

孟氏隐唇瓢虫生殖系统结构和卵子发生的研究*

刘志伟** 张 灿 邱宝利 王兴民***

(华南农业大学生物防治教育部工程研究中心, 广州 510642)

摘 要 【目的】孟氏隐唇瓢虫 *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant 生殖系统结构和卵细胞发生将为昆虫的系统进化关系及瓢虫分类提供依据, 同时可作为瓢虫人工饲料研究开发的参考。【方法】利用组织石蜡切片技术和光学显微镜, 观察孟氏隐唇瓢虫生殖系统结构, 以及自成虫羽化后不同发育阶段卵巢发育状况和成熟卵巢管卵子发生过程。【结果】孟氏隐唇瓢虫雄性生殖系统包括 2 对附腺、1 对精巢、1 对输精管、1 对贮精囊、射精管、弯管和阳基。雌性生殖系统包括 2 片生殖板、生殖腔、受精囊、中输卵管、1 对侧输卵管和 1 对卵巢。单侧卵巢管数量在 11~14 根之间, 卵巢管端部延伸出细长的端丝。卵巢管属于端滋式, 分为原卵区和生长区。滋养细胞分散且细胞核几乎充满整个细胞, 未见合胞体。卵细胞稀疏地集中在原卵区下端, 并且可见营养索向卵巢管顶端延伸。根据卵细胞位置和形态, 卵黄积累情况, 滤泡细胞形态变化, 将卵细胞发生分为前期, 中期, 中后期和后期。卵细胞发育后期, 营养索消失, 滤泡细胞排列疏松, 细胞间隙增大。【结论】孟氏隐唇瓢虫卵巢管的滋养细胞是端滋式卵巢管滋养细胞中的原始类型, 且推测瓢虫科昆虫卵巢管滋养细胞均属于此类。卵细胞早期发育过程中, 卵细胞通过营养索从滋养细胞获取营养物质。**关键词** 孟氏隐唇瓢虫, 生殖系统, 卵巢, 卵子发生

Reproductive system and oogenesis of *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coccinellidae: Coleoptera)

LIU Zhi-Wei** ZHANG Can QIU Bao-Li WANG Xing-Min***

(Department of Entomology, South China Agricultural University/Engineering Research Center of Biological Control, Ministry of Education, Guangzhou 510640, China)

Abstract [Objectives] To improve understanding of the phylogenetic relationships between insects and ladybird taxonomy in particular, and promote the study of artificial diets in ladybirds. [Methods] The reproductive system and oogenesis of the ladybird *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant were investigated. An optical microscope was used to observe paraffin sections of the reproductive system, and different stages of ovarian development and oogenesis. [Results] The male reproductive system includes two pairs of paragonial glands, a pair of testes, a pair of vas deferens, a pair of seminal vesicles, an ejaculatory duct, penis and tegmen. The female reproductive system includes two genital plates, a genital chamber, spermatheca, a median oviduct, a pair of lateral oviducts, and ovaries. There are between eleven to fourteen telotrophic ovarioles per ovary. The terminal filament is on the top of the ovariole, which is divided into a germarium and vitellarium. Nurse cells fill the germarium, and oocytes at the base of this obtain nutrition from the nurse cells via a nutritive cord. Nurse cell nuclei almost occupy the majority of the cell and there are no syncytiums in the germarium. Based on variations of oocyte position and characteristics, follicle cells, and yolk deposition, the process of oogenesis can be divided into a prime, middle, transitional and post-period. In the post-period, the nutritive cord has disappeared and the gap between follicle cells is distinct. [Conclusion] Nurse cells of *C. montrouzieri* are one of the three types known as the primitive, transition and secondary stages. We suspect that the nurse cells of ladybirds are of the primitive stage. In the early stage of oogenesis, the main way oocytes obtain nutrition from nurse cells is via nutritive cords

Key words *Cryptolaemus montrouzieri*, reproductive system, ovary, oogenesis

* 资助项目 Supported projects: 广东省科技计划项目 (2015A030302069); 科技部对发展中国家科技援助项目(KY201402014); 广州市科技计划项目 (201509010023)

**第一作者 First author, E-mail: liuzw2020@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: wangxmcn@scau.edu.cn

收稿日期 Received: 2016-01-20, 接受日期 Accepted: 2016-02-16

昆虫卵巢管分为无滋式和具滋式两种类型 (Chapman, 1998), 其中具滋式包含端滋式和多滋式 (Büning, 1994)。无滋式指卵巢管内无滋养细胞, 卵母细胞分别通过滤泡细胞和卵母细胞核获得营养物质和 RNA (Vogelgesang and Szklarzewicz, 2001; Tworzydło and Biliński, 2008)。端滋式卵巢管中, 滋养细胞集中在卵巢管前段的原卵区, 卵母细胞通过细胞膜特化成的营养索与滋养细胞相连, 而获取营养物质 (Büning, 2005)。多滋式卵巢管中, 滤泡细胞包被 1 个卵母细胞和多个滋养细胞, 滋养细胞通过胞内连丝将营养物质和 RNA 输入卵母细胞 (Tworzydło and Biliński, 2008)。

鞘翅目多食性亚目的卵巢管属端滋式, 并且成虫期不再进行生殖细胞的增殖分化 (Trauner and Büning, 2007)。有些昆虫在蛹期就已经形成卵母细胞和滋养细胞 (Ning and Rgen, 1978); 而有些昆虫在蛹期仅形成卵原细胞和前滋养细胞, 直到成虫才发育成成熟滋养细胞和卵母细胞 (Trauner and Büning, 2007)。昆虫雌性生殖系统可作为昆虫系统发育的参考依据 (Büning, 2005; Katakura *et al.*, 1994)。昆虫端滋式卵巢管经历了 4 次进化, 最早出现在浮游中, 而与其亲缘关系最近的是无滋式昆虫 (Gottanka and Büning, 1993)。通过卵巢管形态结构的分析, 推测鞘翅目与脉翅总目在分类学上亲缘关系较近 (Büning, 2005; Trauner and Büning, 2007)。

瓢虫科昆虫卵巢管均为端滋式, 且滋养细胞通过营养索与卵细胞相连 (Stebings, 1981)。Rathour 和 Singh (1991) 阐述了多种瓢虫卵巢管数量。但并非所有卵巢管都能发育成熟 (Hodek *et al.*, 2012)。Mpakou 等 (2011) 阐述了二星瓢虫 *Adalia bipunctata* Linnaeus 成虫不同发育阶段的卵巢中 3 种细胞凋亡类型, 分别是细胞程序死亡、细胞自噬和细胞质死亡。Dobrzahnsky (1926) 研究了卵巢管数量与卵巢管内卵细胞数量之间的关系。亦有学者对七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* Linnaeus 研究发现, 其卵巢管数量与虫体重量呈线性关系 (Dixion and Guo,

1993)。Osawa (2005) 研究了异色瓢虫 *Harmonia axyridis* Pallas 卵巢管发育, 并且发现卵巢管和卵细胞的发育在两侧卵巢是不对称的。国内对龟纹瓢虫 *Propylea japonica* Thunberg、异色瓢虫 *Harmonia axyridis* Pallas 和七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* Linnaeus 卵子发生有过研究, 3 种瓢虫卵巢管结构很相似 (任淑仙等, 1981; 张天澍, 2009; 陈洁等, 2015)。但在卵巢整体结构方面, 龟纹瓢虫无受精囊附腺和粘腺, 异色瓢虫和七星瓢虫卵巢存在受精囊腺和粘腺 (王宗舜等, 1977; 任淑仙等, 1981; 张天澍, 2009; 陈洁等, 2015)。刘其全 (2010) 观察了小黑瓢虫 *Delphastus catalinae* Horn 生殖系统, 并根据卵巢管外部形态和卵黄沉积情况, 将卵巢发育分为 6 个阶段。Katakura 等 (1994) 根据瓢虫的交配囊、受精囊和受精模式进行瓢虫类群划分。

雄性生殖器研究方面, 王宗舜等 (1977) 观察了七星瓢虫雄性内生殖器, 包括 1 对睾丸、1 对贮精囊、2 对附腺、输精管和射精管。Maffei 等 (2001) 对六条瓢虫 *Eriopis connexa* Mulsant 研究发现, 雄成虫内生殖系统只包括射精管, 1 对精巢和 1 对输精管, 并且 21% 的雄虫的精巢已经退化。

孟氏隐唇瓢虫 *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, 属鞘翅目 Coleoptera, 瓢虫科 Coccinellidae, 隐唇瓢虫属 *Cryptolaemus* Mulsant, 于 1907 年在澳大利亚南洋杉松树发现 (Puttarudriah *et al.*, 1952), 1955 年从苏联引入我国用于防治粉蚧, 1978 在广州和佛山的石栗树上发现自然种群 (庞雄飞和李丽英, 1979)。国内外对孟氏隐唇瓢虫的研究主要集中在生物生态学特性、人工饲料及配比、对粉蚧和棉蚧的控制作用上 (Babu and Azam, 1987; 汤才等, 1995; 庞虹等, 1996; 陈先锋, 2000; 蒋瑞鑫, 2012; Maes *et al.*, 2014)。孟氏隐唇瓢虫内部结构研究甚少, 仅 Kaufmann (1996) 研究了孟氏隐唇瓢虫生殖系统以及受精方式, 但未对卵巢发育状况和卵子发生做详细研究。

本文通过内部解剖和组织切片研究了孟氏

隐唇瓢虫生殖系统结构和卵细胞发育过程,为以昆虫生殖系统作为系统分类的研究提供参考依据,同时为孟氏隐唇瓢虫的人工繁殖提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料来源

实验对象为孟氏隐唇瓢虫 *C. montrouzieri* Mulsant, 已在华南农业大学生物防治教育部工程研究中心饲养多代。

1.2 实验方法

1.2.1 卵巢发育过程的形态观察 成虫和幼虫的饲养条件是室温(26 ± 1), 光照 L:D=12:12, 相对湿度为 80%。室内用南瓜饲养粉蚧, 作为孟氏隐唇瓢虫的饲料。将刚羽化的成虫置于保鲜盒($7\text{ cm} \times 4\text{ cm} \times 5\text{ cm}$)内配对饲养, 逐日解剖成虫。解剖在滴有 Ring's 生理盐水的点滴盘中进行。最后将完整的生殖系统在 CCD 光学成像系统下观察并拍照。

1.2.2 卵巢管石蜡切片观察 选取羽化 5 d 的雌成虫, 解剖卵巢, 分离出完整的卵巢管, 迅速投入 Bouin's 固定液中固定 10 h。之后进行常规石蜡切片, 厚度为 $3\sim 4\text{ }\mu\text{m}$, H.E 染色, 光学显微镜观察并拍照。

1.2.3 雄性生殖系统观察 将健康雄虫置于滴有 Ring's 生理盐水的点滴盘中, 用镊子夹住胸部, 用昆虫针沿着腹部侧面轻轻划开腹部, 撕开表皮, 挑出生殖器, 踢除生殖器周围的脂肪体和肌肉组织, 最后将完整的生殖器在 CCD 光学成像系统下观察并拍照。

2 结果与分析

2.1 孟氏隐唇瓢虫雄性生殖系统形态结构

孟氏隐唇瓢虫雄性生殖系统包括 2 对附腺、1 对输精管、1 对精巢、1 对贮精囊、射精管、弯管和阳基。其中附腺、输精管、贮精囊、精巢和射精管统称为内生殖器, 弯管和阳基称为外生殖器。两对附腺弯曲并且相互缠绕, 呈半透明状, 但第二附腺不透明度加深, 第一附腺比第二附腺

短。精巢接近白色, 陀螺状, 直接与精巢相连的是输精管, 继续向射精管处延伸为贮精囊, 贮精囊不透明度加深。2 对附腺和 1 对贮精囊交汇与射精管相连。弯管和阳基呈棕黄色, 角质化, 弯管尖端伸入阳基内部, 弯管的基部通过肌肉与射精管相连(图 1)。

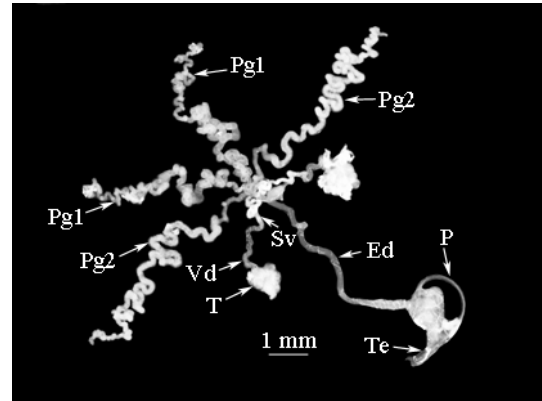


图 1 孟氏隐唇瓢虫雄性生殖系统
Fig. 1 The male reproductive system of *Cryptolaemus montrouzieri*

Ed: 射精管; P: 弯管; Pg1: 第 1 附腺; Pg2: 第 2 附腺; Sv: 贮精囊; T: 精巢; Te: 阳基; Vd: 输精管。
Ed: Ejaculatory duct; P: Penis; Pg1: Paragonia gland 1; Pg2: Paragonia gland 2; Sv: Seminal vesicle; T: Testis; Te: Tegmen; Vd: Vas deferens.

2.2 孟氏隐唇瓢虫卵巢基本形态结构

孟氏隐唇瓢虫雌性内生殖系统包括 1 对卵巢, 1 对侧输卵管, 中输卵管, 生殖腔, 受精囊。卵巢左右对称, 每侧卵巢分别含 11~14 根卵巢管, 且大多数情况下, 两侧卵巢管数目不相等。在羽化的前 3 d, 卵巢管表面布满气管, 这可能是为了卵巢前期快速发育的需要。羽化 3 d 以后, 随着卵细胞的成熟, 卵巢管表面的气管逐渐减少, 甚至消失。卵巢管之间通过端丝聚拢在一起, 呈花苞状。所有卵巢管基部汇聚连接形成卵巢管柄, 随后向下延伸形成侧输卵管, 1 对侧输卵管往生殖腔方向延伸汇集成中输卵管, 中输卵管末端开口于阴道, 其侧向分支形成的管道末端附着受精囊, 受精囊半月形, 角质化, 呈褐色, 并且通过导精管与受孕囊相连(图 2)。

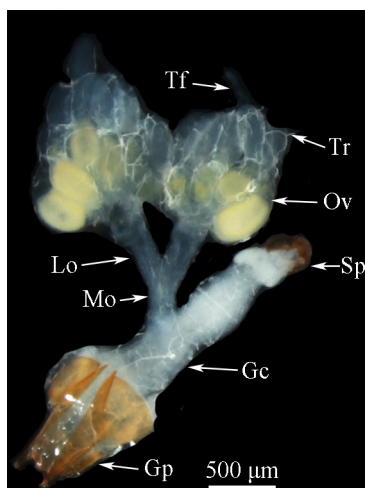


图 2 孟氏隐唇瓢虫雌性生殖系统

Fig. 2 The female reproductive system of *Cryptolaemus montrouzieri*

Tr: 气管; Gc: 生殖腔; Gp: 生殖板; Lo: 侧输卵管;
Mo: 中输卵管; Ov: 卵巢管; Sp: 受精囊; Tf: 端丝。
Tr: Trachea; Gc: Genital chamber; Gp: Genital plate;
Lo: Lateral oviduct; Mo: Median oviduct; Ov: Ovariole;
Sp: Spermatheca; Tf: Terminal filament.

2.3 不同发育阶段卵巢变化

羽化初期卵巢整体半透明, 卵巢管细小且通

过端丝汇集, 表面布满白色气管(图 3:A); 羽化的第 2 天, 卵巢增大, 卵巢管增长, 在光镜下(40×)依稀可见的淡黄色卵细胞质(图 3:B); 羽化的第 3 天, 第一个卵细胞黄色, 光镜下(40×)可见明显的卵黄, 侧输卵管和中输卵管增粗, 生殖腔增大, 卵巢管表面的气管减少, 受精囊颜色加深, 且包裹较多的脂肪组织(图 3:C); 羽化第 4 天, 卵巢管继续增大, 表面气管稀少, 变得光滑, 端丝变短, 光镜下可见卵细胞基本成型, 此时卵巢管间容易分散。第 2 个卵细胞可见卵黄积累(图 3:D); 羽化第 5 天, 卵巢管表面较光滑, 端丝较短, 卵巢管间容易分离, 第一个卵细胞颜色变淡, 成淡黄色, 光镜下(40×)可见第 3 个卵细胞卵黄积累, 并且卵巢管与卵巢管柄间的连接变得更加疏松, 这可能是产卵的需要(图 3:E); 羽化第 6 天, 卵细胞淡黄色接近白色, 侧输卵管和生殖腔均可见卵细胞, 且一粒卵细胞处于受精囊导管和生殖腔之间(图 3:F)。

2.4 卵巢管形态结构

孟氏隐唇瓢虫卵巢管属于端滋式卵巢管, 分

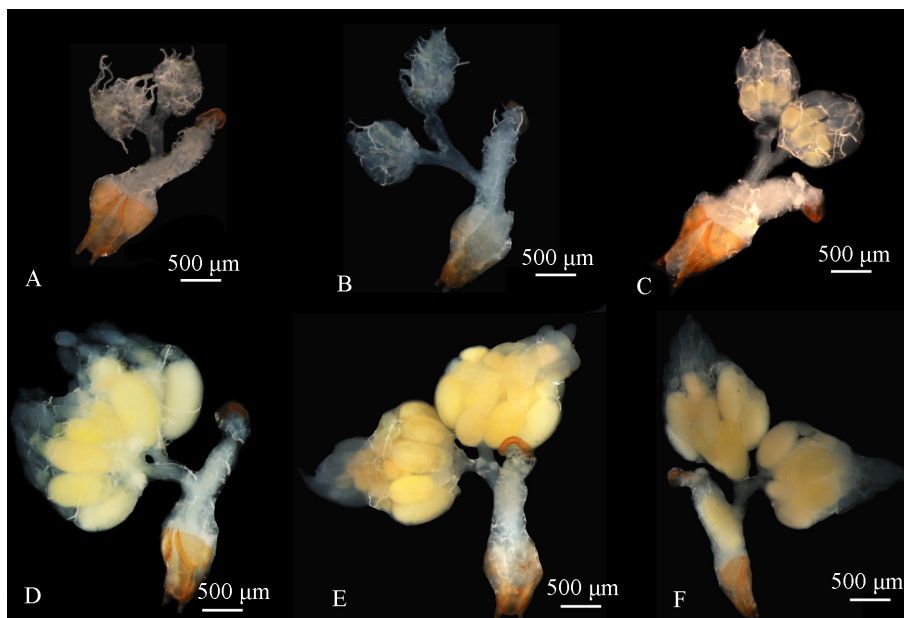


图 3 不同发育阶段卵巢变化

Fig. 3 The ovarian development of different stage of *Cryptolaemus montrouzieri*

A. 羽化第 1 天; B. 羽化第 2 天; C. 羽化第 3 天; D. 羽化第 4 天; E. 羽化第 5 天; F. 羽化第 6 天。
A. The first day of emergence; B. The second day of emergence; C. The third day of emergence; D. The fourth day of emergence; E. The fifth day of emergence; F. The sixth day of emergence.

为原卵区 (Germarium) 生长区 (Vitellarium) 和端丝 (Terminal filament)。卵巢管外围包被一层管壁膜。当卵细胞成熟且落入侧输卵管后, 管壁膜清晰可见。原卵区分布着卵母细胞和滋养细胞, 卵母细胞比较分散, 处在原卵区下端。生长区包含卵细胞, 前滤泡细胞和滤泡细胞, 卵细胞外层由滤泡细胞组成的细胞层覆盖, 卵细胞通过营养索与原卵区的滋养细胞相连而获取营养 (图 4 : A, B)。

2.5 卵子发生

在孟氏隐唇瓢虫的蛹期就已经形成了卵巢, 并且已经完成生殖细胞的增殖与分化, 形成由滋养细胞和卵母细胞组成的生殖细胞簇, 但此时滋养细胞与卵母细胞形态相似, 难以区分。

在卵细胞发生前期, 滋养细胞和卵母细胞集中在原卵区且靠近端部, 滋养细胞较集中, 细胞

核较大, 几乎充满整个细胞。滋养细胞间偶见间质细胞。沿着往生长区方向, 滋养细胞逐渐增大 (图 4 : B), 并且出现双核现象 (图 4 : E), 细胞核活动增强, 出现染色质配对分离, 这可能是为卵细胞输送 RNA 和其他营养物质的需要 (图 4 : B)。卵母细胞分散在原卵区下端, 个体比滋养细胞小, 细胞核明显可见 (图 4 : C, D)。

在卵细胞发生中期, 卵细胞逐渐向生长区移动, 期间伴随着前滤泡细胞的生成, 细胞核明显, 前滤泡细胞围绕在卵细胞周围 (图 4 : D, 图 5 : D)。卵细胞继续增大, 细胞质增多, 形态大致呈长方体状, 且中间出现胚泡, 细胞核处在胚泡中央。上表面细胞膜界限不明显, 且两边向里汇聚成一条线, 向原卵区延伸, 此结构为营养索, 卵细胞通过营养索向滋养细胞获取营养成分和 RNA。此时的前滤泡细胞呈现两种形态, 在原卵区与生长区的衔接区, 前滤泡细胞呈扁平状; 在卵细胞

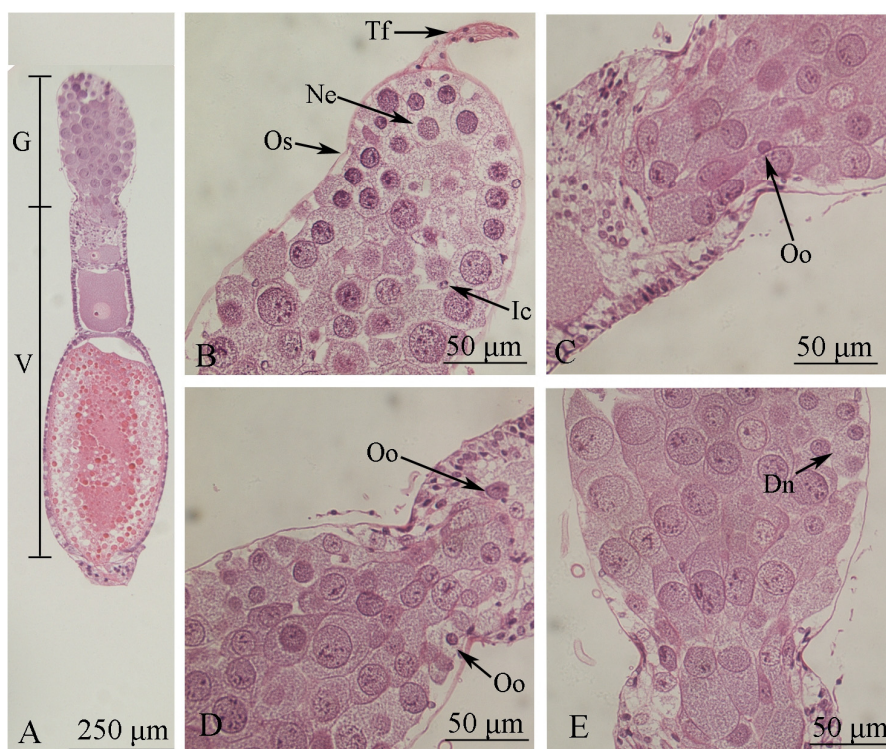


图 4 孟氏隐唇瓢虫卵巢管纵切

Fig. 4 Longitudinal section of *Cryptolaemus montrouzieri* ovariole

A. 卵巢管整体纵切; B-E. 原卵区纵切; Dn: 双核细胞; G: 原卵区; V: 生长区; Ic: 间质细胞; N: 细胞核; Ne: 滋养细胞; Os: 管壁膜; Oo: 卵细胞; Tf: 端丝。

A. Longitudinal section of ovariole; B-E. Longitudinal section of germarium; Dn: Double nucleus; G: Germarium; V: Vitellarium; Ic: Interstitial cell; N: Nucleus; Ne: Nurse cells; Os: Outer sheet; Oo: Oocyte; Tf: Terminal filament.

两侧,前滤泡细胞接近圆形,并且逐渐发育成滤泡细胞。前滤泡细胞与滤泡细胞的界限不明显(图 5:A)。

卵细胞发生的中后期,卵细胞和胚泡继续增大,整个卵细胞呈现方形,可见营养索。细胞核往胚泡边缘移动,卵细胞四周包被由滤泡细胞组成的单层滤泡细胞层,此时的滤泡细胞分 2 种形态,分别为椭圆形和正方形(图 5:B)。

在卵细胞发生的后期,卵细胞呈现椭圆形,可见密集的卵黄颗粒和散布其中的脂滴,营养索消失。卵细胞逐渐与滤泡细胞层出现间隙,间隙首先出现在卵细胞之间的衔接处,随之生成卵黄膜(图 5:B)。滤泡细胞形状不规则,细胞间的

间隔较大。胚泡逐渐消失,只见细胞核。卵巢管与卵巢管外膜出现间隙,并逐渐与卵巢管柄分离。随后滤泡细胞完全退化,可能与形成卵壳有关(图 5:C)。

3 结论与讨论

本文观察了孟氏隐唇瓢虫生殖系统结构和卵子发生过程。雄性内生殖系统的精巢管为球状结构,贮精囊位于输精管下方,但与输精管相比,不透明度加深,内腔扩大不明显。卵巢发育过程中,卵巢管数量不变,卵巢结构变化有:卵巢管增大增长,侧输卵管缩短加宽,羽化第 6 天甚至只见中输卵管。成熟卵巢管内可见 3 粒不同发育

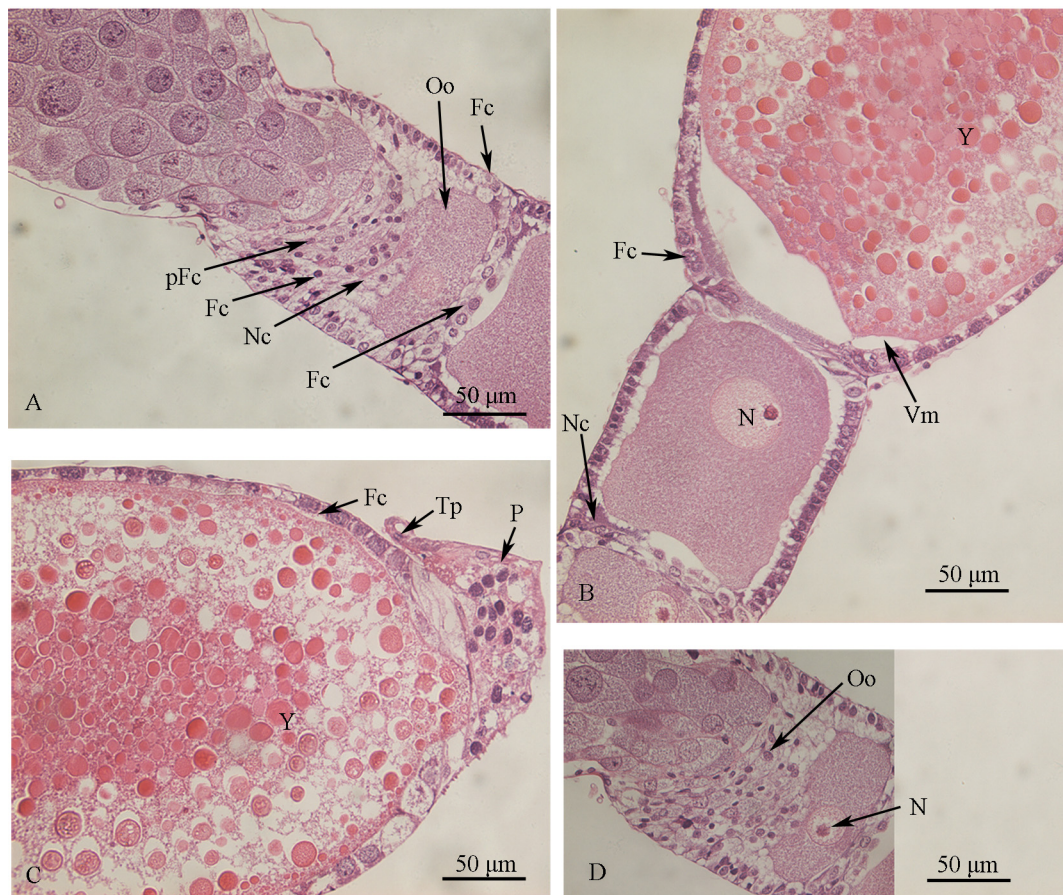


图 5 孟氏隐唇瓢虫卵巢管纵切

Fig. 5 Longitudinal section of *Cryptolaemus montrouzieri* ovariole

A, D. 卵巢管颈区交界处的纵切面; B, C. 卵巢管生长区的纵切面。pFc: 前滤泡细胞; Fc: 滤泡细胞; N: 细胞核; Nc: 营养索; Oo: 卵细胞; Tp: 管壁膜; P: 卵巢管柄; Vm: 卵黄膜; Y: 脂肪颗粒。

A, D. Longitudinal section of neckregion of ovariole; B, C. Longitudinal section of vitellarium of ovariole; pFc: Prefollicle cell; Fc: Follicle cell; N: Nucleus; Nc: Nutritive cord; Oo: Oocyte; Tp: Tunica propria; P: Pedicel; Vm: Vitelline membrane; Y: Yolk granule.

时期的卵细胞,其组织切片显示营养索,卵细胞间仅由一层滤泡细胞层分隔,滤泡细胞呈现多种形态变化,这与其功能密切相关。瓢虫科卵巢管应属于滋养细胞分散的原始类型。

实验条件下,随着雄成虫羽化后的发育,未发现孟氏隐唇瓢虫雄性内生殖器结构发生变化。雄虫内生殖器与七星瓢虫的雄虫内生殖器很相似,但前者的精巢由球状精巢管组成锥形结构。后者的精巢由管状精巢管排列成椭圆形结构(王宗舜等,1977)。

六条瓢虫 *E. connexa* Mulsant 出现精巢退化现象(Maffei *et al.*, 2001),但本实验中使用的瓢虫材料均未发现精巢退化,推测精巢退化发生在成虫寿命终期,而此时期成虫可能已经失去交配能力。希望在今后拓展研究的瓢虫种类,探索精巢退化是否普遍现象,解释精巢退化机理。

实验条件下,大部分孟氏隐唇瓢虫在羽化后的第6天开始交配,卵巢几乎占据整个腹部,并且生殖腔内可见白色至淡黄色的卵细胞。此时,卵巢管内最多可见3个卵细胞处在不同的发育阶段。卵巢发育期间,两侧卵巢发育并不同步,这可能是在吸收了有限营养物质的条件下,卵巢管之间存在竞争,导致一些卵巢管发育不良,这与 Osawa(2005)对异色瓢虫卵巢研究的结果相一致。瓢虫卵巢管数量受幼虫期发育状况的影响(Hodek *et al.*, 2012)。幼虫期饲喂豆蚜 *Aphis craccivora* Koch 的七星瓢虫卵巢管数量少于饲喂豌豆长管蚜 *Acyrtosiphon pisum* Harris 的七星瓢虫卵巢管数量(Ferrer *et al.*, 2008)。但是,有些瓢虫,如异色瓢虫和二星瓢虫,幼虫期营养状况并不影响卵巢管数量,但会影响最大产卵量以及产卵速率(Ware *et al.*, 2008b)。卵巢管间的生长竞争以及营养缺乏导致一些卵巢管发育不良(Ramhalinghan, 1986)。饲喂人工饲料将抑制孟氏隐唇瓢虫产卵(庞虹等,1996),可能人工饲料已经阻碍卵巢管正常发育,导致成熟卵巢管减少。

孟氏隐唇瓢虫卵巢管总数维持在23~28根之间,单雌产卵量在(737.7 ± 111.8)粒之间(Maes *et al.*, 2014)。二星瓢虫卵巢管数量为43根,

用桃蚜 *Myzus persicae* Sulzer 饲喂二星瓢虫,雌虫一生产卵676粒;当用苜蓿蚜 *Aphis fabae* Scopoli 饲喂时,雌虫一生产卵250粒(Blackman, 1965; Ferrer *et al.*, 2008)。龟纹瓢虫单侧卵巢管数量在8~12根之间,单雌平均产卵量600粒,最高达1100粒(崔素贞,1996;张天澍等,2009)。小黑瓢虫卵巢管数量恒定为8根,单雌平均产卵量(378.50 ± 8.19)粒(刘其全,2010)。七星瓢虫单侧卵巢管数平均48根,单雌产卵量在400~900粒之间(王宗舜等,1977)。综上所述,孟氏隐唇瓢虫产卵量大可能与卵巢管数量多有关。

鞘翅目昆虫卵巢管的营养索不明显,且没有大量排列整齐的微管(Stebbins, 1981)。而孟氏隐唇瓢虫营养索在卵子发生中期较明显,且与滋养细胞相连,这与龟纹瓢虫很相似(张天澍等,2009)。但其营养索内未见微管,可能是石蜡切片技术所能观察到的数量级所限。在卵细胞发生中期,卵细胞并非闭合的环状,部分细胞膜界限模糊,且两端向中部收缩成线状,向原卵区方向延伸形成营养索,故推测孟氏隐唇瓢虫营养索由卵细胞膜特化而成。卵细胞早期发育过程中,主要由滋养细胞通过营养索向卵细胞提供营养物质。但在后期,营养索消失,可能此阶段由其他方式为卵细胞提供发育所需的营养物质。

孟氏隐唇瓢虫卵巢管为端滋式,且滋养细胞分散,细胞核几乎充满整个细胞,细胞膜清晰,未发现细胞分裂。与鞘翅目粘食亚目的 *Hydroscapha natans* LeConte 和鞘翅目豆象科锥胸豆象属 *Bruchidius* 卵巢管(Ning and Rgen, 1978; Büning, 2005)不同的是,其卵巢管未见合胞体。根据端滋式卵巢管滋养细胞形态结构,可将鞘翅目多食性亚目昆虫卵巢管分为3个类型,分别是原始类型:滋养细胞分散,细胞膜界面清晰,细胞核容易辨别,细胞间仅通过胞间连丝相连;过渡类型:滋养细胞积聚形成细胞簇,细胞核非线性排列;第二类型:原卵区出现合胞体(Büning, 1979)。据此推测瓢虫科卵巢管属于原始类型。孟氏隐唇瓢虫滤泡细胞的形态和数量在卵细胞发育过程中变化较大,卵子发生前期和中期,滤泡细胞呈椭圆形并且排列紧密,此时由滋养细胞和滤泡细胞共同为卵细胞提供营养

物质；卵子发生中后期以及后期，随着卵细胞增大及卵黄的积累，滤泡细胞呈方形且体积增大，细胞间隙较大，且核内活动减弱，靠近滤泡细胞层处，卵黄颗粒较小，向内卵黄颗粒增大，推测滤泡细胞之间的间隙为卵细胞物质运输的通道。有研究发现，黑蝗 *Melanoplus sanguinipes* 血淋巴中的蛋白质可通过滤泡细胞间隙进入卵细胞（Elliott and Gillott, 1976），孟氏隐唇瓢虫是否与之一样，需要进一步研究。

通过对双翅目的果蝇和长翅目的蝇蛉卵巢研究，发现滤泡细胞参与卵壳的形成（Dobens and Raftery, 2000；Ma and Hua, 2010）。卵黄沉积完成时，卵细胞与卵巢管柄逐渐分离，滤泡细胞与卵细胞出现间隙，靠近卵巢管柄处，滤泡细胞减少甚至消失，可能与卵壳形成有关。

在后续的研究中可以通过扫描电子显微镜和透射电子显微镜探究孟氏隐唇瓢虫生殖系统的超微结构，进一步研究卵壳的超微结构和成分，有助于解释滤泡细胞是否参与卵壳的形成。成熟卵细胞通过产卵孔排出体外，进一步研究胚胎发育过程，将有助于揭示瓢虫科昆虫系统进化发育。

参考文献(References)

- Babu TR, Azam KM, 1987. Biology of *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant [Coccinellidae: Coleoptera] in relation with temperature. *BioControl*, 32(4): 381–386.
- Blackman RL, 1965. Studies on specificity in Coccinellidae. *Annals Appl. Biol.*, 56(2): 336–338.
- Büning J, 1979. The trophic tissue of telotrophic ovarioles in polyphage Coleoptera. *Zoomorphologie*, 93(1): 33–50.
- Büning J, 1994. The Insect Ovary. Ultrastructure, Previtellogenic Growth and Evolution. London: Chapman & Hall. 400.
- Büning J, 2005. The telotrophic ovary known from Neuropterida exists also in the myxophagan beetle *Hydrosapha natans*. *Development Genes and Evolution*, 215(12): 597–607.
- Chapman RE, 1998. The Insects. Structure and Function. 4th ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 770.
- Chen J, Wu CJ, Zhang QW, Ma Z, Sun HK, He YZ, 2015. Ovarian development and oogenesis of *Harmonia axyridis* Pallas. *Journal of Plant Protection*, 42(2): 237–243. [陈洁, 吴春娟, 张青文, 马卓, 孙海昆, 何运转. 2015. 异色瓢虫卵巢发育及卵子发生过程观察. 植物保护学报, 42(2): 237–243.]
- Chen XF, Ren SX, Ying XL, Pang H, 2000. The effects of temperature on laboratory population of *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant. *Acta Ecologica Sinica*, 20(1): 130–134. [陈先锋, 任顺祥, 应霞玲, 庞虹, 2000. 温度对孟氏隐唇瓢虫实验种群的影响. 生态学报, 20(1): 130–134.]
- Cui SZ, 1996. Studies on biological characteristics of *Propylea japonica* and its predation function to *Helicoverpa armigera*. *Acta Gossypii Sinica*, 8(5): 269–275. [崔素贞, 1996. 龟纹瓢虫生物学特性及其对棉铃虫捕食功能的研究. 棉花学报, 8(5): 269–275.]
- Dixon AFG, Guo Y, 1993. Egg and cluster-size in ladybird beetles (Coleoptera, Coccinellidae)—the direct and indirect effects of aphid abundance. *Eur. J. Entomol.* 90(4): 457–463.
- Dobens LL, Raftery LA, 2000. Integration of epithelial patterning and morphogenesis in *Drosophila* ovarian follicle cells. *DevDyn*, 218(1): 80–93.
- Dobrzahnsky FG, 1926. Genital apparatus of ladybirds as individual and group character. *Trans. Acad. Sci.*, 20(6): 1385–1393, 1555–1586. (In Russian.)
- Elliott R, Gillott C, 1976. Histological changes in the ovary in relation to yolk deposition, allatectomy and destruction of the median neurosecretory cells in *Melanoplus sanguinipes*. *Canadian Journal of Zoology*, 54(2): 185–192.
- Ferrer A, Dixon AFG, Hemptinne JL, 2008. Prey preference of ladybird larvae and its impact on larval mortality, some life-history traits of adults and female fitness. *Bull. Insectology*, 61(61): 5–10.
- Gottanka J, Büning J, 1993. Mayflies (Ephemeroptera), the most “primitive” winged insects, have telotrophic ovaries. *Roux's Archives of Developmental Biology*, 203(1): 18–27.
- Hodek I, Emden HFV, Honek A, 2012. Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). UK: Wiley-Blackwell. 78–81.
- Jiang RX, Zhang YH, Wu HS, Liu P, Xie JQ, Pang H, 2012. The research of cannibalism to larva in *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) adult. *Journal of Environmental Entomology*, 34(1): 63–68. [蒋瑞鑫, 张宇宏, 吴红胜, 刘平, 谢佳沁, 庞虹, 2012. 孟氏隐唇瓢虫成虫自残幼虫的研究. 环境昆虫学报, 34(1): 63–68.]
- Katakura H, Nakano S, Hosogai T, Kahono S, 1994. Female internal reproductive organs, modes of sperm transfer, and phylogeny of Asian Epilachninae (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Natural History*, 28(3): 577–583.
- Kaufmann T, 1996. Dynamics of sperm transfer, mixing, and fertilization in *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae) in Kenya. *Annals of the Entomological Society of America*, 89(2): 238–242.

- Liu QQ, Sun L, Xiu GP, Wang ZH, Huang J, 2010. Anatomical observation of the reproductive system of *Delphastus catalane* (Horn). *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Nat.Sci.Ed.)*, 39(5): 460–464.[刘其全, 孙莉, 徐桂萍, 王竹红, 黄建, 2010. 小黑瓢虫生殖系统的解剖观察. 福建农林大学学报 (自然科学版), 39(5): 460–464.]
- Liu QQ, 2010. Studies on reproductive biology, mass rearing and artificial diets of *Delphastus catalinae* (Horn). Doctoral dissaertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University.[刘其全, 2010. 小黑瓢虫生殖生物学、人工扩繁及人工饲料的研究. 博士论文. 福州: 福建农林大学.]
- Maes S, Antoons T, Grégoire JC, Clercq PD, 2014. A semi-artificial rearing system for the specialist predatory ladybird *Cryptolaemus montrouzieri*. *BioControl*, 59(5): 557–564.
- Maffei EMD, Fragoso DDB, Das S, 2001. Morphological and cytogenetical studies on the female and male reproductive organs of *Eriopis connexa* Mulsant (Coleoptera, Polyphaga, Coccinellidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 51(4): 483–496.
- Ma N, Hua BZ, 2010. Structure of ovarioles and oogenesis on *Panorpa liui* Hua. *Acta Entomol. Sin.*, 53(11): 1220–1226.
- Mpakou VE, Velentzas AD, Velentzas PD, Margaritis LH, Stravopodis DJ, Papassideri IS, 2011. Programmed cell death of the ovarian nurse cells during oogenesis of the ladybird beetle *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Development, Growth & Differentiation*, 53(6): 804–815.
- Ning J, Rgen B, 1978. Development of telotrophic-meroistic ovarioles of polyphage beetles with special reference to the formation of nutritive cords. *Journal of Morphology*, 156(2): 237–255.
- Osawa N, 2005. The effect of prey availability on ovarian development and oosorption in the ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*, 102(3): 503–511.
- Pang H, Li LY, Tang C, 1996. The technology for preservation of *Cryptolaemus montrouzieri* adult with the artificial diet. *Nature Enemies of Insects*, 18(2): 64–66.[庞虹, 李丽英, 汤才, 1996. 孟氏隐唇瓢虫成虫的人工饲料保种技术. 昆虫天敌, 18(2): 64–66.]
- Pang XF, Li LY, 1979. Studies on the *Cryptolaemus montrouzieri* setting control of mealbug harm in Guangzhou and other place. *Natural Enemies of Insects*, 1(3): 50.[庞雄飞, 李丽英, 1979. 孟氏隐唇瓢虫在广州等地定居控制石栗粉蚧的危害. 昆虫天敌, 1(3): 50.]
- Puttarudiah M, Channabasavannag PG, Krishna BM, 1952. Discovery of *Cryptolaemus montrouzier* Mulsant (Coccinellidae, Coleoptera, Insecta) in Bangalore, South India. *Nature*, 169(4296): 377–378.
- Rathour YS, Singh T, 1991. Importance of ovariole number in coccinellidae (coleoptera). *Entomon*, 16(1): 35–41.
- Ren SX, Li YT, Xu J, 1981. Oogenesis in *Coccinella septempunctata* L. *Acta Entomolo. Sin.*, 24(3): 268–273.[任淑仙, 李燕婷, 徐筠, 1981. 七星瓢虫卵子发生的观察. 昆虫学报, 24(3): 268–273.]
- Rhamhalinghan M, 1986. Seasonal variations in ovariole number/ovary in *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Proc.Indian Natn. Sci. Acad.*, 52: 619–623.
- Stebbing H, 1981. Observations on cytoplasmic transport along ovarian nutritive tubes of polyphagous coleopterans. *Cell Tissue Res.*, 220(1): 153–161.
- Tang C, Ren SX, Pang XF, Pang H, 1995. Studies on the *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, feeding on loblolly pine mealybuf *Oracella acuta* (Lobdell). *Nature Enemies of Insects*, 17(1): 9–12.[汤才, 任顺祥, 庞雄飞, 庞虹, 1995. 孟氏隐唇瓢虫捕食湿地松粉蚧的研究. 昆虫天敌, 17(1): 9–12.]
- Trauner J, Büning J, 2007. Germ-cell cluster formation in the telotrophic-meroistic ovary of *Tribolium castaneum* (Coleoptera, Polyphaga, Tenebrionidae) and its implication on insect phylogeny. *Development Genes and Evolution*, 217(1): 13–27.
- Tworzydło W, Biliński SM, 2008. Structure of ovaries and oogenesis in dermapterans. I. Origin and functioning of the ovarian follicles. *Arthropod Structure & Development*, 37(4): 310–320.
- Vogelgesang M, Szklarzewicz T, 2001. Formation and structure of egg capsules in scale insects (Hemiptera, Coccinea) I. Ortheziidae. *Arthropod Struct. Dev.*, 30(1): 63–68.
- Wang TS, Zhong HC, Chau CK, Hu CY, Quo F, 1977. Observations on the reproduction of *Coccinella septempunctata* L. *Acta Entomol. Sin.*, 20(4): 397–404.[王宗舜, 钟香臣, 仇序佳, 胡召元, 郭郭, 1977. 七星瓢虫生殖的观察. 昆虫学报, 20(4): 397–404.]
- Ware RL, Guel BY, Majerus MEN, 2008. Effects of larval diet on female reproductive output of the European coccinellid *Adalia bipunctata* and the invasive species *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*, 105(3): 437–443.
- Zhang TS, Li K, Zhang LL, Wang B, 2009. Oogenesis in *Propylea japonica* (Thunberg). *Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed.)*, 37(3): 175–180.[张天澍, 李恺, 张丽莉, 王斌, 2009. 龟纹瓢虫 (*Propylea japonica* (Thunberg)) 卵子发生的组织学研究. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 37(3): 175–180.]