

シロハラコカゲロウ *Baetis thermicus* Uéno の  
卵巣構造の発達と卵形成過程（昆虫綱：カゲロウ目）  
—フタバカゲロウ *Cloeon dipterum* (Linnaeus) との比較—

影山 昌幹・塘 忠顕

Masami KAGEYAMA and Tadaaki TSUTSUMI: Notes on the Postembryonic Development of Ovaries and Oogenesis in an Oviparous Mayfly, *Baetis thermicus* Uéno, Compared with That in an Ovoviviparous Mayfly *Cloeon dipterum* (Linnaeus) (Insecta: Ephemeroptera)\*

Biological Laboratory, Faculty of Education, Fukushima University, Fukushima, Fukushima 960–1296, Japan  
E-mail: tsutsumi@educ.fukushima-u.ac.jp (TT)

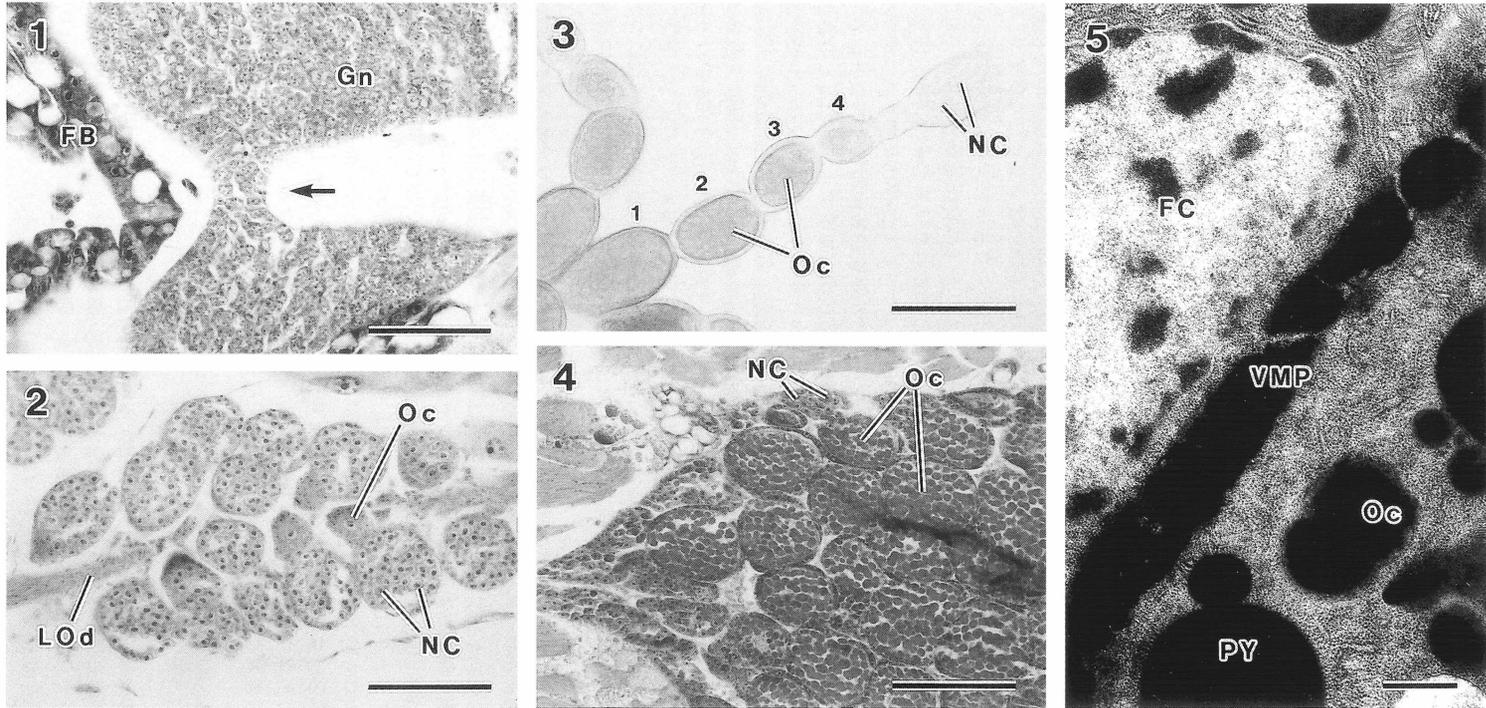
カゲロウ類の卵巣構造には、ほとんどすべての昆虫でみられる左右 1 対の卵巣が共輸卵管でつながるタイプ以外に、共輸卵管が存在せず、左右の側輸卵管がそれぞれ別々の産卵口に直接開口するタイプがあるとの報告がある (Soldán, 1979; Landa *et al.*, 1980)。また、コカゲロウ科の数種のカゲロウ類の生殖巣は、左右の生殖輸管が短い橋様構造によってつながるため、生殖巣全体がアルファベットの H 型を呈する特異な構造であることが知られている (Saftoiu, 1995; 高橋, 2000, 2002; 高橋・塘, 2001; Takahashi and Tsutsumi, 2002)。一方、カゲロウ類の卵巣型は端栄養室型であることが知られているが (Gottanka and Büning, 1993; 大森, 2001)、カゲロウ類に近縁な分類群からは無栄養室型卵巣が知られているのみで、カゲロウ類の端栄養室型卵巣がどのように進化してきたのかについては不明な点が多い (cf. Büning, 1996)。このようにカゲロウ類の卵巣構造や卵形成過程については、他の昆虫とは異なる点やまだ明らかにされていない点が多く、より多くの種に関する詳細な記載・検討が必要である。

カゲロウ類の中でもコカゲロウ科は、カゲロウ類の原型的な形態をとどめた分類群の一つであると考えられており (小林, 1989)、コカゲロウ科のカゲロウ類の卵巣構造や卵形成過程を明らかにすることは、カゲロウ類の卵巣構造や卵形成過程の系統進化およびカゲロウ類の科レベルの系統進化を考える上で重要である。これまでにコカゲロウ科のカゲロウ類の卵巣構造や卵形成過程に関しては、フタバカゲロウ *Cloeon dipterum* (Linnaeus) で詳しく研究されてきたが (生亀, 1999; Ikigame *et al.*, 2000; 高橋, 2000, 2002; 大森, 2001; 高橋・塘, 2001; Takahashi and Tsutsumi, 2002)、フタバカゲロウは卵胎生種であり、卵黄の成分として好エオシン性のタンパク質性卵黄を欠くなど、カゲロウ類の中でも特異な特徴が多い。したがって、フタバカゲロウで明らかにされてきた卵巣構造や卵形成過程に関する特徴を、コカゲロウ科全体に共通する特徴と一般化して考えることはできないと思われる。そこで本研究では、コカゲロウ科に属する卵生種であるシロハラコカゲロウ *Baetis thermicus* Uéno を材料として、その卵巣構造の発達過程および卵形成過程を観察・記載し、フタバカゲロウのそれらと比較・検討したので、その結果を報告する。

#### 結果および考察

シロハラコカゲロウの卵巣は、体軸に沿って腹部中央に位置する消化管の背側に位置し、その周りは脂肪体が存在する。シロハラコカゲロウの卵巣には、フタバカゲロウなどと同様に、腹部第 2–3 節の位置で側輸卵管どうしをつなぐ短い橋様構造が認められた (Fig. 1)。この橋様構造の部分には、卵巣か精巣かの区別がつかない時期の生殖巣では少数の体細胞と多数の生殖細胞が含まれていたが (Fig. 1)、区別がつくようになった時期には体細

\* Abstract of paper read at the 39th Annual Meeting of Arthropodan Embryological Society of Japan, May 30–31, 2003 (Itako, Ibaraki).



- Fig. 1 Horizontal section of gonad of *Baetis thermicus* larva with body length of 3.5 mm (H-E staining). Morphological differences between female and male gonads are not observed in this stage. An intergonadal short bridge-like structure (arrow) is filled with many germ cells and a few somatic cells. FB: fat body, Gn: gonad. Scale = 50  $\mu$ m.
- Fig. 2 Sagittal section of the ovary of *Baetis thermicus* larva with body length of 5.5 mm (H-E staining). Note that the oogonia have differentiated into nurse cells (NC) and oocyte (Oc). LOd: lateral oviduct. Scale = 50  $\mu$ m.
- Fig. 3 Whole mount preparation of the ovary of *Baetis thermicus* larva with body length of 6 mm. Four oocytes (Oc) and nurse cells (NC) are observed in an ovariole. Scale = 100  $\mu$ m.
- Fig. 4 Sagittal section of the ovary of *Baetis thermicus* larva with body length of 7 mm (H-E staining). The ooplasm is filled with the eosinophilic proteid yolk granules. NC: nurse cells, Oc: oocyte. Scale = 100  $\mu$ m.
- Fig. 5 TEM image showing the peripheral region of vitellogenic oocyte of *Baetis thermicus* larva with body length of 7 mm. The vitelline membrane precursor (VMP) is deposited in the intercellular space between the oocyte (Oc) and follicular cells (FC). PY: proteid yolk granule. Scale = 0.5  $\mu$ m.

胞のみによって占められ、さらに生殖巣が発達すると中央が中空となり管状となった。このような橋様構造の発達過程はフタバカゲロウと同様であった（高橋，2002；Takahashi and Tsutsumi, 2002）。

体長約3.5–4.5 mmの幼虫の生殖巣には、卵巣小管あるいは精巣葉の分化がまだ認められず（Fig. 1）、卵巣と精巣を区別することができなかつた。この時期の生殖巣には直径約5  $\mu\text{m}$ の生殖細胞が多数認められ、それらが薄い生殖巣上皮の細胞によって取り囲まれる構造であった。体長約4.5–5.5 mmの幼虫では、すでに卵巣小管と側輸卵管の原基が分化しており、各卵巣小管内には多数の生殖細胞が観察された。しかしながら、これらの生殖細胞に栄養細胞と卵母細胞の分化は認められなかつた。体長約5.5–6.0 mmの幼虫の卵巣では、各卵巣小管に卵母細胞が認められた（Fig. 2）。卵巣小管の後端には高さ約2.5  $\mu\text{m}$ の濾胞細胞によって取り囲まれた卵母細胞（長径約20  $\mu\text{m}$ ×短径約10  $\mu\text{m}$ ）が観察され、この卵母細胞と直径約5–6  $\mu\text{m}$ の栄養細胞からなる栄養細胞群との間にはさらにもう一つの卵母細胞（直径約10  $\mu\text{m}$ ）が認められた。この観察結果は、各卵巣小管内で卵母細胞が連続して発達することを示唆している。体長約6–7 mmの幼虫の卵巣では、各卵巣小管内にそれぞれ1層の濾胞細胞によって取り囲まれた卵母細胞が最大で4個配列しており（Fig. 3）、卵巣小管の後端に位置し、高さ約1.5  $\mu\text{m}$ の濾胞細胞によって取り囲まれた卵母細胞は、長径約80  $\mu\text{m}$ ×短径約70  $\mu\text{m}$ の大きさにまで発達していた。この大きさにまで発達した卵母細胞は卵黄形成を開始しており、その卵母細胞質内には好エオシン性のタンパク質性卵黄の蓄積が認められた（Fig. 4）。また、この卵母細胞の濾胞細胞との細胞間隙には卵黄膜の前駆物質と考えられる高電子密度の顆粒が約0.5  $\mu\text{m}$ の厚さにわたって多数蓄積しており、卵膜形成も開始されていた（Fig. 5）。

シロハラコカゲロウの幼虫の卵巣は、約1,000本の卵巣小管（片側の卵巣あたり約500本の卵巣小管）からなるため、本種の1個体当たりの蔵卵数は最大で約4,000個であると思われる。卵胎生種であるフタバカゲロウの卵巣は左右それぞれ90–200本ずつの卵巣小管からなることが知られており（Soldán, 1979）、また1本の卵巣小管には一つの卵母細胞しか発達しないため（高橋・塘, 2001）、フタバカゲロウの1個体当たりの蔵卵数は180–400個と見積られる。このように蔵卵数に関しては、シロハラコカゲロウとフタバカゲロウとの間に大きな違いがみられる。また、卵胎生種であるフタバカゲロウの卵黄形成期の卵母細胞に蓄積される主要な卵黄成分は脂肪性卵黄であり、好エオシン性のタンパク質性卵黄は観察されないが（生亀, 1999；Ikigame *et al.*, 2000；高橋, 2000, 2002）、シロハラコカゲロウの卵黄形成期の卵母細胞質内には好エオシン性のタンパク質性卵黄が主要な卵黄成分として蓄積されるため、両者の間には蓄積する卵黄の主成分にも顕著な違いが認められた。さらに卵黄膜の厚さに関しても、フタバカゲロウとシロハラコカゲロウとの間には大きな違いが認められた。フタバカゲロウの卵膜の厚さ（卵黄膜とコリオンを合わせた厚さ）は約0.1  $\mu\text{m}$ であることが報告されているが（生亀, 1999；Ikigame *et al.*, 2000）、これはシロハラコカゲロウの卵黄膜だけの厚さ（約0.5  $\mu\text{m}$ ）の1/5以下の厚さである。

このように卵胎生種のフタバカゲロウと卵生種のシロハラコカゲロウの間には、卵形成過程に関する特徴にいくつかの相違点が認められた。卵胎生種には卵膜の薄化、卵巣小管数の減少による蔵卵数の減少などが生じることが知られており（安藤, 1988）、フタバカゲロウの卵形成過程に認められた薄い卵膜、少ない蔵卵数などの特徴は、卵胎生という特殊な生殖法と関連したものであると考えられる。フタバカゲロウで明らかにされてきた卵形成過程に関する特徴の多くはフタバカゲロウ（あるいは卵胎生種）に固有な特徴である可能性が高いものと思われる。一方、左右の卵巣が短い橋様構造でつながることにより、卵巣全体がアルファベットのH型を呈することや卵巣構造の発達過程にみられる特徴など、卵巣構造に関する特徴のほとんどはフタバカゲロウとシロハラコカゲロウとの間で共通していることが明らかになった。したがって、卵胎生種のフタバカゲロウで明らかにされてきた卵巣構造に関する特徴はコカゲロウ科の特徴として一般化できる可能性が高いものと思われる。

本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費（13640695）の補助を受けた。

## 引用文献

- 安藤 裕 (1988) 無脊椎動物の発生 (団勝磨・関口晃一・安藤裕・渡辺浩共編), (下), pp. 131–248. 培風館, 東京.  
 Büning, J. (1996) *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **89**, 123–137.  
 Gottanka, J. and J. Büning (1993) *Roux's Arch. Dev. Biol.*, **203**, 18–27.  
 生亀純子 (1999) 福島大学教育学部平成10年度卒業論文.  
 Ikigame, J., A. Takahashi and T. Tsutsumi (2000) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **35**, 1–5.  
 小林紀雄 (1989) 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって (柴谷篤弘・谷一三編), pp. 53–67. 東海大学出版会, 東京.  
 Landa, V., T. Soldán and W.L. Peters (1980) *Acta Entomol. Bohem.*, **77**, 169–195.  
 大森美紀 (2001) 福島大学教育学部平成12年度卒業論文.  
 Saftoiu, A. (1995) *St. Cerc. Biol., Ser. Biol. Anim.*, **47**, 23–29. (in Rumanian with English summary).

- Soldán, T. (1979) *Acta Entomol. Bohem.*, **76**, 353–365.
- 高橋歩希 (2000) 福島大学教育学部平成 11 年度卒業論文.
- 高橋歩希 (2002) 福島大学大学院教育学研究科平成 13 年度修士論文.
- 高橋歩希・塘 忠顕 (2001) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **36**, 7–9.
- Takahashi, A. and T. Tsutsumi (2002) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **37**, 29–33.