

А. Г. БАННИКОВ

О СЕЗОННОМ ИЗМЕНЕНИИ ДЫХАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КОЖИ У ТРИТОНОВ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 4 XII 1947)

В годовом цикле жизни обыкновенного и гребенчатого тритонов (*Triturus vulgaris* и *T. cristatus*) резко различаются два периода: а) период пребывания в водоеме, где они размножаются, длящийся 2—3 месяца, и б) период обитания на суше, где после 2—3 месяцев активности тритоны впадают в спячку. Смена среды влечет за собой резкие изменения всей экологии: круглосуточная активность в водоеме,

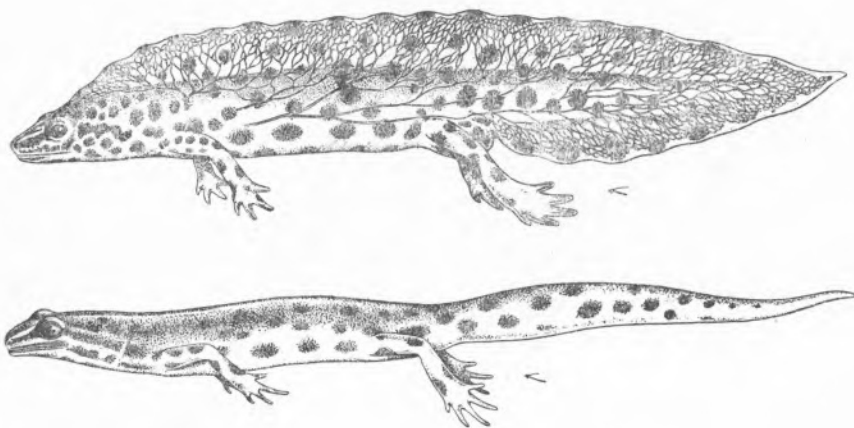


Рис. 1. Самцы *Triturus vulgaris*: наверху — в период размножения (схематично нанесена сеть кровеносных сосудов на плавниках); внизу — в период обитания на суше

как показали наши наблюдения, сменяется строго ночной на суше; питание водными животными сменяется питанием сухопутными^(1, 3). Резко меняется отношение к воде. Тритоны, особенно обыкновенный, пойманные на суше и посаженные в аквариум, не опускаются под воду, как в весенний период, а плавают на поверхности подобно ящерицам, силясь вылезти из воды. При смене среды происходят не только экологические, но и морфологические изменения. Так например, меняется характер покровов. Тонкая кожа, увлажняемая обильными выделениями желез в период водного образа жизни, становится в период пребывания на суше толстой и грубой, что особенно хорошо заметно у обыкновенного тритона. У сухопутных тритонов, посаженных в воду, кожа долгое время не смачивается, и на ней блестят мельчайшие пузырьки воздуха. Наконец, меняется и весь облик тритонов, особенно

самцов. На период размножения, т. е. пребывания в водоеме, самцы приобретают спинной плавник и плавниковые складки на пальцах задних ног. При рассмотрении спинного плавника (при малых увеличениях) у живых наркотизированных животных хорошо видна богатая сеть капиллярных сосудов, напоминающая таковую личинок тритонов и бесхвостых амфибий (рис. 1).

Поскольку известно, что у различных видов амфибий, обитающих в различных средах, различна роль кожного дыхания (², ⁶), нами были поставлены вопросы: 1) не меняется ли адаптивно способность к кожному дыханию у одного и того же вида в процессе смены среды, раз происходят сезонные изменения покровов, и 2) не является ли спинной плавник самцов с его богатой сетью кровеносных сосудов, считавшийся до сих пор лишь органом движения и брачным нарядом, компенсаторным органом дыхания.

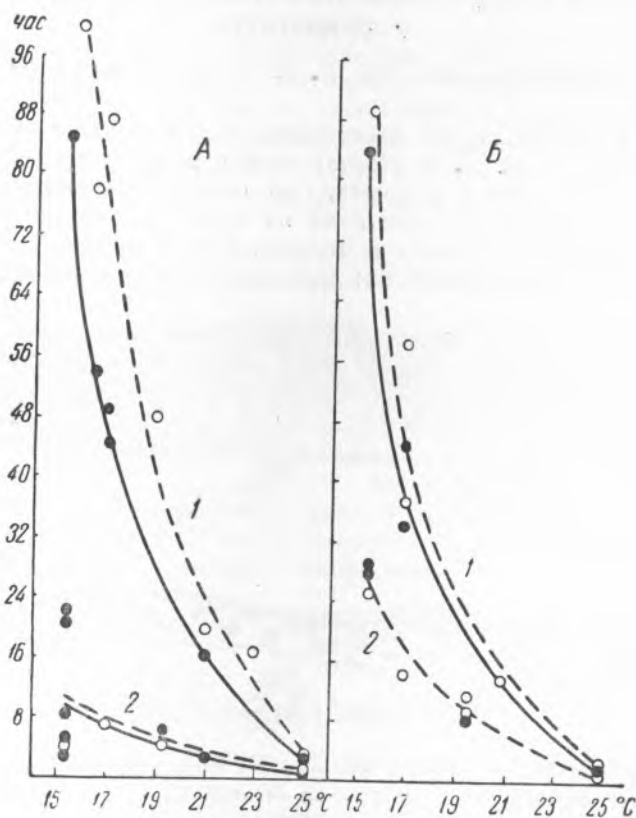


Рис. 2. Число часов, выживаемых тритонами без легочного дыхания: 1 — в период обитания в воде, 2 — на суше. — — ♂♂, — — ♀♀. А — *Triurus vulgaris*, Б — *T. cristatus*

Для решения этих вопросов мы поставили в 1938, 1946 и 1947 гг.* эксперименты над обыкновенными и гребенчатыми тритонами. Эксперименты проводились, исходя из того, что чем меньше значение имеет кожное дыхание у данного животного, тем скорее это животное погибнет, будучи лишенным возможности дышать легкими. С целью исключения легочного дыхания тритоны помещались под сетку, в сосуд с водой объемом в 2—3 л. Этот сосуд (кристаллизатор) опускался в другой сосуд с водой (ванну) так, чтобы над сеткой первого сосуда

* В 1947 г. в постановке экспериментов принимали участие Н. Балиоз и В. Салкина.

был слой воды в 20—30 см, т. е. чтобы тритоны были лишены возможности подниматься на поверхность за воздухом. Температура воды измерялась термометром и поддерживалась относительно постоянной путем добавления в сосуды холодной или теплой воды. Моментом смерти считалось прекращение реакции на укол иглой в область клоаки. Всего в экспериментах было использовано 161 экземпляр обыкновенного тритона и 46 экземпляров гребенчатого. Из них, в период размножения, в воде, было добыто 130 экземпляров обыкновенного и 27 гребенчатого. На суше, по окончании периода размножения, было добыто: 31 экземпляр обыкновенного и 19 гребенчатого тритонов. Добытые животные использовались в экспериментах в течение ближайших суток.

Результаты экспериментов представлены на рис. 2. Из графика видно, что число часов, в течение которых тритоны могут существовать без воздушного дыхания, резко различно и зависит от того, обитают ли они в это время года в водоеме или на суше. Так например, при 15—16°С, в период пребывания в водоеме, самка обыкновенного тритона живет без воздушного дыхания в среднем 84 часа 42 мин., а самка гребенчатого — 84 часа, тогда как самки, вышедшие на сушу, при той же температуре выживают без воздушного дыхания в среднем всего 5 час. 8 мин. (обыкновенный) и 29 ч.с. 36 мин. (гребенчатый). При сравнении сроков выживания у различных видов в одинаковых условиях мы видим, что сезонная разница особенно велика у обыкновенного тритона (в 11 раз). У гребенчатого тритона эти изменения меньше (2,5 раза), причем роль кожного дыхания у него относительно велика и в период наземного образа жизни. То, что гребенчатый тритон покидает водоемы позже обыкновенного, а иногда даже зимует в воде (6, 7), и объясняется, возможно, большей способностью к кожному дыханию после конца периода размножения у этого вида.

Из того же графика (рис. 2) видно, что с повышением температуры резко сокращаются сроки выживания тритонов без воздушного дыхания и резко уменьшается в этом смысле разница между „сухопутными“ и „водными“ тритонами. Так, при 25°С тритоны обоих видов, живущие в воде, могут существовать без воздушного дыхания лишь в 1,5—2 раза дольше, чем тритоны, обитающие на суше. Вероятно, какие-то ускоряющиеся при повышении температуры процессы приводят к нивелированию сезонных изменений дыхательной функции кожи.

Далее, обращает на себя внимание резкое отличие в сроках выживания самок и самцов в период их водного образа жизни. Так, самцы обыкновенного тритона в период размножения при 15—16°С способны прожить без воздушного дыхания 99 час. 36 мин., а самки 84 часа 42 мин. При 25°С самцы выживают 2 час. 35 мин., а самки 1 час. 54 мин. В период же обитания на суше такого явления мы не наблюдаем; сроки выживания самок и самцов без воздушного дыхания почти равны или самцы гибнут даже скорее самок. При 15—16°С самцы обыкновенного тритона гибнут через 2 часа 45 мин. — 21 час 22 мин., а самки через 2 часа 20 мин. — 22 часа 50 мин. Та же картина наблюдается и у гребенчатого тритона.

Чем же можно объяснить более длительное выживание самцов тритонов без воздушного дыхания в период размножения? Самцы более активны и, следовательно, естественно предположить у них более энергичные процессы окисления. Действительно, в обычном аквариуме нами были проведены подсчеты числа захватываемых пузырьков воздуха с поверхности самцами и самками в течение одного часа, и оказалось, что самцы всплывают на поверхность несколько чаще самок (на 5—10%). Однако, несмотря на большую потребность

в воздушном дыхании в нормальных условиях, самцы при выключении его (как видно из экспериментов) выживают более продолжительное время. Последнее возможно только благодаря наличию компенсаторного органа дыхания. Таким органом дыхания является богатый кровеносными сосудами непарный спинной плавник, развивающийся только на время размножения и исчезающий при выходе тритонов на сушу. Этот компенсаторный орган дыхания выполняет повышенный газообмен и позволяет самцу лишь немного чаще самки подыматься за воздухом. У обыкновенного тритона плавник развит относительно больше, чем у гребенчатого, и этим объясняется более длительное выживание без воздушного дыхания самцов у первого вида. Непарные плавники как компенсаторные органы дыхания у личинок хвостатых и бесхвостых амфибий описаны достаточно подробно (4). В данном случае личиночный орган появляется у самцов взрослых животных, сохраняя ту же функцию.

В заключение отметим, что большие различия в сроках выживания у различных особей тритонов, добытых на суше, объясняются тем, что перестройка кожи и редукция плавника у самцов происходит не мгновенно, а в течение некоторого времени после выхода на сушу. В связи с этим в период перестройки покровов тритоны на суше мало активны и укрываются под камнями, в норах грызунов и т. д. Пойманные в этот период обитания на суше самцы имели еще остатки плавников и погибли в эксперименте без воздушного дыхания через 22 часа (обыкновенный тритон), в то время как тритоны с полностью перестроившимися покровами и лишённые спинных плавников погибли при тех же условиях через 2—3 часа.

Таким образом, значение кожного дыхания различно не только для различных видов амфибий, обитающих в различных условиях, но и у одного и того же вида при смене среды способность к кожному дыханию адаптивно меняется. При этом у самцов тритонов развивается непарный спинной плавник, являющийся не только органом движения и брачным нарядом (6, 8), но и компенсаторным органом дыхания, необходимым самцу как более активному животному, отыскивающему самку и устраивающему брачные игры под водой.

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
4 XII 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. А. Красавцев, Тр. Ворошиловского педаг. ин-та, 2, 166 (1940). ² Х. С. Коштоянц, Основы сравнительной физиологии, 1, 1940. ³ Н. П. Лавров, Природа, № 2, 66 (1944). ⁴ Л. М. Медведев, Зоол. журн., 16, 2, 393 (1937). ⁵ А. М. Никольский, Земноводные, 1918. ⁶ G. Noble, The Biology of the Amphibia, 1931. ⁷ П. В. Терентьев, Очерки земноводных Московской губернии, 1924. ⁸ Н. В. Шибанов, „Амфибии“ в кн. „Жизнь животных по Бремю“, 3, 1939, 415.