

外部観察によるモンカゲロウ *Ephemera strigata* Eaton の胚子発生

安藤 裕・川名豊子
東京教育大学理学部動物学教室

Embryology of May Fly (*Ephemera strigata* Eaton)
as studied by external observation

By Hiroshi Ando and Toyoko Kawana

カゲロウの胚子発生に就いては現在までに, Burmeister (1848), Joly (1876), Heymons (1896 a, b), Murphy ('22) の研究がある。Burmeister は *Palingenia horaria* の, Joly は *P. virgo* の胚子発生をそれぞれ観察した。Heymons (a) は *Ephemera vulgata* L. (Ephemeridae) 及び *Caenis grisea* P. (Oaemidae) を使用し, 切片によつてそれらの胚子発生を研究し, その概要を述べ且つ両種の pre-revolution stage の胚子を図示 (Plate 1, Figures 10, 11) した。又 Murphy は *Baetis posticatus* Say (Baetidae) を使って口器の胚子発生を観察し, 4 stages にわたる卵を図示 (Pl. 1, Figs. 1~4) したが Figs. 3, 4 は極めて不完全なものであり, 此等の発生段階の胚子の形態を正しく示すものとは云えない。Needham 等は “Biology of May Flies” 中 ('35, p. 91, Fig. 6, 1~4) に彼女の此等の図を引用している。

前述の如く蜉蝣目は胚子発生学的見地よりみて, 昆虫の各目中で今日尙極めて未開拓の分野であり, 現在まで発生の全段階に就いて述べられたものを知らない。其故本邦産カゲロウを材料として, 其の発生概要及び発生段階図を示すことは意義あることと思う。著者等は此の小報文中で, 春季東京近郊で普通に見られるモンカゲロウ *Ephemera strigata* Eaton* の胚子発生を, 主に外部観察 (外部観察の補足のために切片による観察も行つた) によつて知り得た事実について簡単にのべる。尙切片による詳細な観察については将来改めて述べるつもりである。

本文に入るに先だち, 終始変らぬ御指導及び御鞭撻をいただいた東京教育大学理学部丘英通先生, 並びに貴重な文献をお貸し下さり, 且つ種々な御教示をいただいた国立予防衛生研究所昆虫部の朝比奈正二郎博士に厚く御礼申上げる。

材 料 と 方 法

材料としては主に *Ephemera strigata* Eaton (Ephemeridae) の卵を用い, 此の他 *Baetis* sp. (Baetidae) の卵も使用した。前者は 1954 年 5 月中旬静岡県三島及び, 東京都

* *Baetis* sp. も併せて使用したが小形であり且つ卵表に jelly の層があるため好適でなかつた。

高尾山で採集した雌を研究室で産卵させたものである。後者も *E. strigata* 同様三島で採集したものを用いた。*Baetis* の産卵法には Murphy ('22) が記した如く、雌が水中の石又は岩に産卵する種、*E. strigata* 同様水面を飛翔しつつ卵を水中へおとす種、及び卵塊を水中へ落すものがあつた。この観察では其等の内、石の表面に産卵されたものを用いた。

卵は水道水及び脱塩素水中で水温 $17^{\circ}\sim 19^{\circ}\text{C}$ に保ち、時間の経過にしたがい適宜約 15 卵ずつをとり観察及び固定した。*E. strigata* の一匹の雌から実験室内で得た卵数はおよそ 800 であつた。

外部観察には主に双眼顕微鏡を用いた。切片による観察の場合、固定には 60°C に熱したアルコール Bouin 氏液及び F. A. A. (フォルマリン・アルコール・冰酛酸混合液、5:15:1) を用い、いずれも 10 分から 15 分間その温度に保つた。後者による固定は良い結果が得られなかつたが前者では大体良好であつた。染色には硼砂カーミン及び Delafield 氏ヘマトキシリンとエオシンの重染法を用いた。硼砂カーミンの場合は卵殻の一部に微針であるをあけ total staining を行つた。切片製作には普通のバラフィン法を用い、いずれも厚さ 6μ の切片とした。描画はすべて Abbe 氏のカメラルシダを用いた。

観察と結果

1. 卵

産卵直後の *E. strigata* の卵は無色に近い透明な楕円体（長径 0.25 mm 、短径 0.15 mm *）であり平滑で弾力性ある卵殻（厚さ約 3μ ）につつまれている。*Baetis* では長径 0.15 mm 、短径 0.1 mm であり前者同様楕円体で、卵殻は淡黄色を呈し卵は粘性にとんだ jelly に包まれている種が多い。この時期には外部観察では卵の前後軸を知る手がかりはない。卵内には均一な卵黄粒が充满し、其の中央部に受精核が存在する (Pl. 24, Fig. 1)。他の目の昆虫卵に見られるが如き厚い periplasm は存在せず本種では細胞質は極めて少い。micropyle は観察し得なかつた。

2. 胚子発生

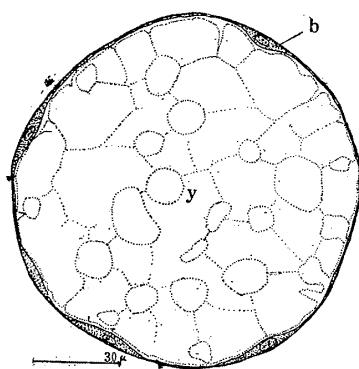
E. strigata の胚子発生を記述の都合上次の 7 stages に分けて述べ最後に第 1、第 2 令の幼虫の形態について述べる。

Stage 1. 卵割及び blastoderm の形成。

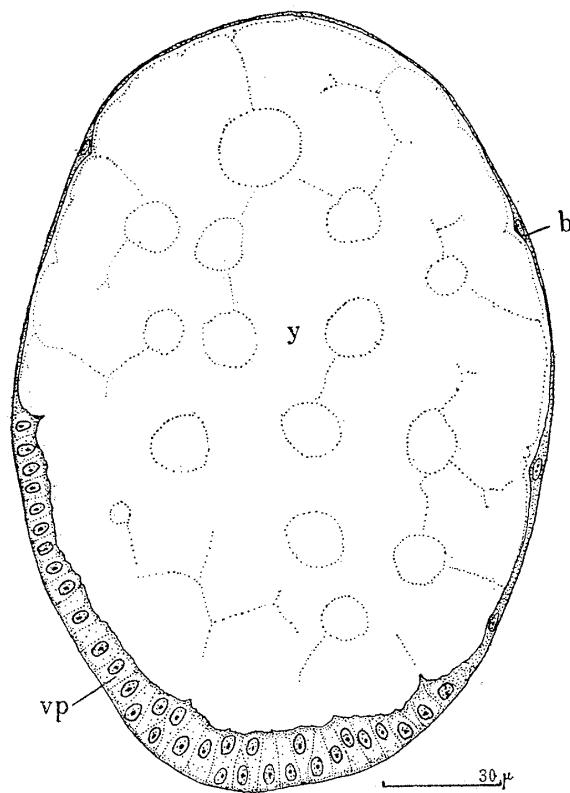
(産卵直後より約 20 時間, Pl. 24, Figs. 1-5)

受精及び極体放出は確め得なかつたが、受精核は分裂を続け産卵後 9 時間で 8 卵割細胞が、12 時間では 16 卵割細胞が算せられ、各第 3、第 4 分裂が終了したことを知り得る (Pl. 24, Figs. 3-4)。外部観察では第 4 分裂以降は卵割細胞を正確に算定することは不可能であつた。卵割細胞は時間の経過と共に卵黄の表面に到着するが、此の頃になると今迄平滑であつた卵黄の表面に多少の凹凸が出現する。然し産卵後約 20 時間に達すると、再び卵黄の表面の凹凸は目立たなくなり、卵黄の表面に blastoderm が完成する。此の stage の卵を切片で観察したが卵黄中には細胞は全く見られなかつた (Textfig. 1)。

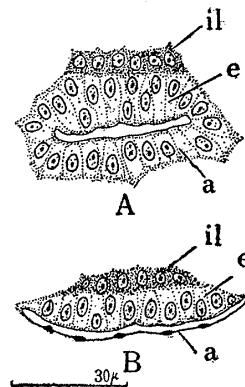
* *E. vulgata* の卵は 0.3 mm (Heymons '96, b), *Baetis posticatus* の卵は $0.152\text{ mm} \times 0.81\text{ mm}$ (Murphy '22) である。



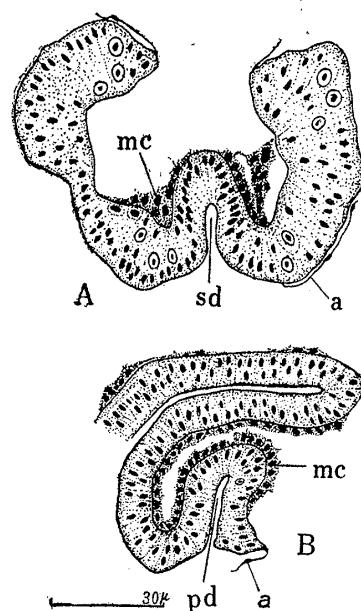
Textfig. 1. Cross section of the egg
20 hours after oviposition
(excluding the chorion).
b, blastoderm; y, yolk.



Textfig. 2. Longitudinal section of the egg
25 hours after oviposition
(excluding the chorion).
b, blastoderm; vp, ventral plate; y, yolk.



Textfig. 3. Cross section of the
germ-band (early anatrepsis).
a, amnion; e, ectoderm;
il, inner layer.



Textfig. 4. A, Cross section of
the cephalic lobe.
B, Longitudinal section of the
caudal end of germ-band
(middle anatrepsis).
a, amnion; mc, mesodermal
cells; pd, proctodaeum;
sd, stomodaeum.

Stage 2. Ventral plate の形成。

(約 20—約 28 時間, Pl. 24, Fig. 6)

Blastoderm の完成に続き卵の後極によつた半分に肥厚部が生じ、他の blastoderm の部分より明かに区別出来る。此が ventral plate で、ventral plate の形成によりこれ以後は卵の前後軸が明瞭となる。ventral plate は時間の経過と共に、卵の後極に向て収縮し且つ肥厚する。ventral plate が卵の後極に位置する点で他の目の昆虫と異なるが *B. posticatus* とは同様である (Murphy '22). Textfig. 2 に本 stage の卵の縦断面を示した。

Stage 3. Germ-band の陥入 (anatrepsis)

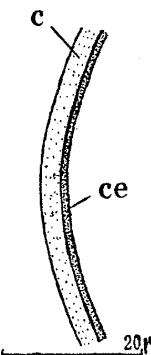
(約 28—約 90 時間, Pl. 24, Figs. 7-9, Pl. 25, Fig. 10)

産卵後約 28 時間で、ventral plate の背側によつた部分が卵黄中へ陥入を開始する (Pl. 24, Fig. 7). 卵表に残留した部分は protocephalon, 陥入部は protocorm である。陥入しはじめた germ-band の尾端は卵の前極に向て伸長し、やがて gnathal segments が現われる。此の時期の germ-band を切片で観察すると、inner layer が形成されつつあることを知り得る (Textfig. 3 A). 尾端は更に伸長し卵前端部の直下に達すると、germ band の腹側に屈曲し側面からみると germ-band は S 字型を呈する。此の頃には胸部体節も出現し卵黄の表面に残留した protocephalon は、明らかに cephalic lobe に分化する。屈曲した尾端はなおも germ-band の腹側にそいつつ頭部へ向ひ伸長し、触角、各体節の附属器並びに口陥、肛門陥の原基が生じる。今迄形態的に外胚葉部と識別し得なかつた羊膜は膜状に分化する (Textfig. 3, B). 産卵後約 80 時間即ち陥入開始後 52 時間にになると、頭部の附属器即ち触角、上唇、大顎、小顎、下唇並びに 3 対の胸脚及び尾が明瞭となり、胸脚は 2 節より成る。此の stage の germ-band を切片で観察すると、口陥及び肛門陥は中胚葉層に包まれ管状に伸長し明らかに分化している (Textfig. 4). ventral plate が陥入を始めると、今迄一様であつた卵黄に顯著な変化が現われる。即ちまずいくつかの溝が生じ、陥入の進行と共に卵黄は亀甲状のブロックに分れる。此の stage に前 stage まで見られなかつた卵黄細胞が出現する。anatrepsis の終りに近い頃卵殻の直下に褐色を帯びた cuticular envelope (厚さ約 1 μ) が漿膜より分泌される (Textfig. 5).

Stage 4. 胚の反転 (katatrepsis)

(約 90—約 93 時間, Pl. 25, Figs. 11-13)

産卵後 91 時間を経過した頃、胚の頭部の羊膜及び漿膜の接着部が破れ、胚は反転を開始する。同一卵に於ける反転過程を次に述べる。反転が開始されてより、2~3 分で小顎が卵黄中より出現する。頭部は卵殻に沿ひ卵の腹側を前極へ向て移動し、1 時間後には第 1 胸脚、それより 10 分おくれて、尾端が、続いて第 2 胸脚、第 3 胸脚が卵黄外に現われる。反転開始より約 2 時間で katatrepsis は完了する。其の結果胚子軸は卵の前後軸と一致するようになる。反転終了後は、卵黄は胚の背側に位置し、背面は羊膜



Textfig. 5. Chorion and cuticular envelope (shortly before katatrepsis).
c, chorion; ce, cuticular envelope.

により一時的な dorsal closure をされる。

Stage 5. Post-revolution stage, 前期.

(約 93—約 125 時間, Pl. 25, Figs. 14-16)

反転後 12 時間（産卵後 105 時間）を経過した胚では脚は伸長し 3 節となり末端節は前方に屈曲する。尾も長さを増す。此の stage では肛門陥を外部からも容易に観察出来る。この頸頭部の後縁に近く褐色色素が現われ複眼の原基が生じる。更に 10 時間（産卵後 115 時間）たつた胚では、触角の基部の近くに同様な褐色斑が現われる。これは単眼の原基である。此の stage に胚の体壁の生長による眞の dorsal closure が進行し、背側前方の embryonic envelope は肥厚する。此の stage 頃より胚の生長にともない卵は大きさを増すが、蜻蛉目に見られる程顕著ではない。

Stage 6. Post-revolution stage, 後期.

(約 125—約 156 時間, Pl. 25, Fig. 17)

Dorsal closure は完了し secondary dorsal organ が胸部背面に形成される (Textfig. 6).

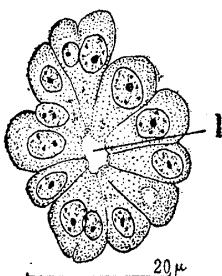
胸脚は既に分化した基部 3 節の外に更に跗節も分化をはじめる。胸、腹節も前 stage に比し顕著となり、腹部は伸長して先端が下唇に迄達し、尾は触角、大顎間の凹部に沿つて体軸と直角に曲がる。此の際の屈曲の方向（右か左か）は個体によつて異なる。肛門陥は伸長し第 7 腹節迄達する。

Stage 7. 胚の完成期と孵化.

(約 156—約 204 時間, Pl. 25, Figs. 18, 19)

産卵後 156 時間頃卵内で胚が前後に動きはじめる。胚の腹部が甚だしく伸長するため、今迄まつすぐであつた腹部の末端数節は、下唇の位置にて右又は左に屈曲する。此のため正中断面で胚を観察すると、頭部より腹部の前方数節までは縦断面が見られるが、尾端に近い腹節は横断面を呈する。これより稍々早く、頭部の後端より胸、腹部の背側に 2 条の細胞の索が生じ気管が形成される。胸脚は跗節が形成され 4 節となる。前 stage より中腸形成の経過が見られるが、本種に於ける中腸形成は無翅亜綱等で知られている、極めて原始的な様式を呈するようであるが、ここでは述べない。これより 2 日後即ち 204 時間頃より（8～9 日）胚は孵化を始める*。

Textfig. 6. Longitudinal section of the secondary dorsal organ (late post-revolution stage).
l, lumen.



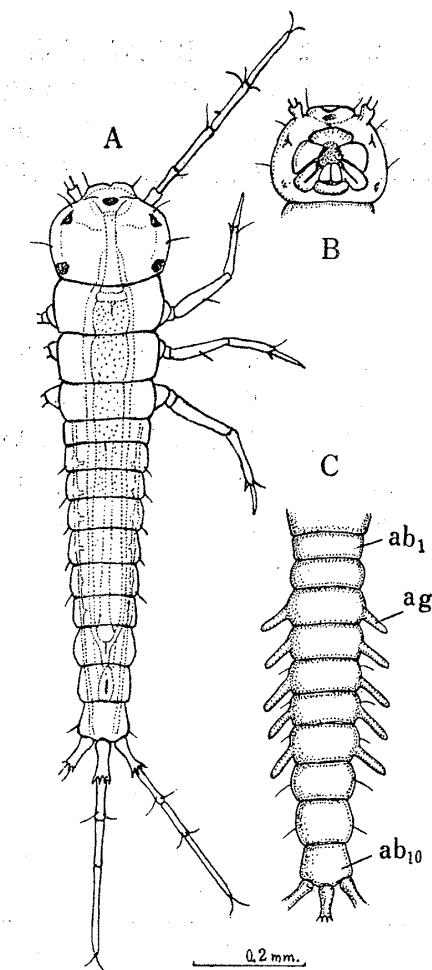
Textfig. 6. Longitudinal section of the secondary dorsal organ (late post-revolution stage).
l, lumen.

これより稍々早く、頭部の後端より胸、腹部の背側に 2 条の細胞の索が生じ気管が形成される。胸脚は跗節が形成され 4 節となる。前 stage より中腸形成の経過が見られるが、本種に於ける中腸形成は無翅亜綱等で知られている、極めて原始的な様式を呈するようであるが、ここでは述べない。これより 2 日後即ち 204 時間頃より（8～9 日）胚は孵化を始める*。

第 1 令幼虫 (Textfigs. 7, 8)

孵化後間もない幼虫 (Textfig. 7A) は全体白色で、内部器官は外部より透視し得る。体長は 0.97 mm (触角及び尾を含まぬ)。頭部は五角形に近い半円形を呈するが、側面より見ると扁平、周縁に 3 対の剛毛を有する。腹側中央に口器が存在する (Textfig. 7B)。背側には触角の基部に 1 対、其等の中央に 1 箇、頭部後縁角に 1 対、計 5 箇の黒褐色斑が見られる。此らの内前方の 3 箇は単眼で、後方の 2 箇は将来複眼に分化する。Stenonema inter-

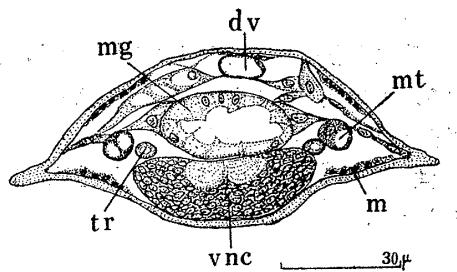
* *E. vulgata* は 20°～25°C で卵期は 10—11 日 (Heymons, 1896), *B. posticatus* は室温で 11 日、冷水中では 28 日 (Murphy '22) である。



Textfig. 7. A, 1st instar nymph.
B, The abdomen of 2nd
instar nymph.

ab₁, 1st abdominal segment; ab₁₀,
10th abdominal segment;
ag, abdominal gill.

しく、末端に3本の尾を生ずる。尾は各4節よりなり、末端節が最も長く、他はほぼ等長、第1節末端には鋸歯状の突起がある。第2節、第3節（中央の尾を除き）は各2本の剛毛を、末端節は触角同様先端に2本の剛毛を有する。本 stage の幼虫には gill は全く見られない。孵化直後の中腸は卵黄で充される。背部を縦走する2本の主気管は顕著に認められる。Textfig. 8 は1令幼虫の腹部の横断面である。中腸の両側に1対の顕著な Malpighian tubules が見られ、E. vulgata の若令幼虫に於ける Heymons (1896 a) の観察と同様である。Malpighian tubules は第8腹節に存在する中・後腸連接部より発し、中腸の側面に沿い体前方に向う。



Textfig. 8. Cross section through the abdomen of 1st instar nymph.
dv, dorsal vessel, m, muscle; mg,
mid-gut; mt, Malpighian
tubules; tr, trachea; vnc,
ventral nerve cord.

punctatum Say (Heptageniidae) の第1令幼虫にも全く同様の配列が見られ、複眼に発達するものは1箇の ommatidium より成る (Needham 等, '35) と云われる。触角は5節より成り、基部2節は他に比して特に短く、第3、第4節は等長、第5節が最も長い。第2節の末端外側、第3節の末端内側に各1本、第4節末端に3本、第5節先端部に2本の剛毛を有する。胸部はほぼ等大の3節より成り、各体節とも巾は長さより大であり、いずれも頭巾より稍々小である。3対の胸脚はほとんど同型、前、中胸脚の腿節には各1本、各胸脚の胫節には2本の剛毛を有す。跗節は1本の爪状。腹部は10節より成り胸部に比し遙かに長い。末端体節を除きいずれも長さより巾が大で、第2—6及び第10腹節は各体節の後縁角に1対の剛毛を生ず。第10腹節は前記の如く巾と長さはほぼ等

第2令幼虫

形態は1令幼虫に似るが次の点で異なる。触角は6節に、尾は5節にそれぞれ1節を増加する。本stageに於ける最も大きい変化は腹部の第3-7体節に各1対ずつのgillを生ずる点である*。各gillは桿状、各体節の側面に生ずる(Textfig. 7C)。体長は1.05 mm(触角及び尾を除き)。1令幼虫の形態は*S. inter punctatum*と似るが、2令幼虫の形態は全く異なる。

結 び

以上主に外部観察による*E. strigata*の胚子発生に就いて述べた。発生様式はinvaginated typeであり、最も蜻蛉目(*Calopteryx virgo*, Brandt 1869)による、*Epiophlebia superstes*, *Anex parthenope julius*等(未発表)に似るが、本種では腹部が極めて長いため蜻蛉目より一見複雑な外観を呈する。本種では1令幼虫に既に単眼が形成されるが、蜻蛉目では一般に見られない。本種の中腸形成は最も原始的な形式に従うようであるが、此の点は極めて重要であり、慎重に調査した後改めて述べたいと思う。

引用文獻

(* 直接見ることが出来なかつたもの)

- Brandt, A., 1869: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Heimpteren. Mém. l'Acad. Imp. d. Sci. d. St. Pétersburg, 7^e sér., Tome 13, 1-33.
- * Burmeister, H. C. C., 1838: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Ephemeren. D'Alton u. Burm. Zeitung Zool. 1, 109-112 (cited after Murphy).
- Heymons, R., 1896 a: Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeren. Anhang. z. d. Abhandl. d. Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin, 1-66.
- * Heymons, R., 1896 b: Ueber die Lebensweise und Entwicklung von *Ephemerella vulgata* L. Sitzungsber. Gesell. Naturf. Freunde, Berlin, 81-96 (cited after Johannsen and Butt).
- Johannsen, O. A. and F. H. Butt, 1941: Embryology of Insects and Myriapods. McGraw-Hill, New York, xi, 462 pp.
- * Joly, N., 1875: Etudes sur l'embryogénie des ephémères, notamment chez la *Palingenia virgo*. Mém. Ac. Joulouse Comp. Rend., 82: 1030-1034, and Ann. Mag. Nat. Hist. London (4), 17, 481-484 (cited after Murphy).
- Murphy, H. E., 1922: Notes on the biology of some of our North American species of may-flies. Bull. Lloyd Library, Entomol. Ser. No. 2, 3-39.
- Needham, J. G., J. R. Traver and Y. Hsu, 1935: The Biology of May Flies, Comstock, Ithaca, N. Y. xvi, 759 pp.

* *S. inter punctatum* では第5, 6腹節に1対ずつ生じ鞭毛状である。

Résumé

In this brief paper, outline of the embryonic development of *Ephemerella strigata* Eaton (Ephemeridae, Ephemeroptera), as studied by external observation supplemented with that of sections, is described.

A single egg is ovoid in shape and measures 0.25 mm. \times 0.15 mm. The eggs were kept at 17°-19°C. in our laboratory and hatching occurred 8-9 days after oviposition. The type of embryonic development of *E. strigata* is an invaginated one and much resembles that of Odonata. But the abdomen of the former is much longer than that of the latter, so that, in the later stages, the embryo of *E. strigata* shows complicated external features.

The blastoderm completion occurs about 20 hours, the ventral plate differentiation at the posterior pole of the egg about 23 hours, and invagination of the ventral plate into the yolk about 28 hours after oviposition.

In the stages of anatrepsis, i. e. about 28-90 hours after oviposition, the segmentation of the germ-band is completed, rudiments of the appendages of the head, the thorax and the abdomen are formed. The inner layer, stomodaeum, proctodaeum and cuticular envelop appear also in this stage. About 91 hours after oviposition, katatrepsis occurs and revolution of the embryo results in its reorientation in the egg with its head directed anteriorly. Dorsal closure is completed about 125 hours after oviposition, as a result of which the second dorsal organ becomes differentiated.

About 156 hours after oviposition, the embryo almost attains its final stage and begins to move in the egg.

The rudiments of compound eyes, ocelli, and tracheal trunks are clearly seen in this stage. The embryo hatches out about 204-216 hours after oviposition.

The newly hatched nymph measures 0.97 mm. in length, excluding antennae and tails. In the second instar nymph (280 hours after oviposition), the most important change has taken place in the abdomen, i. e. paired gills begin to appear on segments III-VII.

Explanation of Plates**Plate 24**

- Fig. 1. An egg, immediately after oviposition.
- Figs. 2-4. Cleavage.
- Fig. 5. Blastoderm formation.
- Fig. 6. Differentiation of the ventral plate.
- Fig. 7. Beginning of the invagination of the ventral plate.
- Figs. 8-9. Anatrepsis, segmentation of the germ-band and formation of the appendages.

Plate 25

- Fig. 10. Anatrepsis, shortly before katatrepsis.
- Figs. 11-13. Katatrepsis.
- Figs. 14-16. Post-revolution, provisional dorsal closure (Fig. 15, ventral view).
- Fig. 17. Post-revolution, definitive dorsal closure.
- Figs. 18-19. Full grown embryo (Fig. 19, dorsal view).

Abbreviations

| | |
|---------------------------------------|-------------------------------|
| a, amnion | mx ₁ , 1st maxilla |
| as, amnion and serosa | mx ₂ , 2nd maxilla |
| at, antenna | oc, ocellus |
| bc, blastoderm cell | pd, proctodaeum |
| ca, caudal appendage | s, serosa |
| cc, cleavage cell | so, secondary dorsal organ |
| ce, rudiment of compound eye | t, tail |
| cl, cephalic lobe | tr, trachea |
| l ₁ -l ₃ , legs | vp, ventral plate |
| lb, labrum | y, yolk |
| md, mandible | yc, yolk cell |

ベニクチブトカメムシの卵の発見

宮本正一

ベニクチブトカメムシ *Parastrachia japonensis* Scott に関する生態的な調査は昭和27年(1952)当時九大農学部昆虫学教室の学生であつた日浦勇君により久留米市高良山で多数の材料が採集された時から始まつたといえよう。その時の材料の一部は筆者により飼育に供されたがこれという成果は見られなかつた。昭和28年頃から中尾舜一君も調査に参加毎年野外調査と実験室内的観察が続けられて來たが、交尾産卵習性の片鱗さえつかむことができなかつた。幼虫の出現時期や若令幼虫の見られる頃の成虫の行動等から、産卵が地上の落葉間に行われる事が推定されるようになつたのは昨年のことである。しかし既にこのカメムシの大集団(毎年同一場所に現われていた)が絶滅しその後の調査が継続できるか否か疑わしい状態になつてゐる。本年6月筆者が久留米から福岡に移転するに先立つて高良山にいた別のある小集団の個体を飼育用に採集したが、偶然6月8—9日頃産卵する個体があるのを認めた。

卵は長い橢円形でカメムシ科のもののように卵蓋をもつてないことは非常に変つた点である。むしろナガカメムシかツチカメムシの卵に近い感じを与える。ベニクチブトカメムシは形態や習性の面でカメムシ科のものと異なる所があり、又変つた性質をもつたこの卵の発見は本種の分類上の位置を決定する一つの重要な鍵となろう。これ等の詳細は別の機会にゆづるが調査開始以来5年目にやつと卵が判明したので報告する。

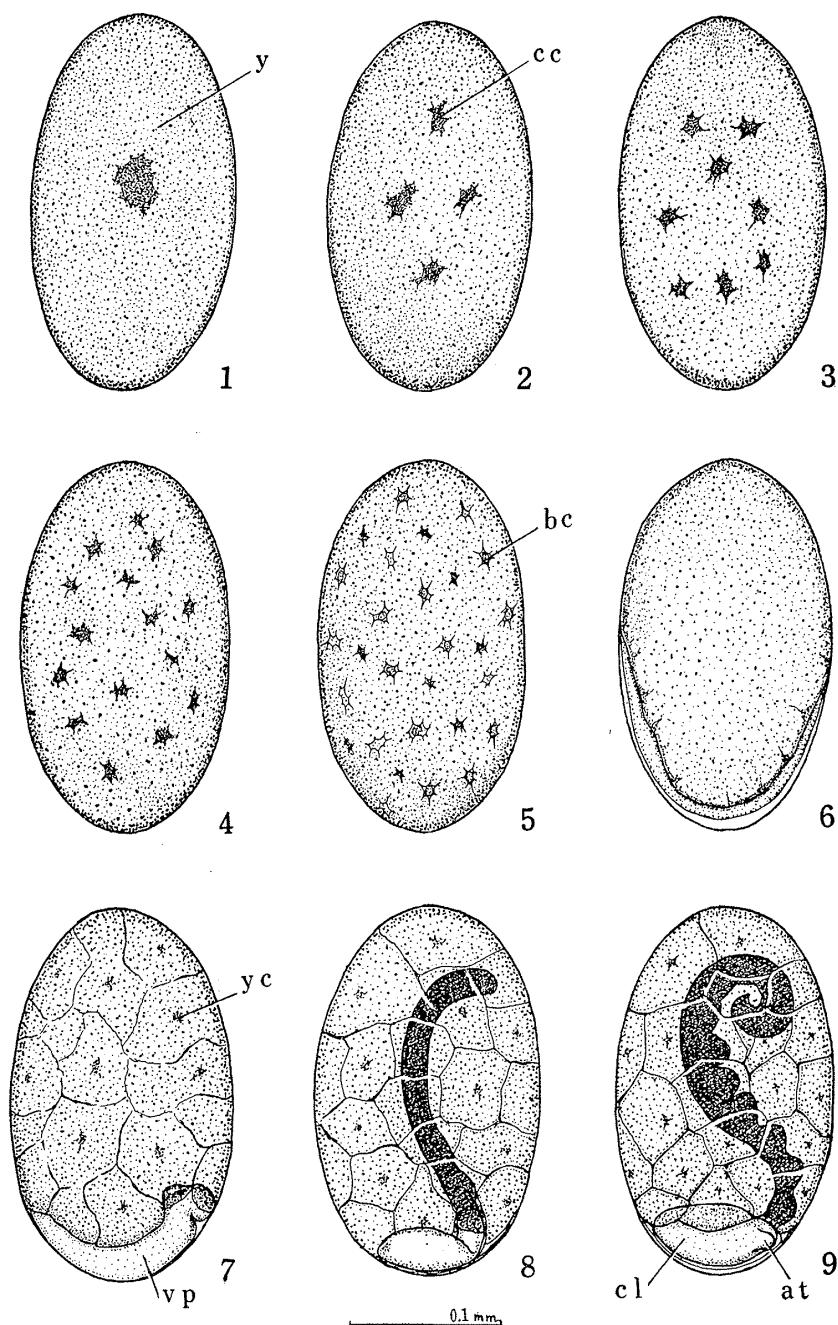
ヒゲナガカメムシ属 *Pachygrontha* 2種の食草

宮本正一

我国で一番普通なヒゲナガカメムシの2種即ち *P. antennata* と *P. similis* との間に食草のちがいが存在することを最近になって気付いた。即ち *antennata* の方は夏から秋にかけエノコログサの穂上に幼・成虫とも多数見られ、イヌビエや他の禾本科植物の穂にも屢々つくことが判つた。これに対して *similis* の方は禾本科にはつかず色々なスゲ *Carex* spp. の穂につくものようである。

KONTYÛ, vol. 24, no. 4, 1956

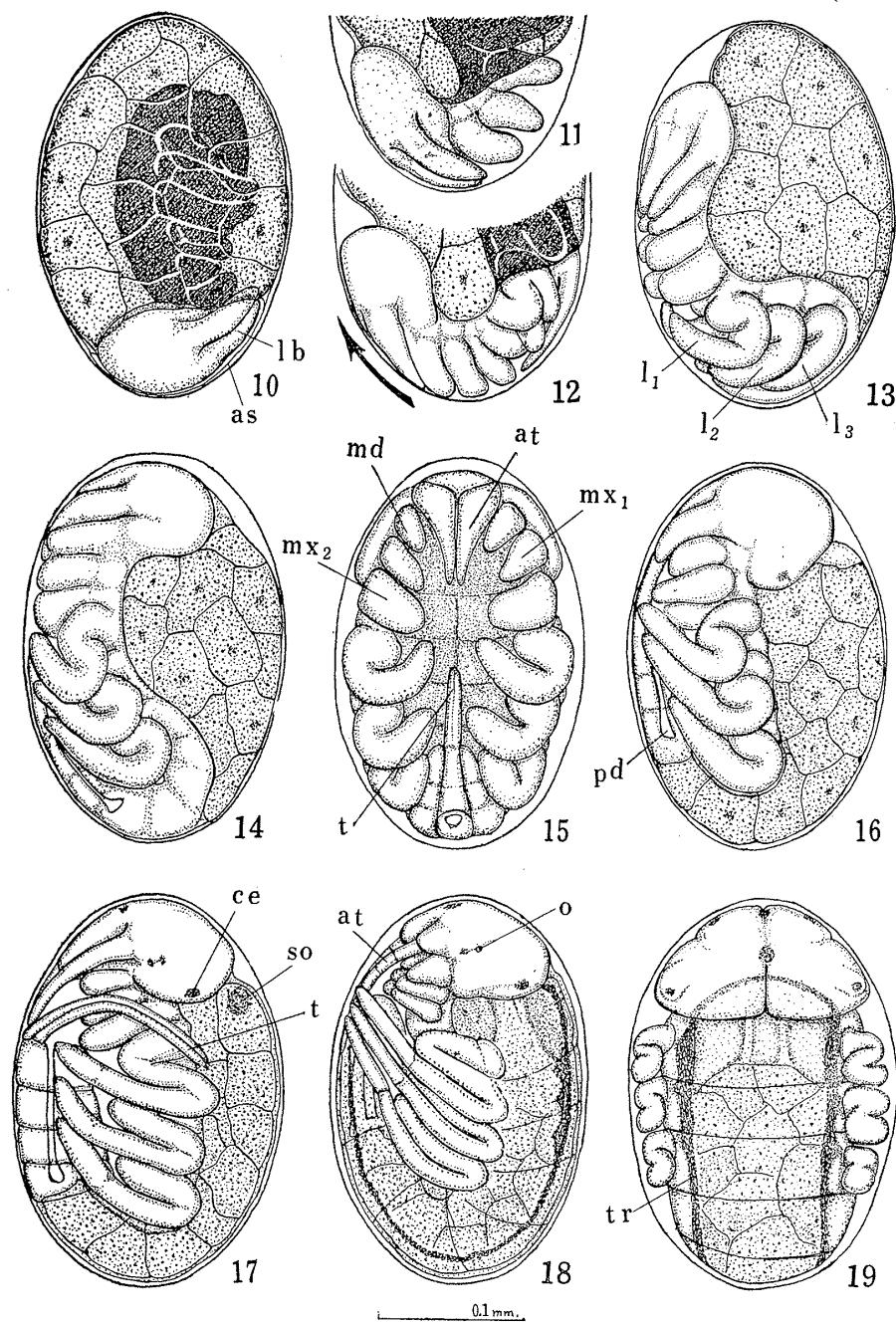
Plate 24



安藤・川名—モンカゲロウの胚子発生

KONTYÛ, vol. 24, no. 4, 1956

Plate 25



安藤・川名—モンカゲロウの胚子発生