番茄潜叶蛾抗氧化与解毒酶对低温和高温胁迫的响应*

杨 眉[1**] 孙富余[1] 褚 晋[1] 赵 旭[1] 吴朝晖[1]
张海东[1] 刘欣宇[2] 于凤泉[1***]

（1. 辽宁省农业科学院植物保护研究所，沈阳 110161；2. 中国农业大学有机循环研究院（苏州），苏州 215100）

摘 要 **【目的】** 本研究以番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 幼虫为对象，系统探究温度双向胁迫对其抗氧化与解毒酶活性的影响及其动态响应机制。**【方法】** 通过模拟不同温度梯度（－10、－5、0、26、35、37.5和40 ℃）及处理时长（0.5、1和2 h），测定了超氧化物歧化酶（Superoxide dismutase，SOD）、过氧化物酶（Peroxidase，POD）、过氧化氢酶（Catalase，CAT）、总抗氧化能力（Total antioxidant capacity，T-AOC）、谷胱甘肽 *S*-转移酶（Glutathione *S*-transferase，GST）、多功能氧化酶（Multifunctional oxidase，MFO）及羧酸酯酶（Carboxylesterase，CarE）的活性变化，并结合相关性分析揭示了其协同调控规律。**【结果】** 极端低温短时处理显著激活 SOD、POD 和 CAT 活性，但长时暴露导致活性显著衰减（P<0.05）；而高温初期抑制 CAT 和 MFO 活性，但 2 h 后 GST 活性爆发性升高，表明温度脉冲对酶活性的调控具有显著时效差异（P<0.05）。SOD、POD、CAT 与 T-AOC 呈强正相关（P<0.05），形成链式抗氧化网络；GST 与 MFO 显著负相关（P<0.05），高温下通过代谢分流维持解毒功能。37.5 ℃为功能失衡临界温度，其诱导 T-AOC 显著升高但抑制 MFO 活性（P<0.05）；而 0 ℃短时处理特异性激活 CarE，提示其对寄主植物酯类毒素的适应性响应。**【结论】** 本研究首次揭示了番茄潜叶蛾幼虫在温度双向胁迫下的“急性代偿-代谢分流-临界阈值”动态响应规律，为全球外来入侵有害生物的综合防控技术研发提供了理论依据。

关键词 番茄潜叶蛾；高温；低温；抗氧化酶；解毒酶

Dynamics of antioxidant and detoxification enzyme activities in *Tuta absoluta* under low- and high-temperature stresses

YANG Mei[1 **] SUN Fu-Yu[1] CHU Jin[1] ZHAO Xu[1] WU Zhao-Hui[1]
ZHANG Hai-Dong[1] LIU Xin-Yu[2] YU Feng-Quan[1***]

(1. Institute of Plant Protection, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China; 2. Institute of Organic Recycling (Suzhou), China Agricultural University, Suzhou 215100, China)

Abstract **[Aim]** This study aimed to systematically investigate the effects of bidirectional temperature stress on the antioxidant and detoxification enzyme activities of *Tuta absoluta* larvae and their dynamic response mechanisms. **[Methods]** Various temperature gradients (-10, -5, 0, 26, 35, 37.5, 40 °C) and exposure durations (0.5, 1, 2 h) were simulated to measure the activity changes of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), total antioxidant capacity (T-AOC), glutathione *S*-transferase (GST), multifunctional oxidase (MFO), and carboxylesterase (CarE). Correlation analysis was performed to reveal their coordinated regulatory mechanisms. **[Results]** Short-term exposure to extreme low temperatures significantly activated SOD, POD, and CAT activities, whereas prolonged exposure led to a marked decline. In contrast, high temperatures initially inhibited CAT and MFO activities, but GST activity surged after 2 hours, indicating that temperature fluctuations have

*资助项目 Supported project：农业部横向联合项目“重大农业外来入侵物种定点监测”（019250089）

**第一作者 First author，E-mail：Yangmei6@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：laasyfq@163.com

收稿日期 Received：2025-03-07；接受日期 Accepted：2025-09-10

distinct time-dependent regulatory effects on enzyme activity. SOD, POD, and CAT exhibited a strong positive correlation with T-AOC, forming a chain-like antioxidant network. GST showed a significant negative correlation with MFO, maintaining detoxification function via metabolic shunting under high-temperature conditions. The critical threshold temperature for functional imbalance was identified as 37.5 °C, which significantly increased T-AOC but suppressed MFO activity. Moreover, short-term exposure to 0 °C specifically activated CarE, suggesting an adaptive response to host plant ester toxins. **[Conclusion]** This study is the first to reveal the "acute compensation-metabolic shunting-critical threshold" dynamic response pattern of *T. absoluta* larvae under bidirectional temperature stress, providing a theoretical foundation for the integrated management of invasive pest species worldwide.

Key words *Tuta absoluta*; high temperature; low temperature; antioxidant enzymes; detoxification enzymes

番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta*，又名番茄麦蛾、番茄潜麦蛾，是目前全球最重要的入侵害虫之一，被称为番茄上的“埃博拉病毒”，对全世界茄科作物产业已造成严重威胁（Hamza *et al*., 2018; Han *et al*., 2019, 2024）。该害虫原产于南美洲，近年来随着国际农产品贸易和气候变化的加剧，其分布范围迅速扩展，已经入侵欧洲、非洲、亚洲等多个地区（Biondi *et al*., 2018; Desneux *et al*., 2022; Huang *et al*., 2024a），并在我国诸多番茄种植区造成了严重危害（Mansour *et al*., 2018; Wang *et al*., 2024; 马建国等, 2025）。其幼虫通过潜食叶肉，钻蛀花蕾，蛀食嫩梢嫩茎，降低光合效率甚至导致番茄生长点枯死，导致作物复合损失率高达 80%以上，甚至绝产（张靳宜等，2023）。此外，幼虫还可能蛀食果实，直接影响番茄的商品价值和市场供应，每年造成番茄产业经济损失超 50 亿美元，为此众多学界人员针对番茄潜叶蛾展开了大量的研究。值得注意的是，该害虫的适生区模型（如 CLIMEX 模拟）显示，其潜在分布范围与温度呈显著相关，表明气候变暖可能进一步加剧其危害 （Zhao *et al*., 2023）。全球气候变暖的显著特征不仅是平均温度的上升，更体现为极端高温与低温事件频发的双向波动模式（Nasong *et al*., 2025）。据世界气象组织统计，2023 年全球地表温度较工业化前升高 1.4 ℃，同时极端低温（如寒潮）的发生频率较 20 年前增加 17%，这种温度的双向极端化对变温动物的生理耐受边界提出了双重挑战。

在昆虫生态生理学研究中，温度被认为是影响昆虫生长发育、代谢调节和生理功能的关键环境因子。温度不仅直接影响昆虫的生长速率、存活率和繁殖能力，还通过调节昆虫体内的生化代谢过程，影响其对环境胁迫的适应性（King and MacRae, 2015）。昆虫应对温度胁迫的生理响应具有显著的非对称性，高温通常通过诱导蛋白质变性和氧化损伤威胁细胞稳态（Shen *et al*., 2025），而低温则主要引发膜脂相变与离子平衡紊乱（León-Quinto *et al*., 2024）。这种差异在酶活性调控中尤为突出。例如，高温胁迫下，黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 幼虫的抗氧化酶活性呈剂量效应升高，以中和线粒体电子传递链泄漏的活性氧（Reactive oxygen species，ROS）（Huang *et al*., 2022）；相反，低温暴露可能导致苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 幼虫的 ATP（Adenosine triphosphate）酶和蛋白酶活性下降 50%以上，致使能量代谢与营养吸收受阻（Neven and Hansen, 2010）。值得注意的是，温度胁迫的“双向性”可能触发截然相反的代谢策略，高温常引发“代谢亢进-修复”反应，如热激蛋白 HSP70 表达上调（Teixeira and Polavarapu, 2005），而低温则导致“代谢抑制-保护”模式，如抗冻蛋白积累（Qin and Walker, 2006）。然而，这种非对称响应的分子基础在番茄潜叶蛾幼虫中尚未明晰，尤其缺乏对高低温交替条件下酶系统动态平衡，如氧化与抗氧化、合成与分解代谢的解析。

本研究旨在系统探讨环境温度变化对番茄潜叶蛾幼虫主要酶活性的影响，重点分析该害虫在不同温度条件下的抗氧化酶和解毒酶活性变化特征，并揭示温度对其代谢调控机制的作用方式。通过测定不同温度条件下的酶活性变化规律，解析番茄潜叶蛾幼虫如何通过生理代谢适应环境温度的波动，为进一步理解该害虫的生态适

应性提供理论支持。本研究的成果不仅有助于揭示番茄潜叶蛾在气候变化背景下的适应机制，还可为害虫的精准监测与可持续防控策略提供科学依据，为农业生产提供更具针对性的管理措施。

1　材料与方法

1.1　试验材料

番茄潜叶蛾幼虫采集自辽宁省农业科学院试验基地（41°49′21.842″ N，123°32′52.397″ E），在辽宁省农业科学院植物保护研究所实验室人工气候箱（上海一恒 WGC-350HP-2）内以温度（26±1）℃、相对湿度 70%±5%、光周期 16L∶8D 的环境下饲养。以番茄潜叶蛾第 3 代室内种群的 4 龄幼虫为供试虫源。

1.2　研究方法

1.2.1　环境温度变化的选定　当前番茄潜叶蛾在辽宁省各地的番茄种植区大多出现了不同程度的发生，根据辽宁省 2015-2024 年的气温变化情况，本研究模拟冬季低温及夏季高温环境，设定 - 10、 - 5、0、26、35、37.5 和 40 ℃作为番茄潜叶蛾幼虫的处理温度。

1.2.2　环境温度变化处理　将番茄潜叶蛾幼虫放置于透气的塑料养虫盒内，盒内铺置适量的新鲜番茄叶片以保证幼虫食物充足，每盒放置 10 头幼虫，每盒为 1 次重复，每个温度处理设置 3 次重复。待幼虫成功潜入番茄叶片中后，将 0 ℃及以下温度的处理分别置于对应温度的变温冰箱（上海一恒 BPHJS-060B）中，26 ℃及以上温度的处理分别置于对应温度的人工气候箱中，每种温度分别处理 0.5、1 和 2 h，以 26 ℃为对照温度处理。处理时间结束后立即将幼虫以液氮进行快速冷冻，并放置在 - 80 ℃冰箱中保存。

1.2.3　抗氧化酶活性的测定　取番茄潜叶蛾幼虫，按质量体积比 1∶9 加入预冷的磷酸缓冲液（0.05 mol/L，pH 7.8），冰浴匀浆后于 4 ℃、12 000 r/min 离心 15 min，取上清液作为粗酶液。采用氮蓝四唑（Nitroblue tetrazolium，NBT）光还原法测定超氧化物歧化酶（Superoxide dismutase，SOD）活性（Wu *et al*., 2025）。反应体系含 50 mmol/L 磷酸缓冲液（pH 7.8）、13 mmol/L 甲硫氨酸、75 μmol/L NBT、0.1 mmol/L EDTA-Na_2、2 μmol/L 核黄素及 20 μL 酶液。于 4 000 lx 光照下反应 20 min，以未加酶液组为对照，于 560 nm 测定吸光度。以抑制 NBT 光还原 50%的酶量为 1 个活性单位（U/mg）。

采用愈创木酚法测定过氧化物酶（Peroxidase，POD）活性（Zhou *et al*., 2025）。反应体系含 50 mmol/L 磷酸缓冲液（pH 6.0）、20 mmol/L 愈创木酚、10 mmol/L H_2O_2 及 50 μL 酶液。于 37 ℃反应 10 min，加入 2 mol/L H_2SO_4 终止反应，测定 470 nm 吸光度。以每分钟催化 1 μmol H_2O_2 分解的酶量为 1 个活性单位（U/mg）。

采用过氧化氢分解法测定过氧化氢酶（Catalase，CAT）活性（Chen *et al*., 2024）。反应体系含 50 mmol/L 磷酸缓冲液（pH 7.0）、15 mmol/L H_2O_2 及 100 μL 酶液。于 240 nm 测定吸光度变化（ΔA/min），以每分钟分解 1 μmol H_2O_2 的酶量为 1 个活性单位（U/mg）。

采用 FRAP 法测定总抗氧化能力（Total antioxidant capacity，T-AOC）（Wang *et al*., 2023）。反应体系含 0.2 mmol/L $FeCl_3$、0.6 mmol/L 2,4,6-Tris(2-pyridyl)-s-triazine（溶于 0.3 mol/L 醋酸缓冲液，pH 3.6）及 20 μL 酶液。37 ℃避光反应 10 min，测定 593 nm 吸光度，以 $FeSO_4$ 标准曲线计算总抗氧化能力（U/mg）。

1.2.4　解毒酶活性的测定　参照 Habig 法测定谷胱甘肽 *S*-转移酶（Glutathione *S*-transferase，GST）活性（Ou *et al*., 2025）。反应体系含 100 mmol/L 磷酸缓冲液（pH 6.5）、1 mmol/L 1-氯-2,4-二硝基苯、1 mmol/L GSH 及 50 μL 酶液。于 340 nm 测定吸光度变化（ΔA/min），以每分钟催化 1 μmol CDNB 与 GSH 结合的酶量为 1 个活性单位（U/mg）。

采用细胞色素 C 还原法测定多功能氧化酶（Monooxygenase，MFO）活性（Pi *et al*., 2024）。反应体系含 50 mmol/L Tris-HCl（pH 7.4）、1 mmol/L Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate（NADPH）、0.2 mmol/L 细胞色素 C

及 100 μL 酶液。于 550 nm 测定吸光度变化（ΔA/min），以每分钟还原 1 nmol 细胞色素 C 的酶量为 1 个活性单位（U/mg）。

参照 α-萘酚法测定羧酸酯酶（Carboxylesterase，CarE）活性（Muhammad *et al*., 2025）。反应体系含 50 mmol/L 磷酸缓冲液（pH 7.2）、1 mmol/L α-乙酸萘酯及 50 μL 酶液。37 ℃反应 30 min，加入显色剂（0.1%固蓝 B 盐与 5% SDS 混合液）终止反应，于 600 nm 测定吸光度。以生成 1 μmol α-萘酚的酶量为 1 个活性单位（U/mg）。

1.3 数据分析

本研究的原始数据通过 Excel 2021 软件进行整理，利用 DPS 18.1 软件邓肯氏新复极差法完成单因素方差分析，采用 Origin 2025 软件完成图片的绘制和相关性及聚类分析。

2 结果与分析

2.1 温度双向胁迫对番茄潜叶蛾幼虫 SOD 活性的影响

SOD 作为清除超氧自由基（O_2^-）的核心抗氧化酶，其活性变化直接反映昆虫应对氧化应激的调控能力。本研究通过不同温度（-10-40 ℃）与处理时长（0.5-2 h）的组合胁迫，揭示了番茄潜叶蛾幼虫 SOD 活性的动态响应特征（图 1）。在 0.5 h 短时处理中，-10 ℃组的 SOD 活性显著高于其他温度组（$P < 0.05$），较对照组（26 ℃）提升 81.2%，表明极端低温迅速诱导线粒体 ROS 爆发，触发 SOD 代偿性激活以维持氧化平衡。然而，随着低温暴露时间延长至 2 h，-10 ℃组的活性显著下降至 6.06 U/mg（降幅 6.6%），提示长时间亚零胁迫可能超出幼虫的生理耐受阈值，导致酶合成能力衰竭或蛋白质变性失活。

35 与 37.5 ℃处理组的 SOD 活性呈现显著的时间依赖性分化。短时高温（0.5 h）下，35 与 37.5 ℃的活性与对照组无显著差异（$P > 0.05$），表明幼虫对短期高温（≤37.5 ℃）的氧化应激调控能力相对稳定。中长时高温（1-2 h）下，37.5 ℃处理 1 h 时活性升至 5.07 U/mg（较对照显著提高 31.0%），2 h 时仍维持 5.10 U/mg，显著高于同期 35 ℃组（$P < 0.05$）。此结果暗示，37.5 ℃可能接近幼虫的热激响应阈值，诱导 SOD 的持续性表达以抵御线粒体 ROS 泄漏；而 35.0 ℃的活性增幅较弱，或因其处于生理适应温度范围内。

40 ℃处理组的 SOD 活性在所有时间点均显著低于同期 37.5 ℃组（$P < 0.05$）。例如，2 h 处理时，40 ℃组活性较 37.5 ℃组下降 16.4%，可能归因于酶蛋白热变性或转录翻译过程的不可逆损伤。对照组（26 ℃）的 SOD 活性在各时间点保持稳定（3.58-3.94 U/mg），标准差范围窄（0.04-0.15），证实实验条件下幼虫的基础氧化代谢处于稳态，为温度胁迫效应分析提供了可靠基线。

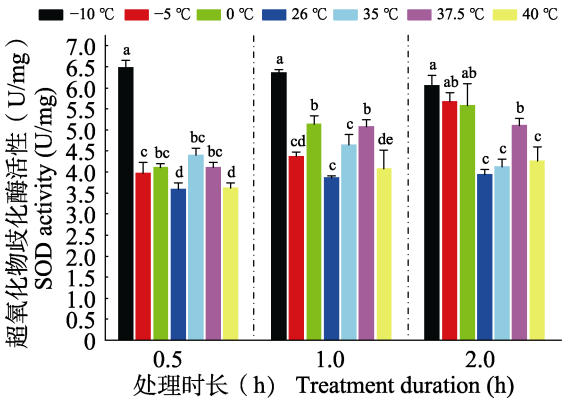


图 1 温度胁迫对番茄潜叶蛾幼虫超氧化物歧化酶活性的影响

Fig. 1 Effect of temperature stress on SOD activity of *Tuta absoluta*

26 ℃：对照组。柱上不同小写字母代表经邓肯氏新复极差法方差分析差异显著（$P<0.05$）。图 2-图 7 同。

26 ℃: CK. Different lowercase letters above bars represent significant difference by Duncan's new multiple range test ($P<0.05$). The same for Fig. 2-Fig. 7.

2.2 温度双向胁迫对番茄潜叶蛾幼虫 POD 活性的影响

POD 作为清除 H_2O_2 的关键酶，其活性动态反映了昆虫应对二次氧化损伤的调控能力。本研究通过多温度-时间梯度处理，揭示了番茄潜叶蛾幼虫 POD 活性的非线性响应模式（图 2）。在短时处理（0.5 h）中，-10 ℃组的 POD 活性显著高于其他温度组（$P<0.05$），较对照组提升 113.6%，

表明超低温迅速诱导 H_2O_2 积累，触发 POD 代偿性激活。随着暴露时间延长至 2 h，- 10 ℃组活性仍维持高位，降幅仅 7.9%，提示幼虫对 - 10 ℃的 POD 调控具有较强持续性，可能与膜脂过氧化产物的持续生成有关。

- 5 ℃组在 0.5 h 时活性最低，但随处理时间延长显著上升：1 h 时升至 1.65 U/mg，2 h 时达 2.59 U/mg，增幅达 175.3%。35 ℃组的 POD 活性呈现时间依赖性递增，2 h 时达峰值（2.48 U/mg），较 0.5 h 组（1.32 U/mg）提升 87.9%，表明 35 ℃可能通过激活 Nrf2/ARE 信号通路持续上调 POD 表达。37.5 ℃组在 1 h 时活性骤降至 1.01 U/mg，2 h 时略有回升（1.61 U/mg），但仍显著低于对照组（$P < 0.05$）。40 ℃组的活性在所有时间点均处于最低水平（0.71-1.41 U/mg），可能是由于高温导致酶蛋白不可逆变性或线粒体 H_2O_2 生成受阻。

对照组（26 ℃）的 POD 活性在 1 h 时短暂升高至 2.19 U/mg，可能受取食行为影响，但整体保持稳定（1.25-1.94 U/mg），标准差范围窄（0.04-0.17），为胁迫效应评估提供了可靠基准。通过显著性标识分析发现，40 ℃在 0.5 h 时即显著抑制 POD 活性（1.21 U/mg）（$P < 0.05$），而 37.5 ℃的抑制效应在 1 h 后才显现，表明 POD 对高温的耐受阈值介于 37.5-40 ℃。- 5 ℃的活性在 2 h 时升至最高组，显著超过同期 - 10 ℃组（$P < 0.05$），反映轻度低温的长期暴露可能通过代谢重编程增强抗氧化潜力。

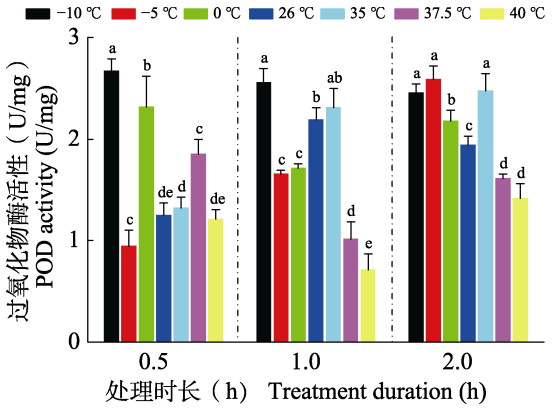


图 2　温度胁迫对番茄潜叶蛾幼虫过氧化物酶活性的影响

Fig. 2　Effect of temperature stress on POD activity of *Tuta absoluta*

2.3　温度双向胁迫对番茄潜叶蛾幼虫 CAT 活性的影响

CAT 作为清除 H_2O_2 的核心酶，其活性动态反映了昆虫应对氧化损伤的终末防御能力（图 3）。在 0.5 h 处理中，- 10 ℃组的 CAT 活性（92.29 U/mg）达到峰值，显著高于其他温度组（$P < 0.05$），较对照组升高 25.4%，表明超低温迅速诱导 H_2O_2 爆发性生成，触发 CAT 的急性应激响应。然而，随着暴露时间延长，- 10 ℃组活性持续下降：1 h 时降至 82.92 U/mg（降幅 10.2%），2 h 时进一步降至 74.72 U/mg（降幅 19.0%），提示亚零胁迫的持续作用导致酶功能衰退或底物（H_2O_2）耗竭。

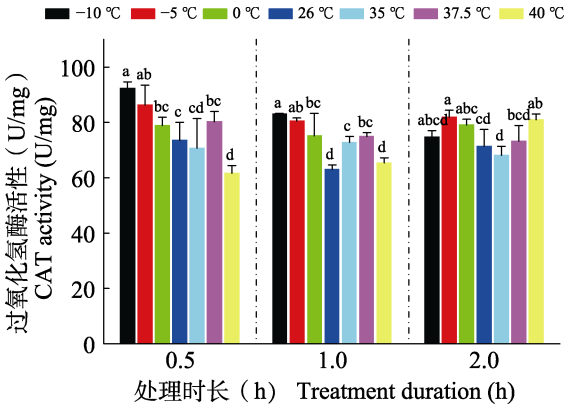


图 3　温度胁迫对番茄潜叶蛾幼虫过氧化氢酶活性的影响

Fig. 3　Effect of temperature stress on CAT activity of *Tuta absoluta*

- 5 ℃组的 CAT 活性在 0.5 h 时（86.24 U/mg）仅次于 - 10 ℃组，但随时间推移表现出独特优势，2 h 时活性升至 81.83 U/mg，显著超过同期 - 10 ℃组（$P < 0.05$）。40 ℃在 0.5 h 时 CAT 活性（61.52 U/mg）较对照组下降 16.4%，37.5 ℃组（80.23 U/mg）则保持较高活性，表明 37.5 ℃可能接近 CAT 的热耐受阈值。40 ℃组在 2 h 时活性回升至 80.93 U/mg，甚至高于对照组（71.38 U/mg）。对照组（26 ℃）的 CAT 活性随时间推移保持相对稳定（73.59-71.38 U/mg），标准差较小（1.54-6.37），验证实验系统的可靠性。而 35 ℃组的活性在 2 h 时持续下降至 68.15 U/mg，较 0.5 h 组（70.64 U/mg）降幅 3.5%，表明亚高温的慢性胁迫效应可能导致 CAT 合成

速率滞后于 H_2O_2 积累需求。通过显著性标识分析发现，-10 ℃的活性优势仅存在于短时处理（0.5 h），而 -5 ℃在长时间处理（2 h）中成为最高活性组，反映两种低温胁迫的差异化调控逻辑。37.5 ℃在 0.5 h 时未显著抑制 CAT 活性（80.23 U/mg）（$P > 0.05$），但 40 ℃的急性抑制效应（0.5 h）与恢复效应（2 h）并存。

2.4 温度双向胁迫对番茄潜叶蛾幼虫总抗氧化能力的影响

总抗氧化能力（T-AOC）综合反映了昆虫体内酶促（如 SOD、CAT、POD）与非酶促（如谷胱甘肽、维生素 C）抗氧化系统的协同效能（图 4）。在 0.5 h 短时处理中，-10 ℃组的 T-AOC（3.31 U/mg）显著低于 0 ℃组（4.84 U/mg）（$P < 0.05$），表明超低温初期可能抑制抗氧化物质的合成或诱导氧化损伤积累。随处理时间延长，-10 ℃组 T-AOC 显著上升（$P < 0.05$）：1 h 时达峰值（4.35 U/mg），较 0.5 h 组升高 31.4%；2 h 时仍维持高位（4.65 U/mg，）。

0 ℃组在所有时间点均表现出显著高 T-AOC（$P < 0.05$）。0.5 h 短时处理中，0 ℃组的 T-AOC 为 4.84 U/mg，较对照组（26 ℃）提升 75.1%。2 h 处理中，0 ℃组的 T-AOC 为 4.95 U/mg，维持全实验最高水平。-5 ℃组的 T-AOC 在 1 h 时骤降至 2.04 U/mg，较 0.5 h 组（3.09 U/mg）下降 34.0%，反映该温度可能触发氧化-抗氧化平衡的短暂崩溃，如线粒体 ROS 爆发性泄漏。但 2 h 时 T-AOC 恢复至 4.19 U/mg，反映幼虫对中度低温的动态适应潜力。

40 ℃组的 T-AOC 在 0.5 h 的短时处理中（1.21 U/mg）较对照组下降 56.2%，表明高温迅速破坏抗氧化物质稳定性，如维生素 E 氧化。2 h 处理时，T-AOC 回升至 3.35 U/mg，恢复至对照组的 110.8%，可能归因于抗氧化小分子，如尿酸的快速合成或损伤修复通路的激活（de la Fuente *et al*., 2019）。37.5 ℃组的 T-AOC 在 2 h 时显著升高至 4.44 U/mg（$P < 0.05$），较 0.5 h 组（2.14 U/mg）提升 107.5%，甚至超过同期-10 ℃组。35 ℃组的 T-AOC 随时间推移持续低于对照组，表明长期亚高温可能通过抑制抗氧化物质合成或加速其消耗，削弱系统性防御能力。

对照组（26 ℃）的 T-AOC 在各时间点保持稳定（2.76-3.11 U/mg），标准差范围窄（0.006-0.200），证实实验系统的可靠性。其数值显著低于低温组（0 和 -10 ℃）但高于高温组（35 和 40 ℃）（$P < 0.05$），为温度胁迫效应评估提供基准。通过显著性标识分析发现，0 ℃在短时（0.5 h）和长时（2 h）处理中均占据 T-AOC 最高位，而 -10 ℃的峰值出现在 1 h，反映不同低温的时效性适应策略。37.5 ℃在 2 h 时 T-AOC 显著高于 40 ℃（$P < 0.05$），表明该温度可能接近幼虫抗氧化系统的修复能力临界点。

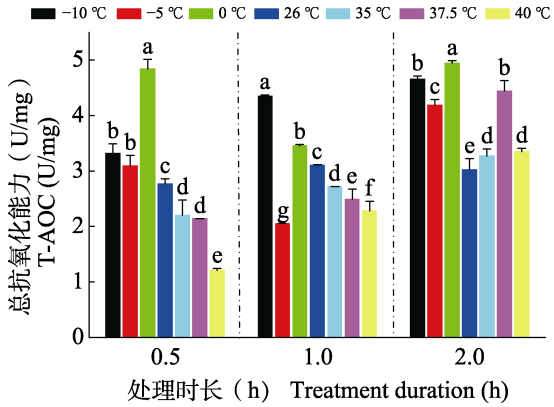


图 4 温度胁迫对番茄潜叶蛾幼虫总抗氧化能力的影响

Fig. 4 Effect of temperature stress on T-AOC of *Tuta absoluta*

2.5 温度双向胁迫对番茄潜叶蛾幼虫 MFO 活性的影响

多功能氧化酶（MFO，主要为细胞色素 P450 酶系）是昆虫解毒系统的核心组分，其活性动态直接关联幼虫对外源毒素，如植物次生代谢物、杀虫剂的代谢能力（图 5）。对照组（26 ℃）的 MFO 活性在所有时间点均保持最高或次高水平，0.5 h 时，该处理组的 MFO 活性为 198.18 U/mg，显著高于其他温度组（$P < 0.05$），表明常温下幼虫维持高效的解毒代谢基础能力。1 h 时，该活性小幅下降至 187.20 U/mg，但仍与 0 ℃组（192.96 U/mg）无显著差异（$P > 0.05$），提示短期处理下常温与轻度低温的解毒需求相近。2 h 时，活性回升至 189.23 U/mg，显著高于其他温度组（$P < 0.05$），反映长时间常温暴露下

MFO 的合成与功能稳定性。

- 10 ℃组的 MFO 活性在所有时间点均处于最低水平，较对照组（26 ℃）降幅达 15.5%-17.5%。0 ℃组在 1 h 处理时活性达峰值（192.96 U/mg），较对照组提升 3.1%。- 5 ℃组活性随处理时间延长逐步上升，但仍低于对照组，反映 - 5 ℃的慢性胁迫仅部分激活解毒代谢补偿机制。40 ℃组的 MFO 活性在所有时间点均处于最低或次低水平，较对照组降幅达 15.2%-18.9%。尤其在 1 h 时活性骤降至 156.95 U/mg，表明 40 ℃已突破 P450 酶系的热稳定性阈值，导致血红素辅基变性或膜结合位点破坏。37.5 ℃组的活性随时间推移持续下降，0.5 h 时为 173.36 U/mg，较对照组下降 12.5%；2 h 时为 165.52 U/mg，降幅扩大至 14.3%。35 ℃组的活性在 1 h 时短暂回升至 180.79 U/mg，较 0.5 h 组（177.48 U/mg）提升 1.9%，但 2 h 时再次下降至 164.44 U/mg。通过显著性标识分析发现，0 ℃在 1 h 时活性超越常温组，可能为应对低温诱导的植物毒素如番茄碱积累提供临时解毒保障。37.5 与 40 ℃的活性差异随时间扩大，表明二者分属 MFO 功能抑制的可逆与不可逆的临界区间。

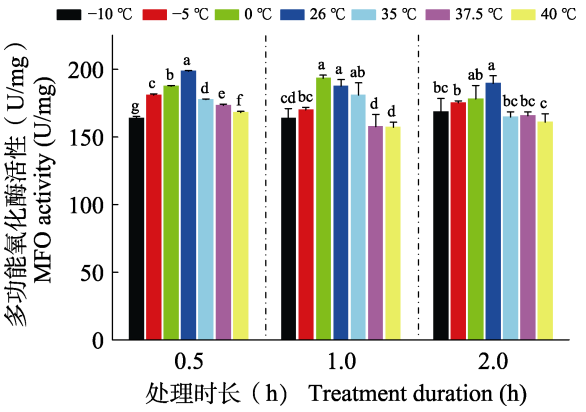


图 5　温度胁迫对番茄潜叶蛾幼虫多功能氧化酶活性的影响

Fig. 5　Effect of temperature stress on MFO activity of *Tuta absoluta*

2.6　温度双向胁迫对番茄潜叶蛾幼虫 GST 活性的影响

本研究通过多温度-时间梯度处理，揭示了番茄潜叶蛾幼虫 GST 活性的动态响应规律（图 6）。- 10 ℃组的 GST 活性在所有时间点均显著高于其他温度组（$P<0.05$），呈现时间依赖性递增。0.5 h 时，该处理的 GST 活性为 311.35 U/mg，较对照组（242.60 U/mg）提升 28.3%；2 h 时，活性进一步升至 331.48 U/mg，增幅达 6.5%。

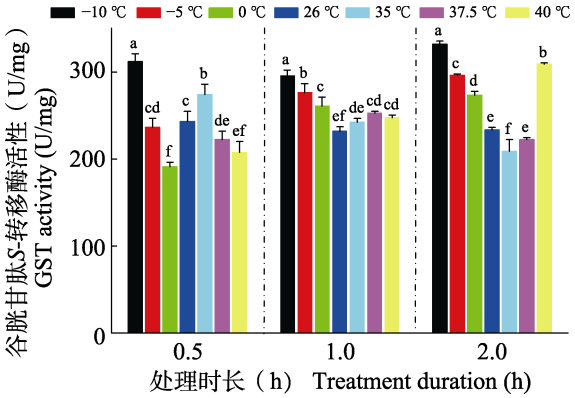


图 6　温度胁迫对番茄潜叶蛾幼虫谷胱甘肽 *S*-转移酶活性的影响

Fig. 6　Effect of temperature stress on GST activity of *Tuta absoluta*

40 ℃组的 GST 活性在 0.5 h 时（207.41 U/mg）较对照组下降 14.5%，1 h 时略有回升（247.31 U/mg），但仍低于常温组，说明高温初期导致酶蛋白构象不稳定。2 h 时活性骤增至 308.48 U/mg，较 0.5 h 组提升 48.7%，甚至超过 35 和 37.5 ℃组。对照组（26 ℃）的 GST 活性随时间推移逐步下降，标准差较小（3.43- 11.59），反映适宜温度下幼虫维持基础解毒需求，未触发显著应激响应。0 ℃组在 0.5 h 时活性最低（191.13 U/mg），但随处理时间延长而恢复，表示轻度低温初期抑制 GST 功能，但长期暴露诱导适应性调控。35 ℃组活性随时间持续下降，降幅达 23.8%，表明亚高温可能通过抑制谷胱甘肽合成或破坏酶-底物结合域，削弱解毒能力。

- 5 ℃处理下，GST 活性在 2 h 时升至 295.88 U/mg，较 0.5 h 组（236.10 U/mg）提升 25.3%，反映中度低温的迟发激活效应；活性在 1 h 时达峰值（252.59 U/mg），2 h 时下降至 222.10 U/mg，表明临界高温的抑制效应具有累积性。通过显著性标识分析发现，- 10 ℃的活性增益显著高于 - 5 ℃（$P < 0.05$），表明 - 10 ℃更高效激活 GST 介导的解毒代谢。40 ℃在 2 h

时的活性爆发（308.48 U/mg）显著高于 37.5 ℃组（222.10 U/mg）（$P < 0.05$），说明极端高温可能触发独特的应激修复机制。

2.7 温度双向胁迫对番茄潜叶蛾幼虫 CarE 活性的影响

本研究通过多温度-时间梯度处理，揭示了番茄潜叶蛾幼虫 CarE 活性的动态调控特征（图 7）。对照组（26 ℃）的 CarE 活性在 0.5 h 时达峰值（0.485 U/mg），显著高于其他温度组（$P < 0.05$），表明适宜温度下幼虫维持高效解毒基础能力。0 ℃组在 1 h 时活性升至 0.436 U/mg，甚至超过对照组（0.407 U/mg）。- 10 ℃组的 CarE 活性在所有时间点均处于最低或次低水平。0.5 h 时，CarE 活性为 0.216 U/mg，较对照组下降 55.4%；2 h 时，活性进一步降至 0.167 U/mg，降幅 22.8%。

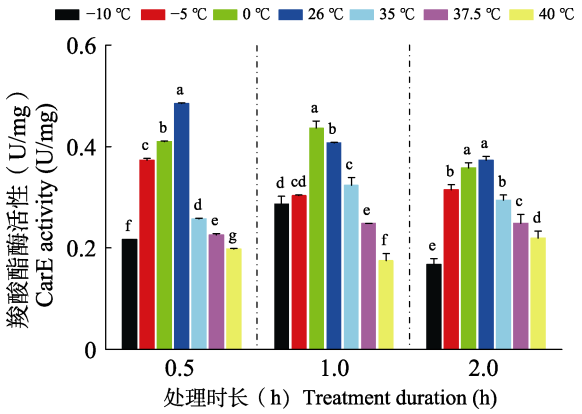


图 7 温度胁迫对番茄潜叶蛾幼虫羧酸酯酶活性的影响
Fig. 7 Effect of temperature stress on CarE activity of *Tuta absoluta*

40 ℃组在 0.5 h 处理下 CarE 活性（0.198 U/mg）较对照组下降 59.2%，表明高温直接破坏酶的催化三联体结构。2 h 时，活性部分恢复至 0.220 U/mg，可能通过热激蛋白介导的酶复性或转录补偿机制实现有限修复。37.5 ℃组在 0.5 h 处理下 CarE 活性（0.225 U/mg）较对照组下降 53.6%；2 h 处理下活性回升至 0.249 U/mg，但仍显著低于常温组（$P < 0.05$），反映部分功能代偿。35 ℃组的 CarE 活性随时间推移持续下降，降幅 12.7%。- 5 ℃活性在 2 h 时升至 0.315 U/mg，较 0.5 h 组（0.373 U/mg）下降 15.6%，但仍高于同期 - 10 ℃组（$P < 0.05$），表明中度低温可部分维持 CarE 功能。

2.8 相关性分析

通过 Pearson 相关性热图（图 8）可直观揭示番茄潜叶蛾幼虫在温度胁迫下 7 种关键酶活性的协同或拮抗关系。抗氧化系统中，SOD 与 POD、CAT 呈正相关，三者通过“O_2^-歧化 - H_2O_2 清除”链式反应协同应对氧化应激；总抗氧化能力（T-AOC）与 SOD、POD 高度同步，表明酶促防御主导全局抗氧化响应。解毒系统则呈现功能分化，MFO 与 GST 呈负相关，暗示极端温度下解毒途径的代谢分流，如 40 ℃时 MFO 抑制伴随 GST 爆发性激活；CarE 与 MFO 弱正相关，可能共同参与脂溶性毒素代谢，但与 GST 负相关反映谷胱甘肽资源的竞争性分配。跨系统调控中，SOD 与 MFO 的强负相关则提示温度胁迫可能通过线粒体损伤同步削弱氧化防御与解毒代谢，形成代谢瓶颈，如 35 ℃下 SOD 与 MFO 活性双降。上述相关性网络表明，番茄潜叶蛾幼虫通过多酶协同、代谢代偿及系统间资源权衡，形成应对温度胁迫的动态防御策略。

2.9 聚类分析

图 9 揭示了番茄潜叶蛾幼虫 7 种关键酶活性的功能模块化特征。树状图显示，所有酶可划分为两大聚类群（距离阈值=0.8），其分类模式与温度胁迫下的代谢协同机制高度吻合。SOD、POD、CAT 与 T-AOC 首先聚为一类（类内距离≤0.35），进一步验证了四者在氧化应激中的协同作用。T-AOC 与 SOD 的极短分支距离（0.12）表明总抗氧化能力主要由 SOD 驱动的超氧自由基清除效率决定。

GST、MFO 与 CarE 聚为独立类群（类内距离≤0.42），但其内部呈现功能分化。GST 与 MFO 优先聚类（距离=0.25），反映二者在脂溶性毒素代谢中的互补性（如 40 ℃下 GST 代偿 MFO 抑制）。CarE 以较长分支（距离=0.42）加入该群，提示其部分功能独立于 GST/MFO 网络，如 0 ℃下 CarE 特异性激活。CAT 与 GST 的跨模块最近

邻距离（0.68）显著小于其他跨类组合，暗示二者在氧化-解毒平衡中具有协同-拮抗双功能，如 - 10 ℃下 CAT 活性衰减与 GST 爆发性激活的时序关联。

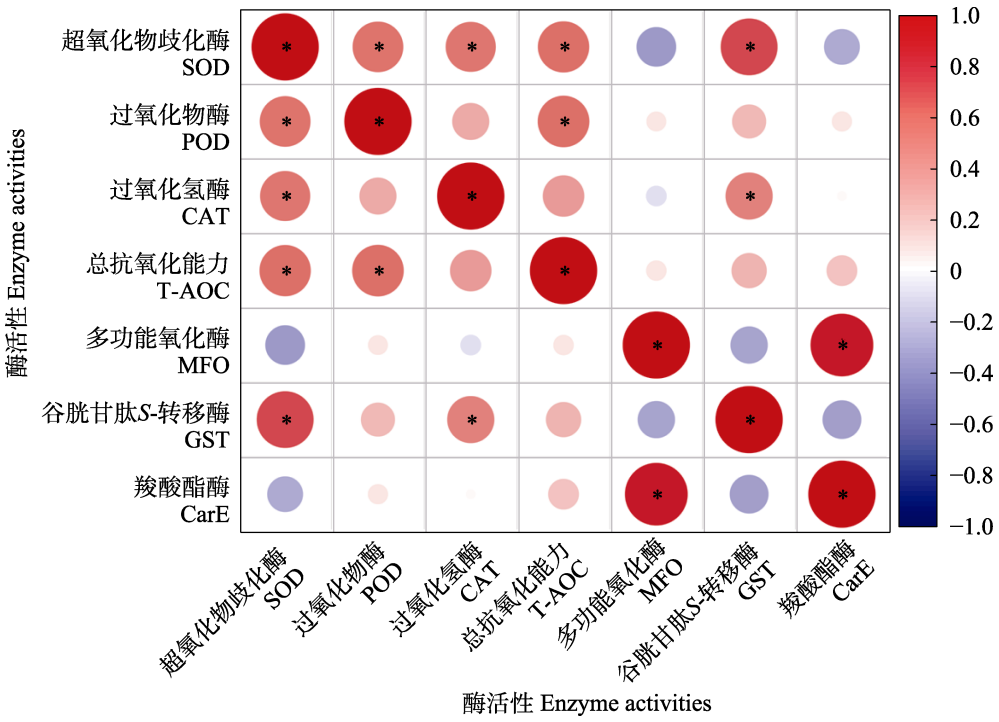


图 8　抗氧化酶与解毒酶活性的相关性结果

Fig. 8　Correlation results between antioxidant enzymes and detoxification enzyme activities

*代表经 Pearson 法分析差异显著（P<0.05）。

* represents significant difference as determined by Pearson's correlation analysis (P < 0.05).

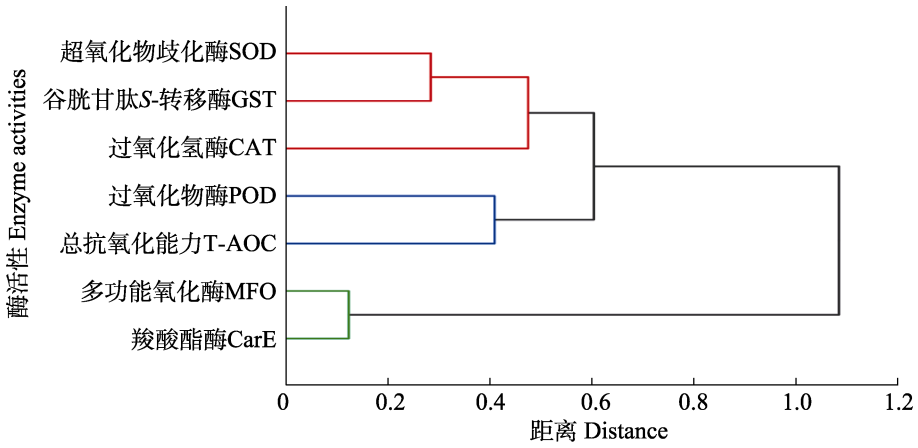


图 9　温度胁迫下酶活性聚类结果

Fig. 9　Clustering results of enzyme activities under ambient temperature stress

3　讨论

本研究首次系统揭示了番茄潜叶蛾幼虫在温度双向胁迫（ - 10-40 ℃）中抗氧化与解毒酶网络的动态响应规律。与恒温研究相比，极端温度脉冲（0.5-2 h）导致的酶活性非线性波动，如 - 10 ℃下 SOD 的爆发激活与 2 h 功能衰竭，更贴近自然生境中寒潮和热浪的生态效应。值得关

注的是，低温（≤0 ℃）显著诱导抗氧化酶（SOD、CAT）与解毒酶（GST）的协同高表达（$P < 0.05$），而高温（≤35 ℃）则通过抑制 MFO 活性（40 ℃下降幅达 18.9%）触发 GST 的代偿性激活（2 h 时提升 48.7%）。这与鳞翅目近缘种灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens* 的温度响应模式存在明显差异，可能源于番茄潜叶蛾在入侵过程中对极端温度的选择性适应，即其通过牺牲部分解毒代谢弹性，如 CarE 在 - 10 ℃下的不可逆抑制，换取抗氧化系统的快速响应优势（乔利等, 2023）。

SOD、POD、CAT 与 T-AOC 的活性动态及聚类分析结果表明，番茄潜叶蛾幼虫的抗氧化系统通过链式反应形成高度协同的防御网络。SOD 催化超氧自由基（O_2^-）生成 H_2O_2 后，POD 与 CAT 进一步分解 H_2O_2，避免其积累引发氧化损伤。例如，- 10 ℃短时胁迫下，SOD 活性飙升 81.2%，POD 与 CAT 活性分别提升 113.6%和 25.4%，三者的正相关性印证了这一协同机制。T-AOC 作为总抗氧化能力的综合指标，与 SOD 和 POD 的同步波动表明，幼虫在极端温度下优先依赖酶促系统维持氧化平衡，而非小分子抗氧化物质，如谷胱甘肽（Huang *et al*., 2024b）。然而，长时间低温暴露（2 h）导致 SOD 和 CAT 活性明显衰减（降幅 6.6%-19.0%），提示抗氧化系统的急性代偿存在时效性限制，可能因酶蛋白变性或底物耗竭引发功能崩溃。

GST、MFO 与 CarE 的聚类分析揭示了解毒系统的功能分化与动态代偿策略。GST 与 MFO 以较近分支距离（0.25）形成主模块，二者通过互补代谢脂质过氧化物与脂溶性外源毒素应对温度胁迫（刘佳等, 2015）。例如，40 ℃处理 2 h 时，MFO 活性受抑制（160.56 U/mg，降幅 18.9%），而 GST 活性爆发性升高至 308.48 U/mg（升幅 48.7%），其负相关性表明解毒系统通过动态分流维持代谢稳态。CarE 则以松散分支（0.42）加入解毒模块，其功能独立性在 0 ℃短时处理中尤为突出（活性激增 75.1%），可能与其特异性水解寄主植物酯类毒素，如番茄碱衍生物的生态适应性相关。番茄潜叶蛾 CarE 的独立聚类特征则表明其在入侵过程中通过“功能模块解耦”增强代谢弹性，以快速适应新型寄主植物的化学防御。

CAT 作为抗氧化模块成员，却与解毒模块的 GST 存在跨类最近邻关系，提示 H_2O_2 信号介导的氧化-解毒交互机制。例如，- 10 ℃下 CAT 活性衰减可能通过 H_2O_2 积累激活 GST 依赖的脂质过氧化物解毒通路，而 37.5 ℃的临界高温引发抗氧化与解毒功能失衡，这一阈值效应为区域性防控技术提供了量化依据。在昼夜温差显著区域，如日间 35 ℃、夜间 10 ℃，联合施用线粒体电子传递链抑制剂与 GST 激活剂，可通过打破代谢平衡实现高效控害。CarE 的低温特异性激活及其独立聚类特征，提示其在温带春季低温环境中的关键作用。定向抑制 CarE，如三苯基磷酸酯等可阻断幼虫对植物防御化合物的解毒能力，较传统广谱杀虫剂更具生态靶向性（Aboutalebian-Soureshjani *et al*., 2023）。而 40 ℃暴露 2 h 引发的 GST 超激活可能诱导幼虫对有机磷杀虫剂的代谢抗性，需避免高温时段施药或开发 GST 特异性抑制剂以规避抗性风险。

尽管本研究明确了温度波动对酶活性的时序效应，但仍存在以下局限：（1）未解析温度胁迫下酶蛋白翻译后修饰，如磷酸化、泛素化的调控细节；（2）未结合转录组数据验证关键酶，如 GST、MFO 的基因表达-活性对应关系。未来工作可整合多组学技术与原位监测，构建“温度-酶活性-害虫适合度”预测模型，为气候变化背景下的害虫精准防控提供决策支持。

4 结论

番茄潜叶蛾幼虫通过抗氧化系统的链式协同、解毒系统的动态代偿及跨系统交互，形成了应对温度胁迫的多维适应策略。本研究首次界定 37.5 ℃为代谢功能失衡的临界温度，并提出 CarE 的功能独立性假说，为靶向温度调控的绿色防控技术研发提供了理论框架。

参考文献 (References)

Aboutalebian-Soureshjani A, Rafiee-Dastjerdi H, Naseri B, Hassanpour M, Khajehali J, 2023. Indoxacarb resistance in

Iranian populations of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae): Cross-resistance, biochemical and molecular mechanisms. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 196: 105633.

Biondi A, Guedes RNC, Wan FH, Desneux N, 2018. Ecology, worldwide spread, and management of the invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*: Past, present, and future. *Annual Review of Entomology*, 63: 239–258.

Chen L, Wang P, Tan LX, Li HH, Wang D, 2024. Genetic transformation of *Torenia fournieri* L. with the *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab gene confers resistance to *Mythimna separata* (Walker). *Plants*, 13(24): 3568.

de la Fuente D, Maciá A, Cano ME, Toledo AV, Brentassi ME, 2019. Consequences of stress induced by heat on fitness of *Delphacodes kuscheli* and its yeast-like endosymbionts. *Journal of Applied Entomology*, 143(5): 566–573.

Desneux N, Han P, Mansour R, Arnó J, Brévault T, Campos MR, Chailleux A, Guedes RNC, Karimi J, Konan KAJ, Lavoir AV, Luna MG, Perez-Hedo M, Urbaneja A, Verheggen FJ, Zappalà L, Abbes K, Ali A, Bayram Y, Cantor F, Cuthbertson AGS, De Vis R, Erler F, Firake DM, Haddi K, Hajjar MJ, Ismoilov K, Jaworski CC, Kenis M, Liu HT, Madadi H, Martin T, Mazih A, Messelink GJ, Mohamed SA, Nofemela RS, Oke A, Ramos C, Ricupero M, Roditakis E, Shashank PR, Wan FH, Wang MH, Wang S, Zhang YB, Biondi A, 2022. Integrated pest management of *Tuta absoluta*: Practical implementations across different world regions. *Journal of Pest Science*, 95(1): 17–39.

Hamza R, Beltran JP, Canas LA, 2018. Enzymatic assays and enzyme histochemistry of Tuta absoluta feeding on tomato leaves. *Bio-protocol*, 8(17): e2993.

Han P, Bayram Y, Shaltiel-Harpaz L, Sohrabi F, Saji A, Esenali UT, Jalilov A, Ali A, Shashank PR, Ismoilov K, Lu ZZ, Wang S, Zhang GF, Wan FH, Biondi A, Desneux N, 2019. *Tuta absoluta* continues to disperse in Asia: Damage, ongoing management and future challenges. *Journal of Pest Science*, 92(4): 1317–1327.

Han P, Zhang YB, Arnó J, Mansour R, 2024. Research toward enhancing integrated management of *Tuta absoluta*, an ongoing invasive threat in Afro-Eurasia. *Entomologia Generalis*, 44(2): 263–267.

Huang C, Ou XL, Wang YS, Zhou YN, Zhang GF, Liu WX, Wan FH, Jiang HB, Zhang YB, 2024a. Genome-wide identification, evolution, and female-biased expression analysis of odorant receptors in *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Life*, 14(7): 872.

Huang WX, Wang C, Chen QZ, Chen F, Hu HH, Li JF, He QY, Yu XD, 2024b. Physicochemical, functional, and antioxidant properties of black soldier fly larvae protein. *Journal of Food Science*, 89(1): 259–275.

Huang Y, Cai PM, Su XX, Zheng MJ, Chi WW, Lin SL, Huang ZW, Qin S, Zeng SX, 2022. Hsian-tsao (Mesona chinensis Benth.) extract improves the thermal tolerance of *Drosophila melanogaster*. *Frontiers in Nutrition*, 9: 819319.

King AM, MacRae TH, 2015. Insect heat shock proteins during stress and diapause. *Annual Review of Entomology*, 60: 59–75.

León-Quinto T, Madrigal R, Cabello E, Fimia A, Serna A, 2024. Morphological and biochemical responses of a neotropical pest insect to low temperatures. *Journal of Thermal Biology*, 119: 103795.

Liu J, Gao ZL, Dang ZH, Pan WL, Yuan WL, Zhu LH, Li YF, 2015. The effect of temperature on the activity of three detoxification enzymes in *Apolygus lucorum*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(3): 609–615. [刘佳, 高占林, 党志红, 潘文亮, 袁文龙, 朱利红, 李耀发, 2015. 不同温度效应杀虫剂诱导对绿盲蝽三种解毒酶活力的影响. 应用昆虫学报, 52(3): 609–615.]

Ma JG, Wang CF, Zhao JY, Ma L, Qie XT, Wang MQ, Hao C, Yan XZ, 2025. Electroantennogram and behavioral responses of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) to three plant essential oils. *Journal of Shanxi Agricultural University* (*Natural Science Edition*), 45(6): 109–116. [马建国, 王彩凤, 赵劲宇, 马力, 郄杏桃, 王美琴, 郝赤, 闫喜中, 2025. 番茄潜叶蛾对 3 种植物精油的电生理和行为反应. 山西农业大学学报(自然科学版), 45(6): 109–116.]

Mansour R, Brévault T, Chailleux A, Cherif A, Grissa-Lebdi K, Haddi K, Mohamed SA, Nofemela RS, Oke A, Sylla S, Tonnang HEZ, Zappalà L, Kenis M, Desneux N, Biondi A, 2018. Occurrence, biology, natural enemies and management of *Tuta absoluta* in Africa. *Entomologia Generalis*, 38(2): 83–112.

Muhammad A, Qian ZY, Li Y, Lei XY, Iqbal J, Shen XQ, He JT, Zhang N, Sun C, Shao YQ, 2025. Enhanced bioaccumulation and toxicity of fenpropathrin by polystyrene nano (micro) plastics in the model insect, silkworm (*Bombyx mori*). *Journal of Nanobiotechnology*, 23(1): 38.

Nasong D, Zhou S, Kornhuber K, Yu BF, 2025. Concurrent heat extremes in relation to global warming, high atmospheric pressure and low soil moisture in the Northern Hemisphere. *Earth's Future*, 13(1): e2024EF005256.

Neven LG, Hansen LD, 2010. Effects of temperature and controlled atmospheres on codling moth metabolism. *Annals of the Entomological Society of America*, 103(3): 418–423.

Ou GM, Zhu SQ, Huang QR, Wei YH, Zhang ZX, Cheng DM, 2025. Mechanism and synergy evaluation of a mixture of croton essential oil and spirodiclofen on *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae). *Crop Protection*, 190: 107104.

Pi YM, Lu YH, Yang X, Mo WJ, Li Q, Lu ZX, Li YF, Xu YP, Xu

HX, 2024. Quinclorac-resistant *Echinochloa* spp. promoted growth and reproduction of *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) probably by providing more nutrients and stable environment. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 205: 106165.

Qiao L, Zhang TH, Geng SB, Jin YL, Zhang FM, Wu YQ, Pan PL, 2023. Effects of high temperature on lifespan, fecundity, and protective enzymes of *Ectropis grisescens*. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 38(11): 1337–1343. [乔利, 张天海, 耿书宝, 金银利, 张方梅, 武予清, 潘鹏亮, 2023. 高温胁迫对灰茶尺蠖生命参数及保护酶活性的影响. 福建农业学报, 38 (11): 1337–1343.]

Qin WS, Walker VK, 2006. *Tenebrio molitor* antifreeze protein gene identification and regulation. *Gene*, 367: 142–149.

Shen XN, Guo JY, Wan FH, Lü ZC, Guo JY, Liu WX, 2025. Characterization and functions of temperature stress-associated microRNAs in invasive insect *Bemisia tabaci* Mediterranean cryptic species. *Journal of Integrative Agriculture*, 24(7): 2719–2731.

Teixeira LAF, Polavarapu S, 2005. Expression of heat shock protein 70 after heat stress during pupal diapause in *Rhagoletis mendax* (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98(6): 966–972.

Wang MH, Ismoilov K, Liu WX, Bai M, Bai XS, Chen B, Chen HL, Chen HS, Dong YC, Fang K, Gui FR, Huang GH, Jiang CM, Jiang HB, Li XW, Luo C, Luo C, Lu ZZ, Lu YB, Ma DY, Pu DQ, Qu YY, Sang W, Song LM, Sun X, Sun YX, Wan B, Wang XP, Yang WJ, Yang XQ, Yao FL, Ye ZP, Zhang LY, Zhang XM, Zhang Y, Zhao CC, Zhou Q, Zhou WW, Zhu WY, Rodriguez-Saona C, Biondi A, Jaworski CC, Zhang YB, Desneux N, Han P, 2024. *Tuta absoluta* management in China: Progress and prospects. *Entomologia Generalis*, 44(2): 269–278.

Wang MM, Dun MQ, Liu XY, Zhang GY, Ling JY, 2023. Biotransformation of Chinese jujube with *Cordyceps militaris* to enhance the antioxidant activity in vitro and the protective effect against ethanol-induced oxidative stress in zebrafish. *Fermentation*, 9(7): 656.

Wu MY, Jiang WB, Lu CH, Dong WM, Fan JJ, Tian J, Chen WL, Niu SZ, He YQ, 2025. Effect of defense enzyme activities, endogenous SA and MeSA in tea plants on the host adaptability of *Toxoptera aurantii* (Hemiptera: Aphididae). *Crop Protection*, 190: 107135.

Zhang JY, Zhang YD, Munawar A, Zheng YQ, Zhu ZR, Zhou WW, 2023. Research progress on biological control of *Tuta absoluta* (Meyrick). *Journal of Zhejiang University* (*Agriculture and Life Sciences*), 49(2): 141–148. [张靳宜, 张亚东, Asim Munawar, 郑亚强, 祝增荣, 周文武, 2023. 番茄潜麦蛾生物防治研究进展. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 49(2): 141–148.]

Zhao JY, Ma L, Song CF, Xue ZS, Zheng RR, Yan XZ, Hao C, 2023. Modelling potential distribution of *Tuta absoluta* in China under climate change using CLIMEX and MaxEnt. *Journal of Applied Entomology*, 147(10): 895–907.

Zhou JX, Xu Z, Yu ZH, Mai HR, Huang JC, Chang XL, Chen FJ, 2025. Growth, development and reproduction of meadow moth *Loxostege sticticalis* fed on pea seedlings grown under elevated CO_2. *Agronomy*, 15(1): 30.