

DIE EFFEK VAN TEMPERATUUR EN VOG OP DIE
LEWENSLOOP EN EIERONTWIKKELING VAN *GRYLLUS BIMACULATUS*
(DE GEER) (GRYLLIDAE).

deur

SALOMÉ WILMA ERASMUS

Voorgelê ter vervulling van 'n deel van die vereistes vir die graad

M.Sc. (ENTOMOLOGIE)

in die Fakulteit Wis- en Natuurkunde
Universiteit van Pretoria

Pretoria

Mei 1980

Opgedra aan Frans

INHOUD

	Bladsy
SAMEVATTING	iv
ABSTRACT	v
HOOFSTUK 1 INLEIDING	1
HOOFSTUK 2 MATERIAAL EN TEGNIEKE	2
2.1 Literatuuroorsig	2
2.2 Materiaal en teelmetode	4
2.3 Tegniese	6
HOOFSTUK 3 LEWENSLOOP	8
3.1 Eierontwikkeling	8
3.2 Nimfale ontwikkeling	21
3.3 Volwasse stadium	35
HOOFSTUK 4 EIERONTWIKKELING EN FISIOLOGIE	44
4.1 Ontwikkeling van die ovaria by volwassenes	44
4.2 Embrionale ontwikkeling van <i>G. bimaculatus</i> - eiers.	47
4.3 Die eiermembrane	60
HOOFSTUK 5 WATEROPNAME	67
5.1 Literatuuroorsig	67
5.2 Wateropname by die eiers van <i>G. bimaculatus</i>	68
5.3 Resultate.	68
HOOFSTUK 6 DROOGTEBESTANDHEID BY DIE EIER VAN <i>G. BIMACULATUS</i>	71
HOOFSTUK 7 SAMEVATTENDE GEVOLGTREKKINGS	82
HOOFSTUK 8 LITERATUURVERWYSINGS	84
BYLAE A.	87
BYLAE B.	96

Don't keep forever on the public road, going only where others have gone. Leave the beaten track occasionally and dive into the woods. You will be certain to find something you have never seen before. Of course, it will be a little thing, but do not ignore it. Follow it up, explore all around it; one discovery will lead to another, and before you know it you will have something worth thinking about.

ALEXANDER GRAHAM BELL

Ek wil graag my dank uitspreek teenoor die volgende persone wat meegehelp het tot die voltooiing van hierdie studie:

My leier, meneer W.M. de Villiers van die Departement Entomologie, Universiteit van Pretoria vir sy hulp, leiding en gewaardeerde kritiek gedurende die verloop van hierdie studie. Die foto's wat in hierdie verhandeling verskyn, is deur hom geneem.

Professor J.J. Matthee vir onbaatsugtige hulp en kritiek met die praktiese uitvoering van eksperimentele werk.

Mevrou Louise Walles vir assistentskap gedurende die uitvoering van eksperimentele werk, asook deurentydse belangstelling en ondersteuning.

Doktor Clarke Scholtz vir aanvanklike inisiëring van die studie, gewaardeerde kritiek asook bystand met die tegniese versorging van die verhandeling.

Frans Erasmus vir hulp en bystand met wiskundige bewerkings en afleidings.

'n Spesiale woord van dank aan enige ander persone wat 'n bydrae gelewer het en nie hierbo genoem is nie.

AFKORTINGS

a	—	amplitude
D_i	—	'n veranderbare konstante in °C
$\frac{d\emptyset}{dT}$	—	tempoverandering in die ontwikkelingstempo
gem	—	gemiddeld
K_i	—	'n veranderbare konstante in % groei per dag °C
L : D	—	lig : donker-fase
\emptyset	—	ontwikkelingstempo in % groei per dag
RH	—	relatiewe humiditeit
SA	—	standaard afwyking
T	—	temperatuur
Y	—	ontwikkelingsduur in dae

SAMEVATTING

DIE EFFEK VAN TEMPERATUUR EN VOG OP DIE LEWENSLOOP EN
EIERONTWIKKELING VAN *GRYLLUS BIMACULATUS* (DE GEER)
(GRYLLIDAE)

deur

SALOMÉ WILMA ERASMUS

LEIER: Mnr. W.M. de Villiers

DEPARTEMENT: Entomologie

GRAAD: M.Sc. (Entomologie)

Die lewensloop van *G. bimaculatus* is onder kunsmatige laboratoriumtoestande ondersoek, waar daar deurgaans van 'n konstante proteïënhoud-dieet gebruik gemaak is.

Die funksionele verwantskap tussen temperatuur en ontwikkeling is bepaal. Daar is gevind dat die verwantskappe wat vir konstante temperatuurstoestande afgelei is, met sukses toegepas kan word vir wisselende temperatuurstoestande.

Die embrionale ontwikkeling is nagevolg en word met behulp van foto's toegelig. Die verwantskap tussen temperatuur en wateropname is ondersoek. Daar is gevind dat die aanvang van wateropname wel temperatuur afhanklik is. By hoër temperature neem wateropname vinniger 'n aanvang as by laer temperature. Sodra wateropname egter begin, is die tempo van opname onafhanklik van temperatuur.

Alhoewel die kriekeier in sekere opsigte ooreenstem met dié van die sprinkaan, byvoorbeeld *Acanthacris*, kom daar geen droogte-geïnduseerde russtadium voor nie.

Verder is ook gevind dat kontakwater nie essensieël is vir die ontwikkeling en uitbroei van *G. bimaculatus*-eiers nie.

ABSTRACT

THE EFFECT OF TEMPERATURE AND MOISTURE ON THE LIFE-CYCLE
AND EGG DEVELOPMENT OF *GRYLLUS BIMACULATUS* (DE GEER)
(GRYLLIDAE)

by

SALOMÉ WILMA ERASMUS

SUPERVISOR: Mr. W.M. de Villiers

DEPARTMENT: Entomology

DEGREE: M.Sc. (Entomology)

A study of the life-cycle of *G. bimaculatus*, reared under laboratory conditions, on a fixed protein diet was undertaken.

The functional relationship between temperature and development was determined and it was found that the relationship deduced for conditions of constant temperatures could successfully be applied to fluctuating temperatures.

The development of the embryo was studied and illustrated, as well as the absorption of water in relation to temperature. It was found that the initial absorption of water is temperature dependent and that water absorption begins sooner at high than at lower temperatures. However, after water absorption has commenced uptake is independent of temperature.

In spite of similarities between the cricket eggs and certain locust (e.g. *Acanthacris*) eggs, no drought-induced quiescence could be found in the former. Furthermore, it was found that free water is not necessary for development and eclosion of *G. bimaculatus* eggs.

HOOFSTUK 1

INLEIDING

Alhoewel die gewone huis- en tuinkriek wêreldwyd voorkom en een van die mees bekende insekte aan die mens is, is dit merkwaardig hoe ontoereikend die bestaande literatuur oor die insek is. Afgesien van groot leemtes in die kennis van hulle fisiologie, is daar ook min inligting beskikbaar omtrent die algemene lewensloop en fisiologie. Die bestaande literatuur is dikwels so teenstrydig dat die vraag onwillekeurig ontstaan of daar inderdaad met dieselfde spesie gewerk is.

Die besondere spesie wat in hierdie ondersoek gebruik is, is in 1773 as *Gryllus bimaculatus* deur De Geer beskryf (Chopard, 1955). Eksemplare is ook aan taksonome van die Britse Museum in Londen gestuur, wat die identifikasie bevestig het.

Die familie (Gryllidae) leen hom daartoe dat die lede baie suksesvolle laboratorium-insekte uitmaak. 'n Groot kolonie kan met 'n minimum arbeid en onkoste aangehou word, op 'n relatief klein oppervlakte. Verder beskik hulle oor 'n groot voortplantingspotensiaal, pas goed aan by 'n laboratorium-lewe en is maklik manupuleerbaar vanweë die liggaamsgrootte.

Hierdie insekte behoort dus onder andere nuttige toetsmateriaal te wees vir eksperimentering met insekmiddels. Aangesien die krieke morfologies en anatomies van die meer gegeneraliseerde lede van die Orthoptera is, beskik hulle oor 'n groot potensiaal vir opleidingsdoeleindes.

In hierdie studie is daar gevolglik gepoog om 'n suksesvolle en ekonomiese teelmetode onder kunsmatige laboratoriumtoestande te ontwikkel. Die lewensiklus is vervolgens bepaal en die funksionele verwantskappe van konstante, asook wisselende temperature en ontwikkeling, is nagevors. Voorts is daar op die eierstadium gekonsentreer en is aspekte soos embrionale ontwikkeling, wateropname en droogtebestandheid ondersoek.

HOOFSUK 2

MATERIAAL EN TEGNIEKE

2.1 LITERATUUROORSIG

G. bimaculatus is besonder geskik as 'n eksperimentele laboratorium-insek. Die lewensvatbaarheid is hoog en die krieke se aanpassing by laboratoriumtoestande is goed. Arbeid ten opsigte van die versorging van die kolonie is minimaal en verder floreer die krieke op 'n kunsmatige dieet. Vir 'n embrionale studie is dit veral gerieflik, aangesien die chorion deursigtig is.

Vir kontinuïteit in eksperimentele werk, is die aanhouding van 'n aaneenlopende teelkolonie noodsaaklik. Verskillende teelmetodes is al deur verskeie navorsers voorgestel. Hierdie resultate word in Tabel 1 opgesom. Die navorsing is hoofsaaklik op die huiskriek, *A. domesticus*, wat vroeër ook bekend was as *A. domestica* en *G. domesticus*, gedoen.

Uit die literatuur blyk die optimale omgewingstoestande vir die aanhouding van 'n teelkolonie tussen 30°C en 35°C te wees, met 'n RH van 50±5% (Ghouri & McFarlane, 1958). Volgens hulle vind daar by hierdie humiditeit geen samedromming om die waterbakkies plaas nie. Clifford *et al.* (1977) beweer dat die krieke tot en met die vierde nimf-instar veral sensitief ten opsigte van uitdroging is. Die voorsiening van water *ad lib.* is ook noodsaaklik, aangesien dit die voorkoms van kannibalisme verminder (Ghouri & McFarlane, 1958).

Wat die invloed van fotoperiode aanbetref heers daar nog onsekerheid. Bentur & Mathad (1975) beweer dat optimale vrugbaarheid verkry word by 'n 13,4 uur fotofase, terwyl Bate (1971), Burkhardt *et al.* (1970) en Ghouri & McFarlane (1958), teelkolonies in volgehoue donker aangehou het. Charpentier *et al.* (1972) kon egter geen opmerkbare verskil kry, tussen ontwikkeling in volgehoue donker en waar wél 'n fotoperiode geïnduseer word nie. Die fotoperiodes wat mees algemeen toegepas was, is 12L:12D en 16L:8D.

Die effektiewe oppervlakte van enige teelhok kan kunsmatig vergroot word deur die byvoeging van wegkruipmateriaal in die hok (Bate, 1971). Sodoende kan 'n groot aantal krieke in 'n relatief klein omgewing aangehou word.

OUTEUR	SPEISIE	TEMP. °C RH% FOTOPERIODE	TEELHOK	WATERVOORSIENINGS- APPARAAT	DIEET	EIERLEMEDIUM	UITBROEI- TEMP. °C
Stone (1953)	<i>Acheta domestica</i> (L.)	32,2 - -	Glashouers 15"x15"x25" Sand onderin	Kaasdoek in klein ronde houertjies geprop en klam ge- maak. Skuins neer- gelê	Ongespesifi- seer	Houers met klam sand	26,6
Haskell & Ives (1954)	<i>A. domestica</i>	28/18 40-60 12L-12D	"Anti-Locust- Centre"-tipe hok met stukkie karto- n en takkies onderin	Petribakkie met waterdeurweekte watte in	18:1 growwe meel:gis. 1 keer per week iets groen	Petribakkies met klam sand	30,0
Savine (1955)	<i>Gryllulus domesticus</i> (L.)	35,0 - -	Oop glashouers Droë sand en stukkie karto- n onderin	Petribakkie met waterdeur- weekte watte in	Meelmengsel met pro- teïen- en vit. bevatten- de dele Rotrantsoen- korrels	Petribakkies met klam watte	- Op nat gips- blokke
Garneri & Mc- Farlane (1958)	<i>Acheta domestica</i> (L.)	28,0 50:5 Donker	Een gallon-houers met stroke papier onderin	Sien Stone (1953)	Konynrant- soenkorrels	Houer met klam sand	Sien Stone (1953)
Patton (1963)	<i>A. domesticus</i>	35:2 - -	Houers van 10"x12"x4½"	Spesiale water- voorsienings- eenheid	Honde- en konynrant- soenkorrels Kuikenmeel	-	-
Burnhardt, Stone & Fairchild (1970)	<i>A. domesticus</i>	32,2 45 Donker	Houers van 18"x18"x12"	Sien Stone (1953)	Fyngemaakte honderant- soenkorrels	Houer met klam sand	32,3
Bate (1971)	<i>A. domesticus</i>	20-25 50 -	Glashouers met stukkie karto- n onderin	Petribakkies met klam watte in	Rot/Marmot- rantsoen- korrels	Petribakkies met klam watte	-
Charpentier, Jarsson & Glofson (1972)	<i>A. domesticus</i>	30,0 - 12L:12D	250ml glas- houers	Sien Patton (1963)	Samestelling van koring- semels, slaai, wor- tels en rot- rantsoen- korrels	Houers met klam watte	-
Mathad & Darsayani (1972)	<i>Plebeio gryllus guttiventris</i> (Walk.)	33:1 50:5 -	20 ons-houers	Sien Stone (1953)	Rotrantsoen- korrels en appelskyfies	Fyn, gesteri- liseerde sand in bakkies	-
Bentur & Mathad (1975)	<i>P. guttiventris</i>	31:1 65:5 13,4 uur	Elektriese eier-inkubators	-	Pluimveerant- soen met hoë voghoud	Klam, gesteri- liseerde sand in bakke	35:1
Clifford, Roe & Wardlaw (1977)	<i>A. domesticus</i>	30:0,5 25-50 12L:12D	Glashok 116x60x30cm	Standaard "kuikendrinkbak" apparaat	19% proteïen- bevattende kuikenmeel	Petribakkie met klam sand	30,5
Tennis, Yancey & Teraguchi (1977)	<i>A. domesticus</i>	31:1 - 12L:12D	"Terrarium"	Petribakkie met water in - gruis onderin	Kuikenmeel	Klam, gesteri- liseerde sand in petribak- kie	31,0
Patton (1978)	<i>A. domesticus</i>	30:2 Omgewing 16L:8D	55 gallon-houer middeldourge- saag	Sien Patton (1963)	30% proteïen- bevattende meelmengsel	Houers met ge- lyke hoeveei- hede veengrond	30:2

Die dieet wat hoofsaaklik deur navorsers gebruik is, wissel van kuikenmeel tot rot- en marmot-rantsoenkorrels. Die nuutste neiging is egter om veral aandag te gee aan die proteïënhoud van die dieet, asook die byvoeging van noodsaaklike minerale en vitamïnes (Merkel, 1977 en McFarlane 1974, 1976 & 1978).

Aangesien 'n kriekwyfie oor die vermoë beskik om haar eiers terug te hou indien geen geskikte eierlêmedium beskikbaar is nie (Ghouri & McFarlane, 1958; sien ook 3.3.2.), is die voorsiening van 'n geskikte eierlêmedium baie belangrik. 'n Petribakkie met klam sand of watte in, blyk heeltemal voldoende te wees, hoewel Ghouri & McFarlane (1958) beweer dat krieke selde in watte eiers lê.

Bate (1971) het bepaal dat geen eiers uitbroei by 'n humiditeit van laer as 70% nie. Daarom sou dit belangrik wees dat die uitbroeimedium altyd klam gehou word, ten minste tot net voor uitbroei. Hierdie aspek word breedvoerig behandel in Hoofstuk 5.

Die optimale omgewingsfaktore vir eierontwikkeling, vanuit die literatuur, blyk dus by 'n temperatuur van tussen 30°C en 35°C te wees en volgens Ghouri & McFarlane (1958) by 'n RH van 100% (sien 3.1.1 asook Hoofstuk 6).

2.2 MATERIAAL EN TEELMETODE

'n Teelkolonie is aanvanklik begin met ongeveer 12 wyfies en 5 mannetjies wat lokaal in 'n tuin in Pretoria (25°20'S 28° 05 E) gedurende die laat herfs versamel is.

Die krieke is in 'n hok van 900 mm x 580 mm x 500 mm geplaas, met 'n raamwerk van hout en oorgetrek met baie fyn gaasdraad (Haskell & Ives, 1954). Toegang tot die hok was deur middel van 'n skuifdeurtjie.

In die hok is aanvanklik droë gras geplaas om as wegkruipmateriaal vir die krieke te dien. Met die skoonmaak van die hok en die uitvang van die krieke, het die gras egter die taak baie bemoeilik. Dit is toe vervang met plat eierkartonhouers, wat nie alleen as wegkruipmateriaal gedien het nie, maar terselfdertyd die bruikbare oppervlakte van die hok vergroot het.

Merkel (1977) en veral McFarlane (1974, 1976 & 1978) het 'n intensiewe studie oor die dieet van krieke gemaak en bewys dat voedsaamheid die vrugbaarheid van wyfies en die tempo van ontwikkeling beïnvloed het.

'n Dieet is vervolgens saamgestel met 'n proteïënhoud van 30% (Merkel, 1977) en het bestaan uit.

Vismeel	(25%)
Lusernmeel	(15%)
Bloedmeel	(9%)
Mielie-meel	(51%)

Water is voorsien deur 'n apparaat wat op die standaard "kuikendrinkbak"-metode gefunksioneer het (Clifford *et al.* 1977). Dit het bestaan uit 'n petribakkie met 'n diepte van tenminste 15 mm en 'n omgekeerde plastiekbottel. In die nekwand van die bottel is 'n luggat sodanig gesny dat dit die watervlak in die petribakkie konstant gehou het. Aanvanklik is daar slegs een watereenheid per hok voorsien. Dit is egter later vermeerder na tenminste twee of drie, aangesien dit tot samedromming om die drinkbak gelei het en kannibalisme verhoog het.

Patton (1978) het 'n teelkolonie in 'n kamer met 'n temperatuur van $30 \pm 2^{\circ}\text{C}$ aangehou. Daarvolgens is vir hierdie studie toe 'n broeikamer ingerig met dieselfde konstante temperatuur. Die RH van die kamer het gewissel soos dié van die omgewing, naamlik tussen 40–50%. 'n Fotoperiode van 12L:12D is met behulp van fluoreserende ligte geïnduseer en die fotofase het gestrek van 06h00 tot 18h00.

Die krieke was opvallend onrustig en aggressief en die voorkoms van kannibalisme baie hoog. Gevolglik is die temperatuur van die broeikamer verlaag en verander na 'n wisselende temperatuur van $27/16^{\circ}\text{C}$, met 'n fotoperiode van 16L:8D, waarvan die fotofase gestrek het vanaf 06h00 tot 22h00. Die RH is ook verhoog en het gewissel tussen 60–65%.

Om die kolonie vry van siektes te hou, moes die hokke tenminste elke tweede week skoonmaak word (Hasell & Ives, 1954).

Aangesien kriekwyfies slegs eiers lê indien 'n geskikte eierlêmedium beskikbaar is, kan eiers van 'n bepaalde ouderdom dus maklik bekom word. Wanneer die wyfies geslagsryp word, is hul abdomens rond en vol geswel en die intersegmentele vliese besonder styf gespan. Verder druk die wyfie haar eierboor aanhoudend teen die vloer van die hok.

As eierlêmedium is aanvanklik 'n bak met klam sand gebruik (Bentur & Mathad, 1975). Aangesien die sand egter aan die eiers, asook die kwassie waarmee dit uitgehaal is, vasgeklou het en sodoende baie eiers beskadig het, is die eierlêmedium later vervang deur petribakkies met klam watte.

Na eierlegging is die watte versigtig in 'n houer met water uitgespoel en die eiers wat onder op die bodem van die houer versamel het, is met behulp van 'n kwassie op klam filtreerpapier in 'n petribakkie oorgeplaas. Die eiers is by $35,0 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ gebroei op filtreerpapier wat deurentyd klam gehou is. Hierdie temperatuur is baie gerieflik as gevolg van die lae mortaliteit en kort eierontwikkelingsduur.

Om die kolonie so vinnig moontlik uit te brei, is al die nimfe na uitbroei in plastiese houers met 'n deursnee van 180 mm en 'n hoogte van 200 mm geplaas. Die plastiese houers is met gaas en 'n rekband toegehou en in die broeikamer geplaas. Water en voedsel is op dieselfde metode as vir die teelkolonie voorsien, behalwe dat daar watte in die waterbakkie geplaas is om verdrinking te voorkom.

Gedurende die vierde tot vyfde instar was die nimfe groot genoeg om na teelhouke oorgeplaas te word. Na ongeveer 90 dae vanaf uitbroei was die krieke geslagsryp. 'n Verhouding van 1:3 mannetjies tot wyfies het goeie resultate ten opsigte van bevrugting gelever.

Reeds vir drie jaar lank word krieke in hierdie laboratorium suksesvol geteel. Die krieke verskil egter baie van die aanvanklike teelkolonie, in die sin dat hulle baie makker (docile) is. Dit is 'n aanvaarde feit dat daar by sommige spesies van insekte gaandeweg 'n "laboratoriumras" ontwikkel, wat baie makker is as die wilde individue (De Villiers, 1980 – persoonlike mededeling). Verder is dit ook opvallend dat die krieke baie kleiner is as wilde individue in die veld. Hierdie waarneming kan aan die hand van natuurlike seleksie verklaar word. Die *ad lib.* toediening van 'n kunsmatige laboratoriumdieet mag ook 'n belangrike rol speel (Merkel, 1977).

2.3 TEGNIEKE

2.3.1 Broei van eiers

Behalwe waar anders vermeld, is alle eiers by 'n konstante temperatuur van $35,0 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ gebroei.

'n Whatman No 3 filtreerpapier is in 'n petribakkie met 'n deursnee van 90 mm geplaas en met 4 ml gedistilleerde water benat. Die eiers is met behulp van 'n kwassie op die filtreerpapier oorgeplaas. Die eiers is onder 'n mikroskoop ondersoek en al die beskadigde of dooie eiers is vervang. Die petribakkie is toegemaak en by die betrokke temperatuur geplaas. Die eiers is daagliks daarna, tot net voor uitbroei, met 1,5–2 ml gedistilleerde water benat.

2.3.2 Bestudering van die eiers

Aangesien die chorion van die eiers deursigtig is, kon embriologiese studies sonder moeite geskied. Daar is gevalle soos byvoorbeeld die eiers van die bruinsprinkaan, *Locustana pardalina* (Walk.), waar die chorion eers verwyder moet word, voordat enige waarnemings gemaak kan word (De Villiers, 1969).

Die betrokke eiers is versigtig met behulp van 'n kwassie in 'n petribakkie met ongeveer 10 ml gedistilleerde water geplaas. Die eiers is daarna met 'n stereo-disseksie mikroskoop, met beligting van onder en bo, ondersoek. Die eiers kan op hierdie wyse sonder beskadiging hanteer word.

2.3.3 Fiksering van ovaria

Ten einde die voor-eierlêperiode van die volwasse wyfie voldoende te illustreer, is die ontwikkeling van die ovaria ook opgevolg.

Ovaria in verskillende stadia van ontwikkeling is derhalwe uitgedissekteer en in Bouin se fikseermiddel, gefikseer. 'n Aangepaste formule vir die samestelling van die fikseermiddel is gebruik (De Villiers, 1969).

Die ovaria is vir 24 uur in Bouin se fikseermiddel geplaas en daarna in 70% alkohol gespoel en bewaar.

2.3.4 Fotografiese tegniek

Foto's is onder kunsmatige beligting met Kodak Panatomic-X film geneem en ontwikkel in Microdol-X.

HOOFSTUK 3

LEWENSLOOP

3.1 EIERONTWIKKELING

3.1.1 Literatuuroorsig

Literatuur omtrent die kriekspesie, *G. bimaculatus*, is uiters beperk, terwyl heelwat inligting ten opsigte van die huiskriek, *A. domesticus* beskikbaar is. 'n Opsomming uit die literatuur, aangaande die eierontwikkeling word in Tabel 2 aangetoon. Daaruit kan afgelei word dat daar heelwat variasie tussen die resultate van die verskillende outeurs voorkom. Bate (1971) het byvoorbeeld sy navorsing in Engeland gedoen, terwyl die bydrae van McFarlane *et al.* (1959) en McFarlane & Kennard (1960) afkomstig is vanaf Kanada. Die invloed van verskillende geografiese omgewingsfaktore mag moontlik 'n bepalende faktor wees.

'n Voorbeeld van variasie in resultate tussen outeurs is die lengte van die uitbroeityd van *A. domesticus*. Volgens Haskell & Ives (1954) het dit 10 tot 14 dae geduur, terwyl ander navorsers soos Busvine (1955) 15 tot 16 dae aangee, Charpentier *et al.* (1972) 15 dae en Clifford *et al.* (1977) 13 dae.

Hoffmann (1974) het 'n uitgebreide studie op *G. bimaculatus* onder konstante sowel as wisselende temperature gedoen. Hy het gevind dat die ontwikkelingsduur van die eier 'n hiperboliese temperatuurafhanklikheid toon. Verder toon hy ook aan dat die resiprookwaardes van die uitbroeityd, dit is ontwikkelingstempo, direk eweredig is met temperatuur tussen die grense 16,6°C en 38°C. Volgens Hoffman (1974) is die ontwikkeling in die laer temperatuurgebiede vinniger met wisseling in temperatuur, as wanneer ooreenstemmende konstante temperatuurwaardes gebruik word. By hoër temperatuur geld die teenoorgestelde (sien Tabel 2). Hy het ook gevind dat die % mortaliteit verhoog, met 'n toename in die ontwikkelingsduur en gepaardgaande afname in nimfgrootte.

Ghouri & McFarlane (1958) toon aan dat die optimale omgewingsfaktore vir eierontwikkeling van *A. domesticus* 'n RH van 100% by 35°C is.

TABEL 2 OPSOMMENDE LITERATUURORSIG VAN EIERONTWIKKELING BY VERSKILLENDE KRIEKSPESIES
SOOS DEUR VERSKEIE NAVORSERS BEPAAL

OUTEUR	SPEISIE	UITBROEIMETODE	TEMP. °C	UITBROEITYD (DAE)
Kemper (1937)	<i>G.domesticus</i>	-	Kamertemp.	56-84
Browning (1952)	<i>Gryllulus commodes</i> (Walk.)	In petribakkie op klam filtreerpapier	25,8(±0,1)	15,0
			28,7(±0,2)	11,3
			31,5(±0,1)	9,3
Stone (1953)	<i>A.domestica</i>	h Bak met nat sand	26,6	30
Haskell & Ives (1954)	<i>A.domestica</i>	Petribakkie met klam sand	30	10-14
Busvine (1955)	<i>G.domesticus</i>	Bo-op gipsblokkies in water	25	28-30
			30	15-16
			35	11-13
McFarlane, Ghouri & Kennard (1959)	<i>A.domesticus</i> Kanadese ras (1) Pakistani ras (2) <i>Gryllodes sigillatus</i> (Walk.) (3)	Op filtreerpapier in lugdigte houers	28	(1) 13,6 (2) 10,8 (3) 14,9
			33	9,4 7,3 10,0
			38	9,0 7,1 9,0
McFarlane & Kennard (1960)	<i>A. domesticus</i>	Op klam filtreerpapier	28	14
			33	8
Rakshpal (1962)	<i>Gryllus assimilis</i> (Fabr.)	In klam sand	23-26	17
Burkhardt et al. (1970)	<i>A.domesticus</i>	In klam sand	32,2	9-12
Bate (1971)	<i>A.domesticus</i>	Op klam watte/filtreerpapier	35	9-10
Charpentier et al. (1972)	<i>A.domesticus</i>	Op nat watte in h broeifles	30	15
Hartman (1972)	<i>A.domesticus</i>	Petribakkie met h lagie klam sand en filtreerpapier	35	9
Hoffmann (1974)	<i>G.binaculatus</i>		20	30
			20±12	19
			27	11
			27±12	9
			34	6
34±12	7			
Clifford et al. (1977)	<i>A.domesticus</i>	Petribakkie met klam sand	30±0,5	13
Tennis et al. (1977)	<i>A.domesticus</i>	Petribakkie met klam sand	31	12
Patton (1978)	<i>A.domesticus</i>	In houers met gelyke hoeveelhede veengrond en vermikuliet	32	10-14

Bate (1971) het eiers van dieselfde spesie aanvanklik op klam filtreerpapier in houers met RH van 20%, 30%, 50%, 70% en 90% geplaas en by 35°C gebroei. By die lae RH tot en met 50% het geen eiers ontwikkel nie. By 'n RH van 70% van die eiers uitgebroei na 11–14 dae en by 90% RH het al die eiers ontwikkel en uitgebroei na 9–10 dae. Die feit dat die eiers aanvanklik op klam filtreerpapier geplaas was, beswaar hierdie resultate, aangesien wateropname by 35°C reeds gedurende die eerste dag plaasvind (sien 2.1 asook 4.4.2).

Uit die literatuur blyk dit dus dat beide temperatuur en RH 'n kritiese rol speel by eierontwikkeling.

3.1.2 Die funksionele verwantskap tussen eierontwikkeling en temperatuur.

3.1.2.1 Eierontwikkeling by konstante temperature

'n Reeks eksperimente is uitgevoer om die funksionele verwantskap tussen ontwikkeling van *G. bimaculatus*-eiers en temperatuur te bepaal. Ten einde eiermateriaal van dieselfde ouderdom te bekom, is daar vir 24 tot 48 uur vooraf geen eierlêmedium aan die teelkolonie verskaf nie. Hierna is petribakkies met klam watte in die teelhok geplaas en weer na 3 uur verwyder. Die pasgelegde eiers is in petribakkies met klam filtreerpapier, oorgeplaas.

Hierdie bakkies elk met 100 eiers is vervolgens in broeikaste by verskillende voorafbepaalde konstante temperature geplaas vir uitbroei. Die filtreerpapier is gedurende die broeisiklus voortdurend klam gehou. Die resultate word in Tabel 3 getoon.

Uit 'n mortaliteitsoogpunt blyk $35,0 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ die optimale ontwikkelingstemperatuur te wees. By $40,0 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ was al die eiers binne 3 dae dood. Verder het die eiers by $15,0 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ geen fisiologiese ontwikkeling getoon nie en uiteindelik ontbind. By $36,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ het die eierontwikkeling die vinnigste plaasgevind naamlik 6,5 dae.

De Villiers (1980 – persoonlike mededeling) onderskei tussen twee optimum temperatuurgebiede by *Acanthacris*-eiers, naamlik (i) vir optimum ontwikkeling en (ii) vir ontwikkelingstempo. By *G. bimaculatus* is hierdie onderskeid egter onnodig omrede bogenoemde twee maatstawwe min of meer saam verloop oor die temperatuurgebied van ontwikkeling. Gevolglik word die optimum temperatuurgebied vir ontwikkeling hier beskou as dié gebied waar relatief die grootste % van individue ontwikkel binne die relatief kortste tyd. Dit stem ook ooreen met die bevindings van Uvarov (1966).

TABEL 3 Tydsduur van eierontwikkeling van *G. bimaculatus*-eiers by verskillende konstante temperature. (Temperatuurskommelings word tussen hakies getoon.)

Temperatuur °C	Gemiddelde duur van eierontwikkeling (dae)	Standaardafwyking (dae)	Mortaliteit %
15,0 (± 0,1)	—	—	100
20,0 (± 0,2)	29,9	0,41	42
21,5 (± 0,1)	23,0	0,37	34
24,0 (± 0,1)	17,0	0,31	28
25,0 (± 0,1)	15,0	0,32	24
26,5 (± 0,1)	13,0	0,28	24
30,0 (± 0,2)	9,9	0,25	22
31,5 (± 0,1)	8,0	0,23	17
32,0 (± 0,1)	8,0	0,20	15
33,5 (± 0,3)	7,5	0,18	15
35,0 (± 0,1)	7,0	0,17	12
36,5 (± 0,5)	6,5	0,18	19
38,0 (± 0,5)	—	—	100
40,0 (± 0,1)	—	—	100

Ten einde die funksionele verwantskappe tussen temperatuur en eierontwikkeling te bepaal, is beide die ontwikkelingsduur en ontwikkelingstempo teenoor temperatuur, grafies voorgestel. Die resultate word onderskeidelik in Fig. 1 en Fig. 2 getoon, waar

Y , die ontwikkelingsduur in aantal dae is,

K_i , 'n veranderbare konstante in % groei per dag °C is,

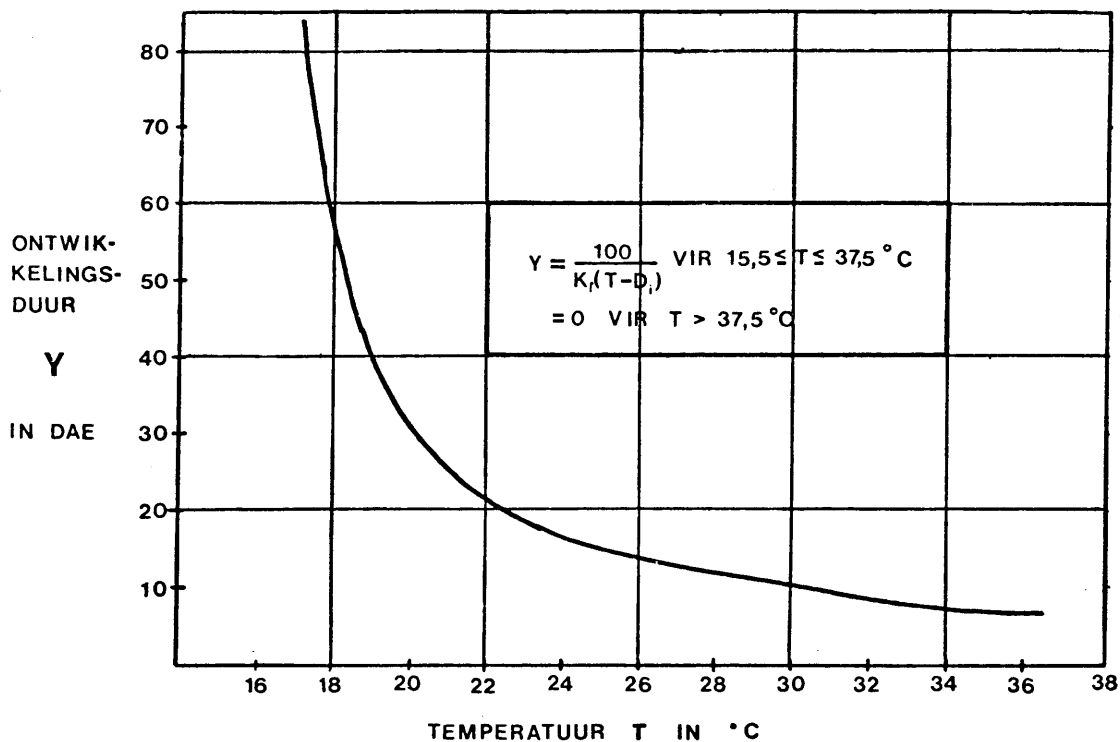
T , die temperatuur in °C is,

D_i , 'n veranderbare konstante in °C is, en

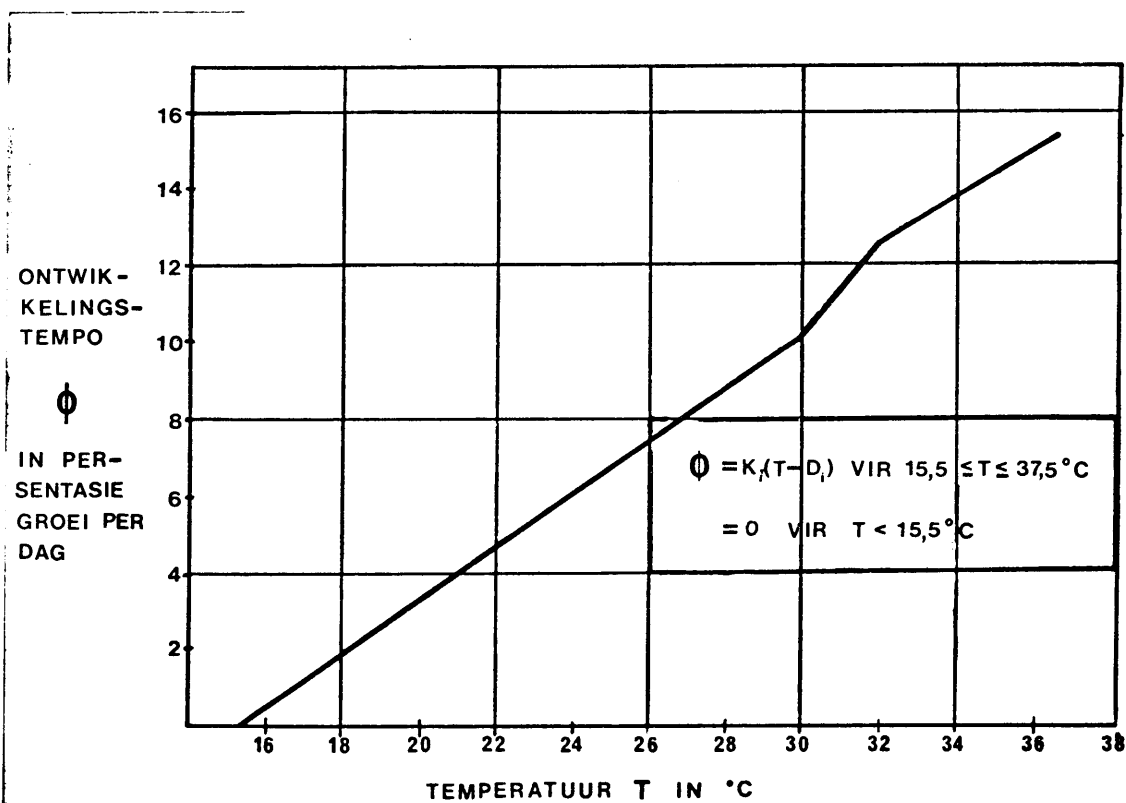
Φ , die ontwikkelingstempo in % groei per dag is.

Die ontwikkelingstempo Φ , is verkry deur die resiproke waardes van die ontwikkelingsduur Y , as 'n % uit te druk. Dit volg dus dat

$$\Phi = \frac{100}{Y} \dots\dots\dots 1$$



FIGUUR 1 Die ontwikkelingsduur van *G. bimaculatus*-eiers by verskillende konstante temperature



FIGUUR 2 Die ontwikkelingstempo van *G. bimaculatus*-eiers by verskillende konstante temperature

Die temperatuur waaronder geen fisiologiese ontwikkeling plaasvind nie, word deur Uvarov (1966) as die “onderste drempel van ontwikkeling” gedefinieer. Die gebied bokant hierdie drempelwaarde, waarbinne ontwikkeling wél plaasvind, definieer hy as die “effektiewe” temperatuurgebied.

Uit Fig. 2 kan afgelei word dat die onderste drempel van ontwikkeling van *G. bimaculatus*-eiers, $15,5^{\circ}\text{C}$ is. Die ontwikkelingstempo, tussen $15,5^{\circ}\text{C}$ en 30°C , is direk eweredig met temperatuur en kan met behulp van die vergelyking

$$\Phi = K_1(T - D_1) \dots\dots\dots 2$$

omskryf word, waar

K_1 , die helling van die lyn is en die waarde $0,69\%$ groei per dag $^{\circ}\text{C}$ het en

D_1 , die snypunt op die T-as is en die waarde $15,5^{\circ}\text{C}$ het.

Die funksionele verwantskap tussen die ontwikkelingstempo Φ , en temperatuur T, kan in hierdie temperatuurgebied, $15,5^{\circ}\text{C}$ – 30°C , uitgedruk word in terme van, die onderste ontwikkelingsdrempel (D_1), en 'n konstante (K_1).

Tussen 30°C en 32°C kan die funksionele verwantskap tussen Φ en T nog steeds met 'n reguitlyn van die vorm

$$\Phi = K_i(T - D_i) \dots\dots\dots 3$$

voorgestel word. Die helling van die lyn K_i verander egter by 30°C na $1,1\%$ per dag $^{\circ}\text{C}$. Net so verander die waarde van D_i dan ook vir hierdie temperatuurgebied. Die waarde D_i word nou $D_2 = 18,27^{\circ}\text{C}$.

Vir die temperatuurgebied 32°C tot $37,5^{\circ}\text{C}$ verander die helling K_i na $0,7\%$ per dag $^{\circ}\text{C}$ en so ook die waarde van D_i . Die waarde D_i word nou $D_3 = 14,59^{\circ}\text{C}$.

Vergelyking 3 geld dus vir die hele temperatuurgebied naamlik $15,5^{\circ}\text{C}$ tot $37,5^{\circ}\text{C}$.

In die temperatuurgebied $15,5^{\circ}\text{C}$ tot 30°C is beide $K_i = K_1$ en $D_i = D_1$ konstant. Die ontwikkelingstempo is in hierdie gebied slegs afhanklik van die blootstelling van die eiers aan die aantal effektiewe dag $^{\circ}\text{C}$.

Hierdie stelling kan verder met behulp van Figuur 3 toegelig word. In Fig. 3 word 'n konstante temperatuur van $26,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ getoon. Eiers wat onder hierdie toestande geplaas word vir ontwikkeling, word dus aan $26,5^{\circ}\text{C}$ X 24 uur blootgestel of te wel

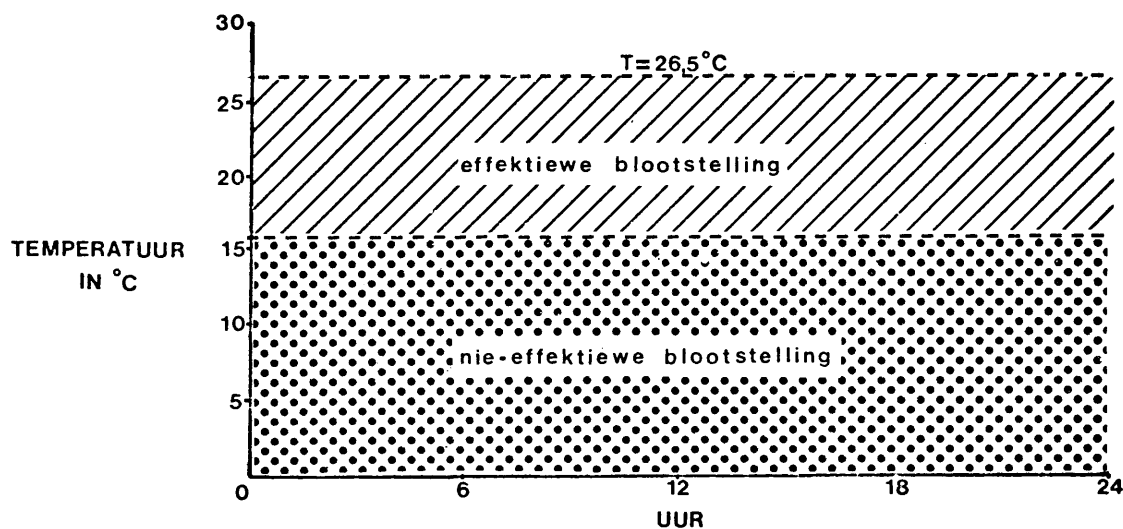
26,5 dag °C. Die area onder 15,5 °C is egter nie-effektiewe dag °C blootstelling. Die aantal effektiewe dag °C is 26,5–15,5 dag °C = 11,0 dag °C. Die eierontwikkelingstempo Φ , is gelyk aan

$$\begin{aligned}\Phi &= K_1 (T - D_1) \\ &= 0,69\%/ \text{dag } ^\circ\text{C} (26,5 - 15,5) ^\circ\text{C} \\ &= 7,59\% / \text{dag}\end{aligned}$$

Die ontwikkelingsduur Y, by 26,5°C sal teoreties dan

$$\frac{100}{\Phi} = \frac{100\%}{7,59\% / \text{dag}} = 13,18 \text{ dae duur}$$

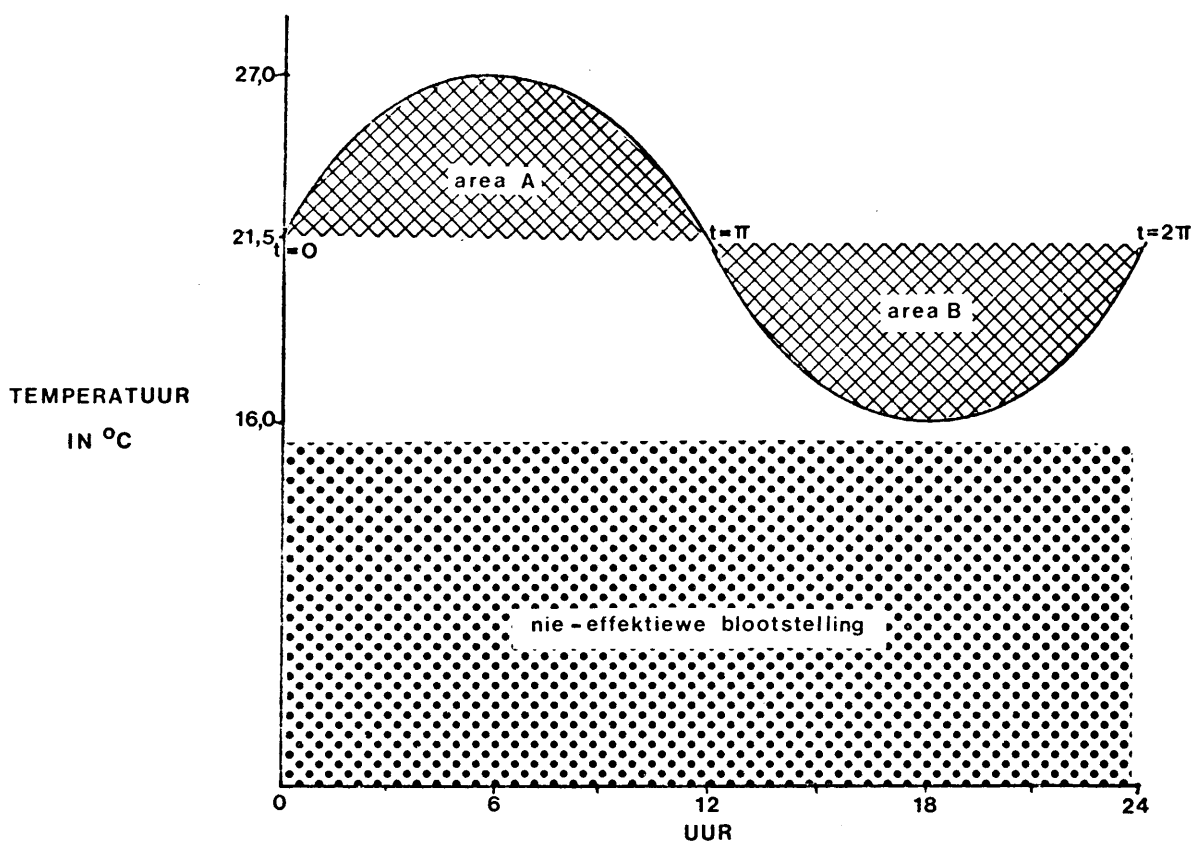
Die eksperimentele resultate by 26,5 ± 0,1 °C (sien Tabel 3) was 13 dae.



FIGUUR 3 'n Grafiese illustrasie van die blootstelling van *G. bimaculatus*-eiers aan 'n konstante temperatuur van 26,5 ± 0,1°C.

3.1.2.2 Eierontwikkeling by wisselende temperatuurtoestande

Omrede die eierontwikkeling in die temperatuurgebied 15,5°C tot 30°C, net afhanklik is van die aantal effektiewe dag °C waaraan die eiers blootgestel word, word verwag dat eierontwikkeling by wisselende temperature in hierdie gebied net so lank sal duur as by 'n ooreenstemmende konstante temperatuur.



FIGUUR 4. 'n Grafiese illustrasie van die blootstelling van *G. bimaculatus*-eiers aan 'n wisselende temperatuur van $27/16^{\circ}\text{C}$.

In Fig. 4 word 'n sinusvormige temperatuurkurwe met 'n gemiddelde temperatuur $21,5^{\circ}\text{C}$ en 'n amplitude van $5,5^{\circ}\text{C}$ getoon. Die oppervlakte van area A is presies gelyk aan die oppervlakte van area B. Die eiers word dus aan presies dieselfde aantal effektiewe dag $^{\circ}\text{C}$ blootgestel as eiers by 'n konstante temperatuur van $21,5^{\circ}\text{C}$.

Die kurwe in Fig. 4 kan ook as volg wiskundig omskryf word:

$$T = T_G + a \sin t \dots\dots\dots 4$$

waar

T_G , die gemiddelde temperatuur in $^{\circ}\text{C}$ is

a , die amplitude in $^{\circ}\text{C}$ is en

t , tussen 0 en 2π per dag varieër.

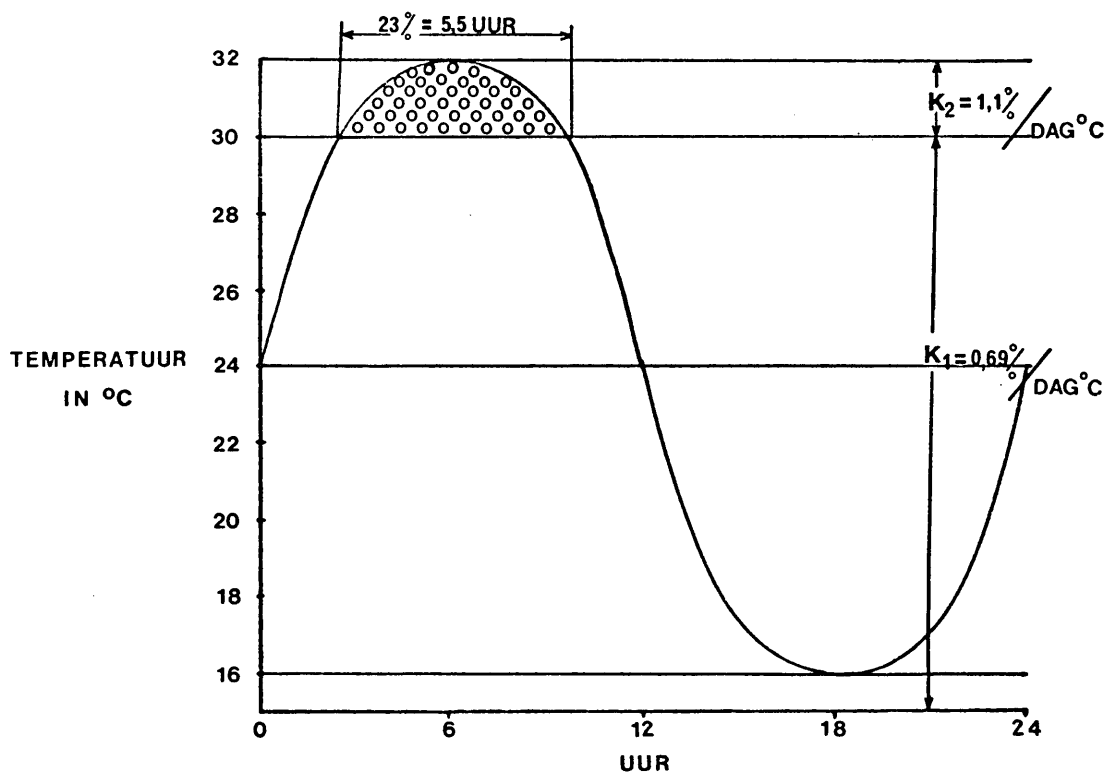
Indien T in vergelyking 2 met vergelyking 4 vervang word, geld die volgende vergelyking:

$$\Phi = K_1 (T_G + a \sin t - D_1) \quad \text{—————} \quad 5$$

Deur gebruik te maak van vergelyking 5, kan dit wiskundig getoon word dat die vergelyking, vir die gemiddelde ontwikkelingstempo, Φ_G in die temperatuurgebied 15,5°C tot 30°C, as volg uitgedruk word.

$$\Phi_G = K_1 (T_G - D_1) \quad \text{—————} \quad 6$$

Die wiskundige bewerkings word in Bylaag A 1.2, getoon.



FIGUUR 5 'n Grafiese illustrasie van die blootstelling van *G. bimaculatus*-eiers aan 'n wisselende temperatuur van 32/16°C.

In Fig. 5 word 'n sinusvormige temperatuurkurwe met 'n gemiddelde temperatuur van 24°C en 'n amplitude van 8°C getoon. Die eiers het in hierdie geval dieselfde gemiddelde effek-

tiewe blootstelling as by 'n konstante temperatuur van 24°C. Die verwagting is egter dat die ontwikkelingstempo hoër sal wees as by 'n konstante temperatuur van 24°C, as gevolg van die feit dat die eiers vir 23% van die dag aan temperature hoër as 30°C blootgestel word. In hierdie gebied is die inkrementele verandering in die ontwikkelingstempo Φ , met 'n verandering in temperatuur, aansienlik hoër as by temperature in die gebied 15,5°C tot 30°C. Die waarde van die inkrementele verandering in die ontwikkelingstempo naamlik K_i , verander hier van $K_1 = 0,69\%/dag \text{ } ^\circ\text{C}$ na $K_2 = 1,1\%/dag \text{ } ^\circ\text{C}$.

Omrede D_i ook verander, kan daar nie so maklik uitspraak gelewer word omtrent die ontwikkelingstempo, as wat die geval by temperature laer as 30°C is nie. Die algemene verwagting is egter dat die ontwikkelingstempo hoër sal wees, as wat die geval is by die ooreenstemmende konstante temperatuur.

Indien T in vergelyking 3 met vergelyking 4 vervang word, geld die volgende vergelyking:

$$\Phi = K_i (T_G + a \sin t - D_i) \quad \dots\dots\dots 7$$

vir beide die temperatuurgebiede 15,5°C tot 30°C en 30°C tot 32°C.

Die wiskundige berekening van die gemiddelde ontwikkelingstempo Φ_G lewer nou

$$\Phi_G = \left\{ \frac{K_1 (T_G - D_1)}{2} \left[\left(\frac{30 - T_G}{a} \right) + 1 \right] + \frac{K_1 a}{4} \left[\left(\frac{30 - T_G}{a} \right)^2 - 1 \right] \right\} + \left\{ \frac{K_2 (T_G - D_2)}{2} \left[1 - \left(\frac{30 - T_G}{a} \right) \right] + \frac{K_2 a}{4} \left[1 - \left(\frac{30 - T_G}{a} \right)^2 \right] \right\} \quad \dots\dots\dots 8$$

Die afleiding van vergelyking 8 word in Bylaag A 1.3, getoon.

Hierdie teoretiese afleidings is vervolgens eksperimenteel ondersoek. Ses petribakkies met klam filtreerpapier, wat elk 100 pasgelegde eiers bevat het, is in ses broeikaste geplaas waarvan 'n sinusvormige temperatuursiklus as volg ingestel was:

- (a) Wisselend tussen 16°C en 27°C.
- (b) 'n Ooreenstemmende konstante temperatuur, naamlik 21,5°C.
- (c) Wisselend tussen 16°C en 32°C.
- (d) 'n Ooreenstemmende konstante temperatuur naamlik 24,0°C.
- (e) Wisselend tussen 16°C en 37°C.
- (f) 'n Ooreenstemmende konstante temperatuur naamlik 26,5°C.

Uitbroeidata was akkuraat aangeteken en word in Tabel 4 getoon.

TABEL 4 'n Vergelyking tussen die invloed van wisselende en konstante temperature, op die eierontwikkeling van *G. bimaculatus*

Temperatuur (°C)	Gemiddelde duur van ontwikkeling (dae)	Standaardafwyking (dae)	Mortaliteit %
(a) 27/16	22,9	0,35	32
(b) 21,5	23,0	0,37	34
(c) 32/16	15,5	0,30	27
(d) 24,0	17,0	0,31	28
(e) 37/16	11,0	0,26	22
(f) 26,5	13,0	0,28	24

Indien die gemiddelde ontwikkelingstempo Φ_G vir die wisselende temperatuur 32/16°C bereken word met behulp van vergelyking 8 lewer dit:

$$\begin{aligned} \Phi_G &= \left\{ 0,69 \frac{(24-15,5)}{2} \left[\frac{(30-24)}{8} + 1 \right] + \frac{(0,69)8}{4} \left[\left(\frac{30-24}{8} \right)^2 - 1 \right] \right\} + \\ &\quad \left\{ 1,1 \frac{(24-18,27)}{2} \left[1 - \frac{(30-24)}{8} \right] + \frac{(1,1)8}{4} \left[1 - \left(\frac{30-24}{8} \right)^2 \right] \right\} \\ &= 6,29\% / \text{dag}. \end{aligned}$$

Met behulp van vergelyking 1

$$\begin{aligned} Y &= \frac{100}{6,29\% / \text{dag}} \\ &= 15,9 \text{ dae}. \end{aligned}$$

Dit vergelyk besonder goed met die eksperimentele resultate van 15,5 dae (sien Tabel 4).

Die berekening van die gemiddelde ontwikkelingstempo Φ_G vir 37/16°C met behulp van vergelyking 9 in bylaag A 1.4, lewer

$$\begin{aligned} \Phi_G &= \left\{ 0,69 \frac{(26,5-15,5)}{2} \left[\frac{(30-26,5)}{10,5} + 1 \right] + \frac{(0,69)}{4} 10,5 \left[\left(\frac{30-26,5}{10,5} \right)^2 - 1 \right] \right\} + \\ &\quad \left\{ 1,1 \frac{(26,5-18,27)}{10,5} + 2 (1,1) \frac{(32-26,5)}{10,5} \right\} + \left\{ 0,7 \frac{(26,5-14,59)}{2} \left[1 - \frac{(32-26,5)}{10,5} \right] \right. \\ &\quad \left. + \frac{(0,7)}{4} 10,5 \left[1 - \left(\frac{32-26,5}{10,5} \right)^2 \right] \right\} \\ &= 8,77\% / \text{dag}. \end{aligned}$$

Dit lewer 'n ontwikkelingsduur van

$$\begin{aligned} Y &= \frac{100}{8,77\% / \text{dag}} \\ &= 11,4 \text{ dae} \end{aligned}$$

Dit vergelyk weer eens baie goed met die eksperimentele resultate van 11 dae, soos aange-teken in Tabel 4. Die gevolgtrekking is dus dat die funksionele verwantskappe wat hier bepaal is, algemeen geld. Volgens die resultate van die huidige ondersoek kan hierdie ver-wantskappe met redelike sekerheid vir sisteemsummulasie gebruik word.

Die afleiding word verder gemaak dat die blootstelling van eiers aan temperature laer as 15,5°C geen bydrae sal maak tot ontwikkeling nie. Eierontwikkeling onder wisselen-de temperatuurtoestande wat binne hierdie gebied kom, sal dus ontwikkeling vertraag met die periode wat die eiers blootgestel is aan hierdie temperature. Hierdie stelling is egter nie eksperimenteel beproef nie.

3.3.3 Die diskontinuiteit in die ontwikkelingstempo lyn.

De Villiers (1980 – persoonlike mededeling) het 'n soortgelyke toestand by beide rustende (quiescence) en vars eiers van *Acanthacris ruficornis* (Fabr.) gevind, behalwe dat die knak in die ontwikkelingstempokurwe tussen 25°C en 27,5°C voorgekom het. In 'n poging om die verskynsel te verklaar het hy eiers by relatief lae temperature 20°C en 22,5°C gebroei

en dan vir verskillende tydperke in die eierontwikkeling aan 'n relatief hoë temperatuur ($32,5^{\circ}\text{C}$) blootgestel. Hieruit het hy vasgestel dat 'n $32,5^{\circ}\text{C}$ blootstelling vanaf anatrepe totdat die embrio net pas die hele eier val (jong volgroeide embrio), die verdere ontwikkeling van die embrio by 'n lae temperatuur tot en met uitbroei, aansienlik versnel, in vergelyking met kontrole eiers wat deurgaans by 'n lae temperatuur gebroei is. Hy beskou die periode vanaf anatrepe tot die jong volgroeide embrio dus as 'n "kritiese periode" ten opsigte van temperatuur en verklaar die verskynsel aan die hand van Jones (1956), wat 'n endokriene sisteem in die eiers van *Locustana* en *Locusta* beskryf. Hierdie endokriene sisteem se aktiwiteitsperiode val presies saam met bovermelde "kritiese periode" en bepaal die verdere ontwikkeling van die embrio tot 'n dag of wat voor uitbroei in 'n groot mate. Hierdie sisteem word geaktiveer deur neurosekresie-selle aan die rand van die protoserebrum (vroë anatrepe). Die neurosekresie-materiaal uit hierdie selle, aktiveer die ventrale kopkliere (katatrepe) om 'n sogenaamde "ontwikkelingshormoon" af te skei, wat van voor na agter deur die liggaam beweeg. Die kritiese periode vir die hormoonafskieding is vanaf voltooide katatrepe tot net voor die embrio volgroeid is. Hierdie "ontwikkelingshormoon" veroorsaak onder andere, eerstens, dat apoliese van die eerste embrioniese kutikula plaasvind, tweedens, prikkel dit die pleuropodia om die uitbroei-ensiem af te skei wat die serosa-kutikula mettertyd oplos, en derdens, is die verdere ontwikkeling van die embrio tot kort voor uitbroei, byvoorbeeld pigmentasie, afhanklik van hierdie hormoon.

Uit die ontwikkelingskurwes van *G. bimaculatus* en *A. ruficornis*, sowel as die fraksionele temperatuurbehandelings van De Villiers (1980 – persoonlike mededeling) wil dit dus voorkom asof beide die neurosekresie-selle en die ventrale kopkliere, en moontlik die betrokke afskeidings self, baie meer doeltreffend by die relatief hoër temperature kan funksioneer, om dan sodoende eerstens vir die knak in die ontwikkelingstempo-krommes verantwoordelik te wees, en tweedens, veroorsaak dat blootstelling aan relatief hoër temperature tussen anatrepe en die vroë volgroeide stadium, die ontwikkelingstempo op 'n latere stadium in die ontwikkeling versnel. (*Acanthacris*). Verdere eksperimente van De Villiers (1980 – persoonlike mededeling) buite die "optimum gebied van suksesvolle embrionale ontwikkeling", 16°C en $37,5^{\circ}\text{C}$, het bogenoemde verklaring nog verder gestaaf, met ander woorde, alhoewel *Acanthacris*-eiers nie suksesvol by hierdie twee temperature kon ontwikkel nie, kon dit wel tot die uitbroeistadium ontwikkel, mits die "kritiese periode" by $32,5^{\circ}\text{C}$ deurgemaak is.

3.2 NIMFALE ONTWIKKELING

3.2.1 Literatuuroorsig

Soos in die geval met die eierontwikkeling van *G. bimaculatus* is daar wat die nimfale ontwikkeling aanbetref, ook feitlik geen literatuur beskikbaar nie. Wat die kriekspesie *A. domesticus* betref, is daar wél inligting beskikbaar, maar hierdie inligting skyn in baie gevalle teenstrydig te wees .

Ghouri & McFarlane (1958) het 'n intensiewe studie van die nimfale ontwikkeling, asook die aantal nimf-instars, van drie verskillende kriekspesies gemaak. 'n Opsomming van hierdie resultate word in Tabel 5 getoon.

Volgens Ghouri & McFarlane (1958) het die vlerkstompies altyd gedurende die voorlaaste nimf-instar verskyn. Hierdie navorsers het verder gevind dat daar 'n toename in die aantal instars is met temperatuurverhoging. By 28°C was daar sewe tot agt instars en by 35°C, agt tot nege. Ook het die periode tussen die instars verkort met 'n verhoging in temperatuur. By 28°C was die interval tussen vervellings 6–14 dae en by 35°C het vervelling elke derde dag plaasgevind. Die feit dat daar 'n vermeerdering van nimf-instars met 'n verhoging in temperatuur is, word ook deur Wigglesworth (1950) vir ander insekspesies bevestig.

In teenstelling met Ghouri & McFarlane (1958) vind Bate (1971) vir dieselfde kriekspesie, dat daar 'n vermeerdering van nimf-instars, met 'n verlaging in temperatuur plaasvind. Hy het gevind dat die ontwikkelingsduur by 26,5°C twee maal langer duur as by 35°C en ook dat daar twee instars meer is as by 35°C.

Merkel (1977) ondersteun Bate (1971) se bevindinge en maak die aanname dat die ontwikkeling van die instars nie alleen van temperatuur nie, maar ook van dieet afhanklik is. Die aantal instars vermeerder met 'n afname in temperatuur sowel as 'n afname in proteïënhoud van die dieet. Hierdie navorser het gevind dat daar byvoorbeeld by 23°C en 'n 5% proteïëndieet, tien nimf-instars voorkom. In teenstelling hiermee vind sy vir dieselfde temperatuur, met 'n 30% proteïëndieet, 'n gemiddeld van 8,9 nimf-instars. By 'n temperatuur van 31°C en met dieselfde diëte as bogenoemde, was daar respektiewelik 9,0 en 7,9 instars. Hierdie bevindinge van Bate (1971) en Merkel (1977) word ook in die huidige studie bevestig (sien Tabel 6).

TABEL 5 OPSOMMENDE LITERATUUROORSIG VAN NIMFALE ONTWIKKELING BY VERSKILLENDE KRIEKSPESIEË SOOS DEUR VERSKEIE OUTEURS BEPAAL

OUTEUR	SPESIE	TEMP. °C DIEET	TYDSDUUR VAN ONVOLWASSE STADIUM (DAE)			TOTALE AANTAL INSTARS	VERSKYNING VAN DIE VLERKSTOMPIES/EIER BOOR
			♂	♀	TOTAAL		
Cappe de Bailon (1920)	<i>G. domesticus</i>	28-35 -	-	-	52	11	Eierboor: 5 ^e instar Vlerkstompies: 10 ^e "
Kemper (1937)	<i>G. domesticus</i>	Famertemp. -	-	-	147-154	10-12	-
Stone (1953)	<i>A. domestica</i>	32,2 Hoë proteïen dieet	-	-	30-35	-	-
Busvine (1955)	<i>G. domesticus</i>	26	108	115	-	-	-
		35	35	35	-	-	-
		Proteïen en vitamienbevattende mengsel					
Ghuri & McFarlane (1958)	<i>A. domesticus</i> Kanadese ras	23	104,0	114,0	109,0	-	Vlerkstompies gedurende voorlaaste ver-velling
		33	38,2	35,7	36,8	-	
		35	35,3	33,7	34,4	8-9	
	<i>G. sigillatus</i>	23	118	102	110	-	
		33	39	36	37	-	
		35	33	31	32	-	
	<i>Acheta configuratus</i> (Walk.)	23	94	104	98	-	
		33	50	51	51	-	
		35	51	54	53	-	
		Konyrantsoenkorrels					
Bate (1971)	<i>A. domesticus</i>	26,5	126,6	119,7	-	14	Eierboor: 8 ^e instar Vlerkstompies: 8 ^e "
		35	53,7	57,6	-	12	
		Rot/Marmotrantsoenkorrels					
Charpentier et al. (1972)	<i>A. domesticus</i>	30 Koringsemels; slaai	-	-	56	-	-
Dakshayani & Mathad (1973)	<i>P. gutti-ventris</i>	33	43,0	43,0	43,0	-	-
		35	38,0	36,0	37,0	-	
		38	-	64,1	-	-	
		Pluimveerantsoen					
Clifford et al (1977)	<i>A. domesticus</i>	30±0,5 Pluimveeaaanvangsgroeimeel 19% Proteïeninhoud	45	45	45	7-9	
Merkel (1977)	<i>G. bimaculatus</i>	29/11	-	-	58,9	9,3	
		23	-	-	79,2	8,9	
		33/15	-	-	49,0	8,6	
		27	-	-	38,2	7,8	
		37/19	-	-	34,8	8,1	
		31	-	-	29,2	7,9	
		Sintetiese dieet met 30% proteïeninhoud					
Tennis et al (1977)	<i>A. domesticus</i>	31±1 Kuikenmeel	51,3	50,3	36-54	-	-
Patton (1978)	<i>A. domesticus</i>	32±1 30% Proteïendieet	-	-	42-49	10	Eierboor: 5 ^e instar

Clifford *et al.* (1977) het gevind dat oorbevolking nie net lei tot 'n verandering in die ontwikkelingsduur van die nimf-instars nie, maar ook in die aantal nimf-instars. Bate (1971) het gevind dat daar geen verskil is in die ontwikkelingsduur van krieke wat nie-geïsoleerd en wat wél geïsoleerd grootgemaak word. Charpentier *et al.* (1972) het egter gevind dat twee of meer krieke saam, vinniger ontwikkel as wanneer hulle geïsoleerd gehou word.

Tennis *et al.* (1977) het die cerci en antennae van 'n groep krieke verwyder en gevind dat die groei ooreenstem met die van geïsoleerde krieke. Andersins is die ontwikkeling van nie-geïsoleerde krieke vinniger as geïsoleerde krieke. Hulle het verder gevind dat toenemende populasiedigtheid met 'n gepaardgaande afnemende oppervlakarea, lei tot 'n afname in grootte van volwasse krieke. Patton (1978) het egter in teenstelling hiermee, vir dieselfde kriekespesie, gevind dat daar geen verskil in die ontwikkelingsduur van geïsoleerde of nie-geïsoleerde krieke is nie, behalwe vir 'n hoër % mortaliteit by die nie-geïsoleerde krieke gedurende die aanvangsstadia.

Ghouri & McFarlane (1958) het in hul navorsing op *A. domesticus* gevind dat die ontwikkeling van die onvolwasse wyfie langer duur as dié van die mannetjie by 'n lae temperatuur (sien Tabel 5). By hoër temperature van 33°C en 35°C word hierdie verskynsel egter omgekeer en is die ontwikkelingsduur van die onvolwasse wyfie korter as dié van die mannetjie. Die outeurs gee egter geen verklaring vir hierdie verskynsel nie. Bate (1971) gee vir dieselfde spesie egter die teenoorgestelde resultate (sien Tabel 5). Hy het ook verder gevind dat die onvolwasse wyfies van hierdie kriekespesie aansienlik geaffekteer word, wanneer hulle twee verskillende diëte gevoer word. By 35°C neem die ontwikkelingsduur van die onvolwasse wyfie 48,9 ± 9,7 dae op 'n rot/marmotrantsoen en 56,6 ± 6,9 dae op 'n koolrantsoen. Vir die onvolwasse mannetjie op dieselfde rantsoene en temperatuur, neem die ontwikkeling 48,3 ± 12,3 dae en 53,3 ± 7,0 dae onderskeidelik. Geen verklaring hiervoor word egter gegee nie.

Busvine (1955) het gevind dat *G. domesticus* bevredigend geteel kan word tussen 25°C en 35°C. Hy het by 40°C ook ontwikkeling gekry, maar dit het baie langer geneem as by 35°C en hy het dit as 'n ongunstige temperatuur beskou. Ontwikkeling onder 25°C het baie stadig verloop. Ghouri & McFarlane (1958) het gevind dat die kortste ontwikkelingsduur by 35°C plaasvind. Vir *A. configuratus* het hulle gevind dat by 38°C daar reeds binne tien dae 'n 49% mortaliteit onder die nimfe voorgekom het. Verder het 'n temperatuur van 41°C 'n 100% mortaliteit binne tien dae veroorsaak. Dakshayani & Mathad (1973) het m.b.v. eenvoudige t-toetse 'n optimale ontwikkelingstemperatuur van 35 ± 1°C vir *P. guttiventris* bepaal. By hierdie temperatuur het ontwikkeling die vinnigste plaasgevind

(37 dae) en die % oorlewing was die hoogste naamlik 83%. By 38°C was die % oorlewing 3% en by 40°C het geen ontwikkeling plaasgevind met 'n gepaardgaande 100% mortaliteit. Hoffmann (1974) het gevind dat daar by *G. bimaculatus* geen vervelling plaasvind onder 20°C nie. Hy bepaal dat die optimale ontwikkelingstemperatuur vir hierdie spesie $34 \pm 2^\circ\text{C}$ is, hoewel daar 'n hoë % mortaliteit voorkom. Clifford *et al.* (1977) het gevind dat groei en ontwikkeling van *A. domesticus* by 'n temperatuur laer as 27°C baie stadig is. Hulle beweer verder dat 'n geringe verhoging van 0,5°C van 30,5°C na $31,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$ oor 'n periode van 'n paar weke 'n tien dae verkorting in die lewensiklus tot gevolg het.

McFarlane (1964) beweer dat *A. domesticus* die beste groei op 'n 20–30% proteïëndieet, terwyl Merkel (1977) vir *G. bimaculatus* min of meer dieselfde resultate verkry het, behalwe dat daar 'n verwantskap tussen dieet en temperatuur aangeteken word. Merkel (1977) bewys dat groei en ontwikkeling beide temperatuur en dieet afhanklik is. Sy bepaal dat vir optimalisasie by konstante temperature dié dieet 'n 30% proteïënhoud moet bevat en by wisselende temperature was 'n dieet met 'n 15–50% proteïënhoud die beste. Patton (1978) steun haar resultate en bepaal 'n optimale dieet met 'n 30% proteïënhoud vir *A. domesticus*. Hy is egter nog onseker of temperatuur in kombinasie met dieet, 'n bepalende faktor vir die aantal instars is.

Uit die literatuur kan dus afgelei word dat enige van die genoemde kriekspesies suksesvol kan ontwikkel by 30°C tot 35°C en dat 'n dieet met 'n proteïënhoud van 30%, heeltemal voldoende is vir optimale ontwikkeling.

3.2.2 Tempo van ontwikkeling van *G. bimaculatus* by verskillende konstante temperature.

'n Eksperiment is opgestel om die tydsduur van ontwikkeling, asook die aantal nimf-instars van *G. bimaculatus*, by verskillende konstante temperature in die laboratorium te bepaal.

Eiers met 'n ouderdom van vyf uur, is by $35,0 \pm 0,1^\circ\text{C}$ geplaas. Hulle het na 7 dae uitgebroei en die nimfe is gebruik om die effek van die volgende konstante temperatuur-behandelings op die ontwikkelingstempo te bepaal. Die behandelings wat toegepas is, was as volg: 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C en 38°C.

By elke temperatuur-behandeling is daar 15 krieke geïsoleerd in petribakkies gehuisves. Op die bodem van elke petribakkie is filtreerpapier, met twee "polytop" proppies

daarop geplaas, een met klam watte en een met die voorgeskrewe dieet (sien 2.2). Die klam watte het die normale “drinkwater” vervang, om verdrinking by hierdie vroeë instars te voorkom.

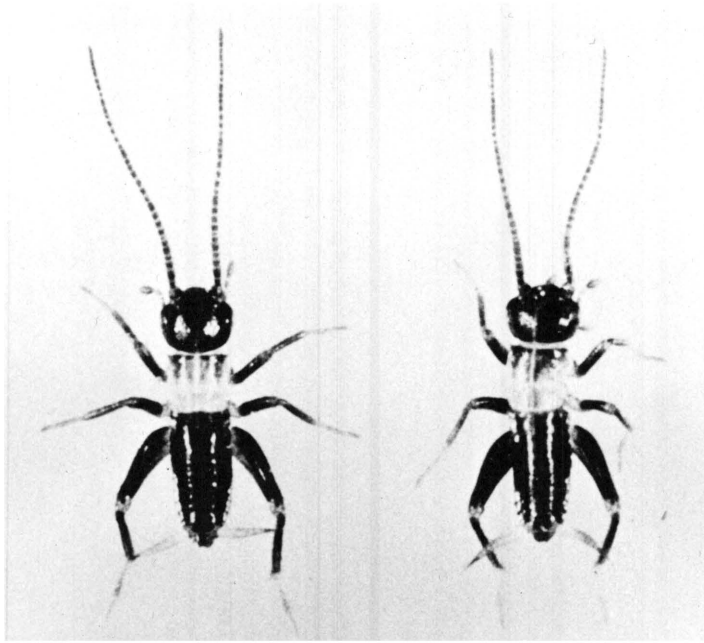
Die krieke is vanaf die tweede nimf-instar met rooi waterverf gemerk, is daaglik onder observasie gehou en na elke vervelling weer gemerk. Sodoende kon elke nimf-instar met sekerheid bepaal word. Die resultate word in Tabel 6 aangetoon.

TABEL 6 Gemiddelde tydsduur van nimfale ontwikkeling van *G. bimaculatus* by verskillende konstante temperature

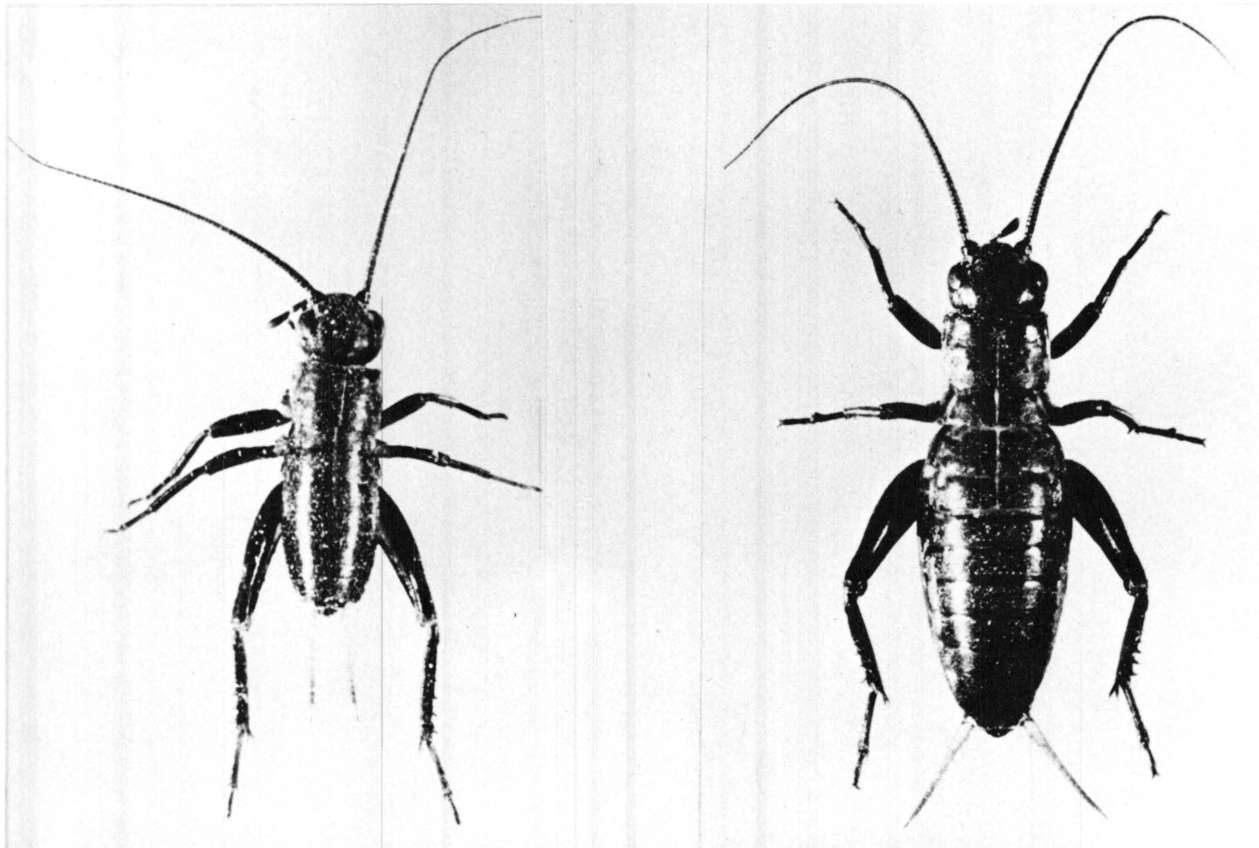
Totale aantal instars	Gemiddelde tydsduur van ontwikkeling (dae) by verskillende temperature			
	20°C	25°C	30°C	35°C
	Gem. SA.	Gem. SA.	Gem. SA.	Gem. SA.
1	10,2 ± 2,5	6,4 ± 0,8	3,8 ± 0,6	3,0 ± 0
2	9,0 ± 1,8	5,4 ± 1,0	2,9 ± 0,3	2,0 ± 0
3	15,2 ± 3,1	6,7 ± 1,1	3,7 ± 1,0	2,4 ± 0,7
4	9,4 ± 1,9	6,9 ± 1,1	3,4 ± 0,7	2,9 ± 0,6
5	14,2 ± 4,0	6,8 ± 1,2	4,3 ± 0,5	3,4 ± 1,1
6	14,6 ± 2,3	8,0 ± 1,9	7,9 ± 2,6	3,3 ± 0,4
7	14,2 ± 1,9	10,5 ± 1,2	4,6 ± 0,9	3,6 ± 0,7
8	15,2 ± 1,1	10,6 ± 1,5	5,2 ± 1,2	5,7 ± 2,0
9	17,2 ± 1,3	10,0 ± 2,0	9,0 ± 1,9	
10	17,4 ± 1,3	9,3 ± 1,7	10,0 ± 1,0	
Totaal:	136,6 ± 7,3	80,6 ± 4,3	54,8 ± 2,5	26,3 ± 2,2
♂	127,4 ± 2,7	73,8 ± 1,3	57,4 ± 2,1	27,2 ± 2,0
♀	145,8 ± 3,6	89,1 ± 1,0	52,2 ± 2,0	25,4 ± 1,7

3.2.3 Algemene beskrywing

Die eerste nimf-instar, d.w.s. die pasuitgebroeide kriek, word altyd gekenmerk deur 'n liggeel- pronotum, wat swart verkleur na die eerste vervelling (Fig. 6). Tot en met die derde nimf-instar het die agterlyf van die krieke 'n kenmerkende silindriese vorm (Fig. 7), wat in die daaropvolgende drie tot vier instars verander tot meer ovaal-vormig (Fig. 8). Afsies van die temperatuur waarby die krieke was, het die vlerkstompies en eierboor van die wyfies, altyd gedurende die tweede laaste nimf-instar verskyn (Fig. 9). Pas na vervelling is die kriek ongepigmenteerd en is vir 'n



6



7



8

paar uur daarna onaktief. Dit is ook gedurende die laaste vervelling waar die grootste mate van kannibalisme voorkom, want die krieke is dan baie geneig om aan 'n pas vervelde kreek te vreet, veral aan die tegmina wat een tot twee uur na vervelling eers uitgestulp word.

Tydens hierdie vervelling hang die volgroeiende nimf (Fig. 10) in 'n kenmerkende kop-na-onder posisie teen die kant van die hok. Na ongeveer 'n uur skeur die pronotum oorlangs oop en die kreek krui, kop eerste, binne tien minute uit die ou vel. Pigmentasie vind eerste in die sterniete plaas, daarna die pronotum en die res van die agterlyf, die kopkapsule en laastens die tegmina.

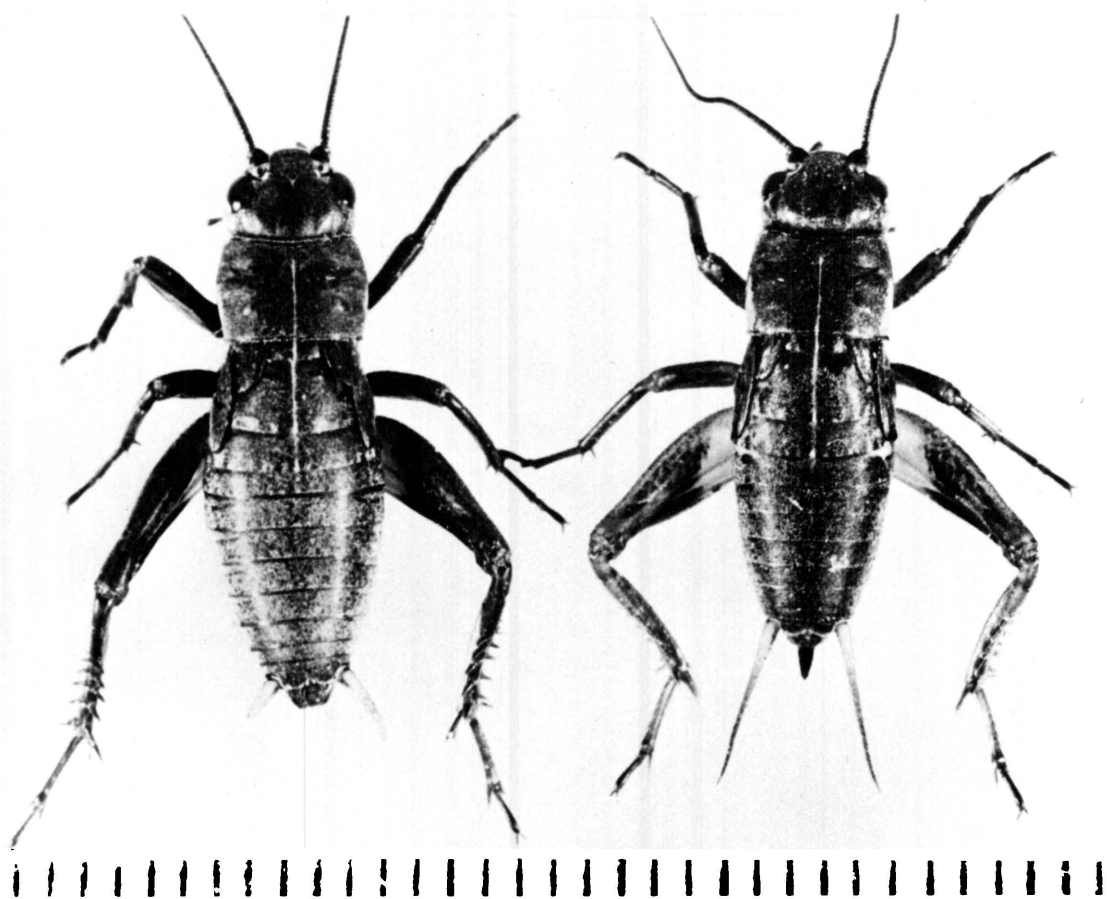
3.2.4 Ontwikkelingstempo

In Tabel 6 word die gemiddelde tydsduur van ontwikkeling van die onvolwasse kreek by die verskillende konstante temperature getoon. By 15°C kon daar geen ontwikkeling bespeur word nie en het al die krieke na ± 32 dae gevrek. By 38°C het die krieke nie verder as die eerste nimf-instar ontwikkel nie en was die mortaliteit na 4 dae 92% en die res het binne die volgende 6 dae gevrek. Die totale gemiddelde tydsduur van ontwikkeling vir die onvolwasse stadium van *G. bimaculatus* het 136,6 \pm 7,3 dae by 20°C; 80,6 \pm 4,3 dae by 25°C; 54,8 \pm 2,5 dae by 30°C en 26,3 \pm 2,2 dae by 35°C geduur. By die laer temperature naamlik 20°C en 25°C, het die wyfies aansienlik stadiger as die mannetjies ontwikkel.

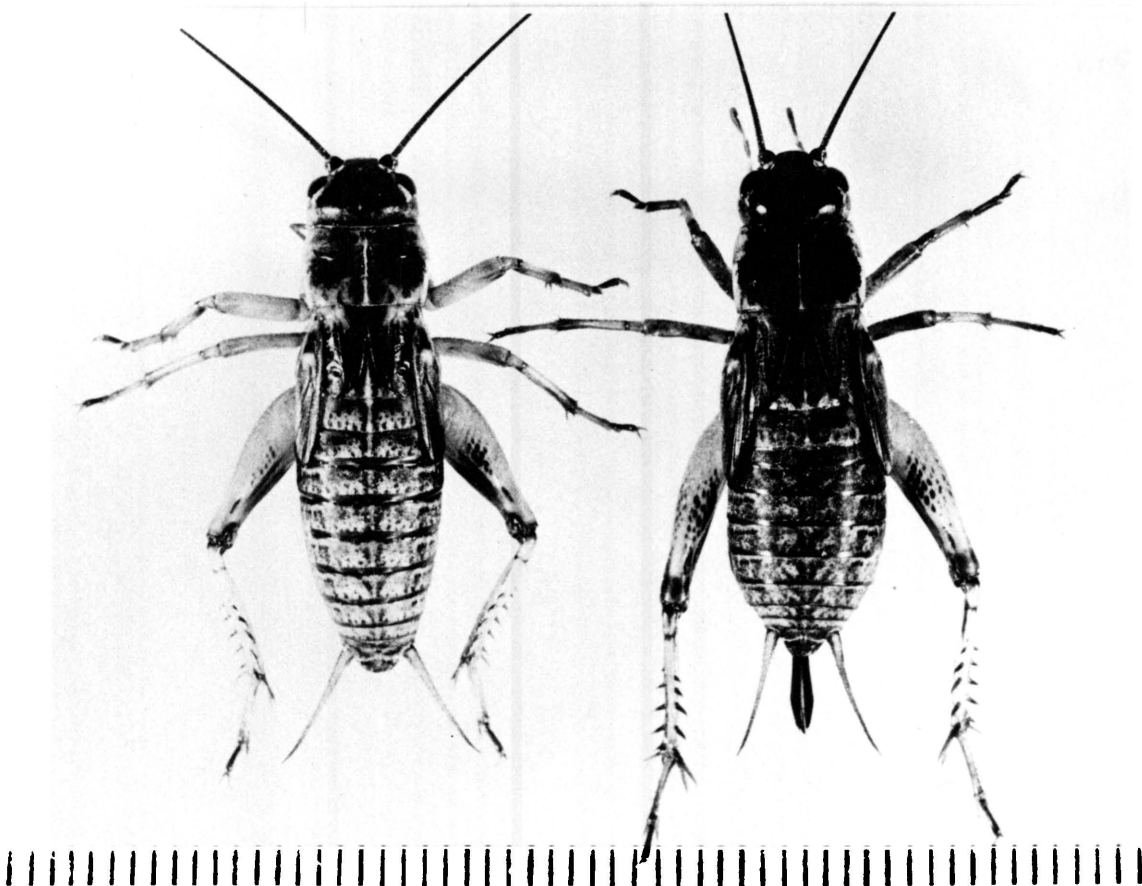
By die hoër temperature van 30°C en 35°C word hierdie verskynsel egter omgekeer en ontwikkel die wyfies vinniger as die mannetjie (sien Tabel 5, Ghouri & McFarlane, 1958). Tot op hede kan daar geen verklaring vir hierdie verskynsel gegee word nie.

Tydens hierdie studie is gevind dat die vlerkstompies en eierboor van die wyfie gelyktydig verskyn en wel gedurende die voor-laaste nimf-instar, onafgesien van temperatuur. Dit is dan ook die eerste stadium waar die wyfies van die mannetjies onderskei kan word. By 20°C, 25°C en 30°C het die vlerkstompies en eierboor van die wyfie gedurende die agtste tot negende nimf-instar verskyn en die totale aantal nimf-instars het gewissel tussen nege en tien. By 35°C was daar in totaal agt instars en het die vlerkstompies en eierboor, gedurende die sewende nimf-instar verskyn. Hierdie krieke was opvallend meer sensuiewaagtig, aktief aggressief en geïrriteerd in vergelyking met die krieke by ander temperature. 'n Resultaat van hierdie geïrriteerdheid was dat hulle die plastiese houers met voedsel en water tot fyn stukkies met die mandibels gekerf het, sonder om dit in te neem.

By 35°C was die tydsduur van ontwikkeling die kortste en die % mortaliteit die laagste, naamlik 20%. Hierdie temperatuur kan dus as optimaal vir ontwikkeling van *G. bimaculatus* beskou word.



9



10

3.2.5 Die funksionele verwantskap tussen nimfale ontwikkeling en temperatuur

Die eksperimentele resultate soos verkry in 3.2.2 is, soortgelyk aan dié van die eierontwikkeling, geanaliseer om die wiskundige verwantskappe tussen nimfale ontwikkeling en temperatuur te bepaal. Hierdie bewerkings word in Bylaag B getoon.

Die funksionele verwantskap tussen ontwikkelingsduur Y en 'n konstante temperatuur T , kan met behulp van die volgende vergelyking omskryf word:

$$Y = 10^{[3,1 - T/20,83]} \dots\dots\dots 10$$

waar

Y , die ontwikkelingsduur in dae is en
 T , die temperatuur in $^{\circ}\text{C}$ is.

Die ontwikkelingstempo ϕ , in % groei per dag, neem logaritmiies toe met 'n toename in temperatuur. Dit word grafies voorgestel in Fig. 11 en kan met behulp van die volgende vergelyking omskryf word:

$$\phi = 10^{[T/20,83 - 1,1]} \dots\dots\dots 11$$

In teenstelling met die eierontwikkeling verander die helling van ϕ kontinu, met 'n verandering in temperatuur en kan uitgedruk word as $\frac{d\phi}{dT}$. Hierdie verwantskap word grafies voorgestel in Fig. 12 en kan met behulp van die volgende vergelyking omskryf word:

$$\frac{d\phi}{dT} = (0,11) 10^{[T/20,83 - 1,1]} \dots\dots\dots 12$$

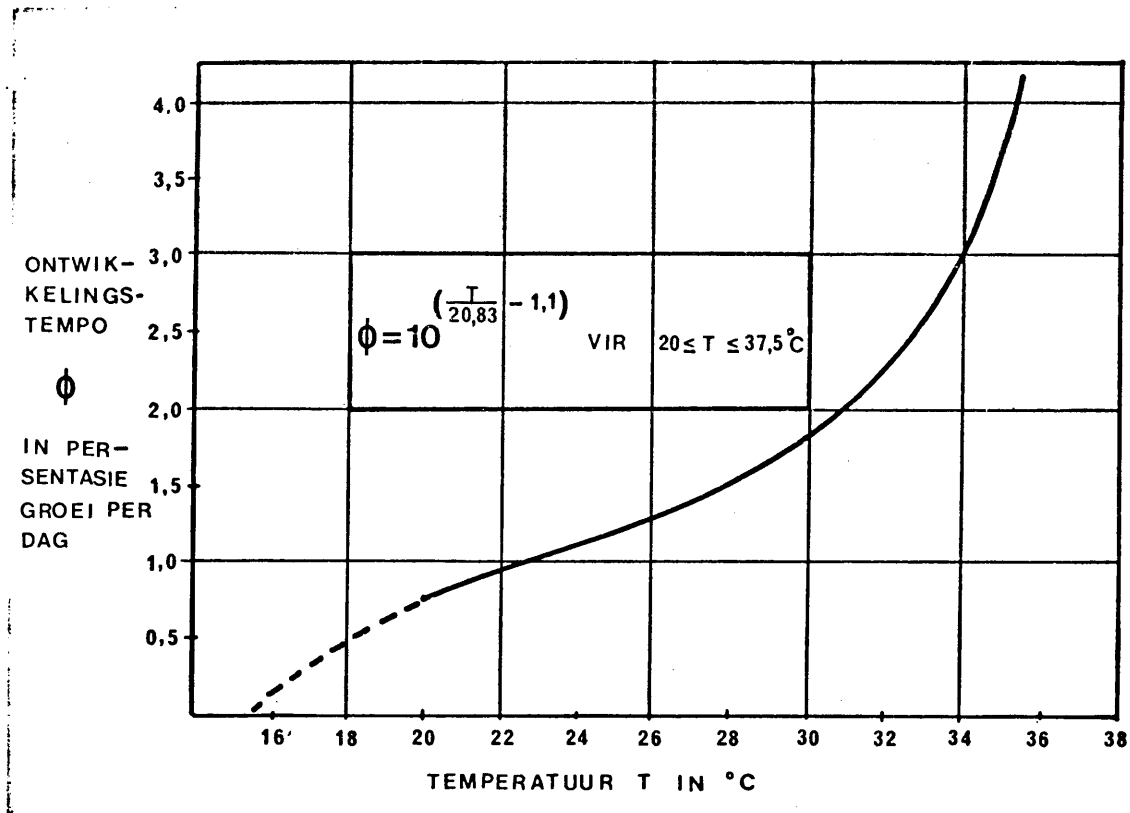
Die wiskundige analise van die funksionele verwantskap tussen die ontwikkelingstempo en 'n sinusvormige wisselende temperatuur, kan nou na aanleiding van die voorafgaande vergelykings, as volg uitgedruk word:

$$\phi_G = \frac{4,52}{a} \left[10^{a/20,83} - 10^{-a/20,83} \right] \phi \text{ konstant} \dots\dots\dots 13$$

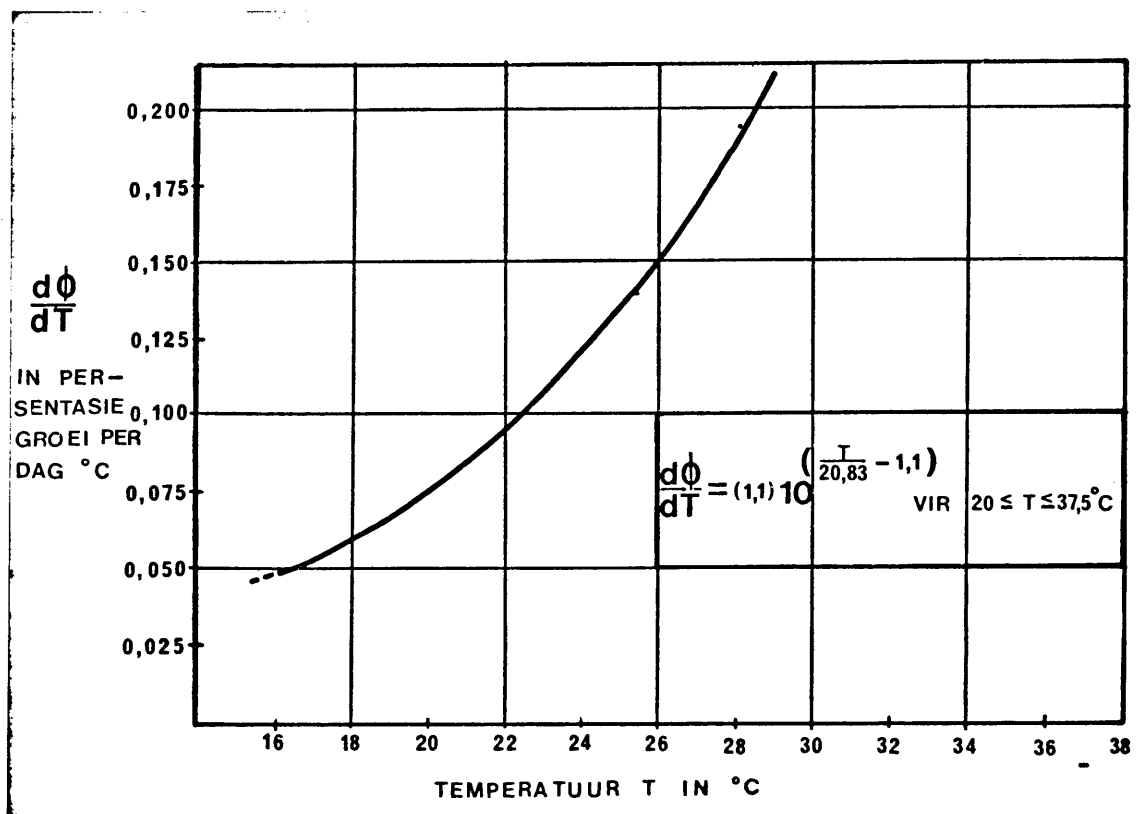
waar

ϕ_G , die ontwikkelingstempo in % groei per dag is vir 'n wisselende temperatuur,

a , die amplitude van die wisselende temperatuur is, en



FIGUUR 11 Die ontwikkelingstempo van *G. bimaculatus*-nimfe by verskillende konstante temperature



FIGUUR 12 Die tempo-verandering in die ontwikkelingstempo van *G. bimaculatus*-nimfe by verskillende konstante temperature

Φ_{Konstant} die ontwikkelingstempo in % groei per dag is vir 'n konstante temperatuur wat ooreenstem met die gemiddeld van die wisselende temperatuur.

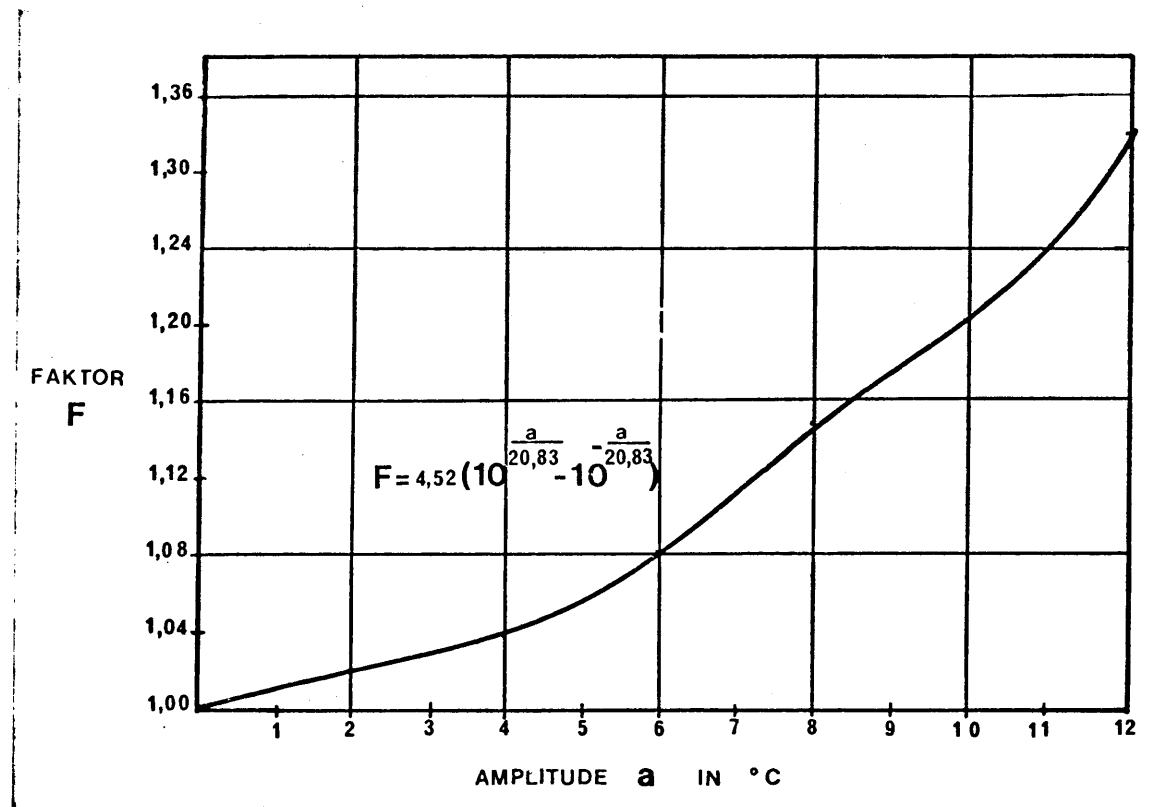
Vir 'n gegewe gemiddelde temperatuur T_G , sal die ontwikkelingstempo Φ_G , dus met 'n faktor $F = \frac{4,52}{a} \left[10^{a/20,83} - 10^{-a/20,83} \right]$ toeneem, met 'n toename in die amplitude a .

Hierdie verwantskap tussen die faktor F en die amplitude a , word in Fig. 13 getoon.

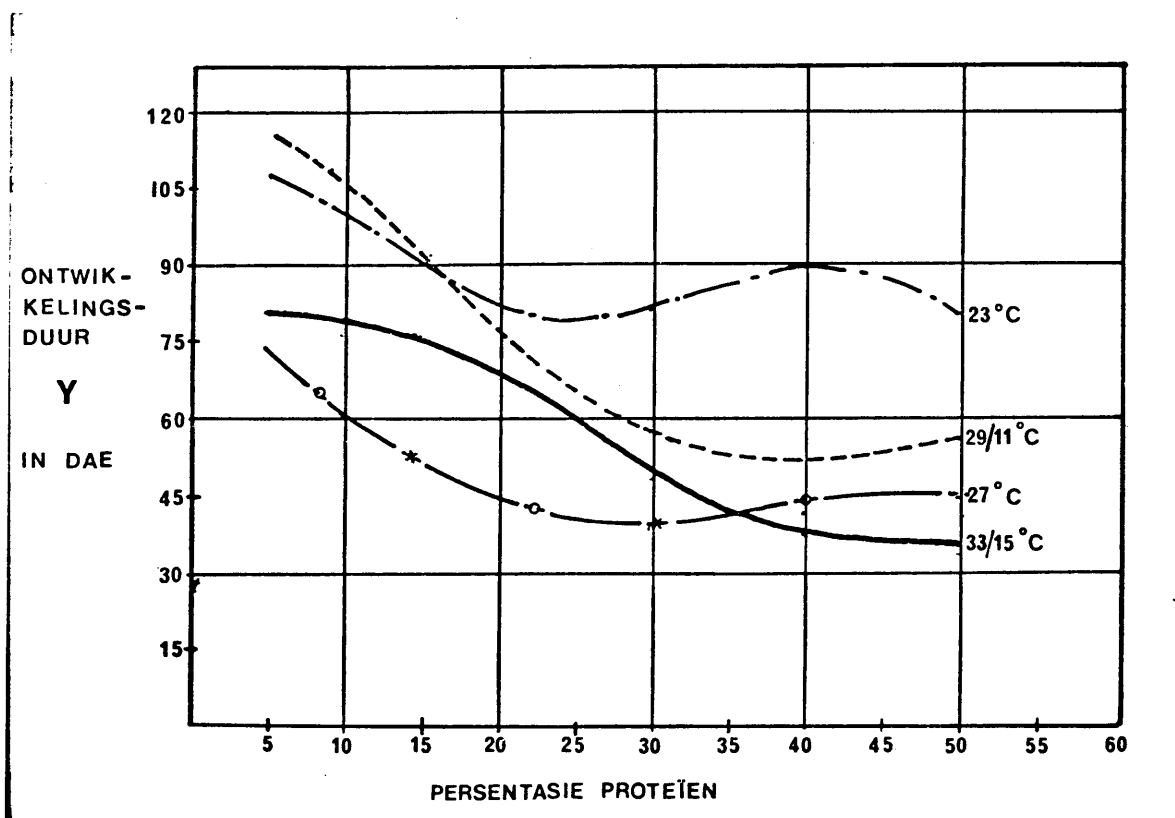
Hierdie teoretiese verwantskap ondersteun Kaufmann (1932) se waarnemings. Hy het gevind dat vir 'n bepaalde gemiddelde temperatuur, die nimfale ontwikkelingstempo toeneem met 'n toename in die amplitude.

Merkell (1977) het gevind dat die proteïënhoud van rantsoene, by wisselende temperature, 'n invloed op die nimfale ontwikkeling van *G. bimaculatus* het. Sy beweer dat die effek van wisselende temperature, by lae proteïënhoud rantsoene van 5%–15%, nie so groot is as by hoër proteïënhoud rantsoene van 40%–50% nie. Sy gee egter geen verklaring hiervoor nie. 'n Afleiding wat moontlik gemaak kan word, is dat temperatuur 'n invloed op die eetgewoontes van die nimfe mag hê. By die lae proteïënhoud rantsoene vreet die krieke waarskynlik voortdurend, ongeag temperatuur, om aan hul energiebehoefes te voorsien. Hierteenoor sal die krieke op die hoër proteïënhoud rantsoen 'n stadium bereik waar hulle vanweë die hoër inname van proteïëne minder gereeld vreet. 'n Verwerking van Merkel (1977) se resultate in die vorm soos getoon in Fig. 14, ondersteun hierdie gevolgtrekking.

Merkel (1977) beweer egter verder dat die nimfale ontwikkelingstempo nie altyd vinniger is by wisselende temperature nie. Dit is egter in teenstelling met die bevindinge van Kaufmann (1932), asook soos gevind in die huidige studie. Dit kan slegs toegeskryf word aan die eetgewoontes van die kreek-nimfe, aangesien daar in hierdie studie ootseglik bewys is, dat daar wél 'n fisiologiese verwantskap tussen nimfale ontwikkeling en temperatuur is. Hierdie aspek lewer verdere navorsingspotensiaal.



FIGUUR 13 Die faktor F waarmee die ontwikkelingstempo van *G. bimaculatus*-nimfe toeneem by wisselende temperature, met 'n verhoging in die amplitude.



FIGUUR 14 Die ontwikkelingsduur van *G. bimaculatus*-nimfe by verskillende konstante proteïeninhoud-rantsoene (Merkel, 1977).

3.3 VOLWASSE STADIUM

3.3.1 Literatuuroorsig

Soos die geval met die res van die lewensloop van *G. bimaculatus*, is die literatuur wat beskikbaar is omtrent die volwasse stadium van enige kriekspesie, beperk en teenstrydig. 'n Opsomming van die resultate, soos verkry deur die verskeie outeurs word in Tabel 7 getoon. Vir *A. domesticus* wissel die voor-eierlêperiode byvoorbeeld van 42 dae by 32,2°C (Burkhardt *et al.*, 1970), tot 4,5 dae by 32,1°C (Patton, 1978). Die vrugbaarheid van die wyfies wissel van 40 eiers (Kemper, 1937), tot 2 600 eiers (Stone, 1953) per wyfie.

Bate (1971) het twee groepe van *A. domesticus*, wat respektiewelik in Januarie en September versamel is, in die donker by 26,5°C gehou en met mekaar vergelyk wat vrugbaarheid en lewensduur aanbetref (sien Tabel 7). In hierdie vergelyking van die twee groepe is daar 'n baie groot verskil, veral as daar op die lewensduur van die mannetjie gelet word. Die vraag ontstaan onwillekeurig of hierdie outeur wél met dieselfde spesie gewerk het.

Burkhardt *et al.* (1970) is die enigste outeur wat van 'n eierlêpiek by *A. domesticus* melding maak en wel gedurende die tweede tot derde week, van die vier weke eierlêperiode.

Hoffmann (1974), wat die effek van konstante en wisselende temperature met mekaar vergelyk het by *G. bimaculatus*, het bepaal dat die maksimale lewensduur by 20°C verkry word, naamlik 56 dae vir die mannetjie en 48 dae vir die wyfie. Hy het verder bepaal dat wisselende temperature die lewensduur van die geslagte, asook die lengte van die lewensduur beïnvloed. By 'n 12°C amplitude word die lewensduur van die wyfie teenoor dié van die mannetjie bevoordeel met 5–15%. By 'n 18°C amplitude vrek alle krieke twee tot ses dae vroeër en is die % mortaliteit baie hoër. Hoffman (1974) vind verder ook dat die wyfies by 43°C slegs 3,5 uur leef en die mannetjies ses uur. Hy bepaal hierdie temperatuur as 'n boonste dodelike drempelwaarde. By 'n onderste dodelike drempelwaarde van 0°C leef die wyfies 60 uur en die mannetjies 72 uur.

Ghouri & McFarlane (1958) het gevind dat daar 'n verhoging in die eierproduksie is, met 'n verhoging in temperatuur (sien Tabel 7). Hulle word ondersteun deur Hoffmann (1974) wat dieselfde tendens by *G. bimaculatus* gevind het. Hy het bepaal dat wyfies by 20°C baie min eiers lê (276 ± 163) en by 27°C en 34°C respektiewelik 850 ± 504 en 999 ± 636 eiers per wyfie. Hy het egter verder gevind dat die % eierlegging ook afneem met 'n verhoging in temperatuur. By 38°C was die eierlegging 80% en by 40/22°C, was dit 60% van die normale aantal. Hoffmann (1974) het verder bepaal

TABEL 7 OPSOMMENDE LITERATUURORSIG VAN LEWENSDUUR EN VRUGBAARHEID VAN DIE VOLWASSE STADIUM BY
 VERSKILLENDE KRIKESPESES SOOS DEUR VERSKEIE OUTEURS BEPAAL

OUTEUR	SPESIE	TEMP. °C DIEET	LEWENSDUUR VAN VOLWASSESTADIUM (DAE)					GEMIDDELDE AANTAL EIERE PER ♀	
			♂	♀	VOOR- EIERLE- PERIODE	EIERLE- PERIODE	NA-EIER- LEPERIO- DE	TOTAAL	PER DAG
Kemper (1937)	<i>G. domesticus</i>	Kamertemp. -	-	-	-	-	-	-	40-170
Stone (1953)	<i>A. domestica</i>	26,6 Hoë proteien- dieet	-	-	-	-	±90	-	2 600
Ghourri & McFarlane (1958)	<i>A. domesticus</i>	28	-	10	35	19	64	-	728
	<i>Kanadese ras</i>	35	-	5	36	16	57	-	1 060
	<i>G. sigillatus</i>	28	-	8	36	7	51	-	667
	<i>A. configuratus</i>	28 Konyrantsoen- korrels	-	9	44	8	61	-	864
Burkhardt et al (1970)	<i>A. domesticus</i>	32,2 Honderantsoen- korrels	-	42	28	-	-	-	-
Bate (1971)	<i>A. domesticus</i>	26,5*	105,7 ±27,7 29,2 ±9,4	36,2 ±13,2	57,1 ±31,9	11,5 ±8,6	99,9 ±37,2	302,0 ±297,3	1 095
		** Rot/Marmot- rantsoen- korrels		±10,7	±12,3	±17,1	±16,1	±84,3	218
Hoffmann (1974)	<i>G. bimaculatus</i>	20	56	10,4	-	-	48	-	276 ± 163
		27	37	-	-	-	39	-	850 ±504
		34	23	4,6	-	-	28	-	999 ±636
		37/7	25	-	-	-	35,5	-	745 ±311
		24/12	-	-	-	-	-	-	1433 ±509
		31/19	-	-	-	-	-	-	-
		Sintetiese dieet 1g = 2,88KCal							
Bentur & Mathad (1975)	<i>P. guttiventris</i>	31±1 Gekonsentreer- de pluimvee- rantsoen	58,4 ±7,9	-	-	-	58,3 ±6,5	35,1 ±2,0	1 493,3
Clifford et al. (1977)	<i>A. domesticus</i>	30±0,5 Kuikenmeel 19% Prot.inhoud	90	-	-	-	70	-	-
Patton (1978)	<i>A. domesticus</i>	32±1 30% Proteien- inhoud dieet	-	4,5	21	-	-	-	1 200 - 1 500

* Versamel gedurende Januarie

** Versamel gedurende September

dat eierlegging by wisselende temperature 1,4–3 maal hoër is as by ooreenstemmende konstante temperature. Volgens Hoffmann (1974) word 'n maksimale eierlegging van $1\ 324 \pm 637$ by $31/19^{\circ}\text{C}$ verkry.

3.3.2 Algemene beskrywing

In die volwasse stadium is daar twee duidelik opmerkbare verskille waarvolgens die mannetjie en wyfie kriek van mekaar onderskei kan word (Fig. 15).

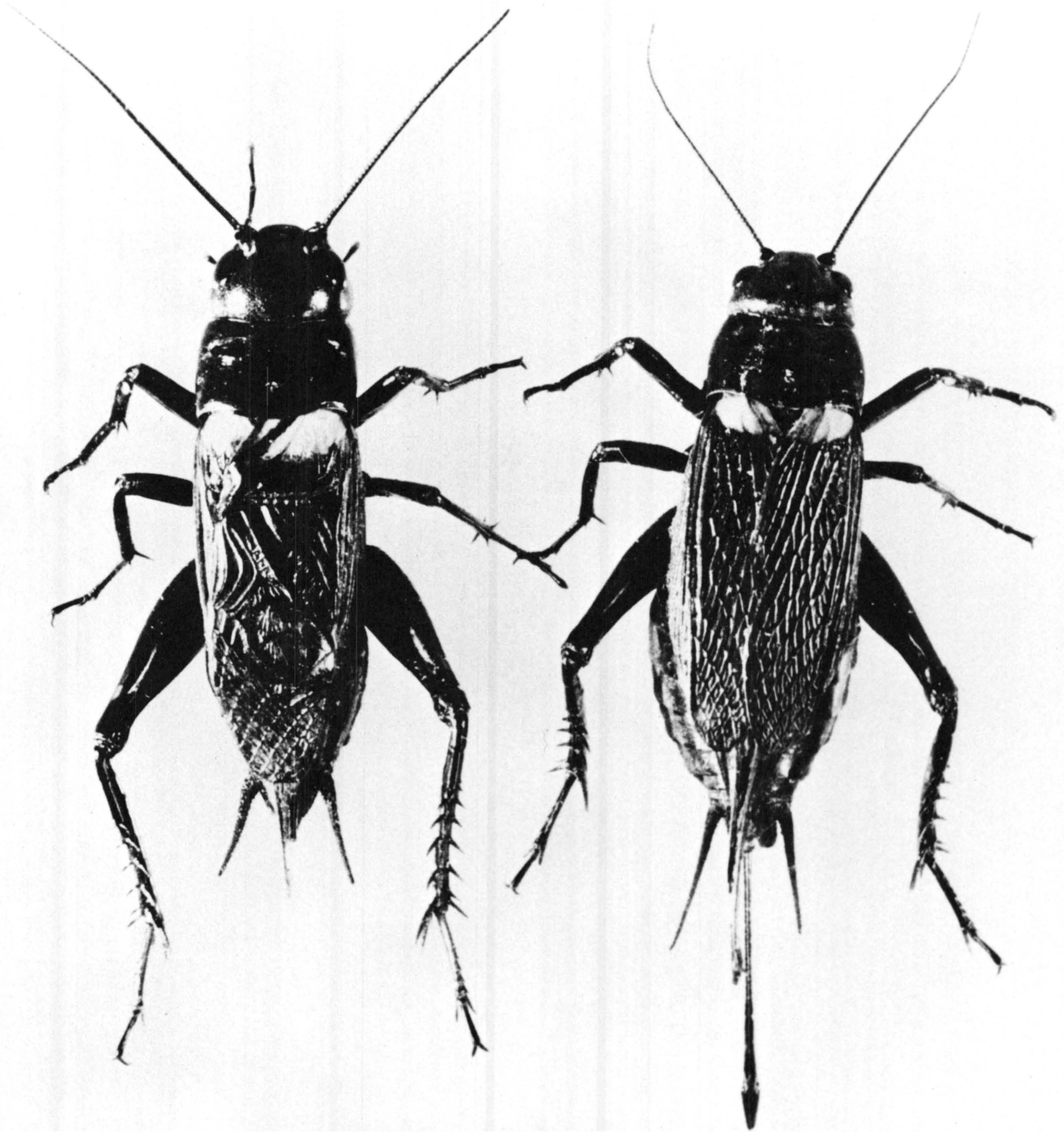
Die vlerkare op die tegmina van die mannetjie is onreëlmatig en vorm 'n opvallende sirkelvormige gebied. Hierdie gebied dien as klankversterking vir die tjirp-geluid wat die mannetjie voortbring. In teenstelling hiermee is die vlerkare op die tegmina van die wyfie reguit en ewewydig, sonder enige klankversterker gebied. Die wyfie kan geen tjirp-geluid voortbring nie.

Tweedens het die wyfie 'n lang, dun, spiesvormige eierboor op die punt van die agterlyf. Dit ontbreek by die mannetjie.

3.3.3 Bepaling van die lewensduur en vrugbaarheid van die volwassene

'n Eksperiment is opgestel om die lewensduur van die volwasse kriek te bepaal, met inbegrip van die voor-eierlêperiode, eierlêperiode, na-eierlêperiode en vrugbaarheid van die wyfie. Hierdie eksperiment is by 'n wisselende sowel as die ooreenstemmende konstante temperatuur uitgevoer.

Vier-en-twintig laaste nimf-instar krieke, geteel by 30°C , is aan die volgende twee temperatuur-behandelings blootgestel: $27/16^{\circ}\text{C}$ en die ooreenstemmende konstante temperatuur naamlik $21,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$. 'n Fotoperiode van 16L:8D is gehandhaaf. Elke behandeling het uit ses herhalings bestaan van een mannetjie en een wyfie elk. Elke herhaling is in 'n teelthok van 200 x 200 x 200 mm geplaas. Voedsel en water is voorsien volgens die teelmetode (sien 2.2). 'n Standaard watekussinkie, ovaalvormig, 7,5 x 5,5 cm, 'n dikte van 1,5 cm en 'n gewig van 1,3 g, is vanaf die eerste dag van volwassewording aan elke wyfie voorsien, nadat dit met 10 ml water benat is. Die medium is daaglik vervang, die aantal eiers gelê per wyfie, getel en daarna by 35°C geplaas vir uitbroei. Dit is tot aan die einde van die lewensduur gedoen. Die eiers het deurentyd uitgebroei en kon dus as lewenskragtig beskou word.



TABEL 8 Lewensduur en vrugbaarheid van die volwasse *G. bimaculatus* onder wisselende, asook die ooreenstemmende konstante temperatuur.

Temperatuur (°C)	Voor-eierlê- periode (dae)	Eierlê- periode (dae)	Na-eierlê- periode (dae)	Gemiddelde aantal eiers per wyfie		Tydsduur van volwasse stadium	
				Totaal	Per dag	♂	♀
21,5 ± 0,1C	14,0 ± 6,1	53,0 ± 12,1	17,6 ± 2,5	1006,3 ± 505,8	18,8 ± 9,6	97,2 ± 12,1	88,6 ± 13,7
27 /16 16L : 8D	8,4 ± 4,0	67,4 ± 16,3	18,2 ± 4,0	4065 ± 313,6	62,5 ± 11,7	106,0 ± 13,8	99,8 ± 9,6

Vanuit die resultate soos weergegee in Tabel 8, kan afgelei word dat daar wesentlik nie 'n groot verskil in die lewensduur van die krieke by die twee verskillende temperature was nie, behalwe dat die eierlêperiode 14 dae langer was by die wisselende temperatuur. Beide die mannetjie en die wyfie het langer geleef by die wisselende temperatuur. Dit was verder opvallend dat die eierlegging per wyfie, in totaal met 75% toegeneem het by die wisselende temperatuur, teenoor dié van die konstante temperatuur. Dit ondersteun die waarneming van Hoffman (1974) wat gevind het dat eierlegging by wisselende temperature 1,4–3 maal hoër is, as by ooreenstemmende medium konstante temperature.

Die optimale toestande ten opsigte van vrugbaarheid en lewensduur, kan dus beskou word as 'n gematigde wisselende temperatuur, 'n dieet met 'n 30% proteïënhoud, 'n fotoperiode van 16L:8D en 'n geskikte eierlêmedium. Hierdie aanname kan gemaak word op grond van die feit dat daar nêrens in die literatuur so 'n hoë vrugbaarheidssyfer per wyfie verkry is, soos wat in hierdie studie vermeld word nie.

Geen eierlêpiek was in die studie waargeneem nie (sien 3.3.1, Burkhardt *et al.*, 1970).

Verder kan ook net melding gemaak word van die feit dat die krikwyfie van *G. bimaculatus* onder geen omstandighede kan eiers lê, indien 'n geskikte eierlêmedium nie beskikbaar is nie. So 'n wyfie leef nie lank nie. Daar is eksperimenteel vasgestel dat die eierkelk (calyx), van die ovaria so oormatig met eiers gevul word, dat ander organe soos byvoorbeeld die spysverteringskanaal, oënskynlik nie meer normaal kan funksioneer nie en dat die eierkelke selfs kan bars.

3.3.4 Paringsgedrag

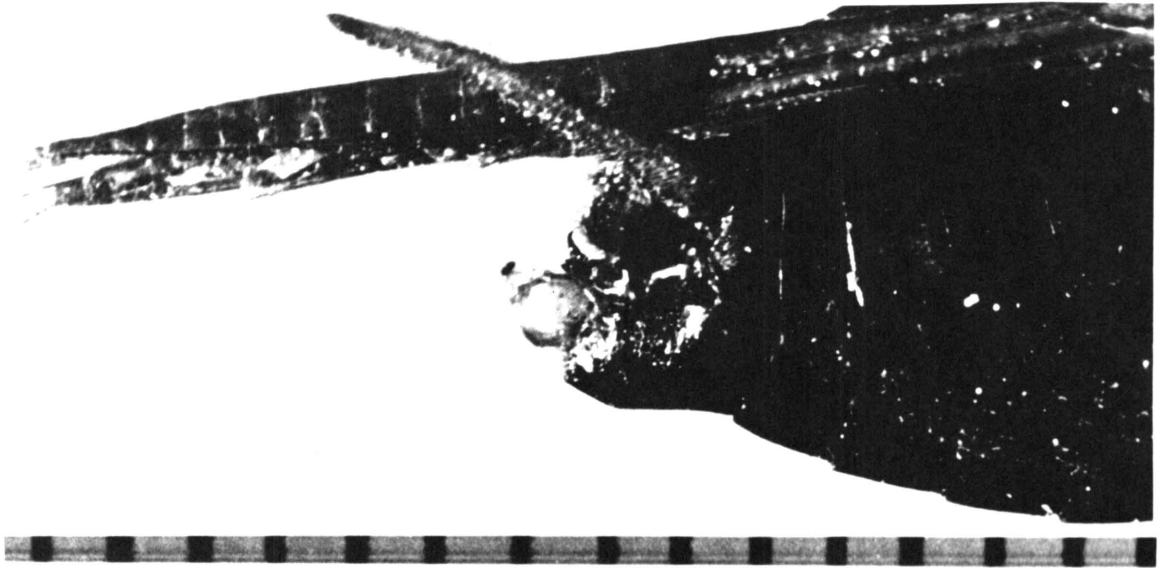
Geen literatuur is beskikbaar omtrent die paringsgedrag van *G. bimaculatus* nie. Eie waarneming was slegs bloot uit belangstelling en is nie in detail nagevors nie. Volgens

Chapman (1969) geskied paring by krieke deur middel van die oordraging van 'n spermatofoor of spermsak en geskied dikwels.

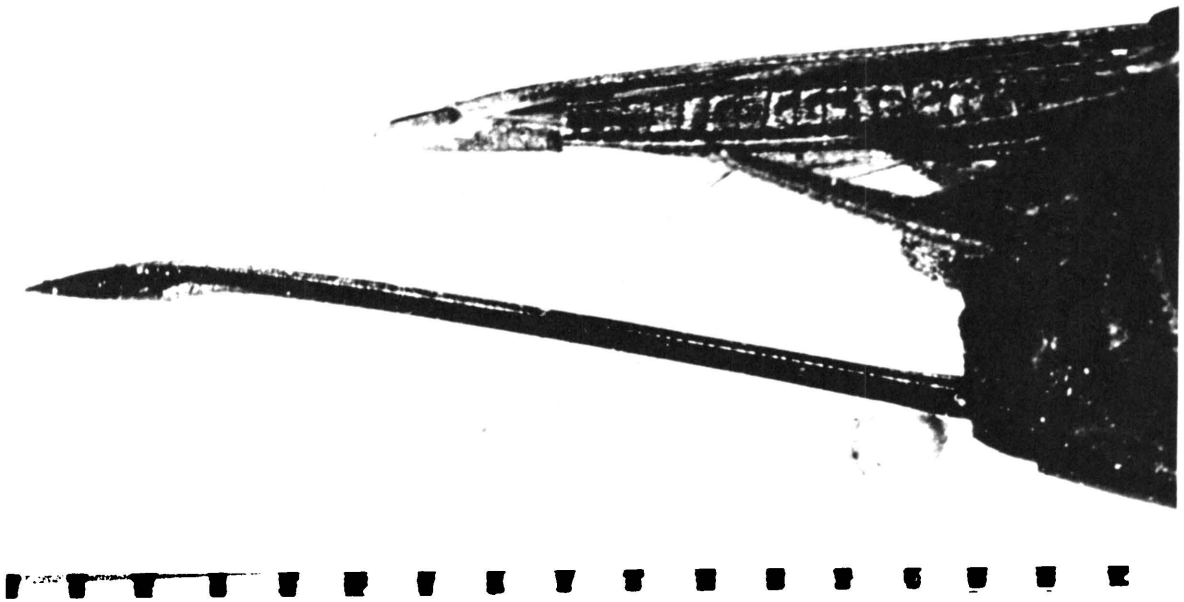
Die spermatofoor is 'n klein chitien-kapsule (Chapman, 1969), ongeveer 1 mm lank, met 'n lang, dun buisie aan die proksimale kant (Fig. 18). Sperme beweeg deur middel van hierdie proksimale buisie vanaf die spermatofookapsule in die geslagsopening van die wyfie in. Volgens Chapman (1969) neem dit by *Acheta* sp. ongeveer een uur vir spermoordrag om plaas te vind, vanaf die spermatofookapsule tot in die spermateka van die wyfie.

In hierdie studie is vasgestel dat die voor-paringsgedrag van die mannetjie gekenmerk word deurdat hy om die wyfie loop, terwyl hy 'n sagte, stadige tjirp geluid voortbring. Die tegmina is gelig, maar nie so hoog soos in die geval van 'n territoriale- of verdedigings-tjirp nie.

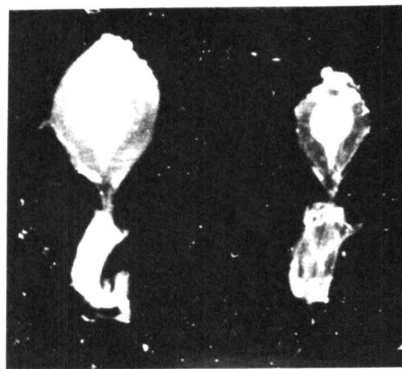
Na 'n tydsverloop van ongeveer 30 minute begin die wyfie dan op haar beurt om haar eierboor teen die grond te druk (eierlêaksie) en nader aan die mannetjie te beweeg, wat op daardie stadium stil gaan staan. Die wyfie beweeg haar antennae aanhoudend oor die mannetjie en dié se agterlyf begin met 'n sametrekking-beweging, waarna die spermatofoor, met die proksimale buisie eerste, na 'n paar minute in die geslagsopening verskyn (Fig. 16). Die mannetjie se agterlyf is op dié stadium met 'n punt opwaarts gebuig. Hy oriënteer homself met sy agterlyf na die wyfie, wat op haar beurt hom versigtig en stadig sal benader en op hom klim, met haar antennae steeds tastend oor hom. Die mannetjie omklem die wyfie met sy cerci, buig na 'n paar sekondes sy agterlyf na bo en plaas die spermatofoor by die wyfie se geslagsopening, met die kapsule buite en die afvoerbuisie binne in die wyfie se geslagsopening (Fig. 17). Die meganisme van spermoordraging is egter nog nie bekend nie. Ná oordraging klim die wyfie stadig agteruit af en gaan teen die mannetjie sit. Albei krieke se agterlywe toon vir 'n geruime tyd daarna sametrekkingbewegings. Die mannetjie tjirp op hierdie stadium glad nie. Hulle bly 'n geruime tyd so sit, waarna die mannetjie weer begin beweeg, saggies en stadig begin tjirp en 'n tweede spermatofoor begin vorm.



16



17



18

HOOFSTUK 4

EIERONTWIKKELING EN FISILOGIE

4.1 ONTWIKKELING VAN DIE OVARIA BY VOLWASSENES.

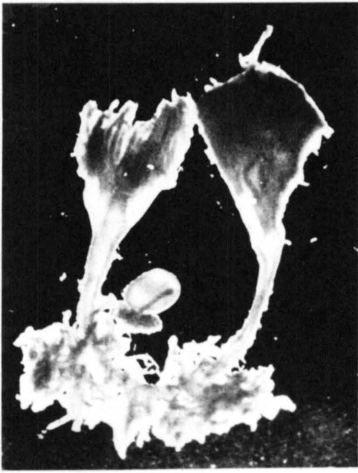
'n Eksperiment is opgestel om die ontwikkeling van die ovaria vanaf volwassewording tot en met eierlegging te bestudeer. Dertig wyfies en tien mannetjies van dieselfde ouderdom, is as laaste nimf-instars in 'n aparte teelhok by 'n wisselende temperatuur van 27/16°C geplaas. Vanaf volwassewording is 'n eierlêmedium daaglik voorsien en is daar ook elke dag twee wyfies gedissekteer.

Die ovaria van 'n laaste instar wyfie is nog baie klein en onontwikkeld (Fig. 19). Die ovarioles is deursigtig en draderig en die oösiete is baie klein. Elke ovarium word omsluit deur 'n dun, deursigtige vlies wat vanaf die eierkelk om die ovarium strek en aan die bokant deur middel van 'n dun filament, die ovarium aan die derde borstergiet vasheg. Die terminale gedeeltes van die laterale oviducti is effens verdik, verder is hulle dun en deursigtig. Die bykomende kliere, asook die spermatheka is klein, plat en deurskynend.

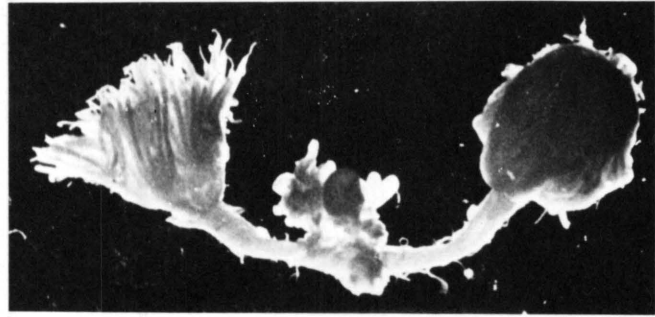
Twee dae na volwassewording is die ovaria meer stewig en effens voller (Fig. 20). Die oösiete begin in grootte toeneem en die terminale gedeeltes van die laterale oviducti word dikker.

Vier dae na volwassewording kan die ovarioles duidelik onderskei word (Fig. 21). 'n Ovariool bestaan op hierdie stadium uit drie dele naamlik, 'n lang terminale filament, 'n effens dikker germarium, waar die verdeling van selle plaasvind en die vitellarium wat oösiete in verskillende stadia van ontwikkeling, bevat (Uvarov, 1966). Die basale eier, dit is die eier naaste aan die oviductus, is verder ontwikkel as die ander en ook geler in kleur, wat daarop dui dat dit nou moontlik dooier begin bevat. Die wande van die oviducti is effens witter en stewiger. Die spermatheka is rond en voller, maar nog deurskynend. Die bykomende kliere is ook voller.

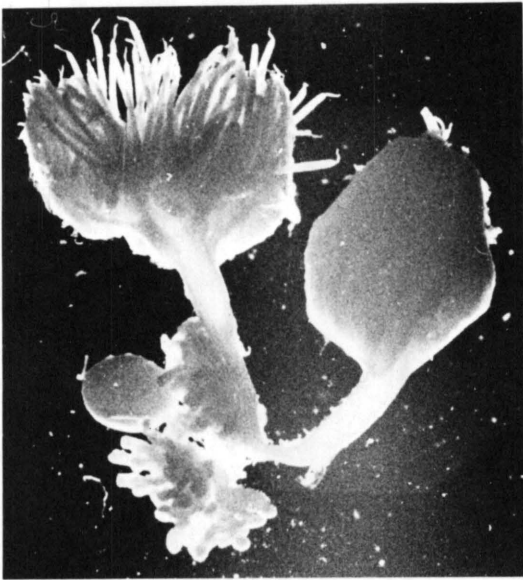
Op die vyfde dag na volwassewording is die ovaria duidelik in 'n meer gevorderde stadium van ontwikkeling (Fig. 22). Die oösiete is oor die algemeen heelwat groter. Die basale eiers is vol dooier en ovulasie het 'n aanvang geneem. Die vorm van die eierkelk kan duidelik onderskei word. Hoewel dit versmelt is, besit elke ovarium ses eierkelke wat in die verdikte gedeelte van die laterale oviductus open. Uit elk van hierdie eierkelke ontstaan daar 'n hele aantal ovarioles. Die spermatheka is ook



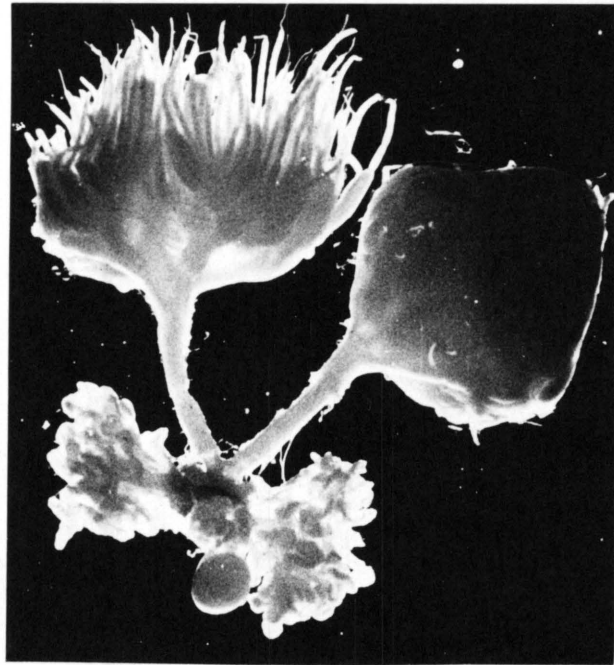
19



20

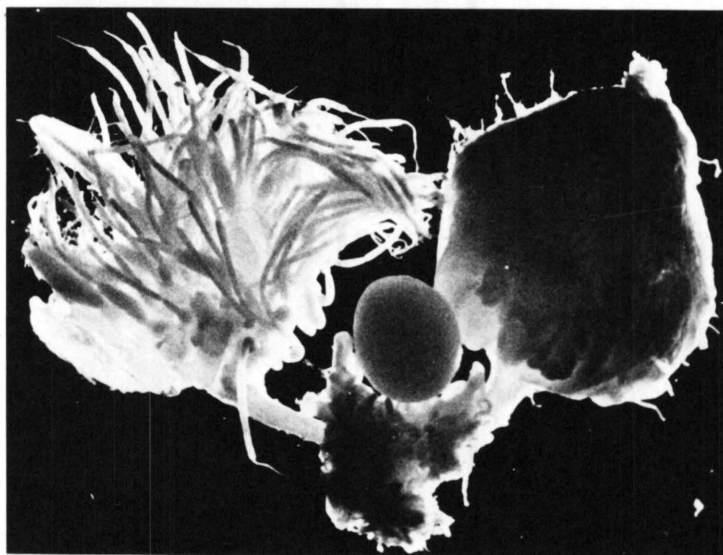


21



22

5 mm



23

vol en rond en so ook die bykomende kliere, maar is nog deursigtig. Paring het op hierdie stadium nog nie plaasgevind nie.

Ses dae na volwassewording vind paring vir die eerste keer plaas. Die terminale eiers is lêgrootte en begin selfs in die laterale oviducti afbeweeg (Fig. 23). Die spermatheka is rond, vol en ondeursigtig wit. Die bykomende kliere is geswolle.

Die sewende dag na volwassewording en net voordat eierlegging 'n aanvang neem, is die eierkelke vol lêgrootte eiers geswel (Fig. 24).

Twee dae nadat eierlegging 'n aanvang geneem het, met ander woorde op die tiende dag na volwassewording, is die eierkelke vol en swaar van lêgrootte eiers (Fig. 25). Die vitellarium-gedeelte van die ovarioles is vol ontwikkelende oösiete. Die spermatheka en bykomende kliere is geswolle.

Eierontwikkeling vind baie vinnig plaas by die kriekwyfie, aangesien sy gemiddeld $62,5 \pm 11,7$ eiers per dag lê (sien Tabel 8).

Aan die einde van die eierlêperiode word die ovaria sag en die vlies om die ovarium begin perforeer (Fig. 26). Dooie oösiete en ovarioles was in die ovaria opgemerk, alhoewel die eierkelk nog vol lêgrootte eiers is.

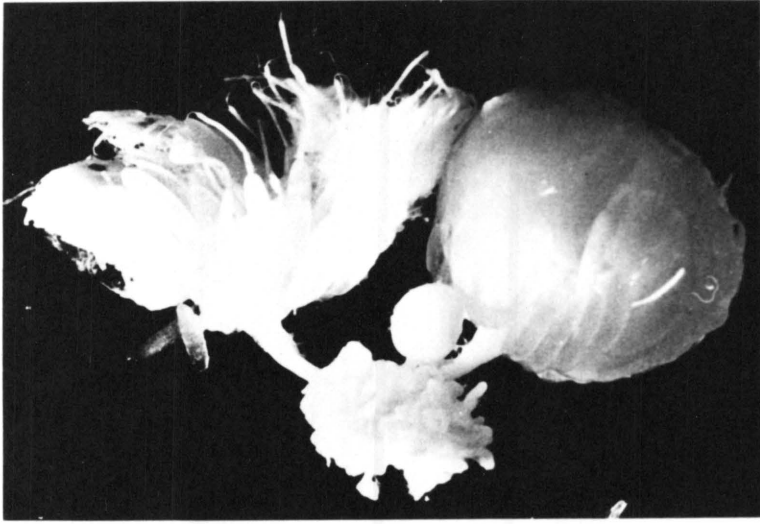
4.2 EMBRIONALE ONTWIKKELING VAN *G. BIMACULATUS*-EIERS

Die embrionale ontwikkeling van *G. bimaculatus*-eiers stem in breë trekke ooreen met dié van *G. assimilis*, soos waargeneem deur Rakshpal (1962).

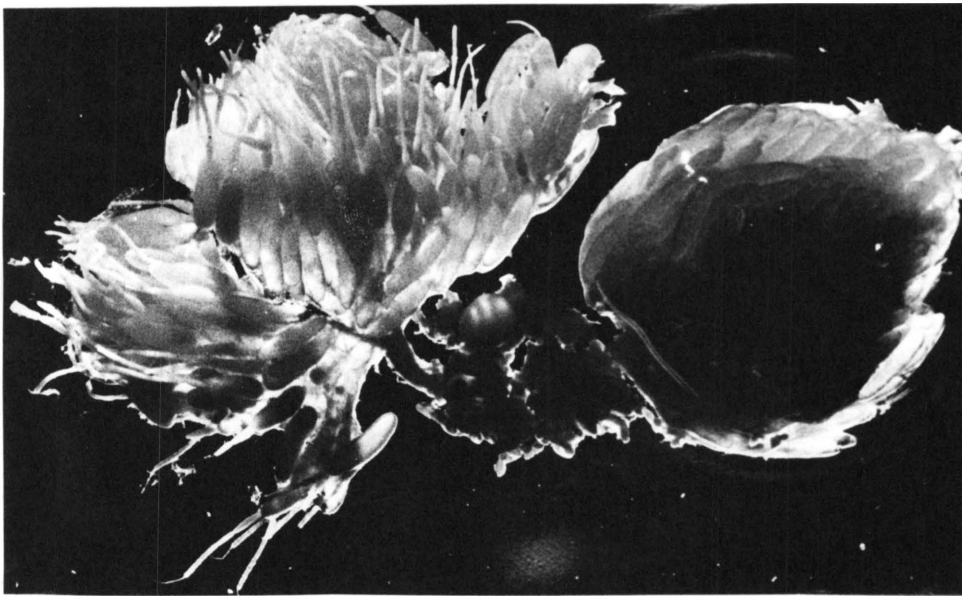
Aangesien die chorion kleurloos en deursigtig is, kan die embrionale ontwikkeling noukeurig gevolg word. 'n Eksperiment is vervolgens opgestel om die embrionale ontwikkeling te beskryf en met behulp van die nodige foto's te illustreer.

Pasgelegde eiers, nie ouer as 3 uur nie, is op klam filtreerpapier by $30,0 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ gebroei. Die eiers is elke 24 uur ondersoek en weer teruggeplaas. Dit is gedoen tot en met uitbroei wat na tien dae plaasgevind het.

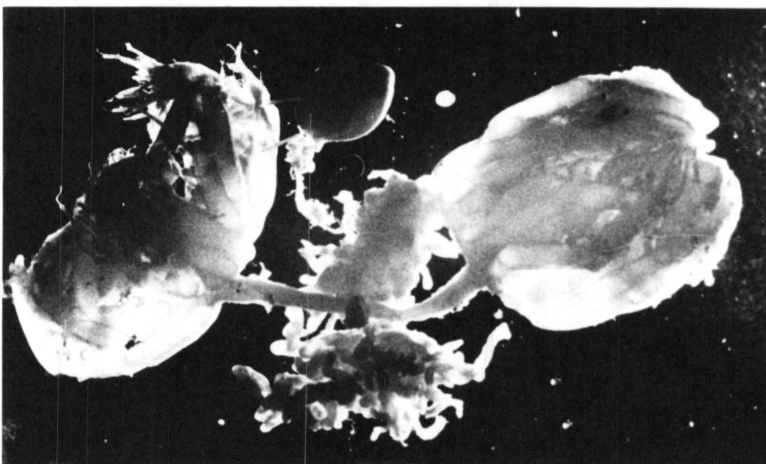
Die pasgelegde eier is 2,5 mm lank, met die anterieure pool effens gepunt en die posterieure pool meer afgerond. Die dorsale oppervlakte is konveks en die ventrale kant konkaf (Fig. 27).



24



25



26

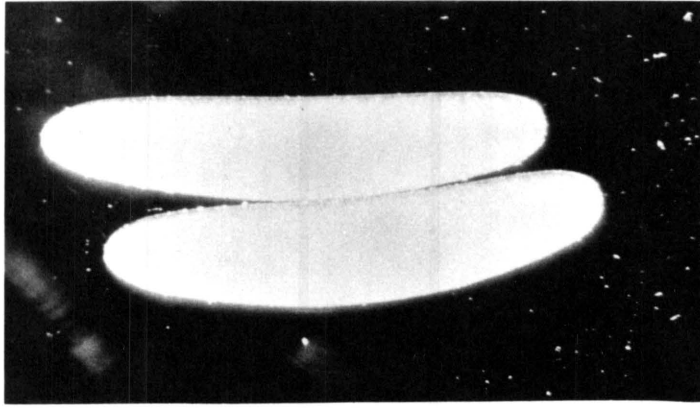
Gedurende die eerste twee dae na eierlegging vertoon die dooier reëlmatig korreliërig en is ondeursigtig. Vanaf die tweede dag verander die eier in grootte, swel uit en is dan ongeveer 3,5 mm lank.

Op die derde dag van ontwikkeling rangskik die dooierkorrels of -globules in groter polyhedrale massas (Fig. 28). Die embrio het ondertussen reeds ontwikkel tot 'n langwerpige, plat, deursigtige skyfie op die oppervlakte van die dooier en wel aan die dorsale kant, naby die posterieure punt van die eier. Op hierdie stadium is die protocephalon anteriorwaarts gerig. Op hierdie stadium neem blastokinese 'n aanvang en wel met die anatrepsie-fase, deurdat die embrio, op die oppervlakte van die dooier, truwaarts, om die posterieure pool beweeg, totdat dit aan die ventrale kant van die eier lê (Fig. 29). Die protocephalon is nou posterieurwaarts gerig. Die embrio is op hierdie stadium ongeveer een derde so lank as die hele eier.

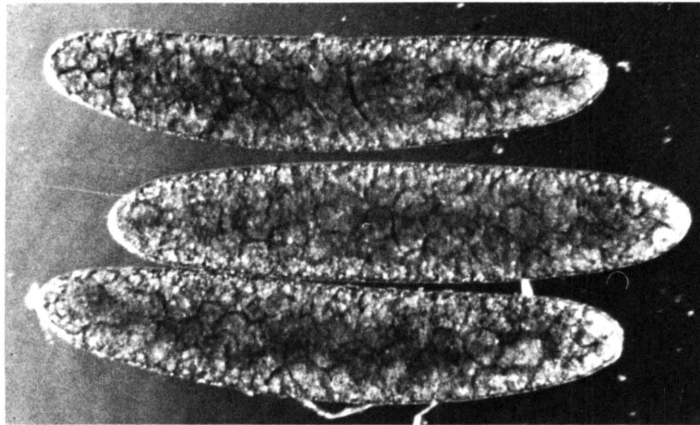
Op die vierde dag van ontwikkeling sink die embrio in die dooier in om dan uiteindelik in die middel van die eier te lê te kom, met die kop posterieurwaarts gerig. Op hierdie stadium vind primêre segmentasie van voor na agter plaas (Rakshpal, 1962) en die labrum word onderskeibaar, asook die antennale, mandibulêre, maksillêre, labiale, drie thorakale en elf abdominale segmente.

Aan die einde van die vierde dag beweeg die embrio nader aan die dorsale oppervlakte van die dooier. Die embrio het intussen om sy lengte-as deur 180^o gedraai sodat die aanhangsels, wat intussen met sekondêre segmentasie verskyn het, dorsaalwaarts gerig is. Terselfdertyd begin die serosa by die posterieure pool van die eier krimp (Fig. 30).

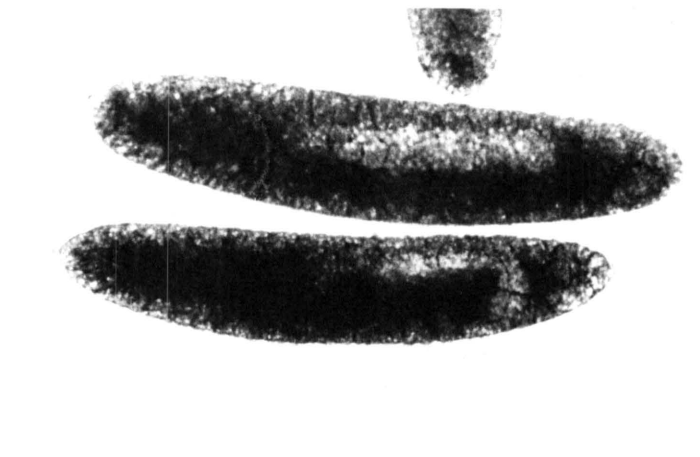
Op die vyfde dag, presies in die helfte van die embrionale ontwikkeling, neem katatrepsie 'n aanvang, deurdat die embrio, kop eerste, deur die dooiermassa na die posterieure pool beweeg. Terselfdertyd versamel daar 'n hoeveelheid deursigtige vloeistof in die posterieure punt van die eier. Hierdie vloeistof druk dan die dooiermassa anteriorwaarts totdat ongeveer 'n kwart van die eier aan die posterieure punt, met helder vloeistof gevul is. Hierdie vloeistof lê tussen die chorion en die serosa, met ander woorde die serosa het saam met die dooier, wegbeweeg vanaf die posterieure pool van die eier (Fig. 31). Die embrio beweeg dan posterieurwaarts, kop eerste, uit die dooier totdat die amnion teen die gekrimpte serosa druk en daarmee versmelt om die amnioserosa te vorm. Na ongeveer twee uur skeur hierdie saamgestelde vlies (Fig. 32) en die embrio beweeg dan met die kop na voor om die posterieure pool (Fig. 33), sodat dit uiteindelik op die oppervlakte van die dooier aan die ventrale kant van die eier lê. Die kop van die embrio is op hierdie stadium anteriorwaarts, en die aanhangsels ventraalwaarts, gerig (Fig. 34). Vir 'n onbekende



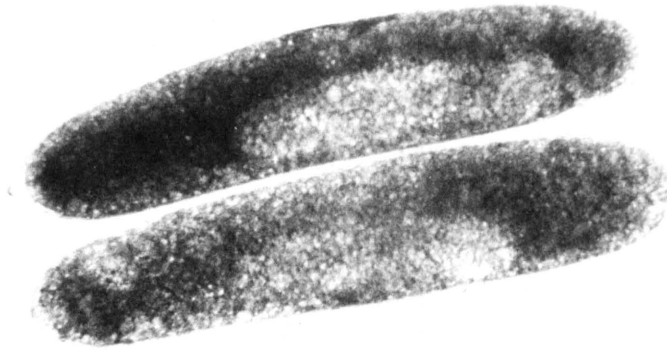
27



28



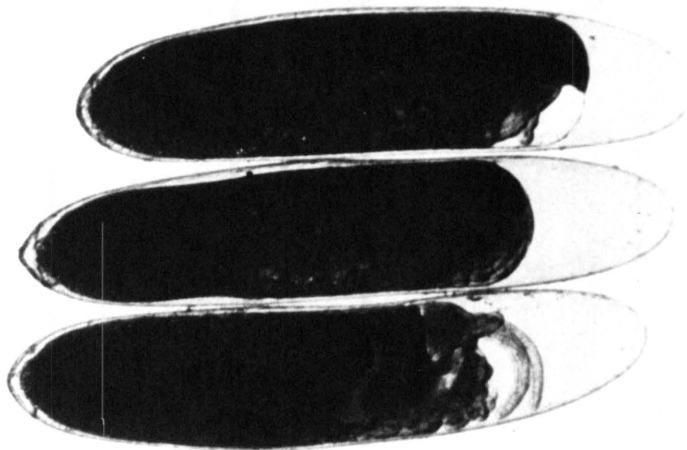
29



30



31



32

rede vou die agterste vier abdominale segmente ventraalwaarts na vore. Hierdie katatreps-beweging vind relatief vinnig plaas en is na ongeveer 20 minute voltooi. Die embrio is op hierdie stadium ongeveer die helfte van die eierlengte.

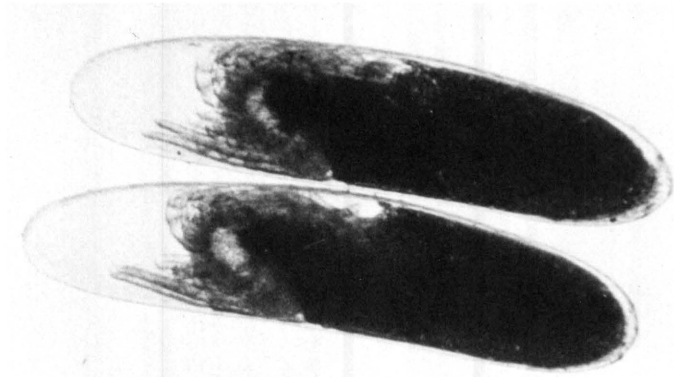
Op die sesde dag van ontwikkeling is daar nog dooier voor die kop van die embrio sigbaar. Hierdie dooier is in verbinding met die dooier in die embrio, deur 'n dorsale opening net agter die kop van die embrio (Fig. 35). Die liggaamsegmente en aanhangsels kan op hierdie stadium baie duidelik onderskei word. Die pleuropodia, verantwoordelik vir die afskeiding van die uitbroei-ensiem, kan ook onderskei word. Op hierdie stadium van ontwikkeling kan die ritmiese pulsering van die laterale liggaamswande reeds waargeneem word. Die agterste kwart van die ooggedeelte begin pigmenteer.

Na die sewende dag van ontwikkeling, is al die dooier deur die embrio ingetrek en die opening agter die kop gesluit. Die laterale wande van die embrio het ondertussen dorsaalwaarts gegroei om mekaar op die dorsale middellyn te ontmoet, waar dit dan saamgroeï, beginnende by die posterieure kant van die embrio. Die embrio is op hierdie stadium volgroeïd en ongepigmenteerd behalwe vir die agterste een derde van die oog wat wél gepigmenteerd is (Fig. 36.). By die anterieure pool van die eier het 'n uitbroeinaat verskyn. Die embrio vul op hierdie stadium ongeveer sewe agtstes van die totale eierlengte. Die hele agterlyf is nog met dooier gevul.

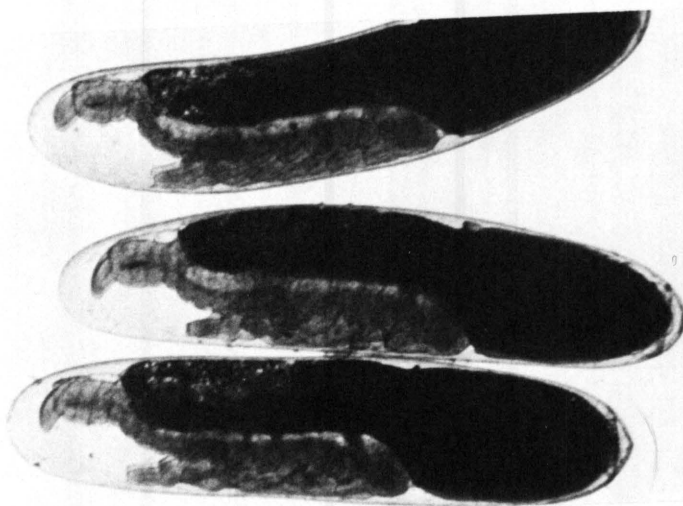
Op die agste dag van ontwikkeling is die labrum en cerci opvallend donker gepigmenteerd. Die oë is ook feitlik heeltemal gepigmenteerd. Die kopkapsule en rande van die pro-, meso- en metathoraks begin ook donkerder verkleur (Fig. 37).

Op die negende dag van ontwikkeling vul die embrio die hele eierlengte. Die oë is donker en vol gepigmenteer. Die liggaamssegmente en aanhangsels is ook donker gepigmenteerd en setae kan op die verskillende segmente en aanhangsels onderskei word. Die drie enkelvoudige ocelli kan waargeneem word, asook 'n kopblasie of tuberkel op die agterkant van die kop.

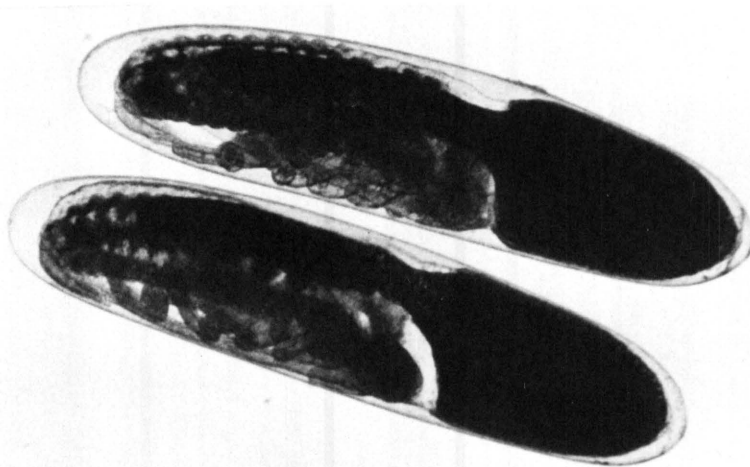
Uitbroei geskied op die tiende dag. Die uitbroeinaat rondom die anterieure pool van die eier breek oop en die embrio kruip anterieurwaarts uit die eier. Die kopblasie op die agterkant van die embrio se kop mag moontlik 'n rol speel by uitbroei. Die in- en uitstulpings van die kopblasie, heelwaarskynlik deur middel van bloeddruk, kan selfs na uitbroei vir 'n kort tydjie waargeneem word. Vermoedelik baan die kriek in die natuur sy pad daarmee deur die nat grond, waarin die eier gelê was, na buite.



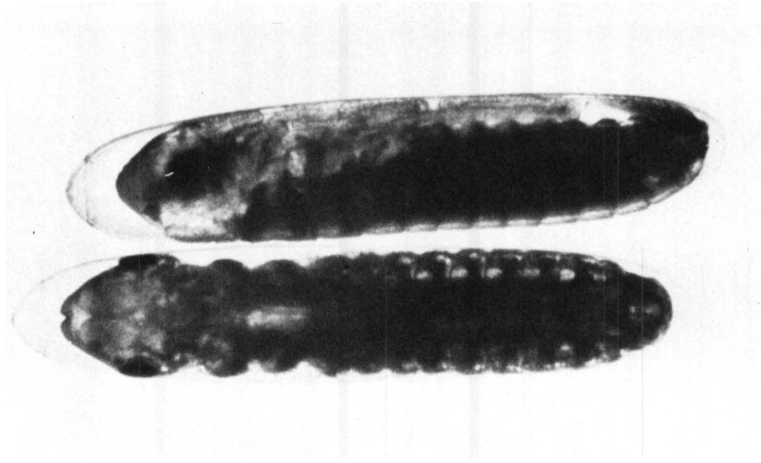
33



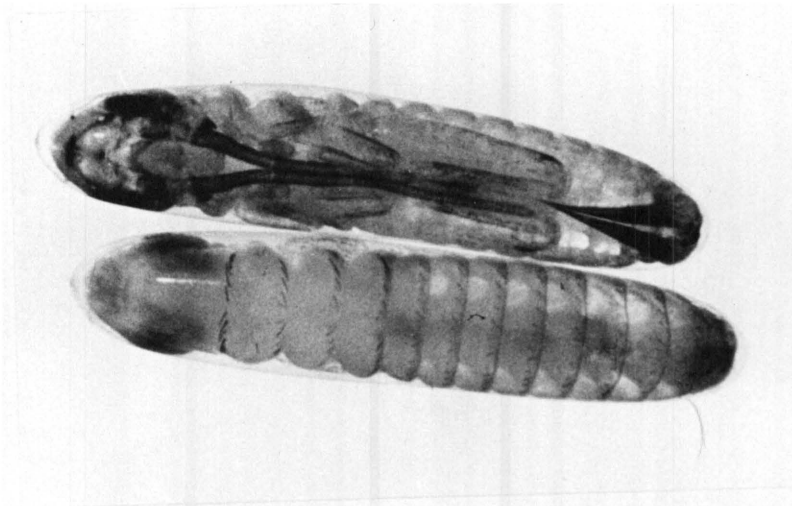
34



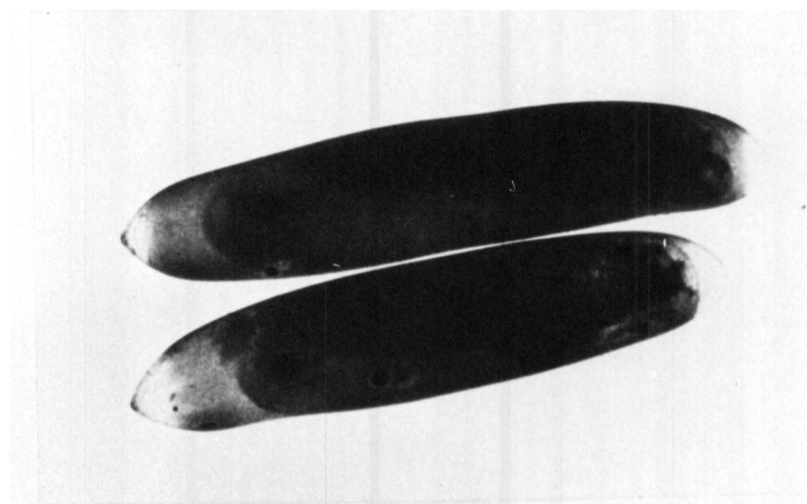
35



36



37



38

'n Intermediêre vervelling, soos by die Acrididae aangetref, vind ook hier plaas en wel direk na uitbroei, of selfs nog voordat uitbroei heeltemal voltooi is.

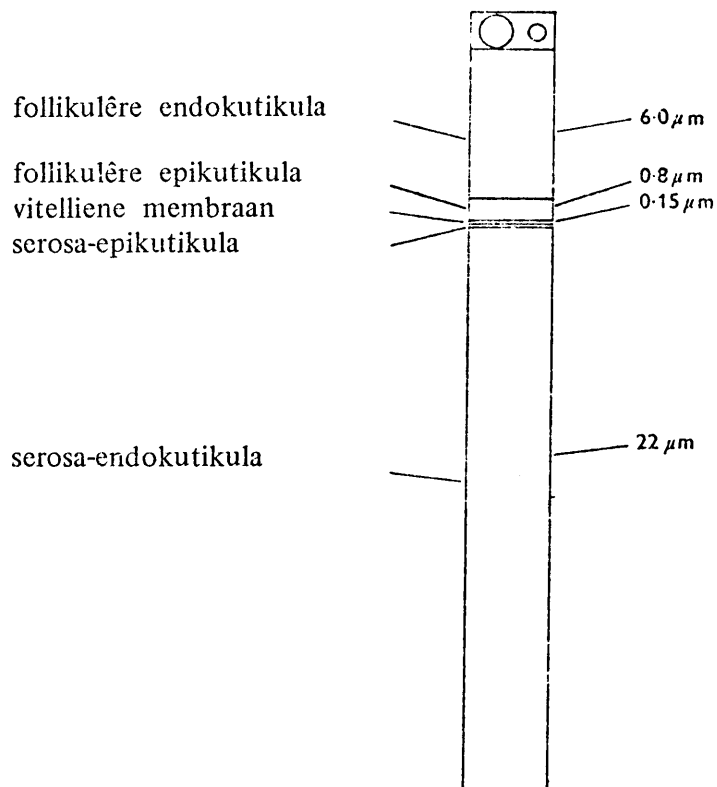
'n Paar uur na uitbroei is die klein krickie swart gepigmenteer, behalwe vir die liggeel pronotum (Fig. 6).

4.3 DIE EIERMEMBRANE.

(Soos beskryf vir *A. domesticus*)

4.3.1 Die follikulêre kutikula

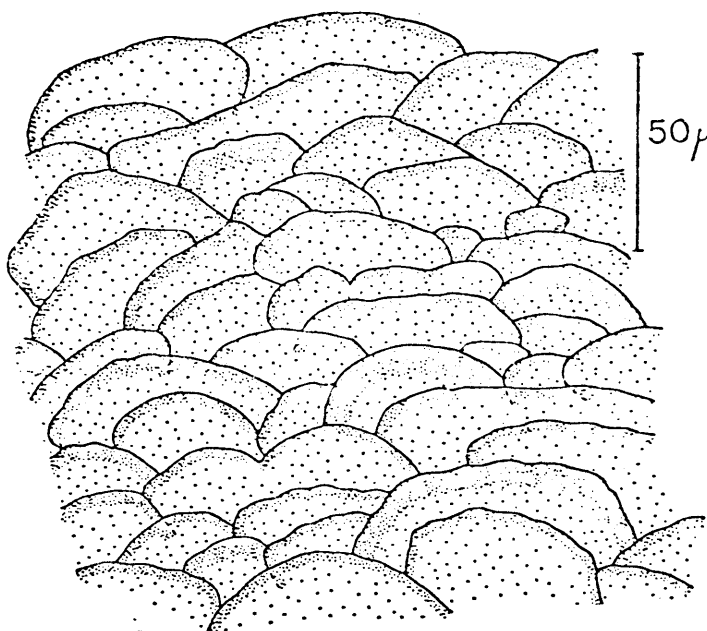
Die chorion, of follikulêre kutikula (Furneaux, James & Potter, 1969), word deur die follikelselle in die ovariool afgeskei. Dit bestaan uit 'n binneste dun laag, die epikutikula en 'n buite dikker laag, die endokutikula (McFarlane, 1962), waarvan die dikte respektiewelik $0,8 \mu\text{m}$ en $6,0 \mu\text{m}$ is (Furneaux *et al.*, 1969), (Fig. 39).



FIGUUR 39. Diagrammatiese voorstelling van 'n snit deur die eierdop van *A. domesticus* op 'n tydstip wanneer die serosa-kutikula op sy dikste is (Furneaux *et al.*, 1969).

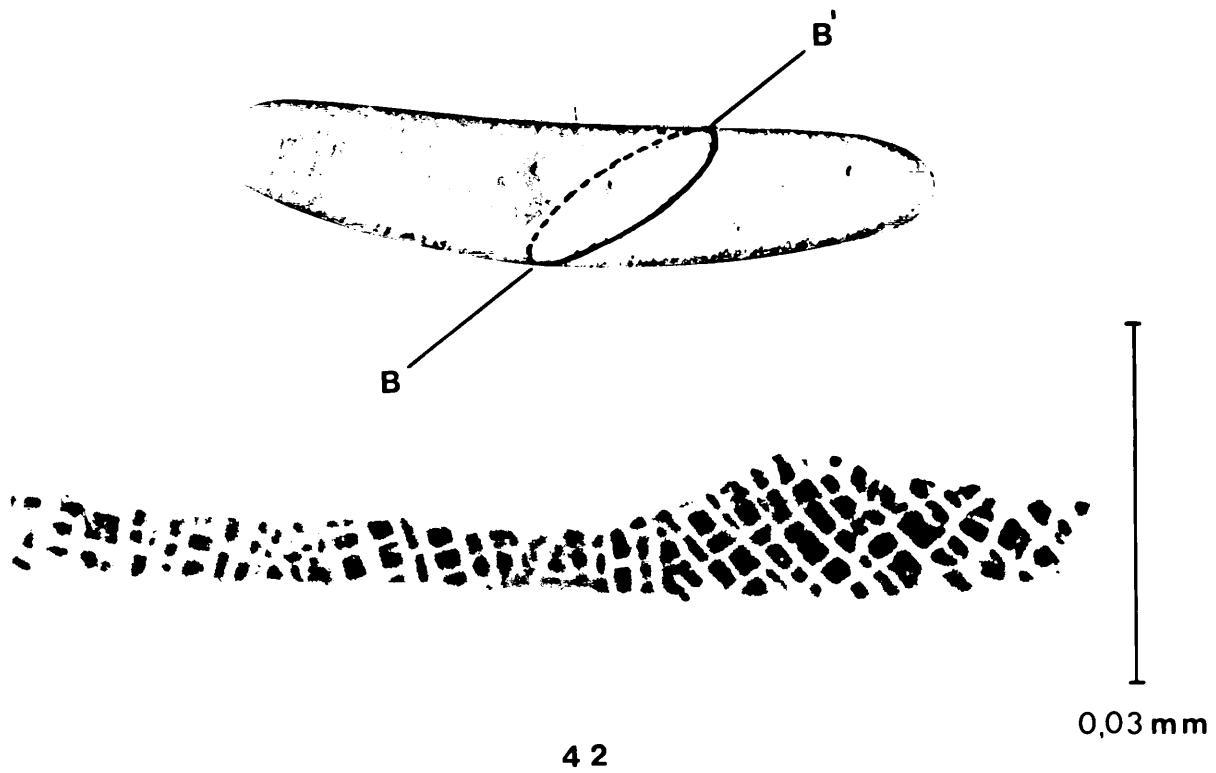
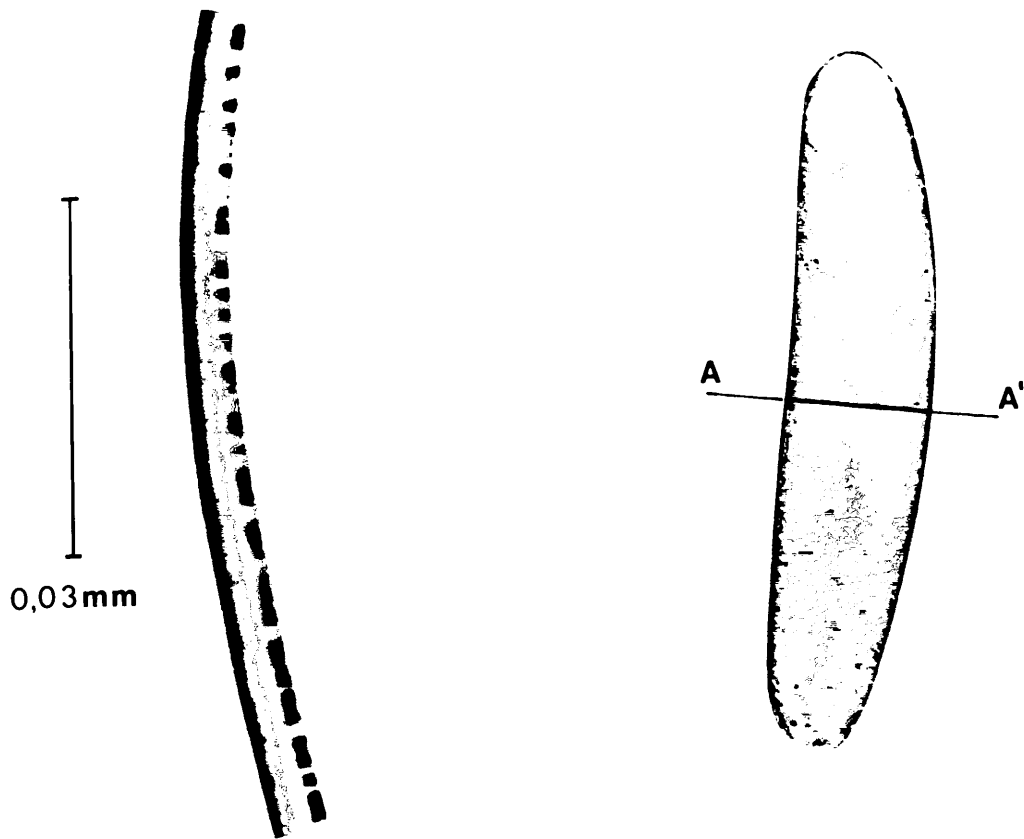
Die chorion bestaan grotendeels uit proteïene en geen koolhidraat of lipiede kon daarin gevind word nie (McFarlane, 1970). Vir die res van die bespreking word die benaming follikulêre kutikula in plaas van chorion gebruik.

Die follikulêre epikutikula bestaan uit skubbe wat dakpansgewys oormekaar lê. Dit bevat 'n tirosinase ensiem en as dit in tirosien of dopa gedoop word, vorm melanien in die epikutikula wat die skubagtige struktuur beter sigbaar maak (McFarlane, 1961 & Furneaux *et al.*, 1969, Fig. 40).



FIGUUR 40. 'n Oppervlakte aansig van die follikulêre epikutikula vóór wateropname (McFarlane, 1961 & Furneaux *et al.*, 1969).

Wateropname neem 'n aanvang met fragmentasie van die follikulêre kutikula. Hieronder word verstaan dat die follikulêre epikutikula oënskynlik krimp, maar aangesien dit vasbly aan die follikulêre endokutikula, breek dit op in reëlmatige blokkies, wat vergelyk kan word met die droë kleibodem van 'n opgedroogde grond. Die fragmentasiepatroon is so reëlmatig dat dit met 'n kristallisatieproses vergelyk word en die fragmente "kristalloïede" genoem kan word (sien Fig. 41 en 42). Fragmentasie kan egter voorkom word deur hierdie kutikula vooraf met tirosinase-inhibeerders, byvoorbeeld feniltio-urea, te behandel. Sulke behandelde eiers neem dan geen water op nie en ontwikkel gevolglik nie verder nie. Nadat normale eiers vir ongeveer 12 uur reeds water opgeneem het, het die inhibeerder geen effek meer daarop nie (McFarlane, 1960a). Verder is daar gevind dat nadat eiers normaalweg gefragmenteer het en dan met tirosien of



Daar is aanduidings gevind dat die aanwesigheid van die serosa-seile dig teen die follikulêre-kutikula die looiing van die follikulêre epikutikula inhibeer of verhoed. Sodra die serosa wegtrek van die follikulêre kutikula af, met die aanvang van katatrepsie, begin die looi-proses en dan ook altyd eerste by die posterieure pool van die eier.

Hierdie waterdigting van die serosa-epikutikula hou moontlike oorlewingswaarde vir die embryo in, deurdat dit

- (i) 'n versperring vorm vir verdere wateropname wat die eier moontlik kan laat bars en
- (ii) 'n versperring vorm teen moontlike waterverlies uit die eier wanneer laasgenoemde tydelik vir kort periodes aan droë toestande blootgestel word.

Die looiing van die serosa epikutikula maak nie die eier waterdig slegs deur die oriëntering van lipoïedes in die laag nie, maar addisioneel word die laag ook stewig en onrekbaar sodat die eier nie verder kan uitswel nie en gevolglik nie nog water kan opneem nie (McFarlane, 1960a).

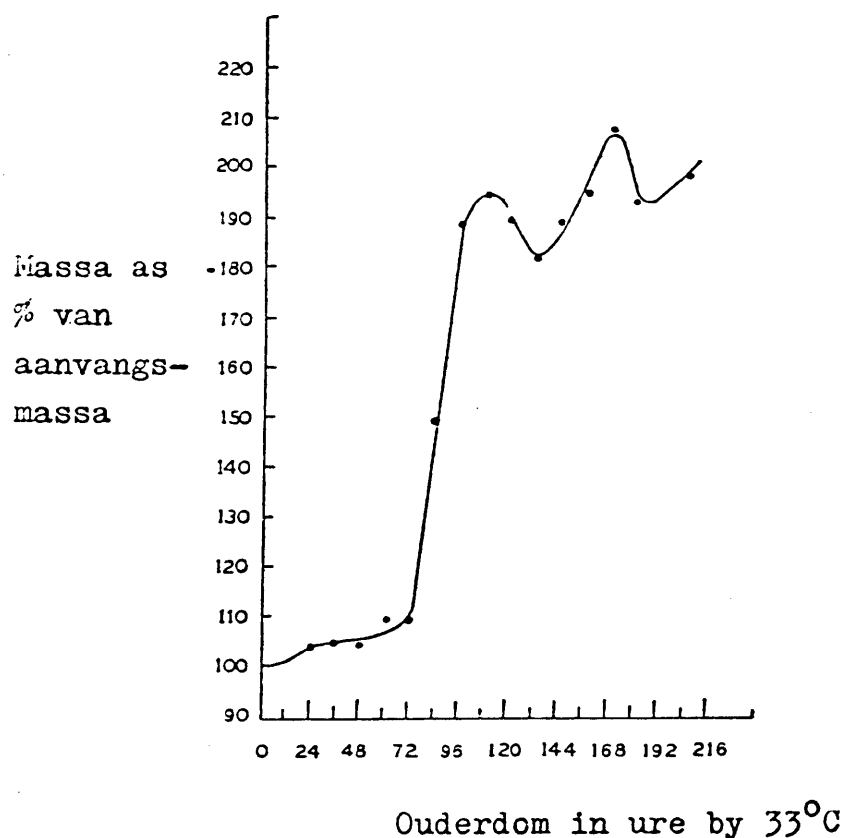
HOOFSTUK 5

WATEROPNAME

5.1 Literatuuroorsig

Wateropname deur die krikeier is vir die eerste keer deur Browning (1953) beskryf. Hy het gevind dat die kurwe van wateropname by *Teleogryllus commodus* (Walk.) sigmoïdaal is. Dieselfde is deur Matthee (1951) by die eiers van die bruinsprinkaan, *L. pardalina* gevind.

By *A. domesticus*-eiers is wateropname vir die eerste keer deur McFarlane *et al.* (1959) beskryf en is weer later hersien deur McFarlane & Furneaux (1964) op basis van massa- en volumebepalings van ontwikkelende eiers. In albei gevalle is slegs by 33°C gewerk en 'n kurwe soos in Fig. 43 gevind.



FIGUUR 43. Toename in massa tydens eierontwikkeling van *A. domesticus* by 33°C (McFarlane & Furneaux, 1964).

In hierdie geval begin wateropname by 60 uur na uitbroei en hou aan tot by 108 uur, waarna daar 'n waterverlies voorkom tot en met 132 uur, gevolg deur 'n tweede opname, 'n verlies daarna en dan 'n finale klein opname net voor uitbroei.

By *A. domesticus*-eiers val twee gebeurtenisse saam met die aanvang van wateropname, naamlik die fragmentasie van die follikulêre epikutikula en die vorming van die serosa (McFarlane, 1960a). Hierdie eerste fase van wateropname eindig met katatrepsie, met ander woorde, wanneer die serosa los raak van die follikulêre kutikula (McFarlane & Kennard, 1960).

Na die eerste fase van wateropname word verdere opname gestaak, moontlik as gevolg van die looiing van 'n gedeelte van die serosa-kutikula en vermoedelik die serosa-epikutikula. Hierdie loopproses sou dan eerstens die lipoïede in die serosa-kutikula georiënteerd rangskik sodat die kutikula minder deurlaatbaar word en tweedens die epikutikula as 'n geheel stewiger en minder rekbaar maak. Die kleiner rekbaarheid sou 'n hidrostatische druk veroorsaak wat die osmotiese gradiënt-druk opponeer, en verdere wateropname dus minstens bemoeiilik. Verder mag die loopproses selfs die serosa-epikutikula effens laat krimp sodat water uit die eier gepers word, wat dan die oorsaak van die eerste afname in waterinhoud van die eiers sou wees (McFarlane, 1966).

Furneaux & McFarlane (1965), het vasgestel dat daar catecholamiene in die dooier en serosa, op hierdie tydstip in die eierontwikkeling, voorkom. Ook het hulle tirosinase in die serosa-epikutikula gevind. Hierdie bevindings word deur hulle geïnterpreteer as bewyse vir die looiing van die serosa-epikutikula. Hulle vermeld egter nie waar die tirosinase vandaan kom nie.

Die tweede fase van wateropname deur die krikeier mag die gevolg van 'n verhoogde osmotiese druk in die eier wees as gevolg van die vrystelling van afbraakprodukte in die eier, byvoorbeeld afbraakprodukte wat ontstaan as gevolg van die vertering van die serosa-endokutikula. Hierdie produkte mag die osmotiese druk sodanig verhoog dat dit die elasticiteit van die serosa-kutikula oorkom (McFarlane & Furneaux, 1964).

Die reeds genoemde afbraakprodukte word dan weer later deur die embryo geabsorbeer, wat 'n effense daling in osmotiese druk veroorsaak, sodat water weer uit die eier beweeg en dus die tweede daling in waterinhoud veroorsaak. Geen verklaring vir die derde styging in waterinhoud kon nog gevind word nie (McFarlane, 1970).

Geen literatuur kon gevind word oor die wateropname van *G. bimaculatus*-eiers nie.

5.2 WATEROPNAME BY DIE EIERS VAN *G. BIMACULATUS*

In 'n poging om 'n korrelasie te vind tussen temperatuur en wateropname (en gevolglike gewigstoename) van *G. bimaculatus*-eiers, wat by verskillende konstante temperature gebroei is, is die volgende eksperiment uitgevoer.

Vier temperature was arbitrêr gekies naamlik: 20°C, 25°C, 30°C en 35°C. By elke temperatuur was drie petribakkies met pasgelegde eiers (nie ouer as 3 uur) op klam filtreerpapier geplaas. Die behandelings was as volg:

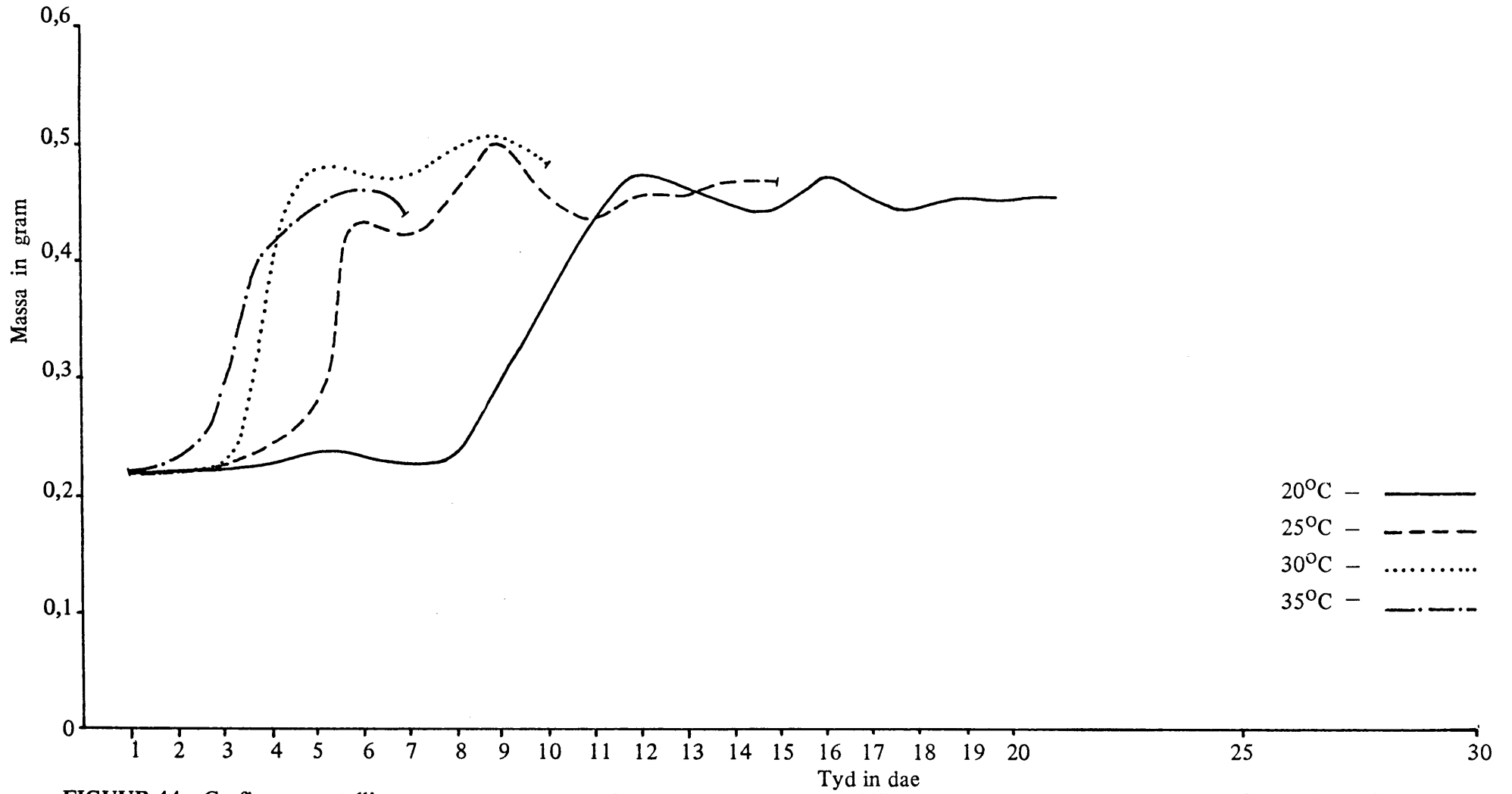
- Nr 1 'n Kontrole met 50 eiers wat elke dag onder die mikroskoop ondersoek en die ontwikkelingsstadiums aangeteken was.
- Nr 2 In hierdie bakkie was 100 eiers geplaas. Elke 24 uur was 50 eiers uit die bakkie gehaal, op droë filtreerpapier vinnig gedroog, dan saam geweeg en weer teruggeplaas. Dit was tot net voor uitbroei gedoen.
- Nr 3 Hierdie bakkie het 'n paar honderd eiers bevat. Elke 24 uur is 50 eiers hiervan uitgehaal, gedroog en geweeg. Die eiers was dan in 'n oond by 110°C geplaas en drooggebak (Huddelston, 1971) en na 10 tot 12 ure uitgehaal en weer geweeg. Dit was tot net voor uitbroei gedoen.

5.3 RESULTATE

Aangesien die resultate van behandelings twee en drie wesenlik geen verskil getoon het nie, is die gemiddelde waardes gesamentlik daaruit bereken. Hierdie data word grafies in Fig. 44 voorgestel en stem in 'n groot mate ooreen met die tendens soos aangetref by die eiers van *Locustana* (Matthee, 1951) en *Acanthacris* (De Villiers – persoonlike mededeling).

Uit die grafieke soos in Fig. 44 aangetoon, kan die volgende afleidings gemaak word.

1. Waarneembare wateropname het by 20°C eers op die sesde dag, by 25°C op die vierde dag, 30°C op die tweede dag en by 35°C feitlik onmiddellik, 'n aanvang geneem. Met ander woorde, net soos by *Locustana* en *Acanthacris* word daar vir die eerste paar dae na eierlegging geen water opgeneem nie, behalwe by 35°C. By *Acanthacris* stem die aanvang van wateropname ooreen



FIGUUR 44 Grafiese voorstelling van massatoename tydens wateropname by verskillende konstante temperature deur *G. bimaculatus*-eiers.

met die finale vorming en rangskikking van die hidropielselle en dus ook met die voltooiing van die serosa. Volgens McFarlane (1960a) stem die aanvang van wateropname onder andere ook ooreen met die vorming van die serosa. Alhoewel 'n hidropiel by die krikeier ontbreek en die meganisme van wateropname dus blykbaar verskil van dié van die sprinkaaneier, is dit tog insiggewend dat die aanvang van wateropname by beide ooreenstem met die voltooiing van die serosa. Daar kan dus tentatief gepostuleer word dat een of ander faktor, soos byvoorbeeld 'n looistof, deur die serosa vrygestel word, wat die andersins waterondeurlaatbare follikulêre epikutikula, meteens deurlaatbaar maak.

2. Dit is opmerklik dat die eerste piek van die wateropname-kurwe by 20°C en 30°C saam val met katatrepsse. Dieselfde verskynsel is by *Locustana* waargeneem, maar was nie deurgaans by *Acanthacris* die geval nie.
3. By 25°C en 30°C is die meeste water opgeneem, wat die indruk skep van optimale temperature vir wateropname.
4. Die kenmerkende dubbelpieke soos gevind deur McFarlane & Furneaux (1964) by *A. domesticus*-eiers, is net duidelik sigbaar by 25°C en 30°C. Dit is in 'n mindere mate die geval by 20°C, wat weer dui op 'n moontlike optimale ontwikkelings-temperatuur. By 35°C ontbreek die pieke heeltemal en is die kurwe reëlmatig sigmoïdaal.
5. Ten slotte is dit opvallend dat die helling van die eerste noemenswaardige styging in die kurwe by al vier die temperature min of meer eenders is, veral indien die totale lengte van die kurwe in ag geneem word. Met ander woorde, sodra wateropname begin, is die tempo daarvan feitlik dieselfde by die verskillende temperature. Hieruit kan afgelei word dat die tempo van wateropname in hierdie tydperk onafhanklik is van temperatuur en gevolglik ook onafhanklik van embrionale ontwikkeling is.

HOOFSTUK 6

DROOGTEBESTANDHEID BY DIE EIERS VAN *G. BIMACULATUS*

Die lede van die Orde Orthoptera wat hul eiers in die grond lê, het almal een gemeenskaplike probleem, naamlik uitdroging. Dit word krities wanneer die grond sodanig uitdroog, dat dit eierontwikkeling onmoontlik maak. By heelwat lede van Acrididae, byvoorbeeld onder andere *Schistocerca*, *Locusta*, *Pyrgomorpha*, *Nomadacris* (Shulov, 1970), *Locustana* (Mattheé, 1951) en *Acanthacris* (De Villiers-persoonlike mededeling) besit die eiers die vermoë om in 'n rustoestand te gaan indien kontakwater ontbreek ("quiescence" van Mattheé, 1951).

By soorte soos *Locustana*, wat in droë landstreke soos die Karoo voorkom en waar die eiers heel geredelik in relatief droë grond gelê word, is die aanwesigheid van hierdie droogtebestandheidsmeganisme maklik verklaarbaar en heel logies. Die feit dat hierdie rustoestand egter ook by soorte soos *Nomadacris* en *Acanthacris* voorkom, waar die eiers uitsluitlik in nat grond gelê word, het die vraag laat ontstaan of dieselfde rustadium ook by *G. bimaculatus*-eiers voorkom, wat ook uitsluitlik in nat grond gelê word en indien wel, in watter stadium van ontwikkeling die rustoestand deurgemaak word.

'n Tweede vraag wat ontstaan het, was hoeveel water benodig word om die eierontwikkeling te voltooi. Matthee (1951) het gevind dat *Locustana*-eiers slegs kontakwater tot en met katatreps benodig om die ontwikkeling dan verder sonder kontakwater te voltooi, alhoewel die eiers normaalweg nog na die katatreps-stadium ook water opneem. De Villiers (1980-persoonlike mededeling) vind weer dat die *Acanthacris*-eier 'n minimum hoeveelheid van 75% van sy normale kwota water moet opneem, voordat dit die ontwikkeling kan voltooi in die afwesigheid van kontakwater. Hierdie minimum hoeveelheid water word reeds lank voor katatreps opgeneem.

'n Derde vraag wat gestel word, is hoe bestand die kriek-eier teen uitdroging is indien dit weg van kontakwater in verskillende relatiewe humiditeite geplaas sou word.

In antwoord op hierdie vrae is die volgende twee eksperimente vervolgens beplan en uitgevoer.

Eerstens, is 'n aantal eiers nomaalweg op klam filtreerpapier gebroei, waarvan daar daaglik 'n groep eiers geneem en op droë filtreerpapier by 'n RH van 98% geplaas is, vir verdere ontwikkeling. Hieruit sou onder andere vasgestel kon word hoe lank die eiers water moet opneem voordat dit sonder kontakwater verder kon ontwikkel, met ander woorde, vanaf watter stadium in die ontwikkeling vry water nie meer essensieel is nie.

Tweedens, is bogenoemde eksperiment omgedraai deurdat alle eiers aanvanklik op droë filtreerpapier weg van vry water, maar by 'n relatief hoë humiditeit gehou is. Met gereelde tussenposes is groepe eiers hieruit geneem en dan op nat filtreerpapier geplaas en verder gebroei. Hieruit sou vasgestel kon word hoe droogtebestand die pasgelegde kriek-eier is, met ander woorde hoe lank dit in die afwesigheid van vrywater kan leef en moontlik selfs ontwikkel. Hierdie eksperiment is toe verder uitgebrei deur verskillende RH te gebruik vir die aanvangsperiode van die eksperiment.

Uit die twee eksperimente gesamentlik sou daar derdens vasgestel kon word of daar wel 'n russtadium voorkom al dan nie.

Eksperiment 1

Tenminste 800 pasgelegde eiers (hoogstens drie uur oud) is op nat filtreerpapier in petribakkies by 'n temperatuur van $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ geplaas, om as eierbron te dien. Die temperatuur is arbitrêr gekies as 'n redelike optimale temperatuur vir eierontwikkeling.

'n Desikkator met 'n RH van 98% is voorberei volgens Solomon (1951). Die verkreeë RH is bevestig deur die gebruik van 'n elektroniese RH-meter. Hierdie desikkator is in 'n broeikamer by 'n temperatuur van $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ geplaas. Die rede vir hierdie laasgenoemde temperatuur, was tweërlei van aard:

Eerstens sou dit 'n heelwat kleiner versadigingstekort hê as 'n hoër temperatuur soos $31,5^{\circ}\text{C}$. Met ander woorde, waterverlies uit die eier weens verdamping sou minimaal wees en $21,5^{\circ}\text{C}$ val nog steeds binne die gunstige gebied van eierontwikkeling.

Tweedens het Hafez & Ibrahim (1958) by *Acrida* en De Villiers (persoonlike mededeling) by *Acanthacris* gevind dat hierdie sprinkane se eiers by relatiewe hoë temperature binne die gunstige eierontwikkelingsgebied, soos byvoorbeeld 35°C en hoë RH-omstandighede van 100% en 98% respektiewelik, nie in rus kan gaan nie en doodgaan. By laer temperature kan hulle wél in rus gaan.

Die desikkator is lugdig verseël met petroleumjellie, maar is daaglik vir 'n periode van 30 sekondes geventileer om die suurstof-konsentrasie weer gelyk aan dié van die atmosfeer te bring.

Vanaf die tweede dag is daar elke 24 uur, 50 eiers vanuit die eierbron op droë filtreerpapier in 'n klein petribakkie geplaas, en in die desikkator gesit.

Op hierdie wyse was daar 'n totaal van sewe behandelings. Eiers uit hierdie behandelings is daaglik onder 'n stereo-disseksie-mikroskoop bestudeer en die ontwikkelingsstadiums aangeteken.

Twee kontroles van 50 eiers elk is normaalweg op nat filtreerpapier gebroei by temperature van $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ en $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ om by beide eksperimente as kontroles te dien. Hulle is daaglik onder die mikroskoop bestudeer. Waarnemings het tot en met uitbroei geskied.

Die resultate van hierdie eksperiment word in Tabelle 9 en 10 getoon.

TABEL 9 Die effek van die duur van 'n aanvanklike eierontwikkeling by kontakwater (by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$) op die daaropvolgende duur van eierontwikkeling en persentasie uitbroei by 98% RH (by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$), op *G. bimaculatus*-eiers.

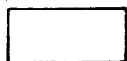
Groep	Tydperk in broei- kas by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ (dae)	Tydperk in desik- kator (98% R.H.) by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ (dae)	Totale duur van eieront- wikkeling	Gemiddelde uit- broeipersentasie van eiers (%)
1	7	2	9	100
2	6	4	10	95
3	5	6	11	85
4	4	12	16	85
5	3	14	17	75
6	2	16	18	60
7	1	22	23	60
Kontrole by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$	8	—	8	100
Kontrole by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$	—	—	20	100

TABEL 10. Embrionale ontwikkeling van *G. bimaculatus*-eiers op nat filtreerpapier by $31,5 \pm 0,1^\circ\text{C}$, asook 'n sekere tydperk op droë filtreerpapier en 98% RH by $21,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$. (Sien teks vir verduideliking van simbole.)

Totale broei-periode (dae)	Kontrole by $31,5 \pm 0,1^\circ\text{C}$	Kontrole by $21,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$	Behandelings (soos in Tabel 9)							
			No 1	No 2	No 3	No 4	No 5	No 6	No 7	
1	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
2	B	A	B	B	B	B	B	B	B	A
3	C	B	C	C	C	C	C	C	B	A
4	D	B	D	D	D	D	D	C	B	A
5	E	C	E	E	E	D	D	D	C	A
6	F	C	D	F	F	D	D	D	C	A
7	G	D	G	G	F	D	D	D	C	B
8	H	D	G	G	G	E	E	E	D	B
9		D	H	G	G	E	E	E	D	C
10		E		H	G	E	E	E	D	C
11		E			H	F	F	F	E	C
12		E				F	F	F	E	D
13		F				F	F	F	F	D
14		F				G	G	G	F	D
15		F				G	G	G	F	E
16		F				H	G	G	G	E
17		G					H	H	G	E
18		G							H	F
19		G								F
20		H								G
21										G
22										G
23										H



Tydperk in dae by $31,5 \pm 0,1^\circ\text{C}$ en vry water



Tydperk in dae by $21,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$ en 98% RH.

Uit die resultate, soos getoon in Tabele 9 en 10, kan daar eerstens tentatief afgelei word dat 'n droogte-geïnduseerde russtadium in die ontwikkeling van die kriekeier ontbreek. Verder kan daar afgelei word dat vrye kontakwater nie essensieël vir die ontwikkeling en uitbroei van *G. bimaculatus*-eiers is nie. Selfs eiers wat net vir een dag op nat filtreerpapier gebroei is, behandeling nommer sewe, het nog 'n uitbroeipersentasie van 60% getoon (sien Tabel 9). Hierdie feit word nog meer merkwaardig indien daar in Fig. 44 gelet word dat daar geen, of feitlik geen, water op die eerste dag opgeneem word by 30°C nie. Hierdie eiers het ook nie in grootte toegeneem, soos normaalweg die geval was by eiers wat op nat filtreerpapier gebroei is nie. Verder is daar gevind dat die 60% eiers wat wel uit hierdie behandeling uitgebroei het, eerste instars voortbring het wat heelwat kleiner as normaal was. Hierdie agterstand in liggaamsgrootte was egter reeds in die tweede instar ingehaal en hulle het op normale wyse volwasse geword. Aangesien die eiers altyd in nat grond gelê word, word hierdie minimum vereiste van kontakwater tydens die eerste dag, dus altyd bevredig.

Die droogte-geïnduseerde russtadium by die Acrididae besit groot oorlewingswaarde vir die nimfe, aangesien die droogtetoestand terselfdertyd 'n gebrek aan groen plantegroei (voedsel) impliseer. Laasgenoemde is essensieel vir die jong sprinkaanvoetgangers. *G. bimaculatus*-nimfe leef egter nie normaalweg van groen plantegroei nie en gevolglik sou hierdie sinkronisasie-meganisme nie nodig wees nie.

'n Vraag wat egter nie sonder meer beantwoord kan word nie, is waarom die kriekeier onder normale (nat) toestande wel soveel water tydens ontwikkeling opneem en selfs 'n ingewikkelde meganisme daarvoor besit, terwyl wateropname nie essensieël is vir ontwikkeling nie.

'n Verdere aspek wat uit die resultate na vore kom, is die wyse waarop die ontwikkelings-tempo, oënskynlik deur die gebrek aan kontakwater op 'n kenmerkende wyse vertraag word.

In Tabel 10 word die embrionale ontwikkelingsstadia aangetoon. Gerieflikheidshalwe word die volgende simbole vir die verskillende ontwikkelingsstadia gebruik.

- A : Dooier korrelië en reëlmatig.
- B : Dooier in polyhedrale massas gerangskik.
Anatrepe pas voltooi.
- C : Embrio $\pm \frac{2}{3}$ van eierlengte.
Aanhangsels sigbaar.
- D : Katatrepe pas voltooi
Embrio $\pm \frac{2}{3}$ van eierlengte – $\frac{1}{3}$ dooier voor kop.
Oogpigment sigbaar.

- E : Embrio volgroeid maar vul nog nie die hele eierlengte.
Embrio ongepigmenteerd behalwe die rande van labrum.
- F : Oog $\pm \frac{7}{8}$ gepigmenteerd, asook borspleuriete en cerci.
Aanhangsels en liggaamssegmente duidelik.
- G : Embrio vul die hele eierlengte.
Sterk gepigmenteerd
Stekels en hare oral op liggaam en aanhangsels sigbaar.
- H.: Broei uit by uitbroeinaat op anterieure pool.

As 'n norm om die resultate te interpreteer, is hier gebruik gemaak van ontwikkelingsstadia wat by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ presies met 24 uur gespasieër is.

In Tabel 10 is dit opvallend dat die ontwikkelingsduur eweredig toeneem met die periode wat die eiers by 98% RH en $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ gehou was. Daar kom egter twee uitsonderings voor, naamlik by behandelings vier en sewe waar die ontwikkelingsduur in albei gevalle 'n toename van vyf dae toon. Indien daar egter gelet word op die verskillende ontwikkelingsstadia in Tabel 10, is dit opvallend dat die behandelings in drie groepe verdeel kan word.

- (i) Kontrole by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ en behandelings een tot drie.
- (ii) Behandelings vier tot ses.
- (iii) Behandeling sewe.

Binne elke groep, is die ontwikkelingsduur van die eiers omgekeerd eweredig aan die periode wat hulle by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ gehou was. Daar bestaan egter 'n diskontinuiteit in die ontwikkelingsduur tussen die onderskeie groepe. Tussen groep (i) en (ii) neem die ontwikkelingsduur met 'n sprong van ongeveer vyf dae toe en so ook tussen groepe (ii) en (iii). Daar het dus een of ander drastiese verandering ingetree, wat 'n sterk invloed op die ontwikkelingsduur uitgeoefen het.

Hierdie verskynsel kan moontlik aan die hand van die volgende verklaar word:

a. Die verskil in ontwikkelingstempo tussen behandelings drie en vier.

In hierdie geval blyk die verklaring by die betrokke temperature te wees. Die eiers van behandelings een tot drie (groep (i)) het katatrepse voltooi by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ en is daarna

in die desikkator by $21,4 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ geplaas, met ander woorde hierdie eiers is aan 'n lae temperatuur blootgestel nadat die embryos reeds byna volgroeid was. Behandeling vier tot ses (groep (ii)) het egter die lae temperatuurbehandeling reeds op 'n vroeër tydstip ontvang.

In Hoofstuk 3 is daar reeds aangetoon dat daar 'n inkrementele verandering in die ontwikkelingstempo by temperature bokant 30°C voorkom. Dieselfde toestand is by *Acanthacris* gepostuleer (sien 3.1.3), dat die hoër temperatuur hoër as 30°C , 'n addisionele stimulerende effek op die endokriene sisteem het, vanaf anatreps (stadium B) tot en met die pas volgroeide embryo (stadium E). Hierdie stimulerende effek sou dan verantwoordelik wees vir die "knak" in die ontwikkelingstempo-kurwe by 30°C . De Villiers (1980 – persoonlike mededeling) het dan ook by *Acanthacris* gevind dat die stimulerende effek slegs gemanifesteer word mits die hoër temperatuur oor die hele tydperk, vanaf stadium B tot E, toegepas word. Met ander woorde oor 'n gedeelte van die tydperk het dit nie 'n intermediêre effek gehad nie.

Dit volg dan logies waarom die groep (i)-behandelings, wat almal die hoër temperatuur oor die tydperk (stadium B tot E) ontvang het, soveel vinniger ontwikkel het.

b. Die verskil in ontwikkelingstempo tussen behandelings ses en sewe.

In hierdie geval blyk dit dat beide temperatuur en water 'n rol gespeel het. Eerstens, het die lae temperatuur, $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$, presies dieselfde vertragende effek by behandeling sewe (groep (iii)) gehad, as by groep (ii) en ook om dieselfde rede.

Die droogtebehandeling by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ is tydens stadium A (vroeë anatreps) by die groep (iii)-eiers toegedien. In Tabel 10 word getoon dat hierdie stadium uitermate vertraag word. Die afleiding wat hieruit gemaak kan word is dat die blastokinese-proses as 'n geheel, of baie gevoelig vir die droogtebehandeling is, of andersins, dat addisionele water hierdie proses baie bespoedig.

Hierdie verklaring word ondersteun deur die feit dat daar wesenlik geen verskil in die ontwikkelingsduur tussen behandelings sewe en die kontrole by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ behoort te wees nie. Intendeel moes behandeling sewe selfs een dag vroeër uitgeborei het, omrede dit vir een dag by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ geborei het. Alhoewel die lae temperatuur van $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ nie hier 'n rol kon gespeel het nie, is die totale ontwikkelingsduur met drie dae vertraag. Gevolglik moes die gebrek aan kontakwater vir hierdie vertraging verantwoordelik gewees het.

'n Interessante aspek wat vermelding verdien, is die feit dat die eiers van behandelingsgroepe vier tot sewe ongeveer tydens katatrepsie 'n swart pigment in die follikulêre-kutikula ontwikkel het (Fig. 38), bl. 59. Op 'n later stadium in die ontwikkeling kon dit, met moeite, van die eiers afgevyf word, waartydens dit dan van die oppervlakte afgeskilfer het. Daar kon egter nie vasgestel word in watter laag van die follikulêre – kutikula dit aanwesig was nie. Dit is interessant dat beide die addisionele vertragende effekte en die kutikula-pigmentasie by dieselfde behandelings voorgekom het.

Eksperiment 2

Vyf desikkators was vooraf voorberei om relatiewe humiditeite van 98%, 95%, 85%, 75% en 65% te handhaaf. Dit was verkry met behulp van verskillende KOH-oplossings (Solomon, 1951). Die desikkators was by 'n temperatuur van $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ geplaas, om dieselfde redes as onder Eksperiment 1 genoem.

In elke desikkator is daar 'n petribakkie met ± 500 pasgelegde eiers (hoogstens ses uur oud) op droë filtreerpapier geplaas. Verder het die twee kontroles van Eksperiment 1, $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ en $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ ook hier as kontroles gedien. 'n Derde groep kontroles is in die desikkators by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ geplaas.

Die desikkators is lugdig verseël met petroleumjellie, maar is daagliks vir 'n periode van 30 sekondes geventileer om die suurstof-konsentrasie weer gelyk aan dié van die atmosfeer te bring.

Elke derde dag is daar 'n groep van ± 50 eiers uit elke desikkator, asook uit die $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ kontrole gehaal, op klam filtreerpapier in petribakkies geplaas en by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ verder gebroei.

Die kontrole eiers, sowel as die desikkator-eiers is elke dag onder die mikroskoop ondersoek en die ontwikkeling aangeteken.

Resultate

Die resultate kan as volg opgesom word:

Altesaam ses groepe behandelings van 50 eiers elk is uit elk van die desikkators geneem, wat 'n totaal van 36 behandelings gegee het.

Slegs die eiers wat by 98% RH gehou was, het aan die lewe gebly. Alle behandelings by 98% RH laer as hierdie waarde, het binne drie dae in die desikkators inmekaar gekrimp en verdroog en het spoedig ontbind, nadat dit op nat filtreerpapier geplaas was.

Eiers wat by 95% RH gehou was, het wél water opgeneem sodra dit later op nat filtreerpapier geplaas was. Die eiers het egter onreëlmatig uitgeswel, knoppe op die oppervlakte ontwikkel en het ontbind voordat die dooier in polyhedrale massas gerangskik kon word.

Slegs die eiers by 98% het uitgebroei en die tydsduur van eierontwikkeling kan as volg in tabelvorm opgesom word.

TABEL 12 Die effek van 'n aanvanklike blootstelling van 98% RH ($21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$) op die latere ontwikkeling van *G. bimaculatus*-eiers na die toediening van kontakwater ($31,5 \pm 0,1$) (sien teks vir verduideliking van simbole).

I	II	III	IV	V
Behandelings	Tydperk in desikator (98% RH) by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ (in dae)	Tydsduur van eierontwikkeling op nat filtreerpapier by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ (in dae)	Totale duur van eierontwikkeling (in dae)	Gemiddelde uitbroeipersentasie van eiers as (%)
1	3 (A-B)	8 (B-H)	11	95
2	6 (A-C)	8 (C-H)	15	90
3	9 (A-D)	8 (D-H)	17	80
4	12 (A-E)	7 (E-H)	19	65
5	15 (A-F)	6 (F-H)	21	55
6	18 (A-G)	5 (G-H)	23	45
Kontrole in desikator by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$	23	—	23	30
Kontrole by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$	—	—	20	100
Kontrole by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$	—	8	8	100

Die waarneming in Eksperiment 1 dat *G. bimaculatus*-eiers sonder kontakwater kan ontwikkel en uitbroei word aansienlik gesteun in Tabel 12. By 98% RH het geen water die eiers binnegekóm nie en feitlik niks het teoreties die eiers verlaat nie. By die behandelings met laer RH het te veel water blykbaar die eiers verlaat en hulle dood op 'n vroeë tydperk veroorsaak.

Die variasie in ontwikkelingstempo's tussen die verskillende behandelings in Tabel 12, is verder interessant in dié opsig, dat dit die waarnemings in die vorige eksperimente sterk ondersteun, met ander woorde, die vertragende effek van die lae temperatuur ($21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$), wanneer dit in die ontwikkelingstydperk B tot E toegedien word. Daar sou verwag kon word dat die ontwikkelingstydperk by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ (kolom III) van bo na onder met een dag intervalle sou verminder. In werklikheid is hierdie tydperk vir die eerste drie behandelings dieselfde, om dan eers vanaf behandeling vier te begin verminder, met ander woorde, waar die eiers eers vanaf die "volgroeide embryo-stadium" (E), by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ geplaas was. Dit het dus geen verskil in die ontwikkelingsduur gemaak, of die eiers in die B-, C- of D-stadium by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ geplaas was nie. Dit dui dan ook verder daarop dat die hoë temperatuur slegs 'n versnellende effek op die ontwikkelingstempo uitoefen, mits dit oor die hele tydperk van B–D (of E) toegedien word.

Dit was verder interessant dat geen eiers in hierdie eksperiment die swart pigment in die follikulêre-kutikula ontwikkel het nie. Hieruit kan afgelei word dat eiers vir minstens een dag met kontakwater gebroei moet word voordat die swart pigment later in die afwesigheid van water tydens katatrepsie ontwikkel.

Uit die resultate kan verder afgelei word dat die droogtebehandelings in beide eksperimente 'n eweredige toename in mortaliteit veroorsaak het. By die kontrole-behandeling in die desikkator by $21,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ het slegs 30% uitgebroei. Daar kan ook verder net vermeld word dat die eiers wat vanuit die desikkators op nat filtreerpapier by $31,5 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ geplaas is, nie so groot uitgeswel het as ander eiers wat normaalweg op nat filtreerpapier gebroei was nie. Ook was die eerste instar-nimfe kleiner, maar hierdie agterstand in grootte is na die eerste vervelling ingehaal.

Gevolgtrekkings

Uit die resultate van die verskillende eksperimente kan daar kortliks die volgende afleidings gemaak word:

- (i) 'n Droogte-geïnduseerde russtadium ontbreek in die ontwikkeling van die kriekeier.
- (ii) Kontakwater is nie essensieël vir die ontwikkeling en uitbroei van *G. bimaculatus*-eiers nie.
- (iii) Alhoewel die eerste nimf-instar kriké wat by die droogtebehandeling uitgebroei het, kleiner was as dié van eiers wat normaalweg op nat filtreerpapier gebroei is, was die agterstand in grootte reeds na die eerste vervelling ingehaal.
- (iv) Op 'n sekere stadium in die embrionale ontwikkeling het beide die gebrek aan kontakwater, asook 'n lae temperatuurblootstelling, 'n vertragende effek op die ontwikkelingstempo.

HOOFSTUK 7

SAMEVATTENDE GEVOLGTREKKINGS

'n Suksesvolle teelmetode vir die aanhouding van *G. bimaculatus* onder kunsmatige laboratoriumtoestande is ontwikkel.

Gebaseer op eksperimentele resultate is die wiskundige verwantskappe tussen temperatuur en eierontwikkeling bepaal. Op grond van hierdie verwantskappe is daar gepoog om vergelykings af te lei vir wisselende temperatuurtoestande. Die eksperimentele resultate onder wisselende temperatuurtoestande toon 'n baie goeie korrelasie met teoretiese berekenings.

Die wiskundige verwantskap tussen temperatuur en nimfale ontwikkelingstempo is, net soos in geval van eierontwikkeling, bepaal asook die teoretiese verwantskap tussen die ontwikkelingstempo en wisselende temperatuur. Die teoretiese verwantskap tussen die ontwikkelingstempo en amplitude van die wisselende temperatuur word deur die praktiese waarnemings van sekere outeurs bevestig. Daar is egter duidelike tekens dat die proteïënhoud van rantsoene 'n bepalende rol speel. Die verklaring hiervoor lê moontlik in die invloed wat die proteïënhoud van die rantsoen op die eetgewoontes van die kriek het en hierdie veranderlikes word nie altyd deur die outeurs in aanmerking geneem nie.

Uit 'n studie wat op die lewende eier onder die disseksie-mikroskoop gemaak is, is daar vasgestel dat die embrionale ontwikkeling van *G. bimaculatus* min of meer dieselfde patroon volg as by ander kriekspesies wat alreeds ondersoek was. 'n Opvallende verskynsel in hierdie verband is dat katrepse, net soos by die Acrididae, altyd presies in die helfte van die ontwikkelings-tydperk val, onafgesien van temperatuur. Daar kon ook geen spesifieke stadium in die embrionale ontwikkeling gevind word wat meer sensitief teenoor 'n temperatuurbehandeling was, as enige ander stadium nie. Alle ontwikkelingsstadia het 'n min of meer omgekeerde eweredige verband met temperatuur, binne die gunstige temperatuurgebied, getoon. Die een uitsondering hier was egter die stadia vanaf anatrepse tot en met die pas volgroeide embrionestadium, wat blykbaar bevoordeel word deur temperature bokant 30°C. In hierdie geval mag 'n endokriene sisteem, wat in hierdie tydperk ontwikkel en 'n invloed op verdere ontwikkeling uitoefen, deur die hoër temperature beïnvloed word.

Die krikeier beskik oor 'n interessante meganisme wat wateropname deur die follikulêre kutikula moontlik maak. Met eierlegging is die eiers slegs omhul deur die follikulêre kutikula en vir die eerste paar dae word geen water opgeneem nie, alhoewel embrionale ontwikkeling voortgaan. Sodra die serosa volledig gevorm is, begin wateropname meteens

en gelyktydig hiermee vertoon die follikulêre epikutikula 'n fragmentasie-patroon. Dit wil dus voorkom asof die serosa 'n stof (vermoedelik 'n looi-stof) afskei, wat op die epikutikula inwerk, dit looi en veroorsaak dat dit krimp. Aangesien die follikulêre epikutikula egter vasbly aan die endokutikula, breek dit op in reëlmatige blokkies, wat wateropname deur die eier dan moontlik maak.

In teenstelling met Acrididae, geskied wateropname hierna blykbaar oor die totale oppervlakte van die eier en nie deur 'n gespesialiseerde gebied (hidropiel) nie (Matthee, 1951).

Dit wil verder voorkom asof die aanvang van wateropname dus 'n lewende proses is, in dié sin dat dit deur die serosa aan die gang gesit word. Daarna blyk dit asof dit slegs 'n fisiese proses is. Hierdie bewering word verder gestaaf deur die bevinding in hierdie studie dat die aanvang van wateropname wel temperatuur afhanklik is. By hoër temperature neem wateropname vinniger 'n aanvang as by laer temperature. Sodra wateropname egter begin, is die tempo van opname onafhanklik van temperatuur.

Aangesien die kriekeier in sekere opsigte baie nou ooreenstem met dié van die sprinkaan, byvoorbeeld *Acanthacris* en *Locustana*, is daar vervolgens gepoog om vas te stel of dieselfde droogte geïnduseerde russtadium wat by die sprinkaan-eier voorkom, ook by die kriekeier bestaan en oor welke mate van droogtebestandheid die kriekeier beskik.

Eksperimenteel het dit duidelik geblyk dat hier geen sprake van een of ander vorm van russtadium is nie en dat die eier vanaf eierlegging regdeur moet ontwikkel tot en met uitbroei. In die natuur sou dit as 'n nadeel beskou word, aangesien 'n ontydige uitdroging van die omliggende grond, waarin die eiers gelê is, katastrofiese gevolge vir die eier sou impliseer.

Hierdie probleem word egter oorkom deurdat die kriekeier op een of ander onverklaarbare wyse wél instaat is om in die afwesigheid van kontakwater te ontwikkel, met ander woorde, die eier kan ontwikkel sonder dat dit water opneem, soos normaalweg die geval is. Die enigste voorvereiste in hierdie geval is dat die eier in 'n relatiewe humiditeit van minstens 98% moet wees. Daar mag dus geen verdamping uit die eier plaasvind nie. Volgens grondkundiges wat in hierdie verband genader is, is dit 'n aanvaarde feit dat "absolute droë grond" 'n rare verskynsel in die veld is, en onmoontlik is indien daar nog plantegroei aanwesig is. Die afwesigheid van kontakwater het egter 'n effens vertragende effek op die ontwikkelingstempo gehad.

HOOFSTUK 8

LITERATUURVERWYSINGS

- BATE, J. 1971. Life history of *Acheta domesticus* (Insecta, Orthoptera, Gryllidae). *Pedobiologia*. 11: 159–72.
- BENTUR, J.S. & MATHAD, S.B. 1975. Photoperiodic regulation of reproduction in non-diapausing cricket, *Plebeigryllus guttiventris* Walker. *J. Karnatak univ. (Sci)*. 20: 218–222.
- BROWNING, T.O. 1952. The influence of temperature on the rate of development of insects, with special reference to *Gryllulus commodus* Walker. *Aust. J. Sci. Res. B*. 5: 96–111.
- BROWNING, T.O. 1953. The influence of temperature and moisture on the uptake and loss of water in the eggs of *Gryllus commodus* (Walk.) (Orthoptera: Gryllidae). *J. exp. Biol.* 30: 104–15.
- BURKHARDT, C.C., STONE, P.C. & FAIRCHILD, M.L. 1970. Mass rearing of *Acheta domesticus* (L.) for bioassay tests. *J. Kansas Ent. Soc.* 43(4): 357–360.
- BUSVINE, J.R. 1955. Simple methods for rearing the cricket (*Gryllulus domesticus* L.) with some observations on speed of development at different temperatures. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 30: 15–8.
- CAPPE DE BAILON, P. 1920. Contributions anatomiques et physiologiques a l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens. *La Cellule* 32(1): 1–193.
- CHAPMAN, R.F. 1969. *The insects: structure and function*. English Universities Press Ltd. London.
- CHARPENTIER, R., LARSSON, R., & OLOFSSON, E. 1972. A method for Axenic rearing of the house cricket, *Acheta domesticus* L. (Orth.). *Ent. scand.* 3: 239–43.
- CHOPARD, L. 1955. Orthoptera: Gryllidae. In: *South African animal life*. Vol. 2. Eds. R. Hanström, P. Brink and G. Rudebeck. Lund. Sweden.
- CLIFFORD, C.W., ROE, R.M. & WOODRING, J.P. 1977. Rearing methods for obtaining house crickets, *Acheta domesticus*, of known age, sex, and instar. *Ann. ent. Soc. Am.* 70(1): 59–74.
- DAKSHAYANI, K. & MATHAD, S.B. 1973. Effect of various temperatures on development and survival of the cricket, *Plebeigryllus guttiventris* (Walk.). *Indian J. exp. Biol.* 11: 253–4.
- DE VILLIERS, W.M. 1969. *Die invloed van die isomere van BHC op die eier van die bruinsprinkaan (Locustana pardalina (Walk.))*. M.Sc.-verhandeling, Universiteit van Pretoria.
- FURNEAUX, P.J.S. & McFARLANE, J.E. 1965. Identification, estimation, and localization of catecholamines in eggs of the house cricket, *Acheta domesticus* (L.) *J. Insect. Physiol.* 11: 591–600.
- FURNEAUX, P.J.S., JAMES, C.R. & POTTER, S.A. 1969. The egg shell of the house cricket (*Acheta domesticus*): an electronmicroscope study. *J. Cell Sci.* 5: 227–49.

- GHIOURI & McFARLANE, J.E. 1958. Observations on the development of crickets.
Can. Ent. 90: 158–65.
- HAFEZ, M. & IBRAHIM, M.M. 1958. Studies on the egg and nymphal stages of *Acrida pellucida* (Klug.) in Egypt. *Bull. Soc. Ent. Egypt.* 42: 183–98.
- HARTMAN, J.M. 1972. Insecticidal action of carbamates on the eggs of the house cricket.
J. econ. Ent. 65 (3): 638–40.
- HASKELL, P.T. & IVES, D.G. 1954. A culture method for *Acheta domestica* (L.) (Orth. Gryllidae). *Entomologist's mon. Mag.* 90: 94–5.
- HOFFMANN, K. 1974. Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*. *Oecologia (Berl.)* 17: 39–54.
- HUDELSTON, E.W. 1971. Insect population studies. *Technical Reprint* 79. U.S.I.B.P. Grassland Biome. 42bl.
- JONES, B.M. 1956. Endocrine activity during insect embryogenesis. Function of the ventral head glands in locust embryos (*Locustana pardalina* and *Locusta migratoria*, Orthoptera). *J. exp. Biol.* 33(1): 174–85.
- KAUFMANN, O. 1932. Einige bemerkungen über den Einfluss von Temperaturschwankungen auf die Entwicklungsdauer und Strenung bei Insekten und seine graphische Darstellung durch Kettenlinie und Hyperbel. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 25: 353–61.
- KEMPER, H. 1937. Beobachtungen über die biologie der Hausgrille (*Gryllus domesticus* L.). *Z. Hyg. Zool. Schädl Bekampf.* 29: 69–86. Abstract in *Rev. Appl. Ent.* (A). 26: 37.
- MATHAD, S.B. & DAKSHAYANI, K. 1972. Laboratory rearing of the cricket, *Plebeigryllus guttiventris*. *Ann. ent. soc. Am.* 65: 282–3.
- MATTHÉE, J.J. 1951. The structure and physiology of the egg of *L. pardalina* (Walk.). *Sci. Bull. Dep. Agric. S. Afr.* 316: 1–83.
- McFARLANE, J.E. 1960a. Structure and function of the egg shell as related to water absorption by the eggs of *Acheta domestica* (L.) *Can. J. Zool.* 38: 231–41.
- McFARLANE, J.E. 1960b. Permeability of the egg shell of *Acheta domestica* (L.) and the fate of the viteline membrane. *Can. J. Zool.* 38: 1037–9.
- McFARLANE, J.E. 1961. Tyrosinase and the structure of the egg shell of *Acheta domestica* (L.). *Can. J. Zool.* 39: 1–9.
- McFARLANE, J.E. 1962. A comparison of the growth of the house cricket (Orthoptera: Gryllidae) reared singly and in groups. *Can. J. Zool.* 40: 559–60.
- McFARLANE, J.E. 1964. Interaction between two species of crickets reared together. *Can. J. Zool.* 42: 689–95.
- McFARLANE, J.E. 1966. The permeability of the cricket egg shell to water. *J. Insect Physiol.* 12: 1567–75.

- McFARLANE, J.E. 1970. Review article, the permeability of the cricket egg shell.
Comp. Biochem. Physiol. 37: 133–41.
- McFARLANE, J.E. 1974. The functions of copper in the house cricket and the relation of copper to vitamin E. *Can. Ent.* 106: 441–6.
- McFARLANE, J.E. 1976. Vitamin K: A growth factor for the house cricket (Orthoptera: Gryllidae) *Can. Ent.* 108: 391–4.
- McFARLANE, J.E. 1978. Vitamin E and K in relation to growth of the house cricket (Orthoptera: Gryllidae) *Can. Ent.* 110(3): 329–30.
- McFARLANE, J.E. & FURNEAUX, P.J.S. 1964. Revised curves for water absorption by the eggs of *Acheta domesticus* (L.). *Can. J. Zool.* 42: 239–43.
- McFARLANE, J.E., GHIOURI, A.S.K. & KENNARD, C.P. 1959. Water absorption by the eggs of crickets. *Can. J. Zool.* 37: 391–9.
- McFARLANE, J.E. & KENNARD, C.P. 1960. Further observations on water absorption by the eggs of *Acheta domesticus* (L.). *Can. J. Zool.* 38: 77–85.
- MERKEL, G. 1977. The effects of temperature and food quality on the larval development of *Gryllus bimaculatus*. *Oecologia (Berl.)* 30: 129–40.
- PATTON, R.L. 1963. Rearing the house cricket, *Acheta domesticus* (L.) on commercial feed. *Ann. ent. Soc. Am.* 56: 250–1.
- PATTON, R.L. 1978. Growth and development parameters for *Acheta domesticus* (L.). *Ann. ent. Soc. Am.* 71(1): 40–2.
- RAKSHPAL, R. 1962. Morphogenesis and embryonic membranes of *Gryllus assimilis* (Fabr.) (Orthoptera: Gryllidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 37: 1–12.
- SHULOV, A.S. 1970. The development of eggs of the Red Locust *Nomadacris semtemfasciata* (Serv.), and the African Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.), and its interruption under particular conditions of humidity. *Anti-Locust Bull.* 48: 1–22.
- SKAÏFE, S.H. 1979. *African insect life*. C. Struik Publishers Cape Town/Johannesburg.
- SOLOMON, M.E. 1951. Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid, or other solutions. *Bull. ent. Res.* 42: 543–54.
- STONE, P.C. 1953. The house cricket as a laboratory insect. *Turttox News* 31: 150–1.
- TENNIS, P.S., KOONCE, J.F., & TERAGUCHI, M. 1977. The effects of population density and food surface area on body weight of *Acheta domesticus* (L.) Orthoptera: Gryllidae. *Can. J. Zool.* 55: 2004–10.
- UVAROV, B. 1966. *Grasshoppers and Locusts*. Cambridge University Press.
- WIGGLESWORTH, V.B. 1950. *The principles of insect physiology*. Methuen, London.

BYLAE A

A.1 Die bepaling van die funksionele verwantskap tussen die ontwikkelingstempo ϕ en temperatuur T by wisselende temperature.

As gevolg van die feit dat die temperatuur beheermeganisme wat by die wisselende temperature gebruik is, 'n sinusvormige temperatuur genereer, kan sekere wiskundige afleidings geredelik maklik gedoen word.

Hierdie wisselende temperatuur kan deur die funksie

$$T = T_G + a \sin t \quad \text{_____} \quad (4)$$

voorgestel word, waar

T_G , die gemiddelde temperatuur is waarom die temperatuurwisseling plaasvind,

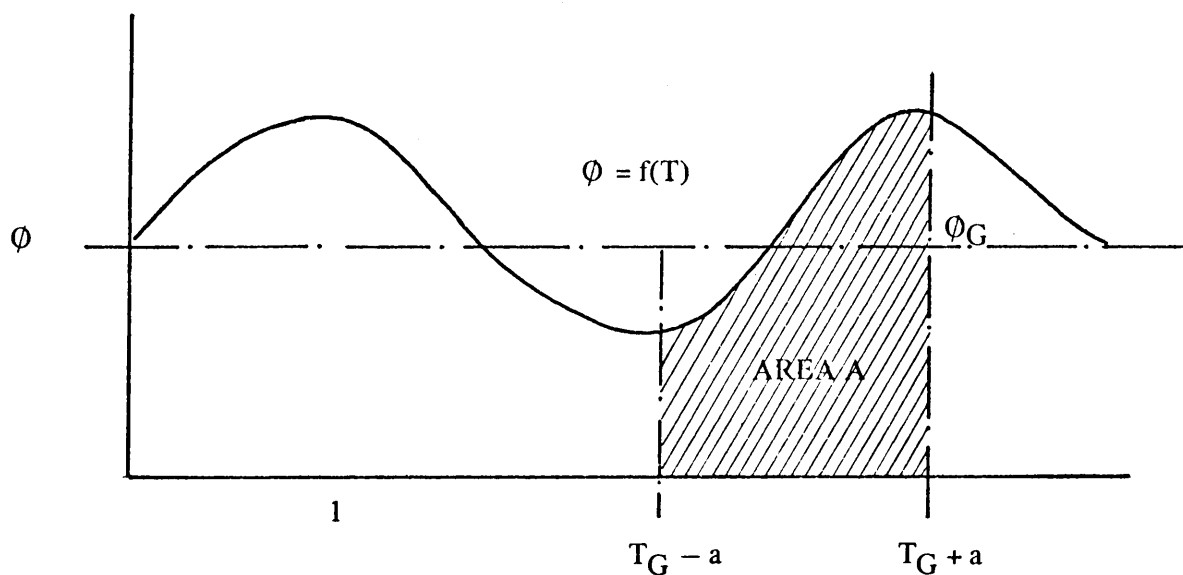
a , die amplitude van die wisselende temperatuur is en

t , tussen 0 en 2π per dag varieer.

Indien T in vergelyking (3) met vergelyking (4) vervang word, word 'n tydafhanklike verwantskap tussen die ontwikkelingstempo ϕ en temperatuur T verkry. Dit lewer

$$\phi = K_i (T_G + a \sin t - D_i) \quad \text{_____} \quad (7)$$

Die gemiddelde ontwikkelingstempo per dag, ϕ_G , word verkry deur die area onder die kurwe in Fig. 45 te deel deur die basis wat gevorm word deur die verskil in die minimum en maksimum temperatuurwaardes wat binne een dag voorkom.



FIGUUR 45. 'n Grafiese illustrasie vir die berekening van 'n gemiddelde waarde van 'n funksie oor 'n gegewe gebied.

Dit kan ook as volg uitgedruk word

$$\begin{aligned}\phi_G &= \frac{\text{Area A}}{(T_G + a) - (T_G - a)} \\ &= \frac{\text{Area A}}{2a}\end{aligned}$$

Die area onder 'n kurwe kan met behulp van integrasie bepaal word. Vir die funksie $\phi = f(T)$ wat in Fig. 45 getoon word, geld

$$\text{Area} = \int_{T_G - a}^{T_G + a} f(T) dT$$

Deur middel van substitusie volg dat

$$\begin{aligned} \phi_G &= \frac{\int_{T_G - a}^{T_G + a} f(T) dT}{(T_G + a) - (T_G - a)} \\ &= \int_{T_G - a}^{T_G + a} \frac{f(T) dT}{2a} \end{aligned} \quad (14)$$

Vergelyking (7) is uiteraard ook 'n funksie van T. Deur $f(T)$ in vergelyking (14) met $\phi = f(T)$ te vervang lewer

$$\phi_G = \frac{\int_{T_G - a}^{T_G + a} k_i (T_G + a \sin t - D_i) dT}{2a} \quad (15)$$

Hierdie vergelyking is nou in terme van t en T uitgedruk. Die term dT kan ook in t uitgedruk word deur vergelyking (4) met betrekking tot t te differensieer. Dit lewer

$$\frac{dT}{dt} = a \cos t$$

en

$$dT = a \cos t dt \quad (16)$$

Die vervanging van dT in vergelyking (15) met vergelyking (16) lewer nou

$$\phi_G = \int_{T_G - a}^{T_G + a} \frac{k_i (T_G + a \sin t - D_i) a \cos t dt}{2a} \quad (17)$$

A.2 Die vergelyking vir die bepaling van die ontwikkelingstempo by wisselende temperature waar $15,5^{\circ}\text{C} \leq T \leq 30^{\circ}\text{C}$ is.

Binne hierdie temperatuurgebied is $k_i = k_1$ en $D_i = D_1$.
Vergelyking (17) word dus

$$\theta_G = \int_{T_G - a}^{T_G + a} \frac{k_1 (T_G + a \sin t - D_1) a \cos t dt}{2a} \quad (18)$$

Omrede $T_G - a$ en $T_G + a$ verkry word indien $\sin t$ die waardes minus 1 en plus 1 respektiewelik het, kan die integrasie grense dien= ooreenkomstig vervang word. Dit lewer dan

$$\begin{aligned} \theta_G &= \int_{\sin t = -1}^{\sin t = +1} \frac{k_1 (T_G + a \sin t - D_1) a \cos t dt}{2a} \\ &= \frac{ak_1 (T_G - D_1) \left[\sin t \right]_{\sin t = -1}^{\sin t = +1} + a^2 \left[\sin^2 t \right]_{\sin t = -1}^{\sin t = +1} + C}{2a} \end{aligned}$$

waar C die integrasie konstante is. Dit kan aangetoon word dat C gelyk is aan nul. Dit lewer dan

$$\begin{aligned} \theta_G &= \frac{2a k_1 (T_G - D_1)}{2a} \\ &= k_1 (T_G - D_1) \quad (6) \end{aligned}$$

A.3 Die vergelyking vir die bepaling van die ontwikkelingstempo by wisselende temperature waar $15,5^{\circ}\text{C} \leq T \leq 32^{\circ}\text{C}$

In die gebied $15,5^{\circ}\text{C} \leq T \leq 30^{\circ}\text{C}$ geld

$$\theta = k_1 (T_G + a \sin t - D_1) \text{ en}$$

in die gebied $30^{\circ}\text{C} \leq T \leq 32^{\circ}\text{C}$ geld

$$\emptyset = k_2 (T_G + a \sin t - D_2)$$

Om die gemiddeld \emptyset_G vir hierdie gebied te bepaal, moet daar dus met hierdie funksieverandering rekening gehou word. Dit kan met behulp van stukintegrasie gedoen word en lewer

$$\emptyset_G = \int_{T_G - a}^{30} \frac{k_1 (T_G + a \sin t - D_1) a \cos t dt}{2a} + \int_{30}^{T_G + a} \frac{k_2 (T_G + a \sin t - D_2) a \cos t dt}{2a} \quad (19)$$

Uit vergelyking (4) volg dat vir $T = 30^{\circ}\text{C}$, die volgende geld

$$\sin t = \frac{30 - T_G}{a}$$

Met vervanging van die integrasiekonstantes lewer vergelyking (19)

$$\emptyset_G = \frac{k_1 a (T_G - D_1) \left[\sin t \right]_{\sin t = -1}^{\sin t = \frac{30 - T_G}{a}} + \left[\frac{k_1 a^2 \sin^2 t}{2} \right]_{\sin t = -1}^{\sin t = \frac{30 - T_G}{a}}}{2a} + \frac{k_2 a (T_G - D_2) \left[\sin t \right]_{\sin t = \frac{30 - T_G}{a}}^{\sin t = +1} + \left[\frac{k_2 a^2 \sin^2 t}{2} \right]_{\sin t = \frac{30 - T_G}{a}}^{\sin t = +1}}{2a} \quad (20)$$

C_1 is weer eens die integrasiekonstante en dit kan aangetoon word dat dit die waarde nul het.

Vergelyking (20) lewer dan

$$\begin{aligned} \phi_G &= \frac{k_1 a (T_G - D_1) \left[\left(\frac{30 - T_G}{a} \right) + 1 \right] + \frac{k_1 a^2}{2} \left(\frac{30 - T_G}{a} \right)^2 - \frac{k_1 a^2}{2} +}{2a} \\ &\quad \frac{k_2 a (T_G - D_2) \left[1 - \left(\frac{30 - T_G}{a} \right) \right] + \frac{k_2 a^2}{2} - \frac{k_2 a^2}{2} \left(\frac{30 - T_G}{a} \right)^2}{2a} \\ \phi_G &= \left\{ \frac{k_1 (T_G - D_1)}{2} \left[\left(\frac{30 - T_G}{a} \right) + 1 \right] + \frac{k_1 a}{4} \left[\left(\frac{30 - T_G}{a} \right)^2 - 1 \right] \right\} + \\ &\quad \left\{ \frac{k_2 (T_G - D_2)}{2} \left[1 - \left(\frac{30 - T_G}{a} \right) \right] + \frac{k_2 a}{4} \left[1 - \left(\frac{30 - T_G}{a} \right)^2 \right] \right\} \quad (8) \end{aligned}$$

Die eerste gedeelte van vergelyking (8) wat in terme van k_1 en D_1 uitgedruk is, lewer die bydrae tot die ontwikkelingstempo in die temperatuurgebied $15,5^\circ\text{C}$ tot 30°C . Netso lewer die tweede gedeelte in terme van k_2 en D_2 die bydrae tot die ontwikkelingstempo in die temperatuurgebied 30°C tot $(T_G + a)^\circ\text{C}$

A.4 Die vergelyking vir die bepaling van die ontwikkelingstempo by wisselende temperature waar $15,5^\circ\text{C} \leq T \leq 37^\circ\text{C}$

$$\begin{aligned} \phi_G &= \int_{T_G - a}^{30} \frac{k_1 (T_G + a \sin t - D_1) a \cos t \, dt}{2a} + \\ &\quad \int_{30}^{32} \frac{k_2 (T_G + a \sin t - D_2) a \cos t \, dt}{2a} + \\ &\quad \int_{32}^{T_G + a} \frac{k_3 (T_G + a \sin t - D_3) a \cos t \, dt}{2a} \quad (21) \end{aligned}$$

Uit vergelyking (4) volg dat vir $T = 32^\circ\text{C}$ die volgende geld

$$\sin t = \frac{32 - T_G}{a} \quad \text{_____} \quad (22)$$

Netsoos in A.2 en A.3 kan die integrasiekonstantes vervang word met die ekwivalente $\sin t$ waardes.

Die eerste element van vergelyking (21), naamlik die integraal tot en met 30°C is identies aan dié in vergelyking (19). Die eerste gedeelte van vergelyking (8) kan dus netso gebruik word.

Die tweede element van vergelyking (21) lewer nou

$$\begin{aligned} & \int_{30}^{32} \frac{k_2 (T_G + a \sin t - D_2) a \cos t \, dt}{2a} \\ &= \int_{\substack{\sin t = \frac{32 - T_G}{a} \\ \sin t = \frac{30 - T_G}{a}}} \frac{k_2 (T_G - D_2) \cos t \, dt}{2} + \int_{\substack{\sin t = \frac{32 - T_G}{a} \\ \sin t = \frac{30 - T_G}{a}}} \frac{a k_2 \sin t \cos t \, dt}{2} \\ &= \frac{k_2 (T_G - D_2)}{2} \left[\sin t \right]_{\frac{30 - T_G}{a}}^{\frac{32 - T_G}{a}} + \frac{a k_2}{2} \left[\sin^2 t \right]_{\frac{30 - T_G}{a}}^{\frac{32 - T_G}{a}} + C_2 \\ &= \frac{k_2 (T_G - D_2)}{2} \left[\frac{32 - T_G - 30 + T_G}{a} \right] + \frac{a k_2}{2} \left[\frac{(32 - T_G)^2 - (30 - T_G)^2}{a^2} \right] + C_2 \\ &\text{waar } C_2 = 0 \\ &= \frac{k_2 (T_G - D_2)}{a} + 2 k_2 \left[\frac{32 - T_G}{a} \right] \end{aligned}$$

Hierdie term lewer dus die bydrae tot die ontwikkelingstempo in die temperatuurgebied 30°C tot 32°C .

Netso lewer

$$\int_{\frac{32 - T_G}{a}}^{\sin t = +1} a k_3 (T_G + a \sin t - D_3) \cos t dt$$

$$= \frac{k_3 (T_G - D_3)}{2} \left[1 - \frac{(32 - T_G)}{a} \right] + \frac{k_3 a}{4} \left[1 - \left(\frac{32 - T_G}{a} \right)^2 \right]$$

Hierdie term lewer dus die bydrae tot die ontwikkelingstempo in die temperatuurgebied 32°C tot $(T_G + a)^{\circ}\text{C}$.

\emptyset_G kan dus as volg uitgedruk word

$$\begin{aligned} \emptyset_G = & \left\{ \frac{k_1 (T_G - D_1)}{2} \left[\frac{(30 - T_G)}{a} + 1 \right] + \frac{k_1 a}{4} \left[\left(\frac{30 - T_G}{a} \right)^2 - 1 \right] \right\} + \\ & \left\{ \frac{k_2 (T_G - D_2)}{a} + 2 k_2 \frac{(32 - T_G)}{a} \right\} + \left\{ k_3 \frac{(T_G - D_3)}{2} \left[1 - \frac{(32 - T_G)}{a} \right] + \right. \\ & \left. \frac{k_3 a}{4} \left[1 - \left(\frac{32 - T_G}{a} \right)^2 \right] \right\} \end{aligned} \quad (9)$$

BYLAE B

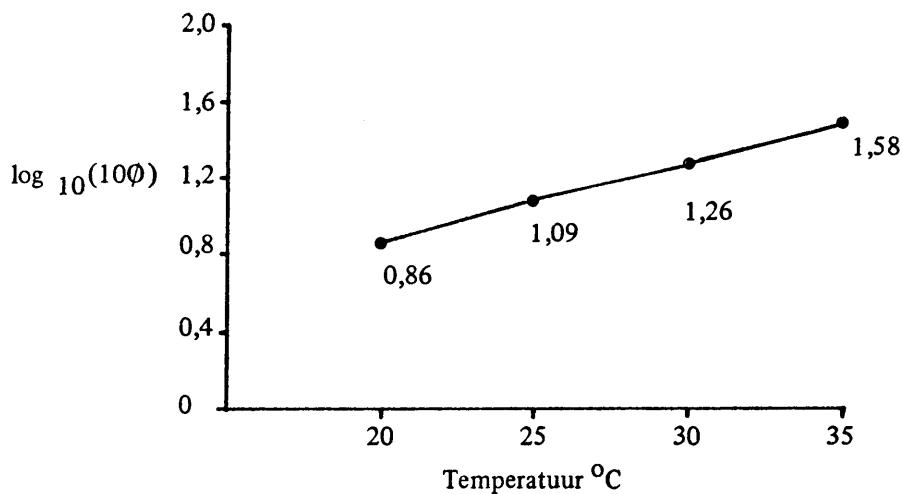
B.1 Die bepaling van die funksionele verwantskap tussen die ontwikkelingstempo \emptyset en temperatuur T

Ten einde die vergelyking van die kromme in Fig. 11 te bepaal, is die logaritmiëse waardes van $10 \emptyset$ bepaal en teenoor temperatuur T grafies voorgestel.

Die resultate van die berekenings word in Tabel 13 getoon en in Fig. 46 grafies voorgestel ($10 \emptyset$ is verkies bo \emptyset teneinde die berekenings te vergemaklik).

TABEL 13. Logaritmiëse waardes van $10 \emptyset$ teenoor temperatuur

$1 \emptyset$	$10 \emptyset$	$\log_{10} (10 \emptyset)$	Temperatuur °C
0,73	7,3	0,86	20
1,24	12,4	1,09	25
1,84	18,4	1,26	30
3,80	38,0	1,58	35



FIGUUR 46. Grafiese voorstelling van die verwantskap van die logaritmiëse waarde van $10 \emptyset$ met temperatuur.

Die kromme in Fig. 46 is 'n reguitlyn van die vorm

$$y = bx + c \quad \text{_____} \quad (23)$$

of ook

$$(y - y_1) = b (x - x_1) \quad \text{_____} \quad (24)$$

waar

(x_1, y_1) , enige punt op die lyn is, en b , die helling van die lyn is. Dit volg dus dat

$$\begin{aligned} \left[\log (10 \emptyset) - 0,86 \right] &= \frac{0,72}{15} \left[T - 20 \right] \\ &= \frac{T}{20,83} - 0,96 \end{aligned}$$

$$\text{en } \log (10 \emptyset) = \frac{T}{20,83} - 0,1$$

Uit die definisie van 'n logaritme volg dat as

$$\log_{10} N = X$$

$$10^X = N$$

Deur middel van substitusie volg dat

$$10 \emptyset = 10^{\left[\frac{T}{20,83} - 0,1 \right]}$$

en gevolglik

$$\emptyset = 10^{\left[\frac{T}{20,83} - 1,1 \right]} \quad \text{_____} \quad (11)$$

Op grond van die feit dat

$$\emptyset = \frac{100}{Y}$$

volg dat

$$Y = 10 \left[3,1 - \frac{T}{20,83} \right] \quad (10)$$

Dit volg as vanselfsprekend dat vergelyking (10) en (11) net geld vir die temperatuurgebied van ontwikkeling tussen die onderste drempelwaarde en die boonste temperatuurgrens.

B.2 Die bepaling van die funksionele verwantskap tussen die inkrementele verandering in die ontwikkelingstempo $\frac{d\phi}{dT}$ en 'n temperatuur T.

Vergelyking (11) gee dus die funksionele verwantskap van die ontwikkelingstempo met temperatuur.

Ten einde uitspraak te lewer oor die ontwikkelingstempo by wisselende temperature, moet vergelyking (11) van nader beskou word. Die vraag is wat die inkrementele verandering in die ontwikkelingstempo ϕ , sal wees met 'n gepaardgaande verandering in temperatuur T.

Hierdie inkrementele verandering kan deur $\frac{d\phi}{dT}$ voorgestel word en word verkry deur vergelyking (11) met betrekking tot temperatuur T te differensieer.

$$\frac{d\phi}{dT} = \frac{d}{dT} 10 \left[\frac{T}{20,83} - 1,1 \right] \quad (12)$$

Vergelyking (12) is 'n differensiaal van die standaardvorm

$$\frac{d}{dx} (a^v) = \ln a \cdot a^v \frac{dv}{dx} \quad (25)$$

waar a 'n konstante is.

Deur middel van substitusie volg dat

$$\begin{aligned} \frac{d\emptyset}{dT} &= \ln 10 (10) \left[\frac{T}{20,83} - 1,1 \right] - \frac{d}{dT} \left[\frac{T}{20,83} - 1,1 \right] \\ &= \frac{\ln 10}{20,83} (10) \left[\frac{T}{20,83} - 1,1 \right] \end{aligned} \quad (26)$$

Dit volg weer eens dat vergelyking (26) slegs geld vir die temperatuurgebied van ontwikkeling tussen die onderste drempelwaarde en boonste temperatuurgrens.

B.3 Die bepaling van die funksionele verwantskap tussen ontwikkelings= tempo \emptyset en temperatuur T by wisselende temperature.

Indien vergelyking (4) nou in vergelyking (11) vervang word, word 'n tydafhanklike verwantskap tussen die ontwikkelingstempo \emptyset en temperatuur T verkry. Dit lewer

$$\emptyset = 10 \left[\frac{T_G + a \sin t}{20,83} - 1,1 \right] \quad (27)$$

Soos in die geval met die eierontwikkeling wat in bylaag A.1 bespreek is, kan die gemiddelde ontwikkelingstempo \emptyset_G met behulp van 'n integrasieproses bepaal word. Vergelyking (14) kan dus netso gebruik word

$$\emptyset_G = \int_{T_G - a}^{T_G + a} \frac{f(T) dT}{2a} \quad (14)$$

$f(T)$ en dT kan in vergelyking (14) met vergelykings (27) en (16) respektiewelik vervang word. Indien die integrasiegrense met die ooreenstemmende $\sin t$ waardes vervang word, geld

$$\begin{aligned}
\theta_G &= \frac{1}{2a} \int_{\sin t = -1}^{\sin t = +1} \left[\frac{T_G + a \sin t}{20,83} - 1,1 \right] a \cos t \, dt \\
&= \frac{20,83}{2a \ln 10} \int_{\sin t = -1}^{\sin t = +1} \frac{\ln 10}{20,83} a \cos t \cdot 10 \left[\frac{T_G + a \sin t}{20,83} - 1,1 \right] dt \\
&= \frac{20,83}{2a \ln 10} 10 \left[\frac{T_G}{20,83} - 1,1 \right] \left[\frac{a \sin t}{20,83} \right]_{\sin t = -1}^{\sin t = +1} \\
&= \frac{4,52}{a} 10 \left[\frac{T_G}{20,83} - 1,1 \right] \left[10 \frac{a}{20,83} - 10 \frac{-a}{20,83} \right] \quad (28)
\end{aligned}$$

Die ontwikkelingstempo θ by 'n konstante temperatuur T_G kan as volg uitgedruk word

$$\theta_{\text{konstant}} = 10 \left[\frac{T_G}{20,83} - 1,1 \right]$$

Uit vergelyking (28) volg dus dat die verwantskap tussen die gemiddelde ontwikkelingstempo by wisselende temperatuur θ_G en die ontwikkelingstempo $\theta_{\text{konstante}}$ by 'n ooreenstemmende konstante temperatuur, as volg uitgedruk kan word

$$\theta_G = \frac{4,52}{a} \left[10 \frac{a}{20,83} - 10 \frac{-a}{20,83} \right] \theta_{\text{konstant}} \quad (13)$$

$a > 0$

Hierdie verwantskap is dus slegs afhanklik van die amplitude a .

By 'n sinusvormige wisselende temperatuur, waar die boonste en onderste temperature binne die gebied van ontwikkeling val, is die ontwikkelingstempo dus 'n faktor hoër as by 'n ooreenstemmende konstante temperatuur. Hierdie faktor F, is dus

$$F = \frac{4,52}{a} \left[10^{\frac{a}{20,83}} - 10^{\frac{-a}{20,83}} \right]$$