

四种蜚蠊的呼吸信号特征比较

姚青, 赵若琼, 沈佐锐*

(中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100094)

摘要: 在 20℃ 下, 利用 CO₂ 红外分析仪采集了美洲大蠊 *Periplaneta americana*、褐斑大蠊 *P. brunnea*、澳洲大蠊 *P. australasiae* 和德国小蠊 *Blattella germanica* 的呼吸信号。结果表明, 它们均具有典型的不连续气体交换循环 (discontinuous gas exchange cycle, DGC) 呼吸模式, 且一个 DGC 可分为爆发间期和爆发期 2 个阶段。4 种蜚蠊雄性成虫 DGC 的特征各异, 美洲大蠊完成一个 DGC 周期平均约需 24.55 min, 明显长于褐斑大蠊 (11.67 min) 和澳洲大蠊 (10.75 min), 德国小蠊周期最短, 仅为 4.41 min; 对于爆发间期历时在整个 DGC 历时所占的比例, 美洲大蠊最大, 平均为 57%, 德国小蠊次之, 为 48%, 褐斑大蠊和澳洲大蠊比较接近, 分别为 37% 和 36%。德国小蠊单位体重的 CO₂ 平均释放速率最大, 而另外 3 种蜚蠊的差异不明显。4 种蜚蠊爆发期 CO₂ 释放体积均随 DGC 历时增加而增加, 美洲大蠊和德国小蠊单位体重的 CO₂ 平均释放率随 DGC 历时增加而减少, 在褐斑大蠊和澳洲大蠊中它们关系不明显。美洲大蠊、褐斑大蠊和澳洲大蠊 CO₂ 平均释放率和爆发期 CO₂ 释放体积与体重呈正相关, 在德国小蠊中关系不明显; 4 种蜚蠊 DGC 各阶段历时和 DGC 频率与它们体重的关系均不明显。

关键词: 蜚蠊; 呼吸信号; 不连续气体交换循环; 特征分析

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2006)01-0154-06

Characteristic analysis of respiratory signals in four species of cockroaches

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

Abstract: In 20℃, respiratory signals of four species of cockroaches including *Periplaneta americana*, *P. brunnea*, *P. australasiae*, *Blattella germanica* were sampled and analyzed with infrared CO₂ analyzer. The results indicated that they all exhibited the respiratory model of discontinuous gas exchange cycle (DGC). A DGC was divided into two periods, including an interburst period and a burst period. There were some differences among DGC characters of different species. A DGC period of *P. americana* was about 24.55 min, obviously longer than that of *P. brunnea* (11.67 min) and *P. australasiae* (10.75 min), and it was only 4.41 min for *B. germanica*. The proportion of interburst period duration to DGC duration in *P. americana* was the highest with the mean value 57%, which was 48%, 37% and 36% for *B. germanica*, *P. brunnea* and *P. australasiae* respectively. The CO₂ release rate per body weight in *B. germanica* was the highest, and there was no obvious difference among the rest three species. The CO₂ release volume of burst period increased with the increase of DGC duration in the four species. The CO₂ release rate per body weight decreased with the increase of DGC duration in *P. americana* and *B. germanica*, but their correlations were not obvious in *P. brunnea* and *P. australasiae*. The CO₂ release rate and CO₂ release volume of burst period had positive correlation with body weight in other three species except *B. germanica*. Body weight did not influence the durations of DGC, interburst period and burst period and the DGC frequency in all four species.

Key words: Cockroaches; respiratory signal; discontinuous gas exchange cycle; characteristic analysis

美洲大蠊 *Periplaneta americana* 在静止时表现出间歇性通风的呼吸模式 (Wilkins, 1960), 这种呼吸模式后来被称之为不连续气体交换循环 (discontinuous gas exchange cycle, DGC) (Lighton, 1996)。一个不连

续气体交换循环通常可以分为 3 个阶段 (1) 气门关闭阶段 (closed period), 很少释放或不释放 CO₂; (2) 气门颤动阶段 (flutter period), 气门迅速微开和关闭, O₂ 进入气管系统, 同时有少量的 CO₂ 排出体外; (3)

作者简介: 姚青, 女, 1974 年 9 月生, 博士, 从事植保信息技术, E-mail: q-yao@126.com

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

收稿日期 Received: 2005-03-15; 接受日期 Accepted: 2005-06-06

气门开放阶段(open period), CO_2 的积聚使气管内分压增加, 触发气门开放而释放出大量的 CO_2 。目前, 已发现多种昆虫表现出不连续气体交换循环的呼吸模式, 如鳞翅目 *Agapema galbina*、*Hyalophora cecropia* 等(Buck and Keister, 1955; Schneiderman and Williams, 1955; Kanwisher, 1966; 王荫长等, 1982), 鞘翅目的拟步甲 *Onymacris plana*、*O. unguicularis* (Bartholomew et al., 1985; Lighton, 1991) 和金龟甲 *Scarabaeus westwoodi*、*S. striatum*、*Circellium bacchus* 等(Davis et al., 1999; Duncan and Byrne, 2002), 直翅目的蝗虫 *Schistocerca gregaria* (Hamilton, 1964) 和东方小翅螳 *Romalea guttata* (Hadley and Quinlan, 1993) 等, 双翅目的蚂蚁 *Camponotus vicinus*、*Cataglyphis bicolor* (Lighton, 1988a; Lighton et al., 1993a, 1993b) 和膜翅目的黄蜂 *Dasymutilla gloriosa* (Duncan and Lighton, 1997) 等。在对昆虫不连续气体交换循环研究中, 其适应性问题一直是争论的热点, 已有 3 种假设被提出: (1) 为了减少呼吸水分损失(Miller, 1981; Kestler, 1985; Lighton, 1996) (2) 为了适应在高 CO_2 浓度或缺氧等不利环境下生存(Lighton, 1996) (3) 为了避免体内 O_2 浓度过高而引起中毒(Hetz and Bradley, 2005)。然而, 到目前为止还没有足够的直接证据表明昆虫不连续气体交换循环是上述某一个因素进化适应的结果, 这还需要对更多昆虫呼吸模式的研究。从昆虫本身来看, 不连续气体交换循环确实比连续气体交换更有利于保持昆虫体内水分, 或有助于它们在高 CO_2 浓度或缺氧等生境下生存, 也有可能是避免体内氧气中毒, 但从害虫控制意义来讲, 这种周期性呼吸可以防止熏蒸剂或其他杀虫剂的迅速吸入。因此, 有必要对更多害虫不连续气体交换循环特征及其机制进行研究(姚青和沈佐锐, 2005)。

蜚蠊, 俗称蟑螂, 是一类相当古老的昆虫。世界范围内的蜚蠊种类大约 5 000 种, 我国记录的共 250 余种, 包括野栖和家栖两类, 其中家栖种类虽少, 但与人类生活关系密切, 能携带多种细菌病原体、致病病毒和有毒霉菌, 严重地威胁着人们的身心健康。由于蜚蠊具有非凡的适应能力和极强的繁殖力, 杀虫剂的使用使其抗药性逐渐增加, 目前已成为一类极难防治的重要卫生害虫(孙耘芹等, 2004)。在昆虫不连续气体交换循环呼吸模式研究中, 蜚蠊目种类仅见于美洲大蠊、*Byrsotria fumigata* (Myers and Retzlaff, 1963) 折翅蠊科的 *Blaberus giganteus*、*B. craniifer* (Miller, 1966) 和 *B. discoidalis* (Kestler, 1985)。我们选择国内居室常见的美洲大蠊、褐斑大

蠊 *P. brunnea*、澳洲大蠊 *P. australasiae* 和德国小蠊 *Blattella germanica*, 在采集它们呼吸信号的基础上, 明确了这 4 种蜚蠊的呼吸模式, 分析与比较了它们呼吸信号的特征和差异, 为进一步有效控制蜚蠊提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试虫

美洲大蠊、褐斑大蠊、澳洲大蠊和德国小蠊均由中国军事医学科学院流行病研究所提供, 中国农业大学昆虫学系养虫室饲养繁殖, 室温 25°C , 光周期 12L:12D, 相对湿度 70%~80%, 用人工饲料(由蛋白、奶粉、鱼粉、糖和大豆粉配制而成) 饲养。

1.2 呼吸测定及信号采集

在室温 20°C 下, 利用 CO_2 红外分析仪(型号 S151, 灵敏度 1 ppm, Qubit systems Inc., 2003) 及软件 Logger Pro(Vernier Software & Technology, USA) 采集蜚蠊的呼吸信号。采集之前, 用千分之一电子天平对蜚蠊称重, 然后放入呼吸室(内径 3 cm, 长度 9 cm 塑料管) 中, 并在其外覆盖黑布, 静止 1 h; 利用气泵抽取室外空气到一密封气袋中。采集时, 使用气袋中的气体, 流入呼吸室的气流速度为 0.33 L/min。

本实验中所分析的信号均采自羽化后 60 天左右的蜚蠊雄性成虫。

1.3 呼吸信号特征参数计算

从采集的信号可知 4 种蜚蠊在静止时, 若虫和成虫的呼吸均表现出不连续气体交换循环。由于所测蜚蠊气门关闭阶段和颤动阶段界限很难分清, 因此把这两个阶段合称为爆发间期(interburst period), 而把气门开放阶段称为爆发期(burst period)。

每种蜚蠊呼吸信号特征参数包括: DGC 历时(DGCD, min) 爆发期历时(BD, min) 爆发间期历时(IBD, min) IBD 在 DGCD 中所占比例($K = \text{IBD}/\text{DGCD}$) DGC 频率($F_{\text{DGC}} = 10^3/(\text{DGCD} \times 60)$, min) 爆发期 CO_2 释放量(BV_{CO_2} , μL) CO_2 平均释放速率($\text{Rco}_2 = \text{BV}_{\text{CO}_2}/\text{DGCD}$, $\mu\text{L}/\text{min}$; 由于爆发间期 CO_2 释放量很少, 因此计算时忽略不计) 单位体重的 CO_2 平均释放速率($\text{WRco}_2 = \text{Rco}_2/M$ (体重), $\mu\text{L} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$) 等。

2 结果与分析

2.1 呼吸模式与特征参数

图 1 为 4 种蜚蠊雄性成虫呼吸时 CO_2 释放率。由图 1 可知, 4 种蜚蠊在爆发间期几乎没有释放出

CO₂ 到爆发期突然大量释放 CO₂ ,且释放率首先快速上升到最高点 ,然后再慢慢下降 ,期间出现一些小的波动 ;在相同时间(40 min)内它们完成 DGC 的数量不同 ,美洲大蠊完成 2 个 ,褐斑大蠊和澳洲大蠊完成 3 个多 ,而德国小蠊完成 9 个。

分别从 4 种蜚蠊雄性健壮成虫中随机选择 11 个个体的 DGC(每个个体至少有 3 个 DGC) ,统计其特征参数。从表 1 可以看出 ,美洲大蠊除了 Rco₂ 和 WRco₂ 与褐斑大蠊、澳洲大蠊的差异不显著外 ,其他

参数均与另外 3 种蜚蠊的存在显著差异 ,其 DGCD、K 和 BVco₂ 明显大于其他 3 种蜚蠊的 ;褐斑大蠊与澳洲大蠊之间除了 BVco₂ 和 Rco₂ 差异显著外 ,其他参数差异均不显著 ;德国小蠊的 DGC 特征参数与其他 3 种蜚蠊的相比存在显著差异 ,其 DGCD、IBD、BD 明显小于其他 3 种蜚蠊的 ,但 K 值却比褐斑大蠊和澳洲大蠊的大 ;虽然德国小蠊的 BVco₂ 较小 ,但其 WRco₂ 却显著高于其他 3 种蜚蠊的。

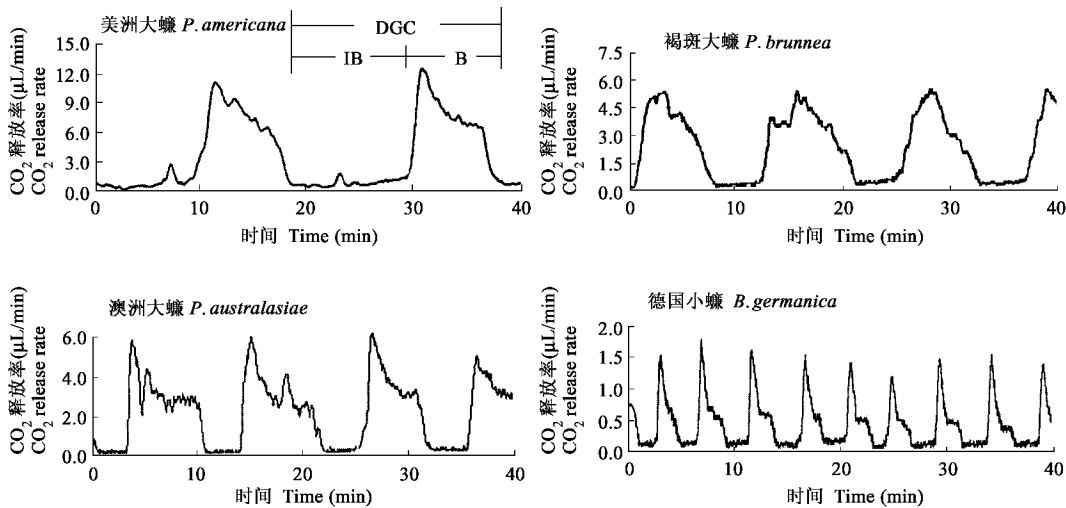


图 1 4 种蜚蠊呼吸时 CO₂ 释放率

Fig. 1 CO₂ release rate in breath in four species of cockroaches

DGC :不连续气体交换循环 Discontinuous gas exchange cycle ;IB :爆发间期 Interburst period ;B :爆发期 Burst period .

表 1 4 种蜚蠊不连续气体交换循环的特征参数

Table 1 Respiratory characteristics of discontinuous gas exchange cycle in four species of cockroaches

变量 Variable	美洲大蠊 <i>P. americana</i>	褐斑大蠊 <i>P. brunnea</i>	澳洲大蠊 <i>P. australasiae</i>	德国小蠊 <i>B. germanica</i>
体重 (M) Body weight (g)	1.05 ± 0.21	0.76 ± 0.04	0.65 ± 0.05	0.05 ± 0.00
DGC 样本数 Number of DGCs	49	40	40	55
DGC 历时 (DGCD) DGC duration (min)	24.55 ± 8.82 a	11.67 ± 1.95 b	10.75 ± 2.41 b	4.41 ± 1.27 c
爆发期历时 (BD) Burst duration (min)	10.09 ± 2.88 a	7.24 ± 1.07 b	6.79 ± 1.24 b	2.19 ± 0.40 c
爆发间期历时 (IBD) Interburst duration (min)	14.46 ± 6.74 a	4.43 ± 1.57 b	3.96 ± 1.88 b	2.22 ± 1.09 c
K = IBD/DGCD	0.57 ± 0.11 a	0.37 ± 0.09 b	0.36 ± 0.10 b	0.48 ± 0.12 c
DGC 频率 (FDGC) DGC frequency (mHz)	0.79 ± 0.32 a	1.47 ± 0.25 b	1.61 ± 0.29 b	4.08 ± 1.09 c
爆发期 CO ₂ 释放量 (BVco ₂)	39.83 ± 14.07 a	22.26 ± 7.31 b	17.38 ± 7.36 c	1.89 ± 0.80 d
CO ₂ release volume of burst period (μL)				
CO ₂ 平均释放速率 (Rco ₂)	1.72 ± 0.69 ab	1.91 ± 0.54 a	1.58 ± 0.43 b	0.45 ± 0.22 c
CO ₂ release rate (μL/min)				
单位体重的 CO ₂ 平均释放速率 (WRco ₂)	1.70 ± 0.71 a	2.52 ± 0.67 a	2.43 ± 0.61 a	9.43 ± 4.81 b
CO ₂ release rate per body weight (μL·min ⁻¹ ·g ⁻¹)				

表中数据为平均值 ± 标准差 ,同一行数据后字母不同者表示在 0.05 水平上差异显著 ,Duncan 新复极差检验。
Data in the table are mean ± SD . The data with different letters in the same row means significant difference at 0.05 level in four species of cockroaches with Duncan 's multiple range test .

2.2 DGC 特征参数之间的关系

利用最小二乘回归分析方法,分析每种蜚蠊呼吸信号特征参数之间的关系。

4 种蜚蠊 DGCD 与 IBD、BD 的回归方程分别为:美洲大蠊 $IBD = -3.670 + 0.739DGCD$, $r = 0.97$, $P < 0.001$, $n = 49$; $BD = 3.670 + 0.261DGCD$, $r = 0.80$, $P < 0.001$, $n = 49$;褐斑大蠊 $IBD = -3.440 + 0.674DGCD$, $r = 0.84$, $P < 0.001$, $n = 40$; $BD = 3.440 + 0.326DGCD$, $r = 0.60$, $P < 0.001$, $n = 40$;澳洲大蠊 $IBD = -3.261 + 0.672DGCD$, $r = 0.86$, $P < 0.001$, $n = 40$; $BD = 3.261 + 0.328DGCD$, $r = 0.63$, $P < 0.001$, $n = 40$;德国小蠊 $IBD = -1.401 + 0.821DGCD$, $r = 0.95$, $P < 0.001$, $n = 55$; $BD = 1.401 + 0.179DGCD$, $r = 0.57$, $P < 0.001$, $n = 55$ (图 2)。

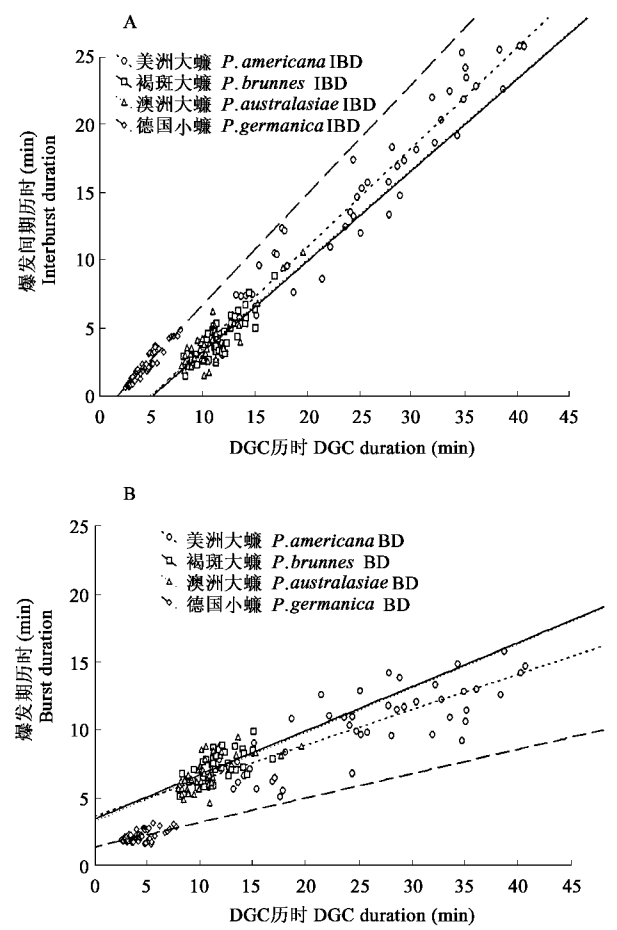


图 2 4 种蜚蠊 DGC 历时与爆发间期历时(A)、爆发期历时(B)的关系

Fig. 2 Relationships between DGC duration and the durations of interburst period (A) and burst period (B) in four species of cockroaches

IBD: 爆发间期历时 Interburst duration;

BD: 爆发期历时 Burst duration.

从图 2 可以看出 4 种蜚蠊中,同种不同个体的 DGCD、IBD 和 BD 均存在一定的差异,且 IBD 和 BD 都与 DGCD 增加有关。随着 DGCD 的增加,IBD 比 BD 增加得更快。在 4 种蜚蠊中,IBD 随 DGCD 增加速率最快的是德国小蠊,美洲大蠊次之,然后是褐斑大蠊和澳洲大蠊;随着 DGCD 增加,4 种蜚蠊 BD 增加速率正好相反,澳洲大蠊最大,德国小蠊最小。

对 BV_{CO_2} 、 WR_{CO_2} 与 DGCD、BD 进行回归分析,结果表明 4 种蜚蠊 BV_{CO_2} 均随 DGCD 和 BD 增加而增加;美洲大蠊和德国小蠊 WR_{CO_2} 随 DGCD 增加而减少,而在褐斑大蠊和澳洲大蠊中它们的关系不明显。4 种蜚蠊 WR_{CO_2} 与 BD 的关系均不明显。 BV_{CO_2} 与 WR_{CO_2} 的关系除了美洲大蠊外,其他 3 种蜚蠊之间均显著相关。

对 4 种蜚蠊体重与各自的 DGC 特征参数进行回归分析,结果表明:每种蜚蠊体重与其 DGCD、IBD、BD 和 FDGC 关系均不明显;美洲大蠊、褐斑大蠊和澳洲大蠊 R_{CO_2} 和 BV_{CO_2} 与体重呈正相关,但在德国小蠊中它们的关系不明显。

3 讨论

随着气体测量仪器灵敏度的提高,发现了更多的昆虫在静止时表现 DGC 的呼吸模式,但这些昆虫在整个昆虫纲中毕竟还是少数。而关于 DGC 的 3 种适应性假设也都是基于已发现的昆虫 DGC 特征研究的基础上提出的,但表现 DGC 的昆虫所在目、属或科的其他具有类似生境的昆虫并不一定都表现 DGC,甚至有的同种昆虫只有一定比例表现 DGC,如东方小翅螳和红火蚁 *Solenopsis invicta* 工蚁分别有 30% 和 80% 个体不表现 DGC(Hadley and Quinlan, 1993; Vogt and Appel, 2000)。因此,需要在更广的范围内对更多的昆虫进行呼吸模式测定,并从多角度、多因素来综合分析探讨 DGC 的适应性意义。关于美洲大蠊以 DGC 模式进行呼吸的现象早已报道,本实验采集了褐斑大蠊、澳洲大蠊和德国小蠊的呼吸信号,表明后 3 种蜚蠊的呼吸模式与美洲大蠊的一样,即在静止时成虫和若虫均能表现 DGC。蜚蠊目的大多数种类呼吸时是否都具有 DGC 的特点,这还有待进一步证实。

不同种昆虫,虽然均表现出 DGC 呼吸模式,但它们的 DGC 特征参数却存在很大的差异。如在 25℃ 完成一个 DGC 周期,东方小翅螳约需 20 min

(Hadley and Quinlan, 1993), 蚂蚁 *Cataglyphis bicolor* 约需 8 min (Lighton *et al.*, 1993a), 蜣螂 *Scarabaeus rusticus* 约需 1 h 左右 (Davis *et al.*, 1999); 即使同种昆虫不同个体的 DGC 也存在一定差异, 如拟步甲 *Psammodes striatus* 的 DGC 历时范围为 11.1 ~ 23.1 min (Lighton, 1988b)。本实验所用美洲大蠊、褐斑大蠊和澳洲大蠊均属蜚蠊科大蠊属 *Periplaneta*, 体型较大; 而德国小蠊属于蜚蠊科小蠊属 *Blattella*, 体型较小。与大蠊属 3 种蜚蠊的 DGC 特征参数存在着显著差异, 其 DGC 及其各阶段历时和爆发期 CO_2 释放体积明显小于 3 种蜚蠊, 但单位体重的 CO_2 平均释放率却显著偏高, 表明其静止时新陈代谢率较高; 褐斑大蠊和澳洲大蠊体型相似, 其 DGC 的多个特征参数无明显差异, 美洲大蠊体型最大, 与褐斑大蠊和澳洲大蠊在 DGC 各阶段历时和爆发期 CO_2 释放体积存在明显差异, 但单位体重的 CO_2 平均释放率在这 3 种蜚蠊中没有明显差异, 表明它们在静止时新陈代谢率相似。不同种昆虫, DGC 特征参数之间的关系也不尽不同。在 4 种蜚蠊中, 随着 DGC 历时增加, 爆发间期和爆发期历时都增加, 但并不是按一定比例增加, 爆发间期历时增加更快, 这与大多数表现 DGC 的昆虫类似 (Lighton, 1990; Hadley and Quinlan, 1993); 另外, 不同蜚蠊爆发间期历时增加的速率也不相同, 其中德国小蠊最大, 澳洲大蠊最小。4 种蜚蠊爆发期 CO_2 释放体积均随 DGC 历时增加而增加, 美洲大蠊和德国小蠊单位体重的 CO_2 平均释放率随 DGC 历时增加而减少, 而在褐斑大蠊和澳洲大蠊中它们的关系不明显。不同蜚蠊体重对 DGC 特征参数的影响不同, 美洲大蠊、褐斑大蠊和澳洲大蠊 CO_2 平均释放率和爆发期 CO_2 释放体积与体重呈正相关, 而在德国小蠊中它们的关系不明显, 但 4 种蜚蠊 DGC 各阶段历时和 DGC 频率与它们体重的关系均不明显, 这在其他一些昆虫中也被发现 (Lighton, 1988a; Duncan *et al.*, 2002)。

昆虫的 DGC 是一个敏感的生理指标, 昆虫的活动、外界温度、空气浓度的变化等均可以改变 DGC 的特征参数, 甚至昆虫不再表现 DGC。研究不同条件下昆虫的 DGC 特征参数, 将有助于解释 DGC 的调控机制和适应性问题。另外, 目前已发现多种害虫如蜚蠊、扁虱 (Lighton and Fielden, 1995)、红火蚁 (Vogt and Appel, 2000)、松大根颈象 *Hylobius abietis* (Sibul *et al.*, 2004) 等表现 DGC, 杀虫剂的使用常不能有效地控制它们, 这其中除了害虫特殊的生物学

特性和抗药性等原因外, DGC 这种周期性呼吸模式可以防止熏蒸剂或其他杀虫剂的吸入, 也是导致防治失败的可能原因。因此, 有必要进一步探讨不同条件下害虫 DGC 呼吸模式的变化与药效的关系及其控制机制。

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.*, 155: 155–162.
- Buck J, Keister M, 1955. Cyclic CO_2 release in diapausing *Agapema* pupae. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 109: 144–163.
- 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, 2002. Respiratory airflow in a wingless dung beetle. *J. Exp. Biol.*, 205 (16): 2 489–2 497.
- Duncan FD, Krasnov B, McMaster M, 2002. 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.
- 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.
- Kestler P, 1985. Respiration and respiratory water loss. In: Hoffmann KH ed. *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. New York: Springer-Verlag. 137–183.
- 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, 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 , Fukushi T , Wehner R , 1993a. Ventilation in *Cataglyphis bicolor* : regulation of CO₂ 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 , 1966. The regulation of breathing in insects. *Adv. Insect Physiol.* , 17 : 279 – 344.

Miller PL , 1981. Ventilation in active and in inactive insects. In : Herreid CF II , Fournier CR eds. *Locomotion and Energetics in Arthropods*. New York : Plenum Press. 367 – 390.

Myers TB , Retzlaff E , 1963. Localization and action of the respiratory center of the Cuban burrowing cockroach. *J. Insect Physiol.* , 9 : 607 – 614.

Schneiderman HA , Williams CM , 1955. An experimental analysis of the discontinuous respiration of the cecropia silkworm. *Biol. Bull.* , 109 : 123 – 143.

Sibul I , Kuusik A , Voolma K , 2004. Monitoring of gas exchange cycles and ventilatory movements in the pine weevil *Hylobius abietis* : respiratory failures evoked by a botanical insecticide. *Entomol. Exp. Appl.* , 110 : 173 – 179.

Sun YQ , Li M , He FQ , Qi X , 2004. Bionomics and integrated management of five species of cockroaches. *Entomological Knowledge* , 41(3) : 216 – 222. [孙耘芹 , 李梅 , 何凤琴 , 齐欣 , 2004. 五种蜚蠊的生物学特性和综合治理. 昆虫知识 , 41(3) : 216 – 222]

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 , 龚国玘 , 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.

Yao Q , Shen ZR , 2005. Discontinuous gas exchange in insects. *Acta Entomol. Sin.* , 48(2) : 273 – 278. [姚青 , 沈佐锐 , 2005. 昆虫不连续气体交换. 昆虫学报 , 48(2) : 273 – 278]

(责任编辑 : 黄玲巧)