

ハチ目の卵の発生開始メカニズム

佐々木 謙

ハチ目の昆虫では受精卵から雌が、未受精卵からは単為発生して雄が生じる。このような性決定様式は単数倍数性と呼ばれており、ハチ目以外にもダニ目やアザミウマ目の種で同様に性が決定することが知られている。この性決定様式を採用している節足動物では普通の動物には起こらないような様々な問題が生じる。その一つが卵の発生開始に関する問題である。一般に、卵の発生は受精時の精子による卵への侵入によって開始する。しかし、ハチ目のような単数倍数性の種では、受精卵の場合では精子による発生開始の刺激が得られるものの、未受精卵の場合はその刺激が得られない。未受精卵がどのような刺激を受容して発生を開始しているのかについては、まだほとんど明らかになっていない。ここでは、セイヨウミツバチを中心に、

まず受精による卵の発生開始メカニズムについてふれ、続いて未受精卵の発生開始メカニズムについて紹介していく。

ミツバチ女王の生殖器官

セイヨウミツバチの女王蜂の生殖器官を実体顕微鏡下で観察すると、その発達した卵巢の大きさに驚かされる(図1)。その発達した卵巢の卵巢小管内では、卵母細胞が栄養細胞と複合体を形成し、その周りを濾胞細胞がとりまいている。卵母細胞は栄養細胞から多量のリボソームや各種の細胞小器官を、濾胞細胞からは卵黄を供給されながら成熟していく。このようにして形成された成熟卵は左右一對の側部輸卵管で保管され産卵されるのを待つのである。産卵行動

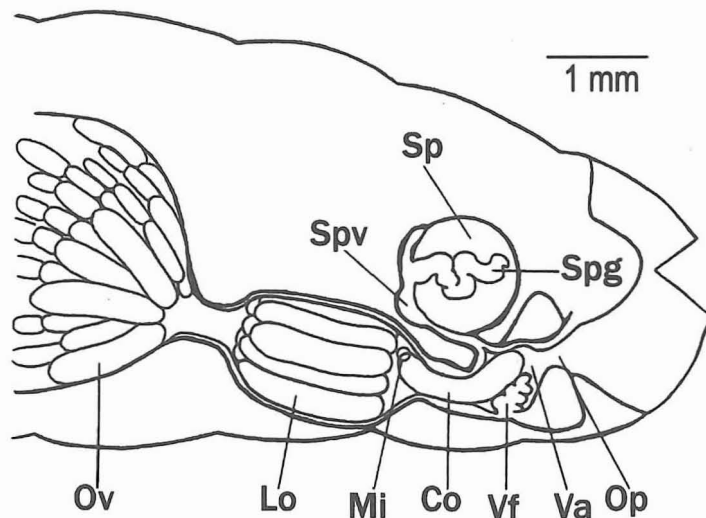


図1 女王蜂の生殖器官

Co: 中央輸卵管, Lo: 側部輸卵管, Mi: 卵門, Op: 産卵口, Ov: 卵巢,
Sp: 受精嚢, Spg: 付属腺, Spv: 受精嚢バルブ, Va: 膈, Vf: 膈弁

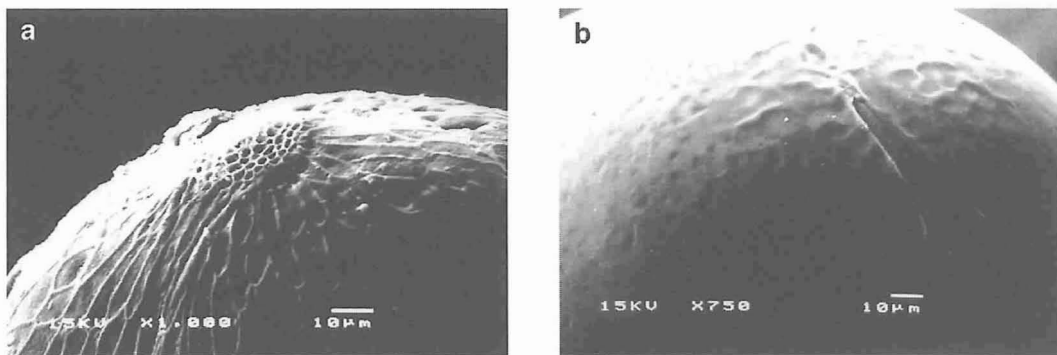


図2 卵の表面構造

走査電子顕微鏡で撮影した卵の前方 (a), および後方 (b) の表面微細構造。卵の前方には卵門がある。が始まると卵は中央輸卵管を通過し、腔内で受精し、産卵口から産下される。受精のコントロールは精子を貯蔵する受精囊で行われる (図1)。この受精囊には筋肉でできたバルブがあり、女王蜂はこのバルブを開閉することで精子の放出をコントロールすることができるのである。

成熟卵の表面構造

成熟卵の表面構造を観察すると卵細胞は二種類の非細胞性の膜で覆われ、卵内容物が保護されていることがわかる。外側には硬く堅固な卵殻が、その内側には卵細胞に接した薄い卵黄膜が卵を覆っており、これらは卵巣小管にある濾胞細胞からの分泌物によって形成される。卵の先端には卵門と呼ばれる細管があり (図2)、この卵門は卵殻の形成過程で濾胞細胞の一種が卵細胞の前方に存在し卵殻が分泌されないために生じる。受精の際に精子はこの卵門を通して卵

細胞膜までたどり着くことができるのである。

精子の放出と卵への侵入

雄の体内でつくられた精液は交尾後、雌の受精囊で受精に使用されるまで貯蔵される。精子は受精囊内壁にある分泌細胞の分泌物によって運動能を抑制され (Gessner & Gessner, 1976)、その中で2~3年は同じ状態で保管される (図3)。精子は産卵時に受精囊からダクトへ運ばれ、付属腺分泌物と混ざることによって運動能を回復し、腔内へ放出されるのである。腔内に放出された精子は卵からの走化性物質を頼りに卵門内へ入り、卵細胞膜で精子の先体部 (図3b) にあるアクロシン (acrosin) やヒアルロニダーゼ (hyaluronidase) などの酵素によって先体反応をおこすと考えられている (Bacetti et al., 1989)。この先体反応によって卵の発生開始がおこることが様々な動物で報告されている (Austin, 1965; Monroy & Tyler, 1967;

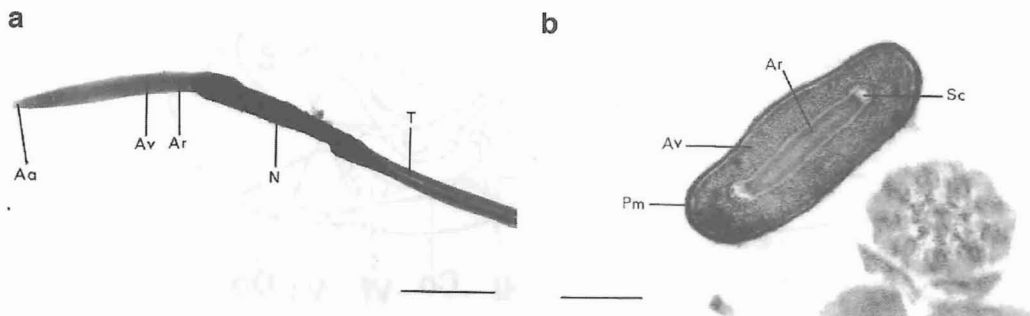
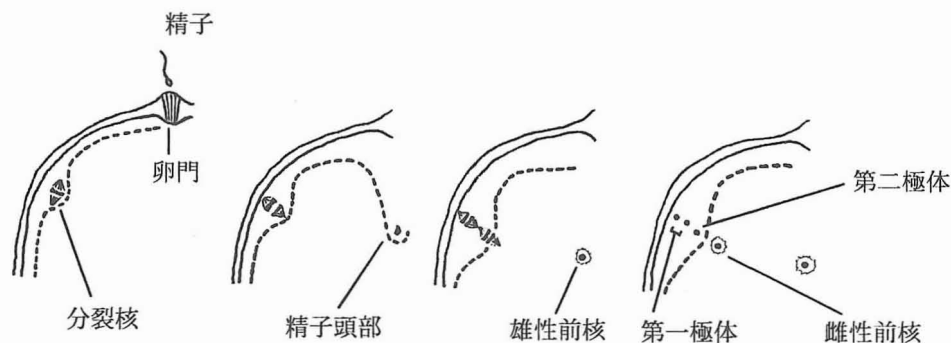


図3 受精囊内の精子

透過電子顕微鏡で撮影した精子 (ネガティブ染色) の外部形態 (a), 及び精子先体部の横断面像 (b)

Aa: 先体頂端部, Ar: 先体桿, Av: 先体胞, N: 核, Pm: 原形質膜, Sc: 先体付属腔, T: 尾部



精子の侵入 卵の発生開始
(第一減数分裂中期) (第一減数分裂後期) (第二減数分裂後期) (両前核の形成)

図4 受精後の卵細胞内の変化

de Petrocellis et al., 1974; Epel, 1978).

受精に伴う卵細胞内の変化

一般に、受精前の成熟卵は第一減数分裂の中期で分裂を停止しており、まだ二分していない染色体が卵の表層で観察される(図4)。受精後、卵内では分裂が再開し、第二減数分裂へと進む。この時、卵の表層に平行に並んでいた核の紡錘体は垂直方向に回転し、やがて卵核(雌性前核)が形成される。一方、精子は受精後、卵内に入り、精核(雄性前核)は卵核が形成されるのを待ち、その後両核は接合し、合体する(Nachtsheim, 1913)。卵の発生開始とは第一減数分裂の再開を引き起こすことであり、上述した先体反応はその減数分裂の再開を引き起こす刺激として考えられている。

未受精卵の場合

受精卵の場合は卵への精子の侵入によって発生開始が起こるが、未受精卵の場合では精子による発生開始刺激が得られない。次に未受精卵がどのようにして発生開始刺激を得ているのかについて述べていく。

有錐類の未受精卵発生のメカニズム

寄生蜂では未受精卵の発生の機構について以前から研究されているので、まずは寄生蜂の例から紹介する。寄生蜂は有錐類(Parastica)という分類群に含まれ、他種の昆虫の卵や幼虫、蛹を宿主にして産卵する蜂である。体内捕食寄生蜂は宿主を発見すると、まず触角で宿主に接触した後、腹部を曲げ、産卵管を宿主に挿入し産卵する。体内捕食寄生蜂の産卵管は非常に細く、その内径は卵の直径よりも小さく、産卵時には卵は変形しながらその管を通り抜けなければならない。この卵の変形が未受精卵の発生を開始させる刺激になっていることがいくつかの種で報告されている(King & Rafai, 1973; Went, 1982; Vinson & Jang, 1987)。

寄生蜂の雌を解剖して成熟した未受精卵を取り出し観察すると、卵は発生を開始せずにそのままの状態である。ところが産卵管に見立てた細い管の中に未受精卵を通過させると、その後、卵は発生を開始することが知られている(Went & Krause, 1973)。また、このような卵を変形させる刺激だけでなく、体液と異なる浸透圧の液中に卵を入れたときにも同じように発生が開始することが報告されている(Vinson & Jang, 1987)。宿主の体液の浸透圧は寄生蜂の体液の浸透圧と異なることが多いので、浸透圧の違いによる卵の発生開始は宿主の体内で起こりえると考えられる。自然条件下では未受精卵が確実に発生を開始できるように刺激を受容するチャンスが何回かあるのかもしれない。

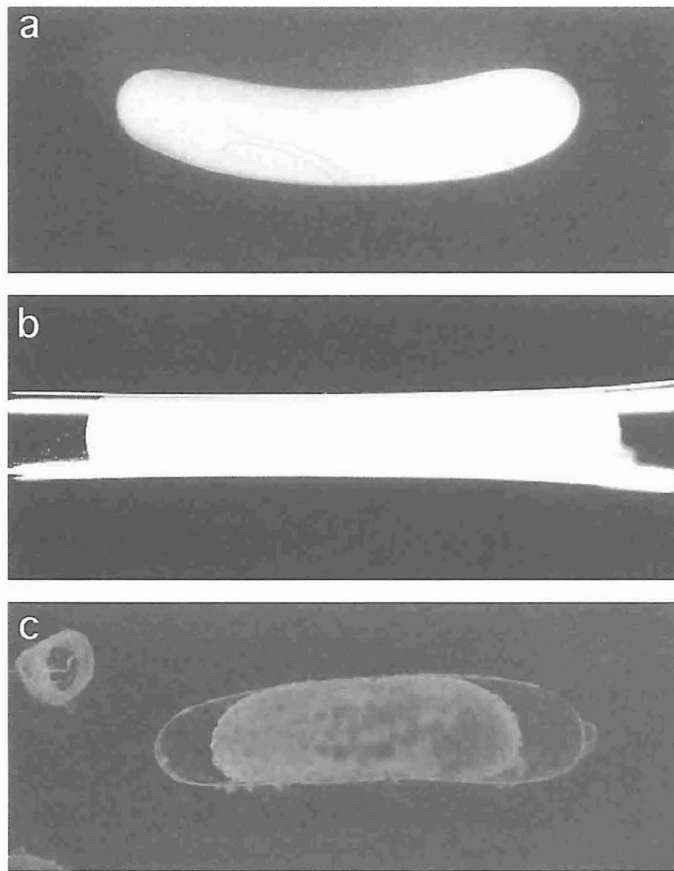


図5 キャピラリーを用いた卵発生実験
側部輸卵管から取り出した後24時間経過した成熟未受精卵 (a),
キャピラリー内の卵 (b), 機械的刺激を与えた後24時間経過した卵 (c)

ない。

有剣類の未受精卵発生機構

上述した有剣類から生じたといわれている分類群が有剣類 (Aculeata) である。ミツバチを含むハナバチ、スズメバチなどのカリバチ、そしてアリもこの分類群に含まれる。有剣類はその名の通り剣 (毒針) をもつ分類群で、彼女らはその毒針を巣の防衛のための武器として用いる。蜂の毒針は産卵管が変形したものであり、そのため雌蜂だけが毒針を所有している。

有剣類の雌では産卵管が毒針になったことで本来の産卵管としての機能を失い、卵は毒針の根元にある別の産卵口から産み出されるようになった。そのため、有剣類の雌では寄生蜂のように未受精卵が細い産卵管を通り、機械的な刺

激を受けるということは起こらない。また、宿主の体内に産卵することもないので、体液と異なる浸透圧の液に浸されることもないと思われる。そこで、このような有剣類の未受精卵がどのようにして発生開始刺激を受容するのかについて調べた。

機械的刺激による未受精卵の発生開始

雄巣房に産みつけられた未受精卵はほとんど全てが発生を進めて雄になるので、未受精卵を確実に発生開始させる機構があると考えられる。側部輸卵管で貯蔵されている成熟未受精卵を取り出して観察すると卵は発生を開始しない (図5a)。そこで、ミツバチの卵が寄生蜂の卵と同様に卵の変形刺激で発生を開始するかどうかを調べた。実験ではミツバチの卵の直径よりも

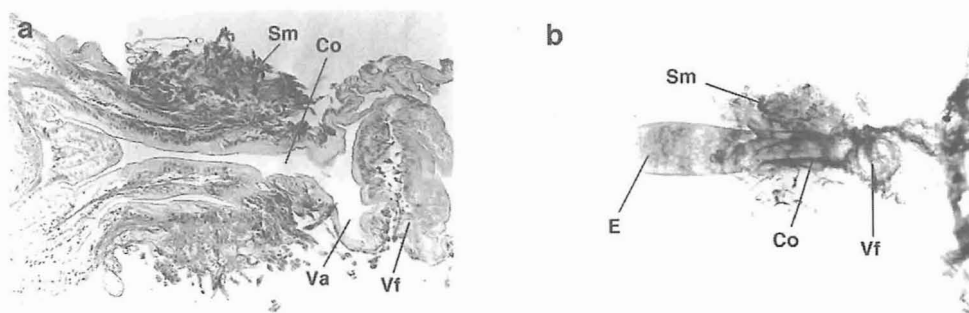


図6 女王蜂の中央輸卵管

水平方向にスライスした縦断面 (a), および中央輸卵管中の卵 (b)

Co: 中央輸卵管, E: 卵, Sm: 半環状筋, Va: 膣, Vf: 膣弁

細いガラス管を用意し、そのガラス管の中に未受精卵を通過させることで卵に機械的な刺激が加わるようにした (図 5b)。その結果、ガラス管によって機械的な刺激を受けた卵は発生を開始した (図 5c)。

さらに、卵の発生開始は細胞レベルでも確認されている。機械的刺激を受容しなかった卵は第一減数分裂中期で分裂を停止していたのに対して、刺激を与えられた卵は第一減数分裂後期または終期へ分裂が進むことが観察された。このようにセイヨウミツバチの卵も寄生蜂の卵と同様に機械的刺激によって発生を開始させる性質をもっていると考えられる。

発生開始刺激部位

セイヨウミツバチの卵は変形刺激によって発生を開始したが、ミツバチには寄生蜂のような卵を変形させる産卵管がない。そのため女王蜂の体内に別の機械的な刺激を与える部位があるのかを調べる必要がある。

そこで、女王の生殖器官の組織切片を作成し光学顕微鏡下で調べたところ、卵に機械的な刺激を与えると予想される部位が存在した。その部位は中央輸卵管で、産卵の際に卵を膣内に送り出す機能をもつ器官である (図 1)。ミツバチではこの中央輸卵管に非常に発達した半環状筋が取り巻いており、そのため中央輸卵管の管内径は卵の直径の約半分近くの大きさに保たれていることがわかった (図 6a)。また、卵が入った状態の中央輸卵管を観察したところ、実際に

卵が管内で変形していることも確認され (図 6b)、中央輸卵管で卵が機械的な刺激を受容する可能性は高いと思われる。

受精のタイミング

もし、中央輸卵管で卵を変形させて発生開始をさせているのであれば、また新たに疑問が生じる。中央輸卵管は膣よりも体の前方にあるので、受精卵を産卵する場合には卵は受精する直前に発生開始刺激を受けてしまうことになる (図 1)。ミツバチの卵では、卵門が体の前方に位置しているために (図 1, 2)、受精は卵が完全に中央輸卵管を通過してから起こるものと考えられる。そこで卵が発生開始刺激を受容した後に受精ができるのかどうかを調べる実験を行った。

まず、未受精卵に発生開始刺激を与え、その直後 (30 秒以内) に卵を精液に浸け、観察した。その結果、卵は発生を開始し、胚の染色体観察から二倍体 (受精卵) であることがわかった。一方、発生開始刺激を与えた後 30 分経過した卵を精液に浸けたところ、発生した卵の胚は単数体 (未受精卵) であった。このように卵は発生開始刺激を受容した直後であれば受精をおこなうことができるが、ある時間を越えると精子を受けつけないようである。女王蜂は巣内で産卵する時に一卵当たり約 10 秒以内で産卵すると言われている (Michener, 1974)。したがって、受精卵の場合も未受精卵と同様に中央輸卵管で発生開始刺激を受容している可能性が

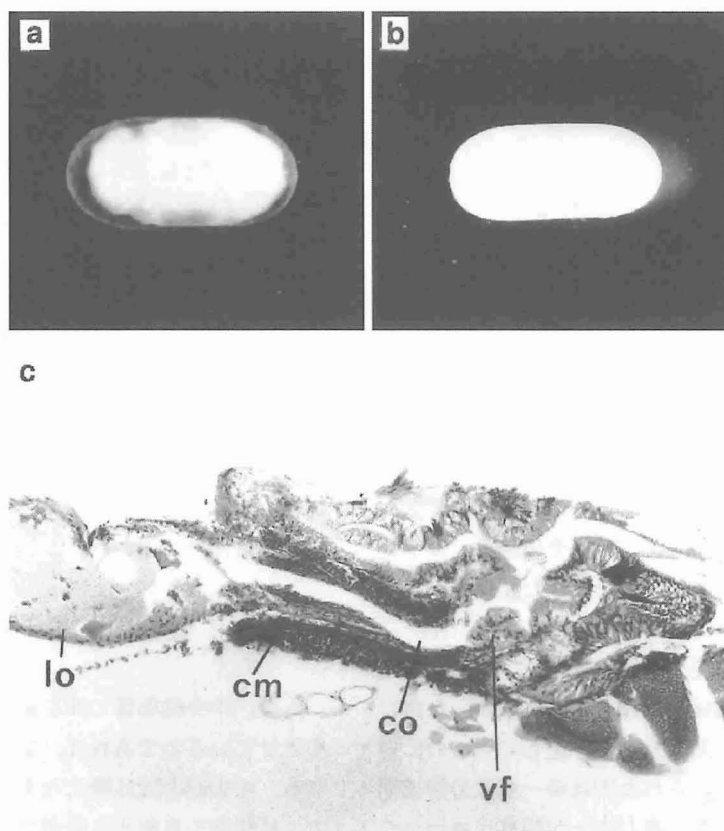


図7 クロオオアリの卵発生実験と女王蟻の生殖器官

機械的刺激を与えた卵 (a), 機械的刺激を与えなかった卵 (b), 垂直方向にスライスした縦断面 (c)

cm: 環状筋, co: 中央輸卵管, lo: 側部輸卵管, vf: 膈弁

ある。このような発生開始後の受精はカブラハバチでも観察されている (Sawa & Oishi, 1989b)。

他の有剣類種の場合

ミツバチでは、卵が機械的な刺激により発生を開始し、その刺激は中央輸卵管で与えられると予想された (Sasaki et al., 1997)。また、中央輸卵管で発生開始刺激を受けた後でも直後であれば受精ができるということも確認された。そこで、ミツバチ以外の有剣類種がどのように未受精卵の発生開始を行っているのかを調べる実験を行った。

すでに述べたが、アリは有剣類の一種で、腹部には産卵管も毒針もない。アリの場合、産卵管が毒針に進化した後に二次的に毒針を失ったといわれている。実際にアリには毒針をもつ種

がいる。このような有剣類種の中でも独自に進化を遂げたアリを用いて、その未受精卵の発生機構を調べた。

実験にはクロオオアリを用い、ミツバチの実験と同様の操作を行った。その結果、クロオオアリの成熟未受精卵もミツバチの卵と同様に機械的な刺激で発生を開始することがわかった (図 7a, b)。また、中央輸卵管には発達した環状筋があり、ミツバチと比較して筋肉の形態にやや違いはあるものの、卵を変形させる構造は認められた (図 7c)。したがって中央輸卵管で機械的刺激を与える機構はミツバチだけのものではなく、有剣類種で共通してみられる機構であるのかもしれない。

他の発生開始刺激

ここまではミツバチやクロオオアリの卵が機

械的刺激によって発生を開始させることを述べたが、これらの種が他の発生開始刺激を用いている可能性もある。実際に、寄生蜂やハバチの卵では機械的刺激だけでなく、体液と異なる浸透圧の液中でも卵の発生を開始させることが報告されている (Vinson & Jang, 1987, Sawa & Oishi, 1989a)。このような様々な刺激がどのような機構で発生を開始させるのかはまだ明らかになっていないが、これらの刺激が卵膜でのイオンポテンシャルを変えたり、細胞内の物質濃度を変えたりする可能性はある。

ミツバチやクロオオアリの卵では機械的刺激以外の刺激によって発生を開始するかどうかは明らかになっていないが、自然条件下で卵が自分の体液と異なる浸透圧の液に浸されるような状況は起こりにくいと思われる。また、ミツバチでは各々の産卵で受精に使われた液（精液や

付属線分泌液）は次の卵に押し出されるので (Sasaki & Obara, 未発表)、生殖器管内で極端に浸透圧の異なる部位が存在する可能性は低いと考えられる。しかし、まだ明らかになっていない発生開始刺激が存在する可能性はあり、今後さらなる詳しい研究が必要となるであろう。

未受精卵の発生開始機構の進化

ハチ目での卵の発生開始に関する数少ない報告を整理してみると図8のようになる。有錐類から有刺類に進化する過程で、卵に発生開始を引き起こす産卵管に代わって中央輸卵管がその機能を受けもつようになったのではないかと考えられる。有錐類が卵を変形させる中央輸卵管をすでにもっていたかどうかは、明らかではな

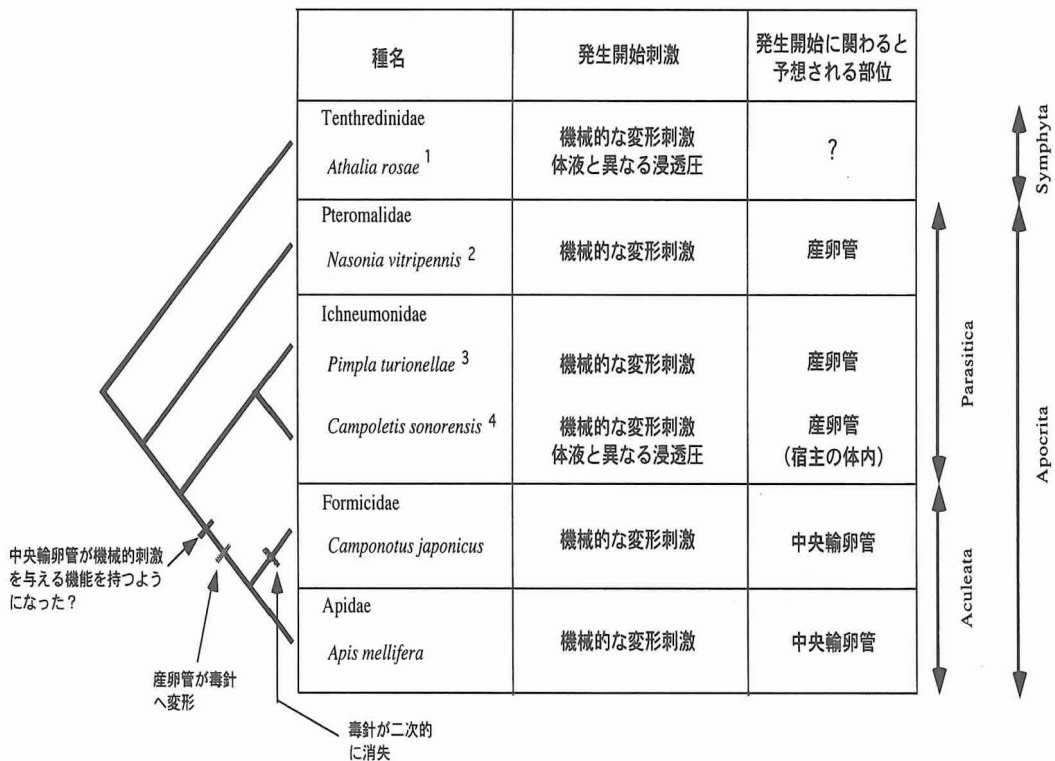


図8 ハチ目の卵発生機構

図の系統関係は分子系統樹 (Dowton & Austin, 1994) を基に作成した

1: Sawa & Oishi (1989a), 2: King & Rafai (1973),

3: Went & Krause (1973), 4: Vinson & Jang (1987)

いが、寄生蜂では稀に産卵管の根元から卵が産み出されることがあり、そのような卵は発生しないことが知られている (Salt, 1965)。この事実から有錐類種の中央輸卵管は卵の発生開始を引き起こす機能を持っていないのではないかと考えられるが、今後さらに詳しい組織学的な研究が必要となりそうである。

ハチ目の昆虫の卵は複数の刺激に対して発生開始を起こす。このような卵の性質はハチ目の昆虫だけでなく、脊椎動物の未受精卵でもみられる。ただし、脊椎動物の卵は雌雄ともに倍数性であるため、未受精卵が発生開始を起こしても途中で発生が停止する。ハチ目では単数体で卵が正常に発生を進めることのできる遺伝的機構を獲得したので、その種の生活史や形態変化に適応して、いくつかの手段で未受精卵の発生開始メカニズムが進化したのかもしれない。

(〒183-8509 府中市幸町 3-5-8

東京農工大学農学部獣医学科動物行動学研究室)

謝辞

原稿を作成するにあたって、東京農工大学農学部の小原嘉明教授、佐藤俊幸講師をはじめ、動物行動学研究室の方々には貴重な御意見をいただきました。この場を借りてお礼を申し上げます。

引用文献

- Austin, C.R. 1965. Fertilization. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Baccetti, B., A.G. Burrini, G. Collodel, P. Piomboni, T. Renieri, and C. Sensini, 1989. J. Submicrosc. Cytol. Pethol. 21: 397-398.
- de Petrocellis, B., P. Grippo, A. Monoroy, E. Parisi, and M. Rossi. 1974. Physiology and genetics of reproduction. Part B. Plenum, New York. 35 pp.
- Dowton, M. and A. D. Austin. 1994. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91: 9911-9915.
- Epel, D. 1978. Cell reproduction. Academic Press, New York.
- Gessner, B. and K. Gessner. 1976. J. Insect. Physiol. 22: 1469-1474.
- King, P.E. and J. Rafai. 1973. Entomologist 106: 118-120.

- Monroy, A. and A. Tyler. 1967. Fertilization. Vol. 1. Academic Press, New York.
- Nachtsheim, H. 1913. Arch. Zellforsch. 11: 169-241.
- Sasaki, K., H. Sobajima, T. Satoh, and Y. Obara. 1997. Naturwissenschaften 84: 74-76.
- Salt, G. 1965. Proc. R.Soc. Lond. Ser. B. 162: 303-318.
- Sawa, M. and K. Oishi. 1989a. Zool. Sci. 6: 549-556.
- Sawa, M. and K. Oishi. 1989b. Roux's. Arch. Dev. Biol. 198: 242-244.
- Vinson, S. B. and H. Jang. 1987. Ann. Entomol. Soc. Am. 80: 486-489.
- Went, D.F. and G. Krause. 1973. Nature 244: 454-455.
- Went, D. 1982. Biol. Rev. 57: 319-344.

本稿はインセクトリウム (1998) 35(9): 16-21 に掲載されたものを著者に「ミツバチ科学」用に改めて書き下していただいた。文中の図版は上記より版・著者の許諾を得て改変・転載したものである。

KEN SASAKI. Mechanisms underlying egg activation for development in Hymenoptera. *Honeybee Science* (1999) 20(1): 1-8. Laboratory of Ethology, Department of Veterinary and Medical Science, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo, 183-8509 Japan.

To determine whether the development of unfertilized eggs could be activated by mechanical stress in honeybees, artificial egg deformation was carried out. The unfertilized eggs deformed by a narrow glass capillary developed into blastoderms, whereas the eggs without mechanical stress failed to show any signs of development. The results of histological study suggested that a more likely site where the distortion that activates embryonic development could occur is the common oviduct with its well developed semi-circular muscle. The eggs of the ant, *Camponotus japonicus* was also shown to be triggered the development by mechanical deformations. It was suggested that the mechanical deformations may be caused by the common oviduct with a thin canal surrounded by well-developed circular muscles.