



〔英〕V. B. 韦格尔斯华滋著 忻介六译

昆虫变态生理



科学技术出版社



昆虫变态生理

〔英〕V. B. 韦格尔斯华滋 著

忻介六 译

上海科学技术出版社

內 容 提 要

昆虫变态生理是有关昆虫生理、生化的重要問題。过去对变态机制的解释,几乎完全是属于假設和推測。近二、三十年来,逐步积累了一些有关激素控制的实验資料,如“返幼激素”以及“神經分泌細胞”的激素等等,而自1954年发现“蛻皮素”以后,这方面的研究更有了长足的进展。本书作者对1954年以前的昆虫变态生理研究成果作了系統綜述,并提出本人的见解,认为变态只是多态现象中一个特別显著的例子,而将变态的研究推进到多态现象与分化作用的比較研究。本书系英国剑桥实验生物学专著丛书之一,是研究昆虫生理問題时的专题参考书。

THE PHYSIOLOGY OF INSECT METAMORPHOSIS

V. B. Wigglesworth

Cambridge University Press

昆 虫 变 态 生 理

忻 介 六 譯

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路450号)

上海市书刊出版业营业許可証出093号

上海新华印刷厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 850×1168 1/32 印张 4 28/32 排版字数 125,000

1963年12月第1版 1963年12月第1次印刷

印数 1—2,300

統一书号 13119·549 定价(十二) 0.68 元

目 录

第一章 緒 言	
多态现象 胚胎学与变态 变态的起源和进化 蛹的起源 器官芽 长紅刺蟻的变态	
第二章 蛻皮和变态期間的組織学改变	10
体壁的生长和蛻皮 染色质分解 新表皮的形成 体壁的变态 器官芽与細胞的大小 内部器官的变态:噬菌作用 生长率	
第三章 生长和蛻皮的生理	19
蛻皮的体液控制 脑与蛻皮 脑与生长的自然停止 胸部生长中枢 胸腺的激动 其他昆虫的胸腺 高等双翅目昆虫的生长和蛻皮 双翅目昆虫器官芽的生长 神經分泌与内分泌器官 胸腺激素的作用方式 胸腺激素的性质 激素产生的控制 成虫的蛻皮 創伤痊愈与蛻皮	
第四章 变态生理	48
潜伏的成虫模式 变态的体液控制 咽侧体是返幼激素的源泉 胸腺的消失 各龄期对变态的控制 蛹特征的控制 先成现象和后成现象 正常发育时的激素平衡 組織对經受变态的胜任能力 内分泌腺与生殖 内分泌腺与新陈代谢 变态的逆轉 咽侧体激素的作用方式 有关生长的激素的定量作用 咽侧体功能的控制	
第五章 分化与多态现象	89
生长的整合 体軀各部分的相对生长 “基质”的性质 长紅刺蟻真皮的决定作用 长紅刺蟻真皮的分化 同源轉化 再生 多态现象 結論	
譯 后 記	119
索 引	
(一) 英汉名詞索引	121
(二) 学名索引	127
参考文献	130

图版目录

图版 I41

- a. 未喂食的长紅刺蟥四齡幼虫
- b. 未喂食的长紅刺蟥五齡幼虫
- c. 长紅刺蟥成虫
- d. 由移植四齡幼虫咽側体于五齡幼虫所产生的长紅刺蟥六齡幼虫

图版 II42

- a. 喂食一星期后去头的长紅刺蟥四齡幼虫，用一根毛細管与喂食一天后去头的四齡幼虫連接
- b. 与喂食十天后来头的长紅刺蟥五齡幼虫相連接的喂食一天后来头的猎蟥 *Triatoma* 幼小幼虫(上方)的联体共生
- c. 将幼小幼虫咽側体移植于五齡幼虫腹部所产生的长紅刺蟥，具有幼虫和成虫的中間特性
- d. 由六齡幼虫变态結果所产生的长紅刺蟥巨大成虫

图版 III69

- a. 家蚕正常成熟幼虫(五齡)的正面图(仿福田)
- b. 由移植前胸腺于五齡初期幼虫所产生的家蚕六齡幼虫正面图。該幼虫已出现蛹的触角(仿福田)
- c. 家蚕的茧：三齡时摘除咽側体的幼虫所結的茧；四齡时經同样处理的幼虫所結的茧；在五齡后蛹化的正常幼虫所結的茧(仿福田)
- d. 图 c 所示的茧中的蛹(仿福田)
- e. 图 d 所示的蛹羽化所成的蚕蛾(仿福田)

图版 IV70

- a. 长紅刺蟥成虫腹部幼虫表皮斑，复盖在移植的咽側体上
- b. 长紅刺蟥五齡幼虫，示由刚蜕皮成虫的咽側体移植于四齡幼虫后出现的“拟成虫”特征
- c. 长紅刺蟥的正常四齡幼虫
- d. 由与三齡幼虫連接的四齡幼虫所产生的长紅刺蟥五齡幼虫(图

2 图版目录

- 24B)。該幼虫再次出現四齡时的特征
- e. 四齡幼虫与另一喂食后七天的四齡幼虫連接后所产生的长紅刺蠊五齡幼虫(图 24C)。該幼虫出現介于四齡和五齡幼虫間的特征
 - f. 长紅刺蠊的正常五齡幼虫

第一章 緒 言

自古就认为昆虫幼虫是营独立生活的胚胎 (embryo)。因为 Aristotle 曾告訴我們：昆虫的胚胎生活一直繼續到形成完全的昆虫、即成虫为止；他曾写过：“尚在成长的幼虫，是个柔軟的卵。” William Harvey (1651) 认为，昆虫的卵含有的卵黄量如此少，致使胚胎在完成发育之前不得不与卵脱离：‘它需要一个积聚食料的幼虫期，直到最后再一次回复到卵的形态，即蛹。’ Ramdohr (1811) 持有同样的见解，而称毛虫为“运动、生长及取食的卵”。 Viallanes (1882) 也曾記載“称为若虫或蛹的那些种类的卵”。

Lubbock (1883) 同样把变态的起源归諸于孵化时昆虫所处状态的不成熟。如蜚蠊等昆虫，当其在卵里发育时，通过原足相 (protopod phase)、多足相 (polypod phase) 及寡足相 (oligopod phase) 三个时期。根据 Lubbock 所說的概念，昆虫的不同类群是在这些发育时期中的某一个时期由卵孵化出来的。

Pérez (1902) 认为这个概念是“奇妙的”，此后 Berlese (1913) 更加以发展，而在 Imms (1925, 1937) 的著作中广泛采用。这个概念通常称为柏勒塞氏学說 (Berlese theory)。根据这个学說，如肉食亚目 (Adephaga)、隐翅虫科 (Staphylinidae)、芫菁科 (Meloidae)、粘翅目 (Strepsiptera) 或螳蛉 (*Mantispa*) 等昆虫的初孵化幼虫具有与原始的双尾虫 (*Campodea*) 相似的外形，是在达到貧足相的时期才脱离卵的。鳞翅目、叶蜂科 (Tenthredinidae) 或长翅目 (Mecoptera) 幼虫具有腹部附肢，被认为是在多足相的时期孵化的。其他膜翅目及鞘翅目幼虫沒有腹部附肢，被描繪为是介于多足相与寡足相之間孵化；而双翅目昆虫的幼虫則是在寡足相，但已显著变化。上述各种类型都被設想为是在形态发育早期脱离卵的，通常称为“幼虫” (larvae)；相对地，如直翅目、半翅目以及蜻蜓目等

类型是被设想为在比较晚的时期离开卵的，通常称为“若虫”(nymphs)。

多态现象

把幼虫看成胚胎一类东西，这样来对待变态问题，当以记载为目的时是有其一定价值的；但与发育生理学研究所得的昆虫生长的概念很不相同。昆虫的生长与其他动物的生长并没有太大的差异。随着生长的进展，形态上发生各种变化；由于昆虫体躯的形状被外侧的表皮所限制，而表皮在每一个蜕皮期的整个期间保持不变，故而形态上的任何变化必须在蜕去表皮时突然发生，或者至少必须通过一系列多少有点突然的步骤发生。这使人对变态所获得的印象远超过其实际的变化(Lubbock, 1883)。虽说如此，但变态在形态上的变化也确实是十分惊人的。

形态的差异，即多态现象(polymorphism)，在各种动物中很普遍。例如幼体与成体之间，雌雄之间，以及在寒冷或潮湿季节与酷热或干燥季节所出现的形态之间，都有差异。又如蚂蚁和白蚁的工蚁、兵蚁以及生殖蚁之间有差异，还有如连续与交替世代之间也有差异。而变态只不过是多态现象中的一种类型而已。

具多态现象的生物体一般含有出现所有各种形态的潜能。有时发育所成的形态决定于原始组成(genetic constitution)；但原始组成常被生长期中遇到的环境条件所破坏。基因的“外显率”(penetrance)可能受温度或营养条件的影响。膜翅目或同翅目昆虫受遗传决定的性别，可由于拮翅目昆虫或蜜蜂(dryinids)的寄生而在发育过程中发生性别的转换。蚂蚁及白蚁的每一个雌卵中均有形成所有各种雌蚁的潜能；而出现哪种雌蚁则决定于蚁群体的需要，此种蚁群体的需要是通过刺激的方法发生作用，其中详细情况现今尚未完全明了。

Lubbock 对具有各种不同的最终形态或成熟形态的动物(多态现象)与发育过程中顺次经过一系列不同形态的动物[连续多态现象(polyeidism)]加以区别。但是这种区别究竟有无本质上的意义是可怀疑的。多态现象的重要特征就是复式的潜能(multiple

potentiality): 只有一个形态出现,其他形态则处在潜伏或抑制的状态。变态的特征则是此种抑制只是暂时的,因此在个体的正常生活中一个形态接替另一个形态而出现。

胚胎学与变态

正如 Swammerdam (1758) 所正确地主张的,潜在的形态一定是以某种我们未能理解的状态存在于未发育的生物体中。这种想法同样适用于卵的胚芽;而昆虫的卵特别适宜于研究此种潜在生物体的渐进决定与分化。当卵产下时,单个细胞核或胚泡 (germinal vesicle) 位于卵黄的中央,而卵原生质由此向四周作放射状扩展 (在其网状构造中包含有卵黄的贮藏物质),集中于卵表面附近而形成周原生质 (cortical plasma)。周原生质的某一限定部位,有时 [如在黄粉虫 *Tenebrio* (Ewest, 1937)] 明显地可与其他部位相区别,而位于卵的后腹面区域,这个部位是已决定成为胚胎的。

在这时期,生物体的非细胞胚芽 (non-cellular germ) 的可塑性很强,它仍然有“调整” (regulation) 的能力。假若移去某一部分,还可恢复原状,而由其余的部分发育成为一个完整的生物体。若将其分割为二,就分化为两个完整的生物体。那时核进行卵裂 (cleavage), 子核 (daughter nuclei) 在反复分裂时逐渐向外移动,终于到达周原生质。那些落入胚带地区 (germ band zone) 的核是决定用于构成胚胎的,而到达其他地区的则只形成胚外囊胚层 (extra-embryonic blastoderm)。

胚带在这个过程的某一时期已失去其完全调整的能力。每一部分已决定形成胚胎的某一部分。卵成为许多已定地区的不可见的嵌合体 (mosaic)。形成嵌合状态的变化过程是渐进的,且在多数卵中某些调整能力继续存在到后期;但其主要的变化在各种不同的卵可以发生在卵裂或囊胚层 (blastoderm) 形成的很不同的时期。蜻蜓 *Platycnemis* 的调整继续存在到后囊胚层期 (Seidel, 1936), 泥蛉 (*Sialis*) 的决定作用 (determination) 在第四与第五次卵裂之间发生,此时,芽基 (blastema) 由胞质 (cytoplasm) 的周缘移动而形成 (Du Bois, 1938); 豆象 (*Bruchus*) 卵的后部胞质区域

在卵裂核侵入前已决定，其更前方的部分则在卵裂细胞达到后决定(Brauer 和 Taylor, 1936)；而家蝇(*Musca*)的周原生质的决定作用是在卵裂已开始之前产卵的时候完成的(Reith, 1925)。

果蝇(*Drosophila*)也和家蝇一样，卵产出时，是嵌合状卵(mosaic egg)。卵产出后立即以紫外綫照射造成灼伤，这样的局部损伤可使孵化幼虫出现局部的缺陷。但是成虫性状是不受影响的，所以卵对于成虫性状仍有“调整”的能力。若在产卵后7小时或更迟时间进行同样的处理，则在成虫也出现局部的缺陷，而在幼虫发育中则往往没有任何可见的影响(图1)(Geigy, 1931)。用针在卵的各个不同部分加以戳刺能得同样的结果(Howland 和 Child, 1935; Howland 和 Sonnenblick, 1936)。在负袋衣蛾(*Tineola*)也一样，在不同时间用紫外綫照射灼伤卵的不同部分，就可得到单纯幼虫的、或单纯成虫的缺陷(Luscher, 1944)。这就

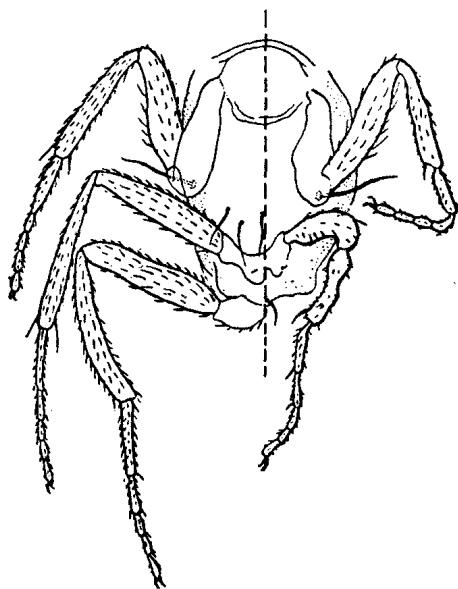


图1 紫外綫对果蝇卵单侧照射的结果，使其成虫左侧后足完全抑制，而左侧第一与第二足皆呈畸形。幼虫期未表现任何缺陷(Geigy, 1931)

很明白,即使在这种早的胚胎发育时期,胚芽的某些部分已经决定形成成虫的特定部分。

变态的起源和进化

这些观察结果可以说明,胚胎中有幼虫与成虫两种潜在生物体(latent organism)独立存在。当发育进行的时候,幼虫生物体(larval organism)分化、孵化并生成,而成虫生物体(adult organism)则留处在潜在的嵌合的不可见的状态。这种情况继续到幼虫充分成长,然后消失,而成虫生物体方见其开始分化。这种变化就是所谓变态(metamorphosis)。这常被认为是胚胎发育的复活,而其由不可见的决定状态成为可见的分化状态的转移过程(process of transition)在上述两种发育中是相同的。

在这时期争论的重点是在多态生物体可能存在的交替形态(alternative forms)的独立性上。这种交替形态之所以能各自进行就是由于这种独立性。这也同样适用于出现变态的昆虫中所存在的各个连续的形态。幼虫易受环境的影响,而且由自然选择(natural selection)的作用(或由其他作用控制的有机变化)可使其性状发生进化,而不影响成虫。家蚕或舞蛾(*Lymantria*)(Klatt, 1919)幼虫有很多极不相同的遗传品种的性状,在成虫状态是不能分化的。当然鳞翅目昆虫的某些种类(如夜蛾 *Acronyctapsi* 和 *A. tridens*)在成虫极不易区分,而幼虫则有非常不同的性状。另一方面,如一种凤蝶 *Papilio polytes* 是有高度多态现象的蝶类,其幼虫却无相当的差异。在蛹中也可以看到同样的独立性:另一种凤蝶 *P. dardams* 的雌蝶后翅没有尾状突起,但蛹翅箱(pupal wing case)中则有容纳尾状突起的囊(Lamborn, 1914);而在家蚕的无翅的突变型,其蛹照常形成翅箱(Goldschmidt, 1927)。

因此,成虫及幼虫的生活形式有差异时,这两个形态的性状就表现趋异(divergence)的倾向,而且此种趋异可达到极端,以至发生如蛆与蝇之间的区别。Lubbock 承认,幼虫形态一方面受系统发生的影响,另一方面则受适应的影响。在重演说(theory of recapitulation)较今日有更大影响的 1883 年,他认为系统发生

(phylogeny) 較适应的影响更为重要。現今我們則有相反的傾向:认为幼虫是密切适应生活状态的高度特化的形态,而与胚胎的相似只是表面的、偶然的(参照 Müller, 1869; Schindler, 1902; Snodgrass, 1953)。

蛹的起源

因此,变态的起源应在多态有机体的趋异进化 (divergent evolution) 之中去探求。这一想法亦适用于完全变态昆虫的蛹。蛹的最显著的作用可能是在于渡过幼虫与完全发育的成虫之間的形态学間隔(morphological gap)。但认为蛹是多态有机体适应于其昆虫生态学上或解剖学上的需要而产生的一个形态的独立进化的产物,在此将是最好的指导。

何以蛹的发育是个必需的过程,对此曾有人反复进行探求,企图找出一个单一的、主导的最終原因。其中最引人注目的见解之一是 Poyarkoff (1914) 所倡导,而为 Hinton (1948) 所发展的见解:认为骨骼肌需要一个“鑄模”(mould),在此鑄模中表皮部分具有的空間关系(spatial relation)与成虫內的几乎相同;而当解剖学上差异巨大,以致成虫所需的肌肉不能在幼虫中形成时,就需要有蛹的鑄模。但如 Weber (1952) 所指出那样,粉虱(aleurodids)能通过一次蛻皮而由一个极扁平的介壳虫状幼虫直接发育成为完全有翅及长足的成虫。

器官芽

关于昆虫变态的古典的爭論常集中于鳞翅目、膜翅目及双翅目等較极端的例子。对这些形态进行解剖学研究的結果,发现了“器官芽”(imaginal discs) (Lyonet, 1762)。器官芽的意义,由 Weismann (1864) 在其对丽蝇 (*Calliphora*) 的研究工作中作了第一次評价。他认为,器官芽是为了形成成虫而留置在一旁的胚細胞巢(nests of embryonic cell)。这种胚細胞巢代表了可见形态的潜在的成虫有机体。而生理学的討論就集中于幼虫时期哪些因子抑制了器官芽发育,或在变态中引起幼虫組織崩解和激动器官芽。

提出了如下的各种想法:(1)由活动的幼虫組織所排出的物质

使器官芽保持靜止，而在幼虫組織开始退化时成虫組織才能开始生长(Anglas, 1901)；(2) 幼虫組織产生防止吞噬血細胞 (phagocytic blood cell)接近的物质，随着幼虫的生长，幼虫組織就成为吞噬細胞的捕获物，而器官芽即在此处发育(Kowalevsky, 1887；V. Rees, 1888)；(3) 幼虫組織的窒息(asphyxia)引起幼虫組織退化(Bataillon, 1893)；(4) 与黑素形成相关联的氧化酶在蛹化时最多，实际上即为变态的原因 (Dewitz, 1916；参照 Agrell, 1951)；(5) 由于幼虫組織細胞增大，通过渗透作用摄取养分的能力受到物理的限制 (Murray 和 Tiegs, 1935；Tiegs, 1922)；(6) 正在成长的性腺的分泌物激动器官芽(Pérez, 1902, 1910)；(7) 幼虫中器官芽的发育为脑的分泌物所抑制 (Kopeč, 1924；但参照 Kopeč, 1927)。

我們可以知道，所有这些假說都与器官芽的抑制和激动有关。但是，即使如鳞翅目或膜翅目等具有惊人的变态的昆虫，其成虫体躯的許多部分并不是由器官芽所形成，而是由与构成幼虫相同的細胞所形成的。鳞翅目昆虫成虫腹部的一般体壁与毛虫非常不同，但其体壁是由同样的細胞形成的。器官芽在若干昆虫很早出现：在双翅目的某些种类，其器官芽在胚胎后期已明显 (Enzmann 和 Haskins, 1938)；蛱蝶 (*Vanessa*) 的翅芽 (wing discs) 在幼虫第一齡已存在，但附肢的器官芽直到第四齡末才出现 (Bodenstein, 1935)。但在所有昆虫，假若能充分追溯其发育，就可发现器官芽是合并 in 幼虫或胚胎的一般真皮中的。因此，即使是在鳞翅目或双翅目昆虫，也一定有一个时期，在此时期形成可见的幼虫构造的細胞中同时具有形成成虫构造的潜在能力。

我們在果蝇和負袋衣蛾的发育中的卵也已观察到与前述相同的情形。这里所以对此作詳細討論，是为了強調器官芽并不是变态所必需的特点，变态的重要問題 (成虫有机体的潜在及其后来的成为现实) 在不发生器官芽的昆虫中同样可以很好地加以研究。

长紅刺蛾的变态

异翅目长紅刺蛾 (*Rhodnius prolixus*) 之所以被选用于变态

的研究,就是由于上述的理由(图版 Ia~c)。长紅刺蝥有五个幼虫期,其表皮的构造性状以及色素斑紋在此五个幼虫期中很少变化。翅叶(wing lobes)的生长与分化是渐进的,而外生殖器的原基則在較晚的幼虫期开始分化。但是,此种变化与五齡幼虫蛻皮而变为成虫时的变态比較起来,是极为細微的。

然后,复杂的生殖附器发育起来:胸部成为复杂的形状,具有充分发达的飞翔肌;翅叶变为能飞翔的大的翅;单眼开始出现;在第一与第二脛节末端分化出复被粘毛以形成攀登或附着器官的軟趾;并且表皮的全部构造及斑紋发生变化。幼虫腹部的表皮极富伸縮性,其上表皮(epicuticle)有多数深的星状折皺,并鑲有多数平滑的圓形鬃基板(plaque);每一鬃基板各具有一条鬃。成虫腹部表皮的表面有橫行的折皺,缺乏伸縮性,沒有具鬃的鬃基板,腹部之所以能膨胀并非由于整个表皮的伸展,而是由于有一側褶(lateral pleat)沒有折叠以及有一个柔軟表皮側条(lateral strip)富于伸縮性(图2)。

本书将以上述变态例子为中心进行討論。而对其他类群昆虫研究所得的有用結果也将充分利用。但是很明显的,这个例子揭示了变态的本质問題,假使能在长紅刺蝥加以闡明,則在其他类群上也同样可以弄明白。在此,我們將不討論进化、适应及生态学的問題。我們將只闡述調整生长及形态变化的各种生理学过程。

变态的生理学研究是与成虫潜能出現的控制有关联的。我們在本章就从 Aristotle 有关变态的胚胎学观点开始进行討論。从 Swammerdam (1758)的学說开始,又将变态解释为多态现象的一例。这意味着有前定物质(predetermined substrate)的存在,而生理学的因子对此前定物质发生控制的影响。由此得出的发育的概念,既不是單純的先成說(preformationist),也不是單純的后生說(epigenesis),而是两者都有。

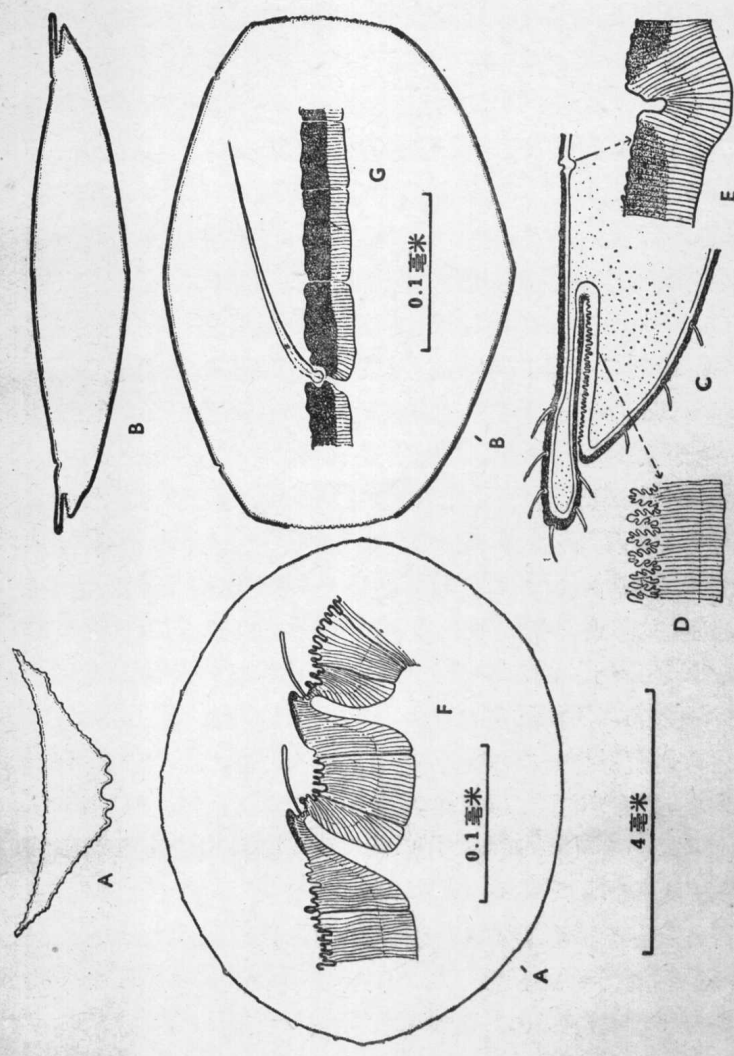


图 2 A. 长红刺蟻五齡幼虫取食前的腹部橫断面; A'. 同样, 刚取食之后; B. 成虫取食前的腹部橫断面; B'. 同样, 刚取食之后; C. 成虫取食前的腹部側褶(細部放大图); D. 此側褶下壁可伸展(細部放大图); E. 背板“接合綫”(細部放大图); F. 五齡幼虫腹部背板縱断面(參照图30A); G. 成虫腹部背板縱断面(參照图30H)(Wigglesworth, 1933)

第二章 蛻皮和變態期間 的組織學改變

在討論控制昆蟲的生長和變態的機制之前，有必要描述一下在這些過程期間所發生的可以識別的改變。

體壁的生長和蛻皮

昆蟲的表皮由一層外胚層細胞建成。真皮對決定昆蟲的體形最為重要。肌肉和運動神經的形成依賴於中樞神經系統的存在；但是軀體的外形則獨立地為真皮所控制。如果在舞蛾的毛蟲蛹化之前幾天，切除它的胸神經節，成蟲的胸肌就不能發育，但是成蟲的體形是正常的（Kopeč, 1923；參閱 Nüesch, 1952）。一種螳螂 *Sphodromantis* 也有同樣的情形，正常個體的觸角和足在切除相應的神經節後仍將再生；但是它們僅僅含有一團無定形的粒狀物質，沒有肌肉和神經（Suster, 1933）。因此，我們在对昆蟲生長的研究中，把注意力集中於真皮，是完全有理由的。

因為真皮受表皮的束縛，它只有在真皮細胞作為建造新表皮的準備而與之分離的期間內才能夠進行生長。幼蟲期的蛻皮表現在形態上的改變很少，在這期間以及在變態期間，表皮形成和蛻皮（ecdysis）的過程基本上是同一的。以下的說明主要是以對長紅刺蟥幼蟲（半翅目）（Wigglesworth, 1933, 1947）和黃粉蟲 *Tenebrio* 的蛹（鞘翅目）（Wigglesworth, 1948 b, d）所作的觀察作為根據的。資料曾經刪節，只留取其對今後的論證所需要的部分。

在靜止期間，真皮細胞可以變得非常稀薄。重新生長的第一個信號是細胞的“激動”（activation）；核內分散的染色質集中為中央一團，細胞體體積大大增加，而細胞質變得更濃厚、着色更深。於是開始有絲分裂。如果新的表皮增大很多（例如長紅刺蟥的幼蟲），或者它成為一個厚而複雜的結構（例如黃粉蟲成蟲腹部的腹面），

或者产生許多鱗片和毛(例如鱗翅目的蛹), 那么有絲分裂是旺盛的。如果大小上的改变不多(例如在飼养之前就被引起蛻皮的长紅刺蟥的幼虫), 或者新的表皮很薄而結構又简单(例如黄粉虫 *Tenebrio* 成虫腹部的背板), 那么細胞分裂就稀少。就是在各个腹节里, 有絲分裂也分配得不均匀。在长紅刺蟥, 有絲分裂从邊緣开始, 沿节間膜展开 (Wigglesworth, 1940 b)。在蛹化中的粉螟 (*Ephestia*) 幼虫, 有絲分裂首先在胸部出现, 并向后展布全体 (Kühn 和 Piepho, 1938)。

染色质分解

有絲分裂的发动常常是这样的旺盛, 以致产生的細胞大大超过建造新体壁之所需要。这些不需要的細胞破裂粉碎——所以就是在积极地分裂着的細胞中間, 也可以看到許多由多余的細胞核溶解而成的、着色很深的、孚尔根阳性反应 (Feulgen positive) 的“染色质小滴”(chromatin droplet) (图 3) (Wigglesworth, 1942, 1948 b)。在变态中, 当用以形成幼虫結構的細胞不复需要而破坏时 (Poyarkoff, 1910; Wigglesworth, 1933), 或者当某些細胞〔例如鱗翅目的鱗片形成群 (scale-forming groups) 的内部細胞核〕 (Köhler, 1932) 差不多在产生后立即衰敗时, 染色质分解 (chromatolysis) 特別明显。

有一个时期曾經有人主张 (Pérez, 1910; Poyarkoff, 1910), 这些被称为“自动弹丸” (boules automatiques) 的染色质小滴是那些与細胞的特化的、幼虫的性能有关而从細胞核里可以辨认地被排除出来的染色质成分——它們成为“去分化” (dedifferentiation) 的一种可见的表现。但是, 看来沒有理由怀疑, 它們其实常常是整个崩潰了的細胞核的产物 (Wigglesworth, 1942)。

新表皮的形成

真皮細胞中这种生长和分解的高潮迅速地过去了。染色质小滴不见了, 留存下来的細胞和細胞核承担起规定次一齡的形状所需要的有秩序的安排。在表面面积上将有巨大增长的地方, 新的上皮将或多或少地起着褶皱, 而在变态中将产生翅或其他外长物