

ゲンジボタルなどの胚子発生

小林 比佐雄

塩尻市立丘中学校

Embryonic Development of Fireflies, *Luciola cruciata*,
L. lateralis and *Hotaria parvula*

HISAO KOBAYASHI

Oka Junior High School, Shiojiri, Nagano 399-07, Japan

Synopsis

The early embryonic developments of three species of fireflies (Lampyridae), *Luciola cruciata*, *L. lateralis* and *Hotaria parvula* are described.

Since the egg of *L. cruciata* completes the second maturation division before being deposited, the egg just after laid has 3 polar bodies. The developmental stage at the phase of deposition in *L. cruciata* is more progressed than in the other insects in which generally lay eggs at the mesophase of the first maturation division.

In all fireflies studied, the germ rudiment formed from the blastoderm assumes global, and immerses into the yolk, to undergo the further development, situated deeply in the yolk, as observed in American fireflies *Photuris pennsylvanica* and *Photinus consanguineus* (WILLIAMS, 1916). The developmental process of firefly embryo is unique and distinctive within the Coleoptera, in which, generally, the long germ rudiment formed superficially undergoes the further development throughout at the surface of the egg (superficial type embryo).

It is generally accepted that the family Lampyridae is the most primitive group within the superfamily Cantharoidea and, on the other hand the family Cantharidae is the most progressed one (CRAWSON, 1960). However, the germ rudiment formation and blastokinesis in the Lampyridae are rather specialized, whereas those in the Cantharidae assume representative within coleoptera(superficial type) (FUJIWARA and KOBAYASHI, 1987). It should be left pending to reconstruct the phylogeny within Cantharoidea from the embryological standpoint until the knowledges of the other families accumulated. However, it may be notable that the Lampyridae and Cantharidae should have quite different types of the germ rudiment formation and blastokinesis each other.

緒 言

鞘翅目昆虫の胚子発生は、現在までに多くの研究者により報告されている。それらの研究は、

ハムシ科 Chrysomelidae ゴウムシ科 Curculionidae・ツチハシミョウ科 Meloidae・ガムシ科 Hydrophilidae ゲンゴロウ科 Dytiscidae・ゴミムシダマシ科 Tenebrionidae などの甲虫に集中している。一方、ホタルの胚子発生については WILLIAMS (1916), HESS (1922), BUGNION (1922), ANDO & KOBAYASHI (1975), KOBAYASHI & ANDO (1985) などの研究があるが、いずれも部分的なものである。筆者は、ゲンジボタル *Luciola cruciata* の胚子発生を中心に観察を進め、これと他のホタルの胚子発生との異同を比較研究してきた。しかし、ここではゲンジボタルの胚子発生の概要を述べるにとどめ、器官形成の詳細は次の機会に報告したい。

材料および方法

愛知県鳳来町の用水で、ゲンジボタル *Luciola cruciata* の成虫を採集し、室内で飼育、産卵させた卵を、アルコール・ブアン液で固定した。ヘイケボタル *Luciola lateralis* は、辰野町川島で、ヒメボタル *Hotaria parvula* は辰野町横川峡で、それぞれ成虫を採集し、ゲンジボタル同様、室内で飼育、産卵させた卵を固定し使用した。

固定した卵を $7\mu\text{m}$ の厚さの連続切片にし、デラフィールド・ヘマトキシリン及びエオシンで二重染色を行い検鏡した。

観察結果

(1) 卵の構造

産卵直後のゲンジボタルの卵は、淡黄色で卵殻 chorion は軟らかいが、時間の経過とともに黄色味を増し堅くなる。卵は球形で (直径 $0.5\sim 0.6\text{mm}$) 前・後極の軸性の識別が困難である。

1個の卵門 micropyle が、赤褐色の放射状肥厚部の中央に存在する (Fig. 1)。卵は外側を薄い透明な外卵殻 exochorion で包まれ、内卵殻の下に極めて薄い卵黄膜 vitelline membrane があり、卵内容を被っている。

本種では、表層原形質 periplasm 内にも卵黄粒が見られる。卵内に充満した卵黄 yolk は直径 $2.5\sim 5.0\mu\text{m}$ の卵黄粒から成り、その間を網状細胞質 cytoplasmic reticulum が埋めている中黄卵 centrolecithal egg である。ヘイケボタルやヒメボタルの卵も、大きさには多少の相違が見られるが、ゲンジボタル卵と同様な構造を示す。

(2) 卵の成熟と受精

ゲンジボタルの卵では、産下直後の卵内に、第1成熟分裂中期像が発見できない。昆虫卵は、通常、第1成熟分裂中期で産下され、続いて第2成熟分裂が起こるが、ホタルの場合は、その過程が観察できない。一方、雄前核はこのころ、卵表面の近くの卵黄中に位置している。

成熟分裂により生じた雌前核は、球形 (直径約 $10\mu\text{m}$) で、原形質肥厚部を出て、卵の内部に移動する。極体は卵表に認められ、3個確認できた。

産下後約3時間で、卵黄中に接近した雌雄両前核の像を観察することができたが、両核の直径は約 $10\mu\text{m}$ と約 $6\mu\text{m}$ で、両前核を合体する位置は、卵のほぼ中心に近い場合が多い。

産下後3~4時間で受精が行なわれる。卵の成熟および受精の過程は、ヘイケボタル、ヒメボタルにおいても、ゲンジボタルとほぼ同様である。

(3) 卵割

ゲンジボタルの第1卵割 1st cleavage は産卵後、4~5時間で生じる。この点は他の2種もほぼ同じである。引き続き第2・第3卵割が生じ、産下後約10時間で第7卵割 7th c. (128

核期)を観察することができた。

こうして、分裂核 cleavage nucleus の数が増加し、この頃から、分裂核の卵表への移動が始まる (Fig. 2)。ヘイケボタルの卵の場合は、ゲンジボタルとほぼ同様であるが、ヒメボタルの場合は、分裂核の卵表への移動がやや早いようである。分裂核の表層原形質への進入は、ゲンジボタルとヘイケボタルでは、第 8 卵割 8 th c. (256 核期) 以前、すなわち産卵後 10~14 時間に起こるものと推察できる。

分裂核が表層原形質に進入する際、まず、核周縁の細胞質が表層原形質とつながり、続いて核自身が表層原形質の中に入る。分裂核の表層原形質への進入は、進入の早い卵側と遅れる卵側とが観察され、全卵表で均一ではない。また、全分裂核が卵表に移動するのではなく、卵黄内に残り一次卵黄核 primary yolk nucleus になるものが認められた。

(4) 胚盤葉形成と胚盤形成

前述のとおり分裂核の表層原形質への進入は、一斉に行なわれるのではなく、まず、一方の卵表に進入するが、表層原形質へ入った核は不規則に分布し、核周縁の細胞質は厚くなり、卵黄内に突出するようになるため、表層原形質の内側は凹凸が顕著になる。この現象はヒメボタルにおいて、特に顕著であった。

この頃には全表層原形質に分裂核が進入し、分裂を行なうため、卵表全面に核が一様に分布するようになる。この際、一つの核が二回分裂して、4 核を生じる。こうして前胚盤葉 preblastoderm が形成され、引き続き各々の核の間に細胞膜 cell membrane の形成が始まる。この過程は核の周囲に表層原形質表面より生じた細胞膜が、卵黄粒をとり込みつつ卵内に伸長し、それぞれの核底部で癒合し、胚盤葉細胞を完成する。胚盤葉細胞形成は他の 2 種でも同様であるが、取り込まれる卵黄粒の量は、ゲンジボタルでは多く、ヘイケボタル・ヒメボタルでは少ない。これは、ゲンジボタルの細胞膜が、表層原形質底部を越え、深く卵黄内に入り、新生される細胞の底部を形成するからである。ヘイケボタルとヒメボタル卵では、表層原形質と卵黄の境界付近で細胞底部が閉じられるため、卵黄粒の取り込みは少ない。

こうして、胚盤葉細胞が全卵表を包むようになると、胚盤葉細胞の一部分に活発な細胞分裂が見られ、その部分には柱状細胞で構成された胚盤 germinal disk (直径約 170 μm 、高さ約 50 μm) が分化する。

胚盤形成はゲンジボタル卵では、産下後約 21 時間で、22~23 時間になると胚盤は、球形の胚原基 germ rudiment へと形態を変える。

産下後約 24 時間になると球形胚原基の中心部も明瞭になり、引き続き細胞分裂により、胚原

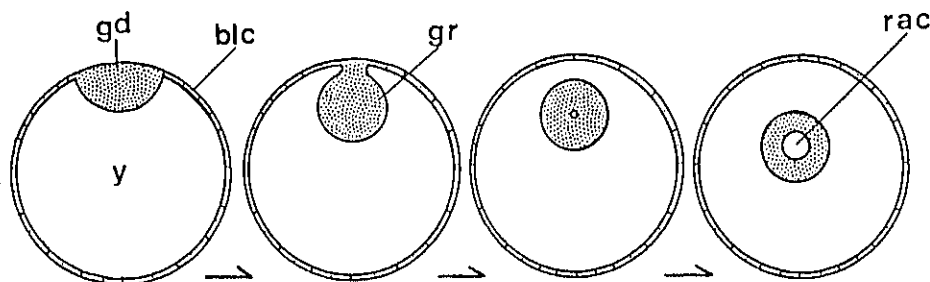


Fig. 1-1. Formation of germ rudiment of *Luciola cruciata*

基は時間の経過とともに大きさを増すが、産下後約 30 時間には卵表との接続部は目立って細くなる。この時間の卵黄核数は約 388 個であった。やがて、胚原基の卵表との接続部が切れ、胚原基は卵表から離れ、卵黄内に沈入する (Fig. 1-1)。経過時間に多少差異はあるが、同様な胚原基形成が他 2 種にも観察された。

(5) 胚帯形成

球形胚原基が卵表の胚盤葉から離れようとするとき、その中心部に直径約 12 μm の内腔に相当する羊膜腔 amniotic cavity が出現する。ゲンジボタルの卵でこの内腔が出現し始めるのは、産下後約 30 時間経過してからである。卵表に残った胚盤葉は、胚外域 extra-embryonic area で、将来、漿膜 serosa に発達する。

この時期のヒメボタルの胚原基は、ゲンジボタルやヘイケボタルに比べて細胞が大きく、明瞭なため観察が容易である。

産下後約 1 日 12 時間の卵では、胚原基は卵直径の約 3 分の 1 に位置し (直径約 110 μm)、羊膜腔は広がり直径約 20 μm になる。時間の経過とともに羊膜腔を中心に並んだ、将来、胚子となる部分の細胞は、急速にその数を増し密になる。

産卵後約 1 日 18 時間の卵では、卵黄中の胚原基の位置と胚原基の大きさには、ほとんど変化はないが、羊膜腔はさらに広がる (直径約 40 μm)。

この頃、卵黄分裂 yolk cleavage が起こり、卵黄粒は球形の卵黄ブロック (直径約 10~50 μm 、約 40 μm のものが一般的) に分かれ、卵黄ブロックは薄い膜で囲まれ、中に 1 個の卵黄核を含んでいる。

産下後約 2 日 6 時間の卵では、羊膜腔は約 63 μm × 約 50 μm と大きさを増し、胚原基壁 germ rudiment wall の厚さは約 25~32 μm となり、細胞数はさらに増加し密になる。

産下後約 2 日 12 時間になると、胚原基の一部が肥厚し始め、今まで均一であった胚原基壁の厚さが均一でなくなる。それにともない羊膜腔もゆがんだ円形となる (Fig. 3)。

胚原基の、契発胚帯となる側は、細胞数を増し、羊膜 amnion となる側が分化し始める。このときの胚原基は、長径約 140 μm ・短径約 120 μm である。このときの胚域の肥厚部は約 70 μm 、羊膜域は約 25 μm である。このような胚帯域形成過程は、ヘイケボタルとヒメボタルにおいても同様であった。

(6) 中胚葉形成 (内層形成)

卵産下後約 2 日 22 時間経過すると、ゲンジボタルの胚帯に原頭葉 protocephalon と原胴域 protocorm の分化が進む。原頭葉と原胴域後部で幅が広く、その中間部では幅が狭いプラナリヤ型となり、胚帯の正中線に沿って原溝 primitive groove が出現する。

原溝形成は原胴域の後方から前方へと進行し、原胴域の中板 middle plate が左右両側板間の背方に押し出されて、内層が形成される。

産下後約 2 日 22 時間の胚子では、原胴域の中・後部で最も内層形成が進む。この部分の内層は、幅約 30 μm ・高さ約 40 μm に達する。このようにして、原頭域後端から原胴域後部にかけて、内層形成が進行するが、形成テンポは同一に進行するのではなく、部位により形成の程度に相違が見られた (Fig. 4, 5)。

原溝は内層形成が進行すると消失する。この頃、胚では羊膜も薄化し、一層の細胞より成ることが分かる。

産下後約 4 日 12 時間経過すると、プラナリヤ型の胚帯は、C 字型の側面観を呈するようにな

り、外表に沿って測定すると、約 420 μm の長さに達し、縦断切片の原頭葉の最大幅は約 50 μm 、原胴域の最大約 25 μm ・最小幅約 15 μm になり、原胴域後部の外胚葉 ectoderm の内側に、原生殖細胞 primordial germ cell と思われる細胞の集団が見られる。産下後約 5 日を経過すると、内層に分節化が生じる (Fig. 6)。

(7) 体節が形成される頃の胚子

中胚葉 (内層) の体節化は、前方より後方へ漸次進行する。胚子の伸長は更に進み、原頭葉・原胴域の幅が減少し、胚子は全般的に細長くなる。多量の卵黄が胚子の背側に入るのに対し、胚子周囲の卵黄は減少する。中胚葉層の分節よりおくれ、外胚葉の体節化が原胴域の腹面の前方より始まり、まず、顎部体節 gnathal segment を形成する (Fig. 7)。これば産下後約 6 日を経過した頃の胚子の状態である。即ち、胚子の原胴域の前部に、前大腮節 premandibular segment・大腮節 mandibular s.・小腮節 maxillary s.・下唇節 labial s. の 4 体節が形成され、3 胸節も明瞭となる。この頃から外部の外胚葉内に大型の神経原細胞 neuroblast が分化し、盛んに神経細胞を増殖し、神経節 ganglion の形成へと進む。そして、腹面の正中線に沿って顎部から腹部へと神経溝 neural groove が形成されてゆく。原頭葉の前部に一対の上唇原基 rudimental labrum と、後端に一対の触角原基 r. antenna が生じる。顎部 4 体節と胸部の各体節にも、それぞれ一対の付属肢原基 r. appendage が形成される。また、その頃には、原頭葉後端の口陥々入も大部進行している。

産下後約 7 日の胚子では、腹部における体節分化は、後部にまで進み、肛門陥 proctodaeum の形成も見られる。胚子は頭頸部・胸部・腹部 10 節より構成され、胚子としての形態が整う。

(8) 神経節が形成される頃の胚子

口陥も肛門陥もともに、胚子の外胚葉部から生じた陥入である。口陥は頭葉の上唇原基の後部から陥入して、盲管状となる。一方、肛門陥は尾節から陥入して盲管状で、口陥は後方へ、肛門陥は前方へ向けて成長する。

産下後約 8 日には胚子の発生が更に進み、各体節 somite に体腔 coelomic cavity が形成され、外胚葉性・中胚葉性の組織、器官原基がかなり明瞭に識別できる (Fig. 8)。

産下後約 9 日になると、各体節の神経節が明瞭になり、神経節間を神経繊維がつなぎ、腹側神経索 ventral nervecord が形成され、原頭葉には大きな脳原基が形成される。また、この頃より腹部第 1 節に、側脚 pleuropodium が観察できるようになる (Fig. 9)。

側脚は他の付属肢とは形態が異なる原基として形成され、産下後約 10 日頃より、他の付属肢と明瞭に区別できるようになる (Fig. 10)。この時期には胚子の体壁 body wall もかなり発達し、気管 trachea・マルピギー管 malpighian tubu などの他、各種の腺 gland の原基も形成される。

以上の胚子発生の過程をおってまとめたのが表 1 のステージ 1~28 である。

(9) 側脚が形成される頃の胚子

昆虫の胚子の中には、腹部第 1 節に一対の側脚が形成されるものがある。これは腹部第 1 節の付属肢と相同な器官と考えられ、昆虫の多足類系祖先からの由来を示すものと考えられている。ゲンジボタルにおいて、側脚が形成されるのは、前述のように産下後約 9 日の胚子で、ヒメボタルとヘイケボタルでも、ゲンジボタル同様の形態の側脚が形成される。

ゲンジボタル胚子の消化管は、前腸 fore-gut・中腸 mid-gut・後腸 hind-gut よりなり、前腸と後腸は、それぞれ口陥 stomodaeum と肛門陥 proctodaeum に由来し、外胚葉性器官である。

Table 1. Time table of embryonic development of *Luciola Crucjata*

ステージ	経過時間または日数	卵または胚子の発生状態
1	0 ~ 30 分	第1成熟分裂および第2成熟分裂完了
2	3 ~ 4 時間	受精完了
3	4 ~ 6 //	第1 ~ 2 卵割
4	7 ~ 9 //	第3 ~ 5 卵割
5	9 ~ 10 //	第6 ~ 7 卵割
6	10 時 頃	分裂核が表層原形質へ移動開始
7	10 ~ 14 時間	分裂核の表層原形質内への浸入開始 (第8 卵割頃)
8	15 ~ 18 //	胚盤葉形成完了
9	21 ~ 24 //	胚盤形成から胚原基形成完了
10	30 時間 頃	胚原基が卵黄内に沈入開始, 羊膜腔の形成開始
11	1 日18時間	羊膜の分化, 卵黄が分割してブロックを形成する。
12	2 日22時間	原頭葉と原胴域の分化, 原溝形成
13	3 ~ 5 日	内層形成 (中胚葉形成) 中胚葉の体節化
14	6 日 頃	顎部体節の形成
15	7 //	胸部体節の形成, 腹部体節の形成, 神経原細胞の出現
16	8 //	口陥・肛門陥の陥入, 体腔嚢の形成
17	9 //	神経節の形成, 側脚の形成
18	10 //	マルピギー管の形成
19	11 //	中腸上皮の形成開始・頭部および胸部の短縮
20	12 //	側脚が大きく発達, 神経節の形成完了
21	13 ~ 14 日	気管陥入の発達。血球細胞・脂肪細胞の分化
22	15 日 頃	胚子の反転
23	16 ~ 17 日	背面閉鎖, 上唇・触角・大腿・小腿・下唇原基が頭頸部形成へま とまり形態をととのえる。
24	18 日 頃	側脚は分泌を終わり, 退化を開始
25	19 ~ 22 日	消化管・気管・マルピギー管など諸器官の形成が急速に進む。
26	23 日 頃	中腸内卵黄の急速な消費, 体表がキチン化し, 背面に剛毛や斑紋 が現われ, 胚子全体が着色する。
27	24 //	胚子は1令幼虫としての形態を完成
28	25 //	卵殻を破って1令幼虫孵化

口陥は成長が進むと, 陥入部に食道 oesophagus・前胃 proventriculus・噴門弁 cardiac valve が分化する。肛門陥の形成分化時期は口陥に比べ遅れるが, この時の胚子には, 後腸の形成が見られるようになる (Fig. 11)。

中腸形成に関しては, 観察不十分であるが, この頃の胚子では, すでに中腸壁 mid-gut wall が卵黄の両側に広がり, 中腸の形成が進行しつつある。

産下後約 12 日の胚子では, 側脚も大きく発達し, 長さ約 25 μm ・幅約 51 μm になる。各体節の神経系は, 横連合 commissure と縦連合 connective が形成され, 腹側神経が完成する。

中腸形成が更に進み, 中腸壁は左右の広がりが増し, 多くの卵黄をとりこむようになり, 口陥と肛門陥も, 中腸と連結するようになる (Fig. 12)。また, 気管の陥入も観察できるよ

うになる。

気管陥入は、胚子の胸部と腹部の体節の側面に一對ずつ形成され、顎部には幕状骨 (tentorium) の陥入が見られるようになる。いずれも外胚葉性起源である。その他、この頃の胚子には、血球細胞 blood cell や脂肪組織 fat tissue の分化が見られ、脂肪組織は網状の組織で、他の組織との織別が容易である。各体節に筋肉が形成され、胚子の形態が整っていく。筋肉・血球・脂肪組織などは中胚葉性器官である。この他に肛門陥入に直腸 rectum、陥入底部よりマルピギー管が生じる。

このようにして発生が進み、産下後約 15 日以上たった胚子では、側脚は分泌を終わり、細胞質が減少し、繊維状の物質が増加する (Fig. 13)、胚子は卵黄を中腸内に取込み、胚子反転の時期を迎える。

(10) 胚子反転頃の胚子

胚子反転が起こる時期は、一般に卵期中頃といわれている。ゲンジボタルで反転が確認できたのは、産下後 15 日から 16 日経過した胚子である。反転の時期は室温に大きく影響される。反転期になると今まで腹側を反らせて弓状になっていた胚子が、腹側へ体を曲げ、U 字形になり、それまでとは逆の姿勢をとるようになる (Fig. 14)。

胚子の上唇・触角・大腿・小腿・下唇原基が頭部形成に参加し、将来の幼虫の頭部形成が進み、胸肢も発達する。大部分の卵黄は中腸内に取入れられるが、脂肪組織など胚体の他の部分に卵黄粒が発見されることがある。これは極めて稀な現象であるので、将来改めて報告したい。

(11) 背閉鎖時の胚子と孵化

反転が終わった胚子は、体の両側の体壁の外胚葉と、その裏打ちをする中胚葉組織が卵黄塊の表面に沿って伸長して、最終的には胚子の背部構造を完成する (Fig. 15)。背部閉鎖は前胸部と腹端から生じ、前腹部で終了する。

背部閉鎖が完了すると、胚子の背脈管と背側中腸壁が形成され、胚子は 1 令幼虫の形態に近くなる。産下後約 18 日経過した胚子の側脚は、分泌を終わり退化を始める。

産下後 19 日～22 日の胚子では、消化管・気管・マルピギー管・筋肉系・背脈管・生殖巣などの器官が完成し、体表や体節・付属肢には、キチン質が分泌され、胚子は 1 令幼虫とほとんど同じ形態になり (Fig. 16)。幼虫は孵化を迎える。

考 察

(1) 成熟分裂の時期

産卵時のゲンジボタルの卵では、原形質島には 2～3 個の極体を発見できるのみで、雌前核はすでに原形質島より出て、卵黄中に発見され、雌前核もこの時期に観察できる。

この事実は、本種の卵が第 2 成熟分裂終了後に産下されることを示唆する。昆虫卵は一般に第 1 成熟分裂中期で産下されるのに比べ、本種の卵がより発生の進んだ状態で産下されることは興味深い。

(2) 漿膜クチクラ形成の時期

ゲンジボタルの卵の漿膜クチクラ serosal cuticle 形成は、胚原基が卵黄中に沈み、球形となったところに始まる。一般に昆虫卵で知られている漿膜クチクラ形成に比べて早期である。完全変態類でこのような発生早期に漿膜クチクラの形成が知られているのは、シリアゲムシ科 Panorpidae のスカシシリアゲモドキ *Panorpodes paradoxa* (SUZUKI, 1982) だけである。

(3) 表層原形質

発生初期のゲンジボタル卵の表層原形質は、卵側により厚さの相違が観察される。また、特徴的なものはしばしば炎状の長い表層原形質の突起が見られることである。この突起は、卵割の進行とともに消滅するが、その意義については不明である。

(4) 胚原基

鞘翅目昆虫の胚原基は、卵黄上に形成され、そこで成長する表成型 superficial type が通常であるが、米国産ホタル *Photuris pennsylvanica*, *Photinus consanguineus* (WILLIAMS, 1916) と筆者が観察した3種のホタルでは、球形の胚原基が形成される点、極めて特異的である。

ジョウカイ上科 Cantharoidea の中でホタル科は原始的なグループと考えられ、ジョウカイ科 Canthridae は最も進んだグループといわれる (CRAWSON, 1960)。

ジョウカイボン *Athemis suturellus* の胚原基は、鞘翅目昆虫に一般に見られる典型的な表成型である (FUJIWARA & KOBAYASHI, 1987)。胚原基のタイプからすれば、ジョウカイボンは基本的で、ホタル科3種は極めて特化したものと言える。現在のところ、ジョウカイ上科の他の科の胚原基形成の記録がないため、ホタル科に見られる球形胚原基が系統を反映するものか、否かを検討できないが、発生早期におけるホタル、ジョウカイ両科の相違は甚だしい。

(5) 胚子膜形成

上記の胚原基のタイプの相違は、胚子膜 embryonic membrane 形成の相違を導びいている。即ち、ホタル科では胚原基が、卵表の胚盤葉から離れた時点で漿膜原基が生じ、球形の胚原基内には、将来、羊膜と胚帯になる部分が共存している。これに対し、ジョウカイ科では、羊漿膜褶 amnio-serosal fold が胚原基の周縁に生じて漿膜と羊膜を形成する昆虫胚で見られる典型的なものである。ホタル科で観察された特異な胚子膜形成は、米国産ホタル (WILLIAMS, 1916) 以外にキマダラコウモリガ *Endoclitia signifer* (田中, 1979)、コバネガ *Neomicrepteryx nipponensis* (KOBAYASHI & ANDO, 1980) にも観察される。

本研究について日頃ご指導いただき、原稿を校閲していただいた筑波大学教授 安藤裕博士・信州大学教養部科学教育研究室の吉田利男教授に衷心より感謝の意を表わす。

参 考 文 献

- ANDO, H. and H. KOBAYASHI, 1975. Description of early and middle developmental stages in embryos of the firefly, *Luciola cruciata* MOTSCHULSKY (Coleoptera: Lampyridae). *Bull. Sugadaira Biol. Lab., Tokyo Kyoiku Univ.*, 7: 1-11.
- 安藤 裕 1978, 昆虫の胚子発生 *New Ento. Biol. Lab. Shinshu Univ. Ueda, Jap.*, 27, 1-54.
- E. BUGNION, 1922 Etudes relatives a l'anatomie et a l'embryologie des vers luisants ou Lampyridus. *Bull. biol. d. France d. Belg.*, 56: 1-53.
- CROWSON, R. A. 1955, *The natural classification of Coleoptera.* Nathaniel Lloyd, London.
- , 1960, *The phylogeny of Coleoptera.* *Ann. Rev. Entomol.* 5: 111-134.
- HESS, N.W. 1922. Origin and development of the light-organs of *Photurus pennsylvanica* De Geer. *J. Morphol.*, 36: 245-277.
- KOBAYASHI, H. & H. ANDO, 1985. Early Embryogenesis of Fireflies, *Luciola cruciata*, *L. Lateralis* And *Hotaria porvula* (Coleoptera, Lampyridae). *Recent Advances in Insect*

- Embryology in Japan, ed. ANDO, H. & K. MIYA, Arthrop. Embryol. soc. JAP., 157-169
- KOBAYASHI, Y. and H. Ando (1980) Embryology of the primitive moth, *Neomicropteryx nipponensis* Issiki (Micropterygidae: Zeugloptera). (Abstract). XVI International Congress of Entomology, Kyoto, p.50.
- SUZUKI, N. 1982. The comparative embryology of the Eumecoptera (Insecta, Mecoptera). Doctoral thesis for Doctor of Science, Univ. of Tsukuba.
- WILLIAMS, F.X. 1916. Photogenic organs and embryology of Lampyrids. *J. Morphol.*, 28: 145-207.

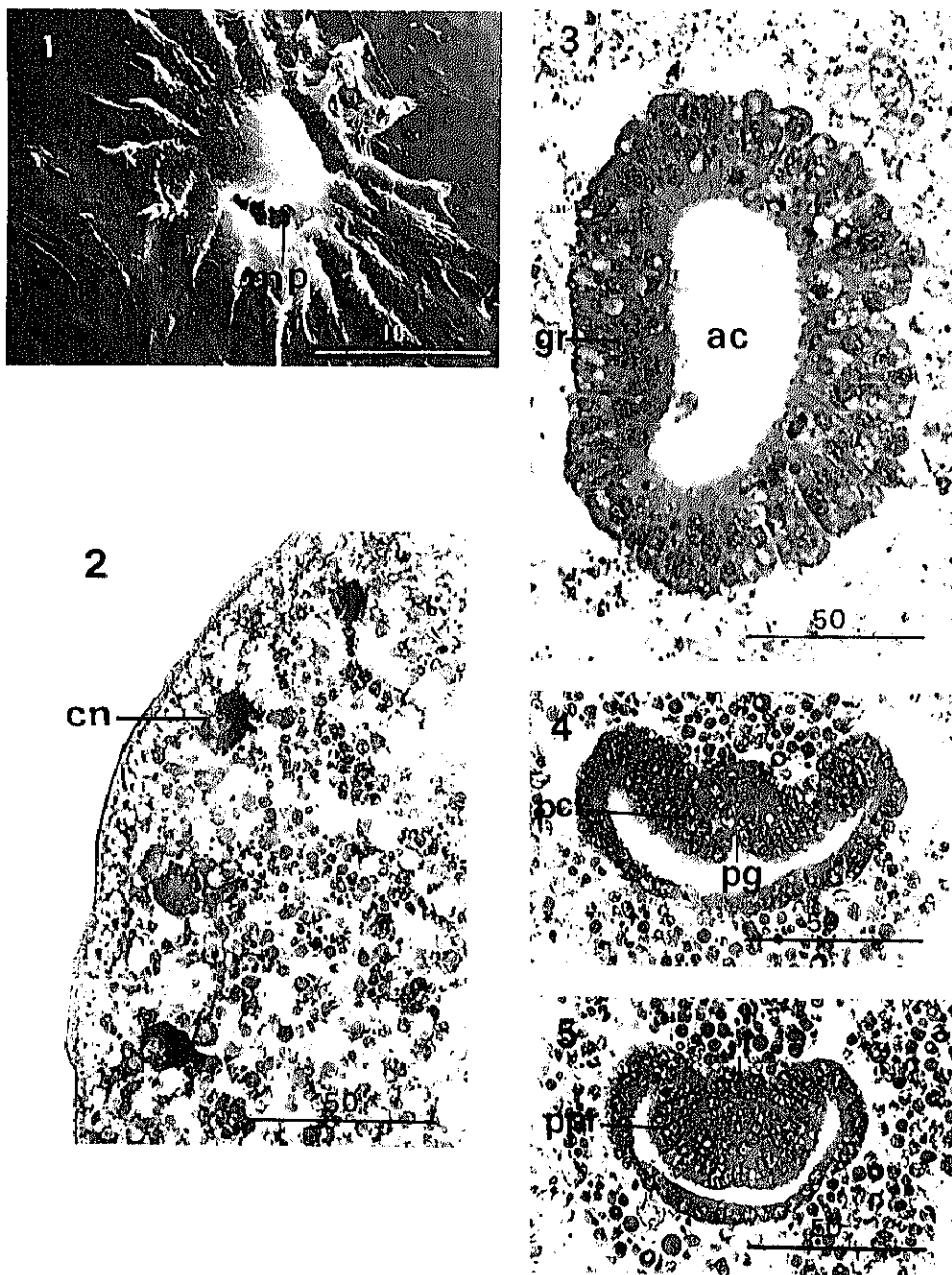


Fig. 1 Micropylar area
 Fig. 2 Migration of cleavage nuclei to egg surface
 Fig. 3 Formation of germband
 Fig. 4 Inner layer formation in protocephalon
 Fig. 5 Inner layer formation in protocorm

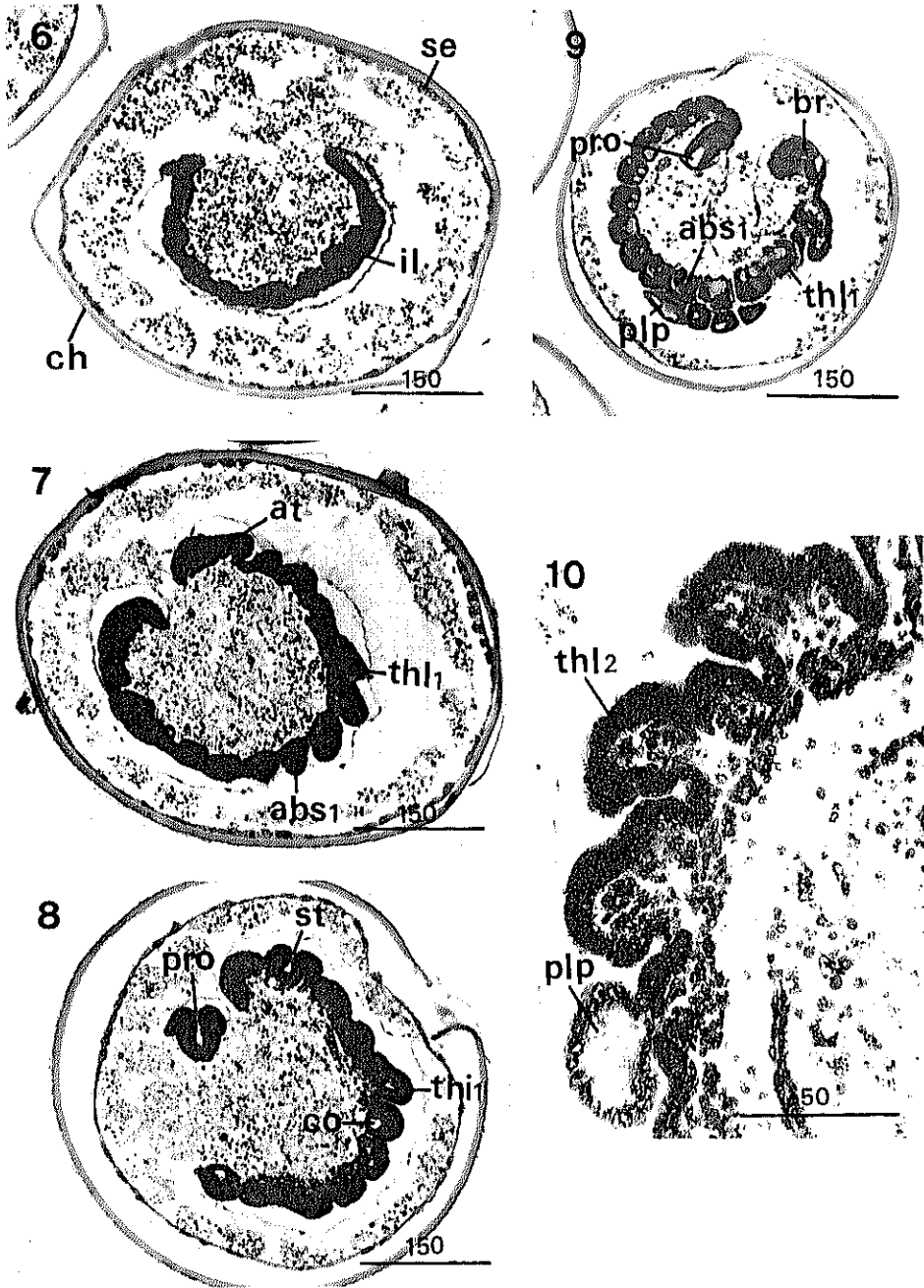
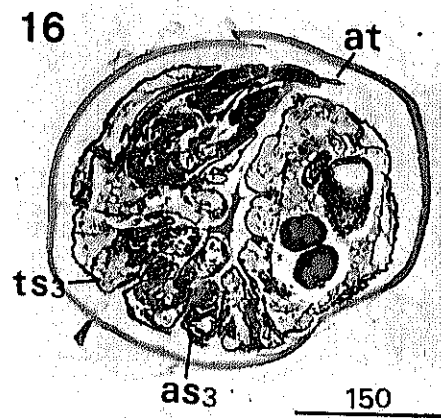
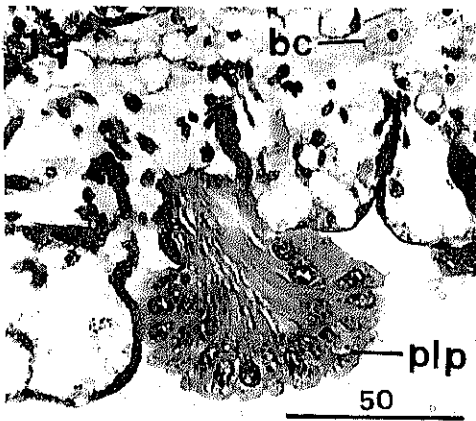
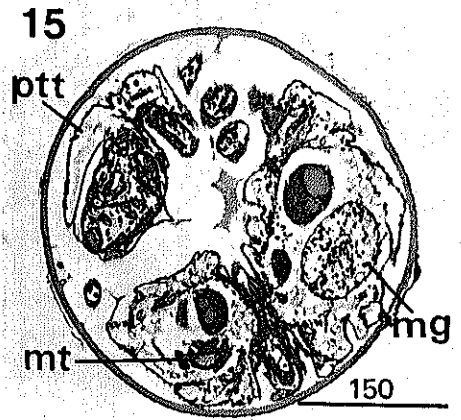
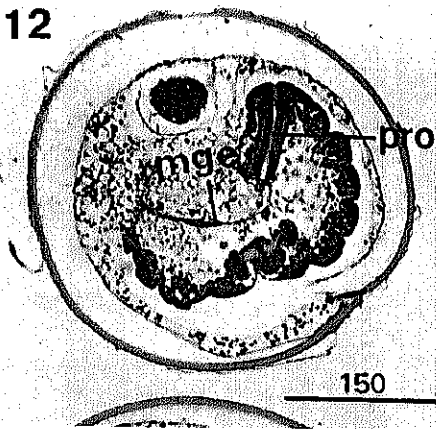
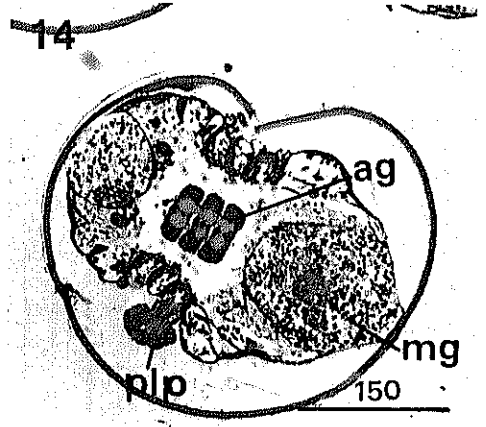
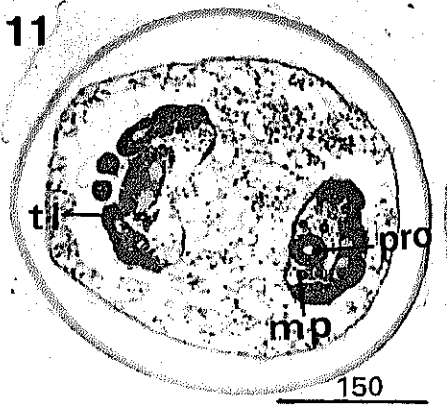


Fig. 6 Segmentation of Inner layer
Fig. 7 Fomation of somite
Fig. 8 Fomation of organ primordia
Fig. 9 Differentiation of ventral nervecord
Fig. 10 Fomation of pleuropodium



スケール単位 μm

Fig. 11 Fomation of hind-gut
 Fig. 12 Fomation of alimentary canal
 Fig. 13 Degenerating pleuropodium

Fig. 14 Rotation of embryo
 Fig. 15 Embryo after dorsal closure
 Fig. 16 Full grown embryo

abbreviations

ac : amniotic cavity abs₁₋₁₀ : 1st~10th abdominal segment ag : abdominal ganglion at : antenna as₃ : 3rd abdominal segment bc : blood cell blc : blastoderm cell br : brain cn : cleavage nucleus ch : chorion co : coelomic cavity gd : germ disk gr : germ rudiment ir : inner layer mg : mid-gut mge : mid-gut epithelium mp : micropyle mt : malpighian tubule pcl : protocephalon pg : primitive groove plp : pleuropodium ppr : protocorm pro : proctodaeum ptt : prothoracic tergum rac : rudimental amniotic cavity se : serosa st : stomodaeum thl₁₋₃ : 1st~3rd thoracic leg
tl : thoracic leg ts₃ : 3rd thoracic segment y : yolk