

ГЛАВА V.

Химія дыханія.

Майовъ (1645—1679 гг.) первый геніально сравнилъ дыханіе съ горѣніемъ. *Lavoisier* (1780 г.) уподобилъ организмъ паровой машинѣ, а дыханіе сравнилъ съ горѣніемъ угля, предполагая, что O_2 непосредственно окисляетъ вещества, поступающія въ организмъ. Вотъ что говоритъ онъ по этому поводу. «Мы можемъ считать то тепло, которое выдѣляется при дыханіи вслѣдствіе превращенія чистаго воздуха (O_2) въ связанный (CO_2) главнымъ источникомъ животной теплоты; если въ тѣлѣ и существуютъ другіе источники тепла, то ихъ значеніе ничтожно. Дыханіе есть ни что иное, какъ горѣніе, хотя медленное, но во всѣхъ отношеніяхъ сходное съ горѣніемъ углѣ». (*Lavoisier et Laplace. Mémoires sur la chaleur. Oeuvres de Lavoisier T. II, 1780 г.*).

Это замѣчательное положеніе, однако, въ дальнѣйшемъ должно было быть дополненнымъ въ одномъ пунктѣ. Именно, оказалось необходимымъ признать въ организмѣ наличность особыхъ образованій, которыя бы обусловливали возможность горѣнія (окисленія) при сравнительно низкихъ температурахъ, существующихъ въ животномъ организмѣ.

Berzelius въ 1836 году первый указалъ, что здѣсь мы имѣемъ дѣло съ явленіями катализа, теорія котораго затѣмъ была разработана физико-химиками и особенно *W. Ostwald*’омъ, но какова химическая натура веществъ, обусловливающихъ эти явленія, до сихъ поръ неизвѣстно.

Schönbein (1856 г.) предполагалъ, что реакціи окисленія въ организмѣ происходятъ благодаря тому, что въ организмѣ совершается озонизація O_2 . А озонъ, какъ извѣстно, можетъ вызывать очень энергичные процессы окисленія при температурахъ сравнительно низкихъ.

Позднѣйшія изслѣдованія, однако, доказали, что никакого озона тутъ не образуется, а имѣются особыя, съ неизвѣстной покамѣстъ природой, вещества (оксидазы), которыя, путемъ ли способности давать нестойкія перекиси (Traube), или какимъ-либо другимъ путемъ, вызываютъ сгораніе веществъ въ организмѣ.

Какъ бы тамъ ни было, будетъ ли живой организмъ сходенъ съ «паровой машиной» (Lavoisier), или съ «бродильнымъ чаномъ пивовара» (Cl. Bernard)—безразлично,—въ конечномъ счетѣ, какъ заключительныя звенья великой цѣпи превращенія потенциальной энергіи въ динамическую, получаются вещества далѣе къ горѣнію неспособныя— CO_2 , H_2O (SO_2 и др.).

Такимъ образомъ, при газообмѣнѣ мы имѣемъ два параллельно идущихъ процесса: съ одной стороны, поглощеніе O_2 , съ другой—выдѣленіе CO_2 и H_2O .

Эти продукты представляютъ тѣ внѣшніе знаки, тѣ признаки легко доступные изученію, по которымъ мы можемъ судить о тѣхъ процессахъ внутреннихъ, которые глубоко скрыты отъ насъ. Понятно, конечно, что эти внѣшніе знаки будутъ мѣняться въ зависимости отъ измѣненій послѣднихъ и мы, изучая ихъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, получаемъ возможность судить о явленіяхъ, разыгрывающихся внутри организма.

А. Историческій очеркъ.

Газообмѣнъ насѣкомыхъ давно привлекалъ къ себѣ вниманіе ученыхъ, но, какъ само собой понятно, точныя знанія относительно этого вопроса могли быть получены только послѣ того, какъ химія стала на болѣе или менѣе твердую почву, такъ какъ, вообще говоря, ни одна наука не связана такъ съ прогрессомъ химіи и физики, какъ физиологія.

Честь постановки первыхъ опытовъ надъ газообмѣномъ у безпозвоночныхъ и, въ частности, у насѣкомыхъ принадлежитъ шведскому ученому, открывшему независимо отъ Пристлея кислородъ,—Scheele (1775 г.).

Онъ изслѣдовалъ газообмѣнъ мухъ, пчелъ, бабочекъ и нашель, что при дыханіи въ замкнутомъ пространствѣ 1) объемъ воздуха не измѣняется, 2) что известковая вода уменьшаетъ этотъ объемъ на $\frac{1}{4}$ (CO_2 !), и 3) что остатокъ былъ негоденъ для горѣнія (N_2 !).

Въ 1792 г. *Vauquelin* произвелъ опыты надъ *Locusta viridissima* (и нѣкоторыми слизняками), при чемъ доказалъ, что животныя поглощаютъ O_2 изъ атмосферы, а продуцируютъ CO_2 и H_2O . Онъ же первый сдѣлалъ попытки количественнаго опредѣленія этихъ продуктовъ, для чего пользовался разогрѣтымъ фосфоромъ (для опредѣленія O_2) и KOH (для опредѣленія CO_2).

Въ 1803 г. *Sennebir*'омъ были изданы работы *Spallanzani*, экспериментировавшаго надъ *Papilio crataegi* (и слизняками), и пользовавшагося для опредѣленія продуктовъ дыханія разогрѣтымъ фосфоромъ и известковой водой. Онъ уже замѣтилъ, что поглощеніе O_2 и выдѣленіе CO_2 находится въ зависимости отъ цѣлаго ряда условій. Такъ, напр., абсорбированіе O_2 животными, тѣмъ больше, чѣмъ выше температура. Въ чистомъ O_2 энергія газообмѣна больше, нежели въ нормальной атмосферѣ и т. д.

Въ томъ же году появилась работа *Hausman*'а который изслѣдовалъ множество насѣкомыхъ, но новаго въ сравненіи съ прежними авторами ничего не далъ.

Черезъ два года въ 1805 г. *Sorg* произвелъ изслѣдованія болѣе чѣмъ надъ 50 родами *Insecta* и *Crustacea* и нашелъ, что въ темнотѣ насѣкомыя меньше поглощаютъ O_2 , чѣмъ на свѣту. что голодныя животныя дышутъ менѣе энергично, чѣмъ сытыя и т. д.

Гораздо большей точностью и большимъ объемомъ отличаются изслѣдованія *Treviranus*'а, появившіяся въ 1831 и 1832 гг. И хотя его методъ изслѣдованія допускалъ крупныя ошибки, тѣмъ не менѣе, онъ пришелъ къ нѣкоторымъ правильнымъ выводамъ, которые можно кратко резюмировать въ слѣдующихъ положеніяхъ:

- 1) количество поглощеннаго O_2 всегда больше количества выдѣляемой CO_2 ;
- 2) при болѣе высокихъ температурахъ газообмѣнъ энергичнѣе, чѣмъ при болѣе низкихъ;
- 3) при движеніи насѣкомыя продуцируютъ больше CO_2 , нежели въ покоѣ;
- 4) содержаніе N_2 въ воздухѣ при дыханіи не измѣняется;
- 5) при голоданіи газообмѣнъ падаетъ, и
- 6) личинки дышутъ менѣе энергично, чѣмъ imago.

Далѣе *Treviranus*, основываясь на своихъ работахъ, а затѣмъ на работахъ *Berthollet*, *Provençal*'а, *Allen*'а и *Pepys*'а и другихъ, составилъ таблицу, изъ которой видно, что наибольшей энергіей дыханія обладаютъ птицы, потомъ *Mammalia*

амфибіи и, наконецъ, рыбы. Что же касается насѣкомыхъ, то они дышуть энергичнѣе, чѣмъ черви, моллюски и многія амфибіи, а если температура высока и насѣкомое находится въ движеніи, то даже энергичнѣе, чѣмъ млекопитающія и птицы.

Черезъ 4 года въ 1836 г. такіе же опыты и по тому же методу были поставлены *Newport*'омъ. Новое, что онъ внесъ, это опредѣленіе газообмѣна у куколокъ, которыя дышуть еще менѣе энергично, чѣмъ личинки, остальные же результаты сходны съ таковыми же *Treviranus*'а и прежнихъ авторовъ.

Что касается приборовъ, которыми пользовались *Treviranus* и *Newport*, то они были въ равной степени и просты и несовершенны. Опыты обыкновенно производились слѣдующимъ образомъ: животное сажалось въ сосудъ, герметически затѣмъ закрываемый и здѣсь дышало опредѣленное время. Затѣмъ животное удалялось, а сосудъ сначала помѣщался въ растворъ Ва (ОН)₂ или КОН (*Treviranus*), или же въ растворъ Са (ОН)₂ (*Newport*) для поглощенія СО₂, а затѣмъ для поглощенія О₂ въ растворъ сѣрнистаго калія. Зная составъ воздуха до опыта, по полученнымъ количествомъ СО₂ и О₂ можно опредѣлить величину газообмѣна.

Уже изъ описанія этихъ приборовъ видно, что изслѣдованія вышеуказанныхъ авторовъ должны заключать крупныя ошибки, которыя были исправлены дальнѣйшими изслѣдованіями, произведенными по принципамъ точнаго газоваго анализа.

Первыми изъ такихъ точныхъ работъ являются изслѣдованія *Regnault et Reiset*, предпринятые въ 1849 г. надъ различными представителями позвоночныхъ и безпозвоночныхъ при помощи ими же конструированнаго аппарата. Сущность его заключалась въ слѣдующемъ. Животное помѣщалось въ воздушное пространство извѣстной емкости. Образующаяся при дыханіи СО₂ поглощалась КОН, а въ разрѣженный вслѣдствіе этого воздухъ сосуда, входилъ изъ газометра чистый О₂. Такимъ образомъ можно прямымъ путемъ опредѣлять О₂ и СО₂, а по разности и азотъ.

Изслѣдованія этихъ авторовъ касаются величины газообмѣна у различныхъ животныхъ только при нормальныхъ условіяхъ и совершенно не затрагиваютъ тѣхъ измѣненій газообмѣна, которыя наступаютъ при измѣненіи окружающихъ условій.

Изъ насѣкомыхъ они экспериментировали надъ майскими жуками, шелковичными червями и ихъ куколками и нашли, что

майскіе жуки на килочасъ

поглощаютъ въ среднемъ . . . 0.962—1.076 gr. O₂,
а выдѣляютъ » . . . 1.09—1.172 » CO₂,

т. е. дышутъ такъ же энергично, какъ зайцы, собаки и куры.

Что касается шелковичныхъ червей, то *Regnault et Reiset* нашли, что ихъ газообмѣнъ находится въ зависимости отъ возраста, а именно: энергія дыханія падаетъ постепенно, по мѣрѣ того, какъ черви приближаются къ закукливанію.

Такъ, молодые черви дали 0.840 gr.—O₂ и 0.9 gr. CO₂, черви готовые къ закукливанію 0.687 gr.—O₂ и 0.76 gr. CO₂. Куколки, наконецъ, обладаютъ минимальной энергіей газообмѣна, именно на килочасъ онѣ даютъ 0,242—0.101 gr.—O₂ и 0.210 gr.—CO₂.

Работу *Regnault et Reiset* можно считать поворотнымъ пунктомъ въ исторіи даннаго вопроса, такъ какъ только эти авторы впервые примѣнили для изслѣдованія газообмѣна у насекомыхъ точные методы.

Всѣ же прежнія наблюденія, давая, правда, нѣкоторыя совершенно правильныя указанія, заключали въ самой методикѣ столь большія несовершенства, что выводить изъ нихъ какія-либо общія заключенія совершенно нельзя.

Въ дальнѣйшемъ, въ виду сложности вопроса, историческія данныя будутъ раздѣлены на четыре отдѣла, соотвѣтственно стадіямъ жизни насекомага, которыхъ, какъ извѣстно, четыре: 1) стадія яйца, 2) стадія личинки, 3) стадія куколки и 4) стадія imago.

В. Газообмѣнъ яицъ.

Касательно газообмѣна яицъ насекомыхъ имѣется, насколько мнѣ извѣстно, три работы: Е. Quajat (1897 г.), *Luciani e Piutti* (1888 г.) и *Farkas'a* (1903 г.) всѣ надъ яйцами шелковичнаго червя (*Bombyx mori*). Согласно этимъ работамъ развитіе яйца протекаетъ въ три періода: 1) лѣтній, 2) періодъ перезимовки и 3) весенній, начинающійся съ первыхъ теплыхъ весеннихъ дней и продолжающійся до выползанія личинокъ. Въ 1-й періодъ согласно *Luciani* газообмѣнъ очень энергиченъ, что свидѣтельствуется объ оживленныхъ внутреннихъ процессахъ, разыгрывающихся въ яйцѣ, развитіе котораго доходитъ до стадіи бластодермы.

Затѣмъ, вслѣдствіе прогрессирующаго пониженія т-ры, газообмѣнъ все болѣе и болѣе падаетъ и, наконецъ, наступаетъ

зимняя спячка, во время которой выделение CO_2 падает до minimum'a. Такъ, при $8-10^\circ \text{C}$. на килочасъ яйца въ среднемъ дали 0.0075 gr. CO_2 , а при 0°C . даже— 0.00208 gr. !

Въ третій періодъ газообмѣнъ повышается; CO_2 выделяется въ 200—300 разъ больше, чѣмъ во второй періодъ, при чемъ количество CO_2 растетъ все время вплоть до выползанія личинокъ. Напр., у *Luciani* за 20 дней до выползанія яйца на килочасъ давали 0.1940 gr. CO_2 , въ день же вылупливанія количество это возросло до 0.6230 gr.

У *Farkas'a* это возрастаніе еще яснѣй. За 11 дней до вылупливанія яйца дали только 0.024 gr. CO_2 , въ день же вылупливанія 0.35 gr. CO_2 !

Такое быстрое возрастаніе можно объяснить тѣмъ, что *Farkas* съ каждымъ днемъ повышалъ температуру термостата, въ которомъ находились яйца.

Такъ, въ первый день насиживанія т-ра равнялось 13° , а въ день вылупливанія 24.5°C ., т. е. на 10.5° выше, что, конечно, имѣетъ громадное значеніе.

Всѣ измѣненія газообмѣна, наблюдаемая у яицъ, наглядно представлены кривыми діаграммы 16-ой, составленной по даннымъ *Luciani e Piutti*. На оси абсциссъ нанесены дни (отъ 1 по 20 мая), на оси ординатъ количества газовъ въ граммахъ. Изъ

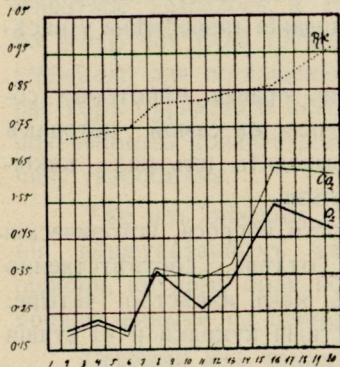


Рис. 16.

этой діаграммы видно, что количество выделяемой CO_2 и поглощаемого O_2 все время растетъ, достигая maximum'a за 4 дня до вылупливанія, тогда какъ въ эти 4 дня кривыя нѣсколько падаютъ. Далѣе видно, что въ первые семь дней насиживанія количество O_2 больше соответствующихъ количествъ CO_2 , а начиная съ 8-го дня наступаетъ обратное явленіе: яйца выделяютъ больше CO_2 , чѣмъ поглощаютъ O_2 . Эта взаимозависимость CO_2 и O_2 представлена кривой RK, показывающей величину дыхательнаго коэффициента, который непрерывно растетъ.

По *Luciani e Piutti* мы имѣемъ слѣдующія величины для дыхательнаго коэффициента:

1—3 день	0.719	10—12 день	0.8157
3—5 »	0.7267	12—14 »	0.8200

5—7 день 0·7275 14—17 день 0·8616
 7—10 » 0·7413 18—20 » 0·9523

Согласно наблюдениям *Farkas'a* во время насиживания происходит разрушение главным образом жира и бѣлка, но это, судя по величинѣ дыхательнаго коэффициента, характерно только для первыхъ дней, ибо по мѣрѣ приближенія времени вылупливанія дыхательный коэффициентъ все болѣе и болѣе приближается къ 1, что указываетъ на то, что въ сгораніи начинаютъ принимать участіе вещества болѣе окисленные, нежели жиры или бѣлки (можетъ быть гликогенъ).

С. Газообмѣнъ личинокъ.

Гораздо болѣе обширны изслѣдованія, касающіяся газообмѣна личинокъ. *Luciani* и *Lo Manaco* въ 1895 г. первые произвели опредѣленія выделяемой CO_2 со дня на день, отъ выхода личинки *Bombyx mori* изъ яйца и до закукливанія. Они нашли, что выдѣленіе CO_2 находится въ тѣсной связи съ возрастомъ, и постоянно повышается по мѣрѣ приближенія личинки къ куколочной стадіи.

Въ жизни личинки *Bombyx* шелководы различаютъ 5 періодовъ, каждый изъ которыхъ отдѣленъ отъ слѣдующаго періодомъ покоя, сна (*Sommeil*), во время котораго прекращаются движенія и принятіе пищи и происходитъ сбрасываніе кожи.

Вотъ какъ измѣняется газообмѣнъ въ теченіе этихъ періодовъ. Въ первый періодъ, непосредственно слѣдующій за вылупливаніемъ, выдѣленіе CO_2 —минимально, достигая 0·04 gr., а затѣмъ начинаетъ расти въ теченіе 2-го и 3-го періодовъ (отъ 7 до 15 мая) очень медленно, болѣе быстро въ 4-й періодъ (16—22 мая) и наконецъ стремительно въ 5-й періодъ (23—30 мая). Такой ходъ дыханія связанъ съ ростомъ червей, который также идетъ сначала медленно, а затѣмъ все быстрѣй и быстрѣй.

Далѣе изъ ихъ опытовъ видно, что каждый періодъ покоя, сна (*Sommeil*) сопровождается уменьшеніемъ количества CO_2 , каждый періодъ пробужденія (*réveil*) повышеніемъ его. Maximum'a выдѣленіе CO_2 достигаетъ на 28 день (1·31), а затѣмъ въ теченіе двухъ послѣднихъ дней (29 и 30) передъ окукливаніемъ наступаетъ періодъ, названный *Luciani* «periode de la purgation ou de l'abstinence:» Въ эти два дня передъ пряжей кокона червь

перестаетъ принимать пищу и выдѣляетъ громадное количество экскрементовъ. Тѣло его сильно уменьшается въ объемѣ и дѣлается прозрачнымъ, начинается пряжа кокона, въ пятый разъ сбрасывается кожа и личинка переходитъ въ куколку. Этотъ періодъ сопровождается сильнымъ уменьшеніемъ CO_2 (0.88).

Эти же изслѣдователи установили зависимость между количествомъ выдыхаемой CO_2 и количествомъ свѣта. Именно они нашли, что днемъ CO_2 выдыхается больше, чѣмъ ночью, какъ это видно изъ слѣдующихъ цифръ, полученныхъ отъ личинокъ.

15 апрѣля	днемъ	. 0.708	ночью	. 0.677
16	»	»	»	. 0.714
17	»	»	»	. 0.711
18	»	»	»	. 0.815
19	»	»	»	. 0.940
20	»	»	»	. 0.911
21	»	»	»	. 0.843
22	»	»	»	. 0.792

Интересно, что по отношенію къ яйцамъ получается какъ разъ обратное: количество CO_2 меньше днемъ и больше ночью!

Надъ личинками того же *Bombux mori* произвелъ изслѣдованія и *Farkas* въ 1903 г., при чемъ также констатировалъ, что выдѣленіе CO_2 постепенно растетъ отъ дня вылупливанія до 4—3-го дня передъ закукливаніемъ, когда выдѣленіе CO_2 уменьшается.

Въ 1909 году такіе же опыты съ опредѣленіемъ газообмѣна у личинокъ поставилъ *Tangl* подъ *Orhyra cadaverina* и пришелъ къ совершенно отличнымъ выводамъ, именно: онъ нашелъ, что у этихъ личинокъ количество CO_2 падаетъ все время отъ вылупливанія до окукливанія и особенно быстро въ послѣдніе дни. Такъ, по *Tangl*'ю мы имѣемъ слѣдующія количества CO_2 :

за 5 дней до окукливанія	. . . 0.250 gr.
» 4 »	» . . . 0.165 »
» 3 »	» . . . 0.138 »
» 2 »	» . . . 0.108 »
» 1 »	» . . . 0.083 »

Тоже установилъ на шелкопрядѣ и *P. Bert* (1885 г.); такъ, онъ даетъ такіа цифры:

1-й день личиночной жизни	. 90 ссм. CO_2
2 »	» » » . 76 » »
3 »	» » » . 59 » »

Такая разница между выводами *Luciani* и *Farkas'a* надъ *Bombux*, съ одной стороны, и *Tangl'*я надъ *Ophyra* обуславливается тѣмъ, что *Tangl'* бралъ старыхъ личинокъ, которыя уже приближались къ періоду «purgation» или даже находились въ этомъ періодѣ.

Во всякомъ случаѣ можно, повидимому, прійти къ тому заключенію, что въ жизни личинокъ слѣдуетъ различать два періода; первый начинается тотчасъ послѣ вылупливанія и характеризуется все болѣе и болѣе развивающимися жизненными процессами, что влечетъ за собой и постоянный ростъ количества CO_2 . Затѣмъ, раньше или позже, смотря по виду наѣкомаго, наступаетъ 2-й періодъ, въ теченіе котораго животное все болѣе и болѣе теряетъ свою подвижность, жизненные процессы замедляются, происходятъ глубокія морфологическія измѣненія, — личинка переходитъ въ куколку. Этотъ періодъ характеризуется постояннымъ и непрерывнымъ паденіемъ количества, выделяемой CO_2 .

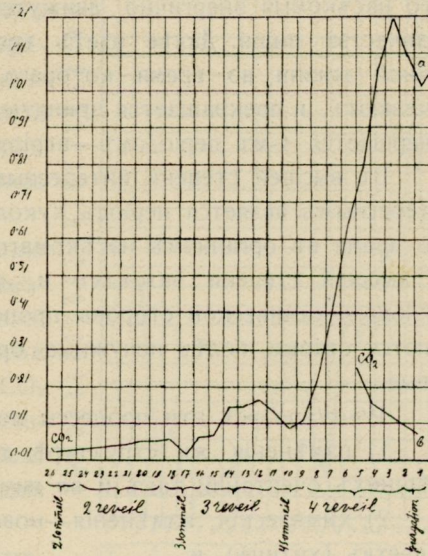


Рис. 17.

Всѣ эти измѣненія въ количествѣ выдыхаемой CO_2 , наглядно представлены на діаграммѣ 17. Кривая *a* составлена по даннымъ *Luciani* и показываетъ отдачу CO_2 , начиная съ шестого дня послѣ выхода личинки изъ яйца до закукливанія. Изъ этой кривой видно, какъ растеть количество CO_2 , уменьшаясь въ дни оцѣпенѣнія (*Sommeil*) и увеличиваясь въ дни бодрствованія (*réveil*). Maximum'a выдѣленіе достигаетъ на 3-й день передъ окукливаніемъ, а затѣмъ рѣзко падаетъ въ періодъ пургаціи (*purgation*).

Небольшая кривая *b* болѣе наглядно показываетъ отдачу CO_2 въ послѣдніе дни личиночной жизни, согласно даннымъ *Tangl'*я.

D. Газообмѣнъ куколокъ.

Какъ уже было сказано, насѣкомыя, подобно нѣкоторымъ другимъ животнымъ, проходятъ нѣсколько періодовъ при своемъ развитіи. За періодомъ яйцевой жизни, который характеризуется отсутствіемъ поступленій извнѣ (за исключеніемъ O_2) и неподвижностью, идетъ періодъ личиночной жизни, въ теченіе котораго насѣкомыя энергично движутся и принимаютъ громадныя количества пищи. Далѣе идетъ третій періодъ—періодъ куколочной жизни, во время котораго движенія активныя почти исчезаютъ, и прекращается принятіе пищи; и, наконецъ, все это завершается 4-мъ періодомъ—періодомъ імаг'инальной жизни.

Въ высшей степени интереснымъ, можно сказать, наиболѣе интереснымъ является періодъ куколочной жизни, такъ какъ въ это время въ организмъ насѣкомаго разыгрывается цѣлый рядъ въ высшей степени важныхъ и, пока, мало извѣстныхъ съ фізіолого-химической стороны процессовъ перестройки. Разрушаются старые, болѣе ненужные органы и ткани и создаются новые.

Weinland всѣ эти процессы подводитъ подъ три категоріи:

- 1) измѣненія въ структурѣ тканей, какъ въ отношеніи внѣшнихъ очертаній, такъ и во внутреннемъ характерѣ;
- 2) химическія измѣненія—новообразование органическихъ веществъ (хитинъ), и
- 3) образование веществъ, обусловливающихъ процессы химическихъ измѣненій.

Всѣ эти процессы, конечно, отражаются на обмѣнѣ веществъ, а слѣдовательно, и на газообмѣнѣ куколокъ, характеръ котораго очень тщательно былъ изученъ *Botaillon* (1892 г.), *Luciani e Lo Monaco* (1893 г.) у *Bombyx mori*, *Dubois et Couvreur*'омъ (1901 г.), *Weinland*'омъ (1906 г.) въ цѣломъ рядѣ работъ у *Calliphora vomitoria*, *Сосновскимъ* у *Calliphora vomitoria* и *Lucilia caesar* и, наконецъ, *Tangl*'емъ (1901 г.) у *Ophyra cadaverina*.

Результаты, полученные этими авторами почти одинаковы, различаясь только въ неимѣющихъ большого значенія деталяхъ.

Какъ измѣняется дыхательная дѣятельность *Bombyx* въ стадіи куколки по даннымъ *Luciani*, видно изъ кривой рис. 18, гдѣ на оси абсциссъ нанесены дни, а на оси ординатъ количества CO_2 въ граммахъ.

Пунктированная кривая 3—4 дня относится еще къ послѣднимъ днямъ личиночной жизни, пунктированная кривая 19—25 дней касается газообмѣна уже сформировавшихся бабочекъ и поэтому разборъ ихъ будетъ опущенъ. Изъ анализа же кривой 5—18 дней *Luciani* и *Lo Monaco* выводятъ слѣдующія заключенія. Куколочная стадія у *Bombux*'а продолжается 15 дней (отъ 5 по 19 июня) и можетъ быть раздѣлена на четыре фазы.

1-я фаза продолжается 4 дня и характеризуется сильнымъ пониженіемъ жизненныхъ процессовъ, благодаря чему выдѣленіе CO_2 непрерывно падаетъ. Эту фазу *Luciani* называлъ періодомъ большой летаргіи (*la grande léthargie*).

2-я фаза, непосредственно слѣдующая за первой продолжается 7 дней и характеризуется пробужденіемъ дыхательной активности. Количество CO_2 медленно, но непрерывно увеличивается. Эта фаза получила названіе большого бодрствованія (*le grand réveil*).

3-я и 4-я фазы представляютъ уменьшенное повтореніе 1-й и 2-й и получили соотвѣтственно названія—малой летаргіи (*la courte léthargie*), продолжающейся $2\frac{1}{2}$ дня и малаго бодрствованія (*le court réveil*), тянущагося $1\frac{1}{2}$ дня и характеризующагося окончательнымъ сформированіемъ бабочки.

Къ нѣсколькимъ инымъ результатамъ пришелъ *Tangl* (1909 г.), экспериментировавшій надъ *Orhyra cadaverina*. Онъ нашелъ, что куколки дышатъ менѣе энергично, чѣмъ личинки: въ среднемъ на килочасъ личинки даютъ—0.42 г. CO_2 , а куколки—0.26 г. CO_2 , т. е. почти въ два раза меньше. Далѣе по *Tangl*'ю въ жизни куколокъ можно различать 2 періода.

Въ теченіе 1-го—жизненные процессы все болѣе и болѣе замираютъ, въ связи съ чѣмъ непрерывно падаетъ и выдѣленіе CO_2 . Такъ продолжается 3—4 дня, послѣ чего наступаетъ 2-й періодъ, характеризующійся сначала медленнымъ, а потомъ

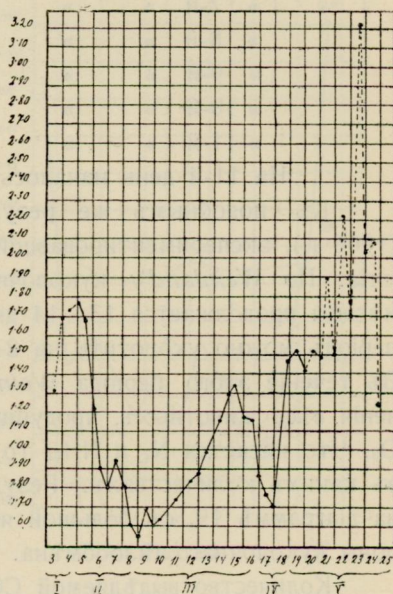


Рис. 18.

быстрымъ увеличеніемъ выдѣляемой CO_2 . Вотъ какія цифры получилъ *Tangl*:

въ 1-й день послѣ закукливанія	0.066 gr. CO_2 .
» 2-й » » »	0.060 »
» 3-й » » »	0.057 »
» 5-й » » »	0.043 »
» 6-й » » »	0.046 »
» 7-й » » »	0.046 »
» 8-й » » »	0.053 »
» 9-й » » »	0.059 »
» 10-й » » »	0.062 »
» 11-й » » »	0.109 »

На 11-й день началось вылетаніе взрослыхъ мухъ.

Къ подобнымъ же результатамъ пришелъ и *Weinland* (1906 г.), экспериментировавшій надъ куколками *Calliphora vomitoria*. По *Weinland*'у куколочная стадія этой мухи въ лѣтніе мѣсяцы продолжается 13—14 дней, при чемъ, по желанію, этотъ періодъ можно укоротить на 2—3 дня, повысивши температуру. Въ теченіе этого періода *Weinland*'омъ были сдѣланы опредѣленія вѣса животныхъ, продуцируемыхъ CO_2 и H_2O и принятаго O_2 . Что касается N_2 и NH_3 , то ихъ нельзя было опредѣлить ни въ какихъ количествахъ. Результаты *Weinland*'а представлены на діаграммѣ 19, съ большой ясностью, показывающей всѣ стороны куколочнаго газообмѣна.

Количество выдѣляемой CO_2 , какъ показываетъ кривая, съ перваго дня закукливанія и до 2—3 дня быстро падаетъ, что, можетъ быть, связывается съ уменьшеніемъ дѣятельности мускуловъ, которые по *Ковалевскому* разрушаются уже въ первые дни куколочной жизни. Возможно также, что это паденіе кривой CO_2 связано съ «негативной стороной» метаморфозы—съ процессами автолиза тканей. Потомъ количество CO_2 начинаетъ возрастать, при чемъ сначала (приблизительно отъ 2-го до 10-го дня) возрастаніе это идетъ чрезвычайно медленно и постепенно, а затѣмъ сразу подымается, достигая maximum'a въ день вылетанія imago. Это явленіе обусловлено, конечно, все прогрессирующимъ оживленіемъ жизненныхъ процессовъ, а въ концѣ также и дѣятельностью новообразовавшейся мускулатуры.

Принятіе O_2 слѣдуетъ въ точности той же законности которой подчинена и отдача CO_2 .

Что касается кривой выдѣленія H_2O , то она въ общемъ сходна съ кривыми CO_2 и O_2 , отличаясь отъ нихъ, однако, необы-

чайной изломанностью. Чѣмъ обусловлена эта изломанность, сказать трудно. Во всякомъ случаѣ, мнѣ кажется, она находится въ тѣсной зависимости не отъ выдыханія H_2O , которое довольно постоянно, а отъ испаренія ея хитиновыми покровами, которыя легко поглощаютъ влагу и легко ее отдаютъ. *Urech* (1890 г.), напр., разичаетъ «дыхательную» воду и воду «соковъ».

Интересно, что точно такую же изломанность имѣетъ и кривая, показывающая ежедневную потерю въ вѣсѣ куколокъ. Такъ какъ эта кривая вполне совпадаетъ съ кривой H_2O , то она на діаграммѣ не представлена.

Такой ходъ кривой уменьшенія вѣса куколокъ наблюдали еще *Blasius* (1866 г.) и *Urech* (1890 г.), которые нашли, что наименьшее уменьшеніе вѣса приходится на послѣдніе дни куколочной жизни.

Тоже нашелъ и *Kellner* (1883 г.) у *Bombux mori*. По его опредѣленіямъ вѣсъ личинки къ вѣсу образовавшейся изъ нея

куколки (безъ кокона) относится какъ 1:0.52, а отношеніе вѣсовъ сухого вещества той и другой какъ 1:0.74.

Вѣсъ куколки (безъ кокона) къ вѣсу, вышедшей изъ нея бабочки относится какъ 1:0.49,—сухого вещества, какъ 1 : 0.65.

Вѣсъ личинки къ вѣсу бабочки относится какъ 1 : 0.23, сухого вещества какъ 1 : 0.33.

Изложенный выше характеръ куколочнаго газообмѣна *Weinland* разсматриваетъ, какъ результатъ взаимодействія двухъ противоположныхъ процессовъ: 1) негативнаго, процесса разрушенія тканей и 2) позитивнаго, процесса новообразованія ихъ. При чемъ въ первое время метаморфозы преобладаютъ негативные процессы (происходитъ энергичное разрушеніе личиночныхъ органовъ) и респираторная дѣятельность падаетъ, въ концѣ же метаморфозы преобладаетъ процессъ позитивный (создаются органы imago).

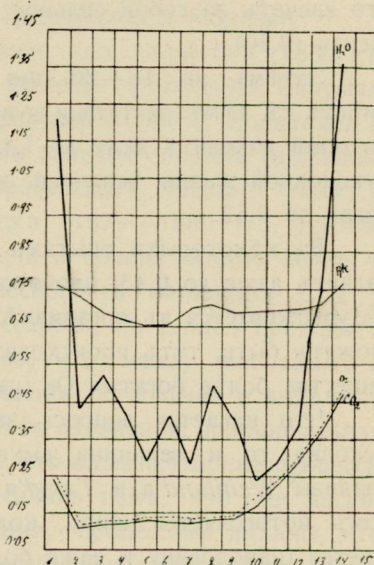


Рис. 19.

Что касается кривой RK, показывающей измѣненія дыхательнаго коэффициента, то она сначала падаетъ, а потомъ медленно подымается, достигая maximum'a въ день окончанія кукольной жизни. Тоже наблюдали *Dubois et Couvreur* (1901 г.). Они нашли, что во время кукольной жизни количество CO_2 въ первое время падаетъ не только абсолютно, но и относительно, что влечетъ за собой сильное уменьшеніе дыхательнаго коэффициента (0.50).

Затѣмъ на 16—20 дни количество CO_2 увеличивается, вмѣстѣ съ тѣмъ растетъ и величина дыхательнаго коэффициента, который доходитъ даже до 1,40. Наконецъ, въ послѣдніе два дня кукольной жизни величина коэффициента опять уменьшается, падая до 0.52.

Въ нѣкоторыхъ опытахъ *Weinland*'а этотъ коэффициентъ падаетъ даже до 0,43, что этотъ авторъ объясняетъ тѣмъ, что O_2 удерживается въ организмѣ, но какимъ образомъ, неизвѣстно. Можетъ быть, тутъ происходитъ переходъ жира или бѣлка въ вещества болѣе богатые O_2 (гликогенъ, сахаръ).

Что касается вопроса, за счетъ какихъ веществъ живетъ куколка, то и величина дыхательнаго коэффициента и прямые анализы *Weinland*'а и *Tangl*'я показываютъ, что главнымъ образомъ потребляется жиръ, количество котораго рѣзко уменьшается (наполовину и даже больше).

Труднѣе идетъ разложеніе бѣлка, который служитъ главнымъ образомъ для построенія углеводовъ, изъ которыхъ затѣмъ образуется хитинъ.

Совершенно сходные результаты получилъ и *Сосновскій* у куколокъ *Calliphora vomitoria* и *Lucilia caesar*.

Е. Возможность усвоенія атмосферной CO_2 куколками и личинками.

Заканчивая разсмотрѣніе газообмѣна у насѣкомыхъ въ стадіяхъ яйца, личинки и куколки, необходимо остановиться на изслѣдованіяхъ графини *M. von Linden*, оригинальные результаты которыхъ, находясь въ полномъ противорѣчій съ выводами прежнихъ авторовъ, представляютъ значительный интересъ.

Въ первой своей работѣ (1903 г.) *M. Linden*, исходя изъ мнѣнія, что хлорофиллъ широко распространенъ въ мірѣ животныхъ, старается доказать, что пигментъ *Lipidoptera* тождественъ,

или, по крайней мѣрѣ, очень близокъ къ хлорофиллу. Для чего она и предприняла опыты съ опредѣленіемъ морфологическаго и химическаго характера этого пигмента у *Vanessa*, при чемъ нашла, что этотъ пигментъ по формѣ и оптическимъ свойствамъ своихъ кристалловъ сходенъ съ гематоидиномъ и билирубиномъ, по характеру спектра тождественъ съ уробилиномъ, а по химической натурѣ очень близокъ къ хлорофиллу и каротину.

Далѣе, указывая на наблюденія *van Tieghem*'а (1880 г.), показавшаго, что найденная имъ зеленая флягеллята *Dimystax perrieri* обладаетъ способностью продуцировать O_2 , *Engelmann*'а (1883 г.), нашедшаго, что диффузно-зеленая *Vorticella campanula* ассимилируетъ CO_2 и обладаетъ хлорофилломъ, *Macciatti* (1883 г.), нашедшаго тоже у афидъ, *Geddes*'а (1879—1880 гг.), указавшаго на ассимиляцію CO_2 у планарій и полипа *Anthea cereus* и *Bohn*'а (1898 г.), нашедшаго способность поглощать CO_2 у *Gonoplax rhomboides* и другихъ Decapoda, *M. Linden* приходитъ уже а priori къ смѣлому заключенію, что между животнымъ и растительнымъ царствами въ отношеніи поглощенія и выдѣленія газообразныхъ веществъ, существуетъ разница не принципиальная (!), а количественная. Тотъ фактъ, что ассимиляторные процессы животныхъ незамѣтны, она объясняетъ тѣмъ, что они маскируются диссимиляторными процессами, процессами дыханія, что связывается съ подвижностью животныхъ и связанной съ этимъ мускульной дѣятельностью.

Заключеніе по меньшей мѣрѣ наивное и совершенно необоснованное, такъ какъ, съ одной стороны, явленія, наблюдавшіяся в. *Tieghem*'омъ, *Engelmann*'омъ и *Geddes*'омъ, объясняются симбіозомъ животныхъ съ клѣтками водорослей, выводы *Macciatti* о хлорофиллѣ у афидъ опровергнуты изслѣдованіями проф. Бѣлоусова (1905 г.), а наблюденія *Bohn*'а, какъ объ этомъ будетъ сказано дальше, къ ассимиляціи углерода отношенія не имѣютъ.

Съ другой стороны, «универсальный» пигментъ *Vanessa*, по изслѣдованіямъ самой же *M. Linden* не есть хлорофиллъ.

Въ третьихъ, наконецъ, если даже настоящій хлорофиллъ и существуетъ у животныхъ (ботаникъ *Tschirch*, напр., говоритъ «es ist durchaus unrichtig das Chlorophyll als ein spezifisch pflanzliches Produkt zu betrachten»), то могутъ ли послѣднія ассимилировать CO_2 еще неизвѣстно, такъ какъ ассимиляція углерода въ растенияхъ «предполагаетъ существованіе живого комплекса, для котораго хлорофиллъ служить только коллекторомъ энергіи

солнечныхъ лучей» (проф. Бѣлоусовъ, 1905 г.), а существуетъ ли у животныхъ такой «комплексъ» еще неизвѣстно.

Свое апіорное положеніе, что животныя способны ассимилировать CO_2 , v. *Linden* пыталась обосновать въ своихъ работахъ, вышедшихъ въ 1905, 1906 и 1907 гг.

Въ первѣй работѣ (1905 г.) она нашла, что куколки *Vanessa urticae* и *V. io*, будучи помѣщены въ замкнутое пространство, наполненное CO_2 , не только хорошо переносятъ отсутствіе O_2 , но даже усваиваютъ CO_2 , какъ можно судить по уменьшенію объема этого газа.

Болѣе подробныя изслѣдованія были затѣмъ произведены въ 1906 г., когда она нашла, что куколки и личинки бабочекъ въ средѣ, богатой CO_2 , поглощаютъ послѣднюю и выделяютъ O_2 , при чемъ эти процессы протекаютъ такъ же, какъ и у растений. Такъ, днемъ эти процессы несравненно энергичнѣй, нежели ночью.

Днемъ въ среднемъ на килочасъ онѣ поглощаютъ 64.29 смм. CO_2 , а ночью только 18.25 » »

Дальше, какъ и у растений, въ красныхъ лучахъ усвоеніе наибольшее, въ синефіолетовыхъ—наименьшее.

Въ пользу усвоенія CO_2 говорить, затѣмъ, по мнѣнію *M. v. Linden*, увеличеніе вѣса куколокъ, тогда какъ онѣ, не получая пищи извнѣ, должны были бы терять въ вѣсѣ. Что это увеличеніе вѣса обусловливается дѣйствительно усвоеніемъ CO_2 , *Linden* доказываетъ слѣдующими опытами. Однѣхъ куколокъ она держала въ сухомъ воздухѣ нормальнаго состава, другихъ во влажномъ воздухѣ того же состава и, третьихъ, наконецъ, въ атмосферѣ CO_2 .

Въ первомъ случаѣ куколки за мѣсяцъ потеряли 1.0764 gr.

Во второмъ увеличились въ вѣсѣ на 0.120 »

Въ третьемъ это увеличеніе достигло 2.295 »

Чтобы доказать выдѣленіе O_2 куколками, *Linden* воспользовалась тремя методами. Методомъ обыкновеннаго газоваго анализа, бактерійнымъ методомъ *Engelmann*'а и гемоглобиннымъ методомъ Норре-Сейлера, при чемъ во всѣхъ трехъ случаяхъ получила положительные результаты. Далѣе, по мнѣнію *Linden*, куколки усваиваютъ и N_2 . (*Regnault et Reiset* въ 1849 г. нашли, что птицы во время голоданія также способны фиксировать N_2).

На основаніи этихъ результатовъ v. *Linden* приходитъ къ выводу, что куколки обладаютъ способностью усваивать H_2O , (?), O_2 , CO_2 , N_2 и даже H_2 (!), благодаря чему и получается увели-

ченіе вѣса, при чемъ, какъ показали анализы, куколки обогащаются относительно N_2 и абсолютно C .

Такіе же результаты *M. v. Linden* получила и въ слѣдующей своей работѣ 1907 г.

Именно, на 100 гр. куколокъ *Papilio podalirius*, помѣщенныхъ въ атмосферу богатую CO_2 , она получила привѣску 5.218⁰/₀, тогда какъ въ атмосферномъ воздухѣ вѣсъ куколокъ

уменьшился на	10.292 ⁰ / ₀ ,
а въ воздухѣ, свободномъ отъ CO_2 , даже на . .	26.956 ⁰ / ₀ !

Тоже наблюдалось у *Hylophila prasinana*.

Въ первомъ случаѣ увеличеніе на . . . 11.129⁰/₀

Во второмъ случаѣ уменьшеніе 7.009⁰/₀

Въ третьемъ случаѣ уменьшеніе 10.33⁰/₀

Дальше анализъ показалъ, что у куколокъ, находящихся въ CO_2 , увеличивается вѣсъ сухого вещества, а именно: углеродсодержащихъ соединений.

Интересно, что ночью CO_2 выдѣляется, тогда какъ днемъ, если это выдѣленіе и наблюдается, то въ очень небольшихъ количествахъ (абсолютно и относительно). Въ связи съ этимъ дыхательный коэффициентъ остается поразительно низкимъ—отъ 0.05 до 0.6, что *M. Linden* объясняетъ накопленіемъ CO_2 въ тканяхъ. Параллельно съ этимъ накапливается и вода, псвидимому, въ очень большихъ количествахъ: такъ, отношеніе водной привѣски къ сухой у *Linden* колеблется между $\frac{3}{1}$ и $\frac{7}{1}$.

Опыты графини *v. Linden* представляютъ большой интересъ, но являясь единичными, требуютъ очень осторожнаго отношенія, тѣмъ болѣе, что другіе авторы, провѣрившіе выводы *Linden*, пришли къ другимъ выводамъ.

Именно, *Brücke* (1908 и 1909 гг.) нашель, что увеличеніе вѣса куколокъ хотя и наблюдается въ нѣкоторыхъ случаяхъ, но къ «ассимиляціи CO_2 » никакого отношенія не имѣетъ. Онъ взялъ 4 серіи куколокъ *Papilio podalirius*: двѣ изъ нихъ онъ помѣстилъ въ 12⁰/₀ CO_2 , а двѣ другія—въ атмосферный воздухъ. Далѣе въ каждой изъ этихъ 2-хъ группъ одна серія сохранялась сухой, другая же была постоянно влажна, благодаря ежедневному опрыскиванію. Каждая серія взвѣшивалась черезъ каждые два дня. Вотъ какіе результаты получилъ *Brücke*.

Сухія куколки, безразлично, находятся ли онѣ въ CO_2 , или въ атмосферномъ воздухѣ, показываютъ постоянное, сначала медленное, а затѣмъ все болѣе быстрое уменьшеніе вѣса (до 3⁰/₀).

Влажные же куколки, напротив, и въ томъ и въ другомъ случаѣ обнаруживаютъ сначала быстрое, а потомъ медленное *увеличеніе* вѣса.

На основаніи этого *Brücke* заключаетъ, что никакой ассимиляціи CO_2 тутъ не происходитъ, а увеличеніе вѣса объясняется тѣмъ, что куколки, находясь во влажной атмосферѣ, поглощаютъ воду.

Явленіе, извѣстное и прежнимъ изслѣдователямъ. Такъ, *Urech* еще въ 1890 г. наблюдалъ, что уменьшеніе вѣса куколокъ во влажной средѣ очень мало, какъ это видно изъ слѣдующихъ цифръ, которыя показываютъ уменьшеніе вѣса въ $\frac{0}{1000}$ вѣса первоначальнаго.

Въ сухомъ воздухѣ:	Продолжительность въ дняхъ:	Во влажномъ воздухѣ:
5,07 $\frac{0}{10}$	5	1,77 $\frac{0}{10}$
4,93 $\frac{0}{10}$	3	2,15 $\frac{0}{10}$
5,37 $\frac{0}{10}$	4	0,32 $\frac{0}{10}$
5,13 $\frac{0}{10}$	5	0,56 $\frac{0}{10}$
5,83 $\frac{0}{10}$	5	0,39 $\frac{0}{10}$
3,37 $\frac{0}{10}$	4	0,19 $\frac{0}{10}$
7,20 $\frac{0}{10}$	5	2,86 $\frac{0}{10}$

Вліяніе же CO_2 по *Brücke*, сказывается только въ томъ, что въ CO_2 —влажныя куколки больше увеличиваются въ вѣсѣ, а сухія—медленнѣе уменьшаются въ вѣсѣ, чѣмъ соотвѣтствующія серіи въ воздухѣ атмосферномъ.

Это явленіе *Brücke* объясняетъ парализующимъ вліяніемъ CO_2 на ткани, благодаря чему процессы сгоранія замедляются.

Далѣе, изслѣдуя газообмѣнъ куколокъ, *Brücke* нашель, что онѣ ведутъ себя, какъ и остальныя животныя, т. е. поглощаютъ O_2 и выдѣляютъ CO_2 , количество послѣдней зависитъ отъ температуры, повышаясь при поднятіи ея.

Такъ, при 10—13° куколки выдѣляютъ 0,6—1,2 ссм., тогда какъ при 19°C.—3,4 ссм. CO_2 .

Дыхательный коэффициентъ также нормаленъ, равнясь въ сентябрѣ 0,9—1,0, а въ апрѣлѣ 0,6—0,7.

Такимъ образомъ, опыты *Brücke* показываютъ, что для объясненія увеличенія вѣса куколокъ къ ассимиляціи CO_2 можно и не прибѣгать.

Что касается теперь увеличенія углерод-содержащихъ веществъ въ тѣлѣ куколокъ, то и это, по моему мнѣнію, можно объяснить безъ «ассимиляціи» CO_2 , просто тѣмъ, что образу-

щієся при обмѣнѣ веществъ изъ бѣлковой молекулы Ca, Mg и др. соединяются съ CO_2 , давая карбонаты.

Въ пользу этого мнѣнія говорятъ, съ одной стороны, изслѣдованія *Kellner'a* (1883 г.), который нашель, что личинки *Bombux* незадолго до окукливанія начинаютъ усиленно потреблять соли Ca и Mg (изъ 25,07 г. минеральныхъ солей, потребленныхъ личинками на долю CaO приходится 10,85 г., т. е. 44%, на долю MgO—6,93 г., т. е. 18%!).

Съ другой стороны, наблюденія *Bohn'a* (1898 г.), который нашель, что *Gonoplax* и другіе *Desaroda* поглощаютъ CO_2 (особенно, если вода богата C_2O) и создаютъ карбонаты, часть которыхъ, по мнѣнію *Bohn'a*, идетъ на созданіе известковой раковины, а часть для созданія «другихъ составныхъ частей протоплазмы».

Образованіемъ же карбонатовъ можно объяснить и малую величину дыхательнаго коэффиціента.

Все это, однако, не объясняетъ выдѣленіе O_2 куколками, зависимость газообмѣна и вѣса отъ количества и качества свѣта и прочіе факты, указывающіе на сходство этихъ процессовъ съ таковыми же зеленыхъ растений.

Далѣе непонятно, въ какомъ же видѣ усваивается вода?—*Brücke* говоритъ, что она усваивается въ формѣ, въ которой испареніе «трудно и даже невозможно», но это опредѣленіе ничего не объясняетъ.

Наконецъ, нужно помнить, что *Brücke* производилъ свои опыты въ условіяхъ, несходныхъ съ условіями опытовъ *Linden*. Его изслѣдованія были сдѣланы въ апрѣлѣ—маѣ и сентябрѣ—октябрѣ, т. е. онъ выбралъ конецъ и начало куколочной жизни, когда и по опытамъ *v. Linden* «окислительные процессы такъ повышаются въ тѣлѣ куколокъ, что совершенно маскируютъ явленія ассимиляціи», опыты же *v. Linden* были сдѣланы зимой (декабрь, январь, февраль).

Все это заставляетъ считать «усвоеніе» CO_2 куколками мало вѣроятнымъ, но не опровергнутымъ окончательно.

Кратко резюмируя теперь все извѣстное о газообмѣнѣ у наѣжкомыхъ въ разные періоды ихъ жизни, можно нарисовать слѣдующую картину.

Наименѣе энергиченъ газообмѣнъ яицъ (въ среднемъ, по даннымъ разныхъ авторовъ, около 0,17—0,20 г. на килочасъ), значительно энергичнѣе онъ у личинокъ (въ среднемъ 0,45—50 г.). Что касается газообмѣна куколокъ, то онъ занимаетъ средину

между яйцевымъ и личиночнымъ, именно, энергія газообмѣна у куколокъ больше энергіи дыханія яицъ и меньше личиночнаго (въ среднемъ 0,30—0,35 gr. на килочасъ).

Наконецъ, максимальной величины респираторная дѣятельность достигаетъ у формъ взрослыхъ, imago. Если округлить цифры, то мы можемъ представить отношеніе величинъ энергіи дыхательной другъ къ другу какъ 2: 5: 3: 10.

Но это, конечно, схема, и на самомъ дѣлѣ, рѣзкой границы между респираторной энергіей разныхъ стадій провести совершенно невозможно. Одна фаза жизни насѣкомаго переходитъ въ другую постепенно и незамѣтно и также постепенно и незамѣтно мѣняется и величина газообмѣна!

Г. Газообмѣнъ взрослыхъ насѣкомыхъ, imago.

То, что было пропущено въ работахъ *Regnault et Reiset* (1849 г.), именно: зависимость респираторной дѣятельности отъ различныхъ внѣшнихъ и внутреннихъ условій, попытался восполнить *Bütschli* и въ 1873 г. произвелъ опыты, въ которыхъ опредѣлилъ зависимость газообмѣна отъ внѣшней т-ры и питанія. Приборъ, которымъ онъ пользовался, былъ устроенъ по принципу аппарата *Voit-Pettenkofer*'а, принципъ котораго состоитъ въ томъ, что черезъ камеру съ животными постоянно протягивается, при помощи насоса, воздухъ, но для анализа берется не весь воздухъ, а только извѣстная часть его, которая отводится на боковой путь. (Въ этомъ и состоитъ слабый пунктъ аппарата, такъ какъ ошибки анализа части воздуха, будучи помножены на все количество его, могутъ дать громадныя погрѣшности). Каждый опытъ *Bütschli* продолжался 24 часа и касался только одного животного *Blatta orientalis*. Производство самаго изслѣдованія оставляетъ, однако, желать многого. Такъ въ его опытахъ животные поѣдали другъ друга, циркуляція воздуха была неравномѣрна, количество воды, приставшей къ стѣнкамъ сосуда, было очень трудно учесть и т. п.

На основаніи своихъ работъ этотъ авторъ установилъ, что при повышеніи т-ры газообмѣнъ увеличивается. Такъ, его животныя на килочасъ дали

при 4° . . . 0,0739 gr. CO ₂		при 25—26° . . . 0,537 gr. CO ₂
» 15° . . . 0,364 » —»		» 32° . . . 1,286 » —»

т. е. мы видимъ, что при повышеніи т-ры на 28° энергія газообмѣна увеличилась въ 17 разъ!

Далѣ *Bütschli* нашелъ, что пониженіе т-ры вызываетъ накопленіе O_2 , тогда какъ при т-рахъ высокихъ послѣдній весь выдѣляется въ видѣ CO_2 , напр.

	CO_2	O_2
20—25°	0,548 gr.	0,524 gr.
15°	0,506 »	0,458 »
4°	0,192 »	0,433 »

Что касается вліянія питанія, то *Bütschli* нашелъ, что при голоданіи количество CO_2 непрерывно падаетъ со дня на день.

Болѣе обширныя изслѣдованія были затѣмъ предприняты *Pott*омъ (1878 г.). Аппаратъ его былъ сходенъ съ аппаратомъ *Bütschli*, а изслѣдованія касались различныхъ представителей *Coleoptera*, *Lepidoptera* и др., при чемъ какъ взрослыхъ формъ, такъ личинокъ и куколокъ. Онъ нашелъ, между прочимъ, что молодыя гусеницы дышатъ энергичнѣе болѣе старыхъ (фактъ, указанный еще *Regnault*), напр., гусеницы *Pieris brassicae* на килочасъ дали: молодыя—1,176 gr. CO_2 ,

старыя —1,13 » —»

Затѣмъ по его опытамъ куколки даютъ меньше CO_2 , чѣмъ imago. (Напр., *Sphinx ligustri* куколки даютъ 1,25 gr. CO_2 , гусеницы 2,601 gr.).

Выводы *Bütschli* относительно вліянія т-ры были затѣмъ вполне подтверждены *Vernon*омъ (1897 г.), экспериментировавшимъ надъ нѣкоторыми холонокровными животными и въ томъ числѣ надъ *Periplaneta orientalis*. Измѣняя т-ру, онъ нашелъ у таракановъ прямую пропорціональность между т-рой и количествомъ выдѣляемой CO_2 . Напримѣръ, на килочасъ онъ получилъ

при 2° . . .	0,089 gr. CO_2
» 6° . . .	0,168 »
» 10° . . .	0,268 »
» 15° . . .	0,402 »
» 20° . . .	0,596 »
» 25° . . .	1,089 »
» 30° . . .	1,677 »

т. е. при поднятіи т-ры на 28° количество CO_2 увеличивается въ 18,8 раза! (У *Bütschli* въ 17 разъ).

Въ 1905 г. *Thunberg* при помощи своего микрореспиromетра поставилъ опыты надъ мучнымъ червемъ, въ которыхъ опредѣлилъ зависимость респираторной энергіи отъ количества O_2 . Именно, онъ нашелъ, что поглощеніе O_2 тѣмъ больше, чѣмъ больше его парціальное давленіе.

Это явление рассматривается *Thunberg*'омъ, какъ приспособленіе въ борьбѣ за существованіе.

Далѣе онъ нашель, что животныя довольно долго еще могутъ обходиться безъ O_2 . Такъ, въ чистомъ N_2 черви дали за 11 ч. на килочасъ 38,000 ссм. CO_2 и умерли только черезъ 28½ часовъ.

Очень интересныя изслѣдованія были, затѣмъ, произведены *М. Parhon* (1909), которая опредѣлила газообмѣнъ у пчелъ во всѣ времена года, при чемъ въ однихъ опытахъ внѣшняя т-ра сохраняла постоянную величину во время всѣхъ сезо-

новъ, въ другихъ же—температура эта мѣнялась въ продолженіе каждого отдѣльнаго сезона.

Результаты, которые она получила, представлены на діаграммѣ 20, гдѣ *a* показываетъ величину газообмѣна по временамъ года при 10°. Изъ этой кривой видно, что maximum'a расpirаторная энергія достигаетъ лѣтомъ (въ среднемъ на килочасъ 21620 ссм.— O_2), а minimum'a—зимой (въ среднемъ—866,4 ссм.).

b даетъ тоже при 20°. Здѣсь maximum приходится на весну (29754 есм. O_2), minimum—на лѣто (17336 ссм. O_2).

Кривая *c* далѣе даетъ величину газообмѣна при 32°; здѣсь maximum приходится на осень (16561 ссм. O_2), minimum—на лѣто (11721 ссм. O_2).

Кривая *d* даетъ величину газообмѣна при 35° и показываетъ, что при этой т-рѣ время года перестаетъ оказывать свое вліяніе—величина газообмѣна остается почти постоянной въ теченіе всѣхъ сезоновъ и предоставляется вообще очень низкой (отъ 5719 ссм. зимой до 5216 ссм.—лѣтомъ).

Въ дополненіе къ этимъ опытамъ *М. Parhon*, затѣмъ изслѣдовала вліяніе т-ры на газообмѣнъ у пчелъ въ теченіе каждого сезона.

e даетъ кривую дыханія лѣтомъ. Изъ нея видно, что maximum наблюдается при 10° и отсюда энергія газообмѣна падаетъ

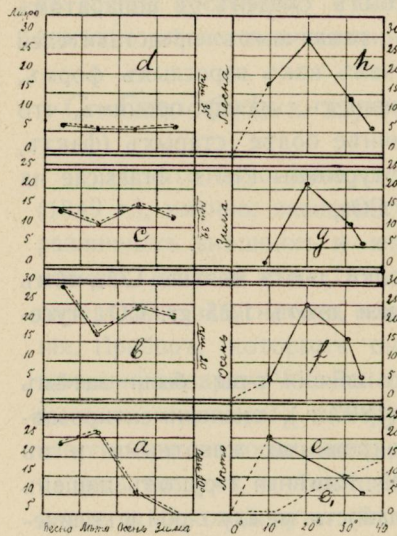


Рис. 20.

въ обѣ стороны, какъ при пониженіи т-ры, такъ и при повышеніи ея. При 0° газообмѣнъ минималенъ, и если животныя не получаютъ пищи, то быстро коченѣютъ и черезъ 5 часовъ дыханіе прекращается вовсе. Тоже и при очень высокой т-рѣ. При 45° , напр., пчелы становятся очень безпокойны, дыханіе быстро прекращается и пчелы умираютъ, выдѣляя медъ.

Если же пчеламъ при 0° давать пищу, то получается нѣсколько иная картина: пчелы очень подвижны и газообмѣнъ въ три раза сильнѣй.

Что касается другихъ временъ года, то, какъ видно изъ кривыхъ f , g и h , зависимость газообмѣна отъ т-ры въ общемъ та же, съ той только разницей, что maximum'a респираторная энергія достигаетъ не при 10° , какъ это имѣетъ мѣсто лѣтомъ, а при 20° .

Иначе относятся къ измѣненіямъ т-ры другія насѣкомыя, напр. мухи, которыхъ изслѣдовала *M. Parhon*. Респираторная энергія мухъ непрерывно повышается съ повышеніемъ внѣшней т-ры, какъ это видно изъ кривой e .

Нужно замѣтить, что во всѣхъ случаяхъ выдѣленіе CO_2 въ точности соотвѣтствуетъ поглощенію O_2 , какъ это видно изъ пунктированныхъ кривыхъ.

Принимая во вниманіе это отношеніе пчелъ къ измѣненію т-ры и постоянство послѣдней въ ульѣ въ различныя времена года, *M. Parhon* приходитъ къ заключенію, что пчелы, подобно животнымъ теплокровнымъ, могутъ бороться, какъ съ холодомъ, такъ и съ жарой при помощи особаго терморегулирующаго нервного аппарата.

Именно, при низкихъ т-рахъ пчелы, съ одной стороны, увеличиваютъ энергію сгоранія питательныхъ веществъ, съ другой стороны, сводятъ къ minimum'у испареніе воды изъ своихъ тканей; и то и другое, конечно, способствуетъ повышенію т-ры животного. При высокихъ т-рахъ наблюдается обратное: пчелы уменьшаютъ энергію обмѣна веществъ и доводятъ до maximum'a испареніе заключающейся въ ихъ организмѣ воды.

Роль воды въ регуляціи тепла была подтверждена прямыми анализами, которые показали, что maximum воды въ тканяхъ пчелъ наблюдается зимой, minimum—лѣтомъ.

На основаніи этихъ данныхъ *M. Parhon* думаетъ, что съ точки зрѣнія термогенеза пчела должна быть поставлена между гомойотермами и гетеротермами.

Предположеніе не заключающее въ себѣ ничего невозможнаго, тѣмъ болѣе, что согласно изслѣдованіямъ *Schulz'a* (1877 г.) и *Vernon'a* такими терморегулирующими механизмами обладаютъ многія холоднокровныя. *Vernon*, напр., находитъ ихъ у *Rana temporaria*, *R. esculenta*, *Bufo vulgaris*, *Amblystoma tigrinum*, *Molge vulgaris*, *Anguis fragilis* и др. и указываетъ, что у *Rana temporaria*, по крайней мѣрѣ, центръ терморегуляціи лежитъ въ продолговатомъ мозгу.

Н. Собственные наблюденія.

Какъ видно изъ краткаго историческаго обзора, вышеуказанныя наблюденія, несмотря на свое относительно значительное число, не даютъ полной картины газообмѣна у насѣкомыхъ по многимъ причинамъ. Съ одной стороны, вліяніе многихъ факторовъ совершенно не принималось во вниманіе, съ другой стороны, многіе авторы, изслѣдуя газообмѣнъ при опредѣленныхъ условіяхъ, ставили свои опыты не съ достаточной точностью, полнотой и послѣдовательностью.

Нижеизложенныя наблюденія и затрагиваютъ нѣкоторыя такія мало или совсѣмъ не принимавшіяся во вниманіе вліянія на газообмѣнъ насѣкомыхъ.

Опыты эти касаются газообмѣна у насѣкомыхъ:

1) При различныхъ условіяхъ питанія, именно при голоданіи, питаніи углеводами, жирами и бѣлками. Объектомъ этихъ наблюденій служилъ черный тараканъ (*Periplaneta orientalis*), который, благодаря своей распространенности, могъ быть доставляемъ въ любомъ количествѣ, а по причинѣ своей неразборчивости въ пищу, очень удобенъ для экспериментовъ указанного рода.

2) При дѣйствіи качественно различнаго освѣщенія,

3) и, наконецъ, при различной температурѣ.

Въ двухъ послѣднихъ случаяхъ я пользовался тараканами, *Lucanus cervus* и *Gryllotalpa vulgaris*.

Приборъ, при помощи котораго были произведены опредѣленія представляетъ, какъ видно изъ рисунка 21, систему колбочекъ, соединенныхъ въ одну цѣпь при помощи коротенькихъ каучуковыхъ трубочекъ (а). Во время опыта черезъ эту систему непрерывно и равномерно протягивался воздухъ въ направленіи указанномъ стрѣлкой, при помощи сосуда А, игравшаго роль аспиратора.

Этотъ протягиваемый воздухъ въ различныхъ отдѣлахъ системы претерпѣвалъ различныя измѣненія. Входя въ колбочки В, наполненныя 50% растворомъ КОН, онъ терялъ всю бывшую въ немъ CO_2 , а при прохожденіи черезъ колбочки С съ концентрированной H_2SO_4 и пемзой также и воду, такъ-что въ сосудъ D, гдѣ помѣщались изслѣдуемая животныя, воздухъ входилъ вполне сухой и не содержащій CO_2 .

Здѣсь часть O_2 поглощалась животными, а его мѣсто занимали CO_2 и H_2O , выдохнутыя послѣдними. Эти продукты, являющіеся уже результатомъ газообмѣна, удерживались при своемъ дальнѣйшемъ ходѣ въ сосудахъ Е, F и G. Вода удерживалась въ Е, уголекислота въ сосудахъ F и G, изъ которыхъ первый содержалъ 50% растворъ КОН, а второй (G) смѣсь изъ CaCl_2 и натристой извести.

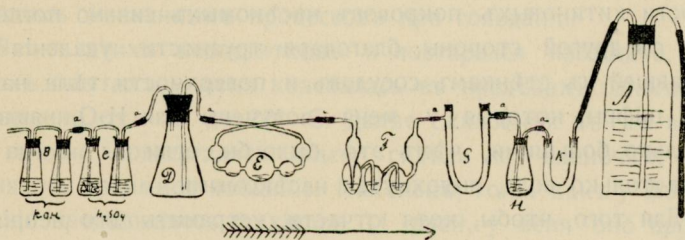


Рис. 21.

Что касается колбочки H, то она служила для контролированія полноты поглощенія CO_2 и содержала растворъ $\text{Ba}(\text{OH})_2$.

Самый опытъ и измѣреніе продуктовъ газообмѣна производились слѣдующимъ образомъ. Сосуды D, E и F+G до начала опыта точно взвѣшивались, при чемъ сосудъ D взвѣшивался два раза: пустой и съ насѣкомыми (для опредѣленія вѣса животныихъ). Послѣ этого вышеуказанные сосуды вводились въ общую цѣпь, а воздухъ протягивался желаемое время, послѣ чего сосуды опять выключались и взвѣшивались.

При этомъ, какъ само собой ясно, въ сосудахъ E и F+G (послѣдніе всегда взвѣшивались вмѣстѣ) получалась привѣска, равная, очевидно, вѣсу выдохнутыхъ H_2O и CO_2 . Въ сосудѣ же D, наоборотъ, получалась убыль, вслѣдствіе уменьшенія вѣса насѣкомыхъ. Если бы газообмѣнъ животныхъ представлялъ только выдѣленіе CO_2 и H_2O , то это убыль, какъ разъ бы по вѣсу равнялась суммѣ привѣсокъ H_2O и CO_2 , но такъ какъ при этомъ происходитъ непрерывное поглощеніе O_2 , то убыль

эта будетъ меньше суммы указанныхъ продуктовъ и меньше какъ-разъ настолько вѣсовыхъ единицъ, сколько было поглощено O_2 .

Слѣдовательно, зная количество выдѣленныхъ H_2O (Agr) и CO_2 (Bgr.) и убыль въ вѣсѣ животныхъ (Cgr.), легко путемъ простого сложения и вычитанія узнать и количество потребленнаго O_2 (Xgr), которое очевидно будетъ равняться:

$$Xgr = (Agr. + Bgr.) - Cgr.$$

Всѣ полученные такимъ образомъ количества CO_2 , H_2O и O_2 перечисляютъ затѣмъ на 1 килограммъ вѣса животныхъ и на 1 часъ.

Прежде чѣмъ перейти къ изложенію результатовъ моихъ опытовъ необходимо сдѣлать нѣсколько замѣчаній относительно H_2O . Дѣло въ томъ, что благодаря, съ одной стороны, способности хитиновыхъ покрововъ насѣкомыхъ сильно поглощать влагу, съ другой стороны, благодаря трудности удаленія H_2O , приставшей къ стѣнкамъ сосудовъ и поверхности тѣла насѣкомыхъ, цифры, которыя у меня получены для H_2O , являются нѣсколько большими, чѣмъ это было бы, если бы могла быть учтена только вода, выдохнутая насѣкомыми.

Для того, чтобы, хотя отчасти, устранить это непріятное обстоятельство, передъ каждымъ опытомъ въ теченіе 30 мин. пропускался сухой воздухъ черезъ сосудъ D (съ животными), и лишь послѣ этого въ цѣпь вводились сосуды E, F и G.

Несмотря на это, количество воды все-таки осталось сравнительно большимъ и очень измѣнчивымъ, колеблясь въ довольно широкихъ предѣлахъ. Къ счастью это обстоятельство при вышеуказанномъ устройствѣ аппарата и способѣ опредѣленія не можетъ имѣть *никакого* вліянія на количество CO_2 и опредѣляемаго по разности O_2 . А эти два продукта, выдѣляемая CO_2 и поглощаемый O_2 и имѣютъ наибольшій интересъ и значеніе, какъ внѣшніе знаки внутреннихъ процессовъ.

1. Газообмѣнъ при голоданіи.

Обмѣнъ веществъ наиболѣе простымъ во многихъ отношеніяхъ является тогда, когда организмъ живетъ за счетъ самого себя, за счетъ тѣхъ способныхъ къ окисленію веществъ, которыя входятъ въ составъ его тканей—другими словами—при голоданіи.

Поэтому, вполне понятно, что газообмѣнъ является наиболѣе простымъ и яснымъ также при голоданіи, съ котораго и начнемъ.

Какъ уже было сказано на стр. 295 газообмѣнъ насѣкомыхъ въ этихъ условіяхъ былъ опредѣленъ только *Bütschli* (1873 г.), но далеко не съ достаточной точностью и полнотой, такъ-что его опыты не могутъ имѣть большого значенія по многимъ причинамъ: во-первыхъ, т-ра не оставалась постоянной, а колебалась въ очень широкихъ предѣлахъ (напр., въ нѣкоторыхъ опытахъ отъ 20 до 35°); во-вторыхъ, животныя, изголодавшись, пожирали другъ друга.

Далѣе *Bütschli* совершенно не принималъ во вниманіе дыхательный коэффициентъ и его измѣненія, а, между тѣмъ, послѣднія являются очень интересными и важными для пониманія общихъ жизненныхъ процессовъ при голоданіи.

Всѣхъ этихъ недостатковъ я постарался избѣжать. Т-ра во всѣхъ опытахъ у меня колебалась въ предѣлахъ одного градуса, именно отъ 21 до 22° С. Далѣе животныя въ то время, когда они не подвергались опыту сидѣли по одиночкѣ, чѣмъ устранялось взаимное поѣданіе. Наконецъ, тогда какъ у *Bütschli* голоданіе продолжалось maximum 11 дней, у меня оно продолжалось 22 дня, что, конечно, также играетъ роль при созданіи общей картины. Для голоданія было взято 18 таракановъ, которые были раздѣлены на 2 партіи. Въ первой, надъ которой и производились опыты, было семь штукъ; во второй же 11, и эта партія представляла резервъ, изъ котораго брались животныя для пополненія убыли въ первой партіи.

До 19 дня голоданія издохло 12 таракановъ, на 22-й день еще одинъ, такъ-что опыты 19-го дня произведены надъ 6-ю штуками, а опытъ 22 дня надъ 5-ю.

Общія явленія, наблюдавшіяся при этомъ заключались въ слѣдующемъ. Тараканы по мѣрѣ голоданія становились все болѣе и болѣе спокойными, вялыми и къ концу теряютъ совершенно способность двигаться. На 20-й день, напр., тараканы, будучи переворочены на спину, уже не могутъ занять нормальное положеніе на животѣ, а слабо подвигавъ ножками, застываютъ въ этомъ положеніи.

Въ послѣдніе дни у таракановъ наступило, повидимому, разстройство пищеваренія и ихъ экскременты, начиная съ 15 дня, имѣютъ видъ мутной зеленоватой жидкости, тогда какъ нормально эти видѣнія тверды и коричнево-чернаго цвѣта.

Что же касается газообмѣна, то характеръ его представленъ цифрами таблицы № 1.

Верхній рядъ цифръ, относящійся къ каждому дню, даетъ всѣ животныхъ, количества H_2O , CO_2 и O_2 въ граммахъ (послѣднія три величины даны на килочасъ). Второй рядъ даетъ количества CO_2 и O_2 въ кубическихъ сантиметрахъ и затѣмъ дыхательный коэффициентъ, вычисленный по объемнымъ единицамъ.

Таблица № 1.

Дни голоданія	Вѣсъ жи- вотныхъ	Общая по- теря	H_2O	CO_2	O_2	CO_2/O_2	1911 годъ
При питаніи	6·3763	1·6859	1·2452	1·1439	0·6900	»	18/V
2-й день голоданія .	5·8420	0·5821	0·7189	583·7 0·6162	482·6 0·7531	1·20	20/V
3-й » .	5·7869	0·5529	0·7689	314·4 0·5734	526·7 0·7598	0·596	21/V
5-й » .	5·4856	0·5286	0·7472	292·6 0·5467	531·4 0·7652	0·55	23/V
6-й » .	5·5492	0·4586	0·5583	278·9 0·3987	535·2 0·4984	0·521	24/V
8-й » .	5·3205	1·0337	0·9961	203·4 0·3777	348·6 0·3571	0·58	26/V
9-й » .	5·2827	0·6449	0·6449	192·7 0·3328	249·7 0·3328	0·77	27/V
10-й » .	5·1391	0·5678	0·6246	169·8 0·2649	232·7 0·3217	0·73	28/V
12-й » .	5·0500	0·5059	0·5837	135·1 0·2529	225·0 0·3307	0·60	30/V
13-й » .	5·0002	0·4752	0·4950	129·0 0·2460	231·3 0·2658	0·56	31/V
15-й » .	5·1159	0·4750	0·5000	125·5 0·2376	185·9 0·2626	0·67	2/VI
17-й » .	5·0152	0·6352	0·8014	121·2 0·2345	183·6 0·4007	0·65	4/VI
19-й » .	4·8068	1·0021	1·0045	119·6 0·2113	280·2 0·2137	0·42	6/VI
22-й » .	2·4418	1·5152	1·4333	107·8 0·2047	149·4 0·1228	0·72	9/VI
				104·4	85·8	1·20	

Каждый опытъ продолжался три часа.

Какъ уже сказано, при голоданіи организмъ живетъ за счетъ самого себя, всѣ расходы, связанные съ жизненными процессами при этомъ покрываются тѣми способными къ окисленію веществами, которыя входятъ въ составъ его собственныхъ

тканей. Благодаря этому, тараканы со дня на день все болѣе и болѣе уменьшаются въ вѣсѣ, все болѣе и болѣе худѣютъ.

Это непрерывное паденіе и видно на таблицѣ № 1. Между тѣмъ, какъ сытое животное въ среднемъ вѣситъ 0·9109 gr., на 22-й день голоданія оно вѣситъ только 0·4883 gr., т. е. потеря достигаетъ 46·3% первоначальнаго вѣса!

Что нѣсколько больше данныхъ *Schoss'a*, который нашелъ, что у различныхъ животныхъ смерть наступаетъ, когда они теряютъ 0·4 своего нормальнаго вѣса.

Параллельно съ этимъ идетъ также и непрерывное паденіе количествъ выдыхаемыхъ CO_2 и H_2O . При чемъ въ первые дни уменьшеніе это совершается очень рѣзко, а затѣмъ, особенно въ послѣдніе дни, паденіе идетъ все медленнѣй и медленнѣй. Это уменьшеніе CO_2 , а также и поглощаемаго O_2 , является вполне понятнымъ и указываетъ на то, что обмѣнъ веществъ вообще понижается, что связано съ уменьшеніемъ свободной наличности, съ уменьшеніемъ способнаго къ горѣнію матеріала, а также и съ уменьшеніемъ подвижности насѣкомыхъ.

Если сравнить количества CO_2 и O_2 до голоданія съ количествами ихъ на 22-й день голоданія, то получится громадная разница. Именно, количество продуцируемой CO_2 уменьшилось за это время на 82·1%, а количество абсорбируемаго O_2 на 82·2%, т. е. и то и другое на одинаковую величину. Чрезвычайно характернымъ и интереснымъ, далѣе, является измѣненіе дыхательнаго коэффиціента. Равняясь при питаніи (булка, сахарный песокъ) 1·2, онъ затѣмъ быстро падаетъ, доходя даже до 0·42. При этомъ онъ не обнаруживаетъ никакой закономерности, а колеблется со дня на день въ широкихъ предѣлахъ въ ту и другую сторону, и на 22 день даже достигаетъ такой же величины, какъ и при нормальныхъ условіяхъ.

Эти измѣненія указываютъ на то, что теперь организмъ окисляетъ вещества другого химическаго характера, нежели тѣ, которыми животное пользуется при нормальныхъ условіяхъ питанія. Именно, теперь разлагаются тканевой жиръ и бѣлокъ (углеводы, вслѣдствіе своего крайне незначительнаго количества не могутъ тутъ играть большой роли) и судя по величинѣ дыхательнаго коэффиціента, разлагается то больше бѣлка, то больше жира.

Такъ, въ первые дни разлагаются преимущественно жиры, что и понятно, такъ какъ жиръ, во-первыхъ, несравненно подвижнѣй бѣлка, а, во-вторыхъ, не такъ важенъ для организма,

какъ бѣлокъ, и лишь послѣ того, какъ запасы жира уменьшаются настолько, что уже не могутъ покрыть всѣхъ расходовъ, на сцену выступаетъ бѣлокъ (8-й и слѣдующіе дни голодованія).

Изъ этого видно, какія цѣнныя указанія можетъ во многихъ случаяхъ дать дыхательный коэффициентъ, что особенно ясно будетъ видно въ дальнѣйшемъ.

Несмотря на громадную потерю вѣса, влекущую за собой глубокія нарушенія въ организмѣ, насѣкомыя обладаютъ способностью въ удивительно короткое время возстановлять всѣ свои потери.

Изъ таблицы № 2 видно, съ какой необыкновенной быстротой совершается это возмѣщеніе. Животнымъ, перенесшимъ 22-дневную голодовку, былъ данъ кормъ, и они уже черезъ

Таблица № 2.

Дни питанія	Вѣсъ животныхъ	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 годъ
22-й день голодованія .	2.4418	1.5152	1.4333	0.2047 104.4	0.1228 85.89	» 1.2	9/VI
1-й день питанія .	3.6906	1.7883	1.5038	0.7315 373.2	0.4470 312.7	1.19	10/VI
2-й »	3.7455	2.7847	2.8249	0.7526 384.0	0.7928 554.5	0.69	11/VI
3-й »	3.6725	2.8002	2.7333	1.0571 539.4	0.9902 693.9	0.77	12/VI
5-й »	4.0010	2.9725	2.9044	1.4522 741.0	1.3841 968.1	0.76	14/VI

5 дней достигли своего первоначальнаго вѣса и начали продуцировать нормальное количество CO₂, что указываетъ на то, что весь ущербъ нанесенный животнымъ въ теченіе 22 дней былъ совершенно покрытъ въ этотъ короткій срокъ, не оставивъ, повидимому, никакихъ слѣдовъ, если не считать дыхательнаго коэффициента. Кормъ былъ данъ въ видѣ булки и сахарнаго сиропа, такъ-что дыхательный коэффициентъ долженъ былъ бы равняться величинѣ, близкой къ единицѣ (какъ это наблюдается при нормальныхъ условіяхъ), но, такъ какъ этого нѣтъ, то вполне допустимо предположеніе, что тутъ происходитъ переходъ

углеводовъ въ жиры, количество которыхъ сильно уменьшилось за время голодовки.

Все вышесказанное о голоданіи и о возмѣщеніи потери послѣ голоданія наглядно представлено кривыми діаграммы 22, гдѣ на оси абсциссъ даны дни, на оси ординатъ слѣва кубическіе сантиметры CO_2 и O_2 , справа отвлеченныя числа, показывающія величину дыхательнаго каэффиціента.

Такая же въ общемъ картина наблюдается и при абсолютномъ голоданіи, т. е., когда животныя не получаютъ ни пищи, ни воды. Разница только та, что всѣ явленія сопровождающія голоданіе, выступаютъ рѣзче и идутъ болѣе скорымъ темпомъ, какъ это и видно изъ цифровыхъ данныхъ таблицы № 3.

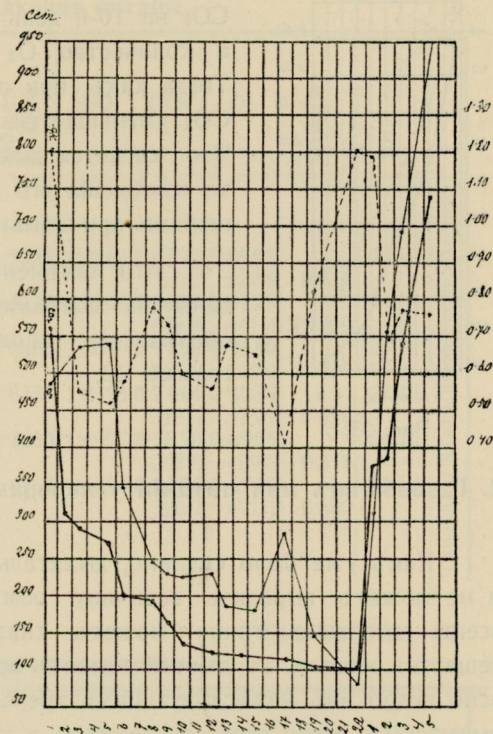


Рис. 22.

Таблица № 3.

Дни голоданія	Вѣсь жи- вотныхъ	Общая по- теря	H_2O	CO_2	O_2	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$	1910 годъ
1-й день пользов.	1·1575	1·5862	1·4169	0·9148 466·8	0·7454 521·4	0·89	23/XI
3-й »	1·1264	1·7740	1·7148	0·5918 301·9	0·5326 382·5	0·78	25/XI
5-й »	1·0102	0·8442	0·8317	0·4578 234·3	0·4403 307·9	0·70	27/XI
7-й »	0·9803	1·1328	1·2286	0·2343 119·5	0·3301 230·9	0·51	29/XI
10-й »	0·7440	0·7432	0·7780	0·1153 58·8	0·1501 105·9	0·55	2/XII

Такъ, здѣсь за 10 дней тараканы потеряли 35.7% своего вѣса, тогда какъ при доставленіи H_2O эта потеря за то же время равняется только 18%, т. е. почти въ два раза меньше. Далѣе количество CO_2 на 10-й день уменьшилось на 87.3%, а количество O_2 (принятаго) на 79.8%! Тогда какъ при обыкновенномъ голоданіи CO_2 уменьшается на 76% а O_2 на 53.3%. Что касается дыхательнаго коэффиціента, то измѣненія его вполнѣ сходны съ измѣненіями при обыкновенномъ голоданіи.

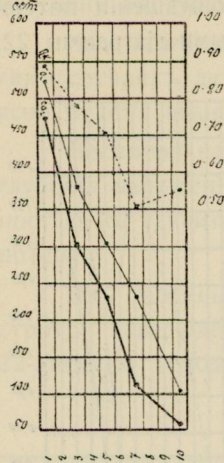


Рис. 23.

Эти измѣненія газообмѣна наглядно даны на діаграммѣ 23, при чемъ здѣсь обозначенія таковы же, какъ и на діаграммѣ 22.

2. Газообмѣнъ при питаніи углеводами, жирами и бѣлками.

Какъ уже было сказано, дыхательный коэффиціентъ, хотя и не можетъ выразить величину обмѣна веществъ, но зато всегда довольно точно можетъ сказать, за счетъ какихъ веществъ живетъ въ данный моментъ организмъ, что совершенно ясно видно изъ нижеслѣдующихъ трехъ рядовъ опытовъ, показывающихъ характеръ газообмѣна у таракановъ при питаніи ихъ опредѣленнымъ родомъ пищи. Именно при питаніи:

- 1) углеводами (давался тростниковый сахаръ);
- 2) бѣлками (давался куриный сваренный бѣлокъ);
- 3) жирами (давалось свиное сало, частью топленое, частью сырое).

Температура и продолжительность каждого опыта, были тѣми же, что и въ предыдущихъ случаяхъ. Каждый рядъ опытовъ длился 10 дней, а результаты, полученные при этомъ, даны на таблицахъ №№ 4, 5 и 6.

Изъ физиологіи извѣстно, что при питаніи только одной изъ трехъ питательныхъ группъ (углеводы, жиры, бѣлки) развиваются явленія, сходныя съ явленіями при голоданіи и въ концѣ-концовъ животное погибаетъ отъ истощенія, хотя, конечно, и не столь быстро, какъ при совершенномъ лишеніи пищи. (Исключеніе представляетъ только, какъ показалъ *Pflüger* и

другіе, бѣлковое питаніе, при которомъ животныя при соблюденіи нѣкоторыхъ условій, способны сохранять вещественное равновѣсіе).

Таблица № 4.

Бѣлковое питаніе.

Дни питанія	Вѣсъ жи- вотныхъ	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 г.	
2-й день питанія	2·5047	1·5227	1·3940	1·0292 525·2	0·9005 629·8	0·834	22/III	Тараканы ѣдятъ яйцо очень охотно
4-й » »	2·3774	1·3735	1·4248	0·9689 494·4	0·9179 641·4	9·7709	24/III	
6-й » »	2·3630	1·0686	1·0689	0·9148 466·8	0·9150 640·0	0·729	26/III	
7-й » »	2·3001	1·8330	1·9153	0·7414 378·3	0·8234 575·9	0·656	27/III	
9-й » »	2·2871	1·3860	1·4997	0·5858 298·9	0·6995 489·3	0·611	29/III	
10-й » »	2·2270	1·6165	1·6614	0·6286 320·7	0·6735 471·1	0·680	30/III	

Таблица № 5.

Углеводное питаніе.

Дни кормленія	Вѣсъ жи- вотныхъ	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 г.
2-й дни кормленія	3·0610	1·5186	1·0000	1·1601 0·591·9	0·6414 469·5	1·26	21/III
4-й » »	3·0001	1·6301	1·3681	0·9721 496·0	0·7101 496·7	0·998	23/III
7-й » »	2·9883	1·3049	0·9590	0·8443 430·8	0·4984 348·6	1·2	26/III
9-й » »	2·9610	1·4968	1·3005	0·7868 401·5	0·5904 412·8	0·972	28/III
10-й » »	2·8145	1·4522	1·2596	0·5741 292·9	0·3478 243·2	1·24	29/III

Происходитъ такое явленіе отъ разныхъ причинъ. При питаніи углеводами, или жирами, потому что въ нихъ нѣтъ

нѣкоторыхъ чрезвычайно важныхъ и безусловно необходимыхъ составныхъ частей (напр. N_2 , P), при питаніи только бѣлкомъ потому, что хотя въ его молекулѣ и имѣются всѣ необходимыя для жизни составныя части, но потреблять бѣлка для покрытія всѣхъ расходовъ приходится столь большія количества, что пищеварительные органы большинства животныхъ не могутъ справиться съ этой задачей, не могутъ переварить этихъ количествъ.

Этими причинами и объясняется, почему въ опытахъ № 4, № 5 и № 6 вѣсъ животныхъ падаетъ.

Такъ, за 10 дней вѣсъ животныхъ упалъ:

при кормленіи бѣлками на 11⁰/₀
 » » углеводами на 8⁰/₀
 » » жирами на 0·7⁰/₀
 » голоданіи же за это время мы имѣли 18⁰/₀

Таблица № 6.

Жировое питаніе.

Дни кормленія	Вѣсъ жи- вотныхъ	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ O ₂	1911 г.
2-й день кормленія .	2·4470	1·2260	1·2464	1·1851 604·7	1·2055 843·2	0·71	24/III
5-й » » .	2·5963	1·2213	1·3060	0·9155 467·1	1·0002 699·6	0·667	27/III
7-й » » .	2·5148	1·0605	1·2571	0·6682 340·9	0·8648 604·9	0·563	29/III
8-й » » .	2·4096	1·9450	2·1110	0·6349 323·9	0·8009 560·2	0·578	30/III
10-й » » .	2·44	2·1644	2·2467	0·3703 188·9	0·4526 316·5	0·596	1/IV

Почему тараканы исхудали наиболѣе при питаніи бѣлкомъ и наименѣе при питаніи жиромъ, тогда какъ теоретически слѣдовало бы ожидать какъ-разъ обратнаго, объяснить очень трудно. Можетъ быть, тутъ играли роль какія-нибудь случайныя причины, а можетъ быть это связано съ особенностями ихъ пищеваренія.

Отвѣтъ возможно будетъ получить при повтореніи этихъ опытовъ, въ особенности, если ихъ сопровождать химическимъ анализомъ тканей животнаго и экскрементовъ.

Болѣ интересными и сходными съ теоретическими предположеніями являются измѣненія продуктовъ газообмѣна. Какъ видно изъ таблицъ, а также изъ діаграммы 24, количества выделяемой CO_2 и потребляемаго O_2 во всѣхъ 3-хъ рядахъ опытовъ непрерывно падаетъ.

Но, какъ и слѣдовало ожидать, характеръ этого паденія различенъ въ этихъ 3-хъ случаяхъ.

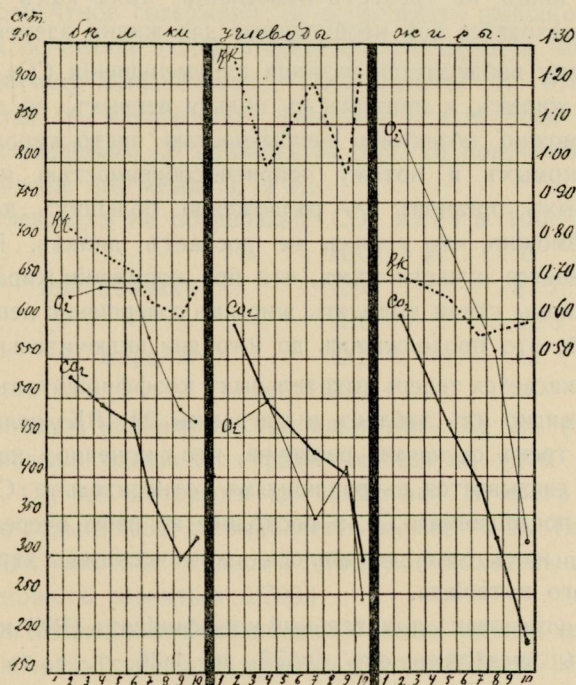


Рис. 24.

Наиболѣе быстро это паденіе совершается при жировомъ питаніи, наиболѣе медленно при бѣлковомъ питаніи. Углеводное питаніе занимаетъ средину.

Такъ, на 10-й день CO_2 и O_2 уменьшились:

при бѣлковомъ питаніи на	38·1%	25·2%
» углеводномъ » »	50·5%	45·7%
» жировомъ » »	68%	62·4%
» голоданіи » »	76%	53·3%
» абсолютномъ голоданіи	87·3%	79·8%

Почему процентное уменьшеніе CO_2 и O_2 не одинаково, легко понять: между тѣмъ, какъ количество CO_2 зависитъ только отъ количества сожигаемаго вещества, количество поглощаемаго

O_2 зависитъ еще и отъ *качества*, отъ химической природы окисляемаго матеріала.

А при голоданіи (вслѣдствіе ли совершеннаго лишенія пищи или же частичнаго) мѣняется и количество, и качество потребляемаго матеріала.

Тотъ фактъ, что количество CO_2 наименѣе падаетъ при бѣлковой пищѣ, не требуетъ объясненій, такъ какъ только въ бѣлкахъ находятся всѣ необходимые для жизни элементы.

Почему наблюдается разница въ уменьшеніи CO_2 при углеводахъ и жирахъ, и притомъ въ пользу первыхъ, по всей вѣроятности, можно объяснить необычностью чисто-жировой пищи для насѣкомыхъ и потому неприспособленностью ихъ пищеварительныхъ органовъ къ разложенію большихъ количествъ жира. Возможно, что у нихъ не достаетъ липазъ. Послѣднее подтверждается отчасти тѣмъ, что при кормленіи жирами на 7-й день тараканы стали выдѣлять жиръ въ совершенно непереваренномъ видѣ, что продолжалось до 9-го дня включительно.

Что касается теперь дыхательныхъ коэффиціентовъ (CO_2/O_2), то, какъ видно изъ таблицъ и діаграммы 24 (RK), величина ихъ во всѣхъ трехъ случаяхъ различна, что, конечно, какъ и при голоданіи связывается съ различнымъ (относительно CO_2) количествомъ поглощаемаго O_2 , а послѣднее въ свою очередь обуславливается, какъ уже говорилось, химическимъ характеромъ окисляемаго матеріала.

При углеводахъ дыхательный коэффиціентъ (RK) колеблется въ узкихъ предѣлахъ отъ 0.672 до 1.26, т. е. въ среднемъ равенъ единицѣ. Такая величина коэффиціента совершенно понятна, если принять во вниманіе формулу сахаровъ.

Общая формула ихъ $C_nH_{2n}O_n$, т. е. здѣсь въ молекулѣ находится какъ-разъ столько O_2 , чтобы окислить весь H_2 въ воду, такъ-что весь вдыхаемый O_2 идетъ только на окисленіе углерода (C), а такъ какъ объемъ молекулы CO_2 равенъ объему молекулы O_2 , то вполне понятно, что при питаніи углеводами O_2 поглощается столько же (по объему), сколько выдыхается CO_2 , и коэффиціентъ, слѣдовательно, равенъ 1.

Совершенно другое мы имѣемъ въ жирахъ и бѣлкахъ. Здѣсь количество O_2 въ молекулѣ несравненно меньше, чѣмъ это нужно для окисленія H_2 , такъ-что тутъ, поглощаемый O_2 долженъ, такъ сказать, работать на два фронта: окислять углеродъ до CO_2 и оставшійся неокисленнымъ водородъ до воды.

Процентное содержаніе С, Н и О въ углеводахъ, жирахъ и бѣлкахъ въ среднемъ таково:

	С	Н	О
Углеводы	40 0/0	6·60/0	53· 40/0
Жиры	76·50/0	12 0/0	11· 50/0
Бѣлки	50·50/0	7·60/0	20·970/0

Изъ этого видно, что наиболѣе бѣдны О₂—жиры, въ которыхъ процентное содержаніе Н₂ и О₂ почти одинаково.

На основаніи этихъ отношеній уже заранее можно вычислить величину дыхательнаго коэффициента и относительныя количества О₂, идущаго для окисленія С и Н. Если все количество поглощаемаго О₂ примемъ за 100, то получимъ слѣдующее распределеніе его между С и Н.

При углеводахъ на образованіе СО₂ идетъ 100.

	»	Н ₂ О	»	0
при бѣлкахъ		СО ₂		87·7
»	»	Н ₂ О		12·3
»	жирахъ	СО ₂		72
»	»	Н ₂ О		28

Возьмемъ, напримѣръ, трипальмитинъ С₃ Н₅ (С₁₆ Н₃₁ О₂)₃. Для окисленія одной его граммъ-молекулы (806 gr.) нужно 2320 gr. О₂, изъ которыхъ для окисленія Н идетъ 688 gr. О₂, такъ-что только 1632 gr. выдѣляется въ видѣ СО₂. Такимъ образомъ, при наиболѣе полномъ окисленіи дыхательный коэффициентъ можетъ равняться 0·7034.

При бѣлкахъ онъ нѣсколько больше, именно при наиболѣе благоприятныхъ условіяхъ можетъ доходить до 0·78.

При сравненіи этихъ теоретическихъ данныхъ съ тѣми, которыя получились у меня обнаруживается разница. Такъ: при бѣлковой пищѣ на образованіе СО₂ (10-й день кормленія) потрачено 680/0, а на образованіе Н₂О—320/0, при питаніи же жирами получилось соотвѣтственно для СО₂—59·60/0, для Н₂О—40·40/0, чѣмъ и обусловливается значительно меньшая величина дыхательныхъ коэффициентовъ.

Именно: при бѣлковой пищѣ 0·65—0·68.

» жировой » 0·56—0·596.

Чѣмъ объяснить эти столь низкіе коэффициенты, рѣшить трудно. За правильность ихъ отчасти говоритъ сходство съ дыхательными коэффициентами при голоданіи. На 2-й и до 6-го дня голоданія коэффициенты, напримѣръ, таковы же, какъ при питаніи жиромъ (именно 0·521—0·596). Въ дни же 10-й и до 15-го

коэффициенты сходны съ коэффициентами при бѣлковой пищѣ (именно: отъ 0.60 до 0.67). Теоретически же мы и должны ожидать, что въ эти дни и происходитъ разложеніе тканевого жира (2—6 дни) и бѣлка (10—15 дни).

Возможно, что отвѣтъ на этотъ вопросъ будетъ полученъ послѣ того, какъ точно будетъ извѣстна судьба жировъ и бѣлковъ въ организмѣ насѣкомыхъ. Можетъ быть, здѣсь O_2 откладывается въ какомъ-нибудь видѣ, можетъ быть, онъ идетъ на какіе-нибудь, намъ еще неизвѣстные процессы. Во всякомъ случаѣ нужно замѣтить, что такіе низкіе коэффициенты встрѣчаются у насѣкомыхъ при различныхъ условіяхъ довольно часто, и *Weinland*, на примѣръ, объясняетъ это отложеніемъ O_2 въ тканяхъ. Сравнительно низкіе коэффициенты были получены при голоданіи и у другихъ животныхъ, а также и человѣка. *Lehmann* и *Zuntz*, на примѣръ, у *Cetti*, а *Luciani*—у *Succi* нашли дыхательный коэффициентъ равнымъ въ среднемъ 0.67, что *Hári* объясняетъ образованіемъ недоокисленныхъ продуктовъ (ацетоновыхъ тѣлъ).

3. Газообмѣнъ при качественно неодинаковомъ освѣщеніи.

Дѣйствіе свѣта на растенія изучено въ настоящее время, какъ въ отношеніи количества свѣта, такъ и въ отношеніи качества, очень хорошо; наоборотъ, о значеніи свѣта и въ особенности о значеніи свѣтовыхъ волнъ различной длины для животнаго организма извѣстно пока очень мало. Специально относительно дѣйствія свѣта на обмѣнъ веществъ и связанный съ послѣднимъ газообмѣнъ имѣются слѣдующія наблюденія. *Moleschott* (1855 г.) наблюдалъ, что лягушки на свѣту выделяютъ на $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{4}$ больше CO_2 , чѣмъ въ темнотѣ.

Pflüger и *Platen* (1875 г.) изслѣдовали газообмѣнъ кролика, глаза котораго попеременно открывались и закрывались, и нашли, что при открытыхъ глазахъ выдѣленіе $CO_2=114$, принятіе $O_2=116$, тогда какъ при закрытыхъ глазахъ эти количества=100.

Moleschott и *Fubini* (1879 г.), опредѣляя количество CO_2 , выдыхаемой лягушками, воробьями, крысами и ящуромъ, нашли, что на свѣту продуцированіе CO_2 повышается (по сравненію съ темнотой), но не одинаково у животныхъ зрячихъ и слѣпыхъ. Именно, у зрячихъ $\frac{6}{5}$ — $\frac{7}{5}$ выдѣляемой въ темнотѣ, у слѣпыхъ только $\frac{11}{10}$ — $\frac{6}{5}$.

Graffenberger, изслѣдуя кролика, установилъ, что обмѣнъ веществъ уменьшается въ темнотѣ. Затѣмъ уменьшается также количество *Hb*, а если затемнѣніе продолжается очень долго, то даже уменьшается и количество крови.

Fubini и *Ronchi* нашли, что на свѣту повышается выдѣленіе CO_2 для кожи рукъ.

Изъ этихъ наблюденій видно, что свѣтъ дѣйствуетъ усиливающимъ, стимулирующимъ образомъ на газообмѣнъ животныхъ.

Менѣе выясненнымъ и болѣе запутаннымъ является вопросъ о дѣйствіи свѣта съ различной длиною волны.

Beclard нашелъ, что лягушки больше выдѣляютъ CO_2 въ зеленомъ свѣтѣ, нежели въ красномъ.

Selmi и *Piacarlini* (1872 г.) надъ собакой, *Pott* (1875 г.) надъ мышью нашли, что дѣйствіе различныхъ цвѣтовъ не одинаково, и энергію ихъ дѣйствія, принявъ газообмѣнъ при бѣломъ свѣтѣ за 100, въ нисходящемъ порядкѣ представляютъ такъ:

1) желтый—126.03, 2) зеленый—106.03, 3) голубой—103.77, 4) бѣлый—100, 5) красный—92, 6) фіолетовый 87.73 и 7) темнота—82.07.

Moleschott и *Fubini* (1879 г.), напротивъ, нашли, что всѣ животныя въ фіолетовомъ свѣтѣ даютъ больше CO_2 , чѣмъ въ бѣломъ. Красный свѣтъ (на лягушекъ) дѣйствуетъ, какъ темнота, на млекопитающихъ же дѣйствуетъ стимулирующимъ образомъ.

Beclard (1858 г.), наблюдая развитіе личинокъ и птичьихъ яицъ, нашелъ, что хуже всего развитіе идетъ въ зеленомъ свѣтѣ, лучше всего въ фіолетовомъ и голубомъ. Красный, темный и бѣлый свѣта занимаютъ промежуточное положеніе. Къ такимъ же выводамъ пришелъ и *E. Jung* (1878 г.), изслѣдуя развитіе яйца.

Нужно замѣтить, однако, что всѣ эти изслѣдованія не могутъ претендовать на рѣшающее значеніе, такъ какъ, во-первыхъ, цвѣтъ стакановъ, въ которыхъ помѣщались животныя, опредѣлялся, такъ сказать, наглазъ и лишь въ очень рѣдкихъ случаяхъ изслѣдователи прибѣгали къ спектроскопическому опредѣленію. Между тѣмъ, полученіе монохроматическаго свѣта представляетъ громадныя трудности.

Jung, напр., пользовался слѣдующими «монохроматическими» средами:

- 1) красная—алкогольный растворъ вишневаго фуксина;
- 2) желтая—концентр. растворъ хромово-кислаго калия.

- 3) Зеленая—концентр. растворъ азотно-кислаго никкеля.
- 4) Голубая—алкогольный растворъ анилиновой краски *bleu de Lyon*.
- 5) Фиолетовая—алкогольный растворъ анилиновой краски—*Violet de Parme*.

Однако, когда я хотѣлъ воспользоваться этими растворами монохроматизмъ ихъ оказался весьма неудовлетворительнымъ. А во-вторыхъ, совершенно не опредѣлялась въ каждомъ случаѣ интенсивность свѣта, что, конечно, имѣетъ большое значеніе для правильного пониманія, полученныхъ результатовъ.

Мои наблюденія были произведены надъ тараканами при т-рѣ 22—23° С. Продолжительность каждого опыта равнялась пяти часамъ, при чемъ насѣкомыя еще до опыта выдерживались въ соотвѣтствующемъ освѣщеніи въ теченіе 24 часовъ. Для полученія синяго и зеленого свѣтовъ брались стаканы, покрытые соотвѣтствующаго цвѣта лакомъ, при чемъ при спектроскопическомъ изслѣдованіи оказалось, что синій стаканъ пропускалъ, помимо синихъ лучей, еще зеленые и очень слабо фіолетовые.

Для полученія краснаго свѣта брались двухстѣнные стаканы. Стѣнки послѣднихъ съ обѣихъ сторонъ покрывались краснымъ лакомъ, а въ пространство между стѣнками наливался насыщенный растворъ хромовокислаго калия. Спектроскопически оказалось, что, кромѣ красныхъ лучей проходили въ незначительной степени еще желтые и оранжевые. Попытки получить желтый, оранжевый и фіолетовый свѣта не удались, вслѣдствіе большихъ трудностей, представляемыхъ при полученіи монохроматическаго свѣта и недостатка соотвѣтствующихъ средствъ.

Результаты, полученные мною, даны на таблицахъ № 7 и № 8, представляющихъ цифровыя данныя двухъ параллельныхъ опытовъ.

На основаніи данныхъ этихъ таблицъ видно, что *minimum* выдѣленія CO_2 приходится на темноту *maximum*—на бѣлый свѣтъ. На бѣломъ свѣту въ первомъ случаѣ выдѣленіе CO_2 въ 1.49 разъ больше, чѣмъ въ темнотѣ, во второмъ случаѣ въ 1.47 разъ.

Изъ изслѣдованныхъ трехъ родовъ свѣта для выдѣленія CO_2 , наиболѣе благоприятенъ зеленый, наименѣе красный.

Таблица № 7.

Характеръ свѣта	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 г.
Темнота	1·8163	1·5353	0·8329 425·03	0·5519 386·05	1·101	28/I
Красный	1·4353	1·1351	0·9757 497·89	0·6754 472·1	1·054	2/II
Синій	1·8571	1·5578	1·0937 558·1	0·7944 555·38	1·005	30/I
Зеленый	1·3693	1·0153	1·0991 560·8	0·7452 521·2	1·076	4/II
Бѣлый	1·5758	1·1603	1·2255 625·4	0·8101 566·7	1·103	26 I

Таблица № 8.

Характеръ свѣта	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 г.
Темнота	1·7834	1·5197	0·9348 477·0	0·6712 469·5	1·018	29/I
Красный	1·9450	1·7388	1·0148 517·8	0·8555 598·0	0·866	3/II
Синій	1·4371	1·1943	1·1133 568·1	0·8704 608·8	0·933	27/I
Зеленый	1·4835	1·1057	1·2161 620·5	0·8385 586·5	1·058	5/II
Бѣлый	2·1608	1·7988	1·3939 711·3	1·0319 721·8	0·985	23/I

Та же законность наблюдается и въ отношеніи принятія кислорода. Наименьшее количество его потребляется въ темнотѣ, наибольшее на бѣломъ свѣту. Первое количество больше второго въ 1·53 (въ первомъ случаѣ) и въ 1·46 разъ (во второмъ случаѣ). Изъ разныхъ родовъ свѣта наиболѣе благопріятенъ синій, наименѣе зеленый, т. е., обратно тому, что наблюдается для CO₂.

По энергіи дѣйствія мы можемъ, такимъ образомъ, расположить изслѣдованные свѣта въ слѣдующемъ порядкѣ:

для CO₂, бѣлый—зеленый—синій—красный—темнота,

для O₂, бѣлый—синій—красный—зеленый—темнота.

Что касается воды, то наименѣе ея выдѣляется при зеленомъ освѣщеніи, нѣсколько больше въ темнотѣ, а максимальное количество ея приходится на бѣлый свѣтъ. Въ другихъ родахъ свѣта результаты не совпадаютъ въ обоихъ опытахъ.

Наглядно, все сказанное относительно количества CO_2 и O_2 представлено на диаграммѣ 25.

Результаты полученные мною, въ общемъ сходны съ прежними наблюденіями (именно съ наблюденіями *Selmi* и *Piacarlini* и *Pott'a*).

Объяснить въ настоящее время вполнѣ, почему наблюдается такая разница въ дѣйствіи свѣтовыхъ волнъ разной длины на животный организмъ, нѣтъ возможности.

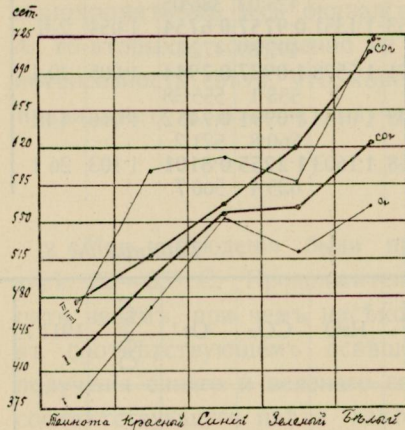


Рис. 25.

ямы *Buchner'a* разница между жизненными процессами на свѣту и въ темнотѣ уменьшается въ средахъ безкислородныхъ, что указываетъ на то, что свѣтъ усиливаетъ окислительные процессы. То же нашелъ *Quincke* (1894 г.), изслѣдуя вліяніе свѣта на сукровицу. Принимая это во вниманіе, можно согласиться съ *Hertel'емъ*, который говоритъ «вѣроятно, что общее дѣйствіе свѣтовыхъ лучей на живое вещество основывается главнымъ образомъ на воздѣйствіи на кислородный обмѣнъ».

Также вполнѣ допустимымъ является и другое его предположеніе, касающееся причинъ различнаго дѣйствія лучей съ разной длиной волны. Онъ думаетъ «что фізіологическое дѣйствіе лучей безусловно не связано съ определенной областью спектра, а вообще свѣтовая энергія сама по себѣ является дѣйствующимъ принципомъ. И лишь функція длины волны является фізіологическимъ дѣйствіемъ, потому, что она, конечно, находится въ определенной зависимости отъ общей интенсивности излученія весьма варіирующаго въ отдѣльныхъ областяхъ спектра и, во вторыхъ, главнымъ образомъ потому, что способность поглощенія лучей организмами обратно пропорціональна длинѣ волны». (Цитировано по *M. Verworn'y*. Общая фізіологія).

Что касается, наконецъ, вопроса черезъ какіе аппараты дѣйствуетъ свѣтовая энергія, то тутъ нужно признать, что дѣйствіе это идетъ по двумъ направленіямъ, именно: 1) непосредственно на клѣтки тѣла и 2) черезъ возбужденіе центростремительныхъ нервовъ.

Что глаза при этомъ не могутъ имѣть исключительнаго значенія, видно изъ опытовъ *Graber'a*, который нашелъ, что лишенные глазъ животныя (дождевые черви) и животныя ослѣпленныя искусственно (тритонъ, тараканы) могутъ различать не только свѣтъ и темноту, но также и цвѣта.

4. Газообмѣнъ при различныхъ температурахъ.

Жизнь организма во многихъ отношеніяхъ представляетъ совокупность химическихъ реакцій. Скорость же послѣднихъ находится въ зависимости отъ температуры, въ томъ смыслѣ, что при повышеніи т-ры скорость увеличивается, слѣдуя въ общемъ правилу *van't Hoff'a*, по которому скорость химическихъ реакцій при поднятіи т-ры на 10° удваивается и даже утраивается, при пониженіи т-ры, обратно, теченіе реакцій замедляется.

На основаніи этого можно ожидать, что при измѣненіи внѣшней т-ры, скорость обмѣна веществъ будетъ мѣняться, а въ связи съ этимъ будетъ мѣняться и показатель этихъ внутреннихъ процессовъ—респираторный газообмѣнъ.

Однако, зависимость этихъ процессовъ у разныхъ представителей животнаго царства далеко не одинакова и въ этомъ отношеніи животныхъ дѣлятъ на двѣ группы: 1) на животныхъ пойкилотермическихъ, у которыхъ наблюдается прямая зависимость между т-рой и скоростью обмѣна веществъ и 2) гомойотермическихъ, у которыхъ скорость обмѣна веществъ въ значительной степени независима отъ внѣшней т-ры, благодаря цѣлому ряду, въ высшей степени сложныхъ терморегуляторовъ.

Насѣкомыя, какъ это уже было извѣстно давно, относятся къ первой группѣ, и ихъ газообмѣнъ при измѣненіяхъ Т-ры колеблется всегда въ томъ же направленіи, какъ и послѣдняя, какъ это видно изъ наблюденій *Treviranus'a* (1831 г.), *Bütschli* (1873 г.), *Vernon'a* (1897 г.), *Tangl'я* (1909 г.) и др.

Изслѣдованія *Treviranus'a* не могутъ имѣть значенія вслѣдствіе неточности самаго метода. У *Bütschli* не разграничено вліяніе голоданія и т-ры. *Vernon* продолжалъ каждый опытъ

только $\frac{1}{2}$ часа. Далѣе, во всѣхъ этихъ опытахъ опредѣлялась только CO_2 (исключеніе—*Bütschli* и *Vernon*).

Очень интересны наблюденія *Tangl'* надъ куколками *Orpuga cadaverina*. Онъ нашелъ, что повышая т-ру можно значительно сократить продолжительность куколочной стадіи. Такъ, при 21° первыя мухи появились на 11 день, при 31°—уже на 6-й, т. е. въ два раза скорѣй. Также различно и количество продуцируемой CO_2 . Въ среднемъ при т-рѣ 20—21° *Tangl* имѣлъ prodie 0.049 gr. CO_2 , а при т-рѣ 30—31°—0.113 gr. т. е. въ 2—3 раза больше.

Теперь, прежде чѣмъ перейти къ изложенію собственныхъ наблюденій, интересно бросить взглядъ на температурныя границы, въ которыхъ возможна жизнь насѣкомыхъ и на собственную ихъ т-ру, насколько она извѣстна.

Что касается т-ры,—maximum, то она сравнительно не велика, колеблясь для различныхъ насѣкомыхъ въ предѣлахъ отъ 33 до 55° R. (40—70° C.). При чемъ она можетъ мѣняться не только для различныхъ видовъ, но и для одного и того же вида, въ зависимости отъ пола, возраста, влажности среды, волосяного покрова, толщины хитина и проч.

Кожевниковъ, напр., изслѣдуя вліяніе высокихъ т-рѣ на пчелѣ, пришелъ къ слѣдующимъ выводамъ: 1) не всѣ пчелы умираютъ при одной и той же т-рѣ. Колебанія могутъ достигать 9° R. 2) Уже при 30° R, какъ рабочія пчелы, такъ и самцы дѣлаются очень безпокойными. 3) Наименьшая т-ра, при которой умираютъ рабочія пчелы 35° R, тогда какъ самцы начинаютъ умирать уже при 30° R. 3) Наивысшая т-ра, которую еще могутъ переносить пчелы, достигаетъ 44° R, но это относится только къ формамъ совершенно взрослымъ, тогда какъ пчелы, только-что вылупившіяся, не могутъ перенести даже 39° R. Что касается другихъ насѣкомыхъ, то по *Кожевникову* *Carabus granulatus* умираетъ при 34° R, *Phyllopertha horticola* при 34—35° R. Личинки пчелъ—при 46—47°.

Бахметьевъ (1901 г.) для многихъ бабочекъ опредѣляетъ эту т-ру въ 46°, для *Deilephila euphorbiae* при обыкновенной влажности въ 51° R, а при обильной влажности въ 53.8° R. Отсюда видно, что влажность повышаетъ т-ру maximum, что и понятно, такъ какъ, чѣмъ суше воздухъ, тѣмъ больше испареніе воды изъ соковъ насѣкомаго, что влечетъ за собой высыханіе его тѣла.

Почему именно насѣкомыя погибають при такихъ т-рахъ, какія смертельныя поврежденія тутъ происходятъ, сказать трудно. Въмѣстѣ съ *Бахметьевымъ* можно признать, что смерть насѣкомаго при высокихъ т-рахъ возникаетъ на основаніи многихъ условій.

Во-первыхъ, животныя подвергаются высыханію.

Во-вторыхъ, вслѣдствіе необычайнаго обмѣна веществъ животное истощается и, въ третьихъ, наконецъ, самое важное, что при такихъ высокихъ т-рахъ наступаетъ свертываніе животныхъ соковъ.

Т-ра же свертыванія находится въ зависимости отъ содержанія воды. Именнс: тканевой сокъ свертывается тѣмъ раньше, чѣмъ онъ водянистѣй. *Lewith* показалъ это на яичномъ бѣлкѣ. Послѣдній съ 25% воды свертывается при 74—80°, съ 18%—при 80—90°, съ 6% при 115°, совершенно же сухой бѣлокъ свертывается при 160—170°. На основаніи этого *Бахметьевъ* говоритъ, что при прочихъ равныхъ условіяхъ т-ра тахітис даннаго вида обуславливается т-рой свертыванія соковъ.

Гораздо болѣе удивительной является способность насѣкомыхъ переносить очень низкія т-ры.

Justi, напр., замораживалъ гусеницъ *Bombyx mori* до такой степени, что онѣ дѣлались хрупки, какъ стекло и, однако, послѣ отогрѣванія онѣ принимали пищу и окукливались.

По наблюденіямъ *Spallanzani*, яйца *Bombyx rubi* могутъ безъ всякаго вреда переносить т-ру въ—39° С. и даже въ—50° С. въ теченіе 5 и болѣе часовъ.

Очень интересныя наблюденія были произведены во время второго путешествія капитана *Ross'a*. Въ срединѣ сентября на кустѣ было найдено 30 гусеницъ, которыя послѣ внесенія въ теплую комнату всѣ сдѣлались жизнеспособными.

Послѣ этого онѣ были вторично заморожены при т-рѣ 41.8° С. на одну недѣлю. Послѣ отогрѣванія къ жизни вернулись 23 штуки, которыя были заморожены въ 3-й разъ на 8 дней, послѣ чего живыми оказалось 11 штукъ, наконецъ, послѣ 4-го замораживанія осталось въ живыхъ только 2 штуки, которыя благополучно перенесли всю зиму, окуклились и одна изъ нихъ дала совершенно нормальную бабочку *Lamia*.

Точныхъ объясненій этой удивительной способности пока еще не дано, и различные авторы высказываютъ различныя предположенія.

Wyman наблюдая, что оса при -26° C. не только не замерзала, но при прикосновении даже производила рефлекторныя движенія, и что куколки свободно переносятъ такія т-ры, не замерзая, при которыхъ выдавленный изъ нихъ сокъ моментально превращался въ ледъ, думаетъ, что насѣкомыя должны обладать особымъ внутреннимъ источникомъ тепла.

Dönhoff, производя опыты надъ пчелами при -4° , говоритъ, что собственное тепло насѣкомыхъ тутъ не при чемъ, ибо при -4° собственная т-ра насѣкомыхъ равна 0° , а что тутъ играетъ роль «ein unbekantes Etwas» о природѣ котораго, однако, намъ неизвѣстно ничего.

Далѣе *Urech*, подвергая куколокъ *Vanessa* io охлажденію до -14° , говоритъ, что внутреннія части насѣкомаго не могутъ охлаждаться до такой т-ры, такъ какъ насѣкомыя внутри, подобно печкѣ, постоянно выдѣляютъ тепло, сохраняющее его соки въ жидкомъ состояніи. *Бахметьевъ*, однако, показалъ, что соки могутъ оставаться жидкими и при -10° . Онъ пользовался термо-электрическимъ методомъ для измѣренія т-ры составныхъ частей организма и нашелъ, что соки бабочекъ могутъ переохлаждаться, и замерзаніе наступаетъ только тогда, когда переохлажденіе дойдетъ до критическаго пункта.

Жидкое состояніе соковъ, однако, не безусловно необходимо для сохраненія жизни.

Pictet замораживалъ животныхъ до такой степени, что ихъ можно было истереть въ порошокъ и, однако, при нагрѣваніи животныя оживали. Это указываетъ на то, что живое вещество можетъ замерзать, не умирая. Но сказать, прекращаются ли при столь низкихъ т-рахъ жизненные процессы вовсе, или же сводятся къ minimum'у, пока нельзя.

Какъ бы тамъ ни было, но нужно признать, что собственная т-ра насѣкомыхъ, тепло развиваемое ими, играетъ не послѣднюю роль въ явленіяхъ сопротивленія холоду. Какъ показываютъ наблюденія, насѣкомыя, особенно общественныя, могутъ развивать очень высокую т-ру.

Такъ, *Vogel* (1880 г.) нашелъ зимой въ срединѣ пчелиной кучи $16-18^{\circ}$ R, на периферіи кучи т-ра была равна $6-10^{\circ}$ R, а собственную т-ру пчелъ *Vogel* опредѣляетъ въ $5-6^{\circ}$ R. *Dubost* (1880 г.) въ пчелиной же кучѣ нашелъ лѣтомъ 25° R, зимой $16-20^{\circ}$ R. Такія же приблизительно цифры даютъ *Андріашевъ* (1890 г.) и *Потѣхинъ* (1891 г.).

Вообще т-ра насѣкомыхъ всегда выше окружающей, при чемъ разни́ца тѣмъ больше, чѣмъ ниже внѣшняя т-ра, какъ это видно изъ наблюденій *M. Parhon* надъ пчелами.

Окружающая т-ра	Т-ра насѣкомыхъ выше на
0°	2.5°
ниже 10°	6.2°
10°	2.4°
20°	3.9°
32°	1.1°
выше 32°	0.3—0.8°

Изъ всего этого видно, что процессы жизненные у насѣкомыхъ очень энергичны и своеобразны, что и будетъ видно изъ дальнѣйшаго.

Опыты мои касаются *Periplaneta orientalis*, *Lucanus cervus* и *Gryllotalpa vulgaris*.

Каждый опытъ продолжался 2 часа. Измѣненіе т-ры достигалось слѣдующимъ образомъ. Сосудъ съ животнымъ помѣщался въ другой болѣе крупный, а этотъ послѣдній въ еще болѣе обширный, такъ-что вокругъ сосуда съ животными получался двухстѣнный стаканъ. Въ пространство между послѣдними стѣнками проводилось двѣ трубки. Одна шла отъ большой колбы, наполненной, или горячей водой, или водой со льдомъ (смотря по надобности). Другая трубка служила для выпуска воды изъ стакана. Обѣ трубки снабжались зажимными кранами, благодаря чему, регулируя оттокъ и притокъ воды (вода текла непрерывно), можно было получить желательную т-ру въ продолженіе какого угодно времени. Для полученія т-ры въ—1° С, между стѣнками клался ледъ, который въ случаѣ надобности еще посыпался солью. Пространство между стѣнками во избѣжаніе испаренія плотно закрывалось.

Теперь, прежде чѣмъ разсмотрѣть характеръ газообмѣна при измѣненіи т-ры, интересно отмѣтить отношеніе насѣкомыхъ къ колебаніямъ т-ры, такъ сказать, въ внѣшней стороны, тѣмъ болѣе, что поведеніе животныхъ не остается безъ вліянія и на газообмѣнъ, независимо отъ т-ры.

При т-рахъ 17—32° С. насѣкомыя ведутъ себя очень спокойно, б. ч. лежать неподвижно. При т-рахъ выше 32° животныя становятся все безпокойнѣй и безпокойней. Такъ, уже при 35—36° они лѣзутъ другъ на друга и на стѣнки сосуда, не оставаясь ни на минуту спокойными. При 44—46° насѣкомыя буквально приходятъ въ бѣшенство: лѣзутъ на стѣнки, поды-

маются по вытяжной трубѣ вверхъ, обрываются, падаютъ на спину, но тотчасъ вскакиваютъ, опять лѣзутъ, обрываются и т. д. Дыханіе учащается въ громадной степени; черезъ 7—8 м. начинаются судороги, движенія мало-по-малу замедляются, животныя обыкновенно переворачиваются на спину, въ каковомъ положеніи еще минутъ 25—28 движутъ усиками и ножками и, наконецъ, умираютъ.

При т-рахъ ниже 17^0 обнаруживаются приблизительно такія же явленія. Сначала очень энергичныя общія движенія, потомъ — неподвижное состояніе. Такъ, напр., при 0^0 — 1^0 насѣкомыя минутъ двадцать бѣшенно бѣгаютъ, затѣмъ судорожно изгибаются и наконецъ, падая на спину, остаются неподвижными, такъ-что ихъ можно принять за мертвыхъ, чего въ дѣйствительности, однако, никогда не было, ибо животныя, будучи помѣщены при комнатной т-рѣ, мало-по-малу оживали и въ дальнѣйшемъ ничѣмъ не отличались отъ своихъ товарищей, не подвергавшихся охлажденію.

Послѣ этихъ замѣчаній перейдемъ къ разсмотрѣнію полученныхъ мною результатовъ.

Таблица № 9 даетъ картину газообмѣна при разной т-рѣ у *Periplaneta orientalis*.

Изъ таблицы № 9 видно, что выдѣленіе CO_2 увеличивается по мѣрѣ поднятія т-ры и при томъ тѣмъ быстрѣе, чѣмъ т-ра выше.

Равняясь при 0^0 — 1^0 — 0.3976 гр. на килочасъ, при т-рѣ 45 — 46^0 выдѣленіе CO_2 достигаетъ громадной цифры 5.9204 гр., т. е. въ 14.9 разъ больше (у Bütschli при поднятіи т-ры на 28^0 въ 17 разъ, у Vernon'a—въ 18.8 раза).

Или же, беря въ среднемъ при всякомъ поднятіи т-ры на 1^0 , количество CO_2 увеличивается на 0.1201 гр. на килочасъ.

Такой же въ общемъ законности слѣдуетъ и выдѣленіе H_2O . При 0^0 — 1^0 тараканы продуцируютъ 0.9542 гр. H_2O , при 46^0 — 18.9453 гр. на килочасъ, т. е. въ 19.8 раза больше. При поднятіи же т-ры на 1^0 увеличеніе H_2O ровно 0.3911 гр. Не нужно, однако, думать, что эта вода является всецѣло продуктомъ обмѣна веществъ. Нѣтъ, значительная часть ея получается благодаря простому испаренію изъ хитиновыхъ покрововъ, испаренію, конечно, тѣмъ большому, чѣмъ выше окружающая температура.

Такую же картину можно было бы ожидать и въ отношеніи принятія O_2 , но на самомъ дѣлѣ получилось совершенно

Таблица № 9.

Periplaneta orientalis.

Темпера- тура по Цельсию	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 г.	
44—46°	—	18·9453	5·9204 3021·18	—	—	27/IV	Во время всѣхъ этихъ опытовъ тараканы питались булкой и сахаромъ.
44—45°	—	19·1536	5·4354 2773·6	—	—	27/IV	
39—40°	—	8·8618	3·4109 1740·56	—	—	26/IV	
35—36°	—	5·2551	2·0978 1070·5	—	—	25/IV	
31—32°	6·6549	5·2160	1·7536 894·8	0·3147 240·1	—	22/IV	
27—28°	3·8929	3·3024	1·3122 669·6	0·7213 504·5	3·72	21/IV	
24—25°	3·0030	2·7793	1·3098 668·3	1·0861 759·7	1·327	20/IV	
22°	1·9588	1·5873	1·0477 534·6	0·6754 472·4	0·88	29/IV	
18—17°	1·3249	1·8296	1·1987 611·6	1·7034 1191·5	1·12	4/V	
14—15°	1·8611	2·5028	1·0910 556·7	1·7327 1212·0	0·513	5/V	
11—12°	1·6346	1·9573	0·5592 285·3	0·8818 616·8	0·459	7/V	
8—9°	1·1828	1·3729	0·5069 258·6	0·6970 487·5	0·462	13/V	
4—5°	0·5729	0·8700	0·6365 324·8	0·9293 650·0	0·530	15/V	
4—5°	0·8667	1·1819	0·6697 341·7	0·9849 687·8	0·49	15/V	
0—1°	0·2385	0·9542	0·3976 202·8	1·1133 778·7	0·496	16/V	
				0·27			

обратное. Maximum принятія O₂ приходится на т-ру 12—18° и отсюда, какъ въ сторону болѣе низкихъ, такъ и въ сторону болѣе высокихъ т-ръ наступаетъ уменьшеніе количествъ абсорбируемаго O₂. При т-рахъ ниже 12°, это уменьшеніе едва замѣтно и у другихъ насѣкомыхъ (*Lucanus*) не наблюдается вовсе. При т-рахъ же выше 18° это паденіе выражено очень рѣзко.

Далѣе изъ таблицы № 9 видно, что maximum принятія O₂ при 12—18° касается абсолютной величины поглощаемаго O₂, maximum же относительный (въ отношеніи къ CO₂) лежитъ при при наинисшей т-рѣ, здѣсь при 0°—1°. Что касается minimum'a

то и абсолютно, и относительно онъ лежитъ при наивысшей т-рѣ, здѣсь при 31—32°.

Эти отношенія CO_2 и O_2 ясно видны изъ величинъ дыхательнаго коэффиціента (RK).

При 0—1° онъ равняется поразительно малой величинѣ 0·27, при 31—32° онъ, наоборотъ, достигаетъ громадной цифры 3·72, т. е. въ 14 разъ больше перваго.

Все вышесказанное наглядно представлено на діаграммѣ № 26 нижними кривыми.

Точно такіе же результаты были получены и въ опытахъ надъ самцами *Lucanus cervus*, какъ это видно изъ таблицы № 10 и діаграммы № 26 (двѣ верхнія кривыя). Различія касаются

Таблица № 10.

Lucanus cervus—самцы.

Темпера- тура по Цельсію	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 г.	
38—40°	—	3·4929	1·5433 787·5	—	—	13/VI	
35—36°	3·6376	3·0957	0·6441 328·6	0·1021 71·4	4·6	11/VI	
28—30°	2·1035	1·7402	0·5622 286·8	0·2103 147·2	1·95	9/VI	
24—26°	1·6800	1·5837	0·5470 279·1	0·4493 314·2	0·888	10/VI	
22—23°	1·1008	1·2140	0·5144 262·4	0·6275 438·9	0·59	8 VI	
17—18°	0·7343	1·1120	0·5665 289·0	0·9441 660·3	0·43	14/VI	
14—15°	0·4624	1·1351	0·3153 160·8	0·9458 661·5	0·27	15/VI	
9—11°	0·3131	1·0856	0·2505 127·8	1·0230 715·5	0·178	16/VI	При т-рахъ 3—5° и 0—1° животныя не только не теряютъ въ вѣсѣ а даже увеличиваются, что и обозначено крестиками (+)
3—5°	0·8394	0·6295	0·2098 107·06	1·6708 1168·7	0·091	17/VI	
0—1°	1·3261	0·3315	0·1657 84·5	1·8235 1275·5	0·066	17/VI	

только второстепенныхъ пунктовъ. Такъ, энергія газообмѣна у этого вида вообще меньше, чѣмъ у *Periplaneta* почти въ два раза, далѣе законность, которая наблюдалась уже въ опытахъ надъ тараканами, здѣсь выступаетъ съ еще большей ясностью и правильностью: количество продуцируемой CO_2 непрерывно

растетъ отъ 0^0 до 40^0 (въ среднемъ на каждый градусъ на 0.0344 гр. на килочасъ), а количество принимаемаго O_2 , обратно, уменьшается отъ 0^0 до 36^0 (въ среднемъ на каждый градусъ это уменьшение равно 0.0430 гр. на килочасъ). При 40^0 CO_2 выдѣляется въ 9 разъ больше, чѣмъ при 0^0 , а O_2 принимается при 36^0 въ 18.8 разъ меньше, чѣмъ при 0^0 .

Что касается воды, то зависимость ея выдѣленія сходна съ таковой же CO_2 . При 40^0 воды выдѣляется въ 10.5 разъ больше, чѣмъ при 0^0 (въ среднемъ при повышеніи температуры на 1^0 , количество воды увеличивается на 0.0790 гр. на килочасъ).

Дыхательный коэффициентъ также непрерывно растетъ по мѣрѣ повышения т-ры. При 0^0 — 1^0 онъ равенъ 0.066 , при 36^0 4.6 , т. е. въ 49.6 разъ больше.

Очень интереснымъ далѣе, является тотъ фактъ, что при 0^0 — 1^0 и 3 — 5^0 жуки не только не уменьшились за время опыта въ вѣсѣ, какъ это слѣдуетъ ожидать, но, наоборотъ, увеличились на довольно значительную величину. Именно: при 0^0 — 1^0 на 1.3261 гр., при 3 — 5^0 на 0.3394 гр. на килочасъ.

Точно такіе же результаты получились и въ двухъ слѣдующихъ опытахъ, результаты которыхъ представлены на таблицахъ № 11 (самки *Lucanus cervus*) и № 12 (*Gryllotalpa vulgaris*). (См. стр. 326).

Здѣсь такъ же, какъ и въ предыдущихъ опытахъ, отдача CO_2 и H_2O увеличивается съ повышеніемъ т-ры, а принятіе O_2 , обратно съ поднятіемъ т-ры уменьшается.

Далѣе, какъ и раньше, при т-рѣ 0 — 2^0 насѣкомыя увеличиваются въ вѣсѣ. Въ первомъ случаѣ на 0.1808 гр., во второмъ на 0.08223 гр. на килочасъ.

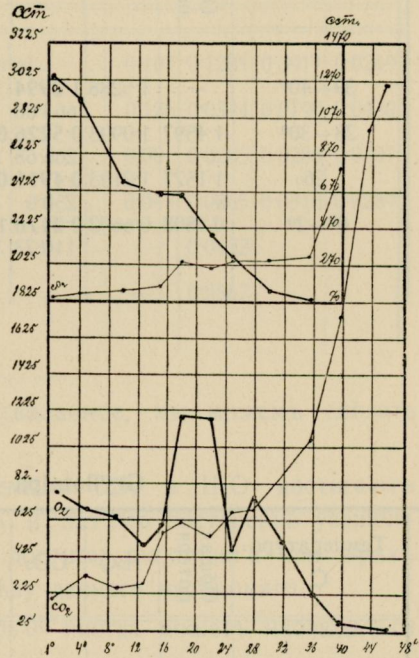


Рис. 26.

Таблица № 11.

Lucanus cervus—самки.

Температура С.	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 г.	
39—40°	—	1·5288	1·2994 663·08	—	—	21/VI	
28—30°	1·4597	1·0993	0·5226 266·68	0·1622 113·45	2·35	20/VI	
26°	1·1577	1·2103	0·4911 250·6	0·5437 380·3	0·65	18/VI	
0°—2°	+ 0·1808	0·6692	0·2170 110·73	1·0671 746·4	0·14	22/VI	При 0—2° животные увеличились въ вѣсѣ.

Таблица № 12.

Gryllotalpa vulgaris.

Температура С.	Общая потеря	H ₂ O	CO ₂	O ₂	CO ₂ /O ₂	1911 г.	
38—40°	3·3832	2·3629	1·5573 794·6	0·5370 375	2·11	23/VI	
26°	1·3075	1·4885	0·8045 410·5	0·9901 692·5	0·6	23/VI	
—2° до —1°	+ 0·0823	1·1202	0·4942 252·1	1·6968 1186·9	0·21	24/VI	При —2°—1° животные увеличились за время опыта въ вѣсѣ.

Заканчивая теперь разсмотрѣніе этихъ таблицъ, интересно сопоставить полученные результаты другъ съ другомъ и съ результатами прежнихъ авторовъ.

Это и сдѣлано на таблицѣ № 13, гдѣ даны числа, показующія на сколько въ среднемъ увеличивается дыхательный коэффициентъ и отдача CO₂ и H₂O при повышеніи т-ры на 1° С. и на сколько уменьшается потребление O₂ при томъ же измѣненіи т-ры.

Какъ видно изъ этой таблицы, цифры получаются очень близкія (за исключеніемъ дыхательнаго коэффициента).

Таблица № 13.

Н а с ѣ к о м ы я		CO ₂ /O ₂	CO ₂	H ₂ O	O ₂
Мои резуль- таты	Periplaneta orientalis	0.107	0.1201	0.3911	0.0269
	Lucanus-самцы	0.126	0.0344	0.0790	0.0430
	Lucanus-самки	0.08	0.0285	0.0286	0.0301
	Gryllotalpa	0.047	0.0265	0.0310	0.0289
	Bütschli. Blatta orientalis	—	0.0432		
	Vernon. Periplaneta orientalis	—	0.0567		

Резюмируя, теперь, все сказанное, мы можемъ сдѣлать слѣдующіе выводы.

1. Количества продуцируемыхъ CO₂ и H₂O достигаютъ minimum'a при т-рахъ низкихъ и затѣмъ постепенно увеличиваются съ повышеніемъ т-ры, достигая maximum'a при т-рахъ близкихъ къ жизненному предѣлу данного насѣкомаго.

2. При т-рахъ близкихъ къ 0° иногда можетъ наблюдаться увеличеніе вѣса животныхъ.

3. Количество поглощаемого O₂, въ противоположность выдѣляемой CO₂, и относительно и абсолютно уменьшается съ повышеніемъ т-ры, а при т-рахъ низкихъ поглощеніе его становится максимальнымъ.

4. Дыхательный коэффициентъ минималенъ при 0° и затѣмъ увеличивается съ повышеніемъ т-ры, достигая maximum'a при наивысшихъ для данного вида т-ахъ.

Тотъ фактъ, что съ повышеніемъ Т-ры количество продуцируемыхъ CO₂ и H₂O увеличивается, не требуетъ большихъ объясненій.

Жизнь организма есть сумма громаднаго числа химическихъ реакцій, быстрота же послѣднихъ находится въ тѣсной зависимости отъ т-ры. Именно, при повышеніи т-ры скорость реакцій возрастаетъ, а такъ какъ CO₂ и H₂O суть конечныя звенья этой великой цѣпи реакцій, то вполне понятно, что количество ихъ увеличивается съ повышеніемъ т-ры.

Van't Hoff и *Arrenius* установили далѣе, что скорость химическихъ реакцій при повышеніи т-ры на 10^0 удваивается и даже утраивается.

Приблизительно тоже получилось и у меня, какъ это видно изъ таблички № 14.

Таблица № 14.

Температура по С.	Температурный коэффи- ціентъ выдѣленія CO_2		Температурный коэф- фициентъ дыхательныхъ движеній у <i>Aeschna</i> по <i>Babák</i> 'у и <i>Roczek</i> 'у
	у <i>Periplaneta</i>	у <i>Lucanus</i>	
0—10	1·4	1·5	—
3—14	1·6	1·5	2·4
9—18	2·3	2·5	1·9
11—22	1·9	2·0	1·7
14—24	1·2	1·7	1·5
18—28	1·1	0·9	1·7
24—34	1·6	1·1	2·0
28—38	2·5	2·7	1·7

Какъ видно изъ этой таблицы, температурные коэффициенты (Q_{10}) въ обоихъ моихъ опытахъ почти тождественны и обнаруживаютъ одинаковый характеръ измѣненій. Начиная отъ нисшихъ т-ръ, коэффициентъ этотъ растеть до т-ры 9— 18^0 С., послѣ чего уменьшается до т-ры 18— 28^0 , а затѣмъ опять увеличивается.

Интересно, далѣе, что эти цифры очень близки къ полученнымъ *Babák*'омъ и *Roczek*'омъ величинамъ температурныхъ коэффициентовъ частоты дыхательныхъ движеній. (См. стр. 249).

Что касается теперь увеличенія вѣса животныхъ при низкихъ т-рахъ, то это явленіе не ново и извѣстно было еще Аристотелю, который наблюдалъ, что зимоспящія во время своей зимовки мало худѣютъ и даже увеличиваются въ вѣсѣ, фактъ подтвержденный *Spallanzani* (1878 г.) надъ улитками, *Barkow*'ымъ (1846 г.) надъ жабами, *Sacc*'омъ, *Regnault et Reiset* (1849 г.), *Dubois R.* (1896 г.), *Pemprey* (1903 г.) и др. надъ суркомъ.

Для объясненія этого явленія одни авторы допускали накопленіе въ тканяхъ O_2 (*Regnault*), другіе (*Dubois*)—накопленіе CO_2 .

Мнѣ же кажется, что этотъ интересный фактъ, по крайней мѣрѣ для *insecta*, можетъ быть объясненъ наиболѣе просто и

удовлетворительно накопленіемъ воды. Дѣйствительно, при низкихъ т-рахъ испареніе воды сводится къ *minimum*'у, хитиновые же покровы насѣкомыхъ, какъ уже говорилось раньше, въ высшей степени гигроскопичны. Далѣе, изъ опытовъ *Pflüger*'а, *Pütter*'а и др. извѣстно, что при низкихъ т-рахъ обмѣнъ веществъ носить главнымъ образомъ бѣлково-жировой характеръ.

Возьмемъ теперь для примѣра жиръ-трипальмитинъ $C_{51}H_{98}O_6$ и допустимъ, что онъ сгоритъ въ организмѣ до своихъ конечныхъ продуктовъ: CO_2 и H_2O . Граммъ-молекула трипальмитина равна 806 gr. ($51 C = 612$ gr.; $98 H = 98$ gr. и $6 O_2 = 96$ gr.) и для сожженія ея нужно 2320 gr. кислорода (1632 gr. на окисленіе углерода и 688 gr. на окисленіе водорода), при чемъ образуется 2244 gr. CO_2 и 882 gr. H_2O . Слѣдовательно, животное при условіи, что вся образовавшаяся H_2O и вся CO_2 выдѣлится наружу, потеряетъ въ вѣсѣ 806 gr. Если же вода эта останется въ организмѣ или на немъ, то получится увеличеніе вѣса на (882 gr. — 806 gr.) 76 gr.! Увеличеніе это, конечно, будетъ еще больше, если, согласно съ *Dubois*, не выдѣлится наружу и часть CO_2 , или согласно съ *Regnault*, отложится нѣкоторое количество O_2 .

Переходя теперь къ измѣненіямъ дыхательнаго коэффициента и поглощенія O_2 при разныхъ т-рахъ, я остановлюсь на разсмотрѣніи ихъ только вкратцѣ, такъ какъ послѣднее будетъ предметомъ специальной работы съ болѣе богатымъ фактическимъ матеріаломъ.

Здѣсь же я только укажу, что для объясненія измѣненій дыхательнаго коэффициента можно предложить три теоріи:

- 1) теорію накопленія кислорода въ тканяхъ при пониженіи температуры;
- 2) теорію накопленія углекислоты, и
- 3) теорію количественнаго и отчасти качественного измѣненія обмѣна веществъ при разныхъ температурныхъ условіяхъ, при чемъ въ пользу каждой изъ этихъ теорій можно привести болѣе или менѣе вѣскія доказательства.

Въ пользу первой теоріи, высказанной впервые *Regnault et Reiset* въ 1849 г., говоритъ, на примѣръ, способность зимоспящихъ и холонокровныхъ, а также въ особенности насѣкомыхъ, обходиться очень долгое время безъ O_2 ; какъ это показали *Spallanzani* (1787 г.) надъ суркомъ, *Koeninck* (1899 г.) надъ летучими мышами, *Pflüger* и *Aubert* надъ лягушками, *Newport*, *Plateau* и многіе другіе надъ насѣкомыми, за это же говоритъ и тотъ фактъ, что у меня, на примѣръ, количество поглощаемого

O₂ при пониженіи температуры, увеличивается не только относительно CO₂, но и абсолютно.

Что касается, теперь, накопленія CO₂, то оно также не представляет ничего невозможнаго. При низкихъ температурахъ, какъ извѣстно, дыхательныя движенія замедляются, вентиляція легкихъ или трахейной системы благодаря этому уменьшается, а слѣдовательно уменьшается и выдѣленіе CO₂, какъ это ясно видно изъ опытовъ *Bornstein*'а и *Ott*'а (1905 г.) надъ респираторнымъ газообмѣномъ человѣка при разной частотѣ дыхательныхъ движеній. Такъ, на примѣръ, по ихъ опытамъ дыхательный коэффициентъ при 10 дыхательныхъ движеніяхъ въ 1' равенъ 0.4719, тогда какъ при 28 движеніяхъ—онъ возрастаетъ до 1.3433.

Въ параллель къ этому можно привести и наблюденія *Dubois*, что въ артеріальной крови сурка къ концу зимней спячки количество CO₂ увеличивается съ 41% (у нормальнаго животнаго) до 76 и даже 96%! Если далѣе принять во вниманіе, что коэффициентъ растворимости CO₂ (въ водѣ) съ 0.9014 при 20° возрастаетъ до 1.7967 при 0°, то фактъ накопленія CO₂ при низкихъ температурахъ можетъ считаться почти доказаннымъ.

Третья теорія, наконецъ, ставитъ во главу угла измѣненіе характера обмѣна веществъ при разныхъ температурахъ.

Такъ, можно допустить, что при высокихъ температурахъ дыханіе можетъ совершаться безъ участія O₂, при чемъ на смѣну реакціямъ окисленія приходятъ реакціи другого рода. Со времени *Liebig*'а (1870 г.) извѣстно, на примѣръ, что мышца можетъ очень долгое время продуцировать CO₂ даже при полномъ отсутствіи O₂, при чемъ CO₂, какъ показалъ *Hermann* и *Cohnheim* (1903 г.), получается благодаря броженію сахара, который и исчезаетъ мало-по-малу. Съ другой стороны, *Pütter* (1907 г.) показалъ, что обмѣнъ веществъ, имѣя при низкихъ температурахъ чисто бѣлковый характеръ, при температурахъ высокихъ пріобрѣтаетъ характеръ углеводно-жировой. Сопоставляя все сказанное можно сдѣлать допущеніе, что у насѣкомыхъ при высокихъ температурахъ и разыгрываются, именно, процессы, близкіе къ процессамъ броженія, тѣмъ болѣе, что такой характеръ обмѣна веществъ былъ бы и очень важнымъ факторомъ въ борьбѣ съ высокими температурами, такъ какъ извѣстно, что при броженіи развивается во много разъ меньше тепла, чѣмъ при окисленіи.

При низкихъ же температурахъ, согласно этой теоріи, могутъ наступать явленія образованія продуктовъ неполнаго

окисленія. Такъ, *Dubois* нашелъ что въ крови зимоспящаго сурка накаплиются ацетоновые тѣла, а *Nagai* (1909 г.) показалъ, что въ мочѣ зимоспящихъ уменьшается количество мочевины, а появляются въ громадномъ количествѣ молочная кислота и аминокислоты, т. е. продукты неполнаго сгоранія.

Конечно, ни одна изъ этихъ теорій не исключаетъ другія и, по всей вѣроятности, при измѣненіи температуры въ сторону пониженія имѣютъ мѣсто и накопленіе O_2 , и удержаніе CO_2 , и измѣненія обмѣна веществъ въ смыслѣ образованія недоокисленныхъ продуктовъ, тогда какъ при повышеніи температуры выше нормы выдѣляется вся образующаяся CO_2 , исчезаетъ запасенный O_2 , а обмѣнъ веществъ пріобрѣтаетъ характеръ бродильныхъ процессовъ.

5. Энергія газообмѣна у представителей различныхъ классовъ животнаго царства.

Заканчивая, теперь, вопросъ о химіи дыханія насѣкомыхъ интересно сравнить энергію газообмѣна послѣднихъ съ энергіей газообмѣна другихъ животныхъ и опредѣлить мѣсто, которое могутъ занять въ этомъ отношеніи насѣкомыя среди другихъ представителей животнаго царства.

Еще *Treviranus* (1814 г.) показалъ, что насѣкомыя дышатъ энергичнѣе моллюсковъ, червей и амфибій, а при повышенной т-рѣ даже энергичнѣе птицъ и млекопитающихъ.

Pott (1878 г.) по величинѣ газообмѣна ставилъ насѣкомыхъ на третье мѣсто (послѣ птицъ и млекопитающихъ) и давалъ слѣдующія величины газообмѣна для различныхъ классовъ (CO_2 на килочасъ):

1. Птицы	7·33—9·1 gr. CO_2 .
2. Млекопитающія	1·50—8·86 » »
3. Насѣкомыя	0·73—2·93 » »
4. Амфибіи	0·31—3·11 » »
5. Черви	0·5—0·76 » »
6. Рыбы	0·28—0·41 » »

Цифры эти, конечно, очень приблизительны и данныя другихъ авторовъ очень часто носятъ иной характеръ. Вотъ, напр., что извѣстно относительно газообмѣна у беспозвоночныхъ по изслѣдованіямъ различныхъ авторовъ.

Название животного		О ₂ —на килочасъ	А в т о р ы
		gr.	
Collozoon (Radiolaria) .		0·111	Vernon
Carmarina (Coelenterata).		0·0087	»
Vermes	Ascaris	0·070	Weinland
	Lumbricus terrest. . . .	0·230	Konopacki
	» »	0·1013	Regnault et Reiset
	Hirudo medic.	0·51	Pott
	Cucumaria grubei. . . .	0·0240	Pütter
Mollusca	Mytilus	0·070	Jolyet et Regnard
	Octopus vulgaris	0·170	» » »
	Helix pomatia	0·12	Pott
	Planorbis cornas	0·11	»
	Ostraea edulis	0·0191	Jolyet et Regnard
Crustacea	Astacus fluviatilis . . .	0·054	» » »
	Cancer pagurus	0·1520	» » »
	Palemon squilla	0·779	» » »
	Palinurus quadric	0·063	» » »
Insecta	Melolontha vulgaris . .	1·019	Regnault et Reiset
	Gryllus campestris . . .	2·303	Pott
	Vanessa polychlor . . .	1·48	»
	Oryctes nasicorn.	1·130	»
	Carabus	1·635	»
	Periplaneta orient . . .	0·6754	Нагорный
	Lucanus cervus	0·6277	»
	Gryllotalpa vulgaris .	0·9901	»
Tunicata	Salpa tibesia	0·0040	Vernon
	Salpa pinnata	0·0170	»

Изъ этихъ данныхъ, касающихся представителей Protozoa, Coelenterata, Vermes, Echinodermata, Mollusca, Arthropoda и Tunicata, видно, что насѣкомыя по величинѣ газообмѣна должны занимать первое мѣсто среди всѣхъ остальныхъ беспозвоночныхъ. Melolontha, напр., дышетъ въ 10 разъ энергичнѣе дождевого червя и въ 18 разъ энергичнѣй рѣчного рака.

Что касается газообмѣна позвоночныхъ, то онъ вообще является болѣе изученнымъ и вотъ какія данныя можно привести:

Названіе животнаго		О ₂ —на килочасъ	А в т о р ы
P i s c e s	Cyprinus auratus	0·065	Jolyet et Regnard
	» tinca	0·079	» » »
	» carpio	0·183	» » »
	Cobitis fossilis	0·053	» » »
	Raja torpedo	0·069	» » »
	Muraena conger	0·085	» » »
A m p h i b i a	Salamandra mac	0·085	Regnault et Reiset
	Аксолотль	0·064	Jolyet et Regnard
	Rana temporaria	0·111	Vernon
	Hyla arborea	0·37	Pott
	Bufo cinerea	0·33	»
A v e s	Lacerta	0·0936	Regnault et Reiset
	Курица	1·035 – 1·32	» » »
	Утка	1·850	Reiset
	Гусь	0·677	»
	Индюкъ	0·702	»
	Воробей	9·595	Regnault et Reiset
	Клестъ	10·975	» » »
A	Чижъ	11·371	» » »
	Канарейка	9·09	Pott

М а л ы е м ы ш и	Лошадь	0·553	Boussingault
	Быкъ	0·460	»
	Баранъ	0·774	Barral
	Свинья	0·774	»
	Сусликъ	1·508	Pott
	Сурокъ	0·483—1·198	Regnault et Reiset
	Кроликъ	0·919	» » »
	Кротъ	2·67	Pott
	Крыса	4·3	»
	Мышь	6·45	»
	Собака	1·183	Regnault et Reiset
	Кошка	1·364	Bidder u. Schmidt
М а л ы е м ы ш и	Морская свинка	1·35	Colasanti
	Мартышка	1·198	Regnault et Reiset
	Человѣкъ	0·50	» » »
	»	0·41—0·76	Pettenkofer и Voit.

Сравнивая эти двѣ таблицы, можно сказать, что въ отношеніи силы газообмѣна насѣкомыя среди безпозвоночныхъ занимаютъ такое же положеніе, какъ птицы среди позвоночныхъ.

Такимъ образомъ, первое мѣсто принадлежитъ птицамъ, претендентами на второе мѣсто съ полнымъ правомъ могутъ считаться насѣкомыя и млекопитающія, а затѣмъ уже идутъ другіе классы, сначала позвоночныхъ, а потомъ безпозвоночныхъ.

Заканчивая теперь свою работу, считаю своимъ долгомъ выразить глубокую благодарность проф. Николаю Федоровичу Бѣлоусову за въ высшей степени внимательное отношеніе къ моей работѣ и постоянные совѣты и указанія, такъ много помогшіе мнѣ, какъ при постановкѣ опытовъ, такъ и при собираніи литературы.

Литература къ главѣ V.

- 1775 г. *Scheele*. Abhandl. vor der Luft und dem Feuer. Цит. по Treviranus'y.
- 1792 » *Vauquelin*. Observations chimiques et physiologiques sur la respiration des insectes et des vers. Annal. de Chimie t. 12. Цит. по Treviranus'y.
- 1803 » *Spallanzani*. Mémoires sur la respiration. Цит. по Treviranus'y
- 1803 » *Hausmann*. De animalium exsanguineum respiratione commentatio. t. 6. Цит. по Treviranus'y.
- 1805 » *Sorg*. Disquisitiones physiologicae circa respirationem insectorum et vermium etc. Rudolfstadt. Цит. по Treviranus'y.
- 1831 » *Treviranus*. Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. Bd. I.
- 1832 » *Treviranus*. Versuche über das Atemholen der niederen Tiere. Zeitschr. f. d. Physiologie von Tiedemann. Bd. IV.
- 1836 » *G. Newport*. On the respiration of insects. Philosophical Transaction of the Royal society, part. II. v. 126.
- 1849 » *Regnault et Reiset*. Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. Annal. de Chimie et de Physique.
- 1858 » *Béclard*. Note relative à l'influence de la lumière sur les animaux. Compt. rend. t. VI.
- 1866 » *Blasius*. Über die Gesetzmäßigkeit in der Gewichtsabnahme der Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachsenen Raupe an bis zu dem des entwickelten Schmetterling. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16.
- 1870 » *Liebig*. Über Gährung, über Quelle der Muskelkraft und Ernährung. Leipzig.
- 1873 » *Bütschli*. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels insbesondere der Respiration bei den Insecten. Arch. f. Anat. u. Physiol. du Bois Reymond's u. Reichert's.
- 1875 » *Platen*. Über den Einfluss des Auges auf den thierischen Stoffwechsel. Pflüger's Arch. Bd. XI.
- 1875 » *Pott*. Vergleichende Untersuchung über die Mengenverhältnisse der durch Respiration und Perspiration ausgeschiedenen CO₂ bei verschiedenen Thierspecies in gleichen Zeiträumen nebst einigen Versuchen über CO₂-Ausscheidung desselben Tieres unter verschiedenen physiologischen Bedingungen. Landwirthschaft. Versuchstationen. Bd. XVIII.
- 1878 » *E. Yung*. Contributions à l'histoire de l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants. Arch. de Zoologie expérimental. et générale v. VII.
- 1879 » *Moleschott und Fubini*. Über den Einfluss des gemischten und farbigen Lichtes auf die Ausscheidung der CO₂ bei Tieren. Untersuchung. zur Naturlehre. Bd. 12. Цит. по Quincke.
- 1879 » *Geddes*. Sur la chlorophylle animale et sur la physiologie des plantes vertes. Arch. de Zool. exp. t. VIII.

- 1883 г. *Engelmann*. Über tierisches Chlorophyll. Pflüger's Arch. Bd. 32.
- 1883 » *Kellner*. Chemische Untersuchung, über die Entwicklung und Ernährung des Seidenspinners. Landwirthschaft. Versuchstationen. Bd. 30.
- 1885 » *P. Bert*. Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. Paris.
- 1888 » *Luciani e Piutti*. Sur les phénomènes respiratoires des oeufs de Bombyx du mûrier. Arch. italien. de Biologie. t. 9.
- 1890 » *Urech*. Chemisch-analytische Untersuchung, an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und an ihren Secreten. Zool. Anz. Bd. 13.
- 1893 » *Luciani e Lo Monaco*. Sur les phenomenes respiratoires de la chrysalide du Bombyx du mûrier. Arch. ital. de Biol. t. 19.
- 1894 » *Quincke*. Über den Einfluss des Lichtes auf den Tierkörper. Pflüger's Arch. Bd. 57.
- 1895 » *Luciani e Lo Monaco*. Sur les phénomènes respiratoires des larves du ver-à-soie. Arch. ital. de Biolog. t. 23.
- 1896 » *R. Dubois*. Etude sur la termogénèse et le sommeil chez les mammifères, physiologie comparée de la Marmotte. Annal. de l'Université de Lyon.
- 1897 » *Vernon*. The Relation of the respiratory exchange of cool-blooded animals to temperature. The Journ. of physiol. v. 21.
- 1898 » *Bohn*. De l'absorption de l'anhydride carbonique par les Crustacés Décapodes Compt. rend. de l. soc. de Biol. t. V.
- 1901 » *Бахметьевъ*. Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. Bd. I. Temperaturverhältnisse bei Insecten.
- 1901 » *Dubois et Couvreur*. Etudes sur le ver-à-soie pendant la période nymphale. Ann. soc. Linnéenne de Lyon. t. 48. Цит. по Linden.
- 1902 » *Сосновскій*. Cont. à l'et. de la physiol. du developp. des mouches. Bull. de l'Acad. de sc. de Crac. sc. math. et. nat. Цит. по Weinland'y.
- 1903 » *Farkas*. Beiträge zur Energetik der Ontogenese. Pflüger's Arch. Bd. 98.
- 1903 » *M. v. Linden*. Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchung, über die Pigmente der Lepidoptera. Pflüger's Arch. Bd. 98.
- 1905 » *Thunberg*. Der Gasaustausch einiger nieder. Tiere. Scand. Arch. Bd. 17.
- 1905 » *Thunberg*. Eine einfache Anordnung, um die Sauerstoffzehrung kleinerer Organismen oder Organe zu demonstrieren. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 19.
- 1905 » *M. v. Linden*. Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 82.
- 1905 » *Н. Бёлоусовъ*. О пигментахъ афидъ. Труды общества Исп. Природы при Харьк. Университ., т. 41.
- 1905 » *Н. Бёлоусовъ*. О природѣ зеленого пигмента Locustidae. Тамъ же, т. 41.
- 1906 » *Н. Бёлоусовъ*. О «хлорофиллѣ» у *Lytta vesicatoria*. Тамъ же, т. 41.
- 1908 » *Н. Бёлоусовъ*. О распространёнии у животныхъ зеленого пигмента. Тамъ же, т. 42.

- 1906 r. *Weinland*. Über die Stoffumsetz. während der Metamorphose der Fleischfliege-*Calliphora vomitoria*. Zeitschr. Biol. Bd. 47.
- 1906 » *M. v. Linden*. Die Assimilationstätigkeit bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen Arch. f. (Anat. u.) Phys. Suppl.
- 1907 » *M. v. Linden*. Der Einfl. des CO₂-Gehalts der Atemluft auf die Gewichtsveränder. von Schmetterlingspuppen Arch. f. (Anat. u.) Physiol.
- 1909 » *M. v. Linden*. Eine Bestätigung der Möglichkeit Schmetterlingspuppen durch CO₂ zu mästen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol.
- 1908 » *v. Brücke*. Über die angebliche Mästung von Schmetterlingspuppen mit Kohlensäure. Arch. f. (Anat. u.) Physiol.
- 1909 » *v. Brücke*. Der Gaswechs. d. Schmetterlingspuppen Arch. f. (Anat. u.) Physiol.
- 1907—1908 r. *Pütter*. Der Stoffwechsel des Blutegels. Zeitsch. f. allgem. Phys. Bd. 6 u. Bd. 8.
- 1909 r. *Marie Parhon*. Les échanges nutritifs chez les abeilles pendant les quatre saisons. Ann. des sc. nat. Zool. IX ser. t. 9.
- 1909 » *Tangl*. Zur Kenntnis des Stoff- und Energiumsatzes holometaboler Insecten, während der Metamorphose. Pflüger's Arch. Bd. 130.
-

