

雄性棉铃虫和烟青虫对雌性信息素的触角电生理反应*

赵新成 阎云花 王琛柱**

(中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080)

摘要 利用触角电位图 (Electroantennogram, EAG) 技术, 比较研究了二近缘种棉铃虫、烟青虫对其性信息素主要成分 Z-11-16: Ald、Z-9-16: Ald 的触角电生理反应。剂量反应曲线表明, 对 Z-11-16: Ald, 棉铃虫和烟青虫均有明显的 EAG 反应, 且随浓度的增加而增强, 但棉铃虫比烟青虫的反应较强; 对 Z-9-16: Ald, 烟青虫有很强的 EAG 反应, 棉铃虫的反应则很弱; 对 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 以 97:3 和 7:93 比例形成的混合物, 棉铃虫、烟青虫均有 EAG 反应, 但二者之间没有显著差异 [动物学报 49(6):795~799, 2003]。

关键词 棉铃虫 烟青虫 性信息素 触角电位

EAG responses of the male cotton boll worm (*Helicoverpa armigera*) and the male oriental tobacco budworm (*H. assulta*) to female sex pheromones*

ZHAO Xin Cheng YAN Yun Hua WANG Chen Zhu**

(State Key Laboratory of Integrated Managements of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract Comparison of electroantennogram (EAG) responses between *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* to female sex pheromone major components, (Z)-11-hexadecenal (Z-11-16: Ald) and (Z)-9-hexadecenal (Z-9-16: Ald) was investigated. The basal end of the isolated antennae was connected to the indifferent electrode, and the tip after the terminal segment removed was linked with the recording electrode. The antennae were stimulated by six dosages of sex pheromone components from 1 ng/ μ l to 10⁵ ng/ μ l through a Pasteur pipette. The EAG signal was amplified by DC/AC amplifier and recorded by Spike software on a PC computer. The absolute EAG data were used for statistical analysis. The dose-response curve showed that both *H. armigera* and *H. assulta* had high response amplitudes to Z-11-16: Ald, but that of *H. armigera* was higher than that of *H. assulta* from 10² ng/ μ l to 10⁵ ng/ μ l. High spike amplitude was elicited in *H. assulta* by Z-9-16: Ald, but relative low response to Z-9-16: Ald in *H. armigera* was detected, this indicates that there is no Z-9-16: Ald sensillum on the *H. armigera* antennae. Both *H. armigera* and *H. assulta* had strong responses to mixtures of Z-11-16: Ald and Z-9-16: Ald with ratios 97:3 and 7:93, but with no significant difference between the two species. Results suggested that the EAG response of *H. armigera* and *H. assulta* could detect the single specific component of sex pheromones, but could not tell the difference of species-specific pheromone blends [Acta Zoologica Sinica 49(6):795-799, 2003].

Key words Cotton bollworm (*H. armigera*), Tobacco budworm (*H. assulta*), Sex pheromone, Electroantennogram

具有物种特异性的性信息素通讯系统是昆虫寻找配偶、实现生殖隔离的有力保障。然而, 在性信息素已被鉴定的 400 多种蛾类昆虫中, 组成性信息素的成分才有 100 多种, 可见自然界中不同种蛾类

昆虫共享性信息素成分的现象非常普遍 (赵成华, 2000)。例如, 在秆野螟属 (*Ostrinia*) 的 8 种昆虫中, 除亚洲玉米螟 (*Ostrinia furnacalis*) 外, 其性信息素成分均含有反和顺-11-十四碳烯乙酸

2003-04-06 收稿, 2004-06-16 修回

* 国家自然科学基金项目 (No. 30070109) 和中国科学院知识创新工程项目 (No. KSCX2-SW-105, KSCX3-IOZ-05) 资助 [This research was founded by grants from National Natural Science Foundation of China (No. 30070109) and Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-SW-105, KSCX3-IOZ-05)]

** 通讯作者 (Corresponding author) E-mail: czwang@panda.ioz.ac.cn

第一作者简介 赵新成, 男, 27 岁, 硕士研究生。研究方向: 昆虫化学通讯。E-mail: zhaoxc@panda.ioz.ac.cn

© 2003 动物学报 Acta Zoologica Sinica

酯 (E11 和 Z11-14: OAc) (Ishikawa *et al.*, 1999); 在铃夜蛾属 (*Helicoverpa*) 和实夜蛾属 (*Heliothis*) 的几种常见昆虫中, 也存在共享顺-11-十六碳烯醛 (Z-11-16: Ald) 和顺-9-十六碳烯醛 (Z-9-16: Ald) 性信息素成分的现象 (Cork *et al.*, 1992)。这些不同种的昆虫如何感受和识别组成相同或相似的性信息素成分? 这一问题成为昆虫感觉生理学和神经生物学研究的焦点 (Almaas *et al.*, 1991; Christensen *et al.*, 1991; Vickers *et al.*, 1991; Wu *et al.*, 1996; Hansson *et al.*, 2000; Ochieng *et al.*, 2003; Vicker *et al.*, 2003)。顺-9-十四碳烯乙酸酯 (Z-9-14: Ac) 和顺-9-反-12-十四碳二烯乙酸酯 (Z-9-E-12-14: Ac) 是近缘种 *Spodoptera latifascia* 和 *Spodoptera descoinsi* 性信息素的主要成分, 但比例不同, 利用 EAG 和单细胞记录研究发现, 两种雄蛾触角对彼此的性信息素的电生理反应没有差异 (Monti *et al.*, 1995)。Cosse *et al.* (1995) 和 Linn *et al.* (1999) 的对欧洲玉米螟 (*Ostrinia nubilalis*) 不同亚种的实验结果表明, *O. nubilalis* 雄蛾触角在识别性信息素混合物方面并不是一个决定因素。所以昆虫触角上的感受器在性信息素通讯中具有较广的感受能力, 而种属特异性较小。

棉铃虫 (*Helicoverpa armigera*) 和烟青虫 (*H. assulta*) 是近缘种, 并且都是我国农作物的重要害虫 (陈一心, 1999)。Wu *et al.* (1997) 和 Liu *et al.* (1994) 分别报道了棉铃虫和烟青虫的性信息素的腺体组分。棉铃虫的性信息素主要成分是 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald, 田间试验证明两成分以 97:3 混合诱蛾活性最高 (Wu *et al.*, 1997); 烟青虫的性信息素主要成分也是这两种化合物, 田间试验证明比例为 7:100 的混合物诱蛾活性最高 (Liu *et al.*, 1994)。用气相色谱法分析我们实验室内饲养的棉铃虫和烟青虫性信息素腺体抽提物, 发现 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 的比例分别为 97:3 和 7:93 (阎云花等, 未发表数据)。棉铃虫和烟青虫触角对两种性信息素成分及其混合物的感受有何异同? 我们利用 EAG 技术对此进行了比较研究, 以明确触角电位在 *Helicoverpa* 属昆虫性通讯中是否存在物种的特异性。

1 材料与方 法

1.1 供试昆虫

棉铃虫和烟青虫分别采自河南省安阳和许昌,

并在人工气候箱内用人工饲料 (麦胚 150 g, 酵母粉 30 g, 尼泊金 2 g, 番茄酱 198 g, 维生素 C 3 g, 亚油酸 1 ml, 琼脂 14 g, 蒸馏水 744 ml) 饲养了 10 代以上。气候箱内温度 27 ± 1 , 光周期 L:D = 16:8, 湿度 60%~80%。蛹期将雌、雄分开, 羽化后成虫按羽化天数放于不同的笼子内, 喂以 10% 的蜂蜜水。

1.2 试剂

性信息素化合物 Z-11-16: Ald、Z-9-16: Ald 均从 Shin-Etsu 公司 (日本) 购买, 其纯度为 96%。供试样品共 4 种, 两种单一成分 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald, 以及 Z-11-16: Ald 与 Z-9-16: Ald 以 97:3 和 7:93 比例混合的两种二元组分。用液体石蜡油作溶剂, 把上述 4 种样品分别配制成从 $1 \text{ ng}/\mu\text{l}$ 到 $10^5 \text{ ng}/\mu\text{l}$ 六个浓度梯度 (以 10 倍递增), 用液体石蜡油作为空白对照。

1.3 方法

试验所用触角电位图 (Electroantennogram, EAG) 技术, Visser (1979) 已有详尽描述。取羽化后 2~3 天未交配雄蛾, 将其触角从基部剪下, 去掉触角顶端。在双目实体显微镜 (Olympus 273059) 下, 用冷光源 (Intralux 5000-1) 照明, 将记录电极套在触角的顶端, 参考电极套在触角基部上。玻璃微电极内灌注生理盐水 (葡萄糖 354 mmol/L, KCl 6.4 mmol/L, KH_2PO_4 20 mmol/L, MgCl_2 12 mmol/L, CaCl_2 1 mmol/L, NaCl 12 mmol/L, KOH 9.6 mmol/L, pH 6.5), 银-氯化银丝插入玻璃微电极内并连接到微动操作仪 (Syntech MP-15) 上的输入探针, 后者连接到交流/直流放大器 (Syntech UN-06), 其信号输出端与计算机相连。其中所用的数据处理软件 Spike 由 Syntech 公司提供。

刺激气体控制装置 (Syntech CS-05) 将气体用活性炭净化、并压缩产生持续气流, 通过气味混合管吹过触角, 气体流量为 30 ml/s, 气味混合管口正对触角, 相距约 1 cm。取刺激样品 10 μl 滴于巴斯德管内的滤纸 (面积 0.5 cm \times 5 cm) 上, 管口一端连接刺激气体控制装置, 另一端插入气味混合管上的侧孔, 用脚踏板人为控制刺激, 每次刺激时间为 0.1 s, 两次刺激间隔时间为 1 min, 以使触角状态恢复。测量时, 一根触角只用于一种样品, 刺激顺序为空白对照、样品低浓度到高浓度、空白对照, 循环 2 次。设重复 15 次, 即每种昆虫 4 种样品共用 60 根触角。

1.4 数据处理

所获得 EAG 反应幅度大小的绝对值用 ANOVA 进行分析, 用独立样本的 t - 检验方法检验处理间差异的显著性, $P < 0.05$ 为具有显著差异。所有统计分析均借助 SPSS 10.0 软件包完成。

2 结果

2.1 对单一性信息素成分的 EAG 反应

剂量 - 反应曲线显示, 棉铃虫对雌蛾性信息素 Z-11-16: Ald 的 EAG 反应随浓度增加而不断增大 (图 1), 刺激浓度从 10^2 ng/ μ l ($t_{1,14} = 4.231$, $P < 0.05$)、 10^3 ng/ μ l ($t_{1,14} = 6.363$, $P < 0.05$)、 10^4 ng/ μ l ($t_{1,14} = 6.993$, $P < 0.05$) 到 10^5 ng/ μ l ($t_{1,14} = 7.015$, $P < 0.05$), 棉铃虫对两种单一成分 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 的反应大小有明显的差异, 对其性信息素腺体内主要成分 Z-11-16: Ald EAG 反应敏感性大, 而对另一成分 Z-9-16: Ald 的反应敏感性很弱, 与空白对照相比, 只有高剂量 (10^5 ng/ μ l) 时, Z-9-16: Ald 才能引起棉铃虫触角显著的 EAG 反应 ($t_{1,14} = 6.497$, $P < 0.05$)。

烟青虫对两种单一成分 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 的 EAG 反应幅度也是随其浓度的变化而变化 (图 2)。刺激浓度在 1 ng/ μ l 到 10^3 ng/ μ l 之间, 烟青虫对两种性信息素成分的 EAG 反应没有差异, 刺激浓度达到 10^4 ng/ μ l 时, 两种性信息素引起的 EAG 反应才有显著性差异 ($t_{1,14} = 2.132$,

$P < 0.05$), 在测试浓度范围内以 10^5 ng/ μ l 时 EAG 反应幅度差值最大。同棉铃虫的情形刚好相反, 烟青虫对其性信息素腺体内主要成分 Z-9-16: Ald 的反应比对 Z-11-16: Ald 的反应活性强、敏感性高。不过, 烟青虫对 Z-11-16: Ald 的 EAG 反应也很灵敏, 浓度从 10^2 ng/ μ l、 10^3 ng/ μ l、 10^4 ng/ μ l, 到 10^5 ng/ μ l, EAG 反应递增。

2.2 对二元性信息素组分的 EAG 反应

棉铃虫、烟青虫两近缘种对两种不同比例的二元组分混合物都有强烈的 EAG 反应 (图 3, 4)。图 3 表明, 刺激浓度从低到高, 棉铃虫对这两种混合物的剂量反应有相同的趋势, 尽管以 97:3 比例混合的 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 引起的 EAG 反应最高, 但在两种混合物之间没有显著差异 ($P > 0.05$)。图 4 显示, 从 10^2 ng/ μ l ($t_{1,14} = 6.689$, $P < 0.05$)、 10^3 ng/ μ l ($t_{1,14} = 6.185$, $P < 0.05$) 到 10^4 ng/ μ l ($t_{1,14} = 3.394$, $P < 0.05$) 之间, 烟青虫对以 7:93 比例混合的二元组分 EAG 反应均略高于对 97:3 二元组分的反应, 两种混合物引起的 EAG 反应幅度大小略有差异, 但是在 10^5 ng/ μ l 高刺激浓度时, EAG 反应幅度大小接近。将棉铃虫对这两种混合物的 EAG 反应与烟青虫对这两种混合物的反应进行比较, 发现它们对相同刺激浓度的 97:3 二元组分的 EAG 反应没有显著差异 ($P > 0.05$)。烟青虫对刺激浓度为 10^4 ng/ μ l 和 10^5 ng/ μ l 的 7:93 二元组分的 EAG 反应显著高于棉铃虫的反应。

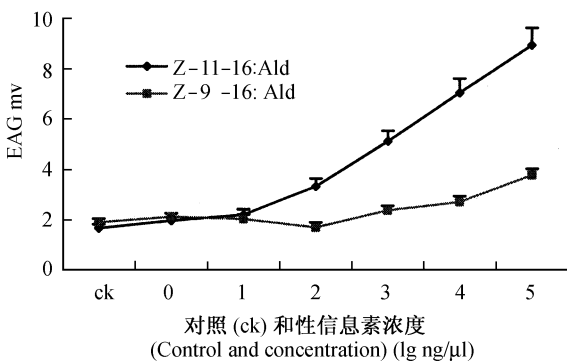


图 1 棉铃虫对不同浓度雌性信息素单一成分 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 的 EAG 反应

Fig.1 EAG response of *H. armigera* to female sex pheromone single component Z-11-16: Ald and Z-9-16: Ald at different concentrations

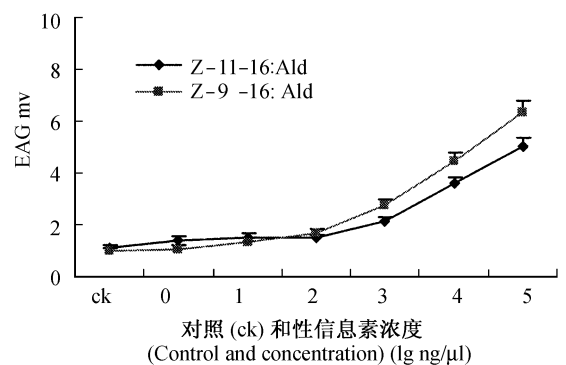


图 2 烟青虫对不同浓度雌性信息素单一成分 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 的 EAG 反应

Fig.2 EAG response of *H. assulta* to female sex pheromone single component Z-11-16: Ald and Z-9-16: Ald at different concentrations

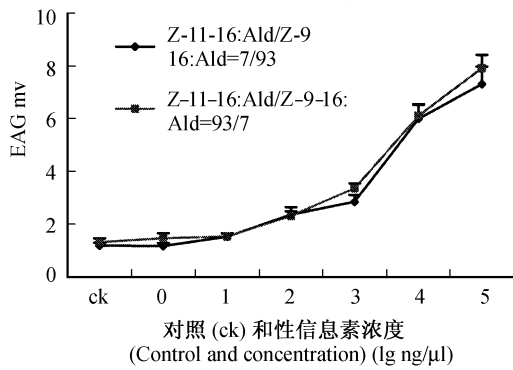


图3 棉铃虫对不同浓度的雌性信息素二元组分的 EAG 反应

Fig. 3 EAG response of *H. armigera* to female sex pheromone binary components at different concentrations

将棉铃虫对单一成分 Z-11-16: Ald 的 EAG 反应与对 97:3 二元组分的 EAG 反应进行比较, 发现浓度为 10^1 ng/μl ($t_{1,14} = 2.510$, $P < 0.05$)、 10^2 ng/μl ($t_{1,14} = 2.544$, $P < 0.05$)、 10^3 ng/μl ($t_{1,14} = 3.757$, $P < 0.05$) Z-11-16: Ald 的略高于 97:3 二元组分的, 而浓度为 10^4 ng/μl ($t_{1,14} = 1.096$, $P = 0.283$)、 10^5 ng/μl ($t_{1,14} = 0.981$, $P = 0.336$) 时, 二者之间没有差异。刺激浓度为 10^2 ng/μl ($t_{1,14} = 4.492$, $P < 0.05$)、 10^3 ng/μl ($t_{1,14} = 4.724$, $P < 0.05$)、 10^4 ng/μl ($t_{1,14} = 4.750$, $P < 0.05$)、 10^5 ng/μl ($t_{1,14} = 4.107$, $P < 0.05$), 烟青虫对 7:93 二元组分的 EAG 反应显著高于对单一成分 Z-9-16: Ald 的 EAG 反应。

3 讨 论

3.1 对单一性信息素成分的 EAG 反应

已有研究发现, 棉铃虫的触角上存在 Z-11-16: Ald 和顺-9-十四碳烯醛 (Z-9-14: Ald) 感受器, 而没有 Z-9-16: Ald 感受器 (Mustaparta, 1997), 因此棉铃虫对 Z-11-16: Ald 有强的 EAG 反应, 而对 Z-9-16: Ald 的反应不明显, 只有在高刺激浓度下才有显著的反应。用单细胞记录方法测定棉铃虫雄蛾触角上毛形感受器对性信息素的反应, 也发现 Z-11-16: Ald 活性较强, 而 Z-9-16: Ald 只能引起小的脉冲 (吴才宏, 1993)。Z-9-16: Ald 引起棉铃虫触角产生的弱小电位, 原因可能是 Z-9-14: Ald 感受器对其适应的结果 (Mustaparta, 1997)。而在烟青虫触角上, Berg *et al.* (1995) 发现有 Z-9-16: Ald 和少量的 Z-11-16: Ald 感受器的存在。上述

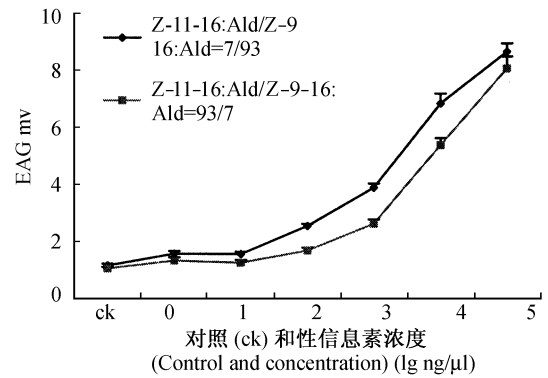


图4 烟青虫对不同浓度的雌性信息素二元组分的 EAG 反应

Fig. 4 EAG response of *H. assulta* to female sex pheromone binary components at different concentrations

EAG 试验结果也进一步证实了这点。但是 Park *et al.* (1994) 对韩国的烟青虫进行 EAG 试验发现 Z-9-16: Ald 10^4 ng/μl 时引起的 EAG 反应幅度最大, 在 10^5 ng/μl 时开始下降, 而在我们试验中未发现类似情况, 原因可能是不同烟青虫地理种群之间存在一定的差异。

3.2 对二元性信息素组分的 EAG 反应

上述 EAG 试验结果显示棉铃虫和烟青虫对两种二元组分混合物都有强的 EAG 反应。同样, Park *et al.* (1994) 将 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 按 2:100、10:100、100:10 混合, 刺激烟青虫的触角, 均引起相同的 EAG 反应, 这意味着混合物比例不影响 EAG 反应幅度大小, 雄蛾对雌性信息素成分的敏感程度高于对其剂量的敏感程度。棉铃虫对单一成分 Z-11-16: Ald 的 EAG 反应与对两种二元组分的相比没有明显的差异, 这说明两种性信息素在触角感受器水平上没有协同作用。烟青虫对两种单一成分都有显著的电生理反应, 对两种二元组分的 EAG 反应都高于单一成分的。原因可能是烟青虫具有 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 两种类型的感受器, 所测得的二元组分 EAG 值分别是两单一成分的 EAG 值的总和。

研究结果表明二元性信息素混合物引起棉铃虫、烟青虫雄蛾相同的 EAG 反应。但在田间, 两种混合物对两种昆虫的诱蛾活性截然不同。Kehat *et al.* (1980) 将 Z-11-16: Ald 和 Z-9-16: Ald 以不同的比例混合进行诱蛾试验, 发现两成分混合比例在 90:10 和 99:1 之间时引诱到的棉铃虫数量最多。相应地, 以 1:5、1:10、1:25 和 1:50 为比例的二

元组分引诱烟青虫的活性也存在明显差异。比例为 1:25 的二元组分引诱烟青虫的活性最强 (Park *et al.*, 1994)。本研究和田间诱蛾试验的结果说明 EAG 不能反映棉铃虫和烟青虫对不同性引诱组分混合物的引诱活性差异, 这种特异性机制的研究有待在单个神经元和中枢神经系统上展开。

致谢 试验过程中, 董钧锋、王立霞、冯莉等帮助饲养昆虫。严福顺研究员提供石蜡油, 王睿工程师在 EAG 技术上给予帮助, 在此表示衷心感谢。

参考文献 (References)

- Almaas, T. J., T. A. Christensen and H. Mustaparta 1991 Chemical communication in heliothine moths. 1. Antennal receptor neurons encode several features of intraspecific and interspecific odors in the male corn-earworm moth *Helicoverpa zea*. *J. Comp. Physiol. A* **169** (3): 249 ~ 258.
- Berg, B. G. and H. Mustaparta 1995 The significance of major pheromone components and interspecific signals as expressed by receptor neurons in the oriental, tobacco budworm moth, *Helicoverpa assulta*. *J. Comp. Physiol. A* **177** (6): 683 ~ 694.
- Chen, Y. X. 1999 Fauna Sinica Insecta, Lepidoptera, Noctuidae. Vol. 16. Beijing: Science Press, 144 ~ 147. [陈一心 1999 中国动物志第 16 卷 昆虫纲 鳞翅目 夜蛾科. 北京: 科学出版社, 144 ~ 147.]
- Christensen, T. A., H. Mustaparta and J. G. Hildebrand 1991 Chemical communication in heliothine moths. 2. Central processing of intraspecific and interspecific olfactory messages in the male corn earworm moth *Helicoverpa zea*. *J. Comp. Physiol. A* **169** (3): 259 ~ 274.
- Cork, A., K. S. Boo, E. Dunkelblum, D. R. Hall, K. Jee-Rajunga, M. Kehat, E. Kong Jie, K. C. Park, P. Tepgidagarm and X. Liu 1992 Female sex pheromone of oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guené) (Lepidoptera: Noctuidae): identification and field testing. *J. Chem. Ecol.* **18**: 403 ~ 418.
- Cosse, A. A., M. G. Campbell, T. J. Glover, C. E. Linn, Jr, J. L. Todd, T. C. Baker and W. L. Roelofs 1995 Pheromone behavioral responses in unusual male European corn borer hybrid progeny not correlated to electrophysiological phenotypes of their pheromone-specific antennal neurons. *Experientia* **51**: 809 ~ 816.
- Hansson, B. S. and S. Anton 2000 Function and morphology of the antennal lobe: new developments. *Ann. Rev. Entomol.* **45**: 203 ~ 231.
- Ishikawa, Y., T. Takanashi and Y. P. Huang 1999 Comparative studies on the sex pheromones of *Ostrinia* spp. in Japan: the burdock borer, *Ostrinia zealis*. *Chemoecology* **9**: 25 ~ 32.
- Kehat, M., S. Gother, E. Dunkelblum and S. Greenberg 1980 Field evaluation of female sex pheromone components of the bollworm, *Heliothis armigera*. *Ent. Exp. Appl.* **27**: 188 ~ 193.
- Linn, C., Jr, K. Poole, A. Zhang and W. Roelofs 1999 Pheromone blend discrimination by European corn borer moths with inter-race and inter-sex antennal transplants. *J. Comp. Physiol. A* **184**: 273 ~ 278.
- Liu, M. Y., J. P. Cai and Y. Tian 1994 Sex pheromone components of the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* Guené: identification and field trials. *Entomol. Sin.* **1** (1): 77 ~ 85.
- Monti, H., B. Lalanecassou, P. Lucas, C. Malosse and J. F. Silvain 1995 Differences in sex pheromone communication system of closely related species: *Spodoptera latifascia* (Walker) and *S. descoinsi* Lalanecassou & Silvain (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Chem. Ecol.* **21** (5): 641 ~ 660.
- Mustaparta, H. 1997 Olfactory coding mechanisms for pheromone and interspecific signal information in related moth species. In: Carde, R. T. and A. K. Minks ed. *Insect Pheromone Research: New Directions*. New York: Chapman & Hall, 144 ~ 163.
- Ochieng, S. A., K. Poole, C. E. Linn, Jr, N. J. Vicher, W. L. Roelofs and T. C. Baker 2003 Unusual pheromone receptor neuron responses in heliothine moth antennae derived from interspecies imaginal disc transplantation. *J. Comp. Physiol. A* **189**: 19 ~ 28.
- Park, K. C., A. Cork, K. S. Boo and D. R. Hall 1994 Biological activity of female sex pheromone of the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guené) (Lepidoptera: Noctuidae): electroantennography, wind tunnel observation and field trapping. *Korean J. Appl. Entomol.* **33** (1): 26 ~ 32.
- Vickers, N. J., T. A. Christensen, H. Mustaparta and T. C. Baker 1991 Chemical communication in heliothine moths. 3. Flight behavior of male *Helicoverpa zea* and *Heliothis virescens* in response to varying ratios of intraspecific and interspecific sex-pheromone components. *J. Comp. Physiol. A* **169** (3): 275 ~ 280.
- Vickers, N. J. and T. A. Christensen 2003 Functional divergence of spatially conserved olfactory glomeruli in two related moth species. *Chem. Senses.* **28**: 325 ~ 338.
- Visser, J. H. 1979 Electroantennogram responses of the Colorado beetle, *Leptinotarsia decemlineata*, to plant volatiles. *Entomol. Exp. Appl.* **25**: 86 ~ 97.
- Wu, C. H. 1993 Responses from sensilla on the antennae of male *Heliothis armigera* to its sex pheromone components and analogs. *Acta Entomol. Sin.* **36** (4): 385 ~ 389. [吴才宏 1993 棉铃虫雄蛾触角的毛形感器对其性信息素组分及类似物的反应. 昆虫学报 **36** (4): 385 ~ 389.]
- Wu, D. M., Y. H. Yan and J. R. Cui 1997 Sex pheromone components of *Helicoverpa armigera*: chemical analysis and field tests. *Entomol. Sin.* **4** (4): 350 ~ 356.
- Wu, W. Q., S. Anton, C. Lofstedt and B. S. Hansson 1996 Discrimination among pheromone component blends by interneurons in male antennal lobes of two populations of the turnip moth, *Agrotis segetum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **93**: 8 022 ~ 8 027.
- Zhao, C. H. 2000 Research progress of moths sex pheromone biosynthesis. *Acta Entomol. Sin.* **43** (4): 429 ~ 438. [赵成华 2000 蛾类昆虫性信息素生物合成的研究进展. 昆虫学报 **143** (4): 429 ~ 438.]