

カリヤコマユバチ幼虫による  
寄主アワヨトウ体内の捕食について（総説）

中 松 豊

Predatory strategies of *Cotesia kariyai* to  
the internal tissue of *Mythimna separata* (Review)

Yutaka NAKAMATSU

皇學館大学教育学部研究報告集 第2号

平成22年3月

# カリヤコマユバチ幼虫による 寄主アワヨトウ体内の捕食について（総説）

中 松 豊

## 1. コイノビオントとは

寄生蜂とは捕食寄生蜂（捕食寄生者）(parasitoid) のことで、寄主 (host) を摂食し最終的には殺してしまうハチ（ハチ目）の仲間であり、寄主を殺すことなく養分を一部摂食して生きている寄生者 (parasite) とは区別しなければならない。捕食寄生蜂（以下ハチと省略）は寄主の内部（体腔）に卵を産みつけ、ふ化した幼虫が寄主の内部を摂食し成長・発育する内部捕食寄生蜂と、寄主の体表に卵を産み付けて、寄主の外側から内部を摂食し成長・発育する外部捕食寄生蜂に分類される。さらに寄主に寄生するハチの数によって分類するならば、1匹の寄主に1匹のハチが寄生する単寄生蜂と、1匹の寄主に複数のハチが寄生する多寄生蜂に分けることもできる。

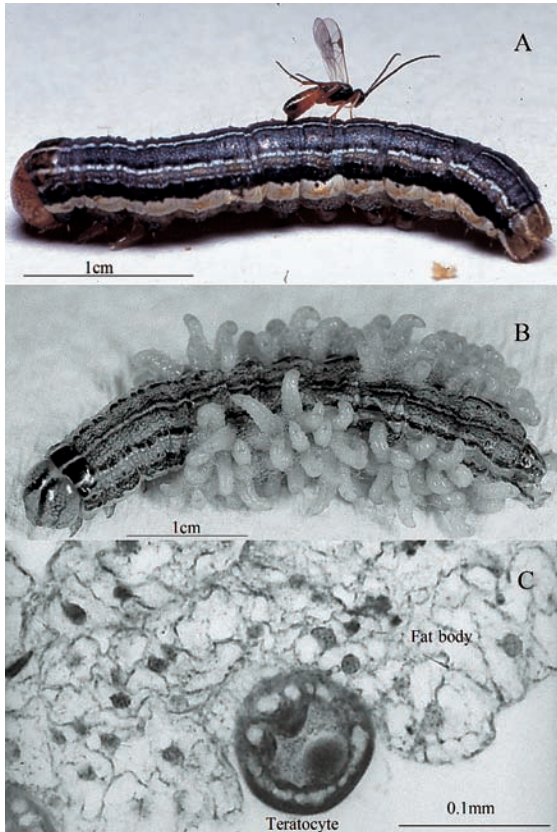
例えば内部捕食寄生蜂に着目すると、この種のハチは寄主を複数匹でなく、1匹のみを捕食するという点で、限られた栄養資源を利用し成長・発育しなければならないという制約を受ける。このように寄主の生物量 (biomass) をハチの栄養資源として考えた場合、ハチは次の2種類に分類することもできる。ハチが産卵する際に寄主を永久麻酔するか殺傷してしまう仲間をイデオビオント (ideobiont) と呼び、寄主を殺さず生かしたまま栄養分を摂食する仲間をコイノビオント (koinobiont) と呼ぶ (AskewとShaw, 1986)。

イデオビオントは産卵する際に寄主を麻酔するか殺してしまうため、ハチにとっての栄養資源量は産卵時点で固定されることになり、その後ハチ幼虫が摂食すると徐々に減っていく。

**Table 1** Correlation between initial host mass and final total mass of parasitoid *Cotesia kariyai*

Host developmental stage at parasitization	No. of host used	Host initial mass (mg) (Mean±S.D.)	No. of oviposited eggs (Mean±S.D.)	Final total mass of parasitoid larvae (mg) (Mean±S.D.)
5th instar	20	64.4±10.6	84.4±17.7	150.0±30.0

\*Day 0 of 5th instar host larvae were used for parasitization.



**Fig. 1** Parasitoid wasp *Cotesia kariyai* and its host *Mythimna separata*. A: *Cotesia* oviposits eggs into the host. B: 3rd instar *Cotesia* larvae emerge from their host. C: Teratocyte adheres the fat body of the host.

この種の寄生様式を行うハチは単寄生蜂や少数産卵の多寄生蜂など、栄養資源量をあまり必要としない種がこれに属する。一方コイノビオントは寄主を生かしたまま寄主の内部を摂食するハチで、寄主はハチ幼虫が生育している間に死ぬことはない。また、ハチが寄生した寄主（被寄生寄主）は未寄生寄主と同じように餌を摂食するため、ハチにとっての栄養資源量は、産卵時の寄主の生物量に摂食によって増加した生物量を加えた総量に相当する。多寄生蜂であるカリヤサムライコマユバチ (*Cotesia kariyai*) は1匹の寄主アワヨトウ (*Mythimna separata*) の体内に平均84.4個の卵を産み付ける (Table 1)。卵を産み付けたときの寄主の体重が平均で64.4mg、最終的なハチの総体重が平均150mgになるので (Table 1)、栄養資源量を考慮するとイデオビオントのように寄生時に寄主を殺してしまい栄養資源量を固定するような戦略では種を保存することはできない (Nakamatsu ら, 2006)。

## 2. カリヤコマユバチの生活史

カリヤコマユバチはトウモロコシやイネの害虫として知られているチョウ目のアワヨトウに寄生する内部捕食多寄生蜂で体長3mmほどの大きさである (Fig. 1A)。このハチはアワヨトウ幼虫に寄生する幼虫寄生蜂であり、寄主幼虫の2齢から6齢2日目までの発育段階に寄生することができる (中松, 私信)。卵巣が発達した雌バチは適当なアワヨトウ幼虫を見つけると産卵を開始するが、寄主の発育段階に応じて産む卵の数を調節することができる。体の小さい4齢には約60個、5齢には約78個、体の大きい6齢には97個の卵を産み付ける (Table 2)。寄主の発育段階が上がるにつれてハチの産卵数が増える理由は、カリヤコマユバチがコイノビオントに属するハチだからである。すなわち、ハチが産卵するときの現存する寄主の生物量に、摂食によって増大する生物量を加えた総量が栄養資源として利用できるため、栄養資源量の小さい4齢や5齢よりも6齢に多く産卵する傾向が見られる (Tanaka ら, 1992)。

**Table 2** Number of *Cotesia* eggs oviposited in different host developmental stages

Host developmental	No. of hoat used	No. of oviposited eggs (Mean±S.D.)
4th instar	36	60.3±21.9a
5th instar	39	78.3±25.5a
6th instar	35	97.2±18.0b

Means followed by different letters are significantly different (P<0.01, One-way ANOVA)

寄主体内に産み付けられたハチ卵は発生を続け、産卵後約3.5日で1齢幼虫となりふ化する。さらに1齢幼虫はふ化後1.5日で最初の幼虫脱皮を行い2齢幼虫となり、ふ化後5日(産卵後10日)でハチ幼虫は寄主幼虫の表皮に穴を開けて寄主体外に脱出する(Fig. 1B)。この際ハチ幼虫はすでに3齢幼虫への脱皮が完了している(Nakamatsuら, 2006)。脱出した幼虫は口から糸を吐出し、自分自身を包む個繭と兄弟姉妹の個繭全体を包む薄繭を綴っていく。個繭の中で前蛹期間を1日、蛹期間を4日送って成虫に羽化する(NakamatsuとTanaka, 2004)。

その後、交尾するために羽化は雄から始まり、後に羽化してくる雌を待つ。交尾を終えた雌バチはトウモロコシの葉の上で糖分を補給した後、卵巣を発達させ羽化後24時間ほどで産卵可能になる(中松, 私信)。

### 3. 毒液・ポリドナウイルス・テラトサイト

カリヤコマユバチの雌バチは寄主に産卵する際、卵のほかに毒液とポリドナウイルスを寄主体内に注入する。ハチは寄主を麻酔したり、生理的制御を行う目的で、毒腺を備えており、ここで生成された種々のアミノ酸やポリペプチド、アミンなどが毒のうに運ばれて毒液(venom)として貯蔵され産卵に備える(Schmidt, 1982, Nakamatsuら2007)。

コマユバチ科の卵巣で生成されるポリドナウイルス(polydnavirus)は、DNAをエンベロープが取り囲むというウイルス特有の形で寄主体内に注入されるが、注入された後のウイルスDNAにはウイルスの構造タンパクがコード

されていないため、自己複製して増殖することはない（Dengら、2000）。ただし、寄主を生理的に制御するためのタンパク質や酵素をコードする遺伝子は持っており、これらを発現させることによって寄主制御を行う。ちなみに、ウイルスの構造タンパクはコマユバチ科の卵巣内にあるカッリクス部の細胞内DNAにコードされており、したがってこのウイルスはハチ卵巣内でのみで増殖することができる。

カリヤコマユバチの卵内には胚のほかには漿膜などの胚膜が形成される。ハチの漿膜は胚を取りまき、胚の保護や栄養供給またはガス交換等に関与していると考えられている（Tanakaら、2006）。カリヤコマユバチの漿膜は1齢幼虫のふ化と同時にその細胞群がばらばらになり、寄主体腔中に遊離する。この細胞はテラトサイト（teratocyte）と呼ばれ（Fig. 1C）、胚膜としての役割を終えてからも、寄主の栄養を吸収しながら成長し、寄主の生理状態を制御する役割を担っている（Waniら、1990、Nakamatsuら、2002）。

#### 4. カリヤコマユバチ幼虫による捕食

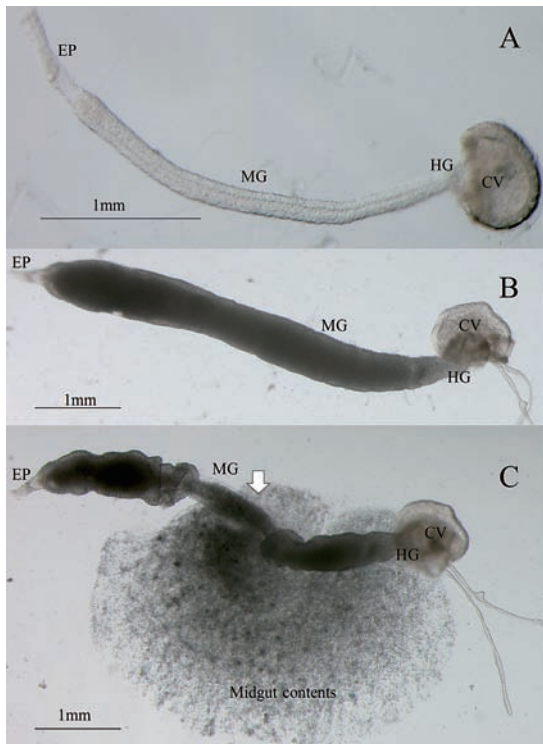
コイノビオントに属する内部寄生蜂は、寄主を生かしたまま体腔中で生育しなければならないので、以下の2つの大きな壁を打破しなければならない。1つめは寄主の生体防御システムの問題で、寄主にとってハチの卵や幼虫は異物であり、通常寄主の生体防御システムによって認識され、血球や免疫の働きによって排除されてしまう可能性が高い。もう1つは寄生蜂の摂食の問題で、寄主体内でハチ幼虫が成長・発育するための栄養分を、寄主のどの部位から得れば寄主にダメージを与えないで摂食できるかという問題がある。今回はこれまで報告がなかった1齢幼虫による寄主の摂食方法を中心に、捕食寄生蜂の捕食について紹介する。

##### 4-1.1 1齢幼虫

寄主の組織を不特定に摂食するなどして大きなダメージを与えると、寄主が死ぬ可能性が増大する。寄主の死はハチの死も意味するので、これまでの研究者はもっとも寄主にダメージを与えない摂食方法として、寄主の体液を摂食し

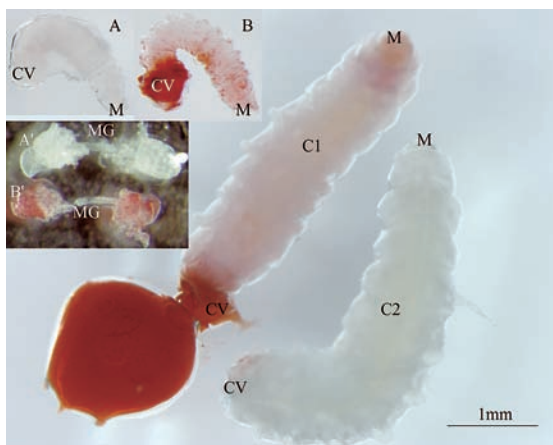
ながら成長・発育すると考えてきた (Vinson と Barbosa, 1987, Thompson, 1993, Godfray, 1994). Thompson ら (2001) は *Cotesia congregata* に寄生されたタバコスメガ幼虫の体液の中では糖新生 (gluconeogenesis) が起こり, 血糖量が増加していることを報告した. 寄生による血糖量の増加はハチの毒液とポリドナウイルスによって寄主体液成分が制御されることによって生じ, ハチ幼虫は糖やタンパク質が増加した栄養豊富な体液を摂食する (Thompson ら, 1990, Bischof と Ortel, 1996, Nakamatsu ら, 2001, Hoch ら, 2002).

カリヤコマユバチ 1 齢幼虫の腸の構造は 2 齢幼虫のそれと異なる (Fig. 2).



**Fig. 2** Isolated esophagus (EP), midguts (MG) and caudal vesicles (CV) connecting to hindgut (HG) of *Cotesia* larvae. A: Not opened midgut cavity of 1st instar larva, B: Opened midgut cavity of 2nd instar larva, C: Dissected midgut of 2nd instar larva. Dissected point is indicated by an arrow. Midgut contents flow off to the media.

上下の腸壁が完全に融合することにより腸腔が閉塞し、固形物等の食物が入ってこない (Fig. 2A). よって1 齢幼虫は口から食物を摂食しないことが予想された. そこで, 1 齢幼虫を流動パラフィンの中に沈め, 口周辺と尾胞 (Caudal vesicle) 周辺にマイクロピペットで1 滴だけ, ニュートラルレッド水溶液を滴下し経過観察を行った. 尾胞とは後腸の一部が体外に反転して飛び出した突起物で, ここでガス交換や老廃物の排出が行われていると考えられている. その結果, ニュートラルレッドを口付近に滴下した個体の体色は赤化しなかったが (Fig. 3A), ニュートラルレッド水溶液を尾胞周辺に滴下した1 齢幼虫の体は, 時間とともに尾胞の側から赤色を呈し, やがて全体が赤く染まった (Fig. 3B). その後ニュートラルレッドを吸収した個体を解剖したところ, 体腔は赤く染まっていたが, 腸や腸内は染まっていなかった (Fig. 3B'). 2 齢幼虫についても同様の実験を行ったところ, 同じ結果が得られた (Fig. 3C1,C2). この2 齢の結果については2 齢幼虫の摂食について述べた次の章で言及することにする.



**Fig. 3** Neutral red dye-uptake of 1st and 2nd instars *Cotesia* larvae through caudal vesicle (CV) and mouth (M). A, A', B, B' are 1st and C1, C2 are 2nd *Cotesia* larvae. A, A', C2: Dye-uptake through mouth, B, B', C1: Dye-uptake through caudal vesicle. A' and B' were dissected and visualize the midgut (MG). These results show that the body cavities of dye-uptake through CV were dyed by neutral red but MGs were not dyed.



また、ふ化後の1齢幼虫を昆虫細胞培養用の培地 MGM-450 を使って温度 25℃、日長16時間明期8時間暗期にて無菌培養したところ、この培地に含まれる低分子トレハロースを吸収して (Fig. 4)、培養後7日目には約2倍の大きさまで成長した (Fig. 5)。これらのことより、1齢幼虫は寄主の体液を口から吸収するのではなく、尾胞から吸収して成長・発育することが示唆された。

また、寄主の体液とハチの体液に含まれる遊離アミノ酸組成を比較するために、アミノ酸分析装置 (日本電子JLC-500) を用いて定性、定量分析を行ったところ、量的には異なるものの、昆虫の必須アミノ酸であるトリプトファンやシステインが両体液に検出されなかったことなど、アミノ酸組成がかなり類似していることが分かった (Fig. 6)。カリヤコマユバチ幼虫は寄主の体液を腸を通過させずに尾胞より直接体腔中に取り込むため、食物の消化はできないものと考えられる。よって消化をしなくてもすむように、寄主の体液成分の一部、特に低分子のみを体腔中に直接取り込み利用しているものと考えられる。

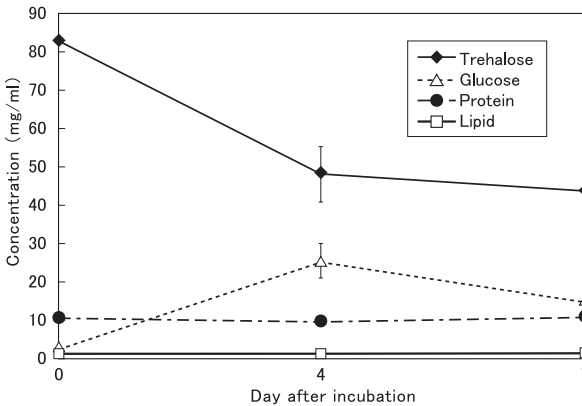
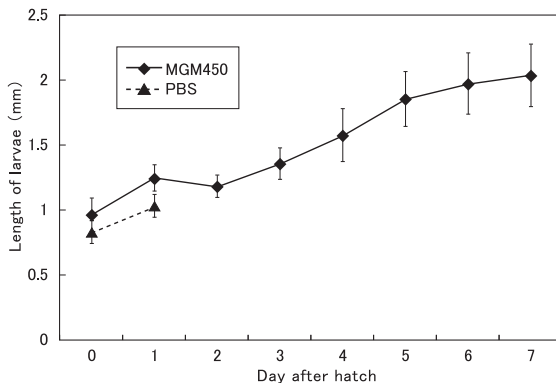
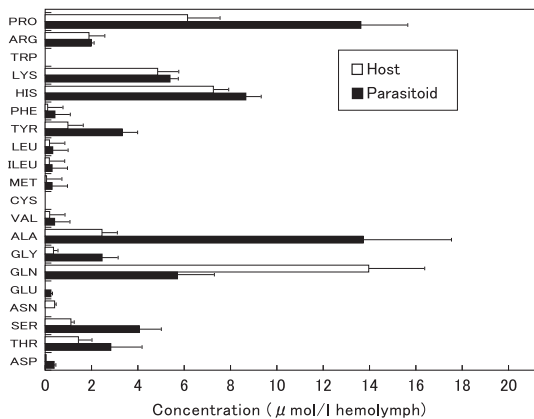


Fig. 4 Concentration changes of trehalose (◆—◆), glucose(△—△), protein (●—●) and lipid (□—□) in the culture medium MGM-450. Hatched parasitoid larvae were reared in this medium for 8 days. Only trehalose concentration reduced during 8 days incubation.



**Fig. 5** Comparison between the *Cotesia* larvae development in the MGM-450 (◆—◆) and in the phosphate buffer saline (PBS) (▲···▲). Hatched parasitoid larvae were reared in each culture media for 8 days. The length of parasitoid larvae in the MGM-450 became doubled in 8 days, but all larvae in the PBS (phosphate buffered saline) died within 24 hours.



**Fig. 6** Amino acid concentration in the hemolymph of *Mythimuna* host and *Cotesia* larvae. Amino acid components were similar to each other. The following alphabets are list of amino-acid abbreviations: Pro Proline, Arg Arginine, Trp Tryptophan, His Histidine, Lys Lysine, Met Methionine, Phe Phenylalanine, Tyr Tyrosine, Leu Leucine, Ileu Isoleucine, Met Methionine, Cys Cysteine, Val Valine, Ala Alanine, Gly Glycine, Gln Glutamine, Glu Glutamic acid, Asn Asparagine, Ser Serine, Thr Threonine, Asp Aspartic acid.

#### 4-2. 2 齡幼虫

カリヤコマユバチは産卵後約6日で2 齡幼虫に脱皮する。脱皮と同時に融合していた腸壁が乖離し腸腔が形成される (Fig. 2B)。産卵後7日目になるとこの腸腔に食物が入ってくるが (Fig. 2C)、前述したようにハチ幼虫は寄主を生かしたまま体内を摂食しなければならないので、不特定に寄主の組織をターゲットにすることはできない。

昆虫には脂肪体 (fat body) という乳類の肝臓に相当する中胚葉起源の組織がある。各種栄養分を蓄えたり、毒物の解毒などに関わる組織といわれているが (HaunerlandとShirk, 1995)、その機能の全容については明らかにされていない。筆者ら (2002) はアワヨトウの脂肪体内に蓄積されている脂肪に着目し、ハチ産卵後6日目に被寄生寄主の脂肪体をスタンブラックで生体染色し、7日目のハチの腸腔内に存在する消化物を調べ、これらがすべて寄主の脂肪体由来であることを明らかにした。脂肪体のような寄主の組織は細胞外マトリックスや結合組織に囲まれているため、ハチ幼虫にそれらを物理的に引き裂くだけの牙や鋭い歯のようなものがなければ摂食することはできない。しかし、2 齡幼虫の口器周辺を観察してもそのようなものは存在しないことは明らかになっている (Nakamatsuら, 2002)。

テラトサイトはハチの2 齡幼虫が寄主の脂肪体を摂食する産卵後7日目には、直径0.1mmくらいまで成長し、細胞表面積が増大して分泌細胞様の形態を呈するようになる (DahlmanとVinson, 1993)。筆者ら (2002) はテラトサイトを被寄生寄主体内から集め、MGM-450培地を使って培養し、その培地中に分泌された酵素やタンパク質をチモグラフ法によって解析し、コラゲナーゼなどの細胞外マトリックス分解酵素の存在を明らかにした。さらにこれらのテラトサイトが被寄生寄主の脂肪体に分布していたことから (Fig. 1C)、この細胞はハチ幼虫が脂肪体を摂食する前に、細胞外マトリックスなどの脂肪体の一部を酵素によって分解し、幼虫に提供しているものと考察された。また、腸壁の細胞内にリパーゼなどの分解酵素の存在も示されたことから (Nakamatsuら, 2002)、2 齡幼虫の摂食方法はテラトサイトによる寄主脂肪体の体外消化に加えて、ハチ自身が分泌した消化酵素による体内消化によって、寄主の脂肪体を摂食・消

化しているものと考えられる。なお、1 齢幼虫から引き続いて尾胞から寄主体液も吸収し、必要な栄養塩類も補っている (Fig. 3C1, C2)。

## 5. 終わりに

このように内部、中でもコイノビオントに属する寄生蜂の幼虫は、寄主を生かしたまま内部を摂食しなければならないため、寄主の生理状態を適正に制御する必要がある。これまで研究を行ってきて興味深いことは、これらの寄主制御を幼虫自身が行っているのではなく、毒液やポリドナウイルスまたはテラトサイトなど、いわば親の遺産によって制御されているという点である。通常昆虫類などの多産な動物群は、親による育児がほとんどなく、卵を産んだら親はその場を離れ、子孫は自力で生きてゆかなければならない。しかし捕食寄生蜂は上記の親の遺産によって、寄主体内が制御され、富栄養化した体液や脂肪体の摂食などが可能になり、また今回は言及しなかったが、寄主の生体防御阻止や寄主の変態阻止など、子孫の生活を保障しているように見える。この観点からすると捕食寄生蜂は一般の昆虫群とは異なり親の恩恵を多分に受けながら生きている、我々人間の育児形態に近いものと推察される。

## 参考文献

- Askew, R. R., Shaw, M. R., 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. In: Waage, J. K. and Greathead, D. J. (Eds.), *Insect Parasitoids*, Academic Press, New York, pp.225-264.
- Bishop, C., Ortel, J., 1996. The effects of parasitism by *Glyptapanteles liparidis* (Braconidae: Hymenoptera) on the hemolymph and total body composition of gypsy moth larvae (*Lymantria dispar*, Lymantriidae: Lepidoptera). *Parasitology Research* 82, 687-692.
- Dahlman, D.L., Vinson, S.B., 1993. Teratocytes: developmental and biochemical characteristics. In: Beckage, N.E., Thompson, S.N., Federici, B.A. (Eds.), *Parasites and Pathogens of Insects*. Academic Press, Inc, pp. 145-164.

- Deng, L., Stoltz, D. B., Webb, B. A., 2000. A gene encoding a polydnavirus structural polypeptide is not encapsidated. *Virology* 10, 269(2), 440-450.
- Godfray, H. C. J., 1994. The immature parasitoid. IN: Parasitoids- Behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press. New Jersey. pp. 225-259.
- Hauerland, N. H., Shirk, P. D., 1995. Regional and functional differentiation in the insect fat body. *Annual Review of Entomology* 40, 121-145.
- Hoch, G., Schafellner, C., Henn, M. W., Schopf A., 2002. Alterations in carbohydrate and fatty acid levels of *Lymantria dispar* larvae caused by a microsporidian infection and potential adverse effects on a co-occurring endoparasitoid, *Glyptapanteles liparidis*. *Archives of Insect Biochemistry & Physiology*. 50, 109-120.
- Nakamatsu, Y., Gytoku, Y., Tanaka, T., 2001. The endoparasitoid *Cotesia kariyai* (Ck) regulates the growth and metabolic efficiency of *Pseudaletia separata* larvae by venom and Ck polydnavirus. *Journal of Insect Physiology* 47, 573-584
- Nakamatsu, Y., Fujii, S., Tanaka, T., 2002. Larvae of an endoparasitoid, *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae), feed on the host fat body directly in the second stadium with the help of teratocytes. *Journal of Insect Physiology* 48, 1041-1052.
- Nakamatsu, Y., Tanaka, T., 2004. Food resource usage of hyperparasitoid, *Trichomalopsis apanteloctena* (Pteromalidae: Hymenoptera) as a idiobiotic ectoparasitoid. *Annals of the Entomological Society of America* 97, 994-999
- Nakamatsu, Y., Kuriya, K., Harvey, J. A., Tanaka, T., 2006. Influence of nutrient deficiency caused by host developmental arrest on the growth and development of a koinobiont parasitoid. *Journal of*

Insect Physiology 52, 1105-1112

- Nakamatsu, Y., Tanaka, T., Harvey, J. A., 2006. The mechanism of the emergence of *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae) larvae from the host. *European Journal of Entomology* 103, 355-360
- Nakamatsu, Y., Suzuki, M., Harvey, J. A., Tanaka, T., 2007. Regulation of host nutritional milieu by the ecto- and endoparasitoid venom. In: J. Yoder and D. Rivers (Eds) *Recent Advances in the biochemistry, toxicity, and mode of action of parasitic wasp venoms*. *Research Signpost* pp.37-55
- Schmidt, J.O., 1982. Biochemistry of insect venom. *Annual Review of Entomology* 27, 339-368.
- Tanaka, T., Yagi, S., Nakamatsu, Y., 1992. Regulation of parasitoid sex allocation and host growth by *Cotesia (Apanteles) kariyai* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America* 85, 310-316.
- Tanaka, T., Nakamatsu, Y., Harvey, J. A., 2006. Strategies during larval development of parasitoids in ensuring a suitable food resource (Review). *Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan* 41, 11-19.
- Thompson, S. N., Lee, R.W.K., Beckage, N.E., 1990. Metabolism of parasitized *Manduca sexta* examined by nuclear magnetic resonance. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 13, 127-143.
- Thompson, S. N., 1993. Redirection of host metabolism and effects on parasite nutrition. In: Beckage, N. E., Thompson, S. N. and Federici, B. A. (Eds.), *Parasites and Pathogens of Insects Vol. 1. Parasites*. Academic Press, New York, pp.125-144.
- Thompson, S.N., 2001 Parasitism enhances the induction of gluconeogenesis by the insect, *Manduca sexta* L. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology* 33, 163-173.

- Vinson, S. B., Barbosa, P., 1987. Intrrelationship of nutritional ecology of parasitoids. In: Slansky, F., Jr., Rodriguez, J. G. (eds.), Nutritional ecology of insects, mites and spider. Wiley & Sons. pp. 673-695.
- Wani, M., Yagi, S., Tanaka, T., 1990. Synergistic effect of venom, calyx and teratocytes of *Apanteles kariyai* on the inhibition of larval pupal ecdysis of the host, *Pseudaletia separata*. Entomologia Experimentalis et Applicata 57, 101-104.

### Summary

*Cotesia kariyai* which belongs to koinobiont parasitoid needs to feed the internal tissue of the host *Mythimna separata* alive. This paper focuses on how the *Cotesia* larvae feed internal tissue of the host with making an effort to minimize the damage. First instar larvae uptake the host hemolymph through caudal vesicle and use the hemolymph components such as amino acids directly. Second instar larvae feed the host fat body resolved its extracellular matrix partly by teratocyte enzymes, and they also uptake the host hemolymph through caudal vesicle.