

О. М. Иванова-Казас

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ
АФИДИИД (APHIDIUS И EPHEDRUS)[O. M. IVANOVA-KASAS. VERGLEICHENDE STUDIEN AN EMBRYONAL-ENTWICK-
LUNG VON APHIDIUS UND EPHEDRUS (HYMENOPTERA, APHIDIIDAE)]

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, под влиянием паразитического образа жизни эмбриональное развитие наездников подвергается значительным и довольно разнообразным изменениям. Обзор литературных данных по этому вопросу уже дан мною ранее (Иванова-Казас, 1948, 1954a). В настоящей работе приводятся некоторые новые сведения о развитии *Aphidiidae*, представляющие, как мне кажется, интерес для сравнительной эмбриологии.

Представители сем. *Aphidiidae* специализировались как внутренние паразиты тлей. Большинство афидиид — полифаги, т. е. паразитируют во многих видах тлей. По мнению Теленги (1950), «развитию полифагии среди афидиид способствует морфологическое однообразие их хозяев — тлей — и большое однообразие условий обитания тлей. С этим в известной степени связана и слабая морфологическая дифференциация афидиид». Теленга считает афидиид очень активными паразитами, которые могут быть использованы для борьбы с тлями, вредящими сельскохозяйственным культурам.

Биология и постэмбриональное развитие афидиид изучено рядом авторов (Скрипчинский, 1930; Janiszewska, 1933; MacGill, 1923; Spencer, 1926; Timberlake, 1910; Vevai, 1942; Wheeler, 1923, и др.), но относительно их эмбрионального развития имеются лишь отрывочные сведения в работе Спенсера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы по развитию *Aphidiidae* собраны в парке Биологического института Ленинградского Государственного университета в Петродворце летом 1954 и 1955 гг. Изучены главным образом афидииды, паразитирующие в тле *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk. с желтой акации, но использованы также материалы по развитию паразитов других видов тлей Петродворца и некоторых афидиид Туркмении, собранные в 1952 г. Таким образом получены сведения по развитию *Ephedrus plagiator* Nees из *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk., *Aphidius fabarum* Marsh. из *Chaitophorus* sp., *Aph. cardui* Marsh. из тлей на *Zygophyllum atriplicoides* (Туркмения) и еще несколько видов рода *Aphidius*, точно определить которые не удалось. Так, в *Acyrtosiphon caraganae* встречались паразиты, обла-

давшие типичными признаками *Aph. lonicerae* Marsh., *Aph. avenae* Hal., *Aph. rosae* Hal. и *Aph. ervi* Hal., но наряду с этим встречались особи, которые обладали промежуточными признаками. Это вызывает сомнение, не имеем ли мы дело лишь с одним сильно варьирующим видом или, может быть, здесь имеет место скрещивание близких видов. Как бы то ни было, точно дифференцировать виды *Aphidius*, паразитирующие в *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk., не удалось. Однако, повидимому, с эмбриологической точки зрения это не имеет большого значения, так как сколько-нибудь значительные различия в развитии разных видов *Aphidius* не обнаружены.

Пораженные афидидами тли через некоторое время меняют свою окраску и гибнут. *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk., зараженные *Aphidius*, из зеленых становятся соломенно-желтыми, а зараженные *Ephedrus* чернеют. Такие погибшие тли собирались с их кормовых растений и из них выводились взрослые паразиты, которые использовались для заражения новых тлей в лабораторных условиях.

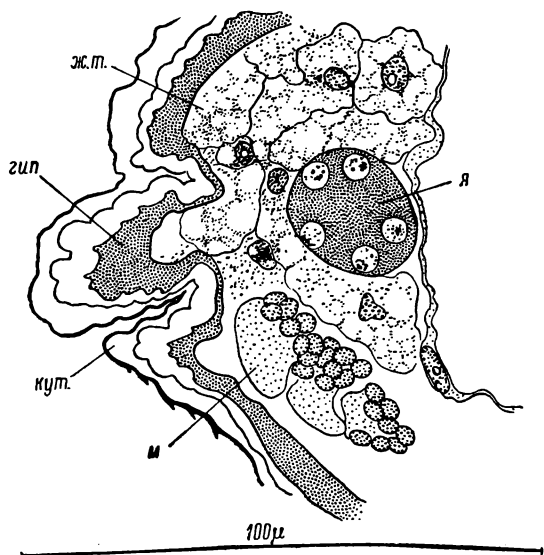


Рис. 1. Яйцо *Ephedrus plagiator* Nees в тканях тли.

Афидииды обычно заражают тлей, когда те находятся еще на стадии личинки. Отложенное яйцо оказывается неглубоко под гиподермой тли. Оно лежит в жировом теле или свободно между различными внутренними органами (рис. 1).¹ Никаких защитных реакций со стороны тканей тли наблюдать не приходилось. В естественных условиях в каждую тлю откладывается одно, реже два яйца. Но при искусственном заражении в лабораторных условиях в одной тле может оказаться более десятка яиц паразита.

Все дальнейшее развитие паразита вплоть до окукливания протекает внутри тела хозяина. Первое время зараженные тли внешне ничем не отличаются от здоровых: они продолжают питаться, расти, линять, иногда даже достигают взрослой стадии и рожают новых личинок, но

¹ Обозначения на рис. 1—12:

ан. п. — анальные придатки
бр. ц. — брюшная цепочка
в. г. — верхняя губа
гип. — гиподерма
г. л. — головные лопасти
г. м. — головной мозг
ж. т. — жировое тело
ж. я. — желточные ядра
з. к. — задняя кишка
киш. — стенка кишечника
кут. — кутикула
м. — мышцы
макс. — максиллы

манд. — мандибулы
н. г. — нижняя губа
о. — оосома
п. з. — половой зачаток
прокт. — проктодеум
сер. — сероза
ср. к. — средняя кишка
стом. — стомодеум
х. — хорион
хв. п. — хвостовой придаток
ш. ж. — шелкоотделительная железа
я. — яйцо паразита.

в конце концов личинка паразита выедает все мягкие части тли, от которой остается только пустая хитиновая оболочка, изменившая свою окраску упомянутым выше образом (рис. 2). Тогда личинка паразита окукляется, а еще через некоторое время превращается во взрослое

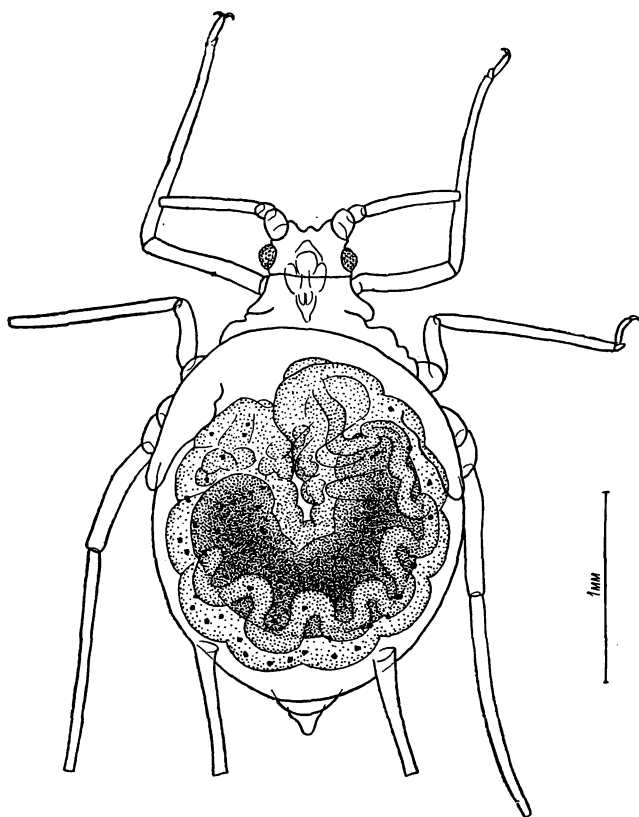


Рис. 2. *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk. с личинкой *Aphidius* внутри.

насекомое, которое прогрызает круглое отверстие в шкурке тли и выходит наружу.

Путем вскрытия зараженных в лабораторных условиях тлей были получены зародыши *Aphidius* и *Ephedrus* на разных стадиях их развития, из которых изготовлялись тотальные препараты, реже срезы. Для изготовления срезов использовались также зараженные тли, зафиксированные целиком.

Так как в развитии *Ephedrus* и *Aphidius* наблюдаются некоторые отличия, удобнее рассмотреть развитие этих двух родов порознь.

РАЗВИТИЕ EPHEDRUS PLAGIATOR NEES

Яйца *Ephedrus plagiator* Nees имеют удлиненную форму и микроскопически малые размеры (длина 80—100 μ , ширина 16—24 μ). Они совершенно лишены желтка. Снаружи яйца одеты тонким хорионом, на фиксированных препаратах плотно прилегающим к поверхности яйца. Из свежееотложенных яиц приготовить вполне удовлетворительные препараты не удалось. В них хорошо различается лишь небольшое тельце на заднем конце — предположительно оосомы (рис. 5, А).

Дробление яйца *Ephedrus* типичное неполное. У более поздних зародышей (рис. 3, А и 4, А) различается уже значительное количество ядер, а плазма остается неразделенной. У зародышей, изображенных на рис. 3, А и 4, А, ядра располагаются одним слоем у поверхности яйца. Эта стадия соответствует стадии ранней (синцитиальной) бластодермы. На заднем конце зародыша различается 3—4 более крупные клетки — половой зачаток, а в центральной части — несколько сильно красящихся комочков [дегенерирующие ядра, гомологичные желточным ядрам других насекомых (Иванова-Казас, 1950)].

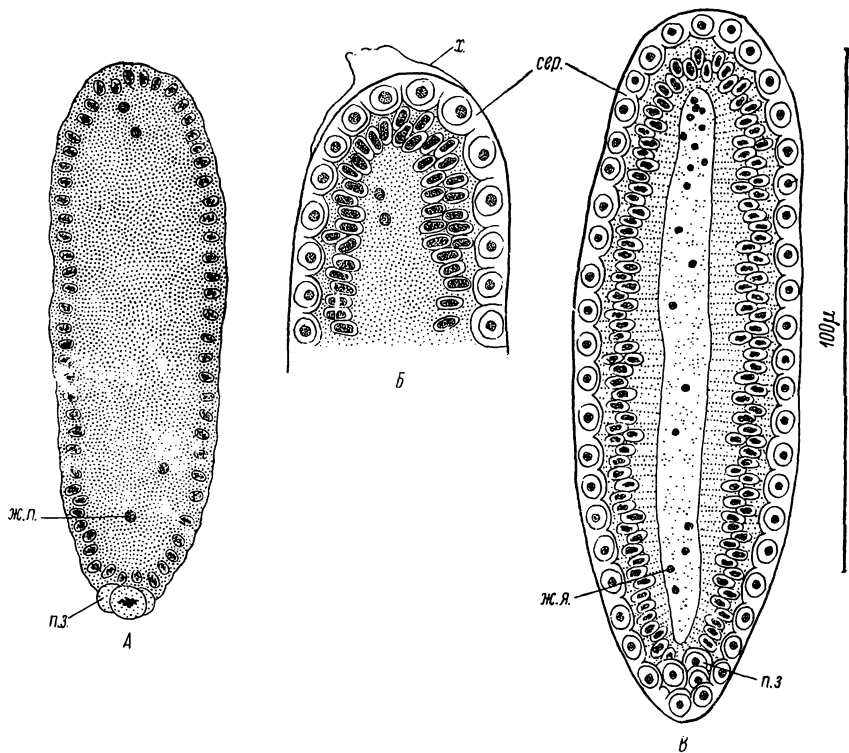


Рис. 3. Образование эмбриональной оболочки у *Ephedrus plagiator* Nees. А — яйцо в конце дробления; Б — расслоение бластодермы; В — более поздний зародыш со спины.

Позднее бластодерма утрачивает свою однородность: в ней различается более светлый поверхностный слой, в котором лежат крупные пузыревидные ядра и намечаются клеточные границы, и центральная более базофильная плазматическая масса, в которой клеточные границы еще не видны, а ядра лежат более тесно (рис. 3, Б). Этот поверхностный клеточный слой представляет собой единственную эмбриональную оболочку *Ephedrus*, которую следует считать серозной.

Хотя процесс образования оболочки и не прослежен во всех подробностях, но несомненно, что оболочка возникает либо путем расслоения синцитиальной бластодермы, либо путем выселения из нее отдельных клеток. Во всяком случае, здесь нет ничего похожего на типичные для насекомых процессы образования амниотических складок или нарастания внезародышевой бластодермы на зародышевую полоску, как это описывает Снодграсс (Snodgrass, 1925) для пчелы. Эмбриональная оболочка *Ephedrus* образуется в то время, когда бластодерма еще не имеет строения эпителиального пласта и в ней еще нет никаких признаков диффе-

ренциации на зародышевую и внезародышевую части, т. е. гораздо раньше, чем это обычно имеет место у насекомых.

Затем появляются клеточные границы и во внутренней (зародышевой) части бластодермы. При этом по оси зародыша остается узкое трубковидное пространство, в котором лежат лишь остатки дегенерирующих ядер (рис. 3, В). На поперечных разрезах через среднюю часть зародыша видно, что зародышевая бластодерма не образует сплошного слоя, а прерывается на одной стороне, наподобие жолоба (рис. 4, В). В дальнейшем серозная оболочка зародыша растягивается и становится более просторной, а края жолоба как бы раздвигаются (рис. 4, В). В это время зародыш *Ephedrus* имеет форму зародышевой полоски, но отличается тем, что не лежит на желтке и края его не переходят в амнион, так как ни желтка, ни амниона здесь нет. Соответственно ту сторону, куда обращена раскрытая сторона жолоба, надо считать спинной стороной, а противоположную — брюшной.

На поперечных срезах через зародышевую полоску можно различить 3 области, отличающиеся расположением клеток. Боковые части зародышевой полоски имеют строение двух эпителиальных пластинок, хорошо отграниченных извне и изнутри и состоящих из высоких цилиндрических клеток, тесно прижатых друг к другу. В медианной же части зародышевая полоска отчетливо очерчена только снаружи, и клетки, ее составляющие, вдаются неправильными языками внутрь, в полость жолоба. Очевидно, здесь начинается процесс дифференциации мезодермы.

К этому времени (приблизительно через сутки после откладки яйца) зародыш (вместе с оболочкой) уже заметно увеличивается в размерах. Особенно быстро удлиняется собственно зародыш; он уже не помещается в вытянутом состоянии под оболочкой и образует неправильные изгибы (рис. 5, В). Как образно выразился Спенсер (Spencer, 1926), наблюдавший эту стадию у *Diaeretes rapae* (Curtis) Gahan, *Praon simulans* Provancher, *Aphidius nigripes* Ashmead и *Aph. polygonaphis* (Fitch) Gahan, зародыш как бы «корчится в агонии». Позднее зародыш принимает форму петли (рис. 5, В, Г, Д) или пологой спирали (рис. 5, Е). Поэтому правильная ориентировка срезов затруднена, и изучить более поздние внутренние процессы развития (образование энтодермы, органогенез) не удалось.

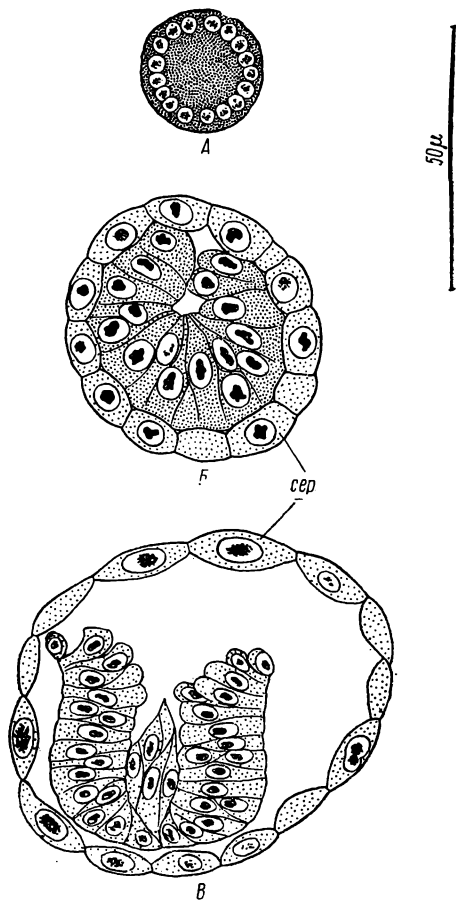


Рис. 4. Три поперечных разреза через ранних зародышей *Ephedrus plagiator* Nees. А — конец дробления; В — после образования оболочки; В — стадия зародышевой полоски.

Потом боковые части зародышевой полоски смыкаются на спине (что соответствует обрастанию желтка боковыми частями зародышевой полоски и замыканию спины у насекомых, яйца которых богаты желтком),

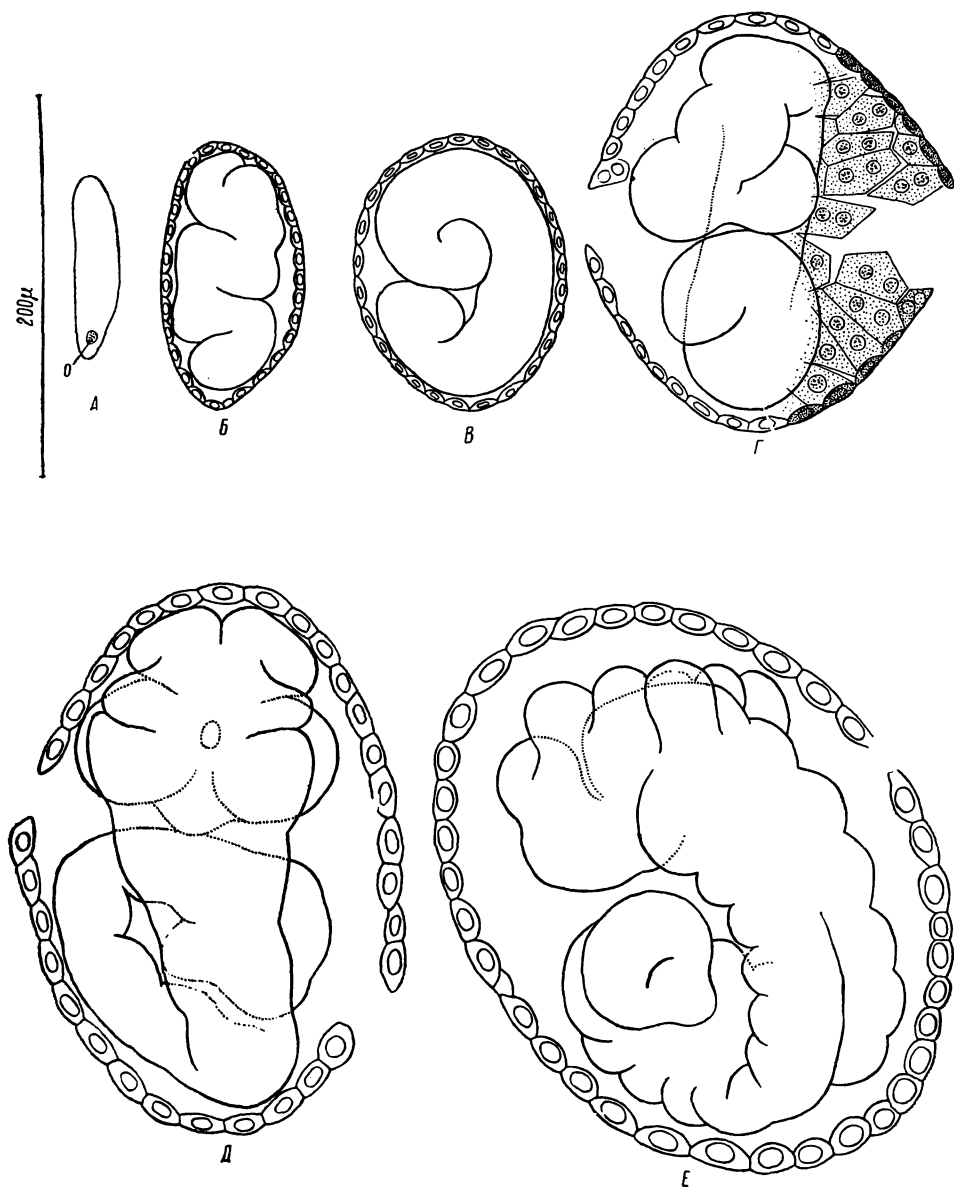


Рис. 5. Рост и изменения формы зародыша *Ephedrus plagiator* Nees. А — яйцо до начала дробления; Б — неправильное изгибание зародыша; В — спирально изогнутый зародыш; Г — образование головных лопастей; Д — сегментация зародыша; Е — начало укорочения зародыша.

так что зародыш приобретает форму колбаски. Передний конец зародыша образует поперечное расширение — головные лопасти (рис. 5, Г). По всей длине зародыша появляются легкие пережимы — сегментация.

Головные лопасти становятся все более массивными. Между ними образуется непарный вырост, несколько нависающий на брюшную сторону. У основания его наблюдается глубокое цилиндрическое впячивание стомодеума. Очевидно, этот непарный вырост представляет собой зачаток верхней губы. На последующих трех послеротовых сегментах образуются парные вентро-латеральные выпячивания — зачатки мандибул, максилл и нижней губы. На заднем конце зародыша тоже намечается небольшое расширение, на котором образуется впячивание проктодеума (рис. 5, Д, Е).

На 3-й день развития зародыш несколько укорачивается и растет преимущественно в ширину. Сегментация тела становится более отчетли-

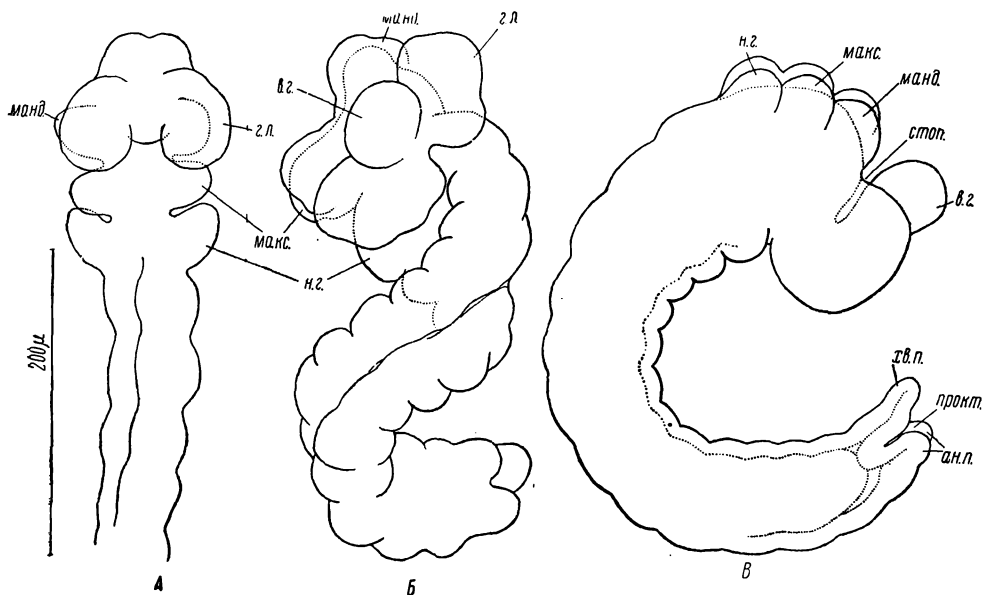


Рис. 6. Зародыши *Ephedrus plagiator* Nees, извлеченные из оболочки. А — передний конец в период удлинения зародыша, Б — зародыш в период укорочения; В — поздний зародыш.

вой. На заднем конце намечается непарный хвостовой придаток и два вентральных выроста (рис. 5, Е и 6, В). Относительные размеры ротовых частей уменьшаются. Постепенно зародыш приобретает очертания будущей личинки (рис. 6, В), изогнутой на спинную сторону.

На 4-е сутки развития эмбриональная оболочка разрывается и личинка выходит в полость тела хозяина. Личинка I стадии *Ephedrus plagiator* Nees (рис. 7, А) имеет приблизительно цилиндрическое тело, изогнутое на брюшную сторону. Головной конец более широкий и закругленный, хвостовой — заострен. Голова снабжена парой небольших мандибул. Остальные ротовые части без специальных обработок не видны.

Помимо головы в состав тела личинки входят 13 сегментов. Все сегменты туловища, кроме первого и последнего, несут на спинной стороне отчетливый поперечный рубчик, от которого отходят гребни направленных назад шипиков. Особенно отчетливо эти рубчики выражены на задних сегментах, где они переходят на брюшную сторону. Последний сегмент тела снабжен дорзальным хвостовым придатком, покрытым тонкими шипиками, и парой более узких вентральных придатков, лежащих по сторонам от анального отверстия.

За время эмбрионального развития зародыш значительно вырастает. Объем зародыша, изображенного на рис. 5, Е, более чем в 300 раз пре-

вышает объем только что отложенного яйца (рис. 5, А), а объем личинки I стадии превышает его в 400 раз. Повидимому, зародыш *Ephedrus* обладает способностью питаться за счет хозяина. Питательные вещества переходят из гемолимфы тли к зародышу *Ephedrus* через его эмбриональную оболочку. Возможно, оболочка играет при этом какую-то активную роль.

В течение всего эмбрионального развития сероза сохраняет характер однослойного плоского эпителия, состоящего из довольно выпуклых

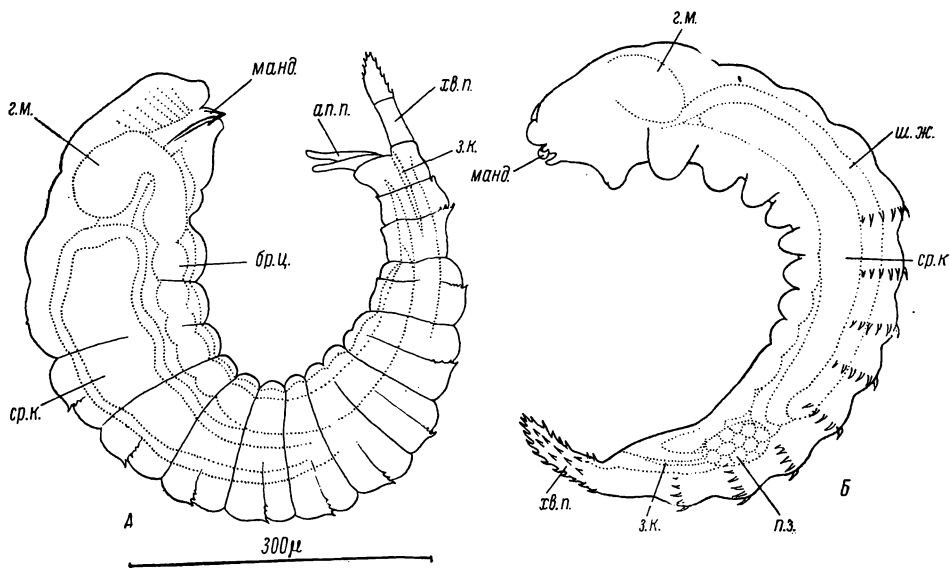


Рис. 7. Личинки *Ephedrus plagiator* Nees (А) и *Aphidius* sp. из *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk. (Б).

клеток. Число клеток оболочки довольно значительно (около 200). На некоторых препаратах (рис. 5, Г) в серозе в массовом количестве наблюдаются двуядерные клетки, что дает основание полагать, что в течение развития происходит, по крайней мере один раз, синхронное деление всех клеток серозы. Происходит ли это деление прямым путем, или кариокинетическим, сказать трудно, но фигур кариокинеза я ни разу не наблюдала.

После вылупления личинки, клетки серозы разъединяются и округляются. Они длительно сохраняются в полости тела тли, окружая личинку *Ephedrus*, и превращаются в гигантские элементы, как это описано для разных *Aphidiidae* (Spencer, 1926; Janiszewska, 1933; Иванова-Казас, 1955б). Потом они съедаются личинкой *Ephedrus*.

ПАЛИНГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ EPHEDRUS

В эмбриональном развитии *Ephedrus* наблюдается много черт палингенетического характера, т. е. таких особенностей, которые утратили свое первоначальное функциональное значение, но, тем не менее, в силу наследственности все еще сохраняются. К числу таких особенностей относятся следующие.

1) Дробление поверхностного типа, характерное для насекомых и возникшее в связи с накоплением в яйце большого количества желтка. У *Ephedrus* желток отсутствует, но дробление остается поверхностным. Подобные факты отмечены и для ряда других паразитических перепончатокрылых (Иванова-Казас, 1955а).

2) В процессе образования бластодермы некоторые ядра остаются в центральной части яйца и там дегенерируют. Эти ядра гомологичны вителлофагам других насекомых, функция которых состоит в переработке желтка. Здесь желтка нет, а вителлофаги все-таки образуются, хотя и дегенерируют очень скоро.

3) После разделения бластодермы на эмбриональную оболочку и собственно зародыш, последний приобретает форму зародышевой полоски. Обычно зародышевая полоска образуется в яйцах богатых желтком, на котором зародыш как бы расплывается. У *Ephedrus* зародыш сохраняет форму полоски, несмотря на полную редукцию желтка. Спинная сторона зародыша некоторое время остается открытой и лишь потом замыкается, что имитирует обрастание желтка при развитии типичных яиц насекомых.

4) Наконец, значительное удлинение зародыша в начале развития и последующее его укорочение можно толковать как последний след («рудимент») бластокинеза. Функциональное значение бластокинеза насекомых до сих пор не может считаться точно установленным.

По этому вопросу имеются только предположения. С одной стороны, бластокинез связан с уходом зародыша с поверхности яйца и образованием эмбриональных оболочек, которым приписывается защитное значение; с другой стороны, в процессе бластокинеза, особенно когда он сопровождается удлинением зародыша, увеличивается контакт зародыша с желтком.

У *Ephedrus* образование эмбриональной оболочки и последние остаточные проявления бластокинеза происходят независимо друг от друга, что, конечно, есть результат вторичного изменения процесса развития. Нет здесь и желтка, контакт с которым имеет такое важное значение для питания зародыша. Впрочем, можно предполагать, что удлинение зародыша *Ephedrus* тоже имеет трофическое значение, так как при этом увеличивается вся поверхность зародыша, через которую, очевидно, и происходит его питание.

Все эти особенности развития *Ephedrus* наглядно показывают, что течение эмбриональных процессов, тип развития каждого вида животного не являются простой функцией наличия или отсутствия желтка, тех или иных условий развития, а определяются наследственными свойствами вида, изменения которых под влиянием указанных факторов могут довольно сильно запаздывать.

Вышеуказанные черты развития *Ephedrus* не являются чем-то исключительным. Совершенно аналогичные явления наблюдаются у дождевых червей (Светлов, 1928), у которых изгибание плакулы имитирует процесс обрастания желтка, происходящий при развитии более примитивных пресноводных олигохет. П. П. Иванов (1937) приводит еще целый ряд примеров того, что признаки, приобретенные в связи с большим количеством желтка в яйцах, сохраняются и после его исчезновения при переходе зародыша к плацентарному питанию (*Peripatus edwardsii* Blanchard, млекопитающие) или питанию белковой жидкостью, окружающей яйцо (*Lumbricidae*, пиявки, *Limax* и др.). Однако П. П. Иванов подчеркивает, что это явление не распространяется на самые ранние стадии развития, «когда присутствие или отсутствие желтка почти механически влечет за собой полное или неполное дробление». Поэтому пример *Ephedrus* и некоторых других паразитических перепончатокрылых представляет особый интерес, так как консерватизм процессов развития проявляется у них на ранних стадиях так же отчетливо, как и на более поздних.

С другой стороны, нужно отметить, что во всех упомянутых П. П. Ивановым случаях особенности развития, связанные с желтком, после исчезновения желтка не утрачивают полностью свое функциональное значение, а видоизменяют его. Зародыши дождевых червей и пиявок рано

начинают заглатывать белковую жидкость, которая, проникнув внутрь зародыша, занимает там то место, которое у более примитивных форм занимал желток. В результате, части зародыша оказываются так же расположенными в отношении источника их питания, как у их предков, и функциональные отношения остаются сходными.

Внезародышевые части *Sauropsida*, унаследованные млекопитающими, полностью сохраняют свое питательное, дыхательное и защитное значение, но выполняют эти функции иначе, применительно к новым условиям, претерпевая соответствующие перестройки.

Однако у *Ephedrus* большинство перечисленных «рудиментарных» признаков в развитии не приобрели нового функционального значения и потому, надо полагать, в процессе эволюции должны раньше или позже исчезнуть. С этой точки зрения представляет интерес сравнение развития *Ephedrus* с развитием близко родственного рода *Aphidius*.

РАЗВИТИЕ APHIDIUS

Яйца *Aphidius* имеют веретеновидную (рис. 10) или лимонообразную (рис. 8) форму. Снаружи яйцо одето тонким хорионом, который обычно на концах яйца несколько отстает от его поверхности. Плазма яйца кажется совершенно гомогенной и не содержит желтка. В средней части яйца лежит светлое пузыревидное ядро, на заднем конце небольшое более темное тельце — оосома.

Размеры яиц варьируют довольно сильно, что, очевидно, связано с видовыми отличиями. Так, яйца *Aph. fabarum* Marsh. имеют размеры 86×36 м. Яйца *Aphidius* sp. из тлей на васильке (рис. 10) имеют длину 70—90 м, а ширину 24—29 м. Значительно крупнее яйца *Aphidius*, паразитирующих в *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk. (длина 90—150 м, ширина 30—60 м).

Дробление яйца начинается, как типичное неполное: ядро яйца разделяется дважды, а плазма остается неразделившейся (рис. 8, *Б, В*). Лишь после следующего деления яйцо сразу распадается на отдельные клетки и дробление становится тотальным (рис. 8, *Г, Д, Е*). Характерная для насекомых стадия бластодермы, на которой зародыш состоит из поверхностного слоя клеток и центральной нераздробившейся части яйца, у *Aphidius* отсутствует.

С самого момента образования клеток одна из них отличается более крупными размерами и сильнее красится основными красками; остальные клетки мельче и светлее. Эти различия мне удалось подметить при дроблении *Aphidius* sp. из тлей на васильке (рис. 10), у афидиусов из *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk. (рис. 8) и у *Aphidius fabarum* Marsh. (Иванова-Казас, 1954б).

Дальнейшая судьба этих клеток во всех названных случаях одинакова. Крупная базофильная клетка многократно делится, и из нее образуется комплекс мелких клеток, занимающих центральное положение в яйце (рис. 9 и 10, *Г*). Светлые клетки, наоборот, сохраняют периферическое положение. Они рано перестают делиться, почему остаются очень немногочисленными и вскоре оказываются крупнее центральных клеток. Из центральных клеток образуется собственно зародыш, а периферические превращаются в эмбриональную оболочку — серозу. Повидимому, клетки серозы успевают разделиться не больше 2—3 раз, так как сероза более поздних зародышей состоит, приблизительно, из 30 клеток.

Клетка, в которую попадает оосома, морфологически неотличима от клеток оболочки (рис. 10, *Б* и *В*). Проследить ее дальнейшую судьбу и выяснить, имеет ли она какое-нибудь отношение к половому зачатку, не удалось.

Между серозой и собственно зародышем образуется свободное пространство. Пузырек, образованный клетками серозы, приобретает сферическую форму как бы под давлением заполняющей его жидкости, а сами клетки сильно уплощаются и растягиваются. Хорион больше не различим: он или исчезает, или очень сильно растягивается. Зародыш начинает расти и тоже округляется (рис. 9, *В* и 11, *В*). В это время он имеет форму пузырька с очень толстыми стенками, состоящими из нескольких слоев клеток. В центре различается небольшое, но хорошо очерченное пространство, в котором лежит группа клеток со светлыми крупными ядрами и неясными границами. Судя по внешнему виду этой группы клеток и ее положению на более поздних стадиях на заднем конце зародыша подле зачатка задней кишки, она представляет собой половой зачаток. Потом форма зародыша усложняется: он становится сперва бобовидным (рис. 11, *В*), затем червеобразно вытягивается, одновременно закручиваясь по спирали и образуя два полных оборота (рис. 11, *Г* и *Д*). Стадия неправильных изгибаний, наблюдавшаяся у *Ephedrus* и описанная Спенсером (Spencer, 1926) для ряда афидиид, здесь не наблюдается, хотя иногда и встречаются экземпляры, свернувшиеся запутанным клубком.

На выпуклой наружной стороне таких спирально закрученных зародышей наблюдается узкая продольная бороздка, повидимому соответствующая первичной бороздке других насекомых, вдоль которой происходит выселение внутрь мезодермальных клеток. Намечаются границы сегментов. Передний конец зародыша вздувается. На нем можно различить непарную, направленную вперед лопасть верхней губы и еще 4 пары крупных выпуклостей: головные лопасти, зачатки мандибул, максиллы и нижней губы (рис. 11, *Е* и 12). Между головными лопастями у основания верхней губы образуется глубокое впячивание стомодеума. Задний конец тоже немного расширен; на нем обозначаются проктодеум и хвостовой придаток (рис. 12). На срезах рядом с проктодеумом виден половой зачаток, состоящий из светлых клеток с крупными ядрами.

К концу эмбриональной жизни зародыш укорачивается. Но так как при этом происходит непрерывный рост зародыша, укорочение это (как и у *Ephedrus*) скорее относительное, чем абсолютное: зародыш растет преимущественно в ширину и приобретает форму довольно массивной,

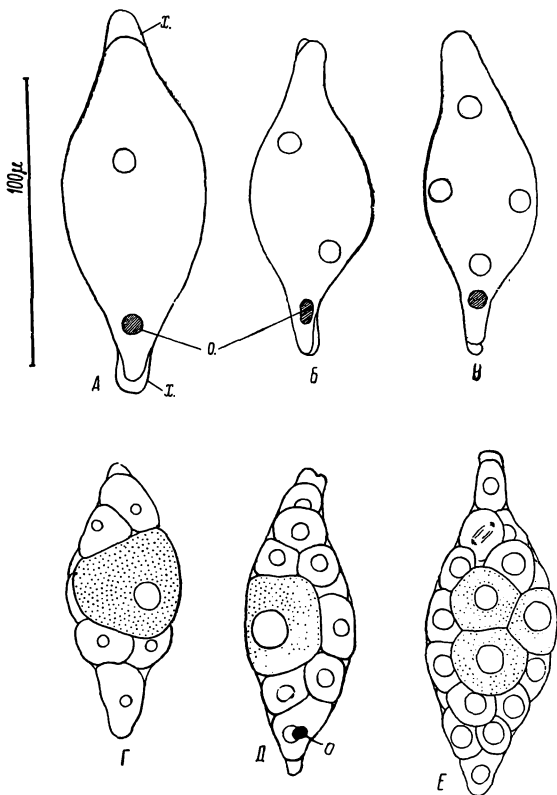


Рис. 8. Ранние стадии развития *Aphidius* sp. из *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk. *А* — яйцо до начала дробления; *Б* — стадия двух ядер дробления; *В* — стадия четырех ядер дробления; *Г*, *Д* и *Е* — стадии тотального дробления.

дугообразно изогнутой личинки, передний и задний конец которой почти соприкасаются, а брюшная сторона обращена наружу (рис. 11, Ж). У таких поздних зародышей голова уже утрачивает внешние признаки сегментации, из ее придатков различаются только мандибулы, а внутри

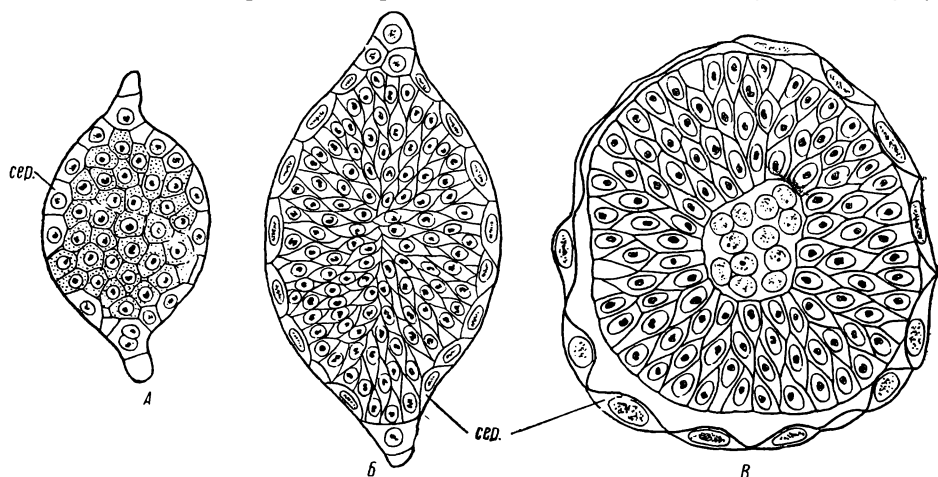


Рис. 9. Формирование эмбриональной оболочки у *Aphidius* sp. из *Acyrthosiphon caraganae* Cholodk. А и Б — по тотальным препаратам (ок. 10, об. 40); В — на срезе (ок. 7, об. 90).

просвечивают: массивный головной мозг, ганглии брюшной нервной цепочки, средняя и задняя кишки, слюнные железы, мальпигиевы сосуды и половой зачаток.

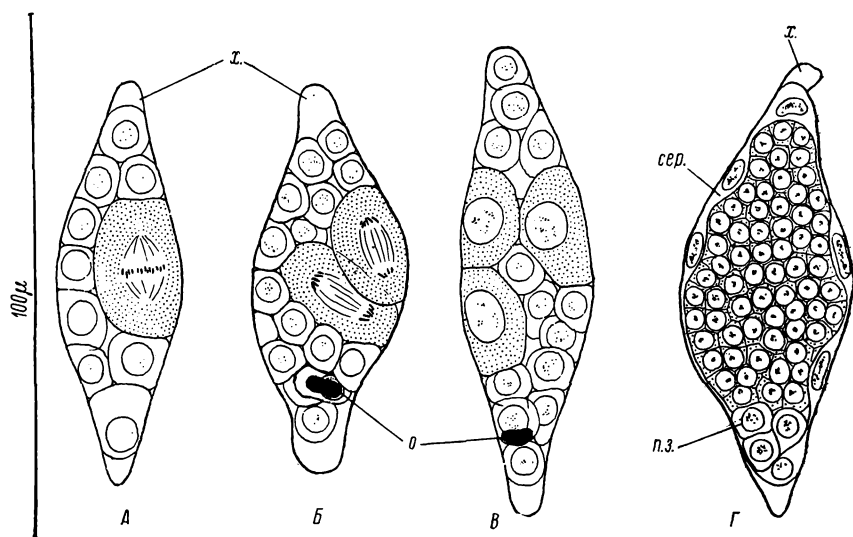


Рис. 10. Дробление и образование эмбриональной оболочки у *Aphidius* (А—Г) из тлей на васильке.

Эмбриональное развития *Aphidius* длится 3 суток. К концу этого срока зародыш распрямляется, разрывает эмбриональную оболочку, выходит в полость тела тли и становится личинкой.

Личинка *Aphidius* I стадии (рис. 7, Б) отличается от таковой *Ephedrus* отсутствием парных брюшных придатков подле анального отверстия и поперечных рубчиков на сегментах тела. Направленные назад шипики

на спинной стороне 5—12-го сегментов и на хвостовом придатке у *Aphidius* грубее, чем у *Ephedrus*.

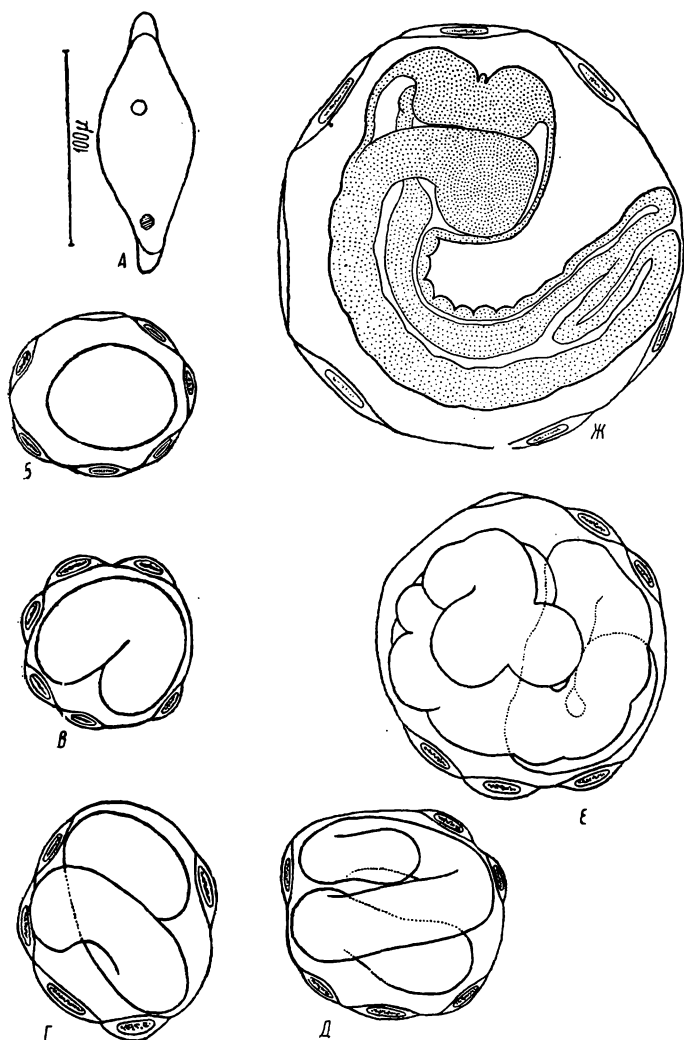


Рис. 11. Рост и изменения формы у зародыша *Aphidius* sp. из *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk. (A—E); поздний зародыш *Aphidius cardui* Marsch. (Ж).

Эмбриональный рост у *Aphidius* менее значителен, чем у *Ephedrus*. Объем личинки *Aphidius* I стадии из *Acyrtosiphon caraganae* Cholodk. превышает средний объем яиц *Aphidius* из этой тли всего лишь в 40—50 раз. Клетки эмбриональной оболочки *Aphidius* после вылупления личинки претерпевают такие же изменения, как у *Ephedrus*.

СРАВНЕНИЕ РАЗВИТИЯ APHIDIUS И EPHEDRUS

Несмотря на то, что *Aphidius* и *Ephedrus* представляют собой два рода небольшого, слабо дифференцированного морфологически и биологически семейства (Теленга, 1950), различия между этими двумя родами проявляется очень рано. На всех рассмотренных стадиях развития зародыши *Aphidius* и *Ephedrus* различаются как по ряду чисто поверхностных,

бросающихся в глаза признаков, так и по течению внутренних процессов. Все эти различия можно представить в форме таблицы (см. стр. 259). Некоторые из них не имеют большого значения (форма яиц), другие более или менее тесно связаны с течением существенных эмбриологических процессов. Так, образование эмбриональной оболочки происходит у *Ephedrus* гораздо раньше, чем у большинства насекомых (на стадии синцитиальной бластодермы), но на более поздней стадии, чем у *Aphidius*. Во время обособления зачатка оболочки зародыш *Aphidius* состоит только из 8 клеток, а у *Ephedrus* содержит уже множество ядер. Этим

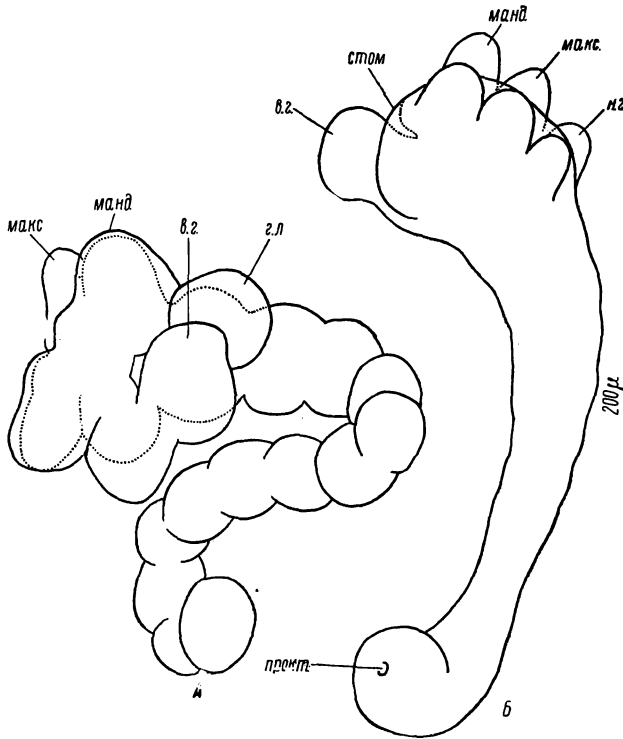


Рис. 12. Поздние зародыши *Aphidius* sp. (А и Б) из *Acyrthosiphon caraganae* Cholodk., извлеченные из оболочки.

объясняется, что зачаток оболочки у *Aphidius* и *Ephedrus* с самого начала отличается по числу составляющих его клеток, а так как клетки оболочки рано перестают делиться, то это отличие сохраняется до конца.

Многоклеточность серозы у *Ephedrus*, в свою очередь, обуславливает меньшую растянутость клеток, менее правильную форму пузырька, образованного серозой, и дает возможность зародышу располагаться в нем более свободно, не образуя такого крутого изгиба, как у *Aphidius*.

Но самое интересное состоит в том, что в развитии *Aphidius* наблюдается гораздо меньше палингенетических особенностей, имеющих характер рудиментарных признаков. Так, дробление *Aphidius* рано становится тотальным, это влечет за собой выпадение стадии бластодермы, никаких гомологов желточных ядер у *Aphidius* не наблюдается, зародышевая полоска не формируется вовсе.

Способ образования эмбриональной оболочки у *Aphidius* еще более модифицирован, чем у *Ephedrus*, и процесс этот сдвинут на более раннюю стадию, что имеет адаптивное значение, так как эмбриональная оболочка некоторых эндопаразитических перепончатокрылых (и в частности *Aphi-*

diidae) становится важным эмбриональным органом, обеспечивающим зародышу питание и благоприятную физико-химическую среду (Иванова-Казас, 19556). Таким образом, *Aphidius* делает, по сравнению с *Ephedrus*, следующий шаг эволюции в сторону адаптации к паразитическим условиям развития зародыша и еще больше уклоняется от исходного общего типа развития насекомых. По характеру эмбрионального развития *Ephedrus* представляется более примитивным родом; повидимому, этот вывод можно распространить и на имагинальные фазы: жилкование крыла у *Ephedrus* гораздо менее редуцировано, чем у *Aphidius*.

Однако из изложенных данных вытекает еще один несколько неожиданный вывод: темпы морфологической эволюции могут не совпадать

Сравнительная характеристика развития *Ephedrus* и *Aphidius*

		<i>Ephedrus</i>	<i>Aphidius</i>
1	Форма яйца.	Цилиндрическая.	Веретеновидная.
2	Дробление.	Поверхностное.	Сперва поверхностное, потом тотальное.
3	Стадия бластодермы.	Представлена стадия ранней (синцитиальной) бластодермы.	Не выражена.
4	Образование желточных ядер.	Происходит.	Не происходит.
5	Время обособления оболочек.	На стадии бластодермы.	На стадии восьми бластомеров.
6	Способ образования оболочек.	Деляминация бластодермы.	Ранняя дифференциация бластомеров.
7	Число и форма клеток оболочек.	Около 200 выпуклых клеток.	Около 30 сильно растянутых и уплощенных клеток.
8	Форма пузырька, образованного эмбриональной оболочкой.	Овальная или неправильно удлиненная.	Сферическая.
9	Расположение зародыша внутри оболочки.	Зародыш образует сперва неправильные изгибы, потом петлю и, наконец, пологую спираль.	Зародыш принимает форму крутой спирали, образующей 2 оборота.
10	Стадия зародышевой плоскости.	Представлена.	Отсутствует.
11	Увеличение объема зародыша за время развития.	В 300—400 раз.	В 40—50 раз.
12	Особенности строения личинки I стадии.	Имеются 2 брюшных анальных придатка и поперечные рубчики на 2—12 сегментах тела.	Брюшные анальные придатки и рубчики отсутствуют.

с темпами физиологической адаптации. Одной из сторон физиологической адаптации паразита к хозяину, интересующей нас в данном случае, является способность зародыша паразита питаться за счет хозяина, которая выражается количественно в эмбриональном росте. Хотя *Ephedrus* морфологически отстал от *Aphidius*, физиологически он его опередил, так как у него наблюдается гораздо более значительное увеличение зародыша за время эмбрионального развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов П. П. 1937. Общая и сравнительная эмбриология.
Иванова-Казас О. М. 1948. Особенности эмбрионального развития наездников, связанные с паразитизмом. Усп. совр. биол., XXV, 1 : 123—142.
Иванова-Казас О. М. 1950. Приспособление к паразитизму в эмбриональном развитии наездника *Prestwichia aquatica*. Зоол. журн., XXIX, 6 : 530—544.
Иванова-Казас О. М. 1954а. Вопросы эволюции эмбрионального развития перепончатокрылых. Тр. Всес. Энтомолог. общ., XLIV : 301—335; ДАН СССР, XCVI, 6 : 1269—1272.
Иванова-Казас О. М. 1954б. Ранние стадии развития *Aphidius fabarum* Marsh. (Hymenoptera). ДАН СССР, XCVIII, 1 : 163—165.
Иванова-Казас О. М. 1955а. О зависимости форм дробления от содержания в яйце желтка. ДАН СССР, CIV, 3 : 494—496.
Иванова-Казас О. М. 1955б. К вопросу о роли эмбриональной оболочки у наездников из рода *Aphidius* (Hymenoptera, Aphidiidae). Тезисы докладов Совещания эмбриологов в Ленинграде 25—31 января 1955 г. : 103—105.
Светлов П. Г. 1928. Исследование над развитием дождевых червей. Тр. Особ. зоол. лабор. и Севастоп. биол. ст. АН СССР, сер. II, № 13 : 95—329.
Скрипчинский Г. 1930. К биологии *Aphidius granarius* Marsh. и *Ephedrus plagiator* Nees (Braconidae), паразитов черемухово-овсяной тли, *Aphis padi* L. Изв. Отд. энтомолог. ГИОА, IV : 351—364.
Теленга Н. А. 1950. К вопросу об использовании паразитов сем. Aphidiidae в борьбе с мигрирующими тлями. Научн. труды Инст. энтомолог. и фитопатол., 2, Киев : 199—207.
Janiszewska J. 1933. Untersuchungen über die Hymenoptere *Aphidius* sp., Parasiten der Blattläuse *Hyalopterus pruni* Fabr. Bull. Internat. Acad. Polon. Sci. et Lettres, Classe Sci. Math. et Nat., Ser. B : 277—293.
Mac Gill. 1923. The life-history of *Aphidius avenae* (Hal.), a Braconid parasitic of the nettle aphid (*Macrosiphum urticae*). Roy. Soc. Edinb., Proc. 43 : 51—71.
Snodgrass R. S. 1925. Anatomy and physiology of the honey-bee. New-York : 1—327.
Spencer H. 1926. Biology of the parasites and hyperparasites of aphids. Ann. Ent. Soc. Amer., XIX, 2 : 119—157.
Timberlake P. H. 1910. Observations on the early stages of aphids. Psyche, XVII, 4 : 125—130.
Vevai E. J. 1942. On the bionomics of *Aphidius matricaria* Hal., a braconid parasite of *Myzus persicae* Sulz. Parasitol., 34 (2) : 141—151.
Wheeler E. W. 1923. Some braconids parasitic on aphids and their life-history. Ann. Ent. Soc. Amer., XV : 1—29.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wird eine Beschreibung der Embryonalentwicklung der Blattläuseparasiten aus der Fam. *Aphidiidae* — *Ephedrus plagiator* Nees und einiger Arten aus der Gattung *Aphidius* gegeben.

2. Die Eier von *E. plagiator* messen $16-24 \times 80-100 \mu$ und sind völlig dotterfrei. Partielle Furchung führt zum Stadium des syncytialen Blastoderms (Fig. 3). Ein Teil der Furchungskerne bleibt im zentralen Bezirk des Eies liegen und verfällt einer Degeneration; sie sind den Vitellophagen homolog. Auf dem Wege einer Delamination des Blastoderms entsteht an der Oberfläche des Embryos eine Zellschicht — die Embryonalhülle (Serosa). Nach dem Erscheinen von Zellgrenzen in der inneren Blastodermschicht bekommt diese letztere die Form einer an der Dorsalseite offenen Rinne — des Keimstreifs, in welchen der Differenzierungsprozess des Mesoderms beginnt

(Fig. 4). Nachher treten die Ränder des Keimstreifs zusammen, und der Embryo erhält eine zylindrische Form.

Der Embryo verlängert sich stark, wobei er sich zunächst unregelmässig krümmt (Fig. 5, *B*), im weiteren sich schleifenartig umbiegt (Fig. 5, *B*) und gegen Schluss der Entwicklung die Form einer seichten Spirale erhält (Fig. 5, *E*). Es erfolgt die Segmentierung: am Vorderende bilden sich die Kopflappen und die Anlagen der Oberlippe und der Mundwerkzeuge aus; am Hinterende erscheint der Schwanzanhang und die beiden Ventralanhänge. Das Ausschlüpfen der Larve erfolgt am vierten Tag nach Beginn der Entwicklung (Fig. 7, *A*).

Im Laufe der Periode der Embryonalentwicklung vergrößert sich das Volumen des Embryos 300—400 mal, was auf dessen Vermögen der Ernährung auf Kosten des Wirtes hinweist. Es wird die Meinung ausgesprochen, dass der Serosa dabei eine trophische Rolle zukommt. Nach dem Ausschlüpfen der Larve gehen die Zellen der Serosa nicht zugrunde, sondern verwandeln sich in Riesenelemente, die lange Zeit in der Leibeshöhle der Blattlaus erhalten bleiben.

3. Die Eier verschiedener Arten der Gattung *Aphidius* variieren ziemlich stark in ihren Dimensionen (bei *Aphidius* sp. aus *Acyrtosiphon caraganae* Chol. $30-60 \times 90-150 \mu$). Dotter fehlt. Die Furchung ist anfangs eine superfizielle; doch auf dem achtkernigen Stadium wird auch das Zytoplasma durchgeteilt. Eine Blastomere unterscheidet sich durch ihre grössere Dimensionen sowie Basophilie (Fig. 8 u. 10) und repräsentiert die Anlage des Embryos selbst, während die übrigen Blastomeren die Embryonalhülle (Serosa) bilden. Der Embryo verlängert sich stark und wickelt sich spiralgig unter der Hülle (Fig. 11). Die Segmentierungsprozesse und die Ausbildung der Larve verlaufen ähnlich wie bei *Ephedrus*.

Das Ausschlüpfen der Larve erfolgt am Ende des dritten Tages der Entwicklung. Das Volumen des Embryos vergrößert sich nur etwa 40—50 mal. Die Zellen der Embryonalhülle verwandeln sich auch hier in Riesenelemente.

4. Es sind im Verlauf der frühen Entwicklungsstadien von *Ephedrus* und *Aphidius* einige interessante Unterschiede zu verzeichnen. In der Entwicklung von *Ephedrus* bleiben manche palingenetische Züge erhalten, welche von mehr primitiven Insekten mit dotterreichen Eiern ererbt worden sind und welche nach Schwund des Dotters ihre (frühe) funktionelle Bedeutung eingebüsst haben, nämlich: superfizielle Furchung, Bildung der Vitellophagen, Ausbildung des Keimstreifs. In der Entwicklung von *Aphidius* werden derartige palingenetische Züge fast gar nicht beobachtet: die Furchung wird schon früh eine totale, die Vitellophagen sowie der Keimstreif werden überhaupt nicht gebildet. Die Sonderung der Embryonalhülle ist noch mehr als bei *Ephedrus* modifiziert und auf ein früheres Stadium verschoben, was wohl eine adaptive Bedeutung hat in Hinsicht auf die angenommene trophische Funktion der Hülle. Somit macht *Aphidius* im Vergleich mit *Ephedrus* einen weiteren Evolutionsschritt in der Richtung der Adaptierung auf parasitäre Entwicklungsbedingungen und weicht noch stärker von dem allgemeinen Ausgangstypus der Insektenentwicklung ab. Jedoch das schwächere Embryonalwachstum von *Aphidius* weist darauf hin, dass das Tempo der morphologischen Evolution nicht immer mit dem Tempo der physiologischen Adaptierung zusammenfallen kann.