交雑を行った。また逆に、2倍体種をコルヒチン処理により4倍体として交配を行った。得られた雑種の抵抗性個体の出現率は主働遺伝子支配の分離比より低く、複数の遺伝子の関与もしくは細胞質遺伝などが推察された[8]。主働遺伝子支配の線虫抵抗性の判定は、根への雌成虫寄生の有無により行っているが、複数遺伝子（polygene）支配によると推察される抵抗性の判定は、雌成虫寄生の程度を、－：0、

第2表　R392系統の後代におけるジャガイモシストセンチュウ抵抗性検定結果[11]

交配組合せ	検定個体数	抵抗性個体数	感受性個体数	抵抗性個体	抵抗性理論値 I	抵抗性理論値 II	遺伝子型
				%	%	%	
トヨシロ×R392- 6	150	55	95	36.7	50.0	46.5	h h h h × H_1 h h h
トヨシロ×R392-13	199	80	119	40.2	50.0	46.5	h h h h × H_1 h h h
トヨシロ×R392-36	199	92	107	46.2	50.0	46.5	h h h h × H_1 h h h
トヨシロ×R392- 3	233	180	53	77.3	83.3	78.6	h h h h × H_1H_1 h h
トヨシロ×R392-11	200	175	25	87.5	83.3	78.6	h h h h × H_1H_1 h h
トヨシロ×R392-12	200	177	23	88.5	83.3	78.6	h h h h × H_1H_1 h h
トヨシロ×R392-25	200	189	11	94.5	83.3	78.6	h h h h × H_1H_1 h h
トヨシロ×R392-26	200	149	51	74.5	83.3	78.6	h h h h × H_1H_1 h h
トヨシロ×R392-27	198	170	28	85.9	83.3	78.6	h h h h × H_1H_1 h h
トヨシロ×R392-53	200	183	17	91.5	83.3	78.6	h h h h × H_1H_1 h h
R392-72×北海62号	20	16	4	80.0	83.3	78.6	H_1H_1 h h × h h h h
北海64号×R392-27	200	184	16	92.0	91.7	88.5	H_1 h h h × $H_1H_1H_1$ h
トヨシロ×R392-50	200	191	9	95.5	100.0	96.4	h h h h × $H_1H_1H_1$ h
北海64号×R392-50	200	197	3	98.5	100.0	98.1	H_1 h h h × $H_1H_1H_1$ h
R392-27×R392-50	211	206	5	97.6	100.0	99.2	H_1H_1 h h × $H_1H_1H_1$ h

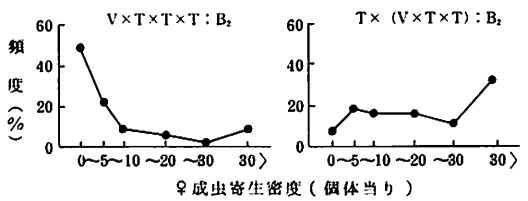
注）抵抗性理論値：I：染色体の任意の組合せの場合，II：染色分体の任意の組合せの場合

A：～5、B：～10、C：～20、D：～30、E：30以上の6段階に区分した。

線虫抵抗性野生種 *S. vernei*、*S. multidissectum*、*S. sanctae-rosae* 由来の種間雑種を作出し、B_1～B_2世代まで戻し交雑を進めた。DALEらが報告[2]しているようなジャガイモシストセンチュウ（Ro 1）およびジャガイモシロシストセンチュウ（Pa 1）に抵抗性を示した系統を選抜し母本として保存し、将来の発生に備えた*)。*S. vernei* 由来の B_1 世代から、実用形質に優れ、後代での線虫抵抗性出現率が高い2倍体系統WB79 2202-1 を得た。2倍体の通常の花粉配偶子は1倍体（n）であるが、本系統は2倍体（2n）の花粉配偶子形成比率が高いため、2倍体であるにも関わらず、栽培種（4倍体）との交配成功率が高い。生殖細胞でのゲノム倍加が、後代での線虫抵抗性出現率が高いことに関係していると思われる。

S. vernei（445）の抵抗性は polygene に支配され、*S. vernei*（V）の細胞質を持つ B_1 世代では61%、B_2 世代では44%が完全な抵抗性を示したが、栽培品種（T）の細胞質を持つ B_1 世代では平均して29%、B_2 世代では平均して13%であった。これに対しVの細胞質を持つ B_1F_2 世代では69%、Tの細胞質を持つ B_1F_2 世代では46%がそれぞれ完全な抵抗性を示した（第2図）。以上の結果から、*S. vernei*（V）のもつ抵抗性は細胞質が重要な役割を果たしていることが明確となった。世代が進むに従い抵抗性個体の出現率は急速に低下してくるので、抵抗性個体の出現率を高めるにはV細胞質の導入を図ること、戻し交雑過程において polygene の集積を図ること、主働遺伝子との複合抵抗性の導入を図ることなどが必要と考えられる[15]。

得られた線虫抵抗性中間母本は、農業形質についてはかなり改善されたが、有害成分の濃度は高い。B_2 世代の *S. vernei* 由来系統では、栽培品種に比べ調理時のエグ味が強く、グリコアルカロイドの測定例では、10倍以上の濃度であった。このように野生種を用いた



第2図　*Solanum. vernei* 由来の抵抗性発現における細胞質の影響[8]（注，T：*S. tuberosum*，V：*S. vernei*）

*）線虫抵抗性の検定は北海道農業試験場虫害第2研究室による。

抵抗性の導入では、でん粉原料用としては問題が少ないが、食用母本として用いる場合は、有害成分の除去が大きな課題である。

3．線虫抵抗性品種育成の将来

線虫抵抗性品種の早急な普及という課題を受けて育成されたのが導入品種「ツニカ」であった。緊急性を最重要として外国からの導入品種を選抜したので、既存の品種に比べ実用性が劣る。この欠点を改善したのが第一世代の育成品種「トヨアカリ」、「キタアカリ」、「エゾアカリ」であった。線虫抵抗性導入のために、直接抵抗性品種を交配に用いた系統群から選抜した品種であり、ともすれば農業形質、塊茎の形と品質が、それ以前の育成系統群より低い水準となる傾向があった。しかし、線虫抵抗性導入の第2世代とも言える「R392」を利用した育成系統群は、品種の一歩手前まで来ており、北海68号（業務、加工用）、北海70号（早生大粒食用）、北海73号（高でん粉赤皮食用）などは、農業形質および品質が線虫抵抗性導入以前の育成系統群と同等以上の水準まで達している。

1991年現在で育種選抜の初期に相当する系統群では、導入した初期の線虫抵抗性品種のB_1（孫）およびB_2（ひ孫）世代まで進んでおり、両親の両方が線虫抵抗性遺伝子H_1を持つか、片親が複数持つ組合せが7～8割となった[1]。これらの組合せでは後代の75%以上が抵抗性であると期待されるため、多くの組合せでは、実生早期世代の線虫抵抗性検定が必要なくなり、個体選抜終了後の個体検定、系統選抜終了後の再検定で十分となった。抵抗性導入の初期では、年間の線虫抵抗性検定数が年3回合計で9,000個体でも不十分であったが、現在では優れた多数の母本育成により年1回3,000個体で十分となり、実生世代でのペア塊茎法による抵抗性の検定と抵抗性遺伝子triplex母本「R392-50」利用の必要性は低下した。主要な母本への線虫抵抗性遺伝子（H_1）の取り込みがほぼ終了し、線虫抵抗性は特性検定の1項目となった。

北海道産ジャガイモシストセンチュウ（パソタイプRo 1）に対する育種的対応は、将来的に不安なく十分になされたといえる。異レースおよび異種の線虫発生に対する育種的対応は、近縁野生種の利用による中間母本育成により備えているが、さらに戻し交雑を進めて改善を図る必要がある。

4．引用文献

1）北海道農試作開部ばれいしょ育種研(1990)ばれいしょ試験成績書.
2）DALE, M. F. B. & PILLIPS, M. S. (1984) Potato Research 27, 427-430.
3）稲垣春郎（1980）研究成果（農林水産技術会議事務局）127 106-110.
4）稲垣春郎（1984）北海道農試研報 139, 73-144.
5）入倉幸雄・西部幸男・三井　康・清水　啓・稲垣春郎（1982）日育日作北海道談話会報 22, 31.
6）畑作物第2研究室（1977）北海道農試年報　昭51 41-43.
7）畑作物第2研究室（1985）北海道農試年報　昭59 38-41.
8）畑作物第2研究室（1987）研究成果（農林水産技術会議事務局）189　92-94.
9）LACEY, C. N. D., JELLIS, G. J., CURRELL, S. B. & STARLING, N. C. (1987) Potato Research 30, 59-69.
10）森　元幸（1986）農業技術 41, 554-555.
11）森　元幸・西部幸男（1987）北海道農試研究資料 33, 102-106.
12）西部幸男（1980）研究成果（農林水産技術会議事務局）127　102-106.
13）西部幸男（1987）農業技術 42, 460-461.
14）奥山善直・西部幸男（1981）日育日作北海道談話会報 21, 10.
15）TURNER, S. J., STONE, A. R. & PERRY, J. N. (1983) Euphytica 32, 91-917.
16）山田英一（1987）北海道立農試報 61, 1-98.
17）VANSOEST, L. J. M., RUMPENHORST, H. J. & HUIJSMAN, C. A. (1983) Euphytica 32, 65-74.

ダイズのシストセンチュウ抵抗性品種の育成*

はじめに

ダイズシストセンチュウの寄生による大豆の被害は明治年間に既に発生しており、当時は「月夜病」「萎黄病」等と呼ばれていた。本センチュウの形態的、生態的および被害機作に関する研究成果は別途まとめられているので（本誌 pp. 125-132）、本項ではわが国における抵抗性育種研究の経緯について概説する。

本センチュウに対する抵抗性育種研究は北海道立十勝農試で1953年[34]、東北農試では1955年[7]、また長野県農試桔梗ケ原分場（現長野中信農試）では1958年[15]より始められ、いずれの育成地でも東北地方の在来種から見つけだされた耐虫性または抵抗性品種を育種素材として、純系分離法、放射線突然変異育種法、交雑育種法等によって進められた。1960年代に入ると、Ross と Brim[19]が中国の飼料用大豆より検出した高度抵抗性遺伝子を導入することを目的とした育種が進められた。これまでに20の抵抗性品種が育成されている。

なお、本センチュウのレースに関する研究は抵抗性育種と密接な関連を有する問題であり、本誌25-27ページで別途その研究成果が紹介されている。

1．抵抗性育種素材の探索とその利用

1950年以降国内の研究機関では本センチュウに対する抵抗性育種素材の探索が行われ、青森県農試では「黒莢三本木」「南郡竹館」「目黒一号」「岩手2号」等を、また東北農試では「第1稗貫」「在来種B」「下田不知（大）」を抵抗性品種として見出している[7]。北海道立十勝農試でも1951年より抵抗性品種の探索を行い、「第1稗貫」「ソコシン」「下田不知1号」等が抵抗性を有することを明らかにした[9,10]。またアメリカでは Ross と Brim[19]が2,800点の抵抗性検定を行い、「PI 84751」「Peking」等の抵抗性育種素材を検出した。

日本国内で検出された抵抗性育種素材は抵抗性の程度によって次の3群に大別される。本項では以下の標記によって記述する。

(1) 耐虫性育種素材：地上部の被害症状はごくわずかであるが、根中ではセンチュウが発育してシストにまで成長する。育種素材は「黒莢三本木」「目黒1号」「南郡竹館」「第1稗貫」等である。「黒莢三本木系抵抗性」「南郡竹館の耐虫性」等と呼ばれている品種群である。

(2) 抵抗性育種素材：地上部の被害がほとんど見られず、また根に侵入した幼虫の発育を抑制する群である。育種素材である「ゲデンシラズ1号」「ネマシラズ[38]」等は、秋田県の在来種「下田不知」に由来する品種であり、白目中粒で多収性を有する。特に国内で広く利用され、この育種素材を用いて多数の抵抗性品種が育成された。既往の報告では「下田不知」系、「ネマシラズ」系抵抗性等と呼ばれている。

(3) 高度抵抗性育種素材：地上部に被害が見られずシストにまで成長するセンチュウがほとんど見られない。中国の飼料用大豆の「PI 84751」「Peking」「PI 90763」がこの群に含まれる。この品種群は小粒で種皮色が黒、少収等実用性に難点が多い。「Peking 系抵抗性」「Peking 同程度の強度抵抗性」「高度抵抗性」等と呼ばれている。

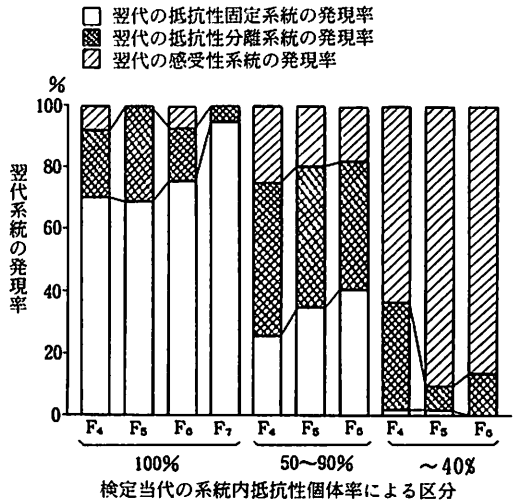
2．抵抗性発現の機作に関する研究

本センチュウに対する抵抗性の評価は、地上部の被害程度とともに、根のシスト寄生程度が重視されている。砂田[33]は抵抗性程度が異なる品種を栽培した跡地における土壌中のシスト数の消長を検討して、抵抗性品種の栽培跡地でシスト数が減少することを明らかにした。また、湯原・稲垣[40]は根に侵入する幼虫数は品種間に差がないものの、高度抵抗性品種の根に侵入した幼虫は第3期までにその多くが死ぬことを明らかにし、抵抗性の機作は侵入部位に見られる過敏感反応（防御反応）であると推定した。

3．抵抗性の遺伝様式に関する研究

高度抵抗性の遺伝は3対の独立遺伝子 rhg_1、rhg_2、rhg_3 によって支配されていることを Caldwell ら[2]が提唱した。ついで Matson と Williams[11]は種皮または臍色の着色遺伝子 I と強連鎖している1対の優性遺伝子 Rhg_4 を加え、4対の独立遺伝子が関与していると提唱した。さらに抵抗性の遺伝様式については、

*）酒井真次（九州農業試験場）
Shinji Sakai: Soybean breeding for resistance to the soybean cyst nematode.



第1図　検定当代の抵抗性区分と翌代の抵抗性系統の発現の関係[24]

注)検定当代の抵抗性区分は以下の基準によって供試系統を分類した。

100%：検定した全個体が高度抵抗性の系統。

50～90%：検定した個体の50～90%の個体が高度抵抗性の系統。

～40%：検定した個体のうち高度抵抗性の個体が40%以下の系統。

杉山・広間[31]が検討し、高度抵抗性は3対、抵抗性は1対の劣性遺伝子によって支配されていること、高度抵抗性を支配している3対の遺伝子のうち、1対の遺伝子は種皮色の発現に関与している遺伝子と強い連鎖関係にあることを明らかにした。以上のように既往の報告は高度抵抗性が mejor genes によって支配されていることを立証しているが、第1図に示したように抵抗性系統の選抜後代においても、抵抗性が弱の系統が分離する現象が認められている。既往の遺伝子に加えて minor genes の関与が考えられる[15, 24]。

アメリカで発生している本センチュウの race のうち race 2に対しては「PI 90763」が高度な抵抗性を有し、その遺伝は rhg_5 によって支配されていることを、HARTWIG と EPPS[3]が報告している。

THOMAS ら[37]は race 4に対して抵抗性を有する「PI 88788」と抵抗性が中程度の「PI 90763」、弱の「Peking」および極弱の「Mack」との相互交雑後代の分離比から、既往の抵抗性遺伝子に加えて優性1および劣性2の遺伝子が関与していることを明らかにした。

以上の研究成果によって明かなように抵抗性には多くの遺伝子が関与し、従って交雑後代における高度抵抗性個体の発現頻度は低くなる。

4．抵抗性検定法に関する研究

本センチュウに対する抵抗性検定は、圃場での検定法、施設内での検定法について検討された。

「ネマシラズ」等を育種素材とする抵抗性育種では圃場での被害程度の差異が重要な検定形質として用いられている。石川・宮原[7]は、対照圃とセンチュウ圃の収量差を対照圃の収量に対する百分率（減収率）で表現したパラメータを評価分類基準として用い、「ゲデンシラズ1号」等4品種を最強とした。減収率による検定法は抵抗性系統の簡易な評価手法であり、さらに圃場における他の農業形質をも同時に評価しつつ選抜できる長所があったことから、東北農試における抵抗性育種研究の有力な手法として活用された。

「Peking」等を育種素材とする高度抵抗性育種研究では、根のシスト寄生程度を評価して抵抗性検定することが必要であった。そこで御子柴ら[15]は、高度抵抗性の検定方法として、圃場で根を掘り取って根の寄生度を観察した後、抵抗性個体を再び圃場に移植して採種した。酒井ら[21]は北海道の環境条件下では、移植による損傷が大きいために枯死する個体が多かったことから、雑種初期世代における抵抗性検定法として「半根法」を開発した。この方法は側根にシストが寄生する8月中旬（播種後90日前後）に主根を残して側根の半分を用いて、シストの寄生程度を調査する方法であり、検定による損傷が少なく採種も可能であることが特徴である。

東北農試[5,13]では高度抵抗性を評価するために、温室内でセンチュウ密度の高い土壌を充填したプラスチックポットに検定材料を栽培して幼苗時（播種後40～50日）にシストの寄生程度を調査し、抵抗性個体をポットに移植して採種する方法を行っていた。清水[29]は抵抗性大豆品種の生育中の温度が抵抗性発現に及ぼす影響を検討した。感受性品種に対する寄生力の最大値は高岩群が15°Cと低く、他の群は20～25°Cであった。また12°Cおよび35°Cは不適温であることを明らかにした。高度抵抗性品種は温度の変化による影響が見られず、抵抗性品種では温度の上昇によって抵抗性が低下し、25°C前後では感受性と同程度となった。以上の結果は施設内での検定は高度抵抗性を目標とする場合には問題ないが、「ネマシラズ」等を育種素材とする抵抗性を目標とする場合には、温度環境を制御して検定す

第1表　短日処理の生育期間別の効果[26]

品種名	短日処理期間							
	第1期（2～5月生育の場合）				第2期（6～9月生育の場合）			
	自然日長	1週間	2週間	3週間	自然日長	2週間	4週間	8週間
ワセスズナリ	85	81(－ 7)	78(－ 7)	78(－ 7)	80	80(　0)	80(　0)	80(　0)
ワセシロゲ	96	91(－ 5)	85(－11)	86(－10)	94	83(－11)	84(－10)	86(－ 8)
タチコガネ	117	113(－ 4)	89(－28)	88(－29)	81	78(－ 3)	75(－ 6)	83(＋ 2)
エンレイ	122	117(－ 5)	91(－32)	89(－33)	81	77(－ 4)	72(－ 9)	77(－ 4)
スズユタカ	141	128(－13)	92(－49)	89(－52)	81	83(＋ 2)	77(－ 4)	80(－ 1)
ミヤギオオジロ	157	146(－11)	132(－25)	96(－61)	90	89(－ 1)	89(－ 1)	89(－ 1)
タマホマレ	145	159(＋ 4)	148(＋ 3)	99(－46)	90	83(－ 7)	84(－ 6)	85(－ 5)
平　均	123	119(－ 4)	102(－21)	89(－34)	85	82(－ 3)	80(－ 5)	83(－ 2)

注（　）内は自然日長下での生育日数との差であり、－：短縮したこと、＋：長くなったことを示す。

る必要性があることを示唆している。

酒井ら[26,27]はダイズシストセンチュウに対する高度抵抗性品種の早期作出を目標として、寒冷地における年3回の世代促進手法を検討するとともに、世代促進中に抵抗性検定を併せて実施し、さらに実用品種を戻し交配する等、効率的な育種体系の確立を目指した。年3回世代を進めるためには、1世代の生育日数を90日前後に制御しつつ、種子を確実に得られることが前提条件であった。そこで、1年を第1期：2～5月、第2期：6～9月、第3期：9～12月の3生育期に区分した場合、第2期の短日処理日数が生育日数の制御には重要であり、中～中の晩生品種で2週間以上、晩生品種では4週間以上の短日処理が効果的であることを明らかにした(第1表)。また抵抗性検定は、従来夏季に限って実施していたが、冬季にも室温を確保することによって温室内での検定が可能であることが分かった。

5．抵抗性育種研究の経過と育成した品種

国内におけるダイズシストセンチュウに対する抵抗性育種研究は30年を経過した。

東北農試ではこれまでに「オクシロメ[12]」「スズユタカ[4]」をはじめ13の抵抗性品種を育成している[5]。抵抗性品種育成の経過を見ると、3段階を経て今日に至ったと言える[5]。第1段階は「下田不知」から直接系統分離した時期であり、第2段階では第1段階で得られた品種を育種素材として交雑または突然変異によって早生または多収な抵抗性品種を作出した時期である。さらに第3段階では第2段階で育成した品種にウイルス病抵抗性および倒伏抵抗性を付与する努力が続けられている。特に第2段階で利用された放射線照射による突然変異育種は国内における数少ない成功例として高い評価を受けている。石川[8,39]は晩生の抵抗性育種素材の早生化を早急に進めることを目的として、「ネマシラズ」に放射線（^{60}Co）を照射して突然変異を誘起し、早生・多収系統を選抜した結果、「ライデン」[39]「ライコウ」[39]の2品種を育成した。東北農試では、その後も放射線突然変異による早生化に努め、抵抗性品種「ワセスズナリ」を育成した。

杉山・広間[32]は長野県中信農試内のセンチュウ検定圃場で減収率による評価を試み、高度抵抗性品種では20%以下と減収率が最も低く、抵抗性品種では50%程度、感受性品種では80%以上に達することを明らかにし、同農試のセンチュウレースに対しては高度抵抗性を有する品種を育成することが必要であることを示した。以降、長野県中信農試では「Peking」を育種素材とする高度抵抗性品種の育成を急務として育種方向を全面変更した[15]。これまでに、抵抗性品種「ナスシロメ」[14]「ナカセンナリ」[16]を育成した。重盛・宮崎[28]は高度抵抗性を目標とする育種において、「NC 1-2-2」「PI 90763」を育種素材として「東山75号」「同93号」「同111号」等を育成したが、臍色が黒褐色から淡褐色であったために、品種に採用されなかったこと、「PI 90763」×「十育109号（ホウライ）」の後代から種皮色や臍色の発現遺伝子と抵抗性遺伝子の連鎖を打破して、臍色が黄になった系統が選抜されたことを報告している。

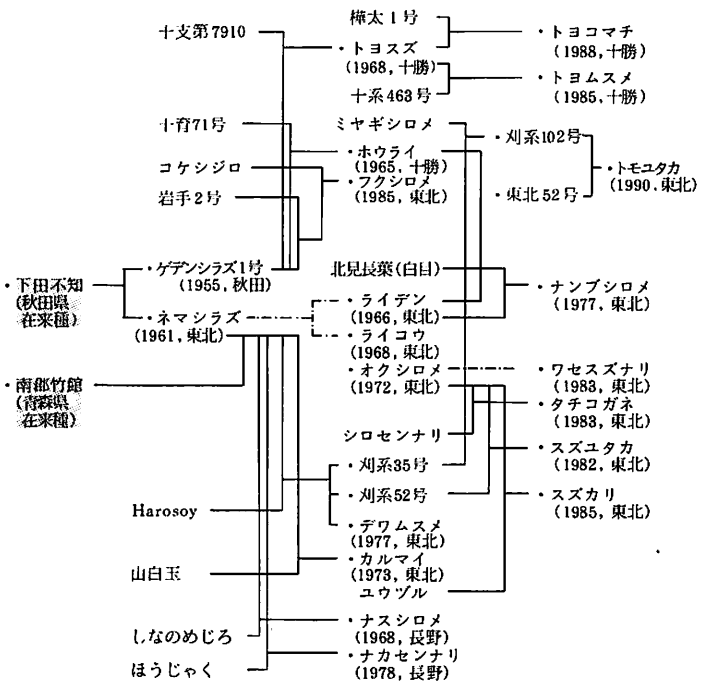
北海道立十勝農試では1953年以降、耐虫性育種に着

手し、1955年には抵抗性品種群を母本として使用し始め、以降抵抗性育種の割合が大きくなった。抵抗性品種としては「ホウライ[20]」「トヨスズ[20]」「トヨムスメ[36]」「トヨコマチ」の4品種を育成した。さらに1960年以降は「PI 84751」等の高度抵抗性遺伝子の導入を行い、高度抵抗性の白目品種である「スズヒメ」[30]の育成をはじめ、多くの高度抵抗性系統を育成している[24]。

6．高度抵抗性育種上の問題

前述のように高度抵抗性に関与する遺伝子の一つが種皮色、臍色を支配する遺伝子と強連鎖しており、このことが白目の高度抵抗性品種育成を困難にしていた。橋本ら[5]は、「Peking」に放射線を照射して突然変異によって種皮色を支配する遺伝子の変異作出を図った。目標とする種皮色黄の高度抵抗性の変異系統を選抜できなかったが、くすみの強い黄の系統および赤褐色の系統を中間母本として作出することに成功した。

一方、高度抵抗性を有する育成系統は収量性が低いことも育種上の問題となっていた。育種素材である「Peking」は根の生育量が北海道の多収品種である「キタムスメ」等に比べて貧弱であり、このような野生的な根の生育が高度抵抗性と連鎖しているために、多収な高度抵抗性系統を選抜できない一因であると懸念された。そこで酒井・砂田[22,23]は「トヨスズ」「キタムスメ」等の実用品種との戻し交配または多系交配を行い、その後代系統の根を側根と主根に分けて調査した。その結果、育成系統の根の生育量は次第に実用品種に近くなっていること、またリン酸肥料に対する肥効が高いことを明らかにし、多収な高度抵抗性系統の育種が可能であることを認めた。



第2図　わが国で育成された抵抗性品種の系譜図
注1．・　：育成した抵抗性品種を示す。
2．---：放射線照射による突然変異を示す。
3．▒：抵抗性の遺伝資源となったことを示す。
4．(　)内は育成年次、育成場所を示し、十勝は北海道立十勝農試、東北は東北農試、秋田は秋田県農試、長野は長野県中信農試である。

結　　論

村上ら[18]および酒井ら[25]はダイズシストセンチュウに対する耕種的防除法の一つとして、湛水処理の効果を検討した。夏季の湛水処理はセンチュウ密度の減少効果が大きく、湛水処理後に抵抗性品種を栽培することによって、被害軽減効果は更に大きくなることを明らかにした。夏季の湛水処理期間は長いほど効果が高く、3～4カ月間が適当である。また、3年程度連続して湛水処理をすることにより、高度抵抗性品種を連作した区のセンチュウ密度まで低減できることを実験的に明らかにした。近年、水田畑作の高度利用対策が重要視されている時でもあり、本研究成果の活用が期待される。また本センチュウに寄生する卵寄生菌の研究も進んでいる。

上記のような耕種的な防除法とともに、本センチュウに対する抵抗性遺伝子を付与して被害の軽減を図ることが、長期的に安定した大豆生産を維持するためには重要である。「下田不知」系抵抗性品種群は多収であり、子実が中粒で黄～黄白色であり、豆腐等の食品用としても、実用性に優れている。しかし、本群に対して被害を及ぼすレースが国内に分布することが明らかにされているので、「Peking」等を育種素材とした高度

抵抗性品種の育成が、今後益々重要性を増すものと思われる。高度抵抗性の育種素材には主として「Peking」が利用されてきたが、種皮色が黒、粒の形が扁平、粒大が小等、食品用大豆として利用上の欠点があり、また倒伏易、低収等の農業上の難点も多いために、高度抵抗性品種の育成に長期間を要している。近年は各育種場所とも以上のような欠点を改善した白目の系統が選抜されているので、近く多収で良質な高度抵抗性品種の育成が期待できる。また、利用されている育種素材は「Peking」に偏っていることから、遺伝変異の拡大が困難となることが予測される。東北農試では新たな高度抵抗性遺伝資源の探索を行い、「茶秣食豆」と「Patten」の2品種を検出している。またANANDとGALLO[1]はレース3に対する抵抗性育種素材を検索するため、9,153点の遺伝資源の抵抗性を検定し、高度抵抗性を有する19点と抵抗性を有する15点を新たに検出した。高度抵抗性に分類された品種の中に日本から導入した「PI 416762 (Akanida)」が含まれていた。橋本ら[5]は日本国内で保存されている「赤仁田」の抵抗性検定を行い、その高度抵抗性を確認した。

以上の研究によって検出された高度抵抗性遺伝資源の大部分はわが国では晩生であり、種皮色は黒または褐色等の実用上の難点が多いため、現在までは抵抗性育種研究に利用されていないが、今後は遺伝変異の拡大のために貴重な育種素材となることが期待される。

引用文献

1) ANAND, S. C. & GALLO, K. M. (1984) Plant Dis. **68**, 593-595.
2) CALDWELL, B. E., BRIM, C. A. & ROSS, J. P. (1960) Agr. J. **52**, 635-636.
3) HARTWIG, E. E. & EPPS, J. M. (1970) Phytopathology **60**, 584.
4) 橋本鋼二・長沢次男・国分喜治郎・村上昭一・小山隆光・中村茂樹・松本重男・松本定夫・佐々木紘一 (1984) 東北農試研報 **70**, 1-38.
5) 橋本鋼二 (1987) In：わが国におけるマメ類の育種 (小島睦男編)，明文書房，東京，153-183.
6) 稲垣春郎・百田洋二・清水 啓 (1982) 関東病虫研報 **29**, 170.
7) 石川正示・宮原萬芳 (1958) 育雑 **8**, 111-118.
8) 石川正示 (1968) In：大豆の育種 (福井重郎編)，ラテイス，東京 1-37.
9) 小山八十八・山崎一彦・菊地良治 (1956) 北農研究抄報 **3**, 17-18.
10) 小山八十八・山崎一彦・菊地良治 (1956) 北農研究抄報 **3**, 23-24.
11) MATSON, A. L. & WILLIAMS, L. F. (1965) Crop Sci. **5**, 477.
12) 松本重男・石川正示・国分喜治郎・宮原萬芳・今野善一郎・小山フミ・村上昭一・小山隆光・長沢次男・松本定夫・中村茂樹 (1974) 東北農試研報 **48**, 1-30.
13) MATSUMOTO, S. (1974) JARQ, **8**, 189-193.
14) 御子柴公人・丸山宣重・堀内寿郎・松沢 宏・荻原英雄・広間勝巳 (1974) 長野農試報 **38**, 32-34.
15) 御子柴公人・荻原英雄・広間勝巳 (1978) 長野農総試中信地方試研報 **1**, 96-104.
16) 御子柴公人・丸山宣重・高橋信夫・堀内寿郎 (1983) 長野中信農試報 **2**, 20-28.
17) 宮崎尚時・御子柴公人 (1987) In：わが国におけるマメ類の育種 (小島睦男編) 明文書房，東京，183-207.
18) 村上昭一・酒井真次・長沢次男・橋本鋼二 (1985) 日作東北支部報 **28**, 103-105.
19) ROSS C. A. & BRIM J. P. (1959) Plant Dis. Reptr. **41**, 923-924.
20) 斎藤正隆・後藤寛治・砂田喜與志・酒井真次 (1966) 北農 **33** (11)，16-28.
21) 酒井真次・斎藤正隆・砂田喜與志 (1975) 北海道立農試集報 **32**, 18-24.
22) 酒井真次・砂田喜與志 (1988) 日育日作北海道談話会報 **23**, 10.
23) 酒井真次 (1990) 日育日作北海道談話会報 **23**, 29.
24) 酒井真次・砂田喜與志 (1987) In：わが国におけるマメ類の育種 (小島睦男編) 明文書房，東京，124-153.
25) 酒井真次・村上昭一・長沢次男・橋本鋼二 (1987) 日作東北支部報 **30**, 71-72.
26) 酒井真次・長沢次男・橋本鋼二 (1990) 東北農試研報 **81**, 41-49.
27) 酒井真次 (1990) 秋田育種談話会記事 **4**, 16-22.
28) 重盛勲・宮崎尚時 (1986) 育種学最近の進歩 **27**, 131-139.
29) 清水啓 (1986) 日線虫研誌 **16**, 32-34.
30) 佐々木紘一・砂田喜與志・土屋武彦・酒井真次・紙谷元一・伊藤 武・三分一敬 (1966) 北海道立農試集報 **57**, 1-12.
31) 杉山信太郎・広間勝巳 (1966) 育雑 **16**, 83-86.
32) 杉山信太郎・広間勝巳 (1968) 育雑 **18**, 80-87.
33) 砂田喜與志 (1967) 北海道立農試集報 **16**, 106-113.
34) 砂田喜與志・後藤寛治 (1968) In：大豆の育種 (福井重郎編)，ラテイス，東京，38-66.
35) 砂田喜與志・酒井真次 (1978) 農及園 **53**, 1099-1105.
36) 砂田喜與志・酒井真次・後藤寛治・三分一敬・土屋武彦・紙谷元一 (1981) 北海道立農試集報 **45**, 89-100.
37) THOMAS, J. D., CAVINESS, C. E., RIGGS, R. D. & HARTWIG, E. E. (1975) Crop Sci. **15**, 208-210.
38) 東北農試栽培第2部作物第3研 (1967) 東北農試研報 **35**, 43-82.
39) 東北農試栽培第2部作物第3研 (1970) 東北農試研報 **40**, 65-105.
40) 湯原 巌・稲垣春郎 (1963) 北海道農試彙報 **80**, 94-102.

サツマイモのネコブセンチュウ抵抗性品種の育種*

はじめに

サツマイモは関東東海および九州地方の基幹畑作物であり、平成2年度統計で栽培面積6万ヘクタール、作付比率は食用青果用が7割、でん粉等原料用が3割である。生産適地が偏在し、産地ではサツマイモの連作が通例であることから、土壌病害の発生による収量・品質の低下が問題視されている。中でもサツマイモネコブセンチュウ（*Meloidogyne incognita*）は食用では外観品質の劣化、原料用では塊根収量の低下を起こす主要因として重要視されている。

本稿では、サツマイモのネコブセンチュウ抵抗性育種に焦点を当て、現在までの成果、今後の課題について述べる。

1．病徴、伝染および耕種的防除

サツマイモネコブセンチュウのサツマイモへの加害は本線虫の成熟・産卵期の7月とその後の増殖期の8～9月の2期がある[6]。病徴は、a）ひげ根・毛根への虫えい（ゴール）の形成、b）太根・梗根の短小化と毛根の離脱、c）塊根の裂開が典型的である[2]。この被害程度は初期線虫密度により1次的に影響され、2次的にはa）砂質土、b）干ばつ、c）土壌水分の多寡による生理的裂開の程度、により助長される[2]。

防除法としては、a）小麦、陸稲、落花生等の非寄主作物や抵抗性作物との輪作、b）苗床の消毒と無病種いもの選定による育苗時の無病化、c）クロルピクリン、D-Dなどの殺線虫剤の土壌への注入、d）抵抗性品種の作付、がある[2]。輪作、無病育苗、殺線虫剤処理は初期線虫密度を制御し、ネコブセンチュウのひげ根・毛根への侵入数を相対的に減少させる。しかし、根部への侵入後の線虫の寄生度や増殖程度および塊根の被害程度は品種の線虫抵抗性により左右される[8,10]。このため、抵抗性品種の育成は重要である。

2．抵抗性の機作と品種間差異

サツマイモの寄生は、苗から根が伸長した直後から始まる。SHIBUYAはネコブセンチュウの幼虫は甘しょの根の生長点から分泌される化学物質に誘引されて根中に侵入し、侵入にあたっては品種を選択することなくいずれの品種にも同様に侵入するが、侵入後の線虫の発育は線虫の栄養分を供給する巨大細胞の形成と関係があり、抵抗性の強い品種では巨大細胞ができないので幼虫は間もなく餓死すると述べている[10]。また井手らは発根した苗にネコブセンチュウの第2期幼虫を接種し、10日後には全ての品種の根部への侵入を認め、接種21日後には抵抗性の差異による線虫侵入・生息率の差異を観察した[3]。また接種51日後には卵のう数の品種間差を認め、抵抗性強～中の品種では卵のうがほとんど形成されず、抵抗性弱の品種では多数の卵のうが形成されることを観察した。これら現象に対する生化学的な解明は未だないが、侵入した線虫の根中における生育・増殖の良否が品種により相対的に異なることがネコブセンチュウに対する甘しょ品種の抵抗性程度の差異となる。

サツマイモネコブセンチュウに対し甘しょ品種間に抵抗性の差異があることは米国ではWEIMERとHARTER[12]、GENTILEら[4]、BONSIとPHILLS[1]等の報告があり、またわが国では1941年頃から鹿児島、千葉、宮崎、静岡等の県において認められ、SHIBUYA[10]、近藤ら[8]等の報告がある。

農業研究センター甘しょ育種研究室で過去10年間(1981～90)に3回以上ネコブセンチュウ抵抗性検定が行われた品種・系統中から比較的評価が安定していた品種・系統を抜粋して第1表に示した。戦前～戦中にかけ大いに栽培された茨城1号や沖縄100号が中以上の抵抗性を持つことは当時の慣行である麦類との輪作体系下では十分な抵抗性を示し、収量の低下はなかったものと想像される。また現在では栽培面積は減少したが、依然栽培されている農林2号や紅赤はネコブセンチュウに強～やや強の抵抗性であり、農林2号一コガネセンガンの輪作や紅赤一紅赤の連作が可能であったことがうなずける。最近10年に育成されたベニアズマ、フサベニ、シロユタカ、シロサツマ、ハイスター

*）樽本 勲（農業研究センター、現 鹿児島県バイテク研）
Isao TARUMOTO: Breeding of resistant varieties to root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* in sweet potato.

第1表　サツマイモネコブセンチュウ抵抗性程度の品種一覧（出典別）

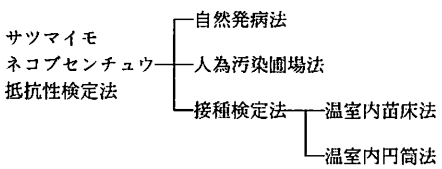
抵抗性程度	SHIBUYA[10] (1952)	近藤ら[8] (1972)	樽本ら (未発表)
強	太白、隼人藷、茨城1号	農林2、3、5、9、10、12、18号、太白	農林2、3、5、10号、シロサツマ、ハイスターチ、関東84号、Niue、Tagurn、White Star＊、Markham-1＊、ハワイ1号＊
やや強	農林2、3号	農林7号、オキマサリ、茨城1号、高系3号、Porto Rico	農林7号、フサベニ、ツルセンガン、紅赤、茨城1号、Bunas 51
中	農林7号	農林4号、フクワセ、ナカムラサキ、シロセンガン、沖縄100号	ベニアズマ、タマユタカ、シロユタカ、沖縄100号、Boniato-3、F411、Narusa Local
やや弱	沖縄100号、護国藷、高系3号	ヤケシラズ、クサマサリ、護国藷、七福	農林1号＊＊、ベニコマチ、シロセンガン、コガネセンガン＊＊、高系14号＊＊、Yam-1、Georgia Jet
弱	農林1号、源氏、七福、花魁	農林1、6号、クロシラズ、チハヤセトアカ、関東14号、鹿児島、立鹿児島、花魁埼1号	関東14号、Bis 7-1、Bis 397-3

注）＊の付いた品種は強～やや強、＊＊の付いた品種は弱～やや弱

チは抵抗性中以上であり、食用のフサベニ(登録、1989)はやや強、原料用のシロサツマ(登録、1986)、ハイスターチ(登録、1988)は強と改良が行われている[9]。またネコブセンチュウ抵抗性強と判定された新導入品種も多く、太白等の在来品種および農林2号等の育成品種と併せ、抵抗性品種育成のための交配母本としての利用が期待される。

3．抵抗性の検定

甘しょにおけるネコブセンチュウ抵抗性検定法は



注）BONSI & PHILLSの評点法[1]
1．no galling
2．light galling, 1-25%
3．moderate galling, 26-50%
4．heavy galling, 51-75%
5．severe galling, 76-100%

第1図　サツマイモネコブセンチュウ抵抗性検定法の分類

WEIMERとHARTERによる自然発病法[12]、GENTILEらの温室内円筒接種法[4]を経て、BONSIとPHILLSによりほぼ確立された[1]。諸法を合わせ第1図に示す。

BONSIとPHILLS[1]によると人為汚染圃場法、接種法の苗床法、円筒法の3方法間に平均値、レンジとも差はほとんどなく、品種と方法間の交互作用もなく品種の抵抗性程度は一定していることから、わが国では同時に多数の品種系統の抵抗性程度が評価可能な人為汚染圃場法が一般的に採用されている。農業研究センターの方法[9]を例示すると、a）関東14号を植え、根元に予め培養したネコブセンチュウの懸濁液の注入、ないし汚染土壌の散布等を行い、センチュウ密度を数年にわたり高める。b）5月にホウセンカを植え、ネコブセンチュウの第1期増殖を促進する。c）7月中下旬に産卵を確かめた後にホウセンカを根ごと鋤込む。d）作畦し、汚染圃場の半分を検定圃に当て、残りの半分には関東14号ないしソバを栽植する。e）ネコブセンチュウの第2期増殖期の8～9月の約60日間を経過の後、細根・塊根を株から脱落させないように掘り取り、5個体を束ねる。f）水洗の後、フロキシンB(Phloxin B)の0.05%水溶液に15分間浸漬し、ゴールを赤色に着色させる。g）第2表に示す評点法にしたがいゴール着生程度を主に、塊根の被害程度を従として調査する。h）翌年からはb～gを繰り返し、dに

第2表　農業研究センターで用いるサツマイモネコブセンチュウ抵抗性検定における評点法

評点（スコア）	ゴール着生程度による判定[1]（改　菊川・坂井）	塊根の被害程度による判定[2]	判定品種
1	ゴールがない	塊根は正常に形成され、ネコブ症状（粗皮、黒色ヒビ、裂開、凸凹、ないしこれらの複合症状）がない	シロサツマ
2	僅かにゴール（毛根に疎らに）を認める	塊根は正常に形成されるが、塊根上にネコブ症状を若干認める	フサベニ[1]
3	中程度にゴール（毛根上に点々と）を認める	塊根形成は正常時の約1/2大、塊根にネコブ症状を中程度認める	ベニアズマ 関東99号
4	多くのゴール（毛根と太根・梗根上に点々と）を認める	塊根形成は正常時の1/3大以下、塊根にネコブ症状が著しい	ベニコマチ コガネセンガン
5	著しく多くのゴール(毛根上に密生し、太根・梗根は凸凹)を認める	塊根形成が著しく阻害され、塊根着生が著しく少なく、かつ肥大不足	関東14号 高系14号[2]

[1] 塊根被害度の評価時には評点1の判定品種、[2] ゴール着生の評価時には評点4の判定品種

おいて半分の区画を検定圃として交互に使用する。なお、農業研究センターでは検定圃には幅50cmのベッドを作り、30cm間隔に1区をベッドに直角の方向に設け、1区に5個体を栽植している。

また農業研究センターでは真性抵抗性と圃場抵抗性を同時に調査するために、高度に汚染された現地圃場(過去10年間甘しょ一根菜を無農薬栽培)を設け、自然発病法による検定を併せ行っている。6月に栽植し90日後の9月に掘取り、染色することなく肉眼観察で第2表に示す塊根の被害程度を中心に調査する。

4．抵抗性品種の育成

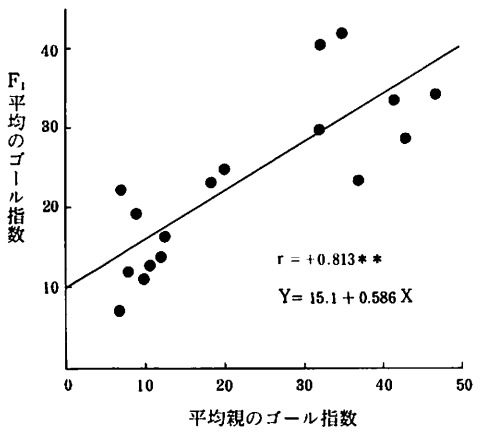
サツマイモネコブセンチュウ抵抗性育種は、米国では外観品質の低下および収量の減少の要因を除去する目的で、まず1920年代後半からカリフォルニアで始まり、1950年代には南部諸州でも組織的に行なわれた[11,12]。わが国では収量の安定化のために1941年に農林省の海上試験地（後の農事試験場線虫研究室）が設立され、1960年代以降は農業研究センターおよび九州農業試験場で組織的にネコブセンチュウ抵抗性育種が行なわれた[8]。しかし、この前半期は収量・品質等を育種目標とする交配組合せを行ない、実生後代の選抜に際して副次的にネコブセンチュウの検定を行ない、選抜の対象形質の一つとする消極的育種であった[7]。

1950～1964年の15年間にオクラホマ州立大学の育種過程で人為汚染圃場法でネコブセンチュウ検定した組合せ・系統をSTRUBLEらがとりまとめた結果[11]を第3表に示す。また農業研究センター甘しょ育種研究室の実生2年目系統の人為汚染圃場法によるネコブセンチュウ検定結果をまとめ表記した。STRUBLEらはこの結果から、ネコブセンチュウ抵抗性は遺伝するが、単純でなく、複数因子で遺伝するとしている[11]。樽本ら(未発表)の結果も同様の傾向を示し、同質6倍体作物における遺伝性の複雑さが示唆された。菊川・坂井は交配試験において第2図に示す結果等を得[5]、ネコブセンチュウ抵抗性は遺伝子の相加的効果により発現される部分が大きい形質と推論している。

第3表　組合せ別の実生後代におけるネコブセンチュウ抵抗性系統の分布

出典	組合せ	系統の抵抗性区分（%）		
		強	中	弱
Strubleら[11]	強×強	53	38	9
	強×中	55	34	11
	強×弱	40	38	22
	中×中	30	37	33
	中×弱	29	38	33
	弱×弱	14	23	63
樽本ら*（未発表）	強×強	56	30	14
	強×中	40	45	15
	強×弱	12	25	63
	中×中	—	—	—
	中×弱	3	50	47
	弱×弱	0	6	94

＊昭和63年度農業研究センターネコブセンチュウ検定試験野帳から作成



第2図　ネコブセンチュウ被害程度に関するF_1平均と平均親の回帰[5]

これらの結果から育種に利用可能な部分は、ネコブセンチュウに抵抗性強の品種を交配親に用いるとその実生後代でネコブセンチュウ抵抗性系統を選抜できる割合が高く、強×強では50%程度、強×中で40%程度の抵抗性強の系統が選抜可能と推察される。このため、生産費等から殺線虫剤を使用しない原料用品種の育成には最低片親に抵抗性強の品種を用いて交配しており、CS69136-2×タマユタカ（強×中）でシロサツマ（強）、CS7279-19G×CS69136-33（やや強×強）でハイスターチ（強）を育成している[9]。

食用品種の育成においてネコブセンチュウ抵抗性品種を片親とする交配の場合、ネコブセンチュウ抵抗性と食味が両立しないことが多い。また抵抗性母本の皮色は白～淡紅、肉色は白～白黄の品種が多いことから、交配後代での選抜率が一層低下する。この経験から、食用品種の育成は抵抗性中程度の交配親を用い、偶発的に選定される品質・食味等の主要特性とネコブセンチュウ抵抗性が両立する系統を対象とするのが通例であった。この一例として、関東85号（中）×千系7238-19（中）からフサベニ（やや強）を育成した[9]。これはマルチ張りをして殺線虫剤を注入後に挿苗する慣行法を前提にした品種育成であり、殺線虫剤の施用量を減らす、あるいは原料用同様に無施用とするための育種ではない。ネコブセンチュウ抵抗性育種には、a）優良交配母本の養成、b）検定方法の改善が必要である。農業研究センターでは1987年から食用品種育成用のネコブセンチュウ抵抗性母本の養成を開始し、第1段階として、いもは紡錘～長紡錘で揃いが良く、皮色は濃赤紫で肉色は黄白～黄、ネコブセンチュウに強、食味は下の母本を育成した。第2段階として上記母本の食味改良を推進中であり、近未来には外観形状・食味に優れ、ネコブセンチュウに抵抗性の食用中間母本の育成が期待される。

おわりに

近藤は約30年前に甘しょのネコブセンチュウ抵抗性育種の困難性の一つとして、黒斑病との逆相関を上げている[7]。シロサツマのように逆相関を克服した品種は多く、最近導入した沖縄遺伝資源の約半数は両病害に抵抗性である[9]。現在では食味との間で逆相関が問題になっている。使用する遺伝資源の変異幅の問題ではないようである。逆相関を打破すべく、中間母本の育成を行い、将来に向け新遺伝資源を創出する必要がある。効率的に改良を進める方法として、自殖性の利用、兄弟交配法の導入、循環選抜法等が考えられる。また抵抗性の本質については未だに未解決であり、線虫研究者の一層の努力を期待したい。

引用文献

1）Bonsi, C. K. & Phills, B. R. (1979) Hort Science **14**, 539-541.
2）Clark, C. A. & Mayer, J. W. (1988) *Compendium of Sweet Potato Disease*, APS Press, St. Paul, 41-45.
3）井手義人・田渕尚一・坂本　敏（1982）九病虫研会報 **28**, 126-129.
4）Gentile, A. G., Kimble, K. A. & Hanna, G. C. (1962) Phytopathology **52**, 1225-1226.
5）菊川誠士・坂井健吉（1969）九州農試報告　**14**, 365-397.
6）近藤鶴彦（1952）予察防除　農作物害虫新説, 朝倉書店, 東京, 180-192.
7）近藤鶴彦（1958）植物防疫　**12**, 112-114.
8）近藤鶴彦・林　勇・穴澤　茂・山崎龍男・山本和多留・三枝敏郎（1972）日線虫研誌　**1**, 14-17.
9）農研センター甘しょ育種研（1988）昭和63年度育種試験成績書（謄写）.
10）Shibuya, M. (1952) Mem. Facul. Agr., Kagoshima Univ. **1**, 1-22.
11）Struble, F. B., Morrison, L. S. & Cordner, H. B. (1966) Phytopathology **56**, 1217-1219.
12）Weimer, J. L. & Harter, L. L. (1925) Phytopathology **15**, 423-426.

北海道におけるジャガイモシストセンチュウの総合防除*

1．はじめに

ジャガイモシストセンチュウはジャガイモに及ぼす被害の大きさと防除の困難性から国際的検疫対象の重要害虫とされ、この線虫の未発生国ではその侵入を防ぐために発生国からのジャガイモ塊茎はもちろん、その他の作物まで輸入を法的に厳重に規制している。わが国でも厳しい侵入防止対策がとられたが、1972年7月に北海道後志支庁管内の真狩村、留寿都村のジャガイモ圃場でこの線虫が発見され[11,17]、1977年には網走管内の斜里郡3町[5]、1980年には胆振管内の豊浦町、1987年には根室管内の中標津町、1988年には渡島管内の函館市で発生が確認され、1991年度末の発生は後志の6町村、網走の3町、胆振の3町村、根室の1町、渡島の1市の6,649haに達している。

本線虫の発見以来、国および道の行政および研究機関では発生拡大の防止並びに防除対策確立に向けて力を傾注してきた。

本線虫の発生の歴史の古い欧州各国、とくにイギリス、オランダ、ドイツなどでは経済的防除法確立を主眼に線虫抵抗性ジャガイモ品種が多数育成され、それを利用した輪作を中心に、殺線虫剤の土壌処理を組み合わせることで線虫密度の低下を図る総合防除がなされている[1,4]。

わが国における本線虫の発生は現在のところ北海道のジャガイモに限られ、ジャガイモを栽培しなければ問題はない。発見当時行われた防除対策に関する論議の中で封じ込めにより撲滅を図るか、上記の総合防除をとるかの二つの考え方が示された。しかし、発見当時の検診により約374haもの畑で発生が確認されたこと、さらに広い潜在的分布が予想されたこと、また本道の基幹作物の一つを作目から除くことは農家経営上好ましくないこと、などの理由から総合防除法が実際的と考えられ、寄主・非寄主栽培による線虫密度の変動解析、防除のための輪作体系の確立、抵抗性品種の利用、殺線虫剤の利用、を中心とする総合防除法が発生地の圃場試験で主に検討された。

*）山田英一（北海道立中央農業試験場）
Eiichi YAMADA: Integrated control of potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis* (WOLL.) in Hokkaido.

2．線虫密度とジャガイモの被害

種いも植えつけ時の線虫密度（卵数の対数/乾土1g）と収量の関係は、一般に直線回帰よりもSeinhorstの曲線回帰[12]への適合性が高く、10卵での減収率は線虫感受性品種「紅丸」では8％、抵抗性品種「ツニカ」では6％となり、この卵数を被害耐性限界密度と仮定し、これ以下を低密度、10～50％の被害をもたらす11～100卵を中密度、それ以上を高密度とし、この密度区分を本線虫による被害評価基準とした[6,19]。

3．線虫の寄生型

寄生型（パソタイプ）の確定は抵抗性品種利用上の重要課題である。農業技術研究所ではイギリスで知られている種と寄生型ならびに判別用ジャガイモ野生種を導入して形態および寄生性を比較検討したところ、真狩産の線虫はジャガイモシストセンチュウ（*Globodera rostochiensis*）で寄生型はRo 1[7]であることが確定した[9]。その後、道内各地で発生した線虫の寄生型は北海道農試での調査で全てRo 1とされ、線虫抵抗性育種の目標は当面Ro 1を対象とすべきことが示された。しかし、本道の全ての個体群が単一の種類および寄生型であるかどうかは抵抗性品種利用の実用面からも今後の追跡調査が必要である。

4．防除手段の評価

各種防除手段の有効性を評価検証し、本線虫の総合防除のための技術組み立てについて検討した。

1）輪　　作

線虫高密度圃場（430卵/乾土1g）において、北海道の主要な畑作物と牧草類を供試し、2～9年輪作区と連作区を設置して線虫密度の変動と作物の生育収量を調べた。非寄主作物を栽培すると線虫密度は平均で約32％低下するが、前作がジャガイモの場合には約60％、非寄主作物の場合には約26％の低下となる。ジャガイモを栽培した時の密度は、感受性品種では栽培前の密度が低いほど増殖率は高まるが、平均では約7倍となり、抵抗性品種では栽培前密度に関係なく、約70％程度の低下となる[3,6]。

輪作年限が長いほど線虫密度は低下するが、9年輪

作の例でも、8年間の非寄主作物栽培の後に感受性品種を1作すると、最初の高密度に戻る[16]。

高密度圃場を供試して3年間非寄主作物を栽培し、4年目にジャガイモを栽培した場合、その収量は無線虫圃場に比して、感受性品種では66%、抵抗性品種では82%であった[16]。感受性品種栽培時の密度抑制手段として殺線虫剤を併用すると、4年輪作が実際的な輪作式と考えられる。

2）抵抗性品種・耐性品種

抵抗性品種に対する幼虫の侵入数は感受性品種と同程度であるが侵入虫は雌成虫やシストまで発育できない、すなわち線虫は一世代を完了できない。このため抵抗性品種栽培後の密度は60～82%も低下し、ジャガイモを栽培しながら線虫密度を低下させる効果が高い。

これまで東ドイツ産の「ツニカ」（澱粉原料用の中晩生品種）が発生地の気候に適し、線虫密度の高い圃場での被害は「紅丸」よりも軽く、1978年に優良品種となり栽培が続けられた[10]。この「ツニカ」を親とする交配系統の中から北海道農業試験場育成の3品種が奨励品種となった。澱粉原料用では「トヨアカリ」（中晩生、ツニカ×WB61037）が澱粉価、澱粉収量ともに「ツニカ」、「紅丸」より優れ、1986年に全道向けの品種となり、食用では「キタアカリ」（早生、男爵薯×ツニカ）と「エゾアカリ」（早生、ツニカ×プリエクルスキーランニー）の2品種が塊茎の肥大が早く、収量は「男爵薯」よりも高く、1987年に品種となり、前者は道央、後者は全道へ普及されている[8]。

これら抵抗性品種の線虫による減収率は感受性品種よりもやや低いものの、線虫密度が高い場合には多数の幼虫の寄生により減収も大きく、また生育不良のため線虫密度低減効果も劣るので、低密度圃場に栽培することが必要である[15]。

感受性品種の中にもシスト寄生程度が低く収量性の高い「金時薯」、「根育10号」、「岩手4号」などや、シスト寄生程度は高いが収量性の高い「農林1号」、「エニワ」などが認められた[15]。

3）殺線虫剤

(1) 土壌燻蒸剤の効果

10a当たり、D-D油剤（55%）の60 *l* および有効成分92%の油剤（テロン92など）の30～40 *l*、D-D・メチルイソチオシアネート油剤の30 *l* などの秋処理（9月下旬～10月中旬）の効果が高く、線虫密度は70～80%低下し、翌年に作付ける作物にも薬害がなく、線虫密度低下の実用的な手段である。また所定量の半量を処理して約2週間後にプラウで反転し、再度残りの半量を注入する方法が1回の全量処理よりも効果は高まる。ただし、完全には死滅しないので感受性ジャガイモを栽培すると線虫密度が急増する場合が多いので、処理後には非寄主作物を栽培して一層の密度低下を図る[13]。

(2) 土壌施用粒剤の効果

10a当たりオキサミル粒剤（1%）の全面30kgおよび作条15kg、エトプロホス粒剤（5%）の全面15～20kgおよび作条10kg、あるいはダイアジノン粒剤（5%）の全面40kg処理を感受性ジャガイモ植え付け時に行うと効果は高く、また栽培後の線虫密度の急増が抑制される。これらの中でオキサミル粒剤のトラクター牽引の肥料散布機（本田式）による全面30kg散布が検討され、散布者への安全性を含めて実用性の高いことが確認された[13]。

4）線虫捕獲植物の検索と利用の試み

フユサンゴ、*Solanum villosum*、イヌホオズキおよび *Lycopersicon peruvianum*（PI 126926）、オオセンナリでは幼虫侵入数は多いが雌成虫をほとんど認めず、これらの中でイヌホオズキの捕獲効果を検討したところ、播種量2 g/m²の5～6月播で80%以上密度が低下し、トウモロコシとの同時播種（5月）による間作の効果も高いが、初期生育が劣り、耐陰性や他の雑草との競合に弱く、実用性に乏しい。抵抗性ジャガイモ「ツニカ」のトウモロコシ間作での効果が高く、小麦収穫後（8月下旬）の栽培でも約50%密度が低下した[18]。

5）生理活性物質の効果

本線虫に対する孵化促進効果の高い物質の一つであるピクロロン酸の土壌施用の効果を検討したところ、5～6月の15 g/m²施用で線虫密度は処理前の5%以下となった。しかし、実用化には、水溶性の向上による施用量の減少、土壌条件と効果、作物に対する薬害などの検討が残されている[19]。

6）物理的防除法の検討

蔵卵シストに対する極超短波照射（2,450±25MHz、出力6 kwの導波管型機種）の効果を検討したところ、4,000～8,000ジュール/cm²・sec照射が湿潤土壌に埋設したシスト内卵に対する高い殺卵効果を示したが、実用化には多くの改良が必要である[19]。

放射線（コバルト60）照射もシストの乾湿などの条件により効果が異なるが、死滅させるにはかなりの線量を要し、実用性に乏しい[19]。

塊茎の温湯浸漬処理では、50℃の10～20分、52℃の10分で塊茎内の線虫は死滅し、また萌芽阻害も認められない[3]。

7）伝播防止対策

本線虫の発生地域で生産されたジャガイモ塊茎やテンサイ根部に付着する土壌には本線虫が含まれる可能性が高く、この土壌の移動による汚染拡大の危険をはらんでいる。本線虫伝播防止の観点から、主として本線虫が関与する工場施設を中心に、各種条件下における線虫の生死確認と線虫汚染土壌の堆肥化、熱処理の効果などを検討した。

(1) ジャガイモ遊離土壌の伝播防止

① 土壌焼却処理の線虫致死効果

灯油バーナー式の焼土機で土壌焼却を行ったところ、70℃以上での加熱、保温で完全な効果が示された[13]。

② 堆肥の熟成と線虫の生死

遊離土壌、澱粉粕等の処理を目的とし、これにバーク、糖蜜、豚糞、麦稈、鶏糞などを混合した堆肥化の過程で全ての卵は死滅したが、その主要因は発酵熱と発酵に伴う酸素欠乏と考えられた[14]。

③ 澱粉工場沈澱池における線虫の生死

ジャガイモ塊茎を水洗した土壌の堆積する沈澱池に10～11月から翌春5月までシストを含む土壌を埋没したところ、シスト内卵はほぼ完全に死滅したが、その要因として還元状態による酸素不足および有機物（主としてくずいもと皮）の分解による硫化水素ガス等の影響が考えられる[14]。

④ シストの澱粉粕への混入の可否

澱粉製造の過程で塊茎の流送と洗浄により、大部分のシストは脱落したがゼロにはならず、低率ながら澱粉粕への混入の可能性が認められた[19]。

(2) テンサイ遊離土壌の伝播防止

① 製糖工場沈澱池における線虫の生死

9月から翌年7月まで蔵卵シストを沈澱池に埋没したところ全ての卵は死滅したが、強還元状態における酸素不足と硫化水素等の発生が死亡要因と考えられた[19]。

② テンサイ根部から離脱した堆積土壌中における線虫の生死

テンサイの細根、茎葉が約20%含まれ、水分50～60%の堆積土壌（縦40×横45×高さ3.5m）に6月から11月まで蔵卵シストを埋没したところ、全てが死滅したものと考えられたが、期間中の最高地温は32℃であり、死亡要因は還元的発酵による酵素欠乏と考えられた[14]。

5．総合防除対策の組み立て

以上の防除技術の中から、圃場の線虫密度低下に有効な輪作を基軸とし、それに抵抗性品種、殺線虫剤（燻蒸剤、非燻蒸作用の粒剤）を組み入れた長期総合防除対策の組み立てを検討した。

輪作年限は4年を基本とする。中～高密度圃場では燻蒸剤の処理と非寄主作物の栽培を併用して低密度に導く。ジャガイモは低密度圃場のみに栽培するが、それが感受性品種のときには土壌施用粒剤を用いて線虫の増殖を抑制する。抵抗性品種の線虫密度抑制効果は高いが、この栽培を継続すると新たなパソタイプを誘発しその急激な密度増加を促すことにもなりかねないので、4年目ごとのジャガイモ栽培には感受性品種と抵抗性品種を交互に用いるのがよく、これによって両品種は8年に一度栽培されることになり、特定のパソタイプを急増させる危険は避けられる。

以上の組み合せを継続すれば線虫密度を経済的被害許容水準以下におさえながらジャガイモの安定生産が可能になる。なお感受性品種を含む単純な4年輪作およびこれに燻蒸剤を組み入れても線虫密度は高く推移する[14]。

6．むすび

1）発生地域対策

ジャガイモシストセンチュウ発生圃場において線虫密度を長期安定的に低く維持する総合防除対策はつぎのように要約される。

(1) 線虫密度の定義

低密度：乾土1g当り10卵以下（わずかな被害）

中密度：乾土1g当り11～100（中程度の被害）

高密度：乾土1g当り101以上（激しい被害）

(2) 輪作式と防除手段の組み入れ

① 輪作式：4年またはそれ以上

輪作例：コムギ→アズキ→テンサイ→ジャガイモ

② ジャガイモの栽培

低密度圃場にのみ栽培、抵抗性品種と感受性品種の交互栽培

③ 殺線虫剤処理

中～高密度圃場では土壌燻蒸剤の秋処理を行い、非寄主作物を栽培して低密度に導く。

低密度圃場でジャガイモを栽培する場合、それが感受性品種の時には土壌施用粒剤を施用して線虫の増殖を抑制する。

2）未発生地域対策

未発生地域においては以下のような注意が必要と考えられる。

植物・土壌検診を継続して発生の有無を早期に知り、侵入防止に努めるとともに、侵入した場合に備えて線虫の定着と増殖を防ぐため、できるだけ長期の輪作を行う。

未発生圃場への汚染源として最も重要なのは線虫発生圃場産の塊茎であり[2]、正規の種いも以外は使用しない。

球根、苗木などの付着土壌とともに移動するので十分に注意する。

ジャガイモやテンサイの遊離土も汚染源として重要であり、この処理方法として70°C以上の焼却処理や堆肥化が有効であるが、完全とは言えないので、この土壌の育苗などへの利用は発生地域内にとどめる。

引用文献

1）北海道澱粉工業協会（1979）澱粉会報 44, 52pp.

2）稲垣春郎（1974）日線虫研誌 4, 11-12.

3）INAGAKI H. (1984) Res. Bull. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn. 139, 73-144.

4）JONES, F.G.W. (1974) In: *Biology in Pest and Disease Control* (JONES, D. P. & SOLOMON, M. E., eds.). Blackwell, Oxford, 249-268.

5）氣賀澤和男・堤 正明・稲垣春郎・山田英一・高倉重義・坪木和男・黒澤 強・井上 寿（1977）日線虫研誌 7, 82-83.

6）今友 親・上野賢司・高宮泰宏・山田英一・高倉重義（1982）北農 49(9), 1-15.

7）KORT, J., ROSS, H., RUMPENHORST, H.J. & STONE, A. R. (1977) Nematologica 23, 333-339.

8）西部幸男（1987）北海道農試報 31, 10-12.

9）西澤 務・岡本好一・一戸 稔（1980）研究成果（農林水産技術会議事務局）127, 21-34.

10）農林水産技術会議事務局（1981）畑作物の新品種（昭和45-55年）. 266-272.

11）三枝敏郎・氣賀澤和男・湯原 巌・堤 正明・稲垣春郎・桜井義郎・山田英一・高倉重義・一戸 稔（1973）日線虫研誌 2, 45-46.

12）SEINHORST, J.W. (1965) Nematologica 11, 137-154.

13）高倉重義・山田英一・上野賢司・今友 親（1979）北海道立農試集報 42, 67-79.

14）高倉重義・山田英一・高宮泰宏・今友 親・上野賢司（1982）北農 49(1), 1-25.

15）高宮泰宏・上野賢司・今友 親・山田英一・高倉重義（1982）北農 49(9), 16-38.

16）上野賢司・山田英一・高倉重義・今友 親・高宮泰宏（1982）北農 49(10), 1-20.

17）YAMADA, E., TAKAKURA, S. & TEZUKA, H. (1973) Jpn. J. Nematol, 2, 12-15.

18）山田英一・高倉重義(1981)北日本病虫研報 32, 57-66.

19）山田英一（1982）北海道立農試報 61, 1-98.

キタネグサレセンチュウの総合防除*

はじめに

キタネグサレセンチュウの防除に関しては、神奈川県三浦半島の特産ダイコンを加害する本種について、殺線虫剤および対抗植物の利用を中心に詳細な研究報告がある[4,9,24,26]。ここでは、これらの研究成果を中心に、キタネグサレセンチュウの総合的な防除技術を紹介する。

1．キタネグサレセンチュウの薬剤感受性

キタネグサレセンチュウは、殺線虫剤に対する感受性が低いため、難防除害虫の一つに数えられ、ダイコンでは低密度でも商品価値を低下させる被害をもたらすのでその防除は非常に重要である。

キタネグサレセンチュウがサツマイモネコブセンチュウやクルミネグサレセンチュウに比べて殺線虫剤に対する感受性が低いことは、近岡ら[1,4,8]が報告している。本種は、サツマイモネコブセンチュウを防除し得る基準薬量（D-D55%油剤20～30 l /10 a）では防除が困難で、さらに多くの薬量を必要とすることが東京都の試験などで知られていた[17]。近岡によると、キタネグサレセンチュウはクルミネグサレセンチュウに比べてD-DのLD_{95}は21倍高かった。サツマイモネコブセンチュウとの比較では、キタネグサレセンチュウの第3～4期幼虫はD-DのLD_{50}で2.5倍、LD_{95}では3.5倍、第2期幼虫ではLD_{50}で1.6倍、LD_{95}では1.7倍であった。一方、薬剤間で比較すると、D-D、EDB、DBCPのサツマイモネコブセンチュウに対する効果は大差がないが、キタネグサレセンチュウではEDBとDBCPがD-Dより効果が劣った[4]。このようなキタネグサレセンチュウの薬剤耐性は種特有のものと考えられ、防除上留意すべき重要な問題である。

2．キタネグサレセンチュウの要防除密度

ダイコンでの要防除密度は、土壌50 gあたりおよそ10頭（ベルマン法による数値）と考えられている[24]。これは、ダイコンの被害が、外観的な品質を損なう根部表面の加害斑が主にあるためで、生育、収量に影響を及ぼす密度以下におさえる場合とは比較にならないほど防除は難しい（巻頭図版参照）。

3．キタネグサレセンチュウの発生生態

我が国では、キタネグサレセンチュウによる農作物の被害は、ダイコンの他には、ゴボウ[18]、ニンジン[32]などでみられ、最近では、レタス[29]やフキ[19]などの被害も注目されている。

キタネグサレセンチュウの被害が古くから問題になっている神奈川県の三浦半島は、全国的に見ても珍しい露地野菜の集約栽培産地である。冬季の温暖な気象条件を生かして、年間にダイコン、キャベツ、スイカを栽培する輪作体系は、他の産地に比べて経営的にも安定しているため、長期間にわたって同じ体系で栽培されている。これらの作物は、いずれもキタネグサレセンチュウにとって比較的好的な寄主とされる[3]が、夏作物のスイカでは、栽植密度が低く、圃場全体の根量が少ないことや、高温や乾燥などの環境の影響によって土壌中の線虫密度はむしろ低下する[24]。これに対して栽植密度が高いダイコンやキャベツの栽培は、キタネグサレセンチュウの圃場密度を高めている。とくに春キャベツの栽培後期は本種の増殖適温に近く、線虫密度は著しく高まる。さらに、キャベツは、移植栽培を行なうため、寄生苗によってキタネグサレセンチュウが分散、まん延し、三浦半島における本種の発生を増加させている。従ってキャベツ苗床の土壌消毒や、線虫未発生畑での育苗は線虫害を防ぐ重要な手段である。また、キャベツを栽培しないで、ダイコンとスイカの年間2作物にした輪作では、キタネグサレセンチュウの圃場密度は低下傾向を示し、有効な防除対策の手段となる[24]。

4．殺線虫剤による防除技術

殺線虫剤は、キタネグサレセンチュウ防除の主役で、防除技術の基本となっている[4,24]。しかし、前述のようにキタネグサレセンチュウは薬剤感受性が低いので、薬剤の効果を安定させて高い防除効果を得るためには薬剤防除技術の開発が求められる。殺線虫剤の主流を

*）近岡一郎（元　神奈川県農業総合研究所）・大林延夫（神奈川県園芸試験場）
Ichiro CHIKAOKA and Nobuo OHBAYASHI: Integrated control of *Pratylenchus penetrans* on Japanese radish.

なすくん蒸剤の防除効果を高める手段としては水封やビニール被覆処理などが知られているが、大面積栽培の圃場や、灌水施設を持たない圃場では、利用が困難である。無耕起処理[7,16]は、これに替わって利用できる技術の一つである。

メチルイソチオシアネート(MITC)系の薬剤は、キタネグサレセンチュウに対する効果が優れ、実用性が高い[24]。かって利用されたカーバム剤(ＮＣＳ、ベーパム)は本種に卓効を示した[6]が、岐根などの薬害を生じやすい欠点があった上に、食用作物での登録を失効した。現在はD-D・MITC油剤およびMITC油剤、ダゾメット微粒剤が利用されている。これらの薬剤は、D-D油剤などに比べて価格が高いこと、ガス抜きが不十分だと、岐根などの薬害を生じやすいことなどが欠点である[24]。

D-D油剤は三浦半島でも古くから使用されている比較的高い防除効果を示す薬剤である[5]。しかし、安定した防除効果を得るためにはかなりの薬量を必要としている。三浦半島におけるキタネグサレセンチュウの防除は、休閑時期の夏季に集中して行なわれる。この時期の地温は高く、くん蒸剤ではガス化が早く散逸しやすい。土質は火山灰(火山性風積土)で腐植に富み、土性は壌質～埴壌質で、この表層土の孔隙率は高く、乾燥しやすい。このため、ガス化した薬剤が地表から速やかに散逸し、必要なガス濃度を維持できないために効果不足になることが多い。このような表層部の効果不足を補うために、大林はダゾメット粒剤の表層混入をD-D処理と併用し、表層から下層まで安定した防除効果を得た[22]。また、大林は、D-Dとオキサミル粒剤の併用処理でも上述の組み合わせと同様に安定した効果が認められたと報告している[23]。オキサミル粒剤は従来のくん蒸剤とは異なる接触型の薬剤で、ガス抜きが不用で、ダイコン播種直前でも使用できることから、作業上のメリットは大きい。

5．有機物の施用効果

有機物施用によるキタネグサレセンチュウの防除については、近岡、大林ら[9,12,24]が報告している。それによると、醗酵資材のＶＳ34、コーラン、稲藁堆肥、牛糞堆肥、バーク堆肥および鶏糞などで効果が認められている。とくに乾燥鶏糞は小規模試験の連用処理によって、かなり顕著な密度抑制効果が認められる。しかし、圃場規模では一般にその効果は十分でない。有機物の線虫に対する作用機作については諸説あるが、中園は、(1)線虫の移動、行動の阻害、(2)天敵微生物および自活性線虫の増殖による空間的競合、(3)土壌中における分解産物の殺線虫作用、(4)作物の線虫抵抗性の高揚、(5)植物の生育促進と被害軽減などがあるとしている[20]。

このように有機物の効果は単純ではないが、有機物施用によって自活性線虫や土壌微生物の活性が高まること、また未熟物質、特にC/N比の低い有機物の施用効果が著しいことから[12]、生物的要因による効果が大きいようである。しかし、有機物によるキタネグサレセンチュウの防除効果は、薬剤のように短期間で劇的に密度を低減させるものではなく、緩慢である。このため、高密度時の防除よりも、薬剤処理後の密度回復抑制などに本領があるといえる。大林らは、殺線虫剤処理後の堆肥施用で、キタネグサレセンチュウの密度回復が遅いことを認めている[9,24,25]。このように、有機質資材施用の第一義的意味は、地力の維持、向上にあり、長期にわたって連続的に有機物を施用することによって、副次的にキタネグサレセンチュウの密度を抑制する効果が期待できるものと考えられる。

6．対抗植物の利用

キタネグサレセンチュウに対する対抗植物としてのマリーゴールドの防除効果は極めて高く、神奈川県の三浦半島ではその利用法が確立され、実用化されている。これについては近岡、大林らが報告している[4,9,24,26]。

(1) 対抗植物の定義とメリット

対抗植物とは、線虫(土壌害虫)に対する有害物質を含有あるいは分泌する植物で、土中または植物組織内外の線虫の発育を阻害するか死に到らしめる働きをもち、その栽植や投与は線虫密度を積極的に低下させるもので、敵性(対)植物とも呼ばれる[28]。対抗植物利用のメリットとしては、(1)価格が低廉なため生産性の低い作物にも利用できる、(2)栽培作物への薬害や有害物質の作物、土壌中の残留がなく、人畜に対する危険・環境汚染の心配がない、(3)殺線虫剤の働きにくい線虫に対しても威力を発揮する(例えばキタネグサレセンチュウ)、(4)生育時処理が出来るため、短期間でも圃場を休ませる必要がなく、果樹、花木、樹苗等の永年性作物の線虫防除に利用できる、(5)天敵微生物類を含む土壌生態系への悪影響がなく、有害線虫の密度抑制を

別の面から助けて密度回復を遅らせる効果がある、(6)被覆作物として土壌の侵蝕、流亡を防止し、また地温の急変を防ぎ、さらに飼料、緑肥作物、あるいは観賞作物、薬用植物として利用できる場合がある、(7)薬剤耐性や抵抗性品種に寄生するレースの出現の恐れがない、(8)対抗植物栽植による殺線虫効果は、気象、土壌、地温、土壌水分などに左右されることが少ないことなどが挙げられている[28]。

(2) マリーゴールドの利用技術

マリーゴールドの線虫防除効果は、最初にオランダでキタネグサレセンチュウに対して実験的に証明された[27]。その後、WINOTO SUATMADJIは、線虫の種類やマリーゴールドの品種などについて一連の詳細な研究を行なった[30]。

神奈川県における研究は、1967年から開始され、農業総合研究所と園芸試験場三浦分場の共同研究チームが組織された。マリーゴールドは、当時の農林省農業技術研究所線虫研究室長一戸 稔博士の助言指導で導入され、品種や栽植日数などの基礎研究と、現場における応用研究が行なわれた[9]。

品種ではフレンチ種の品種が総じて防除効果が高く、アフリカン種の品種では効果に差があり、わい性型アフリカン種のキューピット・エローやキューピット・オレンジは効果が劣った。また、高性アフリカン種の中にも効果が劣る品種（エローシュープリーム）が見られた。土壌中の線虫密度は、マリーゴールドの栽植日数が長くなるにつれて急激に低下する。栽培期間中に、根内の線虫密度が一時的にやや増加する傾向があるが、播種後80～100日目頃には根内および土壌中ともに安定した低密度になることから、約3か月の栽培期間が必要と考えられた。また、マリーゴールド栽培後に、キタネグサレセンチュウにとって好適な寄主作物を栽培しても密度回復が遅いことが認められた。一方、マリーゴールドとトマトを同じ株数混植すると、トマト根内の線虫密度も土壌中の線虫密度もともにかなり低下し、マリーゴールドの栽植密度が高いほどその効果は高くなった。これは、現場の利用技術として、夏作物のスイカとの混植栽培に利用できる可能性が大きいことを示している。

マリーゴールドは、一定期間圃場に栽培しなければならないため、営利栽培を行なう農家圃場では導入が困難な場合が多い。このため、ダイコンの前作であるスイカとの混植栽培が検討され、相互の養水分の競合を最小限にするための品種の選択、栽植距離、施肥量などが検討された。アフリカンの高性種は、スイカの通風、日あたりなどを不良にして着果率を悪くし、フレンチ種などのわい性品種は根量が少なく、栽植株数を多くしなければならず、労力的な問題が大きい。従って、根量の多い高性種を混植し、地上部を適期にせん定するのが有効であった。この方法で栽植距離が検討され、スイカ定植の約1か月後に50～60cm間隔で植え付け、3か月間栽培することによって防除効果が高く、しかも競合によるスイカの減収を避けることができた。

(3) 三浦半島におけるマリーゴールドの普及

以上の様な方法で実用化されたマリーゴールドの利用は、当初は100ha以上に普及したが、その後減少した。しかし、近年、三浦半島の夏作物は、かつての露地放任栽培のスイカから、トンネル栽培のスイカやメロン、カボチャへと替わり、作期を前進させた集約的な栽培が増加してきた。この結果、経営面積の大きい農家では、夏作物の作付け面積を減らすことが可能になり、より防除効果が高いマリーゴールドの全面栽培が増加している。さらに、神奈川県三浦市が平成元年度から開始したマリーゴールド栽植奨励事業がこの栽培の増加に弾みをつけ、平成元年度28.5ha、2年度53ha、3年度85haと年々増加している。一面に広がるスイカやカボチャの畑の間に、点々とマリーゴールドが黄色や橙黄色の美しい花を咲かせ、三浦半島の風物誌となっている（巻頭グラビア参照）。

(4) マリーゴールド利用上の問題点

マリーゴールドの栽培には、苗の育成や移植に労力がかかる。一方、労力節減のための直播栽培では、発芽、苗立ちの不良や生育初期の雑草対策などに問題がある[31]。福崎らは、ホーランド式移植機を利用することで、圃場での全作業時間を慣行（手植え）の48%に省力化し、苗床を含めた総作業時間は27.1時間に減少したと報告している。この場合の苗の大きさは14～27cmが適当であるという[14]。

7．総合防除

総合防除については種々の考え方があるが、ニップリングによれば、化学的防除法を含めていろいろな性質を持つ防除法を上手に組み合わせ、各防除法が最大の効果をあげるようにするのが「総合防除」であるとしている。また化学殺虫剤だけに頼らず、生態学的に

望ましい方法で、かつ経済的で永続性のある防除戦略を確立することであるとも述べている。その中には、高密度にある害虫個体群を低密度まで「抑圧」する手段と、低密度において別の防除法によってより少ない努力で継続的に害虫個体群を「管理」する二つの段階があること、また長期的観点に立って被害が経済的閾値に達する前に一つの予防システムを構築することの重要性を指摘している[21]。線虫の総合防除に関しては、稲垣が論じており、各種の防除手段を有機的に調和させながら組み合わせる必要があるとし、実用的な防除技術として輪作、抵抗性品種および殺線虫剤の利用などを取り上げている[15]。また山本は、園芸作物における線虫の総合防除について報告し、蒸気消毒、太陽熱利用、湛水、抵抗性品種の利用、対抗植物の利用、粗大有機物の利用などが総合防除に組み入れられる技術だとし、ツツジ類のイシュクセンチュウ、キクのネグサレセンチュウ、施設果菜のネコブセンチュウなどについてその体系化の事例を紹介している[33]。

キタネグサレセンチュウの総合防除技術では、殺線虫剤とマリーゴールドの利用が基幹防除技術として位置づけられている。これらはまた、ニップリングのいう「抑圧」の手段として極めて有効と考えられる。とりわけ対抗植物の作用は、前述のとおり、極めて選択的で他の生物に対する影響が少なく、殺線虫剤に比べて線虫密度の復元が遅いことは柴本らも長野県下の試験例として報告しており[29]、生態学的に望ましい手段と言えよう。

また、殺線虫剤処理後や対抗植物の栽培後に有機質資材を施用することによって密度の復元を抑制する方法は、その後の「管理」技術として重要な役割を果たす。また、これに相当する管理技術としては、他にもいくつかの方法が利用可能である。ダイコンでの抵抗性品種は知られていないが、近岡によれば、みやこ系ダイコンに比べ亀戸、宮重は被害が出やすく、練馬と大蔵は同程度で、寺尾二年子、聖護院は少なめであった[2]。輪作体系も管理技術としては重要で、三浦半島の例では春キャベツの作付けをしないことで増殖を抑制できる。キタネグサレセンチュウの寄主範囲は極めて広く、雑草でもよく増殖する[10]ため、圃場衛生に留意する必要があるが、サツマイモ、サトイモ、ラッカセイは抑制的に働くため、輪作体系の中に取り入れられる[12]。また、キタネグサレセンチュウの移動蔓延を防ぐ工夫も必要で、移植されるキャベツなどは、苗床の防除を徹底する事が大切である。かつて三浦半島で盛んに行なわれた混層耕は、線虫の圃場全体への拡大や蔓延の原因の一つと考えられ[9]、またトラクターによる耕うん後の爪についた土壌もキタネグサレセンチュウの移動の原因となっており、これらに対する留意も必要である。

なお、防除手段を選択するうえで、被害の予測は重要であるが、地上部の害虫と異なり、圃場での線虫密度を確認することは難しい。三浦半島では、一部の農協で土壌検診が行なわれているが、毎年ダイコンを栽培する圃場では、前作での被害程度が密度推定の指標となる。また、雑草のノボロギクでは、キタネグサレセンチュウの寄生によって根に明瞭な赤色の病斑が生じるため、指標植物としての利用が考えられる[10]。

薬剤による防除が困難で、被害許容水準が厳しいキタネグサレセンチュウの防除では、被害の程度を予測し、対抗植物や殺線虫剤を利用して低密度に抑圧し、輪作や有機質資材（堆肥）の利用、圃場管理などを考慮しながらそのレベルを維持する総合防除の考え方が大切といえよう。

引用文献

1）近岡一郎（1966）応動昆　10, 163-164.
2）近岡一郎（1976）神奈川農総研報　116, 35-43.
3）近岡一郎（1979）日線虫研誌　9, 49-53.
4）近岡一郎（1983）神奈川農総研報　125, 1-72.
5）近岡一郎・片木尚寿(1964)関東病虫研報　11, 103-104.
6）近岡一郎・岡山 勇（1966）関東病虫研報　13, 135.
7）近岡一郎・浅見 宏・竹沢秀夫(1968)関東病虫研報　15, 124.
8）近岡一郎・水沢芳名（1969）関東病虫研報　16, 140.
9）近岡一郎・大林延夫・推名清治（1971）神奈川県農試研機関共研報　2, 1-50.
10）近岡一郎・竹沢秀夫（1975）関東病虫研報　22, 136.
11）近岡一郎・竹沢秀夫・阿久津四良（1980）関東病虫研報　27, 136.
12）近岡一郎・藤原俊六朗・竹沢秀夫（1981）神奈川農総研報　125, 1-72.
13）近岡一郎・大林延夫・推名清治（1982）日線虫研誌　11, 19-23.
14）福崎国隆・河辺愛宏(1986)鹿児島農試研報　14, 52-56.
15）稲垣春朗（1976）植物防疫　30, 119-122.
16）呉羽好三（1961）5回応動昆大会シンポジウム, pp. 51-52.
17）永沢 実・堀江典昭（1963）関東病虫研報　10, 79.
18）永沢 実・堀江典昭（1965）東京農試特報　21, 76-81.
19）中込輝雄・尾崎典光（1970）愛知農総試研報　B　2, 50-54.
20）中園和年（1990）植物防疫　44, 535-538.

21) ニップリング, E. F. (1989) 害虫総合防除の原理 (小山重郎・小山晴子訳), 東海大学出版会, 東京, 357pp.
22) 大林延夫 (1983) 神奈川園試研報 **30**, 81-84.
23) 大林延夫 (1987) 日線虫研誌 **17**, 26-31.
24) 大林延夫 (1989) 神奈川園試研報 **39**, 1-90.
25) 大林延夫・近岡一郎・推名清治 (1979) 15回応動昆大会講要, 3.
26) 大林延夫・近岡一郎 (1973) 神奈川園試研報 **21**, 91-102.
27) OOSTENBRINK, M., KUIPER, K & S'JACOB, J. J. (1957) Nematologica **2** suppl. 424-433.
28) 大島康臣 (1987) バイオ農薬・生育調節剤開発マニュアル, エル・アイ・シー, 東京, 414-421.
29) 柴本 精・萩原博司・藤沢恒夫 (1980) 関東病虫研報 **27**, 172-173.
30) WINOTO SUATMADJI, R. (1969) *Studies on the Effect of* Tagetes *Species on Plant Parasitic Nematodes*. H. Veenman & Zonen N. V., Wageningen, 132pp.
31) 上村道雄 (1979) 農及園 **54**, 1503-1508.
32) 山口福男 (1959) 植物防疫 **13**, 257-259.
33) 山本敏夫 (1987) 農及園 **62**, 417-422.

Ⅷ　地域における線虫問題

北海道の線虫*

1．はじめに

北海道における農作物線虫害の報告は、1916年（大正5年）胆振管内伊達村付近で発見されたダイズシストセンチュウに始まるが、本線虫は現在、豆類主産地の十勝管内のほか、各地の水田転換畑でも発生して問題となっている。また、1972年（昭和47年）に後志管内で発見されたジャガイモシストセンチュウは、その後、分布が次第に拡大しているが、土壌・植物検診による密度把握と輪作を基本とし、抵抗性品種、殺線虫剤を組み合わせた総合防除対策で対処している。野菜関係では露地野菜のゴボウ、ニンジン、ダイコンなど根菜類の栽培が畑作地帯でも増加しており、その当初からキタネコブセンチュウ、ネグサレセンチュウ類の被害を受けて品質が低下し、産地化が危ぶまれており、施設栽培では1975年（昭和50年）にサツマイモネコブセンチュウが胆振管内虻田町のトマト、キュウリで発見されて以来、各地で被害が問題となっている。1989年（平成元年）植付の青森県産の種球を用いたニンニクでイモグサレセンチュウによる生育不良・枯死の被害が発生し、健全種球確保を含めた対策が要望されている。花関係では、道内産花ゆり球根を用いた切花栽培における枯上りの原因がイチゴセンチュウによることが明らかとなり、球根の薬液浸漬で対処されている。果樹関係では、リンゴネコブセンチュウ、キタネグサレセンチュウが生育に影響を与える重要種である。水田関係では、1933年（昭和8年）に空知管内栗山町で発生した水稲異常生育“立ん穂”がイネシンガレセンチュウによることが明らかにされたが[17]、本線虫はその後、1960年（昭和35年）石狩管内広島町を最後にその後は発見されていない。根部にはイネネモグリセンチュウとイマムラネモグリセンチュウが検出されるが、後者が高密度の水田では減収する事例も認められている。牧草関係では、豆科牧草のキタネコブセンチュウとクローバシストセンチュウが重要種である。以下には現在被害等が話題となっている線虫について概要を記す。

*）山田英一（北海道立中央農業試験場）
Ei'ichi YAMADA: Plant parasitic nematodes in Hokkaido district.

2．野菜の線虫

1）露地野菜

①根菜類の線虫：近年、ゴボウ、ダイコン、ニンジンなどの根菜類の栽培が主として道外移出を目的に従来からの産地に加えて畑作地帯でも産地化が進められているが、その当初から線虫寄生による品質低下が甚だしく、対策が要望されている。発生実態調査によると、ゴボウ圃場では表皮の黒変と奇形を起こすネグサレセンチュウ類（キタネグサレセンチュウが主体、ノコギリネグサレセンチュウ、ムギネグサレセンチュウも地域により発生する）の検出率は主産地の十勝[8]、網走管内では各々60%、80%を越え、ダイコン圃場では表皮の白斑と奇形を起こすネグサレセンチュウ類の検出率が約80%と高く、ニンジン圃場ではコブとひげ根を叢生し短根や分岐根を生ずるキタネコブセンチュウの検出率は空知（60%）、上川（35%）、十勝（40%）管内で高く、表皮の褐点と奇形を起こすネグサレセンチュウ類の検出率は72%で、いずれも重要な線虫である。ネグサレセンチュウ類の密度は火山灰土が沖積土よりも高い傾向、また前作がイネ科作物、豆類、馬鈴しょで高まる傾向が認められた[8]。以下には中央農試の試験の結果を記載する。線虫の寄生部位が商品となるので、低密度でも商品価値を低下させるが、商品価値に影響を与える線虫密度（土壌25g、ベルマン法）はキタネグサレセンチュウではゴボウ5、ダイコン10、ニンジン5、キタネコブセンチュウではニンジン、ゴボウともに2程度である。被害回避または防除対策を立てるために、線虫密度を現地で簡易に把握する1方法として指標植物の利用を検討した。寄生症状がはっきりし、線虫密度に応じて症状が激しくなる植物が適するが、キタネグサレセンチュウにはゴボウ、キタネコブセンチュウにはニンジン、ゴボウが適する。具体的には、翌年の根菜類栽培予定圃場の土壌を鉢に取り、2カ月間温室で栽培し、その寄生程度により密度を推定する。キタネグサレセンチュウに対してゴボウを用いた場合、ゴボウの栽培は指標植物の寄生度（階級値）1（軽）以下、ダイコンでは2（少）以下、ニンジンでは1以下、キタネコブセンチュウに対してニンジンまたはゴボウを用いた場合、ニンジンお

よびゴボウでは寄生度1以下であれば栽培可能である。線虫密度低下対策の一つとして対抗植物の利用を検討し、キタネグサレセンチュウに対してマリーゴールド（アフリカントール）およびエンバク野生種（*Avena sterilis*、ヘイオーツ）を5月中旬または8月中旬から2カ月間栽培すると密度は低下し、後作のダイコンの被害を軽減したが、露地栽培での実用性を考慮するとエンバク野生種がマリーゴールドに勝ると考えられた。有効薬剤の施用法と効果についても検討された[2]。

②ニンニクのイモグサレセンチュウ：渡島管内知内町で1989年秋期植付のニンニクが生育中期（1990年4月）から生育不良となり、鱗球内部が褐変する被害が発生した。被害の甚だしい株は生育初期に枯死したが、枯死に至らなかった株では鱗球の肥大期頃（6月下旬頃）から下葉から黄化し、鱗球は茎盤部付近から褐変し、症状が進むと鱗片貯蔵葉もスポンジ状となり腐敗した。腐敗鱗球から多数のイモグサレセンチュウが検出された。ニンニクの被害は1984年の青森県の報告がわが国で最初であるが[1]、道内では1961年に札幌市米里のゴボウ圃場（一戸氏同定）で、1977年に球根アイリス（三枝ほか、1977）で本種が検出されている。

1990年度現在の道内のニンニクの被害は、渡島管内知内町で28ａ、十勝管内帯広市で30ａ、網走管内佐呂間町で30ａである。発生圃場の種球はいずれも青森県から導入されており、本線虫もこの種球とともに侵入したものと推察され、種球の導入などに慎重な対応が必要と考えられている[3]。

2）施設野菜

①サツマイモネコブセンチュウ：本線虫は高温性で、従来北海道には生息していなかったが、1973年に虻田町のハウス栽培トマト、キュウリで被害が初めて確認されて以来[19]、名寄市、東神楽町、大野町、森町、熊石町、静内町など道内各地の施設栽培トマト、キュウリ、メロン、レタスなどで発生が認められるに至った。この原因は、近年施設（ビニールハウス、ガラス温室）が固定化し、通年栽培が増加したためと考えられる。本線虫は従来から生息するキタネコブセンチュウと混発することが多いが、次第にサツマイモネコブセンチュウが優勢となり、またトマト、キュウリの被害はキタネコブセンチュウよりも甚だしいので対策に苦慮している。太陽熱利用、トマトの抵抗性品種の導入、殺線虫剤の効果試験などが道南農試で実施されている。本線虫は道外から苗木類などで持ち込まれたものと考えられ、国内の移動にも十分な注意が必要と考えられる。

3．畑作物の線虫

1）シストセンチュウ類

①ダイズシストセンチュウ：1916年頃から胆振管内伊達村付近で月夜立と称された症状は線虫によるものであることが明らかになり、この症状を大豆萎黄病、線虫を大豆萎黄線虫と呼称することが提唱された[6]。その後、本線虫は新種[4]であることが確認され、ダイズシストセンチュウと命名された[5]。北海道農試の調査（1935年）では、本線虫は道内49カ町村で発生し、大豆主産地の十勝地方でも昭和初期以来の問題であった。近年は、石狩、空知、胆振、檜山など各地の水田転換畑でも発生し、豆類3作目で被害を現すほど高密度となる事例も認められている。この原因として、旧畦畔や近隣の畑に生息していた線虫が、浸冠水、基盤整備等による土壌とともに移動したためと考えられている[16]。本線虫に対する大豆品種としてゲデンシラズ1号の抵抗性因子を導入したホウライ(1965年)、トヨスズ(1966年)が奨励品種となり[14]、とくに後者は被害が現れ難く、生産性が高く、形質が優良なために急速に普及し、十勝中央部での1980年（昭和55年）の普及率は80％に達した。近年、この抵抗性を打破するレースが十勝中央部のトヨスズ栽培地帯に集中することが明かにされたが[13]、この原因として、同一品種の長期栽培が考えられ、抵抗性品種を輪作体系に組み入れる場合には短期輪作を避け、その抵抗性をできるだけ持続させる必要性が示された[13]。一方、1980年に品種となったPeking系のスズヒメ（納豆用）[15]はどのレースにも強いが、さらに用途別抵抗性品種の出現が期待されている。また、小豆の被害も大きいが抵抗性品種はなく、本線虫の存在によりアズキ落葉病の被害が助長されるので、密度の抑制が必要である[21]。

②ジャガイモシストセンチュウ：基本的な防除対策は輪作と抵抗性品種の利用、殺線虫剤による密度抑制である。抵抗性品種として、食用の「キタアカリ」、「エゾアカリ」[10]、澱粉用の「トヨアカリ」があり、その栽培は線虫密度低下のためにも効果的なため、栽培面積の拡大が望まれるが、流通経路の開拓による消費拡大の一層の努力が必要と考えられる。

2）キタネコブセンチュウ：被害は古くから主として

てん菜、豆類などに認められており、とくにてん菜圃場では普遍的に見られ、ネコブ着生の甚だしい個体(程度4)の根重は無寄生区の58%程度と被害は大きく[12]、防除を要する線虫であったが、現在ではほとんど被害が認められない。本種はイネ科作物に寄生しないため、被害回避にはイネ科作物を組み入れた輪作が古くから指導されてきた。春小麦を1作すると線虫密度は大きく低下し、後作のてん菜の被害は回避されるが、クローバが前作の場合には被害が激しいとの報告がある[9]。従来はえん麦などの間作としてクローバなどのマメ科作物が栽培され、密度が維持されてきたと考えられるが、近年は間作がほとんど行われないため、密度が低下したことも被害減少の重要な要因の一つと考えられる。紙筒移植栽培も線虫の侵入時期を遅らせ被害回避に有効とされるが[24]、この全道的な普及も被害減少要因の一つと考えられる。

4．花きの線虫

花き類については調査例が少なく線虫の被害はほとんど不明であるが、対応を要した2、3の例について記す。

①花ゆりのイチゴセンチュウ：北海道産の花ゆり（スカシユリの北海道における呼称）球根が道外（関東、関西、四国）に移出され、切花生産が行われている。1976年頃から道内球根産地で生育中の葉枯が目立ちはじめ、この球根を用いた切花栽培では激しい枯れ上がりのため商品価値を損なう被害が発生して大きな問題となり、球根供給地における対応が要請された。この原因は球根鱗片間に外部寄生するイチゴセンチュウの葉組織内での増殖によることが明らかとなった[20]。本線虫は乾燥葉内で極めて長期間生存し、ユリ属原種で被害が問題となる種はオニユリとチョウセンアカヒメユリ、交雑種では新テッポウユリ、"Fire King"、Mid-century hybridsの中では"Enchantment"を除く品種・系統で寄生・被害が多い。雑草ではヒメジョオン、ノボロギク、イヌホウズキ、イヌガラシ、ハコベ、シロザ、イヌタデに寄生する[22]。防除対策として球根のメソミル水和剤（45%）1,000倍液への浸漬処理の効果が高い[23]。現在、球根産地では球根のメソミル浸漬処理が輪作とともに慣行的に実施され、出荷先での被害はほとんど解消したものと考えられる。

②スズランのキタネグサレセンチュウ：缶詰栽培が数年前から行われており、その苗を長野県、新潟県などから導入している。これらの中には根の褐変の甚だしい株が認められ、根内には多数の線虫が寄生していることから、この原因と判明した。褐変の甚だしい株では生育が劣るので、導入先に健全苗の供給を要請している。

5．果樹の線虫

余市町のリンゴでのネコブセンチュウによる被害が1958年（昭和33年）頃から北海道農業試験場の調査で知られ、その後種類はリンゴネコブセンチュウとされたが[7]、1960～1969年の調査では、果樹園の26%に発生している。1年生幼木への接種試験では、新梢の生育低下、二次伸長枝の増加、葉数の減少などがおこり、樹全体の生育量は低下した[11]。またネグサレセンチュウ類も86%のリンゴ園から検出され、種類はキタ、クルミ、チャ、ノコギリ、ムギの5種で、キタの分布が最も広い。キタネグサレセンチュウを1年生幼木に接種し、3年間の経過を無接種木と比較観察すると、根内線虫数、根の褐変度、生育差は年々拡大した[18]。現在、生育中に使用できる薬剤はないので、対策の基本は線虫の寄生していない苗木を線虫の生息しない圃場（生息する場合にはくん蒸剤で防除）で栽培することである。

6．むすび

近年、未発生地域での各種有害線虫の新たな発生、分布の拡大が全国的に問題となっている。その一つの原因として苗木など栄養繁殖植物の国内流通が盛んとなり、これに伴う線虫の移動がある。道内への侵入の代表的な事例として北海道に生息していなかったサツマイモネコブセンチュウが上げられる。また北海道の畑地にはキタネグサレセンチュウが普遍的に生息しており、種馬鈴しょ等に寄生して他地域に伝搬される恐れも十分に考えられる。可能な限りの防除手段を講じて線虫汚染のない栄養繁殖植物を供給すべきであるが、殺線虫剤処理を行っても完全防除は困難なため、基本的対策としては栄養繁殖植物の国内における広域的な移動を避けることが必要と考えられる。

引用文献

1）藤村建彦・鷲尾貞夫・西澤 務（1986）日線虫研誌 16, 38-47.

2）北海道立中央農試（1991）平成3年普及奨励ならびに指導参考事項，北海道農政部　61-69.
3）北海道立農業試験場・北海道農業試験場・病害虫防除所・農業改良課（1991）平成2年度の発生にかんがみ注意すべき病害虫，12-13.
4）一戸　稔（1952）応動　17，1-4.
5）一戸　稔（1958）北日本病虫研会資料　18pp.
6）伊藤誠哉（1921）北海道農試報　11，47-59.
7）伊藤喜隆・大島康臣・一戸　稔（1969）Appl. Entomol. Zool. 4，194-202.
8）梶野洋一（1986）北農　53(02)，14-25.
9）木村　宏・高倉重義（1961）北日本病虫年報　12，102-103.
10）西部幸男（1987）北海道農試報　31，10-12.
11）桜井 清・稲垣春郎・湯原　巌・安部　浩（1965）北日本病虫研報　16，101-102.
12）佐々木篤太・木村 宏・高倉重義・桐山優光（1962）北日本病虫研報　13，31-33.
13）清水 啓・三井 康（1985）北海道農試研報　141，65-72.
14）砂田喜与志・後藤寛治・斉藤正隆・酒井真次（1966）北農　33(01)，16-28.
15）砂田喜与志・酒井真次・後藤寛治・三分一敬・土屋武彦・紙谷元一（1981）北海道立農試集報　45，89-100.
16）高倉重義（1984）北日本病虫研報　35，176-179.
17）田中一郎・内田重義（1941）病虫雑　28，193-200.
18）山田英一（1969）北日本病虫研報　20，111.
19）山田英一・高倉重義（1975）北海道立農試集報　31，43-49.
20）山田英一・高倉重義（1982）日線虫研誌　11，28-32.
21）山田英一・高倉重義（1983）昭和57年度アズキ落葉病に対する線虫類の関連確認試験成績書　北海道中央農試　7 p.
22）山田英一・高倉重義（1987）日線虫研誌　17，1-7.
23）山田英一・高倉重義（1988）日線虫研誌　18，15-21.
24）湯原 巌（1966）てん菜研報　補5，147-151.

東北の線虫*

1．発生実態及びこれまでに発生が確認されている種類

大正年代からネコブセンチュウ類、ダイズシストセンチュウの被害が問題となっていたようであるが、本格的に線虫に関する調査研究が行われるようになったのは、1958年（昭和33年）の植物寄生性土壌線虫に関する研究協議会（日植防協）の発足、1959年（昭和34年）からの土壌線虫検診事業の開始、パイロット防除地区の設置が契機となり、各県の線虫に関する試験が本格化すると共に、被害実態等が明らかにされるようになった。この1960年代の調査結果とその後のクワや森林における調査結果等から東北地方では15科27属38種に及ぶ植物寄生性線虫が記録されている。この中にはミナミネグサレセンチュウ、サツマイモネコブセンチュウ等のように北東北では偶発的な発生と考えられる線虫[36,43]もあり、種類別・地域別発生相の詳細な調査は行われていない。各県とも、発生、被害が多く問題とされているのはネコブセンチュウ類、ネグサレセンチュウ類およびダイズシストセンチュウである[19,22,38,40,43]が、その他の線虫の被害実態はほとんど明らかにされていない。モモではワセンチュウ、イシュクセンチュウがネグサレセンチュウ類、ネコブセンチュウ類の被害部位から検出されることが多く[8]、また、*Paratylenchus* sp.、*Xiphinema* sp.、*Helicotylenchus* sp.、*Criconemoides* sp.は比較的広く発生がみられている[38,40,43]。しかし、ハッカで *Paratylenchus* sp.によると思われる害徴が確認された[40]ほかは、これらの線虫による被害等はほとんど明らかにされていない。ナガイモのナガイモユミハリセンチュウ、キクのハガレセンチュウ、イチゴのイチゴセンチュウ、イチゴメセンチュウの発生・加害が1960年代に確認されたが、最近はこれらについての報告はほとんどみられない。水田における線虫相をみると（農林省農園局植防課（1973）農作物有害動植物発生予察特別報告　第25号参照）、東北各県で共通して発生が多かったのはイネネモグリセンチュウであり、発生生態、防除法等についても検討された[11,34]。また、本線虫とごま葉枯病の発生との関係についても検討された[11]。しかし、近年、本線虫の被害が問題になった事例は報告されていない。福島県の一部では乾田直播の水稲や陸稲でイネシストセンチュウの著しい被害が記録されている[11,13]が、やはり最近の被害状況等についての報告はみられない。かつて発生、被害が問題となっていたこれら線虫の発生は現実に少なくなっているのであろうか。それとも発生はしているものの栽培法の変化等により被害が問題にならなくなったのか、検討の必要がありそうである。また、福島県ではイネシンガレセンチュウによる黒点米の発生が記録されている[14]。最近、各県で黒点米類似の部分着色粒の発生が問題となっているが、イネシンガレセンチュウは検出されておらず、今後の検討課題の一つであろう。

東北地方の線虫の発生種や被害発生実態については藤村[6]の総括がある。

2．主要線虫の発生、被害および防除上の諸問題

1）ダイズシストセンチュウ

被害は大正年代から大きな問題になっており、石灰窒素の施用や有機物の施用等栽培的に生育を旺盛にして被害の軽減効果をねらう指導が行われた。1950年頃からはクロルピクリンやD-D処理も指導されるようになったが、線虫に対する効果は必ずしも十分ではなかったようである（青森農試の1922～1923、1929～1931、1934～1936、1949、1952～1953年度業務年報、山形農試の1951、1953～1954年度業務年報等参照）。

また、1950年頃から秋田県の'下田不知'、青森県の'黒莢三本木'、'南郡竹館'等の在来品種は線虫発生圃場においても減収程度が低いことが明らかになった。この中でも特に'下田不知'の抵抗性は高く、品質等の実用的形質も優れていることから、'下田不知'の系統分離育種により、秋田農試大館分場では1955に'ゲデンシラズ一号'を、東北農試刈和野試験地では1961年に'ネマシラズ'を育成している。その後、農北農試刈和野試験地では'下田不知'およびその遺伝子を導入した品種、系統を母材とした抵抗性品種の育成を一貫して続け、ダイズシストセンチュウ抵抗性を有する数多くの良質・多

*）藤村建彦（青森県農業試験場）
Takehiko FUJIMURA: Plant parasitic nematodes in Tohoku district.

収品種を育成し、ダイズの安定生産に寄与したことは特筆に値する成果である。

抵抗性品種の育成のこれまでの経緯等については橋本[18]の総括がある。

抵抗性品種育成の過程で、線虫の寄生が被害発生に至る要因を3群に類別し、被害程度の異なる品種群の被害発生との関係が模式的に解析された[36]。品種の抵抗性の検定法や育種の手法等についても検討され[27,31]、抵抗性遺伝子が解析された[35]。また、東北各県の線虫の系統はほとんどがレース3とされているが、宮城県、岩手県では'下田不知'系の抵抗性品種の減収率が高く、しかもこれらの品種におけるシスト着生数が多い地点もあることが知られている[16,24]。より高度な抵抗性を有する品種を育成するため、'Peking'を母材とした育種が行われている[18,35,36]。

薬剤による防除法についても多くの試験成績がある。薬剤処理により、生育、収量は改善されるが、線虫密度はその年の収穫期には回復し、シスト数が処理前より多くなることさえあり、線虫の防除対策としては、抵抗性品種の作付や、生育をよくするための肥培管理、他作物との輪作等の重要性が明らかにされた[17,25,31,39]。東北各県の現在の奨励品種はほとんどが、'下田不知'系の抵抗性品種である（東北農業試験場(1991)、平成3年度東北地域病害虫防除基準参照)が、抵抗性「弱」品種を奨励品種に残している県では、これらの品種の連作により著しい被害が発生することが知られている[29]。

本種の発生の特徴、季節的な消長等についても詳細な試験成績がある[31,37]。

東北農試刈和野試験地で抵抗性「弱」品種を作付しても線虫密度が高まらない事例がみられ、その原因が天敵微生物の増殖によるものであることが明らかにされた[7]。現在、天敵微生物についての基礎的な研究、利用法の研究が開始されている（東北農試（1991）平成2年度東北農業試験研究推進会議；生産環境分科会検討会資料参照)。刈和野試験地、岩手農試圃場の土壌やシストから多くの *Paecilomyces* sp.菌株、分生子殻を形成する菌株、白色羊毛状の菌叢を形成する菌株が分離された。これらの菌株の接種と再分離により、3菌株とも寄生性が確認されている。しかし、寄生卵率はそれほど高くはなく、さらに詳細な検討が必要である[1]が、今後の進展が期待される分野である。

2）ネコブセンチュウ類

ダイズシストセンチュウと同様に古くから各種作物で被害が問題となっていた。当時、すでにクロルピクリンによる土壌消毒法、焼土法が検討されていた（青森農試の1933～1934年度業務年報等参照)。1960年前後に始まる各県の試験はネコブセンチュウ類を対象としており、当時の被害の大きさがうかがわれる。畑作物・野菜地帯における1960年代の発生実態調査では検出地点率が全般に高く、広い発生が明らかとなった[8,19,38,43,45]。岩手県では検出地点率80%に達する[8]との報告さえみられる。特に大きな河川の流域に発生が多く、分布の拡大に河川の氾濫が関与していることが指摘され[19,38]、薬用ニンジンでは傾斜地における試験から流水による移動の可能性が推定された[20]。また、一般に粘土質土壌では発生が少ないといわれるが、土壌粒子の大きさや孔隙率と発生量との関係を分析した結果によれば、粘土質土壌でも団粒化が進むことにより発生が多くなる[9]。被害はクワ、スギ等の樹木、リンゴ、モモ等の果樹から畑作物、野菜と広範にわたる。発生種についての詳細な調査はないが、クワ、樹木、果樹等ではアレナリアネコブセンチュウ、キタネコブセンチュウ、リンゴネコブセンチュウが主体であり[8,38,43]、畑作・野菜ではキタネコブセンチュウが主体と考えられる[19,22,38,43]。

各県ともにD-D、EDB、DBCP等の薬剤による防除効果は高いことを報じている。また、農閑期を利用した晩秋から春期の低温期の薬剤処理によっても、DBCP等の一部の薬剤を除き、高い防除効果がえられる[8,39,42]。

福島県ではコンニャクの塊根の腐敗との関係について検討され、ジャワネコブセンチュウの寄生による被害であることが明らかにされた[15]。リンゴ、モモ等では線虫の寄生様式、被害との関係について詳細に検討された[8,44]。

ところが、最近の傾向として、ゴボウ、ニンジンやハウスのトマト、キュウリ、メロン等で発生することがあるが比較的局所的であり、全般的にみて各県ともにそれほど大きな問題にはなっていないようである。

薬剤防除の効果が高いとはいえ、これだけではこの減少傾向の要因を説明することはできないように思われ、さらに検討が必要である。

3）ネグサレセンチュウ類

ネグサレセンチュウ類による被害が認識されるようになったのは比較的最近で、1960年代に入ってからの

土壌検診により各地の土壌から広くネグサレセンチュウ類が検出された[38,40,43]。イタリアンライグラス[12]、薬用ニンジン[10]、ナタネ[41]、ゴボウ[30]、モリアザミ[28]やリンゴ[46]等の果樹における原因不明の生育不良等の障害がキタネグサレセンチュウによる被害であることが次々に明らかにされた。ネグサレセンチュウ類はこのほかの多くの作物でも広く発生している。最近の土壌調査で検出される植物寄生性線虫はほとんどキタネグサレセンチュウである[5,6,22,40,43]。本種の寄主範囲は極めて広く、しかも多くの植物でよく増殖する。通常の輪作体系ではイネ科作物をクリーニング作物として導入することが多いが、イネ科作物の作付は本線虫の密度を高める結果になることが多く、このほかにも増殖に好適な作物が多いことから輪作作物の選定には注意が必要なことが指摘されている[5,33]。一方、対抗植物としてのマリーゴールドの利用方法としては、前作としての移植による全面作付の効果が高いことが明らかにされ、特に、マリーゴールド作付中の雑草の防除により、2か月未満のような短期間の栽培でも防除効果が高いことが示された[5]。マリーゴールドの栽培期間が2か月未満ですめば、ダイコンのような栽培期間の短い作物であれば、マリーゴールド作付前あるいは後に1作が栽培可能となり、生産現場では利用上有利である。マリーゴールドの直播栽培は移植栽培に比べて線虫防除効果が劣る[5]が、春から秋までの十分な栽培期間をとれば直播栽培でも高い密度抑制効果が得られる[33]。また、マリーゴールド作付中の雑草の発生を抑えて密植（15×20cm）することにより、直播栽培でも移植栽培と同様2か月未満のような短期間の栽培で高い防除効果の得られることが示唆された（青森農試（1991）平成2年度試験成績概要集参照）。

D-D、EDB等の薬剤による防除効果には試験によりかなりの変動がみられる場合や処理により明らかに線虫密度は低下しても1作すると密度が回復し、むしろ処理前より高まる例もある。これらの結果は、本線虫の薬剤に対する耐性が高いためと推測されている[2,5,10]。一方、ダゾメット剤やNCS剤は比較的効果が高く、オキサミル剤も比較的安定した効果が得られることが明らかにされている[2,28]。

ダイコンやレタスでは本線虫の密度と被害との関係が検討された。ダイコンでは他作物に比べて本線虫の増殖はそれほど大きくないと考えられるが[5,33]、被害症状が白濁斑ないし黒褐色斑となって、商品となる根部表面に直接現れるため、極めて低密度でも著しく商品価値を損なう。播種前の土壌中線虫密度が50g当たり2～4頭程度の低密度でも、収穫期には軽微ながらほとんどのダイコンに被害症状が発生する[5]。また、品種により被害程度に差異がみられる[32]。レタスの被害は生育遅延や結球重の減少として現れ、播種前、土壌20g当たり10頭前後の線虫密度が防除要否の目安となる。[23]。

青森県におけるネグサレセンチュウ類の検出頻度は22～90%に達し、この主体がキタネグサレセンチュウといわれている[5,40]。東北各県でも同様の傾向がみられ（東北農試（1989）昭和63年度東北農業試験研究推進会議重点検討事項：生産環境分科会検討会資料；近年顕在化している生産阻害要因と研究対応を参照）、本線虫は東北地方に広く発生していると推定される。しかも、雑草を含めて寄主範囲が極めて広いため、栽培上の大きな障害となっており、畑作物・野菜栽培地帯では、線虫密度の恒久的な抑制対策を確立しなければ産地の崩壊にもつながりかねない。特に、ダイコンは、近年、関東以西の作付が減少傾向を示し、東北地方で主産地を形成しつつある。ダイコンでの被害は商品価値に直接的に響く特異的な症状で現れるため、線虫密度は常に低く保つ必要がある[5]。ダイコン作の薬剤による防除では1作ごとの実施を必要とするが、マリーゴールドを前作として移植栽培することにより2年5作以上にわたって実害を防止することができる[5]。しかし、マリーゴールドの直播での線虫防除には、前述したように栽植密度を高くし、かつ、ほぼ完全な除草が必要であると考えられる。ダイコン以外の作物でもマリーゴールドを輪作作物に組み込むことは有力な防除手段になろう。この場合、要防除密度水準はダイコンの場合よりかなり高くともよいと考えられ、より簡便かつ有利な利用法の検討が必要である。

マリーゴールドは今のところ最も効果の高い対抗植物であるが、種子が小さく細長いため通常の播種機では播きにくいのが難点である。真空播種機であれば播種できるが、生産現場での利用を考慮すると、より播種し易い対抗植物の探索も必要であろう。

また、土壌線虫密度が高く、被害が著しくなってからの防除対策と低密度圃場における恒久的な線虫対策とは異なるものと考えられ、発生密度に対応した防除体系の確立が必要であろう。

ゴボウ[30]やニンジン[26]では本線虫と複合病害との関

係についても検討されている。この問題は難防除土壌病害虫の盲点になっており、今後、さらに線虫、土壌病害の両面からの検討を必要とする重要問題と思われる。

本種以外のネグサレセンチュウ類では、ナスにおけるムギネグサレセンチュウの被害、防除法[21]、ノコギリネグサレセンチュウの各種作物における増殖、防除法等[33]が検討されている。また、クルミネグサレセンチュウは主にリンゴ等の果樹やクワ、樹木での発生が確認されているが、東北地方では他地域で問題となっているイチゴの根腐線虫病についての報告はみられない。宮城県ではキタネグサレセンチュウのイチゴの被害が問題となっており（東北農試、1989：前出資料）、筆者もイチゴの著しく褐変した根から多数のキタネグサレセンチュウを検出しているが、この問題は今後の課題である。

4）イモグサレセンチュウ

ニンニクにおける本種の発生は、1984年青森県で初めて確認された[3]。ニンニクの被害は種子として植え付けられた鱗片の腐敗、生育初期の枯死株の多発に伴う欠株の増加、貯蔵中の鱗茎の腐敗等として現れ、収量、品質の両面に著しい影響を与えている[3,6]。本線虫は収穫後の鱗茎内での増殖が著しく、線虫寄生ニンニクの種子としての移動は、発生地の拡大につながるため、厳重な警戒が必要である[3,6]が、1990年には青森県のみならず北海道、岩手県でも発生が確認され（北海道（1990）平成2年度北海道・東北地区植物防疫事業成績検討会資料、岩手県（1990）平成2年度北海道・東北地区植物防疫事業成績検討会資料参照）、今後の分布拡大が懸念される。

植付前にチウラム・ベノミル水和剤を種子鱗片重の1.0%量湿粉衣処理すると種子鱗片内の線虫および土壌からの侵入線虫に対して高い防除効果を示し、収穫期の鱗茎寄生線虫が著しく少なくなり、鱗茎の被害程度は低くなる。また、温風暖房機を利用して乾燥庫内を35℃に保ち強制乾燥すると、鱗茎内の線虫数、鱗茎の腐敗共に著しく少なくなるが、これは高温による線虫の死亡ではなく、収穫時の主たる線虫寄生部位である保護葉や盤茎の急速な乾燥による死亡と推定されている。両防除法と本種の生態的な特徴をふまえた耕種的な防除法等を組み合わせることにより高い防除効果が得られる[4,6]。しかし、鱗茎に線虫がわずかでも残存しているとこれが増殖して腐敗球の発生につながり、また、種子としては使用できない等の問題がある[6]。

現在、田畑輪換による土壌線虫密度の抑制、収穫後の鱗茎内線虫の高温処理による防除が検討されている。本試験では、線虫寄生鱗茎の50℃、24時間処理でさえ生き残る線虫がみられ、高温や乾燥に耐える発育段階が存在する可能性が示唆されており、防除法を確立するためには発生生態の解明が必要不可欠である。また、寄主範囲についても各種植物への線虫寄生の有無だけではなく、被害の有無、土壌中線虫密度の増減との関係等の観点から検討が進められている（青森農試（1991）平成2年度試験成績概要集）。

引用文献

1）赤坂安盛（1989）北日本病虫研報 40, 149-151.
2）赤坂安盛・佐藤真理子（1990）北日本病虫研報 41, 199-202.
3）藤村建彦・鷲尾貞夫・西澤　務（1986）日線虫研誌 16, 38-47.
4）藤村建彦・市田忠夫・木村利幸（1989）日本線虫研誌 18, 22-29.
5）藤村建彦（1991）青森農試研報 31, 43-58.
6）藤村建彦（1989）土壌線虫を巡る諸問題：平成元年度野菜病害虫防研会シンポ講要, 農水省野・茶試・日植防協, 東京, 30-43.
7）橋本鋼二・稲垣春郎・百田洋二・酒井真次・長沢次男・国分善治郎（1988）東北農試研報 78, 1-14.
8）引地直至（1968）福島園試研報 1, 63-73.
9）川島嘉内（1962）北日本病虫研報 13, 119-120.
10）川島嘉内（1963）北日本病虫研報 14, 165-166.
11）川島嘉内（1964）農業技術 19, 75-78.
12）川島嘉内（1966）北日本病虫研報 17, 93.
13）川島嘉内（1968）福島農試研報 4, 17-31.
14）川島嘉内（1976）北日本病虫研報 27, 93.
15）川島嘉内・酒井　豊（1969）福島農試研報 6, 69-74.
16）氣賀澤和男（1990）北日本病虫研報 41, 191-192.
17）氣賀澤和男・朝日幸光・持田秀之（1990）北日本病虫研報 41, 188-190.
18）小島睦男編（1987）In：わが国におけるマメ類の育種, 明文書房, 東京, 531pp.
19）工藤三郎（1961）北日本病虫研報 12, 7.
20）松本利雄・川島嘉内（1959）北日本病虫研報 10, 116.
21）三浦利男・鷲尾貞夫（1964）北日本病虫研報 15, 142.
22）宮田将秀・西澤　務（1988）北日本病虫研報 39, 221-223.
23）宮田将秀・遠藤尚美（1990）北日本病虫研報 41, 193-195.
24）野崎光夫（1972）東北農業研究 13, 140-142.
25）野崎光夫・浅野清美・井上　敞（1963）東北農業研究 5, 131-133.
26）及川　健・今井照規・鶴田慶世・千葉順逸（1988）北日本病虫研報 39, 256.
27）酒井真次・長沢次男・橋本鋼二（1990）東北農試研報

81, 41-49.
28) 佐藤正彦 (1988) 北日本病虫研報 39, 224-226.
29) 佐藤正彦・鶴田良助 (1984) 北日本病虫研報 35, 110-114.
30) 佐藤昭美 (1967) 北日本病虫研報 18, 126.
31) 佐藤昭美・大森秀雄 (1969) 岩手農試研報 13, 1-47.
32) 佐藤真理子・赤坂安盛 (1990) 北日本病虫研報 41, 196-198.
33) 佐藤真理子・高橋武俊・赤坂安盛 (1989) 北日本病虫研報 40, 152-154.
34) 佐藤テイ・湖山利篤・腰原達雄 (1970) 東北農試研報 39, 207-219.
35) 杉山信太郎・広間勝巳 (1966) 育雑 16, 83-86.
36) 杉山信太郎・広間勝巳 (1968) 育雑 18, 80-87.
37) 津軽承捷 (1953) 北日本病虫研報 3, 72-73.
38) 津軽承捷 (1961) 昭和35年度主要植物寄生性土壌線虫に関する研究成績概要, 日植防協, 東京, 29-31.
39) 津軽承捷 (1962) 今月の農薬 6(4), 117-119.
40) 鷲尾貞夫 (1962) 北日本病虫研報 13, 130-132.
41) 鷲尾貞夫 (1962) 北日本病虫研報 13, 132-133.
42) 鷲尾貞夫 (1963) 北日本病虫研報 14, 168.
43) 鷲尾貞夫 (1964) 北日本病虫研報 15, 129-131.
44) 鷲尾貞夫 (1966) 農業技術 21, 379-380.
45) 鷲尾貞夫・中川原 孝・豊川菊祐・小山内 清・赤平麓郎 (1960) 北日本病虫研報 11, 3-5.
46) 鷲尾貞夫・豊川菊祐 (1968) 北日本病虫研報 19, 103.

関東の線虫*

比較的軽微な被害を含めて、関東地域で発生し農作物や花・植木類、林木に被害をもたらしたか、または現在まで継続的に問題となっている植物寄生性線虫の種類は他の地域に比べかなり多い。

この原因は栽培される作物の種類や植物相が極めて多く多様であることによると考えられる。このことは①キャベツ特産地の群馬県嬬恋村の年平均気温はおよそ7℃であり、神奈川県三浦市ではそれが15℃にみられるように地域内で温暖の格差が大きく、②各地域の土壌条件が軽しょうな火山灰土壌、利根川等の河川流域の沖積砂壌土、重い粘質土壌や水はけのよい海成砂壌土等種々異なっている、などの影響によるであろう。また関東地域では県によってそれぞれ異なる特産作物があることや水田面積率の多少の違いが大きいことも看過できない。

以下、主な属別に関東地域での線虫による被害に関する報告から、問題点等を整理してみた。

(1) ネコブセンチュウ、*Meloidogyne* spp.

近年、各県共通して防除が難しいと指摘されている。ネコブセンチュウについては種名を同定し、それによる被害と結びつけての報告もあるが、種の判別に多労を要するためか、種名は記述されていない場合が多い。ネコブセンチュウの県内分布調査について、近年では茨城県[39]、群馬県の報告[33]がある。これによると茨城県では一つの圃場内においても単一種の発生のみでなく、ネコブセンチュウ2種が混発している例がかなりあり、またカンショ畑でキタネコブセンチュウ（*M. hapla*）の検出率が高い事例があった。このことは輪作の中で、前作で寄生増殖した本種が生き残っていたことが考えられる。おそらく露地野菜地帯ではこのような例は少なくないであろう。群馬県ではジャワネコブセンチュウ（*M. javanica*）が優占種となっている。

1）いも類

カンショは古くからサツマイモネコブセンチュウ（*M. incognita*）による加害が重要視されてきている。その作付面積は現在茨城県と千葉県をあわせて約1万haを越える。現在最も多く栽培されている品種はベニアズマであり、その他紅高系（高系14号）等数品種である。農家畑における品種別のネコブセンチュウに対する抵抗性についての検討はいくつかある[40,41]が、ベニアズマでは収穫時のいもの表面の黒変亀裂被害はほとんど認められなくても、そのときの土壌を調査すると同幼虫がかなり検出される場合は減収する（萩谷ら、投稿中）。ジャワネコブセンチュウによるカンショの被害も指摘されており[23]、単純にカンショはサツマイモネコブセンチュウによる被害とするのは前述の茨城県の例からも危険である。

春に植付けするバレイショのマルチ栽培では6月の収穫時期に芋には被害がないが土中にはネコブセンチュウが検出されることが多い。

コンニャクでは群馬、茨城県でネコブセンチュウの寄生や被害が認められているが、大きな問題ではない。

ヤマトイモは関東地方で特に多く栽培されているが、著しい被害を受けることがある。千本木らは根腐病との同時防除を検討している[35]。また被害の原因の一つに種いも伝染によることが指摘され、温湯消毒法が提起[22]されているが、処理作業の煩雑性や多萌芽の発生のため普及しておらず今後の課題である。

2）果菜類

連作が続くトマト産地では抵抗性を有するとされる市販品種や抵抗性台木を用いても、収穫時には根こぶの着生が顕著に多いことがしばしば観察されており、ネコブセンチュウの主要種すべてに真性抵抗性のある新品種の出現が今日望まれている。抵抗性品種と感受性品種を土壌消毒の有無と組み合わせて栽培し、生育や収量にどのように影響するか検討[21]しているが、過度の土壌消毒を避けるためにも、今後被害の許容限界を明らかにしていく必要があろう。

ビニールハウス等施設におけるキュウリ、トマト、ナス、メロン栽培ではネコブセンチュウの被害回避のため、各種の土壌くん蒸剤による防除は欠くことができない現況にあるが、物理的防除法としての太陽熱利用を実際におこなっている産地もある。これに関する研究としては栃木[28]、千葉[28]、茨城[28]、埼玉[36]、群馬[25]各県の報告があり、その効果が実証されている。

スイカは現在ユウガオまたはカボチャを台木に接木栽培されている。スイカの収穫時には根に多数のゴー

*）萩谷俊一（千葉県農業試験場）
Shun-ichi HAGIYA: Plant parasitic nematoades in Kanto district.

ルが着生していることが多く、土中の密度が高いと樹勢が弱まる点が問題となる。この対策として台木用スイカ（共台）の利用についての検討[10]がなされているが、接木作業が簡便さに欠けるなどの理由からあまり普及していない。キュウリの台木としてのアレチウリ[7]についても同様なことが言えよう。

ネコブセンチュウの密度低減にマメ科のクロタラリアが有効であるとする報告は外国では古い。最近日本でも同植物を利用し、輪作に組み入れることにより各種野菜の被害軽減策が試みられている。関東地域では一部の生産現場に導入されているが、その評価については今後明らかとなるであろう。

この他石灰窒素の100kg/10a投与によるキュウリのサツマイモネコブセンチュウ防除の試みがある[37]が効果は十分でない。

連作が続く野菜の施設栽培農家や営農指導の技術者から近年土壌くん蒸剤の効果低減が指摘され、この原因として線虫の薬剤抵抗性を懸念する声がある。これに関する研究は一例[5]のみであり、今後地域別の薬剤感受性の検定の必要があると考えられる。

3）根　菜　類

ゴボウは群馬、茨城、千葉の各県の火山灰土壌地帯で栽培されており、トレンチャー、リフタープラウ等各種の深耕機械が使用される。このため従来の土壌構造は変化し、同時に線虫類の生息環境もより深く、また広くなることとなる。従って慣行の土壌消毒剤による防除法では効果が不十分となりやすい[6]。なおこの深耕については前述の施設の果菜類でも同様に問題となっている。ゴボウの品種別被害の差異が検討されている[12]が、市場や消費者が形状の良いものを高く評価することを考えれば、生産者はいきおい土壌消毒剤の施用を中心とせざるを得ないであろう。

関東南部ではバレイショ収穫後にニンジンを7～8月に播種し11月から3月にかけて収穫する作型やダイコンを8月に播種する作型がある。この場合播種時期とその後の生育時期の地温が高く経過するため、ネコブセンチュウの繁殖にとっては好適環境となるので、土壌消毒が必要である。もしこれを省略すればこれら根菜類の減収と品質低下は免れない。

4）葉　菜　類

葉菜類の中でネコブセンチュウによる被害が問題となっている例は比較的少ない。近年ハウスでの夏まきまたは夏どり雨よけホウレンソウの栽培が関東地域でも盛んであるが、前作が果菜類の場合、後作のホウレンソウに被害が生じる。特に既述のようにその圃場が過去に深耕されている場合は深層での線虫増殖により防除困難となる[11]。

5）豆　　類

かってはラッカセイ栽培でキタネコブセンチュウが注目されたが、現在、作付面積の減少、野菜との輪作により大きな問題とはなっていない。

6）花・植木類

バラの施設栽培ではDBCP剤の立毛中処理が有効であった[13]。被害が大きいときは改植となる。ツバキではツバキネコブセンチュウ（*M. camelliae*）が神奈川県で発生し、季節的発生消長や寄主植物が検討されている[1]。

7）果　樹　類

キウイはネコブセンチュウ各種の寄生が明らかとなっているが[24]、今後作付面積の増加と共に被害が表面化するだろう。

(2)　ネグサレセンチュウ、*Pratylenchus* spp.

関東地方で発生が多く問題となっている種はキタネグサレセンチュウ（*P. penetrans*）およびクルミネグサレセンチュウ（*P. vulnus*）であり、ミナミネグサレセンチュウ（*P. coffeae*）やチャネグサレセンチュウ（*P. loosi*）は部分的な発生に限られているようである。

1）根　菜　類

ダイコンの根部表面に多数生じる乳白色状の小斑点や不正形斑とその中心の小黒点が神奈川県三浦地方で1951～52年頃に認められて以来[2]、ネグサレセンチュウがその原因と指摘されていた。この種は1962年に一戸によりキタネグサレセンチュウと同定され、以後精力的に同県の近岡[2]や大林[30]により生態や防除に関する一連の研究がなされた。今日まで本種によるダイコンの被害は関東地方の全域で大小は別として発生しており、商品性がそこなわれることを考慮すると本種は今後も栽培上注意を払わねばならない重要な土壌病害虫の一つであると言える。

近岡や大林が試みたマリーゴールドの導入利用は[2,30]、D-D等の土壌くん蒸剤の効果がしばしば不完全であることや農薬による環境への影響を考慮すれば、ダイコンの産地では今後とも防除技術の一部として定着していくと考えられる。また本種が多くの雑草に寄生することや[3]、低温環境にも長期間耐えることは[4]その防除をより困難にしている。千本木らは他の

作物とダイコンとの輪作体系の中で本種の密度低下を図るため、前後作の作物選択を検討している[34]が、これによると前作にカンショ、サトイモ、ラッカセイを2年連作すれば、被害が少ないとしている。またネコブセンチュウの密度低下に効果のあるギニアグラスとの輪作試験の結果、マリーゴールドと比較して本種の密度低減効果が劣ることが明らかにされている[31]。

なお土壌くん蒸剤の効果を補う手段としてオキサミル粒剤の併用の試み[29]があり、同剤の40kg/10a施用でキタネグサレセンチュウに対し制線虫作用があるとされており、他作物においても今後試験例を重ねたい。

ニンジン栽培においては、キタネグサレセンチュウによる被害は根部表面の障害は少なく、根長が短くなる寸ずまり症状となり易く、収量低下にむすびつく。この防除にはメチルイソチオシアネート・D-D剤が著効を示すこと[8]や、マリーゴールドの輪作への組み入れ[9]が報告されている。

ゴボウ畑ではキタネグサレセンチュウが高密度であると減収が著しい[26]。また土壌病害の「ヤケ症」が年によって、また圃場により大きく問題となるが、同時に土壌中からネグサレセンチュウが多数検出されることがある。稲生[15]はこの「やけ症」の主因は病原菌であるが、線虫との関連性については今後究明を要するとしている。

2）果　菜　類

イチゴではクルミネグサレセンチュウによる被害が大きいが、キタネグサレセンチュウによることもかなりあるようである。苗が親床から移植床、次いで本圃と移動する過程で本種に汚染され、苗と共に伝染することが本圃の被害程度に大きく係わっており[43]、連作の場合は土壌消毒が必要である。

近年ポット育苗が拡大されつつあるが、粒剤のポットへの施用で防除の可能性が試みられており[27]、また本圃で太陽熱利用と粒剤の併用効果も高い[38]ので、それらを組み合わせた防除法も考えられる。

3）そ　の　他

キクの栽培ではネグサレセンチュウが発生し生育阻害が認められている。

(3)　シストセンチュウ、*Heterodera* 属

関東地域で問題となるのはダイズシストセンチュウ（*H. glycines*）であり、ムギシストセンチュウ（*H. avenae*）は生息がごく一部に限られている。

水田転換畑ダイズにおける *H. glycines* による被害と防除の視点にたった研究が近年多い[19,20,32]。特に分布拡大がトラクター付着土壌によることが指摘されている[18]点は、重要である。一方、抵抗性品種を輪作に組み入れる試験がある[14,42]が、経済性からみた評価が劣るため普及しない恨みがある。

(4)　シンガレセンチュウ、*Aphelenchoides* 属

かっては関東各地でイネシンガレセンチュウ（*A. besseyi*）が黒点米の被害発生の誘因として大きく問題となった。しかしカルタップ剤による種子消毒の効果の確認[16,17]と普及、それに続く農家における種子更新率の高まりで、近年本種の発生は減少している。

イチゴセンチュウ（*A. fragariae*）がイチゴや鉢物のベゴニアに発生したことがある。

(5)　イシュクセンチュウ、*Tylenchorhynchus* 属

ナミイショクセンチュウ（*T. claytoni*）によるツツジの被害が神奈川県[44]および埼玉県で確認されている。他県での被害は表面化していないが、寄主範囲が広いことや、鑑賞樹の流通形態を考えるとその伝播や分布拡大が今後懸念される。

(6)　*Bursaphelenchus* 属

マツノザイセンチュウ（*B. xylophilus*）によるマツの枯損被害は1970年から1980年代にかけ、関東各地で猛威をふるったが、近年その被害は減少傾向にある。

(7)　そ　の　他

クワ、タバコ、イチジク、ミカンにはそれぞれ各種の線虫による被害の報告があるが省略する。

引用文献

1）相原孝雄・湯原　厳・山崎和雄（1983）日線虫研誌　**12**, 33-40.
2）近岡一郎・大林延夫・推名清治（1971）神奈川県農試研機関共研報　**2**, 50pp.
3）近岡一郎・竹沢秀夫（1975）関東病虫研報　**22**, 136.
4）近岡一郎（1977）日線虫研誌　**7**, 45-48.
5）近岡一郎・竹澤秀夫（1982）関東病虫研報　**29**, 168.
6）福田　寛・川城英夫・藤家　梓・深見正信・萩谷俊一（1986）関東病虫研報　**33**, 235-236.
7）萩谷俊一・土岐知久（1978）千葉農試研報　**19**, 25-30.
8）萩谷俊一・渡辺政夫・鵜澤　博（1978）関東病虫研報　**25**, 128-129.
9）萩谷俊一・篠原茂幸・白崎隆夫（1982）千葉農試研報　**23**, 21-29.
10）萩谷俊一・宇田川雄二（1984）関東病虫研報　**31**, 180-183.
11）萩谷俊一・加瀬正敏・北崎順一（1989）関東病虫研報　**36**, 201-203.
12）萩谷俊一・小川　勝（1990）関東病虫研報　**37**, 243-244.

13) 林　勇 (1973) 関東病虫研報 20, 157-158.
14) 井口慶三・百田洋二・稲垣春郎 (1983) 関東病虫研報 30, 190-191.
15) 稲生　稔・谷　芳明 (1969) 関東病虫研報 16, 141.
16) 稲生　稔・上田康郎(1976)関東病虫研報 23, 118-119.
17) 石川元一 (1976) 関東病虫研報 23, 120.
18) 石川元一 (1982) 関東病虫研報 29, 171.
19) 石川元一・渡辺耕造 (1983) 関東病虫研報 30, 189.
20) 笠井良雄・上田康郎・酒井　一・稲生　稔 (1985) 関東病虫研報 32, 229-230.
21) 川城英夫・萩谷俊一・武田英之 (1985) 関東病虫研報 32, 233-235.
22) 増田安弘・三輪　晋 (1976) 園芸学会, 春季要旨 244-245.
23) 百田洋二・稲垣春郎(1981)関東病虫研報 28, 132-133.
24) 百田洋二 (1986) 関東病虫研報 33, 237.
25) 中里筆二・湯本　勇・木暮幹夫 (1980) 関東病虫研報 27, 169-170.
26) 中里筆二・八木克祐・青柳直二郎 (1981) 関東病虫研報 28, 136.
27) 根本　久・高橋兼一・久保田篤男 (1990) 関東病虫研報 37, 239-240.
28) 農水省農研センター編 (1982) 太陽熱利用による土壌消毒に関する実証的研究 146pp.
29) 大林延夫 (1987) 日線虫研誌 17, 48-53.
30) 大林延夫 (1989) 神奈川園試研報 39, 1-90.
31) 大林延夫・森　東海雄 (1989) 関東病虫研報 36, 204-206.
32) 斉藤浩一 (1985) 関東病虫研報 32, 227-228.
33) 関　節朗・中里筆二(1980)関東病虫研報 27, 163-164.
34) 千本木市夫・那須恵二郎・高橋哲夫 (1982) 関東病虫研報 29, 172-173.
35) 千本木市夫・白石俊昌・柳沢靖浩・青木　篤 (1987) 関東病虫研報 34, 194-195.
36) 高橋兼一・橋本光司・渋川三郎 (1980) 関東病虫研報 27, 171-172.
37) 高橋兼一・嶋崎　豊(1986)関東病虫研報 33, 231-232.
38) 高橋兼一 (1986) 日線虫研誌 16, 68-71.
39) 上田康郎・百田洋二・大島康臣・高井　昭 (1986) 関東病虫研報 33, 227-228.
40) 上田康郎・小川　奎・千葉恒夫・渡辺　健 (1986) 関東病虫研報 33, 229-230.
41) 上田康郎・小川　奎・渡辺　健・戸嶋郁子・白石　馨 (1987) 関東病虫研報 34, 192-193.
42) 上田康郎・百田洋二(1989)関東病虫研報 36, 199-200.
43) 植松清次・松本幹男・杉田恒雄・小野木静夫 (1982) 関東病虫研報 29, 176-177.
44) 山崎和雄・岡部　誠・相原孝雄・湯原　厳 (1981) 神奈川園試研報 28, 73-83.

東海の線虫*

この地域（静岡、愛知、岐阜）は水稲、野菜、果樹、花きの主要な産地を有するため、過去の線虫問題や研究も多く、多岐にわたっている。すでに戦前に静岡農試でのズイムシシヘンチュウ、愛知農試での小麦粒線虫病の一連の研究があり、戦後は1950年代から静岡農試、名古屋大学で線虫の先導的な研究が行われ、1959年から始まった土壌線虫対策事業により、各県での線虫の発生分布調査や、防除対策試験が広く行われた。

本稿執筆にあたり愛知県農業総合試験場中込暉雄、岐阜県農業総合試験場山田偉雄両氏に資料の提供を頂いた。記して感謝申し上げます。

1．作目別の線虫発生と防除対策

(1) イネ

イネシンガレセンチュウ（*Aphelenchoides besseyi*）は以前からイネの主要害虫の一つであったが、1960年代半ばからこの地域でも薬剤防除法が精力的に検討され、種子消毒[9, 12, 43, 51, 52]、苗床[5, 9, 43, 51, 52]、本田期[12, 43, 52]、さらには育苗箱[4]における有効な防除法が確立され、品種抵抗性[27]、本圃での伝播[58]が検討された。しかし当時普及し始めた田植機栽培の、育苗法や、稚苗を用いる移植法は本線虫の伝播に好条件である[5, 12, 32, 34]ため、これら防除法の普及にもかかわらず発生が増加し、静岡県では本線虫の発生ほ場率が1974年を境に10%台から30%台に急増している。さらにこの頃、本線虫が関与した目黒米[14]、黒点米[12, 53]の多発がみられ、黒点米は本線虫の加害が主要な誘因となることで、症状やその発達経過、登熟期の高温、多肥が発生の好条件になること等が明らかにされた[53, 54, 55, 56, 57]。

イネネモグリセンチュウは1960年以降、広く発生していることが明かとなり[10, 44]、イネネモグリセンチュウ〔*Hirschmanniella oryzae*（当時は *Radopholus oryzae*）〕のほかに別種〔後にイマムラネモグリセンチュウ（*H. imamuri*）と記載された〕の存在が指摘され[44]、これらの生態[20, 38]が検討された。また本線虫の防除試験から土壌くん蒸剤の施用が、イネの生育を促進することが知られた[29]が、実用化技術には至らなかった。

(2) 畑作物

ネコブセンチュウ類はサツマイモネコブセンチュウ（*Meloidogyne incognita*）の発生が多く、一部にキタネコブセンチュウ（*M. hapla*）が認められ、きわめて広範な作物に発生する[7]が、とくに被害が問題になる作物は、果菜類、いも類、ニンジン、ゴボウ、オクラなどである。ネグサレセンチュウの被害はニンジン[28]、ゴボウ、ダイコン[59]、サトイモ[7, 11]、イチゴ[7, 24]、フキ[42, 48]等比較的限られた作物で問題になっている。

1）防除法

土壌線虫対策事業の初期に、一般的な薬剤の施用法が確立されたが、その一環としてD-D、EDBの施用期間の拡大が検討され冬期施用が可能と認められた[26]。

薬剤以外の防除法として、水田地帯の夏期のハウス密閉たん水処理の効果が検討され[21]、果菜類のネコブセンチュウ、キクのネグサレセンチュウで実用化されている[19, 21]。またマリーゴルドはネコブセンチュウには効果が劣ること[22]、ダイコン[59]、キクのネグサレセンチュウ[31]での実用性が確認された。さらに有機物施用の効果が検討され、羊毛堆肥等の有効性が認められた[41]。

2）個別の線虫問題

トマト、キュウリ、メロン類は *M. incognita* の被害が大きく施設で連作する場合、株の萎ちょう、枯死がみられる。また、砂地においては薬剤の処理層以下に線虫が残存し後作を加害するため、薬剤防除が困難な地域があり、この対策として抵抗性トマト品種の有効性が実証され実用化された（小林、未発表）。しかし、すでに抵抗性を破る系統が分布している地域もある。

イチゴでは1951年にわが国で初めてイチゴセンチュウ（*Aphelenchoides fragariae*）による被害が認められ[15]、続いてイチゴメセンチュウ（*Nothotylenchus acris*）によるイチゴへの加害が報告され[45]、その実態が調査された[8]。両種は、当時隆盛期にあった全国のイチゴ栽培の主要問題となり、研究成果の普及により1970年代以降には、局部的な発生にとどまっている。その後、*A. besseyi* のイチゴでの寄生[46]と被害[23]が認められた。

*）小林義明（静岡県農業試験場）
Yoshiaki KOBAYASHI: Plant parasitic nematodes in Tokai district.

イチゴにはまたネグサレサレセンチュウが広く発生しており、クルミネグサレセンチュウ（*Pratylenchus vulnus*）、キタネグサレセンチュウ（*P. penetrans*）が主要種[7]で、被害も大きい[24]が、イチゴではクロルピクリン等で防除がなされるので被害はあまり顕在化していない。

根菜類では *M. incognita* によるニンジン、ゴボウの被害が大きい。ニンジンではまたキクネグサレセンチュウ（*P. fallax*）、*P. penetrans* が寄生し、生育不良や岐根、根部の黒斑を発生させる[28]。フキの連作地では *P. penetrans* による株絶え状態になる激甚な被害が報告されている[42, 48]。

カンショの *M. incognita* による被害は全般にみられ、薬剤防除も広く行われている。愛知県では1960年頃ニセネグサレセンチュウの被害が問題になり、その被害、防除法が検討された[1, 2, 3]。

(3) 果樹・茶

柑橘では、ミカンネセンチュウ（*Tylenchulus semipenetrans*）、チャネグサレセンチュウ（*P. loosi*）が広く寄生し、*T. semipenetrans* は苗圃で被害の事例がみられる[47]が、実態調査[39]や、接種試験等[47]では明かな被害が認められていない。

イチジクでは *Meloidogyne incognita* による生育不良、収穫年数の短縮等の被害がみられるが、本圃での防除法の確立がなく問題とされている。

茶樹には、*P. loosi* が普遍的に分布し、チャピンセンチュウ（*Paratylenchus curvitatus*）も広く発生し、静岡県では一部にカナヤサヤワセンチュウ（*Hemicriconemoides kanayaensis*）が認められている[16]。茶園内の空間分布[16, 50]、薬剤防除法[35, 36, 37, 49]について検討された。

(4) 花き

キクの *P. penetrans*、*P. fallax* の被害が広くみられ[30]、被害解析[17]、線虫と湿害との関連が検討され[19, 30]、線虫がいわゆるキクの連作障害の主要因になっていることが明らかにされ、総合対策が確立された。

キクのハガレセンチュウ（*Aphelenchoides ritzemabosi*）による被害には葉枯症状の他に、萎縮症状のあること[33]、生活環[33]、防除法[6, 18, 33]、品種間差異[40]についても検討された。なお本線虫の被害は防除技術の普及により営利栽培ではほとんど発生を見なくなった。

この外、カーネーション、シクラメン、グラジオラスの *Meloidogyne incognita*、アマリリスの *Pratylenchus* sp.[11]、セントポーリア[13]、キュウコンベゴニアのイチゴセンチュウ（*Aphelenchoides fragariae*）、グロキシニアの *A. ritzemabosi*[11]、シャクヤクの *A.* sp.[25]の被害が問題である。

2．今後の問題点

かつてはイネ、イチゴ、キクに見るように作物生産の大きな阻害要因となった *Aphelenchoides* 属など地上部を加害する線虫の被害は、現在過去のものとなりつつある。

一方、植物寄生性土壌線虫においても、一部を除いて実用的な防除法が確立された。しかしその防除法は薬剤を中心にしたものであり、防除コスト、安全性、環境の問題を含んでおり、主要種に重点をおいた、密度調査、個体群動態、総合防除の研究が必要である。

引用文献

1）天野　隆・尾崎典光・岩瀬茂基（1965）愛知農試報　19, 84-93.
2）天野　隆・尾崎典光・岩瀬茂基（1967）愛知農試報　21, 58-63.
3）天野　隆・尾崎典光・中沢雅典（1967）愛知農試報　21, 64-73.
4）天野　隆・上林　譲・中西　勇（1975）関西病虫研報　17, 82-83.
5）深沢永光・小林義明（1967）関東病虫研報　14, 135-136.
6）深沢永光・小林義明（1971）関東病虫研報　18, 126.
7）深沢永光・小林義明・中田正彦（1962）静岡農試研報　7, 89-105.
8）深沢永光・鈴木当治（1965）静岡農試研報　10, 85-91.
9）深沢永光・山内寅好（1966）関東病虫研報　3, 123-124.
10）岐阜農試（1970）昭和45年度普通作物・そ菜等病害虫の生態ならびに防除に関する試験成績書（謄写）.
11）岐阜農試（1971）昭和46年度普通作物そさい病害虫の生態ならびに防除に関する試験成績書（謄写）.
12）岐阜農試（1977）昭和52年度普通作物野菜病害虫の生態ならびに防除に関する試験成績書（謄写）.
13）岐阜農総研（1990）平成元年度農作物病害虫発生予察法研究に関する試験成績書（謄写）.
14）久永　勝・牧野秋雄・大沢高志（1970）関東病虫研報　17, 121.
15）弥富喜三・西澤　務（1951）静岡農試研報　1, 102-113.
16）金子　武・一戸　稔（1963）応動昆　7, 165-174.
17）小林義明（1968）静岡農試研報　13, 114-123.
18）小林義明（1971）関東病虫研報　18, 127.
19）小林義明（1973）日線虫研誌　3, 19-24.
20）小林義明（1973）静岡農試研報　18, 10-18.

21) 小林義明 (1974) 静岡農試研報 19, 44-51.
22) 小林義明 (1974) 関東病虫研報 21, 147-148.
23) 小林義明 (1976) 日線虫研誌 6, 80-83.
24) 小林義明 (1977) 関西病虫研報 19, 140.
25) 小林義明 (1983) 農業技術研究 37(8), 50-52.
26) 小林義明・深沢永光 (1963) 関西病虫研報 5, 72-73.
27) 小林義明・深沢永光 (1967) 関東病虫研報 14, 131-132.
28) 小林義明・深沢永光・佐藤 清 (1972) 静岡農試研報 17, 21-30.
29) 小林義明・深沢永光・田杉 甫 (1966) 静岡農試研報 11, 9-20.
30) 小林義明・佐藤允通・万豆剛一 (1974) 日線虫研誌 4, 13-19.
31) 小林義明・菅沼正光・金指平二・石塚 健 (1975) 関東病虫研報 22, 133-134.
32) 小林義明・杉山朝一 (1977) 日線虫研誌 7, 74-77.
33) 小林義明・庄司和雄・深沢永光・古木市重郎・船越桂市 (1971) 静岡農試研報 16, 71-82.
34) 小林義明・立林盛明 (1976) 関東病虫研報 23, 121-123.
35) 小泊重洋 (1966) 関東病虫研報 13, 141-142.
36) 小泊重洋・向笠芳郎 (1968) 静岡茶試研報 2, 23-25.
37) 小泊重洋・大場正明 (1969) 関西病虫研報 11, 70-71.
38) 桑原雅彦・弥富喜三 (1970) 応動昆 14, 117-121.
39) 松永良夫・西野 操 (1967) 植物防疫 21, 433-437.
40) 中込暉雄・加藤喜重郎 (1977) 愛知農総試研報 B9, 86-91.
41) 中込暉雄・宮川寿之 (1986) 関西病虫研報 28, 78.
42) 中込暉雄・尾崎典光 (1970) 愛知農総試研報 B2, 50-54.
43) 中西 勇・上林 譲・天野 隆 (1969) 関西病虫研報 11, 98-90.
44) 中田正彦・深沢永光・小林義明 (1961) 植物防疫 15, 395-396.
45) 西澤 務・彌富喜三 (1955) 応動 20, 47-55.
46) 西澤 務・彌富喜三 (1955) 日植病報 20, 33.
47) 西澤 務・彌富喜三 (1967) 関西病虫研報 9, 121-122.
48) 西澤 務・彌富喜三・石上浩一 (1968) 関西病虫研報 10, 20.
49) 高木一夫 (1967) 植物防疫 21, 429-432.
50) 戸崎正弘 (1963) 関西病虫研報 5, 7-10.
51) 都築 仁・上林 譲・中西 勇 (1976) 愛知農総試研報 A8, 69-77.
52) 上林 譲・天野 隆・中西 勇 (1971) 愛知農試報 25, 50-70.
53) 上林 譲・天野 隆・中西 勇 (1971) 愛知農総試研報 A3, 46-55.
54) 上林 譲・天野 隆・中西 勇 (1972) 愛知農総試研報 A4, 94-104.
55) 上林 譲・天野 隆・中西 勇 (1973) 愛知農総試研報 A5, 63-69.
56) 上林 譲・天野 隆・中西 勇 (1974) 愛知農総試研報 A6, 77-82.
57) 上林 譲・天野 隆・中西 勇 (1976) 日線虫研誌 6, 67-72.
58) 上林 譲・今村三郎 (1972) 日線虫研誌 1, 22-24.
59) 吉田睦敏・北村平次郎・小林義明 (1976) 関東病虫研報 22, 132.

東山・北陸の線虫*

1．主要線虫の種類分布から見た地域の特異性

当地域は、新潟、富山、石川、福井、長野、山梨の諸県からなる。各県に分布する植物寄生性線虫は、新潟県では中臣のとりまとめに見られるように[23]、1965年前後にとりまとめられている。

高標高地を除く地帯での、熱帯系のサツマイモネコブセンチュウ等の分布限界について、後藤は、伊藤、大橋らおよび樋田の調査結果を基にして第1図を作成した[3,27]。サツマイモネコブセンチュウの分布限界線は、年平均気温13℃の等温線とほぼ一致し、当地域を二分するが、長野県でも伊那地方では本線虫が検出されたことがある[22]。ジャワネコブセンチュウの分布は、日本ではさらに低温の地域にまで及んでいる。

高標高地について長野県、山梨県の調査例で見ると[4,26]、標高600m以上ではキタネコブセンチュウ、キタネグサレセンチュウが検出され、暖地種のサツマイモネコブセンチュウ、ミナミネグサレセンチュウ等は未発見である。

第1図　熱帯系のジャワネコブセンチュウおよびサツマイモネコブセンチュウの推定分布地域
（伊藤(1966)、大橋ら(1972)、樋田ら(1978)より構成）

第1表にネコブセンチュウ、ネグサレセンチュウを中心として、種の分布域を示した。キタネコブセンチュウ、キタネグサレセンチュウは、標高を問わずこの地域全域で問題となる。

その他の主要有害線虫については、作物別の記述で言及する。

2．作物別に見た有害線虫の種類、被害、防除法

水　　田

水稲：杉山は1950年に、福井県におけるイネシンガレセンチュウ病の発生を1,380町歩と報告した[31]。この線虫は北陸農試の氣賀澤、織田らによってその生態、防除法が研究され[14,28]、各県の防除基準に折込まれた。イネネモグリセンチュウについては、長野県の呉羽ら(1965)、新潟県の江村らがD-D等施用による増収効果を示した[2]が、その被害については、今日では問題となっていない。

畑作物・野菜

ダイズ：ダイズシストセンチュウの防除法各種については関谷らの報告がある[30]。抵抗性品種の育成利用が大きな柱となるが、広間らは本線虫のレースの存在を示した[6]。その後、百田ら、稲垣らによってレース1（山梨）、レース3（新潟、長野、山梨）が知られ[8,20]、長野中信農試では抵抗性ダイズ品種のホウレイ等を育成した[19]。

サツマイモ：福井県では1956年当時から、サツマイモネコブセンチュウに対する品種抵抗性が問われていた[32]。

ナガイモ：西澤は長野県松代町のナガイモのオシャカ症状がユミハリセンチュウ（*Trichodorus porosus*）によるものであることを究明し、線虫の生態・防除法を示した[25]。防除法ではクロルピクリン、D-D施用が有効で、深耕、天地返しの効果を線虫の土壌中分布から説明した。

葉菜類：ハクサイ、レタス等ではネコブセンチュウの被害が見られる。ハクサイでは、キタネグサレセンチュウが黄化病の発生を助長することが近年、百田・河本らによって示され、線虫と有害微生物との複合病害の一例となっている[20,21]。

*）後藤　昭（日本科学情報技術株式会社）
Akira GOTOH: Plant-parasitic nematodes in Tosan and Hokuriku district.

第1表　日本の畑地における植物寄生性線虫3属の主要種の分布

地域	北海道	本州	四国・九州	琉球列島
年平均気温(℃)	5－9	9－13－15	15—19	20—24
キタネコブセンチュウ	―	―	● ● ● ●	
キタネグサレセンチュウ	―	―	● ●	
ムギネグサレセンチュウ	―	―	● ●	
ノコギリネグサレセンチュウ	―	―	●	
クルミネグサレセンチュウ(畑地)		―	● ●	
スズランネグサレセンチュウ		●		
アレナリアネコブセンチュウ		● ● ● ●	● ● ● ●	● ● ●
ジャワネコブセンチュウ		―	―	―
サツマイモネコブセンチュウ		―	―	―
ニセフクロセンチュウ		―	―	―
ミナミネグサレセンチュウ		● ● ―	―	―
モロコシネグサレセンチュウ		● ●	―	―

a）―：連続分布、●●●：点発分布
b）後藤ら(1964)、後藤(1974)、伊藤(1966)、中園(1963)、大橋ら(1972)より構成した。

富山県では嘉藤によってフキのキタネグサレセンチュウによる被害と放射線による防除の試みが報告された[11,12]。フキの本線虫による被害は愛知県でも知られている（農総試報(B)2）。

花　　き

リンドウ：山梨県でキタネグサレセンチュウの被害が見られる。浅利らは防除法として、根株の温湯浸漬50℃、10分間を適当とした[1]。

トリカブト：キタネグサレセンチュウの被害と防除法が報告されている[15]。

アイリス：イモグサレセンチュウ（*Ditylenchus destructor*）が加害する。中臣らは、加害様相、新潟県における分布、品種との関係、本線虫の寄主範囲、線虫密度とアイリスの生育収量との関係を示した[24]。

スズラン：新潟県では、ドイツスズランからスズランネグサレセンチュウ（*Pratylenchus convallariae*）が検出されたことがある（一戸、1960；三枝、1969；後藤、1974）。現在も問題となっているかどうかについては未調査である。

永年作物

リンゴ：リンゴネコブセンチュウ（*Meloidogyne mali*）が長野県から新種として記載報告された[10]。以来、この線虫のリンゴ樹、その根辺における生態、防除法が、主として長野県で研究された[9]。防除法としては、殺線虫剤の施用が示されている。

モモ：サツマイモネコブセンチュウの被害に対して、抵抗性品種の育成が考えられた。国立園芸試験場では、長野県から抵抗性系を得て抵抗性品種の育成に当たった[13,33]。モモのいや地は、富山県でも問題となっていた[11]。

クワ：長野県でリンゴネコブセンチュウによる被害、その生態、防除法が研究され、呉羽は殺線虫剤による防除法を示した[16]。

なお、石川県でもマツノザイセンチュウの発生が見られた[18]。

3．防除上の一般的な問題

野　菜　等

低温時の殺線虫剤施用の効果について、広瀬は地表下15cmの温度が4～5℃であれば、D-D、EDB、DBCPは有効に使用できるとした[7]。

D-D、EDBを施用する場合、手動注入でも動力機注入でも、すきで耕した後注入し鎮圧した場合は、薬剤の効果が無耕起注入に比べ劣った[17]。

原田らは、長野県における臭化メチル使用上の手順、特に被覆材について検討結果を報告した[5]。

長野県では、ポリマルチ被覆あるいは無被覆におけるD-Dの空中散逸を研究した（長野県農総試報2）。

夏期ハウス密閉によるネコブセンチュウの防除は、長野県の伊那地方でも可能のようである[22]。

マリーゴールド栽培によるキタネグサレセンチュウの密度抑制が長野県で検討された[29]。有望であるが、対

象作物（レタス）との栽培期間の兼合が問題である。

永年作物

リンゴ、クワでは線虫の加害にかかわる生態が詳しく究明され、防除の基礎となっている。しかし、その防除法はD-D、EDB、DBCPの施用を基幹としているので、今日では問題を生じる。モモでは、抵抗性品種育成の方向がとられた。

当地域で問題となるブドウ、モモ等に関する線虫防除については、永年作物防除基準（日植防編）等に、地域外の執筆者によってもまとめられている。

引用文献

1）浅利　覚・内田　勉(1984)関東病虫研報　31, 186-187.
2）江村一雄・上田勇吾（1968）新潟農試報告　18, 7-18.
3）後藤　昭（1981）農薬　28(1), 44-47.
4）後藤　昭（1984）関東病虫研報　31, 178-179.
5）原田敏男・中沢　斉・斎藤栄茂（1982）関東病虫研報　29, 185-187.
6）広間勝巳・御子柴公人・杉山信太郎（1971）応動昆大会講要　昭46, 28.
7）広瀬健吉・伊藤喜隆（1962）関東病虫研報　9, 83.
8）稲垣春郎（1983）今月の農薬　27(8), 16-20.
9）伊藤喜隆（1965）In：永年作物線虫防除基準，日植防協，東京，7-10.
10）伊藤喜隆・大島康臣・一戸　稔（1969）Appl. Entomol. Zool. 4, 194-202.
11）嘉藤省吾（1969）富山農試研報　3, 37-40.
12）嘉藤省吾（1974）北陸病虫研報　22, 96-98.
13）河瀬憲次（1972）園試報　D 7, 1-11.
14）氣賀澤和男（1956）北陸病虫研報　4, 102.
15）小菅喜久弥（1968）関東病虫研報　15, 127-128.
16）呉羽好三（1965）永年作物線虫防除基準，日植防協，東京，27-28.
17）呉羽好三・柴本　精（1962）関東病虫研報　9, 69.
18）松枝　章（1975）石川林試研報　6, 43-62.
19）宮崎尚時・高橋信夫・重森　勲・矢崎和弘・小林　勉・御子柴公人（1988）長野中信農試報　6, 25-38.
20）百田洋二・稲垣春郎（1983）関東病虫研報　30, 192.
21）百田洋二・河本征臣・大島康臣（1988）日植病報　54, 370.
22）中沢　斉・原田敏夫・斎藤栄茂（1982）関東病虫研報　29, 169.
23）中臣康範・江村一雄（1965）新潟園試研報　1, 47-57.
24）中臣康範・桜井　精（1985）新潟園試研報　12, 57-92＋IV.
25）西澤　務（1974）今月の農薬　18(10), 54-60.
26）西澤　務・高野利康・佐藤博康（1987）関東病虫研報　34, 196-198.
27）大橋雄司・石川一清・前田初枝（1972）葉たばこ研究　60, 80-84.
28）織田真吾（1959）北陸病虫研報　7, 118.
29）柴本　精・萩原博司・藤沢恒夫（1980）関東病虫研報　27, 172-173.
30）関谷一郎・早河広美・呉羽好三・柳　武・山岸義男（1959）長野農試研究集報　2, 157-171.
31）杉山章平（1950）農薬と病虫　4, 409-410.
32）友永　富・小林達美・羽田忠夫（1956）北陸病虫研報　4, 103-104.
33）吉田雅夫（1981）果樹試報　A 8, 45-55.

近畿の線虫*

はじめに

近畿地域では、古くから *Aphelenchoides besseyi* による水稲の被害や、*Meloidogyne incognita* によるサツマイモの被害が問題となっていた。しかし、植物寄生性線虫による農作物の被害の実態と、その重要性が明らかにされたのは、国の助成によって1959年から始められた土壌線虫対策事業と、それをきっかけとして各県で精力的に行われた線虫に関わる諸調査研究からである。

ところが、1970年代に入る頃から、国の助成事業の転換もあって、各県においては線虫に関する調査研究を大幅に縮小し、せっかく軌道にのりかけた研究も、多くの問題を残しながら打ち切られた。その後は線虫研究を志す後継者もほとんどなく、この地域としての最近の線虫に関する知見は極めて少ない。

このようなことから、以下に紹介する近畿地域における線虫問題は、筆者がこれまで所属していた三重県に偏ったものとなることをお許し願いたい。

1．近畿地域で検出された主要線虫と被害

この地域は、水稲、野菜、花き・花木、果樹、林木など、幅広く線虫による被害が問題となってきた。1959年、土壌線虫検診事業が始まったころは、ベルマン法によって植物寄生性線虫が検出されると、十分な被害解析もせずにどの種類であれ防除に結びつけられた。しかし、検討がすすむにつれて、線虫の種類と作物の被害の関係が明らかとなり、防除の要否も判然としてきた。このようなことを考慮しながら、以下に作物ごとの主要線虫を紹介する。

1）イネにおける線虫問題

イネシンガレセンチュウ（*Aphelenchoides besseyi*）は古くから問題になっていたが、この地域で本格的に検討されたのは戦後である。片山らは和歌山県での品種間の罹病差異や肥料と発病の関係などを検討し[14]、また、三重県農試では被害と収量の関係を[65]、上住・森岡は、奈良県下の分布と温度などの発生条件を調査している[40]。さらに、粥見・広尾（三重県）および山下ら（兵庫県）は、着色米と本線虫との関係を調査し、着色米の原因の一つとなっていることを報告している[15, 61, 62]。最近のような、イネシンガレセンチュウを対象とした農薬（スミチオン、パダン等）による種子消毒の徹底も、これらの調査に基づくところが大きい。

つぎに、1960年代半ば頃からイネネモグリセンチュウ（*Hirschmanniella oryzae*）が近畿地域の水田から広く検出され、さまざまな検討が行われた。とくに、藤本ら（兵庫県）、上住・中西（奈良県）、日岡・大谷（滋賀県）は、それぞれの県内分布を調査し、ほとんどの水田から検出されることを明らかにし[9, 13, 41]、これらの資料から、他の各県もほぼ同様の状況にあるものと推察された。また、本線虫の生態や被害解析は国が助成した水田線虫特殊調査によって検討され、大谷・日岡（滋賀県）は発生消長や被害について[27]、藤本（兵庫県）は線虫の活動性と増殖の状況や温度に対する耐久性および被害について[5, 6, 7]、上住・中西（奈良県）は根圏における分布状況[41]などを調査している。これら一連の調査によって、生態と被害についてのさまざまな論議がかわされ、農薬（D-Dやクロルピクリン）をイネネモグリセンチュウ生息水田に処理することによって、イネの生育や収量が良くなることから、一時は被害が極めて大きいものと考えられていた。しかし、その後の検討から、これらの農薬処理が線虫とは無関係にイネに影響を及ぼし、生育や収量性を高めることが明らかとなった。そして、本線虫による被害はその後全く問題とされなくなった。

2）イモ類における線虫問題

1950年代後半頃から、三重県においてサトイモの連作障害が問題となり始めた。土壌線虫検診事業が始まって間もなく、山本・近藤は、この連作障害の原因がミナミネグサレセンチュウ（*Pratylenchus coffeae*）によるものであることを確認した[53, 54]。この線虫が寄生すると根が褐変腐敗し、地上部生育や収量性が著しく低下するほか、収穫したイモは線虫の寄生病斑によって市場性を損ない、甚だしくは収穫皆無となることもあった。当時農薬による防除を試みたが、本線虫駆除に有効なEDBは薬害が強く、薬害のないD-Dやクロルピクリンは、ミナミネグサレセンチュウに対す

*）山本敏夫（元 三重県農業技術センター）
Toshio YAMAMOTO: Plant parasic nematodes in Kinki district.

る効果が全くないばかりでなく、線虫の異常増殖を来すことが明らかとなり、有効な防除対策を確立できないままに時を過ごしていた。ところが、徹底した採種圃場の管理と、水田再編対策にのった水田への作付けによって、三重県ではこの問題は解決され、現在、サトイモの線虫被害は全く問題になっていない。

なお、ここで特筆しておきたいことはミナミネグサレセンチュウによるサツマイモやジャガイモの被害が、三重県ではこれまで全く問題になっていないことである。あるいは九州産と当地域産の線虫との間に、系統的な差異があるのではないかとの疑問も残っているが、この点は明らかにされていない。

つぎに、サツマイモネコブセンチュウによるサツマイモの被害は、古く戦前から問題になっていたが、資料不足からその頃のことはここで紹介できない。戦後の食糧難時代は、近畿地域においてもサツマイモの作付けが多く、本線虫による被害は重要視されていた。その後、食糧難の解消とともに作付けも大幅に減少し、高系14号を主体とした現在の早掘り栽培では、農薬による防除効果も高く、ほとんど問題にはなっていない。

また、日岡および日岡・田中は、滋賀県においてニセネグサレセンチュウ（*Aphelenchus avenae*）と*Fusarium oxysporum*との併発によって、サツマイモの生育障害がおこっていることを報告している[11, 12]。この調査では、品種間での被害の差異（高系14号では極めて弱い）は認められたが、作付け時期の早晩、土壌酸度、堆肥の増施との関連は認められていない。また、防除薬剤としては、クロルピクリンでの効果が優れていたが、D-Dなど他の薬剤の実用的効果は認められていない。この障害は、当地域においてその後全く問題とはなっていない。

3）野菜における線虫問題

1959年から国の助成で始まった線虫検診事業によって、野菜畑に生息する線虫の種類や作物の被害が次々と明らかにされた。この地域においては、各種の線虫が検出されたが、当初はネコブセンチュウ類による被害がほとんどを占め、同時に行われたパイロット防除の対象もネコブセンチュウがその中心をなしていた。

ネコブセンチュウの種類としては、サツマイモネコブセンチュウ（*Meloidogyne incognita*）、ジャワネコブセンチュウ（*M. javanica*）、キタネコブセンチュウ（*M. hapla*）などが各県から検出された。野菜類ではサツマイモネコブセンチュウの被害が最も大きく、その重要性は今も変わっていない。三重県を例に、この線虫の被害が問題となってきた主な作物について紹介すると、葉菜類ではハクサイ、レタス、ホウレンソウ、根菜類ではダイコン、カブ（ヒノナ）、ゴボウ、ニンジン、ヤマノイモ類、果菜類ではウリ類、ナス、トマト、ピーマンなどである。これらの中、トマトはネコブセンチュウ抵抗性品種や台木の開発によって、現在はほとんど農薬による防除が行われていない。また、他の作物については、パイロット防除による成果の大きさから、D-Dなど農薬による防除が生産現場にいち早く定着し、以来、この地域ではそれほど大きな問題とはなってこなかった。しかし、無性繁殖性のヤマノイモ類では種いもからの伝播が多く、これに有効な農薬が登録されていないことから、生産地における被害は現在もなお大きい。

つぎに、ネグサレセンチュウは検診やパイロット防除が始まった当初は、野菜類ではほとんど問題にならなかった。しかし、当時使用していた殺線虫剤（D-D、EDB、DBCP、クロルピクリン）が、後藤・大島、近岡・水沢、佐野・後藤の報告にあるように[2, 10, 28]、キタネグサレセンチュウ（*Pratylenchus penetrans*）に対して全く効果がなかったことから、広い地域で増加し、1970年代に入るころから、ネコブセンチュウにかわってダイコンで大きな問題となってきた。その後、ゴボウ、ニンジンなどでも、本線虫に起因する生育障害や、岐根、寄生病斑による腐敗が問題となり、難防除病害の一つとして現在も対策に苦慮している。また、イチゴもネグサレセンチュウによる被害の大きな作物であり、この地域においても1960年代後半から、とくに三重県や奈良県で問題となった。種類については1種ではなく不明な点も多いが、三重県では主としてクルミネグサレセンチュウ（*Pratylenchus vulnus*、一戸　稔氏同定）が加害しているようである。この線虫は苗から伝播するので、新しい産地でも速やかに増殖し、被害を受けることが多い。また、山間に自生するオヘビイチゴにも寄生していることから、夏期山上げを行う産地では育苗中に汚染され、大きな被害を受けたこともあった。その後、臭化メチルによる育苗床の消毒、山本らが効果を確認した育苗初期のランネート水和剤の灌注[59]、ディ・トラペックスやアドバンテージ粒剤による本圃消毒など、農薬による防除法の確立と、小玉および小玉らが開発した太陽熱利用の土壌消毒法[17, 18, 19, 20]が普及し、現在は被害が著しく減少して

いる。この他、イチゴでは芽を加害するイチゴセンチュウ（*Aphelenchoides fragariae*）とイチゴメセンチュウ（*Nothotylenchus acris*）が問題となり、兵庫県において牧・山口、山口によって、現場における問題点、線虫の生態と防除法などについて検討され、報告されている[21, 42, 43, 44, 45, 46]。

4）鑑賞植物における線虫問題

近畿地域で生産されている鑑賞植物の種類は極めて多く、様々な線虫によって加害されているものと思われるが、これらについての調査研究は少ない。このようなことから、ここでは、当地域の試験研究機関が、わが国で始めて確認したもの、あるいは、試験研究の対象として検討したものについて重点的に紹介したい。

球根性の花き類では、上住は、奈良県において球根アイリスのイモグサレセンチュウ（*Ditylenchus destructor*）による腐敗を記載し、さらに、本線虫が多くの植物に寄生すること、ナミクキセンチュウ（*D. dipsaci*）と形態的に異なることを報告し[38, 39]、中西は、具体的な接種試験によって本種の新たな寄主として19種の作物を記載した[23]。しかし、防除法としては、農薬よりも温湯消毒の効果が高いものの、問題点も残ることを指摘している。この被害は兵庫県でも確認され、藤本・足立、足立・藤本によっても、薬剤や温湯による球根消毒法が検討された[1, 8]。

つぎに、切り花類での線虫被害は、何といってもキクで大きい。山本らは、三重県でのキクネグサレセンチュウ（*Pratylenchus fallax*）によるキクの被害の実態を報告し、さらに防除対策として、数種の農薬と約1ヵ月間のたん水が有効であることを認めている[58]。また、中西・上住は、奈良県での本線虫の季節的消長と、初期密度と被害の関係、堆肥施用によって被害がある程度軽減できることを報告し[24]、山本らは、多少の初期薬害があるものの、ランネート水和剤の灌注が有効であることを認めている[59]。当時に比較すれば、本線虫による被害は著しく減少しているが、防除対策を怠れば大きな被害を受けることから、現在もなお重要な線虫として恐れられている。

鉢花類の線虫害は、用土を吟味すればそれほど問題にはなってこなかった。しかし、三重県においては、山砂を利用した栽培でキタネコブセンチュウ（*Meloidogine hapla*）による被害が認められた。このことから、山本・近藤は山野の線虫を調査し、本種がオオバコなど、山野に自生する多くの植物を寄主として生息していることを明らかにした[57]。なお、この調査で、*Pratylenchus* 属、*Helicotylenchus* 属など重要な植物寄生性線虫が生息していることを認め、山砂を利用する場合、何らかの対策の必要性を示唆した。

植木類の根辺には、多くの植物寄生性線虫が生息しているが、ほとんどのものは実害がない。しかし、1965年代に入るころから、三重県の主要作物であるツツジ類の連作障害が問題となってきた。以来、三重県では原因究明と対策の検討をすすめ、山本および山本らは、原因がナミイシュクセンチュウ（*Tylenchorhynchus claytoni*）の寄生であることを明らかにした[50, 51, 52, 60]。そして、防除対策として粗大有機物による増殖抑制、対抗植物を利用した防除法などを確立し、以来これらの対策が定着し被害が大幅に軽減されている。

5）果樹等永年作物における線虫問題

この地域のミカン園から、恒常的にミカンネセンチュウ（*Tylenchulus semipenetrans*）が多数検出されるが、これによる経済的被害は、これまでのところ全く認められていない。ところが、山本および山本・近藤は、三重県のミカン園にチャネグサレセンチュウ（*Pratylenchus loosi*）が広く分布していることを確認し、その被害を報告している[48, 49, 56]。また、中園らは、三重県の連作障害発現園を対象に、本線虫を含む数種の植物寄生性線虫の季節的密度変化、根の被害状況、改植幼木に対する農薬処理の影響などを調査検討している[25, 26]。このように、チャネグサレセンチュウによるミカンの被害は明らかに認められたが、その影響は比較的少なく、線虫を対象とした防除はほとんど行われていないのが現状である。

果樹類で最も線虫による被害が顕著なのはイチジクであるが、兵庫県では古くからネコブセンチュウ（*Meloidogyne* sp.）による生育障害が問題となっていた。しかし、本線虫に関する調査研究は、この地域においては極めて少ない。山口・藤本は、新農薬の効果試験を実施し、その報告の中で、本線虫の被害の大きさと農薬処理効果の顕著さを紹介している[47]。ところが、効果が顕著であったDBCP剤の使用が中止されて以来、生育中に使用できる効果的な登録農薬もなく、対策に苦慮しているのが現状である。三重県においても経済的な有利さからイチジクの施設栽培の普及を図りつつあるが、ネコブセンチュウによる被害が大きく、

対策が緊急の課題となっている。

その他の果樹類では、上住が奈良県内において、カキ、ウメ、ビワなどの根辺から様々な植物寄生性線虫を検出している[36, 37]。また、藤本は兵庫県内のクリ園からワセンチュウ（*Criconemoides* sp.）などを検出している[4]。三重県においては現在も、ナシやビワの根辺からチャネグサレセンチュウ（*Pratylenchus loosi*、後藤　昭氏同定）が検出されるが、これらの果樹類では防除を必要とする被害は認められていない。

つぎに、茶園ではチャネグサレセンチュウによる被害が大きく、現在も問題となっている。横山らは三重県内を調査し、チャの新梢の伸育不良障害の原因が、本線虫の加害によるものであることを明らかにし[63, 64]、被害症状を記載した。この線虫は、三重県内の茶園に広く分布している他、近畿地域では、上住が奈良県で[35]、鈴木・中川が京都で[29, 30]確認している。本線虫もDBCP剤の使用中止によって対策に苦慮している線虫の一つである。この他、茶樹園ではピンセンチュウ（*Paratylenchus curvitatus*）、カナヤサヤワセンチュウ（*Hemicriconemoides kanayaensis*）、ラセンセンチュウ（*Helicotylenchus* spp.）、イシュクセンチュウ（*Tylenchorhynchus nudus*）なども普遍的に生息しているが、これらによる実害はないものと思われる。

6）林木における線虫問題

近畿各県のマツノザイセンチュウ（*Bursaphelenchus xylophilus*）による被害は極めて大きい。峰尾は、和歌山県のマツの異常と本線虫との関連を接種試験などによって明らかにし[22]、以後、武田・井戸、小林らによって和歌山県内の分布や線虫の生態、マツノマダラカミキリとの関係を調査した他は、この地域における詳しい調査事例は見当たらない[16, 31, 32, 33, 34]。

その他、スギやヒノキの育苗圃場でネグサレセンチュウ（*Pratylenchus* sp.）やナミイシュクセンチュウ（*Tylenchorhynchus claytoni*）による被害が生ずることがあるが、これらに関するこの地域での調査は行われていないようである。

2．線虫をとりまく今後の問題点

1）省力的・効果的・環境保全的な農薬の開発

これまでの線虫防除は、様々なガスくん蒸剤が中心となって支えてきた。ところが近年になって、人体への影響からEDBやDBCPの使用が禁止された。また、この地域では農村への混住化がすすみ、クロルピクリンや臭化メチルなど、刺激性や毒性の強い農薬の使用が制限されている。さらに、最近開発された各種粒剤は、作物登録の幅が比較的に狭く、また、土壌条件によっては効果が不安定なところもある。とくに、ネグサレセンチュウ類に対してはこのような感が強い。

このような現状から、この地域において今、どの様な殺線虫剤が望まれているかを、次に記述しておく。

①特殊な処理機械器具を必要としない省力タイプの農薬＝農村の高齢化・婦女子化

②DBCP剤のように立毛中に処理できる効果的な農薬＝とくに永年性作物

③無性繁殖性作物の種苗伝染を防止するための農薬＝とくに球根類・イモ類

④ネコブ、ネグサレ両線虫に高い効果を示す農薬＝両種が混在する地域が多い

⑤刺激性や毒性の低い農薬（ガスくん蒸タイプは不適）＝施設栽培・混住化地域

⑥土壌中の微生物相に強い影響を及ぼさない農薬＝農耕地の荒廃防止

⑦環境にやさしい農薬＝大気・水質・土壌汚染防止

2）農薬によらない防除技術の開発

これらの検討はすでに古くから行われている。この地域においては、山本・近藤が、畑地の水田化によって、ネグサレセンチュウなど主要線虫の生息密度を低減できること[55]、また、山本らは、約1ヵ月の湛水によってキクネグサレセンチュウによる被害が軽減できることを明らかにした[58]。さらに、小玉および小玉らは、イチゴにおいて水と太陽熱の併用による効果的な土壌病害防除技術を確立した[18, 19, 20]。このように、水は線虫害の軽減に有効に利用できる素材であるが、圃場の立地条件（水利や勾配など）によっては利用できないことが難点である。

つぎに、堆肥など粗大有機物の大量投与がある。山本は、ツツジ類のナミイシュクセンチュウによる連作障害回避対策として、バーク堆肥などの投与が有効であることを報告した[50, 52]。しかし、これらはあくまでも増殖を抑制する手段であって、線虫密度の高い圃場では農薬との併用の必要性を指摘している。また、ユミハリセンチュウ（*Trichodorus* sp.）で見られたように[52]、線虫の種類によってはかえって増殖を助長することもあり、今後検討しなければならない多くの問題を残している。

農薬によらない線虫の防除手法として、実用化が急がれているものに対抗植物（拮抗植物）の利用がある。すでに、近岡らは、三浦ダイコンを加害するキタネグサレセンチュウに対してマリーゴールドを実用化し[3]、山本らは、ツツジ類を加害するナミイシュクセンチュウに対してクロタラリアを実用化している[60]。しかし、これらはいずれも限られた線虫に対する技術であって、重要な線虫のいずれにも応用できるものとはなっていなかった。このようなことから三重県では、神奈川、愛知との共同研究を計画し、国の助成する地域重要新技術開発促進事業を受けて、平成元年からネコブセンチュウおよびネグサレセンチュウを対象に検討を進めてきている。結果は未報告であるが、これら一連の研究の中から、とくに、両線虫に共通して有効な対抗植物なども検索されており、実用化に期待がもたれているところである。

この他、抵抗性品種の利用や拮抗微生物による防除手段も、官民を問わず各機関で検討され期待されているが、当地域での本格的な検討事例はこれまでのところほとんど見当たらない。

おわりに

以上、土壌線虫対策事業が始まってから今日までを中心として、近畿地域における線虫問題の概略を紹介してきたが、筆者の資料不足から欠落している問題も多々あるものと思う。この点をお詫びしたい。

このように振り返ってみると、農薬一辺倒で始まったわが国の線虫対策も、社会的、技術的な変遷とともに、農薬にこだわらない総合防除への道を辿りはじめている。しかし、総合防除といっても農薬が重要な位置を占めていることに変わりはなく、昨今の行き過ぎた風潮のように、農薬に対する理解不足から農薬を全面的に否定するようなことは、わが国の農業生産の現状からして、決して好ましい姿ではない。

現在、全国的にみると、抵抗性品種を侵すネコブセンチュウの出現や、D-D剤に対する感受性の低下など新しい問題も起こりつつある。また、多品目の農産物を産するこの地域では、登録農薬を持ち合わせない地域特産物も多く、今後ますます線虫対策が重要な課題となることは必定である。

引用文献および引用資料

1）足立年一・藤本　清（1979）関西病虫研報 **21**, 60.
2）近岡一郎・水沢芳名（1969）関東病虫研報 **16**, 140.
3）近岡一郎・大林延夫・推名清治（1971）神奈川農試共同研報 **2**, 1-50.
4）藤本　清（1969）関西病虫研報 **11**, 88-89.
5）藤本　清（1971）応動昆中国支報 **13**, 11-13.
6）藤本　清（1972）関西病虫研報 **14**, 73.
7）藤本　清（1973）農作物有害動植物発生予察特別報告 **25**, 105-109.
8）藤本　清・足立年一（1978）応動昆中国支報 **20**, 18-27.
9）藤本　清・山根伸夫・山口福男（1963）中国農業研究 **27**, 46-48.
10）後藤　昭・大島康臣（1964）九病虫研会報 **10**, 41-43.
11）日岡登治（1968）今月の農薬 **12**(8), 72-75.
12）日岡登治・田中徳巳（1968）関西病虫研報 **10**, 120-121.
13）日岡登治・大谷広之（1973）農作物有害動植物発生予察特別報告 **25**, 76-92.
14）片山貞吾・片野恒雄・平松　寛（1954）和歌山農試年報 **19**, 42.
15）粥見淳一・広尾順三（1975）関西病虫研報 **17**, 87.
16）小林一三・竹谷昭彦・奥田素男・細田隆治・武田丈夫・井戸規雄（1975）86回日林論, 333-334.
17）小玉孝司（1976）今月の農薬 **20**(7), 80-83.
18）小玉孝司（1979）農及園 **54**, 193-196.
19）小玉孝司（1979）農及園 **54**, 277-281.
20）小玉孝司・宮本重信・宮川逸平・志賀陽一（1976）農及園 **51**, 889-894.
21）牧　良忠・山口福男（1959）農薬 **6**(3), 34-40.
22）峰尾一彦（1972）83回日林論, 324-326.
23）中西喜徳（1979）関西病虫研報 **21**, 12-20.
24）中西喜徳・上住　泰（1973）関西病虫研報 **15**, 129.
25）中園和年・山本敏夫・近藤鶴彦（1972）日線虫研誌 **2**, 33-39.
26）中園和年・山本敏夫・岡本好一・一戸　稔（1972）日線虫研誌 **4**, 43-46.
27）大谷広之・日岡登治（1970）滋賀農試研報 **13**, 79.
28）佐野善一・後藤　昭（1972）日線虫研誌 **2**, 6-11.
29）鈴木久弥・中川喜之（1966）京都農試研報 **1**, 16-23.
30）鈴木久弥・中川喜之（1967）関西病虫研報 **9**, 123-124.
31）武田丈夫・井戸規雄（1973）24回日林関西支講, 163-166.
32）武田丈夫・井戸規雄（1974）25回日林関西支講, 263-266.
33）武田丈夫・井戸規雄（1975）26回日林関西支講, 209-212.
34）武田丈夫・井戸規雄（1976）27回日林関西支講, 263-266.
35）上住　泰（1963）関西病虫研報 **5**, 74.
36）上住　泰（1966）関西病虫研報 **8**, 113.
37）上住　泰（1966）奈良農試研報 **1**, 74-83.
38）上住　泰（1976）植物防疫 **30**, 31-32.
39）上住　泰（1976）今月の農薬 **20**(5), 86-89.
40）上住　泰・森岡寛治（1969）関西病虫研報 **11**, 90-91.
41）上住　泰・中西喜徳（1973）農作物有害動植物発生予

察特別報告 **25**, 93-104.
42) 山口福男 (1960) 中国農業研究 **18**, 58-61.
43) 山口福男 (1961) 中国農業研究 **23**, 49-52.
44) 山口福男 (1962) 植物防疫 **16**, 373-377.
45) 山口福男 (1963) 関西病虫研報 **5**, 70.
46) 山口福男 (1966) 農及園 **41**, 1513-1516.
47) 山口福男・藤本 清 (1967) 農薬研究 **14**(1), 19-22.
48) 山本敏夫 (1967) 農及園 **42**, 659-662.
49) 山本敏夫 (1970) 関西病虫研報 **12**, 87.
50) 山本敏夫 (1978) 園芸学会東海支部シンポ資料 44-46.
51) 山本敏夫 (1989) 植物防疫 **43**, 147-151.
52) 山本敏夫 (1990) 植物防疫 **44**, 191-195.
53) 山本敏夫・近藤鶴彦 (1962) 応動昆大会講要 昭37 29.
54) 山本敏夫・近藤鶴彦 (1963) 応動昆大会講要 昭38 29.
55) 山本敏夫・近藤鶴彦 (1966) 関西病虫研報 **8**, 113.
56) 山本敏夫・近藤鶴彦 (1966) 関西病虫研報 **8**, 44-48.
57) 山本敏夫・近藤鶴彦 (1977) 関西病虫研報 **19**, 141.
58) 山本敏夫・中野 直・中野 岳 (1972) 関西病虫研報 **14**, 106.
59) 山本敏夫・中野 直・近藤鶴彦 (1974) 関西病虫研報 **16**, 139-140.
60) 山本敏夫・安田典夫・山部十三生 (1984) 関西病虫研報 **26**, 51.
61) 山下優勝・広瀬敏晴 (1976) 応動昆中国支報 **18**, 54-57.
62) 山下優勝・広瀬敏晴(1976) 関西病虫研報 **18**, 88-89.
63) 横山俊祐・山本敏夫・近藤鶴彦 (1964) 関西病虫研報 **6**, 79-80.
64) 横山俊祐・山本敏夫・近藤鶴彦 (1967) 三重農試研報 **2**, 47-58.
65) 三重農試 (1956) 昭28年三重農試場報 153.

中国地域の線虫*

はじめに

中国地域における線虫の被害は水稲、果樹、野菜、林木など多岐にわたっている。このため、1950年代以前にはナガイモ[17]、桑[15,16]、ブドウ[13]などのネコブセンチュウ*Meloidogyne* spp., イネシンガレセンチュウ*Aphelenchoides besseyi*[19,20]など精力的に調査研究が行われた。また、一般農作物では1959年から、林業用苗木では1964年頃からそれぞれ各県が土壌線虫対策事業に取り組み、線虫の種類や被害の実態を明らかにし、地域で重要な作目については発生生態や防除法に関する研究[3,6,17]も行われてきた。しかし、実際の適用場面では数々の問題点を残しながら現在に至っている。

本論に先立ち、本稿のご校閲を頂いた島根県農業試験場赤名分場長安部　浩氏に深く感謝の意を表する。

1．中国地域における線虫の種類と被害作物

昭和37年度土壌線虫の検診および技術検討会資料（農林省振興局植物防疫課編）、各種の文献、中国地域各県の農作物病害虫防除指針などを参考にして、中国地域に発生している線虫の種類と加害作物を第1表に示した。中国地域で発生している線虫の種類は、39種に及び、各県に共通して発生しているのはキタネグサレセンチュウ*Pratylenchus penetrans*、ラセンセンチュウ*Helicotylenchus* sp.、ミカンネセンチュウ*Tylenchulus semipenetrans*、イチゴメセンチュウ*Nothotylenchus acris*、イネシンガレセンチュウ*Aphelenchoides besseyi*、イチゴセンチュウ*Aphelenchoides fragariae*、マツノザイセンチュウ*Bursaphelenchus xylophilus*であり、イシュクセンチュウ*Tylenchorhynchus* sp.、ミナミネグサレセンチュウ*Pratylenchus coffeae*、サツマイモネコブセンチュウ*Meloidogyne incognita*、ワセンチュウ*Criconemoides* sp. なども地域内の全県で発生しているものと考えられる。表中に記載がない場合でも島根県での例[1,5,6]のように詳細に調査をすれば各県で発生している種類はさらに増加するものと予想される。

以下、主要作目別にみると、水稲では古くからイネシンガレセンチュウによる生育収量への被害が問題になっていた[19]が、近年では米の品質を低下させる黒点米の発生原因としての比重が高まっている。また、イネネモグリセンチュウ類*Hirschmanniella* spp. が一時期話題になったが、寄生密度と被害との関係は明確でないようである。

果樹などの永年性作目では、植栽期間が長く、被害の現われるのが緩慢なため顕著な被害例はないが、当地域に関してはブドウ[2]、クリ[1]、桑[15,16]などの報告がみられる。

野菜ではトマト、キュウリ、イチゴ、ダイコン、ゴボウ、ニンジン、サツマイモ、ジャガイモ、ヤマイモなどの多くの作目で被害が問題になり[17]、各県の農作物病害虫防除指針にも対策が記載されている。

花きではキク、リンドウ、アイリス、バラ、ボタンなどでネグサレセンチュウ類やネコブセンチュウ類の被害が大きい[5,17]。また、輸出用のボタンでは芽にハセンチュウ類*Aphelenchoides* spp. の寄生により輸出規制を受けて経済的に大きな被害を出した例もある。

林業関係ではスギ、ヒノキなどの苗木での被害が明らかにされるとともに[7]、マツノザイセンチュウによるマツの被害が問題になり[14]、媒介虫であるマツノマダラカミキリの防除のため、中国地域では1990年の空中散布面積は131,237haとなっている[9]。

以上のように作目によって線虫の被害程度は異なるが、苗木類、宿根類や塊茎根類では種苗から圃場に持ち込んだ場合の有効な対策がなく、被害を大きくしているようである。

2．中国地域における線虫に関する研究の概要

中国地域では1918年に桑の線虫防除法に関する報告が最初であり、その後の主な研究例を紹介する。

ネコブセンチュウ類：本種は多くの作物に寄生し、被害も大きいことから、防除に関する研究が古くから行われている。1910年にはすでに桑について島根県で研究されており[15]、その成果は1940年にとりまとめて報告されている[16]。ついで、1950～1960年には鳥取県でナガイモ[18]、島根県でブドウ[10,13]についてそれぞれ研究されている。1980年から現在まで、ウリ類での被

*）田中福三郎（岡山県農業試験場）
Fukusaburo TANAKA: Plant parasitic nematodaes in Chugoku district.

害解析と有機物施用、対抗植物、殺線虫剤などによる防除法について研究されている。

ネグサレセンチュウ類：島根県では1960年代にボタンでの発生生態、殺線虫剤および温湯消毒法による防除法[5]が研究されている。1970年当初はイチゴでの防除について研究され、1978年にはイチゴ施設での太陽熱利用の有効性が明らかにされている。1975年から岡山県でダイコンでの圃場内分布、発生消長、対抗植物

第1表　中国地域における線虫の種類と加害作物

種　類	鳥取	島根	岡山	広島	山口	加害作物
Anguina tritici					ⓐ	小麦
Ditylenchus destructor		ⓒ			ⓐ	芝、アイリス
Ditylenchus dipsaci					ⓑ[12]	タマネギ、ニンニク
Ditylenchus sp.				ⓐ		ビール麦
Tylenchorhynchus sp.	ⓐ	ⓑ[1, 4]		ⓐ	ⓐ	ナス科野菜、ナシ、ブドウ、イグサ、クリ
Tylenchus sp.		ⓑ[11]	ⓐ		ⓐ	ブドウ、クリ
Hirschmanniella spp.			ⓐ	ⓐ	ⓐ	水稲、ビール麦
Pratylenchus coffeae	ⓐ	ⓑ[4]	ⓑ[11]	ⓐ		サツマイモ、ブドウ、ナシ、キャベツ、イグサ
Pratylenchus loosi	ⓑ[11]	ⓑ[11]			ⓑ[6]	茶、ナシ、柑橘
Pratylenchus neglectus			ⓑ[11]			小麦、ダイズ、アズキ
Pratylenchus penetrans	ⓑ[11]	ⓑ[5, 11]	ⓑ[11]	ⓑ[11]	ⓑ[11]	ダイコン、シャクヤク、ボタン、スギ、ヒノキ
Pratylenchus vulnus	ⓑ[11]	ⓑ[11]	ⓐ			ジャガイモ、イチゴ、ブドウ、ナシ
Pratylenchus spp.		ⓐ			ⓐ	麦、ダイズ、野菜、果樹
Helicotylenchus dihystera		ⓑ[4]				ブドウ
Helicotylenchus sp.	ⓐ	ⓑ[4]	ⓐ	ⓐ	ⓐ	麦、ジャガイモ、野菜、果樹
Rotylenchus sp.	ⓐ	ⓑ[4]	ⓐ			ジャガイモ、ダイズ、野菜、果樹
Cryphodera sp.		ⓑ[4]				ブドウ
Heterodera glycines	ⓐ	ⓐ	ⓐ	ⓐ		ダイズ、アズキ
Meloidogyne arenaria				ⓐ		キュウリ
Meloidogyne hapla	ⓐ	ⓐ		ⓐ		ニンジン、トマト、キュウリ等野菜
Meloidogyne incognita	ⓐ	ⓐ	ⓐ	ⓐ		野菜、テンサイ、タバコ、モモ、ブドウ
Meloidogyne javanica		ⓑ[4]				ブドウ
Meloidogyne spp.		ⓑ[5]	ⓐ		ⓐ	野菜、ダイズ、ブドウ、クリ、ボタン、桑
Tylenchulus semipenetrans	ⓐ	ⓑ[1, 4]	ⓐ	ⓐ	ⓐ	ブドウ、柑橘、クリ
Criconema sp.		ⓑ			ⓐ	芝、クリ
Criconemoides sp.	ⓐ	ⓑ[1, 4]	ⓐ	ⓐ		野菜、ナシ、ブドウ、クリ
Gracilacus sarissus	ⓐ					ナシ
Paratylenchus elachistus	ⓐ					ナシ、ブドウ
Paratylenchus sp.		ⓑ[5]	ⓐ			桑、ブドウ、クリ、柑橘、ボタン
Nothotylenchus acris	ⓒ	ⓑ[6]	ⓒ	ⓐ	ⓐ	イチゴ
Aphelenchoides besseyi	ⓒ	ⓒ	ⓐ	ⓐ	ⓐ	水稲
Aphelenchoides fragariae	ⓒ	ⓑ[6]	ⓑ[17]	ⓐ	ⓐ	イチゴ、ボタン
Aphelenchoides lilium		ⓑ[3]				ボタン
Aphelenchoides ritzemabosi	ⓒ		ⓑ[17]	ⓐ	ⓐ	キク
Xiphinema americanum		ⓑ[4]				ブドウ
Xiphinema sp.		ⓑ[1, 4]				ブドウ、クリ
Tricodorus cedarus		ⓑ[7]				スギ、ヒノキ
Tricodorus sp.		ⓑ[2]		ⓐ		ビール麦、ブドウ、ボタン、クリ
Bursaphelenchus xylophilus	ⓑ[14]	ⓑ[14]	ⓑ[14]	ⓑ[14]	ⓑ[14]	マツ

注）ⓐは昭和37年度土壌線虫の検診及び技術検討会資料（農林省振興局植物防疫課編）により記載し、これに各種文献（ⓑ）と各県農作物病害虫防除指針（ⓒ）により追加した。

について、その後1988年から鳥取県で対抗植物の利用について研究されている。

イネシンガレセンチュウ：1930年代に岡山県で実態調査、被害解析、防除法などが研究されており[19]、1960年代後半から機械田植が急速に普及し、育苗時での感染によって被害が拡大した。このため鳥取県では1967年から防除対策に関する研究が行われている。1973年頃からは黒点米が問題になり、鳥取、島根、岡山の各県が本種と黒点米との関係について究明している。鳥取県では1988年まで研究し、分離方法、種子消毒、育苗箱処理などの防除法について研究されている[8]。

イチゴメセンチュウ・イチゴセンチュウ・ユリセンチュウ：前2種は従来からイチゴの加害種として知られており、島根県では1972年に分布調査や防除法の研究が行われている[3]。また、後2種は、島根県で輸出用ボタン苗木の芽での寄生が確認され、温湯消毒などによる防除法が確立されている[6]。

ナミクキセンチュウ：本種はスイセンなどの球根類の線虫として知られているが、タマネギでの発生が1986年に山口県から報告された[12]。同県では1988年から研究を開始し、発生分布、生態、ネギの品種間差異をはじめ、殺線虫剤、対抗植物による防除法について現在も研究が行われている。

マツノザイセンチュウ：本種による被害が1970年代に急速に拡大したため、各県で分布調査や被害解析、防除法などの研究が行われている[7]。

その他：1959年から1968年にかけては各県で線虫の検診、防除に関する国庫事業が取り組まれ、1964～1968年には島根県でブドウの線虫について、1968年には岡山県で水田線虫についてそれぞれ検診方法の確立に関する特殊調査が行われている。

3．中国地域で最近問題になっている線虫と作目

中国地域で、最近、各県が問題としている線虫と作目は次のとおりである[17]。

○ネコブセンチュウ類：鳥取県（メロン、リンドウ）、島根県（メロン、ゴボウ、ヤマイモ）、岡山県（ニンジン）、広島県（ツツジ、バラ、リンドウ）、山口県（キュウリ、トマト、エンドウ、ダイコン、ゴボウ、ヤマノイモ）

○ネグサレセンチュウ類：鳥取県(ダイコン)、島根県（ダイコン、ゴボウ、ボタン、林業用苗木)、岡山県（ダイコン)、広島県（ダイコン)、山口県（イチゴ、ダイコン、バラ、キク）

○ナミクキセンチュウ：山口県（ニンニク）

○イチゴの芽線虫類：各県（イチゴ）

○ボタンの芽線虫類：島根県（ボタン）

○マツノザイセンチュウ：各県（マツ）

4．中国地域における線虫の防除上の問題点

中国地域各県の線虫に関する防除上の問題点について1989年に調査した結果[17]などを紹介する。

防除方法を化学的、物理的、耕種的防除の3グループに分けて、問題点を整理すると次のようである。

化学的防除法：土壌中の線虫対象の場合、薬剤の土壌中での拡散、土質によって効果不足になること、生育期間中の処理剤や安全性の高い有効薬剤を開発すること、簡便な処理方法に改善することなどがあげられる。

物理的防除法：土壌中の線虫対象の場合、湛水や太陽熱によるむし込みが行われている。これの問題点は作付体系上から処理期間がとれないこと、土質、水利、地形などから湛水できないことである。

耕種的防除：対抗植物については夏秋野菜と作付が重なるため導入を困難にしており、輪作については計画的な作付というより転作による被害回避となっている。また、土壌改良に関連して、有機質肥料の施用によって被害が増加した例もある。

以上のとおり、中国地域における線虫の研究と諸問題の概要について紹介したが、筆者の力不足で各県の状況を十分に紹介できなかった点についてはご容赦願いたい。

引用文献

1）安部　浩（1966）島根植防　7(2), 1-7.
2）安部　浩（1967）中国農研　35, 64-66.
3）安部　浩・門脇義行（1969）島根病虫研会報　3, 27-30.
4）安部　浩・広沢敬之(1970)応動昆中国支報　12, 14-16.
5）安部　浩（1973）島根農試研報　11, 74-99.
6）安部　浩（1976）応動昆中国支報　18, 58-61.
7）千葉　修（1968）森林防疫ニュース　19, 26-36.
8）千代西尾伊彦・中沢　聚（1988）鳥取農試研報　24, 1-34.
9）藤本吉幸（1990）森林防疫　39(5), 95-99.
10）藤村俊彦（1961）植物防疫　15, 109.
11）後藤　昭（1974）九州農試報告　17, 139-224.
12）黒木功令（1987）日線虫研誌　17, 61-63.
13）三戸野武夫・藤村俊彦（1959）中国農研　16, 54-56.
14）農水産技会事務局編（1977）研究成果　96, 156pp.

15) 野津六兵衛（1918）病虫雑　5, 15-19.
16) 野津六兵衛（1940）島根農試特報　94pp.
17) 田中福三郎・古賀成司（1968）平成元年度野菜病害虫防除研究会シンポ講要. 野菜茶試・日植防協　68-99 (謄写).
18) 鳥取農試（編）鳥取県農業試験場八十年誌　202pp.
19) 山田　濟・塩見正保(1950)岡山農事試臨報　46, 15-28.
20) 山田　濟・塩見正保(1950)岡山農事試臨報　47, 1-8.

四 国 の 線 虫*

はじめに

四国地域では、元検診員であった香川農試の小阪和彦氏、愛媛農試の清家義明氏とも故人となられ、また現在も線虫の研究者が育っていないため、過去から現在に至る線虫学に関する知見が乏しく、地域での十分な資料の収集が出来なかった。本文をまとめるについては徳島県は野口義弘氏、香川県は佐々木善隆氏、愛媛県は山崎康雄氏に情報の提供を戴いた。厚く御礼申し上げる。

1．過去に四国地域で問題となった線虫と作物

当地域での線虫の被害については、1955年頃までは四国の南岸の砂丘地帯の果菜類に、ネコブセンチュウの被害があり問題となっていたが、1958年から始まった土壌線虫対策事業による土壌検診の結果、第1表に示すような植物寄生性線虫の生息分布が確認された。

この内、特に被害が問題となった線虫はネコブセンチュウ類で、種類は、高知県畜産試験場内のルーサン、徳島県のナタネからキタネコブセンチュウ*Meloidogyne hapla*（一戸　稔氏同定）が認められた例があるが、ほとんどサツマイモネコブセンチュウ*M. incognita*である。本線虫は四国全域の畑土壌および水稲栽培地の乾田地帯に普遍的に分布しており、多くの作物に寄生被害を与えている。特に発生被害の多い地帯は、徳島県鳴門市周辺の砂質地帯で栽培されている早掘のサツマイモと、高知県の太平洋岸の砂質地帯で栽培されている果菜類、香川県坂出市付近のニンジンなどである。

被害の状態は1959年頃までは、収穫芋やニンジンのほとんどが変形したり、収量の減少などの被害が見られ、また果菜類のキュウリ、メロン、スイカ、トマト、ナスなどでは株の黄化、生育停滞、ひどい場合には枯死するなどの被害が発生していた。

これらの地帯では、各農業試験場の防除試験[14]の結果から、D-D剤、クロルピクリン剤、EDB剤、DBCP剤、臭化メチル剤等による防除が行われるようになり被害もかなり回避できるようになった。次に被害の多い線虫の種類はネグサレセンチュウで、徳島県の吉野川沿いの山間部のタバコ、コンニャク、愛媛県、高知県のサトイモ、キク、香川県、愛媛県の葉菜類にミナミネグサレセンチュウ*Pratylenchus coffeae*が、徳島県のミカン、高知県、徳島県のチャ、愛媛県のバラにチャネグサレセンチュウ*P. loosi*が、徳島県の吉野川下流域で大根、ゴボウにキタネグサレセンチュウ*P. penetrans*[14]の発生がみられている。しかし、その後の農林省助成事業によるネグサレセンチュウの特殊調査の結果[13]では、生息密度の高い場所では、ある程度の被害が認められたが、前記サツマイモネコブセンチュウに比べて被害は軽く、また発生場所も狭いことから、防除対策も一部の地域でD-D剤などの施用や輪作が行われていたに過ぎなかった。その後、徳島県、高知県の施設栽培イチゴにクルミネグサレセンチュウ*P. vulnus*の発生被害が認められたが、育苗床や本圃の土壌消毒、ランナーの選択で被害が回避された。

このほか、他地域と同様に四国全域の水稲にイネシンガレセンチュウ*Aphelenchoides besseyi*[8,11]の発生が認められ葉先の枯れあがり、黒点症状米の発生がみられていたが、その後、MEP・MPP剤などによる種子消毒が行われて近年ではあまり問題となっていない。

また農林省の水田線虫特殊調査[1,10]によって、四国全域の水田にイネネモグリセンチュウ*Hirschmanniella oryzae*の生息が認められ、被害の解析などが行われたが、稲の被害はほとんどないことが判明した。しかし、高知県土佐市では、約150haのイグサの根に本種が異常寄生して、著しい生育障害を起こすことが判明[5]したが、対策として土壌を臭化メチルでくん蒸するか、湛水圃場にNCS剤を施用する方法で防除をおこなってきた。

なお、四国地域全域のキクにハガレセンチュウ*A. ritzemabosi*が、ミカンにミカンネセンチュウ*Tylenchulus semipenetrans*[14]の寄生加害が認められているが、被害は明らかでない[7]。また四国全域のイチゴ、徳島県のシャクヤクにイチゴセンチュウ*A. fragariae*[2,14]の発生があるが、親株の選定、薬剤の定期的散布などによってほとんど被害はみられない。

*）松崎征美（元　高知県農林技術研究所）
Tadami MATSUZAKI: Plant parasitic nematodes in Shikoku district.

第1表　検診事業により四国地域で生息が確認された寄生性線虫

種　　名	寄主作物または根辺土壌（県別）
Aphelenchoides besseyi　イネシンガレセンチュウ	イネ（徳島、香川、愛媛、高知）
A. ritzemabosi　ハガレセンチュウ	キク（徳島、香川、愛媛、高知）
A. fragariae　イチゴセンチュウ	イチゴ（徳島、香川、愛媛、高知）、シャクヤク（徳島、高知）
Cricomema sp.	チャ根辺土壌（高知）
Helicotylenchus dihystera　ナミラセンセンチュウ	畑土壌（徳島、香川、愛媛、高知）
Heterodera glycines　ダイズシストセンチュウ	ダイズ（徳島、愛媛）
H. cacti　サボテンシストセンチュウ	サボテン（高知）
H. elachista　イネシストセンチュウ	イネ（徳島）
Hirschmanniella oryzae　イネネモグリセンチュウ	水稲（徳島、香川、愛媛、高知）、イグサ（高知）
Hemicriconemoides kanayaensis.カナヤサヤワセンチュウ	チヤ（高知）
Meloidogyne incognita　サツマイモネコブセンチュウ	甘藷、タバコ、果菜類、葉菜類、根菜類、果樹他(徳島、香川、愛媛、高知)
M. hapla　キタネコブセンチュウ	ルーサン（高知）、ラッカセイ（徳島）
Nothotylenchus acris　イチゴメセンチュウ	畑土壌（愛媛）
Paratylenchus sp.　ピンセンチュウ	ミカン（愛媛）、チャ（高知）、桑（徳島）
Pratylenchus coffeae　ミナミネグサレセンチュウ	サツマイモ（徳島、愛媛）、ゴボウ、コンニャク、タバコ（徳島）、サトイモ（愛媛、高知）、キク（高知、香川）、葉菜類（愛媛）
P. loosi　チャネグサレセンチュウ	クワ（徳島）、チャ（徳島、香川、高知）、バラ（愛媛）
P. penetrans　キタネグサレセンチュウ	キク、ゴボウ（徳島）
P. vulnus　クルミネグサレセンチュウ	イチゴ（徳島、高知）
Rotylenchulus sp.	パイナップル（高知）、畑土壌（愛媛、高知）
Tylenchulus sp.	畑土壌（愛媛）
T. semipenetrans ミカンネセンチュウ	ミカン（徳島、香川、愛媛、高知）
Trichodorus sp.　ユミハリセンチュウ	畑土壌（高知）
Xiphinema americanum　アメリカオオハリセンチュウ	バラ、樹木根辺土壌（愛媛、高知）
Xiphinema spp.	畑土壌（愛媛、高知）

外寄生性のセンチュウ類については、地域内の畑土壌で *Helicotylenchus dihystera* および *Paratylenchus* sp. *Trichodorus* sp. また高知県のチャにカナヤサヤワセンチュウ、*Hemicriconemoides kanayaensis*[13,14]、愛媛、高知県のバラや樹木の根辺土から *Xiphinema americanum* などの検出が認められているものの、被害は明らかでない。

2．現在問題となっている作物と線虫および被害

現在、被害が問題になっている線虫は、そのほとんどがサツマイモネコブセンチュウである。場所的には、施設栽培が多い高知県ではほぼ全域の果菜類[4]で、また徳島県鳴門地区および香川県坂出市の砂地地帯では早掘のサツマイモとダイコン[3]、サツマイモとニンジンである。施設栽培の少ない香川・愛媛県の果菜類では前記高知・徳島両県に比べると発生被害は少ない[9]。

施設栽培は多肥で管理温度の高い状態で、本種の寄生しやすい果菜類を長期間連続的に栽培するため特に被害が問題となる。

本種による被害はオクラが最もひどく、次いでメロン＞キュウリ＞インゲン＞ナス、トマト＞ショウガ、ミョウガ＞ピーマンの順である[4]。防除法としては、ほとんどの施設で休閑期に湛水やむし込み処理などを行った後、植え付け前に臭化メチルの全面くん蒸を行っているため、比較的浅根性の作物で1回作は発生が少ない。しかし、跡作のキュウリ、メロン、インゲン、オクラなどは毎年かなり被害が認められている。またオクラは本種が寄生しやすく、そのうえ深根性のため、臭化メチル剤の防除効果がほとんど無く、湛水や高温時のむし込みなどを行った後にD-D剤などによって防除を行っている[4]。なお露地栽培のオクラでも水田跡で2年連作すると必ず被害が発生するが、この場合は転作によって被害の回避を図っている。

そのほか、ピーマンは本種に対してやや抵抗性があ

り水田跡地の施設では問題とならないが、海岸の砂地地帯では発生被害が大きい[4]。また、ミョウガでも施設栽培ではかなりの被害が認められる。

一方、鳴門市・坂出市の水田土壌の上に砂土を客土した所では、防除対策として春にクロルピクリン畦間処理、秋に土壌の天地返しや対抗植物の間作などを行った後にD-D剤を施用している[3]が、効果は十分ではなく依然として発生被害が認められている。

その他、露地の葉菜類や根菜類では、前記の果菜類に比べて被害の程度はやや軽いが、愛媛県ではニンジン、ダイコンの被害が問題となっている[12]。

他方、ネグサレセンチュウは、徳島・香川・愛媛県のダイコン、ニンジン、サトイモ[6]、キクなどで発生が認められるが、露地栽培では収益性が低く、また被害もネコブセンチュウに比べて軽いため、これといった防除はほとんど行われていない現状である。

またイチゴのクルミネグサレセンチュウは、その後親株の選定や防除の徹底により、ほとんど発生がなく問題となっていない。

なお、高知県のイグサで被害が問題となったイネネモグリセンチュウ[5]は、近年のイグサ栽培の斜陽化によって栽培面積が減少したことと、防除法が確立したため、近年ではほとんど問題となっていない。

3．今後の問題点

今後四国地域で、どのような新しい線虫の種類が問題になるかは推測しがたいが、近年の水田作の減少に伴う畑作物の増加から、ネコブセンチュウ類の発生被害が多くなることが予想される。

センチュウの被害を予測する手段として、作付け前に土壌検診をする方法が最も適確であるが、現実には土壌内に生息する線虫を検診できる人材が欠如し、現場では、前作の寄生虫と、作付けされる作物の種類、土壌条件、栽培型などによって防除の可否を判断している。しかし、その判断は極めて難しく、今後より簡便な診断法の開発が必要である。

防除剤として使用されているD-D剤やクロルピクリン剤は、施用前後の期間がかなり必要であること、低温では防除効果が劣るなど難点がある。現在使用禁止となったDBCP剤のように生育中も施用出来るくん蒸剤の出現が望まれる。なお施用に多労力を要するのも問題となる。

また、高知県などの施設では省力的であるため臭化メチル剤を多く使用しているが、ガスによる被曝の危険性が常時伴うのも問題がある。またくん蒸剤全般として人家の多い場所では人畜に対する刺激性、土壌内でのブロームの残留など環境問題が懸念されている。

一方、オキサミル粒剤など接触型の薬剤は、休閑期間とは関係無く施用でき、しかも省力的であるが、土壌に均一に混入するのが難しく防除効果、残効に乏しい欠点がある。

いずれにしても、現在の薬剤よりも、防除効果が優れ、毒性が少なく、しかも安価、省力的で環境に余り影響のない薬剤の開発出現を望みたい。

物理的な防除法については、施設では、作間に土壌内の塩基溶脱を兼ねて湛水や、湛水むし込み処理を行っているが、潅漑水のかからない地帯では薬剤の施用だけでは不十分であり、また、天地がえしも多くの労力を必要とする。何か別の有効な手段を見つけ出す必要がある。

耕種的防除法としては、過去に土壌有機物の補給にトウモロコシを作間に栽培していたが、ネコブセンチュウが多量寄生することが判明し、その後寄生しないルーサン[4]を栽培するようになった。

対抗植物としては、コブトリソウやマリーゴールドを一部取り入れているが、作付けが重なることや、作業性が悪く、また防除効果も不十分なことから、あまり利用されていない。

また、作物の輪作については、施設栽培では他に有利な作物がないことや、作物を替えると栽培技術の習得が難しいなどから導入が困難である。

なお今後、有用な天敵の導入、線虫に忌避性のある土壌改良剤の開発、有機物の補給による作物保護なども考える必要がある。

引用文献

1）愛媛農試（1969-1970）水田線虫特殊調査成績報告書.
2）加賀美好信・脇屋春良・藤田育資（1979）植物防疫 14, 93-97.
3）金磯泰雄・野口義弘（1986）徳島農試研報 23, 11-16.
4）高知農林技研昆虫研報（1978-1980）
5）松崎征美・小川 宏・久保田増栄・北村明久・山本 磐（1979）高知農林研報 11, 7-20.
6）松本益美・吉岡幸次郎・隅田俊三・近藤武由・高橋 晋・南条治彦・真鍋義夫（1973）四国植防 8, 57-63.
7）宮川経邦（1971）植物防疫 25, 70-74.
8）重松義昭・清家義明・植田 進（1966）四国植防 1, 29-33.

9）清家義明（1970）植物防疫　24，279-282.
10）清家義明・井手　篤（1964）愛媛農試報　4，9-23.
11）清家義明（1965）愛媛農試報　5，35-39.
12）田中福三郎（1989）日植防・野菜病害虫防研会シンポ講要　68-74（謄写）.
13）徳島・高知農試（1966-1968）ネグサレセンチュウの特殊調査成績報告書（謄写）.
14）徳島・香川・愛媛・高知農試（1961-1963）土壌病害虫防除改善試験成績概要，農林省農水技会編（謄写）.

九州の線虫*

1．はじめに

九州地域の農耕地に分布する主要な植物寄生性線虫は、後藤によれば19属48種が知られている[1]。植物寄生性線虫の発生については、気候、土壌条件、作物の種類等によって分布する線虫の種類や密度は異なる[2]が、九州地域の気候条件は全般に温暖多雨であるため、露地でも冬期の数ヵ月間を除けば作物の栽培が可能で線虫の増殖に適していると言えよう。

また、農耕地の土壌は水稲作を中心とする低地の灰色低地土を除けば、九州北部は赤黄色土、九州中南部のほとんどは軽しような黒ボク土で占められているため、線虫の生存と増殖に適している。従って、このような自然環境条件が九州地域の線虫害を大きくしている一因と考えられる。一方、一地域における線虫の種類なり生息密度は、栽培される作物の種類や作付方法等によって異なってくる。

このことを九州地域における一般畑作、野菜作の作付の変遷と関連して以下に述べる。

昭和30年代の夏作の主要作物はカンショ（13.5万ha）、ダイズ（5.1万ha）、陸稲（3.9万ha）で、他には野菜類（6.9万ha）が多かった。昭和40年代になって、ダイズ（1.8万ha）は激減し、陸稲も減少した。その代りに、野菜類、青刈トウモロコシ等の飼料作物が増加した。昭和50年代には、この傾向がさらに進み、カンショ（3.5万ha）、陸稲（1.3万ha）、ダイズ（0.8万ha）等の畑作物は激減し、代りに飼料作物が著しく増加した。野菜類(9.0万ha)は昭和40年代とほぼ同様である。この傾向は昭和60年代もほぼ同様に推移した。なお、ダイズは水田転作に伴う転換畑での作付が増加した（田畑合計2.4万ha）。

以上のように、時代とともに作物の変遷がみられ、問題となる線虫の種類、防除対策上のウエイトにも変化がみられた。昭和40年代以前は、カンショではサツマイモネコブセンチュウの被害が、カンショ、バレイショ、サトイモ等ではミナミネグサレセンチュウの被害が広域的に問題であった。また、野菜類（特にウリ類）やタバコのネコブセンチュウ類、一部ではダイズのダイズシストセンチュウおよび水稲のイネシンガレセンチュウも問題であった。しかし、昭和40年代以降、立地条件を利用した果菜類、葉根菜類の特産地化が進み、さらに果菜類では施設化、固定化が推進された。これに伴い、単一作物の連作、周年栽培等が行われ、ネコブセンチュウ類やネグサレセンチュウ類の分布拡大と密度増加による慢性的発生が見られるようになり、防除の重要性が高まった。一方、ダイズシストセンチュウ、イネシンガレセンチュウの重要性は相対的に低下したようである。また、水田転作に伴う転換畑での野菜類、ダイズの作付増加により、これまで水田ではほとんど問題にされなかったネコブセンチュウ類の被害がウリ科、ナス科作物で認められるようになった。さらにイチゴではクルミネグサレセンチュウ、ダイズではジャワネコブセンチュウの被害が新たに発生してきた。近年では種苗、イモ等の繁雑な移動によって、バレイショ、ダイコン、ゴボウのキタネグサレセンチュウ、アイリスのイモグサレセンチュウなど新たな線虫の侵入が問題となった。

2．線虫の種類と被害

第1表に九州地域に分布する主要な植物寄生性線虫と主な寄主作物を示した[1, 2, 4, 13, 16, 17, 20]。

なかでもネコブセンチュウ類、ネグサレセンチュウ類が寄主作物の多さ、実害の大きさの点で問題である。

(1) ネコブセンチュウ類

ネコブセンチュウ類ではサツマイモネコブセンチュウ、ジャワネコブセンチュウ、アレナリアネコブセンチュウ、キタネコブセンチュウの分布が知られている。これらの線虫の寄生を受けた植物の根部組織は肥大し、こぶ（ゴール）を形成する。寄生密度が高いと根こぶは数珠状となり、根の機能は抑制され生育不良、黄化、萎ちょう、枯死等の症状を呈する。根菜類では岐根、奇形を生じ、サツマイモでは塊根に裂開を生じて品質、収量を著しく低下させる。また、土壌病害の発病を助長し、被害をさらに大きくしている。

前述のネコブセンチュウ4種の中ではサツマイモネコブセンチュウの分布が最も広く、多くのウリ科、ナス科作物、葉根菜類、豆類等に寄生、加害する。例え

*）古賀成司（熊本県農政部農業専門技術員室）
Seiji KOGA : Plant parasitic nematodes in Kyusyu district.

ば、スイカでは、収穫期頃のゴール指数が50程度になると萎ちょう症の発生がみられ、これよりゴール指数が高いほど根の褐変、腐敗や萎ちょうが激しく、収穫前に枯死する株も出現する[8]。飼料作物として利用度の多いトウモロコシでは、顕著な根こぶの形成は認められないが、サツマイモネコブセンチュウは増殖するので本種の防除を目的とした輪作作物には利用できない[6,7]。しかし、キタネコブセンチュウの防除には利用できる。

ジャワネコブセンチュウもウリ科、ナス科作物、根菜類および豆類で被害が大きい。

近年、水田転作に伴う秋ダイズ作が推進されたが、畑地化が進むにつれジャワネコブセンチュウの被害が熊本、大分、鹿児島県などで問題になっている。特にタバコの跡地での被害が著しく、減収程度は熊本農試の調査によれば25～80%になると算出された[9]。また、松本らは本種の寄生によるダイズの減収程度は最大5割に達する場合もあるとしている[10]。

アレナリアネコブセンチュウは前2種に比べて検出頻度は低く、その被害の関係は明らかではない。

キタネコブセンチュウは阿蘇、九重の高原地域を中心に発生し、一部低暖地で散発している[1]。宮崎県ではラッカセイの、鹿児島県ではイチゴ栽培の増加に伴い各地で散見されるようになった[4,16]。

(2) ネグサレセンチュウ類

ネグサレセンチュウ類ではミナミネグサレセンチュウ、チャネグサレセンチュウ、モロコシネグサレセンチュウの分布が広く、一部の地域においてはクルミネグサレセンチュウ、キタネグサレセンチュウの侵入、分布拡大が問題になてきている。ネグサレセンチュウ類の被害は根の腐敗脱落による生育不良や枯死として現われ、根菜類では岐根、寸づまり等の奇形を生じて著しく品質、収量を低下させる。また、ジャガイモやサトイモなどの塊茎を腐敗させ、収穫後も腐敗は進展するので被害は倍加する。

ミナミネグサレセンチュウは普遍的に分布し、九州中南部においてはサツマイモ、ジャガイモ、サトイモの連作障害要因として重要である。宮崎県農試によれば、サツマイモの減収程度は10%（強抵抗性品種）～30%（弱抵抗性品種）前後と推定されている[3]。

第1表　九州地域に分布する主要な植物寄生性線虫と主な寄主作物

線虫の種類	作物
Meloidogynidae（科）	
サツマイモネコブセンチュウ	キュウリ、スイカ、メロン、カボチャ、トマト(感受性品種)、ナス、ピーマン、ホウレンソウ、レタス、ニンジン、ゴボウ、ネギ、サツマイモ(感受性品種)、ジャガイモ、エンドウ、ソラマメ、タバコ、トウモロコシ
ジャワネコブセンチュウ	キュウリ、メロン、ナス、ホウレンソウ、ニンジン、ゴボウ、ジャガイモ、ヤマイモ、ダイズ、タバコ
アレナリアネコブセンチュウ	ゴボウ、ダイコン、ホウレンソウ、ラッカセイ
キタネコブセンチュウ	イチゴ、ラッカセイ
Pratylenchidae（科）	
ミナミネグサレセンチュウ	ゴボウ、サツマイモ(感受性品種)、ジャガイモ(感受性品種)、サトイモ、ダイズ、オカボ、トウモロコシ、タバコ
チャネグサレセンチュウ	チャ
モロコシネグサレセンチュウ	オカボ、トウモロコシ、ソルゴー
クルミネグサレセンチュウ	イチゴ
キタネグサレセンチュウ	ニンジン、ゴボウ、ダイコン、キク
イネネモグリセンチュウ	イネ
イマムラネモグリセンチュウ	イネ
Heteroderidae（科）	
ダイズシストセンチュウ	ダイズ
イネシストセンチュウ	オカボ
Tylenchorhynchidae（科）	
リュウキュウイシュクセンチュウ	サトウキビ
ナミイシュクセンチュウ	ツツジ
Hoplolaimidae（科）	
ラセンセンチュウ類	サツマイモ、サトウキビ、ツツジ
Nacobbidae（科）	
ニセフクロセンチュウ	ゴボウ、サツマイモ
Tylenchulidae（科）	
ミカンネセンチュウ	カンキツ
Neotylenchidae（科）	
イチゴメセンチュウ	イチゴ
Aphelenchoididae（科）	
イネシンガレセンチュウ	イネ
ハガレセンチュウ	キク
マツノザイセンチュウ	マツ

ダイズでは線虫密度が高い場合は40%前後の減収になる[5]。福岡県農試によれば、サトイモの減収は2作目からみられ、連作第6作目の収量は、初年度収量の約3割となった[11]。

チャネグサレセンチュウは茶園に広く分布し、局部的に被害があるという。

モロコシネグサレセンチュウの検出頻度は高いが、オカボ、トウモロコシなどの被害は明らかではない。

クルミネグサレセンチュウは昭和50年頃から九州北部を中心に発生したイチゴの根腐萎ちょう症の一要因として問題化した[19]。その後、各県のイチゴ産地においても発生が認められた。佐賀県では昭和59年に広域に発生が認められ、脇部らの調査では、栽培の増加、品種の早急な更新などにより、汚染土とともに分布拡大したと考えられ、根腐れ、地上部の矮化、減収をもたらしている[21]。

後藤によるとキタネグサレセンチュウは寒冷地型の種類とみなされ、九州において過去には、ツツジ、キクなど限られた場所または植物で散発的に認められるにすぎなかった[2]。

しかし、昭和55年以降になると福岡、長崎、熊本、大分各県のニンジン、ゴボウ、ダイコン等栽培圃場において点発的に本種の被害が発生した。中園、佐野・中園の調査により、本州、北海道産種ジャガイモによる伝播の可能性が大きいことが確認された[14, 17]。今後の移動、分散あるいは新たな地域への侵入が危惧される。

(3) その他の主要植物寄生性線虫

ダイズシストセンチュウは昭和30年代頃までは熊本、宮崎、鹿児島県等で発生が認められ、当時の宮崎県での検出圃場率は15%であった。重永は熊本県における本種の分布と発生消長を報じ、連作畑での被害を観察している[18]。その後、ダイズ作の減少や他作物への転換などによる九州での発生はほとんど認められなくなった。しかし、昭和57年、九州農試内圃場(熊本)のダイズ連作畑で本種の発生と被害が再発見された[12, 15]。ダイズ栽培法の如何によっては今後の発生動向が注目される。

リュウキュウイシュクセンチュウは奄美群島のサトウキビ畑で多数検出される[16]。

ナミイシュクセンチュウは福岡県のツツジ苗生産の阻害要因となっている。イチゴメセンチュウは九州のイチゴ産地に広く分布し、連作栽培や自家養成苗において局部的に発生があり、着果不良や奇形果などを生じ、減収を招いている。イネシンガレセンチュウは古くから発生が知られており、現在では普通期水稲で散発的に被害を見る。マツノザイセンチュウは各地に広く分布し、マツ類の枯損被害が大きい。この他、突発性線虫として、イモグサレセンチュウがあげられる。昭和57年、熊本県のアイリス球根養成産地において、本州から導入した種子球根に本種(大島康臣氏同定)の寄生が確認された。しかし、その後の綿密な防除対策によって本種の定着、再侵入は阻止し得ている。

以上、九州に分布する主要種の内、特に被害の大きい種類についてふれた。これら以外にピンセンチュウ類、ハリセンチュウ類、ユミハリセンチュウ類などの分布が認められるが、作物の被害は明らかではない。

3. 防除対策

防除対象線虫は、分布が広く、被害が大きいネコブセンチュウ類とネグサレセンチュウ類が主体である。化学的防除、物理的防除など種々の防除手段による線虫対策が広く行われているのは、キュウリ、スイカ、メロン、トマト、イチゴなど収益性の高い果菜類である。ニンジン、ダイコン、ゴボウ、サツマイモなど線虫の寄生によって著しく商品価値を損う根菜類では主として薬剤防除がなされている。また、各県の特産品で防除が必要とされるカボチャ、サトイモ、バレイショ、エンドウなども、その県の防除対応度が高い。

防除薬剤ではD-D剤の使用が最も多く、施設栽培のキュウリ、スイカ、メロン、トマト、ピーマン、イチゴでは、土壌病害との防除を兼ねてクロルピクリン剤や臭化メチル剤の使用もかなり行われている。水田地域の果菜類栽培では、太陽熱利用によるハウス密閉処理がほとんどの県で行われている。しかし、本法は処理適期に台風の襲来をうけ易いなど気象的不安定性から、広域には実施され難い面があり、水田化による防除対策がかなり実施されている。果菜類一水稲の栽培体系で線虫害を抑制し、品質、収量ともに好結果を得ている事例は多い。また、熊本県のゴボウの一産地では、水稲との輪作により線虫害を皆無にしている。一方、転換畑におけるダイズ作では、ジャワネコブセンチュウの被害が増加している。熊本農試の調査によれば、転換後、タバコ-ダイズを組合せた作付方式では、栽培を経るとともに被害は顕著に認められた。(タバコ-ダイズ)-(麦-水稲)-(タバコ-ダイズ)体系では、

1年おきに水田化される田畑1年輪換方式であるが、これによってもタバコ、ダイズに被害が発生している。一方、水田（麦―水稲）2年―畑（タバコ―ダイズ）1年の輪換方式を行っている地域では被害を回避している[9]。対抗植物の利用度は全般に低い。抵抗性品種、台木の利用はほとんどの県で行われている。輪作による線虫対策は、ネコブセンチュウを対象に果菜類―ソルゴーまたはギニアグラス体系や、サツマイモ―ラッカセイ体系が、ミナミネグサレセンチュウを対象にサトイモ―ラッカセイ体系が熊本、宮崎、鹿児島県の一部で行われている。この他、種子伝染するイネシンガレセンチュウに対しては種子消毒がかなり実施されている。果樹類、茶樹においては、線虫害が不明なこともあり、ほとんど防除は行われていない。

4．防除対策上の諸問題

化学的防除の問題点として次の4点を指摘しておきたい。第1点は、土壌中でのガス拡散不足や高温時処理におけるガス逸散、ネグサレセンチュウの薬剤耐性などに起因する効果不足がみられることである。第2点目として、種苗イモ等の防除薬剤あるいは生育期の防除薬剤の開発を要望したい。第3点目は、作業上の問題として、緊密化した作付体系の中では十分な処理期間がとれず、被覆など労力、資材費がかかることである。第4点目は、近接住宅や他作物に対する危被害対策である。化学的防除以外の問題点としては、太陽熱消毒では不良気象に起因する効果不足が、耕種的防除では輪作作物や対抗植物の低収益性が普及上のネックとなっている。

5．おわりに

以上述べたように、九州地域でも農業の変革に伴う作物の変遷、主産地形成に伴う連作栽培などと関連し線虫の発生様相にも変化がみられる。重要線虫はネコブセンチュウ類、ネグサレセンチュウ類が現在も主体であるが、他産地からの新作物の導入や地域内での種苗イモ類の移動に伴う有害線虫の伝播、侵入がいとも容易に行われるようになったため、九州地域の線虫問題は増々複雑、多様化している。そのため、防除技術は以前より確実に進歩している割には線虫による被害は減少していないように思われる。しかし、産地によっては種々の防除手段を用いて被害を克服している事例も多いことから、さらに現地に適した総合防除技術の改善、確立が望まれる。

6．引用文献

1）後藤　昭（1976）九州農試研究資料　**54**，1-61.
2）後藤　昭（1979）植物防疫　**33**，134-139.
3）後藤重喜（1964）宮崎農試研報　**5**，1-121.
4）後藤重喜・岩橋哲彦・川越　仁（1964）宮崎農試研報　**3**，1-7.
5）川越　仁・後藤重喜（1960）九州農業研究　**22**，113-114.
6）古賀成司・古閑孝彦（1981）九州農業研究　**43**，103.
7）古賀成司・古閑孝彦（1981）熊本農試研報　**7**，51-90.
8）古賀成司・中山武則（1986）農及園　**61**，540-546.
9）古賀成司・小代寛正・古閑孝彦（1986）熊本農試研報　**10**，65-80.
10）松本重男・沢畑　秀・財津昌幸（1966）九州農試年報　昭41　34-37.
11）三善重信・山田俊雄・吉鹿正三（1971）福岡農試研報　**9**，45-48.
12）中村茂樹・佐野善一・大庭寅雄・荒城雅昭・中園和年（1982）日線虫研誌　**11**，46.
13）中園和年（1983）九州農業研究　**45**，10-11.
14）中園和年（1990）今月の農業　**10**，70-73.
15）中園和年・佐野善一・荒城雅昭・大庭寅雄・中村茂樹（1982）九病虫研会報　**28**，178-180.
16）小芦健良（1979）九州農業研究　**41**，81.
17）佐野善一・中園和年（1987）日線虫研誌　**17**，57-58.
18）重永知明（1961）九州農業研究　**23**，219-20.
19）新須利則・小川義雄・樋口泰三（1977）九病虫研会報　**23**，43-47.
20）田中福三郎・古賀成司（1989）野菜病害虫防除研究会シンポ講要，野菜・茶試，日植防編　68-99（謄写）.
21）脇部秀彦・鬼塚朔郎・石橋泰之（1987）九州農業研究　**49**，136.

沖 縄 の 線 虫*

沖縄地域における有害線虫の重要性が知られるようになったのは1933年頃からである[13]。その後、1960年代に入ってから本格的な調査研究が始まり、線虫の種類に関する報告は、1961年 SHIBUYA と TAKARA[16]によるサツマイモネコブセンチュウの分布と寄主植物に関する調査が最初である。これをうけて、照屋[18,20,21,25]は、野菜類を中心にサツマイモネコブセンチュウの防除、生態、寄主植物の種類を明らかにし、後藤[4]は沖縄地域の主要作物の線虫の種類・分布実態を報告した。

照屋・島仲[23]は、石垣島におけるパイナップル畑の寄生性線虫を11属15種が分布すると報じた。また、中園ら[11]は、沖縄地域の野菜栽培地帯における重要種をあげ、特に輪作作目のサトウキビとの関連で、ネコブ、ネグサレセンチュウの重要性を指摘している。しかし、沖縄地域における線虫の被害は、野菜を始め特用作物のサトウキビ、タバコ、花き(木)、林木などに及んでいるが、これまで十分には解明されていない。

防除試験は、早くも1933年頃に始まり、ナス科、ウリ科のネコブセンチュウを対象にクロルピクリンの卓越した防除効果が確認された[13]。1950年以降は、D-D剤が導入され、主としてネコブセンチュウを中心に防除試験が行われてきた[16]。その後、寄主植物の種類、被害の実態[17,19,21,23]が明らかになるにつれて沖縄地域においても線虫の重要性が広く知られるようになった。

上記以外にも、ネコブセンチュウとイシュクセンチュウの生態・被害の問題[22,26,27]をはじめ、線虫の種類・分布の実態については、後藤[4,5,6,14]、中園ら[12]、皆川[10]、大島ら[15]、照屋[24,26]等の報告がある。また、沖縄におけるマツノザイセンチュウの侵入・被害の実態[1,2,3,9]に関する一連の調査研究が精力的に行われてきた。

近年、土地利用型のサトウキビ、パイナップルなどは長期の単作化・粗放栽培が行われている。一方、収益性の高い野菜、花き類の周年施設栽培が増加するとともに作付体系の変化、産地の移動に伴って線虫の被害・生活環境が一層複雑化し、生産現場で多くの問題点を残しながら推移している。

*) 照屋林宏 (元 沖縄県農業試験場宮古支場)
Rinko TERUYA: Plant-parasitic nematodes in Okinawa district.

1. 沖縄地域における線虫の種類と被害作物

沖縄地域で検出または発生している線虫の種類と主な作物について、既応の文献により整理したリストを第1表に示した。本地域で発生している線虫の種類[1,2,3,4,5,6,9,10,11,12,15,24,26]は、22属32種に及び、この中で沖縄県内の多くの栽培作物に発生している重要種は、サツマイモネコブセンチュウ (*Meloidogyne incognita*) を筆頭に、ジャワネコブセンチュウ (*M. javanica*)、ミナミネグサレセンチュウ (*Pratylenchus coffeae*)、モロコシネグサレセンチュウ (*P. zeae*)、ナミラセンセンチュウ (*Helicotylenchus dihystera*)、リュウキュウイシュクセンチュウ (*Paratrophurus* sp.)、ニセフクロセンチュウ (*Rotylenchulus reniformis*)、ヤリセンチュウ、(*Hoplolaimus seinhorsti*) などがあり、作物に大きな被害を及ぼしている。

以下、主要作物別にみると、水稲は一時期イネシンガレセンチュウ、イネネモグリセンチュウ類による被害も散見されたが、近年、八重山群島・伊是名島などの離島を除き、ほとんどの稲作地帯が水芋、サトウキビ畑に転換が進み、その被害が鎮静化している。

果樹類では、カンキツ類のミカンネセンチュウ[4,26]、パイナップルの寄生性線虫[4,5,24]を除いて温帯果樹、亜熱帯果樹、熱帯果樹類の線虫についての詳細な調査結果は見当たらない。

野菜類では、多くのウリ科のなかで、特にニガウリ、メロン、キュウリに、ナス科ではナス、トマト、ピーマンに、その他ニンジン、オクラ、セロリ、ゴボウ、パパイヤ、アカザ科、シカクマメなど[11,17,18,19,20,21,23,25,29]多くの作目で線虫の被害が目立っている。

花きでは、キクのハガレセンチュウ (*Aphelenchoides* sp.)[4,26]、キクおよびバラ、ケイトウ、ホウセンカ、ウニサボテンなどのほか、最近、サンダンカのサツマイモネコブセンチュウの被害[21]が目立つ。また、外国から導入されたアンスリウムにネグサレセンチュウが発生し、経済的なダメージを受けた例もある。

サトウキビでは、根および根圏土壌に数種の線虫が複合感染しているが重要加害種は、ネコブセンチュウ (*M. incognita*、*M. javanica*)、ネグサレセンチュウ

第1表　沖縄地域から検出された植物寄生性線虫

和　名	学　名	分　布	主な寄主植物
ネコブセンチュウ	Gen. *Meloidogyne*		
サツマイモネコブ	*M. incognita*	県全域	野菜、花き、その他
ジャワネコブ	*M. javanica*	県全域	イネ科、マメ科、野菜類
アレナリアネコブ	*M. arenaria*	沖縄本島南部	ムラサキイノコヅチ
ネグサレセンチュウ	Gen. *Pratylenchus*		
ミナミネグサレ	*P. coffeae*	県全域	サトウキビ、パイナップル、野菜類、根菜類
モロコシネグサレ	*P. zeae*	県全域	サトウキビ、パイナップルほか
チャネグサレ	*P. loosi*	沖縄本島中・南部	チャ、ソウシジュ
ネグサレの1種	*P. brachyurus*	県全域	サトウキビ、大豆、ニガウリ
ネグサレの1種	*P. okinawaensis*	沖縄本島北部	リュウキュウマツ、リュウキュウハリギリほか
ネモグリセンチュウ	Gen. *Hirschmanniella*	沖縄本島北部	
	H. sp.	八重山群島	イネ、水田跡作サトウキビ
クキセンチュウ	Gen. *Ditylenchus*		
	D. sp.	県全域	サトウキビ、ニンジン、タマネギ
イシュクセンチュウ	Gen. *Tylenchorhynchus*		
	T. martini	県全域	サトウキビほか
	T. nudus	石垣島	サトウキビほか
	T. brassicae ?	沖縄本島北部(伊江島)	サトウキビほか
トロフルス	Gen. *Trophurus*		
	T. sp.	宮古・石垣島	サトウキビ、ノヤシ
パラトロフルス	Gen. *Paratrophurus*		
リュウキュウイシュクセンチュウ	*P.* sp.	県全域	サトウキビほか、イネ科、ヒルガオ科マメ科の14属29種
ヤリセンチュウ	Gen. *Hoplolaimus*		
	H. seinhorsti	県全域	サトウキビほか
ラセンセンチュウ	Gen. *Scutellonema*		
	S. sp.	県全域	サトウキビほか
ラセンセンチュウ	Gen. *Helicotylenchus*		
ナミラセン	*H. dihystera*	県全域	サトウキビ、パイナップルほか
	H. sp.	宮古・石垣島	サトウキビほか
ニセフクロセンチュウ	Gen. *Rotylenchulus*		
	R. reniformis	県全域	野菜類ほかサトウキビ、パイナップルなど
フクロセンチュウ	Gen. *Tylenchulus*		
ミカンネセンチュウ	*T. semipenetrans*	県全域	カンキツ類
トゲワセンチュウ	Gen. *Criconema*		
	C. sp.	石垣島、沖縄本島	サトウキビ、パイナップル、チャ
ワセンチュウ	Gen. *Criconemoides*		
	C. sp.	県全域	サトウキビ、パイナップルほか
サヤワセンチュウ	Gen. *Hemicriconemoides*		
	H. brachyurus	石垣島	タバコ
	H. sp.	沖縄本島	サトウキビ、チャ、リュウキュウマツ、ジャガイモ、野菜類
サヤセンチュウ	Gen. *Hemicycliophola*		
	H. sp.	石垣島	パイナップル、ノヤシ、クワズイモ
ピンセンチュウ	Gen. *Paratylenchus*		
	P. sp.	県全域	サトウキビ、パイナップル、チャ、ミカン類

和　名	学　名	分　布	主な寄主植物
ニセネグサレセンチュウ	Gen. *Aphelenchus*		
	A. sp.	県全域	サトウキビ、サツマイモ、バナナ
ハセンチュウ	Gen. *Aphelenchoides*		
	A. sp.	県全域	イネ、キク、イチゴ
ザイセンチュウ	Gen. *Bursaphelenchus*		
マツノザイセンチュウ	*B. xylophilus*	沖縄本島 宮古・石垣島	リュウキュウマツ
オオハリセンチュウ	Gen. *Xiphinema*		
	X. sp.	沖縄本島	モモ、リュウキュウマツ
ユミハリセンチュウ	Gen. *Trichodorus*		
	T. sp.	県全域	サトウキビ、ゴボウ、パイナップル

注）リストの出典：後藤[4,5,6]、中園ら[11,12]、大島ら[15]、MINAGAWA[10]、照屋[24,26]、我如古[1,2,3]、国吉[9]等から作成

(*P. zeae*、*P. coffeae*、*P. brachyurus*)、イシュクセンチュウ(*Paratrophurus* sp.、*Tylenchorhynchus martini*、*T. nudus*)、ナミラセンセンチュウ、ヤリセンチュウなどが普遍的に分布している[4,26]。

サトウキビの初期生育における発根量は、線虫が存在しない場合と比較して、サツマイモネコブセンチュウでは56%、リュウキュウイシュクセンチュウでは36%、ナミラセンチュウでは22%減少する。原料茎の減収率は、同じくネコブセンチュウが29%、イシュクセンチュウが18%、ナミラセンセンチュウが15%であった[5,22,26,27]。

パイナップルでは、接種150日後から生育に変調があらわれ、ラセンセンチュウによる被害が最も大きくて減収率は49%、サツマイモネコブセンチュウが27%、リュウキュウイシュクセンチュウによる被害は僅かに8%であった。

林業関係では、1991年に皆川[10]は、沖縄本島北部に所在する琉球大学演習林内の森林土壌からネグサレセンチュウの新種 *Pratylenchus okinawaensis* を検出したと報じている。今後の林木加害線虫の調査研究に待つところが大きい。また、1974年、国吉[9]、我如古[1]は、本地域に侵入したマツノザイセンチュウ(*Bursaphelenchus xylophilus*)によるリュウキュウマツの枯損原因を精査し、マツ材の導入・線虫の侵入経路を明らかにした。その後、我如古・具志堅[3]は、1974～1976年および1978年に被害・分布の実態調査を行い、被害地が沖縄本島中・北部に点在しているが、その広がり方は、マダラカミキリの羽化時期（4～7月）の季節風の風向と密接な関係があり、旧残存木から半径100～300m内に集中し、扇状に約4km以内に被害林が増加、分散の傾向を示すと指摘している。

1953年に国吉[8]は、リュウキュウマツの枯損を確認し、その原因が数種の松喰虫の加害によるものと報告した。マツノザイセンチュウの侵入後はマツ類の枯損が凄まじく、1973～1991年までの被害量の推移をみると、1981年から急速に増加し、その最大被害量が1982年に16,891m³にまで激増した。その後、1985～1989年の間は漸減している。1990年以降、発生が再び増え、枯損動態は一層加速化し[7]、1991年の被害量は14,071m³に増えたと報じている。それらの有効な対策を始め、枯損動態に及ぼす気象要因の解析と被害量の推定等については今後の研究成果に待つところが大きい[7]。

2．主要線虫に関する研究の概要

1）ネコブセンチュウ類

沖縄地域は気候が年中温暖なため、栽培作物や野生植物が周年よく繁茂し、線虫類の加害が多い。サツマイモネコブセンチュウは、26科88種を犯し[17,21]、被害も大きいことから防除[13]や生態・被害[18,22,25]に関する研究が古くから行われてきた。線虫の被害は、栽培作物の在圃期間に関係し、幼虫の発生型は2毛作と4毛作型により多少変わるが、概ね4～7月、9～1月の年2回の大きなピークとなる[25]。

キュウリ畑における第2期幼虫数と寄生被害指数には密接な関係がみられ、深さ10～20cmの範囲内に多く生息する[18]。D-DおよびDBCP粒・乳剤による防除を行った場合、冬作物と秋作物で持続効果が異なる[20]。また、高温時の処理はガスの逸散が激しく、各種資材等による地表面の被覆が好ましく、その効果はビニール＞寒冷沙＞踏圧＞水封の順に優る傾向がある。

最近では、対抗植物のクロタラリア（*Crotalaria spectabilis, C. juncea,*）、ギニアグラス（ナツカゼ、ナツユタカ）による線虫防除も試みられ、その成果は着実に普及しつつある。

2）イシュクセンチュウ類

ここで云う、イシュクセンチュウは、*Paratrophurus* の一種をはじめ数種の *Tylenchorhynchus* 属を含むが、ここでは前者について記述する。本種は、多くの植物で増殖し[28]、特にサトウキビの初期生育を阻害し[22]、有効分けつ茎(植付けてから4カ月内に出芽する茎）の発生が著しく抑えられる傾向にある。被害は土壌の種類に関係なく、線虫密度と感染期間が大きく関与し[26,27]、高密度で11～17カ月にわたって感染した場合には著しく減収する。

本種の発生は周年発生型であるが、特に1～4月および7～11月の年2回大きなピークを示す。1世代の有効積算温度が590日～749日度で年間9～9.5回の世代を繰り返しているものと推定されている[26]。

3）その他の線虫類

その他の線虫類については、精査事例がない。特に、他府県のジャガイモ、サツマイモなどで、しばしば問題となるネグサレセンチュウの実害事例が見当らないのは興味深く、今後の研究に待つところが多い。

3．沖縄地域における線虫の防除上の問題点

本地域における線虫の被害については、現場での認識が低く、また、他の病害虫に比べて症状の現れるのが緩慢なため、防除が常に手遅れとなっている。沖縄地域では、園芸作物の野菜・花き・果樹を始め、サトウキビ、パイナップルが、それぞれ施設または土地利用型の作物として周年栽培されている。

線虫の被害は、特定の作物等で特に大きな問題となっており、ネコブセンチュウとマツノザイセンチュウがその典型的な事例として注目される。これらを含め、沖縄地域における防除法として、化学的、物理的、耕種的防除に分けて問題点を整理すると次のとおりである。

1）化学的防除法：生産現場では、年に1～2回防除を行う関係上、薬剤は廉価で、剤型が利用上より簡便、有効性が高いことが要求されている。また、重粘土壌が広範囲に分布するため、必然的に施薬量を増やさないと効果が不十分となるなど悩みも少なくない。

2）物理的防除法：線虫を対象にした湛水や太陽熱利用による蒸し込みが行われている。これらの問題点は、試験事例では相当の効果を上げているが、多くの場合、水利の条件整備が遅れているため、現場で湛水できる状態にないことである。また、太陽熱処理は、通常7～9月の温度が高い時期に行われているが、在圃作物や輪作予定作物との関係で期待するほど普及していない。

3）耕種的防除法：沖縄地域においては、施設の休閑している7～10月、露地では6～9月の間、対抗植物の栽培・導入が可能であるが、施設での利用が少なく伸び悩みの状態である。本地域における施設野菜は、特定種のみの専作または単作でなく、常に幾つかの種類が前後組み合わされた輪作体系が導入されており、これらの間に一定期間にわたって対抗植物を導入することは厳しい状況である。

宮古・八重山地域の離島では、線虫対策を兼ねて飼料および緑肥作物として、ギニアグラス（主としてナツカゼ）、クロタラリアが広く栽培されている。なかでも、*Crotalaria spectabilis* は、4カ月内外の栽培で土壌中のネコブセンチュウ密度を著しく低減させ、防除の効果が高い。また、現地での採種生産（4～5月の刈り込み後の再生利用）が可能で今後の広域普及に大きな期待がもたれている。

引用文献

1）我如古光男（1974）森林防疫 23(3), 42-44.
2）我如古光男（1976）沖縄林試研報 19, 7-19.
3）我如古光男・具志堅充一(1978)沖縄林試研報 21, 1-3.
4）後藤 昭（1968）九病虫研会報 14, 78-82.
5）後藤 昭（1972）九農試研究資料 54, 61pp.
6）後藤 昭（1977）日線虫研誌 7, 80-81.
7）具志堅充一（1990）沖縄林試研報 33, 1-10.
8）国吉清保（1953）沖縄林試研報 1, 40-41.
9）国吉清保（1974）森林防疫 23(3), 40-42.
10）MINAGAWA. N.（1991）Jpn. J. Nematol. 21, 18-25.
11）中園和年・鶴町昌市・照屋林宏（1984）九病虫研会報 30, 126-128.
12）中園和年・鶴町昌市（1988）熱研集報 60, 359-363.
13）沖縄農事試（1936）病虫雑 23, 288-289.
14）岡本大二郎・渡辺文吉郎・後藤 昭（1975）九農試研究資料 50, 80pp.
15）大島康臣・後藤 昭（1962）九病虫研会報 8, 44-46.
16）琉球中央農業研究指導所（1956）業務功程 452pp.
17）SHIBUYA, M. & TAKARA, T.（1961）琉球諸島調査報告 1, 67-69. 鹿児島大学.
18）照屋林宏（1963）沖縄農業 2(1), 61-63.
19）照屋林宏・外間忠守（1964）沖縄農業 3(2), 53-60.
20）照屋林宏（1965）琉球農試研報 2, 71-74.

21) 照屋林宏 (1966) 沖縄農業 5(1), 52-57.
22) 照屋林宏 (1967) 熱帯農業 10, 196-201.
23) 照屋林宏・屋部澄孝 (1968) 沖縄農業 7(2), 28-30.
24) 照屋林宏・島仲常吉 (1969) 琉球農試研報 5, 29-39.
25) 照屋林宏 (1969) 琉球農試研報 5, 23-28.
26) 照屋林宏 (1971) 植物防疫 25, 458-460.
27) 照屋林宏 (1974) 18回応動昆大会講要 345.
28) 照屋林宏 (1979) 沖縄農試研報 4, 56-64.
29) TERUYA, R., ABE, J., NAGAMINE, M. & NAKAMURA, H. (1984) JARQ 18, 142-147.

IX 資　　料

線虫抵抗性品種一覧*

第1表には、我が国でこれまでに近縁野生種や台木を含め線虫抵抗性の品種間差について調査されたことのある作物で、線虫抵抗性の存在する可能性が認められたものを作物—線虫の組合せで示した。第2表には、線虫抵抗性を持つと公表されている品種、または線虫抵抗性を持つとする報告がある品種の一覧を示した。第2表については、線虫抵抗性がやや強以上と評価されている品種を線虫抵抗性品種として取り扱った。また表中での引用文献の標示は省略し、引用文献欄で作物群ごとにまとめて示すことにより読者の便宜を図った。第1表の線虫抵抗性の存在する可能性が認められた作物—線虫の組合せは、第2表の抵抗性品種の知られている作物—線虫の組合せより著しく多い。線虫の防除対策として、線虫抵抗性品種の利用は安全、安価で手間もかからないたいへん優れた方法である。いくつかでも新たな実用的な線虫抵抗性品種が育成されることを期待したい。

以下に作物群ごとに、第2表には取上げられなかっ

第1表　我が国で線虫抵抗性が調査され、その品種・系統間に差が認められた作目と調査の対象となった線虫の種類

作物名（線虫名[a]）
穀類（イネ科飼料作物を含む）
イネ（イネシンガレ[c]、イネシスト[c]）、**コムギ**（コムギツブ[c]）、**アワ**（イネシンガレ[c]）、**ソルガム**（サツマイモネコブ[c]）、**エンバク**[d]（キタネグサレ[c]）
マメ類
ダイズ（ダイズシスト[b]、サツマイモネコブ[c]、ジャワネコブ、ネグサレ）、**インゲン**（ダイズシスト[c]）、**アズキ**（ダイズシスト[c]）、**エンドウ**（ダイズシスト[c]）、**ラッカセイ**（キタネコブ[c]）
イモ類
ジャガイモ[d]（ジャガイモシスト[b]、ネコブ[c]、キタネグサレ[c]、ミナミネグサレ[c]）、**サツマイモ**[d]（サツマイモネコブ、ジャワネコブ、ミナミネグサレ、ニセネグサレ[c]）、**ヤマトイモ**（センチュウ[c]）
特用作物
テンサイ[d]（キタネコブ[c]）、**コンニャク**（ジャワネコブ[c]、ミナミネグサレ[c]）、**タバコ**[d]（サツマイモネコブ[b]、ジャワネコブ[c]）、**ハッカ類**（ピン、ネグサレ）、**クワ**（リンゴネコブ[c]、ネコブの1種[c]）、**タイマ**（センチュウ[c]）
野菜類
キュウリ（台木[d]を含む；サツマイモネコブ[c]、ジャワネコブ[c]、キタネコブ[c]）、**スイカ**（共台、台木；サツマイモネコブ）、**メロン**（台木[d]；サツマイモネコブ）、**ユウガオ**（台木として；ネコブ）、**トウガン**（台木として；ネコブ[c]）、**カボチャ**（台木[d]として；サツマイモネコブ、ジャワネコブ）、**トマト**（サツマイモネコブ[b]、ジャワネコブ[b]、アレナリアネコブ[b]）、**ナス**（台木[d]；ネコブ）、**イチゴ**（イチゴメ[c]）、**ニンジン**（センチュウ）、**ゴボウ**（ネコブ[c]）
果樹
カンキツ類（ミカンネ[c]）、**モモ**（台木[d]；サツマイモネコブ[b]、ジャワネコブ[b]、リンゴネコブ[c]、キタネグサレ[c]）、**スモモ**[d]（サツマイモネコブ[c]）
マメ科飼料作物
アルファルファ（キタネコブ）、**アカクローバ**（キタネコブ）、**シロクローバ**（クローバーシスト[c]、キタネコブ[c]）
花卉
バラ（キタネコブ[c]、サツマイモネコブ[c]、ジャワネコブ[c]、アレナリアネコブ[c]、キタネグサレ[c]、クルミネグサレ[c]、ミナミネグサレ[c]）、**キク**（ハガレ[c]）
林木
アカマツ（マツノザイ）、**クロマツ**（マツノザイ）

a：センチュウの語尾は省略、b：真性抵抗性遺伝子が知られているもの、c：実用的な抵抗性品種が知られていないもの、d：近縁野生種を含む。

*）荒城雅昭（九州農業試験場）・百田洋二（北陸農業試験場）
Masaaki ARAKI and Yoji MOMOTA: A list of Japanese crop cultivars resistant to plant-parasitic nematodes.

第2表　農作物の線虫抵抗性品種一覧

ダイズ

ダイズシストセンチュウ

ネマシラズ、ホウライ、ライデン、トヨスズ、ナスシロメ、ライコウ、オクシロメ、カルマイ、ナンブシロメ、デワムスメ、ナカセンナリ、スズヒメ、スズユタカ、タチコガネ、ワセスズナリ、トヨムスメ、フクシロメ、スズカリ、タチユタカ、ホウレイ、トヨコマチ、トモユタカ（以上農林登録品種）、下田不知、赤仁田、黒莢三本木、目黒、第1稗貫、南郡竹舘、淡緑（2）、ソコシン（上郷村）、木ノ下、白八石2号、在来種B、陽月1号、ウゴダイズ

ジャワネコブセンチュウ

ソコシン（上郷村）、御厨背、みの緑茶大豆、機内徳島2号、球摩地1、黄豆、日陰豆、紅色大豆、きなこ豆（在来）、刈豆、黒中粒、成安小黄豆、アソアオガリ、改良白目

ジャガイモ（ばれいしょ）

ジャガイモシストセンチュウ（すべて農林登録品種）

ツニカ（Tunika、導入3号）、トヨアカリ、キタアカリ、エゾアカリ

サツマイモ

サツマイモネコブセンチュウ

農林2号、農林3号、農林5号、農林7号、農林9号、農林10号、サツマアカ、ベニセンガン、ベニワセ、コガネセンガン、ミナミユタカ、ツルセンガン、ベニハヤト、シロユタカ、シロサツマ、サツマヒカリ、ハイスターチ、フサベニ、ベニオトメ（以上農林登録品種）、太白、吉田、隼人藷、千葉赤、紅赤、三葉、金比羅、落居早生、護国、在来早生、沖縄100号（以上在来品種）

ミナミネグサレセンチュウ

農林1号、農林9号、ヤケシラズ、フクワセ、サツマアカ、ベニセンガン、コガネセンガン、ミナミユタカ、タマユタカ、ベニコマチ、シロユタカ、シロサツマ（以上農林登録品種）、七福、護国、兼六（以上在来品種）

タバコ（a）海外で育成された品種）

サツマイモネコブセンチュウ

HN 2、ブライトイエロー104号（F209）、BN 2、BN 6、F210、Coker254[a]、NC95[a]

ハッカ（a：ネグサレセンチュウにも強い。）

ピンセンチュウ

わせなみ、あやなみ、ほくと[a]（以上農林登録品種、ニホンハッカ（*M. arvensis* var. *piperascens*）×オランダハッカ（*M. gentilis*））、スピカタ（*M. spicata*）、クリスパー（*M. spicata* var. *crispa*）

キュウリ（台木）

サツマイモネコブセンチュウ

アレチウリ（*Sicyos angulatus*）、フィシフォリア（*C. ficifolia*、黒だねカボチャ）

スイカ（台木）

ネコブセンチュウ

快傑、鬼台、試交MR、強剛、共立（ユウガオ）、共友（トウガン）、フィシフォリア

トマト（a）台木用品種　b）交付中止）

ネコブセンチュウ（サツマイモ、ジャワ、アレナリアの3種とも）

葵大型、葵早生、あずま[b]、NFR-1、NFR-2、NFR-3、ふじみ(FTVR)、東京NFVR、アポロFNR、スリーエース、さきたまFNTVR、FTVR-26、FTvNR-1、雷電（FTvNR-2、農林交11号）、FTvNR-3、とまと中間母本農3号、佳玉(農林交19号)、竜玉（農林交20号）、ゆうやけ-A、ゆうやけ-B、あさやけ、ゆうばえ、金太郎、乙姫、強力あさひ、強力たかね、強力むさし、強力みやこ、強力みゆき、東京ファースト、強力さすが、強力栄光、強力大型東光、強力大型東光(改良系)、強力旭光、強力月光1号、強力月光2号、強力五光、強力段とびヨーズ(改良系)、強力TVR、強力東光、強力東光(改良系)、強力日光1号、強力日光2号、強力早生秀光、麗玉、KNVF[a]、KNVFT[a]、PFN 1号[a]、PFN 2号[a]、PFNT 1号[a]、PFNT 2号[a]、強力豊光、強力段飛豊光、サンルート、豊緑[a]、瑞光、瑞光102、大型瑞光、瑞健、ほまれFR、ほまれ114、瑞星、瑞栄、くろがね[a]、KNVF-R[a]、KNVF-R3号[a]、VFN-8[a]、BFNT-R[a]、KNFV[a]、KNVF-TM[a]、KNVF-Tm-S[a]、紅れい、耐病巨宝、豊輝、陽玉、サターン、のぞみ1号、のぞみ2号、ハウストップ、豊竜、ときめき、マスター2号、マスター3号、トピック、タイムリー、桃太郎、フローラ、ハウス桃太郎、マルチファースト、プチ、ヘルシー[a]、耐病新交1号(KNVF)[a]、新福寿2号、スーパーキング、スーパー宝冠、耐病宝冠段飛[b]、宝冠NFR、鳳、新宝冠NFCR、大安3号、福盃、ダックス、トマト安濃3号、KVFN[a]、KCFT-N 1号[a]、KCFT-N 2号[a]、スクラム[a]、甘福、征福、はやみ

第2表（続き）

ナス（台木）	
サツマイモネコブセンチュウ	
	トルバム・ビガー（*Solanum torvum*：ナス導入台1号）
イチゴ	
イチゴメセンチュウ	
	たかね、はるのか（＝イチゴ促成4号）、ひみこ、マーシャル（＝アメリカ）、紅露、久留米9号、興津4号（＝5340）、5308、5309、ビクトリア、賢ベリー
ニンジン	
センチュウ	
	中村鮮紅太、東洋鮮紅大長
アカクローバ	
キタネコブセンチュウ	
	月寒、ハミドリ
クローバーシストセンチュウ	
	Tetri
アルファルファ	
キタネコブセンチュウ	
	Vernal系M-9、Vernal、Sonora

た線虫抵抗性品種、その育成状況等について補足する。

穀類（イネ科飼料作物を含む）

イネのイネシンガレセンチュウ抵抗性に関しては、西沢(正)を中心に行われた一連の研究[15]、その他多数の報告[2, 14, 18]があるが、抵抗性とされた品種もほとんどが線虫をよく増殖させ[14]、耐虫性品種とみなされるべきである。その後、有機リン剤による種子消毒で本線虫は効果的に防除されるようになり、イネのイネシンガレセンチュウ抵抗性品種は育成されなかった。イネシストセンチュウについては抵抗性の品種間差の報告[10, 17]が見られる。

アワ[13]、コムギ[11]の線虫抵抗性品種に関する研究は極めて古いもので、その後アワの栽培はほとんどなくなり、コムギツブセンチュウは種子消毒によって防除されるようになり、抵抗性品種は育成されなかった。

ソルガム(スーダングラス、ホウキモロコシを含む)では、線虫対抗植物としての線虫密度抑制効果が調査されている[12, 16]が、確実に線虫密度を抑制できるのは、ホウキモロコシ等わずかしかない。

最近発売されたエンバクの野生種（ヘイオーツ、*Avena strigosa*？）はキタネグサレセンチュウの密度を著しく減少させることから、北海道ではダイコンの前作に奨励されている[19]。

マ　メ　類

ダイズでは、ネグサレセンチュウ（種不明）に対して、'開原白花・西海7号・改良白目・関東12号・栃木生娘1号' が抵抗性とされている[2]。サツマイモネコブセンチュウに対する抵抗性も調べられたことがある[30, 31, 33]。

アズキ、インゲンにはダイズシストセンチュウ抵抗性というべき品種はないとされていたが[23, 24]、ダイズ 'トヨスズ' が抵抗性を示す個体群の寄生を受けないことが知られている[37]。

ラッカセイのキタネコブセンチュウ抵抗性については育種事業の中で特性検定が行われているが、'テコナ[6]・ベニハンダチ[7]・千葉半立[7]' に中程度の抵抗性があるとの記載があるのみである。

イ　モ　類

ジャガイモでは、ネコブセンチュウに対し '農林1号' が 'デジマ' より強いとする報告[53]が1例見られ、抵抗性の品種間差は存在するようである。ジャガイモにはキタネグサレセンチュウがよく寄生するが、被害を受ける品種は極く少数である[57]とされる。ミナミネグサレセンチュウに対しては、'ブンゴ・長崎赤・男爵・デジマ・ビホロ・タルマエ・ユキジロ・シレトコ・リ

シリ' 等が中程度以上の抵抗性を示す[2,3,6,7]。

サツマイモのニセネグサレセンチュウに対する抵抗性品種として、'農林1号・農林3号・関東33号・白千貫・紅早生・中国14号' が報告されたことがある[1,41]。

ヤマトイモでは、在来品種 'らくだ' が線虫に対する耐虫性を持つとする古い報告が見られる[10]。サトイモではミナミネグサレセンチュウ等に対する抵抗性品種は知られていない。

特用作物

テンサイではキタネコブセンチュウに対し、*Beta procumbens*、*B. webbiana* WB11、*B. maritima* W23a、*B. patellaris* WB29、*B. trigyna* といった多少とも抵抗性を示す近縁野生種が知られ[70,75]、中には交雑が可能なものもあるが、抵抗性遺伝子の導入には成功しておらず抵抗性品種は育成されていない。

コンニャクでは、ジャワネコブセンチュウ[63]、ミナミネグサレセンチュウ[8]で抵抗性の品種間差が調査されており、'備中種' が他の品種に比べればやや強いことが知られている。

タバコでは、沖縄の在来品種にジャワネコブセンチュウに対する抵抗性を持つものが知られており[60,61]、抵抗性品種の育成も試みられている[71]。

クワは我が国で最も早くネコブセンチュウ抵抗性の品種間差が調査され、寄生が少なく生育が良好な品種として'群馬赤木・白芽魯桑・白芽荊桑' が、比較的抵抗性が強い品種として司桑・道野桑・大正桑・赤芽魯桑・赤江甲選・改良鼠返・カタネオ・津田魯桑・八ッ房・一品木' が挙げられた[68]。このネコブセンチュウはこれまでアレナリアネコブセンチュウとされてきたクワに特異的に寄生する未記載種（荒城、奈良部、本誌別稿）と考えられる[74]。この他リンゴネコブセンチュウに強い品種として、'魯桑・K-7' が挙げられている[73]。

タイマでもその育種が行われていた頃には、線虫抵抗性が検討されたことがある[66]。

果菜類

ウリ科では線虫抵抗性の遺伝資源はもっぱら抵抗性台木として用いられている。

キュウリの台木として検討された、アレチウリ（*Sicyos angulatus*）、フィシフォリア（*Cucrubita ficifolia*、黒だねカボチャ）はサツマイモネコブセンチュウに対する抵抗性を持つ[77,85,93]。低温伸長性に優れるのでフィシフォリアはかなり普及したが、ブルームレス台木が使用される現在、その利用は減少している。アレチウリはキタネコブセンチュウ、ネグサレセンチュウにも抵抗性であるという[80]。ジャワネコブセンチュウに対しては '久留米落合H型・霜不知地這' が侵入増殖が少ないという[93]。

メロンでは *Cucumis meturiferus*（メトリフェルス、キワノフルーツ）、*C. anguria* がネコブセンチュウ抵抗性台木として検討されている[4,85]。

カボチャは自根で栽培されるが、キュウリの台木として用いられる 'えびす' がジャワネコブセンチュウに強いという報告がある[93]。

ナスの近縁野生種の抵抗性遺伝資源ももっぱら抵抗性台木として利用され、トルバム・ビガー（*Solanum torvum*、ナス導入台1号）[82,88]は市販されており、*S. toxicarium*[4,88]、ジルベーバ（*S.* sp.）[90]も台木として検討されたことがある。

その他の野菜類

葉菜類の線虫抵抗性品種は全く知られていない。

根菜類では、抵抗性の品種間差は認められないとする報告[97]もあるが、第2表に示したニンジンの他、ゴボウの6品種、'直輝・あずま大長・山田早生・白肌中早生・松戸中早生・あずま早太' がネコブセンチュウの被害を受けにくいとする報告がある[96]。

果樹

柑橘類では、我が国で台木に用いられるカラタチがミカンネセンチュウに対する耐虫性を持つことが報告されたのみである[103]。

モモでは第3表に示すように、サツマイモネコブセンチュウ、ジャワネコブセンチュウに対する抵抗性の品種間差が調査され、これらに対する抵抗性の台木用品種が育成されつつある[4,99,100,104]。また '罐桃5号' はリンゴネコブセンチュウに対しては抵抗性を示すもののようである[98]。ネグサレセンチュウ抵抗性品種の育成も試みられている[101,102]。

スモモもサツマイモネコブセンチュウに対する抵抗性台木が検討されており、'ミロバラン290-1-2・ミロバラン29C'（以上ミロバランススモモ、*Prunus cerasifera*）、'Mariana 2624'（*P. salicina*×*P. cerasifera*）が抵抗性と報告されている[104]。

第3表　モモのサツマイモネコブセンチュウ抵抗性品種・育成系統[99, 100, 104]

岩手九戸-A、おはつもも、能登在来桃№2・8、秩父野生桃№4、岡山野生桃№1・3、オキナワ№1[a]（以上在来品種、系統）、赤しだれ、源平しだれ、さがみしだれ、白しだれ、残雪しだれ、ほうきもも、源平、寒緋桃、菊桃、中生白、寿星桃（以上観賞用品種）、苦桃№1、苦桃№5、苦桃№7（以上台湾産導入品種、系統）、Lot 283、Lot 303、Nemaguard[a, b, c]、Rancho Redleaf、Red-Ran（以上アメリカ産導入品種、系統）、Titan[b, d]、Yunnan、Shalil、タイ野生桃（以上中国・タイ産導入品種・系統）、筑波1～6号[a]、筑波7～10号（以上国内育成系統[b]）

a：ジャワネコブセンチュウにも抵抗性、b：台木専用品種・系統、c：*Prunus persica*（モモ）×*P. davidiana*（ノモモ）
d：*P. persica*×*P. amygdalus*（アーモンド）

マメ科飼料作物

第2表以外のマメ科飼料作物では、シロクローバーのクローバーシストセンチュウ[107]、キタネコブセンチュウ[105]に対する抵抗性の品種間差が調査されたことがあるが、抵抗性の品種は見出されなかった。

花　　卉

バラでは台木用品種の各種線虫に対する抵抗性が調査されており[108, 110, 111]、大川[110]によればサツマイモネコブセンチュウに対しては 'multiflora-banda'（ノイバラ（*Rosa multiflora*）×*R. banda*）、*R. setigera*（耐虫性）、ノイバラ 'ISU60-5'、ジャワネコブセンチュウに対してはノイバラ 'ISU62-5・ISU60-5'、アレナリアネコブセンチュウに対しては *R.*（*noisetiana*）'Manetti'、ノイバラ 'ISU62-5・ISU72-5・ISU54364-1・ISU60-5'、キタネコブセンチュウに対しては *R.*（*noisetiana*）'Manetti'、*R. indica* 'Mager'、*R. canina* 'Success・Heinsohn's Record'、クルミネグサレセンチュウに対しては *R. indica* 'Mager'、ノイバラ 'ISUD-1・ISU62-5・Ginn66・ISU60-5'、*R.*（*noisetiana*）'Manetti'、キタネグサレセンチュウに対しては *R. laxa*（やや抵抗性）、*R.*（*noisetiana*）'Manetti'、*R. indica* 'Mager'、ノイバラ 'ISU60-5'、ミナミネグサレセンチュウに対しては *R.*（*noisetiana*）'Manetti'、ノイバラ 'Ginn66・ISU60-5' が抵抗性とされている。

キクではキクハガレセンチュウに対する抵抗性の品種間差が調査され、'乙女桜桃・文明・乙女桜黄・白椿（以上自然条件下で被害少）・桃世界・雪美人・福運・チュリー・八女の輝・豊冠・精興白山・山手の雪・天竜の朝・パッチリ・白笠（以上被害葉地表面接種試験で被害少）' があげられた例[109]等がある[112]。

バラ、キク以外の花卉では線虫抵抗性の品種間差は調査されていない。

林木のマツノザイセンチュウ抵抗性品種については別稿を参照されたい。

引用文献

[共通（複数の作物群にわたるもの）]

1）国安克人（1984）In：新版土壌病害の手引き（新版土壌病害の手引き編集委員会編）．日本植物防疫協会，東京，199-211.
2）九州病害虫防除推進協議会（1965）暖地作物病害虫防除指針（10訂版）．九州病害虫防除推進協議会，福岡，377pp.
3）九州農業試験場作物第二部（編）（1971）九州畑地における線虫の生態的防除．農林水産技術会議事務局，東京，64pp.
4）百田洋二（1986）植物防疫　40，383-389.
5）農林水産技術会議事務局（1963）畑作物の新品種（昭和30～38年度）．農林水産技術会議事務局，東京，381 pp.
6）農林水産技術会議事務局（1971）畑作物の新品種（昭和39～44年度）．農林水産技術会議事務局，東京，266 pp.
7）農林水産技術会議事務局（1981）畑作物の新品種（昭和45～55年度）．農林水産技術会議事務局，東京，297 pp.
8）農林水産技術会議事務局（1981）地力維持，連作障害克服のための畑地管理技術指針．農林水産技術会議事務局，東京，505pp.
9）農林水産技術会議事務局（1990）平成2年農林水産省育成農作物新品種．農林水産技術会議事務局，東京，131pp.
10）岡田富信（1960）農及園　35，1475-1478.

[穀類（イネ科飼料作物を含む）]

11）愛知県農業試験場（1938）昭12業務功程　68.
12）荒城雅昭・林田至人・須藤　允（1990）九病虫研会報　36，129-131.
13）古山　寛・田村多利（1952）九州農業研究　10，180-181.
14）後藤和夫・深津並栄（1956）農技研報　C6，123-149.
15）西沢正洋・水田隼人（1953）九州農試彙報　2，71-80.
16）佐野善一・中園和年（1982）26回応動昆大会講要　159.
17）清水　啓（1976）20回応動昆大会講要　122.
18）杉山章平・氣賀澤和男（1953）北陸病虫研報　3，43-46.
19）吉田江治（1991）牧草と園芸　39（6），14-18.

[マメ類]

20）橋本鋼二（1979）育種学最近の進歩　21，104-112.

21) 橋本鋼二・長沢次男・村上昭一・国分喜治郎・小山隆光・中村茂樹・松本重男・松本定夫・宮原萬芳・今野善一郎・小山フミ・異儀田和典（1988）東北農試研報 77, 1-25.
22) 橋本鋼二（1987）In：我が国における豆類の育種（小島睦男編）. 総合農業研究叢書10号, 農業研究センター, 茨城, 153-183.
23) 井上 寿（1962）ダイズシストセンチュウに関する試験および調査 北海道立農業試験場十勝支場・北海道十勝支庁, 芽室, 北海道, 229pp.
24) 井上 寿・谷口善弘（1960）北日本病虫研報 11, 97.
25) 石川正示・宮原万芳（1958）育雑 8, 111-118.
26) 北海道における豆類の品種編集委員会（編）（1991）北海道における豆類の品種（増補版） 日本豆類基金協会, 札幌, 342pp.
27) 氣賀澤和男（1970）北農 37(7), 36-44.
28) 小宮書之助・工藤 磐（1961）明大農研報 12, 31-36.
29) 小山八十八・後木利三・菊池良治（1956）北農研究抄報 3, 18-19.
30) 松本重男・沢畑 秀・財津昌幸（1968）九州農試年報昭41, 34-37.
31) 松本重男・財津昌幸（1967）九州農業研究 29, 87-88.
32) 宮崎尚時・御子柴公人（1987）In：我が国における豆類の育種（小島睦男編）. 総合農業研究叢書10号, 農業研究センター, 茨城, 183-207.
33) 三枝敏郎（1959）農及園 34, 835-836.
34) 酒井真次・砂田喜與志（1987）In：我が国における豆類の育種（小島睦男編）. 総合農業研究叢書10号, 農業研究センター, 茨城, 124-153.
35) 佐々木紘一・砂田喜與志・紙谷元一・伊藤 武・酒井眞次・土屋武彦・白井和栄・湯本節三・三分一敬（1990）北海道立農試集報 60, 45-58.
36) 重盛 勲・宮崎尚時（1986）育種学最近の進歩 27, 131-139.
37) 清水 啓・三井 康（1987）北日本病虫研報 38, 109-110.
38) 砂田喜與志（1964）北農 31(2), 12-14.
39) 砂田喜與志・酒井真次（1978）農及園 53, 1099-1105.
40) 湯原 巌・稲垣春郎（1963）北海道農試彙報 80, 94-120.

[イモ類]

41) 天野 隆・尾崎典光・岩瀬茂基（1965）愛知農試彙報 19, 84-93.
42) 安藤隆夫・宮崎 司・藤瀬一馬（1965）九州農試年報昭39, 24-30.
43) INAGAKI, H.（1978）Jpn. J. Nematol. 8, 11-15.
44) 弥富喜三（1952）農業技術研究 6(2), 42-43.
45) 後藤重喜（1954）九州農業研究 14, 220-222.
46) 近藤鶴彦（1954）農業技術 9(9), 28-29.
47) 近藤鶴彦・林 勇・穴沢 茂・山崎龍男・山本和多留・三枝敏郎（1972）日線虫研誌 1, 14-17.
48) 九州農業試験場（1972）かんしょの品種ならびに系統の特性, 九州農試研究資料 43, 205pp.
49) 丸峯正吉・坂本 敏（1979）九州農業研究 41, 47.
50) 丸峯正吉・坂本 敏（1979）九州農業研究 41, 48.
51) 農林水産技術会議事務局（1980）ジャガイモシストセンチュウの防除に関する研究 研究成果 127, 158pp.
52) 農林水産技術会議事務局（1987）昭和62年農林水産省育成農作物新品種 農林水産技術会議事務局, 東京, 88pp.
53) 小芦健良（1979）日線虫研誌 9, 75-76.
54) 三枝敏郎（1960）農及園 35, 371-374.
55) 坂本 敏（1986）育種学最近の進歩 27, 121-130.
56) SHIBUYA, M.（1952）Mem. Fac. Agr., Kagoshima Univ. 1, 1-22.
57) 若林敏一（1964）東北農試研究速報 2, 29-34.
58) 山田英一（1980）植物防疫 34, 49-59.
59) 著者不明（1988）現代農業 67(2), 162-166.

[特用作物]

60) 江口恭三・福留信明・前原為矩・山口洋一（1976）葉たばこ研究 73, 56-74.
61) 福留信明・上釜耕二（1982）日線虫研誌 11, 13-18.
62) 稲垣春郎・古山三郎・笠野秀雄（1969）北農 36(2), 60-63.
63) 川島嘉内・酒井 豊（1969）福島農試研報 6, 69-74.
64) 村井高伯・加藤四郎・山田哲也・藤田茂隆（1976）磐田たばこ試報 8, 11-24, pl. 7-8.
65) 村井高伯・山田哲也・大橋雄司・清水圭久（1975）磐田たばこ試報 7, 1-17, 1 pl.
66) 中野善雄（1948）広島農試特報 1, 62-68.
67) 農林水産技術会議事務局（1982）昭和57年農林水産省育成畑作物の新品種（夏作物・園芸作物等） 農林水産技術会議事務局, 東京, 67pp.
68) 野津六兵衛（1941）病虫雑 28, 382-387.
69) 大橋雄司・佐藤昌良・村井高伯（1969）磐田たばこ試報 2, 1-10.
70) 太田朋子・松村清二（1962）育雑 12, 196-197.
71) 角谷直人・外口允孝・福留信明（1985）鹿児島たばこ試報 26, 19-33.
72) 田中 勇（1973）葉たばこ研究 62, 66-72.
73) 樋田幸夫（1986）蚕糸研究 136, 61-69.
74) 樋田幸夫・大島康臣・平田明由（1978）蚕試報 27, 369-396.
75) 湯原 巌（1967）北日本病虫研報 18, 123.

[果菜類]

76) 藤井健雄（1964）農耕と園芸別冊 疏菜の新品種 3 誠文堂新光社, 東京, 217pp.
77) 藤井健雄（1966）農耕と園芸別冊 疏菜の新品種 4 誠文堂新光社, 東京, 202pp.
78) 藤井健雄（1971）農耕と園芸別冊 疏菜の新品種 5 誠文堂新光社, 東京, 156pp.
79) 藤井健雄（1974）農耕と園芸別冊 疏菜の新品種 6 誠文堂新光社, 東京, 188pp.
80) 藤井健雄（1978）農耕と園芸別冊 疏菜の新品種 7 誠文堂新光社, 東京, 173pp.
81) 藤井健雄（1981）農耕と園芸別冊 疏菜の新品種 8 誠文堂新光社, 東京, 187pp.
82) 藤井健雄（1985）農耕と園芸別冊 疏菜の新品種 9 誠文堂新光社, 東京, 238pp.

83) 藤井健雄（1988）農耕と園芸別冊　疏菜の新品種　10 誠文堂新光社，東京，239pp.
84) 萩谷俊一・宇田川雄二（1984）関東病虫研報　31, 180-182.
85) 五十嵐　勇（1986）育種学最近の進歩　27, 111-120.
86) 小菅悦夫・飯島　勉・井田昭典（1977）東京農試研報 10, 3-29.
87) 村松安男（1976）農業技術研究　30, 47-50.
88) 中川卓郎（1980）京都農研研報　9, 9-18.
89) 二宮敬治・鈴木当治（1957）農及園　32, 1038-1042.
90) 西山喜一・高橋登美雄（1971）熱帯農業　15, 169-173.
91) 篠田徹郎（1989）農及園　64, 212-216.
92) 山川邦夫（1978）野菜/抵抗性品種とその利用. 全国農村教育協会，東京，136pp.
93) 葭原敏夫（1981）九病虫研会報　27, 96-98.
[その他の野菜類]
94) 藤井健雄（1959）農耕と園芸別冊　疏菜の新品種　1 誠文堂新光社，東京，227pp.
95) 藤井健雄（1960）農耕と園芸別冊　疏菜の新品種　2 誠文堂新光社，東京，149pp.
96) 萩谷俊一・小川　勝(1990)関東病虫研報　37, 243-244.
97) 山田英一（1989）平成元年度野菜病害虫防除研究会シンポジウム講要　15-29.
[果樹]
98) 引地直至（1968）福島園試研報　1, 63-73.
99) KAWASE, K.（1972）Bull. Hort. Res. Sta., Japan D7, 1-11.
100) 河瀬憲次・松尾　平（1968）九州農業研究　30, 179-180.
101) 山口正己・吉田雅夫（1983）園芸学会昭58春季大会講要　54-55.
102) 山口正己・吉田雅夫（1984）園芸学会昭59春季大会講要　152-153.
103) YOKOO, T. & TOMIO, T.（1967）Agr. Bull. Saga Univ. 24, 83-91.
104) 吉田雅夫（1983）育種学最近の進歩　24, 80-89.
[マメ科飼料作物]
105) 高倉重義（1984）北日本病虫研報　35, 180-181.
106) 湯原　嶽（1966）北日本病虫研報　17, 98.
107) 湯原　嶽（1977）21回応動昆大会講要　41.
[花卉]
108) 林　勇（1976）神奈川園試報　23, 54-63.
109) 中込暉雄・加藤喜重郎（1977）関西病虫研報　19, 139.
110) 大川　清（1977）農及園　52, 66-70.
111) OHKAWA, K. & SAIGUSA, T.（1981）Hort Sci. 16, 559-560.
112) 滝元清透（1952）植物防疫　6, 182-184.

線虫防除剤一覧表*
(現行登録薬剤)

1．燻蒸剤

[薬剤名] [商品名] 有効成分名・含量	適用線虫	適用作物	施用量／10a	使用時期	処理方法
[クロルピクリン燻蒸剤] [クロルピクリン] クロルピクリン‥‥99%、99.5%	センチュウ類	アブラナ科野菜・ウリ類・トマト・ピーマン・イチゴ・ナス・ホウレンソウ・レタス・セルリー・アスパラガス・ニンジン・ゴボウ・ネギ・タマネギ・陸稲・麦類・豆類・トウモロコシ・バレイショ・カンショ・サトイモ・ヤマノイモ・コンニャク・アマ・テンサイ・タバコ・カーネーション・キク	1穴あたり 3～5 ml	作付前 (地温15℃以上)	30×30cm 千鳥間隔 注入
[クロルピクリン燻蒸剤] [ドジョウピクリン・ドロクロール] クロルピクリン‥‥80%	センチュウ類	アブラナ科野菜・ウリ類・トマト・ピーマン・イチゴ・ナス・ホウレンソウ・レタス・セルリー・アスパラガス・ニンジン・ゴボウ・陸稲・麦類・豆類・トウモロコシ・バレイショ・カンショ・サトイモ・ヤマノイモ・コンニャク・アマ・テンサイ・タバコ・カーネーション・キク	1穴あたり 3～6 ml 1穴あたり 2～3 ml		
[DCIP乳剤] [ネマモール乳剤] ジクロルジイソプロピルエーテル‥‥80%	ネコブセンチュウ	ナス	20～30l	作付前	注入
		ハクサイ・トマト・スイカ・キュウリ	5～10l		
	ネコブセンチュウ ピンセンチュウ	クワ	5～10l 300倍以上希釈	生育中	灌注
	チャネグサレセンチュウ カナヤサヤワセンチュウ	チャ	5～10l 300倍以上希釈	9～4月	
[DCIP粒剤] [ネマモール粒剤] ジクロルデイソプロピルエーテル‥‥20%	ネコブセンチュウ	レタス			
[ネマモール粒剤30] ジクロルジイソプロピルエーテル‥‥30%	ネコブセンチュウ	キュウリ・カンショ ハクサイ	30kg	作付前	土壌混和
		タバコ	15～25kg		
			15kg	生育中	株間の土壌混和
	ネグサレセンチュウ	クワ	30kg		
		チャ	30kg		
	ネコブセンチュウ ネグサレセッチュウ	セルリー・スイカ・カーネーション	30kg	作付前	土壌混和

＊　1992年8月現在、作成　大羽克明・中園和年

[薬剤名] [商品名] 有効成分名・含量	適用線虫	適用作物	施用量／10a	使用時期	処理方法
[D-D剤] [D-D] 1,3—ジクロルプロペン……55%	ネコブセンチュウ	ニンジン・ゴボウ・キュウリ・スイカ・カボチャ・メロン・シロウリ・マクワウリ・ハクサイ・キャベツ・ダイコン・カブ・ナス・トマト・ピーマン・タバコ・バレイショ・ホウレンソウ・カンショ・コンニャク・ヤマノイモ・ダイズ	20～30l	作付前 (地温5℃以上)	注入
	ネコブセンチュウ ネグサレセンチュウ イシュクセンチュウ	ラッカセイ・陸稲			
	イシュクセンチュウ ネグサレセンチュウ	スギ苗			
[D-D剤] [DC油剤・D-D92・テロン92] 1,3—ジクロルプロペン……92% (DC錠剤：1、3ジクロルプロペン70%もあるがここでは割愛)	ネコブセンチュウ ネグサレセンチュウ	ニンジン・ダイコン・カブ・ゴボウ・キュウリ・スイカ・カボチャ・メロン・シロウリ・ナス・トマト・ピーマン・ハクサイ・テンサイ・ホウレンソウ・カンショ・ヤマノイモ・ラッカセイ・コンニャク・イチゴ・レタス・キク・ショウガ・コマツナ	15～20l	作付前	注入
		タバコ	4～6l	作付前	注入
	ネグサレセンチュウ イシュクセンチュウ	スギ苗 ヒノキ	15～20l		
	ジャガイモシストセンチュウ ダイズシストセンチュウ	バレイショ ダイズ	30～40l 20l		
[クロールピクリン・D-D油剤] [ネマクロペン油剤] クロルピクリン50%＋1,3-ジクロルプロペン25%	ネコブセンチュウ ネグサレセンチュウ	タバコ コンニャク・ゴボウ・ヤマノイモ・キュウリ・ニンジン・キク	5～10l 20～30l	作付前	注入
[クロルピクリン・DCIP油剤] [ルーテクト油剤] クロルピクリン25%＋ジクロルジイソプロピルエーテル70%	ネコブセンチュウ	サトイモ・キュウリ・ナス・トマト	20～30l	作付前	注入
	ネグサレセンチュウ	キク			
[メチルイソチオシアネート油剤] [トラペックサイド油剤、同30] メチルイソチオシアネート……20%	ネコブセンチュウ	タバコ	30～40l	播種または植付21日前	注入
	センチュウ類	キュウリ ダイコン	 20～40l		
メチルイソチオシアネート……30%	ネコブセンチュウ	キュウリ	2～5 ml／穴	植付前	注入
[メチルイソチオシアネート・D-D油剤] [ディ・トラペックス] メチルイソチオシアネート20%＋1,3—ジクロルプロペン40%	センチュウ類	トマト・ナス・キュウリ・ニンジン・ダイコン・ヤマノイモ・タバコ・コンニャク・チャ	20～30l	播種または植付21日前	注入
	同(ハガレセンチュウを除く)	キク			

[薬剤名] [商品名] 有効成分名・含量	適用線虫	適用作物	施用量／10a	使用時期	処理方法
[メチルイソチオシアネート・DCIP粒剤] [ネマレート粒剤] メチルイソチオシアネート10%＋ジクロルジイソプロピルエーテル20%	ネコブセンチュウ	キュウリ・ナス・スイカ・トマト・タバコ	20～40kg	作付前	土壌混和
	ネグサレセンチュウ	キク			
[カーバム剤] [NCS] N-メチルジチオカルバミン酸アンモニウム……50%	ネグサレセンチュウ	キク	原液3～5 ml／1穴	植付前	注入
		スギ	原液3 ml又は2倍液5 ml／1穴		
	マツノザイセンチュウ	マツ（伐倒木）			燻蒸
[ダゾメット粉粒剤] [バスアミド微粒剤] [ガスタード、ソイルボン] ダゾメット……95%	ネコブセンチュウ ネグサレセンチュウ センチュウ類	ナス・トマト・ニンジン・ダイコン・キク・ツツジ・タバコ・キク	20～30kg 10～20kg 5～10kg	播種又は定植21日前 播種又は植付前 秋期 春期植付前	土壌混和
ダゾメット……98%	ネグサレセンチュウ				
[クロルピクリン・臭化メチル剤] [サイロン] 臭化メチル14%＋クロルピクリン32%	ネコブセンチュウ	タバコ	5～10l	春期	注入、被覆
		メロン・ニンジン	30～50l	播種または定植前	
	ネグサレセンチュウ	キク			
[臭化メチル燻蒸剤] [サンヒューム・アサヒヒューム・カヤヒューム・クノヒューム・ニチヒューム] 臭化メチル……98.5%	イネシストセンチュウ センチュウ類	イネ	200～400g/m²	植付前	床土燻蒸
		ウリ類・アブラナ科野菜・レタス・トマト・ピーマン・ナス・イチゴ・バレイショ・カンショ・サトイモ・ヤマノイモ・ショウガ・コンニャク・豆類・タバコ・花弁類・林木苗	5 g/m²		被覆下 露地燻蒸

2．非燻蒸剤

[薬剤名] [商品名] 有効成分名・含量	適用線虫	適用作物	施用量／10a	使用時期	処理方法
[ベノミル水和剤] [ベンレート水和剤] ベノミル……50%	イネシンガレセンチュウ	イネ（種子消毒）	30倍	播種前（浸種前または浸種後）	10分間浸漬
			乾燥種籾重量の0.5～1%		種子粉衣
[カルボスルファン粒剤] [アドバンテージ粒剤] カルボスルファン5%	ネグサレセンチュウ	イチゴ キク	10～20kg	植付時	土壌混和
[ベンフラカルブ剤] [オンコル粒剤5] ベンフラカルブ……5%	ネグサレセンチュウ	イチゴ	6～9 kg	植付時	土壌混和

[薬剤名] [商品名] 有効成分名・含量	適用線虫	適用作物	施用量／10a	使用時期	処理方法
[カルタップ水溶剤] [パダン水溶剤、同錠剤] カルタップ‥‥50%	ネグサレセンチュウ イネシンガレセンチュウ	サトイモ	200～500倍	植付前30分間種芋浸漬	
		イネ	1,000～2,000倍	浸種前24時間籾浸漬	
			500倍	浸種前6～12時間籾浸漬	
[ダイアジノン粒剤] [ダイアジノン粒剤3] ダイアジノン‥‥3% [ダイアジノン粒剤5] ダイアジノン‥‥5% [ダイアジノン粉粒剤] [ダイアジノン微粒剤F] ダイアジノン‥‥3%	イネシンガレセンチュウ	イネ	6～9kg	播種および発芽時	
		イネ（育苗箱）	150～200g/箱	移植前日	
		イネ（本田）	4～7kg	播種および発芽時	
		イネ（苗代）	3～4kg	播種および発芽時	
[DEP水溶剤] [ディプテレックス水溶剤80] ジメチル-2,2,2-トリクロル-1-ヒドロキシエチルホスホネート（DEP）‥‥80% [DEP乳剤] [ディプテレックス乳剤] DEP……50%	イチゴメセンチュウ	イチゴ	400～500倍	収穫30日前まで	散布
	イチゴメセンチュウ	イチゴ	500倍	収穫30日前まで	散布
[ホスチアゼート粒剤] [ネマトリン粒剤] ホスチアゼート‥‥1%	ネコブセンチュウ	キュウリ	20～30kg	播種前または定植前	全面処理土壌混和
		トマト・ナス		定植前	
		タバコ	30～40kg	定植30日前	作条混和
[メソミル剤] [ランネート45水和剤] メソミル‥‥45% [メソミル剤] [ランネート微粒剤F] メソミル‥‥1.5%	イチゴメセンチュウ イチゴセンチュウ	イチゴ	1,000倍	仮植床および定植後生育初期	散布
	イチゴセンチュウ	ユリ（鱗茎）	1,000倍	植付前	浸漬30分間
	ネグサレセンチュウ	イチゴ	1,000～2,000倍 1～2 l／m²	移植活着後	
	キタネコブセンチュウ	ニンジン（北海道）	20～30kg	播種前	
[MEP乳剤] [スミチオン乳剤] MEP‥‥3%	イネシンガレセンチュウ	イネ（種子消毒）	1,000倍	播種前	6～24時間浸漬
			100倍	播種前	種籾に吹付け
		イネ（箱育苗）	1,000倍	硬化期～移植前日	500ml/箱散布
[MPP乳剤] [バイジット乳剤] MPP‥‥50% [MPP粉剤] [MPP粉剤] MPP‥‥3%	イネシンガレセンチュウ	イネ	1,000倍	播種前	種籾浸漬
			種子重量の5～10% 1～2kg／a	播種時	湿籾粉衣 播種床散布

［薬剤名］［商品名］ 有効成分名・含量	適用線虫	適用作物	施用量／10a	使用時期	処理方法
［オキサミル剤］ ［バイデート粒剤1］ オキサミル‥‥1％	ネコブセンチュウ ネグサレセンチュウ ジャガイモシストセンチュウ*	キュウリ・スイカ・トマト・キク・タバコ・バレイショ・カンショ・ニンジン・ダイコン・レタス・ゴボウ・ヤマゴボウ・バレイショ*	20～40kg	播種前または定植前	土壌混和
［ピラクロホス粒剤］ ［ボルテージ粒剤6］ ピラクロホス‥‥6％	ネコブセンチュウ ネグサレセンチュウ	キュウリ・トマト ダイコン	30～40kg 40kg	播種又は定植前 播種前	全面散布土壌混和 植溝土壌混和
石灰窒素 カルシウムシアナミド‥‥ 40％～60％	センチュウ類	カンショ・バレイショ・ヤマノイモ・サトイモ・ゴボウ・セルリー・レタス・ホウレンソウ・豆類・ウリ類・トマト・ナス・ピーマン・マブラナ科野菜	50～100kg	作付前	土壌混和
［チオシクラム水和剤］ ［エビセクト水和剤］ 5-ジメチルアミノ1,2,3トリチアンシュウ酸塩…50％	イネシンガレセンチュウ	イネ	1,000～2,000倍	浸種前	種籾浸漬
［チウラム・ベノミル剤］ ［ベンレートT水和剤］ ［ベンレートTコート］ チウラム20％＋ベノミル20％	イネシンガレセンチュウ	イネ（種子消毒）	20倍（10分） 200倍（24～48時間）	浸種前	浸漬
			乾燥種籾重量の0.5～1％	播種前	種子粉衣（湿粉衣）
	イモグサレセンチュウ	ニンニク	種球重量の1％	植付前	種球粉衣（湿粉衣）
［チウラム・チオファネートメチル水和剤］［ホーマイ水和剤］チオファネートメチル50％＋チウラム30％	イネシンガレセンチュウ	イネ（種子消毒）	乾燥種籾重量の1％	浸種前	種子粉衣（湿粉衣）
［塩酸レバミソール剤］ ［センチュリー］ 塩酸レバミソール‥‥4％	マツノザイセンチュウ	マツ	100ml/樹（胸高直径5cm）～	マツノマダラカミキリ成虫発生3ヵ月前	樹幹注入
［メスルフェンホス油剤］ ［ネマノーン］ メスルフェンホス‥‥50％	マツノザイセンチュウ	マツ	50ml/樹（胸高直径10cm以下）～	マツノマダラカミキリ成虫発生3ヵ月前	樹幹注入
［酒石酸モランテル液］ ［グリーンガード］ 酒石酸モランテル‥‥8％	マツノザイセンチュウ	マツ	110ml/樹（胸高直径6～10cm）～	マツノマダラカミキリ成虫発生3ヵ月前	樹幹注入

3．誘引剤

[薬剤名] [商品名] 有効成分名・含量	適用害虫	適用作物	施用量／10a	使用時期	処理方法
[安息香酸・オイゲノール油剤] [ホドロン] 安息香酸23%＋オイゲノール9%	マツノマダラカミキリ（マツノザイセンチュウ）等	マツ	1 l または140ml入り容器10個（後者は10～15日で更新）	4～9月	容器の蓋を開け、所定の誘引器に設置、カミキリ用殺虫剤の併用可

4．生物農薬

[薬剤名] [商品名] 有効成分名・含量	適用線虫	適用作物	施用量／10a	使用時期	処理方法
[モナクロスポリウム・フィマトパガム剤] [ネマヒトン] モナクロスポリウム・フィマパトガム菌-10^4/g含有	サツマイモネコブセンチュウ	タバコ	慣行肥土3に対し本剤1混合	育苗培土調製時	混合

出典：農薬適用一覧表　日本植物防疫協会編（1992年版）、農薬ハンドブック　日本植物防疫協会編（1992年版）、クミアイ農薬総覧'92　全農編、各社農薬ガイド。

線 虫 名 索 引

Acanthonchus (*Acanthonchus*) *setoi* 65
A. (*Seuratiella*) *tridentatus* 65
Acanthopharynx japonicus 65
Acrobeles complexus 100
Adenophorea 65, 100, 101
Afenestrata 25
Agamermis unka (ウンカシヘンチュウ) 4
Aglenchus 20-22
A. ainakamurae 22
Allantonematidae 19
Allotrichodorus 55, 60, 61
Allotylenchus 20
アメリカオオハリセンチュウ (*Xiphinema americanum*) 79, 327
Amphimermis zuimushi (ズイムシシヘンチュウ) 4
Ancylostoma 103
Angiostrongylus cantonensis 103
Anguillula marioni (ネコブセンチュウ) 29
Anguillula radicicola (ネコブセンチュウ) 29
Anguillulinidae 48
Anguina 20
A. agrostis (ベントグラスセンチュウ) 100
A. tritici (コムギツブセンチュウ) 85, 100, 323
Anguinidae 20
Anguininae 19, 20
アングイルラ・トリチシイ (コムギツブセンチュウ) 3
Antarctenchus 20
Anticoma elegans 66
A. trichura 66
Anticomidae 66
Aphelenchina 19
Aphelenchoides (ハセンチュウ、ハガレセンチュウ) 79, 82, 88, 179, 182, 255, 263, 308, 311, 322, 334, 336
A. besseyi (イネシンガレセンチュウ) 85, 164, 263, 308, 310, 316, 322, 323, 326, 327
A. fragariae (イチゴセンチュウ) 177, 189, 308, 310, 311, 318, 322, 323, 326, 327
A. lilium 323
A. olesistus (イチゴセンチュウ) 177
A. oryzae (イネシンガレセンチュウ) 164
A. ritzemabosi (ハガレセンチュウ) 178, 189, 311, 323, 326, 327
Aphelenchoididae 331
Aphelenchoidinae 202
Aphelenchus 19, 105, 182, 336
A. avenae (ニセネグサレセンチュウ) 72, 73, 104, 227, 317
Aporcelaimus 103
Araeolaimus elegans 66
アレナリアネコブセンチュウ (*Meloidogyne arenaria*) 30-34, 37, 38, 83, 142, 254, 302, 314, 330, 331, 335, 341, 342, 344, 345
Ascaris (カイチュウ) 100, 101, 105
A. galli 103
Atalodera 25
Ataloderini 25
Atetylenchus 20
Atlantodorus 60, 61
Atrochromadora parva 64, 65
Atylenchidae 20
Atylenchinae 20
Atylenchus 19, 20

バナナネモグリセンチュウ (*Radopholus similis*) 15, 85, 192
Bakernema 51
Basiria 20, 23
Basirienchus 20
Basiriinae 20
Basirioides 20
Bellodera 25
Belonolaimus longicaudatus 77, 193
ベントグラスセンチュウ (*Anguina agrostis*) 78
Bladicephalanema 51, 53
Boleodorinae 20
Boleodorus 20
Bursadera 24
Bursaphelenchus 7, 308
B. lignicolus (マツノザイセンチュウ) 202
B. mucronatus (ニセマツノザイセンチュウ) 85, 203
B. xylophilus (マツノザイセンチュウ) 83, 85, 201, 308, 322, 323, 336
ブルサフェレンクス (*Bursaphelenchus*) 336

Caconema (ネコブセンチュウ) 29
Cacopaurus 51
Cactodera 25
C. cacti (サボテンシストセンチュウ) 24
Caenorhabditis 79, 102, 105, 250
C. biggsae 100, 104, 115
C. elegans 7, 38, 100, 101, 103, 104, 106-113, 114-117
Californidorus 56
Caloosia 51
Cambellenchus 20
Camelodera 25
Cephalenchus 19-23
C. hexalineatus 22
C. leptus daisuce 22
C. leptus leptus 22
C. nemoralis 22
C. planus 22
C. potamophilus 22
Cephalobus 73
Chaetosoma 64
チャネグサレセンチュウ (*Pratylenchus loosi*) 6, 43, 193, 299, 307, 311, 318, 319, 326, 327, 331, 332, 335, 348
チャピンセンチュウ (*Paratylenchus curvitatus*) 311
Chromadora brevipapillata 65
C. brevipapillata japonica 65
C. heterostomata 65
C. macrolaimoides 65
C. nudicapitata 65
C. yamadai 65
Chromadorella filiformis 65
Chromadorida 65, 67
Chromadoridae 65
Chromadorina inversa 65
Chromadoropsis parva 64
Cobbia trefusiaeformis 66
Conilia monospiculata 66
Controtylenchus 225
Coslenchus 20-23
C. costatus 22
C. japonicus 22
Criconema (ワセンチュウ、トゲワセンチュウ) 48, 49, 51, 52, 182, 193, 323, 327, 335
C. aberrans 49
C. jaejuense 49
C. komabaensis 53
C. longulum 49
C. mutabilis 182-184
C. oryxae 49
C. palliatum 49
C. serratum 49
C. yakushimense 182-184

Criconematidae 48-54
Criconematinae 48, 51, 52
Criconematoidea 19
Criconemella 48, 51, 53, 182
C. komabaensis 49
C. macrodora 49
C. sphaerocephala 183
C. xenoplax 182, 183, 195, 263
Criconemoides (ワセンチュウ) 48, 51, 82, 301, 319, 322, 323, 335
C. morgensis 51
Crossonema 48, 49, 51-54
C. dryum 182
Cryphodera 24, 25, 182, 183, 323
Cryphoderini 25
Cucullitylenchus 20
Cyatholaimidae 65
Cynipanguina 20

Dactylotylenchinae 19
ダイズシストセンチュウ (*Heterodera glycines*) グラビア, 3, 4, 7, 8, 15, 24, 25-27, 82, 84, 93-98, 125-128, 169, 258, 259, 270, 277-281, 297, 298, 301, 302, 308, 313, 327, 330-332, 341-343, 349
DD-136 7
Deladenus silicidicola 225
Desmodora (*Croconema*) *mammillatum* 65
D. (*Desmodora*) *scaldensis* 65
Desmodoridae 65
Dichromadora amphidiscoides 65
Dicriconema 64
D. tenue 64, 65
Diphtherophorina 55
Diplogasteridae 225
Diplogasterinae 19
Diplopeltidae 66
Diptenchus 20
Dirofilaria 105
D. immitis 104
Discocrionemella 49, 51
Discotylenchus 20
Ditylenchinae 19
Ditylenchus (クキセンチュウ) 21, 29, 82, 182, 263, 323, 335
D. anchilispomosus 195
D. destructor (イモグサレセンチュウ) 85, 172, 263, 314, 318, 323
D. dipsaci (ナミクキセンチュウ) 82, 172, 263, 318, 323
D. myceliophagus (キノコセンチュウ) 172
Dolichodera 25
ドリライムス目 (Dorylaimida) 55-63
Dorylaimida 55-63, 74, 88, 235
Dorylaimidae 55
Dorylaimoidea 55
Dorylaimus 48, 55, 186
D. elongatus 55
D. giardi 52
D. primitivus 59
D. stagnalis 55
Dracograllus filipjevi 65
Draconema cephalatum 65
D. japonicum 66
D. gerlachi 65
Draconematidae 65
Draconematoidea 64
Duosulcinae 20
Duosulcius 20
Duotylenchus 20

Ecphyadophora 20, 22, 23
Ecphyadophoridae 20
Ecphyadophorinae 20, 21
Ecphyadophoroides 20, 23
Ekphymatodera 25
Enchelidiidae 67
Enchodorella 56
Enchodorus 56
Enoplida 66, 67
Enoplidae 66
Enoplus anisospiculus 66
E. michaelseni 66
Epicarinema 19, 20
Epicharinematinae 20
Eubostrichus guernei 48
Euchromadora amokurae 64
E. archaica 64
E. ezoensis 64
E. tokiokai 65
Eudorylaimus 55
Eurystomina indica 67
E. ophthalmophora 64, 67
E. ornatum 64
E. pareurylaima 67
E. parva 67
E. setosa 67
Eutylenchinae 20
Eutylenchus 20

Filenchus 20-23
F. cylindricus 22
F. discrepans 22
F. dilissimus 22
F. helenae 22
F. japonicus 22
F. misellus 22
F. nakasonoi 22
F. pseudospicatus 22
F. quartus 22
F. takachihoensis 22
F. thornei グラビア, 22
F. vulgaris 22
フクロセンチュウ (ミカンネセンチュウ) 167, 335

Globodera (シストセンチュウ) 25, 26, 263, 264
G. hypolysi (ヨモギシストセンチュウ) 24
G. pallida (ジャガイモシロシストセンチュウ) 25-27, 82, 236, 264
G. rostochiensis (ジャガイモシストセンチュウ) 7, 24-27, 82, 121, 239, 241, 264, 272, 286
G. tabacum 239
ゴールデンネマトーダ (ジャガイモシストセンチュウ) 121
Gordius 3
Gracilancea 20
Gracilacus 51, 102, 182
G. sarissus 323
G. yokooi 182, 183
Graphonema amokurae 64, 65
G. metuliferum 65
ギョウチュウ (*Oxyuris*) 133

Haemonchus 103
H. contortus 103-105
ハガレセンチュウ (*Aphelenchoides*) 6, 82, 189, 191, 301, 311, 326, 327, 331, 334, 34
Halichoanolaimus robustus 65
ハリガネムシ 3
ハリセンチュウ (*Tylenchus*) 332
ハセンチュウ (*Aphelenchoides*) 88, 188, 189, 255, 322, 336
Helicotylenchus (ラセンセンチュウ) 78, 82, 185, 186, 189, 193, 301, 318, 319, 322, 323, 335
H. dihystera (ナミラセンセンチュウ) 183, 185, 200, 323, 327, 335
H. erythrinae 182, 183, 185
Hemicriconemoides (サヤワセンチュウ) 51, 335
H. brachyurus 49, 335
H. chitwoodi 49, 182, 183
H. kanayaensis 185-187, 311, 319, 327
H. ureshinoensis 186
Hemicycliophora (サヤセンチュウ) 48, 51, 82, 103, 183, 335
H. arenaria 79, 103
Hemicycliophorinae 51, 52

Heterodera（シストセンチュウ） 24-27, 29, 82, 103, 129, 138, 263
H. avenae（ムギシストセンチュウ） 24, 25, 27, 84, 264, 265, 308
H. cacti（サボテンシストセンチュウ） 327
H. carotae 27
H. cruciferae 27
H. elachista（イネシストセンチュウ） 5, 24, 129, 327
H. glycines（ダイズシストセンチュウ） 3, 15, 24-26, 82, 125, 239, 263-265, 308, 323, 327
H. goettingiana 27
H. javanica（ジャワネコブセンチュウ） 29
H. latipons 24, 27
H. leuceilyma 129
H. marioni（ネコブセンチュウ） 5, 29, 30, 133, 181
H. oryzae 79, 129, 310
H. oryzicola 129
H. radicicola（ネコブセンチュウ） 29, 30, 181
H. rostochiensis（ジャガイモシストセンチュウ） 7
H. sacchari 129
H. schachtii（テンサイシストセンチュウ） 27, 125, 129, 239, 264
H. trifolii（クローバーシストセンチュウ） 24, 27
Heteroderidae 24, 331
Heteroderinae 24, 25
Heteroderini 25
Heterorhabditis 224, 229, 230
Heterotylenchus 101
ヒメユミハリセンチュウ（*Paratrichodorus minor, Trichodorus minor*） 199
Hirschmanniella 322, 323
H. imamuri（イマムラネモグリセンチュウ） 4, 21, 159, 160, 310
H. oryzae（イネネモグリセンチュウ） 4, 21, 159, 160, 316, 326, 327
Hoplolaimidae 331
Hoplolaiminae 19, 24
Hoplolaimus（ヤリセンチュウ） 24, 183, 334, 335
H. seinhorsti 239, 335
Hylonema 25
Hypsoperine 30

イチゴメセンチュウ（*Nothotylenchus acris*, メセンチュウ） 179, 180, 301, 310, 311, 318, 322, 327, 331, 332, 341, 343, 351
イチゴセンチュウ（*Aphelenchoides fragariae*） 6, 166, 177, 178, 180, 189, 297, 299, 301, 308, 310, 318, 322, 324, 326, 327, 351
イマムラネモグリセンチュウ（*Hirschmanniella imamuri*） 6, 159, 297, 310, 331
Imphalenchus 20
イモグサレセンチュウ（*Ditylenchus destructor*）グラビア, 85, 172-175, 249, 297, 298, 304, 314, 318, 330, 332, 352
イネネモグリセンチュウ（*Hirschmanniella oryzae, Tylenchus apapillatus, T. gracilis, Radopholus oryzae*） 4, 15, 21, 159-163, 297, 301, 310, 313, 316, 322, 326-328, 331, 334
イネシンガレセンチュウ（*Aphelenchoides besseyi, A. oryzae*, シンガレセンチュウ） 4, 6, 78, 80, 85, 162, 164-166, 179, 249, 297, 301, 308, 310, 313, 316, 322, 324, 326, 327, 330, 331, 333, 334, 341, 343, 350-352
イネシストセンチュウ（*Heterodera elachista*, オカボシストセンチュウ） 5, 6, 24, 129-132, 269, 301, 327, 331, 341, 350
Iota 48
Irantylenchus 20
Ironidae 66
イシュクセンチュウ（*Tylenchorhynchus, Merlinius, Paratrophurus*） 6, 78, 200, 241, 293, 301, 308, 319, 322, 334, 335-337, 349

ジャガイモコンリュウセンチュウ（キタネコブセンチュウ） 30, 138
ジャガイモシロシストセンチュウ（*Globodera pallida*） 25, 272, 275
ジャガイモシストセンチュウ（ゴールデンネマ, *Globodera rostochiensis, Heterodera rostochiensis*）グラビア, 7, 24, 26, 78, 82-84, 93-96, 98, 121-124, 125, 126, 241, 247, 272-276, 286-289, 297, 298, 341, 342, 349, 352
ジャワネコブセンチュウ（*Meloidogyne javanica, Heterodera javanica*）グラビア, 5, 30-34, 37, 38, 79, 80, 83, 94, 138, 188, 191, 200, 240, 254, 259, 269, 302, 306, 313, 314, 317, 330-332, 334, 335, 341, 342, 344, 345
カイチュウ（*Ascaris*） 104
カナヤサヤワセンチュウ（*Hemicriconemoides kanayaensis, H. ureshinoensis*） 311, 319, 327, 348
カンキツネモグリセンチュウ（*Radopholus citrophilus*） 82, 85, 192
キクハガレセンチュウ（*Aphelenchoides ritzemabosi*） 345
キクネグサレセンチュウ（*Pratylenchus fallax*） 45, 47, 149, 311, 318, 319
キノコセンチュウ（*Ditylenchus myceliophagus*） 172-175
キタネグサレセンチュウ（*Pratylenchus penetrans*）グラビア, 6, 7, 44, 78, 80, 83, 148-151, 189, 198, 199, 239-240, 253-256, 259, 260, 290-294, 297-299, 303, 304, 307, 308, 311, 313, 314, 317, 319, 322, 326, 327, 330-332, 341, 343, 345
キタネコブセンチュウ（*Meloidogyne hapla*, ジャガイモコンリュウセンチュウ） 5, 30-34, 37, 38, 79, 138-141, 188, 240, 241, 254, 263, 297, 298, 302, 306, 307, 310, 313, 314, 317, 318, 326, 327, 330, 331, 341, 343-345, 351
コーヒーネコブセンチュウ（*Meloidogyne exigua*） 16
根瘤(こんりゅう)線虫（*Meloidogyne*） 30
コムギツブセンチュウ（*Anguina tritici*, アングイルラ・トリチシイ） 3, 78, 80, 85, 310, 341, 343
クキセンチュウ（*Ditylenchus*） 172-176, 319, 335
クローバーシストセンチュウ（*Heterodera trifolii*） 24, 297, 341, 343, 345
クルミネグサレセンチュウ（*Pratylenchus vulnus*） 6, 16, 44, 155-158, 198, 254, 290, 299, 304, 307, 308, 311, 314, 317, 326-328, 330-332, 341, 345
クシダネマ（*Steinernema kushidai*） 228-231

Lelenchus 20-23
L. leptosoma 22
Leptolaimidae 66
Leptosomatidae 66
Leptosomatum abyssale 59, 66
Linhomoeidae 66
Lobocriconema 49, 52
Longidorella 56
Longidoridae 55-57

Longidorinae 55
Longidorini 56
Longidoroides 56
Longidorus 55-59, 182, 194, 235, 236
L. attenuatus 236
L. elongatus 236, 237
L. macrosoma 237
L. martini 59, 181-183, 235

Macrocriconema 49, 53
Macroposthonia 48, 51
M. xenoplax 182
Macrotrophurus 20
マキバネグサレセンチュウ (*Pratylenchus gotohi*) 43
Malenchus 19, 20, 22, 23
マルセンチュウ (*Sphaeronema*) 51
マツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus, B. lignicola*) グラビア, 6-8, 16, 83, 85, 102, 197, 201-219, 249, 250, 263, 308, 314, 319, 322, 324, 331, 332, 334, 336, 337, 341, 345, 352, 353
Meloidodera 24, 25, 182
Meloidoderini 25
Meloidoderita 51
Meloidogyne (ネコブセンチュウ) 3, 5, 24, 27, 29-37, 82, 103, 133, 185, 193, 194, 239, 253, 263, 264, 267, 306, 318, 322, 323, 335
M. acrita (サツマイモネコブセンチュウ) 30
M. arenaria (アレナリアネコブセンチュウ) 30, 32, 83, 142, 143, 181-184, 194, 195, 264, 323, 335
M. brevicauda 186
M. camelliae (ツバキネコブセンチュウ) 31, 32, 83, 307
M. chitwoodi 34, 37, 38
M. elegans 30
M. entrerolobii 35
M. exigua (コーヒーネコブセンチュウ) 16, 29, 34
M. grahami 30
M. graminicola 34
M. graminis (シバネコブセンチュウ) 30-32, 37, 83
M. hapla (キタネコブセンチュウ) 5, 29, 32, 138, 143, 181-183, 186, 194, 195, 239, 306, 310, 317, 318, 323, 326, 327
M. hispanica 30
M. incognita (サツマイモネコブセンチュウ) 5, 11, 32, 83, 133, 142, 143, 181-183, 185, 186, 194, 195, 200, 239, 240, 253, 263, 264, 282, 306, 310, 311, 316, 322, 323, 326, 334, 335
M. incognita acrita (サツマイモネコブセンチュウ) 5, 133
M. incognita var. *acrita* (サツマイモネコブセンチュウ) 30
M. javanica (ジャワネコブセンチュウ) 32, 83, 100, 101, 103, 104, 143, 144, 181, 182, 186, 194, 195, 200, 239, 240, 306, 317, 323, 334, 335
M. mali (リンゴネコブセンチュウ) 31, 32, 142-144, 146, 181-184, 193-195, 200
M. marioni (ネコブセンチュウ) 29
M. maritima 30
M. marylandi 30
M. morocciensis 30
M. naasi 34, 37
M. suginamiensis (スギナミネコブセンチュウ) 3, 31, 32, 181-184
M. thamesi (テムズネコブセンチュウ) 33, 181
M. vialae 29
M. wartellei 30
Meloidogynidae 331
Meloidogyninae 24
Meloinema 24
Merlinius (イシュクセンチュウ) 82
メセンチュウ (イチゴメセンチュウ) 249
Mesocriconema 48
Mesodorylaimus 55
Metachromadora (*Metachromadora*) *itoi* 65
Metoncholaimus filispiculum 67
Meyersia japonica 67
Miculenchus 19, 20
ミカンネセンチュウ (*Tylenchulus semipenetrans*, フクロセンチュウ) 6, 73, 79, 167, 169, 192, 194, 195, 311, 318, 322, 326, 327, 331, 334, 335, 341, 344
ミカンネモグリセンチュウ (*Radopholus similis, R. citrophilus*) 85
ミナミネグサレセンチュウ (*Pratylenchus coffeae*) 6, 43, 150, 152-154, 189, 198, 254, 259, 301, 307, 313, 314, 316, 322, 326, 327, 330, 331, 333-335, 341-345
Mitranema 20
Monhystera disjuncta 66
M. refringens 66
Monhysterida 66, 88
Monhysteridae 66
Monhysterium brevis 64
M. tenuis 64
Mononchida 74
Mononchus (モノンクス) 186
モノンクス グラビア
Monoposthia costata 66
Monoposthiidae 66
Monotrichodorus 55, 60, 61
M. monohystera 61
モロコシネグサレセンチュウ (*Pratylenchus zeae*) 45, 189, 314, 331, 332, 334, 335
ムギネグサレセンチュウ (*Pratylenchus neglectus, P. mynius*) 6, 44, 240, 241, 297, 299, 304, 314
ムギシストセンチュウ (*Heterodera avenae*) 6, 24, 25, 27, 84, 93, 308
Mukazia 20

Nacobbidae 331
Nacobbodera 24
Nocobboderinae 24
Nacobbus 24, 264
ナガハリセンチュウ (*Longidorus*) 194
ナガイモユミハリセンチュウ (*Paratrichodorus porosus, Trichodorus porosus*) 259, 301
ナミイシュクセンチュウ (*Tylenchorhynchus claytoni*) 200, 259, 260, 308, 318-320, 331, 332
ナミクキセンチュウ (*Ditylenchus dipsaci*) 6, 16, 78, 172-175, 318, 324, 327
ナミラセンセンチュウ (*Helicotylenchus dihystera*) グラビア, 78, 336
Nanidorus 60, 61
ネグサレセンチュウ (*Pratylenchus*) 5, 6, 15, 40-47, 72, 73, 77, 78, 83, 93, 149, 154, 155-157, 169, 182, 188-195, 197-200, 239, 241, 253, 255, 256, 258, 265, 267, 293, 297, 299, 301-304, 307, 310, 311, 313, 317, 319, 320, 322-324, 326, 328, 330-334, 336, 337, 341, 343, 344, 348-352
ネコブセンチュウ (*Meloidogyne, Heterodera marioni, H. radicicola*, 根瘤(こんりゅう)線虫,恭菜(とうじさ)線虫) グラビア, 3-6, 8, 10-12, 15, 16, 24, 25, 29-39, 74, 77, 78, 83, 87, 93, 97, 125, 133, 139, 142-144, 146, 154, 167, 169, 170 181-184, 188-191, 193-195, 200, 225, 239, 240, 246, 250, 251, 253, 255, 256, 258-261, 263-265, 2 68, 269, 282-285, 293, 299, 301, 302, 306, 307, 310,

313, 317-320, 322, 324, 326, 328, 330, 332, 333-337, 341-344, 348, 349, 351, 352
ネマトーダ 30
Nematoidea 3
Nematospiroides dubius 101
ネセンチュウ (*Tylenchulus*, 根線虫) 30, 51
Neoaplectana (*Steinernema*) 7
Neochromadora bilineata 65
N. craspedota 65
N. oshoroana 65
Neocrossonema 49
Neoditylenchus 20
Neolobocriconema 49, 53
Neomalenchus 20
Neopsilenchus 20
Neothada 20
Neotylenchidae 331
Nippostrongylus 250
N. brasiliensis 105
ニセフクロセンチュウ (*Rotylenchulus reniformis*) 6, 167-171, 240, 314, 331, 334, 335
ニセマツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus mucronatus*) 8, 16, 85, 203, 211, 212, 215
ニセミナミネグサレセンチュウ (*Pratylenchus pseudocoffeae*) 45
ニセネグサレセンチュウ (*Aphelenchus avenae*) 6, 79, 311, 317, 336, 341, 344
ニセシストセンチュウ (*Cryphodera*) 183
ノコギリネグサレセンチュウ (*Pratylenchus crenatus*) 43, 241, 297, 299, 304, 314
Nordiidae 56
Nothocriconema 48, 52, 182
N. mutabile (*Criconema mutabile*) 182, 184
N. yakushimense (*Criconema yakushimense*) 182, 184
Nothocriconemoides 51
Nothotylenchus acris (イチゴメセンチュウ) 179, 310, 318, 322, 323, 327

Ogma 48, 49, 51-53, 182, 193
O. abies 49
O. brevistylum 49, 182, 183
O. civellae 49
O. coffeae 49, 183
O. decalineatum 49, 183
O. dryum 50, 182, 183
O. gracile 49
O. hirakuraense 49
O. japonicum 49
O. menzeli 49
O. multisquamatum 183
O. octangulare 49
O. octozonale 49
O. querci 49, 182, 183
O. serratum 183
O. trigonolepidum 49
オカボシストセンチュウ (イネシストセンチュウ) 129
Oncholaimidae 66
Oncholaimus dujardini 67
Onchium minutum 66
オオガタハリセンチュウ (*Xiphinema*) 73, 193, 194, 200, 338
オオハリネグサレセンチュウ (*Pratylenchus macrostylus*) 43
オオハリセンチュウ (*Xiphinema*, オオガタハリセンチュウ) 6, 182, 251
Orrina phyllobia 100
Oxyuris (ギョウチュウ) 133
O. incognito (サツマイモネコブセンチュウ) 29
Ottolenchus 20

Panagrellus 102, 105
P. silusiae 101, 103
Paracanthonchus hawaiiensis 65
P. kamui 65
P. macrodon 65
P. perspicuus 65
Paradraconema floridense 66
Paralobocriconema 49, 53
Paralongidorus 56
Paramonohystera (*Leptogastrella*) *paranormandica* 66
P. pellucida 66
Paranguina 20
Paratrichodorus 55, 59-62, 193, 235, 236
P. christiei 239
P. minor (ヒメユミハリセンチュウ) 62, 199, 235
P. porosus (ナガイモユミハリセンチュウ) 60, 62, 182, 183
パラトロフルス (*Paratrophulus*) 335
Paratrophulus (リュウキュウイシュクセンチュウ) 183, 334-337
Paratylenchinae 51
Paratylenchus (ピンセンチュウ) 48, 78, 82, 102, 193, 301, 323, 327, 335
P. aciculus 182
P. curvitatus (チャピンセンチュウ) 185, 186, 311, 319
P. elachistus 182, 183, 323
P. morius 182
P. nanus 104
Pateracephalanema 51, 53
Phocanema 105
P. decipinens 103-105
ピンセンチュウ (*Paratylenchus*, *Gracilacus*) 6, 48, 73, 102, 183, 319, 327, 332, 335, 341, 342, 348
Pleurotylenchinae 20
Pleurotylenchus 20
Polenchus 20
Polygastrophora tenuicollis 67
Pratylenchidae 331
Pratylenchinae 19
Pratylenchus (ネグサレセンチュウ) 40-47, 82, 182, 183, 192-195, 253, 307, 308, 311, 318, 319, 323, 335
P. brachyurus 15, 40, 41, 46, 193, 194, 267, 335, 336
P. convallariae (スズランネグサレセンチュウ) 43, 46, 314
P. coffeae (ミナミネグサレセンチュウ) 41-46, 152, 189, 193, 198, 307, 316, 322, 323, 326, 327, 334-336
P. cerealis 45
P. crenatus (ノコギリネグサレセンチュウ) 41-43, 46, 241
P. fallax (キクネグサレセンチュウ) 45, 47, 149, 318
P. flakkensis 43, 44
P. gibbicaudatus 43, 46
P. gotohi (マキバネグサレセンチュウ) 43, 46
P. loosi (チャネグサレセンチュウ) 43, 46, 185-187, 193, 307, 311, 318, 319, 323, 326, 327, 335
P. macrostylus 40, 43
P. macrostylus japonicus (オオハリネグサレセンチュウ) 41-43, 46
P. mynius (ムギネグサレセンチュウ) 78
P. neglectus (ムギネグサレセンチュウ) 43, 44, 46, 194, 239, 240, 323
P. okinawaensis 44, 46, 335, 336
P. penetrans (キタネグサレセンチュウ) 41, 42, 44-47, 83, 148, 189, 193, 198, 239, 263, 307, 311, 317, 322, 323, 326, 327
P. pratensis 44, 45, 194
P. pratensisobrinus 45
P. pseudopratensis 45
P. scribneri (スクリブナーネグサレセンチュウ) 16, 44, 46, 194, 239, 240, 256

P. thornei (ソーンネグサレセンチュウ) 44, 46, 239
P. vulnus (クルミネグサレセンチュウ) 41, 42, 44-47, 155, 193, 194, 198, 239, 311, 317, 323, 326, 327
P. yamagutii 44-46
P. zeae (モロコシネグサレセンチュウ) 45, 46, 189, 334-336
Pseudaraeolaimus ocellatus 66
Pseudhalenchus 20
Pseudocriconema 49
Pseudoterranova decipinens 104
Psilenchidae 20
Psilenchinae 19, 20
Psilenchus 19-21, 23
P. bilineatus 23
Punctodera 25
Pungentidae 56
Pungentus 56

ラブジチス目 (Rhabditida) 7, 8
Radopholus 53, 186
R. citrophilus (カンキツネモグリセンチュウ) 82, 85, 192, 193
R. oryzae (イネネモグリセンチュウ) 310
R. similis (バナナネモグリセンチュウ,ミカンネモグリセンチュウ) 15, 82, 85, 192
ラセンセンチュウ (*Helicotylenchus, Scutellonema, Rotylenchus*) 6, 73, 88, 183, 200, 319, 322, 331, 334-336
Rhabditida (ラブジチス目) 19, 88, 114
Rhabditidae 68
Rhabditis marina 67
Rhadinaphelenchus cocophilus 83
Rhizonema 25
Rhynchonema amakusanum 66
R. kikuchii 66
リンゴネコブセンチュウ (*Meloidogyne mali*) 30-33, 142-147, 200, 297, 299, 302, 314, 341, 344
Romanomermis culcivorax 100
Rotylenchulus (ニセフクロセンチュウ) 24, 167, 327
R. nicotiana (ニセフクロセンチュウ) 167
R. reniformis (ニセフクロセンチュウ) 101, 167, 189, 239, 240, 334, 335
Rotylenchus (ラセンセンチュウ) 78, 323
R. buxophilus 103
R. pini 200
リュウキュウイシュクセンチュウ (*Paratrophulus*, パラトロフルス) 331, 332, 34-336
サボテンシストセンチュウ (*Cactodera cacti, Heterodera cacti*) 24, 327
Sakia 20
Sarisodera 25
Sarisoderini 25
サツマイモネコブセンチュウ (*Meloidogyne incognita, M. incognita acrita, M. incognita* var. *acrita, M. acrita, Oxyuris incognito*) グラビア, 5, 10-13, 15, 16, 30-34, 37, 38, 77-80, 83, 87-92, 123, 133, 138, 142, 144, 146, 153, 169, 170, 186, 188-191, 200, 240, 241, 253-256, 259, 260, 269, 282-285, 290, 297-299, 301, 306, 307, 310, 313, 314, 317, 322, 326, 327 , 330, 331, 334-336, 341-345, 353
サヤセンチュウ (*Hemicycliophora*) 48, 51, 335
サヤワセンチュウ (*Hemicriconemoides*) 6, 51, 335
Scutellonema (ラセンセンチュウ) 335
S. brachyurum 200
Secernentea 67, 100, 101
Seinura oxura 104
Selachinematidae 65
線虫 3
線形虫類 3, 6
Seriespinula 49
シバネコブセンチュウ (*Meloidogyne graminis*) 32, 83
シンガレセンチュウ (イネシンガレセンチュウ) 308
シストセンチュウ (*Heterodera, Globodera*) グラビア, 3, 6, 24-27, 29, 77, 78, 82, 83, 93-99, 182, 251, 255, 256, 258, 261, 263-265, 267, 268, 298, 308
ソーンネグサレセンチュウ (*Pratylenchus thornei*) 44, 240
Sphaeronema (マルセンチュウ) 51
Sphaerulariinae 19
Spilophorella paradoxa 65
S. tollenifera 65
Steinerdora archaica 64, 65
S. borealis 65
Steinernema (*Neoaplectana*) 216, 223-229
S. bibionis 7, 225
S. carpocapsae 7, 74, 75, 224, 225, 227, 229, 230
S. feltiae 7, 225, 230
S. glaserii 230
S. kushidai (クシダネマ) 7, 224, 228-231
Steinernematidae 225
Strongylus fullebornii 104
スギナミネコブセンチュウ (*Meloidogyne suginamiensis*) グラビア, 31-33
スギユミハリセンチュウ (*Trichodorus cedarus*) 199
スクリブナーネグサレセンチュウ (*Pratylenchus scribneri*) 16, 44, 240, 241, 256
スズランネグサレセンチュウ (*Pratylenchus convallariae*) 43, 314
Sychnotylenchinae 19, 20
Syringolaimus striaticaudatus 66
Syro 53

テムズネコブセンチュウ (*Meloidogyne thamesi*) 33
Tenunemellus 20
テンサイシストセンチュウ (*Heterodera schachtii*) 93, 94, 98, 125, 245
鉄線虫(ハリガネムシ) 3
Terschellingia longicaudata 66
Tetylenchus nicotiana (ニセフクロセンチュウ) 167
ティレンクス科 (Tylenchidae) 19
Thada 20
Thadinae 20
Thalassironus britannicus 66
Thecavermiculatus 25
T. andinus 25
Theristus (*Theristus*) *acer* 66
トゲワセンチュウ (*Ogma, Criconema*) 51, 182, 183, 335
トロフルス (*Trophurus*) 335
恭菜(とうじさ)線虫 (ネコブセンチュウ) 30
Toxacara 100
Trichinella spiralis 101
Trichodoridae 55, 59-62
Trichodoroidea 55
Trichodorus (ユミハリセンチュウ) 55, 59-62, 82, 185, 189, 190, 235, 236, 319, 323, 327, 338
T. aequalis 62
T. cedarus (スギユミハリセンチュウ) 60-62, 199, 323
T. christiei 79
T. minor (ヒメユミハリセンチュウ) 60, 235
T. monohystera 61
T. pachydermus 78

T. porosus (ナガイモユミハリセンチュウ) 182, 313
T. primitivus 59
T. tricaudatus 60, 62
Trichostrongylus 101, 103, 104
T. colubriformis 103
Trophonema 51
Trophotylenchulus 51
Trophurus (トロフルス) 335
ツバキネコブセンチュウ (*Meloidogyne camelliae*) 31-33, 83, 307
Tylenchida 5, 19, 24
Tylenchidae (ティレンクス科) 20, 21
Tylenchina 19-21, 24, 52, 53
Tylenchinae 19, 20
Tylenchocriconema 51
Tylenchocriconematinae 51
Tylenchoidea 19, 20
Tylencholaimidae 56
Tylencholaimus ensiculiferus 55
Tylenchorhynchidae 331
Tylenchorhynchus (イシュクセンチュウ) 78, 82, 183, 308, 322, 323, 335, 337
T. brassicae 335
T. capitatus 239-241
T. claytoni (ナミイシュクセンチュウ) 200, 239, 308, 318, 319
T. martini 335
T. nudus 185, 319, 335
Tylenchulidae 51, 331
Tylenchulinae 51
Tylenchulus (ネセンチュウ) 24, 51, 167, 327
T. semipenetrans (ミカンネセンチュウ) 192, 194, 264, 311, 318, 322, 326, 327, 335
Tylenchus 19-21, 23, 182, 323
T. apapillatus (イネネモグリセンチュウ) 4, 21, 159
T. filiformis 21
T. gracilis (イネネモグリセンチュウ) 21, 159
T. intermedius 21
T. leptosoma 21
Tylodoridae 20
Tylodorinae 19, 20
Tylodorus 20
Tylopharinginae 19
Tylopharynx 19

ウンカシヘンチュウ (*Agamerimis unka*) 4

Variasquamata 52, 182
V. querci 182
Verutini 25
Verutus 25
V. mesoangustus 24
Viscosia carnleyensis 67

ワセンチュウ (*Criconemoides, Criconemella*) 6, 51, 73, 182, 195, 301, 322, 335
ワセンチュウ科 (Criconematidae) 48-54

Xenocriconemella 49
Xiphidorus 56
Xiphinema (オオハリセンチュウ, オオガタハリセンチュウ) 55-58, 182, 182, 193, 194, 235, 236, 301, 323, 327, 338
X. americanum 55, 182, 194, 200, 235, 236, 263, 323, 327
X. arcum 58, 59, 182, 183
X. bakeri 58, 59, 182, 183, 235
X. brasiliense 58, 59
X. chambersi 58, 59
X. diversicaudatum 236, 263
X. elongatus 58, 59
X. incognitum 58, 59, 182, 183
X. index 104, 194, 235, 236
X. insigne 58, 59, 182, 183
X. rivesi 194, 263
X. parthenus 15
X. simillimum 58, 59
X. vittenezi 194
Xiphinematidae 55, 57
Xiphinematinae 56, 57
Xiphinemella 56
Xyalidae 66

ヤリセンチュウ (*Hoplolaimus*) 25, 334-336
ユミハリセンチュウ (*Trichodorus, Paratrichodorus*) 6, 73, 199, 254, 255, 259, 260, 313, 319, 327, 332, 338
ユリセンチュウ (*Aphelenchoides lilium*) 224
ヨモギシストセンチュウ (*Globodera hypolysi*) 24

Zanenchus 20
ズイムシシヘンチュウ (*Amphimermis zuimushi*) 4, 310

植 物 名 索 引

Abies balsamea（バルサムファー）212
アブラガヤ 22, 43
アブラナ 22, 138
アブラナ科 44, 348-350, 352
アフリカンマリーゴールド 169, 253, 254, 292
アギナシ 160
Agrophylon trachycaulum 254
アイリス（球根アイリス） 85, 172-174, 314, 322, 323, 330, 332
アカクローバー（レッドクローバー, クローバー） 133, 139, 140, 175, 341, 343
アカマツ（マツ） グラビア, 198, 201, 210, 212, 214, 215, 217, 341
アカソ 22
アカザ 134, 138
アカザ科 334
アマ 239, 348
アマモ 67
アマリリス 311
アメリカニレ 241
アーモンド 345
Andropogon rhizomatus 192
アネモネ 177
アンスリウム 85, 334
アンズ 144
アオゲイトウ 254
アオキ 22, 236
アレチウリ 307, 342
アウデアーナ 144
アルファルファ（ルーサン） 34, 133, 139, 140, 175, 179, 341
アサ 133
アサガオ 133
アセビ 22
アシ 71
アスパラガス 22, 133, 138, 254, 255, 348
アスター 235
Australen 亜節 214
Avena sterilis 298
A. strigosa 343
アワ 164, 341, 343
アヤメ 177
Azadirachta indica 251
アザミ 22
アズキ 5, 6, 125, 127, 133, 138, 139, 288, 298, 323, 341, 343

バヒアグラス 254
バナナ 22, 43, 85, 133, 336
バラ（*Rosa* spp.） 6, 44, 133, 144, 155, 307, 322, 324, 326, 327, 334, 341, 345
バレイショ（ジャガイモ） 5-7, 22, 248-249, 262, 297, 306, 307, 330, 342, 348-350, 352
バルサムファー 212, 214
ベゴニア 177, 308
ベイズイグラス 254
ベンゲットマツ 16
ベニバナ 254
Beta webbiana 140
ビッグブルーグラス 254
ビールムギ 323
ビート（テンサイ） 179
ビワ 43, 44, 155, 169, 246, 319
ブロッコリー 22, 133, 134
牧草 6, 27, 43, 44, 138, 260
ボタン 6, 133, 178, 179, 322-324
Bromus ciliatus 254
ブドウ 6, 22, 23, 34, 45, 133, 142-145, 155, 192, 194, 195, 236, 246, 269, 315, 322-324
ブッフェルグラス 254
ブナ 22, 23, 71
ブラックスプロース 212
ブルームレス 344

Cajanus cajan 254
Calamagrostis purpurascens 254
Cenchurus fulus 254
C. grahamiana 254
Centrosema pubescens 254
チャ 6, 22, 43, 133, 185-187, 248, 311, 319, 323, 326, 327, 331, 332, 333, 335, 348
チガヤ 43, 44, 45
チモシー 260
チシャ 138
チョウセンヒメユリ 299
チュリップ 23, 172
Crotalaria（クロタラリア） 254
C. incana 254
C. juncea（コブトリソウ） 253, 337
C. lanceolata 254
C. mucronata 254
C. retusa 254
C. spectabilis（クロタラリア・スペクタビリス） 254-256, 337
C. striata 254
Cucumis anguria 344
C. metuliferus 134, 344
Cucurbita ficifolia 342, 344

ダイコン グラビア, 5-7, 22, 41, 43, 133, 134, 148, 149, 169, 248, 253, 258, 259, 290-294, 297, 303, 307, 310, 317, 320, 322-324, 326-328, 330-331, 349-350, 352
ダイオウショウ 202
ダイズ 3, 6, 7, 15, 22, 24, 26, 34, 35, 43, 44, 84, 94, 125-128, 131, 133, 138, 153, 154, 169, 170, 235, 239, 248, 256, 258, 259, 262, 265, 269, 277, 281, 297, 298, 302, 308, 313, 323, 327, 330-333, 335, 341-343, 349
ダケカンバ 200
ダンコウバイ 22
ダリア 133
ダリスグラス 254
Desmodium tortuasum 254
Digitaria exilis 254
D. sanguinaris 254
ドイツスズラン（スズラン） 43, 314
ドラセナ 6

エビスグサ 253
エンバク 22, 27, 84, 130, 154, 298, 299, 341, 343
エンドウ 5, 22, 133, 138-140, 172, 324, 331, 332, 341
エノコログサ 134, 164
Eragostis lehmanniana 254
エゾマツ 198
エゾノギシギシ 138
エゾノコリンゴ 144

フィシフォリア 342, 344
フダンソウ 133
フキ 6, 22, 133, 148, 150, 235, 290, 310, 311, 314
フキユキノシタ 22
フンボルトリリー 178
フランスカイガンショウ 214
フレンチマリーゴールド 169, 254, 292
フサアカシア 200
フユサンゴ 287

ガーベラ 133, 236
ガジュツ 33
ギニアグラス 254, 308, 333, 337
ギシギシ 22, 134
Glycine wightil 254
ゴボウ 6, 44, 45, 47, 83, 133, 138, 139, 148-150, 167, 169, 170, 248, 258, 290, 297, 298, 302, 303, 307,

308, 310, 317, 322, 324, 326, 327, 330-332, 334, 336, 341, 344, 348, 349, 352
ゴムノキ（インドゴムノキ） 178
グラジオラス 133, 236, 311
グレープフルーツ 192
グリーンパニック 254
グロキシニア 311

ハブソウ 254
ハチジョウナ 133, 138
ハギ 45
ハイビスカス 22
ハッカ 6, 138, 239-241, 301, 341, 342
ハコベ 134, 138, 299
ハクサイ 5, 45, 133, 239, 241, 248, 313, 317, 349, 348, 349
ハマダイコン 22
ハマウド 22
ハンノキ 71
ハリギリ 23
ハッサク 22
畑水稲（イネ） 130-132
ヘイオーツ 298, 343
ヒエ 130, 164, 262
ヒマラヤスギ 214
ヒマワリ 133
ヒメジオン 133, 299
ヒメスイバ 138
ヒノキ 7, 155, 197, 198, 214, 319, 322, 323, 349
ヒノナ（カブ） 317
ヒルガオ科 44, 335
ヒサカキ 23
ヒヤシンス 172, 173, 175
ホンダワラ 64
ホソバシケシダ 22
ホテイチク 22
ホウキモロコシ 256, 343
ホウレンソウ 133, 138, 235, 237, 239, 241, 259, 307, 317, 331, 348, 349, 352
ホウセンカ 133, 136, 283, 334
ヒャクニチソウ 133

イチゴ 5, 16, 34, 43, 44, 155-158, 164, 166, 177, 179, 180, 239, 240, 249, 254, 301, 304, 308, 310, 311, 317-319, 322-324, 326, 327, 330-332, 336, 341, 343, 348-351
イチイガシ 22
イチジク 6, 22, 133, 195, 248, 308, 311, 318
イグサ 323, 326-328
イモ類 310, 316, 333
Indigofera hirsuta 253
インドゴムノキ 178
イネ（畑水稲, 水稲, 陸稲） 4, 15, 34, 48, 85, 129-133, 143, 159-163, 164-166, 179, 249, 310, 311, 316, 327, 331, 335, 336, 341, 343, 350-352
イネ科 6, 43, 44, 45, 138, 255, 297, 303, 335
インゲン 6, 94, 125, 133, 138, 169, 172, 259, 327, 341, 343
イノデ 22, 23
イヌビエ 130
イヌホウズキ 287, 299
イヌガラシ 133, 138, 299
イヌマキ 22, 23
イヌノフグリ 134
イヌタデ 134, 138, 299
イヌヤマワラビ 22
イラクサ 22
イスノキ 22
イタジイ 22
イタリアンライグラス 22, 303
イトバユリ 178

ジャガイモ（バレイショ, *Solanum* spp.） グラビア, 16, 24, 43, 44, 83, 84, 85, 94, 98, 121-124, 133, 138, 139, 150, 152-155, 169, 172, 175, 235, 239-241, 251, 259-261, 272-276, 286-289, 297, 317, 322, 323, 331, 332, 335, 337, 341-343
ジンチョウゲ 23, 236
ジルベール 344
ジシバリ 133
ジゾウカンバ 22

カボチャ 133, 292, 306, 331, 332, 341, 344, 349
カブ 133, 317, 349
カエデ 22, 23, 44, 142, 143
カイドウ 143, 144
カキ 6, 22, 43, 133, 144, 192, 319
カキツバタ 31, 33
カクレミノ 22
カミボウキ 251
カナメモチ 155
カンバ類 22
カーネーション 6, 133, 248, 311, 348
カンキツ（ミカン） 48, 85, 192, 193, 195, 311, 323, 331, 334, 335, 341, 344
カンショ（サツマイモ） 5, 22, 248, 282-285, 306, 307, 311, 327, 330, 348-350, 352
カーペットグラス 254
カラマツ 155, 197, 198, 206, 214
カラタチ 192, 344
カシ類 22, 23, 71, 72
カシワ 43, 45
カヤツリグサ 133, 164
ケイトウ 334
ケンタッキーブルーグラス 140
ケヤマハンノキ 22
キビ 133, 164
キハダ 22
キイチゴ 22
キカノコユリ 178
キク 5, 6, 22, 42, 45, 47, 133, 177, 189, 248, 249, 301, 308, 310, 311, 318, 322-324, 326-328, 331, 332, 334, 336, 341, 345, 348-350, 352
キク科 256
キキョウ 133
キンセンカ 133
キリ 200
キウイフルーツ（キウイ） 195, 307
キワノフルーツ 344
コバノズミ 144
コブトリソウ（*Crotalaria juncea*） 328
コーヒー 3, 15, 16, 34, 169
ココヤシ 83
コクサギ 22, 23
コマツナ 349
コムギ 3, 27, 34, 84, 85, 122, 130, 133, 172, 173, 175, 262, 288, 299, 323, 341, 343
コナラ 43
コンニャク 6, 43, 133, 138, 152, 154, 248, 302, 306, 327, 326, 341, 344, 348-350
コリウス 177
コショウ 15, 85
コスタルバーミューダグラス 254
クマイチゴ 22
クマザサ 22
クヌギ 43
クリ 6, 22, 142, 144, 195, 323
クローバー（アカクローバー, ラジノクローバー, レッドクローバ, シロクローバー, ツメクサ） 24, 84, 138, 139, 297, 299
クロベ 22
クローブ 15
クロフトユリ 177
クロッカス 235
クロマツ（マツ） 201, 208, 211, 214, 215, 217, 341
クロタラリア（*Crotalaria*） 138, 255, 256, 307, 320, 337
クロタラリア・スペクタビリス（*Crotalaria spectabilis*） 140
クロウメモドキ 71

クルミ 155
クス 23
クワ（ヤマグワ） 3, 4, 6, 15, 32, 33, 133, 142-144, 146, 181-184, 235, 248, 258-260, 301, 302, 304, 308, 314, 315, 322, 323, 327, 341, 344, 3
クワズイモ 335
クズ 44
キャベツ 22, 45, 148, 149, 169, 177, 259, 290, 293, 306, 323, 349
キョウチクトウ 23
球根アイリス（アイリス） 172-175, 298, 318
キュウコンベゴニア 311
キュウリ 3, 5, 133-135, 138, 146, 169, 213, 227, 248, 259, 262, 297, 298, 302, 306, 307, 310, 322, 323, 325-327, 331, 332, 334, 341, 342, 344, 348-352

Lepidium 73
Lilium aurelianuense（オルレアンリリー） 178
L. henryi（キカノコユリ） 178
L. longiflorum（テッポウユリ） 178
L. pardalinum（ロオパードリリー） 178
L. philippinense var. *formosanum*（タカサゴユリ） 178
L. pumilum（イトバユリ） 178
L. regale（リーガルリリー） 178
L. sulphuregale（スルフリーガルリリー） 178
Lycopersicon peruvianum 287

マーガレット 133
マクワウリ 133, 349
マメ科 33, 44, 335
マメ科牧草 6, 172, 297
マメ類 297, 330, 348, 350, 352
マリーゴールド グラビア, 7, 138, 154, 170, 181, 253-256, 260, 291, 292, 298, 303, 307, 308, 310, 314, 320, 328
マルバカイドウ 144
マッシュルーム 172-174
マスクメロン 133, 331, 332
マツ（アカマツ, クロマツ, *Pinus* spp.） グラビア, 6, 7, 16, 22, 85, 198, 201, 219, 248, 249, 308, 322-324, 331, 332, 352, 353
メボウキ 251
メヒシバ 134, 164
メキシカンマリーゴールド 254
Mentha spicata 342
メロン 134, 138, 235, 248, 292, 298, 302, 306, 310, 324, 326, 327, 334, 341, 344, 349, 350
メトフェルス 344
ミカン（カンキツ） 6, 43, 73, 193, 246, 262, 308, 318, 326, 327, 335
ミロバランスモモ 344
ミツバ 133, 134, 138
ミヤマハンノキ 44
水芋 334
ミズキ 22
ミズナラ 22
モミ 22, 214
モモ（*Prunus* spp., ノモモ） 6, 44, 48, 133, 142-145, 155, 195, 262, 265, 301, 302, 314, 315, 323, 336, 341, 344, 345
モリアザミ 303
モリシマアカシア 7
モウソウチク 22
ムギ 6, 22, 27, 44, 138, 140, 150, 248, 323, 348
ムラサキイノコヅチ 335
ムラサキツユクサ 189
ミョウガ 235, 237, 327

ナデシコ 133
ナガイモ（ヤマイノイモ） 6, 133, 301, 313, 322
ナガサキズミ 144
ナギタコウジュ 138
ナンキンハゼ 200
ナルコユリ 22
ナシ 6, 43, 44, 48, 133, 144, 155, 177, 193, 184, 319, 323
ナス 5, 6, 45, 121, 134, 146, 169, 239, 240, 248, 259, 304, 306, 317, 326, 327, 331, 334, 341, 343, 344, 348-352
ナス科 245, 323, 330, 331, 334
ナス科野菜 349
ナタネ 6, 133, 239, 262, 303, 326
ネギ 22, 133, 324, 331, 348
ニガウリ 3, 133, 334, 335
ニッケイ 23
ニーム 251
ニンジン グラビア, 5, 6, 22, 44, 133-135, 138, 139, 148, 149, 169, 248, 258, 259, 290, 297, 302, 303, 307, 308, 310, 311, 317, 322-324, 326-328, 331-332, 334, 335, 341, 343, 344, 348-352
ニンニク グラビア, 16, 85, 172-175, 249, 297, 298, 304, 323, 352
ノアザミ 133
ノビエ 164
ノボロギク 293, 299
ノギク 22
ノイバラ 345
ノモモ 345
ノヤシ 335

オヘビイチゴ 317
オカボ（陸稲, イネ） 22, 43, 45, 140, 331, 332
オクラ 133, 135, 169, 255, 310, 327, 334
オモダカ 160
オニユリ 299
オオバコ 133, 138, 318
オオムギ 27, 34, 84, 130, 133, 175
オレンジ 82, 192
オリーブ 192
オルレアンリリー 178
オウシュウトウヒ 214
オウトウ 6, 146, 239

パチョリ 15
パインアップル 45, 133, 169, 245, 247, 260, 327, 334-337
パンゴラグラス 254
Panicum 260
P. deustum 254
パンジー 133
パパイヤ 334
パールミレット 254
パセリ 133, 138
Pennisetum spicatum 254
ペレニアルライグラス 254
Picea exelsa（オウシュウトウヒ） 214
P. mariana（ブラックスプルース） 212
ピーマン 31, 34, 134, 317, 327, 332, 334, 348-350, 352
ピメンタ（コショウ） 15
Pinus elliottii（スラッシュマツ） 214
P. luchuensis（リュウキュウマツ） 201
P. massoniana（タイワンアカマツ） 217
P. patustris（ダイオウショウ） 202
P. pinaster（フランスガイガンショウ） 214
P. resinosa（レジノーサマツ） 212
P. rigida（リギダマツ） 214
P. strobus（ストローブマツ） 212
P. sylvestris（ヨーロッパアカマツ） 212, 214
P. taeda（テーダマツ） 214
Prunus campanulata 41
P. cerasifera 344, 345
P. davidiana 345
P. salicina 334, 345

Pueraria phaseoloides 254
プラテカーパー 144
プリムラ 177

ライマメ 256
ライムギ 27, 84, 175, 260
ラジノクローバー（クローバー） 133, 143, 144
ラッカセイ 6, 31, 34, 48, 134, 138-140, 146, 153, 154, 170, 248, 254, 256, 262, 263, 269, 293, 307, 327, 331, 333, 341, 343, 349
ラン 22
レッドクローバー（アカクローバー, クローバー） 179, 259
レジノーサマツ 212
レオパードリリー 178
レスクグラス 254
レタス 22, 23, 148, 150, 248, 290, 298, 303, 313, 317, 331, 348-350, 352
リーガルマツ 178
リギダマツ 214
陸稲（オカボ, リクトウ, イネ） 5, 6, 130-132, 153, 154, 164, 169, 262, 269, 301, 330, 348, 349
リンドウ 314, 322, 324
リンゴ 6, 22, 33, 43, 44, 48, 133, 142-147, 155, 181, 182, 193-195, 246, 297, 299, 302, 304, 314, 315
ロブスター 144
Rosa banda 345
R. canina 345
R. indica 345
R. laxa 345
R. multiflora 345
R. noisetiana 345
R. setigera 345
ローズグラス 45, 254
ルーサン（アルファルファ） 326-328
リョクトウ グラビア, 43
リョウブ 22
リュウキュウハリギリ 44, 335
リュウキュウマツ 22, 201, 208, 214, 335, 336

サボテン 133, 327
サイラトロ（シラトロ） 254, 256
サカキ 22, 186
サキシマスオウノキ 22
サクラ 6, 22, 142-144, 200
サクラソウ 133
サンダンカ 334
サンショウ 22
サントウサイ 138
ササ 22, 45
ササゲ 34, 167, 169
サトイモ 6, 22, 43, 133, 134, 152-154, 249, 262, 293, 307, 310, 316, 317, 327, 328, 326, 330-333, 344, 348-350, 352
サトウカエデ 241
サトウキビ 15, 16, 22, 40, 43, 45, 48, 133, 135, 269, 331, 332, 334-337
サツキ（ツツジ） 6
サツマイモ（カンショ） 5, 6, 10-13, 34, 35, 40, 43, 44, 88-91, 131, 133-136, 138, 140, 152, 169, 170, 186, 195, 228, 230, 253, 254-256, 258, 259, 262, 269, 282-285, 293, 313, 316, 317, 322, 323, 326, 327, 330-333, 336, 337, 341, 342, 344
サザンカ 186
センペルセコイア 23
センテニアル 256
セントポーリア 311
セリ科 44
セロリー（セルリー） 133, 334
セルリー（セロリー） 248, 348, 352
シバ 22, 31, 33, 83, 133, 172, 269, 323
Sicyos angulatus 342, 344
シダ 22, 177
シデ 71
シカクマメ 334
シクラメン 248, 311
シモツケ 22
シラカバ 142-144
シラトロ（サイラトロ） 254, 256
シロクローバー（クローバー） 133, 175, 177, 341, 343, 345
シロウリ 349
シロザ 299
シャクヤク 133, 177, 311, 323, 326, 327
ショウガ 5, 327, 349, 350
ソバ 133, 283
Solanum（ジャガイモ） 26
S. andigena 26, 272, 274
S. ballsii 272
S. famatinae 272
S. kurtzianum 26
S. macolae 272
S. multidissectum 26, 275
S. sanctae-rosae 275
S. toxicarium 344
S. torvum 343, 344
S. tuberosum（ジャガイモ） 26, 274
S. verneri 26, 272, 275
S. villosum 287
ソラマメ 331
Sorgham vulgare（ソルゴ） 254
ソルガム（ソルゴ） 341, 343
ソルゴ（ソルガム, *Sorgham vulgare*） 331, 331
ソテツ 236
Stizolobium deeringianum 169, 254
スーダングラス 343
スゲ 71
スギ 6, 22, 23, 155, 197-199, 214, 248, 302, 319, 322, 323, 349, 350
スイッチグラス 254
スイカ 7, 31, 34, 45, 133-135, 138, 140, 148, 149, 169, 248, 254, 259, 290, 292, 306, 326, 331, 332, 341, 342, 348, 349, 352
スイリュウヒバ 155
スイセン 6, 172-175, 177, 235, 236
水稲（イネ） 5, 6, 21, 132, 159-163, 164-166, 297, 301, 313, 322, 323, 326, 327, 330, 332, 334
スカシタゴボウ 138
スカシユリ 177
スミレ 22, 177
スモモ 133, 342, 341, 344
スピカタ 342
スラッシュマツ 214
スルフリーガルリリー 178
ススキ 22, 43, 157
スズメノカタビラ 134
ストローブマツ 212
スズラン（ドイツスズラン） 299, 314

タバコ 6, 31, 34, 133-135, 146, 167, 169, 188-191, 235, 248, 249, 308, 323, 326, 327, 330-335, 341, 342, 344, 348-353
タチアワユキセンダングサ 23
タチナタマメ 169
タイマ 341, 344
タイワンアカマツ 217
タカノツメ 22
タカサゴユリ 178
タケ 41, 43
タマネギ 6, 22, 133, 172, 172, 173, 323, 324, 335, 348
タニウツギ 22
タンポポ 133, 138
タヌキコマツナギ 253
テーダマツ 206, 214, 215
テンサイ 3, 6, 85, 84, 138-140, 169, 245, 248, 288, 289, 299, 323, 341, 344, 348, 349
テッポウユリ 178, 299
トドマツ 198
トクサ 138
トマト（*Lycopersicon*） 5, 16, 22, 31, 33-35, 37, 43, 79, 121, 133-135, 138, 146, 148, 150, 168, 169, 239-241,

248, 259, 261, 262, 292, 297, 298, 302, 306, 310, 317, 322-324, 326, 327, 331, 332, 334, 341, 342, 348-352
トリカブト 6, 314
トルバム・ビガー 343, 344
トウガン 341
トウガラシ 169, 239, 241, 254
トウヒ 22, 214
トウモロコシ 41, 43, 45, 130, 133, 134, 138, 140, 175, 248, 259, 262, 287, 328, 330-332, 348
Trisetum spicatum molle 254
ツバキ（ヤブツバキ） 22, 83, 133, 186, 307
ツガ 22
ツクネイモ（ヤマノイモ） 5, 139
ツクシアザミ 22
ツメクサ（クローバー） 134, 138
ツルレイシ（ニガウリ） 3, 30
ツツジ（サツキ） 22, 23, 45, 248, 259, 260, 293, 308, 318-320, 324, 331, 332, 350

ウィーピングラブグラス 254, 255
ウコンウツギ 44
ウメ 22, 319
ウニサボテン 334
温州ミカン（カンキツ，ミカン） 22
ウリ科 330, 331, 334
ウリ類 317, 322, 330, 348, 350352
ウリハダカエデ 22

和華松 217
ワラビ 138
ワタ 31, 34, 133, 134, 136, 138, 169, 170, 239, 240, 254, 256

ヤブツバキ（ツバキ） 23
薬用ニンジン 6, 302, 303
ヤマゴボウ 5, 6, 248, 352
ヤマグワ（クワ） 22
ヤマイモ（ヤマノイモ） 322, 324, 331
ヤマノイモ（ヤマイモ，ヤマトイモ，ナガイモ，ツクネイモ） 248, 317, 324, 348-350, 352
ヤマシャクヤク 179
ヤマトイモ（ヤマノイモ） 5, 306, 341, 344
ヨモギ 22, 24, 42, 45, 133
ヨーロッパアカマツ 212, 214
ユリ（*Lilium* spp.） 44, 172, 177, 297, 299, 351
ユウガオ 133, 306, 341
ユズ 193

ズミ 22

油粕 251, 265
Acalolepta degener 203
Acanthocinus clavipes 203
A. griseus 203
Acaulopaga pectospora 262
ace-1～*3*, *C. elegans* 106, 107
acetylcholinesterase (AChE) 106
AChE (アセチルコリンエステラーゼ) 106-108
——, 構造遺伝子 107
——, 阻害剤 106
Acremonium bacillosporum 264
アデニル酸エネルギー 95
アドバンテージ 317, 350
アフガニスタン 84
亜腹部食道腺 94
アフリカ 34, 53, 58, 133, 167, 169, 249
——, 西北部 58
Agemum stratum 203
アイボリーコースト 249
愛知県 3, 6, 22, 23, 85, 172, 310, 311, 314, 320
アイソザイム（酵素） 8, 24, 35, 37, 39, 146, 182
アジア 7, 53, 84, 85, 133, 202, 249
赤枯病 15
アカゲラ 216
アカハナカミキリ 203
赤目, イチゴ 177
秋落ち 160, 162
秋田県 6, 22, 142, 143, 225, 277, 280, 301
——, 刈和野 3
秋田農試 280
——, 大館分場 301
aldicarb 247
ALM 109, 110
アマゾナス熱帯農業総合試験場 15
アメリカ（アメリカ合衆国, 米国, 北米, 北アメリカ） 16, 52, 72, 125, 126, 138, 172, 188, 201-203, 214, 223, 245-248, 250, 263, 269, 277, 278, 345
——, アーカンソー 263
——, バージニア 138, 170
——, フロリダ 82, 85, 192-194, 263
——, ハワイ 85, 167, 169, 245
——, 北部 125
——, イリノイ 138
——, カリフォルニア 155, 192, 195, 248, 265, 284
——, ミネソタ 138, 212
——, ミシシッピ 263
——, ミズーリ 263
——, ニューヨーク, ロングアイランド島 64
——, 南部 125
——, ノースカロライナ 3, 125
——, ——, ミシシッピ川デルタ地帯 84
——, オクラホマ 284
——, テキサス 82, 133, 135, 167
——, テネシー 83
——, 東部 230
——, ワシントン州, コロンビア盆地 82
アメリカ合衆国（アメリカ） 29, 31, 33, 177, 179, 247, 274
アメリカ環境保護局 248
アメリカ農務省 142
アメリカ政府 247
アメリカ線虫学会（SON） 6, 250
アメリカ大陸（北米大陸） 125
アミド化合物 250
アミノ酸 74
Amniscus sexguttatus 203
amphidial slit グラビア
アンチーブ国立農業研究所 16
アンデス 121
アンデス高原 84
亜熱帯 183
——, 果樹 334
anhydrobiosis 72, 78
アンモニア 115, 228
——, 態窒素 162
安息香酸 353
anterior lateral microtubule cell (ALM) 109
anus グラビア
アオドウガネ 230
青枯病 135
青森県 5, 6, 43, 85, 142, 143, 201, 204, 280, 297, 298, 301, 303, 304
——, 十和田 263
青森農試 302
アポリシス 103
APS 195
arabis mosaic virus 235
α-キモトリプシン 225
α-ピネン 216
α-terthienyl 255, 256, 260
ArMV 235
Arhopalus rusticus 203
A. rusticus obsoletus 203
アルディカルブ 251
アルカロイド 251, 255, 256
アルキルアミン 250
Arthrobotrys 263
A. anchonia 262
A. astheropage 262
A. brochapaga 262, 263
A. candida 262
A. cladodes var. *macroides* 262
A. clavispora 262
A. conoides 262, 263
A. dactyloides 140, 262, 263
A. doliformis 262
A. ellipsospora 262, 263
A. haptotyla 262
A. irregularis 136
A. musiformis 262, 263
A. oligospora 260, 262, 263
A. pauca 262
A. pectospora 263
A. polycephala 262
A. superba 262, 263
A. thaumasia 262
A. vermicola 262
アサヒヒューム 350
アセチルコリン 107, 109, 110, 112, 113
——, 分解酵素 (AChE) 106, 107, 112
——, 合成酵素 112
——, 放出 109
——, 代謝回転 112
アセチルコリンエステラーゼ (AChE) 216
アセフェート 226
草原, 線虫密度 71
亜種 30
アスパラガス酸 255
アスパラギン酸 165
avermectins 251
アゾアルブミン 104
アゾカゼイン 104
アズキ落葉病 127, 298

B-9 136
Bacillus penetrans 267
Baermann 法（ベルマン法） 11
バイジット 351
バイオマス 77
——, 生産量, 線虫 71
——, 線虫 55
バイオタイプ 84
倍数型単為生殖 37

培養, *C. elegans* 115
——, 捕食菌 263
——, 昆虫寄生性線虫 228-231
——, マツノザイセンチュウ 202, 210
——, *Pasteuria* 269, 270
——, 濾液 115, 207, 214, 224, 260
馬鹿苗, イチゴ 177
麦稈 288
バーク堆肥 226, 229, 258, 259, 288, 291, 319
バングラデシュ 12
basal bulb グラビア
Basamid 247
Basidiomycetes 262
バスアミド 350
バーティシリウム病 239-242
Beauveria bassiana 216
米国（アメリカ） 4-6, 83-85, 127, 133, 148, 164, 166, 170, 192, 194, 195, 223, 267, 282, 284
——, 南部 83, 169
——, 南部諸州 284
——, 南西部 77
——, 東部 194
米国植物病理学会 195
ベンフラカルブ 249, 350
ベノミル 174, 249, 304, 350, 352
ベンレート 350, 352
ベーパム 291
Bergmanの法則 159
ベルマン法 48, 75, 87, 91, 148, 154, 159, 173, 187, 290, 316
——, 分離効率 87, 88
β-ミルセン 204, 214, 215,
——, 脱皮刺激 102
β指数 74
ベトナム 204
Bgl II 110
尾部 グラビア
微胞子虫 267
ビニールハウス（ハウス） 15, 298
ビニールトンネル栽培 180
biological race 24
biotype 192
ビロウドカミキリ 203
ビロウドコガネ 230
微細構造 103
微生物 72
ビテリン膜 97
ビテリン層 100
尾翼 グラビア
black yeast 264
牧草 6, 27, 43, 44, 260
——地 138
牧野 72
ボルテージ 352
Botrytis cinerea 202
防衛木栓層 5, 153
防除, 昆虫寄生性線虫利用 7, 74, 75, 216, 217, 221-231
——, 植物寄生性線虫 3, 5, 7, 8, 13, 73-75, 91, 97, 98, 106, 122, 131, 136, 140, 146, 153, 154, 155, 159, 161, 162, 174, 175, 187, 191, 193, -195, 200, 216, 217, 245-261, 264, 265, 268-271, 275, 280, 282, 286-294, 299, 301-304, 306-308, 310, 311, 313-315, 316-320, 322-324, 326-328, 332-333, 334, 337, 341-353
——, 効果, *Pasteuria* 269
——, 面積 5
——, 展示圃 5
brome mosaic virus 237
部分枯れ 215
ブドウファンリーフウイルス 194
bulsal ala グラビア
ぶな林 71
分解, 生態系 72, 73
分割根法 241
分岐学 21
分岐論 9
分布, 昆虫寄生性線虫 225
——, 植物寄生性線虫, 地理的 21, 23, 26, 26, 40-47, 53-54, 84, 125, 129, 130, 133, 138, 143, 148, 152, 155, 159, 167, 182-185, 188, 193, 189, 198, 201, 202, 204, 210, 286, 299, 302, 314, 334
——, 土壌中 88, 89
——, ——, 圃場内 192, 193, 258
分布拡大（伝搬） 3, 121, 201, 208, 336
——, 能力 83
分布型 88, 89
分布パターン, マツ材線虫病 208, 209
分離効率, ベルマン法 88
——, 二層遠沈浮遊法 88
分離精度 87, 88
分類, 線虫 3-5, 8, 17-68, 125, 129, 133, 142, 159, 164, 167, 192, 203
——, 線虫寄生菌 262-264
分類・同定 37, 53
分散（伝播）, 植物寄生性線虫 78, 82-86, 114, 164, 165, 180, 192, 302
——, 昆虫寄生性線虫 224
分散型（期）幼虫 107, 202
分生子 262
分枝状菌 263
ブラジル 15, 16
——, アマゾン 15
——, ブラジリア 16
——, パラ州トメアスー 16
——, パラナ州 16
——, サンパウロ州 16
——, セラード地域 16
ブラジル線虫学会 15
プロヒューム 350
プロメチル 350
プロム 328
物質循環 72-74
ブタ 83
ブタ腸 228
病害耐性 190

Ca^{2+} 95
California大学 51
cauliflower disease 177
Chaetomium 264
carbofuran 247
Catenaria 262
C. anguillulae 263
C. auxiliaris 264, 265
C. vermicola 263
CCC 136
cDNA 38
central vulve グラビア
Cephalosporium 262, 264
C. balanoides 263
C. gregatum 127
cha-1, C. elegans 107, 109, 112, 113
着色米 316
chemigration 250
千葉県 4-6, 10, 22, 139, 140, 169, 172, 181, 188, 235, 236, 282, 306, 307
——, 旭市 5, 10, 11
——, 千葉市 235
——, 海上郡嚶鳴村 5, 10
——, 香取郡橘村 10
——, 海上町 10
千葉県農事試験場 10
地中海地域 192
地域重要新技術開発促進事業 320
地下水, 移動 82
——, 汚染 247
チンパンジー 38
チオファネートメチル 174, 249, 352
チオシクラム 352
チリ 52
——, Hoste島 48
チリ大学 52
チリ海軍 52
地力 73
致死変異, *C. elegans* 107

窒素 72, 165, 186, 261
Chitridiomycetes 262
チウラム 174, 249, 304, 352
直腸 103
直接検鏡法, 密度推定 87, 88
腸 グラビア
超過密寄生 15
超音波処理, *Pasteuria* 269
鳥類 204
調査方法, 畑地 87-89
——, 果樹園 324
——, 水田 159, 324
朝鮮 3
朝鮮半島 84, 125
長期生存, 昆虫寄生性線虫 229, 230
——, *Pasteuria* 268
——, 植物寄生性線虫 78, 79, 125, 148, 173, 212, 255, 286, 287, 299
chroropicrin 247
中部アフリカ 138
中部地方 62, 217
中部山岳地方 207
中部食道球 グラビア
中国 16, 85, 201, 203, 204, 217, 277, 345
——, 南京 16
——, 東北部（旧満州） 3, 84
中国大陸 125, 138
中国地方 322-325
中気門ダニ 73
——, 除草剤 74
中近東（中東） 133
中南米 58, 84; 169
中央アメリカ 133, 249
沖積土 183, 297
中心弁 グラビア
中東（中近東） 58, 167
Citrus型 192
citrus clump 193
clade 21
cladistics 8, 21
cloaca グラビア
c-λ値 73
cn347 110
C／N比 72, 139, 291
CNSV 236
CO^2 72, 223
^{60}CO 279
Codinaea 264
comestrol 256
commissure 109
cone グラビア
controlled release technology 250
Corymbia succedanea 203
Corynebacterium michiganense 135
crimp 177, 179
cryptobiosis 79
Cycas necrotic stunt virus 235
Cylindrocarpon destructans 264
C. didymum 264
C. gracile 264
C. tonkinense 264

1, 3-D 248, 249
Dactylaria polycephaia 263
Dactylella leptospora 262, 236
D. oviparasitica 265
daf-1～22, C. elegans 116
ダイアジノン 226, 249, 351
大腸菌 115
台木（抵抗性台木） 193, 195, 306, 344
大韓民国（韓国） 15
大豆萎黄病 3, 298
大豆矮地病 3, 258
暖地 183
ダニ 72, 74, 136, 216, 223, 260
——, 除草剤施用 74
団粒 77, 79, 139
団粒化 302
男性不妊問題 247
脱皮, 100-105, 205, 236, 237
——, 卵内 100
——, 刺激物質 102
——, 刺激受容 101
——, 阻害 104
脱皮液分泌 102
Dasanit 247, 255
脱鞘, 昆虫寄生性線虫 223, 224
脱鞘液 103, 104
脱水豚糞 259, 260
dauer constitutive mutant 116
dauer defective mutant 116
dauer juvenile (DJ) 114-117
dauer larva 101
ダウエルホルモン 250
dazomet 147
ダゾメット 248, 291, 303, 350
DBCP 136, 146, 161, 162, 187, 194, 245-247, 249, 255, 290, 302, 307, 314, 315, 317-319, 326, 328, 337
DCIP 187, 248, 249, 337, 348, 349
DC錠剤 349
D-D 5, 13, 131, 136, 140, 146, 153, 154, 161, 162, 187, 191, 193, 248, 245, 282, 287, 290, 291, 301-303, 307, 308, 310, 313-317, 326-328, 332, 334, 337, 349
DDVP 226
泥炭土 139, 162
電気泳動 8, 27, 37-39, 84, 101, 146, 182
デンマーク 71, 177
伝播（分布拡大, 分散, 移動）, 植物寄生性線虫 4, 43, 82-85, 121, 125, 133, 139, 143, 145, 146, 150, 153, 156, 157, 164, 165, 172, 174, 177, 179, 180, 184, 193, 195, 202-205, 208, 210, 272, 286, 289, 292, 293, 297, 298, 299, 301, 302, 304, 306, 308, 310, 317, 318, 322, 324, 330, 332, 333, 336
——, *Pasteuria penetrans* 268
田畑輪換 78, 136, 153, 154, 175, 304, 332, 333
デンプン（澱粉） 136, 263
澱粉粕 288
DEP 249, 315
デトリタス 64
Deuteromycotina 262
1, 3-dichloropropene (1, 3-D) 194, 247
diflubenzuron 251
dilator vulvae グラビア
dimethyl 1-dodecane-phosphonate 250
dipeptide 263
ディプテレックス 351
dispersal form 101
ディスグゲル 37
ディトラペックス 317, 349
DJ (dauer juvenile) 114-117
——誘起フェロモン 116
DNA 8, 27, 37, 38, 85, 110, 111, 170
——, 塩基配列 38
ドッグフード 228, 229
ドイツ 3, 26, 188, 245, 286
——, シルト島 83
土壌, 微生物 75, 192-194, 198, 265
——, 病害, 生物的防除 72
——, 病害虫, 総合防除 227
——, 物理性, 燻蒸処理 74
——, 鎮圧, 被害軽減 131
——, 伝染, 材線虫 205
——, 動物相, 燻蒸処理 74
——, 改良剤 328
——, 乾燥, ザイセンチュウ 205, 212
——, 検診 289, 293
——, 構造, 移動 77
——, 燻蒸処理 74
——, 燻蒸剤 306, 310
——, 温度 79
——, 酸素 78
——, 生態系 71-76
——, 消毒 307
——, 水分 77-79

——, ——, 孵化 77
——, ——, 繁殖 77
——, ——, 移動 77
——, ——, マツ材線虫病 211
——, ——, 生存 77, 78
——, ——, 侵入 77
——, ——, 代謝 78
土壌型 77, 259, 260
ドジョウピクリン 348
土壌線虫検診事業 142, 172, 246, 301, 316, 317
土壌線虫パイロット防除事業 246
土壌線虫対策委員会 246
土壌線虫対策事業 5, 322, 326
毒性, 殺線虫剤 245, 247, 319, 328
ドロクロール 348
dorsal esophageal gland orifice グラビア
土性 72, 73, 77, 84, 136, 139, 193, 186, 258-260, 265, 302, 324
動物寄生性線虫 94, 100, 101, 103, 104
ドウガネブイブイ 228-230
同胞種 43, 192
導入品種 272-276, 277, 281, 283, 287, 343, 345
導帯 グラビア
Dowfume 247
Duboscqia penetrans 267

エビゼクト 352
ecdysis
エチレン 136, 206
エチルメタンスルホン酸 114
eclepines 94
EcoRI 38
EDB 131, 136, 155, 161, 162, 187, 191, 245, 290, 302, 303, 310, 314-317, 319, 326,
EDB・EDC 91
eelworm wool 173
愛媛県 10, 153, 326-328
英国（イギリス, スコットランド） 3, 26, 177, 245, 265
——, ウェールズ 225
永久萎凋点 78
永年作物 5, 6, 245, 246, 314, 318, 319, 322
——, 線虫防除基準 246, 315
会陰紋 5, 29-32, 142, 143, 181
栄養欠乏症状 192, 194
エジプト 84, 148
疫病 188, 190
液性細胞性防御機構, 昆虫寄生性線虫 224, 225
越夏 135, 139, 179, 187
エクダイソン 104, 105
エネルギーフロー 71, 72
園芸作物 293
園芸試験場 314
塩化ベンゼトニウム 229
塩酸レバミゾール 216, 249, 352
遠心分離法 48, 88
円筒法 283
エピクチクラ 101
Escherichia coli 8
esophageal gland nucleus グラビア
esophageal-intestinal vulve グラビア
esophagus グラビア
エステラーゼ 27, 35, 37
エタノール 216
ethoprop 247
越冬 63, 79, 83, 90, 91, 135, 136, 144, 160, 161, 164, 174, 187, 190, 199
Euryancale mariospora 262
E. sacciospora 262
evolutionary taxonamy 21
excretory duct グラビア
excretory pore グラビア
exocytosis 112
Exophiala jeanselmi 264
E. jeanselmi var. *heteromorpha* 264
E. mansonii 264
E. pisciphila 264

face view 51
facultative anaerobe 78
ファイトアレキシン 251, 256
ファルネゾール 104
ファルネゾールメチルエーテル 104
feather duster 123
feeding cell 170
フェンチオン 216
フェニトロチオン 216
フェノールオキシダーゼ 225
フェノール類 255, 256, 260
フェノール性物質 251
fensulfothion 247
フェロモン 117
フィジー 58
フィリッピン 15, 16, 148, 169, 170, 249
flankingDNA 111
フォスフォリパーゼ 224
不飽和脂肪酸 207
腐熟堆肥 259
孵化 93-100, 121, 122, 125, 136
——, 物質 7
——, 機構 94-96
——, 行動 97
——, 刺激 100
——, 刺激物質 251
——, 促進 130
——, 促進物質 93, 94, 122, 125
——, 阻害 255
——, 抑制 95
——, 11, 物質 95, 96
不完全菌類 262
不完全糸状近縁 262
腹部神経球 104
複合病 239-242
複合病害（関連病害） 15, 135, 190, 303-304, 313
福井県 313
福岡県 6, 153, 197, 210, 332
福島県 3, 4, 6, 22, 129, 138, 142, 143, 159, 197, 301, 302
フクシン好染色性物質 104
粉衣処理 304
粉塵トラップ 82
Furadan 247
フランキング配列 110
フランス 16, 48, 85
フロキシンB 283
ふるい分け法 87
不良環境 74, 78, 114
——, 耐性 114
Fusarium 239, 263, 264
F. equiseti 264
F. lateritium 264
F. moniliforme 264
F. oxysporum 127, 135, 264, 316
F. semitectum 264
F. solani 264
F. tabacinum 26
腐生性黄色細菌 166
節根病 188
腐植質火山灰土 183
風乾処理, *Pasteuria* 269
フザリウム病 240

gall（ゴール） 3, 123, 125, 144
ガラス温室 298
餓死 256, 282
画像処理 30
幻器 20, 116, 142, 143
原生動物 72
減収(被害) 10, 12, 13, 91, 127, 130, 131, 134, 135, 139, 145, 149, 150, 157, 161, 162, 165, 166, 170, 185, 190, 192, 240, 246, 258, 279, 286, 87, 299, 304, 306, 307, 308, 316, 330, 331, 332, 336, 337
減水深 131
Gent 大学 51
原野 19, 22, 23, 43, 157

giant cell 121, 125
岐阜県 10, 133, 138, 172, 197, 310
偽産卵, カミキリ 225
glyceollin 256
Glycinoeclepin A～C 94, 125
ゴマダラカミキリ 226
ゴール (gall) 170, 188, 283, 284, 285, 330
——, 形成機構 136
ゴールドコースト 169
ゴルジ体 103
グアノ (ペルーグアノ) 84, 121
gubernaculum グラビア
群馬県 6, 58, 59, 142, 143, 160, 182, 183, 188, 197, 306, 307
——, 東村 43
——, 畑恋村 306
群集構造 67, 73
グリコーゲン 79
グリセロール 78
グルタミン酸 165
グルタルアルデヒド 114

鉢花 318
ハチミツガ 230
ハエ 260
葉枯れ症状 311
ハイブリダイゼーション 38, 39, 85
背部神経索 109
背部食道腺 95
——口 グラビア
20-ハイドロキシエクダイソン 105
胚発生 (胚子発生) 107, 114
灰色低地土 330
背筋 110
葉いもち 161
排泄管 グラビア
排泄孔 (口) グラビア, 103, 104
排泄細胞 104
排泄腺 104
発酵熱 288
発酵資材 291
白色蛍光 211
薄層スラブゲル電気泳動法 37
ハマキムシ 226
判別寄主 26, 27, 31
半月小体 グラビア
半月体 グラビア, 94, 103
半根法 278
氾濫 302
半身萎ちょう病 239
Haptoglossa heterospora 262
Harposporium 262
H. anguillulae 262, 263
H. diseraeum 262
H. oxycoracum 262, 263
H. subliforme 262
発生, 時期 189
——, 面積 5, 7, 330
——, 消長 11, 90, 91, 121, 126, 130, 135, 136, 139, 144, 148-150, 152, 153, 160, 170, 177-180, 186, 190, 290, 302, 318, 332, 336, 337
ハスモンヨトウ 7, 224, 226, 227, 230
畑地 71, 157
——, 土壌 262
畑作物 16, 87
畑作振興 5, 197
発癌性 247
発育 167
——, 遅延 116
——, 限界温度 126, 144, 193, 199, 202
——, 温度 152, 157, 160, 174, 189
——, 零点 130, 135, 160, 170
発育前休止期 103
ハウス 83, 133, 166
——, 密閉処理 (夏期ハウス密閉, むし込み, 太陽熱利用) 136, 332
——, 密閉湛水処理 310
ハワイ大学パイナップル研究所 245
平均こみ合い度 208
Helicoon furinasum 264
変異, 種内 40
変異原性 247
hemizonid グラビア
hemizonion グラビア
hermaphrodite 114
Hetederae 264
ヒアルドニダーゼ 224
肥培管理 165, 185, 186, 302, 316
被害 (症状), バーティシリウム病 240
——(減収, 症状), 線虫 グラビア, 5, 11-13, 19, 48, 91, 121, 122, 123, 127, 130, 131, 134, 135, 138, 139, 144, 145, 148-150, 152-157, 161, 162, 165, 170, 173, 177-180, 185, 188, 189, 193, 198, 200, 205-208, 240, 282, 286, 299, 301-303, 310, 311, 314, 316, 317, 318, 322, 326-328, 330-333, 336
——, 額, アメリカ 250
——, 評価基準 286
——, 解析(要防除密度) 12, 15, 126, 127, 130, 131, 157, 165, 166, 181, 190, 192, 199, 311, 314, 316, 318, 322, 324, 326, 331, 336
——, 面積 10
——, 量 131, 201
——, 査定 121
——, 許容限界 (要防除密度) 123, 127, 157, 170, 185, 199, 286, 293, 297, 306
東アフリカ 138
東ドイツ 272, 287
ヒゲナガモモブトカミキリ 203
比重, 線虫 88
光環境, マツ材線虫病 211
肥効阻害 187
非燻蒸剤 350-352
ヒメアリ 204
ヒメコガネ 229, 230
ヒメミミズ 136
被嚢 262
広島県 6, 323, 324
——, 宮島 211
Hirstella 263
H. rhossiliensis 263
肥料散布機 287
被鞘線虫 102
ヒト 38
ヒトリガ 226
ホドリン 353
Hohenbushelia 265
圃場容水量 77, 78
捕獲植物 138, 255, 267
北海道 3, 5, 6, 22, 26, 43, 44, 54, 62, 64-66, 83-85, 121-124, 126, 127, 133, 138-140, 142, 143, 148, 150, 155, 172, 177, 184, 197, 201, 204, 225, 235, 264, 272, 276, 278, 286-289, 297-300, 304, 314, 332
——, 網走管内 84, 297
——, ——, 佐呂間町 298
——, ——, 斜里町 298
——, 虻田町 298
——, 虻田郡真狩村 121, 272
——, 道東中標津地区 121
——, 恵庭岳 44
——, 函館地区 121
——, 東神楽町 298
——, 檜山 298
——, 胆振 298
——, 胆振管内, 虻田町 297
——, ——, 伊達村 297, 298
——, ——, 豊浦町 286
——, 胆振支庁管内 84
——, 石狩 298
——, 石狩管内, 広島町 297
——, ——, 厚田町 178
——, 上川管内 297
——, 熊石町 298
——, 真狩村 7
——, 芽室町 126
——, 南半蹄地区 272
——, 森町 298

——, 名寄市 298
——, 根室管内中標津町 286
——, 大野町 298
——, 渡島管内, 函館市 286
——, ——, 知内町 298
——, 忍路湾 65, 66
——, 留寿都村 7
——, 札幌地方 126
——, 札幌近郊 126
——, 札幌市米里 298
——, 斜里郡清里町 272
——, 斜東東地区 272
——, 後志管内 297
——, 後志支庁管内, 真狩村 84, 286
——, ——, 留寿都村 286
——, 静内町 298
——, 空知 298
——, 空知管内 297
——, ——, 栗山町 297
——, 十勝 45
——, 十勝地方 126, 298
——, 十勝中央部 298
——, 十勝管内 297
——, ——, 帯広市 298
——, 東北部 159
——, 余市町 299
——, 羊蹄山麓 7
北海道大学 7, 94
北海道立中央農試 7, 297
北海道立農試（道立農試） 3, 6, 272
北海道立十勝農試 277, 279, 280
北米（北アメリカ） 8, 54, 84, 211, 212, 214, 264
北米大陸（アメリカ大陸） 84, 202, 203
北欧 155
北陸 201, 313-315
北陸農試 313
ホーマイ 352
本州 22, 43, 54, 133, 138, 148, 150, 154, 155, 198, 314, 332
——, 以南 133, 152
——, 西南地域 198
ホーランド式移植機 292
ホルマリン 174, 181, 245
ホルモン, 脱皮 103, 104
放線菌 72, 251
放射線照射 280, 287
放射線突然変異育種 277, 279
捕食性線虫 グラビア, 73, 74, 223
捕食者 72, 223
捕捉器官, 線虫寄生菌 262
ホスチアゼート 136, 146, 248, 249, 351
ホタルイモチ 164
保存, 昆虫寄生性線虫 7, 229
HSC-1 259
H_2SO_4 210
兵庫県 6, 22, 85, 172, 201, 235, 316, 318, 319
——, 明石市 149
——, Joshi島 62
——, 神戸 64
表皮 116
表面チャージ, ウイルス 237
Hyphomycetes 262

IAA 136
茨城県 3, 6, 10, 22, 23, 84, 133, 188, 197, 208, 225, 235, 236, 306, 307
——, 稲敷郡 230
——, 水戸市 230
——, 大洗 64
——, つくば市 181
茨城県農業試験場 230
一次生産量 72
一世代所要有効積算温量 126, 130, 135, 160, 170
萎ちょう(凋)病 グラビア, 131, 135, 240
ICPP 8
遺伝, 線虫 213
遺伝学的解剖 114
遺伝子, 変異 106
——, クローニング 106, 110
——, プログラム, 耐久型幼虫 116
——, 耐久型幼虫 116
遺伝子亜種 114
遺伝子座 107
遺伝様式, 線虫抵抗性 274, 275, 277, 278, 284
井戸水, 伝播 82
移動（伝搬） 77, 82-86, 114, 208
——, 昆虫寄生性線虫 226
——, 能力 82, 190, 192, 260
——, 植物体内 189, 205, 206, 215
イエバエ 226
家兎 38
イギリス（英国） 133, 286
育苗法 155
育種, 線虫抵抗性品種 272, 277-285, 287
IMP 29, 133
INA 250
稲わら（藁） 259
——, 堆肥 259, 291
INB 250
稲黒粉病 4
incisure of lateral field グラビア
インド 3, 7, 27, 54, 84, 133, 148, 167, 169, 170, 185, 186, 192
インドネシア 15
——, バンカ島 15
——, ボルネオ 15
——, ジャワ 159, 161
——, ジャワ島 15
——, ミンダナオ島 15
——, 西カリマンタン 15
——, スマトラ島ランポン州 15
インドールアミン 250
イネツトムシ 162
陰気門ダニ, 除草剤 74
陰門 グラビア
——, 拡張筋 グラビア
インシュリン 250
International *Meloidogyne* Project（IMP） 29, 133
intestine グラビア
移入種 43
咽頭 237
萎黄病 125, 277
イラク 84
イラン 84
石川県 208, 313, 314
——, 能登 345
萎縮症状 311
isthmus グラビア
イスラエル 192
岩手県 6, 22, 41, 43, 142, 225, 302, 304
——, 盛岡市 143
忌地対策 192, 195

ジェット散布 216
自家受精, 線虫 114
自活性線虫 3, 4, 6, 71-75, 100-103, 106-117, 260, 263
ジグロモクロロプロパン（DBCP） 245
20, 26-ジハイドロキシエクダイソン 105
ジクロルジイソプロピルエーテル 348
1-3-ジクロルプロペン（1, 3-D） 349
軸索 110
5-ジメチルアミノ 1, 2, 3-トリチアンシュウ酸塩 352
ジメチル-2, 2, 2-トリクロル-1-ヒドロキシエチルホネート 351
仁, 細胞 95, 103, 170
ジンバブエ 249
人工林 197
壌土 139, 291
条件的嫌気性生物 78
蒸気消毒 293
Journal of Nematology 6

常緑カシ樹林　71
蒸製蹄角粉　258, 259
樹苗　197-200, 291
樹幹注入　352
樹木　183, 302, 327
循環選択法　285
寿命, *C. elegans*　114
純系分離法　277
受精嚢　グラビア
樹脂分泌　207
樹脂道　グラビア, 205
樹脂漏出　206, 207
重粘土壌　77, 337
重粘土質土壌　194
除草剤　73

加圧殺菌　175
カーバメート　246, 247
カーバム　200, 216, 246, 248, 249, 291, 350
カーバリル　216
過敏感反応　134, 256, 277
花木　133, 291
カブラヤガ　226
カブトムシ　230
家畜糞　260
家畜内臓組織　228
仮導管, 閉塞　206
加害機構, 植物寄生性線虫　136, 205-207
科学技術庁　16
化学肥料　261
化学的防除　245-252, 324, 337
化学的感覚ニューロン　116
香川県　22, 182, 183, 326-328
——, 坂出市　326-328
鹿児島県　6, 10, 22, 44, 153, 188, 282, 331-333
——, 奄美群島　332
——, 知覧町　185
——, 指宿　65, 66
——, 出水郡三笠村　167
——, 川辺町　189
——, 喜界島　44
——, 肝属郡　230
——, 霧島山系　210
——, 溝辺町　45
——, 沖永良部島　44
——, 種子島　40
——, 徳之島　44
鹿児島県農業試験場大隅支場　230
海外技術協力事業団　15
海浜, 線虫密度　71
海上試験地　10-14, 284
海産線虫　6, 64-68
海草　64
解糖　79
かいよう病　135
過剰脱皮　105
果樹　5, 16, 43, 44, 133, 155, 169, 192-196, 245, 246, 249, 291, 299, 302, 307, 311, 318, 319, 322, 323, 327, 333, 334, 337, 341, 344, 345
果樹園　71, 262,
——, 土壌　262
花き（卉）　44, 133, 175, 177, 297, 299, 306, 307, 311, 314, 318, 322, 334, 335, 337, 341, 345, 350
夏期ハウス密閉（ハウス密閉）　314
核, 細胞　103, 107, 170
拡大造林　197
角皮（クチクラ）　100, 101, 103
——, 内壁　237
核酸　27, 74
——, 切断長（ＲＦＬＰ）　27
カマキリ　3
カミキリムシ　226
過密　115
——, フェロモン　115
紙筒移植栽培　299
カナダ　27, 43, 52, 133, 138, 148, 202
——, バンクーバー　84
神奈川県　5-7, 235, 290-294, 307, 308, 320
——, 三浦　253
——, 三浦半島　148, 260, 290-293
——, 三浦市　292, 306, 307
乾田直播　301
灌漑用水, 移動　82, 165
カニ　64
完熟堆肥　259
感受性低下線虫個体群（殺線虫剤感受性低下）, 燻蒸剤　247
感覚器　114
感覚器官, 脱皮　103
環形動物　72
乾血粉末　258, 259
韓国（大韓民国）　26, 58, 201, 204
環境, 悪化　97, 98, 101
——, 汚染, 殺線虫剤　187, 311, 314, 319, 253, 328, 333
——, 要因, 対抗植物　255
乾熱処理　174
寒冷地　183, 184, 201, 203, 207
関連病害（複合病害）　127, 170, 188, 189
関西　299
感染態幼虫　7, 101-103
観賞樹　155, 308
観賞植物　308, 318
甘藷根瘤線虫試験　10
甘藷線虫病防除試験圃　5
甘藷線虫対策試験　10
乾燥　95, 223
乾燥人糞　259
乾燥鶏糞（鶏糞）　258, 259, 291
乾燥処理　304
乾燥豚糞　136
寒天ゲル内二重拡散法(電気泳動)　38
関東　5, 58, 59, 62, 127, 129, 135, 217, 282, 299, 306-309
——, 北部　201
——, 以北　125, 189, 258
——, 以南　152
——, 以西　6, 87, 152, 303
——, 南部　307
——, 東部（東関東地域）　269
かんざし苗　177
缶詰栽培　299
カラフトヒゲナガカミキリ　203
枯葉　82
カリ　186, 188
——, 肥料　162
カリフォルニア大学　60, 61
カリフラワー症状　179
カリウムチャンネル　112
カルボキシメチルセルローズ　263
カルボスルファン　136, 249, 350
カルシウムイオン　95, 112
カルシウムシアナミド　352
カルタップ　249, 308, 351
顆粒細胞　225
果菜類　306, 308, 310, 317, 326, 327, 330, 332, 344
河川, 移動　82
褐色卵のう　135, 139
カスケード系　225
カテキン　215
カテコールアミン　250
カテコールタンニン　207
活動電位　112
カヤヒューム　350
可溶性タンパク質　37
火山灰土　139, 183, 258, 259, 291
火山灰土壌　193, 262, 307
火山灰含安山岩埴壌土　259
火山灰壌土　259
火山性風積土　291
風, 移動　82
カゼイン　104
毛ばたき　グラビア, 123
鶏糞(乾燥鶏糞)　136, 259, 260, 288, 291
珪酸肥料　160, 162
形態, ——, レース　27, 34
——, 線虫　グラビア, 19, 30-33, 34, 40-50, 56-61, 129, 142, 143,

167
——, 種内変異, ザイセンチュウ 212
形態進化（進化） 21
軽しょう土壌 77
系統（類縁関係）, 線虫 30, 39, 172, 317
——, *Pasteuria* 268
系統分類 37
系統抽出, 密度推定 89
系統発生 21, 24, 25, 30, 67
系統樹 21, 37
系統解析ソフトウェア 25
経済的被害許容水準（要防除密度） 288
経済的寿命, 果樹 194, 195
検疫（植物検疫, 輸入検疫, 輸出検疫） 31, 33, 172, 174
嫌気的代謝（解糖）, 線虫 78
研究協議会 301
研究史 3-14, 19, 24, 25, 29, 30, 48-53, 55, 60-62, 64, 125, 129, 133, 138, 142, 159, 167, 172, 177, 181, 185, 188, 201, 202, 245-250, 322-324, 334
検索表 23, 25, 46, 58, 59, 62
検診事業 5
検診面積 5
結紮 103, 104
血清学的手法, 分類 38
血清反応 38
キバチ 225
基盤整備, 移動 298
キチン 72, 265
——, 合成阻害剤 251
——層 97, 100
キチナーゼ 265
飢餓（餓死） 97, 115
忌避物質, マツザイセンチュウ 215
機械田植（田植機） 165, 324
拮抗微生物 265, 320
拮抗物質 265
拮抗植物 226
キクイムシ 211
緊張刺激, 脱皮 103
近縁野生種, 育種素材 134, 153, 169, 272, 274, 275, 276, 344, 341
——, 抵抗性台木 344
kinesis 224
近畿 129, 316-321
菌根菌 265
緊急防除対策 85
キノコ 265
近紫外線 256
菌糸生産 263
寄生 164
——, 部位 186
——, 条件 160
寄生度 11
寄生型（レース） 286
寄生型幼虫 101
寄生菌 196, 262-266
寄生性, 種内変異 317
寄主侵入, 昆虫寄生性線虫 223, 224
寄主植物 30, 33, 40-47, 130, 133, 134, 138, 142-144, 148, 155, 156, 160, 164, 169, 172, 173, 177, 178, 198
生石灰 81, 245
汽水 48
キツツキ 217
北アメリカ（北米） 27, 58, 60, 62, 73, 133, 135, 136, 167, 249
北日本 213
KN 136
コバルト60（^{60}Co） 288
コガネムシ 7, 225, 226, 228-230
コハリダニ 72
国会 247
ココヤシの赤輪病 83
黒斑病 285
黒変亀裂被害 306
国際協力 15, 16
国際協力事業団 15, 16
国際線虫学会 267
黒色火山灰土 259
黒点米（目黒米） 165, 166, 301, 308, 310, 322, 324, 326
国有林苗圃 197
呼吸, 低温 80
呼吸率 71
呼吸量 136
呼吸速度, マツ 206
——, 線虫 80
米ぬか 258, 259
コナガ 226
昆虫 3, 7, 83
——, ホルモン 104, 105
——, 血清 223, 224
昆虫寄生性線虫 4, 6, 7, 74, 100, 101, 216, 217, 223-231
——, 植物寄生性線虫防除 74
コーネル大学 274
混合感染, 線虫・菌 190
混合施用, 農薬・昆虫寄生性線虫 226
コンカナバリンA 251
根圏 72, 261
根面 260
——, 微生物 265
混発, 線虫 253, 306
根粒 127
根菜類 134, 138, 297, 307, 311, 327, 328, 330, 335, 344
混植栽培, 対抗植物 7, 292
コンポスティング 175
コンポスト 258, 259
コラーゲン 101, 104, 250
コラゲナーゼ 104
コーラン 291
コレインセステラーゼ阻害 247, 250
コリン作動性ニューロン 107, 112, 113
コロンボプラン稲作チーム 15
腰折病 188, 190
個体群動態 87, 90, 91
交尾 126
交尾翼 103
後部子宮嚢 グラビア
後部食道球 グラビア
後部食道腺 237
耕地, 線虫密度 71
高知県 5, 6, 22, 326-328
——, 土佐市 326
高知県畜産試験場 326
行動阻害, 有機物 260
公害（環境汚染） 248, 249, 319
工芸作物 15
孔隙, 土壌 77, 79, 139, 291
光合成 210, 211
交配（交雑）, 線虫 45, 212, 213
後胚発生 107
高標高地 313
抗菌物質 224
向基的浸透移行性 246, 247
厚膜胞子 262
肛門 グラビア
抗オーキシン剤 251
高温（温度）, 黒点米 310
——, 生存 79
——, 処理 304
——, 障害 80, 169
——, 耐性 122, 174
——, 増殖 202, 212
後生動物 64
交接刺 グラビア
——, 柄 グラビア
——, 幹 グラビア
口針 グラビア, 31, 33
——, 孵化行動 97
——, 軸 グラビア
——, 節球 グラビア
——, 伸出筋 グラビア
——, 誘導管 237
甲信越 201
香辛料 15
鉱質火山灰土 183
後食 205, 214, 215
耕種的防除 15, 136, 140, 162, 337

酵素（アイソザイム），線虫　37, 94, 95, 101-104
——，寄生菌　265
後庭　グラビア
降雨，移動　82
広葉樹　200, 263
交雑育種　217, 273, 277
交雑，線虫　8, 27, 45, 85, 203, 212, 213
クチクラ　100, 250
苦土　188
苦土石灰　259
クエン酸緩衝液　263
茎えそ病　189
——，ウイルス　190
熊本県　4, 6, 22, 43-45, 90, 135, 182, 184, 188, 210, 331-333
——，天草　64, 66
——，阿蘇　133
——，阿蘇山　43
——，水俣　72
——，山鹿市　189
熊本農試　331
クマムシ　72, 136
クモ類　204
燻蒸剤　74, 162, 226, 348-350
クノヒューム　350
クリーニング作物　303
黒ボク土　77, 258, 330
クロカミキリ　203
クロマトグラフィー　115
クロモヘマトキシリン　105
黒根病　189
クロールデン　72
クロルピクリン　13, 153, 154, 161, 187, 191, 245, 248, 249, 282, 301, 302, 316, 317, 319, 326, 328, 332, 334, 348, 349
——・ＤＣＩＰ油剤　248
——・D-D油剤　248
空中散逸，D-D　314
空中散布　216, 322
空間分布パターン，被害　208
クワ輪紋ウイルス　181
キャビテーション　206
キャプタン　192
巨大細胞　121, 125, 138, 170, 256, 282
兄弟交配法　285
共生細菌，昆虫寄生性線虫　7, 224, 225, 228
競争　74
京都大学農学部附属上加茂試験地　208, 209, 214
京都府　6, 8, 208
旧皮　101, 102
厩肥　258, 259, 261
休閑　193, 194, 255
球型菌　262, 263
休耕圃場　79
休眠，線虫　82, 94-96, 98, 121, 125, 164, 173, 174, 177, 314
急性毒性，殺線虫剤　247
九州　5, 6, 33, 43, 44, 58, 62, 65, 83, 125, 133, 135, 136, 138, 148, 150, 154, 155, 188-191, 197, 198, 200, 201, 203, 208, 217, 225, 226, 282, 317, 320-333
——，中部　83
——，中南部　331
——，北部　330, 332
——，南部（南九州）　129
九州大学　223
九州農業試験場　90, 284
ＬＡＰ　104
Laruacide　247
lateral field　グラビア
lateral ganglion　109
LD_{95}　290
leaping　224
lumen of esophagus　グラビア

マダラカミキリ（マツノマダラカミキリ）　249
マヒ　107
マメコガネ　230
マノン有機堆肥　258, 259
manubarium　グラビア
満州（中国東北部）　3, 84
マラヤ　15
マレイ半島　15
マレイン酸脱水素酵素　27
マレイン酸ヒドラジド　251
マルチ　15
マルチ栽培　208, 306
マツ枯損　6
まつくいむし（松くい虫）　201
松くい虫防除特別措置法　201
まつくいむしによるマツ類の枯損防止に関する研究　201
マツノマダラカミキリ　83, 102, 201-205, 208, 210, 214, 216, 217, 225, 226, 263, 322, 353
マツ類材線虫の防除に関する研究　201
マツ材チップ　202
mechanosensory 異常　110
mechanosensory neuron　109, 110
メチプロン　350
メチルブロマイド（臭化メチル）　216, 227, 350
メチルイソチオシアネート　248, 287, 291, 308, 349
Mediterranean 型　192
目黒米（黒点米）　310
メキシコ　133
免疫学　27
——，的手法　38
Mentek　159, 161
ＭＥＰ　216, 249, 326, 351
メラニン　225
Meria　262
M. coniospora　262, 263
Meristacrum astenospermum　262
メソミル　249, 299, 351
メソプレン　104
雌寄生菌　264
メスルフェンホス　216, 249, 352
metacorpus　グラビア
methan　246, 247
methyl bromide　194, 247
ＭＨ　136
三重県　6, 10, 22, 84, 153, 185, 193, 316-320
ミジンコ　267
ミカン園　73, 74
未耕地　45
ミミズ　4, 72, 83, 230
南アフリカ　84, 148, 138, 192, 249, 269
南アジア　58
南アメリカ（南米）　133, 167, 249
南日本　213
南太平洋　52
南太平洋諸島　53
ミノガ　226
ＭＩＴＣ　136, 247, 291
ミトコンドリア　103
——，ＤＮＡ　38
密度，減少，抵抗性品種　287
——，減衰現象　261
——，変動，昆虫寄生性線虫，土中　225
——，——，有機物施用　258-260
——，回復，91, 122, 140, 191, 292, 293, 303
——，棲息地別，線虫　71
——，推定法　67-69
——，低減　280
ミツモンキンウワバ　230
宮城県　6, 22
——，石巻市　201
宮崎県　5, 6, 10, 32, 42, 153, 154, 208, 282, 331-333
——，川南町　185
——，霧島山系　210
——，串間市　189
——，高千穂　45

宮崎農試 332
水ストレス 211
Mocap 247
持込み，マツノザイセンチュウ 208
モグラ 83
木本 43, 44, 48, 144, 157
籾浸漬 350
モモ樹の短命現象 195
Monaclosporium aphrobrochum 262
M. bembicodes 262, 263
M. cinopagum 262, 263
M. cystosporum 262
M. doedycoides 262
M. drechsleri 262
M. ellipsosporum 140, 262, 263
M. eudermatum 262, 263
M. gephylopagum 262
M. mammillatum 262
M. mutabilis 262
M. reticulatum 262
M. salinum 262
紋枯病 162
モニタリング調査 216
Monochamus alternatus（マツノマダラカミキリ） 83, 203
M. carolinensis 203
M. marmorator 203
M. mutator 203
M. nilens 203
M. obtusus 203
M. saltuarius 203
M. scuttellatus 203
M. titillator 203
monocrotaline 256
モノクロスポリウム 250
——，フィマトパガム 249, 353
モノテルペン 204, 206, 214
モーリシャス 58
モーリシャス島 269
Mortierella nana 264
網状菌 262, 263
毛状根 269
MPP 216, 249, 326, 351
MRSV 235
mtDNA 38
麦わら堆肥 259
無耕起処理，殺線虫剤 291, 314
ムクドリ 83
mulberry ringspot virus 235
無作為抽出，密度推定 69
無脊椎動物 72
むし込み処理（ハウス密閉） 327, 328
無代謝生存状態 79
Myzocytium 262

NAC 216
苗床法 283
苗木 185, 193, 289, 298
苗圃 185, 186
苗立枯病 72, 227
——菌 227
ナガチャコガネ 229
長野県 5, 6, 22, 32, 41, 43, 133, 138, 142, 181, 188, 299, 313, 314
——，茅野市 143
——，波田町 143
——，飯山市 47
——，伊那地方 314
——，桔梗ヶ原 145
——，小諸市 143
——，松本市 143
——，松代町 313
——，三郷村 143
——，牟礼村 143
——，長野市 143
——，長門町 143
——，岡谷市 143
——，大町市 143
——，佐久町 143
——，志賀高原 72
——，塩尻市 142, 143
——，須坂市 143
——，豊野町 143
——，豊田村 143
——，山の内町 143
長野県中信農試 277, 279, 280
長野農試 3
——，桔梗ヶ原分場 277
長崎県 5, 6, 22, 41-44, 47, 152, 167, 201, 332
——，多良見町 45
——，雲仙 210
——，雲仙岳 42, 263
——，雲仙仁田峠 45
名古屋大学 310
内部寄生菌 262, 263
$NaIO_4$ 224
ナカバヤシモモブトカミキリ 203
生わら 259
南米（南アメリカ） 48, 52, 54, 84, 121, 272, 274
軟腐病菌 251
南西諸島 44, 167
NaOCl 224
奈良県 22, 41, 45, 85, 172, 173, 316, 317-319
ナトリウムチャンネル 112
ナトリウムイオン 112
苗代様式 160
NCS 200, 216, 291, 303, 326, 350
ネアブラムシ 226
根分泌物 74
necrosis 123, 126
根ぐされ 17
根腐病 135, 306
ネキリムシ 226
根瘤病 188, 197
Nemacur 247
ネマヒトン 353
ネマクロペン 349
ネマモール 348
ネマノーン 352
Nematoctonus 262
N. pachysporus 262
Nematophthora gynophila 264, 265
ネマトリン 146, 351
nemin 263
ネモグリバエ 226
粘土 192
粘土質 139
——，土壌 88, 186, 193, 302
Neocanthocinus obsoletus 203
N. pusillus 203
Neocosmospora 263
Nepovirus 236
nerve ring グラビア，109
根浸出液 93-95, 130, 256
熱帯果樹 334
熱帯作物 169
熱帯農業研究センター 15, 16
N_2ガス 79
NH_4O 72
日長処理 95
ニチヒューム 350
Nicholsonの競合曲線 123
nictation 224
日本線虫研究会 6
日本線虫研究会誌 6
日本植物防疫協会 301
——，線虫対策委員会 30
日本応用昆虫学会 5
新潟県 3, 4, 43, 85, 133, 0172, 173, 178, 188, 197, 299, 313, 314
二次元泳動 38
ニカメイガ 4
ニコチン 134
日本・ウルグアイ野菜研究プロジェクト 16
二硫化炭素 181, 245
西アフリカ 129, 169
西日本 65, 210
西ヨーロッパ 133
二臭化エチレン（EDB） 245
二層遠沈浮遊法 88, 91, 156, 187
ニトロセルロースフィルター 38
日台交流協会 16
庭樹 44
ニワトリ 83

N-メチルジチオカルバミン酸アンモニウム 350
NO_2 211
のこ屑牛糞 259
野ネズミ 83
ノースカロライナ州立大学 29
農技研 7
農事試験場 15
——, 線虫研究室 284
——（西ヶ原） 10
農業環境技術研究所 22
農業研究センター 282-285
農業技術研究所, 線虫研究室 5
農林省, 千葉県農事改良実験所 10
——, 放射線育種場 3
——, 関東東山農業試験場 10
——, 指定酒精原料作物試験 10
農薬施用 73
農薬抵抗性, 昆虫 226
農薬取締法 223
農薬登録制度 247
ノゼマ科 267
nurse cell 121
尿素 131
ニュージーランド 84, 148
ニューロン 109, 110, 116, 117

落葉, 分解 72
——, 移動, 線虫 82
汚泥 259
おが屑 259
——, 堆肥 259
オイゲノール 251, 253
岡田メモ 129
岡山県 6, 10, 41, 197, 201, 323, 324, 345
沖縄県 5, 22, 23, 54, 58, 65, 66, 133, 184, 188, 189, 191, 208, 285, 334-338, 344, 345
——, 伊江島 335
——, 西表島 22, 40, 41, 43, 45, 67
——, 石垣島 22, 23, 58, 334-336
——, 伊是名島 334
——, 黒島 67
——, 宮古島 335-337
——, 沖縄本島 22, 23, 43, 44, 201, 335, 336
——, 八重山地域 337
——, 八重山群島 334, 335
オキサミル 136, 140, 226, 248, 249, 287, 291, 303, 308, 328, 352
オーキシン 136
o-キシレン 204
オクラホマ州立大学 284, 285
温度（高温, 低温）, バーティシリウム病 240
——, 分布 159, 201, 313, 314, 316
——, 致死 79
——, 孵化 121, 125
——, 発育 121, 126, 130, 135, 139, 144, 160, 169, 193, 199, 207
——, 被害 201
——, 捕捉器官形成, 線虫寄生菌 263
——, 活動 225, 226
——, 寄生 278
——, 寄主侵入 139
——, 接着, *Pasteuria* 268
——, 生存, 線虫 79
——, ——, *Pasteuria* 268
——, 線虫抵抗性, 作物 134, 278
——, 薬剤処理 302
——, 遊出運動 159, 164
——, 増殖 148, 186, 202, 210
温度感受性行動突然変異 106
オンコル粒剤 350
温風暖房器 304
温室 155
温帯果樹 334
温湯浸漬 80, 288, 314
温湯消毒 181, 306, 318, 323, 324
温湯処理 5, 153, 174, 193
oocyte グラビア
大分県 6, 22, 23, 188, 331, 332
——, 阿蘇九重地区 138
——, 九重 133
——, ——, 三俣山 45
——, 久住町 45
オオコクヌスト 204
Oomycetes 262, 265
大阪府 5, 6, 85, 172
オランダ 26, 51, 177, 246, 272, 286
オセアニア 167
雄出現率（性比） 114
オーストラリア 27, 53, 84, 133, 138, 148, 195, 225, 249, 269
OTCA 15
黄化病 313
嘆鳴試験地 10
欧州（ヨーロッパ） 7, 286
応用動物学会 4, 5
応用動物昆虫学会 246
ovary outstretched グラビア
oviduct グラビア
oxamyl（オキサミル） 247
オゾン層破壊 227

パダン 316, 351
Paecilomyces 264, 265, 302
P. litacinus 8, 136, 264, 269
P. macrostoma 264
P. multirostrata 264
P. variotii 264
パラアルデヒトフクシン 105
パラチオン 106
パラフィン 225
パラコート 73
パラナ州農学研究所 16
パルプ 216
パソタイプ（レース） 26, 124, 212, 272, 276, 286, 288
Pasteuria（出芽細菌） 267-271
P. penetrans 8, 136, 267-270
P. nishizawae グラビア, 131, 267-270
P. ramosa 267
P. thornei 267
pathotype（パソタイプ） 24, 212-214
peach tree short-life（PTSL） 195
ベアー塊根法 273, 274, 276
PED 240, 241
北京林業大学 16
Penyakit Merah 15
ペーパーポット育苗 139
ペプチド 224
ペプチドグルカン 225
ペプタイドホルモン 250
ペプトン 228, 258, 259
perineal pattern（会陰紋） 142
ペルー 7, 84, 121, 264
——, グアノ 7
ペルオキシダーゼ 103, 104
ペルトリン 226
pF 77
pH 80, 125, 262, 263, 265, 317
phenamiphos 247
Phialophora malorum 264
Phloxin B 283
physiological race 24
Phytophthora parasitica var. *nicotiana* 188
ピクロロン酸 287
ピラクロホス 136, 248, 249, 352
Pleurotos ostrealus 265
ポックリ病 195
Poncirus 型 192
ポンピング, 咽頭 114
ポット育苗法 155
ポリチエニール 251
postvulvar uterine sac グラビア
ポリステロン 104
potato early dying disease (PED) 240
PPAC 225
preanal ganglion 109
procorpus グラビア
pseudocolagenase 104
Pseudomonas solanacearum 188
psoralidin 256

PTSL 195
プラスタグランディン様物質 115
プラズマ細胞 225
プレコセンII 104
プローブ 38, 39
プロマシル 73
プロリン 112
プロテオグリカン 224
pyrocatechol 255
Pythium ultimum 135

quadricolumella グラビア
quiescence 78

race（レース）24, 212
ラード 229
ラジオイムノアッセイ法 105
酪酸 260
ランダム抽出, 密度推定 89
卵母細胞 グラビア
卵殻 94-96
卵菌網 262
卵寄生菌 136, 263, 264, 280
卵内脱皮 100, 103, 135
ランネート 317, 318, 351
卵嚢 126, 130, 135
——, 形成 282
卵巣 グラビア
ラオス 204
raspberry ringspot virus 237
red ring disease 83
冷温感受性 79
レクチン 251, 263, 268
連作 156
——, 圃場 88-91, 262
——, 障害 5, 131, 139, 195, 261, 310, 316, 318, 331
——, ——, 軽減 261
連鎖的行動, 昆虫寄生性線虫 224
レース 24-27, 29, 31, 33-35, 37, 38, 79, 127, 134, 169, 172, 175, 255, 277, 278, 280, 281, 298, 302, 313
——, 判別 26, 27, 37-39
——, 形態的変異 27, 34
retro vesicular ganglion 109
revertant 110
レーザービーム照射, 耐久型幼虫誘発 116, 117
レーザー光線照射 103
RFLP 38, 111
Rhizoctonia solani 72, 135, 188, 227
Rhynchophorus palmarum 83
リボゾーム 103
——, DNA 38
リグニン 72, 263
陸棲カニ 64
リモートセンシング 187
リナロール 251
林木 306, 319, 336, 341, 350
——苗 44, 155
林地 19, 22, 23, 48, 71, 138, 157, 263
林業 197
——, 苗畑 5, 6, 48, 154, 154, 197-200, 319, 322, 324
林業試験場 6, 201
林業用苗木 324
輪作 122, 131, 140, 148, 153, 174, 175, 200, 253, 282, 286-290, 293, 298, 299, 302, 303, 306-308, 328, 331, 337
燐酸 72, 131
鱗翅目害虫 226
リン脂質 80, 101
リパーゼ 104, 224
リポプロテイン膜 95
リサージェンス 269
RNA 38, 103
RNAウイルス 237
ローデシア 59
ロイシン・アミノペプチターゼ（LAP） 96, 103, 104
露地野菜 290, 297
ロザムステッド試験場 245
RRV 237
類縁関係 37, 38, 61, 203
ルーテクト 349
緑肥 136, 140, 258-260, 337
両性生殖・単数型単為生殖 37
硫安 259
硫化水素 78, 288
琉球大学演習林 336
琉球列島 314
流水, 移動 82

砂漠 72, 73
サビカミキリ 203
殺虫力, 昆虫寄生性線虫 223-225, 229, 230
——, 試験法, 昆虫寄生性線虫 223
砂土 193, 258-260, 326, 327
佐賀大学 7
佐賀県 6, 22, 44, 155-158, 179, 188, 197, 332
——, 有明町 155
——, 芦刈町 155
——, 千代田町 155
——, 福富町 155
——, 伊万里市 155
——, 上峰町 155
——, 神埼町 155
——, 鹿島町 155
——, 江北町 155
——, 三日月町 155
——, 三田川町 155
——, 三根町 155
——, 塩田町 155
——, 白石町 155
——, 武雄市 155
——, 太良町 155
——, 上場地区 156
——, 嬉野町 155, 185, 186
——, 牛津町 155
——, 大和町 155
相模湾 64, 66
——, 初島沖 67
栽培管理 195
細胞系譜 114
細菌 72, 198, 260
細菌病 195
細菌数 74
サイロン 350
埼玉県 5, 6, 41, 83, 139, 142, 143, 153, 182, 197, 306, 308
——, 秩父 345
——, 鴻巣市 10
——, 所沢 167, 169
最適抽出サンプル数 89
サイトカイニン 134, 136
砂壌土 13, 139, 258, 259
殺菌, 昆虫寄生性線虫 229
山陰 201
サクラコガネ 230
砂丘 71
——, 地帯 326
サンヒューム 350
サンパウロ大学 15
札幌医科大学 67
蚕糞 259
サンプリング法 89
サンプル数 89
サンプルユニット 88, 89
酸性フォスファターゼ 27
酸性雨 211
山椒粒 3
酸素, 欠乏 79, 288
——, 呼吸 79
——, 濃度 79
——, 消費量 95
ササラダニ 74
砂質土壌 77, 166, 192, 194
殺線虫成分 255
殺線虫剤 136, 159, 258, 287-289, 290-293, 348-353
——, 感受性 290, 303, 307, 316, 317
——, ——, 低下 307, 320, 333
——, 効果範囲 131, 191

——, 施用 287
——, 総出荷額 247
——, 処理 15, 140, 194, 195, 200, 298
——, ——, 方法 287, 291, 314
——, ——, 副次効果, 水田 162, 316
——, ——, 密度回復 91, 131, 191, 302, 303, 317
——, ——, 線虫相への影響 74
——, ——, 増収 91, 131, 192
サザンハイブリダイゼーション（サザン） 110, 111
-S-C-S-リング 103
SDS 114
SDS-ポリアクリルアミド電気泳動 101
世代促進, 抵抗性育種 279
世代数 90, 122, 126
性, 分化 139, 256
——, フェロモン 250
——, 比 30, 114, 162, 167, 241
——, ホルモン 250
——, 決定 135, 167
——, 転換 135
性的隔離 203
生物學語彙 3
生物モデル 7
生物農薬 223, 229, 270, 353
生物量（biomass） 55
生物的防除 8, 131, 136, 265, 267-271
成長曲線 109
成長阻害 107
制限酵素断片長多型（RFLP） 38
性原細胞 グラビア
背変菌 204
生育 282
生活環, *Pasteuria* 267-268
生活史, 線虫 114-117, 121, 125, 126, 130, 135, 139, 148, 160, 161, 169, 187, 188, 189, 198, 202
——, マツノマダラカミキリ 204
Seinhorst のモデル 170, 286
西南暖地 169
西南日本 210
生理活性物質 287
セイロン（スリランカ） 185
静線虫作用 308
静止 223-225
精子 グラビア
精巣 グラビア
生態, 海棲線虫 64-67
生態型, 線虫 192
——, 寄生菌 264, 265
生態系 71-75
静止, 昆虫寄生性線虫 223
——状態 78
製糖工場沈殿池 288
製剤形態, 殺線虫剤 250
生存（長期生存） 77, 78, 83, 89, 97, 98, 114, 122, 125, 148, 152, 164, 173-175, 190, 225, 229
生存戦略 78, 97, 98, 223
赤外カラー写真 187
赤色蛍光 211
赤黄色土 330
石灰窒素 248, 249, 258, 259, 301, 307, 352
セクロピア蚕 225
セクロピン 225
センチュリー 352
線虫, 防除剤 348-353
——, 分離法 87, 88
——, ——, 効率 88
——, 不動化物質 215
——, 群集, 多様性 71
——, 被害額, アメリカ 250
——, 捕食菌 15, 16, 136, 140, 250, 260
——, 検診 193, 297
——, 検診員 4, 5
——, 寄生菌 262-266
——, 密度, 棲息地別 71, 72
——, ——, 灌漑用水 82
——, 種類数, 日本 6
——, 抵抗性（抵抗性品種） 5
——, 抵抗性, 有機物 261
線虫談話会 6
線虫学関連学術用語集 6
線虫学関連日本文献記事目録 3, 246
線虫心枯病 5, 164
線虫相 4, 71, 73, 77, 82
——, 地域 297-300, 301, 306, 310, 312, 313, 316-321, 322, 325, 330-333, 334
——, 寄主 181-184, 185, 193-195, 197-200
線虫対策委員会 6
セネガル 269
千粒重 130, 165
染色体地図 107
染色体数 30, 33, 34, 135, 170, 192
セラード農牧研究センター 16
セリン分解酵素 225
Serratia macrscens 216
セルラーゼ 207
セルローズ 72
接触型殺線虫剤, 出芽細菌との併用 269
節足動物 72, 94
瀬戸内海 64, 65
接合菌類 262
shaft グラビア
シアン化合物 245
芝草害虫 223, 226
シバツトガ 226
シベリア 54
篩別法 156
脂肪 95
——層 94, 100
紫外線 223
——, 防護剤 225
——, 照射 103
滋賀県 6, 316, 317
指標植物 293, 297, 298
飼育法（培養法), 線虫 174
四軸柱 グラビア
糸状菌 72, 74, 198, 202, 207, 210, 225, 260
識別形質, 線虫 30, 31, 40, 53, 56, 60, 61
敷き草 15
四国 43, 138, 1482, 154, 155, 198, 217, 299, 314, 326-329
子宮 グラビア
姉妹群 21
島根県 6, 10, 27, 197, 322-324
——, 大社町 181
シナプシス 109, 112
唇部正面（頭部正面像） 40, 46, 47
診断基準, マツ材線虫病 207
進化 21, 30, 85, 98, 214
進化分類学 21
深海底 67
神経分泌細胞 102, 104, 105
神経情報伝達 112, 113
神経発生 110
神経ホルモン 94
神経環 グラビア
神経細胞分泌物 102
神経細胞分泌ホルモン 105
神経生物学 106
深耕 307, 313
——, 機械 307
真空播子機 303
侵入, 線虫, 植物体 83, 84, 121, 125, 130, 138, 152, 160, 164, 165, 170, 173, 177-179, 189, 193, 198, 205, 215, 255, 261, 277, 282, 344
——, ——, 昆虫体 224
真皮 102, 103
——, 細胞 103
森林 71, 263
——, 土壌 72, 336
森林病害虫防除法 201
森林総合研究所（森林総研） 6, 230
シンシチウム 256

深層耕 293
浸透圧 78
浸透移行性 247
針葉樹 199, 200
——林 72, 263
シオヤアブ 230
シラフヒゲナガカミキリ 203
シロテンハナムグリ 230
飼料作物（牧草） 331, 341, 345
施設栽培 262, 263, 297, 298, 307, 318, 327, 328, 330, 332, 337
歯針担 237
シスト グラビア, 93, 121, 126
——, 寄生菌 263, 264, 302
湿籾粉衣 351, 352
雌雄同体 114
自然草地 16
自然衰退現象, 線虫 264, 265, 269, 270
静岡県 6, 7, 10, 22, 58, 83, 84, 177, 179, 185, 188, 197, 282, 310
——, 浜北市 228
——, 金谷町 186
——, 下田 66
静岡農試 310
植物検疫（検疫） 83-85, 247, 286
植物寄生性線虫 グラビア
——, 脱皮 100-104
——, 種数, 日本 6
——, 除草剤 73
植物成長阻害物質 255
植物残渣 265
埴土 139
埴壌土 139, 291
食道, 脱皮 104
——, 管腔 237
食道部 グラビア
食道腸間弁 グラビア
食道管腔 グラビア
食道狭 グラビア
食道腺 237
——, 核 グラビア
食菌性 73, 202
——, ダニ 73
——, 線虫 72, 74, 227
食物連鎖 72, 260
食細菌性線虫 72, 73, 100
蔗糖 263
小アジア 84
焼土法 302
傷害樹脂道 206
小包体 103
症状（被害） グラビア, 10, 123, 130, 131, 134, 135, 138, 139, 142, 144, 145, 148-150, 152, 153, 161, 162, 164, 165, 173, 177-180, 185, 186, 188, 189, 192-195, 198, 199, 201, 205-208, 241, 282, 297-299, 303, 304, 306, 308, 310, 311, 316, 317, 319, 326, 330, 331, 336, 337
焼却処理 201, 289
沼沢地, 線虫密度 71
シュガーエステル 225
種間競争, 植物寄生性線虫 170, 186, 193, 225, 226, 260
——, 昆虫寄生性線虫・植物寄生性線虫 225, 226
縮合型タンニン 215
種名リスト, 海産線虫, 日本 65
種内変異（レース） 37, 167, 212, 213
種数, 日本 6
——, 世界, 海産線虫 64
主成分分析 167
酒石酸モランテル 216, 249, 352
種子, 伝染 78
——, 粉衣 350, 352
——, 精選 3
——, 消毒 308, 310, 316, 324, 326, 333, 343, 350
収縮環菌 262, 263
出芽細菌（*Pasteuria*） グラビア, 8, 136, 140, 161, 267-271
臭化メチル（メチルブロマイド） 245, 248, 249, 313, 317, 319, 326-328, 350
収量増 15
sibling species 192
sieving method 87
slow decline 192
SMDC 247
側索細胞 103
SO_2 211
Society of Nematologists 6
sodium dodecyl sulfate 114
側線 グラビア
側帯 グラビア
祖先型 グラビア
粗堆肥 259
層別抽出, 密度推定法 89
草地 22, 23, 71, 133, 138
草原, 線虫密度 71
総合防除 7, 250, 272, 286-289, 290, 297, 320, 333
総排出腔 グラビア
相変異, *Xenorhabdus* 224
相補DNA（cDNA） 38
桑樹栽培全書 3
双器 19-21, 104, 116, 117
——裂 グラビア
走査型電子顕微鏡（SEM） 24, 29-33, 40, 44, 47, 51-53, 129, 181
草生栽培 15, 73, 74, 146, 181
spear グラビア
spermatheca グラビア
spermatozoa グラビア
spicule グラビア
Spondylis burprestoides 203
sporangeal wall 269
spreading decline 192
spring dwarf 177
Stagonospora 263
Streptomyces avermitilis 251
stylet グラビア
——, knobs グラビア
——, protractor muscle グラビア
——, shaft グラビア
スベリン化 72
submedian lobe 51, 52
スーダン・58
垂直分布, 地理的 138, 186, 210, 313
——, 土壌中 4, 11, 127, 130, 136, 145, 146, 152, 160, 185, 186, 190, 193, 307, 313, 337
——, 移動, 水 82
水田 4, 5, 21, 53, 74, 82, 159-163, 297, 301, 310, 313, 316, 324, 326, 334
——, 畑作 280
——, 条件 157
——, 転換畑 138, 155, 297, 298, 308
水封 13
水田線虫特殊調査 159, 316, 326
水平分布, 圃場内 145, 185, 186
衰弱症 192
スッコム 125
スコットランド 264
スクーピング法 175
スミチオン 226, 316, 351
棲み分け 186
砂地 310, 327
スリランカ（セイロン） 84, 186
スルフヒドリングループ 103
ステロイド系昆虫ホルモン 105
ストレッチ説, 脱皮 103
スウェーデン 71
syncitium 121, 125

タバコスズメガ 103
立枯病 135, 188, 190, 195, 197
多肥 166, 185, 187, 310
タイ 15, 16, 64, 345
体長, 線虫 71
耐虫性 345
——, 台木 344
——, 品種 165, 258, 259, 343
堆肥 160, 162, 262, 288, 293, 318, 319

——化　288, 289
耐乾性　78, 101, 103
耐寒性　159
大気汚染　211
対抗植物　グラビア, 7, 15, 138, 140, 146, 154, 253-257, 291, 292, 298, 303, 307, 308, 310, 314, 315, 318-320, 323, 324, 328, 333, 337, 343
耐久型幼虫　101, 114-117, 202, 203
——, 誘起物質　115, 116
堆厩肥　136, 181, 259, 265
耐久性　316
耐久生存　260, 304
tail　グラビア
耐無水生存　73, 78
大量培養法, *Pasteuria*　268-270
体細胞分裂型単為生殖　33, 34
体細胞数　101
耐性（耐虫性）　202
——, 品種（系統）　185, 287
代謝　78, 80
代謝率　71
体色, 黒化　103
台湾　16, 58, 62, 85, 201, 204, 345
太陽熱利用（ハウス密閉）　293, 298, 308, 317, 319, 323, 324, 322, 337
多核質（体）細胞　125, 134
多形現象, 線虫　44
多形種　167
タコアシ症状　5, 134, 199
種芋浸漬　350
種籾浸漬　351, 352
単為生殖　30, 167, 169
単純抽出, 密度推定　89
胆汁酸様物質　115
タンニン　215
タンニング　126
蛋白分解酵素　224
蛋白質合成　103, 136
炭酸　103
炭酸ガス　102-104, 204
炭素　72
淡色黒ボク土　219
淡水　48
湛水　78, 79, 129, 130, 136, 173, 259, 280, 293, 310, 318, 319, 324, 327, 328, 332, 337
——, 状態　7
——, 処理　78, 155
田植機（機械田植）　310
TBRV　236, 237
Tc1　110, 111
定着　83
抵抗性　5, 11, 12, 206, 214, 215, 282
——, 打破　35, 278, 306
——, ——, 系統　37, 134, 298, 310, 320
——, 台木　134, 146, 195, 306, 307, 317, 333, 341-345
——, 品種　3, 5, 7, 11, 26, 93, 98, 123, 125-127, 131, 134, 140, 144, 153, 154, 160, 165, 166, 169, 175, 240, 253, 254, 272, 277-288, 293, 298, 306, 308, 310, 313-315, 317, 333, 341-347
——, 遺伝子　35, 274-278, 280, 284, 301
——, 育種　124, 153, 217, 277-288, 301
——, ——, 素材　277
——, 検定法　273, 274, 278, 279, 283, 284
——, 機作（機構）　5, 126
——, 個体出現率, 育種　274
——, 温度　35, 278, 279
低級脂肪酸　260
低温（温度）　79
——, 耐性　79, 122, 135, 148
敵性（対）植物（対抗植物）　291
Telone　247
Temik　247
天地返し　313, 328
てんぐす症状　194
転換畑（水田転換畑）　317, , 324, 327, 330, 331, 334
天敵　136, 186, 216, 217, 260, 262-266, 328
——, 微生物　131, 140, 258, 260, 262-271, 302
——, 生物　216
——線虫　4
terminal cell　グラビア
テロン　146, 287
テロンII　74
テロン92　349
terpenoid　256
テルペン　251
——類　255
testis　グラビア
Thielavia　264
Thielaviopsis basicola　189
TmRSV　194
tobacco rottle virus　189, 235
トビムシ　72, 74, 136, 260
tobravirus　236
栃木県　6, 45, 129, 142, 143, 188, 235, 306
——, 鶏頂山　263
——, 奥日光　263
徳島県　189, 193, 326-328
——, 相生町　43
——, 鳴門地区　327
——, 鳴門市　326, 327
——, 吉野川流域　326
特殊調査, 水田　4, 5
特用作物　344
tomato black ring virus　235
トマトリングスポットウイルス　194
TomRSV　235
トンネル栽培　292
豚糞, 伝播源　83
トランスポゾン　110-112
——, TC1　110
トレハロース　78, 94
トレーサー法　131
トリクロロフォン　106-109
——, 感受性　106
——, 耐性　107-109, 111
——, 抵抗性変異　106, 107
トルエン　204
年越し枯れ　201, 207
突然変異　111, 114-116
——, 育種　279
——, 誘発　114
突然変異体　106-113
鳥取県　6, 322-324
糖分解酵素　224
頭部正面像　30-34, 51
東大農学部鏑木研究室　4
等電点電気泳動　37
東北　58, 59, 133, 143, 201, 203, 207, 225, 264, 277, 301-305
——, 北部（北東北）　160, 301
東北農試　277-280
——, 刈和野試験地　3, 301
東海　84, 129, 282, 310-312
——, 以西　235
凍結, 感受性　80
——, 抵抗性　80
東京大学海洋研究所　67
東京都　3-6, 58, 62, 181-183
——, 八丈島　85, 183
——, 駒場　4, 53, 159,
——, 神津島　184
——, 西ヶ原　10
——, 西多摩　183
——, 小笠原諸島　201
——, 杉並区　181, 184
糖蜜　288
糖類　263
東南アジア　167, 169
東欧　3
糖蛋白質　224
富山県　6, 23, 85, 172, 313, 314
transfer cell　121, 125
TRSV　236
TRV　235
ツボカビ綱　262

月夜病 277
月夜立 298
通気, 土壌 78
通水阻害 206
Tylenchina 亜目の再評価 19-21, 24, 52

宇部短期大学 67
植木 306, 307, 318
ウイルス, 天敵 260
——, 媒介 193
——, 伝搬 194, 235-238
——, 保毒, 線虫 237
——, 吸着, 線虫 237
浮石土壌 183
unc-3～*64*, *C. elegans* 106-108
運動異常 107
運動性ニューロン 110
ウンカ 4, 162
Uraecha bimaculata 203
ウルグアイ 16
ウサギ 224
uterus グラビア

Vapam 247
ventral nerve cord 109
Verticillium 239-241, 262
V. albo-atrum 239, 241
V. bulbillosum 264
V. catenulatum 264
V. chalamydosporium 264, 265
V. dahliae 239, 241
V. lamericola 264
V. lecanii 264
V. leptobactrum 264
V. liotae 264
V. sphaerosporum var. *bispora* 262
vestibule extension グラビア
VS34 291
vulva グラビア
Vydate (バイデート) 247, 352

Wageningen 農科大学 51
和歌山県 10, 22, 23, 66, 67, 316, 319
——, 白浜 64-67
white tip 164
witchs' broom 194

Xenorhabdus 224
X. nematophilus 224
Xylotrechus saggitatus 203

ヤハズカミキリ 203
やけ症 150, 308
薬液浸漬, 植物体 297, 299
薬害 13, 146, 245, 246, 287, 291, 316, 318
薬用植物 15
薬剤防除, 線虫 131, 245-252
——, 問題点 311
——, 面積 5
薬剤耐性, 線虫 333
薬剤抵抗性, 線虫 307
山形県田川地方 159
山形農試 301
山口県 323, 324
山梨県 6, 10, 142, 143, 188, 313, 314
山砂 155, 318
野菜 16, 87, 143, 144, 175, 269, 297, 303, 313, 314, 317, 322, 323, 330, 334, 335, 337, 341
野生株, 線虫 107-109
yellows 病 15
ヨーロッパ (欧州) 27, 52, 54, 84, 85, 148, 177, 178, 194, 203, 214, 223, 264, 272
——, 北部 138
横連合 110
要防除密度 (被害解析, 被害許容密度, 被害許容限界, 被害耐性限界密度, 経済的許容密度, 耐性限界密度), 線虫 123, 127, 134, 139, 148, 149, 150, 199, 290, 297, 298, 303
幼苗検定法 273, 274
幼弱ホルモン 104, 105
羊毛堆肥 258, 259, 310
葉菜類 225, 307, 313, 317, 326-328, 330, 344
要素欠乏症 188
輸入検疫 (検疫) 83, 286
輸卵管 グラビア
輸出検疫 (検疫) 174, 322, 324
輸出規制 322
誘導抵抗性, マツ材線虫病 212-214

誘引, 物質, 植物 165
——, 捕食菌 264
——, 行動, 昆虫寄生性線虫 223, 224
——, マダラカミキリ, ザイセンチュウ 204
——, 性的, 線虫 121, 167
——, 植物, 昆虫寄生性線虫 225
誘引剤, カミキリ 216, 353
有機物施用 136, 146, 194, 258-261, 265, 291, 293, 310, 318, 324, 328
有機イオン剤 106
有機ハロゲン化物 106
有機リン 107
——, 感受性, 線虫 106-113
有機リン剤 106, 246, 247, 343
有機酸 165
有機質土壌 192
有機質資材 258
有効積算温度 160, 337
融雪, 移動 82
遊走子 264
遊走子嚢 262, 264

在来品種 3, 11, 27, 140, 186, 277, 283, 285, 293, 301, 302, 342, 344
材線虫病 201
残留, 殺線虫剤 328
残屑物 64
雑食性線虫 73
雑草 133, 138-140, 160, 173, 299, 303, 307, 318
前部食道 グラビア
蠕虫型線虫寄生菌 262, 263
前気門ダニ 72, 74
ゼラチン様卵嚢物質 126
絶食 79
ゾウムシ 83, 226
造精機能障害 146
増殖, 線虫 11, 12, 77, 134, 152, 160, 164, 207, 215, 240, 241, 282
——, *Verticillium* 病 240, 241
増殖率, 線虫 122, 126, 139, 161
増収 15, 162
増収率, 殺線虫剤処理 246
Zygnemomyces echimulatus 262
Zygomycetes 262

あ と が き

1990年3月、日本線虫研究会運営委員会により本書の編集出版が企画決定されて以来、早くも3年近くが過ぎました。出版は当初の予定から1年以上も遅れましたが、ここにようやく実現の運びとなり、ご同慶の至りと存じます。ただ出版の遅れにつきましては編集者の不徳のいたすところであり、深くお詫びを申し上げます。

本書出版の趣旨は、1971年4月に結成された本研究会の創立20周年を記念し、我が国における線虫研究を中心にその歴史と発展、現状と問題点、並びに将来展望を明らかにすることでありました。そのために、各研究分野ごとに執筆は原則として、現在研究活躍中の本会会員または会員外の各位にお願いし、該当の研究者がいない項目については、かつて活躍された研究者または近縁分野の若手研究者にお願いしました。

執筆に当たって、術語等については日本線虫研究会誌の執筆要領に準拠することとし、内容と表現法は執筆者の個性と考え方を尊重しました。原稿枚数と引用文献数は、諸般の事情により執筆項目ごとに一応の上限を設けましたため、論文によってはせっかくの研究内容が十分に記述できなかった恨みがあり、これは執筆者の責任でないことは言うまでもありません。また、論文中、「引用著者名（年代）」とあり、引用文献欄にその記載がない国内文献は1984年までについては皆川ら（1986）「線虫学関連日本文献記事目録」に、1985年以降のものは日本線虫研究会誌の資料欄「年度別線虫関係文献目録」に収録されているものです。

ふりかえって全体を通読したとき、我が国線虫研究は農林業関連分野に限ってみてもすでに前世紀来百年以上の歴史を持ち、その最後の20年間が我が線虫研究会のいわば「幼少年期」、つまり研究陣容、内容の大幅な成長期であったことがつくづく感じられます。同時に、すでに1920～40年代には、現代世界線虫研究の草創期に時を同じくして我が国でも先駆的な研究業績が生まれていたことに改めて新鮮な刺激を受ける思いがいたします。

時代は今や21世紀へむけて大きくうねりつつあり、地球環境・生態系の保全、持続型農業技術開発の重要性が強く叫ばれています。線虫研究関連分野においても、線虫が単に害虫として殺される対象としてだけでなく、積極的に利用し、活用する対象とされ、現にわれわれをとりまく多くの分野でそのような研究が進みつつあります。この度はそれらの新たな広い分野まで十分にはカバー出来ませんでしたが、本書が研究者、技術者はもとより、学生や農業者、そして一般読者の方々にも広く読まれ、線虫問題の理解と解決の助けとなり、今後の線虫研究の新たな飛躍・発展への礎石ともなれば至上の喜びと存じます。

最後に、本書の編集出版にあたり、お忙しい中、原稿の執筆をこころよくお引受け下さった著者の皆様、また、出版計画の財政面で積極的にご支援、ご協力を賜った多くの日本線虫研究会会員、関係諸団体各位に対し、ここに心より厚く御礼を申し上げます。さらに、不慣れな編集作業に気長にご協力いただいた昭和堂印刷の山口義仁氏へも心から感謝いたします。グラビアの原図とその作製用資料を提供して下さった方々、時間を要する校正作業にすすんでご協力下さった本記念誌編集幹事各位にも厚く御礼を申し上げます。

1992年11月

日本線虫研究会創立20周年記念誌
臨時編集委員会　　中　園　和　年

日本線虫研究会創立20周年記念誌臨時編集委員会

委 員 長：中園和年
編集顧問：一戸　稔・西澤　務
委　　員：石橋信義・三井　康・真宮靖治・大島康臣・田村弘忠・清原友也・清水　啓・百田洋二・二井一禎・佐野善一・近藤栄造・皆川　望（順不同）
幹　　事：皆川　望・水久保隆之・吉田睦浩・小坂　肇・奈良部　孝・立石　靖（順不同）

—Senchu Kenkyu no Ayumi—
(Progress in Nematology)
A Commemoration of the Twentieth Anniversary of
the Japanese Nematological Society

Edited by
K. Nakasono

Printed in Japan

線虫研究の歩み—日本線虫研究会創立20周年記念誌

1992年11月25日印刷
1992年11月30日発行
編集者兼発行人　中　園　和　年

発行所　日本線虫研究会
〒305 茨城県つくば市観音台 3 - 1 - 1
農業環境技術研究所内
電話（0298）38-8316

印刷所　昭和堂印刷
〒840 佐賀県佐賀市神野西 4 - 1 -32
電話（0952）33-1221

頒価 5,000円