

多胚性寄生蜂キンウワバトビコバチ胚を包み、保護・哺育する宿主由来構造

中口 梓・平岡 毅・岩淵喜久男

Azusa NAKAGUCHI, Tsuyoshi HIRAOKA and Kikuo IWABUCHI: Polyembryonic Wasp Embryos Were Shielded and Fostered by Host Cells *

Department of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Saiwai-cho 3-5-8, Fuchu,
Tokyo 183-8509, Japan
E-mail: kikkuo@cc.tuat.ac.jp (IK)

内部寄生性の昆虫にとって、宿主の免疫を回避することは生き残るための重要な要素となる。Vinson (1990) や Schmidt *et al.* (2001) は、この免疫回避の方法を「免疫抑制」と「免疫回避」の2つに大別している。前者については母蜂が卵とともに注入する共生ウイルス (polydnavirus, PDV) を含む卵巣内成分 (calyx fluid) による宿主免疫の抑制に関する多くの研究がなされてきた。しかし、後者の「免疫回避」についてはほとんど研究がなされていないのが現状である。多胚生殖性の卵—幼虫寄生蜂キンウワバトビコバチ *Copidosoma floridanum* は、そのような免疫回避を行うと考えられている内部寄生蜂の一種である。*C. floridanum* は宿主キクキンウワバ *Thysanoplusia intermixta* (鱗翅目ヤガ科) の卵内に産卵するが、胚は一般的な膜翅目昆虫とは異なり全割的な卵割を行う (Silvestri, 1906)。胚細胞群が食羊膜細胞と呼ばれるシンシチウムに囲まれた構造を持つ桑実胚を形成し、宿主胚内へと侵入 (Nakaguchi *et al.*, 2006)、その後は宿主体内で発育する。孵化した宿主幼虫体内で胚は約 2000 個に分裂増殖するという多胚生殖を行う。多胚は数十個の胚細胞がシンシチウム性の食羊膜細胞に包まれた構造を持っていると考えられていた。これまでに、*C. floridanum* が宿主の免疫を抑制していないこと (Baehrecke *et al.*, 1993)、またこの食羊膜細胞を実験的に除去すると宿主血球による包圍化作用が起こることから、食羊膜細胞が免疫回避に関わっていることが示されてきた (Corley and Strand, 2003)。しかしながら、これまでの観察は光学顕微鏡による観察と走査型電子顕微鏡による観察に限られており、より詳細な観察が望まれていた。本研究ではこの *C. floridanum* 多胚の超薄切片を作成して透過型電子顕微鏡 (TEM) による観察を行うことにより、*C. floridanum* 多胚が食羊膜細胞の外側にさらに宿主細胞をまとっていることを明らかにした。さらにその宿主細胞は、この周囲に基底膜を分泌して *C. floridanum* 胚を完全に包んで保護していることが示された。

Martin (1914) と Koscielski *et al.* (1978) は、トビコバチ科の多胚性寄生蜂の一種 *Ageniaspis fuscicollis* でよく似

た構造を報告している。*C. floridanum* 多胚の周囲にある宿主細胞の構造が連続した層を形成しているのに対し、*A. fuscicollis* におけるその構造は宿主細胞が寄生蜂胚に断続的に付着している状態である。しかしながら、これらの論文に従って *C. floridanum* 多胚を包む宿主細胞を cyst cell と呼ぶことにした。この cyst cell と *C. floridanum* 多胚の食羊膜細胞との間には、お互いの microvilli が複雑に絡まりあった構造が見られた。この構造は鱗翅目昆虫の卵において漿膜細胞と卵黄細胞の間に見られる構造 (Larmer and Dorn, 2001) によく似ており、この構造と同じように宿主細胞である cyst cell から寄生蜂 *C. floridanum* 胚の食羊膜細胞へと栄養の受け渡しが行われていると考えられた。さらに cyst cell の中には宿主由来の毛細気管が形成されていた。今回の観察により *C. floridanum* 胚は表面を宿主細胞に包ませることによって免疫を回避するだけでなく、栄養と酸素を補給させていることが示唆された。

一方、宿主が終齢幼虫になると、その中には *C. floridanum* の幼虫が観察され、この幼虫には cyst cell と食羊膜細胞との結合細胞層は観察されなくなった。栄養と酸素については、*C. floridanum* 幼虫に器官が備わったために自身で入手できるようになったと考えられるが、免疫回避機構について、前述のような多胚を包む宿主細胞による回避機構以外にも、寄生蜂幼虫自身が免疫を回避する機構を持っていると考えられた。*C. floridanum* 多胚は宿主が終齢前になると、いっせいに形態形成を始めることが知られている。この時期の *C. floridanum* 胚を TEM を用いて観察すると、cyst cell と食羊膜細胞との結合細胞層が *C. floridanum* 胚細胞塊からはがれ始めており、その隙間には無数の微粒子が観察された。その後形態形成を完成した *C. floridanum* 幼虫が結合細胞層を脱ぎ捨てて、「孵化」を行っていた。ヒメバチ科の幼虫内部寄生蜂コクガヤドリチビアメバチ *Venturia canescens* は宿主の免疫機能を抑制するが、同時に、胚発生時に卵殻を通して流れ込む宿主体液を寄生蜂幼虫の表面にまぶすことにより、異物として認識されることを回避している可能性が示されている (Kinuthia *et al.*, 1999)。C.

* Abstract of paper read at the 42nd Annual Meeting of the Arthropodan Embryological Society of Japan, June 1-2, 2006 (Tsuchiyu, Fukushima).

floridanum も同じように、胚発生時に結合細胞層を通して流れ込んだ宿主体液成分を寄生蜂幼虫が身にまとうことにより、孵化後も宿主血球から認識されることを防いでいる可能性が考えられた。

最後に、この cyst cell の形成過程について検討を行った。宿主体内で観察される *C. floridanum* 多胚はすべて cyst cell に覆われているため、この層の形成は宿主胚内において行われていることが考えられた。そこで幼虫クチュラ形成前の宿主胚と *C. floridanum* の移動性胚である桑実胚を共存培養して侵入させ、cyst cell の形成過程を観察した。共存培養した *C. floridanum* 胚は宿主胚に接触した個体から順次侵入していくため、培養後 24 時間目には様々な発生段階の *C. floridanum* 胚が存在する。そこでこの時間の個体を複数観察することにより、これを調べた。ネジレバネの一種 *Segestidea novaeguineae* は幼虫が宿主幼虫の表皮細胞から侵入し、侵入時に表皮細胞に包まれることにより宿主幼虫体内で免疫を回避していることが知られている (Kathirithamby *et al.*, 2003)。しかしながら、共存培養後 3 時間の時点において *C. floridanum* 移動性胚は、宿主胚の表皮細胞の間を通過して血体腔領域に達して周りの細胞と密着しており、宿主表皮細胞に包まれることはなかった。24 時間後のサンプルでは、宿主血体腔細胞の一部が *C. floridanum* 桑実胚の周りに一層だけ残って他の細胞とは隔離されており、また別のサンプルでは早くもその宿主細胞の中に毛細気管が形成されていたことから、宿主胚の血体腔内の細胞の一部が cyst cell への分化を始めていることがわかった。宿主幼虫体内に

おける cyst cell と基底膜、毛細気管が形成する構造は、宿主幼虫自身の器官、精巢やアラタ体、脂肪体を包む構造とよく似ている。このことから、宿主胚が胚発生過程において自身の器官を包む細胞層を形成する際、*C. floridanum* 胚を自己器官と間違えて認識した宿主血体腔内細胞が、自己の器官と同じように保護構造を形成したのではないかと考えられた。

この現象は内部寄生蜂が免疫を回避するという現象にとどまらず、多細胞動物がその細胞表面を分子擬態して宿主の細胞のように振る舞っていることを示唆しており、進化生物学的に大変興味深い現象である。

引用文献

- Baehrecke, E.H., J.A. Aiken, B.A. Dover and M.R. Strand (1993) *Dev. Biol.*, **158**, 275–287.
- Corley, L.A. and M.R. Strand (2003) *J. Invertebr. Pathol.*, **83**, 86–89.
- Kathirithamby, J., L.D. Ross and J.S. Johnston (2003) *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **100**, 7655–7659.
- Kinuthia, W., D. Li, O. Schmidt and U. Theopold (1999) *J. Insect Physiol.*, **45**, 501–506.
- Koscielski, B., M.K. Koscielska and J. Szroeder (1978) *Zoomorphol.*, **89**, 279–288.
- Larmer, A. and A. Dorn (2001) *Tissue Cell*, **33**, 580–595.
- Martin, F. (1914) *Z. Wiss. Zool.*, **110**, 419–479.
- Nakaguchi, A., T. Hiraoka, Y. Endo and K. Iwabuchi (2006) *Cell and Tissue Res.*, **324**, 167–173.
- Schmidt, O., U. Theopold and M.R. Strand (2001) *Bioessays*, **23**, 344–351.
- Silvestri, F. (1906) *Ann. R. Scuola. Sup. Agric. Portici.*, **6**, 3–51.
- Vinson, S.B. (1990) *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, **13**, 3–27.