

麦叶蜂的胚胎发育

孙少軒

(山东农学院)

有关膜翅目昆虫胚胎发育的研究甚多,但其对象大半都是属于针尾部以及寄生蜂类,而对膜翅目中最原始的广腰亚目则研究不多。仅有 Graber(1890)对伏牛花叶蜂(*Hylocomma berberidis*)极为简单的記載,以及最近 Shafiq(1954)对醋栗叶蜂(*Pteronidea ribesii*)的研究。后一篇报告虽然比較詳細,但对某些构造(如神经系统)的形成过程,說明尚嫌簡略,而对另外一些构造(如单眼、大动脉)的发育,根本沒有提到。

作者近几年对麦叶蜂(*Dolerus tritici* Chu)的胚胎发育作了一些观察,現在将結果整理于下。在工作中,承牟吉元同志协助制作部分切片,附此誌謝。

材料及方法

麦叶蜂的成虫都采自田間,飼养于温室(25°C)內,以盆栽的小麦供其产卵,每一小时換一盆。将产过卵的盆栽小麦放在 27°C 的温箱內,按照定时分批将卵取下固定。

麦叶蜂的卵呈扁形,产在小麦叶片的組織內,由于它的卵壳較为柔薄,不剝掉也可以切片,因此固定时在卵壳外任其帶有一小部分小麦叶片的組織,作为包埋与切片时的标志。

固定用 Bouin 液、Bouin 酒精液以及 Carnoy 液,其中 Carnoy 液只宜用于发育后期的材料,早期材料因含卵黄較多,用此液固定后每收縮发脆,不易切片。固定时均用細針在卵壳上穿一小孔,以利固定液透入。整封的材料在固定后即置双筒解剖鏡下将卵壳及胎膜剝去,并尽量除去卵黄,用酸性福紅染色,照一般方法脫水透明及封片。切片的材料用石蜡法包埋,連續切片厚 7—8 微米,切面按照卵的长径与短径,定为纵切与横切。染色用 Heidenhein 鉄苏木精,也有部分切片用 Delafield 苏木精及酸性福紅复染。本文所附图版均用显微鏡描繪器繪制。

27°C 恆温下麦叶蜂胚胎发育時間表

麦叶蜂的卵在 27°C 恆温下,經 7 昼夜(約 168 小时左右)而孵化,其主要的发育过程如下:

3 小时	核分裂。
6 小时	核开始向表面迁移。
10 小时	胚盘期,胚带期。
16 小时	羊膜褶形成,原腸形成。
20 小时	头叶出現,头胸分节,后腸开始內陷,前后中腸基出現。
24 小时	全体分节,前腸內陷,触角出現于口后。
26 小时	胚带尾端开始弯向背面,神經沟出現于头部。
28 小时	羊膜破裂。

30 小时	前上顎节消失,其余各节每节具一对副器,上唇出现,触角移至口侧。
40 小时	触角移至口前,三个顎节的副器接近,体腔出现,馬氏管形成。
48 小时	胸足分节,体腔扩大并伸入副器内,全部神經形成,胃腸神經系統形成,外胚层成对的内陷发生(幕骨、咽管、气管)。
54 小时	胚动开始,胚带缩短,头部的神經节合成脑与咽下神經节,气管发生分枝,侧单眼开始形成。
60 小时	胚带弯向腹面,背合自头尾两端开始,大动脉形成,腹部第 9—11 节的神經节全部并入第 8 节。
72 小时	胚动及背合完成,第二下顎合併成下唇,腹部第 1 节及第 9 节的副器消失,背管与中腸形成,侧单眼有色素出现。
84 小时	侧单眼的色素加深,消化系的肌层分化为縱肌与环肌。
96 小时	肌肉的横紋出现,表皮、角膜、气管及前后腸的内膜出现。
孵化前	前后腸与中腸相通,噴門瓣与幽門瓣形成,中腸内卵黄液化。

卵 的 构 造

麦叶蜂的卵为长椭圆形,长约 1.7 毫米,中部最闊处约 0.5 毫米,前端(即未来胚带的头端)稍尖,后端较为鈍圆。卵側扁,背面微凹,腹面微凸。随着胚胎的发育,卵能逐渐吸水膨大。卵壳透明无色,可透視内部的卵黄而呈淡黄色。

在切片中,卵壳薄,卵内原生质頗少,分散成网状,网眼内为大小不一的卵黄球,也含有少数脂肪粒,在制片时脂肪溶去而成为圓形的空腔。位于卵内部的卵黄粒較大,位于卵边缘者較小,表层原生质不发达,在胚盘形成之前几不可見。核位于卵的内部,偏近前端处(图 1)。

早 期 发 育

麦叶蜂卵的受精与受精卵的最初分裂都没有加以观察,所观察到的最早时期为产下后 3 小时的卵。在这个时期,卵的内部已有少数分裂核存在,核大形,内含少数染色质颗粒,核的外面包有少量原生质,呈星芒状,其原生质突起伸展于卵黄粒間(图 2)。

发育 6 小时的卵中,分裂核的数目已很多,在通过卵中央的縱切面中,一般可以見到 27—28 个核,核的形状与前一时期相同。此时已有小部分的核开始向卵的边缘迁移,絕大部分的核則仍位于卵的中央。迁移中的核,其四周的原生质仍保持星芒状,示此种迁移为核本身主动的活动。在若干切片中可以見到,有个别的核已經迁到卵的边缘,但原生质仍保持星芒状;直到此时为止,表层原生质仍不可見。

发育 10 小时的卵为胚盘期,卵的四周为一层胚盘細胞(图 3),細胞間界限尚不清,外緣(向卵壳的一面)稍凸,核的内方为一层共同的原生质,其厚度与核的长度大体相等,此层原生质均匀,嗜碱性較強,其内面为一层細粒卵黄,卵的中央为粗粒卵黄,卵黄粒間有卵黄細胞存在。在所检查的材料中,都没有見到第二卵黄細胞自卵边缘迁回内部的情况。

同一时期,若干发育較速的卵内,胚盘細胞已具有細胞壁(图 4),最先出現的是近外緣,漸次内展为側緣,近内緣的出現最晚。胚盘的細胞都成为圓柱形,核中位,内含一、二个染色质团粒,細胞的外緣仍稍凸起。位于卵腹面的胚盘細胞更稍为加厚,成为长的圓柱形,它們构成胚带。

总之,麦叶蜂胚胎的早期发育与一般昆虫没有什么两样,至于胚盘最初为合胞,这种情况在其他許多昆虫中也屡見不鮮(Johannsen, 1928; Müller, 1938; Иванова-Казас, 1949, 1958)。

胎 膜

发育 16 小时的卵中, 胚带(图 5 g)的首尾两端开始沉入卵黄, 和两侧相連的胚盘就发生了一对褶起, 这就是羊膜褶(图 5)。这对褶逐渐深入, 最后会合于腹中綫, 这时胚带的腹面就有了两层胎膜: 外层为浆膜 (ser.), 内层为羊膜 (am.); 背面則只有浆膜。麦叶蜂的胎膜是首尾两端同时发生, 分別向胚带中部推进。在发育 16 小时的卵内, 胚带最前端与最末端的羊膜褶都已会合, 留下頗为狹小的羊膜腔, 在离前端 270 微米处, 或离末端 300 微米处, 羊膜褶刚开始发生, 而胚带中部則尚位于卵黄表面, 沒有胎膜包围。到了 20 小时, 羊膜已完全形成, 但仅在胚带头端陷入卵黄处羊膜腔較大(图 6), 在其他部分羊膜腔都极狹小, 因此羊膜几乎貼在胚带腹面(图 7)。

羊膜在初发生时, 其細胞为圓柱形, 与胚带的細胞相似, 当羊膜褶会合后, 暂时仍保持这种形状, 以后逐渐改成扁形, 到发育的 24 小时以后, 更成为紡錘形, 除了胞核所在的地方較厚外, 其余部分的原生質甚为扁薄而切面則頗为細长(图 20 及 21 am.)。在切片中, 羊膜的細胞往往不相連續, 这可能是由于固定时收縮所引起。羊膜到了发育的 28 小时即在腹中綫破裂, 而沿着卵壳向上包于卵黄外, 但不能会合于背面, 其核大为萎縮, 不久即行消失, 并不形成背器。

浆膜細胞在发育的 16 小时, 已由原来的圓柱形变成扁形, 細胞間界限不清, 核亦略扁, 内含密集的染色质团, 与胚带的細胞显然不同。到了发育的 30 小时, 浆膜在外面分泌一层表皮, 在切片中, 这层表皮的染色性質与将来体壁的表皮相似, 而与卵壳不同。在以后的发育中, 浆膜一直保留, 直到将孵化时, 浆膜細胞方开始退化, 細胞大为萎縮, 核亦萎縮而成不規則的形状。

前人关于叶蜂类胎膜发育的記載頗不一致, Graber (1890) 在伏牛花叶蜂中发现具有发达的羊膜, 与浆膜一起保持直到孵化, 即这种情况与鳞翅目昆虫相同; 而 Shafiq (1954) 在醋栗叶蜂中所見的情况, 則与麦叶蜂頗为相似, 其羊膜存在時間甚短, 不久即完全消失。但不論其存在時間久暫, 叶蜂类具有二层发达的胎膜当无疑問, 这一点在膜翅目中是比較原始的現象。在高等的膜翅目中, 或者虽有羊膜褶发生, 而羊膜不发达, 因此只有一层浆膜 (Дондуа, 1953), 或者根本不形成羊膜褶, 而由浆膜直接沿着胚带表面生长, 会合于腹面 (Strindberg, 1914; Иванова-Казас, 1958)。

原 腸 形 成

麦叶蜂在发育的 16 小时, 当胎膜开始形成时, 胚带的头端同时又发生了原腸形成作用。不过胎膜形成是自胚带的首尾两端开始, 向中部进行的, 而原腸形成則是自胚带的前端开始, 向后进展的。此时, 自胚带的最前端一直向后到达 464 微米处, 在腹中綫出現了一条原腸沟(图 5 gas.), 此处的細胞向内陷入, 内陷的細胞最初排列紊乱, 以后沿着胚带外层平展, 乃成为双层的胚层: 外层的細胞排列紧密整齐, 内层的細胞較小, 排列較不規則, 似为多层状。麦叶蜂的原腸沟陷入不甚深, 原腸口頗广, 而且并不会合来形成封閉的原腸腔。所以这种原腸形成的方式与大多数昆虫相同, 而在膜翅目中則属于比較原始的形式。在比較高等的膜翅目中, 其胚带形成一个中片与二个側片, 以后中片沉入内部, 側片会合

于外而形成管道 (Strindberg, 1913; Snobgrass, 1925; Дондуа, 1953; Иванова-Казас, 1958)。麦叶蜂的原腸形成发生甚为迅速, 在发育的 16 小时原腸沟刚出现于头端, 到了 20 小时全部胚带都已成为双层, 原腸沟已经完全消失 (图 6 及 7)。

在昆虫胚胎学中对原腸形成的解释是一个争论最多而至今尚未解决的问题, 争论的焦点在于对内胚层的看法。关于这个问题, Nusbaum und Fulinski (1909)、Eastham (1930a)、Roonwal (1936)、Johannsen and Butt (1941) 等都曾详加评论, 这里不准备多加叙述。简单讲来, 学者对于昆虫内胚层的看法, 主要有两类意见。一类意见以 Козалевский 为代表, 认为卵黄细胞为胚层以外的产物, 原腸形成时内陷的细胞 (胚带的内层) 包含中胚层及内胚层, 不过内胚层位于胚带的首尾两端, 将来成为中腸上皮。另一类意见以 Heymons 为代表, 认为昆虫的内胚层即为卵黄细胞, 因此在昆虫中一般称为囊胚者, 应该称为原腸胚, 而上述的原腸形成, 在昆虫中仅为一种次生现象; 由于卵黄细胞为一种临时组织, 所以昆虫的中腸上皮完全由外胚层而来 [虽然 Tschuproff (1903) 在蜻蛉中, 以及 Шаров (1953) 在衣鱼中, 都发现这两种昆虫的中腸上皮, 至少有一部分由卵黄细胞构成], 胚带的内层完全为中胚层。Hirschler 调和以上两派的见解, 认为昆虫的内胚层分作两期形成 [Roonwal (1936) 更主张多期形成说], 即第一期形成卵黄细胞, 第二期为原腸形成, 胚带内层的中部 (或两端) 为内胚层, 两侧部分为中胚层。从麦叶蜂的胚胎发育看来, 此种解释比较合理, 首先麦叶蜂与绝大多数昆虫一样, 其卵黄细胞并不形成中腸上皮, 而在发育中完全退化消失。其次, 在麦叶蜂的前腸内陷的末端始终没有见到有大量细胞裂殖, 后腸内陷末端的细胞分裂长成马氏管, 因此不能认为中腸系由前后腸端部的细胞即外胚层所形成 (如 Roonwal, 1937; Шаров, 1953 等所主张者)。而且, 在前后腸内陷发生的初期, 其内方即可以见到各有一群细胞 (中腸基), 以后发育中这些细胞分别迁到前后腸的末端, 各排成两束, 逐渐向体的中部会合而形成中腸 (详细过程参阅消化系统一节), 这些细胞应当看作是内胚层。

胚带分节与副器形成

发育 20 小时的胚带, 其末端已伸达卵的后端, 其前端则近于卵的前端 (图 8)。此时胚带的前部特别阔, 其两侧沿着卵壳向上包起, 而前端则向上及向后伸展, 是为头叶 (图 7—9)。图 8 为发育 20 小时的胚带侧面全貌, 在其前半部的腹面, 已可以见到 5 条横沟, 表示这是最早发生的分节处; 其中以最后一条陷入较深, 也就是头部与胸部的界限。这条沟前方的五个环节都属于头部, 胴部尚未分节。以后数小时内, 胚带的分节迅速向后推进, 到了发育的 24 小时, 胚带全体均已分节: 计头部 5 节 (包括原头), 胸部 3 节, 腹部 11 节, 尾节不显著 (图 9)。在切片中可以见到, 最初的分节都只限于胚带的外层, 分节处陷入甚浅, 尚未伸达内层。

当头节出现、胴部尚未分节时 (20 小时), 胚带的末端稍前方产生一甚浅的凹陷, 是为未来的后腸; 紧贴于后腸内陷前面者, 为一群中腸后基的细胞 (图 30 post. mesen.)。前腸的内陷出现稍晚, 到发育的 24 小时方可见到, 但在发育 20 小时的时候, 原头后方 (即未来的前腸内陷的后方) 也可以见到一群中腸前基的细胞 (图 30 及 31 ant. mesen.)。

麦叶蜂的副器最早出现于发育的 26 小时, 此时在前腸内陷处的后方, 胚带外层发生

了一对小突起,是为触角(图 10 ant.)。到了发育的 30 小时,上颚、下颚、第二下颚以及三对胸足都已出现;在前肠内陷处前方的体壁上向下发生一褶起,形成上唇;而这时触角已开始向前迁移,位于上唇的两侧(图 11 ant.),到了发育的 40 小时就完全位于口前了(图 12)。麦叶蜂的前上颚节甚不发达,也不产生副器,到了发育的 28 小时形成神经节后,此节即告消失,所以从发育的 30 小时起,头部只有 4 个环节可见;在菜白蝶中也有类似的情况(Eastham, 1930)。

触角在初形成时仅为一对小突起,向下伸展;当它们移至口的两侧时已稍延长,这时向下及向后伸;最后移至口前它们就更为加长了。三对颚在初形成时大小形状都相似,以后随着头节合併更为接近。上颚愈来愈粗大,最后其厚度约等于下颚的两倍。到了发育的 60 小时,下颚与第二对下颚各分为基部与梢部两节,而梢部又各分成三叶;此时第二下颚已开始向内移,到了发育的 72 小时,两个第二下颚就完全会合而合併成为下唇了。唾管本来开口于两个第二下颚的中间,当它们合併时,唾管的开口也随之迁移到下唇的前面。两个下颚(原第一对下颚)始终保持其原来的位置,以后其中间的体壁稍向下凸起而成为下舌。

胸足在发育初期即较其余的副器为长,伸向后方,以后更不断延长,到了发育的 60 小时又各分为 5 节(图 15)。

腹部的副器一直到发育的 40 小时方才出现,计有 11 对,均为圆锥形的小突起。以后,当头部与胸部的副器发生了延长与分节等变化时,它们仍旧保持原状。在发育的 48 小时,腹部第 11 节的副器随着体节的合併而消失,到胚胎完成后(发育的 72 小时),腹部第 1 节与第 9 节的副器也告消失,其余的都成为幼虫的腹足(图 16)。

关于昆虫头部究竟由几节组成,也是昆虫胚胎学中引起争论的问题之一。从麦叶蜂的胚胎看来,作者同意 Snodgrass (1938) 的意见,即昆虫的头部由原头(生有触角)、前上颚节、上颚节、下颚节与第二下颚节等 5 节组成。Shafiq (1954) 谓醋栗叶蜂的前上颚节不显著,但麦叶蜂的早期胚胎中有明显的前上颚节可见,虽然不具副器,但有神经节(后脑)形成,所以这一节的存在应当没有疑问。主张昆虫头部由 6 节组成的学者(如 Eastham, 1930; Butt, 1957 等),以及主张 7 节组成的学者(如 Roonwal, 1939),其理由之一是认为某些昆虫(主要为鳞翅目)的上唇系由一对凸起合併而成,因此把上唇作为头部的第一对副器。不过在昆虫中,成对起源的上唇究竟不是普遍的现象,因此认为它是副器,而肯定昆虫头部由 6 节或 7 节组成,理由似欠充足。如麦叶蜂中上唇从发生时起,始终不成对而中位,与真正的副器显然不同。根据这一理由,作者认为昆虫的头部是由 5 节组成的。

体腔的发育

麦叶蜂胚带的分节,最初只限于外层,到了发育的 30 小时内层开始分节。这时中胚层细胞为数已甚多,排列成许多层,在体中轴部分较薄,两侧部分颇厚。到了发育的 40 小时,每一环节的中胚层在两侧部分的中央,各发生一对小形的体腔(图 21 coel.),这样就使环节两侧的中胚层被分为两层,内面一层较薄,只有一、二层细胞,为脏壁中胚层(spl. mes.),外面的一层颇厚,为体壁中胚层(som. mes.)。最初,中胚层细胞的形状都相似,稍后靠中轴的中胚层(med. mes.)细胞变成球形,但暂时仍聚集在一起而不分散,其四周

出现了空隙,是为上神经管(eps.)。

体腔继续扩大,到了发育的 48 小时,左右两侧体腔已互相连通,且与上神经管相混合,同时又随着体壁中胚层伸入副器内。前后环节的体腔,此时亦已连通,因此从发育的 48 小时起,麦叶蜂的胚胎已具有一个完整的血体腔(图 17)。血体腔形成后,在体中轴处的中胚层仍存在,但是可以见到不断有细胞自它脱离而出,进入血体腔内成为血球,直到发育的 72 小时,中间中胚层的细胞方始完全分散。

脏壁中胚层与体壁中胚层由于体腔扩大而逐渐远离,脏壁中胚层包括消化管外,形成肠肌,体壁中胚层成为体壁与副器的肌肉,其详细的分化过程未作观察。到了发育的 96 小时,肌肉的横纹出现,尤其是头部的肌肉,其横纹最为明显,表示从此时开始肌肉已具有伸缩能力,胚胎可以依靠本身的力量进行活动。图 18 示发育 96 小时胚胎一部分头肌的纵切,可以见到肌原纤维与横纹都已出现,肌肉的末端附着于真皮细胞内面,其原纤维一直贯穿真皮细胞而伸达表皮层,成为皮肤纤维(图 18 tf.)。

胚 动 与 背 合

胚动是指胚胎在卵内位置的移动,其发生与胎膜的形成有关(Илларов, 1953, 1957),主要有两种方式。一种方式为胚带的尾端沉入卵黄内,将胚外的胚盘带入成为羊膜,最后,除头端外整个胚带都进入卵黄内,首尾方向完全倒转;以后由于浆膜的收缩,使胚胎又回复原来的位置。这种方式见于不完全变态虫类(即 Palaeoptera 及 Paraneoptera),但也有例外,如不完全变态的螳螂(Hagen, 1918),其胚动为胚带在卵黄表面的位移,由腹面迁到背面,并不沉入卵黄内。胚动的另一种方式为胚外的胚盘包于胚带外而形成羊膜,其胚动为原先弯向背面的胚带尾端,收缩而弯向腹面,因此原来位于卵的腹面的胚带,就迁移到卵的背面。这种方式见于完全变态虫类(即 Polyneoptera 及 Oligoneoptera),麦叶蜂的胚动也属于这种形式。

当麦叶蜂的胚带初形成时,其头端位于卵的前端稍后方,尾端位于卵的后端,以后随着胚带的生长,头端(头叶)首先弯向背面,但其前方仍有卵黄存在,而尾端则开始沿着卵的后端向上弯向背面(发育的 24 小时,见图 9)。至发育的 40 小时,胚带达到最长(图 12),以后即开始缩短,即尾端自背面缩回,至发育的 48 小时,尾端已缩回至卵的后端。关于胚带缩短的原因,Иванова-Казас (1949) 认为并非由于肌肉的作用,因为此时尚无肌肉组织形成,所以他认为胚带的缩短是由于此时神经组织内陷,以及外胚层与中胚层外凸形成副器,使胚带的细胞重行配置的缘故,就麦叶蜂看来,自发育的 40 小时至 48 小时,正为神经节形成及副器最为发达的时候,与 Иванова-Казас 的观察相符。

胚带缩短以后,却又开始伸长,头端向前移至卵的前端,但尾端不再弯向背面,而开始弯向腹面(图 14 及 15),而使原先位于卵腹面的胚带也迁至卵的背面。胚带尾端弯向腹面的原因,Eastham (1930) 认为是由于胚带背面与腹面的发育速度不一致所造成。麦叶蜂整个胚动期自发育的 40 小时至 60 小时,历时不到一昼夜,其中自 40 小时至 48 小时为胚带缩短的时期,自 48 小时至 60 小时为胚带迁至卵的背面及尾端弯向卵的腹面的时期。胚动的结果促使胚带各个环节均可背合,而不受其他环节的阻碍(Eastham, 1930)。

就在胚动的后期,麦叶蜂的胚带即开始背合,其背合是由头尾两端同时开始,逐渐向

胸部推进。发育的 48 小时, 头部背合至上顎节的中部, 腹部末端背合至第 10 节的前缘。到了 54 小时, 头部背合至下顎节, 腹部背合至第 9 节的前缘。到了 60 小时, 头部已完全背合, 腹部背合至第 7 节的前缘。以后腹部的背合迅速向前推进, 至发育的 72 小时或稍后, 胚胎全体背合, 最后背合的是胸部。

背合时, 体壁、中腸上皮与中胚层同时向背面生长, 体壁与中腸(上皮及肌)同时背合, 将卵黄完全包入中腸腔内, 背管的形成则稍晚。初背合时, 背面中央的体壁较薄, 有时稍为向内凹下, 但不久即与其他地方一样。

神 經 系 統

1. 腹面神經索 昆虫中央神經系統的发生, 在口前与口后有所不同, 所以需要分别加以叙述。一般所指的成虫或幼虫的腹面神經索, 是包括从咽下神經节起至腹部最末一个神經节为止, 但在胚胎时期的腹面神經索, 应当更包括后脑(前上顎节的神經节)在内, 因为它起源于口的后方, 直到比较晚期方始併入脑中, 所以本节的说明也包括后脑在内。

在发育 28 小时的麦叶蜂胚带腹面中央, 外胚层发生了一条纵列的内褶, 是为神經沟(图 20 *neurg.*)。这条沟自口的后方开始, 最初较宽, 向后迅速收狭, 而且愈向后愈浅, 直到体的末端为止, 由此可见神經沟的发生也是自前向后推进的。神經沟两侧的外胚层细胞这时向内分裂, 结果形成内外两行细胞, 位于外面的细胞较小, 与原来的外胚层细胞相同, 是为成体壁细胞(*derm.*); 位于内面的细胞较大形, 核亦较大, 含染色质较少, 原生质染色也较浅, 是为成神經细胞(*neur.*)。在一部分发育较速的材料中, 可以见到某些成神經细胞在分裂中, 结果向内形成一个较小的神經细胞。自 30 小时以后, 由分裂而来的神經细胞为数已甚多, 在每一个成神經细胞的内方都有一行(3—5个)神經细胞, 排成一直线, 与 Baden (1936) 在蝗虫 *Melanoplus differentialis* 中所见者相同。此时, 成神經细胞在外形上与神經细胞已无区别, 至于它以后究竟是退化, 还是最后也变为神經细胞则不明, 在麦叶蜂中未曾见到它们有任何退化的征状。

最初形成的神經組織, 仅为一带纵向排列的细胞——神經脊, 没有分节, 虽然此时外胚层已发生了分节。直到发育的 40 小时, 神經细胞向外发生突起形成神經纤维, 并集中于每一环节的中部时, 方始按环节分成各神經节, 但前后神經节仍紧密相连, 其间的纵索不显著, 直到 72 小时方才出现(图 26)。麦叶蜂神經节的形成过程与 Shafiq (1954) 在醋栗叶蜂中所见到的稍有不同, 据他的记载, 醋栗叶蜂的中央神經系統发生于胚带分节之前, 当胚带分节时, 神經脊也随着分节, 然后方产生神經纤维。

麦叶蜂的神經脊形成后, 最初仍与外胚层相连, 至发育的 48 小时方始脱离。至于胚带腹面的神經沟则保留甚久, 即在 48 小时各神經节已完全形成, 且有神經伸向副器时, 胚带腹面中央仍稍为凹入, 以后神經沟虽然消失, 但此处的外胚层特别薄, 这种情况一直要保持到发育的 72 小时(图 17)。

麦叶蜂的腹面神經索最初有 18 个神經节, 以后其最前面的一个神經节迁至口前而成为后脑, 其次的三个神經节(顎节神經节)合併为一, 最后三个神經节也向前迁移而合併, 兹将这种合併过程分别说明如下:

后脑本为前上顎节的神經节, 为腹面神經索的第一对神經节, 但其体积较其他神經节

为小。前上顎节消失后,它即位于上顎节神經节的前方,紧贴于前腸的后側方(图22 trit.);发育的48小时以后,开始向前迁移而併入脑中(图22及26 trit.),到了54小时已完全与脑合併,其位置也迁移到前腸的前側方。

上顎节、下顎节及第二下顎节(下唇节)的神經节,随着各节的合併,以及副器的互相接近,也併合成一个咽下神經节(图23及26 suboe.)。

至于腹部最末4个神經节的合併,自发育的40小时即已开始,这时腹部神經节内尚无神經纖維形成,但已有分节排列的趋势,腹部第11节的界限尚甚明显,而内部的神經細胞則与第10节的神經細胞相混合。到了48小时,第11节只剩下痕跡,内部已无神經組織可見,而第10节的神經节則已在向前迁移中,与第9节的神經节相接触。图24为发育54小时腹部末端的縱切面,可以見到腹部第10节的神經节完全併于第9节者(gang. 9+10),且开始与第8节者(gang. 8)相併合。到了60小时,則腹部第9节与第10节内已完全没有神經节,而第8节的神經节较为长大,在縱切面中还可以見到合併的痕跡。

2. 脑及視叶 当口的后面有神經沟出現时,口前腹面正中的外胚层内,同时也出現了成神經細胞(图19 neur.),其形状及产生情形与口后神經沟两旁的成神經細胞一样,数目且較多,但始終沒有神經沟发生。这部分的神經組織将来形成前脑与中脑。此外,在头叶向背面包起的两側部分内,也同样含有許多大形的細胞,将来形成視叶¹⁾。由成神經細胞分裂而来的神經細胞逐漸增加,該处的外胚层也逐漸加厚,这样位于头叶腹面的前脑逐渐与位于头叶側面的視叶接近而会合,而且由于触角的前移,以及头部正面的生长,前脑与中脑的地位也逐漸向上及向后推移。

到了发育的40小时,这些神經細胞开始与外胚层分离,而在其内方形成三个互相連結的細胞羣,位于最前面的是中脑,其上方及后方为前脑,这两部分的中心已稍有神經纖維出現;前脑的后側方为視叶,此时尚未与外胚层完全分离。Roonwal(1937)謂飞蝗的前脑与中脑間,以及視叶与前脑間均有临时性的上皮内褶分隔,在麦叶蜂中沒有見到这类内褶。这时前上顎节虽已消失,但該节的神經节仍位于口后,上顎基部的前方(图22 trit.),与Eastham(1930)在菜白蝶中所見情况相同。以后这对神經节开始向前迁移至前腸前方的兩側,与中脑会合,成为后脑(图23及25)。当后脑前移时,其后方生出一对围咽神經索与咽下神經节相連。視叶到发育的48小时方与外胚层完全脱离(图25 op.l.),但直到54小时視叶与前脑間方始有神經纖維互相連通,这时側单眼(c. p.)也已經在形成中。由上述經過可見,眼、視叶与前脑在构造上虽然关系密切,但在发生上却各自分別形成,到了发育后期方才互相結合起来。

Roonwal(1937)提到昆虫中視叶形成的方式有二:(1)由内陷而成——見于膜翅目、鞘翅目;(2)由分层而来——見于直翅目、革翅目。但在麦叶蜂的胚胎中,形成視叶的地方始終沒有見到有任何内陷发生,視叶的形成与前脑及中脑一样,都是以分层的方法与外胚层脱离。由此可見,低等的膜翅目其視叶以分层的方法形成,而高等膜翅目中則視叶由内陷而来。

3. 側单眼 麦叶蜂只有一对側单眼,生于头部的兩側,与視叶相連,其簡單的发生过

1) 虽然在形成視叶处見到許多与成神經細胞相似的大形細胞,一般都認為这些不是成神經細胞,即昆虫的視叶内不含成神經細胞,因此 Villianes 称之为 gangliogenesis (参閱 Johannsen and Butt, 1941, p. 105)。

程如下:

当发育的 48 小时, 視叶与外胚层完全脱离时, 其外方的外胚层形成一个圓形的加厚, 称为眼片 (图 25 e.p.)。此处的細胞較长, 成为圓柱形, 有时似成二层甚至三层重迭状。到了发育的 54 小时, 眼片更为加厚, 同时其細胞开始分层, 成为内外二层, 内层的細胞較长 (图 27 ret.)。以后, 内层的細胞更繼續延长, 核基位, 成为网膜細胞 (图 28 ret.)。其末端一直延伸通入視叶内, 留在表面的一层細胞較短 (虽然仍比真皮細胞长三倍光景), 核亦基位, 成为角膜細胞 (corg.); 上述的发育过程与 Corneli (1924) 所記載者完全相同。

到了发育的 72 小时, 网膜細胞在核以上处已有少量色素出現, 至 84 小时色素更多, 此时原先向外凸出的单眼表面, 变成稍微向内凹入。当全体分泌一层表皮时, 角膜細胞也同时分泌一层共同的角膜 (图 29 cor.); 角膜比附近的表皮要厚 3—4 倍, 中心部分最厚, 向边缘逐渐减薄。单眼四周的体壁稍向内凹入, 形成一环状的浅沟。此时角膜仍向内凹下, 一直要到孵化前方始向外凸出。

4. 胃腸神經系統 昆虫的交感神經系統中, 只有胃腸神經系統的发生有过研究。Shafiq (1954) 在研究醋栗叶蜂的胚胎发生时沒有提到胃腸神經系統。麦叶蜂中胃腸神經系統最初出現于发育的 48 小时, 为前腸背壁两个向外的突起。此时的前腸自口内陷后向上直伸, 至接触到卵黄方轉向后伸, 达到上顎节的后緣。前面一个突起发生在前腸轉向以前, 因此位于体的前面, 脑的后下方; 后面一个突起位于前腸轉向以后, 因此位于体的背面, 大动脉的下方。最初这两个突起都为一羣貫穿中胚层向外突出的細胞, 形态上与前腸上皮沒有多大区别, 直到发育的 72 小时, 这类細胞呈現了神經細胞的形态, 在切片中染色較浅, 呈圓形, 排列在边缘, 向中心生出神經纖維, 成为小形的神經节: 前面的为額神經节 (图 26 fr.), 后面的为脑后神經节 (occip.)。自額神經节还有神經纖維向外生出, 組成逆走神經 (rec.), 通向脑后神經节。这两个神經节暂时仍紧贴于前腸壁上, 至发育的 96 小时方告脱离, 而此时脑后神經节又分成两个, 位于食道背面两侧, 大动脉的下面 (图 33 occip.)。

在麦叶蜂的胚胎中, 胃腸神經系統仅能見到这两个神經节, 其他如胃神經节等都沒有发見。Roonwal (1937) 在飞蝗中找到全部胃腸神經系統的发生过程, 謂最初为前腸背面三种突起, 以后第一种突起成为一个額神經节, 第二种突起分成一个脑后神經节与两个咽神經节, 第三种突起分成一对胃神經节。Baden (1936) 在蝗虫 *Melanoplus differentialis* 中亦发見前腸有三个突起, 末一个突起又分为二。可是麦叶蜂的情况与蝗虫不同却与鳞翅目幼虫相似。Eastham (1930) 在菜白蝶中也只見到两种神經节, 不过他称之为額神經节与胃神經节, 而我們在麦叶蜂中所見到的应当是額神經节与脑后神經节, 因为其位置都在头部内前腸的背面。

消化系統

1. 前腸 前腸的上皮由胚带前端的外胚层内陷而成, 其内陷的发生稍較后腸为晚, 在发育 20 小时的胚带中, 后腸内陷已十分明显, 而前腸仍不可見, 或仅見一輕微的凹陷 (图 30 及 31 stom.)。到了发育的 24 小时方成为細管状的内陷, 初自腹面向背面直伸, 至 40 小时伸达卵黄而弯向后方, 48 小时内陷增粗, 伸达上顎节的后緣, 54 小时伸达下唇节的后緣,

72 小时伸达中胸的前缘,而达到其最终的位置。

前肠的上皮由单层圆柱形细胞而成,其形状一直没有变化,不过内陷底部的细胞,自发育的48小时起变得很扁,因此前肠末端的上皮甚薄(图32)。当胚胎背合、中肠完全形成后,前肠与中肠间仍有一层极薄的细胞相隔,而不相贯通。直到将孵化时,此层细胞方才消失,前中肠交界处的上皮细胞向内褶入,形成喷门瓣。

发育的84小时,前肠外面的肌层(脏壁中胚层)开始分化,至发育的96小时完全分化为内层的纵肌与外层的环肌(图33 m.)。这时上皮的内缘也分泌一层内膜(int.)。从这时开始,前肠在外形上也发生了分化,前部成为咽,其上皮发生许多甚深的纵褶,因此内部的腔甚为狭小,内膜与肌层较厚;后部成为食道,其上皮也有纵列的皱褶,腔稍宽大,内膜与肌层较薄。

2. 后肠及马氏管 麦叶蜂后肠内陷的发生,稍比前肠为早,当发育的20小时已甚明显(图30 proct.),成为胚带末端外胚层向上直伸的内陷。以后随着胚带末端的延伸与弯向背面,后肠的位置乃起变化,由向上而成为向前。后肠的构造及发育与前肠相似。当发育的40小时伸达腹部第9节,48小时伸达第7节后缘,72小时伸达第7节中央,以后其位置即少变化。发育的40小时,后肠内陷底部的细胞也变成扁立方形,而且向四周发生5对凸起,是为马氏管(图35 mal.)。马氏管的延伸甚为迅速,初向后伸,以后作数度弯曲,因此在后肠前方的切面中也可以见到。马氏管自初发生时起,内部即有腔与后肠相通。中肠形成后,后肠与中肠间也有薄层细胞相隔,至孵化前方始消失,中后肠交界处的上皮向内褶起,形成幽门瓣。麦叶蜂的喷门瓣与幽门瓣褶入都不很深,并不能完全闭合。

后肠的肌层与前肠及中肠者同时分化,内层为纵肌,外层为环肌。上皮的内膜也在发育的96小时出现,同时肠道外形也发生了分化,前部成为小肠,后部成为直肠。直肠的内膜与肌层都较厚,上皮与内膜均向内褶起,形成6条纵列的皱褶(图36);此外又有若干斜行的体壁肌,来自腹部第10节的背板与腹板,附着于直肠外面。

3. 中肠 麦叶蜂的中肠上皮由胚带内层两端的内胚层细胞(即中肠基)发育而成;在发育20小时的胚带纵切片中,可见后肠已开始内陷,在内陷的前方胚带内层的细胞特别厚,这就是中肠后基(图30 post. mesen.);同时在胚带前端附近未来的前肠内陷的后方,也有同样的一群细胞,是为中肠前基(ant. mesen.)。以后随着前后肠内陷的深入,这两群细胞也分别被推向前方或后方。当前肠与后肠转向而与胚带平行时(发育的40小时),中肠基的细胞就迁至内陷的末端,排列成一层,同时其左右两侧开始沿着卵黄的腹面分别向前或向后伸展(图35),因此在横切片中,在卵黄的腹面两侧都可以见到一层中肠基的细胞(图45),紧贴于脏壁中胚层上。至发育的54小时,中肠前基与中肠后基已会合于体的中部,成为卵黄腹面完整的两条细胞束。

胚带开始背合以后,中肠基以及其下面的脏壁中胚层,一同向背面及腹面中央生长,首先会合于腹中綫(发育的60小时),到了发育的72小时或稍后,也就会合于背中綫处,将卵黄完全包在其中,中肠乃告形成。中肠初形成时,上皮细胞仍呈扁形,排列也较松,到了发育的84小时,细胞成为长圆柱形,排列也紧密,96小时上皮细胞的内缘有纤毛膜出现,但直到孵化为止围食膜始终不可见。将孵化时,中肠上皮细胞端部的原生质内发生许多空泡,此时肠腔内残存的卵黄亦液化,在切片中失去粒状构造,成为均匀的一片,表示从此

时起中腸上皮已开始有消化作用。中腸的肌层与前后腸的肌层同时分化,但内层成为环肌,外层成为纵肌,两层都不很厚。

麦叶蜂中腸形成的方式,与菜白蝶 (Eastham, 1930)、谷象 (Inkman, 1933)、疟蚊 (Иванова-Казас, 1949)、醋栗叶蜂 (Shafiq, 1954) 等完全相同。Nelson (1915) 在蜜蜂中,及 Müller (1938) 在印度谷蛾中发见,这两种昆虫的中腸前基与中腸后基,最初都成为卵黄背面的一条細胞束,会合于体中部后,沿着卵黄外面向下伸展,最后会合于腹中綫,即是說这些虫的中腸形成过程与前述者正好相反。在麦叶蜂胚胎的纵切片中,虽然在前腸与后腸末端也可以見到中腸基的細胞稍为弯向卵黄的背面,但伸展不远。又 Roonwal (1937) 謂飞蝗在正式中腸上皮形成之前,先后形成二种临时中腸上皮,第一次为临时背合 (外胚层),第二次为脏壁中胚层。麦叶蜂的中腸上皮則始終与肌层一同发育,其背合也与体壁同时发生。

头 部 的 外 胚 层 内 陷

麦叶蜂头部成对的外胚层内陷共有四对,都在发育的 48 小时开始出现,其地位都在口后,口前沒有内陷发生。

头部的第一对内陷从上顎节基部前方两侧生出,向上及向后直伸至脑的后下方为止,是为幕骨前臂 (图 37 ant. tent.)。第二对内陷較細,自上顎基部的后方两侧生出,向上直伸而与幕骨前臂相会合,是为上顎内突 (md. apd.)。第三对内陷与第一对相似,自下顎基部的后方两侧生出,向上及向前直伸,是为幕骨后臂 (post. tent.), 在脑的后下方与幕骨前臂相結合,构成幕骨体。这三对内陷最初均为管状的外胚层内陷,与其他的外胚层内陷 (腺体、气管) 没有什么两样,都是中空有腔;以后其上皮分泌一层内膜,腔逐渐縮小,到了发育的 96 小时腔完全消失,幕骨也就成为实心的内骨 (图 33 tent.)。

关于昆虫幕骨的来源,上顎内突来自上顎节,幕骨后臂来自下顎节,这些在各种昆虫中都沒有什么差别,但对于幕骨前臂的来源則学者見解不一。Shafiq (1954) 仅謂醋栗叶蜂的幕骨前臂自触角节后方生出,沒有明确說明是否为触角节的内陷,而 Eastham (1930) 則认为菜白蝶的幕骨前臂为触角节的内陷, Johannsen (1929) 认为灯蛾 (*Diacrisia virginica* Fabr.) 的幕骨前臂与上顎内突都是上顎节后方的内陷,而 Roonwal (1937) 則謂飞蝗的幕骨前臂发生于插节与上顎节之間。从麦叶蜂的胚胎看来,作者同意 Roonwal 的意見,麦叶蜂的外胚层内陷都发生在每一环节的后方,幕骨前臂本应从前上顎节的后方生出,但由于前上顎节消失,所以成了由上顎节前上方、口的后方生出,但不能因此认为它属于触角节,因为它的位置在口后而不在口前。

头部的第四对内陷位于第二下顎节的后方,是为唾腺 (图 37 sal.)。这对内陷与以前的三对不同,它向上伸展不久即轉向后方,一直伸至胸部。以后随着两个第二下顎合併成下唇,它的开口也合併并向前伸展,开口于下唇的前方。

呼 吸 系 統

在头部发生幕骨、唾腺等外胚层内陷的同时,胸部与腹部也开始发生成对的外胚层内陷,这就是气管,共有 10 对:胸部 2 对,腹部 8 对。第一对内陷位于前胸与中胸之間,第二

对位于后胸的前緣,其余 8 对分别位于腹部第 1—8 节的前緣,其位置都在副器基部的上方。这些內陷都呈管状,由一层圆柱形或立方形細胞构成,与头部諸內陷沒有多大差別,但陷入甚浅(图 38)。到了发育的 60 小时,內陷較为深入,其端部的上皮較薄,分为上下两枝,这时內陷口已开始逐漸收狭而成气門。随着胚胎的背合,气門的位置亦随之向上移,而与副器的基部距离較远。由此可見,背合时副器基部以上的部分均同时延伸,并非单纯由于两侧先端的生长,而副器間体的腹面則生长甚少。

至发育的 84 小时,气管已分枝甚多,两侧与前后环节的气管均相連通,且一直分布到头部內。这时体内已形成两对較粗的縱气管干,一对为側縱干,位于消化管两侧,一对为腹縱干,位于消化管下方,腹神經索的两旁。发育的 96 小时,气管的內膜出現,在縱切面中且有螺旋帶可見,上皮細胞成为非常扁薄,核向外凸出,只有气門內方的气管壁較厚,由立方形上皮細胞与較厚的內膜而成,腔亦較大,成为气管的前庭。

当发育的 54 小时气管內陷刚发生时,还看不到其細胞有何分化,到了发育的 60 小时,在气管壁上有时可以見到个别細胞排列不很整齐,常向外突出(图 38 oe.),至 72 小时完全突出于气管壁外,但仍紧贴于壁上(图 39 oe.),这些都是随气管一同自外胚层內陷的酒色細胞,不过到此时为止,其形状与染色性質尚无多大变化。从发育的 84 小时起,酒色細胞迅速膨大,其形状大体呈圓形或多边形,核大,有时略呈不規則形,內含許多染色質粗粒,原生質染色頗深,单个或少数成羣,位于腹部第 1—8 节內气管的附近,特别是腹縱干的附近。以后随着脂肪体(图 40 f.)的发育,而常被后者所包围。麦叶蜂的酒色細胞一直保持至胚胎发育的末期,在初孵化的幼虫体内也很发达。

循 环 器 官

1. 大动脉 昆虫的大动脉与背管在构造上虽然是有密切关联,但其胚胎发育則完全不同,特別如麦叶蜂其头部背合較早,因此大动脉的形成远較背管为早。

麦叶蜂的大动脉由原头体腔的背面部分发育而成,該节体腔的腹面部分成为触角的体腔,与其他昆虫相同(Eastham, 1930; Roonwal, 1937)。不过由于原头內脑的发达,使其体腔所占的体积就很小,仅位于环节的后部,在原头前部的切面中就根本見不到体腔。在发育 48 小时的胚胎原头后部的横切片中,脑的下內方可以見到一对小形的体腔,其四周往往有若干脂肪細胞。到了发育的 54 小时,两个体腔向上方及內方移动,最后会合于中央,但尚未相通(图 41 coel.)。至 60 小时中間的壁消失,两个体腔乃混合而成为大动脉,內有少数血球可見(图 42 ao.)。大动脉的背面有一条細絲連于头的背壁內面,四周脂肪体(f.)頗多。这时大动脉已由原头后部向后伸展到下唇节的前部,在下唇节的后部,此处仅有一羣血球,不見大动脉,而头部此时已完全背合。由于胸部是全身最后背合的地方,也就是背管最后形成的地方,大动脉要到发育的 84 小时方始与背管相連通。

Eastham 謂菜白蝶的大动脉将逆走神經包在其內(Eastham, 1930 的 figs. 43—45),且大动脉甚为广闊,一直包围于前腸的背面与两侧。麦叶蜂中沒有見到这种情况,其大动脉頗細,与逆走神經及前腸間始終保持相当的距离而不直接接触(图 33)。

2. 背管 背管由胚胎身体两侧的中胚层(即成心細胞)构成,这类細胞最初与一般中胚层細胞无区别,直到将背合时方呈現特殊形状。当胚胎两侧向上背合时,外胚层、中胚

层以及中腸上皮一同向上延伸,这时在中胚层的最先端,两侧各有一个新月形的細胞,是即成心細胞。当背合的先端会合于背中綫时,外胚层与中腸(上皮及肌)最先会合,而成心細胞(图 43 card.)間尚有若干距离,其間已有血球出現(hae.)。稍后,成心細胞的突起互相結合而形成背管(图 44),将血球包在里面,同时成心細胞后面的 2—3 个紡錘形細胞(图 33 mes.),这时更加細扁,連結而成背隔膜(图 34 diaph.),一端附着于背管,另一端附着于体壁內面。

由于麦叶蜂身体的背合是由后向前进行的,所以背管的形成也是由后端开始,直到发育的 72 小时或稍后期方始完全形成。初形成的背管横断面呈圓形,两个成心細胞仍維持原来的新月形,但細胞間的界限已不可分清。以后,背管成为上下扁平,其横断面頗为扁寬,壁更薄,只有細胞核处稍为向外突起。

3. 血球及脂肪体 关于血球的来源前面已加叙述,即由中間中胚层(即所謂血球层 Blutzellenlamelle)而成。最初这部分細胞的形状与中胚层两侧部分相似(图 21 med. mes.),以后成为球形,核大,原生質少而染色較深,排列較松,但仍結集在一起(图 17 med. mes.),其四周形成一空隙称为上神經竇(eps.)。不久两侧的体腔会合而与上神經竇合併,此处即不断有个別細胞与它脱离,进入体腔內成为血球(hae.)。Johannsen (1929) 在灯蛾 *Diacrisia virginica* 中,和 Eastham (1930) 在菜白蝶中,都发見有少数血球进入卵黃內而退化者,即所謂假細胞(paracyte),在麦叶蜂中沒有見到这种現象。到了发育的 72 小时,这部分的細胞就完全分散。

但在麦叶蜂的胚胎中又見到另一种情况,即当发育的 40 小时中胚层初发生体腔时,体腔尚很小,且与中間中胚层的細胞相距尚远,而这时在体腔內已有个别血球可見(图 21 hae.)。这些血球不可能来自中間中胚层,其来源在麦叶蜂中沒有找到,但 Roonwal (1937) 謂飞蝗的血球有一部分自脏壁中胚层与体壁中胚层交界而来,可能在麦叶蜂中也是如此。

脂肪体来自体壁中胚层,与其他昆虫一样,虽然 Nelson (1915) 认为蜜蜂的脂肪体来自脏壁中胚层。图 17 为发育 54 小时的胚带横切面,可以見到体壁中胚层的背面有若干細胞排列較松,随着发育而逐漸与体壁中胚层脱离,而落入体腔內。胚胎背合时,这些細胞也随着迁至体的背面与两侧,位于背管与消化管的两旁,只有少数留在体的腹面。到了发育的 96 小时,細胞大为膨大,中央貯有大量脂肪(切片中溶去而成空腔),原生質甚少,与核都位于細胞的表面成一薄层,即从此时起已呈典型的脂肪細胞的构造(图 40 f.)。

生殖細胞

在麦叶蜂胚胎发育的早期,生殖細胞与其他細胞完全沒有区别,不象某些昆虫甚至在胚盘形成之前,在卵的后端已有了若干特別大形的細胞,即所謂极細胞,亦即生殖細胞(Huettner, 1923; Inkmann, 1933; Иванова-Казас, 1949, 1958)。麦叶蜂的生殖細胞一直到发育的 24 小时方可識別,图 34 为該期胚带末端的纵切面,在后腸基部前方的中胚层細胞中,可以見到一羣比較大形而原生質染色較浅的細胞,是即生殖細胞(g. c.),这羣細胞与中腸基的細胞不同,不但其体积較大,而且其位置在后腸內陷基部的前方,而中腸基則在內陷端部的前方。以后的发育中,生殖細胞变化最少,后腸內陷繼續深入,它們就被分成二羣,位于后腸的两侧,及至发育的 40 小时中胚层开始分化时,它們的外面被一层扁

平的中胚层細胞所包(图 45 g. c.),成为生殖脊。生殖脊原位于胚胎的腹面两侧,背合时也跟着迁至背面两侧,直到孵化不再有所变化。

体 壁

发育的 96 小时,胚胎外表的外胚层細胞分泌一层表皮,直接变成体壁的真皮細胞。全体的表皮厚薄不一致,体表面一般較薄,而胸足尤其是上顎的端部表皮則較厚。真皮細胞繼續生长,由于受到卵壳的限制,胚胎不能膨大,体壁表面乃生許多小皺褶,真皮与表皮都向外褶起,孵化后幼虫体迅速膨大,这种皺褶也就完全消失。

摘 要

麦叶蜂的胚胎发育在 27°C 恆温下 7 天完成。核的分裂迁移与胚盘的形成与一般昆虫相同。胎膜有两层:羊膜形成不久即破裂而退化,不形成背器,浆膜一直保留至孵化前。麦叶蜂的原腸形成由于胚带中央部分細胞的内陷,内胚层(中腸基)位于两端。胚带一共分为 19 节,計头部 5 节(包括原头,但前上顎节不久消失,不具副器),胸部 5 节,腹部 11 节。触角最初位于口后,以后移至口前。上唇不成对,非副器。

麦叶蜂的胚带末端初弯向背面,当形成神經节及副器最发达时胚带縮短,以后其末端又弯向腹面,使整个胚带由卵的腹面迁至背面。当进行上述胚动时,胚带同时自首尾两端开始背合。

神經沟自口后开始,至尾端为止,由此而来的神經細胞形成腹面神經索,前脑中脑及視叶由口前的外胚层而来。側单眼由視叶外面的外胚层发生内陷,形成网膜細胞,而表层的細胞即成为角膜細胞。胃腸神經系由前腸背面两个突起发展而来。

中腸由前腸及后腸末端两羣内胚层細胞(中腸基)发育而成,后腸末端的凸起形成馬氏管。

外胚层成对的内陷共有 14 对,头部的 4 对成为幕骨前臂、上顎内突、幕骨后臂及唾腺,中胸、后胸及腹部第 1—8 节者形成呼吸系統。酒色細胞为随同气管一起内陷的外胚层細胞,但形成后与体表失去联络。

血球主要来自中間中胚层,脏壁中胚层成为消化管的肌层,体壁中胚层除成为体壁肌外,又产生脂肪体。二层交界处的細胞形成背管与背隔膜。大动脉則由原头的体腔合併而成。

参 考 文 献

- [1] Дондуа, А. К.: 1953. К эмбриональному развитию *Scolia quadripunctata* F. Зоол. Жур. 32 (4): 631—4.
- [2] Иванова-Казас, О. М.: 1949. Эмбриональное развитие *Anopheles maculipennis* Mg. Изв. Акад. Наук СССР, Биол. 1949 (2): 140—70.
- [3] ———: 1954. Вопросы эволюции эмбрионального развития у перепончатокрылых (Hymenoptera). Труды Всесоюз. Энт. Общ. 44: 301—35.
- [4] ———: 1958. Биология и эмбриональное развитие *Eurytoma aciculata* Ratz. (Hymenoptera, Eurytomidae). Энт. Обзор. 37 (1): 5—23.
- [5] Шаров, А. Г.: 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой

- филогении насекомых. Труды Инст. Морфол. Живот. Акад. Наук СССР 8: 63—127.
- [6] Шаров, А. Г.: 1957. Сравнительно-онтогенетический метод и его применение в систематике и филогении (на примере насекомых). Зоол. Жур. 36 (1): 64—84.
- [7] Baden, V.: 1936. Embryology of the nervous system in the grasshopper *Melanoplus differentialis* (Acrididae, Orthoptera). Jour. Morph. 60: 159—90.
- [8] Butt, F. H.: 1957. The role of the premandibular or intercalary segment in head segmentation of insects and other arthropods. Trans. Amer. Ent. Soc. 83: 1—30.
- [9] Corneli, W.: 1924. Von dem Aufbau des Sehorgans der Blattwespenlarven und der Entwicklung des Netzauges. Zool. Jahrb. (Anat.) 46: 573—608.
- [10] Eastham, L. E. S.: 1930. The embryology of *Pieris rapae*—Organogeny. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B) 219(1): 1—50.
- [11] ———: 1930a. The formation of germ layers in insects. Biol. Rev. 5(1): 1—29.
- [12] Graber, V.: 1890. Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien., Math. Nat. Cl., 57: 621—734. (未見原文, 参考 Иванова-Казас 1954 所引材料)
- [13] Hagan, H. K.: 1918. Observations on the embryonic development of the mantid *Paratenodera sinensis*. Jour. Morph. 30: 223—44.
- [14] Huettner, A. F.: 1923. The origin of the germ cells in *Drosophila melanogaster*. Jour. Morph. 37: 385—424.
- [15] Inkmann, F.: 1933. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kornkäfers (*Calandra granaria* L.). Die Anfangsstadien der Embryogenese. Zool. Jahrb. (Anat.) 56: 521—58.
- [16] Johannsen, O. A.: 1929. Some phases in the embryonic development of *Diacrisia virginica*. Jour. Morph. 48: 493—541.
- [17] Johannsen, O. A. and Butt, F. H.: 1941. "Embryology of Insects and Myriapods". McGraw-Hill Book Co., Inc.
- [18] Müller, K.: 1938. Histologische Untersuchungen über den Entwicklungsbeginn bei einem Kleinschmetterling (*Plodia interpunctella*). Zeits. wiss. Zool. 151: 192—242.
- [19] Nelson, J. A.: 1915. "The Embryology of the Honey Bee". Princeton Univ. Press.
- [20] Nusbaum, J. und Fulinski, B.: 1909. Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei *Gryllotalpa vulgaris*. Zeits. wiss. Zool. 93: 306—48.
- [21] Roonwal, M. L.: 1936. Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. I. The early development, with a new theory of multiphased gastrulation among insects. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B) 226: 391—421.
- [22] ———: 1937. Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. II. Organogeny. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B) 227: 176—244.
- [23] Shafiq, S. A.: 1954. A study of the embryonic development of the gooseberry sawfly, *Pteronidea ribesii*. Quart. Jour. Micr. Sci. 95: 93—114.
- [24] Snodgrass, R. E.: 1925. "Anatomy and Physiology of the Honey Bee". McGraw-Hill Book Co., Inc.
- [25] ———: 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. Smithsonian Misc. Coll. 97(6): 1—159.
- [26] Strindberg, H.: 1913. Embryologische Studien an Insekten. Zeits. wiss. Zool. 106: 1—277.
- [27] ———: 1914. Zur Kenntnis der Hymenopteren-Entwicklung. *Vespa vulgaris* nebst einigen Bemerkungen über die Entwicklung von *Trachusa serratulac*. Zeits. wiss. Zool. 112: 1—47.
- [28] Tschuproff, H.: 1904. Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz. 27: 29—34.

THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *DOLERUSTRITICI* CHU

SUN SAO-SHEN

(College of Agriculture, Shantung)

The time required for the embryonic development of *Dolerus tritici* Chu at 27°C is about 7 days. Both the mode of cleavage and the formation of the germ band are in common with other insects. At very early stages, the amnion degenerates without formation of a dorsal organ, but the serosa persists until eclosion. The gastrulation is accomplished by means of an invagination of the germ band, the endoderm (mesenteron rudiment) being of bipolar origin. During embryo-

genesis the germ band divides into 19 segments: 5 cephalic (including the acron), 3 thoracic and 11 abdominal. The premandibular segment bears no appendages and disappears in the early stage; the antennae are post-oral in origin but soon migrate forward into pre-oral position; the labrum is unpaired, therefore represents no true appendage.

The blastokinesis consists of the shortening of the dorsally flexed germ band and the bending of its caudal end to the venter. During blastokinesis, the process of dorsal closure of the embryo is completed.

A neural groove, which appears behind the mouth and extends to the caudal end, gives rise to the ventral nerve cord. The protocerebrum, the duetocerebrum and the optic lobes arise from the pre-oral ectoderm. In the beginning, the stomodeal nervous system appears as two outgrowths from the dorsal wall of the stomodeum.

The mesenteron is formed by two masses of endodermal cells (mesenteron rudiments) situated inner to the blind ends of ectodermal stomodeum and proctodeum. At the end of proctodeum there are outgrowths which developing into Malpighian tubules.

There are 14 pairs of ectodermal invaginations altogether present. Of these 4 pairs in the head give rise in succession to the anterior tentorial arms, the mandibular apodemes, the posterior tentorial arms and the salivary glands; while those occurring in meso- and metathorax and in first to eighth abdominal segments develop into tracheal and form the tracheal system. Originally the oenocytes are ectodermal cells which invaginate at first alone with the abdominal tracheal and later lose their connections with the integument.

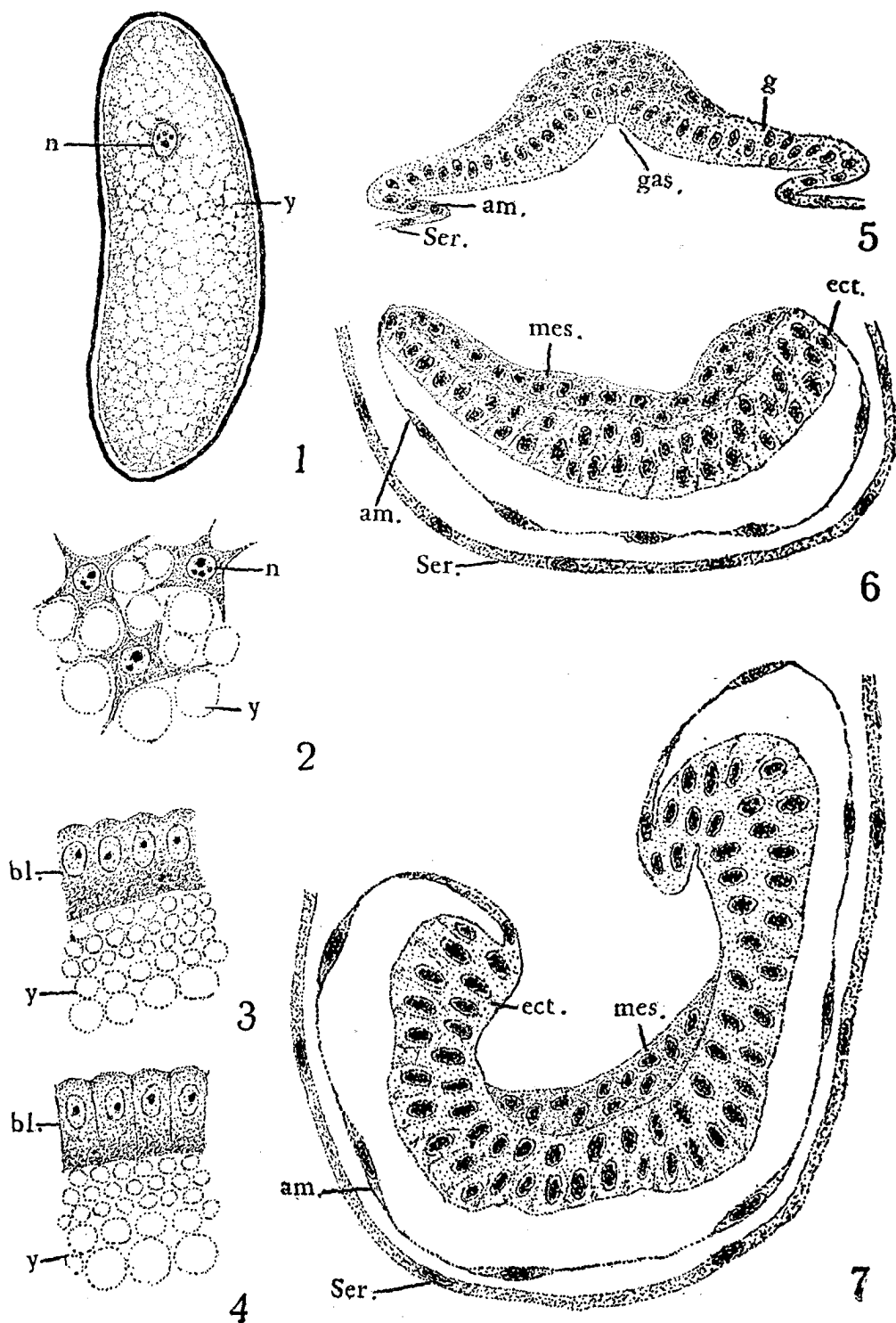
The median mesoderm gives rise to haemocytes, the splanchnic mesoderm forms the muscular coat of the digestive tube, while the somatic mesoderm develop into the skeletal muscles as well as the fat bodies. Those cells which occur at the junction of the splanchnic and the somatic layers form the dorsal vessel and the dorsal diaphragm. Anteriorly the aorta is formed by the union of two coelomic sacs of the acron.

图版縮写字的說明

am. 羊膜
ant. 触角
ant. mesen. 中腸前基
ant. tent. 幕骨前臂
ao. 大动脉
bl. 胚盘
card. 成心細胞
c.l. 头叶
coel. 体腔
cor. 角膜
corg. 角膜細胞
derm. 成体壁細胞
deut. 中脑
diaph. 背壁膜
ect. 外胚层
end. 內胚层
e.p. 眼片
eps. 上神經竇
f. 脂肪体
fr. 額神經节
g. 胚带

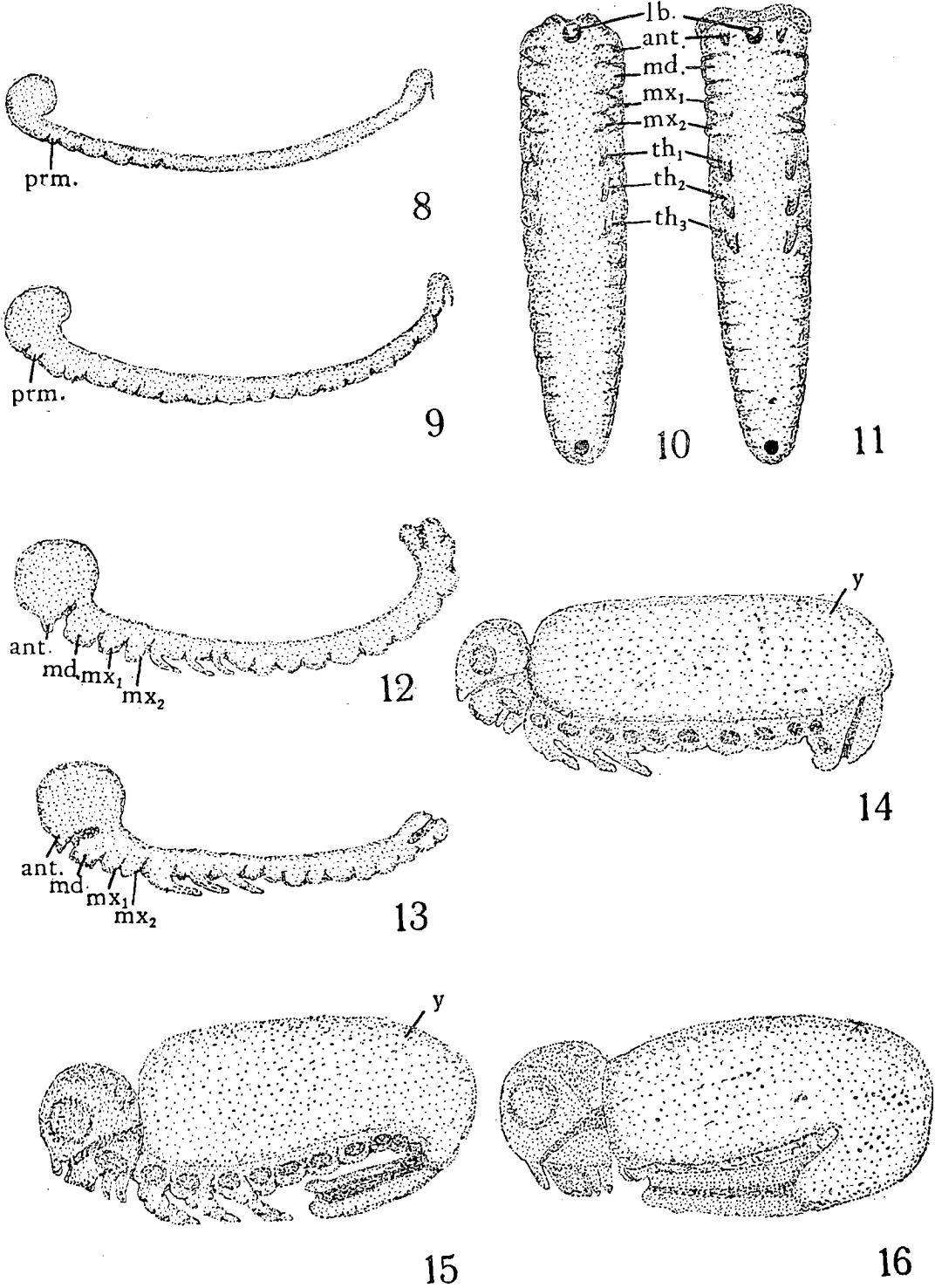
gang. 神經节
gas. 原腸沟
g.c. 生殖細胞
hae. 血球
int. 內膜
lb. 上唇
m. 肌肉
mal. 馬氏管
md. 上顎
md. apd. 上顎內突
med. mes. 中間中胚层
mes. 中胚层
mesen. 中腸
mx₁ 下顎
mx₂ 第二下顎
n. 核
n.c. 神經細胞
neur. 成神經細胞
neurg. 神經沟
occip. 脑后神經节
oc. 酒色細胞

op.l. 視叶
post. mesen. 中腸后基
post. tent. 幕骨后臂
prc. 前脑
prm. 前上顎节
proct. 后腸
rec. 逆走神經
ret. 网膜細胞
sal. 唾液腺
ser. 浆膜
som. mes. 体壁中胚层
spl. mes. 脏壁中胚层
stom. 前腸
suboc. 喉下神經节
tent. 幕骨体
tf. 皮肌纖維
th. 1—3 胸足
tr. 气管
trit. 后脑
y. 卵黄



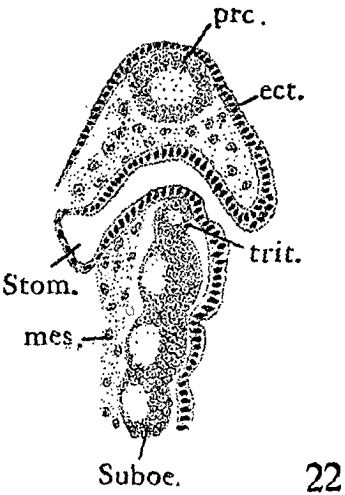
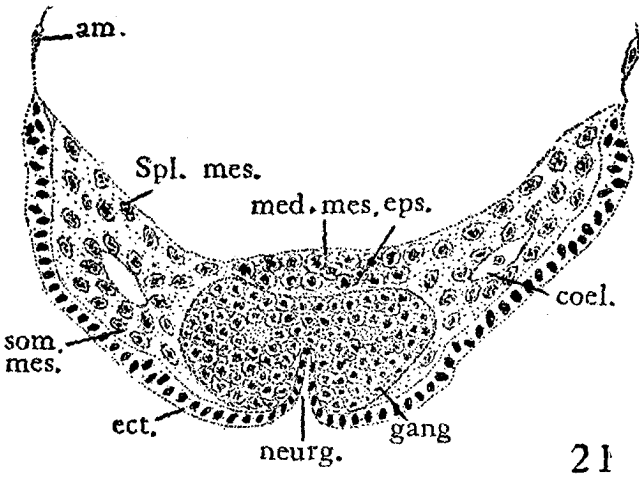
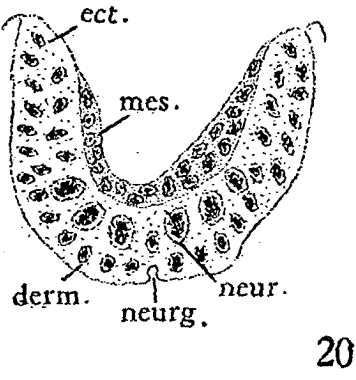
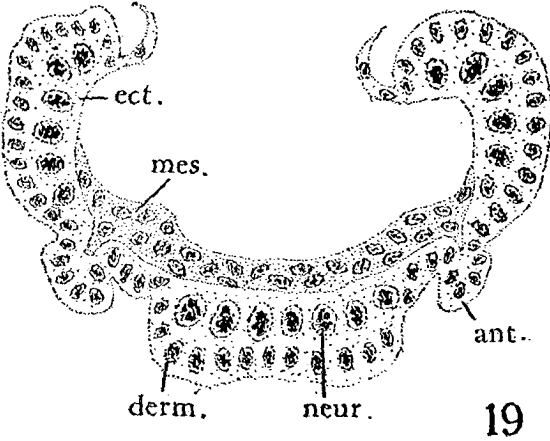
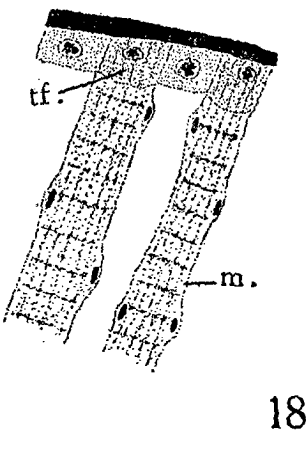
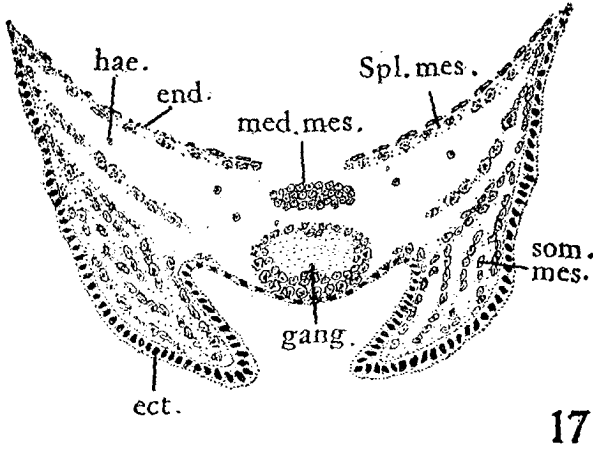
图版 I 說明

- | | |
|-------------------------|---------------------|
| 1. 麦叶蜂卵的縱切面 | 5. 发育 16 小时的胚带头端横切面 |
| 2. 分裂核 (发育 3 小时) | 6. 发育 20 小时的胚带头端横切面 |
| 3. 初形成时的胚盘細胞 (发育 10 小时) | 7. 发育 20 小时的胚带尾端横切面 |
| 4. 完全形成的胚盘細胞 (发育 10 小时) | |



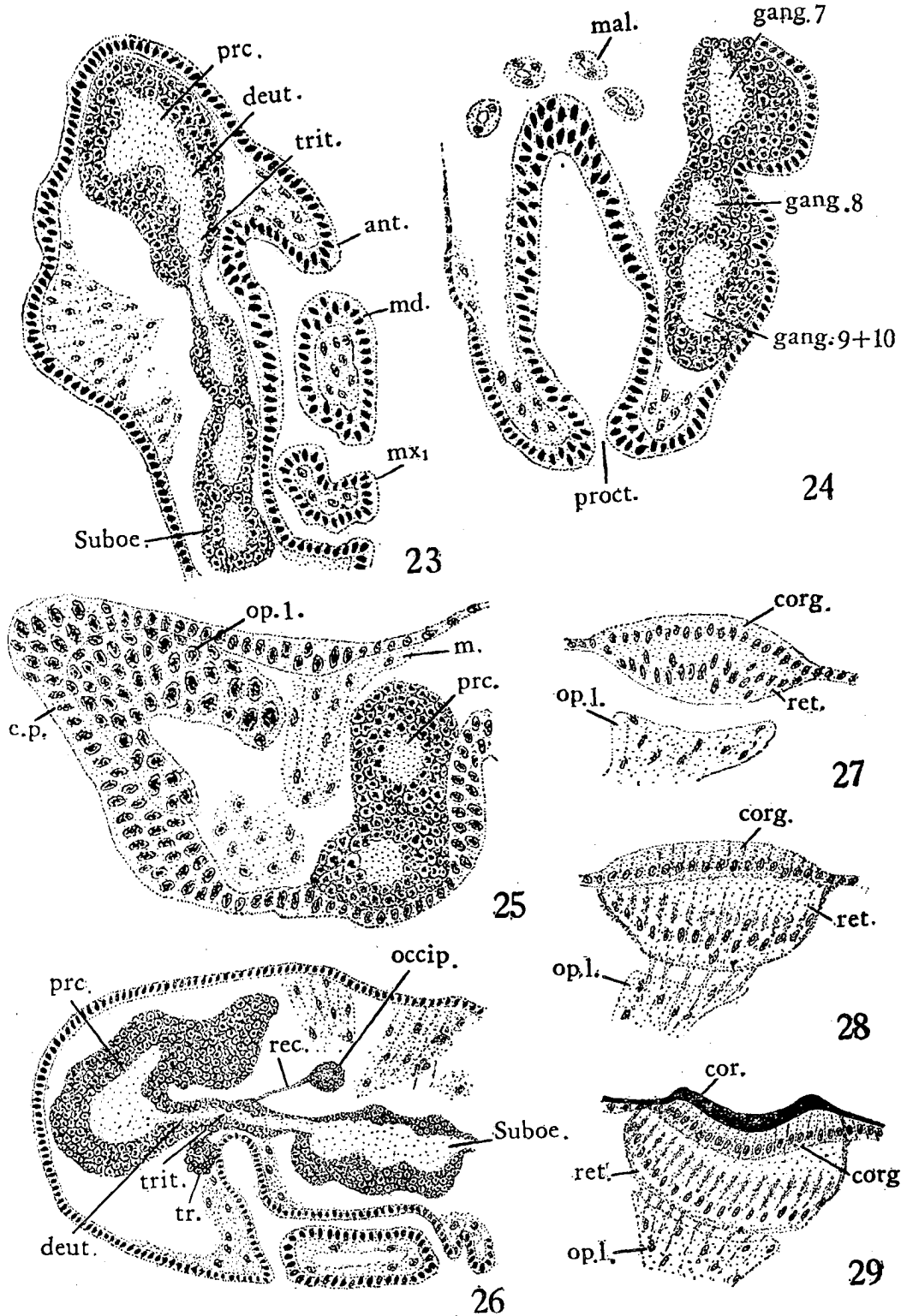
图版 II 说明

- | | | |
|--------------------|--------------------|--------------------|
| 8. 发育 20 小时的胚带侧面图 | 11. 发育 30 小时的胚带侧面图 | 14. 发育 54 小时的胚带侧面图 |
| 9. 发育 24 小时的胚带侧面图 | 12. 发育 40 小时的胚带侧面图 | 15. 发育 60 小时的胚带侧面图 |
| 10. 发育 28 小时的胚带腹面图 | 13. 发育 48 小时的胚带侧面图 | 16. 发育 72 小时的胚带侧面图 |



图版 III 说明

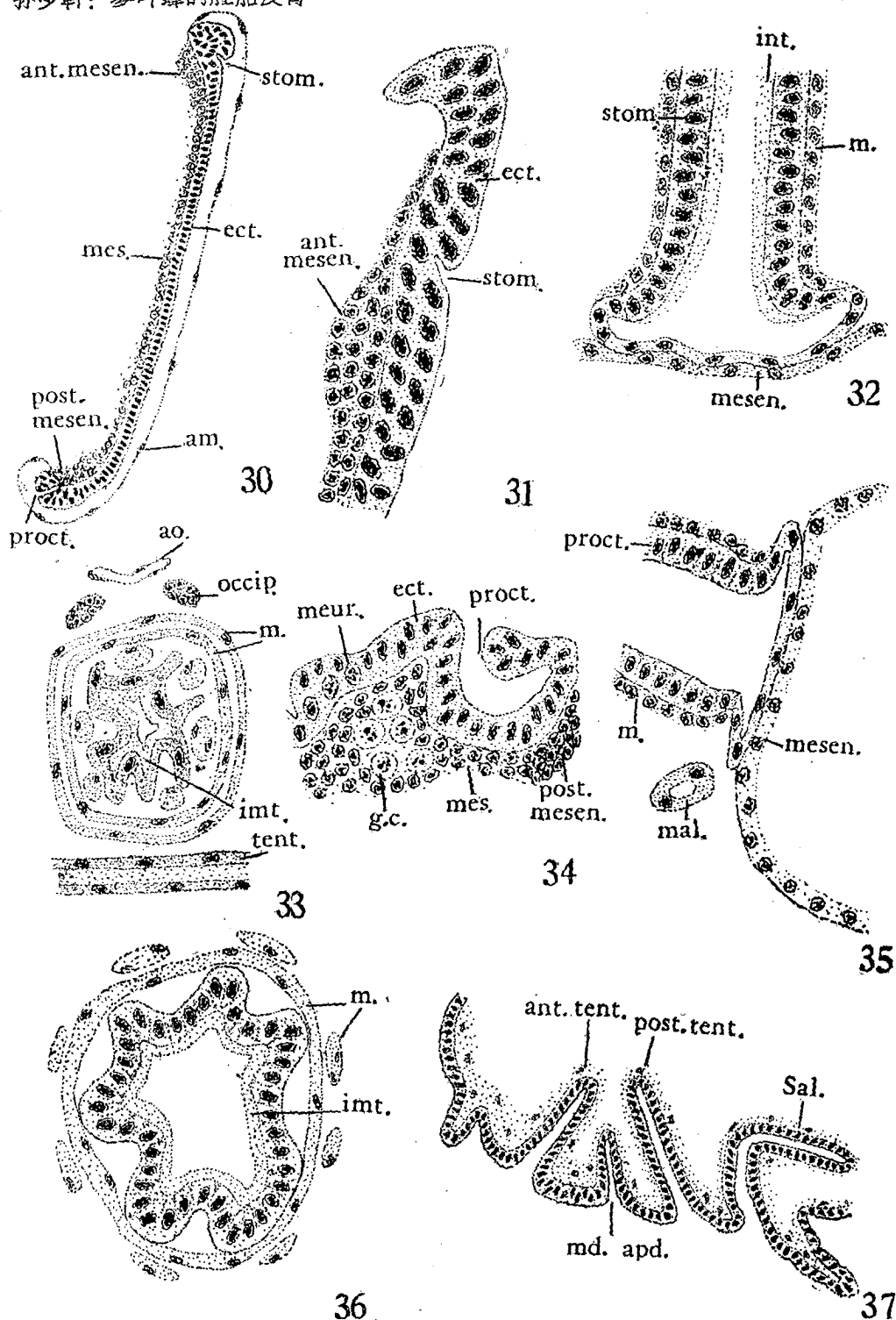
17. 发育 54 小时的胚带头部横切面
18. 发育 96 小时的胚胎的头肌縱切面
19. 发育 28 小时的胚带口前横切面
20. 发育 28 小时的胚带口后横切面
21. 发育 40 小时的胚带胸部横切面
22. 发育 48 小时的胚带头部縱切面



图版 IV 說明

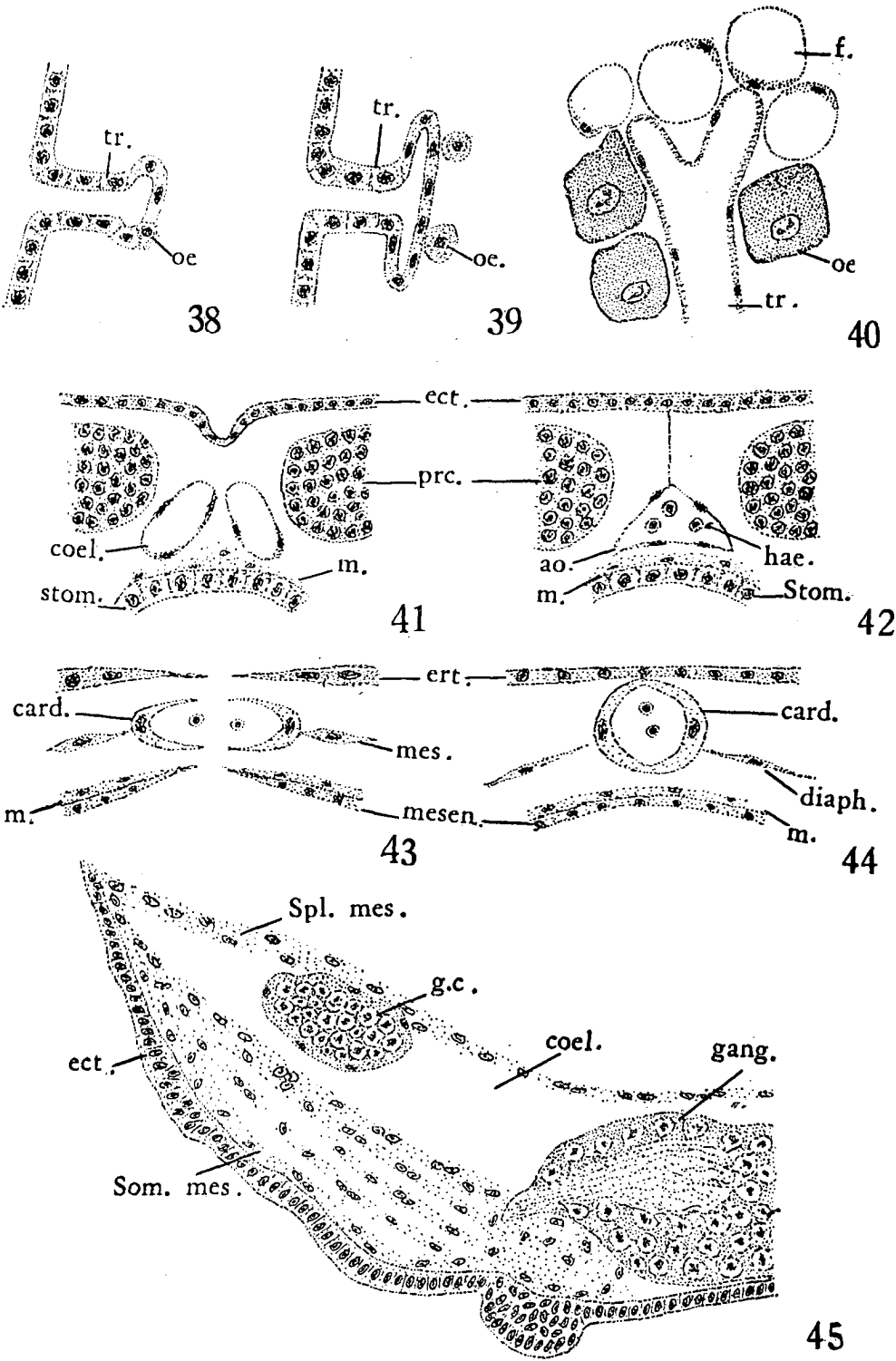
23. 发育 54 小时的胚带头部縱切面
24. 发育 54 小时的胚带腹部末端縱切面
25. 发育 48 小时的胚带头部橫切面
26. 发育 72 小时的胚胎头部縱切面

27. 发育 54 小时的胚带侧单眼縱切面
28. 发育 60 小时的胚带侧单眼縱切面
29. 发育 96 小时的胚胎侧单眼縱切面



图版 V 說明

30. 发育 20 小时的胚带纵切面
 31. 发育 20 小时的胚带前端纵切面
 32. 发育 72 小时的胚胎, 前肠末端的纵切面
 33. 发育 96 小时的胚胎头部横切面的一部分
 34. 发育 30 小时的胚带后端纵切面
 35. 发育 54 小时的胚胎, 后肠末端的纵切面
 36. 发育 84 小时的胚胎直肠的横切面
 37. 发育 48 小时的胚带头部纵切面



图版 VI 说明

- 38. 发育 60 小时的胚带, 气管内陷的纵切面
- 39. 发育 72 小时的胚胎, 气管内陷的纵切面
- 40. 发育 96 小时的胚胎, 气管、脂肪体与酒色细胞
- 41. 发育 54 小时的胚带, 大动脉
- 42. 发育 60 小时的胚带, 大动脉
- 43. 发育 72 小时的胚胎胸部横切面, 背面部分(将背合)
- 44. 发育 72 小时的胚胎胸部横切面, 背面部分(已背合)
- 45. 发育 60 小时的胚带腹部第8节的横切面