



Marine Biological Laboratory Library

Woods Hole, Mass.



Presented by

Ceskoslovenská Zoologická
Společnost
May, 1963

MBL/WHOI



0 0301 0016807 6

Československá akademie věd
Secke biologicko-lékařská

THE ONTOGENY OF INSECTS

Acta symposii de evolutione insectorum

Praha 1959

Scientific Editor: Dr. Ivan Hrdý, C. Sc.

THE ONTOGENY OF INSECTS

*Acta symposii
de evolutione insectorum
Praha 1959*

PRAGUE 1960
PUBLISHING HOUSE
OF THE CZECHOSLOVAK ACADEMY OF SCIENCES

OFFICERS AND ORGANIZERS	13
LIST OF MEMBERS AND ASSOCIATE MEMBERS	15
INAUGURAL SESSION	27
I. Málek: Opening Speech	27
J. Obenberger: A Few Words to Introduction	29
V. Landa: The Czechoslovak Entomology and Perspectives of its Development	31
FINAL SESSION	37
Resolution	37
Резолюция	37
PROCEEDINGS OF SECTIONS	39
Section I: MORPHOLOGY AND ANATOMY OF THE DEVELOPMENT OF INSECTS	41
V. B. Wigglesworth: Some Histological Studies on Insect Growth Некоторые гистологические исследования по развитию насекомых	41
Д. М. Штейнберг (D. M. Steinberg): Потенции тканей насекомых в онтогенезе и филогенезе Potentialities of Insects Tissues in the Process of Ontogenesis and Phylogenesis	45
М. С. Гиляров (M. S. Ghilarov): Эволюция способов осеменения насекомых как результат перехода от водного образа жизни к наземному в течение филогенеза Evolution of the Insemination Type in Insects as the Result of the Transition from Aquatic to Terrestrial Life in the Course of the Phylogenesis	50
Б. В. Родендорф (B. V. Rohdendorf): Особенности онтогенеза и их значение в эволюции насекомых Special Characters of Ontogenesis and their Significance in the Insect Evolution	56
А. Г. Шаров (A. G. Sharov): Элементы протометаболизма в постэмбриональном развитии некоторых ископаемых и современных насекомых Elements of Protometabolism in the Postembryonic Development of Some Fossil and Recent Insects	61
V. J. A. Novák and K. Sláma: To the Question of Origin of the Pupal Instar of the Holometabolous Insects К вопросу о возникновении стадий куколки у насекомых с полным превращением	65
J. Nitschmann: Bewegungsvorgänge im Dipteren-Ei Процессы движения в яйце двукрылых	70
Е. Н. Поливанова (E. N. Polivanova): Особенности онтогенеза пентатомид (Hemiptera, Pentatomoides) и его значение для их систематики и филогенеза Peculiarities in the Ontogenesis of Pentatomid-Bugs (Hemiptera, Pentatomoides) and their Importance for the Taxonomy and Phylogeny	75

G. Richard et G. Gaudin: La morphologie du développement du système nerveux chez divers insectes—cas plus particulier des centres et des voies optiques Морфология нервной системы у некоторых насекомых, в частности, оптических нервных центров	82
C. Denis, M. Hamon et J. C. Lefevre: Etude du développement du système nerveux périphérique chez quelques insectes Исследование развития периферической нервной системы некоторых насекомых	90
L. H. Finlayson: The Influence of the Nervous System on Growth and Involution of Insect Muscles Влияние нервной системы на рост и инволюцию мышц у насекомых	99
U. S. Srivastava and J. Bahadur: The Development of Malpighian Tubules in <i>Dysdercus koenigi</i> F. (Hemiptera, Pyrrhocoridae) Развитие мальпигиевых сосудов у клопа <i>Dysdercus koenigi</i> F. (Hemiptera, Pyrrhocoridae)	104
I. Hrdý: Development of the Blood Picture of the Cricket <i>Acheta domestica</i> L. Развитие картины крови у <i>Acheta domestica</i> L.	106
V. Landa: Development and Function of Imaginal Male Reproductive Organs of the Cockchafer <i>Melolontha melolontha</i> L. Развитие и функции мужских половых органов у взрослых майских жуков	111
H. Jawlowski: From Studies of the Corpora Pedunculata in <i>Hymenoptera</i> К изучению грибовидных тел у перепончатокрылых	115
F. Piotrowski: Appareil copulateur mâle des anoploures: l'importance taxonomique des données ontogénétiques Мужской копулятивный аппарат у вшей: таксономическое значение данных по онтогенезу	117
Section 2: PHYSIOLOGY OF THE DEVELOPMENT OF INSECTS	121
E. Thomsen and I. Möller: Further Studies on the Function of the Neurosecretory Brain Cells of the Adult <i>Calliphora</i> Female Дальнейшие исследования по изучению нейросекреторных клеток в мозге самки <i>Calliphora erythrocephala</i>	121
M. Gersch: Weitere Untersuchungen über neurohormonale Beziehungen bei Insekten Дальнейшие исследования по изучению нейрогормональных отношений у насекомых	127
A. S. Johansson: Nutritional-Endocrine Regulation of Insect Reproduction Пищевая и эндокринная регуляция размножения насекомых	133
J. Strangways-Dixon: Hormones, Selective Feeding and Reproduction in <i>Calliphora</i> Гормоны, избирательное питание и размножение у каллифоры	137
A. F. O'Farrell, A. Stock, C. A. Rae and J. A. Morgan: Regeneration and Development in the Cockroach <i>Blattella germanica</i> Регенерация и ее отношение к развитию у <i>Blattella germanica</i>	140
C. L'Hélias: Facteur inducteur de tumeur provoqué par l'acide folique chez <i>Pieris brassicae</i> L. en état de diapause Факторы обуславливающие образование опухоли, вызванной фолиевой кислотой у <i>Pieris brassicae</i> L. в стадии диапаузы	141
G. B. Staal: Endocrine Effects in Phase Development in Locusts Эндокринные влияния при развитии фаз саранчи	142

V. J. A. Novák, K. Sláma and K. Wenig: Influence of Implantation of Corpus Allatum on the Oxygen Consumption of <i>Pyrrhocoris apterus</i> Влияние пересадки corpus allatum на потребление кислорода у клопа <i>Pyrrhocoris apterus</i>	147
V. J. A. Novák and E. Červenková: The Function of Corpus Allatum in the Last Larval Instar of Metabolic Insects Функция corpus allatum в последнем личиночном возрасте насекомых с полным превращением	152
Б. Повак и Е. Родендорф (V. J. A. Novák and E. Rohdendorf): Влияние пересадки чужого corpus allatum на corpus allatum хозяина The Influence of the Implanted Corpus Allatum on the Corpus Allatum of the Host	157
M. Lüscher: Die Physiologie der Differenzierung der Kasten bei der Termit <i>Kaloterms flavicollis</i> (Fabr.) Физиология дифференциации каст у термита <i>Kaloterms flavicollis</i> (Fabr.)	161
M. V. Brian: The Neuro-secretory Cells of the Brain, the Corpora Cardiaca and the Corpora Allata During Caste Differentiation in an Ant Нейросекреторные клетки мозга, кардинальных и привлекающих тел в течение дифференцировки муравьев на касты	167
I. Hrdý, V. J. A. Novák and D. Škrobal: Influence of the Queen Inhibitory Substance of Honeybee on the Development of Supplementary Reproductives in the Termit <i>Kaloterms flavicollis</i> Влияние экагормона медоносной пчелы на появление дополнительных половых особей у термита <i>Kaloterms flavicollis</i>	172
A. Przelecka, M. Sarzala, A. Wroniszewska and W. Zawadzka: Cytochemical Investigation of the Intestinal Phosphatases and Esterases During Development of <i>Galleria mellonella</i> L. Цитохимические исследования фосфатаз и эстераз кишечника восковой моли в течение онтогенеза	175
A. Przelecka and A. Wroniszewska: Cytochemical Distribution of Phosphatases and Esterases in Malpighian Tubes of Larvae and Adults of <i>Galleria mellonella</i> Распределение фосфатаз и эстераз в мальпигиических сосудах личинок и имаго восковой моли	179
P. Nuorteva: Entwicklungsbedingtes Auftreten von Speichelproteasen und Phytotoxinen bei Hemipteren Наличие протеаз в слюне некоторых клопов, обусловленное их развитием	181
I. Moechnacka and C. Petryszyn: Trehalose in the Development of <i>Celerio euphorbiae</i> L. Трегалоза и развитие молочайного бражника	185
M. M. Jeżewska: Phosphorus Fractions During the Metamorphosis of <i>Celerio euphorbiae</i> L. Фракции, содержащие фосфор, в течение метаморфоза молочайного бражника	187
K. Sláma: The Question of the U-Shaped Curves of Oxygen Consumption in the Intermoulting Periods of Holometabolous and Heterometabolous Insect Larvae Вопрос U-образного течения потребления кислорода в периоде между линькой у личинок Holometabola и Heterometabola	189
V. Janda jr.: Gesamtstoffwechsel der Larven einiger Blattwespenarten (<i>Hym., Tenthredinoidea</i>) Обмен веществ у личинок некоторых пильщиковак (<i>Hym., Tenthredinoidea</i>)	190

K. Sláma: Metabolism During Diapause and Development in Sawfly Metamorphosis Метаболизм стадий превращения пильщиков в течение диапаузы и развития	195
A. K. Voskresenskaya (A. K. Voskresenskaya): Развитие функций нервно-мышечной системы летательного аппарата в процессе онтогенеза у азиатской саранчи (<i>Locusta migratoria</i> L.) The Development of the Functions of the Neuromuscular Apparatus in the Ontogenetical Process of the Asiatic Migratory Locust (<i>Locusta migratoria</i> L.)	202
Š. Paulov: Farbenbewegungsorientation von Insekten in Abhängigkeit von Beleuchtungsverhältnissen Двигательная ориентация к цветам в зависимости от условий освещения . . .	209
The Pannel-Discussion on Insect Physiology Held on Monday the 7 th September Частная дискуссия по физиологии насекомых, которая состоялась 7 сентября 1959 г.	213
Section 3: SEASONAL PERIODICITY OF DEVELOPMENT (DIAPAUSE, HIBERNATION)	221
K. Sláma: Continuous Respiration in Diapausing Prepupae and Pupae of Certain Sawflies Непрерывное дыхание у диапаузирующих предкуколичных стадий и у куколок некоторых пильщиков	221
K. Sláma: Succinic Dehydrogenase Activity in Different Organs of the Sawfly <i>Cephalcia abietis</i> L. During Diapause and Development Активность сукциндегидразы в различных органах <i>Cephalcia abietis</i> L. в течение развития и диапаузы	222
J. de Wilde: Diapause in the Colorado Beetle (<i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say) as an Endocrine Deficiency Syndrome of the Corpora Allata Диапауза как синдром эндокринной недостаточности прилежащих тел у взрослого колорадского жука	226
W. Wegorek: The Influence of the Photoperiod on the Colorado Beetle (<i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say) Влияние фотопериода на колорадского жука	231
V. J. A. Novák: Physiological Characteristics of an Artificial Diapause of Silkworm Физиологические свойства искусственно вызванной диапаузы у тутового шелкопряда	237
P. S. Ushatinskaya (S. R. Ushatinskaya): Физиологические особенности развития гусениц китайского дубового шелкопряда (<i>Antheraea pernyi</i> G.-M.) на длинном и коротком световом дне и некоторые соображения о природе фотопериодической реакции Physiological Peculiarities of the Development of Cartepillars of <i>Antheraea pernyi</i> G.-M. During a Long and Short Light-Day and Some Considerations Concerning the Biochemical Mechanisms of the Photoperiodical Reactions	238
I. Hodek and J. Čerkašov: Changes of the Physiological State of Hibernating Imagoes of the Lady-Bird <i>Semiadalia II-notata</i> Schneid. Изменения физиологического состояния имаго в течение зимовки божьей коровки <i>Semiadalia II-notata</i> Schneid.	249
W. Tischler: Einfluss von Temperatur, Feuchtigkeit und Tageslänge auf die Entwicklung von <i>Ischnodemus sabuleti</i> (Hemiptera) Влияние температуры, влажности и продолжительности светового дня на развитие клопа <i>Ischnodemus sabuleti</i>	253

E. B. Vinogradova (E. B. Vinogradova): Влияние фотопериодизма на наступление имагинальной диапаузы у кровососущих комаров The Influence of Photoperiodicity on the Induction of the Imaginal Diapause in Blood-Sucking Mosquitoes	257
I. Hodek and J. Čerkašov: Experimental Influencing of the Imaginal Diapause of <i>Coccinella 7-punctata</i> L. Экспериментальное вмешательство в имагинальную диапаузу у семиточечной божьей коровки	260
L. M. Schonhoven: Diapause in <i>Bupalus piniarius</i> L. (<i>Lep.</i> , <i>Geometridae</i>) in Relation to Host — Parasite Synchronization Диапауза у <i>Bupalus piniarius</i> (<i>Lep.</i> , <i>Geometridae</i>) и синхронизация развития хозяина и паразита	261
J. Jasić: Beitrag zum Diapauseproblem des weissen Bärenspinners (<i>Hyphantria cunea</i> Drury) К вопросу о кукольной диапаузе у американской белой бабочки	265
J. R. Le Berre: Hivernation et zéro de développement chez L'oscinie <i>Oscinella frit</i> L. (<i>Dipt.</i> , <i>Chloropidae</i>) Зимовка и поль развития у шведской мухи	270
G. W. Ankersmit: On the Influence of Photoperiod and Temperature on the Life Cycle of Some Univoltine Insects Влияние фотопериодизма и температуры на жизненный цикл некоторых моновольтинных насекомых.	277
E. Templin: Einfluss des Lichtes in Laboratoriumsversuchen mit Insekten Лабораторные опыты на насекомых с уделением особого внимания вопросу о влиянии света	283
W. Krueel: Diapausezustände bei forstlichen Insekten im Zusammenhang mit ihrer Bedeutung für die Prognose des Schädlingsauftretens Состояние диапаузы у лесных насекомых в связи с ее значением для прогноза вредителей	290
A. S. Danilevskiy (A. S. Danilevsky): Внутривидовые физиологические адаптации насекомых к зонально-географическим особенностям климата Intraspecific Physiological Adaptations of Insects Towards Zonal — Geographic Peculiarities of Climate	293
H. J. Müller: Über Photoperiodisch bedingte Ökomorphosen bei Insekten Об экоморфозах насекомых, обусловленных фотопериодизмом	297
A. D. Lees: The Environmental Control of Polymorphism in an Aphid Зависимость полиморфизма у тлей от внешних факторов	305
Section 4: INFLUENCE OF BIOTICAL FACTORS ON DEVELOPMENT	309
H. W. Nolte: Der Einfluss der Wirtspflanze auf die Entwicklung von Gallinsekten Влияние растения — хозяина на развитие галлообразующих насекомых.	309
I. Hodek: The Influence of Various Aphid Species as Food for the Lady-Birds <i>Coccinella 7-punctata</i> L. and <i>Adalia bipunctata</i> L. Сравнение влияния некоторых видов тлей в качестве пищи божьих коровок <i>Coccinella 7-punctata</i> L. и <i>Adalia bipunctata</i> L.	314
V. Macko and J. Jasić: Zur Frage der Ernährung Phytophager Lepidopteren К вопросу питания фитофагных <i>Lepidoptera</i>	317
H. Sandner: Untersuchungen über den Einfluss einiger biotischer Faktoren auf die Populationsentwicklung von <i>Calandra granaria</i> L. und <i>Sitophilus oryzae</i> L. Исследование влияния некоторых биотических факторов на развитие популяции <i>Calandra granaria</i> L. и <i>Sitophilus oryzae</i> L.	321

Г. X. Шапошников (G. Kh. Shaposhnikov): Эволюция жизненных циклов тлей в процессе приспособления к циклам их хозяев Evolution of Aphid Life Cycles During the Processes of Accomodation to the Living Cycles of their Host Plants	325
C. J. Banks: Effects of Ants on the Physiology and Development of Aphids Влияние муравьев на поведение и размножение тлей.	329
A. Pintera und M. Ulrychová: Der Einfluss der Wirtspflanzenwuchsphase auf die Entwicklung der Blattlausart <i>Myzodes persicae</i> (Sulz.) Влияние фазы роста кормового растения на развитие персиковой тли . . .	333
L. Weismann: Beitrag zum Studium der Reaktion von Blattläusen <i>Aphis fabae</i> Scop. auf Veränderungen des osmotischen Druckes der Zellsäfte mit Rücksicht auf ihre Verteilung am <i>Evonymus europaea</i> К вопросу об изучении реакции тли <i>Aphis fabae</i> Scop. на изменения осмотического давления клеточного сока с особым вниманием к их размещению на бересклете (<i>Evonymus europaea</i>)	339
M. Stolina: Les unités typologiques et leur utilisation dans l'étude de l'écologie des insectes Типологические единицы и их практическое применение при исследовании экологии насекомых	341
A. Pfeffer: Corrélation entre les Scolytides (Coléoptères) et les essences nourricières considérée du point de vue géographique Взаимоотношения между <i>Scolytoidea</i> и древесными породами — хозяевами с замечаниями по географическому распространению древесных пород и <i>Scolytoidea</i>	344
E. Nováková et M. Stolina: Problème des associations des insectes sur une même essence nourricière quant aux espèces prédominantes О преобладании некоторых видов насекомых в социологических аспектах одной и той же кормовой древесной породы	348
A. Balázs: Die Korrelation der praeimarginalen Lebensdauer und gerontologische Prozesse bei Holometabolen Insekten Корреляция продолжительности доимагинальной жизни и геронтологических процессов у насекомых с полным превращением	352
H. Bírová: <i>Trichogramma evanescens</i> Westw. als Beschränkungsfaktor des massenhaften Auftretens des Maiszünslers (<i>Pyrausta nubilalis</i> Hbn.) <i>Trichogramma evanescens</i> Westw. как фактор ограничения численности кукурузного мотылька <i>Pyrausta nubilalis</i> Hbn.	357
Section 5: INFLUENCE OF ABIOTICAL FACTORS ON DEVELOPMENT	361
A. Губица (A. Gubicza): Опыты по скоростному разведению тутового шелкопряда <i>Bombyx mori</i> L. Les observations en rapport avec la cultivation accélérée du <i>Bombyx mori</i> L.	361
J. Dlabola: Einige grundsätzliche Beziehungen zwischen der Umwelt und der Entwicklung der Zikade <i>Calligypona pellucida</i> F. Развитие цикады <i>Calligypona pellucida</i> F. и окружающая среда	366
R. Folliot: Observations sur le cycle de développement de <i>Xestophanes potentillae</i> (Retz.) dans l'ouest de la France (<i>Hym., Cynipidae</i>) Наблюдения над циклом развития орехотворки <i>Xestophanes potentillae</i> Retz. (<i>Hym., Cynipidae</i>)	372
A. B. Гецова (A. B. Gecova): Накопление различных радиоизотопов разными стадиями водных насекомых Absorption of Different Radioisotopes by the Different Stages of Water Insects	375

К. А. Бреев (K. A. Brejev): Экология кожного овода северного оленя (<i>Oedemagena tarandi</i> L.) Ecology of <i>Oedemagena tarandi</i> L. (Dipt. Hypodermatidae) of the Reindeer . . .	379
L. Weismann: Beitrag zum Studium der Ursachen einer Variabilität in der Fruchtbarkeit der Rübenmotte <i>Scrobipalpa ocellatella</i> Boyd. К изучению причин изменчивости плодовитости самок свекловичной миннирующей моли <i>Scrobipalpa ocellatella</i> Boyd.	384
J. Šedivý: Der Einfluss abiotischer Faktoren auf den Verlauf des Fluges des Apfelwicklers (<i>Laspeyresia pomonella</i> L.) Влияние абиотических факторов на время полета яблонной плодожорки . . .	388
J. Kráľovič: Der Einfluss abiotischer und biotischer Faktoren auf die einzelnen Entwicklungsstadien der Luzerneblütengallmücke und ihre Beziehung zum Generationszyklus Влияние абиотических и биотических факторов на отдельные стадии развития цветочного комарика <i>Contarinia medicaginis</i> Kieffer и их отношение к его генерационному циклу	395
Ян Дирлбек и А. Чермакова (J. Dirlbek and A. Čermáková): Исследование влияния абиотических факторов на дневную и сезонную активность колорадского жука The Study on the Influence of Abiotic Factors on the Daily and Seasonal Activity of Potato Beetle	399
Index of authors	406

OFFICERS AND ORGANIZERS

President:

Professor J. OBENBERGER, Dr. Sc. Member-Cor. of the Czechoslovak Academy of Sciences.

Honorary President Committee:

Professor M. GERSCH (German Dem. Rep.)
Professor M. S. GHILAROV (USSR)
Academician W. KNECHTEL (Roumania)
Professor M. LÜSCHER (Switzerland)
Professor A. F. O'FARRELL (Australia)
Professor G. RICHARD (France)
Professor D. M. STEINBERG (USSR)
Professor M. THOMSEN (Denmark)
Professor W. TISCHLER (Germ. Fed. Rep.)
Professor V. B. WIGGLESWORTH (England)
Professor J. DE WILDE (Netherlands)

Heads of Sections:

1. Professor D. M. STEINBERG (USSR)
2. Professor V. B. WIGGLESWORTH (England) and Professor K. WENIG (Czechoslovakia)
3. Professor R. S. USHATINSKAYA (USSR) and Professor H. J. MÜLLER (German Dem. Rep.)
4. Professor W. WĘGOREK (Poland)
5. Professor A. PFEFFER (Czechoslovakia)

Recorders of Sections:

1. Dr. V. LANDA
2. Dr. V. J. A. NOVÁK, C. Sc.
3. Dr. I. HODEK, C. Sc.
4. Dr. V. SKUHRAVÝ
5. Dr. K. NOVÁK, C. Sc.

Scientific Secretary:

Dr. V. LANDA

Editor of Reports:

Dr. I. HRDÝ, C. Sc.

Organizing Secretary:

Dr. J. POSPÍŠIL, C. Sc.

LIST OF MEMBERS AND ASSOCIATE MEMBERS

Australia

- O'FARRELL A. F., Prof. Dr., The University of New England, Dept. of Zoology, Armidale, 5N, New South Wales.
O'FARRELL Mrs., Armidale, 5N, New South Wales (Associate member)
O'FARRELL Mis., Armidale, 5N, New South Wales (Associate member)

Belgium

- °FLORKIN M., Prof., Institut Léon Fredericq, Université de Liège, 17 Place Delcour, Liège.

Bulgaria

- °ИОСИФОВ М. В. (Yosifov M. V.), Dr., Institute of Zoology, Boulevard Rusky, Sofia.
ИВАНОВА В. (Ivanova V.), Dr., Faculty of Agriculture, Sofia.
ЛАЗАРОВ А. (Lazarov A.), Prof. Dr., Faculty of Agriculture, Sofia.
ПЕШЕВ Г. П. (Peshev G. P.), Dr., Institute of Zoology, Boulevard Rusky, Sofia.
ТАШЕВ Д. Г. (Tashev D. G.), Dr., Chair of Invertebrate Animals, Inst. of Zoology of the University, Janko Zabunov Street 7, Sofia.

Canada

- °HUDSON A., Dr. Dept. of Biology, Queen's Univ., Kingston, Ontario.

Czechoslovakia

- ARBATSKAJA H., Ing., Laboratory of Plant Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Ivanka pri Dunaji.
BALTHASAR V., Dr., Praha 2, Lublaňská 17.
BELÁKOVÁ A., Dr., Komenský University, Chair of Zoology, Bratislava.
BÍROVÁ H., Dr., Laboratory of Plant Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Ivanka pri Dunaji.
BOUČEK Z., Dr., National Museum - Dept. of Entomology, Praha 2, Václavské n. 1700.
BRČÁK J., Dr., C. Sc., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Phytopathology, Praha 6, Na Karlovce 1.
ČAPEK M., Ing., C. Sc., Forestry and Game Research Institute - Dept. of Forest Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences Banská Štiavnica.
ČERKASOV J., Dr., Faculty of Natural Sciences, Charles University, Praha 2, Viničná 7.
ČERMÁKOVÁ A., Dr., Research Institute of Plant Production, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences - Dept. of Plant Protection, Praha-Ruzyně.

°Members not attending.

- ČERNÝ V., Dr., C. Sc., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Praha 6, Na evičišti 2.
- ČERVENKOVÁ E., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- DANIEL M., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Praha 6, Na evičišti 2.
- DANIELOVÁ M., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Praha 6, Na evičišti 2.
- DIRLBEK J., Ing., Research Institute of Plant Production, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Praha-Ruzyně.
- DLABOLA J., Dr., Research Institute of Plant Production, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Praha-Ruzyně.
- DOBŠÍK B., Ing., Dr., High School of Agriculture and Forestry - Chair of Zoology, Brno-Černá Pole, Zemědělská 1.
- DOSKOČIL J., Dr., Faculty of Natural Sciences, Charles University, Praha 2, Viničná 7.
- DOHNAL F., Ing., Laboratory of Genetics, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Lednice na Moravě.
- FOLTÝN J., Ing., High School of Agriculture - Chair of Plant Protection, Praha 6, Technická 3.
- GAHÉR S., Ing., Research Institute of Agrochemical Technology, Bratislava-Predmestie.
- GOGOLA E., Ing., High School of Forestry and Lumber - Chair of Forest Protection, Zvolen, Strakonická 8.
- GREGOR F., Dr., Ing., C. Sc., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Brno, Zemědělská 1.
- HARAGSIM O., Ing., Apicultural Research, Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Dol u Libčic.
- HEYROVSKÝ L., Dr., Praha 1, Platněřská 7.
- HOBERLANDT L., Dr., National Museum - Dept. of Entomology, Praha 2, Václavské n. 1700.
- HODEK I., Dr., C. Sc., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- HOCHMUT K., Ing., Forestry and Game Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Zbraslav-Strnady.
- HOFFER A., Dr., High School of Agriculture - Chair of Plant Protection, Praha 6, Technická 1903.
- HOLMAN J., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- HRDÝ I., Dr., C. Sc., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- HUBA A., Ing., Laboratory of Plant Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Ivanka pri Dunaji.
- HŮRKA K., Dr., Faculty of Natural Sciences, Charles University, Praha 2, Viničná 7.
- JANDA V., Dr., C. Sc., Faculty of Natural Sciences - Chair of Zoology, Brno, Kotlářská 2.
- JÁNSKÝ L., Dr., C. Sc., Faculty of Natural Sciences, Charles University, Praha 2, Viničná 7.
- JASÍČ J., Ing., C. Sc., Laboratory of Plant Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Ivanka pri Dunaji.

- KALANDRA A., Academician, Forestry and Game Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Zbraslav-Strnady.
- KAZDA V., Dr., C. Se., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Phytopathology, Praha 6, Na Karlovec 1.
- KEMPŇY L., Dr., Silesian Research Institute, Czechoslovak Academy of Sciences, Opava, Nádražní okruh 31.
- KHOLOVÁ H., Dr., Forestry and Game Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Zbraslav-Strnady.
- KNOZ J., Dr., Faculty of Natural Sciences - Chair of Zoology, Brno, Kotlářská 2.
- KOLUBAJIV S., Ing., Praha 6, Na Markvartce 12.
- KORBEL L., Dr., Faculty of Natural Sciences, Komenský University - Chair of Zoology, Bratislava, Moskovská 2.
- KRALOVIČ J., Ing., C. Se., Laboratory of Plant Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Ivanka pri Dunaji.
- KRAMÁŘ J., Dr., C. Se., Faculty of Natural Sciences, Charles University - Dept. of Parasitology, Praha 2, Viničná 7.
- KŘELINOVÁ E., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences Praha 2, Viničná 7.
- KUBIŠTA V., Dr., C. Se., Faculty of Natural Sciences, Charles University, Praha 2, Viničná 7.
- KUDLER J., Ing., Forestry and Game Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Zbraslav-Strnady.
- KUKALOVÁ J., Dr., Institute of Palaeontology, Charles University, Praha 2, Albertov 6.
- LANDA V., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- LAUTERER P., Dr., District Hygienic-epidemiological Station, Olomouc, Wolke-rova 6.
- LEMARIE J., Dr., Forestry and Game Research Institute - Dept. of Forest Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Brno, Lesnická 37.
- LÝSEK H., Dr., Biological Institute, Med. Faculty, Palacký University, Olomouc, Fierlingrova 10.
- LYSENKO O., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Insect Pathology, Praha 6, Na evičišti 2.
- MACKO V., Ing., Laboratory of Plant Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Ivanka pri Dunaji.
- MAREK O., Žamberk 797.
- MARTINEK V., Ing., C. Se., Forestry and Game Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Zbraslav-Strnady.
- MAŘAN J., Dr., National Museum - Dept. of Entomology, Praha 2, Václavské nám. 1700.
- MASNER L., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Insect Pathology, Praha 6, Na evičišti 2.
- MASNER P., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- MATINA V., Dr., Praha 2, Jircháře 10.
- MINÁŘ J., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Praha 6, Na evičišti 2.
- MOUČHA J., Dr., C. Se., National Museum - Dept. of Entomology, Praha 2, Václavské nám. 1700.

- MRCIAK M., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Praha 6, Na evičišti 2.
- NEPRAŠOVÁ L., Apicultural Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Dol u Libčic.
- NOVÁK D., Ing., District Hygienic-epidemiological Station, Hodonín, Stalingradská tř. 92.
- NOVÁK I., Dr., Sugar-beet Research Institute, Semčice.
- NOVÁK K., Dr., C. Sc., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- NOVÁK V., Ing., Forestry and Game Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Zbraslav-Strnady.
- NOVÁK V. J. A., Dr., C. Sc., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 6, Na evičišti 2.
- NOVÁKOVÁ E., Ing., Dr., C. Sc., Faculty of Forestry, Technical High School - Chair of Forest Protection and Zoology, Praha 6, Studentská 14.
- NOVOTNÝ I., Dr., C. Sc., Faculty of Natural Sciences, Charles University, Praha 2, Viničná 7.
- O BENBERGER J., Prof. Dr. Sc., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- O BENBERGER J., Ing., Spolana, (Chemical Establishment), Neratovice.
- OBR S., Dr., Institute of Zoology, Masaryk University, Brno, Zemědělská 3.
- OBRTEL R., Dr., Forage Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Brno, Zemědělská 3.
- PATOČKA J., Dr., C. Sc., Forestry Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Banská Štiavnica.
- PAULOV Š., Dr., Faculty of Natural Sciences, Chair of Zoology, Komenský University, Bratislava, Moskovská 2.
- PFEFFER A., Prof. Dr. Sc., Faculty of Forestry, Technical High School - Chair of Forest Protection and Zoology, Praha 6, Studentská 14.
- PINTERA A., Dr., C. Sc., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Phytopathology, Praha 6, Na Karlovce 1.
- POLÁČEK V. B., Dr., Central Library, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 1, Národní tř. 3.
- POSPÍŠIL J., Dr., C. Sc. Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- POVOLNÝ D., Ing., Dr., C. Sc., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Brno, Zemědělská 1.
- RATAJ K., Ing., Flax Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Šumperk-Temenice.
- ROHDENDORFOVÁ E., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- ROSICKÝ B., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Praha 6, Na evičišti 2.
- ŘEHÁČEK J., Dr., C. Sc. Virological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences, Bratislava, Mlýnska Dolina.
- SAMŠIŠŇÁK K., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Insect Pathology, Praha 6, Na evičišti 2.
- SAMŠIŠŇÁKOVÁ A., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Insect Pathology, Praha 6, Na evičišti 2.

- SKOČDOPOLE K., Ing., Presidium of the Czechoslovak Academy of Sciences, Praha I, Národní tř. 3.
- SKUHRAVÁ M., Dr., Encyclopedical Institute, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 3, Václavské n. 41.
- SKUHRAVÝ V., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- SLÁMA K., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- SLÍPKA J., Dr., C. Sc., Histologico-embryological Institute, Med. Faculty, Plzeň, Karlovarská 48.
- SMETANA A., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Parasitology, Praha 6, Na cvičišti 2.
- STARÝ P., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.
- STEHLÍK J., Dr., Moravian Museum, Brno, Preslova 1.
- STOLINA M., Ing., Lesprojekta, (Institut of Forest Management), Zvolen.
- STREJČEK J., The Nature Conservancy, Ústí nad Labem.
- SVOBODA J., Dr., Agricultural Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Dol u Liběic.
- ŠÁLY A., Ing., Research Institute of Agrochemical Technology Bratislava-Predestie.
- ŠEDIVÝ J., Dr., Research Institute of Plant Production, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Praha-Ruzyně.
- ŠKROBAL D., Dr., Apicultural Research Station, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Prostějov.
- ŠROT M., Ing., Forestry and Game Research Institute, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Zbraslav-Strnady.
- ŠTEPANOVIČOVÁ O., Dr., C. Sc., Faculty of Natural Sciences, Zool. Institute Bratislava, Moskovská 2.
- ŠTUSÁK J. M., Dr., Chair of Plant Protection, High School of Agric. Praha 6, Technická 1903.
- ŠTYS P., Dr., Chair of System. Zoology, Charles University, Praha 2, Viničná 7.
- TESAŘ Z., Dr., Silesian Museum, Opava, Zaepalova 27.
- TOMŠÍK B., Prof. Dr., High School of Agriculture and Forestry, Brno, Zemědělská 1.
- VEBER J., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Insect Pathology, Praha 6, Na cvičišti 2.
- VONKA J., Ing., Spolana, (Chemical Establishment), Praha 3, Politických vězňů 13.
- WEISER J., Dr., Biological Institute, Czechoslovak Academy of Sciences - Dept. of Insect Pathology, Praha 6, Na cvičišti 2.
- WEISMANN L., Ing. C. Sc., Laboratory of Plant Protection, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Ivanka pri Dunaji.
- WENIG K., Prof. Dr., Faculty of Natural Sciences, Charles University, Praha 2, Viničná 7.
- ZAHRADNÍK J., Dr., C. Sc., National Museum-Dep. of Entomology, Praha 2, Václavské n. 1700.
- ZAKOPAL J., Dr., Research Institute of Plant Production, Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences, Praha-Ruzyně.
- ZELENÝ J., Dr., Entomological Laboratory, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 2, Viničná 7.

Denmark

- °LARSEN E. B., Dr., Zoological Laboratory, University København, Østervoldgade 7, København.
THOMSEN E., Dr., Zoological Laboratory, Royal Veterinary and Agricultural College, København.
THOMSEN M., Prof. Dr., Zoological Laboratory, Royal Veterinary and Agricultural College, København V.

Finland

- NUORTEVA P., Dr., Zoological Institute of the University, Helsinki.
NUORTEVA S., Mrs. (Associate member).

France

- °COUSIN G., Prof., Sorbonne, Biologie animale, 3 rue de l'Abbaye, Bellevue (S. et O.)
DENIS CH., Prof., Institut de Biologie, Faculté des Sciences, Place Pasteur, Rennes (I. et V.)
FOLLIOT R., Prof., Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences, Rennes (I. et V.)
°GAUDIN G., Prof., Institut de Biologie, Faculté des Sciences, Place Pasteur, Rennes (I. et V.)
°HAMON M., Prof., Institut de Biologie, Faculté des Sciences, Place Pasteur, Rennes (I. et V.)
LE BERRE J. R., Prof., Station Centrale de Zoologie Agricole, Route de St-Cyr, Versailles.
LEFEUVRE J. C., Prof., Institut de Biologie, Faculté des Sciences, Rennes (I. et V.)
°LEGAY J. M., Prof., Station de Recherches Séricicoles, 28, Quai Boissier de Sauvages, Alès (Gard).
L'HELIAS C., Prof., Laboratoire de Génétique évolutive, Cif sur Yvette (S. et V.)
MAILLET P., Prof., Faculté des Sciences, Rennes (I. et V.)
°POSSOMPES B., Prof., Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences, 1, rue Victor Cousin, Paris-V.
°RAABE M., Dr., Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences, 1, rue Victor Cousin, Paris V.
RICHARD M., Prof., Institut de Biologie, Faculté des Sciences, Place Pasteur, Rennes (I. et V.)

German Dem. Rep.

- BITTNER A., Dr., Deutsche Akademie der Landw. in Berlin, Institut für Tierzucht-forschung, Dunmerstorf, Post Kavelstorf, Kr. Rostock.
EISENSCHMIDT D., Dr., Inst., für Pflanzenzüchtung Gross-Lüsewitz der DAL in Berlin, Gr.-Lüsewitz, Kr. Rostock.
FRÖHLICH G., Dr., Institut für Phytopathologie, Leipzig 0 27, Schönbachstrasse 10.
GERSCH M., Prof. Dr., Zoologisches Institut, Jena, Erbstrasse 1.
HÜSING J. O., Prof. Dr. Zoologisches Institut, Halle Saale, Domplatz 4.
HÜSING Mrs., Halle/Saale, Domplatz 4. (Associate member).
KRUEL W., Prof. Dr., Institut für Forstwissenschaften Eberswalde der DAL in Berlin, Eberswalde, Alfred Möller-Strasse.

- MACHATSCHKE J., Dr., Deutsches Entomologisches Institut der DAL in Berlin, Berlin-Friedrichshagen, Josef Nawrocki-Str. 10.
- MÜLLER H. J., Prof. Dr., Entomologische Abteilung des Institutes für Pflanzenzüchtung der DAL in Berlin, Quecklinburg, E. u. J. Rosenberg-Str. 23.
- NITSCHMANN J., Dr., Zoologisches Institut der Humboldt-Universität, Berlin N 4, Invalidenstrasse 43.
- NOLTE H. W., Prof. Dr., Biologische Zentralanstalt, Aschersleben, Ermslebener Strasse 52.
- °PALLY CH., Dr., Institut für Forstzoologie der Humboldt-Universität, Berlin; Eberswalde, Schicklerstrasse 5.
- PETERSEN G., Dr., Deutsches Entomologisches Institut der DAL in Berlin, Berlin-Friedrichshagen, Josef Nawrocki-Str. 10.
- TANNERT W., Dr., Institut für Zoologie an d. Landw.-Gärtner. Fakul. der Humboldt-Universität, Berlin N 4, Invalidenstrasse 42.
- TEMPLIN E., Dr. Institut für Forstwissenschaften Tharandt, Abt. Forstschutz gegen tierische Schädlinge, Tharandt, Dippoldswalder Str. 21.
- WELKE G., Dr., Deutsches Entomologisches Institut der DAL, Berlin-Friedrichshagen, Josef Nawrocki-Str. 10.

German Fed. Rep.

- °HÖRNING B., Dr., Institut für Parasitologie der veterinärmedizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin, Berlin-Dahlem, Bitterstr. 14—16.
- TISCHLER W., Prof. Dr., Zool. Institut der Universität Kiel, Abt. Ökologie und angew. Biologie, Kiel, Flensburger-Strasse 99.

Great Britain

- BANKS CH. J., Dr., Rothamsted Experimental Station, Harpenden, England.
- BRIAN M. V., Dr., The Nature Conservancy, Furzebrook Res. Station Near Wareham, Dorset, England.
- FINLAYSON L. H., Dr., University of Birmingham, Dept. of Zoology and Comparative Physiology, Edgbaston, Birmingham, 15, England.
- FINLAYSON Mrs., Edgbaston, Birmingham, 15, England (Associate member).
- GIBSON R. J., Dr., Dept. of Physiology and Comparative Physiology, University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham, 15, England.
- °HICKIN N. E., Dr., Feleourt Research Laboratory, Feleourt, East Grinstead, Sussex, England.
- °HINTON M. E., Dr., Zool. Dept., University of Bristol, Bristol, England.
- KENNEDY J. S., Dr., Agricultural Research Council Unit of Insect Physiology, Entomological Field Station, 34 A Storey's Way, Cambridge, England.
- LEES A. D., Dr., Unit of Insect Physiology, Dept. of Zoology, Downing Street, Cambridge, England.
- STRANGWAYS-DIXON J., Dr., Dept. of Zoology, Downing Street, Cambridge, England.
- WIGGLESWORTH V. B., Prof. Dr., Department of Zoology, Downing Street, Cambridge, England.

Hungary

- BAKK F., Garibaldi utca 2, Budapest.
- BALÁSZ A., Dr., Institute of pathol. Anatomy, Med. University, Budapest VIII., Üllői utca 93.

GUBICZA A., Dr., Biological Research Institute, Academy of Sciences of Hungary,
Tihany, Biológiai Kutatóintézet.

°KONOK I., Dr., Biological Research Institute, Tihany, Balaton.

India

°NAYAR K. K., Prof. Dr., Government College, Chittur-Cochin.

SRIVASTAVA U. S., Dr., The University Allahabad.

Italy

°DE LERMA B., Prof. Dr., Institute of Zoology and Anatomy Comp., University,
Bari.

Netherlands

ANKERSMIT G. W., Ir., Laboratory of Entomology, High School of Agric. Wageningen,
Gen. Foulkesweg 37.

DE WILDE J., Prof. Dr., Laboratory of Entomology, Wageningen, Gen. Foulkes-
weg 37.

°MELTZER J., Agrobiol. Laboratory „Boeckesteyn“, 's-Gravenland.

SCHOONHOVEN L., Laboratory of Entomology, Agricultural University, Wage-
ningen.

STAAL G. B., Ir., Laboratory of Entomology, Wageningen, Gen. Foulkesweg 37.

Norway

JOHANSSON A. S., Dr., Zoological Laboratory, University of Oslo, Blindern.

Pakistan

°GHOURI A. S. K., Dr., Dept. of Plant Protection, Ministry of Food and agriculture,
Government of Pakistan, Research St., Karachi — 27.

JAFRI S. R. H., M. Sc., c/o Biol. Institute, Czechoslovak Academy of Sciences-
Dept. of Insect Pathology, Praha 6, Na evičišti 2.

Poland

BIELAWSKI R., Mgr., Academy of Sciences, Institute of Zoology, Warszawa,
ul. Wileza 64.

BOGUCKI J., Mgr., Ing., High School of Agriculture, Dept. of Forest Protection,
Poznań, ul. Wojska Polskiego 71c.

DOMINASZ H., Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Biophysics,
Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.

DURIASZ, Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Biophysics, War-
szawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.

FRANCZUK, Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Biophysics,
Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.

°GIERYNG R., Dr., Institute of Biology, Med. Academy, Lublin, ul. Królewska 15.

HELLER J., Prof. Dr., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa,
ul. Ogrodowa 3m 9.

CHOINACKI T., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie
Przedmieście 26/28.

JAWLOWSKI H., Prof. Dr., Entomol. Society of Poland, Lublin, ul. 22. Lipca.

- JEŻEWSKA M., Dr., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- KADLUBOWSKI W., Mgr. Ing., High School of Agriculture, Dept. of Forest Protection, Poznań, ul. Wojska Polskiego 71c.
- KUROWSKI CZ., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- LALUSKA H., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- LASKOWSKA K., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- LENARTOWICZ E., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- ŁĘSKI R., Dr., Institute of Horticulture, Dept. of Plant Protection, Skierniewice, Szeroka 19.
- MICHAŁEK, Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- MICHAŁSKI J., Mgr. Ing., High School of Agriculture, Dept. of Forest Protection, Poznań, ul. Wojska Polskiego 71c.
- MOCHNACKA I., Prof. Dr. Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- NIEMIERKO S., Doc. Dr., Academy of Sciences, Nencki's Institute of Experimental Biology, Dept. of Biochemistry Warszawa, Pasteura 3.
- NIEMIERKO W., Prof. Dr., Academy of Sciences, Nencki's Institute of Experimental Biology, Dept. of Biochemistry, Warszawa, Pasteura 3.
- PIOTROWSKI F., Dr., Institute of General Biology, Acad. Med., Poznań, Fredry 10.
- POREMBSKA, Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- PRZEŁĘCKA A., Mgr., Nencki's Institute of Experimental Biology, Dept. of Biochemistry, Warszawa, Pasteura 3.
- RZYSKO CZ., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- SANDNER H., Doc. Dr., Academy of Sciences, Institute of Ecology, Dept. of applied Entomology, Warszawa, Nowy Świat 72.
- SASKA J., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- WĘGOREK W., Prof. Dr., Institute of Plant Protection, Poznań, ul. Grundwaldzka 189.
- WIACKOWSKI S. K., Dr., Institute of Horticulture, Skierniewice, ul. Szeroka 19.
- WŁODAWER P., Dr., Nencki's Institute of Experimental Biology, Dept. of Biochemistry, Warszawa, Pasteura 3.
- WOJTKA A., Mgr., Nencki's Institute of Experimental Biology, Dept. of Biochemistry Warszawa, Pasteura 3.
- WRONISZEWSKA A., Institute of Biochemistry and Biophysics, Warszawa, Krakowskie Przedmieście 26/28.
- ZIELINSKA Z., Doc., Dr., Nencki's Institute of Experimental Biology, Dept. of Biochemistry, Warszawa, ul. Pasteura 3.

Portugal

- CANCELA DE FONSECA J. P., Brigada dos Estudos da Defesa Fito-sanitaria dos Produtos Ultramarinos, Lisboa, Largo de Santos 3.

Roumania

KNECHTEL W., Academician, Acad. Rep. Pop. Romina, Bucuresti.

Switzerland

LÜSCHER M., Prof. Dr., Zoological Institute, University Bern, Dept. of Zoophysiology, Bern, Sallistrasse 8.

U. S. A.

°BODENSTEIN D., Dr., National Institute of Health, Gerontology Branch, Baltimore City Hospital, Baltimore 24, Maryland.

°BRAUER A., Prof. Dr., University of Kentucky, Dept. of Zoology, Lexington, Kentucky.

°COUNCE S. J., Ph. D., Yale University, Osborn Zoology Laboratory, New Haven, Conn.

U. S. S. R.

°БЕЛЯЕВА Т. Г. (Belyaeva T. G.), C. Sc., Institute of Animal Morphology Academy of Sciences USSR, Moskva V-71, Leninsky prospekt 33.

БРЕЕВ К. А. (Breyev K. A.), Institute of Zoology, Academy of Sciences USSR, Leningrad V-164.

ВИНОГРАДОВА Е. Б. (Vinogradova E. B.), C. Sc., Institute of Zoology, Academy of Sciences, Leningrad V-164.

ВОСКРЕСЕНСКАЯ А. К. (Voskresenskaya A. K.), Prof., Dr. Sc., Sechenov Institute of Evolutional Physiology, Academy of Sciences USSR, Leningrad, Maklin road 32.

ГЕЦОВА А. Б. (Götzova A. B.), C. Sc., Institute of Zoology, Academy of Sciences USSR, Leningrad V-164.

ГИЛЯРОВ М. С. (Ghilarov M. S.), Prof., Dr. Sc., Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences USSR, Moskva V-71, Leninsky prospekt 33.

ДАНИЛЕВСКИЙ А. С. (Danilevsky A. S.), Prof., Dr. Sc. Chair of Embryology, The University, Leningrad V1-64, Universitetskaya nab. 1.

°ИВАНОВА О. М. (Ivanova O. M.), C. Sc., Chair of Embryology, The University of Leningrad, Leningrad V-164.

°КОБАХИДЗЕ Д. Н. (Kobachidze D. N.), Prof., Dr. Sc., Institute of Zoology Academy of Sciences Ghruz. SSR, Tbilisi, Dzerzhinski Street 8.

°ОЗОЛС Е. Я. (Ozols E. J.), Prof., Baltic Station of Plant Protection and Latvian Academy of Agricultural Sciences, Riga, Hecen Str. 32, kv. 2.

ПОЛИВАНОВА Е. Н. (Polivanova J. N.), C. Sc., Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences USSR, Moskva V-71, Leninsky prospekt 33.

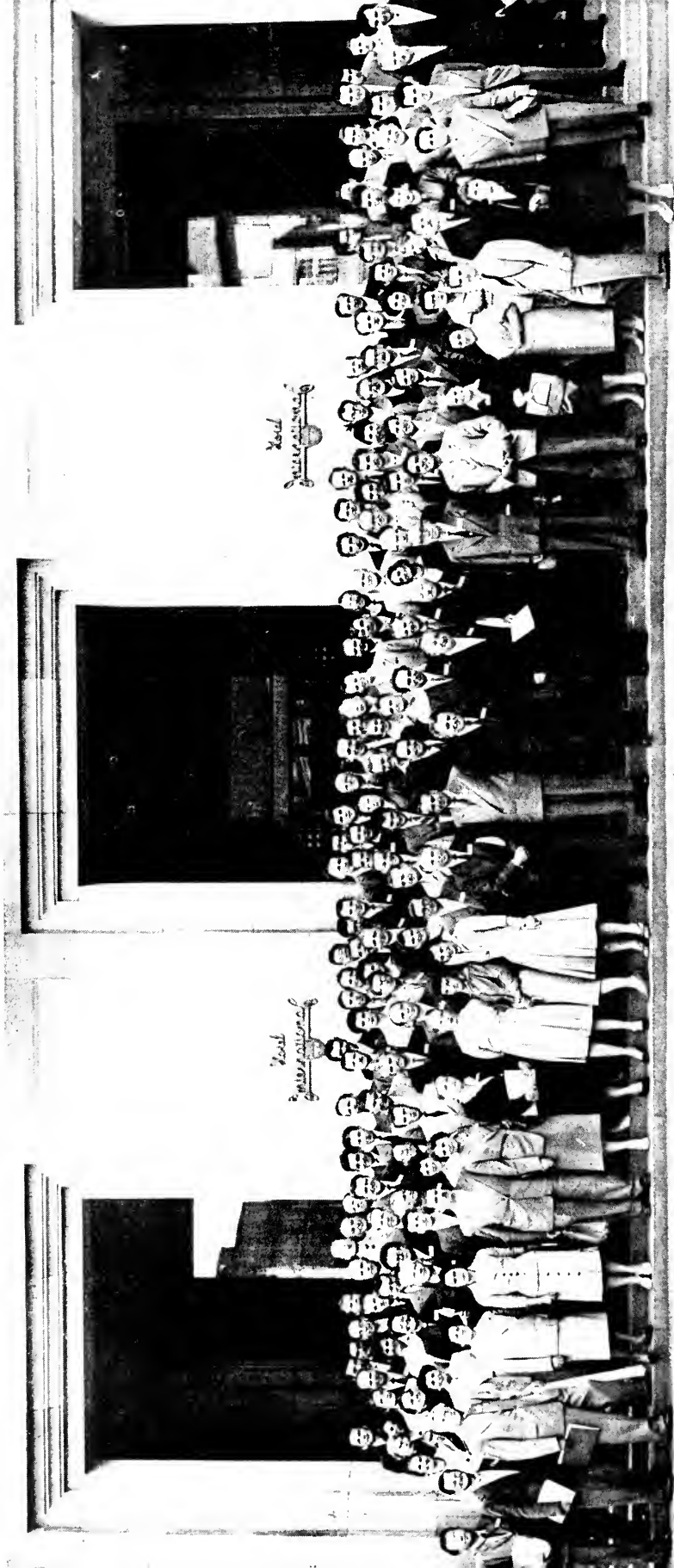
РОДЕНДОРФ Б. Б. (Rohdendorf B. B.), Prof., Dr. Sc., Institute of Paleontology, Academy of Sciences, Moskva V-71, Leningradsky prospekt 33.

°СОВЗДАРИ М. Е. (Sovzdarg M. E.), Prof., Dr. Sc., Timiryazevs Agric. Academy, Moskva.

°СИНИЦКИЙ Н. Н. (Sinitsky N. N.), Prof., Dr. Sc., Institute of Zoology Ukr. Acad. Sc. Kijev, Vladimirskaia 55.

°СТРЕЛЬНИКОВ И. Д. (Strelnikov I. D.), Prof., Dr. Sc., Laboratory of human and animal functional morph., Leningrad F-121, Soyuzna pechatnikov 25—A.

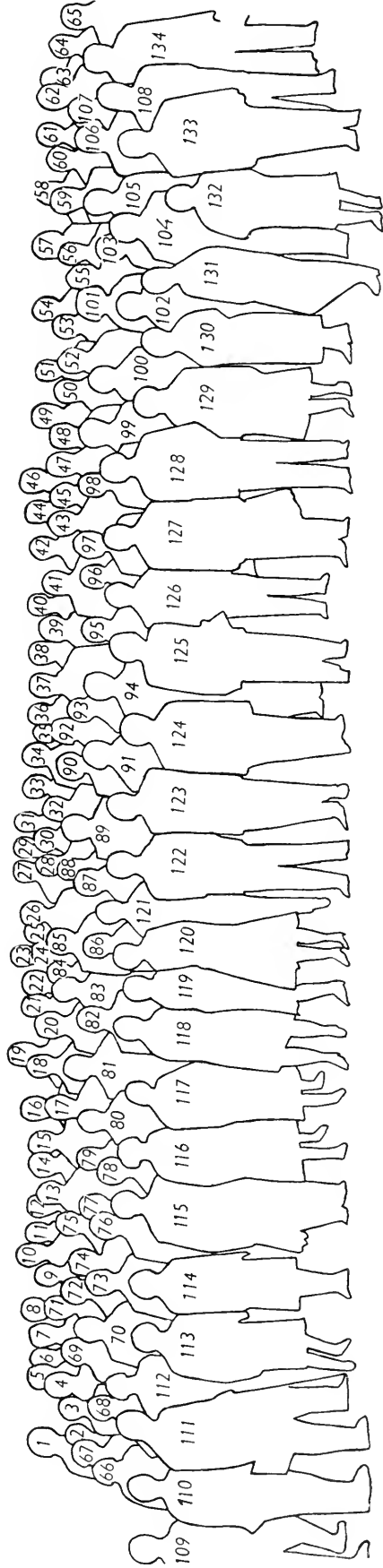
°ТАЛИЦКИЙ В. И. (Talitsky V. I.), C. Sc., Moldavian Institute of Horticulture, Vineyard and Viticulture, Kishinev, Kostyuzhenskoe shosse 3.



1917

SEZNAM ÚČASTNÍKŮ SYMPOSIA

1. Střežček J., ČSSR
2. Wroniszewska, Poland
3. Przełocka A., ČSSR
4. Pospíšil J., ČSSR
5. Daniel M., ČSSR
6. Samušák K., ČSSR
7. Welke G., GDR
8. Rosický B., ČSSR
9. Brojev K. A., USSR
10. Janča V., ČSSR
11. Skoedopole, ČSSR
12. Obr. S., ČSSR
13. Templich E., GDR
14. Martinik V., ČSSR
15. Finlayson L. H., GB
16. Lüscher M., Switzerland
17. Sander H., Poland
18. Hofer A., ČSSR
19. Šušák J., ČSSR
20. Stepanovičová O., ČSSR
21. Węzorek W., Poland
22. Huba A., ČSSR
23. Folliot, France
24. Weisnam L., ČSSR
25. Krdovic L., ČSSR
26. Lecouvre J. C., France
27. Biffner A., GDR
28. Richard M., France
29. Strangways-Dixon J., GB
30. Denis Ch., France
31. Eisenschmidt H., GDR
32. Daniel M., ČSSR
33. Wiedosworth V. B., GB
34. Novák V. L., ČSSR
35. Niama K., ČSSR
36. Piotrowski F., Poland
37. Nuorteva P., Finland
38. Fröhlich G., GDR
39. Steinberg D. M., USSR
40. Obrtel R., ČSSR
41. Krenel W., GDR
42. Obenberger J. jun., ČSSR
43. Ankersmit G. W., Netherl.
44. Sedivý J., ČSSR
45. Samušáková A., ČSSR
46. Michalski J., Poland
47. Masner L., ČSSR
48. Červenková B., ČSSR
49. Balázs A., Hungary
50. Kempny L., ČSSR
51. Kadhimowski V., Poland
52. Heller J., Poland
53. Dolšák B., ČSSR
54. Gubiéza A., Hungary
55. Grogala E., ČSSR
56. Banks C. J., GB
57. Chalupský J., ČSSR
58. Škrobald D., ČSSR
59. Dietrich J., Poland
60. Novák K., ČSSR
61. Chvála M., ČSSR
62. Ondřejka, ČSSR
63. Hochmut, ČSSR
64. Nováková E., ČSSR
65. Patočka J., ČSSR
66. Saska, Poland
67. Dominas, Poland
68. Berdennikova, USSR
69. Bírová H., ČSSR
70. Danělová V., ČSSR
71. Pécson G., GDR
72. Černý V., ČSSR
73. Novák D., ČSSR
74. Bodek L., ČSSR
75. Fischler W., GER
76. Skaltravý V., ČSSR
77. Kalandra A., ČSSR
78. Skaltravá M., ČSSR
79. Kolubajty S., ČSSR
80. Štys P., ČSSR
81. Peshiev G. P., Bulgaria
82. Štarov A. G., USSR
83. Tosar Z., ČSSR
84. Belkavá A., ČSSR
85. Machatschke J., GDR
86. Hising, GDR
87. Hising J. O., GDR
88. Nitschmann J., GDR
89. Wiackowski S. K., Poland
90. Čapek M., ČSSR
91. Le Berre J. R., France
92. Nuorteva S. L., Finland
93. Vebor J., ČSSR
94. Kurovski, Poland
95. Diabola J., ČSSR
96. Niemierko S., Poland
97. Scaud G. B., Netherl.
98. Schönhoven L., Netherl.
99. Danilovsky A. S., USSR
100. Brian M. V., GB
101. Mochmačka I., Poland
104. O'Farrel A. F., Australia
105. Kholová H., ČSSR
106. Landa V., ČSSR
107. Saly A., ČSSR
108. Hrdý I., ČSSR
109. Lauterer P., ČSSR
110. Masner P., ČSSR
111. Gilarov M. S., USSR
112. Nikolova V., Bulgaria
113. Vinogradova E. B., USSR
114. Polivanova S. N., USSR
115. Rohlederhoff B. B., USSR
116. Ushatinskaya R. S., USSR
117. Chernova O. A., USSR
118. Rohdentlorová E., ČSSR
119. Kofimová E., ČSSR
120. Hlilniková Z., ČSSR
121. Volte H. W., GDR
122. Müller H. J., GDR
123. Gersch M., GDR
124. Balthasar V., ČSSR
125. Obenberger J., sen., ČSSR
126. Jawlowski H., Poland
127. Niemierko W., Poland
128. De Witte J., Netherl.
129. Geocova A. B., USSR
130. Voskresenskaya A. K., USSR
131. Chlomački, Poland
132. Jaskowska T., Poland
133. Tashiev D. G., Bulgaria
134. Lematie J., ČSSR



- °ТАРАСЕВИЧ Л. М. (Tarasevich L. M.), Dr. Sc., Institute of Microbiology, Academy of Sciences USSR, Moskva V-71, Leninsky prospekt 33.
- УШАТИНСКАЯ Р. С. (Ushatinskaya R. S.), Prof., Dr. Sc., Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences, USSR, Moskva V-71, Leninsky prospekt 33.
- ЧЕРНОВА О. А. (Chernova O. A.), C. Sc., Dept. of Entomology, Biological Faculty, Moscow University, Moskva, Leninskije gory.
- ШАПОШНИКОВ Г. Х. (Shaposhnikov G. Kh.), C. Sc., Institute of Zoology, Academy of Sciences USSR, Leningrad V-164, Universitetskaya nab. 1.
- ШАРОВ А. Г. (Sharov A. G.), C. Sc., Institute of Palaeontology, Moskva V-71, Leninskij prospekt 33.
- ШТЕЙНБЕРГ Д. М. (Steinberg D. M.), Prof., Dr. Sc., Institute of Zoology, Academy of Sciences USSR, Leningrad V-164, Universitetskaya nab. 1.
- °ШУМАКОВ Е. М. (Shumakov E. M.), Prof., Dr. Sc., Institute of Zoology, Academy of Sciences USSR, Leningrad V-164, Universitetskaya n. 1.
- ЭДЕЛЬМАН Н. М. (Edelman N. M.), C. Sc., Scientific Investigation Institute of Plant Protection, Leningrad Herzen Street 42.
- °ЯХИМОВИЧ Л. А. (Yakhimovich L. A.), C. Sc., Plant Protection Research Institute, Leningrad Street 42.
- °ЯХОНТОВ В. В. (Yakhontov V. V.), Prof., Dr. Sc., Tashkent Institute of Agriculture, Sverdlov Street, Tashkent.

INAUGURAL SESSION

OPENING SPEECH

delivered by Academician *IVAN MÁLEK*, Chairman of the Biological-Medical Section of the Czech. Acad. of Sciences, Director of the Biological Institute, Praha.

On behalf of the Czechoslovak Academy of Sciences and the biological-medical section I welcome this Symposium dedicated to the ontogenetic development of insects. At the same time, allow me, please, to welcome all of you who are participating in the Symposium, in the first place our esteemed foreign guests.

There are two reasons why I feel especially honoured to greet this Symposium: first, because its subject seems to be very significant not only from the theoretical point of view — it will try to answer a question of general biological interest, but also because the problems to be dealt with are of wide practical importance as it has already been shown in many instances of insect population control, either to protect or to fight against them.

The other reason is that such a great number of the most renowned specialists have come to compare the results of their work. This alone is a guarantee that the problems will be profoundly and seriously discussed to the benefit of the work of all participants as well as development of research in this branch and science in general.

These features characterize the symposium as one of those organized in these 2–3 years by the biological-medical section of the Academy, e. g. symposium on the continuous cultivation of microorganisms, symposium on antibiotics etc. The subjects of these symposia were chosen in order to establish a theoretical basis for problems which appear to be of key-importance to us and at the same time to show how the theoretical principles would be applied in practice to ensure a better life of men on the earth.

All these symposia were attended by more than 500 outstanding scientists from various countries and were the initiative for a close collaboration and scientific friendships which can be considered one of the principal features and necessities of the modern science. The remarkable participation in this symposium assures, that this congress, too, will be successful and fulfil all the noble aims we have met for. That it, too, will be an initiation of further scientific friendships and collaboration, regardless of country and conditions in which the research is done.

Please, allow me on behalf of the Czechoslovak Academy of Sciences to wish full success to the Symposium in order to become the starting point of new important discoveries in the biological science, of continual international collaboration and scientific friendship.

A FEW WORDS TO INTRODUCTION

Professor *JAN OBENBERGER*, D. Sc., Member-Cor. of the Czechoslovak Academy of Sciences, Head of the Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences, Praha.

In the time of my youth, some 50 years ago, it seemed that the entomological science would develop in future in one direction only. The scientific entomological schools in Germany and Austria lead by prominent personalities, such as Redtenbacher, Gangelbauer, Seidlitz, Reitter, Kraatz, Dahl, Ratzenburg and others, worked mainly in systematics and taxonomy as can be seen from the numerous entomological periodicals of that time.

The young Czechoslovak entomological science developed under the influence of these already advanced entomological schools. The entomologists were engaged predominantly in collecting; their private collections became later the nucleus of large museal collections which are an indispensable basis for all the systematical and documentational investigations. When the systematic basis of entomology was roughly built up — at least in the mild zone, the study went more in depth; new branches and disciplines were founded giving rise to the large development of entomology which has not yet reached and will not reach its peak so soon. It was shown that entomology as a far greatest component of the zoological science should be based on general biology, zoology and a solid taxonomic knowledge and must develop in all its branches. Extensive works were compiled dealing with general morphology and anatomy. This period of time gave rise to a new independent branch — applied entomology based mostly upon the bionomical, anatomical, ontogenetical and physiological results. Immense damages caused on the human work by insects compel us to mobilize all the forces against their detrimental activity. In this connection it is very urgent to undertake further investigations in toxicology of insects, insecticides, in problems of insect vectors in virology etc.

Thanks to the Czechoslovak Academy of Sciences and particularly to the support of the Communist Party and government of our Republic the entomological science has been developing very successfully in these last years. New laboratories and departments engaged in entomological research have been founded — in the first place the Entomological Laboratory of the Czechoslovak Academy of Sciences, new, young highly qualified and enthusiastic people have come to work in this modern field of science. In consequence a large number of valuable scientific communications both theoretical and practical have been published representing a considerable contribution to the state economy, too. We feel very satisfied to see the general interest in our

work and we are conscious that it is at the same time very obliging for us.

One of the most important questions of modern entomology is the development of insects. We decided therefore, this problem to be the main and unique subject of our symposium. We truly believe that this meeting of the outstanding Czechoslovak and foreign entomologists will be welcomed and appreciated also in other countries and that it will bring many positive results achieved as well as many positive suggestions for our common future work.

THE CZECHOSLOVAK ENTOMOLOGY AND PERSPECTIVES OF ITS DEVELOPMENT

Dr. VLADIMÍR LANDA, Scientific Secretary of the Entomological Laboratory of the Czechoslovak Academy of Sciences, Praha.

The development of the Czechoslovak entomology was initiated at the end of the last century. It was connected with the progress of the national liberation movement manifested in the whole public life including natural sciences. Entomology had already several experienced workers as F. Klapálek, L. Duda, J. Uzel, K. Šulc etc. In 1904 the Czech entomological society was founded under the leadership of the chairman Professor F. Klapálek. Its members coming from various occupations were encouraged to study the insect faunistic and systematics of different groups. The Society published „Časopis české společnosti entomologické“ and many handbooks. In the University institutes the students began to study problems of general entomology, such as microscopical anatomy, histology etc. Even if this could not be a serious systematic study the work considerably influenced the further development of entomology. When the first world war was finished the new Czechoslovak Republic was established and sciences including entomology began to develop very quickly. In 1920 the zoological department of the National Museum was founded headed by Professor Obenberger, where large collections were concentrated. The Colleges of agriculture and forestry were concerned with entomology within the scope of their teaching programme. Between the two world wars significant papers were published by Komárek, Obenberger, Šulc, Roubal, Pfeffer, Kratochvíl, Blattný, Rambousek, Mařan and others.

After the second world war, namely after 1948 supported by the People's Democratic government, conditions were very favourable for the development of Entomology. The Entomological laboratory of the Czechoslovak Academy of Sciences, entomological laboratories of the Biological Institute such as the department of insect pathology and parasitological department working in medical entomology, and other laboratories of the Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences were founded. The entomological department of the National Museum is enlarged. Other departments at the University, Polytechnical School and those of various Ministries are founded or grow several times larger than in the pre-war time.

The growth is most evident in the number of scientific workers. In the first Republic there were 2–3 scientists permanently working in entomology and about 15 zoologists and phytopathologists working in entomology occasionally, beside their normal work. At present, there are 85 scientific workers

employed in entomology. Further 75 zoologists and phytopathologists are occupied with entomology within the scope of their large specialisation.

In these last years the entomology is characterized by a lively development of fundamental research in general and experimental entomology, such as physiology, developmental morphology and ecology besides the traditional systematical and faunistic research. Thus the structure of entomological research changes not only quantitatively, but also qualitatively.

I should like to mention the situation in individual scientific disciplines, at least in those regarding our symposium, i. e. developmental morphology, ecology, zoocenology and physiology.

Developmental morphology

The developmental morphology is based upon the outstanding work of K. Šulc and J. Komárek who have trained many disciples in this branch. The work has been concentrated in the Entomological laboratory of the Czechoslovak Academy of Sciences, and is concerned with the study of ontogenetic development of insects and different organs both under normal and artificial conditions. Thus the detailed data were obtained on the development of the cricket (*Gryllus domesticus*). Contemporaneously, hemolymph and development of genital organs in correlation with the fat body and other organs are studied. The research has been concentrated on the problems directly relating to the fertility of insects and their resistance against the external and internal factors.

Ecology of insects and biocenology

The ecology of insects was studied in the past by applied (practical) entomologists and systematists who whilst examining individual species also tried to study their ecology. Some papers of that time period are greatly appreciated (e. g. Komárek, Rozsypal, Šámal). As a special branch with its own methodics of experimental work ecology has never developed in Czechoslovakia. At present a group of workers from the Entomological laboratory are occupied with ecological problematics studying influence of abiotic factors on the insect behaviour as the progress of development, fertility, life-time seasonal periodicity etc. The object are several insect groups forming the food chain of *Aphis fabae*, its predators (Coccinellidae, Syrphidae, Neuroptera, Heteroptera) and parasites, chiefly Aphidiinae.

The study of insect ecology has been intensified also in agricultural working places. In the first place the Laboratory for plant protection of the Czechoslovak Academy of Agricultural Sciences in Ivanka pri Dunaji should be named where significant methodical improvements were reached. Ecological study develops quickly also in forestry.

The study of biocoenoses has been successfully developed by the work team of the Entomological laboratory aided by the scientific workers of the Natural history faculty in Prague, Bratislava and Olomouc. Attention has been paid particularly to the biotops of agricultural plants. As a result of this work publications were issued on the results of study of potatoes, clover, further concerning corn, maize, meadow and sugar-beet are in print. The work will continue on the biocoenoses of cultivated areals by which the correlations in individual food chains will be investigated, e. g. in the chain of *Aphis fabae*. The study of forest biocoenoses is performed at the Faculty of Forestry Sciences Prague, Laboratory of Applied Zoology.

Physiology of insects

In this branch we are in possession of only a few pre-war papers, especially by the experimental zoologist V. Janda, sen. Systematic research was started after 1948 at the Chair of animal physiology. Biological faculty, Charles university where insects represent the main material used. Headed by Professor Wenig the team worked mainly on the questions of insect metabolism, such as oxygen consumption under normal and experimental conditions, respiration enzymes, muscle metabolism. At present the problems of muscle biochemistry are solved. The pupils of this school were initiators of this branch of study in their working places, e. g. in the Zoological Institute of the University in Brno and agricultural laboratories. In the Entomological laboratory the research in this direction is lead by V. J. A. Novák who has already published a series of papers on metamorphosis and metamorphosis hormones. The laws of the development, general questions of morphogenesis, incretion and diapause are studied. The team works also in the physiology of metabolism (nutrition, excretion) and nerve physiology. Within the scope of their investigations the effect of attractants and repelents during the development of several fly species was studied. Some other problems of the physiology of agricultural damagers are investigated in the agricultural institutes. Diapause of the *Leptinotarsa* in the Research Institute of plant production, Ruzyně, physiology of digestion and diapause in the Laboratory of plant protection in Ivanka pri Dunaji.

Information on the other entomological disciplines can be found in the list of institutions. They were distributed to all participants. They will also have the opportunity to get acquainted with other particularities by their visits in different institutes.

Now, I should like to discuss briefly the perspectives of development of entomology in Czechoslovakia. The economic plan of our country takes into account a rapid development of agriculture, forestry and of course industry and public health. These are fields of interest also for entomology. Therefore,

it can be easily understood that the tasks allotted to entomology will be increased and will force the development of working places employed in the research of these problems.

The solving of practical tasks must be, of course, based upon a fundamental theoretical research. Therefore, the perspective plan of the Czechoslovak Academy of Sciences foresees the construction of an Entomological institute with about 40 scientific workers, to be completed between 1964—1966. It will include the Entomological laboratory with all its present work teams and have thus the following departments: developmental morphology, ecology, biocoenology, physiology and toxicology. The department of insect pathology will be part of the future institute. The study of systematics and faunistic will be concentrated in the enlarged entomological department of the National Museum. Outside these institutions the basic entomological research will be contained also in the programme of Universities and Polytechnical School laboratories.

The present greatest problem is the absolute lack of the laboratory space caused by a rapid growth of the institutes, especially in the Academy which of course cannot be immediately supplied with new buildings. As for entomology we shall be given a new building in the complex of the future Biological Institutes in Praha-Krč the construction of which has been started this year.

The development of a scientific branch is not of course dependent exclusively on the staff and building. Most important are the quality and results of work. In this respect we hope the development of entomology will proceed according to the following principles:

Entomology will develop intensively in all its branches, all the important departments will grow proportionally. This will enable us to solve in complex the different problems and facilitate the synthesis of the knowledge achieved. Accordingly, beside the present traditional disciplines the development of general entomology will be stimulated, such as ecology, biocoenology, developmental morphology, physiology and toxicology. Special care will be paid to the methodics. In theoretical research we intend to concentrate our forces on the central theme: Study of the population dynamics of insects and of the influencing biotic and abiotic factors. This is certainly one of the most important problems of theoretical entomology being in direct relation with questions of practice.

The problem will be solved from several points of view: ecology (influencing the development, life time, fertility, seasonal periodicity by biotic and abiotic factors), biocoenology (study of the insect component of the biocoenoses of cultivated areas, possibility of exterior influence), developmental morphology (development and function of genital organs in relation to the fat body), physiology (physiology of the insect development, diapause, metabolism etc.)

The work on the central problem has been already initiated. Of course, beside the main problem the special problems of each discipline will be solved.

The necessity of the full development of the basic entomological research and the connected enhancement of general dynamic disciplines is not a specific problem of Czechoslovak entomology, but it appears as a logic consequence of the progress in general in many other countries, too. It is a direction in which the world entomology progresses. Most renowned scientific workers are present here who have great merits in this scientific progress.

In endeavour to give a support to this development the Czechoslovak Academy of Sciences has organized the Symposium. We shall be very happy if our contribution will be a step forward.

FINAL SESSION

In the final session of the symposium the following resolution was accepted:

RESOLUTION

The Symposium on the ontogenetic development of insects organized in Prague from September 3—7, 1959, was attended by 208 scientific workers, out of them 98 from abroad and 110 from the Czechoslovakia.

The Symposium dealt with the following thematical groups: morphology and anatomy of insect development, physiology of insect development, seasonal periodicity of the development and influence of biotic and abiotic factors on the development of insects.

Totally 80 papers were read. Discussions took place at the end of each report, in special discussion meetings as well as in many personal conversations.

The scientific communications reflected the great progress achieved in all special branches. In the work of the congress new problems emerged demanding immediate solution, i. e. the questions concerning the functions of endocrine organs (e. g. corpora allata) and their significance for the insect metabolism, the manifestations and factors of diapause, biocoenoses of cultural plants, population dynamics, fertility etc. In future it will be necessary to pay more attention to general disciplines of entomology, such as morphology, ecology and physiology of insects. Important discoveries of the insect development are of general biological interest and at the same time form the basis for the entomological investigation aiming at practical solutions which were also discussed at the symposium.

The experience shows once more how important it is to meet specialists from various countries and discuss with them current problems. It would be very profitable for our work if these meetings could be organized regularly in future. This proposal will be submitted to the International entomological congress in Vienna for consideration; the symposia would thus become a regular international institution.

РЕЗОЛЮЦИЯ

В Симпозиуме об онтогенетическом развитии насекомых, который проходил в Праге от 3 до 7 сентября 1959 г., участвовало 208 научных работников, из них 98 было из-за границы, а 110 из Чехословакии.

На Симпозиуме обсуждались следующие темы: морфология и анатомия развития насекомых, физиология развития насекомых, сезонная периодичность развития и влияние биотических и абиотических факторов на развитие насекомых.

В целом было прочитано 80 докладов. Дискуссии происходили после докладов на особых заседаниях и при встречах между отдельными учеными.

Научные сообщения показали большой прогресс, который был достигнут во всех отраслях. Был предложен ряд проблем, которые требуют решения. Так, например, обстоит дело с вопросом о функции эндокринных органов (например, прилежащие тела) и их значении для обмена веществ у насекомых, с вопросами биоценозов культурных растений, с динамикой популяции, плодовитостью и т. д. Для дальнейшего изучения этих вопросов необходимо в большей степени, чем раньше, развивать общие дисциплины энтомологии, то есть морфологию, экологию и физиологию насекомых. От развития этих дисциплин беспорочно зависит дальнейшее развитие энтомологии.

Важнейшие данные о развитии насекомых имеют, с одной стороны, общепаразитическое значение, а с другой стороны являются важной основой для решения практических вопросов энтомологии, которые также обсуждались на Симпозиуме.

Опыт Симпозиума снова показал, как важно, чтобы ученые из различных стран обменивались опытом и советовались о научных проблемах. Для нашей работы было бы очень полезно, если бы эти встречи осуществлялись и в будущем на регулярных симпозиумах.

Это предложение будет дано для обсуждения на Международном энтомологическом конгрессе в Вене с тем, чтобы симпозиумы стали регулярными международными организациями.

At the conclusion of the symposium the following foreign participants took the floor on behalf of the foreign delegations: Professor A. Jawlowski (Poland), Professor M. Gersch (German Dem. Rep.), Professor M. Richard (France), Professor D. M. Steinberg (USSR) and Professor V. B. Wigglesworth (England). In short speeches they evaluated the activity of the Symposium. After the final speech of Professor Obenberger (Czechoslovakia) the scientific programme was concluded.

PROCEEDINGS OF SECTIONS

SOME HISTOLOGICAL STUDIES ON INSECT GROWTH

Некоторые гистологические исследования по развитию насекомых

V. B. WIGGLESWORTH

(Department of Zoology, University of Cambridge, England)

During the past few years the use of osmium tetroxide followed by ethyl gallate has been developed as a method of fixation and staining (Wigglesworth, 1957b). The purpose of this communication is to describe this method and some of the results which have been obtained with it, particularly on growing tissues.

It has long been recognized that osmium tetroxide is the best of all cytological fixatives. With the development of electron microscopy its properties have been appreciated even more highly. Moreover it is claimed that a large part of the image of the cell as seen with the electron microscope depends on the scattering of electrons by localized deposits of bound osmium. If, therefore, this osmium could be made visible in the light microscope we should expect to obtain an image similar to that seen with the electron microscope.

The nature of fixation by osmium tetroxide is not known. It may be that more than one oxidative change in the components of the cell is involved. But it is quite certain that one important effect is the fixation of lipids. A very large part of the lipids in the cell, which are located in the mitochondria, endoplasmic reticulum, Golgi bodies, cell membrane and nuclear membrane, is in the form of monomolecular layers of oriented fatty chains. These chains are made up of unsaturated fatty acids; and since the fatty acids concerned have a constant composition, the unsaturated bonds will lie adjacent to one another in the oriented films. It is suggested that an important element in fixation by osmium tetroxide is cross-linking or polymerization of these fatty chains.

There are many ways in which such cross-linking could take place. One of the possibilities is indicated in fig. 1. The osmium bound in the manner shown is still capable of further oxidative reactions. It would still react with

gallic acid derivatives to give an intense blue-black coloration. That is the suggested explanation of the colour obtained when the osmium-fixed tissues are treated with ethyl gallate.

Ordinary methods of fixation and staining reveal particularly proteins and nucleic acids. The osmium-ethyl gallate method stains chiefly the fatty substances. It therefore provides a histological picture which is unlike that given by standard methods; it closely resembles the image seen with the electron microscope.

The cells in the epidermis of *Rhodnius*, as seen in whole mounts immediately after feeding, before growth has begun, show the nuclear membrane and a small nucleolus. The most conspicuous objects in the cells are the fine granular or filamentous mitochondria.

Within twenty-four hours after feeding (or injection of the moulting hormone ecdyson) the nucleoli are noticeably enlarged and the mitochondria are now contracted and swollen; the fine filamentous forms have disappeared (Wigglesworth, 1957a).

By two days after feeding, the nucleoli are still further enlarged and the mitochondria are much more numerous. By this time the cells are increasing in thickness and the protein and nucleic acid in the cytoplasm are increasing in amount.

During the height of cell division in the epidermis, which occurs about six days after feeding in the 4th-stage larva of *Rhodnius*, the difference between the appearance after standard methods of staining and after the use of osmium and ethyl gallate is very striking. After fixation in Carnoy and staining with haematoxylin, the most conspicuous objects in the dividing cells are the chromosomes. But nucleic acids do not react with osmium; the chromosomes are unstained in ethyl gallate; in the cell in metaphase the zone occupied by the chromosomes appears as a pale bar. The most conspicuous objects in the cell are the mitochondria (Wigglesworth, 1957b).

In the cells of the fat body the droplets of neutral fat become coloured a homogeneous deep blue black with osmium and ethyl gallate. The mitochondria are coloured a brownish grey. In the unfed or newly fed insect the mitochondria appear mainly as rounded or oval objects or as short rods. Within twenty four hours after feeding or the injection of ecdyson, the mitochondria are greatly increased in number and many of them are assuming a filamentous form, sometimes branched. Meanwhile much new protein and nucleic acid is being synthesized in the cytoplasm, but is not visible after this method of staining.

The sense cells and their axons have likewise been studied in whole mounts by the osmium-ethyl gallate method (Wigglesworth, 1959a). The sense cells contain conspicuous mitochondria. Over the greater part of their length the sensory axons are too fine to contain mitochondria. But at intervals

along their course they show beaded swellings which mark the points where the lumen is enlarged to enclose a mitochondrion.

It was shown some years ago that if the sensory axon is cut, a new axon grows out from the sense cell and ultimately makes its way to the central nervous system. (Wigglesworth, 1953). Examination of such regenerating neurones by the osmium-ethyl gallate method shows that the sense cells are enlarged and mitochondria in large numbers are moving into the growing axons (Wigglesworth, 1959a).

The osmium-ethyl gallate method is very convenient for tissue sections. The method is described in full elsewhere (Wigglesworth, 1959c). A small piece of tissue is fixed for some hours in buffered isotonic osmium tetroxide, rinsed in water, and transferred to a saturated solution of ethyl gallate in water for twenty four hours. It is then oriented and embedded in agar, and the agar block embedded in the „ester wax” of Steedman (1947). The final block is cut with specially sharpened safety razor blades and the sections collected on the surface of water directly onto a coverslip. The sections are dried and, after removal of the wax, are mounted directly in a gum mountant containing ethyl gallate in solution. By this means it is easy to obtain serial sections of 0,5 μ thickness or less.

A number of insect tissues have been studied by this method. It has proved particularly informative when applied to the nerves and central nervous system (Wigglesworth, 1959b). Among other things it stains the contents of the neurosecretory cells quite well (though not so conspicuously as the standard methods). It is also useful for cutting sections of the cuticle with the epidermal cells adhering to it.

LITERATURE

- Steedman H. F., 1947, *Quart. J. microsc. Sci.*, **88**: 123—33.
Wigglesworth V. B., 1953, *Quart. J. microsc. Sci.*, **94**: 93—112.
— 1957a, *Symp. Soc. exp. Biol.*, **11**: 204—27.
— 1957b, *Proc. R. Soc. Lond., B*, **147**: 185—99.
— 1959a, *Quart. J. microsc. Sci.*, **100**: 285—298.
— 1959b, *Quart. J. microsc. Sci.*, **100**: 299—313.
— 1959c, *Quart. J. microsc. Sci.*, **100**: 315—320.

РЕЗЮМЕ

Предполагается, что фиксация тканей четырехокисью осмия, т. е. осмиевой кислотой, основывается главным образом на окислительном проникновении осмия в ориентированные цепи ненасыщенных жирных кислот. Этим путем осаждаются липидные обо-

лочки клеточного сока, ядро, митохондрии и аппарат Гольджи, а также ретикулюм эндоплазмы. Связанный осмий становится хорошо виден при использовании этилового эфира галловой кислоты, причем окрашенные им клетки выглядят в нормальном микроскопе также, как в электронном. Митохондрии изменяют форму и увеличиваются в числе, когда клетки находятся под влиянием гормона линьки — экдизона, также синтезируются и белки нуклеиновых кислот. Из тканей, фиксированных и окрашенных осмиевой кислотой и этиловым эфиром галловой кислоты, были приготовлены срезы толщиной 0,5 μ простым методом. Этот метод был применен на нервной системе насекомых и дал возможность установить много детальных структур, которые не были обнаружены при помощи стандартных методов.

ПОТЕНЦИИ ТКАНЕЙ НАСЕКОМЫХ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЛОГЕНЕЗЕ

Potentialities of Insects Tissues in the Process of Ontogenesis and Phylogenesis

Д. М. ШТЕЙНБЕРГ*)

(Зоологический институт Академии наук СССР, Ленинград, СССР)

Хорошо известно, что у насекомых, как и у других животных, при нормально протекающем индивидуальном развитии морфогенетические потенции различных эмбриональных зачатков раскрываются лишь в соответствии с их проспективным значением. Лишь в условиях эксперимента обнаруживается, что потенциальные возможности эмбриональных тканей значительно шире тех, которые реализуются при нормальном онтогенезе. Известно также, что в процессе филогенеза развитие отдельных зачатков органов изменялось в соответствии с модусами, установленными А. П. Сергеевым (анаболния, девнация, архаллаксия).

В настоящем сообщении делается попытка проанализировать следующую проблему: не представляется ли возможным на основании исследования потенций тканей в онтогенезе наметить пути, по которым они развивались в процессе филогенеза. С этой целью было исследовано развитие трех совершенно различных органов:

1. Потенции гиподермы переднегруди. При нормальном онтогенезе гиподерма переднегруди личинки способна к образованию лишь покровов переднегруди взрослого насекомого. Если у гусениц *Galleria mellonella* L. удалить имагинальный диск заднего крыла вместе с прилегающей к нему частью эмбриональной территории крыла и на их место трансплантировать кусочек гиподермы переднегруди, вырезанный вблизи стигмы, то пересаженная ткань может принять участие в образовании нового крыла, развивающегося как результат его регенерации из оставшейся части эмбриональной территории. Эти потенциальные возможности гиподермы переднегруди участвовать в образовании крыла вскрываются, однако, лишь в случае вовлечения клеток гиподермы переднегруди в протекший рядом регенерационный процесс. При этом пересаженная гиподерма сохраняет способность к образованию тех же кутикулярных структур — чешуек, которые ей свойственны при нормальном развитии. Нормальное заднее крыло *Galleria mellonella* покрыто слабо окрашенными чешуйками и поэтому совершенно светлое; многие чешуйки, в особенности в анальной области, удлинены, волоковидны. Чешуйки, развивающиеся из пересаженной гиподермы передне-

*) D. M. Steinberg

груди, крупнее, имеют другую форму и окрашены в темный цвет; они хорошо выделяются на фоне светлых чешуек нормального заднего крыла. Взаимное расположение темных и светлых участков в крыле у разных экземпляров различно и зависит от того, каким образом пересаженная ткань была вовлечена в регенерационный процесс. Результат трансплантаций гиподермы переднегруди вполне сопоставим с ранее исследованными химерными крыльями (Штейнберг, 1949; Steinberg 1958).

Если на место удаленной части эмбриональной территории крыла пересадить соответствующие участки гиподермы брюшных сегментов, то трансплантированная ткань лишь тормозит регенерацию крыла и никогда не принимает участия в его образовании. Таким образом этой особенностью обладает лишь гиподерма грудных сегментов.

У современных крылатых насекомых крылья развиваются лишь на II и III сегментах. Но у некоторых ископаемых форм и на переднегруди развивались паранотальные выросты, обычно рассматриваемые как сериальные гомологи крыльев. Напрашивается вывод, что вскрываемые экспериментом потенции гиподермы переднегруди, участвующие в развитии крыльев, являются отражением тех возможностей, которые когда-то у ископаемых предков реализовались в онтогенезе.

2. Гетероморфная регенерация антенны. Как впервые было показано в лаборатории Г. Пржибрама у *Carausius morosus* Br. a. Redt., на месте обрезанной антенны развивается дистальная часть конечности. (Borchardt, 1927). При повторении опыта Пржибрама удалось выяснить, что для развития гетероморфной конечности необходимо перерезать антенну или на уровне вершины *scapus* (не более чем на расстоянии $1/8$ от его дистального конца) или на границе *scapus* и *pedicellum* или, на конец, на любом уровне *pedicellum* вплоть до его сочленения с первым члеником *flagellum*. При перерезке антенны еще ближе к ее основанию, регенерация вообще не происходит; при перерезке на уровне первого членика *flagellum* или еще далее к дистальному концу антенны регенерирует несколько нормальных антеннальных членика. Таким образом, потенции к образованию гетероморфной конечности связаны с II члеником антенны (*pedicellum*) и с самой дистальной частью I членика (*scapus*). Всего изучено свыше 50 гетероморфных конечностей.

Гетероморфная конечность состоит из пяти или реже шести члеников. В случае пятичленикового регенерата, он подобен *tarsus* + *protarsus* конечности. *Tarsus* нормальной конечности *Carausius morosus* состоит из 5 члеников. Однако рядом авторов было показано, что при регенерации конечностей развиваются всегда 4-х члениковые *tarsus*. Таким образом, по числу члеников развивающийся вместо антенны *tarsus* подобен *tarsus* регенерировавшей нормальной конечности. Наиболее полно в гетероморфной конечности всегда выражен первый членик *tarsus*, отличающийся своей

большой длиной, и последний, дистальный членник — *pretarsus* с его парой коготков и лезвией между ними непарной подушечкой (*arolium*). II—IV членники *tarsus* могут быть недостаточно полно отчленены друг от друга, но у наиболее хорошо развитых экземпляров они ничем не отличаются от соответствующих членников *tarsus* нормальной конечности и даже как у этой последней имеют на вентральной стороне, на каждом членнике по паре тарзальных подушечек (*euplantulae*). Единственное отличие гетероморфного *tarsus* от нормального, кроме числа членников, заключается в том, что первый членник нормального *tarsus* у своего основания несет группу сильно хитинизированных коротких щетинок расположенных в один ряд, всегда отсутствующих на гетероморфно развивающемся *tarsus*. В тех случаях, когда гетероморфная конечность состоит из 6 членников ее первый базальный членник морфологически соответствует *tibia*, хотя он и не несет характерных для *tibia* шпор. Таким образом, на месте антенны регенерирует не ногоподобное образование, а дистальная часть настоящей конечности.

Причины развития гетероморфной конечности на месте антенны остаются пока неизвестными. Прикбрам полагал, что атиническая регенерация зависит от разрушения Джонстоновского органа, расположенного, как известно, во втором членнике антенны. Однако, совпадение это по-видимому чисто случайное и причинной связи между Джонстоновским органом и гетероморфной регенерацией вероятно не существует.

Хотя морфогенетические причины развития гетероморфной конечности палочников остаются пока неизвестными, обращает на себя внимание поразительное сходство этих образований, возникающих в результате атинической регенерации с хорошо известными мутациями дрозофилы типа *aristopedia*, при которых вместо нормальной аршты антенны развивается *tarsus* конечности. Степень выраженности этого наследственного уродства в большой степени зависит от температуры. Кроме того, *Vodenstein (1949)* получил фенкопии *aristopedia* подвергая личинок мух дрозофилы во время чувствительного периода воздействию паров азотистого липрита. Таким образом, то что у палочников легко происходит в результате регенерации, то у дрозофилы наблюдается или как наследственное уродство или как следствие влияния сильно действующих химических веществ на импгинальный диск глазо-антенного комплекса.

Diptera и *Phasmoda* систематически очень далеко стоящие друг от друга отряды. Тем более удивительно, что у них наблюдается столь большое сходство в атиническом морфогенезе антенн. Это сходство вряд ли является конвергентной и вероятно указывает на какие-то очень общие морфогенетические потенции тканей, образующих антенну насекомых. В связи с этим, следует, вероятно, пересмотреть и вопрос о происхождении антенн. Как известно, большинство сравнительных анатомов не считает антенны сериальными гомологами конечностей насекомых. Потенции тканей антенн,

вскрываемые при регенерации или при сильных химических воздействиях, являются, вероятно, отражением морфологического родства конечностей и антенн, маскированных в процессе филогенеза.

3. Количество овариол в яичниках. Известно, что число яйцевых трубочек — овариол у насекомых весьма различно. Мною было показано, что пеходным, наиболее примитивным состоянием следует считать 7 овариол в каждом яичнике; это количество может подвергаться уменьшению (олигомеризация) или увеличению (полимеризация) причем оба процесса наблюдаются как в онтогенезе, так и в филогенезе (Штейнберг, 1959). В настоящем сообщении этот вопрос будет рассмотрен лишь на примере надсемейства *Apoidea*.

У различных свободноживущих одиночных пчелиных, кроме сем. *Anthophoridae* в каждом яичнике имеется по 3 овариолы; у *Anthophoridae* и общественно-живущих шмелей — 4 овариолы. Из свободно живущих видов лишь у *Apis mellifera* L., возникает и развивается до 180 овариол, которые у пчелиной матки все развиваются, а у рабочих пчел в большинстве дегенерируют. Мною было обнаружено, что увеличение числа овариол, характерное для сем. *Apidae* легко происходило в процессе филогенеза во всех группах надсем. *Apoidea*. Дело в том, что кроме свободноживущих пчелиных имеется значительное число родов паразитических пчелиных, паразитирующих на свободноживущих видах пчелиных и являющихся во многих случаях их ближайшими родственниками. У большинства этих паразитирующих родов оказалось увеличенное число овариол. Так, если у всех видов р. *Bombus* по 4 овариолы в каждом яичнике, то у всех видов шмелей-кукушек р. *Psithyrus* ближайших родственников настоящих шмелей, число овариол 8—10—12. Такие же отношения наблюдаются в паразитических родах *Psites*, *Nomada*, *Epeolus*, *Biastes* и др. Переход к паразитированию происходил у пчелиных конвергентно в различных семействах и подсемействах. Тем более удивительно, что конвергентно это приводило к увеличению числа овариол, что несомненно с эволюционной точки зрения должно рассматриваться как приспособление к паразитизму. Но интересна и морфогенетическая сторона вопроса: во всем надсемействе *Apoidea* сохраняются потенции к увеличению числа овариол, легко реализуемые в филогенезе при переходе к паразитированию и не менее легко подвергающиеся редукции у рабочих медоносной пчелы.

Все три кратко рассмотренных мною примера свидетельствуют о существовании глубоких связей между потенциальными возможностями отдельных тканей или эмбриональных зачатков раскрывающихся в процессе онтогенеза и теми изменениями, которые та или иная система органов претерпевала в процессе филогенеза. Но так как онтогенез не только отражает филогенез, но и его формирует, что прекрасно показано А. Н. Северцовым и Н. Н. Шмальгаузенем, то и вскрытие морфогенетических потенций отдель-

ных зачатков вероятно не только отражает филогенез, но и указывает те пути, по которым может происходить развитие в процессе филогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

- Штейнберг Д. М., 1949, *Изв. Акад. наук СССР, сер. биол.*, 3: 340—374.
— 1959, *Дитом. обзор.*, 38 (3):
Bodenstein D. a A. Abdel-Malek, 1949, *J. exp. Zool.*, **III**: 95—115.
Borchardt E., 1927, *Arch. f. Entwicklungsmech.*, **110**: 366—394.
Steinberg D. M., 1958, Proc. X. Intern. Congr. of Entomology, I.

SUMMARY

The cells of hypodermis of prothorax in caterpillars of *Galleria mellonella* transplanting on metathorax are able to take part in the formation of new wing in the process of its regeneration; hypodermis of abdominal segments has no such potentialities. When cutting the antennae of *Carausius morosus* at the level of the apex of scapus or pedicellum, the distal part of the extremity develops and does not essentially differ from the normal one. The number of ovarioles in ovaries of *Apoides* can easily increase in the process of different genera to parasitizing. This fact regarded from the historical point of view permits to draw the conclusion that potentialities of different embryos probably show the way of their development in phylogenesis.

ЭВОЛЮЦИЯ СПОСОБОВ ОСЕМЕНЕНИЯ НАСЕКОМЫХ КАК РЕЗУЛЬТАТ ПЕРЕХОДА ОТ ВОДНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ К НАЗЕМНОМУ В ТЕЧЕНИЕ ФИЛОГЕНЕЗА

Evolution of the Insemination Type in Insects as the Result of the Transition from Aquatic to Terrestrial Life in the Course of the Phylogenesis

М. С. ГИЛЯРОВ*)

(Лаборатория почвенной зоологии Института морфологии животных им.
А. Н. Северцова Академии наук СССР, Москва, СССР)

Оплодотворение яйцеклетки, обеспечиваемое осеменением — необходимое условие начала онтогенетического развития всех раздельнополых организмов.

Одним из основных условий обитания животных на суше является выработка у них приспособлений к внутреннему осеменению, т. е. наружное осеменение, распространенное у многих водных, особенно морских животных, в воздушной среде невозможно вследствие высыхания голых клеток сперматозоидов.

В типе членистоногих, изобилующем наземными формами, внутреннее оплодотворение очень широко распространено, но достигается оно настолько разными путями, что можно уверенно говорить о конвергентной выработке внутреннего оплодотворения в разных ветвях этого типа.

В частности, для высших насекомых (*Pterygota*), во взрослой размножающейся стадии перешедших к жизни в воздушной среде, характерно внутреннее осеменение, достигаемое, однако, настолько различными путями, что и в пределах этой группы можно говорить о параллельной или конвергентной выработке внутреннего осеменения.

В то же время для аннелид, происходящие от которых членистоногих принимается большинством зоологов, и для более примитивных морских хелицерных (*Xiphosura*) характерно типичное наружное осеменение. Понять происхождение внутреннего осеменения в процессе филогенетического развития наземных членистоногих, в частности, высших насекомых, позволяет развитая автором теория (М. С. Гиляров, 1944, 1949) о почве и близких по физико-химическим условиям субстратах, как о среде перехода от водного образа к наземному в течение эволюции и о формировании признаков *Protohexapoda* в таких условиях.

Благодаря тому, что воздух в почве насыщен водяными парами, в нем нет опасности такого быстрого высыхания спермы, как в воздухе открытой атмосферы на поверхности суши. Поэтому у более примитивных почвенных

*) M. S. Ghilarov

членистоногих и у тех групп, которые в своем цикле развития тесно связаны с почвой, вырабатывается своеобразный способ осеменения, как бы переходный от наружного ко внутреннему, который я предложил назвать „наружно-внутренним“ (М. С. Гиляров, 1959). На первом этапе такое осеменение протекает как наружное — капля спермы или сперматофор выводится самцом в наружную среду, на субстрат, а во втором — самка подхватывает отложенную сперму половым отверстием и оплодотворение происходит в половых протоках самки как при внутреннем осеменении. Наружно-внутреннее осеменение свойственно скорпионам (Angermann, 1955; A. J. Alexander, 1956; A. Shulov, 1956), ложно-скорпионам (H. W. Kew, 1912; M. Vachon, 1938) и *Pedipalpi* (H. Sturm, 1958); от этого типа легко прослеживается переход к таким типам осеменения, которые свойственны *Solifuga* и *Araneina*.

Аналогичный ряд прослеживается и среди клещей. Наружно-внутреннее осеменение без спаривания (самцы откладывают сперматофоры, самки их подбирают) характерно для орибатид (F. Pauly, 1956), для тромбикулид (L. J. Lipovsky, G. W. Byers, E. H. Kardos, 1957; Wen Tin-whan, 1958 и др.); от этого способа осеменения прослеживаются переходы к другим способам осеменения у клещей (М. С. Гиляров, 1959). Аналогичные способы наружно-внутреннего осеменения известны для *Polyxenus lagurus* из *Diplopoda* (K. Schönemann und Schallen, 1954), у *Symphyla* (L. Jubertie-Jupeau, 1956), а также у различных *Chilopoda* — у *Geophilidae* (J. Fabre, 1855), у *Scolopendridae* (H. Klingel 1957), и у *Scutigera* (H. Klingel, 1956). При этом у некоторых многоножек капли спермы откладываются на выделяемую самцом паутинку и в отсутствие самок (*Polyxenus*, *Geophilus*) и у ведущих более открытый образ жизни, например у *Scutigera*, при встрече самца и самки самец откладывает сперматофор и наталкивает на него самку аналогично тому, что наблюдается у *Scorpionoidea* и близких групп низших *Arachnoidea*. У *Juloidea* наблюдается перенос спермы к генитальному отверстию самки конечностями самца, не связанными с мужским половым отверстием. Таким образом, у низших *Arthropoda* *terrestria* осеменение наружно-внутреннее, причем у более мелких и теснее связанных с почвой форм — неизбирательное, а у более крупных и менее связанных с почвой — со спариванием, с сокращением времени пребывания спермы (сперматофора) во внешней среде.

Среди насекомых в разных группах *Apterygota* зарегистрировано наружно-внутреннее осеменение, которое у более связанных с почвой форм является неизбирательным (самцы оставляют сперматофоры в отсутствие самок), что отмечено для *Campodea* из *Diplura* (F. Schaller, 1954) и для *Collembola Arthropleona* (F. Schaller, 1952, 1953; D. Poggendorf, 1956; H. Mayer, 1957), а у менее связанных с почвой форм — у *Collembola-Symphyleona* (H. Mayer, 1956) и у *Thysanura* — при встрече самца с самкой, причем у *Ma-*

Table 1 Arthropods Insemination character in different Branches of terrestrial Arthropods

Insemination character					
Arthropod group	Externo-internal (without the sperm transferring by male to the female gonopore	Externo-internal or indirectly internal (with the sperm transfer to the female gonopore by means of appendices of male not directly connected with the male gonopore	Internal with the external spermatophore	Internal with the internal spermatophore	Internal without any spermatophore
Chelicerata (without Acarina)	Scorpions, Pseudo-scorpions, Thelyphonids,	Ricinulei, Solifuga, Araneina	—	—	Opilionids
Acarina	Trombiculids, Oribatids	Mesostigmata, Argasids	—	—	(Ixodids ?)
Diplopoda	Pselaphognatha	Juloidea, Polydesmids	—	—	—
Symphyla	Symphilids	—	—	—	—
Chilopoda	Geophilids, Scolopendrids, Lithobiids, Scutigera	—	—	—	—
Apterygota	Collembola, Campodeids, Lepismatids	Machilids	—	—	—
Hemimetabola	—	(Odonata)	Blattodea, Orthoptera-Ensifera, (Embiidae)	Aeridoidea, Copeognatha, Rhynchota (pars)	Rhynchota (majority) Thysanoptera, (Ephemeroptera)
Holometabola	—	—	Megaloptera Neuroptera-Planipennia (majority)	Lepidoptera, Trichoptera (pars), Coleoptera (pars), Hymenoptera (pars)	Trichoptera, Mecoptera, Diptera (overwhelming majority), Hymenoptera (majority) Coleoptera (majority)

chilis капли спермы сначала откладываются на паутиновую нить и потом переносятся к генитальному отверстию самки теми или иными неполовыми придатками (F. Schaller, 1952), а у *Lepisma* самец откладывает грушевидный сперматофор, который самка подбирает яйцекладом с субстрата снизу (H. Sturm, 1956). Последний способ осеменения помогает понять осеменение низших *Pterygota*.

У *Pterygota*, утративших непосредственную связь с почвой и сходными укрытиями во взрослом состоянии, с переходом к жизни в атмосфере, насыщенной водяными парами, эволюция шла по пути сокращения пребывания сперматофора вне организма. В более простых случаях при сражении самец снизу подводит сперматофор к половому отверстию самки, а самка подхватывает его половыми придатками в момент появления, как это делает с субстрата самка *Lepisma*. Это параллельно прослеживается и у низших *Hemimetabola* (s. I) среди ортоптероидов — у *Blattoidea*, (J. Zabinski, 1933), у *Mantodea* (L. Chopard, 1949), у *Grylloidea* (подробно у В. Болдырев, 1914), у *Locustodea* (ibid.), а также у низших *Holometabola* — среди нейроптероидов — у *Megaloptera* (A. M. Du-Bois und R. Geigy, 1935), у ряда *Neuroptera* — *Planipennia* (C. L. Withcombe, 1922, 24; K. David, 1936, В. Болдырев, 1914). У *Sialis* — нет даже совокупительного аппарата. В высших группах *Pterygota* оплодотворение внутреннее, но в ряде случаев сперматофор сохраняется (*Acridoidea*, многие *Rhynchota*, *Lepidoptera*, многие *Trichoptera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera*, некоторые *Diptera* etc.), а в некоторых случаях сперматофора нет (ряд *Trichoptera*, многие *Hymenoptera*, многие *Coleoptera*, многие *Rhynchota*, большинство *Diptera*). Развитие у самца совокупительного органа, обеспечивающего введение половых продуктов в половые протоки самки (что исключает пребывание спермы вне половых протоков насекомого), способствует редукции сперматофора как приспособления к защите спермы от высыхания. Сперматофор в таких случаях может приобретать новую функцию (ср. наблюдения В. Струникова, 1959, над осеменением яиц *Bombyx mori* L.).

Переход к внутреннему оплодотворению от сперматофорного, при котором сперматофоры только подводится к половому отверстию самки, хорошо прослеживается в ряду *Orthoptera* = *Saltatoria*, среди которых у наиболее ксеробийных *Acridoidea* вырабатывается физиологически внутреннее, хотя и сперматофорное осеменение, явно возникающее на базе сперматофорного, в свою очередь происходящего от паразито-внутреннего (М. С. Гилларов, 1958).

Сопоставление способов осеменения разных групп насекомых и сравнение его с типами осеменения других групп членистоногих с учетом их филогенетического уровня и экологических особенностей при выделении почвы как самостоятельной среды обитания (наряду с водной и воздушной) позволяет сделать следующие общие выводы.

1. У предков наземных групп членистоногих, обитавших в воде, было наружное осеменение, как у *Annelida* и *Xiphosura*.

2. Переход членистоногих к наземному образу жизни в течение эволюции происходил с использованием почвы, подстилки и сходных местообитаний, и в такой среде выработался специфический характер осеменения — паружно-внутреннее — без спаривания (как у *Collembola*) *Arthropleona* и др.) или со спариванием (как у *Thysanura* и др.).

3. Сокращение времени пребывания спермы вне половых протоков самца и самки по мере освобождения организма от связи с почвой, с насыщенной водяными парами атмосферой достигается путем переноса спермы (сперматофора) к половому отверстию самки придатками самцов, не связанными непосредственно с половым отверстием (*Solifuga*, *Araneina*, *Mesostigmata*, *Juloidea*, *Machilidae*, *Odonata*), или путем подведения откладываемого сперматофора к половому отверстию самки (низище *Orthopteroidea* и *Neuropteroidea*).

На базе последнего способа осеменения по мере развития копулятивных органов, особенно у самцов, степень гомологии частей которых в ряде случаев очень сомнительна (ср. S. L. Тухен, 1956), выработалось типичное внутреннее осеменение, свойственное высшим *Pterygota*, при котором в одних случаях сперматофор сохраняется, в других исчезает (в пределах одного отряда, например *Trichoptera* или даже семейства, например, *Tenebrionidae*).

Следовательно смена сред обитания в течение эволюции ветви *Arthropoda*, приведшей к высшим насекомым: вода-почва-воздух, обоснованная ранее автором на других материалах, подтверждается и анализом эволюции способа осеменения, что может быть представлено в виде следующей схемы:

Среда обитания — вода → почва → воздух

Способ осеменения — наружное → паружно- → внутреннее
внутреннее

ЛИТЕРАТУРА

- Alexander A. J., 1956, *Nature, London* **178**: 867—868.
Angermann H., 1955, *Naturw. Berlin*, **32**: 303.
Boldyrev V. F., 1914, *Horae Soc. entom. Ross.*, **41**: 1—224. (in Russian).
Chopard L., 1934, *C. R. Ac. Sci. Paris*, **199**: 806—807.
David K., 1936, *Z. Morphol. Ökol.* **31**: 151—206.
Du Bois A. M. und Geigy R., 1935, *Rev. Suisse Zool.*, **42**: 169—248.
Demange J. M., 1956, *Bull. Mus. Hist. nat. Paris* (2), **28**: 388—393.
Fabre J. H., 1855, (Cited after A. B. Griffiths, "Physiology of Invertebrata", Lond., 1892).
Ghilarov M. S., 1944, *Zool. Zhurn.*, **23**. (Russ., Engl. Summ.).
— 1949, The properties of soil as Environment and its significance in the evolution of insects. Ed. Acad. Sci. USSR, Moscow - Leningrad. 299 pp. (in Russian).

- 1956, *Symposia Genetica et Biologica Italica*, 4: 399—413.
 — 1958, *Zool. Zhurn.*, 27: 707—735. (Russ., Eng. Summ.).
 Jubertie-Jupeau L., 1956, *C. R. Ac. Sci. Paris*, 243: 1164—1166.
 Kew H. W., 1912, *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1912: 256—262.
 Klingel H., 1956, *Naturw. Berlin*, 43.
 — 1958, *Naturw. Berlin*, 45.
 Lipovsky L. J., Byers G. W., Kardos E. H., 1957, *J. Parasitol*, 43: 256—262.
 Mayer H., 1957, *Zool. Jb. Syst.*, 85: 275—328.
 Pauly F., 1956, *Zool. Jb. Syst.*, 84: 275—328.
 Poggendorf D., 1956, *Naturw. Berlin* 43: 45.
 Schaller F., 1952, *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* (Freiburg), 19: 184—189.
 — 1953, *Z. Morphol. Ökol.*, 41: 265—277.
 — 1954, *Naturw. Berlin*, 41: 406—407.
 — 1955, *Forsch. Fortschr.*, 29: 261—263.
 Schömann K. und Schaller F., 1954, *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* (Tübingen), 33: 342—346.
 Shulov A., 1958, *Proc. Tenth Intern. Congr. Entom.* (Montreal, 1956), 1.
 Strunnikov, 1959, *Zhurn. obsheeei biol.*, 20.
 Sturm H., 1956, *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* (Erlangen, 1955), *Zool. Anz., Suppl. - Bd.* 19.
 — 1958, *Naturw. Berlin*, 45: 142.
 Tuxen S. L., 1956, *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects*.
 Vachon M., 1938, *Ann. Sci. nat.*, (Zool.), *Onzieme Ser.*
 Withicombe C. L., 1922, *Trans. ent. Soc. Lond.*, 1922: 501—594.
 — 1924, *Trans. ent. Soc. Lond.*: 1924: 303—412.
 Zabinski J., *C. R. Soc. Biol. Paris*, 112: 596—598.

SUMMARY

The ontogenetical development of amphimictic organisms begins from fertilization secured by insemination. The external insemination is native to many marine invertebrates, all terrestrial animals including insects are characterized by internal mode of insemination. Properties of the soil as environment — intermediate one between the aquatic and terrestrial s. str. — determine the insemination character in lower Arthropods, connected with soil, called by the author "externo-internal". The following evolution of insemination mode in Pterygota is realized by introduction of the spermatophore into the gonoducts of the female and with the reduction of the spermatophore. The changes of environment: "water-soil-air" — corresponds to the change of insemination types in the course of insects phylogenesis: "external — externo-internal — internal" one.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ

Special Characters of Ontogenesis and their Significance in the Insect Evolution

Б. В. РОДЕНДОРФ*)

(Налеонтологический институт Академии наук СССР, Москва, СССР)

Индивидуальное развитие животного от оплодотворенного яйца до половозрелого состояния проходит в разных группах очень различно. Сложные процессы развития и роста, являющиеся предметом специальных исследований, в настоящее время уже довольно хорошо известны. Не касаясь подробно хода онтогенеза насекомых, я хочу лишь остановиться на одной из сторон этого процесса, которая, как мне кажется, до сих пор очень мало обращала на себя внимание, хотя и является весьма существенной во многих отношениях. Я имею в виду сравнение длительности периода онтогенетического развития индивида с длительностью жизни зрелого, способного к размножению животного.

Как правило, в громадном большинстве случаев онтогенез у животных протекает значительно скорее длительности жизни зрелого индивида. Вначале может показаться излишней попытка сравнения и противопоставления длительности онтогенеза и длительности жизни взрослого животного. Относительная кратковременность онтогенеза, быстрое достижение зрелого состояния настолько широко распространены в животном мире, что могут показаться общим правилом, закономерностью, которая не имеет исключений и не нуждается в каком-либо пояснении. Если рассматривать большинство типов животных, начиная с губок, кишечнополостных, плеченогих, моллюсков и кончая членистоногими и позвоночными, то справедливость такого предположения о кратковременности онтогенеза и долгой жизни взрослого животного, казалось бы, полностью подтверждается и является правилом.

Однако уже при рассмотрении развития некоторых паразитических плоских червей (*Plathelminthes*), обладающих сложным превращением, или некоторых хелицеровых (например, клещей *Tyroglyphoidea*), легко отметить длительный онтогенез, мало отличающийся по времени от периода жизни взрослого животного.

Но особенно своеобразные отношения мы обнаруживаем при рассмотрении онтогенеза насекомых. Лишь у немногих групп этого класса индивидуальное развитие протекает быстро, как у большинства других животных.

*) В. В. Rohdendorf

Таковы, например, некоторые жуки (божки коровки, *Coccinellidae*, жукелицы, *Carabidae* и другие), жалящие перепончатокрылые (*Hymenoptera Aculeata*), некоторые двукрылые (например, *Calliphoridae* и другие), которые проходят быстрое онтогенетическое развитие и их имаго живет значительно дольше, чем все стадии их онтогенеза.

Гораздо больше насекомых, у которых онтогенез длится много дольше периода жизни взрослого насекомого. Это увеличение длительности онтогенеза у насекомых осуществляется иногда вследствие развития стадии покоя, диапаузы, которая во многих случаях падает на время той или другой фазы онтогенеза. Таковы многочисленные случаи диапаузирования яиц, личинок или куколок, что резко увеличивает длительность всего онтогенеза в целом. В этих случаях большая длительность онтогенетического развития сама по себе может не привлечь внимания, будучи объяснима защитным явлением — диапаузироваанием.

Несомненно, однако, что диапауза не является сама по себе исключительной причиной удлинения онтогенеза. Одни уже многочисленные примеры многолетнего развития личиночной стадии показывают, что диапауза не является причиной такого долгого развития: в этих случаях периоды покоя если и имеются, то всегда меньше длительности периодов активной жизни.

Особенно важно при этом отметить другое обстоятельство, которое, казалось бы, не имеет прямого отношения к онтогенетическому развитию. Я имею в виду наблюдающиеся при длительном онтогенезе одновременные изменения особенностей взрослого насекомого. Эти изменения заключаются в появлении запасных веществ (жирового тела) у личинок и куколок перед превращением во взрослое насекомое и, вместе с тем, в сокращении потребности в приеме пищи у взрослого насекомого. Иногда имаго этих насекомых ограничивается лишь приемом воды или нектара растений, осуществляя развитие половых продуктов почти исключительно за счет запасов, накопленных в течение онтогенеза. Примеры такого рода насекомых многочисленны, особенно из различных групп Holometabola: многие *Neuroptera* (например, *Myrmeleontidae*), все *Megaloptera* и *Trichoptera*, различные *Diptera* (например, *Tendipedidae*, некоторые *Culicidae*, вероятно многие *Fungivoroidea* и другие), некоторые *Hymenoptera* (*Chalcididae*, *Siricoidea*, вероятно многие другие *Terebrantia* и *Entomophaga*) и вероятно многие *Lepidoptera*. Сюда же следует отнести и веснянок (*Plecoptera*).

Развитие афагии взрослого насекомого идет иногда очень далеко, сопровождаясь резкими морфологическими изменениями — той или иной редуцированной ротовых органов, вплоть до полного исчезновения иногда даже и самого ротового отверстия. Таковы известные примеры поденок (*Ephemeroptera*), самцов *Coccoidea* и *Strepsiptera*, многих *Diptera* (*Oestridae*, *Hypodermatidae*, некоторые *Bombyliidae* и другие двукрылые), многих *Lepido-*

ptera (*Lasiocampidae*, *Bombycidae*, *Psychidae* и другие). Несомненно, это явление различно выраженной афагии и редукции ротовых органов среди насекомых распространено очень широко, и лишь недостаток знаний не позволяет мне увеличить число приводимых примеров.

Одновременно с афагией взрослых насекомых неизбежно происходит сокращение самой длительности жизни имагинальной стадии, жизнедеятельность которой в этих случаях обеспечивается лишь запасами жира, количество которого ограничено, особенно при наличии мощной мышечной системы, необходимой для активного полета — расселения. Это обуславливает очень краткий период активной жизни имаго, ограничивающийся немногими неделями, чаще днями или даже часами. Такова кратковременность жизни всех перечисленных насекомых-афагов, начиная с поденок, комаров-тендинидов, самцов веерокрылых, многих чешуекрылых и т. д.

Несомненно, дальнейшей фазой этого пути эволюционного развития взрослого насекомого оказывается, кроме афагии, также и сокращение функции и самих органов передвижения, ног и крыльев. Примеры редукции ног у насекомых афагов относительно редки вследствие их особой половой функции: однако их легко отметить, например у поденок (*Palingeniidae*, *Behningiidae* и другие). Лишь у самок, наряду с потерей крыльев, иногда наблюдается редукция и ног (чешуекрылые *Psychidae*, веерокрылые *Strepsiptera*, морские комары *Pontomyia* из сем. *Tendipedidae*).

Гораздо чаще проявляется у афагов редукция полета и крыльев: таковы известные примеры бескрылых самок, реже самцов, из самых различных отрядов (например, чешуекрылых, двукрылых, некоторых перепончатокрылых и других).

Такие разнообразные примеры регрессивного развития имаго, неспособного к приему пищи и активному передвижению, притом живущего очень краткий срок, необходимый для размножения, с очевидностью свидетельствуют о наличии у насекомых (и, вероятно, у некоторых хелищеровых — акарiformных клещей, *Acariformes*) особого типа эволюционного развития — педоморфоза или дезимагинизации. При этом способе развития происходит редукция или дегенерация взрослой фазы насекомого, которая сперва теряет способность приема пищи, далее способность активного движения, сохраняя лишь единственную половую функцию.

Осуществление такого пути эволюции непосредственно обусловлено обитанием насекомого в течение своего онтогенеза в условиях большего обилия пищи и более безопасных по сравнению с условиями жизни взрослого насекомого. При этом оказалось полезным возможно более длительное пребывание животного в этих условиях для максимального использования всех их благоприятных сторон. Это привело к значительному расширению функций организма во время его онтогенетического развития, прежде всего питания и образования запасных веществ (жиров) для формирования поло-

вых продуктов и, наконец, в дальнейшем улучшении локомоции для расселения. Это направление эволюции очень характерно для насекомых, резко отличая их от других животных.

Значение пedomорфоза или дезимагинизации очень велико в филогенезе многих групп насекомых, но существу являясь своего рода своеобразной экологической нишей. Для многих древних групп дезимагинизация оказалась особой, весьма полезной специализацией, позволившей этим насекомым сохраниться длительное время. Ярким примером таких древних пedomорфных групп являются поденки (*Ephemeroptera*), веснянки (*Plecoptera*), вислокрылки (*Megaloptera*), далее многие примеры древних семейств в различных отрядах Holometabola, например чешуекрылых (*Jugata*), двукрылых (многие *Tripuloidea*, *Bibionoidea* и другие). Но и многие высокоспециализованные, вернее филогенетически молодые группы насекомых также являются пedomорфными группами. Таковы, например, некоторые чешуекрылые („шелкокрыды“ — *Lasiocampidae* и другие), двукрылые (оводы в широком смысле, *Oestridae s. lato*).

В целом, явление пedomорфоза или дезимагинизации широко распространено среди насекомых. Наиболее легко оно отмечается (при первом наблюдении) той или другой формой афагии взрослого насекомого.

Помимо общего значения пedomорфоза в эволюции, оно привлекает внимание при обсуждении известного „биогенетического закона“ Э. Геккеля, в общих чертах определяемого формулой „онтогенез повторяет филогенез“ или более точно „онтогенез повторяет онтогенезы предковых форм“. Рассмотрение свойств обсуждаемого нами явления пedomорфоза у насекомых указывает на совсем особые отношения, которые образуются у этих животных в их филогенезе и онтогенезе. Действительно, весь ход эволюции пedomорфных насекомых показывает наибольшие изменения в течение филогенеза именно онтогенетического развития, которое удлинилось, усложнилось и совершенствовалось, приобретая новые функции. В этом процессе филогенеза пedomорфных насекомых, взрослые индивиды (имаго), как правило, изменились мало, преимущественно приобретая различные регрессивные черты редукции или упрощения.

Таким образом, применение правила Геккеля при изучении онтогенеза и филогенеза насекомых встречает очень серьезные затруднения. Эти затруднения заключаются, как мы видели, в том, что онтогенетические изменения оказываются наиболее новыми в филогенезе, в то время как особенности взрослой формы, изменявшейся медленно и регрессивно, оказываются самыми древними. На этой основе, помимо естественной неприменимости к пedomорфным насекомым „биогенетического закона“, следует еще сделать очень важный вывод. Этот вывод заключается в различной ценности для филогенетических построений особенностей имаго и стадий онтогенеза пedomорфных насекомых. Несомненно, что раскрытие филогенетических

отношений педоморфных насекомых должно основываться в первую очередь на внимательной оценке древних структур, которые сохраняются у имаго, и соответственном критическом анализе различных особенностей их онтогенетических стадий.

SUMMARY

The feature of a long lasting onthogenetical insect development, accompanied by shortening of the life-time, by progress of aphanagy and often by loss of moving ability by adults is discussed. This feature called pedomorphosis or desimagination consists in the degeneration of the imaginal phase of the insects excepting the fertilisation — ability. A wide extension of this feature by insects and its phylogenetical importance is recorded. Attempt is made to explain the reasons of the origin of this feature in the insect evolution.

ЭЛЕМЕНТЫ ПРОТОМЕТАБОЛИИ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ НЕКОТОРЫХ ИСКОНАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ НАСЕКОМЫХ

Elements of Protometaboly in the Postembryonic Development
of Some Fossil and Recent Insects

А. Г. ШАРОВ*)

(Палеонтологический институт Академии наук СССР, Москва, СССР)

Протометаболией был назван мною (Шаров, 1953, 1957) такой тип постэмбрионального развития насекомых, который характеризуется: 1. личиночной организацией ранних постэмбриональных возрастов; 2. постепенно возрастающей тагматизацией от возраста к возрасту; 3. недифференцированной имагинальной стадией, переход к которой происходит без резких морфологических изменений через различное число линек с момента выхода из яйца; 4. личьями в имагинальном состоянии. Такой тип развития характерен для современных *Thysanura*, но тизанурообразные предки крылатых насекомых должны были также иметь такой тип постэмбрионального развития. Подобно современным *Thysanura*, они, повидимому, вели скрытый образ жизни среди камней и разлагающихся растительных остатков, в условиях достаточного увлажнения.

Как полное, так и неполное превращение современных крылатых насекомых являются двумя высшими типами постэмбрионального развития, возникшими из протометаболии. При возникновении неполного превращения происходила имагинизация, то есть уподобление ранних постэмбриональных возрастов имагинальной стадии, причем это явление было вызвано переходом предков *Hemimetabola* к открытому существованию и сходному образу жизни на всех этапах постэмбрионального развития. Возникновение полного превращения было вызвано переходом предков *Holometabola* к открытому существованию лишь в имагинальной стадии, в то время как на ранних стадиях постэмбрионального развития эти насекомые продолжали вести скрытый образ жизни, переходя даже к существованию в более тесных пространствах — в глубь почвы, в растительные ткани и другие специфические условия. Личиночная организация ранних возрастов, унаследованная от тизанурообразных предков, сохранилась в этих условиях, подвергшись некоторому изменению при переходе к жизни в тесных пространствах. Различные типы личинок современных *Holometabola* возникли в результате изменения в различных направлениях тизануровидной личи-

*) A. G. Sharov

ночной стадии предков *Holometabola*. За исключением личинок паразитических перепончатокрылых, все типы личинок современных *Holometabola* соответствуют одному определенному онтогенетическому уровню развития.

В стабилизации личиночной стадии, выразившейся в торможении развития органов личинки и преобладании роста личиночных тканей, важная роль стала принадлежать все возрастающему гормональному воздействию, а именно, влиянию тормозящего, или ювенильного гормона. Следует при этом отметить, что нет никакой необходимости для объяснения происхождения личиночной организации принимать концепцию Берлесе-Ежикова, как это делают Хенсон (1946) и Новак (1956, 1959), и считать, что ювенильный гормон у предков *Holometabola* стал тормозить развитие эмбриона на определенной стадии эмбрионального развития и, таким образом, из яйца стал выходить организм на эмбриональном или, что по их мнению одно и то же, личиночном уровне развития. Если это было бы действительно так, то такого рода торможение развития в эмбриональный период мы должны были бы наблюдать и у современных *Holometabola*. В действительности никакой приостановки развития эмбриона у *Holometabola* не наблюдается, и во всех случаях эмбрион продолжает развиваться вплоть до момента выхода из яйца.

Для объяснения происхождения личиночной организации нет необходимости принимать концепцию Берлесе-Ежикова. Предки крылатых насекомых на ранних стадиях постэмбрионального развития были, по существу, личинками, и даже среди современных *Hemimetabola* у *Ephemeroptera* и *Plecoptera* ранние стадии постэмбрионального развития сохранили личиночный облик. Есть все основания считать, что слабая тагматизация и личиночный облик нимф ранних возрастов у представителей этих отрядов сохранились благодаря переходу к обитанию в водной среде, а не возникли в результате изменения тагматизированных нимф в этой среде. Во-первых, мы знаем примеры сохранения типичной нимфальной организации у нимф водных *Heteroptera*, причем в водной среде нимфальный облик не изменился существенным образом по сравнению с наземными нимфами представителей этого отряда. Во-вторых, палеонтологические данные свидетельствуют о том, что и некоторые жившие на суше нимфы палеозойских *Hemimetabola* в частности нимфы *Paraplecoptera*, имели личиночный облик.

У *Ephemeroptera* имеется другая архаичная особенность развития, которую также следует рассматривать как остаток протометаболлы, это — имагинальная личинка. Личинки в имагинальном состоянии были, по-видимому, присущи в палеозойскую эру представителям различных отрядов. К настоящему времени имеются доказательства наличия таких личинок у *Protoblattodea* и *Paraplecoptera*. На отпечатке *Asiopompus tomicus* Shar., одного из недавно найденных в Кузнецком бассейне представителей верхнекаменноугольных *Protoblattodea*, хорошо заметна растрескавшаяся при за-

хоропении крыла мощная гиподерма, сравнимая лишь с гиподермой субимаго поденок. Как уже мною отмечалось в статье о типах метаморфоза насекомых (Шаров, 1957), у *Actatophlebia termitoides* Mart., верхнепермского представителя отряда *Paraplecoptera*, было не меньше двух имагинальных линек.

Таким образом, как сравнительно-онтогенетические, так и палеонтологические данные свидетельствуют о том, что прометаболия была исходным типом развития, из которого возникло неполное и полное превращение

ЛИТЕРАТУРА

- Henson H., 1946, *Biol. Rev. Cambridge*, 21, (1): 1—14.
Novák V. J. A., 1956, *Beitr. f. Entomol.*, 6, (3—6): 205—492.
— 1959, *Insectenhormone*, Praha.
Шаров А. Г., 1953, *Труды ин-та Морф. животн.*, 8: 63—127.
— 1957, *Энтомологическое обозрение*, 36: 569—576.

SUMMARY

Thysanuroid ancestors of Pterygota, resembling the recent *Thysanura*, are presumed to have had a very primitive type of postembryonic development, called by the author (Шаров 1953, 1957) "protometaboly". Within Hemimetabola the traces of protometaboly may be observed in the slight tagmatization of some paleozoic terrestrial nymphs of *Paraplecoptera* and aquatic nymphs of recent *Ephemeroptera* and *Plecoptera* as well as in the presence of ecdyses during the adult stage of paleozoic *Protoblattodea* and *Paraplecoptera* and contemporary *Ephemeroptera*; within Holometabola in the slight tagmatization of the majority of larvae. Holometaboly as well as hemimetaboly arose as a result of the metamorphosis of protometaboly.

DISCUSSION

Novák V. J. A. (Czechoslovakia). Я не могу согласиться с точкой зрения, согласно которой ювенильный гормон должен был бы тормозить развитие, что в настоящее время не имеет места, так как у современных насекомых с полным превращением эмбрион развивается вплоть до момента выхода из яйца. Если понимать под развитием общее развитие эмбриона, то есть одновременно и рост и формообразование, то нельзя согласиться с первой частью предположения автора. Дело в том, что ЮГ не только не задерживает такого развития, но, наоборот, как гормон роста его стимулирует. Напротив, если понимать под развитием лишь формообразование (мофтогенез), то, наоборот, мы не можем утверждать, что у современных Holometabola развитие эмбриона не останавливается на определенной стадии мофтогенеза. Личинки насекомых с полным пре-

вращением выходят из яйца на более низкой степени развития морфологического, чем нимфы *Heterometabola* и соответственная часть их морфогенеза проходит лишь в период метаморфоза. С другой стороны, это не значит, что после начала действия ЮГ у эмбриона, которое было доказано экспериментально (Флюгфельдер 1939, Повак 1951) не могло бы иметь место временное прекращение его продукции и, следовательно, кратковременное продолжение морфогенеза также происходит в начале каждого личиночного возраста.

2. Очень интересно замечание о наличии имагинальных линек у вымерших *Protoblattoidea* и других примитивных *Heterometabola*. Дело в том, что определенную склонность к этому наблюдаем и у современных тараканов. Как показала Б. Шарер (1946), после аллатэктомии происходят еще 2 дополнительные линьки, то есть возникает как бы преадультид, и лишь потом уменьшенное или нормальное имаго. Напротив, в филогенетически высших отрядах, после аллатэктомии в младших личиночных возрастах следует только одна линька и происходит более или менее полное превращение. По Боденштейну (1953, 1954) аллатэктомия у имаго непосредственно после линьки влечет за собой несколько дополнительных имагинальных линек (последние имеют место, вероятно, и при каждом более сильном пораниении и без аллатэктомии, если оно произошло в определенный отрезок времени после линьки). Это можно объяснить тем, что у филогенетически низших насекомых с превращением проторакальные железы как источник личиночного гормона (и тем самым также линьки) в меньшей степени зависят от присутствия ЮГ, в то время как еще более низкой степени развития (например, у *Apterygota*) как известно, линьки вообще не зависят от присутствия ЮГ.

TO THE QUESTION OF ORIGIN OF THE PUPAL INSTAR OF THE HOLOMETABOLOUS INSECTS

К вопросу о возникновении стадий куколки у насекомых с полным превращением

V. J. A. NOVÁK and K. SLÁMA

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences,
Praha, Czechoslovakia)

A number of new discoveries concerning the morphology and physiology of insect metamorphosis and particularly the metamorphosis hormones in the recent years have lead to numerous attempts at a new conception of the origin of complete metamorphosis and metamorphosis in general. Most of these authors for various reasons take a negative standpoint towards the recognized theory of Berlese-Ježíkov based exclusively on morphological features which was accepted almost generally several decades ago. The papers by Hinton (1948 a. o.), Zakhvatkin (1953 a. o.), Snodgrass (1954), Wigglesworth (1954), Karpiński (1954) and Šarov (1956) may be remembered as the most outstanding of this category.

On the other hand the authors, in the sense of previous papers by Novák (1951, 1955, 1956 etc.), consider the new discoveries a remarkable confirmation of the main suppositions of Berlese (1913 a. o.) and Ježíkov (1936, 1939 etc.). Novák's so called gradient-factor conception of insect metamorphosis suggests an idea of the origin of pupal instar which can be briefly characterized by the following principles:

1. The development of holometabola passes the same morphogenetic stages and in the same succession as the development of heterometabola with the only difference in function and ecological accomodation of the respective instars which, of course, is secondary from the phylogenetic point of view.

2. The complete metamorphosis characterized by internal position of the imaginal buds and intermetamorphosis moulting was developed from the complete metamorphosis through the intensified and prolonged effects of the juvenile hormone (JH).

3. The origin of pupal moulting, i. e. moulting in the metamorphosis period (in absence of JH) preceded phylogenetically the origin of an internal position of the imaginal buds, i. e. the origin of the imaginal discs. The typical state of immobility accompanying the pupal instar and characteristic for the great majority of pupae was doubtlessly developed much later. A similar situation was demonstrated as early as 1924 by Imms and exists in several instances even in the heterometabola, e. g. in nymphs of some termite species.

in some stages of *Thysanoptera* and in the last instars of male *Coccoidea* and *Aleyrodidae* in the last mentioned case already together with the internal position of imaginal discs. To a lesser extent every ecdysis is preceded by a transitory immobility period together with the typical position of pupa, i. e. with the hung down head and legs closely tied to the body. On the other hand in the phylogenetically lowest holometabola the immobility period of pupae is considerably limited (e. g. in the family *Sialidae* and *Raphidiidae*) the pupae being freely mobile through the greater part of their existence using their organs and some of them (*Raphidia*) even accepting food. The state of constant pupal immobility is a precondition necessary for the development of numerous further adaptations known by the present pupae, such as spinning of cocoon, attaching of extremities to the body (pupa obtecta), formation of puparium etc. On the other hand the occurrence of immobility enables the cocoon spinning also in other developmental stages, as in conymphs of some tenthrenidids.

4. The pupa corresponds morphologically to the nymph of heterometabola (in some languages, as in French both forms have the same name), physiologically, however, only to the second half of the last larval instar of heterometabola. Owing to the supplementary pupal moulting (cf. Hinton 1948) the metamorphosis period of heterometabola is divided into two instars, i. e. the last larval instar and pupal instar, whereas the larval stage in different species consists of a different number of instars, from the first to the penultimate one. As phylogenetically secondary must be considered also the division of metamorphosis into extern taking place in the last larval instar and intern one in the pupal instar.

Most of these hypotheses are well based upon the more ancient morphological discoveries and in spite of controversial opinions of the above-mentioned authors they are supported by the most recent investigations on metamorphosis hormones (see Novák 1c). There is no space for the detailed analysis of the whole question but still we wish to point out briefly several new discoveries speaking unanimously for this conception.

First of all, the non-existence of a direct correlation between the moulting hormone, or ecdyson, (previously incorrectly called "growth and differentiation hormone") and the morphogenesis was fully experimentally confirmed in the work of Karlson (1957), Karlson and Lüscher (1958), Joly and Halbwachs (1957). Similarly inconsistent are the arguments of e. g. Snodgrass (1954) claiming that the number of moults is a sufficient reason against the homology between pupa and nymph. If we are able to induce or inhibit the moulting by a simple implantation or extirpation of the source of moulting or activation hormone and if this moulting can proceed without any morphological alterations, even without growth, then the fact alone of a change in number of moultings cannot be ascribed a greater phylogenetical signifi-

cance than any other one-staged morphological change of the mutation character. This argument is in no way weakened by the fact that the present evidently only quantitative divergence in effect of the moulting hormone became the base in the phylogenesis of holometabola from which gradual accumulation of secondary accomodations of the idioadaptation type in the sense of Severtson have developed.

That is why no deeper homology can be seen between the pupal moulting of holometabola and the moulting to the subimago in *Ephemeroptera* and several other extinct insect orders as mentioned by Sharov in his lecture, as well as between the subimaginal moulting of *Ephemeroptera* and imaginal ecdyses of Apterygota. It may be concluded that the number of two metamorphosis instars neither represents the upper limit nor occurs in holometabola exclusively. Even if we are not in possession of any direct experimental evidence, there are serious reasons to suppose that there are as much as three metamorphosis instars in most sawflies (*Tenthredinoidea*). The last larval instar including the eonymphal and pronymphal stage which does not accept any more food differs from its beginning from the foregoing penultimate instar also by some morphological and physiological changes as well as the significant changes of instinct. Therefore, it may be supposed that this penultimate instar, too, takes place in absence of an efficient JH concentration and is in fact a metamorphosis instar. There would be the question of interposing another, second intermetamorphosis moulting, by which the last larval instar of the remaining holometabola would be divided into two, as it corresponds to the respective differences in the way of life of this group. The sawflies would thus exhibit 3 metamorphosis instars. This, however, still remains to be experimentally proved.

Unother experimental proof in favour of the reported conception of origin of the pupal instar is at our disposal as reported in an other contribution (Sláma: The question of U-curves . . . — physiol. section) the course of the oxygen consumption in the bug *Pyrrhocoris apterus* during individual instars proved to be identical with that of holometabolous larvae. It may be characterized by a significant increase in the first half of each instar alternating with a decline in the second half and followed by a new smaller increase close before the beginning of further moult. Thus the typical U-curve of oxygen consumption characteristic for the holometabolous pupa can be observed in every larval instar of heterometabola, corresponding, however, only to the second half of the course of oxygen consumption in the given instar of this group. This is in accordance with the conclusion that the pupal instar of holometabola corresponds physiologically to the second half of the last larval instar of heterometabola. This agrees, too, with the Hinton's hypothesis on the intercalation of pupal moulting as well as with the other above-mentioned conclusions in the sense of the quoted papers by Novák. The conclusion drawn from

them by the authors are, however, considerably different from those of Hinton and other adversaries of the Berlese-Jeschikov's theory.

РЕЗЮМЕ

В соответствии с предшествующими работами Новака (1955, 1956, 1959), авторы считают период куколки физиологически отвечающим лишь второй, последней стадии метаморфоза (то есть последнего личиночного возраста) Heterometabola, тогда как с морфологической стороны куколка гомологична нимфе Heterometabola, что отвечает концепции Берлезе-Ежикова. Постэмбриональное развитие насекомых состоит из личиночной стадии, складывающейся из всех, включая последнее, личиночных возрастов и стадии метаморфоза, которая у насекомых с неполным превращением состоит из последнего личиночного возраста, а у насекомых с полным превращением — из двух личиночных возрастов: последнего личиночного и куколичного. Следующим экспериментальным доводом в пользу этой концепции является потребление кислорода в течение отдельных личиночных возрастов у клона *Pyrrhocoris apterus*, которое возрастает в первой половине возраста и понижается, но потом опять возрастает перед самой личинкой во второй половине возраста. Именно поэтому типичная U образная кривая потребления кислорода куколками Holometabola существует и у отдельных возрастов Holometabola, но отвечает, однако, второй половине общего потребления кислорода в данном возрасте.

DISCUSSION

Piotrowski F. (Pologne). Les recherches faites sur l'action de la néoténine (Juvenil-hormon) ont amené M. le Docteur Novák à la conclusion suivante, qu'au point de vue physiologique, le commencement de la vie postembryonnaire des Holométaboles correspond à celui des Hétérométaboles. Cette conclusion me semble intéressante, d'autant plus, que s'il s'agit des recherches morphologiques, liées à la détermination du moment dans lequel, pendant l'ontogénèse, les ébauches ectodermiques des conduits sexuels efférents commencent à s'invaginer, c'est la même idée qui en résulte.

Chez beaucoup de Holométaboles, les embryologistes sont d'accord sur le point que les ébauches génitales apparaissent après l'éclosion. P. ex. D'Rozario (1942) a constaté, chez 8 espèces appartenant à diverses familles d'Hyménoptères, l'apparition des ébauches dont nous parlons, au I^{er} et au II^e stade larvaire. Ce sont aussi les jeunes larves des Coléoptères (Metcalfe 1932, Srivastava 1953), des Lépidoptères (4 espèces examinées par Mehta, 1933) et probablement aussi des Diptères (Abul-Nasr, 1950), dans lesquelles le développement des ébauches ectodermiques génitales commence. Ayant examiné la III^e larve d'un Siphonaptère, Sharif (1939) suppose, que les ébauches ectodermiques y apparaissent au II^e stade larvaire. Selon Dodson (1935) on trouve dans la larve femelle plus âgée des Trichoptères les ébauches ectodermiques distinctes derrière le VII^e, le VIII^e et le IX^e segment de l'abdomen.

Les observations indirectes parlent aussi en faveur d'une telle constatation. D'une part, Wray (1937) chez les Coléoptères, et Koch (1929), Dean (1942) et d'autres chez les Diptères,

n'ont pas trouvé d'ébauches génitales ectodermiques dans les larves venant d'éclore, et d'autre part, beaucoup d'auteurs qui décrivent tout le développement embryonnaire d'un insecte, passent sous silence l'existence des ébauches génitales ectodermiques dans l'embryon. (p. ex. Hirschler 1909, Tiegs & Murray 1938 — chez les Coléoptères, Ivanova-Kasas 1959 — chez les Hyménoptères, Kessel 1939 — chez les Siphonaptères).

Il s'ensuit des recherches de Heymons (1891), Wheeler (1893), Qadri (1940), Gupta (1948) et d'autres que, chez les Orthoptera et les Blattaria, les conduits sexuels ectodermiques commencent à s'invaginer pendant le I^{er} ou le II^e stade larvaire. Seuls quelques *Aerididae* et *Locusta migratoria* (Ehr 1934, Roonwal 1937, Gupta 1948) éclosent ayant déjà établi les ébauches ectodermiques génitales: il en est donc de même que chez *Hydroporus ferrugineus* Steph. (Coléoptères, Heberley 1928) et *Chalicodoma muraria* L. (Hyménoptères, Carrière et Bürger 1898).

Pendant l'embryogénèse des Hémiptères, on n'a pas observé d'invaginations sexuelles parce que, probablement, elles commencent à se développer peu de temps après l'éclosion. Ce qui précède dérive des travaux de George (1929), Mellanby (1937), Rawat (1939) et Gupta (1951). Ayant étudié le développement embryonnaire des Psocoptères, Goss (1953) n'a pas abordé au sujet qui nous intéresse. Chez les Anoploures j'ai pu constater, que les ébauches des conduits efférents n'apparaissent que dans les larves du I^{er} stade.

Le moment de l'apparition des ébauches génitales, comparé au nombre des stades larvaires caractéristique pour les insectes ici mentionnés, se montre sans, doute, au commencement du développement postembryonnaire. L'observation de Metcalfe (1932) jusqu'ici unique, que chez *Gastroidea polygoni* L. (Coléopt.) les ébauches ecto — dermiques n'apparaissent qu'au stade de prépupe, nécessite une vérification.

Chez la majorité des insectes, les parties ectodermiques des conduits sexuels efférents commencent à s'invaginer, comme je l'ai mentionné plus haut, presque toujours au commencement de la vie postembryonnaire. Il ne semble pas possible de déclarer tous ces faits comme étant accidentels; d'autant plus probable est la supposition, que l'apparition des ébauches susdites est liée à un état physiologique bien défini. En d'autres termes, les données ici réunies puisées à la morphologie du développement, semblent prêter leur appui à la théorie, selon laquelle le commencement de la vie postembryonnaire des Holométaboles correspond à celui des Hétérométaboles.

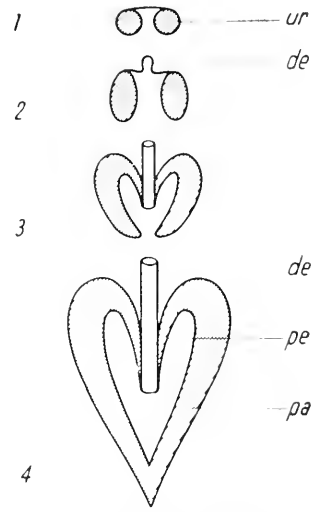


Fig. 1. *Pediculus humanus* L. ♂ Développement des uropodes; vue dorsale, schématique: de — ductus ejaculatorius, pa — paramères, pe — pénis, ur — uropodes.

BEWEGUNGSVORGÄNGE IM DIPTEREN — EI*)

Процессы движения в яйце двукрылых

J. NITSCHMANN

(Zoologisches Institut d. Humboldt — Universität, Berlin, DDR)

Wenn man von Bewegungsvorgängen im Insekten-Ei spricht, meint man zunächst gewöhnlich die sehr auffällige Blastokinese. Dieser Begriff wurde von Wheeler eingeführt und bezeichnet ursprünglich die Flektionen des Keimstreifs in der Entwicklung. Heute wird der Begriff in vielen Fällen weiter gefaßt und es werden z. B. auch Lageveränderungen und Drehungen des Embryos ganz allgemein darunter verstanden.

Besonders eingehend konnte die Blastokinese an den Kurzkeimen, z. B. der hemimetabolen Orthopteren, studiert werden. Im Gegensatz dazu lassen sich bei den Langkeimen holometaboler Insekten häufig nur in geringem Maße blastokinetische Vorgänge beobachten. Gerade die brachyceren Dipteren werden auf Grund ihrer Ei — Organisation und ihrer Entwicklungsweise gern als extreme Endglieder dieses Typus aufgefaßt.

Dennoch zeigt auch der Fliegenkeim noch deutliche Bewegungsvorgänge, die als Reminiszenzen an die Blastokinese zu verstehen sein dürften. Hierzu gehören vor allem die Verlängerung des Keimstreifs, die Bildung einer kleinen Amnionhöhle und die Rückrollung des Keimstreifs kurz vor der Segmentierung. Mit Hilfe der histologischen Technik unter Verwertung der Beobachtungen am lebenden Ei sind die einzelnen Bewegungsstadien weitgehend vollständig durch verschiedene Autoren untersucht.

Relativ schwierig ist dagegen die kinematographische Darstellung der Bewegungsvorgänge während der Embryonalentwicklung. Eine entsprechende Bearbeitung liegt von Ede und Counce (1956) für *Drosophila melanogaster* vor. Die beiden Autoren arbeiteten offenbar nur mit durchscheinendem Licht.

Bei eigenen Filmaufnahmen wurde das größere Ei der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* Meig. als Filmobjekt gewählt. Um die geringe Lichtdurchlässigkeit des Dottermaterials zu umgehen, wurde das vorher vom Chorion befreite und in einer Objektträger-Küvette unter Wasser liegende Ei mit Streiflicht aufgehellt und gegen den dunklen Untergrund aufgenommen. Diese Beleuchtungsart hat sich bereits in der entwicklungsphysiologischen Technik bewährt und auch für das Objekt im vorliegenden Film ihre Eignung erwiesen.

Durch geeignete Zeitraffungen konnten sonst kaum wahrnehmbare Ver-

*) Mit Farb-Tonfilm über Ei-Entwicklung und Metamorphose von *Calliphora erythrocephala* Meig.

änderungen erst sichtbar gemacht werden. Bewährt haben sich folgende Geschwindigkeiten: Frühe Entwicklungsstadien: 1 Bild / 1—5 see—Segmentierung, Darmbildung und später Verpuppung: 1 Bild/ Minute.

Im Film konnten auch andere Bewegungsvorgänge sichtbar gemacht und analysiert werden, die nicht dem Komplex der Blastokinese zuzuordnen sind.

So wird die Einwanderung der Eikerne in den plasmatischen Randbereich des Eies, das sog. Periplasma, gezeigt.

Von besonderem Interesse war für uns die Analyse der Primitivrinne — Entstehung. Bei der Fliege geht bekanntlich die Einsenkung des unteren Blattes (prospektives Mesoderm) nicht von einem Zentrum aus, sondern von zwei Initialbereichen. Der sonst in 10—15 Minuten ablaufende Vorgang wird auf eine kurze Filmzeit zusammengedrängt. Dabei wird die räumliche Trennung dieser beiden Initialbereiche sowie das zeitliche Nebeneinander des Bildungsprozesses der von vorn und hinten aufeinander zulaufenden Primitivrinnehälften deutlich. Die beiden Einsenkungstellen sind im Bildungsgeschehen also auf jeden Fall durch eine besondere Raum — Zeit — Ordnung ausgezeichnet.

Kurz nach dem Primitivrinnenschluß kommt es zu einer Verlängerung des Keimstreifs auf der Ventralseite. Dabei wird der Keimstreif über den Hinterpol hinaus auf der zukünftigen Dorsalseite entlang nach vorn gezogen. Am Ende des Keimstreifs sinken die prospektiven Geschlechtszellen, die vorher am Hinterpol lagen, ins Innere des Eies. Dabei wird eine kleine Amnionhöhle gebildet. Gerade das Auftreten von Amnion ist bei anderen Insekten immer mit der Blastokinese verbunden. Man wird deshalb nicht fehlgehen, auch in diesem Falle die Bewegung des Keimes als eine Blastokinese aufzufassen

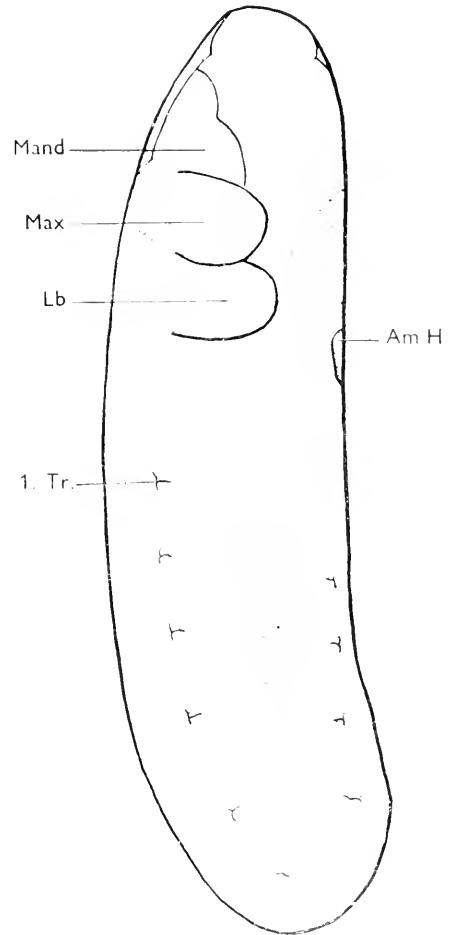


Abb. 1. Fortgeschrittener Embryo mit ausgebildeten Kopfsegmenten und 10 Tracheenanlagen. Größte Ausdehnung des Keimstreifs. (Nach Breuning.) Abkürzungserklärungen: AmH — Amnionhöhle, Mand — Mandibel, Max — Maxille, Lab — Labium, 1. Tr. — 1. Paar der Tracheenanlage.

Auf dem Stadium der sichtbaren segmentalen Tracheenstigmen (Abb. 1) hat der Keimstreif seine größte Ausdehnung erreicht. Die Kontraktion des Keimstreifs führt darauf zum Rückrollen der dorsal gelegenen Abdomenabschnitte. Gleichzeitig erfolgt dabei auch die Segmentierung. Die folgenden Bewegungen bestehen hauptsächlich in einem Zusammenstauchen der Kopfsegmente durch die 11 Rumpfsegmente.

Im Innern des Embryos kann man um diese Zeit die Verlängerung des weitungigen Mitteldarms beobachten, der sich in spiralige Windung legt. Die Darmperistaltik beginnt übrigens zu einer Zeit, zu der im Lumen noch Dotter liegt. Die peristaltischen Bewegungen laufen zunächst nur über den vordersten Mitteldarmabschnitt. Mit zunehmender Verlängerung des Darmes erfaßt die Peristaltik auch die hinteren Darmabschnitte. Etwa eine Stunde vor dem Schlüpfen beginnen die Bewegungen der Segmentmuskulatur sowie des Hakenapparates, der dann die Dottermembran aufritzt.

Mit fortgeschrittenem Alter des Embryos sind Einzelheiten der Bewegung schwer zu erkennen, z. B. welche Segmente daran beteiligt sind. Gerade in dieser Hinsicht ist jedoch eine Aufklärung wichtig, da in einer Arbeit von Breuning (1957) die Keimstreifverlängerung hauptsächlich auf das Ausprosseln einer hinteren Segmentbildungszone zurückgeführt wird.

Versuche mit Vitalfärbungen sind bisher erfolglos geblieben. Dafür ist bei *Calliphora* die Dottermembran viel zu undurchdringlich und auch das von ihr eingeschlossene Material zu empfindlich. Daher wurde experimentell mit Schnürungen und Kauterisationen gearbeitet.

Schon jetzt läßt sich sagen, daß meine Experimente für das Vorhandensein einer Segmentbildungszone im Sinne von Breuning keine Beweise erbringen konnten.

Die Versuche sind meist im Rahmen einer anderen Fragestellung, durchgeführt worden.

In diesem Zusammenhang sollen uns nur Fragen interessieren, die mit Bewegungsvorgängen zusammenhängen. Für Schnürungen sei hier ein Beispiel angeführt: Das Ei wurde auf dem Stadium des gleichmäßigen Blastoderms (vor der Primitivrinnenbildung) bei 45% geschnürt. In der vorderen Schnürungshälfte entwickelten sich 6, in der hinteren 5 Segmentgrenzen (Abb. 2). Während sich aber sowohl bei der normalen Larve (Abb. 3) als auch beim taillengeschmürten Experiment (Abb. 4) die Analstigmen immer im Hinterpolbereich befinden, liegen sie im vorliegenden Falle, wie auch bei vielen ähnlichen Versuchen, unmittelbar an der Schnur. Sie sind also der Eimitte zugekehrt. Ihre anomale Lage ist so zu deuten, daß bei der Keimstreifverkürzung und beim Schluß des Rückens das Analsegment seine Lage beibehält und die vor ihm gelegenen Segmente zu ihm herangezogen werden. Dadurch wird die Vorn-Hinten-Achse um 180° gedreht.

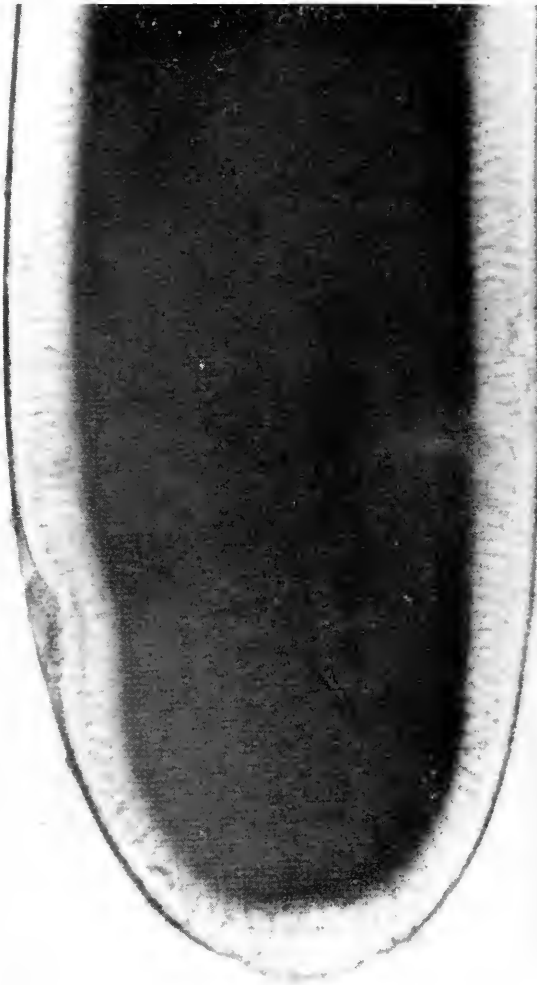


Fig. 1. Ein auf frühem Furchungsstadium gebrannter Keim hat hier auf dem Blastodermstadium das abgetötete Material (an der Dottermembran links hängend) abgestoßen.



Fig. II. Ein auf dem Stigmenstadium an beiden 5. Tracheenstigen gebrannter Keim nach der Kontraktion des Keimstreifs. Die Heilung der Brenndefekte ist zwischen der 6. und 7. Segmentgrenze erfolgt (Verkürzung des dazwischenliegenden Segments). Von den ursprünglichen Brennflecken sind Sekundärschädigungen ausgegangen. (Zwei schwarze Flecke im Hinterbereich der Larve).

Sehr eindringlich kann man den Grad der Verkürzungsbewegungen aus einem Brennungspräparat entnehmen. Die Brennung erfolgte auf dem Stadium der sichtbaren Stigmen (Abb. 1). Die mit der Thermokauter-Nadel gesetzten

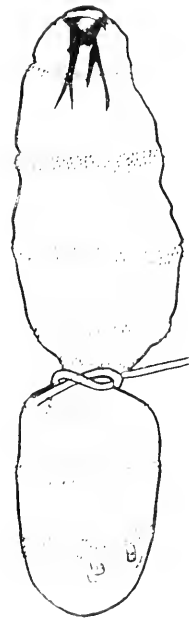
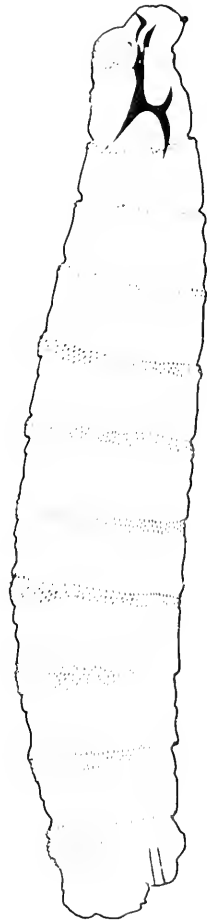
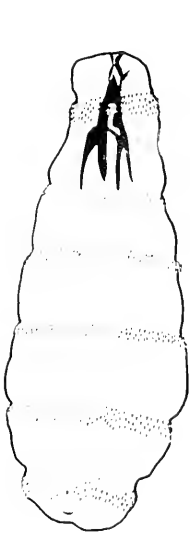


Abb. 2. Auf dem Stadium des gleichmäßigen Blastoderms geschnürtes Ei. Das Analsegment liegt an der Schnur, der Eimitte zugewandt. Bei der Keimstreifkontraktion sind die hinteren Abdomensegmente zu ihm herangezogen worden.

Abb. 3. Zum Vergleich; Larve, normal entwickelt, die Analstigmen liegen am Hinterpol.

Abb. 4. Auch beim taillengeschmürten Ei liegen die Analstigmen der Larve am Hinterpol.

Brempunkte lagen genau auf den beiden 5. Tracheenstigmen bei 15% der Eilänge. Gewöhnlich wird darauf das durch die Brennung geschädigte Eimaterial vom lebenden Gewebe abgestoßen und bleibt an der Dotterhaut hängen, wie das die Fig. 1. zeigt. Es macht die Keimesbewegungen nicht mit,

was ich zunächst angenommen hatte. Bei dem vorliegenden Brennxperiment kam es nun zur Verkürzung des Keims, und als die Larvensegmente ausgebildet waren (Fig. II.), lag die Heilung zwischen der 5. und 6. Segmentgrenze (bei 55%). Soweit war der Keimstreif nach dem Vorderpol hin verschoben worden. Interessanterweise sind aber von den beiden ursprünglichen Brennstellen her Sekundärschädigungen entstanden, die genau an der Stelle der ursprünglichen Brennungen liegen. Das gebrannte Material unter der Dotterhaut wirkt durch die Epidermis des Embryo hindurch und läßt bei ihm nekrotische Gewebsveränderungen entstehen.

LITERATUR

- Breuning S., 1957, *Zool. Jb. Anat.* **75**: 551—580.
Ede D. and Counce S. J., 1956, *Roux'Arch.* **148**: 402—415.
Krause G., 1958, *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **1957**: 396—424.
Nitschmann J., 1957, Eientwicklung und Metamorphose von *Calliphora erythrocephala*. Film und Beiheft, Deutsches Zentralinstitut für Lehrmittel, Berlin.
— 1959, *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **1958**: 370—377.
Weber H., 1954, Grundriss der Insektenkunde. 3. Aufl., Stuttgart.

РЕЗЮМЕ

У зародышей двукрылых ясно видны движения, которые необходимо считать остатками бластокинеза. Сюда относятся, прежде всего, продолжение зародышевой полоски, формирование малой амнионосовой полости и обратное перекручивание зародышевой полоски. Путем специального фотографирования на киноплёнку при освещении со стороны в темном поле, а также при замедленной длительной киносъемке была получена возможность наблюдения за этими движениями. Накладывание перетяжек (лигатур) и каутеризация информируют о процессе разрастания, а также сокращения зародышевой полоски.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ПЕНТАТОМИД (HEMIPTERA, PENTATOMOIDEA) И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ИХ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНЕЗИ

Peculiarities in the Ontogenesis of Pentatomid - Bugs (*Hemiptera, Pentatomoidea*)
and their Importance for the Taxonomy and Phylogeny

Е. Н. ПОЛИВАНОВА*)

(Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР Москва, СССР)

Изучение эмбрионального и постэмбрионального развития насекомых с неполным превращением представляет особый интерес для выяснения филогенетических взаимоотношений и, в конечном счете, — для построения естественной системы насекомых. Это обусловлено тем, что у них, в отличие от насекомых с полным превращением, в ходе онтогенеза происходит постепенное накопление признаков взрослого организма (Поливанова, 1956). Изучение онтогенеза, а особенно позднего эмбриогенеза у ранних этапов постэмбрионального развития этих насекомых, кроме того представляет ценный материал для выяснения вопроса — являются ли общие признаки взрослых организмов результатом конвергенции или же они свидетельствуют о родственных взаимоотношениях. При филогенетических построениях очень часто возникает вопрос — какие черты строения следует считать первичными, а какие образования являются вторичными результатами приспособления к определенному образу жизни. И в этих случаях изучение онтогенеза насекомых с неполным превращением несомненно должно давать для этого ценный материал. И действительно, проведенное изучение эмбрионального и постэмбрионального развития ряда семейств и подсемейств *Pentatomoidea* дало в целом ряде случаев убедительный материал для решения подобных вопросов.

Небезынтересный материал в пользу важности изучения онтогенеза при выяснении вопроса, объясняются ли сходные черты организации результатом конвергенции или же свидетельствует о их родстве, дает подсемейство *Podopinae*. Общепризнано, что подсем. *Podopinae* очень близко к *Pentatominae* и входит с ними в одно семейство. Однако у много *Podopinae* очень сильно развит щиток, который большей частью закрывает все брюшко так, что взрослые клоны этого подсемейства очень напоминают представителей семейства *Scutelleridae*, имеющих столь же сильно развитый щиток.

В анатомическом строении *Podopinae* есть тоже одна черта, которая, казалось бы, могла свидетельствовать в пользу сближения *Podopinae* со *Scu-*

*) E. N. Polivanova

telleridae. Так, у подавляющего большинства *Podopinae* нижняя доля слюнной железы многолопастная, как у *Scutelleridae*. Однако материал, полученный в результате изучения постэмбрионального развития свидетельствует совсем об ином. Личинки всех *Podopinae*, за исключением представителей двух триб *Tarisaria* и *Trigonosomaria*, по особенностям своей морфологии (форме и расположению зачатков щитка и крыльев на всех возрастах и расположению дорзальных пахучих желез у большинства возрастов) почти неотличимы от личинок *Pentatominae*, и не имеют ничего общего со

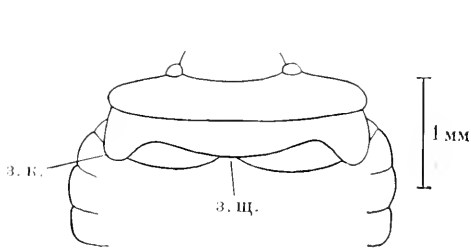


Рис. 1. Передне — и среднеспинка личинки 4 возраста *Trigonosoma fischeri* (*Podopinae*). З. К. — зачатки крыльев; З. Щ. — зачаток щитка.

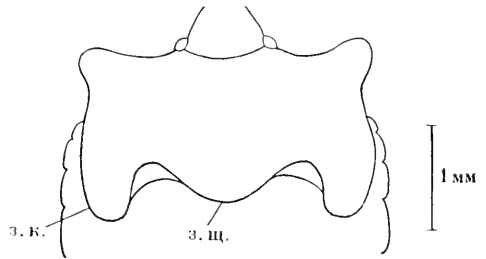


Рис. 2. Передне — и среднеспинка личинки 5 возраста *T. fischeri*.

Scutelleridae. Только при линьке на имаго у *Podopinae* происходит резкое увеличение щитка. Это позволяет считать, что сходные черты организации *Scutelleridae* и *Podopinae* свидетельствуют не о родстве этих двух групп, а возникли вторично, как приспособление к жизни в условиях засушливого климата. Об этом говорит и характер географического распространения этих групп, максимальное количество родов и видов которых связано с засушливым климатом.

В подсемействе *Podopinae* обращает на себя внимание постэмбриональное развитие представителей двух триб *Tarisaria* и *Trigonosomaria*, которые по своей морфологии резко отличаются от всех других представителей семейства *Pentatomidae*, *Scutelleridae* и *Cydnidae*. Как известно, у всех *Pentatomidae* уже у личинок 2 возраста слегка намечается зачаток щитка в виде небольшого выступа среднеспинки. В третьем возрасте он становится совершенно четким, а в дальнейшем от возраста к возрасту все более увеличивается. В отличие от этого, у представителей указанных триб подсемейства *Podopinae* второй и третий возрасты лишены зачатков щитка. В четвертом возрасте он едва намечается; совершенно четким, но необычно маленьким он становится лишь в пятом возрасте. У имаго в то же время огромный щиток полностью закрывает все брюшко сверху. Такие особенности в морфологии щитка в постэмбриональном развитии приводят к тому, что общепринятый определитель возрастов, в основу которого положено соотношении

размеров зачатков щитка и крыльев, для представителей этих триб неприемлем. Совершенно необычна у личинок этих родов и форма брюшка. У них со второго возраста брюшко с дорсальной стороны резко вздуто, так что образуется нечто вроде горба, вершина которого приходится на 3—5 сегменты как раз в месте расположения выводных отверстий пахучих желез. Любопытно отметить, что представители этих триб и по форме слюнных желез отличаются от всех других исследованных *Podopinae*. Кроме того именно в этих трибах, в родах *Tarisa* и *Trigonosoma* наблюдается тенденция

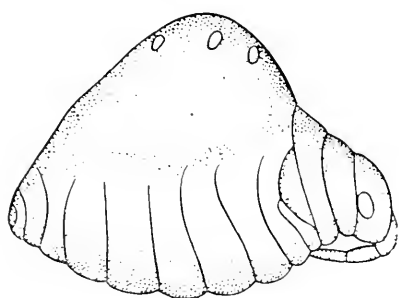


Рис. 3. Общий вид личинки 3 возраста рода *Tarisa* (*Podopinae*).

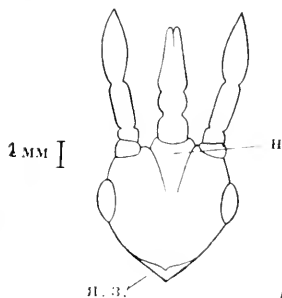


Рис. 4. Голова эмбриона *Graphosoma semipunctatum* (*Podopinae*). Н — наличник; Н. з. — яйцевой зуб.

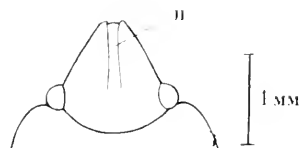


Рис. 5. Голова личинки 2 возраста *G. semipunctatum*.

к редукции (до полного исчезновения у некоторых особей, особенно у самцов) четвертого отдела средней кишки. Все это вместе взятое заставляет считать, что трибы *Tarisaria* и *Trigonosomaria* занимают совершенно особое место как в подсемействе *Podopinae*, так и в семействе *Pentatominae*, а может быть и во всем надсемействе. Дальнейшее изучение эмбрионального развития трибы *Tarisaria* и привлечение материала по онтогенезу других родов и видов *Trigonosomaria* позволит выявить естественное систематическое положение этих двух триб.

Свидетельством того, насколько необходимо привлечение материала по онтогенезу при решении вопроса о первичности или вторичности тех или иных признаков, может служить следующее. В свое время Киркальди (Kirkaldu 1909) высказал мнение, что среди пентатомид самым древним следует считать *Asopinae*. Основанием для этого утверждения ему послужило, в частности, верхнее прикрепление хоботка у этих клопов. Однако Пучкова (1957) высказывала сомнение в этом, считая, что верхнее прикрепление хоботка является вторичным признаком, связанным со специализацией и хищным образом жизни этих клопов. Проведенные мною исследования эмбрионального и постэмбрионального развития ряда представителей *Asopinae*, *Podopinae*, *Pentatominae*, *Scutelleridae* и *Cydnidae* показа-

ло, что во всех этих группах у эмбрионов хоботок имеет вершинное при-
крепление, причем это более или менее четко сохраняется у личинок перво-
го возраста многих видов. В дальнейшем, по мере развития, происходит
постепенное отодвигание места прикрепления хоботка от вершины налчи-
чника и лишь у *Asopinae* он сохраняет вершинное прикрепление. Любопытно
отметить, что наименее четко этот процесс отодвигания места прикрепления
хоботка от вершины налчника в процессе постэмбрионального развития
выражен в семействе *Cydnidae*, у взрослых особей которых большей частью

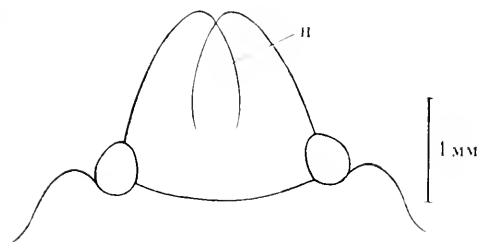


Рис. 6. Голова личинки 5 возраста *G. semi-
punctatum*.

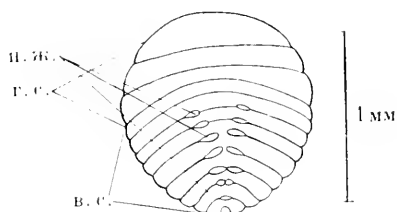


Рис. 7. Эмбрион *G. semipunctatum* с дор-
зальной стороны. Г. С. — грудные сег-
менты; В. С. — брюшные сегменты;
П. Ж. — пахучие железы.

сохраняется прикрепление хоботка, близкое к вершинному. Это обстоя-
тельство мне представляется еще одним аргументом в пользу мнения
Дюшюи (Duchois, 1947) о примитивности семейства *Cydnidae*. Взгляды
Дюшюи оспариваются, однако Лестоном (Leston, 1958), который считает
наличие этих признаков у *Cydnidae* явлением вторичным, обусловленным
специализацией.

Подобный же случай наблюдается в семействе *Acanthosomatidae*. Извест-
но, что среди *Pentatomoidea* сем. *Acanthosomatidae* имеется большое число
признаков, указывающих на их древность. Среди них ряд авторов отличает
и расширенный к вершине налчник. И, действительно, как показала изу-
чение эмбрионального развития ряда представителей сем. *Scutelleridae* и
Pentatomidae, во всех группах у эмбрионов налчник расширен к вершине,
причем у многих видов такая его форма сохраняется и у личинок первого
возраста, и лишь в процессе постэмбрионального развития он постепен-
но от возраста к возрасту приобретает форму, характерную для данной
группы.

Изучение эмбрионального развития дает не менее интересный материал
и относительно парных пахучих желез, имеющихсЯ среди личинок *Hemi-
ptera* только у *Pentatomoidea* и расположенных на третьем сегменте. В лите-
ратуре уже давно дискусируется вопрос — следует ли считать наличие
парных пахучих желез у *Pentatomoidea* явлением вторичным или их парное
состояние является исходным, первичным. Старые исследователи (Куль-

вещ, 1897, 1898; Гульде — Gulde, 1902), исходя из общих эволюционно-морфологических соображений, считали, что пахучие железы парные по своему происхождению. Однако позже ряд авторов Кемпер (Kemper, 1929); Генрици (Henrici, 1938); Дюшон, 1947; Пучков и Пучкова, 1957 оспаривали эти взгляды, считая парность пахучих желез на третьем сегменте пентатомид вторичным явлением. По мнению Дюшон в пользу первичной непарности этих желез говорит то, что пентатомиды, имеющие парные пахучие железы, принадлежат к одной из наиболее высокоорганизованных групп в отряде *Hemiptera*. Однако с таким аргументом трудно согласиться, поскольку общий высокий уровень организации не исключает возможности сохранения древних черт. Решающими в этом споре должны быть данные о закладке пахучих желез в процессе эмбрионального развития. Изучение эмбрионального развития ряда видов семейств *Cydnidae*, *Pentatomidae*, *Scutelleridae* показало, что парные пахучие железы четко видны у эмбрионов уже вскоре после начала обрастания зародышем желтка. В таком парном состоянии пахучие железы у таких видов как *Eurygaster integriceps*, *Graphosoma semipunctatum*, *Trigonosoma fischeri*, *Carpocoris fuscispinus* сохраняются довольно длительное время после окончания обрастания зародышем желтка (около суток при среднесуточной температуре развития 26°C). К середине пятих суток развития, когда яйцевой зуб развития эмбриона уже темнеет, пахучие железы начинают сливаться, вначале на задних сегментах, а после на передних, причем на третьем сегменте они так и остаются неслившимися. Таким образом, изучение эмбрионального развития *Pentatomoidea* показывает, что пахучие железы этой группы и видимо всех *Hemiptera* парны по своему происхождению. Поэтому имеющиеся у *Asopinae* очень сильно развитые пахучие железы являются еще одним признаком, свидетельствующим в пользу древности этого подсемейства.

Следует отметить также, что изучение эмбрионального развития ряда представителей семейств *Scutelleridae*, *Pentatomidae*, *Cydnidae* показало, что наличие у большинства ныне живущих представителей надсемейства *Pentatomoidea* пахучих желез на трех сегментах отнюдь не является их исходным состоянием. Как известно, максимальное число пахучих желез у личинок *Hemiptera* отмечено в довольно древнем семействе *Corixidae*, где они развиты на четырех сегментах (с 3 по 6). Оказалось, что у многих *Pentatomoidea* в середине третьих суток эмбрионального развития (при среднесуточной температуре 26°C) совершенно четко закладываются 7 пар пахучих желез на 2—8 сегментах. Однако к вылуплению личинок из яйца большинство из них редуцируются, так что пахучие железы остаются на 3—4 брюшных сегментах. На следы пахучих желез на 6-м сегменте у некоторых личинок первого возраста *Pentatomoidea* указывалось в работе Пучковых (1958). В связи с этим и судя по наличию дорсальных полей, несомненно связанных с пахучими железами и имеющихся у многих личинок на всех брюшных

сегментах, можно предположить, что пахучие железы у *Pentatomoidea* а возможно и у всех *Hemiptera*, имелись на каждом брюшном сегменте. Затем в процессе эволюции происходила их редукция, причем в разных семействах этот процесс шел с разной скоростью. Об этом свидетельствует тот факт, что у личинок различных *Hemiptera* имеется неодинаковое число пахучих желез, причем расположены они на разных сегментах. Редукция пахучих желез у личинок *Hemiptera*, видимо, является одним из проявлений установленной В. А. Догелем (1954) закономерности олигомеризации органов в процессе эволюции, ведущей к интенсификации их функции.

Таким образом, наличие и многочисленность пахучих желез в эмбриональном развитии различных представителей *Pentatomoidea* позволяет предполагать, что они являются не новообразованием, свойственным только *Hemiptera*, а гомологичны подобным же органам низших насекомых (*Camptodea*, *Collembola*) и примитивных *Neoptera* - *Dermoptera*, *Blattodea*.

Несомненно, что дальнейшее расширение знаний об онтогенезе *Pentatomoidea*, как впрочем и всех насекомых с неполным превращением, позволит уточнить родственные взаимоотношения этих групп и построить естественную систему этих насекомых.

ЛИТЕРАТУРА

- Догель В. А., 1954, Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: 368.
- Кудльвец К., 1896, *Раб. Лабор. Зоол. Вари. Ун-та*: 233—240.
- 1898, *Раб. Лабор. Зоол. Вари. Ун-та* за 1897 г.: 49—82.
- Полыванова Е. П., 1956, *Зоол. журн.* **35** (11): 1661—1675.
- Пучков В. Г. и Пучкова Л. В., 1957, Тез. докл. III Совещ. Вещ. энтом. о-ва 1, Изд. АН СССР: 16—18.
- Пучкова Л. В., 1957, *Sbid*, 36—38.
- Пучкова Л. В. и Пучков В. Г., 1958, *Доносиди АН УРСР*, 1958 (1): 100—104.
- Dupuis C., 1947, *Bull. Soc. natur Parisiens*, n. sér. **2** (2—3): 13—21.
- Gulde J., 1902, *Ber. Senckenbg. Ges.*: 85—136.
- Henrici H., 1938, Teil 1, *Zool. Jarb., Anat. B.* 65, (1—2): 141—228.
- Kemper D., 1929, *Z. Morphol. Ökol.*, **15**: 524—546.
- Leston D., 1953, *J. Soc. Brit. Entomol.*, **4**, 129—135.

SUMMARY

The ontogenesis of hemimetabolous insects — during which the specimen acquires gradually more and more the character of an adult — contains highly valuable data for the phylogeny. During the postembryonic development of early staged larvae of Pentatomids, important characters of higher systematic categories may be ascertained. The number of these characters increases from stage to stage and the specific characters are clearly pronounced only at the end of the larval development. The development

of larval organs is also of great importance for the phylogeny. The origin of repugnatoric glands of Pentatomid-larvae has been proved as paired-form in embryos. These conditions enable the determination of the phylogenetic relations among the families and subfamilies of Pentatomids.

DISCUSSION

Štys P. (Czechoslovakia). To support the hypothesis of Mrs. Polivanova on the original presence of dorsal abdominal stink glands on all the urites of the nymphs of *Heteroptera* I will mention the conditions existing in the family *Dipsocoridae*. This family — although extremely specialized in some respects — has retained many very primitive characters and is probably a direct descendant of the group from which both the developmental lines (cimicomorphan and pentatomomorphan) of *Geocorisae* on the one hand and the *Amphibiocorisae* on the other hand have developed (Štys in litt.). Many species of *Dipsocoridae* possess in the nymphal stage 4 (some even 5) openings of dorsal abdominal glands, often persisting in the adult stage. The fact that the last opening is mostly without corresponding gland gives an evidence for the developmental trend to the reduction of these organs. The presence of dorsal abdominal glands (or their openings) even at 5 urites (more correctly in 5 intersegmentary regions) represents — as far as we know — the most generalized stage of evolution of these organs in postembryonal stages of recent *Heteroptera* and it clearly supports the hypothesis of Mrs. Polivanova.

Mrs. Polivanova — on the basis of very convincing facts having been ascertained during the study of embryogenesis of the superfamily *Pentatomoidea* — is accepting the hypothesis on the primitively paired arrangement of the dorsal abdominal glands in the nymphs of *Heteroptera*. I must remark, however, that just in the family *Dipsocoridae* being — as I have noted above — the most primitive family of *Heteroptera* as to the number of dorsal abdominal glands, there exists a very evident trend to the doubling of primitively unpaired orifices of these glands accompanied with a retaining of the unpaired structure of the gland. It is well possible that the unpaired structure of these glands is a primitive character and that we may see the beginnings of the trend to the doubling of them in various arrangement of the sclerotized margins of orifices leading even to the doubling of their ductus and perhaps stimulating the doubling of the proper gland during the phylogenesis. We cannot exclude the possibility that this doubling may appear in the highly specialized group *Pentatomoidea* as early as in embryonic stages. The solving of this question will be possible only on the basis of comparative studies of embryogeny of dorsal abdominal glands in all the groups of *Heteroptera*.

LA MORPHOLOGIE DU DEVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX CHEZ DIVERS INSECTES — CAS PLUS PARTICULIER DES CENTRES ET DES VOIES OPTIQUES

Морфология нервной системы у некоторых насекомых, в частности, оптических нервных центров

G. RICHARD et G. GAUDIN

(Faculté des Sciences de Rennes, France)

Depuis bien longtemps, le problème de la structure des centres et des voies optiques chez les Insectes a passionné les morphologistes. Si nous connaissons actuellement assez bien de ce point de vue les imagos des divers ordres, nous avons relativement peu de données sur la morphogenèse des lobes optiques ou des centres cérébroïdes visuels. (Viallanes, Zawarzin, Pflugfelder, Hanström ...)

Pendant, les travaux des électrophysiologistes (Autrum, Burt & Cutton ...) ont souligné que les divers niveaux du lobe optique jouent un rôle important dans les variations de l'influx nerveux conduit aux centres, à la fois par leur structure propre et par leur place vis à vis de la rétine.

Des recherches éthologiques préliminaires nous ayant montré une importante variation du comportement oculaire de divers Odonates au cours de leur ontogenèse, nous avons entrepris (avec l'aide de nos collaborateurs Madame Gaudin, Mademoiselle de Bortoli, Monsieur Carré), une étude morphologique précise de la transformation postembryonnaire des centres visuels de ces Insectes.

Nous donnerons ici les premiers résultats concernant trois Odonates: *Agrion virgo* L., *Aeschna cyanea* Müll., *Sympetrum meridionale* Selys et un Planipenne *Acanthacisis beaticus* Ramb. Les études ont été faites sur des coupes en séries colorées par diverses méthodes non argentiques. Nous avons procédé à des reconstitutions de lobes optiques en collant en place l'une sur l'autre des plaques de balsa représentant le volume qui sépare deux coupes successives.

Une des caractéristiques des Odonates adultes réside dans la similitude des plans des voies optiques, ainsi que l'a déjà souligné Hanström. Pour mieux faire comprendre la morphogenèse, nous exposerons donc rapidement cette organisation dans son état achevé chez l'imago.

*

Les ommatidies, semblables ou non entre elles, émettent des fibres post-rétiniennes qui traversent la membrane basale de l'oeil et se réunissent en groupes complètement enrobés dans des cellules pigmentaires.

Trois parties se distinguent dans le lobe optique et nous les nommerons selon la nomenclature habituelle: lame ganglionnaire, médullaire externe,

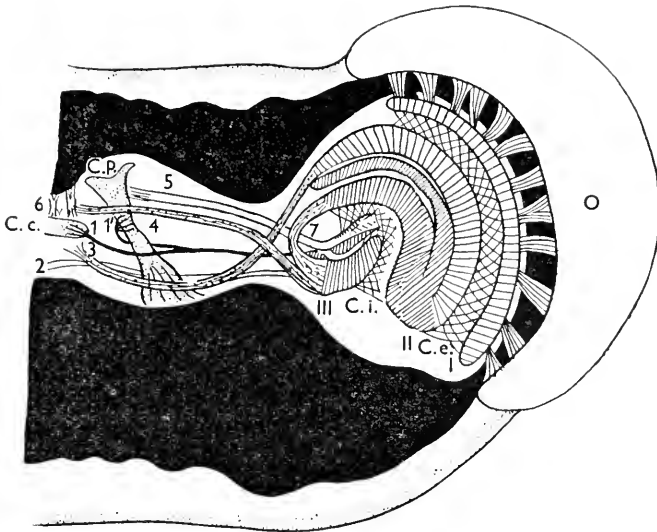


Fig. 1. Représentation schématique d'un lobe optique, et de la partie correspondante du ganglion cérébroïde d'un imago d'*Agriön* (vue postéro-dorsale). C. c. Corps central; C. e. Chiasma externe; C. i. Chiasma interne; C. p. Corps pédonculé; I, lame ganglionnaire; II, médullaire externe; III, médullaire interne; I, l'rameaux du tractus opticus medialis; 2, tractus opticus inferior; 3, tractus tuberculun opticum II; 4, tractus opticus posterior; 5, tractus opticus anterior; 6, voies ocellaires; 7, faisceau non croisé liant les deux médullaires.

médullaire interne. Les travaux de Ramon y Cajal et de ses collaborateurs ont beaucoup contribué à nous faire connaître la structure intime de ces trois parties. Nous pouvons préciser qu'elles sont constituées chacune par: — une zone plexiforme dans laquelle s'observent les synapses de toutes les voies centripètes et centrifuges. Suivant les espèces, cette zone peut être plus ou moins complexe, plus ou moins laminée. Elle est nettement séparée en quatre parties dans la médullaire interne. — une zone neuronale entourant la première par des groupes plus ou moins importants de corps cellulaires qui envoient des axones dans des zones plexiformes voisines ou éloignées. La médullaire externe montre une assez grande complexité dans cette zone qu'on peut diviser très schématiquement en trois régions: ganglion en coin, couronne ganglionnaire et masses ganglionnaires internes (terminologie de Viallanes),

les neurones de ces dernières émettant des axones qui délaminent la zone plexiforme de la médullaire externe en plusieurs couches.

La lame ganglionnaire est réunie à la médullaire externe par des fibres nerveuses qui se croisent en grande partie (chiasma externe) avant d'y pénétrer. Celles issues de la région postéro-ventrale de la lame se rendent à la région antéro-dorsale de la médullaire et vice versa. Seules certaines fibres de la région moyenne passent de l'une à l'autre sans subir de décrossation.

La médullaire externe est liée aux centres plus profonds par:

— des fibres qui passent directement dans les centres cérébroïdes (tractus tuberculum opticum II, lié au tuberculum opticum II, voisin du centre primaire d'association optique.)

— des fibres qui se rendent à la médullaire interne en faisceau non croisé

— des fibres qui se rendent à la médullaire interne et qui constituent en se croisant dans le sens antéro-postérieur le second chiasma optique (chiasma interne)

La médullaire interne est réunie aux centres optiques cérébroïdes par la partie principale du nerf optique, court et composite, formé de 4 faisceaux de fibres:

— un faisceau antéro-dorsal (tractus opticus anterior) qui joint la partie inféro-ventrale de la médullaire au tubercule optique du même côté (les deux tubercules optiques sont liés par une commissure).

— un faisceau postéro-dorsal (tractus opticus posterior) qui joint la partie postéro-externe de la médullaire à la région postérieure du protocerebron (partie voisine de la pars intercerebralis). A ce niveau (centre primaire d'association optique), les voies oculaires et les voies ocellaires se confondent.

— un faisceau médian (tractus opticus medialis) qui joint la partie postéro-interne de la médullaire aux centres d'association des ganglions cérébroïdes: corps pédonculés et corps central.

— un faisceau inférieur commissural (tractus opticus inferior) qui joint la partie la plus interne de la médullaire à sa symétrique. Tous les faisceaux liant les médullaires aux centres sauf le tractus opticus inferior présentent à la fois des fibres centrifuges et des fibres centripètes.

Quelques autres axones créent des liaisons directes avec le deutocerebron ou se perdent dans le lobe protocérébral, assurant peut-être de nouvelles liaisons commissurales, mais nous retiendrons seulement ici ce schéma que nous retrouvons dans ses grandes lignes à la fois chez le Odonates et chez le Fourmilion étudié.

*

La morphogenèse des voies optiques va différencier ces Insectes. Nous considérons deux types différents de développement post-embryonnaire de ces voies: — chez les Zygoptères, à l'éclosion, les voies optiques sont encore

très primitives et elles se développeront lentement au cours de la croissance larvaire comme nous allons le voir — chez les Aeschnidés au contraire, toutes les zones des régions optiques sont déjà reconnaissables à l'éclosion et nous pouvons dire globalement que, de ce point de vue, le premier stade larvaire d'*Aeschna cyanea* est l'homologue du 3^e stade larvaire d'*Agrion virgo*. Les Libellulidés peuvent présenter des cas intermédiaires par rapport à ces extrêmes. Quant au Fourmilion il permet d'observer le cas d'un Insecte chez lequel co-

existent au stade nymphal à la fois les voies optiques de l'adulte et celles plus simples de la larve.

Morphogenèse chez *Agrion virgo*

La plupart des stades du développement rapide des voies optiques de l'Aeschne ayant été déjà décrits (Viallanes, Zavarzin), nous nous contenterons de souligner les homologues stadiales avec

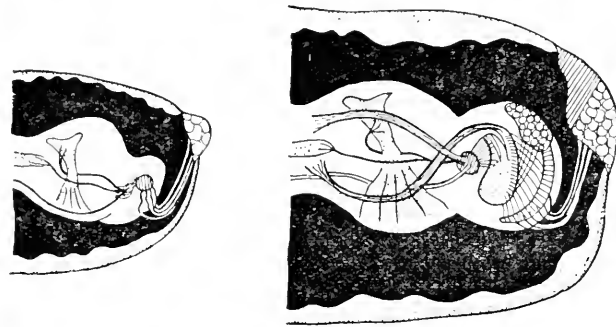


Fig. 2. Deux stades de l'organogenèse des structures optiques d'*Agrion virgo*: à gauche les structures optiques de la larve du premier stade de développement; à droite les structures optiques de la larve du 4^e stade de développement.

le développement lent d'*Agrion virgo* que nous avons étudié plus en détail.

Chez la larve du premier stade d'*Agrion virgo*, le lobe optique présente environ le 1/3 du volume du ganglion cérébroïde correspondant. Il est très distant de l'ébauche oculaire formée de sept ommatidies seulement; les fibres post-rétiniennes se groupent en un faisceau assez long dirigé postéro-ventralement. Nous n'avons jamais observé de zone plexiforme dans la lame ganglionnaire: les fibres post-rétiniennes traversent le groupe de neurones externes du lobe optique et pénètrent directement dans la zone plexiforme de la médullaire externe qui se présente comme un très petit amas globuleux entouré par des neurones assez colorables dans lesquels on peut reconnaître la future couronne ganglionnaire. La médullaire interne est une masse globuleuse plus petite que la précédente et liée à celle-ci par des fibres non croisées. Le nerf optique présente deux faisceaux de fibres que nous assimilons au tractus opticus posterior et au tractus opticus medialis. Ce dernier se jette dans les corps pédonculés et dans le corps central constitués eux-mêmes de quelques paquets de fibres peu importants.

La vie larvaire du second stade de développement amène peu de changements mais quelques nouvelles structures peuvent s'ébaucher qui se marqueront mieux pendant la vie larvaire du troisième stade (on compte 14 ommatidies

au 2° stade et 20 au 3°). Le groupe des corps cellulaires de la lame ganglionnaire se scinde en deux: — une région postérieure qui reçoit le faisceau unique des fibres postrétiniennes et dans laquelle on peut remarquer une zone plexiforme mince; — une région antérieure plus contractée dans laquelle on ne voit pas de zone synaptique mais dont les cellules envoient à la médullaire externe des fibres qui croisent celles envoyées par la zone postérieure. La zone plexiforme de la médullaire externe montre au cours du développement du troisième stade une tendance à la délamination, mais ses diverses régions sont encore assez mal définies. Les cellules de la couronne ganglionnaire par contre deviennent bien visibles. La masse de la médullaire interne peut être assez peu précise. Les voies optiques de la larve du 3° stade sont en pleine constitution et elles varient d'un individu à l'autre ou au cours du vieillissement dans ce stade. Il nous a semblé reconnaître un tractus opticus posterior, un tractus opticus médian, souvent un tractus tuberculum opticum II. venant de la médullaire externe et souvent aussi un tractus opticus inferior. Dans nos colorations, les fibres se perdent dans la substance fibrillaire sans qu'on puisse toujours les suivre complètement.

Au 4° stade larvaire (46 ommatidies), la région postérieure de la lame ganglionnaire s'accroît et se développe vers l'avant; toutefois la zone plexiforme est bien plus mince en avant qu'en arrière. La région antérieure ne montre pas encore de synapses; elle ne reçoit aucune fibre post-rétinienne. C'est elle qui continue à fournir la partie croisée du chiasma externe. La médullaire externe augmente de volume et s'étire vers l'avant en se recourbant très légèrement avec sa convexité tournée vers la face postéro-dorsale. Elle manifeste une nette tendance à la délamination en même temps que les fibres issues des groupes de cellules internes pénètrent dans sa masse. La partie plexiforme externe se différencie bien des parties internes. Par contre, la médullaire interne montre peu de changements. Elle reste globuleuse et communique avec les ganglions cérébroïdes par un nerf optique qui s'épaissit. Nous n'avons jamais vu de chiasma interne chez les larves du 4° stade. Le lobe optique dans son entier a grossi par contre puisqu'il atteint à peu près les 2/3 du volume du ganglion cérébroïde correspondant.

Du 5° au 8° stades larvaires (56, 65, 74, puis 200 ommatidies), la lame ganglionnaire garde encore à peu près la même structure bien qu'elle continue son développement vers l'avant. Le chiasma externe affectera les voies optiques proprement dites quand, par suite de l'augmentation du nombre des fibres post-rétiniennes celles provenant de la région antérieure de formation de l'oeil viendront traverser la zone antérieure de la lame, s'unissant aux axones déjà cités.

Par contre la médullaire externe prend de l'importance et gonfle la région dorsale des lobes optiques de sa convexité alors que sa concavité creuse une dépression dans la région ventrale. Elle se délamine encore plus nettement

et le tractus tuberculum opticum II prend de l'importance. Le chiasma interne apparaît au 5° stade larvaire alors que la médullaire interne commence à s'allonger un peu dans le sens antéro-dorsal → postéro-ventral en même temps qu'elle se délamine. Le chiasma est très peu étendu, mais à fibres abondantes. Toutefois, il reste entre médullaire externe et médullaire interne une liaison directe non chiasmatisée, peut être sur l'emplacement de l'ancienne liaison. Le tractus opticus anterior se constitue nettement et le tuberculum opticum s'organise petit à petit entre le 8° stade larvaire et la mue imaginale. Pendant cette phase du développement le nombre d'ommatidies croît: 400 au 9° stade 1100 au 10° stade, 2000 au 11° stade, 8500 chez l'imago. Le lobe optique qui était à peu près d'égal volume par rapport au ganglion cérébroïde au 7° stade devient plus de 3 fois plus grand dès le 9° stade.

Lors de la mue imaginale, le développement de l'œil et des lobes optiques a atteint son maximum de complexité, mais au cours du remodelage qui survient pendant cette mue, la tête pivote de 90° vers le bas transformant l'insecte prognathe en insecte orthognathe. Ce pivotement cause une modification de l'orientation des lobes et voies optiques, les régions dorsales de la larve devenant antérieures chez l'imago. Toutes les parties des lobes optiques ne subissent pas le pivotement de façon aussi intense. Il est particulièrement important pour la médullaire externe et tend à déplacer sa convexité vers la face latéro-externe de la tête (face qui porte l'œil).

Comparaisons

Comme nous l'avons déjà souligné plus haut, la larve d'*Aeschna cyanea* au I° stade de son développement présente un lobe optique caractérisé par une lame ganglionnaire dont seule la partie postérieure (qui reçoit les fibres post-rétiniennes) présente une zone plexiforme; la partie antérieure fournit des axones d'association qui croisent ceux issus directement des voies optiques avant de pénétrer dans la médullaire externe. Nous assimilons ce stade au 3° de l'*Agrion* d'autant que nous avons pu reconnaître dans les centres de ces jeunes larves d'Aeschnes les voies optiques postérieures, les voies d'association centrales et les voies commissurales.

C'est au cours du développement larvaire des 2° et 3° stades que le lobe optique de l'Aeschna prend un volume équivalent de celui du ganglion cérébroïde correspondant: c'est aussi à ce moment que les zones plexiformes des médullaires se délimitent et que le chiasma interne se constitue. (4° et 5° stades de l'*Agrion*,

La larve du 4° stade de l'Aeschna ressemble à celle du 8° stade de l'*Agrion*, toutes les régions optiques, tous les chiasmatisés et les voies d'association étant constituées.

Avec la larve de *Sympetrum meridionale*, nous mettons en évidence des phénomènes de type intermédiaire, puisqu'à l'éclosion elle montre une structure de lame ganglionnaire voisine de celle d'un 3^o stade jeune d'*Agrion*.

Le cas d'*Acanthaclisis bacticus* que nous nous bornons à citer ici est plus complexe puisque, à la fin de l'ontogenèse larvaire les voies optiques périphériques dégèrent et sont remplacées par les voies optiques de l'imago qui se greffent sur les premières. Nous retrouvons ici un développement qui se rapproche de celui du Dytique étudié par Gunther.

*

En somme, reprenant à partir des structures assez bien connues de l'imago l'étude de la morphogenèse des voies optiques des Insectes, nous montrons que même dans le groupe homogène des Odonates, le développement peut se faire à des vitesses différentes; nous montrons que les parties externes du lobe optique sont les dernières à se constituer et que la région antérieure des ganglions cérébroïdes (tubercule optique) s'organise seulement à la fin de la vie larvaire. Nous soulignons, après Zawarzin et Pflugfelder le fait que l'apparition des chiasmas est liée à la progression en volume des diverses régions du lobe optique. Enfin, nous montrons l'ordre d'apparition des divers faisceaux du nerf optique.

Il reste évidemment à remonter plus loin dans l'organogenèse en étudiant l'embryon à ses divers stades; il reste à pratiquer des méthodes de coloration argentique, mais dès maintenant, nous pouvons souligner que si les larves d'*Agrion* et celles d'*Aeschna* ont pu être séparées sur le plan morphologique, elles l'avaient été avant sur le plan du comportement oculaire.

BIBLIOGRAPHIE

- Cajal R. y., Sanchez Y., 1915, *Trab. Labor. biol.* **13**: 1—164.
Baldus, 1924, *Z. wiss. Zool.*, **121**: 557—620.
Gunther, 1912, *Z. wiss. Zool.*, **100**: 60—115.
Hanström B., 1940, *Kungl. svenska Vet. Hand.* **18**: 1—263.
Ratzendorfer C., 1952, *J. N. York Ent. Soc.* **60**: 129—152.
Viallanes, 1885, *Ann. Sci. nat. (Zool.) 6^o ser.* **18**: 1—34.
Zawarzin, 1914, *Z. wiss. Zool.* **108**: 175—257.

РЕЗЮМЕ

Если остановиться на хорошо известных структурах и на изучении морфологии оптических путей насекомых, то станет ясно, что даже в такой однородной группе, как

Odonata, развитие может происходить при разной скорости. Мы показали, что наружная часть зрительной доли формируется последней и что передняя часть церебрального ганглия (нервные отростки) упорядочивается всегда в конце жизни личинки. Подчеркиваем, что по Заварзину и Флюгфельдеру, возникновение хиазм связано с тем, как развиваются в целом различные области зрительных долей. В заключение было показано развитие различных связок зрительного нерва.

ETUDE DU DEVELOPPEMENT DU SYSTEME NERVEUX PERIPHERIQUE CHEZ QUELQUES INSECTES

Исследование развития периферической нервной системы некоторых насекомых

C. DENIS, M. HAMON et J. C. LEFEUVRE

(Faculté des Sciences de Rennes, France)

Nos travaux respectifs ont eu pour objet d'étudier l'organogenèse sensorielle nerveuse de certains Insectes au cours de leur développement postembryonnaire. Nos recherches ont porté sur:

- les ailes de *Blabera craniifer* Burm. (Dictyoptères),
- les pattes de *Calotermes flavicollis* Fab. (Isoptères),
- les pièces buccales de *Macroditis marginalis* L. (Coléoptères).

Nous n'exposerons pas ici dans le détail l'ensemble des résultats obtenus,

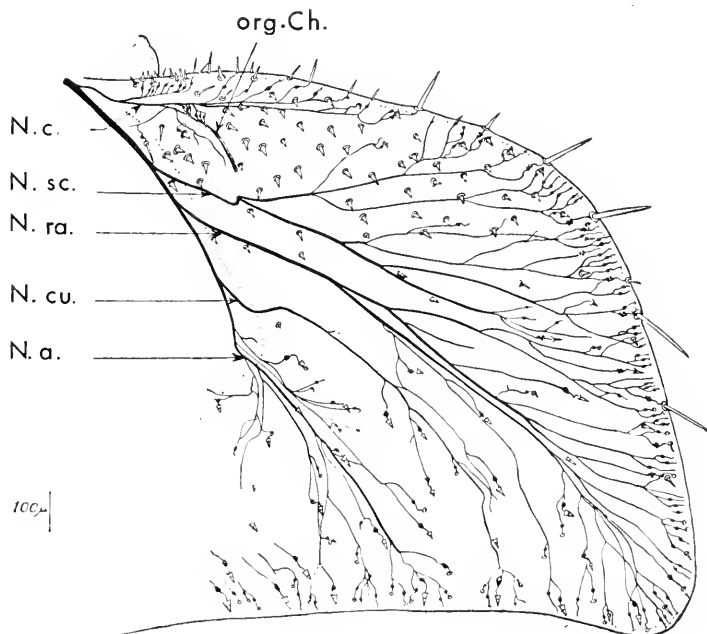


Planche 1—3: *Blabera craniifer* Burm.

Planche 1. Ebauche alaire metathoracique au premier stade larvaire (nerfs alaires et sensilles de la face supérieure).

nous désirons simplement montrer comment ces recherches nous ont permis de tirer certaines conclusions intéressantes relatives au développement des Insectes étudiés.

Méthode

Les nerfs de ces Insectes ont été mis en évidence grâce à la méthode de coloration supravitale par le bleu de méthylène (Richard 1950).

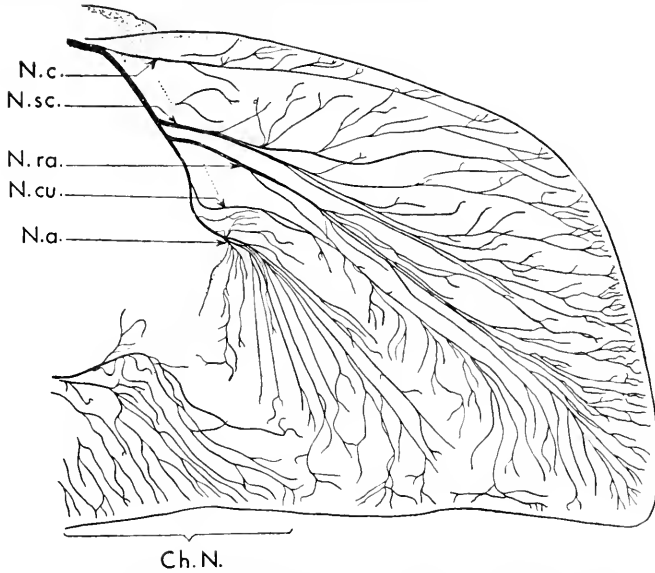


Planche 2. Ebauche alaire métathoracique au sixième stade larvaire (nerfs alaires).

Développement post-Embryonnaire des Ailes de *Blabera craniifer* Burm.

Les larves néonates possèdent 4 types d'organes sensoriels externes sur la face dorsale de leurs ébauches alaires:

— des sensilla trichodea dont la plupart sont de petite taille ($35 \text{ à } 40 \times 3$ microns) et se trouvent réparties sur l'ensemble de la surface de l'ébauche alaire; mais dont quelques unes beaucoup plus grandes (47×5 à 190×15 microns), sont localisées sur le pourtour de l'ébauche alaire.

— des sensilles coniques, caractérisées par leur base très large ($27 \text{ à } 36 \times 6$ à 8 microns) se trouvent uniquement dans la moitié antérieure de l'ébauche alaire.

— des organes sensoriels très particuliers que nous avons appelés sensilles trichoides protégées sont localisés, contrairement aux précédents, dans la moitié postérieure de l'ébauche alaire. Ce sont des sensilla trichodea normales portées par le flanc d'un large cône chitineux. (taille max.: cône 44μ , sa sensille 34μ .)

— des sensilla campaniformia réparties sur toute la surface de l'ébauche alaire.

La face ventrale des ébauches alaires ne présente que des sensilla trichodea (110×3 microns sur le pourtour, et 50×3 microns sur le reste de la surface).

Dans un travail précédent (Lefevre 1958) nous avons étudié l'organogenèse des trachées alaires de *Blabera craniifer* et montré que l'organogenèse des nerfs alaires va de pair avec celle des trachées. Chaque nerf de l'aile est donc désigné par le nom de la trachée qu'il suit (nomenclature de Comstock 1918).

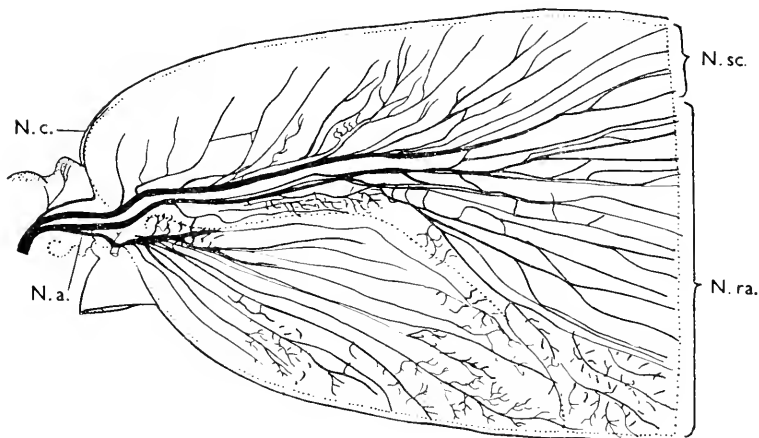


Planche 3. Aile antérieure de l'adulte (nerfs alaires).

Légende commune aux planches 1, 2, 3: Ch. N. — Champ Notal, org. ch. — organe chordotonal, N. a. — Nerf alaire anal, N. c. — Nerf alaire costal, N. cu. — Nerf alaire cubital, N. ra. — Nerf alaire radial, N. sc. — Nerf alaire sous-costal.

Le fourreau alaire est formé de deux parties distinctes: l'ébauche alaire proprement dite et le champ notal. L'ébauche alaire mésothoracique est parcourue par 4 nerfs sensoriels: les nerfs costal, sous-costal, radial et anal. L'ébauche alaire métathoracique présente les 4 nerfs précédents auxquels s'ajoute un nerf cubital (Planche 1). Les nerfs de chaque ébauche alaire sont issus d'un nerf alaire commun partant soit du ganglion mésothoracique (aile antérieure), soit du ganglion métathoracique (aile postérieure).

Le champ notal est parcouru par certaines ramifications d'un nerf tégumentaire du tergum correspondant.

Au cours de développement larvaire, on observe une augmentation progressive du nombre des organes sensoriels. Le rythme de cette multiplication assez faible dans les premiers stades du développement est beaucoup plus intense à partir de la 5ème mue larvaire.

Par ailleurs, la taille des organes sensoriels s'accroît peu à peu (au 9ème stade: sensilles coniques de la moitié antérieure de l'aile: en moyenne de 121

à 132 μ de long pour un diamètre de base de 15 à 18 μ — sensilles protégées: plus grand cône: 100 μ , sa sensille 72 μ).

Toutefois, nous remarquons au contraire, que les grandes sensilla trichodea périphériques tendent à être remplacées progressivement par des sensilles trichoïdes plus petites. Cette transformation est achevée après la 5^{ème} mue. Sur les ailes de l'adulte il ne subsiste que des sensilles trichoïdes banales et des pores sensoriels.

La position relative des nerfs alaires reste invariable au cours de développement larvaire, mais le nombre de leurs ramifications périphériques s'accroît corrélativement à l'apparition d'organes sensoriels nouveaux après chaque mue. C'est ainsi que le nerf anal qui donnait 2 ramifications principales chez les premiers stades larvaires, acquiert de nouvelles branches chez la larve du 6^{ème} stade (Planche 2) ce qui lui donne, surtout dans l'ébauche alaire métathoracique, l'aspect particulier qu'il présentera dans l'aile de l'adulte (Planche 3).

Développement post-embryonnaire des pattes de *Calotermes flavicollis* Fab.

L'ontogénèse sensori-nerveuse des pattes de *Calotermes flavicollis* a déjà fait l'objet d'une note (Denis 1958). Nous avons montré notamment que les organes sensoriels peu nombreux, formés au cours des premiers stades de la vie larvaire se reforment après chaque mue en acquérant une taille plus forte. Par ailleurs, il apparaît après la quatrième mue larvaire une importante multiplication des organes sensoriels, et sur la larve du cinquième stade, on remarque que, les sensilles nouvellement formées ont une taille bien inférieure à celle des précédentes (sensilles préexistantes 50 \times 5 microns, sensilles nouvelles 10 \times 1,5 microns à 35 \times 4 microns). Dès ce moment, on observe donc, une diversification des organes sensoriels que l'on retrouvera jusque chez l'adulte. Dans la suite du développement, la multiplication des sensilles est peu importante, même après la mue imaginale (V. tableau).

Nous avons montré également, que les trajets des nerfs sensoriels et moteurs, tels qu'ils sont réalisés chez la larve néonate, se retrouvent identiques chez les larves plus âgées et chez l'imago. Après chaque mue, on constate uniquement une augmentation du nombre des ramifications périphériques en corrélation avec la multiplication des sensilles.

D'autre part, lorsqu'on suit, par exemple, l'augmentation de taille des différents segments de la patte, on remarque deux périodes successives dans le développement. Ces deux périodes sont caractérisées par une croissance faible et assez régulière de la patte après chaque mue. Elles sont séparées par une phase de forte croissance qui se produit après la 4^{ème} mue larvaire (V. tableau).

Enfin la simple observation morphologique montre que les pattes des larves des 2ème, 3ème et 4ème stades de développement ressemblent à celles des larves néonates, tandis que les pattes des larves des 5ème, 6ème et 7ème stades ressemblent à celles de l'adulte.

Tableau I

Stade	Longueur coxa (μ)	Accrois. de taille	Nombre de sensilles	Augmentation
1	200		15	
2	220	20	25	10
3	280	60	42	17
4	360	80	67	25
5	600	240	172	105
6	670	70	189	17
7	750	80	210	21
8	840	90	244	34

Tableau donnant les dimensions successives du coxa mésothoracique et ses accroissements de taille après chaque mue, ainsi que le nombre total des sensilles et les augmentations successives de leur nombre.

Développement post-embryonnaire des pièces buccales de *Macroditis marginalis* L.

Pour illustrer cet exemple, nous décrirons seulement la maxille observée par sa face ventrale.

Chez la larve du premier stade de développement, le cardo très réduit, situé en position marginale externe, possède une seule sensilla trichodea dont la longueur atteint 200 microns. Sur le stipes allongé, on voit une vingtaine d'organes sensoriels parmi lesquels on remarque distalement, dans la région marginale externe, un groupe isolé formé par deux sensilla trichodea et une sensilla campaniformia. Le stipes porte, par l'intermédiaire du palpigère, un palpe maxillaire triarticulé et une galea. Chaque article du palpe maxillaire présente un groupe distal de sensilles. En outre, le deuxième article est traversé en diagonale par un scoloparium qui se termine sur la membrane articulaire. Celui-ci est formé par trois clous scolopaux. La galea de petite taille a 7 organes sensoriels. Enfin, la lacinia est représentée uniquement par une sensilla trichodea.

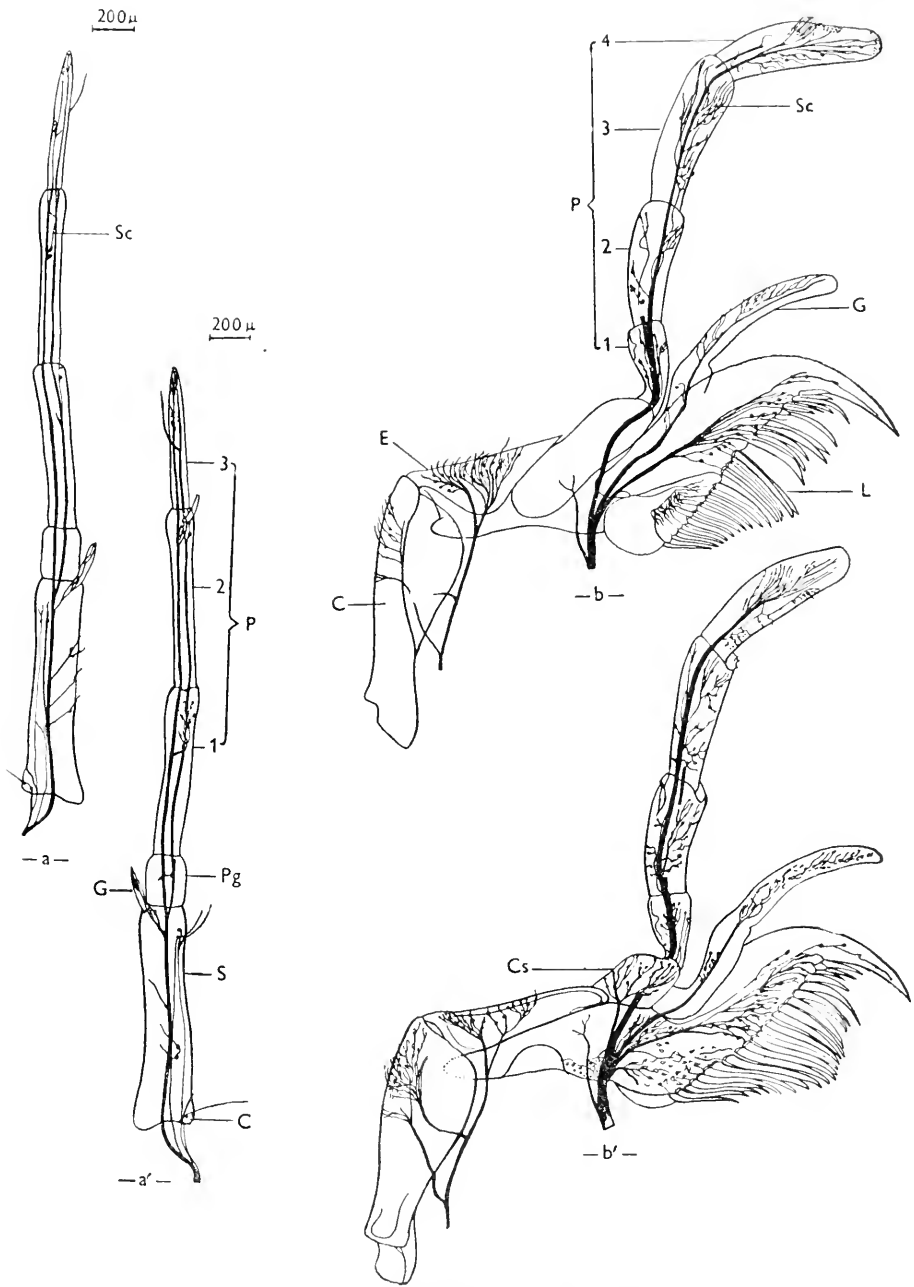


Planche 4. Evolution de la maxille de *Macrolites marginalis* L. a — maxille larvaire (Stade 1 — face dorsale) a' — maxille larvaire (Stade 1 — face ventrale), b — maxille de l'adulte (face dorsale), b' — maxille de l'adulte (face ventrale).

Légende commune aux planches 1—4: c — Cardo, Cs — Costipe, E — Eustipe, G — Galea, L — Lacinia, P — Palpe maxillaire, Pg — Palpigère, S — Stipe, Sc — Scolopidium

L'innervation de la maxille est réalisée grâce à un nerf maxillaire principal et à des nerfs accessoires. Le nerf maxillaire principal innerve quelques sensilles du stipes, la galea, la lacinia, puis se divise en deux branches d'égale importance. Ces deux dernières traversent entièrement le palpigère et le palpe maxillaire où elles se ramifient; l'une ayant une position dorsale interne, l'autre une position ventrale externe. Les nerfs accessoires se détachent du nerf maxillaire principal avant de pénétrer dans la maxille. Ceux-ci sont au nombre de trois: le premier innerve le cardo, et les deux autres une partie du stipes.

Au cours du développement larvaire, on ne constate aucune apparition d'organes sensoriels nouveaux sur le cardo, la galea et la lacinia. Par contre, sur le stipes et sur le palpe maxillaire, on observe une multiplication des sensilles, principalement après la première mue. Toutefois, sur ces deux dernières formations, les groupes d'organes sensoriels mentionnés plus haut demeurent constants.

Le plan général des nerfs de la maxille reste inchangé chez les larves des deuxième et troisième stades de développement. Seul, le nombre des ramifications périphériques augmente en rapport avec la formation de nouveaux organes sensoriels.

Nous ne détaillerons pas l'anatomie sensorielle de la maxille de l'adulte. Nous dirons seulement qu'elle se caractérise par la présence de très nombreuses sensilla basiconica sur la majeure partie de sa surface, tandis qu'elle ne porte que quelques pores sensoriels et que quelques sensilla trichodea. Les dernières, toutefois, forment un groupe de très fortes sensilles sur le bord interne de la lacinia. Par ailleurs, il faut noter la présence, dans le palpe maxillaire, d'un scoloparium formé de 3 clous-scolopaux et situé au même endroit que dans la maxille larvaire.

La planche 4 montre combien la maxille de la larve est morphologiquement différente de celle de l'adulte; pourtant, on retrouve chez la seconde le plan d'innervation sensoriel décrit chez la première.

Discussion

L'étude anatomique et morphologique de l'ontogenèse post-embryonnaire des Insectes considérés montre donc tout d'abord, la constance des grands trajets nerveux périphériques. Cette constatation est appuyée par un travail antérieur de Richard relatif à l'ontogenèse post-embryonnaire des ailes de *Calotermes flavicollis* Fab. Dès, chez la jeune larve, les nerfs principaux sont donc formés et le plan général de leur répartition reste invariable pendant tout le développement larvaire et chez l'adulte. Ceci est inattendu chez un Insecte holométabole tel que le Dytique dont les appendices de l'adulte ont une morphologie très différente de ceux des larves.

Ces études anatomiques montrent également que, si après chaque mue, des organes sensoriels nouveaux apparaissent, ceux qui étaient présents aux stades antérieurs se reforment et acquièrent, en général, une taille plus forte. Il est intéressant de remarquer également, que chez un Insecte holométabole, bien que les appendices de l'adulte soient morphologiquement différents de ceux de la larve, on retrouve en même position relative, des organes sensoriels semblables chez l'un et chez l'autre.

Le dernier point commun intéressant qui ressort de l'étude du développement post-embryonnaire des Insectes paurométaboles est l'existence d'une mue prénympitale particulièrement importante amenant la formation d'une larve nympite caractérisée par certaines transformations qui rapprochent sa morphologie de celle de l'adulte (4ème mue chez *Calotermes flavicollis*, 5ème, ou 6ème mue, selon les individus, chez *Blabera craniifer*). Cette mue prénympitale est importante en raison du changement qu'elle provoque dans le rythme de croissance des larves, ainsi que par la forte augmentation du nombre des organes sensoriels et la diversification de ceux-ci, qu'elle produit.

L'intérêt de la mue prénympitale avait déjà été mis en évidence par Richard (1950). Cet auteur avait montré que pendant cette période, les ébauches oculaires des Termites acquéraient une structure proche de celle des yeux de l'adulte. Pendant cette période encore, les fourreaux alaires des Termites se développent tout particulièrement.

Chez *Blabera craniifer*, cette mue prénympitale fait apparaître des organes sensoriels en forme de cône arrondi au sommet sur le bord tergal postérieur des segments thoraciques et, disparaître les dernières grandes sensilles situées sur le pourtour des ébauches alaires chez les larves des premiers stades du développement. Mais surtout, c'est à partir de cette mue, que, chez les larves femelles, le septième sternite abdominal commence à évoluer pour former une plaque sous-génitale. C'est dès ce moment encore, que se développe la poche incubatrice caractéristique de ces Blattes ovovivipares.

Une telle mue n'a pas pu être mise en évidence chez le Dytique, pas plus que chez le Fourmilion (Saffre-Gaudin 1958). Or, ces deux Insectes holométaboles ne subissent que deux mues au cours de leur développement larvaire. Par contre, dans un travail non encore publié et relatif au développement post-embryonnaire d'un Trichoptère: *Limnophilus rhombicus* L., Barbier a constaté l'existence d'une mue particulière, au cours de laquelle, notamment, l'allongement des appendices est très fort et l'augmentation du nombre des organes sensoriels sur les pattes et sur les pièces buccales sont très importants. Il semble donc, que, chez certains Insectes holométaboles, tout au moins, il existe une mue plus importante que les autres, que l'on peut rapprocher de la mue prénympitale des Insectes paurométaboles: ceci, malgré la présence ultérieure d'un stade nympital précédant l'imago.

Conclusion

Ces observations ne sont qu'un point de départ, car elles demandent à être généralisées par des études sur des Insectes amétaboles, hémimétaboles et d'autres holométaboles. Ces observations demandent aussi à être précisées par l'étude des transformations du système nerveux lorsque l'Insecte se prépare à muer. Enfin des recherches plus particulières doivent être effectuées sur la mue prénymphale qui semble jouer un rôle prépondérant dans le développement post-embryonnaire des Insectes.

BIBLIOGRAPHIE

- Comstock J. H., 1918, *The wings of insects*, Ithaca, New York.
Debaisieux P., 1938, *Cellule*, **47**: 79—202.
Denis C., 1958, *Ins. Soc.* **5**: 171—188.
Fundalewicz-Niemczyk W., 1955, *Bull. ent. Pologne*, **10**: 127—160.
Jeannel R., 1925, *Arch. Zool. exp. gén.*, **64**, N et R: 37—55.
Lefeuvre J. C., 1958, XVth. International congress of Zool. London.
Richard G., 1949, *Bull. Soc. Zool. France*, **74**: 77—84.
— 1950, *Ann. des Sc. Nat., Zool., II^e série*, **12**, 487—603.
— 1954, *Ins. Soc.* **1**: 177—187.
Saffre-Gaudin G., 1958, *Bull. soc. zool. France*, **83**: 88—101.
Snodgrass R., 1935, *Principles of Insect Morphology*. New York.
Zaewilichowski J., 1934, *Bull. Ac. Pol.* **2**: 89—103.

РЕЗЮМЕ

Авторы исследовали развитие органов чувств и нервов на крыльях *Blabera craniifer* Burm., ногах *Calotermes flavicollis* Fab. и ротовом аппарате *Macroditis marginalis* L., Они обнаружили, что главные стволы периферической нервной системы формируются у молодой личинки и их расположение в целом не меняется в течение всего личиночного и имагинального развития; органы чувств молодой личинки изменяются при каждой линьке и могут получать разный характер; у *Paurometabala* встречается особая линька, которая разделяет два различных периода личиночного развития.

THE INFLUENCE OF THE NERVOUS SYSTEM ON GROWTH AND INVOLUTION OF INSECT MUSCLES

Влияние нервной системы на рост и инволюцию мышц у насекомых

L. H. FINLAYSON

(Department of Zoology and Comparative Physiology,
University of Birmingham, England)

The need for innervation in the normal growth of the major muscles in Lepidoptera was demonstrated by Kopeč (1917, 1923) and confirmed by Williams and Schneiderman (1952) and Nüesch (1952). Suster (1933) in a study of regeneration of limbs in *Sphodromantis* found that the epidermis developed normally without innervation but that the leg muscles did not develop. Finlayson (1956) found that the cutaneous muscles of adult saturniid moths develop in the absence of innervation. Thus it seems that muscles closely applied to the epidermis can develop without motor innervation but that the deeper muscles require to be innervated in order to develop.

Another aspect of the relationship of nerves and muscles is the possible role of innervation in the involution of muscles during development. Finlayson (1956) showed that the denervation of certain abdominal muscles of the wax-moth *Galleria* causes them to break down during the histolytic period of the larval-pupal transformation, but Wigglesworth (1956) found that cycles of growth and involution in the abdominal intersegmental muscles of *Rhodnius* were unaffected by denervation.

It is obvious that the role of the innervation in the growth and involution of muscles requires further investigation in view of the conflicting evidence at present available. Even in studies of the effect of denervation of abdominal muscles within the *Lepidoptera* I obtained conflicting results (Finlayson, 1956).

Table 1

Effects of pupal muscles of removal of abdominal ganglia from fully grown larvae of *Samia cynthia*.

Ganglia removed	State of pupal muscles in segments		
	4.	5.	6.
4th	Normal	Normal	Normal
5th	Normal	Normal	Normal
4th and 5th	Normal	Normal	Normal
6th	Normal	Normal	Slight degeneration

In *Galleria mellonella* L. denervation of intersegmental muscles in the 4th, 5th and 6th abdominal segments in the final instar larva or prepupa causes them to degenerate during metamorphosis although they normally persist throughout the pupal stage. In the Saturniids *Hyalophora cecropia* L. and *Antheraea pernyi* Guér. similar operations had no effect in a comparable period of time. Variations

between insects of different groups is to be expected but such a difference between such closely related insects was surprising. I suggested that the difference in response might be related to the occurrence of pupal diapause in the saturniids and not in the wax-moth. This hypothesis has since been tested.

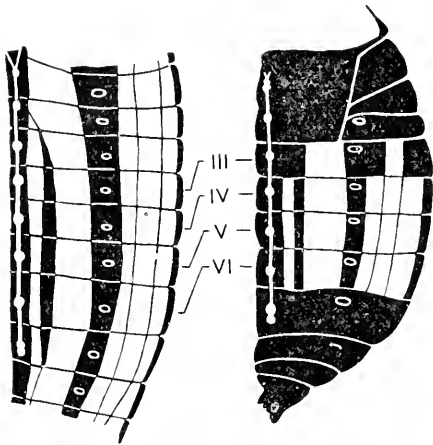


Fig. 1. Diagrams to show ventral, lateral and dorsal longitudinal muscle bands of the abdomen of a saturniid larva (left) and the parts of these bands that persist in the pupa (right). The pattern shown in segment III of the pupa may occur in *Antheraea polyphemus*.

Experiments on involution of muscles

The multivoltine *Actias selene* Hbn. and the egg-diapausing *Antheraea yamamai* Guér. were used and it was found that ganglionectomy frequently resulted in muscle degeneration in abdominal segments 4,5 and 6. These results supported the hypothesis but similar experiments made with *Antheraea pernyi* reared in long-day photoperiod and hence non-diapausing

gave identical results to those obtained with diapausing broods.

In the work described so far the condition of the pupal intersegmental muscles in the 3rd abdominal segment was purposely disregarded because studies on *Antheraea polyphemus* had shown that the pattern of persisting muscles in that segment varied. It was found, however, that the pattern of intersegmental muscles in the 3rd segment of the pupa of *Antheraea pernyi*, *Actias selene* and *Samia cynthia* Mel. was constant (Fig. 2.).

The 3rd abdominal ganglion was removed from fully grown larvae of *A. pernyi*, *A. selene* and *S. cynthia*. The resulting pupae frequently lacked part or all of the muscles of the 3rd segment (Fig. 3). In *S. cynthia* and *A. selene* only the muscles in the 3rd segment were affected but in *A. pernyi* section (a) of the dorsal band of the 4th segment always degenerated.

In *S. cynthia* the removal of the 4th ganglion as well as the 3rd had no effect on the muscles of the 4th segment. In this respect *S. cynthia* differs from *A. selene* in which removal of both ganglia results in degeneration in the 4th segment (Fig.3).

Because all the intersegmental muscles of the 2nd segment invariably break down during pupation it seemed probable that the 2nd ganglion lacked the ability to „protect“ muscles from histolysis. A ganglion innervates muscles in the segment posterior to its own so it was of interest to remove the 2nd ganglion and see if there was any degeneration in the muscles of the 3rd segment. This experiment was carried out with *S. cynthia*. The results were clear. Removal of the 2nd ganglion caused the muscles of the 3rd segment to degenerate. The results were the same as those obtained by removing the 3rd ganglion.

The details of the innervation of the muscles are not known but an obvious

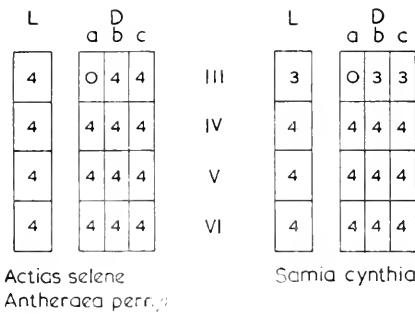


Fig. 2. Normal pattern of lateral (L) and dorsal (D) muscle bands in the pupa of *Actias selene*, *Antheraea pernyi* and *Samia cynthia*. (The numbers 0—4 indicate amounts of muscle. 0 = complete degeneration, 4 — normal muscles).

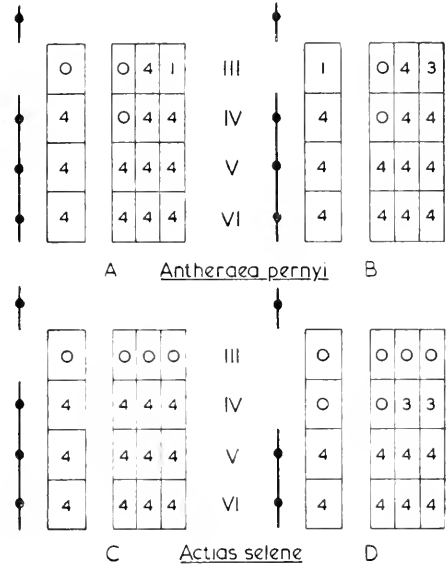


Fig. 3. Results of removal of abdominal ganglia from fully grown larvae of *Antheraea pernyi* and *Actias selene*. The ganglia removed are indicated by a gap in the nerve cord and the state of the pupal muscles is indicated by the same code as used in fig. 2.

contribution to the innervation of any segment is provided by the median nerve of the ganglion in the preceding segment. The role of the median nerve was investigated by severing the one that runs from the 2nd ganglion into the 3rd segment. This operation gave the same result as the removal of either ganglion. Removal of the 3rd ganglion involves severing the median nerve of the 2nd ganglion and it is theoretically possible that the three different operations are effective because the median nerve supply is cut. This hypothesis remains to be tested. A more likely explanation in my opinion is that all these operations have the common effect of reducing the amount of innervation and that a reduction in „nerve-dosage“ during a period of histolysis leads to the degeneration of the under-innervated muscles. This is in line with findings in amphibian regeneration (Singer, 1954).

The comparative study of the normal muscle pattern of the pupa and the experiments carried out indicate that the sections (a, b and c) of the dorsal band break down in a regular sequence. The first to degenerate is (a), as shown by controls of *A. pernyi*, *A. selene* and *S. cynthia* (Fig. 2), and experiments on *A. pernyi* (Fig. 3A and B). Next is (c) and last (b) (Fig. 3A and B). In the pupa of *A. polyphemus* section (b) may be the only part of the dorsal band of the 3rd segment that remains (Fig. 1).

The results described so far have established that degeneration of normally persistent muscles can be induced in both diapausing and non-diapausing saturniids, in the 3rd segment at least. I have previously suggested (Finlayson, 1956) that there are two gradients influencing the rate of muscle histolysis so that it takes place in two waves, one starting at the anterior end of the body and the other at the posterior. In the case of the longitudinal muscles of the abdomen these waves stop in the 3rd and 6th segment. Even in the least susceptible species (*S. cynthia*) the muscles of the 3rd segment can be made to degenerate by denervation. It seemed likely therefore that the muscles of the 6th segment would be more sensitive to denervation than those of the 4th or 5th segments. Experiments carried out with *S. cynthia* (Table 1) and *A. selene* showed that this supposition is true. In *A. selene* removal of the 5th ganglion results in more extreme degeneration in the 6th segment than in the 5th.

Metamorphosis of stretch receptor muscle

In the *Lepidoptera* the abdominal stretch receptors, which consist in part of muscle, are closely associated with the dorsal intersegmental muscles but they persist in segments from which the intersegmentals disappear during pupation and they persist in the old adult after the intersegmental muscles have degenerated (Finlayson, 1956, Finlayson and Lowenstein, 1958).

The muscle of the stretch receptors of *Samia cynthia* undergoes histological changes during metamorphosis. In the fully-grown larva the muscle is clearly striated (although the striations are much fainter than those of ordinary muscles). There are two giant nuclei in the centre of the organ and small nuclei distributed along the muscle. In the developing adult the muscle striations disappear, the cytoplasm becomes basophilic, some nuclei degenerate and others divide mitotically. In the adult the striations are again visible and there are many small nuclei arranged in rows in the muscle.

Denervation of the stretch receptor muscle by removal of the appropriate ganglia has no apparent effect on the events described and the resulting adult receptors have clearly striated muscles. Thus it appears that motor innervation is not essential for the metamorphosis of the stretch receptor muscle. This result is comparable to that obtained by Wigglesworth (1956) in his study

of cycles of growth and involution in the abdominal muscles of *Rhodnius*. It is possible, however, that the sensory neuron of the stretch receptor provides the necessary nervous factor required for development. Sensory innervation is effective in amphibian regeneration (Singer, 1952).

LITERATURE

- Finlayson L. H., 1956, *Quart. J. micr. Sci.*, **97**: 215—233.
Finlayson L. H. and Lowenstein O., 1958, *Proc. R. Soc. B.*, **148**: 433—449.
Kopeć S., 1917, *Bull. intern. Ac. Polon.*, **B.**: 57—60.
— 1923, *J. exp. Zool.*, **37**: 15—25.
Nüesch H., 1952, *Rev. Suisse Zool.*, **59**: 294—301.
Singer M., 1952, *Quart. Rev. Biol.*, **27**: 169—200.
— 1954, *J. exp. Zool.*, **126**: 419—472.
Suster P. M., 1933, *Zool. Jb. Physiol.*, **53**: 49—66.
Wigglesworth V. B., 1956, *Quart. J. microsc. Sci.*, **97**: 465—480.
Williams C. M. and Schneiderman H. A., 1952, *Anat. Rec.*, **113**: 561.

РЕЗЮМЕ

Изъятие абдоминальных ганглиев у личинок *Saturniidae* вызывает дегенерацию продольных абдоминальных мышц у сегментов 3, 4, 5 и 6, которые бы нормально остались в куколке. Что касается дегенерации, то есть отличия между различными видами, то у *Actias selene* и *Antheraea yamamai* не может быть вызвана дегенерация ни одной из мышц, у *Antheraea pernyi* — лишь на 3-ем и 4-ом члениках, у *Samia cynthia* — лишь на 3-ем и 6-ом члениках. Дегенерация взаимно обусловлена гистологическими факторами. Мышцы, являющиеся частью рецепторов напряжения, терпят и опять возобновляют их поперечную полосатость в течение метаморфоза, даже когда их движения лишены иннервации.

THE DEVELOPMENT OF MALPIGHIAN TUBULES IN *DYSDERCUS KOENIGI* F. (HEMIPTERA, PYRRHOCORIDAE)*)

Развитие мальпигиевых сосудов у клопа *Dysdercus koenigi* F.
(Hemiptera, Pyrrhocoridae)

U. S. SRIVASTAVA and J. BAHADUR

(Department of Zoology, University of Allahabad, India)

SUMMARY

Dysdercus koenigi has two pairs of Malpighian tubules, each pair arising from a common vesicle and forming a loop by joining each other at the distal end. The vesicles are connected to each other dorsally by a short canal and the Malpighian tubules are differentiated into distinct proximal and distal regions.

In December-January at Allahabad, its embryonic period lasts for about a fortnight, and when the embryo is nine days old, four small buds arise apparently from the anterior end of the proctodeum. These grow rapidly by active mitosis of cells, become tubular and the tips of the two tubes fuse, but their lumina remain separate. At this time, a membrane (met-enteric membrane, Henson, 1946) stretches over the anterior end of the proctodeum, but actually extends from the posterior end of the mid gut and the zone of origin of the tubules lies between the membrane and the proctodeum. An interstitial ring now differentiates in the proctodeum, so that the zone of origin of the tubules lies just anterior to it. Meanwhile, the basal region of each tubule swells and the swellings of the two tubules of each side fuse, thus forming a common vesicle from which the two tubules forming a pair arise. A dorsal outgrowth from each vesicle ultimately meets its fellow of the opposite side, so that now the vesicles communicate with each other. The tubules continue to elongate, at the same time becoming narrower; thus ultimately only three large cells can be seen in a cross section. The period of growth of the tubules can be divided into three consecutive stages: period of active mitosis only; period of cell production by mitosis and cell rearrangement; and period of cell rearrangement and cell enlargement. Finally, the tips of the tubules of each pair fuse completely and their lumina become continuous.

In the newly hatched First Nymph, there is no differentiation of the tubules into proximal and distal regions and no differentiation of striated or brush border in the cells, but these characters are gradually acquired in the later part of this stage, showing that the embryonic development continues for some time in the first nymphal stage. Once this condition has been acquired, cyclical changes, including increase in the diameter of the tubule, size of the nuclei and number of cells in the proximal region of the tubules, occur in each nymphal stage, but before ecdysis, the diameter of the tubules decreases slightly. Thus the adult condition is reached in five distinct steps, corresponding to the five nymphal stages. Meanwhile, the vesicles become enveloped by a thin muscular layer towards the end of the first nymphal stage.

Henson (1932) has argued that the interstitial ring represents the posterior half of the blastoporal lip and hence the region anterior to it, including the zone from which the Malpighian tubules arise, is endodermal. He (1946) also agrees that the met-enteric

*) The detailed report will be published later.

membrane divides the mid gut into two regions, the posterior one being the embryonic one from which the Malpighian tubules arise. In *Dysdercus*, previous to the formation of the interstitial ring, which later gives rise to the proctodeal valve, this zone does not show any difference from the rest of the proctodeum, and the formation of the interstitial ring does not appear to be a case of failure of differentiation, but a step towards the formation of the proctodeal valve found at the anterior end of the proctodeum. There is, thus, no clear evidence in the ontogeny of this bug of the endodermal origin of the Malpighian tubules.

LITERATURE

- Henson H., 1932, *Quart J. microsc. Sci.*, **75**: 283—306.
— 1946, *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, **19**: 73—91.

РЕЗЮМЕ

Авторы исследовали онтогенетическое развитие мальпигиевых желез у *Disdercus koenigi* (*Pyrhocoridae*) в Аллахабаде. Было обнаружено, что этот клоп имеет две пары мальпигиевых желез; каждая из них вырастает из общего пузырька и формирует новый пузырек, возникающий путем соединения обеих пар в дистальных частях. Пузыри соединены дорзально коротким каналом, и мальпигиевые железы дифференцируются на проксимальную и дистальную часть. Далее авторы подробно описывают эмбриогенез и онтогенез мальпигиевых желез, развитие которых протекает в пяти группах, отвечающих пяти имфальным стадиям. Хенсон предполагает, что интестинальный круг, представляемый задней частью бластопора, и его передний край, включая зону, где закладываются мальпигиевые железы, имеет энтодермальное происхождение. Авторы не могли подтвердить эти данные на *Disdercus* и предполагают, что вопрос, имеют ли мальпигиевые железы энтодермальное происхождение остается открытым.

DEVELOPMENT OF THE BLOOD PICTURE OF THE CRICKET *ACHETA DOMESTICUS* L.

Развитие картины крови у *Acheta domesticus* L.

I. HRDÝ

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, Czechoslovakia)

The problems relating to the study of insect hemolymph are extremely wide and complicated even if we wish to pay attention to one component only. There does not exist a uniform generally recognized classification of the blood bodies valid on a wide scale (for an order, resp. insects as a whole) which may be due to the variety of standpoints relating to this task.

In my work I was first interested in the morphology of hemocytes of the cricket *Acheta domesticus* L. Having tested the most frequently used methods I examined the greater part of material on dry May-Grünwald-Giemsa (Pappenheim) stained smears or on fresh preparations with the aid of phase contrast. The criteria for the morphological classification were particularly: structure of nucleus and cytoplasm, stainability, presence of cytoplasmic inclusions and vacuolisation, size of the nucleus and cell, its shape, proportion between the size of nucleus and cytoplasm. Making use of all these indications would result in an extremely complicated division of hemocytes into a large number of shapes hardly differing from each other. (See some classifications including over 50 various forms.) The composition of all occurring forms into morphologically related groups enables us to form an idea on the differentiation towards the well defined types representing the principal categories of this simplified classification.

The following basic types are distinguished (including some as yet incompletely characterized categories): Nucleocytes — hemocytes with a compact or more often roughly granulated nucleus rich of chromatin; basophile cytoplasm, mostly well stainable and homogenous. Cytoplasmic border narrow till medium wide. This category represents evidently the original undifferentiated shapes or shapes at the beginning of differentiation. The majority of mitoses found on smears occur in hemocytes belonging to this type. Transitional forms — from nucleocytes to plasmatocytes; characterized by a granulous cytoplasmic structure. Transitional forms to other hemocyte types bear signs of transition mostly from nucleocyte to some of the differentiated types. Plasmatocytes — hemocytes mostly with a well or at least medium developed cytoplasm

of various forms, often spindle-shaped. Fine-structured eosinophile nucleus. Regularly finely vacuolized cytoplasm, less intensively stainable, mostly amphophile. Rhegmatocytes — hemocytes with a fine structure, characterized functionally by the participation in the hemolymph coagulation (coagulocytes — Grégoire). Cells with a more intensive vacuolisation, spherical vacuoles. Perhaps a transition to the following category. Granulocytes — cells

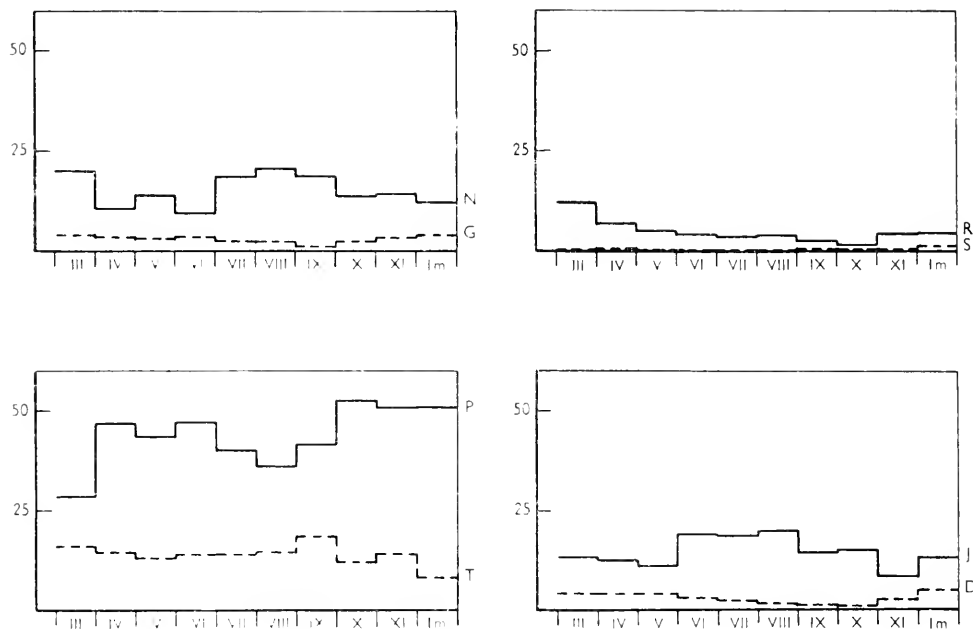


Fig. 1. Graph representing the frequency of individual hemocyte types during the development. Abscissa: developmental stages — III — XIth instar and Im — Imago (average of differently aged imagoes). N — nucleocytes, T — transitional forms, P — plasmatocytes, R — rhegmatocytes, S — spheroidocytes, G — granulocytes, D — degenerative forms, J — naked nuclei. Ordinate: number of hemocytes of the given type in per cent of the total hemocyte number in the blood picture.

with well developed homogenous cytoplasm containing typically spheroid eosinophile granula. Naked nuclei and other degenerative forms. — The degeneration obviously runs in two directions: by the dissolvation of cytoplasm and nucleus, i. e. over naked nucleus to nuclear shadow and by the pycnotisation of nucleus resulting in karyoerhexis. In addition, mitoses were registered, single twonucleated cells with shapes reminding of amitoses and some forms difficult to be identified as belonging in one of the determined categories. (Fig. I, 1—8; Fig. II, 9—16.)

The ranging of hemocytes to some of these types complies to a certain extent with the functional point of view. There is the mitotic activity of nucleo-

cytes, well defined function of rhegmatocytes by the coagulation; plasmatocytes and transitional forms from nucleocytes to plasmatocytes are a hemocyte category actively participating in the phagocytosis. The consistent assertion of the functional point of view in the classification of hemocytes has been very difficult so far. The function of hemocytes in the phagocytosis is clear but since the time of Metalnikov, Hollande and Paillot the insect im-

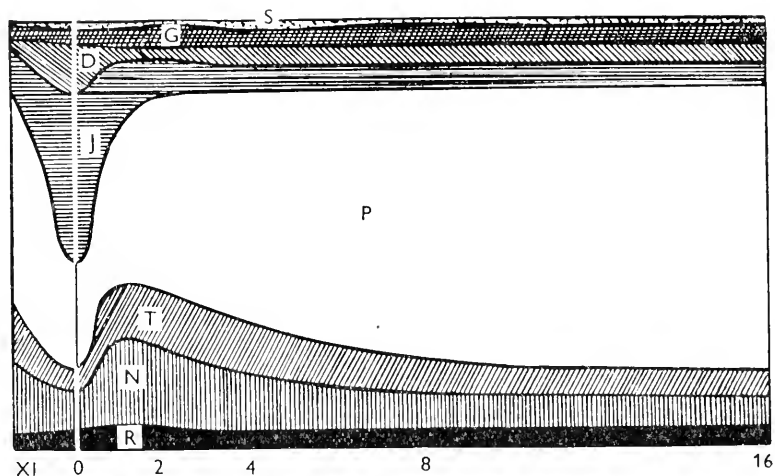


Fig. 2. Changes in proportional representation of individual hemocyte types during the metamorphosis and imago. Abscissa: age — XIIth instar 24 hours after moulting. 0 — imago immediately after moulting, 2 — imago two days after moulting, 4 — four days aged imago, 8 — eight days aged imago, 16 — sixteen days aged imago. Percentual representation of individual hemocyte types during the development is made evident by the breadth of the zone in the definite place (for the given age). Hemocytes marked as in Fig. 1.

munity has been studied rather rarely and without important new discoveries. The results of authors are often very different. The function of hemocytes in the metamorphosis (Pérez) is clear; besides of being active in phagocytosis, participating in the formation of the fat body and connective membranes, adhering to some growing tissues and perhaps further organs they take part in metabolic processes as shown recently by Wigglesworth. To elucidate some hemocyte functions it seemed advantageous to study changes of the blood picture during the individual development.

If we examine the blood picture of several specimens of the same instar the results appear to be rather variable. The mean values obtained from more individuals of the same instar during the development (followed from the 3rd instar) show no striking deviations from the clearly pronounced tendency of the development of the blood picture (Fig. 1). As to the frequency of individual types, the plasmatocytes are most numerous (about 50 p. c.), further

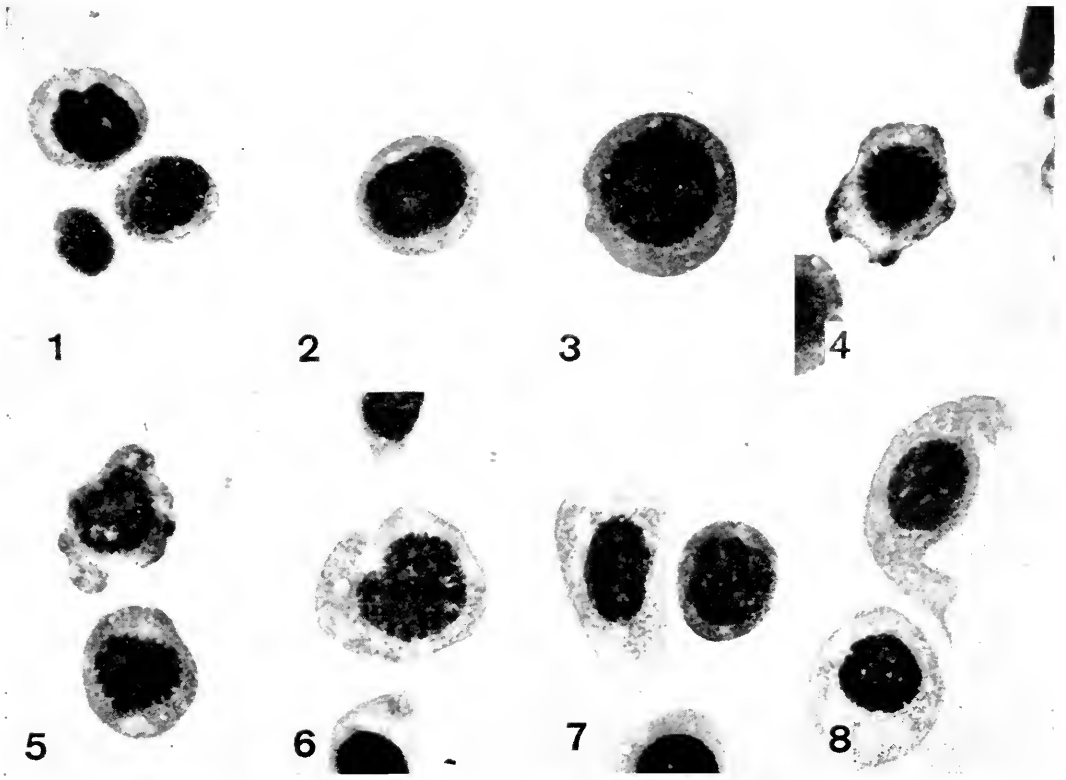


Fig. I—1. A small-sized nucleocyte (microcyte), left below. Fig. I—2. Typical nucleocyte. Fig. I—3. Nucleocyte of great size (macronucleocyte). Fig. I—4. Transitional form. Fig. I—5. Transitional form. Fig. I—6. Plasmatocyte. Fig. I—7. Typical plasmatocyte (left) and nucleocyte. Fig. I—8. Plasmatocytes, typical spindle-shaped form.

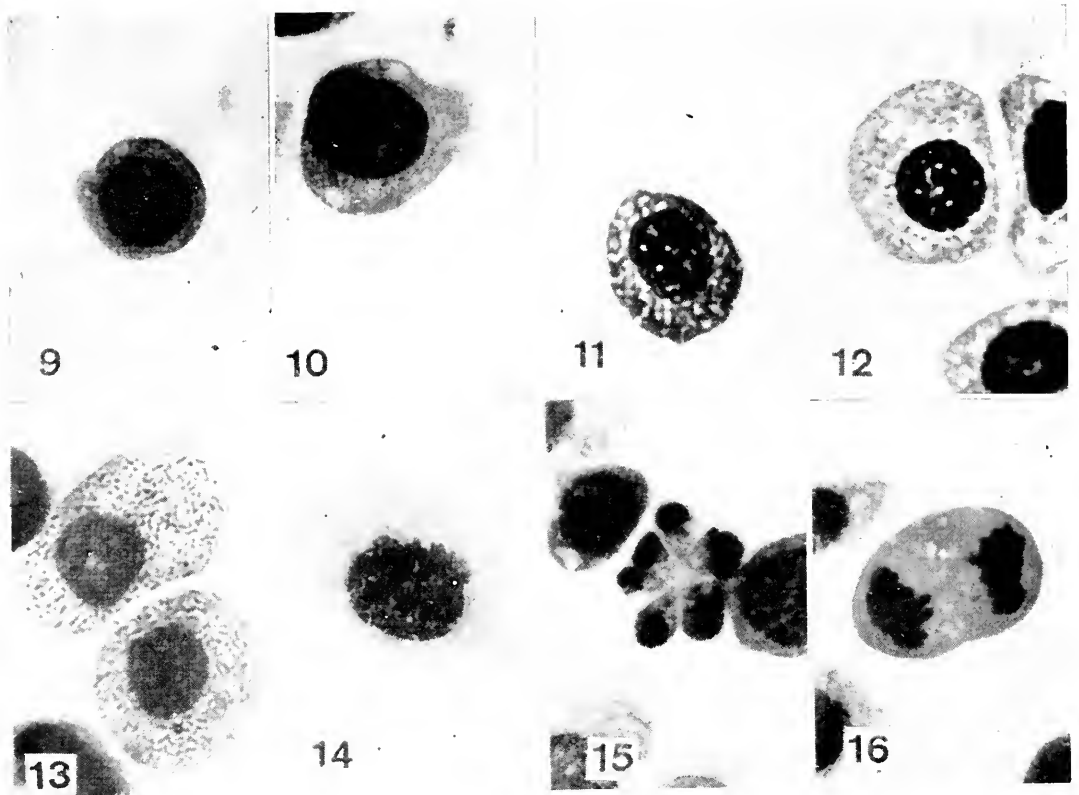


Fig. II—9. Erupting rhegmatocyte. Fig. II—10. Erupting rhegmatocyte. Fig. II—11. Spheroidocyte. Fig. II—12. Granulocyte, young hemocyte with beginning granulation. Fig. II—13. Granulocytes. Fig. II—14. Beginning of the destruction of nucleolus into nuclear shadow. Fig. II—15. Shape reminding of amitosis. Destruction of nucleus accompanied by separation of parts of cytoplasm. Fig. II—16. Mitosis — anaphasis.

there are nucleocytes 12 p. c., transitional forms 9 p. c., rhegmatocytes 4 p. c., spheroidocytes 1 p. c., granulocytes 4 p. c., naked nuclei and other degenerative forms about 18 p. c. However, when examining the blood picture in short time intervals on individuals of a definite age in the metamorphosis period we can discover significant changes in the composition of peripheral hemolymph characterizable as a degeneration of a substantial part of the blood picture succeeded by a renewal of blood cells (Fig. 2). Thus in the metamorphosis period the number of nucleocytes, transitional forms and plasmatoocytes decreases detrimental to naked nuclei and other degenerative forms. Soon after the last moulting the number of young cellular forms in the blood picture increases; subsequently, through the gradual differentiation chiefly into plasmatoocytes the balance of the blood picture is restored to the original state.

Owing to a very low per cent of mitotic cell divisions it can be supposed that the increase of young cell bodies is brought forth by their division and release from the blood-forming organs or by the transition of the so called sedentary hemocytes into circulation. These changes can be put in connection with those in the phagocytary activity about the metamorphosis period. It seems to be confirmed e. g. by the experiments with an artificial parasitization (Janda a. Jírovec) of insects and by the varying results of many authors when studying the resistance of insects against biological factors.

In future the work will be aimed first of all at the study of such changes in the blood picture in correlation with the insect development and at the investigation of hemocytes functions.

LITERATURE

- Ermin R., 1939, *Z. Zellforsch.*, **29**: 613—669.
Hrdý I., 1959, *Acta soc. zool. Bohemoslov.*, **22**: 79—93.
Janda V., Jírovec O., 1938, *Acta soc. zool. Bohemoslov.*, **5**: 34—58.
Larčenko K. I., 1956, *Trudy Zoologičeskogo instituta AN SSSR*, **23**: 5—214.
Rooseboom M., 1937, *Arch. Néerl. Zool.*, **2**: 432—559.
Wigglesworth V. B., 1959, *Am. Rev. Entomol.*, **4**: 1—16.
Yeager J. F., 1945, *J. Agric. Res.*, **71**: 1—40.

РЕЗЮМЕ

Сведения, полученные карнометрией, и статистика нуклеоплазматического индекса указывают на единый ряд развития всех гемоцитов. С точки зрения строения (а частично и функции) были установлены основные типы гемоцитов: нуклеоциты (молодые элементы); плазматоциты (самый многочисленный тип в крови); релматоциты (функционально ветре-

чаемые при коагуляции), сфероциты (вероятно, как переход к следующей категории); гранулоциты (с заметными эозинофильными четко выраженной формы гранулами); и дальнейшие категории различного характера как переходные формы, наггелюиды и остальные дегенерирующие элементы. Были найдены изменения в пропорции отдельных типов гемоцитов, заметные во время метаморфоза. Эти изменения можно характеризовать как дегенерацию и последующее обновление значительной части кровяных телец в течение последней линьки.

**DEVELOPMENT AND FUNCTION OF IMAGINAL MALE
REPRODUCTIVE ORGANS OF THE COCKCHAFFER *MELOLONTHA
MELOLONTHA* L.**

Развитие и функции мужских половых органов у взрослых майских жуков

V. LANDA

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences,
Praha, Czechoslovakia)

In these last years I made detailed studies of the development of male reproductive organs of imagoes of the cockchafer from the emergence until death. In this report I should like to mention some results of a general significance.

1. Spermatogenesis and spermateliosis

Spermatogenesis and spermateliosis are not accomplished in the pupa as it has been affirmed up to now, but they continue in the imaginal stage. Thus we find various figures of meiosis also several days after the emergence. The transition of spermatogenesis into imago as well as differences in length of this first phase of testes are the proof that the development of reproductive organs is to a certain extent independent on the development of the whole body. At the end of their first evolutionary stage the testes contain bundles of spermatozoa stretched with straight flagella. During the second, very important stage the cyst cells are contracted, flagella of spermatozoa undulate, the physiological state of spermatozoa changes (increased affinity towards stains). The third stage is characterized by the exit of spermatozoa and cyst cells. In the fourth stage during the feeding period the testes rapidly degenerate.

2. Cyst cells

In beetles of the family Scarabaeidae the spermatocyte groups in various developmental stages are covered up by cyst cells, as usual in insects. On the transfer of spermatozoic bundles into the genital duct the cyst cells separate forming large circular cells with further special functions which is on the whole an exceptional case in insects. On the separation from sperm bundles the cells develop their own activity evident from photographs made with the phase contrasts microscope by a short-term cultivation of testicle mass. The cyst cell nucleus rounds up, concentrates the remaining protoplasm in its own

environs and the cell separates. An activation of spermatozoa making possible their transition into the genital duct takes place only after this process is finished. Accordingly, there is no passiv piercing of the cyst cell by inactivated spermatozoa. After the separation the cyst cells having an active nucleus increase rapidly their volume during the transit through the genital duct. The cells take advantage of the secrete sent out of the genital duct wall filling up the genital duct before the departure of testes products. The cell development during the transit through the genital duct is evident from the nucleoplasmatic index amounting to 0,51 in the upper part and 0,083 in the lower part of the genital duct. The cells in the lower part of vesiculae seminales have a pycnotic nucleus and represent a reservoir of glycogen and fat drops. During the whole stay of the beetle in the soil the cell organisation remains unchanged; accordingly, no specific activity of the cells is supposed to take place in this period. The cells resume their function till in the spermatophore, they are digested with, transmitting the nutritive materials to the female.

3. Accessory glands

Accessory glands of the cockchafer are situated in pairs. They consist of the proper distended part and of a 45—55 mm long flagellum. Their secretion consists of 3 components perfectly differentiable with Masson's trichrom. The basic substance of the secrete is granulous and stains red, the second one is viscous hyaline and stains green, the third basophilic substance stains blue-violet. (The substances correspond to those determined by Anderson in *Popilia japonica* Newm.) The substances are not secreted by different zones of accessory glands as Anderson affirms, but simultaneously in one single zone. The secretory zone extends from the lower end of accessory glands to the upper one and further into the flagellum going approximately in the middle of the flagellum during the feeding period.

Parts of the gland occupied by the zone become a reservoir of the secrete. Glandular cells take on a paving-tile shape. The secrete of accessory glands and that of flagella are identical. The secreted substance appears at first in large drops, later becomes homogenized. The filling-up of accessory glands and vesicles continues on the whole uniformly during the whole winter being accelerated only in autumn and before emergence of the beetle. The development of male reproductive organs is in direct relation to the fat body. Its quantitative reduction can be determined on the settled scale. (The scale is based on the experience that the fat cushions disappear first from the tracheal sacs in the thorax, then from stems and finally from the visceral tracheal branches.) The fat body changes qualitatively, too, through the rapid decrease of number of the fat-protein drops. Every disturbance of the relation between the development of reproductive organs and that of the fat body manifests

itself unfavourably both on the reproductive organs and in the life-ability of the beetle.

The close relation between the development of reproductive organs and the fat body can be observed also in females. Owing to the reduction of the fat body which can be achieved also experimentally in laboratory conditions, instead of three normal eggs in ovariola there appear only two, one or none, regardless of extent of the nutrition in the fledging period.

There seems to be no rest period in the development of the male reproductive organs. If there should really exist a period of true imaginal diapause in males it does not appear to influence either the reproductive organs or processes providing them with reserve materials necessary for their development.

4. Development and function of the spermatophore

The spermatophore is produced in the copulatory bag of male inserted directly into bursa copulatrix of female. It originates by simple mixing of products of accessory glands and those of genital duct. Individual components as granulomatous red substance, hyaline green substance, basophil substance of accessory glands as well as cyst cells and bundles of spermatozoa from testes are originally regularly dispersed in the spermatophore. In the time period between the 4 $\frac{1}{2}$ and 6th hour the development of spermatozoa is following: the substances of the accessory glands secrete differentiate so that little groups of hyaline green substance are formed growing larger in the granulous red basic substance. Activated and separated spermatozoa form well visible clusters. Hyaline substance utilized by spermatozoa begins to diminish. There appear many small basophil drops. Activated spermatozoa begin to leave after 3 hours.

The processes taking place in the spermatophore are influenced neither by the producing male nor by the bursa copulatrix of female. They are induced by simple mixing of products of accessory glands and genital duct. The proof was brought by mixing both products and developing thus an artificial spermatophore on which the whole process could be observed, particularly well the differentiation of the accessory glands secrete and the activation of spermatozoa. The activation of spermatozoa and the whole spermatophore process takes place in perfectly anaerobic conditions in a nitrogen atmosphere. It corresponds to the lack of oxygen in the bursa copulatrix giving evidence that the activation of spermatozoa in the spermatophore is not induced by oxygen.

It was ascertained that the activated spermatozoa passed from the spermatophore into the receptaculum seminis by means of chemotaxis. Immediately after the copulation the accessory gland is evacuated, receptaculum seminis filled-up and the secrete penetrates in the other parts of female genital tract

giving rise to a concentration fall by which the spermatozoa are directed into the receptaculum. Chemotaxis was proved in the capillary tube between the artificial spermatophore and the secrete of female accessory gland. Another proof is that by the second and further copulation when the female accessory gland has been evacuated no spermatozoa transit from the spermatophore into the receptaculum. Digestion of the spermatophore can be observed on sections. In this way the female obtains nutritive materials necessary for the development of eggs. In fact, during 24 hours after the copulation the ovaria are subject to a very rapid development. The second and further spermatophores have no importance for the transmission of spermatozoa. The dissection made in order to examin the state of the female during the feeding period showed that the development of ovaria as well as of the fat body was more favourable when a greater number of spermatophores arrived into bursa copulatrix and when the copulations were regular.

The study of the development and function of the reproductive organs of beetles is continued in the Entomological laboratory. At present the interest is concentrated on the relations between the fat body and reproductive organs and on factors influencing their development.

РЕЗЮМЕ

Развитие семенников у майского жука протекает в четыре этапа: в первом оканчивается сперматогенез и спермателиоз, в другом сокращаются первоначально прямые связки сперматозондов и семенники уменьшаются, в третьем и четвертом выходят сперматозонды и клетки — цисты. Описано развитие клеток — цист. Секрет придаточных желез состоит из трех составных частей, которые можно отличить при помощи окрашивания Массоновым трихромом. Зона секреции проходит в придаточной железе снизу наверх, а через жгутик. Развитие половых органов находится в тесной связи с развитием жирового тела. Описано возникновение и развитие сперматофора. На процессы в сперматофоре, приводящие к активации сперматозонды, не влияют ни самец, ни самка. Они начинаются после перемешивания содержания семепровода и секрета придаточных желез. Их можно проследить и искусственном сперматофоре. Сперматофор после выхода спермы в bursa copulatrix переваривается и используется самкой.

FROM STUDIES OF THE CORPORA PEDUNCULATA IN HYMENOPTERA

К изучению грибовидных тел у перепончатокрылых

H. JAWŁOWSKI

(Department of Zoology, Medical Academy, Lublin, Poland)

My report has no immediate connection with the main subject of this Congress. However I would like to call your attention to the fact that the differences in the structure of this most important part of the nervous system, mainly the brain, do not always correspond with other features of taxonomic characters of insects.

This can be of importance in the investigations of the phylogenesis. I described already the corpora pedunculata in the various investigated *Hymenoptera*. It turned out that in all the species which belong to the *Hymenoptera* described by me or are related to them, the walls of the calyx consist of three layers. These layers are in the various species not uniformly developed. Great differences are observed in the size of the layers, their structure as well as in the arrangement. The first and second layers exhibit the smallest structural difference in spite of the dimensional differences. And so, e. g. I did not find such distinct differences between those layers among the species *Bombus* and *Apis* as in the *Bombus*, *Anthophora* or *Stelis*. In ants, however, as in *Formica sanguinea* I could not observe those differences. Instead of this the first layer exists mainly in ants — workers well developed. A well developed first layer we also find in females *Ichneumonidae*. The third layer, however, so well developed in the majority of *Aculeata* is barely visible in ants and very faintly developed in *Ichneumonidae*. It is interesting that in *Vespidae* the third layer is differently arranged than in the other species of *Aculeata*. Besides this they differ also in other respects in the structure of the corpora pedunculata from other *Aculeata*. However, it should be added that the structure of the whole peduncle in the various species of *Aculeata* as well as in the family *Ichneumonidae* is generally speaking more uniform than the structure of the calyces.

Symphyla of the families *Tenthredinidae*, *Siricidae* and *Pamphilidae* possess considerably more simply formed corpora pedunculata than in *Aculeata* and *Ichneumonidae* as observed already in 1910 by Alten.

Alten's studies were not concerned with the precise structure of the corpora pedunculata. In the species *Symphyla* the part of the corpora pedunculata which can be regarded as homologous to the proper calyces is, in my opinion, that corresponding to the second layer of the wall of the calyces in *Aculeata*

and *Ichneumonidae*. The calyx in *Symphyta* is not existing. The greatest similarity between *Symphyta* and *Aculeata* is based on the double tracts which connect the corpora pedunculata with the lobus olfactorius. The pedunculus with its anterior and medial roots differs considerably from that in *Aculeata*. Special attention deserves the fact that in *Symphyta* the part homologous to the calyces in *Aculeata* is really more similar to this organ in other insects than in *Hymenoptera*. And so, e. g. we find much similarity to *Symphyta* in species of some families of *Coleoptera* (*Osmoderma*, *Oryctes*).

As regards higher functions of the insect they cannot be dependent wholly on the complexity, or even on the size of the corpora pedunculata in relation to the brain. A great role is played here by the size of the whole brain in relation to the size of the insect, in spite of certain fluctuations connected also with the decrease of the dimensions of the body.

LITERATURE

- Alten, 1910, *Jen. Ztschr. Naturw.*, **46**: 511—590.
Jawlowski H., 1959a, *Folia biologica*, **7**, (1): 61—70.
— 1959b, *Bull. intern. Polon., Cl. II. Ser. Sci. Biol.*, **7** (3): 123—125.

РЕЗЮМЕ

Автор исследует строение грибовидных тел у различных видов перепончатокрылых, обращая особое внимание на строение чашечки calyx.

APPAREIL COPULATEUR MÂLE DES ANOPLOURES: L'IMPORTANCE TAXONOMIQUE DES DONNÉES ONTOGÉNÉTIQUES

Мужской копулятивный аппарат у вшей: таксономическое значение данных по онтогенезу

F. PIOTROWSKI

(Institut Biologique de l'Académie de Médecine, Poznań, Pologne)

Jusqu'ici, l'appareil copulateur mâle des Anoploures n'était connu que pour les formes adultes. Faute de données ontogénétiques, une interprétation morphologique correcte se montrait vraiment difficile à formuler d'autant plus, que les Anoploures et les Mallophages se distinguent des autres groupes d'insectes par la structure de leur appareil copulateur. Les difficultés d'une homologisation qui en résultent, causaient pour l'appareil copulateur une désignation au point de vue morphologique indifférente ou même fausse, et par conséquent, une confusion terminologique extrême. Les obstacles, liés à la détermination de la position systématique des *Phthiraptera*, augmentaient d'autant plus.

Qu'il me soit permis, en m'appuyant sur mes recherches relatives à l'ontogénèse de l'appareil copulateur des poux *Pediculus humanus* L., de contribuer à l'amélioration de cette situation sous la réserve naturellement, que l'image résultant de l'analyse d'un seul système d'organes ne soit pas complète.

En admettant d'après Ferris (1951), que l'abdomen des Anoploures se compose de 9 segments, nous trouvons les ébauches de l'appareil copulateur mâle chez *P. humanus* sous forme d'une invagination hypodermique impaire entre la 8^e et la 9^e plaque sternale, c. à d. au lieu atypique pour les insectes. Bientôt, dans la partie antérieure de cette invagination, la 1^{ère} paire des appendices apparaît et les cellules de caractère mésodermique y pénètrent. Ce sont les uropodes.

Dans la même invagination, une autre paire des appendices apparaît, située derrière la 1^{ère} paire, et disparaît pendant la deuxième mue. Je suppose que c'est ici le vestige d'un segment déjà réduit, situé entre les futurs segments VIII et IX. De ce fait même, le gonopore mâle des poux serait situé non plus entre les segments VIII et IX, mais entre les segments IX et X c. à d. dans la position caractéristique aux insectes et dans celle qui se rencontre souvent chez les Mallophages.

C'est le pénis qui croît de la base des uropodes de la 1^{ère} paire, de leur côte intérieur. A partir de ce moment, les parties extérieures des uropodes, d'après la terminologie généralement reçue, sont nommées paramères. Ce proces-

sus, pendant lequel les uropodes se fendent dans le plan sagittal n'est pas uniquement caractéristique pour les Anoploures; d'après le travail classique de Nusbaum (1882), on peut l'admettre aussi pour les Mallophages, et les auteurs plus récents l'ont observé chez les Dermaptères, les Hémiptères, les Hyménoptères les Aphaniptères, chez quelques Coléoptères, Lépidoptères et Diptères, c. à d. chez la majorité des ordres d'insectes hétéro- et holométaboliques.

Le fait, que les organes „euphalliques“ (Dupuis, 1950) des Anoploures sont bien développés, les sépare des groupes aux ébauches réduites. (Dupuis classe ici les Isoptères, les Embiopt., les Zoraptères, les Odonates et p. p. les Plécoptères).

Chez les Orthoptères, autrefois réunis aux Anoploures, le sort des uropodes est tout autre: les uropodes se fendent horizontalement, et un lobe dorsal et ventral en résultent.

Comme je l'ai déjà dit, les paramères de *Pediculus humanus* sont d'origine paire. Ils se joignent par leurs extrémités postérieures et cela alors, que les ébauches du pénis se manifestent déjà: une pièce semblable à un cinq romain se forme, dirigée vers l'arrière par son extrémité pointue. Dans les travaux concernant la morphologie des adultes, ces paramères sont appelés de différentes manières. Je me restreindrai aux données du XX^e siècle, négligeant la supposition qu'on croyait certaine il n'y a pas encore 100 ans de cela, à savoir: que les paramères sont un ovipositeur et que les poux, à l'aide de cet ovipositeur, pondent les oeufs dans la peau de l'homme. Même pour Pavlovsky (1908), les paramères formaient une partie du pénis qu'il est inutile de nommer. Müller (1915) considérait les paramères comme étant le pénis proprement dit, et Nuttall (1917) — comme „dilator“ c. à d. comme dispositif pour dilater le vagin. Ewing (1932) s'est perdu dans les détails morphologiques et il appliqua correctement le nom de paramères chez certains Anoploures (p. ex. *Haematopinus tuberculatus* Burm.), tandis qu'il nomma tout à fait autrement („endomères“) des pièces semblables chez d'autres Anoploures (p. ex. *Pediculus humanus*) supposant en même temps, que ces endomères sont les diverticules de la partie du pénis, sujette au gonflement.

Quant aux travaux de Cummings (1916) et Schmutz (1954), il s'ensuit que le pénis des Mallophages est semblable à celui des Anoploures; cependant, d'après Cummings, le pénis des Mallophages est un „pseudopénis“. Chez *Pediculus humanus*, déjà au commencement du développement du pénis, ce dernier prend la forme d'un crochet caractéristique pour la forme adulte, et il contient le canal éjaculateur. Après, cette partie du pénis s'enrichit de nouveaux éléments structuraux, comme vesica penis et statumen penis, et devient sclérotisée; néanmoins elle ne cesse pas d'être, au point de vue ontogénétique, la partie la plus ancienne, contenant le gonopore. La dénomination „pseudopénis“ semble ici mal fondée.

Le développement de l'appareil copulateur mâle chez *Pediculus humanus* que je présente ici, se distingue considérablement des processus analogiques chez les insectes holométaboles. P. ex. l'appareil copulateur des Lépidoptères et des Coléoptères, outre un pénis à structure assez simple et des paramères, se compose de divers éléments produits par les sterna ou les terga de deux segments postérieurs de l'abdomen (Metcalf, 1932; Mehla, 1933; Srivastava, 1953). Ce sont, comparés aux organes euphalliques, des structures jeunes, qui ne paraissent pendant l'ontogénèse qu'après la séparation du pénis et des paramères, pendant le stade d'une pupe avancée.

Chez certains Diptères (Abul-Nasr, 1950) il y a une différenciation des uropodes en paramères et pénis, mais ces éléments pendant la vie imaginaire, ne jouent pas de rôle typique. C'est plutôt une thèque provenant de la membrane intersegmentale et capable de se retourner, qui s'approprie une partie des fonctions du pénis.

La connaissance de l'ontogénèse de l'appareil copulateur chez les insectes hétérométaboliques est encore lacunaire: chez les Embioptères, les Psocoptères et les Thysanoptères elle est jusqu'ici inconnue, et chez les Mallophages (seulement le travail de Nusbaum, 1882) et les Hétéroptères — peu connue. Une véritable base pour des hypothèses plus avancées nous manque alors. Il me semble d'après la littérature accessible, que, chez les insectes assez proches de *Phthiraptera*, le développement de l'appareil copulateur mâle des Homoptères est pourtant le plus compliqué: il y a dans l'ontogénèse des Homoptères non seulement des ébauches d'organes euphalliques, mais aussi — d'organes pseudophalliques sous forme d'une plaque sous-génitale. Ces ébauches apparaissent plus tôt avant que les uropodes soient fendus en paramères et pénis. Une ressemblance profonde se montre dans le processus, observé par moi chez *P. humanus*, mais chez *P. h.* la deuxième paire des uropodes disparaît bientôt, tandis que la plaque sous-génitale des Homoptères se maintient aussi chez la forme adulte. Quant à l'ontogénèse des Hétéroptères, Rawat (1939) n'y a trouvé aucun vestige d'organe pseudophallique.

Une telle convergence de la morphogénèse de l'appareil copulateur, accentuée encore par de nombreux traits du développement embryonnaire, prouve peut-être qu'il existe une parenté assez proche entre Anoplourea et Hemiptera. Les zoologistes de la fin du XIX^e siècle l'ont plus d'une fois souligné. Néanmoins, le fait que pendant l'ontogénèse les paramères des Anoploures se joignent plus tôt et forment une pièce impaire, signifie peut-être, qu'il existait chez les Anoploures une voie filogénétique propre.

Les données, comprises dans le travail de Nusbaum, semblent être insuffisantes s'il s'agit de considérer la parenté des Mallophages avec les Anoploures, réunis aujourd'hui dans le groupe des *Phthiraptera*. Un embryologiste fera remarquer, qu'il existe une ressemblance du développement embryonnaire poussée presque jusqu'à l'identité. Il y a encore plusieurs espèces de Mallo-

phages qui possèdent des paramères semblables à un cinq romain; probablement que leur développement ontogénétique suit les chemins proches à ceux, que j'ai décrits chez *Pediculus humanus*.

Les recherches sur l'ontogénèse de l'appareil copulateur m'ont permis aussi d'observer chez *Pediculus humanus* des changements subis par les deux segments postérieurs de l'abdomen, qui jusqu'ici n'ont été décrits nulle part. J'ai pu observer une réduction partielle et un déplacement des muscles abdominaux squelettiques. Ce déplacement successif d'insertions postérieures des muscles ventraux du 8^e segment vers l'arrière et sur le côté dorsal de l'insecte, mérite un intérêt spécial: en même temps, les muscles latéraux maintiennent leur position. Nous savons, que les muscles ventraux dont nous venons de parler, vont de la partie antérieure de la 8^e plaque sternale à la partie antérieure de la 9^e plaque sternale. Alors, le déplacement de l'insertion musculaire doit être interprété comme étant le signe d'un allongement de la 8^e plaque sternale, et d'une migration de la limite entre la 8^e et la 9^e plaques sternales. Dans la forme adulte, l'ancien muscle abdominal du 8-segment s'étend jusqu'à la chambre génitale; nous sommes obligés d'en reconnaître la 9^e plaque sternale. Il s'en suit que le tergum correspondant est très petit et qu'il se termine chez les mâles d'Anoploures à la chambre génitale.

РЕЗЮМЕ

Между восьмым и девятым стернитом находятся 2 пары уропод — передние и задние. Передняя пара развивается в пенис и парамеры, а вторая пара (вероятнее всего, остаток уже исчезнувшего сегмента) редуцируется. Парамеры соединяются своими задними выростами и формируют пенис. У *Homoptera* находим 2 пары уропод, которые сохраняются и у взрослых насекомых. У *Heteroptera* есть лишь одна пара уропод. У *Anoplura* — две пары уропод, одна из них уже почти исчезла, они занимают среднее положение. То, что у *Anoplura* в течение онтогенеза парамеры соединяются и формируют пенис, означает, что к *Anoplura* направляется прямая филогенетическая ветвь. Постепенная дифференциация в онтогенезе, брюшные мышцы и изменения, которым подверглись два задних сегмента брюшка, показывают, что у взрослых старая брюшная мышца восьмого сегмента ведет даже к генитальной полости. Ясно, что она является девятым стернитом.

**FURTHER STUDIES ON THE FUNCTION OF THE NEUROSECRETORY
BRAIN CELLS OF THE ADULT *CALLIPHORA* FEMALE**

Дальнейшие исследования по изучению функции нейросекреторных
клеток в мозге самки *Calliphora erythrocephala*

E. THOMSEN and I. MÖLLER

(Zoological Laboratory and Department of Physiology of the Royal
Veterinary and Agricultural College, Copenhagen, Denmark)

During later years a great many papers have been published on the problem of neurosecretion both in invertebrates and vertebrates. But our knowledge of the function of the neurosecretory cells is still rather meagre.

In insects, work has so far mainly been concerned with the role of these cells in growth and metamorphosis. The main result is that during the post-embryonic development of insects neurosecretory cells of the brain in an unknown way activate the thoracic glands which in turn produce the moulting hormone.

Apart from *Calliphora* the function of the medial neurosecretory cells (m. n. c.) of the imago has so far only been studied in a few other insects.

Thus Dupont-Raabe (1952, 1954) showed that in contrast to *Calliphora* the phasmids *Carausius morosus* (Brun.) and *Clitumnus extradentatus* are able to produce eggs in the absence of the m. n. c., but fewer eggs were produced. Recently this finding has been corroborated by Johansson (1958) in his very thorough study of the endocrine system of the bug *Oncopeltus fasciatus* (Dall.). Besides the reduction in the number of eggs produced, the rate of development was found to be slowed down.

Furthermore Nayar (1958) has produced evidence in the bug *Iphita* that the neurohormone from the m. n. c. provokes oviposition. To our knowledge this is all that has hitherto been published on the function of the m. n. c. in adult insects.

The present study deals with the function of the m. n. c. of the brain of the adult *Calliphora erythrocephala* female.

Previous investigations by one of us (E. Thomsen, 1952, 1956) on the function of the m. n. c. of the adult *Calliphora* have revealed that an extirpa-

tion of the m. n. c. in the young fly gave the result that the development of the ovaries, and the growth of the c. all., the accessory glands and the oenocytes was arrested. Implantation experiments showed this effect of the m. n. c. to be hormonal.

Table 1

Proteinase activity per midgut of 7-9 hours old females and of sugarflies, normal (unoperated) controls, and females deprived of medial neurosecretory cells. Five days old at 25°C.

7-9 hours old	Sugarflies		Normal controls		Deprived of medial neurosecretory cells	
	Proteinase (Optical density $\times 10^2$)	Length of biggest egg-chamber (mm)	Proteinase (Optical density $\times 10^2$)	Length of ripe eggs (r) or biggest egg-chamber (mm)	Proteinase (Optical density $\times 10^2$)	Length of biggest egg-chamber (mm)
0,1	0,3	0,12	1,0	1,61 (r)	1,6	0,15
0,3	0,3	0,13	1,1	1,50 (r)	1,8	0,12
0,4	0,4	0,12	1,3	1,61 (r)	2,2	0,13
0,4	0,4	0,15	2,2	1,54 (r)	2,4	0,13
0,6	0,5	0,15	2,4	1,54 (r)	2,4	0,15
0,6	0,6	0,13	2,8	1,47 (r)	2,6	0,13
0,9	0,8	0,12	3,9 Av: 2,1	1,54 (r)	2,7	0,17
1,0	0,8	0,13	4,9	1,40	3,6	0,17
Av: 0,5	1,0	0,15	5,1	1,26	4,1	0,15
	1,6	0,13	5,6	0,80	(9,5)	0,13
	1,6	0,15	11,5	0,52	Av: 3,3	
	Av: 0,8		11,5	1,14	(Av: 2,6)	
			12,0	0,43		
			13,4	0,95		
			15,1	0,92		
			16,2	0,75		
			16,2	0,89		
			16,6	1,07		
			22,3	0,67		
			26,1	1,24		
			Av: 13,6			

It has been known for many years that *Calliphora* can live on sugar and water alone, but in order to be able to develop its eggs the fly has to eat meat, and some years ago it was shown that also the growth of the corpus allatum, the accessory glands and the oenocytes is dependent on the intake of protein. In sugar-flies, i. e. flies fed on sugar and water only, but no meat, the organs just mentioned develop to a certain degree on the protein present in the pupal fat-body which persists the first 3 to 4 days of the imaginal stage, but this development is very slight when compared with that of flies fed on meat also.

A comparison of the ovaries and the other organs of flies deprived of their m. n. c. with those of sugarflies showed that they were very nearly the same

size. This probably means that the flies without m. n. c., just like the sugarflies, must be able to utilize the species specific protein of the pupal fat-body for the slight initial growth of the organs, whereas they only seem to be able to utilize a very small amount of the meat they do in fact eat. On the basis of these findings the working hypothesis was tentatively advanced that the medial neurosecretory cells in some way influence protein metabolism. However, nothing could be said as to how this postulated effect was brought about. It might be that the operated flies ate less than normal flies, or that the ingested food was not properly digested, or that the resynthesis of the absorbed aminoacids was inhibited. The amazingly constant size of the egg-chambers of flies + m. n. c. is in favour of the suggestion that the synthesis is blocked. In previous studies it has also been found that the two nervi oesophagei which pass from the corpus cardiacum + ganglion hypocerebrale to the intestine contain neurosecretory material, which is probably produced by the medial neurosecretory cells. The cutting of these nerves caused a retardation of the growth of the ovaries. These observations suggest that the m. n. c. might have an influence on digestion. Also Wigglesworth's observation in *Rhodnius* (1948) that decapitation delays digestion of the blood meal points in this direction. Therefore a series of experiments was undertaken to study the proteinase activity of the gut of normal flies and that of flies deprived of their m. n. c.

The proteinase activity of the gut was determined by means of the colorimetric method used by Day and Powning (1949) originally described by Charney and Tomarelli (1947), only we kept the homogenates for 4 hours in the incubator instead of one. Using homogenates both the amount of proteinase in the lumen of the gut and that of the gut cells is measured.

We measured the proteinase activity of the midgut of 5 categories of flies:¹⁾ 7—9 hours old, unfed females,²⁾ normal 5 days old females,³⁾ 5 days old sugarflies,⁴⁾ 5 days old females which had their m. n. c. removed when 5—9 hours old, and⁵⁾ 5 days old operated controls. Apart from the sugarflies, the flies were fed on meat, sugar and water. All the flies were kept at 25°C.

The result of a first series of experiments has been published in a preliminary paper in "Nature". (E. Thomsen and I. Möller, 1959).

In a second series of experiments the midguts were removed 8—10 hours after the beginning of the last meal. As we got higher values for the readings when using 440 m μ instead of 480 m μ used in the first series, this wavelength was used for the readings in this series. The flies were not starved before they got the last meal.

We should have preferred to calculate the values per weight of midgut, but this was found impossible, because if we starved the flies in order to obtain empty guts, the proteinase activity of the normal flies dropped

to the same low level as in the operated flies. Therefore the values are calculated per individual midgut.

Egg-chambers of flies — m. n. c. have never been found to exceed 0.17 mm in length, therefore the size of the ovaries was used as a control of the operation. The developmental stage of the ovaries of the other categories of flies was also noted.

Table 1 shows the result of the second series of experiments.

Let us first regard the normal flies, and begin with the 7—9 hours old flies, i. e. flies having the same age as the operated flies when the operation is performed. The proteinase activity of these flies is very low, varying from 0.1—1.0 with an average of 0.5.

In flies fed for 5 days on sugar and water only, the proteinase activity is on an average 0.8 with a variation from 0.3—1.6. This figure is a little higher than that of the young flies but most probably the difference is not significant.

If we now turn to the normal controls which were fed on sugar and water and meat, it is obvious that these fall into two groups according to the developmental stage of their ovaries. One group with developing ovaries has a proteinase activity varying from 4.9.—26.1, the average being 13.6, and the other with mature ovaries has a proteinase activity from 1.0—3.9 with 2.1 as an average. We will leave the second group out for the moment.

Thus the proteinase activity of the sugarflies is on an average only 6% of that of the flies with developing ovaries which were given meat as well as sugar and water. This shows clearly that in order to be able to produce a fair amount of proteinase, *Calliphora* must eat meat.

If we now regard the females deprived of their m. n. c., the midguts of these display a proteinase activity which varies from 1.6—9.5 with an average of 3.3. It should be mentioned that the midguts of all these flies contained meat, — and so far we have found no indication that the flies — m. n. c. eat less meat than the controls. Thus the difference between the proteinase activity of flies — m. n. c. and that of normal flies is striking, the former having only at the most 25% of the amount found in normal females with developing ovaries. This figure drops to 19% if we disregard the exceptional high value, found in one of the females — m. n. c. Therefore it can be concluded that in the absence of the neurohormone from the m. n. c. the gut cells are only able to produce a small amount of proteinase.

As the midguts of the flies contained meat the figures do not merely give the values of the proteinase activity of the intestine itself, but also the activity of the intracellular proteinases of the meat, but whatever its size it should be the same in all the flies fed on meat.

The proteinase activity of the females — m. n. c. is about 4 times that

of the sugarflies; whether this is due to the intracellular proteinase activity of the ingested meat, or to that of the gut itself, could not be decided.

Let us now return to the normal controls with mature ovaries. In contrast to the normal controls with developing eggs these flies have a low proteinase activity, the average value being 2.1 as compared with 13.6.

The guts of these controls contained less meat than those of the flies with developing ovaries. But in spite of containing some meat, the proteinase activity of the guts were not higher than that of completely empty guts from starved females.

Furthermore the values of the flies with ripe eggs were of the same order as those of flies — m. n. c. Thus it seems as if the m. n. c. of flies with ripe eggs either produce or release less hormone than those of flies with developing ovaries. This points in the direction that there is a cycle in the function of the m. n. c., and it is possible that this cycle is governed by the developmental stage of the ovaries.

The results of this series of experiments mainly corroborate and amplify those of the series which has been published recently. But the higher values obtained in the second series reveal a significant difference between the proteinase activity of flies — m. n. c. and that of sugarflies. Also the difference in proteinase activity between females with developing ovaries and those with ripe eggs is more clearly seen than in the first series.

*

The production of proteinase by the intestinal cells can be regarded as the protein synthesis of these cells, and therefore the result of this investigation seems to support the working hypothesis that the hormone from the m. n. c. in some way influences protein metabolism and especially protein synthesis.

As yet it is obscure, how the effect of the neurohormone on the production of intestinal proteinase is brought about. It might be a specific effect on some step in the synthesis of the proteinase, but it could just as well be an unspecific effect.

LITERATURE

- Charney J. and Tomarelli R. M., 1947, *J. biol. Chem.*, **171**: 501—505.
Day M. F. and Powning R. F., 1949, *Aust. J. sci. Res.*, **B**, **2**: 175.
Johansson A. S., 1958, *Nytt Mag. Zool.*, **7**: 1—132.
Dupont-Raabe M., 1952, *Arch. Zool. exp. gén.*, **89**: 128—138.
— 1954, *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24** suppl.: 63—66.
Nayar K. K., 1958, *Zweites Internationales Symposium über Neurosekretion*, Lund, 102—104.

- Thomsen E., 1948, *Nature, London*, **161**: 439.
— 1952, *J. exp. Biol.*, **29**: 137.
— 1954a, *Staz. Zool. Napoli*, **24** Suppl.: 48—49.
— 1954b, *J. exp. Biol.*, **31**: 322—330.
— 1956, Bertil Hanström, Zoological Papers in Honour of his Sixty-fifth Birthday Lund.
Thomsen E. and Möller I., 1959, *Nature, London*, **183**: 1401—1402.
Wigglesworth V. B., 1948, *J. exp. Biol.*, **25**: 1—14.

РЕЗЮМЕ

Эта работа явилась опытом, который поставил задачу проверить рабочую гипотезу, высказанную несколько лет тому назад, что нейрогормон из нейросекреторных клеток мозга взрослых самок *Calliphora* имеет влияние на метаболизм протенинов, в особенности на синтез белков. У самки, лишенной медиальных нейросекреторных клеток, не могут развиваться зрелые яйца даже при том условии, если самке дано необходимое питание, то есть мясо, сахар и вода. Было обнаружено, что активность протениаз кишечника существенно ниже, чем у нормальных самок с развивавшимися яичниками. Так как протениазы тоже являются белками, то продукция протениаз этими клетками может считаться синтезом белков. Результаты этого исследования поддерживают высказанную выше гипотезу. Однако, неизвестно, является ли влияние гормона на продукцию кишечных протениаз прямым или косвенным.

WEITERE UNTERSUCHUNGEN ÜBER NEUROHORMONALE BEZIEHUNGEN BEI INSEKTEN

Дальнейшие исследования по изучению нейрогормональных
отношений у насекомых

M. GERSCH

(Zoologisches Institut der Universität, Jena, DDR)

Wie sich gezeigt hat, sind die meisten hormonalen Wirkungsmechanismen bei Insekten direkt oder indirekt auf neurohormonale Erscheinungen zurückzuführen. Eine weitgehend einheitliche Vorstellung hat sich dabei allmählich über die Bedeutung des Gehirns, besonders der neurosekretorischen Zellgruppen der Pars intercerebralis, und der Corpora allata ergeben. In anderer Hinsicht sind dagegen unsere Kenntnisse und Vorstellungen noch recht unklar. Der Frage nach der Bedeutung der Corpora cardiaca wird beispielsweise demgegenüber recht wenig Beachtung geschenkt. Ähnlich verhält es sich mit der Frage nach der Beteiligung des Bauchmarks und seiner Ganglien an neurosekretorischen Vorgängen. Zwar lassen einige Befunde morphologischer und physiologischer Art darauf schließen, daß auch im Bauchmark neurohormonale Faktoren auftreten. Hervorgehoben wird hierbei besonders das Unterschlundganglion. Dennoch beschränken sich die Kenntnisse nur auf Einzelfälle und erlauben kein abgerundetes Bild.

Unsere eigenen physiologischen Untersuchungen an der Mückenlarve *Corethra* (Gersch, 1952/1955) und der Küchenschabe *Periplaneta* (Unger, 1957) führten ebenfalls zu der Feststellung endokriner Faktoren im Bauchmark. Es wurden daher die neurosekretorischen Verhältnisse des Nervensystems beider Objekte einer genauen morphologischen Untersuchung unterzogen. Für *Corethra* lagen bisher noch keinerlei morphologische Hinweise dafür vor.

Diese Untersuchungen, die mein Schüler H. Füller, durchführte und auf die hier zunächst ganz kurz eingegangen sei, ergaben erwartungsgemäß, daß auch bei der *Corethra* Larve im Gehirn neurosekretorische Zellen auftreten. Drei Zellgruppen lassen sich unterscheiden. Von diesen zeichnet sich ein median und in symmetrischer Anordnung liegendes Zellpaar durch seine Größe und besondere Aktivität aus. Von ihnen gehen offenbar auch die beiden parallel durch das ganze Bauchmark ziehenden Sekretbahnen aus. Vermutlich handelt es sich dabei um sekretführende Kolossalfasern. Im Zusammenhang mit den früheren physiologischen Befunden bei *Corethra* (Gersch 1955) ist die Beziehung zwischen stomatogastrischem Anteil und dem retrocerebralen Komplex bemerkenswert. Das Hypocerebralganglion steht teilweise in enger Verbindung mit dem Corpus cardiacum und wird wahrscheinlich von da aus auch mit

innerviert, denn das Hypocerebralganglion führt von dieser Stelle an geringe Mengen Sekret, ebenso wie übrigens auch der vom Hypocerebralganglion ausgehende Ösophagealnerv.

Die neurosekretorische Tätigkeit des Bauchmarks ist, nach den morphologischen Feststellungen zu schließen, gering. Im Unterschlundganglion finden sich drei bis vier ventromedian gelegene Zellen, in den übrigen Ganglien je zwei symmetrische ventrale Zellen. Eine Ausnahme bildet das achte Abdominalganglion mit drei bis vier Sekretionszellen. Ein Funktionszyklus insbesondere der neurosekretorischen medianen Zellen der Pars intercerebralis ließ sich hier experimentell mittels der auch für verschiedenartige physiologische Untersuchungen angewandten Methode der thermischen Reizung eines Ganglions auslösen (Gersch, 1952). So ist 15 Min. nach Reizung eines Bauchganglions bereits völlige Entleerung der neurosekretorischen Zellen des Gehirns erfolgt. Im Laufe der folgenden 2 bis 4 Stunden reichert sich wieder Sekret an.

Die Befunde über die neurosekretorischen Verhältnisse bei *Periplaneta americana* (L.) decken sich im wesentlichen mit denen anderer Autoren bei Schaben. Übereinstimmend mit B. Scharrer (1941, 1955) finden sich außer im Protocerebrum auch im Unterschlundganglion symmetrisch angeordnete Sekretionszellen. Darüber hinaus treten auch in den Thoracalganglien und in den ersten drei Abdominalganglien konstant neurosekretorische Zellen auf. Füller (1960) bezeichnet diese insgesamt als A-Zellen. In allen Bauchganglien finden sich außerdem Neurone, die hin und wieder Sekret enthalten. Ihnen kommt keine regelmäßige Anordnung zu. Sie werden als B-Zellen bezeichnet. Ob auch für einen dritten kleineren Zelltyp in den Bauchganglien die Bezeichnung neurosekretorische Elemente zutrifft oder ob es sich um Gliazellen handelt, konnte nicht eindeutig entschieden werden. Daher soll auch auf den als C-Zellen bezeichneten Typ nicht besonders eingegangen werden. Für *Periplaneta americana* kann demnach zusammenfassend festgestellt werden, daß im zentralen Nervensystem drei verschiedene sekretorisch tätige Zelltypen vorkommen. Zwei von diesen treten allein in den Bauchganglien auf, während die A-Zellen sowohl im Gehirn als auch im Bauchmark zu finden sind. Von den insgesamt 3 Zelltypen des Bauchmarks sind 2 als typisch neurosekretorische Zellen anzusprechen.

Untersuchungen an kastrierten Tieren von *Periplaneta americana* lieferten weitere Hinweise für die endokrine Funktion des Bauchmarks. Die Kastration erfolgte für diese Versuche bisher an 52 Schaben, meistens Weibchen (46). Die Minimalzeit nach der Kastration betrug 45 Tage, die Maximalzeit 414 Tage. Von den 46 kastrierten Weibchen wurden im Zeitraum von 50 bis 100 Tagen nach der Kastration 6 Tiere getötet und das Zentralnervensystem samt Anhangsorganen für histologische und anderweitige Untersuchungen präpariert. 18 Tiere wurden in gleicher Weise 100 bis 200 Tage nach der Kastration; 7 Tiere 201 bis 300 Tage nach Kastration; 12 Tiere 301—400 Tage nach der Kastration

und 3 Tiere über 400 Tage nach Kastration (404, 406 und 414 Tage) präpariert.

Alle kastrierten Tiere wiesen einen stark entwickelten Fettkörper auf. Weiterhin zeigte sich bei den Tieren, die länger als 40 Tage kastriert waren, eine Vergrößerung der Corpora allata, wie das auch schon andere Autoren beobachtet haben. Auf Grund der Befunde von B. Scharrer (1955) über das Auftreten sogenannter „Kastrationszellen“ bei der Schabe *Leucophaea maderae* L. interessierte es, diese

Frage im Zusammenhang mit unseren Feststellungen neurosekretorischer Verhältniss im gesamten Bauchmark bei *Periplaneta* eingehender zu prüfen. Der Ausdruck „castration cells“ für diese durch Lichtgrünfärbung charakterisierten Zellen wird von B. Scharrer zwar ausdrücklich auf die nach Kastration von *Leucophaea*-Weibchen im Unterschlundganglion angetroffenen 2 Zellelemente bezogen. Immerhin ist damit schon die Frage nach einer weiteren endokrinen Bedeutung des Unterschlundganglions als eines Teiles des ganzen Bauchmarks aufgeworfen worden.

Histologische Untersuchungen von Schnitten des gesamten Zentralnervensystems der kastrierten Tiere nach Paraldehyd-fuchsinfärbung zeigten ein-

dringlich, daß sowohl im Unterschlundganglion als auch in den übrigen Ganglien der Bauchkette Zellen mit grünen sekretartigen Granula oder auch größeren Schollen auftreten. In Übereinstimmung mit B. Scharrer (1955) waren diese Zelltypen weder im Gehirn kastrierter Tiere noch in irgendeinem Anteil des Zentralnervensystems normaler Tiere zu finden. Ganz allgemein ließ sich feststellen, daß bei denjenigen Tieren, bei denen Zellen mit grün gefärbten Sekreten in den Bauchganglien auftraten, diese dann meistens

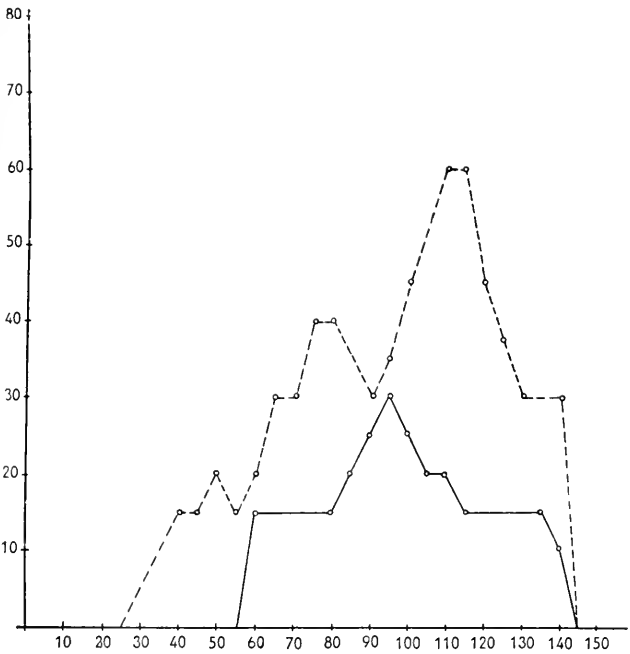


Fig. 1. Fluoreszenzmessungen auf Chromatogrammen von papierchromatographisch getrennten Nervenextrakten eines kastrierten *Periplaneta americana* ♀ (132 Tage nach Kastration getötet) und eines normalen Kontrolltieres. Kastrierte Schabe — — — Kontrolltier ——— Im Nervenextrakt des kastrierten Tieres treten im Gegensatz zum Kontrolltier 2 deutlich markierte Fluoreszenzflecken auf.

einheitlich deutlich in allen Ganglien anzutreffen waren. Umgekehrt wurden auch wiederum für alle Ganglien des Bauchmarks weitgehend einheitlich Fälle mit spärlicher Zahl sekretführender Zellen beobachtet. Dies kann auch bei länger kastrierten Tieren der Fall sein und hängt offenbar mit der jeweiligen Aktivität der betreffenden Zellen zusammen.

Die grünen Sekretionszellen können von verschiedener Größe sein. Meistens liegen die Sekretgranula ringförmig im peripheren Bereich der Zelle (Fig. I). Obgleich manchmal Granula im axonalen Zellbereich angehäuft sind, ließen sie sich bisher nie im Axon selbst nachweisen. Anstelle der grünen Granula können die Zellen auch schollige Sekreteinschlüsse enthalten (Fig. I, II). Die sekretführenden Zellen sind dem B-Zelltyp zuzuordnen. Hinsichtlich der Anordnung der Zellen waren sowohl im Unterschlundganglion als auch in den Thoracal- und Abdominalganglien sekretführende Zellen in weitgehend regelmäßiger, symmetrischer Lage und Anordnung einerseits (Fig. III), aber auch peripher median gelegene Zellennester ohne bestimmte Lageorientierung zu beobachten. Ähnlich wie beim Unterschlundganglion treten auch bei anderen Ganglien des Bauchmarks symmetrische Zellen vor allem am Austritt der Konnektive auf (Fig. I — III). Bei fast allen untersuchten Tieren fiel das 3. Thoracalganglion durch besonderen Reichtum an Zellen solcher Art auf. Hier finden sich häufig bei starker Aktivität zwei ventral und dorsal symmetrisch angeordnete Gruppen von Sekretionszellen. Nicht selten ist die Sekretionstätigkeit in den Ganglien der kastrierten Tiere sehr viel stärker als die bei Normaltieren. Zellkomplexe mit reichlich angesammelten grünen Sekretgranula, wie sie zuweilen bei kastrierten Tieren zu beobachten sind, treten in den Thoracalganglien der normalen Weibchen nicht auf, ganz abgesehen davon, daß dann die Sekrete nur in Form kleiner violett gefärbter Granula vorliegen. Diese Verhältnisse sind auf alle Ganglien des Bauchmarks zu beziehen und nicht etwa nur für ein einzelnes gültig. Die histologischen Untersuchungen führen somit zu dem Ergebnis, daß sich eine Änderung der neurosekretorischen Tätigkeit in den Ganglienzellen des Bauchmarks kastrierter Weibchen gegenüber den Verhältnissen normaler Tiere vollzogen haben muß.

Um diese Frage noch genauer beurteilen zu können, wurden kastrierten Weibchen reife Ovariolen normaler Weibchen reimplantiert. Die Ausfallrate ist hierbei allerdings recht hoch, so daß noch keine abschließenden Ergebnisse vorliegen. Abgesehen von kurzfristigen, nur einige Tage währenden Überlebenszeiten gelang es bisher nur ein einziges Mal, ein Tier länger zu erhalten. Diesem wurden 414 Tage nach der Kastration 6 Ovariolen erfolgreich reimplantiert. 28 Tage darnach erfolgte die Präparation. Die reimplantierten Ovariolen waren phagocytiert. Bei der histologischen Untersuchung des Nervensystems zeigten sich in allen Ganglien des Bauchmarks Anzeichen für schwache Sekretionstätigkeit. Das gilt gleichfalls für 3 weitere geglückte Reimplanta-

tionen mit allerdings nur höchstens 4tägiger Überlebensdauer der vorher 320 Tage nach der Kastration beobachteten Weibchen.

Es mußte schließlich die Frage geprüft werden, inwieweit die histologisch färbereichen Veränderungen der Zellen des Bauchmarks auf stofflichen Verschiedenheiten ihrer Produkte beruhen. Daher wurde das Nervensystem von 120 bis 135 Tage nach der Kastration gehaltenen Weibchen präpariert und Extrakte von Gehirn + Anhangsdrüsen einerseits sowie des Bauchmarks mit Ausnahme des ersten und zweiten Abdominalganglions andererseits papierchromatographisch im Vergleich zu Nervenextrakten von Normaltieren verarbeitet. Die beiden Abdominalganglien dienten zu histologischen Untersuchungen der Sekretionsverhältnisse und zum Vergleich für die papierchromatographischen Feststellungen.

Bei der Untersuchung der Papierchromatogramme des Nervenextraktes kastrierter Weibchen trat in einigen Fällen ein blafluoreszierender Fleck im Rf-Bereich 0,54 auf, der in den Chromatogrammen der Kontrollen (Nervensystemextrakte von nichtkastrierten Weibchen) aber auch in einigen Extrakten der Versuchstiere fehlte. Das letzte könnte damit seine Erklärung finden, daß in jenen Fällen beim Zeitpunkt der Verarbeitung geringe Sekretionstätigkeit und daher auch geringe Mengen an entsprechenden neurohormonalen Substanzen vorlagen. Für diese Deutung lassen sich die histologischen Befunde zum Vergleich anführen. Überall dort, wo der erwähnte Fleck im Papierchromatogramm auftrat, wurden im 1. und 2. Abdominalganglion dieses Versuchstieres mehrere Zellen mit reichlich Sekret beobachtet.

Die Unterschiede lassen sich durch Ausmessung mittels des Fluorometers quantitativ ermitteln. Der erwähnte blaue Fluoreszenzfleck tritt in der Intensitätskurve der Fluoreszenz im Chromatogramm deutlich hervor. Der Normal-extrakt verhält sich dagegen anders (Fig. 1).

Allerdings handelt es sich bei diesen Feststellungen um erste Hinweise, die durch weitere Untersuchungen genauer geklärt werden müssen.

Es lassen sich somit folgende Ergebnisse zusammenfassen: Sekretorisch tätige Zellen treten sowohl bei der *Corethra*-Larve als auch bei *Periplaneta americana* außer im Gehirn in allen Bauchganglien auf. Die nach Kastration der Weibchen von *Periplaneta americana* im Bauchmark vorkommenden sekretorischen Zellen, die durch ihre mit Lichtgrün angefärbten Granula bzw. Sekretschollen charakterisiert sind, wurden gleichfalls in allen Bauchganglien festgestellt. Diese Tatsache deutet zusammen mit einigen ersten Beobachtungen nach Reimplantation kastrierter Tiere und in Verbindung mit den bisherigen papierchromatographischen Untersuchungsergebnissen des Bauchmark-extraktes kastrierter Tiere darauf hin, daß mit der Kastration eine Veränderung der neurohormonalen Verhältnisse vonstatten gegangen ist.

Alle Versuchsergebnisse lassen darüber hinaus erkennen, daß sich die neurosekretorischen Vorgänge keinesfalls auf das Gehirn und das Unterschlund-

ganglion beschränken. Vielmehr stellen Gehirn und Unterschlundganglion zusammen mit den übrigen Ganglien des Bauchmarks eine funktionelle Einheit auch als endokrines System dar. Allerdings sind unsere Kenntnisse über ihr Zusammenwirken einerseits und über die verschiedenen Aufgaben der einzelnen Teile andererseits noch sehr ungenügend.

LITERATUR

- Gersch M., 1952, *Z. vergl. Physiol.*, **34**: 346—369.
— 1955, *Biol. Zbl.*, **74**: 603—628.
— 1956, *Z. vergl. Physiol.*, **39**: 190—208.
— 1957, *Naturw. Berlin*, **44**: 525—532.
— 1959, *Verh. Dtsch. Zool. Ges.; Zool. Anz. Suppl. Bd.* **22**: 40—76.
Scharrer B., 1941, *J. comp. Neurol.*, **74**: 93—108.
— 1955, *New York Ac. Sci. Ser. II.* **17**: 520—525.
Unger H., 1957, *Biol. Zbl.*, **59**: 204—225.

РЕЗЮМЕ

На основе наших данных о нахождении различных нейрогормонов во всех частях центральной нервной системы *Periplaneta americana* (L.) возник вопрос о роли брюшной нервной полосы в секреторной деятельности центральной нервной системы. Во всей нервной системе *Periplaneta* были обнаружены с морфологической и топографической точек зрения три различных типа нейросекреторных клеток. Нейросекрет был также найден во всех частях вегетативной нервной системы. Интересна при этом тесная пространственная взаимосвязь между *corpora cardiaca* и гипоцеребральным ганглием. При изучении нервной системы кастрированных экземпляров *Periplaneta americana* (самцов и самок) были найдены во всех частях брюшной полосы так называемые кастратные клетки максимально через 414 дней после кастрации (B. Scharrer, 1955). Отчасти идет речь о константных клетках, что касается количества и местонахождения, отчасти нет. Различные морфологические и экспериментальные данные показывают на инкреторную функцию брюшной полосы. Одновременно при этом было ясно показано, что мозг, подглоточный ганглий и брюшная полоса составляют функциональную единицу, (подобно тому как эндокринная система и должна быть соответственно оценена).

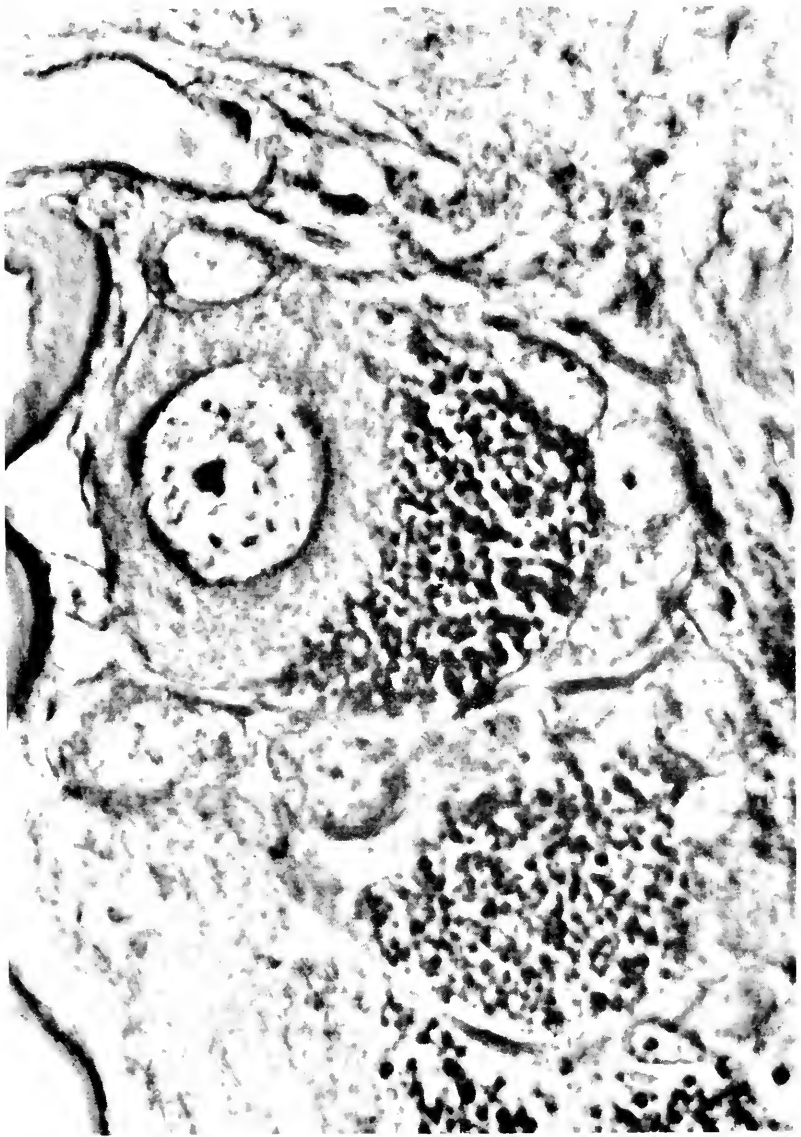


Fig. 1. Neurosekretorische Zelle mit grünen Sekretgranula aus dem 4. Abdominalganglion eines kastrierten *Periplaneta americana*. (362 Tage nach Kastration getötet). Fix. Bouinsches Gemisch, Paraldehyd-Fuchsinfärbung, Aufnahme Phasenkontrast, Grünfilter.



Fig. II. Neurosekretorische Zellen mit Sekretschollen im 2. Thoracalganglion desselben Tieres wie Abb. I.

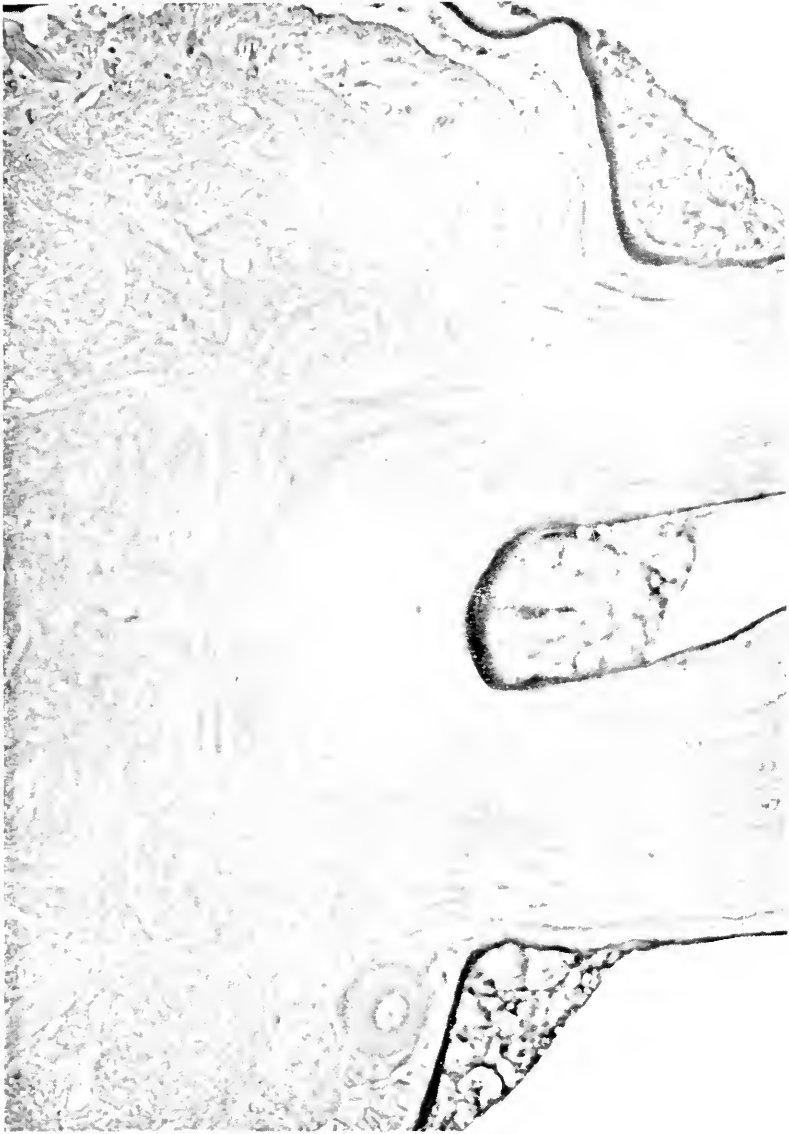


Fig. III. Teilausschnitt eines Frontalschnittes vom 3. Thoracalganglion einer kastrierten *Periplaneta americana* (195 Tage nach Kastration getötet) mit 2 symmetrischen neurosekretorischen Zellen beidseits des Austritts der Konnektive.

NUTRITIONAL-ENDOCRINE REGULATION OF INSECT REPRODUCTION

Пищевая и эндокринная регуляция размножения насекомых

A. S. JOHANSSON

(Zoological laboratory, University of Oslo, Norway)

Reproduction of animals often has to be timed rightly, both as to the individual's own state of development and to the environmental conditions, this including the presence of individuals of the opposite sex. In insects this regulation may be controlled by a variety of factors, such as temperature, photoperiod, mating, or nutritional uptake.

The present paper will be concerned with certain aspects of the relation between nutrition and reproduction. Food is generally required for two main purposes: firstly to maintain the life and development of the individual, and secondly to supply materials necessary for the production of offsprings. It is well known that in many species of insects, particularly in the females, these two processes may have different requirements: the type of food which is able to maintain life, as for instance carbohydrates, may not be sufficient for successful reproduction. In the latter case a special diet of proteins may be necessary.

We have for some time used the American milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dall.), to illustrate how nutritional uptake by way of the central nervous system and endocrine organs regulates egg production (Johansson, 1958). This heteropteran is very easily kept in the laboratory on water and dried seeds of the milkweed plant. In sexually mature females the development and growth of the oocytes go on as a continuous process even in virgin specimens. The fecundity is, however, influenced by the nutritional state of the individual. Daily access to an adequate food supply is normally necessary. If food is withdrawn from an egg producing female, oviposition ceases within few days. Similarly, if a newly emerged female is given water and no seeds, egg production will usually not start at all. In such starving females the oocytes degenerate shortly after reaching the state where yolk is normally being deposited into the eggs. The same is observed when the females are kept on glucose: no eggs are normally produced, although such individuals may live for a month or more. On the whole, the egg output from a female is strongly influenced both by the quantity and the quality of the food.

In *Oncopeltus*, as in many other species of insects studied (Novák, 1959, p. 80), the corpus allatum has proved to be an endocrine organ necessary for

egg production. After extirpation or other ways of elimination of the corpus allatum, the oocytes will grow to the size when yolk should normally be deposited, and then degenerate. After implantation of a corpus allatum into a female lacking this organ normal yolk-containing eggs are produced.

In a normally fed *Oncopeltus* female, the corpus allatum increases in volume after emergence and may reach a considerable size. In male individuals the organ stays much smaller, but in both sexes the organ shows considerable individual variation in volume.

This normal growth and development of the corpus allatum, is in *Oncopeltus* strongly influenced by the nutritional state of the specimen. In females, starved or fed on glucose from emergence, the corpus allatum remains much smaller than the organ from an equally old, normally fed female. On the whole, the volume of the organ depends on the quantity and the quality of the food in the same way as the egg yield does. A comparable dependency of the morphology and function of the corpus allatum on the nutritional state has been observed also in several other insect species.

The fact that in *Oncopeltus* both egg output and the corpus allatum react to changes in the nutritional state of the animal, may be the result of a chain of events: the nutritional state influencing the corpus allatum and this again regulating the activities of the ovaries.

Let's take a clearcut example: a female starved after emergence which, as we know, will normally not produce eggs and has a small corpus allatum. If we implant a corpus allatum from another adult individual into such starving female, eggs are produced even if the female is given no food except the usual water. If fertilized, such eggs may develop to normal individuals. This shows that the effect of starvation on egg production in this case is mediated through the corpus allatum.

Similarly, if we implant a corpus allatum into a female fed on glucose, eggs are also produced. Here, as in a starved individual, the female at the time of emergence, has enough materials carried over from the nymphal period to be able to produce a small number of eggs, provided the hormonal requirements are satisfied. Normally in females which are starved or fed on glucose, the corpus allatum does, however, not reach the potency necessary for egg production.

This induced production of eggs in the glucose-female finally ceases, although the specimen may survive. This may at least have two explanations: either the implanted corpus allatum gradually loses its potency, or the stores of materials necessary for yolk formation are depleted. Probably the last explanation is the right one. If we, namely, at the end of the period of the induced egg laying, take the implanted corpus allatum out again and re-implant it into another newly emerged female, this new individual, thanks to the

implanted corpus allatum, will start producing eggs even when fed only on glucose.

In this way it has so far been possible to demonstrate that a corpus allatum may remain active and be able to induce egg production in glucose-females even after having been transplanted into four successive generations of females.

The mechanism which probably is operating in *Oncopeltus*, is that in starved or glucose-fed females, the corpus allatum is inhibited or restricted in its activity by the central nervous system, notably the brain. The restraining influence of the central nervous system is mediated through the nervous connections which exist between the corpus allatum and the ganglia in the head. An indication that this is so, is the fact that it is actually not necessary to implant a foreign corpus allatum in a starved or glucose-fed female to induce egg production. Similar ovarial activity is obtained if we denervate the corpus allatum of a newly emerged female, either by cutting the nervous connections to the organ, or by extirpating the main regions from which these nerves originate, that is the dorsal part of the brain. We must assume that after the denervation, the central nervous system cannot longer exert any restraining influence over the corpus allatum and the autonomous activity of the organ becomes evident. This raises the hormone titer to a level high enough for egg production. In the normal sequence of events this restraining influence is broken by the uptake of adequate food. This normal activation and growth of the corpus allatum can, however, only manifest itself if the organ has its nervous connections with the central nervous system intact.

It is very interesting to note that conditions similar to those here demonstrated in *Oncopeltus*, are found, not only in other insects (Harnack, 1958), but even in mammals. In mammals both inanition, reduced caloric intake or diets deficient in proteins, impair the gonadotropic secretions of the pituitary and can thereby completely halt reproduction. The reproductive organs of starved individuals are, however, capable to respond to the administration of pituitary material.

Both in insects and in mammals reproduction is a strain on the individual of many species. This mechanism therefore ought to be of importance in increasing the chances of survival for the individual under conditions where the required quantities of adequate food is not available. In fact it has proved possible to obtain certain informations on this point from the following experiment in *Oncopeltus*.

During the first day after emergence, female individuals received an implantation of either Ringer's solution, or a corpus allatum taken from a newly emerged female, or a corpus allatum taken from a sexually mature female. The individuals were starved to death and the number of eggs produced were counted. It was found that the 10 females which received an injection of Ringer's only, survived for an average of 16.8 days and produced none eggs. The 6 fema-

les with the corpus allatum from a young donor, survived for 14.7 days and produced an average of 31.0 eggs, whereas the 7 females with the mature corpus allatum survived for only 11.5 days, but produced an average of 64.1 eggs.

This then indicates that this mechanism may be of importance in securing the survival of the individual under severe conditions.

LITERATURE

Harnack M. von, 1958, *Biol. Bull. Wood's Hole*, **115**: 521—529.

Johansson A. S., 1958, *Nytt Mag. Zool.*, **7**: 1—132.

Novák V. J. A., 1959, *Insektenhormone*. Prag. 283 pp.

РЕЗЮМЕ

Если самки *Oncopeltus fasciatus* Dall голодают или же получают лишь глюкозу, то прилежащие тела не достигают нормальной величины и не выделяют то количество гормона, которое необходимо для отложения желтка в яйцах, и яйца поэтому не откладываются. При подобной голодовке или неподходящем питании активность corpus allatum тормозится посредством своих нервных связей с мозгом. Если эта связь прервана, то прилежащие тела повышают производство гормона, и жизнеспособные яйца откладываются голодающими экземплярами. Такой регулирующий механизм дает возможность сохранить собственные запасы питательных веществ в течение периода недостаточного питания и повышает, таким образом, выживаемость.

HORMONES, SELECTIVE FEEDING AND REPRODUCTION IN *CALLIPHORA*

Гормоны, избирательное питание и размножение у каллифоры

J. STRANGWAYS-DIXON

(Department of Zoology, Cambridge, England)

It is now generally accepted that the median neurosecretory cells (m. n. c.) and the corpus allatum (c. a.) influence insect reproduction. After removal of the c. a., eggs will develop up to the yolk deposition stage but no further (Wigglesworth, 1936, Pfeiffer, 1939, E. Thomsen, 1942), but removal of the m. n. c. prevents eggs from reaching even this stage (E. Thomsen, 1948, 1952).

The purpose of the investigations to be described was to discover to what extent and in what way diet might influence and be influenced by reproduction.

When isolated females are allowed to select from protein*) or carbohydrate solutions contained in identical capillary tubes, protein is ingested in large quantities during the phase preceding yolk formation, but decreases during yolk formation. Carbohydrate ingestion, on the other hand, is low initially but increases during yolk formation. At yolk formation the cycle begins again.

Flies ingesting carbohydrate but no protein are unable to reproduce (Fraenkel, 1940). The carbohydrate consumption of these "sugar flies" remains at a constantly low level equivalent to that shown by reproducing females during the pre-yolk phase.

Castration has no effect upon the first selective feeding cycle, but, presumably because the ingested food is not utilised for yolk formation, the cycle is not repeated. Carbohydrate consumption remains high and protein ingestion low.

Extirpation of the c. a. from either normal or ovariectomised females results in carbohydrate ingestion remaining low. Protein is ingested normally.

The c. a. therefore appears to be responsible for carbohydrate ingestion cycles. This theory is enhanced by the fact that the c. a. fluctuates cyclically in reproducing females, is constantly large in ovariectomised females and is constantly small in sugar flies.

E. Thomsen (1940) was the first to show that the c. a. of ovariectomised females became hypertrophied. She suggested that this might indicate a reciprocal influence of the ovaries upon the c. a. Scharrer (1948) suggested

*) The term protein, for convenience, is used throughout this paper as a shortened form of "protein-containing mixture consisting of Marmite (an extract of yeast) dissolved in milk."

that it might be indirect evidence of sex hormones and Wigglesworth (1954) felt that hypertrophy might be an indication of storage. It is unlikely that the ovaries of *Calliphora* have any direct influence on the c. a., for when ovariectomised females are fed sugar without protein the c. a. do not hypertrophy but remain small. When castrated females are fed protein in addition to carbohydrate their c. a. increase in size in relation to the amount of protein ingested, and when protein is removed from the diet the c. a. decrease in size. The induced c. a. volume cycles are the same in normal and ovariectomised females provided the same quantity of protein has been ingested, but this is true only up to the stage at which yolk is deposited. At this stage, if an additional quantity of protein is ingested the c. a. volumes of normal flies increase slightly more but decrease during yolk deposition. The c. a. of castrated females, on the other hand, increase to about twice the volume of those in yolk depositing females, and then these also decrease but do so more gradually. In normal females, c. a. volumes decrease during yolk deposition, but the decrease can be eliminated by forcing the flies to ingest excess protein during this phase.

It is suggested that the assimilation of protein leads to an accumulation of activating substances in the blood and that these quantitatively stimulate the c. a. either directly or via the m. n. c. Utilisation of the substances by the tissues and particularly by the ovaries during yolk deposition decreases the concentration in the blood which in turn leads to a decrease in c. a. activity. This theory fits the facts fairly well, for protein is ingested in large quantities during the pre-yolk phase while the c. a. increases in volume, but as the assimilated materials are deposited as yolk and as protein ingestion decreases, so the volume of the c. a. becomes smaller.

It is further suggested that c. a. volume fluctuations represent activity fluctuations, for the findings described above and later can not, it is felt, be interpreted in terms of storage-release cycles.

Activation of the c. a. does not appear to be by nervous pathways. The denervated c. a. of flies retaining their ovaries and of ovariectomised females remain small when sugar alone is ingested. If protein is also consumed, the denervated c. a. become larger in reproducing females and hypertrophied in ovariectomised flies. If the cardiac-recurrent nerve or the nervi oesophagei are cut, the c. a. are small in sugar flies but increase in volume when protein is ingested.

Protein, its breakdown products, its precursors or some other substance present in the protein-containing mixture appears to be necessary for c. a. activation. The fact that equal amounts of protein rapidly disappear from the alimentary canals of both normal and ovariectomised females, yet result in the c. a. of ovariectomised females becoming hypertrophied suggests that activation is humoral rather than an influence from the gut.

What controls protein ingestion and digestion?

Removal of the m. n. c. results in females ingesting practically no protein.

in the c. a. remaining small and in carbohydrate ingestion remaining low. Furthermore, when these flies are force-fed protein for 6 days, neither the eggs nor the c. a. show any signs of increase in size. Examination showed the gut and crops of these flies to contain the protein-carbohydrate mixture. The m. n. c. therefore appear to be necessary for both ingestion and digestion of protein. The results relating digestion to the m. n. c. were done independently of E. Thomsen's (1959) findings and therefore both confirm and are confirmed by her results.

E. Thomsen (1952) has suggested that neurosecretion may be responsible for c. a. activity. Histological evidence (reviewed by M. Thomsen, 1954) certainly suggests that this is true, but the possibility of activating substances (see above) stimulating the c. a. direct rather than via the m. n. c. must not be overlooked.

LITERATURE

- Fraenkel G., 1940, *J. exp. Biol.*, **17**: 18—29.
Pfeiffer W., 1939, *J. exp. Zool.*, **82**: 439—461.
Scharrer B., 1948, *The Hormones*, **1**: 121—158.
Thomsen E., 1940, *Nature, London*, **145**: 28.
— 1942, *Vidensk. Meddel. Dansk naturh. Foren.*, **106**: 320—405.
— 1948, *Nature, London*, **161**: 439.
— 1952, *J. exp. Biol.*, **29**: 137—172.
— and Möller I., 1959, *Nature, London*, **183**: 1401.
Thomsen M., 1954, *Dan. Biol. Skr.*, **7**: 3—24.
Wigglesworth V. B., 1936, *Quart. J. microsc. Sci.*, **79**: 91—121.
— 1954, *The Physiology of Insect Metamorphosis*. Cambridge University Press.

РЕЗЮМЕ

Изолированным самкам *Calliphora* была дана возможность выбрать между раствором сахара и белка в одинаковых капиллярных трубках. Белки принимались в большем количестве в период перед формированием желтка в яйцах, однако, в течение процесса накопления желтка преобладал прием углеводов. Результаты показали, что медиальные нейросекреторные (MNS) клетки играют важную роль в приеме и переваривании белков, что белки повышают активность медиальных нейросекреторных клеток; нейросекреция активирует *corpus allatum* и функционирование прилегающих тел ведет к повышенному приему углеводов. Использование белков для формирования желтка снижает активность нейросекреторных клеток и прилегающих тел и иногда и прием углеводов. После откладки яиц цикл повторяется.

REGENERATION AND DEVELOPMENT IN THE COCKROACH *BLATTELLA GERMANICA**)

Регенерация и ее отношение к развитию у *Blattella germanica*

A. F. O'FARRELL, A. STOCK, C. A. RAE and J. A. MORGAN

(Department of Zoology, The University of New England, Armidale,
New South Wales, Australia)

SUMMARY

Removal of an appendage in this insect may result in either (a) complete or (b) incomplete regeneration, not involving musculature, without effect on the moulting cycle; or (c) incomplete (hypotypic) regeneration involving musculature and affecting the moulting cycle. The level and timing of amputation and the nature of the appendage are important in determining which result is obtained, but there is evidence against the idea that these differences originate from differential stimulation of the central nervous system by different operations.

Histophysiological data on modifications in rhythms of activity of the corpora allata associated with regenerations of type (c) above, together with other evidence, suggest that regeneration of appendages in *Blattella* may be interpreted as a largely self-regulating extension of the normal hormone-controlled developmental processes, in which there is little justification for postulating special intervention of the central nervous system.

РЕЗЮМЕ

Отнятие ноги *Blattella germanica* (L.) может привести или к полной (а), или неполной (б) регенерации, которая или не включает мускулатуру и не влияет на линочный цикл, или же включает мускулатуру (с) и влияет на линьку. Положение, время ампутации и природа ампутации являются важными для результатов, однако, возникают доводы против предположения, что эти отличия возникают из-за различного раздражения центральной нервной системы различными операциями. Гистофизиологические данные показывают на изменения в ритме активности corpora allata при регенерации по третьему типу (с). Поэтому регенерацию у *Blattella* можно понимать как нормальные процессы развития, находящиеся под влиянием гормонов. Этих данных нехватает для доказательства предположения о специальном вмешательстве центральной нервной системы в процессы регенерации.

*) The detailed report will be published in the journal Acta Societatis entomologicae Cechoslovenicae.

FACTEUR INDUCTEUR DE TUMEUR PROVOQUE PAR L'ACIDE FOLIQUE CHEZ *PIERIS BRASSICAE* L. EN ETAT DE DIAPAUSE*)

Факторы обуславливающие образование опухоли, вызванной фолевой кислотой у *Pieris brassicae* L. в стадии диапаузы

C. L'HELLAS

(Laboratoire de Génétique évolutive Gif sur Yvette, Seine et Oise, France)

RÉSUMÉ

Les facteurs pyrimido-pyraziniques revêtent une importance particulière car ils existent dans les régions neurierines du système nerveux (pars intercerebralis) et du complexe rétrocébral et jouent un rôle encore non précisé dans la synthèse des hormones de croissance.

L'ablation des différents organes du complexe rétrocébral chez le Phasme montre que ces facteurs jouent un rôle important dans le métabolisme des sucres et de l'azote protéinique et que le facteur précurseur du cerveau, en particulier, agit sur la synthèse des acides nucléiques, par conséquent sur la division cellulaire. Ces facteurs de croissance qui dérivent les uns des autres jouent un rôle compétitif et maintiennent ainsi l'équilibre des métabolites, permettant une division cellulaire contrôlée.

La modification du rapport des facteurs de croissance entraîne une division anarchique des cellules et une cancérisation. C'est ainsi que l'injection d'acide folique à des chrysalides de *Pieris* où le facteur de diapause inhibite l'hormone de métamorphose, provoque l'apparition de mélanomas.

РЕЗЮМЕ

Пиримидо-пиразинные соединения имеют особое значение, так как встречаются в нейрокринных частях нервной системы (pars intercerebralis) и ретроцеребральной системы и имеют до сих пор точно не установленную функцию в синтезе гормонов роста. Изъятие различных составных частей ретроцеребральной системы у полчишка показывает, что эти действующие части играют важную роль в метаболизме сахара и белкового азота, и, кроме того, прекурсоры, возникающие в мозгу влияют на синтез нуклеиновых кислот и, в соответствии с этим, на деление клеток. Эти действующие и производные друг от друга части соревнуются взаимно (внутренняя конкуренция) и удерживают таким образом равновесие метаболитов, одновременно контролируя деление клеток. Изменение взаимоотношений этих ростовых веществ влечет к анархии в делении клеток и возникновению раковых разрастаний (канцеризации). Путем инъекции фолевой кислоты куколкам *Pieris*, у которых фактор диапаузы тормозится метаморфозным гормоном, вызывается возникновение меланом.

*) Le travail tout entier sera publié dans *Folia biologica* (Praha).

ENDOCRINE EFFECTS IN PHASE DEVELOPMENT IN LOCUSTS

Эндокринные влияния при развитии фаз саранчи

G. B. STAAL

(Laboratory of Entomology, Agricultural University,
Wageningen, Netherlands)

Some locust species show a highly pronounced phase polymorphism in the field as well as under laboratory conditions. Some phase characters, especially concerning the pigmentation, may be produced fairly well under laboratory conditions; biometric extremes on the other hand are difficult to realize in the laboratory (Gunn & Hunter Jones, 1952).

The full range of pigmentation types in the larvae and adults of Locusts may be obtained easily by varying several factors, such as rearing density, R. H. and background colour, according to this scheme:

high density	uniform gregarious black/orange pattern	
low density	green solitary type	colour adapted type
	high R. H.	low R. H.

The mode of action of these external stimuli ultimately leading to the drastic phase changes which may occur during larval development, is only poorly known.

Weed Pfeiffer (1945) obtained a change in the blood colour from pale into green following extra implantation of corpora allata in the grasshopper *Melanoplus*.

Joly P. & Joly L. (1953) obtained the same effect more, pronounced in *Locusta*. They observed a complete shift from the orange black gregarious pattern to a green solitary colour type following implantation of C. A. in larvae, not depending upon the external conditions which normally are responsible for such changes. So the effect of surplus C. A. hormone is able to override the gregarious high density stimulus completely, at least as far as pigmentation is concerned.

This is remarkable while under normal conditions the gregarious stimulus overrides the other colour types. It may be supposed that either the production of C. A. hormone in gregarious larvae is less than in solitary larvae, or that the

concerning tissues react to a lower C. A. hormone level in the absence of the gregarious stimulus.

Which of these possibilities holds good presumably can be solved by the use of rather pure C. A. hormone extracts injected in allatectomized larvae subsequently reared under different conditions. A reliable technique for allatectomy in locust larvae, necessary for testing the implanted corpora allata and extracts, was not available. Previous trials did not succeed very well (July, 1949), probably because the damage in the hard cuticle of the head capsule is mostly lethal in moulting.

Methods

1. Allatectomy. A new technique was developed in which only the soft neck membrane is severed as this does not disturb moulting apparently. The larvae are fixed in a specially designed apparatus and immersed in saline under a binocular dissection microscope with foot-focussing. Continuous rinsing of the wound with sterile saline through a hypodermic needle permits a very good view into the head cavity. In using this method post operative mortality is not higher than 10–20%, and further moulting is not disturbed.

2. Implantations of C. A. can be carried out with the same apparatus. In our experiments C. A. were always fixed to the inner side of the mandibular muscles. This has the advantage that the implanted C. A. can be found again at the end of development and moreover that a good contact of the C. A. with freely circulating haemolymph is maintained.

3. Injection of juvenile hormone-extracts of *cecropia* in pure or emulgated state were carried out by means of an Agla micrometer syringe.

Results

1. Allatectomy in early II stage larvae resulted in a somewhat delayed next moult (up to 1–4 days later) during which always more or less adult characters appeared (in pigmentation, cuticle, hairs, wing hypertrophy). Most of these prothetic IIIrd larvae tried to moult again without much success because of the thick adult cuticle. Some larvae did not moult again and showed the normal colour change of maturing adults, i. e. a change to a dull brown colour accompanied by the simultaneous disappearance of the black melanine patterns.

In normal gregarious male adults a yellow maturation colour always appears. This did not occur in these prothetic larvae, probably while this colour is related to the presence of the C. A.

To test this possibility, adult C. A. were reimplanted in a number of recently moulted prothetic IIIrd larvae. This resulted in the appearance of the yellow colour in all surviving larvae starting 5–6 days after the implantation.

Ultimately this yellow colour, very pronounced in the males and only slightly in the females, resembles exactly the normal maturation colour.

The same relation between C. A. and yellow colour is revealed in an experiment in which allatectomy is carried out on Vth stage larvae. After the final moult normal adults appear which however never turn yellow at all, while the control animals do in about 10 days.

There is a certain similarity between the reaction of larval and adult pigmentation on the presence or surplus of C. A. hormone. Both phenomena may have in common the yellow carotene component of the green blood colour (Goodwin, 1952). On the other hand it is remarkable that under natural conditions green colour in the larvae only appears under the absence of gregarious stimuli, while the yellow maturation colour in males only appears under gregarious stimulation.

2. Implantation of C. A. Substitution of the own C. A. of a stage II larva by adult C. A. reveals no appreciable difference between the activity of extra implanted and substituted C. A. In both cases the further development during the nymphal stage is quite normal. The larvae turn green as a rule. In the last moult very often metathetic characters (retaining of larval wings, hairs, pigmentation) appear. From these and other observations can be deduced that the innervation of the C. A. is not essential for the secretion of hormone. Normal development in these cases is apparently dependent on a constant or at least cyclic functioning of the implanted C. A. When a substituted C. A. is removed again in a young larvae after the change to green colour, this colour starts to disappear immediately and prothetically occurs after the next moult.

The role of the nervi corporis allati may be:

1. Trophic action upon the gland.
2. Inhibition of secretion in the Vth instar.

The former activity is revealed by intersecting the nervi C. A. in larvae II. This results in normal IIIrd and IVth stages but mostly the Vth stage is prothetic. Dissection shows that the size of the C. A. did not increase any more after the operation. Presumably the hormone production could not meet the demand but did not stop completely for many of these prothetic Vth stage larvae turned more or less yellow later.

Cross-wise implantation of C. A. of other locust or grasshopper species succeed as well. Their effect seem to depend only on the specific size of these C. A. So adult *Romalea* C. A. as well as adult *Locusta* C. A. substituted in IIrd stage larvae are sufficient for a normal development. These C. A. can be used several times in succession for implantation in larvae and the results are the same although activity sometimes may decrease in following passages. Up to

4 passages, each of about 3 weeks, were realized with one *Locusta C. A.* and even in the last passage the activity was evident.

3. Injection of *C. A.* hormone extract. Up till now experiments yielded no results. Mortality was always unduely high, probably the toxic effects of the available extracts override the other effects.

4. Implantation of ventral glands.

Morphogenetic effects are not only exerted by the level of *C. A.* hormone, but also by the activity of the ventral gland.

This can be demonstrated by extra implantation of active ventral glands (from Vth stage larvae or very young adults) in IIInd stage larvae. The result is somewhat surprising. The instar in question never shortened as was found by Strich-Halbwachs (1954), but always lengthened. The resulting formal IIIrd stage larvae often showed a completely IVth stage appearance in wing development only. The percentage of larvae omitting the morphologic IVth stage was strongly dependent upon the sex, in males about 70–80%, in females about 20%. The larvae omitting a stage ultimately developed into Vth stage adults with a normal appearance but smaller and sometimes with wings resembling those of prothetelic allatectomy Vth stage larvae. This provides some evidence for the theory that morphologic development is governed by a

Table 1

	Adult Biometrics					
	number surviving into adult stage	number of moults before entering the adult stage	mean number of days from day of operation to final moult	mean length of Elytron	mean length of posterior femur	mean of individual E/F ratio
10♂♂ each receiving the ventral glands from I Vth stage larva	8	3	21.9 ± 0.5	31.04 ± 4.04	18.80 ± 0.75	1.61 ± 0.14
	1	4	27	52.17	24.33	2.14
10♀♀ each receiving the ventral glands from I Vth stage larva	1	3	22	39.75	20.68	1.92
	6	4	27.5 ± 0.2	54.34 ± 1.10	26.05 ± 0.23	2.08 ± 0.04
5♂♂ without implantation	5	4	26.8 ± 0.5	46.66 ± 0.46	24.17 ± 0.18	1.93 ± 0.03
5♀♀ without implantation	4	4	27.8 ± 0.3	53.93 ± 0.56	27.20 ± 0.39	1.99 ± 0.02

Part of experiment showing the effect of implantation of extra ventral glands from Vth stage larvae into IIInd stage larvae (less than 24 hours old) and subsequently reared at 30 C. Means are accompanied by standard deviations of these means.

hormone-balance. Implanted larvae not omitting a stage developed normally but often wings in Vth stage and adults were appreciably longer than normal, judged by the common phase character E/F (Elytron length divided by length of IIIrd femur). The E/F ratio often resembled extremely gregarious ratios (up to 2.35). Ventral gland implantations however did not interfere with the pigmentation to an appreciable extent. Omitting a stage and the appearance of green colour do not exclude each other. So it is possible, that morphogenetic effects are dependent rather on a hormonal balance than on absolute amounts, whereas the pigmentation to some extent possibly is influenced by the absolute amount of C. A. hormone only. When this holds, the often observed discrepancy between phase differences judged by pigmentation and phase differences judged by biometrical ratios is possibly partly accounted for.

LITERATURE

- Goodwin T. W., 1952, *Biol. Rev. Cambridge*, **27**: 439—460.
Gunn D. L. and Hunter - Jones P., 1952, *Anti Loc. Bull.*, **12**.
Joly P., 1949, *Ann. Sci. nat. (Zool.) 11e ser.* **11**: 255—262.
Joly P. & Joly L., 1953, *Ann. Sci. nat. (Zool.) 1e ser.*, **15**: 331—345.
Strich-Halbwaech M. C., 1954, *C. R. Soc. Biol. Paris*, **148**: 2087—2091.
Weed-Pfeiffer I., 1945, *Trans. Connect. Ac. Arts Sci.*, **36**: 489—513.

РЕЗЮМЕ

Возникновение „настоящего“ полиморфизма у многих *Orthoptera* особенно у некоторых перелетных саранчевых, которые являются важными вредителями, вероятно, управляется механизмом, где эндокринные факторы играют важную роль. Это было показано у *Locusta* и *Schistocerca* путем удаления, замены или имплантации *corpora allata* при помощи новой техники, которая дает возможность проводить эти операции у молодых личинок (II возраст) с малой смертностью. Прибавлением *corpora allata* можно вызвать зеленую окраску, характерную для одиночной фазы, даже у экземпляров, воспитывающихся в условиях стадных фаз. *Corpus allatum* должен вызвать это действие и при постепенном прохождении через несколько личиночных циклов. Была установлена связь между встречаемостью желтой окраски созревания у стадных взрослых самцов и присутствием действующих *corpora allata*. Автором обсуждаются эти явления и остальные известные действия *corpora allata* на метаболизм.

INFLUENCE OF IMPLANTATION OF CORPUS ALLATUM ON THE OXYGEN CONSUMPTION OF *PYRRHOCORIS APTERUS*

Влияние пересадки corpus allatum на потребление кислорода у клоа *Pyrrhocoris apterus*

V. J. A. NOGÁK, K. SLÁMA and K. WENIG

(Biological Institute, Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences and Charles University, Praha, Czechoslovakia)

Since 1935 when the incretory activity of corpora allata was proved by Wigglesworth, much attention has been paid to the mechanism of the many-sided effects of the so called juvenile hormone (JH). Some of them proved to be more than an indirect consequence of its effect on other organs and functions, e. g. its influence on moulting being just the result of its effect on the survival of thoracic glands.

As early as 2 years after the discovery Pflugfelder (1937) expressed the opinion, that the juvenile hormone (JH) had a general effect on the metabolism. His observations were confirmed later by Bodenstein (1943), Day (1943) and by Pfeifer-Weed who made a very detailed qualitative analysis of the JH effects in the female *Melanoplus differentialis* Thos. Finally, the JH influence on the metabolism was quantitatively proved in the work of E. Thomsen who studied the influence of allatectomy on the oxygen consumption in adult flies *Calliphora erythrocephala* (Meig.) with the result that allatectomy leads to a decrease of oxygen consumption by about a quarter (24 p. c.) while the implantation of 3 active c. allata into the female with her own c. allatum brings about an increase of oxygen consumption by 19 p. c. Similar results were reported by Pflugfelder (1952) on the basis of measurements of the oxygen consumption in *Diixippus morosus* (Brunn.) Nevertheless, the experiments did not answer the question whether in this case the effect of c. allata on the metabolism was direct or only an indirect consequence of elimination of the ovarial growth due to their absence.

In our experiments female imagoes of *Pyrrhocoris apterus* (L.) were used. The bugs were obtained from eggs laid in the laboratory at the temperature of 25°C. Fed with ripe lime-seeds (*Tillia parviflora*) and water in a 16 days long photoperiod their development from the egg-laying to the imaginal moulting lasted about 30 days. The first mating took place between the third — fifth day after moulting, the oviposition between the 5th — 9th day. The unfertilized females lay eggs later, between the 12th — 14th day. The oxygen consumption after the initial slight decrease rises again more or less regularly till the first oviposition, then it falls suddenly and rises gradually again. The weight curve shows a similar

course, only without the initial decrease which in the oxygen consumption is due probably to the avoidance of food. Gradual growth of volume up to the time of the first oviposition can be observed also in *c. allatum*. Thus it can be presumed the effective JH concentration is reached on the 3rd or 4th day, i. e. approximately at the time of mating.

Originally we tried to study the influence of JH implantation in fed normal and castrated females operated immediately after moulting. We presumed the effect of an implanted *c. allatum* would manifest itself in the short period of 3—4 days up to the moment when the proper *c. allatum* reached the necessary JH concentration. Considerable deviation due to the time of food acceptance and to its amount, however, veiled up completely the expected differences even in the relatively great number of measured individuals.

The idea how to overcome these difficulties occurred to us when observing that individual differences in oxygen consumption were far smaller in starving specimens; accordingly, all the following experiments were performed on such individuals. The bugs starving from the time of imaginal moulting survive for several weeks in the above-mentioned temperature when supplied with sufficient drinkwater and their oxygen consumption after the initial slight oscillation shows a continual slight decrease.

Johansson (1958) in his paper concerning another herbivorous bug (*Oncopeltus fasciatus* (Dall.), fam. *Lygaeidae*) reports that *c. allata* in starving females remain practically inactive and owing to that the eggs do not develop. The implantation of active *c. allata*, however, can provoke the maturation of eggs even after a long starving period. These facts are valid also for the species *P. apterus*. The starvation corresponds physiologically to the state after allatectomy and is, therefore, very suitable for judging the effects of *c. allata* implantation.

We made two series of experiments each of them including about the same number of controls. In the first one we studied the influence of implantation of active *c. allata* in normal starving females on the 3rd day after the imaginal moulting. As source of *c. allata* normal female were used in the time between the mating and oviposition with distinctly swollen abdomina. In such females *c. allata* reach their maximum activity. As controls equally aged and equally prepared females were used to whom under identical conditions a piece of muscle was implanted corresponding in size to the implanted gland.

In the second series we investigated the influence of *c. allatum* extirpated and implanted under identical conditions into castrated females treated all in the same way. The castration was performed in nymphs at the beginning of the Vth, i. e. last larval instar. The removal of the rather small ovaria buds at that time means insignificant intervention into the nymphal development having as consequence at the most a small retardation of the imaginal moulting. Totally 200 females were operated; after a certain practice the mortality did

not exceed 5 p. c. Similarly as in the first group controls with muscle implantation were performed.

The oxygen consumption was measured in Warburg's respirometer by the direct Warburg method. CO_2 in simplified vessels was absorbed by 10 p. c. KOH in the central chimney. The insects were put into tubes of black paper shut from both sides by a sillon net; they remained relatively quiet, which was probably due to the subdued illumination. The vessels were submerged into a water bath of 25°C and were immobile similarly as manometers. The measurements were made in one hour's intervals, 4–5 times a day; greater oscillations in the upper limit due to the movement of the specimens and irritation after being put into the vessels (most often in the first measurement) were excluded from the average count. Excluded were also those individuals who perished (in the most part on bacterioses) during the three days after the experiments were finished. Under these conditions reproducible results were obtained in spite of a certain variability caused by the movement of bugs during the measurement and by other factors. Except the time of measurements the bugs were kept isolated in glass tubes containing lime-seeds and water at 25°C .

In the first group of experiments the oxygen consumption was measured in 24 specimens with the *c. allatum* implanted and in 14 controls; the second group included 17 experimental specimens and 15 controls. The results are statistically significant, with the probability of accident $P\ 0.05$ p. c., in some cases 0.1 p. c.

The results represented in diagrams I and II can be summarised as follows: in the days after the moulting the normal starving *P. apterus* females show a gradual oxygen decrease per individuum as well as per g/hour. The decrease is in connection neither with the operation nor with the accompanying narcosis. In castrated females the decrease of oxygen consumption in the first 3 days after the moulting seems to be more rapid than in normal individuals, from the 5th day after the moulting, (the 3rd day after the muscle implantation) a slight increase of oxygen consumption could be observed in nearly all individuals, while their weight continually diminished. Both observations need to be re-examined on a larger material and if confirmed analysed in more detail. For the present work it is important to know that both normal and castrated females show a continual oxygen decrease after the implantation of muscle in 28 out of 29 cases.

On the other hand, after an active *c. allatum* implantation a distinct rise of oxygen consumption can be registered in 17 out of 24 cases (71 p. c.), in the other 7 specimens — except one — the consumption remains practically on the same level, so that the average shows a real increase both per individuum and per gram/hour. This post-implantation increase, however, does not take place in castrated specimens where in 11 out of 17 individuals (65 p. c.) the fall

of oxygen consumption continues (per individuum and per gram/hour): only in 6 specimens (35 p. c.) an increase can be seen, more significant in merely 2 specimens. The implantation of *c. allata* into castrated females is manifested usually by a weak, but distinct consumption decrease: on the 1st day approximately 14.3 p. c., on the 2nd day 31.6 p. c., 3rd day 30.4 p. c. of the total oxygen consumption increase compared with castrated specimens, and on the 1st and 2nd day about 25 p. c. of increase as compared with controls.

The rise of oxygen consumption by about 25 p. c. after the implantation of *c. allata* into individuals with their own *c. allata* inactive as compared with controls shows that it is analogic to the decrease observed by Thomsen after allatectomy in the flies *Calliphora erythrocephala*.

In castrated individuals (with *c. allatum* implanted) we may observe on the first day a relative consumption increase by 22 p. c. with a simultaneous absolute consumption fall as compared with controls; on the second day, however, the consumption of the experimental groups begins to diminish (by 17 p. c. compared to controls) so that in average the rise is very small (2.5 p. c.).

The results of our experiments with castrated et non-castrated females show that the JH effect is in correlation with the development of ovaria: the JH influence on the total metabolism reported by various authors seems to be only an indirect consequence of the enlarged volume of metabolically active tissues with diminution of the metabolically inactive reserve materials. Even if in further experiments a slight rise of oxygen consumption were confirmed in castrated individuals as well, it would not be controversial to our conclusion because in the adult female of *P. apterus* other tissues might exist beside the ovarian follicles the function and growth of which are dependent on JH (e. g. female accessory glands).

Owing to the results it can be concluded that the JH effect does not consist in a support of the total metabolism, as it has been supposed by a greater part of authors, but in a catalytic activating effect on proteosynthesis. This conclusion is in full accordance with the conception — continually confirmed by new investigations — of a distant homology between *c. allatum* in insects as source of JH and the anterior hypophysal lobe as source of the somatotrophic hormone (cf. Hanström, 1939, 1952, B. u. E. Scharrer 1944, B. Scharrer a. o.) Of course it is necessary to confront our results nearer with those obtained recently from other insect species which seem to speak for the direct influence.

РЕЗЮМЕ

Предварительные опыты, которые являются составной частью более систематических исследований механизма действия ювенильного гормона (ЮГ), были направлены на изучение действия ЮГ на имаго клопа *Pyrrhocoris apterus* (L.) Было исследовано

влияние пересадки действующего corpus allatum на потребление кислорода при помощи респирометра Варбурга, опытные насекомые заключались в трубочки из черной бумаги. Чтобы исключить влияние растущих тканей были использованы голодающие самки, кастрированные вначале последнего личиночного возраста. Опыты, повидимому, свидетельствуют о том, что ЮГ действует прямо на синтез белков и что влияние на потребление кислорода является лишь косвенным следствием того, что в связи с активацией роста повышается доля тканей с более интенсивным дыханием.

THE FUNCTION OF CORPUS ALLATUM IN THE LAST LARVAL INSTAR OF METABOLIC INSECTS

Функция corpus allatum в последнем личиночном возрасте насекомых с полным превращением

V. J. A. NOVÁK and E. ČERVENKOVÁ

(Biological Institute and Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, Czechoslovakia)

It has been known since the time of the discovery of the juvenile hormone (JH) or neotenin by Wigglesworth in 1935, that the function of corpus allatum in the last larval instar is different from that in all preceding instars this change being the immediate cause of metamorphosis. This was proved experimentally for the first time by Wigglesworth (1935, 1936 etc.) in his well known experiments on *Rhodnius prolixus* Stal. It was shown, that the implantation of an active c. allatum (from some of the younger instars or from imago) into the last larval instar results in the development of supernumerary, giant larvae and thus in preventing or postponing the metamorphosis. Analogous circumstances were found by many other authors subsequently in all insect orders where they had been looked for seriously.

However, the opinions on the character and cause of the mentioned change in the function of corpus allatum have been rather different so far. So, according to Wigglesworth (1948, 1952, 1954 etc.) the c. allatum stops completely the JH production or even actively eliminates the small quantities of JH persisting in the blood and tissues. As a reason for this supposition the negative results of experiments with the simultaneous implantation of several c. allata from the nymphs of the late fifth (last) instar of *Rhodnius* into the same at the beginning of the fifth instar are given. Similar opinions have been uttered by most of the other authors. One of the few exceptions is Piepho (1951 etc.), who admits the possibility of production of a certain JH quantity in the last larval instar which he supposes to be the reason of the development of pupa, whereas the complete absence of JH in pupal period should result in the development of imago.

As to the cause of the supposed cession of the JH production in the last larval instar determining the beginning of the metamorphosis in the given species or of the "counting of instars" as called by Wigglesworth (1948), it was seen by Wigglesworth, B. Scharrer (1952, 1958 etc.) and many other authors in nervous impulses from the brain. As the chief reason for this supposition, beside of the conclusions based on morphology (c. f. e. g. the

thorough innervation of the *c. allata* by the *nervus allatus* as well as the analogy with other ineretory glands), the experimental finding is given (c. f. B. Scharer) that a onesided interruption of the *nervus corporis cardiaci* results in the increase and hyperfunction of the *c. allatum*. The results of the recent experiments of Engelmann and Lüscher (1955, 1956) in *Leucophaea maderae* support this hypothesis. Both authors conclude further, that the found nervous inhibitory effect of the brain on *c. allatum* is induced through hormonal action of another ineretory gland, so called pericardial cells. Analogous conclusion was reached by Joly (1958) on the basis of his experiments in the migratory locust. Another factor important for the onset of the metamorphosis should be the competence of tissues to undergo metamorphosis according to B. Scharer (1946 etc.) and others.

Unlike all these opinions one of the authors attempted to explain the lack of the JH observed in the last larval instar and thus the onset of metamorphosis by the activity of the *corpus allatum* itself (Novák, 1951, 1954, 1956, 1959). On the basis of this experiments with the lygaeid bug *Oncopeltus fasciatus* and results of biometrical study of the growth of *c. allata* in 18 species of 8 different orders of Heterometabola and Holometabola as well as by reevaluating the results of other authors, Novák has reached the conclusion, that no qualitative change occurs in the *corpus allatum* function during the last larval instar but the JH production continues, till all the difference against the preceding instars, depending on that the minimum effective concentration of the hormone in haemolymph, is not reached before the further growth has been inhibited by the proceeding of the next moulting process. As inevitable cause of this relative decline in the JH production is viewed the observed progressive relative decrease of both surface and volume of the *c. allata* against the volume of body in course of the larval development. In this way the number of larval instars and the onset of metamorphosis is determined.

The mentioned hypothesis being a part of the Novák's so called gradient-factor theory has made possible a unite explanation of different seemingly contradictory experimental results scarcely understood so far. However, a reliable experimental proof in favour of one or the other of the mentioned hypotheses has been lacking so far. This led us to undertake the further mentioned systematic investigation of the effects of implantation of the *corpus allatum* from different periods of the last larval instar of the bug *Pyrrhocoris apterus* (L.) into the freshly moulted specimens of the same instar. Such an experiment has not been done as yet, so far as we know, with the exception of the classical experiments of Wigglesworth (1936). The probable cause of this omission is, that according to the existing hypothesis a positive result could not be expected.

In our experiments the Vth (last) instar nymphs 5 to 6 days old after moulting were used as donnors. Acceptors were Vth instar nymphs between

0 and 24 hours after moulting. The extirpated glands rinsed in insect Ringer were implanted through an incision at the left side of third abdominal sternite of host specimens narcotized by submerging in water. Unlike Wingglesworth (1936 etc.), who tried to obtain an increased effect by implanting six or more *c. allata* contemporaneously, we restrained ourselves to implant only one gland in each case to prevent the possibility of weakening or retarding the hor-

Table 1

Effect of *c. allatum* from differently aged nymphs of the 5th (last) instar on freshly moulted specimens of the same instar.

Day after moulting	i	ip	na	n
1—2	100	—	—	—
2—3	100	—	—	—
3—4	50	40	10	—
4—5	12	50	38	—
5—6	51	9	13	27
6—7	30	50	10	10
i—d	24	—	18	58

i normal imago

ip imago with a small area of nymphal cuticle

na adultoid nymph

n nymph VI (supernumerary)

1—2 first-second day after moulting, etc.

i—d freshly moulted imago

monone production by the implanted glands, which could not be excluded as a result of disturbances caused in the host organism by contemporaneous implantation of a higher amount of heterogeneous tissues.

Out of the total number of 92 surviving specimens the following result of implantations was obtained: 51 (55,9%) normal imagoes, 9 (9,8%) imagoes with small area of nymphal cuticle in the place of implantation, 13 (14,4%) of nymphoid imagoes, 9 (9,8%) of adultoid nymphs, 10 (10,9%) typical nymphs of the VIth instar (giant nymphs). In total 44.1 p. c. of individuals were treated. The number of experiments excludes the possibility of mistake. The first experiments were made with glands with the adjacent corpora cardiaca. To exclude the possibility that the JH production in the transplanted *c. allata* might be stimulated by the simultaneously implanted *c. cardiaca*, in the following experiments we separated carefully and completely *c. cardiaca* and implanted *c. allata* alone. The result was quantitatively the same.

The question remains in which period *c. allata* of the last larval instar along with those of the host become capable to produce an effective amount of hormone. To answer it a series of experiments was made in which *c. allata* of individuals in different periods of the last instar (12—20 individuals a day) were used for implantation. The results are shown on the table 1.

The experiments show *c. allata* of the last larval instar of the bug *Pyrrhocoris apterus* produce from the 4th day of the intermoult period the JH in such an amount as to be capable with the aid of the host's *c. allatum* to secrete an effective concentration of JH during the acceptor's critical period. This fact is in full agreement with the increase of *c. allata* volume observed during the last larval instar which will be considered in another paper.

It is interesting that even *c. allata* of the freshly moulted imagoes proved to be active, whereas the preliminary experiments with imagoes on the three first days after moulting gave negative results. The function of *c. allatum* during the moulting demands of course a more detailed analysis. It seems, however, that the species *P. apterus* does not need any nervous impuls to start the activity of *c. allata*, in contradiction to the blood sucking species *Rhodnius prolixus*, as shown by Wigglesworth. This corresponds to the analogical conditions valid for the activation hormone. As Wigglesworth (1936, 1940) showed in *Rhodnius prolixus* the secretion of the activation hormone is induced by a nervous impuls given by a definite grade of expansion of abdomen of the blood-sucked specimen. The same was ascertained by Dětinová (1954) in *Anopheles maculipennis* Meig. *Pyrrhocoris apterus*, however is able to develop and moult without the expansion of abdomen by food (Novák 1951 b). It can be supposed that the *c. allatum* of the blood-sucking species has been secondarily adapted and, therefore, the state in *P. apterus* appears to be the original one.

To exclude the possibility of an accidental peculiarity occurring in *P. apterus* only (perhaps because of its slight neoteny manifested by the brachypterous condition) we repeated the experiment with the species *Galleria mellonella* (L.) As source of *c. allatum* we used caterpillars taken out of cocoons, i. e. on the 5th — 1st day preceding to pupation. Out of 95 pupated individuals 9 (9.4 p. c.) exhibited a distinct area of larval cuticle in the place of implantation. In one instance a typical pupal cuticle without scales developed in the moth after the imaginal moulting.

On the basis of the described experiments it can be stated that the JH production in *c. allata* continues during the last larval instar of insects with metamorphosis as it has been supposed by the gradient-factor theory. Of course, by this fact we do not mean to express a sceptical attitude towards the results of the above mentioned authors. There was already mentioned the specific dependence of the production of metamorphosis hormones on the nervous impulses obtained by the expansion of abdomen in *Rhodnius prolixus*. This feature has a clearly adaptive character in the blood sucking animals (saving of reserve substances through inhibition of the moulting process during the period of scarce food) and seems to be the cause of a different functioning of *c. allatum* in this species.

As to the nervous and hormonal regulation of *c. allatum* and cerebral ganglion functions, the observed inhibitory influence of nervous impulses from the brain is in no contradiction to our results. On the other hand the existing observations of various authors concerning the nervous regulation of *c. allata* in dependence on the feeding conditions do not show the supposition that the nervous regulation would be engaged also with the respective inhibition of *c. allata* in the last instar which is the immediate cause of the metamorphosis. This is entirely unprobable of various reasons. The same applies to the supposed dependence of the *c. allata* function on eventual further incretory organs. As to the hypothesis, the JH might be the source of differences between the last larval instar and pupa (cf. Piepho 1951, 1952) we consider it to be sufficiently refuted by the fact that both the pupation and transformation into imago takes place normally after removal of *c. allata*, as it was reported by Williams (1946, 1947 etc.) and Piepho (1951, 1952 etc.) On the other hand, the function of *c. allata* as revealed in our experiments does in no way exclude the possibility, that even a weak JH production during the metamorphosis, as described recently by Highnam in diapausing pupae of *Mimas tiliae* L., has its physiological significance, which, of course, has nothing to do with the mechanism of metamorphosis induction.

РЕЗЮМЕ

Авторы провели подробный разбор функции *corpus allatum* в последнем личиночном возрасте у клопа *Pyrrhocoris apterus* (L.). Они производили пересадки *corpus allatum* последнего личиночного возраста этого клопа (в интервалах по 24 часа между последней и предпоследней линькой) свежеснявшим личинкам последнего возраста. Они обнаружили, в соответствии с выше приведенной гипотезой В. Новака и в последней личиночной стадии. Опыт был проверен с тем же результатом на гусеницах *Galleria melonella* (L.). Далее обсуждаются вероятные причины отличных результатов остальных авторов. Полученные данные не противоречат наблюдавшемуся нервному влиянию на функцию *corpus allatum* которое, вероятно, не имеет прямого отношения к возникновению метаморфоза.

ВЛИЯНИЕ ПЕРЕСАДКИ ЧУЖОГО CORPUS ALLATUM НА CORPUS ALLATUM ХОЗЯИНА

The Influence of the Implanted Corpus Allatum on the Corpus Allatum of the Host

В. НОВАК и Е. РОДЕНДОРФ*)

(Биологический институт и Энтомологическая лаборатория
Чехословацкой Академии Наук, Прага, Чехословакия)

Как показал Флюгфельдер на своих опытах на палочнике *Dirippus morosus* (Vginn.), после имплантации имеет место более или менее выраженная гинофункция собственных corpora allata хозяина, которому были пересажены действующие corpora allata. Флюгфельдер (1957) сравнивает наблюдаемое действие с аналогичным поведением щитовидной железы позвоночных после инъекции тироксина, но однако не дает удовлетворительного объяснения; то же самое относится и к другим авторам, которые об этом действии упоминают.

Новак (1956, 1959) высказал гипотезу, что установленное действие пересаженной железы является непременно следствием физического закона диффузии между двумя растворами различной концентрации. А так как у *c. allata* неизвестен особый аппарат или механизм, который бы обеспечивал проникновение ювенильного гормона (ЮГ) из клеток железы в гемолимфу, то можно предположить, что выделение гормона происходит лишь в том случае, если его концентрация внутри железы больше концентрации в гемолимфе. Если же это соотношение станет обратным, то есть концентрация гормона в гемолимфе будет выше, чем в клетках железы, то по закону диффузии гормон из железы не может выделяться, и, наоборот, можно ожидать обратного явления в случае если гормон из гемолимфы будет диффундировать в клетки железы, что бы было следствием торможения его продукции. Наблюдаемые факты подтверждают именно это предположение.

Задачей данной работы было проверить это предположение экспериментальным путем. Если эта гипотеза правильна, то можно ожидать влияние пересадки на corpora allata хозяина лишь в том случае, если эта железа не полностью функционировала, то есть если пересаженная железа вместе с железой хозяина способна создать в гемолимфе большую концентрацию гормона, чем концентрация в клетках железы хозяина. Если это не так, то активность пересаженной железы для достижения этого действия слишком мала; если же функция железы хозяина развита полностью, то в этом случае можно ожидать вследствие этой же закономерности обратное действие;

*) V. J. A. Novák and E. Rohdendorf

торможение секреции пересаженной железы железой хозяина. Необходимо принимать во внимание то, что в данном случае идет речь о динамическом равновесии, которое, с одной стороны, является следствием продукции гормона обоними железами, а с другой стороны, — его выделения через мальпигиевы сосуды, которое было доказано Буниодем (1953) и, вероятнее всего, частично и его потреблением (химическим связыванием) в тканях, находящихся под его влиянием.

Опытным объектом были имаго клопа *Pyrrhocoris apterus* (L.) со строго установленной продолжительностью имагинальной жизни. Приблизительным критерием активности *s. allatum* служил ход изменений в его объеме. На основе всех морфологических и гистологических наблюдений, а также опыта с пересадками *corpus allatum*, можно судить, что (за исключением некоторых ненормальных случаев гипертрофии) с растущей функцией увеличивается и объем этой железы. Так как *s. allatum* у живых экземпляров нельзя наблюдать и тем более измерить, было необходимо производить биометрическое исследование и невозможность прямого наблюдения компенсировать количеством исследованных экземпляров. Так как опыт не был до сих пор окончен, приводим здесь лишь довольно обоснованные выводы. Подробная количественная оценка будет опубликована дополнительно.

Измерения проводились у отделенных желез в растворе Ривгера окулярным микрометром под бинокуляром. Величина *corpus allatum* была выражена линейно, как геометрический диаметр (то есть корень квадратный произведения) самого длинного измеренного размера в сагиттальном и трансверзальном направлениях. Для сравнения не были взяты *corpora allata* сильно неправильной формы или иногда разделенные вдвое. Количество частично или совсем разделенных *s. allata* у исследованных экземпляров составляло 15—20%, из него 5% были совершенно разделенные, то есть то же соотношение, установленное Новаком (1951) у *Oncopeltus fasciatus* (Dall.). При всех измерениях были исследованы клопы, заранее взвешенные, чтобы можно было судить о физиологическом состоянии экземпляра после последней линьки, а также установлены размеры (длина и ширина пронотума) для суждения о росте в прошедших стадиях онтогенеза. При этом были исключены все ненормальные случаи. Большие различия в величине и развитии *s. allata* у самцов и самок заставили нас оценивать эти результаты раздельно.

Были проведены две серии опытов. В первой из них были действующие *s. allata* (из кладущих самок) пересажены непосредственно после линьки на имаго, в другом случае — экземплярам на четвертый день после имагинальной линьки, когда было возможно по результатам измерений у нормальных экземпляров ожидать уже полное развитие. Измерение проводилось у части экземпляров на третий день после линьки, у другой части на шестой день, у третьей — на 9 день после пересадки. Контрольными служили

экземпляры, которым был пересажен кусок мускула, равный по величине пересаженному *corpus allatum*. За основу для сравнения были взяты измерения *s. allatum* у нормальных имаго в течение от первого по десятый день после линьки.

Размеры *corpus allatum* у нормальных самок *Pyrrhocoris apterus* после первой откладки яиц (на 8—10 день при 25°C) постепенно увеличиваются и достигают в конце 7 дня линейного увеличения корня квадратного *ав* более чем на 50%. Гораздо менее значительный рост *corpus allatum* у самоцв, где достигает за это же время, самое большое, 25%, а через четыре дня после этого обычно на длительное время останавливается.

Пересадка *s. allatum* непосредственно после линьки во всех случаях вызвала видимое уменьшение прироста *s. allatum* по сравнению с нормальными экземплярами, что согласуется с результатами Флюгфельдера (1939), установленными для палочников. Уменьшение достигало в среднем 25% и ясно проявлялось уже на третий день после имплантации и было не менее явно в течение на 6 и 9 дни после пересадки. Напротив, в контрольных опытах с имплантацией мускула снижение прироста (если таковое вообще наблюдалось) не достигало даже 10% по сравнению с нормальными экземплярами. В случае пересадки активного *corpus allatum* (из яйцекладущей самки) на 4-ый день после имагинальной линьки также не наблюдалось никаких изменений в развитии *s. allatum* хозяина.

Результаты, которые проверяются еще на 4-ом возрасте личинки тутового шелкопряда находятся в соответствии с приведенной гипотезой о зависимости продукции ЮГ от различия между концентрациями ЮГ *s. allatum* и ЮГ гемолимфы. Подтверждение этой гипотезы дало бы возможность объяснить также некоторые досудебно недостаточно объясненные данные о функции *s. allatum*. Так, например, гипертрофию *s. allatum* наблюдаемую Е. Томсен (1946) у самок *Calliphora erythrocephala* (Meig.) после изъятия яичников можно понимать как следствие повышенной концентрации ЮГ в гемолимфе над уровнем концентрации в *s. allata*. Это связано с удалением фолликулов, как единственной ткани имаго, которые нуждаются в большем количестве ЮГ.

Причем инверсия градиента концентраций здесь имеет место, в отличие от нашего опыта, только после того, как *s. allata* стали полностью функционировать, так что наблюдавшееся разрастание тканей является, вероятнее всего, следствием накопления гормона в клетках железы.

На аналогичной основе, то есть как явление торможения функции *s. allata* хозяина недостаточным продуктивным имплантатом было бы можно объяснить иначе трудно понятное наблюдение Виглсворса (1948) касающееся положительного действия *s. allata* последнего (пятого) возраста клона *Rhodnius prolixus* после пересадки в нимфу 4-го возраста на дифференциально имагинальные части тела (зачатков крыльев, половых придатков

Можно предположить, что слабо действующий *c. allatum* последнего возраста способен выделять такое количество ЮГ, которое достаточно для того, чтобы тормозить секрецию *c. allatum* хозяина. Но он не способен в достаточной степени и в необходимый срок обеспечить концентрацию гормона, необходимую для возникновения нормального 5-ого возраста. Выше указанная аналогия с действием тироксина на функцию щитовидной железы свидетельствует, как нам кажется, о более широком значении гипотезы, подтвержденной нашими опытами.

SUMMARY

As shown by Pflugfelder (1937) and other authors, the implantation of an active corpus allatum results in a more or less advanced atrophy of the acceptors gland. It has been suggested by Novák (1959), that this effect of the implanted gland consists in the preventing the diffusion of the juvenile hormone (JH) from the host corpus allatum into haemolymph, supposing that the JH concentration in the blood, produced by the implanted corpus allatum has surpassed that in the cells of the host corpus allatum. The authors attempted to test this possibility through biometrical research of the *c. allata* of the *Pyrrhocoris apterus* (L.) imagoes in the 3rd, 6th and 9th day of the imaginal life, having been implanted immediately after the imaginal moulting with an active *c. allatum*. As controls specimens implanted 5th day after moulting have been used. The preliminary results of the experiments continuing so far seem to prove the mentioned hypothesis. They are being controled by similar experiments in the IVth (one but last) larval instar of the silkworm (*Bombyx mori* L.). A full confirmation of the hypothesis would make possible some interesting conclusions as to the question of phylogeny of the endocrine function in general.

DIE PHYSIOLOGIE DER DIFFERENZIERUNG DER KASTEN BEI DER TERMITE *KALOTERMES FLAVICOLLIS* (FABR.)

Физиология дифференциации каст у термита *Kaloterme flavicollis* (Fabr.)

M. LÜSCHER

(Abteilung für Zoophysiology, Zoologisches Institut der Universität Bern, Schweiz)

Bei der Termite *Kaloterme flavicollis* (Fabr.) können aus Larven und Nymphen drei verschiedene adulte Kasten entstehen: geflügelte Imagines, flügellose Ersatzgeschlechtstiere und Soldaten. Diese Kasten können sich aus allen Larven und Nymphenstadien vom 7. Stadium an entwickeln. In den meisten Fällen aber entstehen sie aus ausgewachsenen Larven, d. h. aus sog. Pseudergäten (Grassé und Noirot, 1947, Lüscher, 1952a). Für diese bestehen bei jeder Häutung grundsätzlich vier Möglichkeiten: sie können eine stationäre Häutung durchmachen und unverändert bleiben; sie können sich in imaginaler Richtung differenzieren und sich in Nymphen des ersten Stadiums mit kleinen Flügelanlagen umwandeln; sie können sich direkt in Ersatzgeschlechtstiere umwandeln und schliesslich können Vorsoldaten entstehen, die dann nach einer weiteren Häutung zu Soldaten werden. Die Determination der bei der Häutung in Erscheinung tretenden Merkmale erfolgt im Laufe des vorangehenden Häutungsintervalls unter der Einwirkung von Aussenfaktoren (Sozialwirkstoffe oder Pheromone und wahrscheinlich Ernährungsfaktoren). Diese Aussenfaktoren greifen in das innersekretorische System ein und beeinflussen die neurosekretorischen Zellen des Gehirns, die Prothoraxdrüsen und die Corpora allata. Zeitpunkt und Grösse der Hormonproduktion dieser Drüsen sind entscheidend für die Entstehung der verschiedenen Kasten.

Stationäre Häutungen

Stationäre Häutungen treten in der Natur hauptsächlich im Frühjahr und Frühsommer auf, also zu Zeiten, in denen viele Junglarven vorhanden sind und gefüttert werden, und in denen Nymphen des 2. Stadiums und junge Imagines viel Nahrung benötigen. Wahrscheinlich wird die Weiterentwicklung der Pseudergäten zu dieser Zeit unter dem Einfluss von Nahrungsmangel gehemmt.

Es ist anzunehmen, dass die C. allata zur Zeit der Auslösung der stationären Häutung aktiv sind, da eine Hemmung der Nymphenentwicklung wohl nur durch eine Juvenilhormonwirkung zustande kommen kann. Durch Injektion des Häutungshormons Ecdyson konnten Häutungen verfrüht ausgelöst werden

(Lüscher und Karlson, 1958). In allen Fällen kam es zu stationären Häutungen. Es ist also während des ganzen Häutungsintervalles Juvenilhormon vorhanden. Histologische Untersuchungen zeigen, dass die *C. allata* unmittelbar nach der Häutung ein Minimalvolumen erreichen, dann aber bald wieder anwachsen und ihr Volumen nahezu verdoppeln (Abb. 1).

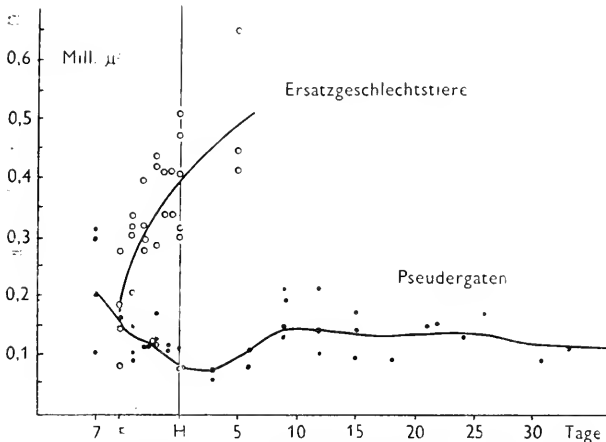


Abb. 1. Volumen der Corpora allata in Millionen μ^3 bei weiblichen Ersatzgeschlechtstieren (Kreise) und bei weiblichen Pseudergäten (Punkte) gleicher Grösse vor und nach der Häutung (H).

Nymphenhäutung und Imaginalentwicklung

Mit der Entstehung der Nymphen aus Pseudergäten wird die Imaginalentwicklung eingeleitet. Die Nymphen des 1. Stadiums entstehen in der Natur im Spätsommer kurz vor oder nach dem Ausschwärmen der geflügelten Imagines, zu einer Zeit, in der wenig Junglarven vorhanden sind, d. h. wenn die Ernährungslage günstig ist. Dafür spricht auch der Umstand, dass die Nymphen

im Laboratorium nur in grossen Kolonien von über 100 Individuen entstehen.

Es ist nicht gelungen, experimentell die Entstehung von Nymphen zu beeinflussen. Dagegen können experimentell bei Nymphen Regressionshäutungen, bei denen sie die Flügelanlagen verkleinern oder verlieren, ausgelöst werden, wenn sie vor einer kritischen Phase in ihrem Häutungsintervall in eine kleine Kolonie versetzt werden. Durch Verpflanzen in ungünstigere Ernährungsbedingungen erfolgt also eine Juvenilisierung.

In Analogie zu den Befunden bei anderen Insekten ist anzunehmen, dass die Funktion der *C. allata* im letzten Nymphenstadium ganz aufhört. Bei verfrühter Auslösung der Imaginalhäutung (Ecdyson-Injektion) entstehen aber alle möglichen Zwischenformen zwischen Nymphe und Imago. Dies scheint darauf hinzuweisen, dass die im Insektenkörper vorhandene Juvenilhormonmenge im Laufe des Häutungsintervalles allmählich abnimmt, dass also die *C. allata* allmählich inaktiviert werden. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass bei der Verpflanzung von Nymphen in kleinere Kolonien nicht eine Aktivierung der *C. allata* erfolgt, sondern dass die Inaktivierung unterbleibt.

Histologisch zeigen die *C. allata* vor Imaginalhäutungen und vor Regressionshäutungen bei Nymphen des letzten Stadiums kaum Unterschiede.

Das Volumen der *C. allata* scheint also in diesem Falle nicht mit der Aktivität korreliert zu sein.

Ersatzgeschlechtstierentwicklung

Ersatzgeschlechtstiere entstehen nur in Kolonien, die keine oder nur ein Geschlechtstier enthalten. Die vorhandenen Geschlechtstiere hemmen die Umwandlung der kompetenten Pseudergaten zu Ersatzgeschlechtstieren. Die Kompetenz erstreckt sich nur über eine kurze Zeit nach der Häutung. Werden Geschlechtstiere derart zwischen zwei Kolonien eingespannt, dass der Vorder- teil in der einen, der Hinterteil in der anderen Kolonie ist, so lässt sich zeigen, dass nur der Hinterteil eine hemmende Wirkung hat (Lüscher, 1955). Die Hemmwirkung beruht auf der Abgabe von Wirkstoffen, den sog. Pheromonen (früher Soziohormone oder Ektohormone genannt; Karlson und Lüscher, 1959). Es handelt sich wahrscheinlich um ein zweistufiges Pheromonsystem: die Pheromone der Geschlechtstiere veranlassen die Larven und Pseudergaten, ihrerseits weitere Pheromone abzugeben, die schliesslich die Hemmwirkung auf die kompetenten Larven und Pseudergaten ausüben. Bei *Zootermopsis* konnten durch Light (siehe Lüscher, 1956) wirksame Extrakte aus Ersatzgeschlechtstieren gewonnen werden, was bei *Kalotermea* bisher nicht gelang. Dagegen konnte neuerdings aus Pseudergaten ein Extrakt hergestellt werden, dessen Verfütterung an verwaiste Kolonien eine signifikante Hemmung der Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren zur Folge hatte (unveröffentlicht).

Die Häutung zum Ersatzgeschlechtstier ist eine verfrüht ausgelöste Häutung. Die Dauer des Häutungsintervalls vor Ersatzgeschlechtstierhäutungen beträgt durchschnittlich 39 Tage, vor normalen Häutungen dagegen 88 Tage. Bei der Determination zum Ersatzgeschlechtstier, die 6—7 Tage vor der Ersatzgeschlechtstierhäutung und schon 6 Tage nach der letzten Häutung erfolgen kann (Lüscher, 1952), muss also die Prothoraxdrüse aktiviert werden, wobei vermutlich zuerst das Neurosekret der Pars intercerebralis des Gehirns ausgeschüttet wird. Werden durch Injektion von Ecdyson künstlich verfrühte Häutungen ausgelöst, so entstehen jedoch in normalen, Geschlechtstiere enthaltenden Kolonien keine Ersatzgeschlechtstiere. Es erfolgen nur Larvenhäutungen (Lüscher und Karlson, 1958). Histologische Untersuchungen zeigen, dass die *C. allata* einen Tag nach der Auslösung der Häutung, d. h. 5 Tage vor der Häutung stark anzuwachsen beginnen und bei der Häutung etwa die $2^{1/2}$ -fache ursprüngliche Grösse erreichen (Abb. 1). Es ist anzunehmen, dass mit diesem raschen Anwachsen eine starke Hormonsekretion verbunden ist (nach noch unveröffentlichten Untersuchungen von Sägesser über den Einfluss der *C. allata* auf den Sauerstoffverbrauch der Schabe *Leucophaea* entspricht nicht das Volumen, sondern die Volumenzunahme der Aktivität: der Sauerstoffverbrauch erreicht während des stärksten Wachstums der *C.*

allata ein Maximum und sinkt schon vor dem Erreichen des maximalen Volumens der *C. allata* wieder ab). Werden aktive *C. allata* in Pseudergaten implantiert, bei denen gleichzeitig durch Ecdyson eine Häutung ausgelöst wird, so erfolgt jedoch nicht wie erwartet eine Ersatzgeschlechtstierhäutung. Bei der Determination zum Ersatzgeschlechtstier sind also vermutlich ausser der Prothoraxdrüse und den *C. allata* noch andere Organe beteiligt. Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass die Aktivität der implantierten *C. allata* ungenügend war.

Für eine starke Juvenilhormonwirkung bei der Häutung von Nymphen zu Ersatzgeschlechtstieren spricht die fast immer eintretende Verkürzung der Flügelanlagen. Andererseits haben Ersatzgeschlechtstiere auch adulte Merkmale wie die Pigmentierung der Augen, die Ausbildung der äusseren Geschlechtsmerkmale, die Sexualisierung und die nach der Häutung erfolgende Degeneration der Prothoraxdrüse. Die Möglichkeit der Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren zeigt also, dass die *C. allata* nicht unbedingt der Sexualisierung entgegenwirken, und dass die Degeneration der Prothoraxdrüse nicht durch eine Inaktivitätsphase der *C. allata* eingeleitet werden muss (Wigglesworth, 1955).

Soldatenentwicklung

Bei der Entwicklung zum Soldaten entsteht zuerst ein Vorsoldat mit grossen, stark aufgeblähten, kaum sklerotisierten Kiefern, die fast unbeweglich sind. Der Vorsoldat muss von Larven und Pseudergaten gefüttert werden und nimmt nur sehr wenig Nahrung auf. In vielen Punkten ist das Vorsoldatenstadium dem Puppenstadium der holometabolen Insekten vergleichbar. Es mag als Modellbeispiel dafür dienen, dass in der Phylogenese dann ein neues Zwischenstadium auftreten kann, wenn die zu realisierende Form stark von der Ausgangsform abweicht. Mit dem Erreichen des Vorsoldatenstadiums ist die Soldatenentwicklung determiniert. In allen beobachteten Fällen haben sich die Vorsoldaten nach 11—17 Tagen zu Soldaten weitergehäutet.

In der Natur entstehen Soldaten vor allem im Frühling. Nach dem Ausschwärmen der Imagines im August werden die meisten Soldaten wieder eliminiert. Die Faktoren, welche die Soldatenentwicklung auslösen, sind nicht bekannt.

Histologische Untersuchungen zeigen, dass die *C. allata* zur Zeit der Vorsoldatenhäutung etwa 3mal grösser sind als bei einer Pseudergatenhäutung. Experimentell lässt sich die Vorsoldatendifferenzierung auslösen, wenn 15 bis 50 Tage vor der Häutung aktive *C. allata* implantiert werden (Lüscher, 1958). Wird die Häutung im Zeitpunkt der Implantation durch Injektion von Ecdyson künstlich ausgelöst, so erfolgt eine Larvenhäutung. Wird die Häutung 10 Tage nach der Implantation von *C. allata* ausgelöst, so entstehen Zwischen-

formen zwischen Pseudergat und Vorsoldat (Abb. 2). Die Differenzierung des Vorsoldaten beginnt also schon vor der Auslösung der Häutung unter dem Einfluss der *C. allata*, die für die Determination der Vorsoldaten verantwortlich sind. Es ist möglich, dass die für die Soldatentwicklung erforderliche frühzeitige Aktivierung der *C. allata* durch Ernährungsfaktoren bewirkt wird.

Schlussfolgerungen

Die Entwicklung des Polymorphismus bei der Termitenart *Kaloterme flavicollis* steht unter dem Einfluss von Pheromonen und Ernährungsfaktoren. Diese Faktoren greifen bei den Larven bzw. Pseudergaten in das endokrine System ein. Für die Differenzierung sind vor allem die *C. allata* von Bedeutung. Sind diese zur Zeit der Auslösung der Häutung nur schwach aktiv oder inaktiv, so erfolgt eine Differenzierung in imaginaler Richtung. Haben die *C. allata* eine mittlere Aktivität, so kommt es zu stationären Häutungen und Regressionshäutungen. Erlangen die *C. allata* einige Zeit vor der Auslösung der Häutung eine starke Aktivität, so setzt die Soldatendifferenzierung ein. Erfolgt aber eine starke Aktivierung der *C. allata* kurz nach der Auslösung einer verfrühten Häutung, so entstehen Ersatzgeschlechtstiere, wobei in diesem

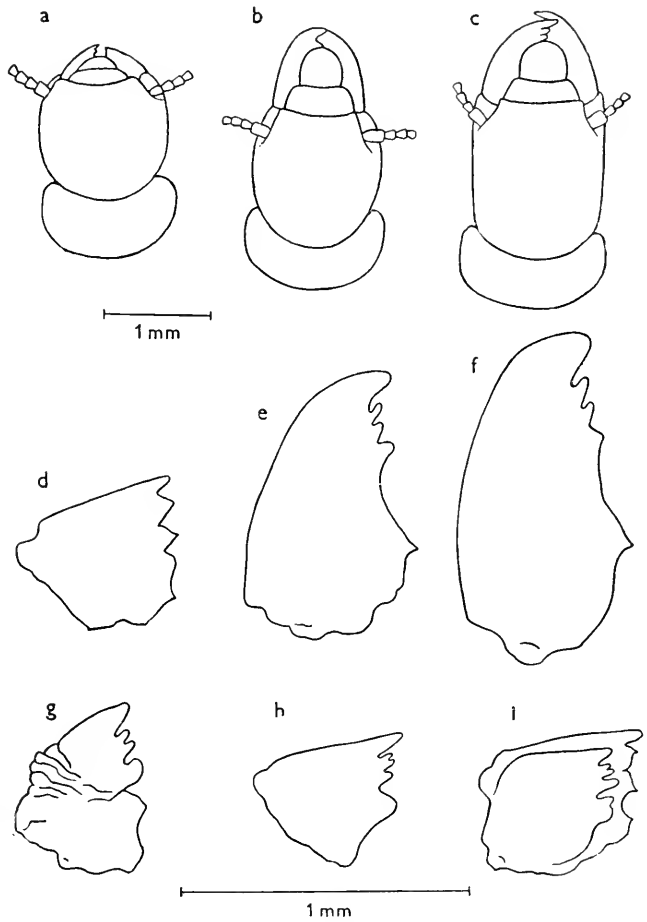


Abb. 2. Kopf und Pronotum, sowie linke Mandibel eines Pseudergaten (a, d), einer experimentell erzeugten Zwischenform zwischen Pseudergat und Soldat (b, e) und eines normalen Vorsoldaten (c, f). Unten linke Mandibeln von Zwischenformen, die sich nicht selbständig häuten konnten. Die neugebildeten Mandibeln wurden aus der Exuvie herauspräpariert (g, h) oder liegen noch in der Exuvie (i). Beim Pseudergaten hat die linke Mandibel zwei, beim Vorsoldaten drei Marginalzähne.

Fälle vielleicht noch andere Faktoren von Bedeutung sind. Es scheint also, dass der Termitenorganismus je nach Zeitpunkt, Dauer und Grösse der Juvenilhormonproduktion mit der Realisation einer der vier Entwicklungsmöglichkeiten reagiert. Eine dieser Möglichkeiten ist die normale Metamorphose. Dies mag darauf hinweisen, wie berechtigt die Auffassung von Wigglesworth (1954) ist, dass die Metamorphose nur als ein spezieller Fall der weitverbreiteten Erscheinung des Polymorphismus zu betrachten ist.

LITERATUR

- Grassé P. P. und Noirot Ch., 1947, *C. R. Ac. Sci. Paris*, **224**: 219—221.
Karlson P. und Lüscher M., 1959, *Nature London*, **183**: 55—56.
Lüscher M., 1952a, *Biol. Zbl.*, **71**: 529—543.
— 1952b, *Z. vergl. Physiol.*, **34**: 123—141.
— 1955, *Naturwiss.*, **42**, 186.
— 1958, *Rev. Suisse Zool.*, **65**: 372—377.
Lüscher M. und Karlson P., 1958, *J. ins. Physiol.*, **1**: 341—345.
Wigglesworth V. B., 1954, *The physiology of insect metamorphosis*. Cambridge Univ. Press.
— 1955, *J. exp. Biol. Cambridge*, **32**: 485—491.

РЕЗЮМЕ

Развитие каст у *Kaloterms flavicollis* (Fabr.) происходит под влиянием факторов питания и под влиянием феромонов, ранее обозначавшиеся как социогормоны, экзогормоны или эктогормоны. Эти факторы вмешиваются у личинок и псеудоэргатов в эндокринные системы и оказывают влияние на нейросекреторные клетки мозга, прото-ракальные железы и прилежащие тела. Последние имеют самое большое значение: если *corpora allata* лишь мало или совсем не действуют, то происходит нимфальное и имагинальное развитие. При средней активности происходит постоянные или регрессивные личинки. Сильная активность, продолжаясь длительное время перед личинкой, влечет за собой дифференциацию солдат. При сильной активации, после вызывания преждевременной личинки, возникают дополнительные половые особи. Для дифференциации каст, происходящей в межличиночном периоде, является решающим период протекания и интенсивность продукции ювенильного гормона.

THE NEURO-SECRETORY CELLS OF THE BRAIN, THE CORPORA CARDIACA AND THE CORPORA ALLATA DURING CASTE DIFFERENTIATION IN AN ANT

Нейросекреторные клетки мозга, кардинальных и прилежащих тел в течение дифференцировки муравьёв на касты

M. V. BRIAN

(The Nature Conservancy, Furzebrook Research Station,
Wareham, Dorset, England)

The differentiation between worker and queen in the ant *Myrmica rubra* L. starts in the last larval instar. This instar can be conveniently divided into an early period (called A) when metamorphosis does not occur if the larva is starved and a later one when it does (called B). During the A period all the imaginal buds grow and the brain moves out of the head into the thorax (pushed quite probably by the growing antennal buds). During the B period, the buds continue to grow though they also differentiate, the legs into segments and the ovaries into tubules. Finally, the larva stops feeding, and pre-pupal and pupal periods follow.

In the A period at half transit of the brain, a complicated diapause supervenes in larvae that reach this stage in late summer. Four blending periods are conveniently distinguished: first a period of complete stasis, then one of slow conchange with high growth to development ratio (roughly August and September) then a period when if forced artificially, the larvae will suddenly metamorphose into workers (roughly October—November) and finally a cold phase which establishes the ability to sustain rapid growth and form queens (roughly December and January). Most queens are produced from diapause larvae and most workers from non-diapause ones but the distinction is not sharp.

During the A period after the brain is half-way, the smaller and less vigorous larvae are determined as workers; this can be recognised by the fact that the wing and ovary buds stop growing, whilst the leg and antennal buds (and doubtless others that are less convenient to observe) actually grow and differentiate more quickly than in queens (provided of course that they have food supplied from current intake or from reserves), so that a smaller pupa is formed usually at an earlier time. The small wing buds never inflate and are lost in the body wall of the pupa, but the ovary even though it never splits into tubules, becomes a functional egg-tube. Undetermined larvae continue to grow isometrically with a low development rate and if starved produce

intercaste adults. They only become determinate queens late in the B period after the legs and ovary have divided.

Larvae at various stages were sectioned and stained with Gomori's paraldehyde-fuchsin and Groat's iron haemotoxylin, following a method developed

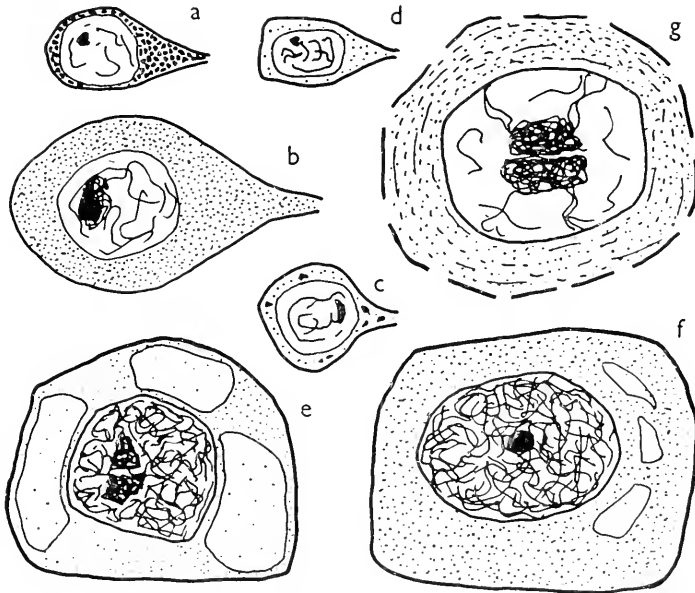


Fig. 1. a—d brain neuro-secretory cells; e—g cells of corpora allata. a from A period spring larva showing purple granules black; b from B period queen larva with grey cytoplasm; c from B period worker larva with only a few purple granules; d from A period autumn larva; e from B period worker larva; f from B period queen larva; g from large A period larva in November.

by Gabe (1953) and by Fraser (pers. com.) This colours neuro-secretion purple and chromatin black; some chitinous structures are stained purple.

The brain and corpora cardiaca

About 25 neuro-secretory cells (to be called henceforth brain cells) lie in a tight group medially and dorso-posteriorly in the cerebral ganglion (brain). They send axons forwards which then turn ventrally and go back towards the corpora cardiaca (to be abbreviated cc) and perhaps on to the midgut.

A period spring larvae. 9 larvae collected in February and fully representative of female variation (with weights from 2.5 to 4.7 mg and wing areas from 2.5 to 7.5×10^{-3} sq. mm) had identical brain cells (Fig. 1a). Their cytoplasm was tightly packed with purple granules and in many cases this could be traced down the axons. All the cc contained many similar granules.

B period queen larvae. 13 fully representative larvae (with weights from 7.1 to 11.3 mg and wing areas from 40 to over 70×10^{-3} sq. mm) had identical brain cells (Fig. 1b). No purple granules were present at all: the cells were larger, the nucleolus more conspicuous, and the cytoplasm grey and finely granular. They appeared to be active but differently so. All the cc were also devoid of purple granules.

B period worker larvae. 13 representative larvae (with weights from 2.0 to 4.4 mg and wing areas from 2.5 to 10×10^{-3} sq. mm) all had brain cells quite different from the queen larvae: they were of the size characteristic of the A period but contained fewer purple granules (Fig. 1c). The cc had granules in 3 and none in 10 of the 13 cases. Thus the impression is given of a waning A period type of activity.

A period autumn larvae. 12 representative larvae collected in October including both small pre-diapause and large diapause ones all showed brain cells that were no larger than normal nerve cells and had no purple granules at all. The cc also had no purple granules. Five large diapause larvae examined at the end of November were identical and five after a period of six days' incubation were also in this state. Evidently one of the things that low winter temperatures do, is to reactivate the brain cells.

Corpora allata

These glands have been examined in the same larvae. In A period spring larvae they range in diameter from 40–65 μ with a mean of 55.5 and the cells have large nuclei containing black chromatin and grey vacuolated cytoplasm (Fig. 1e). In B period queen larvae they are much larger with diameters ranging from 65 to 90 μ and averaging 78.0 (Fig. 1f). This is due to the greater size of both nuclei and cytoplasm; the latter also has fewer and smaller vacuoles. In B period worker larvae, on the other hand, the ca are not much larger than in the A period and range from 50 to 70 μ averaging 61.0. Analysis of variance shows that the difference between queens and others is highly significant but that between B period worker larvae and A period larvae is not so.

The B period queen larvae are of course larger than the worker larvae of that period: their mean weight is 2.5 times that of the workers. It is reasonable to assume that the volume of the ca is proportional to its diameter cubed, and it is then easy to show that the average for queens is 2.1 times that for workers and hence the ca are not by any means greater relative to body size in queen larvae and may in fact be considered allowing for various inaccuracies, to be about the same.

The autumn B period larvae are interesting for whereas October ones are normal, in late November there is striking evidence of change (Fig. 1g). The

gland is enlarged to nearly the size in B period queen larvae, but it has an irregular shape; the cell boundaries are difficult to see and the cytoplasm is fibrous and lies close to the nuclei and many of the nuclei show conspicuous condensations of chromatin but do not appear to be dividing. Can this be a phase of growth and regeneration? Five days' incubation is sufficient to restore normality.

Discussion

These histological facts do not fit as easily into existing knowledge of caste differentiation as one would wish but it is perhaps worthwhile to attempt a provisional interpretation. For diapause larvae in autumn, growth is difficult but metamorphosis is easy. During winter they acquire an increased ability to sustain high growth rates and to depress development of the adult system. This suggests that the purple activity of the brain cells which is absent in autumn but appears during winter, promotes growth and that metamorphosis can be started by other means. Perhaps the neuro-secretion stimulates proteinase production in the gut (Thomsen and Møller, 1959). The ca which are enlarged and reorganised during winter may suppress the development of the adult system which is presumably even in the A period under the influence of low concentrations of ecdyson.

Worker determination is at present conceived as a sharp rise in concentration of ecdyson: so sharp that the relatively small ovaries and wings are incapable of response. Even in worker determined forms there is some growth in the B period for which perhaps the residual purple colloid may be responsible. Queens arise from larvae that are able to prevent worker determination and in these one presumes that ecdyson increases gradually in concentration so that all imaginal buds grow and differentiate normally. Perhaps the grey state of the brain cells is connected with this, but as there is considerable growth in this period in queens, it is difficult to understand why there is no purple activity.

Acknowledgements

It is a pleasure to acknowledge the advice of Dr. A. Fraser and the help of Miss A. Sams.

LITERATURE

- Fraser A., 1957, *Nature London*, **179**: 257—8.
Gabe M., 1953, *Bull. Micro. appliq.*, **3**: 153.
Thomsen E. and Møller I., 1959, *Nature London*, **183**: 1401—2.

РЕЗЮМЕ

Гистологические исследования привели к следующей гипотезе. В последнем личиночном возрасте самки перед определяющим метаморфозом наступает фаза, при которой дальнейшему развитию угрожает нейросекреция. Если эта возможность не осуществится, то если нейросекреция будет преждевременно угнетена, происходит увеличение corpora allata, растут крылья и ovaries, так что возникает совершенно развитая самка (матка). В другом случае наступает быстрый метаморфоз, крылья и яичники фиксируются в том размере, которого они достигли в данное время. Голодовка личинок, потенциальных самок (маток), способствует подавлению роста крыльев, однако, они продолжают расти и дифференцироваться. Описан опыт, поставивший своей задачей вызвать рост крыльев (который происходит у самцов) путем инъекции гормона и имплантации желез. В течение периода, когда детерминируются рабочие, мозговыми клетками выделяется пурпурное вещество. Позже эта секреция прекращается и у экземпляров, которые разовьются в рабочие, просто исчезает а, у потенциальных маток (в этом периоде до сих пор недетерминированных) эти клетки кроме того растут и изменяют свой характер. У экземпляров, развивающихся в потенциальных маток, изменения в ядрах клеток прилежащих тел наблюдались зимой.

INFLUENCE OF THE QUEEN INHIBITORY SUBSTANCE OF HONEYBEE ON THE DEVELOPMENT OF SUPPLEMENTARY REPRODUCTIVES IN THE TERMITE *KALOTERMES FLAVICOLLIS*

Влияние экзогормона медоносной пчелы на появление дополнительных половых особей у термита *Kalotermes flavicollis*

I. HRDÝ, V. J. A. NOVÁK and D. ŠKROBAL

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences, Praha
and Apicultural Research Institute, Prostějov, Czechoslovakia)

The existence of an inhibitory substance secreted by functional reproductives and accepted by the other colony members was ascertained by Light (1944) in the termite genus *Zootermopsis* and its activity proved and in many directions elucidated by Lüscher in *Kalotermes flavicollis* (F.). Another substance with a similar effect was discovered and thoroughly studied by Butler (1954 etc.) in the honeybee (*Apis mellifera* L.). These substances are known under the collective name exohormones (ectohormones, pheromones). The analogy of the inhibitory effect on the development of ovaria lead Carlisle and Buttler (1956) to test an extract of queen-bees containing the above-mentioned inhibitory queen substance on females of the crab *Leander serratus* (Rath.). Positive results of these experiments suggest the probable broad unspecificity of the bee exohormone. So far as we know, the efficiency of this substance has not yet been tested on other insect species.

In our experiments we tested the efficiency of an extract prepared of one- and more-years-old queen bees on the groups of pseudergats of the termite *Kalotermes flavicollis* (F.). The used termites originated from laboratory breeds of middle-sized colonies; The original material was collected in Yugoslavia in the environs of Dubrovnik. We performed two series of experiments with groups containing twenty individuals each. Extract in 96 p. c. alcohol was used evaporated in vacuum and emulgated in distilled water in proportion of 1 ml : 1 queen. For each experimental colony 1 ml extract was put on the filtering paper 30 × 20 mm of size and after drying laid into the chamber of the respective group as the only food. Control groups obtained the same filter paper without extract. The number of supplementary reproductives developed and their letality were ascertained in 2—6 days intervals during one month.

In control groups the larvae developing to supplementary reproductives could be found as early as after 4—8 days (registered according to appearance of the pigmented imaginal eye-discs). After 12—14 days when the superfluous supplementary reproductives were eliminated their number was stabilized to

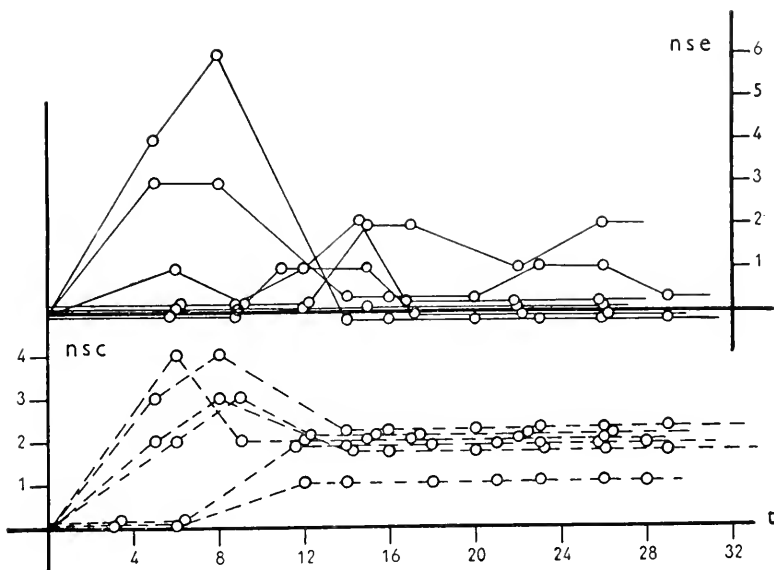


Fig. 1. Appearance of supplementary reproductives in groups of pseudergates. Ordinate — number of supplementary reproductives, abscissa — time in days, nse — groups with exohormone extract, nsc — control groups.

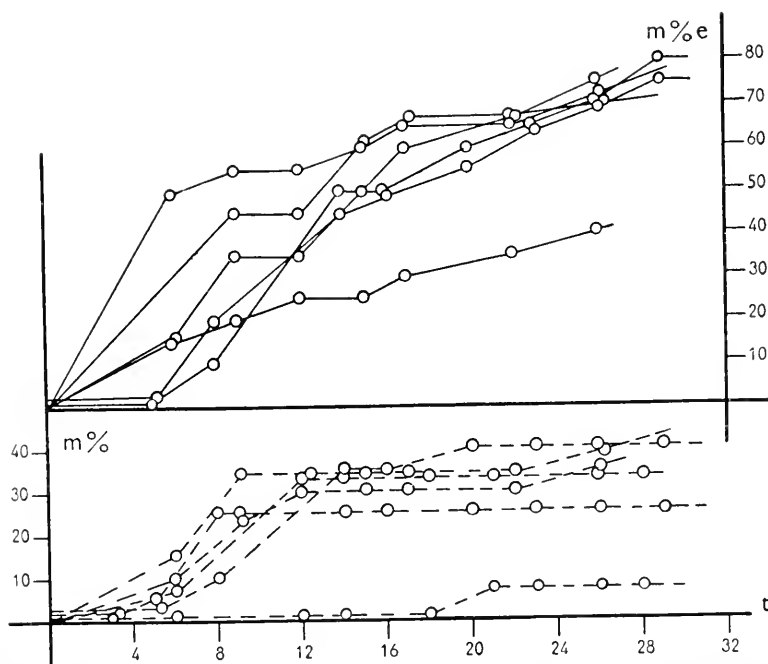


Fig. 2. Mortality in experimental colonies. Ordinate — per cent mortality, abscissa — time in days, m%e — mortality in groups with exohormone extract, m% — mortality in control groups.

one pair excepting one colony where only one female developed. On the other hand, in groups fed with the queen extract the larvae developing to supplementary reproductives were found only in a part of the colonies with considerable retardation, in all the colonies except one the supplementary reproductives having perished before the experiments were finished (see Fig. 1).

The total mortality in the moment of termination of experiments did not exceed 40 p. c. in controls, whereas in colonies with exohormones it varied between 40—80 p. c. This increased death-rate is at least partly due to the above-mentioned elimination of the supplementary reproductives (see Fig. 2).

Although these results demand further evidence on a larger material eventually on different termite species they seem to confirm the logical supposition, that to the unspecificity between the class of crustaceans and that of insects corresponds the unspecificity within the narrower scope of class of insect. From this point of view the studied exohormone would correspond to the neurohormones of both crustaceans and insects and to the moulting hormone (ecdysone) the unspecificity of which was recently proved by Karlson (1957) in both classes concerned.

LITERATURE

- Buttler C. G., 1954, *Trans. R. ent. Soc., London*, **105**: 11.
Carlisle D. B. and Butler C. G., 1956, *Nature London*, **177**: 276—277.
Karlson P., 1957, *Zool. Anz.*, **20**: 203—208.
Karlson P. and Lüscher M., 1959, *Naturwissenschaften, Berlin*, **46**: 63—64.
Light S. F., 1944, *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **43**: 413—454.
Lüscher M., 1952, *Biol. Zbl.*, **71**: 529—543.
— 1956, *Insectes Sociaux*, **3**: 119—128.
— 1956b, *Rev. Suisse Zool.*, **63**: 261—267.

РЕЗЮМЕ

Было исследовано действие пчелиного экзогормона (queen substance) на развитие дополнительных половых особей термита *Kaloterms flavicollis* (F.). Спиртовой экстракт из молодых оплодотворенных маток, нанесенный на фильтровальную бумагу, скормился группам (по 20 экземпляров) псевдоэргатов. Если в контрольных сериях через определенное время все количество возникших дополнительных половых особей всегда становилось постоянным, то есть одна самка и один самец, то в сериях с прибавленным пчелиным экзогормоном, развитие дополнительных половых особей, с одной стороны, тормозилось, а с другой — в большинстве случаев дополнительно возникающие половые особи были элиминированы. Результаты, по видимому, свидетельствуют о широкой неспецифичности пчелиного экзогормона, как это было указано Батлером и Карлайлем.

CYTOCHEMICAL INVESTIGATION OF THE INTESTINAL PHOSPHATASES AND ESTERASES DURING DEVELOPMENT OF *GALLERIA MALLONELLA* L.

Цитохимические исследования фосфатаз и эстераз кишечника
восковой моли в течение онтогенеза

A. PRZELECKA, M. SARZALA, A. WRONISZEWSKA and W. ZAWADZKA

(Department of Biochemistry, Nencki Institute of Experimental Biology,
Warsaw and Department of Animal Physiology, University of Warsaw, Poland)

The alimentary canal of *Galleria mellonella* larvae, pupae and adults was investigated for phosphatases and esterases activity. Cold formalin fixed frozen sections were used. Both alkaline and acid phosphatases were detected by the Gomori method (1953) — glycerophosphate as substrate (and by diazo — coupling method) sodium salt of α — naphthyl phosphate as substrate — after Pearse (1954). Esterases were detected by means of three groups of substrates: 1. Tweens 20, 40, 60 and 80 (Gomori, 1953); 2. acetate esters of naphthol and its derivatives, which couple after hydrolysis with corresponding diazo salts; 3. 5-Bromoindoxyl acetate which gives indigo deposits as the reaction products (Pearse, 1954).

By means of all the methods used a specific distribution of the investigated enzymes along the alimentary tract of feeding larvae was found. The midgut epithelial cells showed a strong enzymatic activity against all the mentioned substrates (Fig. I), whereas the foregut and hindgut remained rather inactive. The alkaline phosphatase was localized chiefly in the apical part of the cells and on the fresh border (Fig. I — 1), the acid phosphatase was present in the cell nuclei (Fig. I — 5).

Esterases were dispersed throughout the cytoplasm (Fig. I — 2, 3, 4, 6, 7, 8). No differences were found between the localization of the esterases which hydrolyse the esters of acetic acid (Fig. I — 2 and 6) and those which split the esters of long chained fatty acids (Fig. I — 3, 4, 7 and 8). No esterase activity was found in the cell nuclei.

The moulting causes some changes in the enzymatic activity of the intestinal tract (Figs. II and III). Just before the moulting takes place the esterases which hydrolyze the esters of the long chained fatty acids, esp. Tween 80, seem to be much less active than during the period of growth (Fig. II — 10 and 11). On the other hand, however, the esterases which split the Naphthol AS acetate do not show a corresponding diminution in their activity (Fig. II — 9).

The decrease in the activity of the alkaline phosphatase during moulting

was so striking that it could not be observed at all by whatever method used (Fig. III — 15).

Pupation did not cause a change in the activity of the esterases which hydrolyze the acetic acid esters (Fig. II — 12).

It could be shown that the other esterases were more active during pupation than during the moulting periods. They were especially active towards the esters of stearic and oleic acid. The deposits of the reaction products were visible chiefly in the cells which were being autolyzed. In the newly formed epithelium no esterase activity could be found by cytochemical methods (Fig. II — 13 and 14). The same phenomenon was observed in case of the phosphatases. Both the alkaline and the acid phosphatase were very active only in the autolyzing larval epithelium. The new epithelium seemed to be of a very low enzymatic activity (Figs. III — 16 and 17).

In adults — which never feed — the alimentary tract showed a very low activity of the phosphatases as well as of the esterases. If compared with the strong reaction of some parts of Malpighian tubes hardly any reaction of esterase (Fig. III — 18) or alkaline phosphatase (Fig. III — 19) activity could be found in the intestine of imago.

Some observation made on the alimentary canal of adult *Achroa grisella*, which is related to *Galleria mellonella* L. and which similarly does not feed,

Table I

Substrate	Developing stage	Moulting period	Fedeing larvae during the last period of growth	Pupation		Adults
				autolyzing larval epith.	newly formed epith.	
Naphtol AS acetate, d. s. 2		++++	++++	+++		0
5 Bromoindoxyl acetate			++++			0
Naphtyl acetate, d. s. 6			++++			0
Tween 60		+	++++	++	0	
Tween 80		+	++++	++	0	
Sodium glycerophosphate, pH 9,4		0	++++	++++	0	0
Sodium naphtyl phosphate d. s. 2 pH 9,4		0	++++	++++	0	0
Sodium glycerophosphate, pH 5		+++	++++	+++	0	

Explantations:

++++ a very strong reaction, +++ strong reaction, ++ moderate reaction, + weak reaction, 0 no positive reaction observed.

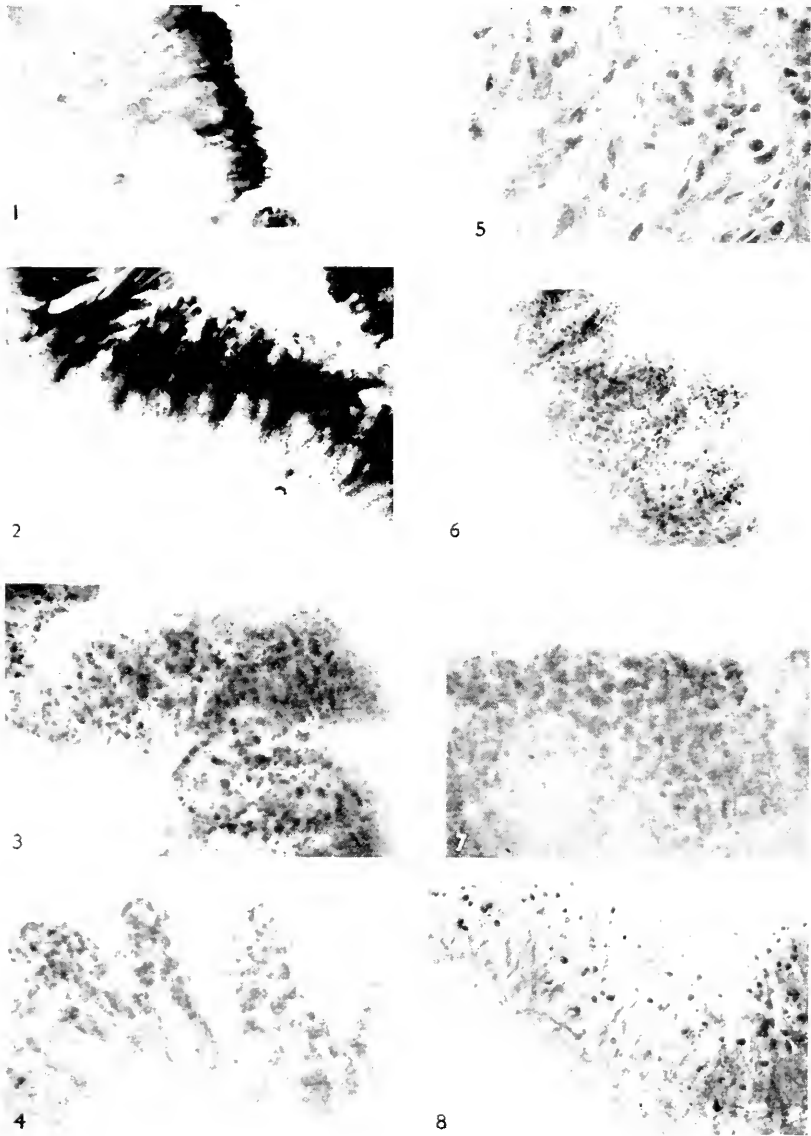


Fig. 1 Localization of some intestinal phosphatases and esterases in the intestine of feeding larvae during the last period of growth. Fig. 1 — 1. Alkaline phosphatase, azo coupling method. Fig. 1 — 2. 5-Bromoindoxyl acetate esterase. Fig. 1 — 3. Tween 20 esterase. Fig. 1 — 4. Tween 60 esterase. Fig. 1 — 5. Acid phosphatase, Gomori's method. Fig. 1 — 6. α -naphthyl acetate esterase, diazo salt 6. Fig. 1 — 7. Tween 40 esterase. Fig. 1 — 8. Tween 80 esterase.

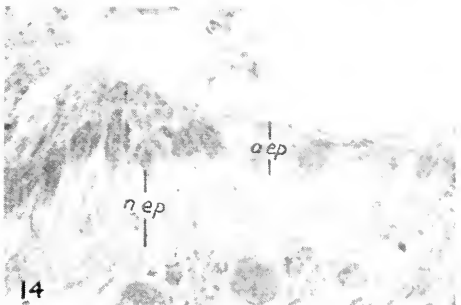
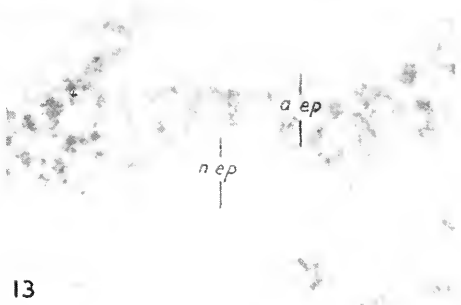
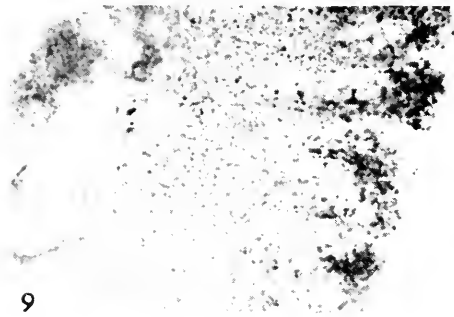


Fig. II. 9–11. Intestinal esterases in larvae of moulting period. Fig. II — 9. Naphtol AS acetate esterase, d. s. 6. Fig. II — 10. Tween 60 esterase. Fig. II — 11. Tween 80 esterase. Fig. II. 12–14. Intestinal esterases in larvae during pupation Fig. II — 12. Naphtol AS acetate esterase, d. s. 6. Fig. II — 13. Tween 60 esterase. Fig. II — 14. Tween 80 esterase.

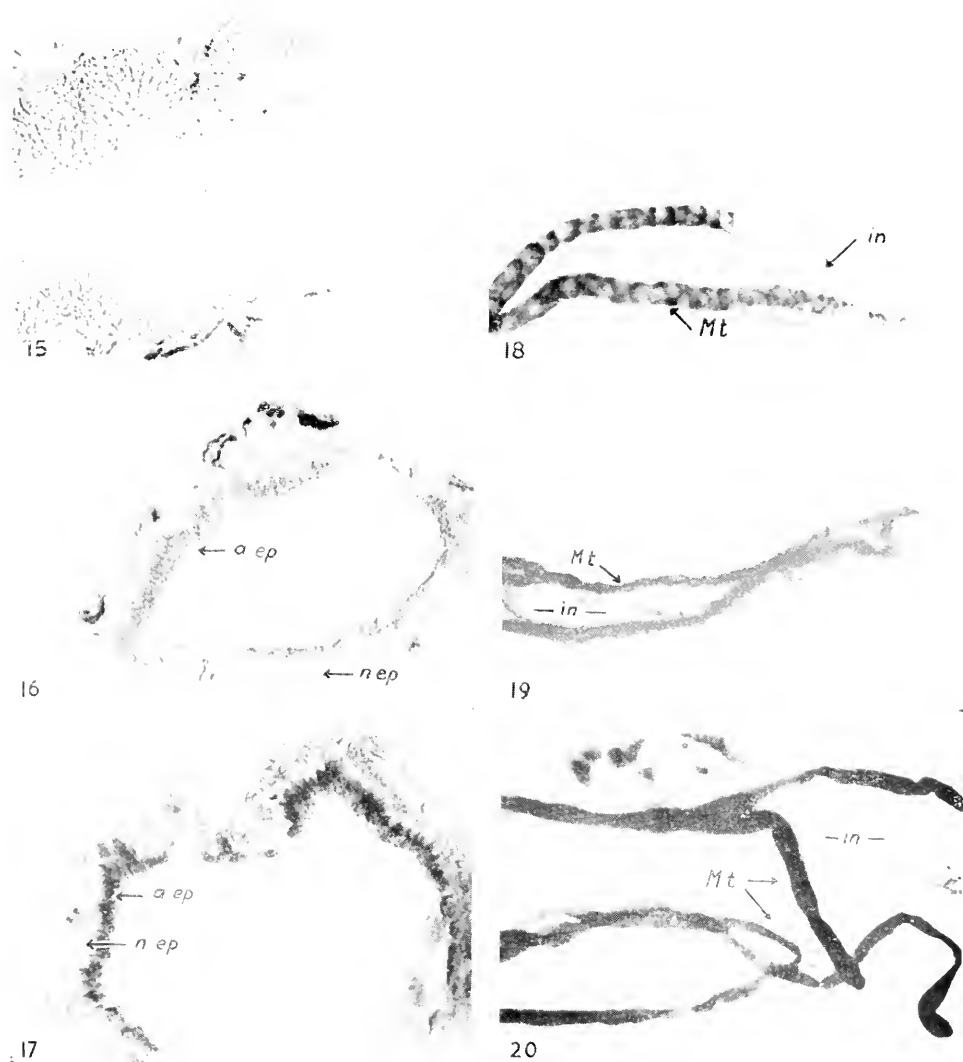


Fig. III. 15-17. Intestinal phosphatase in larvae during moulting period and pupation. Fig. III - 15. Alkaline phosphatase, azo coupling method; moulting period. Fig. III. - 16. Alkaline phosphatase, azo coupling method pupation. Fig. III - 17. Acid phosphatase, Gomori' method; pupation. Fig. III. 18-20. Esterases and phosphatases in the intestine of adults. Fig. III - 18. 5-Bromoindoxyl esterase. Fig. III - 19. Alkaline phosphatase, azo coupling method. Naphtol AS phosphate, d. s. 9. Fig. III - 20. Alkaline phosphatase, azo coupling method, d. s. 2.

Abbreviations: aep - autolyzing epithelium, Mt - Malpighian tubes, nep - newly formed epithelium, in - intestine.

showed that also in this case the activity of alkaline phosphatase was very low (Fig. III — 20).

The following table (Tab. I) summarizes the differences in the activity of some of the enzymes in the alimentary canal which were observed during development of *Galleria mellonella* L.

It can be seen from the table that the most significant changes in the activity are shown by the alkaline phosphatase of the alimentary canal. Being extremely active during feeding of the larvae it loses its activity completely during moulting, which is the period of physiological starvation. Similarly, it could never be detected by cytochemical methods in the intestine of experimentally starved larvae (Przelecka, Sarzala, Wroniszewska, 1959). In larvae fed on a carbohydrate (Przelecka, Sarzala, 1959) or a protein diet (Przelecka, 1959) its activity is extremely low. On this kind of diet activity of the alkaline phosphatase could never be observed in the apical part of the epithelial cells and on the fresh border, which phenomenon, as has been mentioned, is especially characteristic for normally feeding larvae. These observations suggest that the alkaline phosphatase may be engaged in processes connected with digestion and absorption of wax which is the natural food of the larvae.

Acknowledgements

We would like to express our gratitude to Dr. A. G. E. Pearse in whose laboratory in the Postgraduate Medical School of London one of us (A. P.) had the good opportunity to start these experiments and who provided us kindly with some of the reagents.

LITERATURE

- Gomori G., 1953. *Microscopic Histochemistry*. The University of Chicago Press.
Pearse A.G.E., 1954. *Histochemistry*. Churchill. London.
Przelecka A., 1959. (unpublished data).
Przelecka A., Sarzala M., 1959. The influence of different diets on the intestinal phosphatases in *Galleria mellonella* larvae. In preparation.
Przelecka A., Sarzala M., Wroniszewska A., 1959, Congress of the Polish Anatomical and Zoological Soc.

РЕЗЮМЕ

У пищеварительной системы личинок, куколок и имаго *Galleria mellonella* исследовалась активность фосфатаз и эстераз. Были использованы замороженные срезы, фиксированные охлажденным формалином. Для определения фосфатаз были примене-

ны Са-Со и диазо-методы, для эстераз — метод Твина, нефтяного эстера и гидроксил-эстера. Эпителиальные клетки средней кишки питающихся личинок проявляют сильную энзиматическую активность по отношению ко всем измененным субстратам. Запасы продуктов реакции были найдены рассеянными в цитоплазме или как это было в случае кислой фосфатазы — в ядрах клеток. В течение личиночного периода происходит очень ясное снижение активности щелочной фосфатазы и эстеразы, которая гидролизует Твин 80. Активность остатков исследованных энзимов остается на том же уровне. В течение метаморфоза некоторые из исследованных энзимов, вероятнее всего те, которые связаны с перевариванием пищи, показывают более низкую активность, тогда как остальные, главным образом те, которые связаны с клеточным метаболизмом, имеют такую же активность, как и питающиеся личинки. В кишечнике взрослых, никогда не питающихся бабочек, наблюдалось бросающееся в глаза снижение энзиматической активности эстеразы и фосфатазы.

CYTOCHEMICAL DISTRIBUTION OF PHOSPHATASES AND ESTERASES IN MALPIGHIAN TUBES OF LARVAE AND ADULTS OF *GALLERIA MELLONELLA*

Распределение фосфатаз и эстераз в мальпигиевых сосудах личинок и имаго восковой моли

A. PRZELECKA and A. WRONISZEWSKA

(Department of Biochemistry, Nencki Institute of Experimental Biology, Warsaw, Poland)

Phosphatases and esterases were investigated in Malpighian tubes of *Galleria mellonella* L. larvae by means of cytochemical methods described in the previous paper (Przelecka et al., 1959). A high enzymatic activity of alkaline (Fig. I. — 1 and 3) and of acid phosphatase (Fig. I — 4), as well as of esterases (Fig. I. — 9, Fig. II — 12 and 13) were observed only in the upper parts of the tubes, which are suspended freely in the haemocoel. The remaining, lower parts ending with a junction with the proctodeum, showed either no enzymatic activity or only a very low one (Fig. I — 1). These two regions of the tubes are morphologically different. If the tube is examined on the whole the enzymatically highly active upper part appears as undulate, whereas the lower part looks rather like a straight tube (Fig. I — 3, Fig. II — 12 and 13). On cross sections the two regions also show differences: the diameter of the upper part of the tube and the diameter of its lumen is smaller than that of the other (Fig. I — 6); their cells have large nuclei and are provided with a well developed brush border (Fig. I — 2); the cells form many protrusions into the lumen, so that the lumen of the upper part of the tube has an appearance of a system of complicated and joined canaliculi. This is seen especially well if after an enzymatic reaction localised chiefly on brush border the Malpighian tube is observed in the whole (Fig. II — 11).

In the upper part of the tube the alkaline phosphatase is localized in two distinct layers: the basal layer and the supranuclear layer which extends to the brush border (Fig. I — 7). In the lower section, where the enzymatic reaction is very weak, only a basal layer may be seen (Fig. I — 8). The cellular distribution of the acid phosphatase is quite different; it is localized chiefly in cell nuclei (Fig. I — 4).

Esterases which split 5 Bromoindoxyl acetate are dispersed throughout the cell cytoplasm and are not seen in the nuclei (Fig. II — 10). Esterases hydrolysing β -naphthyl acetate are localized, similarly to alkaline phosphatase, in two layers — the basal and the supranuclear one. (Fig. II — 15). In the lower part of the tube these two layers are much less noticeable (Fig. II — 16).

Esterases which hydrolyse indoxy butyrate or esters of long chained fatty acids, as for instance the polyalkylene derivative of sorbitol laurate (Tween 20), show also a tendency to be distributed in two layers — a basal and a supranuclear one. These layers are hardly seen in the lower part of the Malpighian tube (Fig. I — 5, Fig. II — 17).

In imago similar differentiation of the tube with regard to their enzymatic activity was observed. A high level of this activity is limited always to the upper parts of the tubes, the remaining parts being much less active (Fig. II — 14).

This differentiation does not depend upon character of nutrition, as it can be observed in larvae bred on beeswax — which is their natural food (Fig. I — 1), in larvae bred on an artificial, chiefly carbohydrate diet (Fig. I — 6) and in the adult *Galleria mellonella* L. which, as it is well known, does not feed at all.

Some functional differentiation of the two parts of the Malpighian tubes was investigated and described by Wigglesworth (1952).

It seems that the differences in the enzymatic activity of the two segments of the tubes reported in the present paper are most probably connected with these important differences in their physiological functions.

LITERATURE

- Przelecka A., Sarzala M., Wróniszewska A., Zawadzka W., 1959, Cytochemical investigation of the intestinal phosphatases and esterases during development of *Galleria mellonella*, presented on the present Symposium.
Wigglesworth V. B., 1950. The principles of insect physiology, Methuen, London.

РЕЗЮМЕ

Фосфатазы и эстеразы исследовались в мальпигиевых сосудах *Galleria mellonella* L. при помощи цитохимических методов, описанных в предыдущей работе (А. Przelecka et al.). Активность энзимов разных областей мальпигиевых сосудов у личинок и взрослых молей говорит о значительных различиях. Высокая энзиматическая активность ограничивалась лишь верхней частью „сосуда“, который находился свободно в теле. Остающаяся часть, которая кончается соединением с proctodeum, не проявляет никакой энзиматической активности или же проявляла очень низкую. Эти две части морфологически отличаются, что можно наблюдать на поперечных срезах. Наблюдаемые различия в энзиматической активности обеих частей сосудов, так же как и морфологические различия, вероятно, связаны с каким-то важным различием в их физиологических функциях.

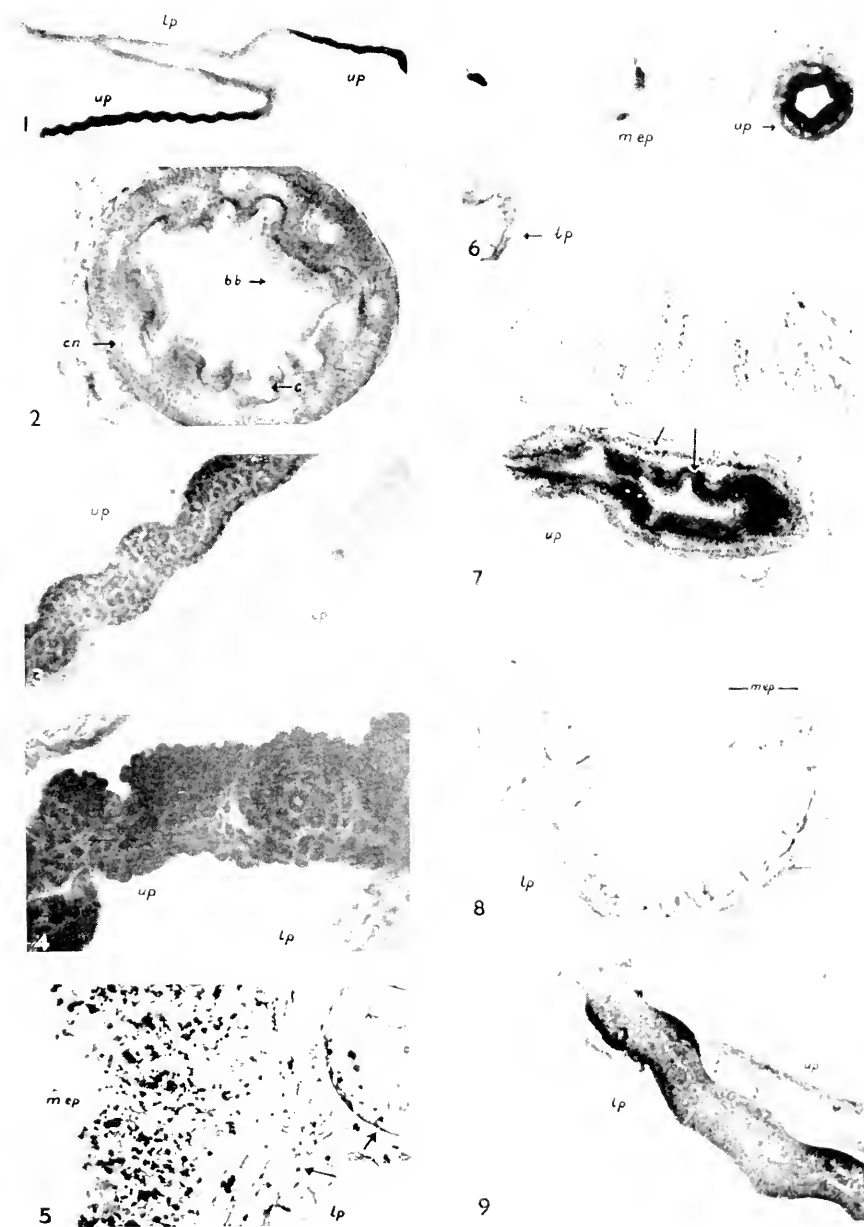


Fig. 1 — 1. Alkaline phosphatase, sodium salt of α -naphthyl phosphate, diazo salt 2. Fig. 1 — 2. Cross section of the tube, Oil red stained. Fig. 1 — 3. Alkaline phosphatase, sodium s. of α -naphthyl phosphate, d. s. 2. Fig. 1 — 4. Acid phosphatase, glycerophosphate — method. Fig. 1 — 5. Indoxyl butyrate esterase. Fig. 1 — 6, 7 and 8. Alkaline phosphatase, Naphtol AS phosphate, d. s. 9. Fig. 1 — 9. Naphtol AS acetate esterase, d. s. 2.

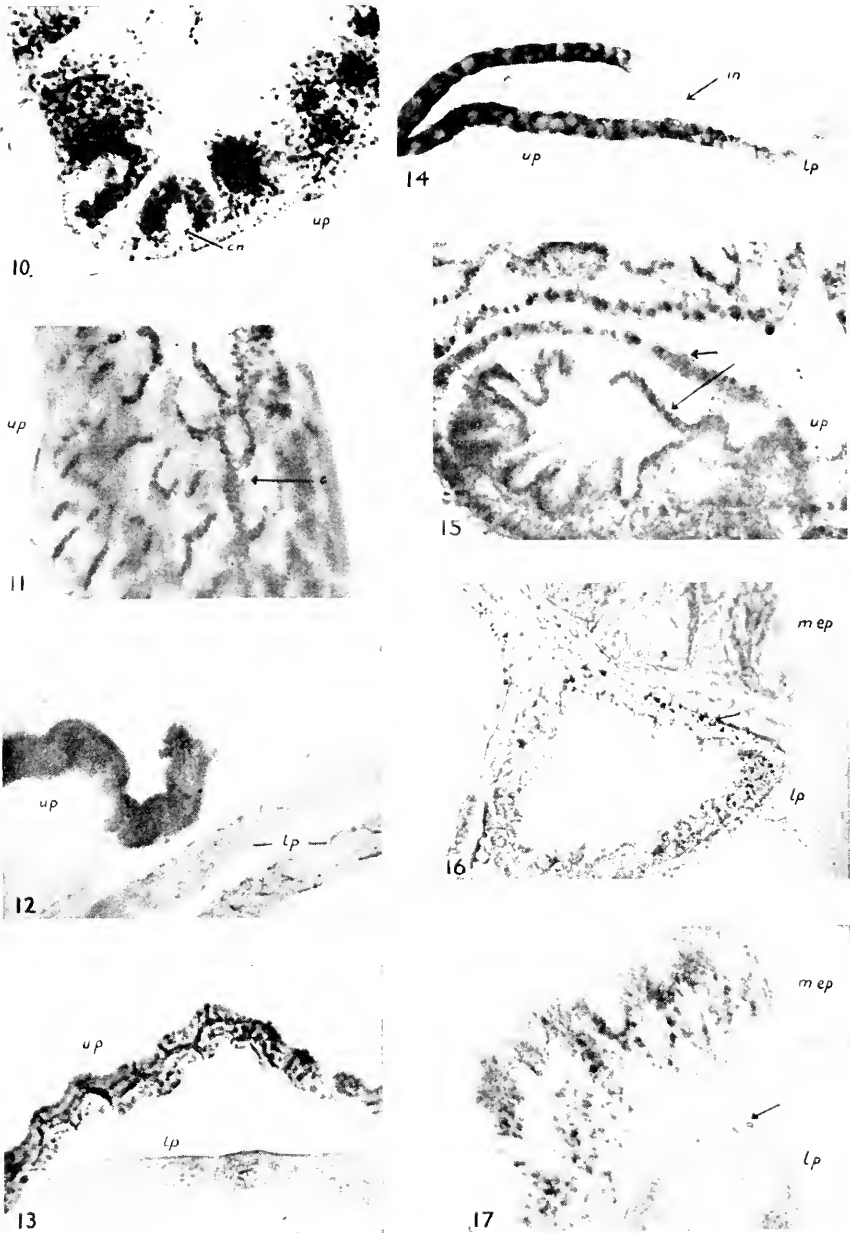


Fig. II — 10. 5-Bromoindoxyl acetate esterase. Fig. II — 11. β -naphthyl acetate esterase, d. s. 6. Fig. II. — 12. Tween 80 esterase. Fig. II — 13. Tween 20 esterase. Fig. II — 14. 5-Bromoindoxyl acetate esterase in Malpighian tubes of adults. Fig. II. — 15. and 16. β -naphthyl acetate esterase, d. s. 6. Fig. II — 17. Tween 20 esterase.

More detailed explanation in text.

Abbreviations: up — upper part of the tube, lp — lower part of the tube, c — canaliculi, en — cell nucleus, bb — brush border, m ep — midgut epithelium, in — intestine.

ENTWICKLUNGSBEDINGTES AUFTRETEN VON SPEICHELPROTEASEN UND PHYTOTOXINEN BEI HEMIPTEREN

Наличие протеаз в слюне некоторых клопов, обусловленное их развитием

P. NUORTEVA

(Zoologisches Institut der Universität, Helsinki, Finland)

Bei sämtlichen Organismen ist der Entwicklungsprozess seinen Grundwesen nach von der Nahrung abhängig, und die mit dem Nahrungsbezug verknüpften Schwierigkeiten stellen demnach bestimmte Grenzen sowohl für das Tempo der Entwicklung als auch für das Mass des Wachstums. Die kürzlich erschienenen Untersuchungen Johanssons (1958) erweisen, dass nahrungsbedingte Impulse die Neurosekretion und Hormonausscheidung der Hemipteren dahin beeinflussen, dass Entwicklungsgeschwindigkeit und Eibildung in einem zweckmässigen Verhältnis zur Menge der zugänglichen Nahrung stehen. Die Anpassung der Hemipteren an ihre Nahrung in den verschiedenen Phasen ihrer Entwicklung geschieht indessen nicht einzig auf die Weise, sondern auch in der Sekretion der Verdauungsenzyme können entwicklungsbedingte Schwankungen vorkommen. Als Beispiel davon möge hier das Auftreten der Proteasen in den Speicheldrüsen der Wanze *Miris (Leptopterna) dolabratus* L. erörtert werden. Bei dieser Wanze fehlen die Proteasen den jüngsten Larven und treten erst auf, wenn die Larven eine Länge von 2.6—3.3 mm erreicht haben und im Begriff sind, sich zu Imagines zu entwickeln. Interessanterweise finden sich jedoch Proteasen nur in den Speicheldrüsen der Weibchen, nicht aber in denen der Männchen. Der Umstand, dass Proteasen gegen Ende der Metamorphose nur in den Speicheldrüsen der Weibchen gebildet werden, ist offenbar ein Zeichen davon zu deuten, dass die Sekretion dieser Enzyme mit dem grossen Proteinbedarf verknüpft ist, den die Eientwicklung in den Ovarien mit sich bringt.

Die Frage nach dem Regulationsmechanismus der Speicheldrüsensekretion bei *Miris dolabratus* steht noch offen. Man kann sich denken, dass die Weibchen beim Einsetzen der Eientwicklung proteinreiche Nahrung aufsuchen, die dann unmittelbar die Sekretion der Proteasen induzierte. Weiss man doch, dass bei Hemipteren (Kretovich & al., 1943, Saxena, 1955) wie auch bei anderen Insekten (Literatur bei Dadd, 1956, Waterhouse, 1957) die Nahrung die Ausscheidung bestimmter Verdauungsenzyme auslösen kann. Dass es sich indessen mit den Speicheldrüsenproteasen von *Miris dolabratus* nicht so verhält, das erweisen meine Beobachtungen, nach denen die Proteasenausscheidung in den Speicheldrüsen der Weibchen nicht zum Abbruch gebracht

werden kann, auch wenn die Tiere 3—6 Tage lang lediglich bei Saccharose und Wasser gehalten werden. Nach den Untersuchungen von Saxena (1955) sind auch in den Speicheldrüsen der Wanze *Dysdercus koenigii* (Fabr.) dauernd Proteasen vorhanden, obgleich solche nur als Folge der Nahrungsaufnahme in der Verdauungskanal ausgeschieden werden (auch dann, wenn die Nahrung keine Proteine enthält). Es ist also wahrscheinlicher, dass das Erscheinen von Proteasen in den Speicheldrüsen der Weibchen auf hormonalen Impulsen beruht. Diese Impulse können natürlich mit der Hämolymphe befördert werden, handelt es sich aber um Sekrete der Thorakaldrüse (Prothorakaldrüse), so ist auch eine unvermittelte Wanderung möglich. Bei den Heteropteren entwickeln sich nämlich sowohl Thorakaldrüsen als Speicheldrüsen aus dem zweiten Maxillarsegment hervor und sind beim erwachsenen Tier fortgesetzt in naher Berührung miteinander oder stehen mittels eines gangartigen Strangs miteinander in Verbindung (Wells, 1954, Nuorteva, 1956).

Als Vermittler der Abhängigkeitsbeziehungen zwischen den Hemipteren und deren Nahrungspflanzen dient der Speichel, der einerseits die Nahrung aus der Pflanze in den Verdauungskanal des Tieres hinabspült (vgl. Goodchild, 1952) und mit Hilfe von Hydrolytischen Enzymen die Verdauung einleitet und andererseits bei der Nahrungspflanze einen Krankheitszustand hervorrufen kann, der seinerseits oft die Lebensmöglichkeiten der in der Rede stehenden Insekten fördert (vgl. Nuorteva, 1958 a). Die Erkrankung der Nahrungspflanze durch den Hemipterenspeichel ist in manchen Fällen durch die Verdauungsenzyme verursacht, doch können in den Speichelsekreten auch andere phytotoxischen Substanzen vorkommen, deren Bildung wenigstens in gewissen Fällen mit dem Entwicklungsstadium des Insekts (siehe z. B. Kloft & Ehrhardt, 1959) oder mit der Eibildung in den Ovarien verknüpft ist. So fehlen im Speichel der Zikade *Calligypona pellucida* (F.) sowohl die Proteasen als auch die Amylasen (Nuorteva, 1958 b), und doch findet man bedeutende Unterschiede in der Phytotoxizität des Männchens und des Weibchens (Abb. 1). In diesem Falle scheint die Toxinbildung mit der Eientwicklung in Zusammenhang zu stehen. Auch überhaupt scheinen zwischen der Sekretion von Speicheltoxinen und Eibildung enge Beziehungen zu bestehen. Darauf deutet u. a. die Beobachtung von Anders (1957) hin, dass in den Eiern der Reblaus, *Viteus vitifolii* Shimer, ähnliche Wurzelgallen induzierende Stoffe vorkommen, wie man auch im Speichel der Reblaus findet. Nach der Auffassung dieses Autors Anders (1957, 1958 a und b) handelt es sich offenbar um Nebenprodukte des Proteinstoffwechsels, die in die Eier und in die Speicheldrüsen gelangen sind. Zu recht ähnlichen Ergebnissen ist man bei Untersuchung der mit der Bildung von paralytischem Speichel und von Eiertoxinen bei den Ixodiden gekommen (diesbezügliche Literatur siehe Riek, 1957).

Mit der Wanze *Oncopeltus fasciatus* Dallas als Versuchsobjekt hat Johans-

son (1958) nachgewiesen, dass man von einer Vorgangsfolge sprechen kann, bei der die Nahrung über Neurosekretion und Hormone auf das Fortpflanzungsvermögen einwirkt ("a nutritional-neuroendocrine-reproductive chain of events"). Durch meine oben dargelegten Gesichtspunkte habe ich die Aufmerksamkeit darauf richten wollen, dass die Einschaltung der Sekretionstätigkeit als wesentliches Glied in dieses System sehr wahrscheinlich ist. Verhält es sich so, so schloss sich an den Regulationsmechanismus der Fortpflanzungsvorgänge bei den Hemipteren sehr eng auch die Wechselwirkung an, die durch Vermittlung des Speichels zwischen dem Tier und seiner Nahrungspflanze besteht. Auf jeden Fall üben die Speichelsekrete ihren besonderen Einfluss auf die Vermehrlichkeit der Insekten aus, denn es hat sich gezeigt, dass der durch den Hemipterenspeichel bei der Pflanze hervorgerufene Krankheitszustand in den meisten Fällen die Möglichkeiten des Insekts zum Nahrungsbezug fördert — jedenfalls wenn es um Siebröhrensaugern handelt. In bezug auf diese letzteren hat sich nämlich nachweisen lassen, dass die Eignung der Pflanze als Nahrungsquelle für das Insekt von der Menge der in den Siebröhren wandernden stickstoffhaltigen Nährstoffe abhängig ist und diese wiederum nimmt bei Störungen des physiologischen Zustandes in der Pflanze zu (vgl. z. B. Lindemann, 1948, Kennedy, 1951, 1959, Kennedy & Both, 1951, Nurteva, 1952, Fennah, 1953, Mittler, 1958).

LITERATUR

- Anders F., 1957, *Vitis*, 1: 121—124.
 — 1958a, *Experientia*, 14: 62.
 — 1958b, *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Frankfurt a. M.*, 1958: 355—363.
 Chamdlen A. C., 1955, *Introduction to parasitology*, New York, 799 p.
 Dadd R. H., 1956, *J. exper. Biol. Edinburgh*, 33: 311—324.
 Fennah R. G., 1953, *Trans. IXth Congr. Ent. Amsterdam*, 2: 260—265.
 Goodchild A. J. P., 1952, *Proc. zool. Soc. London*, 122: 243—258.
 Johansson A. S., 1958, *Nytt Mag. Zool.*, 7: 1—132.

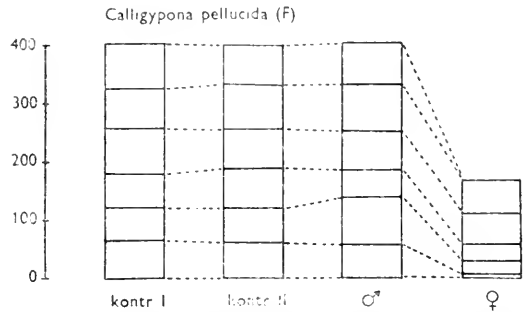


Abb. 1. Eine Summahistogramme über die Bedeutung des Geschlechts von *Calligypona pellucida* (F.) für die Anzahl hervorgekommener Ähren an Hafer nach 6 Versuchen in Isolationskäfigen im Jahre 1959. In jeden Versuch für sich waren die Käfige mit gleichen Mengen von weiblichen und männlichen Zikaden besetzt und die Kontrollkäfigen waren ganz ohne Tiere.

- Kennedy J. S., 1951, *Nature London*, **168**: 825—826.
 — 1959, *Ann. Rev. Entomol.*, **4**: 139—160.
 Kennedy J. S. & Booth C. O., 1951, *Ann. appl. Biol. Cambridge*, **38**: 25—64.
 Kretovich V. L., Bundel A. A. & Pshenova K. V., 1943, *Compt. Rend. Ac. Sci. URSS*, **39**: 31—33.
 Kloft W. & Ehrhardt P., 1959, *Phytopathol. Z.*, **35**: 401—410.
 Lindemann C., 1948, *Z. vergl. Physiol.*, **31**, 112—133.
 Mittler T. E., 1958, *J. exper. Biol. Edinburgh*, **35**: 74—84.
 Nuorteva P., 1952, *Ann. Ac. Sci. Fenn.*, A IV, **19**: 1—90.
 — 1956, *Ann. Ent. Fenn.*, **22**: 108—117.
 — 1958 a, *Ent. exper. Appl.*, **1**: 41—49.
 — 1958b, *Ann. Ent. Fenn.*, **24**: 49—59.
 Riek R. F., 1957, *Aust. J. Agric. Res.*, **8**: 209—214.
 Saxena K. N., 1955, *J. Zool. Soc. India*, **7**: 145—154.
 Waterhouse D. F., 1957, *Ann. Rev. Entomol.*, **2**: 1—18.
 Wells M. J., 1954, *Quart J. microsc. Sci.*, **95**: 231—244.

РЕЗЮМЕ

При исследовании протеаз слюны нескольких видов клопов (*Heteroptera*) были обнаружены колебания, обусловленные развитием. В некоторых случаях эти колебания объясняются приспособлением к разным пищевым субстратам в различных стадиях развития. У *Miris dolabratus* L. отсутствуют протеиназы слюнных желез у самых младших личинок и встречаются лишь тогда, когда личинки начинают развиваться в имаго. Тогда встречаются протеазы в слюнных железах самок, но не у самцов. Это, вероятно, говорит о том, что роль протеаз связана с производством жизнеспособных яиц в овариях.

TREHALOSE IN THE DEVELOPMENT OF *CELERIO EUPHORBIAE* L.

Трегалоза и развитие молочайного бражника

I. MOCHNACKA and C. PETRYSZYN

(Institute of Biochemistry and Biophysics, Academy of Sciences, Warszawa, Poland)

In our studies on *Celerio euphorbiae* L. we have found the presence of trehalose in haemolymph and tissues of pupae, while we have failed to show it in the caterpillars haemolymph. Thus we have undertaken some regular quantitative studies on the occurrence of trehalose during the development of this species.

Caterpillars, pupae and adult moths of *Celerio euphorbiae* L. were used. The determination were done separately in haemolymph and in the body after bleeding.

Identification of trehalose was made by paper chromatographic separation, elution, and estimation of reduction in the water eluate before and after acid hydrolysis. Spots of glucose and trehalose were found. The eluates of trehalose spots did not reveal any reduction before, but did so after acid hydrolysis.

For estimation of trehalose haemolymph and homogenate of the residue of the body was dialysed against distilled water for 24 hr. at room temperature. Reducing dialisable compounds were estimated in external fluids directly and after 90 minutes acid hydrolysis. The results expressed as glucose were calculated for 100 grams of the dialysed tissue. Values found directly were

Table 1 Trehalose in the haemolymph and in the remaining body of *Celerio euphorbiae* (Average values expressed in mg. per. 100 g.)

	Haemolymph	Remaining body
Caterpillar		
feeding	0	0
running (1st day)	560	0
running (2nd day)	1469	0
"spindle form"	1259	0
Pupae		
1-10 days	993	0
4 weeks	750	73
2-3 months	895	100
6 months	1123	274
wing pigmentation visible	198	0
near to the eclosion	0	
Adult moth	0	

subtracted from values obtained after hydrolysis, the difference giving contents of trehalose.

There is no trehalose in blood or in tissues in feeding caterpillars, nor could trehalose be demonstrated chromatographically in this stage. The picture is rapidly changed when the adult caterpillar ceases to feed and starts "running". The trehalose content in haemolymph on the first day of running is about 500 mg %, and reach as up over 1000 mg % on the second day. No trehalose is found in bled tissues at this stage. The further period of pupating called "spindle-form" provides the similar data.

The level of trehalose in haemolymph of pupae remains still about 1000 mg % since pupating till the end of diapausis. During diapausis trehalose is present in bled tissues too, in contrary to what is found during the first week of pupal life. It appears there at the end of the first month, reaches a concentration of about 300 mg % and disappears at the end of diapausis.

In the blood of pupae in full development the trehalose level decreases down to about 200 mg %, while it disappears completely from tissues. There is no trehalose in pupae just before eclosion nor in the adult moth.

The general opinion that trehalose is the main sugar of haemolymph especially at larval stage does not hold for *Celerio euphorbiae* L. Trehalose does not occur in feeding caterpillars, while its appearance can be regarded as a biochemical mark of the inset of pupating. The presence of trehalose is also typical for the next period of pupal quiescence, whereas its decrease is characteristic for the inset of imaginal development in the pupa. Pupa just before emerging of moth as well as imago it self does not contain any trehalose at all. In tissues trehalose is present only during pupal diapausis what seems to be a typical feature for this stage.

РЕЗЮМЕ

Авторы провели определение трегалозы у гусениц, куколок и взрослых бабочек *Celerio euphorbiae* L. Трегалоза определялась особенно в гемолимфе и в теле после удаления крови. Определение проводилось разделением при помощи бумажной хроматографии, вымыванием и измерением редукции в водном растворе до и после гидролиза. Трегалоза отсутствует у питающихся гусениц, однако является типичным свойством куколок в период закукливания и куколичной квиэценции. Трегалоза отсутствует в конце куколического периода и у имаго.

PHOSPHORUS FRACTIONS DURING THE METAMORPHOSIS OF *CELERIO EUPHORBIAE* L.

Фракции, содержащие фосфор, в течение метаморфоза молочайного бражника

M. M. JEŻEWSKA

(Institute of Biochemistry and Biophysics, Academy of Sciences, Warszawa, Poland)

We have followed the changes in the distribution of phosphorus in the course of metamorphosis of the hawk-moth (*Celerio euphorbiae* L.), both during homodynamic and heterodynamic development. Following stages have been chosen for examination: a) full grown caterpillars, after cessation of feeding, b) freshly transformed pupae, c) pupae in half-life age, and d) freshly emerged moths. Males and females have been proceeded separately. The methods were those adopted in an earlier paper (1).

The results calculated as per cent of the total phosphorus of the body are presented in the following table for both sexes separately.

Distinct differences between both of the development modi are evident from the table. However it would be premature to accept this statement as definitive one before more experimental data are accumulated.

Table 1. Phosphorus Fractions during the metamorphosis of *C. euphorbiae* (I) homodynamic, (II) heterodynamic development (per cent of total body phosphorus)

	lipid-P		soluble-P		NA-P		protein-P	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Males								
caterpillars	19.0	19.7	59.7	50.5	20.2	26.3	1.8	3.3
pupae, fresh	17.8	15.0	64.4	58.4	16.5	21.4	1.1	5.1
pupae in half-life age	16.3	14.8	69.1	64.8	12.6	14.8	2.0	5.6
moths	20.3	14.6	64.7	74.3	13.3	9.5	1.6	1.6
Females								
caterpillars	21.6	20.2	52.2	47.5	24.5	27.7	1.5	4.4
pupae, fresh	14.1	14.2	63.9	55.6	18.5	23.1	3.2	7.0
pupae in half-life age	18.0	11.8	65.4	66.8	14.6	16.3	2.0	5.1
moths	28.0	22.2	46.2	58.2	21.3	16.8	4.5	2.8

LITERATURE

Heller J. and Jeżewska M. M., 1958, *Acta Biochim. Pol.*, 5: 3—17.

РЕЗЮМЕ

Авторами были исследованы изменения в распределении фосфора у взрослых гусениц *Celerio euphorbiae* L. после окончания приема пищи, а также у куколок сразу после линьки и у свежевывлупившихся бабочек того же вида. Самцы и самки исследовались отдельно. Установленные различия приведены в таблице.

THE QUESTION OF THE U-SHAPED CURVES OF OXYGEN CONSUMPTION IN THE INTERMOULTING PERIODS OF HOLOMETABOLOUS AND HETEROMETABOLOUS INSECT LARVAE*)

Вопрос U-образного течения потребления кислорода в периоде между личинкой у личинок Holometabola и Heterometabola

K. SLÁMA

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, Czechoslovakia)

SUMMARY

The total metabolism decreases slightly throughout the entire period of postembryonic development in *Pyrrhocoris apterus* L. The changes in oxygen consumption in the larval instar are as follows: a more or less profound increase of oxygen consumption in the first part of the instar; a decrease in the second part, connected with a new increase just before the next shedding of the exuviae; and a peak value immediately afterwards.

Possible reasons for the homology between the processes occurring in the second half — period of each larval instar and those in the pupal instar are given. It is concluded that similar physiological changes take place in the course of the larval instar both in *Pyrrhocoris* and in certain holometabolous insect larvae.

РЕЗЮМЕ

У некоторых *Holometabola* было обнаружено, что величина общего обмена веществ увеличивается в первой половине и вновь уменьшается во второй половине каждой личиночной стадии; совершенно обратное было обнаружено у некоторых *Heterometabola* как, например, у клопов *Oncopeltus* и *Rhodnius*, где максимум в общем обмене веществ наступает около линьки, а минимум, например, в середине каждой стадии. Автор провел непрерывное измерение потребления кислорода в течение всего постэмбрионального развития клопа *Pyrrhocoris apterus* и установил отношения, подобные исследованным личинкам *Holometabola*. U-образная кривая потребления кислорода, которая могла бы быть гомологизирована с U-образными кривыми, установленными для куколок *Holometabola*, не проявляется во всей стадии, а лишь во второй половине каждой личиночной стадии как у *Pyrrhocoris apterus*, так и у исследованных личинок, что опять тесно связано с морфологическими данными некоторых авторов, утверждающими, что кукольный период *Holometabola* отвечает лишь второй половине последнего личиночного возраста *Heterometabola*.

*) The detailed report will be published in the journal *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 1960.

GESAMSTOFFWECHSEL DER LARVEN EINIGER BLATTWESPENARTEN (HYM., TENTHREDINOIDEA)

Обмен веществ у личинок некоторых пилильчиков (*Hym., Tenthredinoidea*)

V. JANDA jr.

(Zoologisches Institut der Universität in Brno, Tschechoslowakei)

Dem Studium des Gesamtstoffwechsels im Laufe der ontogenetischen Entwicklung wurde bereits eine ganze Reihe von Arbeiten gewidmet, die sich meist auf den Puppen- und Einmetabolismus beziehen. Eine weit geringere Aufmerksamkeit wurde jedoch der Ergründung des Larvenmetabolismus gewidmet. In meinem Referate werde ich die Ergebnisse der Forschungen berichten, die wir in unserem Laboratorium an Blattwespenlarven vorgenommen haben.

Zum Zwecke der Erlangung bestimmter Vorstellungen von den Veränderungen der Stoffwechselintensität wurden die Veränderungen des Nahrungs- und Sauerstoffverbrauchs, der Kot- und Kohlendioxydabgabe untersucht. Für die Versuche habe ich vor allem die Art *Croesus septentrionalis* L. verwendet. Die Larven der zweiten Generation wurden gleich nach dem Ausschlüpfen ins Laboratorium gebracht und hier bei einer Temperatur von 21°C weitergezüchtet. Sie wurden mit Birkenblättern (*Betula verrucosa*) gefüttert. Die Larvenentwicklung der männlichen Individuen dauerte 12 Tage, die der weiblichen 14 Tage. Männliche Individuen bildeten den überwiegenden Anteil des Versuchsmaterials. Zur Feststellung der Frass-Intensität wurde die Fläche der Frassbilder gemessen. Die Blätter wurden jeden Tag gewechselt. Die Kotstücke wurden quantitativ gesammelt, in einem Exsikkator getrocknet und sodann gewogen. Der Sauerstoffverbrauch und die Kohlendioxydabgabe wurden mit Hilfe des Drastichschen Mikrorespirometers bei 21°C bestimmt. Alle Versuchsergebnisse wurden schliesslich auf ein Einzeltier und ein Gramm Körpergewicht berechnet.

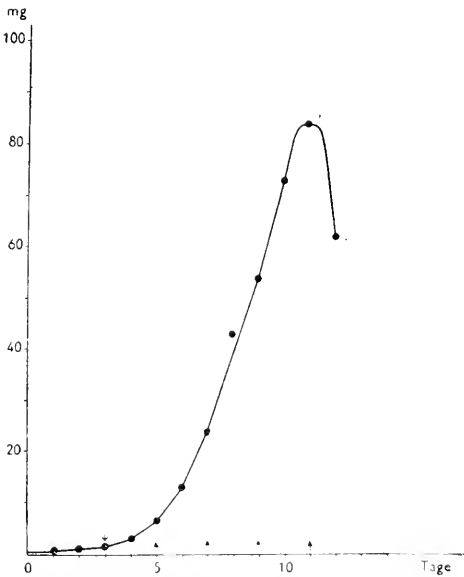


Abb. 1. Eigengewicht der Larven von *Croesus septentrionalis* während der Entwicklung.

Männliche Individuen bildeten den überwiegenden Anteil des Versuchsmaterials. Zur Feststellung der Frass-Intensität wurde die Fläche der Frassbilder gemessen. Die Blätter wurden jeden Tag gewechselt. Die Kotstücke wurden quantitativ gesammelt, in einem Exsikkator getrocknet und sodann gewogen. Der Sauerstoffverbrauch und die Kohlendioxydabgabe wurden mit Hilfe des Drastichschen Mikrorespirometers bei 21°C bestimmt. Alle Versuchsergebnisse wurden schliesslich auf ein Einzeltier und ein Gramm Körpergewicht berechnet.

Die durchgeführten Messungen ergaben ein heftiges Ansteigen des Nahrungs- und Sauerstoffverbrauchs wie auch der abgesonderten Kotmenge im Laufe der Larvenentwicklung. Gleichzeitig fand eine mächtige Gewichtszunahme des Larvenkörpers statt (Abb. 1.) Das Gewicht der aus dem Ei ausgeschlüpften Larve hatte sich nach einer 12-tägigen Entwicklung 220mal vergrößert. Innerhalb dieses Zeitraums konnte eine Larve 3280 mm² Blattfläche (oder

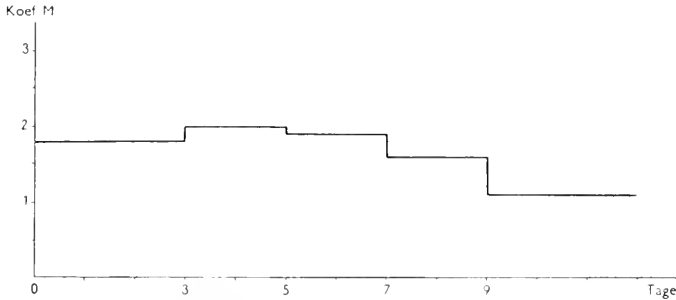


Abb. 2. Durchschnittliche Werte des eintägigen Gewichtszuwachses der Larven von *Croesus septentrionalis* während der Entwicklung.

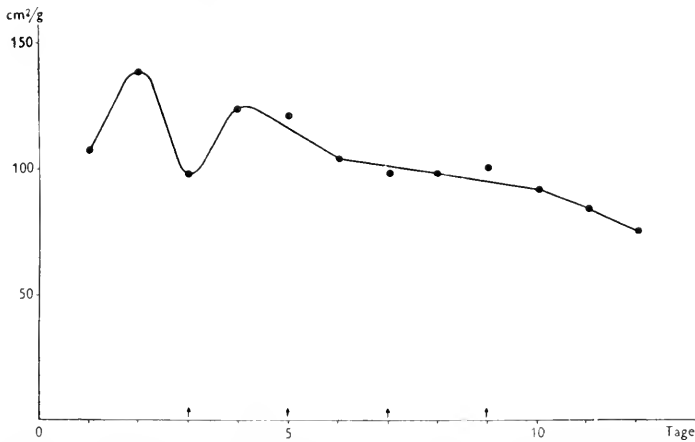


Abb. 3. Nahrungsverbrauch der Larven von *Croesus septentrionalis* während der Entwicklung.

126 mg des Trockengewichts dieser Nahrung) verzehren, 99 mg Kot abgeben und 9571 mm³ Sauerstoffs verbrauchen. Wenn wir nun die Berechnung des Nahrungsverbrauchs nicht auf ein Einzeltier, sondern auf ein Gramm Körpergewicht der Larve beziehen, bemerken wir, dass die Menge der verbrauchten Nahrung mit fortschreitender Entwicklung rasch abnimmt (Abb. 3). Ähnlich wurde auch eine relative Abnahme von Exkrementabgabe und Sauerstoffverbrauch festgestellt. (Abb. 4. 5.) Es lässt sich also behaupten, dass die Intensität des Gesamtstoffwechsels im Laufe der Larvalentwicklung eine vollkommen

deutliche relative Verringerung erfährt. Diese fortlaufende Verringerung hängt, wie es scheint, in erster Linie von der Verzögerung des Larvenwachstums ab. Diese Voraussetzung wird durch das Verhalten des Gewichtszunahmekoeffizienten bewiesen. Dieser Koeffizient, der die Veränderung des Körperwachstums ausdrückt, nimmt während der Entwicklung ab. (Abb. 2.) Die bereits erwähnte Abnahme des Sauerstoffverbrauchs wird von einer entspre-

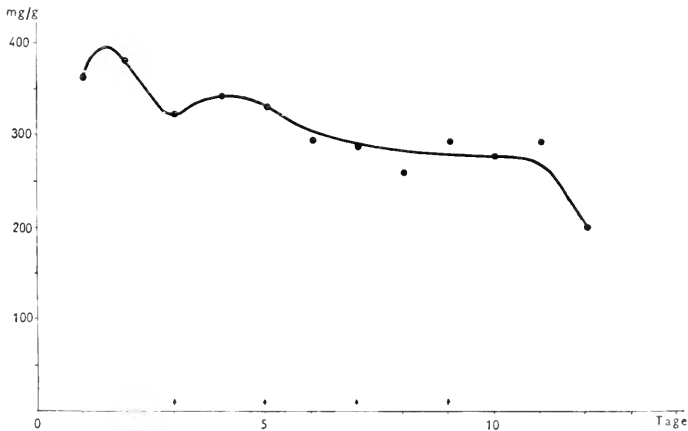


Abb. 4. Kotabgabe der Larven von *Croesus septentrionalis* während der Entwicklung.

ehenden Abnahme der Kohlendioxydabgabe begleitet. Infolgedessen konnten keine wesentlichen Veränderungen des respiratorischen Quotienten (RQ) beobachtet werden, dessen Wert sich im Laufe der Entwicklung stabil um 0,80 bewegte.

Inbezug auf die Intensität des Stoffwechsels eines Zeitabschnittes zwischen zwei Häutungen wurden bei Larven von *Croesus septentrionalis* mit Ausnahme des ersten Stadiums keine wesentlichen Stoffwechseländerungen beobachtet. In diesem Stadium wurde der Nahrungsverbrauch (Abb. 3) zuerst erhöht, sank aber vor der ersten Häutung wieder ab. Ähnlich verhielt es sich auch mit der Kotabgabe (Abb. 4) und mit dem Sauerstoffverbrauch (Abb. 5). In den nachfolgenden Stadien wurden aber derlei regelmässige Veränderungen nicht wahrgenommen. Da die einzelnen Häutungen in zweitägigen Intervallen vor sich gehen, hängt dieser Umstand mit der Geschwindigkeit der Larvenentwicklung zusammen. Die Feststellung der Stoffwechselintensität, insbesondere des Nahrungsverbrauches in kürzeren, als in eintägigen Zeitabschnitten zu treffen, wäre ziemlich schwierig. So konnten also die zufälligen Veränderungen des Stoffwechsels nicht in genügendem Masse zum Ausdruck kommen.

Bei einer anderen Blattwespenart *Trichiocampus viminalis* (Fall.) prägten sich die regelmässigen Schwankungen in den einzelnen Stadien ganz deutlich

aus, da sich die Entwicklung ebenso wie die Dauer der einzelnen Stadien auf einen längeren Zeitraum ausdehnte. So nahm der Nahrungsverbrauch während der ersten Hälfte des Stadiums stetig zu, um im Verlaufe der zweiten Hälfte des Stadiums wieder abzunehmen (Janda 1958). Wenn wir die Berechnung des Nahrungsverbrauches auf ein Gramm Körpergewicht beziehen, dann

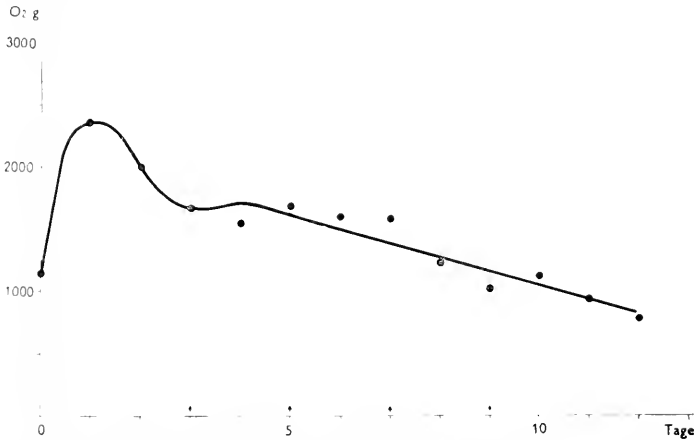


Abb. 5. Sauerstoffverbrauch der Larven von *Croesus septentrionalis* während der Entwicklung.

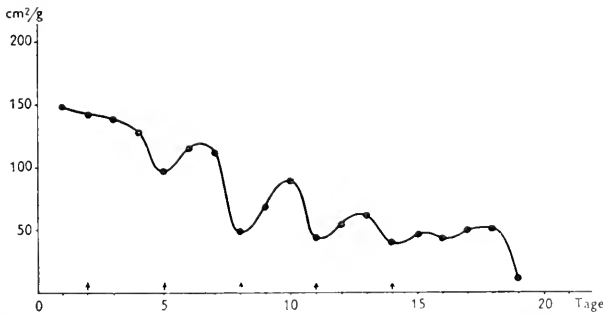


Abb. 6. Nahrungsverbrauch der Larven von *Trichiocampus viminalis* während der Entwicklung.

ergibt sich im Laufe der ganzen Larvenentwicklung eine ähnliche stufenweise Abnahme wie bei *Croesus septentrionalis* (Abb. 6.) Eine relative abnahme der Stoffwechselintensität im Laufe der Entwicklung hat auch Sláma 1959 auf Grund respirometrischer Messungen an folgenden Blattwespenlarven festgestellt: *Athalia colibri* (L.), *Pteronidea nigricornis* (Havt.), *Trichiocampus viminalis* (Fall.), *Trichiocampus ulmi* (Dahl.), *Tenthredo mesomelas* L., *Dolerus nigratus* (Fabr.). Der in bezug auf das Körpergewicht berechnete Sauerstoffverbrauch nahm mit der Entwicklungsgeschwindigkeit der bestimmten

Blattwespenart immer mehr ab. Bei *Dolerus nigratus*, dessen Larvenentwicklung 24 Tage dauert, konnten auch innerhalb der einzelnen Stadien ganz deutlich regelmässige Schwankungen des Sauerstoffverbrauchs beobachtet werden, die den bei *Trichiocampus riminalis* angegebenen Nahrungsverbrauchsschwankungen entsprechen.

Unsere Versuchsergebnisse, die wir an Blattwespen gewonnen haben, nähern sich die Ergebnisse Titschacks (1924) ausserordentlich. Seine Untersuchungen über Wachstum, Nahrungsverbrauch und Kotabgabe der Stabheuschrecke *Dixippus morosus* (Brunn.) sind für den Vergleich der Ergebnisse besonders wertvoll. Auch stimmen seine Resultate mit den Messungen des Sauerstoffverbrauchs, die ich an der Stabheuschrecke durchgeführt habe (Janda, 1952) vollständig überein. Man kann also, wie ich vermute, mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit voraussetzen, dass auch während der Larvenentwicklung bei anderen Insektenarten ähnliche Veränderungen der Stoffwechselintensität vor sich gehen, wie bei den Blattwespen.

LITERATUR

- Janda V., jr., 1952: *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.*, **16**: 237—248.
— 1958: *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.*, **22**: 137—147.
Sláma K., 1959. *Acta Soc. Entomol. Českosloveniae*, **56**: 113—125.
Titschak E., 1924: *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, **123**: 431—487.

РЕЗЮМЕ

Автором были исследованы изменения веса тела, потребления пищи и кислорода, а также количество экскрементов в течение всего развития личинок или личинок. Потребление пищи на одну особь в течение развития повышается. Если же потребление пищи сравнить с весом тела, то можно увидеть, что потребление пищи в этом случае в поступательном развитии снижается. Далее в течение отдельных стадий происходят определенные изменения в интенсивности питания: после линьки потребление пищи увеличивается, приблизительно в половине стадии достигает максимума, затем опять снижается вплоть до следующей линьки. Такие же изменения, как в потреблении пищи, можно наблюдать и в потреблении кислорода. Эти изменения, прежде всего, зависят от роста тела, кроме того, могут быть и иные факторы.

METABOLISM DURING DIAPAUSE AND DEVELOPMENT IN SAWFLY METAMORPHOSIS

Метаболизм стадий превращения шелкопряда в течение диапаузы и развития

K. SLÁMA

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences,
Praha, Czechoslovakia)

In the present communication I should like to describe briefly some of the experiments performed on metamorphosis stages of different sawflies which seem to be interesting from the physiological point of view.

It is generally recognized in the insect physiology that the respiratory metabolism of the pupal stage is characterized by a variously modified U-shaped curve of the oxygen consumption (see Wigglesworth, 1953, Edwards, 1953). In sawfly metamorphosis may be seen a similar U-shaped course of respiration. Unlike the other holometabola in which these changes take place in the pupal stage, the typical U-shaped curve of metabolism in sawfly metamorphosis is divided between both the prepupal stages and the pupa. Metabolic processes taking place in the initial stage of the pupal development of holometabola occur in sawflies during the prepupal stages which are of considerable importance. An adult sawfly larva does not accept food after the last larval moulting and transforms directly into the first prepupal stage — eonymph. At the end of eonymphal stage histogenetical processes in imaginal discs as well as histolysis of the larval body parts begin to assert themselves causing the formation of the further prepupal stage — pronymph. Generally speaking, eonymph keeps the larval body structure, while pronymph displays already internal organs of imago, which in other holometabola develop as late as in the pupa. In sawfly pupa living relatively for a short time the definitive formation of imaginal organs is completed. Presumably the prepupal stages form here a further, that is the third instar of metamorphosis divided by an interposed moulting from the pupa, while the instar preceding eonymph corresponds in sawflies to the last larval instar of other holometabola. Just before the last larval moulting (i. e. eonymphal moulting) feeding is usually finished and growth of the larval body stopped) see preceding report on the origin of the pupal instar by Novák and Sláma).

Eonymphal — pronymphal transformation accompanied by histogenesis of imaginal discs and histolysis of the larval body is very important from the physiological point of view. In some species as in *Cephalcia abietis* L. this period is distinctly limited by eonymphal and pronymphal diapause (Novák

1957). Eonymphal diapause is in this period usually finished and the post-diapause development that follows may be externally recognized by the growth and pigmentation of the so called pupal eyes. The stage being morphologically and physiologically clearly defined I propose to use a special name for it — the mesonymph.

Table 1

Oxygen consumption, cytochrome oxidase and succinic dehydrogenase activity during diapause and non diapause development in *Cephalcia abietis* L.

	O ₂ consumption in mm ³ /gram live weight/hour. 22°C	Succinodehydrogenase activity in μg of formazan per gm of tissue	Cytochrome oxidase activity in mm ³ O ₂ /gram live weight/10 min. 25°C.
Diapausing eonymphs	100	98	560
Diapausing? mesonymphs	110	110	—
Diapausing pronymphs	80	—	—
Pronymphs after diapause	150	142	—
Pronymphs just before pupation	250	220	1120
Young pupae	300	400	1600
Old pupae	400	960	1950

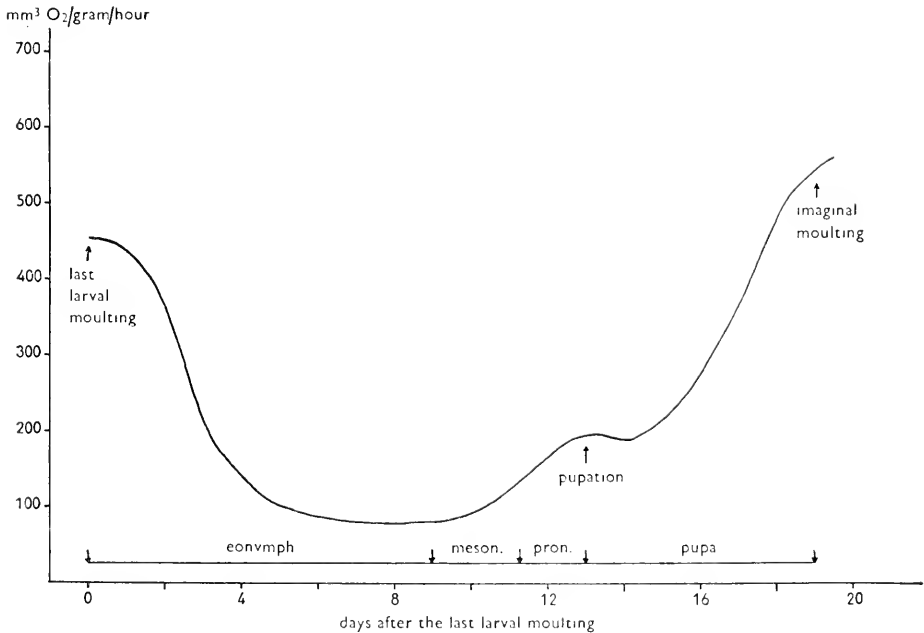


Fig. 1. Respiratory metabolism during metamorphosis of eonymphal, mesonymphal, pronymphal and pupal stages which is common for the non-diapause development in several sawfly species (After Sláma, 1958).

After the eonymphal moulting a decrease of respiratory metabolism has been observed in all species studied reaching its minimal rate chiefly in the eonymphal stage (Fig. 1). Both in diapause and nondiapause development the period of eonymph represents the lowest metabolic rate of the whole developmental cycle in most of sawflies. A progressive increase of metabolic activity reappears at the beginning of mesonymph in connection with the

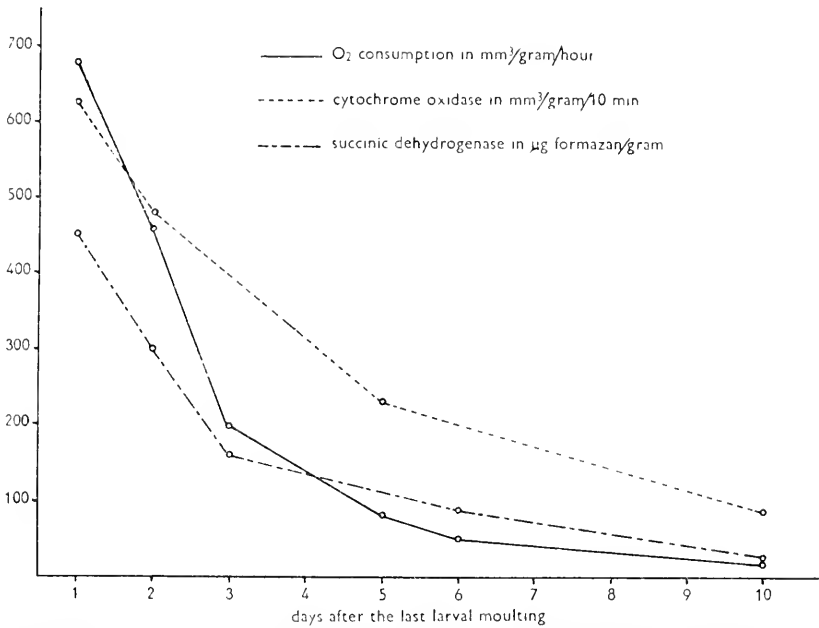


Fig. 2. Oxygen consumption, cytochrome oxidase and succinic dehydrogenase activity in the beginning period of the eonymphal stage in *Neodiprion sertifer*, Geoffr.

onset of morphogenetical processes going on up to the pupal stage; if the pronymphal diapause does not take place. The pupation brings forth an intensive rise of respiratory metabolism lasting to the emergence of imago. A short interruption of such an increasing course appears sometimes at the beginning of the pupal stage as a result of finished moulting process. As shown in Fig. 1 the regular U-shaped curve of respiratory metabolism relating exclusively to the pupae of various holometabola is divided in sawflies into the stages of eonymph, mesonymph, pronymph and pupa altogether. As for the respiratory metabolism sawfly pupa corresponds only with the final ascending part of the typical U-curve of other holometabola. (Sláma, 1958).

Further experiments have shown that changes in respiratory metabolism during the metamorphosis in sawflies are in close relation with changes in the activity of some respiratory enzymes. Simultaneously with the rapid decrease

of oxygen consumption at the beginning of the conymphal stage we can observe also an intensive decrease in cytochrome oxidase and succinic dehydrogenase activity (Fig. 2). At the second part of sawfly metamorphosis with an increasing oxygen consumption a corresponding rise of succinic dehydrogenase and cytochrome oxidase activity could be registered (Tab. 1). The lowest activity of these enzymes was ascertained just during diapause and in the

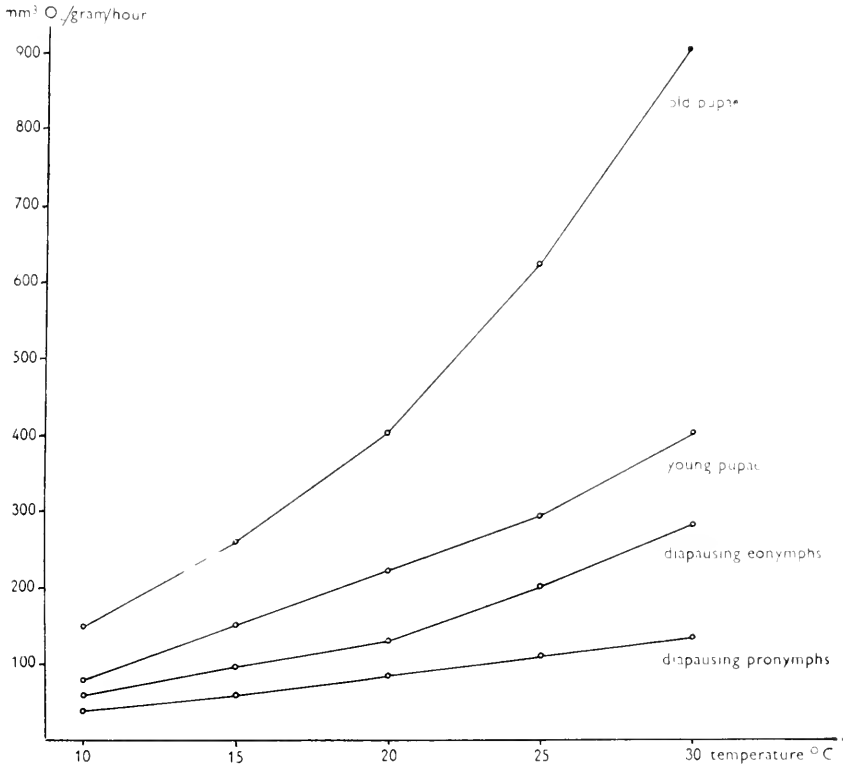


Fig. 3. The effect of temperature upon oxygen consumption of several developmental stages in *Cephalcia abietis*.

period of low metabolic rate. In the sawfly *Cephalcia abietis* L. where the period of histogenesis and histolysis of mesonymph are separated from other stages by diapause a slight respiration rise and a corresponding increase of succinic dehydrogenase activity have been found during this period.

Experiments concerning the influence of temperature on respiratory metabolism revealed the lower is respiratory metabolism and respiratory enzymes activity the smaller temperature effect on the respiration may be seen. This observation confirms investigations made on other insect species (see Kuznetzoff 1953). Respiratory metabolism of diapausing eonymphs and pronymphs

is less influenced by temperature changes while the active developmental stages as larva, pupa and imago seem to be greatly affected by them. Between these extremes we are able to find a number of transitory cases in direct dependence on the changes in activity of respiratory enzymes (Fig. 3).

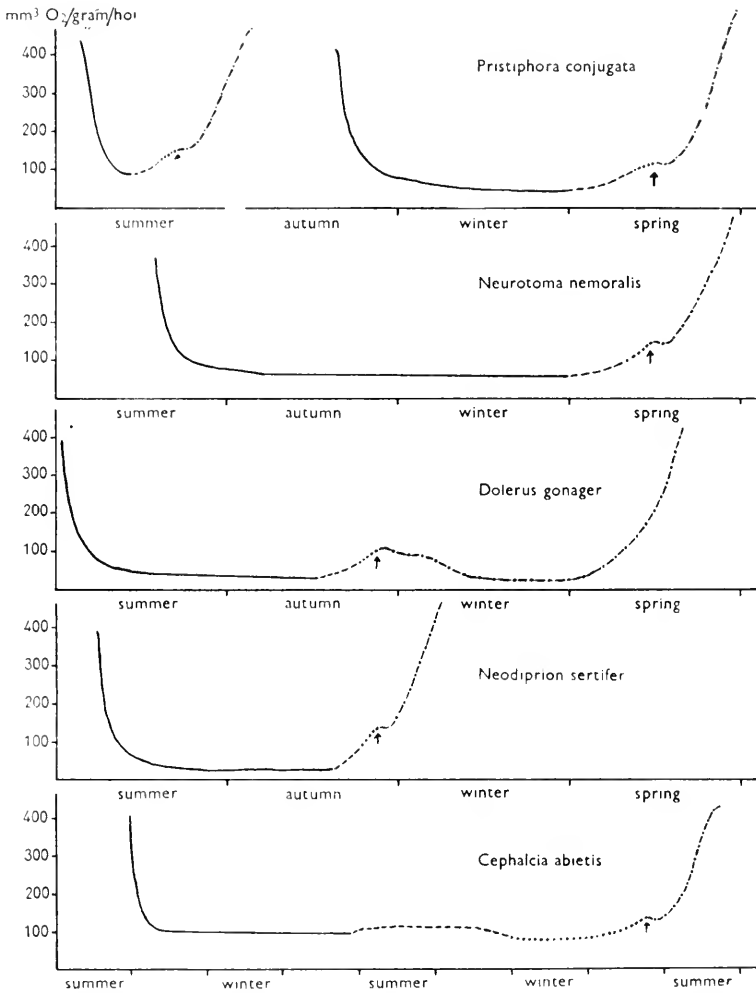


Fig. 4. Respiratory metabolism during diapause and non-diapause development in several sawfly species. Arrows indicate the moment of pupation. — conymph, - - - mesonymph, pronymph, - . - . pupa.

Respiratory quotient in various sawfly species maintains steady round the value of 0.68–0.75 during entire diapause period. Evidently lipids cover the greater part of energy needs in this time. In the period of histolysis-histo-

genesis in mesonymph a small increase in respiratory quotients has been found which may be explained probably by the influence of protein metabolism.

Changes in the total metabolism were studied also in connection with the generation cycles. In sawflies there occur polyvoltine, bivoltine and monovoltine species and diapause lasts sometimes as much as 2 to 3 years beside extreme cases with even a 6 years long diapause. In most sawflies the prepupal diapause takes place through the winter period but there are species, too, e. g. *Neodiprion sertifer* Geoffr. with a summer diapause. In the family *Dolerinae* larvae live predominantly in spring. Diapause begins here in the eonymph and continues throughout summer. In autumn diapause is interrupted, the pupa moults falling again into diapause which lasts during the winter. It is one of the few instances of pupal diapause in sawflies. In bivoltine species the minimal respiratory metabolism in eonymphs during the nondiapause development never reaches such a low value as in the case of diapause (Fig. 4).

Many authors explain the rapid fall of metabolism rate during metamorphosis of holometabola by means of the histolysis (see e. g. Fink, 1925). But experiments made with different sawfly species show that this decrease is not necessarily connected with histolysis, as we have supposed before and depends most probably chiefly on the activity of respiratory enzymes. As these two processes run almost simultaneously in the pupae of holometabola it has not been possible as yet to distinguish them properly. In sawflies they are clearly separated because of the said shift of organogenesis into the prepupal stages. In many sawflies decrease in metabolism appears to be equally rapid in the developing individuals as in those reaching diapause, even if the histolytic — histogenetic processes in the latter case do not begin before the one year diapause delay. During histolysis-histogenesis processes in mesonymph we can observe a slight increase of the total metabolism and succinodehydrogenase activity. This increase, however, is very small, only about 10 to 20 per cent of the total diapause metabolism, even if at this period the imaginal organs are quickly formed from the imaginal discs. Presumably the morphogenetic processes alone need not necessarily cause a large increase of respiratory metabolism.

A considerable decrease of respiration and reduced activity of respiratory enzymes during diapause are accompanied by an increased resistance against inhibitors of the cytochrome system — this is the well known cyanide — resistant respiration shown from many diapausing insects (see Lees, 1956). A very high resistance against cyanide was ascertained in diapausing pupae of cecropia silkworm (Schneiderman and Williams, 1954). As an exception to this cyanide-resistant respiration the sawfly *Pristiphora erichsonii* is often quoted, its diapausing prepupal stages being scarcerly more resistant against cyanide as the normal developmental stages, according to McDonald and Brown (1952). I have made measurements of cyanide — resistance by means

of an improved technique on a large stock of material of *Neodiprion sertifer* Geoffr. and *Cephalcia abietis* L. The results show the diapausing conynymphs and pronymphs of these sawflies are at least 10 times more resistant against cyanide than growing larvae. The fact sawflies are no exception to the rule agree in some extent with a new conception of enzymatic mechanism in diapause as communicated by Kurland and Schneiderman (1959).

Experiments described represent only a small part of a progressive investigations concerning the physiology of metamorphosis in this group; detailed descriptions and all evidences will be published elsewhere.

LITERATURE

- Edwards G. A., 1953, In *Insect Physiology*: 96—146. K. D. Roeder (Ed.) New York.
Fink D. E., 1952, *J. Gen. Physiol.*, 7: 527—543.
Kurland Ch. G. and Schneiderman H. A., 1959, *Biol. Bull. Woods Hole*, 116: 136—161.
Kuznetzoff N., 1953, *Osnovy fiziologii nasekomych*. Moskva.
Lees A. D., 1956, *Annual Rev. of Entomology*, 1: 1—16.
McDonald S. and Brown A. W. A., 1952, *Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario*, 83: 30—34.
Novák V. J. A., 1957, *Acta Soc. ent. Českoslov.*, 54: 269—276.
Schneiderman H. A. and Williams C. M., 1954, *Biol. Bull. Woods Hole*, 106: 238—252.
Sláma K., 1958, *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.*, 22: 334—346.
Wigglesworth V. B., 1953, *The Principles of Insect Physiology*. London.

РЕЗЮМЕ

Автором было измерено потребление кислорода в течение всего метаморфоза у нескольких видов шелкокрылов с различной экологией. При переходе из активной жизни личинок в стадию эонимфы происходит быстрое уменьшение всего обмена веществ и понижение активности таких ферментов как цитохромоксидаза и сукциндегидраза. Минимум обмена веществ наступает обычно в стадии эонимфы. В периоде куколки шелкокрылов наступает постепенное увеличение метаболизма, характеризующееся возрастанием потребления кислорода. Общий обмен веществ в течение всего метаморфоза (от конца личиночной стадии до появления имаго) характеризуется подобной различно изменяющейся U-образной кривой, установленной для куколок Holometabola. Типичное U-образное прохождение процессов обмена веществ, описанное многими авторами только для куколок различных Holometabola, у шелкокрылов охватывает и преинальные стадии эонимфы, пронимфы и саму куколку. Физиологически соответствуют куколки шелкокрылов лишь конечной, восходящей части U-образной кривой куколок иных Holometabola.

РАЗВИТИЕ ФУНКЦИЙ НЕРВНО-МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЫ ДЕТЕЛЯТЕЛЬНОГО АППАРАТА В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕЗА У АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ (*LOCUSTA MIGRATORIA* L.)

The Development of the Functions of the Neuromuscular Apparatus in the Ontogenetical Process of the Asiatic Migratory Locust (*Locusta migratoria* L.)

А. К. ВОСКРЕСЕНСКАЯ*)

(Институт эволюционной физиологии им. П. М. Сеченова АН СССР,
Ленинград, СССР)

В процессе индивидуального развития насекомого крыловой аппарат развивается последним и представляет собой наиболее специализированную нервно-мышечную систему, приспособленную к выполнению быстрых и частых движений. Проведенное нами исследование функций крылового прибора у взрослых насекомых (азиатской саранчи и некоторых бабочек) показало, что мышцы крыльев способны следовать за ритмом приходящих нервных импульсов в более высоких пределах частот, чем мышцы ног тех же насекомых. Было так же установлено, что наиболее характерной особенностью крыловых мышц, общей для всех исследованных насекомых, являются следовые ритмические сокращения, возникающие после раздражения ганглия брюшной нервной цепочки и продолжающиеся 20—30 секунд (рис. 1).

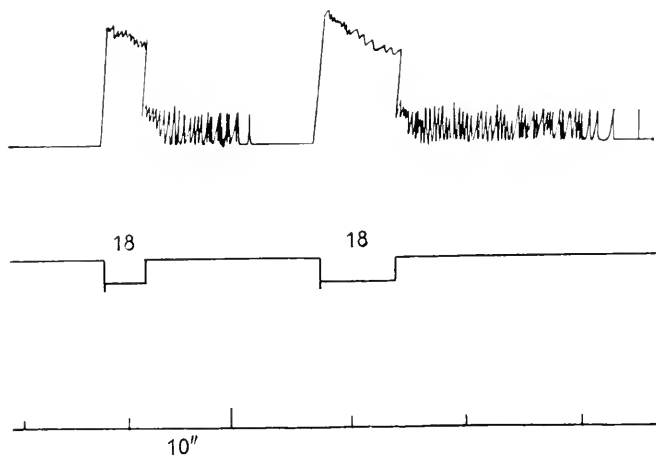


Рис. 1. Запись следовых ритмических сокращений в мышцах крыльев азиатской саранчи.

Сверху вниз: мышечные сокращения, отметка раздражения ганглия, отметка времени 10 секунд.

*) А. К. Voskresenskaya

Электрофизиологический анализ природы следовых сокращений показал, что источником импульсов служит центральный нервный прибор. (Рис. 2). Сразу после прекращения раздражения следовые ритмические реакции возникают как в мышце, так и в ганглии и в первые секунды воспроизводится ритм, заданный раздражением. (Рис. 2б). В дальнейшем ритм следовых потенциалов в ганглии сохраняется соответствующим преимущественному раздражению, а следовые потенциалы в мышце постепенно урезаются и затухают раньше, чем следовая ритмическая реакция в нерв-

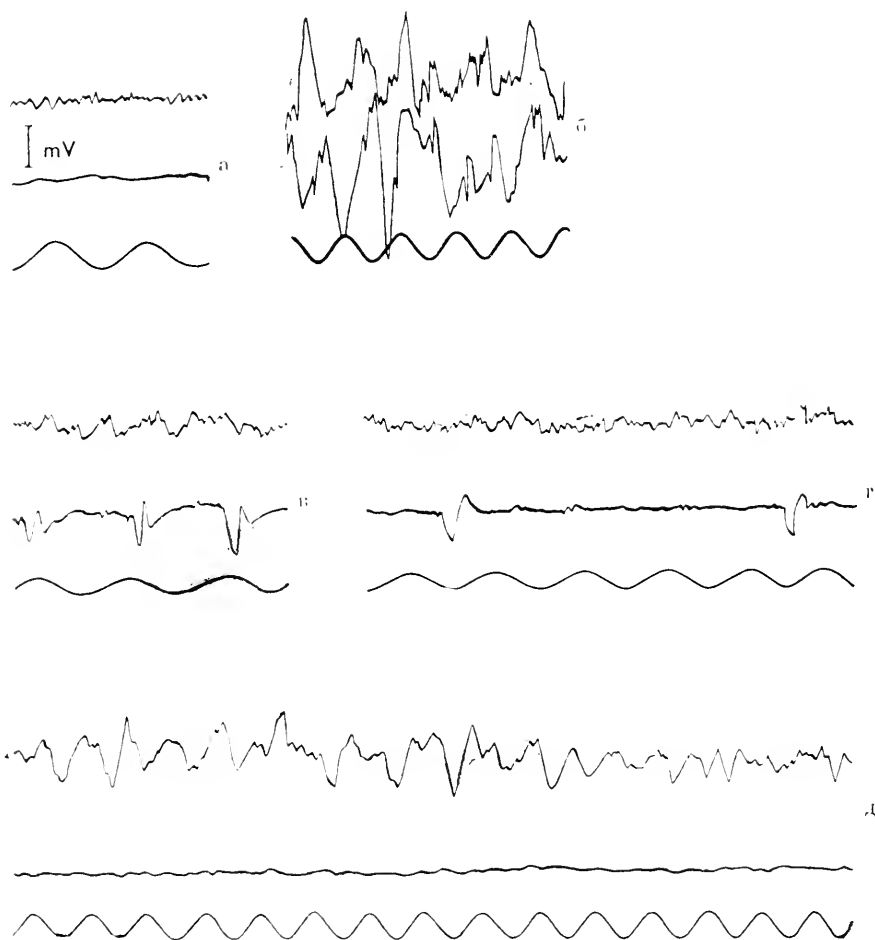


Рис. 2. Следовые ритмические потенциалы в третьем грудном ганглии и в крыловой мышце (депрессор экстензор заднего крыла) азиатской саранчи.

а — фон; б — через 2 секунды и в и г — через 10 — 12 секунд после прекращения раздражения ганглия; д — после инъекции в мышцу крыла симпатолитина $1 \cdot 10^{-5}$.
Сверху вниз: потенциалы, отводимые от ганглия, потенциалы отводимые от мышцы, отметка времени 50 миллисекунд.

ных клетках (Рис. 2в и г). Вместе с тем, следовые ритмические сокращения крыловых мышц осуществляются лишь при условии участия на периферии волокон непарного вентрального нерва, оказывающего на летательный прибор адаптационно-трофическое влияние, повышающее функциональные свойства нервно-мышечной системы, аналогично симпатическим нервам позвоночных животных. Опытами установлено, что непарный вентральный нерв у азиатской саранчи аналогичен симпатическому нерву по структуре, по функции и по химической природе его влияний. (Воскресенская,

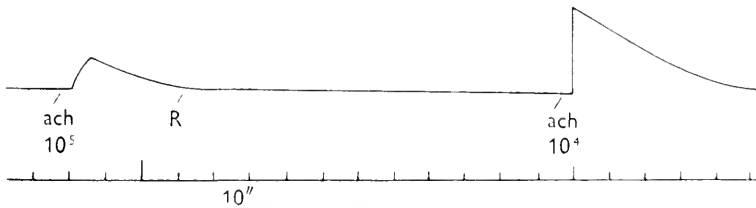


Рис. 3. Реакция на приложение ацетилхолина изолированных мышц зачаточных крыльев личинки азиатской саранчи 5-го возраста на 5-й день после линьки. Сверху вниз: мышечные сокращения, отметка времени 10 сек, γ — нанесение ацетилхолина $1 \cdot 10^{-5}$ (слева) и $1 \cdot 10^{-4}$ (справа).

1950). Выключение функции непарного вентрального нерва в крыловой мышце путем инъекции симпатолитина временно выключает следовые ритмические реакции в мышце, несмотря на наличие следовых потенциалов в ганглии (рис. 2г).

Исследовалось развитие функций крылового нервно-мышечного прибора у азиатской саранчи в 4 и 5 личиночном возрасте, а так же в первые часы и дни после окрыления, вплоть до окончательного формирования функции полета. Этими исследованиями установлено, что крыловые мышцы личинок саранчи отвечают контрактурой на приложение химических раздражителей — ацетилхолина ($1 \cdot 10^{-5}$) (рис. 3) и никотина ($1 \cdot 10^{-3}$). У личинок 5-го возраста эта реакция хорошо выражена в первые 5—6 дней их жизни, затем она становится нерегулярной, а за день до окрыления мышцы крыльев личинок не обнаруживают никакой двигательной реакции на приложение ацетилхолина и никотина, так же как и мышцы взрослой летающей саранчи.

При электрическом раздражении нервного прибора крыловые мышцы личинок саранчи 5-го возраста отвечают гладким тетанусом уже при частоте раздражения 10—20 в 1 сек. Между тем, крыловые мышцы летающей саранчи при частоте раздражения нервного прибора до 50—60 в 1 сек. отвечают отдельными сокращениями или зубчатым тетанусом в ритме раздражения. Личиночным мышцам крыльев не присуща и несемальная форма ответа при частых и сильных раздражениях. Вместо пессимума они обла-

руживают остаточную контрактуру. Личпочные мышцы крыльев никогда не обнаруживают следовых ритмических сокращений, характерных для летательных мышц взрослой саранчи.

Все эти качества характеризуют медленно реагирующие тонические мышцы, они полностью отсутствуют в летательных мышцах взрослых насекомых, настроенных на ритмическую деятельность большой частоты.

В течение первого часа, после окрыления саранчи, крыловые мышцы обнаруживают непрерывные спонтанные медленные сокращения в ритме дыхательных движений брюшка (рис. 4а). Раздражение первого прибора

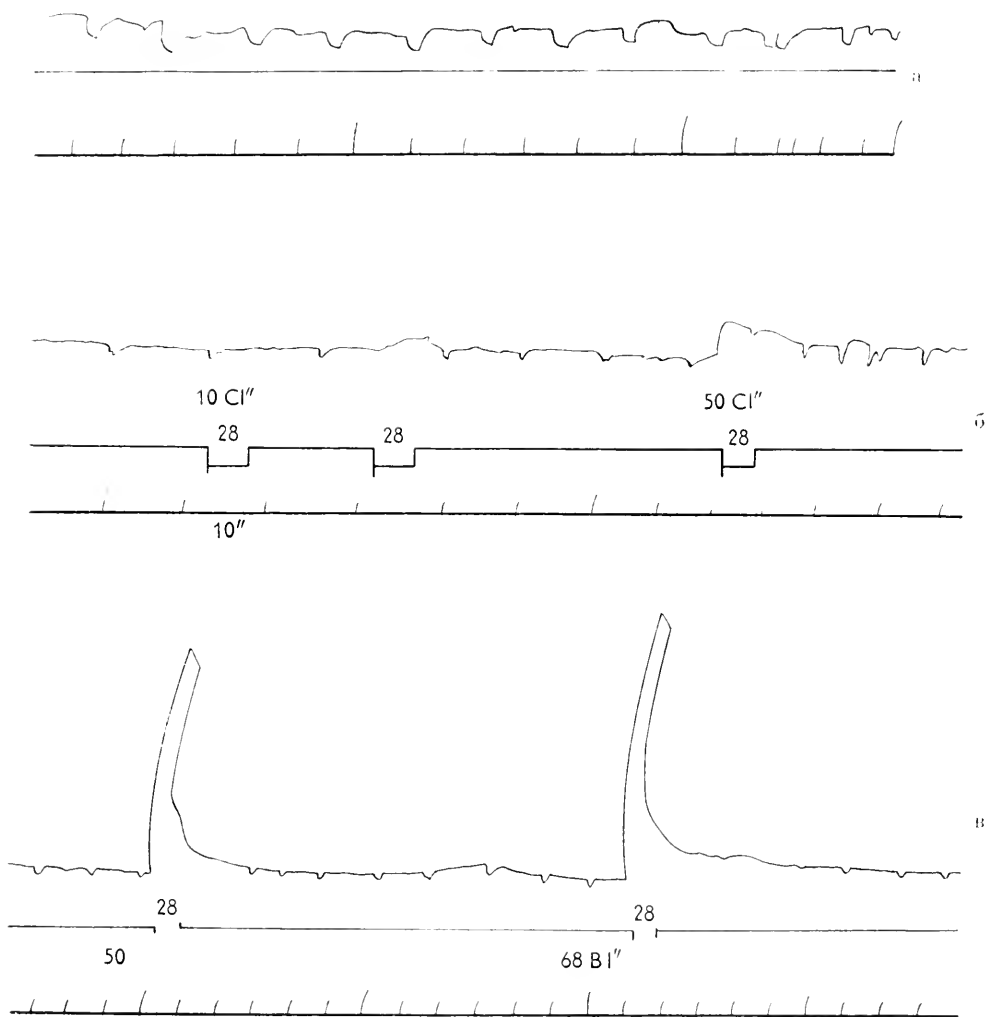


Рис. 4. Спонтанные движения крыловых мышц в ритме дыхания в первые часы после окрыления.

в этот период почти не оказывает влияния на крыловые мышцы (рис. 4б). Можно предположить, что в этот период развития нервный прибор крыла еще не обладает в полной мере пусковой функцией и крыловые мышцы оказываются втянутыми в сферу влияния воли возбуждения, irradiрующих из сегментарных нервных центров, управляющих дыхательными движе-

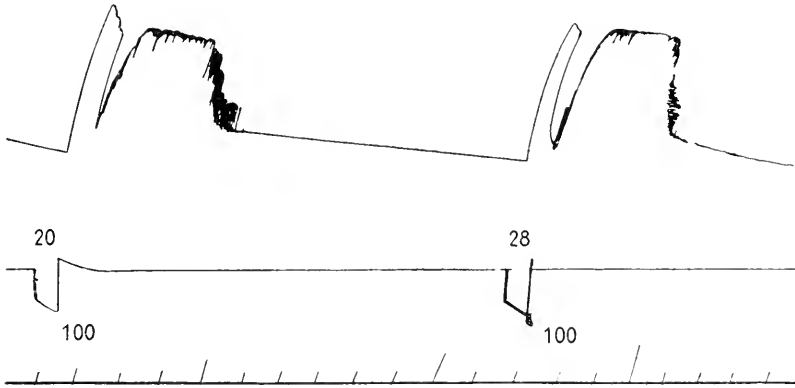


Рис. 5. Следовые ритмические сокращения крыловых мышц саранчи на 2-й день после окрыления.

ниями. В последующие 2—3 часа появляется ответ крыловых мышц на электрическое раздражение ганглия в виде тетануса, спонтанные сокращения в дыхательном ритме постепенно затухают. Происходит подчинение функции летательного аппарата центральной нервной системе, приобретающей пусковое влияние (рис. 4в).

Через 5—6 часов после окрыления появляются следовые ритмические сокращения крыловых мышц, но в первые 2—3 дня, до начала активного полета, наряду с ритмическими сокращениями, в крыловых мышцах наблюдаются длительные следовые сокращения типа контрактуры (рис. 5). В последующие дни тонический компонент следовой реакции ослабевает, а ритмический усиливается и, наконец, появляются типичные для летающей саранчи следовые ритмические реакции, не связанные с контрактурой (рис. 1а). К этому времени окончательно формируется как пусковое, так и адаптационно-трофическое влияние нервной системы на крыловой аппарат, связанное с установлением определенных функциональных свойств нервно-мышечной системы, обеспечивающих специализированную функцию полета.

Опыты показали, что в формировании функции летательного аппарата насекомых, наряду с развитием пускового влияния моторного нерва, принимают существенное участие импульсы, передающиеся по адаптационной системе симпатического паранервного вентрального нерва.

В первые 1—2 часа после окрыления при воздействии на ганглий никотином в концентрации, избирательно адресованной к ганглиозным клеткам периферического нерва и вызывающей усиление их деятельности, происходит срочное и временное изменение функциональных свойств крылового прибора в сторону реакций, характерных для более поздних стадий развития. В дальнейшем влияние симпатического нерва на крыловой прибор сказывается в повышении функциональных свойств и усилении ритмической активности.

В хронических опытах у личинок 5-го возраста азиатской саранчи перерезались в 3-м грудном сегменте волокна симпатического периферического нерва, иннервирующие мышцы крыльев и прыгательных ног. Оперированные личинки полностью сохранили нормальную координацию движений при ходьбе, но потеряли способность прыгать и могли передвигаться лишь путем быстрой ходьбы, в которой принимали участие все 6 ног. После окрыления оперированные насекомые не начали летать и через несколько дней. Подброшенные в воздух они падали и убегали, не пользуясь ни прыжком, ни полетом. Таким образом, функция полета не развивалась у насекомых, двигательные приборы которых в личиночном возрасте были лишены влияния центральной нервной системы, передающихся по симпатическим нервам.

Изложенные опыты показывают, что путь формирования и координации функций летательного органа в онтогенезе у саранчи отражает общие закономерности эволюции функций периферических приборов, установленные на позвоночных животных работами школы Л. А. Орбели (Орбели, 1945). Прогрессивно усиливается нервная роль нервной системы, утрачивается реактивность мышц к диффузно распространяющимся, не специальным влияниям, тонический характер реакций сменяется ритмической активностью. В перестройке функциональных свойств периферического прибора существенная роль принадлежит влияниям, приходящим по адаптационной системе симпатического периферического вентрального нерва, который создает наилучшие условия для выявления текущей деятельности.

Сопоставление факторов, полученных на мышцах насекомых, с материалами, полученными в школе Л. А. Орбели на мышцах млекопитающих в ранний период онтогенеза (Худорожева, 1949), позволяет предполагать, что адаптационная роль нервной системы в формировании новых функций представляет собой закономерное явление, широко распространенное в мире животных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Воскресенская А. К., 1950, *Физиологич. журн. СССР*, **36**: 176—183.
Орбели Л. А., 1945, *Труды физиологич. Ин-та им. П. П. Павлова АН СССР*, **1**: 3—12.
Худорожева А. Т., 1949, *Извест. Акад., Наук СССР, сер. биологич.*, **1949** (5): 617—628

SUMMARY

The subsequent changes have been investigated of the indirect wing musculature in the IVth and Vth instar and in the first days of the imaginal life of *Locosta migratoria*. The responsiveness of the neuromuscular apparatus to the chemical agents acetylcholin and nicotin, to the electrical impulses of different frequencies and the effects of the interruption of the fibrils of the unpaired ventral sympathetic nerve, innervating the musculature of wings and spring musculature have been investigated. The conclusion has been reached that the adaptation role of the nervous system in the development of new functions is a lawful feature broadly spread among animals as it has been known in vertebrates on base of the papers of L. A. Orbeli (1945) and his collaborators so far.

FARBENBEWEGUNGSORIENTATION VON INSEKTEN IN ABHÄNGIGKEIT VON BELEUCHTUNGSVERHÄLTNISSEN

Двигательная ориентация к цветам в зависимости от условий освещения

Š. PAULOV

(Katheder für Zoologie der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Komenský Universität in Bratislava, Tschechoslowakci)

In dieser Mitteilung geben wir experimentele Ergebnisse zur Farbbewegungs-orientation von Insekten an. Als Ausgangspunkt zu diesen Studien dienten die Ergebnisse von Wagner 1947 bei Fliegen *Eristalis tenax* L.

Wagner gelangte auf Grund von Farbenempfindlichkeit bei *Eristalis tenax* bei zweiseitiger Beleuchtung durch verschiedene Farben zur einer merkwürdigen Schlussfolgerung. Er sagt nämlich, dass „bei gleicher Lichtstärke sich die phototaktische Wirkung verschiedener Farben in eine Folge von Farben: rot, gelb, grün, blau einreihen lässt, wobei die Anziehungskraft der Farben sich von links nach rechts vergrößert, d. h. in der spektralen Reihe von langen zu kurzen Wellen“ (64). Falls die Fliegen von einer Seite z. B. mit blauem Licht und von der anderen Seite mit rotem Licht beleuchtet wurden, war die Zahl der Zuwendungen zum blauen Licht grösser.

Ausgehend von den Ergebnissen von Wagner verfolgten wir ob die Feststellung dieses Autoren auch für andere Insektenarten (photopositive und photonegative Insekten) gilt, eventuell ob man diese Bewegungsorientation durch Lichtbedingungen bei Adaptationszucht beeinflussen kann (Paulov, 1955, 1956, 1957).

Die Arbeitsmethodik entstammt der Wagnerschen, sie war jedoch entsprechend verbessert und genauer gemacht, besonders mit Rücksicht auf die physikalischen Messungen und auf Benützung von genauer definierten Lichtfiltern. Neben Lichtfiltern mit breiten Durchlässigkeits bereichen wurden auch Interferenzfilter benützt, deren maximale Durchlässigkeit bei

1. 445 m μ (Blaufilter)
2. 516 m μ (Grünfilter)
3. 572 m μ (Gelbfilter)
4. 660 m μ (Rotfilter)

lag. Diese Filter lassen Licht von Wellenlängenbreite ± 5 m μ durch. Die Intensität des Lichtes wurde nach Messungen mit Selen-Sperrschichtzelle auf gleichen Wert abgeglichen, wobei das Photoelement in die Mittelstelle gebracht wurde, wo die Insektenwendungen stattfanden (an Stelle der T-för-

migen Glasröhre). Dadurch wurde an dieser Stelle die Beleuchtungsgleichheit im Sinne der visuellen Photometrie erreicht. Durch Benützung von vier Filtern haben wir sechs Kombinationen zur Verfolgung von Bewegungsorientation bekommen. Eventuelle Orientation von Insekten auf eine Seite wurde durch Inversion der Farbenpositionen korrigiert (z. B. wenn zuerst das blaue Licht von links und Rot von rechts kam, dann hatte man im zweiten Fall blaues Licht rechts und rotes Licht links).

Bei Beobachtung der Bewegungsorientation von photopositiven Insekten haben wir die Insektenarten folgendermassen gewählt:

- a) das Licht soll für die Insekten einen positiven Reiz vorstellen,
- b) Insekten besuchen keine Blumen in der Natur (keine Voraussetzung für die Existenz von grösserer oder kleinerer Empfindlichkeit zu einem Lichtwellengebiet),
- c) Insekten, die leicht in grösseren Mengen in relativer Nähe zu finden sind, damit die Experimente im gegebenen Tagesrhythmus der betreffenden Insektenart stattfinden.

Bei Insektenbeleuchtung mit zwei Farben wurde festgestellt, dass die Insekten sich immer zu der Farbe zuwenden, welche durch kürzere Wellenlänge der Lichtstrahlung gegenüber der anderen Farbe charakterisiert ist. Dabei ist zu bemerken, dass die Insekten sich zur gegebenen Farbe nicht preferenzartig zuwenden, sondern diese Bewegungsorientation relativ ist und von den Farben in der gegebenen Kombination abhängt, z. B. beim Paare grün-gelb wenden sich die Insekten der grünen Farbe zu. Solche Orientation hat man bei *Pyrhocoris apterus* L., *Aelia acuminata* L., *Rhizotrogus aequinoctialis* Hrbst., *Formica rufa pratensis* Retzius, aber auch bei *Melolontha melolontha* L. und *Culex pipens* L. festgestellt. Die resultierende Bewegung der Insekten ist im Schema — II veranschaulicht. Es scheint, dass die Feststellung von Wagner für die Bewegungsorientation von Insekten gegenüber Farben eine breitere Gültigkeit hat, und dass diese nicht auf Bildung von bedingten Verbindungen auf Farben in der Natur gebunden ist. Man kann annehmen, dass dies in Verbindung mit dem Lichte als einem positiven Stimulus im Insektenleben ist.

Die Untersuchung der Farbenbewegungsorientation wurde auf photonegative Insekten *Blatta orientalis* L. erweitert. Die Versuche wurden gleich wie oben in Zeiten maximaler Aktivität durchgeführt. Man hat festgestellt, dass diese Insekten sich der Farbe zuwenden, die durch grössere Wellenlängen gekennzeichnet ist als die andere Farbe in der Kombination. Die Bewegungsorientation ist hier gegensinnig zu der bei photopositiven Insekten. Die resultierende Bewegung ist im Schema — I veranschaulicht. Da wir die genaue Empfindlichkeitskurve des Insektenauges nicht kennen, setzen wir voraus, dass die Beleuchtungsgleichheit gleich ist wie für photopositive Insekten. Falls diese Voraussetzung richtig ist, dann kann man zur Schlussfolgerung

kommen, dass umgekehrte Bewegungsorientierung zu Farben mit dem Licht als negativem Stimulus verbunden ist.

Wir haben auch Versuche mit *Blatta orientalis* L. ausgeführt, welche wir vorerst bei weissem Licht von Beleuchtungsstärke 45 lx 24 Stunden gehalten haben. Die angegebene experimentelle Methodik hat ergeben, dass die Farbenbewegungsorientierung sich vollständig geändert hat und gleicht der von

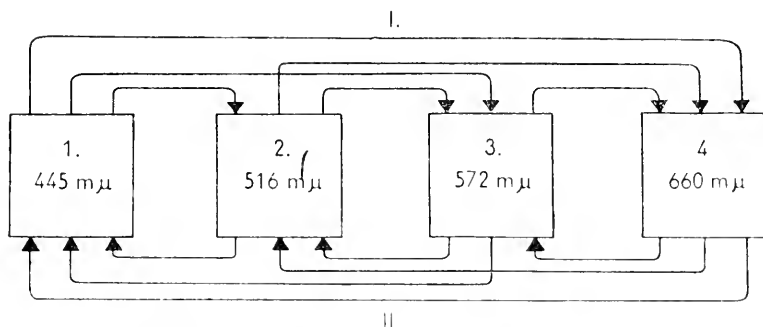


Fig. 1. Schema der Bewegungsorientierung von photopositiven Insekten (II) und photonegativen auf Licht adaptierten Insekten (I).

photopositiven Insekten. Z. B. Insekten bei normalen Bedingungen haben sich bei Kombination blau-rot mehr zur roten Farbe zugekehrt und nach Adaptationszucht bei weissem Licht war bei dieser Kombination die Bewegung zur blauen Farbe vorherrschend.

Man setzt voraus, dass es sich bei diesen Versuchen um die Signalbedeutung der Farben handelt, die hier durch Wellenlänge des Lichtes charakterisiert sind. Wir sehen, dass die Bewegungsorientierung von Insekten zu einer Farbe nur relativ ist und vom Farbenpaar abhängt. Es stellt sich also die Frage, ob bei gegebener Farbenkombination die eine Farbe ein positiver und die andere ein negativer Stimulus ist. Es ist wahrscheinlich, dass bei Bewegungsorientierung sich gleichzeitig beide Farben für die Richtung der resultierenden Orientation geltend machen. Bemerkenswert ist die Feststellung, dass die Bewegungsorientierung davon abhängt, ob das Licht ein positiver oder negativer Stimulus bei der betreffenden Insektenart ist. Gleichfalls bemerkenswert ist, dass die bedingte Verbindung auf weisses Licht bei *Blatta orientalis* L. nach Adaptationszucht die resultierende Bewegungsorientierung zu Farben ändert. Diese Feststellung würde für die schon ausgesprochene Voraussetzung zeugen, dass die Farbenorientierung davon abhängt, ob das Licht im Insektenleben einen positiven oder negativen Faktor vorstellt. Von einer „Farbenempfindung“ kann man auf Grund dieser Versuche zu dieser Zeit noch kaum sprechen.

LITERATUR

- Paulov Š., 1955, *Biológia*, **10**: 773—777.
— 1956, *Biológia*, **11**: 755—758.
— 1957, *Acta Facultatis Rerum Natur. Univ. Comenianae*, **4**: 155—162.
Wagner N., 1947, *Sbor. prác Prir. fak. UK v Bratislave*, **14**.

РЕЗЮМЕ

При изучении двигательной ориентации насекомых, освещаемых с двух сторон светом различной длины волны и с одинаковой фотометрической активностью, автор установил следующее. Фотопозитивные (реагирующие положительно на свет) насекомые передвигаются в сторону того света, который характеризуется более короткой длиной волны. Эти же передвижения были обнаружены и в случае условного рефлекса у фотонегативных насекомых, воспитанных при освещении. Фотонегативные насекомые (реагирующие отрицательно на свет) передвигались по направлению к тому свету, длина волны которого была длиннее.

THE PANNEL-DISCUSSION ON INSECT PHYSIOLOGY HELD ON MONDAY THE 7th SEPTEMBER

Частная дискуссия по физиологии насекомых, которая состоялась
7 сентября 1959 г.

M. V. Brian (Great Britain). (The source of the moulting hormone in ants.) I have so far been unable to find the prothoracic glands in the larva of the ant *Myrmica*, but I had found a large pericardial gland in the anterior part of the abdomen which had a similar histological cycle. The transplantations however had failed so far to show that it is analogous to the prothoracic glands. This is a remark to the discussion initiated by Prof. de Wilde the basis of which was that the ability to metamorphose remained in insects which have lost their prothoracic glands and that perhaps some other gland took over their function.

A. F. O'Farrell (Australia). Accurate measurements of the volume of the corpora allata and head lobes (ventral glands) have been made at frequent and carefully timed intervals throughout the first instar in *Blattella germanica* L. as reported here by O'Farrell, Stock, Rae and Morgan. There are large, rapid, systematic changes in cytoplasmic volume of both these glands. The changes are related in time to recognizable features of the moulting cycle, or regeneration process, or both, and the sequence is such as to suggest that increase and decrease in gland volume may correspond respectively to phases of build-up and release of hormone by the gland. Many complexities may be concealed within these phases, and there is as yet no justification for predicting that a gland of a particular size should or should not be 'active' in the sense of producing physiologically effective quantities of hormone. Change in size as distinct from any measurement made at a single point in time, is the important feature here.

During the first five days after hatching, the corpus allatum of *Blattella germanica* L. undergoes an increase in volume three times as great as the total difference in volume between the corpus allatum at hatching and immediately after the first ecdysis. If such relatively enormous volume changes can occur within a single instar, comparisons between corpus allatum volumes in different instars are unlikely to be good indicators of changes in activity during development, unless it is certain that the maximum (or minimum) volumes for each instar are being compared. What is really needed may well be a complete analysis of volume changes for every instar — a very laborious but not impossible task which might also assist the interpretation of development by providing better markers of physiological timing for various experimental procedures.

M. Gersch (DDR). Auf die Bemerkung von Professor de Wilde ist zunächst zu sagen, dass der Begriff Neurohormon zur Zeit leider nicht völlig einheitlich gebraucht wird. Daher sei eine begriffliche Klarstellung vorausgeschickt. Unter Neurohormonen sind die in Nervenzellen unter histophysiological erkennbaren Sekretionserscheinungen gebildeten Substanzen hormonaler Wirkungsweise zu verstehen. Es ist daher angebracht, zwischen Neurokrinie und Neurohumoralismus zu unterscheiden.

Da die Erseheinung der Neurosekretion wohl bei allen Tierstämmen mit einem zentralisierten Nervensystem auftritt, können die bei Insekten vorliegenden Verhältnisse m. A. n. nur bei einer vergleichend-physiologischen Betrachtungsweise sinnvoll eingeordnet

auch richtig bewertet werden. Es ist z. B. sehr bemerkenswert, dass nicht nur bei Insekten, sondern auch bei den Vertretern aller anderen Klassen der Arthropoden das Gehirn mit Anhangsdrüsen ausgestattet ist, was offensichtlich in enger Beziehung zur neurosekretorischen Tätigkeit steht. Ebenso findet man die auffällige Parallele zwischen dem Komplex Gehirn-Corpora cardiaca-Corpora allata der Insekten und dem Hypothalamus-Hypophysensystem der Wirbeltiere, auf die erstmalig Hanström (1941) hinwies, seine verständliche Erklärung. Darnach kann das neurosekretorische Zwischenhirn-Hypophysensystem der höheren Wirbeltiere als ein erhalten gebliebener Bezirk eines noch bei niederen Wirbeltieren ausgedehnteren und bei Wirbellosen weitaus bedeutungsvolleren Systems angesehen werden.

Für die Insekten hat sich neuerdings sowohl durch morphologische als auch durch histologische Untersuchungen mehr und mehr gezeigt, dass neurosekretorische Zellen nicht nur im Gehirn, sondern auch im Untersehlganglion und anderen Ganglien des Bauchmarks vorkommen. In Übereinstimmung mit den bei der *Corethra*-Larve auf experimentellem Wege gebrachten Nachweis der Hormonausschüttung nach Nervenreizung stehen die histophysiologischen Veränderungen der neurosekretorischen Zellen, wie sie nach Reizung des Nervensystems hier gleichfalls als ein Sekretionszyklus festgestellt wurden. Es ist also naheliegend, die physiologischen Befunde über die Wirkung der durch Reizung freigesetzten Faktoren mit den morphologischen Feststellungen in Verbindung zu bringen.

Die Befunde über das Vorkommen des Neurohormons C in den Corpora allata bei *Periplaneta americana* L. und *Carausius morosus* Br. gründen sich zunächst auf papierchromatographische Trennung. Dabei ist die Feststellung wesentlich, dass dieser Faktor auch im Gehirn, den Corpora cardiaca und im Bauchmark vorliegt. Inzwischen ist diese Substanz ebenso wie die anderen aus dem Nervensystem gewonnenen Faktoren isoliert und kristallin dargestellt worden. Die Bezeichnung Neurohormon erscheint daher berechtigt, zunachst die hormonale Wirkungsweise an verschiedenen Testen dargestellt werden kann. In einer Arbeit hat mein Schüler Mothes interessante Ergebnisse über die Ausschüttung verschiedener Hormonmengen in Verbindung mit dem Tag-Nacht-Rhythmus bei der Stabheuschrecke erzielen können. Gleichzeitig deutet sich die Möglichkeit an, wenigstens einen dieser Faktoren auf eine bestimmte neurosekretorische Zellgruppe im Gehirn beziehen zu können.

Die weite Verbreitung und die primäre Bedeutung der Neurosekretion als primäre hormonale Regulation erscheint verständlich, wenn man die Entstehung des Nervensystems aus dem Ektoderm in Betracht zieht. So wie die Drüsenzellen Elemente ektodermaler Herkunft mit Sekretionsleistung darstellen, ist die neurosekretorische Zelle gleichfalls als Abkömmling des Ektoderms mit derselben Fähigkeit zu sekretorischer Leistung anzusehen.

Mit diesen sehr fragmentarischen Hinweisen muss ich mich hier begnügen, um anzudeuten, dass die neurosekretorischen Verhältnisse der Insekten in Verbindung mit den entsprechenden Erscheinungen bei anderen Tiergruppen vielleicht ein besseres Verständnis erlauben, als bei enger Beschränkung auf nur eine Tiergruppe. Gleichzeitig wird damit nochmals die Berechtigung ersichtlich, zwischen Neurokrinie und Neurohumoralismus zur unterscheiden.

V. Kubišta (ČSSR). In all cases so far studied cellular metabolism seems to be regulated not by changes of energy production but by changes of energy consumption; this is coupled to respiration by the ability of phosphate acceptors to control the rate of oxygen uptake by mitochondria. It is, therefore, very improbable that in diapausing insects the block would occur directly in the oxidative phosphorylation and not in the mechanism

of protein synthesis. It would be possible to decide between these two possibilities by determining the level of adenosine phosphates in the cell: if the block would occur in the mechanism of oxidative phosphorylation or of respiration, the endergonic processes (e. g. protein synthesis) would continue to consume the ATP store of the cell until it sinks to a certain low level. If, however, these endergonic processes would be blocked, ATP would accumulate in the cell and the metabolism would be suppressed by lack of phosphate acceptors. It should be possible to distinguish analytically between these two states.

M. Lüscher (Switzerland). 1. To the question of Dr. Wigglesworth: What is the influence of the *C. allata* upon the determination of polymorphism in termites? Answer: The *C. allata* seem to play an important role in the determination of soldiers and supplementary reproductives. The differentiation of white soldiers (pre-soldier instar) results from an activation of the *C. allata* some time before ecdyson is being produced by the thoracic gland. It seems that the differentiation takes place before the activity of the thoracic gland and that the moult is delayed until differentiation is completed, for if moulting is induced artificially by injecting ecdyson 5 or 10 days after the implantation of *C. allata*, intermediate forms between larvae and white soldiers are resulting. Supplementary reproductives are determined when a moult is released prematurely and when the *C. allata* are activated after the activity of the thoracic gland.*) This follows from histological observations which show an enormous increase in volume of the *C. allata* just before the moult.

2. There is one question in which I am particularly interested and of which I should like to hear other peoples opinion: the relation between the volume of a gland and its activity. Many of us including ourselves are measuring the volume of the *C. allata* in order to get an indication of the state of activity of the gland. I do not believe that we are always quite safe in doing so. In adult female *Leucophaea* the oxygen consumption is highest at the time when the *C. allata* grow most rapidly, but it is much lower when the volume of the glands has reached its maximum. In last instar termite nymphs we do not find significant differences in the volume of *C. allata* before an imaginal or before a regressive moult, although we have to expect a difference in the secretion of juvenile hormone. On the whole it is probably safe to state that a small gland is inactive and that a voluminous gland is generally but not always active.

H. J. Müller (DDR). 1. Im Zusammenhang mit Fragen der Photoperiode- und Corpora allata-Wirkung möchte ich auf meine Untersuchungen an der Zikade *Stenocranus minutus* F. hinweisen. Bei dieser Delphacide erfolgen Dotterbildung und Eiablage nur, wenn sie nach oder auch während der Larvalentwicklung (die normalerweise unter Langtag erfolgt) für 3—4 Wochen Kurztag (8/16) und danach wieder Langtag erhält. D. h. weder unter Kurztag noch unter Langtag allein kann der gesamte Entwicklungszyklus ablaufen. Es besteht ein Kurztagbedürfnis zum Anstoss der Oogenese, während zur Eireifedann wieder Langtag herrschen muss. Auch wenn die Eiablage begonnen hat, kann Kurztag zu gonotrophischer Dissoziation führen, die durch erneuten Langtag wieder aufgehoben werden kann. Da die diapausierenden Weibchen viel Fett haben, und grösser sind, die diapausfreien aber, ohne an Fertilität und Vitalität einzubüssen, kleiner und fettarm bleiben, scheint die Vorstellung gerechtfertigt, dass Langtag die vegetativen Prozesse (Reservestoff- und Dotterbildung und Grössenwachstum), Kurztag

*) Ligaturing experiments performed after the Symposium have shown that the *C. allata* are not necessary for the determination of supplementary reproductives. Their function in this case is restricted to promoting yolk deposition in the oocytes.

die generative Phase (Oogenese) fördert, die Photoperiode also vermutlich über die Corpora allata als Umschalteneinrichtung wirkt.

2. Auf eine Bemerkung von Wigglesworth hin über die morphologischen Effekte bei der Diapause, wird geantwortet, dass bei der Zikade *Euscelis* isometrische und allometrische Wachstumseffekte als Folge von Tageslängenunterschieden während der Larvalentwicklung ohne Diapauseprozesse auftreten; im Gegensatz zu *Araschnia*, wo der Saisondimorphismus mit Diapause gekoppelt und quasi als Sekundärprodukt derselben anzusehen ist.

V. J. A. Novák (ČSSR). (The occurrence of the neurohormone C in corpora allata.) To the note of Prof. de Wilde as to the character of the substance isolated by Prof. Gersch and his collaborators beside of different parts of the nervous system also from *c. allata* and called neurohormone C, I should remember the histological findings by Naya*) and others, of neurosecretory material, stained characteristically blue by Gomori chrome alum haematoxylin-phloxin, which occurs close to the allatic nerve inside the corpus allatum. The recent paper by Ichikawa and Nishiitsutsuji-Uwo**) has shown that the implantation of the *c. allatum* may produce under certain circumstance the same effect on the activation of prothoracic glands as the activation hormone from the neurosecretory brain cells. The authors ascribe this rather feeble effect to the neurohormone reaching the *c. allata* via nervus allatus. Together with what has been said by Prof. Gersch, the identity of neurohormone C with the neurosecretory material observed in *c. allatum* on one side and with the activation hormone (AH) of the neurosecretory brain cells (or perhaps one of its components) on the other side seems to me rather probable. The effect of the neurohormone C on the prothoracic glands activation remains to be shown experimentally of course.

(The dependence between the size of *c. allatum* and the juvenile hormone production.)

The histological observations show that the secretory activity of the *c. allatum* results among others in an increase in volume of the gland. They are of course also other reasons which lead to the increase of the gland size, as e. g. its growth or as the accumulation of increte in its cells due to its hypofunction (cf. struma in vertebrates) or to reduced consumption of the hormone by the body cells (c. f. results of ovariectomy in *Calliphora*, as observed by E. Thomsen*). The different of these causes of volume increase are in different relation to the JH production. However, all these relations taken into account, the supposition seems to me to be sufficiently based that under equal conditions, in normal, healthy, well fed specimens, the size of the corpus allatum is in direct proportion to its activity. The secretory activity of the gland is of course just one of the factors conditioning the concentration of the hormone, another important one being the volume of the blood or body respectively.

(The identity of the JH with factor conditioning ripening of the ovaries and the function of accessory glands.)

The following reasons seem to speak in favour of this identity: 1. Through the whole time of its activity since the 1st larval instar to imago the corpus allatum produces its effects with equal if changing intensity on both the larval growth and the ovarian follicles and accessory glands function. 2. The gland of the male has the same effect as that of the female. 3. The principle of the JH activity is the same in all mentioned cases: the activation of growth and other functions of the cells which are not able to produce them in its absence. 4. No signs of two different types of secretory cells or two different secretory cycles have been revealed by the histological investigations.

*) *Quart. J. Micr. Sci.* 97, (1) 83–88, 1956.

**) *Biol. Bull. (M. B. L.)* 116: 88–94, 1959.

G. B. Staal (Holland). In my work on *Locusta* it became evident that the effect of J. H. and M. H. are opposite in many respects. Implantations of extra corpora allata (C. A.) in young larvae may shorten the duration of larval instars, but increase the number, implantations of extra ventral glands may increase the duration of instars but often decrease the number (by passing over the next morphologic larval stage). Although these implantations may influence development also through changing the periods of availability of the hormones during the moulting cycles, the evidence could also mean an important influence of a distinct hormonal balance or antagonism during normal development.

In favour of this conception is also another fact: Sectioning of the nerves of the C. A. in IIInd stage larvae as a rule leads to strong prothetely in the Vth stage (as a result of delayed J. H. deficiency by arrest of growth of the C. A.). These individuals sometimes resemble closely to Vth stage prothetelic larvae resulting from extra implantation of ventral glands in the IIInd instar.

On the other hand some phenomena rather seem to be influenced by absolute amounts of each hormone. This is seen by implanting extra C. A. and ventral glands together in IIInd stage larvae. These larvae may show green colour (indicating excess J. H.) and passing over of the next morphologic stage at the same time after the next moult. This may indicate an independent action of both hormones.

To find a definite solution for these questions the described experiments should be repeated with purified hormones in a more quantitative way.

D. M. Steinberg (USSR). There is a well known fact that the presence of the hormone of the corpora allata is inevitable for the process of ripening of eggs and accessory glands in some insects. Without this hormone no normal process of development of the female sexual glands and ripening occurs e. g. in *Diptera* as shown by E. Thomsen and J. Strangways-Dixon or in *Hemiptera* as shown by A. S. Johanson. In some other groups of insects, as in *Phasmoidea* or some *Lepidoptera* (*Bombyx mori*) the removing of the corpora allata in neither larval nor pupal stage produces any effect on the egg production in adult female. The immediate cause of these differences to the mentioned hormone requirements has not been known so far. I think that the finding of the causes determining the differences in the importance of the corpora allata hormone for egg formation in different groups of insects deserves a profound comparative-physiological investigation.

J. Strangways-Dixon (G. Britain). In some instances the volume of the corpus allatum has been shown not to be related to activity. However in other cases, this relationship appears to exist, but confusing results are still obtained.

For instance, Dr. E. Thomsen (1949) and E. Thomsen and Hamburger (1955) demonstrated that corpus allatum activity induced an increase in oxygen uptake in *Calliphora*, but they could not show a relationship between oxygen consumption and corpus allatum volume. This suggests that corpus allatum volume is not an indication of activity. On the other hand, I have shown that corpus allatum volume fluctuates cyclically in *Calliphora* females, that the cycles are a response to protein ingestion cycles and the corpus allatum fluctuations induce carbohydrate ingestion cycles. In this example, corpus allatum volume seems to be related to activity.

In explanation of the conflicting results, it is suggested that corpus allatum volume need bear no relation to blood hormone concentration. In *Calliphora* for instance a small corpus allatum might be an indication of low activity, but since the gland has been highly active for several days before this stage, blood hormone concentration may be high. In contrast, a large corpus allatum may be very active, but if inactivation is recent, then the blood hormone concentration will be low. In this manner a corpus allatum

of specific size could be associated with any of a complete range of blood hormone concentrations.

It is therefore suggested that although corpora allata volumes may be related to activity, size need bear no relation to blood hormone concentration or to the responses induced by corpus allatum activity.

E. Thomsen (Denmark). 1. A seeming discrepancy in the function of an endocrine organ in different species of insects could be due to a difference in their developmental physiology.

For instance Prof. Johansson's results in *Oncopeltus* seem to show a difference in the function of the m. n. c. of the adult *Oncopeltus* as compared with *Calliphora*. However, the young imago of *Oncopeltus* contains such a lot of reserve substances brought over from the last larval stage that it is able to live for about 30 days on water alone, and provided with an active c. all. such starved insects are even able to produce ripe eggs.

Not so *Calliphora*, which will die in about $2\frac{1}{2}$ –3 days if only given water; also the implantation of active c. all. into flies fed on sugar and water does not provoke egg development.

Thus the abundance of reserve substances in the adult *Oncopeltus* makes it difficult to decide whether like in *Calliphora* the m. n. c. might have an influence on the building up of substances necessary for egg development.

2. Experiments in which juvenile hormone (which I got from Dr. Karlson) was injected into allatectomised females of *Calliphora* gave a negative result as far as egg development was concerned.

J. de Wilde (Holland). (Antagonistic action between corpora allata and prothoracic glands). Following the model of the action of moulting hormone and juvenile hormone as given by Wigglesworth in the Growth Symposium (Symposium of the S. E. B., no. 11, 1951; pag. 204–227), the action of both hormones has been thought to be more or less complementary. The moulting hormone promoting cell division and perhaps protein synthesis, and the juvenile hormone determining the differentiation of cellular characters. Some recent observations seem to be in contradiction to this view. In this respect, I point to a paper by Highnam (*Quart. J. Micr. Sci.*, 99, 1958), in which it is shown that the corpora allata are extremely active in the beginning of pupal diapause in *Mimas tiliae* L. Their size diminishes as soon as diapause is being broken. Also in the work of Staal at our laboratory it seems that implantation of corpora allata may cause a delay in moulting in the migratory locust (*Locusta migratoria* L.) These observations suggest that the action of juvenile hormone and moulting hormone may be to some degree antagonistic. St would be interested to hear if our colleagues have evidence in favour of this idea.

(Role of the prothoracic glands in moulting.) Although the classical conception of the action of the moulting hormone is such, that this hormone would be secreted in regular intervals before each moulting cycle, there is evidence that in many insects moulting still may occur after removal of the brain or prothoracic glands. In this respect, I point to the data of Haehlow with *Rhopalocera*, and Stelwaag-Kittler with *Tenebrio molitor* L. Last year Mr. Houx at our laboratory found that an isolated abdomen of a prepupal larva of *Leptinotarsa* could make two successive moults ending in an adult abdomen. One may wonder, if we may suppose that this phenomenon is caused by the remaining titre of the moulting hormone still present (the moulting process itself being self-timing). Another possibility might be that the abdomen contains endocrine organs of unknown type.

(The conception of neuro-hormones.) I think it is very fortunate that we have Professor Gersch among us, who has recently made such interesting contributions as regards

the active principles present in the postcerebral glands. During the London Congress of last year Professor Gersch gave a lecture on neuro-hormones isolated from the corpus allatum and the corpus cardiacum, and I wonder if Professor Gersch has realized that the Scharrers have always kept the process of neuro-secretion separated from other neuro-humoral activities. Although I can follow as a physiologist Professor Gersch, when he prefers to collect all hormones secreted by the nervous system under the name "neuro-hormones", I think he must be very sure, however, that the nervous system is involved. To my idea, the products found in the corpus allatum may not be named as such. The corpus allatum is of epithelial origin and not, as the corpus cardiacum, of neural origin. I wonder whether Professor Gersch has realized this and what reasons he has for this opinion.

Professor C. M. Williams succeeded in extracting from the abdomen of the male *Cecropia* silkworm a substance which suppresses the formation of adult characters in moulting pupae of this species. The similar activity has been found in the vertebrate Thymus, in beef tenderloin and in cream. We have only experience with the male *Cecropia* abdominal extracts. In my experiments, this extract increases oxygen consumption in the Colorado Beetle homogenates, but after injection in allatectomized females it does not produce a state of reproduction and activity. Injected in Colorado Beetle pupae it provides metathetic effects in the adults but thus not so in *Locustanymphs*. In the experiment of Schoonhoven, a prolongation of diapause in *Bupalus* was caused by this injection. I hope, therefore, that Professor Wigglesworth will agree in discussing with us whether or not this hormone extract only mimics certain effects of the corpus allatum without being identical with the "juvenile hormone". (This may of course be several hormones).

V. B. Wigglesworth (Great Britain). With regard of Professor De Wildo's suggestion that the substances with juvenile hormone activity, which can be extracted from mammalian and other sources, are not identical with the corpus allatum hormone of insects: that, of course, cannot be decided until the chemical structure of these active substances has been elucidated. It has long been realised that the juvenile hormone in insects is merely controlling the manifestation of certain genetically determined characters in the growing epidermal cells. It would be by no means impossible for a variety of chemical substances to exert such an effect — just as a wide variety of chemicals can exert an "anti-bar" effect in bareyed mutants of *Drosophila*. It seems unlikely that the active extracts are merely stimulating the corpus allatum of the host insect to secrete juvenile hormone, for they can have a strictly localized action confined to the point of application in the epidermis.

I fully agree with Dr. V. Kubišta that the oxygen consumption of an insect is determined primarily by the energy demands of the body and not by the amounts of oxidative enzymes present (Zwicky and Wigglesworth, *Proc. E. ent. Soc. Lond.* (A) 31: 153—160, 1956). During growth and moulting it is highly probable that protein synthesis is one of the most important processes which demand energy and therefore oxygen (Wigglesworth, *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11: 203—227, 1957). But of course, a rising demand for energy consumption will lead rapidly to a build-up of the necessary systems of respiratory enzymes.

**CONTINUOUS RESPIRATION IN DIAPAUSING PREPUPAE
AND PUPAE OF CERTAIN SAWFLIES*)**

Непрерывное дыхание у диапаузирующих предкуколических стадий и у куколок некоторых шелкопрядов

K. SLÁMA

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy
of Sciences, Praha, Czechoslovakia)

SUMMARY

The respiration of diapausing prepupal stages of the sawfly *Cephalcia abietis* L. and pupae of *Dolerus nigratus* F. has been studied by means of a volumetric micro-respirometers with a special adaptation for concurrent measuring of respiratory quotients. Contrary to findings on most diapausing pupae, a continuous respiration without pronounced CO₂-bursts has been found. For comparison, the respiration of lepidopterous pupae of *Bupalus piniarius* L. and *Hyphantria cunea* Drury of the same body size as the sawflies was investigated. In these a distinctly discontinuous respiration has been found, the amount of CO₂-released in the inter-burst period being however greater than in large lepidopterous pupae.

*) The detailed report will be published in the Journal of Insect Physiology.

SUCCINIC DEHYDROGENASE ACTIVITY IN DIFFERENT ORGANS OF THE SAWFLY *CEPHALCIA ABIETIS* L. DURING DIAPAUSE AND DEVELOPMENT

Активность сукциндегидразы в различных органах *Cephalcia abietis* L. в течение развития и диапаузы

K. SLÁMA

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, Czechoslovakia)

Succinic dehydrogenase plays an important role in the respiratory processes of most living cells taking part in the chain of reactions in oxidation of fats, carbohydrates and proteins. Great attention has been paid to the research of activity of this enzyme in insects. It was ascertained that the highest activity of succinic dehydrogenase in insects is connected, as a rule, with the period of locomotory activity and growth, while in the rest period, e. g. diapause, the activity of dehydrogenases is reduced to the lowest values in accordance with the total metabolism (see Agrell 1949, Ludwig and Barsa 1955, 1956, 1958, Bodine, Lu and West 1952, Sulkowski and Wojteczak 1958, Ushatinskaya 1958). Most authors working by the classical Thunberg method made use of homogenates of the whole body or of individual body parts which made very difficult the precise localisation of dehydrogenases activity.

In these last years tetrazolium salts have come into general use as indicators of biological redox reactions and enzymatic activity for the reasons of being of the few organic compounds coloured in the reduced and colourless in the oxidized state (Anderson 1955, Bodine and Fitzgerald 1949, Jensen, Sacks and Baldaulski 1951, Harnisch 1957, etc.) The reduction of colourless and in water soluble tetrazolium salts give origin to the coloured and in water insoluble formazans. In presence of suitable substrates the tetrazolium salts serve as acceptors of hydrogen ions for establishment of activity of the dehydrogenase system. This method is convenient not only from the theoretical point of view (Cooperstein, Lazarow and Kurfess 1950), but also because of making possible the study and localisation of dehydrogenases on tissue section and fragments (Seligman and Rutemburg 1951, Pearson and Defendi, 1954, Evans 1957). The formazans insoluble in water can be extracted into a suitable organic dissolvent and used for the colorimetric determination (Kun and Abood 1949, Bodine and Fitzgerald 1949, Bodine, Lu and West 1952, Glock and Jensen 1953, Anderson, March and Metcalf 1954). Another advantage of this method is that the

chemical determinations can be performed also under aerobic conditions. The major part of authors, however, report a more intensive reduction under the conditions of anaerobic incubation which can be explained by the competitive effect of cytochrome system.

Table I. Qualitative changes in succinodehydrogenase activity in different organs during metamorphosis of the sawfly *Cephalcia abietis* L. The activity is evaluated according to the reduction degree of triphenyltetrazolium chloride which is manifested by appearing the coloured formazan compound. For explanation see text.

		Prediapausing stage			Diapausing stage			Postdiapausing stage					
		Growing larvae	Larvae after last moult.	Larvae just under surface	Ecoynymph in diapause	Mesonyymph	Pronymph in diapause	Pron. after diapause	Pupae just moulted	Pupae 3 days after moult.	Pupae in the middle of dev.	Pupae just before moult.	Adults just after emerg.
Nerve syst.	Brain	+	+	(+)	0	(+)	0	+	+	+	++	++	+
	Nerve c.	(+)	(+)	0	0	(+)	0	(+)	0	(+)	(+)	+	(+)
Muscles	Head	++	++	(+)	0	(+)	0	(+)	(+)	+	++	++	++
	Thorax	++	++	(+)	(+)	+	(+)	++	++	++	++	++	++
	Abdomen	++	++	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+	+	++	++
Digestive tract	Foregut	-	(+)	0	0	0	0	0	0	0	0	(+)	-
	Mid gut	-	+	(+)	0	0	0	0	+	+	++	+++	+++
	Hind gut	+	(+)	0	(+)	(+)	0	0	0	0	(+)	(+)	(-)
Reprod. glands	Gonads	0	0	0	0	(+)	0	0	0	(+)	(+)	+	-
	Aeces.gl.	-	-	-	-	-	0	(+)	+	-	+	+	++
Fat body	Internal	(+)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	External	(-)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Excret glands	Malp. tub.	++	+	0	0	0	0	0	0	0	(+)	+	--
	Spin. gl.	(+)	-	0	0	(+)	-	-	-	-	-	-	-

0 - no colour appeared; (+) - little if any colour; + - faint colour; ++ - intense colour; +++ - large formazan crystals; - no estimated.

The methods used by Evans (1957) for the demonstration of dehydrogenase activity in the digestive tract of the fly *Calliphora* was improved for the purpose of this work. Fresh extirpated organs in the physiological saline for insects were washed quickly in a phosphate buffer, carried into reaction mixture composed of 0.1 M natrium succinate pH 7.4 phosphate buffer and 0.1 per cent triphenyltetrazolium chloride. The organs were extirpated at a low temperature in a dish filled with ice the temperature being raised after the evacuation. There followed one hour of incubation at 37°C under anaerobic conditions. After the results had been read the preparations were fixed in the formaline with CaCl₂ added and after a control evaluation embedded into glycerine jelly.

As an object suitable for the study of qualitative changes in the activity of dehydrogenases in separated organs the sawfly *Cephalcia abietis* L. was chosen. At the end of the larval feeding these specimens form the diapausing prepupal stages of eonymph and pronymph, their diapause lasting usually for 2 years. When the diapause is finished the pronymph pupates and pupa goes through a relatively short post-diapause development. Relative changes in the activity of succinic dehydrogenase in different developmental stages of the sawfly are made evident on Table 1. Each date represents an average of at least 5 determinations. As it can be seen in the Table the pre- and postdiapause development is characterized by an intensive succinodehydrogenase activity, chiefly in muscles, digestive tract, Malpighian tubes and nerve system. On the other hand during diapause the activity of this enzyme appears to be very low and is restricted only to the intersegmental musculature. At the early period of eonymphal diapause after the last larval moulting, reducing activity disappears firstly from the nervous system and then from the other organs. During eonymphal-pronymphal transformation, i. e. during growth of the imaginal discs between eonymphal and pronymphal diapause a slightly renewed succinodehydrogenase activity could be registered in places of growing imaginal discs, namely in the brain, in gonads and between the mid-hind part of the digestive tract. When diapause is finished the developing pronymphs show an increased activity first in the brain, thoracic musculature, accessory genital glands and later also in the mid-part of the gut and in the remaining musculature. During the pupal development, rapid increase of succinodehydrogenase activity can be observed mainly in the wing musculature and in muscles in general, in the nerve system, in the digestive tract, genitals, accessory genital glands and in Malpighian tubes. The method revealed a weak activity of the fat body in growing larvae only. Malpighian tubes manifested a distinct activity of succinodehydrogenase in growing larvae, at the end of the pupal stage and in adults.

The results of our experiments show that the reduction of triphenyltetrazolium chloride is really closely connected with the changes in growth of individual

organs. The reduction activity disappears in places where the growth of organs is stopped and appears again in connection with the renewed growth. This simple method of using tetrazolium salts as indicators of the growth activity seems to be very convenient for the distinguishing of some metabolic active places in insect body.

LITERATURE

- Agrell, L., 1949, *Nature*, **164**: 1039—40.
Anderson, A. D., 1955, *Science*, **122**: 694.
Anderson, A. N., March, R. B., Metcalf, R. L., 1954, *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **49**: No 4.
Bodine, J. H. and Fitzgerald, L. R., 1949, *Journ. Cell. Comp. Physiol.*, **34**: 521—523.
Bodine, J. H., Lu, K. H., West, W. L., 1952, *Biol. Bull.*, **102**: 16.
Cooperstein, S. S., Lazarow, A., Kurfess, N. J., 1950, *Journ. Biol. Chem.*, **186**: 129—139.
Evans, W. A. L., 1957, *Journ. Insect Physiol.*, **1**: 150—157.
Glock, E., and Jensen, C. O., 1953, *Journ. Biol. Chem.*, **201**: 271—278.
Harnisch, O., 1957, *Zeitschr. f. Naturforschung*, **126**: 52.
Jensen, C. O., Sacks, W., and Baldauski, F. A., 1951, *Science*, **113**: 65—66.
Kun, E., and Abood, L. G., 1949, *Science*, **109**: 144.
Ludwig, D., and Barsa, M. C., 1955, *Journ. New York Ent. Soc.*, **63**: 161—165.
Ludwig, D., and Barsa, M. C., 1955, *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **49**: 103—104.
Ludwig, D., and Barsa, M. C., 1957, *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **51**: 311—314.
Pearson, D., and Defendi, V., 1954, *J. Histochem. Cytochem.*, **2**: 248—257.
Seligman, A. M., and Rutemburg, A. M., 1951, *Science*, **113**: 317—320.
Ushatinskaya, R. S., 1958, *Koloradskiy zhuk*, No 2: 150—185.
Sulkowski, E., and Wojtezak, L., 1958, *Acta Biol. Exper.*, **18**: 239—248.

РЕЗЮМЕ

При помощи гистолого-химического метода с трифенилтетразольными солями была измерена активность сукциндегидразы (СДГ) на различных стадиях развития пилильщика *Cephalcia abietis* L. После последней личиночной линьки происходит быстрое падение активности СДГ сначала в мозгу и первом тяжке, а потом постепенно и во всем теле. В течение диапаузы у сонимфы и пронимфы возникают малые следы активности лишь в интерсегментальных мышцах, в течение роста имагинальных дисков было установлено слабое повышение активности СДГ в некоторых органах. После окончания диапаузы у пронимфы начинается повышение активности СДГ сначала в некоторых органах, а после вздуления наступает нарастание активности во всем теле.

DIAPAUSE IN THE COLORADO BEETLE (*LEPTINOTARSA DECEMLINETA* SAY) AS AN ENDOCRINE DEFICIENCY SYNDROME OF THE CORPORA ALLATA

Дианауза как синдром эндокринной недостаточности прилежащих тел у взрослого колорадского жука

J. de WILDE*)

(Laboratory of Entomology, Agricultural University, Wageningen, Netherlands)

The conception of insect diapause as an endocrine deficiency syndrome dates back to Wigglesworth (1936) who, in his studies on the regulation of growth in *Rhodnius prolixus* Stål, observed that decapitation of nymphs before the critical period causes a "status quo" condition resembling diapause in other insects.

Wigglesworth tentatively suggested that the chief cause would be the removal of the corpora allata. Although this suggestion later on had to be withdrawn, the idea that diapause may be the result of temporary absence of hormones necessary to maintain growth has been a fruitful one. Subsequent studies of Williams (1946, 1947) gave for the first time consistent proof of the existence of endocrine deficiency in the brain and prothoracic glands of diapausing pupae of *Hyalophora cecropia* L.

We now have evidence that diapause in the adult Colorado beetle occurs as a consequence of the inactivity of the corpora allata.

Conditioning the adult beetle

In former papers (de Wilde, 1955, 1958, 1959) we have shown that the state of activity of the adult beetle is mainly governed by the photoperiod. We have made use of this knowledge in conditioning the beetles before experiments were made. At 25°C, a photoperiod of 10 h. results in diapause in 100% of the beetle population. A 18 h. photoperiod initiates the reproductive phase in 60–80% of the individuals. All beetles were constantly fed on young potato leaves.

Physiological effect of "short day" treatment

A 10 h. photoperiod results in:

- a. Intensive feeding, followed after 8–10 days by burrowing responses and quiescence.

*) In collaboration with Mrs. S. Maas Geesteranus, Miss L. de Boer and Mr. F. Bink.

- b. Absence of follicle formation and yolk supply in the ovarioles, or even ovisorption in case incomplete ova were already present (de Wilde c. s., 1959).
- c. A low level of metabolism (Table 1).
- d. Small size of the corpora allata (de Wilde & Stegwee, 1958).

Table 1 Oxygen consumption by adult female *Leptinotarsa*

Condition of insects	Number of insects	Average oxygen consumption $\mu\text{l/g}$ fresh weight/h.
Active ovipositing	14	1253 ± 46 (S. E.).
Diapausing	14	452 ± 38
Diapausing after allatectomy	14	263 ± 46

Oxygen consumption by adult female *Leptinotarsa*. All measurements were made on single insects, 33 days after their emergence from the soil (after de Wilde & Stegwee, 1958).

Effects of allatectomy and re-implantation of corpora allata

In these experiments, use was made of "long day" beetles only. Allatectomy was performed at the day following emergence, using the "neck membrane" technique.

To this effect the head was bent downwards by means of a clamp of special design. As a rule both the cc. allata and cc. cardiaca were removed, but the effect was checked by re-implanting cc. allata only.

a. Effect on behaviour.

In both male and female beetles, the effect of allatectomy on behaviour is strikingly similar to that of "short day", as is demonstrated in fig. 1. The change from feeding into burrowing responses merely occurs with a somewhat greater delay.

Reimplantation of active corpora allata, which was performed in 25 female beetles, of which 18 survived for 4 weeks or

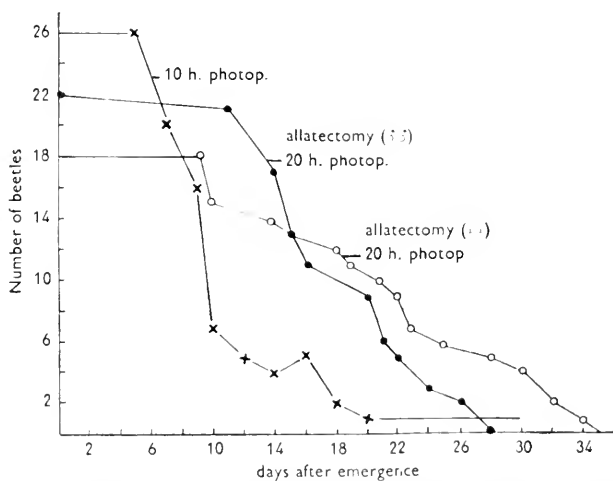


Fig. 1. Behaviour of beetles subjected to a 10 h. photoperiod as compared with the effect of allatectomy on beetles grown up under a 18 h. photoperiod. Each curve shows the number of beetles above soil. The decreasing number is only due to diapause as only surviving beetles are included.

more, resulted in re-occurrence of feeding and oviposition in 10 cases.

Uptill now, our attempts to obtain similar re-activations by injection with *H. cecropia* extracts have failed.

b. Effect on metabolism.

Oxygen consumption in the operated beetles is on a still lower level than in "natural" diapause (Tab. 1).

Re-implantation of 4—6 corpora allata restores the normal level of respiration (de Wilde & Stegwee, 1958).

Table 2 Effect of corpora allata on oxygen consumption by tissue homogenates of diapausing female *Leptinotarsa*.

Expt.	Source of homogenate	O ₂ -consumption $\mu\text{l./g/h}$		C. A. only	Number of corpora allata per g. tissue
		without additions	with added CC. A. A.		
1	Diapause ♀♀	104.0 ± 3.0	153.5 ± 4.3 (148%)	—	40
2	Diapause ♀♀	231.0 ± 6.4	286.0 ± 8.0 (124%)	—	50
3	Diapause ♀♀	140.0 ± 3.3	157.5 ± 6.5 (112%)	0.0	40
4	Diapause (Allatect.) ♀♀	47.8 ± 1.4	115.7 ± 4.6 (240%)	0.0	57

Effect of corpora allata on oxygen consumption by tissue homogenates of diapausing female *Leptinotarsa* (Warburg method). In each experiments measurements were made on aliquots of 10% homogenate, which had been homogenized for an additional 3/4 minute in the presence or absence (controls) of added corpora allata, obtained from ovipositing females. (after de Wilde & Stegwee, 1958).

Table 3 Effect of abdominal extract of male adult *H. cecropia* on oxygen consumption of tissue homogenates of *Leptinotarsa decemlineata* adults (Warburg method).

	added extract mm^3/g	oxygen consumption $\text{mm}^3/\text{g/h}$	oxygen consumption % of blank	(treatment-blank) P
A. diapausing	—	129.0		
18 h. ♀♀	30	160.2	124.2	0.99
	60	181.8	140.9	0.95
B. diapausing	—	57.6		
10 h. ♀♀	20	76.5	132.8	0.95
	40	90.0	156.2	0.99
C. Allatectomy ♀♀	—	47.1		
	15	60.6	128.6	0.95
	30	64.8	137.6	0.99
D' Allatectomy ♂♂	—	20.4		
	15	42.9	210.3	0.99
	30	64.8	317.6	0.99

Effect of abdominal extract of adult male *H. cecropia* on oxygen consumption by tissue homogenates of diapausing *Leptinotarsa* (Warburg method). After homogenization, the extract was added in 10% acetone solution to the 10% homogenate in the Warburg vessels by means of an Agla microsyringe.

In vitro effect of the juvenile hormone

Experiments with tissue homogenates of active and diapausing beetles showed the same differences in oxygen consumption as are observed with intact insects.

Addition of the 4 active cc. allata per "beetle equivalent" to these homogenates to our surprise resulted in a remarkable stimulation of cellular metabolism (Tab. 2). An increase of 12—140% was observed in four series of experiments (de Wilde & Stegwee, 1958).

We can now add to these observations the results of our experiments with extracts of abdomens of male adult *H. cecropia*. These extracts, made by means of the ether-methanol technique described by Williams (1956) have, according to various authors, in many respects the properties of the juvenile hormone.

Injection of 2 mm³ of the crude extract into allatectomized female beetles resulted in an increase in O₂-uptake varying from 15—875% lasting for 3—11 days.

Also the effect of this substance on succinate oxydation by tissue homogenates (Tab. 3) bears resemblance to that of the corpora allata. It is tempting to think that this in vitro test for juvenile hormone activity could be of great use in any attempt at concentration and purification of this substance.

Summary

Diapause in the Colorado beetle is primarily a short-day effect. By rearing the beetles under different photoperiods, a predictable percentage of diapause may be obtained in each generation.

Beetles in diapause show several phenomena characteristic of deficiency of the corpora allata (Pseudo-allatectomy). This was tested in experiments with exstirpation and reimplantation of the corpora allata in both sexes. These experiments show that the behaviour changes, the arrest of oogenesis and the low rate of respiration characteristic of diapause are all under the direct control of the corpora allata.

This humoral effect is on a subcellular level. Succinate oxydation by homogenates of diapausing beetles is significantly stimulated by addition of 2—4 active corpora allata per beetle equivalent. Small doses of a juvenile hormone concentrate prepared from the abdomens of male cecropia silkworms have the same effect, in vitro as well as in vivo. This may be a valuable test for assaying the juvenile hormone.

LITERATURE

- Wigglesworth V. B., 1936, *Quart. J. Micr. Sci.*, **79**: 91—121.
Wilde J. de, 1954, *Arch. néerl. Zool.*, **2**: 375—385.
— 1955, Proc. 1st Int. Photobiol. Congr.
Wilde J. de & Stegwee D., 1958, *Arch. néerl. Zool.*, **13** (1. suppl.): 27—289.
Wilde J. de, Duintjer C. S. and Mook L., 1959, *J. Ins. Physiol.*, **3**: 75—85.
Williams C. M., 1946, *Biol. Bull.*, **90**: 234—243.
— 1952, *Biol. Bull., Woods' Hole*, **103**: 120—138.
— 1956, *Nature, Lond.*, **178**: 212—213.

РЕЗЮМЕ

Диапауза колорадского жука вызывается под влиянием короткого светового дня. При воспитании жуков на различном световом дне возникает определенный процент диапаузирующих. Диапаузирующие жуки во многих аспектах (поведение, созревание личинок, низкая степень метаболизма) похожи на жуков после аллатектомии. Из этого следует, что на диапаузу непосредственно влияют прилежащие тельца. Этот гуморальный эффект имеет субцеллулярный характер. Метаболизм гомогената из диапаузирующих жуков повышается после прибавления активных прилежащих телец из жуков того же вида, или же — из шелкопряда *Cecropia*.

THE INFLUENCE OF THE PHOTOPERIOD ON THE COLORADO BEETLE (*LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY)

Влияние фотопериода на колорадекого жука

W. WEGOREK

(Institute for Plant Protection, Poznań, Poland)

A discussion takes place in scientific literature on the role of different factors influencing the diapause of the colorado beetle. The reason of the diapause were sought for by many factors. Tower (1917), Breitenbrecher (1918) or Grison (1944, 1952) ascribed a decisive importance to temperature and moisture. Fink (1925), Larezenko (1957, 1958) and Faber (1949) consider food to be the decisive factor for condition of the diapause. Finally de Wilde (1954, 1955), Wegorek (1955), Jermy-Saringer (1955) and Goryszin (1956) draw attention to the photoperiod as a factor of first-rate importance.

In our researches the following combinations were applied; the colorado beetle and the potatoes serving as food were kept in a long day (18 hours), a short day (11 hours) and a normal one. Besides, potatoes were grown in a diffused light. The breeding was conducted in all combinations resulting from different conditions of development of insects and plants.

For determining different combinations the following symbols have been accepted: potatoes — (P), colorado beetle — (B), normal day — (N), short day — (S), long day — (L), diffused light — (D). For feeding leaves from the top were all days taken, down to the 5-th leaf inclusively.

With the purpose of ascertaining the nutritive value of potato leaves, samples were taken for biochemical analyses.

Table 1 Development of potatoes grown in different length of day

Phenological moment	Data			
	P N	P S	P L	P D
Time of planting	17. V.	17. V.	17. V.	17. V.
beginning of sprouting	6. VI.	7. VI.	7. VI.	6. VI.
100% sprouts	14. VI.	14. VI.	14. VI.	13. VI.
begining of blossoming	7. VII.	—	14. VII.	—
end of blossoming	3. IX.	—	6. IX.	—
end of vegetation	23. IX.	26. VIII.	29. IX.	19. IX.
length of leaves in cm	54	42	62	112
yield of one plant in kg	0,91	0,88	1,10	0,01

Table 2

Biochemical composition of potato leaves

26. VI.						
	Water	N	fat	carotene %	red. carbohydrates	nonred. carbohydrate
P N	83.4	0.8	1.17	1.17	0.48	0.13
P L	83.5	0.89	1.17	1.10	0.27	0.21
P S	85.6	0.83	1.01	1.19	0.27	0.16
P D	88.5	0.81	0.94	1.11	0.19	trace
8. VII.						
P N	85.0	0.78	1.14	0.81	0.36	0.09
P L	86.0	0.79	1.07	0.85	0.38	0.09
P S	87.3	0.78	0.86	0.98	0.32	0.07
P D	87.7	0.81	0.94	0.98	0.35	0.13
11. VIII.						
P N	81.5	0.89	1.36	0.73	0.37	0.06
P L	83.3	0.67	1.25	0.48	0.38	0.18
P S	84.1	0.55	1.14	—	0.33	0.14
P D	89.1	0.78	0.78	0.93	0.20	trace

Table 3

Prolificness of 100 females

	B N	B S	B L	Total
P N	17.628	0	24.776	42.404
P S	7.798	0	12.911	20.709
P L	7.490	0	4.637	12.127
Total	32.916	0	42.324	75.240

The beetles were analysed, too, in different periods of their life.

In table 1 one sees that the length of the day has very essentially influenced the course of the plants vegetation and their yield.

The results of biochemical analyses of plants are given on table 2. It can be seen clearly that the leaves of plants grown in a diffused light have much lower — contents of dry substance. Other elements rather do not differ from each other and do not explain the different behaviour of the colorado beetle fed with different food. Any influence of the photoperiod on the length of the beetles activity manifested itself in a very strong degree. Namely the activity of those bred in a short day was reduced to 7—10 days. During that time they fed intensively and then rapidly went down into the earth and fell into a diapause. The activity of beetles bred in a long day was considerably longer, amounting to 40—50 days, many of them altogether did not descend into the

Table 4

Mortality during hibernation

Combinations	Went down into the earth autumn 1955				Emerged in spring 1956					% of mortality					
	Total	♂	♂	♀	♀	Total	♂	♂	♀	♀	Total	♂	♂	♀	♀
PN-BN	247	141		106		20	2		18		91	99		83	
PN-BS	274	151		123		43	10		33		83	93		73	
PN-BL	255	144		111		5	3		2		98	98		98	
PS-BN	169	101		68		0	0		0		100	100		100	
PS-BS	242	134		108		32	14		18		87	90		83	
PS-BL	76	51		25		0	0		0		100	100		100	
PL-BN	137	66		71		2	1		1		98	98		99	
PL-BS	182	68		114		3	1		2		98	98		98	
PL-BL	118	58		60		2	1		1		98	98		98	
PD-BN	242	143		99		12	7		5		95	95		95	
PD-BS	280	146		134		60	17		43		78	88		68	
PD-BL	216	111		105		10	7		3		95	93		97	

earth, but perished on the surface. Such a strong effect of the photoperiod took place when light or darkness were directly acting on the beetles, however, the influence of food grown in different conditions of light did not manifest itself at all.

The influence of the photoperiod was unusually strong on the fertility of females. This is seen in Table 3 where the number of eggs is given laid by 100 females bred on different food and in different light conditions.

10 pairs of beetles are in 2 days 1105 cm² of potato leaves grown in a normal day and 2202 cm² of leaves grown in diffused light. In this manner, the insects compensate the unsubstantial food lacking nutritive compounds by the quantity of eaten leaves.

Table 4 shows the mortality of beetles during hibernation. The biochemical analyses of beetles given in Table 5 explain the differences in winter mortality. The beetles, immediately after metamorphosis, had a rather balanced biochemical composition of the body characterized by high contents of free water and a low lipocytic coefficient (the relation of the quantity of lipoids to protein nitrogen) amounting generally to below 1.

During the period of descending for hibernation the biochemical composition distinctly differentiates, namely the beetles bred in a short day always have the least free water and the most lipoids, their lipocytic coefficient amounts to 6-8. The beetles bred in a long day have considerably more free water and the relation L/N about 3,5.

During the period of hibernation insects lose considerable quantities of fat and the percentage of free water increases from about 45% to about 55% of the body weight.

It is a very characteristic fact that the quality of the food did not influence at all the biochemical composition of the beetles body.

Table 5

Contents of total water and fat and total nitrogen in the dry substance of the beetle's body

Combinations	Beetles after hatching				
	weight 1 piece mg	% of water	fat	nitrogen	L/N
PN—BN	121	81.87	8.67	13.66	0.63
PN—BS	107	81.05	10.76	12.51	0.86
PN—BL	112	81.33	9.01	13.66	0.65
PS—BN	122	81.35	8.83	14.58	0.60
PS—BS	114	90.33	12.20	14.13	0.86
PS—BL	122	81.70	13.01	12.84	1.01
PL—BN	113	80.05	10.01	13.49	0.74
PL—BS	120	80.06	10.32	12.84	0.80
PL—BL	109	81.62	10.00	13.48	0.80
PD—BN	112	81.77	7.60	13.22	0.57
PD—BS	111	92.96	9.19	13.48	0.68
PD—BL	116	81.42	8.66	13.97	0.62
Beetles before the diapause					
PN—BN	163	54.96	35.90	8.11	4.42
PN—BS	154	45.83	47.56	6.95	6.84
PN—BL	150	56.40	32.90	8.25	3.99
PS—BN	156	57.53	30.86	8.46	3.64
PS—BS	149	44.34	48.76	6.49	7.51
PS—BL	155	57.12	26.84	8.66	3.09
PL—BN	136	50.80	28.42	8.48	3.35
PL—BS	153	45.80	44.90	6.41	7.00
PL—BL	150	52.03	19.20	9.64	1.99
PD—BN	134	57.63	29.29	8.66	3.38
PD—BS	142	43.16	48.70	6.21	7.84
PD—BL	141	59.30	28.20	8.71	3.23
Beetles after hibernating					
PN—BN	120	56.16	26.16	9.10	2.87
PN—BS	114	55.39	24.20	9.25	2.62
PN—BL	—	—	—	—	—
PS—BN	—	—	—	—	—
PS—BS	116	55.59	22.80	8.82	2.58
PS—BL	—	—	—	—	—
PL—BN	—	—	—	—	—
PL—BS	—	—	—	—	—
PL—BL	—	—	—	—	—
PD—BN	—	—	—	—	—
PD—BS	124	57.11	27.59	9.53	2.89
PD—BL	—	—	—	—	—

In combined breeding (Tables 6 and 7) it was ascertained that photoperiodism acts quite distinctly on beetles. One can also notice, however a certain influence of the length of the day transferred through the larvae to the beetles.

The length of the day plays hence a decisive role in life processes of the Colorado beetle for which this action has the character of a direct stimulus.

Table 6

Prolificness of 100 females (Larvae bred in different combination, beetles in normal days and on normal food)

Combinations	B N	B S	B L
PN	17.613	—	—
PS	—	19.844	—
PL	—	—	7.027

Table 7

Prolificness of 100 females (The larvae bred in a normal day and on normal potatoes, the beetles — in different combinations)

Combinations	BN	BS	BL	Total
PN	2.604	0	8.355	8.355
PS	2.344	0	3.986	6.330
PL	1.550	43	1.221	2.814
Total	6.498	43	10.958	17.499

The receptacles of the luminous stimuli manifesting themselves later as a photoperiodical reaction are here most probably the organs of sight, similarly to other insects, which fact was proved by Gejspanic (1949, 1957) in her papers. According to de Wilde (1954, 1955), the mechanism of action of the photoperiod on the colorado beetle consists in inciting a hormone secretion through corpora allata. This author has stated that corpora allata of active beetles are considerably larger than those of beetles in diapause. A short day checks the secreting activity of those bodies, a long day incites them to secrete hormones. As the creation of the yolk in the ovary of insects of different species is only possible in the presence of a hormone produced by corpora allata, the luminous stimulus has a decisive importance for prolificness. In our researches we have ascertained quite distinctly the justice of this view.

As the development of the colorado beetle in the natural conditions of countries of moderate climate proceeds in days of different length (from May to September) the photoperiod must play an important role.

LITERATURE

- Breitenbecher J. K., 1918, *Cornegie Inst. Publ.* 427.
 Faber W., 1949, *Pflanzenschutzberichte.*, 3. (5/6) : 65—94.
 Fink D. E., 1925, *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. T.*, 19 (5).
 Gejspanic K. F., 1949, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 68(4): 781—784.
 — 1957, *Entom. Zhurnal*, 34: 548—560.
 Goryszin N. I., 1956, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 109: 205—208.
 Grison P., 1944, *C. R. Ac. Sci. Paris*, 1944: 342—344.
 — 1952, *Trans. 9. Int. Congr. Ent. Amsterdam*, Vol. 1 pp. 331—337.

- Jermy T., Saringer G., 1955, *Acta agr. Acad. Sci. Hung.*, 5: 419—440.
Larczenko K., 1957, *Roczniki Nauk Rolniczych T. 74, S. A. z. 2* pp. 287—314.
— 1957, *R. N. R. s. A., z. 2* pp. 187—230.
— 1958, *Roczniki Nauk Rolniczych T. 78, s. A., z. 1*, pp. 1—26.
Tower N. L., 1917, *Biol. Bull. Maine Biol. Lab.*, 33, no. 4.
Wegorek W., 1955, *Postepy Nauk Rolniczych nr. 6(36)*, pp. 104—110, listopad-grudzień.
De Wilde J., 1955, *Proc. First Intern. Photobiological Congress.*
— 1954, *Arch. Néerl. Zool.*, 1954(10): 375—385.

РЕЗЮМЕ

Влияние фотопериода на развитие картофеля оказалось очень сильным (Таб. 1). Результаты биохимических анализов картофеля показаны в Таб. 2. При длинном дне плодовитость была высокая, коротком — опускалась до 0 (Таб. 3). Самую высокую смертность в период зимовки проявляют жуки, выведенные при длинных днях, самую низкую — при коротких днях (Таб. 4). Это находится в близкой связи с продолжительностью активности, количеством снесенных яиц и биохимическим составом тела (Таб. 5). Решающую роль в жизненных процессах колорадского жука играет продолжительность дня, причем действие это имеет характер непосредственного стимула, принятого взрослыми насекомыми (Таб. 6 и 7).

PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF AN ARTIFICIAL DIAPAUSE OF SILKWORM*)

Физиологические свойства искусственно вызванной диапаузы у тутового шелкопряда

V. J. A. NOVÁK

(Biological Institute of the Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, Czechoslovakia)

SUMMARY

The first two discoverers of the metamorphosis hormones already, Kopeč (1922) and Wigglesworth (1934) have suggested the analogy between the state resulting from the removing of the brain component of the moulting hormone, known as activation hormone nowadays and that of the true diapause. The subject of the present paper has been the comparison of such a through the removing of brain artificially induced diapause in the silkworm pupae (*Bombyx mori* L.) with the true diapause in the pupae of the saturniid moth *Eudia pavonia* L. The course of the O₂ consumption has been studied by means of the Warburg respirometr in the decapitated pupae 2—3 weeks after the operation and has been compared with that of the normal and developing pupae of the same species and the diapausing pupae of *E. pavonia*. Further the influence of HCN, of the injuring and of the rised and lowered temperature on the O₂ consumption has been studied. It has been found that the O₂ consumption of the decapitated pupae falls to the level of the minimum of the consumption curve of the developing pupae and that it is maintained on that level. By the reduced sensitivity of their O₂ consumption against the temperature changes approached the experimental pupae to the diapausing controls. The injuring was followed by slightly increased metabolism which has not been observed in the developing controls. The HCN — insensitivity has been distinctly increased, even if not to the level of the diapausing pupae. The results and the from them following results are discussed.

РЕЗЮМЕ

Предметом настоящей работы является изучение состояния после взятия мозга у куколок тутового шелкопряда с искусственной диапаузой и ее сравнение со свойствами нормальной диапаузы у куколок *Bombyx mori* L. Было обнаружено, что потребление кислорода падает на величину минимума консумационной кривой развивающихся куколок и при этой величине остается постоянным. Снижается также чувствительность потребления кислорода к температуре; тем самым опытные куколки приближались к диапаузирующим. На ранения куколки с отсутствием механизма активирующего гормона реагировали малым повышенным метаболизмом, которое не наблюдалось у контрольных куколок. Выносливость против HCN была повышена, хотя и не достигла уровня диапаузирующих куколок.

*) The detailed study will be published later.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ГУСЕНИЦ КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА (*ANTHRAEA PERNYI* G.-M.) НА ДЛИННОМ И КОРОТКОМ СВЕТОВОМ ДНЕ И НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ О ПРИРОДЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

Physiological Peculiarities of the Development of Caterpillars of *Antheraea pernyi* G. - M.,
During a Long and Short Light-Day and Some Considerations Concerning the Biochemical
Mechanisms of the Photoperiodical Reactions

Р. С. УШАТИНСКАЯ*)

(Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова, Москва, СССР)

В энтомологической литературе все большее распространение получает представление о том, что появление диапаузы регулируется чередованием светлого и темного периодов суток в определенном соотношении („Фотопериодизм“, по терминологии Garner and Allard, 1920). Однако, физиологическое существо фотопериодической реакции до сих пор слабо изучено.

Мы поставили перед собой задачу выяснить, имеются ли физиологические или биохимические различия между гусеницами *Antheraea pernyi* G.-M. развивающимися на длинном световом дне, при котором у данного вида развитие идет без диапаузы, и на коротком световом дне, при котором куколка диапаузирует. Одновременно мы попытались определить, когда такие различия возникают и в чем они выражены.

Начиная с 1—2 возраста и до завивки кокона гусеницы содержались в двух светокамерах, которые отличались только по продолжительности светового дня. В одной из камер световой (св.) день (д.) устанавливался в 11—12 часов в сутки (короткий день — к. д.) в другой — 21 ч. в сутки (длинный день — д. д.).

Сравнение гусениц проводилось по следующим показателям: 1. индивидуальному весу гусениц и весу коконов; 2. по длине тела гусениц и размерам кокона; 3. по продолжительности периода линьки по возрастам; 4. по интенсивности потребления кислорода, выделения углекислоты и коэффициенту дыхания; 5. по активности каталазы и цитохромоксидазы в тканях; 6. по содержанию глутатиона и аскорбиновой кислоты; 7. по содержанию воды, жира, гликогена, азота общего и азота остаточного.

Определение интенсивности газообмена и все биохимические анализы выполнены на гусеницах каждого возраста, на третий день после очередной

*) R. S. Ushatinskaya

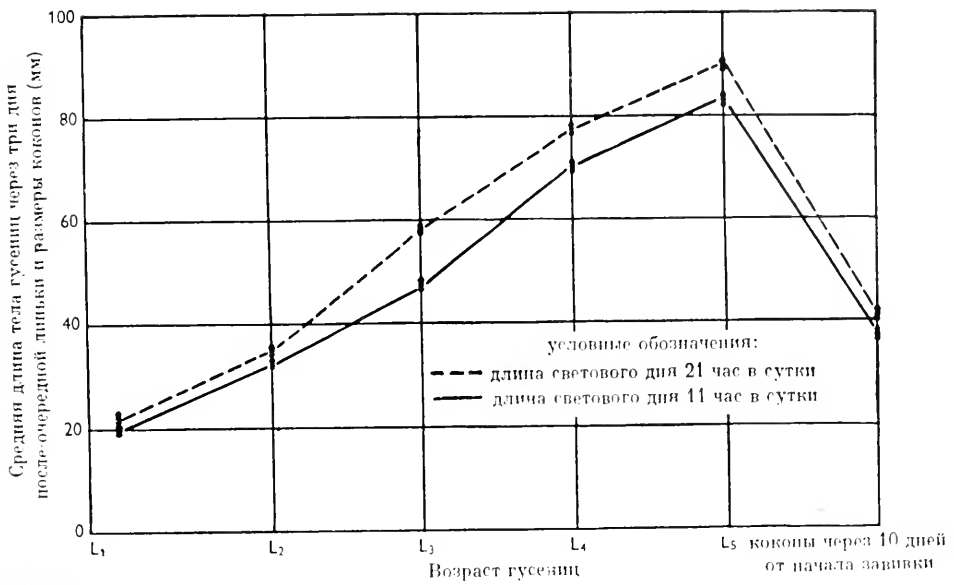


Рис. 1.

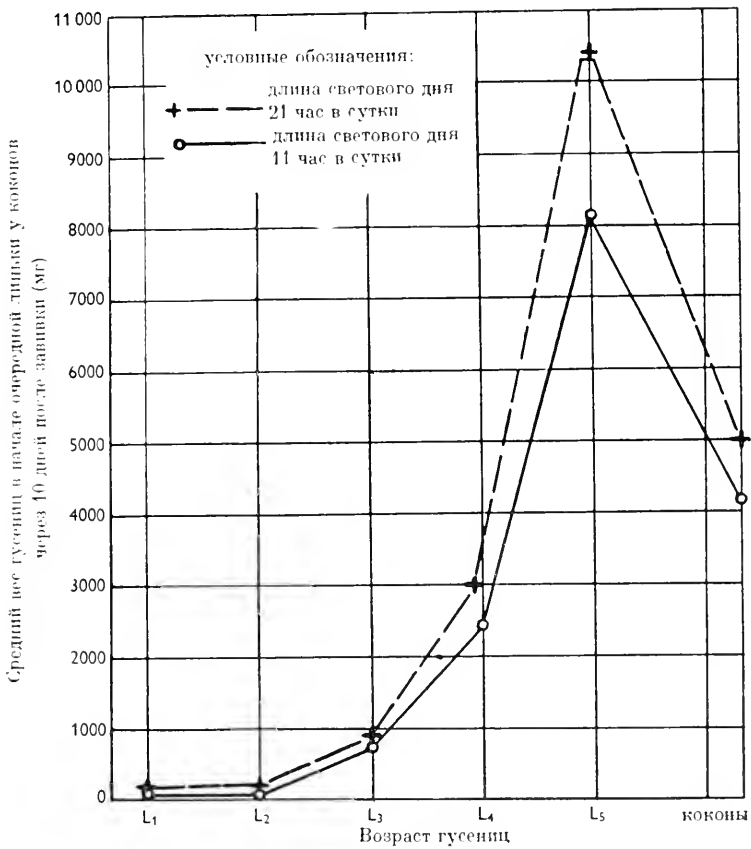


Рис. 2.

линки. Описание применявшихся методик, так же как и методов определения жиров, углеводов и белков опубликовано нами ранее (1952, 1955, 1958, 1959).

На рис. 1 и 2 приведены результаты сравнительного определения размеров и веса гусениц и коконов. Совершенно четко обнаружился более ин-

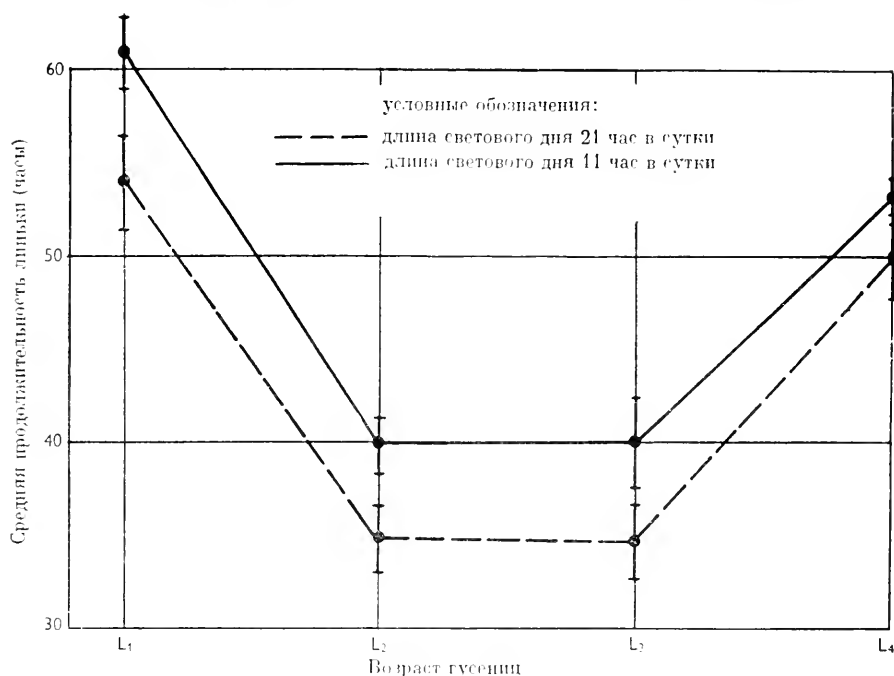


Рис. 3.

тенсивный рост гусениц, развивающихся при д. св. д. Коконь полученные при развитии гусениц на д. св. д., имели больший вес и размеры. Различия в размерах и весе гусениц проявились уже с первого возраста и без каких-либо скачков прошли через все последующие возрасты, до завивки кокона.

Средняя продолжительность личиночного сна (рис. 3) была на 5,8—11,4% длиннее у гусениц, развивающихся при к. св. д.

На фоне общей тенденции понижения интенсивности газообмена от первого к пятому возрасту (рис. 4), кривые потребления кислорода и выделения углекислоты в световых вариантах, неоднократно пересекаясь, удерживались у какой-то средней. Несколько выделялся газообмен гусениц третьего возраста, развивавшихся на к. д., у которых на этом этапе наблюдалось заметное повышение потребления кислорода и выделения углекислоты, сопровождавшееся поднятием коэффициента дыхания, что заставляет предполагать какие-то существенные изменения в базальном обмене гусениц на этом этапе. У гусениц, развивавшихся в условиях д. св. д. такое

падение интенсивности газообмена и дыхательного коэффициента перемещалось на 4-й и 5-й возрасты.

Активность каталазы на к. св. д. оказалась устойчиво более высокой, за исключением второго возраста, с которого это сопоставление начато (рис. 5).

Активность цитохромоксидазы сопоставлялась только у гусениц пятого возраста. Она определялась у только что нерелинивавших гусениц, через три дня питания, через шесть дней питания и в начале завивки кокона. При сопоставлении полученных данных для цитохромоксидазы (рис. 6) обращает внимание прежде всего значительно более высокая ее активность в теле гусениц, содержащихся на д. св. д. Вторым важным моментом служит падение активности цитохромоксидазы у гусениц пятого возраста через три дня после линьки, глубокое в варианте д. д.

Сравнивая количество глутатиона в тканях (рис. 7) заметно общее его уменьшение от начала к концу личиночного развития. На этом фоне, всегда, за исключением гусениц, начавших завивку кокона, в варианте д. св. д. его количество было выше, чем в варианте к. д. Обратное соотношение заре-

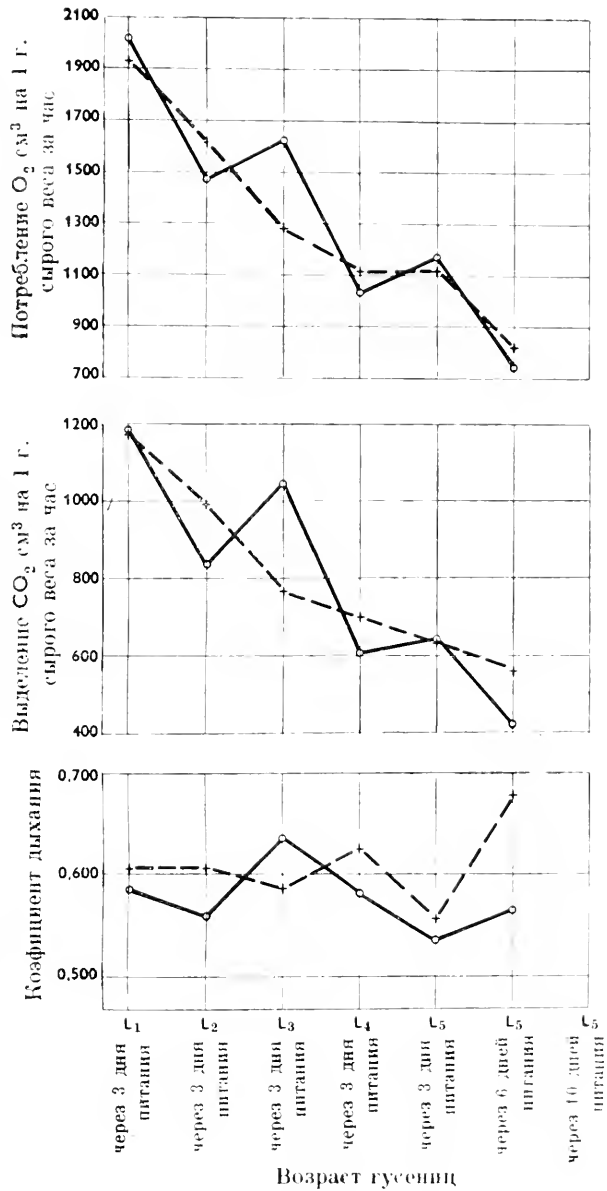


Рис. 4.

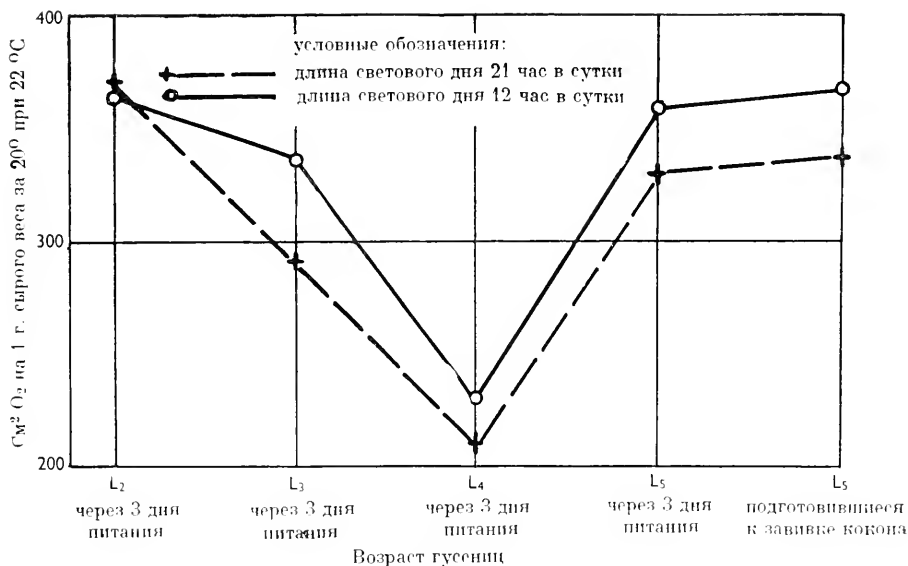


Рис. 5.

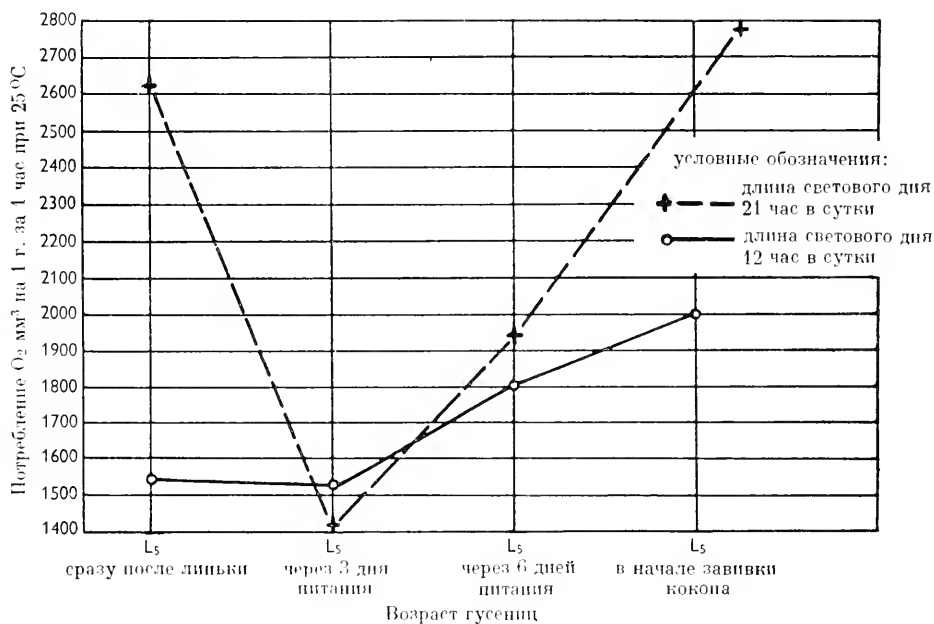


Рис. 6.

гистрировано для аскорбиновой кислоты (рис. 8), количество которой, немного, но устойчиво, было выше в варианте короткого дня.

Обращаясь к соотношению содержания в теле гусениц воды, жира, гликогена и некоторых форм азота, можно отметить, что:

а) заметной разницы в содержании воды в тканях гусениц, при воспитании их на д. и к. св. д. — не обнаружено;

б) количество жира в теле гусениц до четвертого возраста было выше на д. св. д. В четвертом возрасте оно было равным в обоих вариантах опыта, а в пятом возрасте в варианте к. св. д. содержание жира у гусениц, которые

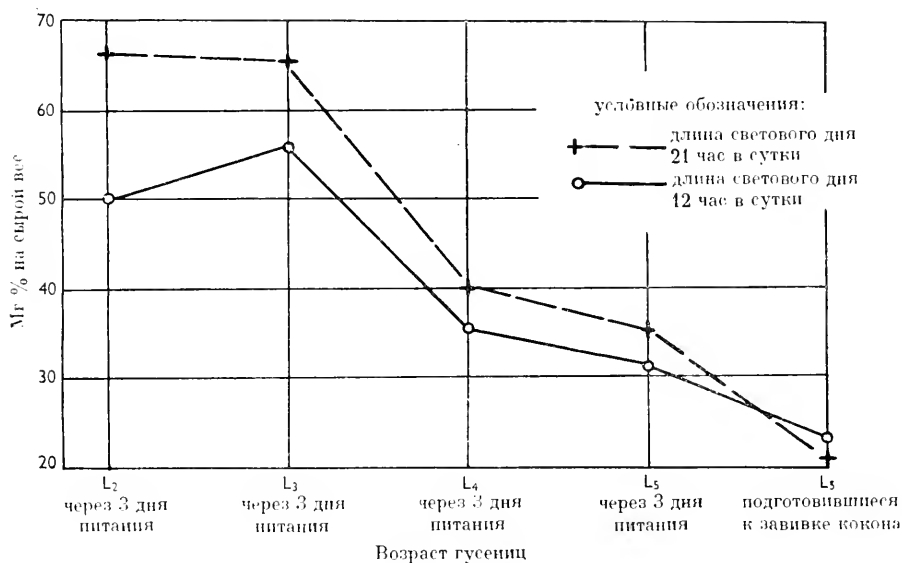


Рис. 7.

позже дали диапаузирующих куколок, было несколько выше, чем у гусениц, из которых получены куколки, развивающиеся без диапаузы. Та же тенденция, но менее выраженная, отмечена для углеводов;

в) содержание белкового азота оказалось более высоким у гусениц в варианте к. д., тогда как содержание остаточного азота все время было выше при д. д., при котором, по всем показателям, метаболизм был более высок.

Обсуждение результатов

По определениям Андриановой (1948) и Белова (1951) светочувствительной стадией, на которой определяется диапауза, у китайского дубового шелкопряда является гусеница со второй половины четвертого и в течение всего пятого возраста. Следовательно, если отводить фотопериодической реакции роль „сигнала“ о приближении неблагоприятных условий, то все изменения, которые характерны для диапаузирующей куколки должны происходить в качестве ответа на такой сигнал, уже после того, как он воспринят, т. е. со второй половины четвертого и в пятом возрасте. Между

тем, у гусениц, развивавшихся при д. св. и к. св. д., расхождения обнаруживаются уже с первого гусеничного возраста.

В варианте д. д. размеры и вес гусениц устойчиво и на всем протяжении развития, оказались большими.

Интенсивность тканевого дыхания, судя по активности цитохромоксидазы и каталазы и по количеству глутатиона, была на д. д. более высокой.

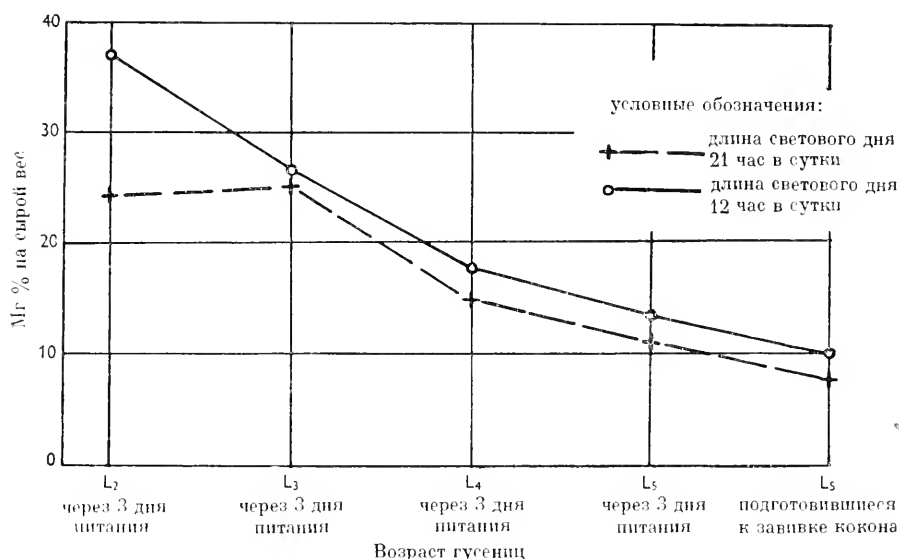


Рис. 8.

У гусениц, развивающихся на д. св. д. количество общего азота оказалось меньшим, а количество остаточного азота — большим. В конце личиночного развития на к. св. д. содержание жиров и углеводов, т. е. резервных веществ, оказалось выше.

Все сказанное позволяет считать, что общий уровень обмена веществ у гусениц в варианте д. св. д. был на протяжении всего личиночного развития, выше, что и явилось предпосылкой их бездиаузного развития. Расхождения в показателя отдельных черт обмена веществ сохранялись на всем протяжении личиночного развития, не имея характера скачков, приуроченных к концу четвертого—пятому возрасту, когда гусеницы являются особо светочувствительными и когда, по мнению авторов у них формируется диауза. Переломным является цитохромоксидаза, активность которой в варианте д. д. стремительно падала на третий день питания гусениц пятого возраста, и затем вновь достигала высокого уровня к началу завивки кокона, указывая на прохождение какого-то порога развития, на котором происходило торможение окислительного дыхания. Наступление диа-

паузы или ее отсутствие связано с характером метаболизма. Среди основных факторов внешней среды д. св. д., помимо сигнального воздействия, оказывает и прямое влияние на химизм и энергию метаболизма.

В качестве предпосылок такого прямого влияния следует напомнить, что в темноте насекомые потребляют кислорода меньше, чем на свету (Luciani et Lo Monaco, 1983) и в 1,47—1,49 раза меньше выделяют CO_2 (Нагорный, 1913). Как показал Wolfsky (1937) у куколок дрозофилы потребление кислорода тормозится окисью углерода, но это торможение в известной мере предотвращается экспозицией на свет. Harvey and Williams (1958) показали, что активность цитохромоксидазы блокируется окисью углерода, вследствие соединения редуцированной цитохромоксидазы с CO . Однако, эта блокада быстро снимается белым светом, по-видимому, в результате диссоциации соединений окиси углерода с ферментом.

Dickson (1949) предположил, что влияние фотопериодизма может быть обусловлено гормоном, требующим для своего образования двухфазной реакции, первая часть которой должна протекать на свету, а вторая — в темноте. Это так же может относиться к цитохромоксидазе, ведущая роль которой в окислительном метаболизме насекомых твердо установлена.

У дубового шелкопряда диапауза характеризуется понижением содержания цитохрома „С“ и активности цитохромоксидазы и высокой активностью каталазы и флавопротеина. В конце диапаузы, когда начинает функционировать гормональная система, — флавопротеиновая система заменяется цитохромной (Демянковский, Бурова, Васильева, Русакова, 1956).

При круглосуточном измерении потребления кислорода куколками комаров *Anopheles* установлено, что в летней генерации в сутках имеется четыре подъема его потребления, тогда как в осенней генерации и зимой (Олифан, 1949). Диапаузирующие куколки *Platysamia cecropia* непрерывно и равномерно потребляют кислород, но 90% CO_2 выделяют порциями через каждые 8 часов (Schneiderman and Williams, 1953).

Учитывая важное значение цитохромоксидазы в активации окислительного обмена, а также принимая во внимание, что ее образование происходит только на свету, можно предположить, что одним из узловых звеньев фотопериодической реакции является цитохромоксидаза. Предположив двухфазность образования (или восстановления) цитохромоксидазы можно представить себе, что активная жизнедеятельность насекомых сменяется переходом в состояние диапаузы в связи с тем, что при изменившемся соотношении темноты и света в сутках, та или другая часть (или фаза) этой реакции перестает укладываться во времени.

Это предположение подкрепляется указаниями экологов на сходство развития насекомых на круглосуточном освещении и круглосуточной темноте. Как показали Данилевский и Глиняная (1949), диапауза возни-

кает лишь в том случае, если темный период суток длится непрерывно не менее 8—9 часов. Предположение о лежащем в основе фотопериодической реакции двухфазном ферментативном цикле подкрепляется также многократно отмечавшимися в литературе фактами. Повышение температуры среды ослабляет тенденцию появления диапаузы и отодвигает ее на более короткий световой день (Данилевский и Гейспиз, 1948; Doskočil, 1954; Горышин, 1958). Механизм этого явления может быть понят в свете правила Вант-Гоффа-Арениуса об ускорении химических реакций в 2—3 раза при повышении температуры среды на 10°C.

Фотопериодическая реакция является общепологической реакцией, удерживающей циклы развития организмов в сезонном ритме природы. Однако, механизм ее более сложен, чем представление о простом „сигнале“, предупреждающем приближение неблагоприятных условий.

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшова Н. С., 1948, Культура дубового шелкопряда (в СССР, Сельхозгиз, : 38—47.
Белов П. Ф., 1951, Дубовый шелкопряд, стр. 5—61.
Горышин Н. П., 1958, *Энтомол. обзор.*, **34**: 9—13.
Данилевский А. С. и Гейспиз К. Ф., 1948, *ДАН СССР*, **59** (2): 337—340.
Данилевский А. С. и Глициная Е. П., 1949, *ДАН СССР*, **68** (4): 785—788.
Демяновский С. Я., Бурова А. А., Васильева Н. В., Русакова Н. С., 1956, *Зоол. журн.*, **35** (2): 245—250.
Нагорный А., 1913, Тр. О-ва испыт. прир. Харьковского У-та, № 4: 177—337.
Олифан В. П., 1949, *ДАН СССР*, **45** (4): 577—580.
Ушатинская Р. С., 1952, Изв. АН СССР, сер. биол. № 1: 101—114.
— 1958, Вредная черепашка т. III: 134—170, Изд. АН СССР.
— *ДАН СССР*, **129**: 687—690.
Dickson R. C., 1940, *Ann. ent. Soc. Amer.*, **42**(4): 511—537.
Doskočil I. V., 1954, *Věstn. Českoslovl. zool. Společnosti, (Acta soc. zool. Bohemoslov.)*, **28**: 139—145.
Garner W. W. and Allard H. A., 1920, *J. Agric. Res.*, **18**: 553—606.
Luciani L. et Lo Monaco F., 1893, *Arch. ital. Biol.*, **19**.
Schneiderman H. A. and Williams C. M., 1953, *Biol. Bull.*, **105**: 320—334.
Wolsky A., 1937, *Nature, London*, **89**: 1069—1070.

SUMMARY

In Interesting facts have been observed in biometric indexes, in the activity of individual ferments and catalyzers of exchange, in the quantity of reserves. The results obtained show that the total metabolism of caterpillars is higher in a long light-day during the whole larval development (not only in IVth and Vth instars, when the diapause is here induced. In the short light-day, a considerable lower activity of cytochromoxydase has been registered; this feature entitles to express some considerations as to the mechanism of photoperiodic reaction in insects.

DISCUSSION

K. Sláma (ČSSR) I should have only a small remark to the paper of Dr. Ushatinskaya. I am afraid I could not fully agree with the opinion that ecological conditions like photoperiodical reaction might act upon diapause via respiratory enzymes. Presently there are many evidences in the literature supporting the humoral control of diapause and the hormonal influence on respiratory metabolism. Thus it may be concluded that even the changes in respiratory enzymes are secondary features which have been caused by hormones. According to recent findings of Kurland and Schnaiderman, 1959 the respiratory metabolism in diapausing pupae of cecropia silkworm is not mediated by a special auto-oxidative enzyme, as it had been assumed before, however this is mediated by the ordinary cytochrome *c*-cytochromeoxidase system. Cytochromeoxidase activity has not decisive function in diapause metabolism and as a terminal factor in the respiratory chain in cecropia has been supposed to be the presence of active „substrate“ cytochrome *c*.

According to preliminary experiments using different sawfly species it appeared that the respiratory chain in diapausing prepupal stages of sawflies is not limited by cytochrome *c*. The respiratory chain is limited here probably in some other part, in substrate dehydrogenases or in succinoxidase system. The low diapausing metabolism, even if it is resistant against inhibitors of cytochrome oxidase, can be apparently more lowered by inhibitors of succinic dehydrogenase (iodoacetic acid, sodium malonate) and on the other hand increased by some compounds which do not influence the presence of cytochrome *c*. As appeared from preliminary experiments the activity of succinic dehydrogenase is connected with prothoracic gland hormone and this may be also a way of hormonal control over the total metabolism in sawflies. According to the findings of Wojtezak, 1958 the respiratory metabolism in developing pupae of *Galleria mellonella* is also not limited by cytochrome *c* but likely somewhere in succinoxidase system.

Р. Ушатинская (СССР). Важная роль эндокринного (как и нейросекреторного) фактора в метаболизме насекомых, после стольких блестящих исследований, не может вызывать сомнений.

В моем докладе речь идет не о том, что изменяет метаболизм насекомых и приводит к диапаузе, а как изменяется обмен веществ и какой его тип характеризует состояние диапаузы. Поэтому, сама постановка вопроса, задаваемого К. Слама, — противопоставляющего значение эндокринного фактора активности ферментных систем тканевого обмена веществ, — неправильна.

Касаясь роли цитохромоксидазы в дыхательном метаболизме насекомых следует заметить, что единого мнения авторов по этому вопросу пока не достигнуто, возможно потому, что работа велась с разными видами, на различных этапах онтогенетического развития. Лично я не присоединяюсь к мнению авторов, полагающих, что цитохромоксидаза имеет в дыхательном метаболизме самодавяющее значение. Однако она является, необходимым последним звеном, способствующим переброске электронов от цитохромов на кислород воздуха. Именно благодаря наличию в клетках цитохромов оказывается возможным окисление кислородом воздуха многих субстратов дыхания, которые в обычных условиях на воздухе не окисляются. Поэтому значение этого фермента в дыхательном метаболизме насекомых, особенно имеющих периоды физиологического покоя типа диапаузы, — без сомнения велико.

Однако, я не думаю, что у диапаузирующих насекомых активность этого фермента полностью исключена, т. к. даже во время наиболее глубокой диапаузы насекомых, сочетающейся с низкой температурой среды существует еще ощутимое потребление кислорода.

В сложных и еще недостаточно изученных процессах обмена веществ цитохромоксидаза, цитохром С или какой либо другой компонент не может рассматриваться в качестве ведущего и решающего, т. к. всегда имеется комплекс факторов и условий, место каждого из которых не постоянно, и, то что было ведущим на одном этапе развития и при одних условиях, — становится подчиненным на другом этапе и в других условиях. Совершенно недостаточно изучены условия окисления и восстановления цитохромов, в зависимости от такого фактора, как свет. На этот момент, и не его значение в правильном понимании фотопериодической реакции насекомых я и пыталась обратить особое внимание исследователей в своем докладе.

CHANGES OF THE PHYSIOLOGICAL STATE OF HIBERNATING IMAGOS OF THE LADY-BIRD *SEMIADALIA 11-NOTATA* SCHNEID.

Изменения физиологического состояния имаго в течение зимовки божьей коровки
Semiadalia 11 - notata Schneid.

I. HODEK and J. ČERKASOV

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences,
Praha, Czechoslovakia)

Aphidophagous coccinellids are a significant natural regulator of the frequency of aphids. Nine months of the year they survive passively in their hibernation quarters. On the successful hibernation depends the efficiency of coccinellids in the subsequent year.

Changes of the physiological state of the collectively hibernating coccinellid *Semiadalia 11-notata* Schneid. were studied during three hibernation seasons. Biochemical analyses were performed to ascertain the contents of water, fats and glycogen, the metabolism - oxygen consumption - was measured, the condition of gonades, fat body and alimentary canal was revealed by dissection and finally, the behaviour of coccinellids after their exposure to the optimal breeding temperature and their resistance against frost were observed.

The hibernation of *S. 11-notata* is an imaginal diapause in the sense of definitions by Andrewartha (1952), Bodenheimer (1951), Emme (1953), Lees (1955, 1956). The coccinellids being in this country obligatory monovoltine stop the feeding as early as in the mid-summer (having accumulated considerable fat and glycogen reserves) and fly away to seek for places usually rather distant and prominent in the environing region preferring formations as rock fissures; there they form aggregations consisting of hundreds and thousands of specimens. Most important hibernation quarters of this kind in Czechoslovakia are: hills near Louny and the hill Klapý — Hazmburk (north of Bohemia), hills Pavlovské vrchy (south of Moravia) and the south-west branch of Tribečské vrchy (south-west Slovakia) (Hodek, 1960). The hibernation quarters of *S. 11-notata* reported as yet in the world literature are situated in the mountains of Central Asia, 1500—3500 m above the sea-level (Dobržanskij, 1925, Jachontov, 1940).

The coccinellids arrive in the hibernation quarters as early as towards the end of July till middle of August and leave at the end of April till beginning of May. The time of emergence is determined by meteorological conditions, particularly temperature. It took place regularly by or after a substantial rise of the average decade temperature from the values under 10°C. On the whole the coccinellids remain in their hibernation quarters for

9 months. At the beginning smaller aggregations are scattered over the hibernation area; in warm days with intensive insolation, fly the coccinellids over the hibernation quarter and gradually concentrate into a smaller number of great aggregations, in the same places year after year. The upper individuals continually creep over also in warmer winter days. In spring before the emergence the copulation takes place in the hibernation quarters.

In females the imaginal diapause is connected with gonotrophic dissociation: their ovaria fail to mature because all the nutritive materials are used to form reserve. Therefore, during the whole hibernation, even by emergence, the immature ovaria are submerged in the large fat body together with the ovarioles richly supplied by tracheae. As the gonade maturation of males is less exigent of energy the spermiogenesis takes place soon after emergence. Only close before the hibernation the males stop the activity of testicular follicles containing already encysted spermatozoits. The seminal vesicles, too, are filled with free living spermatozoits during the whole hibernation. Towards the end of the hibernation period, one or three weeks before emergence, the activity of testicular follicles is renewed; the males start copulation and fertilize immature females by spermatozoits stored during the winter, so that all the females emerge with a spermatozoit reserve in their spermathecae. This different sexual activity in the final period of hibernation is the source of sexual differences in amounts of reserve materials.

Imagoes of both sexes hibernate with their alimentary canal empty and with large reserves of fats and glycogen in their fat bodies. During the hibernation the fat and glycid reserves are consumed very slowly owing to the low metabolism rate. Only shortly before the emergence (1—2 weeks) a more significant reduction of fat reserves can be observed, especially in males. On the other hand the females show a considerable increase of glycogen contents in this period. In males, having the glycogen amount rather higher than females during the whole hibernation, the glycogen level rises later reaching only a half of the increase of females.

The oxygen consumption varied about the value 750 ml/g/hour during the whole hibernation. Even when the fat and glycogen contents changed no remarkable alterations in oxygen consumption were observed.

The great frost resistance during the hibernation disappears in the final period before the emergence.

During the hibernation the imagoes of both sexes could be induced to resume their movement (quick crawling and flight), mating, feeding and defecation. But it could be observed that owing to this the fat and glycogen reserves were rapidly consumed and the imagoes perished, the death being more rapid in active mature males whose fat body contains relatively less fat-protein grains. These results, however, could be influenced by an unspecific nutrition, the aphid *Pergandeida medicaginis* Koch. Although this aphid

proved to be suitable food for lady-bird *Coccinella 7-punctata* L., the most recent investigations show it represents an unsuitable prey for *S. II-notata* hindering its ontogenetic development. Therefore, it appears to be necessary to repeat the reactivation experiments using the aphid *Aphis fabae* Scop. which has been verified as specific food for this coccinellid species.

Our results on the imaginal diapause seem to agree with the majority of those by other authors as long as they relate to the same species (Dobržanskij 1922), they disagree with others (Jachontov 1940) stating the females should emerge from their hibernation quarters with mature ovaria. The present results are analogic also with those referring to the imaginal diapause of other insect species. The investigations of various beetles revealed that nearly all females hibernate with immature ovaria, males with more or less mature testes: *Sitona cylindricolis* Fahr., *Leptinotarsa 10-lineata* Say, members of the genus *Saprinus*, as well as some species of *Heteroptera* (*Eurygaster integriceps* Put. and many other species). The only contradictory statement refers to *Agelastica alni* L. the imaginal diapause of which should be without gonotrophic diassociation, with mature ovaria.

The accumulation of fat reserves, too, has been ascertained in all diapausing imagoes. As to the dynamics of water, fat and glycogen during the diapause our results are comparable to those of Busnel (1939) — *Leptinotarsa 10-lineata* Say (*Chrysomelidae*), Edelmann (1951) — *Opatrum sabulosum* L. and *Anatolica eremita* Stev. (*Tenebrionidae*), Davey (1956) — *Sitona cylindricolis* Fahr. (*Curculionidae*). The water contents does not practically change during the hibernation in coccinellids nor in all the above-mentioned species. The fat reserves diminishing rapidly in both tenebrionid species during their hibernation are reduced only slightly in coccinellids, chrysomelids and curculionids during this period their consumption being intensified only close before the end of the hibernation.

LITERATURE

- Andrewartha H. G., 1952, *Biol. Rev. Cambridge*, **27**: 50—107.
Bodenheimer F. S., 1951, *Trans. 9th Int. Congr. Ent. Amsterdam*, **1**: 21—40.
Busnel R. G., 1939, Études physiologiques sur *Leptinotarsa 10-lineata* Say. Thésés Fac. Sci. Univ. Paris., no. 55, 207 pp.
Davey K. G., 1956, *Canad. J. Zool.*, **34**: 86—97.
Dobržanskij F. G., 1922, *Izv. Otd. Prikl. Ent.*, **2**: 103—123.
Dobzhansky Th., 1925, *Z. wiss. Ins. biol.*, **20**: 249—256.
Edelman N. M., 1951, *Ent. Obzor.*, **31**: 374—385.
Emme A. M., 1953, *Usp. sovr. biol.*, **35**, 395—424.
Hodek I., 1960, *Acta Soc. ent. Českoslov.*, **57**: 1—20.
Hodek I., Čerkasov J., 1958, *Acta soc. zool. Bohemoslov.*, **22**: 180—192.
— — *Acta soc. zool. Bohemoslov.*: in print.
Jachontov V. V., 1940, Ekol. konf. probl. mass. razmn. životn. Kijev, 104—108.
Lees A. D., 1955, The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge 151 pp.
— 1956, *Ann. Rev. Entomol.*, **1**: 1—16.

РЕЗЮМЕ

Божьи коровки зимуют со значительными запасами жира и гликогена, с незрелыми овариями, семенниками, содержащими свободные сперматозонды в семенных пузырьках, а также заключенными в тестикулярные фолликулы. Это состояние не меняется в течение зимовки. Лишь перед самым вылетом, особенно у самцов, уменьшаются запасы, так как у них обильнее развивается деятельность тканей тестикулярных фолликулов, а также копулятивная активность: самцы оплодотворяют самок уже на зимовках сперматозоидами, которые сохранялись всю зиму. Самки, которые вылетают, имеют уже в семенной сумке сперматозонды.

**EINFLUSS VON TEMPERATUR, FEUCHTIGKEIT UND TAGESLÄNGE
AUF DIE ENTWICKLUNG VON *ISCHNODEMUS SABULETI*
(HEMIPTERA)**

Влияние температуры, влажности и продолжительности светового дня
на развитие клопа *Ischnodemus sabuleti*

W. TISCHLER

(Zoologisches Institut, Abt. Ökologie u. Angewandte Biologie,
Universität Kiel, DBR)

Die Schmalwanze *Ischnodemus sabuleti* Fall. kommt an äußerlich ganz verschiedenartigen Lebensstätten vor. Einerseits lebt sie von Strandgräsern an Küstendünen, zum anderen von *Glyceria*, *Phragmites* und *Phularis* an Sumpfstellen im Inneren des Landes. Dieses sogenannte doppelte ökologische Vorkommen, das sie mit manchen anderen Insekten und Spinnen teilt, war für mich einer Gründe, die Biologie der Wanze näher zu untersuchen. Hierbei ergab sich, daß zu jeder Jahreszeit Larven und Imagines von *Ischnodemus* vorhanden sind. Dennoch handelt es sich nicht um eine azyklische Art, sondern um eine solche mit zweijähriger Generationsdauer. Das erste Jahr entfällt auf die Larval-, das zweite auf die Imaginalzeit. Von Mitte Mai bis Mitte Juli, mit Schwerpunkt im Juni, findet die Begattung statt. Bald darauf werden die Eier entweder in die längsgerollten Blätter der Gräser geklemmt, in das Blattgewebe hineingeschoben oder auch nur äußerlich angeheftet. Im Laufe des Juni schlüpfen die ersten Larven. Das Maximum der Junglarven liegt im Juli. Zwei Wochen später erscheinen die zweiten, nach weiteren 14 Tagen die dritten Stadien. Selbst in klimatisch günstigen Jahren gelangt aber nur ein Teil von ihnen zur Larve 4 und recht wenige häuten sich zur Larve 5. In kühlen, klimatisch ungünstigen Jahren erreichen zwar die meisten noch das Stadium 3, verhältnismäßig viele bleiben im zweiten Stadium und nur ein ganz geringer Teil kommt über das dritte Stadium hinaus. Die Weiterentwicklung setzt in jedem Fall erst wieder im Mai nächsten Jahres ein. Vom letzten Augustdrittel bis zum ersten Mайдrittel bleiben die Wanzen also in dem Stadium, zu dem sie sich Ende des Sommers gehäutet haben. Die im Juli des zweiten Lebensjahres aus den Larven 5 entstandenen Imagines können sich im gleichen Jahr nicht mehr fortpflanzen. Die Ovarien der Weibchen werden erst nach der Winterruhe im nächsten Frühjahr reif.

Die klimatischen Faktoren beeinflussen die Entwicklung der Wanze in verschiedener Weise. Vor allem erwies sich die Photoperiode als bedeutsam. Dies ergab bereits ein Vergleich der Tageslängen-Kurve von Kiel im Jahreslauf

mit der Zeit etwa von Beginn der zweiten Maidekade bis zum Ende der zweiten Augustdekade, innerhalb der die Wanzenentwicklung im Freiland vor sich geht. Langtag von mindestens 15 Stunden Helligkeit dauert bei Kiel von Anfang Mai bis Mitte August. Berücksichtigt man die Tatsache, daß die Einwirkung des Langtags sowohl im Mai wie im August sich erst etwas später in den sichtbaren Häutungsvorgängen bemerkbar machen kann, so ergibt sich eine auffallende Übereinstimmung zwischen den Wochen, in denen eine Entwicklung stattfindet und der Langtagsperiode. Wäre die Entwicklung rein temperaturbedingt, so würde sie erst später im Jahr beginnen können und müßte sich bis in den Oktober fortsetzen.

Den endgültigen Beweis brachten Versuche im Laboratorium. Die in der Zucht bei Zimmertemperatur gehaltenen Larven hatten bis Ende August das vierte Stadium erreicht. In diesem blieb trotz gleichbleibender Wärme die Entwicklung stehen. Als die Zuchtbehälter Ende November einem täglichen Wechsel von 16 Stunden Licht (einer 40 Watt Osram Leuchtröhre bei etwa 2000 Lux) und 8 Stunden Dunkelheit ausgesetzt waren, nahm die Entwicklung sogar bei ungewohnter Nährpflanze (*Poa pratensis*) ihren Fortgang, so daß sich bereits Ende Januar alle Larven zur Imago gehäutet hatten.

Auch Larven des dritten Stadiums, die Ende November aus dem Freiland eingetragen wurden, entwickelten sich bei künstlichem Langtag von 16/8 Stunden im Winter weiter und hatten Anfang Februar das Imaginalstadium erreicht. Es muß also offenbar ein Schwellenwert überschritten werden, um die Wanzen aus dem photoperiodisch gehemmten in einen aktivierten Zustand zu überführen. Damit findet die zweijährige Generationsdauer lediglich durch die Abhängigkeit der Entwicklung von der Photoperiode ihre Erklärung. Auch bei der Rübenwanze (*Piesma quadratum* Fich.) können Langtagwirkungen die Winterruhe der Imagines verhindern und die Generationsfolge beschleunigen (Krezal u. Völk, 1956, Stüben, 1958).

Die durch künstliche Langtagsbedingungen im Winter zur Imago gezogenen Wanzen hielten sich in den folgenden Wochen in den unteren Teilen der Gräser auf. Sie saßen vor allem in den Blattachsen versteckt und nahmen zwar regelmäßig Nahrung zu sich, kopulierten aber nicht. Da die Geschlechtsreife im Freiland erst nach einer Imaginalüberwinterung einsetzt, war die Notwendigkeit eines Kältereizes (entweder allein oder in Verbindung mit Kurztag) für das Fortpflanzungsgeschehen zu vermuten. Hierin bestärkte mich die Beobachtung, daß einige am 9. Januar aus dem Kälteraum von Überwinterungsversuchen entnommene Wanzen sich im Gegensatz zu den durch Langtag erhaltenen, bei Zimmertemperatur lebenden Tieren, gerade an den oberen Teilen der Pflanzen aufhielten, sehr aktiv waren und bereits Ende Januar kopulierten. Ich setzte daher die „Langtagtiere“ eine Woche lang in einen dunklen Kälteraum von 5°C. Noch am gleichen Tage, an dem diese wieder zurückgebracht wurden, konnten Kopulationen beobachtet werden.

Es ist also für das Fortpflanzungsgeschehen ein vorübergehender Kältereiz oder (bzw. und) eine Enthemmung der Langtagwirkung notwendig. Das letztere fand Müller (1957) für die Zikade *Stenocranus minutus* F. Doeh habe ich in meiner Zucht bisher die beiden Faktoren noch nicht getrennt. Jedenfalls verhinderten Langtag und Wärme nach Abschluß der Entwicklung die Paarung. Die Weiterzucht ergab, daß Anfang Juli 1959, also im Alter von nur einem Jahr, die Eiablage zur gleichen Zeit erfolgte, in der im Freiland die zweijährigen Wanzen ihre Eier absetzten.

Während die Grenzen der Entwicklungsmonate offenbar durch die Photoperiode festgelegt sind, ist die Geschwindigkeit des Entwicklungsverlaufes stark von der Temperatur abhängig. Dies zeigte sich bereits bei der Embryonalentwicklung, die bei 30°C 9—11, bei 22°C 13—15 Tage dauert. Oberhalb von 30° befindet sich die Entwicklungskurve schon jenseits des Umschlagspunktes. Bei 33° dauert die Embryonalentwicklung nämlich ebenso lang wie bei 30°, jedoch ist die Sterblichkeit größer. Bei 11° findet keine Entwicklung mehr statt, hier liegt der Entwicklungsnullpunkt, bei dem die Eier sich lange Zeit halten können, ohne abzusterben. Nach über 4 Wochen wieder in Zimmertemperatur zurückgebracht, lief die Entwicklung normal mit nur geringer Verzögerung weiter. 16 Tage später schlüpften die Larven. Die bei 5° gehaltenen Eier jedoch lagen unterhalb der Entwicklungsgrenze und starben ab. Genau so wie bei den bisher untersuchten Pentatomen (Tischler, 1939) wirkten sich recht unterschiedliche relative Luftfeuchtigkeiten nur auf die Mortalität, nicht jedoch auf die Geschwindigkeit der Embryonalentwicklung aus. Zwischen 55 bis 98% rel. L. zeigten sich keine Differenzen in der Entwicklungsdauer und nur ganz geringe in der Sterblichkeit. Erst Feuchtigkeitswerte von 35—40% führten zu totaler Mortalität.

Daß auch die Larvalentwicklung von Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen beeinflußt wird, ergibt ein Vergleich der Durchschnittstemperaturen und Niederschlagsmengen im Freiland 1957, 1958 und 1959 mit den in diesen Jahren erreichten Stadien. Die kühlen und regenreichen Frühlings- und Sommermonate im Jahre 1958 führten zu einer etwa 14-tägigen Verspätung im Auftreten der einzelnen Larvenstadien der neuen Generation im Vergleich zu 1957. Daher blieben im Winter 1958/59 über 80% der Larven im dritten Stadium, und kaum 5% waren in das vierte gekommen, wogegen im Winter 1957/58 etwa 45—50% als Larve 3 und 40% als Larve 4 überwinterten. Der ungewöhnlich warme Sommer 1959 ergab im Vergleich zu 1957 einen Entwicklungsvorsprung von 2—3 Wochen, im Vergleiche zu 1958 einen solchen von 4—5 Wochen, so daß die Überwinterung der neuen Generation 1959/60 überwiegend als Larve 4 stattfinden dürfte.

Überwinterungsversuche ließen für Larven und Imagines geringste Sterblichkeit bei hoher relativer Luftfeuchte (über 75%) und niedriger Temperatur (unter 6°C) erkennen. Oberhalb 11° starben die Wanzen sehr bald bei 75%

rel. L., allmählich aber auch bei 98% r. L. Als Larve im ersten Lebensjahr sind sie während der Überwinterung sogar bei günstigen Bedingungen empfindlicher als im Imaginalstadium ihres zweiten Lebensjahres.

Messungen in den Strandgrasbüscheln der Küstendünen ergaben nicht nur in der kalten Jahreszeit, sondern selbst im Sommer verhältnismäßig ausgeglichene Lufttemperaturen und hohe Luftfeuchtigkeitswerte, wie sie auch für Sumpfstellen typisch sind. Voraussetzung ist ein dichter Bestand der Strandhaferfluren.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen: Die Übereinstimmung der mikroklimatischen Bedingungen erklärt das doppelte ökologische Vorkommen von *Ischnodemus sabuleti* Fall.; die Abhängigkeit von der Tageslänge steckt die jahreszeitlichen Grenzen ab, in denen eine Entwicklung möglich ist, und bestimmt daher die Generationsdauer; die Temperatur beeinflusst die Entwicklungsgeschwindigkeit und entscheidet, in welchem Larvenstadium die Überwinterung stattfindet. Für geringe Sterblichkeit während der Überwinterung ist neben niedrigen Temperaturen vor allem hohe Luftfeuchtigkeit erforderlich. Paarung erfolgt erst nach einem Kältereiz.

LITERATUR

- Krezal H. und Völk J., 1956, *Nachr. bl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst* (Braunschweig), 8: 145—147.
Müller H. J., 1957, *Beitr. z. Ent.*, 7: 203—226.
Stüben M., 1958, *Z. Pflanzenkrankh.*, 65: 211—214.
Tischler W., 1939, *Z. Morph. Ökol.*, 35: 251—287.

РЕЗЮМЕ

Жизненный цикл клопа *Ischnodemus sabuleti* Fall. определяется микроклиматическими условиями. Основным определяющим фактором является длина светового дня, которая способствует развитию при его определенной длине (мин. 15 час.) и, таким образом, вызывает двурочный жизненный цикл. Температура имеет влияние на скорость развития и поэтому определяет, в каком возрасте будут зимовать личинки. Длинный световой день и высокая температура мешают копуляции. Для зимовки более подходит высокая влажность и низкая температура.

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДИЗМА НА ПАСТУПЛЕНИЕ ИМАГИНАЛЬНОЙ ДИАПАУЗЫ У КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

The Influence of Photoperiodicity on the Induction of the Imaginal Diapause
in Blood-Sucking Mosquitoes

Е. В. ВИНОГРАДОВА*)

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград, СССР)

Исследованиями Носои, 1954, Данилевского и Глициной, 1958, Виноградовой, 1958, Шпициной, 1959, установлено влияние короткого дня на наступление имагинальной диапаузы комаров. Однако, значительные длины дня для регуляции сезонных циклов разных видов и географических популяций комаров недостаточно изучено.

Для выяснения адаптивной роли фотопериодической реакции были избраны несколько видов кровососущих комаров с разной биологией и географическим распространением: *Anopheles mac. messeae* Fall., *A. mac. atroparvus* Thiel., *A. superpictus* Grassi, *A. hyrcanus* Pall., *Culex pipiens* L. Во всех опытах применялась одинаковая методика: цикл развития комаров от яйца до имаго проходил при определенных световых и температурных условиях. Главными показателями физиологического состояния самок служили степень развития жирового тела и гонад, последних по общепринятой системе Кристофера-Мера, после полного переваривания одной порции крови. Как известно, активным самкам комаров свойственно явление гонотрофической гармонии: в результате переваривания порции крови происходит созревание порции яиц. У диапаузирующих комаров такая согласованность между пищеварением и созреванием нарушается, и развитие гонад останавливается на более ранних фазах. На основании сказанного в опытах диапаузирующими считались те особи, яичники которых после окончательного переваривания порции крови не развивались далее II фазы Кристофера. В качестве типичного случая влияния разной длины дня на наступление диапаузы может служить фотопериодическая реакция *A. mac. messeae* (рис. 1, кривая 1). Из рисунка видно, что с укорочением фотопериода количество диапаузирующих комаров постепенно увеличивается. Аналогичную зависимость обнаруживает и процесс ожирения, свойственный диапаузирующим: число жирных самок значительно больше в коротком дне, чем в длинном. В отличие от других видов насекомых, у комаров наблюдается большая индивидуальная изменчивость в отношении фотопериодически эффективной длины дня, что находит свое выражение в плавном на-

*) E. V. Vinogradova

растании процента диапаузирующих особей по мере укорочения длины дня. Эта особенность фотопериодической реакции комаров согласуется и с динамикой появления диапаузирующих самок в природе, где обычно, с момента появления первых диапаузирующих особей и до полного охвата популяции диапаузой проходит значительное время (15—30 дней), характеризующееся сильным изменением естественной длины дня. Как и у других

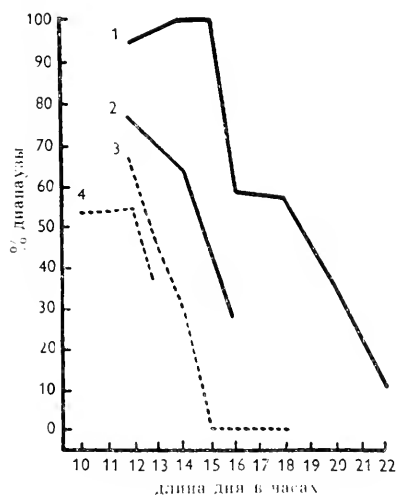


Рис. 1. Зависимость наступления имагинальной диапаузы у *Anopheles mac. messeae* и *Anopheles hyrcanus* от световых условий развития.

— *A. mac. messeae*
 - - - - *A. hyrcanus*

1. Ленинград, 60° с. ш. при 23°С. 2. Астрахань, 46° с. ш. при 23°С. 3. Астрахань, 46° с. ш. при 23°С. 4. Долина р. Вахш, 37° с. ш. при 27°С.

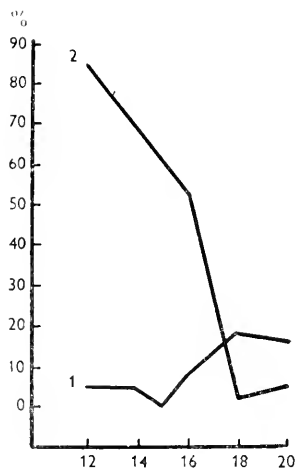


Рис. 2. Зависимость диапаузы и активности кровососания *Culex p. pipiens* от световых условий развития.

1. Активность кровососания (средний процент насосавшихся самок за 40 минут кормления). 2. Диапауза.

насекомых, у комаров критическая длина дня, способствующая наступлению диапаузы, изменяется в зависимости от широты (Данилевский, 1957). Сравнительные исследования фотопериодической реакции *A. mac. messeae* в северной части его ареала распространения (Ленинград, 60° с. ш.) и в южной части (Астрахань, 46° с. ш.) показали, что южные популяции отличаются более низкими фотопериодическими показателями, чем северные (рис. 1, кривая 1 и 2). Для *A. hyrcanus* в целом более южного вида не обнаружено таких больших сдвигов в фотопериодических показателях у разных географических популяций (рис. 1, кривая 3 и 4). Эти различия объясняются географическими особенностями фенологии исследованных видов. Формирование диапаузы у *A. mac. messeae* в Ленинграде и в Астрахани происходит в условиях разной длины дня; у *A. hyrcanus* в обоих географических пунктах массовая диапауза наступает в конце сентября, когда длина дня

во всех широтах выравнивается. Что касается остальных исследованных видов *A. mac. atroparvus* и *A. superpictus* то у них короткий фотопериод также имеет тенденцию нарушать согласованность между линцеварением и созреванием. Однако, картина осложняется тем, что во всех световых условиях значительное количество самок не созревает; причины этого явления еще не достаточно ясны. Особый интерес для фотопериодических исследований представляют формы политипического вида *Culex pipiens* (*C. p. pipiens* L. и *C. p. molestus* Forsk), которые при крайне незначительных морфологических различиях сильно отличаются по биологии и прежде всего по сезонным циклам развития. Если *C. p. pipiens* свойственна хорошо выраженная имагинальная диапауза, то у *C. p. molestus* она отсутствует. Наступление диапаузы у *C. p. pipiens* регулируется фотопериодическими условиями (рис. 2, кривая 2); кроме того, активность кровососания обычно очень низкая в лабораторных условиях, также обнаруживает четкую зависимость от длины дня. Наоборот, у гомотипического *C. p. molestus* фотопериодическая реакция не выражена, и созревание гонад происходит независимо от светового режима.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Е. Б., 1958, Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 26, 24: 52—60.
Давылевский А. С. и Глиняная Е. Н., 1958, Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 26, 24: 34—52.
Шпицица Н. К., 1959, Мед. паразит. и паразитарн. болезни., 1: 48—18.

SUMMARY

The development cycles of species studied are regulated through the seasonal changes of the day's length. The imaginal diapause is induced by photoperiod influencing the older larval stages as well as the following phases of development. The gradual rising of the percentage of diapausing specimens to the season-end is in accordance with the shortening of photoperiod. The critical length of the day, involving the begin of the imaginal diapause differs not only in various species of the mosquitos but also in geographical various populations within one species; more southern species or populations are characterized through a lower threshold of photoperiodic reaction.

EXPERIMENTAL INFLUENCING OF THE IMAGINAL DIAPAUSE OF *COCCINELLA 7-PUNCTATA* L. *)

Экспериментальное вмешательство в имагинальную диапаузу у семиточечной божьей коровки

I. HODEK and J. ČERKASOV

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, Czechoslovakia)

SUMMARY

Female diapause is connected with the gonotrophic dissociation, which is not the case in male individuals. A mixed population, consisted of the monovoltine insects with the obligate diapause and of the polyvoltine insects with the facultative one, obviously lives in our country. By means of breeding the ladybirds in optimal conditions we succeeded in gradual diapause prevention. It is obvious that a gradual selective elimination of the monovoltine insects resulted. Then it is possible to breed the ladybirds continuously. Experiments with artificially reared ladybirds showed that the photoperiod and temperature cooperate in the induction of imaginal diapause, the photoperiod being the more significant factor. The long photoperiod appears to inhibit the induction of diapause even at low temperature. At a short photoperiod the induction of diapause is stimulated in addition by a low temperature, inhibited by a high one. The results from the experiments with the artificial reared coccinellids should not be applied to our complicated natural phenological situation.

РЕЗЮМЕ

Диапауза имаго обусловлена экологическими факторами. Можно искусственно воспитывать божью коровку в течение всего года, каждый год возобновляя культуры имаго собранными весной. При индукции диапаузы влияет длина светового дня и температура, причем ритм света является важнейшим фактором. Длинный световой день угнетает возникновение диапаузы, короткий день — стимулирует. При кратком световом дне отношение между диапаузирующими и недиапаузирующими имаго обуславливается температурой — при снижении температуры возрастает процент диапаузирующих.

*) The detailed study will be published in — Acta Societatis zoologicae Bohemosloveniae.

**DIAPAUSE IN *Bupalus piniarius* L. (LEP., GEOMETRIDAE)
IN RELATION TO HOST — PARASITE SYNCHRONIZATION**

Диапауза у *Bupalus piniarius* (Lep., Geometridae) и синхронизация
развития хозяина и паразита

L. M. SCHOONHOVEN

(Laboratory of Entomology, Agricultural University, Wageningen, Netherlands)

The Pine Looper, *Bupalus piniarius* L. (*Geometridae*), hibernates as a pupa and performs its metamorphosis in spring. Though competence for adult development is already present immediately after the pupal moult, the rate of metamorphosis is increased after exposure of the pupa to low temperatures.

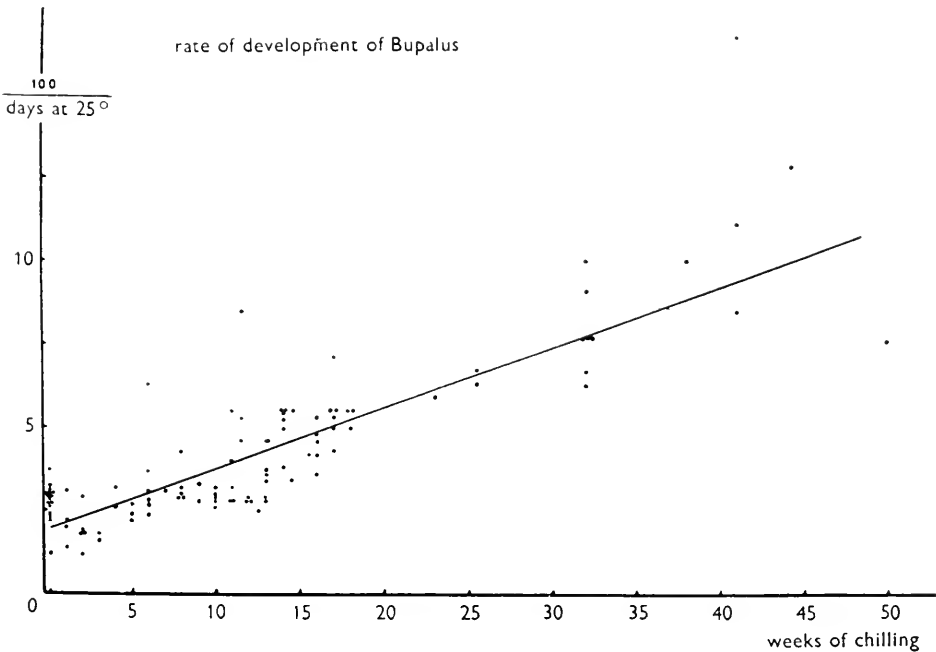


Fig. 1. Rate of pupal development after a chilling period.

Chilling experiments. In our experiments the pupae were placed at the low temperature (3°C.) directly after pupation. Fig. 1 shows the action of chilling on the rate of development at 25°C. A positive correlation can be observed between the duration of the chilling period and the rate of development. This means that the processes which precede metamorphosis and perhaps

even metamorphosis itself, do continue more or less during the low temperature treatment. If the pupae are not chilled, at least a number of them do develop but the time required is rather long. Diapause, therefore, is not as absolute as it is, for example, in the cecropia silkworm (Williams, 1956).

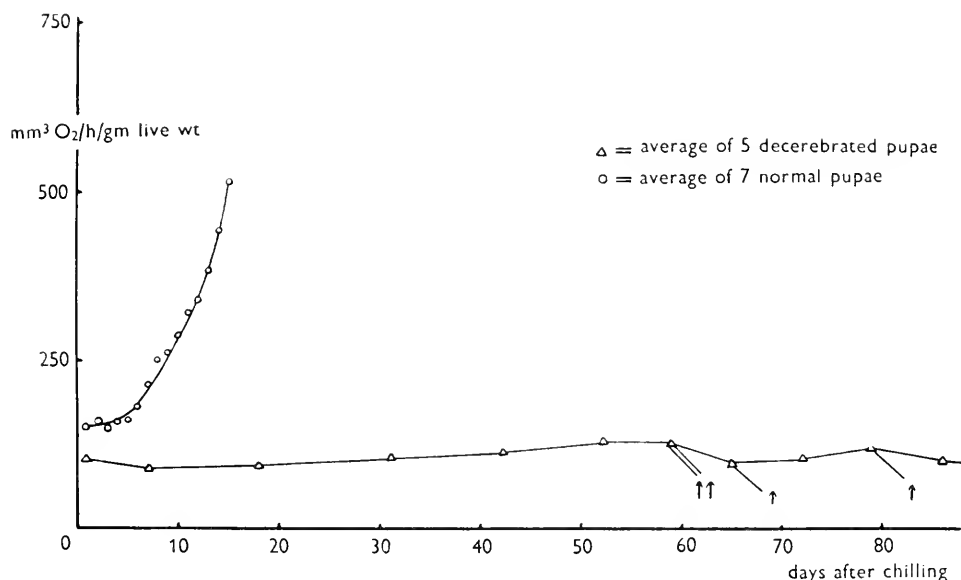


Fig. 2. Comparison of the respiratory metabolism at 25°C of normal chilled pupae with early decerebrated, chilled pupae.

Effect of decerebration. Metamorphosis is prevented by removing the brain soon after pupation, in fact within two days. This corresponds quite well with the results of our histological investigations, showing secretory activity of the cerebral neuro-secretory cells before and after pupation (W. Companjen, personal communication).

Respiratory metabolism. In analysing the nature of diapause in *Bupalus*, we have used the respiration intensity as a criterion for developmental activity.

Respiration shows the well-known U-shaped curve. Fig. 2 represents the respiration of normal developing pupae compared with early decerebrated items. These "permanent pupae" can survive at 25°C. for several months.

The changes in intensity of respiration are connected with changes in the amount of cytochrome oxidase, as cited in literature for several other cases (e. g. Ludwig, 1953). The cytochrome oxidase activity in total homogenates of pupae can be correlated with the rate of oxygen consumption. Although in resting pupae the activity is low, it remains quite well detectable.

Experiments with cyanide showed a remarkable insensitivity to this inhibitor, both in developing and resting pupae. In contrast with reported observations on other species (e. g. Schneiderman & Williams, 1954) the developing pupae seem to be less sensitive than the resting pupae are. It remains a question, however, if the low activity of cytochrome c may account for these contradictory results.

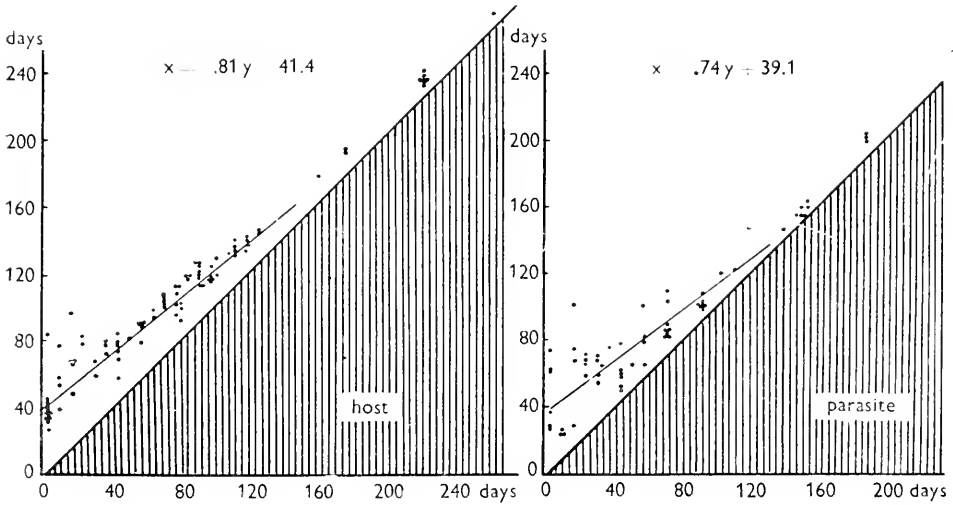


Fig. 3. Abscissa: number of days of chilling. Ordinate of the left figure: emergence of the host after pupation. Ordinate of the right figure: emergence of the parasite-larva after pupation of the host.

Physiological aspects of synchronism. The larva of *Eucarcelia rutila* Vill. (*Tachinidae*) hibernates within the host pupa and is apparently activated when adult development of the host begins. The synchronism of life cycles in the field, as reported by Klomp (1958), is maintained under experimental conditions (Fig. 3). This synchronism, if it has a physiological basis, must depend upon an activating or an inhibiting influence of the host on the parasite larva. Activation could possibly be brought about by the host's cerebral neurosecretory cells or prothoracic glands. Parasite larvae, however, are able to start their development in early decerebrated pupae; these pupae themselves are not able to terminate their experimentally induced diapause. The question presents itself whether chilling merely removes the inhibition exerted by the host or directly effects the larva.

This investigation is supported by the Netherlands Organization for the Advancement of Pure Research (Z. W. O.).

LITERATURE

- Klomp H., 1958, *Z. angew. Ent.*, **42**: 210—217.
Ludwig D., 1953, *J. gen. Physiol.*, **36**: 751—757.
Schneiderman H. A. & Williams C. M., 1954, *Biol. Bull.*, **106**: 210—229.
Williams C. M., 1956, *Biol. Bull.*, **110**: 201—218.

РЕЗЮМЕ

Хотя диапауза у *Vupalus pinarius* L. не является абсолютной, существует положительная корреляция между сроком замораживания и скоростью развития после этого. Децеребрация куколки в течение первых двух дней после окукливания препятствует метаморфозу. Личинка паразита *Eucarcelia rutilla* Vill. зимует в куколке хозяина. Замораживание вызывает дальнейшее развитие паразита. Ранняя децеребрация куколки хозяина не препятствует активации паразита.

BEITRAG ZUM DIAPAUSEPROBLEM DES WEISSEN BÄRENSPINNERS (*HYPHANTRIA CUNEA* DRURY)

К вопросу о куколочной диапаузе у американской белой бабочки

J. JASIČ

(Laboratorium für Pflanzenschutz der Tschechoslowakischen Akademie
der Landwirtschaftswissenschaften, Ivanka pri Dunaji, Tschechoslowakei)

Das Problem der Entstehung einer Diapause der Puppen des Weissen Bärenspinners (*Hyphantria cunea* Drury) ist bisher noch nicht genügend geklärt. Von zahlreichen Arbeiten, die sich mit dieser Art befassen, widment sich nur eine (Jermy und Sáringer, 1956) der Frage der diapausierenden Puppen.

Um zur Aufklärung der Frage beizutragen, studierten wir den Einfluss der Temperatur während der Larvenentwicklung und des Puppenstadiums und den Einfluss der Dauer der Tagesbelichtung auf das Entstehen der Diapause von Puppen des Weissen Bärenspinners.

Beim Studium der Diapause von Puppen des Weissen Bärenspinners in Abhängigkeit von der Temperatur während der Larvenentwicklung züchteten wir Raupen vom Ausschlüpfen bis zur Verpuppung in Thermostaten, also bei konstanten Temperaturbedingungen und im Dunkeln. So züchteten wir Raupen beider Generationen, um eventuelle Unterschiede zwischen der ersten und zweiten Generation festzustellen.

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 1 und 2 angeführt. Wenn wir die Studienergebnisse des Einflusses der Temperatur auf das Entstehen der Diapause von Puppen der ersten und zweiten Generation des Weissen Bärenspinners vergleichen, können wir in der Anzahl der diapausierenden Puppen gewisse Unterschiede vermerken. Bei derselben Temperatur verbleibt nämlich eine grössere Anzahl von Puppen der zweiten Generation in der Diapause. Diese Tatsache könnte dadurch erklärt werden, dass beim Entstehen der Diapause sich auch der Einfluss der Nahrung äussert, deren Qualität sich im Verlauf der Entwicklung der Raupen in der zweiten Generation ungünstig verändert (sich verschlechtert), was abgesehen von der Verlängerung der Larvenentwicklung (Jasič und Bírová, 1957) auch eine Bedeutung bei der Entstehung der Diapause der Puppen haben könnte. Bei der Bewertung der diapausierenden Puppen wurde ihr gesundheitlicher Stand beurteilt und die abgestorbenen Puppen von der Gesamtzahl ausgeschlossen. Dies könnte teilweise die Ursache einer teilweisen Verzerrung des tatsächlichen Standes sein. Aus diesen Unterschieden zwischen der ersten und zweiten Generation, die in den Tabellen

Tabelle 1.

Übersicht der Anzahl von diapausierenden Puppen des Weissen Bärenspinners (*Hyphantria cunea* Drury) der ersten Generation bei verschiedenen Temperaturbedingungen.

Temperatur °C	Anzahl der Individuen			% ausgeschlüpfter Individuen	% der diapausier- enden Puppen
	in gesamt	ausgeschlüpft	in der Diapause		
28·0	498	478	20	96·0	4·0
25·5	722	488	234	67·6	32·4
22·5	712	64	648	9·0	91·0
21·0	343	12	331	3·5	96·5
18·0	71	—	71	—	100·0

Tabelle 2.

Übersicht der Anzahl von diapausierenden Puppen des Weissen Bärenspinners (*Hyphantria cunea* Drury) der zweiten Generation bei verschiedenen Temperaturbedingungen.

Temperatur °C	Anzahl der Individuen			% ausgeschlüpfter Individuen	% der diapausier- enden Puppen
	insgesamt	ausgeschlüpft	in der Diapause		
29·0	438	402	36	91·8	8·2
26·5	523	451	72	86·2	13·8
22·5	557	3	554	0·5	99·5
20·5	303	1	302	0·3	99·7
18·0	138	—	138	—	100·0

ersichtlich sind, kann daher nicht eindeutig gefolgert werden, dass sie durch die Ernährung verursacht worden wären.

Die Zahlenergebnisse, angeführt in der Tabelle 1 und 2, haben wir auch einer Probitanalyse unterzogen. Auf Grund dieser Probitanalyse kann die mathematische Abhängigkeit des Entstehens der Puppendiapause von den Temperaturbedingungen während der Larvenentwicklung und des Puppen-

stadiums konstatiert werden. Diese Abhängigkeit bei der ersten Generation wird durch die Probit-Regressionsgerade $Y = 4,9257 + 33,4272 \cdot (x - 1,3811)$ ausgedrückt, wobei

$Y = \%$ der ausgeschlüpften Individuen in Probit,

$x = \log$ der Temperatur ($t^{\circ}\text{C}$).

(Wert $\chi^2_{(4)} = 2,8767$; zu ihr gehörende $P > 50\%$ weist auf Homogenität hin.)

Bei einer Temperatur von $17,5^{\circ}\text{C}$ laut der angeführten Formel verbleiben 100% der Puppen der ersten Generation in der Diapause.

Die Abhängigkeit des Entstehens der Diapause der Puppen bei der zweiten Generation wird in der Probit-Regressionsgerade $Y = 5,3495 + 33,0848 \cdot (x - 1,4154)$ ausgedrückt.

(Der Wert $\chi^2_{(3)} = 87,4865$ und das ihm entsprechende $P < 0,1\%$ weist auf Heterogenität hin.)

Wenn wir die Temperatur während der Entwicklung der Raupen der zweiten Generation, bei der 100% der Puppen in der Diapause verbleiben, berechnen, können wir konstatieren, dass sie $17,9^{\circ}\text{C}$ beträgt, was praktisch mit dem Ergebnis unseres Studiums (18°C — Tab. 2) identisch ist. Es muss allerdings bemerkt werden, dass bei der Berechnung der Abhängigkeit des Entstehens der Diapause von der Temperatur eine Heterogenität festgestellt wurde, die teilweise durch das Absterben der Raupen und Puppen in den Zuchten und teilweise durch die Verschlechterung der Futterqualität der Blätter des weissen Maulbeerbaumes, als Raupenfutter der zweiten Generation, möglicherweise durch andere Einflüsse, beeinträchtigt werden konnte.

Den Einfluss der Tageslichtdauer während der Larvenentwicklung auf das Entstehen der Diapause der Puppen verfolgten wir durch die Zuchten des Weissen Bärenspinners in einem kleinen Raum, bei einer Temperatur von $22-25^{\circ}\text{C}$, sowohl bei der ersten als auch bei der zweiten Generation. Hierbei wandten wir folgende Belichtungskombinationen an: a) ständige Dunkelheit; b) 12 stündige tägliche Belichtung (kurzer Tag); c) stündige tägliche Belichtung (langer Tag).

Als Lichtquelle wurde eine 25 W Glühlöhre angewandt, die in der Entfernung von 65 cm über den Zuchtkasten der Raupen aufgestellt wurde. In den angeführten Belichtungsbedingungen züchteten wir Raupen vom Ausschlüpfen bis zur Verpuppung.

Die erzielten Ergebnisse sind in der Tabelle 3 und 4 angeführt. Aus den Tabellen ist ersichtlich, dass ein kurzer Tag (12 stündige tägliche Belichtung) während der Larvenentwicklung tatsächlich eine Diapause der Puppen des Weissen Bärenspinners, sowohl bei der ersten als auch bei der zweiten Generation, hervorrief. Hierbei ist ersichtlich, dass bei einer 12 stündigen täglichen Belichtung ein grösserer Anteil der Puppen als bei der Zucht in ständiger Dunkelheit in der Diapause verblieb. Aus der Tabelle 3 und 4 ist ersichtlich, dass Unterschiede in der Anzahl der diapausierenden Puppen der ersten und

Tabelle 3.

Einfluss der Dauer des Tageslichtes auf die Entstehung der Puppendiapause des Weissen Bärenspinners in der ersten Generation bei einer Temperatur von 22–25°C.

Belichtung (Stunden)	Anzahl			% der diapausieren- den Puppen
	insgesamt	der ausgeschlüpften Falter	der diapausierenden Puppen	
18	104	87	17	16.3
12	105	11	94	89.5
—	40	23	17	42.5

Tabelle 4.

Einfluss der Dauer des Tageslichtes auf die Entstehung der Puppendiapause des Weissen Bärenspinners in der zweiten Generation bei einer Temperatur von 22–25°C.

Belichtung (Stunden)	Anzahl			% der diapausie- renden Puppen
	insgesamt	der ausgeschlüpften Falter	der diapausierenden Puppen	
18	89	72	17	19.1
12	132	3	129	97.7
—	50	11	39	78.0

zweiten Generation bestehen, obwohl die Larvenentwicklung in beiden Generationen bei derselben Belichtung verlief. Diese Unterschiede könnten wir dem Einfluss der Ernährung zuschreiben, was darauf hinweisen könnte, dass sich bei der Entstehung der Diapause der Puppen des Weissen Bärenspinners der Einfluss der Nahrung, zwar in kleineren Ausmass, aber dennoch, äussert.

LITERATUR

- Jasič J., und Bírová H., 1957, *Biológia*, 12: 517—532.
 Jermy T. und Sáringner Gy., 1956, *Acta agr. Acad. Sci. Hung.*, 5: 419—440.

РЕЗЮМЕ

Дианауза у куколок белой американской бабочки (*Hyphantria cunea* Drury) вызывается коротким световым днем в течение личиночного развития.

Вторым фактором, обуславливающим дианаузу, является температура, при которой протекает развитие гусениц. Зависимость возникновения дианаузы у куколок белой американской бабочки от температуры (при воспитании гусениц в постоянной темноте) можно выразить уравнением пробитовой прямой регрессии.

Влияние пищи на возникновение дианаузы у куколок незначительно.

HIVERNATION ET ZERO DE DEVELOPPEMENT CHEZ L'OSCIINIE *OSCIINELLA FRIT* L. (DIPT., *CHLOROPIDAE*)

Зимовка и роль развития у шведской мухи

J. R. LE BERRE

(Station Centrale de Zoologie Agricole, Versailles, France)

Le problème de l'hivernation de l'oscinié, pour avoir été posé dès 1926 par Kleine, n'en a pas pour autant reçu de solution définitive. On sait simplement que les larves, après avoir atteint leur taille maximum au mois de décembre, doivent attendre le printemps suivant pour se transformer en pupe et pour donner des adultes. En vue d'expliquer cette longue échéance, Kleine invoque la nécessité de sommes de températures considérables. Mais la démonstration qu'il donne pêche au mois par trois points. Tout d'abord, à aucun moment de son travail l'auteur ne précise le seuil thermique inférieure de développement de l'oscinié. Ensuite les températures sont relevées à un mètre de profondeur dans le sol alors que la vie larvaire et nymphale de ce diptère se déroule le plus souvent près de la surface du sol. Enfin, l'auteur englobe en une seule, trois étapes parfaitement distinctes du cycle évolutif de l'Insecte, à savoir: la transformation de la larve en pupe, le développement de la pupe, l'éclosion de l'adulte. Comme il ne semble pas que des données beaucoup plus précises aient été obtenues depuis, nous avons entrepris l'étude de ce sujet en conjuguant l'expérimentation au laboratoire aux observations dans la nature. Ce travail*) nous a conduit à envisager l'hivernation de l'oscinié sous un angle fort différent de celui adopté par Kleine d'abord (1926) Balachowsky et Mesnil ensuite (1935).

Résultats d'observations effectuées dans la nature sur l'hivernation de l'oscinié

Après avoir repéré, à la fin du mois d'Août, un champ bien recouvert de graminées sauvages comprenant une majorité de *Lolium perenne* L. *Alopecurus agrestis* L. *Agropyrum repens* P. B. *Poa annua* L. fortement contaminées par des pupes et des larves d'osciniés de tous âges, nous avons convenu d'effectuer des prélèvements d'herbes à différentes dates entre le début du mois de septembre et la fin du mois d'Avril. Ces herbes sont ensuite placées à 25°C afin de contrôler l'éclosion des mouches, et de préciser, pour chaque date,

*) Ce travail a été fait avec la collaboration de MM. J. P. Moreau et H. Chevin respectivement Assistant et Ingénieur à l'Institut National de la Recherche Agronomique. Je profite de cette occasion pour les remercier très vivement de l'aide précieuse qu'ils n'ont cessé de m'apporter.

la distribution journalière des sorties d'adultes ainsi que la durée moyenne du développement final à 25°C. Dans quelques cas, des dissections de plantes sont effectuées au moment du prélèvement, ou en cours de séjour à 25°C afin de noter les stades évolutifs. Il a ainsi été vérifié que les larves atteignent

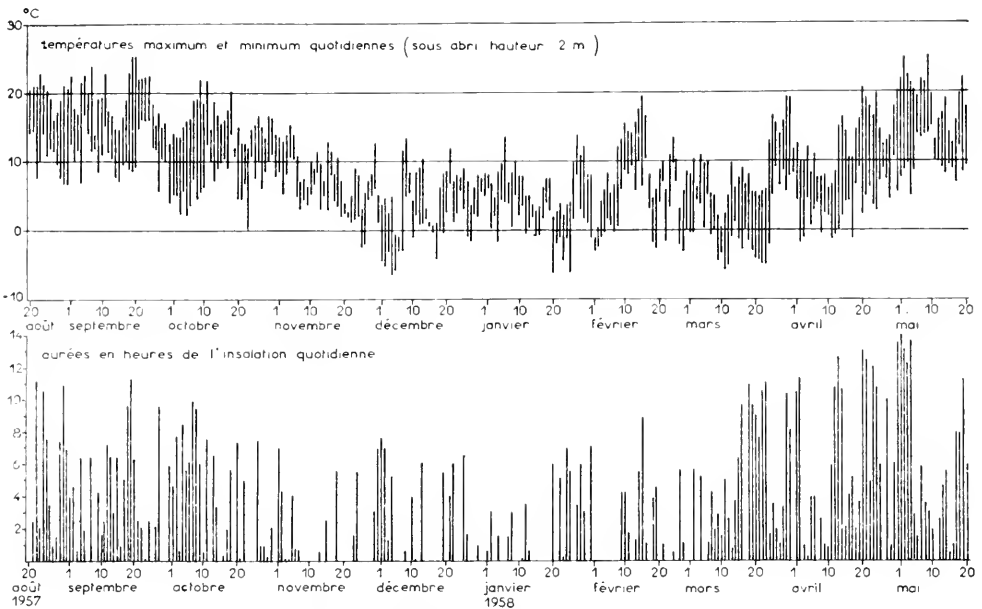


Fig. 1. Eléments du climat au Bourget.

effectivement leur taille maximum dès le mois de décembre, et que la pupaison n'a lieu qu'à partir du mois de mars dans la région parisienne. Par ailleurs, il est apparu que la durée du développement de la pupa à 25°C étant de 7 jours, toute mouche qui éclôt, passé ce délai, devait encore se trouver à l'état de larve au moment du prélèvement. Une telle relation a été contrôlée à maintes reprises par nos soins. Les résultats obtenus en 1957—58 confirmés intégralement par ceux de l'année suivante seront les seuls que nous exposerons ici, afin d'alléger le texte du présent article. Ils se trouvent résumés dans les diagrammes des figures nos 1, 2 et 3 dont l'examen permet de dégager quelques faits précis.

1. Il n'y a pas de nouvelles pupaisons dès le mois de septembre de telle sorte qu'on assiste à la disparition progressive de la population pupale et au début de blocage du développement larvaire à un stade voisin de la nymphose. Pourtant les températures ambiantes sont encore supérieures à 10°C.

2. Au cours des deux mois qui suivent, les jeunes larves sont seules à pouvoir se développer alors que la température a considérablement baissé, jusqu'à ne plus être comprise qu'entre 0° et 10°C. Cela se traduit dans notre

représentation graphique par un resserrement progressif de la distribution journalière des éclosions d'adultes à 25°C. Cet aspect du phénomène prend encore plus de relief lorsque l'on abandonne le premier et le dernier quart de la population adulte (figure n° 3).

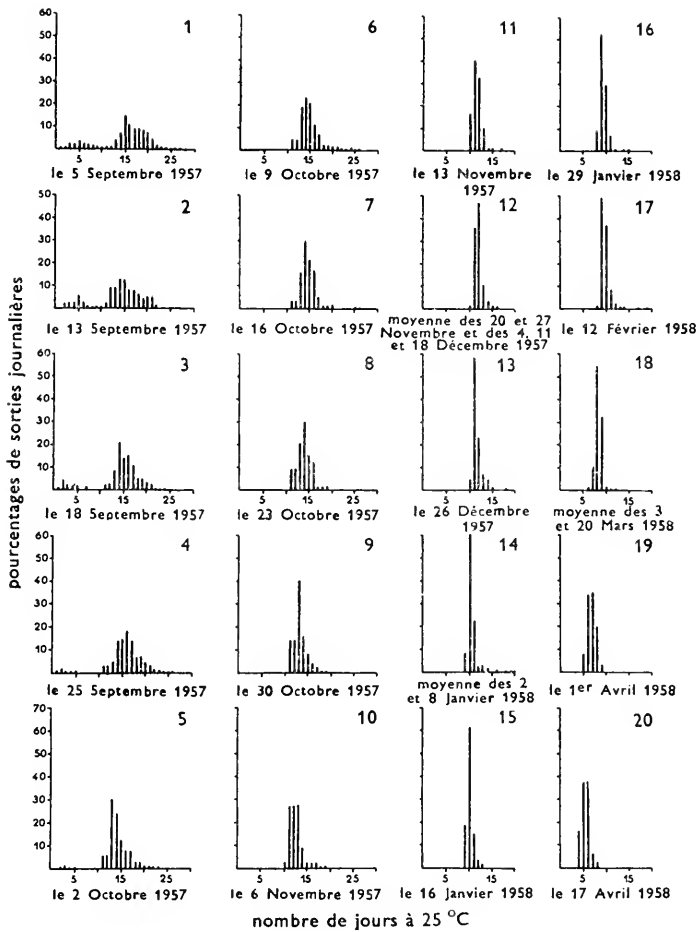


Fig. 2. Echelonnement des sorties d'adultes en fonction des dates de prélèvement dans la nature (Marly la Ville 1957—1958).

3. Le blocage du développement larvaire, pour être particulièrement net en décembre, janvier et février, n'en est pas pour autant total puisqu'il y a diminution des délais moyens d'éclosion des adultes. Ainsi l'évolution larvaire est possible à des températures voisines de 0°C.

4. C'est seulement à partir du mois de mars, et après un relèvement sensible de la température que les premières pupes font leur apparition. Mais le fait que ces températures soient encore moins élevées qu'en septembre et octobre,

mois pendant lesquels il n'y a jamais de pupaison, suggère l'existence d'un stade larvaire critique qui se situerait un peu avant la transformation en pupue et qui exigerait pour se faire, une condition thermique élevée.

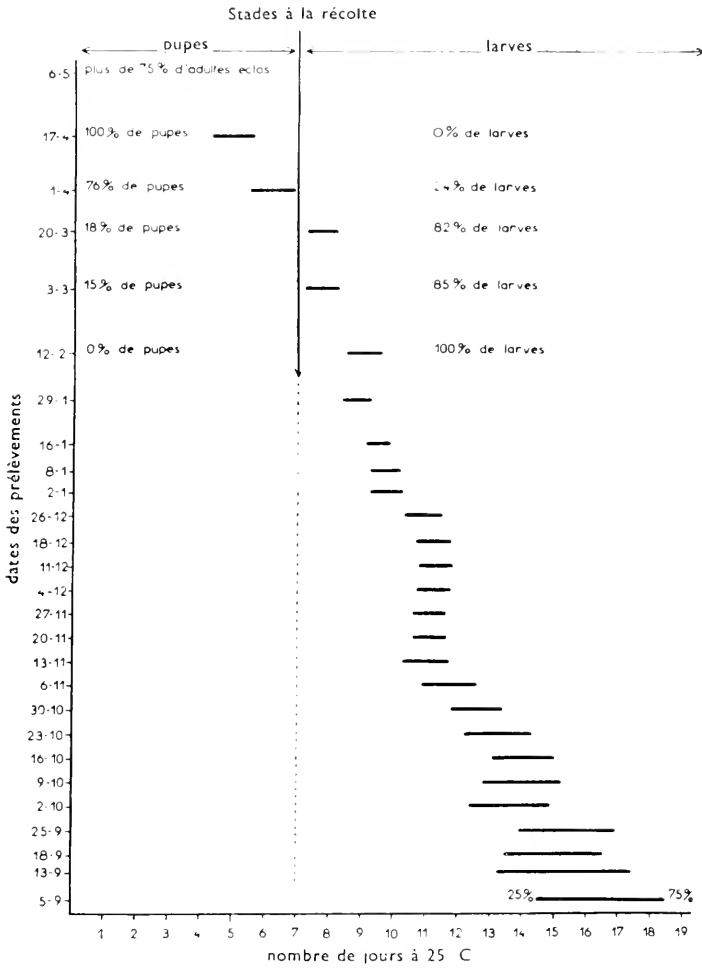


Fig. 3. Récapitulation des délais nécessaires à l'éclosion de 25 et 75% des Oscinies de 3e génération récoltées dans la nature à différentes dates et placées à 25°C. (Marly la Ville 1957—1958.)

Etude expérimentale sur l'hivernation de l'oscinie et recherche des seuils thermiques inférieurs de développement

Il s'agit maintenant de préciser la condition thermique qui permet la pupaison, le développement de la pupue et l'éclosion des adultes, puisqu'en dernière analyse, c'est le problème que pose l'observation dans la nature.

Nous avons donc, dans une première série expérimentale, introduit à différentes températures constantes des herbes récoltées au début du mois de janvier et fortement contaminées par les larves d'oscinie. Les résultats généraux suivants sont obtenus.

1. Aux températures égales ou supérieures à 16°C, il est possible d'obtenir la fin du développement de l'oscinie et l'éclosion des adultes. Les durées moyen-

Tableau 1 Durées du développement final à 25°C de Larves ayant été primitivement exposées pendant 58 jours à des températures égales ou inférieures à 10°C.

Température du premier séjour	Délais d'éclosion des adultes à 25°C.			Différence par rapport aux témoins constamment à 25°C.
	Minimum	Maximum	Moyen	
1°C	9 jours	12 jours	9,86 jours	-1 jour
3°C	8 jours	11 jours	9,24 jours	-1,62 jour
5°C	8 jours	10 jours	9,07 jours	-1,79 jour
10°C	8 jours	9 jours	8,69 jours	-2,26 jour

nes de l'évolution sont alors respectivement de 10, 86 j., 17, 14 J., et 34, 48 jours aux températures de 25°, 20° et 16°C. Par application de la loi sur la Constante Thermique, on peut calculer le zéro de développement. Celui-ci se trouve situé entre 11° et 12°C.

2. Aux températures égales ou inférieures à 10°C, aucune éclosion d'adulte n'est observée après 58 jours. Reporté à 25°C le matériel contaminé donne des oscinies adultes après des délais compris entre 8 et 12 jours. Il nous paraît toutefois utile d'attirer l'attention sur le fait que, d'une part, une légère évolution larvaire existe aux environs de 1° C, d'autre part, le délai minimum nécessaire à l'éclosion des mouches est constamment de 8 jours, que le premier traitement de 58 jours ait eu lieu à 3°, 5° ou 10°C. (Tableau n° 1). On peut donc conclure qu'il y a effectivement un blocage du développement larvaire à un stade qui paraît précéder immédiatement la pupaison, lorsque la température ne dépasse pas 10°C. Signalons enfin qu'à cette dernière température, on observe une mortalité élevée des larves après 58 jours d'exposition.

Nous avons, dans une seconde série expérimentale transporté à 0°, 3° 6°, 10° et 15°C du matériel contaminé ayant été initialement exposé à 25°C pendant 5 jours afin d'assurer la pupaison de toutes les larves. Les résultats obtenus, qui diffèrent sensiblement des précédents, peuvent se résumer de la façon suivante:

1. L'éclosion des adultes est obtenue aux températures 15° et 10° C après des délais moyens respectifs de 12, 45 et de 39, 03 jours. Le zéro de développement de la pupa paraît donc se situer aux alentours de 7° C.

2. Aucun adulte, par contre, n'est observé après 53 jours d'exposition aux températures comprises entre 1 et 6° C. Mais réintroduit à 25° C, l'apparition de mouches a lieu après des délais moyens respectifs de 6,89 j. 6,59 j. et 3,2 jours à 1°, 3°, et 6°C. Si l'on se réfère à la durée moyenne du développement final à 25°C qui est de 10,86 jours, et compte tenu de la première exposition de 5 jours à 25°C du présent matériel, on s'aperçoit qu'il n'y a aucun développement aux températures 1° et 3° C, tandis qu'à 6°C, une exposition de 53 jours équivalent à un séjour à 25°C d'une durée de 2,66 jours, ce qui permet de fixer le zéro de développement réel de la puppe au voisinage de 5°C. Il y a lieu de signaler par ailleurs la très forte mortalité des pupes qui est observée à 6°C.

3. Enfin dans une expérimentation annexe, nous avons pu constater que la température la plus basse à laquelle les mouches peuvent éclore est voisine de 7°C.

Conclusion

Les observations faites dans la nature, conjuguées à une expérimentation rigoureuse au laboratoire prouvent que l'hivernation de l'oscinie à l'état de larve est due à l'existence d'un seuil thermique inférieur de pupaison très élevé. En fait, tandis que la larve peut encore évoluer lentement au voisinage de 1°C, la transformation en puppe ne peut se faire qu'aux alentours de 11°—12° C. et le développement de la puppe est totalement bloqué au dessous de 5°C. La longue échéance qui s'écoule entre le moment où la larve paraît avoir atteint sa taille maximum et le moment où les adultes font leur première apparition dans la nature ne peut alors être expliquée par la nécessité de sommes de températures très élevées. Il est enfin curieux de constater que la plus forte mortalité est observée à 10°C pour les larves et à 6°C pour les pupes. Cela peut évidemment s'expliquer par le fait que ces deux températures sont voisines, l'une du seuil de pupaison, l'autre du zéro de développement de la puppe. Des études de métabolismes sont toutefois en cours pour élucider ce phénomène.

BIBLIOGRAPHIE

- Balachowsky A. et Mesnil L., 1935, Les insectes nuisibles aux plantes cultivées, vol. 1, Paris.
Kleine R., 1926 *Fortschritte der Landwirtschaft*, 1 : 9—11.

РЕЗЮМЕ

Зимовка в личиночном состоянии у *Oscinella frit* L. вызывается слишком высокой нижней температурной границей для окукливания. Если личинка еще может медленно развиваться при 1°C, для окукливания необходима температура 11—12°C, а развитие в куколке совершенно блокируется при температуре ниже +5°C. Поэтому продолжительный промежуток времени между окончанием личиночного развития и появлением имаго нельзя объяснить потребностью в слишком высокой сумме температур. Самая высокая смертность была у личинок при 10°C, у куколок при 6°C, причем явно из-за того, что эти температуры являются соседними: первая — с нижней границей окукливания, другая — с нулем развития для куколки.

ON THE INFLUENCE OF PHOTOPERIOD AND TEMPERATURE ON THE LIFE CYCLE OF SOME UNIVOLTINE INSECTS

Влияние фотопериодизма и температуры на жизненный цикл некоторых
моновольтных насекомых

G. W. ANKERSMIT

(Entomological Laboratory of the Agricultural University, Wageningen Netherlands)

The photoperiod combined with temperature is one of the main ecological factors which regulate the life cycle in insects. Many investigations have been made in recent years concerning this subject. Especially with multivoltine insects, many interesting results have been obtained. With univoltine insects only a few investigations are known, and these only concern immature stages. For these reasons it was thought interesting to test the influence of the photoperiod and temperature on some univoltine beetles with a diapause in the adult stage. As such we have chosen the cabbage gall weevil *Ceuthorrhynchus pleurostigma* Marsh.; the cabbage flea beetle *Psylliodes chrysocephala* L., and the cabbage seed pod weevil *Ceuthorrhynchus assimilis* Payk.

The types of life cycle occurring in these beetles may be summarized as follows:

1. Eggs are laid in the spring (case of *C. assimilis*). The adults emerge in the summer and enter diapause after a feeding period of a few weeks. These adults emerge from their winterquarters next spring.

2. Eggs are laid in the autumn (case of *C. pleurostigma*). The larvae or pupae hibernate, the adults emerge in the spring, they aestivate after a short feeding period and become active again in the end of august or in september.

In this paper experiments will be described with some insects which possess these two different types of life cycle.

Methods

Full-grown larvae or pupae were collected in the field and kept in glass dishes. The emerging beetles were reared in these dishes on daily renewed food. The dishes were put in containers with fixed photoperiods and temperatures. In some cases the insects were reared at room temperatures, only the photoperiods being fixed. Fluorescent tubes were used as a light source.

Experiments

1. *Ceuthorrhynchus assimilis*. The cabbage seed pod weevil. This insect has a diapause in the adult stage from August till April. The next photoperiods and temperature combinations were tested on the imaginal stage.

0	hours	room temperature ($\pm 20^{\circ}\text{C}$)
5	hours	17° and 22°C
10	hours	10° , 17° , 20° , 25°C
13	hours	17° , 22°C
$13\frac{1}{2}$	hours	17° , 22°C
14	hours	room temperature
15	hours	10° , 17° , 20° , 25°C
20	hours	10° , 17° , 20° , 25°C
22	hours	25° — 30°C
24	hours	room temperature

At none of these combinations any influence on the behaviour, egg development or egg deposition could be found.

2. *Ceuthorrhynchus pleurostigma*. Two races of this insect have been described which show no morphological differences (Isaac, 1923). One with the same type of life cycle as *C. assimilis* is called the spring race. The other is known as the autumnal race.

a) Spring race. Eggs of the spring race are laid in May and June, adults enter diapause in summer and emerge again in spring. In an experiment these insects were reared under photoperiods of 20, 13 and 5 hours, respectively, temperature being 17°C . The result was negative. All the insects entered diapause after 9 days. Ovaries of 30 days old females were investigated. They showed no signs of developing oocytes.

b) Autumnal race. This race has the second type of life cycle mentioned above which is characterized by an aestivation period from June to August and oviposition in the autumn. As soon as they emerged these weevils were reared under photoperiods and temperatures mentioned in the next table.

These figures show that the optimal temperature for egg development at short photoperiods is about 21°C . Long photoperiods prevent the development of eggs, the transition point being between 16—17 hours. Also the behaviour of weevils reared at photoperiods < 16 hours is different from those reared at long photoperiods. They are more active and their food consumption is higher. The question now arises whether or not the different environment of the larvae of the spring race living in June may result in a different reaction to the photoperiod.

For this purpose weevils reared at a 13 hours photoperiod were given cabbage plants in the beginning of May (this is the time the spring race lays its eggs) for egg deposition. The resulting weevils emerged in July and were tested for their reaction to the photoperiod with the following result.

Development of the ovaries of the autumnal race of 20–30 days old *C. pleurostigma* at various photoperiods.

Table 1

Photoperiod and temperature	Number of ♀♀ with		
	no oocytes	developing oocytes in the vitellarium	eggs
0 hours*)	2	11	1
10 hours 17°C	1	2	5
10 hours 22°C	1	6	5
13 hours 12°C	35	3	5 (after 90 days)
13 hours 17°C	24	7	6
13 hours 21°C	2	7	15
13 hours 25°C	10	13	13
16 hours 17°C	11	0	1
16 hours 22°C	3	4	1
16 1/2 hours 21°C	12**)	4**)	0**)
18 hours*)	43	1***)	0
20 hours 17°C	28	0	0
20 hours 22°C	41	0	0
24 hours*)	26	0	0

*) reared at room temperature.

***) weevils 34 days old.

***) very little development.

Table 2

Effect of the photoperiod on weevils of the autumnal race, reared from May till August.

Photoperiod and temperature	Number of ♀♀ with			age of the weevils
	no growing oocytes	growing oocytes	eggs	
13 hours 17°C	2	2	5	30 days
20 hours 17°C	5	0	0	30 days

These results indicate that there is no influence of hibernation on the effect of the photoperiod. They also suggest that the artificially induced egg production can be continued for at least one generation. These experiments show that the autumnal race of *C. pleurostigma* is a short day insect. This fact is in close accordance with its life cycle. The weevils emerge in the end of May (photoperiod > 16 hours). They become active again in the end of August (photoperiod < 16 hours). The point to be investigated now was whether or not the short photoperiod induces the end of the aestivation period.

To this purpose weevils reared at "long-day" were transferred after various intervals to a short photoperiod. The results are shown in the next table.

This experiment indicates that egg development rapidly starts again after transferring the weevils to short photoperiods. In length of time, however, the suppressing effect of long photoperiods may be broken and oogenesis may

Table 3 Egg development in *C. pleurostigma* transferred from a long to a short photoperiod.

Number of days at		Development of the ovaries		
20 hours 17°C	13 hours 17°C	no development	oocytes visible in vitellarium	eggs
15	24-28	0	7	8
40	0	11	1	0
41	9	2	8	0
50	0	8	2	0
95	0	0	8	4

Table 4 Development of the ovaries of *C. pleurostigma*.

Number of days at 18 hours room temperature	Number of ♀♀ with		
	no development	oocytes	eggs
60	15	0	0
62	1	0	0
63	4	1	0
75	5	2	0
77	2	0	0
79	4	0	0
94	5	1	0
115	5	1	1

take place. This "spontaneous" break of diapause does not occur promptly in all beetles, as is shown in the next table.

3. *Psylliodes chrysocephala*. This insect was also reared though at a small scale at the photoperiods and temperatures mentioned in the next table. It has the same type of life cycle as the autumnal race of *Ceuthorrhynchus pleurostigma*.

These results seem to indicate that also *P. chrysocephala* is a short day insect. Beetles reared at a short photoperiod consumed more food and were more active than those reared at a long photoperiod.

Bonnemaison (1954) also studied this insect. He reared them at temperatures and photoperiods mentioned in the next table.

These results are in accordance with my experiments. The long photoperiod of 24 hours seems to prevent egg deposition. Those of 16 hours are still favourable. Bonnemaison, however, did not interpret his results in this way. He considered high temperature and a low relative humidity as the main factors inducing aestivation.

Development of the ovaries of 60–70 days old *P. chrysocephala* at short and long photoperiods.

Table 5

Photoperiod and temperature	Number of ♀♀ with		
	no development in ovaries	visible oocytes in vittellarium	eggs
13 hours 17°C	0	5	1
13 hours 25°C	1	2	3
20 hours 17°C	11	1	0
20 hours 25°C	10	0	0

Influence of photoperiod on egg deposition of *P. chrysocephala* (free after Bonnemaison, 1954).

Table 6

Temperature	Relative humidity	Type of food	Photoperiod	First eggs after
18–20	100	young leaves	normal*)	71 days
18–20	70	young leaves	normal*)	74 days
18–20	100	young leaves	3 hours	high mortality
18–20	100	young leaves	6 hours	high mortality
18–20	100	young leaves	16 hours	90 days
18–20	100	young leaves	24 hours	no egg deposition

*) photoperiod between 12 June – 22 August. At the 22nd of August the photoperiod is between 15–16 hours.

Conclusions

In the above mentioned experiments no influence of the photoperiod was found on *C. assimilis* and the spring race of *C. pleurostigma* which have both a diapause from August to April and oviposit in May and June.

The two other species with autumnal oviposition habits and aestivation under the conditions of moderate latitudes were of the short-day type. It seems possible that among other insects with autumnal oviposition habits more short day insects can be found.

The spring race and the autumnal race of *C. pleurostigma* mainly differ in their responses towards the photoperiod. The spring race being indifferent and the autumnal race being a short day insect.

Acknowledgments

I am indebted to the Netherlands Organization for the Advancement of Pure Science (Z. W. O.) for a grant in aid to visit the Symposium on the Development of Insects and to Mr. S. C. Bhargava, student at the Agricultural University of Wageningen, for his care in some of the observations.

LITERATURE

Bonnemaison L. et Jourdheuil P., 1954, *Ann. Epiphyt.*, 5 : 345—524.
Isaac P. V., 1923, *Ann. appl. Biol.* Cambridge 10, 151—193.

РЕЗЮМЕ

Моновольтинные жуки *Ceuthorrhynchus assimilis* Payk., *C. pleurostigma* Marsh. и *Psylliodes chrysocephala* L. воспитывались в условиях разного светового дня и различных температур. У *C. assimilis* у весенней расы *C. pleurostigma* эти факторы не оказывали никакого влияния на диапаузу. У осенней расы *C. pleurostigma* была вызвана яйцекладка при световом дне, короче 16 час, причем температура 21°C была оптимальной. Короткий световой день может прекратить уже начавшуюся диапаузу. У *P. chrysocephala* также наблюдалась яйцекладка при коротком световом дне (13 час), а длинный световой день мешал ей (20 час). Высказано предположение, что между жуками с осенней яйцекладкой будет найдено несколько видов с коротким световым днем.

EINFLUSS DES LICHTES IN LABORATORIUMSVERSUCHEN MIT INSEKTEN

Лабораторные опыты на насекомых с уделением особого внимания вопросу
о влиянии света

E. TEMPLIN

(Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften, Institut für Fortstwissenschaften, Abteilung Fortschritt gegen tierische Schädlinge, Tharandt, DDR)

Die genaueste Kenntnis der Systematik, Bionomie, Generationsverhältnisse, Populationsdynamik und Epidemiologie der pflanzenschädlichen Insekten und ihrer Prädatoren und Parasiten bildet heute die Grundlage für wirksame chemische oder biologische Maßnahmen zum Schutze unserer Pflanzen. Ist doch z. B. der Einsatz moderner selektiv wirkender Bekämpfungsmittel gegen bestimmte Entwicklungsstadien nur unter dieser Voraussetzung möglich. Um diese Forderung zu erfüllen, wird es unumgänglich sein, Laboratoriumsversuche immer mehr so zu gestalten, daß ihre Ergebnisse übertragbare Rückschlüsse auf Freilandverhältnisse ermöglichen. Von den vielen, die Entwicklung der Insekten beeinflussenden Faktoren wurden bisher in den meisten Arbeiten nur Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Qualität und Quantität der Nahrung berücksichtigt. Ungeachtet dessen, daß hier bei vergleichenden Untersuchungen die Messung der Klimadaten durch Anwendung ungeeigneter Instrumente bzw. Nichtbeachtung neuester Erkenntnisse der Meteorologie in vielen Fällen falsche Ergebnisse aufweisen kann (z. B. Verwendung von Haarhygrometern, bei denen schon ein Luftzug, verursacht durch die Bewegung oder den Atem der ablesenden Person eine Abweichung von 10% und mehr verursacht, Nichtbeachtungen der Sonnenstrahlen bei Anbringung der Thermometer u. a. m.), werden heute noch Tageslichtlänge und Fotoperiode viemals überhaupt nicht oder nur ungenügend beachtet. Trotz eingehender Arbeiten, aus denen die entscheidende Bedeutung dieses Faktors eindeutig hervorgeht und auf die Notwendigkeit seiner Berücksichtigung wiederholt hingewiesen wird (Danilewsky, Geispie, Dickson, H. J. Müller u. a.), werden heute noch häufig Untersuchungen über Bionomie der Insekten in geschlossenen bzw. ungenügend beleuchteten Thermostaten, in nicht beleuchteten Zuchtträumen usw. durchgeführt. Der Verfasser betreute 1953 eine Diplomarbeit über morphologische und ökologische Untersuchungen der Gattung *Phyllodecta*. Bei diesen sehr sorgfältigen Experimenten ergab sich im Thermostat eine viel längere Entwicklungsdauer der Larven von *Phyllodecta vitellinae* L. als im Freiland, so daß diese Werte nicht zur Auswertung verwendet werden konnten. Wie sich später herausstellte, waren bei diesen Zuchten die Kästen-

thermostaten geschlossen gehalten. Die Überprüfung unter gleichen Temperaturverhältnissen, jedoch bei 17 Stunden Licht ergab Daten, die mit den Freilandverhältnissen durchaus vergleichbar sind.

Literaturübersicht

Frühere Arbeiten über den Einfluß des Lichtes auf Insekten waren ohne Berücksichtigung der Fotoperiode durchgeführt und ergaben deshalb sich widersprechende Resultate (Friedrichs-Steiner 1930, Janisch-Maerks 1933, Goetz 1940).

Die meisten Versuche der Vorkriegsjahre waren dem Problem des Fototropismus gewidmet hauptsächlich mit dem Ziel des Insektenfanges. Hierbei ist wiederholt aufgefallen, daß der Faktor Licht auch die Entwicklung bestimmter Stadien beeinflussen kann (Zum Beispiel: Cotton 1930, Sabrosky-Larson-Nabours 1933, Menusan 1935, Sokolow 1936, Trehan 1940, Darling 1942, Richards-Waloff 1946).

Im Rahmen bionomischer Untersuchungen wurde vor dem Kriege schon mehrmals die Forderung erhoben, dem Lichteffect auf die Insektenentwicklung mehr Bedeutung beizumessen (Rubzow 1935, Beresin 1940 u. a.). Die ersten Arbeiten über seinen Einfluss auf die Diapause und die Gestaltbildung der Insekten wurden bei den hemimetabolen Aphiden von Marcovitch 1924, Davidson 1929, Shull 1929—32, Wadley 1931 und für den holometabolen *Bombyx mori* L. von Kogure 1933 und von Baker 1935 für *Orthopodomyia signifera* Cog. geschrieben. In den letzten Jahren wissen wir durch die eingehenden Veröffentlichungen von Danilewsky 1948—50, Geispic 1949, Dickson 1949, De Fluiter 1950, Way and Hopkins 1950, Lees 1953, H. J. Müller 1954—57, Bonnemaïson et Missonnier 1957, Browne 1956, Wohlfart 1955, Kenten 1955 grundlegendes über den Einfluß von Tageslicht und fotoperiodischem Rhythmus auf die Diapause verschiedener Insektenordnungen und Spinnmilben, so daß die Bedeutung dieser Komponente nicht mehr außer Acht gelassen werden darf. Nur durch Untersuchungen des Zusammenwirkens möglichst aller Faktoren, vor allem Temperatur, Feuchtigkeit, Licht und Nahrung kann eine Art auch im Labor eingehend beobachtet werden, wie mehrere Referate dieses Symposiums beweisen.

Eigene Untersuchungen

Im Rahmen der bionomischen Untersuchungen wurde in unserem Institut auch die Wirkung des Faktors Licht in 2 Zuchträumen mit Lang und Kurztagsverhältnissen (17 : 7 und 5 : 19 — Tag: Nacht) und in 4 Zuchtkästen 100 × 100 × 80 cm und 0, 8, 16 und 24 Stundentag getestet. Als Lichtquelle haben wir Tageslicht-Kaltlichtröhren benutzt. Um den infraroten Wellen-

bereich zu ersetzen, sind entsprechende elektrische Birnen angebracht worden. Die Temperatur und Luftfeuchtigkeit waren in den Zuchträumen konstant $+ 23^{\circ}\text{C}$ und $65-80\%$. In den Zuchtkästen betrug die Temperaturabweichung nicht mehr als $\pm 2^{\circ}$.

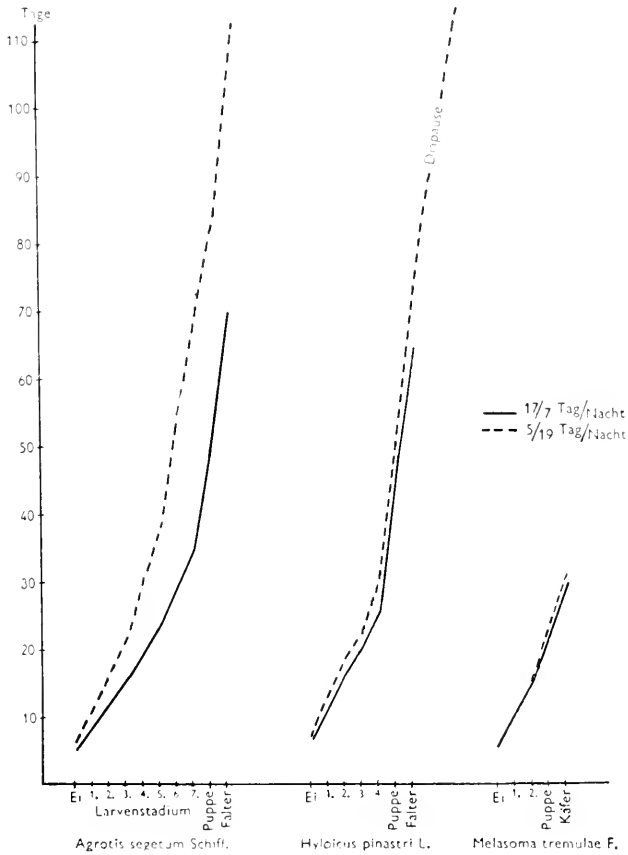


Abb. 1. Beispiele für unterschiedlichen Einfluß des Kurz- und Langtages auf die Entwicklung von *Agrotis segetum* Schiff., *Hyloicus pinastri* L. und *Melasoma tremulae* F.

Betrachten wir die untersuchten Insekten

Bupalus piniarius L.
Panolis flammea Schiff.
Stilpnotia salicis L.
Agrotis segetum Schiff.

Hyloicus pinastri L.
Pygaera curtula L.
Melasoma tremulae F.,

so ist festzustellen, daß eine artspezifische Abhängigkeit vom Licht hinsichtlich der Entwicklungsdauer der Larven vorhanden ist. Bei den meisten Arten

wurde das Larvenwachstum bei Langtag beschleunigt: *Agrotis segetum* Schiff. um 27 Tage, *Pygaera curtula* L. 5 Tage, *Hyloicus pinastri* L. 4 Tage, *Panolis flammea* Schiff. 3 Tage. Die Sterblichkeit lag dagegen bei diesen Larven zum Teil wesentlich höher im Kurztag (22%—36%). Es ist auffallend, daß gerade die im Boden lebenden Raupen der Noctuide *Agrotis segetum* Schiff. eine starke Abhängigkeit von der Tageslichtlänge zeigten (Abb. 1, Tab. 1).

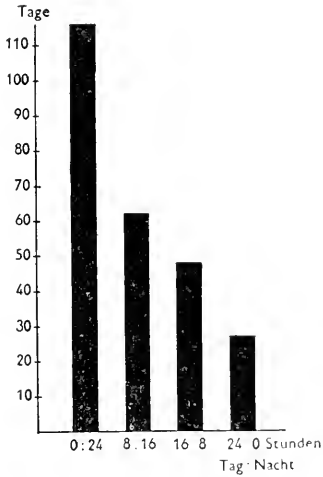


Abb. 2. Einfluß verschiedener Tageslichtlängen auf die Raupenentwicklung von *Agrotis segetum* Schiff.

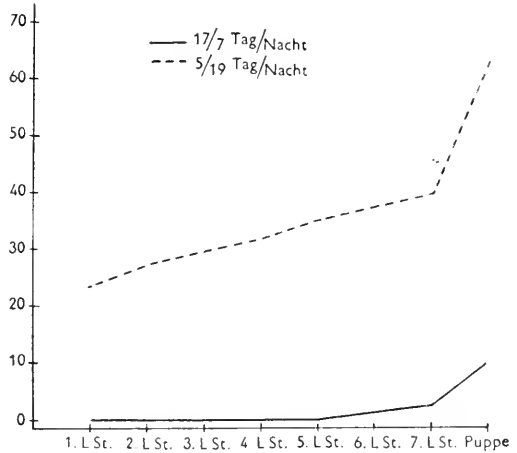


Abb. 3. Mortalität der Raupen und Puppen von *Agrotis segetum* Schiff. unter Lang- und Kurztagverhältnissen.

Die Untersuchung im 0—, 8—, 16— und 24 Stunden Tag ergab eine Zeitdauer die Raupenentwicklung von 116,5; 62,0; 48,3 und 27,1 Tagen (Die Werte des statistischen Sicherheitskoeffizienten betragen $f = 10,4; 12,9; 19,6; 4,4; 20,7; 7,7$). (Abb. 2).

Aufschlußreich ist die Sterblichkeit der Raupen. Während im Lichttag die Mortalität erst im 6. Larvenstadium einsetzte und bis zum Falter nur 10% erreichte, starben beim 5-Stundentag bereits 24% der Eiraupen. Bis zum 6. Stadium erhöhte sich die Mortalität auf 40%, um im Puppenstadium auf 64% anzusteigen. (Abb. 3).

Eine völlig andere Entwicklung zeigte *Bupalus piniarius* L. Hier entwickelten sich die Raupen im Kurztag wesentlich schneller und waren bereits nach 6 Wochen bei 9% Sterblichkeit verpuppt, während beim 17-Stundentag die Raupen nach dem 4. Stadium nicht mehr weitergewachsen, sondern sämtlich gestorben sind (Tab. 1).

Nach müdlicher Mitteilung von Butovitsch kommt *B. piniarius* L. in Schweden bis zur nördlichen Verbreitungsgrenze der Kiefer in einjähriger Generation vor. Die Raupenentwicklung dauert in unseren Breitengraden

Tabelle 1

Art	17 : 7 Std. Tag/Nacht		5 : 19 Std. Tag/Nacht	
	Tage	Sterblichkeit %	Tage	Sterblichkeit %
<i>Bupalus piniarius</i>	—*)	100	42,0	9
<i>Panolis flammea</i>	23,5	15	26,7	50
<i>Agrotis segetum</i>	31,1	4	58,6	40
<i>Hyloicus pinastri</i>	41,6	74	45,6	94
<i>Pygaera curtula</i>	25,5	—	30,2	—
<i>Melasoma tremulae</i>	16,1	—	16,5	—

*) Alle Raupen starben im 3.—4. Entwicklungsstadium.

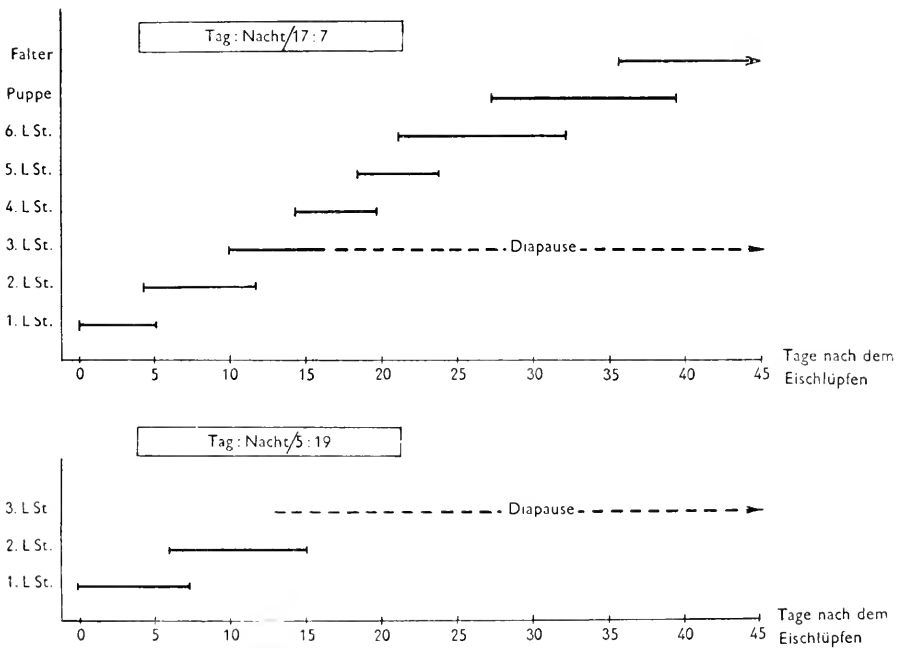


Abb. 4. Einfluß der Photoperiode auf die Diapause von *Stilpnotia salicis* L.

von August bis November, also etwa 4 Monate. Sie muß weiter nördlich, wo nur ein kurzer Sommer herrscht, auch bei den kälteunempfindlichen Kiefernspannerraupen schneller verlaufen. Da in Nordskandinavien Ende Oktober bereits ein um 2 Stunden kürzerer Tag als bei uns herrscht, liegt die Vermutung nahe, daß auch in diesem Falle die Länge der Fotoperiode auf die Raupenentwicklung einen Einfluß ausübt.

Bei den Eiern und Larven der Chrysomelide *Melasoma tremulae* F. zeigten sich keine statistisch nachweisbaren Unterschiede. Die Eipotenz der Weibchen betrug allerdings durchschnittlich 611 : 517 und im zweiten Durchgang (bis zur Unterbrechung des Versuches aus Futtermangel) 351 : 282 Eier, lag also bei Langtag um 16—20% höher. Bei *Agrotis segetum* Schiff. betrug die durchschnittliche Einzahl 383 : 142, war also 63% höher als bei Kurztag.*)

Betrachtet man den Einfluß der Fotoperiode auf die Diapause, so konnte die Feststellung von Müller und anderen Autoren bestätigt werden, daß die Diapause im allgemeinen durch Einfluß des Kurztages ausgelöst wird. Bei *Stilpnotia salicis* L. überwintern in Mitteleuropa die Eiräupchen im 2. Häutungsstadium und gehen in ihre Winterverstecke bereits Anfang September, auch wenn noch höhere Temperaturen herrschen. Auch aus den wärmeren Ländern wie z. B. Slowakei, Ungarn, Norditalien ist nur eine Generation bekannt. In unseren Langtagzuchträumen war es möglich, die Diapause zu etwa 10% zu durchbrechen, so daß die Räupchen sich normal weiterentwickelt haben (Abb. 4). In Versuchen mit *Hyloicus pinastri* L. schlüpfen die Puppen im Langtag normal nach 17 Tagen, während sie bei 5-Studentag sämtlich in Diapause verblieben.

An Hand dieser wenigen Beispiele sollte die Notwendigkeit der Beachtung des Faktors Licht auch in der angewandten Forschung unterstrichen werden.

LITERATUR

- Baker F. C., 1935, *Canad. Entomol.*, **67**, 149—153.
 Березина В. М., 1940, *Вестн. зацумы расн.*, **3**: 37—38.
 Bonnemaison L., 1951, *Ann. Inst. nat. Rech. Agronom.*, Sér. C., **2**: 1—380.
 Bonnemaison L. et Missonnier J., 1955, *Ann. Epiphyt.*, **6**: 457—528.
 Browne B. L., 1956, *Australian Journal of Zoology*, **2**: 125—145.
 Cotton R. T., 1930, *Proc. ent. Soc. Washington* **32**, **4**: 58—60.
 Данилевский А. С. и Гливиная Е. П., 1949, *Докл. Акад. Наук СССР* **68**: 785—788.
 — 1950, *Докл. Акад. Наук СССР*, **71**: 963—966.
 Darling H. S., 1942, *Trop. Agriculture*, **19** (8): 151—162.
 Davidson J., 1929, *Ann. appl. Biol.*, Cambridge 1924: 104—134.
 Dickson R. C., 1949, *Ann. ent. Soc. Amer.*, **42**, 511—537.
 de Fluiter J. J., 1950, *Tijdschr. Plantenziekten*, **56**: 265—285.
 Friedrichs K. und Steiner P., 1930, *Zbl. Bakt. II. Abt.*, **80**: 71—77.
 Гейсман К. Ф., 1949, *Докл. Акад. Наук СССР*, **68**: 781—784.
 Götz B., 1941, *Ann. Schädlingssk.*, **1941**: 125—129.
 Janisch E. und Maereks H., 1932, *Z. Morphol. Ökol.*, **26**: 372—384.
 Kelsheimer E. G., 1932, *Ohio J. Sc.*, **1932**: 85—94.
 Kenten J., 1955, *Bull. ent. Res.*, **46**: 599—624.
 Kogure M., 1933, *J. Dep. Agric. Kyushu Univ.*, **4**: 1.

*) Da die Weibchen aus dem Langtag-Raum sofort nach dem Schlüpfen in Kurztag-Versuch umgesetzt werden mußten (die Noctuiden wollten bei Licht nicht kopulieren und legten keine Eier ab), ist es offensichtlich, daß der die Fertilität steigernde Lichteinfluß sich bereits im Larven- und Puppenstadium ausgewirkt hat.

- Lees A. D., 1953, *Ann. appl. Biol. Cambridge*, **40**: 487—497.
 Marcovitch S., 1924, *J. Agric. Res.*, **27**: 513—522.
 Menusan H. Jr., 1935, *J. econ. Ent.*, **14**: 448—453.
 Müller H. J., 1955, *Naturw. Berlin*, **42**, 134—135.
 — 1956, *Naturw. Berlin*, **43**: 503—504.
 — 1957, *Zool. Jb. Syst.*, **85**: 317—430.
 — 1957, *Beitr. z. Ent.*, **7**: 203—226.
 — 1958, *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, S. 76—84, *Zool. Anz.*, **22**, Supplementband
 Рубцов П. А., 1935, *Защита растений, сборник*, **3**: 33—38.
 Sabrosky, Larson and Nabours K., 1933, *Trans. Kansas Ac. Sci.*, **36**: 298—300.
 Shull A. F., 1930, *Z. ind. Abst. Vererb.*, **55**: 108—127.
 Sokolow N. P., 1936, *Z. angew. Ent.*, **23**: 294—302.
 Sullivan C. R. and Wellington W. G., 1953, *Canad. Entomol.*, **85**: 297—310.
 Trehan K. N., 1941, *Indian J. Ent.*, **3**: 121—138.
 Wadley F. M., 1931, *Ann. ent. Soc. Amer.*, **24**: 325—395.
 Way M. J. and Hopkins B. A., 1950, *J. exp. Biol., Edinburgh*, **27**: 365—376.
 Wohlfart Th. A., 1955, *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Tübingen*, 1954: 133—137.

РЕЗЮМЕ

Кроме температуры и относительной влажности воздуха, большое влияние на развитие насекомых оказывает свет; это влияние может быть положительным или отрицательным. Автор доказывает влияние короткого и длинного световых дней на биологию и чередование поколений на основе примеров из литературы и собственных опытов. Автор основывается на следующих насекомых: *Bupalus piniarius* L., *Panolis flammea* Schiff., *Stilpnotia salicis* L., *Agrotis segetum* Schiff., *Hyloicus pinastri* L., *Pygaera curtula* L., *Melasoma tremulae* F.

DIAPAUSEZUSTÄNDE BEI FORSTLICHEN INSEKTEN IM ZUSAMMENHANG MIT IHRER BEDEUTUNG FÜR DIE PROGNOSE DES SCHÄDLINGSAUFTRETENS

Состояние диапаузы у лесных насекомых в связи с ее значением для прогноза вредителей

W. KRUEL

(Institut für Forstwissenschaften der D. A. d. W. zu Berlin, Abteilung Forstschutz gegen tierische Schädlinge, Eberswalde, DDR)

Unsere einheimischen Insekten weisen Diapausezustände auf, welche der Prognose des Schädlingsauftretens grosse Schwierigkeiten entgegensetzen.

Obwohl Diapausen in allen Entwicklungsstadien in Erscheinung treten und im Sinne einer fakultativen oder obligatorischen Entwicklungsverzögerung fixiert sind, interessieren insbesondere die Diapausen inaktiver „Ruhezustände“ schlechthin. Als solche kommen hauptsächlich Eier und Puppen bzw. Vorpuppen (Praepupae), seltener jüngere Larvenstadien und kaum Imagines in Betracht.

Oft sind die Diapausen saisongebunden. Das deutet auf die beherrschende Einflussnahme abiotischer Umgebungsfaktoren hin, unter denen neben der Temperatur und der Feuchtigkeit die Lichtwirkung von entscheidender Wirkung ist.

Die Diapausen kommen vor allem bei Arten vor, die unserem Gebiete bereits vor den diluvialen Zeiten angehören, und die sich nach dem letzten Rückzuge des Eises von ihren einheimischen Reliktenstandorten wieder ausgebreitet haben und aus den Reservaten im Süden und Südosten zurückgewandert sind. Mit anderen Worten kennzeichnen Latenz oder Stabilität der Diapause in gewissen Sinne die Graduierung der Heimatrechte einer Art. Südliche Einwanderer und einheimische Insekten, deren Ausbreitungszentren im Süden liegen, lassen im allgemeinen eine obligatorische Diapause vermissen.

Unsere Prognosestellungen stützen sich in erster Linie auf die Populationsdichte. Treten in dem vorliegenden Metamorphosestadium Diapauseerscheinungen auf, die bei einem äusserlich unerkennbaren Anteil der Population Entwicklungsverzögerungen herbeiführen, so können nur unsichere Voraussagen gemacht werden. Es muss dann ein fortgeschrittener Entwicklungszustand abgewartet bzw. im Laboratorium herbeigeführt werden, in welchem die Diapause überwunden und der aus dieser hervorgehende, weiterentwickelnde Anteil der Population erkennbar ist. Derartige Entwicklungsvorgänge kommen bekanntlich bei Nadelholzblattwespen (Nematinen, Diprioninen) vor, die jahrelang überliegen können. Das führt zu unvorzusehenden Schwankungen

im Massenwechsel dieser Arten. Während die Nematinen univoltin sind, bringen die meisten Diprioninen 2 Generationen hervor mit Winterkokons in der Bodenstreu und oberirdischen, an den Pflanzenwuchs angesponnenen Sommerkokons. Praepupale Diapause zeichnen ausser Tenthrediniden insbesondere auch Pamphiliiden aus (*Cephalcia*, *Acantholyda*) mit im allgemeinen ein- bis zweimaligem Überliegen der Eonympfen. An den Beispielen der Blattwespen lässt sich nur schwerlich entscheiden inwieweit in einer natürlichen Population die Vorpuppendiapause obligatorisch fixiert oder als fakultativ anzusehen ist, da Versuche im Laboratorium nicht auf Freilandverhältnisse übertragen werden dürfen. Die überwiegende Mehrzahl der rezenten Tenthredinoiden ist über die gemässigten Zonen der Palaearctis verbreitet und hat ihren Ursprung nicht — wie u. a. das Beispiel der Diprionen erwarten lassen mag — in wärmeren Regionen genommen.

Im Vergleich mit den verwickelten praepupalen Diapausezuständen besitzen Ei-, Larven-, Puppen-, oder Imaginaldiapausen zahlreicher wirtschaftlich wichtiger Forstinsekten keinen entscheidenden prognostischen Wert, da sie zumeist saisongebunden sind und oft in den Winter fallen, wenn genügend Zeit für die Auswertung und Beurteilung der Populationsentwicklung vorhanden ist. Das trifft besonders für die Eidiichten zu, auf denen unsere sichersten Voraussagen fussen. Dabei ist es gleichgültig, ob echte Eidiapausen die Embryonalentwicklung verlängern, oder ob die fertigen Larven in den Eischalen bis zum Schlüpfen diapausieren. Ich verweise in diesem Zusammenhange nur auf so bemerkenswerte Beispiele wie bei den Wicklern (*Tortricidae*) und den Wollspinnern (*Lymantriidae*). Hier lassen sich zwanglos jene Fälle anschliessen in denen die Eilarven unmittelbar nach dem Schlüpfen ohne Nahrungsaufnahme in Diapause antreten und erst nach geraumer Zeit mit dem Fressen beginnen, wie bei den Tortriciden, aber auch bei den Nadelholzläusen (*Adelgidae*).

Auch bei den Puppendiapausen handelt es sich um Entwicklungsverzögerungen (*Hyloicus*, *Thaumetopoea*, *Eriogaster*) oder um ein Überdauern der in der Puppenhaut bereits fertig ausgebildeten Imagines (*Panolis flammea* Schiff, u. a.) bis zum definitiven Auskriechen.

Für Diapauservorgänge in den Larvenstadien nach Nahrungsaufnahme bieten sich interessante Beispiele von forstlichen Schmetterlingen an. So ist die Überwinterung bei Lasiocampiden-Raupen (*Dendrolimus pini* L.), als fakultative Diapause aufzufassen, die im Laboratorium überwunden werden kann und auch unter natürlichen Bedingungen nicht alle Individuen erfasst. Das Entwicklungs- und Ausbreitungszentrum der Gattung *Dendrolimus* liegt in wärmeren Gebieten des fernen Südostasiens und unser Kiefernspinner dürfte erst im Diluvium in Europa Art- und Heimatrechte erworben haben. Höchst aufschlussreich sind in dieser Beziehung die Raupendiapausen einiger bekannter Lymantriden, deren Entwicklungsschwerpunkte sich ebenfalls

im fernen Südosten vorfinden, von wo aus sie bereits vor dem Diluvium bis in unsere Breiten vorgestossen sein werden. So ist die schon im Spätsommer bei uns einsetzende Diapause der jungen Goldafterraupen von *Euproctis chrysorrhoea* L. und *Porthesia similis* Fuessl., die beide univoltin sind, fest und andauernd, während wir beim Pappelspinner (*Stilpnotia salicis* L.) labilere Generationsverhältnisse beobachten, da diese Art in Südeuropa bivoltin ist und im Eistadium überwintert.

Zum Schluss also Beispiele für Imaginaldiapause hingewiesen. *Melolontha* liegt bekanntlich schon im Hochsommer vor dem Flugjahre als Käfer im Boden vor; die Aufwärtswanderung beginnt aber erst im folgenden Frühjahr. Die *Culosoma*-Arten werden erst spät im Frühjahr aktiv und begeben sich frühzeitig im Sommer wieder in die Ruhequartiere, wo sie beinahe 9 Monate in einem diapausähnlichen Zustande verharren.

Wenn ich vorher betont habe, dass vielfältige Diapauseerscheinungen von untergeordnetem prognostischen Wert sind, so bedarf diese Behauptung eine Einschränkung. Zu Zeiten der Diapauseruhe sind die Schadinsekten natürlich vermehrt den Angriffen ihrer Mortalitätsfaktoren ausgeliefert, wodurch die Populationsdichten herabgesetzt werden können. Indessen beschleunigt da die Prognosenstellungen keineswegs, da die Voraussagen hinausgezögert und immer weiter auf das fressende, im eigentlichen Sinne schädliche Stadium verschoben werden. In dieser Hinsicht wirken sich Diapausezustände indirekt nachteilig auf die Schädlingsprognose aus.

РЕЗЮМЕ

В течение метаморфоза у видов, распространенных в Германии, наступает более или менее прочная диапауза, связанная с определенным временем года. Автор приводит примеры диапаузы яиц, личинок, куколок и имаго. В лаборатории можно искусственно остановить диапаузу или воспрепятствовать ее возникновению. Существование диапаузы осложняет прогноз вредителей.

ВНУТРИВИДОВЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ НАСЕКОМЫХ К ЗОНАЛЬНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ОСОБЕННОСТЯМ КЛИМАТА

Intraspecific Physiological Adaptations of Insects Towards Zonal- Geographic Peculiarities of Climate

А. С. ДАНИЛЕВСКИЙ*)

(Зоологический институт АН СССР и кафедра энтомологии Ленинградского государственного университета, Ленинград, СССР)

В предыдущих работах, выполненных на *Acronycta rumicis* L. и *Spilosoma menthastri* Esp., было показано, что противоположная направленность сезонных и географических изменений температуры и продолжительности дня является причиной, вызывающей образование в пределах видовой

Влияние длины дня на возникновение диапаузы у локальных рас некоторых чешуекрылых

Таблица 1

Вид и № опыта	Географическое происхождение	Географ. широта	Длина дня в часах								
			9	12	14	15	16	17	18	20	24
<i>Acronycta rumicis</i> L. 23	Ленинград	60	100	100	100	100	100	100	100	41,2	32,0
	Витебск	55	—	100	100	100	100	100	67,0	0	11
	Белгородск. обл.	50	100	100	100	100	100	14,7	0	0	0
	Сухуми	43	100	100	84,2	0	0	0	0	0	0
<i>Barathra brassicae</i> L. 25	Ленинград	60	—	100	100	100	100	70,0	57,1	35,0	25,0
	Сумская область	50	—	100	100	96,2	3,4	0	0	0	1,6
	Белгородская область	50	—	100	100	100	6,3	0	0	0	0
	Батуми	42	—	100	67,8	12,5	3,7	0	0	0	0
<i>Pieris brassicae</i> L. 23	Ленинград	60	100	100	100	20,6	12,0	0	0	0	0
	Брестская обл.	53	—	100	97,6	34,6	12,9	0	0	0	0
	Белгородская область	50	100	100	92,5	36,5	5,4	0	0	0	0
	Сухуми	43	76,4	28,8	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acronycta salicis</i> L. 25	Ленинград	60	100	100	100	100	100	100	99,2	81,0	100
	Белгородская область	50	100	100	100	100	100	100	91,5	77,5	100
	Алма-Ата	43	100	100	100	100	100	100	88,6	87,4	45,1
	Южная Армения	40	66,7	68,3	0	0	0	0	0	0	0

*) A. S. Danilevsky

ареала локальных рас, резко различных по своим физиологическим особенностям. Это явление приводит к ряду важных экологических следствий. Необходимо выяснить, в какой мере закономерности установленные для названных видов применимы к другим насекомым.

С этой целью экспериментально исследованы географические популяции 17 видов, взятых из различных пунктов СССР от Ленинграда (60° с. ш.) до южных районов Кавказа (40° с. ш.). Во всех случаях обнаружены резкие изменения фотопериодической реакции. Примеры показаны в табл. 1. Особенно сильно изменяется критическая длина дня, вызывающая диапаузу. Она повышается у северных рас по сравнению с южными. Крайние северные формы нередко отличаются ослабленной реакцией на световой режим и тенденцией к наследственному моноциклизму.

У большинства исследованных видов фотопериодическая реакция в связи с географической широтой изменяется постепенно и в каждой зоне наблюдается особая раса. К этому типу относятся *A. rumicis*, *Barathra brassicae* L., *Pieris napi* L., *P. rapae* L., *Polia dissimilis* Кнош. и другие. Но у некоторых видов значительная часть территории заселена одной расой, например *Pieris brassicae* L., *Leucoma salicis* L., *Hylophila prasinana* L., *Pyrausta nubilalis* Нв. Причины этих различий остаются невыясненными.

Локальные расы существенно различаются по температурной зависимости фотопериодической реакции. Границы термической зоны, в которой эта реакция проявляется, у южных форм сильно сдвинута в сторону низких температур. Поэтому относительная роль температуры и фотопериодизма в регуляции диапаузы в естественных условиях для разных рас неодинакова.

Значительной географической изменчивостью отличаются и температурный режим, необходимый для реактивации диапаузирующих стадий. Южные расы, по сравнению с северными, отличаются более слабой диапаузой и требуют менее глубокого и продолжительного охлаждения для ее прекращения. У южной расы *P. brassicae* реактивация происходит даже при оптимальной для развития температуре (23°).

Таким образом, все физиологические процессы связанные с регуляцией диапаузы и видового сезонного цикла, подвержены глубокой наследственной дифференцировке в географическом плане. Кроме чешуекрылых, такие же различия фотопериодической реакции обнаружены у географических рас наездника *Apanteles glomeratus* L. (В. А. Масленникова), кровососущих комаров (Е. Б. Виноградова), а также паутиного клеща *Tetranychus urticae* Коч (Бопдаренко и Куан Хай-юань, 1958).

Совершенно иные результаты получены при изучении температурных адаптаций при росте и развитии. В опытах с расами *A. rumicis* и *S. menthastri* (Данилевский, 1957а), а также с *P. brassicae*, *P. rapae*, *B. brassicae*, *L. salicis* не обнаружено различий в термическом оптимуме роста и зависи-

мости сроков развития температур и термальная константа (сумма температур) остаются практически постоянными. В естественных условиях Ленинградской области активные стадии южных и северных рас развивались в течение лета совершенно одинаково, что подтверждает тождественность их гидротемпературных адаптаций.

Не обнаружено существенных различий между расами в способности диапаузирующих стадий к переохлаждению. Морозостойкость куколок сухумских и ленинградских популяций *A. rumicis*, *S. menthastris*, *B. brassicae*, *P. brassicae* содержавшихся до опыта при 0—5°, оказалась одинаковой. Диапаузирующие особи южных рас нормально зимовали в естественных условиях Ленинградской области. Но под влиянием нелетальных отрицательных температур у северных рас наблюдается адаптивное повышение морозостойкости, отсутствующее у южных.

Анализ фенологии исследованных видов в разных географических зонах показал, что экспериментальные данные хорошо объясняют особенности сезонного развития различных рас.

Точная приспособленность локальных рас к местным особенностям светового и температурного режима ограничивает возможность их расселения, даже в пределах видového ареала. Полевые опыты в Ленинградской области показали, что в условиях длинного северного дня южные расы не могут своевременно сформировать диапаузу. Поэтому их акклиматизация здесь затруднена или невозможна.

Все исследованные внутривидовые расы легко скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство. Фотопериодическая реакция гибридов F_1 , *A. rumicis*, *S. menthastris*, *L. salicis*, оказалась промежуточной по отношению к родительским формам. В F_2 и при возвратных скрещиваниях гибридов F_1 с исходными формами, не происходит заметного расщепления и сохраняется промежуточный тип реакции.

В результате различных скрещиваний двух крайних географических форм можно получить серию линий с постепенными изменениями фотопериодической реакции, аналогичную географическому ряду популяций. Таким образом, при гибридизации, неизбежной на границах распространения локальных рас, возникают формы более приспособленные к этим пограничным условиям, чем каждая из родительских форм. На этом основана непрерывность видového ареала при наследственной физиологической дифференцированности локальных популяций.

Установленные закономерности внутривидовой экологической дивергенции имеют большое значение для практических проблем, связанных с акклиматизацией и географическим распространением насекомых.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко П. В. и Куан Хай-юань, 1958, *Докл. Акад. Наук СССР*, **119**: 1247 до 1250.
- Даннлевский А. С., 1956, Фотопериодизм, как регулятор сезонной цикличности насекомых. Чтения памяти Холодковского 1954—1955 г. *Изв. Акад. Наук СССР*, М.-Л.: 32—55.
- 1957а, *Энтомол. Обзор.*, **36**: 5—27.
- 1957б, *Вестник Ленинградского Университета* № 21: 93—105.

SUMMARY

Adaptation towards zonal-geographic changes of the seasonal course of the temperature and photoperiodism tends to creation of local races in the area of the species. The adaptative characters of local races are expressed in physiological reactions, regulating the seasonal cycle of development, especially in the photoperiodic reaction.

Also the thermal conditions for the reactivation of diapausing stages are different in different local races. On the other hand, the adaptation of actively developing stages towards the thermal conditions as well as the cold-resistance of hibernating stages show a low degree of geographic changeability.

ÜBER PHOTOPERIODISCH BEDINGTE ÖKOMORPHOSEN BEI INSEKTEN

Об экоморфозах насекомых, обусловленных фотопериодизмом

H. J. MÜLLER

(Entom. Abteilung, Institut f. Pflanzenzüchtung der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften, Quedlinburg, DDR)

Der bedeutende Einfluss, den die Photoperioden auf die Ontogenese der Insekten ausüben, erstreckt sich insbesondere auf das Tempo der Entwicklung. Weitaus die meisten Diapausen werden photoperiodisch ausgelöst oder gesteuert. Über morphologisch-anatomische Wirkungen des Faktors Tageslänge ist dabei aber bisher wenig bekannt. Bei monovoltinen Arten ist das nicht verwunderlich, weil bei ihnen jedes Entwicklungsstadium immer wieder unter eine ganz bestimmte identische Photoperiode fällt. Ohne experimentelle Eingriffe können sichtbare photoperiodische Effekte deshalb nicht entstehen. Die einzelnen Generationen pluri- oder polyvoltiner Arten dagegen entwickeln sich unter mehr oder weniger verschiedenen Tageslängen. Infolgedessen können als Folge physiologischer und ethologischer Veränderungen bei ihnen auch Grösse, Gestalt und Färbung unterschiedlich ausgebildet sein.

Die auffälligsten Beispiele stellen die Saisondimorphismen der Schmetterlinge, und Blattläuse dar. Bekanntlich sind die Unterschiede in der äusseren Erscheinung der einzelnen Generationen einer Art teilweise so stark, dass sie als selbständige Arten beschrieben und erst nach sorgfältigen Zuchtexperimenten als Glieder eines genetisch einheitlichen Formenzyklus erkannt wurden. Allerdings glaubte man bis vor kurzem, dass die Saisonformen der Schmetterlinge durch jahreszeitliche Temperaturunterschiede bedingt seien. Selbst namhafte Gelehrte wie Weismann und Süffert konnten schlüssige Beweise dafür aber nicht erbringen. Sie alle liessen sich durch die Annahme irreführen, dass für die Anprägung der Saisonform das Puppenstadium entscheidend sei, weil im Freien die Puppen der Frühjahrs- und der Sommerform ganz verschiedenen Temperaturen ausgesetzt sind — allerdings nicht in den sensiblen Phasen — und weil es bekanntlich leicht gelingt, durch Kälte- bzw. Wärmebehandlung junger Nymphaliden- und Pieridenpuppen gewisse Farbänderungen der Falter zu erzielen. Niemals lassen sich dabei aber potentielle *Araschnia prorsa* L. in *levana* umwandeln oder gar umgekehrt. Man erhält stets nur Zwischenformen und auch diese meist nur in sehr geringen Prozentsätzen. Die unabhängig voneinander durchgeführten Untersuchungen von Danilevskij, Wohlfahrt und H. J. Müller haben im letzten Jahrzehnt

erwiesen, dass die Induktion der Saisonformen der bisher untersuchten Schmetterlinge (*Iphiclides podalirius* L., *Araschnia levana* L.) primär durch die Tageslänge im Raupenstadium erfolgt und in engstem Zusammenhang mit der dadurch bedingten Puppendiapause steht. Bei *Araschnia*-Raupen

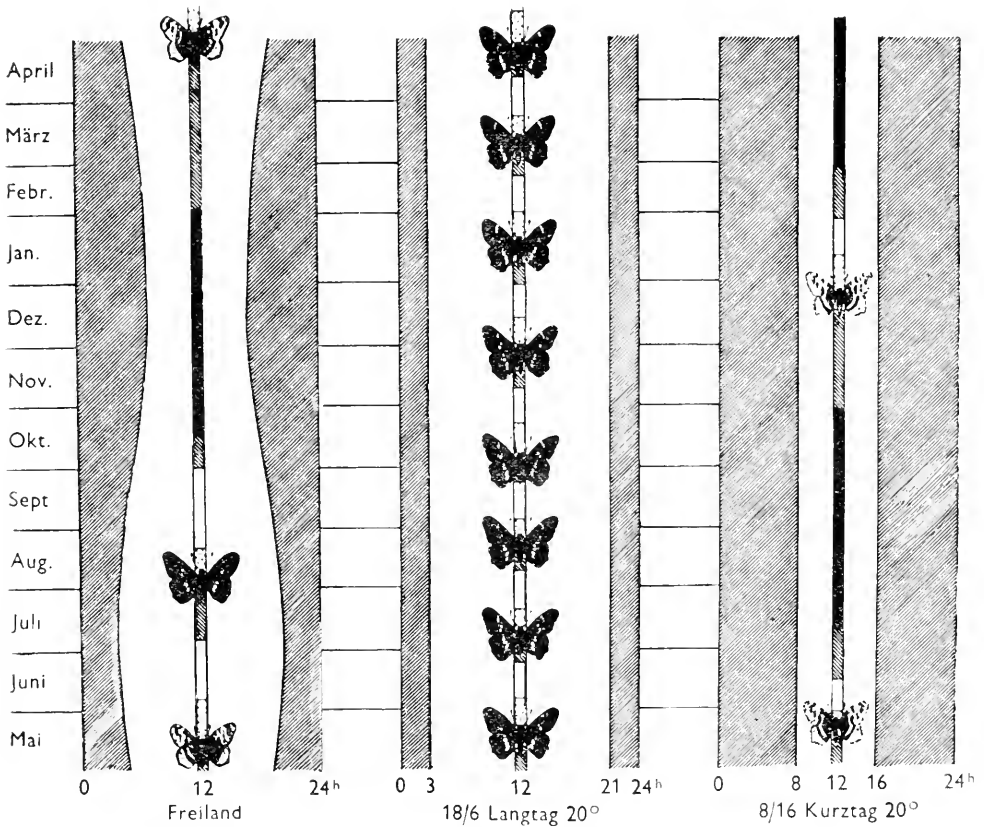


Abb. 1. Der Einfluss der Tageslänge auf die Entwicklung der saisondimorphen Generationen (*prorsa* = dunkel, *levana* = heller) des Landkärthenfalters *Araschnia levana* L. Links: unter natürlichen photoperiodischen Verhältnissen; Mitte: unter Dauerlangtag (18 Std Helligkeit je Tag) und rechts: unter Dauerkurztage (8 Std Helligkeit je Tag) im Laufe eines Jahres. Eizeit punktiert, Larvalzeit weiss, Puppenzeit schraffiert, obligatorische Puppendiapause schwarz. (Nach H. J. Müller, 1959.)

ergeben Tageslängen mit 14 Std Licht ausschliesslich Latenzpuppen. Diese weisen eine mehrmonatige Diapause auf, die nur bei niederen Temperaturen gebrochen werden kann, und ergeben dann ausnahmslos *levana*-Falter. Erhalten die Raupen 16 Std Licht pro Tag, so entstehen nichtdiapausierende Subitarpuppen, die nach wenigen Tagen stets *prorsa*-Falter liefern. Es gelang uns infolgedessen ohne weiteres, den Saisondimorphismus völlig auszuschalten und hintereinander in $1\frac{3}{4}$ Jahren 14 reine *prorsa*-Generationen zu züchten

(Abb. 1), indem wir die Raupen immer wieder bei Langtag hielten. Auch dauernde *levana*-Zucht ist möglich; nur schreitet sie, durch die Puppendiapause gehemmt, sehr viel langsamer voran (2 Generationen im Jahr).

Die Temperatur, die jeden biochemischen und also notwendigerweise auch jeden ontogenetischen Prozess beeinflusst, kann diese primäre Prägung der

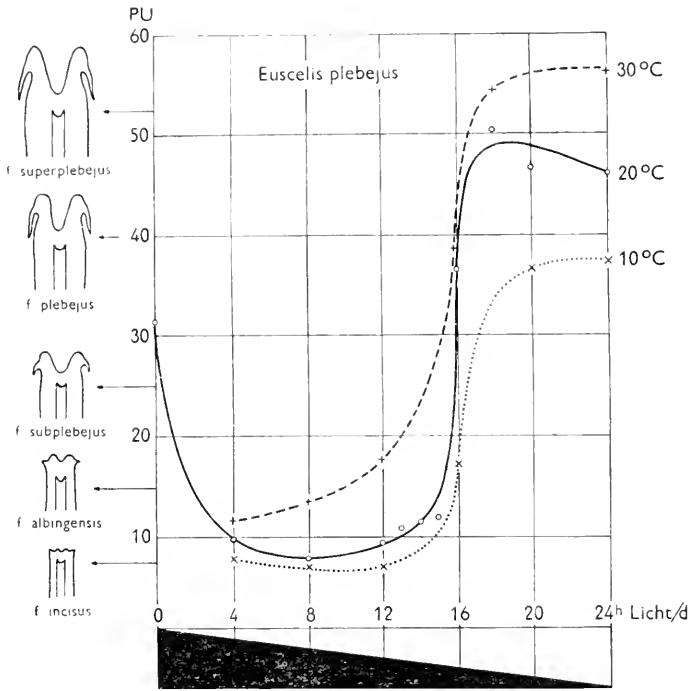


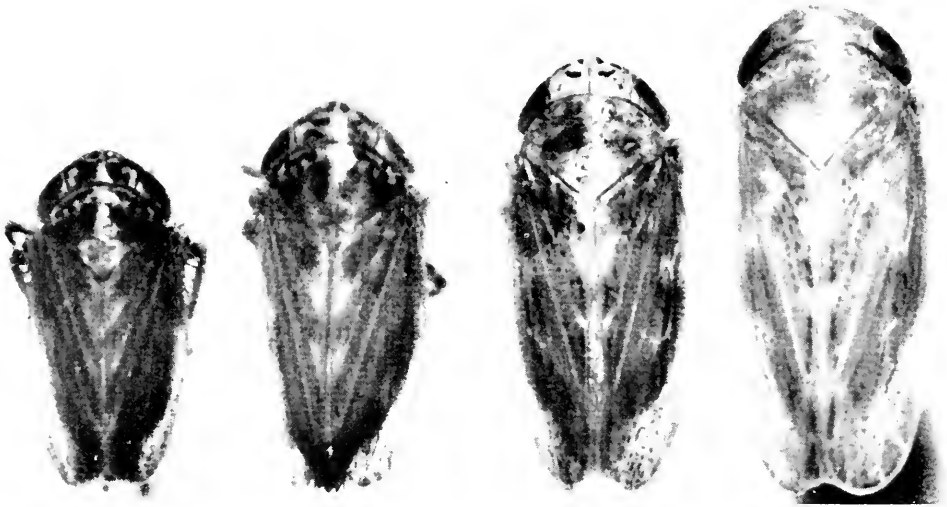
Abb. 2. Die Entwicklung von Grösse (1 PU = 0,015 mm) und Gestalt der Penisspitze von *Euscelis plebejus* Fall. in Abhängigkeit von der Tageslänge (Licht/Tag) bei Aufzuchttemperaturen von 10, 20, 30°C (sogenannte photoperiodische Wirkungskurven).

Saisonformen durch die Tageslänge an zwei Punkten modifizieren: erstens während der photoperiodisch sensiblen Larvalzeit selbst, und zweitens später während der bereits erwähnten Metamorphose der jungen Puppen. Im ersten Fall entsteht eine Verschiebung der photoperiodischen Wirkungskurve, wie wir sie von vielen Diapausemechanismen kennen, mit der charakteristischen, aber noch ungeklärten Zunahme des Nondiapause- und damit des *prorsa*-Prozentsatzes bei allzu kurzen Lichtzeiten und im Dauerdunkel, — sonst aber keine wesentliche Änderung. Im zweiten Falle treffen die Temperatureinflüsse die bereits photoperiodisch determinierten Saisonformen, gewissermassen also zwei verschiedene Arten. Sie können deren Ausfärbung dann mehr oder weniger hemmen oder steigern, — doch wird eine stark aufgehellte potentielle *prorsa* dadurch noch lange nicht zu *levana* und vice versa.

Die Analyse der modifikatorischen Einflüsse von Umweltfaktoren auf die Formbildung bei Schmetterlingen ist so schwierig, weil ihre Farb- und Zeichnungsunterschiede zwar auffällig, aber komplex und schwer messbar sind. In der Zikadengattung *Euscelis* fand sich dagegen ein Objekt, dessen Reaktionsfähigkeit auf photoperiodische Einflüsse leicht messbar und ausserdem von Art zu Art verschieden ist. Bei der plurivoltinen Art *Euscelis plebejus* Fallén sind Frühjahrs- und Sommerform in Grösse und Färbung nur wenig voneinander verschieden (Fig. I). Jene ist etwas dunkler, kleiner und kurzflügeliger, diese etwas grösser, heller und langflügeliger. Dagegen weist die flach-bandförmige Penisspitze (Aedoeagus-Spitze) Unterschiede in Dimensionen und Formen auf, welche die Systematiker veranlassten, diese Saisonformen für gesonderte Arten (*incisus* Kbm. und *plebejus* Fall.) zu halten. In Übereinstimmung mit systematischen Freilandfängen liess sich aber durch Zuchtexperimente zeigen, dass Breite und Umriss der Penisspitze (PU) in erster Linie von der Tageslänge bestimmt werden, die während der Larvalentwicklung herrscht. Durch Ausmessen der Penisumrissform ist diese Korrelation auch zahlenmässig fassbar. Es ergibt sich dabei zwischen verschiedenen Tageslängen und PU-Werten eine annähernd sinusförmige Kurve mit dem Wendepunkt bei einer Tageslänge von 15—16 Std Licht pro Tag (Abb. 2). Wie bei *Araschnia* bewirken auch hier Temperaturunterschiede nur eine geringfügige Verlagerung der Kurven. Dasselbe vermögen in noch geringerem Masse auch Luftfeuchtigkeit, Nahrungsqualität und -menge, indem hohe Temperatur, Trockenheit, reichliche und hochwertige Nahrung sie die PU-Werte erhöhen, Kühle, Feuchtigkeit, Hunger und ungeeignete Nahrung dagegen senken. Aber nur im Bereich der kritischen Tageslänge vermögen diese Faktoren ein Umschlagen der einen Penisform in die andere zu bewirken. Da *E. plebejus* bei uns im Freien nur zwei Generationen erzielt, deren Larven sich im Herbst und Frühjahr bei Kurztag von 12 Std bzw. im Mittsommer bei Langtag von 16 Std entwickeln, entstehen Übergangsformen nur in geringer Anzahl im Spätsommer als Ansatz einer dritten Generation, so dass im Ganzen ein Saisondimorphismus zwischen *incisus*- und *plebejus*-Typ übrigbleibt.

Parallel zu dem fast in ganz Europa verbreiteten Formenzyklus *Euscelis plebejus* existiert in Westeuropa und dem westlichen Mittelmeergebiet ein zweiter plurivoltiner Formenzyklus: *Euscelis lineolatus* Brullé. Auch er bildet unter dem Einfluss verschiedener Tageslängen Saisonformen mit sehr unterschiedlicher Penisgestalt: kleinere, dunklere und kurzflügeligere Spätherbst- und (Frühjahrs-) Formen mit einer schmalen, völlig unkomplizierten Penisspitze (*lineolatus*) und hellere, grössere und langflügeligere Langtagformen im Sommer mit grösseren und breiteren Penisformen, die teilweise extreme Dornenfortsätze tragen (*bilobatus* Wagn. — *stictopterus* Fl.). Dabei spielt aber — im Gegensatz zu *E. plebejus* — für die Entwicklung der extremen Formen (*stictopterus*) die Temperatur eine bedeutendere Rolle, d. h. die Langtagform

Euscelis plebejus Fall.

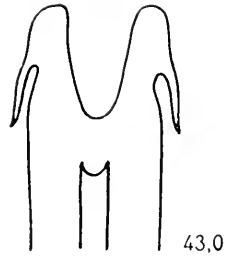


f. incisus

f. plebejus



7.7



43.0

Fig. I. Die Saisonformen von *Euscelis plebejus* Fall. Je ein typisches Paar der Frühjahrsform *incisus* (links) und der Sommerform *plebejus* (rechts) mit den charakteristischen Penisformen (unten). (Nach H. J. Müller, 1957).

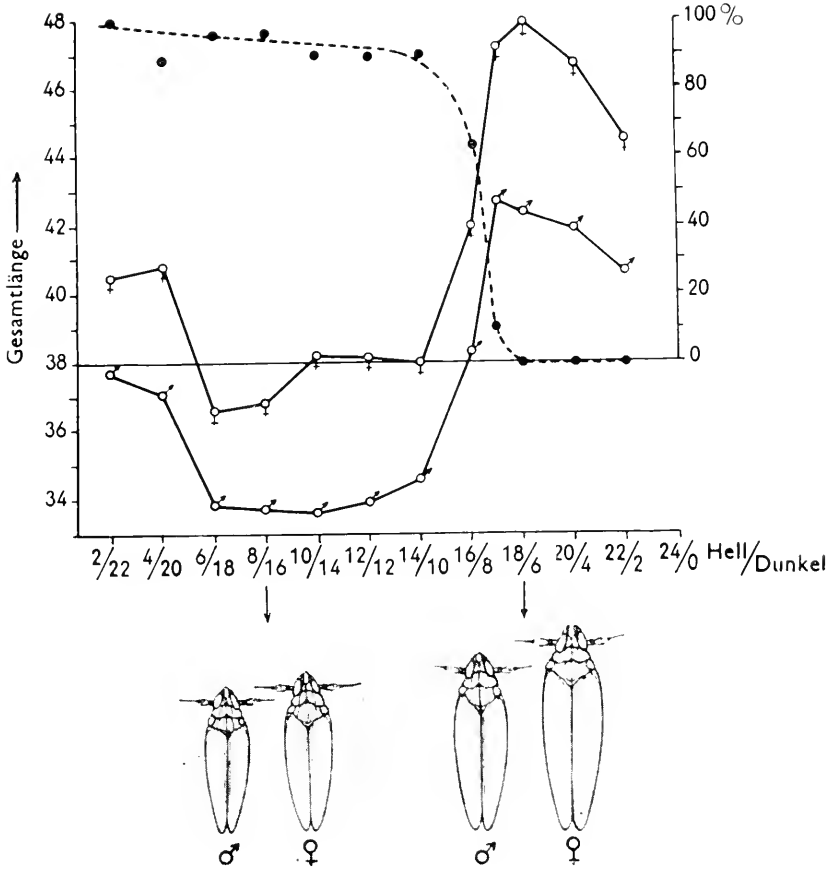


Fig. II. Die Abhängigkeit der Körpergrösse ($l = 0,105$ mm) der beiden Geschlechter der Delphacide *Stenocranus minutus* Fall. vom photoperiodischen Licht-Dunkel-Verhältnis (unten typische Kurztag- und Langtagtiere). Die gestrichelte Kurve trennt die Prozentanteile der diapausierenden und der nichtdiapausierenden Weibchen. (Nach H. J. Müller 1959).

tritt in zwei, durch gleitende Übergänge verbundene Temperaturvarianten auf, eine Kühleform mit dornenlosen Penisspitzen (*bilobatus*) und eine Wärmeform mit mehr oder weniger extremen Seitendornen (*stictopterus*). Letztere wird nur in Frankreich und weiter südlich gefunden und fehlt im nordwestlichen Teil des Territoriums. Die übrigen Faktoren spielen eine ähnliche Rolle

	8/16	15/9	18/6	18/6			
					Entwicklung	Ernährung u. ökolog. Valenz	ökomorphologische Valenz
<i>E. lineolatus</i>					plurvoltin diapause-frei homodynam	polyphag euryök	eurymorph
<i>E. plebejus</i>					plurvoltin diapause-frei homodynam	polyphag euryök	eurymorph
<i>E. distinguendus</i>					univoltin Eidiapause heterodynam	polyphag stenök	stenomorph
<i>E. ohausi</i>					univoltin Eidiapause? heterodynam	monophag stenök	stenomorph

Frühjahrsformen Übergangsformen b. Sommerformen
 (experimentell) kritischer Tageslänge kühl heiß

Abb. 3. Schematischer Vergleich der ökomorphologischen Valenzen verschiedener *Euscelis*-Arten, dargestellt an den morphologischen Reaktionen der Penisspitze auf verschiedene Photoperioden (weitere Erläuterungen im Text).

wie bei *E. plebejus*. Hundertprozentige *stictopterus*-Populationen werden in der Zucht nur erreicht, wenn alle Faktoren in optimalen Bereichen liegen.

Nach der taxonomischen Bereinigung der europäischen *Euscelis*-Arten durch die Aufklärung der beiden Saisonformenzyklen *E. plebejus* und *lineolatus* bleiben mit Sicherheit nur noch vier selbständige Arten übrig: *Euscelis ohausi* Wg., *Euscelis distinguendus* Kbm., *Euscelis venosus* Kbm. und *Euscelis obsoletus* Kbm. Alle vier besitzen Penisformen, die den Charakter der Langtagvarianten der beiden Formenzyklen tragen, so dass z. B. *E. distinguendus* nur mit Mühe von *E. plebejus* f. *plebejus* (mit der sie sympatrisch lebt) unterschieden werden kann. In der Tat sind auch alle monovoltin und ihre Larven entwickeln sich im Freien ausschliesslich zur Zeit der längsten Sommertage, d. h. die Imagines erscheinen erst im Hochsommer, ab Anfang Juli. Um ihre photoperiodische Reaktionsfähigkeit zu prüfen, wurden die Larven von *E. ohausi* und *E. distinguendus* bei Kurztag von 8 Std Licht und 16 Std Dunkel-

heit aufgezogen. Es ergaben sich wie bei den plurivoltinen Arten zwar kleinere und dunklere Imagines. Ihre Penisspitzen wiesen jedoch gegenüber den normalen (Langtag-) Formen nur einen isometrisch verkleinerten Umriss, aber keinerlei allometrische Verkleinerung und Umgestaltung zu einer typischen, mit *lineolatus* oder *incisus* vergleichbaren Kurztagform auf.

Es zeigt sich also, dass die weit verbreiteten, potentiell polyvoltinen (bei 20°C im Labor 6 Generationen pro Jahr), weitgehend polyphagen (-an zahlreichen Leguminosen wie an Gramineen gedeihenden-), euryöken, homodynamischen *Euscelis*-Arten *plebejus* und *lineolatus* die Fähigkeit besitzen, auf quantitative Veränderungen der Umweltfaktoren, vor allem der tagesrhythmischen Licht-Dunkel-Relation, mit morphologischen Modifikationen zu reagieren. Im Anschluss an Cassagnau möchte ich solche Modifikate, die stets die gesamte Population betreffen und durch kritische Photoperioden scharf voneinander geschieden sind, als Ökomorphosen bezeichnen. Sie beruhen offenbar auf einer Verschiebung des Wachstumskoeffizienten, indem Langtag die Wachstumsrate während der Postembryogenese steigert und Kurztag sie senkt. Neben der daraus resultierenden isometrischen Vergrößerung oder Verkleinerung der Imagines tritt vor allem eine allometrische Veränderung der Penisform ein.

Im Gegensatz zu diesen ökomorphologisch sensiblen, eurymorphen Arten weisen die weitgehend stenöken, teilweise sogar monophagen, heterodynamischen, infolge Eidiapausen monovoltinen Arten *E. ohausi* und *E. distinguendus* nur (noch) eine geringe ökomorphologische Valenz auf. Sie sind im Vergleich zu diesen stenomorph. Sie reagieren auf Kurztag nur mit einer allgemeinen isometrischen Verkleinerung, ohne echte allometrisch bedingte Ökomorphosen auszubilden. Ihre ökologische wie geographische Verbreitung ist mehr oder weniger eingeeengt, teilweise leben sie sympatrisch mit den Formenzyklen. Sie müssen wohl phylogenetisch als abgeleitet betrachtet werden, da sie physiologisch, morphologisch und ökologisch spezialisiert und weniger anpassungsfähig sind als die formzyklischen Arten.

Dass auch andere monovoltine Arten auf veränderte Tageslänge wenigstens mit isometrischen Änderungen der Wachstumsrate antworten, zeigt sich besonders deutlich bei der Delphacide *Stenocranus minutus* Fabr., deren Larven normalerweise während der mittsommerlichen Langtage aufwachsen. Hält man sie stattdessen bei Kurztag, so entstehen verkleinerte, aber durchaus normal vitale Imagines, die sich ohne Einschränkung der Fertilität über viele Generationen züchten lassen. Da durch Kurztag zugleich die imaginale Praeovipositionsdiapause ausgeschaltet wird, entstehen dann 3–4 Generationen pro Jahr. Das Ausmass der Verkleinerung steht dabei in annähernd linearer Beziehung zur Dauer der Kurztagbehandlung während der Larvalperiode, wobei jedoch die ersten Stadien sensibler sind als die älteren. Auch die Qualität der Photoperiode spielt eine Rolle, wie das Diagramm (Fig. II) zeigt.

Photoperiodisch bedingte Ökomorphosen können also nicht nur bei plurivoltinen Insekten in Erscheinung treten und dort die Erscheinungen des Saisondimorphismus hervorrufen. Auch bei monovoltinen Arten dürfen wir mehr oder weniger deutliche morphologische Reaktionen erwarten, wenn wir die Tageslänge während entscheidender Wachstumsphasen ändern; und es dürfte sich lohnen, der morphogenetischen Wirkung dieses Faktors mehr Aufmerksamkeit zu schenken als bisher. Dass er über die photosensiblen Sinnesorgane und über neurohormonale und hormonale Systeme auf die Wachstumsvorgänge wirkt, dürfte nach dem, was wir über seine Rolle im Diapausestoffwechsel wissen, auf der Hand liegen. Dabei fördert bei *S. minutus* Langtag (16 Std Licht) die vegetativen Prozesse (Reservestoffspeicherung im Fettkörper, Dotterbildung der Eier), hemmt aber die reproduktive Phase (Eibildung). Bei Langtag aufgewachsene Weibchen weisen eine grosse Fettreserve auf, ihre Gonaden produzieren aber nur dann entwicklungsfähige Oocyten, wenn sie vorher eine längere Kurztag- (oder Kälteperiode) erhalten haben. Dauernd unter Langtag gehalten, bleiben sie bei stark verlängerter Lebensdauer zeitlebens steril. Die Dotterversorgung und Ablage der Eier kann aber wieder nur bei Langtag (von ≥ 16 Std Licht) erfolgen und wird durch Kurztag selbst bei bereits ablegenden Weibchen wieder unterbrochen. Kurztag stimuliert zwar die generative Entwicklung, hemmt aber das vegetative Wachstum. Wird die zur Oogenese obligatorische Kurztagperiode bereits in der Larvalzeit gegeben, so weisen die entstehenden kleinen Weibchen nur geringe Fettreserven auf, können aber im Langtag dann binnen kurzem mit Eiablage beginnen.

So gewinnt die Photoperiodik über die Steuerung der zu Wachstum und Eiproduktion notwendigen Prozesse weitreichende Einflüsse auf Formbildung und Fortpflanzung der Insekten.

LITERATUR

- Danilevskij A. S., 1948, *Ber. Akad. Wiss. UdSSR*, **60**: 481—484.
 Müller H. J., 1955, *Naturw. Berlin*, **42**: 134—135.
 — 1956, *Naturw. Berlin*, **43**: 503—504.
 — 1957, *Zool. Jb. Syst.*, **85**: 317—430.
 — 1958, *Zool. Anz.*, **160**: 294—312.
 — 1959, *Umschau*, **59**: 36—39.
 Süffert F., 1924, *Biol. Zbl.*, **44**: 173—188.
 Weismann A., 1875, Studien zur Destendenztheorie I. Über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig.
 Wohlfahrt Th. A., 1955, *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Tübingen*, **1954**: 133—137.

РЕЗЮМЕ

Длина светового дня является регулятором количества поколений в году, так как вызывает появление диапаузы. В некоторых случаях длина светового дня влияет на морфологию и вызывает морфологические изменения, например, разное окрашивание (двухцветность многих дневных видов бабочек), разную величину (*Stenocranus*) или иные изменения формы (форма *repis* у рода *Euscelis*). Подобные модификации, обозначающиеся как экоморфозы, более или менее сильно отделенные друг от друга критической длиной светового дня, кажутся самостоятельными видами. Это может быть и не связано с диапаузой (*Euscelis*) и может быть вызвано искусственно: у моновольтных видов (*Stenocranus*).

THE ENVIRONMENTAL CONTROL OF POLYMORPHISM IN AN APHID

Зависимость полиморфизма у тлей от внешних факторов

A. D. LEES

(Agricultural Research Council Unit of Insect Physiology, Cambridge, England)

The mechanisms controlling form determination in aphids are known to involve an important environmental component. Although, for example, sex determination in these insects is considered to have a genetic basis, the environment usually exerts an important modifying influence. The fundatrices, which arise as the inevitable product of the fertilized egg, do not have this component. But the production of the other female morphs is often closely regulated by external physical or biotic factors. Recent work on the vetch aphid *Megoura viciae* Buckton has shown that this statement applies to the apterous and alate virginoparae and to the oviparae which together comprise the remaining female morphs in this species. Nevertheless, the precise action of the environment cannot be defined without reference to the reacting systems of the parents, since the latter have differing potentialities as form-producers. These differing capacities may go hand in hand with morphological differences or, as in the case of virginoparae from young and old clones, they may not be associated with any easily recognisable anatomical peculiarities. Some of these relationships are considered in this paper.

I have recently shown that the formation of virginoparae and oviparae in long-established clones of *Megoura* is governed by photoperiod and temperature (Lees, 1959). Apterous parents, which have been exposed since their birth to short daily photoperiods at medium temperatures, produce only oviparous daughters, whereas those exposed to long photoperiods yield only virginoparae. Higher temperatures oppose the action of short days, thus favouring the appearance of virginoparae.

The effect of photoperiods of intermediate length is particularly instructive. With a daily light period of $14\frac{1}{2}$ hr. *Megoura* apterae often produce both types of offspring; but serial collections of the progeny show that the parent alternates as a virginopara-producer and an ovipara-producer. Now, if light and temperature were acting directly on the embryos developing in the abdomen of the parent, we might expect that the two forms would be born in random sequence. The fact that this does not occur suggests that the determination of the embryos is under maternal control.

The nature of the switching mechanism is not known, although a humoral basis is suspected. Experiments have indicated that the controlling system begins to operate at, or shortly before, the birth of the mother, and it continues

to do so until all the embryos have been determined. This occurs during the adult life of the mother. In addition, there is a further element in the system of control, namely the competence of the embryos to respond to the maternal stimulus. The evidence suggests that the competent stage is reached when the embryos are about half-grown.

The determination of sex in *Megoura* appears to involve an entirely different maternal system for although it is reactive to temperature, photosensitivity is absent. It is very striking, however, that even under the most favourable environmental conditions (a medium temperature range) male-production is always deficient, the ratio of males to females rarely exceeding 1 : 4. How this sex ratio is imposed by the maternal reproductive system is at present obscure. We can only add that if the formation of the male parthenogenetic egg involves chromosome loss, this process must be accessible to environmental conditions (temperature).

A third maternal system directs the development of virginoparae towards the alate or apterous condition. In this instance neither the physical environment nor the nutritional condition of the plant appear to play a major role. Instead, crowding experiments suggest that wing-production is a response to mutual stimulation — an „effet de groupe“ in the sense of Bonnemaison (1951). This stimulus is effective during the adult life of the parent and influences only the largest embryos.

It follows that the developing eggs and embryos of *Megoura* are subjected to a series of maternal mechanisms which can switch development into different pathways. The sex of the egg is probably determined first. Then female embryos, when about half-grown, are determined as either virginoparae or oviparae. The fate of virginoparous embryos as future winged or wingless individuals is decided last, just before their birth.

I have emphasised at the outset that the different parental morphs of *Megoura* vary in their capacities as form-determiners. Alate virginoparae, for example, produce alate daughters sparingly or not at all, whereas apterae do so readily. And differences in degree are apparent in every other environmental response. These parental forms are therefore differentiated both anatomically and physiologically. This is not so in the immediate descendants of a fundatrix which are indistinguishable morphologically from virginoparae taken from a longestablished clone; yet these individuals are unresponsive to conditions which normally lead to the production of sexual forms in the next generation.

Observations on the behaviour of young clones of *Megoura* under short day conditions have shown that the production of males and oviparae is regulated by a timing mechanism which at first prevents their appearance. The most remarkable property of this “interval timer” is its independence of generation number. This can be demonstrated by experiments of the type originally em-

ployed by Bonnemaison (1951). Two lines of descent are taken from each fundatrix: one line is propagated in each generation from a "first-born" aphid, while the other is derived from a "last-born" individual. Males, and later, oviparae finally appear almost synchronously in the two lineages despite the disparity in the generation number. The time required varies with temperature but is usually of the order of 50–60 days at 15°C.

Since these two lineages are part of a clone, progressive nuclear differentiations in succeeding generations could hardly be expected. This suggests that the timing mechanism may be located in the cytoplasm. As the operation of the "interval timer" takes no account of the number of individual or cell generations which have elapsed since the fertilization of the egg, it seems that the elements responsible for the timing mechanism are capable of self-replication, like a plasmagene. Nevertheless, it is also necessary to assume that these elements undergo a continuous change with time.

Until the final critical change in the "interval timer" has supervened, all eggs become female and all embryos virginoparae. It is probable that this final change results in the restoration of the maternal control systems that permit the egg or embryo to develop along alternative pathways in response to the appropriate environmental signals.

LITERATURE

- Bonnemaison L., 1951, *Ann. Épiphyt.* (C), **2**: 1–380.
Lees A. D., 1959, *J. Ins. Physiol.*, **3**: 92–117.

РЕЗЮМЕ

Получение различных форм у тли *Megoura viciae* Buckton определяется в общитах или в течение эмбрионального развития факторами среды, влияющими через физиологию материнского организма. Определение возникновения девственников или яйцекладущих зависит от температуры и длины светового дня, определение пола зависит только от температуры. Крылатость девственников определяется прямо перед их рождением, путем влияния на мать, находящихся поблизости тлей.

В молодых клопах, как раз полученных от основательниц, еще не бывает реакции на короткой световой день. Последняя наступает лишь через некоторое время.

DER EINFLUSS DER WIRTS-PFLANZE AUF DIE ENTWICKLUNG
VON GALLENINSEKTEN

Влияние растения — хозяина на развитие галлообразующих насекомых

H. W. NOLTE

(Biologische Zentralanstalt der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Institut für Phytopathologie Aschersleben, DDR)

Als Pflanzengallen bezeichnen wir nach Küster (1911) alle „durch einen fremden Organismus veranlaßten Bildungsabweichungen, welche eine Wachstumsreaktion der Pflanze auf die von dem fremden Organismus ausgehenden Reize darstellen, und zu welchen die fremden Organismen in irgendwelchen ernährungsphysiologischen Beziehungen stehen“. Mit dieser Definition wird klar zum Ausdruck gebracht, daß es sich bei der Bildung der Pflanzengallen um ein Wechselspiel zwischen dem Gallenerreger auf der einen Seite und der Wirtspflanze auf der anderen Seite handelt. Weidner (1957 a) nennt dieses Wechselspiel einen „dramatischen Kampf“, in dessen Verlauf die Pflanze versucht, „den ihr zugefügten Schaden zu kompensieren und den Parasiten durch Einkapselung unschädlich zu machen“. Dieser Versuch gelingt der Pflanze allerdings in den meisten Fällen nicht, weil die Parasiten es verstehen, sich an die Abwehrreaktionen der Pflanze anzupassen und die gebildeten Wachstumsanomalien für ihre Ernährung ausnutzen. Die Parasiten begeben sich dabei jedoch, so folgert Weidner weiter, in ein enges Abhängigkeitsverhältnis von der Wirtspflanze.

Das heißt also, der Parasit wird zwar lokalisiert, aber seine Einwirkung auf die Pflanze wird nicht verhindert. Er veranlaßt vielmehr die Pflanze zur Schaffung von für seine Ernährung besonders günstigen Bedingungen. Wenn es ihm gelingt, die Pflanze zur Reaktion zu zwingen, ist er der Sieger in dem Kampf.

Nicht jeder Angriff eines Gallenerregers führt jedoch zur Abwehrreaktion der Pflanze im Sinne einer Gallenbildung. Wir kennen eine Reihe von Fällen, bei denen die Pflanze für den Parasiten keine Möglichkeit schafft sich zu ernähren und zu entwickeln.

Die Reblaus ist dafür das bekannteste Beispiel. Diese Blattlaus kann durch ihren Reiz die Pflanze zur Reaktion in Form einer Gallenbildung oder zur Abwehr in Form von Nekrosen anregen.

Zweigelt (1941) hat daraus die Folgerung gezogen, daß die Nekrose-Reaktion, d. h. das Absterben des angegriffenen Pflanzengewebes, ein Ausdruck der besonderen Stärke des Parasiten ist, dessen Speichel so toxisch sein soll, daß die Pflanzenzellen abgetötet werden.

Die Tatsachen sprechen jedoch gegen diese Ansicht von Zweigelt. Mit der Abtötung der Pflanzenzellen wird dem Parasiten jede Ernährungsmöglichkeit genommen. Er kann sich nur fortentwickeln, wenn durch seinen Reiz die Galle gebildet und damit für ihn die Ernährungsmöglichkeit geschaffen wird.

Gallenbildung oder Abwehr durch Absterben der Zellen werden zwar vom Parasitenreiz bestimmt, aber die Stärke der Gegenreaktion der Pflanze gibt den Ausschlag für das Ausmaß. Damit kann die Pflanze ganz erheblich in das Entwicklungsgeschehen des Parasiten eingreifen.

Einen Einblick in diese Vorgänge konnten wir allerdings erst auf Grund der neuen Erkenntnisse über die Entstehung der Pflanzengallen gewinnen.

Über die Ursachen, die zur Gallenbildung führen, ist schon viel diskutiert worden. Eine endgültige Klärung konnte auch bis heute noch nicht erzielt werden. Aber gewisse Vorstellungen, die dem wirklichen Geschehen wahrscheinlich sehr nahe kommen, können wir uns heute doch schon machen (Nolte, 1954, Weidner, 1957 b).

Es gilt heute als sicher, daß der Reiz des Parasiten rein mechanisch sein kann, aber daß in sehr vielen Fällen eine chemische Beeinflussung der Pflanze vorliegt. Über die Natur des in die Pflanze abgeschiedenen Stoffes, der im Speichel enthalten sein kann, wie es für die Rhynchoten und die Gallmücken nachgewiesen wurde, oder der aus den Malpighischen Gefäßen stammt, wie für die Blattwespen festgestellt wurde, wissen wir noch sehr wenig. Sicher ist heute jedoch, daß dieser Stoff nicht selbst die Veränderungen direkt verursacht, sondern daß er nur eine Kette von Stoffwechselfvorgängen in der Pflanze auslöst. Dabei können das Enzymsystem oder der Wachstoffspegel oder auch beide Komponenten Veränderungen erfahren. Das Ausmaß der Vorgänge in der Pflanze selbst entscheidet dann darüber, ob es zu Wachstumsförderungen, zu Hemmungen oder zur totalen Abwehr kommt.

Von ausschlaggebender Bedeutung ist dabei das Alter des vom Parasiten angegriffenen Pflanzengewebes.

In eigenen Untersuchungen konnte dies für Gallmücken, insbesondere am Beispiel der Kohldrehherzmücke (*Contarinia nasturtii* Kieff.) nachgewiesen werden (Nolte, 1954 a, b, 1959, Nolte und Fritzsche, 1954). Diese Gallmücke, die auf verschiedenen Cruciferen lebt, kann verschiedenartige Schadbilder anregen.

Das bekannteste Schadbild ist die sog. Drehherzigkeit des Kohls. Es kommt zu Kräuselungen der Herzblätter, zu Verdickungen der Blattstielbasis und zu Krümmungen der Blattstiele und der Blattfläche. Die Blätter bleiben im Wachstum zurück, sie liegen mehr oder weniger verkrümmt über den Herzen. Aber die Weibchen können ihre Eier auch in die Blütenknospen von Cruciferen legen, die sich dann nicht öffnen und etwas anschwellen. Oder die Eier werden in den noch geschlossenen Knospenstand abgelegt, bevor dieser sich streckt. In diesem Fall hört das Streckungswachstum auf, die Knospen bleiben dicht gedrängt an der Spitze des Sprosses sitzen.

Ein weiteres, vor allen Dingen im Sommer weit verbreitetes Schadbild sind Kräuselungen der Blattfläche, in deren Bereich sich die Larven entwickeln.

Diese verschiedenartigen Schadbilder werden durch einen im Speichel der Larven enthaltenen Stoff verursacht, wie bereits an anderer Stelle mitgeteilt werden konnte (Nolte, 1959). Barbara Stokes (1953) konnte in Auswahlversuchen feststellen, daß das Weibchen bereits bei der Eiablage eine Auswahl trifft und nur junge Pflanzenteile mit Eiern belegt.

Um physiologisch junge Pflanzenteile handelt es sich zweifellos bei dem Bereich des Vegetationspunktes der Kohlpflanzen, bei den Knospen und bei dem Bereich des Knospenstandes. Gewisse Unklarheiten bestanden jedoch bisher für den Befall der Blattspreite, da er an den entfaltetten und nicht mehr als physiologisch jung zu betrachtenden Blättern festgestellt wurde.

Die legereifen Weibchen von *Contarinia nasturtii* Kieff. schreiten im Labor auch dann zur Eiablage, wenn ihnen kein geeignetes Pflanzenmaterial angeboten wird. Es muß daher damit gerechnet werden, daß sie auch im Freiland gelegentlich Eier an die bereits entwickelte Blattspreite ablegen. Nach den in Übertragungsversuchen gemachten Beobachtungen ist es allerdings unwahrscheinlich, daß sich unter Freilandbedingungen solche Eier überhaupt entwickeln, weil sie ungeschützt sind, nicht fest genug haften oder durch Witterungseinflüsse, vor allem durch die Sonnenbestrahlung vernichtet werden. Im Bereich des Vegetationspunktes, in der Knospe oder im Knospenstand sind sie gegen derartige Einflüsse weitgehend geschützt.

Wir haben nun Eier und Larven auf die Blattspreite verschieden alter Blätter von Cruciferen übertragen. Dabei konnten wir feststellen, daß eine Entwicklung der Larven nur stattfinden kann, wenn ganz junge, sich eben entfaltende Blätter gewählt werden. Blätter, die sich bereits gestreckt hatten, reagierten auf die Larvenwirkung nicht mehr. Es kam nicht zu Kräuselbildungen. Auch konnten sich hier die Larven nicht entwickeln, sie verhungerten und gingen zu Grunde.

Das Schadbild der Blattkräuslung wird nur bei einer Eiablage an die sich eben entfaltenden Blätter verursacht. Auch für den Blattbefall durch *Contarinia nasturtii* gilt daher, daß nur physiologisch junges Pflanzengewebe auf den Angriff reagiert.

Diese Abhängigkeit vom physiologischen Alter des angegriffenen Pflanzengewebes ist darin begründet, daß, wie mehrjährige Versuche gezeigt haben, der wirksame Stoff im Gallmückenspeichel die Hormonzufuhr zu den angegriffenen Pflanzenteilen anregt.

Welche Bedeutung einer solchen Beeinflussung des pflanzeigenen Hormonspiegels zukommt, konnten Wartenberg (1953/54) für die Blutlaus (*Eriosoma lanigerum* H.) und sein Schüler Niklowitz (1955) für die Reblaus (*Viteus vitifolii* Fitch) zeigen. Zu einer Gallenbildung kommt es nur, wenn das angegriffene Pflanzengewebe unter dem Einfluß eines regen pflanzeigenen Hormonstoffwechsels steht. Gleichzeitig konnte gezeigt werden, daß sich die Blattläuse aber auch nur richtig ernähren können, wenn die Pflanze unter dem Einfluß des angeregten Hormonstoffwechsels das Gallengewebe bildet. Wartenberg (1953/54) konnte nachweisen, daß das Abklingen des Blutlausbesatzes im Sommer von Veränderungen des Stoffwechsels im Gallengewebe abhängig ist.

Für die Reblaus konnte Anders (1957 a, b) die Bedeutung des Hormonstoffwechsels bestätigen. Nach seinen Untersuchungen muß eine natürliche Mitosehäufigkeit des befallenen Gewebes gegeben sein. Ist dies nicht gewährleistet und sind die Abwehrstoffe der Pflanze stark genug, sterben die angegriffene Gewebeteile ab. Es kommt zu den schon erwähnten Nekrosen. An solchen Blättern oder Wurzeln können sich die Rebläuse nicht ernähren. Die Pflanze bestimmt also, ob sich die Parasiten weiter entwickeln können oder nicht.

Einen ähnlichen Einfluß der Pflanze auf den Gallenerreger hat Niklas (1955) für die Weidenblattwespen *Nematus proximus* Lep. und *N. vesicator* Br. feststellen können. Weiden der gleichen Art, die sich morphologisch nicht trennen lassen, werden, unterschiedlich befallen oder beeinflussen bei Befall die Entwicklungsdauer der Larven. Für *N. proximus* konnten Unterschiede in der Dauer der Larvenentwicklung von 8 Wochen, für *N. vesicator* von 4 Wochen festgestellt werden. Mit Recht folgert Niklas, daß stoffwechselphysiologische Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen maßgebend sein müssen.

Für die Galleninsekten liegen bisher erst wenige Ergebnisse zur Frage der Beeinflussung durch die Pflanze vor. Aber für freilebende Insekten und für Spinnmilben gibt es in gleicher Richtung weisende Beobachtungen.

Es sei in diesem Zusammenhang nur darauf hingewiesen, daß der Stickstoffgehalt der Pflanze für die Blattlausentwicklung von Bedeutung ist (Henke, 1958), oder daß Standort und Wirtspflanze die Vermehrung der Schildläuse beeinflussen können (Schmutterer, 1953), und es sei auf Feststellungen bei Spinnmilben hingewiesen, die den Einfluß der Wirtspflanze besonders deutlich machen. Nach noch nicht veröffentlichten Ergebnissen meines Mitarbeiters Dr. R. Fritzsche ruft Wirtspflanzenwechsel bei *Tetranychus urticae* Koch morphologische und physiologische Veränderungen beim Parasiten hervor,

die bei Rückübertragung auf die Ausgangswirtspflanze auch wieder rückgängig gemacht werden können. Selbst die Resistenz gegen Akarizide wird nach den Untersuchungen von Fritzsche durch die Wirtspflanze beeinflusst.

Wenn nun schon die freilebenden Pflanzenparasiten so stark von der Wirtspflanze beeinflusst werden können, dann, so muß gefolgert werden, werden die weitaus stärker an ihre eigentliche Wirtspflanze angepaßten Galleninsekten auch noch weitaus stärker dem Einfluß der Pflanze unterliegen. Es ist damit ein Problem angeschnitten worden, für das uns erst wenige Beispiele bekannt sind, das aber in Zukunft intensiver bearbeitet werden muß, weil die Lösung dieser Fragen wesentlich mit dazu beitragen wird, das Problem „Entstehung der Pflanzengallen“ einer endgültigen Klärung zuzuführen.

LITERATUR

- Anders F., 1957 a, *Vitis*, 1: 121—124.
— 1957b, *Vitis*, 1: 142—152.
Fritzsche R., 1960, *Biol. Zentr. Bl.*, 79 (5).
Henke O., 1958, *Urania, Wien*, 21: 180—183.
Küster E., 1911, *Die Gallen der Pflanzen*, Leipzig.
Niklas O. F., 1955, *Beitr. z. Entom.*, 5: 129—152.
Niklowitz W., 1955, *Phytopath., Z.* 24: 299—340.
Nolte H. - W., 1954a, *Verh. Dtsch. Ges. angew. Entom.*, 12: 124—128.
— 1954b, *Deutscher Entomologentag in Hamburg 1953*, 139—146.
— 1959, *IV. Internationaler Pflanzenschutzkongress Hamburg*.
Nolte H. - W. und Fritzsche R., 1954, *Dtsch. entom. Z.*, 1: 90—98.
Schmutterer H., 1953, *Z. angew. Ent.*, 34: 65—100.
Stokes B., 1953, *Tidsschr. Plandenziekten*, 59: 82—90.
Wartenberg H., 1953 54, *Wiss. Z. Univ. Jena, Math. - Nat. Reihe*, 3: 409—430.
Weidner H., 1957a, *Z. Pflanzenkrankh.*, 64: 86—93.
— 1957b, *Z. Pflanzenkrankh.*, 64: 287—309.
Zweigelt F., 1941, *Z. angew. Ent.*, 28: 194—210.

РЕЗЮМЕ

Растительные галлы возникают как реакция растения на раздражение, вызываемое паразитом. Последний влияет на обмен веществ растения. Физиологические изменения в растении, в свою очередь, влияют на развитие паразита. Галл может возникнуть лишь из физиологически молодой растительной ткани. Если галл не образуется, то паразит погибает от голода. В случае образования галла химический состав ткани может влиять на продолжительность развития и на размножение паразита. Это доказано как на примере ряда групп насекомых-галлообразователей (галлиц, орехотворок, некоторых тлей), так и на примере свободноживущих тлей, червецов и клещей.

THE INFLUENCE OF VARIOUS APHID SPECIES AS FOOD FOR THE
LADY-BIRDS *COCCINELLA 7-PUNCTATA* L.
AND *ADALIA BIPUNCTATA* L.

Сравнение влияния некоторых видов тлей в качестве пищи божьих коровок
Coccinella 7-punctata L. и *Adalia bipunctata* L.

I. HODEK

(Entomological Laboratory of Czechoslovak Academy of Sciences
Praha, Czechoslovakia)

On the basis of numerous investigations the aphidophagous lady-birds were considered polyphagous their ordinary food being not only all aphid species, but also other insects. Only a few allusions in the literature spoke against the universal view (Johnson, 1907, Těšenga, Bogunova, 1936, Radzievskaja, 1939, George, 1957).

As demonstrated by a series of exact long-term food experiments this conception is liable to criticism. Aphidophagous coccinellids may be polyphagous — but this quality does not exclude a kind of food specialization. This opinion has been expressed by various authors as Moursi, Kamal (1946), Djadečko (1954), Ibrahim (1955) and Putman (1955 — analogically, by the acarophagous lady-bird).

By means of experimental breeds of *Coccinella 7-punctata* L. it was ascertained the suitable prey being the aphids *Aphis (Doralis) fabae* Scop., *Pergandeida medicaginis* Koch, *Hyalopterus pruni* L., *Uromelan aeneus* Hrl. The aphid *Aphis sambuci* L. proved to be a highly detrimental food causing invariably the total extinction of larval breeds after 25—26 days. The daily consumption of this food was excessively reduced compared to controls and the larvae were considerably retarded in their development. The alternating of suitable and unsuitable food during the larval development proved that the negative effect of this aphid food affected all the larval stages. Most sensible appeared to be the last stage with the greatest food consumption.

Young newly emerged lady-birds *C. 7-punctata* were equally sensible towards *Aphis sambuci* as the larvae. Imaginal breeds fed on this aphid from their emergence finished again with the complete dying-out within 17,5 days.

Early in spring the lady-birds *C. 7-punctata* having left their hibernacula can be seen on the shrubs *Sambucus nigra* L. consuming the colonies of *A. sambuci*. Accordingly, old imagoes could be considered more resistant against the detrimental effect of *A. sambuci*. Experiments made in this direction

revealed the imagoes fed on *A. sambuci* did not show a higher death-rate and their ovaria examined after 14 days through dissection were maturing. However, when these experiments were repeated, we discovered the copulation and maturation of ovaria failed to induce the oviposition (during 24 days). Only after another 9 days when a suitable food was introduced the first ovipositions appeared. Accordingly, the nutrition with *A. sambuci* even if not completely hindering the maturation of ovaria inhibits in some way the oviposition being thus an unsuitable food, too, for old hibernated imagoes.

To exclude the possibility the unfavourable effects of *A. sambuci* might be due to the reduced amount of food we introduced breeds with lower rates of a suitable food than those of *A. sambuci* consumption. As a result, their development was considerably retarded, but the death-rate remained normal and the pupation and emergence appeared to be in no way affected.

Consequently, the negative affect of *A. sambuci* as prey for *C. 7-punctata* does not consist in the reduced amount of this unsuitable food. Although it is not altogether impossible the disagreeing effects to be due to the insufficient nutritivity or unfavourable chemical composition, it seems highly probable the main harmful effect comes directly from the toxic substances contained. One of the efficient chemical compounds contained in the elder (*S. nigra*) is the glycoside sambunigrin splitting enzymatically or by means of diluted acids into D-glucosis, benzaldehyde and cyanic acid. Sambunigrin may be transferred with food from the elder into aphids und further into coccinellids causing their death by poisoning them with the cyanic acid produced by the action of glycoside-splitting ferments occuring precisely in the coccinellids (Kuznecov, 1948).

For the lady-bird *Adalia bipunctata* L. *A. sambuci* seems to be a rather less dangereous food than for *C. 7-punctata*, even if not being exactly the most satisfying. Compared to controls the experimented individuals had their larval development retarded by a fifth, their total death-rate being double: nearly a half finished larval development and about one third gave origin to new imagoes.

The reason for this different reaction of both coccinellid species seems to be their different way of life. The coccinellid *A. bipunctata* liable to biotops such as orchards, groves, shrubery, hop-fields etc. all over the middle and east Europe is obviously adapted to feed on *A. sambuci* occurring in the same biotop as a monophag of the elder. On the other hand, the coccinellid *C. 7-punctata* as a typical inhabitant of cultivated open areas does not appear to be pre-disposed to such an adaption.

An analogic situation was found in the breeds of the lady-bird *Semiadalia 11-notata* Schneid. It was impossible to achieve normal larval development and ovarial maturation when fed on the aphid *P. medicaginis* Koch which had been previously found a suitable prey for *C. 7-punctata*. *A. fabae*,

another favourable food of *C. 7-punctata* is at the same time a first-rate food also for *S. 11-notata*.

Our observations led us to the following conclusion on the evaluation of food of the lady-birds (and probably of insects in general): it is necessary to distinguish precisely the accepted food which can be either a necessity food (alternative, accidental) or a suitable food (principal, specific), the latter being the only one bringing forth the ontogenetic development, the larval development and sexual maturation — particularly in females — included. Consequently, the character of food cannot be judged according to individual observations, but uniquely on the basis of systematic experimental breeds. This all, is in full agreement with the progress of methodics in entomology: from observation to experiment.

LITERATURE

- Djadečko N. P., 1954, Kokeinellidy USSR, Kijev.
George K. S., 1957, *Bull. ent. Res.*, **48**: 619—629.
Hodek I., 1956, *Acta soc. zool. Bohemoslov.*, **20**: 62—74.
— 1957a, *Acta Soc. ent. Czechoslov.*, **54**: 10—17.
— 1957b, *Folia Zoologica*, **6**: 3—12.
Ibrahim M. M., 1955, *Bull. Soc. ent. Egypte*, **39**: 395—423.
Johnson R. H., 1957, *Ent. News Philad.*, **18**: 171—174.
Kuzněcov N. J., 1948, *Osnovy fiziologii nasėkomych*. I. Izd. AN SSSR.
Moursi A. A., Kamal M., 1946, *Bull. Soc. Fouad I^{er} Ent.*, **30**: 63—74.
Putman W. L., 1955, *Canad. Entomol.*, **87**: 9—33.
Radzjevskaja S. B., 1939, *Probl. Ecol. Biocenol.*, **4**: 268—275. (*Rev. appl. Ent.*, **1941**: 486.)
Tělenga N. A., Bogunova M. V., 1936, *Zašč. rast.*, **1936**: 75—87.

РЕЗЮМЕ

Обнаружено, что божьи коровки часто принимают неподходящую (альтернативную) пищу; при такой пище взрослые имаго могут существовать, однако личинки не могут развиваться, а самки не откладывают яйца. Это возможно только при эссенциальной (специфической) пище. Как эссенциальная пища для *Coccinella 7-punctata* L. были опытным путем установлены 4 вида тлей. Очень неблагоприятно влияет питание тлей *Aphis sambuci* L. Выказана гипотеза о причинах этого влияния. Для божьей коровки *Adalia bipunctata* L. тля *A. sambuci* является тоже только альтернативной пищей, но влияет на нее менее неблагоприятно. Это могло бы быть следствием процесса приспособления, в случае *A. bipunctata* зависящей от тех же биотопов, что и *A. sambuci*. Для божьей коровки *Semidalia 11-notata* Schneid. является тля *Aphis fabae* Scop. эссенциальной пищей, *Pergandeida medicaginis* Koch. — только альтернативной.

ZUR FRAGE DER ERNÄHRUNG PHYTOPHAGER LEPIDOPTEREN

К вопросу питания фитофагных *Lepidoptera*

V. MACKO und J. JASIČ

(Laboratorium für Pflanzenschutz der Tschechoslowakischen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften in Ivanka pri Dunaji, Tschechoslowakei)

Der überwiegende Anteil der Arbeiten, die sich mit der Ernährung phytophager Raupen befassen, betreffen den Seidenspinner (*Bombyx mori* L.). Eine Übersicht dieser Arbeiten gibt Legay (1958) an. Bei den übrigen Arten ist diese Problematik weniger frequentiert (Friend 1958), obwohl der grösste Anteil der Schäden, der von phytophagen Insekten verursacht wird, eine direkte Folge oder eng mit dem Prozess des Frasses verbunden ist. Unter blattfressenden Schädlingen sind viele Schmetterlingenarten, deren polyphage Raupen oft als Defolianten auftreten. Zu ihnen gehört auch der Weisse Bärenspinner (*Hyphantria cunea* Drury), bei dem wir ausser dem Einfluss der oekologischen Faktoren auf die Fruchtbarkeit, dem Wuchs und anderer Lebensäusserungen (Jasič, Bírová, 1958, Jasič, 1959 a. b.), auch die Frage der Ernährungsverhältnisse studierten.

Raupen des Weissen Bärenspinners züchteten wir in der I. Generation, beginnend vom V. Instar individuell bei Temperaturen von 29, 23 und 18°C auf Maulbeeren und bei einer Temperatur von 23—25°C auf Ahorn, Nussbaum, Kirschen und Zwetschken. Den Raupen verabfolgten wir täglich die gewogene Hälfte der Blätter, deren andere Hälfte wir zu Kontrollzwecken weglegten. Ebenso sammelten und legten wir auch täglich die Reste der Blätter und die Exkremete weg. Die Puppen aus den Zuchten bei einzelnen Temperaturen und Wirtspflanzen analysierten wir auf den Inhalt von Trockenmasse, Fett und Stickstoff. Sämtliche angeführte Beobachtungen führten wir mit Rücksicht auf das Geschlecht der Raupen und Puppen des Weissen Bärenspinners durch. Obwohl man die erzielten Ergebnisse nicht als absolute betrachten kann, ergeben sie dennoch eine Übersicht wie die einzelnen Faktoren die Nahrungsaufnahme, ihre Verwertung und die Akkumulation der Reservestoffe beeinflussen.

Als der augenscheinlichste Faktor der individuellen Variabilität erwies sich das Geschlecht der Raupen und Puppen. Die weiblichen Raupen verbrauchten in den beiden letzten Instaren bei 29°C, 1,893 g Maulbeerblätter, während die Männchen bloss 2/3 der angeführten Menge (1,273 g verbrauchten). Bei einer Temperatur von 29°C war dieser Unterschied der augenscheinlichste, während bei Temperaturen von 23 und 18°C, bei einer gleichzeitigen Vermin-

derung des Nahrungsverbrauches, sich diese Differenz nicht in so einem Ausmass geltend machte. Die Verwertung der Nahrung bzw. der Koeffizient der Nahrungsverwertung =

$$\frac{\text{Gewicht der angenommenen Nahrung} - \text{Gewicht der Exkremente}}{\text{Gewicht der angenommenen Nahrung}}$$

Gewicht der aufgenommenen Nahrung war bei 23°C am höchsten (bei Weibchen 0,39, bei den Männchen 0,34). Bei Temperaturen von 29°C und 18°C war der Koeffizient der Nahrungsverwertung ein niedrigerer, was auf eine oberflächlichere Verdauung bei diesen Temperaturen hinweist. Bei Raupen, die auf den Blättern von Ahorn, Nuss, Kirsch- und Zwetschkenbäumen bei einer Temperatur von 23—25°C gezogen wurden, stellten wir einen grösseren Nahrungsverbrauch und einen verminderten Koeffizient ihrer Verwertung im Vergleich mit dem Maulbeerbaum bei 23°C fest. Die erzielten Ergebnisse sind in Tabelle Nr. 1 angeführt. Die erwähnten Wirtspflanzen sind für den Weissen Bärenspinner weniger geeignet als die Maulbeere, wenn wir als Kriterium die geeignete Fruchtbarkeit der Weibchen (Jasič 1959 b) wählen.

Die Fruchtbarkeit der Weibchen kann als Ergebnis einer Ansammlung von Nahrungsstoffen und ihre Bewirtschaftung unter den gegebenen Bedingungen betrachtet werden. Aus diesem Grund bemühten wir uns wenigstens teilweise den Einfluss der Temperatur auf die Wirtspflanzen bzw. auf die Qualität der Nahrung bei der Bildung von Reservennahrungsstoffen, die für die Erledigung der Lebensfunktionen in den einzelnen Entwicklungsstadien benötigt werden, festzustellen. Man muss zufügen, dass beim Weissen Bärenspinner die Imagines keine Nahrung aufnehmen und somit die Raupen das einzige Stadium verkörpern, in dem die erwähnten Reservennahrungsstoffe akkumuliert werden. Im Puppenstadium handelt es sich eigentlich um eine endogene Ernährung und es hängt nur von der Oekonomie der Bewirtschaftung diese Stoffe ab, was wieder von den klimatischen Bedingungen ev. vom gesundheitlichen Stand der Population abhängig ist.

Bei unseren Versuchen verfolgten wir den Einfluss der Temperaturen und einer verschiedenen Qualität der Nahrung auf die Menge des angespeicherten Fettes (Petrolätherextrakt) und des gesamten Stickstoffes. Die Trockenmasse, das Fett und den gesamten Stickstoffinhalt stellten wir in den Puppen, sofort nach der erfolgten Verpuppung fest. Aus den in der Tabelle Nr. 2 angeführten Ergebnissen folgt, dass die Trockenmasse und der Stickstoffgehalt der Puppen nicht wesentlich durch die Temperatur und die Wirtspflanze beeinflusst wird, bei der die Entwicklung der Raupen erfolgte. Im Stickstoffgehalt äussert sich ein Dimorphismus. Die weiblichen Puppen hatten in jedem einzelnen Fall einen höheren Stickstoffgehalt als die Männchen. Ähnlich äussert sich dies auch im Fettgehalt, aber umgekehrt. Die Männchen hatten einen höheren Fettgehalt als die Weibchen. Ausserdem ist der Fett-

Tabelle 1.

Der Verbrauch an Blättern und der Koeffizient der Nahrungsverwertung bei Raupen des Weissen Bärenspinners (*Hyphantria cunea* Drury) gezüchtet bei verschiedenen Temperaturen und auf verschiedenen Wirtspflanzen.

Wirtspflanze	Weisse Maulbeere						23—25°C					
	29°C			23°C			18°C			23—25°C		
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Geschlecht der Puppen												
Gewicht der aufgenommenen Blätter in g	1,893	1,273	1,524	1,632	1,193	0,989	1,709	1,210	1,404	1,902	1,370	1,299
Koeffizient der Nahrungsverwertung	0,35	0,31	0,39	0,34	0,36	0,30	0,37	0,31	0,24	0,25	0,23	0,26

Tabelle 2. Die Trockenmasse, Fett- und Stickstoffgehalt der Puppen des Weissen Bärenspinners (*Hyphantria cunea* Drury) bei der Entwicklung von Raupen der I. Generation bei verschiedenen Temperaturbedingungen und beim Frass auf verschiedenen Wirtspflanzen.

Wirtspflanze	Weisse Maulbeere						23—25°C					
	29°C			23°C			18°C			23—25°C		
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Geschlecht der Puppen												
Trockenmasse	32,84	32,84	33,96	34,11	34,16	33,25	32,75	31,84	32,13	33,17	33,56	34,27
Fett	6,57	10,10	9,08	11,01	6,09	9,32	11,55	12,29	13,94	11,60	14,17	15,22
Stickstoff	2,97	2,73	3,52	2,66	3,42	2,76	3,20	2,81	2,61	2,80	2,45	3,23

gehalt der Puppen von der Temperatur abhängig, bei der die Larvenentwicklung verlief. Er ist umso höher, je mehr er sich während der Larvenentwicklung zum Optimum nähert, was beim Weissen Bärenspinner nahe zu 26°C ist.

Ein geschlechtlicher Dimorphismus im Nahrungsverbrauch im Koeffizient der Verwertung der Nahrung bei den Raupen und im Stickstoff- und Fettgehalt der Puppen des Weissen Bärenspinners kann als Folge einer Akkumulation der Nahrungsstoffe bei den Weibchen für ihre Funktion als Eierproduzent der imaginalen Phase der Entwicklung betrachtet werden. Ein höherer Fettgehalt bei männlichen Puppen, kann durch eine grössere Flugaktivität der Imagines dieses Geschlechtes (Gere, 1955—56) betrachtet werden.

LITERATUR

- Friend W. G., 1958, *Ann. Rev. Entomol.*, **3**: 57—74.
Gere G., 1955—56, *Zool. Jb.*, **66**: 531—546.
Jasič J., 1959a, *Biológia*, **14** (v tlači).
— 1959b, Dizertácia.
Jasič J., Bírová H., 1958, *Biológia*, **13**: 793—809.
Legay J. M., 1958, *Ann. Rev. Entomol.*: **3**, 75—86.

РЕЗЮМЕ

При индивидуальном воспитании гусениц белой американской бабочки (*Hyphantria cunea* Drury) было установлено, что количество принятой пищи, а также коэффициент ее использования зависят от температуры и вида кормового растения. Влияние этих факторов в течение личиночного развития отразилось и на содержании жиров в куколках белой американской бабочки. Кроме того, были отмечены различия в количестве пищи, принимаемой гусеницами, и в содержании жиров и азота в куколках в зависимости от пола особей, что свидетельствует о различных требованиях самок и самцов.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN EINFLUSS EINIGER BIOTISCHER FAKTOREN AUF DIE POPULATIONSENTWICKLUNG VON *CALANDRA GRANARIA* L. UND *SITOPHILUS ORYZAE* L.

Исследование влияния некоторых биотических факторов на развитие популяции *Calandra granaria* L. и *Sitophilus oryzae* L.

H. SANDNER

(Institut für Ökologie der Polnischen Akademie der Wissenschaften, Warszawa, Polen)

Die Abhängigkeit zwischen der Zahl der gelegten Eier und der Nahrungsart, beim Korn — und Reiskäfer wie auch der Einfluss der Nahrung auf das Tempo der Keim — und Larvenentwicklung sind schon mehrmals untersucht worden. Solche Experimente wurden auch vom Verfasser in den letzten Jahren (Sandner, 1958a und 1959a) durchgeführt. In den gegenwärtigen Versuchen wurden drei Populationen des Reiskäfers, die seit 5 Generationen auf einheitlicher Nahrung: Mais, Weizen und Gerstegrütze erhalten waren, bearbeitet. Die Individuen dieser drei Populationen waren deutlich unterschiedlich u. a. in Hinsicht auf das Gewicht. Die schwersten waren die auf Mais — die leichtesten die auf Grütze gezüchteten. Je 30 Individuen im Alter von 1—10 Tagen wurden bei ständig gleicher Temperatur und Feuchtigkeit in geschlossenen, eine Mischung der drei obengenannten Nahrungsarten enthaltenden gläsernen Gefäßen untergebracht. Nach 24 Tagen wurden die Imagines der Ausgangsgeneration weggenommen, die Nahrungsarten getrennt und die Imagines der nachfolgenden Generation alltäglich durchgesehen und gezählt.

Die Zuchtperiode dauerte 49 Tage und die Ergebnisse zeigen, dass bei Weibchen des Reiskäfers eine geringfügige Neigung zur Eiablage in dieser Nahrung, in welcher sie gezüchtet war, bestehe. Dabei wird die grösste Eizahl in der Grütze, die minimale in den Maiskörnern gelegt (Abb. 1). Der Einfluss der Nahrung, auf welcher der Reiskäfer gezüchtet wurde, auf seine Fruchtbarkeit ist viel deutlicher. Der aus Weizen gezüchtete Reiskäfer legt die grösste Eizahl (Abb. 2). Ein ähnlicher Versuch wurde mit dem Kornkäfer durchgeführt, wobei er mit Weizen, Roggen und Gerstegrütze genährt wurde. Man hatte dabei keinen Einfluss der Nahrung auf die Wahl des Substrats für die Eiablage festgestellt. Die meisten Eier wurden von den Weibchen in den Roggen, weniger in den Weizen und bedeutend weniger in die Gerstegrütze gelegt. Der Einfluss der Nahrung auf das Individuengewicht und auf die Fruchtbarkeit war schwächer, aber auch deutlich (Abb. 3).

In einigen Publikationen hatte der Verfasser Versuchsergebnisse über den Einfluss der Bevölkerungsdichte auf die Populationsentwicklung verschiedener

Käferarten dargestellt (Sandner, 1958b, 1959b, im Druck). Der Wirkungscharakter dieses Faktors ist bei einzelnen Spezies verschieden. Um das Wesen der Erscheinung des nachteiligen Einflusses zur hohen Populationsdichte zu klären, habe ich Versuche durchgeführt, in welchen der zeitliche Verlauf

dieser Erscheinung untersucht werden sollte. Für das Experiment wurden zwei verschiedene Ausgangszahlen des Kornkäfers — 30 und 150 Individuen

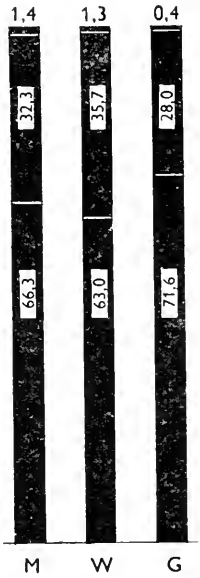


Abb. 1. Prozentuelle Verteilung der Eier in drei verschiedenen Nahrungsarten (von oben: Mais, Weizen, Gerstegrütze) bei drei Populationen des Reiskäfers, gehalten an: Mais (M), Weizen (W) und Gerstegrütze (G).



Abb. 2. Fruchtbarkeits-Indexe für drei Populationen des Reiskäfers, gehalten an: Mais (M), Weizen (W) und Gerstegrütze (G). Kleine Säulen — durchschnittliches Gewicht eines Käfers in Mg.

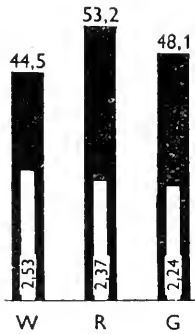


Abb. 3. Fruchtbarkeits-Indexe für drei Populationen des Kornkäfers gehalten an: Weizen (W), Roggen (R) und Gerstegrütze (G). Kleine Säulen — durchschnittliches Gewicht eines Käfers in Mg.

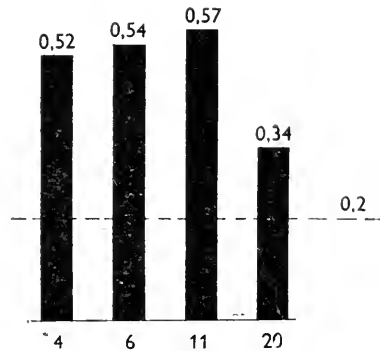


Abb. 4. Indexe des Übervölkerungseinflusses für verschiedene Zeitdauer der Eiablage des Kornkäfers.

auf 50 g Weizen, genommen. Der Versuch war in 4 Serien durchgeführt, die sich durch verschiedene, den Käfern zur Eiablage gelassene Zeitdauer, differenzierten. Sie betrug 4, 6, 11 und 20 Tage. Es wurden nachher die Imagines der Ausgangsgeneration beseitigt und die Nahrungsgaben alltäglich durchgesehen, wobei die Individuen der Nachfolgegeneration gezählt und abgetrennt waren. Der Versuch verlief bei ständig gleicher Temperatur und Feuchtigkeit.

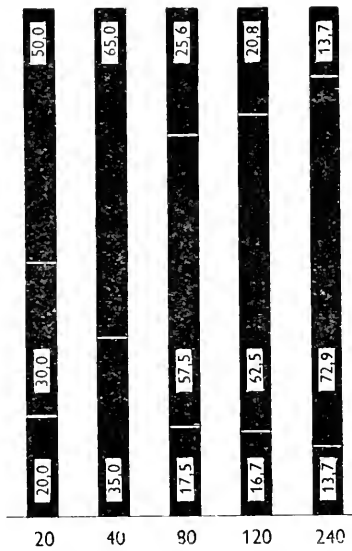


Abb. 5. Prozentuelle Verteilung der Imagines der Ausgangsgeneration in drei Nahrungsschichten bei verschiedenen Populationsdichten des Kornkäfers.

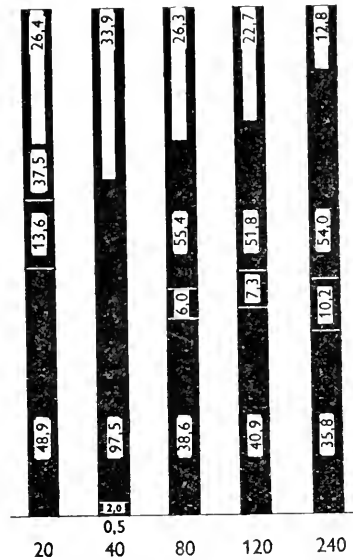


Abb. 6. Prozentuelle Verteilung der Nachfolgegeneration in drei Nahrungsschichten bei verschiedenen Populationsdichten des Kornkäfers. Kleine Säulen oben — Fruchtbarkeit Indexe.

Der nachteilige Einfluss der übermässigen Populationsdichte ist in der relativen Minderung der Nachkommenzahl mit dem Steigen der Individuenzahl sichtbar. Ohne diesen nachteiligen Einfluss, sollte theoretisch das Verhältnis der Nachkommenzahl der 30 Individuen zur Nachkommenzahl der 150 Individuen 0,2 betragen. Das Verhältnis dieser beiden Grössen kann als „Index des Übervölkerungseinflusses“ bezeichnet werden. Dieser Index ist umso grösser, je stärker der Einfluss der überhöhten Populationsdichte ist. In den durchgeführten Versuchen weist der Index eine zeitliche Änderung auf (Abb. 4). Bei 4, 6 und 11 Tagen wächst er bedeutend von 0,52 bis 0,57, um bei 20 Tagen bis 0,34 zu fallen. Daraus ergibt sich, dass beim Kornkäfer der nachteilige Einfluss der Übervölkerung in den ersten Tagen der Eiablage am stärksten ist — nachher aber schwächer wird.

Schon frühere meine Untersuchungen (Sandner, im Druck) bewiesen,

dass für die Entwicklung der Populationen einzelner Arten, bei gegebenen Bedingungen eine optimale Populationsdichte bestehe. Das Ziel der hier angeführten Versuche war die Ermittlung der optimalen Populationsdichte auf Grund des Einflusses dieses Faktors auf das Verhalten und die Fruchtbarkeit der Insekten. Ich habe folgende Methodik angewendet. In 30 cm langen, 6 cm Durchmesser zählenden Leinensäcken wurde die Nahrung in drei Schichten: von unten 50 g Weizen, in der Mitte eine 20 cm lange Haferschicht und von oben auch 50 g Weizen, ausgelegt. In die obere Weizengabe wurden je 20, 40, 80, 120 und 240 Kornkäferindividuen im Alter von 1—7 Tagen eingeführt. Die geschlossenen Säcke wurden in Thermostaten gebracht. Nach 25 Tagen wurden die Säcke geöffnet, die Nahrungsgaben getrennt und von jeder die Käfer herausgenommen. Nachher wurden sämtliche Nahrungsgaben in die Zuchtgefässe hereingelegt und in denselben hygro- und thermostatischen Bedingungen unterbracht. Alltäglich hatte man die Gefässe durchgesehen und die Imagines der Nachfolgegeneration gezählt und entfernt. Die Lage nach 25 Tagen ist auf der Abb. 5 dargestellt. Es ist hier deutlich sichtbar, dass die geringste Wandertendenz die von 40 Individuen zusammengestellte Gruppe aufweis. Die Mehrheit der Käfer blieb in der oberen Weizengabe und keiner wurde in der unteren gefunden. Auf der Abb. 6 ist die senkrechte Einteilung der gelegten Eier dargestellt. Bei einer Populationsdichte von 40 Individuen wurde die Mehrheit — 97,5% der Eier in der oberen Nahrungsgabe gelegt. Die Verhältnisse dieser Käfergruppe sind entschieden anders als die der sämtlichen grösseren Gruppen und die der kleineren Gruppe. Der grösste Fruchtbarkeitsindex beweist auch, dass bei den Bedingungen des durchgeführten Versuches diese Populationsdichte als annähernd optimal betrachtet werden kann.

LITERATUR

- Sandner H., 1958a, *Ekol. Pals. B.*, 4.
— 1958b, *Ekol. Pals. B.*, 4.
— 1959a, Proc. XVth Int. Congr. Zool. London.
— 1959b, *Ekol. Pals. B.*, 5.
— *Pals. Pismo Ent. B.* (im Druck).

РЕЗЮМЕ

При исследовании влияния пищи на развитие *Calandra granaria* L. *Sitophilus oryzae* L. были использованы три популяции, воспитывавшиеся в течение пяти поколений на кукурузе, пшенице и ячменной крупе. Личинкам была предоставлена возможность выбора пищи и устанавливалось количество отложенных яиц; последнее было намного больше у жуков, воспитанных на крупе, чем у жуков с кукурузы и пшеницы.

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ТЛЕЙ В ПРОЦЕССЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К ЦИКЛАМ ИХ ХОЗЯЕВ

Evolution of Aphid Life Cycles During the Processes of Adaptation to the Living Cycles of their Host Plants

Г. Х. ШАПОШНИКОВ*)

(Зоологический институт Академии Наук СССР, Ленинград, СССР)

Свою работу автор рассматривает как дальнейшее развитие взглядов А. К. Мордвило (1901, 1925).

Ранее была установлена зависимость между эволюцией тлей и эволюцией жизненных форм растений. Приспосабливаясь к жизни в умеренном климате с его резко выраженной сезонностью и значительной сухостью, тли переходили с хвойных деревьев на лиственные, с деревьев на кустарники, с деревьев и кустарников на травянистые растения (Шапошников, 1951).

В настоящем исследовании, главным образом на новом экспериментальном материале (Шапошников, 1959), сделана попытка выяснить причины перехода тлей с древесных растений на травянистые, показать, как сезонные изменения в жизненном цикле растения-хозяина вынуждают изменяться жизненные циклы тлей.

Основными объектами исследования послужили близкие виды тлей из рода *Dysaphis* СВ. связанные с яблоней (*Malus orientalis*, *M. silvestris*, *M. domestica*) и тля *Brachycaudus divaricatae* Shar. связанная с алычей (*Prunus divaricata*). Наряду с выяснением жизненных циклов тлей, в разные отрезки сезона проводилось сравнительное изучение условий жизни, в основном условий питания тлей на листьях и побегах различного физиологического возраста на первичных и вторичных хозяевах. Наблюдения, эксперименты и биохимические анализы проводились, главным образом, на Северном Кавказе.

Приспособление тлей к сезонным изменениям в цикле их первичного хозяина. В конце весны в листьях яблони, алычи, равно как и многих других древесных растений, происходят серьезные физико-химические изменения, обусловленные созреванием листьев и замедлением роста побегов, а также общими сезонными изменениями в физиологии дерева.

Наблюдения и опыты показали, что в конце весны — начале лета условия жизни тлей резко ухудшаются. Плодовитость и выживаемость тлей на-

*) G. Kh. Shaposhnikov

столько снижаются, что многие виды даже на молодых растущих листьях не могут обеспечить достаточно высокий темп размножения и численность, позволяющую пережить летний период. Например, у *D. a. chaerophyllina* Shar. плодовитость резко снизилась с 50 личинок во втором поколении до 2—15 в пятом, а смертность возросла от 0 во втором до 45—100% в пятом поколении.

В качестве некоторых физико-химических факторов или, по крайней мере, показателей ухудшения условий жизни тлей, во всяком случае некоторых видов, можно указать на усиление процессов синтеза органических веществ, влекущее за собой прежде всего обеднение тканей листьев небелковым азотом, в особенности, снижение его содержания по отношению к белковому азоту (до 0, 1 и ниже), уменьшение содержания воды (до 70% и ниже), повышение концентрации сока (до 14% и выше) и его осмотического давления (до 10 атмосфер и выше.) Например, 13. V. 1955, в период нормального развития тлей рода *Dysaphis*, в галлах на листьях яблони небелкового азота содержалось 0,183% от сырого веса галла, или 0,464 по отношению к белковому азоту, в почти зрелом листе соответственно было 0,082% и 0,105. Тогда как 2. VI, когда тли уже не могли развиваться, в молодом листе было лишь 0,067% и 0,058, а в зрелом и того меньше — 0,047% и 0,50. Содержание воды за этот же период снизилось с 80,9% в галле до 68,4% в молодом листе 2. VI. Концентрация сока в населенных тлями галлах была 8,4% до 10,4%, а в неповрежденных листьях постепенно повышалась: в молодых листьях от 9,1% 16. V. 1956 до 19,0% 18. VII., в зрелых — от 11,4% 16. V. до 23,9% 18. VI.

В конце весны наблюдались резкие изменения в жизненных циклах тлей: они мигрировали на травянистые растения (с яблони *Dysaphis antrisci* СВ на *Chaerophyllum maculatum* и *D. radicola* Mordv. а Rumex, с алычи часть особей *Brachycaudus divaricatae* Shar. на *Melandrium alba*) или впадали в летне-зимнюю диапаузу (*D. devector* Walk. на яблоне, часть особей *B. divaricatae* Shar. на алыче).

Отсюда можно сделать вывод, что именно ухудшение условий жизни на деревянистых растениях в летний период вынуждает тлей к изменению их жизненных циклов.

Современные и исторические причины смены хозяев и диапаузы у тлей. В последнее время исследователи стали различать исторические причины смены хозяев, впервые вызвавшие это явление, и современные — регулирующие его (Bonnetmaison, 1951, Kennedy and Booth 1954, Шапошников, 1955).

Как показали наши исследования, мигранты у *Dysaphis* представляют собой особую специализированную форму, не способную питаться и размножаться на первичном хозяине. Появляются они при любых условиях в тот период, когда их немногие бескрылые сестры и матери = основатель-

ницы нормально размножаются; причем почти все особи второго поколения являются мигрантами.

Очевидно, что на ранних этапах становления гетереции появление мигрантов стимулировалось ухудшением условий питания на первичном хозяине, что следует считать и исторической причиной, вызвавшей это явление. Однако постепенно внешние стимулы, каковы бы они ни были, заменились более совершенным механизмом: основательница специализировалась на отрождении только мигрантов. Это позволяет тлям уходить от неблагоприятных условий заранее, до их наступления.

То же самое наблюдается и у тлей с летней (виды *Periphyllus* Ное.) или же летне-зимней диапаузой (*Dysaphis devectora* Walk. и др.). Поразительно схожи и этапы эволюции жизненных циклов гетерецидных и диапаузирующих видов, что можно видеть из сравнения тлей из родов *Periphyllus* и *Dysaphis* (Шапошников, 1959).

Приспособление тлей к жизненным циклам их вторичных хозяев. Перейдя на травянистые растения, тли находят на них те благоприятные условия жизни, которые летом отсутствуют на деревянистых растениях. Биологическим показателем этого служат высокие плодовитость и выживаемость тлей, обеспечивающие высокую численность популяции. Физико-химические показатели: относительно слабые синтетические процессы, в частности высокое содержание небелкового азота по отношению к белковому (выше 0,1, нередко 0,2—0,5 и выше), значительная обводненность тканей (выше 70%, часто 90% и выше), невысокая концентрация сока (ниже 14%, часто 10%—5% и ниже). Отсюда следует, что гетерецидные виды мигрируют от худших условий к лучшим.

Благоприятные условия жизни на многих травянистых растениях, в наших опытах на *Rumex*, *Anthriscus* и *Ch. maculatum*, сохраняются в течение всего лета до глубокой осени. Это дает возможность автецидным видам размножаться на них в течение всего лета.

Что касается гетерецидных видов, то для многих из них, в наших опытах для *D. anthrisci anthrisci* СВ, *D. a. chaerophyllina* и *D. radicolica* Мордв., условия жизни на вторичном хозяине остаются лучшими, чем на первичном не только в течение всего лета, но и осенью в период ремиграции. Следовательно, ремигрируют тли от лучших условий к худшим и не получают „выигрыша в пище“. Поэтому, ремиграцию у этих видов нельзя считать приспособлением к жизненным циклам их вторичных хозяев. Исторически ремиграцию вслед за Мордвилко (1925) нужно рассматривать как неизбежное следствие перехода на нового хозяина таких специализированных видов тлей, у которых на новом хозяине не может протекать весь жизненный цикл, например, в силу глубокой специализации не могут нормально развиваться основательницы (Мордвилко, 1925, Шапошников, 1955). Лучше или хуже осенью условия жизни на первичном хозяине по сравне-

нию со вторичным, тли должны возвратиться на него, иначе их потомство обречено на гибель.

Появление амфигонного и предшествующего ему поколения тлей, в том числе ремигрантов, в большинстве случаев стимулируется осенним сокращением фотопериода в сочетании с понижением температуры (Bonnemaison, 1951).

Эта древняя реакция, доставшаяся гетероцидным видам от их автацидных предков, у некоторых видов вторично заменена новыми стимулами, например, ухудшением, или вообще изменением состава пищи.

Так, *Brachycaudus divaricatae*, а также северокавказская популяция *Dysaphis chaerophylli*, связанная с *Chaerophyllum bulbosum*, ремигрирует не осенью, как обычно, а в середине лета, в связи с ранним окончанием вегетации их вторичных хозяев. Благодаря этому они имеют не обычный, а сокращенный гетероцидный цикл, приспособленный к циклу вторичного хозяина. В то же время прикавказская популяция *D. chaerophylli* СВ, связанная с *Ch. aromaticum*, оканчивающая вегетацию осенью, имеет нормальный гетероцидный цикл.

Есть основания полагать, что изменения в жизненных циклах тлей могут служить первоначальным этапом в процессе видообразования.

ЛИТЕРАТУРА

- Мордвиуго А. К., 1901, *Тр. Русского энтомол. общ.*, **33**: 1—84, 163—1012.
— 1925, *Защита раст. от вредит.*, **7**: 1—9.
Шапошников Г. Х., 1951, Чтения памяти П. А. Холодковского, изд. АН СССР, **1**: 28—60.
— 1959, *Энтомо. обзор.*, **38**: 483—504.
Bonnemaison L., 1951, Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. Paris: 1—381.
Kennedy J. S. and Booth C. O., 1954, *Ann. appl. Biol. Cambridge*, **41**: 88—106.

SUMMARY

In the beginning of summer the conditions of life of aphids living on the arboreous plants become worse, according to the seasonal changes in the life cycles of these plants. The most usual indicator and sometimes also the factor of this fact is the increase of synthetic processes, especially albuminous, and the decrease of moisture in the plant tissues. This compels the aphids to change their life cycles. The part of the caecae is migration, change of host plant (especially heteroecy), slower development, diapause. After migration to grass-plants the aphids find favourable living conditions that are not found on wood plants in summer. During the evolution of heteroecy and diapause the original cause that evokes these phenomena — the worse nutritional conditions — is gradually replaced by more perfect mechanism: in the obligately migrating and in obligately diapausing species the commencement of migration or diapause is predetermined by the certain number of spring generations and is more or less independent on surrounding conditions.

EFFECTS OF ANTS ON THE PHYSIOLOGY AND DEVELOPMENT OF APHIDS

Влияние муравьев на поведение и размножение тлей

C. J. BANKS

(Rothamsted Experimental Station, Harpenden, England)

The associations of ants with aphids have interested biologists for a long time, but there has been a renewal of interest recently because the study of these associations has thrown considerable light on the behaviour, development and physiology of aphids.

My starting point is the work of Herzig (1937) who found that *Aphis fabae* Scop. attended by *Lasius fuliginosus* (Latreille), and *A. sambuci* L., attended by *L. niger* L., each excreted more honeydew than when unattended, and assumed that the attended aphids therefore absorbed more plant sap. He further assumed that the supposed increase in feeding was the cause of the observed increase in multiplication of ant-attended aphids on a bean plot and said that the stimulation of feeding could double or treble aphid numbers. He did not exclude the aphid's insect enemies from the plots, so that the difference in numbers of the aphids which he reported could have been caused by greater predation of the ant-free aphids. Nixon (1951) reviewed the literature on associations of ants with aphids and coccids and emphasised that there is sometimes a complex and intimate interrelationship between the ant and sap-feeder, but that the association is often casual and that both partners do not necessarily benefit. He thought that the protective effects of ants had been much exaggerated.

There was considerable doubt, therefore, whether ant-attendance really stimulates aphid feeding, whether there is a real increase in the aphid's reproduction rate and whether the ants give them any significant protection from predators.

The experiments of El-Ziady and Kennedy (1956) indicated that *A. fabae* Scop. multiply more rapidly when attended by *L. niger* L. whether the aphid's enemies are present or not. They concluded that both aphid and ant benefit nutritionally from their association, which is therefore a truly symbiotic one; like Herzig, they thought that although there is some protection of the aphids by the ants, it is of secondary importance compared with the increase of the aphids' reproduction. They also showed, for the first time, that ant-attendance delays the appearance of winged forms in aphid colonies and that, in some way,

it causes the aphid to remain in the apterous form, perhaps because feeding is stimulated as suggested by Herzig.

By the use of a radio-isotope technique, Herzig's hypothesis that ant-attendance significantly increases the excretion and feeding rates of *A. fabae* was confirmed (Banks and Nixon, 1958); it was also shown that the aphid controls its rates of feeding and excretion, which are not determined solely by pressures within the plant.

I have also confirmed that ant-attended *A. fabae* Scop. on bean plants multiply more than ant-free aphids in the absence of insect enemies, but, on average, ant-attendance increased aphid numbers by about one third and did not double or treble numbers as reported by Herzig, in whose experiments predators were not excluded (Banks, 1958). I showed that when aphids are ant-attended they change their behaviour: the excretion behaviour alters, and the normal dispersal of adult apterae from the young apical growth of bean plants is delayed, because the usual tendency of the adult apterae to wander over the plants is inhibited. No significant differences were found between the reproduction rates of individual ant-attended and ant-free aphids living on leaves of similar age, but the reproduction rates were significantly affected by the age of the plant tissue on which the aphids fed. The increased multiplication of ant-attended colonies was attributed to the delay in dispersal of adult apterae from the young growth, where they reproduce more, to the old growth, where they reproduce less. The effect of the aphids' multiplication is therefore indirect.

Although El-Ziady (quoted by Kennedy and Stroyan, 1959) reported that *A. fabae* gains weight faster when attended by ants than when unattended, B. Johnson (1959) found no differences in weight or in rates of growth of attended and unattended *Aphis craccivora* Koch (see below); and in recent experiments I could find no differences in weight of ant-attended and ant-free aphids which were collected in the field, or of newly-moulted ant-attended and ant-free adult apterae feeding on young potted bean plants in cages. In these experiments, the average weight of newly-moulted ant-attended and ant-free apterae was doubled within one generation when the insects were transferred from a winter laboratory culture to fresh young plants kept in the cages out-of-doors in the spring. The average weight was maintained through three more generations of the aphids, without significant differences between the two treatments, and there were no differences in the rates of development or of the reproduction rates of ant-attended and unattended aphids in each generation. The increase in size of the aphids followed from the improved nutrition and not from ant-attendance.

The stimulation of feeding caused directly by attendant ants has little, if any, effect on the aphid's reproduction rate, which is, however, significantly affected by the age of the plant tissue on which it feeds. It seems that the growth

and reproduction rates are affected more by the quality than by the quantity of the nutrients which the aphid gets from the plant and are, therefore, dependent on its feeding site. When aphids live on leaves where their food may be deficient in some important nutrients, or when they are undernourished, they may benefit from an increase food supply caused by ant-attendance and so they may grow and reproduce faster, as indicated by El-Ziady. If the aphid is to benefit nutritionally from the stimulation of feeding, it must be able to assimilate more of its food; because it apparently does not do so, it seems that only the ant benefits nutritionally from the association.

A more important effect of ants on the aphids they attend seems to be the inhibition of the production of winged forms first reported by El-Ziady and Kennedy (for *A. fabae* attended by *L. niger*), but recently reported for *A. craccivora* by Johnson in those experiments first and second instar nymphs, which would normally have become allatae on mature bean leaves in water, developed into apterae when attended by the ant, *Paratrachina baveri* Mayr.; third and fourth instars were not so affected but continued to develop as allatae. Johnson thought that although the stimulation of feeding may be involved in the aphid's change of form, it is more probable that endocrine activity changes as a result of being attended by ants, and this might happen independently of nutrition.

Ant-attended and ant-free aphids do not differ in size or in rate of growth, but this is not evidence that nutrition is unconnected with change of form; and a change in endocrine activity might itself depend on the quality of the food. We know that for aphids the nutritional value of leaves of different ages varies, that alate aphids are more often produced on old leaves and plants and apterae mainly on young vigorous growth. If old leaves or plants contain some substance or substances in the sap which inhibit wing formation (directly, or though an endocrine change or other indirect means), an increase in their supply to an ant-attended aphid might divert it from the potentially alate to the apterous condition.

It is interesting to note that Johnson has brought about the change from the potentially alate to the apterous state in *A. craccivora* by two methods: by parasitization with *Aphidius* (1959 a) and by ant-attendance (1959, b). The reverse change (potentially apterous to alate) appears not to have been reported and perhaps can not be made. I could not confirm the delay in production of alatae in ant-attended *A. fabae* colonies reported by El-Ziady and Kennedy (Banks, 1958). The aphids used were the progeny of alatae which are nearly always apterous so that when they were attended by ants they could not perhaps be changed to the other form, and this may explain the difference between my results and those of El-Ziady and Kennedy.

Wing formation in aphids appears to be stimulated by such means as overcrowding, parasitization and perhaps intermittent starvation, or even handling

by the experimenter; but "stimulation" by the ant, although it increases feeding, inhibits wing formation, just as it inhibits the adult aptera's tendency to move about its host plant.

I am indebted to Dr. B. Johnson for letting me see his paper before publication.

LITERATURE

- Banks C. J., 1958, *Bull. ent. Res.*, **49**: 701—714.
Banks C. J. and Nixon H. L., 1958, *J. exp. Biol.*, **35**: 703—711.
El-Ziady S. and Kennedy J. S., 1956, *Proc. ent. Soc. Lond.*, A, **31**: 61—65.
Herzig J., 1937, *Z. angew. Ent.*, **24**: 367—435.
Johnson B., 1959a, *Ent. exp. Appl.*, **2**: 82—99.
— 1959b, *Nature Lond.*, **184**: 740—741.
Kennedy J. S. and Stroyan H. L. G., 1959, *Ann. Rev. Ent.*, **4**: 139—160.
Nixon G. E. J., 1951, The association of ants with aphids and coccids. Commonwealth Institute of Entomology, London.

РЕЗЮМЕ

У тлей, посещаемых муравьями, меняется способ экскреции. Значительно задерживается также отход взрослых безкрылых особей с молодых верхушечных частей *Vicia fabae*, который нормально имеет место. В отсутствие естественных врагов тли, посещаемые муравьями, питаются, экскретируют и размножаются быстрее, чем тли без муравьев. Более интенсивное питание, имеющее место в присутствии муравьев, однако, не влечет за собой повышения темпов размножения. Последнее зависит в значительной степени от возраста растительной ткани, на которой тли питаются. Автор предполагает, что более быстрое размножение тлей на растениях, посещаемых муравьями, связано с тем, что в данном случае тли более продолжительное время питаются на молодых частях растения, где они размножаются быстрее, а не переходят на старые листья.

DER EINFLUSS DER WIRTSPLANZENWUCHSPHASE AUF DIE ENTWICKLUNG DER BLATTLAUSART *MYZODES PERSICAE* (SULZ.)

Влияние фазы роста кормового растения на развитие переносковой т.л.н

A. PINTERA und M. ULRÝCHOVÁ

(Phytopathologische Abteilung der Biologischen Anstalt der Tschechoslovakischen Akademie der Wissenschaften, Praha, Tschechoslovakei)

Viele Autoren stimmten früher mit der Meinung überein, dass die Ernährung ein massgebender Faktor in der Entwicklung der Blattläuse ist. Die Möglichkeit des Vorkommens der geflügelten Formen der parthenogenetischen Weibchen wird auch durch die Nahrung beeinflusst. Manche Arbeiten der letzten Zeit zeigen die Wirkung und die Richtung der Entwicklung durch den Ernährungsfaktor, und zwar durch Vermittlung der Wirtspflanze.

Die vorliegende Arbeit behandelt frühere Versuche (Pintera, 1957) über den Einfluss der verschiedenen Wirtspflanzenwuchsphasen auf die Entstehung der geflügelten Weibchen *Myzodes persicae* Sulz. In der zitierten Arbeit wurde mit einer Wirtspflanze (Brennnessel, *Urtica urens* L.) während verschiedener Wuchsphasen experimentiert, wobei die Blattläuse saugten und reiften. Dabei wurde festgestellt, dass auf der blühenden Brennnesselpflanze die günstigsten Bedingungen für die Entstehung der geflügelten Formen sind. Aus dieser Erkenntnis wurde ein Urteil gewonnen, dass entweder die entsprechende Ernährung oder auch die Anwesenheit bestimmter Stoffe einer der Grundfaktoren für die Entstehung der geflügelten Weibchen in dieser Pflanzenwuchsphase ist.

Zur genaueren Erkenntnis, um welche Wirkung es sich handelt, wurden einige Analysen der benützten Wirtspflanze *Urtica urens* durchgeführt. Die betreffenden Pflanzen, bzw. ihre Teile, wurden in im vorhinein gewählten Wuchsphasen analysiert. Eine ausführliche Beschreibung der einzelnen Wuchsphasen ist in der zitierten Arbeit. Wir haben die Messung des osmotischen Druckes durchgeführt, weiter wurde das Trockengewicht, der Inhalt des Gesamtstickstoffes und der Inhalt von freiem Zucker und Aminosäuren festgestellt.

Benützte Methoden

Zum Messen des osmotischen Druckes wurde die kryoskopische Methode verwendet und dabei wurden die Umrechnungstabellen benützt, die bei der Beschreibung dieser Methode eingeführt wurden (Slavík, 1954). Die Feststellung des Gesamtstickstoffes wurden in Conway-Schalen mit Hilfe einer

mikroanalytischen Methode bestimmt. Der Inhalt der freien Zucker und Aminosäuren wurde in den Pflanzenhomogenaten (50% Homogenat mit 3% Essigsäure) nach der Deproteinierung durch kurzes Erwärmen in siedendem Wasserbade und der Zentrifugation festgestellt. Die Identifizierung der Zucker und der Aminosäuren wurde chromatographisch durchgeführt. Die reinen Supernatanten wurden auf das chromatographische Papier Whatman No. 1 aufgetragen ohne Entfernung von Mineralsalzen. Zur Zuckertrennung wurde die Methode nach Vitek (1958) verwendet. Die Aminosäuren wurden im Lösungsmittel Butanol-Wasser-Eisessig getrennt. Alle chemischen Analysen ausser der Feststellung des osmotischen Druckes wurden mindestens zweimal wiederholt, immer mit den gleichen Ergebnissen.

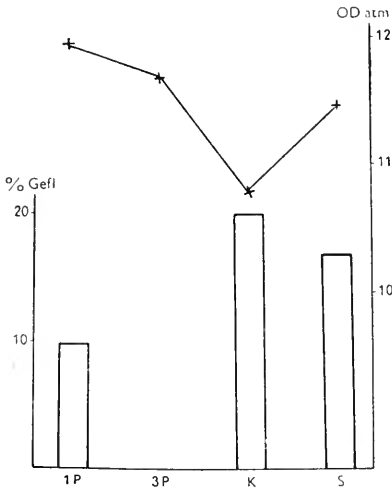


Fig. 1. Zahl der Blatthäuse in Abhängigkeit vom osmotischen Druck. Abkürzungen s. Tabelle 1.

Bei den letzten Versuchen haben wir bei *Myzodes persicae* Sulz. eine bestimmte Gruppierung und die Bildung der geflügelten Formen der parthenogenetischen Weibchen auf manchen Teilen der Wirtspflanze beobachtet. Daher wurde folgende Messung des osmotischen Druckes durchgeführt.

Aus Tab. 1 und Fig. 1 ist festzustellen, dass die Zahl der Blattläuse von dem osmotischen Druck in jenem Teile der Pflanze indirekt abhängig ist, oder, dass die Blattläuse zum Saugen die Plätze mit dem niedrigsten osmotischen Druck aussuchen. Auch der Quotient von geflügelten Weibchen, welche auf den Pflanzen in einer bestimmten Wuchsphase reifen, ist indirekt abhängig von dem osmotischen Druck in der Pflanze.

Aber nach unserer Meinung ist die Entstehung der geflügelten Formen abhängig hauptsächlich von der Menge und Qualität der Nahrung, welche die einzelnen Wuchphasen, bzw. ihre Teile, der saugenden Blattlaus gewähren können. Daher wurden sämtliche Analysen der verschiedenen Wuchsphasen der Brennnessel durchgeführt. Es wurde der Inhalt der Gesamtstickstoffes festgestellt (Tab. 2), weiter wurde die chromatographische Identifizierung der freien Zucker (Fig. I) und Aminosäuren (Fig. II) durchgeführt.

In Tab. 2 ist das Trockengewicht und der Prozentsatz des Gesamtstickstoffes in verschiedenen Wuchsphasen der Brennnessel angeführt.

Aus der Tabelle 2 ist sichtbar, dass der Inhalt des Gesamtstickstoffes sowie

Resultate

Tabelle 1

	analysierte Teile	osmot. Druck (atm.)	durchschn. osmot. Druck in Wuchsphase	beobachtete Besiedlung der Blattläuse	
				ungefl.	gefl.
die Pflanze mit 1 Blattpaar (1 P)	ganze Pflanze	11,92	11,92	+	-
die Pflanze mit 3 Blattpaaren (3 P)	ganze Pflanze	11,68	11,68	-0-	-0-
die blühende Pflanze (K)	Blätter (KL)	12,88	10,77	+	-
	Stengel, Blattstielen Blüten (KB)	8,67		++	+++
die abblühende Pflanze (S)	Blätter	12,40	11,44	+	-
	Jungspresse	11,08		++	+
	Stengel, Blattstielen, Früchten	10,84		+	++

Tabelle 2

Pflanze	% des Trockengewichtes	% des Gesamtstickstoffes in dem Trockengewicht	
1 P	10,67	0,435	
3 P	14,12	0,569	
K	Blätter (KL)	16,37	0,681
	Stengel, Blattstielen, Blüten (KB)	7,12	0,201
S	17,01	0,286	

das Trockengewicht in verschiedenen Wuchsphasen der Brennnessel stark variiert. Der höchste des Inhalt Gesamtstickstoffes wurde in den Wuchsphasen oder ihren Teilen (d. i. 1P, 3P, KL) festgestellt, auf welchen ein geringeres

Vorkommen der Blattläuse beobachtet wurde, wobei diese Blattläuse auch eine geringere Grösse und eine niedrigere Fruchtbarkeit aufwiesen. Desgleichen ist in diesen Phasen ein kleinerer Quotient der geflügelten Formen entwickelt (vgl. mit den Angaben in Tab. 1). Ein kleineres Prozent des Gesamtstickstoffes wurde in jenen Pflanzen oder ihren Teilen (d. i. KB, S) festgestellt, auf welchen sich mehr geflügelte parthenogenetische Weibchen entwickelten.

Auf der Figur I ist das Ergebnis der chromatographischen Analyse der Zucker. Aus dem Chromatogramm ist sichtbar, dass alle festgestellte Zucker (Saccharose, Glukose, Fruktose) in allen Wuchsphasen der Brennessel in verschiedenen Mengen enthalten sind. Das Vorkommen der Saccharosemenge unterscheidet sich prinzipiell von dem Vorkommen der Glukose- und Fruktosemenge, derer Inhalt \pm sich ähnelt. Der grösste Inhalt aller Zucker ist in den Blättern der blühenden Brennessel (KL), wobei der Saccharoseinhalt etwa doppelt so gross als der Glukose- und Fruktoseinhalt ist. Der kleinste Inhalt der Zucker ist im Stengel und in den Blattstielen der blühenden Pflanzen (KB): Saccharose ist dort in Spuren, Glukose fehlt und Fruktose fast ganz, der Inhalt der Glukose und Fruktose ist beiläufig derselbe oder auch wenig höher als in den Blättern der blühenden Pflanzen.

Auf der Figur 3 sind die Unterschiede in dem Inhalt der freien Aminosäuren sichtbar. Die Unterschiede sind in derselben Richtung wie bei den Zuckern. Der grösste Inhalt aller Aminosäuren wurde in den Blättern der blühenden Pflanzen (KL) festgestellt, dagegen der geringste Inhalt sowohl qualitativ als auch quantitativ wurde in den Stengeln und Blattstielen derselben Pflanzen gefunden. Besonders auffallend ist das Sinken des Inhaltes des Alanins, Glyzins, und der Asparaginsäure + Glutamins. Einen niedrigeren Inhalt der freien Aminosäuren weisen auch die abblühende Pflanzen (S) der Brennessel auf.

Diskussion

In der Zusammenfassung der vorläufigen Resultate der durchgeführten Analysen mit den Ergebnissen von biologischen Beobachtungen kommen wir zum Urteil, dass der grösste Prozentsatz der geflügelten Formen bei *Myzodes persicae* in solchen Wuchsphasen und auf solchen morphologischen Teilen der Pflanzen *Urtica urens* vorkommt, welche ein niedrigeres Trockengewicht, einen niedrigeren osmotischen Druck, einen niedrigeren Inhalt der freien Zucker, besonders der Saccharose, und einen niedrigeren Inhalt der freien Aminosäuren im Vergleich mit anderen Wuchsphasen der Versuchspflanzen aufweisen. Die Ergebnisse von einzelnen durchgeführten Analysen stimmen miteinander überein. Niedriges Trockengewicht und niedriger Inhalt der freien Zucker und Aminosäuren ist die natürliche Folge des niedrigeren osmotischen Druckes. Gewissermassen ist das bei abblühenden Brennessel-

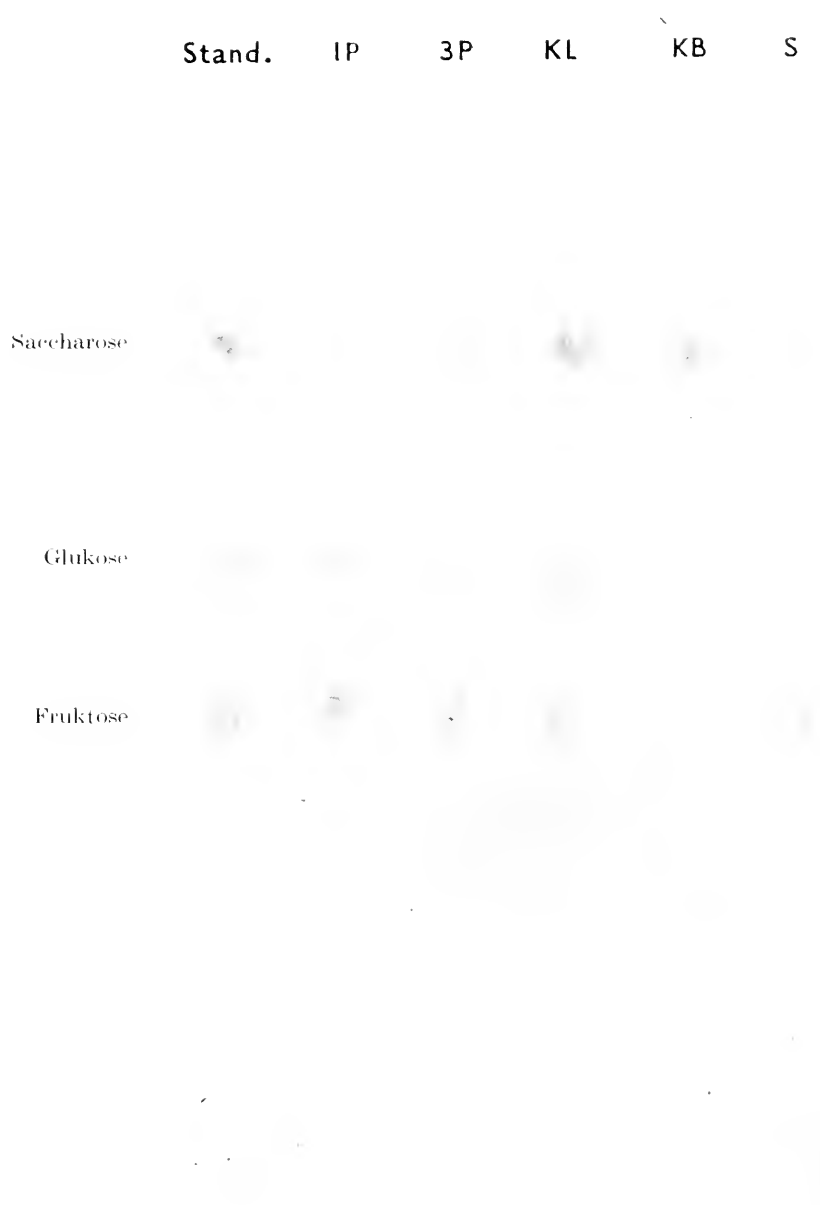


Fig. 1.

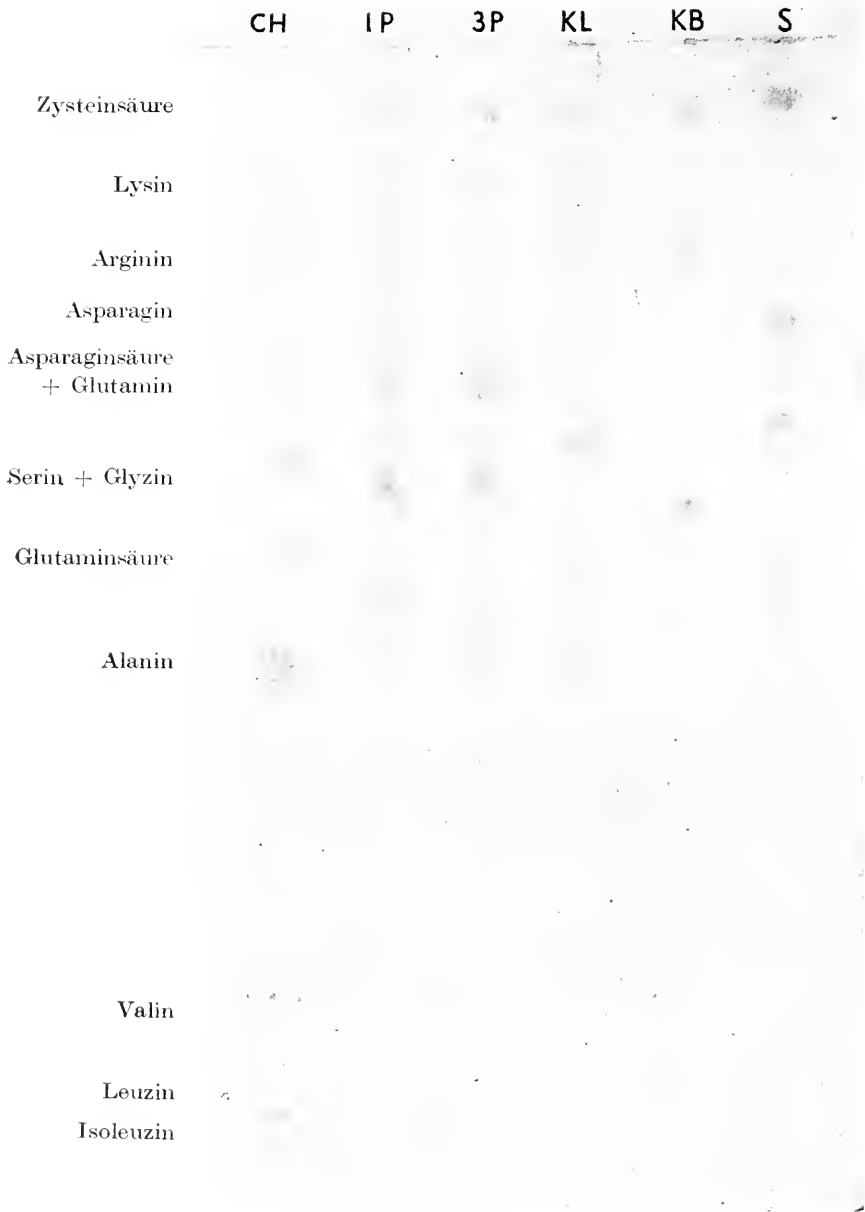


Fig. 11.

pflanzen festgestellte höhere Trockengewicht durch die Anwesenheit des höheren Prozentes der Zellulose, etwa durch die Inkrustationen der Zellwände gegeben.

Vorläufige Ergebnisse führen uns zum Abschluss, dass bei der Entwicklung von verschiedenen Blattlausformen in hohem Masse der Nutrientfaktor sich beteiligt. Es scheint, dass die geringere Ernährung sowohl was die Glyziden als auch was Stickstoff enthaltende Stoffe betrifft zur Bildung der geflügelten Formen führt. Wir sind uns bewusst, dass vor dem definitiven Urteil über diese sehr interessante Frage noch eine Bestätigung durch überzeugende Experimente notwendig ist.

Insbesondere wird notwendig sein zu entscheiden, ob es sich um den Einfluss eines ganzen Ernährungskomplexes handelt oder ob der entscheidende Faktor in einem oder einigen wenigen Faktoren liegt. Zur Klarlegung dieser Frage wird es notwendig sein näher zu studieren, welche Ernährungskomponenten die saugenden Blattläuse wirklich verdauen und welche in ihr Darmsystem als Bestandteil des gesaugten Pflanzensaftes gelangen. Maltais & Auclair (1952) und Mittler (1953) fanden in Exkrementen der Blattläuse eine grosse Menge von freien Aminosäuren, und Lamb (1959, ex Kennedy & Stroyan, 1959) stellte in frischen Exkrementen einen hohen Inhalt von freien Ammoniak fest. Diese Feststellungen erklären aber nicht den Ursprung der ausgelösten Stoffe. Es wird notwendig sein zu entscheiden, ob die in den Exkrementen enthaltenen Aminosäuren nicht einen Balast für die Blattläuse darstellen, welche in das Darmsystem beim Saugen gelangen, oder ob es sich nicht um Spaltprodukte der Katabolismus der Körper-Eiweisse der Blattläuse handelt.

LITERATUR

- Fife J. M. & Frampton V. L., 1936, *J. Agric. Res.*, **53**: 581—593.
Kennedy J. S., 1958, *Ent. exp. Appl.*, **1**: 50—65.
Kennedy J. S. & Stroyan H. L. G., 1959, *Ann. Review Ent.*, **4**: 139—160.
Kloft W., 1956—57, *Ber. Phys. - Med. Ges. Würzburg N. F.*, **68**: 63—72.
Maeko V., Weismann L. & Fekete P., *Biologia, Bratislava* (im Druck).
Maltais J. B. & Auclair J. L., 1952, *Canad. J. Zool.*, **30**: 191—193.
Mittler T. E., 1953, *Nature London*, **172**: 207.
— 1957, *J. exp. Biol. Edinburgh*, **34**: 334—341.
— 1958, *J. exp. Biol. Edinburgh*, **35**: 74—84.
Pintera A., 1957, *Rozpr. ČSAV, řada MPV*, **67** (13): 1—46.
Slavík B., 1954, in: Klika J., Novák V., Greger A., *Praktikum fytoecologie, ekologie, klimatologie a půdoznalství*, p. 277—326.
Vítek V., 1958, *Dis. práce ChŮ ČSAV, Praha*.

РЕЗЮМЕ

В отдельных частях растений *Urtica urens* L. в отдельные фазы развития определялось осмотическое давление, устанавливался сухой вес, общее содержание азота, свободных сахаров и аминокислот. Сравнивая эти данные с результатами прежних наблюдений (Ринтера, 1957), автор приходит к заключению, что наибольший процент крылатых особей переносной тли (*Myzodes persicae* [Sulz]) встречается на стеблях и черешках цветущих растений и на зацветающих растениях, у которых, по сравнению с другими фазами роста, как сухой вес и осмотическое давление, так и содержание свободных сахаров и аминокислот ниже. Это свидетельствует о том, что на развитии разных форм тлей в значительной степени влияет фактор питания и что бедное в отношении сахаров и азотистых веществ питание вызывает образование крылатых форм.

BEITRAG ZUM STUDIUM DER REAKTION VON BLATTLÄUSEN *APHIS FABAE* SCOP. AUF VERÄNDERUNGEN DES OSMOTISCHEN DRUCKES DER ZELLSÄFTE MIT RÜCKSICHT AUF IHRE VERTEILUNG AM *EVONYMUS EUROPEA**)

К вопросу об изучении реакции т.п. *Aphis fabae* Scop. на изменения осмотического давления клеточного сока с особым вниманием к их размещению на берескете (*Evonymus europaea*)

L. WEISMANN

(Laboratorium für Pflanzenschutz der Tschechoslowakischen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften in Ivanka pri Dunaji, Tschechoslowakei)

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit einer Studie der Veränderung des osmotischen Druckes (O. D.) von Zellsäften in verschiedenen Teilen der vegetativen Organe von *Evonymus europaea* L. in Zusammenhang mit einem Lokalisationswechsel der *Aphis fabae* Scop. Sämtliche Beobachtungen und Messungen führten wir zum Zeitpunkt des Ausschlüpfens der Fundatrices bis zum Ausflug der Migranten auf *Evonymus europaea* durch. Die Werte des O. D. stellten wir indirekt durch den Refraktionsindex der Säfte laut empirisch festgestellter Korrelation zwischen dem Refraktionsindex und dem krioskopisch festgestellten O. D. fest. Die Ergebnisse der Studie zeigten, dass die Werte des O. D. sich in verschiedenen vegetativen Teilen des *Evonymus europaea* in Abhängigkeit von dessen Wuchs verändern. Der niedrigste O. D. ist immer in den jüngsten Organen und der höchste in denjenigen Organen, die ihren aktiven Wuchs beendet haben, wobei sein Wert sich in der Sommerperiode nicht mehr wesentlich ändert. Im Zusammenhang mit einer Änderung des O. D. der Säfte in den einzelnen Blättern und deren Teilen, erfolgt auch eine Veränderung der Lokalisation der Blattläuse in dem Sinne, dass die Blattläuse auf dem *Evonymus europaea* Orte mit dem niedrigsten Druck, nicht nur im Rahmen der einzelnen Blätter, sondern auch auf den einzelnen Blättern, aufsuchen. Es zeigt sich, dass ein osmotischer Druck bis zu 13 atm. der geeignetste sei. Orte mit einem höheren Druck als 18 atm. sprechen den Blattläusen nicht zu und deshalb übersiedeln sie auf diejenigen Orte, wo der Zellsaft einen niedrigen O. D. aufweist.

Die Bedeutung der Reaktion der Blattläuse auf eine Veränderung des O. D. kann teils auf eine Reaktion der Blattläuse bei einem ansteigenden Gehalt an Glyziden begründet sein, womit in bedeutenden Masse auch eine Veränderung des osmotischen Druckes zusammenhängt, teils kann sie direkt als eine Funktion des O. D. auf die Nahrungsaufnahme der Blattläuse ihren Einfluss ausüben. Da die Blattläuse bei der Nahrungsaufnahme eher auf den Druck im Blattgewebe, als auf die eigene Saugfähigkeit angewiesen sind, wird sich auch bei einer Veränderung des O. D. auch das durchfliessende Quantum der Nahrung, die durch den Ernährungskanal der maxilaren Stiletten durchfliesst, verändert.

Eine Erhöhung des O. D. auf 13 atm. äussert sich bei der *Aphis fabae* Scop. in der Ausbildung der alaten Formen, die eine grosse Bedeutung für eine weitere Verbreitung des Schädling und einer Veränderung des Wirtes haben.

*) Die ganze Arbeit ist veröffentlicht in Folia zoologica (Brno).

РЕЗЮМЕ

Свекловичная тля реагирует на изменения осмотического давления клеточного сока бересклетов в том смысле, что выбирает места с наиболее низким осмотическим давлением не только в границах данной группы листьев, но и самого листа. В потомстве, происходящем от „основательниц“, фундатригених и виргиногених бескрылых самок, которые развивались на листьях бересклета с осмотическим давлением превышающим 14 атм, значительно преобладают нимфы будущих крылатых особей. Листья и те их части, в которых осмотическое давление выше 18 атм, не удовлетворяют требованиям *Aphis fabae* Scop. и поэтому тли оказывают предпочтение иным вегетативным органам бересклета с более низким осмотическим давлением, как например, зеленой коре однолетних и многолетних побегов, черенкам цветов и др.

LES UNITÉS TYPOLOGIQUES ET LEUR UTILISATION DANS L'ÉTUDE DE L'ÉCOLOGIE DES INSECTES

Типологические единицы и их практическое применение при исследовании экологии насекомых

M. STOLINA

(Faculté forestière, Zvolen, Tchécoslovaquie)

Dans les derniers temps, les zoocénologues se posent de plus en plus souvent la question, dans quelle mesure coïncident les associations des plantes et des animaux, d'habitude au point de vue topographique, et si leurs rapports se reflètent dans les unités fytocénologiques assez vastes, telles que par ex. les ordres ou déjà dans les zoocénoses et les fytocénoses. La réponse théorique est, en général, affirmative. En plus les fytocénologues, spécialement les typologues, soulignent le rapport étroit qui existe entre la fytocénose et la zoocénose et prétendent que les synusies des plantes sont capables, au point de vue typologique, de caractériser les ensembles de biocénoses dans un certain milieu, par extension des ensembles de biogéocénoses. Il semble superflu d'attirer l'attention sur l'importance pratique de la connaissance de tels rapports, par ex. dans l'étude de l'écologie des insectes forestiers.

Ce compte-rendu a pour but de mentionner les possibilités de l'utilisation des unités typologiques, soit des groupes de types forestiers selon Zlatník, tels qu'on les emploie dans l'aménagement des forêts pratiqué par la Lesprojekta de Zvolen, dans l'entomologie forestière et, par là, dans la protection des forêts. La démonstration est faite sur deux espèces de tordeuses, *Choristoneura murinana* Hb. et *Zeiraphera griseana* Hb.

La tordeuse du sapin, *Choristoneura murinana* Hb. pullule d'une manière périodique en Europe centrale au delà des Alpes. La région de ses foyers principaux, selon Schwerdtfeger, est caractérisée par les températures annuelles moyennes de 7—9°C et les précipitations atteignant 700—800 mm par an.

En Slovaquie, où a été étudiée sa gradation, la tordeuse abonde, actuellement, dans deux contrées, éloignées de 400 à 600 km l'une de l'autre. La pullulation primaire apparut, dans les deux localités, dans les sapinières appartenant aux groupes de types forestiers *Fageto-Quercetum* et *Querceto-Fagetum*, éventuellement dans les groupes très apparentés quant aux conditions climatiques, comme *Fagetum quercinum*, *Tillieto-Aceretum* etc. Seulement après que la population eu atteint un équilibre zonal dans ces peuplements, la tordeuse s'est attaquée aux sapinières des groupes de types *Fagetum typicum* et *Abieto-Fagetum*. Selon Zlatník, il faut considérer toutes ces sapinières comme des

associations modifiées; dans les groupes *Fagetum typicum*, *Abieto-Fagetum* et *Querceto-Fagetum* le sapin doit atteindre un taux beaucoup moins élevé qu'il n'a en réalité, et dans le groupe *Fageto-Quercetum* il ne forme pas un membre naturel de la fytocénose.

Zlatník a établi pour chaque groupe de types forestiers, en plus des caractères typographiques (exposition, altitude, déclivité et autres) les données

Données climatiques valables pour les groupes de types forestiers en question.

Groupe de types forestiers	Température annuelle moyenne	Précipitations annuelles	Facteur de Lang
Fageto-Quercetum	7—9°C	600—850 mm	60—100 mm
Querceto-Fagetum	6—8°C	650—900 mm	70—100 mm
Fagetum quercinum	6—8°C	650—800 mm	70—100 mm
Fagetum typicum	5—7°C	700—1000 mm	80—100 mm
Abieto-Fagetum	4—6°C	800—1100 mm	plus de 100 mm

climatiques. On peut donc admettre que, d'après les données climatiques valables pour le groupe en question, on pourrait identifier l'optimum climatique de l'insecte.

Etant donné que les foyers où, en Slovaquie, a sévi une pullulation primaire de la tordeuse du sapin se trouvent exclusivement dans les groupes de types forestiers *Fageto-Quercetum* et *Querceto-Fagetum*, sporadiquement dans les groupes *Fagetum quercinum* et *Tilieto-Aceretum*, on peut, en comparant les données climatiques caractérisant ces groupes et les températures favorables à la tordeuse, vérifier, si les groupes de types sont capables de caractériser l'optimum climatique de l'insecte.

Les résultats démontrent qu'il est possible d'identifier, avec une exactitude satisfaisante, l'optimum climatique de la tordeuse du sapin à l'aide des groupes de types forestiers et que, grâce à eux, on peut prévoir l'emplacement des gradations futures.

La pullulation de la tordeuse du sapin prend un cours différent dans les divers groupes de types forestiers. Le déclin naturel de la surpopulation apparaît d'abord dans les associations naturelles ou à peine transformées qui, du point de vue climatique, représentent un suboptimum pour le ravageur, soit le groupe de types *Abieto-Fagetum*, pendant que, dans les associations remaniées à fond, soit les sapinières dans les groupes de types *Querceto-Fagetum* et *Fageto-Quercetum*, situées dans l'optimum climatique de l'insecte, le décroissement de la population s'est produit seulement par suite de manque de nourriture, soit beaucoup plus tard que dans le premier cas (Stolina, 1958).

La tordeuse du mélèze, *Zeiraphera griseana* Hb. a pullulé, en Slovaquie, dans les années 1957 et 1958 sur une surface de 6500 ha dans les pessières

appartenant aux groupes de types forestiers *Abieto-Piceetum* et *Sorbeto-Piceetum*, soit dans les cénozes où l'épicéa est à sa place naturelle.

Les gradations des deux tordeuses avaient quelques caractères identiques et d'autres nettement différents.

Un trait commun était la croissance de la population dans l'état prodromal limitée aux groupes de types forestiers qui peuvent être considérés comme l'optimum écologique de l'insecte. Cependant, jusqu'à présent, la tordeuse du mélèze est restée strictement fidèle aux groupes de types où elle s'est surpeulée d'abord et sa propagation dans les groupes de types forestiers avoisinants, comme *Fagetum abietino-piceosum* et *Fageto-Abietum* est restée à peine perceptible, même au cours de la culmination de la gradation. L'infestation des différents groupes de types a été très disproportionnelle: dans *Abieto-Piceetum* et *Sorbeto-Piceetum* de 74 p. c., dans *Fagetum abietino-piceosum* de 12 p. c., dans *Fageto-Abietum* de 9 p. c., dans *Abieto-Fagetum* de 5 p. c. et elle est restée, en somme, telle quelle pendant toute la gradation qui, depuis 1958, tend à disparaître. On n'a pas découvert de nouveaux foyers et, dans les anciens, la population a atteint environ 20 p. c. de la densité de 1957.

Une différence frappante entre les deux tordeuses se manifeste dans le mode de propagation. Pendant que la tordeuse du sapin, après que sa population eut atteint l'équilibre zonal, infeste rapidement les peuplements situés dans les groupes de types avoisinants, bien que moins favorables au point de vue climatique, la tordeuse du mélèze ne s'est pas attaquée aux pessières des groupes avoisinants, bien que aussi favorables au point de vue climatique, comme *Acereto-Piceetum* et *Fageto-Aceretum*, même pas quand elle manquait de nourriture dans les foyers primaires. On peut en déduire que cette dernière espèce dépend moins des facteurs climatiques que des autres facteurs du milieu, dont on prend compte dans l'identification complexe des groupes de types forestiers.

РЕЗЮМЕ

В реферате указана возможность применения лесной типологии при изучении экологии насекомых. Типологи подчеркивают тесную связь зооценозов с фитоценозами и указывают на то, что растительные синусы могут характеризовать (в типологическом смысле) группы биоценозов в данной среде или же так называемые группы биоценозов. Примеры и анализ градации листоверток указывают, в какой степени это предположение соответствует действительности. *Choristoneura murinana* Нб., *Zeiraphera griseana* Нб., в последние годы сильно размножились в Словакии. На основе приведенных фактов было обнаружено, что типологические единицы (школа Златника) могут безошибочно охарактеризовать экологические условия развития насекомых, которые можно успешно использовать при экологических работах.

CORRÉLATION ENTRE LES SCOLYTIDES (COLÉOPTÈRES) ET LES ESSENCES NOURRICIÈRES CONSIDÉRÉE DU POINT DE VUE GÉOGRAPHIQUE

Взаимоотношения между *Scolytoidea* и древесными породами — хозяевами с заметками по географическому распространению древесных пород и *Scolytoidea*

A. PFEFFER

(Polytechnique de Prague, Faculté forestière, Praha, Tchécoslovaquie)

La famille des Scolytides rassemble des espèces dont la biologie est très étroitement liée à l'essence nourricière. Bienque plusieurs auteurs (Eichhoff, Saalas, Stark, Peyerimhoff et autres) aient expliqué maints rapports entre ces insectes et leur habitat, beaucoup de questions restent encore obscures. En plus, étant donné qu'il s'agit, pour la plupart, de coléoptères nocifs, les résultats des recherches purement scientifiques ont des répercussions d'ordre économique.

Les recherches sur les Scolytides ont spécialement à élucider les questions suivantes:

1. Quelles essences hébergent, en Europe, des espèces de Scolytides monophages.
2. Pourquoi les essences, ayant une vaste distribution géographique, hébergent les espèces de Scolytides monophages seulement dans certaines parties de leur aire totale.
3. Quelles influences déterminent la présence de Scolytides oligophages dans l'aire de l'essence nourricière.
4. La corrélation entre la présence de Scolytides monophages et oligophages et les essences relictées ou celles ayant une aire très vaste.

Commentaire

1. En Europe, les Scolytides monophages ont été trouvés seulement sur les conifères formant de vieilles espèces bien délimitées. Par contre, les feuillus comprennent au sein de leurs genres des espèces très apparentées, parmi lesquelles des croisements interspécifiques sont bien fréquents et qui représentent un habitat favorable au développement des Scolytides oligophages.

On connaît là 10 espèces de Scolytides monophages sur l'épicéa commun (*Picea excelsa*), 5 sur le pin sylvestre (*Pinus silvestris*), 4 sur le sapin blanc (*Abies alba*) y compris ses races géographiques et 1 espèce sur le mélèze d'Europe (*Larix decidua*) (voir tab. 1).

Tableau 1

Espèces de Scolytides monophages sur les conifères d'Europe et du Bassin méditerranéen.

1. <i>Polygraphus griseus</i> Egg.	}	<i>Picea excelsa</i>
2. <i>P. punctifrons</i> Thoms.		
3. <i>Carphoborus rossicus</i> Sem.		
4. <i>Pityophthorus morosovi</i> Speess.		
5. <i>P. trågardi</i> Spess.		
6. <i>P. lapponicus</i> Stark.		
7. <i>P. exsculptus</i> Eichh.		
8. <i>P. saalasi</i> Egg.		
9. <i>Carphoborus teplouchovi</i> Speess.		
10. <i>Phthorophloeus spinulosus</i> Rey		
1. <i>Pityogenes monacensis</i> Fuchs	}	<i>Pinus silvestris</i>
2. <i>P. irkutensis</i> Egg.		
3. <i>P. herbellae</i> Stroh.		
4. <i>Carphoborus cholodovskiji</i> Speess.		
1. <i>Cryphalus piceae</i> Ratzb.	}	<i>Abies pectinata</i>
2. <i>Pityocteinus curvidens</i> Germ.		
3. <i>P. spuidens</i> Reitt.		
4. <i>P. vorontzovi</i> Jac.		
1. <i>Cryphalus intermedius</i> Ferr.		<i>Larix decidua</i>
1. <i>Scolytus numidicus</i> Bris.	}	<i>Cedrus atlantica</i>
2. <i>Crypturgus cedri</i> Eichh.		
3. <i>Hylurgops bonvouloiri</i> Chapp.		
4. <i>Hylastes batnensis</i> Bris.		
5. <i>Phloesinus cedri</i> Bris.		

L'aire de l'épicéa commun englobe l'Europe centrale et boréale. Les Scolytides monophages, habitant le Nord, occupent le fragment de l'aire de l'épicéa séparé au cours de la dernière période glaciaire, et ils ne se sont pas répandus dans le centre de l'Europe. Par contre, certaines espèces (*Pityophthorus exsculptus* Rtzb.) d'Europe centrale ne pénètrent pas dans le Nord et elles se bornent à l'aire originale de l'épicéa dans la zone tempérée.

3. Les essences ayant une vaste distribution géographique empiètent naturellement sur l'aire des autres espèces apparentées. Les Scolytides oligophages, caractéristiques pour ces essences, s'attaquent même à certaines espèces apparentées. D'autre part l'essence occupant une aire très grande, attire les parasites des essences apparentées.

Comme exemple on peut citer le cas des pins d'Europe: Parmi les Scolytides du pin sylvestre, 14 espèces, dont les principaux ravageurs économiques, infestent, en Europe méridionale, les pins *Pinus nigra*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster* et *Pinus pinea*. Par contre, dans la région sud de l'Europe centrale comprise encore dans l'aire des pins mentionnés, 6 espèces de leurs Scolytides typiques apparaissent sur le pin sylvestre (voir tab. 2).

4. En analysant la présence des Scolytides sur les essences européennes, on peut démontrer que les espèces monophages se développent seulement sur

Tableau 2

Transmigrations des espèces de Scolytides oligophages du pin sylvestre sur les espèces de pins méridionaux et vice versa.

<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Hylastes ater</i> Payk. 2. <i>H. angustatus</i> Hrbst. 3. <i>H. attenuatus</i> Er. 4. <i>H. opacus</i> Er. 5. <i>Myelophilus minor</i> Hart. 6. <i>Hylurgus ligniperda</i> F. 7. <i>Carphoborus minimus</i> Hrbst. 8. <i>Pityophthorus lichtensteinii</i> Rtz. b. 9. <i>P. glabratus</i> Eichh. 10. <i>Myelophilus piniperda</i> L. 11. <i>Pityogenes bidentatus</i> Hrbst. 12. <i>P. quadridentatus</i> Hart. 13. <i>Ips sexdentatus</i> Born. 14. <i>Ips acuminatus</i> Gyll. 15. <i>Orthotomicus longicollis</i> Gyll. 	}	<i>Pinus silvestris</i> —————→ <i>Pinus</i> sp.
<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Hylastes brunneus</i> Er. 2. <i>H. linearis</i> Er. 3. <i>Myel. minor</i> v. <i>corsicus</i> Egg. 4. <i>Xyleborus eurygraphus</i> Rtz. b. 5. <i>Pityophorus pubescens</i> Mrsh. 6. <i>P. carniolicus</i> Wichm. 7. <i>P. buyssoni</i> Reitt. 8. <i>Pityogenes trepanatus</i> Nördl. 	}	<i>Pinus</i> sp. —————→ <i>Pinus silvestris</i>

Tableau 3

Scolytides s'attaquant aux différentes espèces de pin et à l'épicéa dans les hautes altitudes.

	Pinus			Picea excelsa
	mugo	peuce	cembra	
1. <i>Hylastes brunneus</i> Er.	—	+	+	+
2. <i>Pityophthorus lichtensteinii</i> v. <i>knocki</i> Reitt.	+	+	+	—
3. <i>Pityophthorus henscheli</i> Seitn.	+	+	+	—
4. <i>Pityogenes conjunctus</i> Reitt.	+	+	+	—
5. <i>Ips amittinus</i> Eichh.	+	+	+	+
6. <i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.	+	+	+	+
7. <i>Crypturgus pusillus</i> Gyll.	+	+	+	+
8. <i>Pityophthorus pityographus</i> Rtz. b.	+	+	+	+
9. <i>Myelophilus piniperda</i> L.	+	+	—	+
10. <i>Xyloterus lineatus</i> Er.	+	+	+	+
11. <i>Hylurgops glabratus</i> Zett.	+	—	+	+
12. <i>Polygraphus grandiclavata</i> Thoms.	+	—	+	+

les essences à vaste distribution géographique (épicéa commun — *Picea excelsa*, sapin blanc — *Abies alba* et ses races géographiques, pin sylvestre — *Pinus silvestris*, mélèze d'Europe — *Larix decidua*) pendant que les espèces relictées (épicéa *Picea omorica*, pins *Pinus peuce*, *Pinus leucodermis*) hébergent seulement des Scolytides oligophages.

Dans le cas où les espèces d'un même genre d'essences exigent des stations nettement différentes, elles sont attaquées par des Scolytides polyphages,

adaptés à certaines essences d'un autre genre mais propres à l'habitat en question. C'est ainsi que les pins des régions élevées, *Pinus mugo*, *Pinus cembra*, *Pinus peuce*, possèdent, outre quelques espèces oligophages communes, plusieurs Scolytides typiques pour l'épicéa (voir tab. 3). Il est donc probable que certaines de ces espèces polyphages à aire médiocre (*Ips amitinus* Eichh., *Polygraphus grandiclava* Thoms.) se développaient à l'origine sur ces pins qui sont aujourd'hui des relictés et, par suite, s'attaquèrent même à l'épicéa qui a occupé les stations identiques et avoisinantes.

РЕЗЮМЕ

Семейство *Scolytoidea* содержит представителей, которые своим образом жизни тесно связаны с хозяевами — древесными породами. Монофаги встречаются на хвойных, так как эти растения-хозяева формируют старые и хорошо отличающиеся виды. Лиственные породы содержат в отдельных родах близкие и часто скрещивающиеся виды, на которых встречаются олигофаги. Древесные породы с широким географическим ареалом заходит в места распространения близко-родственных пород. Олигофаги, типичные для древесных пород переходят и в некоторые родственные породы и, наоборот, на широко распространенных встречаются виды с родственно близких видов древесных пород. Виды-монофаги развиваются на древесных породах с широким ареалом, реликтовые же породы являются хозяевами для олигофагов. Если близко-родственные виды древесных пород отличаются своими требованиями к условиям внешней среды, то на них встречаются полифаги, приспособленные к древесной породе иного вида, но связанные с этим местом.

PROBLÈME DES ASSOCIATIONS DES INSECTES SUR UNE MÊME ESSENCE NOURRICIÈRE QUANT AUX ESPÈCES PRÉDOMINANTES

О преобладании некоторых видов насекомых в социологических аспектах одной и той же кормовой древесной породы

E. NOVÁKOVÁ et M. STOLINA

(Facultés forestières, Praha et Zvolen, Tchécoslovaquie)

On trouve assez rarement des associations d'insectes parmi lesquelles une plusieurs mêmes espèces dominent dans tout le territoire occupé par l'essence nourricière. Les cas se borne, en général, aux essences à aire restreint et spécialisée, par ex. aux relictés. Par contre, chez les espèces d'arbres à vaste distribution géographique, les associations d'insectes et surtout les représentants dominants varient considérablement d'une région, voire d'une localité à l'autre. On cherche à expliquer ces différences en premier lieu par les facteurs climatiques. Cependant il faut admettre le rôle décisif d'autres causes, spécialement dans le cas des différences entre des localités soumises aux mêmes influences climatiques.

Il est à supposer qu'il s'agisse là non seulement des autres facteurs du milieu, abiotiques ou biotiques, mais aussi de l'allure et des propriétés de l'essence nourricière. Etant donné que les facteurs essentiels du milieu se reflètent dans la caractéristique typologique du lieu et que, indirectement, celle-ci fournit en plus certaines informations sur la qualité des arbres qui poussent sur les stations en question, on a été porté à analyser si les données typologiques (groupes de types forestiers selon Zlatník) pourraient servir d'auxiliaire dans l'étude des associations.

Par hypothèse on peut prétendre que l'influence des facteurs autres que climatiques a une répercussion plus intense dans l'association des insectes vivant à l'intérieur de l'essence nourricière que dans celle des espèces habitant par ex. les houppiers.

On a choisi trois essences nourricières communes, l'épicéa, le sapin et le chêne, occupant un vaste territoire en Tchécoslovaquie, au sein duquel on trouve plusieurs régions assez uniformes au point de vue climatique. La recherche a été faite surtout en Slovaquie et en partie en Moravie.)*

*) Espèce	Superficie approximative ou a été étudiée la dominance (en ha)	Epoque de l'étude
<i>Pachynematus scutellatus</i> Htg.	900	1949 — 1950
<i>Cacoecia murinana</i> Hbn.	16 000	1948 — 1958
<i>Oeneria dispar</i> L.	20 000	1949 — 1956

Association des insectes habitant les houppiers

Parmi les multiples espèces de chenilles dévorant les feuilles du chêne, *Ocneria dispar* L. prédomine en Slovaquie d'une manière chronique seulement dans les stations identifiées comme groupe de types forestiers *Carpineto-Quercetum*, à condition que la composition naturelle des peuplements y soit modifiée par l'homme, par ex. dans les chênaies pures et artificielles, dans les taillis ou les futaies privées de leurs associés caractéristiques, comme le charme et autres feuillus, ou bien dans les massifs non étagés. Elle acquiert une prédominance de courte durée dans les stations appartenant aux groupes de types *Fageto-Quercetum* et *Quercetum* pendant que, dans les autres, elle reste un membre secondaire ou insignifiant bien que généralement présent dans toute la contrée à climat favorable où poussent ses essences nourricières.

Dans le cas des tenthrèdes s'attaquant à l'épicéa dans la région des collines (*Pachynematus scutellatus* Htg., *P. montanus* Zadd., *Lygaeonematus abietinus* Christ., *L. saxeseni* Htg., *L. robustus* Kuw., *L. ambiguus* Fall. et autres) on a pu observer que, en Moravie, c'est l'espèce *Pachynematus scutellatus* Htg. qui a nettement dominé l'association dans les pessières des groupes *Fageto-Quercetum* et *Fagetum quercinum*, surtout autant que leur densité a été quelque peu diminuée par les interventions sylviculturales ou les pertes causées par la sécheresse de l'année 1947.

Le sapin héberge, en Slovaquie, deux espèces à tendance dominante, la tordeuse *Cococcia murinana* Hbn. et le puceron *Dreyfusia nüsslini* Börn., qui s'associent assez rarement l'une à l'autre pour prévaloir dans l'entomofau-

Disposition:	Primaire	Secondaire	Occasionnelle
<i>C. murinana</i> Hbn.	FQ, QF	Fp, Ft, Fqa, AF, CQ	—
<i>D. nüsslini</i> Börn.	Fq, Fqa	Fap, FA	CQ, FQ

Explication des abréviations

AF = <i>Abieto-Fagetum</i>	Fp = <i>Fagetum pauper</i>
AP = <i>Abieto-Picetum</i>	FQ = <i>Fageta Quercetum</i>
CQ = <i>Carpineto-Quercetum</i>	Fq = <i>Fagetum quercinum</i>
FA = <i>Fageto-Abietum</i>	Fqa = <i>Fagetum quercino-abietinum</i>
Fap = <i>Fagetum abietino-piceosum</i>	Ft = <i>Fagetum typicum</i>
Fde = <i>Fagetum dealpinum</i>	QF = <i>Querceto-Fagetum</i>
	SP = <i>Sorbeto-Picetum</i>

<i>Ips amitinus</i> Eich h.	60 000	1947—1957
<i>Ips typographus</i> L.	60 000	1947—1957
<i>Polygraphus polygraphus</i> L.	8 000	1947—1948 1950—1953
<i>Pityogenes chalcographus</i> L.	8 000	1952—1958
<i>Pityokteines curvidens</i> Germ.	8 000	1952—1958
<i>Pityokteines spinidens</i> Rtt.	8 000	1952—1958
<i>Dreyfusia nüsslini</i> Börn.	3 000	1953—1958

ne des houppiers. Cette concordance, de courte durée cependant, peut être observée dans les sapinières du groupe de types *Fagetum quercino-abietinum* lors d'une pullulation générale de *Cacoecia murianna* Hbn. et, occasionnellement, dans les stations des groupes *Carpineto-Quercetum* et *Fageto-Quercetum*. On trouve l'explication de ce fait dans la comparaison respective des stations favorisant le développement en masse des espèces en question:

Disposition:	Primaire	Secondaire	Occasionnelle
<i>I. amitinus</i> Eichh.	AF, FA		Fap, AP, SP
<i>I. typographus</i> L.	Fp*, Ft, AF, FA, Fap, AP*, Fde*		
<i>P. polygraphus</i> L.	FQ, QF, Fp*, Fap, AP, Fde	Ft	
<i>P. chalcographus</i> L.	Fp, Ft, AF, FA		FQ

*) En partie seulement.

Association des insectes vivant sous l'écorce

Parmi les conifères, l'épicéa est caractéristique comme hébergeant, d'habitude, des groupes si typiques de Scolytides, qu'on peut parler d'associations formées par quatre membres principaux: *Ips amitinus* Eichh., *I. typographus* L., *Polygraphus polygraphus* L. et *Pityogenes chalcographus* L. Tous s'attequent à l'essence nourricière depuis la région des collines jusque dans les montagnes et, cependant, on ne les trouve pas partout ensemble de pied égal, tout au contraire certaines espèces semblent s'exclure dans la dominance (*Ips amitinus* Eichh. + *Polygraphus polygraphus* L. + *Pityogenes chalcographus* L.: *Ips typographus* L. + *Polygraphus polygraphus* L.).

La comparaison respective des groupes de types où les espèces en question tendent à dominer dans l'entomofaune sous-corticale grâce à un développement en masse, indique les emplacements de certains types d'associations: *Ips amitinus* Eichh. + *I. typographus* L. + *Pityogenes chalcographus* L. = = *Abieto-Fagetum*, *Fageto-Abietum*; *Ips typographus* L. + *Pityogenes chalcographus* L. = *Fagetum pauper*, *Fagetum typicum*, *Abieto-Fagetum*, *Fageto-Abietum*, auxquels on peut encore ajouter l'association très typique de l'hylésine *Polygraphus polygraphus* L. avec les charançons *Pissodes harcyniae* Herbst. et *P. scabricollis* Mill. dans tous les groupes propices à la gradation de l'hylésine, soit *Fageto-Quercetum*, *Querceto-Fagetum*, *Fagetum pauper*, *Fagetum typicum*, *Fagetum abietino-piceosum*, *Abieto-Piceetum* et *Fagetum dealpinum*. A la dominance de ces espèces vient prendre par l'hylésine *Polygraphus subopacus* Thoms. dans les groupes *Fagetum abietino-piceosum* et *Abieto-Piceetum*. Ainsi on peut même déduire l'exceptionnalité et la courte dominance des espèces *Ips amitinus* Eichh. + *Polygraphus polygraphus* L., soit occasionnellement dans les groupes *Fagetum abietino-piceosum* et *Abieto-Piceetum*, mais non

expliquer la défailance de l'association *Ips typographus* L. + *Polygraphus polygraphus* L. qui, théorétiquement, devrait être bien commune = *Fagetum pauper*, *Fagetum typicum*, *Fagetum abietino-piceosum*, *Abieto-Piceetum*, *Fagetum dealpinum*. Dans ce cas intervient l'influence de l'allure et des qualités individuelles de l'arbre nourricier, de sorte que ces deux espèces, tout en se trouvant en masse dans un même peuplement, s'attaquent à des individus différents et n'arrivent que bien rarement à se côtoyer comme dominantes.

Disposition:	Primaire
<i>P. curvidens</i> Germ.	Fp, Ft, AF, FA
<i>P. spinidens</i> Rtt.	FQ, QF, Fp*
<i>P. vorontzovi</i> Jac.	FQ, QF, Fp, Ft, AF, FA

*) En partie seulement.

Quant aux trois principaux Scolytides du sapin, *Pityokteines curvidens* Germ., *P. spinidens* Rtt. et *P. vorontzovi* Jac., on a mainte fois remarqué que la prédominance mixte des deux premières espèces est très locale bien que, séparément, elles soient des membres de premier ordre dans l'entomofaune sous-corticale du sapin, toujours accompagnées de la troisième espèce. La cause en peut être vue dans le petit nombre de stations également favorables à ces deux espèces, soit seulement une partie du groupe *Fagetum pauper*, les autres s'excluant respectivement.

РЕЗЮМЕ

Авторы попробовали применить в качестве вспомогательного пособия типологические данные, характеризующие место обитания в целом. Результаты исследований показывают, что действительно можно применять лесные типы в качестве вспомогательных пособий, характеризующих факторы места обитания как благоприятные или неблагоприятные для преобладания тех или иных представителей энтомофауны данной древесной породы. При этом, кроме естественных условий места обитания, следует принимать во внимание искусственные влияния и нельзя объяснять совместное преобладание нескольких видов лишь простой возможностью массового размножения нескольких разных видов на одной и той же древесной породе и в той же группе лесных типов.

DIE KORRELATION DER PRAEIMAGINALEN LEBENSDAUER UND GERONTOLOGISCHE PROZESSE BEI HOLOMETABOLEN INSEKTEN

Корреляция продолжительности доимагинальной жизни и геронтологических процессов у насекомых с полным превращением

A. BALÁZS

(Biologische Laboratorium des II. Pathologisch-Anatomischen Institutes der Medizinischen Universität in Budapest, Ungarn)

Der Fortschritt der vergleichenden Gerontologie verlangt es, dass sich auch die Insektengerontologie zu einer selbständigen Disziplin entwickle. Innerhalb der Entomologie beschäftigt man sich neben den embryologischen und Metamorphose-Forschungen heute noch nicht mit einer selbständigen gerontologischen Disziplin. Zum Beweise dafür sei bemerkt, dass in der hervorragenden Entwicklungsphysiologie von Pflugfelder von der letzten Phase der Ontogenie, von der regressiven Entwicklung überhaupt keine Rede ist.

In dieser Beziehung blieb die Insekten- Ontogenetik hinter anderen Disziplinen zurück. In der Ontogenetik der Säugetiere und des Menschen wird den Involutionsprozessen grosse Aufmerksamkeit gewidmet. Verstreut findet man zwar auch in der entomologischen Literatur Angaben über Alternsprozesse. Diese hängen vor allem mit dem Problem der Eiproduktion, der Diapause-Determination, dem Dimorphismus-Problem und mit Fragen der Nerven- und Muskeltätigkeit zusammen. Zur Abgrenzung der Involutionsphase sind aber noch viele Untersuchungen notwendig und vor allem bedarf es einer Klärung der Begriffe. In der vergleichenden gerontologischen Literatur findet man nämlich viele aus der Entomologie übernommene u. E. nicht ganz richtig ausgewertete Angaben, da die Eigentümlichkeiten der Entwicklung der Holometabolen nicht genügend berücksichtigt wurden.

Wir möchten jetzt kurz über Experimente referieren, die den Charakter der larvale- und imaginale Lebensdauer regulierenden Faktoren betreffen und sich auf die Korrelation dieser beiden Phasen beziehen. Die Klärung dieser Probleme wurde deshalb notwendig, weil verschiedene Autoren auf die Geschwindigkeit der Alternsprozesse nicht nur aus der imaginalen, sondern auch aus der larvalen Lebensdauer schlossen. Man nahm einen monoton zunehmenden Zusammenhang zwischen dem Wachstums- und Differenzierungs-Cyclus einerseits und der Gesamtlebensdauer andererseits an. Man nahm also an, dass wenn die durchschnittliche und die sogenannte theoretische larvale Lebensdauer zunimmt, dann ist das gleichzeitig ein Zeichen für die längere Lebensdauer der Imago- und für das Langsamerwerden der Alterns-

prozesse und umgekehrt. Auf diese Grundlage baute z. B. Buffon, Weissmannman usw. und auch in unseren Tagen Bürger seine Biomorphose-Theorie.

Wir arbeiteten seit Jahren mit folgenden Arten: *Bombyx mori* L., *Galleria mellonella* (L.), der Mutante *vestigial* von *Drosophila melanogaster* (Meigen), *Leptinotarsa decemlineata* Say und *Calandra granaria* (L.)

Wir untersuchten zuerst, wie die theoretische Lebensdauer der Larve unter verschiedenen ökologischen Bedingungen (vor allem Ernährungsbedingungen) modifiziert wird. Zweitens untersuchten wir die unter optimalen Bedingungen zu erwartende potentielle Lebensdauer.

Wir züchteten 4600 *Bombyx*-Larven bei 21°C, 68–70%-iger relativer Luftfeuchtigkeit und mässiger Beleuchtung auf verschiedenen Nährpflanzen. Die theoretische Lebensdauer war auf *Morus alba* 38, *Scorzonera hispanica* 46, *Papaver somniferum* 59, und *Lactuca sativa* 67 Tage. Danach würde sich die potentielle Lebensdauer bei jenen Tieren zeigen, die auf *Lactuca* gezüchtet wurden. Die gerontologische potentielle Lebensdauer ist aber immer jene Lebensdauer, welche unter optimalen Bedingungen erreicht werden kann. Es ist aber längst bekannt und exakte Untersuchungen unsererseits bestätigten wieder, dass von allen angeführten Pflanzenarten gerade *Lactuca* das am wenigsten optimale Futter ist. Jene Tiere die mit dieser Pflanze gefüttert wurden zeigten die grösste Mortalität (92%) und auch das larvale Gewicht, die Körperlänge und die biometrischen Angaben des Cocons waren auf diesem Futter am ungünstigsten. Die Entwicklung wurde auf diesem Futter am ausgesprochensten asynchron, was eines der sichersten Merkmale der ungünstigsten Bedingungen ist. Unter diesen Umständen ist es also nicht zulässig die Verlängerung der larvalen Lebensdauer der Holometabolen als potentielle Lebensdauer aufzufassen. Wurde doch in unseren Versuchen die Verlängerung der larvalen Lebensdauer durch die schädlichsten ökologischen Faktoren hervorgerufen, im Gegensatz zum normalen Altern, welches durch vitalitätsfördernde Faktoren verlangsamt wird.

Ähnliche Ergebnisse erhielten wir bei *Leptinotarsa decemlineata* Say und *Calandra granaria* (L.) auf fremden Futterpflanzen.

Als wir *Galleria mellonella* (L.) auf künstlichen Nährböden züchteten wurde die larvale Lebensdauer auf Nährböden — die einen relativ niedrigeren Eiweiss- und Fettgehalt hatten, dafür aber etwas reicher an Kohlenhydraten waren — etwas verkürzt. Bei diesen Versuchen konnte aber nachgewiesen werden, dass das konzentrierte Futter eine Wachstumsfördernde Wirkung hat.

Biometrische Angaben der *Galleria mellonella*-Larven vor der Verpuppung auf künstlichem Nährboden und Kontroll-Nährboden:

Auch die Zunahme des relativen Trockengewichtes zeigt die günstige Wirkung. Alle Werte sind nach Wilcoxon $P < 0,001$, resp. $0,01 > P > 0,001$ signifikant.

Im weiteren Hungerversuchen fanden wir, dass derselbe Faktor die Lebensdauer der Larven in verschiedener Richtung beeinflussen kann. Diese Verhältnisse sind recht kompliziert. Die Richtung der Wirkung hängt von Stärke und Dauer der Einwirkung, der Art usw. ab. Die Lebensdauer der *Galleria* Larven wird im allgemeinen durch zeitweiliges periodisches Hungern verlängert, verglichen mit den Kontrollen die ad libitum Futter erhielten. Die Wirkung des absoluten Nahrungsentzuges hängt eher

Nährboden:	Max. Breite der Kopfkapsel in μ	Max. Breite des Prothoraxschildes in μ	Rohgewicht des Körpers in g	Wassergehalt des Körpers in g
Kontrollen (auf Waben)	1,861	2,682	0,1674	0,0965
auf künstlichen Nährboden	1,965	2,842	0,2142	0,1181

davon ab, in welchem biologischen Alter dies vorgenommen wird. In der fakultativen Phase der Ernährung, die auf die kritische Hungerperiode folgte, konnten zwei Phasen erkannt werden: Hungern in der ersten verlängerte, in der zweiten verkürzte die Lebensdauer. An der Grenze der beiden Phasen gibt es ein sogenannter Isochroniepunkt des Hungerns. Futterentzug zu diesem Zeitpunkt führt zu einer mit den Kontrollen synchronen Verpuppung. Die nur kurz umrissenen Ergebnisse zeigen, dass die Faktoren die die imaginale resp. larvale Involutions-Phase regulieren, durchaus verschieden sein können.

Was unsere zweite Frage betrifft, so wird in der Gerontologie meistens jener Standpunkt vertreten, wonach zwischen den beiden Phasen eine bestimmte Lebensdauer-Korrelation, noch dazu ein monoton zunehmender Zusammenhang besteht.

Wir arbeiteten mit der *vestigial*-Mutante von *Drosophila melanogaster* und wiederholten z. T. die von Alpatov (1930) und anderen durchgeführten Experimente. Die Kontroll-Larven wurden auf dem Nährboden nach Strassburger gezüchtet. Die zweite Gruppe liessen wir 36 Stunden vor Beginn der Verpuppung hungern, die dritte Gruppe wurde auf einen Nährboden ohne Hefe gezüchtet. Bei dieser Versuchsanordnung wurde die larvale Entwicklungsdauer bei der zweiten Gruppe verkürzt, bei der dritten Gruppe verlängert.

Bei einigen solcher Experimente zeigt sich tatsächlich ein monoton zunehmender Zusammenhang zwischen larvaler und imaginaler Lebensdauer. Als Beispiel könnten wir die an *Drosophila* durchgeführten Experimente von Alpatov und Pearl (1929) erwähnen, wo der Verlängerung der larvalen Entwicklungsdauer auf Kälteeinwirkung, die Verlängerung der imaginalen Lebensdauer folgte. In der Mehrzahl der Fälle hat aber diese Korrelation einen

monoton abnehmenden Charakter, d. h. auf eine Verlängerung der larvalen Entwicklungsdauer folgt eine Verkürzung der imaginalen Lebensdauer und umgekehrt. Dies fanden wir als wir *Drosophila* auf einem Nährboden ohne Hefe züchteten, dasselbe Ergebnis erhielt Tracey (1958) auf Hitzeeinwirkung bei *Tenebrio molitor* L. und Barnes (1955) bei *Melanoplus mexicanus* Bern. den er auf Pflanzen züchtete, welche die Mortalität erhöhten und die Körpermasse verminderten. Neben den monoton zunehmenden resp. abnehmenden Zusammenhängen die als mathematische Funktion ausgedrückt werden können, kommen auch häufig Fälle vor, in denen zwischen der Zeitdauer der beiden Phasen überhaupt kein Zusammenhang nachgewiesen werden kann. Z. B. wirkte sich, als wir *Drosophila* vor der Verpuppung hungern liessen, die Verkürzung der larvalen Entwicklungsdauer überhaupt nicht auf die Lebensdauer der Imago aus.

Zusammenfassend können wir also sagen, dass die Zeitdauer der progressiven Entwicklung weder die Zeitdauer der Reife, noch die Zeitdauer der regressiven Entwicklung und auch nicht die Gesamtlebensdauer eindeutig beeinflusst. Die Zusammenhänge zwischen ihnen können monoton zunehmend oder abnehmend sein, innerhalb dieser Kategorie logarithmisch, hyperbolisch oder exponentiell. Aber alle diese Zusammenhänge sind indirekte. Von einem direkten Zusammenhang kann nicht gesprochen werden. Imaginale Lebensdauer und gerontologische Prozesse müssen von der larvalen Lebensdauer getrennt behandelt werden. Holometabola Larven haben ein harmonisches Wachstum das zwischen zwei Phasen allometrischen Wachstumes eingeschaltet ist. Die gerontologische Phase der Imago wird durch eine allometrische Regressionstendenz charakterisiert. Diese zeigt sich bei den Insekten weniger im makromorphologischen Sinne (z. B. Regression der Fettkörper, Pharingealdrüsen, usw.) sondern als cytologische (Verminderung der Neurone, Degeneration von Neuriten) oder als biochemische Regression (Veränderung der Phosphatase- und Katalase-Aktivität, (Rockstein, 1956) Abnahme des Glykogengehaltes) resp. als funktionelle Regression.

Die angeführten Ergebnisse dürften gezeigt haben, dass zur erfolgreichen Entwicklung der Insektengerontologie vor allem die Klärung der Begriffe notwendig ist.

LITERATUR

- Alpatow W. W., 1930, *Amer. Natural.*, **64**: 37—55.
Alpatov W. W. and Pearl R., 1929, *Amer. Natural.*, **63**: 37—67.
Balázs A., 1958, *Acta Biol. Hung.*, **9**: 47—69.
Barnes O. L., 1955, *J. econ. Ent.*, **48**: 119—124.
Rockstein M., 1956, *J. Gerontol.*, **11**: 282—285.
Tracey S. K. M., 1958, *Ann. ent. Soc. Amer.*, **51**: 429—432.

РЕЗЮМЕ

Продолжительность прогрессивного развития не влияет на продолжительность половозрелого состояния, ни на продолжительность регрессивного развития или же на общую продолжительность жизни. Взаимоотношения между ними носят косвенный характер. Продолжительность жизни имаго и геронтологические процессы необходимо рассматривать отдельно от продолжительности личиночной жизни. Геронтологическая фаза имаго характеризуется аллометрической регрессивной тенденцией. Последняя проявляется у насекомых не столько в макроскопическом смысле (регрессия жирового тела, окологлоточных желез), а скорее цитологически (уменьшение нейронов, дегенерация нейритов) или как биохимическая регрессия (изменения в активности фосфатазы и каталазы, снижение содержания гликогена) или же как регрессия функционального характера.

**TRICHOGRAMMA EVANESCENS WESTW.
ALS BESCHRÄNKUNGSFAKTOR DES MASSENHAFTEN AUFTRETENS
DES MAISZÜNSLERS (*PYRAUSTA NUBILALIS* HBN.)**

Trichogramma evanescens Westw. как фактор ограничения численности кукурузного мотылька *Pyrausta nubilalis* Hbn.

H. BÍROVÁ

(Laboratorium für Pflanzenschutz der Tschechoslowakischen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften in Ivanka pri Dunaji, Tschechoslowakei)

Die Verbreitung der Maisanbauflächen hatte eine intensive Steigerung des Vorkommens des Maiszünslers (*Pyrausta nubilalis* Hbn.) zur Folge. Er kommt bei uns in monovoltiner Form vor. Unsere Arbeitsstätte befasst sich mit dem Problem des Maiszünslers seit dem Jahre 1956. Beim Bionomiestudium des Schädlings beobachteten wir zugleich sein Vorkommen in der freien Natur in den einzelnen Entwicklungsstadien. Erhöhte Aufmerksamkeit widmeten wir dem Verhältnis zwischen dem Parasiten *Trichogramma evanescens* Westw. und den Eiern des Maiszünslers. Die Beobachtungen wurden im Gebiet der Südslowakei (Bezirk Galanta) während der ganzen Periode der Oviposition des Schädlings durchgeführt.

In den Beobachtungsjahren wurde der Mais bis zu 65—90% befallen. Wir beobachteten, dass auf eine befallene Maispflanze durchschnittlich 1,7 entwickelte Raupen fallen. Die durchschnittliche Anzahl der Eier pro Pflanze beträgt 14,2. Das bedeutet, dass von den gelegten Eiern nur 11,9% ausgeschlüpfte Raupen heranreifen. Hergula (1930) führt an, dass bei 1324 beobachteten Eiern des Maiszünslers die Mortalität einen Prozentsatz von 34,1 erreichte. Balachowsky et Mesnil (1935) zitiert Caesar, der konstatiert, dass in optimalen Verhältnissen aus den abgelegten Eiern nur 22,0% Raupen ausschlüpfen. Eine grosse Menge von Eiern fällt infolge schlechter Adhäsion von der Pflanze ab, viele Eier trocknen ein und werden durch Praedatoren vernichtet. Einen grossen Anteil an der Mortalität der Eier hat *Trichogramma evanescens* Westw., welche die Eier des Maiszünslers parasitiert.

In diesem vorläufigen Bericht führen wir die Übersicht der Parasitierung des Maiszünslers durch *T. evanescens* in den Jahren 1957, 1958 und teilweise im Jahre 1959 an.

Einige Tage nach dem Ausflug der ersten Schmetterlinge des Maiszünslers begannen wir im Jahre 1957 die Eiigelege auf 4×100 Pflanzen, die sich in verschiedenen Entfernungen voneinander, sowie auch von der Ortschaft Kajal (Bezirk Galanta) befanden, zu sammeln.

Die Parzelle „A“ befand sich in der nächsten Umgebung der Ortschaft auf einem grossen Maisschlag von einigen Hektaren. Die Parzelle „B“ war von der Parzelle „A“ 500 m von der Ortschaft entfernt. Die Parzelle „C“ war von den ersten zwei Parzellen zirca 2000 m entfernt. Bei der Parzelle „D“ betrug die Entfernung von der Parzelle „C“ zirca 500 m.

Bei diesen vier Versuchspartzen erreichte die Parasitierung der Eier einen verschiedenen Grad. Auf der Parzelle „A“, welche sich in unmittelbarer Nähe der Ortschaft befand, war die durchschnittliche Parasitierung der Eier durch *T. evanescens* 45,0%. Bei der Parzelle „B“ lag der Durchschnitt der Parasitierung bei 22,0%. Auf der Parzelle „C“ bei 12,0% und auf der Parzelle „D“ nur bei 4,0%. In den einzelnen Sammlungen äusserte sich auch ein verschiedener Grad der Parasitierung. Das Maximum der parasitierten Eier lag am Anfang des Maximums der Oviposition des Maiszünslers und am Ende der Oviposition, als sich die *T. evanescens* schon vermehrt hatte und die Dichte der Wirtseier niedrig war. Aus der Sammlung der Parzelle „A“ schlüpften 50,0%, der Parzelle „B“ 73,0%, der Parzelle „C“ 85,0% und der Parzelle „D“ 90,0% Raupen. Den restlichen Prozentsatz bildeten vertrocknete oder auf andere Weise vernichtete Eier.

In demselben Jahr sammelten wir Eigelegen auf einer gewissen Anzahl von Pflanzen in dem Gebiete, das der Parzelle „A“ am nächsten gelegen war. Bei jeder Sammlung fanden wir wenigstens 50 Eigelege. Die Sammlung wurde in 3—5 tätigen Intervallen vorgenommen. Der Beginn der Sammlung war am 4. VII., das Ende am 2. VIII. 1957. Die Gesamtzahl der gesammelten Eier betrug 6088, wovon 3033 d. h. 49,8% durch *Trichogramma* parasitiert waren, ferner schlüpften aus 39,3% Eiern Raupen, und 10,9% Eier waren anders beschädigt. Die Parasitierung der einzelnen Sammlungen bewegte sich von 14,8% (Beginn der Oviposition) bis 58,3%. Den Anfang der Oviposition ausgenommen, bewegte sich die Parasitierung der Eier immer zwischen 43,0% bis 58,3%.

Im folgenden Jahre 1958 machten wir Sammlungen von Eigelegen in demselben Gebiet wie im Vorjahr (in der Nähe der Parzelle „A“). Diese Sammlungen führten wir in 3—6 tätigen Intervallen durch. In der Regel wurden 200 Pflanzen abgesammelt. Der Beginn der Sammlung lag am 5. VII., das Ende am 12. VIII. 1958. Aus der Gesamtzahl von 3957 Eiern waren nur 15,1% durch *T. evanescens* parasitiert, wobei sich der Prozentsatz der Parasitierung von 0,0% (10. VII. 1958) bis 35,4% (12. VIII. 1958) bewegte. Aus der Gesamtzahl der Eier schlüpften weiter 48,5%, und 36,4% Eier waren vertrocknet, beschädigt oder anders vernichtet.

In der Zeit vom 15. bis 17. VII. 1959 d. h. in der Zeit des maximalen Fluges des Maiszünslers führten wir eine Untersuchung über die Parasitierung der Eier in jenen Gebieten der Slowakei durch, wo der Schädling verbreitet ist. In bestimmten Gebieten unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen sammelten wir

je 100 Maispflanzen ab. Die durchschnittliche Parasitierung der Eier an Stellen, die in einem Gebiet mit einer durchschnittlichen Juli-Temperatur von 20°C liegen, war 44,7%, wobei die niedrigste Feststellung der Parasitierung in diesem Gebiet bei 33,4% lag und die höchste bei 52,5%. Im Gebiete mit einer mittleren Juli-Temperatur von 19°C war die Parasitierung durchschnittlich 20,1% und bewegte sich in den Grenzen von 16,6 bis 24,0%. In den Gebieten mit einer mittleren Juli-Temperatur von 18°C betrug die durchschnittliche Parasitierung der Eier 12,3%, wobei die niedrigste 6,7% und die höchste 17,0% war.

Die angeführten durchschnittlichen Parasitierungswerte der Eier weisen darauf hin, dass es Unterschiede in der Parasitierung gibt. Diese Unterschiede treten einerseits in den verschiedenen klimatischen Gebieten auf, andererseits in denselben klimatischen Gebieten, aber an verschiedenen Stellen. Selbstverständlich machen sich hier die verschiedensten Einflüsse geltend, wie z. B. klimatische Einflüsse, Witterungsstörungen, verschiedene Überwinterungsmöglichkeiten der *T. evanescens*, die Dichte sowie das Vorkommen eigener und anderer Wirte.

Auf Grund der Ergebnisse unserer Beobachtungen können wir konstatieren, dass der Prozentsatz der Parasitierung der Eier des Maiszünslers in jenen Gebieten am höchsten ist, in denen die günstigen Bedingungen für den Maisanbau und gleichzeitig auch für das Vorkommen und die Entwicklung des Maiszünslers vorhanden sind. Die Höhe der Parasitierung ist in den einzelnen Jahren verschieden, und es gibt auch lokale Unterschiede in klimatisch identischen Gebieten. Demnach kann festgestellt werden, dass durch die künstliche Freilassung und die Besiedlung im Laboratorium künstlich vermehrter *T. evanescens* die Möglichkeit gegeben ist, den Wirkungsgrad zu erhöhen und positive Resultate im Kampf gegen Maiszünslers und andere Schädlinge, auf die sie übergehen könnte, zu erzielen.

РЕЗЮМЕ

В период с 1957 по 1959 гг. изучался вопрос гибели яиц кукурузного мотылька. В докладе дается обзор состояния яиц этого вредителя в природе. На основании полученных результатов можно заключить, что степень паразитизма яиц вредителя даже в областях, незначительно отдаленных друг от друга, различна. Наиболее высокий процент паразитизма яиц кукурузного мотылька наблюдался в области одновременно наиболее благоприятной как для возделывания кукурузы, так для развития и распространения самого вредителя. В отдельные годы отмечалась также различная степень паразитизма. Локальные различия были установлены и в областях с одинаковыми климатическими условиями. Приобретенный опыт позволяет предполагать, что искусственный выпуск и насыщение участков трихограммой, размноженной в лабораторных условиях, будут иметь успех и повысят эффективность этого яйцеда в борьбе с кукурузным мотыльком.

**ОПЫТЫ ПО СКОРОСТНОМУ РАЗВЕДЕНИЮ ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА
BOMBYX MORI L.**

Les observations en rapport avec la cultivation accélérée du *Bombyx mori* L.

А. ГУБИЦА*)

(Научно-исследовательский институт биологии Венгерской Академии Наук,
Тиганы, Венгерская Демократическая Республика)

В широких кругах шелководов известен факт, что под воздействием увеличения числа кормлений, повышения температуры и внедрения ночного освещения развитие шелколичных червей происходит быстрее. В последнее время опубликован ряд научных работ по скоростному разведению. Скоростные методы разведения различаются друг от друга.

В Канимадеком районе Таджикской ССР шелколичные черви содержались до лички I при температуре 28—29°C, до второй лички при 25—26°C и до четвертой лички при температуре 24—25°C. После этого снижалась температура так, чтобы это было непосредственно перед кокопизацией до 22—23°C, затем в течение кокопизации черви содержались при температуре 21—23°C. Достигнутый по этому методу период выкармливания равен 24 суткам (Канлиш, 1955).

В Агдашской области Азербайджана личиночная стадия в окружающей среде в течение жизненных фаз I—III при температуре 22—24°C, в фазе развития IV при 25°C, до кокопизации при 22—24°C составила только 22 суток (Мустафа-Заде, 1955).

Французский автор Крэмки разводил шелколичных червей первого возраста при температуре 28—30°C, второго при 25—26°C и III—IV при 25°C, а V при 23—24°C.

В Тбилиси воспитывались черви по следующей системе. В III—IV возрастах в течение 16 часов шелколичные черви содержались при температуре 26—29°C, затем в течение 8 часов при 20—22°C. Температура в племенном здании при IV—V возрастах 8 часов была 24—26°C, затем 16 часов при 20—22°C. Период выкармливания по сравнению с контрольной группой сокращен

*) A. Gubicza

на 5—5,5 суток. Разведенные по этому способу тутовые шелкопряды дали урожай коконов на 14—30% больше, а шелконосность коконов повысилась на 14—29% (Пиорадзе, Квицаридзе, 1955).

Общей чертой перечисленных методов является то, что температура в племенном здании в начальной стадии развития червей высокая и в конце

Таблица 1

	выкормка	
	Скоростная	Нормальная
	1955	1955
Период выкормки	21½ суток	29 суток
Вес одного сухого кокона	0,925 г	0,952 г
Содержание шелка в сухих коконах	43,9%	42,7%
Длина волокна, наматываемого из одного кокона	706 м	762 м
Необходимое количество коконов для получения одного кг шелка	3,22 кг	2,98 кг

развития более низкая, и, наоборот, относительная влажность воздуха повышается обратно пропорционально снижению температуры. Например, относительная влажность воздуха, составляющая в начале развития от 50 до 60%, при коконизации повышается до 65—75%. В течение развития помещение освещалось также и в ночное время. Черви получают всегда свежесобраные тутовые листья. При скоростном развитии вообще достигается урожайность коконов на 5—10% выше, а также получается высшего качества шелк. Ряд скоростных методов совпадает и в том отношении, что молодые черви с I по III возраст получают корма чаще (11—12 раз), причем с четвертого по пятый возраст они получают листву 7—8 раз в сутки (Каплин, 1955, Мустафа-Заде, 1955).

В 1955 году, на основании данных Султановой, нами был проведен скоростной метод развития получившей в нашей стране наибольшее распространение породы Варо. Гусеницы получали питание 12 раз в сутки (через два часа). Температура в племенном здании с I—II была 28—29°C, с III—IV возраст 27—28°C, а в пятом возрасте 27—23°C. В период развития в ночное время применялось освещение (Султанова, 1953). Параллельно со скоростным разведением нами было проведено разведение гусениц породы Варо при оптимальной температуре 22—23°C без освещения в ночное время. Эти черви кормились по получившему в нашей стране широкое распространение методу. Они получали корма 7 раз в сутки.

Основные различия между разводимыми по двум различными методам группам приведены в нижеследующей таблице.

Как это видно по таблице, коконы, полученные при скоростном методе разведения меньше и по ряду показателей отстают от коконов, полученных при нормальном разведении.

Ф. Расулов разводил по скоростному методу Султановой гибридных гусениц и гусениц породы Багдад. В результате опытов он определил, что в рамках скоростной выкормки гибриды, по сравнению с породой Багдад, дали лучшие результаты (Расулов, 1956).

В 1958 г. нами была приведена скоростная выкормка поколения гибрида Ф. 1, полученного путем скрещивания дальневосточных китайских и японских пород и червей породы Варо.

Изложение метода и полученных результатов

При оформлении скоростного метода выкормки нами были учтены богатые и разнообразные данные о нем в литературе, а также приобретенный нами раньше практический опыт. Целью поставленных нами опытов являлась разработка удобно применяемого на практике в наших отечественных условиях скоростного метода выкормки.

Дезинфекция помещений, предназначенных для выкормки червей, нами проведена известной вываркой формалином и побелкой хлорной известью.

Дезинфекция оборудования, предназначенного для выкормки червей, проведена 10% раствором NaOH и солнечно-воздушной ванной в течение 5—6 часов.

Выкормка началась 8 мая. В это время даже наиболее развитые тутовые листья не превышали 4—5 см².

Температура в период выкормки в первом возрасте была 25—26°C, во втором и третьем возрастах гусениц 26—28°C, в жизненной фазе IV 26 до 29°C и в пятом 25—27°C, а в период коконизации 24—25°C. Необходимо отметить, что климатические условия в период выкормки были горячие и сухие (28—30°C). Вследствие этого племенное здание отапливать не пришлось. Относительная влажность воздуха составляла 50—60%, которая в стадии линьки и коконизации была повышена искусственно до 65—70%.

Кормление гусениц производилось по распространенному на практике методу с незначительными изменениями. До линьки III гусеницы получали по 7 раз в сутки нарезанные тутовые листья, собранные с молодого побега. Кормление проводилось с 7 часов утра до 22 часов через два с половиной часа.

После третьей линьки гусеницы получали цельные листья. Время кормлений: в 6, 9, 12, 15, 18, 21. После четвертой линьки до коконизации гусеницам в 21 час давались целые ветви. До третьей линьки гусеницы получали листья, убранные до обеда и после обеда. В IV—V возрастах кормление осуществлялось только листвою, собранной после обеда или вечером.

„Черви“ не получали листву, хранящуюся в течение более 20—24 часов. Необходимо отметить, что развитие тутовой листвы под воздействием тепла атмосферы происходило очень быстро, и таким образом гусеницы во всех возрастах получали свежий корм с соответствующей питательной ценностью.

Таблица 2

Название	При высокой Гибрид Ф ₁	температуре Варо	При 21—23°C Варо
Период выкормки Урожай коконов, полученных из 30 г грены	19 суток 6 час. 105,3 кг	24 с. 16 час. 97,8 кг	30 суток 106,8
Смертность гусениц		2,5%	—
Общий вес I класса	2,25 г	2,34 г	2,61
Содержание шелка в % к сухим ко- конам	54,17%	47,24%	45,65%
Количество коконов, необходимых для получения 1 кг шелка	2,56 кг	3,25 кг	3,30 кг
% серицина шелка	24,26%	30,42%	31,06%

Ночное освещение в процессе выкормки не применялось. Замена подстилки в течение выкормки производилась 10 раз. Удаление кала и неиспользованной листвы производилось до второй линьки два раза и в период после второй линьки до коконизации 8 раз.

Выкормка одной группы породы Варо производилась по упомянутому выше методу разведения, однако при пониженной температуре, 21—23°C.

Основные биологические и текстильно-механические характеристики выкормленных в 1958 году при высоких температурах червей породы Варо и гибридов, а также выкормленных в течение ряда лет при невысокой (оптимальной) температуре червей породы Варо приведены в таблице (таблица № 2).

Выкормленные при высоких температурах черви наряду с коротким периодом выкормки дают большие урожаи коконов (Каплин, П., Севастьянова Н. У., Ипорадзе А. Д., Кривенцов Ю. П., Гривидзе Ш. К., Султанова и т. д.).

Как видно на таблице, кокон Варо, выкормленный при высокой температуре, по весу отстает от кокона Варо, выкормленного при оптимальной температуре. Урожай коконов, полученный из 30 г грены породы Варо, выкормленных при температуре 21—23°C, по сравнению с Варо, выкормленного при высокой температуре, больше. Это наблюдалось на ряде опытов и при практической выкормке.

В итоге хочу сказать следующее. В соответствии с целевой установкой опыта по вышеприведенным результатам можно определить, что тутовый шелкопряд при обильном питании дает короткий период выкормки в условиях высоких температур и без применения почного оформления и гусеницы освещения, поколения гибрида Φ_1 более пригодны для скоростной выкормки, чем порода Варо, дающая желтые коконы, породы Варо, выкормленные при высокой температуре по размеру и весу меньше, чем коконы породы Варо, выкормленные при оптимальной температуре.

RÉSUMÉ

Il s'était fixé des expériences ayant pour but de vérifier la technique de raccourcissement du période larvaire du *Bombyx mori* L., employable avec facilité en pratique. En ce qui suit, il s'était posé la tâche de „sélectionner” l'espèce ou bien l'hybride, celui dont le développement postembryonnaire est le plus court, et en même temps la production qualitative et quantitative est la meilleure. Répondre à son but, il s'était réalisé des expériences avec plus des espèces et hybrides hongroises et étrangères. Pendant les expériences de l'année 1958, il s'était abandonné de la nutrition nocturne des vers à soie. Pendant la cultivation il n'était pas employé d'éclairage artificiel. Les vers étaient constamment sous l'influence d'une température de 26—28 C. Dans ces conditions la durée du développement est en générale de 20—22 jours. La durée du développement était la plus courte, c'est-à-dire de 19 jours et 6 heures, dans la première génération d'un hybride hongroise.

EINIGE GRUNDSÄTZLICHE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER UMWELT UND DER ENTWICKLUNG DER ZIKADE *CALLIGYPONA PELLUCIDA* F.

Развитие цикадки *Calligypona pellucida* F. и окружающая среда

J. DLABOLA

(Forschungsinstitut für Pflanzenbau der Tschechoslowakischen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften, Praha - Ruzyně, Tschechoslowakei)

Unter die schädlichen Arten der Zikaden hat sich in der Tschechoslowakei in den letzten Jahren die Zikade *Galligypona pellucida* F. aus der Fam. *Delphacidae* eingereiht. Diese Art beschädigt die Halmfrüchte und hauptsächlich den Hafer. Der besaagte Hafer zeigt einen verkümmerten Wuchs auf, starkes Treiben von Schösslingen, gelbe bis rote Färbung und keine Formung von Rispen, und die Tatsache wird entweder durch toxische Wirkung des Inhalts der Speicheldrüsen erklärt (Nuorteva, 1958) oder durch eine Viruskrankheit (Průša 1958).

Diese den Hafer beschädigende Zikade, ebenso wie die Mehrzahl der Arten der Familie *Delphaciade*, überwintert im Larvenstadium und hat in der Tschechoslowakei eine einzige Generation, nur in den wärmsten Gebieten entwickelt sich noch eine weitere Generation. Die Populationen der wärmeren Tiefebene sind aber weniger zahlreich, wovon wir uns z. B. in Mittelböhmen, Südmähren oder in der Südslowakei überzeugen können. In Versuchszuchten bei einer maximalen Temperatur wo es noch nicht zu einem totalen Aussterben der Larven kommt, dauert die Entwicklung vom Ei bis zur Imago 1 Monat, in der Natur jedoch, mit Berücksichtigung der niedrigeren Temperaturen, ihrer Schwankungen, ist der Verlauf viel langsamer, wobei man auch die schwache Diapause im Winter einrechnen muss. Im Laboratorium dauert die Entwicklung bei einer Verlängerung des Tages durch Beleuchtung und bei genügender Wärme, Luftfeuchtigkeit und frischer Nahrung während des Winters ohne Unterbrechung an.

Die Zikade ist eine typische Feuchtigkeit und Kälte liebende Art. Man kann schon im Voraus annehmen, dass der Einfluss einer zu hohen Temperatur z. B. eine 30°C übersteigende, am wenigsten günstig wirkt, ebenso wie die niedrigste relative Luftfeuchtigkeit, d. h. unter 25%. Dagegen zeigte sich besonders niedrige Sterblichkeit bei einer sich 100% nähernden Feuchtigkeit und bei mittleren oder eher niedrigeren sich zwischen 15–20°C bewegenden Temperaturen. Gleichzeitig mit einer Erhöhung der Temperaturen beschleunigte sich zwar verhältnismässig das Tempo der Entwicklung, aber die gleich-

zeitig sinkende Feuchtigkeit wirkte schon schädlich ein, welche Tatsache insbesondere bei den jüngsten Entwicklungsstadien beobachtet wurde, bei welchen eine Temperatur von ungefähr 30°C und eine Luftfeuchtigkeit von weniger als 30% das Sterben aller Larven der ersten Stufe und von soeben auskriechenden Larven verursachte. Bei Larven der 2. Stufe war die Sterblichkeit ebenfalls noch sehr gross. Mit zunehmendem Alter der Larven und bei Imagines sinkt dann die Sterblichkeit schnell. Die Larven vertragen eher eine extreme Feuchtigkeit von 100% und eine Temperatur von nur 10°C; in diesem Falle ist die Entwicklung allerdings sehr langsam.

Diese Charakteristik ist die Grundlage der eigentlichen Dispersion der Art. Bei der Migration verteilen sie sich auf ganzen Flächen, aber ihre Anzahl nimmt fortschreitend auf bestimmten Stellen des Feldes zu. Es zeigen sich Unterschiede nicht nur zwischen den einzelnen Grundstücken, sondern auch die Dichtigkeit der Populationen auf einem und demselben Felde schwankt beträchtlich. Entscheidend für eine Konzentration einer grösseren Anzahl von Zikaden an einem bestimmten Rande des Feldes ist in erster Reihe die Nähe eines Waldes, dagegen alle Flächen auf offener Ebene oder südliche, ausgedorrte, von Wäldern entfernte Abhänge sehr selten angefallen werden. Die Weibchen konzentrieren sich also schon vor dem Eierlegen in der günstigen Umgebung, wo durch Tau und Schatten eine genügende Feuchtigkeit in der Pflanzendecke für die aus der hohlen Halme des Hafers schlüpfenden Larven sichergestellt ist, und welche gegen den Wind geschützt ist. Daher unterscheidet sich die Anzahl der Larven auf diesen Rändern von der in anderen weniger günstigen Lokalitäten.

Nach der Ernte des Hafers verbleiben die Larven auf den Stoppelfeldern. Da in unseren Gebirgsgebieten in den Hafer Klee und Kleegräser gesät werden, dient diese Untersaat den Zikaden als Unterschlupf bis zum Ende der larvalen Entwicklung. In der Literatur wird angeführt, dass die *C. pellucida* eine polyphage Art ist, und es wurde daher angenommen dass ihr auch Klee wenigstens während des Herbstes und im Frühjahr als Nahrung dient. Es hat sich doch in Versuchen gezeigt, dass tatsächlich nur der Zellsaft einiger Pflanzen als geeigneter dauernder Nahrungstoff dienen kann. Versuchszuchten auf verschiedenen Unkräutern, Futterpflanzen, Gräsern und Halmfrüchten haben gezeigt, dass der Lebenszyklus der Zikade und ihre weitere Vermehrung nur auf Halmfrüchten und Gräsern normal verläuft. Die Tatsache, dass wir im Frühjahr die grösste Populationsdichte der larvalen Stadien in Futterpflanzen vorfinden, ist eine sekundäre Erscheinung da sich die Larven während ihrer weiteren Entwicklung sowieso auf grasartigen Unkräutern oder in Klee-gras auf der Grasbeisat konzentrieren, auf welchen Pflanzen sie ihre Nahrung aufnehmen. Daher kann insbesondere eine Beimischung von Gräsern und grasartigen Unkräutern auf Feldern in Gebieten mit einem aussergewöhnlichen Vorkommen die Grösse der Population positiv beeinflussen und dadurch

das Ausmass des dem Hafer zugefügten Schadens erhöhen. Ausserdem kann man unter Berücksichtigung der Notwendigkeit der Existenz eines Ursprungs der Krankheit annehmen, dass gerade in diesen Pflanzen das hauptsächliche Reservoir zu suchen ist, aus welchem der den krankhaften Zustand des Hafers hervorrufende Stoff geschöpft wird. Experimentelle Beweise dieses Zyklus

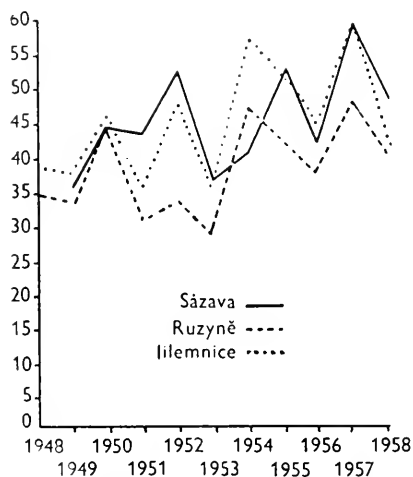


Abb. 1. Anzahl der Tage mit Niederschlag während 7—9 Monaten in den Jahren 1948 bis 1958. Gebiet der Beschädigung des Hafers: Sázava. Zum Vergleichen: Zentral-Böhmen: Ruzyně. Nordost-Böhmen: Jilemnice.

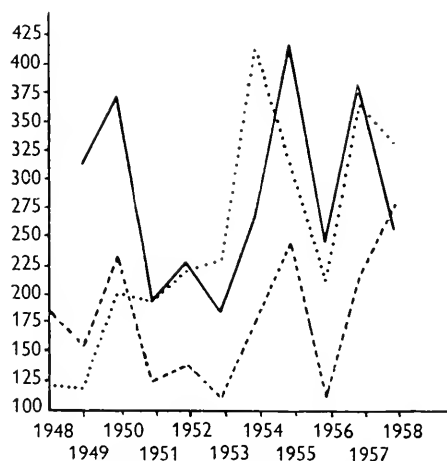


Abb. 2. Die Intensität der Niederschläge zur Zeit des Schlüpfens der Larven in den Jahren 1948—1958.]

unter Feldbedingungen liegen noch nicht vor, doch wurde beobachtet, dass z. B. Raygras, und zwar in Ständen in von der Krankheit betroffenen Gebieten, auffallende Abweichungen im Wuchs und in der Färbung aufweist.

Die ungleiche Dispersion der Zikade beeinflusst das Mikroklima; da Messungen zeigen, dass es grosse Unterschiede gibt, und zwar nicht nur in der Insolation, Temperatur und in der mit einer längeren Betauung der Pflanzendecke in beschatteten Teilen des Feldes verbundenen Luftfeuchtigkeit, sondern auch in der Miteinwirkung der verringerten Luftströmung in gegen den Wind geschützten Lokalitäten. Diese Unterschiede werden in am Bergfuss gelegenen und in Gebirgsgebieten noch unterstrichen, wo die Haferfelder in schmalen Streifen bis in die unmittelbare Nähe der Wälder reichen. Entscheidenden Einfluss auf diese Steigerung der Populationsdichte können auch extrem kalte und regnerische Jahre haben. Als Beispiel hiezu dient gerade das Vorkommen der Zikaden im Iglauer Gebiet, welches eine Summe der angeführten Bedingungen für die Entwicklung der Zikade vorstellt, und wo insbesondere im Zeitraum der letzten Jahre vor dem Jahre 1956 — wie aus den Graphen 1—3 der klimatischen und Witterungsverhältnisse hervorgeht — die Witte-

rungsverhältnisse eine wahrscheinlich starke Steigerung der Populationsdichte des Schädlings sicherstellten. Dagegen war in den folgenden Jahren infolge des Verlaufes der Witterungsverhältnisse besonders im Frühjahr und am Anfang des Sommers das Vorkommen schwächer, was sich auch durch sehr niedrigen Anfall des Hafers im Jahre 1958 und 1959 bemerkbar machte.

Der Verlauf des Winterwetters hat keinen intensiven Einfluss auf das Überwintern, die Larven bleiben grösstenteils auf der Bodenoberfläche zwischen den Pflanzenresten und Erdschollen. Wir haben das Kriechen der Larven auch bei -3°C festgestellt. Sie sterben nicht einmal bei einem schwachen Kahlfrost. Bei uns überwintern vorwiegend Larven der 3. und 4. Entwicklungsstufe, aber es kann das Überwintern eines kleinen Prozentes von noch kleineren Larven beobachtet werden. Die Dauer des Eierlegens ist sehr ausgedehnt, und dies ist die Ursache der unterschiedlichen Entwicklungsstufe der ganzen Population. Die Fruchtbarkeit des Weibchens ist eine riesige (bis 1000 Eier) und im Hinterleib der Zikade befinden sich während der Gravidität immer etwa 50—100 reifer, die ganze Höhlung des Hinterleibes ausfüllende Eier, so dass sich dieser stark anspannt und kugelförmig anschwellt. In Zuchten im Laboratorium war jedoch durch abweichende Umweltbedingungen, die

Anzahl der gelegten Eier viel kleiner. Es wurde bisher noch nicht festgestellt, ob der Charakter des Wetters auch den Umfang, des Eierlegens beträchtlich beeinflussen kann, es ist jedoch sicher, dass das Wetter einen beträchtlichen Einfluss auf die Entwicklung der Larven ausübt. Wir beobachteten den Anfang des Vorkommens der Zikade Mitte Mai, während eines kühleren Frühjahrs auch später, und in warmen Tiefebene jedoch immer früher. Dieser Unterschied zwischen Tiefebene und Gebirgsgebiete beträgt bis zu 3 Wochen, und seine Schwankungen werden durch die klimatischen Bedingungen, die Exposition und Insolation verursacht. Die Entwicklung verläuft besonders in Mähren und in der Südslowakei sehr schnell, und gleichzeitig beginnt die Migration in die Halmfrüchte schon im Mai. Jedoch infolge fortschreitender Temperatursteigerung, Austrocknung des Bodens und Verschlechterung der Lebensbedin-



Abb. 3. Summa der durchschnittlichen täglichen Temperaturen übersteigend 10°C im IV—VI Monat der Jahre 1948—1959, welche den Zusammenhang zwischen der Geschwindigkeit des Wachsens des Hafers und dem Auftreten von schweren Schäden am Hafer im Iglauer Gebiet (Sázava) bestätigen. Zum Vergleichen: Nordostböhmen: Jilemnice, Zentral-Böhmen: Ruzyně, Süd-Mähren: Valtice.

gen, die Anzahl der gelegten Eier viel kleiner. Es wurde bisher noch nicht festgestellt, ob der Charakter des Wetters auch den Umfang, des Eierlegens beträchtlich beeinflussen kann, es ist jedoch sicher, dass das Wetter einen beträchtlichen Einfluss auf die Entwicklung der Larven ausübt. Wir beobachteten den Anfang des Vorkommens der Zikade Mitte Mai, während eines kühleren Frühjahrs auch später, und in warmen Tiefebene jedoch immer früher. Dieser Unterschied zwischen Tiefebene und Gebirgsgebiete beträgt bis zu 3 Wochen, und seine Schwankungen werden durch die klimatischen Bedingungen, die Exposition und Insolation verursacht. Die Entwicklung verläuft besonders in Mähren und in der Südslowakei sehr schnell, und gleichzeitig beginnt die Migration in die Halmfrüchte schon im Mai. Jedoch infolge fortschreitender Temperatursteigerung, Austrocknung des Bodens und Verschlechterung der Lebensbedin-

gungen in der Pflanzendecke, zu welchen sicher auch das Problem der Nahrungsaufnahme gehört, erhalten sich die Zikaden nicht lange in Weizen- und Gerstefeldern, sondern übersiedeln auf das frische Gras von Wiesen, auf Waldunterwuchs, oder auch auf Luzerne, wo wir sie in der dichten Pflanzendecke während der ganzen Vegetationsperiode vorfinden können. Mit Berücksichtigung dieses Charakterzuges ihres Vorkommens in Ebenen kann im Voraus

angenommen werden, dass diese Zikade keine Kalamitäten in jenen Gebieten hervorrufen kann, in welchen ausserdem auch die Schnelligkeit des Wuchses des Hafers einen schnelleren Verlauf der kritischen Periode sicherstellt, nach welcher das Saugen der Zikaden keinen bemerkbaren Schaden verursacht und die Pflanzen normal schossen. Dies führt zur Voraussetzung einer gewissen

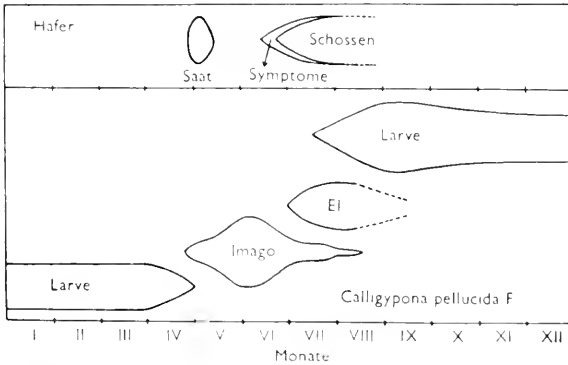


Abb. 4. Jährlicher Zyklus der Entwicklung der Zikade *Calligypona pellucida* F.

Korrelation zwischen einem stärkeren Vorkommen der Zikaden, einem langsamen Wachsen des Hafers verbunden mit beträchtlichen Ernteverlusten, und dem Witterungsverlauf. Wenn wir die meteorologischen Statistiken der letzten 10 Jahre untersuchen, so können wir beurteilen, wie einerseits das regnerische Wetter in der Zeit des Brütens der Larven, und andererseits das kalte und eventuell auch regnerische Frühjahr, mit dem ganzen Verlauf der Entwicklung und mit den Anforderungen an die Lebensbedingungen der genannten Zikade und die Gradation der Krankheit in solchen Perioden übereinstimmen.

Die Wirkung der abiotischen Faktoren hat bei dieser Art anscheinend einen grösseren Einfluss auf die Populationsdichte als die Wirkung der bei uns sehr seltenen parasitischen Strepsipteren, nicht zu sehr häufigen Dorylaiden und Hymenopteren.

Die hier angeführten Unterlagen können bei der Vertilgungsmassnahmen angewandt werden und einige Angaben haben einen gewissen Wert für die Signalisation und Prognose.

LITERATUR

- Dlabola J., 1957, *Nachr. bl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst*, 12: 36—38.
 Kanervo V. et al., 1957, *Publ. of the Finn. St. Agr. Res. Board* No 160.

- Klinkowski M. und Kreutzberg G., 1958, *Phytopath. Z.*, **32**:1 - 24.
Nuorteva P., 1958, *Ann. Ent. Fenn.*, **24**(2):49 - 59.
Pruša V., 1958, *Phytopath. Z.*, **33**: 99 - 107.
Slykhuis J. T. and Watson M. A., 1958, *Ann. Appl. Biol. Cambridge*, **46**: 542 - 553.

РЕЗЮМЕ

Цикадка *Calligypona pellucida* F. является довольно серьезным вредителем хлебных злаков, главным образом, овса. Взрослые цикадки, прежде всего самки, сосредотачиваются на культурах в зависимости от микроклиматических условий, обеспечивающих успешное развитие личинки, которая после вылупливания из яйца бывает особенно чувствительной к внешней повышенной температуре и меньшей влажности воздуха. Самая низкая смертность наблюдается у молодых личинок в гористых областях при дождливой погоде. И, наоборот, на равнинах очень быстро наступает миграция с хлебных злаков на травы, так как уже в начале июня условия влажности бывают для них неблагоприятными, и цикадки сосредотачиваются в это время на тенистых местах с густой травой. Развитие в гористых областях ограничивается большим количеством популяций, причем есть возможность 2-х поколений лишь на равнинах. Клевер с примесью трав в качестве подкультуры к овсу, является идеальной средой для зимовки личинок и для завершения их развития, и именно травы являются в это время наилучшим растением для питания личинок и взрослых цикадок.

OBSERVATIONS SUR LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT
DE *XESTOPHANES POTENTILLAE* (RETZ.) DANS L'OUEST
DE LA FRANCE (*HYM., CINIPIDAE*)

Наблюдения над циклом развития орехотворки
Xestophanes potentillae Retz. (*Hym., Cynipidae*)

R. FOLLIOT

(Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences de Rennes, France)

Du point de vue du cycle de développement, les Cynipides gallicoles, se rangent en deux grands groupes principaux:

1°) Le groupe des Aulacinéés (*Aulax* Htg., *Xestophanes* Foerst., etc.) dont le cycle de développement montre une génération bisexuée annuelle, apparaissant au printemps ou en été.

2°) Le groupe des Cynipinés s. s. (*Cynips* L., *Ardricus* Htg.) dont le cycle de développement présente l'hétérogonie, c'est à-dire, qu'une génération bisexuée alterne avec une génération de femelles, dites „agames“ à parthénogénèse obligatoire. Chaque génération fonde une galle: la génération bisexuée est issue d'une galle de Printemps ou d'Été, la génération „agame“ est issue d'une galle d'Hiver.

Le premier groupe est considéré comme „primitif“ et le second, comme „évolué“ et dérivant du premier. L'hétérogonie a été supposée par les Auteurs comme une modification d'un mode de développement comportant deux générations sexuées successives par an. L'installation d'une parthénogénèse exclusive avec disparition des mâles, dans la génération d'Hiver aurait abouti à une génération agame, alternant avec une génération d'Été, bisexuée, normale.

L'observation du développement d'une espèce du groupe „primitif“, *Xestophanes potentillae* (Retz.), en diverses stations de l'ouest de la France, nous a fourni quelques renseignements sur la valeur de cette hypothèse.

Le cycle de développement de *Xestophanes potentillae* (Retz.)

Cette espèce est connue comme fondant des galles sur stolon ou pétiole de *Potentilla reptans* (L.), les adultes en sortant et se reproduisant en Mai-Juin.

Observations en Bretagne (Rennes, Dinard)

Les galles, très abondantes, sont presque toujours trouvées au voisinage du collet de la plante, sur la tige ou la racine où elles forment des renflements très importants. Parfois on les trouve dans les gaines de pétioles morts; elles

sont donc situées au ras du sol ou légèrement enterrées; elles renferment des larves jusqu'en Juin, des nymphes en mai, juin, juillet, et les adultes en sortent en Juin, Juillet et Août. Les mâles représentent de 30% à 45% de la population totale selon les lots. Ces adultes peuvent s'accoupler. Des galles jeunes sont visibles dès Août.

Observations à La Rochelle

D'une part, la Potentille rampante, montre des galles semblables aux précédentes, avec le même rythme de développement, les adultes sortant principalement en Juin.

D'autre part, on trouve sur les pétioles ou les stolons, les galles de formes variées, depuis longtemps décrites par les Auteurs.

Nous avons constaté qu'il se forme deux générations par an de ces galles: une génération de galles „d'Hiver“, d'où les adultes sortent en Mai et moins souvent en Juin, et plus tard une génération de galles „d'Été“, contenant des larves en Juin et Juillet et d'où les adultes sortent en fin Août, Septembre et Octobre. Ces galles de deuxième génération ne sont pas des galles à développement simplement tardif, car on observe leur apparition à partir de Mai sur des pieds de Potentille jusqu'alors indemnes. De plus, j'ai pu obtenir leur formation en déposant en Mai des insectes de la première génération sur des pieds également indemnes.

Les insectes issus des galles de cette sorte ont une taille irrégulière, mais dans l'ensemble nettement inférieure (moyenne des femelles 1,9 mm) à celle des insectes issus de galles de collet (moyenne des femelles 2,3 mm). Dans les deux générations issues de ces galles, les mâles sont dans les mêmes proportions que dans les populations de Bretagne.

Le développement sur les organes „aériens“ du végétal est donc plus rapide que sur le collet, et permet la succession de deux générations. Ceci est en relation avec la croissance rapide de ces organes.

Le problème se trouve cependant posé de savoir pour quelles causes, ce type de développement sur organes aériens ne se réalise pas en Bretagne. Ces causes pouvaient être dues à des facteurs botaniques, climatiques et zoologiques, que nous avons commencé à étudier.

1. **Facteurs botaniques:** Les pieds de Potentille rampante de Bretagne sont-ils inaptes à la cécidogenèse sur pétiole ou stolons?

Il n'en est rien, car nous avons pu observer la ponte d'individus issus de galles „aériennes“ de la Rochelle sur jeunes feuilles ou stolons de Potentille rampante de Dinard, et de plus le développement de galles sur feuilles ou stolons de plantes de Dinard transplantées à la Rochelle.

2. **Facteurs climatiques:** Le climat dans la région rochelaise est caractérisé par une température plus élevée que dans la région de Dinard et peut

ainsi favoriser une croissance plus rapide des organes végétaux et des galles qu'ils supportent.

3. Facteurs zoologiques: Les individus issus de galles de collet d'une part et de galles d'organes aériens d'autre part, sont-ils spécifiquement distincts? Il ne semble pas car, exceptée la différence de taille, ils sont morphologiquement semblables. De plus, nous avons pu contrôler l'accouplement d'une femelle de galle de collet de Dinard et d'un mâle de galle de pétiole de La Rochelle. Cette opération ne doit guère s'effectuer naturellement dans la région de la Rochelle, car les périodes de sortie des insectes des deux types de galles interfèrent peu dans le temps.

Mais les insectes de ces deux types, diffèrent dans certains aspects de leur comportement. En effet, de nombreuses observations nous ont montré que les femelles issues de galles de collet pondent facilement dans les racines ou tiges de Potentille rampante, mais „répugnent“ à pondre sur stolons ou feuille. Elles piquent parfois ces derniers organes, mais fugacement et sans pondre. Inversement, les femelles issues de galles d'organes aériens pondent volontiers dans les pétioles ou stolons, mais ne sont pas retenues par les racines.

Conclusion

Nous avons pu constater l'existence de deux types de cycles de développement dans l'espèce *Xestophanes potentillae* (Retz). Le premier type, banal, comportant la fondation de galles au collet de la plante, a une large répartition géographique. Le deuxième type, comportant la fondation de deux générations de galles par an, sur pétiole ou stolon est moins répandu géographiquement. Ce type de cycle de développement présente l'intérêt théorique d'être intermédiaire entre les cycles simples à une seule génération sexuée des Cinipides „primitifs“ et les cycles complexes à alternance de générations sexuée et agame des Cinipides „évolués“ hétérogoniques.

РЕЗЮМЕ

Было обнаружено, что существуют два типа циклов развития у вида *Xestophanes potentillae* (Retz.). Первый тип, обычный, формирующий галлы на гипокотылях растения, географически широко распространен. Второй тип, содержащий два поколения галлов в течение года и производящий галлы на черешках и стеблях, географически распространен меньше. Представители последнего типа откладывают яйца на быстро растущие части растения и встречаются в местностях со сравнительно более теплым климатом. Этот цикл развития интересен с теоретической точки зрения, так как является переходом между простыми циклами „примитивных“ орехотворок с одним половым поколением и между сложными циклами, когда происходит чередование половых и бесполовых поколений, как это имеет место у гетерогонических „прогрессивных“ *Cynipidae*.

НАКОПЛЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РАДИОИЗОТОНОВ РАЗНЫМИ СТАДИЯМИ ВОДНЫХ НАСЕКОМЫХ

Absorption of Different Radioisotopes by the Different Stages of Water Insects

А. В. ГЕЦОВА*)

(Зоологический институт Академии Наук СССР, Ленинград, СССР)

Радиоизотопы нашли широкое применение в разных областях биологии. К их помощи прибегают при физиологических, экологических, паразитологических и других исследованиях. Имеется также большое число работ по применению этих веществ и в энтомологии. Они посвящены, главным образом, изучению миграции и динамике численности насекомых. Известен также ряд работ в области изучения влияния различных доз излучения на выживаемость и скорость развития насекомых. Что касается литературных источников по накоплению различных химических веществ из среды обитания водными насекомыми и их разными стадиями, то их число весьма невелико. Почти во всех имеющихся работах не использовался главным образом фосфор-32; применение же других изотопов известно лишь в отдельных работах. Исследования же по применению различных радиоизотопов в сравнительном аспекте и вовсе не имеются.

В развитии классических работ В. И. Вернадского, посвященных геохимической роли живых организмов, в частности способности концентрации живыми организмами химических элементов из окружающей среды, помогающих выяснению причин различного накопления разными видами живых организмов одних и тех же элементов, а также распределение этих элементов в пределах организма одного вида, мы приводим данные о коэффициентах накопления различных химических элементов разными представителями водных насекомых. Коэффициенты накопления — это отношение концентрации определенного изотопа в живом организме к окружающей его среде. Определялись коэффициенты накопления разных изотопов на различных стадиях развития (личинки, куколки, имаго) комаров из сем. *Culicidae* — *Culex pipiens pipiens* L., *Theobaldia alaskaensis* Ludl., личинок и куколок ручейников *Halesus interpunctatus*, Zett, *Phryganea grandis* L. и стрекоз из сем. *Aeschnidae* (*Aeshna*). На методике опытов я останавливаюсь, скажу только, что в опытах участвовало 10 изотопов, из которых 4 — главные из продуктов деления урана.

Переходя к изложению материала, останавливаюсь прежде всего на опытах с комарами. Накопление изотопов в насекомом растет во времени. Только

*) А. В. Гецова

у стронция и, отчасти, у рутения на 22-ые сутки наступает стабилизация, для других элементов, повидимому, требуется более длинное время. Наивысшие коэффициенты накопления характерны для цинка, затем для кобальта, церия и других. Наиболее низкие характерны для кальция и, затем, для серы. Куколки накапливают меньше, чем личинки, имаго еще меньше. Снижение коэффициентов накопления в куколочной и имагинальной стадиях, повидимому, обусловлено тем, что эти стадии не питаются, и накопление радиоактивных веществ здесь осуществляется главным образом, путем адсорбции. Однако и в куколочной стадии, в противовес некоторым литературным данным, происходит не только сорбционное накопление, о чем свидетельствуют данные по имаго, выведенных из куколок, помещенных в радиоактивную среду только с куколочной стадии. Более наглядно накопление радиоактивных веществ показано у *Culex pipiens*. При сравнении с *Theobaldia alaskaensis* мы видим, что они накапливают меньшее количество радиоизотопов по сравнению с *Culex*. Вместе с тем, мы видим, что *Culex* больше накапливает рутений, а *Theobaldia* цезий (в 10 раз).

Предварительные данные по дезактивации насекомых, то есть перенос их из радиоактивной среды в чистую воду, показали, что накопившиеся изотопы сравнительно медленно покидают организм насекомого. В связи с этим были проведены опыты с биоконексонами, т. е. с веществами, которые оказывают большое влияние на минеральный обмен организма со средой. Опытным путем доказано, что наилучшим в настоящее время комплексоном является этилендиаминтетраацетат (ЭДТА). Прибавление в воду ЭДТА оказывает большое влияние на коэффициенты накопления некоторых водных беспозвоночных животных, например, пиявок, моллюсков, а также водных растений. Нам было испробовано действие ЭДТА на комаров, ручейников и стрекоз. Так как данные почти всюду совпадают, то мы приводим данные по комарам. В присутствии ЭДТА сильно понижаются коэффициенты накопления у рутения и церия, в меньшей степени у цезия, а у стронция наоборот повышаются. У стронция, повидимому, это связано с тем, что он является аналогом кальция и для комплексования кальция, находящегося в большом количестве в организме и в воде, потребовались бы очень высокие концентрации ЭДТА — токсичные для организма. Повидимому, для стронция необходимо подыскивать другой комплексон. Так как приведенные данные принципиально одинаковы и для других вышеприведенных животных и растительных организмов, то можно считать эффект ЭДТА, основанным на обще-физико-химических закономерностях водно-растворимых комплексонов на минеральный обмен пресноводных организмов.

Коэффициенты накопления у ручейников *Halesus* растут во времени и только для стронция, как и в случае с комарами, достигают стабилизации на 16-ые сутки. Наивысшие характерны для кобальта, железа, церия, наи-

меньшие для серы. Стронций мало накапливается самим ручейником. Доминки больше накапливают, чем личинки. Исключением является сера и кобальт. Распределение церия происходит примерно равномерно. Накопление стронция доминком происходит, по видимому, потому, что он построен, главным образом, из песка, камушков и других веществ, содержащих кальций — аналог стронция. По сравнению с накоплением *Phryganea grandis* и *Halesus interpunctatus* мы видим, что *Phryganea* как более подвижное и в связи с этим с более интенсивным обменом веществ насекомые накапливает изотопы в большем количестве, чем *Halesus*. Куколки накапливают меньше, чем личинки. Таким образом мы видим, что у ручейников, как и у комаров, накопление радионуклидов зависит от стадии развития, а также от видовой принадлежности. Данные по стрекозам повторяют предыдущие данные.

Выводы

Накопление радиоактивных веществ у водных насекомых может достигать больших величин и, несмотря на то, что имагинальная стадия накапливает меньше радионуклидов по сравнению с личиночной, все же, принимая во внимание количественную сторону, из загрязненных водоемов выносятся изрядное количество опасных для человечества веществ. Накопление зависит от видового состава и стадии развития насекомого. Коэффициенты накопления у личинок более высокие по сравнению с последующими стадиями, так как накопление здесь идет помимо сорбционного процесса и за счет пищевых и других физиологических факторов. Накопление же у куколок происходит главным образом за счет сорбции. Разные виды по разному накапливают один и тот же элемент, вместе с тем в пределах одного вида накопление различных радионуклидов происходит по разному. Важен тот факт, что такие макроэлементы, как сера, которая входит в составную часть белков, кальций — распространен в большом количестве в разных органах и тканях — мало накапливаются насекомыми, а такие ультрамикроэлементы как цинк, цезий, церий, кобальт дают весьма высокие коэффициенты накопления. Особенно это интересно для цинка; большое его накопление для водных организмов известно лишь для одного пресноводного моллюска *Aplexa hypnorum* (L.). Такое накопление организмами редких и рассеянных элементов говорит о геохимической роли живых организмов.

Выведение радиоактивных веществ из организма происходит медленно. В связи с этим большое значение приобретают биоконплексоны, в частности ЭДТА, который способствует выведению из исследуемых организмов таких важных из продуктов деления урана элементов, какими являются стронций-90, рутений-106, цезий-137 и особенно церий-144.

Проведение подобных работ тесно связано с задачей очистки водоемов от радиозагрязнителей, а также с проблемой Вернадского о геохимической роли живых организмов.

SUMMARY

It has been found that absorption of isotopes directly depends on the development stage of insect: the highest concentration was found in larval stages, specially in the young then in pupa and finally in adults. Some insects show a preference for different chemical elements. Moreover some different species of insects absorb the same element to a different extent, and on the other hand different elements are absorbed to a different extent by the same insect species. Because the adsorption of radioactive materials from organism was proved to be very slow, the complexons became of greater importance, especially those of ethylenediamine and tetraacetate (EDTA), that support the resorption of different isotopes from the studies organism.

ЭКОЛОГИЯ КОЖНОГО ОВОДА СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*OEDEMAGENA TARANDI* L.)

Ecology of *Oedemagena tarandi* L. (Dipt., Hypodermatidae) of the Reindeer

К. А. БРЕЕВ*)

(Зоологический институт Академии наук СССР, Ленинград, СССР)

Изучение онтогенеза насекомых в настоящее время обычно рассматривается как общетеоретическая проблема, несомненно имеющая практическое значение, поскольку речь идет об онтогенезе вредных насекомых, но лишь косвенно связанная с разработкой мер борьбы с отдельными вредными видами. При господствующих химических методах борьбы такому представлению способствует и сложившееся положение, при котором для выбора конкретных способов борьбы определяющим является не столько биологическая целесообразность истребления той или иной фазы развития для максимального ограничения численности вредного вида, сколько возможность выбора наиболее дешевого и удобного для применения инсектицида.

Задача настоящего сообщения показать на конкретном примере изучения кожного овода северного оленя возможность более целенаправленного исследования экологии развития вредного вида для разработки мер борьбы с ним.

Жизненный цикл овода протекает следующим образом. Летом, в июле и августе самки овода преследуют оленей и откладывают яйца на их волосы. Из яиц через 4—5 суток выходят личинки I стадии, которые проникают под кожу и в течение 3—4 месяцев мигрируют в подкожной и межмышечной соединительной ткани. По окончании миграции личинки концентрируются под кожей в верхней части тела оленя. Здесь вокруг них образуются соединительнотканые капсулы, а около заднего конца личинки в коже образуется свищ. В капсулах личинки живут 7—8 месяцев, два раза линяют, и по истечении этого срока, весной, в мае—июне выползают из капсул, падают на землю и окукливаются. Из куколок emerges 1—2 месяца в зависимости от температурных условий вылазывают взрослые оводы.

Оводом поражено практически всё поголовье оленей. Средняя интенсивность поражения личинками III стадии варьирует в пределах 100—200 при максимуме до 1000 и более личинок на одного оленя. Ущерб, наносимый оводом оленеводству, очень велик. Он складывается из снижения унитан-

*) К. А. Бреев

ности и общего угнетения животных, порчи кож и сильного беспокойства оленей летом, при нападении взрослых оводов, что часто приводит к возникновению эпизоотий некробациллёза. Общий размер только прямых убытков, наносимых оводом, составляет в денежном выражении около 30% дохода от оленеводства.

При разработке мер борьбы с оводом большие трудности возникают в связи с крайне экзотическим характером современного оленеводческого хозяйства. Олени — полудикие животные, круглый год кочующие в отдаленных, часто трудно доступных районах.

Проанализируем развитие овода с точки зрения биологической целесообразности борьбы с отдельными фазами его развития. Яйца прикрепляются при яйцекладке к волоскам подшерстка оленей и находятся в относительно постоянных и, судя по малой смертности (обычно не более 20—30%), благоприятных для развития условиях. Борьба с оводом на этой фазе развития чрезвычайно затруднительна и мало перспективна.

Развитие личинки I стадии представляет значительно больший интерес, так как именно в этот период более всего проявляются биологические особенности отдельных видов кожных оводов. Общей биологической особенностью всех кожных оводов (сем. *Hypodermatidae*) является жизнь личинок II и III стадий в подкожных соединительнотканых капсулах в теле грызунов и копытных млекопитающих. Постоянное раздражение стенок капсул многочисленными шипами кутикулы личинок вызывает обильный приток крови и лимфы, служащих пищей личинкам. Свищевое отверстие в коже у заднего конца личинки служит для дыхания и для удаления экскрементов. Несмотря на постоянный контакт с внешней средой через отверстие свища, сильного загрязнения внутренности капсул бактериями с образованием гнойников как правило не происходит, что связано с выделением личинками особых бактерицидных веществ (Jettmar, 1953).

Условия жизни в капсулах в смысле обильного снабжения полноценной пищей, постоянства температуры, хорошей защиты от всякого рода вредных воздействий являются весьма благоприятными для личинок оводов. Именно в этот период происходит накопление основных энергетических ресурсов, обеспечивающих не только развитие личинок, но и всю дальнейшую жизнь особи, так как взрослые оводы не питаются, а также высокую плодовитость — 600—700 яиц у каждой самки.

Но образование соединительнотканной капсулы является нормальной реакцией животных на внедрение разного рода инородных тел. Можно сказать, что кожные оводы, приспособившись к жизни в таких капсулах, сумели освоить эту реакцию как условие своего существования.

Однако, сразу после выхода из яйца и внедрения под кожу личинки оводов жить в соединительнотканной капсуле не могут. Этому предшествует более или менее длительный у разных видов оводов период жизни личинки

I стадии, проходящий в миграции в соединительной ткани хозяина — под кожей, между мускулами и иногда в отдельных органах, например, у *Hypoderma lineata* De Vill. в соединительнотканном слое пищевода. Чем объясняется местоположение и длительность миграционного пути личинок I стадии разных видов кожных оводов сказать пока трудно. Можно лишь предполагать, что скорее не длительность миграционного пути, который должна пройти личинка, определяет продолжительность периода I стадии, а, наоборот, размер пути определяется длительностью развития личинки до того момента, когда она становится способной к жизни в капсуле, в начале образования которой происходит линька во II стадию.

При изучении жизни личинок I стадии оленьего овода было обнаружено, что наиболее активная борьба организма хозяина с паразитом происходит именно в этот период. Часть личинок капсулируется до окончания миграции и погибает. Сооставление количества личинок, вышедших из яиц, отложенных на оленей, с количеством живых личинок в конце миграции показало, что в отдельных случаях миграцию заканчивают лишь 5% личинок.

Можно утверждать, что наблюдаемое различие в степени пораженности оленей личинками III стадии овода в зависимости от пола, возраста, состояния здоровья и степени упитанности связано в значительной мере с различной реактивностью организма по отношению к личинкам I стадии. Таким образом, борьба с личинками I стадии с биологической точки зрения является весьма перенективной. Здесь возможно применение системных инсектицидов или усиление тем или иным путем защитных реакций организма хозяина.

Как известно, за последние 10 лет американским и немецким исследователям удалось получить ряд системных фосфоро-органических инсектицидов — Байер — Л13/59, Байер — 21/199, Доу — ЭТ 57, Доуко — 109, весьма эффективных для борьбы с личинками I стадии кожных оводов крупного рогатого скота. Интересна работа Lienert (Вена) по изысканию способа инактивации коллагеназы, выделяемой личинками I стадии *Hypoderma*. Испытания некоторых системных препаратов для борьбы с личинками I стадии оленьего овода, проведенные в Советском Союзе, пока не дали положительных результатов.

Жизнь личинок II и III стадии кожного овода оленя продолжается 7—8 месяцев. В этот период погибает сравнительно немного личинок. Так, гибель личинок III стадии не превышает 20—25% и связана в большинстве случаев с закупоркой отверстия свища засохшей массой гноя. Борьба с этими стадиями развития путем введения каких-либо инсектицидов через отверстие свища или путем выдавливания личинок вследствие большой густоты и длины волосяного покрова оленей, а также вследствие большой трудоемкости таких обработок оказалась мало перенективной, хотя в даль-

нейшем и здесь не исключена возможность успешного применения системных инсектицидов.

Развитие куколок и жизнь взрослых оводов протекают в температурных условиях, резко отличных от условий жизни личинок (температура тела оленя — 39°). Вышедшие из оленей личинки до окукливания очень стойки к разного рода неблагоприятным внешним условиям и хорошо переносят колебания температуры от 40° до -10° и непродолжительное затопление тальными водами. Однако, приспособленность личинок к жизни при высоких температурах сказывается и на развитии куколок и на температурных реакциях взрослых оводов. Хотя нижний температурный порог развития куколок относительно низок — около 10° , оптимальные условия для их развития создаются только при $15-20^{\circ}$. Куколки плохо переносят падение температуры ниже -5° и плохо выживают при высокой влажности воздуха.

Взрослые оводы также являются сравнительно теплолюбивыми насекомыми. Нижний температурный порог их активности лежит около $14-15^{\circ}$, верхний около 43° . Оптимальные условия для лёта оводов создаются при температурах воздуха $17-27^{\circ}$.

Условия погоды весной и летом в пределах субарктической зоны, где находится основная часть ареала оленьего овода, часто значительно отклоняются от этих оптимальных условий, что влечет за собой гибель значительной части куколок и взрослых оводов и снижение пораженности оленьих личинками. Так, в 1957 г. в Малоземельской тундре (южная часть тундровой зоны) в июне среднемесячная температура воздуха была $8,1^{\circ}$, средняя температура почвы на глубине 5 см — $10,1^{\circ}$, в июле соответственно $15,9^{\circ}$ и $16,8^{\circ}$. В 1958 г. те же показатели в июне $5,3^{\circ}$ и менее 5° , в июле $11,8^{\circ}$ и $12,7^{\circ}$.

В июле и августе 1957 г. было 57 дней с температурой воздуха выше 15° и 34 дня с температурой выше 20° . В 1958 г. в те же месяцы с температурой выше 15° — 33 дня, выше 20° — 16 дней.

Средняя интенсивность поражения годовалых оленей личинками овода в стаде Нарьян-Марской сельскохозяйственной опытной станции, выпасающемся в Малоземельской тундре, составила весной 1958 г. — 70 личинок, в 1959 г. — 33 личинки на одну голову.

Но если естественные колебания численности овода зависят в первую очередь от степени благоприятности условий существования для куколок и взрослых оводов, то целесообразно направить мероприятия по ограничению численности овода на истребление именно этих фаз развития. Поскольку куколки расселяются на очень большой территории порядка десятков тысяч гектаров для каждого стада оленей, борьба с ними при современных ее способах экономически не оправдана. Поэтому внимание было

обращено на разработку способа борьбы с взрослыми оводами, что и удалось осуществить.

Сущность предложенного метода, разработанного совместно с Д. В. Савельевым, заключается в регулярных опрыскиваниях целых стад оленей комбинированной эмульсией ДДТ и ГХЦГ при помощи очень легкого и портативного опрыскивателя. В последнее время для этой цели испытываются пренараты и других инсектицидов.

При разработке этого метода борьбы был также не использован ряд экологических особенностей взрослых оводов, не имеющих прямого отношения к онтогенезу, а именно, концентрация самок оводов около оленьих стад, характер их поведения при яйцекладке, и стадная реакция оленей как защита от нападения оводов.

Новый метод борьбы с оводом в последние 2—3 года применяется почти по всему Северу Советского Союза. Там, где противооводовые обработки проводились своевременно и достаточное число раз, удавалось получить снижение пораженности оленей личинками овода в 2—3 раза после одного сезона обработок. Очевидно, что наилучший эффект может быть получен, если борьба будет вестись в ритме с естественными колебаниями численности, т. е. наибольшие усилия по борьбе должны прилагаться в годы с неблагоприятными для оводов условиями погоды.

SUMMARY

The ecology and bionomics of *Oedemagena tarandi* L. of the reindeer were studied from the year 1937 to 1939 and from 1946 to 1952 in the Northern part of European USSR. It has been found that adult *Oedemagena tarandi* L. remain thermophil even under the conditions existing in the Far North, which is due to the fact that larvae acclimatize themselves to the reindeer organism under the temperature of 38—39 C. According to this fact a remarkable part of adult *Oedemagena tarandi* L. and their pupal stages die in the rough Northern conditions, which is evident by the number of the species. The method of controlling *Oedemagena tarandi* has been worked out by a regular application of an emulsion of DDT and BHC on reindeers.

BEITRAG ZUM STUDIUM DER URSACHEN EINER VARIABILITÄT IN DER FRUCHTBARKEIT DER RÜBENMOTTE *SCROBIPALPA OCELLATELLA* BOYD.

К изучению причин изменчивости плодовитости самок свекловичной
минярующей моли *Scrobipalpa ocellatella* Boyd.

Ľ. WEISMANN

(Laboratorium für Pflanzenschutz der Tschechoslowakischen Akademie
der Landwirtschaftswissenschaften in Ivanka pri Dunaji, Tschechoslowakei)

Die literarischen Berichte über die Fruchtbarkeit der Rübenmotte (*Scrobipalpa ocellatella* Boyd) sind, was die Angaben der einzelnen Autoren anbelangt, sehr verschieden. Попов (1950) gibt die durchschnittliche Fruchtbarkeit eines Weibchens mit 29 Eiern an, Couturier (1949) und Bognár (1953) mit 50 Eiern, Huzian (1950) mit 80 Eiern, hingegen beträgt die Fruchtbarkeit nach Stankovič (1954) bis über 100 Eier. Nach Savčenko (1947) schwankt die Anzahl der Eier, die ein Weibchen ablegt, zwischen 10 bis 100 Stück.

Von den angeführten Autoren befasst sich nur Stankovič (1954) mit der Frage der Variabilität der Fruchtbarkeit der Rübenmotten-Weibchen. Er kam zur Schlussfolgerung, dass die Anzahl der abgelegte Eier von der Temperatur abhängig ist, bei der die Oviposition verläuft. Daher berücksichtigt Stankovič nur den Einfluss der Temperatur auf die Weibchen, gegebenenfalls auf die Reife der Eier. Mit dieser Frage befasste ich mich in Rahmen einer experimentellen Arbeit der komplexen Forschung der Rübenmotte, wobei ich, ausser der Temperatur während der Eierablage, auch die Wärmeverhältnisse während der Ontogenese in Betracht zog.

Die erzielten Ergebnisse, wurden einer Varianzanalyse unterzogen und bewiesen, dass von den beobachteten Faktoren die Hauptquelle der Variabilität in der Fruchtbarkeit der Rübenmotten-Weibchen die Temperatur während der Ontogenese ist, hingegen zeigte sich der Einfluss der Temperatur zur Zeit der Eierablage als nicht genügend signifikant. Der Einfluss der gemeinsamen Einwirkung der beiden studierten Faktoren wies hoch signifikante Werte auf, die mit Rücksicht auf die oben konstatierte Tatsache so zu deuten ist, dass die Differenz in der Zahl der abgelegten Eier bei zwei oder mehreren verschiedenen Wärmegraden während der Eierablage sich nur dann äussert, wenn die Entwicklung der beobachteten Weibchen, zur Zeit der Ontogenese, nicht bei den gleichen Wärmebedingungen erfolgt. Auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen über die Temperaturverhältnisse, die auf die Weibchen einwirken, beeinflussen diese nur die Geschwindigkeit der Eierreife, was sich

hauptsächlich darin äussert, dass das Weibchen im Verlauf der Eierablage bei höheren Temperaturen den grössten Teil ihrer Eier entweder schon in der ersten oder in der ersten zwei Eierablagen legt. Die Berechnung weist auch darauf hin dass für Vermehrungsfähigkeit der Schädling eine Temperatur von 24°C die günstigste sei hingegen wird die Entwicklung, die bei einer höheren Temperatur verläuft, eine Verringerung der Fruchtbarkeit zur Folge haben.

Tabelle 1 Übersicht der durchschnittlichen Fruchtbarkeit der Rübennotten-Weibchen bei verschiedenen Temperaturen während der Ontogenese und Oviposition.

Temperatur während der Ontogenese	18 C			24 C			30°C		
Temperatur während der Oviposition	18 C	24 C	30 C	18 C	24 C	30 C	18°C	24°C	30 C
Durchschnittliche Fruchtbarkeit	69,7	78,7	75,5	85,7	83,8	77,2	53,0	57,3	49,3
	74,6			82,2			43,2		

Bemerkung: Freiheitsgrad für unkontrollierbaren Faktoren = 81

Berechneter Wert der signifikanten Differenz für 81 - $P_{0,05}-t = 1,9 (8,3) = 11,8\%$

Berechneter Wert der hohen signifikanten Differenz bei $P_{0,01}-t = 2,64 (11,5) = 16,4\%$

Dies erscheint uns in Hinblick auf die weiteren erzielten Ergebnisse aus der Bionomie und Ökologie des Schädling hinreichend logisch. Dies beweisen auch die Ergebnisse der ökologischen Studien der Räumchen, wobei es sich zeigte, dass von den abiotischen Faktoren eine entscheidende Bedeutung auf die postembryonale Entwicklung der Temperatur zukommt, die auch auf die Dauer der Entwicklung des aktivsten Stadiums des Schädling, d. h. der Räumchen einen entscheidenden Einfluss ausübt; wogegen ein weiterer studierter abiotischer Faktoren und zwar die relative Feuchtigkeit keinen wesentlichen Einfluss ausübt (Weismann und Povolný, 1958). Dies bewies auch die Berechnung, die mit Hilfe der Varianzanalyse durchgeführt wurde. Hierbei wurden die einzelnen Komponenten auf den Einfluss der Temperatur, der relative Feuchtigkeit und unkontrollierbaren Faktoren analysiert. Die Abhängigkeit der Dauer des Larvenstadiums von der Temperatur äussert sich, wie weitere Versuche bewiesen, auch in der Anzahl der Instare, die von den Raupen während ihrer Entwicklung gebildet werden. Die Räumchen unterlagen bei einer Temperatur von 18°C einer viermaligen Häutung. Bei einer Temperatur von 30°C und 38°C häuteten sie sich nur dreimal, dies äusserte sich dann an der Grösse der sich puppenden Räumchen. Die einzelnen Instare unterschiedlich

nach dem Schädelindex. Beide angeführten Tatsachen d. h. die Abhängigkeit der Dauer des Larvenstadium und die Abhängigkeit der Anzahl der Instare von der Temperatur äusserte sich im Endstadium der Entwicklungsphase, in der Grösse der Imago, wie es aus der Tabelle Nr. 2 ersichtlich ist. Inwieweit die Grösse der Falter von der Dauer des Larvenstadiums abhängt, beweist auch die Korrelationsberechnung, in der der Korrelations-Koeffizient, in den

Tabelle 2 Einfluss der Temperatur auf die Larvenentwicklung und Grösse der Imagos.

Temperatur während der postembryonalen Entwicklung	Dauer der Larvenentwicklung (in Tagen)	Körperlänge in mm ($\bar{x} \pm s\bar{x}$)			
		♀♀	n	♂♂	n
17,1°C	27,9	6,44 ± 0,075	53	6,27 ± 0,059	58
23,7°C	16,2	6,42 ± 0,069	52	6,18 ± 0,051	47
28,0°C	12,7	5,84 ± 0,188	18	5,61 ± 0,135	17
30,6°C	11,3	5,03 ± 0,082	47	5,02 ± 0,12	38
33,0°C	10,2	3,44 ± 0,059	13	3,30 ± 0,039	15

Grenzen meiner Beobachtung einen hoch signifikanten Wert aufweist ($r = 0,66$).

Sämtliche, oben kurz angeführte Angaben aus der Ekologie der Räumchen des Schädling zeigen darauf hin, dass die Fruchtbarkeit der Rübenmotten-Weibchen weitgehend von der Dauer des Larvenstadiums abhängig ist. Damit hängt auch die Bildung und das Quantum der aufgespeicherten Reservestoffe zusammen, die später den erwachsenen Weibchen, die keine Nahrung aufnehmen, als Quelle ihrer Lebensenergie und zur Eierproduktion dient. Da die Dauer der Larvenentwicklung vom Verlauf der Temperaturbedingungen abhängt, zeigt sich die feststellte und bewiesene Abhängigkeit der Fruchtbarkeit der Rübenmotten-Weibchen von der Temperatur während der postembryonalen Entwicklung als genügend begründet.

LITERATUR

Bognár S., 1953, *Újabb eredmények a szántóföldi növényédelem terén*, 2: 19—31, Budapest.
Couturier A., 1949, *Bull. Techn. Inform. Serv. Agric.*, 41: 1—6, Paris.

- Huzián L., 1950, *Ann. fac. agron. univ. agric.*, 1: 1—79, Budapest.
- Popov V., 1950, *Annuaire de l'Univ. de Ploediv*, 4: 1—42.
- Savčenko E. N., 1947, *Sovjetskaja agronomija*, 66—68, Moskva.
- Stanković A., 1954, Repin moljac (*Phthorimaea ocellatella* Boyd). Memoires published by the Institute for plant protection, 1—104, Beograd.
- Weber E., 1956, Grundriss der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Meditziner. Jena.
- Weismann L., Povolný D., 1958, Izučenie svjeklovičnej miniруюščej moli v Čechoslovačkoj respublikе. 1—47, Selchoziz, Moskva.

РЕЗЮМЕ

Результаты изучения влияния температуры и период онтогенеза и овиозиции на плодовитость самок свекловичной минирующей моль были статистически обработаны и подвергнуты анализу вариации. Они однозначно подтвердили, что решающее влияние имеет температура, воздействующая на вредителя в течение его онтогенетического развития, между тем как температура в период овиозиции оказывает влияние лишь на скорость созревания яиц в яичниках самок, вследствие чего при овиозиции, протекающей при более высоких температурах, самка откладывает преобладающее количество яиц уже в первой или же в первых двух кладках. Это явление автор обосновывает сильной зависимостью онтогенетического развития вредителя от температуры. В личиночной стадии развития температура влияет не только на продолжительность самой стадии гусениц, но и на число инстаров, а тем самым на размеры окукливающихся гусениц, позже на размеры имаго и величину их жирового тела, а в конечном результате — на плодовитость самок.

DER EINFLUSS ABIOTISCHER FAKTOREN AUF DEN VERLAUF DES FLUGES DES APFELWICKLERS (*LASPEYRESIA POMONELLA* L.)

Влияние абиотических факторов на время полета яблонной плодожорки
Laspeyresia pomonella L.

J. ŠEDIVÝ

(Forschungsinstitut für Pflanzenbau der Tschechoslowakischen Akademie
der Landwirtschaftswissenschaften, Praha - Ruzyně, Tschechoslowakei)

Wegen der Unterschiedlichkeit der Lokalitäten und der Bedingungen, unter denen sich die Raupen des Apfelwicklers (*Laspeyresia pomonella* L.) einspinnen, ist die Dynamik des Ausfluges der Imagines durch eine breite Amplitude charakterisiert, die, wie durch fünfjährige Beobachtung festgestellt wurde, in Böhmen 91—103 Tage (durchschnittlich 96, 16 Tage) dauert. Wir finden daher die Falter des Apfelwicklers in Obstgärten von Ende Mai bis zum September. Diese Langwierigkeit des Fluges der Falter einer Generation wird durch den unterschiedlichen Einfluss eines Komplexes von Faktoren verursacht, welche die Länge der Entwicklung der Ruhestadien bestimmen. Dem Studium des Einflusses der abiotischen Faktoren auf den Apfelwickler unter den in den Obstgärten herrschenden Bedingungen werden in der Literatur viele Arbeiten gewidmet. Wenig Aufmerksamkeit, von diesem Gesichtspunkte aus, wurde jedoch bisher dem mit dem Obst in die Lagerräume gelangten Apfelwickler gewidmet, dessen Raupen sich hier einspinnen. In Europa befassten sich mit diesen Fragen Evenhuis (1953) und Savary, Baggiolini (1955).

Der Flug des Apfelwicklers wird während des grössten Teiles des Jahres durch eine Kurve mit zwei Höhepunkten charakterisiert. Das zweite Maximum des Fluges wird grösstenteils der II. Generation des Schädlings zugeschrieben. Diese Ansicht ist richtig nur in Gebieten mit einem schwachen Vorkommen der II. Generation. In Böhmen, welches in einem Gebiete mit einem schwachen Vorkommen der II. Generation liegt (bis zu 15% Raupen), wird allerdings der zweite Höhepunkt der Flugkurve überwiegend von Populationen von Faltern aus in anderen Lokalitäten als auf Baumstämmen eingesponnenen Raupen gebildet, so z. B. in Obstlagern, Obstverpackungen, in Mauern usw. Den grössten Teil dieser Populationen bilden Raupen, die in die Lagerräume mit dem geernteten Obst gelangten, in welchem sich in den einzelnen Jahren noch 5—26% mit Raupen besetzte madige Apfel befinden. In der hölzernen Emballage für Obst überwintern in unseren Obstbaugebieten 6—12 Raupen per Behälter.

Wegen des verminderten Einflusses ungünstiger Faktoren überleben den Winter in Lagerräumen mehr Raupen als auf Bäumen. Nach den Ergebnissen

einer fünfjährigen Beobachtung kommen im Winter in Lagerhäusern um 5% weniger Raupen um als in Obstgärten. In Ruzyně, wo die Beobachtungen durchgeführt wurden, kamen im Lagerraum durchschnittlich 50,96% der Raupen um, während im benachbarten Obstgarten in der gleichen Zeit die durchschnittliche Mortalität der Raupen 56% betrug (Tafel 1). Im Obstgarten waren die Fanggürtel mit Drahtgeflecht zugedeckt, wodurch der Einfluss insektenfressender Vögel ausgeschlossen wurde, welche nach Thiem,

Tafel 1

Mortalität der Raupen während des Überwinterns

Jahr	Ort	Raupen im Herbst	im Frühjahr		Mortalität %
			lebende	tote	
1954	Garten	774	432	292	44,18
	Lager	165	103	62	37,57
1955	Garten	602	301	301	50,—
	Lager	155	80	75	48,38
1956	Garten	400	2	398	99,5
	Lager	181	48	133	73,35
1957	Garten	412	225	187	45,38
	Lager	179	101	78	43,57
1958	Garten	680	324	356	52,35
	Lager	179	86	93	51,95

Sy (1938) im Winter 90% der Raupen des Apfelwicklers auf den Bäumen vernichten.

Die Beobachtungen wurden in beiden Orten mittels Fanggürtel von mit Zellophan unterklebter Wellpappe durchgeführt. In jeder Falte der Wellpappe war eine Raupe eingesponnen.

Der Grad der Madigkeit der Äpfel in der Saison kann nicht auf Grund des Prozents der den Winter auf den Baumstämmen überlebenden Raupen abgeschätzt werden. In Jahren in denen im Winter der grösste Teil der Raupen auf den Bäumen erfriert, kann die Madigkeit grösser sein als nach einem normalen Winter, den die Raupen überleben. So z. B. im Winter des Jahres 1956 erfroren bei -31°C auf den Stämmen eine Mehrheit der Raupen. Von 400 Raupen blieben nur 2 am Leben. Allerdings kamen Raupen, die in den Stengeln von Unkraut und in Höhlungen von Bäumen überwinterten, nicht um. Im Obstlager blieben von einer Gesamtanzahl von 181 Raupen 48 am Leben. Die Mortalität der Raupen im Lagerraum war in diesem Jahre am grössten und betrug 73,35%, obwohl die Temperatur im Lagerraum im Winter nicht unter Null stand. Die grosse Sterblichkeit der Raupen in der Zeit des Überwinterns hatte keine Verminderung der Madigkeit der Äpfel in der Saison, des Jahres 1956 zur Folge. Die Madigkeit betrug in diesem Jahre 21,08%, während sie im Jahre 1958 nach einem milden Winter im gleichen Obstgarten nur 16,44% betrug.

Quantitativ abweichende abiotische Faktoren, die die Entwicklung des Apfelwicklers in Lagerräumen beeinflussen, verlängern im Komplex mit anderen Faktoren in markanter Weise die Länge seiner Entwicklung. In einem Obstlager mit einer minimalen relativen Luftfeuchtigkeit von 75%, mit einer durchschnittlichen relativen Feuchtigkeit der Luft von 90—95% und mit einer durchschnittlichen vom Oktober bis April um 0,5—6°C höheren und

Tafel 2

Unterschied zwischen dem Schlüpfen des Apfelwicklers im Obstgarten und im Obstlager (Ruzyně)

Jahr	Obstgarten			Obstlager		
	Schlüpfen			Schlüpfen		
	Anfang	Maximum	Ende	Anfang	Maximum	Ende
1953	—	—	—	—	16.—22. 8.	—
1954	2. 6.	10.—15. 6.	2. 7.	9. 7.	16. 7.	27. 7.
1955	4. 6.	23. 6.	4. 7.	19. 7.	24.—26. 7.	2. 8.
1956	24. 5.	29.—31. 5.	21. 6.	17. 7.	27. 7.—1. 8.	8. 8.
1957	2. 6.	8.—14. 6.	22. 6.	30. 7.	30. 7.—2. 8.	7. 8.
1958	26. 5.	21. 6.	7. 7.	17. 7.	23.—30. 7.	11. 8.

vom Mai bis Juli um 0,5—3,5°C niedrigeren Temperatur als die Freilandtemperatur, verpuppen sich die Raupen durchschnittlich um einen Monat später als auf den Stämmen der Apfelbäume. Das verspätete Verpuppen hat auch einen verspäteten Flug der Falter zufolge, welcher in den meisten Jahren einen selbständigen Höhepunkt der Kurve bildet und oft mit dem Flug der II. Generation des Apfelwicklers zeitlich zusammenfällt.

Der Verlauf des Schlüpfens und des Fluges des Apfelwicklers im Obstgarten in der Zeit des ersten Maximums wurde auf Grund einer Zucht von Raupen in Isolatoren verfolgt, das Schlüpfen im Lagerraum wurde auf Grund ähnlicher im Lagerraum untergebrachter Isolatorenzuchten festgestellt. Die Aktivität der Falter wurde während der ganzen Saison unter Anwendung von Ködern (Apfelmot, Apfelwein) verfolgt.

Das Schlüpfen der Falter in Isolatoren auf Bäumen und im Lagerraum wurde alljährlich sichtbar separiert, wobei der Flug der Falter in den Isolatoren auf den Bäumen dem ersten Maximum des Fluges entsprach, und der Flug der Falter im Lagerraum entsprach dem zweiten Maximum des mittels Ködern festgestellten Fluges. Beide Höhepunkte waren durch den Zeitraum separiert, in dem die Apfelwickler nicht schlüpften. Im Laufe fünfjähriger Beobachtungen wurde festgestellt, dass der Zeitraum zwischen der Beendigung des Ausschlüpfens in den Isolatoren auf den Bäumen und dem Beginn des Schlüpfens im Lagerraum 7—38 Tage ausmacht (Tafel 2, Abb. 1,2). Savary, Baggiolini (1955) beobachteten einen zeitlichen Unterschied zwischen dem Schlüpfen beider Populationen von 20 Tagen.

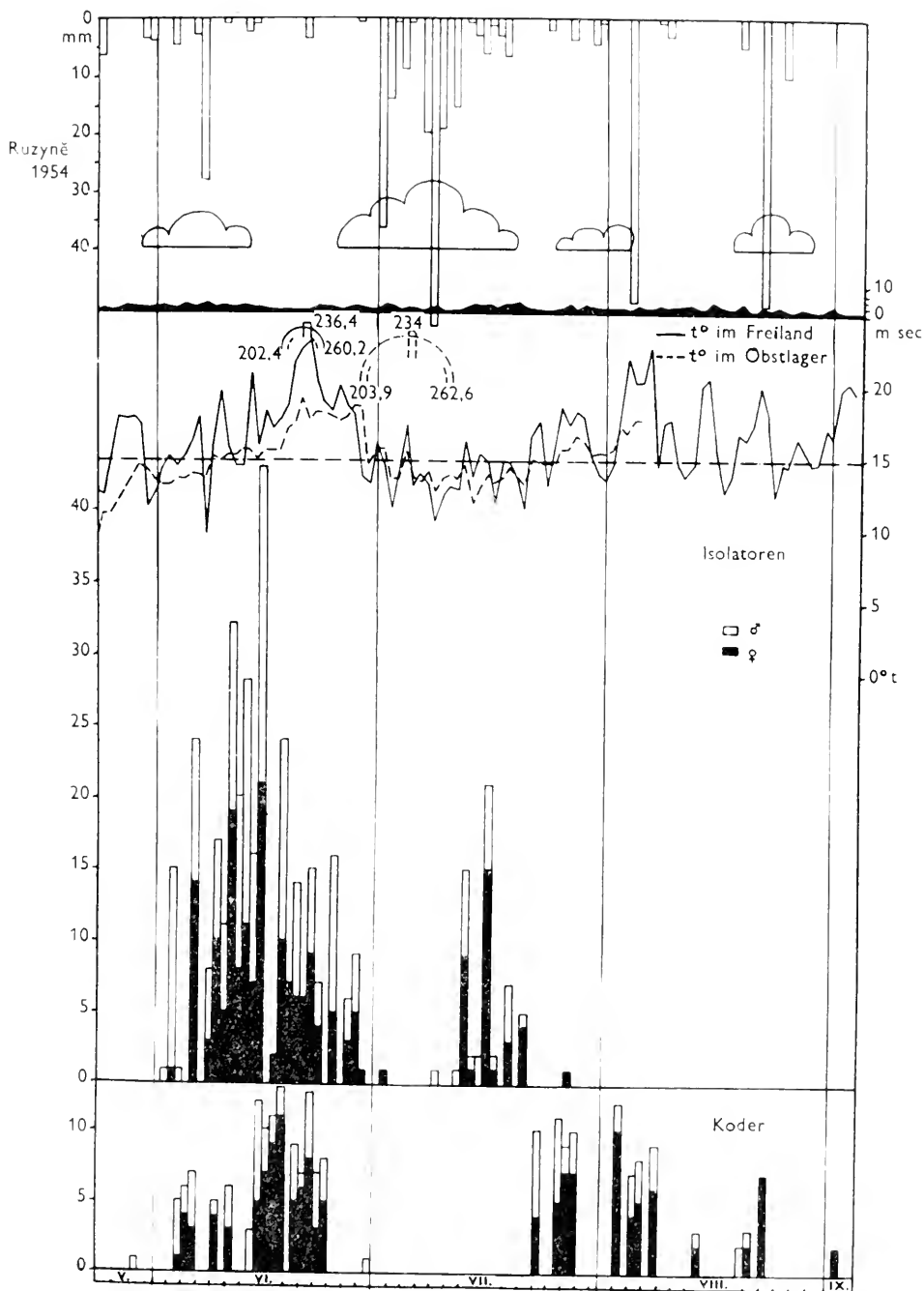


Abb. 1.

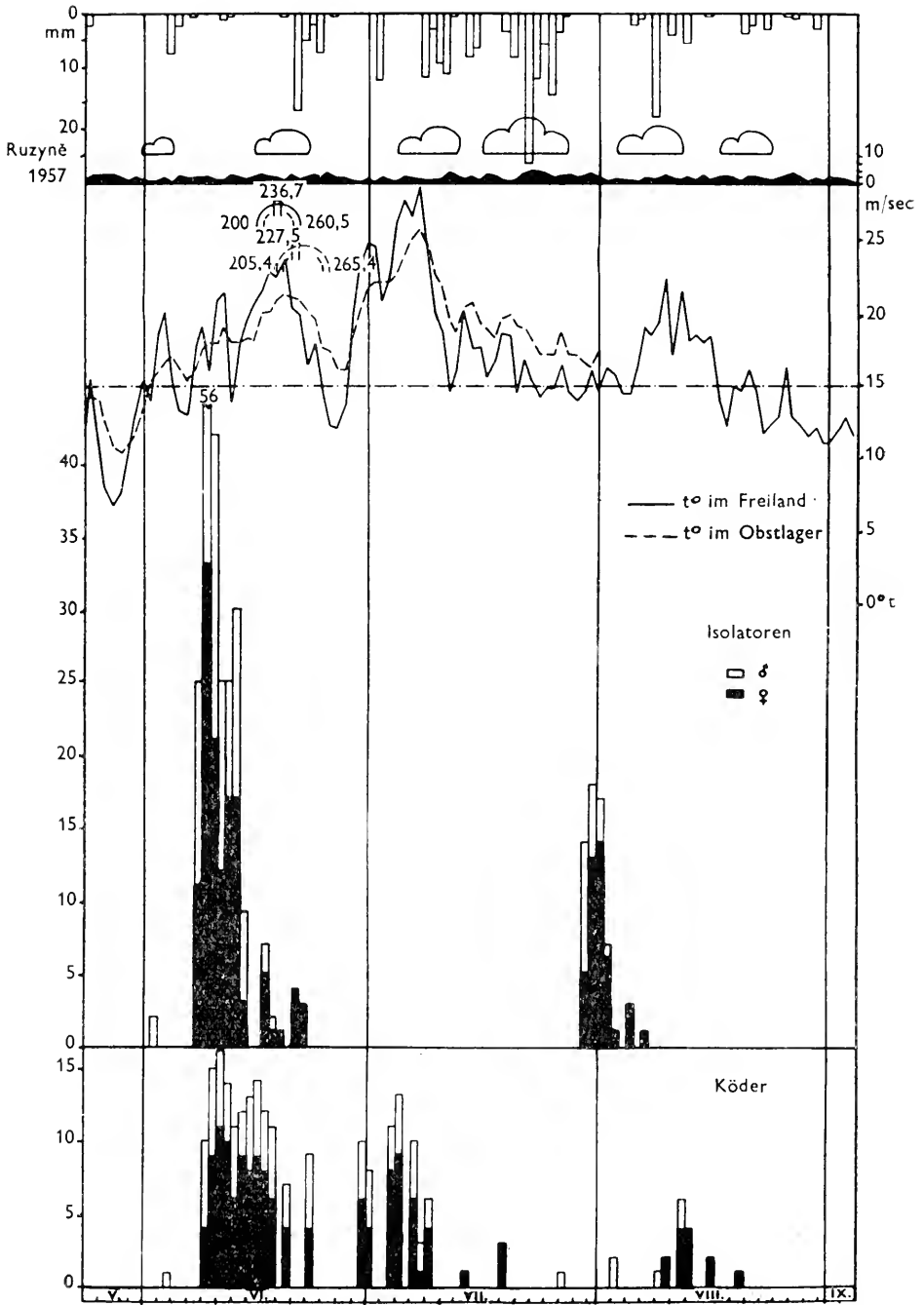


Abb. 2.

Im Jahre 1954 wurde der Verlauf des Schlüpfens fast übereinstimmend auch auf Grund des mittels Köder verfolgten Fluges der Falter festgehalten. Im Zeitraum des zweiten Maximums war die Aktivität der Falter im Verhältnis zum Schlüpfen etwas verspätet. Die Imagines des Apfelwicklers schlüpfen in diesem Jahre im Lagerraum in einer Zeit ungünstigen Wetters, welches zwar das Schlüpfen der Falter nicht markant beeinflusste, aber ihren Flug und ihre Aktivität bremste, welche sich erst in der warmen Periode Ende Juli und anfangs August bemerkbar machten. In den Jahren 1955—1958 wurde in den Ködern ein Abfallen zwischen der ersten und der zweiten Periode des Fluges durch eine schwankende Aktivität der Falter ausgeglichen, die oft durch ungünstiges Wetter unterbrochen wurde (Abb. 2).

Savary und Baggiolini (1955) erklären den Unterschied zwischen der Länge der Entwicklung des Apfelwicklers in Lagerräumen und in Obstgärten durch einen gewissen Mangel an geeigneten Temperaturen und Feuchtigkeit im Lagerraum. Da in dem Obstlager, in welchem ich meine Beobachtungen machte, die Temperaturen sich nur wenig im Vergleich mit dem Bedingungen im Freiland (Abb. 1, 2) unterschieden und die relative Luftfeuchtigkeit hier sowohl im Minimum als auch im Durchschnitt höher war, nehme ich an, dass ausser diesen noch andere Faktoren die unterschiedliche Entwicklung des Apfelwicklers in Lagerräumen bestimmen, die mit den metabolischen Vorgängen in der überwinternden Raupe verbunden sind.

Den Zeitpunkt der Bekämpfungsmassnahme gegen die Falter des im Lagerraum schlüpfenden Apfelwicklers kann zuverlässig auf Grund des Schlüpfens des Wicklers in den Isolatoren, die im Herbst im Lagerraum angebracht werden, gewählt werden. Die Methode der Summe der effektiven Temperaturen ist für diesen Fall einer Signalisation eines Eingriffes ungeeignet, da ihr Wert schon in einer Zeit vor dem Schlüpfen der Falter fällt (Abb. 1,2). In den Graphen ist die Summe der Freilandtemperaturen mittels einer vollen Kurve angegeben, die Summe der effektiven Temperaturen im Lagerraum durch eine gestrichelte Linie.

Die wirtschaftliche Bedeutung der in der Zeit des zweiten Maximums fliegenden Falter ist beträchtlich, da sie schon voll gewachsene Apfel anfallen, und ein Versäumen oder eine Vernachlässigung der Bekämpfungsmassnahmen gegen die Falter erhöht die Madigkeit der Äpfel in einigen Obstgärten bis um 20%.

LITERATUR

- Evenhuis H. H., 1953, *Tijdschr. Plantenziekten*, **59**: 9—22.
Savary A. and Baggiolini M., 1955, *Ann. agric. de la Suisse*, **56**: 827—864.
Thiem H. und Sy M., 1938, *Nachr. bl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst*, **18**: 95—97.

РЕЗЮМЕ

Время полета яблонной плодовой жорки в большинстве случаев может быть охарактеризовано кривой полета с двумя максимумами. В областях с двумя генерациями вредителя, второй максимум полета относится к второй генерации. В областях, где только часть гусениц дает вторую генерацию (15%), второй максимум кривой полета дают бабочки зимующей генерации, которые выводятся не на стволах садовых деревьев.

В хранилищах яблок со средней температурой в октябре—апреле большей на $0,5-6^{\circ}$, и в мае—июле меньшей на $0,5-3,5^{\circ}$ чем внешняя температура, гусеницы окукливаются на месяц позже. В таких местах перезимовывает больший процент гусениц, чем на стволах деревьев в саду. Бабочки этой популяции выводятся только в конце июля и в начале августа. Их ошибочно считают бабочками второй генерации. В садоводческих областях Чехии бабочки этой популяции составляют большую часть второго максимума кривой полета яблонной плодовой жорки.

DER EINFLUSS ABIOTISCHER UND BIOTISCHER FAKTOREN AUF DIE EINZELNEN ENTWICKLUNGSSTADIEN DER LUZERNEBLÜTENGALLMÜCKE UND IHRE BEZIEHUNG ZUM GENERATIONSZYKLUS

Влияние абиотических и биотических факторов на отдельные стадии развития цветочного комарика *Contarinia medicaginis* Kieffer и их отношение к его генерационному циклу

J. KRÁL'OVICĚ

(Laboratorium für Pflanzenschutz der Tschechoslowakischen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften in Ivanka pri Dunaji, Tschechoslowakei)

Die Luzerneblütengallmücke ist in der Tschechoslowakei und in anderen Ländern einer der gefährlichsten Schädlinge der Samenluzerne. Angaben über diesen Schädling, die seine Bionomie, Gradologie und Aekologie behandeln, sind sowohl in der einheimischen als auch in der ausländischen Literatur sehr spärlich und geben daher keine genügende Unterlage für seine Bekämpfung. Daher waren wir gezwungen uns mit diesem Studium zu befassen, um geeignete Angaben für die Prognose und Signalisation und somit auch für eine rentable Bekämpfung zu erzielen. In erster Reihe widmeten wir uns der Frage des Studiums seines Generationszykluses. Über die Anzahl der Generationen äussern sich die einzelnen Autoren (Lehmann 1937, Ossianilson 1937, Ponomarenko 1949, Fröhlich 1958) nur in der Annahme, dass der Schädling zwei bis drei Generationen jährlich hätte, doch entbehren diese Angaben eine materielle Unterlage.

Die Ergebnisse, die wir beim Studium des Generationszykluses bei der Luzerneblütengallmücke erzielten, weisen auf eine grosse Abhängigkeit der Entwicklung des Schädlinges von abiotischen und biotischen Faktoren hin. Allerdings sind nicht sämtliche Stadien der Ontogenese des Schädlinges gleichmässig von den erwähnten Faktoren abhängig. Während sich das Embryo und die Larve in der Galle entwickelt, verläuft die Verpuppung im Boden. In der Galle sind die verhältnismässig ständigen mikroklimatischen Bedingungen nur durch die Konstitution der Pflanze und ihrem physiologischen Zustand beeinflusst. Deshalb ist die Dauer der Entwicklung des Embryo und der Larve von der Temperatur abhängig. Bei unseren Versuchen, die wir in Laboratoriumsbedingungen so durchführten, dass wir in isolierten Zuchten die Länge der Entwicklung des Embryos und der Larven bei verschiedenen Temperaturen verfolgten, wobei eine direkte Abhängigkeit der Entwicklungslänge der erwähnten Stadien von der Temperatur der Luft feststellten und für welche Stadien wir die effektive Temperatur und den 0 Punkt berechneten. Für 50%

der ausgeschlüpften Larven beträgt die Summe der effektiven Temperatur $34,17^{\circ}\text{C} \pm 5 \times 0,1^{\circ}\text{C}$ und der 0 Punkt $9,58^{\circ}\text{C} \pm 0,11$. Für 90% der ausgeschlüpften Larven ist die Summe der effektiven Temperatur $41,28^{\circ}\text{C} \pm 3 \times 0,26$ und der 0 Punkt $9,68^{\circ}\text{C} \pm 3 \times 0,3$. Gleichzeitig stellen wir fest, dass zwischen der Beendigung der Entwicklung des Embryos und dem Logarithmus der Zeit unter einer bestimmten Temperatur, bei der die Entwicklung verlief eine lineare Abhängigkeit existiert. Diese Erkenntnis hat eine grosse praktische Bedeutung, da sie uns ermöglicht die Dauer des embryonalen Stadiums in Abhängigkeit von der Lufttemperatur vorzusehen.

Ebenso, wie die Dauer der Entwicklung des embryonalen Stadiums von der Temperatur abhängig ist, so ist auch die Länge der Entwicklung des Larvenstadiums von der Temperatur abhängig, da ihre Entwicklung in relativ gleichmässigen mikroklimatischen Bedingungen erfolgte. Die Summe der effektiven Temperatur, die für diese Stadium berechnet wurde, beträgt $111,31^{\circ}\text{C} \pm 3 \times 0,77$ und der 0 Punkt $9,28^{\circ}\text{C} \pm 3 \times 0,25$. Die Erkenntnis dieser Abhängigkeit der Larvenentwicklung von der Lufttemperatur als Hauptfaktor ermöglicht uns die Frage des Generationszyklus des Schädling zu erklären.

Wie wir schon erwähnten ist die Dauer des Embryos und Larvenstadiums hauptsächlich von der Temperatur abhängig. Dagegen ist der Verpuppungsverlauf ausser der Temperatur auch durch die Bodenfeuchtigkeit beeinflusst. Dabei gibt es Unterschiede im Anspruch an die Feuchtigkeit zwischen der I. und II. Puppengeneration auf der einen und der III. Generation auf der anderen Seite. Bei der ersten und zweiten Generation, die eigentlich Sommergenerationen sind, ist eine genügende Bodenfeuchtigkeit 40% und von dieser Grenze bis zu einer 100% relativen Bodenfeuchtigkeit wurden keine wesentlichen Unterschiede im Anspruch an die Feuchtigkeit beobachtet. Die untere Grenze der Verpuppung der III. Generation resp. der überwinternden Generation beträgt 50%. Unter den angeführten Grenzen sank bedeutend die Anzahl der sich verpuppenden Individuen und der Zeitpunkt des Ausfluges der ersten Individuen der Wintergeneration verzögerte sich fast um 14 Tage. Wir nehmen deshalb an, dass es sich um Individuen handelt, bei denen die Verpuppung bei einer niedrigen Bodenfeuchtigkeit verläuft.

Ausser der Feuchtigkeit beobachteten wir bedeutende Differenzen der Summe der effektiven Temperaturen bei der Verpuppung zwischen der Sommer- und Wintergeneration. Während die Summe der effektiven Temperatur bei der Sommergeneration nur $137,09^{\circ}\text{C} \pm 3 \times 0,23$ und der 0 Punkt $9,55^{\circ}\text{C} \pm 3 \times 0,025$ beträgt ist diese beim Ausflug der ersten Individuen der I. Generation $223,6^{\circ}\text{C} \pm 3 \times 1,32$ und der 0 Punkt $9,15^{\circ}\text{C} \pm 3 \times 0,32$. Das bedeutet, dass die Summe der effektiven Temperatur für den Ausflug der ersten Individuen der überwinternden Generation um 1,63 mal höher ist, als bei der Sommergeneration.

Der Zeitpunkt des Fluges von Imagines der Sommergeneration ist verhältnismässig kurz und dauert ungefähr 7—10 Tage mit einem ausgeprägten Maximum. Bei den überwinterten, also bei der ersten-Generation ist der Zeitpunkt des Fluges sehr auseinandergezogen und dauert praktisch vom Anfang bis zum Ende der Blütezeit und ist durch ein ausgeprägtes Maximum charakterisiert, fallweise durch mehrere Höhepunkte. Es scheint so, als ob ein bestimmter Zusammenhang zwischen einer bestimmten Temperatur und dem Maximum des Ausfluges bestehen würde.

Die Existenz eines sehr auseinandergezogenen Zeitpunktes des Imagofluges auch unter günstigen Feuchtigkeit- und Temperaturverhältnissen, erklären wir durch die Anpassungsfähigkeit des Schädling an die Wirtspflanze (Luzerne), die sich durch einen sehr lange dauernden Zeitraum des Ansatzes der Blütenknospen auszeichnet und hiermit ständig eine Möglichkeit bieten den Weibchen des Schädlinges für die Eiablage.

Sogar in der Morphologie der Bodenstadien beobachteten wir Unterschiede zwischen der ersten und zweiten Generation und der dritten Generation. Die Larven der ersten und zweiten Generation bilden nach dem Verkrüechen in den Boden Puparien ovaler Form, in der sie sich verpuppen und die Larven der dritten Generation bilden einen Larvenkokon, der eine runde Form hat und in der sie grösstenteils überwintern. Im Frühjahr verlassen die Larven den Larvenkokon, bilden Puparien, in dem sie sich verpuppen. Dies bedeutet, dass die dritte Generation sozusagen ein Zwischenstadium im Vergleich mit der ersten und zweiten Generation besitzt. Aus diesem Grund beansprucht die Verpuppung der ersten Generation eine höhere Summe der effektiven Temperatur als die Sommergeneration.

Nur durch die Erkenntnis der Abhängigkeit der Verpuppung des Schädling von der Bodenfeuchtigkeit und dem auseinandergezogenen Zeitraum des Imagofluges der ersten Generation, können wir den komplizierten Generationszyklus des Schädling begreifen, der sich durch eine gegenseitige Überkreuzung der Generationen auszeichnet. Wichtig ist auch die Tatsache, dass sämtliche Individuen die vollkommene Anzahl der Generationen nicht beenden. Deshalb hat der Schädling bei uns höchstens drei Generationen. Ausser diesen drei Generationen haben einige Individuen nur zwei, eine, fallweise keine einzige Generation, und dies deshalb, weil einige Individuen im Boden länger als ein Jahr liegen bleiben, ohne ihre weitere Entwicklungsfähigkeit zu verlieren. Die Ursachen einer Diapause, die bei anderen Gallmücken bekannt ist, sind bei ihr bisher nicht bekannt.

Experimentelle Laboratoriumsversuche und ihre Kontrolle in natürlichen Bedingungen ermöglichten uns die Erkenntnis dieses komplizierten Generationszyklus durchzuführen. Diese Erkenntnis hat auch einen grossen praktischen Wert, da sie uns die Voraussetzung für einen praktischen Pflanzenschutz liefert.

LITERATUR

- Fröhlich G., 1958, *Nachr. bl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst*, Н 9: 161—172.
Kráľovič J., 1958, *Polnohospodárstvo*, 5: 255—266.
Lehmann H. C., 1939, *Z. Pflanzenkrankh.*, 1939: 258—267.
Ossiánilsson F., 1937, *Lucerngallmyggan (C. medicaginis Kieff.)*, Statens Växtskyddsanstalt, Meddelande 20.
Ponomarenko P. A., 1949, *Borba s vrediteljami semennej ljucerny*, pp. 86—89.

РЕЗЮМЕ

На основании экспериментального материала доказано, что продолжительность эмбрионального и личиночного развития, протекающего в галлах, где микроклиматические условия относительно постоянны и связаны с физиологическим состоянием растения-хозяина, зависит только от температуры. Для этих стадий развития были установлены сумма эффективных температур и нижняя граница их развития. Наоборот, окукливание находится в зависимости не только от температуры, но и от почвенной влажности. Для этого периода развития были установлены как нижняя граница почвенной влажности, так и сумма эффективных температур и предел развития. На основании полученных данных об условиях, необходимых для развития вредителя, автор освещает вопрос генерационного цикла и подчеркивает необходимость хорошо в нем разбираться в интересах практической защиты растений.

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЙ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ДНЕВНУЮ И СЕЗОННУЮ АКТИВНОСТЬ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА

The Study on the Influence of Abiotic Factors on the Daily
and Seasonal Activity of Potato Beetle

ИИ ДИРЛБЕК и А. ЧЕРМАКОВА*)

(Научно-исследовательский институт растениеводства Чехословацкой
сельскохозяйственной Академии, Прага-Рузыне, Чехословакия)

В течение прошлых лет мы занимались исследованием прохождения дневной (суточной) и сезонной активности колорадского жука в Чехословакии и использованием этих результатов при защитных мероприятиях против этого вредителя. Наша работа состояла из лабораторных опытов исследования активности жуков и личинок колорадского жука при различных температурах и из полевых наблюдений дневной и сезонной активности при различных меняющихся метеорологических условиях.

Результаты лабораторных опытов

Лабораторными опытами были установлены границы шкалы активности колорадского жука. Реакция на понижение или повышение температуры внешней среды протекала также как после перезимовки, и как у жуков молодых (10 дней после выхода из куколок). У молодых жуков можно было наблюдать большую чувствительность к изменению температуры. Самая большая разница при пониженной активности молодых жуков, когда температурный интервал был 5°C , при сравнении с активностью жуков перезимовавших, когда температурный интервал был 10°C . Так точно граница верхней зоны движения жуков подтверждает большую чувствительность этих жуков для изменения температуры (таб. 1.).

У активности личинок были наблюдены незначительные различия между отдельными степенями возраста. Именно разница между личинками 1 и 2 возраста очень незначительная. При сравнении температурных границ активности личинок 1 возраста и личинок 4 возраста появляется меньшая чувствительность у личинок 4 возраста к повышению температуры. В таблице 2. описана температурная шкала активности личинок 1 и 4 возраста (таб. 2.).

*) J. Dirlbek and A. Čermáková

Таблица 1

Поведение	Молодые жуки	После перезимовки
оцепенение холодом	ниже +2°С	—
нижняя граница движения	+ 2°—+ 7°С	—
понижение активности	+ 7°—+ 12°С	+ 7°—+ 17°С
нормальная активность	+ 15°—+ 36°С	+ 17°—+ 36°С
повышение активности	+ 38°—+ 43°С	+ 37°—+ 46°С
верхняя граница движения	+ 46°—+ 48°С	+ 47°—+ 49°С

Таблица 2

Поведение	Личинки I	Личинки 4
понижение активности	+ 13°—+ 16°С	+ 9°—+ 16°С
нормальная активность	+ 17°—+ 36°С	+ 17°—+ 36°С
повышение активности	+ 37°—+ 41°С	+ 35°—+ 45°С
группирование личинок	+ 41°—+ 43°С	+ 47°С
некоординированные движения	+ 43°—+ 45°С	+ 48°С

Результаты полевых опытов у жуков после перезимовки

Лабораторные опыты были подтверждены наблюдением активности колорадского жука в естественных условиях. По состоянию погоды у нас и в основе полевых наблюдений возможно сезонную активность перезимовавших жуков включить в пять групп. Границы, которые отличают отдельные периоды, невозможно считать постоянными для всех годов, но след этих периодов постоянный.

1. период: средние числа дневной температуры воздуха не достигают оптимума (26°С), приблизительно от половины мая до начала июня. В эту группу принадлежит весенний выход жуков из почвы. Жуки после перезимовки сначала мало активны в движении и при некачественной пище. Этот период, когда упорядочивается содержание воды в организме. Потому наблюдалось необходимость в молодых соковых тканях картофеля, но и питание на непасленовых растениях. До полудня повышается питание жуков согласно с повышением температуры. Во время, когда температура достигает своей кульминации, наблюдалось самое большое движение жуков. Максимум жуков на растениях можно наблюдать в полдень, и скоро после обеда. В целом эту группу возможно характеризовать как этап потребный для приведения в порядок суточного ритма жизни жуков и как основной период миграции. В этом периоде возможно находить только 36% жуков совсем, и из этого числа 35% жуков на растениях. В течении этого периода, в основном в конце периода, начинает яйцекладка.

2. период: средние числа дневной температуры колеблются выше оптимума, приблизительно с начала июня до половины июля. Этот период явля-

ется основным для конуляции и яйцекладки (65—75% яиц). В это время быстро повышается активность питания и движения. Перелеты жуков в этом времени очень частые, но жуки не оставляют первоначальных картофельных полей. Наступает переменение в течении суточной активности.

Таблица 3. Количество питающихся жуков при различных условиях. (Ось X значит температуры °С, ось Y значит часа в течении дня. Большие числа значит количество жуков, маленькие числа — количество наблюдений.)

	> 9	9	11	13	15	17	18	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39
4																	
5			4 ¹	3 ¹		18 ¹											
6		34 ¹		21 ²	8 ²	20 ²	22 ¹	53 ³		6 ¹							
7					44 ⁴	61 ⁴	24 ⁴	174 ⁷	47 ²	17 ¹							
8		1 ¹			54 ³	55 ³	254 ¹¹	88 ⁵	171 ⁷	70 ³							
9			16 ¹	26 ¹			89 ³	90 ⁵	100 ⁶	100 ⁶	72 ²	118 ⁴		39 ¹			
10					3 ¹	40 ³	65 ⁴	147 ⁸	180 ⁹	78 ⁶	112 ⁴	151 ⁵	40 ¹				
11						58 ³	46 ¹	58 ⁴	208 ¹⁰	116 ⁸	69 ³	23 ²	26 ³	24 ⁴	8 ¹	46 ¹	
12				7 ¹		45 ⁴	62 ⁴	52 ⁴	112 ⁶	64 ⁸	140 ⁷	39 ³	7 ²	12 ²	44 ¹		
13						7 ¹	65 ⁴	78 ⁴	140 ⁷	111 ⁶	84 ⁸	29 ²	4 ¹	34 ⁴	9 ²	4 ¹	
14						15 ¹	27 ³	39 ⁴	51 ⁴	136 ⁹	35 ⁴	15 ²	24 ¹	14 ²	36 ²		19 ¹
15							44 ⁴	86 ⁶	86 ⁶	105 ⁶	29 ²	29 ³		16 ²	4 ²		
16							23 ³	57 ⁵	100 ⁷	76 ⁵	85 ⁴	40 ³	2 ¹	50 ⁴	33 ³	3 ¹	
17						22 ³	31 ²	56 ⁵	115 ⁷	94 ⁷	10 ²		47 ²	62 ³	3 ¹		
18			44 ¹		1 ¹	10 ¹	36 ³	87 ⁸	88 ⁷	35 ⁴	32 ¹	73 ²	89 ⁵		8 ¹		
19						3 ¹	34 ²							9 ¹			
20				4 ¹			23 ¹										
21				2 ¹			13 ¹										

В самых теплых часах дня является минимальное питание. В течении питания находятся две кульминации: до полудня в 9 часов и вечером в 18 часов. От питания зависит и активность движения жуков. Когда повышается температура воздуха, уменьшается активность жуков и в полдень находится самое большое количество жуков в нижних частях кустов и под комками почвы. В этом периоде преимущественно находим 55% жуков, и из этого числа 68% на растениях.

3. период: средние числа дневной температуры колеблются около оптимума и с половины августа ниже оптимума. Этот период характеризуется понижением активности жуков, тенденция к миграции подавляется, возрастает смертность жуков — именно самок, которые окончили яйцекладку. Суточный ритм активности очень не постоянный, но и здесь возможно

Таблица 4.

Наблюданная индекскадка — количество групп.

	> 9	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39
4											7						
5						48 ¹											
6				5 ¹	34 ¹	10 ²	17 ¹	132 ²									
7					52 ²	17 ²	3 ²	27 ¹	4 ¹	15 ¹							
8	1 ¹					6 ¹	104 ⁷	26 ³	23 ⁵	4 ²							
9			3 ¹			3 ²	16 ³	5 ³	14 ²		12 ²						
10								18 ²	22 ⁶	15 ⁵	4 ²	25 ³					
11						5 ²		16 ³	34 ⁶	12 ⁴	5 ²	2 ²	1 ¹	29 ¹	20 ¹	1 ¹	
12			2 ¹			16 ¹	4 ²	29 ³	18 ²	11 ¹	17 ³	1 ¹		1 ¹	1 ¹		
13							3 ¹	3 ¹	5 ²	13 ³	4 ³	3 ²		2 ²	2 ¹		
14						1 ¹	1 ¹	4 ¹	9 ²	7 ¹	4 ²		8 ¹	3 ¹	3 ²		
15							4 ²	18 ³	7 ²	4 ²		1 ¹		18 ³	3 ¹		
16								2 ²	5 ¹	23 ¹	6 ²	7 ²		30 ²	2 ²		
17								4 ¹	5 ³	22 ³	7 ²			3 ¹			
18								6 ²	19 ²	16 ²	1 ¹	15 ¹	33 ³				
19														5 ¹			
20																	
21							2 ¹										

Таблица 5.

Количество жуков на ботве картофеля в различных условиях.

	> 9	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39
4																	
5			25 ¹	50 ¹		88 ¹											
6		41 ¹		75 ²	249 ¹	108 ²	74 ¹	254 ³		36 ¹							
7					246 ⁵	275 ⁶	138 ⁴	377 ⁷	137 ²	76 ¹							
8		8 ¹			111 ³	234 ⁵	663 ¹³	270 ⁵	379 ⁷	169 ²							
9			28 ¹	52 ¹		249 ⁵	205 ⁶	356 ⁷	320 ⁶	140 ³	313 ⁵		72 ¹				
10					51 ¹	162 ³	210 ¹	339 ⁸	461 ⁹	254 ⁶	295 ¹	333 ⁵	67 ¹				
11						249 ⁵	184 ¹	203 ¹	489 ¹⁰	352 ⁸	127 ³	127 ²	207 ¹	58 ¹	47 ¹	71 ¹	
12				16 ¹		215 ¹	206 ¹	233 ¹	277 ⁶	338 ⁸	321 ⁷	168 ³	105 ²	107 ²	164 ²		
13						58 ¹	220 ¹	169 ¹	345 ⁷	281 ⁶	385 ⁸	81 ²	53 ¹	305 ⁵	129 ²	49 ¹	
14						60 ¹	131 ³	196 ¹	201 ⁵	416 ⁹	146 ¹	84 ²	45 ¹	157 ¹	186 ¹		48 ¹
15							185 ⁴	295 ⁶	256 ⁶	230 ⁶	113 ²	93 ³		150 ⁴	73 ²	48 ¹	
16						151 ³		227 ⁵	308 ⁷	213 ⁵	150 ¹	106 ³	36 ¹	247 ¹	142 ³	39 ¹	
17						143 ³	112 ²	196 ⁶	394 ⁷	306 ⁷	61 ²		140 ²	183 ¹	57 ¹		
18			62 ¹		12 ¹	58 ²	96 ³	387 ⁷	330 ⁷	109 ¹	40 ¹	175 ¹	298 ⁵		71 ¹		
19			4 ¹			16 ¹	117 ²								37 ¹		
20					15 ¹		40 ¹										
21					17 ¹		27 ¹										

наблюдать две кульминации в питании жуков. Кульминация первая является в 10 часов утром, вторая кульминация приближается к времени с высшей температурой и появляется в 16 часов. При оценивании суточной активности появляется общее понижение питательности питания, появляется уже негативный фототроанизм. При ухудшенных условиях внешней среды

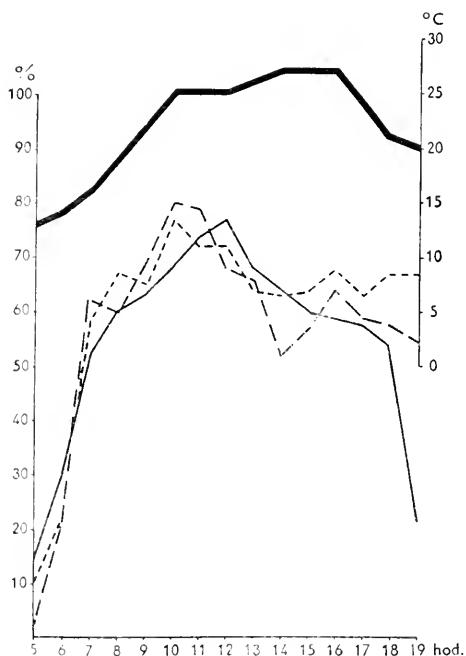


Рис. 1. Число питающихся личинок на верхней стороне листьев в течении дня. (личинки 2. возраста ----; 3. — — — —; 4. ———).

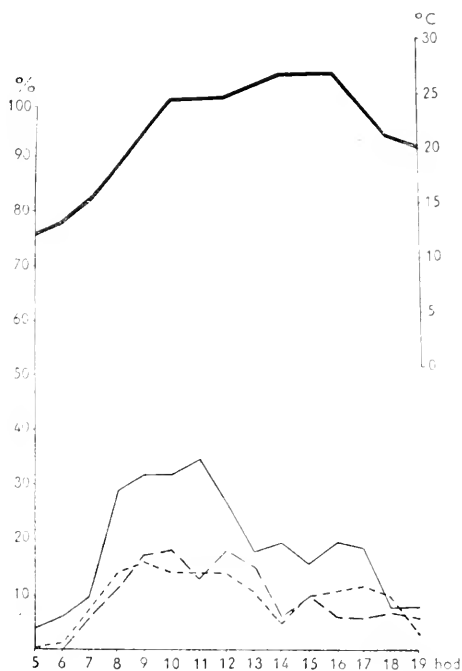


Рис. 2. Количество личинок на верхней стороне листьев в течении дня. (Личинки 2. возраста ----; 3. — — — —; 4. ———).

(состояние ботвы картофеля, количество осадков, понижение температуры) находим совсем ниже 50% жуков, и из этого числа 75% жуков на растениях. Откладка яиц в первой декаде августа уже окончивается.

4. период: характерный приготовлением жуков на перезимовку, постепенным уходом колорадского жука в почву. В наших условиях (область одной генерации) этот период начинает с половины августа и с начала сентября. Питание жуков является минимальным и кривая питания достигает своей верхушки в самых теплых часах дня.

5. период: этот период наибольшего подавления активности колорадского жука — этап диапаузы и перезимовки жуков. В наших условиях жуки остаются в почве 8 и 9 месяцев.

Результаты полевых наблюдений активности жуков первой генерации и личинок

В ЧСР, в области одной постоянной генерации колорадского жука (эта область занимает большую часть ЧСР, и с экономической точки зрения, это самая главная область для картофельного производства) появляются жуки первой генерации в августе. После окончания дополнительного питания жуки обычно имеют неблагоприятные условия внешней среды. Откладка яиц сильно подавлена, наступает миграция в землю. Кульминация питания наступает в течение наиболее теплых часов дня. В сентябре или уже в августе жуки уходят на перезимовку.

Активность личинок протекала постепенно с повышением температуры воздуха. Только в исключительно теплых днях, когда температура превышала 35—37°C, наблюдалось скрывание личинок в нижних частях кустов, и миграция личинок на обратную сторону листьев. Нормальная активность личинок изображена в рис. 1 и 2.

Выводы

Проведенные опыты и исследования дают нам обзор поведения колорадского жука в течение вегетационного сезона и в течение дня. В основе этих результатов можно ответить на вопросы: какой процент жуков находим в разведочных действиях, когда возможно окрыть самое большое число жуков; исследованием питания жуков и личинок дать основу для оценки вредоносности колорадского жука.

1. Общее число жуков, найденных в течение вегетационного периода дает в среднем 51%. (Таб. 3, 4, 5.) Во время периода, максимальной активности жуков до приготовления жуков на зимовку находилось на картофельных полях 50—55% жуков ежедневно, и из того числа 60% до полудня.

2. Максимум жуков на кустах было определено а) до полудня при солнечной радиации, б) в самых теплых часах дня, при слабой солнечной радиации.

3. Минимум жуков было определено при дождливой погоде и пониженной температуре.

4. Большой подъем активности питания и движения жуков наблюдался при утреннем повышении температуры (с +17°C выше).

5. Спаривание (копуляция) протекало во всех периодах активности перезимовавшей генерации жуков. Максимум спаривания наблюдалось во втором этапе.

6. Когда достигала скорость ветра в поросли 2 м/сек., жуки уже не питались. При скорости ветра 4 м/сек., жуки скрывались и уходили в нижние этажи кустов. Барометрические изменения в течение дня не имели большого влияния на активность жуков.

SUMMARY

Studying daily and seasonal activity of potato beetle we tried to find out how many per cent of beetles are to be found by means of the field examination actions and when and under which conditions beetles can be found. Further aim of ours was to find out the bases for the economical evaluation of present methods of control. This was done by means of investigation on nutrition of beetles and larvae. We tried to provide the data for a new method of estimation of pest infesting of potato stands. Besides field investigation on the influence of temperature on the activity of potato beetles and their larvae laboratory experiments were carried on. The influence of sunshine, air humidity, wind, barometric pressure and rainfall was examined in filed experiments only.

INDEX OF AUTHORS

Ankersmit, G. W.	277	Novák, V. J. A., Rohdendorfová, E.	157
Balázs, A.	352	Novák, V. J. A., Sláma, K.	65
Banks, C. J.	329	Novák, V. J. A., Sláma, K., Wenig, K.	147
Bírová, H.	357	Nováková, E., Stolina, M.	348
(Breyev, K. A.) Бреев, К. А.	379	Nuorteva, P.	181
Brian, M. V.	167	Obenberger, J.	29
(Danilevsky, A. S.) Данилевский, А. С.	293	O'Farrell, A. F. et al.	140
Denis, C., Hamon, M., Lefeuvre, J. C.	90	Paulov, Š.	209
Dírlbek, J., Čermáková A.,	399	Pfeffer, A.	344
Dlabola, J.	366	Pintera, A., Ulrychová, M.	333
Finlayson, L. H.	99	Piotrowski, F.	117
Folliot, R.	372	(Polivanova, E. N.) Поливанова Е. Н.	75
(Gecova, A. B.) Гецова, А. В.	375	Przelecka, A., Wroniszewska, A.	179
Gersch, M.	127	Przelecka, A. et al.	175
(Ghiljarov, M. S.) Гиляров, М. С.	50	Richard, G., Gaudin, G.	82
Gubičza, A.	361	(Rohdendorf, B. B.) Родендорф, В. В.	56
Hodek, I.,	314	Sandner, H.	321
Hodek, I., Čerkašov, J.	249, 260	Schoonhoven, L.	261
Hrdý, I.	106	Šedivý, J.	388
Hrdý, I., Novák, V. J. A., Škrobal, D.	172	(Shaposhnikov, G. Kh.) Шапошников, Г. Х.	325
Janda, V., jr.	190	(Sharov, A. G.) Шаров, А. Г.	61
Jasič, J.	265	Sláma, K.	189, 195, 221, 222
Jawlowski, H.	115	Srivastava, U. S., Bahadur, J.	104
Jezewska, M.	187	Staal, G. B.	142
Johansson, A. S.	133	(Steinberg, D. M.) Штейнберг, Д. М.	45
Královič, J.	395	Stolina, M.	341
Krucl, W.	290	Strangways-Dixon, J.	137
Landa, V.	31, 111	Templin, E.	283
Le Berre, J. R.	270	Thomsen, E., Möller, I.	121
Lees, A. D.	305	Tischler, W.	253
L'Helias, C.	141	(Ushatinskaya, R. S.) Ушатинская, Р. С.	238
Lüscher, M.	161	(Vinogradova, E. B.) Виноградова, Е. В.	257
Macko, V., Jasič, J.	317	(Voskresenskaya, A. K.) Воскресенская, А. К.	202
Málek, I.	27	Wegorek, W.	231
Mochnacka, I., Petryszyn, C.	185	Weismann, L.	339
Müller, H. J.	297	Wigglesworth, V. B.	41
Nitschmann, J.	70	Wilde de, J.	226
Nolte, H. W.	309		
Novák, V. J. A.	237		
Novák, V. J. A., Červenková E.	152		



THE ONTOGENY OF INSECTS

Acta symposii de evolutione insectorum

Praha 1959

Vědecký redaktor: dr. Ivan Hrdý

Recensent: prof. dr. inž. Antonín Pfeffer

Obálka navrhl: Karel Drchal

Redaktor publikace: inž. Ludislav Štajl

Graficky upravil: Jan Rejda

Výtisk: Knih-tisk, n. p., závod 05, Praha VIII
27.66 AA — 28.15 VA — Z 4032 — D-12 *01474
Náklad 1600 výtisků — 03/12 — I. vydání

Cena váz. výtisku Kčs 13,50

56,111-2

