

COMITÉ DE RÉDACTION

Rédacteur en chef:

EUGEN PORA, membre de l'Académie de la République Socialiste de Roumanie

Rédacteur en chef adjoint:

R. CODREANU, membre correspondant de l'Académie de la République Socialiste de Roumanie

Membres :

MIHAI A. IONESCU, MIHAI BĂCESCU, OLGA NECRASOV, GRIGORE ELIESCU, membres correspondants de l'Académie de la République Socialiste de Roumanie; MARIA CALOIANU, secrétaire de rédaction.

La REVUE ROUMAINE DE BIOLOGIE — SÉRIE DE ZOOLOGIE paraît 6 fois par an.

Le prix d'un abonnement annuel est de \$ 4,— ; FF 20,— ; DM 16,—.

Les manuscrits, les livres et les revues proposés en échange ainsi que toute correspondance seront envoyés à la rédaction : 296, Splaiul Independenței, Bucarest, Roumanie.

REVUE ROUMAINE DE
BIOLOGIE

SÉRIE DE ZOOLOGIE

TOME 13

1968

Nº 4

SOMMAIRE



| | |
|---|-----|
| M. BĂCESCU, <i>Heteromysini</i> nouveaux des eaux cubaines: trois espèces nouvelles de <i>Heteromysis</i> et <i>Heteromysoïdes spongicola</i> n.g. n.sp. | 221 |
| H. V. БАШЕНИНА, Адаптивные особенности термонейтральной зоны млекопитающих в связи с различными типами терморегуляции | 239 |
| E. ENDRŐCZI, The role of meso-diencephalic structures in the organization of motivated behavioural reactions | 251 |
| П. А. КОРЖУЕВ, Гомеостаз и невесомость. | 263 |
| K. TREPTOW, K. HECHT und M. PESCHEL, Die 7-Minuten-Periodizität in der Regulation von Stoffwechselgrößen und in zentralnervösen Mechanismen bei Säugetieren | 267 |

LIBRAIRIE DE LA PLAGE
1968

HETEROMYSINI NOUVEAUX DES EAUX CUBAINES :
TROIS ESPÈCES NOUVELLES DE *HETEROMYSIS*
ET *HETEROMYSOIDES SPONGICOLA* n.g.n.sp.

PAR

M. BĂCESCU

It is the first contribution to the knowledge of the mysid fauna of the Caribbean seas. The work describes three new spongicolous species and an underspecies; one of them also belongs to a new genus: *Heteromysis rubrocincta* n.sp., *H. guttarti* n.sp., *H. bermudensis cesari* n.sp., and *Heteromysides spongicola* n.g. n.sp. The generic importance of the pleopods' dimorphism and of certain microstructure of the A₁ is emphasized.

The zoogeographical and biological importance of the discovery in the Caribbean seas of a species related to *H. cotti* of the Canaries, cannot be overlooked by the biologists. The author proposes the separation — within the framework of the *Heteromysids* — of the two subgenera: *Gnatomysis*, rehabilitated, and *Olivemysis* n.s.g.

Entre le 18 décembre 1967 et le 25 janvier 1968 — grâce à l'échange culturel établi entre l'Académie de la République Socialiste de Roumanie et l'*« Academia de Ciencias de Cuba »*, j'ai eu la possibilité de faire des recherches mysidologiques dans les eaux cubaines.

En tant qu'hôte de l'*« Instituto de Oceanología »*, j'ai pu explorer un peu les eaux littorales du secteur compris entre Ortigosa et Varadero, soit à la drague, soit par des pêches de nuit à la lumière ou à l'aide de scaphandres autonomes.

J'ai pu analyser en plus quelques échantillons de mysidacés capturés plus loin au large, à l'occasion des pêches planctoniques spéciales, échantillons mis à ma disposition par M^{me} Mar Juarez Fernandez; ce sont les *Leptomysini* et les *Heteromysini* qui dominent de loin la faune mysidologique des mers cubaines. Pour l'instant, je vais m'occuper des *Heteromysini*.

On sait que cette tribu est représentée par un seul genre, *Heteromysis*, comptant, en 1967, 26 espèces; on doit à M^{me} Olive Tattersall [13] une récente et très importante révision de ce genre. Elle y fait une étude cri-

tique de chaque espèce et tâche de dégager quelques traits écologiques et zoogéographiques communs pour les *Heteromysis*.

Il s'agit là des mysidacés jugés bien rares, vu que — à deux exceptions près (*H. cotti* Calm. et *H. actiniae* Clarke) — la plupart des espèces sont connues d'après un nombre très réduit d'individus, parfois même par le seul type de l'espèce. Le matériel cubain de *Heteromysis* confirme pleinement l'idée émise par O. Tattersall ([13], p. 161) que: «heteromysids may be by no means uncommon if they are sought in appropriate places» de même que le fait, supposé seulement, qu'un bon nombre d'entre elles mènent effectivement une vie obligatoire de commensaux.

Outre *H. bermudensis* — une sous-espèce locale — nous y avons pêché trois espèces nouvelles de *Heteromysis*, puis une quatrième qui doit être rangée, à côté de *H. cotti*, dans un genre nouveau, *Heteromysoides*; on porte à 8 le nombre de *Heteromysini* connus des eaux américaines [1], [4], [11].

1. *Heteromysis rubrocincta* n. sp.

(Planche I, fig. A—I et fig. 2 A—D)

Description. Carapace à grand rostre obtus triangulaire, surplombant l'espace entre les pédoncules des yeux (fig. 1 A), et avec une profonde échancrure postéro-dorsale; pas d'apophyses sur les sternites, comme c'est le cas pour *H. eideri* Băcescu p. ex.

Antennenules (fig. 1 A) fortes comme chez toute *Heteromysis*, dépassant de beaucoup l' A_2 et son exopodite (écaille). Sur l'angle antéro-intérieur de son grand article terminal on voit deux phanères très caractéristiques pour les espèces cubaines du genre. Il s'agit d'une sorte de forte apophyse à articulation fixe — dirigée antérieurement et vers l'intérieur — finement serrée distalement (a, fig. 1 G), ayant une courte soie ou flagelle sous-terminal (s, fig. 1 G) et une forte et longue épine simple, dirigée toujours latéralement et vers l'extérieur (b, fig. 1 G). Comme il est bien connu, un *appendix masculina* fait défaut à l' $A_1 \delta$ du genre. A sa place, chez notre espèce, une faible protubérance inféro-terminale, richement fournie de simples soies gluantes (h, fig. 1 G), dirigées ventralement; de pareilles soies sont présentes chez les jeunes ♂♂ également.

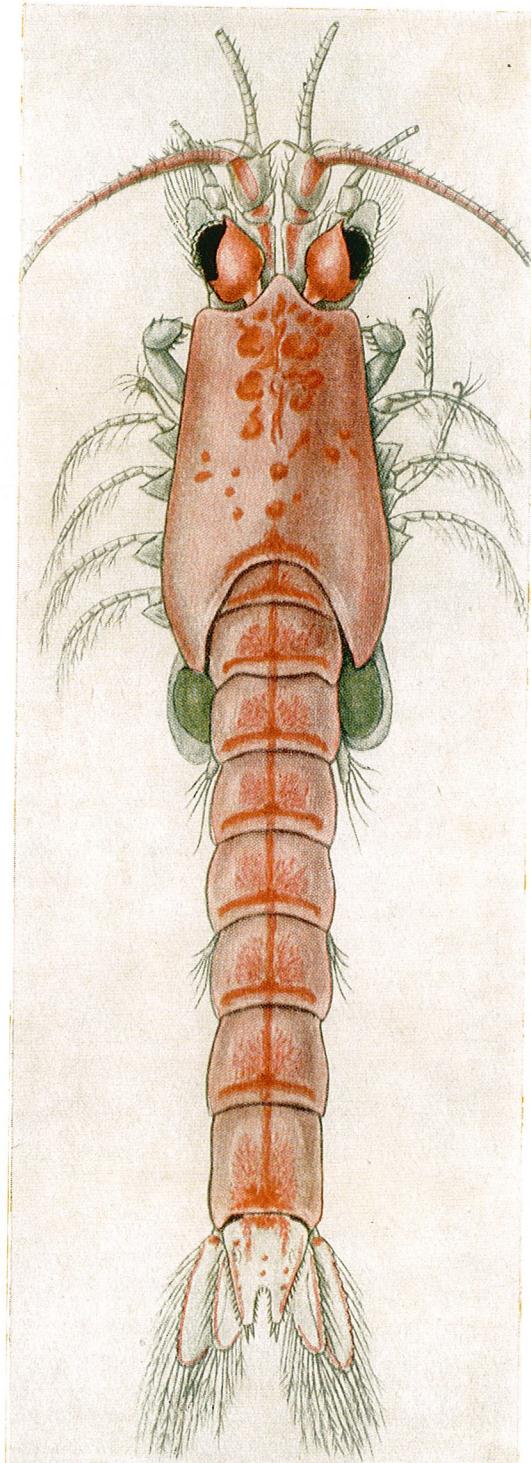
L'écaille de l' A_2 ovale, courte — bien plus courte que la base de l'antenne — à peine deux fois plus longue que large; l'article apical clairement exprimé (fig. 1 B). Yeux modérés dirigés plutôt latéralement, pédoncule cylindrique, ± comprimé dorso-ventralement surtout chez les juv. d'un tiers plus volumineux que la partie cornéale, avec une petite proéminence dactyliforme antérieure; chez les juv. de 4—5 mm, la partie cornéale est encore plus petite par rapport au pédoncule, ovoïdale en section, et elle n'est qu'un point pour les individus à peine libérés du marsupium.

Labrum au bord antérieur triangulaire, sans prolongement aucun; les mandibules à forte et étroite partie masticatrice d'une brillante chitine jaune d'or (fig. 1 J).

Maxille II (fig. 1 C) avec l'article distal de son palpe presque discoïdal.

PLANCHE I

Heteromysis (Olivemysis) rubrocincta Băcescu (♀ des eaux de la Havane). Graziella Pleșoianu ad. nat. del.



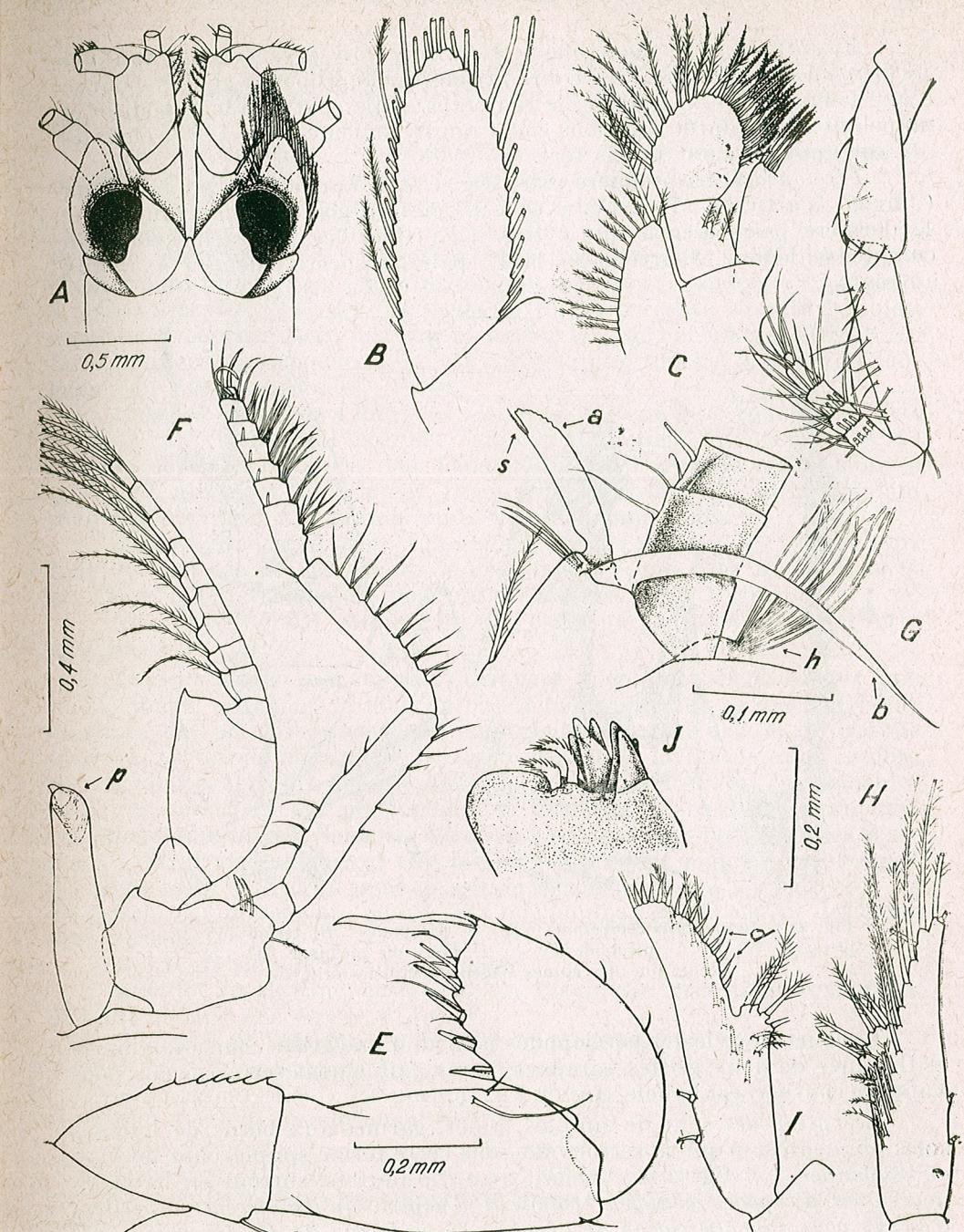


Fig. 1. — *Heteromysis rubrocincta* n.sp. (♀, ♂) A, Partie antérieure d'une ♀; B, écaille de l'antenne; C, 2^e maxille; D, péréiopode I; E, maxillipède III (thoracopode III); F, dernier péréiopode avec pénis (p); G, partie antéro-intérieure de l'article terminal de l'A₁, avec ses phanères typiques a et b; s, flagelle; H, houppe de soies sous-apicales de l'apophyse a; I, pléopode I; J, pléopode IV; d, épines flagellées caractérisant les ♂♂ adultes (orig.) J, mandibule de droite (♂).

Maxillipède II (thoracopode III) trois fois plus épais (*trapu*) que les péréiopodes, à un fort et court article carpo-propodal gonflé, pourvu d'une longue griffe dactylaire, le tout rabattable contre le mériopode et rappelant ainsi plutôt une sous-chela amphipodienne (fig. 1 E); chez les ♀♀ cet appendice est moins fort.

Péréiopodes. La première paire (fig. 1 D) à 4 articles carpopropodaux (« tarse » 5 articles); II à IV, avec 7 articles propodocarpaux, tandis que la dernière paire n'en a que 6 (fig. 1 F). Chez les jeunes individus on compte seulement 3 articles à la 1^{re} paire, respectivement 4 à 5, aux autres.

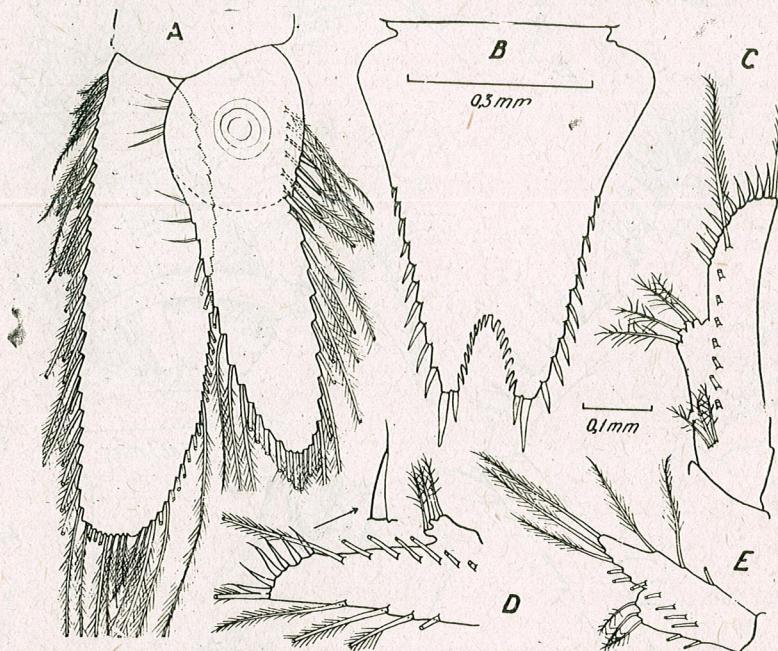


Fig. 2. — *Heteromysis rubrocincta* n.sp. A, Uropodes; B, telson (♀); C, pléopode IV ♂; D, bout du pléopode III (♂); E, flèche, une des épines flagellées, grossie (orig.).

Le court dactyle des péréiopodes pourvu d'une griffe courbée, laminée et flanquée de deux griffes paradactylaires, faiblement serrées, mais pouvant se courber en boucle (fig. 1 F).

Les pléopodes sont de simples lames, garnies aux bords de longues soies plumeuses — qui se retrouvent sous cette forme simple chez les ♀♀ et les jeunes ♂♂ (fig. 2 E). Quant aux ♂♂ adultes, surtout en habit de noces, ces pléopodes changent tellement d'aspect, qu'ils offrent un critère très sûr pour l'identification de l'espèce. Dans le cas de *H. rubrocincta*, le pléopode IV, toujours le plus modifié, perd les soies plumeuses de la partie distale, qui s'élargit et s'orne sur son côté extérieur d'une rangée de 8 à 15 épines flagellées, très caractéristiques (fig. 1 J et 2 E). La III^e paire acquiert 6 à 10 pareilles épines flagellées (fig. 2 D, flèche).

Uropodes à lames courtes et larges; l'endopodite armé de 4 à 5 longues épines insérées proximalement, sur le bord intérieur du statocyste (fig. 2 A).

Telson (fig. 2 B) ± triangulaire aux bords nus proximalement (environ 1/3), armés de 10 à 11 petites épines dans le reste.

La taille de ces épines s'accroît régulièrement vers la partie distale. Deux épines apicales, l'intérieure deux fois plus courte que l'extérieure. Certains individus (8%) présentent pourtant 2 épines plutôt subégales (l'extérieure toujours un peu plus longue); on trouve parfois (3%) même 3 épines apicales ± égales. Le sinus du telson présente 15 à 16 lames, espacées et régulièrement distribuées tout le long de l'échancrure (fig. 2 B). Le telson, ses prolongements apicaux y compris, touche à peine la longueur du dernier pléonite.

Chez les jeunes de 4 mm p.ex., le telson n'a que 5+5 épines latérales, 2+2 apicales (celle de l'intérieur toujours d'un tiers plus courte) et 13 lames sinusales, longues; sur l'endopodite de l'uropode on ne compte que 1+2, rarement 2+2 épines. Deux paires d'oostégites, un marsupium unique abritant 2 à 5 grands œufs verts ou embryons.

Pénis cylindrique, à un tubercule distal (p, fig. 1 F); il est plus long que la base de l'exopodite du péréiopode V, qui chez *H. rubrocincta* est 10-articulé, et bien fort pour un *Heteromysis* (fig. 1 F).

Taille (♀ ♂♂) 6,5–8 mm; les ♂♂ étant un peu plus grands et forts que les ♀♀.

Couleur rouge très voyante; carapace ± complètement rouge; une bande rouge, continue, le long de l'abdomen au-dessus et une autre au-dessous; des cercles rouge-foncé entourent la partie distale de chaque pléonite, ce qui donne à cette mysis un aspect scalariforme, d'où le nom spécifique. Les flagelles des antennes, l'exopodite de l'A2, les bipédoncules oculaires, les coxes des péréiopodes, le telson et la base de l'uropode, également rougeâtres. Seuls les yeux (les cornes) sont bruns bordés d'argent. Cette belle couleur est très labile, comme tout pigment caroténoïde d'ailleurs; il a suffi d'un mois de conservation pour que les individus se décolorent complètement; on n'y voit même plus l'emplacement des chromatophores.

Les œufs sont d'un vert jaunâtre.

Localité, La Havane, en face de La Playa, par 26 m de profondeur le 22.I.1968, dans une espèce d'*Agelas*.

Matériel. 81 individus, dont: 18 ♂♂ adultes, 19 ♂♂ juv.; 13 ♀♀ œuvées, 5 ♀♀ à marsupium à peine esquisse et 26 juv. entre 3 et 5 mm.

Observations. Les ♀♀ portent d'habitude 3 embryons ou œufs; rarement 2 ou 4, exceptionnellement 5.

Les ♂♂ sont très sensibles et bien plus mobiles que les ♀♀; ce sont eux qui se sauvent les premiers en jaillissant brusquement de toutes les fentes de l'éponge, lorsqu'on met celle-ci dans de l'eau faiblement formolisée.

H. rubrocincta s'encadre très bien dans la clef dychotomique d'O. Tattersall (l. c. p. 168) sous le n° 6, à savoir:

« Sinus du telson entièrement bordé de lames »...

a. l'œil avec une apophyse dactyliforme *H. rubrocincta* n.sp.

b. L'œil sans apophyse 7 etc.

Holotype ♂ enregistré sous le n° 90 dans la collection de Crustacés du Musée « Gr. Antipa », Bucarest ; paratypes 5 ♂♂ et 5 ♀♀ et 19 juv. sous le n° 91 de la même collection, 2 ♂♂ et 2 ♀♀ paratypes déposés dans la collection de l'Institut Océanologique de La Havane.

2. *Heteromysis guitarti** n. sp.

(Fig. 3 A—J)

Description. Forme trapue comme toute *Heteromysis* (fig. 3 A) ; carapace à un fort prolongement frontal triangulaire (fig. 3 B) et une faible échancrure postéro-dorsale.

Antennules fortes, avec la paire typique de phanères décrite pour la précédente espèce ; l'épine, dirigée extérieurement (b, fig. 3 B) est moins forte que chez l'*H. rubrocincta* ; l'apophyse de l'angle intéro-distal — qui, ici également, peut toucher sur la ligne médiane sa symétrique, comme les pouces de deux mains — présente une très longue soie sous-terminale presque aussi longue qu'elle et sans aucune dentelure sur son apex (a, fig. 3 B). Les ♂♂ adultes, sans avoir un lobe ♂, présentent pourtant un petit tubercule inféro-antérieur (n'atteignant guère le bout de l'article distal richement fourni de soies très longues et fines (pas d'estéthasques) ; la ♀ et les ♂♂ non accouplables ont à cet endroit le tubercule typique pour la plupart des mysidacés, à 2—3 petites soies banales.

L'antenne courte, dépassant à peine son exopodite, a la forme d'une lame ovale (fig. 3 D), dont la longueur dépasse presque 3 fois la largeur maximale.

Le lobe apical faiblement séparé. Rien de particulier aux pièces buccales.

Yeux grands, ± dirigés antérieurement, cylindriques en section (et non aplatis, ovales en section, comme chez l'*H. rubrocincta*). La partie cornéale occupe 1/3 du tout ; le pédoncule présente une apophyse dactylique, parfois deux apophyses comme deux denticules (fig. 3 b).

Maxillipède III (fig. 3 E) de type *Heteromysis*, dont on voit l'armature du carpopropode sur la fig. 3 e. Il est deux fois plus fort et épais chez les ♂♂ adultes que chez les ♀♀ ou chez les ♂♂ juv.

Péréiopodes (fig. 3 F) grêles, à très long ischion et forte apophyse sur la partie interne du coxopodite (a, fig. 3 F) ; le carpopropode est divisé en 4 (I) ou 5 articles (II—V).

Pléopodes simples à un lobe pseudo-branchial bien exprimé ; seulement pour les ♂♂ en noces, le IV^e pléopode s'élargit distalement, perd ses soies terminales (à l'exception de l'apicale interne) qui sont remplacées par une rangée continue de plus de dix épines flagellées (fig. 3 G). De soies serrées remplacent les soies plumeuses sur le lobe pseudobranchial. Même chez cette espèce, le pléopode III esquisse une transformation dimorphique manifestée par l'apparition de 2—3 épines flagellées sur sa partie apicale non élargie. Chez les ♂♂ grands 4—4,5 mm mais non mûrs, ce pléopode (IV^e paire) présente seulement 5—6 pareilles soies flagellées (fig. 3 H).

* Dédicée à mon ami, le Dr Dario Guitart, Directeur de l'Institut océanologique de La Havane.

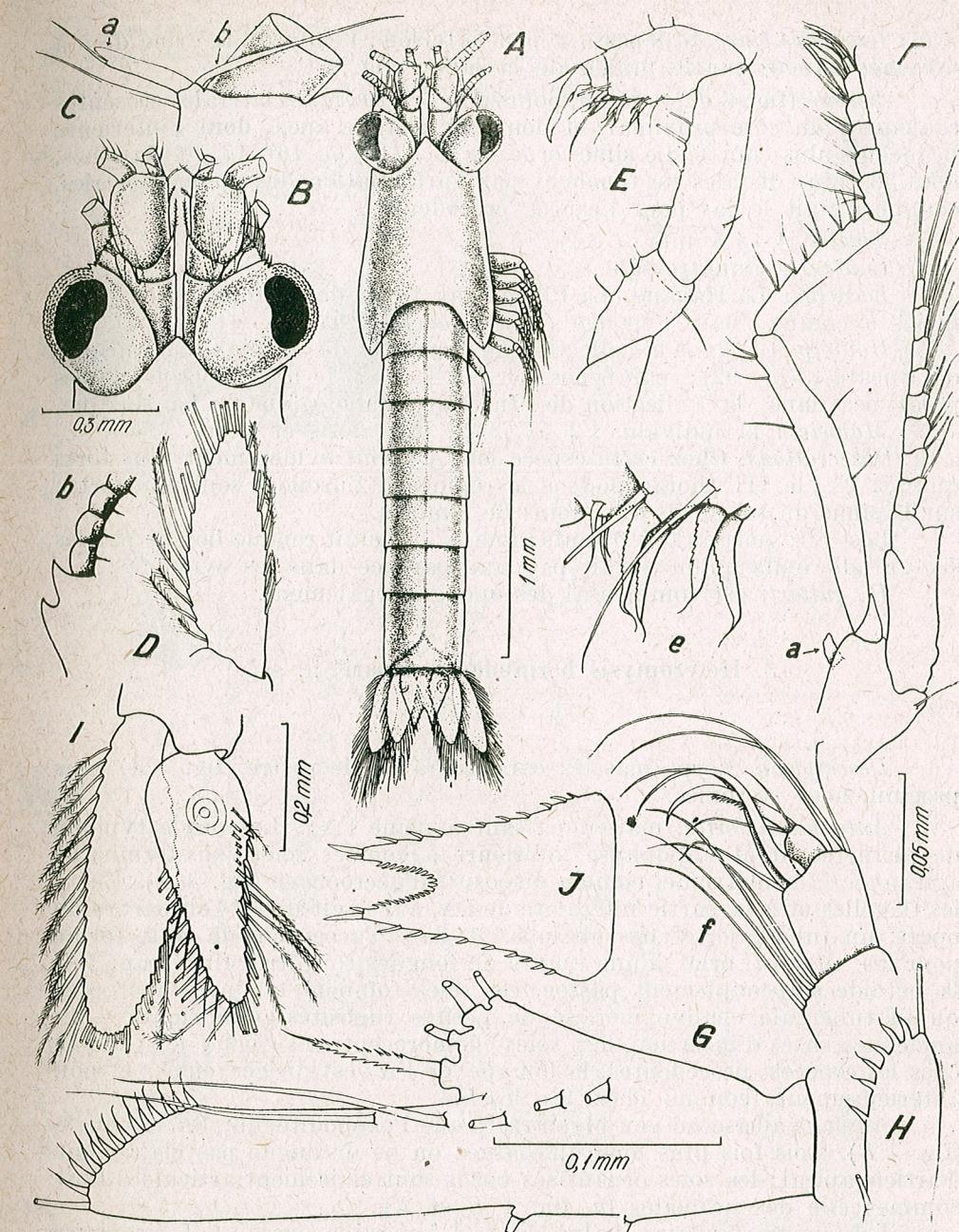


Fig. 3. — *Heteromysis guitarti* n.sp. A, ♀, vue d'en haut; B, sa portion céphalique; C, dispositif d'accrochage sur l'angle intéro-distal du troisième article de l'A₁; on y voit l'apophyse à long flagelle sous-terminal; D, exopodite de l'A₂; E, maxillipède III ♀; e, détails de l'armature du carpopropode; F, V^e péréiopode ♂; a, apophyse; e, sa partie terminale, grossie; G, IV^e pléopode ♂; H, idem, d'un ♂ non encore mûr; I, uropodes; J, telson (orig.).

Uropodes élargies dépassant peu le telson ; l'endopodite armé de 5 à 6 épines situées sur le milieu de la lame (fig. 3 I).

Telson (fig. 3 J) fourchu, pourvu de 9 à 10 épines latérales (absentes seulement du côté proximal) et deux sur chaque apex, dont l'intérieure beaucoup plus courte. Le sinus orné de 21 (♀) ou 16—17 (♂) lames, dont les plus distales ne touchent pas l'articulation des épines apicales, comme c'était le cas pour l'espèce précédente.

Taille : 4—4,5 mm (♂♀).

Couleur : jaunâtre-pâle.

Localité : La Havane, La Playa, par 18 m de profondeur en plein faciès à coraux, dans l'éponge *Ircinia fasciculata*.

Holotype (♂) dans la collection de Crustacés du Musée « Gr. Antipa » de Bucarest (n° 92) ; paratypes : 1 ♂ 2 ♀ sous le n° 92. Trois autres paratypes dans la Collection de l'Institut océanologique de La Havane.

Matériel : 11 individus : 2 ♂♂, 2 ♂♂ juv., 2 ♀♀ et 5 juv.

Observations. Chez cette espèce les ♂♂ sont évidemment plus forts que les ♀♀ ; le III^e thoracopode et les épines de l'uropode sont plus forts ; sur le sinus du telson ils ont moins de lames.

Les ♀♀ portent 3 à 5 œufs ; une ♀ P était rendue bossue par les six grands œufs qu'on voyait par transparence dans les oviductes.

H. guitari est commensal des éponges, également.

3. *Heteromysis bermudensis cesari** n. ssp.

(Fig. 4 A—F)

Description. Corps massif : carapace à faible rostre (fig. 4 A) sans proéminences sternales.

Antennenules fortes, mais dépassant à peine l'A₂. Le couple typique de phanères, dont l'apophyse intérieure à courtes soies sous-terminale, agit, avec la symétrique, comme dispositif d'accrochage (fig. 4 A). Entre les flagelles et à la partie inférieure de l'A₁ s'il s'agit des ♂♂ en parure de noces, un tubercule (et pas un lobe ♂ dans l'acception de cette forme pour les *Mysini*) orné d'une touffe de longues soies très fines ; une fois la période d'accouplement passée, ces soies tombent et on ne voit plus qu'un tubercule chauve, hérissé de petites rugosités cylindriques — les anciennes bases d'insertion des soies chémoréceptrices (fig. 4 C). Comme chez les espèces précédentes, la houppe de l'A₁ est dirigée en bas et non antérieurement, comme chez les *Mysini*.

Antenne à base un peu plus courte que l'exopodite, qui, lui, est ovale (fig. 4 B), trois fois plus long que large ; on ne distingue pas clairement d'article apical ; les soies ornant ses bords sont clairement articulées tout comme celle des uropodes (*a*, fig. 4 B et E).

Labrum triangulaire, palpe de la II^e maxille ovale (+ circulaire même) orné de 7—8 longues soies plumeuses ; pas d'épines entre celles-ci.

Yeux grands, ayant la forme qu'on voit sur la fig. 4 A, légèrement aplatis. Une proéminence supéro-postérieure fait suite à une dépression bien caractéristique (*d*, fig. 4 A), qui affecte directement la partie cornéale.

* Dédié à Cesar de la Terga, qui a plongé pour les éponges.

Le bord antérieur gonflé, pédoncules finement serrés comme chez *H. singaporesis* O. Tatt., on dirait des écailles tégumentaires vues de profil. La cornée a un volume un peu inférieur à celui du pédoncule.

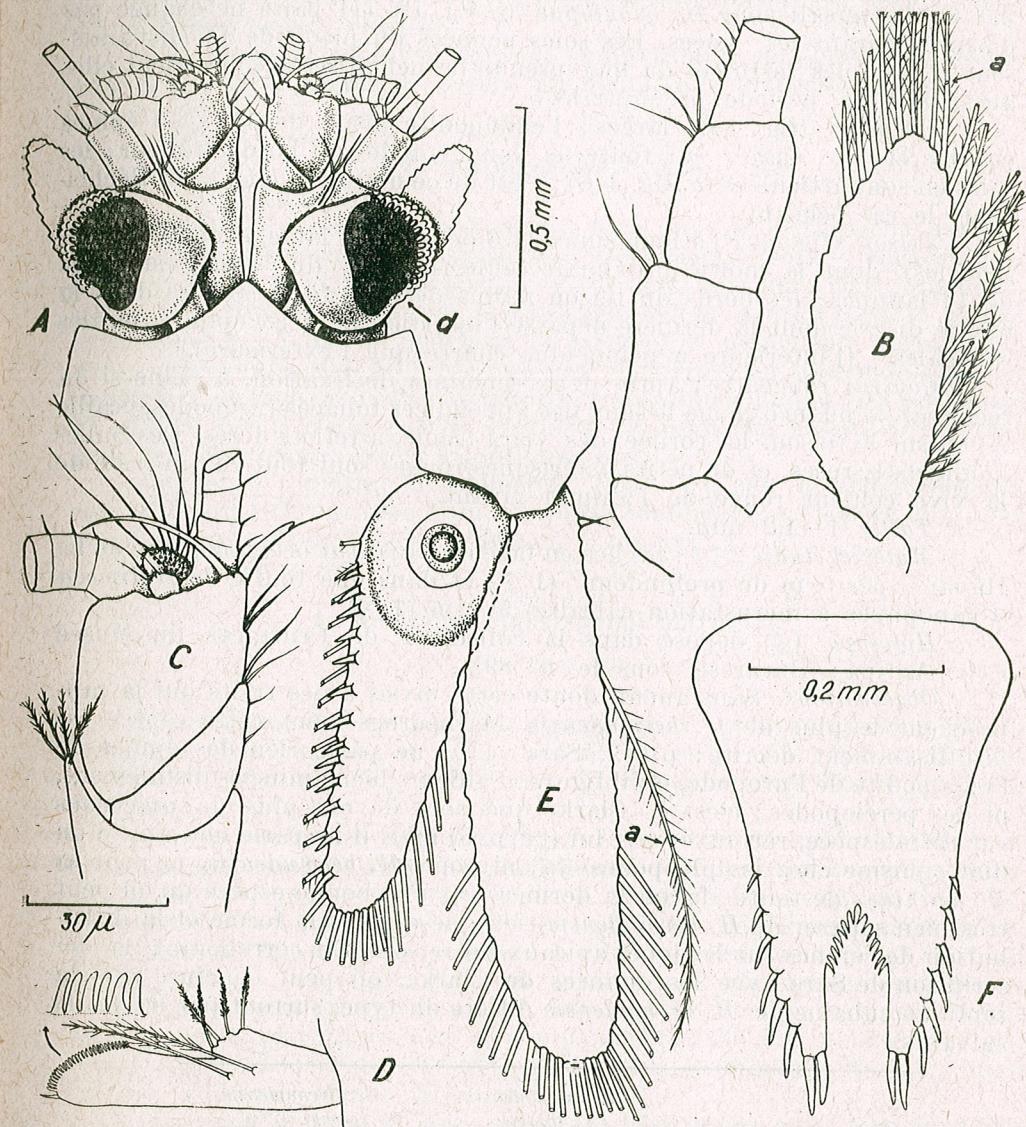


Fig. 4. — *Heteromysis bermudensis cesari* n.ssp. (♂). A, partie céphalique; *d*, dépression oculaire; B, antenne; C, antennule; D, pléopode IV ♂; E, uropodes; F, telson (orig.).

Les endopodites des thoracopodes III—VIII manquent.

Pénis bourré des spermatozoïdes en train d'être évacués.

Pléopodes I, II, III et V, des lames simples sans modifications dimorphiques, le lobe pseudo-brachial ± égal au lobe intérieur pour la 1^{re}

paire, beaucoup plus court chez les autres. En échange la IV^e paire a le lobe intérieur élargi et orné de 26—30 dentelures sans flagelles (fig. 4 D et flèche) ; c'est un type de dimorphisme qui rappelle un peu celui figuré par O. Tattersall pour *H. odontopus* (l. c.). La III^e paire ne change pas d'aspect durant les noces. Les soies pennées du pléopode IV disparaissent et les soies serrulées du lobe pseudo-brachial se raccourcissent elles aussi dans la période pré-nuptiale.

Uropodes (fig. 4 E) larges ; l'endopodite armé de 11 à 13 épines courtes et \pm égales sur toute la longueur de son bord intérieur ; les soies en sont articulées (a, fig. 4 E) ; c'est de ce niveau que les soies fléchissent, le cas échéant.

Telson (fig. 4 F) à long sinus (1/3 de toute la lame, sans les épines apicales), dont la moitié proximale seule (le fond du sinus) est ornée de 14 lames ; les bords du telson munis de 6+6 fortes épines dans la moitié distale dont la dernière dépasse l'insertion de deux épines apicales subégales (l'intérieure à peine plus courte que l'extérieure).

Couleur rougeâtre ; après deux semaines de fixation, à peine si on reconnaît la nuance rouge le long des appendices foliacés (uropodes, écaille A) ou sur le telson. La cornée des yeux brune, à reflets dorés. Des bulles houilleuses, roses, et de petits astérisques rouges sont tout ce qui reste de la vive couleur rouge de l'animal vivant.

Taille 4—4,2 mm.

Matériel étudié 2♂♂ : pêchés en face de l'Institut océanologique de La Havane, par 5 m de profondeur (1♂) et dans une touffe de *Halimeda* (Cyanophycé à incrustation calcaire) à 2 m (1♂).

Holotype (♂) déposé dans la collection de Crustacés du Musée « Gr. Antipa » Bucarest, sous le n° 89.

Observations. Sans aucun doute cette mysis a des traits qui la rapprochent le plus de *H. bermudensis*. Malheureusement cette espèce est insuffisamment décrite ; p. ex. Sars [10] ne parle rien des épines de l'endopodite de l'uropode, qu'il figure, d'ailleurs bien amincies distalement, ni des périopodes ; c'est à Clarke que nous devons plus de précisions sur cette espèce, retrouvée par lui ([4] p. 6) mais il ne parle non plus d'un dimorphisme chez les pléopodes ♂♂, ni pour *H. bermudensis*, ni pour sa *H. actiniae* ; de toute façon la dernière est une bonne espèce qu'on peut très bien séparer de *H. bermudensis* rien que d'après la forme et la distribution des épines sur les lobes apicaux du telson. En corroborant la description de Sars avec les données de Clarke, on peut conclure que la réplique cubaine de *H. bermudensis* diffère du type, surtout par les traits suivants :

| | <i>H. Bermudensis typica</i> | <i>H. Bermudensis cesari</i> n.sp. |
|--------------------------------|------------------------------|------------------------------------|
| Taille | 6—7 | 4—4,2 |
| Epines sur les bords du telson | 7—9 | 6 |
| Lamines sinusales | 18—20 | 14 |
| Couleur | pâle | rouge |
| Ecaille A2 | dépasse sa base | plus courte que sa base |
| Yeux | \pm cylindriques | globuleux irréguliers |

C'est la taille qui sépare premièrement *H. bermudensis* de *H. bermudensis cesari*. S'il s'avérait que le pléopode IV ♂ de *H. bermudensis* en diffère également, il ne s'agirait plus d'une sous-espèce locale, mais d'une bonne espèce cubaine.

J'ai dédié cette mysis à mon sympathique collaborateur, Cesar, auquel je dois le matériel capturé par scaphandre autonome.

Heteromysoides n. g.

Mysidés à aspect de *Heteromysis*, mais qui s'en distinguent surtout par la structure insolite des yeux. En effet, ceux-ci sont \pm quadrangulaires vus d'en haut. Le pédoncule en est deux fois plus large que haut, ayant la partie visuelle située à son angle intéro-extérieur. Cette cornée excentrique est pourvue pourtant de pigment et d'éléments visuels normaux. *Antennules* (fig. 5 C) presque sans phanères ; un tubercule rugueux tient place de lobe mâle. Pas de modifications dimorphiques aux pléopodes IV et III ♂♂. Il n'y a pas de crochets antennulaires si caractéristiques pour les *Heteromysis* ouest-atlantiques (fig. 1 G).

Ce genre renferme actuellement deux espèces, la *Heteromysoides cotti* (Calman 1932) connue d'un lac marin souterrain et l'espèce que nous allons décrire, spongicole cette fois-ci, à savoir :

4. *Heteromysoides spongicola* n. sp.

(Fig. 5 A—L)

Description. Forme plutôt élégante pour un représentant de la tribu des *Heteromysini* ; la carapace finit en large triangle frontal, sans marquer un rostre (fig. 5 A) ; pas d'apophyses entre les coxopodites des pattes.

Antennules moins fortes que chez *H. rubrocincta* mihi, l'article proximal ne présente pas l'articulation oblique et le long prolongement latéral, caractéristiques aux *Heteromysis*. A l'angle antéro-extérieur de l'article distal, 1 à 2 soies simples, pas les apophyses flagellées vues jusqu'ici. Un tubercule dimorphe rugueux faiblement pédonculé pend au bout de cet article (t.d. fig. 5 C) — on dirait une excroissance papilleuse.

L'A₂ atteint presque le niveau distal de l'A₁ avec sa hampe ; l'écaille en est plutôt spatuliforme et bien plus courte : 2,5 fois plus longue que large (fig. 5 D) ; son bout dépasse à peine le 2^e article de l'A₁, mais on n'y voit pas bien d'article apical.

Les yeux, de type *H. cotti*, sont caractéristiques aussi bien pour l'espèce que pour le genre : une large plaque rectangulaire-ovoïdale, un peu plus longue que large et deux fois plus large que haute. La partie distale aplatie, sous laquelle se creuse une large excavation (fig. 5 B) — s'épaissit proximamente, faisant penser au profil d'une dent incisive p.ex. ou d'un coin à fendre du bois. La cornée occupe à peu près un quart du complexe oculaire et notamment l'angle antéro-extérieur du pédoncule (fig. 5 A) ; asymétrique par rapport au reste de l'œil vue d'en haut, elle est bien orientée vue de profil (fig. 5 B). On peut y compter aisément une quarantaine de points.

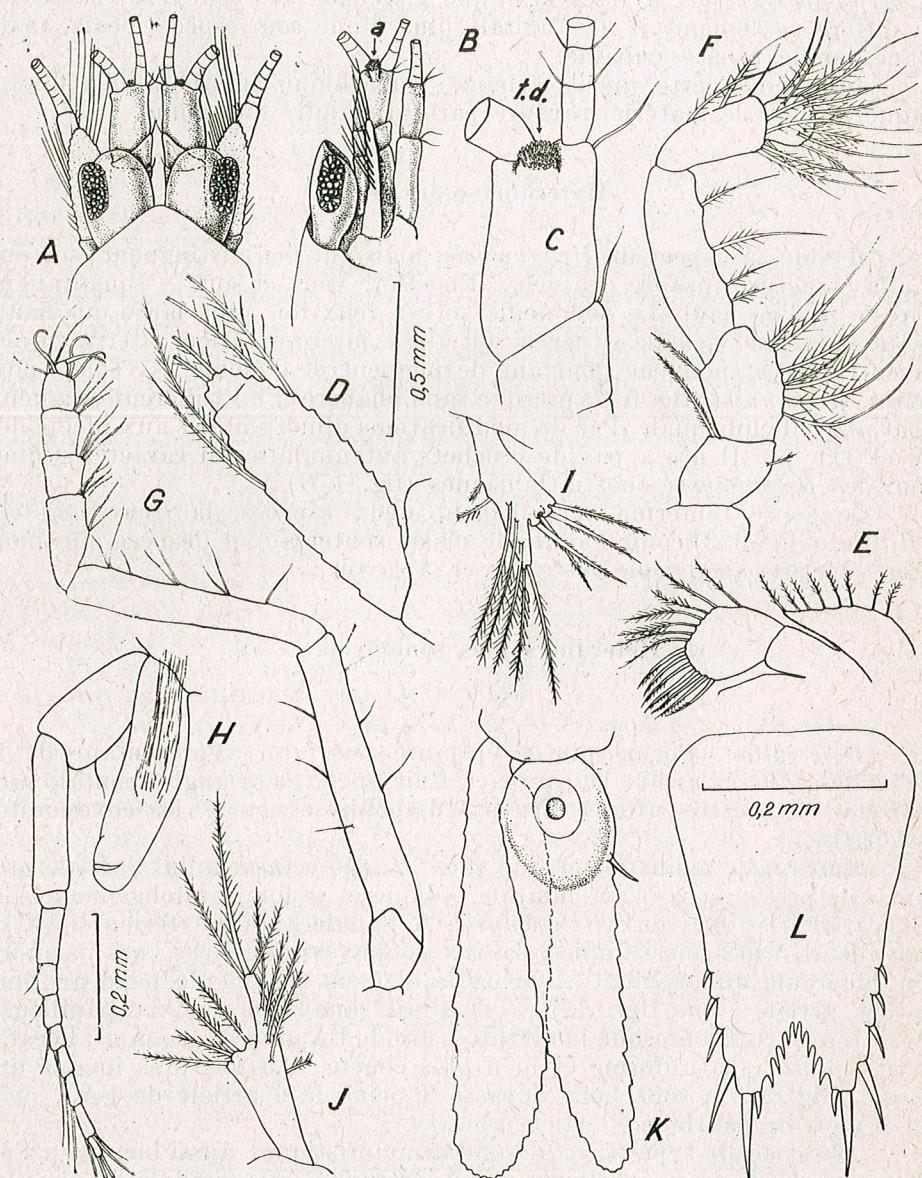


Fig. 5. — *Heteromysoides spongicola* n.g. n. sp. ♂ A, Partie céphalique d'un ♂, d'en haut; B, idem, de profil; C, antennule; t.a., tubercule dimorphique; D, exopode de l'A₂; E, maxille II; F, maxillipède II; G, péréiopode III; H, organe copulateur; I, pléopodes III et J, pléopode V; K, uropodes; L, telson (orig.).

taine de grosses cellules visuelles, chacune entourée d'une coupe à pigment foncé clairement exprimée (nous en avons pu compter au moins 30, très bien visibles même après 36 ans, sur les *H. cotti* pris par L. Fage à Lanzarote).

Labrum sans prolongement frontal; son triangle antérieur s'encadre parfaitement entre les larges plaques des palpes de la mandibule.

Maxille II aux endites de type commun, à l'article distal du palpe ovale-arrondi, orné seulement de soies plumeuses (fig. 5 E). Le maxillipède a la forme vue sur la fig. 5 F; le III^e manque, mais, d'après son insertion, il paraît être d'une taille plutôt modérée.

Péréiopodes très grèles et cassants, il n'en reste qu'un seul, celui de la III^e paire (fig. 5 G); il a le carpopropodus 4 articulé et le mero presque égal à l'ischium. Une griffe laminée dactylique flanquée de deux griffes paradactylaires, gonflées à leur base. Exopodites plus forts que chez *Heteromysis*, 9-articulés (fig. 5 H).

Chez les ♂♂ pas de tubercles sur les sternites entre les coxes des péréiopodes, comme c'est le cas pour les vraies *Heteromysis*, *H. eideri* Băc. p. ex. (fig. 6 D).

Pléopodes. De simples plaques à un lobe pseudo-brachial bien exprimé (fig. 5 J); elles ne changent pas d'aspect même pour la III^e et la IV^e paire des ♂♂ adultes (fig. 5 I), un autre trait caractérisant le nouveau genre, commun donc avec *H. cotti* (3, fig. 5).

Uropodes: deux larges lames presque égales en longueur ou bien l'intérieure est un peu plus longue, armée d'une seule épine sur le statocyste (fig. 5 K).

Telson d'une impressionnante similitude chez les deux sexes (fig. 5 L) à bords nus sur les 2 tiers proximaux, puis armé de 4 forts piquants, de plus en plus longs vers l'apex; celui-ci armé d'un fort piquant extérieur, flanqué d'une toute petite épine intérieure; sinus bien peu profond, orné de 9—10 lames. Avec les longues épines apicales, le telson atteint la longueur de l'endopodite de l'uropode et est presque de la même longueur que le dernier pléonite; si on accorde pour celui-ci le chiffre 9 comme longueur, le telson (sans épines apicales) a 6,5 et avec ces épines, 8.

L'organe copulateur inséré entre les dernières pattes thoraciques est un tube élastique large et bien long (fig. 5 H) rappelant plutôt un *Mysidetes*; plié en avant et serré contre les sternites (sa position de repos), il atteint le niveau des coxes du 3^e thoracopode; une clapette peut fermer son ouverture.

Taille ♂ = 4,2 : ♀ = 4 mm.

Couleur : blanchâtre translucide, yeux d'un rouge éclatant.

Matériel étudié : 1 ♂ et 1 ♀ adultes, tirés d'une éponge se trouvant à 26 m en plein facies à Coraux, en face de l'Institut océanologique de La Havane, le 22.I.1968 et notamment *Dasychalina cyathina*.

Holotype (♂) déposé au Musée « Gr. Antipa » sous le n° 88 Crustacés.

Observations. *H. spongicola* est une espèce étroitement apparentée à *H. cotti* Calman 1932, des Canaries. Elle en diffère par une phanérotaxie moins exubérante : 4+4 épines sur le bord du telson (9+9 chez *H. cotti*), par sa taille plus petite (4—4,2 mm par rapport à 6—7,5)*.

* Taille constatée sur 10 exemplaires de *H. cotti* du Muséum d'Histoire naturelle de Paris (coll. L. Fage), mis à ma disposition aimablement par le professeur Max Vachon.

une épine. Sur l'endopodite de l'uropodes (14—15 respectivement) et par 4 articles carpopropodaux aux péréiopodes au lieu de 6.

OBSERVATIONS SUR LA MORPHOLOGIE, LES ADAPTATIONS, ETC.
DES HETEROMYSINI

En partant d'une diagnose originale bien exacte et non interprétée à priori : « Eyes very small, at the anterior outer corner of each eye — stalk, with a small number of apparently well-formed ommatidia and scanty brownish pigment » (Calman [3], p. 129), on est arrivé à la conclusion que « The only known blind species of this genus is *H. cotti* » (Ii [7], p. 571). C'est parce qu'on a exagéré l'appartenance de l'espèce au monde souterrain qu'on est arrivé là. En effet il ne s'agit là nullement d'une espèce aveugle, mais d'une espèce ayant une structure particulière du complexe oculaire ; le pédoncule transformé en une sorte de coin ; l'œil situé de côté, pour une vue latérale ; les deux adaptations sont nécessaires à un Crustacé qui doit se frayer toujours un passage dans les étroits espaces du milieu phréatique ou spongicole. Bien qu'on ait trouvé *H. cotti* dans un lac souterrain, ce lac communique néanmoins avec la mer et il est illuminé d'en haut par une ouverture naturelle.

D'ailleurs l'espèce peut y entrer et sortir par les enfractuosités du terrain qui permettent que le lac subisse les mouvements des marées.

Le genre nouveaux diffère de *Heteromysis* encore par l'absence du dispositif d'accrochage réalisé à la partie antéro-intérieure du bout de l'antennule.

C'est là une adaptation bien caractéristique pour l'entier genre *Heteromysis*, s. str. paraît-il ($\delta \varphi$), bien que spécifiquement différent en ce qui concerne la forme, la longueur (plus petites chez les $\varphi\varphi$) et surtout la longueur du flagelle sous-terminal.

Il en diffère encore par la structure plus délicate des maxillipèdes III (moins délicate pourtant que chez *H. eideri* Băcescu p. ex. [2]) et par les uropodes à lames de la même longueur (l'endopodite bien plus court chez *Heteromysis* sensu Smith) à l'exception de *H. singaporensis* O. Tatt.

L'existence d'une *Heteromysoïdes* dans les eaux marines cubaines élargit considérablement son aire de répartition ; mais le fait plus intéressant encore est qu'on vient de trouver en pleine mer une espèce d'une *mysis* qu'on avait rangée parmi les formes cavernicoles. Il est certain que dans le cas de *H. cotti* il s'agit également d'une espèce marine (peut-être spongicole elle aussi) pénétrée et bien acclimatée dans un lac souterrain qui continue à communiquer avec l'océan ; il ne s'agit pas là d'un isolement géographique dans toute l'acception du mot. Néanmoins c'est un problème à reprendre et la biologie de chaque espèce, à étudier ; même pour *Heteromysis* s. str. on ne connaît l'écologie et le comportement que pour *H. armoricana* Nouvel [8], *H. actiniae* Clarke [4] et moins *H. formosa* [12].

★

Quant au second genre de la tribu, l'*Heteromysis*, dans son ancienne diagnose entre aussi la similitude des pléopodes, réduits chez les deux sexes ; c'est le mérite du travail de M^{me} O. Tattersall [13] qui a attiré

l'attention sur l'existence d'un pareil dimorphisme sexuel pour plusieurs représentants de ce genre également.

Dorénavant toute diagnose d'espèce nouvelle doit préciser la forme de la section des yeux ; la morphologie détaillée de l'antennule ; la forme du pénis ; l'existence ou l'absence des processus sternaux, etc. et surtout au moins la forme du pléopode IV des $\delta\delta$ parfaitement adultes.

C'est à cause de la pénurie des $\delta\delta$ adultes et de la courte durée de ce dimorphisme, qu'on a conclu à l'absence de tout dimorphisme sexuel pour les pléopodes du g. *Heteromysis*.

Pourtant il s'agit là d'un caractère sur lequel l'évolution s'est fait sentir et on ne peut plus le négliger, vu qu'il peut prêter même la valeur de sous-genre à certains taxons ; seulement il faut se méfier lorsqu'on doit conclure à l'existence ou la non-existence d'une transformation dimorphique de certains pléopodes $\delta\delta$ chez les représentants de la tribu des *Leptomysini* : chez les jeunes $\delta\delta$ tous les pléopodes ressemblent à ceux de la φ (fig. 2 E). Ils restent tels quels toute la vie pour les représentants européens du genre *Heteromysis* s. str., mais pour la plupart des espèces tropicales, au fur et à mesure qu'elles approchent de la période d'accouplement, la partie caudale de certains pléopodes (surtout du IV^e), s'élargit et sur son bord extérieur — à la place des soies plumeuses — régressées entre temps jusqu'à la disparition — bourgeonnent quelques formations nouvelles ; soit des épines flagellées — cas commun (d, fig. 11) — soit des dentelures variées (flèche, fig. 4 D) ; c'est à ce moment seulement qu'on peut parler d'un dimorphisme qui doit servir alors à caractériser les espèces — au moins celles de l'Atlantique tropical occidental. En dépit de l'absence d'un lobe δ proprement dit, on reconnaît aisément les $\delta\delta$ en noces rien que par leur pénisbourré de spermatozoïdes, qui pendent comme un nuage à l'orifice de cet organe, et par la houppe de soies chémoréceptrices qui descendent verticalement du bout de l'A₁.

L'étude de la phanérotaxie comparative des principaux appendices des *Heteromysini* est encore à souhaiter : combien elle peut parler cette phanérotaxie de l'évolution phylogénétique d'un groupe, a été magistralement démontré par le savant E. Racovitza dans son étude sur les Isopodes (*Notes sur les Isopodes* : 8 à 11, «Arch. Zool. exp. et gén.», 1920—1923). Il paraît que les groupes les plus spécialisés et anciens soient *Heteromysoïdes* et *Gnathomysis* ; le moins spécialisé, l'*Heteromysis* s. str. de la clé ci-dessous.

La diagnose de la tribu des *Heteromysini* n'a pas été modifiée depuis qu'elle a été séparée par Hansen (1910) et ne renfermait jusqu'ici qu'un seul représentant, le genre *Heteromysis*.

Or, ayant sous mes yeux le matériel cubain d'une impressionnante originalité, et trois espèces provenant des eaux européennes, toutes observées sur le vivant [2], je crois pouvoir amender un peu les diagnoses de la tribu et du genre, en y faisant place à d'autres taxons phylogénétiquement et géographiquement différents, à savoir :

- 1 (2) Yeux ± quadrangulaires vus d'en haut, en forme de coin, de profil ; la cornée est située à l'angle antéro-extérieur du pédoncule ; pléopodes $\delta\delta$ sans transformations dimorphiques (Atlantique tropical) *Heteromysoïdes* n.g.

- 2 (1)** Yeux globuleux ou cylindriques, à section circulaire ou ovale. La cornée, \pm symétrique par rapport au pédoncule, est située à l'extrémité de celui-ci, coiffant parfois son bout. Quelques pléopodes du ♂ modifiés ou non à l'époque de l'accouplement *Heteromysis* 1.s. 3

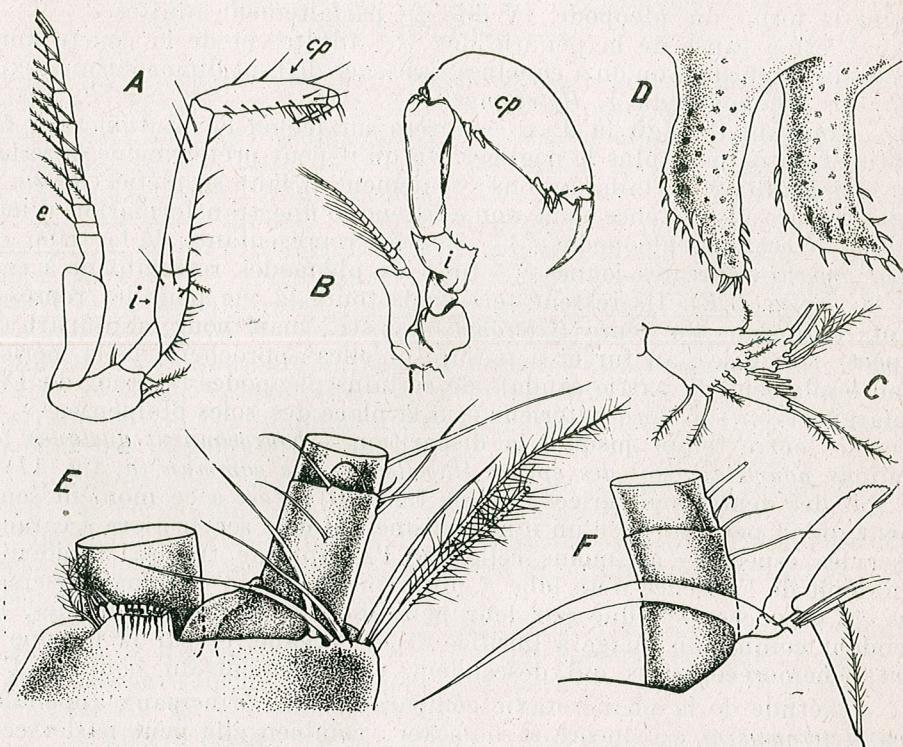


Fig. 6. — Comparaison entre certains appendices de *Heteromysis*. A, Maxillipède III de *Heteromysis (Heteromysis) formosa* Smith (d'après Tattersall, 1951); B, maxillipède III de *H. (Gnathomysis) gerlachei* Bon, et Pérez (d'après Nouvel 1964); C, pléopode IV d'un ♂ de *H. (Heteromysis) eideri* Băcescu (orig.); D, proéminences sternales postérieures d'un ♂ de *H. (Heteromysis) eideri* Băcescu (orig.); E, apex d'une antennule ♀ de *H. (H.) armoricana* Nouvel (orig.); F, idem de *H. (Olivemysis) rubrocincta* Băcescu (orig.); ep, carpopropode; I, ischium; e, exopodite.

- 3 (4)** Maxillipède III d'une étonnante robustesse (3 à 5 fois le diamètre d'un péréiopode) à carpopropodus fortement gonflé (*cp*, fig. 6 *B*), à ischium élargi et dentelé (*i*, fig. 6 *B*), exopodite (*e*) réduit. Pléopodes de type aberrant. Endopodite de l'uropode plus longue que l'exopodite, mer Rouge, Océan Indien S. G. **Gnathomysis**, Bonnier et Pérez

4 (3) Maxillipède III modérément plus gros que les péréiopodes; carpopropodus allongé, non dentelé (*cp*, fig. 6 *A*). Endopodite de l'uropode plus court que l'exopodite; l'exopodite (*e*) des Thoracopodes bien fort (fig. 1 *F*) 5

5 (6) Pléopodes ♂♂ sans dimorphisme aucun (fig. 6 *C*), de grosses apophyses sternales chez les ♂♂ (fig. 6 *D*). A₁ à soies banales au

Je suis convaincu que de futures recherches systématiques et écologiques plus approfondies sur cette catégorie de mysis sauront apporter la preuve de l'existence de plusieurs séries évolutives dans le cadre de la tribu des *Heteromysini* aboutissant à plusieurs bons genres. Cette évolution est en fonction des adaptations à des milieux et comportements bien variés : commensalisme chez les éponges (*Heteromysis (Olivemysis) rubrocincta* mihi); *H. xanthops* Li, etc. ou avec les Cœlentérés (*H. actiniae* Clarke); abritées dans des coquilles occupées par des pagures (*Heteromysis (Gnathomysis) gerlachei* Bon. et Pérez p. ex.) dans des tissus végétaux (*H. armoricana* Nouvel; *H. eideri* Băcescu; *H. ceylanica* W. Tatt), etc.

Les figures sont exécutées par Graziella Plesoianu (planche I et fig. 5) et par Modest Guțu (figs. 1-4 et 6), du Musée « Gr. Antipa ».

BIBLIOGRAPHIE

1. BANNER A. H., *A taxonomic Study of Mysidacea and Euphausiacea (Crustacea) of the Northeastern Pacific*. Trans. Roy. Canad. Inst., Part. II, 1948, **27**, 57, 64–125.
 2. BACESCU M., *Les Mysidacés des eaux méditerranéennes de la France (spécialement de Banyuls) et des eaux de Monaco*. Bull. Inst. Océanogr., 1941, **795**, 46.
 3. CALMAN W. T., *A cave dwelling Crustacean of the family Mysidae from the Island of Lanzarote (Canaris)*. Ann. Mag. Nat. Hist. serv., 1932, **10**, **10**, 127–131.
 4. CLARKE W. M. D., *A new species of the genus Heteromysis (Crust. Mysidacea) from the Bahama Islands commensal with a sea-anemone*. Amer. Mus. Novitates, 1955, **1716**, 1–13.
 5. FAGE L., MONOD TH., *La faune marine du Jameo de Agua, lac souterrain de l'île Lanzarote (Canaries)*. Arch. Zool. Exp. gén., 1936, **78**, 2.
 6. HANSEN H. J., *The Schizopoda of the Siboga — Exp. 1899–1900*. Exp. Leyden, 1910, **37**, 124.
 7. II NAOYOSHI, *Mysidae, Fauna Japonica* Tokyo, 1964, 567–573.
 8. NOUVEL H., *Observations sur la sexualité d'un Mysidacé, Heteromysis armoricana* n.sp. Bull. Inst. Océanogr., 1940, 789.
 9. NOUVEL H., *Heteromysis gerlachei* (Bonn. & Pérez) et les espèces actuellement confondues sous le nom d'*Heteromysis harpax* (Crust. Mysidacea). Zool. Mededel. Leyden (Feestb. H. Boschma) 1964, **39**, 37–44.
 10. SARS G. O., *Schizopoda*. In *Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. „Challenger“ during... 1873–76*. London, Zoology, 1885, **13**, 216–217.
 11. TATTERSALL W. M., *A review of the Mysidacea of the United States National Museum*. U.S.N. Mus. Bull., 1951, **201**, 292.
 12. TATTERSALL W. M., TATTERSALL O. S., *The British Mysidacea*. Ed. The Roy Society, London, 1951, **136**, 460.
 13. TATTERSALL OLIVE, *A Survey of the genus Heteromysis (Crust. Mysidacea) with descriptions of five new species from tropical coastal waters of the Pacific and Indian Oceans... with a key for the identification of the known species of the genus*. Trans. zool. Soc. Lond., 1957, **31**, 157–193.

Reçu le 15 mars 1968

Musée d'Histoire naturelle, "Gn. Antipa", Bucarest.

* Dédié à M^{me} Olive Tattersall qui a poussé si loin nos connaissances sur les *Heteromusis*.

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТЕРМОНЕЙТРАЛЬНОЙ
ЗОНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СВЯЗИ С РАЗЛИЧНЫМИ
ТИПАМИ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ

Н. В. БАШЕНИНА

The study of specific features of energy exchange in 23 species of small mammals permitted to establish that adaptation to high environmental temperature as well as to cold develops along the lines of chemical thermoregulation (CT). The CT curve is of a two-phase nature. The first exchange minimum is observed in the zone of average temperature (= preferred environmental temperature, comfort zone) and corresponds to the basal metabolism (BM). The second minimum is noted in the zone of high critical temperature; it corresponds to the upper chemical thermoregulation and appears to be the limit of CT capacities. It is suggested to term it as critical metabolism (CM) contrary to the basal type. The uniform thermoneutral zone peculiar for mammals with favourable physical thermoregulation by small mammals may be subdivided into two parts: the lower boundary corresponds to BM and the upper one to CM.

Экологическая физиология — комплексная наука, одной из характерных особенностей которой является изучение организма и происходящих в нем процессов (при любом уровне анализа: от организмов до клетки) в тесной связи с конкретными условиями существования, с факторами окружающей организма внешней среды.

Знание эколого-физиологических особенностей необходимо как для разрешения важных экологических проблем: динамики численности популяций, развития стресса в природных популяциях и т.п., так и для понимания основы индивидуальных, сезонных и климатических адаптаций, связанных с изменениями обменных реакций.

Данные экофизиологии необходимы для разрешения таких крупных общебиологических проблем, как проблема размеров и пропорций тела теплокровных животных в ее современном и эволюционном аспектах, проблема географической изменчивости, внутривидовой дифференциации и микроэволюции. Эколого-физиологические адаптации лежат в основе начальных этапов дивергенции многих признаков.

Таким образом, значение комплексных эколого-физиологических исследований трудно переоценить. Необходимо, однако, чтобы физиологии и экологи имели общий язык. Многие основные понятия физиологии теплокровных животных сложились применительно к человеку, поэтому в сравнительной физиологии возникает необходимость их расширения и уточнения. Обмен веществ и энергии имеет существенные отличия в пределах класса млекопитающих. Наибольшие различия, заключающиеся в преимущественном развитии химической терморегуляции (ХТ), со всеми вытекающими отсюда последствиями, наблюдаются у мелких форм.

Кроме принципиального теоретического значения, знание специфики теплообмена этих форм очень важно с практической точки зрения, поскольку эксперименты на лабораторных животных более чем в 97% случаев выполняются на млекопитающих, в том числе в 95% случаев на грызунах (Лейн-Петтер, 1964). В соответствии со спецификой обмена веществ и энергии, реакция на воздействие одних и тех же факторов (лекарственные вещества, облучение, пищевые компоненты и т.д.) может существенно варьировать, что недостаточно учитывается экспериментаторами. Примером может служить значительное отличие воздействия некоторых противоопухолевых средств на организм мыши и человека, поскольку тонкие стилия биохимических реакций клетки тесно связаны с биоэнергетическими процессами. По нашим данным, для мелких грызунов правильная реакция ХТ, как при низкой, так и при высокой температуре среды, служит легко доступным и почти универсальным критерием благополучия исследуемой особи. Нарушения ХТ мы наблюдали при всех патологических состояниях: инфекционных заболеваниях, опухолях, авитаминозе, недостатке микроэлементов и т.д. (Башенина, 1957, 1962 а, 1962 б).

В историческом аспекте ХТ изучали, прежде всего, как реакцию на холод (Pflüger, 1876 а, б; Voit, 1878; Rosenthal, 1890; Rubner, 1883, 1902; Groebbel, 1925 и т.д.). Много сделали в изучении этого вопроса А. и S. Gelineo, A. D. Слоним и его сотрудники, Н. И. Калабухов и его ученики, I. Giaja, L. Irving, P. Scholander и многие другие. Естественно, что исследовались и реакции на высокую температуру, однако вопрос о ХТ при высокой температуре среды до сих пор разработан недостаточно. Не ясна даже классификация наблюдаемых явлений, что крайне затрудняет сравнение данных.

В связи с этим мы исследовали специфику терморегуляции и основного обмена (БМ) у мелких млекопитающих в сравнительно-физиологическом аспекте на 19 видах грызунов и 4 видах насекомоядных.

Понятие о зоне термического нейтралитета и базальном метаболизме (БМ) разработано, в основном, для человека. Как известно, БМ определяется в комплексе условий: при средней температуре среды (соответствующей оптимальной, предпочитаемой, зоне комфорта), в состоянии покоя, натощак (Dubois, 1896; Пашутин, 1902; Mac Connell et all., 1925; Benedict 1928 и т.д.). У крупных животных БМ определяют в тех же условиях, но при переходе к мелким формам теряется единая методика. Лишь единичные авторы ищут БМ при средней температуре (Ausiaux, по Вавак, 1902; Stary, 1926; Blank, 1934; Башенина, 1957, 1958а и некоторые другие). Подавляющее большинство исследователей

(Benedict, Lee, 1936; Gelineo, 1937; Gelineo a. Gelineo, 1952; Калабухов, 1950, 1957; Мокриевич, 1959, 1965; Козакевич, 1959; Rigoudier, Delost, 1964; Delost, Pruliere, 1966; Musser, Shoemaker, 1965; Grodzinski, Corecki, 1967 и многие другие) ориентируются не на комплекс условий, но выбирают один основной критерий, а именно: минимальный уровень газообмена, и по нему определяют термонейтральную зону. Иными словами, принимают как известное, что минимальный уровень соответствует оптимальному состоянию. В силу особенностей методики (опыты с интервалами 5°), упускаются важные детали кривой ХТ, минимум, обычно, совпадает с высокой критической температурой, которую по совершенно не обоснованной аналогии с стадельными реакциями внутри организма стали называть оптимальной. Понятие о предпочтаемой температуре субстрата (*Vorzugstemperatur*), введенное Гертером (K. Herter, 1936, 1940, 1952), и одновременно к критической и оптимальной температурам среды, сделанное экологами, еще более осложнило вопрос... имеет совершенно иное физиологическое значение и не сравнима ни с реакцией терморегуляции при критической точке, ни с оптимальным уровнем обмена (Башенина, 1949, 1953; Слоним, 1941, 1952).

Трудность определения БМ у мелких подвижных животных отмечалась нами и другими авторами (Pembrey, 1893; Lehmann, 1956), следует учитывать только периоды покоя. Для грызунов задача облегчается понижением активности в зоне комфорта, но у землероек настоящего БМ пока получить не удалось (Morrison, Pearson, 1947; Pearson, 1948; Башенина, 1965); у них можно получить так называемый «resting metabolism».

Если сравнить все литературные данные, то критическая температура у млекопитающих оказывается резко различной: от -45, -50°C (Scholander et all. 1950, Irving, 1951, Irving et all. 1955) до 30—36° у мелких грызунов (Калабухов, 1950, 1957; Башенина, 1957, 1958; Rigudiere, Delost, 1964 и т.д.) и 50° у хищников (Plaut, 1922). Такой большой диапазон свидетельствует как о неравнозначности наблюдавших авторами явлений, так и о применении одних и тех же терминов к разным физиологическим явлениям.

Пример общей видовой кривой ХТ (основанной на 1006 опытах) приведен на рис. 1. У мелких грызунов, как правило, имеются два минимума: первый при средней температуре среды, непосредственно после выключения реакции на холод, второй в области высокой критической температуры — так называемая критическая точка (КТ), непосредственно предшествующая зоне перегрева. Увеличение газообмена в промежуточной зоне, между двумя минимумами, меньше по сравнению с реакцией на холод, но может достигать 30—70% от минимального уровня, по средним данным (табл. 1). Оно обусловлено увеличением двигательной активности в неоптимальной зоне, отсутствием в ней химической и появлением (хотя и слабой) физической терморегуляции (ФТ). Постоянная повторность этого увеличения свидетельствует о том, что мы имеем дело не со случайностью, но с закономерным явлением. При математической обработке попытки «убрать» это повышение позволяют получить красивую гиперболу, но биологический смысл при этом искается.

Для выяснения биологического значения описанных температурных зон мы исследовали предпочтаемую температуру среды (ПТ) и величину газообмена в ней, сублетальную и летальную температуры среды, вариации газообмена под влиянием специфического динамического действия пищи и мышечного напряжения. Соотношение ПТ и газообмена представлено на рис. 2 и 3. По индивидуальным данным двухфаз-

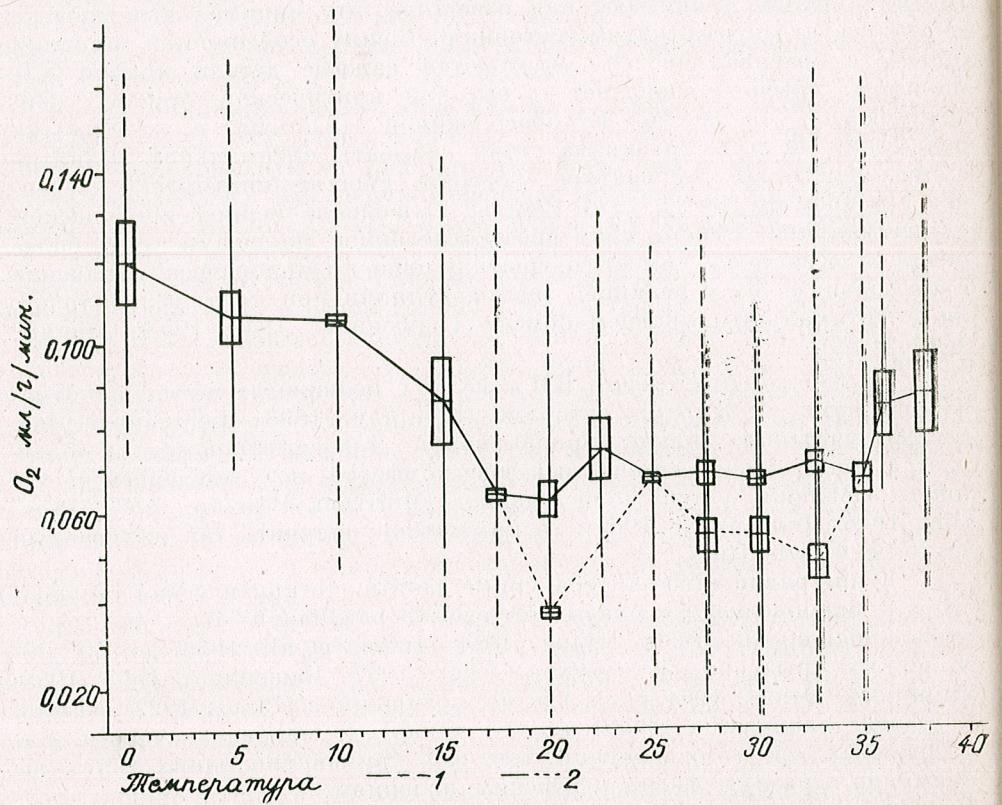


Рис. 1. — Химическая терморегуляция у *Microtus arvalis* по средним данным для полного годового цикла. 1—объединенные данные, 2—в условиях основного обмена.

ность кривой выражена значительно лучше, по средним она может нивелироваться вследствие индивидуальной изменчивости ПТ.

Мы установили, что уровень газообмена в области ПТ понижается. При температуре ниже ПТ теплопродукция увеличивается (реакция ХТ в холоде), теплоотдача максимально уменьшается. При температуре выше ПТ на некотором отрезке наблюдается увеличение газообмена, соответствующее промежуточной зоне, по достижении КТ наблюдается резкое снижение газообмена и максимальное увеличение теплоотдачи. Кратковременные забеги в термоградиенте наблюдаются до $40-48^{\circ}$ (рис. 3б и г), но вынужденное пребывание даже при $35-36^{\circ}$ смертельно для многих видов (табл. 1).

Исследуя состояние подопытных животных при КТ и биологические показатели при содержании в этой температуре, мы не нашли

Таблица 1
ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

| Вид | Температура | | | | Газообмен | | | | Теплопродукция | |
|-------------------------|-------------|--------------|------------------|--------------------------------|------------------|-------|---------------------------------|----------|----------------|-------|
| | Критическая | | ПТ | | Легальная | | В промежуточной зоне $B^0/6$ | | Ккал/г/час | |
| | Лимит | Mo | Среды | Субстрата (Гергер, 1952) | от БМ: | от КМ | В зоне БМ | В холоде | | |
| <i>M. oeconomus</i> | 28—32 | 30 | — | — | 35—36 | 194 | 146 | 0,010 | 0,035 | — |
| <i>M. agrestis</i> | 28—32 | 30 | 18—20 | $30,94 \pm 0,50$ | 35—36 | — | — | — | — | 0,039 |
| <i>M. gregalis</i> | 28—35 | 30 | $20,85 \pm 0,56$ | — | 35—37 | 131 | 128 | 0,012 | — | 0,036 |
| <i>M. arvalis</i> | 27—33 | 30 | $20,67 \pm 0,59$ | $35,05 \pm 0,30$ | 35—36 | 157 | 126 | 0,011 | — | 0,025 |
| <i>M. socialis</i> | 28—36 | 30 | $21,43 \pm 0,57$ | — | 36—38 | 142 | 119 | 0,012 | — | — |
| , | 35 | 25,00 ± 0,29 | — | — | 37—38 | — | — | — | — | — |
| <i>L. lagurus</i> | 27—36 | 30 | $24,80 \pm 0,39$ | — | 35—38 | 126 | 149 | 0,014 | 0,036 | — |
| <i>C. glareolus</i> | 27—33 | 30 | 20,2 | — | $32,32 \pm 0,20$ | 35 | 136 | 142 | 0,014 | 0,042 |
| <i>C. rutilus</i> | 27—32 | 30 | $21,50 \pm 2,06$ | — | — | 35 | 130 | 133 | 0,012 | 0,043 |
| <i>C. rufocanus</i> | 27—? | 30 | 21,0 | — | — | 35 | 142 | 158 | 0,014 | 0,034 |
| <i>C. frater</i> | 27—33 | 30 | $19,01 \pm 0,42$ | — | 35—37 | 137 | 127 | 0,014 | 0,034 | — |
| <i>Ap. agrarius</i> | 28—35 | 30 | $23,64 \pm 0,57$ | $36,30 \pm 0,40$ | 35—36 | 207 | 188 | 0,011 | 0,035 | — |
| <i>Ap. sylvaticus</i> | 27—35 | 32 | $20,72 \pm 0,60$ | $34,64 \pm 0,19$ | 36—38 | 171 | 154 | 0,011 | 0,036 | — |
| <i>Ap. flavicollis</i> | 27—33 | 29 | 19,00— | $33,84 \pm -0,31$ | 35—? | — | 124 | — | 0,032 | — |
| <i>Meriones tamari-</i> | — | 32 | $22,33 \pm 2,71$ | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Sorex araneus</i> | — | 28 | — | $33,86 \pm 0,40$ | 37—? | — | — | — | 0,020 | 0,094 |
| <i>Sorex minutus</i> | — | — | — | — | 35—? | — | — | — | — | 0,191 |

Рис. 2. — Соотношение предпочтаемой температуры (ПТ) и потребления кислорода в зоне ПТ (O_2) у одной и той же особи.

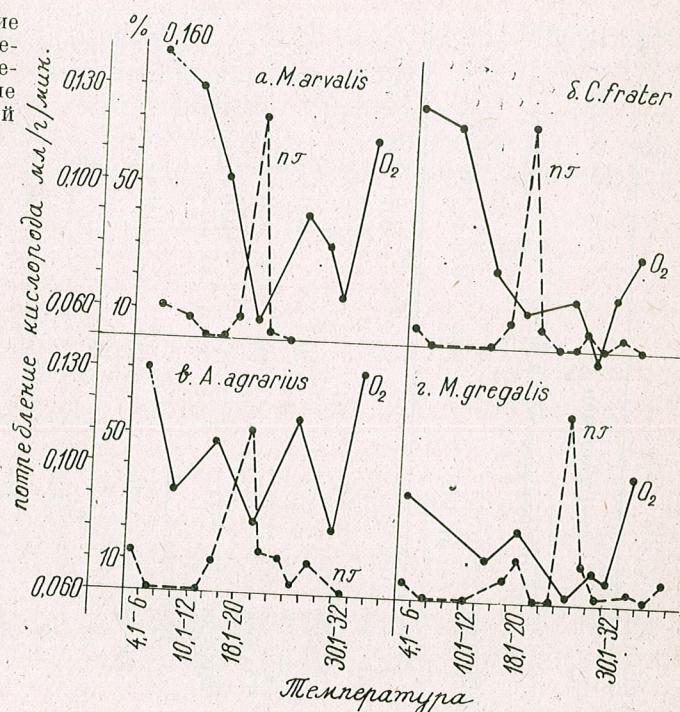
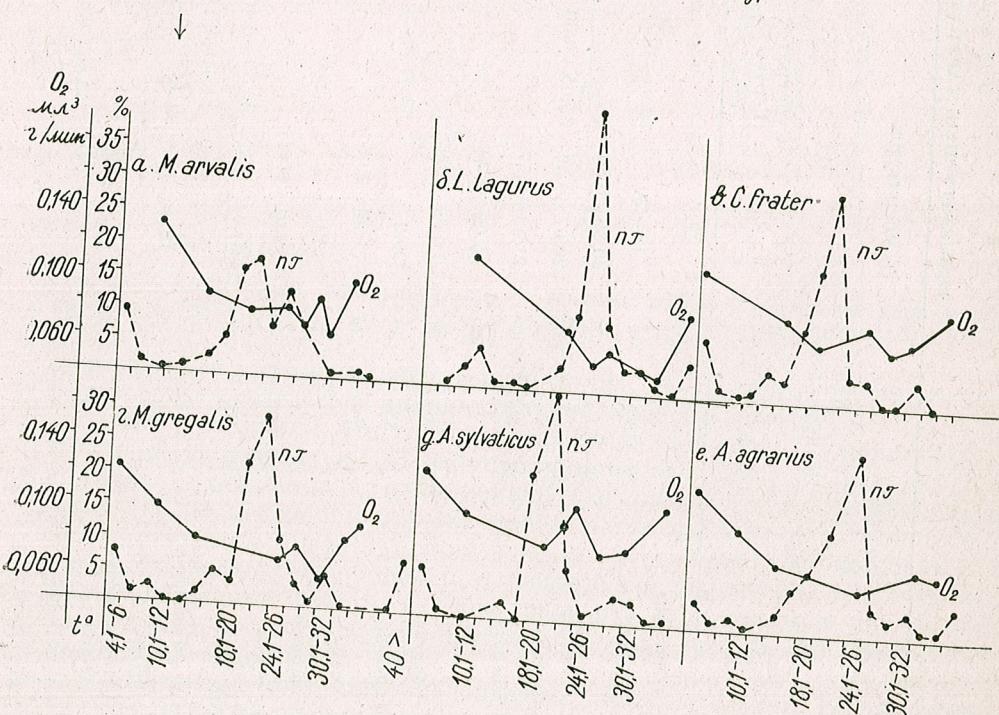


Рис. 3. — Соотношение ПТ и потребления O_2 по средним данным для различных видов мелких грызунов.



в них ничего оптимального: животное не деятельно, принимает вынужденную позу, способствующую увеличению теплоотдачи (распластывается), физическое напряжение вызывает перегревание, выражющееся в резком увеличении газообмена, при содержании в температуре КТ размножение прекращается (Башенина, 1949, 1957, 1958 а, 1959, 1962 а, 1962 б). Следовательно, приравнять критическую температуру к оптимальной невозможно.

Уровень газообмена при обоих минимумах не имеет статистически достоверных отличий, но, в общем, чаще бывает ниже при КТ. Это связано с большей степенью покоя в зоне КТ (вынужденная неподвижность) возможно с выключением биоэлектрической активности мышц (Иванов, 1959) и с активным снижением обмена.

Несоответствие предпочтаемой или оптимальной и критической температур впервые было показано нами для *M. arvalis* (Башенина, 1949, 1953) и впоследствии подтверждено на всех исследованных видах (табл. 1). Аналогичные данные получила Н. Вишнеску (1966): ПТ среды на 10–12° ниже КТ, то есть почти на треть всей нормальной жизненной шкалы этих животных, и на 15° ниже ПТ субстрата. Температура отдыха грызунов в приборе М. Маурис (1958), по-видимому, соответствует температуре гнезда с животными и имеет собственное физиологическое значение.

Величина специфического динамического действия пищи резко меняется в зависимости от ХТ: наименьшие величины оно имеет в холоде, при 18–20° и адекватном корме составляет около 30% первоначального уровня, а при 30° – около 96% у полевок и 120–130% у мышей (Башенина, Зубова, 1962). Это различие косвенно свидетельствует о понижении газообмена в области КТ ниже обычного уровня в силу каких-то специальных адаптаций.

Полученные материалы позволили нам четко разделить понятия предпочтаемой и критической температур и доказать экспериментально, что средняя температура, при которой наблюдается первый минимум газообмена, соответствует ПТ среды данной особи и равносочна понятиям зоны комфорта, оптимальной и нейтральной температур, термопреференций и т.п. Именно в этой зоне организм не затрачивает специальных усилий ни на теплопродукцию, ни на теплоотдачу. Это «нормальный», естественный минимум обмена, достигаемый в результате выключения дополнительных реакций на поддержание температуры тела.

Снижение газообмена при КТ мы уже ранее (Башенина, 1958 а) объясняли действием второй или верхней химической терморегуляции (BXT), впервые найденной Н. Wolpert (1898) у человека. При отсутствии BXT кривая потребления кислорода непрерывно повышалась бы от средней температуры к высокой, как мы и наблюдали во всех патологических случаях, при нарушении ХТ. Необходимо отметить, что под BXT мы понимаем отнюдь не компенсаторные явления в зоне физической терморегуляции крупных млекопитающих и не последействие (Plaut, 1922; Миттельштедт, 1934; Слоним, 1952), но активное снижение обмена как непосредственную реакцию на температуру среды. Некоторые исследователи обнаруживали BXT у отдельных видов (Giaja, 1931; Gelineo, 1936), но не учитывая, что это процесс, требующий от организма определенных затрат все же приравнивали КТ к термо-

нейтральной зоне*. Предельное снижение обмена в зоне КТ обусловливается специальными затратами на ХТ. Это предел возможностей ХТ при высокой температуре, «искусственный» минимум, достигаемый организмом для спасения жизни в результате включения всех доступных ему способов физической терморегуляции и каких-то, пока не выясненных механизмов ВХТ, приводящих к торможению процессов термогенеза. Как один из пассивных путей, можно рассматривать выключение мышечного тонуса.

Из двух путей снижения газообмена: пассивного (выключение всех добавочных реакций и минимальное напряжение невыключаемых жизненных процессов) и активного (предельное снижение обмена как специальная адаптация), мы считаем первый более соответствующим понятию базального метаболизма. Определять его следует так же, как и у других млекопитающих: при температуре зоны комфорта с соблюдением всех прочих условий. Только тогда мы получим физиологически адекватные величины.

Второй минимум обмена при высокой критической температуре мы предлагаем называть, в отличие от первого, критическим обменом (КМ). Температура, при которой наблюдается КМ, непосредственно предшествует сублетальной, зависит от верхнего температурного предела жизни и является видовым признаком (Башенина, 1958 а). Очевидно правильнее не менять уже установленных в физиологии понятий, но дать название тому новому явлению, которое мы наблюдаем в данной группе животных.

Таким образом, протяженная, единая термонейтральная зона, свойственная животным с хорошо развитой физической терморегуляцией, в том числе человеку, у мелких грызунов разделяется на две части: нижняя граница соответствует зоне комфорта и является настоящей термонейтральной зоной, верхняя граница соответствует верхней критической точке, является зоной ВХТ (пределом терморегуляционных возможностей организма) компенсирующей недостаточность физической терморегуляции. Общая схема соотношения химической и физической терморегуляции (Brody, 1945; Слоним, 1952, 1962; Davis a. Golley, 1963) в применении к группе мелких, наземных, незимоспящих млекопитающих должна быть соответствующим образом модифицирована (рис. 4 б). У крупных млекопитающих в холода необходимо учитывать действие ФТ, играющей основную роль в расширении их жизненной шкалы при низких температурах (рис. 4 в).

Характер изменчивости двух описанных температурных зон имеет свою специфику. ПТ среды в значительных пределах изменяется в зависимости от условий жизни и непосредственного воздействия внешней температуры. Она имеет индивидуальную, возрастную, сезонную и географическую изменчивость, соответственно которой меняется температура БМ. Однако уровень БМ у взрослых особей меняется мало. Он ниже летом, в жарком климате, и выше в переходные сезоны: весной и осенью. В географическом аспекте БМ не имеет единого градиента: он выше у популяций умеренного климата, по сравнению с южными, и

* В недавней работе (1962) Джелинео нашел БМ у обыкновенной полевки при 22°.

имеет тенденцию к понижению к северу от умеренной зоны (Башенина, 1949, 1953, 1958 б, 1962 а, 1962 б, 1966, 1967). Смешивание зоны БМ и КТ приводит к неправильному выводу о большой изменчивости основного обмена (Мокриевич, 1959), однако мнение о полной неадаптивности БМ (Scholander et all., 1950) к климату на мелких грызунах не подтверждается.

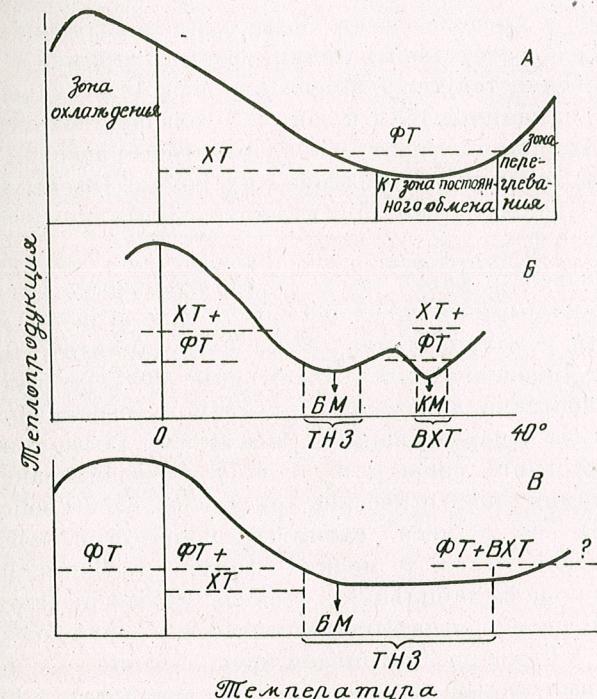


Рис. 4. — Соотношение химической и физической терморегуляции у млекопитающих животных. А — общая схема А. Д. Слонима (1952), Б — наши данные для мелких млекопитающих с преимущественным развитием химической терморегуляции, В — схема для крупных млекопитающих с преимущественным развитием физической терморегуляции. Объяснения в тексте.

Высокая КТ и КМ менее изменчивы. Температура КМ большинства особей (мода) характерна не только для вида, но и для всей экологической группы, обитающей в более или менее сходном климате и равна 30° в умеренной зоне (табл. 1). Даже у обитателей жаркого пустынного климата отличия не превышают, в среднем, 5—6°. Уровень КМ, также как и БМ, имеет тенденцию к понижению под воздействием высокой температуры, на этом основаны сезонные изменения. Диапазон КТ также мало изменчив. Нижняя граница одинакова во всей исследованной группе и относится к признакам, характеризующим данную жизненную форму. Верхняя граница повышается при адаптации к жаркому климату и сезону, причем имеется единый градиент географических изменений.

нений. Отчетливо выражены возрастные изменения КМ (Башенина, 1957, 1958а, 1958б, 1959, 1960, 1963, 1964, 1966).

У мелких насекомоядных специфика энергетического обмена заключается в более тесной и непосредственной зависимости ХТ от приема пищи: голодные животные не имеют нормальной ХТ (Groebels 1925; Башенина, 1965), следовательно, ХТ у них менее совершенна.

Сравнение в пределах всего класса млекопитающих показывает, что ХТ лучше развита у любых мелких форм (например у ласки). Сходство таких особенностей теплообмена как резкое увеличение теплопродукции в холода, наличие ВХТ и зоны КТ, отграниченной от зоны комфорта и т.п., свидетельствуют о конвергентном развитии ХТ у мелких наземных форм далеких систематических групп (Insectivora, Rodentia, Carnivora), а следовательно, о важном адаптивном значении этой реакции.

Хорошо известен факт, что мелкому животному для поддержания гомеостаза нужна высокая интенсивность обмена веществ: максимальная теплопродукция у мелкой землеройки может достигать 0,397 ккал/час на грамм веса (Башенина, 1965). Адаптация к холodu путем совершенствования теплоотдачи для таких организмов невозможна: накопление тепла привело бы к перегреванию. Невозможно также длительное поддержание предельного уровня: по одному из общих законов биоэнергетики — экономии энергетических ресурсов («metabolic parsimony», Pearson, 1948) он должен сменяться периодами понижения или покоя. Вследствие этого у мелких форм адаптация шла по пути развития предельной лабильности обмена и совершенствования ХТ. Таким образом, несмотря на филогенетическую первичность и меньшую эффективность ХТ, мы рассматриваем преобладание ее у мелких животных не как примитивный признак, но как результат адаптивной эволюции в сходных условиях существования (микроклимат приземного слоя воздуха).

На основании всех изложенных материалов, при сравнительном экофизиологическом исследовании теплообмена необходимо дифференцировать следующий минимум характеристик терморегуляторных реакций: 1) предпочтаемая температура среды или зона комфорта, 2) уровень основного обмена в зоне комфорта, 3) видовой диапазон критической температуры — зона ВХТ и температура критической точки большинства особей, 4) уровень критического обмена, на пределе ХТ, 5) величины обмена, характеризующие реакцию на холод, и температуры, при которых они наблюдаются: от первой реакции ХТ за пределами нейтральной зоны до вершинного обмена, 6) температурные зоны перегревания и переохлаждения и верхний и нижний температурные пределы жизни.

Мы считаем необходимым внедрить разделение понятий основного и критического обмена, как в целях установления истины, так и для упорядочения терминологии.

ЛИТЕРАТУРА

- ВАВАК (1902), E. Arch. ges. Physiol., **89**, 3—4.
 БАШЕНИНА Н. В. (1949), Экология обыкновенной полевки. Автореферат диссерт., МГУ, Москва.
 — (1953), Бюлл. Моск. общ. исп. прир. (МОИП), **58**, 5.
 — (1957), Зоол. журн., **26**, 12.
 — (1958 б), Бюлл. Моск. общ. исп. прир. (МОИП), **63**, 4.
 — (1958 а), Зоол. журн., 1958 а, **37**, 12.
 — (1959), Совещ. по эколог. физиол. Тезисы докл., II, стр. 15.
 — (1960), Сб. Фауна и экология грызунов, Москва, 6, стр. 111.
 — (1962 а), Вопросы экологии (По матер. IV экол. конф.), VI, « Высшая Школа », стр. 18.
 — (1962 б), Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. Изд. МГУ, Москва.
 — (1963), Тезисы третьего Всесоюз. совещ. по зоогеографии сушки, Ташкент, стр. 23.
 — (1964), Теплообразование в организме. Мат. конфер. по проблеме « биоэнергетика », « Наукова Думка », Киев, стр. 21.
 — (1965), Науч. Докл. Выш. школы, Биолог. Н., **4**, 43.
 — (1966), Бюлл. Моск. общ. исп. прир. (МОИП), биол., **71**, 3.
 — (1967), Видов. и прир.-клим. адаптации, Рефер. 3-го Всесоюз. совещ. по эколог. физиол. биох. и морф., Новосибирск, стр. 169.
 БАШЕНИНА Н. В., ЗУБОВА Л. А. (1964), Теплообразование в организме, Мат. конф. по проблеме « биоэнергетика », « Наукова Думка », Киев, стр. 24.
 BENEDICT F. G. (1928), Amer. J. Physiol., **85**, 607.
 BENEDICT F.G., LEE R. C. (1936), Ann. D. Physiol. et Physicoch. Biol., **12**, 5, 984.
 BLANK H. (1934), Pflüg. Arch., **234**, 3, 310.
 BRODY S. (1945), Bioenergetics and Growth. Reinh. Publ. Corp., New-York.
 DAVIS D. E., GOLLEY F. B. (1963), Principles in mammalogy. Reinh. Publ. Corp., New-York.
 DUBOIS R. (1895), Ann. Univ. Lyon, Paris, **24**.
 GELINEO S. (1936), C. R. Soc. Biol., **122**, 377.
 — (1937), XV Congr. internat., Belgrad.
 — (1955), C. R. Acad. Sci., **241**, 637.
 — (1962), Akad. znan. i umjet, Zagreb, **329**, 41.
 GELINEO S., GELINEO A. (1952), Bull. Acad. Sci. de Serbie, **4**, 197.
 GIAJA A. (1931), Ann. Physiol., Paris, **7**, 13.
 GIAJA I. (1953), Срп. арх. за целок. лек., **81**, 7—8, 769.
 — (1956), Глас САН, Београд, CCXXIV, к., 11.
 — (1957), Глас САН, Београд, CCXXVII, од. прир.-матем. н., кн. 12.
 GROEBBELS F. (1925), Pflüg. Arch., **208**, 661.
 GRODZINSKI W., GORECKI A. (1967), I.B.P. Handbuch, Warszawa, 1—28.
 HERTER K. (1936), Z. Vergl. Physiol., **23**, 4.
 — (1940), Z. Vergl. Physiol., **8**, 3.
 — (1952), Der Temperatursinn der Säugetiere, Leipzig.
 ИВАНОВ К. П. (1959), Совещ. по экол. физиол. Тезисы докл., II, Москва-Ленинград, стр. 36.
 IRVING L. (1951), Fed. Proc., **10**, 543.
 IRVING L., KROG H., MONSON M. (1955), Physiol. Zool., **28**, 173.
 КАЛАВУХОВ Н. И. (1946), Журн. общ. биол., **7**, 6.
 — (1950). Эколо-физиол. особенности животных и условия среды, Харьков.
 КАЛАВУХОВ Н. И. (1957), Сб. « Грызуны и борьба с ними », Саратов, 5, 3.
 КАЗАКЕВИЧ В. Н. (1959), Сб. « Грызуны и борьба с ними », Саратов, 6, 3.
 LENMAN G. (1956), Handbuch der Zoologie, Berlin, **8**, 5.
 ЛЕЙН-ПЕТТЕР У. (1964), Обеспечение науч.-исслед. лабораторий животными, Москва.
 MAC-COUNELL W. I., WAGLOGLOU C. P., FELTON W. B. (1925), J. Amer. Soc. Heat. a. Ventil. Cng., January.
 MAURUS M. (1958), Zool. Jahrb., **68**, 1—2, 335.
 МИТТЕЛЬШТЕДТ А. А. (1934), Тр. Ин-та по изучению проф. болезней им. В. А. Обуха, 1, Ленинград.

- МОКРИЕВИЧ Н. А. (1959), Сб. «Грызуны и борьба с ними», Саратов, 6, 37.
 — (1965), Зоол. Журн., 44, 5, 754.
- MUSSER G. G., SHOEMAKER V. H. (1965), Occas. Papers Mus. Zool. Univ. Mich., 643, 1.
- MORRISON P. K., PEARSON O. P. (1947), Science, 104, 287.
- ПАШУТИН В. В. (1902), *Курс общей и экспериментальной патологии*, СПб, 1902.
- PEMBREY M. S. (1893), J. of Physiol., 15, 5, 401.
- PFLÜGER E. (1876a), Pflüg. Arch., 12, 282.
 — (1876b), Arch. Physiol., 12, 5, 833.
- PLAUT R. (1922), Z. Biol., 76, 183.
- PEARSON O. P. (1948), Science, 108, 44.
- RIGAUDIERE W., DELOST P. (1964), J. de Physiol., 36, 3, 631.
- ROSENTHAL J. (1890), Sitzgsber. Akad. Wissensch., Berlin, 20, 393.
- RUBNER M. (1883), Z. Biol., 19, 537.
 — (1902), *Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung*, Berlin-Wien.
- SCHOLANDER P. F., HOCK R., WALTERS V., IRVING L. (1950), Biol. Bull., 99, 2, 259.
- СЛОНИМ А. Д. (1941), Усп. совр. биол., 14, 1.
 — (1952), *Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих*. АН СССР, Москва-Ленинград.
 — (1962), *Частная экологическая физиология млекопитающих*. АН СССР, Москва-Ленинград.
- STARY Z. (1926), Z. Biol., 85, 2, 138.
- YOIT C. (1878), Z. Biol., München, 14, 1, 56.
- WOLPERT H. (1896), Arch. Hygiene, 26, 32.
- ВИШНЕВСКИЙ Н. Г. (1966), *Суточная и сезонная ритмика химической терморегуляции некоторых видов грызунов Румынии*. Автореферат диссертации, МГУ, Москва.

Получена 30 января 1968 г.

Московский гос. университет им. М. В. Ломоносова,
 Биологический факультет,
 Кафедра зоологии позвоночных животных

THE ROLE OF MESO-DIENCEPHALIC STRUCTURES IN THE ORGANIZATION OF MOTIVATED BEHAVIOURAL REACTIONS

BY

E. ENDRÓCZI

Institute of Physiology
 University Medical School Pécs, Hungary

The biphasic nature of the organization of nervous processes is well known from both old and recent literature: facilitation and inhibition, approach and withdrawal, sympathetic and parasympathetic as terms not only represent antagonistic tendencies in the integrative function of the nervous system but, at the same time, reflect structures connected antagonistically with each other. The motivated behavioural reactions differ from the general motor activity of the animal for some reasons: the former are initiated by specific humoral afferentation and triggered by specific drive stimuli of the environment and their inhibition as a result of the reinforcement is mediated via perseveration of goal-directed motor patterns (Endrőczi 1965, 1967).

In the last decade we have been interested to study the neuro-anatomical basis of the motivated behavioural reactions and focussed our attention on the role of mesencephalic and diencephalic structures in the integration of these processes.

NEUROANATOMICAL CONSIDERATIONS

An antagonistic representation of the somatic and vegetative processes within the hypothalamus has been suggested by a number of investigators (Hess 1949; Ranson and Magoun 1939; Ban 1966; Teitelbaum 1962; Olds 1962, etc.). According to the representation of antagonistic vegetative and somatic functions as well as to that of the connections with the brain stem, the hypothalamus can be differentiated into two parts: the antero-lateral preoptic and lateral hypothalamic region appears primarily as an inhibitory one upon the midline hypothalamic activities and

on the ascending impulses arriving from the brain stem to the midline basomedial hypothalamic nuclei.

The main trajectory of the basal septal region and lateral preoptic area is the medial forebrain bundle which runs in the lateral hypothalamus and terminates in the dorsomedial thalamus and the tegmentum. The lateral hypothalamic nuclei are considered as embedded relay stations of this pathway. The main part of the fibers terminates in the rostral mesencephalic reticular core but there are descending fibers which project in the midline thalamic nuclei through the stria medullaris and other connections were followed in the habenular nucleus. The medial forebrain bundle is a reciprocal connection between the brain stem and the septal region, although the data presented in this work concern primarily the descending influence of the basal and rostral forebrain structures on the brain stem.

The midline hypothalamic nuclei and the brain stem have reciprocal connections through the dorsal longitudinal fasciculus which terminates in the ventromedial hypothalamic nucleus, posterior hypothalamic nucleus, periventricular region, premammillary nucleus, in the central gray matter of the mesencephalon and in the region of the IIIId, IVth, VIth, VIIth and VIIIth nuclei of the brain stem. Further terminations of this bundle were found in the midline thalamic nuclei.

The other connection of the midline hypothalamic structures with the brain stem is the mammillotegmental tract which ensures reciprocal connections from the mammillary body and the tegmental nuclei but receives only a few afferents from the midline hypothalamic region and there are no ascending fibers which terminate rostral to the mammillary level.

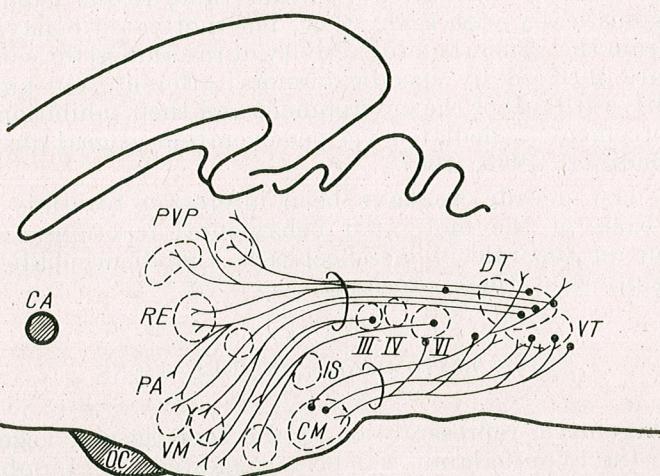


Fig. 1. — Main ascending activating pathways of brain stem and hypothalamic connections. The figure shows dorsal longitudinal fasciculus and mammillotegmental tract. Abbreviations: CA: commissura anterior, CM: mammillary body, DT: dorsal tegmentum, IS: interstitial nucleus, PA: paraventricular nucleus, PVP: posteroventral thalamic nuclei, RE: nucleus reunions, VM: ventromedial nucleus, VT: ventral tegmentum, OC: optic chiasma.

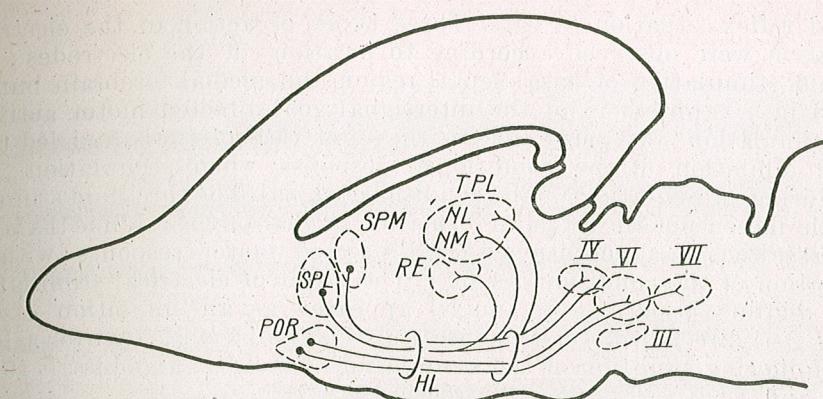


Fig. 2. — Main projection of the medial forebrain bundle in the thalamus and brain stem reticular core. Abbreviations: HL: lateral hypothalamus, POR: preoptic region, SPL: lateral nuclei of septum, SPM: medial nuclei of septum, RE: nucleus reunions, TPL: posterobasal complex of thalamus, VPL: ventral posterolateral nuclei, HM: ventral-posteromedial nuclei.

FUNCTIONAL CONSIDERATIONS

By using electrophysiological and behavioural methods in studying antagonistic representation of the meso-diencephalic connections, our data may be summarized as follows:

1. Electrical stimulation of the septal region and the medial forebrain bundle in chronic experimental circumstances resulted in a synchronized EEG activity of the neocortical records in cats and rabbits. During EEG synchronization the gross behaviour of the cats resembled a drowsy state but slight environmental stimuli led to a prompt EEG and behavioural arousal. The bursting spindle activity usually extended the duration of the medial forebrain stimulation by several minutes or a longer period and it was frequently followed by a desynchronized EEG activity like the rebound phenomenon due to hypersynchronization (Endrőczi 1965, Endrőczi 1967).

2. Electrical stimulation of the midline hypothalamic nuclei (ventromedial hypothalamic nucleus, posterior hypothalamic nucleus, periventricular area) led to a prompt desynchronization of the EEG activity and resulted in a theta rhythm in the hippocampus. The EEG arousal produced by threshold stimulation of these structures was followed by a synchronized EEG pattern like the rebound phenomenon due to the EEG arousal. This rebound sequence of the EEG correlates accompanied with a behavioural arousal response has been observed by a great number of authors. In rabbits the EEG response consists of a third component to the presentation of a motivational stimulus — a hyperarousal state, which greatly resembles the EEG correlates of the fast sleep. This type of electrical activity as rebound phenomenon can also be evoked by electrical stimulation of the midline hypothalamic structures.

3. In motivated situation the effect of the electrical stimulation of antagonistic structures mentioned above was studied in alimentary con-

ditioned reflex situation in cats. Three types of action of the electrical stimulation were observed according to location of the electrodes: the threshold stimulation of basal septal region and medial forebrain bundle resulted in a suppression of the intersignal goal-directed motor activity when stimulation was performed in the intertrial intervals and led to a gradual inhibition of the conditioned response when stimulation was given during presentation of the conditional signal. The threshold stimulation of the mesencephalic reticular formation or that of the midline thalamic nuclei resulted in a conditioned goal-directed motor response without presentation of the conditional signal. The effect of electrical stimulation of the midline hypothalamic nuclei appeared as an inhibition of the ongoing goal-directed motor response and this inhibition lasted for a long period following cessation of the stimulation (Endrőczi and Lissák 1962; Lissák and Endrőczi 1965; Endrőczi 1967).

4. An antagonistic representation of the meso-diencephalic connections has also been reflected in self-stimulation experiments on cats. The investigations were made in a two-way alimentary conditioned reflex situation. The cats were trained to jump up on the bench for food to presentation of a sound stimulus through loudspeaker above each feeders which were placed on the opposite walls in the cage. This situation ensured studying of the influence of self-stimulation on the motivated goal-directed motor patterns. When the animal showed a near 100 per cent performance of the conditioned reflex activity for both feeders, the medial forebrain bundle region was stimulated with threshold intensity during the period when the animal was staying in a particular area of the cage. The stimulation was interrupted if the cat left the stimulation place and it was presented again when he returned to this area. A gradual suppression of the intersignal goal-directed motor activity to the feeders was the first sign of the intracerebral stimulation and after a few repetitions of the self-stimulation the animal remained in the stimulation area even at presentation of the conditional signal. Without reinforcing stimulation the animals began to approach the feeders and their original motivated behavioural activities became normal within a 10–15 min. period. Another self-stimulation place in a different compartment of the cage was established even during the same daily session. This type of self-stimulation behaviour was a situation specific phenomenon. Another form of self-stimulation was created in the following manner: the stimulation of the medial forebrain bundle region was performed only when the cat approached the feeders during intertrial intervals and the stimulation was interrupted when he stayed on the bench more than several seconds. An increased goal-directed motor activity as the result of associations with the medial forebrain bundle stimulation occurred in this experimental series, the animals ran from one feeder to the other without interruption and paid no particular attention to the food placed in the feeders. Self-stimulation manifested itself in repetition of the motor patterns to the feeders.

Negative self-stimulation response or escape reaction according to Old's description (1962) can be elicited by stimulation of the midline hypothalamic nuclei. The establishment of the negative self-stimulation cannot be attributed to an emotional action of the intracerebral stimulation. Negative self-stimulation was established in our experimental circumstan-

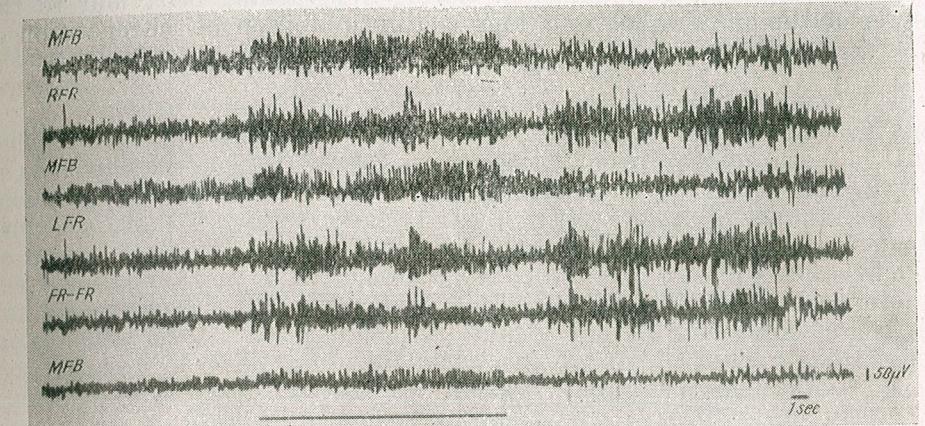


Fig. 3. — Synchronized EEG activity in the rabbit produced by electrical stimulation of the pre-optic region. Abbreviations: *MFB*: medial forebrain bundle, *RFR*: right frontal cortex, *MFB'*: medial forebrain bundle on contralateral side to stimulation, *FR-FR*: frontal cortex, *LFR*: left frontal cortex.

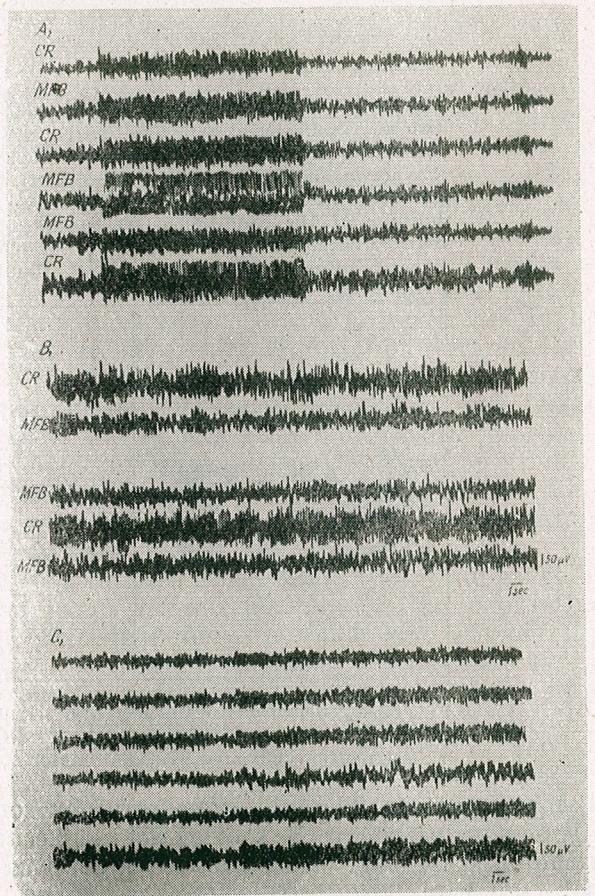


Fig. 4. — EEG arousal and after-reaction in the rabbit produced by stimulation of the midline hypothalamic region. Records were taken from neocortical areas and medial forebrain bundle region.

ces in the following manner : the threshold stimulation of the midline hypothalamus in one or two occasions during approaching behaviour to the feeder of the one side led to a long lasting inhibition of the repetition of

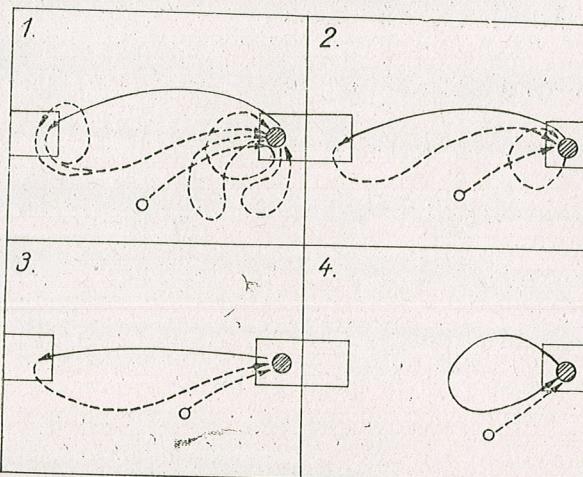


Fig. 5. — Establishment of self-stimulation behaviour in two-way conditioned reflex situation. Intracerebral stimulation was performed on the feeder (circle) when the animal was staying on the bench. A gradual suppression of the intertrial goal-directed activity to the contralateral feeder and an inhibition of the conditioned reaction was found after about 8-10 self-stimulations and the animal sat quietly on the bench for receiving intracerebral stimulation.

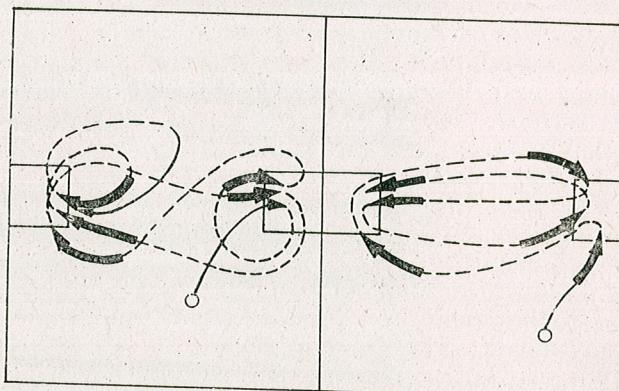


Fig. 6. — Associations of intracerebral stimulation with part of the somatomotor pattern to the feeders. Positive self-stimulation appeared as somatomotor specific action.

this motor pattern. The inhibition lasted for some hours or until the next daily session, although the animal did not hesitate to approach the feeder on the opposite wall which shows a high situation specificity of the negative self-stimulation. Emotional reactions produced by stimulation of the amygdaloid complex of nuclei or that of the ventrobasal complex

of the thalamus failed to simulate the long lasting inhibitory influence of the negative self-stimulation produced by midline hypothalamic stimulation. By using threshold intensity in these investigations the stimulation of the midline hypothalamic region did not result in a remarkable emotional response.

5. Further evidence of the descending inhibitory influence of the medial forebrain bundle on the brain stem reticular core stemmed from the electrophysiological observations which indicated a suppression of the ascending intrareticular volley for a period of at least 280—320 msec (Endrőczi 1967). Furthermore, it was found that unilateral stimulation of the medial forebrain bundle region led to an increase of the labile bound acetylcholine content of the mesencephalic reticular core in rabbits which cannot be observed in other parts of the brain stem or the diencephalon. The elevated level of the chemical transmitter in that area was assumed as a consequence of presynaptic inhibition and due to blockade of the release of acetylcholine from presynaptic vesicles (Endrőczi et al. 1967).

GENERAL DISCUSSION AND CONCLUDING REMARKS

As suggested by the observations mentioned before, the motivated behavioural processes seem to be organized in two antagonistic systems in the meso-diencephalic level which have afferent and efferent connections from different sources and are connected with each other in a somatomotor and situation specific manner. The principal feature of this antagonistic coupling is the somatomotor and situation specificity and this seems to be valid also for secretomotor activities of the hypothalamic nuclei in relation to controlling the hypothalamo-pituitary neuroendocrine functions. A facilitation of the pituitary-adrenocortical function was found following stimulation of the midline hypothalamic nuclei but an inhibition of the stress-induced pituitary ACTH secretion was consistent with stimulation of the medial forebrain bundle region (Endrőczi and Lissák 1962; Lissák and Endrőczi 1960, 1965). A similar antagonistic representation of the reproductive behavioural processes was also found by stimulation of the rabbit diencephalon. Threshold stimulation of the midline basomedial hypothalamic nuclei produced an inhibition of the copulative activity in male rabbits for a long period but did not prevent the copulation in another situation. On the other hand, the stimulation of the medial forebrain bundle in males led to repetition of the copulative activity and inhibited the ovulation in females which was evoked by stimulation of the midline hypothalamic nuclei (Endrőczi 1967).

The antagonistic closure of the ascending facilitatory and descending inhibitory system occurs with a high probability at a rostral brain stem level. An excitatory state in one of these systems results in a rebound action of the other which manifests itself in the integration or respectively the inhibition of the ongoing motor activity. This rebound tendency in the function of these systems forms the basis of the self-stimulation behaviour. For better understanding our assumption about the nature of these processes, at first we need to survey the interactions of these antagonistic organizations in motivated behavioural reactions. Figure 8 de-

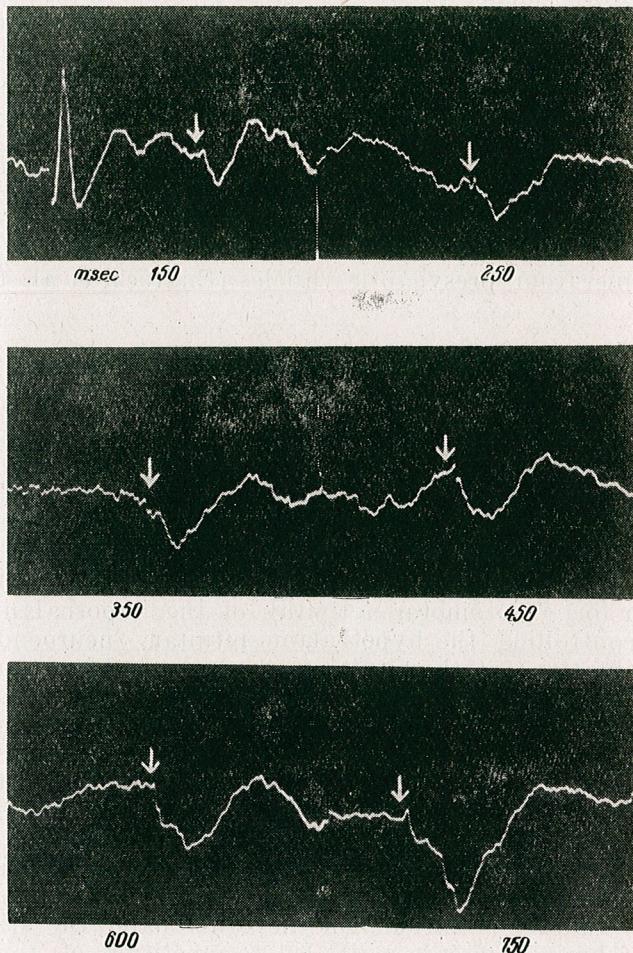


Fig. 7.—Inhibition of the sciatic-evoked response in the mesencephalic reticular formation by conditioning stimulation of the medial forebrain bundle at different stimulus separation. Bipolar recordings, maximal stimulation intensity, at 750 msec normal response. Rat, curare.

musters the excitatory level of both descending and ascending systems in resting state, during presentation of motivational stimulus and repetition of the goal-directed motor responses. The performance of a goal-directed motor reaction led to reinforcement which influences the brain

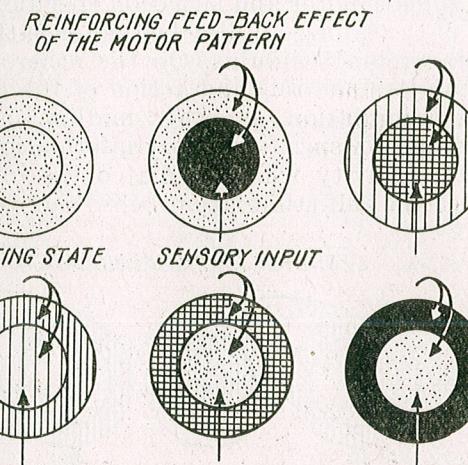


Fig. 8.—Schematic representation of mutual interactions of descending inhibitory (outer circle) and ascending activatory (inner circle) systems during performance of goal-directed motivated behavioural reactions.

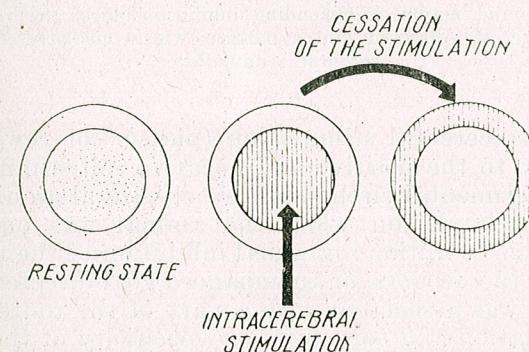


Fig. 9.—Schematic illustration of positive self-stimulation behaviour: rebound action of ascending activation following cessation of stimulation in the medial forebrain bundle region results in the integration of the same goal-directed response which mediated the intracerebral stimulus.

functions in two different ways: 1) the reinforcement increases the probability of the output of the same goal-directed motor patterns which mediated it, 2) the reinforcement increases the internal inhibition and suppresses the integration of goal-directed motor patterns. A repetition of the same goal-directed motor pattern results in a dominance of the internal inhibitory system mediated via the medial forebrain bundle.

In self-stimulation experiments the intracerebral stimulation of the medial forebrain bundle produced only a temporary increase in the internal inhibition, but without reinforcement and cessation of the stimulation it leads to the rebound of the ascending system. This rebound action, on the basis of their somatomotor and situation specific connections, appears in the integration of the same goal-directed motor pattern which previously mediated the intracerebral stimulus. On the other hand, in the case of negative self-stimulation the rebound action of the descending inhibitory system following stimulation of the midline ascending activation in the absence of situation-specific sensory information, results in an inhibition of the motor activity which mediated the intracerebral stimulus. This explanation of the self-stimulation behaviour excludes the subjective

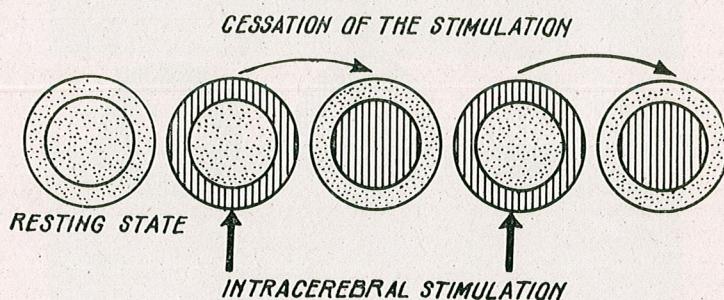


Fig. 10. — Schematic representation of negative self-stimulation behaviour: rebound action of descending inhibition blocks the repetition of the same goal-directed motor pattern which mediated the intracerebral stimulation.

aspects of the intracerebral stimulation (pleasure or reward and punishment, respectively to the positive and negative self-stimulation, see Olds 1962). In our experimental circumstances self-stimulation was achieved by using continuous stimulation when the animal was on the self-stimulation place: in this condition a gradual inhibition of the motivated behavioural pattern to the feeders, or an enhanced goal-directed motor activity when stimulation was associated with a part of the route to the feeders, indicated the situation and somatomotor specificity of these connections. Similarly, somatomotor specific rebound inhibition was observed in the case of negative self-stimulation, although the synaptological basis of this long-lasting, situation-specific inhibition is poorly understood today.

Concluding our observations of the nature of somatomotor and situation specifically connected ascending and descending organization of the brain stem and diencephalon, it seems very probable that the medial forebrain bundle should play an important role in the integration of internal inhibition. The different drives triggering goal-directed motor patterns and the reinforcement occurring through performance of the goal-directed motor activity, result in an increase or decrease in the excitatory level of the ascending activatory and descending inhibitory system, respectively, but a predominance of each depends primarily on the humoral background (internal environment).

REFERENCES

- BAN T., *The septo-preoptic-hypothalamic system and its autonomic function*. In : *Progress in Brain Research*, vol. 21/a, p. 1-44, 1966.
 ENDRÖCZI E., LISSÁK K., *Spontaneous goal-directed motor activity related to the alimentary conditioned reflex behavior and its regulation by neural and humoral factors*. Acta Physiol. Hung., 1962, **21**, 265-283.
 ENDRÖCZI E., *The role of motivation in conditioning: its neural and humoral factors*. Symposium on Early Manifestations in Conditioning. Budapest, 1963. Acta Physiol. Hung., 1965, **24**, 69-80.
 ENDRÖCZI E., *The neural and hormonal control of reproductive behavioral processes*. Symposium on Reproduction. Pécs, 1967. Academic Press, Budapest, Ed. K. LISSÁK, 1967, p. 25-42.
 HESS W. R., *Das Zwischenhirn*. Benno Schwabe, Basel, 1949.
 LISSÁK K., ENDRÖCZI E., *Involvement of limbic structures in conditioning, motivation and recent memory*. Symposium on Structure and Function of Limbic System. Hakone, 1965.
 LISSÁK K., ENDRÖCZI E., *Die Neuroendokrine Steuerung der Adaptationstätigkeit*. Akad. Verl., Budapest, 1960, 178 p.
 LISSÁK K., ENDRÖCZI E., *Neuroendocrine control of adaptation*. Pergamon Press, 1965, 198 p.
 OLDS J., *Hypothalamic substrates of reward*. Physiol. Rev., 1962, **42**, 554-600.
 RANSON S. W., MAGOUN H. W., *Hypothalamus*, Ergeb. Physiol., 1939, **41**, 56-90.
 TEITELBAUM PH., *Motivational correlates of hypothalamic activity*. Proc. Internat. Congr. of Physiol., Leiden, 1962, Symp. XV., Acta Medica Found., 1962.

Received January 30, 1968

ГОМЕОСТАЗ И НЕВЕСОМОСТЬ

П. А. КОРЖУЕВ

Особенности гомеостаза, как оптимального состояния организма, определяются не только положением животного в филогенезе, но и особенностями среды обитания. Каждый организм адаптирован к определенным условиям существования и, следовательно, обладает комплексом структур, поддерживающих это оптимальное состояние.

Птицы и млекопитающие, как высшие представители позвоночных животных, обладают наиболее сложным комплексом структур организма, деятельность которых направлена на поддержание постоянного уровня всех жизненно важных процессов. Именно деятельность этих структур определяет наличие целого ряда констант, таких, как: постоянная температура тела, постоянство концентрации водородных ионов и солевого состава крови и лимфы, постоянство концентрации таких важных компонентов крови, как гемоглобин, сахар и др.

Однако рыбы, как низшие представители позвоночных животных, также обладают необходимым комплексом структур, деятельность которых определяется наличием своих констант, поддерживающих благополучие организма этих животных. Диапазон колебаний этих констант иной, но вполне достаточный для поддержания оптимального состояния организма рыб.

Сравнение диапазона колебаний тех или иных констант, характерных для высших и низших представителей позвоночных животных покажет значительную разницу, однако, у тех и других имеется оптимальное состояние, обеспечивающее благополучие особи и определяющее деятельность соответствующих структур организма.

Если, однако, отвлечься от особенностей среды обитания, то можно будет сказать, что у птиц и млекопитающих, как высших представителей позвоночных животных, эти механизмы имеют более сложную структуру, чем у рыб, но такое сравнение мало дает для понимания особенностей биологии тех или иных животных.

Рыбы, как водные животные, хорошо адаптированы к водной среде обитания и им нет необходимости иметь такие же сложные механизмы по поддержанию постоянства внутренней среды, как у млекопитающих животных.

Тем не менее, обладая менее сложными, или как говорят, менее «совершенными» механизмами, рыбы способны передвигаться в водной среде с такой же скоростью, что и высшие представители позвоночных животных в наземных условиях. Действительно, меч-рыба, например, способна развивать скорость до 120 км в час, тогда как самое быстроходное среди наземных млекопитающих животное — гепард, способен развивать скорость, равную 112 км в час, т.е. одного порядка с рыбами. Спрашивается, в чем же состоит преимущество «совершенных» механизмов поддержания гомеостаза у высших представителей, если в конечном счете результат получается один и тот же?

Если бы изменились условия существования рыб, тогда появилась бы необходимость в изменении или совершенствовании механизмов, обеспечивающих постоянство основных параметров внутренней среды.

В ходе эволюции жизни на нашей планете имел место такой этап, когда появилась необходимость осваивать новую среду обитания с принципиально иными особенностями. Речь идет о появлении наземных позвоночных животных.

Освоение суши было, несомненно, одним из труднейших этапов эволюции, потребовавшим фундаментальной перестройки всего организма именно с целью сохранения постоянства внутренней среды организма. Многие аспекты этого этапа освоения суши были в центре внимания биологов, однако при этом явно недооценивалось то обстоятельство, что наземная жизнь — это не только проблема сохранения постоянства внутренней среды в связи с необходимостью смены типов дыхания и водно-солевого обмена, но прежде всего проблема адаптации к другому гравитационному полю, во много раз более мощному, чем в водных условиях (Коржуев, 1964).

Обитание в другом гравитационном поле обусловило иной, более высокий уровень энергетики в связи с необходимостью преодоления резко возросших сил гравитации. Более высокий уровень энергетики осуществлялся не только путем изменения костно-мышечных структур, как органов локомоции, но также за счет интенсификации очагов синтеза гемоглобина, как основного условия обеспечения организма кислородом. Это обстоятельство явилось основной предпосылкой появления нового очага синтеза гемоглобина: скелет наземных позвоночных животных стал мощным очагом синтеза гемоглобина. Костный мозг, как органическая составная часть кости, впервые появился у первых выходцев на сушу — хвостатых амфибий и у высших позвоночных животных достиг мощного развития, составляя у некоторых животных до 7,0% веса тела.

Несомненно, мощное развитие гемопоэтической функции скелета у наземных позвоночных животных явилось формой адаптации, направленной на преодоление резко возросших сил гравитации (Коржуев, 1965).

Резко возросший относительный вес скелета наземных позвоночных животных обусловлен не необходимостью усиления механических свойств скелета в связи с передвижением в новой среде обитания, а возрастающей массой костного мозга, составляющей у человека, например, около 5,0% веса тела (Mechanick, 1926).

Справедливость этого положения подтверждается тем, что у вторично водных животных, таких как тюлень и дельфин, перешедших в водную среду, где действие сил гравитации резко ослаблено, относи-

тельный вес скелета, а также костного мозга значительно меньше, чем у наземных позвоночных животных (Коржуев и Глазова, 1967).

Все вышеизложенное свидетельствует о том, что силы гравитации явились одним из важнейших факторов эволюции наземных позвоночных животных, оказавших огромное влияние на природу структур, ответственных за сохранение постоянства внутренней среды организма.

В связи с освоением Космоса человек вынужден переходить в другую среду, важнейшей особенностью которой является почти полное отсутствие сил гравитации, вследствие чего наступает состояние невесомости.

Как может отразиться это новое состояние в условиях невесомости на механизмах, ответственных за сохранение гомеостаза? Является ли пребывание в состоянии длительной невесомости полезным для организма, или вредным, или безразличным?

В земных условиях мы пока не можем устранить гравитационное поле и поэтому не можем поставить соответствующие эксперименты, которые дали бы ответ на этот вопрос. В то же время известно, что полет до ближайших планет, таких как Марс, будет длиться около 8 месяцев и, следовательно, если бы оказалось, что состояние длительной невесомости является вредным для организма, то это могло бы привести к непоправимым последствиям. Предвидеть это сейчас имело бы исключительно важное значение, ибо можно было бы разработать комплекс мероприятий, которые могли бы предотвратить наступление этих вредных последствий.

На основании имеющихся экспериментальных данных нам представляется, что состояние длительной невесомости может нарушить деятельность структур, ответственных за сохранение гомеостаза, в первую очередь, деятельность скелета, как гемопоэтической системы. Некоторые данные, полученные при полетах космонавтов и подопытных животных, подтверждают справедливость этого предположения.

Известно, что при этих длительных полетах было обнаружено повышенное выведение кальция из организма. Это значит, что одной из первых систем организма реагировал скелет, который, казалось, не имел никакого отношения к состоянию невесомости.

Однако детальный анализ данных, касающихся очагов синтеза гемоглобина позволил нам высказать это описание об уязвимости скелета в условиях длительной невесомости еще в 1963 году (Коржуев, 1963).

ЛИТЕРАТУРА

- Коржуев П. А. (1963), *Проблема невесомости с точки зрения земной физиологии*. Сб. «Авиационная и космическая медицина», Москва, стр. 284—287.
 — (1964), *Гемоглобин. Сравнительная биохимия и физиология*. Изд-во «Наука», Москва, стр. 287.
 — (1965), *Силы гравитации и филогенез позвоночных животных*. Успехи совр. биол., **60**, 2 (5), 271—286.
 Коржуев П. А. и Глазова Т. Н. (1967), *О количественной характеристике крови и кроветворных органов черноморских дельфинов*. Жур. эвол. биох. и физiol., **3**, 2, 160—165.
 Mechanick N. (1926), *Untersuchungen über das Gewicht des Knochenmarkes des Menschen*. Zschr. f. d. ges. Anat., **79**, 58.

Получена 30 января 1963 г.

Институт эволюционной морфологии и экологии
животных им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва

DIE 7-MINUTEN-PERIODIZITÄT IN DER REGULATION
VON STOFFWECHSELGRÖSSEN UND IN
ZENTRALNERVÖSEN MECHANISMEN BEI SÄUGETIEREN
VON
K. TREPTOW, K. HECHT und M. PESCHEL

Wir untersuchten mehrminütige Schwankungen in der Blutzuckerregulation bei Hunden und in bedingt-reflektorischen Reaktionen bei Ratten.

Für die Regulationsschwankungen der Blutzuckerkonzentration ergaben sich vorwiegend Wellenlängen von 4 bis zu 16 Minuten bei nahezu gleicher Häufigkeit. Ein als Störfaktor benutzter Lärm engt diesen Normbereich auf Wellenlängen von 4 bis 8 Minuten ein oder lässt multiplikative Frequenzen von 3 oder 7 Minuten gehäuft auftreten. Zur Deutung dieser Prozesse werden zentralnervöse Aktivitätswechsel herangezogen.

Direkt im Zentralnervensystem nachweisbare periodische Aktivitätswechsel wurden bei bedingten Flucht- und Abwehrreflexen unmittelbar nach der Ausbildung oder nach mehrmonatiger Festigung gesehen. Sowohl die zentralnervösen als auch die rein motorischen Reaktionszeiten zeigen Oszillationen mit Periodenlängen von 7 oder 14 Minuten. Verschiedene Versuchsanordnungen, die die Differenzierungsreaktion als Störmoment benutzen, können angewendet werden, um eine völlige Störung oder eine Änderung der Periodizität zu provozieren.

I. MEHRMINÜTIGE PERIODIZITÄTEN BEI MENSCH UND TIER

Zur Ordnung der in vielen Lebensprozessen gesehenen Rhythmen haben sich die Rhythmologen [3], [13], [18] eines Frequenzspektrums bedient, das ich Ihnen in einem Beispiel zeigen möchte (Abb. 1). In diesem Diagramm sind die bei Menschen gesehenen Rhythmen schwarz und die bei Säugern festgestellten Rhythmen weiß dargestellt. Rhythmen elektrophysiologischer Nervenprozesse, der Pulstätigkeit, Atmungsrhythmen, Rhythmen der Durchblutung und des Kreislaufes reichen von wenigen Millisekunden bis zu 1, 2 oder 3 Minuten. Längere Perioden von wenigen Stunden bis zu mehreren Jahren und darüber hinaus zeigen sich in physiologischen Prozessen und Lebensäußerungen der Organismen, in Tagesrhythmen

men, im Sexualzyklus, in Jahresrhythmen und in Populationsschwankungen.

Derartige Rhythmenskalen weisen entweder eine Lücke im Bereich von 3 Minuten bis zu 1 oder 2 Stunden auf oder dieser bisher nur wenig untersuchte Abschnitt wird in anderen Aufstellungen summarisch ohne weitere Erklärungen als Minutenrhythmenbereich bezeichnet. Wir haben das Diagramm durch Periodizitätslängen ergänzt, die bei unseren und

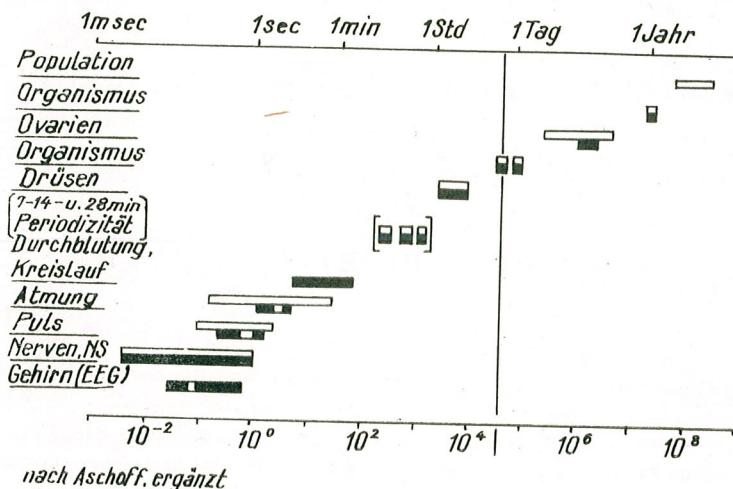


Abb. 1. — Frequenzspektrum biologischer Rhythmen. Die schwarzen Felder bezeichnen menschliche Rhythmen. Säugetier-rhythmen sind durch weiße Felder angegeben. Weiße Bereiche innerhalb schwarzer Felder geben Ruherhythmen des Menschen an.

uns bekannt gewordenen Untersuchungen festgestellt worden sind. Das sind Periodenlängen von 7 Minuten in einem Bereich von etwa 6—9 Minuten und deren multiplikative Wellenlängen von ungefähr 14 und 28 Minuten.

II. KURZRHYTHMISCHE BLUTZUCKERREGULATION

Zu den Stoffwechselgrößen, die um einen Sollwert schwanken, gehört die Blutzucker Konzentration, die wir bei Hunden in kurzen Zeitsäben kor.trolliert haben [21]—[23]. Der hier dargestellte Versuch zeigt den Mittelwert und den Standardabweichungsbereich der Blutzucker-Zeit-Kurve. Im unteren Diagramm ist die Autokorrelationsfunktion für diesen Versuch dargestellt. Ein Minimum in dieser Kurve zeigt Werte geringster Ähnlichkeit an, die bei sinoiden Schwingungen Verschiebungen um halbe Wellenlängen erfassen, während Maxima Werte größter Ähnlichkeit und damit die ganze sinoidale Wellenlänge bezeichnen.

Eine Häufigkeitsverteilung der vorherrschenden halben Periodenlängen in der Abbildung 3 läßt eine Übersicht über die Ergebnisse aller 250 Versuche zu. In Versuchen mit normalem Glykämieverlauf und in Versuchen mit glykämischen Einschwingungsprozessen nach einer Glukose-

Stoßbelastung werden die Wellenlängen von 4 bis 8, bzw. 4 bis 16 mit gleitender Variabilität beobachtet. Eine akustische Stoßbelastung der Versuchstiere, die in der Lage ist, einen Einfluß auf die kurzfristige glykämische Regulation zu nehmen [23], zeigt entweder die stärkere Beteiligung kurzer Wellenlängen von 4 bis 8 Minuten, oder die häufiger vorlie-

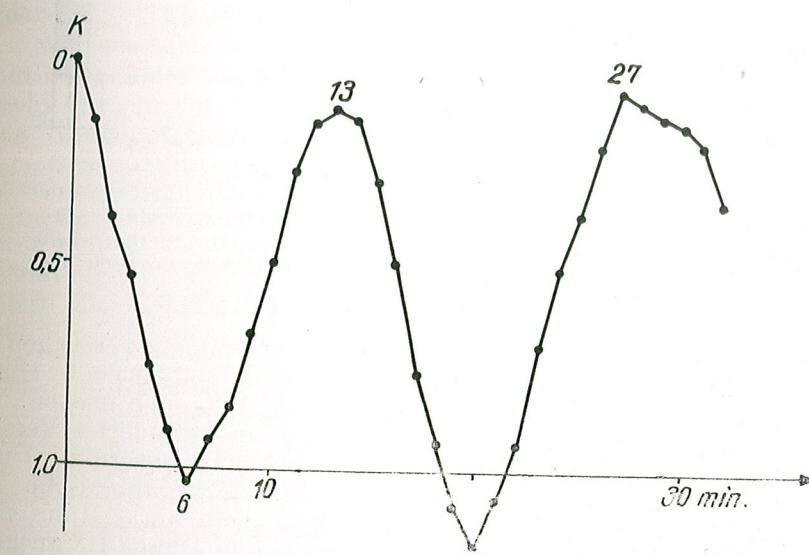
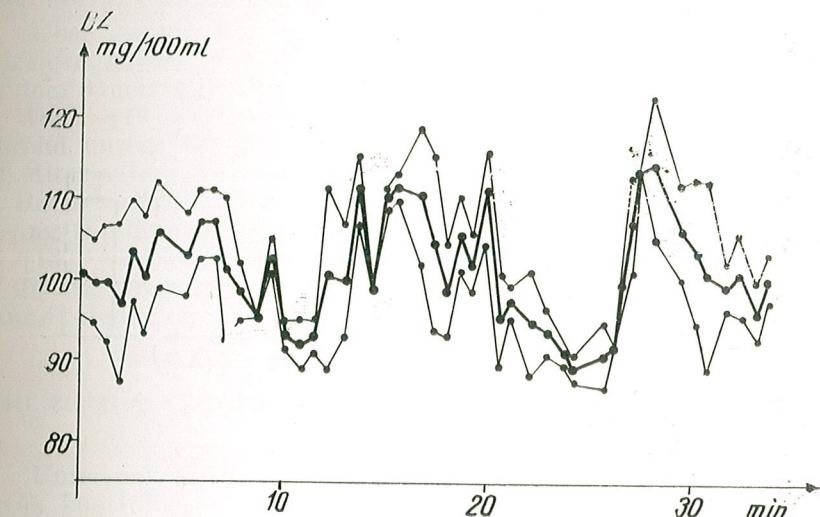


Abb. 2. — Arterieller Blutzuckerverlauf bei einem Hund. Die starke Linie bezeichnet den Mittelwertsverlauf dreier Parallelbestimmungen. Die dünnen Linien begrenzen den Bereich der Standardabweichungen. Die Autokorrelationsfunktion im unteren Diagramm gibt eine Wellenlänge zwischen 6 und 7 Minuten an.

genden multiplikativen Wellenlängen von 3 oder 7 Minuten, nämlich 12, 18, 24 und 28 Minuten die hier mit ihrer halben Wellenlänge aufgezeichnet sind. Untersuchungen über derartige spontane glykämische Schwankungen sind bisher nur unter Normalbedingungen durchgeführt worden. Auch fehlt stets die exakte statistische Bearbeitung des Materials [1], [2],

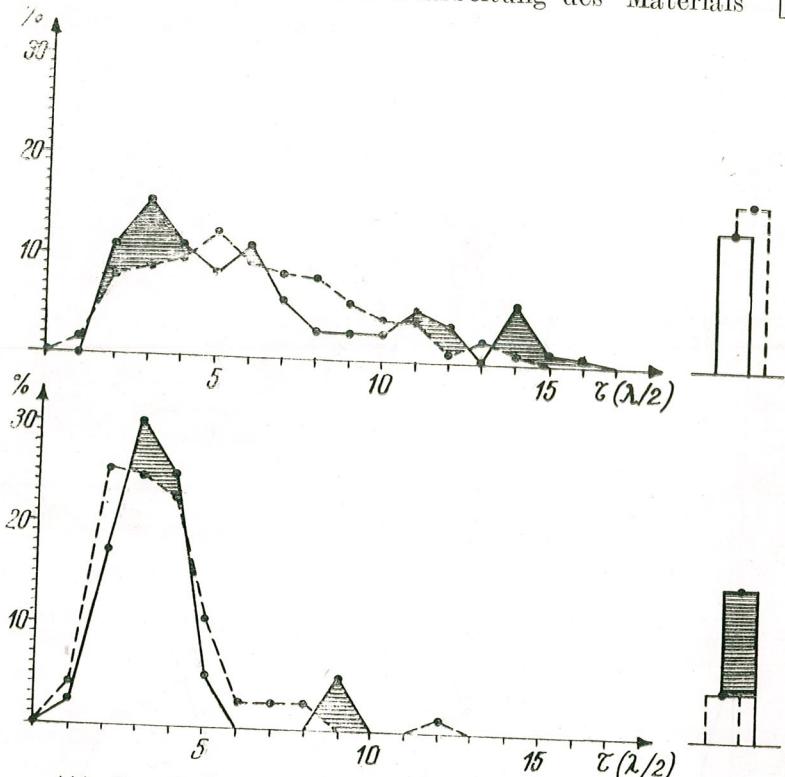


Abb. 3. — Prozentuale Verteilung der in allen Blutzuckerversuchen auftretenden halben Periodizitätslängen. Die Säulen an der rechten Seite bezeichnen den Kurvenanteil ohne nachweisbare Periodizität. Gestrichelt sind die Ergebnisse aus Kontrollversuchen und durchgezogen die aus Lärmelastungsversuchen dargestellt.

[8], [10], [15], [16]. Nur in glykämischen Einschwingungsversuchen nach Glukose-Stressbelastungen wird auf Wellenlängen von 4 bis 6 Minuten hingewiesen [6], [7], die sich völlig mit unseren Befunden decken.

Über die Veränderungen der Wellenlänge bei veränderter Versuchsbedingung sind uns bisher keine Angaben bekannt geworden. Unserer statistischen Auswertung ist zu entnehmen, daß starke akustische Reize

1. das vermehrte Auftreten von Wellenlängen um 3 Minuten und um deren multiplikative Wellenlängen provozieren. Dieses Herausgreifen aus der normalerweise vorhandenen „elastischen Variabilität“ von 4 bis 16-Minutenrhythmen ist nur bei umfangreichen Untersuchungen erkennbar.

2. Wird die unter Normalbedingungen vorhandene „elastische Variabilität“ bei Lärmelastung auf der Seite langerer Periodizitäten be-

tont. Auch diese Aussagen vermittelt nur ein größeres Untersuchungsmaterial.

Die Blutzuckerregulation erweist sich damit infolge ihrer mehrfachen phylogenetisch nacheinander entstandenen Überschichtung selbst-regulierender Systeme als vielfach gesichert, komplex reagierend und dabei überaus anpassungsfähig.

Über andere Regulationsschwankungen mit vergleichbaren Periodenlängen haben Fichtel und Peschel [9] bei der Hautdurchblutung und dem Sauerstoffverbrauch des Menschen, und Peňáz, Roukens und van der Waal [19] bei Blutdruckschwankungen des Menschen hingewiesen, während unsere Ergebnisse bei Hunden gewonnen wurden. Donhoffer und Mitarbeiter [5] beschreiben bei der chemischen Wärmeregulation der Ratte ebenfalls elastische Rhythmen gleicher Wellenlänge. Als Erklärung für diese periodischen Erscheinungen führen zahlreiche Autoren [9], [13], [18], [20], [24] Tonusschwankungen im vegetativen System an, die die ursprünglich nicht notwendig periodischen homöostatischen Schwankungen regulär werden lassen.

III. ZENTRALNERVÖSE RHYTHMEN IM BEREICH WENIGER MINUTEN

Untersuchungsmethoden, die in regelmäßigen Abständen zentralnervös kontrollierte Reaktionen auslösen, erscheinen geeignet, direkte im ZNS vorhandene rhythmische Aktivitätswechsel zu beobachten. Erst in jüngster Zeit ist auf derartige Periodizitäten aufmerksam gemacht worden [11], [12], [14].

Neuausgebildete bedingte Abwehrreflexe wurden bei Ratten in minütlichem oder halbminütlichem Intervall 120 mal geprüft (Abb. 4). Sowohl die von der Reizgabe bis zum Loslaufen gemessenen zentralnervösen Reaktionszeiten als auch die vom Loslaufen bis zum Hebeldruck gemessenen motorischen Reaktionszeiten, nach denen der unbedingte elektrische Stromreiz der Ausbildungsphase ausgeschaltet war, zeigen regelmäßige rhythmische Schwankungen. Diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß auch nach dem Erlernen einer bedingt-reflektorischen Assoziation die Reaktion keinem bestimmten optimalen Endwert strebt, sondern die Reaktionszeiten mit mehrminütigen Periodenlängen oszillieren, wie die Autokorrelationskurven in ihrer sinoiden Erscheinungsform statistisch signifikant zeigen. Daß die Periodenlänge nicht immer gleich zu bleiben braucht, daß sie, wie andere biologische Rhythmen auch, Tendenzen zur multiplikativen oder demultiplikativen Änderung des Rhythmussees zeigen kann, lassen derartige Versuche ebenfalls erkennen.

Eine Häufigkeitsverteilung (Abb. 5) der registrierten Periodenlängen zeigt ein eindeutiges Maximum bei 7 Minuten und ein Nebenmaximum bei der multiplikativen Wellenlänge von 14 Minuten. Diese Ergebnisse sind unabhängig davon, ob in ein- oder halbminütigem Intervall gereizt wurde. Damit liegt der Schluß nahe, daß diese Kriterien direkte zentralnervöse Aktivitätswechsel anzeigen, die Ausdruck eines endogenen Zeitmaßes sind. Eingehende Untersuchungen über die Störanfälligkeit dieser Rhythmen bei verschiedenen Mischungsverhältnissen opti-

scher und akustischer Signale oder mit verschiedenartig eingestreuten oder vorhergegebenen Differenzierungsreizen haben uns Einblick in verschiedene Arbeits-Algorithmen zentralnervöser Mechanismen gegeben, die das Vorhandensein eines umfassenden Umweltmodells bei Säugetieren vermuten lassen.

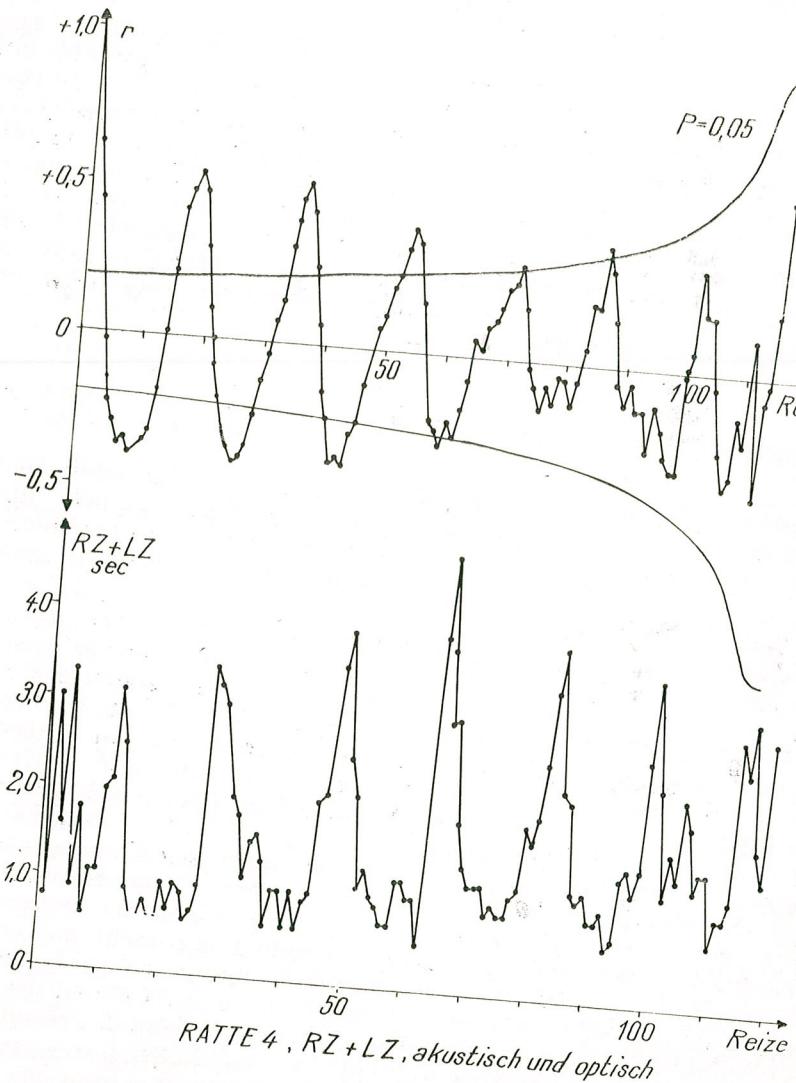


Abb. 4. — In unterem Diagramm ist der Verlauf der Reaktionszeiten eines bedingt-reflektorischen Experiments dargestellt. Die Ergebnisse Akustische und optische bedingte Signale gleicher Reaktionsbedeutung wurden in stochastischer Reihenfolge verabreicht. Im oberen Diagramm ist die Autokorrelationsfunktion dieses Versuches dargestellt, die durch das abwechselnde Unter- und Überschreiten des 95 %-Vertrauensbereiches eine regelmäßige signifikante Periodizität nachweist.

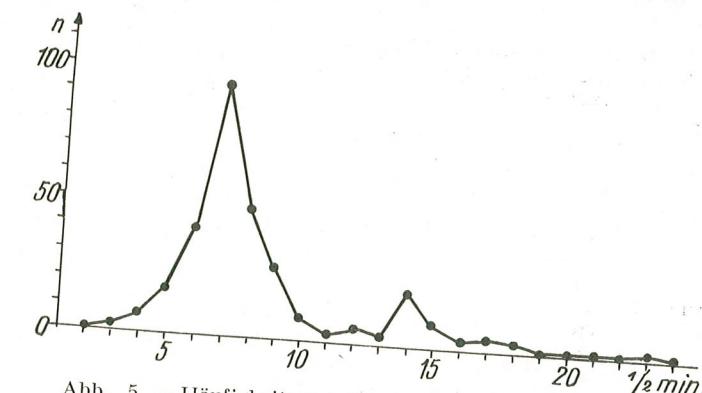


Abb. 5. — Häufigkeitsverteilung der Periodizitätslängen bei 276 Kontrollexperimenten nach 4monatiger Festigung des bedingten Abwehr-Reflexes.

IV. ZUSAMMENFASSUNG

Wir haben in unserem Überblick über die 7-Minuten-Periodizität auf einige interessante Befunde hinweisen können:

1. Mehrminuten-Periodizitäten existieren in dem weiten Bereich biologischer Rhythmen, die durch Wellenlängen von Millisekunden bis zu mehreren Jahren gekennzeichnet sind. Sie schließen lückenlos multiplikativ an die Sekundenrhythmen und demultiplikativ an die Stundenrhythmen an.

2. Die gleichen Wellenlängen von 4 bis 7 und 12 bis 14 treten sowohl bei den von uns untersuchten Säugetieren Ratte und Hund als auch bei Menschen auf.

3. Diese Rhythmen sind in Regulationssystemen, die zentral gesteuert werden und bei diskret geforderten zentralnervösen Reizantworten zu finden. Das Wechseln in multiplikative oder demultiplikative Frequenzen konnte beobachtet werden, wodurch die zentralnervöse Koordination zahlreicher Rhythmen im vegetativen Bereich erklärt werden kann.

4. Zentralnervöse Aktivitätswechsel werden übereinstimmend als Ursache aller dieser Rhythmen angesehen. Auch die nach Beobachtungen von Beresovskij [4] in diesen Größenordnungen periodisch schwankende Temperatur der motorischen Hirnrinde ließe sich damit in Einklang bringen. In diesem Zusammenhang erscheint uns ein Hinweis wichtig, den Lisák [17] bei der Beobachtung einer enzephalographisch bei Katzen registrierten und im gleichen Rhythmus wechselnden Aufmerksamkeitsreaktion gab und in Beziehung zum nichtspezifischen, diffusen aufsteigenden Aktivierungssystem nach Magoun und Moruzzi setzte. Weitere Erkenntnisse über derartige Zusammenhänge werden zur Definition des aktuellen Begriffes der Motivation im Verhalten beizusteuren haben.

LITERATUR

1. ANDERSON G. E., R. W. HILLMAN, I.F.A. VAN ELK, A. J. PERFETTO, Amer. J. clin. Nutr., 1956, 4, 673.
2. ANDERSON G. E., R. N. MONACO, A. J. PERFETTO, C. M. TERMINE, Diabetes, 1957, 63, 239.

3. ASCHOFF, J., Dtsch. Med. Wschr., 1963, **88**, 1930.
4. БЕРЕЗОВСКИЙ В. А., Физ. журн. СССР, 1963, **49**, 192.
5. DONHOFFER S., G. SZEGVÁRI, I. VARGA-NAGY, I. JÁRAL, Pflügers Arch. ges. Physiol., 1957, **265**, 97.
6. DOST E. H., *Der Blutspiegel*. Thieme-Verlag, Leipzig, 1953.
7. DRISCHEL H., Z. ges. inn. Med., 1954, **9**, 471.
8. FERRARI A., G. KESSLER, Ann. N.Y. Acad. Sci., 1960, **87**, 729.
9. FICHTEL K., M. PESCHEL, Acta biol. med. german., 1964, **13**, 745.
10. HANSEN K. M., Acta med. scand. Suppl., 1923, IV, 1.
11. HECHT K., M. PESCHEL, Acta biol. med. german., 1964, **13**, 504.
12. HECHT K., M. PESCHEL, Acta biol. med. german., 1965, **14**, 511.
13. HILDEBRANDT G., Med. Welt, 1961, **2**, 73.
14. KELLEROVA E., Physiol. bohemoslow., 1964, **13**, 179.
15. KLEIN O., J. HEINEMANN, Z. klin. Med., 1929, **111**, 527.
16. KLEIN O., H. HOLZER, Med. Klin., 1928, **24**, 1081.
17. LISSÁK K., Acta physiol. Acad. Sci. Hung., 1965, **26**, 3.
18. MENZEL W., Z. Altersforschg., 1952, **6**, 26 u. 104.
19. PEŇÁZ J., J. ROUKENS, H. J. v. d. WAAL, *Spektralanalyse der spontanen Kreislaufrhythmen*. 1. Internationales Symposium Biokybernetik, Leipzig, 19.—22. September 1967. Sonderband der Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. (Leipzig), Math.-Naturwiss. Reihe, im Druck.
20. REGELSBERGER H., Acta med. scand. Suppl., 1955, **307**, 170.
21. TREPTOW K., Activ. nerv. sup., 1966, **8**, 215.
22. TREPTOW K., K. HECHT, R. BAUMANN, Acta biol. med. german., 1965, **15**, 417 und 712.
23. TREPTOW K., K. HECHT, R. BAUMANN, Acta biol. med. german., 1966, **16**, 423.
24. WACHOLDER K., A. BECKMANN, Acta med. scand. Suppl., 1953, **278**.

Aus der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, dem Institut für kortikoviszzerale Pathologie und Therapie, Berlin-Buch (Direktor: Prof. Dr. med. R. Baumann)

Eingegangen am 23. Oktober 1967.

AVIS AUX AUTEURS

La « REVUE ROUMAINE DE BIOLOGIE — SÉRIE DE ZOOLOGIE » publie des articles originaux d'un haut niveau scientifique de tous les domaines de la biologie animale : morphologie, physiologie, génétique, écologie, taxonomie, etc. Les sommaires des revues sont complétés par d'autres rubriques comme : 1. La vie scientifique, qui traite des manifestations scientifiques du domaine de la biologie : symposiums, conseils, etc. 2. Comptes rendus des travaux de spécialité parus en Roumanie.

Les auteurs sont priés d'envoyer leurs articles, notes et comptes rendus dactylographiés à double intervalle (31 lignes par page), en quatre exemplaires.

Les tableaux et l'explication des figures seront dactylographiés sur pages séparées et les diagrammes exécutés à l'encre de Chine noire, sur du papier calque.

Les tableaux et les illustrations seront numérotés avec des chiffres arabes. La répétition des mêmes données dans le texte, les ta-

bibliographiques

ADENDA

Le Comité de rédaction prie le lecteur de prendre note que les rapports des auteurs: N. V. Bachénina, E. Endrőczi, P. A. Korjouev, K. Treptow et collaborateurs ont été présentés à la Conférence de Physiologie tenue à Bucarest les 9—11 octobre 1967.

Rev. Roum. de Biologie—Série de Zoologie nr. 4/68