

私たちの知らない線虫の世界



京都大学 名誉教授
二井 一禎
Kazuyoshi Futai

1. はじめに

多くの人にとって「線虫」という生き物は誠に馴染みのない生き物に違いない。微小である上に体が透明であるため見えにくい。しかも、土壌中や海底、動植物の体内に寄生しているため、人の目に触れることがほとんどないから。しかし、生物学者や医学、薬学系の研究者の間では、その知名度はここ30年ほどの間に飛躍的な高まりを見せた。それは、*Caenorhabditis elegans* という1種類の線虫を世界中の分子生物学者が研究材料として用いたからであり、その成果が評価され、3人の研究者（ブレナー、ホロビッツ、サルストン）が2002年に、さらに2006年に2人の研究者（ファイアとメロ）がノーベル生理学・医学賞を授与されたからである。そのあたりの事情はこの文章をお読みの方なら充分ご存知のことだと思うが、必要なら次のURL <https://ja.wikipedia.org/wiki/カエノラブディティス・エレガンス> を参照してください。しかし、人々の間での認知度とは関係なく、線虫は古代より人類にとって密接な関わりをもつ生物であった。寄生性線虫による被害をたっぷり経験してきたからである。卑近な例としてはヒトの寄生虫、“回虫”があるが、この寄生虫については今や日本人の記憶から薄れつつある。しかし、イヌの寄生虫フィラリアについては今も多くの愛犬家にとって悩みの種であるに違いない。また、同じフィラリア線虫の仲間による象皮病やアフリカの熱帯地域を中心に世界で1,800万人が感染しているというオンコセルカ症（別名、河川盲目症）のような被害著しい感染症の病原体については今も世界の医療従事者の関心は深い。また、このような人体寄生虫に対する抗寄生虫薬イベルメク

チンを開発し、これらの感染症の撲滅に寄与したとして、大村智博士が2015年のノーベル生理学・医学賞を授与されたニュースは記憶に新しい。

2. 線虫ってどんな生物？

(1) 非常に小さい土壤線虫

ところでここで例にあげたいいくつかの動物寄生性線虫の体長は意外に長く、ヒト回虫で15～35cm、イヌフィラリアでは15～30cm、蚊の仲間に媒介される象皮病の病原体バンクロフト糸状虫は4～10cm、河川盲目症の病原体オンコセルカの場合はメスで33～50cm、オスは小さくて2～4cm。ただし、蚊などに媒介される感染性の線虫では、媒介されるミクロフィラリア世代の体長は1mmにも満たない小ささで、1世代の間に大きさを劇的に変化させる。また、魚の寄生虫で、その魚を生食した時に感染、発病することがあるアニサキスは2～3cmの長さで、幅が0.5～1mmである。これら動物寄生性の線虫に比べて、土壌中に生息する自由生活性の線虫や植物寄生性の線虫の体長は、おおよそ1mmと微小である（図1）。土壌粒子の表面を覆う薄い水の膜を移動の場として利用する、“隙間生物”の土壤線虫にとって体サイズが微小になるのは、合理的な進化の賜物であろう。

(2) 微小な体、でも必要な器官は完備している

このように小さい線虫であるが、動物として必要な器官は完備している（図2）。丈夫なクチクラに覆われたその体は約1,000個ほどの細胞から出来上がっている。消化器系としては餌を取り込む口腔、それに食道、腸、肛門が続く。有性生殖を基本とする線虫類には雌雄の生殖器官も発達しており、成熟

した雌個体などでは、発達した卵巣が消化器官とともに、体腔を占めている。線虫類には眼はないが、化学感覚器官が発達しており、我々人間の脳にあたる「神経環」付近に集中する神経細胞から頭部へ神経突起が伸びていて、その先端にある受容器（図3）を使って外部刺激をキャッチしている。線虫の化学

感覚が鋭敏なことは、雌雄の成虫が、異性が分泌する性フェロモンを確実に受容して、複雑な土壤中で繁殖を成功させている事実からも明らかである。また、この点に関しては、最近、九州大学の研究者が線虫、*C.elegans* の嗅覚を用いてガン患者の尿と健康者のそれを識別するのに成功し、早期治療に役立つ

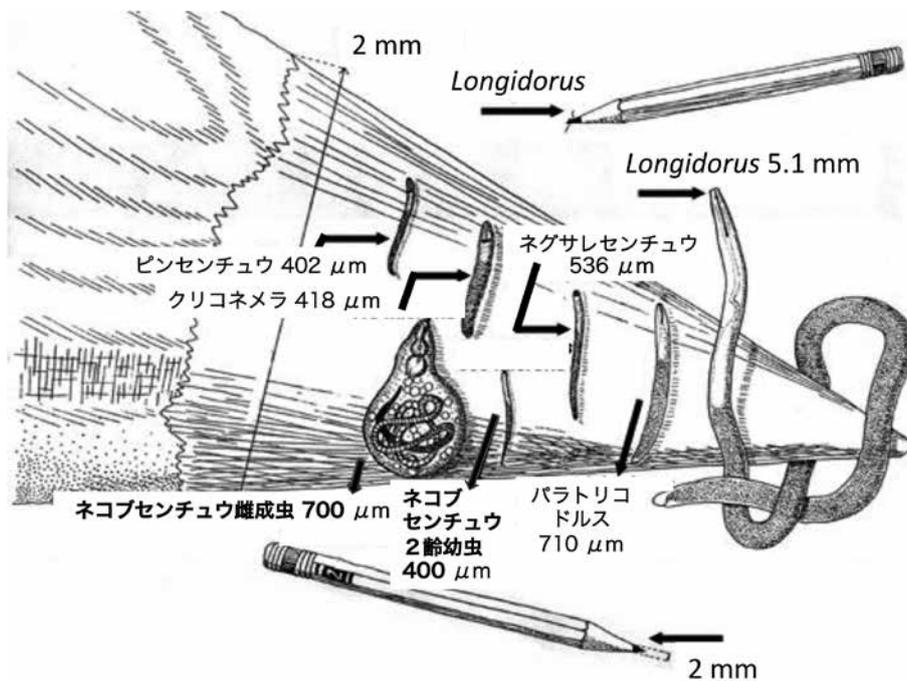


図1. 植物寄生性線虫の大きさ (原図 Kathy Merrifield)

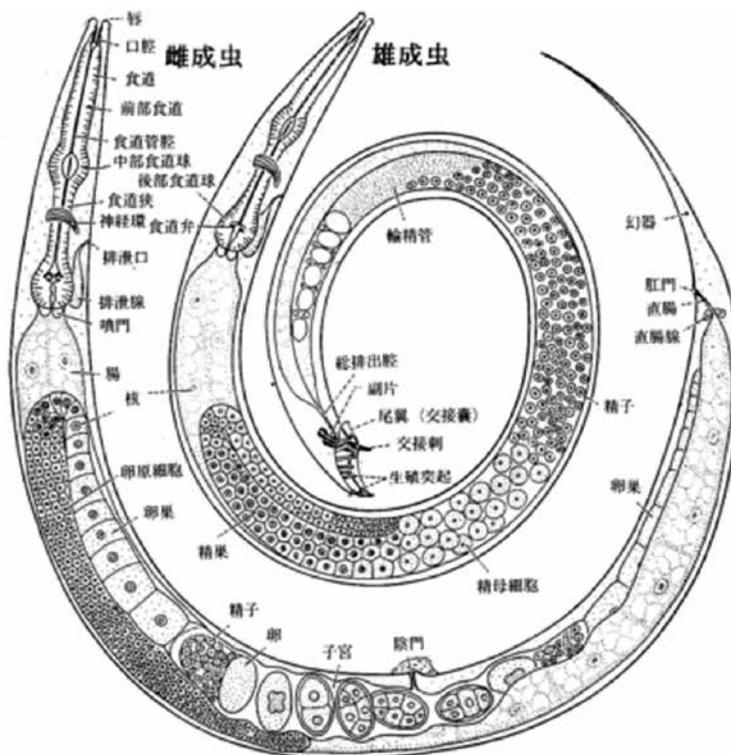


図2. モデル生物 *Caenorhabditis* 属線虫の体構造 (ハーシマン 1960)

てようとしているというニュースが飛び込み、世間の耳目を集めたが、線虫を研究する者には、「なるほど」と納得するところがあったはずだ。線虫を扱っていると、線虫の嗅覚が鋭敏なことを経験することがあるからだ。こう書いてくると、「おやっ?」と思われた方がおられるだろう。そう、線虫には特別な呼吸器官がない。線虫は小さな体全体が広い体表で覆われている。この体表を通して、湿った環境から酸素を取り入れ、二酸化炭素を排出している。

(3) 天文学的な数の土壌線虫

そんなちっぽけな動物が土壌中には実に膨大な数生息している。線虫は地球上で最も個体数が多い動物であることが知られており、その数に関しては昔から多くの報告がある。例えば、森林の腐植層には1m²に1千万頭以上の線虫が生息するという(Yeates, GW.2007)。世界各地の7,000近くの土壌データを調べた最近の研究によると(J van den Hoogen et al. 2019)、世界中の表層土壌全体に4.4 ± 0.64 × 10²⁰頭の線虫が生息するというのだが、数値が大きすぎてピンとこない。重量に換算するとおよそ3億tになるという。まあ、1mmほどの目にも止まらない生物がこの重さになるのだから、い

かにその数が多いか想像していただけるだろう。土壌線虫とひとくくりにして個体数を数えるだけでなく、この論文の著者たちは食性別に線虫の数を推定している。土壌中には、細菌を食べるもの、菌類(カビの仲間)を食べるもの、動植物に寄生するもの、雑食性のもの、他の線虫や小動物を捕食するものなどさまざまな食性の線虫が生息している。食性の違う線虫は頭部の口腔の形状がそれぞれに異なるので(図4)、簡単な検鏡で、大雑把に食性を区分することが可能である。そんな食性別に線虫の数を調べたのだが、どの食性の線虫についても、グローバルに見ると、亜北極圏やツンドラ地帯でその数が最も多く、土壌100g当たりの総線虫数は2,000頭を超えるという。温帯や熱帯でそれに匹敵するのは、温帯の広葉樹林だけで、他の熱帯林や、地中海沿岸の森林、南極圏、砂漠などではその数はぐっと少なくなる。温帯や熱帯の森林より、寒冷なツンドラや亜北極の森林で線虫の数が多いうのは、常識に反するようだが、おそらく線虫の数を決めているのは、土壌中の有機炭素の量で、分解速度が遅い寒冷地では大量の有機炭素が蓄積するため、線虫の数が増えるのだろうというのが、この論文の著者たちの解釈である。

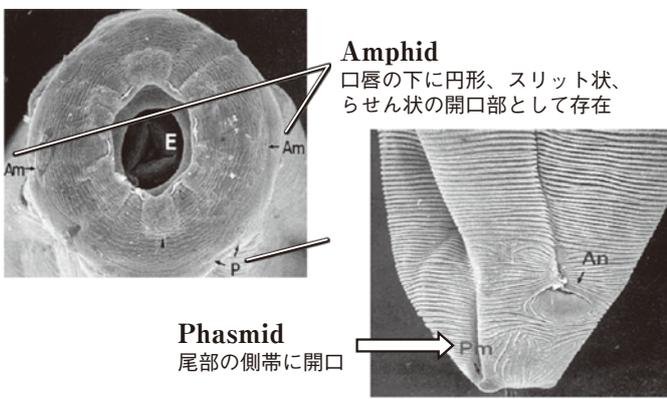
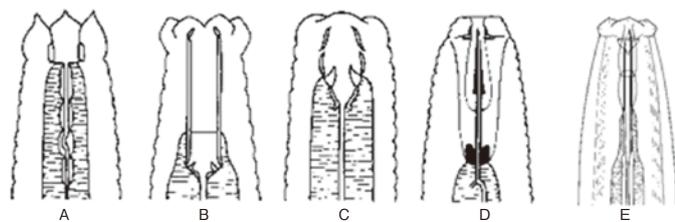


図3. 線虫の2つの化学感覚器官 (Introductuon to Nematode Kwankamol Limsopatham, Ph.D. を改変)



A: ケファロプス型(細菌食性)、B: ラブデイトイス型(細菌食性)、C: デイプロガスター型(細菌食性)
D: チレンクス型(植物寄生性)、E: ドリライム型(植物寄生性、捕食性)

神崎菜摘 2014 原図

図4. いろいろな線虫の頭部形状

(4) 線虫は種数も膨大

線虫類は節足動物のような分節構造を持たず、左右相称の形態を特徴としている。このような線虫類は土壌、海水、淡水、他の生物(動植物)の体内と実に多様な生息域を持つ。また、その食性も上述したように多様である。そのため、種数も膨大で、記載された種に限っても2万種類を超える。その内訳は海産線虫がざっと全体の50%、25%が土壌や淡水中で細菌や菌類、微小動物を摂食する自由生活性

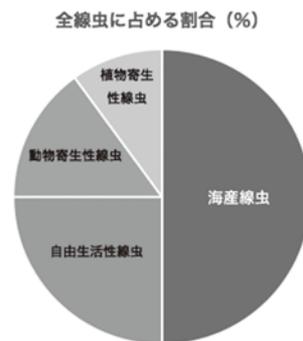


図5. 生息域別の線虫の種数 (左側50%は陸棲線虫)

線虫、15%が昆虫から哺乳類に至るさまざまな動物を寄主とする動物寄生性線虫、残る10%が植物に寄生する線虫だという（図5、<https://mrec.ifas.ufl.edu/lso/SCOUT/Nematodes.htm>）。しかし、種数についての記述は実にさまざまで、線虫全体の種数は50万種で、うち寄生種が8万種、人体寄生種は50種だという寄生性線虫の研究者による解説もある。また、海産線虫の研究者は、海洋底から採取したサンプルに含まれる線虫類に新種が次々に発見されるため、その新種発見率と、このような未解明の広大な海洋という生息域を考慮すると、線虫種は1億を超えるだろうと推定している。いずれにしても、その種数は、現在最も多くの種が報告されている節足動物（特に、昆虫類は100万種以上）を超えることは間違いなからう。ただし、それがすべて記載されるのには、まだ長い年月が必要だろうから、当面、記載された種数の多さでは昆虫類から王座を奪うことはできないだろうが。

(5) 線虫類は昆虫類に近縁？

線虫が一体どのような生物であるのかを考えるためには、その分類学的な位置を検討するのが手取り早い。線虫を研究対象にする学問としては寄生虫学という医学分野と、農作物のペストとして線虫を扱う植物寄生線虫学が並存、発展してきた。それに加えて、*C. elegans* を材料にする分子生物学、環境の生物多様性や豊かさの指標生物として線虫を扱う生態学も近年大発展を遂げている。しかし、線虫類の分類体系そのものを研究する研究者は意外に少な

い。線虫類の分類体系については、長い間、感覚器と口器、食道の形態に基づいた分類体系（Maggenti 1991）が用いられてきた。この体系では線虫類を尾部に化学感覚器官 Phasmidia（図3）を持たないアデノフォレアとそれを一対尾部に持つセセルネンテアの二つの綱に分けたが、前者は一部を除きほとんどが自由生活性の線虫種、後者にはかなりの寄生性線虫種が含まれている。ところが1998年になって、分子生物学的手法を駆使して、広く線形動物門の系統解析を行った英国の研究者らが2002年に系統関係に基づく全く新しい分類体系を提案し、世界の線虫研究者に衝撃を与えた（DeLey & Blaxter, 2002）（図6）。この新しい体系では線虫門をエノブレアとクロマドレアの二つの綱にわけ、陸生の自由生活性線虫と多数の植物寄生性線虫を含むセセルネンテアをすべて、クロマドレア綱のラブデイテイス目に配置するという荒療治をやったのけた。

一方、Agulnaldo, A.M.A. 等は1997年に昆虫類と広く他の動物群との系統関係を18SリボゾームDNAの塩基配列に基づき分析するなかで、昆虫類を、線虫類、有爪動物、環形動物、緩歩動物とともに、定期的に脱皮する動物群としてEcdysozoa（脱皮動物門）という新しい門にまとめるという提案をした。およそ、系統関係は遠いと考えられていた、昆虫の仲間と線虫類が「脱皮をする」というだけで、同じグループだと言われても、にわかには頷くわけにはいかないが、それが大量のデータを用いた分子生物学的な解析に基づいていると言われれば、従わざるを得ないのかもしれない。このように、線虫とい

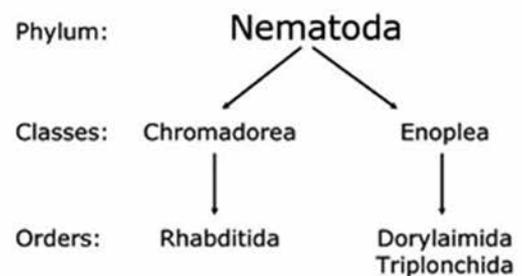
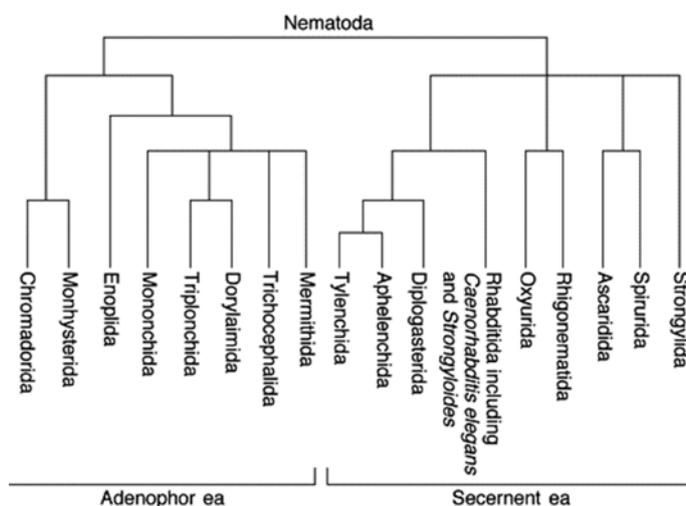


図6. 長い間、広く使われた Maggenti (1991) の分類体系（左）と DeLey & Blaxter の新しい線虫分類体系（右）

う動物グループについては、その位置付けに、つまりどんな生物であるのかという考え方に、ここ20年ほどの間に、このグループの内と外から、大きな変化が加えられた。海に生息する線虫のみならず、陸上に生息する線虫についても、新種が増え続けているという状況は、この生物の全貌が明らかになるにはまだまだ時間がかかるということを意味している。

3. 人類が線虫と戦い続けるもう一つの戦線：農業

線虫類の多くがヒトやペット、家畜の寄生虫として知られてきたために、線虫に対するわれわれの印象は極めて悪い。しかし、大部分の線虫類は土壤中や海の中で細菌や菌類、他の微小生物を摂食しながら生活する（寄生性ではない）自由生活性の生物である。そのような仲間から *C.elegans* のような線虫がモデル生物として取り上げられ、分子生物学の発展に寄与したことは文頭に述べた通りだが、そんな特殊な線虫を持ち出さなくとも、これら自由生活性の線虫は土壤生態系や、あるいは海洋底ベントスの主要メンバーとして、他の微小生物と複雑にからみ合いながら土壤中や海底での有機物分解過程や物質循環の一翼を担っており、地球全体の恒常性の維持に大きな役割を果たしている。従って、線虫をひとくくりにして悪者扱いすることはおよそその実態とはかけ離れた誤認だと言わざるを得ない。しかし、だからと言って線虫のペストとしてのもう一つの側面、植物寄生性線虫のもたらす被害から目を背けることはできない。植物寄生性線虫による農作物の被害は、その加害が地下部であることが多いために、また、線虫自身が微小で透明であるため、さらには

被害がゆっくり進行するため栄養障害や生理障害との区別が難しいために、その実態を把握することが極めて難しい。しかし、線虫の加害による農業生産の世界全体の損失は1年で1,570億ドルで全生産量の12.3%に当たるという試算がインドから報告されている（Singh, S., Singh, B. and Singh, A.P. 2015）。また、同様の報告はアメリカからも報告されており、1年当たりの被害額は800～1180億ドルと見積もられている（Barker et al. 1998, Bernard, G. C. et al. 2017）。

植物に寄生する線虫は世界で4,100種類ほどある。その共通の特徴は、中空の細い針（口針）を頭部に備えていて、これを植物細胞に差し込み、細胞液を吸収する。ただ、植物寄生線虫は口針を持つが、口針を持つからといって、植物寄生性であるとは限らない。マツノザイセンチュウなどが含まれる Aphelenchoides 科の線虫の中に *Seinura* という線虫がいるが、この線虫の場合、口針を他の線虫の体に突き刺して、その体液を吸収する（図7）捕食者である。捕食者の中には、大きな口腔を持ち、その中に鋭い歯を持っていて他の線虫や小動物を飲み込んだり、食いついたりする種類もある。細菌を餌とする多くの線虫は一般に小さな口腔を持ち、口針は備わっていない。そんな細菌食線虫の中に、頭部先端に派手な飾りをつけているグループがある（図8）。単純な形態の線虫類ではあるが、よく見ると結構面白いものだ。Enoplea 綱の Dorylaimida 目には *Xiphinema* 属や *Longidorus* 属などの植物寄生線虫が含まれるが、そのほかの大部分は口針を用いて他の線虫などを攻撃する捕食性線虫である。また、同じ口針でも、植物寄生線虫を含むもう一つの綱、



図7. 他の線虫の体に口針を突き刺し体液を吸収する捕食者 *Seinura* sp.

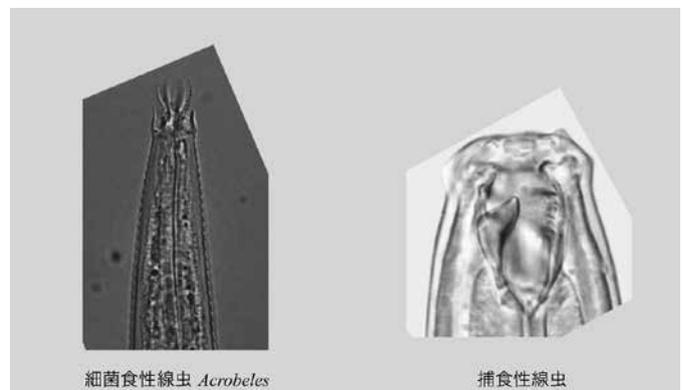


図8. 特徴的な頭部、口腔を持つ線虫

Chromadorea 綱の Tylenchida 目線虫と Enoplea 綱の Dorylaimida 目の線虫ではその口針の起源が異なり、Tylenchida 目線虫の口針は口腔壁が変化してできたもの (stomatostylet) であるのに対し、Dorylaimida 目線虫の口針は食道壁が変化して口針になった (odontostylet) という違いがあり、形状も異なる (図9)。

(1) さまざまな外部寄生性線虫

さて、このような口針を持った線虫が植物を攻撃する場合、大きく二つの方法があり、いずれの方法をとるかは種によって決まっている。一つのグループは、卵から成虫に至るすべてのステージを土壌中にいて (図10)、植物の外部から植物細胞を加害する外部寄生性線虫 (Ectoparasitic nematodes) (図11) と呼ばれる線虫群で、代表的なものとしては、Enoplea 綱 Dorylaimida 目のオオハリセンチュウ (*Xiphinema*)、ナガハリセンチュウ (*Longidorus*)、(以上2属: 図12) と、Chromadorea 綱 Rhabditida 目のイシユクセンチュウ (*Tylenchorhynchus*)、ピンセンチュウ (*Paratylenchus*: 図13)、ラセンセンチュウ

(*Helicotylenchus*, *Rothylenchus*, *Scutellonema*、以上ラセン線虫3種: 図14)、ワセンチュウ (*Criconemoides*)、トゲワセンチュウ (*Criconema*) (以上2種のリング線虫類: 図15) などが含まれる。これらのうち、Enoplea 綱の線虫は植物ウイルスを媒介するものが含まれ、密度が低い時にも植物に大きな被害をもたらすことがある。また、これら外部寄生性線虫類は植物の根に加害した時、寄主植物が対抗して示す抵抗反応を避けながらある部位から次の部位へと移動しながら、加害を続ける。しかし、このような土壌中の移動は当然、天敵である捕食者や病原微生物との遭遇の機会を増やすことにもなる。

(2) 移動性内部寄生性線虫は病原菌の二次感染を招く

もう一つのグループは、植物の体内に入り内部から加害する内部寄生性線虫 (Endoparasitic nematodes) と呼ばれる線虫類で、この仲間の線虫は、さらに植物体内を動き回りながら、植物細胞を攻撃する移動性内部寄生性線虫 (migratory endoparasite) と、植物体内に侵入後、維管束付近

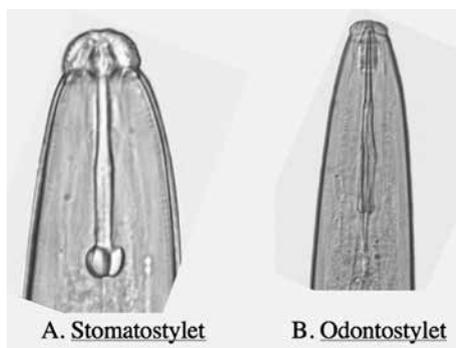


図9. 口針の2つのタイプ

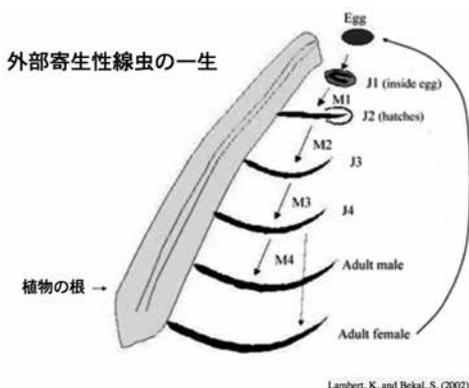


図10. 外部寄生性線虫は卵から成虫まで土の中 (J1~J4: 第1期幼虫~第4期幼虫、M: 脱皮)

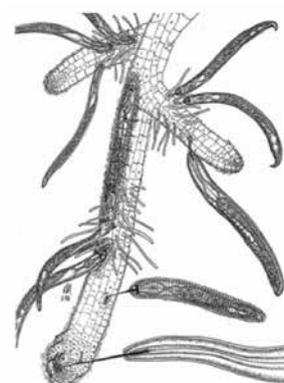


図11. さまざまな外部寄生性線虫

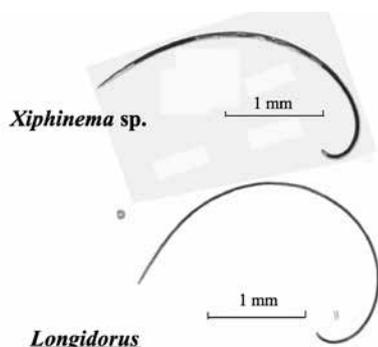


図12. 例外的に体長が長い *Xiphinema* と *Longidorus*

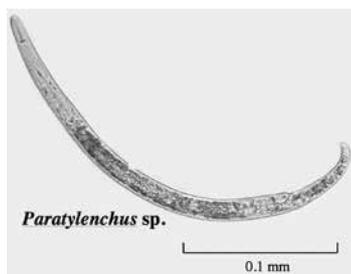


図13. とても小さいピンセンチュウ (*Paratylenchus* sp.)

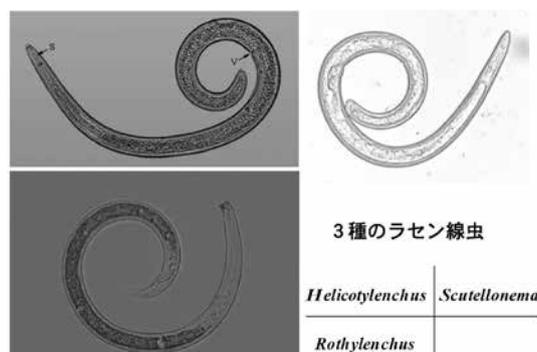


図14. ラセン線虫と呼ばれる3種の線虫

に定着すると、そこにとどまり、植物細胞から栄養を吸収し続ける定着性内部寄生性線虫 (sedentary endoparasite) という二つの異なる寄生様式を持った線虫に分けることができる。

移動性内部寄生性線虫の代表格はネグサレセンチュウ類 (*Pratylenchus* spp. 図16) で、寄主植物の根の組織内で卵から孵化し、脱皮を繰り返し、成虫になる。また、必要な時は根から土壤へ出て新たな根への侵入を試みる。その際寄主細胞を壊死させるため、病原菌の二次感染を引き起こし、作物の表面に多くの斑点を残し (図17) 商品価値を損なう。また、植物細胞から栄養を吸収するため、口針を突き刺し、内容物を吸収し、細胞を殺すということを繰り返し、植物組織内を移動しながら、壊死部を残してゆく。このような移動性内部寄生性線虫としては、他にネモグリセンチュウ類の *Radopholus* spp. や *Hirschmanniella* spp. が挙げられる。

(3) 定着性の内部寄生者は寄生性センチュウの中の成功者

一方、定着性の内部寄生者としてはネコブセンチュウとシストセンチュウがあるが、両者とも多くの種が存在しており、ネコブセンチュウは世界では80種類以上、国内でも13種が報告されている (奈

良部 2002)。ネコブセンチュウ類は植物寄生性線虫の中でも、作物に最も大きな被害を及ぼしていて、3000種以上の植物に寄生し、世界で年間10兆円規模の被害を及ぼしていることが知られている (Sasser, J.N. et al. 1987)。

シストセンチュウ (*Heteroderidae* 科) は Siddiqi (2000) によって、6属に分類された。その後、この数は増え、17属120種が知られている。また、Subbotin 等 (2017) は、シストセンチュウ科 (*Heteroderidae*) にネコブセンチュウ科まで含めて、7亜科、25属に整理している (後述)。しかし、ここでは、既往の分類体系に従い、シストセンチュウ科を扱うことにする。すると、この科の線虫としては、我が国には2003年当時、4属12種が認められていた (百田 2003)。

植物寄生性線虫の中で、これら定着性の内部寄生性線虫が最も成功した寄生者であろうという点では多くの線虫学者の意見は一致している。なぜなら、2令幼虫を除けば、土壤中では捕食者の危険にさらされながら寄主植物を探す必要もなく、寄主植物体内を移動することにより、絶えず寄主が発する抵抗反応にさらされる必要もなく、栄養を取り続け、多くの子孫を残せるからである。ちなみに、シストセン

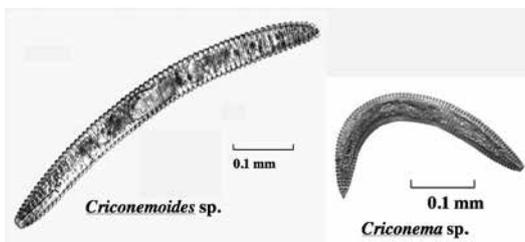


図15. 体環の明瞭なリング線虫類

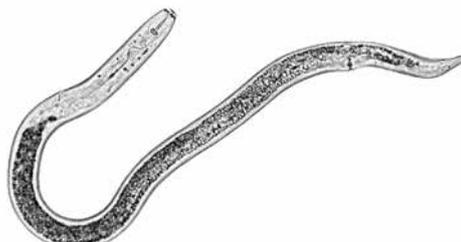


図16. キタネグサレセンチュウ (*Pratylenchus penetrans*) (写真: 西オーストラリア地方政府産業地方振興局)

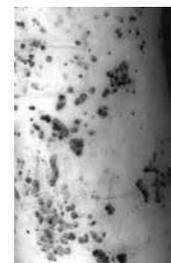


図17. 大根に見られるネグサレセンチュウによる被害



図18左. ネコブセンチュウの2令幼虫は根の伸長帯付近から侵入する



図18右. 定着前のネコブセンチュウ

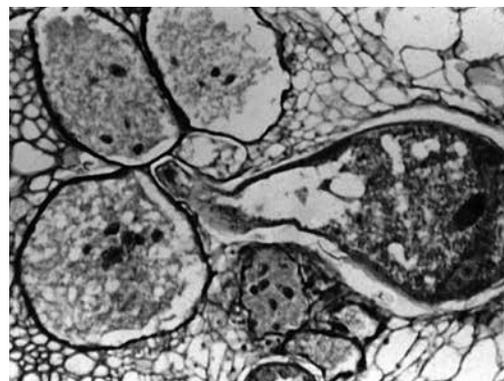
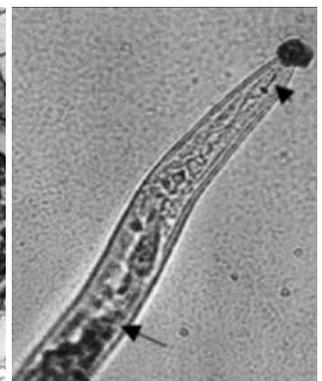


図19. 頭部を中心柱に向けて定着したネコブセンチュウ (左) と、口針から生理活性物質を分泌するセンチュウ (右)



チュウや次に述べるネコブセンチュウなどは、1頭の雌が約500個の卵を産下する（横尾1968）。

(4) ネコブセンチュウの生活史

ネコブセンチュウ（図18右）は孵化後土壤中に遊出した2令幼虫が土壤中を探索移動し、新たな寄主の根に遭遇するとこれに侵入、感染する。侵入部位は根端の上部の伸長帯で、この部位がマイナスに荷電しており、ここから群をなして侵入する（図18左）。侵入した幼虫は寄主の細胞間隙を移動・分散して中心柱に頭を向けて定着する（図19左）。定着した幼虫は口針から特殊な生理活性物質を分泌し（図19右）、植物細胞の中に5~7個の巨大細胞(giant cell)を形成し、これ等から集中的に栄養吸収する(feeding cell)。このほか、皮層組織に細胞数の増加や細胞の異常肥大を起こさせるため、根は膨らみコブ（ゴール）が形成される（図20）。線虫の頭部に形成される巨大細胞は100個ほどの多核体*で通常細胞よりはるかに大きく、細胞質濃度も高い。通導組織から巨大細胞へは能動輸送が行われる。そのため、寄主植物は栄養不良になる。ゴール内で線虫は3回の脱皮を繰り返しながら急速に肥大成長し、成虫になる。好適な環境下では2令幼虫として侵入後、すべての個体はメスになり、4週間以内に1世代を完了する。ネコブセンチュウの大部分の種は単為生殖で繁殖できるが、養分状態の劣化や寄生密度が過多になり、環境が悪くなると雄の出現率が高くなる。こうして出現した雄は肥大化した4令幼虫から再び細長い雄に戻り、根から土壤中に脱出して、植物体外から雌と交尾する（図21）。雌線虫の巨大化した体内には卵巣が充満し、やがて根のコブ組織

を裂開させる。メスは裂開部から土壤中に卵をゼラチン状の物質に包み込んで産卵する（図22）。

*多核体：細胞が細胞質分裂することなく、その核だけが分裂することによりできる構造。次に述べるシストセンチュウのシンシチウム形成との違いに注意が必要（大津等2017）。

(5) シストセンチュウの生活史

卵から孵化した2期幼虫が土壤中を移動し、植物の根の組織内を移動し、頭部を中心柱に向けて定着する。根の中心部の通導組織のうち、口針が及ぶ範囲に多数の巨大細胞が形成される。しかし、これらの巨大細胞は、ネコブセンチュウの巨大細胞とは異なり、線虫が皮層や中心柱内部の細胞の細胞壁を分解させ、隣り合ういくつかの細胞同士を融合させることにより形成されたもので、合胞体(syncytium)と呼ばれる。ネコブセンチュウの場合の巨大細胞と同様、結果的には多核体細胞となり、シストセンチュウはこの合胞体を栄養源として急激な成長を果たす。ただし、ネコブセンチュウとは異なり、皮相組織に細胞数増加（増生）や異常肥大は起こらないので、ゴールは形成されない。植物組織内での線虫の肥大成長に伴って根の皮層部に裂傷が生じ、ついには頭部のみを根内に残し、虫体の大部分は根面に露出する（図23、24）。

大部分のシストセンチュウは雌雄両性生殖。雌が陰門部から性フェロモンを分泌し、この性フェロモンに誘引された複数の雄と重複交尾。雌成虫はそれぞれ数百個の卵を体内に宿したまま死ぬ。死んだ雌の体は最初白色だが、次第に黄色→褐色に変化する（タンニング）。こうして、卵を保護する直径約0.5mmのシストが完成する。シストは土の中で長期



図20. ネコブセンチュウ感染により多数のコブが形成された被害作物

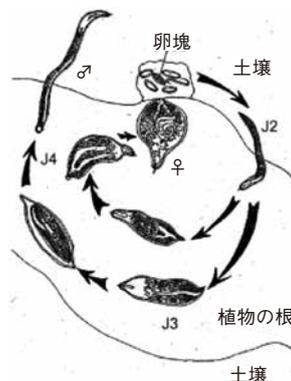


図21. ネコブセンチュウの生活史

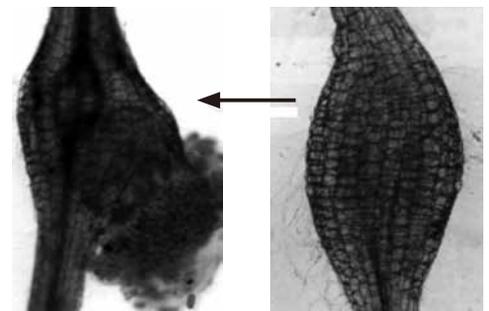


図22. ネコブセンチュウの寄主根内成長（右）と寄主根外卵塊産卵（左）

間の生存が可能であり、寄主植物がなくても 20 年以上生存するとされる (WRIGHT and PERRY, 2006)。また、このシストは乾燥や低温に強く薬剤耐性もあるので、内部の卵を保護する機能が高い。そのため、輪作や農薬の効果は低く、一旦侵入すると、駆除が難しく厄介な害虫である (図 25)。

シストを形成するセンチュウ類 (Heterodera 科) は、かつては *Heterodera* 属と一括されていたが、現在では排卵の方法やシストの形状などにより *Heterodera* 属と *Globodera* 属など多数の属に分けられている (Subbotin, S.A. et al. 2017*)。ここでは、この 2 属だけを取り上げてみよう。

* Subbotin, S.A. 等(2017) は, Heterodera 科を 7 亜科、25 属に分類し、その中に、ネコブセンチュウも Meloidogyninae 亜科の *Meloidogyne* 属として位置付けた。

Heterodera 属線虫では、成熟雌は始め少数の卵を体外に排出し、これらは直ちに孵化して第二世代になる。他の大多数の卵はシスト内に残り、翌年以降に孵化する。シストの形はレモン型と呼ばれるように、球形が前後に伸びた形をしている。世界でこの属には 30 種余りが報告されており、日本では *H. elachista* (オカボシスト)、*H. trifolii* (クローバーシスト)、*H. glycines* (ダイズシスト)、*H. avenae* (ムギシスト) などが知られている。

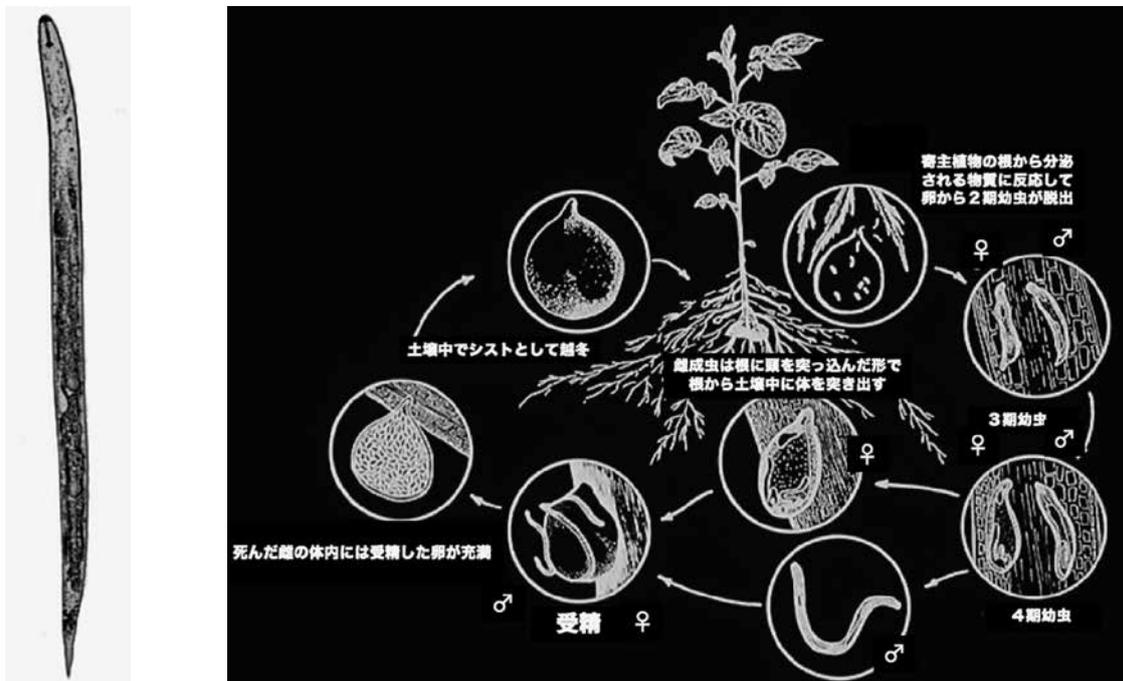


図23. シストセンチュウ (左) と、その生活史 (右)

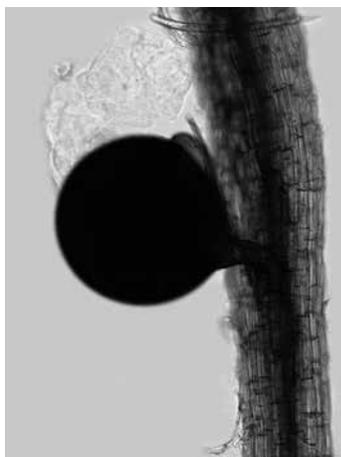


図24. 寄主植物の根に頭部を埋めるシストセンチュウ雌と根外に露出したシスト

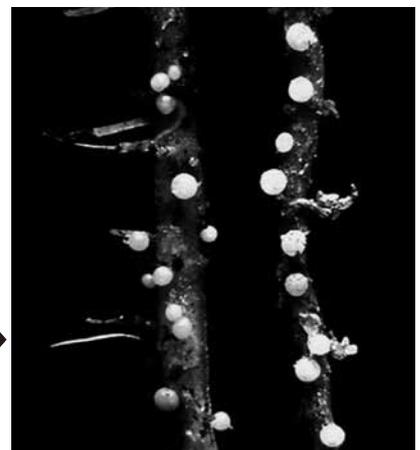


図25. シストセンチュウによる被害 (左上) と根に形成されたシスト

一方、*Globodera* 属線虫では、通常雌は体外に産卵することはない、すべての卵は雌の体内（シスト内）に蓄えられるので、年1世代になる。そのため、*Globodera* 属のほうが、*Heterodera* 属より耐久性が強いので、10年に1度寄主植物が与えられれば元の密度に復活できるという。この属の線虫としては世界で10種ほどが報告されているが、シストの形は球形で、*Heterodera* 属のシストと区別がつく（図26）。我が国では黄色のシストを作るため（図27）、英名でゴールデンネマトーダと呼ばれる *G.rostochiensis*（ジャガイモシスト）など2、3種が知られている。

(6) 半内部寄生性線虫

線虫類は実に多様な進化を遂げている。中には外部寄生性でもなく、内部寄生性でもないといった生活史を営む線虫もいる。これらの植物寄生性線虫は半内部寄生性線虫 (semi-endoparasite) と呼ばれ、土壤中で2期幼虫として孵化してから、幼虫時代の大部分を土壤中で生息し、成熟してから植物体内に頭から潜り込み、その頭部付近の植物細胞を feeding 細胞に仕立てる。このように、一旦内部寄生ステージに入ると、この線虫は動くことなく、feeding 細胞から安定的に栄養を得ることにより肥大し始める (Lambert, K. and Bekal, S. 2002)。このような生活史をとる線虫としては、ニセフクロセンチュウ (*Rotylenchulus reniformis*) がいるが、この線虫の場合、土壤中で孵化した2期幼虫は、一切摂食せずに脱皮を繰り返して、成虫になる。雌成虫はその頭部を植物の根に突っ込み、周辺の植物細胞を feeding 細胞に変え、これらから栄養吸収するこ

とにより肥大する。雄成虫が接近、交尾した後、雌はゼラチン状物質に卵塊を包み込んで土壤中に産卵する。このように、この線虫の場合、幼虫時代は土壤中に過ごす、決して植物根から栄養摂取 (外部寄生) しない。一方、同じ半内部寄生性線虫でも、ミカンネセンチュウ (*Tylenchulus semipenetrans*) の場合は、少し違った生活史をたどる。この線虫も、土壤中では孵化した2期幼虫は土壤中で脱皮を繰り返し、3期幼虫、4期幼虫へと成長するが、この間も植物を外部から攻撃する外部寄生者として過ごし、4期幼虫になってからメス幼虫は寄主根内に侵入し、頭部だけ根の中に残し、土壤中に膨らんだ体を出して、土壤中で餌を取らずに過ごしていた雄と交尾し、産卵する。この線虫の場合、幼虫時代は外部寄生者、成虫になると内部寄生者になる点で、上記のニセフクロセンチュウの場合と異なっている (図28)。

このように、定着性と半定着性の線虫類の雌は植物体の一箇所に定着し、安定的に養分を吸収し続けることにより、その身体一杯まで卵巣を充満させ、大量の子孫を残すことができる (図29)。

4. 植物の地上部に寄生する線虫たち

陸棲の線虫の大部分は土壤中に生息するため、その中で植物に寄生するように進化したグループも当然植物の地下部、根や地下茎を寄生の対象にしている場合が多い。しかし、そのような中から、湿った茎の表面の水膜を泳いで、植物の地上部の器官に寄生する線虫が現れた。そんな生活史をたどる代表的な線虫をいくつか取り上げてみよう。

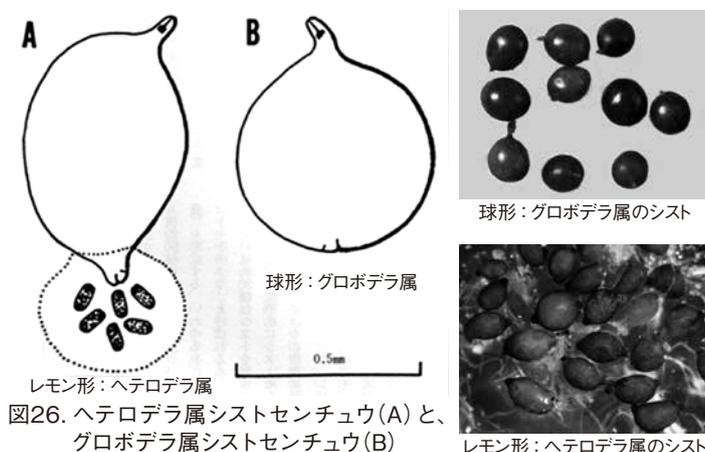


図26. ヘテロデラ属シストセンチュウ(A)と、グロボデラ属シストセンチュウ(B)



図27. ジャガイモシストセンチュウの黄色いシスト

(1) Anguina 属センチュウ：植物寄生性線虫の発見

この属の線虫は“seed gall nematode”という英名が示すように、最初、小麦の穀粒から発見された。発見したのはイギリスのカトリック教の司祭、ジョン・ニーダムで、1743年のことである。これが、植物寄生性線虫の最初の発見であった。彼は黒くなった小麦の穀粒をそっと開いて見たら、中から繊維状のものが出てきたので、これに水滴を落としてみると、それらは突然動き出したと、その時の驚きを後世に伝えている（図30）。この線虫は小麦の穀粒を黒変させるだけではなく、その葉にコブを形成したり、葉を萎縮・変形させたりすることにより、時には70%の収量減収という深刻な被害を与える。その後、*Anguina tritici*（和名、コムギツブセンチュウ）という種名が与えられた。この線虫、植物寄生性線虫としては大型で、3～5mmの体長を持つ。

(2) Aphelenchoides 属センチュウ：植物の葉に寄生する線虫

本来、菌食性の線虫で、その中のいくつかの種が植物にも寄生するようになったと考えられる。この仲間の線虫は、以前使われていた線虫の分類体系では Secernentea 綱のディプロガスタ亜綱の中に、大部分の植物寄生者を含む Tylenchida 目と並列して、Aphelenchida 目として位置付けられていた。つまり、他の植物寄生性線虫とは異なるグループとして一つにまとめられていた。上にも述べたとおり、分子生物学的手法が取り入れられるようになって、線虫類の分類体系には大きな変革が加えられたが、*Aphelenchoides* の仲間も Rhabditida 目の中の Tylenchomorpha 下目に含まれる他の植物寄生性線虫の四つの上科とともに、*Aphelenchoidea* 上科

としてまとめられている。

この属の中で重要な種としては、*Aphelenchoides ritzemabosi*、和名：ハガレセンチュウ（葉枯れ線虫）がある。この線虫は菊をはじめ、200種以上の園芸植物の葉に黄変～褐変の病徴を起こす（図31）。湿度の高い状況で、寄主植物の茎表面に存在する水の膜の中を泳いで上部の葉に達し、葉の開口部、気門から葉の組織内に侵入し、以後内部寄生性線虫として生活し、植物が枯れると枯れ葉の内部で休止状態に入り、越冬する。春になり温度が上がると新たな寄主植物を求めて探索し、感染する。1頭の雌は1ヶ月の間に数千の卵を産むことが知られており、産まれた卵は3～4日で孵化し、さらに10日ほどで成虫になる。

この属のもう一つの重要線虫としては、イチゴセンチュウ、*Aphelenchoides fragariae* を挙げねばなるまい。その和名が示すように、イチゴをはじめとした200種ほどの園芸植物に寄生する線虫で、*A. ritzemabosi* 同様、卵から成虫までに要する日数は10～13日程度である。大きく異なるのは、産卵数で、両性生殖で受精した卵を雌は約30個産む。枯れた植物の中で越冬するが、2℃以下になると、耐久体になって低温を耐える。

この属の最後に、*Aphelenchoides besseyi* について、触れてみよう。この線虫は和名をイネシンガレセンチュウと言い、英名では rice white tip nematode と呼ぶ。これらの名前が示すように、イネの葉がこの線虫に感染すると先端の分裂盛んな部分が白化

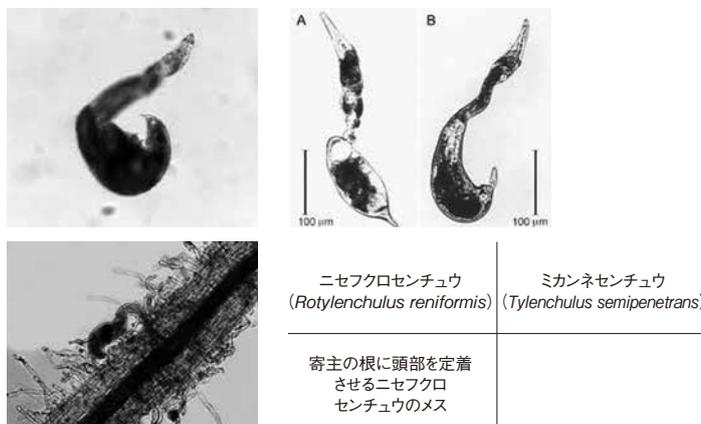


図28. 2種の半内部寄生性線虫

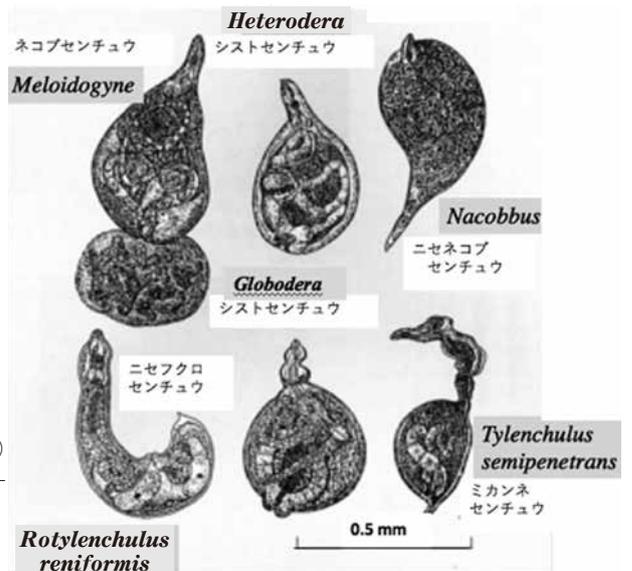


図29. 定着性と半定着性線虫類のメス成虫

し、やがて褐変する（図 32 上）。この線虫は外部寄生線虫で葉の外部から口針で植物細胞に穿孔し、栄養摂取を行う。小さな口針にはよく発達した節球（stylet knob）が付いており、この属特有のよく発達した中部食道球を備えている。この線虫はタネ粒の中で無水生活（乾眠）をすることにより、このタネが撒かれるまで耐久状態を保つ。周囲のイネが生育すると、活発に活動を開始し、イネの葉端の分裂域を摂食する。基本的には有性生殖だが、単為生殖も可能である。イネが成長して結実期に入ると線虫は穀粒部分に移動、感染しこれを摂食することにより急激に個体数を増やすため、穀粒に黒い斑点が生じる（黒点米）（図 32 下）。穀粒が乾燥し始めると、線虫もゆっくり乾燥し、この状態で最長 3 年生存する。卵から成虫までに要する日数は上述の 2 種の *Aphelenchoides* と同じ程度である。

(3) *Bursaphelenchus* 属センチュウ: マツ枯れの病原体

アカマツやクロマツのような木本の植物が線虫によって枯死する例は唯一の例外、ココヤシの red ring disease 以外、知られていなかった。1969 年にマツノザイセンチュウが発見されても、これが西日本一帯のマツ林を壊滅状態にしているマツ枯れの病原体だとは発見者自身考えなかった。綿密な接種試験の結果、1970 年によく、この線虫の病原性が明らかになり、1972 年にはその媒介昆虫が解明されて、マツ枯れの感染の仕組みが明らかにされ、その仕組みに応じた防除対策が講じられた。にもかかわらず、被害の防除が成功しなかったのは、この森林流行病を水際で抑止できなかったのが最大の原因であろう。近隣まで被害が広がっていても、広い

マツ林に 1、2 本の枯れマツが発生したぐらいでは、誰も気にもかけないという、間違った初期対応を繰り返して来たのが、今日の日本列島全域に被害を広げた最大の原因だと言って差し支えなからう。

この森林流行病の病原体、マツノザイセンチュウ（図 33 左）は上記の *Aphelenchoides* 3 種と同じく、*Aphelenchoidea* 上科に含まれる。本来、この仲間は菌食性の線虫で、一部のものだけが植物細胞も餌にできる。特徴的な口針と、発達した中部食道球を持つ点は、この線虫が *Aphelenchoidea* 上科の線虫であることを教える。

枯死木から羽化脱出する甲虫類の一種、マツノマダラカミキリ（図 33 右）の気管中に潜り込み、このカミキリが健全マツに移動し、その若枝の樹皮を摂食するとき、その摂食傷口から樹体内に侵入し、その内部で移動、増殖を繰り返すうちに寄主樹は急激に枯死する。枯死木中に作った蛹室で越冬し、翌年の初夏に蛹化、さらに成虫として脱皮したカミキリ虫体に、蛹室周辺で待機していた多数の線虫が一斉に乗り移り、再び健全木に移動するというのが感染のサイクル（図 34）である。他の植物寄生性線虫に割いてきた説明スペースとの関係を考慮すれば、この線虫にだけこれ以上説明を加えることは差し控えたいが、読者のため、次の 2 点についてだけ、加筆したい。それは、この線虫が今や日本に限らず、東アジアの中国、韓国、台湾、のみならず、遠くヨーロッパのポルトガル、スペインにも飛び火したという点と、この世界的に深刻な病原体であるということが、この線虫について分子生物学的技術も含めた精力的な研究を促し、*Bursaphelenchus* 属の研究は飛躍的に発展したという点で、この面で日本人が果

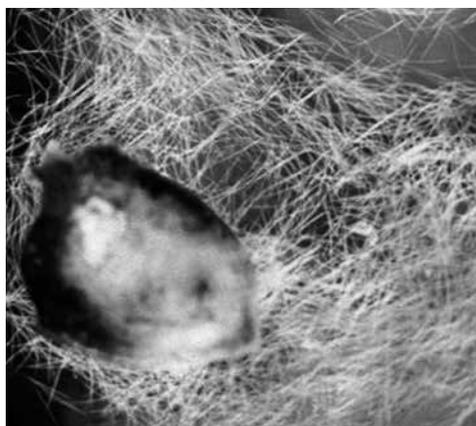


図30. ジョン・ニーダムが見たもの: *Anguina tritici*

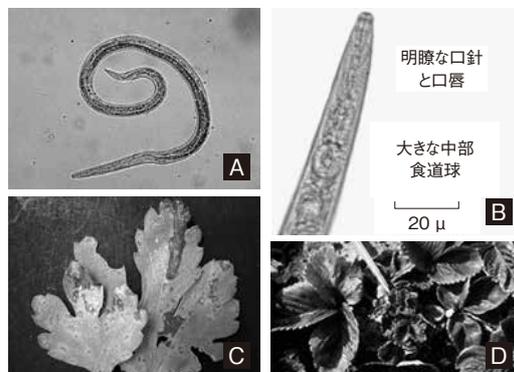


図31. *Aphelenchoides* 属線虫と感染植物の病徴
A: ハガレセンチュウ、B: *Aphelenchoides* 属線虫の特有的な頭部、
C, D: キクとイチゴの葉に現れた病徴



図32. *Aphelenchoides besseyi* の加害によるイネの葉先の白化(上)と黒点米(下)*
*黒点米の写真は鳥根原の病害虫データベースの写真を使わせていただいた。

たした貢献は極めて大きい。因みに、1970年当時、この属の線虫は20種あまりしかなかったが、今や130種近くに増えている。

6. おわりに

線虫という生物の最も大きな特徴はその種類の多さと、どこにでも生息しているという普遍性であろう。わたしは、学生時代その点に強く興味を持ち、環境指標として線虫を用いれば、非常に有効な環境判定の方法が確立できるのではないかと考えたことがある。そのためには、土壌中から分離した線虫の種類を決められなくてはならない。いくつかの場所で線虫を分離し、検鏡することを繰り返すうちにこの考えを捨てるを得なくなった。とにかく、やたら種類が多く、種の同定が困難であった。当時この多様な線虫の種類を決めることができる人は、日本は言うに及ばず、世界中を探してもいなかったと思われる。しかし、時代は変わり、分子生物学的手法が身近になってきた昨近では、線虫の種の同定は随分容易になってきたようだ。事実、わたしが夢見たような、線虫を環境指標として用いる研究が実現されつつある。

この小文では植物に寄生する線虫を主に取り上げた。植物に寄生するために線虫類が進化させた特徴の一つは、中空の口針という器官で、これを用いて寄主植物のクチクラを穿孔し、細胞壁を穿孔し、栄養分を吸収する。また、この際、分泌腺から分解酵素などを分泌し、口針を使ってこれらの障壁を溶かしたり、細胞内容物を分解したりするのは、植物寄生者として進化するための必須の適応条件だったのである。ところで、植物の細胞壁の主要構成成分は

セルロースなので、線虫はこれを分解するセルラーゼ (β -1,4-エンドグルカナーゼ) を分泌することにより、植物組織内への侵入が可能になる。ところが、植物寄生性線虫で見つかったセルラーゼ GH5 が細菌のセルラーゼ G5s に極めて近いことが明らかになったのだ。これは、Rhabditida 目の中の Tylenchina 亜目の線虫が植物寄生性を獲得する過程で、細菌のセルラーゼ遺伝子がこれらの線虫に水平転移したものだと考えられている (Jones, J. et al. 2005)。同様のことは、Aphelenchida 目のマツノザイセンチュウ (*B.xylophilus*) が分泌する G45 セルラーゼがきのう菌の G45 セルラーゼと近似していることも明らかになっており、この線虫のセルラーゼ遺伝子が菌類由来であることを強く示唆している (Palomares-Rius J. et al. 2014)。植物寄生性線虫が進化してくる過程で、同所的に生息していた細菌や菌類が大きな役割を果たしてきたという興味深い事実が明らかにされてきたのだ。自然界には不思議で、面白いことが満ちあふれている。

参考文献

- Abad, P. et al. (2003). Root-knot nematode parasitism and host response: molecular basis of a sophisticated interaction, *Molecular plant pathology* 4(4): 217-224
- Aguinaldo, A. M. A.; J. M. Turbeville, L. S. Linford, M. C. Rivera, J. R. Garey, R. A. Raff, & J. A. Lake (1997). Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* 387: 489-493.
- Barker, K.R.; Pederson, G.A. and Windham, G.



図33. マツ枯れの病原体、マツノザイセンチュウ (左) とその媒介者マツノマダラカミキリ (右)

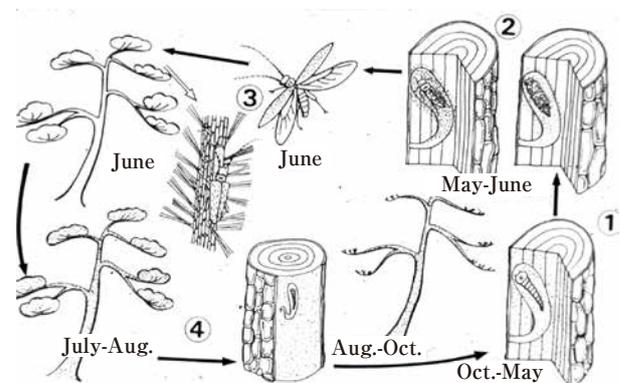


図34. マツ枯れの感染サイクル

- L. (1998). Plant and nematode interactions. Agronomy Monograph 36. American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Bernard, G.C., Egnin, M. and Bonsi, C. (2017). The Impact of Plant-Parasitic Nematodes on Agriculture and Methods of Control. In "Nematology - Concepts, Diagnosis and Control"
- DeLey, P., and Blaxter, M. L. (2002). Systematic position and phylogeny. Pp. 1-30 in D. L. Lee, The biology of nematodes. London: Taylor and Francis.
- Johan van den Hoogen et al. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale Nature 572: 194-198
- Jones J, Furlanetto C, Kikuchi T. (2005). Horizontal gene transfer from bacteria and fungi as a driving force in the evolution of plant parasitism in nematodes. Nematology. 2005: 642- 646.
- Karajeh, M. (2008). Interaction of root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*) and tomato as affected by hydrogenperoxide. J. Plant Prot Res. 48: 2.
- Lambert, K. and S. Bekal. (2002). Introduction to Plant-Parasitic Nematodes APS Plant Health Instructor
- Maggenti, A. R. (1991). Nemata: higher classification. Nickle, W. R. ed. "Manual of Agricultural Nematology" p.3 - 46.
- Palomares-Rius, J., Hirooka Y., Tsa I, Masuya H, Hino A, Kanzaki N, Jones J, Kikuchi T. 2014 Distribution and evolution of glycoside hydrolase family 45 cellulases in nematodes and fungi. BMC Evolutionary Biology 14: 69.
- Sasser, J.N. et al. (1987). A world perspective on nematology : the role of the society Vistas on Nematology., 7-14, Society of Nematologists
- Siddiqi, M.R. (2000). Tylenchida. CABI: Wallingford.
- Singh, R., and Kumar, U. (2015). Assessment of Nematode Distribution and Yield Losses in Vegetable Crops of Western Uttar Pradesh in India. International Journal of Science and Research 4: 2812-2816
- Singh, S., Singh, B. and Singh, A.P. (2015). Nematodes: A Threat to Sustainability of Agriculture. Procedia Environmental Sciences 29: 215 - 216.
- Subbotin, S. et al. (2017). Molecular characterisation and phylogenetic relationships of cystoid nematodes of the family Heteroderidae (Nematoda: Tylenchida) Nematology 19(9)
- Yeates, G.W. (2007). Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils Canadian Journal of Forest Research, 2007, 37: 216-225.
- 奈良部 隆. (2002). ネコブセンチュウ類 植物防疫 56: 448-453.
- 奈良部 隆. (2009). ジャガイモシストセンチュウの簡易検出法 ～「プラスチックカップ土壌検診法」独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構 調査報告.
- 百田洋二. (2003). シストセンチュウ 植物防疫 57: 37- 41.
- 横尾多美男. (1968). 土壌線 虫の生態 とその防除. 化学と生物 6: 140 - 148.
- 大類 幸夫. (1997). ジャガイモシス トセンチュウおよび Heterodera 属 シス トセンチュウ 4 種 の PCR-RFLP 解 析による識別. Japanese Journal of Nematology 27: 67-75.
- 大津美奈、栗原大輔、東山哲也. (2017). イメージング技術を駆使して植物寄生性線虫の感染を捉える. 植物科学最前線 8: 22-28.