



两种果蝇蛹期寄生蜂的冷、热昏迷反应

刘田田¹, 陈金琳², 陈飞¹, 高欢欢³, 习新强^{1,*}

(1. 南京大学生命科学学院生态学系, 南京 210000; 2. Department of Biology, University of Oxford, Oxfordshire OX1 3SZ, UK;
3. 山东省农业科学院植物保护研究所, 济南 250000)

摘要:【目的】在高温或低温环境中,昆虫的神经和肌肉系统会暂时丧失功能进入可逆的昏迷状态,超过引发昏迷状态阈值的极端温度以及过长时间的昏迷状态会导致昆虫死亡。本研究旨在探究两种寄生蜂毛锤角细蜂 *Trichopria drosophilae* 和蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoideus vindemiae* 的冷、热昏迷状态,以更全面地理解气候变化对寄生蜂的影响。【方法】观察羽化 24 h 内的毛锤角细蜂和蝇蛹金小蜂成蜂在 4 °C 低温及 38 和 42 °C 高温环境中进入昏迷状态的时间、从昏迷状态恢复的时间,以及昏迷处理 60 和 120 min 后转移到 25 °C 环境中恢复运动能力的个体的比例,并统计了存活个体的寿命。【结果】在 4 °C 低温环境下,毛锤角细蜂成蜂比蝇蛹金小蜂成蜂在更短的时间内进入昏迷状态,并且它们需要更长的时间从冷昏迷状态中恢复过来。38 和 42 °C 高温环境中,毛锤角细蜂成蜂全部丧失运动能力,在 38 °C 昏迷 60 和 120 min 后均约有 27% 的个体死亡;而在 42 °C 昏迷 60 和 120 min 后分别约有 15% 和 38% 的个体死亡;38 °C 高温不会致蝇蛹金小蜂成蜂出现昏迷,42 °C 高温导致约 35% 蝇蛹金小蜂成蜂丧失运动能力,且丧失运动能力 60 和 120 min 的个体在解除高温胁迫后全部死亡,这表明蝇蛹金小蜂成蜂没有像毛锤角细蜂成蜂一样通过昏迷度过高温胁迫。我们还发现,从冷昏迷状态恢复后的两种寄生蜂成蜂的寿命未受影响,但从热昏迷恢复的两种寄生蜂成蜂的寿命显著变短,并且毛锤角细蜂成蜂的寿命受影响程度更大。【结论】这些结果说明在极端温度环境中,蝇蛹金小蜂成蜂比毛锤角细蜂成蜂保持更长时间的活动状态,并且高温对蝇蛹金小蜂的寿命等影响较小。研究结果为气候变化背景下利用这两种寄生蜂开展果蝇类害虫的生物防治提供了参考。

关键词: 气候变暖; 极端温度; 温度适应性; 生物防治; 果蝇寄生蜂

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2025)01-0089-09

Chill and heat coma of two pupal *Drosophila* parasitoids

LIU Tian-Tian¹, CHEN Jin-Lin², CHEN Fei¹, GAO Huan-Huan³, XI Xin-Qiang^{1,*} (1. Department of Ecology, School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210000, China; 2. Department of Biology, University of Oxford, Oxfordshire OX1 3SZ, UK; 3. Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250000, China)

Abstract: 【Aim】In high or low temperature environment, insects enter a reversible coma state due to the temporally shutdown of neural and muscular systems. Extreme temperatures beyond the threshold to induce chill- or heat-coma state and prolonged coma state could result in the death of insects. This study aims to explore the chill- and heat-coma states of two parasitoid wasps *Trichopria drosophilae* and *Pachycrepoideus vindemiae*, so as to improve our knowledge of how climate change affects parasitoid wasps. 【Methods】We observed the time to enter and recover from coma states of *T. drosophilae* and *P. vindemiae* adults newly emerged within 24 h at the low temperature of 4 °C and high temperatures of 38

and 42 °C, the proportion of individuals with mobility recovered at 25 °C after 60- and 120-min of coma treatment. The longevity of individuals surviving at low and high temperatures was counted. 【Results】 *T. drosophilae* adults entered chill-coma state sooner than *P. vindemiae* adults under 4 °C environment and required longer time to recover from immobility. All *T. drosophilae* adults lost mobility under 38 and 42 °C environments, 27% of the individuals died after 60- and 120-min coma at 38 °C, and 15% and 38% of the individuals died after 60- and 120-min of coma at 42 °C, respectively. By contrast, none of *P. vindemiae* adults lost mobility in 38 °C environment while 42 °C treatment rendered 35% of adult *P. vindemiae* motionless and all of those lost mobility for 60- and 120-min died after the heat treatment, indicating that *P. vindemiae* adults are less likely to survive under high temperature stress via heat-coma state. We also discovered that the adult longevity of the two parasitoid wasps recovered from chill-coma was not affected, yet the adult longevity of the two parasitoid adult wasps recovered from heat-coma was significantly reduced, and *T. drosophilae* adults suffered a greater reduction in longevity. 【Conclusion】 These results suggest that *P. vindemiae* adults keep active for a longer period of time and have a smaller decrease in longevity than *T. drosophilae* adults in extreme temperature environment. These results are helpful in designing biocontrol protocols using the studied two parasitoid wasps to reduce the damage by *Drosophila* flies in changing climate.

Key words: Climate warming; extreme temperatures; temperature adaptation; biological control; *Drosophila* parasitoid wasps

昆虫作为变温动物,温度是限制其种群增长的关键因子之一(Mirth *et al.*, 2021)。极端高温或低温常常会导致昆虫的神经肌肉功能丧失,从而进入昏迷(coma)状态(Hazell *et al.*, 2010; Findsen *et al.*, 2014)。这种昏迷状态可以使昆虫避免耗费过多的能量用于修复极端温度引发的细胞损伤从而度过短暂的温度胁迫(Neven, 2000)。昆虫是否能从昏迷恢复到正常的生理状态则取决于高温和低温的强度及其持续时间(MacMillan and Sinclair, 2011; Findsen *et al.*, 2014; González-Tokman *et al.*, 2020)。进入昏迷状态的温度阈值以及昆虫从昏迷状态恢复所需的时间等是衡量昆虫对抵御极端温度环境能力的指标(Rodgers *et al.*, 2010; Findsen *et al.*, 2014)。寄生蜂通常体型较小,对极端温度比较敏感(Gillooly *et al.*, 2001)。因为寄生蜂是生物防治中常用的天敌昆虫,已有大量研究探究了温度对寄生蜂幼虫的生长发育以及它们与宿主的物候匹配度等的影响(Stireman *et al.*, 2005; Jeffs and Lewis, 2013)。探究寄生蜂成蜂发生冷、热昏迷反应的温度阈值、恢复时间以及后果等可以更好地预测气候变化对寄生蜂类天敌昆虫的影响,制定更高效的生防手段(Hughes *et al.*, 2010; Jeffs and Lewis, 2013)。

寄生蜂对高、低温度的耐受阈值是决定其分布范围的重要参数(Hance *et al.*, 2007),而冷、热昏迷的发生也是衡量昆虫温度耐受性的常用指标

(Jørgensen *et al.*, 2020)。事实上,利用低温暂时麻醉寄生蜂,进而在不杀死它们的情况下,对其实施切除产卵器等处理是昆虫研究中常用的技术手段,因此低温所引发的昏迷受到了学界较多的关注(MacMillan and Sinclair, 2011),对低温的耐受阈值也常作为昆虫分布北限的决定因素(Noyes, 2019; Herz *et al.*, 2021)。目前关于气候变暖的控制实验中增温幅度通常在2~4 °C以内(Marion *et al.*, 1997; 牛书丽等, 2007)。这是气候变化模型所预测的未来一段时间内气温升高的平均幅度,这样的增温多不会引发昆虫的昏迷状态。然而,夏季极端高温事件频发也已经变成了未来气候的主要特征之一,也逐渐变成影响昆虫适合度的重要气候因子(Duffy *et al.*, 2022)。因此,综合考虑同种昆虫冷、热昏迷的发生及其影响可以更准确地评估昆虫对极端温度的耐受性。此外,目前相关的研究中大多仅检验了引发冷、热昏迷的温度阈值,而寄生蜂从昏迷状态恢复后,寿命是否显著下降仍不清楚,这在一定程度上限制了我们关于极端气候如何影响寄生蜂适合度的认识(Jørgensen *et al.*, 2020; Schou *et al.*, 2022)。

对极端温度的耐受性除了影响物种的分布范围外,也会影响群落内多种寄生蜂种群数量的季节动态(Tougeron *et al.*, 2020)。寄生蜂是一类多样性极高的昆虫(Hawkins, 1994; Forbes *et al.*, 2018),同一群落中有着相同宿主的寄生蜂会出现在不同的季

节(Hood *et al.*, 2021)。寄生蜂种群的季节性波动常被认为是由于竞争宿主资源而产生的分化(Hawkins, 1990; Yu *et al.*, 1990)。另一方面,多种寄生蜂对温度耐受性的差异也可能直接决定了它们的发生期和在不同季节的多度(Sorribas *et al.*, 2010)。例如:印巴黄蚜小蜂 *Aphytis melinus* 常被用于防治柑橘园里的红圆蚧 *Aonidiella aurantii*。在地中海盆地,印巴黄蚜小蜂在温暖的季节里相对多度更高,而在相对凉爽的季节里同属的金黄蚜小蜂 *Aphytis chrysomphali* 相对多度更高,这可能是由于印巴黄蚜小蜂与金黄蚜小蜂和梨园蚧恩蚜小蜂 *Encarsia perniciosi* 等本地种的竞争中处于劣势(Yu *et al.*, 1990),也可能是因为印巴黄蚜小蜂对低温的耐受性更差所致(Sorribas *et al.*, 2010)。因此,实验检验多种寄生蜂对温度的耐受性差异可以更好地揭示影响它们季节性种群数量动态的生物与非生物环境机制,也会为利用多种寄生蜂联合开展生物防治提供重要参考(van Heerwaarden and Kellermann, 2020)。

毛锤角细蜂 *Trichopria drosophilae* 和蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoides vindemiae* 是全球广布的两种果蝇蛹期寄生蜂,随着斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* 逐渐入侵到世界多个区域,这两种寄生蜂被广泛用于果蝇类害虫的生物防治(Wang *et al.*, 2016a)。根据目前已有的报道,蝇蛹金小蜂可以分布在瑞士、丹麦和加拿大等地,而毛锤角细蜂已知的北限是德国(Noyes, 2019; Herz *et al.*, 2021),这可能是因为蝇蛹金小蜂以幼虫或蛹的形式越冬,而毛锤角细蜂则以接近成蜂的状态越冬(Amiresmaeili *et al.*, 2020; Häner *et al.*, 2022)。有研究探究了这两种寄生蜂成蜂对低温的耐受性(Wang *et al.*, 2018; Amiresmaeili *et al.*, 2020),但两种寄生蜂成蜂对极端高温的耐受性差异尚缺乏研究。本研究检验了4℃低温及38和42℃高温共3种温度环境下,蝇蛹金小蜂和毛锤角细蜂进入昏迷状态所需的时间以及昏迷持续时间对它们存活率以及寿命的影响,以它们在温度胁迫下的昏迷反应等为指标,揭示二者对极端温度的不同的耐受能力,旨在补充我们对这两种寄生蜂种群在分布范围和季节数量动态等方面的综合认识。

1 材料与方法

1.1 虫源

本研究中我们用黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 作为毛锤角细蜂和蝇蛹金小蜂的宿主,3种昆虫均

由山东省农业科学院于2019年采集于济南市南部山区的仲宫葡萄实验基地,之后在温度为(25±1)℃的养虫室中饲养。本研究中,我们在纱网制成的养虫笼里繁殖果蝇,我们把由玉米面、酵母粉、蔗糖等配制成的饲料装入塑料四方瓶供果蝇产卵,2 d后取出四方瓶。6~7 d之后四方瓶壁开始有果蝇化蛹,我们随即向四方瓶中分别引入两种寄生蜂成蜂进行寄生蜂的扩繁。

1.2 高温与低温处理

本实验设置了4℃低温以及42和38℃两个高温处理,分别模拟冬季和夏季田间寄生蜂成蜂可能面临的极端温度。我们将同一批当天羽化的毛锤角细蜂和蝇蛹金小蜂单独置于1.5 mL的塑料离心管中,置于不同的温度下实施高、低温处理。管口塞上蘸有20%蔗糖水的棉球为寄生蜂提供食物。3种温度梯度下,每种寄生蜂分别随机选取40对雌、雄成蜂开展实验。所有处理均在人工气候箱(宁波江南仪器厂生产, RZX-436型)中实现,相对湿度为60%~70%,光周期为14L:10D。

1.2.1 寄生蜂陷入昏迷的时间:由于低温处理中,两种寄生蜂会在1 h以内丧失运动能力,我们在低温处理开始后每隔5 min检查1次寄生蜂的状态。而高温处理中两种寄生蜂进入昏迷状态所需时间相对较长,所以在高温处理开始后,我们每隔30 min检查1次寄生蜂的状态。寄生蜂活动状态时一般以六足攀附在离心管壁,当发现有寄生蜂掉落管底且足与翅无法收缩,我们摇晃离心管,如果昆虫仍未见活动则确认它们丧失了运动能力,并记录每头昆虫丧失运动能力的时间。考虑到在中国北方地区这两种寄生蜂活动的季节,每天连续高温和低温通常不会超过8 h,在本实验中我们将高、低温处理下8 h未丧失运动能力的个体视为不发生昏迷。

1.2.2 寄生蜂昏迷苏醒所需时间以及死亡率:由于毛锤角细蜂在各处理中所有个体均丧失了运动能力,为了检验高、低温下持续丧失运动能力的时间对寄生蜂恢复运动所需时间和存活率的影响,我们在每个温度处理中,从丧失运动能力的40对个体中,随机选20对个体在其丧失运动能力后继续经历1或2 h的高、低温处理。由于蝇蛹金小蜂在38℃的高温下未有个体丧失运动能力,而在42℃的环境中,有28头个体在8 h内丧失了运动能力,其中分别有13和15头个体在丧失运动能力后继续经历了1和2 h的温度处理。持续温度处理结束后我们立即将寄生蜂转移到温度设置为25℃的人工气候箱

中,待寄生蜂能够站起来活动时认为其从昏迷状态恢复,连续观察 12 h 后未苏醒的个体视为已经死亡。

1.2.3 寄生蜂寿命:为进一步探究从高、低温环境中,丧失运动能力 60 和 120 min 后恢复过来的两种寄生蜂的寿命是否受到显著的影响,我们将不同温度环境下处理后幸存的寄生蜂成蜂置于人工气候箱中,温度设置为 25 ℃,向其提供 20% 的蔗糖水。每隔 24 h 检查 1 次这些寄生蜂的存活状态,统计每头成蜂在温度处理结束后能够存活的天数,直至全部寄生蜂死亡。同时我们统计了始终在 25 ℃ 适温环境下培养的两种寄生蜂各 20 对个体的存活天数,将其视作寄生蜂成蜂的正常寿命。将温度处理后成蜂的寿命与同种寄生蜂的正常寿命进行比较,检验从高温或低温处理中存活下来的寄生蜂的寿命是否显著缩短。因为在 38 ℃ 的环境中未有蝇蛹金小蜂丧失运动能力,而 42 ℃ 环境下丧失运动能力的蝇蛹金小蜂全部未能恢复运动。故在本实验中,我们检验了那些在 38 和 42 ℃ 环境下处理了 480 min 仍未昏迷的蝇蛹金小蜂个体的寿命。

1.3 数据分析

我们采用双因素方差分析分别检验了 3 种温度处理中,毛锤角细蜂和蝇蛹金小蜂的雌、雄个体进入昏迷状态的时间是否存在显著差异。我们采用了三因素方差分析,检验了在 3 种温度处理中,经历 1 和 2 h 的昏迷状态后,两种寄生蜂的雌、雄成蜂在 25 ℃

环境下恢复至正常状态所需的时间,及其与在 25 ℃ 环境中饲养的个体相比的寿命减少量是否具有显著差异。经 Shapiro-Wilk 方法检验表明,上述方差分析拟合后残差均符合正态分布 ($W > 0.98$, $P > 0.38$),Bartlett 方差齐性检验分析表明,处理之间的总体方差相等 ($\chi^2 < 5.16$, $P > 0.18$)。此外,我们采用残差为二项分布的广义线性模型,分析了在 3 种温度梯度下,经历 1 或 2 h 的昏迷状态后,两种寄生蜂的存活率是否存在显著差异。

2 结果

在 4 ℃ 低温下,毛锤角细蜂成蜂显著早于蝇蛹金小蜂成蜂进入冷昏迷状态 ($F_{1,156} = 79.73$, $P < 0.0001$)。在 38 ℃ 的高温下,毛锤角细蜂成蜂经过 (255 ± 64) min 后全部进入了热昏迷状态,而 38 ℃ 下经过 480 min 处理后蝇蛹金小蜂成蜂仍未见有个体丧失运动能力(图 1: B)。42 ℃ 下毛锤角细蜂成蜂较 38 ℃ 更快进入热昏迷状态 ($F_{1,156} = 152.6$, $P < 0.0001$)(图 1: C), 42 ℃ 温处理 480 min 后, 35% 的蝇蛹金小蜂成蜂也丧失了运动能力,所需时间显著长于毛锤角细蜂成蜂 ($F_{1,104} = 575.9$, $P < 0.0001$)(图 1: C)。3 种温度环境下,两种寄生蜂成蜂的雌、雄个体进入昏迷状态的时间无显著差异 ($F_{1,268} = 0.51$, $P = 0.48$)。

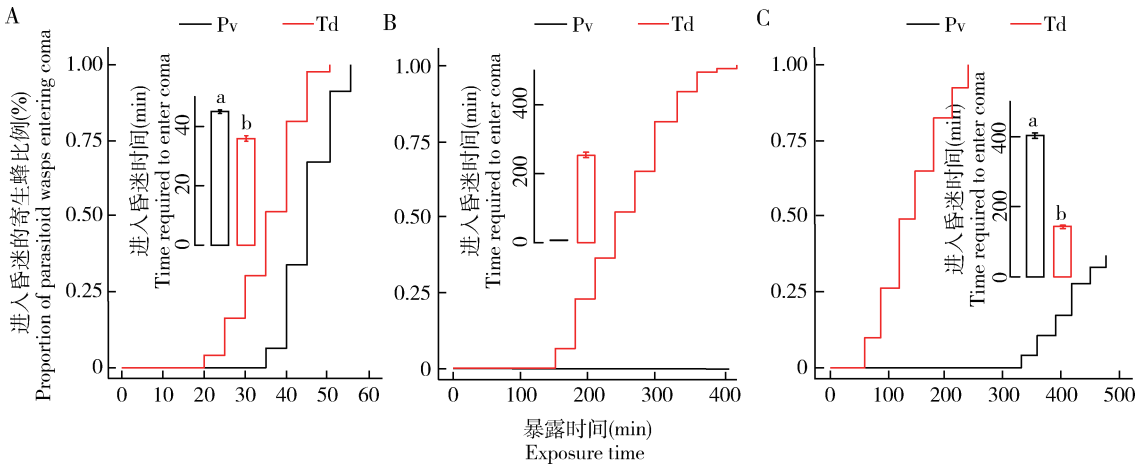


图 1 在 4 ℃ (A), 38 ℃ (B) 和 42 ℃ (C) 下暴露不同时间时蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoideus vindemiae* (Pv) 和毛锤角细蜂 *Trichopria drosophilae* (Td) 成蜂进入昏迷状态的比例

Fig. 1 Proportions of *Pachycrepoideus vindemiae* (Pv) and *Trichopria drosophilae* (Td) adults entering coma at different time after exposure to 4 ℃ (A), 38 ℃ (B) and 42 ℃ (C)

图中数据为平均值 ± 标准误;柱上不同小写字母代表不同处理间的差异显著性 ($P < 0.05$, LSD 检验);图 2–4 同。Data in the figure are mean ± SE. Different letters above bars indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$, LSD test). The same for the Figs. 2–4.

低温环境中蝇蛹金小蜂成蜂从冷昏迷状态中恢复所需的时间显著短于毛锤角细蜂成蜂 ($F_{1,152} =$

676.1, $P < 0.0001$), 并且处于低温下昏迷 120 min 的个体,被转移至 25 ℃ 后恢复运动所需的时间显著

长于昏迷 60 min 的个体 ($F_{1,156} = 75.75$, $P < 0.0001$) (图 2: A)。经历 38 °C 高温处理的毛锤角细蜂成蜂恢复所需的时间显著短于经历 42 °C 高温处理的个体 ($F_{1,113} = 14.03$, $P < 0.001$), 经历 42 °C 高温处理的毛锤角细蜂成蜂比经历 38 °C 高温处理的个体平均多需要 86 min 才能在室温中恢复运动, 且高温昏迷 120 min 的个体需要更长时间才能恢复运动 ($F_{1,112} = 84.77$, $P < 0.001$) (图 2: B) (图 2: C)。此外, 毛锤角细蜂雌性和雄性个体在冷昏迷与热昏迷中恢复所需的时间均无显著差异 ($F_{1,237} = 0.012$, $P = 0.91$)。

4 °C 处理下, 昏迷 60 和 120 min 均未见有寄生蜂死亡 (图 3: A)。38 °C 对两种寄生蜂成蜂的死亡

率有显著的差异性影响 ($Z = 3.21$, $P < 0.001$) : 蝇蛹金小蜂成蜂在该温度下处理 60 和 120 min 未见死亡个体; 而毛锤角细蜂成蜂约有 27% 的个体在丧失运动能力并在持续高温处理 60 min 或者 120 min 后死亡, 其中雌、雄个体的死亡率未表现出显著差异 ($Z = 0.37$, $P = 0.72$) (图 3: B)。42 °C (480 min 内) 环境中丧失运动能力后持续处理的时间长度对蝇蛹金小蜂成蜂的死亡率无显著影响 ($Z = 0.28$, $P = 0.78$), 昏迷处理 60 和 120 min 后约有 35% 的蝇蛹金小蜂成蜂个体死亡, 与毛锤角细蜂成蜂个体在 42 °C 下处理 120 min 的平均死亡率无显著差异 ($Z = 0.003$, $P = 0.99$)。但该温度下昏迷的处理时间为 120 min 时, 毛锤角细蜂成蜂的死亡率显著提

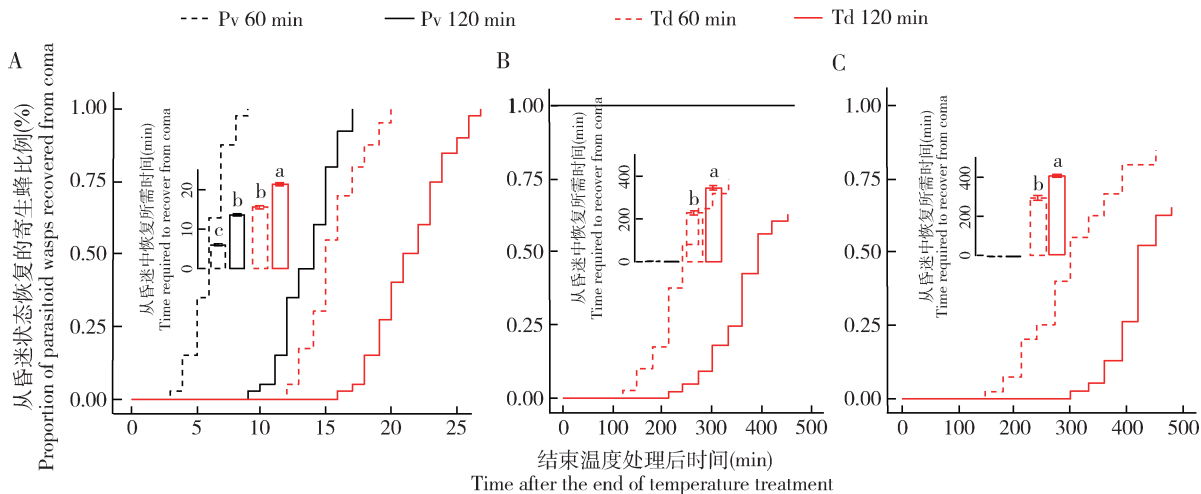


图2 在 4 °C (A), 38 °C (B) 和 42 °C (C) 下昏迷 60 和 120 min 的蝇蛹金小蜂 (Pv) 和毛锤角细蜂 (Td) 成蜂被转移到 25 °C 后随时间从昏迷中恢复的比例

Fig. 2 Proportions of *Pachycrepoideus vindemiae* (Pv) and *Trichopria drosophilae* (Td) adults recovering from coma over time after being transferred to 25 °C environments, which have been comatose for 60 and 120 min at 4 °C (A), 38 °C (B) and 42 °C (C)

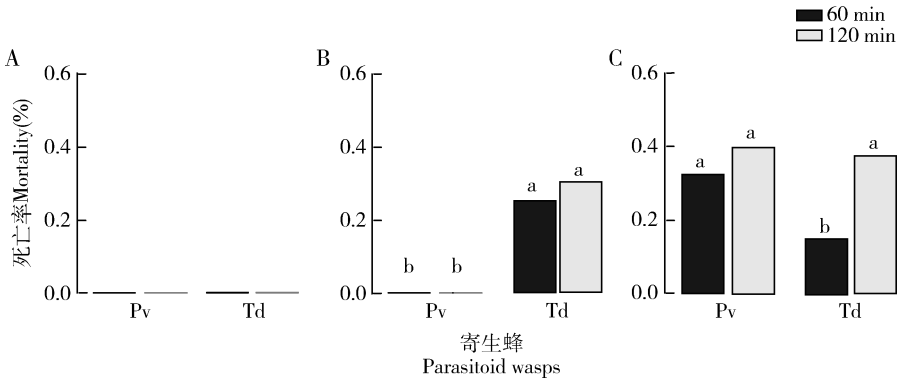


图3 蝇蛹金小蜂 (Pv) 和毛锤角细蜂 (Td) 成蜂在 4 °C (A), 38 °C (B) 和 42 °C (C) 处理下昏迷 60 和 120 min 后的死亡率

Fig. 3 Mortality rates of *Pachycrepoideus vindemiae* (Pv) and *Trichopria drosophilae* (Td) adults after experiencing 60- and 120-min coma under 4 °C (A), 38 °C (B) and 42 °C (C) treatments

高 ($Z = 2.11$, $P = 0.022$) (图 3: C)。

与一直在 25 °C 环境中饲养的寄生蜂相比, 经历过 4 °C 低温处理的两种寄生蜂成蜂的寿命未见显著缩短 ($F_{3,152} = 0.4123$, $P = 0.7444$) (图 4: A)。经历过 38 °C 高温处理的毛锤角细蜂成蜂寿命显著低于一直在 25 °C 环境中饲养的个体 ($F_{1,62} = 33.68$, $P < 0.0001$) (图 4: B), 而蝇蛹金小蜂成蜂在 38 °C 下处理 480 min 后, 寿命未受到显著影响 ($F_{1,87} = 1.15$,

$P = 0.29$) (图 4: B)。42 °C 高温显著降低了两种寄生蜂成蜂寿命 ($F_{3,113} = 53.06$, $P < 0.001$)。在 38 和 42 °C 两种温度处理中, 高温下昏迷的时间长度并未显著改变毛锤角细蜂成蜂存活个体的寿命 (38 °C: $F_{1,54} = 3.15$, $P = 0.081$; 42 °C: $F_{1,55} = 3.10$, $P = 0.084$)。此外, 高温对两种寄生蜂雌、雄个体寿命的影响也无显著差异 (38 °C: $F_{1,132} = 0.28$, $P = 0.61$; 42 °C: $F_{1,105} = 0.11$, $P = 0.74$)。

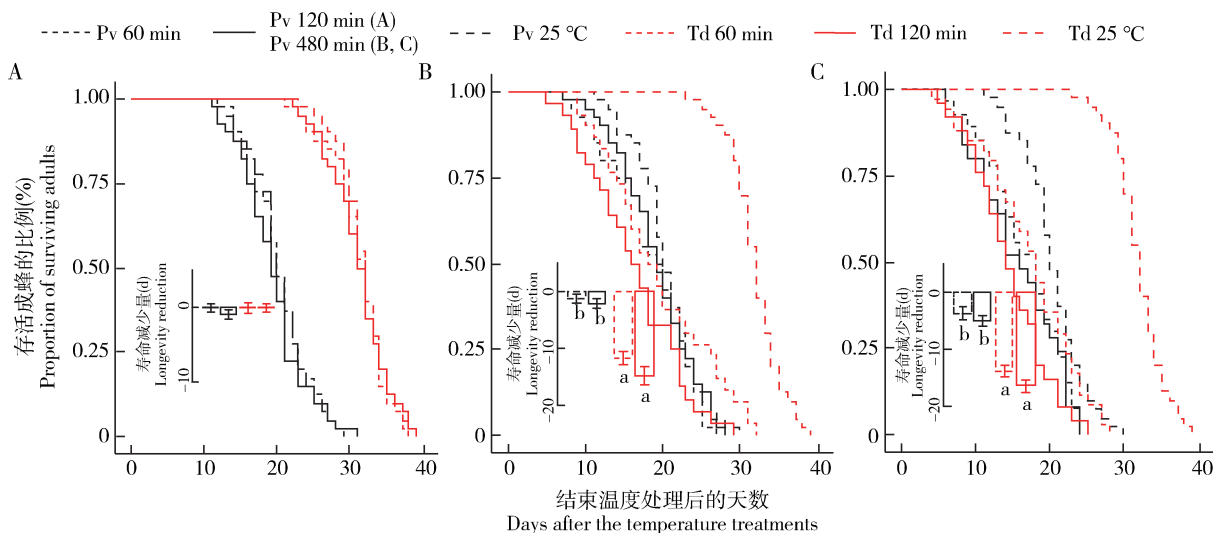


图 4 经历 4 °C (A), 38 °C (B) 和 42 °C (C) 处理后幸存蝇蛹金小蜂 (Pv) 和毛锤角细蜂 (Td) 成蜂在 25 °C 环境下随时间而存活的比例

Fig. 4 Proportions of surviving *Pachycrepoideus vindemiae* (Pv) and *Trichopria drosophilae* (Td) adults over time under 25 °C environment after experiencing 4 °C (A), 38 °C (B) and 42 °C (C) treatments

因为 38 °C 处理中未发现蝇蛹金小蜂成蜂昏迷, 而 42 °C 处理中所有丧失运动能力的蝇蛹金小蜂成蜂未能恢复运动, 故在 B 和 C 两幅图中展示的是经过 8 h 处理而未死亡的蝇蛹金小蜂的存活情况。柱状图表示低、高温处理后的寄生蜂寿命与始终在 25 °C 饲养下的同种寄生蜂成蜂寿命的差值。Because no Pv adults lost mobility in 38 °C treatment and no Pv adults in 42 °C treatment recover from immobility, the survival rate of individuals that experienced 8-h heat treatment was shown in panel B and C. Bar graphs show the differences in adult longevity between the surviving parasitoid wasps in cold and heat treatments and those reared at 25 °C.

3 讨论

本研究通过室内模拟实验检验了在极端温度下, 两种果蝇蛹期寄生蜂成蜂冷、热昏迷状态的发生与恢复时间及恢复后个体的寿命情况。总体而言, 蝇蛹金小蜂成蜂比毛锤角细蜂成蜂对极端低温和高温都有着更强的适应性, 表现在蝇蛹金小蜂成蜂进入昏迷所需的时间更长 (图 1), 且从昏迷状态中恢复的时间更短 (图 2), 死亡率更低 (图 3), 并且极端温度对其寿命的影响也小于毛锤角细蜂 (图 4)。此外, 毛锤角细蜂有部分个体通过可恢复的热昏迷状态度过高温, 而我们未观察到蝇蛹金小蜂通过热昏迷来度过高温胁迫, 表明两种寄生蜂可能在应对热

胁迫的策略有所差异, 也可能是 42 °C 下持续热昏迷 60 min 已经超过蝇蛹金小蜂能自我恢复的阈值。实验结果在一定程度上提升了我们对于两种寄生蜂耐受极端温度环境的认识, 也为利用两种寄生蜂开展生物防治提供了一定的科学依据。

本研究表明, 蝇蛹金小蜂在冷、热昏迷相关的指标上都表现出比毛锤角细蜂更强的极端温度耐受性, 并未支持之前提出的昆虫可能在冷、热耐受性方面存在权衡的假设 (Willi and Van Buskirk, 2022)。首先, 这可能是由于昆虫进入冷、热昏迷的机制是不一样的, 冷昏迷是由于低温下昆虫体内各种代谢过程不同程度减慢造成 (Amiresmaeli et al., 2020)。高温导致需氧量增加而吸氧量不足常引发水生昆虫昏迷 (Pörtner, 2001; González-Tokman et al., 2020),

而高温导致的神经系统受损是陆生昆虫发生昏迷的主要原因 (Robertson, 2004)。在本研究中, 蝇蛹金小蜂成蜂较小的体型可能使得它们具有更为简单的神经系统, 可以在更高的温度环境下支配肌肉的活动而不发生昏迷。通常体型小的昆虫对短时间的高温有更强的耐受性 (Tseng *et al.*, 2018), 但它们对长时间高温的耐受性较差 (Peralta-Maraver and Rezende, 2021)。另一方面, 毛锤角细蜂是卵育型寄生蜂, 它们新羽化的个体在短时间内会有大量的卵发育成熟, 这一时期的代谢速度较快, 可能更容易被极端温度环境所打乱而出现昏迷甚至是死亡 (Cox *et al.*, 2010; Marshall and Sinclair, 2010), 但上述的机制是否具有普适性尚需进一步的探究。

温度是制约昆虫分布范围的关键环境因子, 温度的限制作用体现在昆虫发育的各个阶段。以往的研究发现幼虫阶段, 蝇蛹金小蜂对高温和低温有着更高的耐受性, 蝇蛹金小蜂的幼虫可以在高达 32.8 °C 的持续高温环境中完成发育, 而毛锤角细蜂的幼虫在持续 29.6 °C 的高温环境下不能完成发育 (Wang *et al.*, 2018)。本研究发现在 38 °C 的高温会使毛锤角细蜂 27% 的个体死亡 (图 3: B), 而蝇蛹金小蜂在 38 °C 时全部个体甚至都没有丧失运动能力 (图 1: B); 在 42 °C 的环境中, 两种寄生蜂成蜂的死亡率差异不大 (图 3: C), 但蝇蛹金小蜂存活下来的个体均未丧失运动能力 (图 2: C), 意味着它们可以在 42 °C 的高温下, 继续搜寻宿主并完成产卵过程。并且从热处理中恢复的毛锤角细蜂的寿命受影响程度也显著大于蝇蛹金小蜂。这些结果从成蜂耐受性的角度解释了蝇蛹金小蜂的分布范围要比毛锤角细蜂更广 (Knoll *et al.*, 2017)。但本研究结果也表明, 高温处理中丧失运动能力的蝇蛹金小蜂成蜂转移至室温后全部死亡了 (图 2: C), 这表明它们通过热昏迷度过高温胁迫的潜力有限。考虑到在 42 °C 的高温处理 480 min 结束之前, 持续有蝇蛹金小蜂成蜂丧失运动能力, 这意味着更长时间的高温胁迫有可能会大幅度提高其死亡率。此外, 与 Wang 等 (2018) 研究内容不同的是, 在我们的实验中, 观察到寄生蜂成蜂丧失运动能力后最多只在极端高、低温环境下生活 2 h, 就将其转移至 25 °C 的环境中观察其恢复情况, 实验条件的不同使得我们无法评判寄生蜂成蜂的耐受范围是否显著高于其幼虫。

两种寄生蜂耐受极端温度的能力的差异, 在一定程度上也可以解释它们的季节动态 (Le Lann *et al.*, 2011)。在北半球, 夏季果园里蝇蛹金小蜂常占

优势, 而在春秋季节毛锤角细蜂数量更多 (Knoll *et al.*, 2017)。尽管有研究从两种寄生蜂的竞争等方面给出了一定的解释, 因为蝇蛹金小蜂是外寄生蜂, 两种寄生蜂同时存在时, 蝇蛹金小蜂通常具有更强的竞争力, 并认为竞争可能在一定程度上导致了二者的季节分化 (Wang *et al.*, 2016a)。而本研究结果表明, 对温度耐受性的差异可能也是使得毛锤角细蜂在夏季不常见的重要原因之一。近些年, 因为毛锤角细蜂相比蝇蛹金小蜂具有更强的宿主专一性, 不会寄生食蚜蝇等有益的双翅目宿主, 而被认为更适合防治果蝇类害虫 (Wang *et al.*, 2016b; Zhang *et al.*, 2021)。但本研究发现, 夏季短时间的极端高温就会使它们发生昏迷, 并大幅度减少其寿命 (图 4: B, C), 因此它们可能不适合在高温的夏季用于防治果园里的果蝇类害虫。

增温所引发的寄生蜂与宿主发育的不同步性已经受到诸多关注, 并被认为这种不同步性导致了害虫的暴发 (Stireman *et al.*, 2005)。果蝇作为遗传学和发育生物学的模式生物, 有诸多研究报道了它们的冷、热昏迷反应 (Mori and Kimura, 2008)。尽管目前因为实验中温度环境设置等多有不同, 但多项研究都发现黑腹果蝇等常见果蝇普遍存在冷、热昏迷反应, 只是在不同区域的基因型发生昏迷的极端温度阈值也往往存在差异 (Morin *et al.*, 1997)。未来的研究需要检验果蝇与备选寄生蜂天敌耐受高、低温的差异, 选择耐受性强于宿主的寄生蜂用于生物防治才能取得更好的效果 (Hughes *et al.*, 2010; Wetherington *et al.*, 2017; Mutamiswa *et al.*, 2018)。

致谢 感谢南京大学生命科学学院仲心同在实验阶段给予的帮助, 南京大学生命科学学院王华、张杨和黄子轩以及中山大学李远杰在论文撰写过程中提供了很有价值的意见。

参考文献 (References)

- Amiresmaeili N, Romeis J, Collatz J, 2020. Cold tolerance of the *Drosophila* pupal parasitoid *Trichopria drosophilae*. *J. Insect Physiol.*, 125: 104087.
- Cox RM, Parker EU, Cheney DM, Liebl AL, Martin LB, Calsbeek R, 2010. Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. *Funct. Ecol.*, 24(6): 1262 – 1269.
- Duffy K, Gouhier TC, Ganguly AR, 2022. Climate-mediated shifts in temperature fluctuations promote extinction risk. *Nat. Clim. Change*, 12(11): 1037 – 1044.

- Findsen A, Pedersen TH, Petersen AG, Nielsen OB, Overgaard J, 2014. Why do insects enter and recover from chill coma? Low temperature and high extracellular potassium compromise muscle function in *Locusta migratoria*. *J. Exp. Biol.*, 217(Pt 8): 1297 – 1306.
- Forbes AA, Bagley RK, Beer MA, Hippee AC, Widmayer HA, 2018. Quantifying the unquantifiable: Why Hymenoptera, not Coleoptera, is the most speciose animal order. *BMC Ecol.*, 18(1): 21.
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL, 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293(5538): 2248 – 2251.
- González-Tokman D, Córdoba-Aguilar A, Dáttilo W, Lira-Noriega A, Sánchez-Guillén RA, Villalobos F, 2020. Insect responses to heat: Physiological mechanisms, evolution and ecological implications in a warming world. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 95(3): 802 – 821.
- Hance T, van Baaren J, Vernon P, Boivin G, 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annu. Rev. Entomol.*, 52: 107 – 126.
- Häner N, Amiresmaeli N, Stähli N, Romeis J, Collatz J, 2022. Overwintering of two pupal parasitoids of *Drosophila* under natural conditions. *J. Therm. Biol.*, 106: 103231.
- Hawkins BA, 1990. Global patterns of parasitoid assemblage size. *J. Anim. Ecol.*, 59(1): 57 – 72.
- Hawkins BA, 1994. Pattern and Process in Host-Parasitoid Interactions. Cambridge University Press, Cambridge. 1 – 4.
- Hazell SP, Neve BP, Groutides C, Douglas AE, Blackburn TM, Bale JS, 2010. Hyperthermic aphids: Insights into behaviour and mortality. *J. Insect Physiol.*, 56(2): 123 – 131.
- Herz A, Dingeldey E, Englert C, 2021. More power with flower for the pupal parasitoid *Trichopria drosophilae*: A candidate for biological control of the spotted wing *Drosophila*. *Insects*, 12(7): 628.
- Hood GR, Blankinship D, Doellman MM, Feder JL, 2021. Temporal resource partitioning mitigates interspecific competition and promotes coexistence among insect parasites. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 96(5): 1969 – 1988.
- Hughes GE, Owen E, Sterk G, Bale JS, 2010. Thermal activity thresholds of the parasitic wasp *Lysiphlebus testaceipes* and its aphid prey: Implications for the efficacy of biological control. *Physiol. Entomol.*, 35(4): 373 – 378.
- Jeffs CT, Lewis OT, 2013. Effects of climate warming on host-parasitoid interactions. *Ecol. Entomol.*, 38(3): 209 – 218.
- Jørgensen LB, Robertson RM, Overgaard J, 2020. Neural dysfunction correlates with heat coma and CT_{max} in *Drosophila* but does not set the boundaries for heat stress survival. *J. Exp. Biol.*, 223(Pt 13): jeb218750.
- Knoll V, Ellenbroek T, Romeis J, Collatz J, 2017. Seasonal and regional presence of hymenopteran parasitoids of *Drosophila* in Switzerland and their ability to parasitize the invasive *Drosophila suzukii*. *Sci. Rep.*, 7: 40697.
- Le Lann C, Roux O, Serain N, Van Alphen JJM, Vernon P, Van Baaren J, 2011. Thermal tolerance of sympatric hymenopteran parasitoid species: Does it match seasonal activity? *Physiol. Entomol.*, 36(1): 21 – 28.
- MacMillan HA, Sinclair BJ, 2011. Mechanisms underlying insect chill-coma. *J. Insect Physiol.*, 57(1): 12 – 20.
- Marion GM, Henry GHR, Freckman DW, Johnstone J, Jones G, Jones MH, Lévesque E, Molau U, Mølgaard P, Parsons AN, Svoboda J, Virginia RA, 1997. Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Glob. Change Biol.*, 3(S1): 20 – 32.
- Marshall KE, Sinclair BJ, 2010. Repeated stress exposure results in a survival-reproduction trade-off in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Biol. Sci.*, 277(1683): 963 – 969.
- Mirth CK, Saunders TE, Amourda C, 2021. Growing up in a changing world: Environmental regulation of development in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 66: 81 – 99.
- Mori N, Kimura MT, 2008. Selection for rapid and slow recovery from chill- and heat-coma in *Drosophila melanogaster*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 95(1): 72 – 80.
- Morin JP, Moreteau B, Pétauy G, Parkash R, David JR, 1997. Reaction norms of morphological traits in *Drosophila*: Adaptive shape changes in a stenotherm circumtropical species? *Evolution*, 51(4): 1140 – 1148.
- Mutamiswa R, Chidawanyika F, Nyamukondiwa C, 2018. Comparative assessment of the thermal tolerance of spotted stemborer, *Chilo partellus* (Lepidoptera: Crambidae) and its larval parasitoid, *Cotesia sesamiae* (Hymenoptera: Braconidae). *Insect Sci.*, 25(5): 847 – 860.
- Neven LG, 2000. Physiological responses of insects to heat. *Postharvest Biol. Technol.*, 21(1): 103 – 111.
- Niu SL, Han XG, Ma KP, Wan SQ, 2007. Field facilities in global warming and terrestrial ecosystem research. *J. Plant Ecol.*, 31(2): 262 – 271. [牛书丽, 韩兴国, 马克平, 万师强, 2007. 全球变暖与陆地生态系统研究中的野外增温装置. *植物生态学报*, 31(2): 262 – 271]
- Noyes JS, 2019. Universal chalcidoidea database. World wide web electronic publication [https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/database/].
- Peralta-Maraver I, Rezende EL, 2021. Heat tolerance in ectotherms scales predictably with body size. *Nat. Clim. Change*, 11(1): 58 – 63.
- Pörtner H, 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: Oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, 88(4): 137 – 146.
- Robertson RM, 2004. Thermal stress and neural function: Adaptive mechanisms in insect model systems. *J. Therm. Biol.*, 29(7–8): 351 – 358.
- Rodgers CI, Armstrong GAB, Robertson RM, 2010. Coma in response to environmental stress in the locust: A model for cortical spreading depression. *J. Insect Physiol.*, 56(8): 980 – 990.
- Schou MF, Engelbrecht A, Brand Z, Svensson EI, Cloete S, Cornwallis CK, 2022. Evolutionary trade-offs between heat and cold tolerance limit responses to fluctuating climates. *Sci. Adv.*, 8(21):

eabn9580.

Sorribas J, Rodríguez R, Garcia-Mari F, 2010. Parasitoid competitive displacement and coexistence in citrus agroecosystems: Linking species distribution with climate. *Ecol. Appl.*, 20 (4): 1101 – 1113.

Stireman JO III, Dyer LA, Janzen DH, Singer MS, Lill JT, Marquis RJ, Ricklefs RE, Gentry GL, Hallwachs W, Coley PD, Barone JA, Greeney HF, Connahs H, Barbosa P, Morais HC, Diniz IR, 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102 (48): 17384 – 17387.

Tougeron K, Brodeur J, Le Lann C, van Baaren J, 2020. How climate change affects the seasonal ecology of insect parasitoids. *Ecol. Entomol.*, 45(2) : 167 – 181.

Tseng M, Kaur KM, Pari SS, Sarai K, Chan D, Yao CH, Porto P, Toor A, Toor HS, Fograscher K, 2018. Decreases in beetle body size linked to climate change and warming temperatures. *J. Anim. Ecol.*, 87(3) : 647 – 659.

van Heerwaarden B, Kellermann V, 2020. Does plasticity trade off with basal heat tolerance? *Trends Ecol. Evol.*, 35(10) : 874 – 885.

Wang XG, Kaçar G, Biondi A, Daane KM, 2016a. Foraging efficiency and outcomes of interactions of two pupal parasitoids attacking the invasive spotted wing drosophila. *Biol. Control*, 96; 64 – 71.

Wang XG, Kaçar G, Biondi A, Daane KM, 2016b. Life-history and host preference of *Trichopria drosophilae*, a pupal parasitoid of spotted wing drosophila. *BioControl*, 61(4) : 387 – 397.

Wang XG, Serrato MA, Son Y, Walton VM, Hogg BN, Daane KM, 2018. Thermal performance of two indigenous pupal parasitoids attacking the invasive *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Environ. Entomol.*, 47(3) : 764 – 772.

Wetherington MT, Jennings DE, Shrewsbury PM, Duan JJ, 2017. Climate variation alters the synchrony of host-parasitoid interactions. *Ecol. Evol.*, 7(20) : 8578 – 8587.

Willi Y, Van Buskirk J, 2022. A review on trade-offs at the warm and cold ends of geographical distributions. *Philos. Trans. Roy. Soc. B Biol. Sci.*, 377(1848) : 20210022.

Yu DS, Luck RF, Murdoch WW, 1990. Competition, resource partitioning and coexistence of an endoparasitoid *Encarsia perniciosi* and an ectoparasitoid *Aphytis melinus* of the California red scale. *Ecol. Entomol.*, 15(4) : 469 – 480.

Zhang S, Tao YM, Chen YZ, Liu PC, Liu JL, Hu HY, 2021. Niche differentiation of two pupal parasitoid wasps of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) : *Pachycrepoideus vindemmiae* and *Spalangia endius* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Can. Entomol.*, 153 (5) : 511 – 523.

(责任编辑：赵利辉)