

И. В. Кожанчиков

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ДИАПАУЗЫ ЯИЦ САРАНЧЕВЫХ НАСЕКОМЫХ

[I. V. KOZHANTSHIKOV. ON THE PECULIARITIES OF THE DIAPAUSE IN EGGS OF ACRIDIAN ORTHOPTERA]

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Циклы развития насекомых несут отчетливые черты приспособления к условиям климата. Давно уже обращалось внимание (Handlirsch, 1928; Kennedy, 1928; Кожанчиков, 1938) на связь между сложностью метаморфоза насекомых и условиями климата, в котором они живут в разных зонах Земного шара. Области сурового и сильно изменчивого по сезонам климата умеренных и крайних широт заселены преимущественно насекомыми с полным превращением. Напротив, эпиморфные насекомые в широкой мере заселяют тропики и субтропики. В умеренных широтах число видов эпиморфных насекомых, по сравнению с тем, что известно из тропиков, незначительно, причем многие (тли, саранчевые) обнаруживают здесь сильно усложненные циклы развития. В крайние широты, в арктику, а также в высокогорья, из эпиморфных насекомых проникают преимущественно группы, развивающиеся и зимующие в воде (Odonata, Ephemeroptera). Позволительно считать, что само явление метаморфоза насекомых порождено приспособлением их развития к сезонным сменам климата и связанными с ними изменениями в условиях тепла, увлажнения и питания.

Но не только метаморфоз, а и другие особенности циклов развития насекомых выражают приспособленность их к жизни в условиях изменчивой среды. Во всяком случае должны быть упомянуты сезонные миграции насекомых и явление диапаузы. Сезонные миграции известны, например, для тлей, некоторых клопов, как вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.), и для некоторых видов чешуекрылых. Иногда миграции связаны с имагинальной диапаузой, как то типично для вредной черепашки, а из чешуекрылых — для репейницы (*Pyrameis cardui* L.). У тлей сезонные миграции сменяются в цикле развития диапаузой в фазе яйца.

Явление диапаузы, или временной остановки развития той или иной фазы цикла, имеет у насекомых широчайшее распространение. Уже Эннеги (Hennegu, 1904), характеризуя впервые это явление у насекомых, указал на существование у них эмбриональной, личиночной и нимфальной диапаузы. Пospelов (1911) для чешуекрылых предложил понятие «имагинальная диапауза». Ныне несомненно, что диапауза у насекомых наблюдается в любой из фаз цикла развития и в любой момент развития каждой из них (фаз). Так, эмбриональная диапауза может быть на разных этапах эмбриогенеза, например, в середине, перед бластокинезом,

как у саранчевых насекомых, на предпоследних его этапах, как у заморозковой листовертки (*Exapate congelatella* Cl.), или в момент завершения развития зародыша, как у непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.). Вместе с тем характерно, что у каждого вида насекомого диапауза наступает в определенной фазе и даже стадии развития, как то видно из приведенных примеров.

Биологическое содержание диапаузы насекомых очень сложно и не может быть охарактеризовано в настоящем, специальном сообщении. Следует лишь подчеркнуть, что диапауза у насекомых обнаруживает сложную эволюцию. В пределах систематически близких видов, например у представителей одного семейства, можно проследить, как диапауза, эволюционируя, становится более сложной и смещается с личиночной фазы на фазу яйца или куколки. Иллюстрацией этого явления могут служить бабочки волнянки сем. *Orgyidae* (Кожанчиков, 1948). И у саранчевых насекомых, использованных для настоящего исследования, диапауза не представляет однообразного явления, но специфична у разных видов и обнаруживает сложную эволюцию.

ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ И ДИАПАУЗА У САРАНЧЕВЫХ НАСЕКОМЫХ

Для саранчевых насекомых известно несколько типов цикла развития. Исходным типом является поливольтинизм. Он наблюдается лишь у немногих тропических видов саранчевых и, повидимому, большей частью осложнен задержкой созревания половых продуктов в фазе имаго в связи с влиянием неблагоприятных условий. Так, у пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* Forsk.) при благоприятных условиях питания и температуры, а также при оптимуме влажности, развитие поколений идет беспрерывно. В опыте при средней температуре 40° и прочих благоприятных условиях пустынная саранча дает 8 поколений в год, при 36° — 7 поколений и при 30° — 5 поколений (Hussain a. Ahmad, 1936). Тем не менее в природе даже в условиях тропиков развитие пустынной саранчи задерживается или даже останавливается под влиянием сухости и поисками (миграцией) необходимых условий для размножения (Ramachandra, 1942; Щербиновский, 1952). Это ведет к тому, что, например, в Индии пустынная саранча дает лишь три-четыре поколения в год (Ramachandra, 1942). Наличие имагинальной диапаузы для пустынной саранчи не установлено (Hussain and Ahmad, 1936), хотя высказано мнение (Roubaud, 1933, 1934) о необходимости для нормального размножения этого вида остановки развития половых продуктов под воздействием сухости. В природе, в северных областях ареала пустынной саранчи, например, в Иране и в северной Африке (Триполитания), где проходит в год только одно поколение пустынной саранчи, ежегодно наблюдается задержка созревания половых продуктов (желтая саранча) под действием засухи и зимы на 3—4 месяца (Предтеченский, 1935; Щербиновский, 1952). Таким образом, пустынная саранча во всяком случае обнаруживает хорошую приспособленность к задержке развития половых органов в фазе имаго, если такая задержка физиологически для нее и не необходима. Сходны, повидимому, циклы развития и других видов рода *Schistocerca* (Duck, 1944), причем для неотропической *Schistocerca flavifasciata* D. G. вероятен и в природе типичный поливольтинизм (Kevan, 1943). Напротив, у индийской *Patanga succincta* L. наблюдается ежегодная задержка созревания половых продуктов у имаго под влиянием условий среды на 9—10 месяцев (Уваров, 1927). Не исключено, что у этого вида возникла циклическая остановка развития в каждом поколении, подобная имагинальной диапаузе северных видов, что, однако, требует еще экспериментальной проверки.

Сходные циклы развития, но осложненные обязательной диапаузой в фазе имаго, обнаруживают некоторые виды саранчевых умеренных широт. Таковы, например, египетская саранча (*Anacridium aegyptium* L.), изученная Грассе (Grassé, 1922), туркестанская зимняя кобылка (*Acrotylus insubricus* Scop.), изученная Никольским (1925), виды *Chortophaga* (*C. australior*, *C. viridifasciata* D. G.) неарктической фауны (Carothers, 1923) и некоторые наши прыгунчики, как *Acrydium scabulatum* L. (Zacher, 1917; Grassé, 1924; Уваров, 1927; Beier, 1933—1934). Все эти виды зимуют в фазе имаго, но впадают в диапаузу еще задолго до наступления зимних холодов. Имагинальная диапауза их, видимо, изживается действием пониженной температуры, хотя какие-либо экспериментальные данные в этом направлении отсутствуют. Вместе с тем бесспорно, что созревание половых продуктов указанных видов наступает лишь после зимовки, т. е. после воздействия пониженной температуры.

Циклы развития тропических видов саранчевых насекомых, способных переживать неблагоприятные воздействия в фазе имаго, и циклы развития саранчевых с имагинальной диапаузой хотя внешне и сходны (Уваров, 1927), но, может быть, не так родственны, как кажется на первый взгляд. В европейской фауне есть виды саранчевых, зимующие в фазе личинки, близко родственные видам с имагинальной диапаузой. Это известно, например, для *Acrydium bipunctatum* L. Не исключено, что зимовка саранчевых насекомых умеренных широт, в частности видов рода *Acrydium*, которую они проводят в состоянии имагинальной диапаузы, возникла на основе зимовки в личиночной фазе. В таком случае вероятно, что имагинальная диапауза, например, египетской саранчи, прыгунчиков (*Acrydium*) и тропических саранчевых представляет несколько различное явление и возникла разными путями. Полная неизученность имагинальной диапаузы у саранчевых позволяет пока только обратить внимание на этот факт, но лишает возможности вынести по нему какое-либо суждение.

Распространение в умеренных широтах саранчевых насекомых, зимующих в фазе имаго и в личиночной, ничтожно по сравнению с видами, зимующими в фазе яйца. Интересно, что и в тропической зоне виды саранчевых, способные переживать неблагоприятные влияния в фазе яйца, также преобладают (Уваров, 1927). Последнее, вероятно, связано с распространением саранчевых в засушливых тропиках. Для южноафриканской *Locustana pardalina* Wlk. указывается, например, возможность переживания засухи в фазе яйца в течение 3½ лет (Lounsbury, 1915). Не ясно, связано ли это с диапаузой яиц или представляет особое явление, сходное, например, с явлением эстивации. Последнее, т. е. спячка под воздействием засухи и жары, известна не только для насекомых (Кожанчиков, 1939), но также для тихоходок (Rahm, 1926), некоторых клещей и даже позвоночных. Особенности диапаузы яиц саранчевых, распространенных в умеренных широтах, говорят скорее за различную природу зимовки северных видов в состоянии диапаузы и за переживание засухи в фазе яйца тропическими видами саранчевых.

Среди саранчевых, распространенных в умеренных широтах и зимующих в фазе яйца, есть виды, у которых диапауза развита не вполне типично. Так, по Каротерс (Carothers, 1923), яйца североамериканского *Eucrotophophus sordidus* Burm., отложенные в конце лета и осенью и в природе нормально уходящие в зимовку и перезимовывающие, в лаборатории при температуре 22—25° и при достаточном увлажнении дают личинок уже через 6 недель. Это не значит, что у этого вида совсем нет диапаузы в фазе яйца, иначе яйца развивались бы в тепле в более короткий срок. Но диапауза этого вида саранчового, видимо, быстро изживается при положительной температуре. Насколько сложно реагируют саранче-

вые, зимующие в фазе яйца, на влияние температуры в период эмбриогенеза, видно из данных Паркера (Parker, 1929) и Андреварты (Andrevartha, 1943, 1944). Даже незначительные температурные смены в определенный момент эмбриогенеза могут способствовать быстрому изживанию диапаузы. Таким образом несомненно, что для нормального развития диапаузирующих яиц не только саранчевых умеренных широт, но и видов, распространенных в субтропиках, в частности в субтропиках южного полушария, как то показано для *Austroicetes cruciata* Sauss., благоприятно влияние пониженной температуры.

Развитие яиц в тот же год, спустя незначительный период времени после откладки, наблюдается и у палеарктической сибирской кобылки (*Aeropus sibiricus* Pall.), как то было показано Ильенко (1930). Это позволило сделать Ильенко (1930), а за ней Рубцову (1935) вывод, что у сибирской кобылки нет диапаузы в фазе яйца. Такое мнение противоположно точке зрения других авторов (Бей-Биенко, 1928; Винокуров, 1949), которые принимают диапаузу в фазе яйца у сибирской кобылки.

Отрицание диапаузы в фазе яйца у саранчевых умеренных широт на основании факта отрождения личинок осенью, как то высказано Плотниковым (1912) для марокканской кобылки и Ильенко (1930) для сибирской кобылки, является поспешным решением. Для азиатской саранчи также известны случаи отрождения личинок без зимовки, осенью, как в лаборатории, так и в природе, в разных частях ареала распространения (Франци и Дюков, 1930; Roerich, 1948), но вместе с тем для этого вида доказано наличие диапаузы. Осеннее отрождение личинок азиатской саранчи обязано специфике диапаузы этого вида. Подобная же неустойчивость диапаузы и неоднородность ее у разных особей известны и для неарктического *Melanoplus differentialis* Thoms. (Bodine, 1925; Slifer, 1931, 1932a, 1932b, 1946). Тем не менее давно уже показано (Кеппен, 1870, 1882; Hennegu, 1904; Parker, 1929, 1930; Bodine, 1932a, 1932b), что действие холода во время диапаузы благоприятно и является тем естественным путем, которым изживается в природе диапауза саранчевых. Недавно такое влияние холода было показано в отношении диапаузы яиц азиатской саранчи Яхимович (1950).

Для видов саранчевых, распространенных в умеренных широтах, в противоположность приведенным выше данным, известны и другие. Показано, что есть виды, у которых диапауза яиц является обязательной и не изживается без действия пониженной температуры. Таковы, например, из неарктических видов *Chloeaaltis conspersa* Harr., *Circotettix verruculatus* Kirby, *Hesperotettix viridis* Thoms. и *H. pratensis* Scudd., яйца которых, по Каротерс (Carothers, 1923), при всех благоприятных для развития условиях, в тепле, остаются, не развиваясь, в диапаузе в течение примерно полутора лет (до 17 месяцев).

Изученность диапаузы яиц саранчевых еще так незначительна, что привести подобные примеры для видов нашей фауны пока нельзя, хотя нет сомнения, что они имеются и у нас. Вместе с тем несомненно, что и у упомянутых видов подобная вышеуказанной длительность диапаузы возможна лишь при определенных условиях развития и существования яиц после откладки и во время диапаузы.

Несмотря на различную реакцию яиц саранчевых в состоянии диапаузы на охлаждение, в природе, в умеренных широтах, все эти виды завершают эмбриогенез лишь после зимовки. Замечательным фактом, общим для всех изученных видов саранчевых, является то, что они впадают в диапаузу и проходят зимовку в определенной стадии эмбриогенеза; это происходит в стадии зародышевой полосы перед бластокинезом. В большинстве случаев наблюдаются уже хорошо развитые конечности и заметно пигментированные глаза. В этой стадии зародыш лежит головой вниз и лишь

после зимовки, когда проходит диапауза, он поворачивается в яйце головой вверх, после завершения бластокинеза.¹ Такое положение зародыша до зимовки установлено у мароккской кобылки Плотниковым (1912), у видов *Circotettix*, *Hesperotettix*, *Chloealtis* и *Eucptolophus* неарктической фауны Каротерс (Carothers, 1923), у сибирской кобылки Ильенко (1930) и Винокуровым (1949), у неарктического *Melanoplus differentialis* Thoms. Слайфер (Slifer, 1932a, 1932b), у азиатской саранчи Ивановым (1937) и у австралийской *Austroicetes cruciata* Sauss. Андревартой (Andrewartha, 1944). Этот факт говорит за высокую степень общности явления диапаузы в фазе яйца в пределах всего подотряда саранчевых насекомых, включая и виды субтропиков. Для ближе изученной австралийской *Austroicetes cruciata* Sauss. показано положительное влияние охлаждения для изживания диапаузы, которая наиболее быстро проходит при температуре 6—13°. В природе яйца этого вида в течение зимовки подвергаются ежегодно умеренному охлаждению.

Приведенных фактов достаточно, чтобы видеть, что циклы развития саранчевых насекомых в высокой мере специфичны, причем специфика их в особенности выражена в явлении диапаузы, как в фазе имаго, так и в фазе яйца. Бесспорным выводом из известных данных является указание на необходимость систематического изучения диапаузы у разных видов и прежде всего у вредных саранчевых, чтобы избавиться от необходимости пользоваться косвенными данными. Требуется подчеркнуть, что перенесение данных по диапаузе, полученных для одного вида, на другие виды саранчевых невозможно и в научном отношении бесплодно.

ОСОБЕННОСТИ ДИАПАУЗЫ ЯИЦ АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ

В большей части своего ареала азиатская саранча дает одно поколение в год. Это известно для всего европейского и азиатского ареалов, для северной Африки и даже для некоторых африканских тропиков (северная Родезия). Однако в большей части тропической Африки у азиатской саранчи наблюдаются два поколения в год (Lean, 1931). Для всей области распространения типичного подвида азиатской саранчи (*Locusta migratoria migratoria* L.) установлены диапаузы яиц и зимовка в фазе яйца. Для тропических подвигов азиатской саранчи диапауза яиц не изучена, а для особей из северной Родезии даже отмечена имагинальная диапауза, длящаяся до 11 месяцев (Hamilton, 1936). Указание на имагинальную диапаузу у типичной формы азиатской саранчи кажется сомнительным, и факт этот требует проверки и изучения.²

Диапаузе яиц азиатской саранчи еще не посвящено ни одного специального исследования. Несколькими авторами подробно изучено эмбриональное развитие (Иванов, 1937; Roonwal, 1936; Замбин, 1939; Шумаков и Яхимович, 1950) и установлено, что диапауза эмбрионов всегда наблюдается до бластокинеза. Вместе с тем показано (Замбин, 1939), что степень развития эмбрионов, когда они уходят в зимовку, бывает различной, причем не только в разных кубышках, но и в одной и той же

¹ Шумаков и Яхимович (1950) полагают важным положение зародыша вверх головой для выхода саранчуков из яиц. Наблюдения показывают, что из влажного песка, из-под слоя в 2—3 см, саранчуки выходят одинаково легко, в каком бы положении ни находились яйца в песке.

² Олсуфьев (1930) пишет об имагинальной диапаузе у стадной формы азиатской саранчи умеренных широт, будто бы изживаемой в период миграций. Экспериментальная проверка не подтверждает этих соображений. Стадная форма типичной азиатской саранчи при благоприятных условиях приступает к яйцекладке уже через 10—15 дней после окрыления. Неблагоприятные условия могут задерживать созревание половых продуктов, но эта задержка не является имагинальной диапаузой.

кубышке. Сильно разнятся величина эмбрионов и степень развития их конечностей. Может быть с этим и связаны разное воздействие охлаждения на диапаузирующие яйца азиатской саранчи и пестрый процент выхода особей из яиц после двух первых месяцев зимовки (табл. 1, рисунок). Как бы то ни было, но причина ухода в зимовку эмбрионов разного размера пока не ясна. Не ясно также, до какой степени могут варьировать размеры эмбрионов, когда они уходят в диапаузу. Вместе с тем показано (Замбин, 1939), что яйца азиатской саранчи, взятые осенью из влажных плавней, имели мелких эмбрионов, которые находились в стадии дифференцированной зародышевой полоски. Наряду с этим в кубышках, собранных здесь же и в это же время на сухих песчаных барханах, эмбрионы азиатской саранчи были в стадии, непосредственно предшествующей бластокинезу, т. е. имели уже большие конечности и пигментированные глаза.

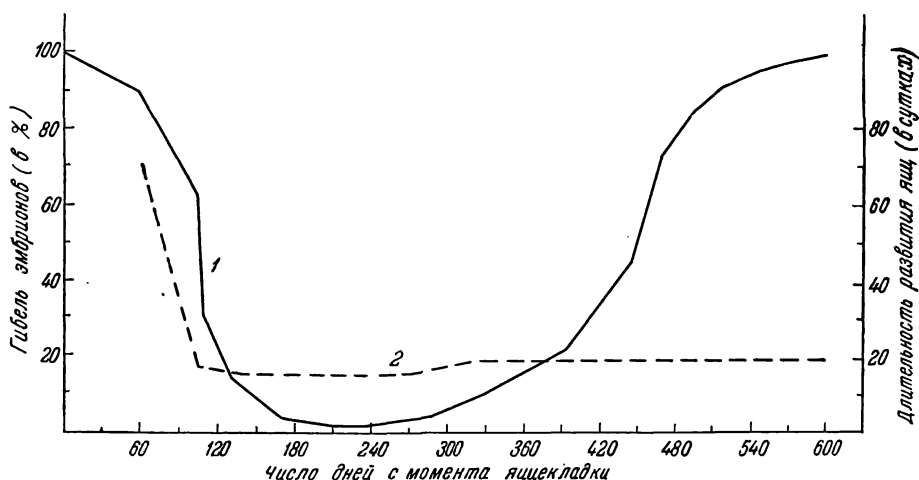
Разное развитие яиц азиатской саранчи на барханах и в плавнях описывают также Франци и Дюков (1930), констатировавшие массовое отрождение личинок азиатской саранчи осенью 1927 г. в устьях Терека. Здесь в тот же год развились яйца азиатской саранчи, отложенные на песчаных барханах, но не в низинах. 1927 год в Дагестане был исключительно теплым, в особенности теплой и влажной была осень. Также и Плотников (1927) указывает, что одиночная форма азиатской саранчи в Средней Азии заселяет барханы. Она часто дает в тот же год второе поколение, которое может вполне завершить развитие. Вместе с тем стадная форма азиатской саранчи, заселяющая в Средней Азии плавни, где хотя и влажно, но всегда более прохладно, дает только одно поколение в год. Плотников (1927) считает, что яйца стадной формы этого вида даже в условиях эксперимента, при повышенной температуре и достаточной влажности, все же не дают отрождения личинок в тот же год. Он полагает, что у этой формы диапауза яиц является более прочной, чем у одиночной формы. Эти наблюдения могли бы говорить о значении условий личиночного роста в диапаузе яиц азиатской саранчи, но влияния эти очень сложны и пока изучены совершенно недостаточно, чтобы можно было вынести какое-либо суждение.¹

В природе невозможно оценить условий, приводящих к разрешению диапаузы в тот же год или даже к развитию некоторых яиц без диапаузы. Влияния со стороны условий роста саранчи и созревания имаго смешиваются с влияниями в преддиапаузный период развития яиц. Так, в более северных районах, например в дельте Волги и в средней полосе Европейской части СССР (Предтеченский, 1928), яйца азиатской саранчи никогда не развиваются в тот же год, хотя в этих районах одиночная форма азиатской саранчи откладывает яйца по пескам или песчаным барханам.

В связи с изложенными данными интересны результаты, полученные нами в экспериментах, проводившихся на протяжении 6 лет, с 1949 по 1955 г., со стадной формой азиатской саранчи, происходившей с Ала-Куля.

¹ Плотников (1927) считает одиночную и стадную формы азиатской саранчи экологическими формами, первая из которых приурочена к более теплым, песчаным стадиям, тогда как вторая — к более холодным (плавням). Он принимает, что вместе со структурными различиями обе эти формы разнятся также диапаузой яиц, которые у одиночной формы имеют значительно менее прочную диапаузу, чем у стадной. Структурные различия этих форм, по Плотникову (1927), значительно более стабильны, чем то рисует теория фаз Уварова (1921). Плотников (1927) считает одиночную форму основной, имеющей более архаичные черты строения, а стадную — ее производной, специализированной формой. Какая-либо экспериментальная, широко поставленная проверка взглядов Уварова и Плотникова на стадную и одиночную формы азиатской саранчи отсутствует, если не считать небольшой работы Фора (Faure, 1932), не давшей отчетливых результатов. Поэтому вопрос об изменчивости азиатской саранчи ждет еще хорошо продуманной экспериментальной разработки.

Самкам азиатской саранчи, жившим при температуре 35—37° в стеклянных садках объемом около 0.5 м³ и питавшимся тростником, давалась на выбор почва разного механического состава и разной влажности. Почва помещалась в одинаковые ящики площадью около 12 дм², слоем 10—12 см. Ящики с почвой ставились бок о бок на дно садка. В одной серии экспериментов они различно увлажнялись, тогда как почва была одного и того же состава (супесь). Предлагалась на выбор почва трех разных степеней увлажнения: с содержанием 10, 14 и 18% воды по весу. В другой серии увлажнение оставалось одинаковым (приблизительно 14%), но состав почвы был различен: в одних ящиках была чистая почва, без примеси песка, в других — наполовину смешанная с песком и в третьих —



Значение длительности зимовки в жизни (1) и длительности развития (2) эмбрионов азиатской саранчи после зимовки.

чистый песок. Температура на поверхности почвы и песка была во всех случаях около 28—30°. Наблюдения над яйцекладкой велись на протяжении всей жизни самок, т. е. в течение приблизительно 2 месяцев в каждой серии экспериментов. Таким образом, число наблюдений измерялось несколькими десятками, так как учет отложенных кубышек проводился раз в 5—7 дней. В каждом садке жило от 120 до 450 особей саранчи и от 60 до 250 самок соответственно. Было проведено несколько повторных экспериментальных серий.

В табл. 1 и 2 приведены суммарные данные наших наблюдений. Они говорят о бесспорном предпочтении самками азиатской саранчи для яйцекладки песка (табл. 1).

Здесь приведены лишь суммарные данные (табл. 1). В каждом учете супесчаная рыхлость почвы и чистый песок неизменно содержали большее число кубышек, чем чистая почва. Интересно, что и инкубация яиц азиатской саранчи в песке проходит значительно лучше, так как из кубышек, отложенных в песок или в супесь, выход личинок всегда выше, чем из кубышек, отложенных в почву без примеси песка.

Значение степени увлажнения почвы в выборе ее для яйцекладки самками азиатской саранчи также значительно (табл. 2). Сухая почва большей частью отвергается ими. Неблагоприятна также и слишком влажная почва (увлажненная на 18%). В наших трех вариантах явно предпочиталась почва, содержащая 14% воды по весу.

Таблица 1

Выбор почвы разного механического состава самками азиатской саранчи для яйцекладки

Число кубышек, отложенных саранчей	Характер почвы		
	без песка	наполненную с песком	чистый песок
	142	241	376

Таблица 2

Выбор почвы разной влажности самками азиатской саранчи для яйцекладки

Число отложенных кубышек	Содержание воды в почве (в %)		
	10	14	18
	17	65	33

Экспериментальное изучение диапаузы яиц азиатской саранчи проводилось также на стадной ее форме, происходившей с Ала-Куля. Оно показало неоднородность диапаузы у разных особей и приспособленность их к шести-семимесячной задержке развития яиц в зимовочных условиях (табл. 3, рисунок). Довольно полный выход личинок этого вида на-

Таблица 3

Развитие яиц азиатской саранчи при разной длительности зимовки и диапаузы

Дата начала развития яиц при 25—26°	Время с момента откладки яиц (в сутках)	Длительность зимовки (в сутках)	Длительность развития яиц при 25—26°	% гибели яиц при развитии
10 IX 1950	60	0	71.5 (43—93)	90.5
24 X 1950	104	20	17.8 (16—25)	63.5
27 X 1950	107	23	17.2 (13—25)	30.7
16 XI 1950	127	43	15.5 (14—28)	14.7
30 XI 1950	141	57	19.0 (18—21)	22.0
18 XII 1950	159	75	15.1 (13—25)	—
30 XII 1950	171	87	15.8 (14—26)	4.0
18 I 1951	190	106	16.5 (14—26)	30.6
31 I 1951	203	119	15.0 (14—18)	2.8
17 II 1951	220	136	15.0 (13—20)	10.2
16 III 1951	247	163	16.1 (14—26)	6.0
16 IV 1951	278	194	17.5 (14—23)	12.3
5 V 1951	297	213	20.7 (17—33)	17.0
17 V 1951	309	225	15.0 (14—23)	—
10 VI 1951	333	249	16.9 (13—37)	10.5
10 VII 1951	394	310	20.8 (18—27)	21.2
30 IX 1951	445	361	18.1 (18—20)	45.2
27 X 1951	472	388	19.6 (17—28)	89.5
16 XI 1951	492	408	19.8 (18—24)	98.4
18 XII 1951	524	440	—	100.0
18 II 1952	586	502	—	100.0
19 IV 1952	646	562	—	100.0

блюдается еще после 8 месяцев зимовки и спустя 10 месяцев после откладки яиц, т. е. после сильно задержанного развития. В этом случае время отрождения из яиц совпадает с серединой июня, что бывает иногда и в природе. Тем не менее через год задержки развития яиц наблюдается уже резко повышенная смертность эмбрионов, а через 12—13 месяцев зимовки и спустя 14—15 месяцев после откладки яиц эмбрионы азиатской саранчи надело вымирают. Лишь в одной экспериментальной серии на-

блюдалась задержка развития эмбрионов в зимовочных условиях до 15 месяцев, т. е. выход происходил еще спустя 17 месяцев после откладки яиц, но здесь также отрождались лишь единичные особи. Таким образом, яйца азиатской саранчи не могут переносить двух зимовок даже при условии температуры, все время благоприятствующей зимовке и лежащей значительно ниже термического порога развития эмбрионов (16.7°), который был определен нами (Кожанчиков, 1949).

Приведенные данные обоснованы наблюдениями на материале, полученном из природы, а также и воспитанном в лаборатории. Общее количество участвовавших в опытах яиц было 22 911, не считая многих доподлинных экспериментов проверочного характера. При использовании лабораторного материала брались кубышки, отложенные на протяжении 2—3 недель или более короткого срока. Яйца проходили преддиапаузный период развития во влажной почве, при температуре $20-25^{\circ}$. Спустя месяц кубышки переносились в сухой, прокаленный песок, в стеклянные сосуды, где они оставались при температуре 20° еще в течение 2 месяцев. Через 3 месяца после откладки яиц сосуды с кубышками в сухом песке переносились в зимовочные условия, в холодильник, в температуру $4-0^{\circ}$. Здесь яйца, также в сухом песке, оставались в течение всего эксперимента. Начиная с 60-го дня после откладки, 2 раза в месяц, из экспериментальной серии бралось по 200—300 яиц для выплода личинок в условиях оптимума. Для этого яйца помещались в чистый влажный песок на глубину 2—3 см, в температуру $25-26^{\circ}$. Здесь ежедневно учитывался выход личинок, а после окончания эксперимента проводился учет погибших эмбрионов и определялся процент их гибели. Каждая серия заканчивалась через 2 года.

В отношении приведенных в табл. 3 данных требуется отметить еще следующие детали. Из таблицы видно, что уже через 2 месяца после откладки яиц и лишь через месяц воздействия сухости, но все время при температуре $20-22^{\circ}$, при увлажнении среды и повышении температуры до $25-26^{\circ}$ яйца азиатской саранчи могут дать выход саранчуков. Их выходит в таких условиях до 10%, при длительности развития в среднем более 2 месяцев, а как максимум — 3 месяца. Но уже после 20 дней воздействия температуры $10-12^{\circ}$ длительность развития яиц после диапаузы, при переносе их в условия оптимума, сокращается почти до нормы (см. эксперимент от 24 X 1950), а процент выхода саранчуков повышается до 36.5. Замечательно далее, что достаточно после этого лишь трехдневного воздействия температуры $4-0^{\circ}$, чтобы выход личинок из яиц после диапаузы был почти полным во вполне нормальные сроки. Эти факты показывают, что диапауза яиц азиатской саранчи может изживаться при температуре, пригодной для развития яиц ($20-22^{\circ}$), но в сухости (в сухом песке), и что воздействие, даже кратковременное и также в условиях сухости, пониженной положительной температуры (около 10°), сказывается благоприятно на изжитии диапаузы. Действие температуры, близкой к нулю, в условиях сухости, устраняет диапаузу в очень короткие сроки, измеряемые, в условиях постановки эксперимента, несколькими сутками. Эти данные могут облегчить понимание упомянутых выше случаев осеннего отрождения азиатской саранчи, а также приближают к пониманию случаев появления ее второго поколения в умеренных широтах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение диапаузы яиц саранчевых насекомых затрагивает ряд существенных практических и теоретических вопросов. Из практических вопросов с явлением диапаузы связаны понимание условий накопления зимующего запаса кубышек, гибель яиц за время зимовки и сроки от-

рождения саранчи весной; последние имеют важное значение для практики проведения истребительных работ. Но решение этих вопросов для большей части вредных саранчевых ждет еще специальных исследований. Факты и соображения могут быть приведены лишь для объекта исследования — азиатской саранчи.

Из приведенного выше видно, что яйца азиатской саранчи не могут переживать двух зим. Задержку развития на полтора года переносят лишь немногие эмбрионы, а при задержке свыше этого срока вымирают все особи. Совершенно сходные в принципе результаты были получены в наших экспериментах с яйцами пруса (*Calliptamus italicus* L.), белополосой кобылки (*Chorthippus albomarginatus* Deg.), полосатой кобылки (*Oedaleus decorus* Germ.) и *Omocestus viridulus* L. Яйца этих видов саранчевых не перележивают 2 лет в зимовочных условиях. Может возникнуть вопрос о возможности перележивания яйцами этих видов саранчевых больших сроков в естественных условиях, где при низкой температуре они сохраняются лишь зимой, а весной и летом находятся при повышенной температуре. Для азиатской саранчи, на основании приведенных данных, можно с уверенностью сказать, что это не удлинит, а лишь сократит срокиживания яиц, так как за зиму диапауза яиц азиатской саранчи проходит полностью и весной, с наступлением тепла и с увлажнением почвы дождями, все здоровые яйца дадут отрождение саранчуков. Можно было бы предполагать, что сухость после зимовки весной и летом может повысить сроки жизни яиц и привести их к вторичной зимовке. В этом отношении интересны наблюдения Плотникова (1917), который указывает, что весной 1917 г. в Средней Азии, в связи с засухой, в массе погибли яйца мароккской кобылки и азиатской саранчи. Вопрос о действии сухости на жизнь эмбрионов саранчевых требует подробного изучения и интересен (Andrewartha, 1943; Birch a. Andrewartha, 1944), но бесспорно, что после зимовки влияние сухости неблагоприятно или даже губительно для саранчевых умеренных широт. То, что у изученных нами видов саранчевых вторая зимовка яиц отсутствует, не исключает возможности таковой у каких-либо других видов.

Весенние сроки отрождения азиатской саранчи не зависят от диапаузы, так как за зиму диапауза яиц полностью проходит. После завершения диапаузы изменчивость сроков отрождения саранчуков весной укладывается в экспериментальных условиях в 7—10 дней. В природе изменчивость этих сроков у азиатской саранчи значительно больше, но это объяснено местным условиям развития яиц, прежде всего характеру почв, в особенности их теплоемкости и увлажнению, затем затоплению залежей кубышек, а на возвышенных местах экспозиции склонов. При всем этом, без сомнения, погодный режим весны играет выдающуюся роль. Определение сроков отрождения азиатской саранчи в природе должно прежде всего базироваться на термическом режиме в конкретных условиях залегания кубышек (Глушенков и Лимоенков, 1935). На это уже обращал внимание Винокуров (1949) для сибирских саранчевых.

Очень сложен вопрос об устойчивости яиц саранчевых к холодам в течение зимовки. Еще Кешпен (1870, 1882) отмечал, что яйца азиатской саранчи способны переносить в естественных условиях температуру до -26° . Холодостойкость яиц сибирских саранчевых, вероятно, еще значительнее, но данных для этих видов нет. Есть лишь указания (Антонов, 1922; Рубцов, 1935) о весьма высокой выносливости личинок некоторых сибирских саранчевых к холоду. Для личинок сибирской кобылки температура -10° еще не является летальной.

Литературные данные по холодостойкости яиц азиатской саранчи недостаточны. Сахаров (1928), а за ним Лозина-Лозинский и Соколов (1938) отмечают очень слабую холодостойкость яиц. Гибельной для яиц

является, по этим авторам, температура -11° . Исследование Замбина (1939) показало, что такая незначительная холодостойкость яиц наблюдается лишь после окончания их диапаузы, в завершающих стадиях развития. Напротив, эмбрионы в состоянии диапаузы даже во влажной среде не погибают при охлаждении до -21° . В этих условиях гибнут лишь некоторые, вероятно ослабленные или двинувшиеся в развитии, особи. В сухой почве, в зимовочном состоянии, яйца азиатской саранчи в состоянии диапаузы, разумеется, более холодостойки, но холодостойкость их в связи с диапаузой еще никем не изучена.

Исследования диапаузы саранчевых насекомых имеют значение для разработки вопросов физиологического анализа приспособления насекомых к переживанию неблагоприятных условий. Физиологический анализ явления диапаузы у насекомых очень сложен и едва лишь начат исследованием, но именно для саранчевых насекомых получено наибольшее количество данных. Работами Бодина (Bodine, 1925, 1932a, 1932b, 1933, 1934) и его сотрудников (Bodine a. Boell, 1936; Thomson a. Bodine, 1936) показаны очень большие различия в характере газообмена и в активности дыхательных ферментов эмбрионов *Melanoplus differentialis* Thoms. при развитии и в состоянии диапаузы. Диапауза их характеризуется выпадением активности железосодержащих оксидаз и активностью почти только дегидрирующих ферментов, в связи с чем обмен в состоянии диапаузы приобретает анаэробный характер. Бодин (Bodine, 1932) считает, что диапауза яиц саранчевых обязана блокированию работы железосодержащих оксидаз, но какова природа выпадения этих ферментов остается неясным. Несомненно лишь, что не внешние агенты вроде, например, сухости (Birch a. Andrewartha, 1944) или понижения температуры ответственны за эти глубокие изменения обмена эмбрионов, наступающие в каждом поколении обязательно в стадии развития, предшествующей бластокинезу, когда наступает диапауза.

В работах недавнего времени Слайфер (Slifer, 1938, 1945, 1946) пытаются показать, что диапауза яиц саранчевых обязана покрытию их хориона, в особенности в области, легко проницаемой для воды, которую она называет «гидропиле», слоем липоидов, препятствующих прониканию воды. Следовательно, по Слайфер, диапауза яиц саранчевых возникает в связи с физиологическим иссушением протоплазм. Она проходит после того, когда за зиму слой липоидов на поверхности хориона разрушится и вода может проникнуть в полость яйца. Эти взгляды Слайфер возникли в связи с тем, что диапауза яиц *Melanoplus differentialis* Thoms. легко устраняется обработкой их ксилолом и другими растворителями жиров. Взгляды Слайфер на диапаузу яиц *Melanoplus differentialis* Thoms. восприняли Шумаков и Яхимович (1950), которые пытаются также трактовать и диапаузу яиц азиатской саранчи. Они дополняют взгляды Слайфер (Slifer, 1946) представлением, что у азиатской саранчи диапауза вызывается отделением амниона с зародышем от серозной оболочки, что будто бы и изолирует зародыш от гидропиле яйца. Но механическая изоляция зародыша от серозной оболочки и гидропиле совсем не предполагает его физиологической изоляции, так как циркуляция воды в организме легко осуществляется через плазму и оболочки клеток.

Факты глубокого различия в обмене веществ при развитии и в состоянии диапаузы вполне подтверждены и для азиатской саранчи. Установлены не только различия в холодостойкости эмбрионов в состоянии диапаузы и при развитии (Замбин, 1939), но показана также разная устойчивость их к действию повреждающих агентов (Кожанчиков, 1947, 1953). Так, в состоянии диапаузы эмбрионы азиатской саранчи вполне устойчивы к действию ДДТ, тогда как после диапаузы обмен веществ их подавляется

этим препаратом. Вместе с тем установлено, что не водный режим яйца, как предполагают Слайфер (Slifer, 1946) и Шумаков и Яхимович (1950), является причиной возникновения диапаузы. Специальными экспериментами показано, что и в состоянии диапаузы яйца, помещенные во влажную среду и в высокую температуру, могут поглощать воду. Это, однако, не ведет к прекращению диапаузы и не восстанавливает развития зародыша. Так, в сухом песке яйца азиатской саранчи, вскоре после наступления диапаузы, весят 5.8—6.8 мг. Помещенные вслед за взвешиванием во влажный песок, в температуру 25—26°, они через несколько недель набухают и могут достигнуть веса 16.3—23.0 мг, т. е. каждое яйцо может поглотить от 10 до 17 мг воды. Диапауза при этом продолжается. Следовательно, не в поглощении воды яйцами азиатской саранчи лежит причина диапаузы, как на то давно уже обращал внимание Плотников (1927).

Опыты Слайфер (Slifer, 1946) с действием ксилола, хлороформа, бензина и других растворителей жиров, которые навели ее на мысль, что в проницаемости хориона яиц для воды лежит причина диапаузы саранчевых, могут быть поняты и иначе. Некоторые из использованных этим автором веществ, будучи наркотиками, являются агентами, сильно действующими на клеточные поверхности. Между тем именно в изменении физико-химического состояния периферии клеток и лежит причина выпадения структурного катализа из клеточного метаболизма и прекращения активности железосодержащих оксидаз. Давно уже установлено, что нарушение физико-химического состояния клеток эмбрионов тутового шелкопряда в состоянии диапаузы воздействием физических (электричество, высокая и низкая температура) и химических (кислоты) агентов ведет к прекращению диапаузы (Duclaux, 1876; Henneguy, 1904). Было показано (Ререр, 1937), что диапауза пронимфы лугового мотылька прекращается под воздействием небольших доз ксилола, бензина и других препаратов. Яйца тутового шелкопряда совершенно не нуждаются в поглощении воды извне для возобновления развития после диапаузы, но реагируют на нарушение физико-химического состояния клеток в состоянии диапаузы так же, как и яйца саранчевых насекомых.

Из приведенных фактов видно, что явления диапаузы затрагивают значительно более глубокие стороны обмена веществ, чем только водный обмен. Изменения последнего, как и изменения температуры, могут лишь способствовать или задерживать развитие диапаузы, но не обуславливают ее. Все это показывает, что до сих пор нет еще действительного понимания феномена диапаузы у саранчевых насекомых, как и у насекомых в целом. Область эта ждет еще хорошо продуманных и обширных экспериментальных исследований.

ВЫВОДЫ

1. Саранчевые насекомые могут переживать неблагоприятные условия климата (зиму и засуху) как в фазе имаго, так на фазе личинки и яйца. В умеренных широтах наибольшее распространение обнаруживают виды, зимующие в фазе яйца в состоянии диапаузы.

2. Характер диапаузы эмбрионов у разных видов саранчевых различен. Установлены уже два, может быть крайних, типа диапаузы. У одних видов, таких, как азиатская саранча или неарктический *Melanoplus differentialis* Thoms., диапауза не однотипна у разных особей. В одной и той же кубышке могут встретиться яйца, диапауза которых короткая, и другие, диапауза которых очень длительна и будет изживаться в норме лишь под воздействием пониженной температуры. Другие виды саранчевых, как, например, неарктическая *Circotettix verruculatus* Kirby, имеют прочную и однородную у разных особей диапаузу. У этих видов изжитие диапаузы всегда требует воздействия пониженной температуры.

3. Диапауза эмбрионов азиатской саранчи может изживаться при температуре порядка 20—22°, но наиболее благоприятными условиями для ее устранения являются 4—0°. Воздействие такой температуры на диапаузирующие яйца азиатской саранчи даже в течение нескольких дней может полностью устранять диапаузу у большей части эмбрионов, а воздействие в течение 2 месяцев устраняет диапаузу у всех особей.

4. Диапауза эмбрионов азиатской саранчи не обеспечивает двух зимовок, но приспособлена к переживанию лишь одной зимы. Наилучший выход саранчуков наблюдается после перележивания зимовочных условий в течение 3—4 месяцев и спустя 5—6 месяцев после откладки яиц. Почти такой же полный выход саранчуков из яиц может наблюдаться спустя еще 8 месяцев зимовки и через 10 месяцев после откладки яиц, но спустя эти сроки нередко наблюдается повышенная смертность эмбрионов в некоторых кубышках. При больших сроках зимовки наблюдаются возрастание смертности эмбрионов и, наконец, их полное вымирание.

5. Яйца азиатской саранчи в зимовочных условиях могут переживать не более 15 месяцев. Чаще полная гибель наблюдается уже спустя 12—13 месяцев зимовки. Таким образом, предельные сроки задержки развития после откладки яиц — 15—17 месяцев. Последние месяцы остаются живыми единичные особи.

6. В умеренных широтах, в природе, яйца азиатской саранчи после зимовки полностью изживают диапаузу и весной либо должны дать личинок, либо погибнуть, если они чем-либо повреждены или не имеют условий для развития. Отсутствие условий для двукратной зимовки установлено при исследовании диапаузы яиц пруса (*Calliptamus italicus* L.), полосатой кобылки (*Oedaleus decorus* Germ.), белополосой кобылки (*Chorthippus albomarginatus* Deg.) и травянки (*Omocestus viridulus* L.).

ЛИТЕРАТУРА

- Антонов Н. 1922. Влияние некоторых метеорологических факторов на жизнь саранчевых. Изв. Сибирск. энтомол. бюро, 1 : 22—26.
- Бей-Биенко Г. 1928. Определитель личинок главных западно-сибирских саранчевых. Тр. Сибирск. инст. сельск. хоз. и лесоводства, 9 : 153—198.
- Винокуров Г. 1949. Метод прогноза начала отрождения вредных саранчевых Сибири. Тр. Алтайск. кр. ст. заш. раст., 1 : 5—34.
- Воронцовский П. 1924. К биологии саранчевых (Acridiidae). Изв. Сибирск. ст. заш. раст., 1, 4 : 36—40.
- Глушеников Н. и Л. Лимоенков. 1935. Срок отрождения некоторых саранчевых в Узбекистане в связи с условиями весны. Заш. раст., 2 : 121—124.
- Замбин И. 1939. Холодостойкость яиц азиатской саранчи. Заш. раст., 19 : 48—56.
- Иванов П. 1937. Общая и сравнительная эмбриология. Биомедгиз, М.—Л., 1—809.
- Ильенко М. 1930. О развитии и превращениях сибирской кобылки. Изв. Иркутск. ст. заш. раст., 2 : 85—103.
- Кеппен Ф. 1870. О саранче и других вредных прямокрылых из семейства Acridodea. СПб. : 1—352.
- Кеппен Ф. 1882. Вредные насекомые. Саранчевые, 2. СПб. : 19—118.
- Кожанчиков И. 1938. О роли метаморфоза в зональном распределении насекомых. Докл. Акад. Наук СССР, XX, 2—3 : 199—201.
- Кожанчиков И. 1939. Особенности развития куколок капустной мухи (*Hylemyia brassicae* Vchê.) в разных условиях среды. Изв. Вышш. курс. прикл. зоол. и фитопатол., 7 : 5—14.
- Кожанчиков И. 1947. О специфичной устойчивости обмена насекомых к дихлордифенилтрихлорметилметану. Докл. Акад. Наук СССР, LVIII, 2 : 345—348.
- Кожанчиков И. 1948. Зимовка и диапауза чешуекрылых насекомых сем. Orgyidae (Lepidoptera, Insecta). Изв. Акад. Наук СССР, биол., 6 : 653—673.
- Кожанчиков И. 1949. Черты влияния отрицательной температуры на эмбриональное развитие насекомых. Журн. общ. биол., 10, 1 : 50—67.
- Кожанчиков И. 1953. К пониманию физиологического действия дихлордифенилтрихлорэтана (ДДТ) на насекомых. Сб. раб. Инст. прикл. зоол. и фитопатол., 2 : 3—16.

- Кожанчиков И. 1954. Особенности зимовки и диапаузы азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) и некоторых других саранчевых. Докл. АН СССР, XLVI, 2: 407—409.
- Лозина-Лозинский Л. и С. Соколов. 1938. К вопросу о холодостойкости яиц азиатской саранчи. Зоол. журн., 17, 1: 91—101.
- Никольский В. 1925. Азиатская саранча. Изд. «Новая Деревня», Л.: 1—330.
- Олсуфьев Н. 1930. К вопросу о периодичности азиатской саранчи. Тр. заш. раст., 1, 1: 91—147.
- Плотников В. 1912. Наблюдения над оживлением яичек мароккской кобылки в искусственных условиях и предположительные выводы. Туркест. сельск. хоз., 1: 1—12.
- Плотников В. 1915. Отчеты о деятельности Туркестанской энтомологической станции за 1912, 1913, 1914 и частью за 1915 гг. Ташкент: 1—60.
- Плотников В. 1917. Погода и вредители. Туркест. энтомол. ст., Ташкент: 1—7.
- Плотников В. 1927. *Locusta migratoria* L. и *Locusta danica* L. как самостоятельные формы и их производные. Узб. ст. заш. раст., Ташкент: 1—32.
- Поспелов В. 1911. Постэмбриональное развитие и имгинальная диапауза у чешуекрылых. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 21: 163—411.
- Предтеченский С. 1928. Саранча *Locusta migratoria* L. в Средней России. Изв. Отдела прикл. энтомол., 3: 113—199.
- Предтеченский С. 1935. Годичный цикл пустынной саранчи, ее миграции и периодичность. Тр. заш. раст., 1, 12: 1—135.
- Рубцов И. 1935. Закономерности развития и поведения саранчевых Сибири в связи с климатическими факторами. Изв. Акад. Наук СССР, матем. и естеств., 5: 789—824.
- Сахаров Н. 1928. К изучению холодостойкости насекомых. Журн. опытно. агроном. Юго-востока, Саратов, 7, 2: 85—104.
- (Уваров Б.) В. Р. Уваров. 1921. A revision of the genus *Locusta* L. (*Pachytylus* Fieb.) with a new theory as to the periodicity and migrations of the locusts. Bull. Entomol. Res., 12: 135—163.
- Уваров Б. 1927. Саранча и кобылки. Библиот. хлопк. дела, 8: 1—305.
- Франци А. и Н. Дюков. 1930. Осеннее отрождение азиатской саранчи в Дагестане в 1927 году. Тр. заш. раст., 1, 1: 179—189.
- Шумаков Е. и Л. Яхимович. 1950. Особенности эмбрионального развития азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) в связи с некоторыми условиями внешней среды. Зоол. журн., 29, 4: 327—340.
- Щербиновский Н. 1952. Пустынная саранча, шистоцерка. Сельхозгиз, М.: 1—416.
- Яхимович Л. 1950. Смена требований к условиям среды в процессе эмбрионального развития азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.). Докл. Акад. Наук СССР (н. с.), 73, 5: 1105—1108.
- Andrewartha H. 1943. Diapause in the eggs of *Austroicetes cruciata* with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause. Bull. Entomol. Res., 34: 1—17.
- Andrewartha H. 1944. The influence of temperature on the elimination of diapause from the eggs of the race of *Austroicetes cruciata* Sauss. occurring in Western Australia. Austr. Journ. Exper. Biol. a. Med. Sci., 22: 17—20.
- Beier M. 1933—1934. Saltatoria: Grillen und Heuschrecken. Biol. Tiere Deutschl., 26: 1—231.
- Birch L. and H. Andrewartha. 1944. The influence of draught on the survival of eggs of *Austroicetes cruciata* Sauss. (Orthoptera) in South Australia. Bull. Entomol. Res., 35: 211—300.
- Bodine J. 1925. Effect of temperature on rate of embryonic development of certain Orthoptera. Journ. Exper. Zool., 42: 91—109.
- Bodine J. 1932. Response to temperature during hibernation and diapause. Physiol. Zool., 5, 4: 538—548.
- Bodine J. 1932. Diapause — a theory of its mechanism. Physiol. Zool., 5, 4: 549—554.
- Bodine J. 1933. The effect of hypertonic solutions on the oxygen consumption of a developing egg (Orthoptera). Physiol. Zool., 6, 2: 150—158.
- Bodine J. 1934. The effect of cyanide on the oxygen consumption of normal and blocked embryonic cells (Orthoptera). Journ. Cell. Comp. Physiol., 4, 3: 397—404.
- Bodine J. and E. Boell. 1936. Respiration of emryo versus eggs. Journ. Cell. Comp. Physiol., 8, 3: 357—366.
- Carothers E. 1923. Notes on the taxonomy, development and life history of certain Acrididae. Trans. Amer. Entomol. Soc., 49: 7—24.
- Duck L. 1944. The bionomics of *Schistocerca obscura* F. Journ. Kansas Entomol. Soc., 17: 105—119.
- Dulaux E. 1876. De l'action physiologique qu'exercent sur les grains de la ver à soie de température inférieurs à zero. C. R. Acad. sci., 83, Paris.

- F a u r e J. 1932. The phases of locusts in South Africa. *Bull. Entomol. Res.*, 23 : 293—424.
- G r a s s é P. 1922. Etude biologique sur le criquet égyptien, *Orthacanthacris aegyptia* L. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 56 : 545—578.
- G r a s s é P. 1924. La biologie des Acridiens ravageurs français. *Rev. zool. agric.*, Bordeaux, : 1—64.
- H a m i l t o n A. 1936. The relation of humidity and temperature to the development of three species African locusts. *Trans. Roy. Entomol. Soc., London*, 85, 1 : 1—60.
- H a n d l i r s c h A. 1928. Die postembryonale Entwicklung der Insekten. *Handb. Entomologie*, 1 : 1117—1185.
- H e n n e g u y F. 1904. Diapauses. *Les insectes*. Paris: 424—427.
- H u s s a i n A. and T. A h m a d. 1936. Studies on *Schistocerca gregaria* Forsk. The biology of the desert locust with special relation to temperature. *Ind. Journ. Agric. Sci.*, 6 : 188—262.
- K e n n e d y C. 1928. Evolutionary level in relation to geographic, seasonal and diurnal distribution of insects. *Ecology*, 9 : 367—379.
- K e v a n D. 1943. An account of *Schistocerca flavifasciata* D. G. in Trinidad. *Bull. Entomol. Res.*, 34 : 291—310.
- L e a n O. 1931. The effect of climate on the migrations and breeding of *Locusta migratoroides* in Nigeria. *Bull. Entomol. Res.*, 22 : 551—569.
- L o u n s b u r y C. 1915. Some phases of the locust problem. *South Afric. Journ. Sci.* : 1—13.
- P a r k e r J. 1929. Some effects of the temperature and moisture upon the activities of grasshoppers and their relation to grasshopper abundance and control. *Trans. 4th Entomol. Congr., Ithaca*, 2 : 322—332.
- P a r k e r J. 1930. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* Scudd. (Orthoptera). *Univ. Montana Agric. Exper. Sta., Bull.* 223 : 1—132.
- P e p p e r J. 1937. Breaking the dormancy in the sugar-beet webworm, *Loxostege sticticalis* L. by means of chemicals. *Journ. Econ. Entomol.*, 30 : 380.
- R a h m G. 1926. Die Trockenstarre (Anabiose) der Moostierwelt. *Biol. Zentrbl.*, 46 : 452—477.
- R a m a c h a n d r a Y. 1942. Some results of studies on the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in India. *Bull. Entomol. Res.*, 33 : 241—265.
- R o e r i c h R. 1948. Sur l'absence du diapause embryonnaire chez certains individus de *Locusta migratoria* L. dans les landes de Gascogne. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 227 : 1116—1117.
- R o o n w a l M. 1936. The early development (*Locusta migratoria migratoroides* R. a. F.) with a new theory of multi-phased gastrulation among insects. *Philosoph. Trans.*, 226 : 391—412.
- R o u b a u d E. 1933. L'anhydrobiose désertique et son influence sur le cycle annuel du criquet pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 196 : 1139—1142.
- R o u b a u d E. 1934. Quelques données sur la biologie de *Schistocerca peregrina* d'après les élevages expérimentaux. *Bull. Soc. hist. natur. Afric. Nord*, 20 : 138—144.
- S l i f e r E. 1931. Mitotic activity in the grasshopper egg. *Journ. Morphol. a. Physiol.*, 51 : 613—618.
- S l i f e r E. 1932. Blastokinesis in the living grasshopper egg. *Biol. Zentrbl.*, 52 : 223—229.
- S l i f e r E. 1932. External morphology of grasshopper embryo of known age. *Journ. Morphol.*, 53 : 1—21.
- S l i f e r E. 1938. The formation and structure of a special waterabsorbing area in the membranes covering the grasshopper egg. *Quart. Journ. Microsc. Sci.*, 80 : 437—457.
- S l i f e r E. 1945. Removing the shell from living grasshopper eggs. *Science*, 102 : 282.
- S l i f e r E. 1946. The effects of xylol and other solvents on the diapause in the grasshopper egg, together with a possible explanation for the action of these agents. *Journ. Exper. Zool.*, 102 (3) : 333—356.
- T h o m p s o n V. and J. B o d i n e. 1936. Oxygen consumption and the rates of dehydration of grasshopper eggs (Orthoptera). *Physiol. Zool.*, 9 (4) : 455—470.
- Z a c h e r F. 1917. Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. *Jena* : 1—288.