

カゲロウ類の胚反転について (昆虫綱・カゲロウ目)

東城 幸治・町田 龍一郎

Koji TOJO and Ryuichiro MACHIDA: Katatrepsis of mayflies (Insecta: Ephemeroptera)*

Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Ibaraki 305–8572, Japan

多くの祖先形質を保有するカゲロウ類は、最も原始的な有翅昆虫類のグループの一つと考えられている。このようなことから、われわれは、昆虫類の系統進化・進化にともなうグラウンドプランの変遷を考察する目的で、その比較発生学的研究を行ない、モンカゲロウ上科 Ephemeroidea モンカゲロウ科 Ephemeridae フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* McLachlan を中心に、胚発生の詳細を記載してきた (東城・町田, 1996, 1998; Tojo and Machida, 1997 a, b, 1998 a, b; Tojo, 1999)。そして、カゲロウ類の胚運動は、胚の原基が尾端部から卵黄中を陥入しながら成長し (anatrepsis)、ある時期に羊漿膜褶が解消され、胚が再出、つまり胚反転 (katatrepsis) を行ない、この際、胚の前後軸が 180° 入れかわる方向転換をとともなうものであることが確認された (Tojo and Machida, 1997 a, b)。このようなダイナミックな胚の方向転換 (以後、「転向」) をともなう胚反転は、トンボ類 (Ando, 1962)、カワゲラ類 (Khoo, 1968; Kishimoto and Ando, 1985) や直翅類 (Roonwal, 1936; Pétavy, 1985) など、原始的な有翅昆虫類に広く観察されるものである。このため、このような胚の転向は、これらのグループの胚反転の重要な特徴と考えられてきた。

しかしながら、今回、すべての上科 (6 上科; cf. Peter and Campbell, 1991) にわたるカゲロウ類をサーヴェーし、すでに胚運動が報告されている数種を含めて、10 科 17 属 27 種 (Table 1) のカゲロウ類の胚運動の比較検討を行なったところ、ほとんどの種および例で、胚の転向をとともなう胚運動を確認したが、ヒメシロカゲロウ上科 Caenoidea ヒメシロカゲロウ科 Caenidae に属すミットゲヒメカゲロウ *Brachycercus japonicus* Gose と、モンカゲロウ上科のカワカゲロウ科 Potamanthidae に属すキイロカワカゲロウ *Potamanthus formosus* Eaton の一例で、胚の転向をとともなわない胚反転を観察した。このことについて報告し、昆虫類の胚運動に関し、若干の考察を行なう。

結果および考察

先行研究ならびに本研究で観察された 10 科 17 属 27 種のカゲロウ類 (Table 1) のうち、9 科 16 属 26 種のカゲロウ類の胚反転は、多くの原始的な有翅昆虫類で認められるような胚の転向をとともなうものであった (Fig. 1 と Fig. 2 は、それぞれ、フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*、そして同じくモンカゲロウ上科のシロイロカゲロウ科 Polymitarcyidae に属すアカツキシロカゲロウ *Ephoron eophilum* Ishiwata の胚反転を示す)。

しかしながら、ミットゲヒメカゲロウ *Brachycercus japonicus* の胚反転は、上記のようなダイナミックな胚の転向をとともなわないものであることが明らかとなった (Figs. 3, 4)。胚の転向は、カゲロウ類をはじめ原始的な有翅昆虫類の胚発生に共通する最もダイナミックなイベントであるだけに、それを欠く本種の胚運動は特異なものと感じられるが、羊漿膜褶の形成、これにリンクした胚の卵黄中への陥入 (anatrepsis)、漿膜クチュラの分泌、その後の羊漿膜褶の解消とその結果引き起こされる胚の卵表への再出 (katatrepsis)、漿膜の集合による二次背器の形成といった胚陥入から胚反転までの一連の胚運動過程の主要点においては、他のカゲロウ類、さらには他の原始的な有翅昆虫類のそれと、何ら相違のないものであった (cf. Fig. 4)。

また、1 例のみではあるが、キイロカワカゲロウ *Potamanthus formosus* において、羊漿膜褶の解消にとともない胚は転向を開始するものの、途中から後戻りをし、結果的に胚の転向の起こらない胚反転が観察された (Fig. 5)。この場合においても、基本的な胚陥入から胚反転までの主要点は、他のカゲロウ類におけるものと相違ない

* Abstract of paper read at the 36th Annual Meeting of Arthropodan Embryological Society of Japan, June 2–3, 2000 (Ome, Tokyo).

Table 1 Mayflies for which the blastokinesis has been examined.

Suborder	Superfamily	Family	Species			
Schistonota	Baetioidea	Siphonuridae	<i>Ameletus costalis</i> Matsumura <i>Ameletus montanus</i> Imanishi <i>Siphonurus binotatus</i> Eaton			
		Baetidae	<i>Baetiella japonica</i> (Imanishi) <i>Baetis rhodani</i> (Pictét) ¹ <i>Baetis</i> 2 spp. * <i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus)			
		Heptagenioidea	Isonychidae Heptageniidae	<i>Isonychia japonica</i> Ulmer <i>Epeorus ikanonis</i> Takahashi <i>Epeorus latifolium</i> Uéno <i>Epeorus uenoi</i> Matsumura		
	Leptophlebioidea	Leptophlebiidae	<i>Paraleptophlebia chocorata</i> Imanishi			
	Ephemeroidea	Potamanthidae	** <i>Potamanthus formosus</i> Eaton			
		Ephemeridae	<i>Ephemera danica</i> Müller ² <i>Ephemera japonica</i> McLachlan <i>Ephemera orientalis</i> McLachlan <i>Ephemera strigata</i> Eaton ³			
			Polymitarcyidae	<i>Ephoron eophilum</i> Ishiwata <i>Ephoron shigae</i> (Takahashi) <i>Tortopus incertus</i> (Traver) ⁴		
			Pannota	Ephemerelloidea	Ephemerellidae	<i>Cincticostella nigra</i> Uéno <i>Drunella basalis</i> Imanishi <i>Drunella trispina</i> Uéno <i>Ephemerella maxima</i> Allen <i>Uracanthella rufa</i> (Imanishi)
					Caenoidea	Caenidae

The species with numerals 1-4 were examined by Bohle (1968)¹, Heymons (1896)², Ando and Kawana (1956)³ and Tsui and Peters (1974)⁴, and the other species by ourselves (Tojo and Machida, 1997a, b; Tojo, 1999; Tojo and Machida, herein).

* Ovoviviparous species.

** In most of ephemeropteran species examined, the blastokinesis results in reverse of embryo's antero-posterior axis, as observed in the other primitive pterygotes. However, in *Brachycercus japonicus*, embryos undergo the blastokinesis without change of direction, and in one of *Potamanthus formosus* eggs examined, the blastokinesis was observed to be unaccompanied by change of embryo's direction.

ものであった。

今回の観察結果は、われわれを、胚反転にともなう胚の転向は、昆虫類の胚運動においては本質的なものではなく、例えば、漿膜の収縮に起因する受動的なものに過ぎないのではないかと、などとの考えに導くのである。胚陥入から胚反転に至るまでの一連の胚運動は、胚の転向の有無にかかわらず、両タイプに共通する局面、つまり、羊漿膜褶を形成し、漿膜クチクラを分泌するところに一義的な意義があり、ダイナミックな胚の転向は、この胚反転に付随して起こる二義的なものではなからうか。

このような考察は、羊漿膜褶の形成・解消、つまり胚運動が、昆虫類の系統進化において、胚-胚膜の機能分化の変遷に深く関連して獲得されたと考える Tojo and Machida (1997a), Machida and Ando (1998) のスキーム、すなわち、「原始的な昆虫類、さらには昆虫類と姉妹関係にあるとされる多足類においては、胚・胚膜ともにクチクラの分泌能力を有したものが、イシノミ類の中間的な段階を経て、シミ類-有翅昆虫類に至る過程で、胚はクチクラ分泌能力を失った。そして、この機能を胚膜(漿膜)が担うこととなる。つまり、シミ-有翅昆虫類でのクチクラの分泌には、羊漿膜褶の形成が不可欠なものとなり、結果、胚は一時的に卵黄中に陥入することになり (anatrepsis)、クチクラの分泌後、羊漿膜褶が解消、胚は再び表出する (katatrepsis)」との考えを支持するものである。

また、胚反転にともなう胚の転向は、卵のサイズや卵形が深く関わるものと考えられ、ミツトゲヒメカゲロウにおいては、その極めて小さな卵サイズ、そして前後軸方向に細長い卵形が原因となり、胚の転向が起こりえずして漿膜が収縮するものと考えられる。そして、収縮した漿膜の集合で形成される二次背器は、胚の転向をとも

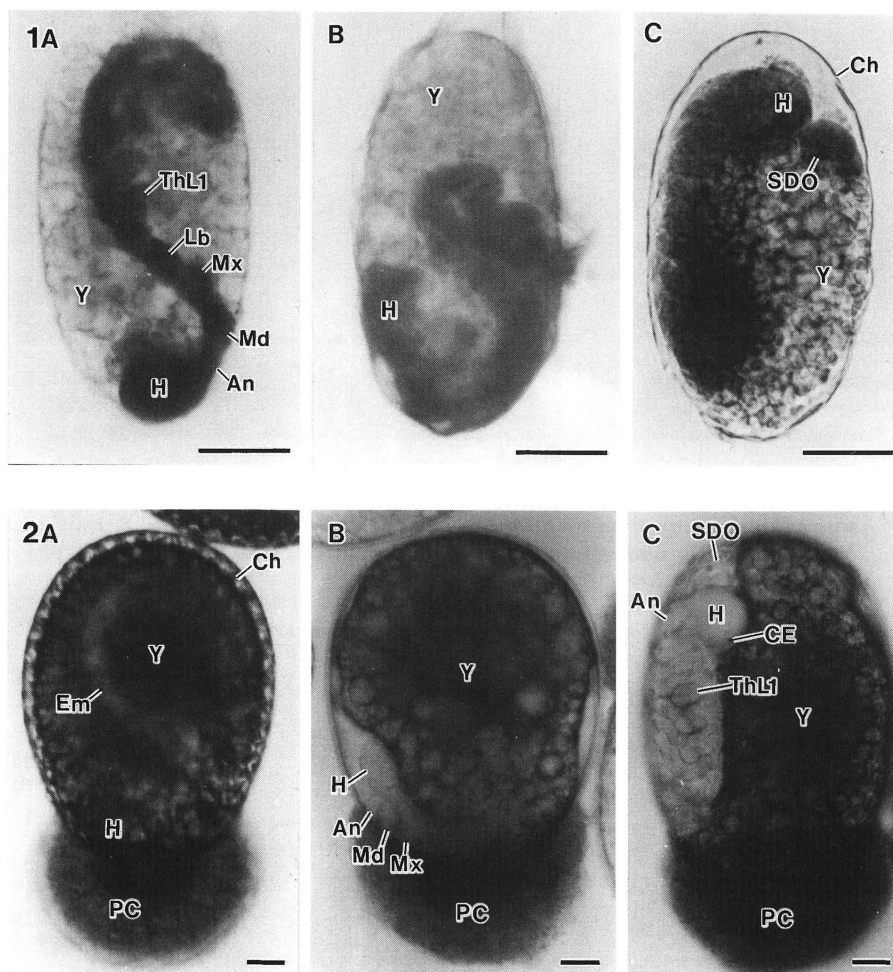


Fig. 1 *Ephemera japonica*. Photographs of eggs, of which embryos were stained with thionin, illustrating the blastokinesis (katatrepsis). Lateral views of the eggs (anterior to the top, ventral to the left). The blastokinesis (katatrepsis) is accompanied by reverse of embryo's antero-posterior axis. A. Just before katatrepsis. B. Katatrepsis. C. Just after katatrepsis.

Fig. 2 *Ephoron eophilum*. Photographs of a living egg, illustrating the blastokinesis (katatrepsis). Lateral views of the egg (anterior to the top, ventral to the left). The blastokinesis (katatrepsis) is accompanied by reverse of embryo's antero-posterior axis. A. Just before katatrepsis. B. Katatrepsis. C. Just after katatrepsis.

An: antenna, CE: compound eye, Ch: chorion, Em: embryo, H: head, Lb: labium, Md: mandible, Mx: maxilla, PC: polar cap, SDO: secondary dorsal organ, ThL1: proleg, Y: yolk. Scales=50 μ m.

なう原始的有翅昆虫類では、その頭部が漿膜を押し縮めるようにして転向するため、頭部のすぐ後方（背方）に形成されることになるが（Figs. 1, 2）、胚の転向をともしないミットゲヒメカゲロウにおいては、その形態、形成位置は一定しない（Fig. 4B vs. 4C）。二次背器は、漿膜クチュラの分泌を終えた漿膜の集中により形成される漿膜の退化構造にすぎず、胚発生上、積極的な意味をもつ構造ではないのであろう。

本研究の一部は、藤原ナチュラルヒストリー振興財団学術研究（平成 10-11 年度）の補助を受けた。

引用文献

Ando, H. (1962) *The Comparative Embryology of Odonata with Special Reference to a Relic Dragonfly, Epiophlebia superstes Selys.*

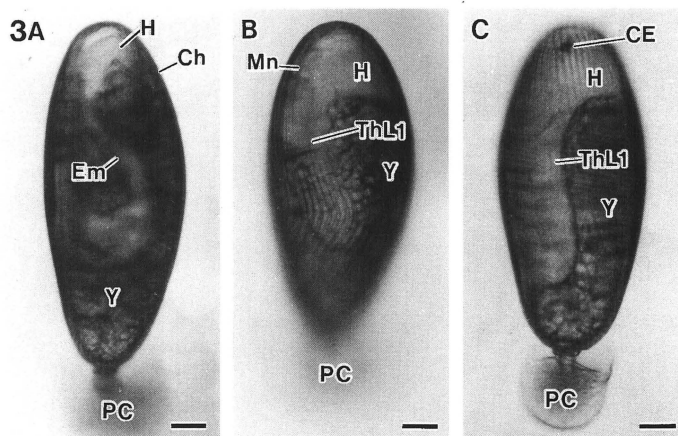


Fig. 3 *Brachycercus japonicus*. Photographs of a living egg, illustrating the blastokinesis (katatrepsis). Lateral views of the egg (anterior to the top, ventral to the left). The blastokinesis (katatrepsis) is not accompanied by reverse of embryo's antero-posterior axis. A. Just before katatrepsis. B. Katatrepsis. C. After katatrepsis. CE: compound eye, Ch: chorion, Em: embryo, H: head, Mn: mandible, PC: polar cap, ThL1: proleg, Y: yolk. Scales=20 μm .

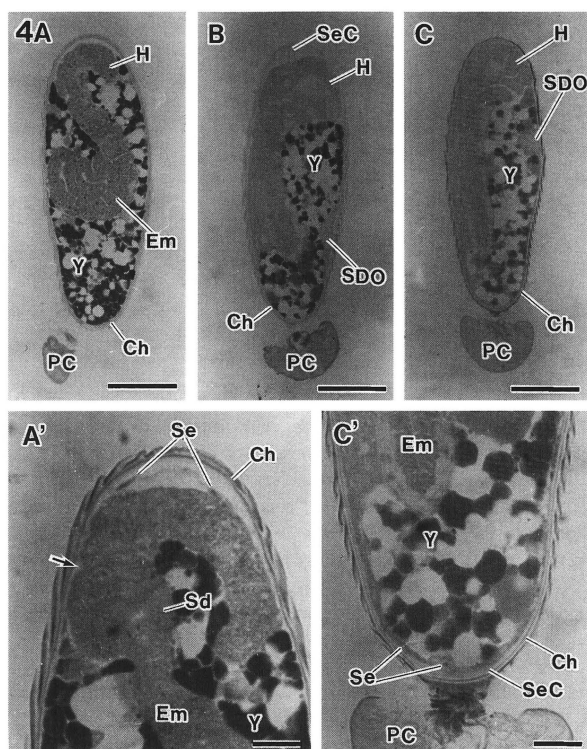


Fig. 4 *Brachycercus japonicus*. Sagittal sections (2 μm thick) of eggs in different stages. A. An egg at the completion of anatrepsis. A'. Anterior region of the egg in the section 2 μm apart from A. The amnioserosal folds fuse with each other beneath the embryo at the level of labrum (arrow). B, C. Eggs in which the katatrepsis has just finished. The antero-posterior axis of embryos has not changed. Note that the definitive position of secondary dorsal organ is unfixed (B vs. C). C'. Posterior region of the same egg as show in C (the section 4 μm apart from C). The serosal cuticle is observed to have been secreted. Ch: chorion, Em: embryo, H: head, PC: polar cap, Sd: stomodaeum, SDO: secondary dorsal organ, Se: serosa, SeC: serosal cuticle, Y: yolk. Scales=A, B, C, 50 μm ; A', C', 10 μm .

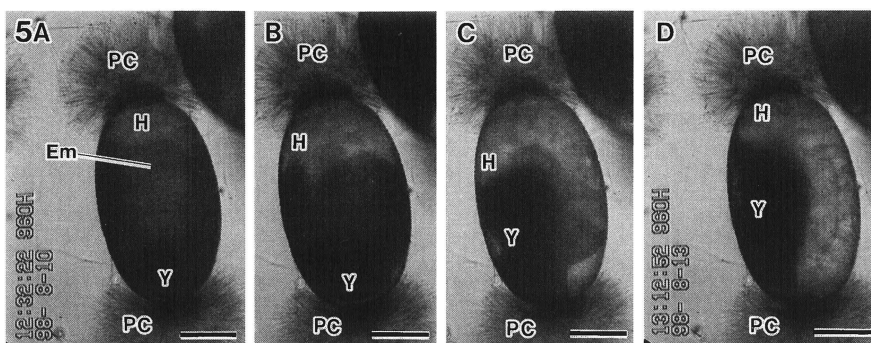


Fig. 5 *Potamanthus formosus*. Four frames of a time-lapse VTR of a living egg, illustrating the blastokinesis (katatrepsis). Lateral views of the egg (anterior to the top, ventral to the right): the embryo rotated about 90° around egg's antero-posterior axis in the course of katatrepsis. In this egg, exceptionally the reverse of embryo's antero-posterior axis was not involved in the blastokinesis (katatrepsis). A. Just before katatrepsis. B, C. Katatrepsis. D. Just after katatrepsis. Em: embryo, H: head, PC: polar cap, Y: yolk. Scales=50 μm .

The Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.

- 安藤 裕・川名豊子 (1956) 昆虫, **24**, 224-232.
 Bohle, H.W. (1969) *Zool. Jb. Anat.*, **86**, 493-575.
 Heymons, R. (1896) *Anhang Abhandl. Kgl. Akad. Wiss., Berlin*, **1896**, 1-66.
 Khoo, S.G. (1968) *Proc. R. Entomol. Soc. Lond.*, **43**, 49-56.
 Kishimoto, T. and H. Ando (1985) *J. Morphol.*, **183**, 311-326.
 Machida, R. and H. Ando (1998) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **33**, 1-13.
 Pétavy, G. (1985) *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, **4**, 1-22.
 Peter, W.L. and I.C. Campbell (1991) In CSIRO (ed.), *The Insects of Australia, Vol. 1, 2nd ed.*, pp. 279-293. Melbourne University Press, Carlton.
 Roonwal, M.L. (1936) *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B*, **226**, 391-421.
 Tojo, K. (1999) *The Embryology of the Mayfly Ephemera japonica McLachlan (Insecta: Ephemeroptera, Ephemeridae)*. Doctoral thesis, Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba.
 東城幸治・町田龍一郎 (1996) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **31**, 29-32.
 Tojo, K. and R. Machida (1997a) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **32**, 25-28.
 Tojo, K. and R. Machida (1997b) *J. Morphol.*, **234**, 97-107.
 Tojo, K. and R. Machida (1998a) *J. Morphol.*, **238**, 327-335.
 Tojo, K. and R. Machida (1998b) *Entomol. Sci.*, **1**, 573-579.
 東城幸治・町田龍一郎 (1998) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **33**, 31-33.
 Tsui, P.T.P. and W.L. Peters (1974) *Florida Entomol.*, **54**, 349-356.