

## トビイロウンカの甘露の性状と排泄活動

寒 川 一 成

Kazushige SŌGAWA : Chemical nature and excretory activity of honeydew  
in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera ; Delphacidae)

### Summary

The brown planthopper has been known as a vascular feeder on the basis of probing behavior, nature of excreta, and damage symptoms on the infested plants. The excretion of a relatively small amount of honeydews rich in sugars has indicated that the phloem is one of the major sucking sites. However, it has also been postulated that the xylem may be an alternative sucking site, because the area of filter paper impregnated with brown planthopper honeydews did not evenly give a definite sugar reaction, indicating possible excretion of sugar-free honeydews, as well as sugar-containing ones. The present experiments were conducted to determine whether the brown planthopper feeds preferentially on the phloem or on both the phloem and xylem alternately. Differential feeding activity of this insect on susceptible and resistant rice plants was also examined by a new method devised in the present experiments.

1. Sugar and amino acid constituents in 49 drops of honeydews deposited on a parafilm were analysed by paper chromatography. Except for one sample, all the other honeydew drops contained sucrose and some other mono- and oligosaccharides as well as varieties of amino acids such as aspartic and glutamic acids (Fig. 1). The predominance in the excretion of the sugar-containing honeydews indicated preferential sucking on the phloem by the brown planthopper. Only one honeydew was detected, which contained no sugar, and whose amino acid concentration was extremely low. This honeydew was considered to be excreted after the insect sucked the xylem sap.

2. Excretory activity of honeydew was examined by using a slow-moving turntable (2 rounds per day) made with a small watch (Fig. 2A). Honeydews excreted by each female adult of brown planthoppers confined to the rice leaf sheath with a small plastic cage (Fig. 2B) were received on the periphery of a filter paper (15 cm in diameter) mounted on the turntable. Honeydew droplets absorbed by the filter paper were detected by treating with 0.1% ninhydrin-acetone solution (Fig. 2C).

Female adults spent about 70% of the time on sucking on host plants with repeated sustained sucking lasting 1 to 7 hours. During the sustained sucking, about 20 droplets, or 1.3 to 2.0 $\mu$ l of honeydew were excreted per hour (Table 2). Two types of honeydew droplets were excreted, which were distinct in their reactivity to ninhydrin reagent. Most of the honeydew droplets gave a strong ninhydrin reaction (A type). These honeydew droplets were considered to be discharged during the period of phloem sucking. In addition to the A type honeydews, about 2.2% of honeydew droplets excreted were found to show only a faint coloration by the ninhydrin treatment (B type). The excretion of the B type honeydew indicated a sporadic intake of xylem sap during feeding.

3. Different sucking activities of the brown planthopper on resistant and susceptible host plants were examined by recording the honeydew excretion by means of the turntable method.

The same female adult was alternatively placed on both the resistant and susceptible sister lines from the 2 sets of crosses between Mudgo (resistant var.) and susceptible *japonica* varieties. Continuous excretion of the A type honeydew representative of the phloem sucking was commonly recorded on susceptible plants, while a small numbers of honeydew droplets were only sporadically and discontinuously discharged on resistant plants (Table 2, Fig. 3). The xylem tapping was attempted more frequently on one of the resistant lines than on the susceptible ones.

トビイロウンカによる吸害、ウイルス病媒介、および本種に対する稲の品種抵抗性機作を研究する上で、トビイロウンカの正確な吸汁習性を把握しておくことは肝要である。トビイロウンカが稲葉鞘部の維管束から吸汁することについては、既に口針挿入時稲組織中に形成される口針鞘（唾液鞘）の到達部位、吸汁時排出される甘露の性状、および加害部位における組織の病徴にもつき確認されている<sup>3,4,5)</sup>。また、糖を主成分とする比較的少量の甘露を排泄すること<sup>3)</sup>、および本種が高濃度の蔗糖液に強い嗜好性を示すこと<sup>2)</sup>から、維管束中の主として篩管から吸汁しているものと考えられている。しかしトビイロウンカが寄生している稲の下部に濾紙を置き、排出される甘露を吸い取った後、濾紙を糖検出試薬アニン塩酸塩溶液で処理した場合、糖の存在を示す黒褐色の発色部分は、甘露浸潤斑の一部に限られていること、さらに甘露排泄頻度を個体別に調査した結果、著しく高い頻度で甘露を排泄するところがあることから、篩管のみならず導管からも相当量吸汁するのではないかと推察された<sup>6)</sup>。

そこで、本実験では、トビイロウンカによる篩管および導管からの吸汁の実態を解明するために、多数の甘露液滴をサンプリングし、糖とアミノ酸の有無をペーパークロマトグラフィーで分析すると共に、微動ターンテ-

ブルを用い、排泄される甘露を1滴ずつ記録し、吸汁活動の動態と、篩管および導管吸汁液に由来する性状を異にする甘露小滴の検出を試みた。同時に、抵抗性および感受性品種上でのトビイロウンカの吸汁活動の相違を、微動ターンテーブル法で比較した結果も併せて報告する。

### I 甘露液滴の定性分析

#### 材料と方法

プラスチックカップに1本植えた分げつ初期の台中在来1号に、既報<sup>3)</sup>の甘露採取装置をセットし、1本の稲に5頭の雌成虫を寄生させ、27°Cの定温室内で約20時間吸汁させた。その間に排泄された甘露は、装置底面に敷いたパラフィルム面上に液滴状に集積した。その中から49個の甘露液滴をサンプリングし、各々1μずつ2枚のWhatman No. 1の濾紙にスポットし、ロブタノール：酢酸：水(4:1:2 v/v)で上昇一次元展開した後、1枚には0.1%ニンヒドリン-アセトン溶液を、他の1枚には1%アニン塩酸塩-エタノール溶液を噴霧し、それぞれアミノ酸と糖成分を検出した。

#### 結果

微弱なニンヒドリン反応を示すのみで、糖が検出されない1例(Fig.1 矢印)を除き、他の48検体には、濃度

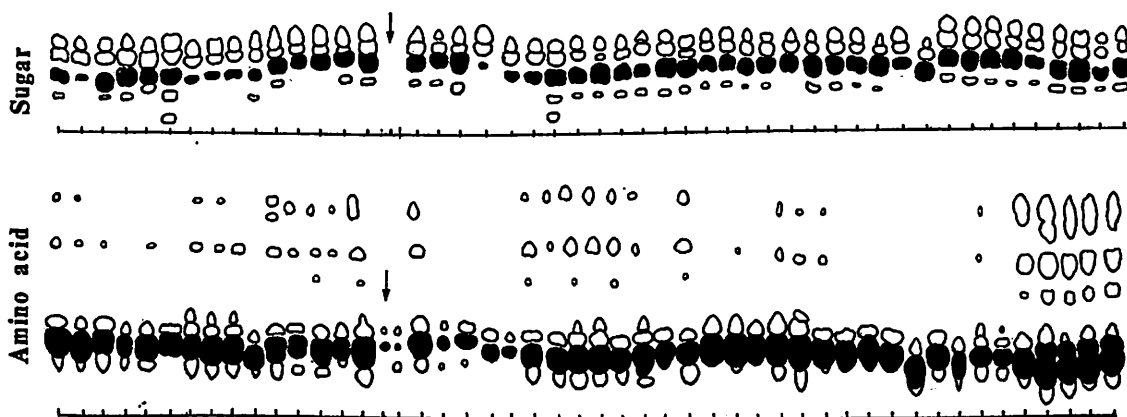


Fig.1 Paper chromatograms of sugar and amino acid constituents in honeydew drops excreted by the female adults of the brown planthopper on TN 1 plants. The honeydew drop marked with arrows did not contain sugars, and its amino acid concentration was very low.

と組成比に変化があったが、すべてアスパラギン酸、グルタミン酸等を主とするアミノ酸類と共に、グルコース、蔗糖および2, 3の少糖類が含まれていた (Fig. 1)。

## II 微動ターンテーブル法によって記録された甘露の排泄実態

### 材料と方法

甘露排泄を経時的に記録するために、微動ターンテーブルを自作した (Fig. 2A)。小型ゼンマイ時計 (セイコートラベルウォッチ) を駆動部に利用し、装着した大型円型濾紙 (東洋濾紙 No. 1, 直径15cm) が、時計の短針と連動回転するように作製した。ポリエチレンカップに1本植えた稲苗の下部に、内径1.2cmのプラスティ

ックパイプで作製した高さ2cmのケージ (Fig. 2B) を付け、トビイロウンカ雌成虫を1頭ずつ入れた。ウンカはケージ内壁の縦の凹部に添って固定された葉鞘部を吸汁し、排泄された甘露小滴は、ケージ底部のスリットを通り、ケージ内の葉鞘に近接し回転する円型濾紙の外縁部に吸収された。濾紙は1回転する12時間ごとに、ターンテーブルからはずし、0.1%ニンヒドリン-アセトン溶液に浸漬し、風乾後約90°Cに加熱し甘露小滴斑を発色させ検出した (Fig. 2C)。供試した稲品種は金南風と農事試験場作物第7研究室で、ホウヨク×Mudgoと (ホウヨク×Mudgo)×コチカゼの交配から、それぞれ育成された2組の抵抗性と感受性の姉妹系統である。これらの稲は播種後、約1ヶ月で実験に供した。姉妹系統を用いた実験では、同一個体のウンカを12または24時間ずつ、抵抗性と感受性系統に交互に寄生させ、甘露排泄の変化を調査した。全ての実験は27°C, R. H. 75%, 24時間照明のキャビネット内で実施した。

### 結果

#### (1) 金南風を用いた実験

ターンテーブルにセットした濾紙外縁部に排泄された甘露は、直径約1.5mmの斑点の連なりとして検出された (Fig. 2C)。斑点の断続は甘露排泄の有無を、斑点の数と間隔は排泄量と頻度を示し、甘露排泄動態から吸汁活動の経時的变化を読み取ることができた。

金南風に寄生させた7個体の甘露排泄の様相には、かなり大きな変異があったが、40~90%, 平均約70%の時間を吸汁に費していた。1回の吸汁継続時間は0.4~24時間、通常1~7時間であった。また甘露排泄頻度は、1時間当たり9~40以上、平均約20滴であった。甘露1滴は $0.06\sim 0.09\mu\text{l}^0$ であるので、吸汁時毎時約 $1.3\sim 2.0\mu\text{l}$ の甘露を排泄し、1日の総排泄量は約 $50\mu\text{l}$ と推定された。これらの結果は Table 1 にまとめられている。

濾紙に吸収された甘露小滴の大部分は、ニンヒドリン試薬によって濃赤紫色に発色したが、発色が極めて淡い一連の小滴も少数ながら検出された。前者と後者の呈色の違いは非連続的に判然と区別できた。Table 1 中では、両者をそれぞれA, およびBタイプ甘露として記録されている。供試した7個体中、3個体が発色の微弱なBタイプの甘露を0.5~4時間、約 $0.5\sim 4.5\mu\text{l}$ 排泄したこれは甘露総排泄量中約2.2%を占めるにすぎない。また1時間あたりの排泄滴数は14~18滴で、Aタイプの甘露よりもやや緩慢に排泄されていた。

#### (2) ホウヨク×Mudgo 系統を用いた実験

同一個体のトビイロウンカ雌成虫を、12時間ずつ感受性および抵抗性系統へ交互に寄生させ、吸汁活動の変化をみた。最初に感受性系統に寄生させた5個体は、同系

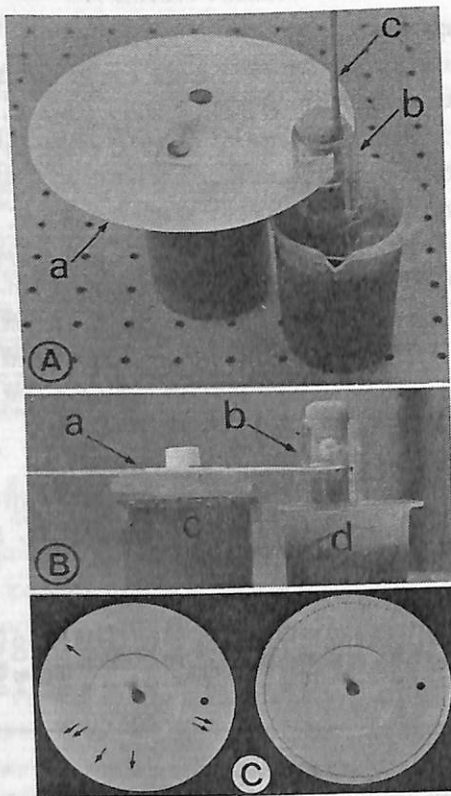


Fig. 2A. An apparatus for recording honeydew excretion. a=filter paper mounted on a turntable, b=sucking cage, c=rice plant to be tested.

Fig. 2B. Side view of the apparatus. a=filter paper, b=sucking cage, c=turntable, d=plastic cup in which each test plant is grown.

Fig. 2C. Two pieces of filter paper treated with the ninhydrin reagent showing a continuous (right) and sporadic honeydew excretion (left) on susceptible and resistant rice plants, respectively.

Table 1. Excretory activity of honeydew by the female adults of the brown planthopper on a japonica rice Kinmaze.

Individual insect	Time observation (Hrs)	Type of honeydew	Sustained sucking duration (Hrs)			Total no. honeydew droplets excreted	Frequency of excretion Range (No./hr)
			Minimum	Maximum	Total		
1	48	A	0.5	2.8	17.6	207	9-19
2	48	A	1.1	6.3	34.2	733	12-40
3	48	A	6.8	24.0	42.8	1149	26-32
4	48	A	1.3	6.8	29.1	ca. 800	16-40
		B			0.5	7	14
5	48	A	1.7	6.5	34.6	ca. 1100	13-40
		B			2.2	40	18
6	36	A	0.4	6.1	24.6	475	10-26
		B	1.7	2.2	3.9	60	14-16
7	23	A	1.1	5.7	13.3	240	10-26

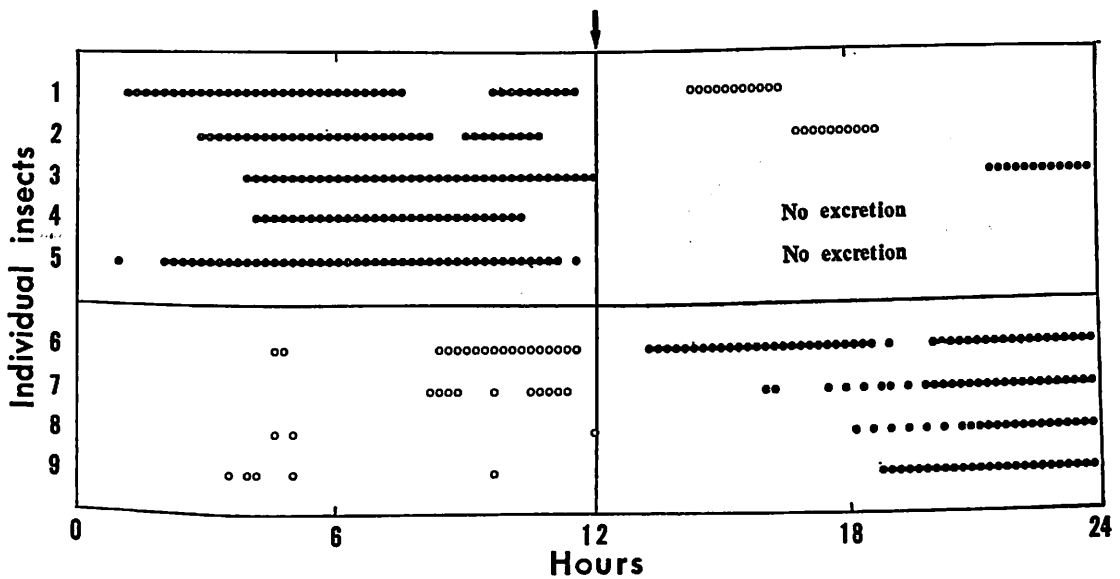


Fig. 3 Honeydew excretion by the female adults of the brown planthopper on susceptible and resistant sister lines from Mudgo x Hōyoku. Individual insects 1-5 were first confined on the susceptible line for 12 hours and then transferred to a resistant line. The insects 6-9 were treated vice versa. Closed and open spot indicate the A and B type honeydew droplets deposited on filter paper set on a turntable, respectively.

統上で平均約8時間、継続的吸汁を行い、Aタイプの甘露小滴のみを、毎時約60滴排泄した。抵抗性系統へ移された後、2個体は全く甘露を排泄せず、1個体はAタイプ甘露を20滴、他の1個体はBタイプ甘露を41滴排泄したのみであった。逆に最初に抵抗性系統に寄生させた4個体内、3個体は同系統上で30分から3時間半、Bタイプの甘露小滴のみを10~20滴排泄した。他の1個体は、わずか3滴のAタイプ甘露を排泄したにすぎなかった。しかし感受性系統へ移された後、甘露排泄量は急増し、5~9.5時間、Aタイプ甘露のみを100~800滴以上連続的に排泄した。なお、初め抵抗性系統上におかれた後、感受性系統に移された個体は、最初から感受性系統に寄生させられた個体よりも、吸汁開始が遅れる傾向が

あった。これらの結果は Fig.3 に示されている。

(3) (ホウヨク x Mudgo) x コチカゼ系統を用いた実験

感受性および抵抗性系統上へ、同じ供試虫を24時間ずつ寄生させた。先に感受性系統に寄生させた5個体は、約6~16時間Aタイプの甘露小滴を毎時平均18滴ずつ排泄した。その内の1個体はAタイプの他に、Bタイプ甘露を2時間半にわたり26滴排泄した。抵抗性系統上に移されたこれらの個体は、Aタイプの甘露を2時間半、130滴排泄した1個体を除き、他の個体は散発的に2~20滴のAタイプの甘露小滴を排泄したのみで、連続的な甘露排泄は全く認められなかった。また先に抵抗性系統上へおかれた3個体も、数滴のAタイプ甘露を排泄した

Table 2. Comparison of the honeydew excretory activity in the female adults of the brown planthopper on a set of susceptible and resistant sister lines from (Hōyoku × Mudgo) × Kochikaze.

Individual insect	Host <sup>1)</sup> alternation	Susceptible line			Resistant line		
		Type of honeydew	Total no. honeydew droplets excreted	Sustained sucking duration (Hrs)	Type of honeydew	Total no. honeydew droplets excreted	Sustained sucking duration (Hrs)
1	S → R	A	416	16.2	A	20	0
2	S → R	A	63	5.8	A	2	0
3	S → R	A	41	5.5	A	6	0
4	S → R	A	161	14.2	A	7	0
		B	26	2.5			
5	S → R	A	119	12.3	A	36	2.5
6	R → S	A	182	9.3	A	8	0
7	R → S	A	184	10.2	A	7	0
8	R → S	A	177	6.8	A	9	0
		B	53	3.3			

1) Individual insects 1-5 were first placed on the susceptible line (S) for 24 hours, and then transferred to the resistant one (R) for another 24 hours. The insects 6-8 were transferred *vice versa*.

のみであったが、感受性系統へ移された後、毎時約23滴のAタイプ甘露を平均約9時間継続的に排泄した。1個体はBタイプの甘露も3時間20分、53滴排泄した。上記結果は Table 2 にまとめられている。

### III 考 察

著者はかつて、濾紙上に排泄されたトビロウカ<sup>9</sup>の甘露の浸潤斑に、糖とアミノ酸を共に含む部分と、アミノ酸のみを含み、糖を含まぬ部分があることを見出し、後者は導管液を吸汁した結果と考えた<sup>9</sup>。しかしこの推察は、今回の実験結果によって支持されなかった。49個の甘露液滴サンプルは、1例を除き、すべてアミノ酸と共に糖を含んでいた。アミノ酸のみを、それらの甘露と同程度の濃度に含みながら、糖を含まぬ甘露液滴は存在しなかった。従ってニンヒドリン強陽性のAタイプの甘露は、すべて糖を含む篩管吸汁液由来と言えそうである。濾紙上に集中的に排泄された甘露の浸潤斑に対する、アニン塩酸塩試薬の呈色反応は再検討されるべきであろう。また導管液中のアミノ酸濃度は極めて低く、濾紙にスポットしニンヒドリン試薬で処理した場合、極淡い発色を呈するのみである。このことからニンヒドリン強陽性のAタイプ甘露は導管液由来とは考えられなかった。今回の微動ターンテーブルを用いた実験によって検出された、ニンヒドリン反応が極めて微弱なBタイプの甘露が、多分導管に由来する排泄液と推察された。

一般に篩管吸汁種は、多量の排泄液を高い頻度で排出する<sup>1)</sup>、といわれていることから、著者は既報<sup>9)</sup>でトビロウカについても、高頻度の甘露排泄は篩管吸汁を示唆するものとした。しかし今回記録されたAタイプ甘露の排泄頻度だけについても、毎時10数回から数10回ま

で、大きな変動があり、さらに導管由来と考えられるBタイプ甘露の排泄頻度は、Aタイプの場合よりもむしろ低い場合が多かった。従って排泄頻度の相違から、吸汁部位を推定することは不可能であった。

トビロウカが好適な寄主植物上で排泄する甘露の大部分は篩管吸汁を示唆するAタイプであり、導管由来と考えられるBタイプ甘露の排泄は、むしろ例外的現象と見受けられた。8頭の雌成虫を日本稲金南風上で、延べ299時間、観察したところ、ウンカが甘露を排泄していた時間は202.8時間であった。その内Bタイプ甘露の排泄は4回、計6.6時間排泄されただけであった。また総排泄甘露滴数中、Bタイプ甘露の滴数は、わずか2.2%を占めるにすぎなかった。これらの結果は、トビロウカが篩管吸汁種であることを再確認すると共に、Bタイプ甘露の排泄が示唆する篩管吸汁は本種にとって、有意義な摂食生理現象とは思えず、既報<sup>9)</sup>の推察は的確ではなかったといえる。

Sōgawa & Pathak<sup>10)</sup>は、抵抗性稲品種上でトビロウカの吸汁活動が、著しく抑制されることを初めて明らかにした。そして、抵抗性品種の化学的因子によるこの吸汁抑制が、ウンカの抵抗性品種に対する非嗜好性反応や抗生性現象の根本原因とみなされている<sup>10)</sup>。本実験で、2組の姉妹系統を用い、微動ターンテーブル法で、抵抗性および感受性系統上での吸汁活動の実態を比較観察した結果、同一個体のウンカの両系統上での吸汁様相の画然たる相違が再確認された。ホウヨク×Mudgo感受性系統上では、平均400滴のAタイプ甘露を継続的に排泄し、旺盛な篩管吸汁をうかがわせたが、同抵抗性系統上では、供試個体の半数が、Bタイプ甘露を約20滴、少時間排泄したのみで、吸汁量の激減のみならず、吸汁部位の変化も示唆された。(ホウヨク×Mudgo)×コチ

カゼ感受性系統上でも、主としてAタイプ甘露を約180滴排泄したのに対して、同抵抗性系統上では、一例を除き、平均約8滴のAタイプ甘露を排泄したにすぎず、吸汁量が感受性系統上での1/20以下に減少することを示した。この抵抗性系統上ではBタイプ甘露の排泄は皆無であった。いずれの供試系統についても、抵抗性系統上では、継続的篩管吸汁が行われていないことが、あらためて明確に証明された。抵抗性系統によっては、篩管吸汁の抑制に付随して、導管からの吸汁を試行する度が高まる可能性があることも示された。

#### IV 摘 要

(1) トビイロウンカが吸汁時排泄した甘露液滴49検体を、ペーパークロマトグラフィー法で分析した結果、48検体からアミノ酸と共にショ糖が検出され、ウンカが専ら篩管から吸汁を行っていることを示した。残る1検体は糖類を全く含まず、アミノ酸濃度も極めて低い稀薄な甘露液滴で、導管吸汁時排泄されたものと思われた。

(2) 微動ターンテーブルを用い、甘露排泄の動態を調査したところ、トビイロウンカ雌成虫は稲に寄生している約70%の時間を吸汁に費しており、その間通常1~7時間の継続的吸汁を反復し、毎時平均約20滴、1.3~2.0  $\mu$ lの甘露を排泄していることが明らかになった。篩管吸汁の結果排泄されると考えられる大部分の甘露小滴は、ニンヒドリン試薬に対して、強い呈色反応を示したが(Aタイプ甘露)、ニンヒドリン反応が極めて微弱な甘

露小滴(Bタイプ甘露)も、約2.2%排泄されており、導管からも試行的な吸汁が、まれに行われていることが示唆された。

(3) 2組のトビイロウンカ感受性および抵抗性姉妹系統に同一個体のウンカを交互に寄生させ、吸汁状態の変化を微動ターンテーブル法で比較した。その結果、抵抗性系統上では、継続的篩管吸汁がほとんど行われていないことが確認できた。また抵抗性系統によっては、導管吸汁を試行する頻度が高まる場合があることも示された。

#### 引用文献

- 1) Esau, K. (1961) Plants, viruses, and insects. Harvard Univ. Press, Cambridge, 110p.
- 2) Sakai, T. and Sōgawa, K. (1976) Effects of nutrient compounds on sucking response of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera : Delphacidae). Appl. Ent. Zool. 11 : 82~88.
- 3) 寒川一成 (1970) 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. 4) 寒川一成 (1970) 同上 第2報 甘露排泄からみた吸汁習性. 応動昆 14 : 134~139. 5) Sōgawa, K. and Pathak, M. D. (1970) Mechanism of brown planthopper resistance in Mudgo variety of rice (Hemiptera : Delphacidae). Appl. Ent. Zool. 5 : 145~158. (1980年7月15日受領)