

日本応用動物昆虫学会誌 (応動昆)
第15巻 第4号: 175~179 (1971)

トビイロウンカの吸害による水稻葉身部の含有成分の変動¹

寒 川 一 成

名古屋大学農学部害虫学教室

(1970年8月29日受領)

Effects of Feeding of the Brown Planthopper on the Components in the Leaf Blade of Rice Plants. Kazushige SōGAWA (Laboratory of Applied Entomology and Nematology, Faculty of Agriculture, Nagoya University, Chikusa, Nagoya, 464) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **15**: 175-179 (1971)

The quantitative and qualitative changes of proteins, free amino acids, and sugar fractions in the leaf blade of rice plants infested with the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (STÅL), were examined. The amount of protein in the leaf blades showed a steady decrease in proportion with increased disease severity. Its concentrations in the chlorotic and browned leaf blades decreased by about 33% and 73% respectively when compared with healthy leaf blades. On the contrary, a remarkable accumulation of free amino acids was found in the chlorotic leaf blades, where the total free amino acid contents increased by about 4.1 times compared to that of the healthy leaf blades, and considerable amounts of arginine and amides such as asparagine and glutamine appeared. The browned leaf blades still contained about 1.8 times more free amino acids than the healthy ones. There was no definite difference in the total sugar concentrations between the healthy and chlorotic leaf blades, but the amounts of reducing sugars such as glucose and fructose which were very few in the former increased markedly in the latter. In the browned leaf blades, almost all sugars disappeared. It is reasonable to assume that the decrease in the protein level and the accumulation of free amino acids and amides in the infested leaf blades were due to disturbances in protein metabolism as a result of the draining of free amino acids and a hormone-like substance to regulate protein synthesis in the leaf blade by the sucking of the brown planthopper.

緒 言

古くからイネの大害虫として著名なトビイロウンカは、主として秋期、西南日本に多発し、水稻の葉鞘部にむらがって寄生し下葉から漸次褐変枯死させ、生息密度が高い場合には全株を急速に枯死倒伏させ、いわゆる坪枯れを起すことは周知のとおりである。そして従来からトビイロウンカによるこのように激しい害徴が、ウンカによってイネ体内に注入されるある種の有毒物質に起因するとも言われており、その可能性を暗示する報告もある(三宅・藤原, 1954)。他の半翅目昆虫、例えば、アブラムシの1種, *Therioaphis maculata* (BUCKTON), (DICKSONら, 1955), タカネウンカ (NUORTEVA, 1958), キジラミの1種, *Psylla pyricola* FOERSTER, (WILLIAMS and LINDNER, 1965), およびアワフキムシの1種, *Prosapia bicincta* (SAY), (BYERS and WELLS, 1966)などによる寄

主植物の病変もこれらの昆虫が分泌する有毒物質がその原因と考えられている。しかしいずれの場合も、有毒な病原物質の分離確認には至っていない。CARTER (1936)は上述のような昆虫に“toxicogenic insect”という用語を与えているが、寄主植物の外部病徴から直ちに有毒物質の関与を想定することは、現象を一元的にとらえすぎていると思われる。被害植物の病変は、昆虫の寄生にもとづく何らかの原因による異常代謝の結果なのであるから、まず被害植物の代謝の異常を明らかにし、次にその様な異常をもたらす原因を分析することにより、いわゆる toxicogenic insects による吸害の本質を明確にすることが可能になると考えられる。その点、ヒメヨコバイ類の吸害を植物病理学的立場から調査した GRANOVSKY (1930), JOHNSON (1934), HIBBS *et al.* (1964), LADD and RAWLINS (1965), および JAYARAJ (1967, 1969)らの研究は吸害という現象をより具体的に理解するうえ

1 本研究は昭和45年度文部省科学研究費によった。

に有益な知見を提供していると言える。一方トビロウンカの吸害に関するこの方面の研究としては、被害稲の主として炭水化物成分の変動を調べた三田 (1959) の報告があるのみで、十分に究明されてはいない。そこで本報では、トビロウンカの吸害により病変した水稻葉身中の蛋白質、遊離アミノ酸、および可溶性糖の定量・定性的変動について調べた結果を述べると共に、本種の寄生によってその様な含有成分の変動が生じる機構についても若干の考察を試みた。

本文に入るに先だち、ご指導いただいた名古屋大学農学部害虫学教室の弥富喜三教授および斎藤哲夫助教授、ならびに助言をいただいた同教室の諸兄に感謝の意を表す。

材 料 と 方 法

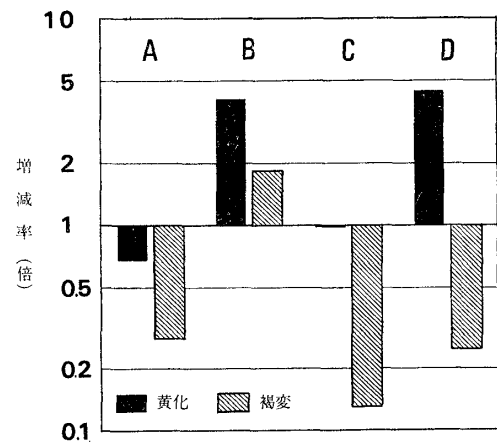
1/5000 a のワグナーポットに硫酸 1 g を添加した埴壤土 3 kg を入れ、葉令 4~5 葉期の稲苗 (品種東山38号) を 1 本づつ移植し (1969年 6 月 24 日)、約 40 日間温室内で栽培し、その後高さ 1 m、直径 30 cm のプラスチック製円筒型ケイジで稲株全体をおおい、内部に 5 対のトビロウンカ長翅型成虫を放飼 (8 月 6 日) し増殖させた。約 1 か月後 (9 月 3 日)、次世代成虫が羽化し始める頃になると小分けつ茎は枯死し、有効分けつ茎も新葉を残し他の葉は黄変または褐変枯死し、株全体の 80% 以上に病変が認められるようになった。この様な被害様相を呈する水稻 3 株の中位以上の葉から、黄変が進行しつつある葉身と、すでに褐変枯死した葉身を任意に採取し分析試料とした。なお正常な葉身はウンカを接種しなかった稲株から採取した。採取した葉身は直ちに塩化カルシウムを入れた真空デシケーター中で脱水乾燥後、一定重量の試料をまずクロロホルムで抽出し色素等を除き、次いで 80% エタノールで遊離アミノ酸および糖を抽出し、比色定量およびペーパークロマトグラフィーと薄層クロマトグラフィーによる定性分析に供した。更に 80% エタノールで抽出した残渣を 6 N 塩酸で加温しつつ 16 時間加水分解し、遊離したアミノ酸を比色定量し蛋白質含量を間接的に求めた。

アミノ酸 および 全糖の比色定量はそれぞれ ニンヒドリン・塩化錫試薬およびアンスロン・硫酸試薬 (寒川, 1970 a) を用いて行ない、還元糖はジニトロサリチル酸法 (堀越, 1958) で比色定量した。糖類の定性分析は各試料に含まれる糖成分をブタノール:酢酸:水 (4:1:2) を展開剤とする一次元ペーパークロマトグラフィー法で分離し、全ての糖成分をアニリン塩酸塩試薬で、還

元糖をアンモニア性硝酸銀試薬で、そして果糖と蔗糖をレゾルシン・塩酸試薬で検出し同定した。遊離アミノ酸組成の分析は二次元シリカゲル薄層クロマトグラフィー法 (寒川, 1970 b) で行なった。

結 果

葉身部の蛋白質含量は病変の進行と共に減少し、黄変した葉身では約 2/3 に、褐変枯死した葉身では 1/3.6 に減少していた。逆に遊離アミノ酸含量は黄変した葉身では 4.1 倍に増加しており、褐変枯死した葉身においても 1.8 倍の値を示した (第 1 図)。正常な葉身に存在する



第 1 図 トビロウンカの吸害により病変した水稻葉身中の蛋白質(A)、遊離アミノ酸(B)、全糖(C)、および還元糖(D)の増減 (同乾物重量の正常な葉身中の各成分含量を 1 とする)。

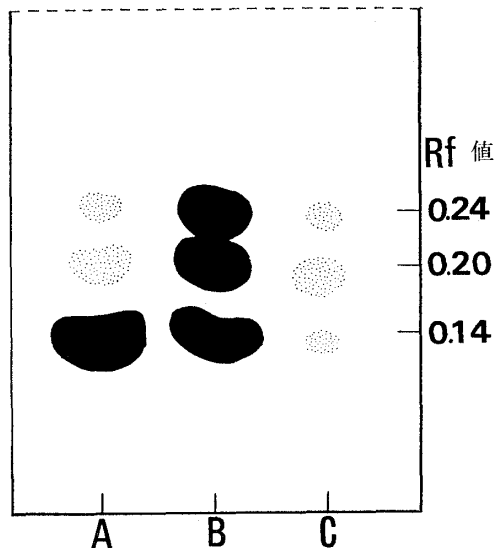
遊離アミノ酸はアラニン、アスパラギン酸、グルタミン酸、バリン、セリン・グリシン、およびロイシン・イソロイシンであるが、アラニンとグルタミン酸以外のアミノ酸の濃度は低い。一方黄変した葉身中には正常な葉身から検出されなかったアスパラギン、アルギニン、およびグルタミンが多量に含まれており、その他のアミノ酸の濃度も高くなっていた。褐変枯死した葉身中の遊離ア

第 1 表 正常な水稻葉身およびトビロウンカの吸害により黄化、褐変した葉身中の遊離アミノ酸組成の比較

アミノ酸	正常	黄化	褐変
アラニン	++	+++	++
アスパラギン	-	++	++
アスパラギン酸	+	++	++
アルギニン	-	++	+
グルタミン	-	+++	+++
グルタミン酸	++	+++	++
ロイシン・イソロイシン	±	++	++
セリン・グリシン	+	++	+
バリン	+	++	+

ミノ酸組成は黄変した葉身の場合とほぼ同様であった。(第1表)。

正常な葉身中に存在する糖の大部分は蔗糖であるが、黄変した葉身からは蔗糖と共に多量のブドウ糖および果糖が検出され、同葉身中のこれら還元糖の濃度は正常な葉身の場合の約4.5倍であった(第1図,第2図)。褐変枯死した葉身では、糖はほとんど消失していた。



第2図 正常な水稻葉身(A), およびトビイロウンカの吸害により黄化(B), 褐変(C)した葉身中に含まれる可溶性糖類のペーパークロマトグラム(発色剤: アニリン塩酸塩試薬)。Rf値 0.14—蔗糖, 0.20—ブドウ糖, 0.24—果糖

論 議

水稻の葉身部は高度の蛋白合成能力をもつ器官であり、他の器官にくらべて常に窒素濃度が高く、しかも蛋白態窒素の占める割合が多いとされている(村山, 1960)。しかしトビイロウンカの加害を受け病変しつつある葉身では蛋白質が減少し、遊離アミノ酸が増加しており、何らかの原因で蛋白代謝の動的平衡状態がみだされ、著しく分解的方向に傾いていることが判明した(第1図)。同様な事実として JOHNSON (1934) はヒメヨコバイの1種, *Empoasca fabae* (HARRIS), の吸害によってアルファルファの葉中の全窒素含量は低下し、可溶性窒素含量が増加することを認めている。しかし RICOU and DUVAL (1969) はヨコバイ類の加害を受けた牧草の窒素含量の変動に明確な傾向を見い出せなかった。トビイロウンカの寄生による水稻葉身中の蛋白質含量低下の一因として、ウンカが吸汁時稲体から蛋白合成の組材となる遊離アミノ酸を相当量奪取する事実(寒川, 1970 a, b) を無

視することはできない。なぜならば一般に植物組織における蛋白質濃度は可溶性窒素化合物、主にアミノ酸、の濃度と相関関係をもつことが観察されているからである(折谷・葭田, 1969)。特にトビイロウンカの場合は、アミノ酸の活発な合成器官である根部(吉田・宮松, 1968)とそれを必要とする葉身部との中継部位である葉鞘部に集中寄生し(三宅・藤原, 1962)、しかも専ら維管束から汁液を摂取するので(寒川, 1970b)、他のウンカ・ヨコバイ類の場合よりも葉身部へのアミノ酸供給量を減少させる程度が大きいと考えられる。また寄生虫数が少なく、褐変枯死という吸害の特徴的害徴が現われない場合でも、生育相全体をみれば、草高、分けつの減少等の被害が認められる(末永, 1959; IRRI, 1966)。

このような被害も、例えば水稻の分けつ活性が稲体中の窒素含量により左右されること(田中, 1957)を考えれば、やはりトビイロウンカによる稲体からの遊離アミノ酸の奪取による結果と考えられる。一例として高橋ら(1951)のデータをもとに各生育期的水稻の遊離アミノ酸含量を求め、1頭のトビイロウンカ雌成虫が1日に約12 μ gの遊離アミノ酸を甘露と共に排出していること(寒川, 1970b)から、実際の遊離アミノ酸摂取量が少なくともその値以上であると考えた場合、生育初期的水稻では茎1本当たり10頭前後、後期では20頭前後のウンカが寄生すれば1日で茎中の遊離アミノ酸プールが大略枯渇することになるはずである。この様な事実を更に詳細に調査することにより、本種の被害解析上有益な基礎資料を得ることができると思う。

しかしトビイロウンカの吸害が単に稲体から遊離アミノ酸を奪取することのみで発現するのであれば、その病徴は窒素欠乏になった水稻葉、または老化葉の場合と同様のはずである。一般に窒素欠乏になり黄化した葉では蛋白態窒素含量と共に、アミノ態窒素含量も同様に減少し、蛋白代謝の強さは減退するが、その代謝の動的平衡状態は依然として保たれており(藤原, 1956)、蛋白質が分解的状态を呈し、遊離アミノ酸が集積するトビイロウンカによる被害葉は窒素欠乏の場合とは明らかに異なる現象面をもっている。また老化した葉でも蛋白質の著しい分解が生じているが、その結果生じたアミノ酸は他の伸長の旺盛な部位へ転流していくため、蛋白態窒素はもちろんアミノ態窒素の含量も低下している(木内・渡辺, 1969)。しかしながら切断により根部との連絡を断られた水稻の葉部では蛋白質の急激な分解と共に遊離アミノ酸およびアミドであるアスパラギンとグルタミンの顕著な蓄積が生じることが知られている(折谷・葭田,

1969)。切断された葉身中でのこの様な現象はトビイロウンカの加害により病変した葉身に認められる現象と類似した傾向を示しており、その原因に共通性があるとも考えられる。その一つとして根部で合成され葉身部の蛋白代謝を制御するサイトカイニン様ホルモン物質（葎田ら、1970）の供給阻害を想定することができる。即ち、葉鞘部に集中寄生し維管束からさかんに吸汁するトビイロウンカが根部から送られてくる上記のごときホルモン様物質を汁液と共に吸汁摂取し、葉身部への移行を妨げる結果、摘採葉と同様な影響がその葉身部に現われるものと考えられる。この点を明らかにするためにはトビイロウンカの甘露中に同様なホルモン様物質が存在するか否かを確かめてみる必要がある。半翅目昆虫が吸汁により寄主植物からホルモンを奪い病変をもたらす別の事例が MAXWELL and PAINTER (1962 a, b) によって報告されている。また同様な観点からみて、植物ホルモンの処理によりある種の半翅目害虫の吸害を軽減できるという FISHER *et al.* (1946) および ALLEN (1947) の研究結果は非常に示唆に富んでいる。

正常な水稻の葉身中には可溶性糖類として、蔗糖、ブドウ糖、および果糖が存在し、その内非還元糖である蔗糖の占める割合は圧倒的に多く、また単糖から蔗糖への高い合成能を有している（村山ら、1955）。しかしトビイロウンカの寄生により被害を受けた葉身部では還元糖であるブドウ糖と果糖の含量が著しく増加しており（第1, 2図）、糖代謝の面にも明らかな変調がうかがえる。同様な事実として GRANOVSKY (1930), JOHNSON (1934), および FERNANDO (1959) はヒメヨコバイ類の加害を受けた寄主植物の葉部において還元糖が増加することを見出ししている。また内藤 (1970) は葉柄部にミドリヒメヨコバイの加害をうけたラジノクローバで同化産物の移行阻害が生じていることを明らかにしている。維管束の篩管部からも吸汁し、多量の糖を排泄するトビイロウンカも（寒川、1970 b）同様な影響をイネに与えている可能性がある。地上部から根部への同化産物の移行阻害は必然的に根部における生理活性の低下を招来することが考えられるが、その一例とし TALIAFERRO *et al.* (1967) はアワフキムシの1種、*Prosaipia bicincta* (SAY) に加害された牧草は地上部のみならず、根部の生長をも著しく阻害されていることを示した。また三田 (1959) もトビイロウンカによる水稻の根部障害の発生を示す事実として、地上部の鉄含量の増加および再生芽が生じないことを指摘している。

以上トビイロウンカの吸害のため病変した水稻葉身中

の含有成分の変動面から、本種の吸害について考察を試みた。水稻の正常な生育は機能的に分業化した葉身部と根部との有機的つながりなくしては考えられないが、本種が他種のウンカ・ヨコバイと異なり、葉身部と根部との中継部位である葉鞘部に集中寄生し、維管束内を上下移動する各種必須成分を吸汁により奪取することは、稲体から単に栄養成分を奪い生育を抑制するにとどまらず、寄生虫数が多い場合には葉身部と根部との有機的な連けいを断ち、両者に急性的な致死的影响を与えることも可能と考えられ、本種の寄生吸汁による激しい害徴の原因をこの様な本種の吸汁習性に求めることができるように思われる。半翅目昆虫の吸害を植物の病態生理生化学の面から更に深く研究を進めることにより、従来からこれら昆虫が吸汁時分泌する有毒成分の浸透的効果の結果とみなされている各種の植物病の中には、その様な仮説によらずとも、その原因を説明できる場合が多々出てくると思われる。

摘 要

トビイロウンカの吸害により病変した水稻葉身部の蛋白質、遊離アミノ酸、および糖の定量定性的変動を明らかにし、その原因を考察した。

分析の結果、トビイロウンカの吸害により黄変しつつある葉身部では蛋白質が減少し、遊離アミノ酸とアミドが著しく集積しており、蛋白代謝の動的定常状態がみだされ、分解的方向に傾いていることが明らかになった。その原因として、トビイロウンカが葉鞘部に集中寄生し維管束から吸汁する際に、根部で合成され葉身部へ補給されるアミノ酸類や蛋白代謝を制御するホルモン様物質を、汁液と共に奪取するためであると考えられた。また黄変した葉身部からは還元糖であるブドウ糖と果糖も多量に検出された。

引用文献

- ALLEN, T. C. (1947) Suppression of insect damage by means of plant hormones. *J. econ. Ent.* **40** : 814~817.
 BYERS, R. A. and H. D. WELLS (1966) Phytotoxemia of coastal bermudagrass caused by the two-lined spittlebug, *Prosaipia bicincta* (Homoptera : Cercopidae). *Ann. ent. Soc. Am.* **59** : 1067~1071.
 CARTER, W. (1936) The toxicogenic and toxiniferous insect. *Science* **83** : 522.
 DICKSON, P. C., E. F. LAIRD JR. and G. R. PESHO (1955) The spotted alfalfa aphid. *Hilgardia* **24** : 93~118.
 FERNANDO, H. E. (1959) Studies of *Empoasca devastans*

- DIST. (fam. Jassidae. ord. Hemiptera), a new pest of cacao causing defoliation, and its control. *Trop. Agr.* **115** : 121~144.
- FISHER, E. H., A. J. RIKER and T. C. ALLEN (1964) Bud, blossom, and pod drop of canning string beans reduced by plant hormones. *Phytopathology* **36** : 504~523.
- 藤原彰夫 (1956) 作物栄養の基礎に関する諸問題 (20). 農及園 **31** : 117~120.
- GRANOVSKY, A. A. (1930) Differentiation of symptoms and effect of leaf hopper feeding on histology of alfalfa leaves. *Phytopathology* **20** : 121.
- HIBBS, E. T., D. L. DAHLMAN and R. L. RICE (1964) Potato foliage sugar concentration in relation to infestation by the potato leafhopper, *Empoasca fabae* (Homoptera : Cicadellidae). *Ann. ent. Soc. Am.* **57** : 517~521.
- 堀越弘毅 (1958) 化学の領域増刊 34, 光電比色法各論 2, 南江堂, 31 pp.
- The International Rice Research Institute (IRRI), Annual Report (1966) *Entomology*, pp. 179~216.
- JAYARAJ, S. (1967) Effect of leafhopper infestation on the metabolism of carbohydrate and nitrogen in castor varieties in relation to their resistance to *Empoasca flavescens* (F.) (Homoptera, Jassidae). *Indian J. exp. Biol.* **5** : 156~162.
- JAYARAJ, S. (1969) Influence of a phytotoxemia on the activities of catalase and free auxins of castor bean varieties in relation to their resistance to *Empoasca flavescens* (F.) (Homoptera, Jassidae). *Z. angew. Ent.* **63** : 32~39.
- JOHNSON, H. W. (1934) Nature of injury to forage legumes by potato leaf hopper. *J. agr. Res.* **49** : 379~406.
- 木内知美・渡辺英夫 (1969) 水稻葉摘採葉の葉緑素分解に対する光および器官連鎖の影響. 土肥誌 **40** : 159~164.
- LADD JR, T. L. and W. A. RAWLINS (1965) The effects of the feeding of the potato leafhopper on photosynthesis and respiration in the potato plant. *J. econ. Ent.* **58** : 623~628.
- MAXWELL, F.G. and R.H. PAINTER (1962a) Plant growth hormones in ether extracts of the greenbug, *Toxoptera graminum*, and the pea aphid *Macrosiphum pisi*, fed on selected tolerant and susceptible host plants. *J. econ. Ent.* **55** : 57~62.
- MAXWELL, F. G. and R. H. PAINTER (1962b) Auxins in honeydew of *Toxoptera graminum*, *Therioaphis maculata*, *Macrosiphum pisi*, and their relation to degree of tolerance in host plants. *Ann. ent. Soc. Am.* **55** : 229~233.
- 三宅利雄・藤原昭雄 (1954) セジロウンカの地域的差異について. 応用昆虫 **10** : 89~92.
- 三宅利雄・藤原昭雄 (1962) セジロウンカ及びトビイロウンカの越冬並びに休眠に関する研究. 広島農試報 **13** : 1~73.
- 村山 登 (1960) 窒素代謝, 作物生理講座, 栄養生理編 2, 朝倉書店, pp. 25~42.
- 村山 登・吉野 実・大島正男・塚原貞雄・川原崎裕司 (1955) 水稻の生育に伴う炭水化物の集積過程に関する研究. 農技研報 B **4** : 123~166.
- 内藤 篤 (1970) ヨコバイ類の摂食習性と被害—ミドリヒメヨコバイによる同化産物の移行阻害. 昭和45年度応動昆大会講演.
- NUORTEVA, P. (1958) On the nature of the injury to plants caused by *Calligypona pellucida* (F.) (Hom., Araeopidae). *Ann. ent. Fenn.* **24** : 49~59.
- 折谷隆志・葎田隆治 (1969) 作物の窒素代謝に関する研究, 第5報 水稻体の老化に伴う窒素化合物の消長について. 日作紀 **38** : 575~586.
- RICOU, G. and E. DUVAL (1969) Influence of leafhoppers upon some meadow grasses. *Z. angew. Ent.* **63** : 163~173.
- 三田久男 (1959) ウンカによる稲の被害. 植物防疫 **13** : 307~310.
- 寒川一成 (1970 a) トビイロウンカの吸汁習性に関する研究 第1報 窒素欠乏水稻での吸汁. 応動昆 **14** : 101~106.
- 寒川一成 (1970 b) トビイロウンカの吸汁習性に関する研究 第2報 甘露排泄からみた吸汁習性. 応動昆 **14** : 134~139.
- 末永 一 (1959) ウンカ・ヨコバイ類による被害機構と減収量査定の方. 応動昆大会第3回シンポジウム記録. 12~15.
- 高橋治助・村山 登・大島正男・吉野 実・柳沢宗男・河野通佳・塚原貞雄 (1951) 窒素の施肥量の相違が水稻体の組成に及ぼす影響. 農技研報 B **4** : 85~122.
- TALIAFERRO, C. M., R. A. BYERS and G. W. BURTON (1967) Effects of spittlebug injury on root production and sod reserves of coastal bermudagrass. *Agron. J.* **59** : 530~532.
- 田中 明 (1957) 作物の健康診断(7). 農業技術 **12** : 302~306.
- WILLIAMS, M. W. and R. C. LINDNER (1965) Biochemical components of pear psylla and their relative toxicity to excised bean plants. *J. Insect Physiol.* **11** : 41~52.
- 葎田隆治・折谷隆志・西 荒介 (1970) 作物の窒素代謝に関する研究, 第8報 水稻の溢液中におけるサイトカニン様物質の存在について. 第149回日作学会講演要旨. 185~186.
- 吉田武彦・宮松一夫 (1968) 水稻根への光合成産物の転流形態と根中における形態変化について, 作物根の生理的活性に関する研究 (第7報). 土肥誌 **39** : 228~232.