

ショウジョウバエ胚発生ステージ 早見表

ITO Kei, 1988

according to "The Embryonic Development of *Drosophila melanogaster*" by Hartenstein and Campos-Ortega
時間は受精時を0分とする。

ステージ 1 (25分 0:00-0:25) 減数分裂期

卵黄 yolkは均一で、細胞質は卵内にいっぱいにある。

卵の前半1/3にはyolk granuleはなく、75 %ELの表層近くに核を含む細胞質の「島」(energid)がある。

受精 精子侵入と共に同時に核は連続2回の減数分裂を行い、1つの雌性前核 (n) と3つの極体 (n+n+n) になる。実際には極体は1つ (2n) か2つ (2n+n) しかないことが多い。極体は9回分裂の頃まで残っているが、やがて消える。極体の染色体はパックしたままである。

精子は頭部のmicropyleから侵入し、雄性前核になり、雌性前核と表層近くで接合する。

(3-5 %の率で多重受精が報告されているが、接合するのはそのうち1つである。)

分裂 接合核は位置を余り変えずに2回分裂する。

ステージ 2 (40分 0:25-1:05) 細胞質の収縮と、核の表層への移動

卵黄 yolkは不均一になる。

周囲 細胞質が収縮し、vitelline膜と離れるため、卵の前後端に隙間が出来る。後端の隙間には、polar plasmがある。

分裂 3~5回目の同期した分裂で核は後方に移動し、20-80 %ELにくる。

6~8回目の同期した分裂で、核は10 μ/回で表層方向へ移動する。

8回分裂後、約200の核は表層下35 μの位置に冠状に並び、残り約50の核は中心に残り、yolk nucleiとなる。

ステージ 3 (15分 1:05-1:20) pole budの形成

pole budの形成から卵周囲のリムが見えるまで

分裂 9回目の同期した分裂が起こる。

生殖 卵後端の溝に、通常3つのpole budが出来る。budは1回分裂する。後端の隙間がこれで埋まる。

周囲 末期には、卵の周囲に明るい細胞質のリムが見え出す。これは表層に並んだ核による。

ステージ 4 (50分 1:20-2:10) 多核性胞胚 (syncytial blastoderm)

細胞膜の形成まで

分裂 核が表層でさらに4回(10-13回目)分裂し、明るいリムはさらに太くなる。分裂の間隔は8-20分とだんだん延びる。

同期した分裂は卵の前後両端から始まり、波のように中央へ進む。

生殖 他の細胞と同期して pole budが1回分裂し、すぐにもう1回分裂する。pinch offして12-18ケのpole cellとなる。もう1回細胞分裂し、34-37ケになる。分裂が遅いので、他の核よりフクシンでよく染まる。

ステージ 5 (40分 2:10-2:50) **細胞性胞胚** (cellular blastoderm)

細胞膜の形成から pole cellの移動開始まで

核 核の頂部に仁が出現する。この仁はgerm band extensionが進み、細胞の元の位置関係がわからなくなるまで同じ位置にある。仁の出現後、細胞形成にわずかに先行しながら核は丸型(3-4 μ)から長型(10-15 μ)になる。

細胞 卵の表層が核の間でくびれ、小胞体が融合して、細胞膜が表面から内側へ形成され、yolk部に到達する。約30分で完成。形成中の膜の頂部にはデスモゾームがある。

細胞膜は次に左右に延びて、となり合う細胞の間をつなぐ。完全には閉じず、cytoplasmic bridgeを通じてyolkとながっている。この連絡は陥入の前に消えるが、腹の方が細胞完成が遅い。

卵黄 細胞膜の左右への伸長と同時に、yolkをつつむyolk sacが形成される。yolk sacはこのあと卵がふ化するまでyolk grain, yolk nucleiと卵細胞質の残りを包んでいる。

生殖 いくつかのpole cellが胞胚細胞とyolk sacの間に取り込まれる。これらは胞胚後端の細胞と運命を共にし、後にanterior midgutになる。

周囲 卵前端の隙間が消える。

ステージ 6 (10分 2:50-3:00) **陥入による形態形成開始** (early gastrulation)

ventral furrowの形成から dorsal plateの移動開始まで

陥入 腹側前後部の細胞が薄くなる。腹部の細胞はわずかにピテリン膜より浮き上がる。ついで陥入が始まり、ventral furrowが出来る(20-65 %EL)。陥入部では、細胞の外側に近い方が縮み、内側が伸びる。溝は前後の細胞を取り込みながら6-86 %ELまで伸びる。これは中胚葉、内胚葉原基になる。中胚葉原基になるのは、胞胚表面の1/6程度である。合計で約450細胞がamnioproctodeal invagination、約730が中胚葉原基、約70が内胚葉中腸原基になる。

胚帯 germ band elongationが始まり、約150細胞のdorsal plateが出来る。pole cellがこれによって背面へ移動し出す。dorsal plateは胚伸長につれて胞胚細胞の土手にもぐりこむ形になる。

細胞 背側の細胞は縦長に伸びる。腹側は変化しない。

溝 cephalic furrowの形成開始(65 %ELの両側上部に6-8細胞の溝が出来る)。

背中中央の細胞が波うち出す。これは後に背部の2本の溝になる。

卵黄 卵黄は横から見ると多角形になる。

ステージ 7 (10分 3:00-3:10) **中腸の陥入** (midgut invagination)

dorsal plateが背中中の水平部に達する時からpole cellの陥入開始まで。

溝 cephalic furrowが卵の上下につながる。始めは直立に近く、段々斜めになる。

anterior transversal furrow (fold), posterior transversal furrow (fold)の形成。posteriorの方が深い。これらの細胞は後にamnioserosa(胚膜)になる。

陥入 gastrulationは内胚葉の形成によって終わる。ventral furrowの細胞は管状の構造になる。陥入しなかった細胞は外胚葉かamnioserosaになる。外胚葉細胞はcephalic furrowの前に約1000、後ろに約2700ある。

前部中腸原基の陥入がventral furrow前端に直交するようにおこる(85 %EL)。原基はステージ 8まで開口している。
後部中腸原基の陥入は、dorsal plateの陥入によって始まる。
後部陥入部の前側のバルジと後ろ側(ventral furrowの後ろから溝状になっている)の細胞は、後に後腸(hindgut, proctodeum)になる。この当り一帯をamnioproctodeal invaginationという。

生殖 pole cellはポケット状に変形したplateに包まれて卵の中に陥入し、外からは見えなくなる。

胚帯 germ bandの先端は背中の1/5 ~ 1/4。

分裂 ステージ 末期に、最初の体細胞分裂がcephalic furrowの前の背から横にかけての前後2つのクラスターで始まる。
クラスターの中の細胞はステージ 8でprocephalic lobeの神経になる。cephalic furrowの前端にも分裂する細胞がある。

ステージ 8 (30分 3:10-3:40) **胚帯伸長** (germ band elongation)

amnioproctodeal invaginationの形成と急速な胚伸長から中胚葉の体節化開始まで

中胚葉 ventral furrowの管状構造が崩れ、中胚葉細胞は分散して連続2回の準同期的分裂を行う。proctodeumの開口部が55 %ELに来た頃、最初の細胞が分裂間期にはいる。

ventral furrowの細胞は前部中腸原基とcephalic furrowの間の部分に取り込まれ、後に頭部中胚葉になる。

末期には、yolk sacとの境界がよく見えるようになる。

内胚葉 内胚葉性後部中腸原基が中胚葉からより内側の方に分離する。

後陥入 amnioproctodeumの後ろの溝の壁の細胞は分裂し、マルピーギ管の原基になる。

後部中腸原基はこの時期腹側を外胚葉で仕切られた薄いスリットになっている。消えつつあるventral furrow後端と離れる。末期にはこのスリット状構造は消える。

溝 cephalic furrowは中央部に達するほど深くなっている。溝の両側で分裂している細胞が多くある。輪状の構造になるが、横~背中側はステージ 中期に融合して見えなくなる。腹側は残っている。

2本の背中のtransversal foldsは胚伸長にともなって前方へ移動しながら互いに近寄る。背中の、後部中腸原基の前端とcephalic furrowの間の細胞数が減るのにもとない、新しい細胞が溝に入り、より多くの細胞が溝から出て行く。細胞は始め縦長のコラム状だが、やがて平たくなる。約200細胞のamnioserosaへと分化する。末期には溝はほとんど見えなくなり、背中中央部に畳み込まれた形の平たいamnioserosa細胞が顕著になる。これらの細胞は以後分裂しない。

頭部 cephalic furrowの前のprocephalic lobeの部分で分裂が盛んである。ステージ7で見られた分裂しない領域の細胞は、他の細胞よりかなり大きく、一部はステージ 9でcephalic neuroblastに分化する。

胴部 正中部と両側の細胞がよく区別できるようになる。外胚葉細胞の分裂領域は胚伸長のコースに沿って縞状に伸び、後部中腸原基陥入部に達する。これに隣接してcephalic furrowから後部の陥入部まで大きな立方体の分裂しない細胞が並ぶ。これらはステージ 9でblastodermに分化する。ステージ 末期に腹部の神経予定領域に、体節にあわせた分裂細胞クラスターがみられる。これは胚にみられる最初の体節構造である。

生殖 pole cellは後部中腸原基の先の方の空間に包まれている。

胚帯 ステージ 8で極めてきわめて速くのび、60 %ELに達する。後の2時間で残り1/3伸びる。germ bandの先端は背中の1/3から中央。

germ bandの外側は外胚葉、内側は中胚葉からなるが、始めは見分けがつかない。中胚葉とyolk sacの境界も不明瞭である。

ステージ 9 (40分 3:40-4:20) **体節、神経の出現**

一時的な中胚葉の体節化から口の陥入まで

- 外胚葉** 外胚葉は2つの部分に大別できる。
- ・背側正中部の中胚葉に接した部分は大きな細胞がある。これらはニューロblastや背～側面の上皮になる。
 - ・胚側面のamnioserosaに接する部分には、ステージ8での分裂で出来た、堅くパックした円柱状の細胞が柵状に並んでいる。これらはdorsal epidermisや気管のもとになる。
- 神経** ニューロblast細胞の一部が外胚葉から内側に落ち込み、外胚葉、ニューロblast、中胚葉の3層構造になる。ニューロblastの大半はステージ9で落ち込むが、一部はステージ10,11で落ち込む。
- 神経性外胚葉は2つの部分に大別できる。これらは神経にならない細胞の細いバンドで仕切られている。どちらも強い好塩基性細胞で、胞胚期から分裂していない。
- ・胚帯に沿った中央部 (ventromedial) は、1つまたは数個の細胞単位で落ち込み、外胚葉と中胚葉の間に規則的に並び、やがてニューロメアを形成する。後に食道下神経節、胸部、腹部神経節になる。
 - ・背～側面 (laterodorsal) のprocephalic lobeに囲まれた部分では、すぐに落ち込む細胞は少なく、多くは遅くまで胚表面にとどまる。ニューロメアの形成はみられない。ここは後に食道上神経節 (=脳) になる。
- 中胚葉** ステージ9から胚帯伸長の終わるまで、中胚葉細胞は分裂しない。ステージ8でのゆるい構造から、胚帯全体に沿ったきれいな1層の立方体型の細胞層になる。
- 中胚葉細胞層とyolk sacの境界は明瞭になる。ステージ初期には体節に対応して周期的に内側 (yolk sacの側) に膨らんでいる。これは後期には見えなくなる。
- 溝** 背中の2本のtransversal furrowの間の細胞は、胚帯全域にわたってamnioserosaになる。proctodeum付近では、amnioserosaは連続的にproctodeum細胞につながる。
- 前陥入** 前部中腸原基は大きくなる。
- 頭部腹側は、上に収縮しピテリン膜とはなれる。この前部中腸原基陥入部の前に、大きな円柱状の細胞の並んだstomodeal cell plateが出来た。ステージ10で陥入し、stomodeumになる。
- 後陥入** スリット状のproctodeumはステージ8から見えている。1回目の分裂がここでも始まるが、細胞層の上皮構造は保っている。後部中腸原基の細胞は、proctodeum細胞の直後に分裂する。
- 頭部** procephalic lobeの背側部分は薄くなり、波うつ。
- 前部中腸原基とcephalic furrowの間の細胞の一部が、胚の両側で不規則な1層の前頭中胚葉になる。これらは背頭の方へ移動する。移動中は前部中腸原基の細胞と見分けがつけにくい。
- 生殖** pole cellは後部中腸原基の先の方の空間に包まれている。
- 胚帯** ゆっくり伸びる。germ bandの先端は背中のほぼ70%。

ステージ **10** (1時間 4:20-5:20) **口の陥入** (stomodeal invagination)

口の陥入開始から

外胚葉 体節構造が出現。10ヶの気管肥厚 (tracheal placode) が胚側面の予定dorsal epidermis部に、小さなくぼみとして現れる。

つづいて肥厚の少し前方正中側に、溝が出来た。この溝は後に体節間の境界となる。溝の細胞は分裂しない。気管肥厚はステージ末期に、分裂を開始して陥入する。

神経 ニューロblast細胞は、ステージ10では胚の中で一番大きい細胞になっている。

germ band中央に沿ったニューロblastは、特徴的な非対称的パターンで分裂を始める。ニューロメア間でパタ

ーンに変化は認められない。分裂は胚表面に垂直に起こり、出来たより小さな娘細胞GMC (ganglion mother cell) は、再び分裂するニューロプラストの胚内側に位置する。GMCは対称的に分裂し、神経細胞の数は増える。

procephalic lobeの間のニューロプラストは、始め対称的に分裂する。後には非対称的分裂も見られるようになる。

中胚葉 ステージ 9後半で一時消えた体節構造が、再び見える。

前陥入 stomodeal plateの細胞がほぼ同時に分裂し、stomodeum (口陥) の陥入がはじまる。1回分裂後、口陥の細胞は一様な1層の上皮になる。これは後方に傾き、前部中腸原基に接触する。

前部中腸原基は、続いてさらに後方へ成長し、横方向に平たくなる。先が左右に2つに分かれる。

口陥、中腸細胞はもう一度分裂し、体積も大きくなる。

後陥入 後部中腸原基は、生きた胚では見えない。

末期に後部中腸原基の先も左右に2つに分かれる。

後腸原基にははっきりした左右方向の溝が出来る。これはマルピーギ管のもとになる。

頭部 末期に、clypeolabrum (上唇) の形成開始。

生殖 pole cell が後部中腸原基の空間から出て、中腸の背中側の両側、yolk sacの外側に位置する。

卵黄 生きた胚では、頭部まで伸びた暗い一様な固まりに見える。

胚帯 末期に最長になり、75 %ELに達する。

ステージ 11 (2時間 5:20-7:20) 体節間の溝の明瞭化

上皮のparasegmentalな溝の出現から、germ bandの収縮開始まで

上皮 胸と胴では、前の体節からセグメンテーションが始まる。体節間のもっとも腹側に深い溝が出来る。

体節は頭3,胸3,腹9,合計15になるが、頭部ではprocephalic lobeとclypeolabrumしか区別できない。

気門 気門 (tracheal pit) が10ヶできる。一番前の気門は中胸部体節 (t2) の前1/3に開口し、前胸部体節の陥入と融合してanterior spiracleになる。一番後ろの気門はa8体節に開口し、a8の陥入と融合してposterior spiracleになる。

posterior spiracle予定部の後ろ、proctodeum境界の側面に一時的に小さな溝が出来るが、やがて消える。似ているが気門とは関係ない。

神経 ニューロプラストの分裂パターンは前のステージと同じで、多くのganglion cellが予定ventral cordとprocephalic lobeに出来ている。

ステージ 末期に、新たに2つの神経原基が出来る。

・ procephalic lobeの背後方の両側に、視葉 (optic lobe) 原基の深い溝が出来る。

・ 口陥 (stomodeum) の天井部から、3つの口胃神経系 (stomatogastric) 原基が陥入する。

中胚葉 somatopleura, splanchnopleuraの2つに分かれる。3回目の分裂終了後のステージ 末期に、splanchnopleuraはまだ1層構造のsomatopleuraから離れ、前後の中胚葉原基の側面につく。

前陥入 前部中腸原基は後方に伸長し、50 %ELまで達する。ここでgerm band shortning後に後部中腸原基と出会う。

中腸細胞と前腸細胞とは形態的に区別できる。

後陥入 ステージ 後半に、後部中腸原基は生きた胚で再び見えるようになる。先は卵後端の胚屈曲部 (a3体節部) に達している。

後腸は後部中腸原基細胞に筒状に接続していて、形態的に明瞭に区別できる。後腸の後側面から2対のマルピーギ管が、1対は側面腹側に、他方は背側に伸びる。

頭部 消えつつあるcephalic furrowとその腹側の細胞から、顎と頭の体節が出来て来る。左右3対の顎の突起 (gnathal

protuberance) は、前から大顎 (mandible)、小顎 (maxillia)、下唇 (labium) という。

顎の前に、下咽頭 (hypopharynx) が見える。

procephalic lobe に、上唇 (clypeolabrum) が見える。

ステージ 中期に、左右の下唇正中側に、唾腺 (salivary gland) の肥厚が見えて来る。すぐに陥入を始め、左右の後方に伸びる。唾腺の完成まで、細胞分裂はみられない。

生殖

pole cell は a6 ~ a8 体節の後部中腸の背側に、中胚葉に接して並んでいる。

細胞死

ステージ 11 後半からステージ 12 にかけて、組織切片やフクシンで染めたホールマウントで、かなりの数の死んだ細胞が見える。死んだ細胞は核が凝縮し (pycnosis)、細胞が収縮するので、光学顕微鏡ではっきりと暗く見える。多くの細胞死は上皮で、一部は神経系で起こる。ほとんどの死細胞は上皮と神経系の間に位置し、マクロファージに囲まれている。マクロファージは大きな丸い細胞で、死んだ細胞の近隣から現れ、死細胞の破片を含んでいる。細胞死によって中胚葉から分化したものと思われる。マクロファージは分化するまで存在するが、その後は不明である。

死細胞の位置は、上皮と神経系の分離に細胞死が関与していることを示唆している (ほんとかよ!)。

胚帯

germ band elongation 最長。75 %EL に達している。

ステージ 末期に、卵の後端がピテリン膜から離れて、隙間が出来る。ついで germ band shortning が始まる。

ステージ 12

(2時間 7:20-9:20)

胚帯の縮小

germ band の縮小が終わるまで

上皮

背側の細胞はかたくパックしていて、気門と接している。

気管

気門は始め卵表面と接触しているが、やがて離れる。各気門が左右に伸び、融合して、中胸後部から腹部 a8 体節までのびたひとつながりの気管系 (trachial tree) が出来る。

神経

ventral cord は完全に上皮からはなれる。最初の細胞突起と繊維が見える。

それ以外の組織はまだ見えない。

中胚葉

splanchnopleura (=visceral mesoderm 内臓性中胚葉) が anterior midgut の内胚葉とくっつく。中腸の横に柵状に並び、posterior midgut と anterior midgut が平行にそれぞれ伸び、60 %EL 付近でくっつき、midgut を形成する。伸びるのは細胞の分裂と形態変化、胚帯の縮小による。

腸

posterior midgut の細胞は大きく不規則な核と、好塩基性の多量の細胞質を持つ。(これは pole cell に類似している。) 背面はまだ空いていて、amnioserosa がふたをしている。

生殖

pole cell は a6 ~ a5 体節の後部中腸の背側に集まる。ここは将来 gonad (生殖巣) の出来る体節である。

頭部

下唇の上、procephalic lobe の横に、上皮のしわが出来る。のちに dorsal ridge になる。

胚帯

germ band は短くなり、最後には卵後端の背中側のへんにまで戻る。

germ band の横幅は、約 1.5 倍に広がる。

体節

体節間の溝は気門と対応している。溝ははじめ背中側が深くなり、やがて溝は気門と、腹側の溝につながる。こうして体節が明瞭になる。

amnioserosa が広がって、背中側を覆う。

卵黄

yolk sac は胚帯縮小にともない背中側に移動し、amnioserosa のみによって覆われる。頭部にあった yolk は胸部に引き込まれ、midgut にはさまれる。後方は中腸と後腸の境い目にまで伸びている。

ステージ 13

(1時間 9:20-10:20)

縮小した胚

胚帯収縮の完了から、頭部陥入の開始まで

上皮

背側の上皮細胞は平たくなり、amnioserosaと連続しなくなる。

気管

前後の開口 (予定spiracle) はかなり分化している。他の上皮と異なり、強い好塩基性の細胞質を持つ円柱形細胞からなる。

神経

神経系はよく分化した脊索 (ventral cord)、食道上神経節 (supraesophageal ganglion)、食道下神経節 (subesophageal ganglion) からなる。脊索と食道下神経節のneuromere構造はよく区別できる。一方顎の体節と、腹部a8,a9体節のneuromereは融合して、食道下神経節とcaudalmost abdominal neuromereになる。

異なるneuromereをつなぐfiber connectiveとcommissureが見えだす。

食道下神経節と脊索は下咽頭先端から肛門背側まで伸びていて、ステージ 15で収縮が始まるまでこの長さである。視葉 (optic lobe) 原基は、食道上神経節の後方腹側に組み込まれるが、細胞の組織学的な特徴は保っていて、区別できる。

感覚細胞の原基が見えだす。antenna-maxillary complexの原基が大顎、小顎、procephalic lobeのに見えだす。

中胚葉

側面のできたての外骨格突起 (apodeme) にはさまるように、筋肉細胞が見えだす。

前腸

ステージ 始めには前後方向に伸びた管である。このステージで成長して垂直面内でS字形になる。

前後2つの領域に分けられる。前部はpharyngeal roof (咽頭天井)とhypopharyngeal lobe (下咽頭) からなり、のっぼの円柱状細胞と塩基性の核が特徴である。後部は将来のoesophagus (食道)であり、立方体状細胞である。

ステージ 12で見えた口胃神経系の3つの陥入は見えなくなる。

下唇の壁は咽頭とつながっており、先端では感覚器 (sensillum) であるepiphysisの原基が分化を始める。まわりよりちょっとへこんで見える。

唾腺

2本の唾腺 (salivary gland) は中腸の下の、ventral cordと上皮の間に水平に並ぶ。

ステージ 始めに、2つのsalivary pitは下咽頭の後ろでつながって1本の管 (salivary tube) になる。管は頭部陥入 (head involution) につれて、下唇 (labium) と共に前方へ移動する。管の中の空所 (lumen) には分泌物がみられる。

中腸

生きた胚では見えにくくなる。

融合した中腸原基は、yolk sacの両側面に一層の円柱形の上皮細胞が柵状にとして並び、腹側、背中側はまだ開いている。

細胞の体積増加によって、中腸は上下に成長し、腹側はやがて融合する。背側は遅れる。

後腸

卵後端少し背側の、hind gut開口部とビテリン膜の間に隙間が出来る。

ステージ 始めには、後腸は前後方向に伸びた空の管になっていて、中腸につながっている。腹側には4つのマルピーギ管が出芽しようとしている。

このステージの間に成長して、水平面内でS字形になる。

anal plateの形成開始。

生殖

腹部a5体節で、中胚葉細胞の間に混じって初期の生殖巣を形成する。場所は最終的な位置と同じである。

頭部

clypeolabrum (上唇) が薄くなり、収縮を始める。そのため腹側に三角形の溝が出来る。labium (下唇) が腹部正中に移動して来る。

salivary ductが開口し、開口部が移動する。

頭部と胴部の境目の背中側が深く溝になる。溝部とビテリン膜の間に隙間が出来る。そこにdorsal fold (dorsal ridge) が出来る。左右のridgeは背側へ伸びて1つにつながる。人によってはこれ以後をfoldと呼ぶ。

procephalic lobe と口唇の上皮はたいへん薄く、amnioserosaとつながっている。

胚帯

germ band shortningが終了し、卵後端の隙間が消える。

背側はamnioserosaによって覆われる。amnioserosaはステージ 始めは前同様皮と連続した薄く平らな細胞からなる。

後半には両側の上皮層がamnioserosaの上へ伸びてくる。2つの層は混じり合うことはない。

卵黄

yolk sacが背中側に侵入し、凸型になる。後方の中腸の穴から伸びて、後腸の壁についている。前方は腹側へ伸びて口唇に入っている。どちらもステージ 15には引っ込んでyolk sac内に吸収される。

ステージ 14

(1時間

10:20-11:20)

頭部形成と、背中の融合 (dorsal closure)

頭部陥入の開始から

上皮

左右の上皮が背中側へ伸びてamnioserosaを覆う。ステージ の終わりには、前後端では左右の融合が完了し、中央部では腹から80%の位置まで伸びる。

頭部と後腸開口部にあったピテリン膜との隙間が消え、卵の背中側は一時的にスムーズになる。

体節間の溝は、上皮が伸びる過程でも保たれる。

気管

背側の気門 (spiracles) が、生きた胚でよく見えるようになる。

神経

感覚器 (sensory organ) からの軸策 (axon) 伸長が始まる。

中胚葉

外骨格突起についた体細胞筋肉は、まだ完全に伸びてはおらず、幼虫のパターンにもなっていない。

前腸

咽頭 (pharynx) と食道 (oesophagus) がよく区別できる。

中腸

背側の融合も進む。前方背側と、後方腹側に、穴が1つずつ遅くまで残り、そこからyolk sacの突起がとびだしている。

融合後、中腸は上からみて前の広い三角形になる。しかし中腸壁に組織学的差はみられない。ステージの終わりに、中央部がくびれてハート形になる。

後腸

さらに成長して、カギ形になる。卵後端から前方へ50%ELまで伸び、そこで曲がって腹側後方へ30%ELまで戻り、中腸につながる。

マルピーギ管は中腸との境界部ちょっと後ろから出ている。この時期は小さな立方体形細胞からなる薄い管になっている。

anal plateがさらに卵後端の少し腹側に移動し、最終的な位置に来る。

頭部

head involution (頭部陥入) が始まる。

dorsal ridgeが前方へ移動し、畳み込まれてfrontal sacを形成する。

上唇 (clypeolabrum) が上方に移動し、dorsal ridgeの下に引き込まれる。

下咽頭 (hypopharyngeal lobe)、下唇 (labium) が口陥内部へ移動する。唾腺開口部が口腔の床に移動する。

顎 (gnathal appendage) は前方へ移動する。大顎 (maxillary) は口陥の側面境界の後ろ、小顎 (mandibular) は口腔の側面を形成する。

左右の下唇 (labial appendage) は正中で融合し、前方へ移動して口腔の前端部になる。

ステージ 15

(1.5時間11:20-13:00)

背中中の完成

体節の完成まで

上皮

左右のdorsal epidermisが背中中の中央でつながる。

上皮に覆われたamnioserosaの細胞はかなり大きく、丸くなり、接着を失う。上皮や中腸壁にはならず、血管系 (dorsal vessel) に取り込まれてpericardial cell (囲心細胞)になるらしい。

神経 食道上神経節が生きた胚でよく見えるようになる。

脊策 (ventral cord) の縮小が始まる。

前腸 咽頭が生きた胚でよく見えるようになる。

中腸 midgutの背面が閉じて、管になる。卵黄を完全に含む。

以前のくびれの前後に1つずつ、計2ヶ所くびれが入り、ハート形がくずれる。

頭部 陥入は続き、dorsal ridgeはステージの終わりまでに85 %ELまで移動して来る。

ring gland (輪状腺)の異なったパーツが、frontal sacの基底部の前に融合する。

卵黄 後方の突起がyolk sacに引き込まれる。完全に腸内に含まれる。

ステージ 16 (3時間 13h-16h)

体節間の溝が背側正中まで達する時期からdorsal ridgeが口唇先端を完全に覆うまで。

上皮 上皮、気管、前腸、後腸でクチクラの分泌が始まる。

神経 脊策が収縮を始める。

感覚器が幼虫のパターンで見えだす。

中胚葉 体細胞筋肉の幼虫パターンが見分けられる。

背側正中部に心臓が形成される。

前腸 下唇は口腔の中に入ってしまう。

pharyngeal ridgeが出来る。

口陥 (stomodeum) 由来のproventriculus (前胃) (またはcardiac valve=ふん門弁) が前腸と中腸の境界に生じる。前胃の根元から、外胚葉性中腸由来の4つのgastric caeca (胃盲のう) が生じる。

クチクラのあるoesophagus (食道)が前胃に深く差し込まれた形になる。中腸前部 (ventriculus=胃) がそれに続く。中腸にはクチクラはない。

中腸 多くのくびれが入る。

頭部の形成完成。

脂肪体 fat body (脂肪体) が、生殖巣から前部中腸部にかけての側面に見える。

ステージ 17 (約8時間 16h-24h)

生まれるまで

上皮 感覚器などクチクラ分化の仕上げ。

気管 空気の入っているのが見えて来る。

神経 脊策は収縮を続ける。後端が40 %ELまで縮む。

頭部 形成が続いている。

!

で っ き あ っ が り ~
も ぞ も ぞ

ショウジョウバエ蛹発生ステージ早見表

according to S.P.Bainbridge & Mary Bownes

(J. Embryol. exp. Morph. 66 pp57-80,1981)

蛹になったときを、時刻 0 とする。

3 令幼虫 (larva)

1 日目

1. えさを取るのをやめ、バイアル壁をはいあがる。

ステージ L 1 (post feeding)

2. 動きを停止。
3. 前の気門(spiracle)が反転(evert)する。

ステージ L 2 (Spiracles everted)

4. 前方の 3 つの体節を引っ込める。
5. 体を縮める。
6. バイアルの壁に貼りつく。

前蛹 (prepupa)

ステージ P 1 (白い蛹 white puparium)

7. (0-0.5h) 前の気門の間の隆起(ridge)と、後ろの気門が、淡褐色化(tan)。
8. (1h) もぞもぞを完全に停止。
9. (0.3-1h) 蛹の殻(蛹殻、puparium)が裸眼でも茶色に見え出す。

ステージ P 2 (茶色い蛹 brown puparium)

10. (0-3h) 雄の精巣(gonad)がはっきりしなくなる (P 3 まででは見えてはいる)。
11. (1-5h) 口器(oral armature)が動かなくなる。
12. (1-6.5h) 腹部背側正中の筋肉の収縮 (心臓のポンプ運動) が停止。
13. (3h) 腹部に気泡が見えだす (気管の一部、水中に沈めた蛹ではできない)。

ステージ P 3 (気泡入り前蛹 bubble prepupa)

14. (3-6h) ふた(operculum)の隆起がはっきりする。
15. (6.5-7h) 水に浮くようになる。

ステージ P 4 (i) (浮揚性 buoyant)

16. (6.5-8h) 胴体側面の気管がぼやけてくる。
17. (9.5-13.5h) 腹部背側正中の収縮がまた見えだす。(腹側の中腸のぜん動)
18. 半透明の反転した足と羽の原基が見えだす。
19. (12-13.5h) 蛹の殻の後部に気泡が現れ、蛹を前方に押しやる。腹部内の気泡が消える。

ステージ P 4 (ii) (移動する気泡 moving bubble)

20. (12-13.5h) 気泡が徐々に殻の前部に移動し、蛹は殻の後端に移動する。
21. (12-13.5h) head sac 原基が反転し、幼虫の口器は消える。

頭頭蛹 (phanerocephalic pupa)

ステージ P 5 (i) (マルピーギ管の移動 Malpighian tubules migrating)

22. (12.5-13.5h) 足と羽が、腹部に沿って最終的な長さまで伸びる。
23. マルピーギ管の前側の対の拡張した最初の体節が、胸部から腹部に移動する。
24. 脂肪体のついていない半透明なパッチが、眼の領域の中央に見えだす。
25. (15-48h) ピンセットの影で見ると、白いマルピーギ管の対が腹部背側に見えだす。

ステージ P 5 (ii) (白いマルピーギ管 white Malpighian tubules)

2日目

26. (13-48h) マルピーギ管がはっきり見えだし、緑になる。

ステージ P 6 (緑のマルピーギ管 green Malpighian tubules)

27. (25-46h) 濃緑色の"yellow body"が、腹部前方の背側中部、2本のマルピーギ管の前端の間に見えだす。

ステージ P 7 ("yellow body")

28. (34-50h) "yellow body"が、マルピーギ管の間を後方へ移動する。透明な蛹のクチクラが、後部からその下の上皮と分離する。
29. (43-47h) 眼の隆起(eye cup)が、周囲から黄色くなる。

ステージ P 8 (黄色い眼 yellow-eyed)

3日目

30. 眼が内側へ薄く黄色く染まって行く。
31. 眼が明るい黄色になる。
32. (49-57h) 眼の色が黄褐色(こはく色、アンバー)に変わる。

ステージ P 9 (黄褐色の眼 amber)

33. 眼の色が濃い黄褐色になる。
34. (71-78h) 眼の色が薄いピンクになる。

ステージ P 10 (赤目のはげ頭 red-eye bald)

4日目

35. 眼が明るい赤色になる。
36. 頭部の剛毛が濃くなる(orbital & ocellar bristles and vibrissae)

ステージ P 11 (i) (頭部の剛毛 head bristles)

37. (72.5-77h) 胸部背側の毛(micro- & macrochaetes)が見えだす。

ステージ P 11 (ii) (胸部の剛毛 thoracic bristles)

38. たたんだ羽の先が灰色になる。

ステージ P 12 (i) (灰色の羽端 wing tips grey)

39. (73-97h) 腹部の背板(tergite = 腹部背側を覆うキチン質の板)に剛毛が見えだす
40. (73-78h) 羽全体が灰色になる。

ステージ P 12 (ii) (灰色の羽 wings grey)

41. sex combが濃くなる。
42. (75-86h) 羽が黒くなる。

ステージ P 13 (黒い羽 wings black)

43. 足の剛毛(tarsal bristles)が濃くなり、爪(claw)が黒くなる。

ステージ P 14 (剛毛の完成 mature bristles)

5日目

44. (87-103h) 蛹便(meconium)の緑のパッチが腹部後端の腹側に見えだす。

ステージ P 15 (i) (蛹便 meconium)

- 45 . (90-103h) 背板が褐色化して、マルピーギ管や"yellow body"が見えにくくなる。
- 46 . (90h) 足が引きつけたように見える。この段階で殻を剥くと、ハエはすでに歩ける。
- 47 . (93-105h) 前頭のう(ptilinum)が体液の圧力で膨張する。殻のふた(operculum)が開く。

ステージ P 15 (ii) (羽化 eclosion)

- 48 . 羽化が完了する。

裸成虫 (exarate adult)

ステージ A 1 (羽化したばかり newly eclosed)

- 49 . 羽が広がり、硬化する。
- 50 . 腹部が幅広くなる。

ステージ A 2 (羽の伸展 wings extended)

- 51 . 腹部の背板(tergite)が褐色から光った茶色に変わる。

ステージ A 3 (濃い背板 tergites tanned)

ん
~
~
ぶ