

棉铃虫成虫期的呼吸代谢及其能量消耗*

吴坤君 龚佩瑜 李秀珍

(中国科学院动物研究所)

摘要

在25℃下,用Gilson示差呼吸计测定了棉铃虫成虫期静止时的呼吸代谢。雌、雄蛾在整个生活期间的代谢速率(微升O₂/毫克鲜重/小时)都呈“U”型曲线变化,并有明显的昼夜节律。同时还测定棉铃虫成虫在不同温度下、在取食后、在黑暗条件下、在饥饿和飞翔期间的耗氧量。根据测定资料估测,在25℃下,棉铃虫雌雄成虫一生在静止时平均消耗氧气分别约为66.0毫升和72.5毫升。由于棉铃虫蛾期的平均呼吸商是0.94,所以成虫一生通过呼吸消耗的能量约在1,400焦耳或330卡(雌蛾)和1500焦耳或360卡(雄蛾)左右,还不到它们一生在活动和静止时通过呼吸消耗的总能量的1/4。

近年来,关于生态系统的报道日趋增多。能量是一切生态系统得以正常运转的动力,能量的不断流动和含能物质的再生产是生态系统共有的基本特征和功能之一,随着生态系统研究工作的逐步深入,及时开展生态能学(ecological energetics)方面的研究工作显然是十分必要的。

昆虫的能量预算方程式是:

$$I = P + E + R$$

式中的I代表摄入虫体的能量(输入);P代表昆虫在生长发育过程中所增加的能量(产量),包括虫体的生长、繁殖的后代以及蜕下的皮和壳等物质所包含的能量;E代表昆虫在生活过程中排出的粪便等排泄物所包含的能量;R代表昆虫通过呼吸,即维持其生命活动所消耗的能量。组建昆虫能量预算方程式的常用方法是用热量计测定I、P和E,间接计算呼吸消耗R。然而,在自然条件下,要准确测定昆虫,特别是鳞翅目成虫和具有刺吸式口器的昆虫(如蚜虫、飞虱等)通过取食所摄入的能量I是很困难的,在这些情况下,一般是通过测定产量P、排泄E和呼吸消耗R,间接计算它们摄入的能量I。本文主要讨论棉铃虫*Heliothis armigera*成虫期呼吸代谢的特点和某些环境因素对呼吸代谢的影响,并利用呼吸资料对成虫期呼吸代谢的能量消耗进行估测,以期与热量法的测定结果比较。

一、材料和方法

1. 虫源

用紫云英-麦胚人工饲料(吴坤君,1980)连续饲养的第13—15代棉铃虫蛾作为试验虫源,在25℃下饲养,喂以10%蜂蜜液。为了避免性行为对测定的干扰,所有供试成虫均分开

* 本项工作得到中国科学院生态学研究中心的支持;初稿写成后,承马世骏教授审阅并提出宝贵修改意见,在此一并致谢。

饲养，不予交配。

2. 方法

用Gilson示差呼吸计测定耗氧量，以10%的KOH吸收呼吸过程中放出的CO₂。测定呼吸商时，用蒸馏水代替KOH。测定时间一般为30分钟，在正式记录读数前，适应时间约半小时。测定的重复蛾数不少于10头，通常为14头。除用悬吊法测定成虫飞翔时的耗氧量外，其它测定都在静止时进行，在测定过程中发现成虫有活动者，一律弃去。测得的数据全部换算成标准状态下的氧气体积，分别以耗氧量（微升）、呼吸速率（微升O₂/蛾/小时）和代谢速率（微升O₂/毫克鲜重/小时）表示。根据计量法规定，能量以焦耳为单位，必要时，列出相应的卡数。

二、结果和分析

1. 成虫期呼吸代谢的变化

在试验条件下，棉铃虫雌、雄蛾平均寿命分别为15.2±1.4天和16.1±2.1天。在此期间，成虫的鲜重和呼吸速率都随着蛾龄的增加而逐渐降低，雌蛾的最终鲜重只有羽化时的39.3%，雄蛾的相应值是54.2%。雌、雄蛾在最后一天的平均呼吸速率分别为羽化当天的38.3%和52.7%（图1）。

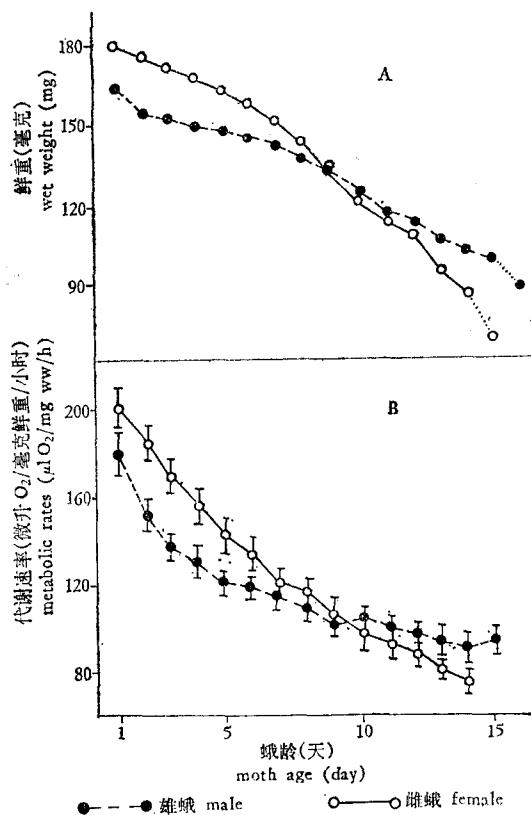


图1 在25℃下，棉铃虫成虫期鲜重（A）和代谢速率（B）的变化

Fig. 1 Changes in wet weight (A) and respiratory rate (B) of adults of the cotton bollworm at 25°C. ($M \pm SE$)

成虫最后一次鲜重（虚线示之）系死亡后的测定值

The last wet weights of the moth (dotted lines) were taken after the moths had died

成虫前期的代谢速率也随着蛾龄的增加而降低。在成虫后期，由于鲜重降低的幅度较呼吸速率下降的幅度大，所以从第9天起，成虫的代谢速率又开始升高，整个成虫期的代谢速率呈“U”形曲线变化（图2）。

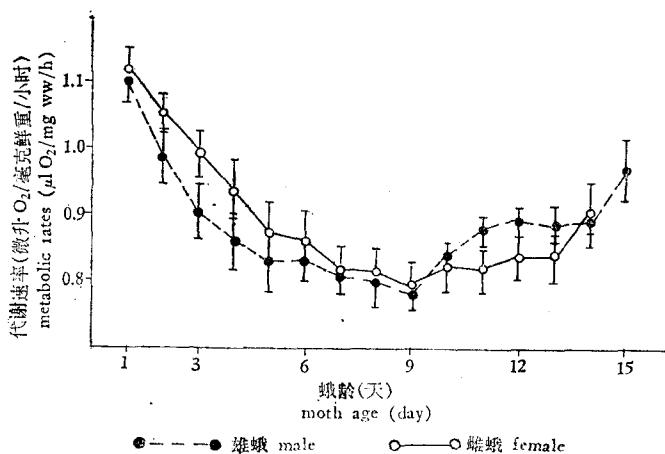


图2 在25℃下，棉铃虫成虫期代谢速率的变化（平均值±标准误）

Fig. 2 Change in the metabolic rate of adults of the cotton bollworm at 25°C. ($S \pm SE$)

2. 成虫期呼吸商(RQ)的变化

呼吸商是衡量代谢底物利用情况的主要指标。昆虫纯粹利用碳水化合物或脂肪作为能源底物的情况是少见的，所以它们的呼吸商一般都在0.70—1.00之间(Southwood, 1978)。从图3中可以看出，棉铃虫成虫期的呼吸商随着蛾龄的增加而升高，成虫初期主要利用体内

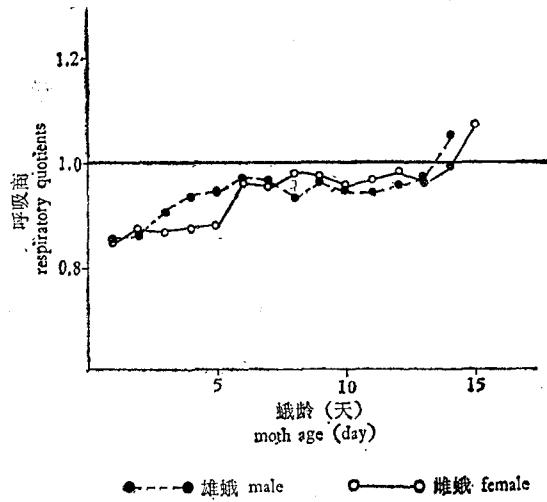


图3 在25℃下，棉铃虫成虫期呼吸商的变化

Fig. 3 Change in respiratory quotients of the adults of the cotton bollworm at 25°C

贮存的脂肪，中、后期利用从食物中摄入的碳水化合物的比例逐渐增加，成虫末期的生活力极为衰弱，在呼吸过程中释放的二氧化碳略多于吸入的氧气。两性成虫在整个生活期间的平均呼吸商都在0.94左右。

3. 呼吸代谢水平的昼夜变化

棉铃虫成虫的呼吸代谢具有明显的昼夜节律。在恒定光照和不取食的条件下，当天羽化的成虫在下午3:00—9:00之间有一个代谢速率高峰，在次晨3:00—6:00之间的代谢速率也比较高。如果在羽化后最初2天和4天分别给以昼明夜暗的光照诱导，棉铃虫蛾在第3天和第5天的呼吸代谢节律就更为明显，下午3:00至次晨6:00之间的平均代谢速率约比其余时间的代谢速率高15%（图4）。

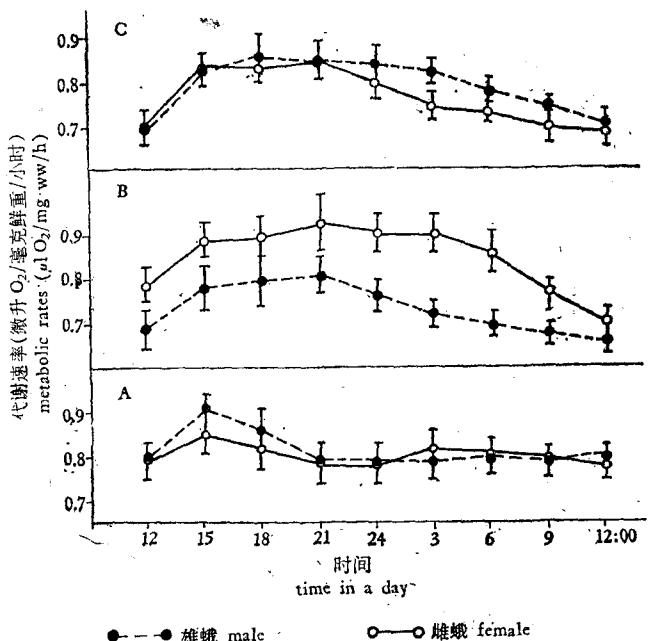


图4 棉铃虫蛾呼吸代谢的昼夜节律（平均值±标准误）

Fig.4 Circadian rhythms of the respiratory metabolism of the moth of the cotton bollworm ($M \pm SE$)

蛾龄:	A. 第1天,	B. 第3天,	C. 第5天
moth age:	A, 1st day,	B, 3rd day,	C, 5th day

4. 成虫耗氧量与较重的关系

棉铃虫成虫的耗氧量不仅随着蛾龄的不同而变化，而且与个体大小有密切关系。用同一天羽化的成虫进行的大量测定表明，两性成虫的耗氧量都与它们的鲜重呈直线相关（图5），相关系数的显著性水平极高（ $P < 0.001$ ）。

5. 环境因素对呼吸代谢的影响

1) 温度 环境温度对棉铃虫蛾呼吸代谢的影响很大，在15—35℃范围内，两性成虫的代谢速率都随温度的升高而递增，两者呈直线相关（图6），相关系数的显著性水平很高（ $p < 0.01$ ）。从理论上说，温度每升高10℃，小型无脊椎动物的耗氧量大约增加一倍，即 $Q_{10} = 2.0$ ，但是许多实际测定的结果都表明，昆虫的 $Q_{10} > 2.0$ (Wiegert, 1976)，例如，美洲蝶蛾在10—35℃间的 Q_{10} 高达2.74 (Miller, 1982)。在15℃和35℃时，棉铃虫雌蛾的平均代谢速率分别为0.3656和2.0809微升O₂/毫克鲜重/小时，雄蛾的相应值为0.3963和2.0286微升O₂/毫克鲜重/小时，它们的 Q_{10} 在2.4—2.5左右。

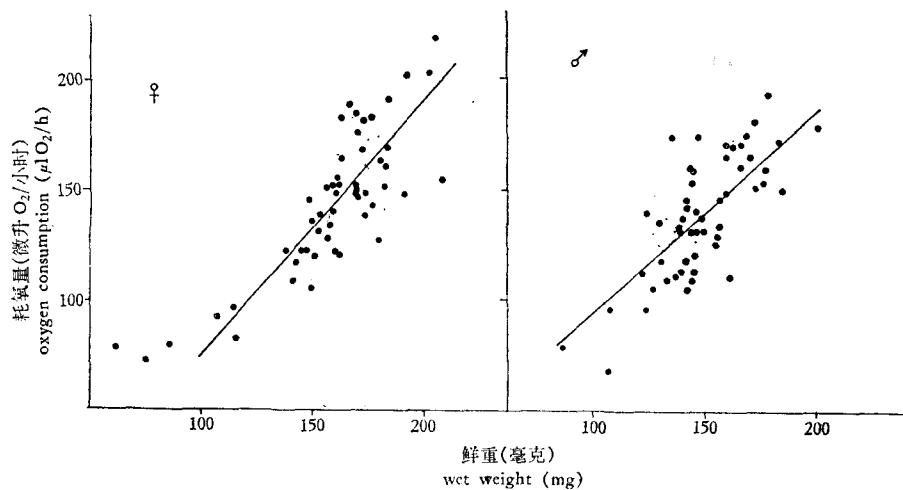


图 5 棉铃虫成虫耗氧量与鲜重的关系

Fig. 5 Relationship between oxygen consumption of the moths of the cotton bollworm and their wet weight

雄蛾 $Y = 1.1627x - 41.2780$

Male

测定时温度 25℃

Female

Measuring temp.

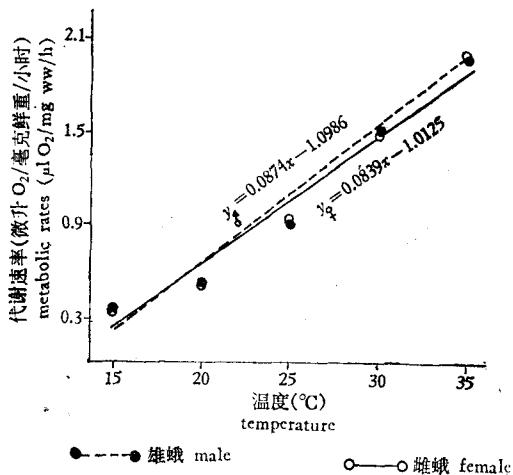


图 6 棉铃虫成虫(第3天)代谢速率与温度的关系

Fig. 6 Relationship between the metabolic rates of the moth of the cotton bollworm (3 rd day) and temperatures

2) 补充营养 棉铃虫成虫必须从外界获得营养物质才能维持正常生活、繁衍后代，如果不能及时得到补充营养（只供应水），成虫寿命就大为缩短（雌、雄蛾平均寿命分别为 7.9 ± 0.4 天和 7.2 ± 0.6 天）。在这种情况下，虽然成虫在最初3天还能基本上维持正常的呼吸代谢水平，但从第4天起，代谢速率就开始持续降低，成虫后期的生活力极弱，代谢速率只有正常成虫的50%左右（图7）。

3) 在黑暗条件下的呼吸 棉铃虫蛾在光照和黑暗条件下的呼吸代谢水平相差很大，黑暗对成虫的呼吸代谢有刺激作用，光照则能将成虫的呼吸代谢抑制在较低的水平，与弱光照时（光照强度为175勒克司）相比，在黑暗条件下（光照强度接近于零），雌蛾的平均代谢速

率要高68%，雄蛾的平均代谢速率约增加一倍（表1）。

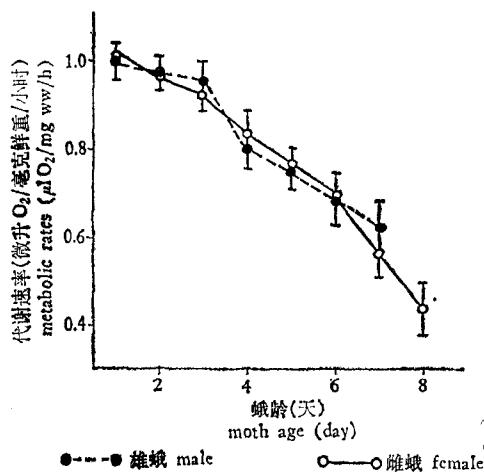


图7 棉铃虫蛾在饥饿时的代谢速率变化（平均值±标准误）

Fig. 7 Change in the metabolic rates of adults of the cotton bollworm without food supply at 25°C ($M \pm SE$)

表1 棉铃虫蛾在光照/黑暗和静止/飞行时的代谢速率

Table 1 The metabolic rates of the moth of the cotton bollworm
in light/dark and during resting/flying period

性 别 sex	代 谢 速 率 (微 升 O_2 /毫 克 鲜 重 / 小 时) metabolic rates ($\mu\text{lO}_2/\text{mg W. W./h}$)			
	光 照 light	黑 暗 dark	静 止 resting	飞 行 flying
雌 female	1.2524 ± 0.0607	2.1014 ± 0.1578	0.9917 ± 0.0384	42.65 ± 3.06
雄 male	1.1384 ± 0.0504	2.2191 ± 0.1773	0.9043 ± 0.0424	42.26 ± 4.17

测定时温度 25°C
measuring temp.

4) 飞行时的呼吸代谢 昆虫飞行时需要消耗大量的能量，呼吸代谢的水平极高。从对羽化后第3天的成虫的测定结果中可以看出，蛾子一旦起飞，代谢速率就急剧增加到静止时的40—50倍。在静止时，雄蛾前期的代谢速率一般都略低于雌蛾，但在飞行时，雄蛾的代谢速率要比雌蛾高10%左右（表1）。

5) 取食后的呼吸代谢 取食对棉铃虫蛾的呼吸代谢也有刺激作用。白天饥饿的成虫无论在傍晚什么时间喂饲，取食后约两小时，代谢速率即升高一倍左右，随后逐渐降低，约经五小时后恢复至正常水平（图8）。取食后耗氧量增加显然与食物的消化、吸收与分解等生理过程的加强有密切关系（Rajagopal等，1966）。

6. 成虫期呼吸代谢的能量消耗

上述试验结果表明，棉铃虫成虫期的呼吸代谢既受内在因素的调控，又受多种环境条件的影响，特别是在飞行时的代谢速率很高。由于很难估算成虫一生的飞行时间，所以我们以

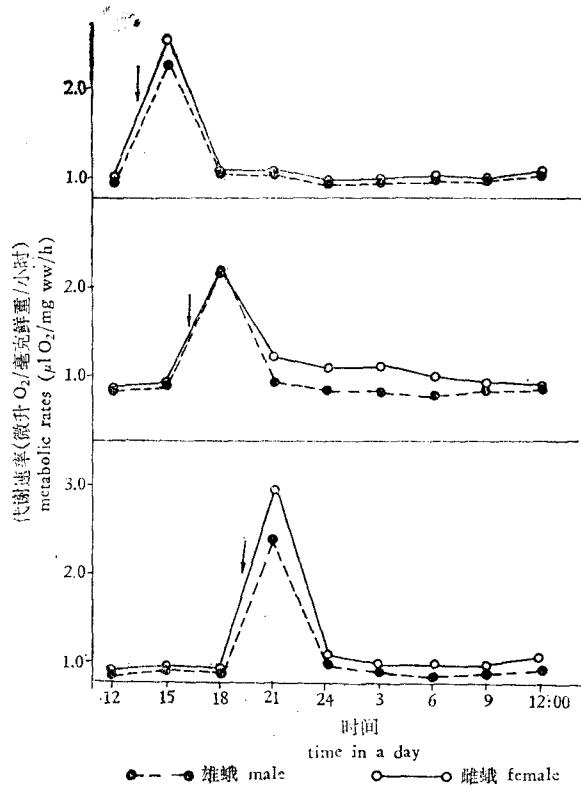


图 8 棉铃虫蛾取食后代谢速率显著升高 蛾龄, 第3天。箭头示喂食时间。

Fig. 8 Remarked increase in metabolic rates of the moths of the cotton bollworm after feeding.

Moth age, 3 rd day. Arrows show when the food was provided.

表 2 棉铃虫成虫期静止时的耗氧量和能量消耗 (25℃)

Table 2 Oxygen consumption and energy expenditure of adults of the cotton bollworm at rest(25℃)

性 别 sex	第一天鲜重 (毫克) Wet weight on the 1st day (mg)	耗 氧 量 (毫 升) / 能 量 消 耗 (焦 耳) oxygen consumption (ml) /energy expenditure (J.)				
		* 白 天 day (6:00—15:00)	* 夜 间 night (15:00—6:00)	黑 暗 下 增 加 (12 小 时) increase in the dark (12hs)	取 食 后 增 加 (3 小 时) increase after feeding (3hs)	合 计 total
雌 female	179.8±4.2	15.9660 332.7	30.6016 637.6	14.4758 301.6	5.3220 110.9	66.3654 1382.8
雄 male	163.1±6.8	15.8274 329.8	30.3359 632.1	21.1032 439.7	5.2758 109.9	72.5423 1511.5

* 分别指按呼吸节律区分的昼夜。

The day and night are divided according to the respiratory circadian rhythms

表中第一行数值是耗氧量，第二行数值是通过呼吸消耗的能量。

The figures at the first lines in the table refer to oxygen consumption and the second, to the energy spent on respiration.

白昼的耗氧量作为基础代谢水平，尽可能考虑已测定的几种因素的影响估算，在25℃下，平均鲜重180毫克的雌蛾一生在静止时约消耗氧气66毫升，平均鲜重163毫克的雄蛾一生约消耗氧气72.5毫升。两性成虫在整个生活期间的平均呼吸商都接近于0.95，每消耗1毫升氧气相当于产生20.8370焦耳能量（Southwood, 1978）。所以上述棉铃虫雌、雄蛾一生通过呼吸所消耗的能量分别在1,400焦耳（330卡）和1,500焦耳（360卡）左右，雄蛾呼吸的能量消耗约比雌蛾多10%（表2）。

三、讨 论

棉铃虫成虫作为一种夜间活动的昆虫，它们的呼吸代谢有一定的节奏性，夜间的代谢速率明显地高于白天。类似的情况在其它昆虫中也有报道，例如，蚌蝶经过连续数天恒定光照或恒定黑暗处理后，在时序上的夜间依然表现出较高的呼吸代谢水平（Sutherland, 1982），而夜伏昼出的短翅泥蜂（*Trypoxyylon politum*）在白昼的代谢速率则明显地高于夜间（Bauman等，1978），这些情况说明，昆虫呼吸代谢的昼夜节律是和它们在正常情况下的活动习性密切联系的。

温度是影响昆虫呼吸代谢的一个重要因素。温度从15℃升高到35℃时，棉铃虫蛾的代谢速率可以增加3—4倍，另一方面，它们的寿命又随着温度的升高而缩短，估测不同温度下棉铃虫成虫期呼吸代谢的能量消耗时，必须同时考虑温度在这两方面的影响。根据成虫在不同温度下的寿命（吴坤君等，1980）和呼吸速率推算，当温度从15℃升高到30℃时，成虫通过呼吸消耗的能量约增加1.35倍（雌蛾）和1.13倍（雄蛾）；当温从30℃升高到35℃时，虽然呼吸速率仍继续增加，但由于寿命大幅度缩短，蛾期呼吸代谢的能量消耗反而降低25.3%（雌蛾）和32.5%（雄蛾）（表3）。

表3 棉铃虫成虫期在不同温度下的耗氧量和能量消耗*

Table 3 Oxygen consumption and energy expenditure of adults of the cotton bollworm at different temperatures

温 度 (℃) temp.		15	20	25	30	35
雌 蛾 female	寿 命 (天) life spans (days)	25.0	24.1	15.2	14.4	7.7
	氧 气 (毫升) oxygen (ml)	42.6	62.3	66.4	100.0	74.7
	能 量 (焦耳) energy (J)	887.8	1298.3	1382.7	2083.7	1556.6
雄 蛾 male	寿 命 (天) life spans (days)	26.0	20.9	16.1	14.6	7.3
	氧 气 (毫升) oxygen (ml)	50.1	58.2	72.5	106.6	72.0
	能 量 (焦耳) energy (J)	1043.7	1212.6	1511.5	2221.3	1500.2

* 表中的数值是根据成虫在25℃下平均每天消耗的氧气和能量，成虫在不同温度下的代谢速率和寿命计算的。

The figures in the table were calculated according to the daily average oxygen consumption and energy expenditure of adults at 25℃, and to metabolic rates and life spans of adults at the temperatures indicated in the table.

根据呼吸资料分析，在25℃下，棉铃虫成虫期静止时通过呼吸消耗的能量约1,400焦耳（雌蛾）和1,500焦耳（雄蛾），既然交配与否对美洲棉铃虫(*H. zea*)的呼吸代谢并无明显的影响(Edwards, 1970)，上述估测值可以代表有正常性行为的棉铃虫(*H. armigera*)成虫在该温度下的最低呼吸消耗。用热量法测定的结果表明，棉铃虫成虫期的能源来自两方面，一是取食（雌、雄蛾摄入的能量分别在4,700焦耳和5,200焦耳左右），一是虫体本身贮存物质的动用（雌、雄蛾本身减少的能量分别约为1,500焦耳和1,100焦耳）。成虫期的排泄物没有测定。主要的能量输出是雌蛾产卵（平均约800焦耳）。因此，成虫一生（包括活动和静止）通过呼吸消耗的总能量约5,400焦耳（雌蛾）和6,400焦耳（雄蛾），两性成虫在静止时呼吸消耗的能量还不到其中的 $1/4$ ，其余 $3/4$ 的能量均为成虫期进行的各种活动所消耗。棉铃虫蛾期的活动主要是飞行，取食、交配、产卵等活动虽然也要消耗能量，但这些活动都与飞行有关，它们本身消耗的能量并不多，估计不超过成虫全部活动消耗的5%，棉铃虫蛾一生飞行活动消耗的能量约在3,900焦耳（雌蛾）—4,600焦耳（雄蛾）之间。

需要说明的是，在估计静止成虫的呼吸消耗时，我们用了“积加法”，即以最低的代谢水平为基础，逐一加上有关因素作用下的耗氧量，没有考虑各因素作用之间的“可重叠性”，这种估测值很可能是偏高的，棉铃虫成虫期静止时通过呼吸实际消耗的能量可能还要少些。

参 考 文 献

- 吴坤君 1980 棉铃虫的人工饲料。昆虫知识 17 (1) : 36—37。
- 吴坤君、陈玉平、李明辉 1980 温度对棉铃虫实验种群生长的影响。昆虫学报 23 (4) : 358—367。
- Bauman, T. R., L. L. Glenboski, A. E. S. Mostafa and E. A. Cross 1978 Respiratory rates of the organ-pipe mud-dauber *Trypoxyylon politum* (Hymenoptera: Sphecoidea). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71 (6) : 869—875.
- Edwards, L. J. 1970 Oxygen consumption by the corn earworm, *H. zea*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63 (3) : 773—777.
- Miller, P. L. 1982 Respiration. In *The American Cockroach*, by Bell, W. J. & K. G. Adiyodi (eds). Chapman & Hall, New York. P.87—116.
- Rajagopal, P. K. and E. Bursell 1966 The respiratory metabolism of resting tsetse flies. *J. Insect Physiol.* 12 (3) : 287—297.
- Southwood, T. R. E. 1978 Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations. Halsted Press, New York. P.470—476.
- Sutherland, D. J. 1982 Rhythms. In *The American Cockroach*, by Bell, W. J. & K. G. Adiyodi (eds). Chapman & Hall, New York. P.247—273.
- Wiegert, R. G. (ed.) 1976 Ecological Energetics. Dowden Hutchinson & Ross Inc. Stroudsburg, Pa. P.156

RESPIRATORY METABOLISM OF THE ADULTS OF THE COTTON BOLLWORM,*HELIOTHIS ARMIGERA*, AND ITS ENERGY EXPENDITURE

Wu Kuenchun Gong Peiyu Li Xiuzhen

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

Respiratory metabolism of resting moths of the cotton bollworm (*H. armigera*) was determined at 25°C with a Gilson Differential Respirator. Metabolic rates ($\mu\text{l O}_2/\text{mg wet weight/h}$) of both females and males throughout their lives exhibited U-shaped curves and showed marked circadian rhythms. Oxygen consumption of these moths was also measured at different temperatures, after feeding, in the dark, during hungry and flying periods. It was estimated that the resting female and male adults consumed, on the average, about 66.0 ml and 72.5 ml O_2 respectively in their whole life spans at 25°C. Since they had a mean respiratory quotient of 0.94 the energy lost through respiration was about 1400 Joules (J) or 330 Calories(Cal) for female and 1500 J or 360 Cal for male, which were less than 1/4 of their total respiration expenditure when they were active and at rest.