

TOWARZYSTWO NAUKOWE WARSZAWSKIE
SOCIÉTÉ DES SCIENCES ET DES LETTRES À VARSOVIE

Prace
Instytutu im. Nenckiego

Travaux
de l'Institut Nencki

Vol. XIII



Z zasiłku Wydziału Nauki
Ministerstwa Wyznań Religijnych i Oświecenia Publicznego

WARSZAWA
INSTYTUT IM. NENCKIEGO T. N. W., ŚNIADECKICH 8

1936

<http://rcin.org.pl>

ZAWARTOŚĆ TOMU XIII.

SOMMAIRE DU VOLUME XIII.

1936.

- K. Białaszewicz.** Badania nad przemianą materii i energii w czasie rozwoju owadów. — *Recherches sur le métabolisme chimique et énergétique au cours du développement des Insectes*. III. O odżywianiu się jedwabnika (*Bombyx mori* L.) w ostatnim okresie wzrostu. — *Sur l'alimentation du ver à soie (Bombyx mori L.) pendant la dernière période de sa croissance*. — *Acta Biologiae Experimentalis*, **10**, 352—382.
- F. Bonder.** Badania nad wymianą gazową u człowieka w czasie pracy. — *Recherches sur les échanges gazeux chez l'homme pendant le travail*. V. O zachowaniu się przestrzeni martwej dróg oddechowych w okresie początkowym pracy i w czasie wypoczynku. — *L'allure de l'espace mort des voies respiratoires pendant la période initiale du travail et pendant le repos qui le suit*. — *Acta Biologiae Experimentalis*, **10**, 222—250.
- J. Konorski i L. Lubińska.** Próba analizy zjawiska „narkozy magnezowej”. — *An attempt to analyse „magnesium narcosis”*. III. Mechanizm obwodowego działania magnezu i pozorny charakter zmian pobudliwości nerwowej. — *The mechanism of the peripheral action of magnesium and the fallacy of observed changes in nerve excitability*. — *Acta Biologiae Experimentalis*, **10**, 251—281.
- J. Konorski, L. Lubińska i S. Miller.** Wytwarzanie się odruchów warunkowych w zahamowanej indukcyjnie korze mózgowej. — *Elaboration des reflexes conditionnels dans l'écorce cérébrale à l'état d'inhibition induite*. — *Acta Biologiae Experimentalis*, **10**, 297—330.
- R. Minkiewicz.** Prawa różnic płciowych w ubarwieniu owadów. — *Les lois de la sexualisation des couleurs chez les Insectes*. — *Polskie Pismo Entomologiczne*, **14—15**, 144—214+11 tablic synoptycznych.

[Zakład Fizjologii Instytutu im. Nenckiego T. N. W. i Zakład Fizjologii
Zwierząt Uniwersytetu J. P. w Warszawie].

K. Białaszewicz.

**Badania nad przemianą materji i energii w czasie rozwoju
owadów. III. O odżywianiu się jedwabnika (*Bombyx mori* L.)
w ostatnim okresie wzrostu.**

*Recherches sur le métabolisme chimique et énergétique au cours
du développement des Insectes. III. Sur l'alimentation du ver à soie
(Bombyx mori L.) pendant la dernière période de sa crois-
sance.*

Rękopis nadesłany w dniu 30.VII.1936 r.

Dans le présent travail nous donnons les résultats de nos recherches concernant le bilan de l'alimentation des chenilles du *Bombyx* pendant la dernière période de leur croissance, c'est-à-dire à partir de la quatrième mue jusqu'au moment du filage du cocon. Les expériences, effectuées séparément sur différents individus, ont porté sur les chenilles au début et à la fin de la période expérimentale, sur leurs excréments, sur les feuilles de mûrier offertes aux animaux et sur les feuilles laissées (non utilisés). Nous y avons dosé la substance sèche, les cendres, l'azote, le carbone, la cellulose et les autres glucides, les acides gras et l'insaponifiable et déterminé la chaleur de combustion de la substance sèche (tabl. XIII). Ces déterminations ont permis de préciser la composition et l'énergie chimique de la nourriture consommée et de la nourriture absorbée ainsi que leur rôle dans les processus cataboliques et anaboliques s'accomplissant pendant la croissance des chenilles (tabl. XIV et XV).

En nous basant sur les expériences et les analyses chimiques effectuées, nous avons tout d'abord constaté que la consommation des feuilles de mûrier pendant toute la période en question est, par rapport à l'accroissement de la masse vivante,

une valeur constante, indépendante du sexe de l'insecte et de la durée de sa croissance (tabl. I). Elle est égale en moyenne à 4.14 g d'aliments frais par gramme d'accroissement net du poids du corps (tabl. II et fig. 1). Le rendement d'assimilation de la nourriture est le plus grand au commencement d'alimentation après la mue et diminue ensuite progressivement au cours de la croissance (tabl. III).

Du total de la nourriture consommée par les chenilles pendant leur croissance environ 52% est absorbé dans le tube digestif (tabl. I). De même que pour le rendement d'assimilation c'est pendant les premiers moments de l'alimentation après la mue que nous observons le maximum d'utilisation intestinale globale de la nourriture (tabl. IV).

Les différents constituants de la nourriture ne sont pas absorbés au même degré (tabl. V). C'est ainsi que l'eau, contenue dans les feuilles de mûrier, est absorbée en bien plus grande quantité (60.2%) que la substance sèche (41.4%), dont la majeure partie n'est pas digérée. Le liquide, absorbé dans l'intestin de la chenille, est une solution concentrée (à 21% environ) des produits de l'hydrolyse digestive (tabl. VI) qui, en comparaison avec la substance sèche des feuilles, sont bien plus riches en glucides solubles dans l'eau, en carbone et en énergie chimique.

Une certaine partie de ce liquide absorbée par les chenilles pendant la période de leur croissance soit disparaît par perspiration soit est consommée dans les processus métaboliques, ceci en proportions suivantes (tabl. VII): la moitié environ de l'eau (63.6%), de la substance sèche (52.7%) du carbone (51.7%) contenu dans celle-ci, ce qui représente 49.7% de l'énergie chimique. La valeur du quotient calorique de CO_2 , déterminée par la perte du carbone oxydé et de l'énergie chimique transformée en chaleur, pour toute la période examinée, est égale à 4.77 kcal par litre de ce gaz (tabl. IX). C'est ainsi qu'en calculant les pertes de carbone, établies dans expériences particulières, nous arrivons à évaluer la production calorique des vers à soie, pendant leur dernière période de croissance à 3 kcal en moyenne (tabl. X). Il en résulte que le rendement énergétique des processus assimilateurs pendant la croissance des chenilles, expri-

mé en rapport de l'énergie chimique contenue dans les substances assimilées à la chaleur de combustion de la nourriture absorbée, est considérable, car il s'éleve à 0.5 environ (0.497 chez les femelles et 0.485 chez les mâles).

En ce qui concerne les constituants organiques assimilés et en particulier les acides gras, ils ne peuvent provenir qu'en partie de la nourriture consommée (tabl. XI): le reste, par contre, s'élevant au moins à la moitié de la quantité assimilée, est formé de nouveau au dépens de la transformation des autres substances organiques de la nourriture. De même la quantité des glucides absorbés par les chenilles est relativement petite: bien que cette quantité eût suffi comme matière première pour la synthèse des acides gras, du glycogène et de la chitine qui se forment pendant la période de la croissance, elle serait cependant insuffisante pour les besoins énergétiques de l'organisme.

Ces faits permettent de supposer que les composés azotés organiques de la nourriture sont des matériaux de première importance tant au point de vue de l'énergie que de l'organisation chez les vers à soie en croissance. Ces composés se dégradent en partie, et en partie subissent des transformations de structure très profondes, liées à la production de la soie.

Ostatni okres wzrostu gąsienic jedwabnika może z wielu względów budzić zainteresowanie fizjologa. Powodem zainteresowania może być przede wszystkim okoliczność, że w tym okresie rozwoju zachodzą zjawiska wzrostu o bardzo znacznym nasileniu: stwarza to z gąsienic jedwabnika dogodny obiekt do badań nad chemizmem i energetyką procesów asymilacyjnych. Po drugie, w okresie tym na wielką skalę rozwija się swoisty proces syntezy składników jedwabiu, tak niezmiernie ciekawy z punktu widzenia przebudowy strukturalnej związków azotowych, zawartych w pokarmie roślinnym. I wreszcie — w ciele gąsienic zachodzą w tym czasie zjawiska gromadzenia rezerw organicznych, których kosztem odbywają się późniejsze procesy rozpadowe i syntetyczne, ujawniające się w okresie przeobrażania się gąsienicy w motyla.

W ogólnym programie naszych poszukiwań nad rosnącymi gąsienicami jedwabników praca niniejsza stanowi część pierwszą. Porusza ona zagadnienia stosunku procesów asymilacyjnych do dysymilacyjnych, badanych z pomocą metod ogólnej przemiany materji i energii. Następne części będą dotyczyły procesów gromadzenia się organicznych składników ciała w okresie wzrostu, sprawy przebiegu procesów oddechowych w tym czasie oraz — zagadnienia pochodzenia i powstawania aminokwasów, wchodzących w skład jedwabiu.

Z piśmiennictwa, dotyczącego rozwoju larwalnego jedwabnika i bezpośrednio odnoszącego się do kwestyj, będących przedmiotem obecnej pracy, należy wymienić dwie najważniejsze publikacje, a mianowicie — Peligota ('67) i Kellnera ('84).

Badania Peligota miały w celu ustalenie w czasie całego okresu rozwoju larwalnego jedwabnika bilansu czterech pierwiastków, mianowicie — węgla, wodoru, tlenu i azotu. Za najważniejszy wynik tej pracy należy uważać stwierdzenie faktu, że w okresie życia larwalnego nie zachodzi ani utrata w postaci lotnej azotu, pobieranego przez gąsienicę w pokarmie, ani też przyswajanie tego pierwiastka z atmosfery. Poza to jako ciekawy wynik obliczeń bilansowych należy podnieść konkluzję autora, iż wskutek procesów oddechowych i perspiraacyjnych wodór i tlen znikają z pobranego pokarmu w tym samym stosunku, w jakim te pierwiastki występują w wodzie wzgl. w węglowodanach.

Podstawowa w tej dziedzinie praca Kellnera obejmuje wyniki badań nad wszystkimi pięcioma okresami wzrostu gąsienic jedwabnika. Posługując się ówczesnymi metodami analitycznymi, autor ten oznaczał szereg składników (substancję suchą, białka, tłuszcze, chitynę; związki mineralne) w ciele gąsienic, które znajdowały się w kolejnych okresach snu, oraz ponadto inne związki, występujące w spożywanych liściach morwy i w wydalinach gąsienic (błonnik, substancje wyciągowe azotowe i bezazotowe). Z głównych wyników, osiągniętych przez Kellnera, należy podkreślić ustalenie — dla wszystkich pięciu okresów wzrostu — stosunku wagowego między składnikami pokarmu rozłożonymi i przyswojonymi, stwierdzenie, że błonnik pobrany w pokarmie nie ulega w przewodzie pokarmowym gąsienicy strawieniu i wreszcie — przeprowadzenie dowodu doświadczalnego na to, iż część tłuszczów zapasowych, które gromadzą się w ciele gąsienic w ostatnim okresie ich wzrostu, powstaje na nowo.

W związku z badaniami poprzednich autorów należy wymienić pracę Luciani'ego i Lo Monaco ('97), którzy oznaczali azot w rosnących gąsienicach jedwabnika w czasie całego rozwoju pozarodkowego oraz badali codzienny bilans azotowy tych gąsienic w ostatnim okresie ich wzrostu. Na szczególną uwagę zasługuje stwierdzenie przez tych autorów faktu, iż uzyskanie azotu z liści morwy jest znacznie mniejsze w pierwszym dniu

żerowania po czwartej wylince, niż w późniejszych momentach wzrostu, w czasie których przyswajanie związków azotowych z liści morwy staje się coraz bardziej doskonałe.

Badania wymienionych autorów były prowadzone na hodowlach masowych, składających się z wielkiej liczby gąsienic, które jednocześnie żerowały i jednocześnie przechodziły okresy snu larwalnego. Ten sposób prowadzenia doświadczeń, wystarczający być może dla scharakteryzowania ogólnego bilansu odżywiania, utrudnia jednak — wskutek nieuniknionych opóźnień w rozwoju — dokładne poznanie przebiegu zjawisk indywidualnych i ściśle wyodrębnienie procesów jakościowo różnych.

Ze względów powyższych poszukiwania obecne były prowadzone nie na hodowlach masowych, lecz na gąsienicach pojedynczych, których odżywianie i wzrost kontrolowano codziennie. Postępowanie to dawało możliwość eliminowania doświadczeń nieudanych, w których rozwój gąsienic odbiegał od normy, oraz — właściwej oceny przeciętnych wartości liczbowych, wyprowadzonych grupowo z doświadczeń indywidualnych.

Wyniki, podane poniżej, dotyczą w szczególności sprawy zapotrzebowania pokarmu przez gąsienice rosnące, zagadnienia wykorzystania jego części składowych w przewodzie pokarmowym oraz ogólnej charakterystyki procesów przemiany materji i energii w zjawiskach rozpadu, przebudowy i przyswajania strawionych i zresorbowanych składników pokarmu.

Metodyka.

Doświadczenia były prowadzone na gąsienicach jedwabnika (*Bombyx mori* L, francuska rasa „warska”) w piątym okresie wzrostu.

Punktem wyjściowym były gąsienice w momencie czwartej wylinki, końcowym zaś — gąsienice w chwili zakładania pierwszych przeseł jedwabiu pod budowę kokonu. Z gąsienic, znajdujących się w obu wspomnianych momentach rozwoju, przygotowywano substancję suchą, zabijając je w temperaturze 100° i następnie susząc początkowo na łaźni wodnej, potem zaś — po sproszkowaniu — w suszarce próżniowej w t. 45° do wagi stałej. W materiale tym oznaczano azot, węgiel, kwasy tłuszczowe, substancje niezmnydlające się i ciepło spalania.

Doświadczenia nad odżywianiem gąsienic prowadzono, jak już wspomniano powyżej, na pojedynczych osobnikach: znajdowały się one przez cały czas trwania obserwacji w szczelnie zamykanych krystalizatorach o pojemności 400—500 cm³, w powietrzu nasyconym parą wodną.

Doświadczenia te rozpoczynano zwykle w 2—3 godzin po zrzućeniu przez gąsienice skórkę. Po zważeniu zwierzę przenoszono do krystalizatora, kładąc na dno bibułę, zwilżoną kilkoma kroplami wody. Do karmienia używano tylko połówek liści morwy, przekrojonych podłużnie („liście podane”), pozostałe zaś połówki służyły jako kontrola podanego pokarmu („liście kontrolne”): obie porcje liści ważono, pierwszą umieszczano w krystalizatorze, drugą zaś — odkładano do późniejszych analiz. Następnego dnia ważono gąsienicę ponownie i oznaczano ciężar liści niezjedzonych („liście pozostałe”) oraz wydaliny, które odkładano do suszenia, poczem — zwierzę przenoszono z powrotem do krystalizatora i po zwilżeniu bibuły wodą podawano pokarm, postępując w ten sam sposób, co dnia poprzedniego. Manipulacje te powtarzano codziennie, aż do końca doświadczenia, t. j. do chwili rozpoczęcia przez gąsienicę snucia.

Zebrańe z każdego okresu doświadczenia liście kontrolne, liście pozostałe i wydaliny suszono na łaźni wodnej oddzielnie i doprowadzano w sposób podany powyżej do wagi stałej. Masa sucha tych substancji służyła jako materiał do analiz, o których będzie mowa poniżej.

W ten sposób uzyskano dane bezpośrednie, dotyczące: 1°, zachowania się ciężaru ciała poszczególnych gąsienic w czasie całego okresu badania; 2°, masy świeżej i suchej gąsienic na początku i w końcu okresu doświadczenia; 3°, masy świeżej i suchej liści podanych i pozostałych, zebranych w dziennych odstępach czasu; 4°, masy świeżej i suchej wydaliny, odpowiadającej tym okresom czasu. Ponadto dane te pozwoliły obliczyć zarówno dla odcinków dziennych, jak i dla całego okresu doświadczenia, ilości masy świeżej, wody i substancji stałych pokarmu pobranego i zresorbowanego (por. tab. XII i XIV).

Analizy chemiczne wykonywano, jak już wspomnieliśmy, na materiale wysuszonym. Ogólne ilości substancji suchej, zebranej w doświadczeniach na pojedynczych egzemplarzach, okazały się jednak niewystarczające dla przeprowadzenia wszystkich zamierzonych analiz. Z tego względu doświadczenia, wykonane na poszczególnych osobnikach, podzielono na dwie serje, z których pierwsza obejmowała cztery gąsienice samice (Nr. Nr. 1, 3, 4, 5 — serja A, por. tab. XII—XIV), druga zaś — pięć gąsienic samczych (Nr. Nr. 6, 7, 8, 9, 10 — serja C, por. tab. XV). W każdej serji odpowiedni materiał suchy, pochodzący z liści podanych („kontrolnych”) i pozostałych, wydaliny oraz gąsienic z okresu początkowego (gąsienice kontrolne) i końcowego, połączono z sobą razem, dokładnie zmieszano i starto na drobny proszek. Materiał ten służył do analiz, mających na celu oznaczenie w obu serjach azotu, węgla, popiołu i ciepła spalania, oraz w serji A ponadto: błonnika i „reszty węglowodanów” w liściach podanych, pozostałych i w wydalinach, oraz kwasów tłuszczowych i substancji niezmydlających się zarówno w wymienionym materiale, jak i w substancji suchej gąsienic. Glikogen gąsienic był oznaczany w materiale świeżym, niesuszonym (por. tab. XIII).

Ciepło spalania oraz węgiel oznaczano w bombie kalorymetrycznej, chwytając i ważąc po spalaniu substancji dwutlenek węgla,

zawarty w gazach spalinowych. W kilku doświadczeniach oznaczono jednocześnie popiół, pozostały w tygielku platynowym po spaleniu pastylki. Oznaczenia węgla i energii chemicznej przeprowadzano na tym samym materiale przynajmniej dwukrotnie.

W oznaczeniach azotu posługiwano się zwykłą metodą Kjeldahla, glikogenu zaś — metodą Pflügera z zastosowaniem metody Bertranda do oznaczeń glukozy po zhydrolizowaniu glikogenu.

Oznaczenie kwasów tłuszczowych i substancyj niezmydlających się klasyczną metodą Kumagawa-Suto w liściach morwy i w wydalinach gąsienicy natrafia na znaczne trudności. Przyczyną ich jest obecność stosunkowo dużych ilości części nierozpuszczalnych w ługu, które zatrzymują substancje tłuszczowe. Wobec tego analizy wykonywano w sposób nieco odmienny. Mianowicie — wysuszoną i drobno sproszkowaną substancję (około 2 — 3 g) zalewano 1% roztworem KOH w alkoholu etylowym, utrzymując — po założeniu chłodnicy zwrotnej — ciecz we wrzeniu w ciągu trzech godzin. Po zdekantowaniu płynu, powtarzano to postępowanie jeszcze dwukrotnie, używając za każdym razem po 100 cm³ alkoholowego roztworu ługu. Połączone zlewki odparowywano następnie na łaźni wodnej do małej objętości, ciecz przenoszono ilościowo do rozdzielacza, zakwaszano kwasem solnym, wyklócano kilkakrotnie eterem etylowym, postępując w dalszym ciągu — celem oddzielenia kwasów tłuszczowych od związków niezmydlających się — w sposób podany w metodzie Kumagawa-Suto.

W oznaczeniach węglowodanów w liściach i w wydalinach stosowano zwykłe metody analizy materiału roślinnego (por. Kiesel '34). Początkowo zamierzano ustalić w odżywianiu gąsienic udział w następującej kolejności oddzielanych frakcyj węglowodanów, a mianowicie: 1^o, węglowodanów rozpuszczalnych w alkoholu etylowym (96^o potem 82^o) na gorąco (monozy wolne, maltoza, sacharoza); 2^o, węglowodany rozpuszczalne w wodzie, ogrzanej do 50^o (głównie dekstryny); 3^o, frakcji, przechodzącej do roztworu wodnego pod wpływem diastazy w temp. 40^o (głównie skrobia); 4^o, węglowodany, ulegające hydrolizie w obecności 2% HCl na łaźni wodnej w ciągu trzech godzin (ciała pektynowe), wreszcie 5^o, pozostałość, hydrolizująca się w obecności 80% H₂SO₄ w temperaturze pokojowej w ciągu 3 godzin (błonnik). Po wykonaniu kilku prób na liściach morwy i wydalinach gąsienic dalszych analiz zaniechano z powodu dosyć chwiejnych wyników w ilościowym oddzielaniu od siebie poszczególnych frakcyj, wymagającym bardziej precyzyjnego ustalenia warunków frakcjonowania. Ponieważ jednak w trakcie tych prób stwierdziliśmy zadawalające wyniki w oznaczaniu frakcji błonnika, ograniczyliśmy się w dalszym ciągu do oznaczania tylko dwu frakcyj: 1^o, obliczonej jako glukoza t. zw. frakcji „pozostałych” węglowodanów, otrzymanych jako substancje redukujące po trzech godzinach ogrzewania drobno sproszkowanego materiału (liści i wydaliny) w 2% HCl na łaźni wodnej i po następnym wytrąceniu octanem ołowiu innych ciał redukujących (szczegóły postępowania: por. Kiesel '34); 2^o, frakcji błonnika, również wyrażonej jako glukoza, oznaczonej po zhydrolizowaniu

nirozpuszczalnej po przedniej hydrolizie pozostałości z pomocą 80% H_2SO_4 w ciągu trzech godzin w temperaturze pokojowej. Stosując powyższy sposób rozdzielania, otrzymuje się nieuniknione straty siły redukującej z powodu rozkładu fruktozy we frakcji pierwszej: ilość jednak fruktozy w badanym przez nas materiale nigdy nie przekraczała 8% całkowitej ilości węglowodanów¹⁾. Pozatem — próbnie analizy wykazały, że ogólna ilość węglowodanów, oznaczonych w hydrolizacie po działaniu 2% HCl zgadza się dosyć dobrze (\mp 8%) z sumą czterech pierwszych frakcji, oznaczonych osobno.

Wyniki wszystkich powyższych analiz zostały wyrażone w %/o substancji świeżej (por. tab. XIII).

Znając ogólne ilości masy świeżej zebranych w czasie doświadczeń substancji (por. tab. XII), obliczamy następnie bezwzględną zawartość oznaczanych składników (wody, substancji suchej, azotu, węgla, glikogenu, błonnika, reszty węglowodanów, kwasów tłuszczowych, substancji niezmydlających się) oraz energii chemicznej w zebranych w czasie odżywiania gąsienic substancjach (t. j. w pokarmie pobranym i pozostałym, w wydzielinach i w gąsienicach na początku i w końcu okresu doświadczalnego). Stąd obliczamy ostatecznie interesujące nas przedewszystkiem ilości składników oznaczanych (por. tab. XIV i XV): 1^o, w pokarmie pobranym (pokarm podany mniej pokarm pozostały); 2^o, w pokarmie zresorbowanym (pokarm pobrany mniej wydaliny); 3^o, w substancjach, przyswojonych przez gąsienice (gąsienice w końcu doświadczenia mniej gąsienice na początku) i 4^o, w substancjach przez gąsienice rozłożonych (pokarm zresorbowany mniej substancje przyswojone).

W ten sposób obliczono ostateczne wyniki serji A i C doświadczeń nad odżywianiem i przedstawiono je w tabelach protokularnych XIV i XV niniejszej pracy.

C z ę ś ć d o ś w i a d c z a l n a .

1. Zapotrzebowanie pokarmu.

Pierwszem pytaniem, które się nasuwa w badaniach nad żywieniem zwierząt rosnących, jest kwestja zapotrzebowania pokarmu. Sprawę tę starano się wyjaśnić, ustalając stosunek między spożytym w ciągu całego okresu wzrostu pokarmem a przyrostem ciężaru ciała gąsienic (tab. I).

Jak wynika z zestawienia, w którym wzięto pod uwagę pięć gąsienic samicznych (serja A) i taką samą liczbę gąsienic samczych (serja C), przeciętne spożycie pokarmu w ciągu całego

¹⁾ Przekonano się o tem, oznaczając w liściach morwy różnego pochodzenia zawartość fruktozy we frakcji węglowodanów, rozpuszczalnych w alkoholu etylowym (96^o i 82^o) na gorąco (Kiesel '34).

Tabela I.

Spożycie liści morwy, resorbcja pokarmu i jelci wyzyskanie w jelcicie gąsienicy.

Consummation des feuilles de mûrier, absorption de la nourriture et son utilisation dans le tube digestif de la chenille.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
Nr. gąsienicy	Ciężar ciała w czasie IV wylinki	całkowity	Maksymalny przyrost ciężaru ciała		Liście spożyte		Wydaliny		Pokarm zresorbowany		Wyzyskanie pokarmu w jelcicie	
			g	g	Feuilles consommées		Ecréments		Nourriture absorbée			Utilisation intestinale de la nourriture
Nr. de la chenille	Poids de la chenille pendant la IV mue	total	w procentach ciężaru początkowego	całkowita	na gram maksymalnego przyrostu ciała	całkowita	liczba kawałków	całkowita	ilość przyrostu ciała	g	g	
		g	en pour-cent du poids initial	quantité totale	pour grammes d'accroissement maximum du corps	totale	de croûtes	quantité totale	pour grammes d'accroissement maximum du corps	g	g	%
Gąsienice samice (Serja A) — <i>Chenilles femelles (Série A)</i>												
3	0.619	2.326	373	8.555	3.678	3.763	209	4.792	2.050	56.0		
1	0.517	2.593	691	10.409	4.015	5.130	269	5.279	2.036	50.7		
4	0.546	3.207	687	11.497	3.583	5.966	299	5.531	1.725	48.1		
5	0.774	3.316	444	11.011	3.320	4.971	278	6.040	1.852	54.8		
12	0.759	4.116	642	16.875	4.100	7.658	273	9.217	2.241	54.6		
			Przeciętnie:	11.669	3.739	5.498	266	6.172	1.983	52.4		
			Moyenne:									
Gąsienice sameże (Serja C) — <i>Chenilles mâtes (Série C)</i>												
8	0.552	2.473	448	9.787	3.937	4.171	258	5.566	2.251	55.1		
9	0.518	2.662	514	10.191	3.828	5.029	242	5.162	1.939	50.7		
6	0.718	2.664	371	9.878	3.707	4.691	224	5.187	1.947	52.5		
7	0.526	2.824	537	10.598	3.754	5.158	269	5.440	1.925	51.3		
10	0.634	2.936	393	10.947	3.730	5.274	292	5.673	1.932	51.8		
			Przeciętnie:	10.266	3.791	4.865	257	5.406	1.998	52.4		
			Moyenne:									

ostatniego okresu wzrostu wynosi 10.918 g świeżych liści morwy, wahając się w bardzo szerokich granicach od 8.555 do 16.875 g na jednego osobnika (kol. 5).

Różnice wybitne istnieją również w wielkości przyrostów ciężaru ciała gąsienic. Różnice te u egzemplarzy badanych występują w obrębie od 2.326 do 4.116 g u jednego osobnika (kol. 3), jeśli za przyrost istotny będzie się uważało nie przyrost, stwierdzony w chwili zakończenia doświadczenia, lecz przyrost maksymalny, ujawniony przez gąsienice w całym okresie wzrostu.

Ponieważ większemu zużyciu pokarmu odpowiadają naogół większe przyrosty ciężaru ciała; pobieżne nawet porównanie tych dwu szeregów liczb wskazuje dosyć bliską między nimi zależność.

Wyrazem tej zależności są obliczenia spożycia pokarmu, wyrażone w gramach masy świeżej liści, pobranych w całym okresie żywienia, w odniesieniu do jednego grama maksymalnego przyrostu ciężaru ciała, ujawnionego w tym okresie (kol. 6). Okazuje się, że w ten sposób wyrażone spożycie jest wielkością, zmieniającą się w granicach znacznie węższych (3.320—4.100 g), niż spożycie ustalone na jednego osobnika, i że poza tym — nie daje się stwierdzić wyraźniejszej pod tym względem różnicy między osobnikami samiczemi (przeciętnie 3.739 g)^{*} i samczemi (3.791 g).

Ogólnie więc można powiedzieć, że spożycie pokarmu w całym okresie wzrostu, odniesione do jednostki powstającego ciężaru ciała, jest wartością stałą, wynoszącą przeciętnie 3.76 g świeżych liści morwy na gram przyrostu brutto. W odniesieniu natomiast do rzeczywistego przyrostu masy żywej, równego różnicy między maksymalnym stwierdzonym przyrostem a ciężarem pokarmu niestrawionego, niewydalonego z jelit¹⁾, spożycie to jest większe i będzie wynosiło 4.14 g. Czyli, innymi słowy, z całkowitej ilości pokarmu pobranego gąsienica zatrzymuje w swem ciele zaledwie 24%: pozostała część stanowi pokarm niewyzyskany i wydaliny oraz te części zresorbowanego pokarmu, które zostają zużyte na procesy oddychania i perspiracji wodnej.

¹⁾ Zawartość wydaliny w ciele gąsienicy w momencie największego przyrostu wynosi 9.2%. — Porównaj tab. II.

Stwierdzenie powyższej zależności, mające swą wagę jedynie w odniesieniu do całego okresu wzrostu, nie wyłącza możliwości istnienia zmian w zapotrzebowaniu pokarmu w kolejnych momentach wzrostu.

Sprawa ta w ujęciu doświadczalnym o tyle nastęrcza trudności, że nie wiemy, jaka ilość wydaliny, nieusuniętych z jelita, znajduje się w zwierzęciu w jego kolejnych stadiach wzrostu, stąd też nie jest znany ciężar gąsienicy „netto”. Gdyby ilość ta ulegała zmianie w czasie wzrostu, wtedy obliczanie przyrostu rzeczywistego z różnicy ciężarów brutto byłoby niedokładne.

Trudność tę starano się usunąć, oznaczając zawartość nieusuniętych z jelit wydaliny w sposób następujący:

Tabela II.

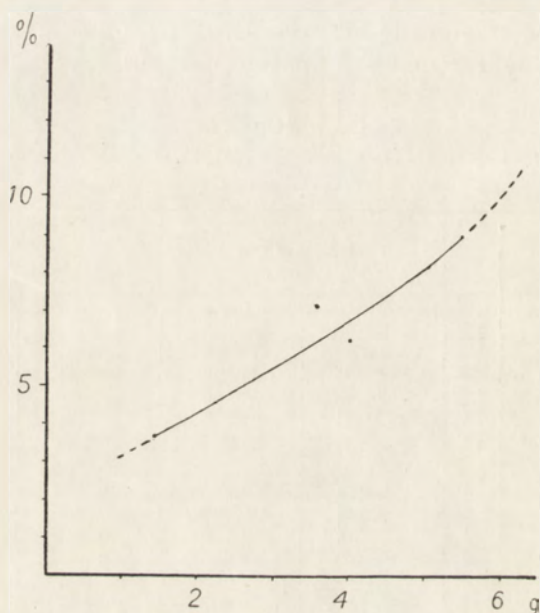
Zawartość wydaliny w ciele gąsienic w różnych momentach wzrostu.

Quantité d'excréments dans le corps des chenilles à différents moments de leur croissance.

Nr. obserwacji <i>Nr. de l'observation</i>	Czas od początku żywienia <i>Temps écoulé depuis le commencement de l'alimentation</i> dni — jours	Liczba gąsienic <i>Nombre des chenilles</i>	Ciężar ciała brutto <i>Poids brut du corps</i>		Ciężar wydaliny usuniętych z jelita w czasie 24 godz. głodu <i>Poids des excréments éliminés de l'intestin pendant 24 heures de jeune</i>	
			wszystkich gąsienic <i>de toutes les chenilles</i> g	jednej gąsienicy <i>d'une chenille</i> g	ilość bezwzględna <i>quantité absolue</i> g	w stosunku do ciężaru gąsienic brutto <i>par rapport au poids brut du corps</i> %
1	0	5	4.924	0.985	0	0
2	0.87	5	6.935	1.387	0.254	3.65
3	1.87	4	8.796	2.199	0.405	4.60
4	2.78	3	10.880	3.626	0.783	7.20
5	3.67	2	8.010	4.005	0.503	6.28
6	4.67	2	10.135	5.067	0.865	9.54
7	5.63	2	10.770	5.385	0.987	9.16
8	6.58	2	10.010	5.005	1.355	13.42
9	7.79	3	10.673	3.557	0	0

Z normalnie odżywianej hodowli gąsienic, prowadzonej w stałych warunkach temperatury (25°) i wilgotności (75% nasycenia) oddzielano codziennie po kilka osobników do próżnego, nasyconego parą wodną, naczynia na przeciąg jednej doby, zbierając wydaliny i ważąc je. W ciągu tego czasu — jak wynika z sekcji zwierząt — wydalaly one prawie całkowitą ilość liści, zawartych w jelicie. Ilość wydaliny, uzyskaną w ten sposób, obliczono w procentach ciężaru ciała „brutto”.

Jak wynika z przytoczonej tabeli II, zawierającej dane z jednego tego rodzaju doświadczenia, procentowa zawartość wydalin, zatrzymywanych w ciele gąsienic, nie jest stała: zwiększa się ona początkowo prawie wprost proporcjonalnie do ciężaru ciała, w końcowych zaś okresach żywienia — znacznie szybciej, dochodząc w pewnym czasie po osiągnięciu przez gąsienicę ciężaru największego — do 13.4%. Rys. 1 wyjaśnia bliżej powyższą zależność i pozwala każdorazowo ustalić drogą interpolacji właściwy ciężar ciała gąsienicy.



Rys. 1. Zależność między ciężarem gąsienicy brutto (oś odciętych) a zawartością procentową w ich ciele wydalin (oś rzędnych).

Rys. 1. Relation entre le poids total de la chenille (axe des abscisses) et le pourcentage des excréments contenus dans son corps (axe des ordonnées).

Wprowadzając powyższą poprawkę do innego specjalnie w tym celu przeprowadzonego doświadczenia, w którym codziennie ważono zwierzęta i pokarm spożyty, obliczono ciężar ciała „netto” na początku i w końcu każdego okresu obserwacyjnego oraz właściwe przyrosty masy żywej gąsienic. Odnosząc do nich ilości spożytego pokarmu, przypadającego na te okresy, otrzymujemy liczby, wyrażające wydajność wzrostową pokarmu.

Tabela III.

Zapotrzebowanie pokarmu przez gąsienice w różnych momentach wzrostu.
Besoin de nourriture chez les chenilles à différents moments de leur croissance.

Nr. obserwacji <i>Nr. de l'observation</i>	Czas średni od początku odżywiania <i>Temps moyen depuis le commencement de l'alimentation</i>	Czas trwania obserwacji <i>Durée de l'observation</i>	Ciężar ciała brutto <i>Poids brut du corps</i>		Ciężar ciała netto <i>Poids net du corps</i>		Zmiany ciężaru ciała netto <i>Variations du poids net du corps</i>	Pokarm pobrany w czasie obserwacji <i>Nourriture consommée pendant les observations</i>	
			początkowy <i>initial</i>	końcowy <i>terminal</i>	początkowy <i>initial</i>	końcowy <i>terminal</i>		ilość bezwzględna <i>quantités absolues</i>	na gram przyrostu ciała netto <i>pour 1g d'accroissement net du corps</i>
dni - jours	dni - jours	dni - jours	g	g	g	g	g	g	g
1	0.43	0.87	1.221	2.035	1.221	1.948	+0.727	0.958	1.32
2	1.33	0.88	2.035	3.113	1.948	2.939	+0.991	2.053	2.14
3	2.31	0.99	3.113	4.253	2.939	3.955	+1.016	2.578	2.53
4	3.28	0.95	4.253	5.435	3.955	4.940	+0.985	2.760	2.80
5	4.15	0.94	5.435	6.502	4.940	5.735	+0.795	4.505	5.66
6	5.39	0.53	6.648	6.915	5.864	6.099	+0.235	1.528	6.50
7	6.02	0.44	6.915	6.807	6.099	6.004	-0.095	0.458	—
8	6.52	0.55	6.807	6.538	6.004	5.767	-0.237	0.829	—

Jak należało się spodziewać, gąsienice na wytworzenie jednostki masy żywej zużywają bezpośrednio po wylince znacznie mniejsze ilości pokarmu, niż w okresach końcowych wzrostu; gdy mianowicie na początku żywienia na cele wzrostowe ulega zużyciu $(1 : 1.32) 100 = 76\%$ pokarmu spożytego, to w późniejszych okresach ilość ta osiąga przed zakończeniem wzrostu wartość zaledwie $(1:6.50) 100 = 15\%$, zmniejszając się stopniowo w miarę wzrostu gąsienic.

Większa wydajność wzrostowa pokarmu w stadjach wczesnych pozostaje bez wątplenia w związku ze zdolnością większego wyzyskania pokarmu, a głównie wody, w przewodzie pokarmowym.

2. Wyzyskanie pokarmu w jelicie.

Wyzyskanie pokarmu określamy jako wyrażony w procentach stosunek ilości pokarmu zresorbowanego w jelicie do ilości pokarmu spożytego. Z powodu niemożności oddzielenia moczu od kału u owadów za pokarm zresorbowany uważamy różnicę między ciężarem pokarmu spożytego a ciężarem wydaliny: popelniamy przy tem świadomie błąd, który zmniejsza rzeczywistą

ilość pokarmu zresorbowanego o ilość wytworzonego moczu i odpowiednio zmniejsza wartość obliczonego wyzyskania.

Będziemy w dalszym ciągu rozróżniali wyzyskanie ryczałtowe pokarmu, starając się stwierdzić, czy zmienia się ono w miarę rozwoju gąsienic i jaka jest jego wartość przeciętna dla całego okresu wzrostu, i następnie — wyzyskanie poszczególnych składników pokarmu, dążąc do ustalenia ich udziału w przemianie materji gąsienic.

Tabela IV.

Wyzyskanie pokarmu w jelicie w różnych momentach wzrostu gąsienicy.
Gąsienica Nr. A — 1♀. Początek obserwacji dn. 19.VI.1934.

Utilisation intestinale de la nourriture à différents moments de la croissance de la chenille
Nr. A — 1♀. Début de l'alimentation le 19.IV.1934.

Nr. obserwacji Nr. de l'observation	Czas średni od początku odżywiania <i>Temps moyen écoulé depuis le commencement de l'alimentation</i> dni — jours	Czas trwania obserwacji <i>Durée de l'observation</i> dni — jours	Ciężar średni gąsienicy <i>Poids moyen d'une chenille</i> g	Pokarm spożyty <i>Nourriture consommée</i> g	Wydaliny <i>Excréments</i> g	Pokarm zresorbowany <i>Nourriture résorbée</i> g	Wyzyskanie pokarmu w jelicie <i>Utilisation intestinale de la nourriture</i> %
1	0.49	0.98	0.596	0.385	0.115	0.270	70.1
2	2.32	1.02	1.058	0.980	0.306	0.674	68.7
3	3.33	1.07	1.452	1.284	0.519	0.770	60.0
4	5.35	1.17	2.215	1.482	0.758	0.724	48.8
5	6.44	1.02	2.512	1.470	0.776	0.694	47.2
6	7.53	1.13	2.888	1.449	0.824	0.625	43.1
7	9.57	2.97	2.594	1.480	1.124	0.356	24.1

W tabeli IV przytoczono doświadczenie, w którym nie uwzględniono w obliczeniach wyzyskania jelitowego ilości wydaliny stagnujących, pozostających w przewodzie pokarmowym. Nie uczyniono tego zarówno ze względu na trudność teoretyczną zaliczenia treści jelita bądź do wydaliny właściwych, bądź do pokarmu niestrawionego, jak też ze względu na niewielką różnicę w obliczonej wartości wyzyskania, wynikającej z uwzględnienia treści jelita.

Stwierdzamy, że nie tylko wydajność asymilacyjna — jak to ustaliliśmy w poprzednim rozdziale — ale również i ryczałtowe wyzyskanie pokarmu w jelicie ulega zmianom ciągłym i jednokierunkowym w czasie wzrostu gąsienic: większej wydajności

wzrostowej pokarmu na początku żerowania odpowiada większe wyzyskanie w jelicie i odwrotnie — mniejsza jego wydajność asymilacyjna w końcowych fazach wzrostu jest ściśle związana z mniej intensywnym chłonięciem pokarmu w jelicie. W omawianym doświadczeniu wyzyskanie pokarmu zmienia się w granicach od 70% w okresie początkowym wzrostu do 24% — w okresie końcowym.

Jaka jest średnia wartość wyzyskania jelitowego w całym okresie żerowania? Odpowiedź na to pytanie daje tab. I, w której zestawiono obliczenia tej wartości dla pięciu osobników samicych i pięciu samczych (kol. 11). Konstatujemy, że wartość ta u wszystkich badanych gąsienic waha się nieznacznie (48.1 — 56.0%) i wynosi średnio 52.4%, nie wykazując różnic u osobników różnej płci: innymi słowy możemy przyjąć, że z ogólnej ilości pokarmu, spożytego przez gąsienicę jedwabnika w ostatnim okresie wzrostu, nieco więcej niż połowa zostaje w jelicie wessana i zużytkowana na cele przemiany materji. Resztę stanowią substancje niestrawione i niezresorbowane oraz pewna ilość substancyj zmetabolizowanych, zawierających azot.

Tabela V.

Wyzyskanie w jelicie wody, substancji suchej, węgla, energii chemicznej i azotu. Dane, zaczerpnięte z doświadczenia nad 9 gąsienicami w ostatnim okresie wzrostu (serja A i C, gąsienice Nr Nr 1, 3 — 10, por. tab. XIV i XV).

Utilisation intestinale de l'eau, de la substance sèche, du carbone, de l'énergie chimique et de l'azote. Données fournies par les expériences effectuées sur 9 chenilles pendant la dernière période de leur croissance (série A et B, chenilles Nr. Nr. 1, 3 — 10, comp. les tabl. XIV et XV).

Substancje oznaczane <i>Substances dosées</i>	Pokarm spożyty <i>Nourriture consommée</i> g	Wydaliny <i>Excréments</i> g	Pokarm zresorbowany <i>Nourriture absorbée</i> g	Wyzyskanie w jelicie <i>Utilisation intestinale</i> %
Ciężar świeży <i>Poids frais</i>	95.812	44.153	51.659	53.9
Woda <i>Eau</i>	63.814	25.393	38.421	60.2
Substancja sucha <i>Substance sèche</i>	31.9985	18.7602	13.2383	41.4
Węgiel <i>Carbone</i>	13.7737	7.8674	5.9063	42.9
Energja chemiczna (kcal) <i>Énergie chimique</i>	133.713	76.394	57.319	42.9
Azot <i>Azote</i>	1.0544	0.4835	(0.5709)	(54.2)

Co się tyczy stopnia wyzyskania w jelicie poszczególnych składników pokarmu, to odnośne wyniki znajdujemy w tab. V, która zawiera dane, dotyczące wody, substancji suchej, węgla, ciepła spalania i azotu. Dane te zostały otrzymane z sumarycznych przeliczeń wyników wszystkich doświadczeń, przeprowadzonych na dziewięciu gąsienicach.

Z tabeli tej wynika, że woda zawarta w pokarmie jest resorbowana w stopniu znacznie większym (60.2%) niż substancje stałe (41.4%), których znaczna część nie ulega strawieniu w przewodzie pokarmowym. Natomiast węgiel związków organicznych pokarmu i ich wartość energetyczna są wyzyskiwane w stopniu mniej więcej tym samym (42.9%), co substancja sucha (41.4%) z pewną jednak przewagą chłonięcia związków bogatszych w węgiel i bardziej wartościowych pod względem energetycznym.

Wreszcie, co się tyczy związków azotowych, to wartość rzeczywista współczynnika ich wyzyskania jelitowego jest bez wątpienia większa od obliczonego przez nas (54.2%), który z kolei znacznie przewyższa stopień wyzyskania części stałych pokarmu (41.4%). Rzeczywista wartość tego współczynnika będzie większa o nieznaną nam ilość związków azotowych pokarmu, które ulegają strawieniu i wessaniu i jako produkty przemiany materji dostają się z powrotem przez naczynia Malpighiego do jelita i wraz z kałem są usuwane z organizmu.

W każdym bądź razie można mieć pewność, że związki azotowe ulegają wyzyskaniu w przewodzie pokarmowym w stopniu znacznie większym, niż pozostałe niezawierające azotu związki organiczne.

3. Pokarm zresorbowany.

Substancje, ulegające w przewodzie pokarmowym strawieniu i wessaniu, stanowią materiał, będący punktem wyjścia procesów biologicznego rozkładu i syntezy. Dlatego też rozpatrzenie wyników, odnoszących się do bilansu odżywiania gąsienic, poprzedzamy krótką charakterystyką tych substancyj.

Skład chemiczny substancyj resorbowanych i ich wartość energetyczną ustalamy na podstawie ilości pokarmu spożytego

i wydaliny oraz ich składu chemicznego i ciepła spalania. Wyniki tego rodzaju obliczeń, przeprowadzonych na podstawie danych serii doświadczalnej A (por. tab. XII—XIV) i przedstawiających skład procentowy części stałych spożytego pokarmu i zresorbowanych jego składników, zawiera tabela VI.

Tabela VI.

Porównanie pokarmu spożytego i zresorbowanego pod względem składu chemicznego i ciepła spalania. Serja A, gąsienice Nr. Nr. 1, 3–5; por. tab. XIV.

Comparaison de la nourriture consommée et absorbée au point de vue de la composition chimique et de la chaleur de combustion. Serie A, chenilles Nr. Nr. 1, 3–5, comp. le tabl. XIV

Składniki oznaczane <i>Composants dosés</i>	Spożyte liście morwy <i>Feuilles de mûrier consommées</i>		Pokarm zresorbowany <i>Nourriture absorbée</i>	
	ciężar świeży <i>poids frais</i>	w % substancji suchej <i>en % de substance sèche</i>	ciężar świeży <i>poids frais</i>	w % substancji suchej <i>en % de substance sèche</i>
	g	%	g	%
Ciężar świeży <i>Poids frais</i>	41.472	—	21.642	—
Substancja sucha <i>Substance sèche</i>	12.9874 (= 31,32% masy świeżej)	100,00	4.4673 (= 20,6% masy świeżej)	100,00
Błonnik (glukoza) <i>Cellulose (glucose)</i>	1.1134	8,57	0.0862	1,93
Pozostałe węglowodany (glukoza) <i>Autres glucides (glucose)</i>	1.9190	14,77	0.9989	22,37
Kwasy tłuszczowe <i>Acides gras</i>	0.3396	2,62	0.1863	4,17
Subst. niezmydlające się <i>Substances non-saponifiables</i>	0.1544	1,19	0.0309	0,69
Białko <i>Protides (N x 6,25)</i>	2.8069	21,61	?	?
Reszta nieoznaczona <i>Restant indéterminé</i>	6.6541	51,24	—	—
Węgiel <i>Carbone</i>	5.7213	44,06	2.2927	51,33
Energja chemiczna <i>Energie chimique</i>	55.480 kcal	4.272 kcal/1 g	22.186 kcal	5.191 kcal/1 g

Z tabeli tej wynika przede wszystkim ciekawy fakt, że ciecz, ulegająca resorpcji w jelicie gąsienicy, stanowi stężony roztwór części stałych (20,6%), wśród których obok elektrolitów mineralnych przeważają produkty hydrolizy trawiennej w postaci cukrów prostych (glukoza) i aminokwasów. Nasuwa się tutaj ciekawe zagadnienie chłonięcia tego zgęszczonego roztworu krystaloidów w jelicie, roli soków trawiennych w rozcieńczeniu tego roztworu

oraz mechanizmu regulowania ciśnienia osmotycznego w hemolimfie gąsienicy żerującej.

Z porównania składu chemicznego części stałych roztworu resorbowanego ze składem substancji suchej spożytych liści morwy, wypływa następnie, że ulegająca resorbcji mieszanina produktów trawiennych jest bogatsza we frakcję węglowodanów (22.37 w porównaniu z 14.77%), hydrolizujących się na gorąco w 2% HCl (por. „pozostałe” węglowodany), w kwasy tłuszczowe (4.17 i 2.62%) i węgiel (51.33 i 44.06%). W związku z powyższym pozostaje większa — w porównaniu z pokarmem — wartość energetyczna części stałych resorbowanego roztworu (5.191 i 4.272 kcal).

Oprócz wymienionych w tabeli substancji organicznych, stanowiących w sumie zaledwie 29.2% substancji suchej pokarmu resorbowanego, oraz — nie dających się oznaczyć związków azotowych, organizm gąsienicy otrzymuje tą drogą duże ilości innych nieznanych substancji pokarmowych.

4. Procesy dysymilacji.

Brak wyczerpujących danych o składzie chemicznym pokarmu, resorbowanego w jelicie, pozwoli nam tylko w najogólniejszych zarysach scharakteryzować procesy rozkładu i syntezy, odbywające się w organizmie rosnącej gąsienicy.

Ilość składników pokarmu, ulegających dysymilacji, ustalamy z różnicy między ich ilością, zawartą w cieczy resorbowanej, a ilością, zatrzymaną i przyswojoną przez organizm zwierzęcia. Tę ostatnią obliczamy skolei jako różnicę między zawartością tych składników w gąsienicy w końcu i na początku okresu obserwacyjnego (tab. VII).

Z pośród badanych składników pokarmu największy udział w metabolizmie zwierzęcia bierze woda, zawarta w ilości około 80% w cieczy resorbowanej. Z ogólnej ilości wody, pobranej w całym okresie obserwacyjnym, t. j. od początku żerowania do momentu rozpoczęcia snucia jedwabiu, gąsienice tracą drogą perspiracji przeciętnie 62.2% (63.6 i 60.9%), zatrzymując resztę jako wodę konstytucyjną organizmu. W tej ilości wody znajduje się również woda, którą gąsienice eliminują po ukoń-

TABELA VII.

Stosunek ilościowy substancyj rozłożonych i przyswojonych do substancyj zresorbowanych.

Rapport quantitativ des substances dégradées et assimilées aux substances absorbées.

Substancje oznaczane <i>Substances dosées</i>	Substancje zresorbowane <i>Substances absorbées</i>	Substancje rozłożone <i>Substances décomposées</i>		Substancje przyswojone <i>Substances assimilées</i>	
		w ilościach bezwzględnych <i>quantités absolues</i>	w % ilości zresorbowanej <i>en % de la quantité des substances absorbées</i>	w ilościach bezwzględnych <i>quantités absolues</i>	w % ilości zresorbowanej <i>en % de la quantité des substances absorbées</i>
Serja A: 4 gąsienice samicze — Série A: 4 chenilles femelles					
Woda <i>Eau</i>	17.175	10.928	63.6	6.247	36.4
Substancja sucha <i>Substance sèche</i>	4.4673	2.3551	52.7	2.1122	47.3
Węgiel <i>Carbone</i>	2.2927	1.2093	51.7	1.0834	48.3
Azot <i>Azote</i>	0.2480	0.0066	2.7	0.2414	97.3
Energja chemiczna <i>Énergie chimique</i>	22.186 kcal	10.501 kcal	49.7	11.685 kcal	50.3
Serja C: 5 gąsienic samczych — Série C: 5 chenilles mâles					
Woda <i>Eau</i>	21.243	12.929	60.9	8.314	39.1
Substancja sucha <i>Substance sèche</i>	8.7844	6.0814	69.2	2.7030	30.8
Węgiel <i>Carbone</i>	3.6136	2.1884	60.6	1.4252	39.4
Azot <i>Azote</i>	0.3229	0.0252	7.8	0.2977	92.2
Energja chemiczna <i>Énergie chimique</i>	35.133 kcal	19.899 kcal	56.6	15.234 kcal	43.4

czeniu wzrostu w postaci bądź pary wodnej, bądź też cieczy, którą wyrzucają z przewodu pokarmowego przed rozpoczęciem snucia. Całkowitą ilość tą drogą utraconej wody charakteryzuje do pewnego stopnia strata ciężaru ciała, jaką gąsienice ujawniają od momentu ukończenia wzrostu do końca okresu doświadczalnego (tab. VIII). Strata ta, wahająca się u poszczególnych osobników w dosyć obszernych granicach, wynosi przeciętnie 18.7%. Wprowadzając poprawkę na stratę wody po zakończeniu wzrostu, otrzymamy dla wody wyeliminowanej w okresie właściwego wzrostu, liczbą 53.4%, odpowiadającą prawie połowie wody, pobranej z pokarmu. Wskazuje to na intensywny udział wody perspiracyjnej w ogólnej wymianie materji gąsienic.

Przechodząc do składników stałych, widzimy (tab. VII), że substancja sucha pokarmu zresorbowanego i zawarty w niej węgiel ulegają zużyciu i znikają z produktów przemiany materji w stopniu zbliżonym do siebie (52.7 i 51.7 u ♀ i 69.2 i 60.6% u ♂), wynoszącym przeciętnie więcej, niż połowę materiału wyjściowego.

Tabela VIII.

Strata ciężaru ciała gąsienic w okresie powzrostowym.

Perte de poids du corps des chenilles pendant la période consécutive à la croissance.

Nr. gąsienicy Nr. <i>de la chenille</i>	Ciężar gąsienicy w okresie IV wylinki <i>Poids de la chenille pendant la IV mue</i>	Ciężar ciała największy <i>Poids maximum</i>		Ciężar ciała w chwili rozpoczęcia snucia <i>Poids au début du filage</i>	
		w gramach <i>en grammes</i>	w % ciężaru początkowego <i>en % du poids initial</i>	w gramach <i>en grammes</i>	w % ciężaru największego <i>en % du poids maximum</i>
	g	g	%	g	%
1	0.517	3.110	602	2.080	66.8
3	0.619	2.945	476	2.595	88.1
4	0.546	3.753	687	2.585	67.8
5	0.774	4.190	541	3.553	84.8
6	0.718	3.382	471	3.190	94.3
7	0.526	3.350	637	2.997	89.5
8	0.552	3.025	548	2.734	90.4
9	0.518	3.180	614	2.362	74.8
10	0.634	3.570	563	2.682	75.1
		Przeciętnie: <i>Moyenne:</i>	571		81.3

Również bilans ujemny, lecz w rozmiarze znacznie mniejszym, stwierdzamy dla azotu: straty tego pierwiastka wynoszą w doświadczeniach nad gąsienicami serji A zaledwie 2.7, w serji B więcej, mianowicie — 7.8% całkowitej ilości zresorbowanych związków azotowych. Wobec jednak nieznacznej wielkości tych strat (zwłaszcza w serji A), opierając się ponadto na wynikach badań, innych autorów (Peligot '67, Kelner '84, Krogh '06, Pilewiczówna '26) nad przemianą azotową u owadów i nad udziałem w niej azotu cząsteczkowego, możemy stwierdzone przez nas straty uważać za leżące w granicach dokładności techniki doświadczeń i przyjąć wraz z wymienionymi autorami, że gąsienice jedwabników nie tracą azotu ani pod postacią gazową, ani też pod postacią lotnych związków azotowych. Z tego względu uważamy serję C naszych doświadczeń, wykazującą

7.8% straty azotu, za mniej dokładną i przypisujemy wynikom w niej otrzymanym mniejszą wagę.

Przechodząc następnie do sprawy przemiany cieplnej u gąsienic, stwierdzamy — na podstawie danych omawianej tabeli — dosyć prawidłową zależność między stratą węgla a zużyciem energii chemicznej (tab. VII): gdy mianowicie w serji A na 51.7% straconego węgla przypada zużycie energii, równe 49.7% ciepła spalania pokarmu zresorbowanego, to w serji C odpowiednie wartości mają się do siebie, jak 60.6 do 56.6%.

Tabela IX.

Współczynnik kaloryczny dwutlenku węgla w czasie rozwoju gąsienic od czwartej wylinki do początku snucia.

Quotient calorique du CO₂ pendant le développement des chenilles de la quatrième mue jusqu'au début du filage.

Serja Série	Liczba gąsienic w serji Nombre de chenilles dans la série	Straty węgla Pertes de carbone g	Deficyt energii chemicznej w bilansie odżywiania Déficit de l'énergie chimique dans le bilan de l'alimentation kcal	Produkcja ciepła przypadająca <i>Production de la chaleur correspondant</i>		
				na gram węgla utlenionego à 1 gr. de carbone oxydé kcal	na gram CO ₂ à 1 gr. de CO ₂ kcal	na litr CO ₂ à 1 litre de CO ₂ kcal
A	4	1.2093	10.501	8.685	2.262	4.663
C	5	2.1884	19.899	9.095	2.480	4.882
			Przeciętnie: Moyenne:	8.890	2.371	4.772

Zależność ta pozwala wyznaczyć ważną fizjologicznie wartość w spólczynnik kalorycznego węgla, znikającego w procesach perspiracyjnych lub — zjawiającego się w procesach wymiany gazowej dwutlenku węgla. W obliczeniach tych ustalamy, na podstawie bezwzględnych strat węgla i energii chemicznej, ilość ciepła produkowanego przez zwierzęta, która przypada na gram węgla, wzgl. na gram lub na litr powstającego w procesach oddechowych dwutlenku węgla.

Obliczenie to daje przeciętną dla obu seryj wartość współczynnika kalorycznego (tab. IX), równą 8.89 kcal w obliczeniu na gram węgla zmetabolizowanego, wzgl. 2.37 i 4.77 kcal w odniesieniu do grama lub litra dwutlenku węgla.

Ponieważ w doświadczeniach naszych ustaliliśmy oddzielnie dla każdego osobnika bilans substancji suchej, możemy za-

tem dla każdej gąsienicy obliczyć — na podstawie strat węgla i jego współczynnika kalorycznego — produkcję cieplną w okresie badanym.

Obliczenia te, przeprowadzone dla gąsienic obu seryj, przedstawiono w tab. X, z której wynika, że u gąsienic serji A średnia produkcja cieplna wynosi 2.698 kcal, u gąsienic zaś z serji C — więcej, mianowicie 3.189 kcal, wahając się u osobników

Tabela X.

Produkcja cieplna gąsienic w okresie od IV wylinki do początku snucia.
Production de la chaleur par les chenilles pendant la période allant de la IV mue jusqu'au début du filage.

Nr. gąsienicy Nr. de la chenille	Ciężar gąsienicy w czasie IV wylinki <i>Poids de la chenille pendant la IV mue</i>	Przyrost maksymalny ciężaru gąsienicy <i>Accroissement maximum du poids de la chenille</i>	Czas trwania wzrostu <i>Durée de la croissance</i>	Deficyt węgla <i>Déficit du carbone</i>	Produkcja ciepła <i>Production de la chaleur</i>	
					w okresie badanym <i>pendant la période examinée</i>	na gram przyrostu netto ciężaru ciała <i>pour 1 gr. d'accroissement brut du poids du corps</i>
	g	g	dni-jours	g	kcal	kcal
Serja A: 4 gąsienice ♀ — Série A: 4 chenilles ♀						
1	0.517	2.593	8.24	0.2975	2.645	1.015
3	0.619	2.326	7.29	0.3086	2.741	1.180
4	0.545	3.208	8.04	0.2466	2.233	0.696
5	0.774	3.416	9.12	0.3566	3.170	0.928
Przeciętnie — Moyenne:					2.698	0.955
Serja C: 5 gąsienic ♂ — Série C: 5 chenilles ♂						
6	0.718	2.644	10.12	0.3399	3.022	1.134
7	0.523	2.824	9.12	0.4012	3.566	1.263
8	0.552	2.473	9.08	0.3617	3.215	1.300
9	0.518	2.662	9.12	0.3386	3.010	1.130
10	0.634	2.936	9.12	0.3573	3.176	1.081
Przeciętnie — Moyenne:					3.189	1.182

każdej serji w granicach dosyć wąskich. Różnica ta, która świadczyłaby o mniejszem zapotrzebowaniu energii u gąsienic samicych, zachowuje się nawet wtedy, jeżeli ciepło wyprodukowane odniesiemy do jednostki przyrostu brutto ciężaru ciała: w tym przypadku otrzymamy dla samic wartość 0.955 kcal, dla samców zaś — 1.182 kcal. Biorąc zaś pod uwagę wszystkie gąsienice, będziemy mieli średnią produkcję cieplną, wynoszącą 1.09 kcal na jeden gram przyrostu brutto.

Należy pamiętać, że chcąc ustalić rzeczywistą produkcję ciepła, odpowiadającą przyrostowi jednostki masy żywej, należałoby do tej liczby wprowadzić poprawkę, uwzględniającą zarówno ciężar wydaliny w momencie osiągnięcia maksymalnego ciężaru ciała, jak i ciepło, produkowane przez gąsienice w okresie powzrostowym.

5. Procesy asymilacyjne.

Wydajność energetyczną wzrostu wyrażamy jako stosunek procentowy energii chemicznej przyswojonych składników ciała do wartości energetycznej zresorbowanego pokarmu, lub też — w razie nieznamości tej ostatniej wielkości — do sumy energii chemicznej związków przyswojonych i produkcji cieplnej, ujawnionej przez organizm w czasie przyswajania tych związków. Z naszych poszukiwań znamy wartości następujące: 1) ciepło spalania pokarmu zresorbowanego, obliczone z różnicą między wartością energetyczną pokarmu i wydaliny; 2) produkcję cieplną gąsienic, ustaloną na podstawie znajomości strat węgla i wartości bio-kalorycznej tego pierwiastka, i 3) wartość kaloryczną przyrostu masy żywej, którą obliczamy jako różnicę między ciepłem spalania zwierzęcia na początku i w końcu wzrostu.

Obliczenia, wykonane w powyższy sposób, doprowadzają do stwierdzenia, że wzrost gąsienic odbywa się pod względem energetycznym w sposób bardzo ekonomiczny. Obliczając wydajność z ciepła spalania substancyj przyswojonych i zresorbowanych, otrzymujemy (tab. VII) dla samic wartość 50,3, dla samców—43,4%. Biorąc zaś pod uwagę ciepło spalania substancyj, przyswojonych przez gąsienicę, oraz przeciętną produkcję cieplną jednego osobnika, dochodzimy do odpowiednich wartości wydajności energetycznej dla samic i dla samców, równych $[2.921:(2.931+2.698)] 100=52,0\%$ i $[3.046:(3.046+3.189)] 100=48,9\%$.

Stwierdzamy więc, że z ogólnej ilości kaloryj, dostarczonych w postaci strawionego i zresorbowanego pokarmu, około połowy ulega asymilacji i zostaje zatrzymana w organizmie. W rzeczywistości wydajność energetyczna

będzie większa, jeśli produkcję ciepłą, ustaloną dla całego okresu badanego, zmniejszymy o ciepło, wytworzone w odcinku powzrostowym naszych doświadczeń. Do sprawy tej powrócimy w jednej z następnych części naszych poszukiwań, która będzie dotyczyła procesów oddechowych u gąsienic rosnących. W każdym bądź razie należy podkreślić, że organizm rosnący gąsienic pracuje ze stosunkowo małym wydatkiem pobranej w pokarmie energii.

Byłoby zadaniem bez wątpienia ważnym zbadanie przebiegu zmian wydajności energetycznej asymilacji w całym badanym okresie wzrostu oraz wyjaśnienia stosunku tych zmian do zapotrzebowania pokarmu i jego wyzyskania w przewodzie pokarmowym gąsienicy.

Przechodząc obecnie do procesów chemicznych, związanych z przyswajaniem pokarmu, musimy narazie — ze względu na omawianą w poprzednich rozdziałach trudność ustalenia całkowitego bilansu azotowego — ograniczyć się do związków bazazotowych.

Tabela XI.

Porównanie ilości niektórych składników organicznych, zawartych w pokarmie zresorbowanym, z ilością tych składników, przyswojonych przez gąsienice — na podstawie serii doświadczałnej A, przeprowadzonej na 4-ch gąsienicach ♀.

Comparaison de la quantité de certains constituants contenus dans la nourriture absorbée avec la quantité de ces constituants assimilés par les chenilles — résultats de la série A des expériences, effectuées sur 4 chenilles.

Substancje oznaczane <i>Substances dosées</i>	Substancje zresorbowane <i>Substances absorbées</i> g	Substancje przyswojone <i>Substances assimilées</i> g
Substancja sucha <i>Substance sèche</i>	4.4673	2.1122
Glikogen <i>Glicogène</i>	—	0.0850
Błonnik (glukoza) <i>Cellulose (glucose)</i>	0.0862	—
Pozostałe węglowodany (glukoza) <i>Autres glucides (glucose)</i>	0.9989	?
Kwasy tłuszczowe <i>Acides gras</i>	0.1863	0.3421
Substancje niezmydlające się <i>Substances non-saponifiables</i>	0.0309	0.0084
Białka <i>Protides</i>	?	1.5089

Z tabeli XI, w której zestawiono obliczenie zawartości węglowodanów, tłuszczów i białek w pokarmie zresorbowanym

i w wytworzonej w czasie wzrostu masie żywej gąsienic, wynika przedewszystkiem, że część kwasów tłuszczowych (około połowy), gromadząca się w czasie ostatniego okresu wzrostu w ciele gąsienic, powstaje na nowo, drogą przeróbki innych związków organicznych pokarmu. Fakt ten całkowicie potwierdza obserwację Kellnera ('84), który w ostatnim okresie wzrostu jedwabnika stwierdził syntezę kwasów tłuszczowych.

Jako drugi fakt, wypływający z danych tabeli XI, stwierdzamy, że udział węglowodanów zarówno w przemianie dysymilacyjnej, jak i asymilacyjnej rosnących gąsienic jest stosunkowo niewielki. W rozpatrywanym doświadczeniu gąsienice pobrały w cieczy resorbcyjnej zaledwie 1.0851 g węglowodanów (w przeliczeniu na glukozę), jeśli w tę sumę wliczymy nawet błonnik (0.0862 g), którego strawialność w przewodzie pokarmowym jedwabnika nasuwa poważne wątpliwości (Kellner '84). Z tej ilości na cele asymilacyjne zostaje zużyte przedewszystkiem 0.085 g, t. j. 7.8%, na wytworzenie gromadzącego się w ciele gąsienic glikogenu i prócz tego — jeśli staniemy na stanowisku powstawania kwasów tłuszczowych z węglowodanów — przynajmniej 0.2701 g (24.9%) na przekształcenie glukozy w tworzące się na nowo kwasy tłuszczowe (0.1558 g), nie biorąc nawet zupełnie pod uwagę tej frakcji węglowodanów, która zostaje zużyta w procesie syntezy chityny.

Na cele procesów utleniania pozostaje zatem najwyżej 67.3% glukozy, pobranej z pokarmu, czyli — 0.730 g. Ulegając całkowitej oksydacji, ta ilość glukozy mogłaby dostarczyć zaledwie 2.883 kcal. Ponieważ gąsienice nasze, jak to wynika z różnicy ciepła spalania, wyzwoliły w czasie wzrostu 10.501 kcal (por. tab. VII, serja A), udział węglowodanów w przemianie energii wynosiłby zaledwie 27.5%.

Fakty te jeszcze raz wskazują na dużą rolę związków azotowych, a przedewszystkiem — białek pokarmowych, w procesach przemiany wzrostowej gąsienic. Rola ta u jedwabników jest o tyle większa, że ostatni okres wzrostu tych zwierząt jest ściśle związany z przeróbką aminokwasów, z których składa się fibroi-

na i serecyna jedwabiu. Nie należy zapominać, że u gąsienicy gotowej do snucia azot tych związków stanowi 52.6% (♀) — 63.8% (♂) całkowitego azotu zwierzęcie (F a r k a s '03).

Streszczenie wyników.

1°. Spożycie liści morwy w ostatnim okresie wzrostu gąsienic jedwabnika jest — w odniesieniu do jednostki przyrostu masy żywej — wartością stałą, niezależną od płci zwierzęcia i czasu trwania wzrostu. Wynosi ono przeciętnie 4.14 g świeżego pokarmu na gram przyrostu netto ciężaru ciała. W czasie trwania rozwoju wydajność asymilacyjna pokarmu jest największa na początku okresu wzrostowego, zmniejszając się następnie prawidłowo do wartości zerowej przed końcem żerowania.

2°. Z pokarmu pobranego w całym piątym okresie wzrostu ulega resorbcji w przewodzie pokarmowym około 52%. To ryczałtowe wyzyskanie jelitowe pokarmu wykazuje największą wartość w pierwszych chwilach po wylince gąsienic, zmniejszając się następnie stopniowo w miarę postępującego wzrostu.

3°. Woda, zawarta w liściach morwy, jest chłoniąca w stopniu większym (60.2%), niż części stałe pokarmu (41.4%), których znaczna część nie ulega strawieniu w przewodzie pokarmowym gąsienicy.

4°. Ciecz, resorbowana w jelicie gąsienicy, stanowi stężony (ok. 21%) roztwór produktów hydrolizy trawiennej, które w porównaniu z substancją suchą liści są bogatsze w węglowodany, rozpuszczalne w wodzie, w węgiel i energję chemiczną.

5°. Z roztworu tego ulega zużyciu w procesach katabolicznych lub w perspiracji około połowy wody (63.6%), części stałych (52.7%) i zawartego w nich węgla (51.7%) i energii chemicznej (49.7%).

6°. Ze strat węgla, utlenionego aż do dwutlenku węgla, i energii chemicznej pokarmu, przekształconej na ciepło, oceniamy wartość współczynnika kalorycznego dwutlenku węgla na 4.77 kcal w odniesieniu do litra tego gazu. Produkcja ciepła gąsienic, obliczona dla poszczególnych osobników na podstawie tego współczynnika i strat węgla, wynosi około 3 kcal za cały okres badania.

7°. Wydajność energetyczna procesów asymilacyjnych w czasie wzrostu, wyrażona jako stosunek energii chemicznej substancyj przyswojonych do ciepła spalania substancyj zresorbowanych, jest bardzo znaczna, wynosi bowiem około 0.5 (0.497 u ♀ i 0.485 u ♂).

8°. Z ogólnej ilości kwasów tłuszczowych, asymilowanych przez gąsienice rosnące, tylko część bezpośrednio może pochodzić z liści morwy, reszta natomiast, wynosząca przynajmniej połowę ilości przyswojonej, powstaje na nowo drogą przeróbki innych substancyj pokarmowych.

9°. Ogólna ilość węglowodanów, którą gąsienice czerpią z pokarmu w czasie wzrostu, wystarczałyby jako materiał do syntezy kwasów tłuszczowych, glikogenu i chityny, byłaby jednak niewystarczająca do jednoczesnego zaspokojenia potrzeb energetycznych rosnącego organizmu.

10°. Fakty te pozwalają wyrazić przypuszczenie, że bardzo ważnym materiałem zarówno pędnym, jak i budulcowym procesów przemiany wzrostowej jedwabników, są azotowe związki organiczne pokarmu, które częściowo utleniają się, częściowo zaś ulegają głębokim przemianom strukturalnym w związku z wytwarzaniem jedwabiu.

Tabela XII.

Substancje w stanie świeżym, zebrane w doświadczeniach nad odżywianiem pojedynczych gąsienic ♀. Serja A. Temperatura, w której były prowadzone doświadczenia: 21 – 23°. Substances fraîches recueillies pendant les expériences sur l'alimentation des chenilles (♀) individuelles. Température à laquelle les expériences ont été effectuées: 21 – 23°.

Substancje zebrane <i>Substances recueillies</i>	Czas trwania doświadczeń (dni) <i>Durée des expériences (en jours)</i>				W sumie <i>En somme</i> g
	11.10	10.21	9.20	10.2	
	Gąsienice — ♀ — <i>Chenilles</i>				
Nr. 1 g	Nr. 3 g	Nr. 4 g	Nr. 5 g		
Liście podane <i>Feuilles offertes</i>	16.323	15.381	17.656	18.382	67.742
Liście pozostałe <i>Feuilles laissées</i>	5.914	6.826	6.159	7.371	26.270
Wydaliny gąsienic <i>Excréments des chenilles</i>	5.130	3.763	5.966	4.971	19.830
Gąsienice przed snuciem <i>Chenilles avant le filage</i>	2.080	2.595	2.585	3.553	10.814
Gąsienice w IV wylince <i>Chenilles pendant la IV mue</i>	0.517	0.619	0.545	0.774	2.455

Tabela XIII.

Ciepło spalania i zawartość procentowa składników w substancjach świeżych, zebranych w doświadczeniach nad odżywianiem gąsienic. Serja A. Por. tab. XII.

Chaleur de combustion et le pourcentage des constituants dans les substances fraîches recueillies dans les expériences sur l'alimentation des chenilles. Série A. Comp. le tabl. XII.

Substancje analizowane <i>Substances analysées</i>	Substancja sucha <i>Substance sèche</i>	Popiół <i>Cendres</i>	Azot <i>Azote</i>	Węgiel <i>Carbone</i>	Węglowodany jako glukoza <i>Glucides en le glucose</i>			Tłuszcze <i>Graisses</i>		Energja chemiczna <i>Énergie chimique</i>
					Glikogen <i>Glycogène</i>	Błonnik <i>Cellulose</i>	Pozostałe węglowodany <i>Autres glucides</i>	Kwasy tłuszczowe <i>Acides gras</i>	Substancje niezmydlające się <i>Substances non-sapifiables</i>	
Liście podane <i>Feuilles offertes</i>	32.01	2.63	1.19	14.03	—	2.73	4.64	0.819	0.368	136.7
Liście pozostałe <i>Feuilles laissées</i>	33.10	2.72	1.35	14.40	—	2.80	4.66	0.820	0.360	141.3
Wydaliny gąsienic <i>Excréments des chenilles</i>	42.96	4.79	1.01	17.29	—	5.18	4.64	0.773	0.620	167.9
Gąsienice przed snuciem <i>Chenilles avant le filage</i>	20.25	0.64	2.33	10.24	0.808*	—	—	3.290	0.111	110.3
Gąsienice w IV wylince <i>Chenilles pendant la IV mue</i>	14.26	1.24	1.73	6.56	0.099*	—	—	0.568	0.151	70.2

* Oznaczenia wykonano w substancji świeżej na innych gąsienicach.
Les dosages ont été effectués sur la substance fraîche des autres chenilles.

Tabela XIV.

Obliczenie bilansu odżywiania na podstawie ilości substancji, zebranych w doświadczeniach nad gąsienicami (tab. XII) oraz — procentowej zawartości składników i ciepła spalania (tab. XIII). Serja A — 4 gąsienice ♀.

Calcul du bilan de l'alimentation effectué sur la base de la quantité des substances recueillies pendant les expériences sur les chenilles (tabl. XII) et le calcul du pourcentage des composants, ainsi que de la chaleur de combustion. Série A — 4 chenilles ♀.

Nr.	Substancje Substances	Woda Eau	Substancja sucha Substance sèche	Popiół Cendres	Azot Azote	Węgiel Carbone	Węglowodany (jako glukoza) Glucides (en glucose)				Tłuszcze Graisses		Energia chemiczna kcal
							Glikogen Glycogène	Błonnik Cellulose	Pozostałe węglowodany Autres glucides	Kwasy tłuszczowe Acides gras	Substancje niezmydlalne Substances non-saponifiables		
I	Liście podane Feuilles offertes	46.058	21.6842	1.782	0.8048	9.5041	—	1.8490	3.1430	0.5550	0.2490	92.599	
II	Liście pozostałe Feuilles tassées	17.573	8.6968	0.714	0.3557	3.7828	—	0.7356	1.2240	0.2154	0.0946	37.119	
III	Wydaliny gąsienic Excréments des chenilles	11.310	8.5201	0.950	0.2011	3.4286	—	1.0272	0.9201	0.1533	0.1235	33.294	
IV	Gąsienice przed snuciem Chenilles avant le filage	8.352	2.4621	0.069	0.2839	1.2445	0.0874	—	—	0.3557	0.0120	13.407	
V	Gąsienice w IV we-łnie Chenilles pendant la IV mue	2.105	0.3499	0.031	0.0425	0.1611	0.0024	—	—	0.0136	0.0036	1.722	
VI	Pokarm spożyty (I—II) Nourriture consommée	28.485	12.9874	1.068	0.4491	5.7213	—	1.1134	1.9190	0.3396	0.1544	55.480	
VII	Pokarm zresorbowany (VI—III) Nourriture absorbée	17.175	4.4673	0.118	0.2480	2.2927	—	0.0862	0.9989	0.1863	0.0309	22.186	
VIII	Subst. przyswojone (IV—V) Substances assimilées	6.247	2.1122	0.038	0.2414	1.0834	0.0850	—	—	0.3421	0.0084	11.685	
IX	Subst. rozłożone (VII—VIII) Substances dégradées	10.928	2.3551	0.080	0.0066	1.2093	—	—	—	—	0.0225	10.501	

Tabela XV.

Obliczenie bilansu odżywiania gąsienic z serii doświadczeń C (5 gąsienic samczych).
Calcul du bilan de l'alimentation Série C des expériences (5 chenilles mâles).

№	Substancje <i>Substances</i>	Ciężar świeży <i>Poids fraîs</i>	Woda <i>Eau</i>	Substancja sucha <i>Substance sèche</i>	Azot <i>Azote</i>	Węgiel <i>Carbone</i>	Energia chemiczna <i>Énergie chimique</i>
		g	g	g	g	g	kcal
I	Liście podane <i>Feuilles offertes</i>	90.805	61.247	29.6176	1.1085	13.4200	130.740
II	Liście pozostałe <i>Feuilles laissées</i>	36.514	25.921	10.5931	0.5032	5.3676	52.507
III	Wydalny gąsienic <i>Excréments des chenilles</i>	24.323	14.083	10.2401	0.2824	4.4388	43.100
IV	Gąsienice przed snuciem <i>Chenilles avant le filage</i>	13.965	10.842	3.1234	0.3487	1.6186	17.303
V	Gąsienice w IV wylince <i>Chenilles pendant la IV mue</i>	2.948	2.528	0.4204	0.0510	0.1924	2.069
VI	Pokarm spożyty I — II <i>Nourriture consommée I — II</i>	54.351	35.326	19.0245	0.6053	8.0524	78.233
VII	Pokarm zresorbowany VI — III <i>Nourriture absorbée VI — III</i>	30.028	21.243	8.7844	0.3229	3.6136	35.133
VIII	Substancje przyswojone IV — V <i>Substances assimilées IV — V</i>	11.017	8.314	2.7030	0.2977	1.4252	15.234
IX	Substancje rozłożone VII — VIII <i>Substances dégradées VII — VIII</i>	19.011	12.929	6.0814	0.0252	2.1884	19.899

P i ś m i e n n i c t w o .

Bal zam N. 1933. Badania nad przemianą materji i energii w rozwoju owadów. II. Stosunek produkcji cieplnej do procesów oddechowych w czasie rozwoju pozarodkowego owadów (*Lymantria dispar*. L. i *Bombyx mori* L.). Acta Biol. Exper. 8 (59). — Bal zam N. 1933. Recherches sur le métabolisme chimique et énergétique au cours du développement des Insectes. II. Relation entre la chaleur dégagée et les échanges respiratoires au cours développement postembryonnaire des Insectes. Arch. intern. de Physiol. 37 (317). — Białaszewicz K. 1933. Badania nad przemianą materji i energii w rozwoju owadów. I. Produkcja ciepła w okresie wzrostu larwalnego i metamorfozy *Lymantria dispar*. L. „Kosmos”. 58 (21). — Białaszewicz K. 1933. Recherches sur le métabolisme chimique et énergétique au cours du développement des Insectes. I. Thermogénèse pendant la période de croissance larvaire et pendant la métamorphose de *Lymantria dispar*. Arch. intern. de Physiol. 37 (1). — Farkas K. 1903. Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III. Über den Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung im Ei und während der Metamorphose. Arch. f. d. ges. Physiol. 98 (490). — Jucci C. 1922. Sulla curva di sviluppo del baco di seta. Istituto Bacol. della Scuola Super. d'Agricol. in Portici (59—136). — Kellner O. 1884. Chemische Untersuchungen über die Entwicklung und Ernährung des Seidenspinners (*Bombyx mori*). Landw. Versuchst. 30 (59). — Kiesel A. R. 1934. Praktisches Rukowodstwo po biochimii rastienij. Moskwa — Leningrad. — Krogh A. 1906. Experimentelle Untersuchungen über die Ausatmung des freien Stickstoffs aus dem Körper. Sitzb. d. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. 115. Abt. 3. — Luciani L. et Lo Monaco D. 1897. L'accroissement progressif en poids et en azote de la larve du ver à soie, par rapport à l'alimentation nécessaire dans les âges successifs. Arch. ital. de Biol. 27 (340). — Peligot E. 1867. Études chimiques et physiologiques sur les vers à soie. Ann. de Chimie et de Physique. Sér. IV, 12 (445). — Pilewiczówna M. 1925. Przyczynek do badań nad wymianą gazową u owadów w stanie głodu i odżywiania. (Influence du jeune et d'alimentation sur le métabolisme respiratoire des Insectes). Trav. de l'Institut Nencki, 2 (1—30). — Pilewiczówna M. 1926. O przemianie azotowej u owadów. (Sur le métabolisme azoté des Insectes). Trav. de l'Institut Nencki, 4 (1—25). — Tangl F. 1909. Embryonale Entwicklung und Metamorphose vom energetischen Standpunkte aus betrachtet. Arch. f. d. ges. Physiol. 130 (55). — Urech F. 1890. Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und ihren Secreten. Zool. Anzeiger. 13 (254, 272, 309, 334).

[Zakład Fizjologii Instytutu im. Nenckiego T. N. W.].

F. Bonder.

**Badania nad wymianą gazową u człowieka w czasie pracy.
V. O zachowaniu się przestrzeni martwej dróg oddechowych
w okresie początkowym pracy i w czasie wypoczynku.**

Recherches sur les échanges gazeux chez l'homme pendant le travail. V. L'allure de l'espace mort des voies respiratoires pendant la période initiale du travail et pendant le repos qui le suit.

Rękopis nadesłany w dniu 10.VI.1936 r.

Les présentes recherches ont pour but l'étude des variations, que subit l'espace mort pendant la période initiale du travail et pendant le repos qui le suit.

L'appareillage, que nous avons employé pour la détermination des échanges gazeux, fut décrit par B i a ł a s z e w i c z ('33). Quant au prélèvement de l'air alvéolaire, nous avons procédé d'après la méthode de H a l d a n e et P r i e s t l e y ('05). Le volume de respiration, l'analyse de l'air expiré, ainsi que l'air alvéolaire étant déterminés expérimentalement, la formule de B o h r peut fournir le volume cherché de l'espace mort. Nous avons calculé la grandeur de l'espace mort d'après deux modes différents: en partant des proportions d'oxygène et de celles d'anhydride carbonique.

Nous avons étudié, en rapport avec le problème de l'espace mort, les changements du quotient respiratoire dans l'air alvéolaire (RQ_a) pendant la période initiale du travail et pendant le repos qui suit le travail; nous avons comparé dans ces périodes les valeurs de RQ_a et celles du quotient respiratoire dans l'air expiré (RQ_e).

Nous avons examiné enfin, pendant le travail et pendant le repos consécutif, les variations du rapport de l'espace mort au volume d'une respiration.

Nous résumons ci-dessous les résultats principaux:

1°. L'espace mort et la ventilation atteignent „steady state” presque simultanément (fig. 1), la différence des temps ne dépassant pas pour ces deux grandeurs 0.25' à 0.75' (voir tabl. IV).

2°. Après un travail de moindre intensité (720 mkg/1'), l'espace mort et la consommation d'oxygène reviennent simultanément aux valeurs correspondant au repos (partie droite de la fig. 2). Après un travail d'une intensité plus grande (1080 mkg/1'), l'espace mort et la consommation d'oxygène atteignent aussi simultanément les valeurs constantes, mais cette fois ce sont des valeurs plus grandes que celles de repos (partie gauche de la fig. 2). Les écarts entre les moments où ces quantités parviennent, dans un cas, aux valeurs de repos, et dans autre — aux valeurs constantes — varient pour différentes expériences de 0' à 1' (tabl. VI).

3°. On voit sur le diagramme de la fig. 3 et sur tabl. VII que pendant le repos les deux quotients respiratoires RQ_a et RQ_e ne diffèrent qu'insensiblement. Pendant la première minute du travail, cette différence augmente fortement, et c'est le quotient respiratoire RQ_a qui reste plus petit; ensuite l'allure de ces deux quantités devient à peu près parallèle. Pendant le repos qui suit le travail, on n'observe ce parallélisme qu'immédiatement après le travail; une minute et demie après, la différence entre les quotients étudiés atteint son maximum; ensuite elle diminue de nouveau.

4°. Pendant le travail l'espace mort, calculé d'après O_2 , présente des valeurs plus grandes, que l'espace mort, calculé d'après CO_2 . On constate sur les fig. 1 et 2 que pendant la période initiale du travail la différence de ces deux grandeurs se comporte de façon analogue à la différence $RQ_e - RQ_a$ dont il a été question au 3°. Quant au repos, la plus grande divergence entre les valeurs des espaces morts, calculés d'après O_2 et CO_2 , apparaît juste au moment où le travail est fini.

5°. On a examiné pendant le travail et pendant le repos consécutif le rapport de l'espace mort au volume d'une respiration (le premier étant calculé d'après CO_2). On constate (fig. 4) que ce quotient diminue, lorsque le volume d'une respiration varie de 500 cm³ à 1600 cm³. Les valeurs trouvées s'accordent

bien avec les résultats des recherches de Krzywaneck et Steuber ('22) qui effectuaient les expériences, en permettant au sujet de modifier volontairement sa respiration pendant le repos.

Pierwsze badania nad przestrzenią martwą efektywną u człowieka („the effective dead space”) przeprowadzili Haldane i Priestley ('05). Posługiwali się oni wzorem Bohra, w którym przestrzeń martwą traktowali jako niewiadomą, skład zaś powietrza pęcherzykowego oznaczali bezpośrednio zapomocą opracowanej przez siebie metody.

Wielkość przestrzeni martwej podczas pracy określali Siebeck ('11), Douglas i Haldane ('12), Krogh i Lindhard ('12—'13) ('17), Henderson, Chillingworth i Whitney ('15). Wszyscy wymienieni badacze stwierdzili wzrost przestrzeni martwej podczas pracy, jednak w zależności od stosowanej metody otrzymywali różniące się ilościowo wyniki. Douglas i Haldane oznaczali przestrzeń martwą podobnie, jak Haldane i Priestley. Siebeck oraz Krogh i Lindhard, posługujący się metodą wodorową, znaleźli znacznie mniejszy wzrost przestrzeni martwej w porównaniu do liczb, uzyskanych przez Douglas'a i Haldane'a. Henderson, Chillingworth i Whitney powtórzyli doświadczenia obydwóch grup badaczy i otrzymali potwierdzenie poprzednich wyników.

Zarówno Henderson, Chillingworth i Whitney, jak i Haldane ('15) obliczali przestrzeń martwą z procentowych zawartości O_2 i z procentowych zawartości CO_2 , przyczem pierwsze wartości okazały się wyższe; ze wzrostem przestrzeni martwej różnice te zwiększały się. W związku z tem pozostaje obserwowany przez Haldane'a ('15) fakt, że iloraz oddechowy, obliczony z powietrza wydechowego, jest wyższy, niż obliczony z powietrza pęcherzykowego. Autor zjawisko to tłumaczy tem, że w obrębie „atriów” następuje wymywanie CO_2 ze krwi wskutek większego współczynnika dyfuzji tego gazu; ponieważ powietrze wydechowe prócz powietrza pęcherzykowego zawiera powietrze, pochodzące z „atriów”, więc iloraz obliczony z powietrza wydechowego powinien być wyższy. Konsekwencją tego (Haldane '22) są większe wartości, otrzymywane na przestrzeń martwą, obliczoną z O_2 , niż obliczoną z CO_2 .

Zależności liczbowe między przestrzenią martwą a głębokością oddechu badali Krzywaneck i Steuber ('22); stwierdzili oni, że stosunek przestrzeni martwej, obliczonej z CO_2 , do głębokości oddechu zmienia się z dużą prawidłowością, malejąc ze wzrostem głębokości oddechu. Po przekroczeniu pewnej głębokości oddechu (około 1500 cm^3) stosunek ten nieznacznie wzrasta. Przytoczone badania przeprowadzono w spoczynku, przy dowolnie pogłębianym oddechu.

Z przytoczonej literatury wynika, że w dotychczasowych badaniach nad przestrzenią martwą ograniczono się do pomiaru jej wielkości w spoczynku i w czasie pracy; brak natomiast badań nad oznaczeniem przestrzeni martwej w okresie początkowym pracy oraz w czasie wypoczynku po pracy.

Celem niniejszej pracy było zanalizowanie przebiegu zmian przestrzeni martwej we wspomnianych okresach; w szczególności zaś chodziło o zbadanie, czy przestrzeń martwa ustala się w chwili zakończenia okresu początkowego pracy i w jakim czasie po pracy osiąga swą wartość spoczynkową.

Metodyka.

W niniejszych doświadczeniach praca wykonywana była na cykloergomierzu Krogha ('13); wymianę gazową badano zapomocą gazomierza Elster'a oraz kimografu z urządzeniem rejestrującym (Białaśzewicz '33). Konieczną do obliczenia natężenia pracy liczbę obrotów pedałów odczytywano z narysu na kimografie. Rejestracja ta odbywała się dzięki umieszczeniu pod jednym z pedałów wyłącznika, który zamykał obwód prądu, dochodzący do znacznika w chwili, gdy pedał przechodził przez najniższe położenie.

Posługiwano się w doświadczeniach maską firmy Siebe i Gorman, Londyn (Nr. 31 katalogu BS), w której wentyle Douglas'a zastąpiono wentylami Tissot'a. Przed włożeniem maski osoba doświadczalna zatykała nozdrza watą, żeby oddech odbywał się wyłącznie przez usta. Chodziło tu o ujednostajnienie sposobu oddychania, ponieważ Liljestrand i Stenström ('25) wykazali, że przestrzeń martwa przy oddychaniu przez nos jest mniejsza, niż przy oddychaniu przez usta.

Badania przeprowadzane były w godzinach rannych na jednym osobniku męskim o średnim stopniu wyćwiczenia. Przed rozpoczęciem właściwych doświadczeń robiono kilkakrotnie próby w celu oswojenia go z oddychaniem w masce i z przebiegiem doświadczenia.

Przeprowadzono dwie serje doświadczeń: w pierwszej serji badano okres wypoczynku po pracy, przyczem intensywność pracy wynosiła 720 mkg/1' i 1080 mkg/1'; w drugiej serji badano okres początkowy pracy, której intensywność wynosiła 720 mkg/1'. We wszystkich doświadczeniach liczba obrotów pedałów równała się 60/1'.

Przed każdym doświadczeniem badano przemianę spoczynkową metodą Zuntz'a i Geppert'a, oraz pobierano próbkę powietrza pęcherzykowego w sposób niżej opisany, w celu oznaczenia przestrzeni martwej w spoczynku. Podczas badania przemiany spoczynkowej osobnik pozostawał w pozycji siedzącej na cykloergomierzu przez 6—10 min.

Przebieg doświadczeń pierwszej serji był następujący: praca trwała 4 minuty; po upływie 3-ch minut pobierano do naczyń próżniowych próbkę

powietrza wydechowego, poczem natychmiast próbkę powietrza pęcherzykowego. W czasie wypoczynku pobierano do tych naczyń 5 próbek powietrza wydechowego i tyleż próbek powietrza pęcherzykowego. Pierwszą próbkę powietrza wydechowego pobierano natychmiast po przerwaniu pracy, następnie po upływie 0.5', 1.5', 4' i 6' od chwili przerwania pracy; czas pobierania wynosił 3—5". W kilka sekund po pobraniu próbki powietrza wydechowego, pobierano próbkę powietrza pęcherzykowego; czas pobierania wynosił 2—4".

W drugiej serii doświadczeń praca trwała 3 minuty; pierwszą próbkę powietrza wydechowego i pęcherzykowego pobierano w 0.5' po rozpoczęciu pracy, następnie co 0.5'.

Powietrze pęcherzykowe pobierano metodą Haldane'a i Priestley'a ('05). Przy stosowaniu tej metody wyznacza się skład powietrza pęcherzykowego przez średnią arytmetyczną składu dwóch próbek: jednej, pobranej po ukończonym normalnym wdechu i drugiej, pobranej po ukończonym normalnym wydechu. Ponieważ jednak te dwie próbki pobiera się w dwóch różnych chwilach, w czasie pracy zaś i podczas wypoczynku skład powietrza pęcherzykowego ulega zmianom, ograniczono się poniżej do pobrania każdorazowo jednej próbki.

W czasie zaznajamiania się z metodą Haldane'a i Priestley'a wykonano w spoczynku szereg oznaczeń powietrza pęcherzykowego; wyniki tych oznaczeń podajemy w tabeli I. Z zestawienia liczb widać, że procentowe zawartości CO₂ w kolejnych próbkach, pobranych po ukończonym wydechu bardziej się różniły, niż w próbkach, pobranych po ukończonym wdechu. Z tego względu w czasie doświadczeń pobierano próbki po ukończonym wdechu.

Tabela I.

Zawartość CO₂ w powietrzu pęcherzykowym, pobranem po wdechu i po wydechu.
Contenu de CO₂ dans l'air alvéolaire, prélevé après l'inspiration et après l'expiration.

Data Date	% CO ₂ w próbkach, pobranych po ukończonym wdechu % CO ₂ dans les échantillons prélevés après l'inspiration			Maksymalne różnice rezultatów Les plus grandes divergences des résultats	% CO ₂ w próbkach, pobranych po ukończonym wydechu % CO ₂ dans les échantillons prélevés après l'expiration		
	Próbka Échantillon				Próbka Échantillon		
	I	II	III		I	II	III
23.II.35	5.31	5.32	5.29	0.03	—	—	—
24.II.35	5.05	5.10	5.06	0.05	5.67	5.55	0.12
26.II.35	—	—	—	—	5.69	5.51	0.18

Zwracano przytem uwagę, żeby osobnik przed pobraniem próbki możliwie naturalnie oddychał. Po wykonaniu normalnego wdechu, następnie — głębokiego wydechu, osobnik oddech wstrzymywał na 2—4"; w tym czasie

pobierano ostatnią porcję powietrza wydechowego, łącząc rurkę kapilarną wentyla wydechowego maski z naczyniem próżniowym. W chwili wykonywania głębokiego wydechu osobnik szczelnie zamykał otwór wentyla wdechowego, przykładając otwartą dłoń. Zabieg ten był konieczny, ponieważ w czasie zatrzymania oddechu wentylator, wysysający powietrze wydechowe do gazomierza (Białasze w i c z '33), powodował otwieranie się wentyla wdechowego; wskutek tego powietrze pęcherzykowe mieszało się z powietrzem atmosferycznym.

Przestrzeń martwą (M) obliczano ze wzoru Bohra:

$$M = E \frac{a - e}{a - i},$$

gdzie a oznacza % O₂ albo % CO₂ w powietrzu pęcherzykowym, e — % O₂ albo % CO₂ w powietrzu wydechowym, i — % O₂ albo % CO₂ w powietrzu wdechowym, E — głębokość oddechu. Wdychano powietrze atmosferyczne; skład powietrza pęcherzykowego i wydechowego oznaczano zapomocą aparatu Haldane'a.

Wielkość oddechu obliczano w sposób następujący. Objętość powietrza wydychanego w ciągu 0.5' dzielono przez liczbę oddechów, wykonanych w tymże czasie. Tę objętość sprowadzano do stanu, odpowiadającego temperaturze 32° i całkowitemu nasyceniu parą wodną. Opierano się przytem na badaniach Liljestranda i Sahlstedta ('25) nad temperaturą i wilgotnością powietrza wydechowego.

Wobec niemożności synchronizacji pomiarów poszczególnych wielkości badanych, korzystano z interpolacji, przeprowadzanej metodą wykreślną.

Zbadano, czy zatrzymanie oddechu, stosowane przy pobieraniu powietrza pęcherzykowego, wpływa na zmiany wielkości oddechu w czasie pracy i w okresie wypoczynkowym. W tym celu przeprowadzono doświadczenie bez pobierania powietrza pęcherzykowego, następnie — po półgodzinnym odpoczynku w pozycji siedzącej — właściwe doświadczenie. Liczby, uzyskane z tych doświadczeń, zebrano w tabeli II. Zmiany wielkości oddechu, odpowiadające doświadczeniom, przeprowadzonym z pobraniem próbek powietrza pęcherzykowego i bez pobrania tych próbek, wykazują pewne różnice. Ponieważ charakter tych różnic jest nieregularny, spowodowane one zostały przypuszczalnie przez wpływy przypadkowe, nie zaś przez zatrzymanie oddechu.

Wielkość przestrzeni martwej, obliczona w sposób wyżej podany, obciążona jest pewnym błędem. Celem oznaczenia średniej wartości tego błędu porównano dziewiętnaście pomiarów przestrzeni martwej, wykonanych w spoczynku na tym samym osobniku w przerwach kilkudniowych. Wychodząc z założenia, że wielkość przestrzeni martwej w spoczynku dla tego samego osobnika jest wielkością stałą, znaleziono, że średni błąd względny określenia przestrzeni martwej z procentowych zawartości O₂ wynosi 9%, a z procentowych zawartości CO₂ — 7%.

Tabela II.

Wielkość oddechu podczas pracy i w czasie wypoczynku w doświadczeniach z pobieraniem i bez pobierania próbek powietrza pęcherzykowego.
Volume d'une respiration pendant le travail et pendant le repos consécutif dans les expériences avec et sans prélèvement de l'air alvéolaire.

Czas <i>Temps</i> min.	Doświadczenie XXII <i>Expérience</i>		Doświadczenie XXIII <i>Expérience</i>		Doświadczenie XXIV <i>Expérience</i>		Doświadczenie XXV <i>Expérience</i>	
	Wielkość oddechu <i>Volume d'une respiration</i>		Wielkość oddechu <i>Volume d'une respiration</i>		Wielkość oddechu <i>Volume d'une respiration</i>		Wielkość oddechu <i>Volume d'une respiration</i>	
	Bez pobrania pow. pęcherzyk. <i>Sans prélèvement de l'air alvéolaire</i>	Z pobraniem pow. pęcherzyk. <i>Avec prélèvement de l'air alvéolaire</i>	Bez pobrania pow. pęcherzyk. <i>Sans prélèvement de l'air alvéolaire</i>	Z pobraniem pow. pęcherzyk. <i>Avec prélèvement de l'air alvéolaire</i>	Bez pobrania pow. pęcherzyk. <i>Sans prélèvement de l'air alvéolaire</i>	Z pobraniem pow. pęcherzyk. <i>Avec prélèvement de l'air alvéolaire</i>	Bez pobrania pow. pęcherzyk. <i>Sans prélèvement de l'air alvéolaire</i>	Z pobraniem pow. pęcherzyk. <i>Avec prélèvement de l'air alvéolaire</i>
0'	2 498	2 032	2 196	2 047	1 829	1 772	1 793	1 807
0,5'	1 834	1 785	1 773	1 482	1 540	1 512	1 467	1 724
1,0'	1 355	1 356	1 385	1 140	1 255	1 199	1 117	1 580
1,5'	1 152	955	1 094	900	1 038	1 065	856	1 355
2,0'	1 005	785	889	661	799	965	774	1 171
2,5'	1 073	695	644	588	759	896	779	877
3,0'	1 044	689	670	707	833	702	774	669
3,5'	728	604	556	559	778	685	796	606
4,0'	715	508	527	529	650	759	682	533
4,5'	715	475	527	529	536	571	562	533
5,0'	683	582	527	529	536	531	630	554
5,5'	675	678	527	529	536	531	688	577
6,0'	—	508	587	529	—	531	—	519

C z ę ś ć d o ś w i a d c z a l n a .

1. Zachowanie się przestrzeni martwej dróg oddechowych w okresie początkowym pracy.

W serii doświadczeń, dotyczących tego okresu, stosowano natężenie pracy 720 mkg/1'. W ciągu trzech minut od rozpoczęcia pracy pobierano 5 próbek powietrza wydechowego i tyleż próbek powietrza pęcherzykowego.

W tabelach protokółarnych (por. tab. VIII — X) zebrano dane liczbowe, uzyskane z narysu kimograficznego (czas pobierania próbek, wentylacja, frekwencja oddechów) oraz z oznaczeń zapomocą eudjometru (procentowa zawartość CO₂ i O₂ w próbkach powietrza). Na podstawie tych danych obliczono pozostałe wielkości, potrzebne do dalszych rozważań.

Jako przykład zestawienia całego materiału liczbowego jednego doświadczenia może służyć tabela III. Wartości % CO₂ i % O₂ w powietrzu wydechowym oznaczone cyframi tłustymi, odpowiadają liczbom, podanym w tabelach protokółarnych. Na podstawie tych liczb metodą interpolacji graficznej znaleziono pozostałe wartości. W podobny sposób otrzymano wartości % CO₂ i % O₂ w powietrzu pęcherzykowym. Sposób obliczenia wielkości oddechu został podany w części metodycznej niniejszej pracy. Wielkość przestrzeni martwej, wyznaczonej ze wzoru B o h r'a, wyrażono w cm³ powietrza, nasyconego parą wodną w temp. 32°.

Przestrzeń martwa maski, używanej w doświadczeniach, wynosiła około 80 cm³; pomiar ten został wykonany bezpośrednio zapomocą plasteliny. Liczby powyższej nie odjęto jednak od otrzymanych wartości dla całkowitej przestrzeni martwej z następujących względów. D a u t r e b a n d e i D e l c o u r t - B e r n a r d ('28) wykazali, że przy oznaczaniu przestrzeni martwej dodatkowej (maski) zapomocą metody fizjologicznej otrzymuje się mniejsze wartości, niż przy bezpośrednim jej oznaczaniu, pozatem wartości te zależą między innymi od sposobu założenia maski. Wyznaczanie jednak przestrzeni martwej maski przed każdym doświadczeniem utrudniałoby przeprowadzenie doświadczeń. Ponieważ w niniejszej pracy chodziło głównie o zbadanie przebiegu z m i a n przestrzeni martwej, nie zaś

Tabela III.

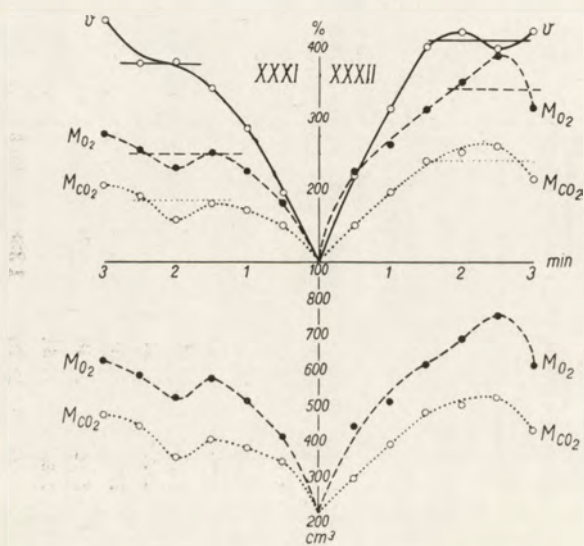
Przebieg wymiany oddechowej i zmiany wielkości przestrzeni martwej w okresie początkowym pracy.
Echanges gazeux et variations de la valeur de l'espace mort pendant la période initiale du travail.

Czas od początku pracy Temps écoulé depuis le commencement du travail	Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Intensywność wymiany gazowej <i>Intensité des échanges gazeux</i>		Prędkość oddechów Nombre de respirations par minute	Wielkość oddechu (2%) nas. parą wodną) Volume d'une respiration nas. l'air saturé de la vapeur d'eau)	Przestrzeń martwa wraz z maską <i>Espace mort avec le masque</i>		Przestrzeń martwa z O ₂ Espace mort de O ₂	Wielkość oddechu z CO ₂ Volume d'une respiration z CO ₂
	% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂	O ₂ cm ³ /l'	Wentylacja Ventilation l/l'			Obliczona z O ₂ Calculé d'après O ₂	Obliczona z CO ₂ Calculé d'après CO ₂		
0	3.24	16.95	5.59	14.24	262	6.41	15.2	474	194	199	0.41	0.42
0.50	4.11	16.06	6.18	11.25	700	14.04	19.0	876	438	298	0.50	0.34
0.75	—	—	6.44	10.62	—	—	—	—	—	—	—	—
1.00	4.68	14.94	6.72	10.86	1250	19.98	17.0	1247	511	387	0.41	0.31
1.25	—	—	6.97	11.11	—	—	—	—	—	—	—	—
1.50	5.07	14.96	7.17	11.27	1562	25.65	18.0	1600	608	480	0.38	0.30
2.00	5.39	15.05	7.44	11.48	1602	27.03	18.0	1786	678	500	0.38	0.28
2.25	—	—	7.60	11.55	—	—	—	—	—	—	—	—
2.50	5.35	15.59	7.56	11.70	1338	25.52	16.0	1791	752	519	0.42	0.29
2.88	—	—	7.47	12.03	—	—	—	—	—	—	—	—
3.00	5.80	15.11	7.60	12.15	1562	26.17	16.0	1780	605	427	0.34	0.24
3.50	—	—	7.92	11.17	—	—	—	—	—	—	—	—

o wyznaczenie bezwzględnych wartości, brak znajomości przestrzeni martwej maski nie może wpłynąć na wyprowadzenie ostatecznych wniosków.

Sposób otrzymywania pozostałych danych liczbowych, umieszczonych w tabeli III, nie wymaga osobnego omówienia.

Przy ustalaniu czasu trwania okresu początkowego pracy oprze się na badaniach Szwejkowskiej ('35a); zgodnie z podanymi w tej pracy wynikami przyjmujemy, że okres początkowy pracy kończy się w momencie przecięcia się krzywej wentylacji z prostą, równoległą do osi czasu, a odpowiadającą średniej wartości wentylacji w okresie głównym. Tą samą metodą określimy moment, w którym przestrzeń martwa osiąga wielkość, odpowiadającą wartości średniej okresu głównego.



Rys. 1. Zmiany wentylacji i przestrzeni martwej w okresie początkowym pracy. Oś odciętych — czas w minutach od chwili rozpoczęcia pracy. Oś rzędnych: górna część rysunku — wentylacja i przestrzeń martwa w procentach wartości spoczynkowych; dolna część rysunku — przestrzeń martwa w wartościach bezwzględnych. Znaczenie krzywych: V — wentylacja; M_{O_2} — przestrzeń martwa, obliczona z O_2 ; M_{CO_2} — przestrzeń martwa, obliczona z CO_2 .

Fig. 1. Variations de la ventilation et de l'espace mort pendant la période initiale du travail. En abscisses — le temps en minutes à partir du commencement du travail. En ordonnées: la partie supérieure de la figure — la ventilation et l'espace mort, exprimés en pourcentages des valeurs de repos; la partie inférieure de la figure — l'espace mort, exprimé en valeurs absolues. Signification des courbes: V — ventilation; M_{O_2} — espace mort, calculé d'après O_2 ; M_{CO_2} — espace mort, calculé d'après CO_2 .

Rys. 1 został wykonany na podstawie doświadczeń XXXI i XXXII (por. tab. III). W górnej części rysunku wykreślono krzywe wentylacji (linje ciągłe oznaczone przez V), oraz krzywe przestrzeni martwej, obliczonej z O_2 (linje przerywane oznaczone przez Mo_2) i z CO_2 (linje kropkowane oznaczone przez Mco_2); do sporządzenia tych wykresów posłużyły liczby, wyrażające wielkości w procentach wartości spoczynkowych. Linje proste, równoległe do osi czasu, odpowiadają wartościom średnim okresu głównego. W dolnej części rysunku krzywe wyznaczają przestrzeń martwą w wielkościach bezwzględnych.

Porównywając przebieg krzywych V, Mco_2 i Mo_2 w górnej części rysunku wypadnie stwierdzić, że krzywa oznaczona przez V w stosunku do pozostałych biegnie bardziej stromo ku górze. Również krzywa Mo_2 w pierwszej minucie ma przebieg bardziej stromy, niż krzywa Mco_2 ; w następnych jednak minutach ogólny charakter tych dwóch krzywych jest podobny.

W dośw. XXXII największa wartość przestrzeni martwej, obliczonej z O_2 , wynosi 750 cm^3 ; największa wartość przestrzeni martwej, obliczonej z CO_2 — 520 cm^3 . W dośw. XXXI odpowiednie wartości wynoszą 625 cm^3 i 470 cm^3 .

Tabela IV.

Czas, po którego upływie wentylacja i przestrzeń martwa osiągają „steady state“.
Temps nécessaire pour que la ventilation et l'espace mort atteignent „steady state“.

Nr. dośw. <i>Nr. expérience</i>	Wentylacja <i>Ventilation</i> min.	Przestrzeń martwa obliczona z O_2 <i>Espace mort calculé d'après O_2</i> min.	Przestrzeń martwa obliczona z CO_2 <i>Espace mort calculé d'après CO_2</i> min.
XXX	2.00	1.50	1.25
XXXI	2.00	1.50	1.50
XXXII	1.75	1.75	1.50

Tabela IV zawiera prócz wyników omawianych dośw. XXXI i XXXII również dane dośw. XXX. Jak wynika z tej tabeli i podanych krzywych (rys. 1), osiągnięcie „steady state” przez wentylację oraz przestrzeń martwą, obliczoną z O_2 i CO_2 , następuje mniej więcej jednocześnie. Największa różnica

czasów osiągnięcia „steady state” przez te trzy wielkości zaszła w dośw. XXX (0.75'); w dośw. XXXI różnica ta wynosiła tylko 0.5', a w dośw. XXXII — 0.25'.

2. Zachowanie się przestrzeni martwej dróg oddechowych w okresie wypoczynku po pracy.

Doświadczenia, dotyczące tego okresu, miały na celu przeprowadzenie pomiarów przestrzeni martwej w czasie, bezpośrednio następującym po pracy. W celu ujednostajnienia doświadczeń ograniczono się do badania okresu wypoczynkowego po tego rodzaju pracy, w czasie której został osiągnięty „steady state”. Z tego względu przy natężeniu pracy 720 mkg/1' i 1080 mkg/1', czas pracy wynosił 4 minuty. Wprawdzie z badań Szwejrowskiej ('35b) nad wpływem intensywności pracy na czas trwania okresu początkowego wynika, że przy stosowanej przez nas intensywności pracy już po 3-ch minutach okres początkowy zostaje ukończony. Czas ten jednak przedłużono do 4-ch minut, by móc pobrać próbki powietrza pęcherzykowego i wydechowego z okresu „steady state”. Po przerwaniu pracy osobnik badany pozostawał w pozycji siedzącej na cykloergomierzu przez 6 minut; w tym czasie pobrano 5 próbek powietrza wydechowego i tyleż próbek powietrza pęcherzykowego.

Dane liczbowe, uzyskane bezpośrednio z doświadczenia, zebrano w tabelach protokółarnych (tab. XI — XVII).

Jako przykład zestawienia całego materiału liczbowego jednego doświadczenia omawianej serji służyć może tabela V. Sposób obliczania poszczególnych wielkości został podany w pierwszej części niniejszej pracy.

Z siedmiu doświadczeń wybrano dwa najbardziej charakterystyczne, na których podstawie wykonano rys. 2. Rysunek wyobraża zmiany wielkości przestrzeni martwej oraz zużycia tlenu (linja oznaczona przez O_2) w okresie wypoczynku. Przestrzeń martwą, obliczoną z procentowych zawartości O_2 , wyznacza linja oznaczona przez Mo_2 , z procentowych zaś zawartości CO_2 — linja oznaczona przez Meo_2 . Prawa strona rysunku przedstawia wyniki doświadczenia XXII, w którym intensywność pracy wynosiła 720 mkg/1'; lewa strona — doświadczenia XXIX, w którym została zastosowana praca o natężeniu 1080 mkg/1'. Linje

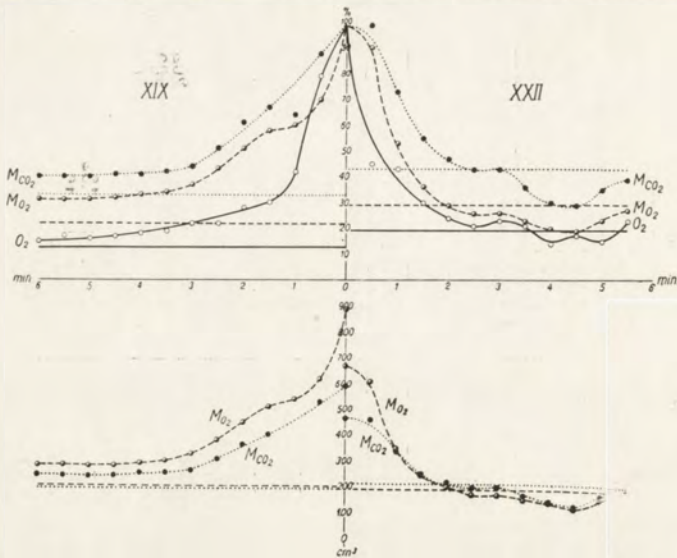
Tabela V.

Przebieg wymiany oddechowej i zmiany wielkości przestrzeni martwej w okresie wypoczynku.
Échanges gazeux et variations de la valeur de l'espace mort pendant le repos qui suit le travail.

Doświadczenie XXII dn. 18 II.35 r. — Expérience XXII 18.II.35

Czas od chwili przewartania pracy Temps écoulé depuis l'inter- ruption du travail	Skład powietrza wydechowego Composition de l'air expiré		Skład powietrza pęcherzykowego Composition de l'air alvéolaire		Intensywność wymiany gazowej Intensité des échanges gazeux		Frekwencja oddechów par minute Nombre de respirations	Wielkość oddechu (32, nas. parą wodną) cm ³ Volume (32, l'air saturé de la vapeur d'eau	Przeźreń martwa wraz z maską Espace mort avec le masque		Wielkość oddechu Espace mort de O ₂	Wielkość oddechu Espace mort de CO ₂	Volume d'une respiration
	% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂	O ₂ cm ³ /l'	Wentylacja l/l'			Objętożona z O ₂ Calculé d'après O ₂	Objętożona z CO ₂ Calculé d'après CO ₂			
Spoczynek Repos	3.46	16.70	5.53	14.29	312	7.19	15.2	534	198	203	0.37	0.38	
0	5.57	15.09	7.23	12.25	1 678	28.79	16.0	2 032	670	467	0.33	0.23	
0.13	6.19	14.47	7.62	12.86	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.25	5.19	16.60	7.05	14.40	762	18.96	16.0	1 785	606	464	0.34	0.26	
0.50	—	—	6.55	15.16	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.75	4.76	16.88	6.36	15.45	726	19.20	16.0	1 356	354	359	0.26	0.25	
1.00	4.42	17.02	6.04	15.73	500	12.52	16.0	955	239	258	0.25	0.27	
1.50	4.22	17.12	5.84	15.87	402	11.12	16.0	785	196	220	0.25	0.28	
2.00	4.08	17.17	5.70	15.95	354	9.84	16.0	695	174	202	0.25	0.29	
2.50	4.00	17.20	5.60	15.98	394	10.98	18.0	689	172	200	0.25	0.29	
3.00	3.95	17.20	5.50	15.96	346	9.63	18.0	604	151	169	0.25	0.28	
3.50	3.93	17.17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3.88	3.92	17.18	5.43	15.88	228	6.30	16.0	508	132	142	0.26	0.28	
4.00	3.92	17.13	5.40	15.78	278	7.56	16.0	475	124	133	0.26	0.28	
4.50	3.92	17.04	5.40	15.64	354	6.18	16.0	582	157	163	0.27	0.28	
5.00	3.93	17.04	5.45	15.48	378	9.60	16.0	678	183	190	0.27	0.28	
5.50	3.95	16.92	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5.88	4.00	16.80	5.45	15.48	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6.00	4.02	17.77	5.52	15.32	—	7.20	16.0	508	132	142	0.26	0.28	
6.13	—	—	5.54	15.31	—	—	—	—	—	—	—	—	—

poziome oznaczają wartości spoczynkowe. W górnej części rysunku wykreślono krzywe na podstawie wielkości, wyrażonych w procentach wartości początkowych, stwierdzonych w czasie pracy; w dolnej części — na podstawie wartości bezwzględnych.



Rys. 2. Zmiany zużycia tlenu i przestrzeni martwej w okresie wypoczynku po pracy. Oś odciętych — czas w minutach od chwili przerwania pracy. Oś rzędnych — zużycie tlenu i wielkość przestrzeni martwej w procentach wartości, stwierdzonych podczas pracy (górna część rysunku), oraz przestrzeń martwa, wyrażona w wartościach bezwzględnych (dolna część rysunku). Znaczenie krzywych: O_2 — zużycie tlenu; M_{O_2} — przestrzeń martwa, obliczona z O_2 ; M_{CO_2} — przestrzeń martwa, obliczona z CO_2 .

Fig. 2. Variations de la consommation d'oxygène et de l'espace mort pendant le repos qui suit le travail. En abscisses — le temps en minutes à partir de l'interruption du travail. En ordonnées: la partie supérieure de la figure — la consommation d'oxygène et l'espace mort en pourcentages des valeurs, établies pendant le travail; la partie inférieure de la figure — l'espace mort, exprimé en valeurs absolues. Signification des courbes: O_2 — consommation d'oxygène; M_{O_2} — espace mort, calculé d'après O_2 ; M_{CO_2} — espace mort, calculé d'après CO_2 .

Jak z tych wykresów wynika, w dośw. XXII przestrzeń martwa, obliczona z O_2 , osiąga najwyższą swą wartość 683 cm^3 , w dośw. XXIX — 895 cm^3 ; odpowiednie wielkości dla przestrzeni martwej, obliczonej z CO_2 , wynoszą 467 cm^3 i 590 cm^3 .

Przejdziemy obecnie do opisu poszczególnych krzywych.

Na rys. 2 zostały umieszczone krzywe zużycia tlenu, ponieważ według Hill'a, Long'a i Lupton'a ('25) krzywe te dobrze charakteryzują okres wypoczynku, którego przebieg zależy głównie od intensywności pracy. Wyżej wymienieni autorowie wykazali, że po mniejszych wysiłkach krzywa zużycia

tlenu już po kilku minutach osiąga wartość spoczynkową; przyjmują oni, że z tą chwilą okres wypoczynku został ukończony. Po dużych zaś wysiłkach zużycie tlenu osiąga wprawdzie w kilka minut po pracy wartość stałą, lecz jest ona wyższa od wartości spoczynkowej wskutek zwiększonej przemiany podstawowej; tu miarą ukończenia I-go okresu wypoczynku jest uzyskanie wartości stałej; II zaś okres wypoczynku, w czasie którego zużycie tlenu wraca do wartości spoczynkowej, trwa czas dłuższy.

Jak widać na rysunku, mamy tu do czynienia z obydwojma opisanymi przez Hill'a, Long'a i Lupton'a przypadkami. Po pracy o mniejszym natężeniu (prawa strona rysunku) okres wypoczynku trwa 2.5', gdyż w tym czasie zużycie tlenu osiąga, praktycznie biorąc, wartość spoczynkową. Po pracy zaś o większym natężeniu (lewa strona rysunku), ustalenie się wartości zużycia tlenu po 4' wskazuje na ukończenie I-go okresu wypoczynku.

Tabela VI.

Czas, po którego upływie zużycie tlenu i przestrzeń martwa osiągają wartości bądź spoczynkowe (intens. pracy 720 mkg/l'), bądź stałe (intens. pracy 1080 mkg/l').

Temps nécessaire pour que la consommation d'oxygène et l'espace mort atteignent des valeurs correspondant au repos (intensité du travail 720 mkg/l'), ou des valeurs constantes (intensité du travail 1080 mkg/l').

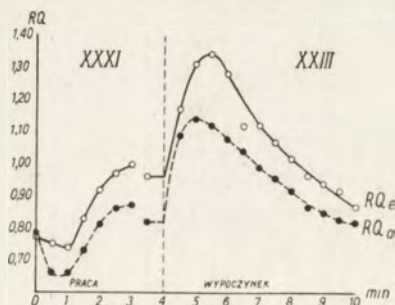
Nr. dośw. Nr. expérience	Intensywność pracy Intensité du travail mkg/l'	Zużycie O ₂ Consummation de O ₂ min.	Przestrzeń martwa obliczona z O ₂ Espace mort calculé de O ₂ min.	Przestrzeń martwa obliczona z CO ₂ Espace mort calculé de CO ₂ min.
XXII	720	2.50	2.00	2.50
XXIII	720	2.50	2.50	2.00
XXIV	720	3.00	(5.00)	3.00
XXV	720	2.50	3.50	3.00
XXVII	1080	4.00	5.00	4.50
XXVIII	1080	4.00	4.50	4.50
XXIX	1080	4.00	4.00	4.00

Porównyując przebieg krzywych przestrzeni martwej z krzywą zużycia tlenu, daje się zauważyć, że spadek ostatniej krzywej jest w obydwu rozpatrywanych przypadkach bardziej gwałtowny. Jednakże osiągnięcie przez wszystkie trzy krzywe w jednym przypadku (dośw. XXII) wartości spoczynkowej, w drugim (dośw. XXIX) wartości stałej, następuje — w granicach błędów doświadczeniowych —

jednocześnie. W dośw. XXII różnica czasów wynosi $\sim 0.5'$, w dośw. XXIX $\sim 0'$. Odpowiednie wyniki pozostałych doświadczeń podano w tabeli VI. W dośw. XXIII i XXVIII zgodność omawianych wielkości zawarta jest w tych samych granicach $0.5'$; w dośw. XXV i XXVII różnice sięgają $1.0'$. Wynik dośw. XXIV, dotyczący czasu, w którym przestrzeń martwa, obliczona z O_2 , osiąga wartość spoczynkową, wyłączyliśmy z rozważań, jako zbyt odbiegający od pozostałych wyników.

3. Ilorazy oddechowe w powietrzu wydechowem i pęcherzykowem na początku pracy i w okresie wypoczynku.

W części wstępnej przytoczone zostały badania Haldana'a ('15, '22), z których wynikało, że w czasie pracy iloraz oddechowy, obliczony z powietrza wydechowego, jest znacznie wyższy, niż iloraz, obliczony z powietrza pęcherzykowego. Pozostał natomiast niewyświetlony stosunek tych dwóch wielkości w okresie początkowym pracy i w okresie wypoczynku. Z przeprowadzonych przez nas badań, które dotyczą tych okresów, dają się obliczyć wspomniane ilorazy; w celu ich porównania wykreślono rys. 3. Linja oznaczona przez RQ_e wskazuje warto-



Rys. 3. Zmiany ilorazów oddechowych w okresie początkowym pracy i w okresie wypoczynku. Oś odciętych — czas w minutach od chwili rozpoczęcia pracy. Oś rzędnych — iloraz oddechowy. Znaczenie krzywych: RQ_e — iloraz oddechowy w powietrzu wydechowem; RQ_a — iloraz oddechowy w powietrzu pęcherzykowem.

Fig. 3. Variations des quotients respiratoires pendant la période initiale du travail et pendant le repos qui le suit. En abscisses — le temps en minutes à partir du commencement du travail. En ordonnées — le quotient respiratoire. Signification des courbes: RQ_e — quotient respiratoire dans l'air expiré; RQ_a — quotient respiratoire dans l'air alvéolaire.

ści ilorazu oddechowego w powietrzu wydechowem; linja oznaczona przez RQ_a — ilorazu oddechowego w powietrzu pęcherzykowem. Linja pionowa przerywana oddziela okres pracy od

okresu wypoczynku. Okres pracy do 3-ej minuty włącznie został wykreślony na podstawie doświadczenia XXXI; ostatnie dwa punkty w tym okresie oraz okres wypoczynku odnoszą się do doświadczenia XXIII.

Otrzymane przez nas zmiany ilorazu oddechowego, obliczonego z powietrza wydechowego, w okresie początkowym pracy pozostają w zgodzie z badaniami z tego zakresu S z w e j k o w s k i e j ('35b); zmiany zaś tegoż ilorazu w okresie wypoczynku nie różnią się zasadniczo od wyników, otrzymanych przez H i l l'a, L o n g'a i L u p t o n'a ('25).

Pozostaje nam porównać krzywe RQe i RQa. W spoczynku (czas 0) odpowiednie wartości wynoszą 0.77 i 0.79, różnica między nimi jest więc bardzo nieznaczna; w pierwszej minucie różnica gwałtownie wzrasta i od tej chwili przebieg krzywych jest prawie równoległy; największe różnice dają się zauważyć w czasie 5.5' (1.5' od chwili przerwania pracy), gdzie odpowiednie wartości wynoszą 1.12 i 1.34.

Zmiany ilorazów w pozostałych doświadczeniach (tab. VII) mają podobny charakter, jak w doświadczeniach, przedstawionych na rys. 3. We wszystkich doświadczeniach różnica między RQ w powietrzu wydechowym i RQ w powietrzu pęcherzykowym osiąga największą wartość po upływie około 1.5' od chwili przerwania pracy. W tymże czasie wartość obydwóch ilorazów jest najwyższa.

Jak zaznaczono we wstępie, według H a l d a n e'a ('27) tem większe zachodzą różnice w wartościach przestrzeni martwej, obliczonej z O_2 i obliczonej z CO_2 , im bardziej różnią się od siebie wartości RQe i RQa. Wynikałoby stąd, że charakterystyka różnic odpowiednich wartości dwóch krzywych, przedstawionych na rys. 3 powinna się odnosić również do różnic wartości przestrzeni martwej, obliczonej dwoma sposobami (z O_2 i z CO_2). W celu zbadania tej zależności porównamy krzywe na rys. 1 i rys. 2, wykreślone na podstawie wartości bezwzględnych przestrzeni martwej, z krzywymi rys. 3.

Na rys. 1 zarówno w dośw. XXXI jak i w dośw. XXXII krzywe M_{CO_2} i M_{O_2} wychodzą z jednego punktu (spoczynek); w ciągu pierwszej minuty pracy różnica wartości obu krzywych wzrasta i odąd przebieg ich jest prawie równoległy. Stwierdza-

Tabela VII.

Iloraz oddechowy, obliczony z powietrza wydechowego (A) i obliczony z powietrza pęcherzykowego (B) w okresie początkowym i w okresie wypoczynku.

Quotient respiratoire, calculé d'après l'air expiré (A) et d'après l'air alvéolaire (B) pendant la période initiale du travail et pendant le repos qui le suit.

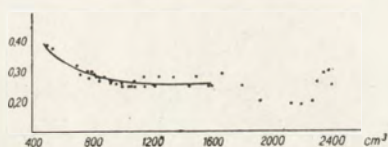
Czas od począt- ku pracy Temps écoulé de- puis le commen- cement du travail min.	RQ		RQ		RQ		RQ		RQ		RQ		RQ		RQ	
	Dośw. XXX		Dośw. XXXI		Dośw. XXXII		Dośw. XXXV		Dośw. XXXVII		Dośw. XXXVIII		Dośw. XXXIX		Dośw. XL	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
0	0.77	0.82	0.77	0.79	0.78	0.76	0.99	0.89	0.91	0.94	1.11	0.94	1.13	0.95	1.13	0.95
0.5	0.75	0.67	0.75	0.66	0.81	0.53	1.20	1.18	1.15	1.08	1.23	1.08	1.21	1.15	1.21	1.15
1.0	0.83	0.70	0.74	0.66	0.73	0.64	1.42	1.20	1.13	1.31	1.49	1.31	1.57	1.36	1.57	1.36
1.5	0.86	0.74	0.83	0.73	0.82	0.73	1.48	1.28	1.59	1.39	1.53	1.31	1.61	1.48	1.61	1.48
2.0	0.86	0.76	0.82	0.81	0.89	0.78	1.45	1.23	1.52	1.35	1.51	1.30	1.54	1.38	1.54	1.38
2.5	0.93	0.76	0.92	0.81	0.89	0.78	1.41	1.19	1.44	1.29	1.48	1.29	1.48	1.34	1.48	1.34
3.0	0.96	0.78	0.97	0.86	1.02	0.83	1.31	1.19	1.41	1.29	1.48	1.26	1.42	1.29	1.42	1.29
			1.00	0.87	1.00	0.87	1.24	1.08	1.36	1.23	1.38	1.22	1.37	1.25	1.37	1.25
							1.18	1.05	1.32	1.19	1.34	1.19	1.32	1.22	1.32	1.22
							1.03	1.00	1.26	1.16	1.27	1.13	1.28	1.18	1.28	1.18
							0.96	0.96	1.21	1.16	1.20	1.07	1.24	1.15	1.24	1.15
							0.91	0.87	1.15	1.16	1.12	1.02	1.21	1.13	1.21	1.13
							0.87	0.86	1.11	1.17	1.03	0.96	1.21	1.18	1.21	1.18
							0.89	0.89	1.11	1.17	1.03	0.96	1.21	1.18	1.21	1.18

my tu podobieństwo do przebiegu tych części krzywych RQe i RQa z rys. 3, które się odnoszą do okresu początkowego pracy.

Brak natomiast omawianej odpowiedniości w okresie wypoczynku. Na rys. 2 największa różnica wartości krzywych Meo_2 i Mo_2 przypada na chwilę zakończenia pracy, nie zaś po upływie 1.5' od chwili przzerwania pracy, jak to miało miejsce dla odcinków krzywych RQe i RQa (rys. 3), odpowiadających okresowi wypoczynku.

4. Stosunek przestrzeni martwej do głębokości oddechu podczas pracy i w czasie wypoczynku.

Ostatnie badania z tego zakresu zostały przeprowadzone przez Krzywankę i Steuber ('22, p. część wstępna); dotyczyły one jednak pomiarów, wykonanych w spoczynku. Wyniki naszych badań, przeprowadzonych podczas pracy i w okresie wypoczynku, podajemy na rys. 4 i rys. 5.



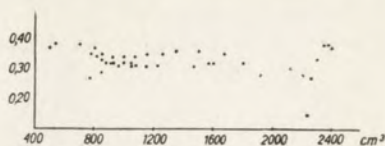
Rys. 4. Zmiany stosunku przestrzeni martwej, obliczonej z CO_2 , do wielkości oddechu. Oś odciętych — wielkość oddechu w cm^3 . Oś rzędnych — stosunek przestrzeni martwej do wielkości oddechu.

Fig. 4. Variations du rapport de l'espace mort au volume d'une respiration (le premier étant calculé d'après CO_2). En abscisses — volume d'une respiration en cm^3 . En ordonnées — rapport de l'espace mort au volume d'une respiration.

Na rys. 4 poszczególne punkty odpowiadają stosunkowi przestrzeni martwej, obliczonej z CO_2 , do głębokości oddechu; na rys. 5 — stosunkowi przestrzeni martwej, obliczonej z O_2 , do głębokości oddechu. Obydwa rysunki zostały wykonane na podstawie 3-ch doświadczeń: XXVII, XXVIII i XXIX.

Na rys. 4 — w granicach głębokości oddechu od 500 cm^3 do 1600 cm^3 — można ustalić przebieg krzywej z dużą dokładnością; dla większych głębokości oddechu przebieg krzywej staje się niepewny, gdyż z jednej strony punktów jest mniej, a z drugiej wyniki poszczególnych doświadczeń bardziej się różnią.

Stosunek przestrzeni martwej do wielkości oddechu (rys. 4) wynosi 0.39 dla wielkości oddechu 500 cm^3 ; dla większych głębokości oddechu stosunek ten szybko się zmniejsza i dla głębokości oddechu 800 cm^3 wynosi już tylko 0.29. Dalsze opadanie krzywej jest bardziej łagodne.



Rys. 5. Stosunek przestrzeni martwej, obliczonej z O_2 , do wielkości oddechu. Oś odciętych — wielkość oddechu w cm^3 . Oś rzędnych — stosunek przestrzeni martwej do wielkości oddechu.

Fig. 5. Rapport de l'espace mort au volume d'une respiration (le premier étant calculé d'après O_2). En abscisses — volume d'une respiration en cm^3 . En ordonnées — rapport de l'espace mort au volume d'une respiration.

Znaczne rozproszenie punktów na rys. 5 utrudnia poprowadzenie krzywej.

Dyskusja.

Wyniki wyżej podane uzyskano na podstawie doświadczeń, przeprowadzonych na jednym osobniku. Wobec dużych różnic indywidualnych, występujących u poszczególnych osobników, należałoby sprawdzić te wyniki na większej liczbie osób.

Badając okres wypoczynkowy po pracy o większym natężeniu, rozpatrzono tylko okres I, w czasie którego poszczególne wielkości uzyskują wartości stałe (większe od spoczynkowych). Pozostał natomiast niezbadany okres II wypoczynku, podczas którego zużycie tlenu osiąga wartość spoczynkową; nie ustalono, czy w tym okresie wielkość przestrzeni martwej jednocześnie z zużyciem tlenu wraca do wartości spoczynkowej.

Zbadano w niniejszej pracy zmiany stosunku przestrzeni martwej, obliczonej z CO_2 , do głębokości oddechu; stwierdzono, że zależnie od głębokości oddechu stosunek ten przybiera różne wartości. Liczby przez nas uzyskane pozostają w zgodzie z wynikami badań Krzywanka i Steuber ('22), przeprowadzonych w spoczynku, przy dobrowolnie pogłębianym oddechu. Wynikałoby stąd, że stosunek przestrzeni martwej do głębokości

Tabela VIII.

Czas od początku pracy <i>Temps écoulé depuis le commencement du travail</i>		Doświadczenie XXX 8.V.35. <i>Expérience</i>					Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations</i>
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
min.						na min.	
Spoczynek <i>Repos</i>		3.21	17.02	5.55	14.45	6.37	15.0
Praca — <i>Travail</i>	0.50	4.70	15.06	—	—	14.88	16.0
	0.75	—	—	6.73	11.11	—	—
	1.00	4.97	15.23	—	—	18.90	18.0
	1.25	—	—	7.37	11.05	—	—
	1.50	—	—	—	—	20.35	16.0
	2.00	5.48	14.80	—	—	23.89	18.0
	2.25	—	—	7.63	11.16	—	—
	2.50	5.60	15.04	—	—	23.89	18.0
	2.75	—	—	7.11	11.45	—	—
	3.00	5.61	15.20	—	—	23.89	18.0
3.25	—	—	7.25	12.41	—	—	

Tabela IX.

Czas od początku pracy <i>Temps écoulé depuis le commencement du travail</i>		Doświadczenie XXXI 13.V.35 <i>Expérience</i>					Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations par minute</i>
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
min.						na min.	
Spoczynek <i>Repos</i>		3.48	16.77	6.24	13.48	6.96	14.5
Praca — <i>Travail</i>	0.50	4.13	15.62	—	—	13.60	19.0
	0.75	—	—	6.74	10.69	—	—
	1.00	5.08	14.38	—	—	19.92	17.0
	1.25	—	—	7.20	10.88	—	—
	1.50	—	—	—	—	23.68	16.0
	2.00	6.07	14.42	—	—	26.10	16.0
	2.25	—	—	7.69	11.84	—	—
	2.50	5.83	14.92	—	—	26.13	17.0
	2.68	—	—	7.75	12.01	—	—
	3.00	5.70	15.17	—	—	30.50	20.0
3.25	—	—	7.91	11.70	—	—	

Tabela X.

Czas od początku pracy <i>Temps écoulé depuis le commencement du travail</i>		Doświadczenie XXXII 15.V.35 <i>Expérience</i>					
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations par minute</i>
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
min.							
Spoczynek <i>Repos</i>		3.24	16.95	5.59	14.24	6.41	15.2
Praca — Travail	0.50	4.11	16.06	—	—	14.04	19.0
	0.75	—	—	6.44	10.62	—	—
	1.00	4.68	14.94	—	—	19.98	17.0
	1.25	—	—	6.97	11.11	—	—
	1.50	—	—	—	—	25.65	18.0
	2.00	5.39	15.05	—	—	27.03	18.0
	2.25	—	—	7.60	11.55	—	—
	2.50	5.35	15.59	—	—	25.52	16.0
	2.88	—	—	7.47	12.03	—	—
	3.00	5.80	15.11	—	—	26.17	16.0
3.50	—	—	7.92	11.17	—	—	

Tabela XI.

Czas od chwili przerwania pracy <i>Temps écoulé depuis l'interruption du travail</i>		Doświadczenie XXII dn. 18.II.35. <i>Expérience</i>					
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations</i>
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
min.							
Spoczynek <i>Repos</i>		3.46	16.70	5.53	14.29	7.19	15.2
Wypoczynek <i>Repos qui suit le travail</i>	0	5.57	15.09	7.23	12.25	28.79	16.0
	0.13	6.19	14.47	—	—	—	—
	0.25	—	—	7.62	12.86	—	—
	0.50	5.19	16.60	—	—	18.96	16.0
	0.75	—	—	6.55	15.16	—	—
	1.00	—	—	—	—	19.20	16.0
	1.50	—	—	—	—	12.52	16.0
	2.00	—	—	—	—	11.12	16.0
	2.50	—	—	—	—	9.84	16.0
	3.00	—	—	—	—	10.98	18.0
	3.50	—	—	—	—	9.63	18.0
	3.88	3.93	17.17	—	—	—	—
	4.00	—	—	—	—	6.30	16.0
	4.50	—	—	—	—	7.56	16.0
	5.00	—	—	—	—	6.18	16.0
	5.50	—	—	—	—	9.60	16.0
	5.88	4.00	16.80	—	—	—	—
6.00	—	—	—	—	7.20	16.0	
6.13	—	—	5.54	15.31	—	—	

oddechu nie zależy od tego, czy głębokość oddechu zmienia się w spoczynku, podczas pracy, czy w czasie wypoczynku. Zarówno w niniejszej pracy, jak i w pracy Krzywanka i Steuber stosunek ten, poczynając od pewnej głębokości oddechu, wykazuje nieregularność. Jako wielkość graniczną autorowie podają dla jednej osoby (płci żeńskiej) 922 cm³, dla drugiej (płci męskiej) 1525 cm³. W naszym przypadku wielkość graniczna wynosiła ~ 1600 cm³.

Tabela XII.

Czas od chwili przerwania pracy <i>Temps écoulé depuis l'interruption du travail</i>		Doświadczenie XXIII 22.II.35 <i>Expérience</i>					
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations par m nute</i>
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
Spoczynek <i>Repos</i>		3.43	16.55	5.76	13.53	6.38	13.7
Wypoczynek <i>Repos qui suit le travail</i>	0	5.92	14.77	7.87	11.36	26.95	15.0
	0.13	5.76	14.94	—	—	—	—
	0.50	—	—	—	—	20.80	16.0
	0.75	—	—	6.77	14.75	—	—
	1.00	—	—	—	—	18.00	16.0
	1.50	—	—	—	—	12.64	18.0
	1.63	4.54	17.25	—	—	—	—
	2.00	—	—	—	—	10.44	16.0
	2.50	—	—	—	—	9.29	18.0
	3.00	—	—	—	—	9.92	18.0
	3.50	—	—	—	—	7.84	18.0
	4.00	3.97	16.74	—	—	7.42	16.0
	4.25	—	—	5.64	14.58	—	—
	4.50	—	—	—	—	7.42	16.0
	5.00	—	—	—	—	7.42	16.0
5.50	—	—	—	—	7.42	16.0	
6.00	3.93	16.58	—	—	7.42	16.0	
6.25	—	—	5.90	13.79	—	—	

Siebeck ('11) stwierdził zależność wielkości przestrzeni martwej przy tej samej głębokości oddechu od średniej pojemności płuc (t. j. średniej arytmetycznej pojemności płuc po wdechu i po wydechu) i znalazł, że przestrzeń martwa zwiększa się wraz ze zwiększeniem średniej pojemności płuc. W badaniach Krzywanka i Steuber i naszych nie został uwzględniony wpływ zmian średniej po-

jemności płuc na wielkość przestrzeni martwej. Jest rzeczą możliwą, że pomiary przestrzeni martwej, odnoszące się do większej głębokości oddechu, były robione przy niejednakowej pojemności średniej płuc i stąd może pochodzi nieregularność otrzymanych wyników.

Tabela XIII.

Czas od chwili przerwania pracy <i>Temps écoulé depuis l'interruption du travail</i>		Doświadczenie XXIV 25.II.35 <i>Expérience</i>					
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations par minute</i>
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
Sporoczynek <i>Repos</i>		3.56	16.58	5.67	14.00	6.37	13.6
Wypoczynek <i>Repos qui suit le travail</i>	0	5.80	15.04	7.10	13.00	29.36	19.0
	0.25	5.42	15.57	—	—	—	—
	0.38	—	—	7.56	13.01	—	—
	0.50	—	—	—	—	22.53	17.0
	1.00	5.04	16.94	—	—	16.80	16.0
	1.25	—	—	6.40	15.49	—	—
	1.50	—	—	—	—	14.93	16.0
	1.75	4.57	17.49	—	—	—	—
	2.00	—	—	6.01	15.48	13.52	16.0
	2.50	—	—	—	—	12.56	16.0
	3.00	—	—	—	—	9.23	15.0
	3.50	—	—	—	—	9.00	15.0
	4.00	3.84	17.23	—	—	10.64	16.0
	4.25	—	—	5.82	14.66	—	—
	4.50	—	—	—	—	8.50	17.0
5.00	—	—	—	—	7.90	17.0	
5.50	—	—	—	—	8.37	17.0	
6.00	3.67	16.85	—	—	—	—	
6.25	—	—	5.90	14.02	—	—	

Streszczenie wyników.

1°. Przestrzeń martwa osiąga „steady state” prawie jednocześnie z wentylacją. Różnica czasów osiągnięcia „steady state” przez te wielkości wynosi w poszczególnych doświadczeniach od 0.25' do 0.75'.

2°. Po pracy o mniejszym natężeniu (720 mkg/1') przestrzeń martwa osiąga wartość spoczynkową jednocześnie z zużyciem tlenu. Po pracy o większym natężeniu (1080 mkg/1')

przestrzeń martwa osiąga znowu równocześnie z zużyciem tlenu wartość stałą, lecz wyższą od spoczynkowej. Różnica czasów osiągnięcia przez te wielkości w jednym przypadku wartości spoczynkowych, w drugim — wartości stałych wynosi w poszczególnych doświadczeniach od 0' do 1'.

Tabela XIV.

Czas od chwili przerwania pracy <i>Temps écoulé depuis l'interruption du travail</i>		Doświadczenie XXV 27.II.35 <i>Expérience</i>					Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations par minute</i>
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
min.							
Spoczynnek <i>Repos</i>		3.54	16.68	5.57	14.67	6.35	16.0
Wypoczynek <i>Repos qui suit le travail</i>	0	5.87	15.01	7.42	12.59	28.21	18.0
	0.13	6.08	14.61	—	—	—	—
	0.38	—	—	7.60	13.31	—	—
	0.50	—	—	—	—	23.92	16.0
	0.75	5.22	16.76	—	—	—	—
	1.00	—	—	—	—	21.92	16.0
	1.13	—	—	6.83	15.11	—	—
	1.50	—	—	—	—	18.80	16.0
	1.62	4.60	17.50	—	—	—	—
	1.75	—	—	5.91	15.65	—	—
	2.00	—	—	—	—	14.21	14.0
	2.50	—	—	—	—	10.64	14.0
	3.00	—	—	—	—	9.28	16.0
	3.50	—	—	—	—	8.40	16.0
	4.00	4.13	16.83	—	—	8.40	16.0
4.13	—	—	5.82	14.92	—	—	
4.50	—	—	—	—	7.39	16.0	
5.00	—	—	—	—	7.68	16.0	
5.50	—	—	—	—	8.00	16.0	
6.00	3.82	16.90	—	—	7.20	16.0	
6.13	—	—	5.92	14.28	—	—	

3°. W spoczynku iloraz oddechowy, obliczony z powietrza wydechowego (RQe), nieznacznie się różni od ilorazu oddechowego, obliczonego z powietrza pęcherzykowego (RQa); w ciągu pierwszej minuty pracy różnica gwałtownie wzrasta, przyczem iloraz oddechowy w powietrzu pęcherzykowym jest niższy. Dalszy przebieg tych dwóch wielkości podczas pracy jest prawie równoległy. W czasie wypoczynku równoległość ta daje się stwierdzić bezpośrednio po pracy; po upływie zaś 1.5' różnica

między omawianymi ilorazami osiąga najwyższą wartość, następnie znowu maleje.

4°. Przestrzeń martwa, obliczona z O_2 , osiąga w czasie pracy wyższe wartości, niż przestrzeń martwa, obliczona z CO_2 . Różnica między temi wielkościami zachowuje się w okresie początkowym pracy w podobny sposób, jak omówiona w 3° różnica ilorazów oddechowych $RQ_e - RQ_a$. Natomiast w okresie wypoczynku największą różnicę między wartościami przestrzeni martwej, obliczonej z O_2 i z CO_2 , stwierdzono bezpośrednio po pracy.

Tabela XV.

Czas od chwili przerwania pracy <i>Temps écoulé depuis l'interruption du travail</i>		Doświadczenie XXVII 20.III.35 <i>Expérience</i>					
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations par minute</i>
		% CO_2	% O_2	% CO_2	% O_2		
Spoczynek <i>Repos</i>		3.58	16.85	5.86	14.46	6.76	14.2
Wypoczynek <i>Repos qui suit le travail</i>	0	6.37	14.51	8.62	11.45	41.32	18.0
	0.25	6.13	15.05	—	—	—	—
	0.38	—	—	8.00	13.44	—	—
	0.50	—	—	—	—	36.72	14.0
	0.75	6.37	16.23	—	—	—	—
	0.88	—	—	7.57	14.62	—	—
	1.00	4.88	17.45	—	—	26.60	16.0
	1.50	—	—	—	—	24.00	16.0
	1.75	—	—	6.43	15.84	—	—
	2.00	—	—	—	—	15.88	16.0
	2.50	—	—	—	—	16.01	16.0
	3.00	—	—	—	—	16.51	16.0
	3.50	—	—	—	—	13.65	16.0
	4.00	4.37	17.38	—	—	12.60	16.0
	4.25	—	—	5.81	15.70	—	—
	4.50	—	—	—	—	11.55	16.0
5.00	—	—	—	—	10.64	16.0	
5.50	—	—	—	—	9.80	16.0	
6.00	4.09	17.15	5.74	15.94	9.10	16.0	

5°. Zbadano podczas pracy i w okresie wypoczynku stosunek przestrzeni martwej, obliczonej z CO_2 , do głębokości oddechu. Stwierdzono, że w granicach głębokości oddechu od 500 cm^3 do 1600 cm^3 stosunek ten maleje ze wzrostem głębokości oddechu.

Tabela XVI.

Czas od chwili przerwania pracy <i>Temps écoulé depuis l'interruption du travail</i>		Doświadczenie XXVIII 25.III.35 <i>Expérience</i>					
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations par minute</i>
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
Spoczynek <i>Repos</i>		3.63	16.62	5.84	14.04	7.25	15.2
Wypoczynek <i>Repos qui suit le travail</i>	0	5.60	15.60	7.87	12.29	44.24	21.0
	0.25	5.83	15.15	—	—	—	—
	0.38	—	—	8.31	12.59	—	—
	0.50	—	—	—	—	36.13	17.0
	0.63	5.77	16.39	—	—	—	—
	0.88	—	—	7.30	14.95	—	—
	1.00	—	—	—	—	24.23	15.0
	1.50	4.88	17.43	—	—	24.21	18.0
	1.63	—	—	6.56	15.52	—	—
	2.00	—	—	—	—	23.25	16.0
	2.50	—	—	—	—	21.78	16.0
	3.00	—	—	—	—	20.07	16.0
	3.50	—	—	—	—	16.56	16.0
	3.88	4.28	17.52	—	—	—	—
	4.00	—	—	5.76	15.79	15.39	16.0
	4.50	—	—	—	—	12.70	16.0
5.00	—	—	—	—	11.55	16.0	
5.50	—	—	—	—	12.24	16.0	
5.88	3.83	17.26	—	—	—	—	
6.00	—	—	5.58	15.05	9.92	16.0	

Piśmiennictwo.

Białaszewicz K. 1933. Recherches sur les échanges gazeux chez l'homme pendant le travail. I. Méthode et technique expérimentale. *Przeгляд Fizjol. Ruchu*, 4 (1). — Campbell J. M. H., Douglas C. G. and Hobson F. G. 1914. The sensitiveness of the respiratory centre to carbonic acid and the dead space during hyperpnoea. *Journ. of Physiol.* 48 (303). — Dautrebande L. et Delcourt-Bernard S. 1928. Sur la notion d'espace nuisible „physiologique” d'un système respiratoire. *Ann. de Physiol.* 4 (975). — Douglas C. G. and Haldane J. S. 1912—13. The capacity of the air passages under varying physiological conditions. *Journ. of Physiol.* 45 (235). — Engloff H. 1931. Zur Frage des schädlichen Raumes bei der Atmung. *Skand. Arch. f. Physiol.* 63 (15). — Haldane J. S. and Priestley J. G. 1905. The regulation of the lung-ventilation. *Journ. of Physiol.* 32 (225). — Haldane J. S. 1915. The

Tabela XVII.

Czas od chwili przerwania pracy <i>Temps écoulé depuis l'interruption du travail</i>		Doświadczenie XXIX 27.III.35 <i>Expérience</i>					Frekwencja oddechów <i>Nombre de respirations par minute</i>
		Skład powietrza wydechowego <i>Composition de l'air expiré</i>		Skład powietrza pęcherzykowego <i>Composition de l'air alvéolaire</i>		Wentylacja <i>Ventilation</i>	
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂		
Spoczynek <i>Repos</i>		3.52	16.97			7.23	14.8
Wypoczynek <i>Repos qui suit le travail</i>	0	6.02	15.42	8.08	12.22	44.42	21.0
	0.25	6.04	15.06	—	—	—	—
	0.38	—	—	8.32	12.71	—	—
	0.50	—	—	—	—	37.05	19.0
	0.75	6.28	16.21	—	—	—	—
	0.88	—	—	7.43	14.84	—	—
	1.00	—	—	—	—	27.04	16.0
	1.50	5.03	17.38	—	—	22.64	16.0
	1.75	—	—	6.48	15.88	—	—
	2.00	—	—	—	—	20.72	16.0
	2.50	—	—	—	—	17.25	16.0
	3.00	—	—	—	—	16.84	18.0
	3.50	—	—	—	—	14.54	17.0
	3.88	4.23	17.50	—	—	—	—
	4.00	—	—	5.71	15.96	13.80	17.0
4.50	—	—	—	—	12.40	16.0	
5.00	—	—	—	—	11.95	16.0	
5.50	—	—	—	—	12.96	18.0	
6.00	3.93	17.47	—	—	11.12	16.0	

variations in the effective dead space in breathing. *Americ. Journ. of Physiol.* 38 (20). — Haldane J. S. 1927. *Respiration*. Yale University Press. — Henderson J., Chillingworth F. P. and Whitney J. L. 1915. The respiratory dead space. *Americ. Journ. of Physiol.* 38 (1). — Hill A. V., Long C. N. H. and Lupton H. 1925. Muscular exercise, lactic acid and the supply and utilisation of oxygen. V. The recovery process after exercise in man. *Roy. Soc. Proc.* 97 (96). — Krogh A. 1913. A bicycle ergometer and respiration apparatus. *Skand. Arch. f. Physiol.* 30 (375). — Krogh A. and Lindhard J. 1913. The volume of the „dead space” in breathing. *Journ. of Physiol.* 47 (30). — Krogh A. and Lindhard J. 1917. The volume of the „dead space” in breathing. *Journ. of Physiol.* 51 (59). — Krzywaneck Fr. W. und v. Deseö D. 1926. Über die Abhängigkeit des toten Raumes von der Atemgrösse. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.* 214 (767). — Krzywaneck Fr. W. und Steuber M. 1922. Ein Beitrag zur Grösse des toten Raumes in den Atmungswegen. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.* 197 (624). — Liljestrand G. und Sahlstedt A. V. 1925. Temperatur und Feuch-

tigkeit des ausgeatmeten Luft. Skand. Arch. f. Physiol. 46 (94). — Liljestränd G. und Stenström N. 1925. A note on the respiratory dead space when breathing through the nose. Skand. Arch. f. Physiol. 46 (93). — Siebeck R. 1911. Über Bedeutung und Bestimmung des „schädlichen Raumes“ bei Atmung. Skand. Arch. f. Physiol. 25 (81). — Szwejkowska G. 1935a. Recherches sur les échanges gazeux chez l'homme pendant le travail. III. Essai d'une détermination de la durée de la période initiale de travail. Acta Biol. Exp. 9 (158). — Szwejkowska G. 1935b. IV. L'influence de l'intensité de travail sur la durée de la période initiale. Przegl. Fizjol. Ruchu. 7 (88).

[Zakład Fizjologii Instytutu im. Nenckiego T. N. W.]

J. Konorski i L. Lubińska.

Próba analizy zjawiska „narkozy magnezowej”. III. Mechanizm obwodowego działania magnezu i pozorny charakter zmian pobudliwości nerwowej.

An attempt to analyse „magnesium narcosis”. III. The mechanism of the peripheral action of magnesium and the fallacy of observed changes in nerve excitability.

Rękopis nadesłany w dniu 15 VI 1936 r.

In the preceding papers ('33, '35) on the influence exerted by magnesium salts upon neuro-muscular excitability and upon maximal muscular contractions evoked by motor nerve stimulation, we found a considerable heterochronism between nerve and muscle caused by a large increase of muscle chronaxie. It was found that motor nerve chronaxie remains of the normal order of magnitude. The method then used did not permit to perceive small variations of such rapid chronaxies as those exhibited by the motor nerves of Mammals. In view of the fact that some authors (W o d o n, A r v a n i t a k i and C a r d o t) have found under similar conditions changes in nerve chronaxie and rheobase, we have re-examined this problem with improved methods.

The results obtained here necessitate a critical revision of certain conclusions concerning changes in nerve excitability in many curarisations, namely, those characterized by considerable changes in the muscular component of the neuro-muscular preparation.

The general conclusions drawn from the present investigation can be summarized as follows:

Magnesium salts introduced intravenously in appropriate doses to a cat do cause reversible variations in motor nerve excitability. These consist in an increase of rheobase and a decrease of chronaxie. These changes of excitability are shown in figs 3, 4 and 5, where rheobase and chronaxie are plotted against the time elapsing after injection. The increment of the rheobase proceeds up to a distinct limit at about double its initial value. This limit is never surpassed (Table II and fig. 6) even in cases of loss of neuro-muscular transmission which takes place suddenly after the rheobase has reached its limit value. This limit has been found to be the least current exciting all motor fibres contained in examined nerve, i. e. the threshold of maximal motor twitches (Table III). This fact is of importance, for the explanation of the mechanism of the observed disturbances.

The changes in chronaxie are exactly symmetrical to those in rheobase; the moments of greatest alteration and that of complete return to the normal level of these two variables occur simultaneously. Changes in chronaxie never appear without accompanying changes in rheobase.

The tension of muscular twitches evoked by indirect stimulation decreases. This decrease is not parallel to the changes of excitability, although it is greatest at the maximal increase of the latter (Fig. 7). The drop of twitches appear at doses which do not evoke any variation of nerve excitability (Fig. 8). With application of larger doses changes in the mechanogram appear earlier and last longer than those in rheobase and chronaxie. The tension of maximal twitches offers therefore a more sensitive index of the action of magnesium on the neuro-muscular preparation than nerve excitability.

None of the changes described herein appear if the access of the blood to the muscle is cut off before magnesium injection, in spite of conditions of circulation within the nerve remaining unchanged. It follows that the changes described above are actually connected with the phenomena taking place in the muscle itself.

The chronaxie indicates, as is known, the time relation of the tissue under cathode. Therefore the fact that the nerve chronaxie does not change in cases where magnesium is with-

drawn from muscle only, seems paradoxical and needs further study.

It is shown that chronaxies determined for supraminimal and submaximal or maximal twitches yield smaller values than those for threshold twitches; such chronaxies are smaller the higher the value of chosen rheobase (sample protocol page 273). Now, the changes in rheobases and in chronaxies obtained after magnesium injection are found to fall within the limits of change in both these magnitudes, determined for supra-threshold twitches of various size (Table III and figs 9, 10, 11, 12).

The whole of the phenomena here presented can be quantitatively accounted for by assuming that magnesium acts on the neuro-muscular preparation in such manner that it excludes in each motor unit a smaller or larger number of muscular fibres (depending on the dose applied) from excitations originating from nerve impulses.

The decrease in nerve chronaxie appearing under the influence of magnesium is by no means an expression of changes in the excitability of the nerve itself, but is caused solely by the disturbed conditions of neuro-muscular transmission, the threshold response requiring stimulation of a greater number of nerve fibres and hence a stronger rheobasic current.

W poprzednich pracach tej serii (Lubińska '33, '35) stwierdzono, że w t. zw. narkozie magnezowej występuje bądź zmniejszenie, bądź całkowity zanik skurczów mięśniowych, wywołanych przez drażnienie odpowiednich nerwów ruchowych. Zjawisku temu towarzyszy wyraźny heterochronizm nerwowomięśniowy, spowodowany przez znaczne powiększenie chronaksji mięśniowej. Chronaksja nerwu natomiast, według podanych w tej pracy wyników, nie wykazuje zmian. Należy jednak zaznaczyć, że do pomiarów używano wówczas chronaksymetru o podziałce do $\frac{1}{10\,000}$ sekundy, przyrząd ten nie pozwalał zatem na badanie drobnych zmian chronaksyj, cechujących nerwy ruchowe ssaków. Chronaksje te, jak wiadomo, są tego właśnie rzędu wielkości.

W o d o n ('31) w podobnych warunkach doświadczalnych otrzymał pod wpływem soli magnezowych zwiększenie reobazy i zmniejszenie chronaksji nerwu ruchowego kota. O podobnych wynikach, uzyskanych na podstawie nieogłoszonych doświadczeń, na nerwie żaby, wspominają również A r v a n i t a k i i C a r d o t ('31). Postanowiliśmy wobec tego zagadnienie pobudliwości nerwów obwodowych w „narkozie magnezowej” poddać dokładniejszemu zbadaniu, posługując się metodą kondensatorową, odpowiedniejszą do tego celu, oraz badając, obok reobaz i chronaksyj, przebieg zmian wysokości skurczów maksymalnych, które, jak to wykazaliśmy poprzednio, stanowią bardzo czuły wskaźnik stopnia działania Mg na układ nerwowo-mięśniowy.

Otrzymane wyniki pozwalają poddać krytycznej rewizji interpretację zmian pobudliwości nerwowej, obserwowanej w przypadkach niektórych kuraryzacji.

Metodyka.

Doświadczenia wykonywano na kotach uśpionych Diałem-Ciba. Sole magnezowe wprowadzano drogą zastrzyku dożylnego w postaci roztworu siarczanu magnezowego, zawierającego 67.5 g $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ na litr, izotonicznego względem krwi zwierzęcia. Największa dawka wprowadzonego magnezu była taka, aby zawartość tego jonu we krwi, bezpośrednio po zastrzyku, nie przekraczała ilości znajdującej tam w stanie głębokiej, ale odwracalnej narkozy. Według analiz R o s e n b e r g ('36), ilość ta wynosi u kota około 20 mg na 100 cm^3 surowicy. Zależnie od celu poszczególnych doświadczeń wprowadzano mniejsze lub większe dawki, nie przekraczając jednak 2.5 cm^3 na kg wagi zwierzęcia. Ten sposób wprowadzania okazał się korzystniejszy, niż stosowany poprzednio zastrzyk do otrzewnej, gdyż efekt występował szybko i szybko znikał, co pozwalało na kilkakrotne powtarzanie doświadczenia na tem samym zwierzęciu. Kolejne zastrzyki nie były zupełnie równoważne fizjologicznie, prawdopodobnie wskutek tego, że nowo wprowadzony magnez kumulował się we krwi z resztkami tego jonu, nie wyeliminowanego po poprzednich zastrzykach, co mogło działać zarówno bezpośrednio na nerwy i mięśnie prądkowane, jak i pośrednio, upośledzając krążenie.

Zespoły nerwowo-mięśniowe badane w tych doświadczeniach, to bądź nerw strzałkowy — mięsień piszczelowy przedni (*n. peroneus — m. tibialis anticus*), bądź nerw zaśtonowy — mięsień smukły (*n. obturatorius — m. gracilis*). Pierwszego zespołu używano w przypadkach, gdy chodziło o możliwość dokładną rejestrację skurczów mięśniowych, gdyż łatwo jest umoco-

wać przyczep mięśnia, borując dwie dziury, jedną w udzie, tuż ponad kolaniem, drugą w kości piszczelowej, w okolicach kostki. Przyśrubowując kończynę do grubych prętów żelaznych, otrzymuje się prawie zupełnie unieruchomienie, umożliwiające poprawną rejestrację skurczów. Zespołu: nerw zastłonowy — mięsień smukły używano natomiast w przypadkach, gdy chodziło raczej o bezpośrednią obserwację mięśnia lub nawet poszczególnych jego terytorjów, o oznaczenie najniższych progów dostrzegalnych i t. p.

Ściężno badanego mięśnia umocowywano do miografu, mniej więcej izometrycznego, umieszczonego na wmurowanej w ścianę konsoli betonowej, zupełnie niezależnej od stołu, na którym było umocowane zwierzę.

Do pomiarów chronaksji posługiwano się obwodem wyładowania baterji kondensatorów¹⁾, zmontowanym według klasycznego schematu Lapicq u'e'a. Całkowity opór obwodu wyładowania wynosił około 13 tysięcy omów, opór równoległy do nerwu — 3 tysiące.

Do wywoływania rytmicznych skurczów pojedynczych, których wysokość miała wskazywać stopień działania magnezu, używaliśmy generatorów neonowych, zmontowanych według schematów Briscoe i Leyslon ('29). Rytmiczne wyładowania tych generatorów, bardzo podobne do zwykłych wyładowań kondensatorów, dostarczały bodźców drażniących preparat nerwowo-mięśniowy w dowolnym rytmie jednego na kilka (3 — 10) sekund. Natężenie wyładowań dobierano w taki sposób, aby otrzymane bodźce były trochę ponadmaksymalne.

Elektrody doprowadzające prąd do nerwu były srebrne, pokryte elektrolitycznie chlorkiem srebra. Znajdowały się one w specjalnej rynience z parafinowanego celuloidu, do której wkładano nerw, izolując w ten sposób część interpolarną od otaczających tkanek. Odległość między elektrodami wynosiła 12 mm, katodę umieszczano bliżej mięśnia.

C z ę ś ć d o ś w i a d c z a l n a .

1. Wysokość skurczów maksymalnych, wywołanych przez drażnienie pośrednie.

Doświadczenia opisane w niniejszej pracy były wykonane na przeszło 30-tu zwierzętach. Każdemu z nich wprowadzano magnez dożylnie, przez uprzednio wstawioną kaniulkę, w ilości od 1 do 2.5 cm³ wyżej wspomnianego roztworu na kg wagi

1) Baterję kondensatorów od 0.001 do 1 μ F zmontowano ze zwyczajnych kondensatorów z papieru parafinowanego i cynfolji, wytwarzanych przez przemysł radjotechniczny. Wybierano te, które wykazywały niedomiary w stosunku do swej nominalnej wartości i dodawano równolegle małe kondensatory, aż do skompletowania pożądanej pojemności. Po zlutowaniu takiego elementu, cechowano go nanowo. Sporządzona w ten sposób bateria nie wykazywała dostrzegalnych wahań ani zmian pojemności w ciągu roku, który upłynął od jej zmontowania. Koszty tego przyrządu były bardzo nieznaczne.

zwierzęcia. Zwierzę dostawało od 1 do 7 takich zastrzyków, tyle zatem można było wykonać niemal niezależnych eksperymentów. Samo wprowadzanie trwało przeważnie około 1 minuty, a efekt w postaci zmniejszenia skurczów mięśniowych, wywołanych przez maksymalne drażnienie nerwu, był widoczny już po upływie 20—30 sek. od początku zastrzyku. Pierwszy zastrzyk nie wywoływał przeważnie zupełnego zaniku skurczów, tylko znaczne ich zmniejszenie. Wysokość spadała do minimum, czasami niezapisywalnego w ciągu kilkudziesięciu sekund, po czym następował stopniowy wzrost skurczów, o wiele powolniejszy, niż ich spadek. Przytaczamy dla ilustracji jeden z charakterystycznych wykresów, oraz tabelkę, zestawiającą przebieg



Rys. 1. Wpływ dożylnego zastrzyku magnezu na wysokość maksymalnych skurczów mięśniowych wywołanych przez drażnienie pośrednie. Dośw. 13—I. Skurcze mięśnia pieszczelowego, drażnienie nerwu strzałkowego. Rytm drażnienia: 1 co 4.8 sek.

Fig. 1. Expt. 13—I. Influence of intravenous injection of Mg on the height of maximal muscular twitches evoked by indirect stimulation. Twitches of m. tibialis, stimulation of n. peroneus. Rhythm of stimulation: 1 per 4.8 sec.

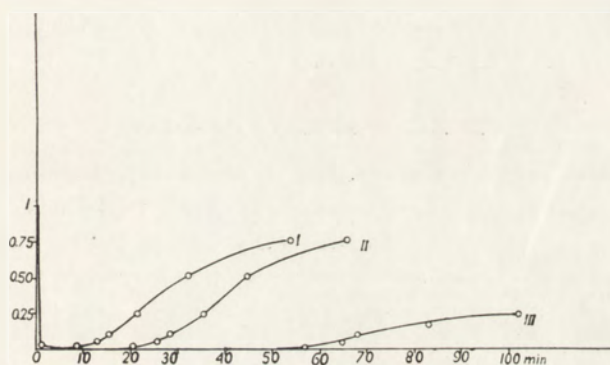
Tabela I.

Przebieg zmian wysokości mechanogramu w czasie pod wpływem Mg (Pierwsze zastrzyki).
The effect of magnesium (first injections) on the height of twitches related to time elapsed after injection.

Nr. dośw. № of expt.	Wysokość początkowa skurczów Initial height of twitches mm	Czas spadku wysokości skurczów Duration of fall of the height of twitches do 1/2 do 1/10 to 1/2 to 1/10 wysokości początkowej of initial value sec.		Czas wzrostu wysokości skurczów Duration of enhancements of the height of twitches do 1/10 do 1/2 to 1/10 to 1/2 wysokości początkowej of initial value min		Dawka w cm ³ /kg Dose in cc per kg cm ³
		5—I	40	4	8	15
8—I	20	0	90	22	—	2.8 śmierć. lethal
10—I	12	0	15	2'40"	3'20"	2.4
11—I	19	15	20	15	—	—
12—I	16	0	5	6'30"	11	2.1
13—I	20	20	35	3	4'30"	1.2
15—I	18	30	nie spadło do 1/10 no drop to 1/10	—	3	0.9
22—I	brak zmian mechanogramu przy tej dawce no change at this dose					1.4
29—I	15	3	nie spadło do 1/10 no drop to 1/10	—	2	1.1
30—I	14	3	nie spadło do 1/10 no drop to 1/10	—	5	1.1
31—I	15	0	—	5	8	1.7

tych zmian w czasie, w tych doświadczeniach, w których rejestrowano mechanogram skurczów mięśniowych przy pierwszym zastrzyku magnezu.

Czas, w ciągu którego zachodziły rozważane zmiany wysokości skurczu, liczono od końca zastrzyku, ponieważ jednak wprowadzenie magnezu nie we wszystkich doświadczeniach odbywało się z jednakową szybkością, liczby wskazujące szybkość spadku mają tylko orientacyjne znaczenie. Widać jednak wyraźnie, że spadek wysokości odbywa się w ciągu sekund, a narastanie w ciągu minut.



Rys. 2. Przebieg zmian wysokości miogramu podczas trzech kolejnych zastrzyków dożylnych soli magnezowych. Dośw. 5-1-II-III. Na osi odciętych — czas; punkt 0 odpowiada chwili zastrzyku magnezu. Na osi rzędnych — wysokość skurczów. Wysokość, poprzedzającą każdorazowe wprowadzenie Mg, przyjmowano jako równą 1, a wysokości otrzymane po zastrzyku wyrażono w ułamkach wartości początkowej. Gdyby zamiast tego sporządzić wykres bezwzględnych wartości wysokości skurczów, krzywa II, a tym bardziej III byłyby bardziej spłaszczone w stosunku do pierwszej, gdyż wysokość początkowa była coraz mniejsza. Spadek wysokości do $\frac{1}{10}$ wartości początkowej odbywał się w tych trzech przypadkach w ciągu 8—20 sek.; nie może być zatem widoczny na krzywej, mającej na celu przedstawienie dziesiątków minut.

Fig. 2. Expt. 5-1-II-III. Changes in the size of maximal motor twitches during three successive intravenous injections of magnesium salts. Expts 5-1-II-III. Abscissa: time in minutes; 0—corresponds to the moment of injection. Ordinate: height of twitches. The normal height of twitches before every successive injection of Mg. has been taken as 1; heights received after injection are expressed as fractions of the initial value. The drop of twitches to one-tenth of the initial value took place in these three cases during 8—20 sec. and cannot therefore be shown on the curves destined to represent multiples of a minute.

Następne zastrzyki wywoływały u niektórych zwierząt efekt mięśniowy z pewnym opóźnieniem, zależnym prawdopodobnie od zwolnionego krążenia, restytucja natomiast odbywała się z reguły wolniej i to tem wolniej, im więcej magnezu zwierzę otrzymało poprzednio. Przeważnie, zwłaszcza przy większych dawkach, skurcze nie wracały do wysokości początkowej i za-

trzymały się w sposób trwały na niższym poziomie, wynoszącym około $\frac{3}{4}$ wysokości wyjściowej. Rys. 2 wskazuje przebieg zmian miogramu w funkcji czasu, który upłynął od chwili wprowadzenia Mg, dla 3-ch kolejnych zastrzyków.

Jeżeli zależało raczej na otrzymaniu długotrwałych efektów, należało stosować takie właśnie kolejne zastrzyki, gdyż stosowanie większych dawek odrazu, nawet w granicach wyżej podanych, wywoływało częstokroć śmierć zwierzęcia przez zatrzymanie serca. Obserwowano pod tym względem dość duże różnice indywidualne wrażliwości kotów na magnez.

Na tle wyżej opisanego przebiegu zmian miogramu, badano zakłócenia pobudliwości nerwowej, usiłując wykryć i ustalić związek między temi zjawiskami.

2. Zmiany reobazy i chronaksji.

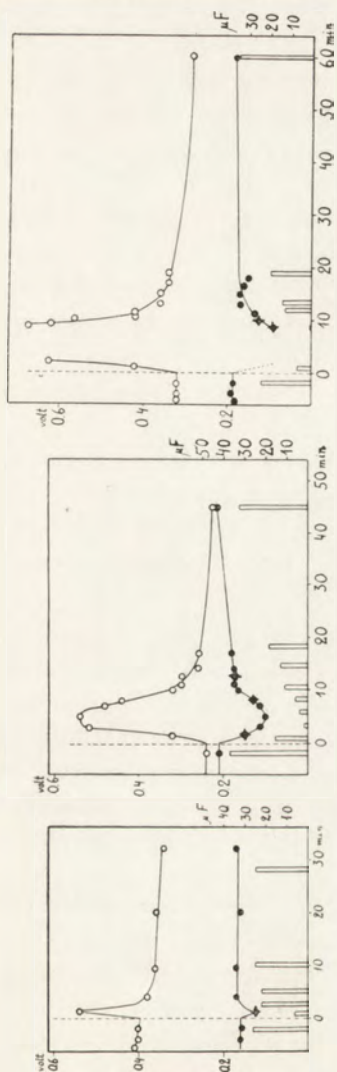
Wpływ magnezu na reobazę i chronaksję badano podczas 39 wprowadzeń tego jonu, wykonanych na 16 kotach. Poza tem na pięciu innych kotach badano wpływ magnezu na samą tylko reobazę. Ogółem było 56 takich seryj pomiarów. Wyniki dadzą się podzielić na dwie grupy: jedna obejmuje 44 doświadczenia, w których pobudliwość nerwu ulegała zmianie, druga — pozostałe 12, w których bądź zmian nie było, bądź były niewyraźne.

Przejdziemy obecnie do omówienia wyników pierwszej grupy.

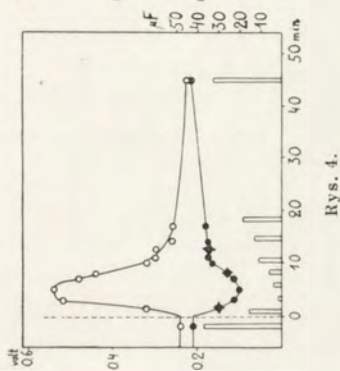
We wszystkich doświadczeniach, w których wystąpiły zmiany pobudliwości nerwowej, miały one zawsze taki sam charakter — polegały mianowicie na **wzroście reobazy i spadku chronaksji**. Między obiema temi wielkościami istniała ścisła zależność: w każdym przypadku, w którym zaobserwowano wzrost reobazy, widoczny był również spadek chronaksji i odwrotnie, nie zdarzyło się nigdy, by zmniejszenie chronaksji wystąpiło samo, bez jednoczesnego zwiększenia reobazy.

Rysunki 3, 4, 5 przedstawiają przebieg zmian reobazy i chronaksji nerwowej w trzech doświadczeniach, wykonanych na kocie Nr. 29. Dla uzupełnienia podano również wysokość maksymalnych skurczów mięśniowych w różnych chwilach po zastrzyku. Kolejność rysunków wskazuje na coraz mocniejszy

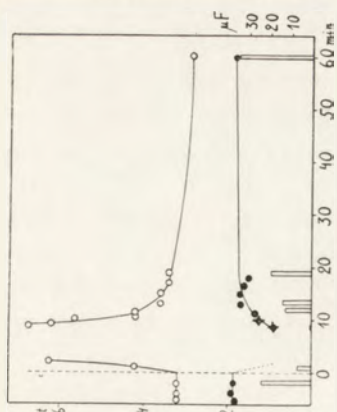
stopień działania magnezu. Zmiany badanych wielkości w doświadczeniu 29-I (rys. 3) są mniejsze ilościowo, a prócz tego szybciej narastają i przemijają, niż odpowiednie zmiany w do-



Rys. 3.



Rys. 4.



Rys. 5.

Rys. 3, 4, 5. Dośw. 29 — III — V — IV. Zmienność reobaz (krzywe górne) i chronaksji (krzywe dolne) nerwu ruchowego pod wpływem magnezu. Wzrastający stopień zatrucia. Na osi odczytanych czas w minutach. Chwilę wprowadzenia Mg oznaczono jako 0. Na osi rzędnych — z lewej strony skala napięć reobazowych w voltach; z prawej — pojemności chronaksyjnych w tysiącznych mikrofaradach. Słupki przedstawiają wysokość skurczów maksymalnych. Kółkami przekreślonymi zaznaczono te wartości chronaksji, które wskutek szybkich zmian reobazy w chwili pomiaru nie mogły być bezpośrednio oznaczone prawidłowo i zostały skorygowane w sposób opisany w tekście. Na rys. 5 w 2 min. po zastrzyku pobudliwość bezpośrednio przed zgonem zanika, zanim zdążyło oznaczyć chronaksję.

Figs. 3, 4 and 5. Expts. 29 — III — V — IV. Rheobase (upper curves) and chronaxie (lower curves) of motor nerve after the injection of magnesium. Rising degree of poisoning. Abscissae: time in minutes after injection of Mg, given as 0. Ordinates: left side, scale of rheobasic tension in volts; right side, chronaxie capacities in thousandths of microfarad. The columns represent the tension of maximal twitches. Crossed circles indicate those chronaxie values which could not at the moment of measurement be exactly determined for reason of rapid variation of rheobase and were corrected in the manner described in the text. In fig. 5 indirect excitability disappeared 2 mins after injection and before chronaxie could be determined.

świadczeniu 29-V (rys. 4). Reobazy i chronaksje zmieniają się w sposób symetryczny. Wierzchołki odpowiednich krzywych — maksimum reobazy i minimum chronaksji wypadają w tym

samym punkcie czasowym. Powrót do normy jest również jednoczesny. Doświadczenie 29-IV (rys. 5) ma przebieg charakterystyczny dla większych dawek magnezu. W dwie minuty po zastrzyku znika zupełnie pobudliwość pośrednia. Bódcie działające na nerw nie wywołują wtedy skurczów mięśnia. Chronaksja i reobaza są zatem w takim okresie nieoznaczalne stosowaną tu metodą obserwacji progowego skurczu mięśniowego.

Jeżeli przyjrzeć się reobazom, poprzedzającym bezpośrednio zanik przewodzenia nerwowo-mięśniowego, można zauważyć, że urywają się one na pewnej wartości, nie przekraczającej naogół podwójnej reobazy wyjściowej, poczem, w sposób jakgdyby nieciągły, pobudliwość pośrednia znika. Podobną wartość wykazuje pierwsza reobaza, dająca się uchwycić po powrocie pobudliwości pośredniej. Wartości te oraz stosunki największych dostrzeżonych reobaz do normalnych są zestawione w tabeli II.

Ponieważ reobazy bezpośrednio graniczące z zanikiem pobudliwości pośredniej są najwyższe, jakie wogóle mogą być osiągnięte po zastrzyku magnezu, odnosi się wrażenie, że wzrost reobazy pod wpływem magnezu posiada pewną górną granicę, której nie przekracza.

Istnienie takiej górnej granicy jest najlepiej uwidocznione na rys. 6, gdzie dla dokładniejszego uchwycenia reobazy bezpośrednio przed zanikiem pobudliwości pośredniej, stosowaliśmy poprzednio opisaną metodę czasowego przywracania przewodnictwa nerwowo-mięśniowego preparatowi, zatrutemu dużą dawką magnezu. Taka aktywacja preparatu wywołana przez drażnienie tężcowe nerwu trwa, jak wiadomo, zależnie od okoliczności od kilku sekund do kilku minut i mija stopniowo — co przejawia się w stopniowym zmniejszaniu się skurczów i wreszcie w ich zaniku. Reobazy, mierzone podczas takiej aktywacji, wykazują stopniowy wzrost i w chwili zaniku skurczów osiągają wartość graniczną, podobną do przedstawionej w tabeli II, poczem znikają. W doświadczeniu 22-VI, którego część przedstawiono na rys. 6, pobudliwość pośrednia znikła zaraz po zastrzyku magnezu. Co kilka minut stosowano drażnienie aktywujące, efekty tych drażeń były jednak zbyt przelotne dla dokonania pomiaru reobazy. Dopiero po 27 minutach udało się

Tabela II.

Najwyższy wzrost reobazy po magnezie.
Maximal increase in rheobase attained after injection of magnesium.
 Doświadczenia w których znikła pobudliwość pośrednia.
Experiments with disappearance of neuro-muscular transmission.

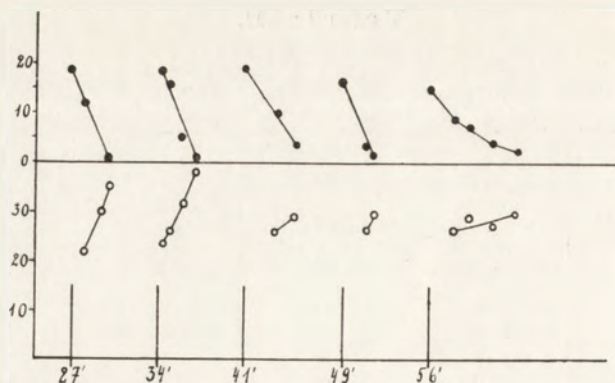
Nr. dośw. <i>Nr. of expt.</i>	Reobaza — <i>Rheobase</i>			Stosunek najwyższej uchwyconej reobazy do normalnej <i>Highest rheobase Normal rheobase</i>
	Przed zastrzykiem Mg <i>Before injection of magnesium</i>	Ostatnia przed zanikiem pobudl. pośredniej <i>Last before disappearance of indirect excitability</i>	Pierwsza po zjawieniu się pobudl. pośredniej <i>First after the return of indirect excitability</i>	
12 — VI	30	42	—	1.4
22 — III	19	25	27	1.4
22 — IV	19	20	23	1.2
28 — V	19	—	32	1.7
29 — IV	16	30	34	2.1
29 — VII	10	25	25	2.5
30 — III	9	—	15	1.7
30 — V	13	21	19	1.6

Doświadczenia w których nie znikła pobudliwość pośrednia.
Experiments without loss of neuro-muscular transmission.

Reobaza podczas największego spadku skurczów.
Rheobase corresponding to maximal depression of twitches.

12 — V	33	40	1.2
13 — II	13	17	1.3
13 — III	14	17	1.2
22 — II	19	27	1.4
	19	30	1.6
22 — IV	22	25	1.1
25 — II	28	33	1.1
25 — III	33	40	1.2
26 — I	18	21	1.1
28 — II	17	18	1.0
28 — III	18	20	1.1
28 — IV	18	25	1.4
28 — VI	19	26	1.3
29 — I	20	27	1.3
29 — III	17	30	1.7
29 — V	12	27	2.2
30 — II	10	12	1.2
30 — IV	14	20	1.4
31 — I	27	43	1.6
31 — II	45	57	1.3

wywołać aktywację trwającą około 4 minut. To samo powtórzono w 34 minuty po zastrzyku, z podobnym, nieco trwalszym wynikiem. Trzy późniejsze aktywacje nie zakończyły się już zanikiem skurczów, tylko ich zmniejszeniem, a to wskutek mijającego po tak długim czasie działania magnezu. Wyniki te, jako uzupełniające, przedstawiono również na wykresie wraz z odpowiednimi mechanogramami.



Rys. 6. Dośw. 22-IV. Wpływ aktywujących drażeń tężcowych na mechanogram i reobazę preparatu, w którym pod wpływem magnezu znikła pobudliwość pośrednia. Na osi odciętych — czas w minutach od chwili wprowadzenia magnezu. Linje pionowe symbolizują kilkunasestosekundowe tężce aktywujące. U góry mechanogram skurczów w mm, osiągający najwyższą wartość bezpośrednio po tężcu i spadający szybko do zera w pierwszych dwu aktywacjach, a do niskich wysokości w następnych trzech. U dołu reobazy — w jednostkach dowolnych — bezpośrednio po aktywacji, mają one wartość normalną, wzrastają szybko w miarę zmniejszania się mechanogramu i urywają się, nie osiągając nawet podwójnej wartości normalnej. Gdy wysokość skurczów nie spada do zera, wzrost reobaz jest jeszcze mniejszy.

Fig. 6. Expt. 22-VI. Influence of activating tetanus stimulations on the mechanogram and rheobase of a preparation, in which indirect excitability disappeared after injection of Mg. Abscissae: time in mins. from the moment of the introduction of magnesium. The perpendicular lines represent activating tetani lasting about 15 seconds. Upper part: tension of twitches in mm, of myograph deflection Maximum values appear immediately after tetanus, with a rapid drop to zero in the first two activations, and to low levels in the following three. Lower part: rheobases in arbitrary units. Immediately after activation, they have a normal value, then rapidly rising with decrease of mechanogram and break off without even attaining double the normal value. When the level of the twitches does not drop to zero, the increase in the rheobases is still smaller.

Ponieważ zmiany reobazy nerwowej przy dożylnym wprowadzaniu magnezu zachodzą często z wielką szybkością, niezbędne są w tym miejscu pewne uwagi metodyczne, dotyczące pomiarów chronaksji w takich przypadkach. Wiadomo, że między oznaczeniem reobazy i chronaksji upływa pewien czas, którego wymagają kolejne próby, mające na celu ustalenie wartości tej ostatniej. W przypadkach, gdy chronaksja utrzymuje się na mniej więcej stałym poziomie, można ją oznaczyć w 2—3 próbach, co trwa bardzo krótko. Gdy natomiast chronaksja zmienia się znacznie, znalezienie jej wymaga zazwyczaj dłuższego czasu (1-cj minuty i więcej), co jest zrozumiałe, gdy się weźmie pod uwagę konieczność szeregowania prób od podprogowych do progowych. Jeżeli w ciągu tego okresu reobaza uległa zmianie, znaleziona po wielu próbach chronaksja nie jest już oznaczona prawidłowo: w czasie szybkiego wzrostu reobazy, dokonywany pomiar chronaksji opiera się na liczbie mniejszej od właściwej w tym momencie reobazy, wskutek czego otrzymana wartość chronaksji jest wyższa od prawdziwej. Odwrotnie, w czasie szybkiego zmniejszania się reobazy pomiar chronaksji opiera się na liczbie większej, niż odpowiadająca tej chwili reobaza i wskutek tego otrzymana wartość chronaksji jest niż-

sza od rzeczywistej. Jeżeli natychmiast po znalezieniu takiej nieprawidłowej chronaksji oznaczyć ponownie reobazę, można skorygować otrzymaną chronaksję. Ponowne oznaczenie reobazy trwa zazwyczaj zupełnie krótko, może być ono zatem uważane za jednoczesne z pomiarem chronaksji. Mając właściwą wartość reobazy w danej chwili, wartość reobazy z poprzedniej chwili i nieprawidłową wartość chronaksji, opartą na tej ostatniej, można z łatwością, choćby zapomocą wzoru hiperbolicznego, obliczyć właściwą wartość chronaksji dla chwili faktycznego jej pomiaru.

Jeżeli reobazę otrzymaną w chwili t_1 , oznaczymy przez b_1 chronaksję znaną w chwili t_2 , późniejszej od t_1 , a opartą na tej reobazie — przez τ_1 , reobazę zaś w chwili t_2 — przez b_2 , wówczas wzór hiperboliczny dla chwili t_2 będzie: $2b_1 = \frac{a}{\tau_1} + b_2$, skąd $a = \tau_1 (2b_1 - b_2)$. Dzieląc obydwie strony równania przez b_2 otrzymujemy rzeczywistą chronaksję w chwili t_2 :

$$\tau = \frac{2b_1 - b_2}{b_2} \cdot \tau_1$$

Budując krzywe, w chwilach odpowiadających szybko zmieniającej się reobazie, uwzględnialiśmy tak właśnie skorygowane chronaksje. Punkty takie oznaczyliśmy na wykresie kółkami przekreślonymi nakrzyż, w odróżnieniu od punktów, otrzymanych bezpośrednio z pomiaru.

Inne źródło błędu, mogące wypaczyć pomiary, związane jest z pewną, często niedocenianą własnością włókna nerwowego. Chodzi mianowicie o to, że prądy długotrwałe i silne, wielokrotnie przewyższające reobazę, wywołują w nerwie zamiast pojedynczej salwy impulsów, kilkakrotną salwę, która może wywołać drgnięcie mięśnia przez działanie tężcowe, wówczas gdy niema już pobudliwości pośredniej dla pojedynczych impulsów. W protokołach różnych autorów często znaleźć można błędne oznaczenia, wywołane przez przeoczenie tej właściwości.

Przed właściwym doświadczeniem można wrażliwość preparatu na silne i długotrwałe bodźce „wycechować” w ten sposób, że rejestruje się wysokość mechanogramu, wzmacniając stopniowo prąd. Przez pewien czas bodźce ponadmaksymalne wywołują zwyczajne skurcze maksymalne, przy dalszym jednak wzmacnianiu zjawiają się sporadycznie, obok normalnych skurczów maksymalnych, skurcze o wiele większe — odpowiadające tężcom 2 — 3 impulsowym. Przy jeszcze silniejszym wzmocnieniu natężenia prądu obserwuje się już prawie wyłącznie skurcze tężcowe. Interpretując wyniki, należy mieć te fakty zawsze na uwadze. W naszym przypadku sprawa nie przedstawia żadnych trudności, gdyż pobudliwość pośrednia znika w chwili, gdy prądy reobazowe są jeszcze o wiele niższe od takich, które wywołują impulsy seryjne.

3. Zależność między reobazą a wysokością skurczów maksymalnych.

Jak wspomniano poprzednio, we wszystkich prawie doświadczeniach niniejszej serji rejestrowano wysokość skurczów mięśniowych maksymalnych równoległe do pomiarów pobudli-

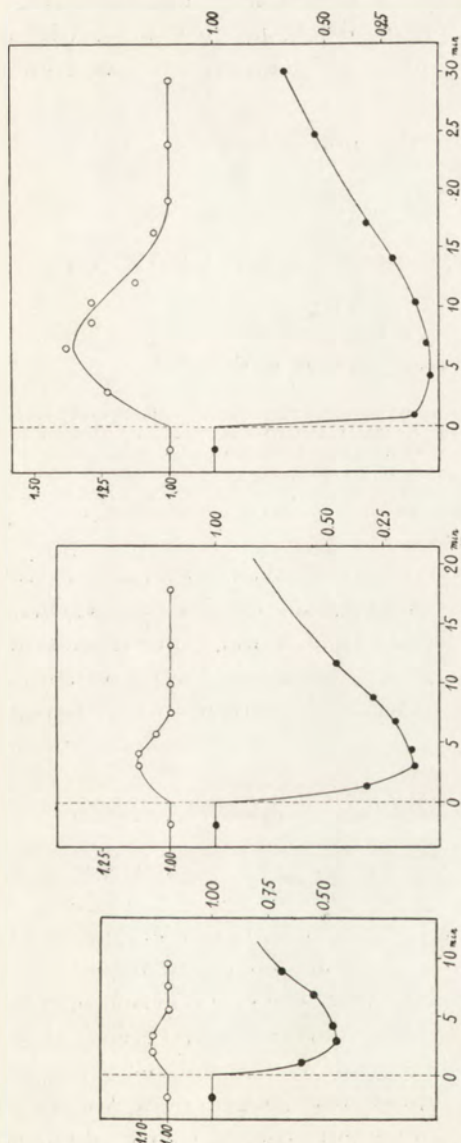
wości. Skurcze maksymalne wywoływano przez drażnienie nerwu bądź prądami obwodu lampy neonowej, bądź wyładowaniami kondensatora o dużej pojemności i odpowiednio dobranem napięciu. Takie próbki wysokości skurczów, otrzymane między pomiarami pobudliwości, umożliwiały każdorazowo orientację co do stadium działania magnezu.

Należy zaznaczyć, że magnez, wpływając w znacznym stopniu na wysokość skurczów maksymalnych, nie zmienia w żadnym kierunku samego progu tych skurczów. Jeżeli więc dany prąd wywoływał przed zastrzykiem magnezu skurcz maksymalny, będzie on również wywoływał skurcz maksymalny podczas działania magnezu i wskutek tego niema potrzeby nastawiać obwodu drażniącego na inne (mocniejsze) wyładowania.

Związek między zmianami wysokości skurczów a zmianami reobaz i chronaksyj nerwu ruchowego nie okazał się tak prosty, jak się tego można było spodziewać. Jak widać na rys. 3 i 4, wysokość skurczów maksymalnych zmniejsza się wraz ze wzrostem reobazy, a minimum skurczów przypada na moment najwyższego jej wzrostu (i największego spadku chronaksji), po czym następuje powolne zwiększenie się miogramu. Jeżeli jednak idzie o stosunki ilościowe, wiążące zmiany pobudliwości i mechanogramu, doświadczenia przedstawione na rys. 3 i 4 nie są typowe, gdyż zmiany reobazy były u tego zwierzęcia wyjątkowo duże (por. tab. II). W przeważającej większości przypadków przebieg zjawisk przedstawia się inaczej. Zmniejszonym wskutek działania magnezu skurczom maksymalnym zazwyczaj odpowiadają jeszcze normalne reobazy. Podobnie dzieje się również w okresie ustępowania „narkozy”: reobaza wraca do normy znacznie wcześniej, niż skurcze maksymalne, tak że normalnej wartości reobazy odpowiadają nieraz skurcze kilkakrotnie zmniejszone. Przytaczamy poniżej krzywe, ilustrujące typowy przebieg zmian reobazy i mechanogramu po 3-ch kolejnych zastrzykach magnezu. Zakłócenia obu badanych wielkości wzmacniają się i przedłużają po każdym zastrzyku. Za każdym razem reobaza wraca do normy, wówczas gdy mechanogram nie osiągnął nawet połowy wartości wyjściowej.

Widzimy więc, że przy zmianach stanu preparatu nerwowomięśniowego, doprowadzających do obniżenia normalnej czynno-

ści o 50 lub o większy procent, reobaza nie zmienia się wcale. Zmiany tej wielkości występują dopiero przy jeszcze głębszych



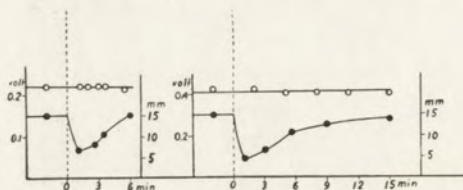
Rys 7. Dośw. 28—II—III—IV. Zmiany, reobazy a wysokość skurczów maksymalnych. 3 kolejne zastrzyki magnezu o coraz większym nasileniu efektu nerwowo-mięśniowego. Na osi odczytanych — czas w minutach. Na osi rzędnych z lewej strony — reobazy; wartość przed zastrzykiem przyjęto za 1. Z prawej strony wysokość skurczów maksymalnych. Wysokość skurczu przed zastrzykiem przyjęto za 1. Powrót reobazy do normy jest o wiele szybszy, niż powrót mechanogramu.

Fig. 7. Expt. 28—II—III—IV. Nerve rheobase and tension of maximal twitches. Three successive injections of magnesium. Increasing effect on neuromuscular preparation. Abscissa: time in minutes. Ordinates: on the left side — rheobases (the value of rheobase before injection has been taken as 1); on the right side — the tension of maximal twitches (initial tension has been taken as 1). The return of rheobase to the normal level is much quicker than this of mechanogram.

zaburzeniach. Znaczenie tego faktu będzie wyjaśnione w dalszej części tej pracy.

Brak odpowiedniości między krzywą reobaz i krzywą wysokości skurczów maksymalnych, stanowiącą znacznie „czulszy” wskaźnik zmian preparatu pod wpływem magnezu, tłumaczy, dlaczego w niektórych przypadkach, mimo skuteczności działania magnezu (widocznej na mechanogramie), reobaza nie uległa zmianie.

Doświadczenia tego typu przedstawione są na rys. 8.



Rys. 8. Dośw. 28-I i 30-I. Zmiany wysokości skurczów przy nieziennej reobazie. Na osi odczytanych — czas w minutach. Na osi rzędnych z lewej strony napięcia reobazowe w woltach; z prawej — wysokości skurczu w mm.

Fig. 8. Expts 28-I and 30-I. Changes of the tension of twitches the rheobase remaining constant after small dose of magnesium. Abscissae: time in minutes. Ordinates: on the left side — rheobase in volts; on the right side — twitches in mm of myograph deflection.

Dotyczą one pierwszych, u danych zwierząt, zastrzyków magnezu, wywołujących efekt raczej lekki i dość szybko przemijający. Powoduje on jednak spadek miogramu w jednym przypadku poniżej $\frac{1}{3}$, w drugim — poniżej połowy wartości pierwotnej, nie wywołując zarazem żadnych zmian reobazy ani chronaksji.

4. Wyłączenie mięśnia spod działania magnezu.

Jak widać z dotychczas przedstawionych wyników, działanie magnezu na preparat nerwowo-mięśniowy cechują pewne stałe i wzajemnie ze sobą powiązane zmiany pobudliwości i przewodnictwa. Z jednej strony mamy do czynienia ze wzrostem reobazy i spadkiem chronaksji nerwowej, przyczem obie te wielkości zmieniają się w sposób zupełnie symetryczny; z drugiej stwierdzamy zmniejszenie skurczów, wywołanych przez drażnienie pośrednie. Przebieg zmian mechanogramu wykazuje jednak mniej ścisły związek ze zmianami reobazy i chronaksji, aczkolwiek nasilenie zaburzeń obu tych wielkości osiąga maksimum jednocześnie.

Było rzeczą ważną zbadać, które z obserwowanych zakłóceń czynnościowych należy przypisać składnikowi nerwowemu preparatu, a które mięśniowemu.

Przeprowadzono następujące doświadczenie. Zwierzęciu, które podczas kilku kolejnych zastrzyków magnezu wykazywało typowe zmiany pobudliwości nerwowej i wysokości miogramu, zamknięto przed dalszym zastrzykiem dostęp krwi do mięśnia, zakładając pean na odpowiednią tętnicę. Następnie wprowadzono normalną dawkę magnezu, wykonano zwykłą serję pomiarów reobazy i chronaksji nerwowej poczem zdjęto pean i wprowadzono jeszcze raz magnez.

Ponieważ doświadczenie to ma dla rozważanego zagadnienia duże znaczenie, przytaczamy szczegółowo odpowiednie ustępy protokołu.

Kot ♂, 3.600 kg, uśpiony Diałem. Ściegno mięśnia piszczelowego przedniego wypreparowano i umocowano do miografu. Elektrody na nerwie strzałkowym.

Dośw. 29.V (przedstawione na rys. 4).

Godz.	Rh.	τ	Czas rejestracji miogramu	Wysokość miogramu mm
7 h 05'	12	41—43	7 h 9'	19
7 h 10'	Zastrzyk 4 cm ³ roztworu izotonicznego MgSO ₄ ·7H ₂ O w ciągu 40". Odtąd czas mierzony od chwili zastrzyku			
			1'	7
1.5'	16	41 (kor. 30)		
3'	26	20—25	3.5'	0.2
5'	27	20	6'	2.5
7'	24	23		
8'	22	22 (kor. 26)	8.5'	3
10'	16	33	10.5'	4
11'	15	35		
12.5'	15	30 (kor. 34)		
14'	13	35	14.5'	5
17'	13	36	18'	8
<hr/>				
53'	10	49	55'	17

Dośw. 29.VI.

8 h 15' Zaciśnięto małym peanem tętnicę udową.

8 h 20' 9 45

8 h 23' 8 49 8 h 24' 19

8 h 25' Zastrzyk 4 cm ³ roztworu izotonicznego MgSO ₄ ·7H ₂ O w ciągu 40". Odtąd czas mierzony od chwili za- strzyku				
			1'	18.5
2'	8	50	3'	19
3.5'	8	55	5'	18.5
6'	9	50	8.5'	17
10'	— zdjęto pean, wymasowano tętnicę			
12'	9	52	11'	9
			13'	9
14'	9	52	14.5'	12
17'	10	45		

70'	10	44	75'	17

Dośw. 29.VII.

Godz.	Rh.	τ	Czas rejestracji miogramu	Wysokość miogramu mm
9 h 52'	10	50	9 h 53'	16
9 h 54' Zastrzyk 4 cm ³ roztworu izotonicznego MgSO ₄ ·7H ₂ O w ciągu 30". Odtąd czas mierzony od chwili za- strzyku				
			1'	7.5
2.5'	15	30		
3'	18	35 (kor. 31)	4'	0.2
	20			
4.5'	25	25	5'	0.1
6'	Znikła pobudliwość pośrednia.			
8'	Zjawiają się skurcze ledwo dostrzegalne.			
9'	25	30		
10'	25	25	10.5'	0.2
12'	25	25—20		
	20			
14'	20	20 (kor. 22)	15'	0.5
	18			
17.5'	19	20 (kor. 23)	18'	2
	16			
20'	14	37		
21'	13	40	22.5'	4.5
	12			
25'	12	45	26'	6

Powyższy protokół wskazuje wyraźnie, że z chwilą niedopuszczenia magnezu do mięśnia, nie stwierdza się ani zmian reobazy i chronaksji nerwowej, ani zmian wysokości skurczów maksymalnych, chociaż warunki ukrwienia nerwu pozostają nie-

zmiennie przez cały czas doświadczenia. Skurcze zmalały natomiast z chwilą, gdy w 10 minut po zastrzyku wznowiono krążenie w mięśniu.

Wynik ten świadczy o tem, że w obrazie obwodowym „narkozy magnezowej” nerw ruchowy nie bierze żadnego udziału i że wszystkie, opisywane tu zaburzenia są związane ze zmianami stanu samego mięśnia. O ile zmiany reobazy nerwowej oraz mechanogramu skurczów maksymalnych łatwo mogą być wyjaśnione działaniem magnezu na sam mięsień, o tyle wytłumaczenie w ten sposób występujących regularnie w naszych doświadczeniach zmian chronaksji napotyka na większe trudności. Wiadomo bowiem, że chronaksja nerwowa jest miarą pobudliwości samego nerwu i, jak się ogólnie przyjmuje, na pomiar jej nie wpływa zupełnie stan efektora mięśniowego.

Wyjaśnienie źródeł tej pozornej sprzeczności będzie stanowiło przedmiot następujących rozdziałów.

5. Analiza doświadczalna zmian wysokości skurczów oraz reobazy pod wpływem magnezu.

W poprzednim rozdziale stwierdziliśmy, że zaburzenia w przewodzeniu nerwowo-mięśniowym pod wpływem magnezu zależą wyłącznie od wpływu tego jonu na element mięśniowy. Obecne nasze zadanie polega na dokładniejszym wyjaśnieniu z tego punktu widzenia omówionych zaburzeń oraz ich wzajemnych zależności.

Najbardziej widocznym i czułym objawem działania magnezu na preparat nerwowo-mięśniowy jest zmniejszenie wysokości skurczów mięśniowych przy drażnieniu pośrednim, względnie ich zanik; pobudliwość bezpośrednia zostaje wówczas zachowana (w granicach stosowanych *in vivo* dawek). Zjawisko to należy wytłumaczyć w ten sposób, że magnez powoduje częściową dyzjunkcję czynnościową między włóknami nerwowymi i unerwionymi przez nie włóknami mięśniowymi, wskutek czego pod wpływem danego podrażnienia nerwu kurczy się mniejsza, niż zazwyczaj, ilość włókien mięśniowych¹⁾. Im roz-

¹⁾ Możliwe, że zachodzi tu również inne zjawisko, osłabienie pod wpływem magnezu siły skurczu poszczególnych włókien. Ewentualność ta nie ma istotnego wpływu na tok niniejszych rozważań, dlatego nie będziemy jej tutaj uwzględniali. Kwestja ta będzie poruszona gdzieindziej.

leglejsza jest ta dyzjunkcja, t. j. im więcej włókien mięśniowych zostaje wyłączonych spod drażniącego wpływu impulsów nerwowych, tem niższe będą skurcze maksymalne, wywołane przez pobudzenie nerwu. Wysokość tych ostatnich stanowi zatem bezpośrednią miarę stanu czynnościowego preparatu.

W ścisłym związku ze zmniejszaniem się pod wpływem magnezu ilości czynnych włókien mięśniowych pozostaje poprzednio opisany wzrost reobazy. Jeżeli bowiem dla otrzymania najmniejszego dostrzegalnego skurczu mięśniowego trzeba w normalnych warunkach podrażnić pewną określoną ilość włókien nerwowych, a podczas działania magnezu podrażnienie każdego takiego włókna wywołuje reakcję mniejszej niż normalnie ilości włókien mięśniowych, to dla otrzymania takiej samej jak poprzednio (progowej) deformacji mięśnia, należy podrażnić więcej włókien nerwowych, wskutek czego reobaza wzrośnie. Wzrost ten będzie tem silniejszy, im bardziej mięsień jest „zdziesiątkowany” przez magnez, t. j. im więcej włókien nerwowych musi być objętych drażnieniem, aby uzyskać progowy skurcz mięśnia.

Jeżeli zatrucie preparatu magnezem jest tak silne, że nawet podrażnienie wszystkich włókien nerwowych nie wystarcza, aby wywołać dostrzegalny skurcz mięśnia, otrzymujemy zanik pobudliwości pośredniej i dalsze podwyższanie siły drażnienia nerwu pozostaje oczywiście bezskuteczne (chyba, że prąd drażniący jest tak silny, że wywołuje wielokrotne impulsy). Reobazy urywają się.

Ponieważ wynikiem podrażnienia wszystkich ruchowych włókien nerwowych jest skurcz maksymalny, przeto granicą wzrostu reobazy powinien być najniższy prąd, który w normalnych warunkach wywołuje taki właśnie skurcz. Bodziec taki znajdowaliśmy, wzmacniając stopniowo prąd drażnienia i rejestrując wysokości wywołanych przez nie skurczów, aż do osiągnięcia wartości prądu, które nie wywoływały już dalszego wzrostu reakcji mięśniowej. Najniższa z takich wartości stanowiła próg skurczów maksymalnych. Można go było następnie porównać z najwyższą reobazą, znaną po wprowadzeniu magnezu. Wyniki te są zestawione w tabeli III-ej.

Tabela III.

Najwyższa reobaza po magnezie a próg skurczów maksymalnych.

Highest rheobase after Mg injection and threshold of maximal twitches.

Nr. dośw. <i>Nr. of expt.</i>	Reobaza przed zastrzykiem <i>Rheobase before injection</i>	Próg skurczów maksymalnych <i>Threshold of ma- ximal twitches</i>	Najwyższa reo- baza po Mg <i>Highest rheobase after injection of Mg</i>	Stosunek najwyższej reobazy do progu skurczów maksym. <i>Ratio: Highest rheobase Threshold of maximal twitches</i>
23 — I	16	24	21	0.87
25 — I	27	37	30	0.81
25 — II	28	43	33	0.77
25 — III	33	42	40	0.95
26 — I	16	24	21	0.87
28 — III	18	30	20	0.67
28 — IV	18	34	25	0.74
28 — V	19	34	32	0.94
28 — VI	19	32	26	0.81
29 — I	20	40	27	0.67
29 — III	17	37	31	0.84
29 — IV	16	38	34	0.89
29 — V	14	38	27	0.71
29 — VII	10	27	25	0.92
30 — III	9	19	15	0.79
30 — IV	14	25	20	0.80
30 — V	13	25	21	0.84
31 — I	27	50	43	0.86
31 — II	45	80	57	0.71

Jak widać, liczby w czwartej rubryce są zawsze mniejsze niż liczby w rubryce trzeciej, zbliżając się do nich mniej lub bardziej, przyczem zbliżenie to jest największe w przypadkach, w których występował zanik pobudliwości pośredniej. Wynik powyższy wskazuje na to, iż rzeczywiście górną granicą wzrostu reobaz w preparacie zatrutym magnezem jest próg skurczów maksymalnych.

Tak więc w świetle powyższych rozważań zarówno spadek wysokości skurczów maksymalnych pod wpływem magnezu, jak i wzrost reobazy obserwowany w tych warunkach stają się zrozumiałe: o ile pierwsza z tych zmian jest objawem zdziśiatkowania czynnościowego mięśnia, o tyle druga jest miarą zwiększenia liczby włókien nerwowych, które muszą być podrażnione dla otrzymania skurczu progowego. Oczywiście, między obydwoma temi wielkościami istnieje głęboka zależność. Dokładniejszym omówieniem tej zależności zajmiemy się w dyskusji.

6. Analiza doświadczalna zmian chronaksji nerwowej pod wpływem magnezu.

Oznaczmy ilość włókien nerwowych, niezbędnych w normalnych warunkach do wywołania progowego skurczu mięśniowego, przez k , przez k_1 ($> k$) zaś ilość włókien nerwowych, wywołujących przy podrażnieniu taki sam skurcz podczas „narkozy magnezowej”.

Ponieważ, jak stwierdziliśmy w rozdziale 4., pobudliwość samego nerwu pod wpływem magnezu nie ulega zmianom, przeto pomiary chronaksji nerwowej w normie i w warunkach „narkozy” tem się tylko różnią od siebie, że za podstawę pierwszego z tych pomiarów przyjmujemy drażnienie k włókien nerwowych, podstawą drugiego pomiaru natomiast jest drażnienie k_1 tych włókien. O ile bowiem w normalnych warunkach podrażnienie k włókien nerwowych wystarczy do spostrzeżenia wywołanej reakcji mięśniowej, o tyle podczas „narkozy”, wskutek zdziętkowania czynnościowego mięśnia, aby reakcja była dostrzegalna, trzeba użyć więcej włókien nerwowych — t. j. ilość k_1 .

A priori niema żadnej racji przypuszczać, że chronaksja mierzona dla k włókien jest inna, niż chronaksja mierzona dla k_1 włókien. Jeżeli bowiem przyjmiemy nawet, że nie wszystkie włókna ruchowe nerwu mają jednakową chronaksję, to nie mamy powodu sądzić, że te włókna, do których podrażnienia potrzeba silniejszego prądu (co zależy m. in. od warunków anatomicznych i od ustawienia elektrod), miałyby mieć inną szybkość pobudliwości niż włókna, dające się podrażnić prądami słabszemi.

Sprawa ta nie była, o ile nam wiadomo, systematycznie badana, a ponieważ ma ona dość duże znaczenie dla wyjaśnienia zajmującego nas tu zagadnienia, uważaliśmy za konieczne zająć się nią dokładniej.

Postępowanie nasze było następujące: najpierw oznaczano w zwykły sposób reobazę i chronaksję progową. Potem, stopniowo wzmacniając siłę prądu długotrwałego, ustalano zależność między tą siłą a wysokością otrzymywanych skurczów. Następnie, w zakreślonych w ten sposób ramach, obierano pewne wysokości skurczów, szukano dla nich reobazy i określano chronaksję tak, aby wysokość skurczu wywołana przez prąd

chronaksyjny była równa wysokości obranego skurczu, wywołanego przez prąd reobazowy. Okazało się, że pomiary takie można wykonywać niemniej precyzyjnie, niż pomiary reobazy i chronaksji progowej. Pomiar uważano za wykonany wówczas, gdy skurcze otrzymane przy drażnieniu prądem reobazowym, prądem chronaksyjnym i znowu prądem reobazowym, były dokładnie jednakowej wysokości.

Przytaczamy opis pierwszego wykonanego w ten sposób doświadczenia.

Doświadczenie 23. Kot C^7 wagi 3 kg, uśpiony Diałem. Wypreparowano mięsień smukły lewej strony i umocowano do miografu. Elektrody umieszczono na nerwie zasłonowym, odłączonym od ośrodków przez ligaturę. Skurcz progowy mięśnia przy stosowaniu prądów długotrwałych ($C = 1 \mu F$) otrzymano przy napięciu 0.32 v. Następnie, podwyższając stopniowo napięcie co 0.02 v, zapisywano wzrastające skurcze mięśniowe, dochodząc do 0.64 v t. j. do podwójnej reobazy, poczem w ten sam sposób powrócono znów do napięcia 0.32 v. Stwierdzono, że najniższe napięcie, wywołujące skurcz maksymalny, wynosi 0.50 v. Wysokość takiego skurczu równa się, przy stosowanej amplifikacji, 10 mm.

Pomiary pobudliwości nerwowej dla skurczów różnej wysokości dały następujące wyniki.

Czas	Wysokość skurczu (wychylenia miogramu w mm.)	Rh	τ	Rh
8 h 45'	progowa	16	24	16
8 h 46'	5.5	22	16	22
8 h 48'	9.5	24	14	24
9 h	progowa (1 mm)	< 17	25	17
9 h 5'	5.5	22	17	22
9 h 10'	9	25	14	25

Jak widzimy, chronaksje oznaczane dla skurczów rozmaitej wysokości, implikujących drażnienie różnej ilości włókien nerwowych, bynajmniej nie są jednakowe i wykazują znaczne różnice, zmniejszając się tem bardziej, im większe skurcze bierzemy jako podstawę pomiarów, a więc im silniejszy jest prąd reobazowy. Następne doświadczenia potwierdziły wyniki te w całej pełni. Powyższy wynik daje klucz do wyjaśnienia mechanizmu zmian chronaksji nerwowej pod wpływem magnezu, gdyż w pomiarach chronaksji dokonywanych w warunkach „narkozy” opieramy się również na drażnieniu większej niż w normie

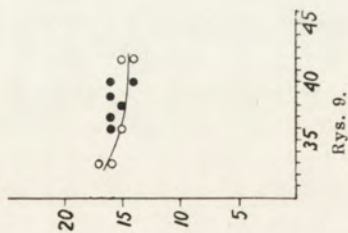
ilości włókien nerwowych i w tych warunkach również chronaksja okazuje się zmniejszona i to tem bardziej, im więcej włókien nerwowych trzeba podrażnić, aby otrzymać reakcję.

Ażeby dokładniej sprawdzić otrzymaną tu zgodność, należało po odpowiednim „wycechowaniu” preparatu nerwowomięśniowego, wykonaniem jak w przytoczonym doświadczeniu 23, zastrzyknąć zwierzęciu magnez. Ponieważ trudno było zgóry przewidzieć, do jakiego stopnia pod wpływem magnezu podniesie się reobaza, „wycechowanie” wykonywaliśmy w ten sposób, że oznaczaliśmy zazwyczaj 3 wartości chronaksji: chronaksję progową, chronaksję skurczów mniej więcej półmaksymalnych i chronaksję skurczów zbliżonych do maksymalnych. Dawało to dostateczne pojęcie o zakresie zmian chronaksji w zależności od ilości drażnionych włókien nerwowych.

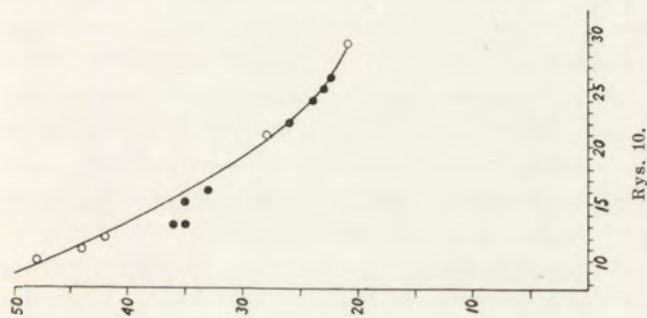
Doświadczeń tego rodzaju przeprowadziliśmy ogółem 24 i we wszystkich mogliśmy stwierdzić całkowitą zgodność między wartościami chronaksyj nadprogowych, oznaczonymi przy rozmaitych reobazach w normie, a chronaksjami progowymi, opartymi na tych samych reobazach i otrzymanymi podczas działania magnezu.

Dla ilustracji podajemy wykresy czterech doświadczeń, wykonanych na różnych preparatach (25.III, 29.V, 30.V i 31.I). Wykresy te przedstawiają chronaksje w funkcji reobaz zarówno przed jak i po zastrzyku magnezu. Chronaksje skurczów rozmaitej wysokości (od progowych do prawie maksymalnych) przedstawione są w postaci kółek; posiadają one tem mniejsze wartości, im większa reobaza wzięta jest jako podstawa pomiaru. Stromość krzywych jest rozmaita: na rys. 11 (dośw. 30.V) spadek chronaksyj w miarę wzrostu reobaz jest największy, podczas gdy na rys. 9 (dośw. 25.III) ledwie się zaznacza.

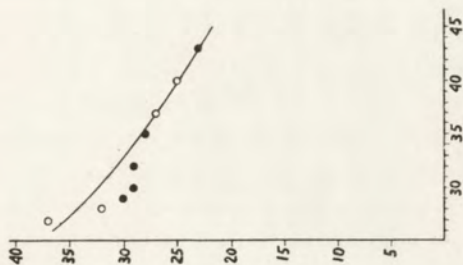
Kółkami pełnymi oznaczono wartości chronaksyj progowych, znalezione podczas zatrucia preparatu magnezem. Widzimy, że układają się one na wyprowadzonej dla chronaksyj nadprogowych krzywej lub w pobliżu jej, nie oddalając się od niej więcej, niż o parę procent swej wartości. Tam, gdzie krzywa chronaksyj wykazuje silny spadek (rys. 10 i 12), otrzymujemy też silny spadek chronaksyj po zastrzyku magnezu; w przypadkach natomiast, gdy w normie przy wzroście reobazy chronaksja ma-



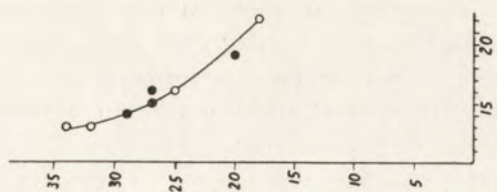
Rys. 9.



Rys. 10.



Rys. 11.



Rys. 12.

Rys. 9, 10, 11 i 12. D.św. 25—III, 29—V, 30—V, 31—I Chronaksje w funkcji reobaz przed zastrzykiem i po zastrzyku magnezu. Na osi odciętych: napięcia reobazowe w pięćdziesiątych volta. Na osi rzędnych: pojemności chronaksyjne w tysiącznych mikrofarada. Kółka puste oznaczają chronaksje progowe i nadprogowe przed zastrzykiem, kółka pełne oznaczają chronaksje progowe po zastrzyku. Liniję przeprowadzoną przez punkty chronaksyj przed zastrzykiem, wartości chronaksyj po zastrzyku układają się w pobliżu tej linii.

Fig. 9, 10, 11 and 12. Expts. 25—III, 29—V, 30—V, 31—I. Relation between rheobase and chronaxie of nerve before and after injection of magnesium. The circles represent chronaxies of threshold and submaximal responses before injection. The black circles represent chronaxies of threshold responses after injection. The curves are drawn referring to chronaxie values before injection. Chronaxie values after injection are on or in the vicinity of these curves.

leje nieznacznie, po zastrzyku magnezu pozostaje ona również niemal bez zmiany. Tak więc między zmianami chronaksyj pod wpływem magnezu i chronaksjami nadprogowymi, opartymi na tej samej reobazie, istnieje w granicach błędu doświadczalnego zadziwiająca zgodność. Pozwala ona przewidywać z ustalonych wartości chronaksyj nadprogowych w normie zmiany, które zajdą pod wpływem magnezu.

Dyskusja.

Wyniki omawianych tu doświadczeń doprowadziły do stwierdzenia, że sole magnezowe, stosowane dożylnie, wywołują w preparacie nerwowo-mięśniowym *in situ* zaburzenia czynnościowe, dotyczące wyłącznie elementu mięśniowego. Obserwowane zmiany chronaksji nerwu, aczkolwiek występują w sposób bardzo regularny są, w gruncie rzeczy, pozorne i związane ze zmianą warunków pomiarów, spowodowaną przez wprowadzenie magnezu. Do wniosków tych doszliśmy dwiema niemal niezależnymi od siebie drogami: z jednej strony ustaliliśmy, że niedopuszczenie magnezu do mięśnia usuwa wszelkie objawy działania tego jonu na dany zespół nerwowo-mięśniowy, nie wyłączając zmian chronaksji nerwowej; z drugiej strony stwierdziliśmy, że wszystkie obserwowane tu zaburzenia czynności preparatu mogą być ilościowo wytłumaczone, przy założeniu, że magnez wskutek zmian wywołanych w samym mięśniu, upośledza przechodzenie pobudzenia z włókien nerwowych na mięśniowe.

Z założenia tego wynika po pierwsze, że wzrostowi reobazy powinien zawsze towarzyszyć spadek wysokości skurczów maksymalnych, gdyż obydwie te zjawiska są przejawem zdisiętkowania czynnościowego włókien mięśniowych. Po drugie, że w chwili zanikania pobudliwości pośredniej reobaza nie rośnie nieograniczenie, lecz zbliża się do pewnej wartości granicznej, którą jest „próg skurczów maksymalnych”, t. j. najśłabszy prąd, wywołujący podrażnienie wszystkich ruchowych włókien nerwowych. Po trzecie, że pomiary chronaksji w warunkach działania magnezu odpowiadają pomiarom chronaksyj nadprogowych w warunkach normalnych. Ponieważ, jak stwierdziliśmy doświadczalnie, chronaksje nadprogowe są mniej-

ze od progowych i to tem mniejsze, im silniejszy skurcz mięśnia bierzemy za podstawę pomiarów, wobec tego chronaksje mierzone w czasie „narkozy” również muszą być zmniejszone i powinny się równać chronaksjom nadprogowym, opierającym się na takiej samej reobazie. Wszystkie te fakty zostały stwierdzone w opisanych tu doświadczeniach.

W rozdziale 3 ustaliliśmy, że zależność między zmianami reobazy i wysokości skurczów maksymalnych pod wpływem magnezu jest jednostronna: zmianom reobazy zawsze towarzyszą zmiany wysokości skurczów maksymalnych, ale nie naodwrot: wyraziliśmy to mówiąc, że mechanogram skurczów maksymalnych jest czulszym wskaźnikiem działania magnezu niż reobaza. Fakt ten postaramy się obecnie wytłumaczyć.

Jak wiadomo, mięśnie tylnych kończyn kota są naogół unerwione w ten sposób, że jedno ruchowe włókno nerwowe zaopatruje 100—200 włókien mięśniowych, tworząc jednostkę motoryczną, działającą jako jedna całość, zgodnie z zasadą „wszystko — albo nic”. Wynika stąd, że stopniowo wzrastające drażnienie pośrednie będzie wywoływało reakcję mięśniową wzrastającą nie w sposób ciągły, lecz stosunkowo dużymi skokami, odpowiadającymi sile skurczu conajmniej jednej jednostki motorycznej.

Jak wynika z badań Creed'a, Denny Brown'a, Eccles'a, Liddell'a i Sherrington'a ('32), w mięśniu piszczelowym przednim podrażnienie jednego włókna nerwowego wywołuje skurcz izometryczny o napięciu około 2 g, a zatem prawdopodobnie już dostrzegalną deformację mięśnia. Deformacja ta wcale nie musi być w ścisłym znaczeniu tego słowa „progową” (t. j. najmniejszą dostrzegalną). Podobnie, jeżeli przypuścimy, że nie możemy dostrzec reakcji wywołanej przez drażnienie jednego włókna, lecz dostrzegamy skurcz, wywołany przez drażnienie paru włókien nerwowych, skurcz taki również może być „nadprogowy” w tym sensie, że potrafilibyśmy zauważyć skurcz nieco mniejszy — lecz przy drażnieniu pośrednim nie możemy go wywołać. Powyższym stanem rzeczy tłumaczy się fakt, że reobaza nerwowa w normalnych warunkach jest tak łatwo uchwytana i że granica między „jeszcze niedostrzegalnym” i „już dostrzegalnym” jest dość ostra.

Pod wpływem magnezu część włókien mięśniowych zostaje wyeliminowana z czynności, wobec czego zmniejszają się zarówno skurcze, wywołane przez podrażnienie jednego włókna, jak i „skoki” między wysokościami różnych skurczów. „Skoki” te stają się tem mniejsze, im mniej czynnych włókien mięśniowych pozostało do dyspozycji każdego włókna nerwowego. Dostrzegalne progi skurczów stają się więc bardziej subtelne, bardziej zbliżone do najmniejszych dostrzegalnych progów, a zarazem mniej wyraźne, płynniejsze i w większym stopniu zależne od spostrzegawczości obserwatora.

Łatwo wykazać, że powyższe stosunki zdają całkowicie sprawę z opisanej wyżej asymetrii w stosunku między zmianami reobazy i wysokości skurczów maksymalnych. Przypuśćmy w tym celu, że wskutek działania magnezu w każdej jednostce motorycznej przeciętnie 20 procent włókien mięśniowych przestaje reagować na drażnienie pośrednie¹⁾. Wysokość mehanogramu skurczów maksymalnych zmniejsza się wówczas o tyleż procent. Wysokość skurczu progowego zmniejszy się oczywiście również o 20%, lecz nie znaczy to wcale, aby skurcz taki przestał być przez to dostrzegalny, a nawet, by różnica między nim i skurczem poprzednim była uchwytna. Wynika stąd, że reobaza pozostanie w tych warunkach niezmienniona. Wzrośnie ona dopiero wówczas, gdy ilość kurezących się włókien zmniejszy się znacznie i dla dostrzeżenia deformacji mięśnia trzeba będzie podrażnić więcej włókien nerwowych. Gdyby zmiany reobazy były wyrazem zakłóceń pobudliwości samych włókien nerwowych (lub wogóle były związane z warunkami drażnienia nerwu), obraz zaburzeń w czynności preparatu byłby zupełnie inny. Wzrost reobazy byłby wówczas zjawiskiem pierwotnym i występował odrazu, jednocześnie z nim zaś występowałyby również wzrost progów skurczów maksymalnych, który w naszych warunkach pozostaje cały czas niezmienny. Wysokość skurczów maksymalnych nie zmniejszałyby się natomiast wcale, chyba że pewne włókna nerwowe stałyby się zupełnie niebudliwe.

W ten sposób wszystkie obserwowane zmiany w czynności preparatu i ich wzajemne zależności dają się bez reszty wy-

¹⁾ Zakładamy tu, że magnez mniej więcej jednakowo poraża wszystkie jednostki motoryczne.

jaśnić przy założeniu, że magnez wpływa jedynie na element mięśniowy.

Co się tyczy występującej w naszych warunkach doświadczalnych rozbieżności między chronaksjami skurczów progowych i nadprogowych, która spełniła ważną rolę w analizie obserwowanych pod wpływem działania magnezu zmian chronaksji, to odgrywa ona w zagadnieniu tutaj omawianem pomocniczą rolę i dlatego nie będzie obecnie dokładniej rozważana. Należy jednak zauważyć, że zjawisko to ma znaczenie ogólniejsze i może w zakresie zagadnień pokrewnych wpływać na mylną interpretację wyników. Dotyczy to w pierwszym rzędzie pewnych kuraryzacji, przy których badaniu należy mieć w pamięci możliwość opisanego tu mechanizmu. Każdy spadek chronaksji nerwowej, któremu ściśle towarzyszy wzrost reobazy, uprawnia właściwie do podejrzeń, że obserwowane zmiany chronaksji są tylko pozorne i nie świadczą wcale o zmianach pobudliwości włókien nerwowych.

Podajemy zespół czynników, które mogą stanowić kryterjum takiego właśnie mechanizmu. Jeżeli granicą wzrostu reobazy jest najslabszy prąd, wywołujący skurecz maksymalny, jeżeli mechanogram skurczów maksymalnych maleje wraz ze wzrostem reobazy (lub wcześniej), przyczem próg maksymalności pozostaje bez zmiany i jeżeli wreszcie zmiany chronaksji pozostają zgodne z opartymi na odpowiednich reobazach chronaksjami ponadprogowymi nerwu normalnego, wówczas mamy podstawę do twierdzenia, że pobudliwość włókien nerwowych nie ulega zmianie, a otrzymane zmiany chronaksji nerwu są pozorne.

Wnioski.

Sole magnezowe, wprowadzone do krwioobiegu drogą zastrzyku dożylnego, wywołują, oprócz poprzednio opisanych, następujące zmiany odwracalne w preparacie nerwowo-mięśniowym *in situ*:

1°. Wzrost reobazy nerwu. Posiada on wyraźną granicę, nieco niższą naogół niż podwojona wartość wyjściowa reobazy. Granica ta nie jest nigdy przekroczona, nawet w okolicznościach, powodujących zanik pobudliwości pośredniej. Stanowi

ją najslabszy prąd, wywołujący skurcze maksymalne. („Próg skurczów maksymalnych”).

2°. Chronaksja nerwu maleje. Zmiany jej są dokładnie symetryczne w stosunku do zmian reobazy; zarówno stan największego wychylenia, jak i powrót do normy obu tych wielkości są zupełnie jednoczesne. Zmiany chronaksji nie występują nigdy bez towarzyszących im zmian reobazy.

3°. Wysokość skurczów mięśniowych, wywołanych przez drażnienie pośrednie, maleje. Zmiany te nie przebiegają równolegle do zmian pobudliwości, aczkolwiek są największe w okresie największego nasilenia tych ostatnich. Wysokość skurczów maksymalnych stanowi bardziej czuły wskaźnik działania magnezu na preparat nerwowo-mięśniowy niż pobudliwość, gdyż występuje przy dawkach nie powodujących jeszcze żadnych zakłóceń tej ostatniej. Przy dawkach większych zmiany mehanogramu występują wcześniej i trwają dłużej, niż zmiany pobudliwości nerwowej.

4°. Pomiaru chronaksyj dla skurczów nadprogowych dają w naszych warunkach doświadczalnych wartości mniejsze niż pomiary, dotyczące skurczów progowych i to tem mniejsze, im wyższa jest wartość obranej reobazy. Zmiany zarówno reobaz jak i chronaksyj, obserwowane po wprowadzeniu magnezu, układają się w ramach zmian obu tych wielkości, oznaczonych dla skurczów nadprogowych różnych wysokości.

5°. Żadne z opisanych tu zmian nie występują, jeżeli przed wprowadzeniem magnezu zamknąć dostęp krwi do mięśnia, pozostawiając bez zmiany warunki ukrwienia nerwu. Wynika stąd jasno, że zmiany te są w istocie związane ze zjawiskami zachodzącymi w samym mięśniu.

6°. Całokształt przedstawionych tu faktów daje się wyjaśnić ilościowo przy założeniu, że magnez działa na preparat nerwowo-mięśniowy, wyłączając mniejszą lub większą ilość włókien mięśniowych spod wpływu pobudzeń, pochodzących z impulsów nerwowych. Nasuwa się konieczność rewizji wyników, dotyczących zmian pobudliwości nerwowej przy niektórych innych kuraryzacjach.

P i ś m i e n n i c t w o .

Arvanitaki A. et Cardot H. 1931. Action du magnésium sur l'excitabilité du myocarde ventriculaire de l'Escargot et de la Grenouille. C. R. Soc. Biol. 106, (1024). — Briscoe G. and Leyshon W. 1929. Reciprocal contraction of antagonistic muscles in peripheral preparation, using flashing neon-lamp circuit for excitation of nerve. Proc. Roy. Soc. B, 105, (259). — Creed R. S., Denny-Brown D., Eccles J. C., Liddell E. G. T. and Sherrington C. S. 1932. Reflex activity of the spinal cord. Oxford, Clarendon Press. — Lubińska L. 1933. Essai d'analyse de la „narcose magnésienne”. I. Acta Biol. Exper. 8 (252). — Lubińska L. 1935. Essai d'analyse de la „narcose magnésienne”. II. Acta Biol. Exper. 9, (56). — Rosenberg H. 1936. Badania nad zjawiskami regulowania składu mineralnego cieczy ciała. III. O wpływie wprowadzonych do organizmu soli magnezowych na skład chemiczny surowicy. Acta Biol. Exper. (w druku). — Wodon J. L. 1931. Action de l'administration intraveineuse des sels calciques et magnésiens sur l'excitabilité neuro-musculaire périphérique chez le Mammifère. C. R. Soc. Biol. 106, (462).

[Zakład Fizjologii Instytutu im. Nenckiego T. N. W.]

J. Konorski, L. Lubińska i S. Miller.

**Wytwarzanie się odruchów warunkowych w zahamowanej
indukcyjnie korze mózgowej.**

*Élaboration des reflexes conditionnels dans l'écorce cérébrale
à l'état d'inhibition induite.*

Rękopis nadesłany w dniu 18.VI.1936 r

Le présent travail avait pour l'objet l'étude des réflexes conditionnels alimentaires du chien, élaborés sur le fond de l'excitant absolu déclenché, c'est à dire pendant que l'écorce se trouve dans l'état d'inhibition induite.

La méthode appliquée au cours de présentes recherches consistait en ceci: on faisait agir le stimulus indifférent 5 ou 10 secondes après le commencement du repas, on le maintenait pendant 10 secondes suivantes, en le renforçant ensuite par la présentation d'une seconde gamelle de nourriture. En appliquant de temps en temps ce stimulus seul, sans renforcement, nous avons constaté que le reflexe conditionnel s'est formé dans ces conditions et qu'il est stable (tableaux I, II, III, IV, VII, VIII, IX, X, XI).

Le reflexe ainsi obtenu présente certaines particularités qui le différencient des reflexes élaborés par les procédés habituels. 1° Il est plus faible et ceci est d'autant plus marqué qu'est forte l'inhibition induite de l'écorce chez l'animal étudié. 2° Son élaboration est plus lente.

Nous avons constaté que la faiblesse de l'effet observé dans nos conditions est en rapport avec la liaison mal établie entre le centre correspondant au stimulus conditionnel et le centre alimentaire. Ceci est nettement mis en évidence par les expériences,

dans lesquelles on applique le même stimulus avant le repas. La réaction conditionnelle s'accroît alors (tableau XII) et garde cette valeur accrue si l'on revient ensuite à l'ordre expérimental suivi au début de cette recherche (tableau XIII).

Si le stimulus conditionnel appliqué pendant le repas n'est pas renforcé par la gamelle suivante et précède par conséquent la fin du repas, le reflexe conditionnel subit une inhibition active (interne). Ainsi, on peut déterminer l'extinction du reflexe simplement en ne faisant pas suivre le stimulus conditionnel par une seconde gamelle de nourriture. (Tableau V). On peut de façon analogue, produire une différenciation en faisant suivre le stimulus en question par la seconde gamelle et en ne le faisant pas pour un stimulus voisin. (Tableaux X, XI). Il semble que l'inhibition active se développe plus lentement sur le fond de l'inhibition induite que dans les conditions habituelles.

C'est parce qu'il précède immédiatement la fin du repas que le stimulus conditionnel déclenche les processus de l'inhibition interne. Nous avons montré antérieurement (K o n o r s k i et M i l l e r '33) que la fin du repas peut être considérée comme une inhibition interne aigüe du centre alimentaire. Les stimulus qui la signale devient lui-même inhibiteur de même que le stimulus signalant l'excitation du centre alimentaire (la présentation du repas) devient l'excitant conditionnel.

Les résultats des présentes recherches indiquent nettement que les conclusions qu'ont tirées de leur données expérimentales S o ł o w i e j c z y k ('28), K r e p s ('33), P a w ł o w a ('33), W i n o g r a d o w ('33) et P i e t r o w a ('33) sont erronées. Si les reflexes conditionnels obtenus par ces auteurs par méthode de „superposition” (c'est à dire en présentant au chien d'abord la gamelle et ensuite le stimulus conditionnel) subissaient bientôt une inhibition interne, ce n'est pas parce que les stimuli tombaient sur l'écorce en état d'inhibition induite, mais parce qu'ils signalaient la fin d'un repas et n'étaient pas renforcés par le repas successif.

Wstęp.

Zagadnienie wytwarzania się odruchów warunkowych na bodźce, dochodzące do zwierzęcia po zadziałaniu bodźca bezwarunkowego, innemi słowy, pytanie czy zwierzę może nabywać nowe połączenia odruchowe w chwili, gdy daje reakcję wrodzoną, należy do jednego z najstarszych zagadnień, rozpatrywanych przez szkołę P a w ł o w a. W świetle otrzymanyh coraz to nowych faktów, co pewien czas stawało się ono nanowo aktualne, podlegało ponownemu opracowaniu doświadczalnemu — nie zostało jednak dotychczas całkowicie wyświetlone.

Zwykła, na intuicji i praktyce doświadczalnej oparta, metoda wytwarzania odruchów warunkowych polega na tem, że bodziec obojętny (mający stać się warunkowym) stosuje się bądź jednocześnie z bodźcem bezwarunkowym (pokarmem lub wlewaniem kwasu), bądź rozpoczyna go się o 1 lub 2 sekundy wcześniej, a następnie po pewnej ilości takich połączeń stopniowo początek bodźca bezwarunkowego coraz bardziej opóźnia się w stosunku do początku bodźca warunkowego (dochodząc zazwyczaj do 15 — 30 sekund), co daje możność obserwowania reakcji wydzielniczej, pojawiającej się w czasie izolowanego działania bodźca warunkowego.

Z chwilą jednak, gdy zaczęto się zajmować dokładniejszą analizą mechanizmu fizjologicznego wytwarzania się odruchu warunkowego, powstało zagadnienie, czy sposób wyżej przedstawiony jest jedyny możliwy i czy odruch warunkowy nie wytworzy się również wtedy, gdy bodziec obojętny będzie następował po rozpoczęciu bodźca bezwarunkowego.

Poraz pierwszy doświadczenie tego rodzaju wykonał P i m e n o w ('07) i otrzymał wynik pozytywny, jednak systematycznym opracowaniem tego zagadnienia zajął się w kilka lat później K r e s t o w n i k o w ('13, '21). Autor ten u 5-ciu psów zastosował po kilkaset „odwróconych” połączeń, w których bodziec bezwarunkowy poprzedzał w czasie bodziec obojętny. Próbując następnie oddzielnie co pewien czas stosowany bodziec obojętny, przekonał się, że o d r u c h w a r u n k o w y n i e w y t w a r z a s i ę p r z y t a k i m u k ł a d z i e d o ś w i a d c z e ń, sporadyczne zaś przypadki pojawiania się nieznacznej reakcji ślinowej mogły jego zdaniem zależeć od czynników ubocznych.

Wyniki, otrzymane przez K r e s t o w n i k o w a, znajdowały uzasadnienie teoretyczne w zjawisku indukcji ujemnej. Ognisko pobudzenia, po-

wstające w pewnym punkcie kory mózgowej w związku z zachodzącym odruchem bezwarunkowym, wywołuje (na zasadzie prawa indukcji) w innych obszarach kory stan zahamowania, który jest tem silniejszy, im silniejsze jest pobudzenie w ośrodkach zachodzącego odruchu. Dane Krestownikowa przemawiały za tem, że jeżeli do zahamowanych indukcyjnie punktów kory trafia jakiś bodziec, pozostaje on nieskuteczny, t. j. nie ma możliwości wytworzenia połączenia warunkowego z działającym jednocześnie odruchem bezwarunkowym.

Doświadczenia te przesądziły sprawę na czas dłuższy i usankcjonowały niejako normalnie przyjęte postępowanie przy wyrabianiu odruchów warunkowych. Wprawdzie pojawiały się głosy krytyczne autorów, którzy pracowali odmienną metodą — nad odruchami obronnemi na prąd elektryczny, jak np. Sz n i r m a n ('25), lecz dopiero prace Sołowiejczyka ('28) zmusiły do poddania tego zagadnienia ponownej rewizji. Autor ten badał, co się dzieje z wytworzonymi już odruchami warunkowymi, jeżeli odwrócić w nich kolejność stosowanych bodźców i doszedł do wniosku, że gdy bodziec bezwarunkowy (pokarm) stałe i w ciągu dłuższego czasu dawany jest przed bodźcem warunkowym, wówczas ten ostatni przestaje wywoływać reakcję warunkową i przekształca się w aktywny (wewnętrzny) hamulec.

Powstało wówczas przypuszczenie, że w doświadczeniach Krestownikowa odruchy warunkowe mogły się również wytworzyć, lecz następnie, wskutek wielokrotnych odwróconych kojarzeń zostały zahamowane; moment wytwarzania się był jednak przeoczony, gdyż pierwsze próby izolowanego działania kojarzonych bodźców obojętnych robiono dopiero po wielu połączeniach. Przypuszczenie to tembardziej stało się prawdopodobne, że owe sporadyczne, nietrwałe reakcje warunkowe, które Krestownik w otrzymywał, nabierały na podstawie doświadczeń Sołowiejczyka odmiennego oświetlenia. Prace Krep sa ('33), P a w ł o w e j ('33), W i n o g r a d o w a ('33) i P i e t r o w e j ('33) przypuszczenie to całkowicie potwierdziły. Aby nie przepuścić chwili wytworzenia się odruchu warunkowego, stosowali oni możliwie najczęściej, co kilka odwróconych połączeń z pokarmem, próby samego, niewzmocnianego bodźca obojętnego i otrzymywali przelotną fazę, w której dawał on mniej lub bardziej wyraźną reakcję warunkową. Po przeminięciu tej fazy, jak to wykazały przedewszystkiem doświadczenia Pietrowej, bodziec taki posiadał wszystkie cechy hamulca wewnętrznego.

Wyniki te dowiodły, że połączenia warunkowe mogą się wprawdzie wytwarzać również w tych obszarach kory mózgowej, które są zahamowane indukcyjnie przez zachodzący równocześnie odruch bezwarunkowy, że jednak połączenia te zostają następnie aktywnie zahamowane. Hamowanie to usiłowano objaśnić w ten sposób, że odpowiednie bodźce, trafiając stałe na zahamowane indukcyjnie komórki korowe i kojarząc się z występującym w nich stanem, same nabierają własności hamujących.

Powyższe tłumaczenie opiera się na analogji z doświadczeniami F o l b o r t a ('12), który wykazał, że bodźce obojętne przez kojarzenie ich z ha-

mulcami wewnętrznymi same nabierają własności hamulców. Jednak analogja ta nie jest zupełna, gdyż nie zostało dowiedzione, że procesy hamowania wewnętrznego (czynnego) i zewnętrznego (indukcyjnego) są idencyjne i że jedne z nich mogą przechodzić w drugie. Z drugiej zaś strony, w tłumaczeniu tem pozostaje niewyjaśnione, dlaczego hamowanie zewnętrzne, pochodzące z pobudzenia ośrodka pokarmowego, nie „zaraża” bodźców warunkowych, które choćby na chwilę poprzedzają bodziec bezwarunkowy — przecież wówczas również bodziec kojarzony występuje przez dość długi czas jednocześnie ze wzmacniającym go bodźcem bezwarunkowym. Te zastrzeżenia nasunęły nam wątpliwości co do wyżej podanej interpretacji zjawisk i dlatego zaczęliśmy szukać ich wyjaśnienia gdzieindziej.

W doświadczeniach, które prowadziliśmy nad ruchowemi odruchami warunkowemi ('33), ustaliliśmy, że wytworzony u zwierzęcia ruch jest niezmiernie czułym wskaźnikiem procesów pobudzenia i hamowania, dotyczących ośrodka pokarmowego, że mianowicie, pobudzenie tego ośrodka hamuje pojawiające się pod wpływem odpowiedniego bodźca czynne ruchy, aktywne zaś hamowanie tego ośrodka, naodwrot, ruchy te pobudza. Dalej, przy pomocy tegoż wskaźnika ruchowego stwierdziliśmy, że po zjedzeniu każdorazowej porcji pokarmu pies zachowuje się dokładnie w ten sam sposób, jak przy zastosowaniu hamulca wewnętrznego, co każe przypuszczać, że koniec jedzenia związany jest u zwierzęcia ze stanem ostrego hamowania, mającego wszelkie cechy hamowania wewnętrznego. Fakt ten, który bywał naogół przeoczany, względnie niedoceniany w pracach nad odruchami warunkowemi, pozwala pod innym nieco kątem widzenia ująć omawiane wyżej zagadnienie. O ile bowiem bodziec obojętny, poprzedzający podanie pokarmu, sygnalizuje p o b u d z e n i e ośrodka pokarmowego i nabiera przez to własności pobudzających, o tyle bodziec, zastosowany podczas jedzenia i trwający do końca tej czynności, zastaje ośrodek pokarmowy w pełni aktywności i poprzedza przejście jego do stanu spoczynku, które, jak mówiliśmy, odbywa się drogą hamowania. Innemi słowy, bodziec taki s y g n a l i z u j e h a m o w a n i e o s r o d k a p o k a r m o w e g o. Czy przez to nie nabiera on sam własności hamowania tego ośrodka? I czy to właśnie nie jest przyczyną zjawisk opisanych na wstępie?

Streszczając się — mamy fakt doświadczalny: bodziec obojętny, stosowany po bodźcu bezwarunkowym, staje się w krót-

kim czasie hamulcem wewnętrznym. W doświadczeniach, które to wykazały, bodziec ten dochodził do zahamowanych indukcyjnie części kory mózgowej i — jednocześnie — sygnalizował czynne hamowanie ośrodka pokarmowego. Aby odpowiedzieć, co tu jest przyczyną przejścia owego bodźca w hamulec, należy to zjawisko rozszczepić, stosując ten bodziec w taki sposób, aby nadal podlegał on hamowaniu indukcyjnemu, a nie poprzedzał końca jedzenia. Rozszczepienie takie można osiągnąć, jeżeli podczas stosowanego w trakcie jedzenia bodźca obojętnego, podawać psu drugą miskę pokarmu.

Metodyka.

Doświadczenia prowadzono przy pomocy zwykłej metodyki, stosowanej w badaniach nad ślinowymi odruchami warunkowymi. Eksperymentator znajdował się w tym samym pokoju, co zwierzę doświadczalne, oddzielony od niego ekranem. Rejestrowano wydzielanie śliny przyrządem G a n i k e - K u p a ł o w a; miski z pokarmem podawano przy pomocy odpowiedniego urządzenia pneumatycznego.

C z ę ś ć d o ś w i a d c z a l n a.

I.

Doświadczenia wykonano na dwóch psach „Brytanie” i „Czarnym”.

„Brytan”, samiec, wagi 17 kg. Przetoki ślinowe obu ślinianek przyusznych założono 15.I.35 r. Wytworzono pokarmowe odruchy warunkowe na metronom 120/1', dzwonek i dotykanie 32/1' (na prawej łopatce), oraz różniczkowanie na metronom 60/1'. Odruchy odsunięte na 30". W przerwach pies śliny nie wydziela. Typ mało pobudliwy, prawo siły bodźców zachowane, hamulec zerowy.

Jako bodziec, który miał być stosowany po podaniu pokarmu, wzięto bulgotanie. Upewniwszy się, że bodziec ten jest rzeczywiście dla psa bodźcem obojętnym i nie wywołuje wydzielania śliny (patrz tab. I dośw. Nr. 129 z dn. 2.I.36 r.), od dn. 3.I. 36 r. zaczęto stosować bulgotanie podczas jedzenia. Parokrotnie w ciągu doświadczenia podawano sam pokarm bez poprzedzającego go bodźca warunkowego; po 10" od chwili podania pokarmu, rozległo się bulgotanie, które po następnych 10"

Doświadczenie Nr. 129, dn. 2.I.36 r., godz. 17 m. 20. — *Expérience* Nr. 129, le 2.I.36, 17 heures 20.

Min. dośw.	Nr. połączeń.	Bojące warunkowe	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego	Wydzielanie warunkowe	Wzmocnienie	Uwagi
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr de l'association</i>	<i>Stimuli conditionnels</i>	<i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0,01 cm ³	<i>Renforcement</i>	<i>Remarques</i>
2'	475	metronom 120/1'	30	20	+	
8'	81	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	48	+	
12'	2	bulgotanie <i>bruit de glonglou</i>	30	2	—	ruchowa reakcja pokarmowa nie występuje <i>pas de réaction alimentaire motrice</i>
17'	476	metronom 120/1'	30	40	+	
22'	56	metronom 60/1'	20	0	—	
25'	477	metronom 120/1'	30	30	+	
29'	3	bulgotanie <i>bruit de glonglou</i>	30	0	—	ruchowa reakcja pokarmowa nie występuje <i>pas de réaction alimentaire motrice</i>
31'	82	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	43	+	
35'	83	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	37	+	

Tabela II.

Doświadczenie Nr. 141, dn. 18.I.36 r., godz. 17 m. 40 — *Expérience* Nr. 141, le 18.I.36, 17 heures 40.

1'	491	metronom 120/1'	30	96	+	
6'	98	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	90	+	
10'	4	bulgotanie <i>bruit de glonglou</i>	30	63	—	silna ruchowa reakcja pokarmowa, utrzymująca się nadal po bulgotaniu <i>silive reaction alimentaire motrice persistant après l'interruption du bruit</i>
14'	127	dotykание <i>stimulus tactile</i>	30	30	+	
19'	99	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	70	+	
23' 10"	16	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glonglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	
27'	128	dotykание <i>stimulus tactile</i>	30	24	+	

wzmacniano przez drugą miskę pokarmu. Bulgotanie ogółem trwało 20—25" (10" przed i 10—15" po podaniu drugiej miski). Czas jedzenia w tych warunkach wynosił u „Brytana” około 80 sek., jedzenie z pojedynczej miski natomiast trwało u tego psa 1 min. Miska, którą odbierano psu, zastępując ją świeżą, była zaledwie w połowie opróżniona z pokarmu, tak więc samo przesuwanie misek (odbywające się sposobem mechanicznym i trwające niecałą sekundę) miało miejsce w czasie pełnej akcji odruchu bezwarunkowego.

Po 13 tego rodzaju połączeniach wypróbowano w doświadczeniu z dn. 18.I.36 r. (Nr. 141) działanie samego bulgotania (tab. II). Jak widać z protokołu, bulgotanie dało zupełnie wyraźną reakcję pokarmową, zarówno wydzielniczą, jak i ruchową. Wydzielnicza wyniosła w ciągu 30 sek. 63 podziałki śliny (1 podz. = 0.01 cm³), co stanowi 70% reakcji na inne bodźce słuchowe i prawie trzykrotnie przewyższa ilość śliny otrzymaną na bodźce dotykowe. Reakcja ruchowa, która polegała na zwrocie głowy w kierunku miski, machaniu ogonem i t. d., utrzymywała się jeszcze jakiś czas po przerwaniu bodźca i skończyła się ogólnym niepokojem. Ponieważ powyższa próba nie miała być oczywiście jedyną, przeto bulgotanie nie zostało wzmożone.

Następne próby wykonano w doświadczeniach z dn. 25.I. i 30.I.36 r. (Nr. 147 i 151, tab. III). Bulgotanie dało po 29 połączeniach 38 podziałek (84% reakcji na inne bodźce słuchowe), a po 42 połączeniach 37 podziałek (52%).

W ostatniem z tych doświadczeń zaznaczył się pewien spadek reakcji na bulgotanie, wprawdzie tylko względny — w stosunku do reakcji na metronom, jednak budzący pewne podejrzenia, że i w naszym przypadku rozwija się hamowanie, opisywane przez innych autorów. Z tego powodu należało prowadzić doświadczenia w dalszym ciągu, aby sprawdzić, czy reakcja na bulgotanie będzie się nadal obniżać. Pewne jednak względy zmusiły nas do zmiany dotychczasowej metody. W ostatnich doświadczeniach zaczęło się pojawiać u „Brytana” stałe wydzielanie śliny w przerwach między bodźcami, zaś hamulec — metronom 60/1' okazał się rozhamowany. Ponieważ przypuszczaliśmy, że wskutek podawania pokarmu bez poprzedzającego go

Doświadczenie Nr 147, dn. 25.I.36 r., godz. 17 m. 30 — *Expérience* Nr. 147, le 25.I.36, 17 heures 30.

Min. dośw.	Nr. potącz.	Rodzaje warunkowe	Czas izolowania i nerco działania bodźca warunkowego	Wydzielanie warunkowe	Wzmocnienie	Uwagi
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr. de l'association</i>	<i>Stimuli conditionnel</i>	<i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec.	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0.01 cm ³	<i>Renforcement</i>	<i>Remarques</i>
1'	497	metronom 120/1'	30	53	+	
5' 10"	29	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glonglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	
10'	104	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	53	+	
14' 30"	134	dotykanie <i>stimulus tactile</i>	30	37	+	
19'	5	bulgotanie <i>bruit de glonglou</i>	30	38	—	wyraźna ruchowa reakcja pokarmowa <i>réaction motrice alimentaire très nette</i>
22' 30"	498	metronom 120/1'	30	36	+	
27' 10"	30	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glonglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	
31'	499	metronom 120/1'	30	36	+	

Doświadczenie Nr. 151, dn. 30.I.36 r., godz. 17 m. 15. — *Expérience* Nr. 151, le 30.I.36, 17 heures 15.

1'	502	metronom 120/1'	30	88	+	
6' 10"	42	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glonglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	
10' 30"	6	bulgotanie <i>bruit de glonglou</i>	30	37	—	silna ruchowa reakcja pokarmowa; patrzy to do miski, to w stronę bulgotania, po zaprzestaniu bodźca niepokoi się i płiszczy. <i>ne tantôt vers la gamelle tantôt vers le bruit; après l'interruption du stimulus — inquiétude, pâleur.</i>
14' 10"	43	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glonglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	
19'	503	metronom 120/1'	30	54	+	
23'	71	metronom 60/1'	30	17	—	

bodźca same okoliczności, w których odbywa się doświadczenie, nabrały własności bodźca warunkowego („r e f l e k s n a o b s t a n o w k u”), przeto, aby zjawisko powyższe usunąć, w dalszym ciągu doświadczeń k a ż d e podanie pokarmu poprzedzono jednym z wyrobionych bodźców warunkowych (metronom 120/1', dzwonek, dotykanie). Na tle zaś jedzenia niekiedy, w 10" po podaniu pokarmu stosowano bulgotanie i wówczas po następnych 10" podawano drugą miskę. Rzeczywiście postępowanie tego rodzaju okazało się skuteczne i wydzielanie w przerwach znacznie zmalało.

Następne próby bulgotania wykonano w doświadczeniach z dn. 5 i 20.II.1936 r. (tab. IV). Po 52 połączeniach, bulgotanie dało 35 podziałek (63%), a po 102 połączeniach 44 podziałki (75% reakcji na bodźce słuchowe).

W przytoczonych doświadczeniach bulgotanie wywoływało prócz reakcji ślinowej bardzo wyraźną reakcję ruchową. Natychmiast po zadziałaniu bodźca pies zwracał łeb w kierunku miski i czekał, aż pojawi się pokarm. Reakcja ta była bez porównania wybitniejsza, niż na bodźce dotykowe, przy których występowały tylko nieznaczne ruchy głowy.

Niezmiernie ciekawe było zachowanie się „Brytana”, wywoływane stosowaniem bulgotania w czasie jedzenia. Po paru sekundach „Brytan” przestawał jeść i z głową nachyloną nad nieopróznioną jeszcze całkowicie miską czekał na podanie mu następnej porcji. Zjawisko to nie było stałe; niekiedy podczas takiego czekania parę razy liznął znajdujący się przed nim pokarm. Wydzielanie śliny nie ulegało przytem zwolnieniu. Wiadać tu było współzawodnictwo dwóch reakcyj ruchowych: bezwarunkowej — wylizywania i warunkowej — oczekiwania. Należy przypuszczać, że obie te reakcje u „Brytana” posiadały mniej więcej jednakową siłę i w zależności od chwilowej przewagi jednej z nich, druga ulegała indukcyjnemu zahamowaniu. Już to samo zachowanie się zwierzęcia wskazuje, że zahamowane indukcyjnie przez bodziec bezwarunkowy odcinki kory nie są całkowicie nieczułe na działanie bodźców, które do nich dochodzą i że w odcinkach tych mogą wytwarzać się połączenia warunkowe, siłą swoją przewyższające nawet zachodzący w danej chwili odruch bezwarunkowy.

Przeszło 100 odwróconych skojarzeń bulgotania z pokarmem nie doprowadziło u „Brytana” do zahamowania wytworzonego w ten sposób odruchu warunkowego, co świadczy, że hamowanie indukcyjne nie jest w stanie „zarazić” sobą raz powstałego odruchu warunkowego.

Sprzeczność tych wyników z rezultatami, otrzymanymi przez innych autorów, zależy najwidoczniej od tego, że w naszych doświadczeniach bodziec stosowany na tle zachodzącego odruchu pokarmowego nie poprzedzał nigdy bezpośrednio końca jedzenia.

Aby usunąć możliwe zastrzeżenia, zaprzestano po bulgotaniu podawać drugą miskę pokarmu, czyli wprowadzono te same warunki, jakie spotykamy w doświadczeniach cytowanych autorów.

Już w pierwszym prowadzonym w ten sposób doświadczeniu (Nr. 172 z dn. 27.II.36 r., tab. V), w którym zastosowano 9 razy bulgotanie, niewzmocnione drugą porcją pokarmu, stwierdzono znaczny spadek reakcji ślinowej na ten bodziec — z 35 — 65 podziałek na 19. Jednocześnie, jak widać z protokołu, pod koniec doświadczenia znacznie spadły reakcje na wszystkie bodźce warunkowe, co zapewne stoi właśnie w związku z rozwijającym się tu hamowaniem bulgotania. Bulgotanie, które dotychczas dawało reakcję, wynoszącą 60—70% reakcji na inne bodźce słuchowe, dało teraz tylko 49%. Następne doświadczenia prowadzone w ten sam sposób obniżają wartość reakcji na bulgotanie jeszcze bardziej. W doświadczeniu Nr. 176 z dn. 3.III. 36 r. (tab. V), po 33-krotnym zastosowaniu bulgotania w czasie jedzenia, bez następnego ponownego wzmocnienia, reakcja ta wynosi już tylko 30% reakcji na inne bodźce słuchowe. Zastosowany bezpośrednio po bulgotaniu dzwonek, wywołał wzmoczoną reakcję wydzielniczą, wykazując w ten sposób indukcję dodatnią. Prócz tego w obu przytoczonych doświadczeniach prawie całe wydzielanie śliny na bulgotanie przypada na pierwsze 15” działania tego bodźca.

Wszystko to świadczy o przetworzeniu się bulgotania z bodźca warunkowego w hamulec wewnętrzny.

Mamy tu do czynienia z pewnego rodzaju wygasaniem, tem różniącym się od wygasania zwykłego, że wytwarza się ono na

„Brytan

Tabela IV.

Doświadczenie Nr. 155, dn. 5.II.36 r., godz. 16 m. 20. — *Expérience Nr. 155, le 5.II.36, 16 heures 20.*

Min. dośw.	Nr. połączeń. <i>Nr. de l'association</i>	Bodźce warunkowe <i>Stimuli conditionnels</i>	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego <i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec	Wydzielanie warunkowe <i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0.01 cm ³	Wzmocnienie <i>Renforcement</i>	Uwagi <i>Remarques</i>
1'	115	dzwonek <i>sonnette</i>	30	58	+	silna ruchowa reakcja pokarmowa. <i>forte réaction alimentaire motrice.</i>
6'	507	metronom 120/1' <i>métronomie</i>	30	66	+	" " "
11'	7	bulgotanie <i>bruit de glonglou</i>	30	35	—	reakcja ruchowa dokładnie taka, jak na metronom. Przez cały czas patrzy do miski. <i>réaction motrice comme pour le métronome. Regarde la gamelle sans cesse.</i>
15'	146	dotykanie <i>stimulus tact le</i>	30	36	+	slaba ruchowa reakcja warunkowa. <i>réaction alimentaire motrice faible.</i>
22'	508	metronom 120/1' <i>métronomie</i>	30	42	+	" " "
27'	147	dotykanie <i>stimulus tactile</i>	30	15	+	" " "
27' 40"	53	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glonglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	slaba ruchowa reakcja pokarmowa. <i>réaction alimentaire motrice faible.</i>
32'	148	dotykanie <i>stimulus tactile</i>	30	22	+	" " "
32' 40"	54	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glonglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	" " "

Doświadczenie Nr. 168, dn. 20.II.36 r., godz. 16 m. 55. — *Expérience* Nr. 168, le 20.II.36, 16 heures 55.

1'	138	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	68	+	natychemiasł zwraca się do miski. <i>se tourne immédiatement vers la gamelle.</i>
1' 40"	102	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	w czasie bulgotania przerywa jedzenie i czeka na następną miskę. <i>pendant le bruit s'arrête de manger et attend la gamelle suivante.</i>
6'	8	bulgotanie <i>bruit de glouglou</i>	30	44	—	na bulgotanie natychmiast zerwał się i podskoczył do miski, dłuższy czas trzyma głowę nad miską, przy końcu bodźca zaczął się rozglądać. <i>se dresse brusquement au stimulus, saute vers la gamelle, tient longtemps la tête au — dessus, regarde sur les côtés vers la fin de stimulation.</i>
10'	535	metronom 120/1. <i>métronome</i>	30	52	+	reakcja ruchowa mniej wybitna, niż na bulgotanie, ale trwa cały czas działania bodźca. <i>réaction motrice moins intense que celle provoquée par le bruit mais subsiste pendant toute la durée d'application du stimulus.</i>
16'	174	dotykanie <i>st. matras tactile</i>	30	37	+	reakcja ruchowa bardzo słaba. <i>réaction motrice très faible.</i>
16' 40"	103	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	przerywa jedzenie i czeka na następną miskę. <i>cesse de manger et attend la gamelle suivante.</i>
22'	536	metronom 120/1. <i>métronome</i>	30	47	+	reakcja ruchowa żywa. <i>réaction motrice vive.</i>
26'	175	dotykanie <i>stimulus tact le</i>	30	21	+	reakcja ruchowa słaba. <i>réaction motrice faible.</i>
26' 40"	104	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	podczas bulgotania na 5" przerywa jedzenie, trzymając nadal głowę nad miską. <i>pendant le bruit l'animal s'arrête de manger, gardant la tête au — dessus de la gamelle.</i>

Tabela V

Doświadczenie Nr. 172, dn. 27.II.36 r. — *Expérience* Nr. 172, le 27.II.36.

„Brytan”

Min. dośw.	Nr. połąc.	Bodźce warunkowe	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego	Wydzielanie warunkowe	Wzmocnienie	Uwagi
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr. de l'association</i>	<i>Stimuli conditionnels</i>	<i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0.01 cm ³	<i>Renforcement</i>	<i>Remarques</i>
1'	543	metronom 120/1'	30	39	+	
5' 30"	145	dzwonek sonnerie	30	68	+	
6' 10"	1	bulgotanie (w czasie jedzenia) bruit de gongolou (pendant le repas)	(20)	—	—	po paru sekundach bulgotania przestaję jeść, zaczął jeść po zakończeniu bulgotania. Pendant le bruit l'animal cesse de manger au bout de quelques secondes; mange après l'interruption du bruit.
9'	544	metronom 120/1'	30	41	+	
9' 40"	2	bulgotanie (w czasie jedzenia) bruit de gongolou (pendant le repas)	(20)	—	—	na 4'' bulgotania przestaję jeść, zaczął ponownie 4'' po zakończeniu bodźca. après 4'' de bruit — cesse, de manger, recommence 4'' après l'interruption du bruit.
13'	181	dotykanie stimulus tactile	30	19	+	
13' 40"	3	bulgotanie (w czasie jedzenia) bruit de gongolou (pendant le repas)	(20)	—	—	na 9'' bulgotania przestaję jeść, po paru sek. zaczął ponownie i znów przestaję; na nowo wziął się do jedzenia 2'' po zakończeniu bulgotania. au bout de 9'' de bruit s'arrête de manger, recommence et s'arrête de nouveau, pour se mettre à manger 2'' après la fin du bruit.
17'	146	dzwonek sonnerie	30	42	+	
17' 40"	4	bulgotanie (w czasie jedzenia) bruit de gongolou (pendant le repas)	(20)	—	—	nie przerwał jedzenia podczas bulgotania. n'a pas interrompu le repas pendant le bruit.
21'	545	metronom 120/1'	30	29	+	
21' 40"	5	bulgotanie (w czasie jedzenia) bruit de gongolou (pendant le repas)	(20)	—	—	na 14'' bulgotania przerwał jedzenie i po paru sek. zaczął ponownie. cesse de manger à la 14'' de bruit, mais recommence bientôt.

25'	147	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	+	nie przerwał jedzenia. <i>n'a pas interrompu le repas pendant le bruit.</i>
25' 40"	6	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(20)	—	
29'	182	dotykanie <i>stimulus tactile</i>	30	+	na 10' bulgotania przerwał jedzenie, na 15' zaczął jeść ponownie. <i>s'arrête de manger au bout de 10' de bruit, recommence à la 15'.</i>
29' 40"	7	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(20)	—	
33'	148	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	+	nie przerwał jedzenia. <i>n'a pas interrompu le repas pendant le bruit.</i>
33' 40"	8	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(20)	—	na metronom piszczał i rozglądał się. <i>pendant le métronome piauée et regardé sur les côtés.</i>
37'	546	metronom 120/1' <i>métronome</i>	30	+	nie przerwał jedzenia. <i>ne cesse pas de manger.</i>
37' 40"	9	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(20)	—	reakcja orientacyjna na bulgotanie, potem spojrzął do miski, następnie rozgląda się obojętnie. <i>réaction d'investigation au bruit; jette un coup d'oeil dans la gamelle regarde sur le côtés.</i>
40' 30"	9	bulgotanie <i>bruit de glouglou</i>	30	—	19

Doświadczenie Nr. 176, dn. 3.III.36 F., godz. 16 m. 30. — *Expérience Nr. 176, le 3.III.36, 16 heures 30.*

1'	157	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	+	nie przerwał jedzenia. <i>ne cesse pas de manger.</i>
1' 40"	31	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(20)	—	
5'	554	metronom 120/1' <i>métronome</i>	30	+	" "
5' 40"	32	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(20)	—	" "
9' 30"	190	dotykanie <i>stimulus tactile</i>	30	+	" "
10' 10"	33	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant l. repas)</i>	(20)	—	" "
13' 30"	10	bulgotanie <i>bruit de glouglou</i>	30	—	bardzo słaba reakcja pokarmowa, siedząc patrzy w kierunku miski, brak jakiegokolwiek ożywienia, zachowuje się podobnie, jak na hamulec. <i>réaction alimentaire très faible; l'animal reste assis, regarde sans animation vers la gamelle. Comportement analogue à celui qu'il provoque l'inhibiteur.</i>
18'	158	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	+	na dzwonek zerwał się, przez cały czas patrzył uporeczywie do miski, machał ogonem. <i>la sonnerie le fait lever brusquement, l'animal regarde fixement la gamelle et agite la queue.</i>

bodziec stosowany w czasie jedzenia. Jest rzeczą godną uwagi, że hamowanie gaszące rozwija się w tych warunkach, pomimo ciągłego stosowania bodźca bezwarunkowego. Okoliczność ta, być może, opóźnia rozwój hamowania, nie jest jednak w stanie powstrzymać go całkowicie.

W doświadczeniach ze zwykłym wygasaniem, możemy śledzić stopniowe zmniejszanie się reakcji wydzielniczej na hamowany bodziec; przy bodźcu, stosowanym w czasie jedzenia, nie pozwala na to zachodząca jednocześnie reakcja bezwarunkowa i dlatego zmuszeni jesteśmy sprawdzać jego aktualną wartość przez oddzielne stosowanie od czasu do czasu hamowanego bodźca. U „Brytana” jednak owo zmniejszanie się reakcji warunkowej przejawiało się bardzo wyraźnie w reakcji ruchowej. Jak widać z protokołów, spoczątku „Brytan” na bulgotanie przestawał jeść i czekał na następną miskę. Stopniowo te przerwy w jedzeniu stawały się coraz krótsze, aż zanikły zupełnie i zwierzę przestało reagować w ten sposób na pojawiające się w czasie jedzenia bulgotanie.

Po wykonaniu tych doświadczeń, pozostała do usunięcia jeszcze jedna wątpliwość, czy rzeczywiście ostatnie zmniejszenie reakcji na bulgotanie pozostaje w związku z zaprzestaniem podawania drugiej miski jedzenia, czy nie jest to poprostu wynik ciągłego stosowania bulgotania w czasie jedzenia, wynik, który dotychczas, pomimo 102 połączeń nie zdążył wystąpić i dopiero teraz nagle się ujawnił. Dlatego też wróciliśmy do dawnej metodyki, t. j. zaczęliśmy ponownie wzmacniać bulgotanie przez drugą miskę pokarmu, a następnie po 21 połączeniach, w doświadczeniu Nr. 182 i po 30 połączeniach w dośw. Nr. 185 wypróbowaliśmy znowu działanie bulgotania (tab. VI).

W pierwszym przypadku bodziec ten dał 28 podziałek (58% reakcyj na bodźce słuchowe), w drugim — 30 podziałek (61%).

Gdyby wyżej podana wątpliwość była słuszna, należałoby oczekiwać dalszego zmniejszenia się reakcji na bulgotanie, tymczasem, jak widzimy, reakcja ta ulega zwiększeniu.

Powyższe doświadczenia dowodzą, że w zahamowanych indukcyjnie przez odruch bezwarunkowy częściach kory mózgowej mogą powstawać nowe połączenia warunkowe, że mogą one ulegać zahamowaniu i ponownej restytucji. Narazie, jeżeli cho-

Tabela VI.

Doświadczenie Nr 182, dn. 12.III.31 r., godz. 16 m. 55. — *Expérience* Nr. 182, le 12.III.36, 16 heures 55.

Min. dośw.	Nr. potęż.	Bodźce warunkowe	Czas izolowania bodźca warunkowego	Wydziałanie warunkowe	Wzmocnienie	Uwagi
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr. de l'association</i>	<i>Stimuli conditionnels</i>	<i>Durée de l'isolée du stimulus conditionnel sec</i>	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0.01 cm ³	<i>Renforcement</i>	<i>Remarques</i>
1'	564	metronom 120/1'	30	61	+	na bulgotanie przestał jeść.
1' 40"	132(19)*	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(15)	—	+	cesse de manger pendant le bruit.
6'	200	dotykanie <i>stimulus tactile</i>	30	37	+	staba reakcja pokarmowa.
6' 40"	133(20)	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	na bulgotanie nie przerał jedzenia.
10' 30"	565	metronom 120/1'	30	39	+	na bulgotanie nie przerał jedzenia.
11' 10"	134(21)	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(10)	—	+	na bulgotanie nie przerał jedzenia.
15'	11	bulgotanie <i>bruit de glouglou</i>	30	28	—	zywa reakcja pokarmowa, przez cały czas trzyma głowę nad miską. <i>vive réaction alimentaire. Tient la tête au — dessus de la gamelle pendant tout la durée du stimulus.</i>
19'	566	metronom 120/1'	30	44	+	zywa reakcja pokarmowa, piszczy.
24'	201	dotykanie <i>stimulus tactile</i>	30	26	+	forte réaction alimentaire. <i>Piaute.</i>
1'	571	metronom 120/1'	30	54	+	b. żywa reakcja pokarmowa. <i>forte réaction alimentaire.</i>
1' 40"	142(29)	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(15)	—	+	na 8" bulgotania przestał jeść.
6'	12	bulgotanie <i>bruit de glouglou</i>	30	30	—	s'arrête de manger à la 8 sec. de bruit. na bulgotanie zerwał się i stanął nad miską, jak przy innych bodźcach słuchowych — po chwili podniósł głowę, rozglądał się, piszczał. <i>Le bruit fait lever l'animal brusquement. L'animal se tient au — dessus de la gamelle ensuite face la tête, regarde, piaute.</i>
10'	173	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	39	+	na bulgotanie nie przestał jeść.
10' 45"	143(30)	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou (pendant le repas)</i>	(15)	—	+	na bulgotanie nie przestał jeść.
15'	13	bulgotanie <i>bruit de glouglou</i>	30	30	+	przez cały czas patrzy do miski. <i>regarde sans cesse la gamelle.</i>

*) Liczby w nawiasach podają numer bulgotania od czasu ponownego wzmocnienia przez drugą miskę pokarmu.
Les nombres entre parenthèses indiquent le Nr. de l'application du bruit depuis que le stimulus est de nouveau renforcé par une seconde gamelle.

dzi o wytwarzanie się w tych warunkach hamowania wewnętrznego, mieliśmy do czynienia tylko z wygasaniem. Czy dotyczy to również innych odmian hamowania czynnego, naprzykład różniczkowania — zagadnienie to pozostaje tymczasem otwarte; próbę jego rozwiązania wykonaliśmy na drugim psie, „Czarnym”. Do doświadczeń tych przejdziemy obecnie.

II.

„Czarny”, samiec, wagi 19 kg., typ pobudliwy. Przetokę ślinową prawej ślinianki przyusznej założono dnia 13.XII.35 r. Wytworzono odruch warunkowy na światło (zapalanie się lampek elektrycznych), którego efekt wynosił dwadzieścia kilka podziałek śliny w ciągu 15" izolowanego działania bodźca. W czasie przerw występowało stałe wydzielanie śliny, wynoszące średnio 13 podziałek na 15 sek.

W doświadczeniach Nr. 10 z dn. 15.I. i Nr. 11 z dn. 16.I. 36 r. (tab. VII) wypróbowano działanie metronomu 120/1'. Ponieważ wydzielanie śliny na metronom nie przewyższało wydzielania w przerwach, można było uznać metronom za bodziec obojętny. Podobnie, jak u „Brytana”, zaczęto następnie stosować sam pokarm, po 5" puszczano w ruch metronom 120/1', poczem po 10" wzmacniano ten bodziec przez drugą miskę pokarmu. Ogółem metronom działał 15—20". Czas jedzenia z obu misek wynosił około 45", z jednej — 30". Po 15 takich połączeniach w doświadczeniu Nr. 19 z dn. 25.I.36 r. (tab. VIII) wypróbowano działanie samego metronomu. Odruch na metronom nie wytworzył się jeszcze — reakcja nań nie przewyższała wydzielania w poprzedzającej przerwie. Następne jednak próby, po 26 połączeniach (w doświadczeniu Nr. 23 z dn. 30.I.36 r.) i po 43 połączeniach (w doświadczeniu Nr. 28 z dn. 6.II.36 r. tab. IX), dały już wyraźny w porównaniu z przerwą wzrost wydzielania śliny na metronom. Świadczy to o wytworzeniu się odruchu warunkowego na ten bodziec. W doświadczeniach tych wartość reakcji na metronom 120/1' dochodzi do 70% reakcji na światło.

W następnych doświadczeniach wprowadzono, z zamiarem różniczkowania, metronom 60/1', stosowany w czasie jedzenia, bez wzmocnienia przez drugą porcję pokarmu. Metronom ten zaczynał działać w 10—15" po podaniu miski jedzenia i był

Doświadczenie Nr. 10, z dn. 15.I.36 r., godz. 16 m. 50. — *Expérience Nr. 10, le 15.I.36, 17 heures 50.*

Min. dośw.	Nr. połączenia <i>Nr. de l'association</i>	Bodźce warunkowe <i>Stimuli conditionnels</i>	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego <i>Durée de l'action isolée du st. multiples conditionnel</i> sec.	Wydzielanie warunkowe <i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0,01 cm ³	Wzmocnienie <i>Renforcement</i>	Wydzielanie średnio przez 15' w ciągu 1 min. przed bodźcem <i>Quantité moyenne de salive en 15' — 1 min. avant le stimulus</i>	Uwagi <i>Remarques</i>
1'	51	światło <i>lampe</i>	15	13	+		
5'	52	„	15	27	+		
10'	53	„	15	17	+		
14'	1	metronom 120/1'	15	12	-	16	
16'	54	światło <i>lampe</i>	15	19	+		
21'	55	„	15	19	+		
25'	56	„	15	24	+	13	

Doświadczenie Nr. 11, z dn. 16.I.36 r., godz. 15 m. 40. — *Expérience Nr. 11, le 16.I.36, 15 heures 40.*

1'	57	światło <i>lampe</i>	15	25	+		
8'	58	„	15	22	+	13	
12'	59	„	15	35	+	11	
16'	2	metronom 120/1'	15	7	-	12	
18'	60	światło <i>lampe</i>	15	24	+	15	
22'	61	„	15	27	+	10	

Tabela VIII.

Doświadczenie Nr. 19, z dn. 25 I.36 r., godz. 15 m. 50. — *Expérience Nr. 19, le 25 I.36, 15 heures 50.*

Min. dośw.	Nr. połąc.	Bodźce warunkowe	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego	Wydzielanie warunkowe	Zmnożenie	Wydzielanie średnio przez 15" w ciągu 1 min. przed bodźcem	Uwagi
<i>Minuto de l'expérience</i>	<i>Nr. de l'association</i>	<i>Stimuli conditionnels</i>	<i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec.	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0.01 cm ³	<i>Renforcement</i>	<i>Quantité moyenne de sécrète en 15" — 1 min. avant le stimulus</i>	<i>Remarques</i>
1'	85	światło <i>lampe</i>	15	31	+		
5' 5"	15	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronomie pendant le repas</i>	(10)	—	+	14	
10'	86	światło <i>lampe</i>	15	33	+	12	
14'	3	metronom 120/1' <i>métronomie</i>	15	13	-	14	brak ruchowej reakcji pokarmowej. <i>pas de réaction alimentaire motrice.</i>
17'	87	światło <i>lampe</i>	15	30	+	10	
21' 5"	16	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronomie pendant le repas</i>	(10)	—	+	5	

Tabela IX.

Doświadczenie Nr. 23, z dn. 30.I.36 r., godz. 15 m. 35. — *Expérience Nr. 23, le 30.I.36, 15 heures 35.*

Minuta doświad.	Nr. połączenia	Doświadczenie	Bodźce warunkowe	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego	Wydzielanie warunkowe	Średnie wydzielanie przez 15" w ciągu 1 min. przed bodźcem	U w a g i
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr. de association</i>		<i>Stimuli conditionnels</i>	<i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec.	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0.01 cm ³	<i>Quantité moyenne de salive en 15"—1 min. avant le stimulus</i>	<i>Remarques</i>
1' 5"	26	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>		(8)	—	+	
6'	94	światło <i>lampe</i>		15	40	+	17
10'	4	metronom <i>métronome</i> 120/1'		15	23	—	13
13' 5"	27	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>		(8)	—	+	brak wyraźnej reakcji pokarmowej <i>pas de réaction nette</i>
18'	95	światło <i>lampe</i>		15	29	+	9
23' 35"	28	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>		(8)	—	+	11
Doświadczenie Nr. 28, z dn. 6.II.36 r., godz. 15 m. 45. — <i>Expérience Nr. 28, le 6.II.36, 15 heures 45.</i>							
1' 5"	43	Meronom 120/1' (podczas jedzenia) <i>Métronome 120/1' pendant le repas</i>		(8)	—	+	
7'	102	światło <i>lampe</i>		15	29	+	10
12'	5	metronom <i>métronome</i> 120/1'		15	20	—	9
16'	103	światło <i>lampe</i>		15	29	+	12
22' 5"	44	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>		(8)	—	+	14
28' 5"	45	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>		(12)	—	+	11

niepokój — zwraca się do młodzi, potem znów spokojny
inquiet, se tourne vers la gamelle, se calme ensuite

czynny aż do chwili, gdy zwierzę przestawało jeść, to znaczy w ciągu 15—20". Aby usunąć wydzielanie w przerwie, zastosowano zabieg, który dał dobry skutek u „Brytana”, mianowicie, zaprzestano podawania misek z pokarmem bez poprzedzającego bodźca warunkowego. Poczynając od doświadczenia Nr. 36 z dn. 28.II.36 r., wprowadzono nowy bodziec — dotykanie i stosowano go narówni ze światłem (15" przed podaniem pokarmu), w czasie zaś jedzenia dawano za każdym razem albo metronom 120/1', wzmacniany powtórnią miską jedzenia, albo też metronom 60/1' bez następnego wzmocnienia. Od czasu do czasu próbowano same metronomy, aby sprawdzić wywoływane przez nie reakcje warunkowe. Niestety u „Czarnego” postępowanie tego rodzaju nie odniosło oczekiwanego skutku — wydzielanie śliny w przerwach trwało nadal. Okoliczność ta zaciemnia w pewnym stopniu otrzymane wyniki.

W doświadczeniu Nr. 55 z dn. 11.III.36 r. metronom 120/1' po 117 połączeniach dał 27 podziałek śliny, co stanowiło 77% reakcji na inne bodźce. W doświadczeniu Nr. 57 z dn. 13.III.36 r. metronom 60/1' po 60 połączeniach dał 20 podziałek, t. j. 60% innych reakcyj (tab. X). O wytworzeniu się różniczkowania nie możemy tu jeszcze mówić — różnica między reakcjami na oba metronomy jest zbyt mała, aby móc twierdzić, że nie jest przypadkowa. Dopiero w następnych doświadczeniach staje się ona zupełnie wyraźna. Metronom 120/1' w doświadczeniu Nr. 72 z dn. 3.IV.36 r. po 170 połączeniach daje 23 podziałki śliny — dokładnie tyle co bodziec świetlny; reakcja zaś na metronom 60/1', w doświadczeniu Nr. 75 z dn. 7.IV.36 r. po 100 połączeniach wynosi tylko 13 podziałek, co stanowi zaledwie połowę wydzielania na światło (tab. XI). Zaznaczyć tu jeszcze wypada, że wydzielanie w przerwie, poprzedzającej próbę metronomu 120/1', było wyjątkowo małe, tak że wydzielanie na ten bodziec wystąpiło bardzo wyraźnie. Prócz tego, pojawiła się znaczna ruchowa reakcja pokarmowa — pies zwrócił głowę do miski, czego nie czynił dotychczas nigdy, ani na bodziec dotykowy, ani na światło. Natomiast na metronom 60/1' nie można było u „Czarnego” spostrzec żadnej ruchowej reakcji pokarmowej — ślinowa zaś nie przewyższała w gruncie rzeczy wydzielania w poprzedzającej przerwie.

Tak więc metronom 120/1', pomimo że był przeszło 170 razy stosowany na tle odruchu bezwarunkowego nie wykazał żadnej tendencji do hamowania, natomiast hamowanie to wyraźnie się zaznaczyło na metronomie 60/1', nie wzmacnianym przez drugą miskę pokarmu i tem samym poprzedzającym zawsze zakończenie jedzenia. Doświadczenia te świadczą o możliwości różniczkowania bodźców, pojawiających się na tle odruchu bezwarunkowego.

III.

Jak widzimy, zasadnicze rezultaty doświadczeń są ze sobą zgodne — w naszych warunkach odruch warunkowy wytwarza się i nie ulega zahamowaniu. Jednak wielkość tego odruchu jest w obu przypadkach różna. U „Brytana” prawo siły bodźców jest w ogólnych zarysach zachowane. Bulgotanie, jako bodziec dźwiękowy, nie dorównywa wprawdzie innym bodźcom dźwiękowym, lecz daje reakcję większą, niż dotykanie. U „Czarnego” zaś metronom nie może dorównać nawet tak słabemu bodźcowi, jakim jest zazwyczaj bodziec świetlny — lampka.

Przedewszystkiem należało się przekonać, czy niskie wartości odruchów na bulgotanie (u „Brytana”) i metronom 120/1' (u „Czarnego”), zależą od stosowania tych bodźców podczas jedzenia. W tym celu w jednej z następnych seryj doświadczeń zaczęto stosować te bodźce p r z e d podaniem pokarmu: u „Brytana” o 30", u „Czarnego” o 15".

Okazało się rzeczywiście, że odruchy te wzmożły się (patrz protokoły: „Brytan” Nr. 189 z dn. 24.III.36 r. i „Czarny” Nr. 78 z dn. 10.IV.36 r. tab. XII).

Reakcja na bulgotanie wzrosła średnio o 30—40% w stosunku do dawnych wartości i osiągnęła w ten sposób poziom bodźców słuchowych. Reakcja na metronom u „Czarnego” wzrosła o przeszło 50% i przewyższyła reakcję na światło i bodziec dotykowy.

Doświadczenia te wykazują, że odruchy warunkowe, które wytwarzają się na bodźce stosowane po podaniu pokarmu, posiadają *caeteris paribus* niższe wartości od odruchów wytwarzanych zwykłym sposobem, gdy bodziec warunkowy poprzedza bezwarunkowy.

Tabela X.

„Czarny”

Doświadczenie Nr. 55, z dn. 11.III.36 r., godz. 15 m. 55. — *Expérience Nr. 55, le 11.III.36, 15 heures 55.*

Minuta doświad.	Nr. połączenia	Bodźce warunkowe	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego	Wydzielanie warunkowe	Wzmocnienie	Średnie wydzielanie przez 15" w ciągu 1 min. przed bodźcem	U w a g i
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr. de l'association</i>	<i>Stimuli conditionnels</i>	<i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec.	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0.01 cm ³	<i>Renforcement</i>	<i>Quantité moyenne de salive en 15" 1 min. avant le stimulus</i>	<i>Remarques</i>
1'	145	światło	15	30	+		
1' 25"	117	metronom 120/1' (w czasie jedzenia)	(10)	—	+		
5' 30"	32	dotykание stimulus tactile	15	35	+	14	
5' 55"	118	metronom 120/1' (w czasie jedzenia)	(10)	—	+		
10'	33	dotykание stimulus tactile	15	38	+	12	
10' 25"	119	metronom 120/1' (w czasie jedzenia)	(10)	—	+		
14'	8	metronom 120/1'	15	27	—	12	niema wyraźnej reakcji pokarmowej
18'	146	światło	15	38	+	20	
18' 25"	120	metronom 120/1' (w czasie jedzenia)	(10)	—	+		
23'	34	dotykание stimulus tactile	15	34	+	10	
23' 25"	55	metronom 60/1' (w czasie jedzenia)	(25)	—	—		
Doświadczenie Nr. 57, z dn. 13.III.36 r. — <i>Expérience Nr. 57, le 13.III.36.</i>							
1'	38	dotykание stimulus tactile	15	27	+		
1' 25"	123	metronom 120/1' (w czasie jedzenia)	(10)	—	+		
6'	150	światło	15	33	+	14	
6' 25"	60	metronom 60/1' (w czasie jedzenia)	(25)	—	—		
10'	39	dotykание stimulus tactile	15	37	+	18	
10' 25"	61	metronom 60/1' (w czasie jedzenia)	(20)	—	—		

Tabela XI.

„Czarny”

Doświadczenie Nr. 72, dn. 3.IV.36 r., godz. 15 m. 20. — *Expérience* Nr. 72, le 3.IV.36, 15 heures 20.

14'	2	14'	metronom métronome 60/1'	15	20	17	niema żadnej reakcji pokarmowej pas de réaction alimentaire motrice
18'	40		dotykanie stimulus tactile	15	27	17	
18' 25"	124		metronom 120/1' (w czasie jedzenia) métronome 120/1' pendant le repas	(10)	—	+	
22' 30"	151		światło lampe	15	32	+	7
22' 55"	125		metronom 120/1' (w czasie jedzenia) métronome 120/1' pendant le repas	(10)	—	+	
Minuta doświad.	Nr. połą- czenia Minute de l'expérience	Bodźce warunkowe Stimuli conditionnels	Czas izolowa- nego działania bodźca warun- kowego Durée de l'ac- tion isolée du stimulus condi- tionnel sec.	Wydzielanie warunkowe Sécrétion con- ditionnelle w 0,01 cm ³	Wzmocnienie Renforcement	Srednie wydzi- lanie przez 15" w ciągu 1 min. przed bodźcem Quantité mo- yenne de salive en 15" avant le stimu- lus	U w a g i Remarques
1'	192	światło lampe	15	20	+		
1' 25"	168	metronom 120/1' (podczas jedzenia) métronome 120/1' pendant le repas	(10)	—	+		
6'	82	dotykanie stimulus tactile	15	30	+	7	
6' 25"	102	metronom 60/1' (podczas jedzenia) métronome 60/1' pendant le repas	(25)	—	—		
10'	193	światło lampe	15	25	+	6	
10' 25"	169	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) métronome 120/1' pendant le repas	(10)	—	+		
14'	9	metronom 120/1'	15	23	—	4	Wyraźna reakcja pokarmowa— dwukrotnie zwrócił się do mi- ski, czego nie robi przy innych bodźcach Réaction alimentaire nette — l'animal s'est tourné deux fois vers la gamelle, ce qui n'arri- ve pas pendant les autres sti- muli conditionnels

Minuta doświad.	Nr. połączenia	Bodźce warunkowe	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego	Wydzielanie warunkowe	Srednie wydzielanie w ciągu 1 min. przed bodźcem	U wagi
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr. de l'association</i>	<i>Stimuli conditionnés</i>	<i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec.	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0,01 cm ³	<i>Quantité moyenne de salive</i> en 15 ^{me} —1 min. avant le stimulus	<i>Remarques</i>
20'	83	dotykание stimulus tactile	15	28	10	Reakcja ruchowa mniejsza niż na metronom
20' 25"	170	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>	(10)	—	+	<i>Réaction motrice plus faible que pendant le métronome</i>
Doświadczenie Nr. 75, dn. 7.IV.36 r., godz. 15 m. 50. — <i>Expérience Nr. 75, le 7.IV.36, 15 heures 50.</i>						
1'	200	światło <i>lampe</i>	15	24	+	
1' 25"	109	metronom 60/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 60/1' pendant le repas</i>	(20)	—	+	
5' 30"	88	dotykание stimulus tactile	15	30	+	
5' 55"	110	metronom 60/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 60/1' pendant le repas</i>	(20)	—	+	
9' 30"	4	metronom 60/1' <i>métronome 60/1'</i>	15	13	—	Ruchowej reakcji pokarmowej brak — spokojny <i>Pas de réaction alimentaire motrice — l'animal est calme</i>
13'	201	światło <i>lampe</i>	15	32	+	
13' 25"	177	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>	(10)	—	+	
18'	89	dotykание stimulus tactile	15	25	+	
18' 25"	178	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>	(10)	—	+	
23'	202	światło <i>lampe</i>	15	26	+	
23' 25"	179	metronom 120/1' (w czasie jedzenia) <i>métronome 120/1' pendant le repas</i>	(10)	—	+	

Tabela XII.

„Brytan“

Doświadczenie Nr. 189, z dn. 24.III.36 r., godz. 15 m. 50. — *Expérience* Nr. 189, le 24.III.36, 15 heures 50.

Minuta doświad.	Nr. połą- czenia	Bodźce warunkowe	Czas izolowa- nego działania bodźca warun- kowego	Wydzielanie warunkowe	Wzmocnie- nie	U w a g i
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr. de l'as- sociation</i>	<i>Stimuli conditionnels</i>	<i>Durée de l'ac- tion isolée du stimulus condi- tionnel</i>	<i>Sécrétion con- ditionnelle</i>	<i>Renforce- ment</i>	<i>Remarques</i>
			sec.	w 0.01 cm ³		
2'	179	dzwonek	30	56	+	
7'	14*)	bulgotanie	30	56	+	
11'	577	<i>bruit de glonglou</i> metronom 120/1'	30	43	+	
16'	15	bulgotanie	30	47	+	
20'	97	<i>bruit de glonglou</i> metronom 60/1'	30	10	—	
25'	207	dotykankie	30	37	+	
30'	180	stimulus tactile	30	52	+	
34'	16	dzwonek	30	35	+	
		bulgotanie				
		<i>bruit de glonglou</i>				
„Czarny“						
3'	206	światło	15	31	+	
		lampa				
8'	8*)	metronom	15	43	+	
		<i>metronome</i> 120/1'				
13' 30"	94	dotykankie	15	28	+	
		stimulus tactile				
17' 30"	9	metronom	15	36	+	
		<i>metronome</i> 120/1'				
22'	4*)	metronom	15	24	—	
		<i>metronome</i> 60/1'				
26'	10	metronom	15	30	+	
		<i>metronome</i> 120/1'				

*) Nr. bodźca stosowanego jako bodziec poprzedzający pokarm. Poprzednio odwróconych kojarzeń bulgotania było 142, metronomu 120/1' — 180, a metronomu 60/1' — 110.

*) Nr. du stimulus appliqué avant le repas. Il y avait avant: 142 associations „superposées“ de bruit de glonglou, 180 du métronome 120/1' et 110 du métronome 60/1'.

Od czego to zależy? Czy mamy tu do czynienia z hamowaniem, o którym mówią inni autorzy, które wprawdzie nie spowodowało u nas reakcji do zera, a tylko obniża jej wartość, czy też prosto bodziec taki (podobnie do słabszych bodźców) w mniejszym stopniu pobudza ośrodek pokarmowy, t. j. wytworzone połączenie warunkowe jest słabsze, niż w zwykłych warunkach?

Gdybyśmy tu mieli do czynienia z hamowaniem, wówczas bodziec, który dzięki zmianie warunków stosowania na zwykłe wywoływał większą reakcję, winienby po powrocie do dawnych warunków (stosowania go podczas jedzenia), dać ponownie reakcję zmniejszoną. Jeżeli natomiast pierwotna niska wartość odruchu była spowodowana tem, że wskutek stosowania bodźca na tle jedzenia, odpowiednie połączenie było słabsze, niż w warunkach normalnych, wówczas należy przewidywać, że ponowne odwrócenie kolejności stosowanych bodźców nie powinno zmniejszyć wartości bodźca warunkowego.

Odpowiednie doświadczenia zostały wykonane na „Brytanie”. Po zastosowaniu bulgotania 49 razy dawnym sposobem (t. j. w czasie jedzenia), wypróbowano następnie jego wartość, stosując ten bodziec oddzielnie (doświadczenie Nr. 210 z dn. 29.IV.36 r. tab. XIII). Reakcja na bulgotanie nie uległa obniżeniu i dorównywała nadal reakcjom na inne bodźce słuchowe.

Doświadczenie to potwierdza drugie z podanych przypuszczeń, że bodziec stosowany po podaniu pokarmu nie uzyskuje pełni swej wartości, wskutek słabszego, niż w zwykłych warunkach, połączenia ośrodka tego bodźca z ośrodkiem pokarmowym.

Dyskusja.

Z doświadczeń naszych wynika, iż pierwotny pogląd Krestownikowa, polegający na tem, że podczas działania bodźca bezwarunkowego zdolność kory do wytwarzania połączeń warunkowych zostaje czasowo zniesiona jest niesłuszny. Również niesłuszne jest ujęcie tych autorów, którzy pogląd powyższy obalili, twierdząc, iż w zahamowanych indukcyjnie częściach kory wytwarzają się coprawda nowe połączenia, lecz

Doświadczenie Nr. 210, z dn. 22.IV.36 r., godz. 15 m. 50.—*Expérience Nr. 210, le 22.IV.36, 15 heures 50.*

Minuta doświad.	Nr. połączenia	Stimuli warunkowe	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego	Wydzielanie warunkowe	Wzmocnienie	U w a g i
<i>Minute de l'expérience</i>	<i>Nr. de l'association</i>	<i>Stimuli conditionnels</i>	<i>Durée de l'action isolée du stimulus conditionnel</i> sec.	<i>Sécrétion conditionnelle</i> w 0.01 cm. ³	<i>Renforcement</i>	<i>Remarques</i>
1'	568	metronom 120/1'	30	57	+	
1' 40"	48*)	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou pendant le repas</i>	(10)	—	+	
7'	219	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	70	+	
7' 40"	49	bulgotanie (w czasie jedzenia) <i>bruit de glouglou pendant le repas</i>	(10)	—	+	
13'	29	bulgotanie <i>bruit de glouglou</i>	30	73	+	
18'	220	dzwonek <i>sonnerie</i>	30	46	+	
22'	569	metronom 120/1'	30	44	+	
26' 30"	30	bulgotanie <i>bruit de glouglou</i>	30	40	+	
31'	232	dotykanie <i>stimulus tactile</i>	30	32	+	

*) Nr. bulgotania od czasu, kiedy zaczęto je ponownie stosować w czasie jedzenia.

e) Nr. d'application du *bruit de glouglou* depuis qu'il est de nouveau appliqué pendant le repas.

odpowiednie bodźce, trafiając stale na zahamowane komórki, same stają się hamulcami.

Wyniki, które otrzymaliśmy, rzucają odmienne światło na kwestję wytwarzania się połączeń warunkowych w zahamowanych obszarach kory, a zarazem zmuszają do nowego ujęcia wyników, otrzymanych przez cytowanych we wstępie autorów.

Co się tyczy pierwszej kwestji, to wykazaliśmy, że przy należyтым układzie doświadczeń — gdy stosowany podczas jedzenia bodziec obojętny nie jest sygnałem końca jedzenia, lecz sygnalizuje nową porcję pokarmu, odruch warunkowy na ten bodziec wytwarza się i jest trwały. Wyrazem tego odruchu jest, z jednej strony, wydzielnicza i ruchowa reakcja pokarmowa, występująca na powyższy bodziec stosowany oddzielnie, z drugiej zaś — reakcja ruchowa, która może się zjawiać przy stosowaniu bodźca podczas jedzenia i która polega na zaprzestaniu jedzenia i „oczekiwaniu” następnej miski. (Wy tłumaczenie tego „oczekiwania” podaliśmy wyżej). Odruch w ten sposób wytworzony może być wygaszony, gdy bodziec stosowany podczas jedzenia przestaniemy wzmacniać dodatkową porcją pokarmu, t. j. stworzymy warunki doświadczałne, analogiczne do tych, które występowały w doświadczeniach poprzednich autorów. Może on również być odróżnicowany, gdy zaczniemy stosować bodziec podobny do bodźca warunkowego bez wzmacniania przez dodatkową porcję pokarmu. Wyrazem hamowania będzie zmniejszenie się reakcji wydzielniczej i ruchowej na dany bodziec stosowany oddzielnie, oraz zanik reakcji „oczekiwania” przy stosowaniu danego bodźca podczas jedzenia.

Tak więc twierdzenie, że kora mózgowa w stanie zahamowania indukcyjnego jest niepobudliwa, względnie „zaraża” hamowaniem trafiające do niej bodźce, czyniąc je na stałe hamulcami wewnętrznymi, jest całkowicie nieślusne. W korze, znajdującej się w takim stanie, mogą zachodzić zarówno procesy pobudzenia, jak i hamowania wewnętrznego, mogą w niej wytwarzać się nowe połączenia warunkowe, a odruchy już wytworzone mogą ulegać wygasaniu, względnie różniczkowaniu.

Temniemiej, stan czynnościowy kory mózgowej w czasie hamowania indukcyjnego jest wyraźnie zmieniony i wykazuje

pewne odstępstwa od zwykłych stosunków, tem wybitniejsze, im głębsze jest hamowanie. Szczególnym zbiegiem okoliczności, dwa psy, na których wykonywaliśmy doświadczenia, różniły się krańcowo w zakresie pobudliwości pokarmowej. O ile „Brytan” był typem mało pobudliwym — podaną porcję pokarmu wylizywał powoli i systematycznie w ciągu całej minuty i stosunkowo łatwo było go „oderwać od jedzenia”, „Czarny” odznaczał się znaczną pobudliwością — łapczywie rzucał się na podany pokarm i z pośpiechem, na nic nie zważając, zjadał zawartość miski w ciągu zaledwie pół minuty. Ponieważ pobudzenie ośrodka pokarmowego podczas jedzenia było u „Czarnego” znacznie większe niż u „Brytana”, wywoływało ono znacznie silniejsze hamowanie indukcyjne w pozostałych obszarach kory.

Jak widać z protokołów doświadczeń, u obu psów odruch warunkowy na bodziec stosowany podczas jedzenia nie osiągnął tej wielkości, którą powinien był osiągnąć na zasadzie prawa siły bodźców, i do którego w następstwie doszedł, gdy zaczęto stosować ten bodziec w zwykły sposób. Przytem, o ile u „Brytana” bulgotanie wywoływało reakcję ślinową pośrednią między bodźcami silnymi (słuchowymi) a słabymi (dotykowymi), o tyle u „Czarnego” reakcja na metronom była niższa, niż na bodźce słabe (dotykowe i świetlne). Powyższe fakty pozwalają wnosić, że odruch warunkowy, wytwarzany na tle hamowania indukcyjnego, osiąga mniejszą wielkość, niż w warunkach normalnych i to tem mniejszą, im silniejsze jest w danym przypadku hamowanie indukcyjne, t. zn. im silniejsze jest pobudzenie czynnych w danej chwili ośrodków.

Badając przyczyny powyższego zjawiska, stwierdziliśmy, że nie zależy ono od procesu hamowania wewnętrznego, gdyż po przejściu (u „Brytana”) od doświadczeń, w których bulgotanie było stosowane w sposób zwykły, do doświadczeń pierwotnych, mogliśmy stwierdzić, że odruch na ten bodziec nie uległ ponownemu obniżeniu. Wynik ten daje się wytłumaczyć w ten sposób, że połączenie, wytwarzane między odpowiednimi ośrodkami w warunkach hamowania indukcyjnego, nie dochodzi do zwykłej siły, właściwej dla danego bodźca, innemi słowy, że bodziec ten zachowuje się jak bodziec słabszy. Z chwilą gdy

zaczniemy stosować dany bodziec w sposób zwykły, połączenie to wzmacnia się i powrót do dawnego układu doświadczeń nie zmienia już niczego (gdyż osłabienie wytworzonego połączenia z reguły może zachodzić jedynie drogą hamowania).

Nietylko wielkością różni się wytworzony na tle hamowania indukcyjnego odruch od odruchu wytworzonego zwykłym sposobem. Dane nasze pozwalają przypuszczać, że również sam proces wytwarzania odruchu odbywa się w tych warunkach wolniej. Wskazują na to doświadczenia z „Czarnym”. O szybkości wytwarzania u tego psa zwykłym sposobem odruchu warunkowego (jeżeli pominiemy pierwszy wyrabiany odruch, który z reguły powstaje wolniej) można sądzić z odruchu na dotykanie, którego pierwsze ślady pojawiły się już po 5 połączeniach, po 10 zaś odruch ten osiągnął już swą normalną wielkość. Jak szybko wytwarzał się odruch na metronom, dokładnie wiedzieć nie możemy, gdyż bodziec ten stosowano stale podczas jedzenia. Próba zastosowania tego bodźca oddzielnie uczyniona po 15 połączeniach (doświadczenie Nr. 19 tabela VIII) wykazuje, że odruch w tym czasie jeszcze nie powstał, co świadczyłoby o tem, że proces wytwarzania odbywał się tu wolniej niż w zwykłych warunkach.

Pewne dane wskazują na to, że procesy hamowania wewnętrznego (wygasanie i różniczkowanie) również odbywają się wolniej na tle zahamowanej indukcyjnie kory. Przemawiałby za tem fakt, że różniczkowanie metronomów u „Czarnego” powstawało stosunkowo powoli i pozostało niezupełne, tak samo jak wygasanie bulgotania u „Brytana”; bodziec ten po 33 połączeniach niewzmocnionych przez drugą porcję pokarmu dał jeszcze przeszło 50% dawnej wartości.

Trzeba jednak pamiętać, że wnioski tego rodzaju należy wysnuwać z wielką ostrożnością, gdyż zarówno wytwarzanie, jak i hamowanie połączeń warunkowych w naszym układzie doświadczeń musi z konieczności odbywać się „na ślepo”, a nieliczne próby, w których dany bodziec dla sprawdzenia stosujemy bez pokarmu, nie mogą oczywiście dać należytego i pełnego obrazu zachodzących procesów.

Wyniki, które uzyskaliśmy, zmuszają też do nowego ujęcia rezultatów prac K r e p s a, P a w ł o w e j, P i e t r o -

wej, Sołowiejczyka i Winogradowa, t. j. tych wszystkich autorów, którzy — stosując dany bodziec po podaniu pokarmu — otrzymywali czynne jego hamowanie. Rezultaty te w świetle naszych doświadczeń należy tłumaczyć w ten sposób, że bodziec stosowany podczas odruchu pokarmowego, poprzedzając zakończenie jedzenia, stawał się sygnałem tego zakończenia i jako taki nabywał własności hamujących. Fakt ten potwierdza przypuszczenie, o którym mówiliśmy na początku, że koniec jedzenia (oczywiście nie w przypadku zupełnego nasycenia) należy traktować jako hamowanie ośrodka pokarmowego, mające wszelkie cechy hamowania wewnętrznego. Ze względu na to, że hamowanie to, w odróżnieniu od typowego hamowania wewnętrznego, prawdopodobnie nie jest nabyte, lecz raczej wrodzone, fakt powyższy zmuszałby nas do pewnej rewizji dotychczasowych poglądów na proces czynnego hamowania.

Wnioski.

1°. Pokarmowe odruchy warunkowe wytwarzają się nie tylko wtedy, gdy bodziec warunkowy poprzedza bezwarunkowy, ale i wówczas, gdy jest on stosowany na tle odbywającej się reakcji bezwarunkowej (jedzenia).

2°. Odruchy warunkowe na bodźce, pojawiające się w czasie jedzenia, nie ulegają następnemu zahamowaniu, o ile tylko nie poprzedzają bezpośrednio zakończenia reakcji pokarmowej.

3°. Bodźce warunkowe, poprzedzające bezpośrednio zakończenie reakcji bezwarunkowej, stają się hamulcami wewnętrznymi (czynnymi). Można w ten sposób, na tle zachodzącego odruchu pokarmowego, otrzymywać wygasanie lub różniczkowanie wytworzonego już odruchu warunkowego.

4°. Odruchy warunkowe, wytworzone na tle zachodzącej reakcji bezwarunkowej, dają mniejsze reakcje wydzielnicze od wytworzonych zwykłym sposobem. Zmniejszenie to nie jest spowodowane przez proces hamowania wewnętrznego, lecz przez to, że dany bodziec, dochodząc stale do zahamowanych indukcyjnie okolic kory, nie jest w stanie rozwinąć pełni swego działania i zachowuje się jak bodziec słabszy.

5°. Hamowanie indukcyjne kory nie zmienia zasadniczych praw wytwarzania się odruchów warunkowych. Zachodzące na

jego tie procesy osiągają jednak mniejsze natężenie i, jak się zdaje, odbywają się wolniej. Powyższe zwolnienie i osłabienie procesów korowych jest prawdopodobnie tem silniejsze, im większy jest wpływ indukcyjny odruchu bezwarunkowego, co skolei zależy od siły reakcji pokarmowej i typu zwierzęcia.

P i ś m i e n n i c t w o .

Folbort J. W. 1912. Tormoznyje usłownyje refleksy. Dysert. Petersburg. — Konorski J. i Miller S. 1933. Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych. Ruchowe odruchy warunkowe. Med. Dośw. i Społ. 16 (95). (Die Grundlagen der physiologischen Theorie erworbener Bewegungen. Zbl. f. Neur. u. Psych. 1934, 69, 590). — Krepš E. M. 1933. K woprosu o wożmożnosti obrazowanja usłownowo refleksa pri predszestwowanji bezusłownowo razdrażitiela indifferentnomu razdrażitielu. Trudy Fizj. Łab. Ak. Pawłowa. 5 (5). (Zu der Entstehungsmöglichkeit eines bedingten Reflexes, wenn dem indifferenten Reiz ein unbedingter Reiz vorangeht. Zbl. f. Neur. u. Psych. 1934, 70, 328). — Krestownikow A. N. 1913, 1921. Suszczestwiennoje usłowje pri obrazowanji usłownych refleksow. Trudy Obszcz. Russk. Wracezj w Petersburgie 80. Izwiestja Peterb. Naucz. Inst. im. Lesgafta. 3. (cyt. wg. Pawłow J. P. 1927. Lekciji o rabotie bolszich połuszarij gołownowo mozga. Moskwa — Leningrad). — Pawłowa W. J. 1933. Obrazujetsia li usłownyj refleks pri predszestwowanji bezusłownowo razdrażitiela indifferentnomu. Trudy Fizj. Łab. Ak. Pawłowa. 5 (21). (Kann ein bedingter Reflex entstehen wenn ein unbedingter Reiz dem indifferenten vorangeht. Zbl. f. Neur. u. Psych. 1934, 71, 168). — Petrova M. K. 1933. Preobładanje tormoznowo diejstwia bezusłownowo razdrażitiela pri predszestwowanji jewo indifferentnomu razdrażitielu. Trudy Fizj. Łab. Ak. Pawłowa 5 (49). (Das Verherrschen der Hemmungswirkung des unbedingten Reizes, wenn dieser dem indifferenten vorangeht. 1934, 70, 329). — Pimenow P. P. 1907. Osobaja gruppa usłownych refleksow. Dysert. Petersburg. — Sołowiejczyk D. I. 1928. Sostojanje wozbudimosti korkowych kletok wo wremia diejstwia bezusłownowo razdrażitiela. Trudy Fizjol. Łab. Ak. Pawłowa. 2 (95). — Sznirman A. Ł. 1925. K woprosu o wożmożnosti wospitanja soczetatielnych dwigatielnych refleksow putiom retrosignalnych soczetanij. Nowoje w refleksologii i fizjologii nerwn. sist. 1 (218). — Winogradow N. W. 1933. Wozniknowienie nowych swiaziej w zatormożennych uczastkach kory gołownowo mozga. Trudy Fizj. Łab. Ak. Pawłowa 5 (33). (Entstehung neuer Verknüpfungen in gehemmten Bezirken der Grosshirnrinde. Zbl. f. Neur. u. Psych. 1934, 71, 168).

WYKAZ PRAC

I. Wykaz prac

1. Wykaz prac, który jest to...
2. Wykaz prac, który jest to...
3. Wykaz prac, który jest to...
4. Wykaz prac, który jest to...
5. Wykaz prac, który jest to...
6. Wykaz prac, który jest to...
7. Wykaz prac, który jest to...
8. Wykaz prac, który jest to...
9. Wykaz prac, który jest to...
10. Wykaz prac, który jest to...

Prawa różnic płciowych w ubarwieniu owadów
 Les lois de la sexualisation des couleurs chez les Insectes

par

ROMUALD MINKIEWICZ

(Institut Nencki de Biologie Expérimentale, à Warszawa).

I. Introduction.

1. C'est un pur hasard qui nous a mis, un jour, sur la piste en suivant laquelle nous commençâmes à nous orienter dans ce richissime et, semblait-il, inextricable chaos des différences coloristiques entre mâles et femelles des innombrables espèces d'Insectes. Cependant, le hasard, en matière scientifique comme en toute autre, ne peut servir que celui qui en sait profiter, c'est-à-dire, qui se trouve déjà sensibilisé du côté de ce que le hasard lui offre, tout prêt d'y porter attention, capable d'en saisir l'importance. C'est comme ceci que nous nous expliquons notre chance à nous. Sûrement, nous aussi nous aurions passé outre, comme tout le monde avant nous, n'était cette heureuse condition, que, venant, justement, de débrouiller le soi-disant „chaos lumineux de la rétine“ pour en dégager des règles chromatologiques qui lui sont propres¹⁾, venant, également, d'apporter quelques lumières dans cet autre „chaos“ des changements de couleur, chez les Crustacés²⁾ et les Amphibiens adultes³⁾, nous nous trouvions dans un état de parfaite sensibilisation vis-à-vis tout ce qui touchait aux phénomènes chromatiques, dans n'importe quel domaine de leur réalisation. Donc, dans celui des caractères sexuels secondaires, également.

1) R. Minkiewicz. Potentialité autochromatique de l'oeil humain. Chromatopsie autogène, endogène et exogène. I. Au seuil de la perceptibilité. Trav. Institut. Nencki, v. 4, n° 61. Varsovie 1927.

2) R. Minkiewicz. Etendue des changements possibles de couleurs chez l'*Hippolyte varians* Leach. C. R. Ac. Sc. Paris, v. 147, n° 20, 1908. Etude expérimentale du synchromatisme de l'*Hippolyte varians* Leach, Bull. Internat. Ac. Sc. Cracovie, 1908.

3) R. Minkiewicz. Rôle des facteurs optiques dans les changements de livrée chez les Grenouilles adultes. Etude neurobiologique. 5 planches hors texte dont une en couleurs. Acta Biol. Experim. v. 8. Varsovie, 1933.

Voici, comment les choses se sont-elles passées.

2. Un couple de la *Myrmosa brunripes* Lepel. (*Hymen. Vespiform.*) — espèce, semblait-il, absolument inattendue¹⁾ dans nos parages — qui venait d'être capturé in flagranti à Kazimierz-sur-Vistule en 1933, attira sur le coup notre attention sur les divergences chromatiques frappantes entre le mâle ailé qui était tout noir et la femelle aptère, à moitié rouge-ferrugineux, et notamment :

	Antennes, base	Mandib.	Thorax	Base de l'abd.	Extrémités
♀ —	rouge	rouge	rouge	rouge	rouge
♂ —	noir	noir	noir	noir	noir

Son congénère, la *Myrmosa melanocephala* F., ainsi que ses plusieurs parents lointains de la famille des Mutillidés (Berland, p. 311 sq., Schmiedeknecht p. 517) étant dans le même cas de gynaptérie et montrant la même hétérochromie sexuelle (intersexuelle, si l'on veut), nous nous sommes demandé tout d'abord, si ce n'est pas le fait d'avoir perdu, du côté femelle, l'organe du vol et la faculté de voler, qui aurait ainsi amené une perte quasi-simultanée de coloration noire (voire, brune). La supposition semblait être corroborée, prima vista, par le fait bien connu des myrmécologues, que les ouvrières d'un bon nombre de nos Fourmis d'Europe (la plupart des *Myrmicinae*²⁾, le *Liometopum* parmi les *Dolichoderinae*, plusieurs *Lasius* parmi les *Camponotinae*) présentent une coloration globale sensiblement plus claire, comparée à celle des femelles ailées des mêmes espèces — phénomène dit de l'hétérochromie intrasexuelle. Cependant, l'arrêt de développement des organes génitaux, ainsi que le régime de carence à l'époque larvaire, qui, pour une bonne part, sinon entièrement en est responsable, y compliquant beaucoup trop le problème, nous nous reportâmes, pour en trouver solution,

¹⁾ R. Minkiewicz. *Myrmosa brunripes* Lepel. et autres Hyménoptères Aculéates méridionaux ou rares, trouvés en Pologne centrale — en relation avec les aggrégations de nidification respectives. *Fragmenta Faunistica Mus. Zoolog. Polonici*, 2 n° 21, Varsovie 1935.

²⁾ Toutefois, chez certaines *Myrmica* des plus communes c'est le contraire qui a lieu, l'ouvrière s'y trouvant, globalement, plus brune, comparée à la femelle (abdomen, pattes, pétiotes, et thorax, une partie de métathorax exceptée).

à une comparaison directe de la coloration des deux sexes ailés, chez les Fourmis. Celle-ci nous ayant fait voir aussitôt une divergence de teinte sexuelle (entre mâles et femelles) de beaucoup la plus répandue parmi les Formicides, souvent bien plus accentuée que ne l'était celle entre femelles ailées et ouvrières et, toujours, dans le sens de l'accroît d'intensité mélanique du côté mâle¹), force nous était d'abandonner, et définitivement, notre hypothèse provisoire.

3. Entre temps, le hasard des trouvailles qui, cette fois, s'était mis exprès à nous servir, vint mettre dans nos mains deux nouveaux hôtes fort rares en Europe Centrale: un Pompilide, la *Poecilagenia rubricans* Lepel., et un Chryside, l'*Hedychrum chalybaeum* Dahlb.²), tous deux à l'hétérochromie sexuelle fort marquée et, ce qui se révéla ensuite d'une importance de tout premier ordre, chacun dans un autre secteur chromatique, à savoir: le premier, dans celui du clair-obscur, tandis que le deuxième dans celui des chromas s. str., par conséquent, chacun suivant une direction de divergence qui lui était propre, et notamment:

<i>Poecilagenia rubricans</i> :	Thorax	Abdomen, apex	Extrémités
♀ —	rouge	rouge	brun
♂ —	noir	noir	noir

le reste du corps étant noir, ou presque, dans les deux sexes (Schmiedeknecht, p. 605);

<i>Hedychrum chalybaeum</i> :	Tête, Pro- et Mésonotum, Scutellum, Abdomen
♀ —	or rouge " " "
♂ —	du vert-doré jusqu'au bleu-violet foncé

les parties restantes, les extrémités y incluses, présentant, dans les deux sexes, une coloration semblable et pouvant varier entre le vert-doré et le bleu-violet foncé (Trautmann, p. 77).

¹) Ainsi, p. ex. les sexes ailés du *Leptothorax chlypeatus* jusque là inconnus et que nous avons eu la chance de trouver en abondance dans des nids se préparant à faire l'essaimage, au mois d'Août 1934 (R. Minkiewicz: *Myrmosa brunripes* etc., 1935, loc. cit., p. 199), présentent des divergences chromatiques sexuelles comme il suit:

	Tête	Vertex	Pro-et Mésonotum	Métanot.	Abdomen	Pétioles
♀ —	jaune-rougeâtre	brun	jaune-rougeâtre	brunâtre	jaune	j.-brunâtre
♂ —	brun-noir	br.-noir	brun-noir	br.-noir	br.-noir	rouge-brun

²) R. Minkiewicz. *Myrmosa brunripes* etc., loc. cit. pp. 201—202.

La première de ces intéressantes espèces, en nous confirmant la justesse de la voie chromatologique choisie, nous poussa ainsi à poursuivre nos recherches sur l'extension taxonomique du phénomène de mélanotropisme de la coloration mâle, d'abord à travers les familles d'Hyménoptères (Sphégydes, Pompilides, Scolioïdes, Euménides, Apides, Formicides, Ichneumonides, Chalcidoïdes et Tenthredinides) et ensuite, à travers les ordres d'Hexapodes disparates (Hémiptères, Coléoptères, Diptères, Orthoptères, Ephéméroïdes, Trichoptères, Copéognathes et, surtout, Odonates et Lépidoptères). Ce qui finit par nous amener à formuler notre première loi de l'hétérochromie sexuelle, celle qui régit le clair-obscur des teintes, et que nous avons appelée loi du mélanotropisme de la coloration mâle.

4. La deuxième des espèces précitées, l'*Hedychrum chaelybaeum*, demeurait tout à l'écart de cette voie. Son hétérochromie sexuelle, bien qu'elle soit des plus prononcées, n'était plus du domaine des divergences d'intensité des teintes. Il ne s'y agissait nullement de simple accroît d'une pigmentation mélanique, du côté mâle, mais bien d'une coloration qui se montrait qualitativement différente de celle de la femelle, dans le sens strict des qualités spectrales (des chromas). Qu'en fallait-il penser? Et d'abord, n'était ce pas un cas isolé? Une confrontation avec d'espèces voisines s'imposait de toute urgence. Voici ce qu'elle donna.

L'*Hedychrum nobile* Scop., espèce commune dans nos parages et y vivant en coucou chez le *Cerceris quadrifasciata* Panz.¹⁾, présente la même divergence²⁾ que celle de l'*H. chaelybaeum*, seulement les territoires de l'organisme qui en sont affectés, s'y trouvent sensiblement plus restreints, à savoir:

	Pro- et Mésonotum
♀ —	rouge d'or
♂ —	bleu (parfois, vert-doré).

Les choses vont de la même manière chez plusieurs espèces d'*Euchroeus* et de *Pseudochrysis*, sauf pour l'étendue et la localisation des territoires affectés de divergence chromatique,

¹⁾ R. Minkiewicz, *Myrmosa* etc., pp. 194—196.

²⁾ Trautmann, p. 74.

qui varient d'une espèce à une autre. Ainsi, p. ex. chez l'*Euchroeus Doursi* Grib. (Trautmann, p. 85) l'hétérochromie sexuelle gagne toute la superficie de l'organisme et presque uniformément, la femelle ayant le corps jaune d'or (à l'exception du métanotum qui est vert-doré) et les extrémités partie jaune d'or, partie vert-doré, tandis que le mâle revête partout une coloration bleu-foncé, ou noir-violet. Par contre, chez le *Pseudochrysis marqueti* Buyss. (Trautmann p. 101) la sexualisation des couleurs ne touche qu'une restreinte partie de la surface dorsale du corps, et n'y développe qu'une faible amplitude chromatique, à savoir :

	Pro- et Métanotum	Abdomen, I tergite	Abdomen, II—III tergites
♀—	vert, à reflets d'or	jaune d'or	j. d'or, avec bande vert
♂—	vert-émeraude	vert-émer.	vert-émeraude

Ainsi, nous entrevîmes déjà notre future deuxième loi de l'hétérochromie sexuelle.

5. Cependant, rien qu'à constater les faits impressionnants que l'on vient de lire, une question n'a pu manquer de surgir : les divergences sexuelles strictement chromatiques, suivent-elles toujours une direction janthinotrope, le mâle revêtant nécessairement les couleurs plus rapprochées du bout violet du spectre solaire, comparativement à celles de la femelle ? Dans la famille des Chrysidés ceci semblait certain, mais chez d'autres Insectes à couleurs bariolées ? chez les Chalcidoïdes, p. ex. parmi les Hyménoptères ? chez les Lépidoptères ? ou bien, chez les Odonates ?

En matière d'Odonates, je me suis rappelé aussitôt que, déjà en 1920, lors de mes longs séjours réitérés aux bords de divers lacs du district de Suwalki (où j'avais cherché un emplacement convenable pour notre future Station Hydrobiologique dont je venais de plaider la nécessité pour mon pays rénaissant), j'étais vivement frappé des divergences chromatiques entre mâles et femelles d'innombrables Libellules, Agrions et Callopteryx, observés in copula sur les roseaux, ou dans les herbes. Cependant, en fait de direction spectrale de ces divergences, mes souvenirs d'alors n'étaient pas à même de me dire rien de précis. C'est qu'à cette époque lointaine, ma pensée chromatologique n'a pas encore été sensibilisée de ce côté. Pourtant, c'est bien là que résidait le point central du problème. Et les

Odonates, justement, représentent un ordre d'Hexapodes où ce problème se prête le mieux à être solutionné. Nulle part, les rapports coloristiques n'étant aussi simples et nets, ni les tendances tropiques des teinte mâles aussi aisées à dégager, du moins chez un certain nombre de nos espèces des plus communes. Tels, pour ce qui touche le janthinotropisme de la coloration mâle, les monochromes et métalliques Agrions, p. ex. *A. elegans* Lind., *puella* L., *mercuriale* Charp., *hastulatum* Charp., dont la coloration globale du corps est verte dans le sexe femelle et bleue dans le sexe mâle (Tümpel, texte et planches).

6. Cependant, le janthinotropisme n'est pas le seul à représenter les tendances mâles de l'hétérochromie, chez les Odonates, bien s'en faut! Voici, les Libellules du sous-genre *Symptetrum*: le *S. pedemontanum* (All.), *depressiusculum* (Selys), *flaveolum* (L.), *fonscolombei* (Selys), *sanguineum* Mill., *meridionale* (Selys), chez lesquels la divergence qui y porte surtout sur l'abdomen¹), est de l'ordre: jaune (jaunâtre, jaune-brunâtre, brun-jaunâtre) chez la femelle, et rouge chez le mâle. Or, cette direction de la divergence chromatique étant juste l'inverse de ce que préconisait notre deuxième loi (l'érythrotropisme, au lieu de janthinotropisme!) notre édifice à peine ébauché et dont nous étions déjà si fier, semblait s'écrouler. Car, enfin, si la direction de la divergence sexuelle dépendait surtout des facteurs génétiques et taxonomiques, notre fil d'Ariane de nouveau nous échappait, et tout allait retomber dans le chaos d'antan. Et les choses semblaient bien reprendre cette décevante allure, vu, que dans le même genre *Libellula* à tant d'espèces érythrotropes (du côté mâle) que l'on vient de voir, les formes à mâles janthinotropes ne manquent guère. Tels, les sous-genres *Libellula* s. str. (*L. fulva* Mill., p. ex.) et *Orthetrum* (*O. cancellatum* Newm., *brunneum* Fonsc). Il y a plus. Parmi les espèces que les taxonomistes considèrent comme strictement apparentées et réunissent dans le sous-genre *Leucorrhinia*, les unes (*L. dubia* Lind. et *rubicunda* L.) présentent une divergence érythrotrape,

¹) Mais, parfois aussi sur le thorax (*S. flaveolum*), sur la tête (*S. pedemontanum*), et même sur les yeux (*S. sanguineum*) et le ptérostigme (*S. striolatum* Charp., *sanguineum*, *pedemontanum*) (Tümpel).

bien que celle-ci ne porte que sur une infime partie de l'organisme¹⁾, tandis que les autres (*L. albitrons* Burm. et *caudalis* Charp.) aient des mâles janthinotropes, à l'abdomen noir saupoudré de bleu, celui des femelles portant des taches jaunes, ou brun-jaunâtre, sur fond noir.

Vous voyez d'ici, il y avait bien de quoi être perplexe, et du plus fort. De fait, bien des mois se sont écoulés en méditations troublantes et recherches passionnées avant que je n'eusse dégagé cette notion fondamentale, pourtant si simple! à savoir: que la direction de la divergence chromatique sexuelle ne relève pas des spécificités taxonomiques de l'organisme considéré, mais bien de la catégorie des couleurs intéressées, de leurs propriétés phaenogénétiques (d'après la terminologie de Valentin Haecker), de leur nature tissulaire (structurale, pour les unes, pigmentaire, pour les autres, ou bien mixte, pour certaines autres), de leur déterminisme physico-chimique, enfin²⁾.

Ceci établi, tout me devint clair, du coup. L'on comprendra aisément, que, dans l'exultation d'une joie de chercheur, je m'étais mis à répéter de haute voix, et à maintes reprises, le magnifique distique de Poppe, inscrit sur un mur de la maison de Newton et qui se termine par cet accent sublime: „And all is light!“

7. Voici mon fil d'Ariane retrouvé, et tout devint lumière dans ce formidable chaos des divergences de coloration sexuelles, qui m'avait tant éprouvé plusieurs années durant. Car,

¹⁾ À peine, quelques taches sur certains tergites abdominaux, chez la *L. dubia*, ou bien le ptérostigme seul, chez la *rubicunda* (Tümpel p. 42).

²⁾ Cette notion primordiale, je ne l'aurais, certainement, pas pu dégager, sans m'avoir reporté à des Oiseaux, d'abord par simple curiosité d'aller voir ce qui se passe, en fait de l'hétérochromie sexuelle, dans cette classe d'animaux, si éloignée taxonomiquement de celle d'Hexapodes, et si riche en colorations les plus bariolées du monde. Y ayant trouvé les phénomènes tropiques absolument identiques à ceux que présentent les Hexapodes, et les mêmes problèmes à solutioner de toute urgence, j'ai passé une bonne année à les étudier, dans cette classe de Vertébrés. Les résultats, on les trouvera dans un travail à part qui paraîtra dans les Annales du Musée Zoologique Polonais, à Warszawa.

une fois que chacune des catégories de couleurs animales suive fatalement, lors de son évolution phaenogénétique sexuelle, une direction tropique déterminée et qui lui soit propre de par sa nature physique ou chimique, il est évident que, le nombre des divergences chromatiques représentées dans un groupe taxonomique, voire même dans un même organisme mâle, ne relève que du nombre des catégories coloristiques qui y entrent en jeu.

A cet effet, rien de plus instructif et de plus net que ce cas d' *Agrion (Erythromma) najas* Hans em., qui m'avait précisément servi de pierre de touche. Voici, les caractéristiques de son hétérochromie :

Yeux ¹⁾	Thorax	Abdomen, col. globale	Bout d'abdom.	Extrémités
♀ — jaune	vert foncé, strié de jaune	vert métallique	saupoudré de gris ²⁾	jaune, strié de noir
♂ — rouge	vert, saupou- dré de bleu ³⁾	bleu-noir	saupoudré de bleu	noir, avec du bleu

Ici, les yeux, à couleurs pigmentaires et notamment lipochromes qui ne se conservent pas (ou fort mal) après la mort de l'animal, présentent in vivo une divergence érythro trope des mieux marquées, tandis que le reste des territoires à coloration sexualisée fasse apparaître une divergence janthinotrope, relevant de la nature physique des teintes intéressées (en l'espèce, celle du „milieu trouble“). Ainsi, nous touchions notre quatrième loi, celle de l'indépendance mutuelle des tendances tropiques de l'hétérochromie sexuelle, et ce qui s'ensuit, de leur coexistence virtuelle dans un même organisme mâle. Dans le cas de l'*Erythromma najas*, c'est les tendances régies par la II^e et la III^e lois qui coexistent parfaitement. Chez plusieurs Odonates du genre *Aeschna*, l'on remarquera une coexistence parfaite des tendances à l'hétérochromie régies par les lois I^e et II^e, donc celles du mélanotropisme et du janthinotropisme des couleurs mâles. L'*Aeschna juncea* L. nous servira d'exemple :

¹⁾ „Beim lebenden Tier“ (Tümpel, p. 55).

²⁾ „Beim älteren Weibchen“ (ibidem, p. 56), cas tout exceptionnel parmi les Hexapodes, et d'autant plus intéressant.

³⁾ „Beim älteren Männchen“ (ibidem), cas commun chez les Odonates.

	Thorax, espace interalalaire	Abdomen, fond	Abdomen, desseins
♀ —	jaune-vert	brun	jaune, ou j.-verdâtre
♂ —	bleu	brun-noir	jaune, et bleu

Un hasard encore nous a permis, entre temps, d'étudier à notre aise et in vivo un cas pareil dans l'ordre d'Hémiptères Pentatomides, sur une vingtaine des couples d'*Elasmucha betulae* (De Geer), espèce dont nous avons longuement étudié le comportement vu l'intérêt psychophysiologique capital que présentent les soins tout exceptionnels prodigués par l'infatigable mère à sa progéniture¹⁾. Ce cas, le voici :

	Coloration globale de l'organisme	Antennes: base et apex
♀ —	gris jaunâtre et rougeâtre	— ²⁾
♂ —	gris verdâtre et plus foncé, bleuâtre	brun

Un papillon vulgaire, le *Colias myrmidone* Es p. (fam. Pieridae), nous offre un cas de coexistence de la divergence érythrotroupe avec celle mélanotroupe, cas, d'ailleurs, fort commun parmi les Lépidoptères des bien des familles disparates. Voici sa spécification, chez le *Colias myrmidone*:³⁾

	Aile I ^e , col. globale	Idem, bord externe	Aile II ^e , col. globale	Idem, bord externe	Idem, taches
♀ —	jaune	brun, à fenêtres j.	jaune brun	brun à fenêtres	orang.
♂ —	orangé	brun foncé	orangé	noir	—

8. Oui, all is light. Les cas de coloration le plus complexes et, apparemment, le plus embrouillés ne nous étaient pas, désormais, plus difficiles à déchiffrer, en matière de sexualisation, que ceux que l'on vient de voir. Aussi bien, nous avons considéré nos quatre lois pour acquises. Il ne s'agissait plus, maintenant, de chercher après de nouvelles confirmations de ces lois dans de groupes d'Insectes qui n'ont pas encore été passés en revue, mais bien d'aller à la pêche, bien plus tentante et bien autrement fructueuse, des cas qui ne cadraient

¹⁾ (Travail en rédaction. Annotation de 1937).

²⁾ Seul, le bout distal du dernier article du funicule est brun, chez la femelle.

³⁾ Il s'y ajoute un phénomène des plus intéressants, qui cependant n'a pu être compris de nous que bien plus tard, et auquel nous reviendrons dans la suite. C'est celui de la contraction des territoires mélanotropes, chez le mâle, ou mieux, de la dépigmentation de contraste des territoires limitrophes (voir p. 170).

pas avec. Car, de ces cas seuls une nouvelle lumière, voire une nouvelle loi était à attendre, pourvu qu'on fût à même d'en saisir le quid et le pourquoi. De cette pêche in partibus infidelium, à poursuivre laquelle nous n'avons pas épargné nos yeux ni notre temps, l'on va voir dans la suite ce qu'il en resulta.

Et maintenant, passons tout droit à l'énoncé des lois. Ce n'est pas d'un seul coup que nous avons tombé juste sur la formule sous laquelle on les trouvera présentées. Bien d'autres formules ont été successivement adoptées qui se sont ensuite montrées insuffisantes, ou inadéquates de la réalité objective et finirent par être rejetées. Nous n'avons pas à reproduire ici ces tâtonnements et travaux d'approche d'une pensée créatrice visant un but qu'elle s'était proposée à atteindre. Une fois le but atteint, qu'importent les étapes franchies? qu'importe le dur labeur passé d'un chercheur? N'a-t-on pas autre chose à faire, tant qu'on demeure chercheur? Aussi, nous ne présentons nos lois fondamentales que sous leur forme définitive (définitive pour notre part à nous, bien entendu).

II. Enoncé des lois de l'hétérochromie sexuelle.

Première loi, celle du mélanotropisme de la coloration mâle:

Les teintes pigmentaires brunes (grises, jaunâtres ou rous-sâtres) à base des mélanines, sont plus développées chez les mâles que chez les femelles de la même espèce, ou variété.

Deuxième loi, celle du janthinotropisme de la coloration mâle:

Les couleurs purement structurales (dites physiques) considérées chez les mâles, se trouvent toujours être plus développées et plus rapprochées de la limite violette du spectre solaire que ne le sont celles des femelles de la même espèce, ou variété.

Troisième loi, celle de l'érythrotropisme de la coloration mâle:

Les couleurs pigmentaires à caractéristiques optiques de la partie gauche de spectre solaire et, généralement, à base des lipochromes, mais aussi, parfois, à celle des

ptérides, sont plus développées et plus rapprochées de la limite rouge de l'échelle spectrale chez les mâles, que chez les femelles de la même espèce, ou variété.

Quatrième loi, celle de l'autonomie foncière des trois types des divergences chromatiques sexuelles :

Le mélanotropisme, le janthinotropisme et l'érythrotropisme de la coloration mâle portant sur des substrats matériels disparates, demeurent, en cas de coexistence chez un même individu, absolument indépendants l'un de l'autre, ne pouvant s'influencer réciproquement ni dans un sens positif (celui d'évocation, ou d'accroissement de l'amplitude ou de l'extension territoriale), ni dans un sens négatif (celui d'inhibition, ou de limitation de l'amplitude ou de l'extension territoriale).

Délibérément, nous avons affranchi cet énoncé de tout ce qui aurait pu l'embrouiller. C'est afin pouvoir lui conférer le plus de concision possible que nous avons crû utile de le précéder d'une introduction substantielle que l'on vient de lire. Les quelques remarques qu'il demande toutefois, sont à placer maintenant.

Première remarque. Si la première loi parle des mélanines, et non de la mélanine, c'est que la chimie biologique n'est pas arrivée à nous fournir une preuve de leur unité. La multiplicité de leur comportement, chez les Vertébrés seuls, va si loin que, d'après les différences de leurs propriétés optiques et celles de leur solubilité, les chercheurs ont trouvé opportun d'en différencier plusieurs groupes, à savoir: les eumélanines d'un gris-brun varié, les phaeomélanines d'un jauneroix gradué, et même, les leucomélanines tout blanches (V. Häcker, Gortner et autres). Chez les Hexapodes, l'étude relative est bien moins avancée (Marion Newbigin, Urech, Biedermann, cf. aussi Berlese).

Deuxième remarque. La base structurale des couleurs régies par la deuxième loi n'est pas uniforme dans la classe d'Hexapodes. Du point de vue purement physique, tantôt elle repose sur le principe de la diffraction newtonienne sur

de fines mailles réticulaires, tantôt sur celui de la réflexion superficielle, ou bien encore sur celui de l'interférence de réfraction dans les lamelles translucides soit monostrates soit périodiques, doublées ou non d'un écran pigmenté, ou enfin, sur celui du milieu trouble présenté par une couche de matière albuminoïde sécrétée sur la surface de la chitine (cas d'Odonates bleus). Rien que dans l'ordre des Lépidoptères, le mieux étudié à cet effet, la base structurale affecte toutes ces modalités (Spuler, Süffert, Reichelt, Biedermann). Cependant, la loi y est formelle.

Troisième remarque. La pluralité des pigments lipoides (des lipochromes) qui, presque généralement, servent de base aux divergences régies par la troisième loi de la sexualisation chromatique, est notoire (Krukenberg, Hopkins, Urech, Marion Newbigin, v. Fürth, Verne, Wieland u. Schöpf). Cependant, chez des Piérides jaunes, comme p. ex. le vulgaire *Gonepteryx rhamni* L., où, d'après les récents travaux des biochimistes (Wieland, Schöpf u. Becker), la coloration se trouve déterminée par des xanthoptérines à base purique, n'ayant plus rien de commun avec les lipochromes, l'hétérochromie sexuelle n'en est pas moins formellement régie par la loi.

Le côté dynamique du problème faisant objet d'un travail à part, destiné à paraître dans les Travaux du XII Congrès Zoologique International de Lisbonne (I^e Section), nous nous bornons à ces brèves remarques.

III. L'exercice des lois à travers les ordres et familles d'Hexapodes.

1. Extension et fréquence de l'hétérochromie sexuelle.

Faisons remarquer, à l'instant même, que tous les ordres d'Insectes n'ont pas été étudiés d'une manière uniforme, même dans les limites de la Faune d'Europe, objet principal et même, le plus souvent, exclusif de nos recherches. Ce n'est que les Macrolépidoptères qui ont été passés rapidement en revue à travers toutes les faunes du monde, en nous aidant surtout des richissimes Atlas en couleurs de Seitz. D'entre les ordres

européens, nous n'avons étudié d'une manière suivie que ceux de Hyménoptères, Lépidoptères, Orthoptères, Odonates et Coléoptères. Par contre, les Diptères, les Trichoptères, les Hémiptères et les Copéognathes (Psocoïdes) n'ont été que touchés d'une façon plutôt incursive, rien que pour trouver une certitude nécessaire de l'uniformité générale et de la validité de nos lois dans tous les branchements de la classe, tant parmi les Holométaboles que parmi les Hémimétaboles et Amétaboles.

Un fait important à relever de suite, c'est que le phénomène de l'hétérochromie sexuelle n'est nullement obligatoire, bien s'en faut! Même dans les ordres d'Hexapodes, où il est le plus fréquent, tels les Odonates, c'est à peine si la moitié d'espèces s'en trouve affectée. Chez nos Orthoptères, pas plus d'un tiers. Sur quelque quinze cents de Macrolépidoptères d'Europe analysés, nous n'avons trouvé qu'une centaine d'espèces chez lesquelles le phénomène se présente d'une façon bien nette. Chez les Hyménoptères Vespiformes que nous avons passés en revue, mettons quelque six cents au total, il ne s'est trouvé que sur une cinquantaine d'espèces. Parmi nos Coléoptères, un ordre pourtant extrêmement riche en représentants (plusieurs milliers!), l'hétérochromie sexuelle n'a pu être dûment constatée, même avec un concours d'aussi excellents spécialistes que les dr. dr. Jan Kinel, de Lwów, et Szymon Tenenbaum, de Varsovie, que chez une douzaine d'espèces.

Cette présence, ou absence de la sexualisation des couleurs ne relève pas nécessairement des différences fondamentales dans la coloration de divers groupements taxonomiques¹⁾. Dans les limites d'une famille à coloration aussi uniforme, et toute spécifique, que l'est p. ex. celle des Chrysidés (Hymén.), pas plus d'un cinquième d'espèces ne présente le phénomène. Dans la famille des Sphégides (Hymén. Vespiformes), il ne se trouve que tout exceptionnellement, mais il s'y trouve chez quelques espèces.

¹⁾ Bien qu'il y ait des familles à coloration toute à part, comparée à celle de l'ordre dont elles font partie, comme p. ex. les Vanessidae parmi les Lépidoptères, où elle relève des dérivées de la chlorophylle (Marie v. Linden), et dans lesquelles nous n'avons pu déceler trace d'une hétérochromie sexuelle.

Si l'on descend vers des unités taxonomiques encore plus restreintes, tel un genre, voire même un sous-genre, l'affaire ne change pas d'aspect. A côté d'espèces très hétérochromes (selon le sexe), il y en a d'autres qui ne le sont pas du tout. Le cas n'est que trop commun, et dans tous les ordres, et toutes les familles d'Hexapodes. Ainsi, p. ex. sur une dizaine d'espèces du genre *Nysson* (Hymén., Sphegidae), nous n'avons trouvé que deux qui soient hétérochromes, et notamment, les *N. maculatus* F. et *fulvipes* A. Costa. De même, sur trois *Limenitis* (Lépidopt., Nymphalidae) que je connaisse dans notre faune, seul le *L. populi* L. est du cas. Pareillement, d'entre tous les *Psocus* (*Copeogn.*, *Psocidae*), nous ne savons que le *Psocus nebuloso-similis* Steph. qui manifeste une divergence notable, du type mélanotrope, la femelle étant brun-gris, et le mâle bien plus foncé.

Inutile, d'en multiplier d'exemples.

Cependant, si la présence, ou absence du phénomène de l'hétérochromie sexuelle est toute contingente, les caractéristiques de celle-ci ne le sont pas. Une fois présente, la sexualisation des couleurs prend aussitôt un caractère obligatoire, strictement régi par les lois¹⁾.

2. Types tropiques de la sexualisation chromatique.

Bien qu'il n'y ait que trois directions des divergences coloristiques suivant chacune une des trois lois fondamentales, celle qui lui soit propre, l'on conçoit aisément que, en vertu de la quatrième loi (celle de l'autonomie foncière et de la coexistence virtuelle de ces divergences ne pouvant s'influencer l'une l'autre), une infinie variété des cas particuliers de l'hétérochromie sexuelle se laisse prévoir, et se rencontre en réalité. Cependant, cette infinie variété peut facilement être résumée en un nombre restreint des types tropiques que voici.

Premier groupe: types simples, ou pures, essentiellement monotropes, où ce n'est qu'une direction de divergence qui, seule, se trouve représentée sur un organisme mâle. Ces

¹⁾ En fait d'exceptions, ou restrictions, voir un des chapitres suivants.

types sont, pour le moment¹⁾, au nombre de trois, en correspondance des trois sortes de divergences que l'on sait, et notamment: un type mélanotrope, un type janthinotrope et un type érythro-trope d'hétérochromie sexuelle.

Deuxième groupe: types mixtes, où deux, voire même trois directions de divergence se trouvent simultanément représentées sur un organisme mâle. En conséquence, deux sous-groupes y sont à distinguer, à savoir:

a) types ditropes d'hétérochromie sexuelle, qui sont au nombre de trois: un type mélano-janthinotrope, un type mélano-érythro-trope, et un type érythro-janthinotrope;

b) types tripopes d'hétérochromie sexuelle qui, d'ailleurs, pour le moment, ne peuvent être qu'au nombre singulier, et notamment — un type mélano-érythro-janthinotrope.

Ces sept types d'hétérochromie sexuelle sont bien loin d'être représentés, chez les Hexapodes, d'une façon uniforme, pas même approximativement. Le type mélanotrope est de beaucoup le plus fréquent de tous, le type mélano-érythro-janthinotrope de beaucoup le plus rare, disons même extrêmement rare. Chez les Hexapodes d'Europe nous n'en avons rencontré qu'un seul cas certain, et notamment, chez un Lépidoptère Arctiide, l'*Oenistis quadra* L.

Voici ses caractéristiques:²⁾

	Tête et thorax	Aile I ^e , color. globale	Aile I ^e , base	I ^e , bord antérieur	I ^e , tache
♀ —	jaune	jaune	—	—	bleu d'acier
♂ —	orangé	gris-brun	orangé	bleu d'acier	—

Cependant, si les cas des divergences tritropes font pratiquement défaut dans la faune hexapode d'Europe, il n'en est plus de même des faunes exotiques. Rien que parmi les Lépi-

¹⁾ Nous disons „pour le moment“, car si l'on vient découvrir une nouvelle loi de sexualisation, qui aurait régi des couleurs à base d'un pigment à caractéristiques distinctes de celles des mélanines et des lipochromes, l'on aura affaire à un quatrième type d'hétérochromie sexuelle.

²⁾ Le long de tout ce travail, nous ne citons, dans nos caractéristiques, que ce qui a trait directement à de divergences chromatiques sexuelles, omettant tout le reste de la coloration d'une espèce considérée.

doptères des pays chauds le tritropisme abonde, et dans de familles le plus disparates. L'on en n'a que l'embaras de choisir des cas parfaits. Tels, p. ex. les *Morpho cypris*, *Actinote ozomene*, *Megalura marcella*, *Chlorippe ornata* etc. de la faune Américaine (voir Seitz, Bd. 5, Taf. 68, 81, 96, 110 B, 113 C), ou bien le *Charaxes tiridates* de la faune d'Afrique (Seitz, Bd. 13, Taf. 31). Voici leurs caractéristiques abrégées, prises du point de vue qui nous importe :

Morpho cypris W w. :

	Ailes I+II, col. glob.	Partie médiane	Bande	Bord
♀ —	brun	jaune-brunâtre clair	—	j. brunâtr. clair
♂ —	bleu (violacé)	—	jaune	brun-noir

Actinote ozomene God t. :¹⁾

	Aile I ^e , col. globale	I ^e , partie médiane	Aile II ^e , col. globale	II ^e , partie médiane
♀ —	brun-foncé	jaune et j.-rouge	brun-foncé	—
♂ —	noir	rouge	noir	bleu

Megalura marcella Fld r. :

	Ailes I+II, col. glob.	I ^e , bande	II ^e , partie médiane
♀ —	brun-gris	—	—
♂ —	brun-foncé	jaune-rouge	bleu-violet

Chlorippe ornata Fru h st. :

	Ailes I ^e +II ^e , coloration globale	I ^e , bandes	II ^e , bandes
♀ —	brun	jaune+jaune-gris+blanc	blanc
♂ —	brun-foncé	rouge+verdâtre+blanc	verdâtre+blanc

Charaxes tiridates Cr. :

	Corps et antennes, col. globale	Aile I ^e , col. globale	I ^e , taches	I ^e , bord externe	Aile II ^e , bord interne
♀ —	gris-brun	1/2 noir, 1/2 gris-brun	blanc	gris	noir
♂ —	brun-noir	noir-violet	bleu	jaune	brun-rouge

Tels encore, les *Papilio tithonus* Deh. et *P. chimaera*²⁾ Rothsch. de la faune Indo-Australienne (Seitz, Bd. 9, Taf. 4).

Mais, revenons aux Hexapodes d'Europe.

¹⁾ Nous citons le cas fréquent, le mâle de l'*Act. ozomene* présentant souvent des ailes antérieures (I^e) d'une coloration presque identique à celle de la femelle (Seitz, Bd. 5. Taf. 81).

²⁾ Chez ce dernier, s'ajoute, à ce qu'il semble, le phénomène de dé-mélanisation de contraste (voir plus loin p. 170).

Mis à part le type mélanotrope pur qui est fort fréquent partout, les deux autres types monotropes (érythro- et janthino-) ont chacun quelques familles, ou ordres privilégiés où ils sont fréquents, tandis que chez bien d'autres ils manquent totalement, ou presque. Ainsi, p. ex. le janthinotropisme fait défaut chez les Hyménoptères Vespiformes, Apiformes, Myrmécoformes et Ichneumonoides, ainsi que chez les Orthoptères. Par contre, chez les Hyménoptères Chrysidés, il est seul à être représenté. Pareillement, l'érythrotropisme est pratiquement absent chez les Hyménoptères et Coléoptères de nos parages, ainsi que chez le peu d'Hémiptères que nous avons passés en revue. En revanche, il est fort fréquent chez des Lépidoptères des familles disparates, ainsi que chez des Orthoptères.

Les deux types ditropes dont le mélanotropisme fait partie, sont à peu près aussi fréquents que l'érythrotropisme, resp. le janthinotropisme purs et ont également une répartition respective de ceux-ci, à quelques exceptions près. Ainsi, p. ex. le type mélano-janthinotrope est fort commun parmi les Chalcidoïdes (Hymén.) et les Hémiptères, tandis qu'il fait défaut à des Chrysidés (Hymén.) et Orthoptères. Le type mélano-érythro-trope abonde dans toutes les familles de Lépidoptères, tandis qu'il manque pratiquement chez les Hyménoptères, n'ayant été décelé de nous que chez quelques Trichogrammidés (de la superfamille des Chalcidoïdes).

Quant au troisième type ditrope (érythro-janthino-), il est extrêmement rare. Parmi les Hexapodes d'Europe nous n'en pouvons citer que trois cas certains dont un chez les Lépidoptères Lycaenides du genre *Chrysophanus*, et deux autres chez les Odonates Agrionides du sous-genre *Erythromma*, et notamment chez l'*E. najas* Hans. et l'*E. viridulum* Charp. Le cas de l'*Erythromma najas* ayant été analysé dans l'Introduction de ce travail (p. 151), nous n'avons à donner ici que les caractéristiques du *Chrysophanus hippothoë* L. Les voici :

	Ailes I ^e +II ^e , coloration globale	Aile I ^e , bord externe	Aile II ^e , bord externe
♀ —	brun-foncé	jaune-rougeâtre	jaune-rouge
♂ —	rouge-brillant	reflets bleu-noir	reflets bleu-noir

Nous ne savons pas si la chose va mieux chez des Hexapodes exotiques. C'est à chercher. Le *Papilio arriphus* Bsd. de la faune Américaine semble bien être de ce cas, à en juger d'après Seitz, Bd. 5, Taf. 5 d. Voici ses caractéristiques :

	Coloration globale	Aile I ^e , tache	Aile II ^e , tache
♀ —	noir	jaune clair	orangé, et jaune
♂ —	noir	vert	rouge

Afin qu'on puisse se rendre compte de la repartition réelle des types tropiques de l'hétérochromie sexuelle à travers les ordres et familles d'Hexapodes d'Europe, nous avons eu soin de le marquer sur les deux tableaux ci-joints dont le premier (Tableau I) a trait à des ordres, tandis que le deuxième (Tableau II) à des familles étudiées.

Tableau I.

Repartition (et fréquence relative) des types tropiques de l'hétérochromie sexuelle à travers les Ordres d'Hexapodes d'Europe.

	Types simples (=purs)			Types mixtes			
	Erythro-	Jan- thino-	Mélano-	Ditropes			Tri- trophe
				Er+Ja	Er+Mé	Ja+Mé	Er+Ja +Mé
<i>Hyménoptères</i>	—	+	++	—	((+))	+	—
<i>Diptères</i>	—	((+))	++	—	(+)	(+)	—
<i>Coléoptères</i>	—	+	+	—	—	—	—
<i>Lépidoptères</i>	+	+	++	((+))	+	+	((+))
<i>(Trichoptères)</i>	—	—	+	—	+	—	—
<i>(Hémiptères)</i>	—	(+)	—	—	—	++	—
<i>Odonates</i>	+	++	—	((+))	((+))	(+)	—
<i>Orthoptères</i>	+	—	++	—	+	—	—
<i>(Copéognathes)</i>	—	—	((+))	—	—	—	—
<i>(Éphéméroptères)</i>	—	—	(+)	—	—	—	—

NB. La prise d'un Ordre entre parenthèses signifie, qu'il n'a été traité de nous que d'une façon bien insuffisante.

Tableau II.

Repartition (et fréquence relative) des types tropiques de l'hétérochromie sexuelle à travers les Familles d'Hexapodes d'Europe.

Ordre	Famille (ou sous-famille)	Types simples (purs)			Types mixtes			
		Eryth- ro-	Jan- thino-	Mé- lano-	Ditropes			Tri- trophe
					Er+Ja	Er+Mé	Ja+Mé	Er+ Ja+Mé
Hymenoptera	<i>Apidae</i>	((?))	—	+	—	—	—	—
	<i>Sphegidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Pompilidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Myrmosidae</i>	—	—	++	—	—	—	—
	<i>Mutillidae</i>	—	—	++	—	—	(+)	—
	<i>Scoliidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Sapyginae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Chrysidae</i>	—	+	—	—	—	—	—
	<i>Torymidae</i>	—	+	—	—	—	+	—
	<i>Encyrtidae</i>	—	+	—	—	—	+	—
	<i>Callimomidae</i>	—	+	—	—	—	+	—
	<i>Ormyrinae</i>	—	+	—	—	—	+	—
	<i>Aphelinidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>(Trichogrammatidae)</i>	—	—	—	—	(+)	—	—
	<i>Formicidae</i>	—	—	++	—	—	—	—
<i>Ichneumonidae</i>	—	—	+	—	—	—	—	
Diptera	<i>Anthomyidae</i>	—	—	+	—	(+)	—	—
	<i>Syrphidae</i>	—	—	+	—	—	+	—
	<i>Asilidae</i>	—	(+)	+	—	(+)	—	—
	<i>Bibionidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Tabanidae</i>	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Oestridae</i>	—	—	—	—	—	+	—
	<i>Stratiomyidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>Mycetophilidae</i>	—	—	+	—	—	—	—	
Coleoptera	<i>Cleridae</i>	—	—	(+)	—	—	—	—
	<i>Scarabeidae</i>	—	—	(+)	—	—	—	—
	<i>Lymexylidae</i>	—	—	(+)	—	—	—	—
	<i>Oedemeridae</i>	—	(+)	—	—	—	—	—
	<i>Buprestidae</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>Cerambycidae</i>	—	—	(?)	—	—	—	—	

Ordre	Famille (ou sous-famille)	Types simples (purs)			Types mixtes			
		Erythro-	Janthino-	Mé-lano-	Ditropes			Tri-trope
					Er+Ja	Er+Mé	Ja+Mé	Er+Ja+Mé
Lepidoptera	<i>Pieridae</i>	+	-	(+)	-	+	-	-
	<i>Nymphalidae</i>	+	-	+	-	+	-	-
	<i>Lycaenidae</i>	-	+	(+)	(+)	+	-	-
	<i>Drepanidae</i>	-	-	-	-	(?)	-	-
	<i>Lymantriidae</i>	-	-	+	-	+	-	-
	<i>Lasiocampidae</i>	(+)	-	+	-	+	-	-
	<i>Saturniidae</i>	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Notodontidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Taumatopoeidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Geometridae</i>	+	-	+	-	-	+	-
	<i>Arctiidae</i>	+	-	+	-	-	+	((+))
	<i>Zygaenidae</i>	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Cochliidiidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Hepialidae</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>Tortricidae</i>	-	-	+	-	+	-	-	
<i>Pyralidae</i>	+	-	+	-	+	-	-	
(Hemitera)	<i>(Pentatomidae)</i>	-	-	-	-	-	+	-
	<i>Myridae</i>	-	(+)	-	-	-	+	-
Odonata	<i>Libellulidae</i>	+	+	-	-	(+)	(+)	-
	<i>Aeschnidae</i>	-	+	-	-	-	+	-
	<i>Agriionidae</i>	(+)	+	-	(+)	-	(+)	-
Orthoptera	<i>Blattidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Acridiidae</i>	+	-	+	-	(+)	-	-
	<i>Locustidae</i>	+	-	+	-	+	-	-
	<i>Gryllidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
(Cope- ogn.)	<i>Psocidae</i>	-	-	+	-	-	-	-

La lecture de ces tableaux est des plus aisées. Un signe: ++ marquant une fréquence la plus haute, celui de ((+)) la plus basse et même toute exceptionnelle, les deux autres une

*

fréquence intermédiaire entre ces extrêmes, et notamment : + une fréquence moyenne, et (+) une petite. Tout ceci devant être pris cum grano salis et tout relativement, ne pouvant être comparé directement que dans les limites d'une rubrique horizontale, celle d'un ordre sur le I^{er} tableau, celle d'une famille sur le II^e.

Le matériel d'analyse concrèt sur lequel repose l'évaluation comprise dans ces deux tableaux, se trouve consigné presque intégralement sur les sept Tableaux Synoptiques hors texte dont va être question tout à l'heure.

Une remarque. Il se recontre des cas où l'appréciation de la direction de la divergence chromatique, d'après les couleurs seules, sans une étude des pigments respectifs, se trouve fort difficile, voire impossible. Ce sont surtout des cas des teintes jaunâtres-rougeâtres mélangées de gris, ou de brun. La divergence y peut bien être soit érythrolope soit mélanotrope, sans qu'on puisse trancher la question, d'après la phénoménologie seule. Et le moyen de vous procurer des données phéno-génétiques?... Aussi bien, avons-nous pu commettre çà et là une faute d'appréciation du type tropique. Pour la même raison, avons-nous cru opportun de mettre parfois, sur nos tableaux, un signe d'interrogation(?).

3. Localisation des divergences chromatiques sexuelles. Territoires de l'organisme à coloration sexualisée.

Le cas, où la surface tout entière de l'organisme d'un Hexapode eût été affectée d'hétérochromie sexuelle, étant plutôt rare, il est lieu de parler des territoires, sur lesquels celle-ci se trouve localisée. Ces territoires comme nombre, comme étendue relative et comme localisation, peuvent varier à l'infini. Tantôt ce n'est qu'un seul territoire, n'importe son étendue, qui subit l'emprise de la sexualisation chromatique, tantôt ces territoires sont plusieurs et même fort nombreux et disséminés un peu partout à la surface de l'organisme, les extrémités et appendices y compris.

Il y a des cas, où le territoire sexualisé n'est que minime, rien qu'un ptérostigme de Libellule, une valvule supraanale, ou subgénitale d'Orthoptère, ou de Trichoptère, un bout de

tarse ou de scape chez un Chalcidien, un bord apical de tergite chez un Apide, une face, ou un balancier de Diptère, un anneau sur le funicule d'antenne chez un Ichneumon, une bande ou tache, parfois un point presque sur une aile de Lépidoptère.

Cependant, le cas de beaucoup le plus fréquent est celui des territoires sexualisés multiples et dont la repartition varie à souhait. Et puis, le type de divergence chromatique, ainsi que l'amplitude de celle-ci, n'étant pas nécessairement identiques sur les divers territoires d'un organisme, bien le contraire! il s'ensuit bien souvent une mosaïque d'hétérochromie sexuelle bariolée. Et il ne pouvait en être autrement, vu que les points de départ de la sexualisation d'un territoire ne relève que de la catégorie coloristique de celui-ci, donc dépend en dernier lieu des facteurs génétiques.

Il est à peine besoin d'appuyer sur ce fait que, dans toute la classe d'Hexapodes, ni l'étendue (relative, ou absolue) d'un, ou des territoires, ni le nombre de ceux-ci, ni leur localisation n'influent nullement sur l'exercice des lois de la sexualisation chromatique.

Mais, si l'exiguité d'un territoire hétérochrome ne peut rien en fait de sexualisation de celui-ci, elle peut facilement faire échapper la présence du phénomène à l'attention du chercheur. C'est ainsi que nous avons longtemps tenu la plupart d'Acridiens et de Locustiens (Orthopt.) pour dépourvus d'hétérochromie sexuelle avant d'avoir tomber sur ce qui se passe du côté des valvules et des cerci.

La variabilité de la localisation des divergences chromatiques sexuelles diffère beaucoup suivant les Ordres d'Hexapodes, et souvent, suivant les familles d'un ordre. Ainsi, chez les Hyménoptères Aculéates, p. ex., la sexualisation n'affecte, généralement, que le thorax et l'abdomen. Chez les Lépidoptères, pour l'énorme majorité, elle ne porte que sur les ailes, seules. Chez les Odonates, les divergences chromatiques sexuelles se localisent presque toujours sur le corps, seul. Cependant, nous savons des Lépidoptères à hétérochromie sexuelle des parties axiales du corps (*Epinephele*, *Lymantria*, *Selidosema ericetaria*, etc.), et des Odonates, où le phénomène gagne les ailes (*Calopteryx*, *Sympetrum sanguineum*). Les Sphérides (Hymén. Ves-

piformes) ne présentent des divergences que sur la base d'abdomen, ainsi que la plupart des Pompilides (Hym. Vesp.). Mais, voici un des ceux-ci, le *Wesmaëlinus sanguinolentus* F., d'en présenter sur son pronotum et son sègment médiaire.

Parmi tous les Lépidoptères analysés, il n'y a que deux Nymphalides, l'*Erebia glacialis* Esp. et le *Satyrus briseis* L., qui montrent leur hétérochromie sexuelle sur la face inférieure d'ailes, tandis que chez le reste c'est la face supérieure qui, seule, en est affectée.

Et ainsi de suite. Les deux tableaux ci-joints vont donner une notion de la diversité des rapports en question, dans des différents ordres (Tabl. N° III) et familles (Tabl. N° IV) d'Hémapodes.

Tableau III.

Localisation des divergences chromatiques sexuelles sur de divers territoires de l'organisme, suivant les Ordres d'Insectes (avec indication de sa fréquence relative).

	Corps	Yeux	Antennes	Ailes	Extrémités	Vestiture
<i>Hyménoptères</i>	++	—	(+)	((?))	(+)	—
<i>Diptères</i>	+	—	((+))	((+))	(+)	((+))
<i>Coléoptères</i>	+	—	((+))	(+)	(+)	—
<i>Lépidoptères</i>	(+)	—	((+))	++	—	—
(<i>Trichoptères</i>)	+	—	+	—	—	—
(<i>Hémiptères</i>)	+	—	+	(+)	(+)	—
<i>Odonates</i>	++	((+))	—	(+)	—	—
<i>Orthoptères</i>	+	—	((+))	(+)	((+))	—
(<i>Ephéméroptères</i>)	+	—	—	—	+	—

NB. Les signes de fréquence n'ont de valeur comparative que dans une rubrique horizontale; ++ marquant la plus haute fréquence, ((+))-la plus basse.

Tableau IV.

Localisation des divergences chromatiques sexuelles sur de divers territoires de l'organisme, suivant les Familles d'Hexapodes (avec indication de sa fréquence relative).

Ordre	Famille (ou sous-famille)	C o r p s					Appendices			Ve- sti- ture
		Global	Yeux	Tête	Thorax	Abdo- men	Anten- nes	Ailes	Extré- mités	
Hymenoptera	<i>Apidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Sphegidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Pompilidae</i>	-	-	-	(+)	+	-	-	-	-
	<i>Myrmosidae</i>	+	-	+	+	+	+	-	(+)	-
	<i>Mutillidae</i>	+	-	+	+	(+)	(+)	-	+	-
	<i>Scoliidae</i>	-	-	-	+	+	+	-	+	-
	<i>Sapyginae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Formicidae</i>	+	-	+	+	+	+	-	(+)	-
	<i>Chrysidae</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-
	<i>(Ichneumonidae)</i>	-	-	-	(+)	+	++	-	-	-
	<i>Torymidae</i>	-	-	(+)	+	+	+	-	(+)	-
	<i>Encyrtidae</i>	-	-	+	+	(+)	-	-	-	-
	<i>Callimomidae</i>	-	-	-	(+)	(+)	+	-	+	-
	<i>Ormyrinae</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Eulophidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
<i>(Trichogrammae)</i>	-	-	-	-	+	-	(+)	+	-	
Diptera	<i>Anthomyidae</i>	-	-	(+)	+	+	-	-	+	-
	<i>Syrphidae</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-
	<i>Asilidae</i>	-	-	(+)	(+)	+	+	+	+	(+)
	<i>Bibionidae</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-
	<i>Mycetophilidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Stratiomyidae</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Tabanidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Oestridae</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Coleoptera	<i>Cleridae</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Scarabeidae</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	-
	<i>Lymexylidae</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Oedemeridae</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Buprestidae</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-
	<i>Cerambycidae</i>	-	-	-	+	(+)	-	+	+	-

Ordre	Famille (ou sous-famille)	C o r p s					Appendices			Ve- sti- ture
		Global	Yeux	Tête	Thorax	Abdo- men	Anten- nes	Ailes	Extré- mités	
Lepidoptera	<i>Pieridae</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Nymphalidae</i>	(+)	—	—	—	—	(+)	++	—	—
	<i>Lycaenidae</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>(Drepanidae)</i>	?	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Lymantriidae</i>	(+)	—	(+)	(+)	(+)	(+)	+	—	—
	<i>Lasiocampidae</i>	—	—	—	+	+	—	+	—	—
	<i>Saturnidae</i>	—	—	—	—	(+)	—	+	—	—
	<i>(Notodontidae)</i>	+	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Taumatopoeidae</i>	—	—	—	—	(+)	—	+	—	—
	<i>Geometridae</i>	(+)	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Arctiidae</i>	(+)	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Zygaenidae</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Cochliidiidae</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	
<i>Hepialidae</i>	(+)	—	—	—	—	—	+	—	—	
<i>Tortricidae</i>	(+)	—	(+)	+	(+)	—	++	—	—	
<i>Pyralidae</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	
(Tricho- ptera)	<i>(Trichoptera)</i>	—	—	+	—	+	+	—	—	—
(Hemi- ptera)	<i>(Pentatomidae)</i>	+	—	+	+	+	+	+	+	—
	<i>Myridae</i>	+	—	—	+	+	+	(+)	(+)	—
Odonata	<i>Libellulidae</i>	—	(?)	((+))	(+)	++	—	(+)	—	—
	<i>Aeschnidae</i>	—	(+)	((+))	(+)	+	—	(?)	—	—
	<i>Agriionidae</i>	(+)	((+))	(+)	+	+	—	(+)	—	—
Orthoptera	<i>Blattidae</i>	—	—	—	—	(+)	—	—	+	—
	<i>Acridiidae</i>	—	—	—	—	+	(+)	—	—	—
	<i>Locustidae</i>	—	—	—	—	+	—	((+))	—	—
	<i>Gryllidae</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
(Ephem- era)	<i>(Baëtidae)</i>	+	—	+	+	+	—	—	+	—

NB. La prise d'une Famille (ou d'un Ordre) entre parenthèses signifie, que ce groupe n'a été traité de nous que d'une façon toute incursive.

Quant au matériel concrèt sur lequel reposent ces deux tableaux, on le trouvera largement représenté sur des nombreuses rubriques de nos sept Tableaux Synoptiques hors texte. Ces Tableaux Synoptiques renferment à peu près tout ce que nous avons trouvé en matière des divergences chromatiques sexuelles chez nos Hexapodes d'Europe, en tout cas tout ce qui est nécessaire pour que le lecteur puisse s'en faire une notion suffisamment complète. Chaque espèce d'Hexapodes y est traitée séparément, sur une rubrique horizontale à elle. Sur la rubrique, l'on ne trouve marqué que les territoires de l'organisme à coloration sexualisée réellement, chez cette espèce même. Les couleurs de la femelle sont données en haut, celles du mâle en bas¹⁾ de chaque rubrique spécifique, de manière que les caractéristiques de toute divergence locale (son type, son amplitude apparente, sa variabilité s'il y a lieu) puissent être appréciées directement, et comparées de suite à ce que renferment les trois premières rubriques verticales intitulées „Type tropique de la divergence“, ainsi que l'avant-dernière, intitulée „Remarques“.

Il n'est pas exclu que nous avons pu, çà et là, commettre des fautes d'appréciation, ou de définition verbale des couleurs, vu que les teintes soient souvent fort complexes, embrouillées et difficiles à définir, surtout sur les reproductions graphiques des Atlas de couleurs qui, tous, laissent beaucoup à désirer (celui de Spuler bien plus que les autres!).

Les sept Tableaux Synoptiques représentent autant d'Ordres d'Insectes analysés. Les espèces, les genres (ou sousgenres) et les familles d'un Ordre se suivent à la file, verticalement. Les sources de documentation („d'information“) étant indiquées, nous nous crûmes dispensés du devoir d'ajouter les noms d'auteurs taxonomistes.

Faisons remarquer, que, même dans les Ordres (et Familles) le mieux étudiés de nous, tels les Lépidoptères, ou les Hyménoptères, nous ne citons pas toutes les espèces analysées

¹⁾ Ce n'est que çà et là que nous avons cru utile de citer une coloration identique dans les deux espèces (toujours au milieu de la rubrique), afin de servir de repoussoir pour quelque divergence ultérieurement citée.

(sauf pour les Odonates!). Partout, nous omettons celles qui n'apportent rien de nouveau à ce qui est déjà cité.

Le nombre des Trichoptères et Ephéméroptères analysés étant beaucoup trop petit pour être porté sur des tableaux hors texte, nous nous permettons de les citer à l'instant même.

Les Trichoptères, d'après un travail tout récent de Marie Racięcka :

Acrophylax vernalis Dzieǳ.

	Antennes, globale	Ant., anneaux	Appendices préanaux
♀ —	brun-rougeâtre	clair	jaune
♂ —	brun	moins marqué	jaune-rougeâtre

Anisogamus aequalis Klap.

	Tête, coloration globale
♀ —	jaune, pour la plupart
♂ —	brun-noir

Maintenant, un Ephéméroptère Baétide, d'après Leunis :

Cloëon dipterum L.

	Color. globale	Tête et Thorax	Abdomen, c. globale	Apex d'abd.	Extrémités Ie,
♀ —	jaune-rouge	—	—	—	—
♂ —	—	brun-noir	brun-rougeâtre	brun-foncé	gris-jaunâtre ¹⁾
	Extrémités II ^e +III ^e	Appendices caudaux, col. globale		App. caud., anneaux	
♀ —	—	blanc		noir et gris	
♂ —	jaunâtre ¹⁾	blanc		grisâtre (petit nombre) ¹⁾	

4. Phénomène de dépigmentation de contraste, ou de contraction des territoires à coloration sexualisée.

Ce phénomène consiste en ce qu'un plus haut développement localisé de la pigmentation mâle est souvent accompagné de contraction du territoire intéressé, avec dépigmentation totale, ou partielle de l'ambiance, sur une étendue variable, selon le cas.

Le phénomène est d'un grand intérêt physiologique, ou plutôt biodynamique, lorsque l'on ait soin de le mettre en parallèle de bien d'autres phénomènes de compensation, de balan-

¹⁾ Ceci est déjà, probablement, du domaine de dépigmentation de contraste que l'on va voir tout à l'heure.

Tableau V. Cas de dépigmentation de contraste (de compensation) chez des Hexapodes d'Europe.

Taxonomie		Type tropique des divergences globales	Spécification du phénomène de contraste		
Espèce	Famille		Ordre	Territoire	Catégorie pigmentaire
<i>Colias edusa</i> . . .	Pieridae	Lepidoptera	Ailes I ^e +II ^e , bord externe	Mélanines	♀ — brun, large ♂ — noir, plus étroit
<i>Colias myrmidone</i>	"	"	"	"	"
<i>Melitaea didyma</i>	Nymphalidae	"	Aile II ^e , bande	"	♀ — brun ♂ — brun, sur le bord, seul.
<i>Epinephele jurinana</i>	"	"	Aile I ^e , tache	"	♀ — brun, grande ♂ — noir, petite
<i>Taumatopoea processionea</i>	Taumatopoeidae	"	Aile I ^e , base, et bande	"	♀ — brunâtre; et brun ♂ — blanc; brun plus foncé, et blanc
<i>Drymonia chionura</i>	Notodontidae	"	Ailes I ^e et II ^e , bandes	"	♂ — plus claires et plus nombreuses
<i>Bupalus pinarius</i>	Geometridae	"	Aile I ^e , partie médiane, et bande	"	♀ — roux-clair; brun foncé ♂ — jaunâtre
<i>Cacoecia podana</i>	Tortricidae	"	Aile I ^e , bande et tache	"	♀ — brun-roux ♂ — noir (ou noirâtre) bordé de blanc
<i>Leucorrhinia dubia</i>	Libellulidae	Odonata	Abdomen, taches	Lipoides	♀ — jaune d'ocre ♂ — rouge, moins nombreuses
<i>Stenobothrus minutus</i>	Acridiidae	Orthoptera	Aile I ^e , apex	Mélanines	♀ — brun (sur fond brun) ♂ — blanc (sur fond noir)
? <i>Cloëon dipleurum</i>	Baëtidae	Ephéméroptera	Appendices caudaux (anneaux), et extrémités	Mélanines (+ Lipoides?)	♀ — noir et gris (sur fond blanc); jaune-rouge ♂ — grisâtre, et peu (sur f. bl.); gris-jaunâtre

cement et de contraste. Cependant, ne prenant son essor que dans la classe d'Oiseaux, ce n'est pas lieu de le traiter à fond ¹⁾. Nous ne l'avons même pu faire ressortir chez les Hexapodes qu'après que nous venions de l'étudier chez les Oiseaux. Aussi, nous n'avons ici que citer des rares cas, où il paraît être évident chez des Insectes, à côté des quelques autres, où il semble plutôt douteux.

Commençons par les premiers. Presque tous, ils se rapportent à de Lépidoptères, et des familles le plus disparates. Pour ne pas faire double emploi de nos Tableaux Synoptiques, nous mettrons ici de côté tout le concrèt des divergences chromatiques sexuelles, pour ne citer explicitement que ce qui touche directement au contraste de dépigmentation. C'est ainsi qu'est conçu le petit tableau (N° V) qui suit. L'on y voit, à côté d'une dizaine de nos Lépidoptères d'Europe, encore un Odonate, un Orthoptère et un Ephéméroptère, tous de nos parages. Chez presque tous ces Hexapodes (la *Leucorrhinia dubia*, la seule exceptée), c'est la coloration mélanique qui subit une dépigmentation partielle de compensation, n'importe le type tropique des divergences globales de l'espèce, qui puisse être simple ou bien mixte, pourvu que le mélanotropisme y fasse partie. Cependant, le cas de *Leucorrhinia* (Odon.) fait voir, d'une façon bien nette, que la coloration lipoïde soit passible, elle aussi, d'une dépigmentation de compensation, et ceci chez une espèce à divergence sexuelle purement monotrope (érythrotrype).

Le même tableau N° V nous sert de témoin de ce que la localisation du phénomène de dépigmentation soit aussi variable que l'est celle des divergences chromatiques sexuelles. Quant à l'étendue des territoires dépigmentés, elle est en général fort restreinte. Mais, ce n'est pas la règle. Cependant, en cas d'une forte étendue des territoires dépigmentés chez un mâle, le cas peut souvent être sujet à caution. C'est pourquoi, sur le tableau V, nous avons ajouté un signe d'interrogation, au cas de *Cloëon dipterum*, et ceci d'autant plus que les extrémités qui y font partie du phénomène, chez bien des Hexapodes échappent à nos lois d'hétérochromie sexuelle, comme l'on va voir dans la suite.

¹⁾ Ceci fait partie d'un travail d'ensemble, destiné à paraître dans les Travaux du XII^e Congrès Zoologique International, à Lisbonne.

Nous voici amenés à des cas de dépigmentation de contraste douteux. Ceux-ci sont loin d'être uniformes. Une partie prête flanc à de mêmes restrictions et incertitudes que celles qu'offrait le *Cloëon*. Tel, le *Cryptochilus egregius* Lepel. (Hymen., Pompilidae), espèce à mélanotropisme mâle bien prononcé sur le thorax et l'abdomen, mais dont les ailes sont fauves, l'apex brun, chez la femelle, et jaunes, à apex fauve, chez le mâle. Une dépigmentation de contraste n'aurait donc laissé rien à désirer, n'était ce fait, que les ailes de bien d'autres Pompilides (*Priocnemis Vachali* Fertou, *Anoplius nigerrimus* Scopoli etc.) n'offrant point de mélanotropisme des couleurs mâles, soient moins foncées, ou moins enfumées que celles de leurs femelles.

Bien plus nombreuse, et de beaucoup la plus intréressante est la deuxième partie des cas douteux, et notamment celle, où le doute ne porte plus sur le fait même de démélanisation de certains territoires mâles à mélanotropisme net par ailleurs, mais bien sur le pourquoi de cette démélanisation, sur son processus phénogénétique intime. Les exemples suivants, pris parmi nos Lépidoptères d'Europe, vont faire voir de quoi s'y agit-il.

La *Melithaea cynthia* Hb., un Nymphalide à coloration globale des deux ailes ♂ passablement mélanotrope, présente sur ces mêmes ailes plusieurs bandes d'une couleur bien blanche qui, chez la femelle, fait entièrement défaut. Pareillement, mutatis mutandis, chez plusieurs Archilépidoptères Hépiélides dont les uns (*Hepialus sylvinus* L.) à tropisme mixte, double (mélano-érythro-), et les autres (*H. lupulinus* L. et *hecta* L.) à mélanotropisme simple. Le blanc argenté des bandes sur l'aile antérieure chez ces espèces soit fait défaut dans le sexe femelle, étant remplacé par le gris, soit y est moins développé. Or, rien que d'après l'aspect de ce blanc, l'on s'attend à y trouver comme base un pigment blanc, plutôt qu'une démélanisation qui, elle, ne saurait jamais produire un tel effet chromatique. Surtout, lorsque l'on ait jeté les yeux sur le mâle de l'*Hepialus humuli* L. qui, à l'encontre de sa femelle, est d'un blanc-argenté sur ses deux ailes, globalement.

Force nous est donc d'exclure les cas pareils du cadre du phénomène qui nous importe à cette heure-ci. Nous y reviendrons prochainement.

La même chose pour bien des Nomades, parmi les Hyménoptères Apides (*Nomada bifida* Thoms., *jacobeae* Panz., *lineola* Panz. et d'autres encore) à mélanotropisme mâle sur les antennes, la tête et le thorax, et le pseudocontraste de démélanisation, sur le clypéus, les mandibules et les tergites abdominaux. Le même pseudocontraste de démélanisation, et pareillement localisé, chez une foule de Hyménoptères Euménides du genre *Odynerus*, que nous allons traiter explicitement dans un des chapitres qui suivront.

Revenons, pour quelques instants encore, aux cas de dépigmentation de contraste réelle. C'est que plusieurs questions s'y présentent qui méritent d'attirer l'attention des chercheurs. Et d'abord, la question d'extension du phénomène à de types tropiques d'hétérochromie sexuelle autres que ceux qui se trouvent représentés sur notre petit tableau V. Nul doute, théoriquement, quant au type tritrope (mélano-érythro-janthino-), puisque la mélanisation des teintes mâles en fait partie intégrale. En réalité, nous n'en avons pas rencontré chez nos Hexapodes d'Europe, mais les faunes exotiques n'en manquent pas, du moins celles de Lépidoptères. Voici quelques exemples pris çà et là parmi les Papilionides :

Papilio autumnus Stgr. d'Amérique (Seitz, Bd. 5. Taf. 3):

	Coloration globale	Aile I ^e , taches	Aile II ^e , taches	Aile II ^e , bord interne
♀ —	brun	jaune-clair	jaune-rouge	brun
♂ —	brun-noir	vert	rouge-écarlate	bande blanchâtre

Même chose chez les *P. erythrus* R. et J., *phalias* R. et J. etc. de la même faune Américaine (ibid. Taf. 3 et 4). Pour celle de l'Indo-Australie, le *Papilio chimaera* Rothsch. (Seitz, Bd. 9. Taf. 4 b) dont voici les caractéristiques d'hétérochromie sexuelle :

	Coloration globale	Aile I ^e , taches	Aile II ^e , plage	Aile II ^e , frange	Abdomen, tergites
♀ —	brun-noir	gris	gris-jaunâtre	gris-noir	brun-noir, à stries jaunes
♂ —	noir	vert	vert et j. d'or	saumon	jaune, bordé de noir

à moins, toutefois, que cette dépigmentation ne soit qu'apparente, c'est à-dire, relevant d'effets purement structuraux (physiques), ce que, d'après les figures seules, nous ne sommes pas à même de trancher. A d'autres, de le vérifier.

Pour ce qui est du cas des divergences sexuelles mélanojanthinotropes, nul doute encore, théoriquement, que le phénomène de dépigmentation de compensation ne s'y trouve.

En pratique, c'est plus difficile. Parmi les Insectes d'Europe nous ne pouvons indiquer nul cas certain. Cependant, ceux-ci semblent bien se présenter chez des Papilionides exotiques. Tels, les *Papilio poseidon* Dbl., et *urvilleana* Guér., de la faune Indo-Australe (Seitz, Bd. 9, Taf. 2), à la même réserve près que nous venons de formuler pour le *P. chimaera*, et concernant le même territoire du corps.

Et maintenant, un problème de surgir, et des plus intéressants, tant du point de vue de la phénogénèse que de celui de la bio-dynamique. A savoir: une décoloration de compensation, peut-elle envelopper les couleurs structurales? Peut-on en rencontrer des cas chez des espèces à hétérochromie sexuelle purement janthinotrope? Hélas! durant nos recherches des dernières années nous n'y avons pas encore pensé. Faisons remarquer toutefois, qu'une constatation du phénomène de décoloration structurale, s'il y en a, ne serait aisée que là où les couleurs physiques ne sont pas accompagnées d'écran pigmenté. Dans le cas contraire, il serait extrêmement difficile d'en différencier ce qui y aurait été dû réellement à l'effet de décoloration structurale de ce qui réleverait d'une dépigmentation possible de l'écran.

5. Amplitude des divergences chromatiques sexuelles; ses modalités et variations; ses rapports avec le degré de sexualisation chromatique.

De trois questions qui se présentent de ce chef et qui, d'un premier abord, peuvent ne paraître qu'une seule et même, mais qui sont, pourtant, bien distinctes l'une de l'autre, à savoir: l'amplitude des divergences chromatiques sexuelles, le degré de sexualisation des couleurs d'un organisme mâle, ou d'un territoire de celui-ci, et le potentiel de sexualisation de cet organisme, nous ne nous occuperons explicitement que de la première, la seule qui nous soit accessible directement, sans avoir recours à des procédés d'expérimentation. Quant aux deux autres, nous ne ferons que d'en délimiter d'avec celle-là.

L'amplitude d'une divergence chromatique sexuelle, c'est la distance qui sépare la coloration mâle d'un territoire de celle de la femelle, distance évaluée tant au sens d'intensité (satu-

ration, densité) qu'à celui d'intervalle chromatique sur l'échelle spectrale.

Ici encore, il est à distinguer entre une amplitude immédiatement donnée, purement phéno-logique et apparente, qui, souvent, ne soit que dérivée et composite, donc toute secondaire, et une amplitude réelle et primaire, parce que relevant droit des propriétés tissulaires intimes de chacune des catégories fondamentales de la coloration des Hexapodes, soit donc des pigments mélaniques seuls, soit des ceux lipoides (ou bien, parfois, des ptérines) seuls, soit enfin des „structures“, mais toujours d'une variable matérielle déterminée.

Pratiquement, l'on n'a affaire à l'amplitude réelle que dans le cas d'un type d'hétérochromie sexuelle parfaitement monotrope, ou, mieux, que sur des territoires à coloration simple. Cependant, même dans ce cas, l'amplitude se montre extrêmement variable, non pas seulement d'une espèce à une autre (sans parler déjà des groupements taxonomiques plus élevés), mais bien aussi sur un même organisme, d'un territoire à un autre. C'est bien manifeste, p. ex. chez des Hyménoptères Chry-sides qui, l'on se rappelle bien, ne présentent que du janthino-tropisme de la coloration mâle.

L'on n'a qu'à jeter les yeux sur nos Tableaux Synoptiques hors texte, pour prendre aussitôt conviction que la variation réelle de l'amplitude apparente des divergences chroma-tiques sexuelles à travers les Ordres d'Hexapodes ne se laisserait pas épuiser. Aussi donc, nous n'avons qu'à citer quelques exemples de ses extrêmes, pris çà et là parmi les espèces dis-parates montrant tantôt un tantôt un autre des types tropiques des divergences, et que nous avons réunis sur des petits tableaux ci-joints (No VI et VII).

Sur les deux tableaux suivants (No VIII et IX) nous don-nons quelques exemples d'une autre modalité de variation, et notamment, sur le tableau VIII, ceux d'amplitude uni-forme (ou presque) sur tous les territoires affectés ¹⁾ d'hété-

¹⁾ Nous ne tenons compte que de ceux-ci, car, si l'on avait à parler de tous les territoires de l'organisme, inclusive ceux qui présentent une amplitude nulle, étant homochromes dans les deux sexes, l'on aurait ja-mais plus affaire à des cas d'amplitude uniforme s. str., ou tout exception-nellement.

Tableau VI. Exemples d'amplitude maxima des divergences chromatiques sexuelles.

Espèce	Famille	Ordre	Type tropique de la divergence	Territoire de l'organisme	Point de départ (niveau ♀)	Point d'arrivée (niveau ♂)
<i>Sympetrum depressiusculum</i> . . .	Libellulidae	Odonata	Erythro-	Abdomen	jaunâtre	rouge
<i>Hedychrum nobile</i>	Chrysidae	Hymenoptera	Janthino-	Thorax	rouge d'or	bleu
<i>Euchroeus doursi</i>	"	"	"	Corps, global.	jaune d'or	noir-violacé
<i>Lycaena argus</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	"	Ailes I et II, global.	brun	bleu
<i>Crambus orientellus</i>	Pyralidae	"	Mélano-	Aile I ^e , tache	blanc	noir
<i>Monomorium pharaonis</i>	Formicidae	Hymenoptera	"	Global.	jaune-brunâtre	noir

Tableau VII. Exemples d'amplitude minima des divergences chromatiques sexuelles.

<i>Acidalia immutata</i>	Geometridae	Lepidoptera	Erythro-	Ailes I ^e et II ^e	blanc	blanc-jaunâtre
<i>Satyrius briseis</i>	Nymphalidae	"	"	Ailes I et II, face inférieure	jaune-clair	jaune
<i>Oncotylus pyrethri</i>	Myridae	Hemiptera	Janthino-	Global.	jaune sale	jaune-verdâtre (à peine)
<i>Trinicephalus discrepans</i>	"	"	Janthino-Mélano-	Corps	jaune d'ocre	jaune-vertâtre
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	Formicidae	Hymenoptera	Mélano-	Global.	brun-rougeâtre	un peu plus foncé

Tableau VIII. Exemples d'amplitude uniforme (globale) des divergences chromatiques sexuelles.

Espèce	Famille	Ordre	Type tropique de la divergence	Point de départ (niveau ♀)	Point d'arrivée (niveau ♂)
<i>Agrion puella</i>	Agrionidae	Odonata	Janthino-	vert	bleu
<i>Lycaena argides</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	"	brun-clair	bleu-violacé
<i>Gonepteryx rhamni</i>	Peridae	"	Erythro-	blanc-verdâtre	jaune-citron
<i>Argynnis niobe</i>	Nymphalidae	"	"	jaune d'ocre	jaune-rouge
<i>Angerona prunivita</i>	Geometridae	"	"	jaune	orangé
<i>Myrmosa melanocephala</i>	Myrmosidae	Hymenoptera Vespiiformia	Mélano-	rouge-ferrugineux	noir
<i>Lasius umbratus</i>	Formicidae	Hymenoptera	"	jaune-brunâtre	brun-foncé

Tableau IX. Exemples d'amplitudes différentielles (locales) des divergences chromatiques sexuelles.

Espèce	Famille	Ordre	Type tropique	Sexe	Amplitudes territoriales (locales)										
					Globale jaune d'or vert, du bleu	Vertex pourpre	Metanot. vert	Thorax-tache pourpre	Abd., parties pourpre	— ¹⁾	—	—			
<i>Euchroeus purpuratus</i>	Chrysidæ	Hymenopt.	Jantano-	♂ + ♀	Abdom., glob. jaune noir	Tergites, bandes brunâtre	Aile 1e gris-brun	Ai. I, bande noirâtre	Abdomen jaune	—	—	—	—	—	—
<i>Oedipoda variabilis</i>	Aceridiidæ	Orthopt.	Mélano-	♂ + ♀	Tête j.-rougeâtre brun-noir	Vertex brun	Pro. Mesonot. j.-rougeâtre	Metanot. brunâtre	Abdomen jaune	Petiolus j.-brunâtre rouge-brun ²⁾	—	—	—	—	—
<i>Leptothorax clypeatus</i>	Formicidæ	Hymenopt.	Mélano-	♂ + ♀	Alles, glob. brun-noir brun-noir	Ai. I, bandes br.-roussâtre	Ai. I, face inférieure roussâtre rouille	Ai. II face infér. noir-grisâtre noir	Ai. II, bande plus claire	—	—	—	—	—	—
<i>Erebia glauciatis</i>	Nymphalidæ	Lepidopt.	Mélano-	♂ + ♀	Antennes j.-brunâtre brun-noir	Corps, glob. brun	Aile 1, glob. gris-brunâtre rouge	Ai. II, bord externe brun noir	Ai. II, glob. roussâtre rouge	Ai. II, bande brun —	Ai. II, bord externe brun noir	Abd. apex roussâtre	—	—	—
<i>Meiilhaea dictyma</i>	Nymphalidæ	Lepidopt.	Kyphro-Mélano-	♂ + ♀	Antennes testacé brun	Pronotum test. pâle brun-noir	Tubercules — noir	Scutellum rosâtre noirâtre	Scut., ligne plus pâle blanc-vertâ.	Abd., glob. j.-verdâtre noirâtre	Sternites j.-verdâtre verdâtre	—	—	—	—
<i>Conostellus roseus</i>	Myrtilidæ	Hemiptera	Jantano-Mélano-	♂ + ♀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

NB. 1) Un tiret signifie ici, comme dans tous nos tableaux, ce que la couleur demeure identique à celle de la rubrique verticale précédente. 2) L'amplitude de la divergence du pétiole a changé du point d'arrivée.

rochromie sexuelle, tandis que sur celui No IX l'on trouve ceux d'amplitudes différenciées, variant d'un territoire à un autre. Ces dernières peuvent se distinguer, l'une de l'autre, soit par le fait de variation de leur point de départ, seul, chez la femelle (trois premières espèces du tableau IX), soit par le fait de variation simultanée du point de départ et de celui d'arrivée (♂), comme c'est le cas des trois dernières espèces du tableau. Cette variation territoriale de l'amplitude des divergences chromatiques sexuelles peut, chez une espèce donnée, être fort touffue, comme l'on en voit chez le *Conostethus roseus* du tableau. L'on en trouverait bien d'autres, si l'on veut s'adresser à nos Tableaux Synoptiques hors texte.

Outre ces modalités de l'amplitude d'hétérochromie sexuelle, l'on a affaire encore à deux autres, celle d'une variabilité individuelle génétique, *intra speciem*, et celle d'une variation individuelle *intra vitam*, avec de l'âge.

La première se rencontre dans tous les Ordres d'Insectes et dans bien des Familles d'un Ordre. Cette variabilité d'amplitude spécifique de la divergence chromatique sexuelle peut avoir pour base soit une variabilité de coloration au point d'arrivée de l'amplitude, du côté mâle (cas qui semble être de beaucoup le plus fréquent), soit celle au point de départ, chez la femelle, soit enfin celle des deux côtés, simultanément (cas de beaucoup le plus rare, à ce qu'il paraît).

Comme produit d'une variabilité des couleurs mâles, nous avons noté des variations d'amplitude de la divergence janthinotrope chez bien des Hyménoptères Chrysidés (*Holopyga fervida*, *Hedychrum chalybaeum*, *Euchroeus doursi*, *consularis* et *limbatus*, *Spintharina vagans*, *Tetrachrysis fulgida*-tous d'après Trautmann, et chez quelques Chalcidoïdes (*Monodontomerus obscurus*, *Diomorus calcaratus*). Puis, celles de la divergence mélanotrope chez quelques Lépidoptères des familles disparates (un Nymphalide, *Limenitis populi*, un Notodontide, *Drymonia chaonia*, deux Lymantriides: *Euproctis chrysorrhoea* et *Portesia similis*), chez un Diptère Asilide (*Saropogon comosus*), chez des Orthoptères Blattides (*Ectobia ericetorum*) et Acridiides (*Oedipoda variabilis*), chez un Coléoptère Lymexylide (*Hylecoetus dermestoides*), enfin. Quant à la divergence érythrotroupe, nous n'avons pu noter de varia-

tion d'amplitude, au point d'arrivée, que chez un Orthoptère Acridien, le *Stenobothrus rufipes*.

Comme produit d'une variabilité des couleurs femelles, nous n'avons à citer les variations d'amplitude de la divergence érythrotrape que chez deux Odonates Agrionides (*Pyrrhosoma tenellum* et *minium*) et chez un Diptère Asilide, la *Dioctria flavipes*. Pour celles de la divergence janthinotrope, plus qu'un seul cas, celui de l'Hyménoptère Chalcidien, *Diomorus collaris*. Pour celles de la divergence mélanotrope, plusieurs Vespiformes disparates (*Pompilus republicanus*, *Mutilla rufipes*, *Myzine tripunctata*, un Scoliide, celui-ci), un Diptère Asilide (*Dioctria atricapilla*), un Orthoptère Locustide (*Barbitistes cinereus*), et c'est tout.

Comme produit d'une variabilité chromatique des deux côtés, à la fois, ♀ et ♂, les variations d'amplitude de la divergence sexuelle ont été notées de nous dans trois cas de janthinotropisme, à savoir: chez la *Tetrachrysis maculipennis* (Hymén.), l'*Ormyrus punctiger* (Hymén. Chalcid.) et l'*Ino globulariae* (Lépid. Zygaenide), dans un cas de mélanotropisme, chez le Blattide *Ectobia livida*, et dans un cas de tropisme mixte, mélano-janthino-, celui de l'Hémiptère Myride, *Conostethus roseus*¹⁾.

Cette énumération ne veut pas dire du tout, qu'en dehors des cas précités l'on ne puisse trouver d'autres, et dans les mêmes familles d'Hexapodes. Le contraire est bien plus probable. Tout dépend ici des sources d'information. Nous n'avons noté que ce qui attira notre attention, dans les sources de documentation à nous accessibles et que l'on trouvera citées à la fin de la présente étude.

Pour le détail de ces variations génétiques intra speciem, l'on voudra se reporter à nos Tableaux Synoptiques, où l'on trouvera toutes les espèces énumérées, chacune selon la famille et l'ordre dont elle fait partie. Ici, nous n'avons que faire re-

¹⁾ Ce cas nous fait remarquer, que dans l'énumération qui précède nous avons oublié plusieurs exemples des divergences mixtes, mélano-janthinotropes, parmi les Hémiptères Myrides, tantôt se rattachant à des variations d'amplitude au point de départ de celle-ci (*Pronototropis punctipennis*, *Tinicephalus discrepans*), tantôt à celles au point d'arrivée (*Macrotylus paykulli*).

lever ce que ces variations ont pour effet tantôt une exagération de l'amplitude de la divergence chromatique sexuelle, soit globalement soit sur un des territoires sexualisés, souvent jusqu'à son maximum possible, tantôt, au contraire, un abaissement de celle-là, parfois, jusqu'à l'annulation (c'est-à-dire, jusqu'à perte de toute divergence sexuelle, chez l'individu donné, ou sur un territoire déterminé de celui-ci). Cependant l'on s'abstiendra d'en tirer cette conclusion que l'on ait ici un moyen pour apprécier le degré de sexualisation d'un organisme hexapode. Car l'affaire n'est pas si simple du tout, comme elle pourrait le paraître *prima vista*, et voici pourquoi.

Premièrement, s'agit-il d'une sexualisation chromatique du côté mâle, ou bien de celle du côté femelle? ou, peut-être, des deux côtés, à la fois? Il faudrait le savoir net, puisque il importe de décider, d'où l'évaluation du degré de sexualisation devrait-elle partir¹⁾. Ceci revient à la nécessité de préciser le sens strict de la direction des processus phénogénétiques qui, lors de l'évolution postembryonnaire resp. métamorphotique, servent de base à des divergences chromatiques sexuelles, à savoir: montent-ils, chez les Hexapodes, du niveau femelle à celui du mâle, ce qui équivaldrait à une masculinisation des teintes spécifiques? ou bien régressent-ils du niveau mâle à celui de la femelle, ce qui répondrait à une féminisation des teintes spécifiques?

Le fait de l'autonomie foncière de la métamorphose des Hexapodes, qui semble être acquis définitivement après les recherches expérimentales de Oudemans, 1894, de Kellog, 1904, de Meisenheimer, 1910, de Stefan Kopeć 1911—1927, et d'autres encore, ne nous permet que présumer de la nature primaire et prégonadale²⁾ de leur hétérochromie sexuelle, sans pouvoir en tirer une conclusion sur

¹⁾ Ce qui pour l'évaluation de l'amplitude des divergences importe peu.

²⁾ Ou apogonadale, sinon franchement apohormonale, si l'on voudrait tenir compte des certaines possibilités d'influences hormonales autres que celles qui émanent des glandes sexuelles, possibilités suggérées par Spett, 1930, Goldsmith, 1931, et Iwanoff et Mestscherskaïa, 1935 (cf. ces derniers auteurs), sans qu'ils aient pu appuyer leurs suggestions sur des faits concrets. (Ceux-ci viennent d'être fournis, enfin, par Wigglesworth, 1934, et Fraenkel, 1935. Annot. ultér., 1937).

le sens de la direction réelle de celle-ci. Cependant, dans les faits histo-embryologiques fournis par bien d'auteurs, surtout par Marie v. Linden et Reichelt, en partie par Hasebroeck (cf. aussi Spuler et M. Hering), sur les stades que traversent les couleurs des différentes catégories phénogénétiques lors de l'évolution normale des Hexapodes, comparés à ceux de Federly et Cosmisky (cf. Reichelt) lors des stades de désintégration expérimentale des mêmes couleurs, l'on semble trouver une base suffisante pour inférer au niveau inférieur (de départ) du côté mâle, ainsi que nous l'avons mis sur nos tableaux. Ceci admis, la question du degré de sexualisation chromatique demeure quand même fort complexe, à savoir:

Deuxièmement, l'évaluation de ce degré ne saurait être faite qu'en comparant les amplitudes de divergence réelles, et dans les limites d'une couleur phénogénétiquement simple, ce qui en dehors du type mélanotrope pur constituerait un cas plutôt rare. Car, comment comparer entre elles, les amplitudes d'une divergence janthinotrope et de celle érythro-trope? ou de celle mélanotrope?

Troisièmement, une comparaison d'amplitudes n'aurait de valeur que si le niveau de la coloration au point de départ demeure constant. Et ceci non seulement pour le cas d'évaluation du degré de sexualisation chromatique des différents individus d'une espèce, mais aussi pour celle du degré de sexualisation des divers territoires d'un organisme.

Quatrièmement, ces deux conditions supposées remplies, il faudrait y ajouter cette troisième, à savoir: le potentiel de sexualisation d'un organisme mâle devrait être supposé constant. Autrement, l'on ne saurait dire ce qu'on apprécie au juste: est-ce le degré de sensibilité des parties colorées intéressées? ou bien le pouvoir sexualisant de l'organisme (son potentiel de sexualisation, lui même)?

En définitive, il s'en suivrait que ce qu'on serait à même d'apprécier par voie de simple comparaison d'amplitudes des divergences, c'est uniquement le degré de sensibilité des divers territoires colorés d'un organisme mâle vis-à-vis l'action sexualisante, le potentiel de celle-ci demeurant pratiquement constant, dans l'enceinte de l'organisme, durant les processus phénogénétiques de la chromatopoïèse définitive préimaginale; et ceci

encore, dans les cas d'espèces à type d'hétérochromie monotrope, seuls.

Cette digression ainsi terminée, reprenons notre énumération des modalités de l'amplitude des divergences, et notamment celles qui se présentent, chez certaines espèces, au cours de la vie individuelle, avec de l'âge des imagos. Il ne s'agit, pour le moment, que des Odonates. Mais, il serait de toute importance d'en chercher ailleurs des faits analogues, vu l'intérêt de tout premier ordre que la question présente, non seulement du point de vue de la fonction chromatobolique, mais aussi et surtout de celui de la fonction sexuelle, chez les Insectes.

Parmi une vingtaine d'espèces européennes d'Odonates dont nous avons pu étudier les manifestations hélikiotiques¹⁾ de l'hétérochromie sexuelle, les trois quarts font partie du type janthinotrope de celle-ci. Le bleu qui y apparaît chez des mâles agés comme produit d'une sécrétion des glandes spéciales, est de nature purement physique et rentre dans la catégorie d'effets du milieu trouble. Ces mâles deviennent alors comme „saupoudrés“ de bleu soit sur l'abdomen seul (la majeure partie d'espèces) soit sur le thorax seul (et notamment, dans l'espace intéralaire, cas de *Ischnura pumilio* et de la *Nehalennia speciosa*) soit, enfin, sur ces deux parties du corps, simultanément (cas de *Orthetrum cancellatum*, de *Erythromma najas*, du *Lestes virens*).

Il est un cas, cependant, où la variation hélikiotique de l'amplitude de l'hétérochromie janthinotrope n'est pas due à l'effet d'un induit protéique superficiel, mais bien à celui d'une évolution tardive des structures cuticulaires. Nous parlons de la *Calopteryx virgo* L. qui, à côté de bien des manifestations constantes des divergences mélando-janthinotropes sur le corps et sur les ailes, acquiert, chez ses mâles agés, encore celle en question, sur la partie médiane des ailes (Tümpel, p. 51).

Cependant, il n'y a pas que l'hétérochromie janthinotrope qui soit passible, chez les Odonates, des variations hélikiotiques. L'on en trouve aussi dans le type érythrotrope, et chez quelques cinq espèces, pour le moins, toutes des Libel-

¹⁾ Hélikia — âge, ou classe d'âge.

lulides, dont quatre font partie du sous-genre *Sympethrum*, et la cinquième est la *Leucorrhinia rubicunda* (L.). Chez celle-ci, c'est le ptérostigme seul qui varie avec l'âge des mâles, tandis que chez celles-là ce soient les parties axiales tantôt l'abdomen (trois espèces) tantôt le thorax, et notamment les bandes latérales.

Pour le détail des variations hélikiotiques de l'amplitude des divergences chromatiques sexuelles, comme pour celui de toutes les autres variations, l'on voudra bien s'adresser à nos Tableaux Synoptiques. Ici, nous n'avons que signaler encore un cas de variation hélikiotique tout spécial et, pour le moment, absolument isolé parmi les Insectes, et même dans la série animale toute entière. C'est le cas de l'*Aeschna cyanea* Müll. (un Odonate encore!), dont la femelle n'acquiert sa coloration sexuelle qu'avec de l'âge, en régressant ainsi sur le tard, de la sorte que dans sa jeunesse imaginaire elle porte des taches bleues sur son abdomen, tout comme le mâle, pour les changer dans son âge mur en vertes. Il serait de toute nécessité de chercher après d'autres cas analogues, parmi les Hexapodes, vu que ceci serait à même de nous faire changer d'opinion sur le point de départ quasi-obligatoire du côté femelle, de l'hétérochromie sexuelle dans cette classe d'animaux. Et ceci d'autant plus, que le cas de l'*Aeschna cyanea* paraît aller à l'encontre de ce qui s'observe chez les femelles des Vertébrés supérieurs, Oiseaux ou Mammifères, qui, en vieillissant, c'est-à-dire, en se soustrayant à l'action freinatrice des gonades, perdent leur livrée hétérochrome pour récupérer celle de l'espèce qui, dans ce cas, est aussi celle du mâle¹⁾.

D'un autre côté, il serait de toute nécessité de procéder au plus vite à une analyse histologique et histochimique de ce qui se passe dans les gonades, non pas seulement chez l'*Aeschna cyanea* ♀, mais également chez les mâles d'Odonates à hétérochromie hélikiotique. Chez ceux-ci comme chez celle-là, il serait infiniment désirable de reprendre les expériences de Oudemans-Kellog-Kopeć sous une forme

¹⁾ D'après les travaux et les conceptions de Pézard et son école, et de Zawadowsky. (Cependant, il serait du plus haut intérêt de savoir quelles sont les manifestations hélikiotiques chez des oiseaux à hétérochromie sexuelle franchement apogonodale, comme c'est le cas des *Pyromelana*, *Quelea* et *Passerina cyanea*, d'après Witschi, 1935—1936).

appropriée à notre problème chromatologique, en essayant de les mener à bien sur des imagos jeunes, un peu à l'instar de ce qu'ont fait, sur des Oiseaux-Gallinacés, Pézard, Sand, Caridroit et d'autres.

6. Cas d'une hétérochromie sexuelle bipartie.

Afin d'avoir un tableau de l'exercice des lois de l'hétérochromie sexuelle aussi complet que possible, l'on ne pourra passer sous silence les cas exceptionnels, il est vrai, cependant se rencontrant çà et là à l'état de nature, des individus qui présentent une divergence de coloration sur les deux côtés de leur organisme, à droite et à gauche, symétriquement par rapport au plan sagittal (rosto-caudal). Ces cas de dissymétrie chromatique latérale, on le conçoit bien, ne peuvent être rien d'autre que ceux de gynandromorphisme latéral (ou biparti).

Délibérément, nous omettons les cas de gynandromorphisme transversal (antéro-postérieur), ainsi que ceux de g. frontal (dorso-ventral) et de g. mixte (en mosaïque) dont on a décrit pas mal d'exemples dans de divers Ordres d'Hexapodes, non qu'il n'y ait là des divergences de coloration sexuelles, mais parce que les territoires hétérochromes mâles et femelles n'y soient plus comparables, les uns aux autres, n'étant plus homonymes, condition — en vertu de la quatrième loi de sexualisation chromatique — sine qua non.

Parmi une douzaine de cas des divergences chromatiques biparties sur lesquels nous avons pu nous renseigner d'une manière satisfaisante, il n'y a que deux qui semblent se dérober à l'emprise de nos lois de sexualisation chromatique, à savoir : celui de l'apide *Xylocopa brasilianorum* L. et celui du pompilide *Pterochilus chevrieranus* Sauss., tous deux décrits tout récemment par Benoist et Berland, 1935. Cependant, ces deux cas touchant justement à des rapports que nous nous sommes réservés au chapitre des „restrictions“, on nous permettra de ne pas y insister pour le moment.

Les cas de gynandromorphisme latéral qui suivent fidèlement les lois de l'hétérochromie sexuelle, se rapportent à plusieurs Lépidoptères disparates, à plusieurs Hyménoptères Aculéates soit Vespiformes soit Myrmécoformes, et à deux Diptères

Brachycères. Tous, sauf un seul (celui de l'*Euchloë cardamines*) présentent une divergence mélanotrope et des plus nettes. L'*Euchloë* présente celle érythrotrope, comme il seyait. Voici leur énumération, accompagnée des noms d'auteurs qui en ont décrit et figuré le gynandromorphisme et l'hétérochromie¹⁾.

Lépidoptères: *Euchloë cardamines* (d'après Wing):

Aile I^e, angle antérieur
moitié droite ♀ — —
„ gauche ♂ — jaune-rouge

Leucophasia sinapis (d'après Wiskott):

Aile I^e,
moitié droite ♀ — —
„ gauche ♂ — tache noire

Colias edusa (d'après Wachtl):

Ailes I^e et II^e, bord externe
moitié gauche ♀ — brun à fenêtres claires
„ droite ♂ — brun-noir uni

Lymantria dispar (d'après Schäffer, et Tiffenbach):

col. globale
moitié gauche ♀ — clair
„ droite ♂ — foncé

Hyménoptères: *Mutilla obscura* (d'après Mäklin):

Thorax
moitié droite ♀ — jaune-rouge
„ gauche (ailée) ♂ — noir

Pseudomethoca canadensis (d'après Wheeler):

col. globale
moitié gauche ♀ — rouge
„ droite (ailée) ♂ — noir

Formica sanguinea (d'après Tischbein u. Klug):

col. globale
moitié gauche ♂ — plus clair
„ droite (ailée) ♂ — noir

¹⁾ La plupart de ces cas se trouve reproduite dans le traité de Meisenheimer (1930, t. II pp. 202—210, fig. 89—93, et 97). Pour la bibliographie, ibid. pp. 552—553.

Polyergus rufescens (d'après Forel):

col. globale
moitié gauche ♀ — jaune-rouge
" droite ♂ — brun

Diptères: *Hydrotaea meteorica* (d'après P. Stein):

col. globale
moitié gauche ♀ — gris
" droite ♂ — noir

*Drosophila melanogaster*¹⁾ (d'après Morgan a. Bridges):

Abdomen, derniers segments
moitié droite ♀ — clair, bandes noires
" gauche ♂ — noir uni

Nous n'en donnons, bien entendu, qu'une description toute sommaire, rien que pour faire voir ce qui touche directement à notre problème. Or, de ce biais, tous ces cas sont, l'on nous concédera, des plus instructifs. On ne pourrait souhaiter une confirmation de la valeur de nos lois de sexualisation chromatique, plus éclatante. Et l'appartenance des moitiés du corps respectives, à l'un ou à l'autre sexe, n'y est que trop manifeste, de par tous leurs caractères sexuels secondaires développés à souhait.

7. En marge des lois de l'hétérochromie sexuelle. Restrictions et exceptions.

Déjà, à plusieurs reprises, l'on a vu mentionnée l'existence des faits qui demandent à être traités à part, n'entrant pas dans le cadre d'exercice de nos quatre lois de l'hétérochromie sexuelle. C'est que, dès l'introduction même de notre étude, nous n'avons pas voulu faire semblant de ne nous apercevoir pas de ce qui aurait pu être désavantageux à notre conception. Bien le contraire! c'est à ces faits qui demeuraient à l'écart des trois tropismes de la coloration mâle préconisés par nos lois (le plus souvent du mélanotropisme quasi-obligatoire), que s'était portée toute notre attention de scrutateur depuis voici trois ans bien sonnés, non pas certes dans l'espoir de les y faire rentrer quand même par quelque tour de force, mais bien dans celui d'y trouver moyen de pénétrer un peu plus dans le fond biodynamique du problème, voire d'en dégager une loi

¹⁾ Dans ce cas de *Drosophile*, le gynandromorphisme et l'hétérochromie latéraux ne sont que partiels.

bien plus générale qui aurait englobé toutes les lois particulières jusque-là énoncées avec, en plus, ce qui ne pouvait pas être compris dans celles-ci.

Dans quelle mesure notre espoir se trouva-t-il par suite réalisé, dans quelle — par contre — déçu, on va le voir à l'instant même.

Tout d'abord, il y a lieu à distinguer entre deux catégories des faits en question, à savoir: ceux qui ont rapport à tel groupe d'organismes (soit à une, ou plusieurs espèces d'un genre soit à un, ou plusieurs genres d'une famille) sur lequel nos lois semblent n'avoir point de prise, et ceux autres qui ne regardent que certaines parties de l'organisme pouvant se soustraire à l'emprise des lois précitées. Ceux-ci sont classés comme des restrictions, tandis que ceux-là comme des exceptions à l'exercice des lois de l'hétérochromie sexuelle.

Pendant, ces deux catégories de faits ne sont pas toujours délimitées l'une de l'autre par une barrière infranchissable. Il y en a qui coudoient visiblement et s'entrepénètrent même.

a) Commençons par les restrictions.

1. Les restrictions que nous avons pu relever ont trait soit à la vestiture du corps d'Hexapodes (poils, soies, pilosité) soit à des appendices (le plus souvent ailes et extrémités, mais aussi mandibules et parfois, antennes).

Faisons remarquer tout de suite, car c'est là un fait d'une importance capitale, qu'aucune de ces restrictions n'est obligatoire pour les Hexapodes en ce sens que la partie de l'organisme qu'elle vise aurait toujours été exempte d'une sexualisation des couleurs, mais bien seulement facultative, c'est-à-dire que l'organe considéré ne suit pas toujours la loi. Même, dans le cas où la restriction semble avoir pris le plus d'extension, à savoir, celui de la vestiture du corps, elle ne regarde que quelques groupes d'Hexapodes assez restreints¹⁾,

¹⁾ Il est remarquable, p. ex. que chez les Tenthredinoïdes, Hyménoptères qui constituent la plus importante exception à nos lois, dans des rares cas où la vestiture manifeste de l'hétérochromie sexuelle celle-ci suit toujours strictement la loi, et notamment celle du mélanotropisme mâle (voir dans la suite).

et encore elle n'y embrasse jamais la totalité d'espèces à divergences de coloration sexuelles manifestes. Les exemples qui suivent, le feront voir clairement.

Chez les Hyménoptères Apides, c'est la vestiture générale du corps qui, manifestement, se dérobe à l'action de nos lois. Non pas qu'il n'y ait d'espèces qui semblent bien les suivre, telles l'*Osmia insularis* Schmied., *adunca* Panz., ou la *Megachile podolica* Nosk., mais, à côté de celles-ci, nombre d'autres espèces s'en écartent franchement, comme le montre bien ce peu d'exemples qui suivent et que nous devons à l'obligeance habituelle de M. le dr Jan Noskiewicz, de Lwów :

Osmia bicolor Schrank.

	Tête, Thorax	Abdomen
♀ —	noir	rouge
♂ —	gris-jaune	gris, et gris-rouge (moitié distale)

Osmia aurulenta Panz.

	Tête, Thorax	Abdomen
♀ —	rougeâtre	rouge-jaune
♂ —	gris-jaune	gris, et rouge-jaune (moitié distale)

Osmia pilicornis Sm., et *uncinata* Gerst.

♀ —	jaunâtre (base), et noir
♂ —	jaunâtre

Megachile muraria Retz.

	Coloration globale
♀ —	noir
♂ —	rougeâtre (d'en haut), et blanc (d'en bas)

Megachile syraensis Rad.

	Abdomen, base
♀ —	brun-jaunâtre
♂ —	gris

Megachile sicula Rossi

	Abdomen, base
♀ —	noir
♂ —	jaune-rouge

Nous y pourrions ajouter, de notre part, quelques Andrènes que nous avons analysées dans une collection d'orientation venant de chez le prof. Otto Schmiedeknecht et dont voici un exemple de la vestiture (de la vestiture toute seule, comme dans toute cette liste):

Andrena clarkella K.

Thorax	Abdomen
♀ — rougeâtre	noir
♂ — jaunâtre	gris-noir

Le gynandromorphe biparti latéral de la *Xylocopa brasilianorum* L. de Benoist et Berland (1935) que l'on a vu cité à la fin du chapitre „de l'amplitude des divergences“, présente bien cette coloration intervertie des deux sexes, le côté gauche, à vestiture jaune, étant manifestement mâle, le côté droit, à vestiture noire, étant bien femelle.

Les mêmes rapports embrouillés, à tropismes de coloration de la vestiture indécis, se rencontrent chez des Diptères, bien que les cas des divergences sexuelles interverties n'y soient que relativement rares. L'on en trouvera cités sur notre Tableau Synoptique respectif, parmi les Asilides, tels les *Holopogon venustus* Meig. et *H. nigripennis* Meig., celui-ci pour la barbe qui est noire chez la femelle et jaune d'or chez le mâle, celui-là pour la moustache aux mêmes rapports coloristiques¹⁾. Cependant, ce jaune d'or mâle est de nature à nous suggérer ce que, peut-être, l'on a affaire ici, non pas à un mélanotropisme interverti (donc femelle), mais plutôt à un erythrotropisme normal (♂) rehaussé d'une structure à effet métallique.

Les touffes caudales de quelques *Sesiidae* (Lépid.) qui, pendant un long temps, nous semblaient rentrer dans la catégorie des restrictions en question, comme présentant un erythropisme interverti²⁾, peuvent, à y bien réfléchir, être envisagés à titre égal comme offrant un mélanotropisme mâle exigé par la loi³⁾.

¹⁾ L'on y ajoutera un cas d'abdomen à pilosité rousse du côté mâle, et noire du côté femelle, que présente la *Laphria ephippium* Fabric. (Le tout pris dans Séguéy).

²⁾ Et notamment, chez la *Sesia cephiiformis* O., la touffe caudale est toute jaune dans le sexe ♀, le ♂ n'ayant de jaune que le bout seul. Pareillement, chez la *S. vespiformis* L. (= *asiliformis* Roth.). Cf. Lampert, p. 298.

³⁾ Ce qui se trouve corroboré par le cas de la *Sesia typhiaeformis* Bkh., où ce n'est plus la touffe caudale des poils, mais bien la cuticule du IV^e sternite abdominal qui soit rouge chez la ♀ et noire chez le ♂. Ibid.

Les Asilides et les Sesiides ainsi mis de côté, il ne resterait comme restriction certaine, en matière de vestiture, que la famille d'Apides. Le grand obstacle pour trancher définitivement cette question, consiste en ce que l'analyse phénotypique de la vestiture des Hexapodes n'est pas encore faite.

Un autre cas de restriction à faire, c'est la coloration des ailes qui, chez certains Hyménoptères Vespiformes (surtout, Pompilides) et, parfois, dans d'autres Ordres, tels les Diptères Asilides, ne semble pas être suffisamment, sinon du tout, sexualisée. En voici quelques exemples :

Priocnemis vachali Ferton — ailes ♂ moins foncées.

Anoplus nigerrimus Scop. — ailes ♂ à taches brunes moins tranchées.

Cryptochilus egregius Lepel. Ailes Apex d'ailes

♀ — fauve brun

♂ — jaune fauve

Ce dernier exemple est d'autant plus remarquable que, sur d'autres territoires de l'organisme (les extrémités exceptées), les divergences chromatiques sexuelles suivent strictement la loi¹⁾, et notamment :

Crypt. egregius :

Thorax	Pro- et Mésonot.	Abd., taches	Extrémités
♀ — —	taches claires	rouge, et blanc	noir, et brun
♂ — noir	—	rouge	rouge ²⁾

Ceci pour les Pompilides (le tout d'après Berland). Maintenant, voici pour les Diptères Asilides (d'après Ségu y) :

Laphria benardi Villem. — ailes ♂ plus claires.

Stenopogon junceus Wiedem. — balanciers (=ailes, II^e) ♂ roux
♀ étant noirs.

Cependant, chez bien d'autres espèces d'Asilides, les ailes ainsi que les balanciers semblent suivre la loi, tout comme c'était le cas de la vestiture du groupe. Pour ne citer que les *Laphria ephippium* Fabric., *Dioctria flavipes* Meig., *D. flavipennis* Meig., *Saropogon luctuosus* Meig., ainsi que nombre des *Stenopogon* etc. (Voir, sur notre Tableau Synoptique des Diptères).

¹⁾ Comme c'est, d'ailleurs, le cas assez fréquent, en matière de restrictions.

²⁾ Ceci ferait passage à une quatrième restriction, celle des extrémités, s'il y a lieu.

3. Une troisième restriction a trait à des antennes dont la sexualisation chromatique laisse parfois à désirer, sans toutefois que le cas prenne de l'importance en dehors de la famille des *Eumenidae* (Hymén. Vespif.), seule. Citons, cependant, un Sphégide, le *Sphecius nigricornis* Duf. aux derniers articles du funicule mâle rouges, tandis qu'ils soient noirs, comme tout le reste de l'antenne, chez la femelle.

Il est remarquable, que chez une douzaine d'espèces d'Euménides du genre *Odynerus* (mais qui appartiennent bien à tous les cinq sous-genres que l'on connaît dans la faune européenne, à savoir, un *Symmorphus*, un *Ancistrocerus*, cinq *Lionotus*, deux *Microdynerus* et trois *Hoplopus*), c'est toujours les derniers articles du funicule qui montrent une divergence chromatique sexuelle intervertie, et de la même façon que l'on vient de voir chez le *Sphecius nigricornis*, sauf pour le *Microdynerus exilis* Herr.-Schäef. dont le mâle y présente une coloration blanc d'ivoire, vis-à-vis celle noire, chez la femelle¹⁾.

Cependant, il n'y a pas que le funicule qui soit aberrant, chez ces espèces, mais bien aussi le clypéus (parfois, avec sa pilosité), les mandibules, le scape, quelques anneaux de l'abdomen, et les extrémités, enfin. D'autre part, ces douze espèces d'Euménides ne sont pas les seules de la famille à présenter de telles divergences chromatiques aberrantes. Elles sont bien une quarantaine presque (quelque 36, sur un total de 38 chez qui une hétérochromie sexuelle se laisse déceler)!

Force nous est donc de regarder la famille toute entière comme se dérochant radicalement à l'action des lois de la sexualisation chromatique, du moins de celles qui nous soient connues, pour le moment. De ce chef, elle sera traitée dans la partie d'exceptions. Faisons, toutefois, remarquer dès maintenant que les aberrations en question (sauf celles du bout de funicule) ont toutes pour objectif ce que les taxonomistes appellent „taches d'ornement claires“ (jaunes, jaunâtres, blanchâtres, ou blanches). Si l'on tenait à les faire rentrer quand même dans la rubrique de restrictions, ceci n'aurait été possible que sous condition d'en faire un cas des taches d'ornement

¹⁾ L'on en trouvera une spécification sur les rubriques du Tableau Synoptique No 8, hors texte.

claires, en traitant celles-ci en quelque sorte comme un élément phénologique sui generis, ayant sa loi de sexualisation à lui, n'importe le territoire du corps où il s'eût été trouvé.

Pour le fond des choses qui, pour nous, n'est autre que la coloristique sexuelle, l'on ne serait peut-être pas bien loin de la vérité, comme l'on va le voir dans quelques instants. Seulement, ceci aurait dérogé à notre définition d'une restriction qui porte non pas sur un élément coloristique de l'organisme, mais bien sur un organe, sur une partie anatomique.

Le même raisonnement serait à appliquer à des cas des divergences sexuelles aberrantes, offertes par les extrémités de quelques Sphégiens du genre *Oxybelus*, et notamment par l'*Ox. bipunctatus* Oliv., *mucronatus* F., *nigripes* Oliv. et *14-notatus* Jur. (d'après L. Berland). C'est toujours de la prépondérance du jaune, du côté mâle, tout comme c'était le cas d'une demi-douzaine d'Euménides Odynères de tout-à-l'heure¹⁾. Des cas qui auraient pu constituer une véritable restriction visant les extrémités d'Hexapodes et non pas la couleur jaune, nous n'en savons pas pour le moment, hormis celui, plutôt exceptionnel, du *Cryptochilus egregius* déjà cité.

Somme toute, en matière des véritables restrictions à l'exercice quasi-obligatoire de nos trois lois de la sexualisation chromatique, nous n'avons à retenir que celle de la vestiture du corps (surtout, pour des Apides), celle des ailes (pour des Vespiformes) et celle du funicule d'antennes (pour des Vespiformes, encore). Toutes fort circonscrites taxonomiquement.

b) Et maintenant, aux exceptions.

Ici, il y a lieu de distinguer entre les cas isolés où ce n'est qu'une seule espèce, voire plusieurs d'un genre, qui présente(nt) une hétérochromie sexuelle aberrante, et ces autres cas d'une allure plus générale, où l'hétérochromie apparemment aberrante gagne toute une famille, voire même plusieurs, à la fois.

¹⁾ L'on voudra se reporter à notre Tableau Synoptique (hors texte) No 9, pour les espèces que voici: *Symmorphus allobrogus* Sauss., *Lionotus nigripes* Herr.-Schaeef., *L. punctifrons* Thoms., *Ancistrocerus trimarginatus* Zetterst., *Microdynerus helveticus* Sauss. et *M. timidus* Sauss.

Cas isolés. Ceux-ci n'offrant qu'un intérêt bien médiocre comme ne pouvant servir qu'à confirmer la loi, nous n'en allons citer que quelques exemples plus frappants, rencontrés ça et là au cours de nos vastes recherches à travers les Ordres d'Insectes, rien que pour faire voir de quoi y peut-il s'agir.

Tel, cet intéressant petit Sphégien, le *Dinetus pictus* F., dont le comportement de mâle, ainsi que celui de femelle ont tous deux fait objet de mes études éthologiques¹⁾, et dont la coloration mâle diffère si radicalement de celle femelle que ce n'est point aisé du tout que de les mettre en parallèle l'une de l'autre. En tout cas, le mâle montre beaucoup plus de jaune que ne le fait la femelle, et sur toutes les parties du corps: sur la tête, le thorax(!), l'abdomen et les pattes (Berland, pp. 110—111, Schmiedeknecht, p. 675).

Tel aussi, ce Diptère Asilide, le *Heteropogon manicetus* Meigen, dont l'abdomen est roux du côté mâle, avec seulement des taches noires sur des tergites I—IV, tandis que du côté femelle il ait des tergites VI—VII entièrement noirs, et d'un noir brillant (Séguy, p. 78—79).

Telle encore, cette *Monochrysis leachi* Shuck. (Hymén. Chrysidés) qui, tout en présentant des colorations mâle et femelle difficilement comparables entre elles, y fait voir toutefois bien plus de bleu du côté femelle, sur la tête, le thorax et l'abdomen, qui, chez le mâle, sont en majeure partie verts (Trautmann, p. 132).

Tel, enfin, ce Trichoptère, la *Chaetopteryx polonica* Dziędziel., à coloration globale habituellement un peu plus foncée du côté femelle (Maria Racięcka, pp. 238—239).

Voici, maintenant, quelques Lépidoptères à tropismes de l'hétérochromie sexuelle intervertis (cf. Lampert, et Spuler):

¹⁾ R. Minkiewicz. Les types de comportement des mâles de Sphégiens. Bull. Entom. d. l. Pologne, t. XIII, 1934, pp. 9—10. Le *Dinetus* représente le V^e type, celui de guetteur tournant.

R. Minkiewicz. Nids et proies des Sphégiens de Pologne, III^e série. Ibid. pp. 195—198, 242—243, 247, ainsi que Tab. XII, fig. 6, et Tableau Synoptique des caractéristiques éthologiques complètes des nids-terriers de Sphégiens. Celui de la *Dinetus* représente le VI^e type, à savoir: nid pi-paeforme mixte.

Lasiocampa castrense L., à ailes I^e jaunes à bandes brunes du côté mâle, et rouille-brun à bandes jaune-clair du côté femelle.

Eriogaster catax L., un Lasiocampide lui aussi:

	Corps,	Abdomen,	Aile I ^e ,	Aile I ^e ,
	col. globale	apex	col. globale	base et partie médiane
♀ —	rouille	cendre	rouille	—
♂ —	jaune d'or	—		jaune d'or

Arctia casta Esp., à ailes II^e rouge chez la femelle, tandis qu'elles soient jaune chez le mâle.

Et enfin, cet Archilépidoptère fort intéressant que l'*Hépialus humuli* L., dont la femelle porte des ailes I^e jaune-sale à bandes rouge-de-brique, et des ailes II^e gris-rougeâtre, tandis que le mâle est tout-entier d'un blanc-argenté.

Ce dernier cas laisse cependant quelque doute quant à son classement parmi les exceptions. Le développement excessif du blanc chez cet *Hepialus* mâle fait plutôt penser à tout autre chose qu'à une infériorité pigmentaire de celui-ci, vis-à-vis sa femelle. Mais, y a-t-il cette „autre chose“? et que pourrait-elle être? La suite va nous le révéler, peut-être, lorsque l'on aura passé en revue les exceptions compactes, groupaires.

Cas groupaires. Le genre *Leptura*, parmi nos Coléoptères Cerambycides, qui en fait le premier exemple, ne nous appendra pas grande chose. Nous n'avons pas su mettre de l'ordre dans les rapports coloristiques sexuels de ses diverses espèces, bien qu'il nous ait semblé possible qu'il s'y trouve, peut être, des dépigmentations de contraste. Mais, il faudrait d'abord élucider la nature phénogénétique des couleurs qui y entrent en jeu. Dans cet état de choses qu'il est, nous n'avons qu'à enregistrer le cas, tout en priant le lecteur de s'adresser pour le détail à notre Tableau Synoptique No 7.

Il n'en est plus de même avec les Lépidoptères Noctuides qui représentent un cas vraiment intéressant. Parmi les innombrables Noctuelles d'Europe, il n'y a que quelque trente ou quarante espèces qui manifestent une hétérochromie sexuelle bien marquée. Le tableau ci-joint (No X) en donne les caractéristiques nécessaires complètes.

L'on y voit bien que presque toutes ces espèces ne présentent des divergences chromatiques sexuelles que sur des

Tableau X. Divergences chromatiques sexuelles interverties, ou ambivoques, chez des Noctuidae (Lepid.) d'Europe (d'après Lampert, et Spuler).

Genre et espèce	Sexe	Mélanotropisme	Territoires de l'organisme à coloration sexualisée						
			Aile I-e		A i l e II-e				
			Coloration globale	Bord antérieur	Coloration globale	Stries	Nervures	Bordure	Angle postérieur
<i>Acrionicta aceris</i> . . .	♀ + ♂	+			sombre blanc				
" <i>megaloccephala</i>	♀ + ♂	+			gris clair				
" <i>tridens</i> . . .	♀ + ♂	+			gris-brunâtre blanchâtre				
" <i>euphorbiae</i> . . .	♀ + ♂	+			gris-brunâtre gris-blanchâtre				
!! " <i>menyanthidis</i>	♀ + ♂	+	bien plus foncé		gris-brunâtre gris-blanchâtre				
<i>Trichosea ludifica</i> . . .	♀ + ♂	+			noirâtre gris-blanchâtre				
<i>Simyra nervosa</i> . . . ! NB. !	♀ + ♂	+			blanchâtre gris-brun				
<i>Agrotis cinerea</i> . . .	♀ + ♂	+			gris-foncé clair				
" <i>exclamationis</i>	♀ + ♂	+			gris-foncé clair				
" <i>tritici</i>	♀ + ♂	+			gris plus clair				
" <i>segetum</i>	♀ + ♂	+			enfumé blanc				
" <i>trux</i>	♀ + ♂	+			gris-foncé blanc				
<i>Epineuronia cespitis</i>	♀ + ♂	+						gris-foncé gris-jaunâtre	
<i>Aporophyla lutulenta</i>	♀ + ♂	+			gris-brunâtre blanc				
" <i>nigra</i>	♀ + ♂	+			sombre blanc				
<i>Ammoconia caecimacula</i>	♀ + ♂	+			gris uniforme blanc-grisâtre			taches, brun	
<i>Ammoconia senex</i>	♀ + ♂	+			gris blanc				
<i>Polia polymita</i>	♀ + ♂	+			gris foncé clair				
" <i>xanthomista</i>	♀ + ♂	+			gris foncé blanc			sombre	
" <i>chi</i>	♀ + ♂	+			sombre blanc			noir	
<i>Chariptera viridana</i>	♀ + ♂	+			blanc		noir	bruni	taché de noir
<i>Dichonia aeruginea</i>	♀ + ♂	+			gris blanc		sombre		
<i>Callopietria latreillei</i>	♀ + ♂	+			gris-brun plus clair				
!! <i>Nonagria cannae</i>	♀ + ♂	+	j.-blanchâtre brun-jaunâtre		 (gris) 	foncé plus marqué moins			
<i>Mythimna imbecilla</i> NB.	♀ + ♂	+	rouille jaune						
<i>Stilbia anomala</i> . . . NB.	♀ + ♂	+	gris-noirâtre cendre	brunâtre					
<i>Hydrilla palustris</i> . . . NB.	♀ + ♂	+	gris foncé roussâtre		gris sombre gris clair				
<i>Cucullia verbasci</i>	♀ + ♂	+			brun plus foncé br. plus clair				
" <i>scrophulariae</i>	♀ + ♂	+			sombre blanc			gris-noirâtre	
" <i>lychnitis</i>	♀ + ♂	+			plus foncé gris-clair				
" <i>thapsiphaga</i>	♀ + ♂	+						brunâtre, large étroite	
" <i>umbratica</i>	♀ + ♂	+			gris-brunâtre blanchâtre		saupeudré de gris-brunâtre	saupeudré de gris-brunâtre	
" <i>lucifuga</i>	♀ + ♂	+			gris-brun blanchâtre			gris-brun clair	
<i>Talpochares rosea</i>	♀ + ♂	+			gris foncé gris clair				
! <i>Anarta myrtilli</i>	♀ + ♂	+	rouille brun foncé						

ailes postérieures et que ces divergences sont toujours¹⁾ contradictoires de la loi de mélanotropisme, puisque c'est du côté femelle que celui-ci y a lieu. Le fait est frappant. A y réfléchir bien, nous ne voyons qu'une cause plausible à citer: c'est la position de leurs ailes à l'état de repos qui, notoirement, a lieu dans la journée. Les ailes s'y trouvent alors repliées de manière que seules les antérieures demeurent exposées à l'action de la lumière, tandis que les postérieures en soient soustraites.

Nous admettons donc que, dans ce cas, un facteur d'ordre écologique (manque d'agent photique) et, en même temps, éthologique (position d'ailes) primerait sur celui de la sexualisation. En d'autres mots, l'agent photique (=lumineux) s'y revelerait, actuellement et phylogénétiquement, comme coadjuvant nécessaire à la réalisation de l'hétérochromie sexuelle normale. Nous pouvons, d'ailleurs, citer quelques faits qui corroborent singulièrement cette manière de voir les choses. Les voici.

Premier fait. Dans un cas tout exceptionnel, où l'hétérochromie sexuelle se manifeste, chez des Noctuelles, sur des ailes antérieures seules, et notamment chez l'*Anarta myrtilli* L. (cf. Lampert p. 193), elle s'y présente sous forme de mélanotropisme mâle habituel.

Deuxième fait. Dans de rares cas, où l'hétérochromie gagne les deux paires d'ailes simultanément, celle des ailes I^e se montre normale, tandis que celle des ailes II^e soit intervertie (*Nonagria cannae* O., cf. Lampert p. 170, et *Acrionicta menyantidis* View., cf. Spuler pl. 31 fig. 17).

Troisième fait. Chez les *Notodontidae*, famille à même position d'ailes au repos qui, ici encore, a lieu dans la journée, l'on trouve le même phénomène d'interversion de la divergence chromatique sexuelle sur les ailes postérieures seules, et notamment, chez la *Notodonta zigzag* L. (cf. Lampert p. 120), la seule Notodonte à hétérochromie sexuelle! Est-ce concluant?

Notre hypothèse sur le rôle coadjuvant nécessaire du facteur écologique qu'est la lumière, dans la genèse de l'hétéro-

¹⁾ La *Simyra nervosa* F. à mélanotropisme mâle des ailes II^e, représente un cas unique (Lampert, p. 143!).

lution des Vertébrés inférieurs, le dernier auteur pour les colorations sexuelles, précisément (voir notre travail du Congrès de Lisboa). Ce qui, dans le problème de la phénogénèse de l'hétérochromie sexuelle, met en avant son côté dynamique, ou plus strictement, énergétique.

D'autre part, le même fait nous autorise à formuler, pour les couleurs à base des leucoptérines, une loi du leucotropisme des divergences sexuelles, par analogie de celles du mélanotropisme, de l'érytrotropisme et du janthinotropisme, et qui devrait s'appliquer non pas seulement à des Piérides, mais bien à n'importe quel groupe d'Hexapodes, s'il y a lieu.

Cette cinquième loi de l'hétérochromie sexuelle prendrait nécessairement une forme que voici :

Les couleurs pigmentaires claires (blanches, jaunâtres, ou jaune-clair) à base des leucoptérines se trouvent plus développées dans le sexe mâle que dans celui femelle, d'une espèce, ou variété.

Cependant, pour que cette loi ait pris toute sa valeur, il est de toute nécessité de chercher après des cas autres que ceux des Piérides. Heureusement, ils ne manquent pas. Nous en avons vu déjà, bien qu'en passant, seulement. Le principal d'entre ces cas, fut celui des *Eumenidae* (Hymén.) à taches blanches, ou jaunes. Consultons à cet effet notre Tableau Synoptique No 8 qui en représente les divergences chromatiques sexuelles d'une quarantaine d'espèces d'Europe (d'après L. Berland), dont plus d'une trentaine sont franchement leucotropes soit entièrement (24 espèces) soit en mélange de mélanotropisme (10 espèces).

L'on est frappé de la régularité de rapports territoriaux entre les divergences leucotrope et mélanotrope. Le leucotropisme n'affecte jamais le thorax, ni aucune de ses parties. Et le mélanotropisme ne gagne point les territoires leucotropes des antennes, de la tête, de l'abdomen, des extrémités.

Le territoire le plus souvent affecté de divergence leucotrope, est le clypéus (28 espèces). Ensuite viennent la face antérieure du scape (14 espèces), et celle des mandibules (9 esp.). Le détail de ces rapports est donné par le petit tableau XI que voici.

Tableau XI.

Fréquence des territoires leucotropes et mélanotropes mâles, chez les Euménides d'Europe.

Territoires leucotropes		Nombre d'espèces affectées	Territoires mélanotropes		Nombre d'espèces affectées
Antennes	Scape, face antérieure .	14			
	Funicule, derniers articles	1(2)			
Tête	Clypéus	28			
	Mandibules, face antérieure	9			
	Bord d'yeux	1			
	Pilosité du clypéus . .	2			
			Thorax	Coloration globale . .	2
				Tegulae	1
				Mésopleures	2
				Scutellum	8
				Postscutellum	3
				Ségment médiaire . . .	2
Abdomen	Tergites IV—VI	4			
	Sternites	2			
Extr.	Extrémités	7			

Il est intéressant de noter que, chez quelques Apides et Pompilides à divergences sexuelles leucotropes, c'est les mêmes clypéus, scape (face antérieure) et mandibules qui représentent encore les territoires qui en sont constamment affectés, du côté mâle. Nous avons pu nous en convaincre sur plusieurs espèces de Nomades (Apidae) de notre collection de chez O. Schmiedeknecht, telles les *Nomada bifida* Thoms., *jacobaeae* Panz., *lineola* Panz. Tel aussi, parmi les Pompilides, le *Pterochilus chevrieranus* Sauss., dont un cas d'hétérochromie bipartite des plus instructifs vient d'être décrit et figuré par MM. Benoist et Berland (1935), sur un individu gynandromorphe-latéral.

Ce leucotropisme mâle quasi-obligatoire des parties antérieures (inférieures) de la tête, en cas où celles-ci se trouvent affectées de sexualisation chromatique, se maintient souvent aussi chez des *Tenthredininoidea*¹⁾. Nous en pouvons citer bien d'exemples parmi les *Tenthredininae* et *Pamphilinae* surtout, mais aussi parmi les *Cephidae* et même un cas isolé et partiel parmi les *Siricidae* (*Xiphydra longicollis* Geoffr.). Voici leur liste.

Tenthredinidae: Tenthredininae: Sciapteryx costalis F., et *consobrina* Kl.; *Athalia lugens* Kl., et *bicolora* Lep.; *Tenthredella procera* Kl., et *atra* L. (orbites internes, seules); *Phyllotoma ochropoda* Kl., et *vagans* Fall. — *Pamphilinae: Acanthophylla pinivora* Ensl., *hieroglypha* Christ., *populi* L., et *erythrocephala* L.; *Cephalia abietis* L.

Cephidae: Cephus pygmaeus L., et *Calameuta filiformis* Eversm.

Cependant, à la différence d'Euménides et de Nomades, chez les Tenthredinoides ce n'est pas le clypéus, ni les mandibules qui constituent les principaux territoires leucotropes, mais bien la face inférieure avec les orbites, si l'on n'envisage que la tête. Mais, justement, chez les Tenthredinoides, les

¹⁾ Si, toutefois, il est permis d'en inférer aux leucoptérines, par simple analogie et extension des constatations de Schöpf et Becker sur un groupe d'Hyménoptères, où personne, à notre connaissance, n'a encore procédé à l'analyse chimique des couleurs claires en question (blanches, blanchâtres, jaunes ou jaunâtres).

parties leucotropes prennent une extension bien en dehors de la tête en gagnant nombre d'autres territoires, à savoir: les sternites de l'abdomen avec les coxae (cas le plus fréquent des tous), les sternites du thorax et les mésopleures, les tegulae, rarement aussi les parties du pronotum, les tergites et l'apex de l'abdomen et tout exceptionnellement, enfin, les joues, les propleures, les épimères et épisternes des métapleures, le scutellum, les cenchri et les valvules génitales, sans parler d'extrémités dont nulle partie ne s'en trouve radicalement exempte, les tarses exceptés.

Cependant, le cas de l'hétérochromie des Tenthredinoïdes ne se trouve pas épuisé par ce leucotropisme présomptif abondant. Bien s'en faut. Car, cette vaste superfamille des *Tenthredinoidea* constitue la plus étendue et la plus radicale des exceptions à nos trois premières lois qu'il y ait dans la classe d'Insectes, et ajoutons le, dans la série animale. C'est aussi celle qui nous a donné le plus de peine à nous débrouiller autant que possible dans le véritable chaos des tendances de son hétérochromie. L'on comprendra donc aisément, que c'est pour nous un devoir d'équité que d'en donner un Tableau Synoptique suffisamment fourni, des toutes les directions tropiques qui s'y laissent voir (Tabl. Synopt. N° 9 a, b, et c, hors texte).

Faisons remarquer, que le pourcent d'espèces à couleurs sexualisées y est assez considérable, quelque 15%, à peu près. Nous n'en avons pas noté toutes, laissant çà et là de côté une poignée d'espèces tout semblables à celles déjà notées. Néanmoins, le nombre de ces dernières atteint 115. Or, sur ces cent quinze espèces, une cinquantaine suit strictement nos trois premières lois de l'hétérochromie sexuelle, — dans l'énorme majorité celle du mélanotropisme, parfois celle du janthinotropisme, tout exceptionnellement les deux à la fois (type mélano-janthinotrope mixte), ou celle de l'érythrotropisme¹⁾, — tandis que plus d'une soixantaine s'en dérobe. Ce n'est que celles-ci qui méritent notre attention spéciale.

¹⁾ Qui n'est peut être, que de mélanotropisme, la nature du rouge qui s'y manifeste n'étant pas étudiée de plus près. Nous parlons de *Aposthema pelletieri* Vill. (*Tenthredinidae*, *Arginae*).

S'il était permis de considérer, sans procéder à une étude substantielle, les couleurs blanc-jaune des Tenthredinoides (pour la plupart, des „taches d'ornement“) au pari de celles des Vespiformes et des Piérides, les deux tiers de cette soixantaine aberrante seraient classées parmi les espèces à leucotropisme mâle, soit pur, soit mélangé à du mélanotropisme ou, exceptionnellement, à du janthinotropisme (cas de l'*Acanthophylla erythrocephala* L. — *Tenthredinidae*, *Pamphilinae*).

Nonobstant ceci, il en resterait encore plus de deux douzaines d'exceptions irréductibles dont une partie à direction tropique totalement intervertie puisque se portant du côté femelle (que ce soit suivant un type mélanotrope ou bien celui janthinotrope), une autre à directions mélanotropes biparties: mi-mâle mi-femelle, une autre encore à leucotropisme mâle mélangé de mélanotropisme interverti (femelle). Et ces exceptions irréductibles ne sont pas confinées dans un groupe taxonomique restreint, mais bien réparties un peu partout, à travers les familles et sous-familles, telles que les *Tendredininae*, *Pamphilinae*, *Cimbicinae* (type janthinotrope interverti, seul), *Xyelinae* (type mélanotrope interverti, seul), puis *Cephiidae* et *Siricidae*. C'est, d'ailleurs, aussi le cas des divergences leucotropes et mélano-leucotropes, dont la repartition ne s'écarte pratiquement pas de celle qui vient d'être citée. Aussi bien qu'il n'y a que les *Arginae* et *Lophyrinae* et, en plus, un seul tribu parmi les *Tenthredininae*, les *Dolerini*, qui suivent fidèlement les trois premières lois de sexualisation chromatique.

Le tableau ci-contre (XII) contribuera mieux à fixer ces rapports. Il ne sera peut-être pas déplacé de mettre en parallèle ces rapports embrouillés d'une sexualisation chromatique par trop indécise, avec l'ensemble des caractéristiques morphologiques (pétiole non existant encore, thorax à trois segments au lieu de quatre, ailes à cellule basale entre brachius et humérus, extrémités à deux trochanters), éthologiques (défaut de nidification et de soins maternels) et physiologiques (simple phytophagie des larves) toutes primitives et qui font des Tenthredinoides, de commun accord des taxonomistes, un groupe le moins évolué des tous les Hyménoptères actuels (cf. l'excellente monographie de E. Enslin, 1918).

Tableau XII. Répartition numérique des divers types de divergences à travers la superfam. des Tenthredinoidea.

Familles, sous-familles et tribus	Nombre d'espèces à divergences																
	tout normales (suivant les 3 premières lois)							censées leucotropes (suivant la V ^e loi)							aberrantes irréductibles		
	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♀+♂	♀	♀+♂	♀+♂		
	M	Er	M+Er	Ja	M+Ja	L	L+M	L+Ja	m	m+M	ja	ja+Ja	m	m+L			
<i>Tenthredinidae</i>	<i>Tenthredinini</i>	1	—	—	—	—	6	1	—	2	—	—	—	—	—		
	<i>Selandrini</i>	>10	—	—	—	—	4	1	—	—	—	—	—	—	—		
	<i>Dolerini</i>	>3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	<i>Blennocampini</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—		
	<i>Hoplocampini</i>	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—		
	<i>Nematini</i>	10	—	—	—	—	4	2	—	—	—	—	—	—	—		
	<i>Pamphiliinae</i>	—	—	—	—	—	1	4	—	—	—	—	—	—	—		
	<i>Lophyrinae</i>	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	<i>Cimbicinae</i>	4	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	<i>Arginae</i>	3	1	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Xyelinae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—			
<i>Cephalidae</i>	2	—	—	—	—	4	3	—	—	—	—	—	—	—	>1		
<i>Siricidae</i>	3	—	—	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Oryssidae</i>	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—		
	>40	1	2	3	2	21	15	3	6	12	2	1	>7				
		>48															
		39															
		115															

Remarque. Un > avant un nombre veut dire que ce nombre est, en réalité, plus fort, d'après ce qu'en renferme la monographie de E. Enslin, ce que, dans nos notes, se trouve marqué d'un „et d'autres pareilles“.

Maintenant, si l'on procède à grouper nos cent quinze espèces suivant la répartition numérique de leurs divergences variées sur des divers territoires de l'organisme, en traitant séparément les espèces fidèles aux trois premières lois de sexualisation chromatique et celles qui s'y dérobent, et puis mettant d'une part les territoires inférieurs (d'en dessous du corps) et d'autre part ceux supérieurs (d'en dessus du corps), l'on en verra ressortir quelques faits pleins d'intérêt, comme en témoigne le tableau ci-joint (Tabl. XIII).

Ces faits, les voici.

Premièrement, les coxae méritent d'être rattachées aux parties inférieures du corps.

Deuxièmement, les divergences leucotropes affectent, en 75% des cas, les parties inférieures. Ceci touche tout également la tête, les antennes, le thorax et l'abdomen.

Troisièmement, le pourcent des divergences interverties (m ♀) affectant les parties inférieures, ne s'écarte pas de celui des cas leucotropes. L'on peut, par conséquent, traiter conjointement les deux cas.

Quatrièmement, il est, parmi les parties inférieures, qui ne se sexualisent, chez des Tenthredinoides, que dans un sens de leucotropisme (ou de mélanotropisme interverti), telles la face inférieure des antennes, celle de la tête, les orbites internes, les joues, les propleures, les épimères et épisternes des méso-pleures, les valvules génitales. Il est d'autres qui, en demeurant toujours leucotropes (ou interverties) chez des espèces à divergences aberrantes (L, L+M, m, m+M, m+L), ne subissent l'emprise de la mélanisation que chez un petit nombre d'espèces mélanotropes normales (M); ce sont les sternums, les méso- et métapleures, les sternites de l'abdomen et les coxae.

Cinquièmement, en contrepartie du cas précédant, il est des territoires supérieurs du corps qui ne se sexualisent que dans un sens de mélanotropisme mâle, même chez des espèces à tropismes par ailleurs aberrants; tels la face supérieure de la tête et le vertex (sans parler de ceux qui, chez les Tenthredinoides, n'offrent nul cas de sexualisation chromatique, tels le mésonotum, ainsi que la face supérieure des antennes).

Cet antagonisme surprenant des tendances tropiques entre les parties supérieures du corps et celles inférieures, saute aux

Tableau XIII. Répartition numérique des divergences leucotropes et interverties, entre parties inférieures et supérieures du corps, chez les Tenthredinoïdes leucotropes et aberrantes.

	Parties inférieures	Leuco		Mélano	Parties supérieures	Leuco		Mélano	Parties notées globalement	Leuco		Mélano
		L	mélano + m			L	mélano + m			L	mélano + m	
Antennes	Face inférieure . .	4	1						Antennes, global. .		3	2 (5)
									„ base . .			— (2)
									„ apex . .		2	
Tête	Face inférieure . .	9	1		Face supérieure . .			2				
	Orbites internes . .	8										
	Mandibules	6		4 (2)								
	Livre supérieure . .	3		3 (5)								
	Clypéus	9		4 (3)								
	Joues	1										
					Vertex			2 (1)				
Thorax					Pronotum glob. . .	3	1	1 (7)				
					„ angle antér.	2		— (2)				
					„ bord postér.			— (1)				
		Sternum glob. . . .	3		— (1)							
		Mésosternum	2	1	— (2)							
		Propleures	1									
		Mésopleures	7		— (2)							
		„ épimères et épisternes .	1									
		Métapleures		2	— (1)	Métanotum			1			
		„ épimères et épisternes .	1		— (1)							
						Tegulae	6		1 (10)			
						Scutellum	2		2 (7)			
					Cenchri	1						
Abdomen	Sternites	12	2	— (5)	Tergites	4	3	4 (8)	Segments globaux .		4	— (11)
									Abd. base			— (1)
									„ apex	2		— (1)
		Valvules génitales .	1									
Corps global	Dessous		1		Dessus			1	Corps, globalement .		3	1 (7)
	=====	68	8	11(22)	=====	18	4	14(36)	=====	2	12	3(27)
(Extrémités)									Extr., globalement .	7	4	1 (5)
		Coxae	11	4	1 (5)							
									Trochanters	2	5	2 (4)
									Fémurs	5	2	1 (1)
									Genoux	2		
									Tibias	2		3 (5)
								Tarses		1	2 (4)	

yeux surtout dans des cas, où ses deux termes se présentent dans une même espèce, comme l'on en constate chez une dizaine d'espèces dont voici la liste :

Parties à tropismes antagonistes

- Pachyprotasis rapae* L. (Tenthredinini) = Antennes, face inf. — Vertex.
Phyllotoma vagans Fall. (Hoplocampini) = Face inf. de tête — Tergites abd.
Platycampa luridiventris Fall. (Nematini) = Antennes, f. inf. — Pronotum
Pamphilus vaser L. (Pamphilinae) = Sternites abd. — Tergites abd., Mesonot.
 „ *betulae* L. „ = Dessous du corps — Dessus du corps.
Cephaleia abietis L. „ = Sternites abd. — Tergites abd., Scutell.
 „ *reticulata* L. „ = Sternites abd. — Vertex.
Acantophylla flaviceps Retz. (Pamphilinae) = Face inf. de tête — Face supérieure.
Acantophylla pinivora Ensl. „ = Face inf. de tête — Face sup., Metanot.
Monoplopus idolon Rossi (Cephidae) = Mésopl., Sternites abd. — Pronot., Tergites abd.

En présence de ces faits, et en se remémorant ceux qui viennent d'être relatés à l'occasion du leucotropisme des Eumérides et quelques autres Vespiformes et Apiformes, l'on n'arrive pas à éluder cette suggestion, que, en dehors des facteurs intrinsèques d'ordre génétique, le facteur lumineux devrait y exercer sa part d'influence, et ceci sous sa double face: phylogénétique et actuelle (phénogénétique), tout comme c'était le cas de l'antagonisme des tendances hétérochromes entre les ailes supérieures (I) et celles inférieures (II) sexualisées, chez des Lépidoptères Noctuides.

Pour terminer, relevons les deux faits suivants, tous deux bien significatifs, puisque ayant trait à des parties de l'organisme qui, dans certains groupes taxonomiques que l'on a vu, demandent à être rangées parmi les restrictions. Nous parlons des ailes et de la vestiture des Tenthredinoïdes.

Celle-ci comme celles-là, tout au contraire de ce qu'on pouvait s'y attendre, demeurent, dans notre superfamille, fidèles à la loi du mélanotropisme (Tableau XIII). Dans le peu de cas, où la coloration globale des ailes (c'est à dire, le fond d'ailes) s'en écarte légèrement, c'est seulement en vertu du balancement de contraste de dépigmentation, causé par un fort mélanotropisme des nervures et du stigme; et notamment, chez les *Lophyrus nemoralis* Ensl., *Acantophylla populi* L. et *Sirex gigas* L. Une seule fois sur toutes, une moitié de stigma montre

un tropisme interverti (m♀), mais la chose a lieu chez une espèce extrêmement leucotrope, le *Sciapteryx costalis* F. (*Tenthredinini*), montrant les mandibules (base), le clypéus, les II—III tergites abdominaux, les valvules génitales, les fémurs I et les tibias III affectés des couleurs claires.

Quant au mélanotropisme si inattendu de la vestiture du corps, l'on en trouve le plus souvent sur la tête et le thorax (*Cimber connata* Sch., *Abia nitens* L., *Abia fasciata* L., toutes trois des *Cimbicinae*), une fois sur le mésonotum seul (*Arge thoracica* Spin. — *Arginae*) et une fois sur la tête seule (*Dolerus anthracinus* Kl.). Ce dernier cas est d'autant plus intéressant que, en dehors de la vestiture, l'on n'y trouve nulle divergence chromatique sexuelle.¹⁾

IV. Conclusion.

1. Il était à prévoir que, une fois la sexualisation des couleurs chez les Insectes étant un fait acquis définitivement, et un fait qui s'y laisse constater dans tous les ordres, elle ne sera sûrement pas l'apanage exclusif de cette classe d'animaux. Cependant, nul n'aurait pu dire jusqu'où s'étend réellement le domaine de la sexualisation chromatique. Or, nos recherches ultérieures, tantôt dûment suivies tantôt faites d'une façon plutôt incursive, à travers les ordres et classes de la série animale, tels les Crustacés, Araignés, Poissons, Batraciens urodèles et anoures, Reptiles, Oiseaux et Mammifères, nous ont fait voir non seulement une extension quasi-générale de la sexualisation des couleurs, mais bien — ce qui est plus — une uniformité absolue des lois²⁾ qui la régissent, lois qui, cependant, n'ont été dégagées que de l'étude des Hexapodes.

¹⁾ Addenda aux exceptions, faits lors de la lecture d'épreuves. Parmi des Lépidoptères exotiques, nous avons à citer les trois espèces du genre *Ismene*, de la faune Indo-Australienne, à savoir: *I. oedipodea*, *consobrina* et *moncada* (Seitz 9, Taf. 167 a, b), qui semblent se dérober à l'emprise de la loi de janthinotropisme, faisant voir des divergences juste inverses de ce que la loi postule. Il serait fort intéressant d'en saisir le quid et le pourquoi.

²⁾ Nous entendons les quatre premières lois, la cinquième — celle du leucotropisme des couleurs à base des leucoptérines — n'étant pas constatée que dans la classe d'Insectes.

N'est ce pas, pour l'entomologie, un titre d'orgueil légitime que d'avoir, une fois de plus, servi de générateur de progrès en biologie générale, et ceci dans les domaines aussi vastes et inattendus que ceux de la chromatologie et de la sexualisation somatique.

De la réalité de ce progrès, voici une nouvelle preuve.

2. Nonobstant ce que les quatre catégories des divergences que l'on a vues chez les Insectes (à savoir, celles mélanotrope, janthinotrope, érythrotrope et leucotrope) aient été dégagées séparément l'une de l'autre, en toute indépendance chronologique et substantielle, — et qu'il ne pouvait en être autrement vu leurs substrates matériels disparates, — l'on y sentait pourtant, d'abord vaguement, puis d'une façon de plus en plus distincte et cristallisée, qu'il devait y avoir au fond quelque chose qui leur serait commune à toutes, qui les unit toutes, qui leur sert de base et de source, et d'esprit recteur, somme toute, un facteur d'ordre absolument général qui, à lui seul, serait de force à déterminer leurs directions respectives, lors du processus de l'évolution postembryonnaire, ou métamorphotique. (Le phénomène de dépigmentation de compensation (de balancement), bien que relativement rare chez les Insectes, en faisait foi).

Ce facteur se dégage, d'ailleurs, presque spontanément de nos définitions des lois particulières, puisque dans chacune de celles-ci se repète invariablement ce passage suggestif: „les couleurs... sont plus développées dans le sexe mâle“, et tout développement plus fort, ou plus haut, implique une dépense d'énergie plus considérable.

Aussi donc, l'on est forcément amené à conclure à une loi d'allure générale qui, en servant de base nécessaire à toutes les lois régissant les divergences chromatiques particulières (celles déjà établies aussi bien que celles à trouver), les totaliserait, en quelque sorte, toutes. Cette loi, la voici:

En cas où la sexualisation ait imposé son emprise à la fonction chromatique, celle-ci prend nécessairement la voie d'une plus forte dépense énergétique du côté mâle.

Pour étayer cette conclusion, et cette loi, les arguments abondent à en faire substance d'une étude à part. Cependant, pour ce faire, il faudrait avoir recours à un matériel biologique qui aurait de beaucoup dépassé le cadre de ce travail. (C'est ce qui, depuis, a fait objet de la „partie dynamique“ de notre travail présenté au Congrès de Lisbonne. Annot. ultér. 1937).

OUVRAGES CITÉS, OU CONSULTÉS.

Benoist, R. et Berland, L. 1935. Trois cas de Gynandromorphisme chez les Hyménoptères aculéates. Arch. Mus. d'Hist. Nat. **12**.

Berland, L. 1925—28. Hyménoptères Vespiformes, **1** et **2**. Faune de France.

Berlese, A. 1909. Gli Insetti, **1**.

Biedermann, W. 1914. Farbe u. Zeichnung der Insekten. Winterstein's Handb. Vergl. Physiol., **3**.

Dauthenay, H. 1905. Répertoire des couleurs. Soc. Franc. Chrysanthémistes.

Enslin, E. 1918. Die Tenthredinoidea Mitteleuropas. Berlin.

Farkas, K. 1903. Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III. Über den Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung im Ei u. während der Metamorphose. Pflüg. Arch. **98**.

Fischer, E. 1931. Artbastarde von Schmetterlingen und ihre F₂ und Rückkreuzungsgenerationen. Vierteljahr-Naturforsch. Ges. Zürich **76**.

Forel, A. 1923. Le monde social des Fourmis. **1—5**.

Fraenkel, G. 1935. A hormone causing pupation in the blowly *Calliphora erythrocephala*. Proc. R. Soc. London (ser. B), **118**.

Fuchs, R. F. 1914. Der Farbwechsel u. die chromatische Hautfunktion der Tiere. Winterstein's Hdb., **3**.

Fürth, O. v. 1903. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere.

Goldschmidt, R. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung.

Häcker, V. 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Phänogenetik).

— 1924. Aufgaben u. Ergebnisse der Phänogenetik. Separat.

Hasebroeck, H. 1926. Zur Entwicklungsmechanik der schwarzen Flügelfärbung der Schmetterlinge, speziell bei Melanismen. Arch. für Entw.-Mech., **52**.

Henneguy, F. 1904. Les Insectes: Morphologie, Reproduction, Embryologie.

Hering, M. 1926. Biologie der Schmetterlinge.

Hoffmeyr, E. B. 1930. Beiträge zur Kenntnis der dänischen Calimomiden. Entom. Meddel., **17**.

Hopkins, F. G. 1896. The Pigments of the Pieridae. Philos. Trans. 186.

Huber, L. L. 1927. A taxonomic, a. ecological Review of the N.-Americ. Chalcid-Flies of the genus *Callimome*. Proc. Un. St. Nat. Mus. 70, Art. 14.

Imms, A. D. 1931. Recent advances in entomology. London.

Iwanoff, P. P. et Mestscherskaïa, K. A. 1935. Die physiologischen Besonderheiten der geschlechtlich unreifen Insektenovarien u. die zyklischen Veränderungen ihrer Eigenschaften. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Phys., 55. H. 3.

Joyeux-Lavergne, Ph. 1928. La sexualité cytoplasmique et les caractères physico-chimiques de la sexualité. Protoplasma, 3.

— — 1929. Métabolisme et sexualité. Ibid. 7.

— — 1930. Le changement de sexe et la sexualisation cytoplasmique. Ibid., 11.

— — 1935. Une nouvelle étape dans l'étude physico-chimique de la sexualité. Biolog. Médic. 25 n° 4.

Kopeć, St. 1911. Untersuchungen über Kastration u. Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech., 33.

— 1922. Physiological self-differentiation of the wing-germs grafted on caterpillars of the opposite sex. J. Exper. Zool., 36.

Lampert, K. 1907. Großschmetterlinge u. Raupen Mitteleuropas.

Leunis J. (Ludwig, H.) 1883—86. Synopsis der Thierkunde 1, 2. III Aufl.

Marshall, Fr. H. A. 1922. The Physiology of reproduction. II ed.

Masi, L. 1907—1911. Contribuzioni alla conoscenza dei Calcididi Italiani. Portici 1, 2, 3, 4.

Mayr, G. 1874. Die Europäischen Torymiden biologisch u. systematisch bearbeitet. Verh. Zool.-Botan. Ges. Wien, 24.

Meisenheimer, J. 1930. Geschlecht u. Geschlechter im Tierreiche. 2.

Mercet, R. G. 1921. Himenopteros Encirtidos. Fauna Iberica. Madrid.

Minkiewicz, R. 1907. Chromotropism and phototropism. Journ. Neurol. a. Compar. Psychol. 17, n° 1.

— 1907 a. Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures Oxyrhynches. Arch. Zool. Expér. (sér. 4), 7 n° 2.

— 1908. Etude expérimentale du synchronisme de l'*Hippolyte varians*. Bull. Internat. Ac. Sc. Kraków.

— 1909. La coloration normale des Phronimes et son développement par migration progressive des chromatophores. Bull. Instit. Océanogr. N° 146.

— 1909 a. Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver, vergleichender u. experimenteller Methode. Zool. Jahrbüch. 28, H. 2.

— 1912. Une expérience sur la nature du chromotropisme chez les Némertes. C. R. Ac. Sc. Paris, 155 n° 3.

Minkiewicz, R. 1914—17. Théorie du polybolisme nerveux et du polybolisme biochimique fondamental (en polonais: Podstawy zjawisk nerwowych). Warszawa.

— 1927. Potentialité autochromatique de l'oeil humain: Chromatentopie autogène, endogène et exogène. I. Au seuil de la perceptibilité. Trav. Inst. Nencki, (N^o 61) 4 f. 3.

— 1933. Rôle des facteurs optiques dans les changements de livrée, chez les Grenouilles adultes. Etude neurobiologique. Acta Biol. Exper., 8.

— 1934. Les types de comportement des mâles de Sphégiens. Bull. Entomol. d. l. Pologne, 13.

— 1934 a. Nids et proies des Sphégiens de Pologne, III^e série. Ibid.

— 1935. *Myrmosa brunnipis* Lepel. et autres Hymén. Aculéat. méridionaux ou rares, trouvés en Pologne centrale (en relation avec les agrégations de nidification respectives). Fragm. Faun. Musei Zool. Polonici, 2, N^o 21.

— 1936. Lois de l'hétérochromie sexuelle dans la série animale. II Côté dynamique du problème. Trav. XII. Congrès Zool. Internat. Lisboa.

Morgan, T. H. a. Bridges, C. B. 1916. Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Carnegie Inst. Washington. N^o 237.

— — 1919. The origin of gynandromorphes. Ibid.

Newbigin, M. I. 1898. Colour in Nature. London.

Nowicki, Św. 1935. Descriptions of new Genera a. Species of the Family Trichogrammidae (Hymen. Chalcidoidea) from the Palearctic Region. Z. f. angew. Ent., 21, H. 4.

Pézard, A. 1930. La détermination de la fonction sexuelle chez les Gallinacés. Paris (id. en trad. allem., dans Ergebn. Physiol. 1928).

Racicka, M. 1934. Neue Diagnosen der von J. Dziedzielewicz beschriebenen Trichopteren. Konowia, 13, H. 4.

Reichelt, M. 1925. Schuppenentwicklung u. Pigmentbildung auf d. Flügeln v. *Lymantria dispar*, unter besonderer Berücksichtigung des Sexualdimorphismus. Z. Morph. u. Oekol., 3, H. 4.

Reitter, E. 1908—16. Fauna Germanica 1—15. Coleoptera. 3.

Reuter, O. M. 1879. Hemiptera Gymnocerata Europae, 2. Helsingfors.

Schmiedeknecht, O. 1930. Die Hymenopteren Nord- u. Mitteleuropas. II Aufl.

Schöpf, Cl. u. Wieland, H. 1926. Ueb. das Leukopterin, d. weisse Flügelpigment der Kohlweisslinge, *Pieris brassicae* u. *P. napi*. Ber. Deutsch. Chem. Ges., 59.

Schöpf, Cl. u. Becker, E. 1933. Ueb. das Vorkommen der Pterine in Wespen u. Schmetterlingen u. einige neue Beobachtungen an Leuko- u. Xanthopterin. Liebigs Ann. d. Chem., 507.

Séguy, E. 1923. Diptères Anthomyides. Faune de France.

— 1927. Asilidae. Ibid.

Seidel, F. 1924. Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus*. Z. f. Morph. u. Oekol. 1, H. 3.

- Seitz, A. 1924. Die Amerikanischen Tagfalter. Die Großschmetterlinge d. Erde, 5.
- 1925. Afrikanischen Tagfalter. Ibid. 13.
- 1927. Indo-Australischen Tagfalter. Ibid. 9.
- Spuler, A. 1908. Die Großschmetterlinge Europas. 1—3.
- Stitz, H. 1914. Die Ameisen (Formicidae) Mitteleuropas. Schröders Insekten Mitteleurop., 2.
- Strohl, J. u. Köhler, W. 1934. Experimentelle Untersuchungen üb. die Entwicklungsphysiologie der Flügelzeichnung bei d. Mehlmotte. Verh. Schweiz. Naturf. G. (Separat).
- Süffert, F. 1924. Morphologie u. Optik der Schmetterlingsschuppen, insbes. die Schillerfarben der Schmetterl. Z. f. Morph. u. Oekol., 1, H. 2.
- Tillyard, R. J. 1917. The Biology of Dragonflies. Chapt. XIII. Cambridge.
- Trautmann, W. 1927. Die Goldwespen Europas.
- Tümpel, R. 1907. Die Geradflügler Mitteleuropas.
- Urech, F. 1894. Beitrag zur Kenntniss der Farbe der Insektenschuppen. Z. f. Wiss. Zool., 57 (et série des tr. antérieurs).
- Verne, J. 1926. Les pigments dans l'organisme animal. Paris.
- Wieland, H. u. Schöpf, Cl. 1925. Ueb. d. gelben Flügelfarbstoff des Citronenfalters (*Gonepteryx rhamni*). Ber. Deutsch. Chem. Ges., 58 N° 9.
- Wigglesworth, V. B. 1934. The physiologie of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Hemipt.). II. Factors controlling moulting a. metamorphosis. Quart. Journ. Microsc. Sc. 77.
- Witschi, E. 1935. Seasonal sex characters in birds a. their hormonal control. Wilson Bull. 47.
- 1936. Secondary sex characters in birds a. their bearing on the theory of evolution. Scientia, novembre.
- Zawadowski, B. M. 1922. Das Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Moskau.

Streszczenie.

I^o prawo melanotropizmu lub czarniawości samców:

Barwy szeregu brunatnego (szare, żółtawe, rude, brunatne, aż do czarnych) o podścielisku melaninowem, są silniej wykształcone u samców niżli u samiczek tegoż gatunku, względnie odmiany.

II^o prawo jantinetropizmu lub fioletu samego:

Barwy pochodzenia strukturowego (czysto fizyczne) są u samców silniej wykształcone, oraz przesunięte jakościowo w kierunku fioletowego krańca widma, w porównaniu z barwami samiczek tegoż gatunku, względnie odmiany.

III^e prawo erytropizmu lub czerwieni samezej:

Barwy żółto-czerwone o podścielisku lipochromowem lub zrzadka pterynowem (purynowem), są u samców silniej wykształcone oraz przesunięte jakościowo ku czerwonemu krańcowi widma, w porównaniu z barwami samiczek tegoż gatunku, względnie odmiany.

IV^e prawo autonomii typów zróżnicowania płciowego barw:

W razie spotkania się kilku typów zróżnicowania płciowego barw w obrębie tegoż osobnika, każdy z tych typów, oparty o zgoła odmienne podścielisko materialne, zachowuje się zupełnie niezależnie, nie wywierając na inne żadnego wpływu, czy to w sensie dodatnim (wzmaganie) czy też odjemnym (hamowania).

V^e prawo leukotropizmu lub bieli samezej:

Barwy białe (białawe i żółtawe) o podścielisku leukopterynowem, są silniej wykształcone u samców niżli u samiczek danego gatunku, względnie odmiany.

VI^e prawo podstawowe ogólne:

Skoro seksualizacja ustroju ogarnia funkcję ubarwienia (funkcję chromatoboliczną), przejawia się to w znaczniejszem, w zakresie tej funkcji, wydatkowaniu energii u samców niż u samiczek, tak iż twory zmaskulinizowane tej czynności przedstawiają wyższą wartość energetyczną niżli twory zfeminizowane u tegoż gatunku, względnie odmiany.

Wreszcie, spotykane zrzadka u owadów zjawisko kontrastu, to znaczy odbarwiania się wyrównawczego (=depigmentacji kompensacyjnej) zasada się na tem, że melanizacja pewnych okolic ciała u samców powoduje zmniejszanie się, względnie zanik zupełny barw okolic innych, przeważnie pobliskich.

Famille	Genre et espèce	Type tropique			Territoires de l'organisme à coloration sexualisée																				Remarques	Sources d'information								
		Sexe	Erythr.	Jaunho-	Mélano-	Corps				I-e								Ailes									II-e							
						Antennes	Globale	Tête	Thorax	Abdomen	Globale I+II	Totale	Base	Angle antérieur	Bord antérieur	Angle postérieur (interne)	Partie médiane	Bord externe	Moitié externe	Bandes	Taches	Totale	Base	Partie médiane			Bord interne	Bord externe	Bandes	Taches	Face inférieure			
Er.	J.	M.																							I ^e aile	II ^e aile								
Pieridae (jaunes)	<i>Euchloe euphoides</i>	♂	+																														Spuler	
	" <i>cardamines</i>	♂	+		?																											Lampert ne dit rien sur la prépondérance mélanique de la ♀!	"	
	<i>Colias palaeno var. europomene</i>	♂	+																													Lampert		
	<i>Colias hyale</i>	♂	+																													"		
	" <i>myrmidone</i>	♂	+		+																											Spuler		
	" <i>edusa</i>	♂	+			+																											Lampert	
	" <i>caucasica</i>	♂	+			+																											Spuler	
<i>Gonepteryx rhamni</i>	♂	+																														Lampert		
Nymphalidae	<i>Melitaea didyma</i>	♂	+		+																												Spuler	
	" <i>cynthia</i>	♂	+		?																												Spuler	
	<i>Limenitis populi</i>	♂	+		+																												Lampert	
	<i>Argynnis niobe</i>	♂	+																														Spuler	
	<i>Epinephele jurtina</i>	♂	+			+																											"	
	<i>Erebia glacialis</i>	♂	+			+																											Lampert	
	" <i>pronoë</i>	♂	+			+																											"	
	" <i>aethiops</i>	♂	+			+																												"
	<i>Satyrus briseis</i>	♂	+			+																												"
	" <i>semelo</i>	♂	+			+																												"
Epidemidae	<i>Lycena argus, hylas etc.</i>	♂	+																														"	
	<i>Lycena argiades etc.</i>	♂	+																														"	
	" <i>jolas</i>	♂	+																														"	
	" <i>arcas</i>	♂	+																														"	
	<i>Chrysochane viridissima</i>	♂	+																														"	
Geometridae	<i>Ematurgia atomaria</i>	♂	+		+																												"	
	<i>Selidosema ericetaria</i>	♂	+																														"	
	<i>Prosopitropa opacaria</i>	♂	+																														"	
	<i>Bupalus piniarius</i>	♂	+																														Spuler (Lampert)	
Arctiidae	<i>Spilosoma mendicum</i>	♂	+																														Spuler	
	" <i>tubricipeda</i>	♂	+																														Lampert	
	" <i>urticae</i>	♂	+		+																												"	
	<i>Phragmatobia sordida</i>	♂	+																														"	
Tortricidae	<i>Oenistis quadra</i>	♂	+		+																												Spuler	
	<i>Tortrix rusticana</i>	♂	+																														Spuler	
	<i>Amphisa gerningana</i>	♂	+																														"	
	" <i>prodromana</i>	♂	+																														"	
	<i>Cacoecia podana</i>	♂	?																														"	
	" <i>xyloseana</i>	♂	+																														"	
Pyralidae	<i>Cnephasia longana</i>	♂	+																														"	
	<i>Platyles cerusellus</i>	♂	+																														"	
	<i>Crambus orientellus</i>	♂	+																														"	
	" <i>matriellus</i>	♂	+																														"	
	" <i>luteellus</i>	♂	+																														"	
Agonotrochidae	" <i>aurellus</i>	♂	+																														"	
	" <i>pauperellus</i> etc.	♂	+																														"	
Cochilidae	<i>Ino globularia</i>	♂	+																														Lampert	
	<i>Cochlidium limacodes</i>	♂	+																														"	
Hepialidae	<i>Heterogena asella</i>	♂	+																														"	
	<i>Hepialus sylvium</i>	♂	+																														Spuler	

Famille	Genre (sous-genre) et espèce	Sexe	Type tro-pique			Coloration globale de l'orga-nisme	Territoires de l'organism e à coloration sexualisée															Remarques	Sources d'infor-mation					
			Erythro- Er.	Jauntho- J.	Mélano- M.		Tête					Thorax					Abdomen				Ailes							
							Globale	Yeux	Taches périorbitales	Globale	Prothorax	Aire interalaire	Côtés	Bandes latérales	Globale	Base	Apex	Taches	Sternites	Globale	Base			Partie médiane	Bord antérieur	Stigme		
Libellulidae	<i>Libellula depressa</i>	♂		+																						Le bleu n'apparaît que chez les mâles âgés!	Tümpel	
	" <i>fulva</i>	♂		+																						"	"	
	" (<i>Orthetrum</i>) <i>cancelatum</i>	♂		+																						"	"	
	" <i>brunneum</i>	♂		+																						"	"	
	" (<i>Crocothemis</i>) <i>erythraea</i>	♂	+					jaunâtre rouge-clair																		"	"	
	" (<i>Sympetrum</i>) <i>pedemontanum</i>	♂	+																							jaune rouge	Bandes latérales ne prennent du rouge que chez les mâles âgés!	"
	" <i>pressiusculum</i>	♂	+																							"	Le rouge n'apparaît, chez les mâles, qu'avec de l'âge!	"
	" <i>olum</i> " <i>flavescens</i>	♂	+																							"	"	
	" <i>colombi</i> " <i>fonscolombae</i>	♂	+																							"	"	
	" <i>dionata</i> " <i>meridionalis</i>	♂	+																							"	Le rouge du mâle (abdom.) est bordé çà et là de jaune.	"
	" <i>latum</i> " <i>striolatum</i>	♂	+																							brun-gris brun-rouge	"	
	" <i>guineum</i> " <i>sanguineum</i>	♂	+				jaune-brunâtre rouge	jaune-brunâtre rouge	jaune-brunâtre rouge																	jaune-brunâtre rouge	Le texte de Tümpel n'indique nulle divergence. (Tabel VII, seule)	"
	" <i>gatum</i> " <i>culicoides</i>	♂	+																							"	Le rouge (abd.) n'apparaît, chez le mâle, qu'avec de l'âge!	"
	" (<i>Leucorrhinia</i>) <i>dubia</i>	♂	+			+																				"	Taches du mâle moins nombreuses.	"
	" <i>bicunda</i> " <i>rufofasciata</i>	♂	+																							jaune-brunâtre brun-rouge	Chez les mâles âgés!	"
" <i>bifrons</i> " <i>albifrons</i>	♂		+	+																					"	"		
" <i>datis</i> " <i>caudata</i>	♂		+	+																					"	Le bleuâtre n'apparaît qu'avec de l'âge!	"	
Aeschnidae	<i>Aeschna pratensis</i>	♂		+																							Les divergences chromatiques des yeux et du bord des ailes ne sont pas indiquées dans le texte. (surtout, sur la Tabl. VIII)	"
	" <i>cyanea</i>	♂		+																						"	Les femelles jeunes portent des taches vert-jaune et bleu! (Les yeux sur la Tabl. IX, seule)	"
	" <i>juncea</i>	♂		+	+																					"	"	
	" <i>affinis</i>	♂		+	+			jaunâtre bleuâtre																		"	Les mâles jeunes, au lieu de bleu, présentent du jaune, du rougeâtre, ou du verdâtre!	"
	" <i>viridis</i>	♂		+	+																					"	"	
	" <i>grandis</i>	♂		+																						"	"	
Agrionidae	<i>Agrion puella</i>	♂		+		vert bleu																					"	(Minkiewicz)
	" <i>mercuriale</i>	♂		+																						"	"	
	" <i>cyathigerum</i>	♂		+		saumon, ou verdâtre bleu																				"	"	
	" (<i>Ischnura</i>) <i>pumilio</i>	♂		+	+																					"	Chez les jeunes mâles, aire interalaire est jaune-verdâtre!	"
	" <i>elegans</i>	♂		+	+																					"	"	
	" (<i>Nehalennia</i>) <i>speciosum</i>	♂		+																						"	Chez les jeunes mâles, aire interalaire est vert-jaunâtre!	"
	" (<i>Erythromma</i>) <i>najas</i>	♂		+	+																					"	Les parties saupoudrées de bleu, ne le sont que chez les mâles âgés!	"
	" <i>dulum</i> " <i>viridulum</i>	♂		+	+																					"	"	
	" (<i>Pyrrhosoma</i>) <i>tenellum</i>	♂		+																						"	Le gros de l'abdomen est, chez la ♀, le plus souvent noir.	"
	" <i>minus</i>	♂		+																						"	Souvent, jaune!	"
	<i>Calopteryx virgo</i>	♂		+		vert bleu (d'acier)	vert bleu d'acier																			"	Chez les mâles jeunes, les ailes sont noires!	"
	" <i>splendens</i>	♂		+		vert-clair bleu																				"	"	
	<i>Lestes nymphula</i>	♂		+																						"	Le bleu n'apparaît que chez les mâles âgés!	Tümpel
	" <i>viridis</i>	♂		+																						"	"	
<i>Platynemis pennipes</i>	♂		+			jaunâtre bleuâtre																			"	"		

Nr. 6. — Tableau synoptique des divergences chromatiques sexuelles chez quelques *Hémiptères*.

Famille	Genre et espèce (ou variété)	Sexe	Type tropique			Coloration globale de l'organisme	Territoires de l'organisme à coloration sexualisée											Remarques	Sources d'information		
			Erythro- Er.	Janthino- J.	Mélano- M.		Antennes	T h o r a x					A b d o m e n				Extrémités			Ailes I ^e (Hémélytres)	
								Globale	P r o n o t u m		S c u t e l l u m		Globale	Apex	Flancs	Sternites				Globale	Parties
									Totale	Tubercules	Bandes	Totale									
Pentatomidae	<i>Elasmucha betulae</i>	♀				rougeâtre	rougeâtre												Le rougeâtre est de la série de saumoné et saumon Le verdâtre est entre glauque d'Abies et vert-russe	Minkiewicz	
		♂		+	+	gris-verdâtre et plus foncé	verdâtre et brun														rougeâtre verdâtre
Myridae (Capsidae auct.)	<i>Macrotylus paykulli</i> , variétés	♀				 (jaune-verdâtre) 	rouge-ferrugineux (partim)	jaunâtre											Pronotum et scutellum ♂ variables!	Reuter	
		♂		+	+		noir														
	<i>Pronototropis punctipennis</i> .	♀				jaunâtre, ou verdâtre verdâtre et tacheté de noir													Coloration ♀ variable, mais toujours uniforme (ou presque)!	"	
		♂		+	+		plus foncé														
	<i>Oncotylus pyrethri</i>	♀				jaune sale sulfuré (verdâtre)													"		
		♂		+	+		plus foncé (partim)														
<i>Timicephalus discrepans</i> . .	♀				jaunâtre, ou ochracé gris verdâtre et foncé			parfois, ferrugineux									ferrugineux, ou ochracé cendré	Coloration ♀ variable!	"		
	♂		+	+		plus foncé			(transversale) noir		ochracé jaune-verdâtre				plus foncé						
<i>Conostethus roseus</i>	♀				gris-jaunâtre presque noirâtre	testacé, ou enfumé brun, ou noirâtre		testacé-pâle brun-noir	noir	plus pâle	rosâtre noirâtre	rosâtre plus pâle blanc-verdâtre	jaune-verdâtre sale noirâtre	roussâtre (souvent)	jaune-verdâtre sale verdâtre	jaunâtre, ou verdâtre sale bruni	rose rose-bruni	Certaines parties variables, surtout, chez les ♀!	"		
	♂		+	+																	
<i>Stenoparia patoni</i> var. <i>punctata</i>	♀																	La divergence n'apparaît pas toujours!	"		
	♂		+																	(addenda, p. 306)	

Nr. 7. — Tableau synoptique des divergences chromatiques sexuelles chez les *Coléoptères*.

Famille	Genre et espèce	Sexe	Type tropique			Coloration globale de l'organisme	Territoires de l'organisme à coloration sexualisée										Remarques	Sources d'information		
			Erythro-Er.	Janthino-J.	Mélano-M.		Antennes	Tête	Thorax	Abdomen (Sternites)	Extrémités			Ailes I (=Elytres)						
											Globale	Tibia	Tarse	Globale	Base (=Epaules)	Apex			Bandes	Taches
Cle-ridae	<i>Tillus elongatus</i>	♀ ♂			+	noir			rouge										Minkiewicz Tenenbaum (collection)	
But-ridae	<i>Anthaxia nitidula</i>	♀ ♂			+	vert		rouge d'or											"	
Cerambycidae	<i>Leptura rubra</i>	♀ ♂	(?)		+	(noir)			rouge-brun noir		jaune-rouge jaune-brunâtre	jaune-rouge jaune-brunâtre	jaune-rouge jaune-brunâtre						(Les extrémités citées d'après Leunis)	"
	<i>Leptura sanguinolenta</i>	♀ ♂	(?)		+								rouge (mat) jaune-brun (brillant)		noir				"	
	<i>Leptura dubia</i>	♀ ♂	(?)		+								rouge jaune-brun		noir				"	
	<i>Stenochorus quercus</i>	♀ ♂	(?)		(?)		(noir)		noir (sternites) rouge				jaune-brunâtre (ou noir)	rouge					Elytres ♀ variables!	"
	<i>Akimerus Schäfferi</i>	♀ ♂			(?) (+)		(noir)						(rouge-brun)			jaunâtre			Elytres ♀, parfois, noires, mais toujours avec une bande claire!	"
	<i>Pachyta lamed</i>	♀ ♂			(?) (+)								jaune (brunâtre) rouge-brun				noir		"	
Scarabaeidae	<i>Hoplia praticola</i>	♀ ♂	(?)		+	(noir)	rouge				rouge		brun noir						"	
Ly-mexylidae	<i>Hylecoetus dermestoides</i>	♀ ♂			+	jaune-roussâtre noir					parfois, jaune		parfois, jaune						Extrémités et ailes ♂ variables!	"
Oedemeridae	<i>Oedemera podagrica</i>	♀ ♂			+			foncé	jaune-rouge vert-noir										"	
	<i>Nacerda (Anoncodes) fulvicollis</i>	♀ ♂			+				jaune-rouge vert-noir										"	

