

О. М. Иванова-Казас

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ *ANGITIA VESTIGIALIS* RATZ.
(HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) — ВНУТРЕННЕГО ПАРАЗИТА
ПИЛИЛЬЩИКА *PONTANIA CAPREAE* L. (HYMENOPTERA,
TENTHREDINIDAE)

[O. M. IVANOVA-KASAS. EMBRYOLOGISCHE ENTWICKLUNG VON *ANGITIA VESTIGIALIS* RATZ. (HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) — DES ENDOPARASITEN VON *PONTANIA CAPREAE* L. (HYMENOPTERA, TENTHREDINIDAE)]

Собирая материалы по развитию пилильщика *Pontania capreae* L. в парке Петергофского биологического института, я обнаружила, что личинки этого пилильщика более чем наполовину заражены каким-то внутренним паразитом. Этот паразит был определен Г. А. Викторовым как *Angitia vestigialis* Ratz. Пользуюсь случаем выразить Г. А. Викторову свою признательность.

В литературе мне не удалось найти никаких данных по эмбриологии *Angitia*; из других *Ichneumonidae* описано только эмбриональное развитие *Banchus femoralis* Thoms. (Bledowski und Krainska, 1926) и *Pimpla turionellae* (L.) (Bronskill, 1959) и имеются уже довольно старые и неполные сведения о развитии *Mesochorus confusus* Holmgr. (Кулагин, 1894). Поэтому я воспользовалась представившимся случаем и собрала некоторые материалы, касающиеся *A. vestigialis*, результаты обработки которых и излагаются в настоящей работе.

В 1954 г. личинки *Pontania* были заражены *Angitia* на 73.5% (из 313 вскрытых личинок 230 были заражены), а в 1955 г. зараженные личинки *Pontania* составляли 54.4% (из 241 вскрытой личинки 131 была заражена). Личинки пилильщика подвергаются нападению наездника сразу же после выхода их из яйца. Рис. 1, А изображает личинку *Pontania* I возраста, лишь недавно вылупившуюся, о чем свидетельствует большая по сравнению с туловищем головная капсула. В полости тела этой личинки справа от кишечника просвечивает яйцо *Angitia*. В личинках *Pontania* II возраста тоже встречаются яйца *Angitia*, личинки же более поздних возрастов, по-видимому, уже не заражаются — в них встречаются только личинки *Angitia*.

Обычно в одну личинку *Pontania* откладывается только одно яйцо *Angitia*, но иногда в одной личинке оказывается 2, 3 или даже 4 яйца паразита. Яйца эти могут находиться на разных стадиях развития, что говорит о том, что они были отложены в разное время и разными самками, или же они могут находиться на совершенно одинаковой стадии развития, так что можно предполагать, что все они отложены одной самкой в один прием.

Личинки же *Angitia*, как правило, встречаются поодиночке. Даже в тех немногих случаях, когда при вскрытии личинки *Pontania* попадались сразу две личинки *Angitia*, одна из них оказывалась мертвой. Очевидно, у *A. ves-*

igialis, как и у *A. fenestralis* Holmgr. (по Мейеру, 1925) и многих других наездников, имеет место личиночный каннибализм.

Пораженные наездником личинки *Pontania* внешне выглядят совершенно здоровыми. На срезах, изготовленных из зараженных личинок, никакой защитной реакции со стороны тканей хозяина на присутствие паразита обнаружить не удастся (рис. 1, Б).¹ В конце лета зараженные личинки

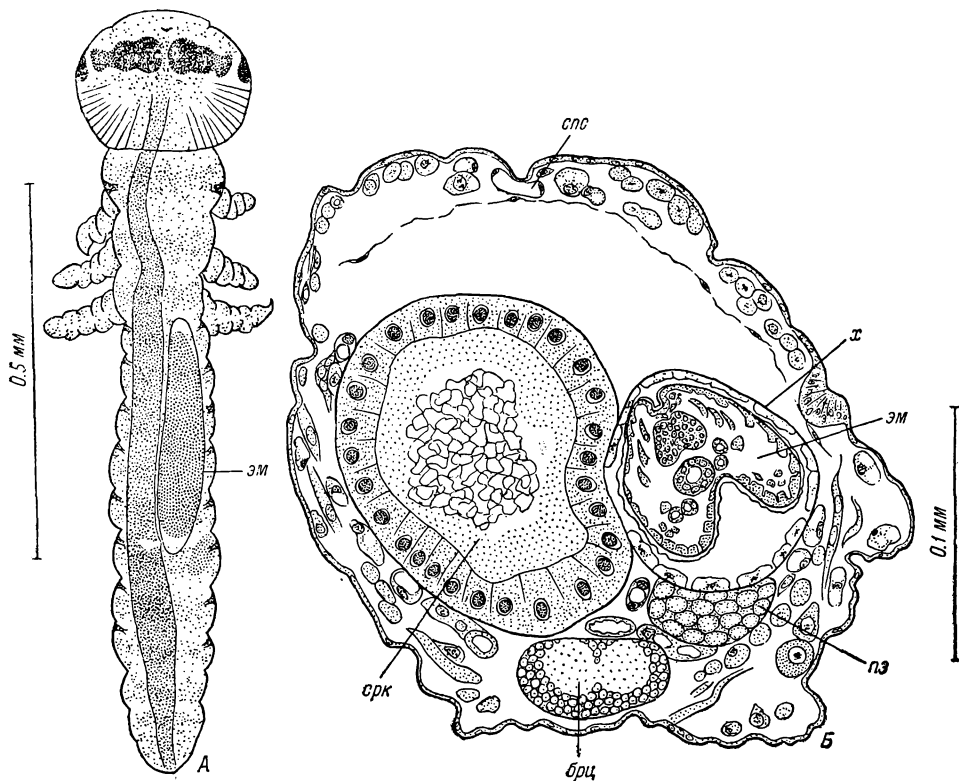


Рис. 1.

А — личинка I возраста *Pontania capreae* L., зараженная *Angitia vestigialis* Ratz.;
Б — поперечный разрез через зараженную личинку *Pontania capreae* L.

пилильщика, так же как и здоровые, покидают свои галлы и уходят в почву, где плетут свой кокон. Удастся ли им слиться на куколку, осталось невыясненным. Часть пилильщиков и их паразитов вылетают

¹ Обозначения на рис. 1—9:

ан	— анальное отверстие,	мс	— мальпигиевы сосуды,
бл	— бластодерма,	нг	— нижняя губа,
брц	— брюшная цепочка,	пз	— половой зачаток,
вг	— верхняя губа,	прокт	— проктодеум,
ем	— головной мозг,	сер	— сероза,
жк	— желточные клетки,	спс	— спинной сосуд,
жсин	— желточный синцитий,	срк	— средняя кишка,
зк	— задняя кишка,	стом	— стомодеум,
лабж	— лабиальные железы,	тр	— трахеи,
макс	— зачатки максилл,	х	— хорион,
манд	— зачатки мандибул,	эм	— зародыш <i>Angitia</i> ,
мез	— мезодерма,	энт	— энтодерма.
мент	— мезоэнтодерма,		

из коконов в августе, остальные зимуют. Сохраняя между рамами окна коконы *Pontania*, собранные в сентябре, мне удалось получить в марте взрослых *Pontania* и *Angitia*.

Яйца *A. vestigialis* имеют приблизительно цилиндрическую, слабо изогнутую форму. Брюшная сторона более выпукла, спинная несколько вогнута. Передний конец немного шире заднего (рис. 2, А). Снаружи яйцо одето тонким хорионом, через который хорошо проникают метиленовая синька, нейтральный и красный фиксаторы. Однако при изготовлении тотальных препаратов с окраской гематоксилином Бемера и для заливки в парафин хорион приходилось прокалывать.

Самые молодые, недавно отложенные яйца имеют 0.3 мм в длину и 0.05 мм в ширину. По мере эмбрионального развития линейные размеры зародыша увеличиваются приблизительно в 2 раза, а объем в 8 раз (рис. 2). Очевидно, имеет место всасывание воды из полостной жидкости хозяина, а может быть и некоторых растворенных в ней веществ.

Желток у *Angitia* отсутствует, но в протоплазме яйца имеется большое количество светлых вакуолей, содержимое которых не окрашивается ни кислотами, ни основными красками (рис. 3, А). Не чернится оно и при фиксации жидкостью Флемминга с последующей обработкой Na_2S . После этой обработки в яйцах *Angitia* удается обнаружить лишь незначительное количество жира в виде мельчайшей зернистости. На стадии бластодермы эта зернистость располагается слоем непосредственно под ядрами бластодермы, т. е. в плазме внутренних концов клеток.

В процессе дробления происходит разделение плазмы и вакуолей: плазма концентрируется вокруг ядер и вместе с ними мигрирует к поверхности яйца, вакуоли же сливаются и образуют обширное пространство в центре яйца, заполненное водянистой жидкостью (рис. 3, Б). Отсутствие желтка и образование внутри зародыша полости, содержащей водянистую жидкость, описано Кулагиним (1894) для *Mesochorus*. Вышедшие на поверхность ядра располагаются одним слоем и образуют бластодерму. Некоторое количество ядер с окружающими их участками плазмы остается в центральной полости яйца, где образует небольшие, по-видимому синцитиальные группы. Это — желточные клетки. Группы желточных клеток не скопляются в силу тяжести в какой-нибудь одной части яйца, а рассеяны по всей центральной полости. Они соединяются с бластодермой и друг с другом тонкими плазматическими нитями и находятся как бы в подвешенном состоянии.

Желточные клетки насекомых, яйца которых богаты желтком, обычно рано специализируются как вителлофаги. У многих паразитических перепончатокрылых желтка нет, но желточные клетки все же образуются как рудимент, но потом скоро дегенерируют. Мне случалось это наблюдать у *Prestwichia aquatica* Lubb., *Caraphractus reductus* R.-Kors. и *Ephedrus plagiator* Nees (Иванова-Казас, 1950, 1954 и 1956). У *Angitia*, в отличие от них, желточные клетки долго сохраняют эмбриональный характер. Сравнение рис. 3, Б и 3, В показывает, что, по мере того как увеличиваются в числе и становятся мельче клетки бластодермы, то же самое происходит и с желточными клетками, из чего следует, что на стадии бластодермы они еще способны размножаться.

На заднем конце зародыша можно различить группу округлых клеток, не входящих в состав бластодермы (рис. 2, Б). Это полярные клетки или половой зачаток. Позднее половой зачаток погружается в толщу бластодермы и различается уже не так ясно (рис. 2, В). Еще позднее клетки полового зачатка оказываются под бластодермой (рис. 4).

Иногда на стадии бластодермы, как на живых яйцах, так и на фиксированных, мне случалось наблюдать поперечную перетяжку (рис. 2, В).

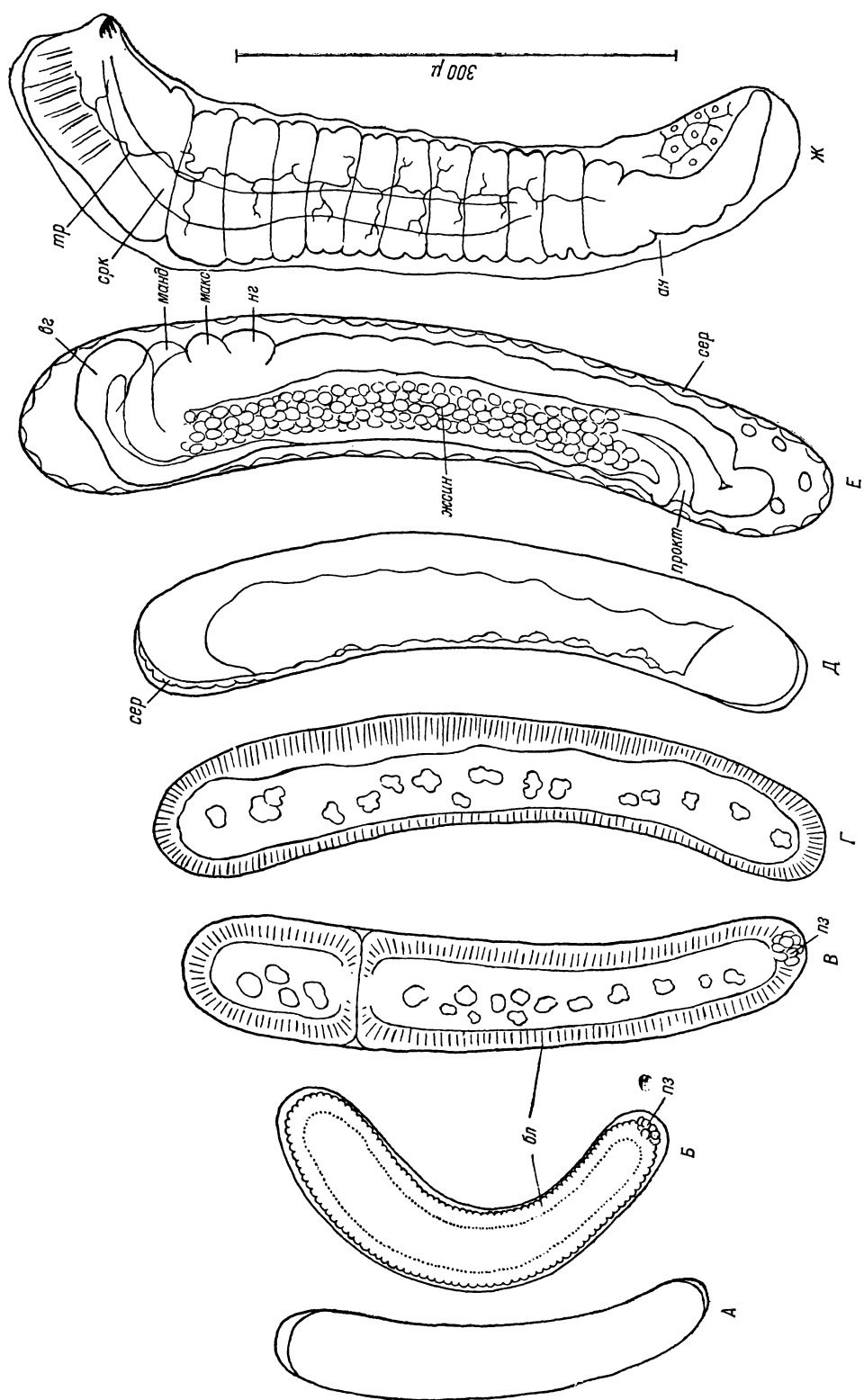


Рис. 2. Зародыши *Angiina vestigialis* Ratz. на разных стадиях развития (А—Ж; зарисовано приближенно).

Она может находиться на разном уровне; значение ее осталось невыясненным.

Толщина бластодермы сперва совершенно одинакова во всех частях яйца (рис. 2, *Б* и *В*, рис. 3, *Б* и *В*), но потом брюшная бластодерма становится более толстой, а спинная утончается (рис. 2, *Г* и 3, *Г*). В медиоventральной части бластодермы правильное однорядное расположение ядер нарушается; здесь подготавливается процесс гастрюляции. Интересно,

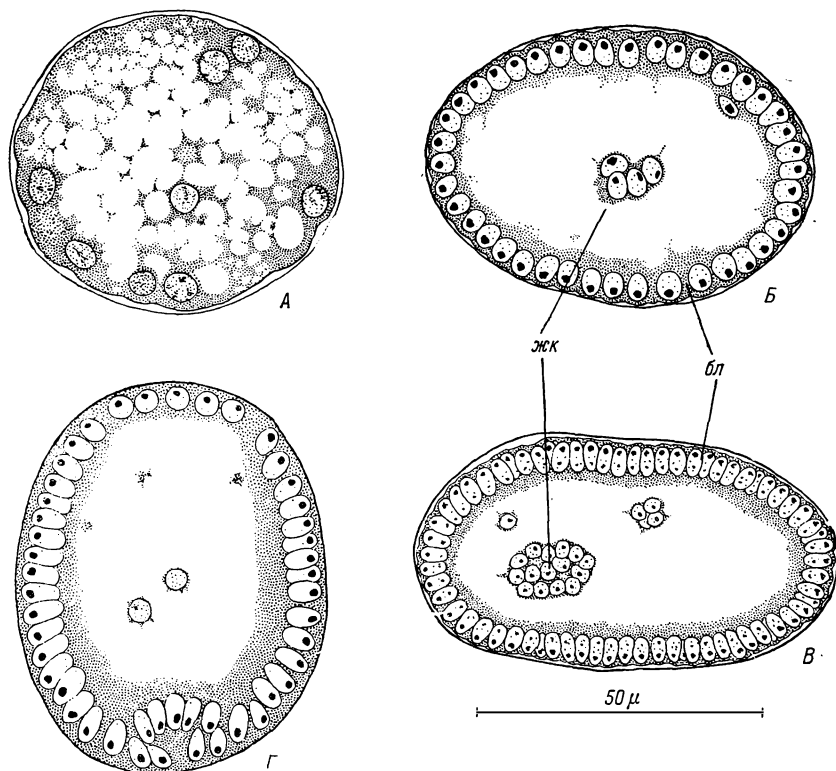


Рис. 3. Зародыши *Angitia vestigialis* Ratz. на поперечных срезах.

А — начало образования бластодермы; *Б* и *В* — равномерная бластодерма; *Г* — стадия неравномерной бластодермы.

что между процессами размножения клеток и их дифференциации нет строгой согласованности. Иногда дифференциация начинается, когда клетки еще сравнительно крупны и немногочисленны (рис. 3, *Г*). В других случаях размножение клеток без внешних признаков дифференциации продолжается дольше (рис. 3, *В*). Подобные гетерохронии, имеющие характер индивидуальных вариаций, довольно часто встречаются и заслуживают внимания; возможно, что они, как и другие вариации развития, лежат в основе эволюции эмбриогенеза.

В передней части зародыша начинается выселение клеток внутрь и образование клеточной массы, которую мы будем называть мезоэнтодермой, так как разграничить зачатки энтодермы и мезодермы не удалось (рис. 4, *А*). Вскоре в бластодерме уже резко обозначаются толстая зародышевая полоска, которая занимает всю брюшную сторону и загибается на переднем и заднем концах на спину, и спинной участок более тонкой внезародышевой бластодермы (рис. 2, *Д*). На сагиттальных срезах (рис. 4, *Б*) в это время можно видеть, что в зародышевой полоске клетки распо-

лагаются в несколько рядов; особенно утолщен задний конец, где впоследствии образуется проктодеум. Образование мезоэнтодермы происходит теперь уже по всей брюшной стороне зародыша. Как показывают поперечные срезы (рис. 6), выселение клеток из бластодермы происходит вдоль медиовентральной линии, но первичная бороздка выражена у *Angitia* слабо. Особенно интенсивно происходит образование мезоэнтодермы

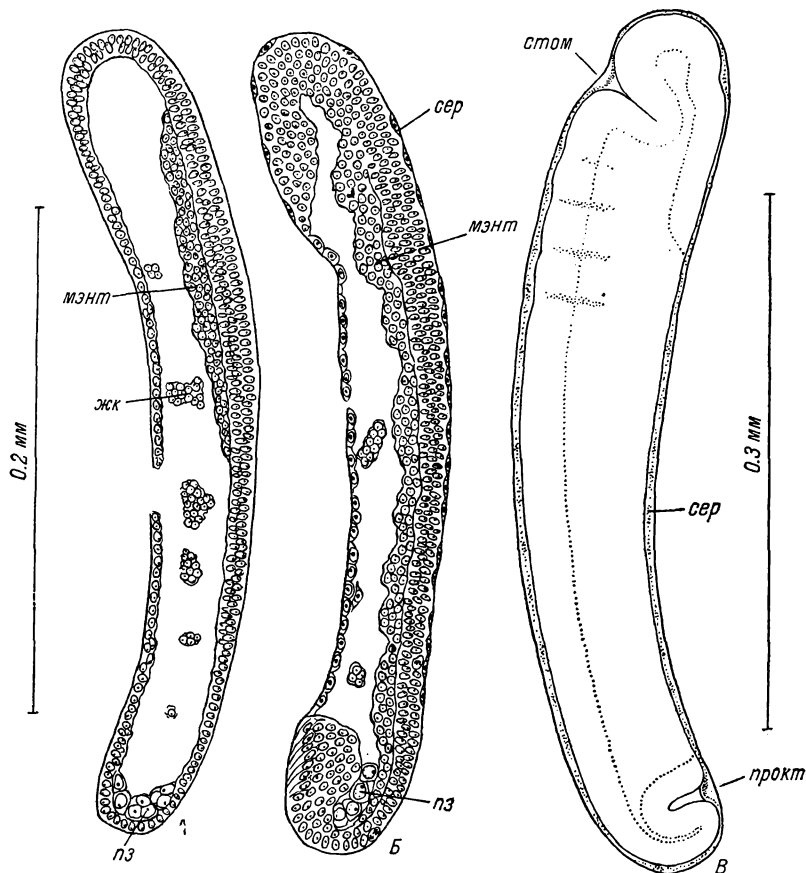


Рис. 4. *Angitia vestigialis* Ratz.

А — начало образования мезоэнтодермы на сагиттальном разрезе;
Б — образование серозы на сагиттальном разрезе; В — начало сегментации (тотальный препарат).

на переднем конце, — здесь совершается вращение внутрь сразу большой клеточной массы (рис. 6, А). В общем выделение мезоэнтодермы из бластодермы у *A. vestigialis* происходит более примитивным и типичным для насекомых способом, чем у *Mesochorus*, для которого Кулагин (1894) описал морульную деляминацию, и у *Pimpla*, у которой зачаток мезодермы эпителизирован (Bronskill, 1959). У *Banchus femoralis* мезодерма образуется в результате тангенциальных делений клеток в брюшной части бластодермы (Bledowski und Krainska, 1926).

В это же время происходит образование эмбриональной оболочки (серозы). Тонкая бластодерма спинной стороны зародыша отделяется спереди от края зародышевой полоски и начинает на нее нарастать (рис. 2, Д). То же происходит и на боках зародыша (рис. 5). Процесс этот начинается спереди и распространяется назад. Поэтому на заднем конце зародыша

дышевая и внезародышевая бластодерма дольше всего сохраняют связь друг с другом, и задний конец дольше остается неприкрытым серозой. Вполне сформированная сероза имеет вид замкнутого со всех сторон мешка (рис. 2, Е, 6 и 7, А); никаких следов амниона у *Angitia* нет.

Такой способ образования серозы (без амниотических складок и самого амниона), путем отделения зачатка серозы от зародышевой полоски

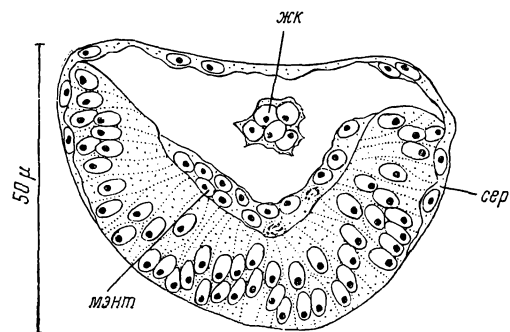


Рис. 5. Образование серозы у *Angitia vestigialis* Ratz. на поперечном разрезе.

и нарастания на нее, довольно часто встречается у жалящих перепончатокрылых. Так происходит развитие оболочки у *Vespa vulgaris* L. (Strindberg, 1914), у *Formica* (Strindberg, 1913) и у медоносной пчелы (Nelson, 1915). У *Chalicodoma muraria* F. (Carrière und Bürger, 1898), *Ammophila campestris* Jur. (Baerends and Baerends-van-Roon, 1949) и у *Scolia quadripunctata* F. (Дондуа, 1953) образуется зачаточная амниотическая складка, но вскоре зачаток амниона дегенерирует, а освободившийся край серозы нарастает на зародышевую полоску. У Hymenoptera parasitica такой способ образования эмбриональной оболочки отмечен только для *Eurytoma aciculata* Ratz. (Иванова-Казас, 1958) и у *Pimpla turionellae* (L.) (Brons-kill, 1959). У других же представителей этого подотряда единствен-

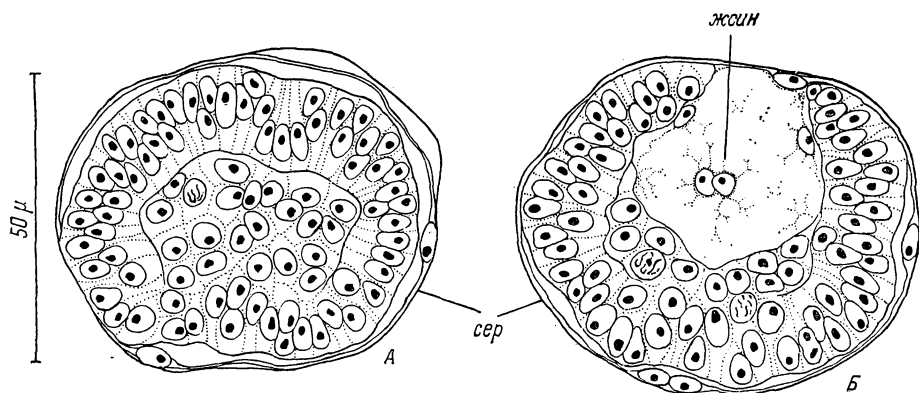


Рис. 6. Два поперечных разреза через зародышевую полоску *Angitia vestigialis* Ratz.

А — близ переднего конца; Б — в средней части зародыша.

ная эмбриональная оболочка, которую я считаю гомологичной серозе, образуется здесь либо путем деляминации в процессе формирования бластодермы (*Mesochorus* и *Platygaster intricator*, — по Кулагину, 1894; *Ephe-drus plagiator* Nees, — по Ивановой-Казас, 1956), либо за счет части бластомеров еще во время дробления (многие *Platygasteridae*, — по Marchal, 1906; *Aphidius*, — по Ивановой-Казас, 1956), либо, наконец, еще до начала дробления за счет периферического слоя ооплазмы, в которую попадают ядра направительных телец (полиэмбрионические *Encyrtidae* и *Platygas-teridae*, — по Martin, 1914; Leiby, 1929, и др.). Таким образом, способ развития серозы у *A. vestigialis* надо признать примитивным для Hymenoptera parasitica. В то же время надо отметить, что у ряда паразитических

перепончатокрылых (в том числе у *Banchus femoralis*, — по Bledowski und Krainska, 1956) эмбриональные оболочки вообще не образуются.

Затем в задней части зародышевой полоски, загибающейся на спинную сторону, образуется небольшое впячивание проктодеума. Вскоре после этого и на переднем конце, приблизительно в том месте, где перед этим происходило массовое вращение клеток, образуется стомодеум (рис. 4, В).

Одновременно начинается сегментация зародыша. Первые межсегментные борозды, по-видимому, очерчивают лабиальный и первый грудной сегменты (рис. 4, В). Потом сегментация распространяется на всю зародышевую полоску. У более поздних зародышей (рис. 2, Е) на переднем

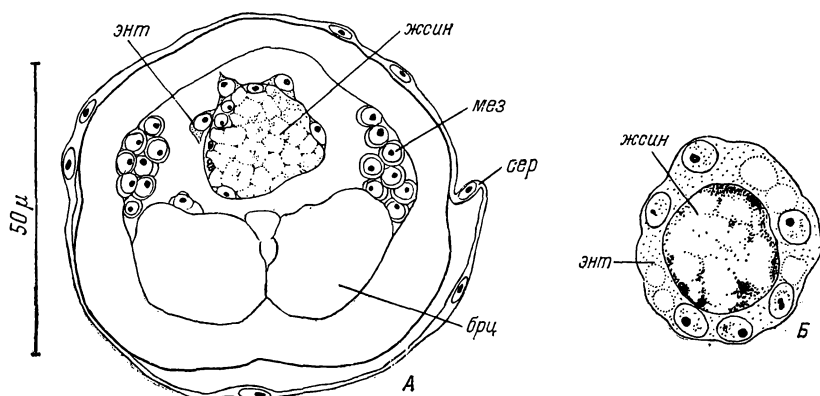


Рис. 7. Развитие средней кишки у *Angitia vestigialis* Ratz. на поперечных разрезах.

А — оседание энтодермальных клеток на поверхности желточного синцития;
Б — вполне сформированная средняя кишка.

конце различаются большая непарная лопасть, нависающая над ротовым отверстием, соответствующая верхней губе, три послеротовых сегмента головы, образующих по паре небольших вздутий (зачатки ротовых частей), и ряд туловищных сегментов.

К этому времени сероза уже одевает зародыш полностью. Сероза и хорион растягиваются, так что между зародышем и этими оболочками возникает довольно значительное свободное пространство (рис. 2, Е). Клетки на свободных краях зародышевой полоски уплощаются и надвигаются на спинную сторону, ограничивая тело зародыша со спины. Возникшая таким образом спинная стенка тела имеет сперва характер очень плоского эпителия, потом клетки ее становятся кубическими.

Стомодеум и проктодеум становятся более глубокими. Начинается формирование средней кишки. Уже на стадии поздней зародышевой полоски желточные клетки не образуют таких плотных комков, как на стадии бластодермы, а рассеиваются поодиночке в пространстве, ограниченном с брюшной стороны и с боков зародышевой полоской, а со спины — серозой. При этом они сохраняют связь друг с другом посредством плазматических перемычек, образуя сетевидную синцитиальную массу (рис. 6, Б). С поверхности этот синцитий довольно четко ограничен тонким плазматическим слоем, к которому и примыкает большинство желточных ядер. Лишь единичные желточные ядра остаются в середине. По-видимому, этот синцитий повторяет структуру, образуемую желточными клетками в яйцах насекомых, богатых желтком, например у *Eurytoma aciculata* Ratz.,

но желток, лежащий обычно в петлях синцитиальной сети, у *Angitia* отсутствует. У живых зародышей этот синцитий выглядит как пенистая масса (рис. 2, *E*).

Вскоре на поверхности желточного синцития оседают отдельные клетки, которые потом складываются в непрерывную стенку средней кишки (рис. 7, *A* и *B*). Таким образом, желточный синцитий играет роль той основы, на которой формируется эпителий средней кишки, — так же как желточная масса в яйцах, богатых желтком. Клетки, образующие среднюю кишку, быстро увеличиваются в размерах, в их плазме возникают крупные вакуоли; клеточные границы не различаются. После этого желточный синцитий, заключенный внутри средней кишки, дегенерирует и переваривается.

Каково происхождение клеток, образующих среднюю кишку у *Angitia*? Обычно зачаток средней кишки (энтодерма) насекомых образуется биполярно на переднем и заднем концах зародышевой полосы одновременно с мезодермой или независимо от нее. Чаще всего энтодерма образуется позднее мезодермы путем пролиферации клеток со дна стомо- и проктодеума. Однако у *Angitia* ничего похожего на подобную пролиферацию не наблюдается.

У *Mestocharis militaris* R.-Kors. (Иванова-Казас, 1952) образование мезодермы происходит по всей длине зародышевой полосы. Одновременно на переднем конце совершается особенно обильное вращение клеточного материала, который и дает стенку средней кишки. У *Angitia*, как уже отмечалось, образование внутренней массы клеток на переднем конце происходит более интенсивно. Было бы очень соблазнительно принять, что именно здесь закладывается энтодерма. Однако никаких доказательств этому нет. У *Mestocharis* энтодерма нарастает на желток сплошной массой. Здесь же средняя кишка формируется из клеток, рассеянных по всей поверхности желточного синцития, которые, по-видимому, отделяются от мезоэнтодермы по всей длине зародыша.

Сходный способ деления общего зачатка энтодермы и мезодермы отмечен также у *Eurytoma aciculata* Ratz. (Иванова-Казас, 1958) и у некоторых муравьев (Strindberg, 1913).

Дальнейший органогенез уже не представляет ничего своеобразного. Из утолщенной брюшной части эктодермы зародыша дифференцируется зачаток брюшной нервной цепочки. От дорзолатеральных частей переднего конца зародышевой полосы отделяется материал надглоточных ганглиев. К концу эмбрионального развития нервная система уже хорошо развита, внутри ганглиев отчетливо выражено волокнистое вещество, между головным мозгом и брюшной цепочкой образуются окологлоточные коннективы.

От глубокой части проктодеума вырастают вперед два выпячивания, каждое из которых вскоре раздваивается. Так образуется четыре трубчатых мальпигиевых сосудов. Сама задняя кишка остается короткой и образует луковичеобразное вздутие (рис. 8, *B*). Связь между средней и задней кишкой, как это характерно для паразитических перепончатокрылых, не устанавливается. Часть зародыша, расположенная позади проктодеума, вытягивается в довольно длинный хвостовой придаток. Анальное отверстие сохраняет свое первоначальное дорзальное положение. На переднем конце образуется пара лабиальных желез.

Из мезодермы зародыша дифференцируются многочисленные мышцы головы и туловища. Мышцы, тянущиеся от глотки к дорзальной стороне головы, имеют явственную поперечную исчерченность. Над кишечником образуется спинной сосуд. Часть клеток мезодермы остается до конца эмбрионального развития недифференцированной, — очевидно, это зачаток жирового тела.

Гиподерма выделяет довольно толстую кутикулу, особенно плотную в головной капсуле. Мандибулы приобретают форму двух острых, слабо изогнутых шипов. Всякие следы сегментации головы исчезают. В туловище границы сегментов остаются очень четкими. Кроме того, каждый сегмент подразделяется поперечной перетяжкой на два кольца (рис. 2, Ж). Эти перетяжки представляют собой временные образования — складки, обусловленные стесненностью зародыша внутри оболочек. После вылупления личинки складки эти расправляются, а объем личинки заметно уве-

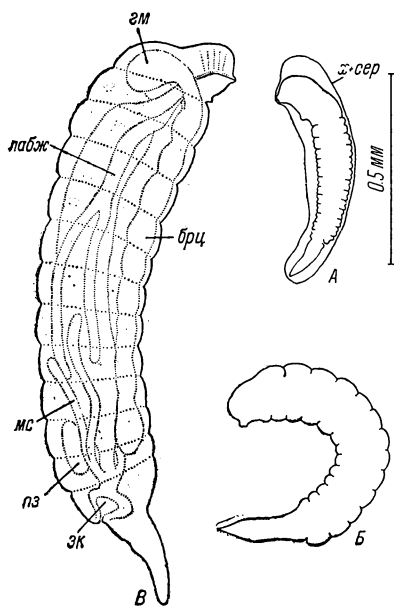


Рис. 8. Поздний эмбрион (А) и личинки I возраста (Б и В) *Angitia vestigialis* Ratz.

личивается (рис. 8, Б). Сквозь покровы зародыша просвечивает уже довольно сильно разветвленная трахейная система. Половой зачаток приобретает форму двух овальных групп клеток, одетых соединительнотканной оболочкой и лежащих впереди от задней кишки.

Серозная оболочка сохраняется у *Angitia* до конца эмбрионального развития. Клетки серозы становятся более толстыми (рис. 9, А). В их плазме появляются светлые вакуоли и какие-то мелкие гранулы, выявляемые при фиксации жидкостью Флемминга (рис. 9, В). Границы отдельных клеток, неразличимые на более ранних стадиях, теперь становятся отчетливыми. Связь между клетками становится очень слабой, так что между ними появляются заметные щели (рис. 9, Б). Создается впечатление, что клетки серозы только потому сохраняют эпителиеобразное расположение, что они тесно прилегают к хориону.

Поздний зародыш *Angitia*, все еще одетый серозой и хорионом, способен энергично изгибаться вместе с одевающими его оболочками. После того как оболочки сбрасываются, вышедшая из них личинка успевает значительно вырасти, прежде чем произойдет первая линька. Таким образом, *A. vestigialis* не относится к числу тех наездников, которые сохраняют яйцевые и эмбриональные оболочки на протяжении всего I возраста.

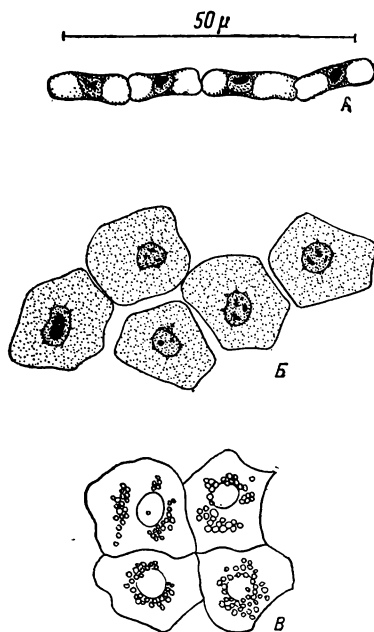


Рис. 9. Клетки серозы позднего зародыша *Angitia vestigialis* Ratz. А — на разрезе, перпендикулярном поверхности серозы; Б — вид с поверхности; В — гранулы в клетках серозы после фиксации жидкостью Флемминга.

Какова судьба клеток серозы после вылупления личинки: поедаются ли они самой личинкой, или фагоцитируются гемоцитами хозяина, или просто постепенно лизируются, — проследить не удалось. Можно только отметить, что вскоре они исчезают бесследно, в отличие от клеток серозы *Dinocampus terminatus* Nees (Оглоблин, 1924) и *Aphidiidae* (Иванова-Казас, 1956), которые долго сохраняются живыми в теле хозяина и превращаются в гигантские элементы.

Вполне развитая личинка I возраста *A. vestigialis* внешне очень напоминает таковых *A. fenestralis* Holmgr. (Мейер, 1925) и *A. macrostoma* Thoms. (Roberti, 1947). По внутреннему же строению она отличается от личинки *A. fenestralis* наличием двух пар мальпигиевых сосудов (а не одной), раздвоением концевых отделов лабиальных желез и наличием просвета в задней кишке.

Сравнивая развитие *A. vestigialis* с развитием других паразитических перепончатокрылых, можно отметить, что во многих отношениях оно сохраняет примитивный характер. Хотя желтка нет, но его место занимает желточный синцитий, заполненный водянистой жидкостью, благодаря чему пространственные соотношения зачатков остаются такими же, как у большинства насекомых. Эмбриональная оболочка у *A. vestigialis* не подвергается редукции, как это имеет место у *Banchus femoralis* Thoms., *Prestwichia aquatica* Lubb., *Caraphractus reductus* R.-Kors. и *Mestocharis militaris* R.-Kors., но в то же время, по-видимому, она и не приобретает трофической функции, как у *Aphidiidae*, *Platygasteridae*, *Encyrtidae* и многих других. Самый способ образования серозы у *A. vestigialis* больше напоминает жалящих, чем паразитических перепончатокрылых. Личинка *A. vestigialis* не обнаруживает сколько-нибудь значительных признаков упрощения (если не считать отсутствия конечностей и сообщения между средней и задней кишкой) и по высоте организации соответствует личинкам Aculeata. Таким образом, адаптация к паразитизму проявляется в эмбриональном развитии *A. vestigialis* в относительно незначительной степени, и вообще развитие *Ichneumonidae* сохраняет по сравнению с другими Hymenoptera parasitica довольно примитивный характер. Крайние случаи адаптации к паразитизму у *Ichneumonidae* не наблюдаются.

ЛИТЕРАТУРА

- Дондуа А. К. 1953. К эмбриональному развитию *Scolia quadripunctata* F. Зоолог. журн., 32, 4 : 631—634.
- Иванова-Казас О. М. 1950. Приспособление к паразитизму в эмбриональном развитии *Prestwichia aquatica* (Hymenoptera). Зоолог. журн., 29, 6 : 530—544.
- Иванова-Казас О. М. 1952. Эмбриональное развитие наездника *Mestocharis militaris*. Энт. обозр., 32 : 160—167.
- Иванова-Казас О. М. 1954. Влияние паразитизма на эмбриональное развитие *Caraphractus reductus* R.-Kors. (Hymenoptera). Тр. Лен. общ. естествоиспыт., 72, 4 : 57—74.
- Иванова-Казас О. М. 1956. Сравнительное изучение эмбрионального развития афидий (*Aphidius* и *Ephedrus*). Энт. обозр., XXXV, 2 : 245—261.
- Иванова-Казас О. М. 1958. Биология и эмбриональное развитие *Eurytoma asiculata* Ratz. (Hymenoptera, Eurytomidae). Энт. обозр., XXXVIII, 1 : 5—23.
- Кулагин Н. М. 1894. Материалы по естественной истории паразитических перепончатокрылых (*Platygaster*, *Mesochorus*, *Microgaster*). Изв. имп. Общ. любит. естествозн., антроп. и этнограф., 85 : 1—49.
- Мейер Н. Ф. 1925. Несколько слов о биологии *Angitia fenestralis* Holmgr. (*Ichneumonidae*) и об иммунитете у насекомых. Зап. р. с., 3 : 147—150.
- (Оглоблин А.) Ogloblin A. 1924. Le rôle du blastoderma extraembryonnaire du *Dinocampus terminatus* Nees pendant l'état larvaire. Věstn. Král. Čes. Společ. Nauk Tr. : 1—27.

- Baerends G. P. and J. M. Baerends-van-Roon. 1949. Embryological and ecological investigations on the development of the egg of *Ammophila campestris* Jur. Tijdschr. Entom., 92 : 53—112.
- Bledowski R. und M. K. Krainska. 1926. Entwicklung von *Banchus femoralis* Thoms. (Hymenoptera Ichneumonidae). Bibl. Univers. Liberae Poloniae, 16 : 4—50.
- Bronskill J. F. 1959. Embryology of *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera Ichneumonidae). Can. J. Zool., vol. 37 : 655—688.
- Carrière J. und O. Bürger. 1898. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. Nova Acta Abhandl. Kais. Leop. Carol. Akad. Naturf., 69, 2 : 255—420.
- Crowford A. W. 1933. *Glypta rufiscutellaris* an ichneumonid larval parasite of the oriental fruit moth. N. Y. Agr. Exp. Sta., Tech. Bull., 217 : 1—29.
- Leiby R. W. 1929. Polyembryony in Insects. IV. Intern. Congr. Entom., Ithaca, 2 : 873—887.
- Marchal P. 1906. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Les Platygasters. Arch. Zool. Exp. et Gen., 4 ser., 4 : 485—640.
- Martin F. 1914. Zur Entwicklungsgeschichte des polyembrionalen Chalcidiens. *Ageniaspis* (*Encyrtus*) *fuscollois* Dalm. Zeitschr. wiss. Zool., 110 : 419—479.
- Nelson J. A. 1915. The embryology of the honeybee. Princeton University Press : 1—282.
- Roberti D. 1947. Le *Oplacampe* del Susino, I. *Hoplocampa flava* (L.) Boll. Lab. ent. agr. Portici, 7 : 41—92.
- Strindberg H. 1913. Embryologische Studien an Insecten. Zeitschr. wiss. Zool., 106 : 1—227.
- Strindberg H. 1914. Zur Kenntnis der Hymenopteren-Entwicklung. *Vespa vulgaris* nebst einigen Bemerkungen über die Entwicklung von *Trachusa serrata*. Zeitschr. wiss. Zool., 112 : 1—47.

Кафедра эмбриологии
Ленинградского государственного
университета,
Ленинград.

ZUSAMMENFASSUNG

Wenn man die Entwicklung von *Angitia vestigialis* Ratz. mit der Entwicklung anderer parasitischen Hymenopteren vergleicht, so kann man sehen, dass sie sehr primitiv ist. Dotter ist nicht vorhanden; anstatt diesem ist ein Dottersyncytium der von einer wasserigen Flüssigkeit gefüllt ist, zu sehen. Da bleiben die Raumverhältnisse der Keime dieselben wie bei den anderen Insekten. Die Embryonalhülle von *Angitia vestigialis* wird nicht reduziert, wie es bei *Prestwichia aquatica* Lubbock, *Caraphractus reductus* R.-Kors. und *Mestocharis militaris* R.-Kors. der Fall ist, aber sie bekommt keine trophische Funktion wie bei *Aphidiidae*, *Platygasteridae*, *Encyrtidae* und vielen anderen. Die Weise der Entstehung der Serosa bei *Angitia vestigialis* ist den steckenden und nicht den parasitischen Hymenopteren eigen. Bei der Larve von *A. vestigialis* sind keine wesentlichen Merkmale der Vereinfachung zu sehen ausser der Abwesenheit der Extremitäten. Sie ist nach ihrem Organisationsgrad den Larven von *Aculeata* gleich. Die Anpassung zum Parasitismus ist in der Embryonalentwicklung von *A. vestigialis* recht schwach ausgedrückt.