应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2017, 54(1): 92–99. DOI: 10.7679/j.issn.2095–1353.2017.010

西伯利亚蝗越冬卵的呼吸代谢规律研究*

何立志[1**] 刘余平[1] 闫蒙云[1] 刘 琼[1]
李占武[2] 季 荣[1***] 叶小芳[1***]

（1. 新疆师范大学生命科学学院，中亚区域跨境有害生物联合控制国际研究中心，新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室，乌鲁木齐 830054；2. 新疆维吾尔自治区哈密地区蝗虫鼠害预测预报防治站，哈密 839000）

摘 要 **【目的】** 西伯利亚蝗 *Gomphocerus sibiricus* L.是新疆亚高山草原和林间草地重要的指示物种，本研究主要探讨西伯利亚蝗卵越冬过程中的呼吸生理变化。**【方法】** 采用多通道昆虫呼吸系统，逐月测定越冬卵的呼吸率、代谢率和呼吸商等指标，分析其变化特征，并监测其环境温度变化，同时解剖蝗卵以观察胚胎发育进度。**【结果】** 越冬过程中，蝗卵的呼吸代谢水平总体呈上升趋势，高低顺序为越冬前期<越冬期间<越冬后期。越冬前（8—10 月）和越冬期间（11—2 月），同阶段各月份之间的呼吸代谢水平无显著差异（P>0.05）；越冬后期（3—4 月）呼吸率和代谢率显著升高（P<0.05）。越冬前蝗卵的平均呼吸商为 0.66，说明其代谢底物主要为脂质；越冬期间蝗卵的平均呼吸商为 0.80，表明其代谢底物除脂质外还有部分糖类参与；越冬后期，呼吸商显著升高（P<0.05），平均值为 1.01，表明其呼吸代谢底物主要为糖类物质。早期胚胎发育主要发生在越冬前期，此时头、胸、腹和附肢等结构已分化完全；越冬期间胚胎发育停滞；越冬后胚胎发育迅速恢复。**【结论】** 越冬过程中，西伯利亚蝗卵的呼吸代谢水平与胚胎发育进度密切相关。为适应胚胎发育需要，蝗卵通过调节呼吸代谢水平及代谢底物来调整其生理状态，以适应外界环境条件的周期性变化，从而顺利越冬。

关键词 耗氧率，CO_2 释放率，代谢率，呼吸商（RQ），西伯利亚蝗卵

The respiratory metabolism of overwintering *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acrididae) eggs

HE Li-Zhi[1**] LIU Yu-Ping[1] YAN Meng-Yun[1] LIU Qiong[1]
LI Zhan-Wu[2] JI Rong[1***] YE Xiao-Fang[1***]

(1. College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, International Center for the Collaborative Management of Cross-border Pest in Central Asia, Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, Urumqi 830054, China;
2. Monitoring and Reporting Workstation to Prevention and Control of Grasshopper and Mouse of Hami District, Hami 839000, China)

Abstract **[Objectives]** To investigate the respiratory physiology of overwintering eggs of *G. sibiricus*, an important indicator species in subalpine and forest grasslands in Xinjiang. [**Methods**] Respiratory rate, metabolic rate and respiratory quotient were measured with Sable Systems from August to April and embryonic development was observed, and temperature measured, monthly. [**Results**] The respiratory metabolism of locust eggs generally tended to increase during overwintering (pre-winter < winter < post-winter). There was no significance between eggs in different months in pre-winter (Aug.-Oct.) and winter (Nov.-Feb.) (P>0.05), but respiration and metabolic rate increased significantly post-winter (Mar.-Apr.) (P<0.05). The average pre-winter, winter, and post-winter, respiratory quotients of locust eggs were 0.66, 0.80 and 1.01, respectively. These values suggest that the main metabolic substrates during these three periods are fat, fat + carbohydrates, and carbohydrates, respectively. Early embryonic development mainly occurred in pre-winter, when the head, thorax, abdomen and appendages

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（31560129）；自治区地方公派出国留学成组配套项目（XJDF201327）；新疆特殊环境物种多样性应用与调控实验室开放课题（XJTSWZ-2015-03）

**第一作者 First author，E-mail：376864265@qq.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：yxf001982@sina.com

收稿日期 Received：2016-09-22，接受日期 Accepted：2016-12-06

differentiated completely. Embryonic development arrested during winter, but resumed rapidly post-winter. [**Conclusion**] Respiratory metabolism is closely related to the process of embryonic development during overwintering. In order to survive the winter, *G. sibiricus* eggs adjust their physiological state by constantly regulating their respiratory metabolism and metabolic substrates to adapt to changing external environmental conditions.

Key words　O_2 consumption rate, CO_2 release rate, metabolic rate, respiratory quotient (RQ), *Gomphocerus sibiricus* egg

呼吸代谢是昆虫最重要的生理生态特征，也是能量学和代谢学研究的重要内容之一。研究昆虫的呼吸代谢变化规律对于了解其生理状态、能量消耗和死亡率预测至关重要（Basson and Terblanche，2010）。呼吸通常被用来评价各种节肢动物的生理活动状态，而代谢率的测定又可为能量消耗提供重要的生物学参考（Fielden *et al.*，2001；Dingha *et al.*，2009； DeVries and Appel，2013）。目前已有许多有关昆虫呼吸代谢的报道，包括某一物种的整个发生过程或生活史中的某个特定阶段（Lachenicht *et al.*，2010；Nisbet *et al.*，2012； Kaiser *et al.*，2014；Maino and Kearney，2014；Casas *et al.*，2015）。关于蝗虫呼吸代谢的研究也见诸报道（钦俊德等，1956；许升全等，1996；Kambule *et al.*，2011；王冬梅等，2014），而西伯利亚蝗卵呼吸代谢的研究却未见报道。

西伯利亚蝗 *Gomphocerus sibiricus* L.是亚高山草原和林间草地优势危害种，给当地造成严重的经济、社会和生态损失。在新疆，西伯利亚蝗主要分布在哈密地区，一年发生一代，以卵越冬，越冬时间长达 7 个月（杨会枫等，2016）。由于蝗卵自身无法躲避周围不利环境，因此环境条件的改变可能直接影响蝗卵的呼吸代谢水平。其中，受环境条件的季节性变化影响最为明显（钦俊德等，1956）。本研究通过测定西伯利亚蝗越冬卵的呼吸率、代谢率和呼吸商，并观察越冬蝗卵的胚胎发育进度，旨在掌握越冬过程中蝗卵体内生理活动状态和物质变化，分析其越冬过程的呼吸代谢规律及与胚胎发育之间的关系，为揭示蝗卵的环境适应机制以及有效防控提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　成虫的饲养和蝗卵的采集

于 2015 年 7 月西伯利亚蝗集中发生期间，在哈密松树塘镇采集成虫饲养于 1 m^3 大小的正方体笼中（93°38′E，43°22′N；2 030 m）。笼子底部放置育苗盆，并覆盖约 5 cm 厚的松软土壤，供雌虫产卵。以本地优势植物作为蝗虫的主要食物，间或以播种的新鲜小麦苗作为补充。每天定时收集蝗卵，并记录蝗卵数。按照实验要求将收集的卵囊埋于室外 5 cm 土壤中，逐月取出所需蝗卵，进行呼吸代谢测定。

1.2　越冬蝗卵发育过程的形态观察

于每月 20 日前后取野外蝗卵进行解剖，观察越冬过程胚胎的发育进程。解剖和观察方法：选取 10 粒饱满健康蝗卵，用 Bouin’s 液固定 24 h 后，以 70% 酒精清洗蝗卵 3 次。将洗涤后的蝗卵于 5%次氯酸钠溶液中处理 4 min，待卵壳变薄且透明后，用 0.75 %盐水清洗 3 次，并用解剖针分离胚胎，再用 0.75 % 盐水清洗胚胎数次，置于尼康实体显微镜下观察拍照（EX 20，宁波舜宇）。

1.3　蝗卵越冬环境温度测定

于 2015 年 8 月—2016 年 4 月期间，采用温度记录器（TP-2200，北京安伏）逐日测定自然条件下蝗卵越冬过程的环境温度，获得不同月份间的温度变化。

1.4　蝗卵越冬过程的呼吸代谢测定

每月 20 日从室外取出所需蝗卵，逐一分离卵囊中的卵粒，并用软刷轻轻除去蝗卵表面的泡状物及土壤。将蝗卵放入多通道昆虫呼吸仪（Sable System International Inc.，USA）的呼吸室中，同步测定蝗卵的 CO_2 释放量和 O_2 消耗量。呼吸室的连接处均涂有油性物质，以保证呼吸室的密闭性。由于蝗卵个体小，单个蝗卵的 CO_2 释放量无法达到分析仪的测量精度要求，因此本研究选取

50 粒蝗卵为一组，测量其呼吸量。控制气体流速为 125 mL/min，并用干燥剂（$CaSO_4$）除去气体中的水分。应用 ExpeData 程序软件控制气体进入每一个呼吸通道的时间。被测样本呼吸室的测试时间设为 1 min，空白呼吸室的基线时间设为 30 min，故实验每隔 32 min 记录一次蝗卵的总呼吸量。每次实验的测试时间为 240 min，数据通过 ExpeData 程序软件进行存储和分析，重复 3 次。最后将蝗卵的耗氧率和 CO_2 释放率分别转换为 μLO_2/粒/h 和 μLCO_2/粒/h，用 μLCO_2/ mg/h 表示代谢率的值。

呼吸测试结束后，使用电子天平（ME204E/02，0.1 mg）称量蝗卵鲜重，放入 60℃恒温鼓风干燥箱（DHG9070A，上海齐欣）内烘干 72 h 至恒重，称量其干重，以备计算代谢率。

1.5 计算方法

呼吸率（Respiratory rate，RR）为个体单位时间内的氧气消耗量或 CO_2 释放量。代谢率（Metabolism rate，MR）指单位时间内单位体重 CO_2 释放量。能源物质氧化时 CO_2 的释放量和 O_2 消耗量的比值为呼吸商（Respiratory quotient，RQ）。计算公式参照陈爱端（2011）等。

1.6 数据处理

数据分析采用 SPSS 19.0 软件，不同月份西伯利亚蝗卵的呼吸率、代谢率和呼吸商的差异显著性采用单因素方差分析检验（$P<0.05$）。

2 结果与分析

2.1 西伯利亚蝗越冬卵耗氧率的变化

由图 1 可知，越冬过程中，西伯利亚蝗卵耗氧率具有一定的季节性规律（$y = 0.324x^3 - 3.922x^2 + 14.01x - 6.882$，$R^2 = 0.915$），总体呈上升趋势。越冬前（8—10 月）和越冬期间（11—2 月），耗氧率总体呈波动性上升趋势。除 2 月外，其它月份（8—1 月）之间耗氧率差异不显著（$P>0.05$）。同时，越冬期间各月份的耗氧率亦没有显著差异（$P>0.05$）。与越冬前期和越冬期间相比，越冬后期（3—4 月）蝗卵的耗氧率持续上升，3 月蝗卵的耗氧率显著高于除 2 月外的之前其它月份（$P<0.05$）；4 月蝗卵耗氧率达到最高（$P<0.01$），为越冬前和越冬期的 4.0～8.3 倍，3 月的 3.0 倍。

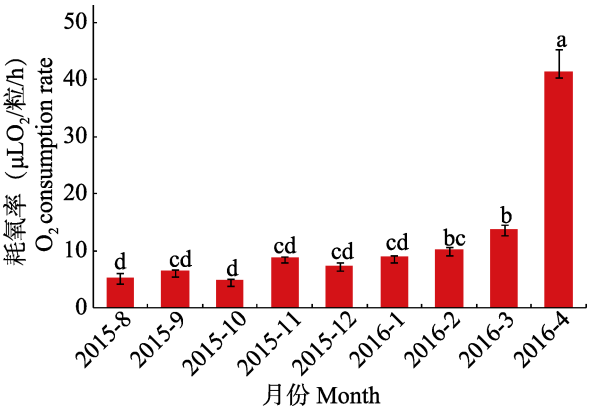

图 1 不同月份西伯利亚蝗越冬卵的耗氧率

Fig. 1 O_2 consumption rate of *Gomphocerus sibiricus* eggs in different months

图中数据均为平均值±标准误，柱上标有不同字母表示不同月份间存在显著性差异（Duncan's 检验，$P<0.05$）。下图同。

Data in the figure are presented as mean ± SE. Histograms with different letters indicate significant difference between different months (Duncan's test, $P<0.05$). The same below.

2.2 西伯利亚蝗越冬卵 CO_2 释放率的变化

图 2 中的数据表明，越冬过程中，西伯利亚蝗卵 CO_2 释放率随时间的延长逐渐上升（$y = 0.390x^3 - 4.763x^2 + 17.04x - 11.36$，$R^2 = 0.919$）。越冬前期（8—10 月）各月及越冬期各月（11—2 月）之间的蝗卵 CO_2 释放率均无显著差异（$P>0.05$）；越冬期间 12 月的 CO_2 释放率与越冬前无显著差异（$P>0.05$）。越冬后期蝗卵 CO_2 释放率大幅度升高，3 月的 CO_2 释放率显著高于之前月份（$P<0.05$）；蝗卵 CO_2 释放率在 4 月达到最高，较其余月份上升极显著（$P<0.01$），CO_2 释放率分别为 3 月的 3.3 倍，越冬期的 5.9 倍，越冬前的 9.7 倍。

2.3 西伯利亚蝗越冬卵代谢率的变化

在越冬过程中，蝗卵的代谢率随时间延长也呈逐渐上升的趋势（$y = 0.188x^3 - 2.307x^2 +$

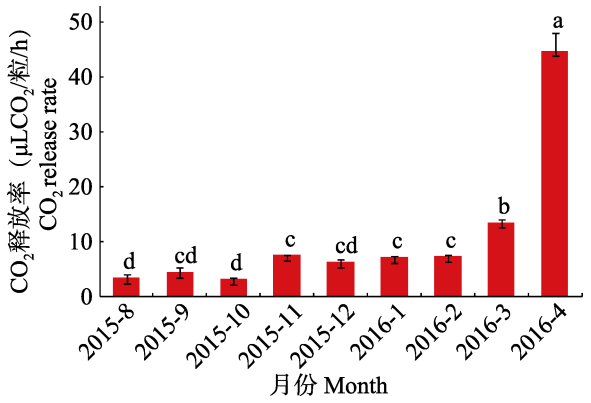

图 2　不同月份西伯利亚蝗越冬卵的 CO_2 释放率

Fig. 2　CO_2 release rate of *Gomphocerus sibiricus* eggs in different months

8.364x－5.770，R^2 = 0.918）。越冬前（8—10 月）、越冬期间（11—2 月）和越冬后期（3—4 月）之间，蝗卵的代谢率差异显著（P<0.05），但越冬前期的各月间和越冬期间的各月间的蝗卵代谢率差异均不显著（P>0.0.5）。越冬后，蝗卵代谢率显著升高，3 月代谢率约为越冬前的 3 倍及越冬期的 2 倍；4 月蝗卵的代谢率最高，与其他月份相比，差异极显著（P<0.01）。

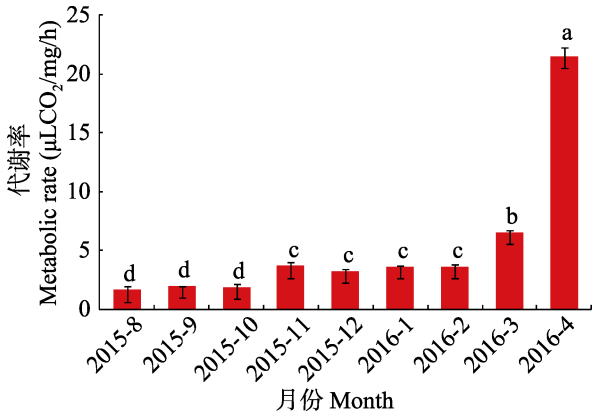

图 3　不同月份西伯利亚蝗越冬卵的代谢率

Fig. 3　Metabolic rate of *Gomphocerus sibiricus* eggs in different months

2.4　西伯利亚蝗越冬卵呼吸商的变化

从表 1 可以看出，越冬前的 8、9 和 10 月，西伯利亚蝗卵的呼吸商 RQ 平均值仅为 0.6633，且差异不显著（P>0.05）。越冬期间（11—2 月）蝗卵的 RQ 逐渐降低，平均值为 0.8012，2 月蝗卵的 RQ 显著低于 11—1 月（P<0.05）。越冬后（3、4 月），蝗卵的 RQ 较高，分别为 0.9932 和 1.0882。

表 1　不同月份西伯利亚蝗越冬卵的呼吸商

Table 1　Respiratory quotient of *Gomphocerus sibiricus* eggs in different months

月份 Month	呼吸商 Respiratory quotient
2015–08	0.6414 ± 0.0084 d
2015–09	0.6883 ± 0.0123 d
2015–10	0.6603 ± 0.0167 d
2015–11	0.8537 ± 0.1354 c
2015–12	0.8531 ± 0.0030 c
2016–01	0.7912 ± 0.0135 c
2016–02	0.7066 ± 0.0113 d
2016–03	0.9932 ± 0.1455 b
2016–04	1.0882 ± 0.0254 a

表中数据为平均值±标准误；同一列数据后标有不同字母表示不同月份间存在显著性差异（Duncan′s 检验，P<0.05）。

Data in the table are represent as mean ± SE, and followed by different letters in the same column indicate significant difference between different months (Duncan′s test, P<0.05).

2.5　西伯利亚蝗的胚胎发育

为明确西伯利亚蝗越冬卵的胚胎发育情况，于 2015 年 8 月—2016 年 4 月期间，在进行呼吸代谢测定的同时取野外蝗卵进行解剖以观察胚胎发育进度。蝗卵刚产出体外，胚胎以活质体的形式存在。在适宜温度下，胚胎开始发育，胚胎各外部器官的前体芽基逐渐出现（图 4：早期胚胎），直至头、胸、腹和附肢等结构分化完全（图 4：A）。9 月胚胎继续生长（图 4：B）。10 月至翌年 2 月，胚胎结构无明显变化，胚胎发育基本停滞（图 4：C~G），3 月，胚胎出现胚转和正向移动等胚动现象，肢体运动频繁（图 4：H，I）。4 月胚胎发育成熟，身体表面色素出现，附肢开始变黑硬化，亟待孵化（图 4：J，K）。

2.6　蝗卵越冬过程的环境温度变化

Pearson 相关性分析表明，温度与耗氧率、CO_2 释放率和代谢率之间相关性系数分别为 0.232、0.260 和 0.250，无显著相关性（P>0.05）。月平均温度见图 5。

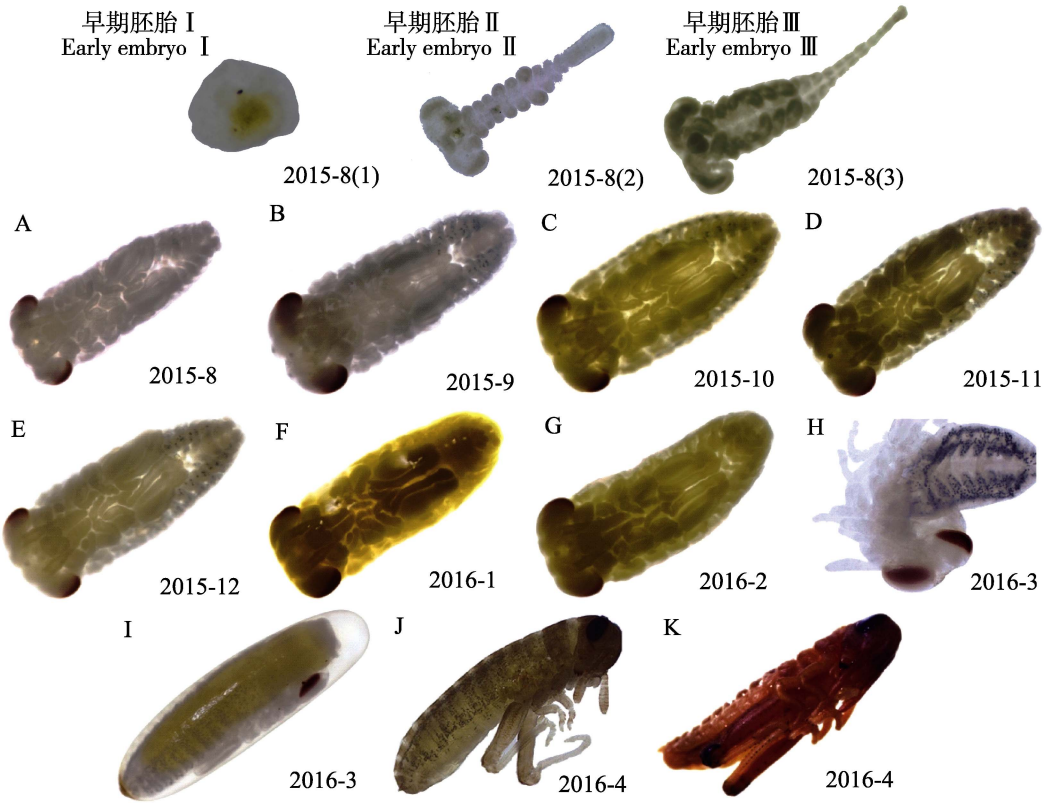

图 4 西伯利亚蝗越冬卵在不同月份的胚胎发育

Fig. 4 Embryonic development of *Gomphocerus sibiricus* eggs in different months

早期胚胎 I：胚盘；早期胚胎 II：胚胎分化出头和躯干并分节；早期胚胎 III：胚胎继续生长，附肢分化明显。A~K：越冬过程（2015.8—2016.4）蝗卵的胚胎发育形态。A. 2015.8 月的胚胎；B. 2015.9 月的胚胎；C. 2015.10 月的胚胎；D. 2015.11 月的胚胎；E. 2015.12 月的胚胎；F. 2016.1 月的胚胎；G. 2016.2 月的胚胎；H. 2016.3 月的胚胎(旋转)；I. 2016.3 月的胚胎(旋转后)；J. 2016.3 月的胚胎(后期发育)；K. 2016.4 月的胚胎(待孵化)。

Early embryo I: Blastoderm; Early embryo II: Head and torso of embryo have been differentiated and has been segmentation of torso occured. Early embryo III: Embryo continue to grow, limbs differentiation is obvious. A-K. Embryonic development morphology during the overwintering process (2015.8-2016.4). A. Embryo of 2015.8; B. Embryo of 2015.9; C. Embryo of 2015.10; D. Embryo of 2015.11; E. Embryo of 2015.12; F. Embryo of 2016.1; G. Embryo of 2016.2; H. Embryo of 2016.3 (rotation); I. Egg of 2016.3 (after rotation); J. Embryo of 2016.4 (later development); K. Embryo of 2016.4 (pre-hatch).

3 讨论

呼吸代谢率被定义为个体的能量流动，常用产生的热量或者用呼吸释放的 CO_2 和消耗的 O_2 来量化，代谢率也可为了解昆虫提供重要的生物学信息（Sibly *et al.*，2012）。在越冬过程中，气候条件的季节性变化和昆虫本身的生理状态是影响呼吸代谢水平的直接因素（钦俊德等，1956；陈爱端等，2011；钱雪等，2016）。

3.1 越冬蝗卵胚胎发育对呼吸代谢的影响

通常来说，昆虫呼吸代谢率随体重增加而增加，但这一理论并不适用于昆虫胚胎和蛹（吴坤君等，1989；Ehnes *et al.*，2011；Maino and Kearney，2014；张亚男等，2014）。在昆虫胚胎发育过程中，初产卵几乎全部由卵黄质组成，胚胎以活质体的形式存在，此时几乎没有呼吸量。即使当卵的质量因个体能量消耗而不断下降时，胚胎的结构质量和呼吸量仍不断上升（Kooijman，1986，2010）。胚胎的质量无法获得，而胚胎的发育程度可部分反映其与呼吸代谢之间的关系。本研究结果表明，8—10 月，随胚胎生长发育，呼吸代谢水平呈不断上升的趋势。越冬期间，胚

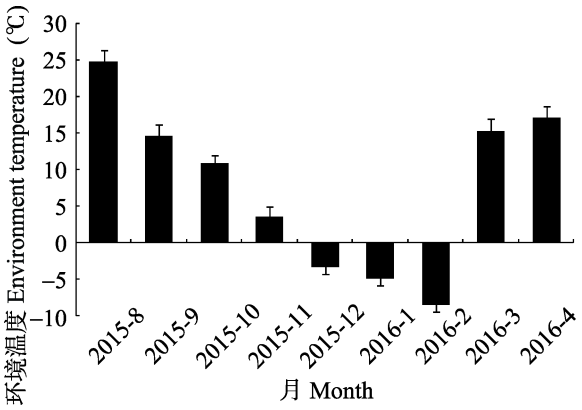

图 5　西伯利亚蝗卵野外环境温度的月变化（2015.8—2016.4）

Fig. 5　The change of temperature in the surrounding environment of *Gomphocerus sibiricus* eggs during (2015.8-2016.4)

胎发育基本停滞不前（11—2 月），胚胎生长分化无明显变化，此时呼吸代谢保持平稳。随着越冬时间的延长，12—2 月蝗卵的呼吸代谢水平较 11 月略有降低。越冬结束后，蝗卵的呼吸代谢水平急剧增加。由解剖出胚胎的形态可知，3 月的胚胎形态结构变化明显，不活跃的卵黄质基本消失，出现了代谢旺盛的胚胎组织，胚胎具有多种运动方式，此时胚胎发育恢复，对氧气和能量的需求增加。4 月胚胎发育成熟，卵黄质已全被消耗，呼吸代谢率水平最高，表明蝗卵需要更多的能量用于孵化出壳，此时呼吸代谢最强。此外，蝗卵呼吸代谢随胚胎发育逐渐上升，而 8 月 20 日胚胎发育程度与早期胚胎相比其肢体结构已基本分化完全，推测早期胚胎的呼吸代谢水平可能更低。

3.2　温度对越冬蝗卵呼吸代谢的影响

昆虫的呼吸代谢水平通常随着冬季的来临逐渐降低，越冬时最低，越冬结束后，昆虫的呼吸代谢又随温度上升逐渐增加（戈峰，1991；Woods and Singer，2001；Williams *et al.*，2012；钱雪等，2016）。本研究 Person 相关性分析结果显示，温度与耗氧率、CO_2 释放率和代谢率之间相关性系数分别为 0.232、0.260 和 0.250，无显著相关性（P>0.05）。由此说明冬季低温并不是制约越冬卵呼吸代谢的直接生态因子。由于西伯利亚蝗虫以卵越冬，并在冬季发生滞育，而本研究结果显示越冬期间的呼吸代谢水平不是最低，推测蝗卵与虫体的呼吸代谢模式可能不同。9 月和 11 月呼吸代谢各指标均略高于同阶段其他月份（P>0.05），推测这一时期的呼吸代谢水平可能与胚胎结构分化和生理滞育有关（许升全等，1996；卢宜娟，2008；Kambule *et al.*，2011），但仍需进一步深入研究。

3.3　越冬蝗卵的呼吸商及其代谢底物

呼吸商是判断代谢底物类型的重要指标，可反映有氧代谢产能过程中底物的利用情况。当糖类、蛋白质和脂肪被作为代谢底物供能时，其 RQ 分别为 1、0.835 和 0.7（McGeown，2007）。

昆虫消耗何种物质进行呼吸代谢与其自身的物质组成和所处的生理状态有关。大多数昆虫卵和蛹以脂肪作为能源物质，因为其体内含有较丰富的脂肪（吴坤君等，1989；王满囷等，2001b；卢宜娟等，2010）。越冬期间则以脂肪作为能源物质，是因为脂类作为供能物质更利于昆虫越冬（Brody，1946；吴坤君等，1989）。本研究表明，越冬前呼吸商均小于 0.7，推测其呼吸代谢的底物主要为脂类，与南京丰年虫 *Chirocephalus nankinensis* Shen 的结果相似（邵晓阳等，2009）。越冬期间呼吸商不断降低，平均值为 0.80，说明代谢底物主要为脂质和少量的糖类，且糖类供能比例逐渐减少。越冬前和越冬期间能量物质均由卵黄供给，而卵黄的主要成分就是脂肪。因此，越冬期间脂肪可能是其消耗的固定能源。越冬后呼吸商急剧上升，分别为 0.9932 和 1.0882（表 1），表明其代谢底物为糖类。此时，胚胎因发育恢复使得能量需求快速增加，而糖类直接供能的方式更利于为其快速提供能量。

4　结论

1. 蝗卵的呼吸代谢水平随越冬时间呈不断上升趋势，越冬前和越冬期间上升趋势平缓，越冬结束后呼吸量和代谢率急剧上升，在临近孵化时达到最高峰。

2. 越冬蝗卵的胚胎发育其能量来源主要

来自脂肪和糖类。越冬前，蝗卵所需能量主要由脂质提供；越冬期间，能量由脂质和部分糖类共同提供；越冬后，能量的主要来源则主要由糖类提供。

3. 越冬过程中，呼吸代谢水平与环境温度变化无显著相关性，越冬卵的胚胎发育进度与呼吸代谢水平密切相关。

致谢：感谢张永军副教授为本文的数据分析和作图给予地无私指导；感谢新疆哈密地区草原站李占武站长及其工作人员对此研究野外工作的支持和帮助。

参考文献 (References)

Basson CH, Terblanche JS, 2010. Metabolic responses of *Glossina pallidipes* puparia exposed to oxygen and temperature variation Implications for population dynamics and subterranean life. *Journal of Insect Physiology*, 56(12): 1789–1797.

Brody S, 1946. Bioenergetics and growth. *American Journal of Physical Anthropology*, 4(1): 116–117.

Casas J, Body M, Gutzwiller F, Giron D, Lazzari CR, Pincebourde S, Richard R, Llandres AL, 2015. Increasing metabolic rate despite declining body weight in an adult parasitoid wasp. *Journal of Insect Physiology*, 79: 27–35.

Chen AD, Li KB, Yin J, Cao YZ, 2011. Effects of environmental factors on the respiratory metabolism in larvae of *Pleonomus canaliculatus* (Coleoptera: Elateridae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(4): 397–403. [陈爱端, 李克斌, 尹姣, 曹雅忠, 2011. 环境因子对沟金针虫呼吸代谢的影响. 昆虫学报, 54(4): 397–403.]

DeVries ZC, Appel AG, 2013. Standard metabolic rates of *Lepisma saccharina* and *Thermobia domestica*: Effects of temperature and mass. *Journal of Insect Physiology*, 59(6): 638–645.

Dingha BN, Appel AG, Vogt JT, 2009. Effects of temperature on the metabolic rates of insecticide resistant and susceptible German cockroaches, *Blattella germanica*. *Midsouth Entomologist*, 2(2): 17–27.

Ehnes RB, Rall BC, Brose U, 2011. Phylogenetic grouping, curvature and metabolic scaling in terrestrial invertebrates. *Ecology Letters*, 14(10): 9993–1000.

Fielden LJ, Krasnov B, Khokhlova I, 2001. Respiratory gas exchange in the flea *Xenopsylla conformis*. *Journal of Medical Entomology*, 38(5): 735–739.

Ge F, 1991. The influencing factors of insect′s respiratory metabolism. *Entomological Knowledge*, 28(5): 319–321. [戈峰, 1991. 影响昆虫呼吸代谢的因素. 昆虫知识, 28(5): 319–321.]

Kaiser ML, Duncan FD, Brooke BD, 2014. Embryonic development and rates of metabolic activity in early and late hatching eggs of the major Malaria vector *Anopheles gambiae*. *PLoS ONE*, 9(12): 1–15.

Kambule IN, Hanrahan SA, Duncan FD, 2011. Metabolic rate in diapause and nondiapause brown locust eggs correlated with embryonic development. *Physiological Entomology*, 36(4): 299–308.

Kooijman SALM, 2010. Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation. Cambridge University Press: Cambridge. 138–145.

Kooijman SALM, 1986. What the hen can tell about her eggs: egg development on the basis of energy budgets. *Journal of Mathematical Biology*, 23(2): 163–185.

Lachenicht MW, Trullas SC, Boardman L, Roux CL, Terblanche JS, 2010. Effects of acclimation temperature on thermal tolerance, locomotion performance and respiratory metabolism in *Acheta domesticus*. *Journal of Insect Physiology*, 56(7): 822–830.

Lu YJ, Wang AP, Liao T, Wu ZH, Miao XQ, 2008. Research on respiratory metabolism of fertilized eggs of *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica*. *Apiculture of China*, 59(5): 5–6,13. [卢宜娟, 王安平, 廖婷, 吴珍红, 缪晓青, 2008. 中华蜜蜂和意大利蜜蜂受精卵呼吸代谢的研究. 中国蜂业, 59(5): 5–6,13.]

Lu YJ, Yang WC, Wang AP, Wu ZH, Miao XQ, 2010. Research on respiratory metabolism of larvae and pupae of worker honeybee of *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica*. *Apiculture of China*, 61(7): 5–8. [卢宜娟, 杨文超, 王安平, 吴珍红, 缪晓青, 2010. 中华蜜蜂和意大利蜜蜂工蜂幼虫和蛹呼吸代谢的研究. 中国蜂业, 61(7): 5–8.]

Maino JL, Kearney MK, 2014. Ontogenic and interspecific metabolic scaling in insects. *American Naturalist*, 184(6): 695–701.

McGeown JG, 2007. Physiology: A Clinical Core Text of Human Physiology with Self-Assessment. Edinburgh: Churchill Livingston. 82–94.

Nisbet RM, Jusup M, Klanjscek T Pecquerie L, 2012. Integrating dynamic energy budget (DEB) theory with traditional bioenergetic models. *Journal of Experimental Biology*, 215(6): 892–902.

Qian X, Wang DM, LI S, Dou J, Ji R, 2016. Seasonal variation in respiratory metabolism and its adaptive value in *Pyrrhocoris apterus*. *Acta Ecologica Sinica*, 36(20): 1–5. [钱雪, 王冬梅, 李爽, 窦洁, 季荣, 2016. 始红蝽呼吸代谢的季节变化及对温度的适应性. 生态学报, 36(20): 1–5.]

Qin JD, Guo F, Zhai QH, Zheng ZY, Sha CY, Chen DM, 1956.

Studies on the locust egg. II. Developmental changes of the locust egg during incubation and their possible physiological significances. *Acta Entomologica Sinica*, 6(1): 37–60,132. [钦俊德, 郭郛, 翟啓慧, 郑竺英, 沙槎云, 陈德明, 1956. 蝗卵的研究 II. 蝗卵在孵育时的变化及其意义. 昆虫学报, 6(1): 37–60,132.]

Shao XY, Wu HX, Xue JZ, 2009. The respiration of the fairy shrimp *Chirocephalus nankinensis* at different temperature. *Transactions of Oceanology and Limnology*, (2): 97–102. [邵晓阳, 吴惠仙, 薛俊增, 2009. 温度对南京丰年虫呼吸代谢的影响. 海洋湖沼通报, (2): 97–102.]

Sibly RM, Brown JH, Brown AK, 2012. Metabolic Ecology: A Scaling Approach. London: John Wiley & Sons. 12–23.

Wang DM, Li J, Li S, Hu HX, Ji R, 2014. Effects of temperature on the respiratory metabolism of *Calliptamus italicus*. *Acta Entomologica Sinica*, 57(3): 373–378. [王冬梅, 李娟, 李爽, 扈鸿霞, 季荣, 2014. 温度对意大利蝗呼吸代谢的影响. 昆虫学报, 57(3): 373–378.]

Wang MQ, Pang H, Li ZZ, 2001. Characteristics of the respiratory metabolism of *Chinolyda flagellicornis* prepupa. *Forest Research*, 14(6): 616–620. [王满囷, 庞辉, 李周直, 2001. 鞭角华扁叶蜂预蛹呼吸代谢的特点. 林业科学研究, 14(6): 616–620.]

Williams CM, Hellmann J, Sinclair BJ, 2012. Lepidopteran species differ in susceptibility to winter warming. *Climate Research*, 53(2): 119–130.

Woods HA, Singer MS, 2001. Contrasting responses to desiccation and starvation by eggs and neonates of two Lepidoptera. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(4): 594–606.

Wu KJ, Gong PY, Li XZ, 1989. Characteristics of the respiratory metabolism of overwintering pupae of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. *Acta Entomologica Sinica*, 32(2): 136–143. [吴坤君, 龚佩瑜, 李秀珍, 1989. 棉铃虫越冬蛹呼吸代谢的某些特点. 昆虫学报, 32(2): 136–143.]

Xu SQ, Wang HC, Liu ZB, Zheng ZM, 1996. Oxygen consumption rate of *Oxya Chinensis* during embryo development. *Journal of Shanxi Normal University* (*Natural Science Edition*), 24(4): 72–74. [许升全, 王海川, 刘志斌, 郑哲民, 1996. 中华稻蝗胚胎发育过程中耗氧率变化的研究. 陕西师范大学学报(自然科学版), 24(4): 72–74.]

Yang HF, Zheng JH, Wu XL, Mu C, Lin J, Xu ZL, 2016. Prediction of potential distribution area of *Gomphocerus sibiric* in China based on the MaxEnt model. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 53(1): 43–50. [杨会枫, 郑江华, 吴秀兰, 穆晨, 林俊, 许仲林, 2016. 基于 MaxEnt 模型的西伯利亚蝗虫在新疆潜在分布预测研究. 新疆农业科学, 53(1): 43–50.]

Zhang YN, Fan JT, Yang L, Liu ZD, 2014, The summer diapause rate, pupal weight, and metabolic rate of *Helicoverpa assulta* at 35℃. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(5): 1274–1279. [张亚南, 樊建庭, 杨林, 刘柱东, 2014. 35℃下烟青虫夏滞育率、蛹重及代谢速率的变化. 应用昆虫学报, 51(5): 1274–1279.]