

低温胁迫对番茄潜叶蛾体内抗寒物质含量的影响

温乙妮, 丁嘉欣, 顾欣, 王新谱*

(宁夏大学农学院, 银川 750021)

摘要: 为明确番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 在低温胁迫下幼虫、蛹和成虫体内抗寒物质含量的变化, 通过测定并分析 4°C 低温胁迫下各虫态体内水分、脂肪含量和抗寒物质 (蛋白质、海藻糖和山梨醇) 的含量变化, 以期明确番茄潜叶蛾不同虫态的抗寒物质及其特征。结果表明, 低温显著降低了幼虫和蛹的含水量, 分别由 $74.46\% \pm 1.64\%$ 下降至 $68.66\% \pm 0.90\%$ 、 $70.23\% \pm 0.65\%$ 下降至 $66.92\% \pm 0.93\%$; 低温使幼虫脂肪含量显著减少, 由 $227.64 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ 显著降低至 $186.29 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ 。然而低温下各虫态蛋白质含量均显著增加, 以蛹期增幅最大, 由 $405.03 \pm 13.678 \mu\text{g/mg}$ 显著上升至 $554.82 \pm 29.41 \mu\text{g/mg}$, 增加量达到 $149.79 \pm 29.41 \mu\text{mol/mg}$; 蛹期体内海藻糖和山梨醇显著积累, 分别由 $31.44 \pm 0.48 \text{ mg/mL}$ 显著上升至 $39.82 \pm 1.07 \text{ mg/mL}$, $49.41 \pm 0.72 \text{ mg/mL}$ 显著上升至 $52.15 \pm 0.68 \text{ mg/mL}$, 表明是蛹期的关键抗寒物质。因此, 番茄潜叶蛾不同虫态对低温均有响应, 其中蛹可能依赖蛋白质、海藻糖和山梨醇在宁夏地区露地越冬。

关键词: 番茄潜叶蛾; 低温胁迫; 耐寒性; 抗寒物质; 越冬虫态

中图分类号: Q968.1;

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858(2024)06-0000-00

Effect of low-temperature stress on the content of cold-resistant substances in *Tuta absoluta*

WEN Yi-Ni, DING Jia-Xin, GU Xin, WANG Xin-Pu* (School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: In order to clarify the changes of cold-resistant substances in larvae, pupae and adults of the *Tuta absoluta* under low-temperature stress, the changes in the contents of water, fat content and cold-resistant substances (proteins, alginate and sorbitol) in each insect state were measured and analysed under low-temperature stress at 4°C, with a view to clarifying the cold-resistant substances and their characteristics in different insect states of the *T. absoluta*. The results showed

基金项目: 宁夏重点研发计划重点项目 (2023BCF01045)

作者简介: 温乙妮, 女, 2001 年生, 宁夏吴忠市人, 硕士研究生, 研究方向为植物保护, E-mail: 12023131489@stu.nxu.edu.cn

*通讯作者 Author for correspondence: 王新谱, 男, 博士, 教授, 研究方向为昆虫生态学与害虫综合防治, E-mail: wangxinpu@nxu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-08-31; 接受日期 Accepted: 2024-09-19

that low temperature significantly reduced the water content of larvae and pupae from $74.46\% \pm 1.64\%$ to $68.66\% \pm 0.90\%$ and $70.23\% \pm 0.65\%$ to $66.92\% \pm 0.93\%$, respectively; the fat content of larvae was significantly reduced from $227.64 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ to $186.29 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ under low temperature; while the fat content of each insect state was significantly reduced from $227.64 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ to $186.29 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ under low temperature. The protein content of all insect forms increased significantly at low temperature, with the greatest increase in the pupal stage, from $405.03 \pm 13.678 \mu\text{g/mg}$ to $554.82 \pm 29.41 \mu\text{g/mg}$, an increase of $149.79 \pm 29.41 \mu\text{mol/mg}$. Alginate and sorbitol accumulated significantly in the pupal stage, from $31.44 \pm 0.48 \text{ mg/mL}$ to $39.82 \pm 1.8 \text{ mg/mL}$, respectively. The significant accumulation of alginate and sorbitol from $31.44 \pm 0.48 \text{ mg/mL}$ to $39.82 \pm 1.07 \text{ mg/mL}$ and from $49.41 \pm 0.72 \text{ mg/mL}$ to $52.15 \pm 0.68 \text{ mg/mL}$, respectively during the pupal stage indicated that they were the key chilling resistance substances during the pupal stage. Therefore, different insect forms of *T. absoluta* responded to low temperatures, among which the pupae of *T. absoluta* may rely on proteins, alginate and sorbitol to overwinter in the open ground in Ningxia.

Key words: *Tuta absoluta*; low temperature tolerance; cold tolerance; physiological and biochemical substances; overwintering insect form

昆虫是变温动物，其处于不同发育阶段时均会受到温度的影响，低温是它们在各种栖息环境中越冬的直接障碍，其抗寒能力的高低与种群的生存及发展息息相关（孔维娜等，2019；常向前等，2024）。低温耐受性是昆虫在寒冷环境中生存和繁衍的重要基础。当昆虫感受到外界低温时，会通过一系列复杂的生理生化反应调整来增强自身抗寒性，包括调节体内水分平衡，积累糖类、脂肪、蛋白质等抗寒物质，以及合成与滞育相关的特异性分子物质（董亚新等，2021；欧阳芳等，2014）。

番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* (Meyrick)，属鳞翅目 Lepidoptera，麦蛾科 Gelechiidae，是一种对番茄产业具有毁灭性打击的昆虫（Biondi *et al.*，2018），该害虫主要以幼虫潜入叶片、茎和果实取食危害，形成错综复杂的潜道，严重削弱植株的光合作用能力，导致叶片枯萎，并且在其为害早期，具有隐蔽性强，不易发现的特点；该虫在最适环境条件下每年能够发生12代，且存在世代重叠现象，其成虫繁殖能力强，一头完全性成熟的雌性成虫一生可产260粒卵（张桂芬等，2019；张嘉惠等，2023）。自2017年首次在我国新疆伊犁地区被发现以来（张桂芬等，2019），其迅速扩散至云南临沧及其他多个地区，对保护地及露地番茄造成了严重损害，部分区域产量损失高达50%以上，严重威胁了我国茄科作物的生产安全与产

业健康（张桂芬等，2020，2022）。

番茄潜叶蛾的低温耐受性及其越冬机制是决定其种群动态、地理分布和危害程度的关键因素（Asha *et al.*, 2024），已有研究表明蛹期是番茄潜叶蛾潜在的重要越冬方式之一（Van Damme *et al.*, 2014; Kahrer *et al.*, 2019），因此，深入研究番茄潜叶蛾的耐寒性及越冬机制，对于预测其种群变化、制定有效的防控策略以及保障农业生产的稳定发展具有重要意义。然而，目前关于番茄潜叶蛾耐寒性的研究尚显不足，特别是对其越冬过程中起关键作用的抗寒物质尚缺乏明确认识。本研究聚焦于番茄潜叶蛾幼虫、蛹及成虫在不同发育阶段下，经历低温胁迫后体内水分含量，脂肪、蛋白质、海藻糖和山梨醇等关键抗寒物质的含量变化，旨在初步揭示其越冬机制中的关键抗寒因子，评估该虫在宁夏地区露地越冬的可能性，为农业害虫管理提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 供试虫源

番茄潜叶蛾幼虫采自宁夏回族自治区石嘴山市平罗县小兴墩村日光温室（38°51'12"N，106°31'52"E），在宁夏大学实验室人工气候箱内饲养。饲养温度为 27°C ± 1°C，相对湿度为 60% ± 5%，光周期为 L : D=16 h : 8 h。幼虫用新鲜番茄叶片饲养至化蛹，成虫羽化后用 5% 的蜂蜜水蘸湿棉球饲喂。以番茄潜叶蛾室内种群 F₃ 代 4 龄幼虫、3 日龄蛹和 3 日龄成虫作为供试虫源（张嘉惠等，2023；常向前等，2024；易松望等，2024）。

1.2 寄主植物

供试寄主植物为番茄，品种为普罗旺斯，于宁夏大学农科实训基地日光温室内种植盆栽番茄幼苗供试。

1.3 试验仪器

智能人工气候箱（RQX-250 型），上海跃进医疗器械有限公司；变温冰箱（BCD-575WDBI），青岛海尔股份有限公司。

1.4 低温胁迫温度的选定及处理

低温胁迫温度：目前番茄潜叶蛾在宁夏全区番茄种植区均有不同程度发生，部分县区危害严重。根据宁夏自治区气象局和农业农村厅联合发布的设施农业温棚最低温度相关数据，2023 年 11 月至 2024 年 2 月，川区日光温室内最低温度 5~6°C，山区日光温室内最低温度 6~7°C，但受较强冷空气影响，出现全区性寒潮天气，局部最低气温可达到 4°C 左右。为模拟冬季低温环境，研究番茄潜叶蛾关键抗寒物质，本试验选择 4°C 低温作为番茄潜叶蛾处理

温度。

低温胁迫处理：分别将番茄潜叶蛾 4 龄幼虫、蛹、成虫放置在透气的塑料养虫盒内，并放入充足的新鲜番茄叶作为食物。把养虫盒置于变温冰箱中 4°C，处理 7 d，待全部虫体室温复苏后作为处理组，以 25°C 条件下正常饲养的番茄潜叶蛾 4 龄幼虫、蛹、成虫作为对照组。

1.5 试验方法

1.5.1 番茄潜叶蛾含水量的测定

分别取发育进度一致的 4 龄幼虫、蛹和成虫，置于万分之一电子天平上称得鲜重，然后在 60°C 的恒温烘箱中烘干 48 h 至恒重，计算虫体自由水含量（郭婷婷等，2016）。

计算公式为：自由水含量=[(鲜重-干重)]×100%。

1.5.2 番茄潜叶蛾室内种群生化物质含量测定

脂肪含量测定：采用可见光分光光度法测定。FFA 与铜离子结合形成脂肪酸铜盐，并溶于氯仿；利用铜试剂法测定铜离子含量，即可推算出游离脂肪酸含量（Ruan *et al.*, 2018）。

蛋白质含量测定：采用考马斯亮蓝比色法（Bradford 法）测定，蛋白质在酸性溶液中与考马斯亮蓝 G-250 结合，在 595 nm 处有吸收高峰（郭婷婷等，2016）。

海藻糖含量测定：采用蒽酮比色法测定，海藻糖与蒽酮反应，溶液呈蓝绿色，在 620 nm 处有最大吸收峰（董亚新等，2021）。

山梨醇含量测定：采用分光光度法，山梨醇在碱性溶液中与铜离子形成蓝色络合物，在 655 nm 波长有特征吸收峰（董亚新等，2021）。

以上各物质测定每组 4 龄幼虫、蛹、成虫均为 20 头，重复 3 次；其中脂肪、蛋白质、山梨醇和海藻糖 4 种物质含量均选用北京索莱宝科技有限公司生产的试剂盒进行测定。

1.6 数据处理

采用 IBM SPSS Statistics 26.0 软件计算试验数据的平均值及标准误，各发育阶段不同温度的差异性采用单因素方差分析法（ANOVA），多重比较采用 Duncan 氏新复极差法，进行差异显著性检验，显著水平（ $P<0.05$ ），并采用 Origin 2021 绘图。

2 结果与分析

2.1 番茄潜叶蛾体内含水量

番茄潜叶蛾的幼虫、蛹及成虫在经历过 4°C 低温胁迫后，体内含水量随着生长发育呈下降趋势（图 1）。低温处理后，幼虫期（ $F=9.56$, $df=5$, $P<0.05$ ）及蛹期（ $F=8.50$, $df=5$, $P<0.05$ ）

体内含水量均存在显著差异；幼虫期体内含水量最高，含水量由 $74.46\% \pm 1.64\%$ 显著下降至 $68.66\% \pm 0.90\%$ ；蛹期虫体含水量从 $70.23\% \pm 0.65\%$ 显著下降至 $66.92 \pm 0.93\%$ ；成虫虫体间无显著差异 ($F=2.86$, $df=5$, $P>0.05$)，体内含水量从 $63.34\% \pm 0.98\%$ 下降至 $61.56\% \pm 0.39\%$ 。低温胁迫会对番茄潜叶蛾幼虫和蛹期体内含水量产生显著影响，虫体体内含水量会明显下降。

2.2 番茄潜叶蛾体内游离脂肪含量

番茄潜叶蛾的幼虫、蛹及成虫经历过 4°C 低温胁迫后，体内游离脂肪含量随着生长发育总体呈先上升后下降趋势 (图 2)。低温处理后，幼虫期虫体脂肪含量存在显著差异 ($F=37.89$, $df=5$, $P<0.05$)，由 $227.64 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ 显著降低至 $186.29 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ ；而蛹期 ($F=1.83$, $df=5$, $P>0.05$) 与成虫 ($F=0.95$, $df=5$, $P>0.05$) 体内脂肪含量均无显著差异，蛹期体内由 $302.89 \pm 23.97 \mu\text{mol/mL}$ 降低至 $253.57 \pm 23.34 \mu\text{mol/mL}$ ，成虫体内由 $273.49 \pm 14.63 \mu\text{mol/mL}$ 降低至 $247.93 \pm 21.78 \mu\text{mol/mL}$ 。低温胁迫后，番茄潜叶蛾幼虫、蛹和成虫的游离脂肪含量均会明显减少，其中，幼虫较蛹期和成虫相比，消耗脂肪含量最多。说明番茄潜叶蛾在低温环境下不以游离脂肪作为体内抗寒物质加以储存积累。

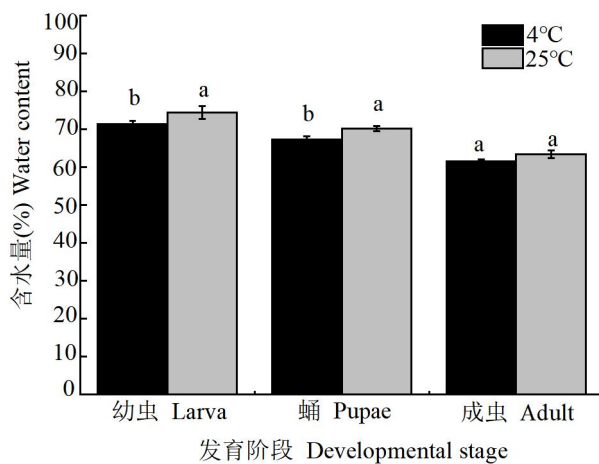


图 1 番茄潜叶蛾体内含水量含量 (%)

Fig. 1 The content of water in *Tuta absoluta*

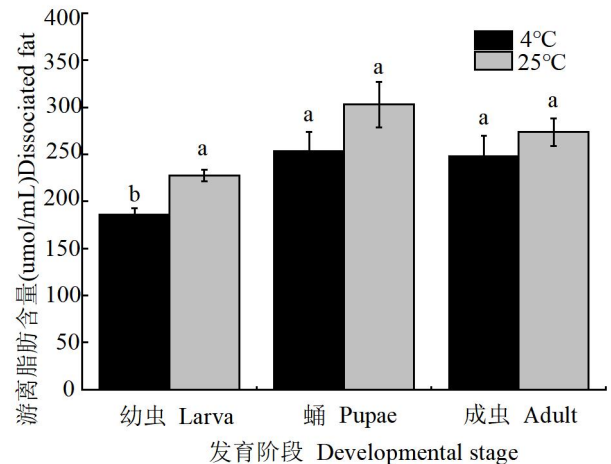


图 2 番茄潜叶蛾体内游离脂肪含量 (umol/mL)

Fig. 2 The content of dissociated fat in *Tuta absoluta*

注：同一指标不同字母表示幼虫、蛹及成虫分别在 4°C 和 25°C 之间存在显著差异 ($P<0.05$)，下同。Note: Different letters for the same indicator indicated significant differences ($P<0.05$) between 4°C and 25°C for larvae, pupae and adults, respectively, as follows.

2.3 番茄潜叶蛾体内蛋白质含量

番茄潜叶蛾的幼虫、蛹及成虫经过 4°C 低温胁迫后，体内蛋白质含量随着生长发育总体明显呈上升趋势 (图 3)，幼虫期 ($F=14.79$, $df=5$, $P<0.05$)、蛹期 ($F=21.33$, $df=5$, $P<0.05$) 和成虫 ($F=14.36$, $df=5$, $P<0.05$) 体内蛋白质含量均有显著差异。蛹体内蛋白质含量由 $405.03 \pm 13.678 \mu\text{g/mg}$ 显著上升至 $554.82 \pm 29.41 \mu\text{g/mg}$ ，增加量最多，达到 $149.79 \pm 29.41 \mu\text{mol/mg}$ ；

成虫由 $376.55 \pm 17.94 \mu\text{g}/\text{mg}$ 显著上升至 $482.23 \pm 21.36 \mu\text{g}/\text{mg}$ ，次之；幼虫由 $389.48 \pm 17.84 \mu\text{mol}/\text{mL}$ 显著上升至 $484.86 \pm 17.23 \mu\text{g}/\text{mg}$ ，增加最少。低温胁迫后，番茄潜叶蛾幼虫、蛹和成虫的体内蛋白质含量均显著升高，表明蛋白质对抗寒性起着重要作用，是提高越冬抗寒性的主要积累物质之一，且在蛹期容易积累大量蛋白质。

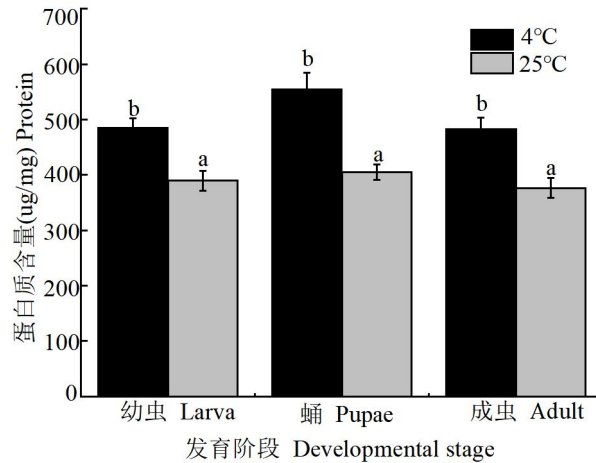


图3 番茄潜叶蛾体内蛋白质含量 (ug/mg)

Fig. 3 The content of proteint in *Tuta absoluta*

2.4 番茄潜叶蛾体内海藻糖与山梨醇含量

番茄潜叶蛾的幼虫、蛹及成虫经历过 4°C 低温胁迫后，体内海藻糖（图4）和山梨醇（图5）含量均随着生长发育总体均呈先上升后下降趋势。低温处理后，蛹期个体间两种物质的含量均有显著差异（海藻糖： $F=14.65$ ， $df=5$ ， $P<0.05$ ；山梨醇： $F=10.06$ ， $df=5$ ， $P<0.05$ ），蛹期体内的海藻糖含量由 $31.44 \pm 0.48 \text{ mg}/\text{mL}$ 显著上升至 $39.82 \pm 1.07 \text{ mg}/\text{mL}$ ，山梨醇含量由 $49.41 \pm 0.72 \text{ mg}/\text{mL}$ 升至 $52.15 \pm 0.68 \text{ mg}/\text{mL}$ ；然而幼虫（海藻糖： $F=5.49$ ， $df=5$ ， $P>0.05$ ；山梨醇： $F=0.27$ ， $df=5$ ， $P>0.05$ ）与成虫（海藻糖： $F=7.96$ ， $df=5$ ， $P>0.05$ ；山梨醇： $F=7.81$ ， $df=5$ ， $P>0.05$ ）个体间两种物质的含量差异均不显著，幼虫体内的海藻糖含量由 $30.66 \pm 1.23 \text{ mg}/\text{mL}$ 上升至 $37.47 \pm 2.80 \text{ mg}/\text{mL}$ ，山梨醇含量由 $48.12 \pm 1.51 \text{ mg}/\text{mL}$ 升至 $48.61 \pm 1.48 \text{ mg}/\text{mL}$ ；成虫体内的海藻糖含量由 $30.64 \pm 0.91 \text{ mg}/\text{mL}$ 上升至 $34.29 \pm 1.78 \text{ mg}/\text{mL}$ ，山梨醇含量由 $48.18 \pm 1.25 \text{ mg}/\text{mL}$ 升至 $49.7 \pm 0.55 \text{ mg}/\text{mL}$ 。低温胁迫后，番茄潜叶蛾体内山梨醇含量变化与海藻糖含量变化相同，在不同发育阶段，两种物质的含量均会增加，且蛹期在低温环境中会大量积累海藻糖、山梨醇等小分子碳水化合物能有效保护虫体免于冰冻的损伤。

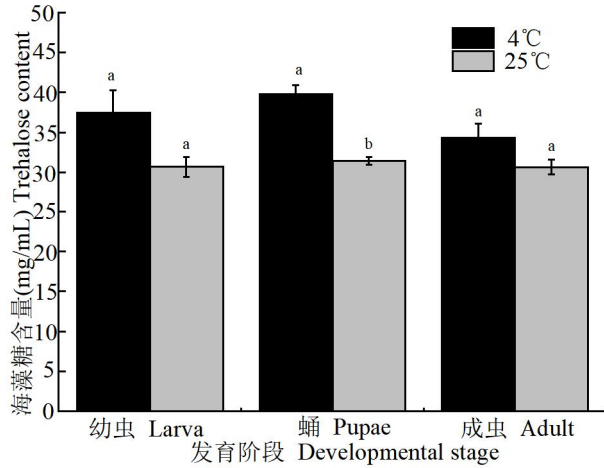


图4 番茄潜叶蛾体内海藻糖含量 (mg/mL)

Fig. 4 The content of trehalose in *Tuta absoluta*

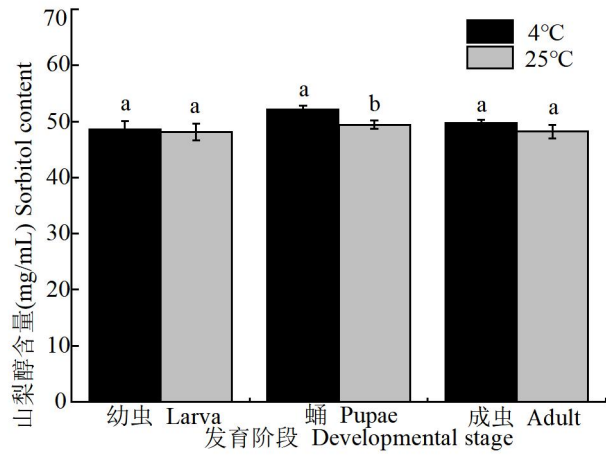


图5 番茄潜叶蛾体内山梨醇含量 (mg/mL)

Fig. 5 The content of sorbitol in *Tuta absoluta*

3 结论与讨论

昆虫的抗寒能力与其体内抗寒物质的含量紧密相关。不同虫态个体之间抗寒物质含量的差异，往往导致其抗寒能力的不同，这些抗寒物质，包括水、游离脂肪和抗冻蛋白等，是昆虫在低温胁迫下生存的关键因素（陈豪等，2010）。在极端气候条件下，昆虫的内部器官及新陈代谢水平都会随气温发生显著变化。当昆虫暴露在低温环境时，其体内的自由水会结冰，从而造成器官的物理损伤，最终导致死亡，因此，虫体含水量的高低，在一定程度上体现了昆虫的耐寒性（王丹丹等，2022）。本研究表明，经过4°C低温胁迫处理后，番茄潜叶蛾不同虫态虫体的自由水含量均有所下降，尤其是幼虫和蛹期虫体在常温下分别为 $74.46\% \pm 1.64\%$ 和 $70.23\% \pm 0.65\%$ ，而低温处理后则分别显著下降至 $68.66\% \pm 0.90\%$ 和 $66.92\% \pm 0.93\%$ ，这说明番茄潜叶蛾虫体含水量的变化是其对低温环境的一种应答机制。

脂类作为昆虫的主要能量来源，在滞育期间被大量消耗以维持生命活动，昆虫体内的脂肪含量越高，其在低温环境下体内水分冻结的量就越少（Saška *et al.*, 2017; Johannes *et al.*, 2021）。在本研究中，4°C低温胁迫后番茄潜叶蛾从幼虫期到蛹期，随着龄期增长，游离脂肪含量从 $186.29 \pm 6.28 \mu\text{mol/mL}$ 上升至 $253.57 \pm 23.34 \mu\text{mol/mL}$ ，这表明虫体存在脂肪含量累积过程；然而蛹期到成虫期游离脂肪含量开始下降，这表明番茄潜叶蛾可能并不直接利用脂肪作为抗寒物质，而是将其在体内转化为其它物质来增强其耐寒性（王鹏等，2011；黄娜娜，2014）。

蛋白质是生命的物质基础，同时也是昆虫越冬的重要耐寒物质（杨海博等，2019）。本研究发现，当番茄潜叶蛾遭遇低温胁迫后，不同虫态体内蛋白质含量均显著上升，尤其在蛹期，体内蛋白质含量增加量最多，达到 $149.79 \mu\text{mol/mg}$ ，说明在低温环境中，蛋白质是番茄

潜叶蛾的重要抗冻保护物质。

昆虫在越冬期内会聚集大量小分子抗寒物质,如山梨醇、葡萄糖、海藻糖、果糖等(史彩华等,2016)。本研究发现,低温处理后,番茄潜叶蛾蛹期海藻糖和山梨醇含量会显著增加,分别由 31.44 ± 0.48 mg/mL 显著上升至 39.82 ± 1.07 mg/mL, 49.41 ± 0.72 mg/mL 升至 52.15 ± 0.68 mg/mL。有研究表明,在低温胁迫期间,一些昆虫体内出现海藻糖、山梨醇等小分子碳水化合物含量升高的现象(李朝绪等,2006;宋余等,2022),这与本研究结果一致。说明海藻糖和山梨醇是提高番茄潜叶蛾越冬抗寒性的主要积累物质。昆虫可通过积累蛋白质含量和小分子抗寒物质增加体内束缚水的含量,而体内的含水量和脂肪含量在低温胁迫后明显减少,这种水分的排除使得体内溶质浓度增加,提高了昆虫的抗寒性。

昆虫在长期进化过程中为适应不利的环境条件,逐渐形成了一定的越冬虫态。如草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (张同强等,2021)、双委夜蛾 *Athetis dissimilis* (郭婷婷等,2016)、美国白蛾 *Hyphantria cunea* (鞠珍等,2009)等主要以蛹或老熟幼虫作为越冬虫态。此外,根据刘孝贤等(刘孝贤等,2021)基于连续低温天数统计、CLIMEX 和 MaxEnt 模型的预测结果显示,番茄潜叶蛾在我国主要越冬于秦岭至淮河一线,该虫在我国北方大部分地区具有较高的生长指数,可越冬存活。因此,明确该虫的越冬虫态对其发生为害程度的预测预报有重要作用。本研究结果表明,番茄潜叶蛾在不同发育阶段的抗寒物质含量会发生变化,蛹相较于幼虫和成虫容易积累大量蛋白质以及海藻糖、山梨醇等小分子碳水化合物。

低温胁迫下,番茄潜叶蛾通过减少体内自由水含量、消耗脂肪及显著增加蛋白质、海藻糖和山梨醇的含量来增强其耐寒性,其体内含量较高的蛋白质和海藻糖、山梨醇作为主要抗寒物质,为其越冬存活提供了重要的生理基础。未来,深入探究这些抗寒物质的合成与代谢机制,将有助于更全面地理解该虫的越冬生存策略,从而实现对害虫更加精准和高效的防控。

参考文献 (References)

- Asha W, Héctor C, Maya E. Overwintering conditions affect cold hardiness, survival, and post-overwintering fitness of the pea leaf weevil [J]. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 2024, 172 (5):436-445.
- Biondi A, Guedes RNC, Wan F, et al.. Ecology, Worldwide spread, and management of the invasive south american tomato pinworm, *Tuta absoluta*: Past, present, and future [J]. *Annual Review of Entomology*, 2018, 63 (1): 239-258.
- Chang XQ, Lv L, Yang XL, et al. Comparison of cold hardiness of the grassland nightshade moth and oriental stickleback and their overwintering in the middle and lower reaches of the Yangtze River [J]. *China Plant Protection Journal*, 2024, 44 (4):5-9. [常向前, 吕亮, 杨小林, 等. 草地贪夜蛾与东方黏虫的耐寒性及其在长江中下游地区越冬情况比较 [J]. 中国植保导刊, 2024, 44 (4): 5-9]
- Chen H, Liang GM, Zou LY, et al. Research progress on cold resistance of insects [J]. *Plant Protection*, 2010, 36 (2): 18-24. [陈豪, 梁革梅, 邹朗云, 等. 昆虫抗寒性的研究进展 [J]. 植物保护, 2010, 36 (2): 18-24]
- Dong YX, Pei JH, Shao YY, et al. Studies on the cold tolerance and cold-tolerant substances of larvae and adults of the red fat borer [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2021, 43 (4): 978-985. [董亚新, 裴佳禾, 邵钰莹, 等. 红脂大小蠹幼虫和成虫耐寒能力

- 及耐寒物质的研究 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (4):978-985]
- Guo TT, Yu ZH, Men XY, *et al.* Changes in cold hardiness and body biochemical content in different insect states of the double-committed night moth [J]. *Journal of Entomology*, 2016, 59 (12): 1291-1297. [郭婷婷, 于志浩, 门兴元, 等. 双委夜蛾不同虫态耐寒性及体内生化物质含量变化 [J]. 昆虫学报, 2016, 59 (12): 1291-1297]
- Huang NN. Tolerance to Low Temperature and its Physiological and Bbiochemical Mechanisms in the Melon Solid Fly [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014. [黄娜娜. 瓜实蝇对低温的耐受性及其生理生化机制研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2014]
- Johannes O, Lucie G, Kuhlmann AM. Osmoregulatory capacity at low temperature is critical for insect cold tolerance [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2021, 47 (prepublish): 38-45.
- Ju Z, Li MG, Diao ZE, *et al.* Overcooling capacity, body water and fat content of overwintering pupae of the American white moth [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2009, 20 (11): 2763-2767. [鞠珍, 李明贵, 刁志娥, 等. 美国白蛾越冬蛹的过冷却能力、体内水分及脂肪含量 [J]. 应用生态学报, 2009, 20 (11): 2763-2767]
- Kahrer A, Moyses A, Hochfellner L, *et al.* Modelling time-varying low-temperature-induced mortality rates for pupae of *Tuta absoluta* (Gelechiidae, Lepidoptera) [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2019, 143 (10): 1143-1153.
- Kong WN, Wang Y, Guo YF, *et al.* Determination of the overcooling point and freezing point of the pear psyllid [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (3):102-105. [孔维娜, 王怡, 郭永福, 等. 梨小食心虫过冷却点及结冰点测定 [J]. 植物保护, 2019, 45 (3): 102-105]
- Li CX, Luo LZ, Pan XL. Studies on the cold resistance of lagging and non-lagging larvae of the meadow borer [J]. *Plant Protection*, 2006, 2: 41-44. [李朝绪, 罗礼智, 潘贤丽. 草地螟滞育和非滞育幼虫抗寒能力的研究 [J]. 植物保护, 2006, 2: 41-44]
- Liu XX, Han P, Zhang X, *et al.* Prediction of geographic range and overwintering boundary of tomato moth [J]. *Journal of Ecology*, 2021, 40 (10): 3243-3251. [刘孝贤, 韩鹏, 张鑫, 等. 番茄潜麦蛾地理分布范围及越冬边界预测 [J]. 生态学杂志, 2021, 40 (10): 3243-3251]
- Ouyang F, Ge F. Determination and analysis methods of frost and cold resistance of insects [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2014, 51 (6): 1646-1652. [欧阳芳, 戈峰. 昆虫抗冻耐寒能力的测定与分析方法 [J]. 应用昆虫学报, 2014, 51 (6):1646-1652]
- Ruan S, Zhang Z, Tian X, *et al.* Compound fuling granule suppresses ovarian cancer development and progression by disrupting mitochondrial function, galactose and fatty acid metabolism [J]. *Journal of Cancer*, 2018, 9 (18): 3382-3393.
- Saška L, Franc J, Tone N. Ultrastructure of fat body cells and Malpighian tubule cells in overwintering *Scoliopteryx libatrix* (Noctuoidea) [J]. *Protoplasma*, 2017, 254 (6): 2189-2199.
- Shi CH, Hu JG, Li CR, *et al.* Progress in the study of cold-tolerant adaptation mechanisms of insects under environmental stress [J]. *Plant Protection*, 2016, 42 (6): 21-28. [史彩华, 胡静荣, 李传仁, 等. 环境胁迫下昆虫的耐寒适应机制研究进展 [J]. 植物保护, 2016, 42 (6): 21-28]
- Song Y, Huang WW, Zhao N, *et al.* Analysis of cold-resistant substances in overwintering eggs of the Italian locust [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2022, 38 (1): 63-72. [宋余, 黄伟伟, 赵娜, 等. 意大利蝗越冬卵抗寒物质分析 [J]. 中国生物防治学报, 2022, 38 (1): 63-72]
- Van Damme V, Berkvens N, Moerkens R, *et al.* Overwintering potential of the invasive leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) as a pest in greenhouse tomato production in Western Europe [J]. *Journal of Pest Science*, 2014, 88 (3): 533-541.
- Wang DD, Wang X, Zhou QC. Cloning and low-temperature stress expression of GS and Akt2 genes in the red bumblebee [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2022, 50 (4):115-123. [王丹丹, 王星, 周翘楚. 红光熊蜂GS、Akt2基因克隆与低温胁迫表达 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2022, 50 (4): 115-123]
- Wang P, Yu Y, Men XY, *et al.* Dynamics of cold-tolerant substances in the cocooned and naked larvae of the peach small heartworm during overwintering [J]. *Journal of Entomology*, 2011, 54 (3): 279-285. [王鹏, 于毅, 门兴元, 等. 越冬过程中桃小食心虫结茧和裸露幼虫体内耐寒性物质动态变化 [J]. 昆虫学报, 2011, 54 (3): 279-285]
- Yang HB, Hu ZJ, Dong JF, *et al.* Changes in cold tolerance of overwintering larvae of the heavy sun wood brood moth [J]. *Journal of Entomology*, 2019, 62 (8): 979-986. [杨海博, 胡镇杰, 董钧锋, 等. 重阳木锦斑蛾越冬幼虫的耐寒性变化 [J]. 昆虫学报, 2019, 62 (8): 979-986]

- Yi SW, Li XW, Chen LM, *et al.* Courtship and mating rhythms of the tomato leafminer moth [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2024, 46 (1): 64-70. [易松望, 李晓维, 陈利民, 等. 番茄潜叶蛾求偶与交配节律研究 [J]. 环境昆虫学报, 2024, 46 (1): 64-70]
- Zhang GF, Ma DY, Liu WX, *et al.* Newly discovered exotic invasive pest in China-South American *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Ophiuroidea) [J]. *Journal of Biosecurity*, 2019, 28 (3): 200-203. [张桂芬, 马德英, 刘万学, 等. 中国新发现外来入侵害虫——南美番茄潜叶蛾(鳞翅目:麦蛾科) [J]. 生物安全学报, 2019, 28 (3): 200-203]
- Zhang GF, Sin XQ, Zhang YB, *et al.* Alert to the spread of the South American *Tuta absoluta* (Meyrick) in China [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (2): 281-286. [张桂芬, 冼晓青, 张毅波, 等. 警惕南美番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* (Meyrick) 在中国扩散 [J]. 植物保护, 2020, 46 (2): 281-286]
- Zhang GF, Zhang YB, SIN XQ, *et al.* Occurrence and damage of the new major agricultural invasive pest, *Tuta absoluta*, and its control and prevention measures [J]. *Plant Protection*, 2022, 48 (4): 51-58. [张桂芬, 张毅波, 冼晓青, 等. 新发重大农业入侵害虫番茄潜叶蛾的发生为害与防控对策 [J]. 植物保护, 2022, 48 (4): 51-58]
- Zhang JH, Zhan YD, Liu Y. Bioecological characteristics and behavioural control techniques of the tomato leaf miner moth *Tuta absoluta* [J]. *Shandong Agricultural Science*, 2023, 55 (11): 12-18. [张嘉惠, 战一迪, 刘勇. 番茄潜叶蛾的生物生态学特性和行为调控技术 [J]. 山东农业科学, 2023, 55 (11): 12-18]
- Zhang TQ, Zhang L, Cheng YX, *et al.* Studies on the low-temperature tolerance of the meadow noctuid moth [J]. *Plant Protection*, 2021, 47 (1): 176-181. [张同强, 张蕾, 程云霞, 等. 草地贪夜蛾耐低温能力研究 [J]. 植物保护, 2021, 47 (1): 176-181]