

オオアザミウマ (総翅目クダアザミウマ科)
におけるブルニエ器の構造について*

上田美登子**・芳賀 和夫

筑波大学生物科学系

On the Structure of Bournier's Apparatus of *Bactrothrips*
(Thysanoptera, Phlaeothripidae)

UEDA M. and K. HAGA

Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba

Synopsis

The structure of Bournier's apparatus in the female reproductive system found in idolothropine thrips is studied.

The Bournier's apparatus situates between the cuticular layer and cellular layer of the dorsal wall of vagina, posteriorly contacted with an aperture of spermathecal duct. It is made of fibrous substance which makes many bundles arranging longitudinally, and consists of widened anterior part, a cluster, and posterior narrow part, a stem, but these are continued smoothly. The posterior end of the apparatus often invagilates into the vagina forming a cuticular flexure. Such structure patterns vary species-specifically.

There can not be observed any openings to the vagina except that of spermathecal duct. According to the distributions of F-actin and nuclear DNA any muscular systems concerning the apparatus is not recognizable, therefore, the function of the Bournier's apparatus is still unknown.

Many series of comb-like scales are scattered on the vaginal lining around the area where the Bournier's apparatus situates dorsally. It is suggested that their forms, sizes and arrangements also vary species-specifically. They seem to assist egg transferring at oviposition.

序 論

アザミウマ目有管亜目クダアザミウマ科は、クダアザミウマ亜科 Phlaeothripinae とオオアザミウマ亜科 Idolothropinae とに分けられる。このオオアザミウマ亜科においては、雌の内部生殖器官の一部である受精嚢管 spermathecal duct の構造が前者のそれに較べて複雑であることが知られており、特に、受精嚢管の膈 vagina への開口部付近に、前者には見られない一つの

* 筑波大学菅平高原実験センター研究業績106号

(1986年12月26日受理)

** 現所属：青森県八戸市立八戸小学校

構造物が発達することが報告されている (BOURNIER, 1962; HAGA, 1975)。

この構造物は、BOURNIER (1962) によって、地中海産のオオアザミウマ *Caudothrips buffai* で発見され、受精囊管壁の一部として記載された。HAGA (1975) は、日本産のオオアザミウマ *Bactrothrips brevitubus* にも、形状は異なるものの同様の構造があることを見出し、これを、発見者の名をとってブルニエ器 Bournier's Apparatus と呼んだ。そしてこの構造が、房状部、柄状部、袋状部から成ることについて記載し、加えて、この形態には種特異性があるところから種レベルの分類上の指標形質となり得ることを示唆した。しかし、これの詳しい形態や機能については、今日まで明らかになっていない。

本研究では、*Bactrothrips brevitubus* と同属の近縁種について、このブルニエ器の詳しい構造を知るため、外形及び表面構造を観察し、さらに組織学的検討を試みた。また、関連して、周辺部の構造の観察もおこなった。

材料および方法

オオアザミウマとして、主に、茨城県筑波山の暖帯林で採集した *Bactrothrips brevitubus* Takahashi を使い、他に、*B. honoris* (Bagnall) (筑波山)、学名未確定の同属 F 種 (広島福山)、同属 J 種 (神奈川県神武寺) も用いた。

雌成虫は、電解研磨したタングステン針を用いてショウジョウバエ用のリンガー液中で解剖した。こうしてとり出した雌性生殖器官について以下の方法で観察をおこなった。

- A 外形観察：雌性内部生殖器官全体をスライドグラス上にとり、流動パラフィンでトータルマウントし、あるいは、ブアン液で室温で6時間固定後エタノールで脱水、キシレンで透徹したものをカナダバルサムで封入し、光学顕微鏡で観察した。
- B 表面構造の観察：解剖後、リンガー液中に1%次亜塩素酸ナトリウムを少量加え、表面の細胞層をはがした後、ブアン液を用い、4°Cで1晩固定し、エタノールで脱水後、酢酸イソアミルに置換して臨界点乾燥を行った。これをイオンスパッタリング装置で10 mA で5分間、金蒸着し、JEOL-JSM 25 走査型電子顕微鏡を用い、10 kV で観察した。
- C 内部構造の観察：試料は外形観察と同様の固定・脱水処理の後パラフィン包埋し、5~7 μm の連続切片にした。染色はマイヤーのヘマトキシリンとエオシンの二重染色とし、アザン染色も行った。また、ブルニエ器及びその周辺の組織における筋肉繊維と細胞核の分布を知るため、DAPI-ファロイジン染色を試みた。雌をPBS中で解剖、取り出した内部生殖器官を、8%パラフォルムアルデヒドで30分固定後、ローダミン・ファロイジン (1 $\mu\text{g}/\text{ml}$) で、15分染色し、さらにDAPIで10分染色し、蛍光顕微鏡で観察した。

観察結果

1. ブルニエ器の位置

オオアザミウマ亜科の雌性内部生殖器官は、BOURNIER (1962) や HAGA (1975) の記載にあるように、1対の卵巣 ovary と側輸卵管 lateral oviduct、総輸卵管 common oviduct、膈、vagina、受精囊 spermatheca、受精囊管 spermathecal duct から構成されている (Fig. 1)。受精囊管は内側がクチクラで覆われており、S字型に曲がって、膈背面で開口している。これまでの記載では、輸卵管と膈は、伸縮可能の一層の細胞層から成っているとされていたが、今回の観察では、総輸卵管は細胞層のみから成るものの、膈は内側がクチクラで覆われ、その外側に細

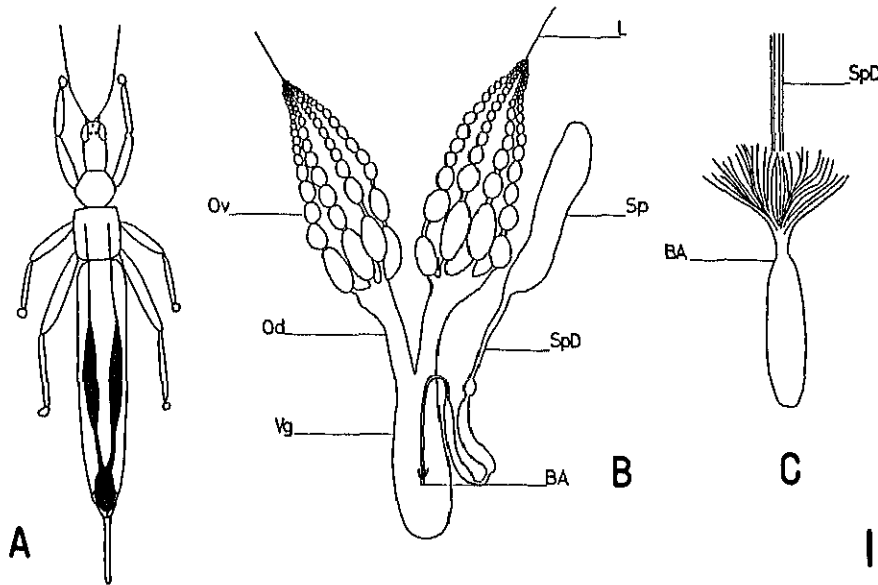


Fig. 1. Female reproductive system and position of Bournier's apparatus of *Bactrothrips* spp. (Diagrammatic). A. Showing position of female reproductive system (black). B. Female reproductive system. C. Bournier's apparatus.
 BA Bournier's apparatus L ligament Od oviduct Ov ovary
 Sp spermatheca SpD spermathecal duct Vg vagina

胞層があることが明らかである。これは切片の染色性からも確かめられた。ブルニエ器は受精囊管の開口部付近の腔のクチクラ壁と細胞層の間に存在する構造である。

2. ブルニエ器の外形

ブルニエ器の外形は、HAGA (1975) が指摘したように、種によって明らかな違いがみられる。*B. brevitubus* では、房状部は扇形で柄状部は太く長く、その長さは、房状部のほぼ2倍になっている。また、柄状部には縦のすじがみられる (Fig. 2. A)。*B. honoris* では、房状部はほぼ正三角形をしており、柄状部は細く、房状部と同程度の長さをもっている (Fig. 2. B)。同属 F 種では、房状部は *B. brevitubus* や *B. honoris* に較べて円く、前端がやや閉じており、房が受精囊管の背側に張り出している。柄状部は *B. brevitubus* に似て太く長い (Fig. 2. D)。外見上は *B. honoris* に酷似する同属 J 種ではブルニエ器は他種に比して発達が悪く、全体的につぼ型をしており、房状部と柄状部とは明確には区別し難いが、受精囊管の両側に、小さく張り出した部分を持つのが特徴である。この種類では、柄状部後端の袋状部の構造はみられない (Fig. 2. C)。

上記の観察から一般に、ブルニエ器は前方の房状部と後方の柄状部から構成されていて、房状部と柄状部は、必ずしも明確には区別されず、柄状部の後端には袋状に見える部分を持つものもあり、また、それら各部の形状および発達の度合いが種によって異なるものと言えよう。

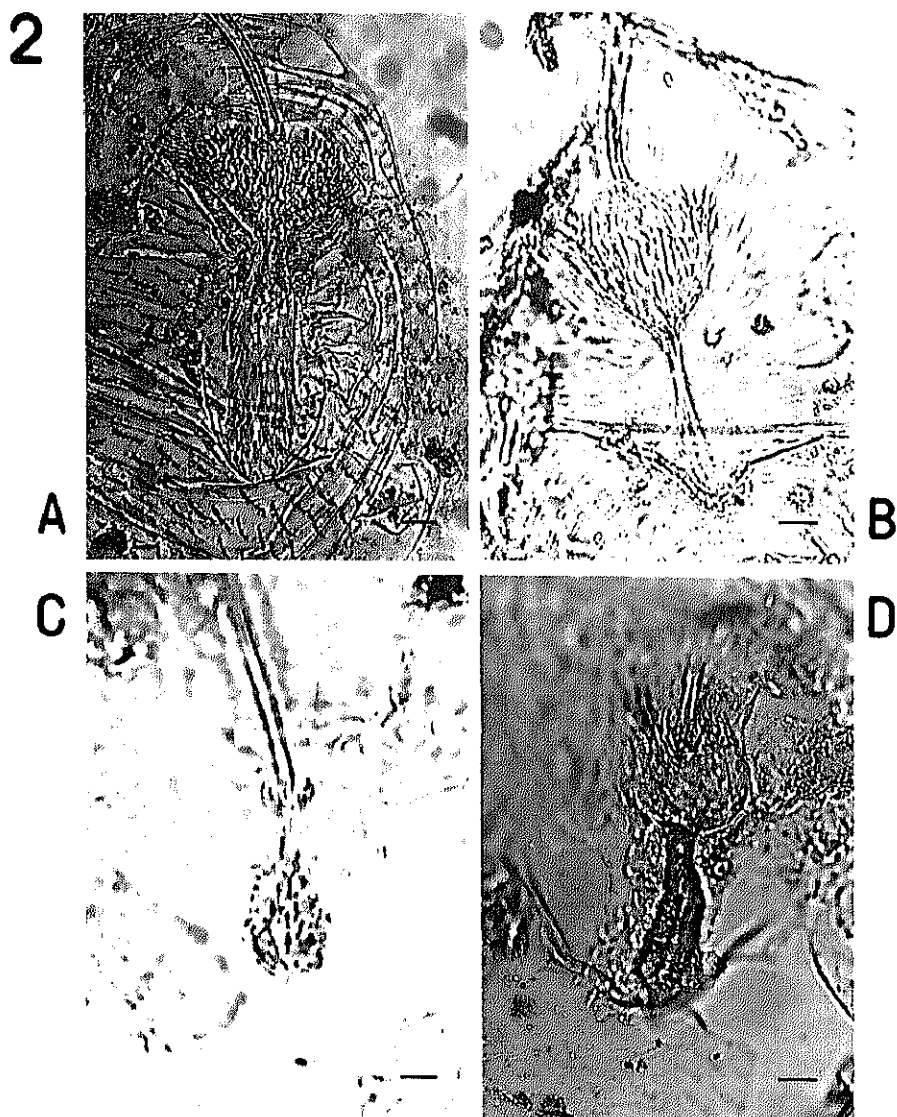


Fig. 2. Specific patterns of Bournier's apparatus (Photomicrograms).
A. *Bactrothrips brevitubus*. B. *Bactrothrips honoris*. C.
Bactrothrips sp. J. D. *Bactrothrips sp. F*. Scale: 10 μm

3

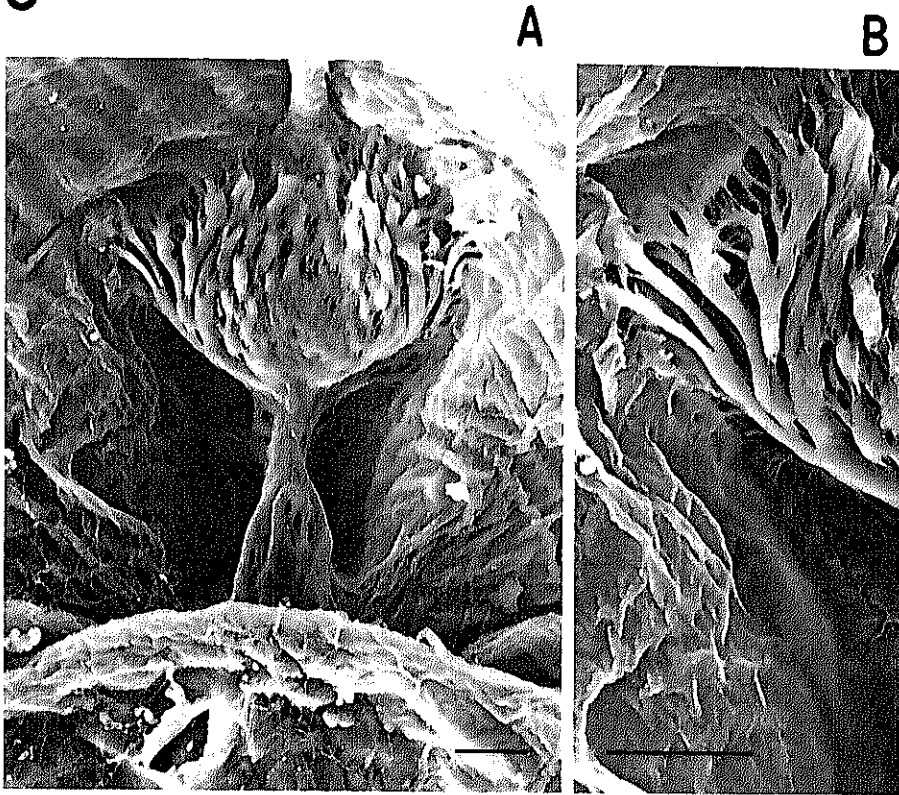


Fig. 3. Bournier's apparatus of *Bactrothrips brevitubus* (Scanning electron micrograms). Scale: 10 μm . A. Total dorsal view. B. Part of cluster, dorsal view.

3. プルニエ器及びその周辺の表面構造

走査型電子顕微鏡で *B. brevitubus* のプルニエ器を背側から観察したところ、房状部、柄状部ともに繊維状構造が見られた。この構造は、柄状部から連続している細い多数の繊維によって構成されている (Fig. 3. A)。この繊維は、先端がクチクラ壁に付着しており、不規則に束を構成しながら配列している (Fig. 3. B)。柄状部の先端はクチクラ壁に覆われているため、観察できなかった。また、背側表面からは、受精囊管がプルニエ器の前端部分から房状部内に貫入しているらしく観察されたが、腔内側からの走査像による観察では、受精囊管の開口部の位置がプルニエ器の房状部前端に接していることが確認された。この開口部は、直径約 3 μm の長円形をしており (Fig. 4. B)、また、開口部周辺の腔壁にはしわ状構造がみられる (Fig. 4. A)。

腔壁は、プルニエ器の柄状部の先端を頂点に、一部、腔内に突出している。ただし、J種ではこの突出はみられない。

腔内壁全体にわたって微小な櫛状の構造 (Fig. 4. C) が散在しているが、プルニエ器の裏側にあたる部分だけにはそれが存在しない (Fig. 4. A)。 *B. brevitubus* では、プルニエ器の周辺にや

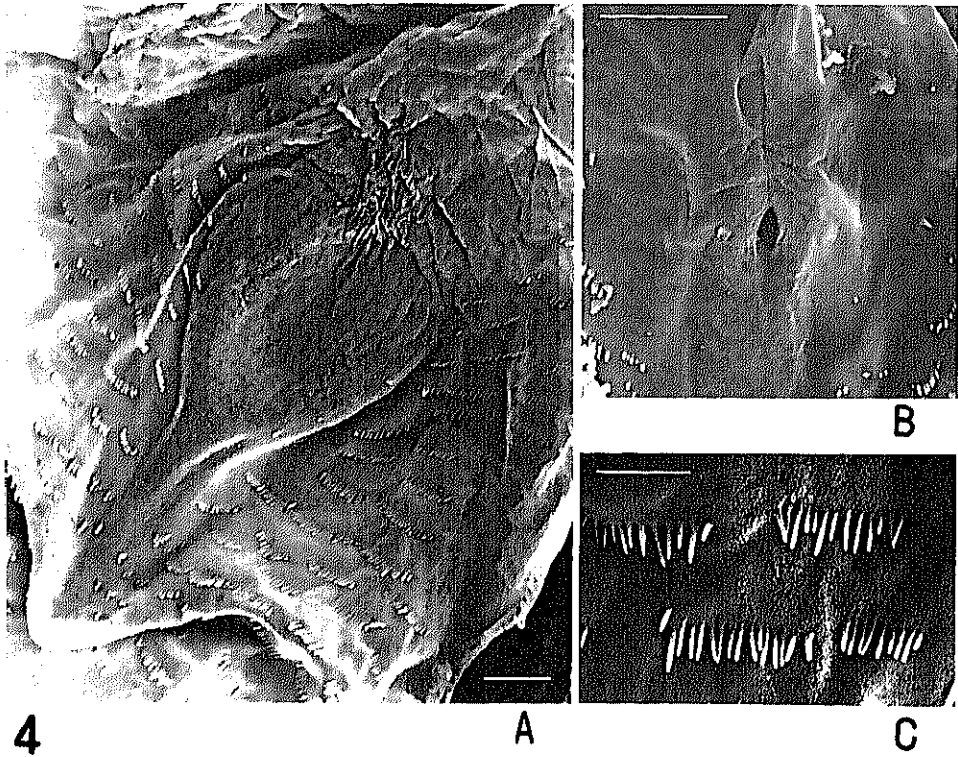


Fig. 4. Dorsal wall of vagina (backside of Bournier's apparatus) of *Bactrothrips brevitubus* (Scanning electron micrograms). Scale: 10 μ m. A. Dorsal wall of vagina showing distribution of comb-like scale series. B. Aperture of spermathecal duct. C. Comb-like scale series.

やくぼんだ部分があり、その部分にも櫛状構造は存在しない。この櫛状構造は、櫛の歯の先端が後方に向いた配列をしており、これも種によって、歯数や大きさに違いがみられる。

B. brevitubus では、歯数 23—24 本のもが多く、歯の先端の間隔が開いている。歯は通常 1 列に並ぶが、時に数本重なることもある。歯の密度は *B. honoris* や F 種に較べると最も高い。一方、*B. honoris* では歯数 13—20 本と、変異の幅がある。歯は *B. brevitubus* より少し長めで、歯の間隔はやや広い。J 種では、歯数 20—25 本で、歯は小さく先が鋭い。F 種では、歯数 28—32 個で、長い列を作って並ぶ。

4. プルニエ器の内部構造

プルニエ器は、既に述べたように、腔のクチクラ壁の背側に載った構造であるが、柄状部の後端は、褶曲したクチクラ壁に覆われた状態で腔内に陥入している。腔壁の細胞層は、クチクラ壁やプルニエ器の背面にあるが、この細胞層はクチクラ壁とともに褶曲することなく、全体を覆っている。このクチクラ壁の腔内へのはいり込み方は、*B. brevitubus* や F 種では深く *B. honoris* では浅い (Fig. 5)。

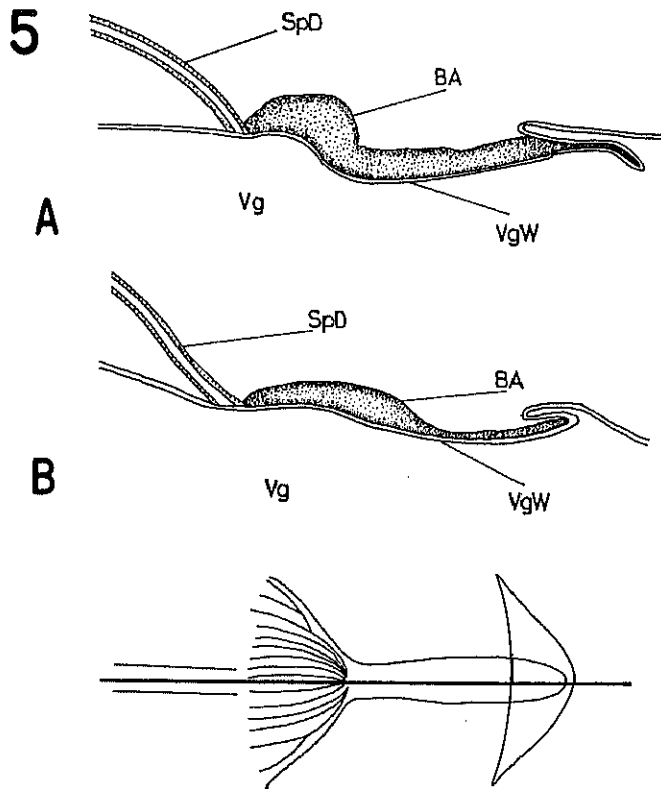


Fig. 5. Sagittal sections of Bournier's apparatus (diagrammatic).
 A. *Bactrothrips brevitubus*. B. *Bactrothrips honoris*.
 BA Bournier's apparatus SpD spermathecal duct Vg
 vagina VgW vaginal wall

ブルニエ器は、房状部、柄状部ともに、また表面も内部も染色性が同じであるため、全体が一様な組織で構成されている構造であると思われる。

房状部の中心部は、繊維がクチクラ壁に付着しており、柄状部では、繊維が束を成して並ぶ。クチクラ壁が袋状になっている部分では、ブルニエ器の柄状部の先端とそれを覆っているクチクラ壁はわずかに離れる。柄状部は、*B. brevitubus* では繊維の束が集まった形をとり、表面にわずかにクチクラ壁で覆われながら盛り上がり、それが袋状部では平らに並ぶ。しかし、*B. honoris* では、柄状部は単純に細い多数の繊維が1つのまとまりを作り、その表面はクチクラ壁の覆いをもたない (Fig. 6)。

ヘマトキシリン・エオシン染色では、ブルニエ器は腔のクチクラ壁よりわずかに濃く赤く染まるだけであるが、アザン染色を行ったところ、ブルニエ器は赤、クチクラ壁は青に染まった。このことから、ブルニエ器は腔の内壁とは異なり、クチクラで構成されたものではないことがわかる。

5. ブルニエ器とその周辺における F-アクチンの検出

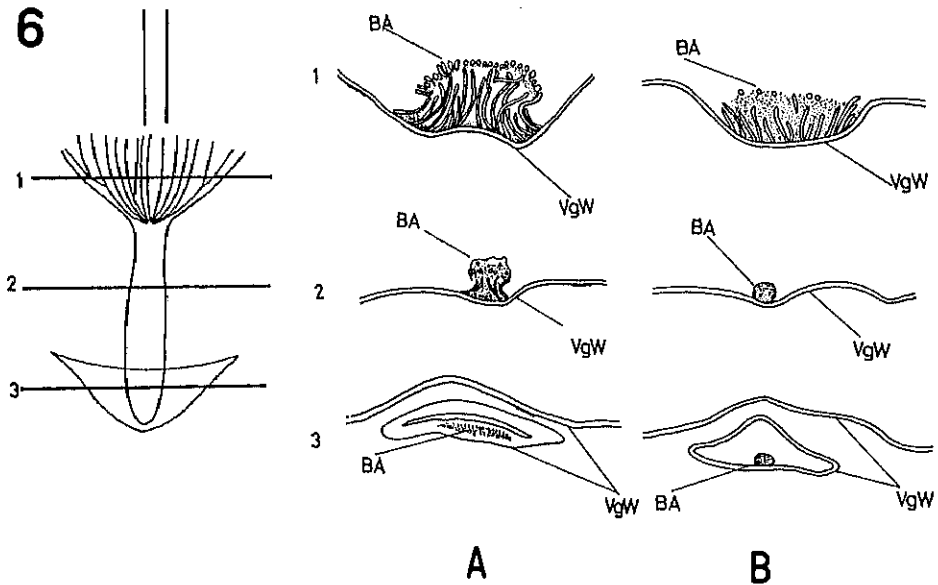


Fig. 6. Cross sections of Bournier's apparatus (diagrammatic). A. *Bactrothrips brevitubus*. B. *Bactrothrips honoris*.
BA Bournier's apparatus VgW vaginal wall

ブルニエ器及び周辺の組織組成を知るため、ブルニエ器の最も簡単なJ種を用いて、DAPI-ファロイジン染色を行った。この場合、ローダミン・ファロイジンでF-アクチンが、DAPIで核のDNAが特異的に染色される。この染色による蛍光顕微鏡観察では、ブルニエ器全体に、F-アクチンが分布しているものの、筋肉組織のように明瞭には染色されていない(Fig. 7. A, B)。また、ブルニエ器の周辺に大きな核が数個観察されたが、これは腔壁の細胞層のものと思われる(Fig. 7. C)。したがって、ブルニエ器自体には特別な核がみられないことから、この構造は細胞性のものではないと思われる。

6. 雄の外部生殖器官

Bactrothrips 属の雄の外部生殖器官は、腹部第9節に存在する。交尾器の表面はクチクラで覆われており、微小な突起がみられる。挿入器 aediagus の先端は2つに分かれ、射精管 ejaculatory duct の開口部は、その間にある。しかし、雄交尾器には雌のブルニエ器に対応する複雑な構造は見出せなかった。

考 察

本研究により、今まで不明確のまま残されていた、ブルニエ器とその周辺の構造を明らかにすることができた。

ブルニエ器は、腔のクチクラ壁の背側に載った繊維状構造で、房状部と柄状部から成っており、種による形態の違いは、この繊維状構造の配列の差によるものである。多くのものでは、柄状部の先端は褶曲したクチクラ壁に覆われ、袋状に腔内に陥入している。HAGA (1975) は、

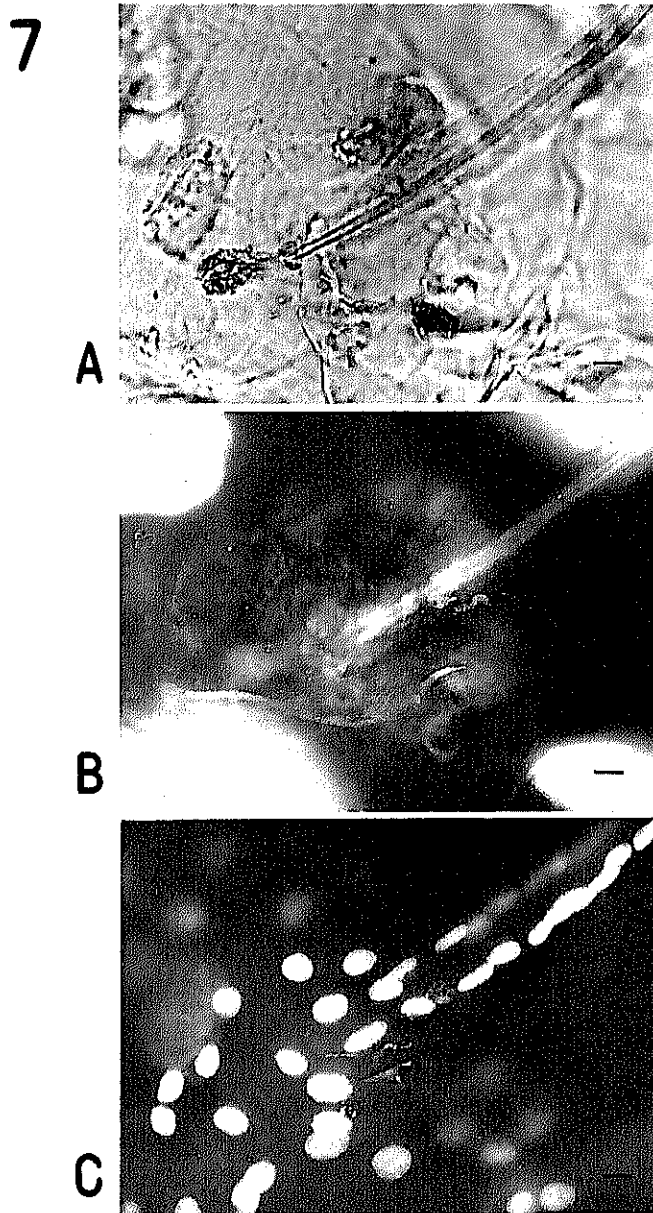


Fig. 7. Photo- and fluorescence micrograms of Bournier's apparatus of *Bactrothrips* sp. J. stained by DAPI-Phalloidin Staining. A. Photomicrogram. B. Fluorescence microgram (Rhodaminphalloidin staining) C. Fluorescence microgram (DAPI staining) Scale: 10 μ m.

この部分を袋状部とし、ブルニエ器の構造の一部としたが、繊維状構造のみをブルニエ器とする方が妥当と思われる。また、柄状部の腔内壁には小さな突起があるとされていたが、そのような構造は今回は確認されなかった。また、受精嚢管がブルニエ器の中を貫くように記載された BOURNIER (1962) の観察とは異なる結果が得られたことから、BOURNIER が扱った *Caudothrips buffai* についても再検討が必要かと思われる。

アザン染色による染色性の違いや、受精嚢管の開口部の位置から、ブルニエ器は腔とは独立の構造であることがわかった。このことから、この構造を HAGA (1975) が独立の構造として扱ったのは妥当と思われる。

ブルニエ器の機能については、従来、2つの側面が考えられていた。その1つは、この構造がオオアザミウマ亜科でのみ発達することに着眼するものである。この亜科では、しばしば卵を輸卵管内に滞留させたまま雌体内で胚子発生がすすむ、いわゆる卵胎生 ovoviviparity が観察され、また、卵胎生で産出された仔の性比がほぼ1:1であることが知られている (HAGA, 1983, 1985)。このことは、雌の内部生殖器系に何らかの受精機構が存在することを示唆し、これにブルニエ器が関与することも考えられる。しかし、今回の結果から、ブルニエ器が単なる繊維の構造物であり、そこに筋肉タンパクである F-アクチンの高密度な部分を持たず、またブルニエ器の内部にも精子の能動輸送に関与する構造が認められないことから、上記の側面では、むしろ否定的に考えなければならない。

他の側面は、ブルニエ器のパターン構造が顕著な種特異性を示すことに関連づけるもので、このことからまず考えられることは、雄の交尾器の構造との対応関係である。つまり、交尾時における両性外部生殖器の結合や精子の受精嚢への効率的注入にブルニエ器が関与する可能性である。これも、ブルニエ器の種による多様さに較べて雄交尾器は単純な挿入器で、しかも節片化した部分が少なく、ほとんど種によるちがいは認められないことと、ブルニエ器の複雑な構造が腔壁の背側に位置し、雄交尾器が腔内に挿入された場合において、直接それに触れる位置関係にはないことと合わせ考えて、交尾においてブルニエ器が何らかの機能を持つとは考え難い。しかし、一方で、例えば *B. brevitubus* と *B. honoris* は同所的 sympatric に生息するにもかかわらず、野外においてもまた飼育容器内でも両者の交尾は観察されないところから、雌側での前配偶隔離機構として、ブルニエ器が関与している可能性も否定できない。この点についても今回の観察では結論が得られなかった。

腔壁の櫛状構造については、最近、他のいくつかの昆虫群で同様の構造のあることが報告された (AUSTIN & BROWNING, 1981)。それによれば Coleoptera, Hymenoptera, Homoptera, Orthoptera などにも櫛状構造があり、それらは産卵管 ovipositor の内壁に存在し、産卵管内を卵が移動する際の追歯車 ratchet として機能するという。これらの走査電顕像は基本的に今回の観察と同じであり、オオアザミウマにおいても卵の一方向への輸送に関与しているものと考えられることができる。ただ、オオアザミウマ類は穿孔亜目のアザミウマと異なり、外部に産卵器を備えていないことから、クチクラ化した腔壁に産卵器内壁と同様の櫛歯状構造が発達して卵の送出に機能しているものと思われる。

なお、AUSTIN & BROWNING (1981) によればこの構造は、必ずしも櫛歯状になるとは限らず歯が幅広い鱗状を呈する場合もあるところから、後方鱗状構造列 series of posteriorly oriented scales と表現しているが、オオアザミウマでは櫛状構造 comb-like scale series と呼んでおきたい。外部に産卵器を備えている穿孔亜目の *Thrips physapus* では、その内壁に鋸歯

列は発達するものの、櫛状構造は産卵器内壁にも腔内壁にも認められていない(BODE, 1975)。また、アザミウマの生殖系の発達を調べたHEMING (1970)によれば、クダアザミウマ科の*Haplothrips verbasci*では、腔は発達せず、総輸卵管が伸長して産卵口に開き、その開口部の腹板内側の細胞質塊から浅い、短い槌状の産卵器が生じ、一方で、受精囊と受精囊管が発達して総輸卵管の背側に開口する。これらはすべて第1蛹から第3蛹までの期間に形成されるという。この*H. verbasci*でも、腔にあたる部分のクチクラ壁と付随する櫛状構造については記載されていないので、ブルニエ器はじめ腔、櫛状構造は、複雑に分化する受精囊管とともに、オオアザミウマ亜科にのみ発達する構造とも考えられ、その機能ばかりでなく系統的にも興味深いものがある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、多くの助言と激励をいただいた筑波大学菅平高原実験センター長安藤裕教授に心から感謝したい。材料の採集に協力していただいた岡山大学農業生物研究所の内山圭二氏、標本作成等に協力していただいた東京学芸大学の高森久樹博士、関西総合環境センターの岸本亨博士、筑波大学の畑中公氏、上宮英之氏にも深くお礼申し上げます。

なお、1985—1986年に筑波大学に滞在されていたヤゲロニヤン大学(ポーランド)のC. JURA教授から受けた批評と激励は本研究をまとめるにあたって多大の効果をもたらしたことを付記する。

引用文献

- AUSTIN, A. O. and T. O. BROWNING, 1981. A mechanism for movement of eggs along insect ovipositors. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 10 (2): 93-108.
- BODE, W., 1975. Der Ovipositor und die weiblichen Geschlechtwege der Thripiden (Thysanoptera, Terebrantia). *Z. Morph. Tiere* 81: 1-53.
- BOURNIER, A., 1962. L'appareil genital femelle de *Caudothrips buffai* Karny et sa pompe spermatique. *Bull. Soc. ent. Fr.* 67: 203-207.
- HAGA, K., 1975. Female reproductive system of megathripine species, *Bactrothrips brevitubus* (Thysanoptera, Insecta). *Bull. Sugadaira Biol. Lab. Tokyo Kyoiku Univ.* No. 6: 11-32.
- , 1984. Supplementary notes on the ovoviviparity of *Bactrothrips brevitubus* (Insecta: Thysanoptera). *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.* 1983: 21.
- , 1985. Oogenesis and embryogenesis of the idolothropine thrips, *Bactrothrips brevitubus* (Thysanoptera, Phlaeothripidae). In "Recent advances in insect embryology in Japan" (eds. Ando & Miya), *Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, Tsukuba, 45-106.
- HEMING, B. S., 1970. Postembryonic development of the female reproductive system in *Frankliniella fusca* (Thripidae), and *Haplothrips verbasci* (Phlaeothripidae) (Thysanoptera). *Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer.* 7 (2): 197-234.