

# イネウンカ類に対するイネの殺卵反応

農林水産省九州農業試験場 <sup>すず</sup>鈴 <sup>き</sup>木 <sup>よし</sup>芳 <sup>と</sup>人  
農林水産省農業検査所 <sup>せい</sup>清 <sup>の</sup>野 <sup>よし</sup>義 <sup>と</sup>人

## はじめに

長距離移動性害虫の例にもれず、毎年梅雨期に主に中国南部から飛来し日本の水田で増殖するイネウンカ類（セジロウンカ、トビイロウンカ）は、発生量の年次変動が激しい害虫である。そのため、イネウンカ類の発生管理の基軸に据えられてきたのは発生予察技術である。発生予察は海外からの飛来量・飛来時期の予測と、水田に飛来侵入後の個体群増殖率の予測によって可能となる。比較的最近まで、イネウンカ類の日本の水田内における増殖率の変動は小さいと考えられており、海外からの飛来予測やモニタリングが重視されていた。しかし、近年の研究によって増殖率の変動は従来考えられていたよりもはるかに大きいことが判明し、その予測精度の向上が求められている（本田ら、1993；渡邊ら、1994）。

本稿では、イネウンカ類の発生予察技術の高度化ばかりでなく、新防除素材の開発に手がかりを与える現象として注目されている、水稻のイネウンカ類に対する殺卵反応に関する研究成果を紹介する。

## I イネの葉鞘変色

中国におけるハイブリッドライスの作付拡大がセジロウンカの大発生をひき起こし、その結果、本種の日本への飛来量が1970年代後半からしだいに上昇したことは広く知られている（寒川・渡邊、1989）。それに伴って、従来はほとんど注目されていなかったセジロウンカの水稲に対する多様な加害形態が各地で問題視されるようになった。その一つが産卵に伴うイネの葉鞘変色である（清田・奥原、1990）。葉鞘変色とはセジロウンカの産卵痕とその周囲のイネ組織が褐変し、さらにその外側が産卵後時間が経過するにつれて黄化する症状のことであり、主に飛来侵入量の多い西日本で分けつ期のイネが問題となる。産卵部位の変色は葉鞘ばかりでなく葉の中肋でも同様に起こる。しかし、分けつ期のイネではセジロウンカの産卵は大部分葉鞘に行われ、かつ各変色部位の

面積が葉の中肋より葉鞘のほうが広いために、症状が目立つのは葉鞘である。そのために、セジロウンカの産卵に伴うイネ組織の変色の代名詞としても葉鞘変色という表現がしばしば使われる。

セジロウンカの産卵がイネの分けつや出穂の遅れなど、イネの生育に影響を与えることが明らかにされており（渡邊・寒川、1994）、葉鞘変色の症状が激しい場合は株が枯死することもある。しかし、セジロウンカの産卵がもたらす葉鞘変色と減収との関係はまだ十分に明らかにされておらず、被害が過大視されている可能性がある。

## II イネの殺卵反応の発見

セジロウンカによる特徴的な被害と見なされてきた葉鞘変色が、実はイネウンカ類に対するイネの抵抗性と関連していることが解明された契機となったのは、日本稲とインド稲の交雑品種上で見られるセジロウンカの異常増殖現象である。西海184号などの日印交雑品種のなかには、セジロウンカに産卵されても葉鞘変色をほとんど示さない品種がある。当初、このような品種はセジロウンカに対して抵抗性であると思われた。しかし、顕著な葉鞘変色を示す日本稲ではふ化率の指標となる眼点形成卵率が約20%と低いのに対し、一部の日印交雑品種では60~80%と高いために、幼虫が著しく増え、イネが吸汁害によって枯死することが明らかになった（寒川、1991）。すなわち、日本稲の葉鞘変色は、セジロウンカの密度を低下させるイネの殺卵作用のあらわれだったのである。

## III イネの殺卵機構

セジロウンカはイネの葉鞘や葉身の中肋を切り裂き、破生柔組織のなかに卵塊で産卵する。卵塊サイズはイネの生育段階によって変化するが、分けつ後期の日本稲では平均約7卵である。産卵部位の多くは切り口からの浸出液によって、12時間以内に液に浸った状態になる（図-1）。この現象を液浸化と呼んでいる。

この液浸化が卵の死亡と深く関係していることがしだいに明らかになった。液浸化した産卵部位では80%以上の卵が胚子発育の初期に死亡するが、液浸化が起こら

Ovicidal Response of Rice Plants Against Rice Planthoppers.  
By Yoshito SUZUKI and Yoshito SEINO

(キーワード：イネウンカ、殺卵反応、葉鞘変色、安息香酸ベンジル)

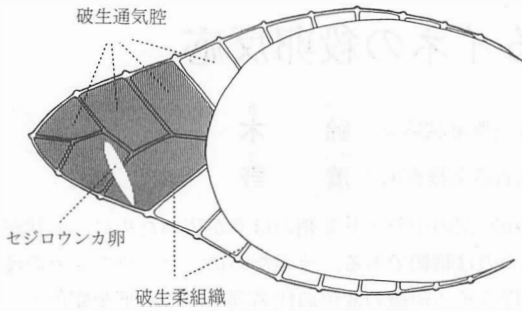


図-1 セジロウカが産卵したイネの葉鞘の横断面模式図  
縦線部は液浸化した部位を示す (SUZUKI et al., 1996 を改変)

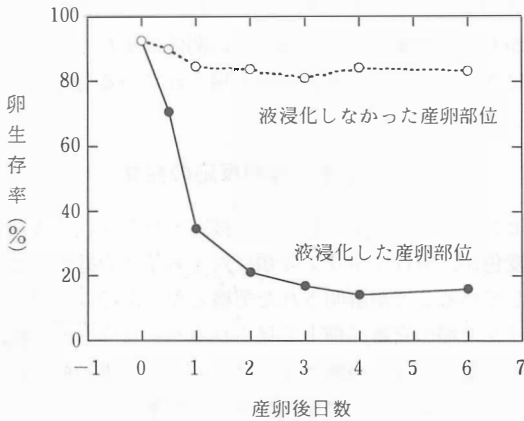


図-2 液浸化した産卵部位としなかった産卵部位から取り出したセジロウカ卵の生存率 (SUZUKI et al., 1996 を改変)

なかった産卵部位では卵の死亡はほとんど起こらない (図-2)。セジロウカの卵は蒸留水中で正常に胚子発生を完了できるので、液浸化部位には殺卵活性物質が存在すると考えられた。そこで、液浸化した産卵部位と産卵させなかった健全なイネのサンプルをとり、70%メタノールで抽出後にエーテルに転溶して得られた抽出物をフロリジルカラムクロマトグラフィーで分画し、芽出し苗に産卵させたセジロウカ卵を用いて各分画の水溶液の殺卵活性を調べた。その結果、13の分画のうち四つの分画で統計的に有意な殺卵活性が認められた。このうち最も強い活性があった連続する二つの分画をGC-MSによる分析に供したところ、液浸化した産卵部位に特異的に存在する物質のピークが検出された。種々の分析法を用いてその特性を調べた結果、この物質は安息香酸ベンジルであると特定された (SEINO, et al., 1996 a; 図-3)。

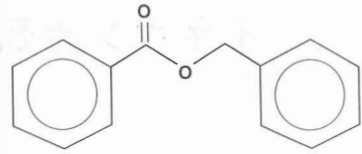


図-3 殺卵物質安息香酸ベンジルの構造式

市販の安息香酸ベンジルの試薬を用いた生物検定で、この物質は6.4 ppm以上の水溶液濃度でセジロウカに対して殺卵活性を示した。安息香酸ベンジルは液浸化した産卵部位1g当たり約15 µg含まれているのに対して、健全なイネや液浸化が起こらなかった産卵部位における存在は確認されなかった。以上の分析結果から、安息香酸ベンジルはイネがセジロウカに対する生体防御反応として液浸化部位に特異的に生成する殺卵物質の一つであることが明らかになった。安息香酸ベンジルがセジロウカに対して殺卵作用を示すのは産卵後2日以内 (25°C条件下) の卵に限られ、それ以上発生が進んだ卵は安息香酸ベンジルの飽和水溶液に浸漬しても正常に発生する (清野・鈴木, 1996)。

安息香酸ベンジルの生合成についてはまだ全貌が明らかになっていないが、健全なイネに存在する安息香酸が安息香酸ベンジルの前駆体となることが実証されている (SEINO and SUZUKI, 印刷中)。

#### IV ファイトアレキシンとの関係

セジロウカの産卵を受けたイネが示す殺卵物質の生成は、高等植物に広く見られる病原微生物の感染に伴う抗菌性物質 (ファイトアレキシン) の生成を想起させる。両者の間には現象面でいくつか類似点がある。例えば、植物組織の液浸化や褐変死はファイトアレキシン生成の際にも、しばしば観察される現象である。また、有害生物に対する植物の誘導抵抗性の発現という点でも両者は共通している。

イネが生成するファイトアレキシンについては既に数種の低分子化合物が知られているが、イネ以外の植物を含め、安息香酸ベンジルがファイトアレキシンとして検出された例はこれまで知られていない。しかし、安息香酸ベンジルの生合成に使われる安息香酸には抗菌作用のあることが古くから知られており、イネの病原微生物に対する抵抗性と、セジロウカなどの害虫に対する抵抗性を関連づけて研究することは、イネの生体防御反応を包括的に理解する上で有益と思われる。さらに興味あるのは、ウンカ・ヨコバイ類にはその胚子発生や成長に不可欠な働きを果たす、経卵伝播する細胞内共生微生物が

存在することである。この事実から、安息香酸ベンジルはセジロウンカの胚子に直接影響を与えるのではなく、共生微生物への作用を介して胚子発生に影響しているのではないかと、という疑問が生ずるが、筆者らはその可能性は低いと考えている。その理由は、高温処理した雌成虫に産卵させて得た、共生微生物を含まないトビロウンカの卵は産卵後 110 時間までは正常に胚子発生がすすむ (LEE and Hou, 1987) ことが知られているからである。しかし、セジロウンカの胚子発生における共生微生物の役割はまだ解明されていないので、この疑問の解決は将来の課題として残されている。

## V 他のウンカ類に対するイネの殺卵反応

トビロウンカとヒメトビウンカの雌成虫が日本稲に産卵すると、産卵部位が黄化することはあっても、セジロウンカの産卵がもたらすような褐変は起こらない。そのために、イネの殺卵反応はセジロウンカに対して特異的に起こるものとみなしていた。ところが実際に調べてみると、セジロウンカに比べて死亡率は低いものの、トビロウンカとヒメトビウンカの卵もイネの殺卵反応を被ることがわかった。セジロウンカと同様に、この2種のウンカにおいても、卵死亡率は液浸化した産卵部位ではしなかった産卵部位より顕著に高かった。一方、産卵部位の液浸化率はウンカの種間で異なり、それが卵死亡率の種間差をもたらす主な原因であることが明らかになった (鈴木ら, 1996)。トビロウンカに産卵させた日本稲から産卵部位のサンプルをとって分析した結果、液浸化した産卵部位からは安息香酸ベンジルが検出されたが、液浸化しなかった産卵部位からは検出されなかった (SEINO et al., 1996 b)。さらに安息香酸ベンジルには、トビロウンカの卵に対しても殺卵作用のあることが確認された。

セジロウンカの産卵が引き起こす葉鞘変色は、ポリフェノール代謝系の活性化によると思われるイネ組織のメラニン化と液浸化の複合によって生ずる。セジロウンカが加害したイネでは産卵痕ばかりでなく吸汁痕にもメラニン化が起こる。メラニン化は液浸化を伴わなければ局部的で目立たないが、液浸化を伴うと褐変する領域が拡大し黄化も広範囲に起こるために、顕著な葉鞘変色の症状を呈するようになる。イネの殺卵反応が発見された当初は葉鞘変色と卵死亡率の関係に注目していたが、その後の研究によってメラニン化自体は卵死亡とは関係ないことが明らかになっている。

イネに産卵するカタグロミドリメクラガメの卵も液浸化が起こった部位では高い死亡率を被ることを観察して

いる。イネに限らず、植物の組織内に産卵する昆虫の卵に対する植物の生体防御反応は、今後次々に発見されるのではなかろうか。

## VI 殺卵反応の強さに影響する要因

イネの生体防御反応によるセジロウンカの卵の死亡率は、イネの部位によって異なり、葉身より葉鞘で、細い分げつ茎より主稈や太い分げつ茎で強い傾向がある。また、殺卵反応の強さはイネの生育段階に依存し、分げつ前の若いイネでは卵の死亡率が低いですが、分げつが進むにつれて死亡率は急上昇し (図-4)、最高分げつ期ごろにピークに達したあと徐々に低下する (鈴木ら, 1993)。

卵の死亡率に影響するもう一つの要因は、イネの品種である。日本稲のセジロウンカに対する殺卵反応は概して強く、最高分げつ期には 60~85% の卵死亡率をもた

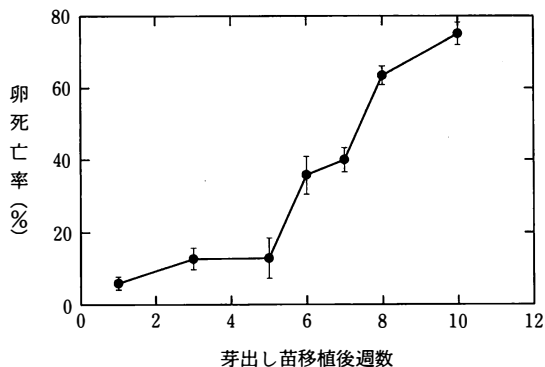


図-4 イネの生育とセジロウンカ卵死亡率の関係 (SUZUKI et al., 1996 を改変)

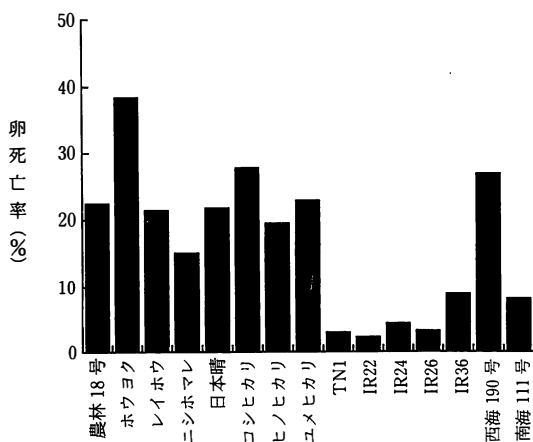


図-5 トビロウンカに対する発芽後 40 日の稲苗の殺卵反応における品種間差 (清永ら, 1997)

らす品種が多い。ただし、これまで実験に供した日本稲は1950年代以後に西日本で主力であった品種が大部分である。一方、インド稲では産卵部位の液浸化がほとんど起こらず、卵の死亡率は通常20%以下である。日印交雑品種の反応は日本稲に近いものからインド稲と変わらないものまで様々である(寒川, 1991; 鈴木ら, 1994; 鈴木, 1996)。同様の傾向はトビイロウンカに対する殺卵反応の品種間差でも見られる(図-5)。

## VII 発見の意義

イネの殺卵反応の解析は、直ちにイネウンカ類の発生予察精度の向上に役立つばかりでなく、この現象の発見自体が新たな防除素材の手がかりを提供した点で注目される。殺卵活性を示す安息香酸ベンジルは、様々な香油の溶剤として、あるいは殺ダニ剤として病院で広く使われている物質であり、これまで例のないイネウンカ類の殺卵剤開発に役立つかもしれない。さらに、殺卵反応の遺伝的背景が解明されれば、殺卵反応という形質をウンカ抵抗性品種育成の新たな素材として活用する道が開かれるであろう。殺卵反応の遺伝解析は九州大学農学部育種学研究室で進められており、従来の日本稲を超える強い殺卵反応を示す品種育成の可能性を示唆する結果が得られている。これまでイネウンカ類に対する抵抗性品種育成に利用されてきたのは主導遺伝子に支配された吸汁阻害に限られているが、省力的な害虫管理を実現するためには、殺卵反応をはじめとするイネの多様な耐虫性機構の解明と、その品種育成への活用が望まれる。

## おわりに

インド稲では、なぜ日本稲でみられるような強い殺卵反応が進化しなかったのだろうか。イネの殺卵反応を研究し始めて、最初につづかったのがこの疑問であった。考えられる一つの理由は、インド稲が主に栽培される熱帯と日本稲が栽培される温帯における天敵の働きの違いである。熱帯の稲作地帯でイネウンカ類が害虫として認識されるようになったのはミラクルライスと呼ばれた多収性品種 IR 8 が普及してからであり、この品種上でトビイロウンカが初めて大発生したときに国際イネ研究所では誰もそれを同定できなかったというのは有名な逸話である。これとは対照的に、日本をはじめ東アジアでは

イネウンカ類が古くから大発生した記録が残されている。東南アジアのインド稲は殺卵反応以外にイネウンカの増殖を抑える抵抗性形質を備えていたのかもしれない。しかし、この地域のトビイロウンカ抵抗性品種育成につかわれた遺伝子はいずれも南アジア原産の品種に由来しており、むしろ天敵が有効に働いていたと考えるほうが自然である。殺卵反応は両刃の剣である。殺卵反応に伴うコストはイネにとって決して小さくない。東南アジアではこのコストを払う必要がなかったのに対して、東アジアでは天敵の働きが不安定なためにコストに見合うメリットがあった、と考えるはどうだろうか。東アジアにおいても、強すぎる殺卵反応がデメリットとなるケースが考えられる。例えば、北日本では殺卵反応のために生ずるイネの初期生育の遅れが、減収につながる確率は西南日本よりはるかに高い。とすれば、北日本では強い殺卵反応を示す品種は駆逐されてきたかもしれない。いずれはこの可能性を調べたいと考えている。

イネの殺卵反応の研究は、イネとウンカの関係の理解にとって、天敵、気候、人為的選抜という要因がいかに重要かを再認識させてくれる。

## 引用文献

- 1) 本田善之ら (1993): 九病虫研会報 39: 73~77.
- 2) 清永 徹ら (1997): 九農研 59: 75.
- 3) 清田洋次・奥原國英 (1990): 九病虫研会報 36: 95~96.
- 4) LEE, Y. H. and R. F. HOU (1987): J. Insect Physiol. 33: 851~860.
- 5) 清野義人・鈴木芳人 (1996): 九病虫研会報 42: 67~68.
- 6) SEINO, Y. et al. (1996): Appl. Entomol. Zool. 31: 467~473.
- 7) ——— et al. (1996): Proc. Int. Workshop on the Pest Management Strategies in Asian Monsoon Agroecosystems (Kumamoto, 1995): 89~99.
- 8) ——— and Y. SUZUKI (1997): Appl. Entomol. Zool. (印刷中).
- 9) 寒川一成 (1991): 九農研 53: 92.
- 10) ———・渡邊朋也 (1989): 九病虫研会報 35: 65~68.
- 11) 鈴木芳人 (1996) 九農研 58: 109.
- 12) ———ら (1993): 九病虫研会報 39: 78~81.
- 13) ———ら (1994): 同上 40: 90~93.
- 14) ———ら (1996): 日本昆虫学会/日本応用動物昆虫学会合同大会講要: 137
- 15) SUZUKI, Y. et al. (1996): Appl. Entomol. Zool. 31: 111~118.
- 16) 渡邊朋也・寒川一成 (1994): 応動昆 38: 153~160.
- 17) ———ら (1994): 同上 38: 7~15.