

Н. М. Эдельман

СУТОЧНЫЙ РИТМ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У НАСЕКОМЫХ

Газообмен является одним из наиболее чутких показателей физиологического состояния организма насекомых. Данные Голышева (1926), Боденгеймер и Шенкин (Bodenheimer и Schenkin, 1928), Пояркова (1929), Кан и Лаврова (1937), Кожанчикова (1936, 1937), Золотарева (1935) и ряда других авторов показывают, что интенсивность дыхания дает наиболее правильную физиологическую характеристику отдельных фаз развития.

По характеру потребления кислорода также можно достаточно точно судить об энергии жизнедеятельности насекомых, в частности о наличии диапаузы (Лозина-Лозинский, 1943). Далее, интенсивность дыхания может быть использована в качестве показателя условий, в которых протекает развитие. По мнению Кожанчикова (1936), в зоне оптимальных температур нарастание единицы живого веса сопровождается наименьшей затратой энергии. Наконец имеются данные, говорящие о наличии закономерной связи между энергией дыхания насекомых и их преферендумом. Так, Зенякин (1937) установил, что зона наименьшей интенсивности окислительного процесса совпадает с зоной предпочитаемой температуры.

Все приведенные данные говорят о том, что интенсивность дыхания может быть использована как при изучении развития насекомых, так и при изучении их поведения.

Одним из характерных моментов в поведении насекомых является суточная цикличность их активности. Неравномерное распределение активности в течение суток у ночных и дневных видов наводит на мысль о наличии суточных изменений в интенсивности физиологических процессов. Литературные сведения по этому вопросу очень ограничены. Лишь в работах Полякова (1937) и Олифан (1947) приводятся данные по суточному ритму дыхания насекомых. Первый автор ставил опыты с водными жуками *Dytiscus marginalis* L., второй — с личинками комаров *Anopheles maculipennis* Mg.

Предметом настоящего исследования явилось выяснение наличия суточного ритма поглощения кислорода у насекомых, имеющих различный характер активности. Опыты ставились в 1946 и в 1947 гг. в лаборатории приманочных методов Всесоюзного Института защиты растений.

Материал и метод

Опыты ставились с имагинальной фазой шести видов насекомых, различающихся по поведению.

В качестве представителей дневных видов были взяты два вида чернотелок: песчаный медляк *Opatrum sabulosum* L., люцерновая чернотелка

Anatolica eremita St.; представителем ночных видов была зерновая жуелица *Pseudophonus pubescens* M. ll., сумеречных — совка-гамма *Plusia gamma* L. и мучной хрущак *Tenebrio molitor* L. Так как основной задачей являлось изучение нормального суточного ритма поглощения кислорода, насекомые в опыт брались из природы. Опыты ставились при константных температуре и освещении (в темноте). Для избежания общего возбуждения, вызываемого сменой температуры, насекомые в течение 12—14 часов выдерживались при той температуре, при которой производилось определение энергии дыхания, т. е. при 18°C, и в темноте. Количество поглощенного кислорода измерялось в аппарате Крюга. Учеты производились в течение суток с интервалами между ними в 2—4 часа. В промежутках между учетами, в зависимости от цели опыта и объекта, насекомые либо оставались в стаканчике распирометра, либо переносились в садок. Отсчет поглощенного кислорода производился через 10 минут и повторялся три раза. Следовательно, каждый учет длился полчаса. При обработке же опытных данных производился пересчет поглощенного кислорода на 1 час и 1 грамм живого веса. Отсчеты показаний манометра производились только тогда, когда насекомые находились в состоянии покоя. При постановке опытов с имагинальной фазой жуков такой момент уловить было нетрудно. Работа же с бабочками чрезвычайно усложнялась вследствие их сильной подвижности. Попав в стаканчик распирометра, бабочки проявляли сильное беспокойство, что не могло не отразиться на результатах опыта. Меньшая подвижность бабочек достигалась обрезанием крыльев. Такие бабочки продолжительное время оставались в состоянии покоя, что давало возможность получить устойчивые цифры во всех повторностях. Каждый опыт ставился одновременно в четырех аппаратах и повторялся 4 раза.

Наблюдения за сезонными изменениями суточной ритмики дыхания производились ежемесячно с мая по сентябрь. Параллельно, в целях установления взаимосвязи между суточными циклами активности и энергией дыхания, велись наблюдения за поведением насекомых. Для этого насекомые, собранные в поле накануне опыта, помещались в сетчатый садок (90×30 см). Садок устанавливался на поле. Учеты степени активности производились в те же часы, что и определение интенсивности дыхания, и сопровождалось промерами температуры и силы света. Температура измерялась срочным термометром, сила света — люксометром. В каждый опыт бралось 30 жуков.

Результаты опытов

Полученные данные показали, что у имагинальной фазы всех исследованных нами видов энергия дыхания в течение суток сильно колеблется. Характер этих колебаний, а также их амплитуда неодинаковы у разных видов (рис. 1). Наиболее резко выражены они у люцерновой чернотелки и совки-гаммы. Количество кислорода, поглощаемого этими видами в различные часы суток, колеблется в пределах 230—1280 мм³. У мучного хрущака амплитуда колебаний наименьшая (570—860 мм³). Однако во всех случаях суточные изменения интенсивности дыхания подчинены определенной закономерности. Жуки песчаного медляка и люцерновой чернотелки наиболее интенсивно дышат в дневные часы. Вершина кривой их дыхания отмечена в полдень. В противоположность чернотелкам зерновая жуелица

¹ Объективный люксометр с селеновым фотоэлементом со стрелочным гальванометром производства мастерских Физико-агрономического института.

наиболее интенсивно поглощает кислород ночью между 1 и 4 часами; у мучного хрущака и совки-гаммы кривая дыхания имеет две вершины; максимум поглощения кислорода отмечен в сумерки и на рассвете.

Таким образом дневные виды дышат наиболее интенсивно днем, ночные ночью. Следовательно, часы максимального поглощения кислорода совпадают с часами их максимальной активности. Наиболее четко эта зависимость проявилась при наблюдениях за сезонными изменениями суточных циклов интенсивности дыхания и степени активности у зерновой жужелицы (табл. 1).

Таблица 1

Сезонные изменения периода активности жуков зерновой жужелицы

Часы суток	Количество жуков на поверхности			Сила света в люксах			Температура ° С		
	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
5 ¹⁵	0	0	0	—	—	—	—	—	—
16	0	0	0	—	—	—	22.5	23	21
19	0	0	0	—	—	—	18.0	18	16.0
21	0	0	8	1217.0	1069	41.6	17.0	15	15.0
22	0	6	20	210.0	166.0	20.6	17.0	15	13.5
23	3	26	27	125.5	Ниже 20.6	Ниже 20	17.0	12.5	11.0
24	20	30	29	Ниже 20.6	" 20.6	" 20	16.0	12.0	11.0
1	26	30	29	" 20.6	" 20.6	" 20	16.0	11.0	10.0
2	25	—	—	" 41.8	—	—	14.0	11.0	—
3	15	12	8	1500.0	62.4	20.6	14.0	11.0	9.0
4	0	0	0	—	1727	—	14.5	10.0	9.0

Эти наблюдения показали, что зерновая жужелица большую часть дня скрывается под укрытиями. Активную деятельность жуки начинают проявлять лишь в вечерние часы. Однако начало активности в течение сезона неодинаково. В июне первые жуки появляются в 23 часа, но в эти часы суток их еще очень немного. На поверхности встречаются лишь единичные жуки, которые, отыскав зерно и захватив его челюстями, снова забираются под укрытия. Массовый выход наблюдается позднее, между 24 и 1 часом. В это время почти все жуки выходят на поверхность почвы; они питаются, спариваются, находятся все время в движении. С 2 часов количество жуков начинает убывать, а в 4 часа все они снова прячутся под укрытия. При последующих учетах время выхода жуков на поверхность изменяется. В июле первые жуки отмечены в 22 часа, массовый выход в 23 часа, а в августе еще на час раньше.

Если мы сравним эти данные с кривыми энергии дыхания (рис. 2), то увидим, что такие же сезонные сдвиги наблюдаются и в суточной ритмике дыхания. В мае — июне подъем кривой отмечен между 0—4 часами, в июле между 22 и 4, а в августе между 19 и 1 часом. Таким образом между суточными изменениями энергии дыхания и степенью активности имеется прямая связь. Так как все измерения энергии дыхания производились только у жуков, находящихся в покое, влияние мускульной энергии исключается и суточные изменения интенсивности дыхания можно рассматривать лишь как отражение суточной активности, но не как ее прямое проявление. Если мы сопоставим суточные изменения степени активности и энергии дыхания с суточными колебаниями силы света, то увидим, что между ними имеется определенная зависимость. Жуки проявляли

активность только в ночные часы с сумерок до рассвета, когда сила света не превышала 20 люксов; максимальное поглощение кислорода также совпадает с наиболее темным периодом суток.

В летний период температуры не оказывают влияния на активную деятельность жуков. Минимальные температуры в наблюдаемый нами период были всегда выше порога активности зерновой жужелицы (около $5-6^{\circ}$); максимальные температуры не превышали 23° и также не могли лимитировать активности жуков. Следовательно сезонные сдвиги в активности жуков и интенсивности дыхания связаны главным образом с изменениями в освещении.

Наличие сдвигов в суточной динамике энергии дыхания при изменении внешних факторов доказывает, что эти колебания сложились под влиянием внешней среды, в результате длительного воздействия микроклимата.

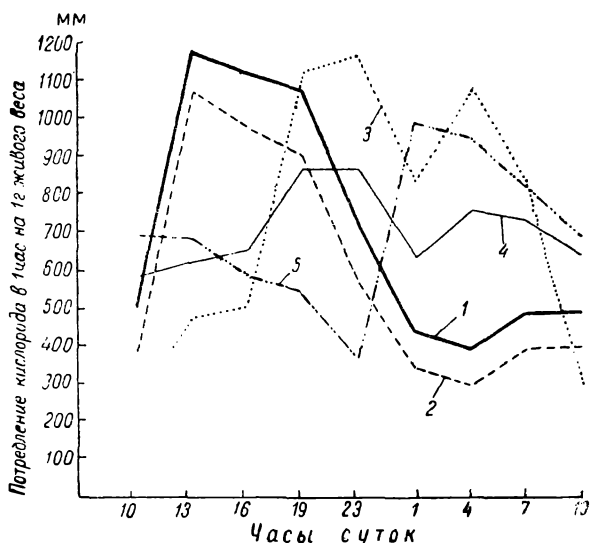


Рис. 1. Суточный ритм дыхания у различных насекомых.

Кривые: 1 — люцерновая чернотелка (*Anatolica eremita* Str.); 2 — песчаный медляк (*Opatrum sabulosum* L.); 3 — совка-гамма (*Plusia gamma* L.); 4 — мучной хрущак (*Tenebrio molitor* L.); 5 — зерновая жужелица (*Pseudophonus pubescens* Müll.).

С другой стороны, наличие таких же колебаний энергии дыхания у насекомых, находившихся непродолжительное время (12 часов) в константных условиях, служит доказательством того, что колебания эти настолько прочно закреплены, что сохраняются некоторое время даже при устранении действующего фактора. Другими словами, у насекомых имеется суточный ритм энергии дыхания, более или менее закрепленный.

Для выяснения степени закрепленности этого ритма были поставлены специальные опыты с жуками зерновой жужелицы и частично с жуками песчаного медляка. Испытывалось действие температуры, освещения, голода. При изучении действия голода жуки песчаного медляка, мучного хрущака и зерновой жужелицы за трое суток до опыта, а также в день опыта лишались пищи (табл. 2).

Как видно из таблицы, голод не оказывает влияния на суточную динамику поглощения кислорода. Подъем и понижение интенсивности дыхания у голодающих и питающихся жуков приурочен к одним и тем же часам суток. Следовательно, кратковременное голодание не вызывает смещения суточного ритма интенсивности дыхания.

Для выяснения влияния температуры на суточную динамику поглощения кислорода жуки песчаного медляка и зерновой жужелицы в течение месяца содержались при температуре 18° и естественном суточном освещении. Длительное пребывание при константной температуре не повлияло на суточные изменения энергии дыхания (рис. 3). Амплитуда колебания у этих насекомых несколько меньше, чем у жуков, взятых из природы, однако конфигурация кривой у обоих видов сохранилась та же.

Т а б л и ц а 2

Суточная динамика поглощения кислорода у голодающих жуков

Часы суток	Кличество кислорода в 1 час на 1 г живого веса		
	песчаный медляк	зерновая жужелица	мучной хрущак
7	360	585	560
10	480	487	560
13	920	350	410
16	360	390	410
19	525	585	760
21	480	—	760
24	315	682.2	530
7	340	510	530

Для выяснения действия света жуки зерновой жужелицы в течение месяца содержались в темноте. Учеты производились через 10 дней и через месяц после начала опыта (рис. 4). Пребывание жуков в темноте в течение недели не сказывается на суточной динамике энергии дыхания. Так же как и у жуков, взятых из природы, максимум поглощения кислорода отмечен в 1—4 часа, минимум в 10—13 часов. Однако более длительное отсутствие суточной смены освещения вызывает нарушение ритмики дыхания. Спустя месяц после пребывания в темноте конфигурация кривой изменяется и теряет четкость. Резко выраженная одновершинность исчезает. Подъем кривой наблюдается между 16 и 22 часами и в 4 часа с сильным понижением в 1 час. Сопоставляя эти данные с полученными в двух предыдущих сериях опытов, можно прийти к выводу, что из всех испытанных факторов наибольшее влияние на суточные изменения дыхания зерновой жужелицы оказывает свет.

Помимо внешних факторов, на изменение суточной ритмики дыхания значительное влияние оказывает и физиологическое состояние насекомых. Если мы сравним суточные кривые дыхания самцов и самок, то увидим, что в мае и июне между ними нет существенного различия. Подъем и падение кривой у обоих полов приурочены к одним и тем же часам суток. В июле же, в период массовой яйцекладки, конфигурация кривой у самок существенно изменяется. Закономерность ее утрачивается. Жуки в этот период дышат аритмично. Объясняется это, вероятно, тем, что внутренние процессы, связанные с созревaniem яиц, нивелируют влияние внешних условий. Нет также закономерности и в суточных изменениях интенсивности дыхания у молодых, только что отродившихся жуков (табл. 3). Более четко выраженная ритмика появляется у них спустя некоторое время после отрождения, т. е. четкость ее зависит в значительной степени от физиологического состояния насекомых.

Обсуждение результатов

Полученные данные свидетельствуют об изменении энергии дыхания насекомых в течение суток. Приуроченность подъема и падения кривой к известным часам суток доказывает, что эти суточные изменения подчинены определенной закономерности.

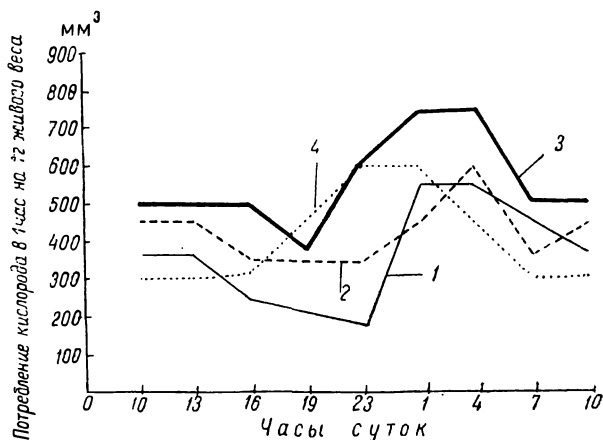


Рис. 2. Сезонные изменения суточной ритмики дыхания у самцов зерновой жулици (*Pseudophonus pubescens* Müll.).

Кривые: 1—22—23 V; 2—20—21 VI; 3—29—30 VII; 4—20—21 VIII.

Наличие суточных колебаний интенсивности дыхания у насекомых, находившихся 12 дней до опыта, а также во время опыта в константных условиях, приводит к выводу, что эти колебания не являются результатом непосредственного воздействия внешней среды, а могут быть расценены как выработанный ритм.

Суточная ритмика энергии дыхания отмечена у червей [Ланг (Lang, 1934)], у различных видов рыб [Клаузен (Clausen, 1935); Поляков, 1940; Олифан, 1940], у барсуков, шакалов, обезьян [Щербакова, 1937]. Следовательно, это явление широко распространено в животном мире. Можно предположить, что суточная ритмика дыхания, установленная нами у шести видов насекомых, а также данные Полякова (1937) и Олифан (1947) о суточной ритмике дыхания у плавунца и личинок комаров не являются частным случаем; это явление, вероятно, присуще многим видам насекомых.

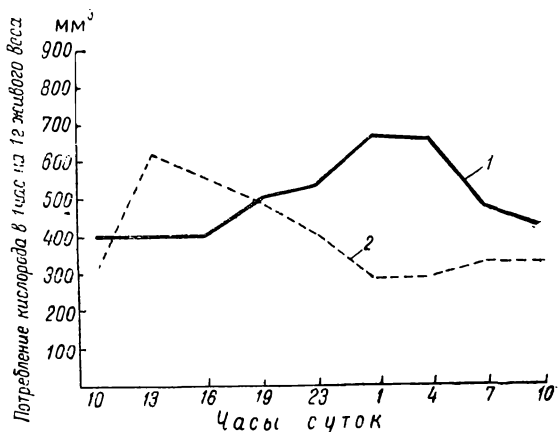


Рис. 3. Суточный ритм энергии дыхания у голодающих жуков.

Кривые: 1 — зерновая жулици (*Pseudophonus pubescens* Müll.); 2 — песчаный медляк (*Opatrum sabulosum* L.).

Таблица 3

Суточные изменения в интенсивности дыхания молодых жуков зерновой жужелицы

Состояние жуков	Часы суток								
	10	13	16	19	22	1	4	7	10
Только что отродившиеся жуки	641.3	641.3	606.2	521.2	650.4	527.0	527	476	473
Спустя 2 недели после начала отрождения . .	613.2	613.2	613.2	613.2	847.3	847.3	695.7	613.2	613.2

Основания к такому выводу имеются. Исследования, проведенные рядом авторов [Лэтц (Lutz, 1922, цит. по Калабухову, 1940); Парк и Келле (Park a. Kelle, 1932); Мелленби (Mellanby, 1940); Гунн (Gunn, 1940) Гунн и Косуэй (Gunn a. Cosway, 1935)] на различных объектах, показали, что при нахождении насекомых в константных условиях температуры и освещения суточная цикличность активности насекомых в ряде случаев сохраняется продолжительный период времени. Дневные насекомые активны только днем, ночные — ночью.

Так как поведение насекомых определяется физиологическими процессами, происходящими в их организме, и является лишь внешним проявлением этих процессов, то наличие суточного ритма активности дает нам право допустить наличие такого же ритма физиологических процессов и в первую очередь суточного ритма энергии дыхания. Совпадение кривой интенсивности дыхания с кривой активности в опытах подтверждает правильность этого предположения.

Отсюда вытекает ряд выводов.

1. Наличие суточного ритма должно быть учтено при разработке методики определения энергии дыхания. Обычно исследователи, изучающие газообмен, не указывают времени проведения анализов [Крог (Krogh, 1914); Бодин (Bodine, 1923); Кожанчиков, 1926, 1935; Лозина-Лозинский, 1943 и др.]. Нет таких указаний и в работе Кожанчикова (1937), специально посвященной методике лабораторно-экологических исследований. Эти исследователи считают, что основным фактором, влияющим на точность опыта, является температура, так как малейшие отклонения ее отражаются на количестве поглощенного кислорода. Суточные же колебания энергии дыхания ими не учитывались; однако игнорирование этих колебаний существенно влияет на точность методики и может привести к большому расхождению в отдельных повторностях в том случае, если они будут проводиться в различное время суток. Поэтому при кратковременных учетах (1—6 часов) для получения сравнимых материалов определение энергии дыхания нужно производить не только при одинаковой температуре, но и в одно и то же время дня.

2. У ряда исследователей существует мнение о том, что избираемые насекомыми температуры и влажности всегда одинаковы (Беклемишев, 1934; Зенякин, 1937); изучение таксисов проводилось без учета времени. Однако в литературе имеются факты, доказывающие обратное. Так, Навишваненко (1938) установил суточные изменения в чувствительности к высоким температурам у ряда насекомых, относящихся к различным систематическим группам. Наличие суточной ритмики энергии дыхания также служит подтверждением того, что отношение к внешним условиям у насекомых меняется. Известно, что газообмен является терморегуля-

торной реакцией. Поэтому различная интенсивность его в течение суток у насекомых должна вызвать у них различную реакцию на одни и те же температуры. Кроме того, различная интенсивность дыхания вызывает неодинаковую потерю воды насекомыми, что в свою очередь отражается на их термо- и гигропреферендуме. Следовательно, изучение таксисов у насекомых необходимо должно вестись в суточном разрезе.

3. Суточные изменения энергии дыхания являются показателем того, что физиологическое состояние организма в течение суток изменяется. В связи с этим восприимчивость насекомых к ядам в различное время суток также будет неодинакова. Это нельзя забывать при постановке токсикологических исследований.

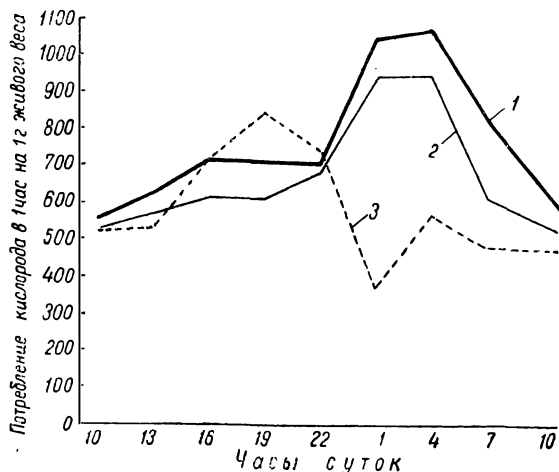


Рис. 4. Влияние света на суточный ритм энергии дыхания зерновой жулицицы (*Pseudophonus pubescens* Müll.).

Кривые: 1 — жуки, взятые из природы; 2 — жуки через 8 дней после начала опыта; 3 — жуки через месяц после начала опыта.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. 1934. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биотопов. Тр. Пермск. биол. н.-иссл. инст., VI, 3: 119—208. — Голышев Н. О. 1926. Газообмен тутового шелкопряда от грены до бабочки. Центр. шелководч. ст. РСФСР, III, 1—4: 129—160. — Зенякин Л. А. 1937. К вопросу о связи термической преференции с реакцией газообмена у *Operophtera brumata* L. и *Chloridea obsoleta* (Lepidoptera). Энт. обозр., XXVII, 3—4: 174—180. — Золотарев Е. X. 1939. Поглощение кислорода куколками китайского и дубового шелкопряда, развивающихся и находящихся в состоянии диапаузы. Докл. Всес. Акад. с.-х. наук им. Ленина, VIII: 39—40. — Кан И. Л. и Н. П. Лаврова. 1937. Дыхательный обмен пчелы во время метаморфоза. Уч. зап. Московск. Гос. унив., XI: 3—21. — Калабухов Н. И. 1940. Суточный цикл активности животных. Усп. совр. биол., XII, 1: 3—24. — Кожанчиков И. В. 1936. К вопросу о жизненном температурном оптимуме. VII. Физиологическая характеристика стено- и эуритермий насекомых. Зоол. журн., XV, 2: 217—245. — Кожанчиков И. В. 1937. Рост и физиологическое состояние организма насекомых в связи с влиянием экологических факторов. Зоол. журн., XVI, 1: 83—106. — Кожанчиков И. В. 1937. Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии. Изд. Всес. Акад. с.-х. наук им. Ленина: 1—217. — Лозина-Лозинский Л. К. 1943. Колебания активности дыхания у насекомых в связи с температурой и развитием. Изв. Акад. Наук СССР, биол., 3: 126—134. — Нашиваненко Г. Г. 1938. Ритмические изменения в чувствительности организмов к высокой температуре и температурная адаптация. Бюлл. эксп. биол. и мед., VI, 1: 72—75. — Олифан В. И. 1940. Суточная ритмичность дыхания личинок рыб. Докл. Акад. Наук СССР, XXIX, 8—9: 627—630. — Олифан В. И. 1947. Суточная ритмичность роста и дыхания у личинок комара. Докл. Акад. Наук

СССР, VII, 1:97—100. — Поляков Ю. Д. 1937. Суточный ритм поглощения кислорода жуками *Dytiscus marginalis*. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., XLVI: 285—291. — Поярков Э. Ф. 1929. Тутовый шелкопряд. Изд. Ср.-Аз. инст. шелководства: 1—165. — Рубцов И. А. 1939. О предпочитаемых температурах у саранчевых. Защ. раст., 3:33—37. — Шербакова О. П. 1937. Материалы к изучению суточной периодики физиологических процессов у млекопитающих. Нормальная суточная периодика физиологических процессов. Бюлл. эксп. биол. и мед., IV, 4:335—337. — Bodenheimer F. u. D. Schenkin 1923. Über die Temperaturabhängigkeit von Insekten. Ztschr. vergl. Physiol., 8:1—15. — Bodine J. 1923. Water control and metabolism of certain Orthoptera. Journ. Exp. Biol., 32: 137—164. — Clausen R. 1936. Oxygen consumption in fresh water fishes. Ecology, 17, 2:216—226. — Gunn D. 1940. The daily rhythm of activity of the cockroach *Blatta orientalis*. Journ. Exp. Biol., 17, 3:267—277. — Gunn D. and C. Cosway. 1936. The Temperature and humidity relation of the cockroach. 5. Humidity preference. Journ. Exp. Biol., 15, 4:555—563. — Krogh A. 1914. The respiratory exenze of animals and man. London and New York. 1—160. — Lang J. 1934. Über den Sauerstoffverbrauch von *Lumbriculus variegatus* und *Rhynchelmus limosella*. Biol. Zentralbl., 34:85—89. — Mellanby K. 1940. The daily rhythm of activity of the cockroach *Blatta orientalis* L. Journ. Exp. Biol., 17, 3:278—285. — Park O. and J. Kelle. 1932. Studies in nocturnal ecology. II. Preliminary analysis of activity rhythm in nocturnal forest insects. Ecology, 13, 4:335—176.

Всесоюзный Институт защиты растений
Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина,
Ленинград
