抵抗性イネ品種を加害するツマグロヨコバイのバイオタイプの発育と産卵

平江 雅宏^{1,*}・田村 克徳²・福田 善通³

¹ 農業・食品産業技術総合研究機構中央農業総合研究センター北陸研究センター

² 農業・食品産業技術総合研究機構九州沖縄農業研究センター

³ 国際農林水産業研究センター

Development and Reproduction of Biotypes of Green Rice Leafhopper, *Nephotettix cincticeps* (Uhler) (Homoptera: Cicadellidae) Virulent to Resistant Rice Varieties. Masahiro HIRAE,^{1,*} Katsunori TAMURA² and Yoshimichi FUKUTA³
¹ National Agriculture and Food Research Organization, National Agricultural Research Center, Hokuriku Research Center; Inada, Joetsu, Niigata 943-0193, Japan. ² National Agriculture and Food Research Organization, National Agricultural Research Center for Kyushu Okinawa Region, Department of Lowland Research; Izumi, Chikugo, Fukuoka 833-0041, Japan. ³ Japan International Research Center for Agricultural Sciences; Ohwashi, Tsukuba, Ibaraki 305-8686, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 52: 207-213 (2008)

Abstract: The occurrence of biotypes of pest insects virulent to resistant crop varieties is a serious problem for the utilization of resistant crops; therefore, it is important to prevent the occurrence of resistance-breaking biotypes by examining their characteristics. In this paper, the development and reproduction of three biotypes of the green rice leafhopper *Nephotettix cincticeps* (Uhler) were examined on resistant rice varieties of Chugoku 105 (carrying the resistance gene *Grh1*), Saikai 182 (*Grh2*), and Aichi 80 (*Grh3(t)*). Biotypes 1, 2, and 3 exhibited a high survival rate, short developmental period, long adult longevity and high fecundity on the respective *Grh1*, *Grh2*, and *Grh3(t)*-carrying resistant varieties to which they are virulent. The total sugar content of the honeydew excreted by these biotypes was high, suggesting that each biotype has the ability to suck phloem sap from the resistant variety to which it is virulent. The nymph survivorship and development, adult longevity, fecundity, and total sugar content of honeydew excreted by the three biotypes were similar to those observed in the non-selected line of the Nipponbare variety carrying no resistance gene. These results indicate no fitness difference in development and reproduction between the three biotypes and the non-selected line of *N. cincticeps* on susceptible rice varieties.

Key words: *Nephotettix cincticeps*; rice resistance; biotypes; development; reproduction

緒 言

昆虫に対する作物の抵抗性を利用した害虫管理技術は環境負荷低減、省力・低コストであるという利点をもった総合防除技術の有力な素材の一つである。しかし、抵抗性を利用する上での大きな問題点として、抵抗性品種を加害するバイオタイプが出現し抵抗性が崩壊してしまうことがあげられる。バイオタイプ出現による抵抗性の崩壊を防ぐためには、バイオタイプに関する特性を明らかにし、それに対し有効な管理戦略を立てる必要がある。

ツマグロヨコバイ *Nephotettix cincticeps* (Uhler) (カメムシ目; ヨコバイ科) は、日本では病原微生物の媒介や直接吸汁によってイネに被害を与える重要害虫である (Fukushi,

1934; 新海, 1962; 腰原, 1972; 平尾ら, 1974; 楡井・江村, 1974; 嘉藤・若松, 1978; 常楽ら, 1983)。本種に対し抵抗性を示すイネ品種は、1960 年代に外国稲の中から発見された (井上, 1966)。その後、抵抗性遺伝子が日本稲へ導入され、中間母本や育成系統および実用品種が育成されている (朱宮ら, 1984; 金田ら, 1985; 小野ら, 1986; 岸野ら, 1987; 中嶋ら, 1998; 藤井ら, 2005)。抵抗性のイネ品種を加害するツマグロヨコバイの系統は、実験室内の選抜によって作出されており (Takita and Nishiyama, 1989; Hirae et al., 2007)、野外においてツマグロヨコバイ抵抗性品種を栽培した場合にも、これを加害するバイオタイプが出現する可能性がある。また、抵抗性のイネ品種に対するツマグロヨコバイの加害性は、地域個体群間で異なり、福岡

* E-mail: hirae@affrc.go.jp

2008 年 1 月 18 日受領 (Received 18 January 2008)

2008 年 7 月 2 日登載決定 (Accepted 2 July 2008)

DOI: 10.1303/jjaez.2008.207

県筑後市のツマグロヨコバイ個体群中には抵抗性遺伝子 *Grh1* を保有する品種である IR 24 に対する加害性個体が存在する (Sato and Sogawa, 1981; 寒川・佐藤, 1981). 抵抗性品種に対する加害性をもったバイオタイプの発達は、薬剤に対する抵抗性の発達と同様に、生物の適応とみることができる。薬剤抵抗性系統は感受性系統と比べて生活史特性などに関し適応度が低い場合がある (Roush and McKenzie, 1987). 同じように抵抗性品種に対する加害性の獲得にコストを伴うならば、抵抗性品種に加害性をもつ系統が、加害性をもたない系統と比べて適応度が低い可能性がある。もしそうであるならば、圃場においてイネ品種のローテーションなどによって、ツマグロヨコバイの加害性が発達するのを防止あるいは遅延することができると予想される。したがって、バイオタイプ間の生活史特性の差異とその程度を明らかにすることは、バイオタイプ発達に対する対策を講ずる上で重要な情報となる。そこで本研究では、抵抗性品種を加害できる3種類のバイオタイプについて、抵抗性遺伝子をもつ品種とまたない品種上での発育および増殖について調査を行った。また、抵抗性品種上におけるバイオタイプの師管吸汁の有無について明らかにするため、イネ体から吸汁して排泄される甘露中の糖量を調査した。

本文に入るに先立ち、原稿をご校閲いただいた北陸研究センター樋口博也氏、飼育虫の管理に協力いただいた矢澤かずえ氏に感謝の意を表する。

材料および方法

1. 供試品種

ツマグロヨコバイ抵抗性品種として、抵抗性遺伝子 *Grh1* を保有する中国 105 号、抵抗性遺伝子 *Grh2* を保有する西海 182 号、抵抗性遺伝子 *Grh3(t)* を保有する愛知 80 号を用いた (Hirae et al., 2007). また、ツマグロヨコバイ抵抗性遺伝子を保有しない品種として日本晴を用いた。

2. 供試昆虫

ツマグロヨコバイは 1993 年 10 月に北陸研究センター内の水田圃場で採集し、杉本 (1969) の方法に準じ日本晴で累代飼育している系統 (以下、無選抜系統) および抵抗性品種上で選抜を行い作出した抵抗性品種加害系統 (Hirae et al., 2007) を用いた。抵抗性品種加害系統は中国 105 号、西海 182 号、愛知 80 号上で 20 世代以上選抜を続けた後、それぞれの品種で累代飼育している系統である。ここでは、中国 105 号、西海 182 号および愛知 80 号で選抜した系統をそれぞれ Biotype 1, Biotype 2, Biotype 3 と呼ぶ (Hirae et al., 2007). 昆虫の飼育および試験はすべて 25°C, 16 時間明-8 時間暗の日長条件下で行った。

3. 幼虫発育期間および生存率

各系統の抵抗性品種上における幼虫発育を調べるため、抵抗性品種中国 105 号、西海 182 号、愛知 80 号について

無選抜系統およびそれぞれの品種の加害系統である Biotype 1, Biotype 2, Biotype 3 を用いて試験を行った。

水 0.5 ml の入った試験管 (径 1.8 cm, 長さ 11 cm) に 2 葉期のイネ芽出し苗を 2 本入れ、ふ化直後のツマグロヨコバイ 1 齢幼虫を 1 頭放飼した。芽出し苗の交換は原則として 3 日間隔で行い、成虫羽化まで飼育した。羽化までの日数、羽化成虫数を調査し、幼虫の発育期間および生存率を求めた。各品種につき 1 齢幼虫 50 頭を供試した。また、抵抗性遺伝子をもたない品種である日本晴において、各バイオタイプおよび無選抜系統を用いて試験を行った。試験方法は上記と同様に行った。

4. 成虫の産卵数および生存日数

各系統の抵抗性品種上における成虫の産卵数および生存日数を調べるため、中国 105 号、西海 182 号、愛知 80 号について無選抜系統およびそれぞれの加害系統である Biotype 1, Biotype 2, Biotype 3 を用いて以下の試験を行った。水 0.5 ml の入った試験管に 2 葉期のイネ芽出し苗を 2 本入れ、羽化直後のツマグロヨコバイ成虫雌雄 1 対を放飼した。その後雌が死亡するまで 24 時間毎に芽出し苗を交換した。雄が死亡した場合は、死亡した雄の生存日数を記録し、羽化 3 日以上経過した雄を 1 頭追加した。取り出した苗は解剖して産卵数を調査した。各品種につき雌雄 30 対を供試したが、放飼後 24 時間以内に成虫が死亡した場合は調査対象から除外した。また、産卵が認められなかった雌は産卵前期間の調査対象から除外し生存日数のみを調査した。また、日本晴において同様に各バイオタイプおよび無選抜系統を用いて、成虫の産卵数および生存日数を調べた。

5. 成虫の甘露排泄物中の糖量

抵抗性品種からの各系統成虫の師管吸汁量を調べるため、中国 105 号、西海 182 号、愛知 80 号について無選抜系統およびそれぞれの加害系統である Biotype 1, Biotype 2, Biotype 3 を用いて甘露排泄物中の糖量を測定した。試験管に 2 葉期のイネ芽出し苗を 2 本と蒸留水 0.5 ml を入れ、羽化直後のツマグロヨコバイ雌成虫を 1 頭放飼し 3 日間吸汁させた。その後成虫および芽出し苗を取り出し、試験管内を蒸留水ですすぎ、甘露排泄物を含んだ溶液 2.0 ml に調整しバイアル管瓶 (径 15 mm, 長さ 40 mm) に移したものを試料液とした。全糖量の測定にはアンスロンによる比色定量法 (山下・柳沼, 1980) を用いた。試料液 0.3 ml に、アンスロン 100 mg を冷 75% 硫酸 130 ml に溶かしたアンスロン試薬 3 ml を加えた。これを沸騰浴中で 10 分間加熱した後冷水で冷まし、波長 620 nm で吸光度を測定し、全糖量をグルコース換算量として求めた。各品種につき雌成虫 10 頭を供試した。また、日本晴において同様に各バイオタイプおよび無選抜系統を用いて成虫の甘露排泄物中の糖量を調べた。

Table 1. The developmental period and survival rate of *N. cincticeps* biotypes on resistant varieties of rice

Variety (resistance gene)	Biotypes	Nymphs developing into adults (%)	Developmental period (days, mean±SE)	
			Female	Male
Chugoku 105 (<i>Grh1</i>)	Non-selected line	0	— ^a	(0) ^b
	Biotype 1	96.0	18.8±0.1 (23)	17.5±0.2 (25)
Saikai 182 (<i>Grh2</i>)	Non-selected line	12.0	23.7±0.8 (6)	— (0)
	Biotype 2	94.0	18.1±0.1 (25)	17.0±0.1 (22)
Aichi 80 (<i>Grh3(t)</i>)	Non-selected line	4.0	45.0 (1)	26.0 (1)
	Biotype 3	98.0	18.5±0.2 (31)	17.2±0.2 (18)

^a Dashes in columns indicate that no results were obtained.^b Numerical values in parentheses indicate the numbers of nymphs developing into adults.Table 2. The developmental period and survival rate of *N. cincticeps* biotypes on susceptible Nipponbare variety

Biotype	Nymphs developing into adults (%)	Developmental period (days, mean±SE)	
		Female	Male
Non-selected line	88.0	18.8±0.3 (17) ^a	16.9±0.2 (27)
Biotype 1	88.0	18.3±0.1 (21)	17.3±0.2 (23)
Biotype 2	88.0	18.5±0.2 (23)	17.0±0.1 (21)
Biotype 3	90.0	18.3±0.2 (29)	16.4±0.1 (16)

^a Numerical values in parentheses indicate the numbers of nymphs developing into adults.Table 3. Survival and oviposition in adults of *N. cincticeps* biotypes on resistant varieties of rice

Variety (resistance gene)	Biotypes	Preoviposition period (days, mean±SE)	No. of eggs/female (mean±SE)	Adult longevity (days, mean±SE)	
				Female	Male
Chugoku 105 (<i>Grh1</i>)	Non-selected line	11.6±0.9 (19) ^a	21.3±4.0 (29)	25.1±2.7 (29)	12.4±1.4 (30)
	Biotype 1	3.8±0.2 (28)	195.0±16.6 (29)	33.1±2.2 (29)	36.2±2.8 (29)
Saikai 182 (<i>Grh2</i>)	Non-selected line	9.8±0.7 (26)	48.6±7.0 (30)	27.8±2.1 (30)	19.0±1.3 (30)
	Biotype 2	3.6±0.1 (30)	245.3±24.0 (30)	35.9±2.8 (30)	39.9±3.1 (30)
Aichi 80 (<i>Grh3(t)</i>)	Non-selected line	— ^b (0)	— (30)	7.1±0.6 (30)	5.3±0.3 (30)
	Biotype 3	4.0±0.1 (29)	172.7±13.8 (29)	35.3±2.6 (29)	36.7±2.3 (30)

^a Numerical values in parentheses indicate the numbers of adults.^b Dashes in the columns indicate that no results were obtained.

結 果

1. 幼虫発育期間および生存率

抵抗性品種中国 105 号, 西海 182 号, 愛知 80 号における無選抜系統の幼虫生存率は低かったが, 抵抗性品種を加害するバイオタイプでは 94.0% 以上であった (Table 1). 抵抗性品種における幼虫の発育期間は無選抜系統では遅延したが, 各バイオタイプでは短縮した (Table 1). 日本晴における各バイオタイプの幼虫生存率および幼虫発育期間は無選抜系統とほぼ同じであった (Table 2).

2. 成虫の産卵数および生存日数

各バイオタイプの成虫は, それぞれが加害する抵抗性品種上で, 無選抜系統に比べ, 平均産卵前期間が短く, 平均

総産卵数が多く, 平均生存日数が長かった (Table 3). 各バイオタイプ成虫の日本晴におけるそれらの値は無選抜系統とほぼ同じ傾向であった (Table 4).

3. 成虫の甘露排泄物中の糖量

Biotype 1, Biotype 2 および Biotype 3 のそれぞれ加害する抵抗性品種上における, 雌当たり日当たりの甘露排泄物中の糖量 (糖排泄量) は無選抜系統の 6~20 倍と多かった (Table 5). また, 日本晴上における平均糖排泄量は, 各バイオタイプと無選抜系統とでほぼ同じであった (Table 6).

考 察

本研究では, 各抵抗性品種上で選抜を行った系統がそれぞれ 1 系統であり反復がないことから, 選抜に伴う効果に

Table 4. Survival and oviposition in adults of *N. cincticeps* biotypes on the susceptible Nipponbare variety

Biotype	Preoviposition period (days, mean $\pm$ SE)	No. of eggs/female (mean $\pm$ SE)	Adult longevity (days, mean $\pm$ SE)	
			Female	Male
Non-selected line	4.1 $\pm$ 0.3 (30) ^a	239.3 $\pm$ 17.6 (30)	40.2 $\pm$ 2.1 (30)	38.6 $\pm$ 2.1 (30)
Biotype 1	3.7 $\pm$ 0.1 (30)	285.1 $\pm$ 15.1 (30)	41.3 $\pm$ 1.9 (30)	38.3 $\pm$ 2.1 (30)
Biotype 2	3.4 $\pm$ 0.2 (30)	224.9 $\pm$ 21.3 (30)	35.3 $\pm$ 2.5 (30)	36.7 $\pm$ 2.3 (30)
Biotype 3	3.9 $\pm$ 0.2 (30)	220.8 $\pm$ 16.8 (30)	38.3 $\pm$ 1.9 (30)	40.5 $\pm$ 1.9 (30)

^a Numerical values in parentheses indicate the numbers of adults.

Table 5. Total sugar content of honeydew excreted by females of *N. cincticeps* biotypes on resistant varieties of rice

Variety (resistance gene)	Biotypes	No. of females	Total sugar content in excreted honeydew ($\mu\text{g} \cdot \text{female}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$, mean $\pm$ SE)
Chugoku 105 (<i>Grh1</i>)	Non-selected line	10	28.4 $\pm$ 14.4
	Biotype 1	10	411.4 $\pm$ 85.4
Saikai 182 (<i>Grh2</i>)	Non-selected line	10	55.1 $\pm$ 21.7
	Biotype 2	10	350.1 $\pm$ 58.1
Aichi 80 (<i>Grh3(t)</i>)	Non-selected line	10	21.3 $\pm$ 12.7
	Biotype 3	10	433.5 $\pm$ 54.5

Table 6. Total sugar content of honeydew excreted by females of *N. cincticeps* biotypes on the susceptible Nipponbare variety

Biotype	No. of females	Total sugar content in excreted honeydew ($\mu\text{g} \cdot \text{female}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$, mean $\pm$ SE)
Non-selected line	10	372.0 $\pm$ 75.0
Biotype 1	10	399.6 $\pm$ 40.1
Biotype 2	10	334.2 $\pm$ 27.2
Biotype 3	10	424.3 $\pm$ 71.2

ついて統計的な比較は行えなかった。そこで、系統間で比較を行った結果について以下に考察を行った。

ツマグロヨコバイのバイオタイプについて、Sato and Sogawa (1981) は、新潟県上越市個体群の抵抗性品種 IR 24 上での幼虫発育や非選好性が福岡県筑後市の個体群と異なっており、両個体群間にバイオタイプの変異があることを報告している。Takita and Nishiyama (1989) は筑後市の個体群を用い、Hirae et al. (2007) は上越市の個体群を用いて、実験室内で抵抗性品種を加害可能なバイオタイプを選抜した。しかし、これらの報告では幼虫の発育や生存率について調べたものであり、成虫の生存や増殖に関わる形質やバイオタイプの加害特性については調べられていなかった。本研究では、ツマグロヨコバイ抵抗性遺伝子 *Grh1*, *Grh2* および *Grh3(t)* をそれぞれ保有する品種である中国 105 号、西海 182 号、愛知 80 号で選抜を行った系統を用いて、幼虫の発育期間および生存率、成虫の生存日

数および産卵数について調査した。その結果、いずれの抵抗性品種上でも無選抜系統と比べバイオタイプでは幼虫発育期間の短縮 ($\log(x+1)$ で対数変換後 t -検定, $p < 0.05$)、高い幼虫生存率 (カイ二乗検定, $p < 0.05$)、成虫の平均生存日数および雌当たり総産卵数の増加 ($\log(x+1)$ で対数変換後 t -検定, $p < 0.05$) が認められた (Table 1, Table 3)。このことから、幼虫の生存・発育だけでなく、成虫の生存や増殖に関してもバイオタイプはそれぞれ選抜を行った品種に適応していると考えられた。

ツマグロヨコバイ抵抗性の機構については以下のように考えられている。本虫は抵抗性品種では抵抗性をもっていない品種と比べて大量の甘露を排泄するが、抵抗性をもっていない品種から排泄された甘露に糖類やアミノ酸が含まれるのに対し、抵抗性品種からの甘露中にはこれらをほとんど含まない (河部, 1979; Oya and Sato, 1981; 寒川ら, 1982; Kawabe, 1985; Liu and Takahashi, 1990; 手塚・伊藤, 1991; Jung et al., 1995)。本虫は主に維管束に口針を挿入し師管と道管から吸汁し (内藤・正木, 1967)、師管吸汁時に糖類およびアミノ酸が甘露から検出される (Oya, 1980)。吸汁行動の電氣的測定から、本虫は抵抗性品種の師管まで口針が到達するものの、そこからの吸汁が阻害されることが明らかになっている (河部, 1979; Kawabe, 1985; Liu and Takahashi, 1990)。このことから、ツマグロヨコバイ抵抗性品種では師管からの吸汁阻害により本虫の栄養摂取を困難にし、発育遅延や生存率の低下、産卵数の減少などの影響を及ぼすものと考えられている (河部, 1979; Kawabe, 1985)。本研究では、無選抜系統は抵抗性品種上における

糖排泄量が少なく、師管からの吸汁阻害が抵抗性の要因であることを確認した。一方、バイオタイプではそれぞれ選抜を行った抵抗性品種上における糖排泄量が無選抜系統と比べて多かった (Table 5, $\log(x+1)$ で対数変換後 t -検定, $p<0.05$) ことから、抵抗性の要因である師管からの吸汁阻害を何らかの形で打破し、師管からの吸汁を可能とすることによって幼虫の発育や生存、成虫の産卵が可能になっていると推測された。

殺虫剤に対し抵抗性を発達させた昆虫の系統では感受性系統に比べて生活史特性などに関し適応度が低い例が報告されている (Roush and McKenzie, 1987)。コナガでは、BT 抵抗性の系統でふ化率の低下、幼虫発育の遅延および羽化率の低下、成虫生存期間の短縮や産卵数減少が認められ、BT 抵抗性と適応度がトレードオフの関係にあった (白井ら, 1998)。また、フェンバレーレートで選抜を行った系統で卵サイズが小型化する事例も知られている (Chen and Nakasuji, 2004)。抵抗性品種とそれを加害するバイオタイプについては、トビイロウンカ *Nilaparvata lugens* で抵抗性遺伝子 *bph2* を加害する Biotype 3 が他の 2 種類のバイオタイプと比べて感受性品種 TN1 上での産卵数が少ないことが報告されている (Sogawa, 1981; Claridge et al., 1984)。しかし、トビイロウンカ Biotype 3 の密度が他の 2 種類のバイオタイプと同程度まで増加する報告 (International Rice Research Institute, 1983) や、バイオタイプ間の増殖率に差がないとの主張もあり (寒川, 1996)、抵抗性品種に対する加害性獲得と適応度コストの関係については明確ではない。ツマグロヨコバイのバイオタイプについては、IR 24 に対する加害性が異なる上越市および筑後市のツマグロヨコバイ個体群間で体サイズや総産卵数が異なるとの報告がある (寒川・佐藤, 1983)。しかし、この報告では抵抗性品種に対する加害性との関連について明確にされておらず、適応度コストによる差であるのか個体群間のその他生理的な差によるものかは不明である。本研究で調査した 3 種類のバイオタイプの日本晴における幼虫の発育期間および生存率、成虫の生存日数および産卵数は無選抜系統とほぼ同等であった (Table 2, Table 4, $\log(x+1)$ で対数変換後 Dunnet 検定, $p>0.05$)。また、バイオタイプの日本晴における糖排泄量も無選抜系統とほぼ同等であった (Table 6, $\log(x+1)$ で対数変換後 Dunnet 検定, $p>0.05$) ことから、ツマグロヨコバイの吸汁行動や生存、発育、増殖等に関しては抵抗性品種に対する加害性獲得に適応度コストを伴わないと考えられた。抵抗性品種に対する加害性と適応度コストの関係を明らかにすることは、抵抗性品種の持続的利用にとって重要な課題のひとつである。本研究で調査した形質は生活史形質の一部であることから、低温下における越冬態幼虫の生存率などの未調査の生活史形質についてもバイオタイプ間の差異を今後さらに詳細に検討する必要がある。

ある。

摘 要

抵抗性品種を利用する上で、抵抗性品種を加害するバイオタイプの出現は大きな問題となる。バイオタイプ出現による抵抗性の崩壊を防ぐためには、バイオタイプの諸特性を明らかにすることが重要である。本研究では、ツマグロヨコバイ抵抗性品種中国 105 号 (抵抗性遺伝子 *Grh1* 保有)、西海 182 号 (*Grh2* 保有)、愛知 80 号 (*Grh3(t)* 保有) をそれぞれ加害できる系統 Biotype 1, Biotype 2, Biotype 3 を用いて、抵抗性品種および抵抗性遺伝子をもたない品種上における発育および産卵について調査した。その結果、各バイオタイプは無選抜系統と比べて抵抗性品種上における幼虫生存率が高く、幼虫発育期間の短縮、長い成虫生存日数および産卵数の増加が認められた。抵抗性品種から排泄された甘露中の糖量 (糖排泄量) がバイオタイプでは多かったことから、バイオタイプは抵抗性品種からの師管液吸汁を可能とすることによって幼虫の発育や生存、成虫の産卵を可能にしていると考えられた。抵抗性遺伝子をもたない日本晴における幼虫の生存率および発育期間、成虫の生存日数および産卵数、糖排泄量は各バイオタイプと無選抜系統の間で同じ傾向であったことから、今回調査した特性に関して、これらバイオタイプ間の適応度に差のない可能性が示された。

引 用 文 献

- Chen, X. D. and F. Nakasuji (2004) Diminished egg size in fenvalerate resistant strains of the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Appl. Entomol. Zool.* 39: 335–341.
- Claridge, M. F., J. den Hollander and D. Haslam (1984) The significance of morphometric and fecundity differences between the 'biotypes' of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomol. Exp. Appl.* 36: 107–114.
- 藤井 潔・早野由里子・荒川 誠 (2005) イネ病害虫複合抵抗性品種の育成とその普及。植物防疫 59: 226–230. [Fujii, K., Y. Hayano-Saito and M. Arakawa (2005) Development and dissemination of rice cultivars with multiple resistance to diseases and insect pests in Japan. *Plant Prot.* 59: 226–230.]
- Fukushi, T. (1934) Studies on the dwarf disease of rice plant. *J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ.* 37: 41–164.
- Hirae, M., Y. Fukuta, K. Tamura and S. Oya (2007) Artificial selection of biotypes of green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Homoptera: Cicadellidae), and virulence to resistant rice varieties. *Appl. Entomol. Zool.* 42: 97–107.
- 平尾重太郎・里見紳生・岡田忠虎 (1974) ツマグロヨコバイによるイネわい化性症状の媒介について。九病虫研会報 20: 128–139. [Hirao, J., H. Satomi and T. Okada (1974) Transmission of the "Waika" disease of rice plant by the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler. *Kyushu Pl. Prot. Res.* 20: 128–139.]
- 井上 斉 (1966) 日本稲及び外国稲におけるウンカ・ヨコバイ類

- 生育の品種間差異. 応動昆中国支部報 8: 17-19. [Inoue, H. (1966) Larval development of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler, and the white back planthopper, *Sogatella furcifera* Horvath, on *japonica* and *indica* rice varieties. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. Chugoku Branch* 8: 17-19.]
- International Rice Research Institute (1983) *IRRI Annual Report for 1981*. International Rice Research Institute, Los Baños. 585 pp.
- 常楽武男・関口 亘・嘉藤省吾・成瀬博行・今井富士夫・若松俊弘 (1983) 北陸地方におけるツマグロヨコバイの個体数変動. 応動昆 27: 146-151. [Johraku, T., W. Sekiguchi, S. Kato, H. Naruse, F. Imai and T. Wakamatsu (1983) Fluctuation of population of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Hemiptera: Deltocephalidae), in Hokuriku district. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 27: 146-151.]
- Jung J. K., C. Kim and M. Horike (1995) Mortality and honeydew profiles of *Nephotettix cincticeps* Uhler (Homoptera: Cicadellidae) supplied with a leafhopper-resistant rice variety. *Appl. Entomol. Zool.* 30: 91-95.
- 金田忠吉・横尾政雄・池橋 宏・小林 陽・池田良一・根本 博 (1985) ツマグロヨコバイ・萎縮病に抵抗性の水稻中間母本農 2 号の育成. 農研センター研報 5: 81-91. [Kaneda, C., M. Yokoo, H. Ikehashi, A. Kobayashi, R. Ikeda and H. Nemoto (1985) Breeding of rice Norin-PL2, a new germplasm with resistance to green rise leafhopper and dwarf virus disease. *Bull. Natl. Agric. Res. Cent.* 5: 81-91.]
- 嘉藤省吾・若松俊弘 (1978) 富山県におけるツマグロヨコバイの発生経過. 北陸病虫研報 26: 12-17. [Kato, S. and T. Wakamatsu (1978) Seasonal prevalence of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler, in Toyama prefecture. *Proc. Assoc. Plant Prot. Hokuriku* 26: 12-17.]
- 河部 暹 (1979) ツマグロヨコバイの吸汁行動とイネの抵抗性. 植物防疫 33: 193-199. [Kawabe, S. (1979) Feeding behavior of *Nephotettix cincticeps* and resistance of rice. *Plant Prot.* 33: 193-199.]
- Kawabe, S. (1985) Mechanism of varietal resistance to the rice green leafhopper (*Nephotettix cincticeps* Uhler). *JARQ* 19: 115-124.
- 岸野賢一・安藤幸夫・鈴木忠夫・河部 暹・武田光能・池田良一・斉藤 滋 (1987) ツマグロヨコバイに抵抗性の水稻中間母本農 6 号の育成. 東北農試研報 76: 1-11. [Kishino, K., Y. Ando, T. Suzuki, S. Kawabe, M. Takeda, R. Ikeda and S. Saito (1987) Breeding of rice "Norin-PL6", a new germplasm with resistance to the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Homoptera: Deltocephalidae). *Bull. Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn.* 76: 1-11.]
- 腰原達雄 (1972) 東北地方のツマグロヨコバイ発生地域差. 北日本病虫研報 23: 71-77. [Koshihara, T. (1972) Characteristics in occurrences of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler, in the Tohoku district. *Ann. Rept. Plant Prot. North Japan* 23: 71-77.]
- Liu J. and S. Takahashi (1990) Evaluation of host plant suitability to the green leafhopper, *Nephotettix* spp. (Homoptera: Cicadellidae) by different criteria. *Appl. Entomol. Zool.* 25: 49-57.
- 内藤 篤・正木十二郎 (1967) ツマグロヨコバイの摂食行動に関する研究 第 1 報 寄主植物への口針挿入. 応動昆 11: 50-56. [Naito, A. and J. Masaki (1967) Studies on the feeding behavior of green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler. I. Insertion of the stylets into host plant. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 11: 50-56.]
- 中嶋泰則・杉浦直樹・坂 紀邦・加藤恭宏・遠山孝通・藤井 潔・工藤 悟・辻 孝子・井澤敏彦・朱宮昭男 (1998) ツマグロヨコバイ抵抗性を導入したコシヒカリ同質遺伝子系統の作出. 愛知農総試研報 30: 57-61. [Nakajima, Y., N. Sugiura, N. Saka, T. Kato, T. Toyama, K. Fujii, S. Kudo, T. Tsuji, T. Izawa and A. Shumiya (1998) Development of an isogenic line of Koshihikari with green rice leafhopper resistance gene. *Res. Bull. Aichi Agric. Res. Ctr.* 30: 57-61.]
- 楡井幹男・江村一雄 (1974) ツマグロヨコバイの多発生と 2・3 の考察. 北陸病虫研報 22: 32-34. [Nirei, M. and K. Emura (1974) On the outbreak of green rice leafhopper *Nephotettix cincticeps* Uhler, and its some occurrence factors. *Proc. Assoc. Plant Prot. Hokuriku* 22: 32-34.]
- 小野敏忠・岡田正憲・渡辺進二・西山 壽・本村弘美・井辺時雄・志村英二・和佐野喜久夫・赤間芳洋 (1986) ツマグロヨコバイ・萎縮病抵抗性の「水稻中間母本農 5 号」について. 九農研 48: 27. [Ono, T., M. Okada, S. Watanabe, H. Nishiyama, H. Motomura, T. Imbe, E. Shimura, K. Wasano and Y. Akama (1986) A new breeding cultivar "Rice Norin-PL5" with resistance to green rice leafhopper and dwarf virus disease. *Kyushu Agric. Res.* 48: 27.]
- Oya, S. (1980) Feeding habits and honeydew components of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Hemiptera: Deltocephalidae). *Appl. Entomol. Zool.* 15: 392-399.
- Oya, S. and A. Sato (1981) Differences in feeding habits of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Hemiptera: Deltocephalidae), on resistant and susceptible rice varieties. *Appl. Entomol. Zool.* 16: 451-457.
- Roush, R. T. and J. A. McKenzie (1987) Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. *Annu. Rev. Entomol.* 32: 361-380.
- Sato, A. and K. Sogawa (1981) Biotypic variations in the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Homoptera: Deltocephalidae), in relation to rice varieties. *Appl. Entomol. Zool.* 16: 55-57.
- 新海 昭 (1962) 稲ウイルス病の虫媒伝染に関する研究. 農業技術研究所報告 C14: 1-112. [Shinkai, A. (1962) Studies on insect transmissions of rice virus diseases in Japan. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci., Ser. C* 14: 1-112.]
- 白井良和・田中 寛・宮園 稔・久野英二 (1998) BT 抵抗性コナガにおける内的自然増加率の低下. 応動昆 42: 59-64. [Shirai, Y., H. Tanaka, M. Miyasono and E. Kuno (1998) Low intrinsic rate of natural increase in Bt-resistant population of diamond-back moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 42: 59-64.]
- 朱宮昭男・香村敏郎・釈 一郎・高松美智則・工藤 悟・中嶋泰則・加藤恭宏 (1984) イネ萎縮病抵抗性の品種育成と機作 (第 8 報) 萎縮病・ツマグロヨコバイ耐病虫性系統「愛知 42 号」の来歴と特性. 愛知農総試研報 16: 1-14. [Shumiya, A., T. Koumura, I. Shaku, M. Takamatsu, S. Kudo, Y. Nakajima and T. Kato (1984) Rice breeding for resistance to rice dwarf disease and its mechanism (VIII). Breeding of Aichi 42, resistant to rice dwarf disease and green leafhopper. *Res. Bull. Aichi Agric. Res. Ctr.* 16: 1-14.]

- Sogawa, K. (1981) Biotypic variations in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) at the IRRI, the philippines. *Appl. Entomol. Zool.* 16: 129–137.
- 寒川一成 (1996) トビイロウンカとイネの相互作用. 農業技術 51: 97–101. [Sogawa, K. (1996) The rice brown planthopper and its host plant interactions. *J. Agric. Sci.* 51: 97–101.]
- 寒川一成・佐藤昭夫 (1981) 稲品種に対する寄生性を異にするツマグロヨコバイ個体群. 応動昆 25: 280–285. [Sogawa, K. and A. Sato (1981) The green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Hemiptera: Deltocephalidae), populations with differential reactions to rice varieties. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 25: 280–285.]
- 寒川一成・佐藤昭夫 (1983) 稲品種に対する反応を異にする上越および筑後産ツマグロヨコバイ個体群の形態および生理的形質の比較. 応動昆 27: 22–27. [Sogawa, K. and A. Sato (1983) Differences in morphological and physiological characters between the Joetsu and Chikugo green rice leafhopper populations with differential reactions to rice varieties. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 27: 22–27.]
- 寒川一成・佐藤昭夫・香村敏郎 (1982) 水稻品種愛知 42 号と愛知 49 号のツマグロヨコバイ抵抗性. 北陸病虫研報 30: 72–75. [Sogawa, K., A. Sato and T. Koumura (1982) Green rice leafhopper resistance in rice varieties Aichi 42 and Aichi 49. *Proc. Assoc. Plant Prot. Hokuriku* 30: 72–75.]
- 杉本 渥 (1969) ツマグロヨコバイの大量飼育装置. 農薬検査所報告 9: 19–24. [Sugimoto, A. (1969) Mass rearing systems of green rice leafhopper. *Bull. Agric. Chem. Insp. Stn.* 9: 19–24.]
- Takita, T. and H. Nishiyama (1989) Selection of biotypes of green rice leafhopper and genetic analysis for the resistance in rice. *Bull. Kyushu Agric. Exp. Stn.* 25: 251–259.
- 手塚隆久・伊藤延男 (1991) イネツマグロヨコバイ排出甘露の糖量の品種間差異. 九農研 53: 93. [Tezuka, T. and N. Ito (1991) Varietal differences in sugar content of honeydew of the green rice leafhopper. *Kyushu Agric. Res.* 53: 93.]
- 山下興亜・柳沼利信 (1980) 糖質分析法. 昆虫実験法: 研究編 (一瀬太良・石原 廉・松本義明・大羽 滋・岡田益吉・斉藤哲夫・吉武成美 編). 学会出版センター, 東京, pp. 45–55. [Yamashita, K. and T. Yaginuma (1980) Sugar analysis. In *Methods for Insect: Study* (T. Ichinose, R. Ishihara, Y. Matsumoto, S. Ohba, M. Okada, T. Saito and N. Yoshitake eds.). Japan Scientific Societies Press, Tokyo, pp. 45–55.]