

昆虫不连续气体交换

姚青, 沈佐锐*

(中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100094)

摘要: 许多昆虫呼吸时气体交换是不连续的循环式进行的。根据气门开闭, 一个典型的不连续气体交换循环(discontinuous gas exchange cycle, DGC)可以明显分为3个阶段: 关闭阶段, 极少或没有气体交换; 颤动阶段, 气门迅速微开和关闭, O_2 进入气管, 少量 CO_2 释放; 最后是开放阶段, 大量的 CO_2 释放。该文综述了 DGC 特征及昆虫活动、温度、体重对 DGC 的影响, 并讨论了 DGC 与呼吸失水、缺氧或高 CO_2 浓度环境有关的进化适应意义。

关键词: 呼吸; 不连续气体交换循环; 气门; CO_2

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2005)02-0273-06

Discontinuous gas exchange in insects

YAO Qing, SHEN Zuo-Rui* (College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: Many insects exchange respiratory gas cyclically and discontinuously. According to the opening or closing spiracle, a typical discontinuous gas exchange cycle (DGC) has three distinct phases: the closed period with little or no external gas exchange, the flutter period during which oxygen enters tracheae and little CO_2 escapes and the open period during which lots of CO_2 escape. This paper reviews the characteristics of DGC and the effect of insect activities, temperature and mass on DGC, and discusses the evolutionary and adaptive meanings of DGC related to respiratory water loss, hypoxic or hypercapnic environments.

Key words: Respiration; discontinuous gas exchange cycle; spiracle; carbon dioxide

自从 Schneiderman 和 Williams(1955)发现鳞翅目昆虫滞育蛹的呼吸是不连续的、 CO_2 释放是周期性的这个现象以来, 人们发现越来越多的昆虫表现出这种不连续气体交换循环(discontinuous gas exchange cycle, DGC)的呼吸模式, 即 O_2 的周期性吸入和 CO_2 的周期性释放。迄今为止, 已报道的表现 DGC 呼吸模式的昆虫有鳞翅目昆虫的蛹 (Schneiderman and Williams, 1955; Kanwisher, 1966), 蜚蠊 Wilkins, 1960; Kestle, 1985), 一些栖于沙漠的拟步甲 (Bartholomew *et al.*, 1985; Lighton, 1991), 东方小翅蛾 *Romalea guttata* (Hadley and Quinlan, 1993), 蝗虫 (Hamiton, 1964), 金龟甲 (Davis *et al.*, 1999; Duncan and Byrne, 2002a), 大多数蚂蚁 (Lighton, 1988a; Lighton *et al.*, 1993a, 1993b), 黄蜂 (Duncan and Lighton, 1997) 等。

1 昆虫 DGC 特征

根据气门开闭情况, 一个 DGC 通常分为3个不同阶段: (1) 关闭阶段 (closed period), 气管内的 O_2 被消耗, 产生的 CO_2 滞留在组织和血淋巴中, 很少释放或不释放 CO_2 ; (2) 颤动阶段 (flutter period), 气门迅速微开和关闭, O_2 以对流或扩散或两者结合的方式进入气管系统, 同时有少量的 CO_2 排出体外; (3) 开放阶段 (open period), CO_2 的积聚使气管内分压增加, 触发气门开放而使大量的 CO_2 爆发式释放, CO_2 释放完后又开始一个新的循环。有的昆虫关闭阶段和颤动阶段界限很难分清, 统称为暴发间期 (interburst period) (Hadley and Quinlan, 1993)。

以 DGC 为呼吸模式的昆虫并不是所有个体都

作者简介: 姚青, 女, 1974年9月生, 博士, 研究方向为植保信息技术, E-mail: q-yao@sohu.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: ipmist@cau.edu.cn

收稿日期 Received: 2004-07-05; 接受日期 Accepted: 2004-11-05

表现 DGC,如东方小翅蠊和红火蚁 *Solenopsis invicta* 的工蚁分别有 30% 和 80% 个体不表现 DGC (Hadley and Quinlan, 1993; Vogt and Appel, 2000)。DGC 周期在不同昆虫种类之间存在很大差异;在 20℃ 时,蜚蠊完成一个 DGC 约需 14 min 左右 (Wilkins, 1960),木蚁 *Camponotus vicinus* 约需 4 min (Lighton, 1988a);在 25℃,东方小翅蠊约需 20 min (Hadley and Quinlan, 1993),蚂蚁 *Cataglyphis bicolor* 约需 8 min (Lighton et al., 1993a),而蜣螂 *Scarabaeus rusticus* 约需 1 h 左右 (Davis et al., 1999)。同种昆虫不同等级中,DGC 周期也不同,如红火蚁在 20℃ 时,雌蚁一个 DGC 周期约为 2.5 min,而雄蚁和工蚁分别约为 3.0 min 和 6.0 min (Vogt and Appel, 2000)。即使同种昆虫不同个体 DGC 也有一定差异,如拟步甲 *Psammodes striatus* 的 DGC 周期变幅从 11.1 min 到 23.1 min (Lighton, 1988b)。

DGC 各阶段的历时也因昆虫种类不同而异。拟步甲 *P. striatus* 关闭阶段一般少于 1 min,颤动阶段持续 6.85 ± 2.70 min,占整个通风阶段的 $(45.9 \pm 8.5)\%$ (Lighton, 1988b);蚂蚁 *C. bicolor* 的关闭、颤动和开放阶段分别占 19.5%、47.9% 和 32.6% (Lighton and Wehner, 1993b)。关闭、颤动和开放阶段之间的分配比例也不是固定的,据 Hadley 和 Quinlan (1993) 的计算,东方小翅蠊在 15℃ 和 30℃ 时,DGC 周期从 56.3 min 降到 15.1 min,而暴发间期和开放阶段历时之比从 1:1 变化到 1:2;蚂蚁 *C. detritus* (Lighton, 1990) 和几种拟步甲 (Lighton, 1991) 关闭阶段历时与 DGC 历时的关系不大;蜣螂 *S. rusticus* 颤动阶段和开放阶段历时与 DGC 历时呈正相关,分别约占整个 DGC 历时的 66% 和 22%,而关闭阶段历时与 DGC 历时的关系不明显 (Davis et al., 1999)。由于不同条件下 DGC 3 个阶段特征发生变化,从而为研究昆虫 DGC 的调控机制和遗传进化提供依据。

DGC 各阶段气体交换量决定了一个昆虫的 CO_2 释放速率 (R_{CO_2}) 与 O_2 消耗率 (R_{O_2}),并可通过 O_2 传感器和 CO_2 红外分析仪,计算出昆虫瞬间的 R_{CO_2} 和 R_{O_2} 。不同昆虫的 R_{CO_2} 和 R_{O_2} 值相差很大,这与食物或能源不同有关,也反映出一个昆虫代谢率的大小。在 15℃,蜉金龟 *Aphodius fossor* 的 R_{CO_2} 为 0.165 mL/(g·h) (Chown and Holter, 2000);在 20℃,拟步甲 *P. striatus* 的 R_{CO_2} 、 R_{O_2} 值分别为 0.130 ± 0.015 mL/(g·h) 和 0.160 ± 0.019 mL/(g·h) (Lighton, 1988b);在 25℃,栖于潮湿环境的木蚁 *C. vicinus* 在开放阶段

R_{CO_2} 为 0.237 ± 0.094 mL/(g·h) (Lighton, 1992),弓背蚁 *Camponotus maculatus* 在开放阶段 R_{CO_2} 为 0.3143 ± 0.188 mL/(g·h) (Duncan and Newton, 2000),而栖于干燥环境的蚂蚁 *C. bicolor* 在开放阶段 R_{CO_2} 为 0.145 ± 0.067 mL/(g·h) (Lighton, 1992)。

2 影响 DGC 的因素

昆虫 DGC 是通过气门开闭实现的,而气门开闭主要受腹神经索的调控,并与气管内的 O_2 和 CO_2 浓度密切相关,同时也受昆虫生理状态和环境因素的影响。

2.1 昆虫的活动

昆虫一般在静止时才表现 DGC,活动时往往不表现 DGC (Bartholomew et al., 1985; Hadley and Quinlan, 1993; Duncan and Byrne, 2002a)。生活在地下的一些不活动甲虫,休息状态下的蜚蠊,很容易采集到 DGC 的信号;但对于比较活泼的昆虫,如蚂蚁,如果强迫其不动,会引起昆虫代谢率的增加,从而影响气体交换水平。Lighton (1993a) 比较正常蚂蚁和去头蚂蚁发现,它们 DGC 各阶段的特征差异并不明显,主要是因为气门是由腹部神经节控制的,头部的损伤并不影响气门的开闭,因此可以利用去头蚂蚁来研究 DGC 的特征;Duncan 和 Newton (2000) 利用安氟醚麻醉弓背蚁 *C. maculatus*,发现其表现出与正常静止时类似的 DGC,但开放阶段历时变长,表明安氟醚在一定程度上影响了腹部神经对 DGC 的控制;然而,其释放的 CO_2 总量却保持恒定,因而可以利用该方法来计算标准的新陈代谢率,但不能用于 DGC 的特征分析。

2.2 温度

温度是调节昆虫 DGC 的第 1 个环境因素 (Lighton, 1996),当温度升高,DGC 历时减少,频率增加,温度达到一定高度后,关闭和颤动阶段消失,DGC 由规则的周期性释放 CO_2 就变成随机的连续释放。东方小翅蠊 DGC 周期从 15℃ 的 56.3 min 减少到 25℃ 的 24.9 min,温度达到 30℃ 时,暴发间期开始逐渐消失,由规则的释放 CO_2 变成随机释放 (Hadley and Quinlan, 1993);美洲大蠊 *Periplaneta americana* 在温度 11℃ 升高到 21℃ 时,DGC 周期从 35.8 min 减少到 12.6 min,且 CO_2 释放幅度增加 1 倍 (Wilkins, 1960);木蚁 *C. vicinus* 的 DGC 周期从 15℃ 的 7.4 min 降为 35℃ 的 0.74 min (Lighton, 1988a)。

昆虫是变温动物,一般情况下,血淋巴中 CO_2 的溶解度与温度呈负相关,即当温度升高时,血淋巴中存储 CO_2 的能力下降,从而导致开放阶段 CO_2 释放量也相应减少;如栖于潮湿环境下的木蚁 *C. vicinus* (Lighton, 1988a) 和红火蚁 *S. invicta* (Vogt and Appel, 2000) 开放阶段 CO_2 的释放量随着温度的增加而减少。然而, Davis 等 (1999) 在对 5 种蜚螂 DGC 与温度关系的研究中却发现,虽然 DGC 频率和 CO_2 的释放速率随温度增加而增加,但开放阶段 CO_2 释放量在一定温度范围内保持恒定;另外,在滞育蛹和栖于干燥环境下的蚂蚁 *C. bicolor* 中,温度和 CO_2 释放速率也不影响开放阶段的 CO_2 释放量 (Buck and Keister, 1955; Lighton *et al.*, 1993a)。Davis 等 (1999) 认为,与温度有关的 DGC 特征大多是影响 DGC 的频率,而不影响开放阶段的 CO_2 释放量; Lighton (1996) 认为这种现象表明昆虫在温度变化时,有能力改变开放阶段的触发点。实际上,当温度升高时,昆虫可以通过增加 DGC 频率和 CO_2 释放速率来弥补血淋巴中 CO_2 存储能力的下降,这样就可能会出现开放阶段 CO_2 释放量保持恒定的现象。目前,对温度变化时,气管内外气体浓度变化及与温度有关的气体交换机制等还不是很清楚,因此,对于上述两种不同情况,还需要做进一步深入地研究。

2.3 体重

DGC 频率、 CO_2 释放量 (V_{CO_2})、 CO_2 释放率 (R_{CO_2}) 与体重 (M) 的关系因昆虫种类不同而异。Davis 等 (1999) 研究 5 种蜚螂时,发现它们 DGC 中关闭阶段和颤动阶段 CO_2 释放量与体重关系均不显著,而开放阶段 V_{CO_2} 与体重 $M^{0.833}$ 成比例, DGC 频率与体重也呈明显的正相关关系; 红火蚁 *S. invicta* 开放阶段 V_{CO_2} 随体重增加而增加,在低温时更加明显 (Vogt and Appel, 2000); 而 Duncan 等 (2002b) 对表现 DGC 的 3 种拟步甲研究表明,颤动和开放阶段 V_{CO_2} 与体重呈正相关关系,但 DGC 频率却与体重无关。DGC 频率与体重无关的现象在其他的一些昆虫中也被发现, Lighton (1988a) 分析了体重在 0.041 ~ 0.86 g 范围内的木蚁 *C. vicinus*, 发现 DGC 的频率与体重没有明显的关系。有关昆虫体重是否调节 DGC 频率还需要做更多的研究。

在 20℃, 拟步甲 *Epiphysa arenicola* CO_2 释放率 R_{CO_2} 与体重 $M^{0.979}$ 相关 (Lighton, 1991); 蜚螂 R_{CO_2} 与体重 $M^{0.968}$ 相关 (Davis *et al.*, 1999); Duncan 等

(2002b) 综合了 9 种拟步甲得出, $R_{\text{CO}_2} = 0.179M^{1.06}$; 但 Lighton (1988b) 发现拟步甲 *P. striatus* 的 R_{O_2} 和 R_{CO_2} 并不依赖于体重。

3 DGC 的进化适应意义

在研究 DGC 时, 进化适应问题一直是讨论的热点。为什么有些昆虫表现出 DGC 这种呼吸模式呢? 最初, 普遍认为 DGC 是昆虫为了控制水分损失的一种呼吸模式 (Miller, 1981; Kestle, 1985; Lighton, 1996), 因为在 DGC 中, 具有较低的呼吸失水率的关闭和颤动阶段占据了 DGC 历时大约 80% 以上的历时, 因此, 它与连续气体交换相比, 具有更低的呼吸失水率。对于那些表皮失水率非常低的昆虫, 这种呼吸模式的保水功能更显得重要, 如鳞翅目昆虫的蛹, 无法从外界补充体内水分, 必须尽量减少呼吸时水分损失, 很显然 DGC 确实比连续气体交换更有利于滞育蛹保持体内水分 (Levy and Schneiderman, 1966)。然而, 20 世纪 90 年代开始对这个观点提出了质疑 (Hadley and Quinlan, 1993; Lighton, 1996)。如果 DGC 是昆虫对呼吸失水的一种适应性, 那么栖于干燥环境的昆虫应更易于表现 DGC, 然而事实却并不是这样。如栖于干燥生境地的拟步甲 *Trachyderma philistiname* 没有表现 DGC (Duncan *et al.*, 2002b); 东方小翅蝽仅在晚上发现有 DGC, 而在休息和干燥环境下很少表现, 在脱水时 DGC 消失并转为连续呼吸。实际上, 昆虫呼吸失水占整个虫体水分损失比例很小, 特别是对于那些表皮高渗透性的昆虫, 减少呼吸水分损失在整个保水过程中相对重要性非常低。东方小翅蝽呼吸失水占整个水分损失的 1.9% ~ 3.9% (Hadley and Quinlan, 1993), 两种木蚁 *C. vicinus* 和 *C. bicolor* 呼吸失水占整个水分损失分别为 2.1% 和 8.0% (Lighton, 1992)。由此可见, 昆虫采用 DGC 呼吸模式虽然有助于减少呼吸水分损失, 但它的发生频率并不高, 而且没有足够的历时来明显减少整个虫体水分的损失。

在 DGC 保水机制研究中, 历时较长的 F 阶段采取何种气体交换形式是理解其机制的关键。在缺氧条件下, F 阶段中对流和扩散两种气体交换形式应该以相反方式影响它的历时; 也就是说, 如果颤动阶段以对流为主, 缺氧时增加的 N_2 水平将阻碍气管内负压的产生, 从而限制了 O_2 向内部运动, 这样将减少了颤动阶段的历时; 如果颤动阶段以扩散为

主 缺氧能提高 CO_2 释放水平, 这将延迟颤动阶段向开放阶段的转化, 从而增加了颤动阶段的历时, 这有利于昆虫呼吸水分损失的减少(Chown and Holter, 2000)。由此可见, 为了尽量减少呼吸失水, 表现 DGC 呼吸模式的昆虫, 颤动阶段的气体交换应该优先采用扩散形式。Lighton(1988b) 利用呼吸测定仪同时测定甲虫 *P. striatus* CO_2 释放率和 O_2 吸入率, 得出其颤动阶段是以扩散为主的; Lighton 和 Garrigar(1995) 把蚂蚁 *C. vicinus* 暴露于各种 O_2 浓度中, 得出该虫颤动阶段也是以扩散为主的, 这些结果确实支持了 DGC 是一种呼吸失水控制机制的说法; 然而, 有些昆虫在颤动阶段是以对流或以对流为主的, 如鳞翅目蛾类的蛹(Levy and Schneiderman, 1966) 蜚蠊(Kestle, 1985) 拟步甲(Lighton, 1991) 蜉金龟 *A. fossor*(Chown and Holter, 2000) 等。因此, 根据 DGC 是昆虫控制呼吸失水率的一种适应这个假设, 表现 DGC 的昆虫颤动阶段存在对流或以对流为主的气体交换形式就很难解释了。当然, 我们并不能否认 DGC 呼吸模式在昆虫减少呼吸失水这方面的作用, 但它是否是昆虫为了保水而采取的一种适应性呼吸行为呢? 这有待我们对 DGC 的控制机制和策略做更深入、更详细的研究。

近来, DGC 被认为是昆虫为了适应高 CO_2 浓度和缺氧环境而采取的一种呼吸模式(Lighton and Fielden, 1996), 因为有许多暴露于这种条件下的昆虫, DGC 都非常明显, 如生活在地表下的拟步甲(Bartholomew *et al.*, 1985) 蚂蚁(Lighton, 1988a) 无翅的蜣螂(Duncan and Byrne, 2002a) 和掘洞的步甲(Punt *et al.*, 1957)。然而, Vogt 和 Appel(2000) 发现红火蚁 *S. invicta* 的雄蚁和工蚁表现 DGC, 但其巢穴的 CO_2 浓度并不高或没有明显缺氧, 而白蚁 *Reticulitermes* spp. 巢穴处于高浓度 CO_2 或缺氧条件下(O_2 和 CO_2 浓度分别为 12% ~ 14%、6% ~ 8%), 但其并不表现 DGC; 同时, 他认为处于高浓度 CO_2 或缺氧条件下的昆虫应该放弃 DGC 呼吸模式, 因为从生理角度讲, 如果一个气门活动所需要的 CO_2 和 O_2 浓度阈值是恒定的话, 那么高浓度 CO_2 或缺氧将影响 DGC 特征, 因为缺氧需要通过更长历时或更高频率的颤动阶段的气门开放来补偿, 这样会导致更多的 CO_2 和 H_2O 释放, 而 CO_2 浓度过高将减少昆虫的 CO_2 存储能力, 从而减少了 DGC 的整个历时, 导致 DGC 频率增加, 使水分损失增加; 鉴于上述原因, 昆虫在高浓度 CO_2 或缺氧环境下应该放弃 DGC 呼吸

模式。Chown 和 Holter(2000) 研究发现蜉金龟 *A. fossor* 在 O_2 浓度下降时, 关闭和颤动阶段历时明显下降, DGC 频率增加, 但 CO_2 平均释放速率基本保持恒定; 当 O_2 浓度低于 16% 时, 关闭阶段完全消失, 他认为 O_2 浓度下降是关闭阶段终止的主要原因。Duncan 等(2002b) 研究发现居住在地下的 9 种拟步甲均喜欢选择靠近灌木丛的小沙山上, 那里的土壤并不坚硬, 没有出现高浓度 CO_2 或缺氧的情况, 但 9 种甲虫中有 3 种表现出 DGC。因此, 认为 DGC 是适应高浓度 CO_2 或缺氧环境的一种呼吸模式还没有充足的理由, 但表现 DGC 的这些昆虫大多居住在地表下, 而这些地方确实最有可能存在高浓度 CO_2 或缺氧, 因此 DGC 是否是适应高 CO_2 浓度和缺氧环境而采取的一种呼吸模式还需要做进一步深入研究。

综上所述, DGC 确实具有保水功能, 且表现 DGC 的昆虫大多倾向于生活在高浓度 CO_2 或缺氧环境下或地表下。但是, 目前还没有足够的证据表明 DGC 是它们中某一个因素进化适应的结果。最近, Hetz 和 Bradley(2005) 在研究乌柏大蚕蛾 *Attacus atlas* 时提出了第 3 种解释, 认为昆虫在静止时气门周期性的开放和关闭, 同时把 CO_2 排出呼吸系统是为了避免体内氧气浓度过高而引起的中毒; 当然, 这还需要在更多昆虫种类中得到进一步证实。DGC 也有可能是多个因素(包括其他一些内、外因素) 共同进化适应的结果。因此, 我们不妨可以从多个角度、多种因素来综合分析和探讨 DGC 的进化适应意义。

4 研究展望

昆虫 DGC 研究是随着用于呼吸的气体测量仪器发展而逐步深入的, 因此, 是否具有先进而又敏感的传感器对昆虫 DGC 研究是至关重要的。通过敏感的 CO_2 红外分析仪、 O_2 传感器, 计算机和信号采集软件就可以实时观察和计算昆虫 DGC 呼吸模式的变化情况。因此, 在研究昆虫 DGC 呼吸模式之前, 需要建立一套昆虫呼吸信号采集与分析系统, 这将为昆虫 DGC 深入研究提供一个有力的技术平台。

国外对昆虫 DGC 的研究主要集中在 DGC 特征、DGC 参数调控、控制机制及其适应性等方面, 国内王荫长等(1982) 仅测试了多种昆虫在不同虫态或各种活动期呼吸代谢情况。虽然在敏感的气体测量仪器条件下, 发现了越来越多的昆虫表现出 DGC 呼吸模式, 而且也发现了这些昆虫(如滞育蛹、金龟甲、

蚂蚁等)具有的一些共同特点(长期不动,或经历滞育,或栖于地下,或栖于缺氧,或高 CO₂ 浓度的环境),但如果要揭示昆虫 DGC 的遗传进化问题,还需要检测更多种类昆虫的呼吸模式,并从呼吸生理学、进化论、分子生物学、系统发育学、生态学、代谢生化、动能学及行为生物学等多角度进行系统深入的研究。

昆虫 DGC 这种周期性呼吸模式,如果从昆虫本身角度来看,它可能是昆虫适应外界环境进化的结果;而从害虫控制观点来看,它能防止熏蒸剂和杀虫剂迅速吸入体内。目前,DGC 呼吸模式已经在多种重要害虫中发现,如美洲大蠊、扁虱(Lighton and Fielden, 1995)、火蚁等,但关于熏蒸剂和杀虫剂对昆虫 DGC 的影响方面未见有报道,表现 DGC 的昆虫有可能利用 DGC 控制机制来逃避药剂对其的毒杀作用;另外,昆虫气门开闭受环境中 CO₂ 浓度影响十分明显,高 CO₂ 浓度可以促进气门开放,加快呼吸率,人们在对仓储、检疫等害虫进行熏蒸时同时释放 CO₂,使更多毒气进入虫体,从而提高毒杀效果(Nicholas and Sillams, 1989; Valentin, 1993)。深入研究药剂和不同 CO₂ 浓度对昆虫 DGC 特征的影响,不但可以进一步了解昆虫 DGC 控制机制,而且能对如何提高杀虫剂的防虫效果提供理论依据。

参 考 文 献 (References)

Bartholomew GA, Lighton JRB, Louw GN, 1985. Energetics of locomotion and patterns of respiration in tenebrionid beetles from the Namib Desert. *J. Comp. Physiol. B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 155: 155–162.

Buck J, Keister M, 1955. Cyclic CO₂ release in diapausing *Agapema* pupae. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 109: 144–163.

Chown SL, Holter P, 2000. Discontinuous gas exchange cycles in *Aphodius fossor* (Scarabaeidae): a test of hypotheses concerning origins and mechanisms. *J. Exp. Biol.*, 203(2): 397–403.

Davis ALV, Chown SL, Scholtz CH, 1999. Discontinuous gas-exchange cycles in *Dcarabaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): mass scaling and temperature dependence. *Physiol. Biochem. Zool.*, 72(5): 555–565.

Duncan FD, Byrne MJ, 2002a. Respiratory airflow in a wingless dung beetle. *J. Exp. Biol.*, 205(16): 2 489–2 497.

Duncan FD, Krasnov B, McMaster M, 2002b. Metabolic rate and respiratory gas-exchange patterns in tenebrionid beetles from the Negev Highlands, Israel. *J. Exp. Biol.*, 205(6): 791–798.

Duncan FD, Lighton JRB, 1997. Discontinuous ventilation and energetics of locomotion in the desert-dwelling female mutillid wasp *Dasymutilla gloriosa*. *Physiol. Entomol.*, 22: 310–315.

Duncan FD, Newton RD, 2000. The use of the anaesthetic, enflurane, for

determination of metabolic rates and respiratory parameters in insects, using the ant, *Camponotus maculatus* (Fabricius) as the model. *J. Insect Physiol.*, 46: 1 529–1 534.

Hadley NF, Quinlan MC, 1993. Discontinuous carbon dioxide release in the eastern lubber grasshoppers *Romalea guttata* and its effect on respiratory transpiration. *J. Exp. Biol.*, 177: 169–180.

Hamiton AG, 1964. The occurrence of periodic or continuous discharge of carbon dioxide by male desert locusts (*Schistocerca gregaria* Forskal) measured by an infra-red gas analyzer. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.*, 160: 373–395.

Hetz SK, Bradley TJ, 2005. Insects breathe discontinuously to avoid oxygen toxicity. *Nature*, 433: 516–519.

Kanwisher JW, 1966. Tracheal gas dynamics in pupae of the Cecropic silkworm. *Biol. Bull.*, 130: 96–105.

Kestle P, 1985. Respiration and respiratory water loss. In: Hoffmann KH ed. *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. New York: Springer-Verlag. 137–183.

Levy RI, Schneiderman HA, 1966. Discontinuous respiration in insects. II. The direct measurement and significance of changes in tracheal gas composition during the respiratory cycle of silkworm pupae. *J. Insect Physiol.*, 12: 83–104.

Lighton JRB, 1988a. Discontinuous carbon dioxide emission in a small insect, the formicine ant *Camponotus vicinus*. *J. Exp. Biol.*, 134: 363–376.

Lighton JRB, 1988b. Simultaneous measurement of oxygen uptake and carbon dioxide emission during discontinuous ventilation in the tok-tok beetle *Psammodes striatus*. *J. Insect Physiol.* 34: 361–367.

Lighton JRB, 1990. Slow discontinuous ventilation in the Namib dune-sea ant *Camponotus detritus* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Exp. Biol.*, 151: 71–82.

Lighton JRB, 1991. Ventilation in Namib Desert tenebrionid beetles: mass scaling, and evidence of a novel quantized flutter phase. *J. Exp. Biol.*, 159: 249–268.

Lighton JRB, 1992. Simultaneous measurement of CO₂ emission and mass loss in two species of ants. *J. Exp. Biol.*, 173: 289–293.

Lighton JRB, 1996. Discontinuous gas exchange in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 41: 309–324.

Lighton JRB, Fielden LJ, 1995. Mass scaling of standard metabolism in ticks: valid case of low metabolic rates in sit-and-wait strategists. *Physiol. Zool.*, 68: 43–62.

Lighton JRB, Fielden LJ, 1996. Gas exchange in wind spiders (Arachnida, Solpugidae): independent evolution of convergent control strategies in solpugids and insects. *J. Insect Physiol.*, 42: 347–357.

Lighton JRB, Garrigan D, 1995. Ant breathing: testing regulation and mechanism hypotheses with hypoxia. *J. Exp. Biol.*, 198: 1 613–1 620.

Lighton JRB, Fukushi T, Wehner R, 1993a. Ventilation in *Cataglyphis bicolor*: regulation of carbon dioxide release from the thoracic and abdominal spiracles. *J. Insect Physiol.*, 39: 687–699.

Lighton JRB, Wehner R, 1993b. Ventilation and respiratory metabolism in the thermophilic desert ant, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Comp. Physiol.*, 163: 11–17.

- Miller PL, 1981. Ventilation in active and in inactive insects. In : Herreid II CF, Fourtner CR eds. *Locomotion and Energetics in Arthropods*. New York : Plenum Press. 367 – 390.
- Nicholas G, Sillams D, 1989. Immediate and latent effects of carbon dioxide on insects. *Annual Review of Entomology*, 34 : 97 – 116.
- Punt A, Paarser WJ, Kuchlein J, 1957. Oxygen uptake in insects with cyclic carbon dioxide release. *Biol. Bull. Woods Hole*, 112 : 108 – 117.
- Schneiderman HA, Williams CM, 1955. An experimental analysis of the discontinuous respiration of the *Cecropia* silkworm. *Biol. Bull.*, 109 : 123 – 143.
- Valentin N, 1993. Comparative analysis of insect control by nitrogen, argon, and carbon dioxide in museum, archive and herbarium collections. *International Biodeterioration and Biodegradation*, 32 : 263 – 278.
- Vogt JT, Appel AG, 2000. Discontinuous gas exchange in the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren : caste differences and temperature effects. *J. Insect Physiol.*, 46(4) : 403 – 416.
- Wang YC, Gong GJ, Chen CK, You ZP, 1982. A preliminary study of insects' respiratory rhythms and the evaluation of their practical usages. *Journal of Nanjing Agricultural College*, 1 : 50 – 58. [王荫长, 龚国玑, 陈长琨, 尤子平, 1982. 昆虫的呼吸节律及其应用价值的初步研究. 南京农学院学报, 1 : 50 – 58]
- Wilkins MB, 1960. A temperature-dependent endogenous rhythm in the rate of carbon dioxide output of *Periplaneta americana*. *Nature*, 185 : 481 – 482.

(责任编辑 : 黄玲巧)