

ГЛАВА III.

Иннервація дыхательныхъ движеній.

А. Анатомическія данныя.

Вопросъ объ иннерваціи дыхательныхъ движеній у *Insecta* до сихъ поръ представляется въ высшей степени запутаннымъ и неяснымъ. Различные авторы, работая надъ этимъ вопросомъ, приходили къ различнымъ и часто исключаящимъ другъ-друга выводамъ, при чемъ очень часто въ ходъ пускались всевозможныя сравненія и аналогіи, иногда очень интересныя, но, къ сожалѣнію, большей частью бездоказательныя и по существу ничего не говорящія. Причинами такой противорѣчивости являются, съ одной стороны, несовершенства методики и излишняя поспѣшность въ выводахъ, а съ другой стороны, странное пренебреженіе анатоміей. Авторы какъ бы забывали, что нервная система насѣкомыхъ не представляетъ такого единообразія, какъ, напр., нервная система млекопитающихъ, и что поэтому, изслѣдовавши иннервацію у какого-нибудь насѣкомаго, переносить эти выводы на всѣхъ остальныхъ ни въ коемъ случаѣ нельзя.

Поэтому то, прежде чѣмъ перейти къ изложенію этого вопроса по существу, я считаю необходимымъ сказать нѣсколько словъ объ анатомическихъ отношеніяхъ въ нервной системѣ насѣкомыхъ.

Какъ извѣстно, нервная система этихъ животныхъ, въ простѣйшемъ случаѣ, состоитъ изъ ряда ганглиевъ, соединенныхъ продольными комиссурами, образуя такъ-назыв. нервную цѣпочку.

Начиная съ головного конца можно въ большинствѣ случаевъ различать слѣдующія гангліозныя массы: головные или надглоточные гангліи, всегда состоящія изъ двухъ ясно выраженныхъ половинокъ, соприкасающихся другъ съ другомъ своими широкими сторонами. Лежатъ они глубоко между головной мускулатурой. Величина ихъ находится въ зависимости отъ

степени психического развитія насѣкомаго и съ полнымъ правомъ сравнивается *Burmeister*'омъ и др. съ полушаріями большого мозга позвоночныхъ. Отъ этихъ гангліевъ отходятъ п. п. optici (въ различномъ числѣ, смотря по числу глазъ) и п. п. antennales. Помимо этого отъ середины передней поверхности отходитъ толстый нервъ, заканчивающійся въ маленькомъ лобномъ ганглии, который, однако, существуетъ, повидимому, не у всѣхъ *Insecta*. Подъ глоткой лежитъ подглоточный ганглий, *Burmeister*'омъ почему то сравниваемый съ мозжечкомъ. Отъ него идутъ двѣ пары комиссуръ: одна впередъ, къ головнымъ гангліямъ, образуя такъ-назыв. глоточное кольцо, другая назадъ къ ганглию прото-ракальному и три пары крупныхъ нервовъ: п. п. mandibulares, maxillares и labiales.

Въ области груди лежатъ три крупныхъ ганглія: pro-, meso- и meta-торакальные. Отъ каждого ганглія идутъ два рода нервовъ: одни къ конечностямъ, другіе, болѣе короткіе, тонкіе и сильно развѣтвленные служатъ для иннервации грудной мускулатуры.

За meta-торакальнымъ гангліемъ начинается абдоминальная нервная система, состоящая изъ различного числа гангліевъ, отъ которыхъ идутъ многочисленныя нервныя вѣтви къ брюшной мускулатурѣ, къ внутреннимъ органамъ, къ мускуламъ запира-тельныхъ трахейныхъ аппаратовъ и т. п. Послѣдній абдоминальный ганглий обыкновенно крупнѣе другихъ и наиболѣе богатъ нервами.

Такое строеніе нервной системы, когда всѣ гангліи рѣзко обособлены другъ отъ друга, и по числу болѣе или менѣе соотвѣтствуютъ числу сегментовъ, встрѣчается, однако, только у примитивныхъ насѣкомыхъ (*Apterygota*, *Archiptera* и многихъ *Orthoptera*). У болѣе же высокостоящихъ *Insecta* брюшная цѣпочка укорачивается, гангліи ея въ большей или меньшей степени сливаются и нервная система становится все болѣе и болѣе конденсированной. При этомъ, однако, не слѣдуетъ думать, что степень конденсаціи можетъ быть одинакова для всѣхъ представителей данного порядка. Наоборотъ, даже въ предѣлахъ одного и того же семейства, нервная система можетъ быть неодинакова, представляя разную степень сліянія гангліевъ. У *Lamellicornia*, напр., *Brandt* (1879 г.) различаетъ 7 типовъ нервной системы: 1) нервная система изъ 2-хъ гангліозныхъ массъ: надглоточной и большой грудной, соотвѣтствующей слившимся груднымъ и абдоминальнымъ гангліямъ (*Rhizotrogus solstitialis*); 2) нервная

система изъ 2-хъ головныхъ и одного грудного ганглія (*Serica brunnea*); 3) нервная система изъ надглоточного ганглія, подглоточного, лежащаго въ груди и двухъ грудныхъ (*Phyllopertha horticola*, *Anomala*); 4) нервная система изъ надглоточного ганглія, подглоточного, лежащаго въ головѣ и двухъ грудныхъ (*Cetonia*, *Melolontha* и др.); 5) нервная система изъ надглоточнаго ганглія, подглоточнаго и двухъ грудныхъ, при чемъ второй грудной гангліи двойной (*Oxythyrea* и др.); 6) нервная система изъ двухъ головныхъ и трехъ грудныхъ гангліевъ (*Geotrupes*, *Aphodius*, *Ateuchus* и др.); 7) нервная система изъ двухъ головныхъ, двухъ грудныхъ и шести абдоминальныхъ. У *Pectinicornia* существуетъ два типа: 1) нервная система изъ двухъ головныхъ, трехъ грудныхъ и шести абдоминальныхъ (*Lucanus*, *Dorcus* и др.), и 2) нервная система изъ двухъ головныхъ гангліевъ, трехъ грудныхъ и пяти абдоминальныхъ (*Synodendron cylindricum*). У *Carabida Brandt* различаетъ 5 типовъ, представляющихъ всѣ

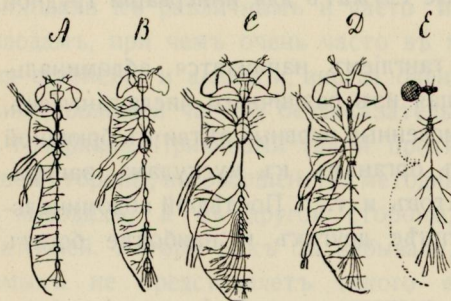


Рис. 9. (Изъ Packard'a).

переходы отъ нервной системы съ семью (2 головныхъ, 3 грудныхъ и 2 абдоминальныхъ у *Harpalus*) до нервной системы съ 12-ю (2 головныхъ, 3 грудныхъ и 7 брюшныхъ у *Carabus*).

У *Diptera* можно видѣть всѣ переходы отъ нервной системы съ 3-мя гангліями (2 головныхъ и 1 грудной

у *Musca*) до нервной системы съ 13-ю гангліями (2 головныхъ, 3 грудныхъ и 8 абдоминальныхъ у самцовъ *Pulex*). Сильной конденсацией отличается нервная система у *Hemiptera*. Такъ, у *Hydrometra* вся нервная система состоитъ изъ одного только надглоточнаго ганглія.

Какъ различна можетъ быть степень конденсациі видно изъ рис. 9. А представляетъ неконденсированную нервную систему *Chironomus plumosus* (3 грудныхъ и 6 абдоминальныхъ гангліевъ), В—нервная система *Empis stercorea* (2 грудныхъ и 5 абдоминальныхъ гангліевъ), С—полуконденсированная нервная система *Tabanus bovinus* (1 грудной гангліи и 7 сближенныхъ абдоминальныхъ гангліевъ), D—конденсированная система *Sarcophaga carnaria* (1 грудная гангліозная масса), Е—нервная система *Musca domestica* съ 2-мя полуслившимися грудными гангліями.

Flögel (1878 г.) и др. затѣмъ показаль, что и гистологическое строеніе гангліевъ у разныхъ представителей насѣкомыхъ также чрезвычайно не одинаково.

Что касается теперь строенія нервной системы у насѣкомыхъ въ разные періоды ихъ жизни, то оно также представляется очень различнымъ.

У личинокъ нервная система большей частью устроена болѣе просто, чѣмъ у другихъ формъ, приближаясь къ нервной системѣ примитивныхъ насѣкомыхъ. Число гангліевъ обыкновенно велико, и приблизительно совпадаетъ съ числомъ сегментовъ.

Въ дальнѣйшемъ, во время метаморфозы, число гангліевъ уменьшается и такимъ образомъ изъ мало-или неконденсированной нервной системы личинки создается болѣе конденсированная система насѣкомаго взрослого (*imago*). При этомъ обычно идутъ два параллельныхъ процесса: въ однихъ участкахъ нервной системы происходитъ расчлененіе, растягиваніе, въ другихъ, наоборотъ, сліяніе, укороченіе. У *Oryctes nasicornis*, напр., по описанію *Michels*'а (1880 г.) происходятъ слѣдующія измѣненія. У личинки существуетъ только двѣ обособленныхъ гангліозныхъ массы: 1) головной мозгъ и 2) грудноабдоминальная гангліозная масса, состоящая изъ 11 участковъ, едва отдѣленныхъ другъ отъ друга слабыми пережимками. Вся эта масса лежитъ въ области 1-го и 2-го грудныхъ сегментовъ.

У куколки мы имѣемъ уже иное строеніе. Именно: отъ общей грудной массы уже обособились подглоточный гангліи и два грудныхъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга уже довольно длинными комиссурами. Что касается остальныхъ участковъ, то границы между ними сдѣлались еще менѣе замѣтными.

Наконецъ, у *imago* происходитъ еще большее растяженіе обособившихся гангліевъ и еще большая конденсація остальной гангліозной массы.

Параллельно съ этимъ можетъ мѣняться также число нервовъ, величина и форма гангліевъ, а также и ихъ гистологическое строеніе, какъ это показываютъ наблюденія *Flögel*'я, *Павловой* и другихъ.

Заканчивая это краткое описаніе центральной нервной системы насѣкомыхъ, необходимо упомянуть о такъ-назыв. симпатической нервной системѣ.

Еще *Lyonnét* описаль подъ именемъ «*brides épinières*» у личинокъ *Cossus ligniperda* n. *sympathicus* и его вилкообразныя развѣтвленія—n. n. *transversi*. *Newport* и *Leydig* нашли такіе

n. transversi у *Lepidoptera*, *Coleoptera*, *Orthoptera*, *Hymenoptera* и *Neuroptera*, при чемъ *Leydig* полагалъ, что средній нервъ отходить отъ одной изъ комиссуръ. Болѣе подробно, затѣмъ, симпатическая система была описана *Cattie* (1881 г.) у личинокъ нѣкоторыхъ бабочекъ. По его даннымъ симпатическая нервная система представляетъ одно связанное цѣлое. Срединный нервъ (*n. Sumpathicus*) выходитъ изъ ганглія и идетъ нѣкоторое время вдоль комиссуръ, а затѣмъ распадается на три ствола. Изъ нихъ средній стволъ, пройдя нѣкоторое разстояніе подъ прямымъ угломъ, разбивается на двѣ вѣтви *n. n. accessori transversi*. Два другіе ствола *n. n. laterales transversi* идутъ дугообразно вдоль комиссуръ и распадаются каждый на двѣ вѣтви: одна идетъ къ слѣдующему ганглію, въ которомъ и заканчивается, другая идетъ въ сторону, образуя съ гангліозными нервами *plexus*. Далѣе къ симпатической системѣ относится непарный глоточный нервъ, идущій отъ головного ганглія, лобный гангліи и *n. recurrens*.

Къ симпатической же нервной системѣ относятся особые гангліи, число и положеніе которыхъ различно у разныхъ насѣкомыхъ. У *Carabida*, напр., имѣется 1 лобный гангліи, 2 глоточныхъ и нѣсколько брюшныхъ, у ось существуетъ *g. frontale*, 2 пары глоточныхъ, 1 большой грудной гангліи и нѣсколько маленькихъ абдоминальныхъ гангліевъ.

У нѣкоторыхъ родовъ существуютъ маленькіе симпатическіе гангліи, дающіе нервныя вѣточки главнымъ образомъ къ трахеямъ и кишечнику. Павлова (1895 г.) различаетъ, напр., у *Orthoptera* 2 пары парныхъ гангліевъ, лежащихъ сзади головного ганглія и 4 непарныхъ ганглія: передній—(*g. frontale*) и задній, соединяющихся *n. recurrens* и 2 желудочныхъ, соединяющихся комиссурами съ заднимъ гангліемъ.

В. Историческій очеркъ.

Изъ этого анатомическаго очерка видно, что нервная система насѣкомыхъ, являясь вездѣ принципиально сходной, въ деталяхъ представляетъ большія различія, представляя всѣ переходы отъ системы совершенно неконденсированной, раздробленной до системы вполне конденсированной, когда всѣ грудные и абдоминальные гангліи слиты въ одну массу. Такимъ разнообразіемъ и объясняется въ значительной степени то несходство и

противорѣчивость выводовъ, которыя наблюдаются по этому вопросу.

Несомнѣнно, во всякомъ случаѣ, что дыхательныя движенія суть движенія автоматическія, какъ это показалъ на мухѣ еще *Straus-Dürckheim* (1828 г.) и что они могутъ измѣнять свой характеръ въ томъ или другомъ отношеніи подъ вліяніемъ воли, т. е., другими словами, тутъ наблюдается то же, что и у высшихъ представителей животнаго царства.

Однако, малая дифференцировка нервной системы и рѣзко, въ большинствѣ случаевъ, выраженная метамерія насѣкомыхъ, должны придавать этому акту нѣкоторыя черты, другимъ животнымъ несвойственныя.

Для опредѣленія той или другой функціи пользуются, какъ извѣстно, двумя методами: 1) элиминаціоннымъ, заключающемся въ разрушеніи или удаленіи той или другой части тѣла и наблюденіи тѣхъ измѣненій въ отправленіяхъ организма, которыя при этомъ наступаютъ, и 2) методомъ раздраженія. Этими методами, и преимущественно первымъ и пользовались различные изслѣдователи при изученіи фізіологіи нервной системы насѣкомыхъ.

Впервые *Marschall Hall* (1842 г.) пытался найти дыхательный центръ у *Insecta* и экспериментируя надъ стрекозой (*Libellula*) пришелъ къ выводу, что каждый абдоминальный гангліи есть самостоятельный центръ и аналогиченъ въ этомъ отношеніи *medulla ablongata*—высшихъ животныхъ.

Barlow (1855 г.) показалъ надъ *Libellula depressa* и *L. Vulgata*, что дыхательныя движенія продолжаются у насѣкомыхъ обезглавленныхъ и даже на изолированномъ брюшкѣ.

Faivre (1860 и 1875 гг.) экспериментировалъ надъ *Dytiscus marginalis* и пришелъ къ заключенію, что дыхательный центръ находится въ гангліи мета-торакальномъ. Этотъ гангліи возбуждаетъ дыхательныя движенія, координируетъ и поддерживаетъ ихъ. Разрушеніе его вызываетъ полную остановку дыханія. Что касается абдоминальныхъ гангліевъ, то по *Faivre*'у они суть только проводники импульсовъ, идущихъ отъ гангліи мета-торакальнаго, при этомъ, однако, *Faivre* допускаетъ, что они являются центрами общихъ движеній абдомена. Далѣе *Faivre* нашелъ, что послѣ удаленія головныхъ гангліевъ дыхательныя движенія идутъ нормально. То же наблюдается при перерѣзкѣ комиссуръ между подглоточнымъ и про-торакальнымъ гангліемъ, между про- и месо-торакальнымъ и, наконецъ, между месо- и мета-торакальнымъ.

Эти выводы были подвергнуты критикѣ со стороны *Baudelot* (1864 г.), который, какъ объектомъ изслѣдованія пользовался стрекозой (личинкой и imago) и личинкой *Dytiscus*, при чемъ пришелъ къ выводамъ, отличнымъ отъ выводовъ *Faivre'a*, забывъ, что опытами надъ стрекозой нельзя опровергнуть опытовъ надъ *Dytiscus*, такъ какъ степень конденсаціи нервной системы у тѣхъ и другихъ совершенно различна (нервная система стрекозы состоитъ изъ 12 ганглиевъ, рѣзко отдѣленныхъ другъ отъ друга, и первый абдоминальный ганглий соединяется съ мета-торакальнымъ длинными комиссурами). Онъ произвелъ три рода опытовъ: 1) удалялъ голову, 2) голову грудь съ мета-торакальнымъ ганглиемъ и 3) голову грудь и нѣсколько абдоминальныхъ сегментовъ. На основаніи явленій, наблюдавшихся при этомъ, *Baudelot* приходитъ къ выводу, что у насѣкомыхъ нѣтъ какого-либо одного дыхательнаго центра, а что каждый абдоминальный ганглий есть самостоятельный дыхательный центръ для даннаго сегмента. Нужно, однако, отмѣтить, что дыхательныя движенія тѣмъ слабѣе и тѣмъ менѣе устойчивы, чѣмъ меньше ганглиевъ входитъ въ наблюдаемый отрѣзокъ.

Что касается надглоточныхъ и подглоточныхъ ганглиевъ, то *Baudelot* не могъ открыть никакого вліянія ихъ на дыхательныя движенія, если не считать того, что послѣ экстирпаціи первыхъ дыхательныя движенія становятся менѣе регулярными.

Къ такимъ же результатамъ пришелъ *Luchsinger* (1880 г.), экспериментировавшій надъ личинкой *Libellula*.

Другіе результаты получилъ *Dönhoff* (1882 г.), изучавшій иннервацію дыхательныхъ движеній у пчелы; именно: онъ сдѣлалъ заключеніе, что у этого насѣкомаго дыхательный центръ находится въ глоточномъ кольцѣ, такъ какъ при декапитаціи хотя и наблюдаются нѣкоторое время правильныя координированныя движенія, но они очень скоро исчезаютъ. Этотъ взглядъ, однако, не можетъ имѣть значенія, такъ какъ въ самой постановкѣ опыта *Dönhoff* допустилъ коренную ошибку. Именно: онъ наблюдалъ дыхательныя движенія, погружая насѣкомое подъ воду. При этомъ, конечно, дыхательныя движенія становились энергичнѣе, крупнѣе, но вмѣстѣ съ тѣмъ наступало и удушеніе, которое и безъ удаленія головы вызываетъ остановку дыханія.

Эти выводы *Dönhoff'a* были совершенно опровергнуты *Langendorff'омъ*, который показалъ, что у шмеля или осы послѣ отрѣзки головы наблюдается короткая дыхательная остановка, а потомъ животное начинаетъ дышать съ той же правильностью

и глубиной, какъ и до операціи. То же наблюдается и у *Melolontha vulgaris*. Тотъ фактъ, что послѣ удаленія головы наступаетъ въ концѣ-концовъ остановка дыханія *Langendorff* объясняетъ кровотеченіемъ, неминуемо наступающимъ послѣ операціи. Если же послѣднюю сдѣлать осторожно, то дыхательныя движенія прекращаются очень не скоро, только со смертію животнаго.

Безъ вреда для дыхательныхъ движеній можно также удалить и протораксъ. Дальнѣйшее урѣзываніе у *Melolontha vulgaris* *Langendorff* у не удавалось, что объясняется значительной конденсаціей нервной системы. У ось же дыхательныя движенія наблюдаются и на совершенно изолированномъ брюшкѣ. Еще большей стойкостью обладаютъ дыхательныя движенія у *Pseudoneuroptera*, которыя, являясь филогенетически болѣе древней группой, имѣютъ и нервную систему, соотвѣтственно болѣе примитивную, почти безъ намековъ на конденсацію. *Langendorff* изъ этой группы экспериментировалъ надъ *Libellula depressa* и крупной *Aeschna*. У нихъ послѣ удаленія головы и груди дыхательныя движенія продолжаютъ, какъ и у животнаго нормальнаго. Изолированный абдомень, затѣмъ, можно разрѣзать на нѣсколько частей и каждая часть продолжаетъ дышать, при чемъ дыханіе отличается отъ нормальнаго только своей меньшей частотой.

Далѣе *Langendorff* показалъ, что всѣ условія, вліяющія на дыхательныя движенія въ ту или другую сторону, точно такъ же дѣйствуютъ и на дыхательныя движенія животнаго обезглавленнаго и даже на дыханіе отдѣльныхъ абдоминальныхъ кусковъ (у *Libellula*).

На основаніи этихъ наблюденій *Langendorff* приходитъ къ тѣмъ же выводамъ, которые были сдѣланы *Marschall Hall*’емъ, *Baudelot* и *Luchsinger*’омъ, а именно, что каждый абдоминальный сегментъ владѣетъ своимъ собственнымъ дыхательнымъ центромъ и въ импульсахъ со стороны вышележащихъ центровъ не нуждается, т. е. мы имѣемъ тутъ яркій примѣръ, такъ-называемой фізіологической метамеріи.

Изъ этого очерка видно, что наблюденія касались лишь немногихъ наѣжкомыхъ (*Libellula*, *Melolontha*, *Dytiscus*, шмель и оса) и для вывода какихъ-либо общихъ заключеній были совершенно недостаточны, что и побудило *Plateau* (1884 г.) предпринять цѣлый рядъ опытовъ. Онъ экспериментировалъ надъ *Hydrophilus piceus*, *Dytiscus marginalis*, *Carabus auratus*, *Oryctes nasicornis*,

Geotrupes silvaticus, *Libellula quadrimaculata*, *Forficula auricularia*, *Panorpa vulgaris*, *Bombus terrestris*, *Stetheophyma grossum*, *Stenobothrus variabilis* и *Aeschna grandis* и пришелъ къ выводамъ въ значительной степени примиряющимъ разнорѣчивые выводы его предшественниковъ.

Вотъ вкратцѣ его выводы:

1) Дыхательныя движенія продолжаются у насѣкомыхъ, обезглавленныхъ, а также у насѣкомыхъ съ разрушенными торакальными гангліями.

2) Всѣ условія, вліяющія на нормальное животное также дѣйствуютъ и на обезглавленное насѣкомое и даже на изолированное брюшко.

3) У насѣкомыхъ съ малой степенью конденсаціи нервной системы каждый абдоминальный гангліи есть самостоятельный дыхательный центръ.

4) Мета-торакальный гангліи только тогда играетъ роль дыхательнаго центра, когда происходитъ отъ сліянія собственно мета-торакальнаго ганглія съ тѣмъ или другимъ числомъ гангліевъ абдоминальныхъ и значеніе его тѣмъ больше, чѣмъ больше абдоминальныхъ гангліевъ вошло въ его составъ. У насѣкомыхъ, напр., съ полуконденсированной нервной системой (*Dytiscus*, *Hydrophilus*) разрушеніе мета-торакальнаго ганглія вызываетъ прекращеніе дыхательныхъ движеній въ сегментахъ абдомена, ближайшихъ къ груди, тогда какъ задніе сегменты, обладающіе собственными гангліями, эти движенія сохраняютъ. Это явленіе согласуется съ указаніями *Rathke* (1860 г.), который наблюдалъ, что иногда насѣкомыя могутъ дышать только нѣкоторыми сегментами.

Взглядъ этотъ на каждый абдоминальный гангліи, какъ на самостоятельный центръ, находитъ себѣ сильную опору въ наблюденіяхъ надъ *Mugilapoda*, у которыхъ всѣ гангліи почти равноцѣнны и являются несомнѣнными центрами двигательными и чувствительными для своего сомита (*Newport, Plateau* надъ *Lithobius forficatus*),

При этомъ *Plateau*, однако, не отрицаетъ и значенія выше лежащихъ гангліевъ. Такъ, у него при раздраженіи надглоточныхъ гангліевъ получалось ускореніе дыхательныхъ движеній, хотя и не у всѣхъ насѣкомыхъ.

Что касается другихъ гангліевъ—подглоточнаго и торакальныхъ, то ихъ значеніе выяснено еще меньше.

Попытку точно выяснить функцію различныхъ частей нервной системы наѣкомыхъ сдѣлалъ *J. Matula* (1911 г.), который въ своей работѣ высказалъ очень интересные взгляды, отличающіеся большой оригинальностью, но, къ сожалѣнію, также и малой доказательностью.

Наблюденія этого автора касаются только одного наѣкомаго, именно личинки *Aeschna*, нервная система которой отличается малой степенью конденсаціи и состоитъ изъ надглоточнаго ганглія, подглоточнаго, трехъ торакальныхъ и 7 абдоминальныхъ, очень похожихъ другъ на друга по величинѣ, за исключеніемъ 7-го, который отличается значительно болѣе крупными размѣрами.

Въ своей теоріи *Matula* исходитъ изъ положенія, что для безостановочности дыхательныхъ движеній необходимы постоянныя внѣшнія раздраженія, вызывающія диссимиляторные процессы въ элементахъ нервной системы и постоянно освобождающія потенціальную энергію. Справедливость этого мнѣнія подтверждается наблюденіями. *Uexkull'*я надъ *Sipunculus*, который при устраненіи всѣхъ раздраженій (свѣтъ и проч.) теряетъ тонусъ своихъ мышцъ и лежитъ неподвижно съ расслабленной мускулатурой.

Раздраженіями являются всякія воздѣйствія внѣшней среды и воспринимаются они всѣми частями тѣла животнаго, но главнымъ образомъ особыми весьма чувствительными аппаратами, рецепторами ножекъ и аннальными волосками. Импульсы, идущіе отъ этихъ рецепторовъ, идутъ, однако, непосредственно не ко всѣмъ частямъ нервной системы, а только къ двумъ, именно къ 1-му торакальному и послѣднему (7-му) абдоминальному гангліямъ и уже отсюда направляются къ другимъ частямъ нервной системы.

Наиболѣе важнымъ, въ смыслѣ центра для импульсовъ, идущихъ съ периферіи, является 7-й абдоминальный гангліи. Если его уничтожить, дыхательныя движенія прекращаются моментально на всемъ абдоменѣ, если же перерѣзать нервную цѣпочку между 6 и 7-мъ гангліями, то дыхательныя движенія сохраняются только въ трехъ послѣднихъ сегментахъ, которые иннервируются этимъ 7-мъ абдоминальнымъ гангліемъ. Что онъ, однако, не есть самостоятельный центръ дыханія *Matula* доказываетъ тѣмъ, что остановка дыхательныхъ движеній наступаетъ не только при его удаленіи, но и при отрѣзкѣ заднихъ воспринимающихъ аппаратовъ аннальныхъ иголь и клапановъ, т. е. при

прекращеніи центростремительныхъ импульсовъ къ послѣднему абдоминальному ганглію.

Что касается остальныхъ абдоминальныхъ гангліевъ, то *Matula* въ согласіи съ прежними воззрѣніями, считаетъ ихъ самостоятельными дыхательными центрами, каждый ганглій для своего сегмента.

Второй и третій грудные гангліи по *Matula* на дыхательныя движенія никакого вліянія не оказываютъ.

Зато значеніе рго-торакальнаго и головного гангліевъ громадно въ смыслѣ регуляціи дыхательныхъ движеній. При отрѣзкѣ головы или при удаленіи надглоточнаго ганглія *Matula* наблюдалъ учащеніе дыхательныхъ движеній, при чемъ нарастаніе частоты происходитъ не сразу, а очень постепенно, иногда только черезъ часъ, достигая maximum'a. Вмѣстѣ съ тѣмъ дыхательныя движенія становятся глубже. На основаніи этого можно было бы предположить, что этотъ ганглій является задерживающимъ центромъ, но тогда учащеніе наступало бы сразу послѣ его удаленія, чего въ дѣйствительности нѣтъ. И *Matula* говоритъ, что головной ганглій тутъ дѣйствуетъ ни рефлекторнымъ, ни активнымъ путемъ, а просто «durch ihre blosse Gegenwart». (См. дальше).

Другимъ характеромъ обладаетъ рго-торакальный ганглій. При его удаленіи тотчасъ наступаетъ уменьшеніе частоты дыхательныхъ движеній и ихъ глубины. У безголоваго насѣкомаго *Matula* черезъ три дня послѣ операціи имѣлъ 44 дыхательныхъ движеній въ 1', у насѣкомаго же безъ торакальнаго ганглія 7—8 въ 1'.

Ускоряющее дѣйствіе рго-торакальнаго ганглія обусловливается тѣмъ, что онъ есть узловой пунктъ импульсовъ, идущихъ отъ рецепторовъ ножекъ. Что это такъ *Matula* доказываетъ тѣмъ, что у обезглавленнаго насѣкомаго съ отрѣзанными ножками дыхательныя движенія замедляются и, наконецъ, исчезаютъ совершенно.

Съ другой стороны, при экстирпаціи рго-торакальнаго ганглія, нельзя получить учащенія дыхательныхъ движеній никакимъ путемъ, такъ какъ при этомъ центростремительные импульсы не могутъ реализоваться.

Интересно далѣе, что тогда, какъ вообще учащеніе дыхательныхъ движеній при различныхъ раздраженіяхъ наступаетъ безразлично какъ въ присутствіи, такъ и въ отсутствіи головныхъ гангліевъ, учащеніе вызываемое недостаткомъ O_2 можетъ наблю-

даться только въ присутствіи этихъ гангліевъ, такъ какъ въ нихъ при этомъ происходятъ измѣненія, дѣйствующія на рго-торакальный гангліи въ томъ смыслѣ, что его ускоряющее вліяніе проявляется въ высшей мѣрѣ.

На основаніи всѣхъ этихъ явленій *Matula* предлагаетъ слѣдующую теорію.

Периферическія возбужденія, идущія къ 1-му торакальному ганглію, имѣютъ отношеніе къ потенціальной энергіи, которая центростремительными импульсами переводится въ кинетическую энергію центробѣжныхъ импульсовъ. Эта энергія находится во всей брюшной цѣпочкѣ, но въ разныхъ отдѣлахъ ея въ далеко неодинаковыхъ количествахъ.

Maximum ея находится въ рго-торакальномъ гангліи, который представляетъ собой не только энергію-производящій центръ, но и резервуаръ энергіи постоянно возникающей, благодаря импульсамъ извнѣ, которые возникаютъ, благодаря внѣшнимъ раздраженіямъ.

Если эти импульсы отсутствуютъ, энергія быстро тратится и дыхательныя движенія прекращаются, что и происходитъ послѣ отрѣзки ножекъ, рецепторы которыхъ воспринимаютъ раздраженія. Энергія, возникающая въ 1-мъ торакальномъ гангліи, который благодаря этому обладаетъ наивысшимъ потенціаломъ, можетъ оттекатъ отсюда по двумъ путямъ къ мѣстамъ низшаго потенціала: 1) къ абдоминальнымъ гангліямъ и 2) къ гангліямъ головнымъ. При нормальныхъ условіяхъ наибольшее количество этой энергіи идетъ къ гангліямъ головнымъ, гдѣ постоянно существуетъ низкій потенціалъ. Меньшая же часть идетъ къ гангліямъ абдомена, потенціалъ которыхъ постоянно мѣняется, падая при каждомъ дыхательномъ движеніи до minimum'a, а затѣмъ опять возрастая.

Если же удалить головные гангліи, то для энергіи остается только одинъ путь—къ абдоминальнымъ центрамъ, которые благодаря этому получаютъ больше энергіи—и число дыхательныхъ движеній возрастаетъ. Далѣе, какъ уже говорилось, при недостаткѣ O_2 наступаетъ учащеніе только въ случаѣ наличности головныхъ гангліевъ. Учащеніе это происходитъ, конечно, вслѣдствіе повышенія потенціала рго-торакальнаго ганглія, а это можетъ быть или благодаря уменьшенію емкости головныхъ гангліевъ, или благодаря повышенію ихъ потенціала. Въ томъ и другомъ случаѣ происходитъ уменьшеніе оттока энергіи къ

головнымъ гангліямъ, благодаря чему абдоминальныя гангліи получаютъ больше энергіи и дыханіе учащается.

Такимъ образомъ въ центральной нервной системѣ личинокъ *Aeschna* по *Matula* находится три резервуара потенціальной энергіи: 1) абдоминальная цѣпочка съ ритмически мѣняющимся потенціаломъ и малой емкостью (*Kapazität*), 2) про-торакальный ганглій со средней емкостью и постоянно высокимъ потенціаломъ и 3) головные гангліи съ постоянно низкимъ потенціаломъ и громадной емкостью.

Равенства потенціаловъ въ этихъ резервуарахъ никогда не бываетъ, потому что въ абдоминальныхъ гангліяхъ энергія постоянно тратится при дыхательныхъ движеніяхъ, а въ про-торакальномъ гангліи постоянно возобновляется.

Matula говоритъ далѣе, нельзя ли эту теорію примѣнить и къ высшимъ позвоночнымъ, приравнявъ большой мозгъ къ головнымъ гангліямъ, а малый мозгъ—къ ганглію про-торакальному.

Теорія, какъ видно, очень оригинальна и стройна, но, къ сожалѣнію, покамѣстъ, имѣетъ очень мало фактическихъ данныхъ и страдаетъ многими неясностями. Напр., совершенно непонятна взаимозависимость 7 абдоминальнаго и 1 торакальнаго гангліевъ, непонятно куда можетъ дѣваться энергія головныхъ гангліевъ, которые по *Matula* получаютъ ее въ громадныхъ количествахъ. Неясно, почему изъ трехъ по внѣшности совершенно равноцѣнныхъ грудныхъ гангліевъ привелигированное положеніе занимаетъ 1.

Далѣе неизвѣстно, нужно ли для безостановочности дыхательныхъ движеній внѣшнія раздраженія, не проще ли предположить, что дыхательныя движенія возникаютъ рефлекторно, благодаря раздраженію элементовъ нервной системы со стороны CO_2 , возникающей въ результатъ жизненныхъ процессовъ. Затѣмъ нужно отмѣтить также, что ни одинъ изъ прежнихъ авторовъ не наблюдалъ явленій описанныхъ *Matula*.

Во всякомъ случаѣ, какъ видно изъ этого историческаго очерка, вопросъ объ иннерваціи движеній у насѣкомыхъ представляется совершенно открытымъ и нужны многочисленные опыты надъ возможно большимъ числомъ насѣкомыхъ, чтобы получить удовлетворительный отвѣтъ.

С. Собственные наблюденія.

Мои наблюденія касаются трехъ жуковъ: *Lucanus cervus*, *Oryctes nasicornis* и *Hydrophilus piceus*.

Для выясненія значенія опредѣленнаго ганглія для акта дыханія я разрушалъ его при помощи иглы, а затѣмъ послѣ окончанія опыта заспиртованное животное анатомировалось, дабы имѣть ясное представленіе, какая часть нервной системы и въ какой мѣрѣ разрушена. Такіе же грубые приемы, столь часто употреблявшіеся прежними наблюдателями, какъ отрѣзка головы, про-торакса, meso-торакса и т. д. мною не употреблялись вовсе.

а) *Lucanus cervus*.

Нервная система этого жука въ стадіи imago состоитъ изъ 11 гангліевъ: 1) надглоточнаго, 2) подглоточнаго, 3—5) трехъ торакальныхъ, изъ которыхъ наиболѣе крупнымъ является meso-торакальный и 6—11) шести абдоминальныхъ, среди которыхъ наибольшей величиной отличается самый послѣдній.

У личинки *Lucanus* имѣется, какъ это показали еще *Cuvier* и *Dufour*, а потомъ *Brandt* и др., тринадцать гангліевъ, но затѣмъ во время метаморфозы 1 и 2 абдоминальные гангліи сливаются съ meso-торакальнымъ и такимъ образомъ получается одиннадцатиузловая система imago. Всѣ гангліи рѣзко обособлены другъ отъ друга и соединены двойной комиссурой; исключеніе представляютъ гангліи meso- и meta-торакальные, которые соприкасаются другъ съ другомъ.

Для опредѣленія участія большаго или меньшаго въ актѣ дыханія той или другой части нервной системы, я сдѣлалъ послѣдовательно 4 рода опытовъ: 1) разрушилъ надглоточные гангліи, 2) надглоточные + про-торакальный, 3) meso-торакальный + надглоточные и 4) разрушилъ гангліи meta-торакальный. На таблицѣ № 10 представлены дыхательныя движенія во всѣхъ этихъ случаяхъ: а—дыхательныя движенія жука съ разрушенными надглоточными гангліями. Какъ видно изъ этой кривой, дыхательныя движенія при устраненіи надглоточныхъ гангліевъ рѣзко отличаются отъ дыхательныхъ движеній животнаго нормальнаго (см. рис. 4—b и c) главнымъ образомъ въ двухъ отношеніяхъ. Во-первыхъ, измѣняется глубина, которая становится меньше, именно: тогда какъ у нормальнаго животнаго глубина эта (на 3-мъ абдоминальномъ сегментѣ) равна въ среднемъ 7 mm., здѣсь она достигаетъ maximum 5 mm. Во-вторыхъ, измѣняется частота дыхательныхъ движеній, достигая 60—65 въ 1', тогда какъ у нормальнаго жука число этихъ движеній равно 9—10

въ 1', т. е. въ 6 разъ меньше. Далѣе всѣ фазы отдѣлены другъ отъ друга очень рѣзко; экспирація переходитъ въ инспирацію подъ очень острымъ угломъ, тогда какъ у нормальнаго животнаго всѣ фазы переходятъ другъ въ друга очень постепенно и плавно.

б) дыхательныя движенія жука при разрушеніи подглоточныхъ и про-торакальнаго ганглія, мало отличаются отъ дыхательныхъ движеній—а, съ той только разницей, что здѣсь глубина еще меньше и притомъ не постоянна, то больше, то меньше. То же наблюдается и при уничтоженіи надглоточныхъ и мезо-торакальнаго гангліевъ (кривая С), если не считать еще большаго уменьшенія амплитуды (3—4 mm.).

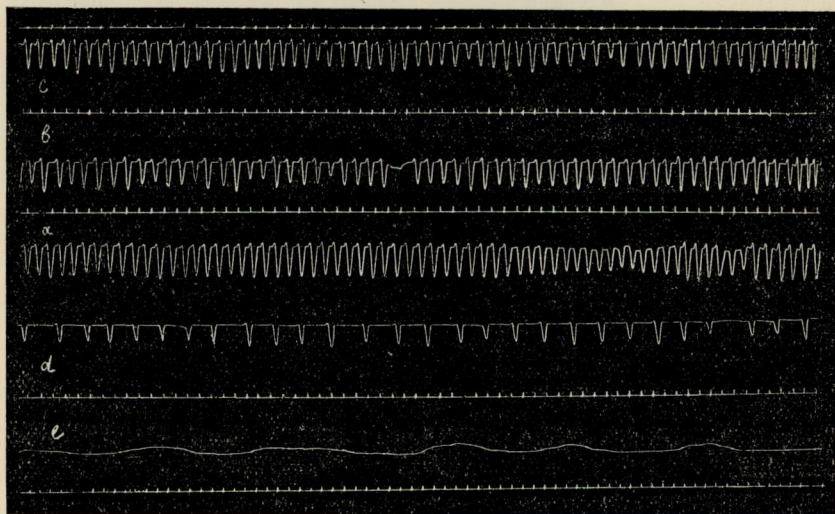


Рис. 10.

Вмѣстѣ съ этимъ при разрушеніи про-торакальнаго ганглія наступаетъ параличъ первой пары ногъ, при разрушеніи мезо-торакальнаго—второй пары.

Совершенно другое получается при разрушеніи ганглія meta-торакальнаго. Въ первое время (d) дыханіе по сравненію съ нормальнымъ становится чаще, равняясь 25—26 въ 1', а глубина, наоборотъ, сильно уменьшается, достигая только 2,5—3,5 mm. Какъ и въ предыдущихъ случаяхъ всѣ фазы рѣзко отграничены другъ отъ друга. Такъ можетъ продолжаться минутъ 15—20, а затѣмъ глубина все болѣе и болѣе падаетъ, фазы дѣлаются сильно растянутыми и переходятъ другъ въ друга

очень постепенно и незамѣтно, паузы исчезаютъ (е) и, наконецъ, дыханіе прекращается совсѣмъ. У нѣкоторыхъ жуковъ дыханіе прекращается тотчасъ послѣ операціи. Вскрытіе показало, что такое различіе находится въ зависимости отъ степени разрушенія meta-торакального ганглія. Интересно, что, несмотря на полное отсутствіе дыхательныхъ движеній, нѣкоторые жуки оставались живы еще въ теченіе 3—4 дней. Вмѣстѣ со всѣми этими явленіями наступаетъ параличъ задней пары ногъ.

b) *Oryctes nasicornis*.

Нервная система отличается высокой степенью конденсаціи и состоитъ изъ надглоточнаго ганглія, подглоточнаго и 3-хъ—торакальныхъ. Meso- и meta-торакальные гангліи лежатъ очень близко другъ возлѣ друга, почти соприкасаясь.

У личинки, какъ это уже было указано раньше, существуетъ только двѣ гангліозныя массы: надглоточные гангліи и грудная нервная масса. Во время метаморфозы отъ этой грудной массы первоначально обособляется подглоточный ганглій, а потомъ грудной, который въ дальнѣйшемъ дѣлится на два ганглія. Остальная масса соотвѣтствуетъ meta-торакальному и абдоминальнымъ гангліямъ.

Надъ этими жуками я сдѣлалъ два рода опытовъ: 1) разрушалъ meta-торакальный ганглій и 2) разрушалъ головные гангліи.

Въ первомъ случаѣ, какъ и слѣдовало ожидать на основаніи анатомическихъ данныхъ, наступаетъ моментальная остановка дыхательныхъ движеній и параличъ задней пары ногъ. Интересно, что прекращеніе дыханія наступаетъ даже при частичномъ разрушеніи указанного ганглія.

Обратное происходитъ при разрушеніи надглоточныхъ гангліевъ, именно: дыханіе учащается, но въ отличіе отъ *Lusapus cervus* это учащеніе происходитъ очень постепенно, что ясно видно изъ рис. 11, гдѣ а—дыхательныя движенія черезъ 15 м. послѣ операціи и число ихъ въ 1' равно въ среднемъ 6, б—дыхательныя движенія черезъ 30 м., число ихъ уже 10—12 въ 1' и, наконецъ, черезъ часъ (с) животное дѣлаетъ 16—18 дыхательныхъ движеній въ 1', т. е. въ 3—8 разъ больше, чѣмъ въ нормальномъ состояніи. Что касается глубины дыхательныхъ движеній, то она измѣняется очень мало, хотя въ общемъ по сравненію съ нормальной становится меньше.

Чтобы выяснить, какъ реагируютъ эти оперированные жуки на внѣшнія раздраженія, я подвергъ ихъ дѣйствию высокой т-ры. При этомъ и настѣкомое безъ надглоточныхъ гангліевъ, и настѣкомое безъ meta-торакальнаго ганглія, по мѣрѣ повышенія т-ры приходитъ во все болѣе и болѣе оживленное движеніе, при чемъ

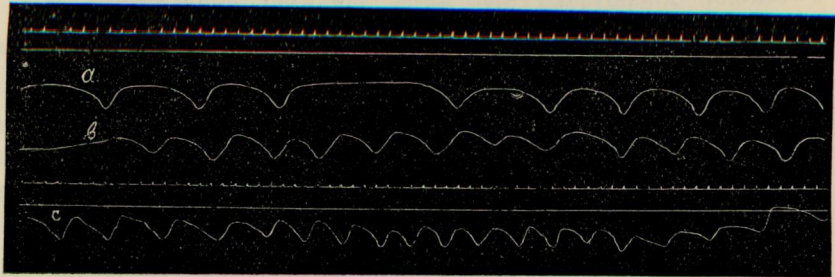


Рис. 11.

у перваго жука очень сильно учащаются и дыхательныя движенія, т. е. животное реагируетъ такъ же, какъ и нормальное. Во второмъ же случаѣ, несмотря ни на какую т-ру дыхательныхъ движеній обнаружить совершенно нельзя.

с) *Hydrophilus piceus*.

Нервная система состоитъ изъ надглоточныхъ, подглоточнаго, трехъ торакальныхъ и трехъ абдоминальныхъ гангліевъ. Изъ послѣднихъ наиболѣе крупнымъ является 3-й абдоминальный ганглій.

Надъ *Hydrophilus* я производилъ 3 рода опытовъ: 1) разрушалъ одинъ надглоточный ганглій, 2) разрушалъ оба надглоточные гангліи и, наконецъ, 3) разрушилъ ганглій meta-торакальный.

Характеръ дыхательныхъ движеній, наблюдавшихся при этомъ, можно видѣть по кривымъ рис. 12. Въ 1 и во 2 случаяхъ (а и б) наблюдается то же, что и у *Lucanus* и у *Oryctes*, именно: дыханіе сильно ускоряется, а амплитуда падаетъ. Тогда какъ нормальное животное дѣлаетъ 4—6 дыхательныхъ движеній въ 1' съ амплитудой въ 4—4.5 mm, при разрушеніи надглоточныхъ гангліевъ частота достигаетъ 12—13 въ 1', т. е. въ 2—3 раза больше нормальной, а амплитуда падаетъ до 2.5—3 mm.

Что касается meta-торакальнаго ганглія, то его уничтоженіе, какъ и у предыдущихъ жуковъ, вызываетъ прекращеніе дыхательныхъ движеній и притомъ въ фазѣ экспираціи. Прекращеніе

это, однако, наступает не сразу во всѣхъ сегментахъ. Такъ, въ 3-хъ послѣднихъ сегментахъ еще въ теченіе 30 мин. послѣ операціи можно наблюдать ясныя дыхательныя движенія, въ то же время остальные сегменты производятъ дрожательныя движенія (с) къ дыхательнымъ движеніямъ, однако, они, по всей вѣроятности, отношенія не имѣютъ. Далѣе интересно, что безъ метаторакального ганглія животное теряетъ способность держаться подъ водой, несмотря на всѣ усилія.

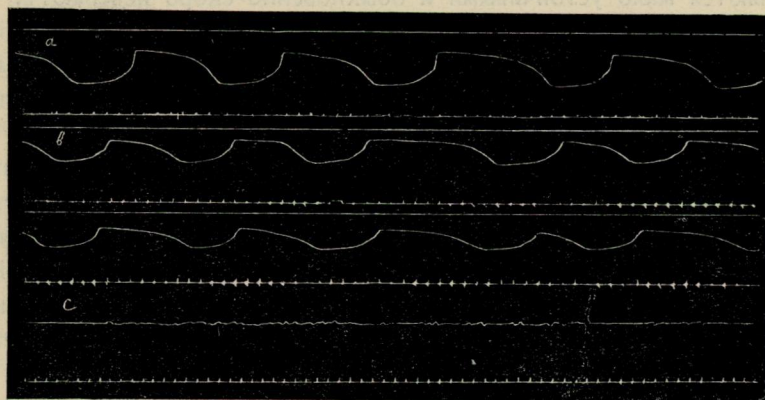


Рис. 12.

Резюмируя теперь все сказанное, мы можемъ сдѣлать слѣдующіе выводы:

1) Каждый абдоминальный гангліи есть въ значительной степени центръ дыхательныхъ движеній для своего сегмента какъ это можно видѣть у *Myriapoda* и насѣкомыхъ съ неконденсированной нервной системой (*Libellulidae*), у которыхъ дыхательныя движенія сохраняются даже на отдѣльномъ кускѣ абдомена. Но такъ какъ абдоминальные гангліи обладаютъ тенденціей къ слиянію съ гангліемъ мета-торакальнымъ, то эта функція переходитъ на послѣдній, при чемъ значеніе его тѣмъ больше, чѣмъ больше абдоминальныхъ гангліевъ вошло въ его составъ. Этимъ и объясняется, что у насѣкомыхъ съ полуконденсированной нервной системой (*Hydrophilus*, *Lucanus* и др.) послѣ разрушенія мета-торакального ганглія дыхательныя движенія еще могутъ сохраняться, особенно въ послѣднихъ сегментахъ абдомена. Наконецъ, у насѣкомыхъ, всѣ абдоминальные гангліи которыхъ слились съ гангліемъ мета-торакальнымъ, разрушеніе послѣдняго вызываетъ моментальную остановку дыхательныхъ движеній.

Не слѣдуетъ, однако, думать, какъ это дѣлалъ *Plateau*, что meta-торакальный гангліи самъ по себѣ никакого значенія не имѣетъ, такъ какъ дыхательныя движенія, если и сохраняются послѣ его разрушенія, никогда не имѣютъ нормальнаго вида, а всегда становятся болѣе рѣдкими и поверхностными, какъ это наблюдалось въ моихъ опытахъ надъ *Lucanus* и *Hydrophilus*, а еще раньше у *Plateau* надъ *Aeschna*, *Stethophima* и *Stenobothrus*.

Далѣе, безъ meta-торакальнаго ганглія дыхательныя движенія являются мало устойчивыми и обыкновенно скоро исчезаютъ.

2) Еще болѣе неяснымъ является вопросъ о значеніи надглоточныхъ гангліевъ для акта дыханія, такъ какъ различные авторы, экспериментируя надъ различными насѣкомыми, получили результаты далеко не одинаковые.

Одни нашли, что эти гангліи вообще не имѣютъ никакого значенія для акта дыханія (*Faivre* надъ *Dytiscus*, *Langendorff* надъ шмелями и осами), другіе пришли къ выводу, что они являются ускоряющими центрами, такъ какъ при ихъ разрушеніи дыхательныя движенія будто бы замедляются, при чемъ уменьшается и амплитуда (*Barlow* надъ *Libellula* и *Gryllus*, *Langendorff* надъ *Libellula* и *Melolontha*, *Plateau* надъ *Hydrophilus*, *Aeschna* и *Stethophima*, *Regen* надъ *Gryllotalpa*).

По мнѣнію третьихъ, наконецъ, надглоточные гангліи являются замедляющими центрами и при ихъ удаленіи дыхательныя движенія ускоряются (*Plateau* надъ *Dytiscus*, *Sasse* надъ личинкой *Lucanus*).

Такимъ образомъ, даже одни и тѣ же авторы въ различныхъ случаяхъ получали результаты не только не одинаковые, но даже противоположные другъ другу.

Причина этого разногласія, по моему мнѣнію, въ значительной степени лежитъ въ производствѣ операціи. Обыкновенно для опредѣленія значенія надглоточныхъ гангліевъ примѣнялся весьма грубый методъ декапитаціи. Не говоря уже о томъ, что при обезглавленіи обыкновенно повреждаются подглоточные гангліи, такая операція всегда влечетъ за собой сильное кровотечение, истощающее насѣкомое, благодаря чему и наступаетъ ослабленіе дыхательныхъ движеній. Что это имѣетъ мѣсто, я могъ наблюдать надъ *Oryctes*. Тогда какъ у обезглавленнаго дыхательныя движенія все болѣе и болѣе замедляются и черезъ 3—4 часа совершенно исчезаютъ, у насѣкомыхъ съ разрушенными иглой надглоточными гангліями наблюдаются ускоренныя дыхательныя движенія еще въ теченіе 2-хъ дней. Принимая во

вниманіе эти и прежде описанныя мои наблюденія, я считаю наиболѣе правильнымъ взглядъ на надглоточные ганглии, какъ на центры замедляющіе дыхательныя движенія.

Совершенно одинаковые результаты, вполнѣ подтверждающіе мои, получилъ послѣ меня *Babák* (1912 г.). Онъ разрушалъ надглоточные ганглии иглой или накладывалъ лигатуры и нашелъ, что при этомъ у *Dytiscus* дыхательныя движенія значительно ускоряются, а амплитуда падаетъ. Тоже получилъ онъ и при отрѣзкѣ pro-торака.

Что касается pro- и meso-торакальнаго гангліевъ, то ихъ значеніе для акта дыханія не выяснено совершенно. Извѣстные же до сихъ поръ факты говорятъ, повидимому, за то, что они не имѣютъ никакого вліянія на дыхательныя движенія.

D. Характеръ дыхательныхъ движеній при различныхъ внѣшнихъ условіяхъ.

Какъ уже было сказано и, какъ само собой ясно, дыхательныя движенія насѣкомыхъ не могутъ представлять собой нѣчто неизмѣнное, наоборотъ, они суть явленія, постоянно варьирующія, какъ въ отношеніи частоты, такъ и въ отношеніи глубины и формы.

Раньше было указано, что даже при одинаковыхъ, повидимому, внѣшнихъ условіяхъ дыханіе можетъ быть очень различнымъ. Еще болѣе рѣзки эти различія при томъ или другомъ произвольномъ измѣненіи внѣшнихъ условій.

Еще *Rathke* (1869 г.) наблюдалъ, что насѣкомыя съ наполненнымъ пищеварительнымъ каналомъ дышутъ чаще, нежели насѣкомыя голодныя. *Burmeister* (1832 г.) и *Newport* (1836 г.) нашли, что дыхательныя движенія неподвижнаго животнаго медленнѣе, чѣмъ дыхательныя движенія животнаго, находящагося въ движеніи. Далѣе всякое механическое раздраженіе вызываетъ ускореніе дыханія, какъ это видно изъ кривыхъ рис. 5 и 6 и наблюденій *Langendorff'a*. Такое же возбуждающее дѣйствіе на дыхательный центръ оказываетъ повышение температуры, какъ это было извѣстно еще *Burmeister'y*, *Newport'y*, *Rathke*, *Plateau* и др. Каково это дѣйствіе, можно видѣть изъ данныхъ *Langendorff'a*, экспериментировавшаго надъ *Melolontha vulgaris* и опредѣлявшаго число дыхательныхъ движеній въ одну минуту при разныхъ температурахъ.

Вотъ результаты, полученные имъ:

t° 17·5 ⁰	»	32—36	дыхательн. движеній въ 1'.
» 23·9 ⁰	»	41	» » »
» 26·7 ⁰	»	48	» » »
» 27·8 ⁰	»	53	» » »
» 29·0	»	55	» » »
» 30·5—32 ⁰	»	64	» » »
» 35 —36 ⁰	»	67	» » »

Повышеніе температуры можно продолжать и дальше до 41—42⁰, при каковой температурѣ дыхательныя движенія становятся столь частыми, что ихъ нельзя сосчитать и животное обыкновенно быстро умираетъ. Очень интересны явленія, наблюдающіеся у насѣкомыхъ, просыпающихся отъ зимней спячки. Еще *Arnold* наблюдалъ, какъ у совершенно околѣнѣвшаго отъ холода животнаго при повышеніи температуры мало-по-малу появляются рефлексы и дыхательныя движенія. *Newport* (1836 г.) бралъ оцѣпенѣвшихъ во время зимней спячки пчелъ и вносилъ ихъ въ комнату съ температурой 15—16⁰ С., гдѣ наступало постепенное оживленіе, обусловленное окружающей температурой. Сначала наблюдалось подергиваніе tarsus'овъ и слабыя сокращенія брюшка, постепенно учащающіяся, но первое время очень неправильныя. Черезъ 2' послѣ перваго движенія брюшка дыхательныя движенія становятся болѣе правильными и достигаютъ 58 въ 1'. Черезъ 4' ихъ было уже 63, черезъ 6'—72, черезъ 11'—80, черезъ 15—77. Въ теченіе этого времени насѣкомое привело въ движеніе всѣ конечности. Черезъ 18' число дыхательныхъ движеній было въ 1'—85. Черезъ 20—86, черезъ 33'—102, черезъ 36'—105. Когда пчела, наконецъ, совершенно оправилась число дыхательныхъ движеній достигло крупной цифры—160 въ 1'.

Такое вліяніе температуры обусловливается, главнымъ образомъ, болѣе энергичнымъ обмѣномъ веществъ при болѣе высокой температурѣ, а разъ обмѣнъ веществъ повысился, очевидно, нужно потреблять больше O₂ и соотвѣтственно больше выдѣлять CO₂ и H₂O, что и достигается учащеніемъ дыхательныхъ движеній, такъ какъ вентиляція дыхательной системы обусловлена послѣдними. При пониженіи температуры обратно—обмѣнъ веществъ падаетъ и дыхательныя движенія замедляются (см. главу о химіи дыханія).

Измѣняются также дыхательныя движенія въ ту или другую сторону и при дѣйствіи различныхъ газообразныхъ и жид-

кихъ веществъ, какъ это при помощи графическаго метода показалъ *Langendorff*. Изъ его кривыхъ видно, что такія вещества, какъ водка, табачный дымъ сначала вызываютъ ускореніе дыхательныхъ движеній и увеличеніе амплитуды, а потомъ—экспираторную (*arrêts Plateau*) паузу, могущую продолжаться 40 и болѣе секундъ. При дѣйствіи хлороформа дыханіе сначала прекращается вовсе на нѣсколько минутъ, а потомъ появляется вновь, но въ сильно измѣненномъ видѣ, именно, дыхательныя движенія становятся групповыми — насѣкомое дѣлаетъ 3—6 глубокихъ дыхательныхъ движеній, послѣ чего наступаетъ пауза, потомъ опять группа дыхательныхъ движеній и пауза, и т. д.

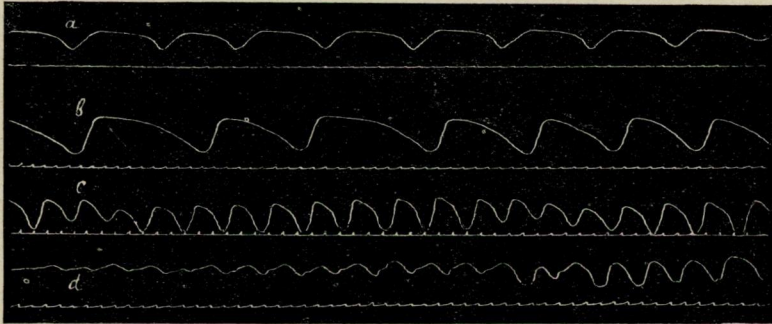


Рис. 13.

Иной характеръ принимаютъ дыхательныя движенія при помѣщеніи насѣкомаго въ атмосферу CO_2 . *J. Regen* (1910 г.) наблюдалъ при этомъ послѣдовательно слѣдующія явленія: 1) ускореніе дыханія, 2) судорожныя сокращенія живота и, наконецъ, 3) полное прекращеніе дыханія и остановку сердечной дѣятельности.

Болѣе подробно явленія, наступающія при этомъ, описаны мною въ главѣ IV. Здѣсь же представлены кривыя, полученныя мною отъ *Oryctes nasicornis*, помѣщеннаго въ атмосферу CO_2 (рисунокъ 13); а — дыхательныя движенія черезъ 1 минуту послѣ помѣщенія въ CO_2 . Какъ видно изъ сравненія ихъ съ нормальными дыхательными движеніями, они представляются уже сильно ускоренными (16 вмѣсто 8 въ 1'), но въ остальномъ почти нормальными. Черезъ 4 минуты (b) частота остается той же, но характеръ дыхательныхъ движеній рѣзко мѣняется.

Глубина становится больше (5 mm. вмѣсто нормальныхъ 3½ mm.), инспираторныя паузы совершенно исчезаютъ, а за ихъ счетъ необычайно растягивается инспираторное колѣно, такъ-что продолжительность инспираціи въ 8—10 разъ больше продолжительности экспираціи (для первой 5"—4", для второй только 0·5'). Черезъ 7 минутъ животное дѣлаетъ уже въ среднемъ 40 дыхательныхъ движеній въ 1', продолжительность инспираціи и экспираціи приблизительно одинакова. Въ то же время дыханіе становится неправильнымъ, а мускулатура приходитъ въ дрожаніе, что хорошо видно, если разсматривать кривую С въ лупу. Черезъ 15 м. (d) дыханіе становится еще болѣе неправильнымъ, во многихъ кривыхъ появляются экспираторныя паузы. Въ противоположность кривой (b) болѣе продолжительной является экспираторная часть кривой. Дрожаніе мускулатуры становится все сильнѣй и сильнѣй. Параллельно этому амплитуда дыхательныхъ движеній прогрессивно падаетъ, послѣднія становятся волнообразными и, наконецъ, рычажокъ чертитъ горизонтальную линію —дыханіе прекратилось и насѣкомое лежитъ безъ признаковъ жизни.

При выставленіи насѣкомаго на свѣжій воздухъ, послѣ пребыванія въ CO₂, *Regen* наблюдалъ, что дыханіе или сразу становится нормальнымъ или же можетъ отличаться отъ нормального различнымъ образомъ: у однихъ насѣкомыхъ дыханіе представляется ускореннымъ, у другихъ, наоборотъ, замедленнымъ.

Явленія, наблюдавшіяся у *Oryctes* представлены графически на рис. 14. Насѣкомое пробыло въ углекислотѣ 24 часа и съ внѣшней стороны лишено всякихъ признаковъ жизни. Послѣ выставленія на свѣжій воздухъ оно, однако, приходитъ мало-помалу въ себя и черезъ 20 минутъ начинаетъ производить непрерывныя дыхательныя движенія, имѣющія поверхностный волнообразный характеръ (a). Черезъ 25 минутъ дыханіе становится болѣе неправильнымъ (b) съ измѣнчивой глубиной и продолжительностью фазъ. Черезъ 40 минутъ (c) глубина становится еще больше, достигая нормальной, но правильныхъ дыхательныхъ движеній попрежнему нѣтъ.

И только черезъ 2 часа (d и e) дыхательныя движенія становятся правильными, но отъ нормальныхъ еще отличаются очень рѣзко.

Именно глубина здѣсь значительно больше (6 mm. вмѣсто обычныхъ 3—4 mm), паузы отсутствуютъ, а за ихъ счетъ сильно удлинняется экспирація и инспирація (у нормального животного

продолжительность этих двух фазъ обычно равна 1.5"—3", тогда какъ здѣсь она не меньше 8—9'). Такимъ образомъ, насекомое дышетъ, такъ сказать, полной грудью, какъ бы возмѣщая вынужденное кислородное голоданіе. Черезъ 3 часа (f) дыханіе принимаетъ еще новую форму, отличающуюся очень малой глубиной (2 mm) и отсутствіемъ паузъ, за счетъ которыхъ необычайно удлиняется инспирація (ея продолжительность достигаетъ 4", тогда какъ на долю экспираціи приходится едва 0.5". И только черезъ 6 часовъ дыханіе становится совершенно нормальнымъ.

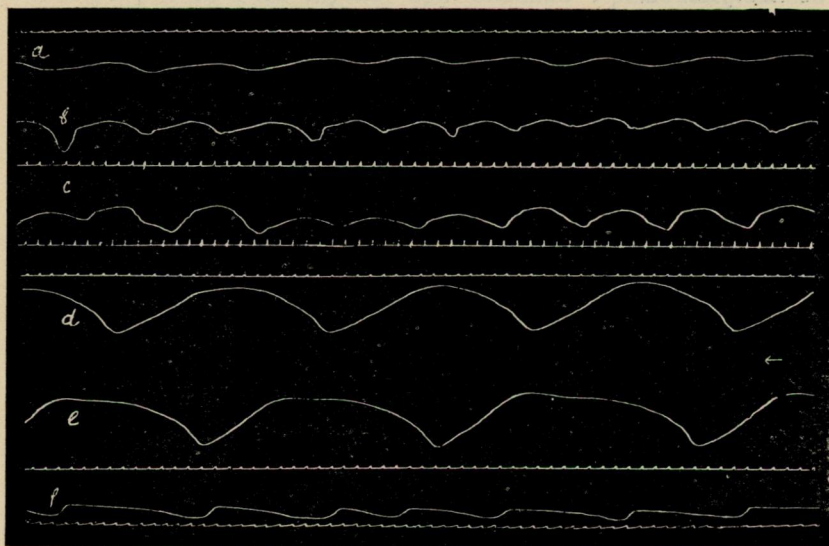


Рис. 14.

Отсюда видно, какія глубокія измѣненія вызываетъ CO_2 при прекращеніи доставки O_2 въ организмъ насекомого и какъ много нужно времени, чтобы животное совершенно оправилось. Причины этихъ явленій будутъ болѣе подробно изложены въ главѣ IV, а здѣсь скажемъ нѣсколько словъ о работахъ *Babák'a* и *Foustka* (1907 г.) и *Babák'a* и *Rocék'a* (1909 г.).

Первые авторы нашли, что у личинокъ *Libellulidae* дыхательный ритмъ находится въ зависимости отъ снабженія дыхательнаго центра O_2 . Въ средѣ, бѣдной O_2 , дыханіе становится диспноитическимъ, при чемъ увеличивается какъ частота, такъ и глубина дыхательныхъ движеній. При изобиліи же O_2 дыханіе дѣлается эпноитическимъ и даже апноитическимъ, при чемъ

дыхательныя движенія могутъ отсутствовать по 30 и болѣе минутъ. Наступленіе dyspnoë можно было бы объяснить накопленіемъ CO_2 въ элементахъ нервной системы, но *Babák* и *Foustka* показали, что это не такъ. Накопленіе CO_2 при обильномъ снабженіи O_2 , оказываетъ совершенно иное дѣйствіе, нежели недостатокъ O_2 .

Можно, на примѣръ, повышать содержаніе CO_2 въ окружающей средѣ отъ малыхъ дозъ до очень большихъ, но если нервная система имѣетъ достаточно O_2 , то никакого dyspnoë не наступаетъ.

При малыхъ количествахъ CO_2 увеличивается только амплитуда, но это увеличеніе глубины сопровождается удлинениемъ инспираціи. При большихъ же количествахъ CO_2 наблюдается рѣзкое паденіе и частоты, и глубины дыхательныхъ движеній. Отсюда *Babák* и *Toustka* дѣлаютъ заключеніе, что CO_2 вообще не оказываетъ возбуждающее дѣйствіе на дыхательный центръ, а освобождающимъ раздраженіемъ (*Auslösungsgreiz*) является недостатокъ O_2 . Подобные же результаты эти авторы получили и съ другими *Arthropoda*: *Oryctes*, *Melolontha*, *Decapoda* и др. Такого же мнѣнія и *Matula*, который предполагаетъ, что при избыткѣ кислорода всякая дѣятельность центрального дыхательнаго аппарата прекращается, достигая *maximum'a* только при недостаткѣ O_2 .

Дальнѣйшимъ развитіемъ этого положенія является работа *Babák'a* и *Rosék'a* (1909 г.) «о температурномъ коэффициентѣ дыхательной ритмики при богатомъ и бѣдномъ кислородномъ снабженіи дыхательнаго центра».

Эти авторы высчитали число дыхательныхъ движеній для каждаго градуса въ предѣлахъ отъ 4° до $34-37^{\circ}$ С. при разныхъ условіяхъ кислороднаго снабженія. На основаніи этихъ цифръ я составилъ двѣ кривыя: I—для среды бѣдной O_2 , II—для среды

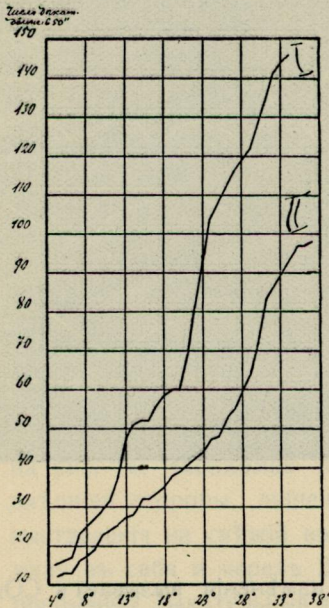


Рис. 15.

богатой этимъ газомъ, которыя и представлены на рис. 15, гдѣ на оси абсциссъ нанесены градусы, а на оси ординатъ число дыхательныхъ движеній въ 50". Изъ этой таблицы видно, что 1) число дыхательныхъ движеній повышается съ повышеніемъ т-ры, какъ объ этомъ уже говорилось раньше, 2) что увеличеніе частоты тѣмъ больше, чѣмъ выше т-ра, и 3) что частота возрастаетъ значительно быстрѣе въ средѣ бѣдной O_2 , чѣмъ въ средѣ, имѣющей O_2 въ достаточномъ количествѣ. Изъ той же таблицы видно, что разница между числомъ дыхательныхъ движеній въ 1 и во 2-мъ случаѣ при низкихъ т-рахъ минимальна (всего 3.5), при высокихъ же достигаетъ maximum'a (при 34°, напр., 49).

Что касается температурнаго коэффиціента, то онъ очень различенъ какъ при разныхъ т-рахъ, такъ и при различной степени кислороднаго снабженія. Вотъ какія цифры были получены *Babák*'омъ и *Rosék*'омъ для этого коэффиціента (Q_{10}).

Т-ра	Q_{10} при недостаткѣ O_2 .	Q_{10} при обиліи O_2 .
4°—14°	3.4	2.4
5°—15°	3.3	2.4
6°—16°	3.5	2.4
7°—17°	2.4	2.1
8°—18°	2.2	2.1
9°—19°	2.2	1.9
10°—20°	2.1	1.7
11°—21°	2.1	1.7
12°—22°	2.2	1.7
13°—23°	2.0	1.6
14°—24°	2.0	1.5
15°—25°	2.1	1.5
16°—26°	2.1	1.6
17°—27°	2.1	1.6
18°—28°	2.1	1.7
19°—29°	2.0	1.6
20°—30°	2.0	1.8
21°—31°	2.1	2.0
22°—32°	1.9	2.0
23°—33°	1.6	2.0
24°—34°	1.4	2.0

На основаніи полученныхъ цифръ эти авторы приходятъ къ слѣдующимъ выводамъ:

1) Температурный коэффициент Q_{10} (для 10°) колеблется между крайними величинами 1.3 и 3.5.

2) Q_{10} у личинок *Libellula*, дыхательный центр которых очень тонко регулирует свою деятельность в зависимости от кислородного снабжения, при недостатке O_2 выше (в среднем 2.2), чем при избытке его (в среднем 1.8). Эта разница Q_{10} -овъ достигает maximum'a при низких t -рахъ (3.4 и 2.4), и падаетъ при средних t -рахъ (2.1 и 1.6). При болѣе высокихъ t -рахъ наступаетъ сближеніе и уравниваніе ихъ значеній, а при t -рахъ $22-34^\circ$ въ избытке O_2 — Q_{10} даже больше, чемъ при его недостаткѣ.

3) На основаніи этого *Babák* приходитъ къ заключенію, что химическіе жизненные процессы въ дыхательномъ центрѣ, поскольку они обуславливаютъ ритмически проявляющіеся иннервационные разряды (импульсы) къ дыхательнымъ мускуламъ, качественно неодинаковы, смотря по условіямъ кислороднаго снабженія.

4) Что частота дыхательныхъ движеній при недостаткѣ O_2 при низкихъ и среднихъ температурахъ сильнѣе возрастаетъ, чемъ въ излишкѣ O_2 , *Babák* рассматриваетъ, какъ специальный случай общаго повышенія возбудимости центральной нервной системы, въ которой вслѣдствіе колебаній кислородной доставки появляются значительныя измѣненія обмѣна веществъ, а это рѣзко сказывается на измѣненіи возбудимости.

На основаніи этого общаго свойства центральной нервной системы въ томъ ея участкѣ, который связанъ съ иннервацией дыхательной мускулатуры, развился специальный регулирующий механизмъ, благодаря которому при недостаточномъ снабженіи O_2 возбудимость повышается, что ведетъ къ усиленію и учащенію дыхательныхъ импульсовъ къ мускулатурѣ, чемъ недостатокъ O_2 смягчается или даже устраняется вовсе.

Другими словами, дыхательный центръ, богато снабженный O_2 въ единицу времени при данной t -рѣ посылаетъ меньше импульсовъ, чемъ при недостаткѣ O_2 .

На основаніи этихъ наблюденій, а также опытовъ надъ другими *Arthropoda*, *Pisces*, лягушками и др. *Babák* и *Rocék* приходятъ къ заключенію, что недостатокъ O_2 есть дыхательный возбудитель (Reiz).

Литература къ третъей главѣ.

- 1878 г. *Flögel*. Über dem einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insectenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30 Suppl.
- 1879 » *Brandt*. Über das Nervensystem der Laufkäfer, Diptera, Wespen, Strepsiptera, Lamellicornia, Hemiptera. Horae Societatis entomologicae Rossicae. Bd. 14 и 15.
- 1880 » *Michels*. Beschreibung des Nervensystems von *Oryctes nasicornis* im Larven-Puppenund Käferzustande. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34.
- 1881 » v. *Cattie*. Beiträge zur Kenntniss der Chorda Supra-spinalis der Lepidoptera und des centralen, peripherischen und sympathischen Nervensystems der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.
- 1895 » *Pawlowa*. Zum Bau des Eingeweide-Nervensystems der Insecten. Zool. Anzeiger. Bd. 18.
- 1903 » *Packard*. A text book of entomology. New-York.
- 1910 » *Georg Holste*. Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 96.
- Berlese*. Gli Insetti. Vol. II. Systema nervoso ed organi del senso.
- 1911 » *Sasse*. Zur Physiologie des Nervensystems der Insecten. Zeitschr. f. allgem. Physiolog. Bd. 13.

Физиологія.

- 1860 » *Faivre*. De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytiques. Annal. des Sc. nat. Zool. 4 ser. t. 13.
- 1864 » *Baudelot*. De l'influence du système nerveux sur la respiration des insectes. Annal. des Sc. natur. Zool. 5 Ser. t. 2.
- 1875 » *Faivre*. De l'influence du système nerveux sur la respiration chez un insecte, le *Dytiscus marginalis*. Compt. rend. Ac. Sc. t. 80. Цит. по *Babák*'y.
- 1880 » *Luchsinger*. Über das Respirationscentrum der Libellenlarven. Arch. f. d. gesam. Phys. von Pflüger. Bd. 22.
- 1882 » *Dönhoff*. Beiträge zur Physiologie. § III. Das Atmungscentrum der Honigbiene. Arch. f. (Anat. u.) Physiol.
- 1883 » *Langendorff*. Studien über die Innervation der Atembewegungen § VI. Das Atmungscentrum der Insecten. Arch. f. (Anat. u.) Physiol.
- 1907 » *Babák* u. *Foustka*. Untersuchungen über Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven. Pflüger's Arch. Bd. 119.
- 1909 » *Babák* u. *Rocék*. Über den Temperatur coefficienten des Atemrhythmus bei reichlicher und ungenügender Versorgung des Atemcentrums mit Sauerstoff. Pflüger's Arch. Bd. 130.
- 1911 » *Matula*. Untersuchungen über Funktion des Zentralnervensystems bei Insecten. Pflüger's Arch. Bd. 138.
- 1912 » *Babák*. E. Untersuchungen über die Atemzentrentätigkeit bei den Insecten. I. Über die Physiologie der Atemzentren von *Dytiscus* mit Bemerkungen über die Ventilation des Tracheensystems. Pflüger's Arch. Bd. 147.

ГЛАВА IV.

Внутренний механизм дыхания (обмѣнъ газовъ) и асфиксія.

А. Значеніе и участіе стигмъ въ актѣ дыхания.

Внѣшній механизмъ дыхания насѣкомыхъ — дыхательныя движенія въ настоящее время изучены сравнительно хорошо, внутренній же — до сихъ поръ глубоко скрытъ отъ насъ, оставляя широкое поле для всякихъ гипотезъ и предположеній.

Воздухъ вдыхается и выдыхается черезъ стигмы, но что дѣлается со вдыхаемымъ воздухомъ дальше, какъ попадаетъ онъ въ мельчайшія развѣтвленія трахей, какъ и гдѣ происходитъ отдача O_2 тканямъ, какъ и гдѣ ткани отдаютъ CO_2 — все это извѣстно очень и очень неудовлетворительно.

Оставляя, покаместъ, эти вопросы въ сторонѣ, посмотримъ каково значеніе отдѣльныхъ стигмъ и отвѣтимъ на вопросъ, всѣ ли онѣ необходимы для акта дыхания или нѣтъ.

Тотъ фактъ, что дыханіе у насѣкомыхъ совершается черезъ стигмы былъ доказанъ еще въ 1737 г. *Réaumur*'омъ, который, однако, держался страннаго воззрѣнія, что только вдыханіе происходитъ черезъ стигмы, выдыханіе же черезъ *anus*, ротовое отверстіе и всю поверхность тѣла и *Bonnet* въ 1768 г. Оба замазывали стигмы масломъ и наблюдали, что уже черезъ небольшой промежутокъ времени наступалъ общій параличъ и смерть. Если же обмазать масломъ все тѣло, но оставить стигмы открытыми, то никакихъ разстройствъ не наблюдается. (Интересно, что *Moldenhawer*, продѣлавшій очень много опытовъ въ этомъ направленіи, пришелъ какъ-разъ къ противоположному выводу).

Тоже наблюдалъ *Treviranus* (1814 г.) надъ *Meloe maialis* и *Landois* надъ личинками *Cossus*. *Bonnet* и *Treviranus* нашли

затѣмъ, что если оставить не закрытой хотя бы одну пару стигмъ, то насѣкомое чувствуетъ себя совершенно нормально и, если и наблюдается частичный параличъ тѣхъ частей тѣла, въ области которыхъ лежатъ замазанныя стигмы, то онъ скоро проходитъ, не оставляя никакого слѣда.

Тоже наблюдалъ я надъ личинками *Oryctes nasicornis*. Если у нихъ оставить открытой даже одну только стигму, то дыханіе совершается совершенно правильно и никакихъ поражений не наступаетъ.

Landois (1867 г.) же нашелъ, что при одностороннемъ закрытіи стигмъ, на этой же сторонѣ наступаетъ двигательный параличъ и уменьшеніе числа сердечныхъ сокращеній (напримѣръ, у нормальнаго насѣкомаго сердце даетъ 37 сокращеній въ 1', тогда какъ при закрытыхъ на одной сторонѣ стигмахъ число это черезъ 22' падаетъ до 21 въ 1'). При полной же заклеянкѣ стигмъ уже черезъ 7 мин. наступаетъ общее разслабленіе мускулатуры, сильное замедленіе сердечной дѣятельности и, наконецъ, черезъ 12 часовъ животное умираетъ.

Изъ этихъ фактовъ, такимъ образомъ, видно: 1) что дыханіе совершается черезъ стигмы и 2) что для безостановочности жизненныхъ процессовъ всѣ стигмы не необходимы.

Далѣе уже на основаніи анатомическихъ данныхъ можно предположить, что значеніе различныхъ стигмъ очень не одинаково. Именно, наиболѣе важными являются тѣ стигмы, которыя ведутъ въ болѣе крупныя или болѣе развѣтвленныя трахеи. Такими стигмами является, напримѣръ, первая пара абдомена, особенно, если грудныя стигмы отсутствуютъ. Въ послѣднемъ случаѣ эта пара открываетъ входъ не только въ соотвѣтствующія абдоминальныя, но также и въ чрезвычайно важныя грудныя и головныя трахеи, благодаря чему черезъ нее должно проходить наибольшее количество воздуха. Въ томъ случаѣ, если существуетъ грудная пара, она получаетъ преобладающее значеніе, особенно большое въ томъ случаѣ, если нервная система насѣкомаго сильно концентрирована, такъ какъ въ этомъ случаѣ на эту пару выпадаетъ главная роль по снабженію нервной системы O_2 . Вообще можно сказать, какъ это указывалъ еще *Reaumur*, что переднія стигмы болѣе важны, чѣмъ заднія, такъ какъ наиболѣе важные органы лежатъ всегда больше въ передней части тѣла.

Эти выводы вполне подтверждаются наблюденіями *Newport'a* (1836 г.). Онъ погружалъ подъ воду различныхъ насѣкомыхъ:

бабочекъ, стрекозъ и другихъ, при чемъ какъ взрослыхъ, такъ и личинокъ, и куколокъ, и наблюдалъ за пузырьками воздуха, которые въ видѣ серебристыхъ шариковъ выходили изъ стигмъ. При этомъ можно было видѣть, какъ у бабочекъ, напимѣръ, величина пузырьковъ постепенно уменьшается отъ передняго конца тѣла къ заднему, являясь максимальной на 1-й и 2-й парахъ стигмъ.

Тоже наблюдается и во время метаморфозы, когда первая пара стигмъ рѣзко отличается отъ остальныхъ своей крупной величиной. Такимъ образомъ, передняя часть тѣла можетъ, по-видимому, получать больше воздуха, чѣмъ задняя. Еще рѣзче это явленіе наблюдалъ *Newport* у *Bombus*, который погружался подъ воду и оставался тамъ до наступленія асфиксіи.

Первое время, при каждой экспираціи отъ стигмъ отрываются пузырьки, постепенно уменьшающіеся отъ передняго конца тѣла къ заднему. Затѣмъ эти пузырьки перестаютъ отрываться отъ стигмъ, а попеременно втягиваются и выталкиваются. Въ дальнѣйшемъ пузырьки начинаютъ мало-по-малу исчезать, при чемъ это исчезаніе идетъ очень правильно отъ задняго конца къ переднему.

Такія же явленія наблюдалъ я у *Gryllotalpa vulgaris*.

Что касается личинокъ, то *Newport* нашелъ, что у нихъ дыханіе совершается болѣе равномѣрно всѣми стигмами. *Bonnet* же наблюдалъ, что наиболѣе крупные пузырьки выходятъ изъ 1-й и послѣдней паръ стигмъ. Я лично у личинокъ *Oryctes nasicornis* никакой разницы въ величинѣ пузырьковъ, отходящихъ отъ разныхъ стигмъ, установить не могъ.

В. Обновленіе воздуха. Механика газоваго обмѣна.

Теперь нужно рѣшить самый интересный, но, вмѣстѣ съ тѣмъ, и самый трудный и малодоступный изслѣдованію вопросъ, или правильнѣе, нѣсколько вопросовъ. Именно, какъ совершается движеніе газовъ по трахеямъ, благодаря чему возможна вентиляція мельчайшихъ развѣтвленій трахей, какъ и гдѣ поступаютъ газы изъ трахей въ ткани и обратно изъ тканей въ трахеи, какъ происходитъ у насѣкомыхъ связываніе O_2 , при наличности какихъ элементовъ,—вотъ на что нужно отвѣтить, если мы желаемъ имѣть полную картину дыхательныхъ процессовъ у *Insecta*.

Какъ уже было сказано раньше, сами трахеи лишены активныхъ движеній. Наблюдения Comparetti (1800 г.), подтверждаемая *Treviranus*'омъ, что обнаженные трахеи способны самостоятельно сжиматься и расширяться представляютъ заблужденіе, ибо въ стѣнкахъ трахей совершенно не существуетъ необходимой для этого мускулатуры, единственные самостоятельныя движенія трахей—ихъ расширеніе происходятъ совершенно пассивно, благодаря упругости тэнидій (см. главы I и II). Сжатіе же ихъ должно обуславливаться причинами, лежащими внѣ ихъ, именно, всевозможными движеніями окружающихъ органовъ. Трахеи въ громадномъ числѣ пронизываютъ все тѣло насѣкомаго, заходятъ своими вѣтвями во всѣ органы и во всѣ самые укромные уголки тѣла, при чемъ онѣ очень прочно и тѣсно соединяются съ окружающими тканями.

Поэтому всякія измѣненія въ объемѣ окружающихъ тканей и органовъ, сказываются на измѣненіи просвѣта трахей. И *Landois* (1867 г.) совершенно правъ, когда говоритъ, что передвиженію воздуха по трахеямъ способствуютъ всякія движенія, какъ произвольныя, такъ и непроизвольныя, какъ касающіяся всего насѣкомаго, такъ и отдѣльныхъ его частей—внутреннихъ или внѣшнихъ—безразлично. Онъ указываетъ на слѣдующіе факторы, способствующіе передвиженію трахейнаго воздуха:

1) всевозможныя движенія тѣла вообще (бѣганіе, ползаніе, прыганіе, летаніе и т. п.);

2) многія трахеи пронизываютъ своими вѣтвями мускульныя волокна, благодаря чему при каждомъ сокращеніи послѣднихъ происходитъ и сжатіе трахей;

3) всякія постоянно совершающіяся рефлекторныя движенія, какъ-то: движеніе сердца, пищеварительнаго канала и проч. У личинокъ комара, не имѣющихъ спеціальныхъ дыхательныхъ движеній, *Babák* наблюдалъ сокращеніе трахей, вызываемое пульсаціей сердца;

4) нѣкоторое значеніе имѣетъ кровяной токъ;

5) спеціальныя дыхательныя движенія (описанныя во II главѣ) и, наконецъ, сюда же можно отнести

6) согласно мнѣнію *Holmgren*'а, сокращеніе концевыхъ клѣтокъ, которыя по его изслѣдованію обхватываютъ тончайшіе капилляры трахей.

Признавая значеніе этихъ условій, нельзя, вмѣстѣ съ тѣмъ, отрицать, что они недостаточны для того, чтобы прогнать воздухъ въ отдаленнѣйшія и мельчайшія вѣточки трахейной

системы. И Babák, напр., держится мнѣніе «dasz auch durch die ausgiebigsten Atembewegungen nur die Tracheenhauptstämme ventiliert werden» и что «die Atembewegungen zuweilen nur der Durchmischung des Luftinhaltes daselbst dienen».

Здѣсь въ этихъ трахейныхъ капиллярахъ, благодаря присутствію только сильно истонченной интимы обмѣнъ O_2 и CO_2 можетъ происходить легче, чѣмъ въ болѣе крупныхъ трахейныхъ стволахъ, но зато сопротивление здѣсь, по мнѣнію Miall и Denny, должно быть громадно и для преодоленія его должны, очевидно, существовать спеціальныя приспособленія.

Какъ на аппаратъ, способствующій проникновению воздуха въ наиболѣе мелкія развѣтвленія трахей, *Landois* первый указалъ на имъ же описанный трахейный запираательный аппаратъ (Tracheenverschlussapparat, Epiglottis—старыхъ авторовъ), помѣщающійся на трахей въблизи стигмы и при помощи особаго мускула, могущій плотно закрывать трахейное отверстіе. Вотъ какъ описываетъ его участіе въ актѣ дыханія *Landois*: «Мы думаемъ, что при дѣйствіи только этихъ факторовъ (дыхательныя движенія, общія движенія и пр.) воздухъ не могъ бы проникнуть въ конечныя вѣтви ни въ какомъ количествѣ, потому, что сколько воздуха вошло бы черезъ стигмы, столько бы и вытолкнулось обратно, безъ того, чтобы достигнуть конечныхъ развѣтвленій. Но тутъ то и вступаетъ въ дѣйствіе запираательный аппаратъ.

Когда начинается вдыханіе, эти аппараты открываются животнымъ и въ тѣло входитъ порція воздуха, послѣ чего аппаратъ закрывается. Если теперь всѣ движущіеся органы придутъ въ дѣйствіе, воздухъ, уже не могущій выйти черезъ стигмы, необходимо долженъ устремляться во всѣ развѣтвленія трахейной системы. Затѣмъ стигмы раскрываются и воздухъ уходитъ изъ тѣла. Безъ запираательнаго аппарата невозможно дыханіе насѣкомыхъ».

Наличность попеременнога открыванія и закрыванія стигмъ наблюдалъ еще *Newport* (1836), который описалъ «игру» стигмъ у личинокъ и куколокъ. Тоже наблюдалъ *Sorg* (1805), который нашелъ, что стигмы *Lucanus cervus* даютъ 20—25 сокращеній въ 1', стигмы *Gryllus viridis*—50—55 въ 1', *Sphinx euphorbiae*—20 въ 1'. *Schwabe* принимаетъ даже, что стигмы *Mecostethus grossus* обладаютъ способностію независимо другъ отъ друга и отъ дыханія насѣкомаго открываться и закрываться. Нѣкоторые авторы считаютъ, что дѣятельность ихъ совершенно независима

отъ центральной нервной системы и описываютъ спеціальныя ганглии, располагающіеся недалеко отъ стигмъ. Согласно даннымъ *Landois*, въ экспираціи, подразумѣвая подъ этимъ понятіемъ сжатіе абдомена, слѣдуетъ такимъ образомъ различать двѣ фазы: 1) фазу являющуюся продолженіемъ инспираціи, которую можно обозначить «внутренней» инспираціей, такъ какъ при этомъ, по *Landois*, происходитъ вхожденіе воздуха въ конечныя развѣтвленія трахейной системы и 2) фазу собственно экспираціи.

Значеніе запирательнаго аппарата этимъ, однако, не ограничивается. Такъ, очень важную роль онъ играетъ при полетѣ (см. II гл.). По мнѣнію *Landois*, *Krancher*'а и др. насѣкомое передъ полетомъ наполняетъ воздухомъ всѣ воздухоносныя полости и затѣмъ, зажавши этотъ воздухъ запирательнымъ аппаратомъ, отправляется въ воздушное путешествіе. Большое значеніе, затѣмъ, онъ имѣетъ какъ регуляторъ поступленія и выходенія воздуха. На значеніе его при явленіяхъ асфиксіи будетъ указано дальше.

Не слѣдуетъ также игнорировать мнѣніе *Graham*'а, который для объясненія дыханія насѣкомыхъ предлагаетъ законы диффузіи газовъ. И пока нѣтъ точныхъ опытовъ касательно этого вопроса, слѣдуетъ при актѣ дыханія также значеніе послѣдняго способа обмѣна газовъ. Возможность его и достаточность для потребностей организма косвенно доказываютъ наблюденія *Plateau* (1887 г.). Онъ изслѣдовалъ дыханіе пауковъ и скорпіоновъ и не могъ здѣсь найти даже намековъ на дыхательныя движенія ни способомъ графическимъ, ни способомъ проэкціоннымъ. На основаніи этого явленія можно предположить или, что газообмѣнъ у *Arachnoidea* происходитъ путемъ только диффузіи, или же, что дыхательныя движенія происходятъ здѣсь «внутрилегочно», распространяясь только на скрытые отъ глаза дыхательныя органы. Что тутъ въ дѣйствительности имѣетъ мѣсто, пока сказать нельзя. Служатъ ли поперечныя мускульныя столбики легочныхъ септъ для вентиляціи легкихъ, какъ думалъ *Mac Leod* (1884 г.), или же они своими сокращеніями только помогаютъ передвиженію крови, какъ предполагаетъ *Berteaux* (1889 г.)—неизвѣстно.

Что касается теперь вопроса, гдѣ совершается обмѣнъ газовъ, на всемъ ли протяженіи трахей, или же только въ трахейныхъ капиллярахъ, то на это отвѣтить пока мѣстъ совершенно нельзя въ сколько-нибудь опредѣленной формѣ, такъ

что приходится довольствоваться предположениями и основываться почти исключительно на анатомических данныхъ.

Какъ извѣстно, трахеи по своему характеру представляютъ впячиванія эктодерма (см. гл. I), при чемъ хитинъ наружныхъ покрововъ образуетъ «хитиновую интиму» съ хитиновыми выростами и утолщеніями—тенидіями; гиподермисъ же наружныхъ покрововъ образуетъ «перитонеальную мембрану». Въ трахейныхъ капиллярахъ дѣло обстоитъ болѣе просто, именно здѣсь отсутствуютъ тѣнидіи и перитонеальная мембрана, а интима дѣлается очень тонкой.

Holmgren (1896 г.) различаетъ въ тончайшихъ развѣтвленіяхъ даже особый респираторной эпителий. На основаніи такого различія въ анатомическомъ строеніи большинство авторовъ думаетъ, что газообмѣнъ совершается только въ концевыхъ вѣтвяхъ трахей, въ тонкостѣнныхъ «капиллярахъ», остальные же части трахейной системы играютъ роль только проводящихъ путей.

M. Schultze (1865 г.) наблюдая, что концевыя трахейныя клѣтки окрашиваются въ свѣтящихся клѣткахъ *Lampyris osmievой* кислотой въ черный цвѣтъ, предполагалъ, что онѣ способны жадно связывать O_2 .

Wielowiejski (1882 г.) на этомъ основаніи разсматривалъ клѣтки концевыхъ капилляровъ, какъ склады O_2 , подобные складамъ въ красныхъ кровяныхъ шарикахъ. Того же мнѣнія *Holmgren* (1896 г.) и *Prenant* (18⁹⁹₀₀ г.) Эти наблюденія, какъ видно, могутъ служить косвеннымъ доказательствомъ теоріи «капиллярнаго» обмѣна газовъ. Но дѣйствительно ли эта теорія права, сказать нельзя. Во всякомъ случаѣ несомнѣнно одно—это, что обмѣнъ газовъ съ наибольшей легкостью можетъ совершаться только въ трахейныхъ «капиллярахъ», другія же части дыхательной системы въ отношеніи проходимости менѣе удобны.

Что касается противнаго мнѣнія, что обмѣнъ газовъ совершается на всемъ протяженіи трахей, то оно также не можетъ претендовать на всеобщее признаніе, хотя и приводитъ въ свою пользу нѣсколько очень интересныхъ соображеній. Сторонники этого взгляда, основываясь на томъ, что трахеи есть ни что иное, какъ модифицированный кожный покровъ, и самое трахейное дыханіе разсматриваютъ, какъ модифицированное кожное дыханіе. Что кожное дыханіе у насѣкомыхъ во многихъ случаяхъ дѣйствительно имѣетъ мѣсто, можно видѣть изъ наблю-

деній *Weismann*'а (1864 г.), который показалъ, что у нѣкоторыхъ водныхъ личинокъ наружные покровы отличаются отъ таковыхъ же взрослыхъ формъ своей очень незначительной толщиной, и что параллельно этому у нихъ почти отсутствуютъ трахеи и стигмы. У многихъ *Muscidae* *Weismann*, далѣе, наблюдалъ, что хотя у нихъ и есть трахеи, но первоначально онѣ воздухомъ не наполнены. И только при дальнѣйшемъ развитіи въ нихъ начинаютъ мало-по-малу появляться воздушные пузырьки, какъ въ начальныхъ частяхъ трахей, такъ и въ мельчайшихъ ихъ развѣтвленіяхъ, при чемъ стигмы все еще закрыты. По наблюденіямъ *Bernhard*'а и *Milne-Edwards*'а, кожное дыханіе имѣетъ мѣсто у молодыхъ личинокъ *Ephemera* и *Perlida*.

Во всѣхъ этихъ случаяхъ, такимъ образомъ, нужно признать существованіе кожного дыханія, но дѣлать изъ этого какія-либо общія заключенія относительно газоваго обмѣна въ трахеяхъ—преждевременно.

Заканчивая теперь вопросъ о механизмѣ газоваго обмѣна у насѣкомыхъ, скажемъ нѣсколько словъ о *дыхательныхъ красящихъ веществахъ*. Если мы сравнимъ дыхательную систему позвоночныхъ съ такой же насѣкомыхъ, то увидимъ громадную разницу. Тогда какъ у первыхъ дыхательная система сильно локализована, у насѣкомыхъ, наоборотъ, она отличается сильной развѣтвленностью (см. гл. 1), пронизывая своими вѣтвями, все тѣло, всѣ органы животнаго. Въ связи съ этимъ совершенно различно и значеніе крови и кровеносной системы. У позвоночныхъ кровь имѣетъ двѣ функціи: питательную и, благодаря существованію гемоглобина, дыхательную. У насѣкомыхъ за кровью сохранилась только первая функція, вторая же сдѣлалась совершенно лишней, благодаря необычайно широкой распространенности трахейной системы, которая и взяла на себя эту вторую функцію.

Такъ-что у *Insecta*, можно сказать, каждая клѣтка получаетъ свой O_2 непосредственно изъ первыхъ рукъ—изъ трахейныхъ вѣточекъ, при чемъ безразлично, заканчиваются ли эти вѣточки въ самой протоплазмѣ, какъ думали *Leydig*, *Kupffer* и др., или же между клѣтками, какъ предполагали *Kölliker*, *Emery* и другіе авторы. На основаніи этого уже а priori можно предположить, что спеціальныя респираторныя красящія вещества крови насѣкомымъ не нужны, и что ихъ можно ожидать только у *Tracheata* съ локализованной дыхательной системой или же при особыхъ условіяхъ.

Что это такъ, показалъ еще *Krukenberg*, который нашелъ, что кровь насѣкомыхъ не измѣняется въ цвѣтъ при пропусканіи O_2 , при пропусканіи же CO_2 даетъ меланины. Дальнѣйшія наблюденія подтвердили это. (Эти явленія, конечно, не исключаютъ возможности существованія у насѣкомыхъ ахроглобиновъ, безцвѣтныхъ образованій способныхъ фиксировать O_2).

Наемoglobin былъ найденъ только въ крови нѣкоторыхъ личинокъ *Musca* и многихъ изъ рода *Chironomus*. При чемъ *Lankester* и *Miall* показали, что присутствіе *Hb* у личинокъ *Chironomus* обусловлено ихъ образомъ жизни, именно, онѣ живутъ на днѣ водныхъ бассейновъ среди продуктовъ гніенія въ ими самими вырытыхъ углубленіяхъ, т. е., другими словами, въ условіяхъ чрезвычайно неблагоприятныхъ обновленію воздуха. Что здѣсь появленіе гемоглобина дѣйствительно вызвано затрудненной кислородной доставкой, видно изъ того: 1) что личинки *Chironomus*, живущія на поверхности воды, т. е. при достаточномъ кислородномъ снабженіи гемоглобина не имѣютъ, и 2) что гемоглобинъ—имѣющія *Chironomus* менѣе чувствительны къ недостатку O_2 и долѣе сопротивляются асфиксії, какъ показали *Miall* и *Schneider*, чѣмъ ихъ не окрашенные родственники.

Что касается гематина, то онъ описанъ *Rollet* у многихъ насѣкомыхъ. Черная же окраска, наблюдавшаяся въ крови многихъ *Insecta*, большею частью не связана съ дыханіемъ и основывается, по мнѣнію *Fürth'a* и *Schneider'a* (1901 г.), на дѣйстви оксидирующаго фермента, тирозиназы и др., на находящійся въ крови хромогенъ.

Далѣе относительно зеленого, желтаго и краснаго пигментовъ, наблюдаемыхъ у многихъ *Lepidoptera*, *M. von Linden* (1903 г.) нашла, что они, образуются за счетъ принятаго съ пищей хлорофилла, при чемъ пигментъ *Vanessa*, напр., обнаруживаетъ большое сходство съ билирубиномъ, уробилиномъ, хлорофилломъ и каротиномъ. Благодаря способности легко измѣнять свою окраску при окисленіи и возстановленіи, *v. Linden* приписываетъ этому пигменту дыхательную функцію.

Что касается содержанія газовъ въ крови насѣкомыхъ, то этотъ вопросъ выясненъ пока мало. *Griffiths* (1892 г.) въ крови *Lepidoptera* и *Coleoptera*, напр., нашелъ 16—17% O_2 и 33—35% CO_2 . Совершенно другіе результаты получили *Barratt* и *Arnold* (1911 г.), которые въ крови *Dytiscus* и *Hydrophilus* нашли 3·8—6·7%— CO_2 и 1·8—1·9%— N_2 и неизмѣримо малая количества O_2 .

С. Асфиксія.

Насѣкомыя, столь интересныя во многихъ отношеніяхъ давно уже обращали вниманіе изслѣдователей своей удивительной способностью продолжительное время обходиться безъ O_2 и противостоятъ дѣйствію различныхъ ядовитыхъ газовъ, тѣмъ болѣе удивительной, что по энергіи дыхательныхъ процессовъ насѣкомыя стоятъ рядомъ съ млекопитающими.

Еще *Lyonnet* указывалъ, что личинки *Cossus ligniperda* могутъ оставаться подъ водой живыми въ теченіе 18 дней. *Sorg* (1805 г.), какъ на примѣръ способности насѣкомыхъ довольствоваться минимальными количествами O_2 , указываетъ на насѣкомыхъ, живущихъ въ землѣ и гніющемъ деревѣ. *Humphry Davy*, затѣмъ, описываетъ насѣкомыхъ, живущихъ въ морской водѣ, столь богатой CO_2 и сѣрнистыми соединеніями, что она являлась смертельной для другихъ животныхъ. *Tréviranus* (1814 г.), погружая насѣкомыхъ въ воду и масло, нашелъ, что они отличаются необычайной выносливостью. Очень много опытовъ сдѣлалъ, далѣе, въ этомъ направленіи *Newport* (1836 г.). Онъ дѣйствовалъ на насѣкомыхъ H_2 , H_2O , CO_2 , NO и Cl , HCN и другими и нашелъ, что сначала у насѣкомыхъ наступаетъ учащеніе дыхательныхъ движеній, а потомъ мнимая смерть. Согласно его опытамъ личинки *Bombus*, *Vespa*, затѣмъ *Agapea* и др. могутъ жить въ атмосферѣ H_2 двѣнадцать часовъ, въ водѣ—около двухъ часовъ, тогда какъ Cl и HCN дѣйствуютъ почти мгновенно. Подобно H_2 по наблюденіямъ *Milne Edwards'a* (1857 г.) надъ долгоносиками дѣйствуетъ и H_2S . *Arnold* и *Luchsinger* нашли, затѣмъ, что личинки майскаго жука послѣ 24—48 часового пребыванія въ безкислородной средѣ на воздухѣ очень быстро приходятъ въ себя.

Много опытовъ далѣе было сдѣлано въ этомъ отношеніи *Plateau* (1890 г.). Онъ погружалъ различныхъ насѣкомыхъ подъ H_2O и нашелъ, что животныя, очень подвижныя (какъ *Gyrinus*), погибаютъ уже черезъ 3 часа, тогда какъ *Geophilus longicornis* изъ *Myriapoda* и многіе жуки могутъ переносить погруженіе безъ вреда отъ 4 до 15 дней. Интересно при этомъ, что водные жуки, хотя при погруженіи и находятся въ сравнительно родной средѣ, однако, гораздо быстрѣй погибаютъ, чѣмъ ихъ сухопутные родственники.

Къ такимъ же результатамъ пришелъ и *Devaux* (1891 г.), у котораго погруженные подъ воду муравьи жили отъ 2 до 5 дней, что онъ объяснялъ «интрамолекулярнымъ дыханіемъ» или же дыханіемъ черезъ кожу.

Griffiths (1892 г.), наконецъ, помѣщалъ *Lucanus cervus* въ атмосферу, содержащую 60% Cl и, несмотря на это, жуки оставались живыми въ теченіе 6 и болѣе дней. Другія насѣкомыя могутъ жить въ атмосферѣ съ 40—70% CO_2 и остаются совершенно нормальными!

Какъ мало чувствительны насѣкомыя къ недостатку O_2 и къ разнымъ ядовитымъ средамъ, показываютъ далѣе мои

собственные наблюденія,

произведенныя надъ *Oryctes nasicornis*, (личинка и imago), надъ тараканами, *Lucanus cervus*, *Cetonia aurata* и мухами, которыхъ я подвергалъ дѣйствию CO_2 , CO , H_2O , HCN , паровъ I , кромѣ того, вазелина и спирта. Въ своихъ опытахъ я, съ одной стороны, хотѣлъ опредѣлить, какимъ процентнымъ количествомъ O_2 могутъ довольствоваться насѣкомыя, не обнаруживая явленій удушенія, а съ другой стороны, какъ долго они могутъ жить при полномъ замѣщеніи атмосфернаго воздуха одной изъ вышеуказанныхъ средъ.

а) Минимальныя количества O_2 и максимальныя количества CO_2 и CO , при которыхъ еще возможна жизнь насѣкомыхъ.

Для выясненія перваго вопроса брался градуированный цилиндръ, наполнялся водой и ставился открытымъ концомъ также въ воду. Послѣ этого сюда впускалось 20 ссм. O_2 изъ газометра и въ эту атмосферу помѣщалось насѣкомое, которое, во избѣжаніе погруженія подъ воду, клалось на пробку. Затѣмъ сюда же впускалось желаемое количество CO_2 или CO .

Въ чистомъ O_2 животное, повидимому, чувствуетъ себя превосходно, хотя дыхательныя движенія рѣже нормальныхъ и изрѣдка прерываются болѣе или менѣе продолжительными паузами—(арпоё).

Послѣ того, какъ насѣкомое пребыло въ O_2 10 минутъ я началъ прибавлять сюда углекислоту порціями по 5 ссм., при чемъ оказалось, что прибавленіе CO_2 до 60% не оказываетъ никакого вліянія на насѣкомое и только при 60% CO_2 наступаетъ слабое учащеніе дыханія. При дальнѣйшемъ прибавленіи

CO₂ дыхательныя движенія становятся неправильными, то глубокими и рѣдкими, то поверхностными и частыми. При 85% CO₂ такой характеръ дыханія сохранялся цѣлый часъ, послѣ чего CO₂ было прибавлено до 90%, при каковомъ содержаніи CO₂ дыхательныя движенія стали замедляться, угасать и, наконецъ, при 95% CO₂ прекратились совсѣмъ. Жукъ (*Oryctes*, *Lucanus*) падаетъ на спину и приходитъ въ состояніе, такъ сказать, оцѣпенѣнія (дремоты).

Именно, при встряхиваніи онъ какъ бы просыпается, движетъ ножками и усиками, а потомъ опять успокаивается. Въ такомъ состояніи жуки пробыли 50 часовъ, послѣ чего были выставлены на свѣжій воздухъ, гдѣ уже черезъ 5 минутъ сдѣлались вполнѣ нормальными.

Такой же опытъ былъ повторенъ надъ другими жуками, при чемъ CO₂ была замѣнена окисью углерода. Здѣсь, какъ и въ прежнемъ опытѣ, въ кислородное обиталище жука мало-по-малу впускалась окись углерода (CO). При чемъ даже въ присутствіи 70% CO жукъ оставался еще вполнѣ нормальнымъ. Но при дальнѣйшемъ прибавленіи CO дыхательныя движенія дѣлаются поверхностными и ускоренными. Начиная съ 80% CO дыхательныя движенія начинаютъ мало-по-малу замедляться, при чемъ при 85% они дѣлаются, вмѣстѣ съ тѣмъ, очень глубокими. Такой характеръ дыханія сохраняется въ неизмѣнномъ видѣ въ теченіе 1 ч. 50 м., послѣ чего количество CO было доведено до 93%, а потомъ до 97%; при такомъ количествѣ CO жукъ перевернулся на спину и остался совершенно неподвижнымъ. Такъ я его продержалъ 96 часовъ, при чемъ какъ и въ случаѣ съ CO₂ рефлексъ были вполнѣ сохранены. По истеченіи 96 часовъ жукъ былъ выставленъ на воздухъ, гдѣ черезъ 3 часа началъ производить дыхательныя движенія, сначала очень рѣдкія. Черезъ 5 часовъ, наконецъ, жукъ сдѣлался вполнѣ нормальнымъ.

Такимъ образомъ, изъ этихъ наблюденій видно, что для жуковъ вполнѣ достаточно 7—10% O₂ въ окружающей средѣ, чтобы жизненные процессы не нарушались. Съ другой стороны, насѣкомыя остаются вполнѣ нормальными при содержаніи въ окружающей средѣ 70—85% CO₂ и CO.

При 90—97% животныя теряютъ способность къ произвольнымъ движеніямъ, но рефлексъ на раздраженія вполнѣ сохраняются.

Теперь посмотримъ, какова продолжительность жизни насѣкомыхъ въ различныхъ средахъ при полномъ отсутствіи O₂.

в) Продолжительность жизни под водой.

Подъ воду были погружены личинки и взрослые формы *Oryctes nasicornis*. Попадая под воду личинки начинают змѣвидно извиваться и энергично двигаться все время брюшной стороной кверху. Такія движенія продолжаются 5—6 м., послѣ чего личинки сворачиваются въ кольцо и остаются совершенно неподвижными.

Часть этихъ личинокъ пробыла подъ водой 19 часовъ и на воздухѣ животныя сдѣлались вполнѣ нормальными уже черезъ 7 м. Другая часть пробыла 48 часовъ, на воздухѣ изъ восьми личинокъ ожили черезъ 3—4 часа только пять, остальные три оказались мертвыми.

У жуковъ при погруженіи подъ воду сначала наступаетъ сильное учащеніе дыхательныхъ движеній, связанное съ очень энергичными общими движеніями, а потомъ постепенное замедленіе ихъ и наконецъ остановка и мнимая смерть.

Въ такомъ состояніи жуки переносятъ погруженіе въ нѣкоторые случаи въ теченіе 60 часовъ.

Такіе же результаты я получилъ при погруженіи насѣкомыхъ въ 0.5% растворъ танина.

с) Продолжительность жизни въ вазелиновомъ маслѣ.

Сюда были погружены два жука и двѣ личинки. И тѣ и другіе сначала оживленно движутся, при чемъ жуки дольше (до 8 м.), чѣмъ личинки (до 5 м.). У жуковъ ясно выражены перистальтическія судороги. Дыханіе принимаетъ диспноитическій характеръ.

Черезъ 10 м. насѣкомыя лежатъ безъ всякихъ признаковъ жизни. Послѣ 45 часового пребыванія въ маслѣ животныя были выставлены на воздухъ. Здѣсь у жуковъ черезъ 1—1½ часа началась пульсация сердца, черезъ 4 часа наступили движенія ножекъ и усиковъ, и, наконецъ, черезъ 6 часовъ—появились и дыхательныя движенія. У личинокъ первые признаки жизни обнаружили позже, именно, черезъ 4½ часа.

д) Дѣйствіе паровъ іода.

Четыре личинки *Oryctes nasicornis* были посажены въ атмосферу, содержащую пары іода на 19 часовъ. Послѣ чего двѣ личинки оказались мертвыми, а двѣ ожили черезъ 5 часовъ.

е) Дѣйствіе спирта.

Hydrophilus piceus, опущенный въ абсолютный алкоголь, сначала бѣшенно движется, дыхательныя движенія достигаютъ громадной частоты, а потомъ сразу останавливается и умираетъ уже черезъ 40—90 минутъ послѣ погруженія. *Lucanus* умираетъ въ теченіе 10—15 м.

ф) Продолжительность жизни въ атмосферѣ углекислоты.

Тараканы. Попадая въ атмосферу чистой CO_2 , всѣ тараканы обнаруживаютъ слѣдующія явленія. Въ первый моментъ въ высшей степени оживленно бѣгаютъ (около 30—40"), потомъ подгибаютъ голову подъ брюшко, все тѣло потрясается судорогами, животное падаетъ на спину, и поднятыя вверхъ ножки приходятъ въ дрожательное состояніе.

Дыхательныя движенія при нормальныхъ условіяхъ простымъ глазомъ почти незамѣтныя, дѣлаются очень крупными и частыми. Такъ продолжается 1—1½ м., послѣ чего тараканы теряютъ всѣ видимыя признаки жизни и остаются въ такомъ состояніи до конца опыта.

Продолжительность пребыванія таракановъ въ CO_2 была различна—отъ 7 м. до 5 часовъ. Послѣ опыта всѣ тараканы возвращались къ жизни, но въ зависимости отъ продолжительности пребыванія въ CO_2 , черезъ разные промежутки времени, какъ видно изъ таблички.

Продолжительн. пребыванія. Первые признаки жизни

7 м.	черезъ 10''
20 м.	» 1½ м.
30 м.	» 6 м.
1 час.	» 10 м.
1 ч. 30 м.	» 13 м.
2 час.	» 20 м.
3 час.	» 45 м.
4 час.	» 50 м.
5 час.	» 3 час.

Явленія оживленія во всѣхъ случаяхъ происходятъ совершенно одинаково. Всегда сначала приходятъ въ движеніе голова и усики, черезъ нѣкоторое время начинается двигаться 1-я пара ножекъ, потомъ вторая и, наконецъ, третья. Первые движенія

животного очень неправильны и своеобразны: животное движется подогнув голову, шатается изъ стороны въ сторону, ноги путаются, и тараканъ то и дѣло падаетъ. И лишь мало-по-малу походка дѣлается твердой и увѣренной.

Cetonia aurata. Попадая въ CO_2 насѣкомое моментально замираетъ. Оживленіе происходитъ такъ же, какъ и у таракановъ.

Послѣ 5-тичасоваго пребыванія первыя движенія обнаружены черезъ 15 м., послѣ 7-часоваго пребыванія первыя движенія обнаружены черезъ 1 часъ, послѣ 12-тичасоваго изъ 3-хъ жуковъ ни одинъ не пришелъ въ себя.

Lucanus cervus. Попадая въ CO_2 , сначала стремительно бѣгаютъ. Дыханіе становится диспноитическимъ. Но уже черезъ 5—10 сек. животное впадаетъ въ «летаргію». Послѣ выставленія на свѣжій воздухъ оживаніе идетъ въ той же послѣдовательности, какъ и у таракановъ, т. е. отъ головы къ заднему концу тѣла. При чемъ и здѣсь продолжительность оживанія находится въ зависимости отъ продолжительности пребыванія въ CO_2 .

Напримѣръ, жукъ пробывшій въ CO_2 18 часовъ, началъ двигать усиками черезъ 25 мин. Послѣ 24-часоваго пребыванія онъ пришелъ въ себя только черезъ 2 часа. Послѣ 48-часоваго движенія усиковъ начались черезъ 2 часа, а движенія первой пары ножекъ только черезъ 9 часовъ. Совершенно же пришелъ въ себя жукъ только 15 часовъ спустя.

Послѣ 60-часоваго пребыванія всѣ 5 жуковъ, подвергнутыхъ опыту, оказались мертвыми.

Oryctes nasicornis. Въ атмосферу CO_2 были посажены жуки и личинки. Черезъ 5 м. всѣ они были совершенно неподвижными. Послѣ 20-тичасоваго пребыванія первыя движенія усиками и пульсація сердца начались черезъ 15 м. Послѣ 48-часоваго пребыванія—черезъ 50 м. Личинки менѣе выносливы, чѣмъ жуки. Такъ, ни одна изъ нихъ не перенесла 48-часоваго опыта, а послѣ 36 часовъ изъ 5 личинокъ ожили только 2. Что касается дыхательныхъ движеній, то объ этомъ уже сказано на стр. 245 и 246, гдѣ даны и соотвѣтствующія кривыя.

g) Продолжительность жизни въ атмосферѣ окиси углерода (CO).

Прежде чѣмъ изложить результаты, полученные мною касательно продолжительности жизни насѣкомыхъ въ окиси

углерода, необходимо сказать нѣсколько словъ о дѣйстви СО на организмъ животного.

Какъ извѣстно, СО является сильнымъ ядомъ для позвоночныхъ животныхъ: это обусловливается тѣмъ, что СО обладаетъ способностью соединяться съ гемоглобиномъ кровяныхъ шариковъ, образуя карбоксигемоглобинъ ($\text{Hb}-\text{CO}$), соединеніе приблизительно въ 100—150 разъ болѣе прочное, чѣмъ $\text{Hb}-\text{O}_2$ —оксигемоглобинъ. Благодаря этому гемоглобинъ теряетъ способность фиксировать кислородъ, и животное быстро умираетъ. У насѣкомыхъ, какъ уже было сказано на стр. 260, гемоглобина нѣтъ (за исключеніемъ *Chironomus*), а поэтому можно было бы ожидать, что СО для нихъ представляется газомъ безразличнымъ наподобіе H_2 или N_2 , какового мнѣнія и держались *Покровскій* (1866 г.), *Cl. Bernard* и другіе; которые нашли, что СО на безпозвоночныхъ вообще не оказываетъ никакого дѣйствія. Наблюденія *Krukenberg'a* (1880 г.) надъ *Lumbricus complanatus* показали, однако, что, по крайнѣй мѣрѣ, *Lumbricus* относится далеко не безразлично къ СО. Такъ, уже очень скоро, послѣ пропусканія СО, черви теряли чувствительность, весь оксигемоглобинъ ихъ крови переходилъ въ карбоксигемоглобинъ и въ среднемъ черезъ 24 часа животныя умирали при явленіяхъ полного расслабленія. Опыты *Wachholtz'a* и *Worgitzky* (1906 г.) надъ мучнымъ червемъ въ противоположность этому, показали, что эти животныя способны даже ассимилировать СО. Изъ ихъ наблюденій видно, что мучные черви въ атмосферѣ $\text{O}_2 + \text{CO}$ не только не страдаютъ, но даже поглощаютъ СО въ довольно значительныхъ количествахъ. Такъ, напр., количество поглощенной окиси углерода на кило-часъ колебалось въ предѣлахъ отъ 0.3 до 0.8 ссм. Въ параллельныхъ опытахъ съ мышами, кроликами и голубями этого у нихъ никогда не наблюдалось, хотя *Haldane*, *Langbey* въ своихъ опытахъ получили положительные результаты.

Такъ ли это, пока, сказать нельзя.—Не дѣйствуетъ ли СО ядовито на самую протоплазму—вотъ еще вопросъ, требующій разработки.

Въ моихъ опытахъ, напр., СО дѣйствуетъ болѣе ядовито, чѣмъ CO_2 , тогда какъ слѣдовало бы ожидать обратнаго.

Наблюденія мои были сдѣланы надъ тараканами, *Lucanus cervus*, *Cetonia aurata* и *Oryctes nasicornis* (личинки и imago).

Всѣ эти насѣкомыя, попадая въ СО, сначала очень быстро движутся, дыхательныя движенія ихъ пріобрѣтаютъ диспноитическій характеръ. Черезъ 10—20 сек. явленія рѣзко мѣняются.

Дыхательныя движенія замедляются, начинаются сильныя судороги, все тѣло и ножки потрясаются мелкой дрожью и, наконецъ, черезъ нѣсколько минутъ (2—6 м. для таракановъ, 15—30 для жуковъ) всякія движенія прекращаются, и животное лежитъ безъ всякихъ признаковъ жизни. При такихъ условіяхъ я оставлялъ насѣкомыхъ различное время отъ 20 м. до 36 часовъ, при чемъ въ послѣднемъ случаѣ изъ 15 насѣкомыхъ въ живыхъ осталось только 6 жуковъ, тогда какъ 4 таракана, 3 личинки и 2 жука оказались мертвыми. Какъ и въ предыдущихъ опытахъ, продолжительность оживанія находится въ зависимости отъ продолжительности пребыванія въ средѣ окиси углерода.

Оживаніе происходитъ значительно медленнѣе, чѣмъ въ случаѣ съ CO_2 (послѣ 20 м., напр., первыя движенія начались только черезъ 10—20 м.) и отличается большимъ своеобразиемъ. Вотъ какъ идетъ оживаніе у *Oryctes*, пробывшаго въ CO 20 м. Двѣнадцать минутъ жукъ остается совершенно неподвижнымъ и только по истеченіи этого времени начинаются слабыя движенія, которыя *въ противоположность движеніямъ послѣ дѣйствія CO_2 идутъ не отъ головы къ заднему концу тѣла, а наоборотъ.* Первой начала двигаться 3-я пара ножекъ, черезъ 14 м. пришла въ движеніе 2-я пара и, наконецъ, черезъ 17 м. въ движеніе пришли всѣ ножки и голова. Черезъ 20 м. онъ уже дѣлаетъ безрезультатныя попытки перевернуться на брюшко. Черезъ 25 м. это ему, наконецъ, удается—онъ становится на ноги, минутъ пять движетъ вверхъ и внизъ головой, а потомъ начинаетъ толчками пятиться назадъ. Такія же чрезвычайно интересныя явленія я наблюдалъ у всѣхъ жуковъ (8 шт.), независимо отъ продолжительности пребыванія въ CO , съ той только разницей, что оживаніе совершается тѣмъ медленнѣе, чѣмъ дольше дѣйствіе CO . Такъ, напр., *Lucanus*, пробывши въ CO 1 ч. 48 м., первыя движенія задними ножками обнаружилъ черезъ 1 ч. 45 м., вторая пара начала двигаться черезъ 55 м. послѣ третьей, 1-я черезъ 8 м. послѣ второй, а усики черезъ 9 м. послѣ движенія 1-й пары ногъ.

Послѣ 24-го пребыванія первыя движенія у *Lucanus* обнаружались только черезъ 7 часовъ, а у *Cetonia* даже черезъ 11 часовъ.

Что касается таракановъ, то у нихъ оживаніе идетъ въ общемъ такимъ же путемъ, сзади напередъ.

Изъ этихъ наблюденій, такимъ образомъ, видно, что едва ли можно CO считать для насѣкомыхъ газомъ безразличнымъ. Во

всякомъ случаѣ дѣйствіе ея сильнѣ, ечѣмъ дѣйствіе CO_2 . За это говоритъ и меньшая продолжительность жизни въ CO и несравненно болѣе медленные процессы оживленія. Что касается причины замѣчательнаго различія въ послѣдовательности оживленія (послѣ CO_2 —оживаніе идетъ спереди назадъ, послѣ CO —наоборотъ, сзади напередъ), то объяснить ее я не могу.

h) Продолжительность жизни въ парахъ HCN .

Несравненно меньшую сопротивляемость обнаруживаютъ насѣкомыя при помѣщеніи ихъ въ пары HCN .

Мелкія насѣкомыя, какъ, напр., мухи погибаютъ мгновенно. Личинки же и взрослые формы жуковъ нѣсколько болѣе стойки. Личинки, попадая въ HCN сначала быстро движутся, при чемъ все время ихъ тѣло подвергается сильнымъ перистальтическимъ судорогамъ, идущимъ отъ головы къ *anus*'у, и черезъ 11 м. животныя мертвы, при чемъ все тѣло представляетъ мягкую губкообразную массу.

Жуки еще болѣе стойки. Такъ, они еще въ состояніи возвратиться къ жизни послѣ часового пребыванія въ HCN , при чемъ первые признаки жизни проявились въ пульсаціи сердца, наступившей черезъ 20 м. Тогда какъ первая дыхательная движенія появились только черезъ 40 м. Послѣ 2-часового пребыванія возврата къ жизни не наблюдалось ни разу.

к) Выводы и заключеніе.

Изъ этихъ наблюденій можно сдѣлать, такимъ образомъ, свѣдующіе выводы:

1. Сопротивляемость насѣкомыхъ удушенію громадна.
2. Она различна для разныхъ насѣкомыхъ. Больше у насѣкомыхъ крупныхъ и особенно у тѣхъ, у которыхъ стигмы прикрыты элитрами.
3. Продолжительность жизни далеко неодинакова въ различныхъ средахъ. Наибольшая она въ водѣ, наименьшая въ HCN . и, наконецъ,
4. Физиологическое дѣйствіе различныхъ средъ различно. Тогда какъ при дѣйствіи H_2O , масла, CO_2 и CO , дыханіе прекращается въ фазѣ экспираціи и вся мускулатура судорожно

сокращена, при дѣйствиі HCN наблюдается обратное: дыханіе останавливается въ фазѣ инспираціи при совершенномъ расслабленіи всей мускулатуры. Далѣе, тогда, какъ послѣ H_2O , CO_2 , HCN, масла и паровъ іода оживаніе идетъ отъ передняго конца тѣла къ заднему, послѣ CO наблюдается обратное.

Причины этихъ замѣчательныхъ явленій пока еще не выяснены и для объясненія ихъ приходится прибѣгать къ различнымъ гипотезамъ, но прежде, чѣмъ перейти къ ихъ изложенію, замѣтимъ, что эта сопротивляемость является удивительной только по сравненію съ теплокровными, у низшихъ же классовъ животнаго царства—Protozoa, червей и даже у позвоночныхъ холоднокровныхъ эта способность обходиться безъ O_2 развита въ высокой степени.

Kühne, Verworn и др., напр., показали, что многія Protozoa могутъ обходиться безъ O_2 въ теченіе многихъ часовъ, при чемъ подобно насѣкомымъ, они приходятъ въ состояніе мнимой смерти. *Bunge* удалось поддержать жизнь круглой глисты при полномъ отсутствіи O_2 въ теченіе многихъ дней, то же дѣлалъ *Pütter* (1907 г.) съ пѣвкой.

Для объясненія этой замѣчательной способности аэробныхъ организмовъ обходиться болѣе или менѣе продолжительное время безъ O_2 , было высказано нѣсколько предположеній. Въ частности, относительно жизни подъ водой, можно сдѣлать допущеніе, что насѣкомое получаетъ O_2 , растворенный въ водѣ. *Dogs* (1909 г.), напр., наблюдалъ, что *Nepa cinerea* въ прокипяченной водѣ умираетъ уже черезъ 30 м., тогда какъ въ хорошо вентилируемой водѣ она можетъ жить цѣлый день, не теряя подвижности и не подымаясь на поверхность. Такъ ли это или нѣтъ, во всякомъ случаѣ оно объяснить продолжительность жизни въ другихъ средахъ не можетъ, должны существовать другія причины. *Pflüger, Rosentahl* и нѣкоторые другіе авторы предполагали, что эта возможность обусловлена тѣмъ, что въ каждой клѣткѣ находятся запасы O_2 , которыми и пользуется организмъ въ случаѣ надобности. Другіе авторы, какъ *Zuntz, Winterstein, Pütter*, не отрицая возможности накопленія O_2 въ тканяхъ, указываютъ, что эти запасы не могутъ быть велики и, если организмъ и можетъ жить этими запасами, то очень короткое время. Поэтому *Pütter*’омъ, *Verworn*’омъ и др. было высказано предположеніе, что при отсутствіи O_2 полученіе энергіи совершается безъ участія O_2 .

Что эта теорія допустима, видно изъ опытовъ *Pütter'a* (1907 г. и 1908 г.) надъ обмѣномъ веществъ у *Hirudo medicinalis*. Этотъ авторъ нашелъ, что при притокѣ O_2 образованіе энергіи распредѣляется слѣдующимъ образомъ:

при т-рѣ 18°	{	Окисленіе доставляетъ около .	57 ⁰ / ₀	общей энергіи
		Гидролизъ » » .	23 ⁰ / ₀	» »
		Распаденіе (Spaltung) » .	20 ⁰ / ₀	» »

При отсутствіи O_2 на долю окислительныхъ процессовъ приходится 0⁰/₀, а полученіе энергіи покрывается 10—20⁰/₀ гидролитическихъ процессовъ и 80—90⁰/₀ изъ другихъ процессовъ разложенія.

Какъ бы тамъ ни было, но распространять ту или другую теорію на всѣ случаи, покаместъ, преждевременно. Возможно, что у различныхъ классовъ животнаго царства эта способность противостоять удушенію обусловливается причинами различными.

По отношенію къ насѣкомымъ, напр, мнѣ кажется, можно обойтись безъ теоріи анаэробнаго дыханія, основываясь на нѣкоторыхъ особенностяхъ въ строеніи дыхательной системы.

Изъ анатоміи уже извѣстно, какой громадной распространенностью отличается трахейная система насѣкомыхъ и хотя до сихъ поръ еще у насъ нѣтъ цифровыхъ данныхъ касательно объема всего трахейнаго воздуха, но все-таки можно сказать, что объемъ этотъ громаденъ, и не преувеличивая можно сравнить тѣло насѣкомаго съ губкой, пропитанной воздухомъ, за счетъ котораго и возможна очень продолжительная жизнь безъ поступленія O_2 извнѣ. При этомъ, конечно, нужно допустить, что дыханіе отличается отъ нормальнаго, какъ въ количественномъ отношеніи, такъ возможно и въ качественномъ. Но одного этого недостаточно, необходимо еще, чтобы этотъ трахейный воздухъ не могъ смѣшиваться съ окружающимъ газомъ, безразличнымъ или ядовитымъ, все равно, такъ какъ въ послѣднемъ случаѣ эти запасы воздуха быстро дѣлаются негодными. Такимъ приспособленіемъ, мѣшающимъ смѣшенію внѣшняго и трахейнаго воздуха, является уже много разъ упоминавшійся запираательный аппаратъ.

Еще *Milne-Edwards*, въ 1857 г., наблюдая дѣйствіе H_2S на долгоносыковъ и другихъ насѣкомыхъ, вредныхъ для сельскаго хозяйства, замѣтилъ, что если этихъ насѣкомыхъ помѣстить въ воздухъ, смѣшанный съ небольшимъ количествомъ H_2S , то они тамъ удушаются болѣе медленно, но умираютъ скорѣе, чѣмъ въ чистомъ H_2S . Объясняя это явленіе, *Milne-Edwards* го-

ворить: «Когда долгоносики помѣщались въ слабую смѣсь воздуха съ H_2S , то они тамъ продолжали дышать до тѣхъ поръ, пока смертоносный ядъ не проникалъ въ ихъ организмъ и не отравлялъ его. Когда же жуки попадали въ атмосферу чистаго H_2S , то прикосновеніе его къ стигмалыымъ губамъ вызывало немедленное закрытіе трахей, благодаря чему долгоносики переставали воспринимать ядъ, и задыхались только благодаря исчезновенію O_2 , находившагося въ ихъ дыхательной системѣ». Того же мнѣнія *Lampert*, дѣйствовавшій на насѣкомыхъ формальдегидомъ.

Нельзя отрицать, что такое объясненіе очень правдоподобно. Уже раньше говорилось, что запираніе этого аппарата имѣетъ мѣсто при каждомъ дыхательномъ движеніи, совпадая съ первой половиной экспираціи. При удушеніи же дыханіе останавливается въ фазѣ экспираціи, и притомъ очень глубокой. *Langendorff* (1883 г.), признавая наличность этого запиранія, какъ предохранительнаго средства противъ проникновенія вредныхъ газовъ, указываетъ, однако, что это запираніе бываетъ не всегда и само по себѣ не можетъ имѣть такого значенія, какое приписываетъ ему *Milne-Edwards*, такъ какъ если бы дѣло обстояло такъ, то насѣкомыя относились бы совершенно одинаково ко всѣмъ средамъ, потому что продолжительность жизни обуславливалась бы только количествомъ O_2 , запертаго въ дыхательной системѣ. Что *Langendorff* правъ, видно уже изъ неодинаковости явленій, наступающихъ при удушеніи въ различныхъ атмосферахъ (CO_2 , CO и т. д.). При дѣйствіи HCu , напр., дыханіе останавливается въ фазѣ инспираціи, когда стигмы широко раскрыты. Это явленіе, пожалуй, можно объяснить тѣмъ, что HCu убиваетъ протоплазму рецепторовъ стигмъ раньше, чѣмъ они могутъ послать соотвѣтствующіе импульсы къ центральной нервной системѣ. Такія воспринимающія образованія (*Sinneskegel*) были описаны *Alt*'омъ на стигмахъ *Dytiscus*, который считаетъ ихъ органами обнянія и *E. Babák* говоритъ «Wahrscheinlich handelt es sich um den rezeptorischen Anteil eines reflektorischen Regulationsmechanismus der Stigmen».

Вообще же для выясненія трактуемаго вопроса нужно еще много цѣлесообразно поставленныхъ экспериментовъ.

Литература къ главѣ IV-й.

- 1737 г. *Réaumur*. Memoir. pour servir a l'histoire des insectes.
- 1768 » *Bonnet*. Recherches sur la respiration des chenilles. Memoir. de Mathem. et de Physique des savants Etrangers. Цит. по Treviranus'y и Burmeister'y.
- 1805 » *Sorg*. Disquisitiones physiologicae circa respirationem insectorum et vermium etc. Цит. по Treviranus'y.
- 1814 » *Treviranus*. Biologie, oder Philosophie der lebenden Natur. Bd. 4.
- 1836 » *Newport*. On the respiration of insects. Philosophic. Transaction of the Royal Society, part 2. v. 126.
- 1857 » *Milne-Edwards*. Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux t. 10.
- 1867 » *Landois и Thelen*. Der Trach. enverschluss bei den Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17.
- 1865 » *M. Schultze*. Zur Kenntniss der Leuchtorgane von Lampyris Splendidula. Arch. f. microsc. Anat. Bd. I,
- 1864 » *Weismann*. Über die Entwicklung der Dipteren Zeitschr. f. wiss. Zool.
- 1872 » *Plateau*. Resistance à l'asphyxie par Submersion, action du froid, action de la chaleur, temperature maximum. Bull. Acad. Roy. de Belgique Ser. II t. 34.
- 1880 » *Krukenberg*. Vergleichend- Physiologische Studien an dem Küsten der Adria. 1 Abt. s. 160.
- 1883 » *Langendorf*. Studien über die Innervation der Atembewegungen Arch. f. (Anat. u.) Physiol.
- 1884 » *Mac-Leod*. Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. de Biologie t. 5. Цит. по Packard'y.
- 1887 » *Plateau*. De l'absence des mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. Arch. de Biol. t. 7.
- 1890 » *Plateau*. Les Myriapodes marins et la résistance des Arthropodes à respiration aérienne à la submersion Journ. des l'Anat. et de Physiol. t. 26.
- 1891 » *Devaux*. De l'asphyxie par submersion chez les animaux et les plantes. Compt. rend. soc. Biol. t. 3.
- 1891 » *Miall*. Some difficulties in the life of aquatic insects. Nature. 44. Цит. по Winterstein'y.
- 1890 » } *Griffiths*. On the blood of the invertebrata. Proc. Roy. Soc.
1892 » } Ed'inburgh. v.v. 18—19. Цит. по Winterstein'y.
- 1896 » *Holmgren*. Über das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen. Festschrift für w. Lilljeborg. Upsala. Цит. по Packard'y.
- 1899 » } *Prenant*. Notes cytologiques. Cellules trachéales des oestres. Arch.
1900 » } d'Anat. microsc. t. 3. Цит. по Winterstein'y.
- 1901 » *Fürth и Schneider*. Über thierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen. zur Pigmentbildung. Hofmeisters Beitr. Z. Chem. Physiol. Bd. I.
- 1903 » *Miall*. The natural History of aquatic insects. Цит. по Winterstein'y.

- 1903 r. *M. v. Linden*. Morphologische und physiologisch—chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidoptera. Pflüger's Arch. Bd. 98.
- 1906 » *Otto Weiss*. (Wachholtz u. Worgitzki). Über das Schicksal des Kohlenoxyds im Tierkörper. Pflüger's Arch. Bd. 112.
- 1907 » } *Pütter*. Der Stoffwechsel des Blutegels. Zeitsch. f. allgem. Physiol.
1908 » } Bd. 6. и 8.
- 1911 » *Barratt and Arnold*. A study of the blood of certain Coleoptera. *Dytiscus marginalis* and *Hydrophilus piceus*. Quart. Journ. of microsc. Science v. 56. p. 1. No. 221. S. 149.
- 1912 » *H. Winterstein*. Die physikalisch - chemischen Erscheinungen der Atmung.