

クロハラカマバチ *Haplogonatopus atratus* ESAKI et HASHIMOTO  
(Hymenoptera: Dryinidae) の発生形態および産卵特性阿部 芳彦<sup>1)</sup>・小山 健二<sup>2)</sup>

農業環境技術研究所

Embryonic Development and Selective Oviposition of a Dryinid Wasp, *Haplogonatopus atratus* ESAKI et HASHIMOTO (Hymenoptera: Dryinidae). Yoshihiko ABE<sup>3)</sup> and Kenji KOYAMA<sup>4)</sup> (National Institute of Agro-Environmental Sciences, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan). *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* **35**: 57–63 (1991)

Embryonic development of *Haplogonatopus atratus* in the small brown planthopper *Laodelphax striatellus* progressed as follows. Superficial cleavage started within 24 hr after oviposition. A pair of lobes, probably organs for intake of nutrition to the embryo, was formed on the anterior end of the egg within 48 hr. The lobes elongated toward the host intestine. The digestive tract of the parasite differentiated after the lobe formation. The embryo protruded out as a larval sac 8 days after oviposition. Thereafter the embryo exuviated and reached larval stage. The oviposition of *H. atratus* was also observed on *L. striatellus* killed by wasp predation. *H. atratus* attacked and digested the whitebacked rice planthopper, *Sogatella longifurcifera*, but no oviposition was observed. Both the predation and the oviposition of *H. atratus* were found on the brown rice planthopper, *Nilaparvata lugens*. Formation of the lobe and digestive tract was observed in the eggs laid in *N. lugens* within 24 hr after the oviposition, suggesting a countermeasure of the eggs to the defence reactions of the host. The embryos in *N. lugens*, however, were already encapsulated at this time, and development was thereafter interrupted.

## 緒 言

カマバチ類は捕食と寄生を同時に行う生態的特徴をもつ。寄生した幼虫は larval sac と呼ばれる袋状の構造物の中で発育する。この larval sac の形態およびそれから摘出した幼虫の形態は数種のカマバチについて観察されているが (CLAUSEN, 1962; 北村, 1985; PONOMARENKO, 1975), 発育形態の組織学的観察については PONOMARENKO (1975) の報告以外には見あたらない。著者らはヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* に捕食・寄生性を示すクロハラカマバチ *Haplogonatopus atratus* の調査・研究を行ってきた (小山ら, 1986, 1987, 1988, 1989)。クロハラカマバチの成虫はヒメトビウンカの他セジロウンカ *Sogatella furcifella* やトビイロウンカ *Nilaparvata lugens* を捕食して生存できるが、後 2 者のウンカには larval sac がほとん

ど形成されない (西岡, 1980)。この場合、クロハラカマバチの成虫がこれらのウンカに対して産卵を選択的にやっている、あるいは産卵してもその後発生が正常に行われない、などの原因が考えられた。そこでこの原因を明らかにするためこれら 3 種のウンカを供試してクロハラカマバチの産卵の有無、産卵後の発生過程を組織的に検討した。

報告にあたりご助言をいただいた東京農工大学・三橋淳教授、ならびに農業環境技術研究所・志賀正和天敵生物研究室長に厚くお礼申し上げる。

## 材 料 と 方 法

ヒメトビウンカ、セジロウンカおよびトビイロウンカの飼育はイネの芽出しを飼料として長日条件下 (16 時間明, 8 時間暗), 25°C で行った。クロハラカマバチは交

1) 現在 果樹試験場

2) 現在 野菜・茶業試験場

3) Present address: Fruit Tree Research Station, Tsukuba 305, Japan.

4) Present address: National Research Institute of Vegetables, Ornamental Plants and Tea, Ano, Mie 514-23, Japan.  
1990 年 7 月 23 日受領 (Received July 23, 1990)

1990 年 11 月 7 日登載決定 (Accepted November 7, 1990)

尾雌1頭当たり20~30頭のヒメトビウンカ幼虫を給餌し、翌日生き残ったヒメトビウンカ幼虫をクロハラカマバチから分離して飼育した。その後 larval sac の形成されたヒメトビウンカのみを分離して飼育し、クロハラカマバチ成虫を得た。以下このような飼育を繰り返し行ってクロハラカマバチを維持・継代した。

観察には上記のようにクロハラカマバチに給餌して生き残ったヒメトビウンカ幼虫を翌日から毎日採取して固定し、樹脂包埋切片を作成した。固定、包埋および切片作製は KUSHIDA et al. (1985) の方法に準じて行い、切片はギムザ液で染色した。対照としてヒメトビウンカの各時期の樹脂包埋切片を作製して比較した。また捕食したヒメトビウンカ幼虫への産卵の有無を確認するため、捕食後放棄された幼虫死体も同様に切片を作製して観察した。セジロウンカおよびトビロウンカに対する産卵についても切片によって観察した。

## 結 果

クロハラカマバチのヒメトビウンカ幼虫に対する産卵は北村 (1985) の報告のように腹部中央から後部よりの背部側方の体節間膜に行われる例が多かった。卵はその後端を細い柄のような構造物で産卵時の刺し傷に付着しており、卵の周囲には色素に染色されない透明な膜 (以下卵膜と呼ぶ) があり、それを真皮に類似した薄膜 (PONOMARENKO, 1975 の hypodermal tissue, 以下真皮組織と呼ぶ) がおおっていた (Fig. 1)。産卵後1日で卵の表面に分割を示すくぼみが確認された (Fig. 1, A)。産卵後2日目には卵の先端部に袋状の構造物 (以下ローブと呼ぶ) が形成された (Fig. 1, B)。ローブは産卵後3日目には卵膜とそれを包む真皮組織を突き破って寄主体腔内に伸長した (Fig. 1, C)。産卵後4日目には寄生者の消化管形成が認められ、胚子の体腔内では細胞分化の進行がうかがわれた (Fig. 1, D)。この間にローブ以外の寄生者本体は卵膜と真皮組織におおわれたままであった。真皮組織の外側 (卵膜側) にはキチン様の構造が認められ、寄生者表面にも同様の構造が認められた。産卵後6~7日目には寄生者の尾端が産卵時の刺し傷部位の真皮をこじ開けるようにして寄主体外に突出しはじめた (Fig. 2)。真皮組織は寄生者の突出部位で寄主本来の真皮と結合していた。寄生者の真皮構造はよく発達していたが、体腔内の組織・器官の分化は十分ではなかった。産卵後7~8日目には寄生者本体の後部のほぼ3/4が寄主体外に突出し、larval sac の状態となった。そして外皮が寄生者から大きく遊離し、新外皮が形成された (Fig. 3, A)。新外

皮の形成された寄生者表面は複雑に屈曲していた。この時期には寄生者の頭、胸、腹の3部位が完全に識別可能であった。各部位には外骨格筋の分化が認められた。頭部には大鰓、脳、眼原基などの主要な器官の分化が観察された (Fig. 3, A, B)。胸部には翅あるいは肢芽とみられる細胞集塊が観察された。腹部にはマルピーギ管や絹糸腺に分化するとみられる腺構造が消化管をとりまいていた。産卵後9日では寄生者表面に体毛が観察された。また肛門が開き、排泄物とみられる汚物が開口部周辺に認められた (Fig. 3, C)。肛門開口部は旧外皮とつながっていた。ローブは終始真皮組織に隔てられて寄生者前部と繋っており、寄生者の口器形成後は食道と繋っていた。ローブの形成初期から larval sac 形成期にいたる約100個体のローブを観察したが、寄主消化管とローブの連絡を示すような像は認められなかった。

クロハラカマバチの寄生したヒメトビウンカの内部組織は真皮組織の形成以外には対照と異なるような変性は認められなかった。精子および卵成形は正常で、卵への共生微生物の感染も認められた。

クロハラカマバチが捕食後放棄したヒメトビウンカ幼虫の死体の約3割の個体に産卵が認められた。トビロウンカ幼虫に対してもヒメトビウンカに対する産卵率の約4割程度ではあったが産卵が認められた。トビロウンカに産下された卵の発生はヒメトビウンカに産下された卵の発生よりも2日以上早く進行し、産卵後1日で形成されたローブの卵外への伸長が観察された。しかし、胚子を包む真皮組織はヒメトビウンカで形成されるものより厚く、卵外に伸長したローブは寄主の血球細胞に包囲されていた (Fig. 4)。トビロウンカ体内における胚子の発育ならびに larval sac の形成は観察した範囲では認められなかった。セジロウンカに対する産卵は観察した範囲では認められなかった。

## 考 察

クロハラカマバチによりヒメトビウンカ幼虫に産下された卵は細い柄のような突起物で産卵時の刺し傷に付着しており、これにより卵を固定し、その後に発生してくるローブの伸長方向や寄主体外への脱出部位を確保するものように考えられた。北村 (1985) は卵の前極の一部が寄主体外に露出していると報告しているが、そのような像は認められなかった。卵は表割により発生を開始したが、最初に分化するのは袋状のローブであった。ローブは卵膜やそれを包む真皮組織を突き破って寄主体腔内へ伸長していくが他の部位は卵膜や真皮組織に包まれ

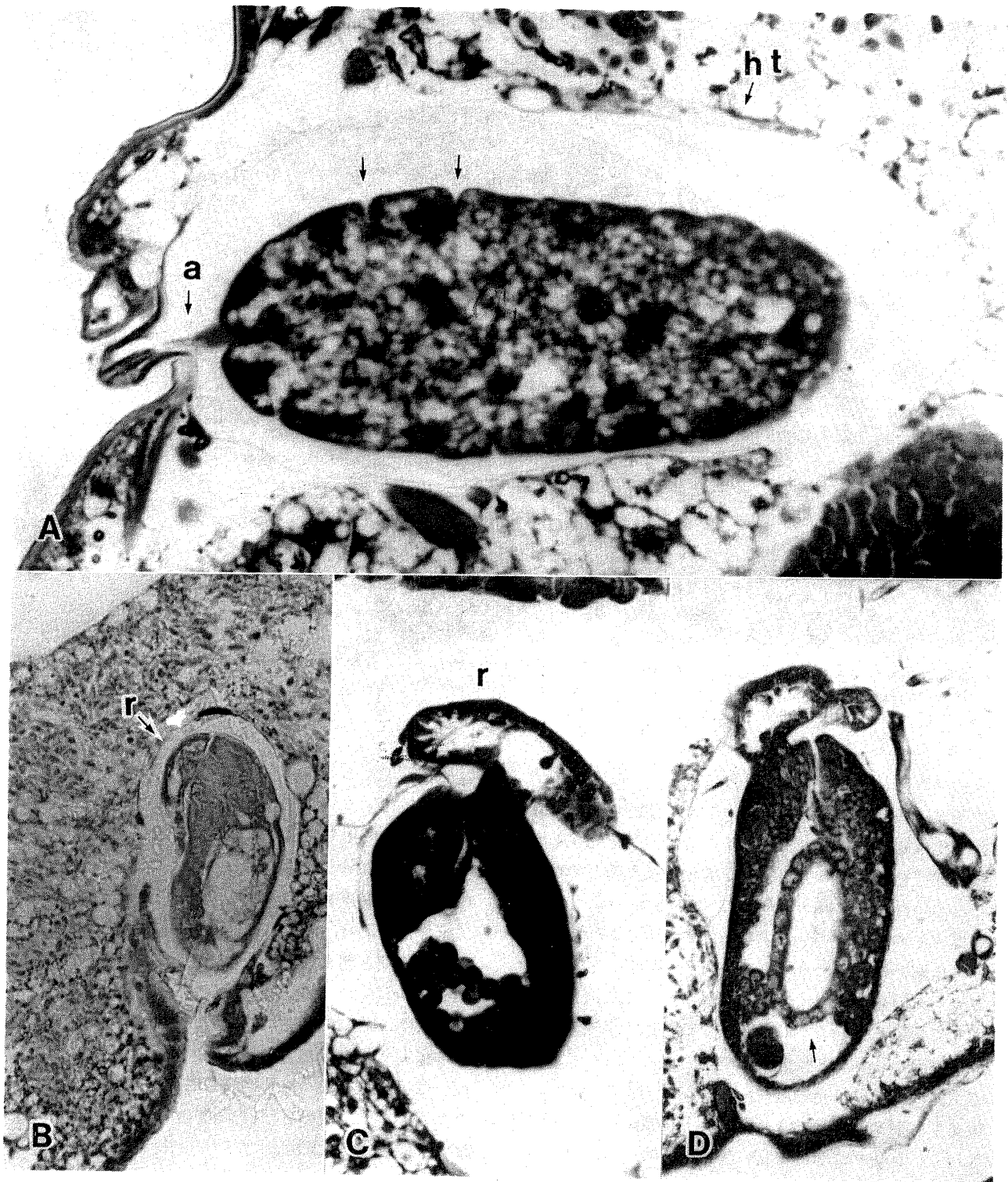


Fig. 1. The egg and embryos of *Haplogonatopus atratus* laid in larval abdomen of *Laodelphax striatellus*. A: The egg within 1 day after oviposition. a: anchor-like stalk fixed on intersegment membrane where the oviduct was inserted. ht: hypodermal tissue formed by host hemocytes. Mucous substance is visible between the egg and ht. Arrows indicate the slits resulting from the superficial cleavage. B: The egg 2 days after oviposition. A pair of lobes (r) was formed on the anterior end of the egg. C: The embryo 3 days after oviposition. The lobes (r) protruded into the hemocoel through the ht (arrows). D: The embryo at 4 days after oviposition. Note the cell arrangement of the digestive tract (arrow).

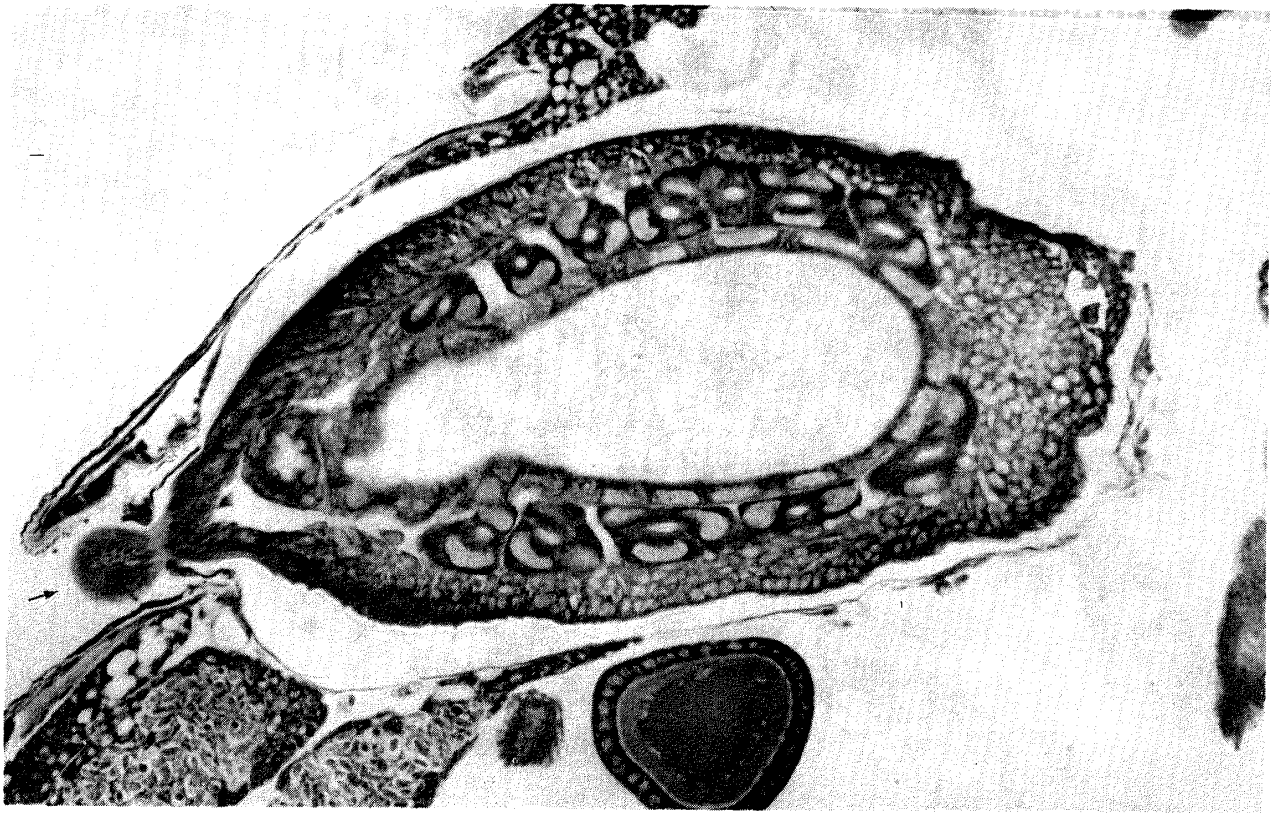


Fig. 2. The embryo at 8 days after oviposition. A part of the posterior end is extruding from the host body cavity through intersegmental membrane (arrow). Muscles of the parasite were not identified.

たまま発育した。そして寄主体外に larval sac として突出するまで頭、胸、腹部の分化、とくに頭部の主要な器官の分化は認められなかった。この像は発生を完了した幼虫が卵殻を食い破って出てくる孵化の像と著しくかけはなれていた。CLAUSEN (1962) によるとこの larval sac 形成期までの時期を胚子とするか幼虫とするか研究者によって見解が異なるようである。北村 (1985) もクロハラカマバチの発生形態について観察し、この時期を幼虫期として報告している。しかし、この時期の組織・器官の分化の面からみると胚発生の時期とみなされた。以下に寄主体内における発生過程について要約する。

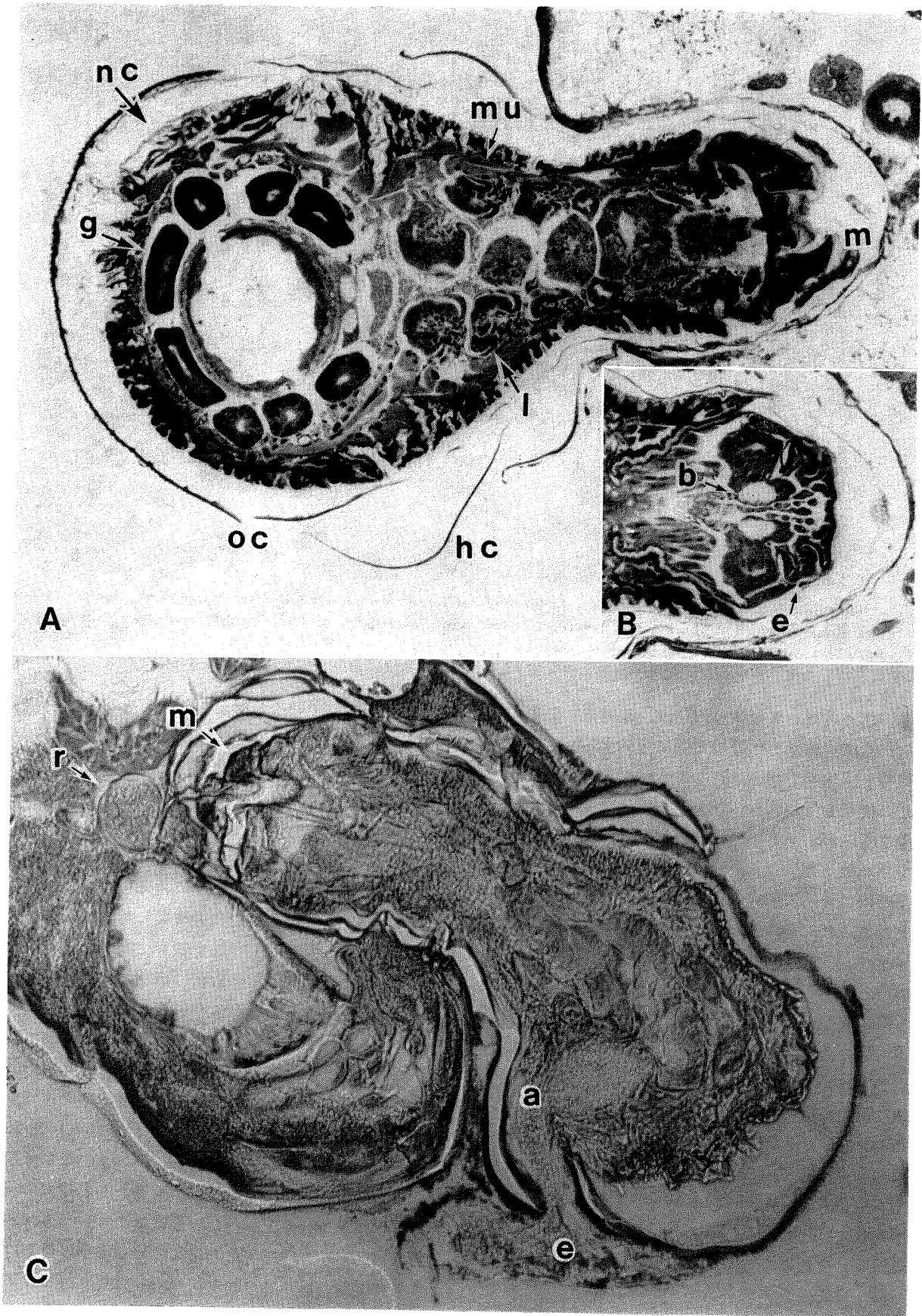
胚発生前期：産卵後約 2 日間。卵分割後にローブが形成される。ローブは他の器官に先立って形成されることから、クロハラカマバチのその後の発育を左右する重要

な器官と考えられる。

胚発生後期：ローブの卵膜外への伸長から胚子本体が寄主体外へ突出してくるまでの約 6 日間。この時期は胚子発生の大部分を占めるとみられ、ローブ以外の胚子本体も著しく発達する。しかし、外皮と消化管以外の器官は未分化であり、各器官の原基を構成する細胞群が準備される時期と考えられる。そして胚子本体が寄主体外に larval sac として出てくると眠に入って新外皮が形成され、眠中に幼虫の形態がほぼ完成されると考えられる。

幼虫期：脱皮後寄主から離脱するまでの約 2 日間。眠前には不明瞭であった骨格筋も明瞭に観察されるようになり、頭、胸、腹の各部位が明らかに区別できるようになる。頭部では大顎が形成され、脳、眼原基などが識別可能となる。胸部には肢あるいは翅の原基と考えられる

Fig. 3. Larvae of *H. atratus*. A: The 1st instar larva immediately after exuviation. g: cell mass of gland organs (silk glands or Malpighian tubes) around the intestine. hc: cuticle of the host. l: imaginal buds of the legs. m: mandible. mu: muscle. nc: new larval cuticle. oc: old embryonic cuticle. B: Head of 1st instar larva. b: brain. e: eye lobe. C: The 1st instar larva 1 day after exuviation (9 days after oviposition). a: opening of an anus. e: accumulation of larval excrement. m: a portion of a mandible. r: the lobe formed at the egg stage; probably for intake of nutrition to embryonic body.



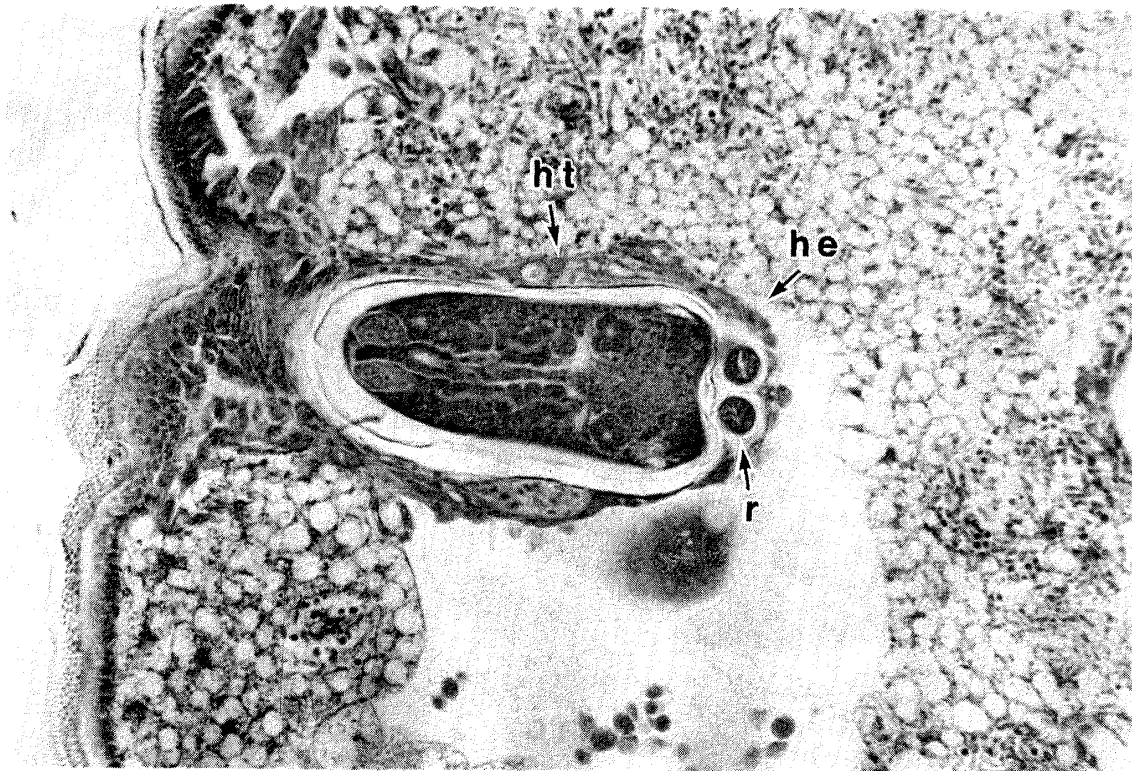


Fig. 4. The embryo of *H. atratus* developed in the larva of *Nilaparvata lugens*. One day post oviposition. A pair of lobes (r) was already formed. The embryo, however, was thickly encapsulated by hypodermal tissue(ht). Protrusion of the lobes was also blocked by the hemocytes (he).

細胞塊が認められ、腹部体腔内には、腺組織に分化するとみられる細胞群が消化管の周囲に配列する。その後外皮は伸長し、体毛も認められるようになる。また肛門も開口し、排泄も行われる。なお、この幼虫が直接寄主から離脱するのか、あるいは再度脱皮して離脱するのかは確認できなかった。

発生初期に最初に形成される一対のローブは栄養摂取器官と考えられ、PONOMARENKO (1975) はこのローブ(bubbles)は寄主消化管に到達しており、消化管から栄養を摂取していると報告している。著者らの観察ではローブと消化管の連絡像は認められなかった。これは観察した属・種の差異によるのかもしれない。著者らも以下の観点からローブを栄養摂取器官と考えた。まず、寄生者本体は真皮組織に包まれ寄主体腔から分離状態にあった。PONOMARENKO (1975) はこの“cyst”を通して栄養を摂取するとしているが、寄主由来のキチン様の膜、卵膜や寄生者表面のキチン膜を通して栄養を摂取することは困難のように考えられる。そしてこの真皮組織が寄主体液成分を透過させるならば、larval sacの時期にこの組織から寄主体液が流出することになる。この組織は寄主体腔と寄生者を分離するとともに、寄主体液の

流出を防止していると考えられる。そして寄生者はまずローブを分化させて寄主体腔内へ伸長させ、栄養摂取ルートを確認するものと考察された。このことはトビイロウンカ体内ではローブを体腔内へ伸長できずに発生を停止することからも推察される。

幼虫に形成される大顎は成虫期の組織分化の準備段階として形成されるもののように考えられた。

クロハラカマバチが捕食後放棄したヒメトビウンカ幼虫の死体にも卵が産下されており、本カマバチは捕食対象個体と産卵対象個体を厳密に識別していないと考えられる。またほとんど発育の不可能なトビイロウンカにも産卵しており、両種ウンカの識別もあまり厳密でないように見られた。セジロウンカでは実験の範囲内では産卵は認められなかったが、小山(未発表)はクロハラカマバチの産卵および成虫の発生をそれぞれ0.14%および0.04%のセジロウンカで観察しており、セジロウンカにもまれにはクロハラカマバチも産卵し、成虫の発生も可能と考えられる。しかし、通常はクロハラカマバチはセジロウンカへの産卵を回避しているように見られた。西岡(1980)もクロハラカマバチは自然状態ではトビイロウンカやセジロウンカには産卵しないと考察しており

著者らの見解と一致する。しかし、KITAMURA (1982) はセジロウンカに対する高い寄生率を報告しており、著者らの結果とは異なっていた。

トビイロウンカに産下された卵は寄主の生体防御反応によって死滅する。しかし、トビイロウンカに産下された卵の発生過程はヒメトビウンカに産下された卵の発生過程よりも2日以上早く進行した。これは寄主側の生体防御反応に対する対抗的反応のように考えられる。トビイロウンカにも1%未満と低率ではあるがlarval sacが形成される場合があり(小山, 未発表), 前述の対抗的反応によって寄主の生体防御反応を免れ, 発生を継続する個体の存在を示している。

### 摘 要

ヒメトビウンカ, セジロウンカおよびトビイロウンカに対して捕食・寄生性を示すクロハラカマバチの発生形態および産卵特性について観察した。発生初期に一對のローブが胚先端部に形成され, これが寄主体腔内へ伸長して胚へ栄養を供給しているように考えられた。胚は約8日かけて寄主体外に突出するまで発育し, 突出後脱皮して完全な幼虫体が形成された。クロハラカマバチの成虫は捕食対象としたヒメトビウンカ幼虫にも産卵し, 捕食後産卵済の死体を放棄すると考えられた。クロハラカマバチはセジロウンカ幼虫を捕食するが, 産卵は認められなかった。トビイロウンカ幼虫には産卵が認められたが, 産下卵は寄主の生体防御反応により包囲されて死滅すると考察された。しかし, 発生過程の進行はヒメトビウンカに産下された卵より顕著に早く, 生体防御反応に対する対抗的反応のように考えられた。

### 引用文献

- CLAUSEN, C.P. (1962) *Entomophagous insects*. New York: Hafner Publ. Co., 688 p.
- KITAMURA, K. (1982) Comparative studies on the biology of dryinid wasps in Japan. (I) Preliminary report on the predacious and parasitic efficiency of *Haplogonatopus atratus* ESAKI et HASHIMOTO (Hymenoptera: Dryinidae). *Bull. Fac. Agr. Shimane Univ.* **16**: 172—176.
- 北村憲二 (1985) 日本産カマバチ類の生態に関する研究 (3) クロハラカマバチの幼虫齢期とその形態について. *島根大農研報* **19**: 154—158.
- 小山健二・高山隆夫・三橋 淳・岸野賢一 (1986) ヒメトビウンカの越冬期の寄生性天敵. *関東病害虫研報* **33**: 168—169.
- 小山健二・高山隆夫・三橋 淳・岸野賢一 (1987) ヒメトビウンカに対するカマバチの年次別時期別寄生率. *関東病害虫研報* **34**: 129.
- 小山健二・高山隆夫・三橋 淳・岸野賢一 (1988) クロハラカマバチの飼育法. *関東病害虫研報* **35**: 121—122.
- 小山健二・阿部芳彦・八木繁実・三橋 淳 (1989) クロハラカマバチ成虫の人工飼料による飼育. *応動昆* **33**: 151—152.
- KUSHIDA, H., T. KUSHIDA and H. IJIMA (1985) An improved method for both light and electron microscopy of identical sites in semi-thin tissue sections under 200 kV transmission electron microscope. *J. Electron Microsc.* **34**: 438—441.
- 西岡稔彦 (1980) クロハラカマバチの生態について. *げんせい* **38/39**: 9—19.
- PONOMARENKO, N.G. (1975) Peculiarities of the larval development in Dryinidae (Hymenoptera). *Ent. Obr.* **54**: 534—540.