

И. В. КОЖАНЧИКОВ

**СЕЗОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ РЕАКЦИИ ГАЗООБМЕНА  
ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TERRESTRIS* ANDRZ.)  
НА ТЕРМИЧЕСКИЕ ВЛИЯНИЯ**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 31 VII 1948)

Вопрос о реакции газообмена амфибий на термические влияния до сих пор не вполне ясен. Еще Pflüger<sup>(11)</sup> отмечал, что, несмотря на единодушное мнение физиологов о существовании правильного параллелизма между повышением температуры тела и возрастанием газообмена у амфибий, фактами положение это не обосновано. Действительно, уже работами Schulz<sup>(12)</sup> и Vernon<sup>(13,14)</sup> было показано, что кривая выделения углекислоты лягушками *Rana temporaria* и *R. esculenta* при разной температуре тела этих животных не является правильной. В области средних температур (15—25°) было обнаружено слабое возрастание газообмена, несмотря на повышение температуры тела животного. Оба автора работали с лягушками весной, летом и осенью.

В дальнейшем данные эти были отброшены Kestner и Plaut<sup>(6)</sup>, как имеющие лишь исторический интерес, в связи с работами Krogh<sup>(9,10)</sup>, который на зимне спящих лягушках (*Rana temporaria*) показал существование правильной кривой поглощения кислорода в зависимости от повышения температуры их тела. Joel<sup>(5)</sup> также подверг сомнению данные Schulz<sup>(12)</sup> и Vernon<sup>(13,14)</sup>, хотя на некоторых кривых, приводимых им для *R. temporaria*, можно констатировать отмеченную выше неравномерность возрастания газообмена при повышении температуры в области 15—25°. Указания на наличие индифферентной зоны для газообмена в области средних температур Kestner и Plaut<sup>(6)</sup> оценивают как следствие экспериментальных ошибок, в частности, в связи с определением выделения углекислоты, но не поглощения кислорода. Тем не менее, Joel<sup>(5)</sup> считает вероятным наличие термического оптимума для газообмена амфибий.

Krogh<sup>(8)</sup> давно уже обнаружил большие различия в интенсивности газообмена лягушек (*Rana temporaria*) в течение года, особенно весной и зимой. Эти факты до сих пор не поставлены в связь с различиями результатов разных авторов. Еще Vernon<sup>(14)</sup> указывал, что сложная термическая кривая газообмена лягушек теряется при перерезке нервной системы ниже уровня продолговатого мозга или при глубоком наркозе. В этом случае кривая газообмена принимает вид кривой, лишенной оптимума.

Для насекомых и клещей мною показано<sup>(1,2)</sup> регуляторное значение сложных изменений их газообмена в зависимости от термических смен. Характер регуляторной реакции газообмена насекомых специфичен и коррелирован у разных видов со степенью изменчиво-

сти термического режима их местообитаний. В состоянии спячки или диапаузы насекомые обнаруживают простую кривую зависимости газообмена от температуры.

Все эти факты побудили меня пересмотреть вопрос о реакции газообмена амфибий на термические влияния и оценить ее у особей одного и того же вида в разные сезоны. Были использованы мелкие особи (годовички) остромордой лягушки (*Rana terrestris* Andr.)

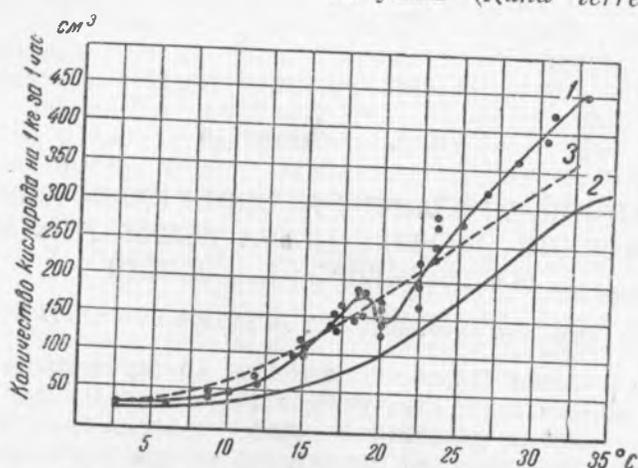


Рис. 1. Зависимость газообмена остромордой лягушки от термических влияний: черные точки и кривая 1 — весной, 2 — зимой, 3 — поглощение кислорода децеребрированными особями

Таблица 1

Влияние температуры на поглощение кислорода лягушкам (*Rana terrestris* Andr.) в разном физиологическом состоянии

Температура в °С	Весна (май)		Зима (январь)		Децеребрированные особи (весна)	
	поглощение кислорода в см³	коэффициент	поглощение кислорода в см³	коэффициент	поглощение кислорода в см³	коэффициент
2,5	30	0,20	28	0,26	30	
5,0	35	0,24	30	0,28	45	0,16
10,0	50	0,34	40	0,38	65	0,25
15,0	110	0,75	60	0,57	115	0,37
17,5	160	1,10	80	0,76	150	0,63
19,0	180	1,24	95	0,92	170	0,83
20,0	145	1,00	105	1,00	180	0,94
25,0	275	1,90	175	1,66	255	1,00
30,0	400	2,80	265	1,52	320	1,42
						1,77

весом от 0,5 до 1,5 г зимой в период спячки и весной (май — июнь), когда они активны. Этот вид лягушки еще не служил для подобных исследований, между тем, в силу относительно меньшей его связи с водой, можно надеяться именно у него обнаружить резко выраженную регуляторную реакцию газообмена на влияние температуры.

Измерения поглощения кислорода производились в капиллярманометрах Баркрофта, что давало возможность получить большую точность отсчетов. Малые размеры объекта, помещенного в тонкий слой воды, в неподвижную и насыщенную парами атмосферу, позволяли быстро выравнять его температуру с температурой среды. Тем не менее, измерение поглощения кислорода при каждой темпе-

ратуре охватывало период около часа, и измерения повторялись на разных объектах. Наблюдения проводились в течение почти 3 лет, начиная с 1945 г. Результаты исследования приведены в табл. 1 и на рис. 1. Величины поглощения кислорода даны в см<sup>3</sup> при 0° С и 760 мм на 1 кг живого веса объекта.

Полученные мною величины для кислорода, поглощенного лягушками *Rana terrestris* Andrз. при разной температуре, почти тождественны приводимым Krogh для *R. temporaria* и очень близки к величинам Верноп для *R. esculenta*.

Из рис. 1, а также из цифр табл. 1 видно, что кривая газообмена для зимнеящих лягушек вполне соответствует тому, что дает Krogh (<sup>9,10</sup>). С другой стороны, для активных, весенних особей кривая имеет резко выраженный регуляторный тип и выделяет известный оптимум в области 18—22,5°, где газообмен не нарастает с повышением температуры. При децеребрации (ниже уровня продолговатого мозга) этот тип кривой у активных (весенних) особей утрачивается, что вполне согласуется данными Верноп (<sup>14</sup>). В этом случае ход кривой поглощения кислорода напоминает таковой для зимнеящих особей (рис. 1), но абсолютные величины поглощения кислорода остаются, конечно, высокими, как то типично для обмена весенних особей.

Недавно Г. Яуре (<sup>4</sup>) показал, что максимум возбудимости головного мозга у *Rana temporaria* имеет место при 20—25°. Сопоставляя это с приведенными выше данными, можно полагать, что вполне координированная деятельность организма амфибий имеет место при определенной, оптимальной для каждого вида, вероятно, специфичной температуре. Отклонение от нее ведет к регуляторной нервной реакции, далее ведущей к регуляции интенсивности газообмена. В состоянии спячки, когда нервные реакции заторможены и протекают лишь крайне сниженные основные формы обмена, регуляторная реакция на термические влияния не выражена.

Работами последнего времени вопрос о терморегуляции животных все более углубляется, и представление об этом явлении расширяется. Очевидно, что терморегуляторная реакция гомотермных животных есть лишь специализованная и сложно координированная ее форма, когда достигается вполне устойчивая температура тела животного. Есть основания полагать (<sup>1-3,7</sup>), что первичной формой терморегуляторной реакции является компенсация дополнительными биохимическими процессами функций обмена, нарушенных смещением температуры от оптимума. Эта компенсация и ведет к повышению газообмена в зонах, пограничных термическому оптимуму объекта. В заключение следует указать на необходимость углубленного изучения терморегуляторных явлений у пойкилотермных животных, где они могут быть наблюдаемы в наиболее первичных формах.

Зоологический институт  
Академии Наук СССР  
Ленинград

Поступило  
13 VI 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup>И. Кожанчиков, Зоол. журн., 15, 217 (1936). <sup>2</sup>И. Кожанчиков, ДАН, 32, 515 (1941). <sup>3</sup>И. Кожанчиков, Зоол. журн., 25, 27 (1946). <sup>4</sup>Г. Яуре, ДАН, 28, 851 (1940). <sup>5</sup>A. Joel, Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem., 107, 231 (1919). <sup>6</sup>O. Kestner u. R. Plaaf, Handb. vergl. Physiol., 2, 901, 1924. <sup>7</sup>I. Kozhantschikov, Zool. Anz., 113, 7 (1936). <sup>8</sup>A. Krogh, Skandinav. Arch. Physiol., 15, 328 (1903). <sup>9</sup>A. Krogh, Intern. Z. physical. chem. Biol., 1, 491 (1914). <sup>10</sup>A. Krogh, The Respiratory Exchange in Animals and Man, London, 1916. <sup>11</sup>E. Pflüger, Archiv f. d. gesamte Physiol., 14, 73 (1877). <sup>12</sup>H. Schulz, ibid., 14, 78 (1877). <sup>13</sup>H. Vernon, J. Physiol., 17, 277 (1894). <sup>14</sup>H. Vernon, ibid., 21, 443 (1897).