

От идеи фазовой изменчивости к пониманию полифенизма,
стадного поведения и популяционной динамики стадных
саранчовых. К 100-летию теории фаз Б.П. Уварова

From the idea of phase variability in the recognition of polyphenism,
gregarious behaviour, and population dynamics of locusts. A hundred
years of B.P. Uvarov's phase theory

А.В. Лачининский*, А.А. Федотова**, М.Г. Сергеев***
A.V. Latchininsky*, A.A. Fedotova**, M.G. Sergeev***

* Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединённых Наций (ФАО), Отдел растениеводства и защиты растений (NSP), Виале делле Терме ди Каракалла, Рим 00153 Италия. E-mail: alexandre.latchininsky@fao.org.

* Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Plant Production and Protection Division (NSP), Viale delle Terme di Caracalla, Rome 00153 Italy.

** Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН, Университетская набережная 5/2, Санкт-Петербург 199034 Россия. E-mail: f.anastasia.spb@gmail.com.

** Saint Petersburg Branch of the Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Science 199034, Universitetskaya Nab. 5/2, Saint Petersburg 199034 Russia.

*** Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия; Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: mgs@fen.nsu.ru.

*** Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia; Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: Acrididae, стадные саранчовые, фазовый полифенизм, динамика популяций, превентивная стратегия.

Key words: Acrididae, locusts, phase polyphenism, population dynamics, preventive strategy.

Резюме. Статья основана на анализе архивных материалов (рукописей и переписки Б.П. Уварова из архивов Лондона и Санкт-Петербурга), публикаций по проблеме фазовой изменчивости саранчовых, а также собственных результатов авторов. Характеризуется общая обстановка, в которой произошло появление фазовой теории. Описывается сущность и эволюция представлений Уварова, а также вклад других исследователей в развитие этой теории, в том числе её критика. Излагаются современные представления о фазовом полифенизме у саранчовых. Обсуждаются взаимоотношения фазовой теории и прикладной акридологии. Впервые публикуются характеристики *Locusta migratoria* Linnaeus и *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg) из неопубликованной рукописи Уварова «Прямкрылые Кавказа», созданной в период между 1915 и 1920 г.

Abstract. This article is based on an analysis of archive recordings (B.P. Uvarov's manuscripts and correspondence from the archives of London and Saint Petersburg), numerous publications concerning the problems of the locust phase transformation, and the authors' own results. The scientific background at the time when the phase theory was formulated is characterized. A summary of Uvarov's ideas and their evolution are described as well as contributions (including their critical appraisal) by other scientists to the theory development. The modern understanding of phase polyphenism is

outlined for acridid insects, and the relationship between the phase theory and applied acridology is discussed. The characteristics of *Locusta migratoria* Linnaeus and *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg) from Uvarov's manuscript «Orthoptera of the Caucasus» written between 1915 and 1920 are published for the first time.

Введение

Летом 1920 г., после долгого путешествия из независимой тогда Грузинской демократической республики в Лондон, Борис Петрович Уваров, уже опытный, но ещё не очень известный исследователь, приступил к работе в Имперском энтомологическом бюро (Imperial Bureau of Entomology). Несмотря на сложности переезда, Уваров быстро включился в работу Бюро и уже в следующем, 1921 г., т.е. более ста лет назад, в свет вышли 16 его статей, посвящённых самым разным аспектам ортоптерологии. Большинство из них — это описания новых таксонов [Uvarov, 1921a], однако две — «A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts» [Uvarov, 1921b] и «The geographical distribution of orthopterous insects in

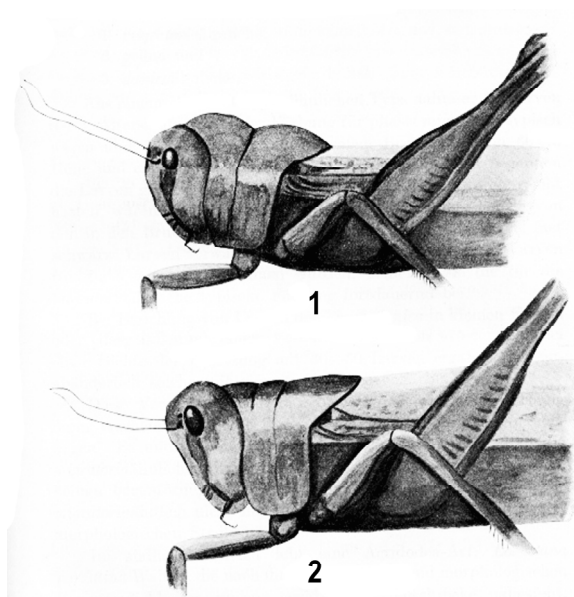


Рис. 1. Одиночное (1) и стадное (2) имаго передётной саранчи *Locusta migratoria* L. (по [Makalowskaja, 1925], с изменениями).

Fig. 1. Solitary (1) and gregarious (2) adults of the migratory locust *Locusta migratoria* L. (after [Makalowskaja, 1925], with modifications).

the Caucasus and in Western Asia» [Uvarov, 1921c] — оказались знаковыми для энтомологии в целом и для акридологии в частности. В статье о роде *Locusta* L. была впервые сформулирована теория фаз саранчовых [Wigglesworth, 1971; Waloff, Popov, 1990; Latchininsky et al., 2021; Pflüger, Bräunig, 2021]. Вторая публикация — одно из первых зоогеографических исследований, основанных не на представлениях о распространении таксонов высокого ранга, а на значительной (для того времени) совокупности данных о конкретных местах нахождения видов [Sergeev, 2010]. Эта статья была переработанной и переведённой на английский язык разделом неизданной монографии Уварова «Прямкрылые Кавказа». Рукопись последней была создана в 1915–1920 гг. во время работы Уварова в Тифлисе (ныне Тбилиси) и сохранилась в архивном фонде Лондонского противосаранчового центра¹. Вполне вероятно, что и некоторые другие статьи, опубликованные Уваровым в начале 1920-х гг., имеют сходное происхождение — т.е. работа над ними была начата ещё в Тифлисе.

В данной публикации мы, во-первых, кратко охарактеризуем обстановку, в которой была сформулирована теория фаз, во-вторых, обсудим, как развивалась эта теория в работах Б.П. Уварова и его коллег в последующие десятилетия, а в-третьих, покажем современные тренды её эволюции и приложение к практическим задачам управления популяциями саранчовых. Статья основана на анализе архивных материалов Санкт-Петербургского филиала Архива Российской академии наук (далее — СПФ АРАН) из фондов А.П. Семёнова-Тян-Шанского² (Ф. 722), А.К. Мордвилко (Ф. 348), Зоологического музея Академии наук (Ф. 55), Российского государственного исторического архива (далее — РГИА), Национального архива в Кью, Великобритании (The National Archive, фонд Лондонского противосаранчового центра, AY 20), публикаций по проблеме фазовой изменчивости саранчовых и оригинальных многолетних данных А.В. Лачининского и М.Г. Сергеева.

Предыстория

В начале XX в. ситуация с так называемой передётной саранчой была во многом парадоксальной. Систематики, исследования которых основывались преимущественно на музейных материалах, считали, что род *Locusta* Linnaeus, 1758 (= *Pachytylus* Fieber, 1852) включает несколько видов, в том числе тропический *L. migratorioides* (Reiche et Fairmaire, 1849) и распространённые главным образом во внутритропической Евразии *L. migratoria* Linnaeus, 1758 и *L. danica* Linnaeus, 1767 (= *L. cinerascens* Fabricius, 1781) (рис. 1), причём было очевидным, что ареалы последних двух форм широко перекрываются [Jacobson, 1905; Kirby, 1910]. Во время в музеях обычно имелись лишь единичные экземпляры видов из отдельных частей их ареалов, и поэтому изучать внутривидовую изменчивость по коллекциям XIX — начала XX вв. было весьма затруднительно. Вместе с тем авторы, писавшие тогда о саранчовых как сельскохозяйственных вредителях, уделяли сравнительно мало внимания их видовой принадлежности. Однако уже во второй половине XIX в. некоторые натуралисты предполагали, что таксоны, включавшиеся в род *Locusta* могут быть не самостоятельными видами, а конспецифичными формами, притом непостоянными и переходящими одна в другую. Так рассуждал, к примеру, Ф.П. Кёппен, имевший большой опыт наблюдений за вспышками

¹ The National Archives, Kew, AY 20/85. Указания на архивные источники мы приводим в соответствии с принятой в современной историографии практикой. Для постсоветского пространства оно строится следующим образом: название документа, дата, название архива, фонд (ф.), описание (оп.), дело (д.), при необходимости — лист или листы (л. или лл.). Для документов из западных архивов структура описания обычно проще: название документа, дата, название архива, архивный шифр.

² Андрей Петрович Семёнов-Тян-Шанский (1866–1942) — энтомолог, зоогеограф, президент Русского энтомологического общества. В фондах СПФ АРАН и Национального архива в Кью (Великобритания) сохранилась обширная переписка Уварова и Семёнова-Тян-Шанского. Уваров не раз называл Семёнова-Тян-Шанского своим наставником, много советовался и спорил с ним по вопросам систематики и биогеографии, часто обращался с просьбами о консультациях по таксономической латыни (Семёнов-Тян-Шанский прекрасно знал латынь и даже переводил римских авторов).

саранчи в южных губерниях Европейской России. В своей монографии 1870 г. он посвятил этой идее несколько страниц [Körpen, 1870: 47–52] и отмечал, что ему «самому случалось видеть между массами личинок красного цвета зелёные личинки саранчи» [Körpen, 1870: 51].

В решении проблемы о формах *Locusta* решающую роль сыграл опыт Уварова, который уже на ранних этапах своей карьеры совмещал исследования в области систематики, биогеографии и экологии с работой в сфере прикладной энтомологии [Fedotova, Kourpianov, 2016, 2018]. Анализ архивных материалов и публикаций показывает: рабочая гипотеза о том, что так называемая «перелётная» и «горбатая» саранча (в те годы обычные названия для *Locusta migratoria* и *L. danica* соответственно) являются формами одного и того же полиморфного вида, появилась у Уварова во время работы в Ставропольской губернии (1911–1914 гг.). Эволюцию этой гипотезы можно проследить по переписке Уварова с коллегами, а также по его ранним работам, как опубликованным, так и неизданным.

Первый весенне-летний сезон Уварова в Ставропольской губернии (1911 г.) был посвящён изучению «биологии перелётной (азиатской) саранчи и её паразитов и применяемых мер борьбы с ней, причём специальному изучению подвергнуты были вопросы экологии»³. В статье, опубликованной в конце этого полевого сезона, Уваров отмечал, что вопрос, «с каким видом саранчи мы имеем дело в Ставропольской губернии», имеет «большой интерес»: «виды *Pachytylus migratoria* и *P. danicus*⁴ [...] весьма близки и обычно не различаются практиками, незнакомыми близко с систематикой» [Uvarov, 1911: 21]. Здесь же он указывал, что наблюдал экземпляры *P. danicus* в кулигах *P. migratoria*, а вдали от заражённого района встречались «только отдельные экземпляры саранчи и почти исключительно *P. danicus*» [Uvarov, 1911: 22].

Позднее в книге «Саранча и кобылки» Уваров писал: «В своих первоначальных наблюдениях над саранчой в природной обстановке (1911) я, однако, сразу же натолкнулся на тот факт, что между *migratoria* и *danica* существуют отличия не только морфологические и цветочные, но и биологические; это заставило меня заподозрить, что мы действи-

тельно имеем дело с двумя разными видами, которые смешиваются по недоразумению» [Uvarov, 1927: 154–155].

После второго полевого сезона, осенью 1912 г., Уваров в письме к Н.Н. Аделунгу⁵ сообщал, что собирается «заняться выяснением самостоятельности *Pachytylus migratorius* и *P. danicus*» и интересовался возможностью получения материала из Зоологического музея в Санкт-Петербурге⁶. В последующих письмах Уваров и Аделунг обсуждали пересылку материала, а также статей, нужных Уварову для работы по этой теме, но недоступных на Кавказе⁷.

Ещё через год, в ноябре 1913 г., Уваров сообщал Семёнову-Тян-Шанскому: «надеюсь закончить разработку спорных видов *Pachytylus migratorius* и *P. danicus*, по которым собрал в своих руках большой материал из всех концов России и из Британского музея»⁸. В декабре 1914 г. Уваров выражал сожаление, что за время короткого приезда в Петроград он не смог сделать доклад на эту тему на заседании Русского энтомологического общества⁹. Надо отметить, что все работы Уварова в сфере «чистой» энтомологии продвигались в этот период, по его словам, крайне медленно из-за большой нагрузки по решению прикладных проблем в связи с огромным объёмом чисто практических мероприятий по истреблению массовых вредителей и организации местных энтомологических служб. Дополнительные препятствия создавали трудности военного времени: в примечании к ниже приводимому описанию перелётной саранчи из рукописи «Прямкрылые Кавказа» Уваров указывал, что работа о видах саранчи (*Locusta/Pachytylus migratoria* и *L./P. danica*) закончена ещё в 1915 г., но не была напечатана по техническим причинам.

Ниже мы приводим характеристики перелётной саранчи и мароккской саранчи (*Dociostaurus maroccanus* (Thunberg)) (до 1930-х гг. последнюю обычно называли мароккской кобылкой) из рукописи «Прямкрылые Кавказа» почти полностью (без разделов «даты» и без морфологических описаний)¹⁰. На наш взгляд, ценность данных текстов состоит в том, что они дают представление о начальном этапе формирования концепции теории фаз Уварова, о его ранних идеях относительно эволю-

³ CV Уварова, начало 1918 г., The National Archives, Kew, AY 20/29.

⁴ В работах 1910-х гг. Уваров использовал родовое название *Pachytylus*. Вместе с другими российскими энтомологами в этом отношении он ориентировался на капитальный труд Г.Г. Якобсона и В.А. Бианки «Прямкрылые и ложносетчатокрылые Российской Империи и сопредельных стран» [Jacobson, 1905]. Необходимость придерживаться Линнеевского родового названия *Locusta* он обсуждал в письмах к А.П. Семёнову-Тян-Шанскому и обосновал в своей работе [Uvarov, 1921b].

⁵ Николай Николаевич Аделунг (1857–1917) — штатный зоолог Зоологического музея Императорской Академии наук по отделению прямкрылых, сетчатокрылых и перепончатокрылых насекомых (1897–1917).

⁶ Уваров — Аделунгу, 7.09.1912, Санкт-Петербургский филиал Архива Российской Академии наук (далее СПФ АРАН). Ф.55. Оп.1. Д.147. Л.689.

⁷ Уваров — Аделунгу и Аделунг — Уварову, СПФ АРАН. Ф.55. Оп.1. Д.147. Л.690–693.

⁸ Уваров — Семёнову-Тян-Шанскому, 21.11.1913, СПФ АРАН. Ф.722. Оп.2. Д.1062. Л.18об.

⁹ Уваров — Семёнову-Тян-Шанскому, 22.12.1914, СПФ АРАН. Ф.722. Оп.2. Д.1062. Л.28.

¹⁰ The National Archives, Kew, AY 20/85; описание перелётной саранчи — листы 209–216 рукописи, мароккской — 156–160.

ции форм *Locusta migratoria* и о его отношении к некоторым номенклатурным вопросам.

«*Pachytilus danicus* L. et *P. m. migratoria* L.

Горбатая саранча и перелётная саранча¹¹.

Синонимы: *Pachytilus cinarascens* Fabr.; *Locusta danica* L.; *P. migratorius* L. (= *m. migratoria*); *Locusta migratoria* L. (= *m. migratoria*).

В *P. danicus* и рассматривавшейся почти всеми прежними авторами в качестве самостоятельного вида *P. migratorius* мы имеем дело с одним из интереснейших случаев изменчивости вида. Вопрос о взаимоотношениях двух названных «видов» был подвергнут мною всестороннему изучению во всей его полноте, причём образовалось следующее его решение, которое я приведу здесь лишь с самой краткой мотивировкой, так как подробное изложение всего этого сложного вопроса здесь неуместно¹².

Основной формой вида надо считать *P. danicus*, чрезвычайно широко распространённую в тропических и субтропических областях, заходящую также и в пределы Палеарктики довольно далеко на север. Эта форма в пределах Передней Азии, главным образом — в Туранской низменности, даёт достаточно резко охарактеризованную форму *migratoria*, которая могла бы рассматриваться как раса, если бы обладала большим постоянством признаков. Этого, однако, мы не наблюдаем — у меня имеются неоспоримые факты, указывающие на лёгкое возвращение *migratoria* в следующем же поколении к основному типу *danicus* при изменении условий откладки яиц. Это обстоятельство указывает на то, что *migratoria* является только морфой *P. danicus*, правда, настолько обособившейся, что её можно считать стоящей на пути к превращению в настоящую местную расу.

Что касается собственно систематических отличий *Pachytilus danicus* и её *m. migratoria*, то они сгруппированы в таблице, причём, однако, всегда следует иметь в виду наличие переходных форм, стоящих ближе то к типичной, то к её морфе.

Изменчивость окраски *P. danicus* typ. значительно больше, чем у *m. migratoria*, причём у последней реже встречаются чисто-зелёные, без всякого рисунка на надкрыльях экземпляры, весьма обычные у *danicus*. Личинки последнего вида также окрашены весьма разнообразно — часто бывают одноцветно-зелёными, бурыми и почти чёрными, но никогда с рисунком красновато-рыжего цвета; напротив, личинки *m. migratoria* отличаются весьма постоянной окраской, характеризующейся (у личинок старших возрастов) основным чёрным фоном с рыжевато-красным рисунком.

Географическое распространение. Ареал обитания *P. danicus*, как уже указано выше, колоссален благодаря прекрасным летательным способностям этого вида, лишаящим его всякого значения для зоогеографической характеристики определённых районов. Вместе с тем характерной особенностью распространения *P. danicus* турисис является его равномерность, полную противоположность чему представляет *m. migratoria*, встречающаяся резко спорадически, большими массами в строго определённых районах — очагах её постоянного размножения

(см. по поводу этого термина главу о *Stauronotus maroccanus*). В качестве последних служат на Северном Кавказе низовья Калауса, Кумы, Терека, Сулака и Кубани (в настоящее время, кажется, Кубанский очаг потерял значение такового, может быть вследствие изменения естественных условий), а в Закавказье — Куры и Аракса. Имеются ли очаги перелётной саранчи также и в Персии (что весьма вероятно) и в Малой Азии — пока неизвестно с достаточной точностью. Наряду с этим, перелётную саранчу, подобно её исходной форме *P. danicus*, можно встретить всюду в нашем крае благодаря исключительному развитию летательных способностей и склонности к массовым перелётам; однако характерным элементом фауны она является лишь для прикаспийских частей Предкавказья и Закавказья, для приазовской части первого и может быть для Персии.

Биология. В отношении биологии наблюдается между *P. danicus* и *m. migratoria* разница во много раз более яркая и очевидная, чем их морфологические различия. Основная форма представляет насекомое, не связанное с определённой стадией, встречающееся в самых разнообразных условиях, но всюду в единичных экземплярах и никогда не проявляет инстинкта стадности. Наличие последнего в весьма высокой степени его развития, напротив, весьма характерно для *m. migratoria*, весь цикл своего развития проводящей в тесном сообществе себе подобных. Вторым характерным биологическим признаком перелётной саранчи является её привязанность к весьма строго определённым условиям существования — типичной для неё стадией являются «плавни» низовьев рек, впадающих в Каспийское море, представляющие заливные луга, прорезанные многочисленными протоками, заросшие преимущественно тростником (*Phragmites communis*) который составляет излюбленную и основную пищу личинок перелётной саранчи. Все очаги постоянного размножения последней лежат в описанного характера местностях, причём собственно для откладки яиц ею избираются пункты ещё более строго определённые по естественным условиям, но в эти детали мы здесь входить не будем. В этих очагах перелётная саранча живёт всегда, причём количество её колеблется с известной периодичностью, объясняемой деятельностью паразитов, и в годы максимума размножения стаи её вылетают из очагов и предпринимает далёкие перелёты, оседая для откладки яиц в более или менее подходящих по характеру местностях; таким путём возникают вторичные или временные очаги, где, однако, размножение саранчи из года в год идёт на убыль. В некоторых случаях стаи саранчи достигают половой зрелости, не найдя подходящих условий для кладки яиц и последняя совершается в условиях необычных, например в степных местностях. В этих случаях, как мне пришлось наблюдать в Ставропольской губернии в 1913–14 гг., благодаря, очевидно, изменению условий, вызывающих к жизни данную морфу, происходит её редукция, возврат к основной форме: среди потомства происходящего от чистой *m. migratoria* появляется много особей типичной *P. danicus* и общая масса особей даёт уклон всех морфологических признаков в сторону последней формы. Параллельно морфологическим изменениям идут и биологические — наблюдается

¹¹ Обращаем внимание читателей, что Уваров использовал не общепринятое тогда написание родового названия *Pachytilus*, а немного другое — *Pachytilus*.

¹² Примечание Уварова: «упомянутая работа о взаимоотношениях *P. danicus* и *migratorius* мною закончена ещё в 1915 г., но до настоящего времени не могла быть напечатана по условиям чисто техническим».

отсутствие столь тесной как у *migratoria* спайки пеших «жулиг» (см. мароккскую кобылку) и лётных стай, а также большое количество совершенно откалывающихся от последних особей. В итоге возникает опять типичная форма *danicus*, которую надо рассматривать как результат сложной эволюции.

Что касается индивидуальной жизни перелётной саранчи, то она не представляет особого интереса, за исключением разве явления «брачной окраски», появляющейся при созревании половых продуктов, в виде более или менее ярко жёлтого цвета и отчасти верха тела. На других деталях биологии перелётной саранчи мы останавливаться здесь не будем, отсылая интересующихся к существующей по этому вопросу довольно богатой литературе по прикладной энтомологии».

Примечательно, что Уварову уже тогда удалось проследить некоторые аналогии между перелётной и мароккской саранчой:

«*Stauronotus maroccanus* Thunbg.
Мароккская кобылка

Синонимы: *Stauronotus cruciatus* Charp., *Stauronotus vastator* F.-W., *Docistaurus maroccanus* Thunbg.

Географическое распространение. Мароккская кобылка принадлежит к числу насекомых со значительно развитым социальным инстинктом, в виде первоначальной его ступени — инстинкта стадности, пробуждающего её придерживаться себе подобных. Это обстоятельство налагает весьма своеобразный отпечаток на её географическое распространение: в обширном, населённом ею сплошном ареале мы можем выделить известные районы, наиболее излюбленные ею, где она встречается более или менее постоянно в значительных количествах, по временам размножаясь до громадных масс; такие районы принято называть *очагами размножения* или *постоянными гнездилищами* мароккской кобылки. Весь ареал обитания охватывает Северную Африку, всю Южную Европу, Сирию, Палестину, Аравию, Месопотамию, Малую Азию, Персию, Армению и всю Арало-Каспийскую котловину. В пределах нашего края она встречается, следовательно, почти всюду, но только сравнительно немногие районы могут считаться постоянными гнездилищами. Последние в настоящее время изучены с некоторой точностью лишь в пределах Закавказья, Северного Кавказа, и в меньшей степени Малой Азии. В Предкавказье постоянными гнездилищами мароккской кобылки является полоса злаково-полынных полупустынь, занимающая юго-восток Ставропольской губернии и прилегающие районы Терской области — так называемые Ногайская и Кара-Ногайская степи. Северо-западная граница этого района почти точно совпадает с границей упомянутой ботанической формации, южная и восточная пока не изучены. Из этого района как из центра мароккская кобылка в годы массового её размножения предпринимает громадными стаями странствования, направляющиеся преимущественно к северозападу. При этом некоторые стаи находят себе подходящие условия обитания на разбросанных здесь в виде островов среди злаковой степи участков полупустынного характера, где они и останавливаются для откладки

яичек, образуя так называемые очаги временного размножения или временные гнездилища; в последних по недостаточно изученным пока причинам мароккская кобылка не может размножаться постоянно, а только в течение 2–3 лет подряд, причем количество её из года в год падает. В качестве таких временных гнездилищ в пределах Предкавказья отмечены окрестности Бешпагир и Спицевка Ставропольского уезда. Очаги постоянного размножения этой кобылки в Закавказье лежат в Мильской и Муганской степях (в последней — по обе стороны Аракса, т.е. и в пределах Персии), представляющих также полынные полупустыни; границы этих очагов недостаточно ясны. Что касается временных очагов, то в Закавказье они не установлены с достаточной степени точности, и можно лишь констатировать, что все они лежат в пределах Восточного Закавказья и, может быть, (сведения недостаточно определены) в долине Аракса. В Анатолии постоянные очаги лежат в западной её части к западу от центрального анатолийского плато, но более точно и определённо местонахождения отдельных очагов пока не выяснены, так что всю прилегающую к Средиземному морю часть Анатолии можно считать включающей в себя и постоянные, и временные очаги. Несомненно, что те и другие имеются также в Северной Персии и Курдистане, но пока совершенно не подверглись изучению.

Исключительно высоко развитые летательные способности мароккской кобылки в связи с инстинктом перелётов являются причиной того, что её можно найти не только в очагах обеих категорий, но и далеко за пределами последних, в местностях по своим природным условиям мало пригодным для её жизни. К этой категории местонахождений её, объясняемых случайными залётами, относятся указания на нахождение её в Екатеринодаре, Сухуме и на нагорьях Анатолии, здесь всюду она встречается лишь единично и случайно, и мы не можем включать эти места в ареал её обитания, который в пределах нашего края очерчивается следовательно так: Восточное Предкавказье, Восточное Закавказье (несомненно эти участки соединяются между собой через прибрежный Дагестан), долина Аракса, Персидский Азербайджан и низкие части Курдистана и присредиземноморская часть Анатолии.

Биология. По биологии мароккской кобылки мы располагаем довольно значительными сведениями, благодаря тому что в лице её мы имеем дело с одним из серьёзнейших вредителей сельского хозяйства некоторых областей нашего края.

Относительно условий обитания мароккской кобылки в Предкавказье и Закавказье мы уже говорили выше — здесь её излюбленной стацией являются полынные и злаково-полынные полупустыни с супесчаными лёссовыми почвами.

Для Анатолии La Vaume указывает, что здесь она избирает преимущественно холмы и предгорья, почвы которых характеризуются им как глины со значительной примесью грубого песка и щебня, растительность же образует формацию, именуемую ботанико-географами «Phrygano»¹³, по своей физиономии относящуюся, несомненно, также к полупустыням.

В образе жизни мароккской кобылки характерны две основные черты — инстинкты стадности и странствова-

¹³ Фригана — антропогенный субклимакс в ландшафтах лесов средиземноморского типа, однако в сухих районах на востоке Средиземноморья, вероятно, может быть и естественной экосистемой.

ния. Следствием первого является то, что яички откладываются целыми стаями кобылки в определённых местах, называемых «залежами» яйцевых кубышек, где последние иногда сосредоточены очень густо, тогда как рядом, в совершенно в таких же условиях, не удается найти ни одной кубышки. Благодаря этому обстоятельству личинки, вылупляющиеся весной от отложенных предыдущим летом кубышек, находят вокруг себя немедленно после вылупления много себе подобных, с которыми и соединяются в силу того же инстинкта стадности в густые скопления, называемые «кулигами». Кулига личинок представляет из себя известный социальный организм, живущий довольно правильной жизнью: ночь проводится всеми входящими в кулигу личинками на растениях, которые они плотно облепляют; утром они питаются этими же растениями, а затем, как только пригреет солнце, спускаются на землю и начинают всей кулигой двигаться в каком-либо определённом направлении; это движение продолжается до второй половины дня, когда оно постепенно замедляется, совершенно прекращаясь за несколько времени до заката солнца; при этом личинки поднимаются опять на растения и кормятся. Встречающиеся при странствиях кулиги сливаются вместе, образуя постепенно всё большие и большие кулиги, доходящие иногда до громадных размеров (до 12 км шириной см. Л.В. 18¹⁴). Личинки претерпевают пять линек, прежде чем превратиться во взрослое насекомое, в биологии которого инстинкты стадности и странствования играют также первенствующую роль.

В дальнейшие подробности биологии мароккской кобылки мы здесь входить не будем, отсылая интересующихся данными вопросами к довольно подробно их трактующей работе La Baume'a [Л.В. 18].»

Несмотря на то что в «кавказской» рукописи Уваров указывал, что «работа о взаимоотношениях *P. danicus* и *migratorius* мною закончена ещё в 1915 г.» (см. выше), однако в письмах к Семёнову-Тян-Шанскому из Лондона он признавал, что более широкое знакомство со сборами из тропиков заставило его существенно откорректировать свои таксономические построения. Уже в мае 1921 г. он сообщал: «так как я привлёк теперь к изучению и экзотические материалы, то получились интересные результаты, к каким я не мог прийти раньше на основании только палеарктических материалов, поэтому я несколько не жалею, что так задерживал публикацию моей работы по этому вопросу»¹⁵. Ещё через два года он высказался даже более решительно: «Я стал теперь очень придирчивым критиком и жестоко разношу целый ряд авторов, в том числе Уварова в его до-лондонской стадии: определения поверхностны, основаны на крайне ненадёжных критериях, оценка таксономического значения отдельных признаков крайне наивна, а описания, увы, нередко ставят Уварова 2-ого (лондонского) в тупик!»¹⁶.

В своих статьях Уваров аккуратно отмечал содействие со стороны коллег вне зависимости от статуса последних. Это относится и к его ревизии рода *Locusta*. Благодарность авторитетному лепидоптерологу Дж.Х. Дюрранту¹⁷, который помог Уварову разрешить номенклатурные трудности, связанные с родовыми и видовыми именами перелётной саранчи, соседствует с признательностью, высказанной в адрес рисовальщицы Зоологического музея Академии наук в Петрограде О.М. Соминой. Именно Сомина обратила внимание Уварова на такой важный для стадной формы признак, как удлинённые надкрылья [Uvarov, 1921b: 137].

Теория фаз (phase theory)

Обобщение разнообразных данных по изменчивости перелётной саранчи и по её эколого-географическому распределению, в том числе в годы с подъёмами численности, позволило Уварову, во-первых, продемонстрировать конспецифичность *L. migratoria*, *L. danica* и *L. migratorioides* и показать, что между ними нет чётких границ как по морфологическим, так и по рисуночно-окрасочным признакам. Во-вторых, для обозначения таких форм Уваров [Uvarov, 1921b: 153], следуя совету Г. Маршалла¹⁸, предложил использовать термин фаза (phase), однако такие фазы у перелётной саранчи он продолжал именовать согласно таксономической традиции (одиночные особи — *ph. danica*, стадные — *ph. migratoria* и *migratorioides*).

Надо отметить, что лейтмотив данного раздела статьи Уварова — эволюционно-географический. Он предположил, что тропическая «*migratorioides*» — это предковая форма перелётной саранчи или, по крайней мере, она близка к анцестральным представителям вида, а «*danica*» появилась в результате разлёта стай на значительные расстояния, в том числе за пределы тропиков, и дальнейшего освоения видом менее подходящих для него районов. При этом во внутрорпической Евразии в популяциях с господством одиночных особей при благоприятном сочетании факторов может формироваться местная стадная форма (*migratoria*). По мнению Уварова, разнонаправленная трансформация популяций позволяет таким видам успешно существовать в изменчивой среде. Стадная фаза во многом обеспечивает возможности широкого расселения, тогда как одиночная способна эффективно переживать сравнительно неблагоприятные сезоны даже за пределами тропиков. Вместе с тем Уваров обратил внимание и на прикладные аспекты,

¹⁴ Речь идёт о публикации [La Baume, 1918].

¹⁵ Уваров — Семёнову-Тян-Шанскому, 22.05.1921. СПФ АРАН. Ф.722. Оп.2. Д.1062. Л.64.

¹⁶ Уваров — Семёнову-Тян-Шанскому, 29.06.1923, СПФ АРАН. Ф.722. Оп.2. Д.1062. Л.177.

¹⁷ Джон Хартли Дюррант (John Hartley Durrant, 1863–1928) — английский энтомолог, специалист по чешуекрылым.

¹⁸ Гай Маршалл (Guy Anstruther Knox Marshall, 1871–1959) — колеоптеролог, первый директор Имперского энтомологического бюро в Лондоне (Imperial Bureau of Entomology), один из учредителей журналов *Bulletin of Entomological Research* и *Review of Applied Entomology*. Член Королевского общества.

связанные с фазовой изменчивостью, в частности, на перспективы воздействия на среду обитания полюбных видов для снижения их потенциальной вредности.

Идея Уварова была подхвачена многими акридологами, особенно прикладными [Fauge, 1923, 1932; Predtechensky, 1928; Tarbinsky, 1932]. Через несколько лет Уваров подробно разобрал фазовую теорию с экологической точки зрения и, что особенно важно, акцентировал внимание сотрудников систем защиты растений на многолетних изменениях популяций стадных видов саранчовых [Uvarov, 1927, 1928]. Наконец, в 1929 г. Уваров вместе с Б.Н. Золотаревским¹⁹ [Uvarov, Zolotarevsky, 1929] предложили универсальную, не ограниченную Международным кодексом зоологической номенклатуры терминологию для обозначения фаз: *solitaria* (одиночная), *transiens* (переходная) и *gregaria* (стадная).

Центральное положение фазовой теории — это представление о стадных саранчовых как о полиморфных видах, способных резко изменять образ жизни при изменении плотности, т.е. при сгущении или рассеивании. Такие виды обычно очень изменчивы, т.е. могут быть представлены в популяциях целым рядом форм, различающихся по внешнему строению и окраске, а главное — по поведению. Крайние формы — одиночная и стадная — связаны между собой непрерывным рядом промежуточных. Превращение одиночной фазы в стадную — так называемая фазовая трансформация — это ключ к пониманию генезиса массовых вспышек саранчи. Как писал Уваров [Uvarov, 1927, p. 166], «связь периодичности [вспышек] стадных саранчовых с фазами заключается в том, что исключительно благодаря явлению фаз возможно чрезвычайно быстрое нарастание количества особей, а после начала обратного процесса — такое же быстрое и полное исчезновение масс саранчовых».

Развитие фазовой теории

Судьба теории Уварова оказалась непростой, и её принятие было далеко не линейным процессом. Некоторые авторитетные энтомологи её активно критиковали (см. ниже). Например, в 1930-х гг. развернулись жаркие дебаты о применимости теории фаз к южно-американскому виду *Schistocerca cancellata* (Audinet-Serville) [Bruch, 1939; Liebermann, 1939]. Более поздние исследования в этой области показали следующее:

1) Те или иные проявления фазовой изменчивости обнаружены не только у собственно саранчовых (около 20 видов из подсемейств *Cyrtacanthacridinae*, *Locustinae* (= *Oedipodinae*), *Calliptaminae*,

Melanoplinae, *Gomphocerinae* и *Proctolabinae*, которых принято называть «стадными» [Uvarov, 1966; Song, 2011]), но и у целого ряда других прямокрылых, особенно у кузнечиков из подсемейства *Odonturinae* [Chopard, 1935; Bey-Bienko, 1954], а также у представителей иных отрядов насекомых, например у гусениц ильмового ногохвоста (*Dicranura ulmi* (Denis et Schiffmüller)) [Sharov, 1953]. Оказалось, что отдельные признаки фазовой изменчивости изредка прослеживаются и у нестадных саранчовых, например, сибирской кобылки (*Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus)) [Rubtsov, 1935] и восточного подвида чернополосой кобылки (*Oedaleus decorus asiaticus* Bey-Bienko) [Cease et al., 2010].

2) До сих пор мы сталкиваемся с несколько неопределённым использованием терминов стадная, одиночная и переходная фаза. Фактически они применяются, во-первых, для различения особей (одиночные личинки — стадные личинки), во-вторых, при описании состояния популяций (одиночная популяция — стадная популяция) и, в-третьих, при характеристике видов (одиночные/нестадные виды — стадные виды).

3) Фазовая изменчивость проявляется по-разному у различных представителей саранчовых. У наиболее типичных стадных видов, в первую очередь перелётной и пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* (Forskål)), стадная фаза значительно отличается от одиночной по морфологии переднегрудного отдела, по более длинным надкрыльям и относительно коротким задним бёдрам, а также по общим размерам тела. У других видов морфологические фазовые признаки выражены не так чётко. Например, у итальянского пруса (*Calliptamus italicus* (Linnaeus)) заметно удлинены только надкрылья. Кроме того, особи одиночной и стадной фаз обычно резко различаются по окраске, но у большинства видов это прослеживается лишь на личиночной стадии. Чаще всего заметна разница в поведении: если личинки одиночной фазы существуют разрозненно, то личинки стадной фазы, начиная с самых ранних возрастов, образуют плотные группы, или кулиги, которые совместно передвигаются в одном направлении. В англоязычной литературе такое согласованное передвижение кулиг обозначают термином «маршировка» (marching). Кулиги постепенно объединяются, а после появления имаго образуются стаи, которые могут перелетать на большие расстояния (в обычных условиях до 150 км в день). Способность к активным и массовым миграциям — ещё одно свойство стадной фазы саранчовых. Вместе с тем очевидно, что полный набор характеристик стадной и одиночной фаз прослеживается далеко не всегда и не у всех видов. Это показано, например, для коричневой (или бу-

¹⁹ Борис Николаевич Золотаревский (1892–1964) — акридолог, один из практикантов Уварова в его «ставропольский» период (1912–1914). Эмигрировал из России в годы Гражданской войны и работал главным образом во Франции и её африканских колониях. Многие годы был не только коллегой, но и добрым другом семьи Уваровых.

рой) саранчи (*Locustana pardalina* (F. Walker)) [Faure, 1937] и того же итальянского пруса [Sergeev, Van'kova, 2008a, b; Sergeev, 2021; Sergeev et al., 2022].

4) Очевидно, что изменения в каждой популяции того или иного вида, когда поколение одиночных особей (или с их преобладанием) сменяют поколения с численным перевесом стадной фазы и наоборот, очень сложны и регулируются как на уровне взаимодействия между особями, так и на уровне отдельных организмов. Нередко важными оказываются визуальные и ольфакторные контакты, например в период массовой яйцекладки, когда в пределах одного небольшого участка скапливаются многочисленные самки, и(или) в результате почти одновременного отрождения огромного числа личинок. Самки в ходе яйцекладки могут выделять вещества, влияющие на дальнейшее развитие особей следующего поколения. У отродившихся в условиях плотных скоплений личинок значительно модифицируется гормональная регуляция, определяющая морфологические, окрасочно-рисуночные, поведенческие и физиологические особенности стадных особей.

Опубликованные данные о регуляторных системах у перелётной, австралийской (*Chortoicetes terminifera* (F. Walker)) и пустынной саранчи свидетельствуют о том, что возникновение фазовой изменчивости в разных подсемействах саранчовых происходило независимо и её становление является результатом конвергентной эволюции, отражающей определённое сходство в освоении изменчивой среды [Song, 2011; Cullen et al., 2017]. Вместе с тем в картине превращения одиночной фазы в стадную и наоборот до сих пор остаётся много неясного. В общих чертах можно сказать, что изменение эколого-климатических условий обитания саранчовых приводит к изменению плотности популяций (скучиванию или рассеиванию), а это, в свою очередь, приводит к трансформации фаз. При этом экологические условия, благоприятствующие образованию стадной фазы, заметно различаются в зависимости от вида. Например, для пустынной и австралийской саранчи толчком к скучиванию является выпадение обильных осадков и последующее локальное развитие зелёного покрова в пустынях, в то время как для мароккской саранчи стимулирующим является, наоборот, высыхание растительности из-за недостатка осадков, в результате чего особи начинают концентрироваться на целых зелёных участках.

Следует отметить, что исторически наблюдается изменение эколого-географического распре-

ления некоторых стадных Orthoptera. Так, неоднократно обсуждалась замечательная ситуация с единственным в Северной Америке стадным видом — так называемой саранчой Скалистых гор, *Melanoplus spretus* (Walsh), — ставшим, по данным Дж.А. Локвуда и его коллег [Lockwood, DeBrey, 1990; Lockwood, 2004], жертвой совпадения общей депрессии его численности и интенсивной распашки исторических очагов его обитания. В итоге, вид, который наводил ужас на пионеров Среднего Запада США и Канады во второй половине XIX в. и стая которого размером 510 тыс. км² (что больше площади Испании) вошла в книгу рекордов Гиннеса как самое большое скопление наземных животных, исчез с лица Земли в начале XX в. Последний раз вид регистрировали в 1902 г. на юге Канады [Lockwood, 2004].

Фактически исчезли европейские популяции перелётной саранчи, хотя, по данным Алейниковой [Alejnikova, 1950], ещё в 1947–1948 гг. этот вид был массовым на юге Татарстана. Итальянский прус в северо-западной части ареала стал настолько редок, что его уже включают в Красные книги некоторых стран и отдельных регионов, например, Красную книгу Польши [Liana, 2004]. Противоположную тенденцию можно проследить в распределении мароккской саранчи. Если во второй половине XX в. этот вид в Крыму, на Северном Кавказе и в Ферганской долине почти исчез [Lachininsky, 1998], то в XXI в. он снова стал массовым, особенно на Ставрополье [Stamo et al., 2013, 2017].

Критика фазовой теории

Необходимо отметить, что фазовая теория никогда не была чётко сформулирована, и некоторые её постулаты, например, в книге «Саранча и кобылки» [Uvarov, 1927: 165–168] весьма расплывчаты. За это Уварова критиковали многие акридологи как в СССР [Makalowskaja, 1925; Nikolsky, 1925; Plotnikov, 1927; Stsherbinovskij, 1952], так и за рубежом [Kennedy, 1937; Key, 1950]. В середине прошлого века ведущий австралийский акридолог Кеннет Ки²⁰ даже выразил удивление тому, что «ясного и чёткого утверждения, что же такое теория фаз, нет» [Key, 1950: 400].

У многих энтомологов — А. П. Семёнова-Тян-Шанского, Н. С. Щербиновского, Р. Паскье, К. Ки и др. — вызывал неприятие использованный Уваровым термин «фаза». Семёнов-Тян-Шанский в своих письмах Уварову настаивал на том, что этот термин неудачен, поскольку он уже «пущен в ход D. Sharp'ом²¹, а за ним, по-русски, Н.Я. Кузнецо-

²⁰ Кеннет Ки (Kenneth Hedley Lewis Key) (1911–2002) — южно-африканский энтомолог, проработавший почти всю жизнь в Австралии и активно занимавшийся не только систематикой и экологией прямокрылых, но и прикладной акридологией. Один из основателей Экологического общества Австралии и Австралийского энтомологического общества, член Австралийской академии наук.

²¹ Дэвид Шарп (David Sharp) (1840–1922) — колетеролог, редактор Zoological Record в течение трёх десятилетий, член Королевского общества.

вым²² для обозначения явлений (не состояния — стадий, а именно явлений) постэмбрионального развития: фаза личиночная (ларвальная), нимфальная, имагинальная. И сделано это с полным успехом»²³. Однако предлагавшиеся термину «фаза» альтернативы («форма», «разновидность», «абберрация» и более сложные конструкции, такие как «поведенческая фаза», «цветовая фаза», «кентроморфная фаза» и т. п.) оказались менее удачными и не прошли проверку временем.

Одним из активных противников фазовой теории был заведующий энтомологической станцией в Ташкенте В.И. Плотников²⁴. Результаты проведённых им разнообразных экспериментов оказались противоречивыми и, скорее, свидетельствовали в пользу теории фаз. Однако сам Плотников пытался использовать их для опровержения как конспецифичности *L. danica* и *L. migratoria*, так и зависимости фазового превращения от плотности популяции, в которой развиваются личинки [Plotnikov, 1915, 1923]. На протяжении всей своей жизни Плотников был убеждён в генетических различиях между *L. danica* и *L. migratoria* (см., например, его посмертную вышедшую статью о гетерозисе как о причине массовых размножений [Plotnikov, 1962]). Получив в лаборатории переходные формы между типичной одиночной и типичной стадной, Плотников посчитал их «гибридными абберрациями». Однако более поздние исследования показали несостоятельность точки зрения о строго генетической основе фазовых различий (см. ниже). Факт наличия параллельных проявлений фазовой изменчивости даже у далеко отстоящих друг от друга в систематическом плане родов саранчовых (например в родах *Locusta* Linnaeus и *Schistocerca* Stål) он трактовал как частный случай гомологических рядов Н.И. Вавилова [Plotnikov, 1927]. Уваров хорошо знал о работах Плотникова и использовал результаты его экспериментов как в ревизии рода *Locusta* 1921 г. [Uvarov, 1921b], так и в более поздних работах и обсуждал их с Семёновым-Тян-Шанским²⁵. Более того, в первом томе своего капитального труда «Grasshoppers and Locusts» он подчёркивал, что эксперименты Плотникова, наряду с таковыми южно-африканского энтомолога Я. Фора (Faure) и собственными наблюдениями легли в основу теории фаз [Uvarov, 1966, p. 380]. Таким образом, по иронии судьбы исследования Плотникова, вопреки желанию самого автора, только укрепили положения фазовой теории.

Фазовая теория стимулировала многочисленные исследования биологии стадных саранчовых, и оказалось, что некоторые из ранних положений теории были неверными. Например, основываясь на выше-

упомянутых экспериментах Плотникова [Plotnikov, 1927] с перелётной саранчой, Уваров [Uvarov, 1928] посчитал, что особи одиночной фазы всегда развиваются без эмбриональной диапаузы и могут давать несколько поколений в год, в то время как развитие особей стадной фазы обязательно происходит с диапаузой, и поэтому стадная фаза унивольтинна. Дальнейшие исследования показали, что эмбриональное развитие зависит от внешних условий, прежде всего температуры и влажности, но не от фазовой принадлежности. Например, у пустынной саранчи развитие яиц всегда происходит без диапаузы, а у мароккской саранчи — всегда с диапаузой, независимо от фазы. Позже Уваров признал, что эти ранние предположения об отсутствии эмбриональной диапаузы у особей одиночной фазы оказались ошибочными [Uvarov, 1966: 357].

В ранних работах Уваров также предполагал, что, раз начавшись, переход от одиночной фазы в стадную уже не остановится и будет продолжаться и нарастать независимо от окружающей среды. В частности, он писал: «раз образование стадной фазы началось, как результат скучивания, этот процесс может только усиливаться в своей интенсивности, а не ослабевать, совершенно уже независимо от непосредственных влияний внешних условий...» [Uvarov, 1927: 166]. За такой «механистический» подход и отрицание условий среды он позже подвергся справедливой, хотя и излишне жёсткой критике со стороны Н.С. Щербиновского [Stsherbinovskij, 1952: 112–115].

Пожалуй, наиболее многосторонняя и аргументированная критика теории фаз содержится в уже упомянутой выше работе К. Ки, который подверг сомнению одно из центральных положений фазовой теории о причинно-следственной связи между фазовыми изменениями и формированием стай. Он был убеждён, что появление стадных «фазовых» черт при повышении плотности — это лишь следствие, но никак не предпосылка формирования кулиг и стай и их массовых миграций [Key, 1950]. Однако исследования последних десятилетий убедительно доказали главенствующую роль феномена фазовой трансформации (начиная с появления стадного поведения) в образовании кулиг и стай саранчи [Buhl et al., 2006; Sword et al., 2010; Cullen et al., 2017].

Современные представления о фазовом полифенизме у саранчовых

Несмотря на оживлённую критику, центральный постулат фазовой теории выдержал проверку вре-

²² Николай Яковлевич Кузнецов (1873–1948) — лепидоптеролог, сотрудник Зоологического музея ИАН / Зоологического института АН ССР, доцент, затем профессор Петроградского / Ленинградского университета, многие годы — редактор изданий РЭО.

²³ Семёнов-Тян-Шанский — Уварову, 3.11.1921, The National Archives, Kew, AY 20/74, pt. 2.

²⁴ Василий Ильич Плотников (1877/1878–1957) — энтомолог, много лет проработавший в Средней Азии, в том числе в системе защиты растений.

²⁵ Семёнов-Тян-Шанский — Б. П. Уварову, 17.06.1923, The National Archives, Kew, AY 20/74, pt. 2.

менем и не претерпел кардинальных корректировок с первой его формулировки Уваровым более ста лет назад. Его основная идея состоит в том, что стадные саранчовые представляют собой полиморфные, фенотипически пластичные виды, способные резко менять образ жизни и фенотип при скучивании или рассеивании. Скученный образ жизни повышает метаболизм и двигательную активность саранчовых, а изменения в поведении приводят к изменениям в фенотипе — окраске и морфологии. Так, пигментация личинок стадной фазы часто представляет собой сочетание ярких и контрастирующих чёрно-оранжевых или чёрно-жёлтых тонов, тогда как одиночные личинки окрашены однотонно, нередко в зеленоватый или сероватый цвет. У взрослых особей одиночной фазы крылья обычно короче, а задние бёдра длиннее, чем у стадной. Однако, как уже отмечалось, у разных видов фазовая фенотипическая пластичность проявляется по-разному. Например, если у азиатской перелётной саранчи (*Locusta migratoria migratoria*) особи одиночной фазы крупнее, чем стадной, то у мароккской саранчи, наоборот, стадные особи крупнее одиночных. Считается, что фенотипическая пластичность (или фазовый полифенизм) возникала несколько раз в разных подсемействах саранчовых семейства Acrididae независимо друг от друга, что привело к появлению 10–12 видов стадных саранчовых, как минимум, в нескольких подсемействах. Возможно, подобных видов ещё больше — около 20 [Song, 2011]. Есть также ряд Orthoptera, у которых фазовая фенотипическая пластичность выражена менее отчётливо и различия между крайними (одиночной и стадной) фазами не такие резкие. Такие виды занимают промежуточное положение между типично одиночными и типично стадными саранчовыми. К ним относится, например, богарный прус (*Calliptamus turanicus* Serg. Tarbinsky). Понятно также, что крайние одиночная и стадная фазы у всех видов соединены непрерывным рядом промежуточных (или переходных) форм.

Эволюцию фазовой теории Уварова можно проследить по соответствующим обзорам [Uvarov, 1927, 1928, 1966, 1977; Pener, 1991; Simpson, Sword, 2009; Pener, Simpson, 2009; Sword et al., 2010; Cullen et al., 2017]. Важно, что в настоящее время вместо используемого Уваровым термина «фазовый полиморфизм» употребляется более точный термин «фазовый полифенизм», подчёркивающий, что в данном случае фенотипическая изменчивость саранчовых не обусловлена генетически.

Как же, по современным представлениям, происходит переход от одиночной фазы в стадную? Трансформация фаз — это ключевое явление в генезисе всплеск массового размножения стадных видов саранчовых. Лучшее всего механизм трансформации фаз изучен у пустынной саранчи, обитающей в аридных регионах Африки и Юго-Западной Азии. В течение длительных промежутков времени

(иногда даже десятков лет) большинство популяций данного вида может находиться в одиночной фазе, особи живут изолированно, встречаясь только во время спаривания. Однако в какой-то момент в определённом месте в пустыне выпадают аномально обильные осадки. Нередко их приносят с собой циклоны, которые в последнее время стали более частыми, что считается одним из проявлений изменения климата. Получив необходимое количество влаги, сохранившиеся в верхних слоях почвы семена растений прорастают, а многолетники активизируются, и на короткое время в пустыне возникают небольшие оазисы свежей зелёной растительности. Они привлекают имаго пустынной саранчи, которые прилетают в такие оазисы. Начинается половое созревание имаго, затем спаривание, и вскоре самки приступают к яйцекладке, причём концентрация самок в местах яйцекладки может достигать тысяч особей на квадратный метр. Скопление имаго поддерживается и усиливается благодаря испускаемым ими феромонам. Установлено, что даже песок, в который происходит откладка кубышек, привлекает других самок за счёт летучих веществ, выделяемых их придаточными железами для скрепления яиц в кубышке. Здесь следует заметить, что кубышка пустынной саранчи очень простая, не имеет стенок и пенистый секрет с такими соединениями находится просто над гроздьёю яиц. Таким образом происходит первый этап перехода к стадному образу жизни — скопление самок в местах яйцекладки.

Эмбриональное развитие пустынной саранчи происходит без диапаузы, характерной для подавляющего большинства саранчовых умеренных широт. Личинки отрождаются уже через две недели после откладки кубышек. Из-за высокой плотности яйцекладок плотность личинок 1-го возраста оказывается тоже очень большой и продолжает постепенно увеличиваться за счёт всё новых и новых личинок, выходящих из кубышек. При увеличении плотности личинок усиливается и физический контакт между ними, при котором происходит раздражение механорецепторов на волосках внешней стороны задних бёдер [Simpson et al., 2001]. У другого хорошо изученного вида — австралийской саранчи — за гregarизацию отвечают механорецепторы на антеннах [Cullen et al., 2010]. Такая механостимуляция в свою очередь запускает выработку гормона серотонина, повышение уровня которого заставляет саранчуков держаться вместе [Anstey et al., 2009]. Группа не распадается и в неё вовлекаются всё новые особи. Этот процесс называется скулиживанием, или гregarизацией. Таким образом обеспечивается и поддерживается стадный образ жизни. Личинки образуют плотные группы — кулиги — и начинают согласованно передвигаться вместе, продолжая стимулировать друг друга при постоянных контактах, т.е. происходит усиление стадного поведения.

По мнению некоторых авторов, согласованное движение кулиг личинок определяется каннибализмом [Bazazi et al., 2008; Hansen et al., 2011]. Личинки стремятся восполнить недостаток белков и солей, и поэтому находящиеся в задних рядах особи нападают на тех, что перед ними, а передние, в свою очередь, двигаются вперёд, чтобы избежать атаки конспецифичных особей. Это отмечено для нескольких видов саранчовых [Buhl et al., 2006; Hansen et al., 2011], а также для неспособных летать кузнечиков [Simpson et al., 2006]. На наш взгляд, роль каннибализма в эволюции стадного поведения несколько преувеличена, поскольку это не столь частое явление в природе (хотя и распространённое при разведении саранчовых в садках).

С повышением плотности и усилением стадного поведения постепенно начинает изменяться и окраска личинок: если одиночные особи имеют обычно покровительственную, «камуфляжную» окраску, то при стадном образе жизни с каждой линькой у многих видов усиливаются контрастные элементы окраски (у личинок пустынной саранчи это сочетание чёрного и жёлтого цветов). Считается, что личинки держатся вместе благодаря зрению (и в этом им помогает яркая окраска) и обонянию. Трансформация фаз — это кумулятивный, но в то же время и обратимый процесс: если по какой-то причине (например, из-за сильного ливня, града или нападения хищников — той же стаи птиц) произойдёт рассеивание кулиги, то поведение личинок изменится и станет одиночным, а затем постепенно вернётся к одиночной и окраска. Полный переход от крайней одиночной к крайней стадной фазе на популяционном уровне происходит, как правило, за несколько (обычно от двух до четырёх) последовательных поколений. Фазовые черты могут не только накапливаться в течение жизни, но и передаваться от поколения к поколению. Судя по всему, нередко это определяется эпигенетически, в первую очередь за счёт наследуемости регуляции активности генов, не связанной с изменением самих последовательностей нуклеотидов ДНК, например, в результате её метилирования/деметиличивания, ацетилирования/деацетилирования гистонов и т.п. [Robinson et al., 2011; Ernst et al., 2015; Lo et al., 2018]. Это может также обеспечиваться путём реализации регуляторных механизмов, не связанных с ДНК, в частности, благодаря веществам, содержащимся в пенном секрете из придаточных желёз самок, которым обволакиваются яйца во время откладки. Все детали подобных механизмов пока ещё не ясны. После изменений поведения и окраски наступает черёд изменений и в морфологии, но такие изменения становятся заметными не сразу, а через одно–два поколения после начала грегариации. Вообще же одиночная и стадная фазы могут различаться, помимо поведения, окраски и морфологии, по целому ряду параметров: трофическим предпочтениям, метаболизму, нейрофизиологии, эндокри-

нологии, плодовитости, выработке феромонов, продолжительности жизни, миграционными способностями...

Но вернёмся к пустынной саранче. Описанные выше постепенные и кумулятивные изменения приводят к формированию огромных стай, состоящих преимущественно из особей стадной фазы, которые совершают дальние, иногда трансконтинентальные миграции и наводят ужас на земледельцев в более чем 60 странах мира. Причины подобных перелётов до конца не ясны. Обычно считается, что стаи мигрируют в поисках пищи, но это не всегда так. Например, описаны ситуации, в которых стаи пустынной саранчи покидали места, где было достаточно зелёного корма, и улетали в пустыню или в океан, где и погибали. В 1988 г. несколько крупных стай пустынной саранчи перелетели из Западной Африки через Атлантический океан до островов в Карибском море, при этом расстояние примерно в 5 000 км они преодолели за 6–10 дней [Ritchie, Pedgley, 1989]. По оценкам исследователей, энергетических запасов (жира) в теле саранчи достаточно для непрерывного полёта на протяжении не более трёх дней, даже при сильном попутном ветре. Как же саранча летела 6–10 дней? Наиболее правдоподобной выглядит гипотеза «дозаправки на воде»: когда обессиленные длительным перелётом саранчуги падали на поверхность океана, другие «приземлялись» на них, пополняли силы за счёт каннибализма и, подкрепившись, летели дальше. Добравшиеся до Карибских островов стаи не оставили потомства, поскольку особи потеряли более 70 % своего веса, но сам факт подобного перелёта говорит о том, что такое могло случаться и прежде. Это представляет огромный интерес для эволюционной географии рода *Schistocerca*, поскольку пустынная саранча — единственный его представитель в Старом Свете, тогда как в Северной и Южной Америке живёт около 40 его видов. По одной из гипотез, стаи пустынной саранчи когда-то пересекли Атлантику подобно тому, как это произошло в 1988 г., и, достигнув Америки, расселились по разным её регионам и экосистемам, дав адаптивную радиацию [Song, 2004].

В XXI в. в результате появления новых методов изучения поведения саранчи в лабораторных условиях (в частности, использования круговой поведенческой арены с автоматизированной видеозаписью и статистической расшифровкой актов поведения — см. обзор [Cullen et al., 2017]), мы значительно продвинулись в понимании происхождения стадного поведения у саранчовых. Большой шаг вперёд сделала геномика (т.е. изучение последовательностей генов и их структуры, функционирования и эволюции геномов) и транскриптомика (т.е. изучение всей совокупности РНК-транскриптов) данной группы насекомых [Wang, Kang, 2014; Bakkali, Martin-Blázquez, 2018]. Сложность заключается в том, что геном саранчовых очень боль-

шой, поэтому его расшифровка и аннотация генов — трудоёмкий процесс, требующий высокой технической оснащённости, временных затрат и финансового обеспечения. К 2014 г. было завершено предварительное секвенирование полного генома перелётной саранчи [Wang et al., 2014]. В 2020 г. были опубликованы первые результаты полногеномного секвенирования ещё одного представителя семейства Acrididae — пустынной саранчи [Verlinden et al., 2021].

Уникальность стадных саранчовых в том, что на основе одного и того же генома могут формироваться разные фенотипы (т.е. различающиеся внешне фазы). В этом плане саранчовых можно сравнить с персонажем знаменитой повести Роберта Луиса Стивенсона «Странная история доктора Джекила и мистера Хайда» [1886], в которой один и тот же человек (один геном!) был то благообразным и добропорядочным доктором, то отвратительным преступником. Нечто подобное существует и у общественных (эусоциальных) насекомых, у которых на основе одного и того же генома образуются различные касты. Оказалось, что хотя в последовательностях геномов особей одиночной и стадной фаз саранчовых не найдены различия, которые объясняли бы непохожесть фенотипов, тем не менее у разных фаз обнаружены заметные несовпадения в экспрессии генов.

Не так давно выяснено, что особи стадной фазы пустынной саранчи имеют мозг примерно на 30 % больше, чем одиночные [Ott, Rogers, 2010]. Предполагается, что это определяется более сложными взаимоотношениями стадных особей как между собой, так и с окружающей средой по сравнению с одиночными особями. Также показано, что стадные особи обладают способностью к научению [Geva et al., 2010] и в лабораторных условиях их можно довольно быстро обучить распознавать различные внешние стимулы, например, привлекающие или отталкивающие запахи. Однако передавать эти «знания» другим особям, подобно тому как это делают, например, медоносные пчёлы, саранчовые не могут, т.е. их нельзя считать по-настоящему общественными, эусоциальными насекомыми [Simões et al., 2012].

Как уже отмечалось, основной вид стадных саранчовых, на котором проводилась и проводится львиная доля описанных выше исследований, — это пустынная саранча. Также в качестве объектов лабораторных экспериментов часто используется перелётная саранча, с которой, собственно, и началось изучение фаз Уваровым. Эти два вида Х. Сонг назвал «модельными» [Song, 2011]. Что касается других стадных видов, то какие именно физиологические стимулы обеспечивают запуск и нарастание гregarизации, остаётся пока ещё невыясненным, поскольку эксперименты над такими «немодельными» видами (за исключением, пожалуй, австралийской саранчи) практически не проводились. Также не

до конца выяснены и экологические условия, запускающие процесс скулиживания и появления стадной фазы в природе. Например, не совсем понятно, как это происходит у итальянского пруса [Sergeev et al., 2022].

Фазовая теория и прикладная акридология

За прошедшее столетие укрепилось понимание того, что феномен фазовой трансформации лежит в основе периодичности всплеск массового размножения стадных видов саранчовых. Теория фаз Уварова дала толчок изучению не только тонких физиологических механизмов фазового полифенизма, но и экологических его предпосылок — совокупности условий среды, благоприятствующих гregarизации. Оказалось, что хотя многие виды стадных саранчовых (особенно пустынная и перелётная) имеют огромные ареалы, ресурсы на протяжении этих ареалов распределены неравномерно. Поэтому подходящие обстановки для всплеск существуют далеко не везде, а лишь в определённых участках ареалов, называемых «очагами гregarизации», в русскоязычной традиции — «гнездилищами». У некоторых видов, таких как перелётная, красная (*Nomadacris septemfasciata* (Audinet-Serville)) или мароккская саранча, эти очаги достаточно стабильны, в то время как, например, у пустынной саранчи они весьма изменчивы в пространственно-временном контексте и функционируют в зависимости от сезона (т.е. весной — в одних регионах, летом — в других, а зимой — в третьих). Когда при благоприятных условиях в очагах накапливается большое количество особей и кормовых ресурсов начинает не хватать, могут произойти вылеты стай за пределы гнездилища. Подобные вторжения — катастрофа для продовольственной безопасности целых регионов. Чтобы предотвратить такие чрезвычайные ситуации, у специалистов по борьбе с саранчой сформировалось понимание того, что раннее обнаружение и раннее реагирование на локальные подъёмы численности в очагах — наиболее эффективный подход к управлению популяциями саранчовых. Такой подход получил название превентивной стратегии борьбы и считается наиболее эффективным, экономичным и безопасным для здоровья человека и окружающей среды [Lachininsky et al., 2002].

Разработка концепции превентивной стратегии борьбы с саранчой основывается на фазовой теории Уварова [Uvarov, 1937]. Если образование стадной фазы (а значит, кулиг и стай) происходит из одиночных популяций на ограниченных участках (очагах), то целью борьбы является скорейшее обнаружение таких участков, на которых создаются благоприятные обстановки для трансформации фаз. Данный подход позволяет существенно уменьшить масштаб необходимого мониторинга, а значит, снизить затраты времени и ресурсов. В качестве при-

мера можно привести пустынную саранчу: вместо того, чтобы обследовать 31 млн км² (ареал инвазии) или 16 млн км² (ареал рецессии), постоянный мониторинг надо проводить в очагах, площадь которых составляет 250 тыс. км² (0,8 % от площади инвазии) [Sword et al., 2010]. Подобная стратегия может использоваться и для других видов стадных саранчовых, у которых изучены пространственно-временные характеристики очагов вспышек. Основное внимание необходимо уделять мониторингу этих очагов, и в случае обнаружения в них скоплений саранчовых применять локальные истребительные меры. Цель — «погасить возгорание» на раннем этапе и не дать ему развиваться в широкомасштабный «пожар» [Latchininsky et al., 2002; Sergeev, Latchininsky, 2022].

Понятно, что для того чтобы превентивная стратегия была эффективной, необходимо качественно улучшить систему мониторинга гнездилищ. В XXI в. наряду с традиционными методами наземного маршрутного визуального обследования всё шире внедряются геоинформационные технологии, позволяющие автоматизировать процесс сбора информации в поле и её последующего анализа. Например, Продовольственной и сельскохозяйственной организацией Объединённых Наций (ФАО) для пустынной саранчи разработана система eLocust3, а для мароккской, перелётной и итальянской саранчи — Автоматизированная система сбора данных (ASDC). Обе программы работают на планшетах и смартфонах и позволяют собирать и передавать на центральный сервер информацию по саранчовым с геолокационной привязкой. Обязательным компонентом информации, собираемой при обследованиях, являются данные по фазовой принадлежности личинок и(или) имаго. Имея такие данные за ряд лет, можно достаточно точно предсказать тренд динамики популяций саранчовых. Следующий этап — анализ информации и разработка прогноза, который создаётся на основе географических информационных систем (ГИС), причём полевые данные объединяются с различными слоями спутниковой, метеорологической и картографической информации. Для пространственно-временного прогнозирования перспективны и современные возможности эколого-географического моделирования распределения видов [Kimathi et al., 2020; Porova et al., 2022].

Работает ли превентивная стратегия? Мировой опыт показывает, что да, и благодаря ей удаётся избежать значительного урона посевам и пастбищам и предотвратить голод на подверженных нашествиям саранчи территориях [Brader et al., 2006]. Соотношение затрат и прибыли (cost/benefit) от крупномасштабных программ по борьбе с саранчой составляет от 1 к 18 до 1 к 29 [Zhang et al., 2019]. Несмотря на положительный опыт превентивной борьбы, риск саранчовых нашествий по-прежнему велик, о чём свидетельствуют участвовавшие в последние десятилетия вспышки различных видов саранчовых, связанные прежде всего с изменениями климата, а значит тре-

буется поддержание и совершенствование систем мониторинга [Latchininsky, 2017].

В знак признания огромного вклада Б.П. Уварова в практику борьбы с саранчой Международное ортоптерологическое общество (The Orthopterists' Society) учредило международную премию сэра Бориса Уварова в прикладной акридологии (Sir Boris Uvarov Award in Applied Acridology), которая вручается каждые три-четыре года. Её лауреатами стали Мохамед Абделлахи Улд Баба (Мавритания, 2005), Питер Спурджин (Австралия, 2009), Р. Нельсон Фостер (США, 2013), Дэвид Хантер (Австралия, 2016), Лонг Жанг (Китай, 2019) и Фуркат Гаппаров (Узбекистан, 2019).

Заключение

Анализ переписки, рукописей и ранних публикаций Б.П. Уварова позволяет говорить о том, что, во-первых, интерес к соотношению линнеевских *Locusta mirgatororia* и *L. danica* у него возник уже в первый сезон саранчовых работ — в Ставропольской губернии в 1911 г., во-вторых, к 1915 г. сформировались представления о конспецифичности этих двух таксонов и возникла общая идея фазовой теории, тогда же их планировалось опубликовать, но последнее не было сделано по обстоятельствам военного времени. В-третьих, первый год работы с коллекциями Музея естественной истории в Лондоне (Natural History Museum), в том числе из тропических регионов, позволил Уварову по-иному взглянуть на разнообразие рода *Locusta* и значительно усовершенствовать ревизию этого рода.

Фазовая теория — крупнейшее открытие в акридологии, стимулировавшее исследования в области биологии, экологии и популяционной динамики саранчовых на много лет вперёд. Вместе с тем исследование последних десятилетий выявили высокую сложность взаимоотношений в системе «саранчовое – среда обитания». Характер этой сложности задаётся, по крайней мере, тремя основными компонентами:

(1) Пространственно-временная неоднородность, выражающаяся в первую очередь в том, что каждый район, каждый участок не похож на другой. Более того, состояние любого участка, включая столь важные для жизни саранчовых показатели, как уровни увлажнения и теплообеспеченности, особенности почв и растительного покрова, постоянно меняется. Весьма специфична в каждом конкретном случае и деятельность человека.

(2) Эволюционно-экологические различия видов. Известно, что даже близкие виды не похожи друг на друга. Эти различия могут проявляться очень резко, но нередко прослеживаются только при тщательном исследовании.

(3) Межпопуляционные различия связаны с генетическими особенностями и обычно менее заметны. Но принципиальные различия между популяциями регионального масштаба тех же пустынной

и перелётной саранчи, известны давно. Здесь уместно вспомнить слова Уварова [Uvarov, 1927, 1977] о необходимости исследования динамики популяций саранчовых в одиночной фазе, в период между массовыми вспышками.

Очевидно, что дальнейшее развитие теории фаз требует нового синтеза, основанного на комплексном изучении с использованием современных методов, во-первых, характера фазовой изменчивости на фоне многолетней динамики популяций у всех стадных саранчовых, а также у представителей не стадных видов, у которых время от времени прослеживаются поведенческие и фенотипические признаки гregarизации, во-вторых, познании эколого-эволюционных закономерностей формирования фазовой изменчивости как возможных параллелизмов и(или) конвергенций, а в-третьих, оценки роли пространственной неоднородности среды в разнообразии проявлений фазовой изменчивости и собственно фазовых переходов. В прикладном аспекте по-прежнему принципиально важным остаётся вопрос о ведущих факторах, определяющих переход их одного фазового состояния в другое.

Благодарности

Исследования А.А. Федотовой выполнены в рамках базового финансирования РАН на 2022–2024 гг. (FFFW-2022-0021), М.Г. Сергеева — при частичной финансовой поддержке РФФИ и Правительства Новосибирской области в рамках научных проектов № 18-416-540001 и 20-416-540004 (The research was partly funded by RFBR and Novosibirsk Region, project numbers 18-416-540001 and 20-416-540004) и программы ФНИ государственных академий наук на 2021–2025 гг. (122011800263-6).

References

- Alejnikova M.M. 1950. [Asian locust in the Tatar ASSR] // Bulletin of the Kazan branch of the USSR Academy of Science. Biological and agricultural series. No.2. P.209–258. [In Russian].
- Anstey M.L., Rogers S.M., Ott S.R., Burrows M., Simpson S.J. 2009. Serotonin mediates behavioral gregarization underlying swarm formation in desert locusts // Science. Vol.323(5914). P.627–630.
- Bakkali M., Martín-Blázquez R. 2018. RNA-Seq reveals large quantitative differences between the transcriptomes of outbreak and non-outbreak locusts // Scientific Reports. Vol.8. 9207.
- Bazazi S., Buhl J., Hale J.J., Anstey M.L., Sword G.A., Simpson S.J., Couzin I.D. 2008. Collective motion and cannibalism in locust migratory bands // Current Biology. Vol.18. P.735–739.
- Bey-Bienko G.Ja. 1954. [Orthoptera. Vol.2. Part 2. Tettigoniidae. Subfamily Phaneropterinae]. Moscow, Leningrad: USSR Academy of Science Publ. 385 p. [In Russian].
- Brader L., Djibo H., Faye F.C., Ghaout S., Lazar M., Luzietoso P.N., Ould Babah M. A. 2006. Towards a more effective response to desert locusts and their impacts on food security, livelihoods and poverty. Multilateral evaluation of the 2003–05 desert locust campaign. Rome: FAO. iii + 92 p.
- Bruch C. 1939. Experimentos sobre la langosta. Experimentos en cautividad (verano 1935–36 y parte de 1937) // En Memoria de la Comisión Central de Investigaciones sobre la langosta correspondiente al año 1936. Buenos Aires. P.142–170.
- Buhl J., Sumpter D.J.T., Couzin I.D., Hale J.J., Despland E., Miller E.R., Simpson S.J. 2006. From disorder to order in marching locusts // Science. Vol.312(5778). P.1402–1406.
- Cease A.J., Hao S., Kang L., Elser J.J., Harrison J.F. 2010. Are color or high rearing density related to migratory polyphenism in the band-winged grasshopper, *Oedaleus asiaticus*? // Journal of Insect Physiology. Vol.56. P.926–936.
- Chopard L. 1935. Le phénomène des phases existet-il à un état rudimentaire chez certains Orthoptères? // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. T.26. P.269–271.
- Cullen D.A., Sword G.A., Dodgson T., Simpson S.J. 2010. Behavioural phase change in the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera*, is triggered by tactile stimulation of the antennae // Journal of Insect Physiology. Vol.56. No.8. P.937–942.
- Cullen D.A., Cease A.J., Latchininsky A.V., Ayali A., Berry K., Buhl J., De Keyser R., Foquet B., Hadrich J. C., Matheson T., Ott S.R., Poot-Pech M.A., Robinson B.E., Smith J.M., Song H., Sword G.A., Vanden Broeck J., Verdonck R., Verlinden H., Rogers S.M. 2017. From molecules to management: mechanisms and consequences of locust phase polyphenism // Advances in Insect Physiology. Vol.53. P.167–285.
- Ernst U.R., Van Hiel M.B., Depuydt G., Boerjan B., De Loof A., Schoofs L. 2015. Epigenetics and locust life phase transitions // The Journal of Experimental Biology. Vol.218. P.88–99.
- Faure J.C. 1923. The life-history of the brown locust, *Locustana pardalina* (Walker) // Journal of the Department of Agriculture, Union of South Africa, Pretoria. Vol.7. No.3. P.205–224.
- Faure J.C. 1932. The phases of locusts in South Africa // Bulletin of Entomological Research. Vol.23. No.3. P.293–405.
- Faure J.C. 1937. Some recent advances in research on locust problems // South African Journal of Science. Vol.33. P.797–811.
- Fedotova A.A., Kouprianov A.V. 2016. Archival research reveals the true date of birth of the father of locust phase theory, Sir Boris Uvarov, FRS // Euroasian Entomological Journal. Vol.15. No.4. P.321–327.
- Fedotova A.A., Kouprianov A.V. 2018. «Results of the chemical campaign are astonishing, the crops are safe, and we're in a cheerful mood»: Boris Uvarov and anti-locust campaign in Stavropol'e, 1911–1914 // Priroda. No.1. P.42–51. [In Russian].
- Geva N., Guershon M., Orlova M., Ayali A. 2010. Memoirs of a locust: density dependent behavioral change as a model for learning and memory // Neurobiology of Learning and Memory. Vol.93. P.175–182.
- Hansen M.J., Buhl J., Bazazi S., Simpson S.J., Sword G.A. 2011. Cannibalism in the life boat — collective movement in Australian plague locusts // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol.65. P.1715–1720.
- Jacobson G.G. 1905. Orthoptera genuina // Jacobson G.G., Bianchi V.L. (Eds): [Orthoptera and Pseudoneuroptera of the Russian Empire and adjacent countries] // St. Petersburg: A.F. Devrien Publ. P.29–466, 926–929. [In Russian].
- Kennedy J.S. 1937. Phase transformation in locusts in the field // Nature. Vol.140. P.889–890.
- Key K.H.L. 1950. A critique on the phase theory of locusts // The Quarterly Review of Biology. Vol.25. No.4. P.363–407.
- Kimathi E., Tonnang H.E.Z., Subramanian S., Cressman K., Abdel Rahman E.-M., Tesfayohannes M., Niassy S., Torto B., Dubois T., Tanga C.M., Kassie M., Ekesi S., Mwangi D., Kelemu S. 2020. Prediction of breeding regions for the desert locust *Schistocerca gregaria* in East Africa // Scientific Reports. Vol.10, 11937.
- Kirby W.F. 1910. A synonymic catalogue of Orthoptera. Vol.III. Orthoptera Saltatoria. Part II. (Locustidae vel Acrididae). London: Taylor & Francis. 674 p.
- Köppen F.T. 1870. [Locusts and other pest Orthoptera from the family Acridioidea, mainly relative to Russia]. Vol.1. St. Petersburg: Obshestvennaja Polza. 352 p. + 1 map. [In Russian].
- La Baume W. 1918. Biologie der marokkanischen Wanderheuschrecke (*Stauronotus maroccanus* Thunb.). Beobachtungen aus Kleinasien in den Jahren 1916 u. 1917 // Monographien zur Angewandten Entomologie. Bd.3. S.157–274.
- Latchininsky A.V. 1998. Moroccan locust *Dociostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815): a faunistic rarity or an important economic pest? // Journal of Insect Conservation. Vol.2. Nos 3–4. P.167–178.

- Latchininsky A.V. 2017. Climate change and locusts: what to expect? // *Uchenye Zapiski Rossijskogo Gosudarstvennogo Gidrometeorologicheskogo Universiteta*. Vol.46. P.134–142.
- Latchininsky A.V., Sergeev M.G., Childebaev M.K., Chernijakovskij M.E., Lockwood J.A., Kambulin V.E., Gapparov F.A. 2002. [The Grasshoppers of Kazakhstan, Middle Asia and Adjacent Territories]. Laramie: Association for Applied Acridology International and University of Wyoming. vi + 387 p. [In Russian].
- Latchininsky A.V., Sergeev M.G., Fedotova A.A. 2021. The centennial of Sir Boris Uvarov's locust phase theory // *Metalepeta*. Vol.41. No.3. P.11–13.
- Liana A. 2004. *Calliptamus italicus* (Linnaeus, 1758) // Polish Red Book of Animals. Invertebrates. <https://www.iop.krakow.pl/pckz> [retrieval date 19.02.2022].
- Liebermann J. 1939. Los Acridios de Mendoza, con observaciones acerca de su ecología y distribución // En Memoria de la Comisión Central de Investigaciones sobre la langosta correspondiente al año 1936. Buenos Aires. P.259–289.
- Lo N., Simpson S.J., Sword G.A. 2018. Epigenetics and developmental plasticity in orthopteran insects // *Current Opinion in Insect Science*. Vol.25. P.25–34.
- Lockwood J.A. 2004. Locust: The Devastating Rise and Mysterious Disappearance of the Insect that Shaped the American Frontier. New York: Basic Books. xxiii + 294 p.
- Lockwood J.A., DeBrey L.D. 1990. A solution for the sudden and unexplained extinction of the Rocky Mountain locust, *Melanoplus spretus* (Walsh) // *Environmental Entomology*. Vol.19. P.1194–1205.
- Makalowskaja W. 1925. Zur Biologie der *Locusta migratoria* L. (Wanderheuschrecke) // *Zoologische Anzeiger*. Bd.64. Nos 11–12. S.295–306.
- Nikolsky V.V. 1925. [The Asiatic locust *Locusta migratoria* L.]. Moscow, Leningrad: Novaya Derevnja. 332 p. [In Russian].
- Ott S.R., Rogers S.M. 2010. Gregarious desert locusts have substantially larger brains with altered proportions compared with the solitary phase // *Proceedings of the Royal Society, B: Biological Sciences*. Vol.277. P.3087–3096.
- Pener M.P. 1991. Locust phase polymorphism and its endocrine relations // *Advances in Insect Physiology*. Vol.23. P.1–79.
- Pener M.P., Simpson S.J. 2009. Locust phase polyphenism: An update // *Advances in Insect Physiology*. Vol.36. P.1–286.
- Pflüger H.-J., Bräunig P. 2021. One hundred years of phase polymorphism research in locusts // *Journal of Comparative Physiology, A*. Vol.207. P.321–326.
- Plotnikov V.I. 1915. [Reports on the activities of the Turkestan Entomological stations for 1912, 1913, 1914 and part of 1915]. Tashkent: Turkestan Entomological Station. 60 p. [In Russian].
- Plotnikov V.I. 1923. [Results of observations on the variability of *Locusta migratoria* L. and *L. danica* L. in the summer of 1923] // *Bulleten Sredneaziatskogo gosudarstvennogo universiteta*. Vol.1. P.15–16. [In Russian].
- Plotnikov V.I. 1927. [*Locusta (Pachytylus) migratoria* L. and *L. danica* L. as separate forms and their derivatives]. Tashkent: Uzbekistan Experimental Plant Protection Station. 33 p. [In Russian].
- Plotnikov V.I. 1962. [Heterosis as one of the probable causes of mass reproduction of locusts] // *Trudy Instituta zoologii Akademii nauk Kazakhskoj SSR*. Vol.18. P.201–204. [In Russian].
- Popova K.V., Baturina N.S., Molodtsov V.V., Yefremova O.V., Zharkov V.D., Sergeev M.G. 2022. The handsome cross grasshopper *Oedaleus decorus* (Germar, 1825) (Orthoptera: Acrididae) as a neglected pest in the south-eastern part of West Siberian Plain // *Insects*. Vol.13. 49.
- Predtechensky S.A. 1928. [The Migratory locust *Locusta migratoria* L. in Central Russia] // *Izvestia po prikladnoj entomologii*. Vol.3. No.2. P.113–199. [In Russian].
- Ritchie M., Pedgley D.E. 1989. Desert locusts cross the Atlantic // *Antenna*. Vol.13. No.1. P.10–12.
- Robinson K.L., Tohidi-Esfahani D., Lo N., Simpson S.J., Sword G.A. 2011. Evidence for widespread genomic methylation in the migratory locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) // *PLoS ONE*. Vol.6. No.12. P.e28167.
- Rubtsov I.A. 1935. Phase variation in non-swarming grasshoppers // *Bulletin of Entomological Research*. Vol.26. P.499–520.
- Sergeev M.G. 2010. Concepts of classic and modern biogeography: Contribution of Russian entomologists // *Entomological Review*. Vol.90. P.311–332.
- Sergeev M.G. 2021. Ups and downs of the Italian locust (*Calliptamus italicus* L.) populations in the Siberian steppes: On the horns of dilemmas // *Agronomy*. Vol.11. No.4. P.746.
- Sergeev M.G., Childebaev M.K., Van'kova, I.A., Gapparov F.A., Kambulin V.E., Kokanova E.O., Latchininsky A.V., Pshenitsyna L.B., Temreshev I.I., Chernijakovskij M.E., Sobolev N.N., Molodtsov V.V. 2022. [The Italian locust [*Calliptamus italicus* (Linnaeus, 1758)]: Morphology, ecology, distribution, population management]. Rome: FAO. xviii + 333 p. [In Russian].
- Sergeev M.G., Latchininsky A.V. 2022. [The Italian locust: twenty years after the biggest outbreak] // *Zastshita i karantin rastenij*. No.3. P.7–11. [In Russian].
- Sergeev M.G., Van'kova I.A. 2008a. The dynamics of a local population of the Italian locust (*Calliptamus italicus* L.) in an anthropogenic landscape // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol.1. P.88–95.
- Sergeev M.G., Van'kova I.A. 2008b. Dynamics of the Italian locust *Calliptamus italicus* L. population in the southeast of the West Siberian Plain // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol.1. P.204–209.
- Sharov A.G. 1953. [Phase character of variability of *Dicranura ulmi* caterpillars] // *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de l'URSS*. Vol.88. No.5. P.929–932. [In Russian].
- Simões P.M.V., Ott S.R., Niven J.E. 2012. A long-latency aversive learning mechanism enables locusts to avoid odours associated with the consequences of ingesting toxic food // *Journal of Experimental Biology*. Vol.215. P.1711–1719.
- Simpson S.J., Despland E., Hägele B.F., Dodgson T. 2001. Gregarious behavior in desert locusts is evoked by touching their back legs // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol.98. No.7. P.3895–3897.
- Simpson S.J., Sword G.A. 2009. Phase polyphenism in locusts: mechanisms, population consequences, adaptive significance and evolution // *Phenotypic Plasticity of Insects Mechanisms and Consequences*. Enfield: Science Publishers. P.140–190.
- Simpson S.J., Sword G.A., Lorch P.D., Couzin I.D. 2006. Cannibal crickets on a forced march for protein and salt // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol.103. No.11. P.4152–4156.
- Song H. 2004. On the origin of the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera: Acrididae: Cyrtacanthacridinae) // *Proceedings of the Royal Society, B: Biological Sciences*. Vol.271. No.1548. P.1641–1648.
- Song H. 2011. Density-dependent phase polyphenism in nonmodel locusts: A minireview // *Psyche*. Vol.2011, 741769.
- Stsherbinskij N.S. 1952. [The desert locust *Schistocerca*] // *Moscow: Selkhozgiz*. 416 p. [In Russian].
- Stamo P.D., Kovalenkov V.G., Kuznetsova O.V., Nikitenko Ju.V. 2013. [The Moroccan locust in the Stavropol Region again] // *Zastshita i karantin rastenij*. No.2. P.14–20. [In Russian].
- Stamo P.D., Kovalenkov V.G., Kuznetsova O.V., Tiurina N.M., Nikitenko Ju.V. 2017. [Locust pests need to be controlled at the interregional level] // *Zastshita i karantin rastenij*. No.2. P.6–10. [In Russian].
- Sword G.A., Lecoq M., Simpson S.J. 2010. Phase polyphenism and preventative locust management // *Journal of Insect Physiology*. Vol.56. No.8. P.949–957.
- Tarbinsky S.P. 1932. [On the question of the phase variability of locusts] // *Bulletin of the Leningrad Institute for Controlling Farm and Forest Pests*. No.3. P.303–320. [In Russian].
- Uvarov B.P. 1911. [Migratory locust in the Stavropol province in 1911] // *Plant protection from pests*. Vol.7. No.3. P.13–22. [In Russian].
- Uvarov B.P. 1921a. A preliminary revision of the genus *Docioctaurus* Fieb. // *Bulletin of Entomological Research*. Vol.11. P.397–407.
- Uvarov B.P. 1921b. A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus* Fieb.) with a new theory as to periodicity and migrations of locusts // *Bulletin of Entomological Research*. Vol.12. P.135–163.

- Uvarov B.P. 1921c. The geographical distribution of orthopterous insects in the Caucasus and in Western Asia // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol.31. No.3. P.447–472.
- Uvarov B.P. 1927. [Locusts and Grasshoppers]. M.: Promizdat. 305 p. [In Russian].
- Uvarov B.P. 1928. Locusts and grasshoppers: a handbook for their study and control. London: Imperial Bureau of Entomology. 352 p.
- Uvarov B.P. 1937. Biological and ecological basis of locust phases and their practical application // 4th International Locust Conference, Cairo, 1936. Appendix 7. 16 p.
- Uvarov B.P. 1966. Grasshoppers and Locusts. Cambridge: University Press. Vol.1. xi + 481 p.
- Uvarov B.P. 1977. Grasshoppers and Locusts. London: Centre for Overseas Pest Research. Vol.2. ix + 613 p.
- Uvarov B.P., Zolotarevsky B.N. 1929. Phases of locusts and their interrelations // Bulletin of Entomological Research. Vol.20. P.261–265.
- Verlinden H., Sterck L., Li J., Li Z., Yssel A., Gansemans Y., Verdonck R., Holtorf M., Song H., Behmer S.T., Sword G.A., Matheson T., Ott S., Deforce D., Van Nieuwerburgh F., Van de Peer Y., Vanden Broeck J. 2021. First draft genome assembly of the desert locust, *Schistocerca gregaria* [version 2; peer review: 3 approved] // F1000Research. Vol.9, 775.
- Waloff N., Popov G.B. 1990. Sir Boris Uvarov (1889–1970): The father of acridology // Annual Review of Entomology. Vol.35. P.1–24.
- Wang X., Kang L. 2014. Molecular mechanisms of phase change in locusts // Annual Review of Entomology. Vol.59. P.225–243.
- Wang X., Fang X., Yang P., Jiang X., Jiang F., Zhao D., Li B., Cui F., Wei J., Ma C., Wang Y., He J., Luo Y., Wang Z., Guo X., Guo W., Wang X., Zhang Y., Yang M., Hao S., Chen B., Ma Z., Yu D., Xiong Z., Zhu Y., Fan D., Han L., Wang B., Chen Y., Wang J., Yang L., Zhao W., Feng Y., Chen G., Lian J., Li Q., Huang Z., Yao X., Lv N., Zhang G., Li Y., Wang J., Wang J., Zhu B., Kang L. 2014. The locust genome provides insight into swarm formation and long-distance flight // Nature Communications. Vol.5, 2957.
- Wigglesworth V.B. 1971. Boris Petrovitch Uvarov. 1889–1970 // Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society. Vol.17. P.713–740.
- Zhang L., Lecoq M., Latchininsky A., Hunter D. 2019. Locust and grasshopper management // Annual Review of Entomology. Vol.64. P.15–34.

Поступила в редакцию 3.4.2022