

Ааре КУУЗИК

## ИЗУЧЕНИЕ ЦИКЛИЧНОСТИ ГАЗООБМЕНА У ЖУКОВ (*COLEOPTERA*) ПРИ ПОМОЩИ ПОСТОЯННОЙ ЗАПИСИ ГАЗОВОГО ХРОМАТОГРАФА

Насекомые дышат двумя различными способами: путем активной трахейной вентиляции с участием дыхательных движений и путем диффузного обмена газов через стигмы. При активной трахейной вентиляции наблюдается определенный ритм, который, однако, довольно лабилен и легко поддается влиянию многих факторов. Диффузный газообмен у многих видов насекомых также ритмичен из-за цикличности, и именно эти ритмы в данном случае представляют интерес, так как они отличаются большей стабильностью и могут отражать физиологическое состояние насекомого.

Постоянную запись цикличного выделения двуокиси углерода и поглощения кислорода у насекомых первым удалось получить А. Пунту (Punt, 1950, 1956а, б), однако его работы остались пока единственными, где газообмен насекомых был исследован аналогичным непосредственным методом.

У некоторых видов насекомых цикличность газообмена обнаружена в их неактивном состоянии, прежде всего в зимующих или покоящихся стадиях; с повышением температуры или после перехода в активное состояние газообмен становился непрерывным (Punt, 1950). В других случаях ритмичность газообмена наблюдалась только при низких температурах (Buck, Keister, 1955). У зимующих куколок чешуекрылых наблюдался за сутки один (*Papilio machaon*, *Sphinx ligustri*) или несколько (*Hyalophora cecropia*, *Agrotis spp.*) выхлопов  $\text{CO}_2$ , а у зимующих личинок выделение  $\text{CO}_2$  может достигать нескольких выхлопов в час (Punt, 1950; Levy, Schneiderman, 1966а, б). В период между выхлопами  $\text{CO}_2$  выделяется примерно в 40 раз меньше, чем во время выхлопа, когда стигмы открыты (Buck, Keister, 1955). Таким образом, если не учитывать цикличность обмена газов, то при определении дыхательного коэффициента ( $RQ$ ) можно допустить значительные ошибки.

Пока имеется мало сведений о зависимости ритмов газообмена от физиологического состояния организма, температуры, видовой принадлежности и т. д. Причиной этого является очевидно, сложность получения постоянной записи выделения  $\text{CO}_2$  и поглощения  $\text{O}_2$ .

Настоящая работа показывает, что с помощью газового хроматографа, применяя его детектор теплопроводности, или так наз. катарометр, можно получить постоянную запись как выделения  $\text{CO}_2$ , так и поглощения  $\text{O}_2$ . Характерные черты ритмов газообмена, исследованных таким путем, выявлены у активных имаго (вне состояния физиологического покоя) следующих видов жуков: *Leptinotarsa decemlineata*, *Agelastica alni*, *Coccinella septempunctata*, *Cicindela campestris*, *Pterostichus niger*, *P. coerulescens*, *Chlaenius nitidulus*, *Ips sexdentatus*, *I. typo-*

*graphus*, *Acanthoscelides oblectus*. Наименьший из этих объектов (последний) весил в среднем 2 мг.

Выясняется степень стабильности ритмов газообмена в постоянных условиях опыта и приводятся предварительные данные о зависимости этих ритмов от температуры и других факторов.

#### Методика

Для изучения ритма газообмена использовали газовый хроматограф «Хром-3». Исследуемое насекомое помещали в стеклянную трубку, размеры которой соответствовали его размерам. Трубка с объектом была соединена одним концом непосредственно с входом катарометра в стенке главного шкафа хроматографа, другим — резиновым шлангом с выходом вспрыскивающей камеры. Таким образом, вместо колонки к катарометру была присоединена стеклянная трубка с исследуемым насекомым. Воздух в хроматограф подавали через буферный сосуд (10-литровая стеклянная бутылка) мембранным компрессором аквариума. Второй такой же буферный сосуд был соединен с выходом катарометра. Такая система создавала настолько стабильный поток воздуха через катарометр, что запись контроля представляла собой прямую линию.

Скорость анализируемого и эталонного потоков воздуха составляла соответственно 2,0 и 1,5 мл/мин, что контролировалось двумя ротаметрами. Для избежания малейших изменений в концентрации  $\text{CO}_2$  этот газ был удален не только из исследуемого, но и из эталонного потока воздуха. В очищенном от  $\text{CO}_2$  воздухе ритм дыхания насекомого несколько отличался от ритма дыхания при нормальном составе воздуха, но это не имело значения, так как целью опытов было сравнение ритмов у различных видов.

Исследуемый объект помещали в термостат хроматографа в литровом термосе, что позволяло работать при константных температурах в пределах  $0^\circ\text{C}$  и выше. Дрейф ноля прекращался примерно после двухчасовой стабилизации всей системы. Вентилятор термостата был отключен, поскольку вибрация сильно влияет на ритм газообмена. Насекомое было слегка сжато между двумя кусками поролона таким образом, чтобы допустить лишь минимальные движения его конечностей. За два часа объект обычно привыкал к условиям опыта. Опыты проводились с 8—10 особями каждой серии, что позволяло учитывать индивидуальную изменчивость газообмена.

Для наблюдения за работой стигм и дыхательных движений под микроскопом (МБС) во время регистрации газообмена в интервале температур  $-5 \dots 35^\circ$  был использован полупроводниковый термостат (ТЛМ) с прозрачной стенкой, где находилась стеклянная трубка с исследуемым насекомым.

В целях изучения выделения  $\text{CO}_2$  отдельно из брюшных и переднегрудных стигм была использована камера из оргстекла, принцип работы которой имеет некоторое сходство с таковым аппарата Френкеля (Fraenkel, 1932).

#### Результаты опытов

Диффузия газов через трахейную систему без помощи активной вентиляции может происходить у всех личинок и куколок и у многих имаго в спокойном состоянии (Krogh, 1941). Согласно диффузной теории дыхания А. Крога (Krogh, 1920, 1941), кислород входит в трахеи путем диффузии благодаря различию его парциального давления в поступающем воздухе и в концевых разветвлениях трахейной системы.

Многие данные говорят о том, что совместная работа стигм сложна и не всегда основана на их синхронном действии (Wigglesworth, 1931, 1935; Шванвич, 1949; Miller, 1964, 1973). У некоторых видов, например, инспирация происходит через передние, а экспирация через задние стигмы (Fraenkel, 1932). В данном случае, однако, работа стигм не имеет столь большого значения как действительный ход газообмена.

У рассматриваемых видов диффузия газов осуществляется практически только через стигмы, а работа последних (открытие и закрытие) координируется обменом газов. В случае прерывистого выделения  $\text{CO}_2$  цикл состоит из определенных фаз. У куколки *Hyalophora cecropia* триггером работы стигм являются изменения парциального давления двуокиси углерода и кислорода ( $p\text{CO}_2$  и  $p\text{O}_2$ ) до достижения ими критического уровня, причем в цикле обмена газов выявлены три основные фазы (Levy, Schneiderman, 1966a, б). Установлено, что  $\text{CO}_2$  может действовать на мышцы замыкательного аппарата стигм или непосредственно или через сегментарные ганглии (Berkett, Schneiderman, 1967). По Р. Леви и Г. Шнейдерман (Levy, Schneiderman, 1966a, б), газообмен у куколки *Hyalophora cecropia* происходит следующим образом. В момент открывания стигм  $\text{O}_2$  входит в трахеи и  $p\text{O}_2$  повышается от 3—5 до 18%, а  $p\text{CO}_2$  в то же время понижается от 6,5 до 3%. После этого стигмы закрываются и остаются закрытыми до понижения  $p\text{O}_2$  от 18 до 3—5%, причем продолжительность этой фазы составляет примерно одну четверть общей длительности цикла. Как только  $p\text{O}_2$  достигает 3—5%, начинается флаттер — вибрация стигм, т. е. быстрое сокращение мышц стигмы. Во время флаттера  $p\text{O}_2$  остается на уровне 3—5%, а  $p\text{CO}_2$  постепенно повышается до порогового (6,5%), а затем начинается новый цикл.

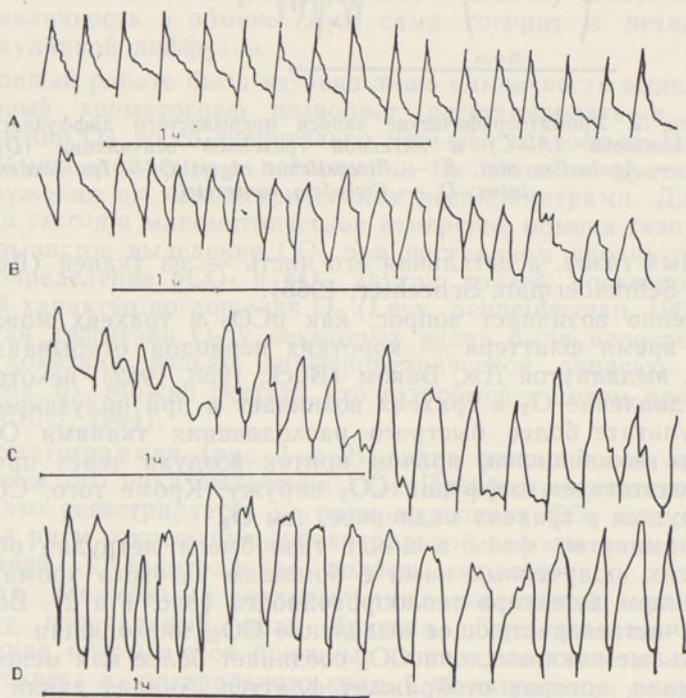


Рис. 1. Хроматографические записи прерывистого диффузного газообмена при 20°C. А — *Coccinella septempunctata*; В — *Pterostichus coeruleus*; С — *Leptinotarsa decemlineata*; D — *Chlaenius nitidulus*.

Выделяемый  $\text{CO}_2$  происходит не только из трахейных газов, но и за счет освобождения растворенного в тканях  $\text{CO}_2$ . У диапаузирующей куколки *Hyalophora cecropia* лишь 10% выделяемого  $\text{CO}_2$  происходит

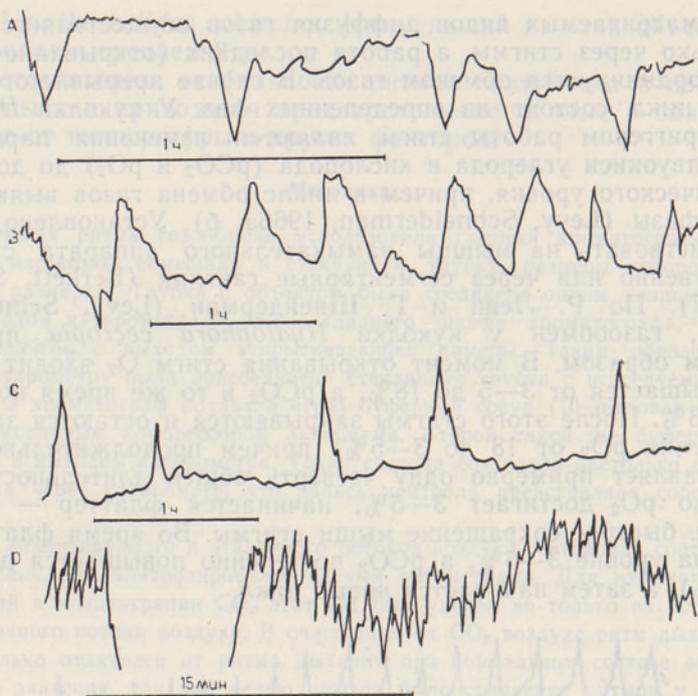


Рис. 2. Хроматографические записи прерывистого диффузного газообмена (A—C) и активной трахейной вентиляции (D). A — *Agelastica alni*; B — *Pterostichus niger*; C — *Ips sexdentatus*; D — *Cicindela campestris*.

из трахейных газов, а остальная его часть — из тканей (Buck, Friedman, 1958; Schneiderman, Schechter, 1966).

Естественно возникает вопрос: как  $p\text{CO}_2$  в трахеях может подниматься во время флаттера — коротких периодов открывания стигм? По теории, выдвинутой Дж. Баком (Buck, 1958, 1962), некоторое отрицательное давление  $\text{O}_2$  в трахеях возникает и при полузакрытых стигмах в результате более быстрого расходования тканями  $\text{O}_2$ , чем он может быть возобновлен, причем приток воздуха через приоткрытые стигмы препятствует диффузии  $\text{CO}_2$  наружу. Кроме того,  $\text{CO}_2$  вообще диффундирует в трахеях медленнее, чем  $\text{O}_2$ .

Вышеупомянутые фазы в цикле газообмена нетрудно обнаружить и на записях, полученных нами с помощью газового хроматографа с использованием детектора теплопроводности (рис. 1 и 2). Восходящая линия означает возрастающее выделение  $\text{CO}_2$ , нисходящая — убывающее. Отдельные пики выхлопа  $\text{CO}_2$  соединяет более или менее горизонтальная линия, которая отображает флаттер. Анализ линии флаттера, полученной при настройке хроматографа на наибольшую чувствительность, показал, что во время одного цикла он обычно несколько раз прерывается полным закрытием стигм, причем линия  $\text{CO}_2$  опускается почти до нулевого уровня (рис. 3). Наблюдение за стигмами показало, что частота их приоткрываний составляет от 2 до 20 раз в минуту. Характерно то, что во флаттере не участвует заднегрудная стигма, оставаясь закрытой до начала нового цикла, что установлено у колорадского жука и жужелицы.

Флаттер может исчезнуть при укорочении цикла газообмена. У *Pte-*

*rostichus coerulescens* в первые часы опыта был обнаружен 3—4-минутный флаттер, который с увеличением частоты циклов полностью исчезал. Полное закрывание стигм у этого вида видно на записи по тупому углу на нисходящей линии  $\text{CO}_2$ , ибо последняя достигает почти полевого уровня (рис. 1B). Фаза полного закрывания стигм может вообще отсутствовать — у колорадского жука и *Pterostichus niger* пики выхлопа  $\text{CO}_2$  непосредственно соединялись с флаттером.

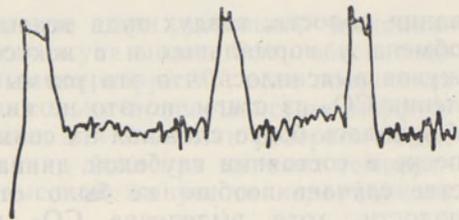


Рис. 3. Запись флаттера — газообмена между выхлопами  $\text{CO}_2$  — у *Pterostichus niger* при наибольшей чувствительности хроматографа.

У жужелицы *P. coerulescens* фаза полного закрывания стигм после короткого (одноминутного) флаттера наблюдалась сразу перед началом нового цикла (рис. 1B). Линия флаттера находилась всегда выше полевого уровня, указывая на незначительную диффузию  $\text{CO}_2$  наружу.

У насекомых возможен еще транскутикулярный обмен газов, особенно выделение  $\text{CO}_2$ , что, однако, в случае толстой кутикулы (например, у куколок чешуекрылых) не превышает 3% всего выделяемого  $\text{CO}_2$  (Buck, Keister, 1955; Schneiderman, Williams, 1953). Ясно выраженная цикличность в обмене газов сама говорит о незначительной транскутикулярной диффузии.

В настоящей работе была изучена лишь цикличность выделения  $\text{CO}_2$ , хотя газовый хроматограф позволяет регистрировать и изменения в употреблении  $\text{O}_2$ , но со значительно меньшей точностью. При циклическом газообмене подъемы в поглощении  $\text{O}_2$  слишком кратковременны для обнаружения их манометрическими респирометрами. Для куколки *Hyalophora cecropia* манометрическое измерение обмена газов показало лишь прерывистое выделение  $\text{CO}_2$  при постоянном уровне поглощения  $\text{O}_2$ , хотя определение  $p\text{CO}_2$  и  $p\text{O}_2$  внутри трахей косвенно доказало циклический характер поглощения  $\text{O}_2$  (Levy, Schneiderman, 1966a). Ранее прерывистая диффузия  $\text{O}_2$  у некоторых видов была непосредственным методом доказана только диаферометрической записью А. Пунта (Punt, 1956a, б). Можно считать, что газообмен в целом является циклическим (Miller, 1964).

На хроматограммах (рис. 1 и 2) видна направленная вниз линия в начале каждого пика выделения  $\text{CO}_2$ . Присутствие названных линий означает, что регистрируется не ритм выделения  $\text{CO}_2$  непосредственно из стигм, а ритм открывания субэлитральной полости и выделение  $\text{CO}_2$  из последней. Субэлитральная полость образуется у целого ряда жуков под сложенными надкрыльями, костальный край которых охватывает плевральный край брюшка. Герметичность названной полости, куда открываются брюшные стигмы, достигается выделением жирного секрета из плеврального края. Субэлитральная полость открывается и закрывается ритмично опусканием и поднятием последнего сегмента брюшка, причем она остается открытой на короткое время (от долей секунды до нескольких секунд). Вполне вероятно, что при образовании незначительной щели в субэлитральной полости  $\text{O}_2$  диффундирует туда из-за возникшего отрицательного  $p\text{O}_2$ . В пользу этого говорит сама запись, где видно, что с открыванием полости сперва поглощается  $\text{O}_2$ , а затем выделяется  $\text{CO}_2$ . В этом случае газообмен жука складывается из двойной диффузии — через стигмы и через субэлитральную щель. В случае более значительного откры-

вания полости, воздух туда всасывается. При сравнении ритмов газообмена у нормальных и с искусственно приподнятыми надкрыльями жуков выяснилось, что эти ритмы обычно синхронны с ритмами выделения  $\text{CO}_2$  из стигм, но это не является правилом, так как иногда наблюдалась более сложная их совместная работа. У зимующих в сухом песке в состоянии глубокой диапаузы колорадских жуков в большинстве случаев вообще не было отмечено открывания субэлитральной полости, хотя выделение  $\text{CO}_2$  происходило циклично (наблюдения велись при температуре  $8^\circ$  в течение 3—4 ч). В данном случае  $\text{CO}_2$  выделялся не из брюшных, а из средне-грудных стигм, что было установлено модифицированным аппаратом Френкеля.

Совместная работа субэлитральной полости и стигм, очевидно, сложна и до сих пор совершенно не изучена, однако она имеет бесспорное адаптативное значение. Известно, что адаптативное значение прерывистого выделения  $\text{CO}_2$  заключается в сокращении потерь воды в организме насекомого (Buck, 1958; Buck, Keister, 1958; Miller, 1964). Аналогичное значение имеет и субэлитральная полость, благодаря которой диффузия водяного пара из трахей замедляется, создавая при этом постепенный градиент влажности (Cloudsley-Thompson, 1964; Гиляров, 1970), что также экспериментально доказано у степных и пустынных чернотелок (Дизер, 1955).

О температурной зависимости частоты дыхательных движений имеется немало данных, значительно меньше их о зависимости ритма прерывистого диффузного газообмена насекомых от температуры.

При повышении температуры и увеличении мышечной активности диффузный газообмен постепенно переключается на активную вентиляцию с участием дыхательных движений брюшка. Все подопытные виды жуков в определенных условиях были способны перейти с одного типа дыхания на другой, и поэтому сперва необходимо различить эти типы по записям хроматографа. В случае диффузного газообмена продолжительность выхлопов  $\text{CO}_2$  всегда превышала 30 сек (обычно от 1 до 5 мин). При участии дыхательных движений после активной экспирации почти сразу же следовала пассивная инспирация, а на записях появлялись частые и короткие двусторонние пики продолжительностью 3—10 сек (рис. 4).

При температуре  $25-30^\circ$  у колорадского жука наблюдался промежуточный тип дыхания — активная вентиляция совместно с циклическим выделением незначительного количества  $\text{CO}_2$ . На записях сохранились короткие пики выделения  $\text{CO}_2$ , между которыми отмечены частые пики активной вентиляции. Последняя была установлена также визуальным наблюдением. При повышении температуры

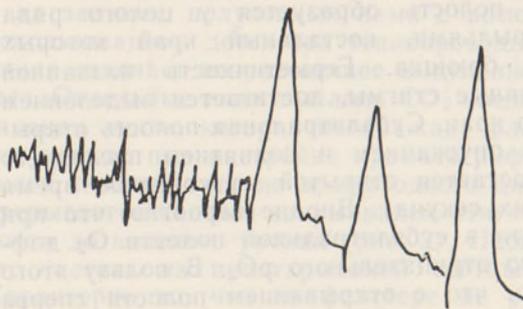


Рис. 4. Переход трахейной активной вентиляции (вызванной вибрацией) в диффузный газообмен у *Pterostichus niger*.

до  $32^\circ$  локомоторная активность насекомых настолько повышалась, что в опытах было трудно ее избежать. После длительного периода успокоения активная вентиляция обычно постепенно уменьшалась и преобладающим становился диффузный газообмен (к таким же результатам приводило обматывание конечностей жука тонкой проволокой), а на записи появлялись пики вы-

хлопов  $\text{CO}_2$  и постепенно исчезали частые пики активного дыхания. Таким образом, дыхание у колорадского жука может быть обеспечено одним диффузным способом даже при температуре  $30^\circ$ , если полностью отсутствует мышечная активность. Поскольку в прерывистом диффузном газообмене можно видеть адаптацию для экономии резервов воды, то сохранение названного способа дыхания даже при высоких температурах может быть одной из причин высокой живучести колорадского жука.

Скакун *Cicindela campestris* был среди исследованных жуков единственным видом, у которого активная брюшная вентиляция сохранялась при температуре  $20^\circ$  даже после длительного периода успокоения, что свидетельствует о наличии исключительно активного газообмена. Очевидно, именно по этой причине скакуны погибали уже в течение первого дня опыта, в то время как голодающие активные особи колорадского жука выдерживали условия опытов в течение 2—3 недель.

При сравнении 10 видов жуков были обнаружены также значительные различия как в частоте циклов газообмена, так и в отдельных фазах цикла. У близких видов *Pterostichus niger* и *P. coerulescens* циклы резко различались, но они были довольно сходны у таких отдаленных видов как колорадский жук и *Chlaenius nitidulus* (рис. 1). Очевидно, ритмы газообмена прежде всего связаны с физиологическим характером вида. Самая большая частота циклов газообмена из исследованных жуков была обнаружена у *Acanthoscelides obtectus* —  $20\text{--}22$  цикла в час, а наиболее длительные циклы — у короеда (*Ips sexdentatus*) — продолжительностью  $50\text{--}60$  мин.

С помощью вибрации (включение термостатного мотора) диффузный газообмен у всех исследованных видов жуков удавалось переключать на активную вентиляцию, но после 1—2-часовой вибрации диффузное дыхание восстанавливалось (рис. 4).

Описанный хроматографический метод непригоден для определения абсолютного уровня потребления  $\text{O}_2$ , но он позволяет установить, кроме ритма газообмена, периодические изменения в уровне дыхания. Эти изменения отражаются не только на частоте циклов, но и на относительной длине пиков выхлопа  $\text{CO}_2$  и поглощения  $\text{O}_2$ . Для короедов, например, установлен специфически высокий уровень потребления  $\text{O}_2$ , достигающий  $3000 \text{ мм}^3 \text{ ч/г}$  (Куузик, 1971; Меривээ, 1971), хотя циклы газообмена при  $20^\circ$  повторялись лишь через  $50\text{--}60$  мин. Однако об интенсивном обмене веществ у короедов свидетельствовали исключительно длинные для этих крохотных насекомых (вес  $6\text{--}25 \text{ мг}$ ) пики выхлопа  $\text{CO}_2$  (рис. 2С).

У колорадского жука по хроматограммам была установлена периодичность изменения интенсивности газообмена с подъемами через каждые  $25\text{--}30$  мин. Такая периодичность наблюдалась также в результате определения потребления  $\text{O}_2$  самопишущим электролитическим микро-респирометром.

Для установления изменений в физиологическом состоянии насекомого по ритму газообмена необходима его достаточная стабильность при постоянных условиях опыта. Обычно такую стабильность ритм газообмена приобретал после 2—3 ч опыта. У колорадского жука при  $20^\circ$  были отмечены изменения в длительности цикла менее 5% его среднего значения ( $7,5$  мин). Почти столь же незначительные изменения в частоте циклов отмечены у *Chlaenius nitidulus*, *Pterostichus coerulescens*, *Coccinella septempunctata* и *Ips spp.* Наиболее лабильными ритмами обладали жуки с постоянными признаками трахейной вентиляции (*Agelastica alni* и *Cicindela campestris*).

Вышеприведенные данные являются предварительными, но они демонстрируют, что при достаточной изученности можно использовать ритмы как диффузного, так и активного дыхания в качестве показателя физиологического состояния насекомого. Хроматографический метод определения ритмов дыхания, обеспечивающий постоянную регистрацию, может оказаться перспективным также при изучении воздействия разных экзо- и эндогенных факторов на газообмен и физиологическое состояние насекомых.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гиляров М. С., 1970. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.
- Дизер Ю. Б., 1955. О физиологической роли надкрылий и субэлитральной полости у степных и пустынных чернотелок (*Tenebrionidae*). Зоол. ж. **34** : 319—322.
- Куузик А. Э., 1971. Зависимость потребления кислорода от температуры у зимующих личинок кородея полиграфа. В кн.: Холодостойкость насекомых и клещей. Тарту : 52—56.
- Меривээ Э. Э., 1971. Холодостойкость у насекомых как результат взаимодействия разных экзогенных и эндогенных факторов. В кн.: Холодостойкость насекомых и клещей. Тарту : 72—78.
- Шванвич Б. Н., 1949. Курс общей энтомологии. М.-Л.
- Berkett B. N., Schneiderman H. A., 1967. Control of spiracles in silk moths by oxygen and carbon dioxide. *Sci.* **156** (3782) : 1604—1606.
- Buck J., 1958. Cyclic CO<sub>2</sub> release in insects. IV. A theory of mechanism. *Biol. Bull. Woods Hole* **114** : 118—140.
- Buck J., 1962. Some physical aspects of insect respiration. *Ann. Rev. Entomol.* **7** (1) : 27—56.
- Buck J., Friedman S., 1958. Cyclic CO<sub>2</sub> release in diapausing pupae III. CO<sub>2</sub> capacity of insect blood : carbonic anhydrase. *J. Insect Physiol.* **2** (1) : 52—60.
- Buck J., Keister M., 1955. Cyclic CO<sub>2</sub> release in diapausing *Agapema* pupae. *Biol. Bull. Woods Hole* **109** : 144—163.
- Buck J., Keister M., 1958. Cyclic CO<sub>2</sub> release in diapausing pupae II. Tracheal anatomy, volume and pCO<sub>2</sub> : blood volume, interburst CO<sub>2</sub> release rate. *J. Insect Physiol.* **1** (2) : 327—340.
- Cloudsley-Thompson J. L., 1964. On the function of the subelytral cavity in desert Tenebrionidae. *Entomol. Monthly Mag.* **100** : 148—149.
- Fraenkel G., 1932. Das Problem des gerichteten Atemstromes in den Tracheen der Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **16** : 394—462.
- Krogh A., 1920. Studien über Gasdiffusion in den Tracheen. *Arch. ges. Physiol.* **179** : 95—112.
- Krogh A., 1941. The comparative physiology of the respiratory mechanisms. Philadelphia, University of Pennsylvania Press.
- Levy R. J., Schneiderman H. A., 1966a. Discontinuous respiration in insects. II. The direct measurement and significance of changes in tracheal gas composition during the respiratory cycle of silkworm pupae. *J. Insect Physiol.* **12** (1) : 83—104.
- Levy R. J., Schneiderman H. A., 1966b. Discontinuous respiration in insects. III. The effect of temperature and ambient oxygen tension on the gaseous composition of the tracheal system of silkworm pupae. *J. Insect Physiol.* **12** (1) : 105—121.
- Miller P. L., 1964. Respiration — aerial gas transport. In: *Physiology of Insecta, III* (ed. by M. Rockstein). New York — London, Academic Press : 557—615.
- Miller P. L., 1966. The supply of oxygen to the active flight muscles of some large beetles. *J. Exptl Biol.* **45** (2) : 285—304.
- Miller P. L., 1973. Spatial and temporal changes in the coupling of cockroach spiracles to ventilation. *J. Exptl Biol.* **59** (1) : 137—148.
- Punt A., 1950. The respiration of insects. *Physiol. Compar. et Oecol.* **2** (1) : 59—74.
- Punt A., 1956a. Further investigations on the respiration of insects. *Physiol. Compar. et Oecol.* **4** (2) : 121—131.
- Punt A., 1956b. The influence of carbonic dioxide on the respiration of *Carabus nemoralis* Müll. *Physiol. Compar. et Oecol.* **4** (2) : 132—141.
- Schneiderman H. A., Schechter A. N., 1966. Discontinuous respiration in insects V. Pressure and volume changes in the tracheal system of silkworm pupae. *Entomol. Exptl et Appl.* **3** (3) : 1143—1170.

- Schneiderman H. A., Williams C. M., 1953. The physiology of insect diapause VII. The respiratory metabolism of the *Cecropia* silkworm during diapause and development. Biol. Bull. **105** (2) : 320—334.
- Wigglesworth V. B., 1931. The respiration of insects. Biol. Rev. **6** (2) : 181—220.
- Wigglesworth V. B., 1935. The regulation of respiration in the flea *Xenopsylla cheopsis* (Pulicidae). Proc. Roy. Soc. (London) **B118** : 397—419.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
2/VIII 1974

Aare KUUSIK

## MARDIKATE (COLEOPTERA) GAASIVAHETUSE TSÜKLILISUSE UURIMINE GAASIKROMATOGRAAFI ABIL

Resümees

Gaasikromatograafi soojusjuhtivusdetektori (kataromeetri) abil registreeriti üle 2 mg raskuste putukate gaasivahetus. Etalongaasina kasutati atmosfääriõhku.

Difuusse gaasivahetuse tsüklilisust uuriti 10 mardikaliigil. Katseteks kasutati aktiivseid mardikaid, kelle lokomotoorsed reaktsioonid olid mehaaniliselt pärsitud. Gaasivahetustsüklite kestus ja faaside iseloom sõltusid putuka liigist, temperatuurist ja füsioloogilisest seisundist. Suurim oli tsüklite sagedus oatera-mardikai (*Acanthoscelides obtectus*) — 20—22 tsüklit tunnis. Kõige kestvamad tsüklid olid kuuse-kooreüraskil (*Ips sexdentatus*) — 50—60 min.

Temperatuuri tõustes 32 °C-ni asendus difuusne gaasivahetus trahheeventilatsiooniga, millel samuti võis märgata kindlat rütmi. Temperatuuril 5°...0° difuusne gaasivahetus kaotas tsüklilise iseloomu ja muutus pidevaks.

Pikkade hingamistsüklitega liikidel vaheldusid CO<sub>2</sub> eemaldamise perioodid hingamisavade vibratsiooniga, flatteriga, mille vältel eraldus ainult vähesel määral CO<sub>2</sub>. Lühikeste hingamistsüklite korral vibratsioon puudus, selle asemel ilmses mõni minut vältav hingamisavade täielik sulgumine.

Hingamisrütmi on aktiivse trahheeventilatsiooni korral märksa labiilsem kui difuusne gaasivahetuse ajal. Tehakse järeldus, et gaasivahetuse rütmi kromatograafiliselt registreerides saab kestvalt jälgida nii endo- kui ka eksogeensete faktorite toimet putuka füsioloogilisele seisundile.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saabunud  
2. VIII 1974

Aare KUUSIK

## CYCLIC GAS EXCHANGE IN ADULT COLEOPTERA STUDIED BY CONTINUOUS GAS-CHROMATOGRAPHIC REGISTRATION

Summary

The cyclic gas exchange was investigated by continuous recording the release of CO<sub>2</sub> and uptake of O<sub>2</sub> by gas-chromatographic katharometer (thermal conductivity detector) in combination with an open system of constant air current.

The discontinuous release of CO<sub>2</sub> and uptake of O<sub>2</sub> in the form of bursts separated by intervals of minimal release (flutter) has been detected in the active adults of 10 species of *Coleoptera* under conditions where locomotory activity was mechanically suppressed. In most of the beetles a rhythmical production of CO<sub>2</sub> was detected, the frequency of which depends on the temperature. When the temperature was increased as high as 32° C, tracheal diffusion was replaced by active ventilation, in which a rhythm was likewise observed. At low temperatures, the cyclic release of CO<sub>2</sub> disappeared and gas exchange became continuous. In *Cicindela campestris* only active ventilation was detected. The smallest insect in which a good gas exchange line could be recorded, was an adult beetle *Acanthoscelides obtectus* (weight 2 mg). Under normal conditions and the insect being at rest, the frequency of CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> peaks was quite constant.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,  
Institute of Zoology and Botany

Received  
Aug. 2, 1974