

赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* Westw.

的个体发育及其对于寄主蓖麻蚕

Attacus cynthia ricini Boisd.

胚胎发育的影响

利 翠 英

一、引 言

赤眼蜂(*Trichogramma evanescens* Westw.)是一种農業益虫,分布地区極广;它能够寄生在多种鳞翅目昆虫卵內,使寄主卵不能孵化。本世紀以來,在世界許多地区曾先后試行繁殖赤眼蜂來防治農業害虫,有的已取得了一定成績,并已用于生產实践。我国近年在广东、广西及其他植蔗地区,大面積推广赤眼蜂防治甘蔗螟虫;局部地区也用以防治玉米螟。赤眼蜂繁殖利用,在我国已开始发展。

根據蒲螯龍等一系列的研究^[1],在室內繁殖赤眼蜂时蓖麻蚕卵可作为最好寄主;如能与蓖麻蚕飼养事業結合起來最为方便有利。他們建議用以繁殖赤眼蜂的蓖麻蚕卵在常温下发育不可超过4—5天,以免不利于赤眼蜂个体发育。但赤眼蜂个体发育与蓖麻蚕胚胎发育的关系如何,至今还未明了;它和其他寄主胚胎发育的关系,沒有人詳細研究过。为了确定赤眼蜂蓖麻蚕卵中最适当的寄生时期,以提高赤眼蜂的成活率及生活力,作者進行了赤眼蜂个体发育及其对蓖麻蚕胚胎发育影响的研究;拟从胚胎学的观点,更明确地指出寄生适期,为生產应用上提供理論根據。此外,还从兩者发育过程,研究相互影响的現象,探索提高利用时應該注意的規律,以供害虫防治时的参考。

Gatenby (1917)曾对赤眼蜂的胚胎发育做过比較全面的一般性研究^[6],但他的不少观察結果曾为后来研究者所怀疑。Flander 曾研究过两种赤眼蜂 (*Trichogramma evanescens* 及 *T. embryophagum*)的胚胎发育,但着重在幼虫的外部变化,絕少涉及器官的形成^[5]。Flander 所敘述的幼虫形狀与发育过程中的某些現象,与本研究中所观察到的有所不同。Krishnamurti 簡括地研究赤眼蜂的胚胎发育^[8]。Иванова-Казас (1950) 研究赤眼蜂中另一种赤眼蜂 (*Prestwichia aquatica*)的胚胎发育^[2],观察比較詳細,并指出对 Gatenby 的观察有怀疑之处。关于赤眼蜂个体发育与蓖麻蚕胚胎发育的相互关系的研究,过去未見报导。

二、材料和方法

蓖麻蚕蛾产卵时间很长,且往往在晚上产卵。用来观察胚胎发育材料尽可能取自同一雌蛾,或同时羽化的几个雌蛾所产的卵,蓖麻蚕卵产出后,记载日期和准确时间,然后将卵分组放入玻璃指管内,每管卵数为20—30。准备足够的蚕卵,放入定温培养箱内,依下列时间,分别取出固定:产卵后10分钟、30分钟、1小时。以后每隔一天固定一次,直到幼虫孵化为止。

用作全形标本及切片材料的蚕卵系用 Bouin, Carnoy 及 Brasil 固定液固定;而以 Brasil 热液(加热至70℃左右)固定结果最好。

蓖麻蚕卵壳颇坚硬。如果固定后,在80%酒精中保存1—3个月以后,卵壳稍软,可在扩大镜下,用尖锐解剖针剔除卵壳。但固定不久时卵壳尚坚硬,必须用脱壳液除去卵壳。一般常用的脱壳液是:80%酒精10毫升, KOH 2克, H₂O₂(30%) 3毫升的混合液。将卵浸于该液中约2、3分钟(时间长短,因材料而定)后,取出置于80%酒精中洗涤,然后用解剖针除去卵壳。

胚胎的全形标本多用酒精硼砂洋红,或盐酸洋红染色,切片是用石蜡切片法;用 Delafield 苏木精液或 Haidenhain 铁矾苏木精液染色,并用伊红,轻绿做二重染色。

赤眼蜂的研究材料,用下列方法来制备:先将刚羽化的赤眼蜂,放进玻璃管内,以蜂蜜喂养,然后放进蓖麻蚕卵,赤眼蜂便在蓖麻蚕卵上产卵。经1小时以后,放走赤眼蜂,取出蓖麻蚕卵,放入玻璃管内,每管20—30粒卵,置于26—28℃的培养箱中,依下列时间,分别取出固定:产卵后20和40分钟各固定一次,以后在1—12小时期间,每小时固定一次;12—72小时期间,每4小时固定一次;72小时以后,每12小时固定一次,到蜂羽化后为止。

分别用各种不同发育期的蓖麻蚕受精卵让赤眼蜂产卵,以备观察赤眼蜂胚胎在不同发育期的寄主卵内发育情况,及其与寄主胚胎发育的关系。本试验所用的有产卵后12、24、36小时、2日、3日、4日、5日、6日及7日的蓖麻蚕卵。

因为上述方法中蚕卵给赤眼蜂产卵的时间很短(1小时),故要得到寄生率很高的研究材料时,须用很大数量的赤眼蜂来产卵。蜂的数量往往数倍或数十倍于蓖麻蚕卵。

研究寄生蜂个体发育时采用的固定液和固定方法,脱卵壳方法及切片染色方法,均与研究蓖麻蚕胚胎的方法相同。但全形玻片制作方法稍有不同:先将卵壳剔除,用醋酸洋红,或酒精硼砂洋红染色,经6小时左右,置于酸性酒精内脱色,约经4小时或更久一些时间,蓖麻蚕卵黄的红色,几乎全部褪去,寄生在卵内的赤眼蜂卵或前期幼虫,还呈红色。用针剔除卵黄,余下赤眼蜂,再制成玻片。

三、赤眼蜂的个体发育

赤眼蜂产卵于寄主卵内,自后一直发育到成虫的整个过程都在寄主卵内渡过。所需时间,在26—28℃约为6—8天;胚胎发育时间约1天左右,幼虫期1—1.5天,前蛹期2—3天,蛹期2—3天。

赤眼蜂的发育过程,和一般全变态的昆虫有所不同;在上述的4个时期之间,没有明显的分界,从卵裂开始,连续发育到成虫。胚胎期与幼虫初期,幼虫后期与前蛹期,前蛹期与蛹期之间在形态上的分别很少。根据各期的形态和其他特点,可将上述四期分开:胚胎期是自胚胎发育开始到开始取食之前为止,幼虫期是自开始取食到停止取食为止,前蛹期是自停止取食到翅芽与足芽等自体内向体外翻出为止。蛹期是自翅芽与足芽翻出到羽化为成虫为止。

1. 胚胎期

卵棒形(图版I、2),长68—100微米,大端宽20—30微米,小端宽7—10微米。卵膜薄而不显明,卵内物质均匀同质,缺乏卵黄,细胞核位于卵中央。在卵的后端,有着色较

深的小体,名卵质(oosome)。卵产进寄主卵内以后,即行卵裂,子核出现于卵的中央。卵内虽缺卵黄,但仍保持表面分裂形式。子核继续分裂,逐渐分散,约在第3,4次分裂期间,细胞核逐渐向外扩散,其中一核,落在卵的后端卵质部分,该部分出现环形浅凹陷,划分出椎形端部(图版 I、3)。落在该处的细胞核,为原生细胞^[2]。这个细胞核亦开始分裂,但分裂较迟较慢。其余细胞核继续分裂,并向卵的周边移动。产卵后4—6小时,在卵的周围,形成了一层细胞的胚盘(blastoderm)。胚盘细胞为分界明显的柱状细胞,排列紧密,端缘整齐,形成厚薄颇为均匀的单一细胞层(图版 I、4)。在卵的后端,出现几个呈卵圆形的生殖细胞,着色较淡,排列紧密,重迭成羣。产卵经6—9小时以后,这生殖细胞羣的数量不再增加;在这时期以后的一段时间内可能是静止时期,不进行细胞分裂;一直到前蛹期以后,才开始活动^[6]。胚盘细胞逐渐增大,细胞层逐渐加厚,蜂产卵后6—12小时之间,其厚度由6.6微米增至13.3微米,胚体亦随之而增大,宽度(最宽部分)由36.3增至41.25微米(图版 I、5)。

胚盘形成之后(囊胚期),囊腔中央出现一些着色深黑(苏木精染色)的点粒。Gatenby认为这些粗黑的团粒是由胚盘细胞挤出的,因为这些团粒的大小与细胞核仁团粒相似。团粒数量不一,由10到60,一般在30到40之间。在胚盘形成初期,团粒较少,以后渐渐增加。

产卵后10—12小时,即在囊胚期以后不久,随着胚胎发育,胚体逐渐增大,并变宽短(图版 II、9,10),胚盘细胞出现重迭现象。同时,在胚体前端的一方(腹面),出现口陷;跟着,在胚体的后端出现肛陷。肛陷稍向内伸展,形成短宽的肛道(proctodeum),以后不继续深入。口陷则继续内陷,细胞分裂旺盛,发展迅速,旋即填满了囊腔的内腔,形成了后端闭塞的消化道。中肠形成初期,肠腔狭小,肠壁细胞为巨大的圆球形细胞(图版 II、11—13)。其后中肠腔逐渐扩大,囊胚腔逐渐缩小,肠壁逐渐接近囊胚细胞。存在囊腔中的黑色团粒被挤于一边,随着胚胎发育而消失。随着消化道的形成,囊胚细胞层逐渐变薄,成为幼虫的体壁。这时候(产卵后16—20小时)的囊胚细胞与肠壁细胞分别明显:肠壁细胞为球形,排列疏松;囊胚细胞(即体壁细胞)扁而宽。其后,胚体逐渐增大,囊胚腔和肠腔随之增大,胚胎亦伸长:长102—153微米,宽57.8—88.4微米。经2、3小时之后,口部周缘细胞极密集,紧密地排列成圆形开口,在开口的两侧,逐渐出现一对微小的弯形口钩,口后接着一段短小的前肠,前肠的肠壁细胞小,排列紧密,成厚薄均匀的一细胞层。前肠的肠腔窄小,连接于中肠前端。中肠肠壁厚,由大型的泡状圆形或卵形细胞所构成,排列疏松,细胞分界显明。中肠肠腔尚窄小,后端闭塞如囊状。后肠宽短,仍处于肛陷初期状态。胚体继续伸展,头尾两端的宽度大致相等。这时期的胚胎已是发育的最后阶段;开始取食后即进入幼虫期。

2. 幼虫期

赤眼蜂卵产后22—26小时结束了胚胎发育期,幼虫开始取食寄主卵内物质。幼虫取食初期,中肠腔内充满食物,虫体逐渐增大伸长(图版 II、14,15)。由于食物逐渐增加,肠腔渐形扩大,肠壁逐渐变薄,肠壁细胞层与体壁细胞层逐渐贴近,其后由于幼虫大量取食,以致虫体(特别是后部)十分膨大,中肠肠壁与体壁细胞极度伸张,变成薄膜状。此时幼虫成为前端小而后端膨大的囊状(图版 II、16—18)。

幼虫体躯构造简单,身体不分节。头、胸及腹部之间也没有任何分界的标志。口器在头端部腹面,是一个简单的开口,在开口的两侧有一对弯曲的口钩,虫体的后端具有一个后肠的开口——肛門。初期幼虫,在前端部的背面及腹面出现一些皱缩部分;在背面的较为明显,形成几个波浪形隆起。这些构造随着幼虫的增长而逐渐消失。

幼虫在取食之后,消化道的前、中、后肠三段的分界颇为明显。前肠较小,在发育过程中变化不大,仍然是内腔狭小,肠壁细胞排列紧密。前端部分和开口的周围细胞层加厚,细胞排列重迭而紧密,特别在口钩基部,其紧密与重迭程度更大,似如肌肉功能的组织,但没有肌纤维的特征。幼虫中肠由于充满食物而涨得很大,肠壁由厚变薄,肠壁细胞由球形而变扁。由于中肠十分扩张,体壁也随着肠壁极度扩张而变薄。肠壁与体壁两层细胞紧贴起来;特别是在虫体的中部,这两层细胞几乎分辨不出来。后肠的构造简单,是由肛陷继续内陷所成的短管。幼虫初期的后肠,仍保持着其胚胎时期的特征:肠壁厚,内腔宽短,细胞大,排列颇密集。虫体逐渐增大,细胞增多,排列重迭紧密,肠壁随之而增厚,前肠闭没不与中肠相通,内腔宽浅,后端有开口。

生殖细胞羣在囊胚时期已出现:在肛陷形成过程中,它们陷入体腔内;至幼虫初期,出现于胚体腹面后端的体腔中。它们外面有包膜,本身即藏于膜囊中(图版 I、7)。在幼虫发育期间,它们处在不活动状态,除稍增大以外,形状无大变化。

除生殖囊之外,在胚胎体腔中,还散布一些类似絳色细胞的大型细胞,分布于中肠的外面和体壁之下。

在赤眼蜂胚胎期,找不到解剖学上的神经系统。神经系统在幼虫初期才开始出现,至幼虫末期仍处在发育初期状态。初期幼虫,在口孔两侧的前端,出现一对由外胚层分化出来的一些大型细胞构成的细胞团。这样的两个细胞团,沿着口孔两侧逐渐增大,成为脑芽。随着幼虫的发芽,在口孔的下方出现与脑芽相似细胞羣,最初排列疏松,然后逐渐密集,形成两条带状组织,逐渐向后延伸(图版 II、18)。到幼虫后期,它们延伸到幼虫后端,并终止于生殖细胞囊的前方,而不达后肠位置。其后,此两条组织合并为一带状的雛形神经索,没有分枝,也没有形成神经节的标志。

幼虫期就在上述的构造情况下结束,停止取食,进入前蛹期。幼虫期间体积的增长程度完全取决于取食量,这与寄生在同一个卵中的复寄生数有关。在这个试验里,寄生于一个蓖麻蚕卵内的赤眼蜂数为 4 头到 70 头,一般在 30 头左右。无论寄生在寄主卵内的数量多少,其幼虫必将寄主卵内所有食物吞食殆尽,絕少遗留。因此复寄生愈多,幼虫体积愈小;反之便愈大。至羽化出来的成虫体积也是有同样的现象。在人工繁殖赤眼蜂过程中,要保持较粗壮的蜂体时,控制复寄生数量是一个很重要的措施。

在这个试验里,停止取食后的幼虫,因复寄生数不同,虫体的大小差别相当大:体长可由 594 至 1,215 微米,体宽可由 324 至 810 微米。无论虫体的大小如何,其器官发育程度和体躯形状是没有显著差别的。产卵后 46—60 小时左右结束幼虫期。

3. 前蛹期

幼虫停止取食后,其内部构造除了消化道比较完整以外,其他如生殖器官和神经系统仍处在发育初期状态;完全没有呼吸系和循环系。就以这样构造简单的一种囊状幼虫,进入前蛹期。

由幼虫后期逐渐进入前蛹期的初期时,虫体前端部逐渐宽大。在前蛹期間,前端部繼續加寬。虫体尾端逐渐变細,因而形成头端寬而尾端尖小的蜂蛹体形。在前蛹期开始之后,新的体壁在幼虫体壁下逐渐形成;約經 10 小时左右,前蛹期体壁形成,原来的幼虫体壁的表皮层,变成半透明的薄膜,从虫体分离而成为前蛹期的包膜(图版 III、23, 24)。前蛹期就在这个包膜中发育。这个包膜,一直被保存到进入蛹期。

前蛹期所經過的时间約 45—60 小时左右;产卵后 90—120 小时左右,前蛹期即行結束,前蛹期間的器官,是在幼虫器官的基础上繼續发育的消化道(特别是中腸)少有变化外,其余的都发展形成新器官。

在前蛹期的初期(产卵后 52—64),虫体上最显明的是足芽与翅芽。在虫体腹面中部前端腹神經索的两旁,出現 6 个細胞羣,这就是足芽的开始。跟着,在足芽的两側外方,出現翅芽。足芽和翅芽的細胞羣发育迅速,其細胞从稀疏逐渐到极度密集(图版 II、20),然后开始內陷,初成的凹陷漸漸向內后深入,形成后端尖細的长囊状(图版 III、21)。在产卵后第 4 天,长形囊状的足芽上出現皺縮橫紋,象征着足的分节开始(图版 III、22)。这时期的翅芽仍保持原来形状,但較闊較长。其后足芽与翅芽伸展很慢,或不繼續伸长,不久,足芽与翅芽开始向外翻出(图版 III、23);約 4—8 小时以后,足芽与翅芽全部伸出体外,进入蛹期(图版 III、24)。

在足芽与翅芽出現的同时,在腹面后端,肛道开口的前方,出現四个与足芽及翅芽相似的細胞羣。它們同样向內陷入成囊状,形成外生殖芽;后来与足芽及翅芽同时翻出,成为錐形的外生殖器。

前蛹期消化道的变化很少:口孔与前腸保持原来状况;口鈎仍然存在,一直被保留到前蛹的后期。中腸則跟着体形的变化而变小,但仍然閉沒,这种状态一直維持到蛹后期。后腸在前蛹期間变化不大,仅稍伸长,腸壁細胞稍为增加,后端的肛孔仍保持原来状态。

前蛹期間,头部变化較大:脑芽增大,于中央連接。头壁細胞层加厚;在脑的前方和側方由表皮細胞分化出来的細胞羣沿着脑部伸展,与脑相連接,形成复眼的雛型。同时触角芽也逐漸出現。到了前蛹的后期,头与胸部的分界开始明显;由足与翅可确定胸部所在位置,但胸、腹間仍无分界,前蛹期的神經索除了逐漸粗大以外,沒有多大变化:沒有分枝,也沒有出現神經节;它仍保持幼虫时期形状。

在前蛹期間,相当于产卵后 70—90 小时左右,呼吸系統开始形成。到足芽与翅芽将开始向外翻出之前,在虫体兩側出現了由体壁內陷所形成的两列細胞,自胸部前端至腹部末端,这就是縱走气管的原基。呼吸系統就是在这个基础上逐渐形成。

4. 蛹期

在前蛹期間,成虫的外部及內部各种器官已經初步形成。进入蛹期后,它們便在原有的基础上繼續发育。但無論外部形态或內部构造,此时的变化都很大。蛹在初期仍包在幼虫表皮层所成的前蛹膜內发育(图版 III、24)。

化蛹后,新的体壁在前蛹的体壁下面逐渐形成。經過 10 小时左右,原来前蛹期的体壁只余下来一层透明膜状构造,稍离开蛹体,包围着体軀和伸出体外的足芽、翅芽和触角芽等器官,成为蛹的包膜(图版 III、25)。以后,足芽和翅芽等向外伸长,蛹包膜也跟着延伸。在这个时期,前蛹期的包膜仍然存在。蛹就在两重包膜之內发育。化蛹后一天左右,

前蛹的包膜脫落。

蛹的新皮形成后,表皮层极薄,在切片标本只現膜状,紧貼于真皮細胞层之外,后来它逐漸加厚,由无色变黃色,由淡而深,至羽化时成为棕黃色。

蛹期的外部构造,变化很大。蛹的初期,头与胸部之間的分界已逐漸明显。头部的兩側,脑的后方,复眼所在位置,呈大圓形隆起,占有头部的大部分。在这两个隆起之間,头的前方和頂端,頗为膨大。口孔周围,有数个小突起,为口器的原基。在这些小突起的前方有一对向前方伸出的触角芽。化蛹后不久(約 10 小时),头、胸及腹部的分界已經十分明显,胸节及腹节的节間分界开始出现,以后逐漸明显。头部向兩側伸展,由圓狹而漸成短闊(图版 III、26)。复眼与单眼由头壁細胞分化而成,眼的顏色由淡黃、淡紅而逐漸变为深紅。触角也随着发育,分节逐步显明。到产卵后第 6 天,复眼、单眼和触角已全部形成,足芽繼續伸长,足的节間分界也逐步明显。翅芽繼續增大,其端部增长較速,由狹圓而变成扁闊,端部寬度由小于基部而变为大于基部。足芽与翅芽皆在蛹包膜內生长;足芽伸长到一定程度后不再伸长。翅芽在翅包膜內繼續发育,因伸展过大而在包膜內皺縮起来(图版 III、26, 27),至羽化时才伸展成薄膜。成虫在寄主卵內羽化,約經 1 天左右,才由寄主卵壳飞出(图版 III、28)。

虫体內部构造,除中腸逐步縮小以外,其余部分在前蛹期的基础上繼續发育。

神經系統方面:脑芽繼續发育,形成脑和脑神經,腹神經索漸变粗大。化蛹后約 10 小时左右,出現狹窄与膨大部分,开始形成神經节。化蛹后 5—10 小时,神經节已明显(图版 I、8),以后就在这个基础上,发育成为完整的神經系統。

前蛹期的消化道除了中腸稍为縮小以外,前腸与后腸沒有多大的变化。进入蛹期以后,随着胸部的变化,前腸逐漸伸长。腸壁逐漸变薄,腸腔稍为扩大,前腸后部伸展到腹部的前端。中腸內腔的內容物逐漸減少,中腸体积也随之而縮小,直到羽化之前一天,中腸后端,仍然閉沒而不通往后腸。后腸随着腹部逐漸变窄而稍为伸长。

进入蛹期以后,生殖器官发展較快,由前蛹期的簡單生殖囊发育成为成虫生殖腺。

其余的还有循环和排泄系統,都是在前蛹的后期开始,在蛹期发育完成。

四、蓖麻蚕的胚胎发育

蓖麻蚕卵(图版 IV、29),近乎橢圓形,长 2.5 毫米,寬 1.9 毫米,乳白色,卵壳表面,具有大小均匀、排列整齐而密集的圓拱形的小粒状突起。在卵的一端有一个顏色深黑的卵孔(图版 IV、30)。卵孔周围稍下陷,呈漏斗状,其周边的卵壳表面較为平滑,具极細密的放射状紋罗。在卵壳內,有一层非細胞构造的薄膜状的卵黄膜,卵黄膜接触着卵的內含物。經固定的卵除去卵壳之后,卵黄膜仍完整地包围在卵內含物之外。在卵黄膜之下是卵外层的周緣原生質层(periplasm),此由无卵黄的細胞質构成,其內为大量卵黄。

1. 卵裂及胚盘形成

产卵后 3 小时左右,第二次成熟分裂开始;繼而原核結合。产卵后 4 小时左右,开始卵裂。卵裂初期細胞分布于卵的上方(卵孔所在的一端),呈掌状或星状(图版 IV、31)。細胞繼續分裂;它們分散于卵中央部分的卵黄內,并逐漸向周緣移动。产卵后約 14 小时左右,大部分細胞移至卵的周緣。当这些細胞抵达周緣时,細胞質延伸物逐漸消失,成为

合胞体。产卵后約 16 小时左右，細胞在卵邊緣排列整齐，形成胚盘 (blastoderm) (图版 IV、32)。初期胚盘的細胞呈圓形，排列疏松。胚盘細胞繼續分裂，排列逐漸紧密而整齐，并由圓形变为方形，細胞間隔显明，形成了厚薄均匀的单細胞层，为卵黄膜所包围着。在胚盘形成时在卵黄內繼續分裂的細胞并非全部移到卵的周緣，它們之中有些仍停留在卵黄中，并保持着原来形状(掌状或星状)，成为卵黄細胞。

2. 浆膜、羊膜及胚带形成

产卵后 18 小时左右，胚盘形成不久，胚盘的一部分細胞分裂旺盛，細胞层加厚，形成胚带。胚带出現之初，呈闊短带状，橫繞于卵的中部，兩側緣距离較近(图版 IV、36)。后来，胚带的細胞数目逐漸增加，細胞形状由方形变为柱形，細胞层也随着加厚，整个胚带形状也逐漸变长变窄。兩側緣随上述变化而逐漸远离。胚带以外的細胞数目不再增加，細胞形状由原来的方形变成扁形。并随着胚带的变化，細胞层逐漸变闊变薄，成为浆膜。在这个时候，浆膜与胚带的邊緣是相連的；約經 2—4 小时，浆膜邊緣离开胚带而向胚带外方伸展，逐漸将整个胚带包在浆膜范围之内。与此同时，胚带周边細胞变薄，并向外弯褶，成为羊膜褶，羊膜开始形成(图版 IV、34)。其后羊膜褶在浆膜与胚带之間逐漸伸展，在产卵后 24 小时左右，即相接遇于中央而連成羊膜，包围着整个胚带腹面。羊膜与胚带之間的空隙为羊膜腔。

3. 胚层形成

在羊膜形成过程中，胚胎細胞分裂旺盛，細胞层逐漸增厚并漸形弯曲，呈瓢状(图版 IV、39)。头端出現浅凹陷，呈寬大而分裂的头叶。尾端較小，端緣圓滑无裂縫。其后，胚胎逐漸伸长，头叶亦漸明显。在胚胎的腹面中央，出現縱形原沟，从头端逐漸伸展到尾端(图版 IV、40)。原沟初期形浅而寬，沟內細胞漸內陷，其后由于兩旁細胞相对延伸，原沟逐漸縮減而至消失。兩側的細胞相遇接，形成外胚层。原沟內陷細胞被挤于外胚层之内，初成柱状細胞团，然后向兩側伸展，成为胚胎的里层，里层是单細胞层，与外胚层紧貼着(图版 V、42)。

胚胎繼續伸长沿着卵弯曲，腹面向外。到产卵后 36 小时左右，胚体最长，約占蚕卵外周 $3/4$ — $4/5$ 。头端与尾端接近。胚胎的里层形成后不久，約在产卵后 40 小时左右，这两层細胞同时发生变化。首先，里层随着外胚层細胞向兩側伸展，外胚层較薄，仍为一单細胞层，而里层細胞发展不大均匀，兩側緣細胞增殖較速，出現重迭成堆的細胞羣，形成了兩側厚，中央薄的情况。其后，沿着里层中央部分(自头到尾)分离出一些游离細胞；而里层兩側的細胞团即成为中胚层。由于胚体分节，中胚层也跟着各节分离开来，同时在每一节的中胚层細胞形成一个中空的囊状体，此即各节的中胚囊(图版 V、43)。

4. 胚体分节及附器形成

与中胚层形成的同时，胚体分节开始，初現波浪形弯曲(图版 IV、35)，然后各节分界逐漸明显(产卵后 45 小时左右)。与此同时，胚胎腹面中央再度出現一条縱沟，即神經沟，将胚体各节縱分为两个对称部分。其后(产卵后 48 小时)，胚体分节更加分明(图版 IV、38)。胚胎的前端部較寬大，分为 7 节；第 1 节为头叶，最寬大；第 2、3、4 节为口节，即上顎节、下顎节和下唇节；第 5、6、7 节为胸节。这 6 节的分界明显，形状大小相似。胚胎的后端部較为窄小，分为 11 节，即第 1—10 腹节及尾节。

胚体分节开始以后不久(产卵后 50 小时),在头叶与上颚节之間,出現口陷,初呈浅凹陷,然而繼續深入,形成前腸。随着胚体分节的进展,头部与脑部附器亦开始形成;首先是口节与胸节的腹面两侧开始涨大,向外逐渐突出,如此形成了上颚、下颚、下唇及胸足。約經 1—2 小时以后,触角与上唇亦在头叶出現:在头叶的背面同时出現 4 个小突起,中間两个是上唇、两旁的是触角。上唇最初分为两个小圆形突起,位于头叶背面中央,然后逐渐愈合連成一块。

口节逐渐向前聚合,附器漸向外伸展,口节界限逐渐消失,附器分別形成口器的上颚、下颚和下唇,它們逐渐移动到口陷的周围。上唇本来就在口陷的前方,以后即在口器上方。上颚与下颚向前移动,围于口陷的两侧,下唇在相当時間內保持着分离状态,至产卵后 70 小时左右才愈合为一。

头部与胸部附器出現时,腹部附器亦同时出現。各腹节腹面,出現成对的圆形小突起。其后,腹部第 1、2 及 7、8、9 节的小突起不繼續发育,且漸形退化;而第 3、4、5、6 及 10 节的附器繼續发育成为 4 对腹足和一对尾足(图版 IV、41)。

中胚层形成以后,与外胚层一起向两侧伸展;同时随着胚体分节,形成各节的中胚囊(图版 IV、43)。蓖麻蚕胚胎胸部的三对和腹部的 10 对中胚囊十分显明。在头部的中胚囊不十分完整。数目也不清楚。当胚胎各节的附器形成时,中胚层亦随着外胚层向外凸出。

形成中胚囊的細胞呈柱形,而在同节的两个中胚囊之間,胚胎腹面的細胞則較小且形状不規則。中胚囊形成后約 12 小时(产卵后 60—70 小时左右),即行分离开来,貼近外胚层的外层为体壁中胚层,形成体壁肌肉,內层为脏层,形成内脏肌肉。

5. 体壁形成

胚胎发育到胚带时期呈扁平带状,向背方弯曲,腹面(外面)为羊膜所包围,里面与卵黄接触。随着里层的出現和中胚层的形成,腹面部分体壁形成,然后从腹面两侧向背面相对伸展(羊膜亦跟着伸展),終于相遇合于背面中央,称为背合。由于尾端发育較快,首先背合;然后逐渐向前伸展而至胸部前端。头部背合較慢,其后在胸部前端留一小孔,称为臍孔,至孵化前一天才全部閉合。

6. 胚胎反轉期

随着胚体分节、附器发生和体壁形成等变化,胚体逐渐縮短,外表上的胚胎腹面的輪廓已明显,其腹面仍然弯拱向外方。胚胎附器貼近卵壳(图版 V、44)。产卵后約 72 小时左右,胚胎开始收縮,逐漸变短变直,然后逐渐向相反方向反轉。先由尾部开始反轉,漸至头部(图版 V、45),产卵后 4 天左右反轉完毕。在这时期,胚胎腹面,弯向內方,胚胎附器,包藏于弯曲里面(图版 V、48, 49)。胚胎的背面体壁尙未完成,貼近卵壳,由臍孔与卵黄接触,羊膜与羊膜腔随着体壁形成与在反轉过程中扩大。胚胎反轉完成以后,幼虫外部輪廓已全部完成。以后,就在这样形状和位置下发育下去。由于胚体繼續长大和伸长,其尾端卷曲于內方;到孵化的幼虫,其头部迭置于腹部第 7 节的背面。

7. 消化器官形成

消化器官的形成系由口陷与肛陷开始。产卵后 48 小时左右,与胚体分节的同时,在头叶中央出現口陷,初現浅凹,然后逐渐深入,形成前腸。口陷出現后不久(1—2 小时左

右以后),在腹部末端出現肛陷,先由尾端向背面和向前方弯曲,然后再向后回褶,形成凹陷,即肛陷,肛陷繼續內陷和伸长,形成后腸。

前腸与后腸細胞在內陷时为长柱形,因此腸壁甚厚。貼近体壁里面的体壁中胚层随着前腸与后腸的內陷而形成薄細胞层,圍繞着腸壁外面,形成腸壁肌肉层。約經 52—60 小时,前腸內端(盲端)細胞层逐漸变薄,呈膜状。該膜繼續伸张,逐漸变薄变寬,向前倒褶,包盖于內端,呈蕈伞形(图版 V、44 与 46)。后腸繼續向內伸展,較前腸为长,其內端仍保持与腸壁相似厚度,內腔較前腸的寬闊(图版 V、47)。馬氏管即从后腸內端伸出。

产卵后 70 小时左右当前腸內端部的蕈伞形包膜形成时,在前腸包膜下方(腹方),出現一对細胞团,逐漸呈带状并向后伸出。在后腸內端的下方,亦同时同样出現一对带状組織,向前生长,此即內胚层开始形成。这前后两对由內胚层形成的带状組織相对延伸,約經 10 小时左右,相遇于中央部分,連結成一对长带状細胞組織,貼近中胚囊內方。由于細胞迅速增殖,这对带状組織逐漸加寬,至产卵后 85 小时左右,这两条带状組織相遇于中央,合而为一,中央略低,兩側較高,呈水槽状。然后其兩側向背方伸展,相遇接于背面中央,形成管状的中腸。中腸的形成过程,与体壁形成过程相似,由于后端进展較快,先行背合,然后漸至前端,至产卵后 5 日左右,中腸全部背合完成。

当中腸开始向背方伸展时,貼近中腸旁边的中胚层的脏层細胞团随着中腸发育,伸展于腸壁之外。至中腸背合完成时,这一細胞层圍繞中腸外面,形成中腸的肌肉层。

中腸形成以后,前腸的后端,套入中腸之內,形成賁門瓣,后腸与中腸連接部显著縮窄。前腸与后腸腸壁細胞层很薄,并且皺縮,中腸腸壁厚,为高柱形細胞所构成(图版 V、48, 49)。

8. 背血管及血球形成

产卵后 60 小时左右,在中腸形成过程中,体壁与中腸腸壁向背面伸展时,沿中胚层上端的內方,每側出現新的細胞羣,为背血管原基組織。这些細胞羣随着胚胎发育而逐漸伸展,一边連接于体壁中胚层,另一边連接于中腸腸壁外面的內脏中胚层。背血管原基組織随着体壁与中腸兩側向背面伸展,而逐漸接近;到中腸与体壁背合时,連于体壁及中腸的背血管原基組織亦愈合成管状。背血管的愈合亦与体壁和中腸一样,从后端开始漸至前端。背血管愈合随着体壁背合而完成。

中胚层形成过程中,由里层中央分离出来的游离細胞,形成了血球。

9. 呼吸系統

呼吸系統由体壁內陷形成。在胚体分节以后,当体壁由腹面向背面伸展时(产卵后約 60 小时左右),胚体各节兩側出現凹陷,自胸部 3 节开始,而至腹部。初呈浅凹窩,逐漸深入成短管状。約經一天左右(产卵后 80 小时左右),管端开始分支,同时开始向前后延伸,到产卵后 4 天左右与邻近节間相对延伸的气管相連起来,形成縱走气管。与縱走气管形成的同时,在总分支处分出許多小分支形成气管丛和橫走气管。

10. 神經系統

神經系統由外胚层內陷形成。蓖麻蚕产卵后 40 小时左右,在原沟愈合、外胚层与里层形成以后、胚体分节开始之前,在原来原沟位置的部分再度內陷,形成自头端至尾端的縱形神經沟(图版 V、42)。在神經沟的兩旁出現大型的神經細胞,这些神經細胞繼續发

育,連成两条縱神經柱,这两条柱同时挤向內方,脱离外胚层,神經柱随着胚体分节而分段,在每一个胚节中間,发育成神經节,在两个神經节之間,縮小伸长成条状的神經联络;在胚胎的 18 个体节中,除了尾节之外,每节都有一对神經节。在头叶者发育成脑神經。口节的上顎神經节,下顎神經节与下唇神經节,逐漸聚合为一,形成食管下神經节及其神經。胸部 3 节及腹部 1—7 节保留原来的神經节,腹部第 9 与第 10 的神經节首先愈合起来,然后移至第 8 腹节与該节的神經节愈合,成为腹第 8 对的神經节。

11. 生殖器官

蓖麻蚕的生殖細胞呈圓形,出現于囊胚时期。在胚带形成时,它們分裂增殖,形成生殖細胞羣,集中于胚带的尾端,随着胚胎发育,到胚体分节,中胚囊形成以后,这細胞羣,分为两团,移集于第 5 腹节,位于中胚囊与中腸之間。其后由中胚层細胞分化形成膜状組織,将其包围,生殖細胞在里面分裂增殖,形成生殖腺(睾丸或卵巢)。

五、赤眼蜂个体发育和蓖麻蚕胚胎发育的相互影响

赤眼蜂在寄主卵內发育时直接影响寄主的胚胎发育;寄主的变化也可以影响赤眼蜂的发育。两者的相互影响主要表现在以下諸方面:

当蓖麻蚕卵受赤眼蜂产卵以后,在蜂卵周围的卵黄发生了显著的变化。在切片染色标本上可以看到环繞蜂卵的周围是一个无卵黄球的着色較淡,甚至不着色的区域,这个区域与其余部分显然不同(图版 I)。蓖麻蚕卵受赤眼蜂产卵后发生两种不同的情况:一种是本身的胚胎发育受到影响,另一种是予赤眼蜂的发育以一定影响。这两种情况的表显是决定于寄主卵被寄生时期的迟早。如果蓖麻蚕卵在胚胎发育早期,即胚胎反轉期之前被寄生,則正在发育的蓖麻蚕胚胎即行停止发育。其后,随着赤眼蜂在卵內的发育,蓖麻蚕胚胎組織逐漸离散。最后,卵內物質都为赤眼蜂幼虫所吞食。如果蓖麻蚕胚胎发育到反轉期以后才受寄生,則本身发育可不停止,直繼續到幼虫孵化,寄生在卵內的赤眼蜂也可以同时发育到幼虫期。但因蓖麻蚕胚胎发育到后期时所余卵黄不多,赤眼蜂幼虫終于因缺乏食料而死于蓖麻蚕卵中。

根据上述,蓖麻蚕卵在早期受到赤眼蜂产卵后,在蜂卵周围的物質起了变化,而且蓖麻蚕胚胎发育即行停止。这种現象,可能是由于赤眼蜂产卵时分泌某种有碍于寄主胚胎发育的物質所致。究竟这种是什么物質?为什么这种物質只能作用于寄主的胚胎发育前期?这些問題有待将来作进一步研究。

赤眼蜂的寄生率与被寄生时期的迟早有关:在蓖麻蚕胚胎发育早期被寄生时寄生率高,反之則低;并且有愈早愈高的現象。在本試驗里,观察过七組在不同时期接种赤眼蜂的蓖麻蚕卵,在蓖麻蚕产卵后 20 小时,36 小时接种赤眼蜂,全部卵被寄生;产卵后 2 日、3 日接种者,寄生率为 80—90%;产卵后 4 日接种者,寄生率更低,羽化蜂数少,而蓖麻蚕卵大部分能孵化;在产卵后 5 日及 6 日接种者,則寄生率很低。可見卵在后期虽受寄生,但不影响胚胎发育,蓖麻蚕幼虫仍能全部孵化。

赤眼蜂幼虫身体大小与复寄生数多少成正相关。赤眼蜂在蓖麻蚕卵內無論复寄生数多少,其幼虫必将卵內物質吞食完毕才結束幼虫期。复寄生数多者(20 个以上),在 40—46 小时(29℃)左右,卵內食物消耗殆尽,停食时的幼虫身体較小,复寄生少者(20 个以

下)需 56 小时左右吃完寄主卵内物质,停食时的幼虫身体较大。在本试验里,一个卵的复寄生数是从 6 到 70 个;复寄生数在 10 个以下者,其停食时幼虫体长为 972—1215 微米,宽为 668—810 微米。复寄生数在 20—40 之间者,体长为 675—1026 微米,宽 486—594 微米。复寄生数在 45—70 之间者,体长为 594—729 微米,宽 324—432 微米。

在同一时期(在一小时以内产卵的)产入同一寄主卵内的赤眼蜂,就其发育进程和体积大小来说,个体之间差异很少;这大概因为每一个体所获得的食物差不多是相等的。幼虫因为体壁肌肉不发达,移动的可能性很少,取食时,依靠口钩的作用和寄主卵内物质的流动而获得食物,因此取食的机会均等,发育速度相同。反之,在同一时期产卵,而在不同寄主卵内的赤眼蜂,因复寄生数不同而使所获得的食物量不同,这样就影响个体的大小,但其发育进程差不多是一致的。这种情况,可能与幼虫构造有关系,因为幼虫身体构造简单,在幼虫期间,虫体构造变化不大,不至于因食物或多或少而影响其发育速度。

六、討 論

赤眼蜂卵和其他卵寄生蜂的卵一样,缺乏卵黄,细胞质是同质的,核在卵的中央。在卵的后端有着色较深的小体,这些小体在其他昆虫卵也有存在,不同作者给予不同的名称:卵质(oosome),生殖细胞决定体(germ cell determinant),极盘(pole disk),和生殖质体(germ plasm)。Gatenby 称它为生殖细胞决定体^[6];但 Иванова-Казас 对这个名词有不同意见,她主张把它叫做“卵质”^[2],因为这种物质没有任何可作为决定生殖细胞分化的根据。赤眼蜂和许多其他昆虫一样,生殖细胞在胚胎发育初期就分化出来,并且细胞核以外的物质可能比细胞核出现得更早,在卵裂时就分化出来。卵质可能是形成生殖细胞的重要组成部分,但缺乏有关它决定生殖细胞分化的根据。因此作者同意 Иванова-Казас 的看法,认为用卵质这个名称较为适当。

Gatenby 在他的论文中述及赤眼蜂在所有的发育阶段中的细胞分裂都是无丝分裂,只在蛹期才出现有丝分裂^[6]。这点与本研究所观察结果并不相同。在赤眼蜂发育过程中,在各个阶段的切片标本里都可以找到有丝分裂现象,特别在幼虫消化道形成时期,有丝分裂现象最为显明。

赤眼蜂卵和 *Prestwichia aquatica* 同样是缺乏卵黄的。据 Иванова-Казас 关于 *P. aquatica* 胚胎发育的报导^[2],从发育早期直到器官形成开始,卵的大小没有显著增加,这表明胚胎可以不依靠寄主营养而独自发育能力。但赤眼蜂的情况与此有所不同:它发育到囊胚期以后,胚胎体积逐渐增加,这表明赤眼蜂在胚胎发育时可能吸取寄主卵的营养。

赤眼蜂从胚胎期和进入幼虫期之间,在形态上没有显明的分界。胚胎发育到囊胚以后,胚体逐渐长大,消化管形成以后,即行取食,没有观察到从卵壳孵化的现象;只从取食行为可决定它是幼虫期。在幼虫期间也没有观察到蜕皮现象,只有从停止取食来断定幼虫期的终止。在幼虫期间,除了虫体显著增大之外,其外形变化不大。Flander 曾找出赤眼蜂幼虫蜕皮现象,蜕去的皮附于体后。但在本研究中,作者观察了相当多的幼虫,迄未能找到这种现象。并且幼虫形状和他所描述的不同。这可能由于 Flander 的原文插图不是 *T. evanescens* 幼虫,而是另一种赤眼蜂(*T. embryophagum*)幼虫,因原稿未加以注

明,难于断定。

Gatenby 认为赤眼蜂的中腸是由背面下陷的細胞羣所形成^[6],但在本研究中观察到中腸是由口陷繼續內陷而形成。Иванова-Казас 在 *Prestwichia aquatica* 的胚胎中也观察到同样现象。这种消化道发育方法,比較直接,无疑是具有适应特点。

赤眼蜂胚胎在发育过程中沒有形成胚膜,胚层形成也不显明。一般昆虫的胚胎在发育前期当浆膜与羊膜形成之后,外胚层与里层即行出现。中胚层与内胚层一般是由里层分化出来。赤眼蜂的胚胎,在口陷与肛陷的內陷过程中,胚盘細胞进行有絲分裂,增生的細胞聚集于內腔,成为中胚层細胞。至中腸形成之后,中胚层細胞即位于体壁与腸壁之間。在幼虫期中胚层細胞数量不多,增殖亦慢。

赤眼蜂幼虫虫体不分节,前小后大,呈泡状,这与 *Prestwichia aquatica* 的幼虫形状很相似。在外部构造上,赤眼蜂幼虫有口鉤一对,但 *P. aquatica* 則无口鉤而有涎腺。Flander 认为 *T. evanescens* 及 *T. embryophagum* 均有上顎存在;从其插图所示位置来看,上顎即本文所称的口鉤,但口鉤是否附器之一,或即为上顎,尙属疑問。至于 Flander 所称赤眼蜂幼虫有三个龄期,作者曾检查大量标本,未能发现这个情况。

赤眼蜂的呼吸系統在前蛹期才出现,与一般非寄生昆虫很有不同。这说明幼虫期所需的氧,是来自寄主的体液;直到寄主卵內物質消耗殆尽,才开始出现气管。呼吸系統的推迟出现,是适应环境的一种现象。

赤眼蜂个体发育所经过的各个阶段,和一般昆虫作比較时,可以看出赤眼蜂在胚胎期有发育阶段的脫落,阶段消失,发育过程的簡化和縮短的现象^[3]。赤眼蜂从卵裂到胚盘形成以后,消化器官就开始形成,中間沒有胚带与胚膜形成的阶段,这是阶段脫落的现象。胚层形成阶段亦趋于簡化:在口陷与肛門陷开始时,由胚盘細胞分化出一些中胚細胞,口陷繼續发育时分化出內胚层,形成了中腸,消化管形成以后即成囊状幼虫,胚盘細胞即成为幼虫体壁,既沒有体壁形成的背合现象,也无胚体分节阶段。幼虫构造簡單:除了消化管以外,在幼虫体内找不到在解剖学上比較完整的呼吸、排洩、循环等系統,生殖腺还是处在胚胎期状态,神經系統和肌肉只是开始发生,也是处在胚胎时期状态。由于神經与肌肉还没有发育完全,可以想象得到幼虫前期只有吞咽动作,到幼虫后期,才有輕微蠕动的可能。一般完全变态的昆虫通过胚胎发育的各个阶段,形成幼虫的各种器官;到了蛹期,又在幼虫器官的基础上,通过組織分解,再形成成虫器官,但赤眼蜂幼虫的器官系統形成的过程簡化,可以说是一种高度特化的现象,从发育阶段的变化,也可以说明赤眼蜂在系統发育的位置上是一种比較进化的类型。

寄主蓖麻蚕的卵,在早期发育中一經赤眼蜂产卵,即行停止发育,这种抑杀的作用是十分有力的。同时,寄主卵在发育前腸对于赤眼蜂卵及幼虫均无細胞吞噬作用,也无其他抵抗现象,赤眼蜂在寄主卵內发育无阻。根据上述两种现象,利用卵蜂防治害虫如果时期得当,可能会比利用幼虫或蛹寄生蜂更为有效。

但赤眼蜂沒有抑杀在发育后期的寄主胚胎的作用:如果寄主胚胎发育到反轉期以后被寄生,其胚胎不致于死亡,并且赤眼蜂在寄主卵內不能发育完全。因此,释放赤眼蜂防治害虫时期,以在害虫胚胎发育前期最好。在生产实践上,应在发现害虫卵的初期就释放寄生蜂。

在胚胎发育早期的蓖麻蚕卵受赤眼蜂产卵的,其寄生率高,愈迟寄生率便愈低;原因可能是:一方面由于赤眼蜂产卵时的选择作用;另一方面,寄主卵壳随着胚胎发育而逐渐变硬,使赤眼蜂不容易产卵。因此,利用蓖麻蚕卵来培养赤眼蜂时,应该利用早期的卵,愈早愈好。温度在 28—30℃ 时,蓖麻蚕产卵后三天胚胎开始反轉,必須利用反轉期以前的卵来培养赤眼蜂才能保証它的寄生率,目前,在生产实践中,因为要积累寄主卵,时常把新鲜蓖麻蚕卵冷藏一段時間,抑制其胚胎发育,等到需用时才拿出来培养赤眼蜂,这样做法是否会影响寄生率,值得进一步研究。

七、总 結

1. 赤眼蜂产卵于寄主卵內,整个发育时期都是在寄主卵內渡过。在 26—29℃ 下,赤眼蜂在蓖麻蚕卵內发育所需時間为 6 至 8 天:胚胎期約 6 天左右,幼虫期 1 天至 1.5 天,前蛹期 2 至 3 天,蛹期 2 至 3 天。

2. 赤眼蜂在胚胎发育过程中,有发育阶段的脱落,发育阶段的消失及发育过程簡化和縮短等現象。赤眼蜂从卵裂至胚盘形成之后,消化器官就开始形成,其間沒有胚膜形成阶段,这是一种发育阶段脱落現象。胚层形成亦趋于簡化,在口陷与肛陷开始时,由胚盘細胞分化出一些中胚层細胞;由口陷到前腸繼續发育中分化出形成中腸的內胚层。消化器官形成之后,即成囊状幼虫,胚盘細胞成为幼虫体壁,既沒有体壁形成的背合現象,也沒有胚体分节阶段。赤眼蜂幼虫身体不分节;头、胸、腹之間也沒有任何分界的标志。幼虫內脏构造簡單,除消化道以外,在幼虫体内找不到在解剖学上完整的呼吸、排洩、循环系統。生殖腺还是处在胚胎期状态。神經系統和肌肉組織仍在发育初期。在幼虫期間,除了虫体显著增大外,其外形沒有多大变化,也沒有蛻皮現象。在前蛹期間,最显明的是翅芽、足芽和外生殖器芽的发育;到前蛹的后期,它們分別形成翅、足及外生殖器的雛型;其后全部翻出体外,虫体即进入蛹期。化蛹后不久,头、胸及腹部的分界已十分显明,胸节及腹节的分界开始出现。成虫器官在蛹期逐漸形成。赤眼蜂羽化后仍在寄主卵內,約經一天左右才离开寄主卵壳。

3. 蓖麻蚕的受精卵在 26—29℃ 下产卵后 3—6 小时左右开始卵裂,24 小时以內即順次形成胚盘、胚带、浆膜及羊膜等。第 2 日出現口陷及肛陷;在这期間,胚体也开始分节。第 3 日附器形成,胚胎縮短,反轉期开始。第 4 日胚胎反轉完毕。第 5、6 日背合将近完成。第 9 日孵化。

4. 蓖麻蚕卵受赤眼蜂产卵后,在蜂卵周围的卵黄变质,并且胚胎发育停止。这种現象可能是由于赤眼蜂在产卵时分泌一种物質所造成。如果在胚胎发育早期(即胚胎反轉期之前),受寄生时則正在发育的蓖麻蚕胚胎即行停止发育,而赤眼蜂卵得到正常发育。如果蓖麻蚕卵发育到胚胎反轉期之后才被寄生,其胚胎可以繼續发育到幼虫孵化,而寄生在卵內的赤眼蜂卵也可以发育到初期幼虫。但由于蓖麻蚕卵当胚胎发育到后期时所余卵黄不多,赤眼蜂幼虫因缺乏食料終于死于寄主卵內。据此,利用赤眼蜂防治害虫的放蜂時間,应在害虫胚胎发育前期。蓖麻蚕卵在胚胎发育早期受赤眼蜂寄生者,其寄生率高;愈迟則愈低。据此,利用蓖麻蚕卵来培养赤眼蜂时,应该利用胚胎反轉期以前的卵,才能保証有高度的寄生率,从而获得更多量赤眼蜂。

参 考 文 献

- [1] 蒲蜚龙等: 1956. 甘蔗螟虫卵赤眼蜂繁殖利用的研究. 昆虫学报 6(1): 1—36.
- [2] Иванова-Казас, О. М. 1950. Приспособления к паразитизму в эмбриональном развитии наездника *Prestwichia aquatica* (Нуменоптерга). Зоол. Жур. т. 29, № 6: 530—544.
- [3] Шаров, А. Г. 1957. Сравнительно-онтогенетический метод и его применение в систематике и филогении (на примере насекомых). Зоол. Жур. т. 36, № 1: 64—83.
- [4] Eastham, L. E. S. 1928. A Contribution to the embryology of *Pieris rapae*. Quart. Jour. Micro. Sci., 71: 353—394.
- ✓ [5] Flanders, S. E. 1937. Note on the life history and anatomy of *Trichogramma*. Ann. Entom. Soc. Amer., 30(2): 304—308.
- ✓ [6] Gatenby, J. B. 1917. The embryonic development of *Trichogramma evanescens*, monembryonic egg parasite of *Donacia simplex*. Quart. Jour. Micro. Sci., 62: 149—187.
- [7] Johannsen, O. A. & F. H. Butt. 1941. Embryology of insects and myriapods. McGraw-Hill, N. Y. Amer.
- ✓ [8] Krishnamurti, B. 1938. A microscopical study of development of *Trichogramma minutum* Riley. Proc. Indian Acad. Sci., Bangalore (B) 7: 36—40.
- [9] Presser, B. D. & C. W. Rutschky, 1957. The embryonic development of the corn earworm, *Heliothis zea* (Boddie) (Lepidoptera, Phalaenidae). Ann. Entom. Soc. Amer., 50(2): 133—164.

THE DEVELOPMENT OF *TRICHOGRAMMA EVANESCENS* WESTW. AND ITS INFLUENCE ON THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF ITS HOST, *ATTACUS CYNTHIA RICINI* BOISD.

LEE TSUI-YING

The eggs of *Attacus cynthia ricini* Boisd. are good factitious hosts for mass production of *Trichogramma evanescens* Westw. and are used in practice for proliferation of *Trichogramma evanescens* for controlling sugarcane borers in China to-day. The present study deals with the embryonic and postembryonic development of *Trichogramma evanescens*, the embryonic development of *Attacus cynthia ricini* and their mutual influences. The *Trichogramma evanescens* are reared in the eggs of *Attacus cynthia ricini* and incubated at a constant temperature 26—28°C. The life cycle required 6—8 days. The egg-incubation period is about one day; the larval stage about 1—1.5 days; the prepupal and pupal periods occupy 2—3 days respectively.

In the embryonic development of *Trichogramma evanescens*, the phenomena of simplifying, merging, and prolapsus take place.

Shortly after the formation of blastoderm, the alimentary canal begins to be formed. The stomodaeum makes its appearance near the anterior end of the ventral side of the embryo. A small shallow pit-like depression (blastoporic pit) appears first, and soon a small cup-like depression occurs. The mid-gut is formed directly from the succession of this invagination as a sac-like organ. The proctodaeum appears as a slight invagination at the posterior end in a similar way as the stomodaeum. The shallow cup-like proctodaeum is attached to but not connected with the lumen of the mid-gut throughout the larval stage. The formation of the alimentary canal, especially the mid-gut, shows a phenomenon of simplification. Soon after the alimentary canal is formed, it comes to the end of

the embryonic period and enters directly into the larval stage without a hatching process. During the embryonic developmental stage, the embryonic envelopes are defected, and the metameric segmentation period also does not occur.

After the mid-gut appears to be filled with food, it becomes a sac-like larva, which is rounded posteriorly, tapering toward the anterior end. The body of the larva is not segmented. There is no any distinct line between head, thorax and abdomen. The internal structures of the larva are simple. Except the alimental canal which occupies most of the body cavity, the larva possesses neither tracheae and heart, nor completely differentiated muscles. The gonad is still in embryonic period, and the nervous system (even the nerve tissues) is not well defined. The larva undergoes very little change in structure externally and internally, except its body becomes enormously distended and stretched. Ecdysis has not been observed through the whole larval stage.

The larva enters the prepupal stage after ceasing to feed. The body becomes larger and broader anteriorly, gradually tapering toward the posterior end. After the new body wall is formed, the larval skin appears thinner as a semi-transparent membrane, which is separated far from but still enclosed the whole body. It is not casted off until the early pupal stage. The prepupal stage is characterized by the formation and growth of rudiments of wings, legs and external reproductive organ externally. The rudiments appear in a definite number of cell masses which represented the imaginal disks of wings, legs and external reproductive organ. These cell masses grow continuously as cell layers and invaginate internally as sac-like organs which are broader at the base and tapering toward the distal end. At the later prepupal stage the rudimentary appearances of wings, legs and external reproductive organ can be distinguished. Afterward, all of them evaginate from the body, and the prepupa enters the pupal stage. The internal organs, except the alimentary canal which is not radically changed, continue to develop and grow.

Soon after pupation, the new body wall begins to be form and the older skin becomes thinner, separating slightly from the new body wall. This older skin appears as an envelop loosely ensheathing the whole body, so that the outline of body with the rudiment of outgrowths is still discernible. Since the larval skin persists together with the prepupal skin after pupation, the pupa is enclosed in a double sheathes before the disappearance of the larval skin.

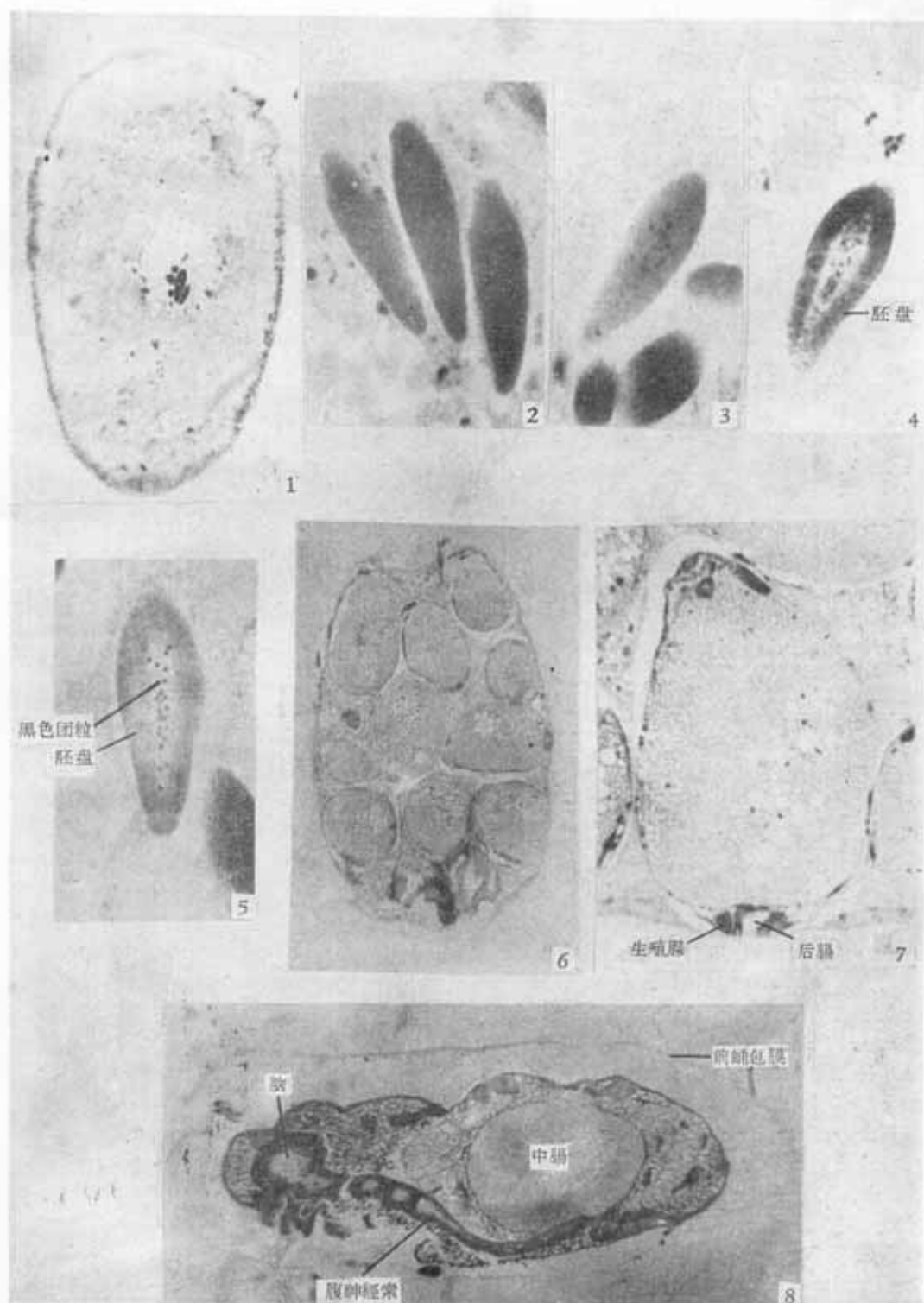
Soon after pupation the regions of the head, thorax and abdomen are well defined, and the thoracic and abdominal segments are already visible. The external structure as well as the internal organs develop continuously during pupal period. The pupal skin is scraped off from the adult as it emerges. The adult gets out through the exit aperture cut in the host eggshell about one day after emergence.

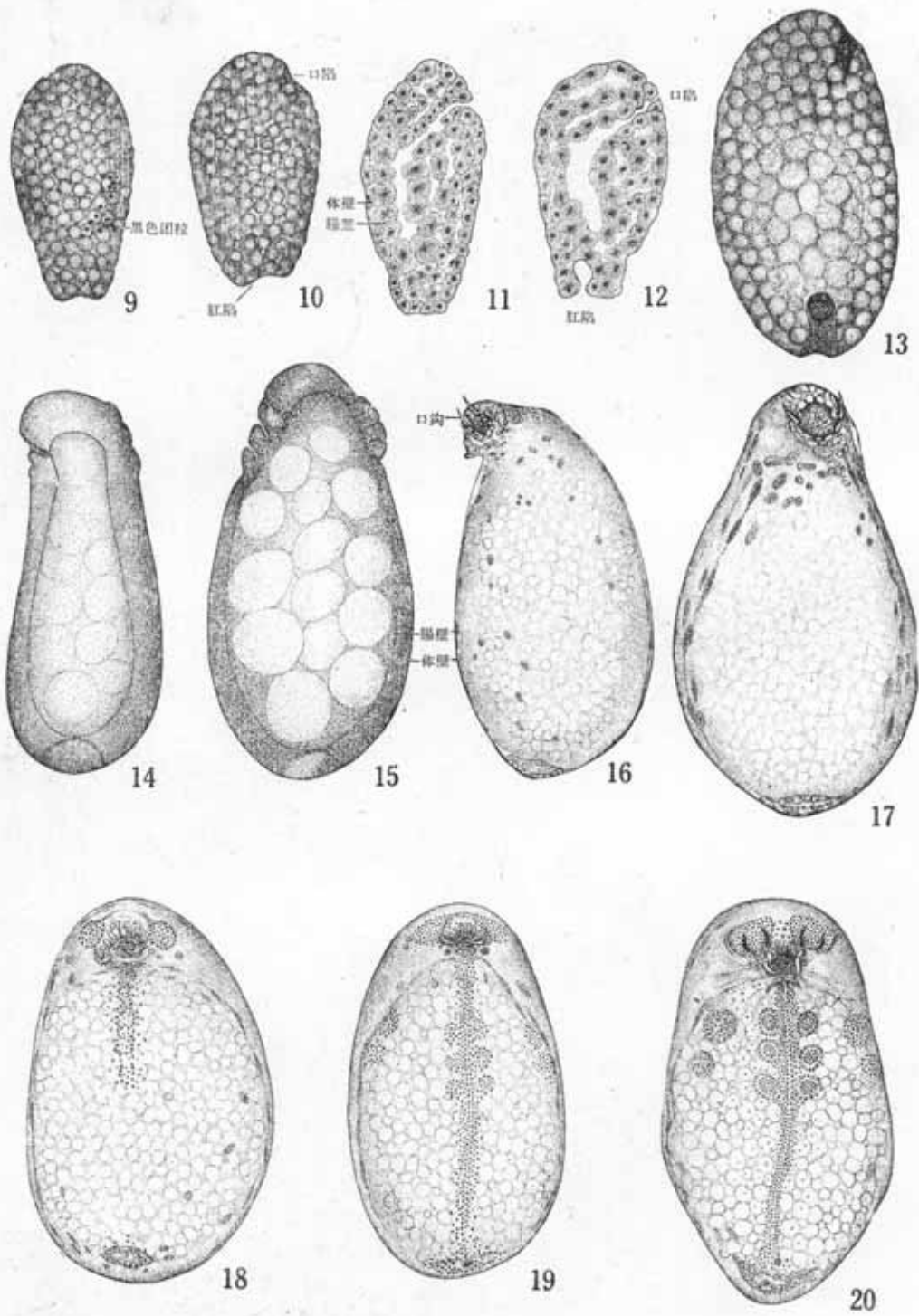
At a constant temperature 26—28°C the incubation period of eggs of *Attacus Cynthia ricini* requires 8—9 days. The second maturation division and fertilization take place by the early part of the third hour. Cleavage begins at the end of the fourth hour. On the outward migration of the cleavage nuclei toward the periphery some are left behind in the yolk to form the vitellophags. The cleavage nuclei reach the periphery and become a syncytium on the inner surface of the cortical layer before forming the blastoderm. The blastoderm forms by 16 hours. The germband, serosa and amnion are formed successively within 24 hours. The stomodaeal and protodaeal invaginations take place in the next 24 hours. By early part of the third day, shortly after beginning of body segmentation, the rudiments of the appendages begin to form. The rotation period begins on the fourth day. The closure of the dorsal wall is finally completed by the end of the sixth day. On the seventh and eighth days, the larva has well developed mouth-parts, as well as the other appendages. The external body folds are quite apparent, the hairs and spines on the head and

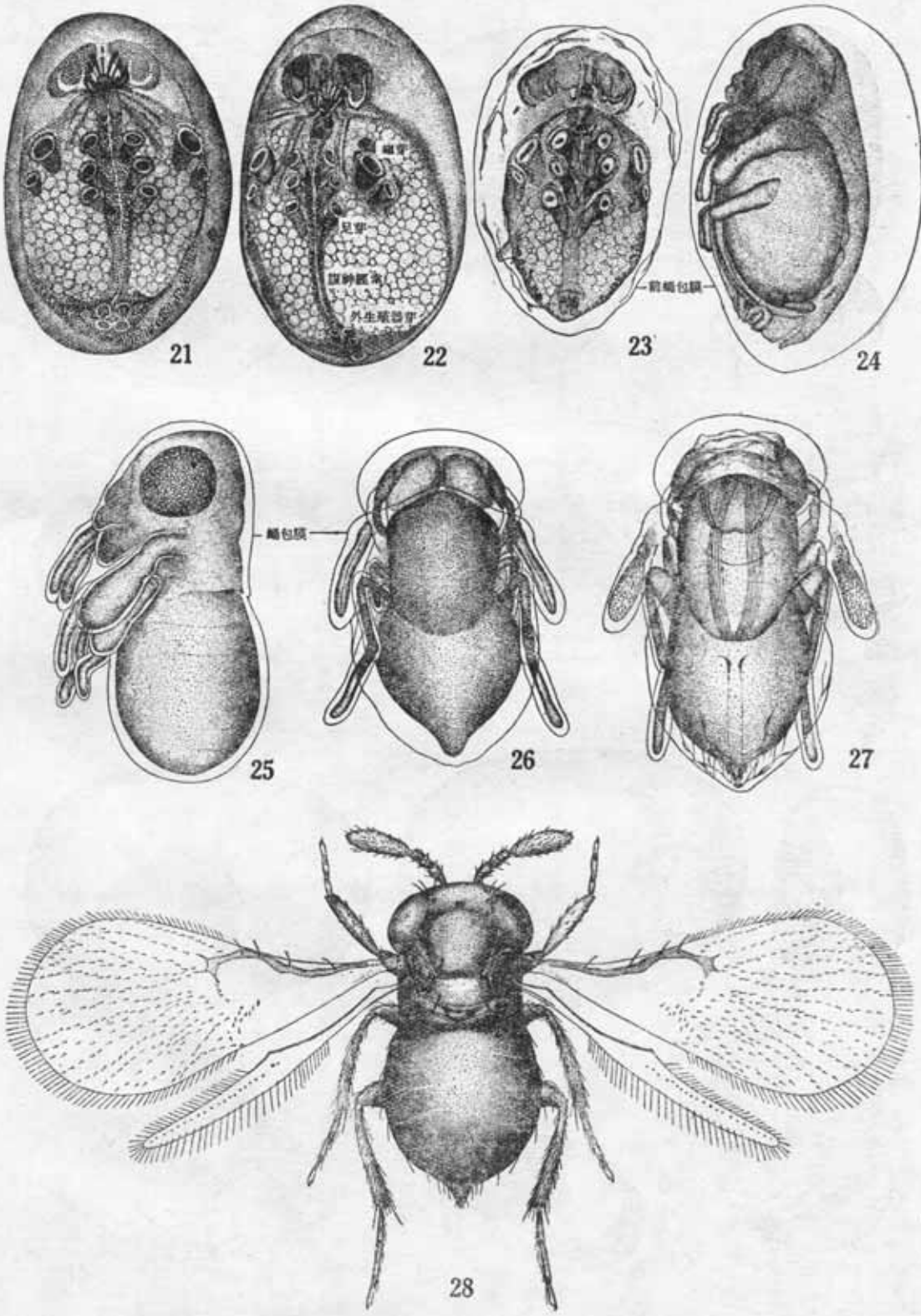
body are well developed. The larva breaks out of the chorion at the time of hatching on the ninth day after oviposition.

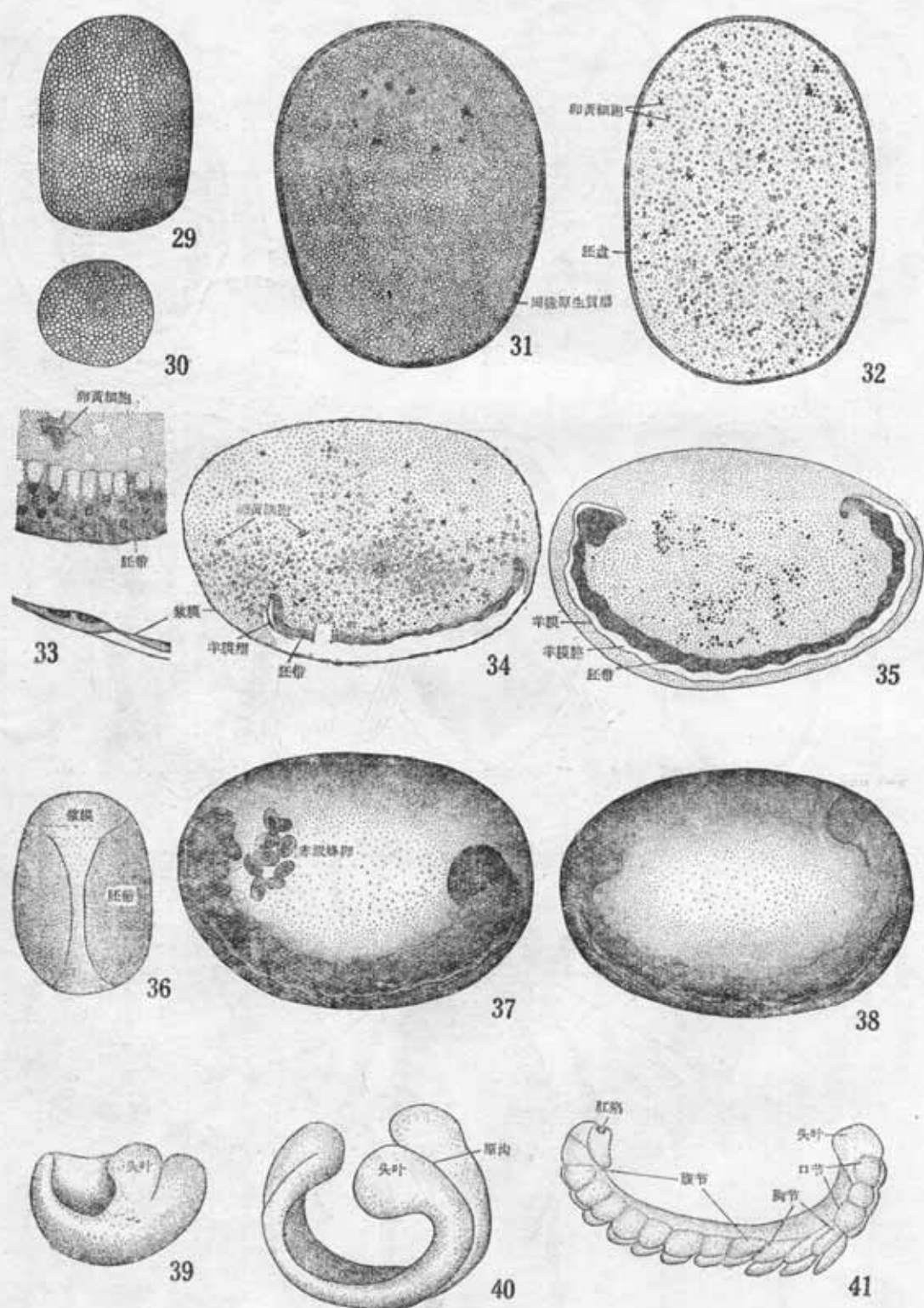
Immediately after the *Trichogramma evanescens* lays its eggs into the egg of *Attacus Cynthia ricini*, a small homogeneous area of yolk surrounding the eggs of the parasite appears. This is very slightly stained by ordinary stains as compared with its neighboring regions, and this is supposed to be resulted from the action of certain substance discharged by the parasite during oviposition. If the eggs of the parasite are laid at the time before the rotation period of embryonic development of the host, the embryo of the host ceases to develop and the parasite will develop normally. If the eggs of the parasite are laid at the time after the rotation period, the embryo of the host develops normally and the parasites perish for the lack of food materials though they can develop into larvae of early stages.

From the results of the mutual influences of the development of *Trichogramma evanescens* and the embryonic development of *Attacus Cynthia ricini* it is suggested that in order to obtain more parasites within a short period during proliferation, the parasitization of the host eggs of earlier developmental stage is necessary and in order to increase the efficiency of the parasites in controlling the insect pest the release of parasites in the field by the initial egg-laying period of the host is recommended.









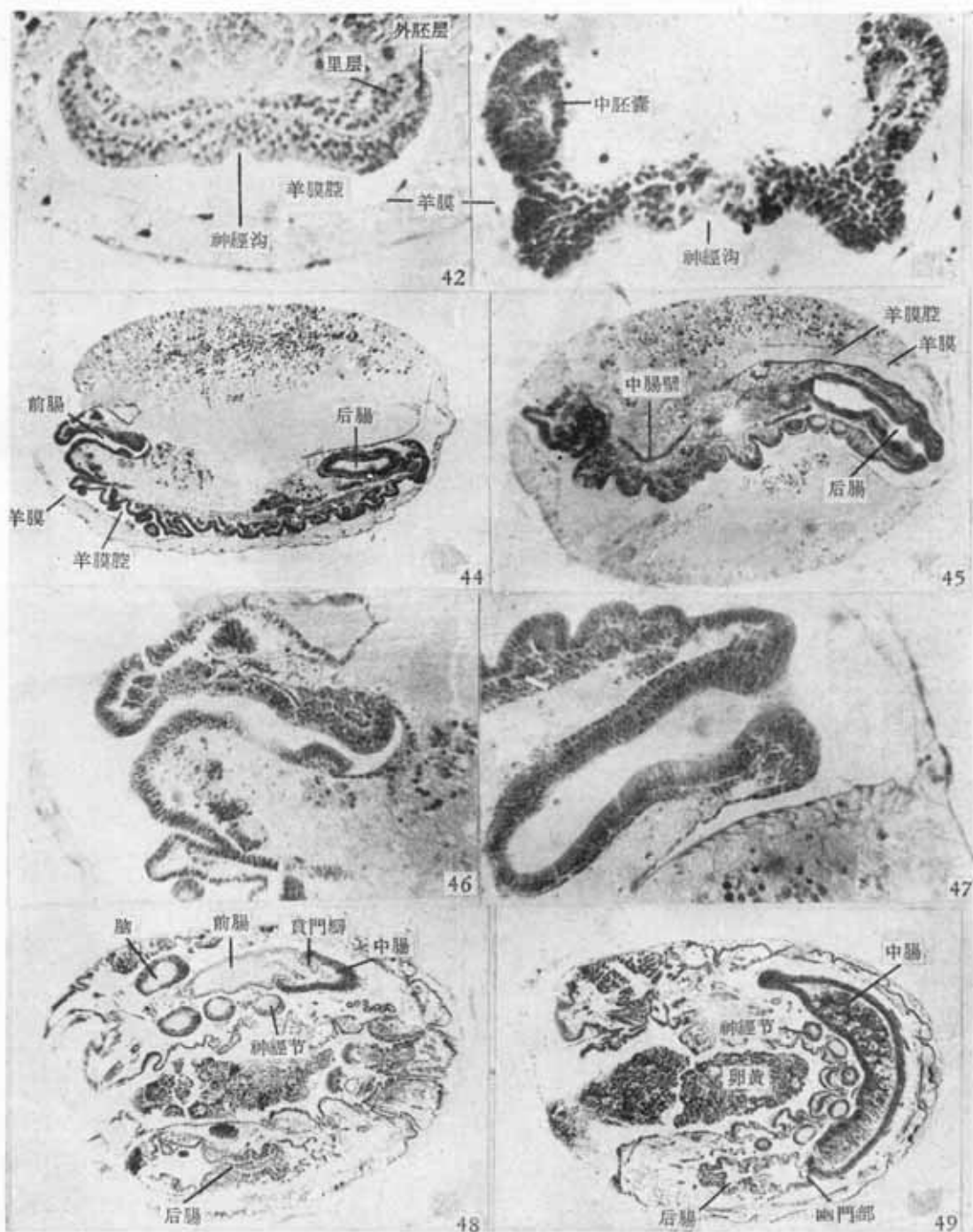


图 版 I

1. 受赤眼蜂产卵后 1 小时的蓖麻蚕卵纵切面, 示环绕着赤眼蜂卵周围的区域着色较淡, 无卵黄球。这个区域与其余部分有显著的区别。
2. 藏在寄主卵内的赤眼蜂卵(产卵后半小时)。
3. 赤眼蜂卵的纵切面, 示卵裂(产卵后 3 小时)。
4. 赤眼蜂胚盘早期的纵切面(产卵后 6 小时)。
5. 赤眼蜂胚盘后期的纵切面, 示胚盘细胞层加厚(产卵后 12 小时)。
6. 受赤眼蜂寄生的蓖麻蚕卵的纵切面, 示寄主卵内充满赤眼蜂幼虫, 寄主卵黄被寄生幼虫吞食殆尽。
7. 图 6 的部分放大图, 示幼虫体壁及中肠的肠壁细胞层变薄, 并示位于后肠旁边的生殖腺。
8. 赤眼蜂蛹的纵切面, 示脑及腹神经索。这个时期, 中肠体壁已较小, 前蛹包膜仍存在(产卵后 110 小时)。

图 版 II

9. 赤眼蜂胚胎全形, 示口陷与肛陷已开始向内凹入, 并示黑色团粒被挤于胚胎表层(产卵后 14 小时)。
10. 赤眼蜂胚胎全形(产卵后 16—18 小时)。
- 11 与 12. 图 10 的两个不同纵切面。
13. 赤眼蜂胚胎全形(产卵后 20 小时)。
14. 取食不久的赤眼蜂幼虫全形(产卵后 26 小时)。
15. 赤眼蜂幼虫全形(产卵后 30 小时)。
16. 赤眼蜂幼虫全形侧面(产卵后 36 小时)。
17. 赤眼蜂幼虫全形腹面(同上)。
18. 赤眼蜂幼虫后期全形, 示腹神经索逐渐伸展(产卵后 52 小时)。
19. 赤眼蜂前蛹期, 示腹神经索伸达后端: 足芽与翅芽开始出现(产卵后 58 小时)。
20. 赤眼蜂前蛹期(产卵后 62 小时)。

图 版 III

21. 赤眼蜂前蛹期, 示足芽及翅芽向内陷入, 外生殖器官芽已显明(产卵后 76 小时)。
22. 赤眼蜂前蛹期, 示足芽出现皱褶(产卵后 86 小时)。
23. 赤眼蜂前蛹期, 示足芽与翅芽正在向外翻出(产卵后 96 小时)。
24. 赤眼蜂蛹全形, 示足芽、翅芽及外生殖器官芽已全部翻出体外(产卵后 102 小时)。
25. 赤眼蜂蛹的外形, 示蛹膜已形成, 体节亦已显明(产卵后 115 小时)。
26. 赤眼蜂蛹全形(产卵后 140 小时)。
27. 赤眼蜂全形(产卵后 160 小时)。
28. 赤眼蜂♀虫。

图 版 IV

29. 蓖麻蚕卵外形。
30. 蓖麻蚕卵的卵孔部分。
31. 蓖麻蚕卵纵切面, 示卵裂初期的细胞分布于卵的上方(产卵后 4 小时)。
32. 蓖麻蚕卵纵切面, 示胚盘已形成(产卵后 16 小时)。
33. 图 34 的部分放大。
34. 蓖麻蚕胚胎纵切面, 示羊膜形成(产卵后 22 小时)。
35. 蓖麻蚕胚胎纵切面, 示胚带呈波浪形, 胚体分节开始(产卵后 42 小时)。
36. 蓖麻蚕卵全形的侧面观, 示胚盘正在分化成为胚带及浆膜时期(产卵后 20 小时)。
37. 蓖麻蚕卵透明图, 示受赤眼蜂寄生。
38. 蓖麻蚕卵透明图, 示胚胎全形, 胚体分节显明(产卵后 48 小时)。
39. 蓖麻蚕胚胎全形, 示头叶形成(产卵后 26 小时)。
40. 蓖麻蚕胚胎全形(产卵后 32 小时)。
41. 蓖麻蚕胚胎全形(产卵后 66 小时)。

图 版 V

42. 蓖麻蚕胚胎横切面, 示外胚层与里层的分界显明, 神经沟已开始出现。
43. 蓖麻蚕胚胎横切面, 示中胚囊(产卵后 48 小时)。
44. 蓖麻蚕胚胎纵切面, 示在反轉期前胚胎縮短, 前肠与后肠形成的初期, 前肠后端呈罩伞状(产卵后 70 小时)。
45. 蓖麻蚕胚胎纵切面, 示胚胎正在反轉期中(产卵后 4 天)。
46. 图 44 的前肠部分放大。
47. 与图 46 同时期的后肠部分放大。
48. 蓖麻蚕胚胎纵切面, 示贲门瓣, 脑及腹神经节等組織(产卵后 6 天)。
49. 蓖麻蚕胚胎纵切面, 示中肠与后肠之間的縮窄部分(产卵后 6 天)。