

综述与进展

棉铃虫性信息物质研究进展^{*}

张金平^{**} 张钟宁^{***}

(中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101)

摘 要 半个多世纪以来,众多学者对昆虫性信息物质进行了广泛而深入的研究,自蚕蛾醇的结构被鉴定开始,鳞翅目昆虫的性信息物质一直是研究的热点。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 由于危害严重倍受关注。本文综述了棉铃虫性信息物质的提取、鉴定、产生和识别机制,及各组分功能作用等研究现状,为进一步深入研究提供了思路。

关键词 棉铃虫, 性信息物质, 提取鉴定, 生物合成, 调控释放, 识别机制, 功能作用

Progress in research on the sex pheromones of *Helicoverpa armigera* (Hübner)

ZHANG Jin-Ping^{**} ZHANG Zhong-Ning^{***}

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Sex pheromone of insects were studied profoundly in half past a century, especially in Lepidoptera. *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) was a serious pest in the world, we provide a comprehensive overview about sex pheromones of *H. armigera* in this paper, mainly focusing on the methods of pheromone extraction and identification, biosynthesis, regulation, reorganization and the role of each components. Future research prospects are also discussed.

Key words *Helicoverpa armigera*, sex pheromone, extraction and identification, biosynthesis, regulation, reorganization, function

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner), 属鳞翅目 Lepidoptera, 夜蛾科 Noctuidae, 实夜蛾亚科 Heliothinae, 棉铃虫属 *Helicoverpa* (Hardwick)。其寄主范围广, 适应和繁殖能力强, 经常爆发成灾猖獗为害, 对玉米、大豆和棉花等我国主要的大田作物及蔬菜造成严重的损失(郭予元, 1998)。随着对棉铃虫综合治理措施的不断完善, 以及化学通讯系统研究的不断深入, 对棉铃虫性信息物质的研究和应用也有了长足进展。应用人工合成的性信息物质引诱雄蛾可即时进行预测和预报, 另外还可以干扰其交配, 迷惑雄蛾以至不能和雌蛾成

功交配, 减少下代虫口量, 达到降低棉铃虫危害的目的。使用性信息物质防治棉铃虫具有高效、无毒、不伤害其它生物、对整个生态环境无污染的特点, 符合全球绿色生态农业的道路(闫云花等, 1999)。转 BT 基因抗虫棉的出现曾经给人们带来了极大的利益, 但是在农田生态系统中转基因作物的种植导致原本危害轻微的次要害虫上升为主要害虫(Wu *et al.*, 2008), 加上人们对转基因作物安全性的质疑, 使性信息物质的研究持续不减。如今对于棉铃虫性信息物质的研究探讨已经不仅局限于对其测报和防治, 随着化学通讯学科的发展,

^{*} 资助项目: 国家自然科学基金项目(30970368)。

^{**} E-mail: zhangjp@ioz.ac.cn

^{***} 通讯作者, E-mail: zhangzn@ioz.ac.cn

收稿日期: 2011-05-25, 接受日期: 2011-07-26

人们亦将棉铃虫和烟青虫等鳞翅目昆虫作为模式昆虫来研究其性信息物质的生物合成和识别机制 (Wang *et al.* , 2005; De Santis *et al.* , 2006; Wang *et al.* , 2008; Hanin *et al.* , 2011)。

1 棉铃虫性信息物质组分

首个被鉴定出的棉铃虫性信息物质是 (Z)-11-hexadecenal, 于第 8 和第 9 腹节节间膜上提取获得 (Piccardi *et al.* , 1977)。此后陆续从最初 1 个组分到后来最多一次提取鉴定了 7 个组分, 报道的成分和比例有所差异。其提取多采用腺体浸提法, 另外还有固相微量萃取等方法。据统计, 已进行生物测定能够引起棉铃虫雄蛾行为反应的性信息物质共有 8 种, 详见表 1。此外, 还有 4 种物质已在棉铃虫雌蛾腺体中提取鉴定, 但未进行生物测定或生物测定没有能够引起雄蛾行为反应的性信息素候选物质 (candidate sex pheromone), 详见表 2。

综合表 1 和 2 的研究报道, Z11-16: Al 是棉铃虫性信息物质含量最多的组分, 且远多于其它各

组分。然而含量次多的组分并不是我们所熟知的 Z9-16: Al 而是 Z11-16: OH, 但 Z11-16: OH 并无促进吸引作用, 在含有其它各性信息物质, 而不包含 Z11-16: OH 诱芯的作用下, 雄蛾在风洞中可以产生完整的性行为反应, 但加入少量的该物质后, 性行为反应受到抑制 (黄勇平等, 1995)。Z9-16: Al 则与 16: OH 和 16: Al 具有相近的比例, 这与作者提取鉴定的结果基本一致。此外还存在几种含量甚微的物质, 不同报道有所差异, 这可能是由于在不同地区环境条件下, 长期取食进化影响所致。另外, 利用固相微量萃取法提取, 鉴定所得到的组分和含量明显低于单头腺体提取法 (鲁玉杰等, 2001), 可见腺体提取法是目前提取性信息物质较好的方法。对于性信息物质的鉴定一般采用气相色谱和质谱联用仪 (GC-MS), 来确定分子量和官能团, 并由二甲基二硫醚 (dimethyl disulfide, DMS) 衍生化后确定双键的位置 (Buser *et al.* , 1983)。利用气相色谱采用外标或内标法可测定含量。

表 1 棉铃虫性信息物质各组分及其比例

Table 1 Components and ratio of sex pheromone in *Helicoverpa armigera*

性信息素化学物质 Sex pheromone chemicals	比例 Ratio (%)	参考文献 References
(Z)-11-hexadecenal (Z11-16: Al)	100.0	(Piccardi <i>et al.</i> , 1977; Gothilf <i>et al.</i> , 1978; Rothschild, 1978; Dunkelblum <i>et al.</i> , 1980; Kehat <i>et al.</i> , 1980; Nesbitt <i>et al.</i> , 1980; Konyukhov <i>et al.</i> , 1983; Kehat and Dunkelblum, 1990; Wu <i>et al.</i> , 1997; 鲁玉杰等, 2001; Wang <i>et al.</i> , 2005)
(Z)-9-hexadecenal (Z9-16: Al)	2.5-4.5	(Dunkelblum <i>et al.</i> , 1980; Nesbitt <i>et al.</i> , 1980; Wu <i>et al.</i> , 1997; 鲁玉杰等, 2001; Wang <i>et al.</i> , 2005)
(Z)-7-hexadecenal (Z7-16: Al)	0.6	(Kehat and Dunkelblum, 1990; 鲁玉杰等, 2001; Wang <i>et al.</i> , 2005)
Hexadecanal (16: Al)	4.0	(Nesbitt <i>et al.</i> , 1979; Dunkelblum <i>et al.</i> , 1980; Kehat and Dunkelblum, 1990; Wu <i>et al.</i> , 1997; 鲁玉杰等, 2001)
(Z)-9-tetradecenal (Z9-14: Al)	1.5	(Kehat and Dunkelblum, 1990; 鲁玉杰等, 2001)
1-hexadecanol (16: OH)	3.5-6.0	(Nesbitt <i>et al.</i> , 1979; Dunkelblum <i>et al.</i> , 1980; Wu <i>et al.</i> , 1997)
(Z)-11-hexadecanol (Z11-16: OH)	5.5-8.8	(Nesbitt <i>et al.</i> , 1979; Konyukhov <i>et al.</i> , 1983; Kehat and Dunkelblum, 1990; Wu <i>et al.</i> , 1997; 鲁玉杰等, 2001; Wang <i>et al.</i> , 2005)
(Z)-11-tetradecenal (Z11-14: Al)		Gothilf <i>et al.</i> , 1978; Konyukhov <i>et al.</i> , 1983)

2 棉铃虫性信息物质生物合成及调控

棉铃虫、美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 和烟青虫

Helicoverpa assulta 为近缘种昆虫, 它们性信息物质的生物合成、调控途径及释放节律略有差异, 在研究的过程中可以相互参考借鉴。

表 2 棉铃虫性信息物质候选物及其比例

Table 2 Candidate sex pheromone in *Helicoverpa armigera*

性信息素候选物 Candidate sex pheromone chemicals	参考文献 References
Tetradecanal (14: A1)	鲁玉杰等, 2001
(Z)-9-hexadecenol (Z9-16: OH)	Wang <i>et al.</i> , 2005
(Z)-11-tetradecenyl-1-ol (Z11-14: OH)	Konyukhov <i>et al.</i> , 1983
(Z)-11-hexadecenyl acetate (Z11-14: Ac)	Konyukhov <i>et al.</i> , 1983

日龄、交配情况、温度和光照等一系列内因和外因都会影响性信息物质的生物合成,最初人们推测昆虫性信息物质的产生和释放是由内分泌系统调控的,20 世纪 80 年代初在 *H. zea* 雌蛾脑-咽下神经节中,发现了一种能够控制性信息素产生的荷尔蒙物质,该物质在暗期和光期都存在,但只在暗期才释放到血淋巴中刺激性信息素的产生 (Raina and Klun, 1984)。后经进一步分离纯化,证实该物质是由 33 个氨基酸组成的肽,在其它几种蛾类昆虫体内亦检测到这种肽,并且都具有一个共同的特征,即在 C 端有一个保守的五肽结构: Tyr-Phe-Ser-Pro-Arg-Leu-NH₂, 此种结构是各虫体内检测到具有这类肽活性的最短序列,由于能够诱导信息素产生,因此将该物质称为性外激素生物合成激活神经肽 (pheromone biosynthesis activating neuropeptide, PBAN) (Raina *et al.* , 1989; Raina and Kempe, 1990)。

PBAN 与存在于性腺内的 PBAN 受体结合,结合后激活相邻的 G 蛋白,打开钙离子通道,促使细胞外钙离子向细胞内流动,随着钙离子浓度的升高,腺苷酸环化酶被激活,将 ATP 转化成为环腺苷酸 cAMP,再通过第二信使 cAMP 激活蛋白激酶或磷脂酶,由它们刺激脂肪酸合成酶系中乙酰辅酶 A 羧化酶,增加乙酰辅酶 A 羧化酶的活性,催化乙酰辅酶 A 生成丙二酸单酰辅酶 A,并在脂肪酸合成酶系 (FAS) 的作用下合成饱和的十六碳和十八碳脂酰辅酶 A,如图 1 所示 (Tang *et al.* , 1989; Roelofs, 1995)。在棉铃虫和美洲棉铃虫体内的十六碳脂酰辅酶 A 羧化酶经去饱和酶系、还原酶、氧

化酶等作用,转化为主组分 (Z)-11-hexadecenal; 十八碳脂酰辅酶 A 则分别在 11 和 9 位去饱和,最后分别生成 (Z)-9-hexadecenal 和 (Z)-7-hexadecenal 2 个组分,如图 2 所示 (Choi *et al.* , 2002),在整个过程中酶都是关键的因素。

除了 PBAN 外,棉铃虫体中保幼激素 (juvenile hormone, JH) 通过上调 PBAN 受体蛋白的量,对性信息物质起始阶段起到调控作用 (Fan *et al.* , 1999; Rafaeli *et al.* , 2003)。温度和光照作为外源因子也对性信息物质产生一定的影响,温度越低、光周期越短棉铃虫性信息物质各组分含量越高 (鲁玉杰等, 2002)。

3 棉铃虫性信息物质释放节律

棉铃虫处女雌蛾羽化当日的暗期性信息素含量很低,第二个暗期里性信息素含量增至最多,持续到 7 日龄均有较高的含量。各日龄均在暗期第 6 小时左右性信息物质的含量达到最高,然后随着暗期的结束逐渐减少 (Ming *et al.* , 2007)。棉铃虫求偶高峰与性信息素含量的高峰相吻合,均在后半个暗期里 (Ming *et al.* , 2007),随着日龄增加棉铃虫雌蛾在暗期里求偶的百分率逐渐增加,且开始的时间逐日提前 (Kou and Chow, 1987; Ming *et al.* , 2007)。烟青虫和棉铃虫的求偶行为和性信息素产生节律没有显著的差异 (Ming *et al.* , 2007)。烟青虫在光期里没有求偶行为,此期间没有或只有相对少量的性信息物质,暗期 2 ~ 6 h 的行为最活跃,该段时间性信息物质浓度也达到最高 (Kamimura and Tatsuki, 1993)。此外,求偶和非求偶两种状态下的烟青虫处女雌蛾性信息物质所包含的组分无显著性差异 (Park *et al.* , 1996)。因此推测光照对性信息物质调控起着很重要的作用,暗期所有处女雌蛾都产生性信息物质,只是在求偶时性信息物质有所增加。

对于交配前后性信息物质的变化亦有学者做了大量研究,大部分研究认为交配过的雌蛾便不再产生性信息物质。烟青虫交配后的雌虫常将性信息素耗尽,处女雌虫所具有的各种物质消失,是由于雄蛾附腺中的多肽能够刺激雌蛾不再产生性信息素 (Kingan *et al.* , 1995; Wedell, 2005)。然而亦有试验表明烟青虫处女蛾在羽化后的第 3 个暗期性信息物质含量最多,比同日龄交配过的雌蛾多 93% 左右,交配后雌蛾短期内性信息物质含

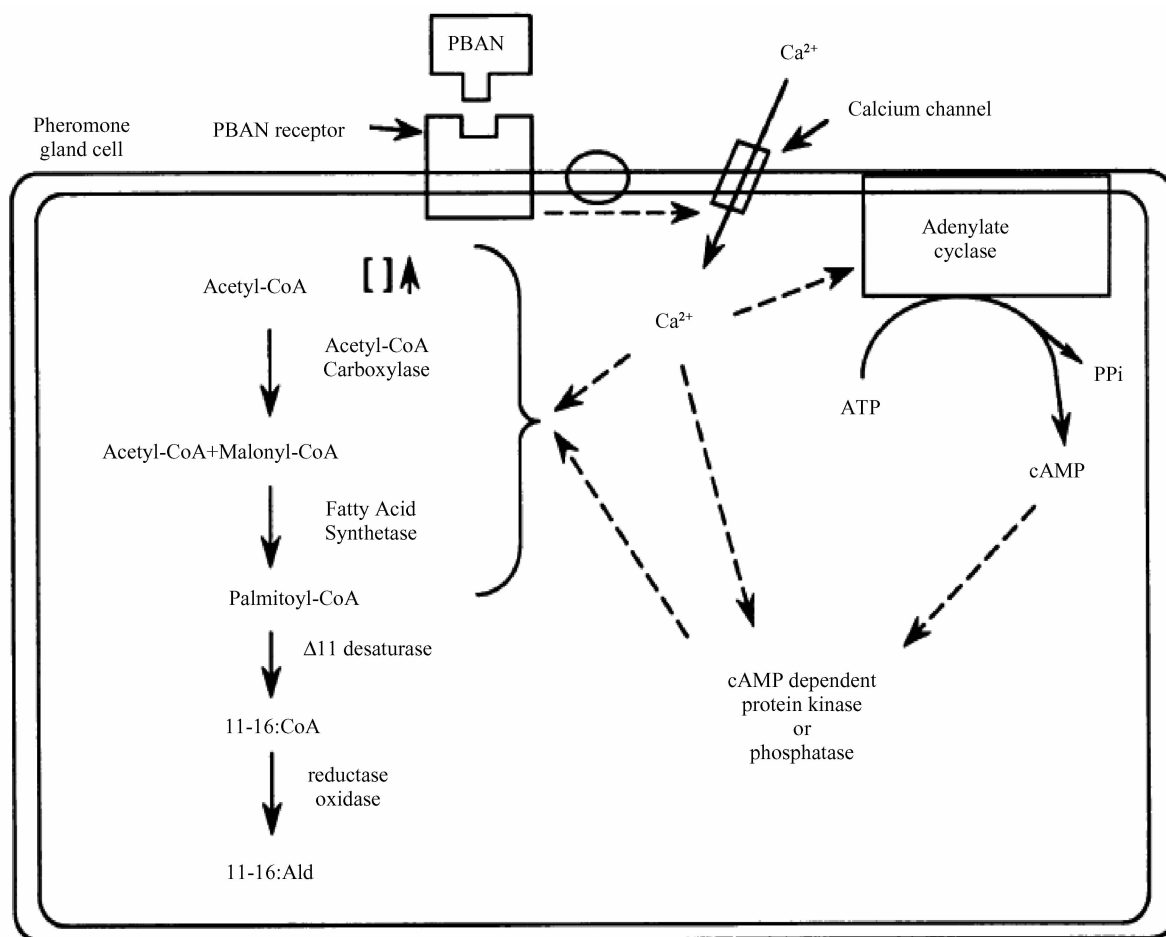


图1 PBAN与性腺受体相互作用模型(Roelofs, 1995)

Fig. 1 Proposed model for the interaction of PBAN with a receptor on the sex pheromone gland of a corn earworm female(Roelofs, 1995)

量明显降低,一直持续到暗期结束,但交配后第3天慢慢恢复到与处女雌蛾相近的性信息素含量(Raina *et al.*, 1986; Ahn *et al.*, 2002)。究竟是交配过的雌蛾性信息素消耗殆尽,还是恢复后可以继续释放,这可以能与是否产生受精卵有关。很多研究认为包括棉铃虫在内的鳞翅目昆虫,交配时雌蛾依靠雄蛾输送精包里面的物质来合成卵,很快交配成功的雄虫比长时间等待的雄虫输送更少的物质(Hou and Sheng, 1999)。昆虫发生交配行为,形成正常精包,但不产生受精卵、也不刺激产卵和抑制性活动为无效交配。这表明交配时的物理刺激和精包在交配囊中的存在均不是引起雌蛾行为和生理改变的原因,全成分的精液输入是这种改变所必需的(李国清等, 2002)。由于这些全成分的输入液能够使雌虫从求偶转为停止

释放性信息物质和产卵等行为,因此将由雄蛾附腺产生输送给雌蛾的物质,称为性信息素合成抑制肽(pheromonostatic peptide, PSP)或性肽(sex peptides, SP)(Kingan *et al.*, 1995)。该物质可以通过刺激保幼激素的生物合成,从而来调控性信息物质释放。另外,果蝇的性肽(*Drosophila melanogaster* sex peptide, DrmSP),可以直接终止棉铃虫PBAN对性信息物质的生物合成(Fan *et al.*, 1999, 2000),但该物质的作用机制还有待进一步研究。光周期和交配情况对所谓的“棉铃虫性肽(sex peptide in *H. armigera*, SP-R)”在神经组织中的表达水平呈现明显的雌雄性二型现象。与光期相比,在暗期雌蛾腹神经索的棉铃虫性肽表达水平下调,而雄虫则明显上调。交配后该物质在雌蛾大脑食下神经节的表达水平明显上

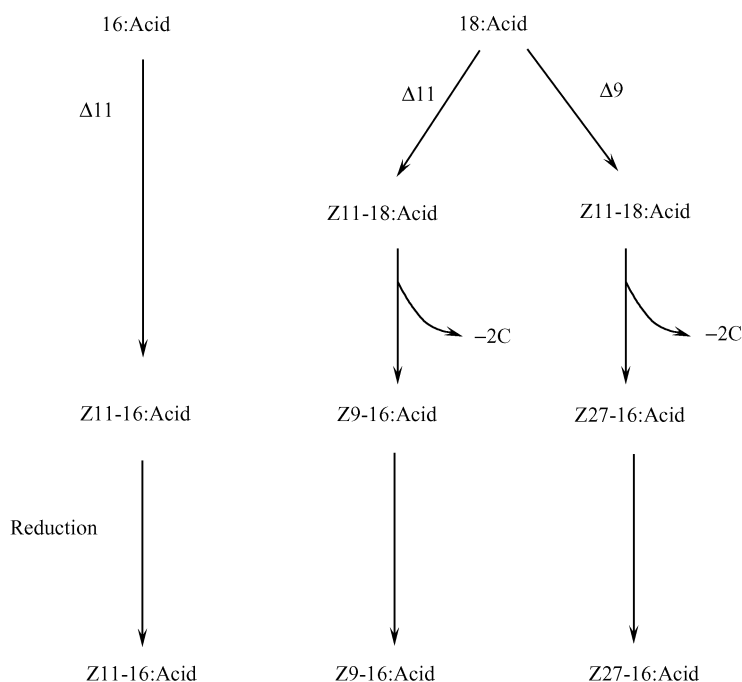


图2 美洲棉铃虫的性信息物质生物合成途径模型(Choi *et al.* , 2002)

Fig. 2 Proposed pathways for the biosynthesis of pheromone components produced by females of the corn earworm (*Helicoverpa zea*) (Choi *et al.* , 2002)

调,而雄蛾则下调(Hanin *et al.* , 2011)。

然而除了雌蛾生理上的变化导致性信息物质和行为的改变,雄蛾亦可能为了保护或占有雌蛾,在交配时产生释放某种物质,并将这种物质粘附在雌蛾体表,由于该物质的存在使得其它雄蛾不再靠近该雌蛾。

4 棉铃虫性信息物质的识别机制

和其它鳞翅目昆虫一样,棉铃虫感受外界化学信号起始于气味分子进入触角上的嗅觉感器,棉铃虫的嗅觉感器共有以下几个类型:毛形感器、锥形感器、刺形感器、耳形感器和腔锥感器(王桂荣等, 2002)。气味分子由嗅觉感器的微孔扩散至感觉器腔内,首先与信息素结合蛋白(pheromone-binding protein, PBP)结合成复合物,然后穿过感器淋巴液到达气味受体,气味受体受到刺激后,膜通透性发生改变,产生动作电位,随后气味分子迅速失活,然后在一系列酶的作用下降解(Hildebrand and Shepherd, 1997)。

然而对于气味受体如何对气味分子起作用,主要有以下2种理论:1)认为PBP存在还原型和

氧化型的2种类型,还原型的作为载体,具有运输信息素的功能;而当信息素被运至感觉神经树突膜并同受体结合后,信息素结合蛋白就失活转变成氧化型(Ziegelberger, 1995)。2)带负电荷的气味受体,使得气味分子和气味受体复合物附近的pH值发生改变,从而引发气味结合蛋白构像改变,导致配体被释放(Damberger *et al.* , 2000; Laughlin *et al.* , 2008)。

目前已有40多种信息素结合蛋白基因被克隆,它们都具有大约144个氨基酸和20个氨基酸的信号肽,分子量约15~20 ku,具有3个二硫键支撑的结构(修伟明等, 2005)。棉铃虫的性信息素结合蛋白全长952 bp,拥有162个氨基酸残基,其中包括20个氨基酸的信号肽(Wang *et al.* , 2004)。棉铃虫体内PBP的首次表达是在成虫羽化前4天,在成虫羽化前一天至羽化达到持续的高表达水平,并且雄蛾的表达量高于雌蛾(王睿, 1999; Wang *et al.* , 2004)。PBP存在于所有的雄蛾触角的长型毛状感器(sensilla trichodea)和部分中等大小的毛形感器中,但在锥状感器(sensilla basiconica)中却没有,然而在雌蛾触角中则相反,

PBP 只是存在锥状感器和中等大小的毛形感器中,不存在于长型毛状感器中(Wang *et al.*, 2004)。

由于 PBP 在成虫羽化前几天即可表达(Wang *et al.*, 2004),而雌蛾 PBAN 的生物合成等一系列作用的发生最早则是在羽化当日(即 1 日龄)(Rafaeli *et al.*, 2003),说明棉铃虫蛹可以识别成虫释放的性信息物质,但蛹本身却不能够生物合成产生这些物质。

虽然每种昆虫触角上感器的类型和数量是不变的,但在给予性信息物质刺激后,雄蛾触角叶内神经对性信息物质的敏感性会增加,从而表现出可塑性,因此认为昆虫的性信息物质系统可以通过学习或经验来调节(Anderson *et al.*, 2007)。

5 棉铃虫性信息物质各组分功能作用

为了充分利用性信息物质寻求有效的成分诱捕,对虫情进行预测和预报,或采用干扰迷向法进行防治棉铃虫,对于腺体提取物的功能作用亦有大量研究,采用的方法主要是风洞测定、田间试验、电生理研究和行为观察。

Z11-16: Al 不仅是最先提取鉴定的棉铃虫性信息素,该物质的功能作用也不可替代。0.1、1 和 10 μg 的该物质均能引起雄蛾的兴奋反应(Gothilf *et al.*, 1978),单独使用该物质能诱到少量雄蛾,在单细胞记录仪上要达到相同的反应强度 Z9-16: Al 的刺激剂量要比 Z11-16: Al 高出 10 倍以上(吴才宏, 1993)。Roelofs and Cardé (1977) 将能够在远距离范围引起雄蛾的行为反应趋性的这类物质称为主组分(primary components),其它组分单独则未能引起该行为,但可能在近距离情况下起到振翅、试图交配等作用,配合主组分完成交配行为,这些物质称为次要组分(secondary components)。诸多研究表明 Z11-16: Al 是棉铃虫性信息素的主要组分(Piccardi *et al.*, 1977; Gothilf *et al.*, 1978; Rothschild, 1978; Konyukhov *et al.*, 1983)。次要组分 Z9-16: Al 能够增加诱蛾效果,90% ~ 99% 的 Z11-16: Al 与 10% ~ 1% 的 Z9-16: Al 混合,是目前田间诱蛾效果最佳的配比,并且作为标准诱芯商品化生产和应用(Kehat *et al.*, 1980; Nesbitt *et al.*, 1980; Kehat and Dunkelblum, 1990)。地理环境不同是引起雄蛾对

这 2 种物质比例波动反应的主要因素(Tamhankar *et al.*, 2003)。

除 Z9-16: Al 外棉铃虫腺体中还含有多种次要组分,对于这些物质的具体功能作用,目前的研究还仅限于以特定的量添加到主组分中,能够增加还是减少诱蛾量的层面:如 Z11-14: Al 在 1 和 10 μg 的剂量下能够引起雄蛾兴奋,该物质与 Z11-16: Al 混合在田间亦有很好的诱蛾效果(Gothilf *et al.*, 1978)。在田间将 4% ~ 7% 的 16: Al 加入到 Z11-16: Al 与 Z9-16: Al 的最佳配比中,能够增加诱蛾量,但增加效果并不显著(Wu *et al.*, 1997),然而在风洞试验中 16: Al 并未起到增效作用(Kehat and Dunkelblum, 1990)。

Z9-14: Al 在不同的地区表现出截然相反的作用,在澳大利亚种群中,该物质起到增加引诱效果的作用(Rothschild, 1978)。但在以色列种群中该物质不但没有表现出增效作用反而起到抑制效果(Gothilf *et al.*, 1978),如将 5% 的该物质加入到最佳配比的混合物中雄蛾的交配行为明显减少(Kehat and Dunkelblum, 1990)。

Z7-16: Al 在不同的比例条件下所起到的作用不同,在风洞试验中将 1% Z7-16: Al 添加到 2 mg 的标准诱芯中,减少交配反应行为。1% 该物质添加到 10 μg 的标准诱芯中,则增加交配反应行为(Kehat and Dunkelblum, 1990)。在田间将 2.3% Z7-16: Al 添加到标准诱芯中即没有增加也没有减少诱蛾量(Kehat *et al.*, 1980)。

在腺体天然产物中所占比例仅次于 Z11-16: Al 的物质是 Z11-16: OH,该物质亦具有明显抑制作用(Kehat and Dunkelblum, 1990; 黄勇平等, 1995; Wu *et al.*, 1997)。同属于醇类物质的 16: OH 也具有减少诱蛾数量的作用(Nesbitt *et al.*, 1980)。然而醇类物质不仅作为性信息素的组分,同时也是醛类物质的合成前体的观点也被广泛接受(Teal *et al.* 1986)。

除了上述提及的性信息物素外,还有 Z9-16: OH(Wang *et al.*, 2005), 14: Al(鲁玉杰等, 2001) Z11-16: Ac 和 Z11-14: OH(Konyukhov *et al.*, 1983)这 4 种棉铃虫性信息物质候选物均在雌蛾腺体中提取并鉴定,但是并未对各物质进行过行为测定,因此其功能作用尚无从所知,亦不能确定为性信息素组分。根据自然界中存在即合理的理论,各物质必定有其存在的意义及功能作用。包

括那些已经过生物测定的无论具有正趋化性(引诱)还是负趋化性(抑制)的物质,目前尚未有很好的生物测定方法来研究具体是在哪个环节起作用,如诸多增加引诱效果的物质当中何种有利于定位或者着陆等?亦或各物质是否协同起作用?棉铃虫为什么要耗费能量产生多种性信息物质或性信息物质候选物呢?这种现象在其它多种昆虫中亦存在。对于这些未知的问题,有待于进一步研究探讨。

参考文献 (References)

- Ahn S, Choi M, Boo K, 2002. Mating effect on sex pheromone production of the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta*. *J. Asia P. Ent.*, 5(1):43—48.
- Anderson P, Hansson B, Nilsson U, Han Q, Sjöholm M, Skals N, Anton S, 2007. Increased behavioral and neuronal sensitivity to sex pheromone after brief odor experience in a moth. *Chem. Senses*, 32(5):483.
- Buser HR, Arn H, Guerin P, Rauscher S, 1983. Determination of double bond position in mono-unsaturated acetates by mass spectrometry of dimethyl disulfide adducts. *Anal. Chem.*, 55(6):818—822.
- Choi M, Han K, Boo K, Jurenka R, 2002. Pheromone biosynthetic pathways in the moths *Helicoverpa zea* and *Helicoverpa assulta*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 32(11):1353—1359.
- Damberger F, Horst R, Nikonova L, Peng G, Leal WS, Wuthrich K, 2000. NMR characterization of a pH-dependent equilibrium between two folded solution conformations of the pheromone-binding protein from *Bombyx mori*. *Protein Sci.*, 9(5):1038—1041.
- De Santis F, François M, Merlin C, Pelletier J, Maibèche Coisne M, Conti E, Jacquín-Joly E, 2006. Molecular cloning and in situ expression patterns of two new pheromone-binding proteins from the corn stemborer *Sesamia nonagrioides*. *J. Chem. Ecol.*, 32(8):1703—1717.
- Dunkelblum E, Gothilf S, Kehat M, 1980. Identification of the sex pheromone of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*, in Israel. *Phytoparasitica*, 8(3):209—211.
- Fan Y, Rafaeli A, Gileadi C, Applebaum S, 1999. Juvenile hormone induction of pheromone gland PBAN-responsiveness in *Helicoverpa armigera* females. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 29(7):635—641.
- Fan Y, Rafaeli A, Moshitzky P, Kubli E, Choffat Y, Applebaum S, 2000. Common functional elements of *Drosophila melanogaster* seminal peptides involved in reproduction of *Drosophila melanogaster* and *Helicoverpa armigera* females. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 30(8/9):805—812.
- Gothilf S, Kehat M, Jacobson M, Galun R, 1978. Sex attractants for male *Heliothis armigera*. *Cell. Mol. Life Sci.*, 34(7):853—854.
- Hanin O, Azrielli A, Zakin V, Applebaum S, Rafaeli A, 2011. Identification and differential expression of a sex-peptide receptor in *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 41(8):1—8.
- Hildebrand JG, Shepherd GM, 1997. Mechanisms of olfactory discrimination: converging evidence for common principles across phyla. *Annu. Rev. Neurosci.*, 20(1):595—631.
- Hou M, Sheng C, 1999. Fecundity and longevity of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): effects of multiple mating. *J. Econ. Entomol.*, 92(3):569—573.
- Kamimura M, Tatsuki S, 1993. Diel rhythms of calling behavior and pheromone production of oriental tobacco budworm moth, *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Chem. Ecol.*, 19(12):2953—2963.
- Kehat M, Dunkelblum E, 1990. Behavioral responses of male *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) moths in a flight tunnel to combinations of components identified from female sex pheromone glands. *J. Insect Behav.*, 3(1):75—83.
- Kehat M, Gothilf S, Dunkelblum E, Greenberg S, 1980. Field evaluation of female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. *Entomol. Exp. Appl.*, 27(2):188—193.
- Kingan T, Bodnar W, Raina A, Shabanowitz J, Hunt D, 1995. The loss of female sex pheromone after mating in the corn earworm moth *Helicoverpa zea*: identification of a male pheromonostatic peptide. *PNAS*, 92(11):5082—5086.
- Konyukhov V, Kovalev B, Sammar-Zade N, 1983. Isolation and identification of the components of the sex pheromone of the corn earworm *Heliothis armigera* Hb. [for use in pest control]. *Soviet J. Bioorg. Chem.*, 9(10):782—787.
- Kou R, Chow YS, 1987. Calling behavior of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 80(4):490—493.
- Laughlin JD, Ha TS, Jones DNM, Smith DP, 2008. Activation of pheromone-sensitive neurons is mediated by conformational activation of pheromone-binding protein. *Cell*, 133(7):1255—1265.
- Ming QL, Yan YH, Wang CZ, 2007. Mechanisms of

- prematuring isolation between *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 53(2):170—178.
- Nesbitt B, Beevor P, Hall D, Lester R, 1980. (Z)-9-Hexadecenal: a minor component of the female sex pheromone of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae). *Entomol. Exp. Appl.*, 27(3):306—308.
- Nesbitt BF, Beevor PS, Hall DR, Lester R, 1979. Female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. *J. Insect Physiol.*, 25(6):535—541.
- Park K, Cork A, Boo K, 1996. Intrapopulational changes in sex pheromone composition during scotophase in oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Chem. Ecol.*, 22(6):1201—1210.
- Piccardi P, Capizzi A, Cassani G, Spinelli P, Arsura E, Massardo P, 1977. A sex pheromone component of the Old World bollworm *Heliothis armigera*. *J. Insect Physiol.*, 23(11/12):1443—1445.
- Rafaeli A, Zakharova T, Lapsker Z, Jurenka R, 2003. The identification of an age- and female-specific putative PBAN membrane-receptor protein in pheromone glands of *Helicoverpa armigera*: possible up-regulation by juvenile hormone. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 33(3):371—380.
- Raina A, Jaffe H, Kempe T, Keim P, Blacher R, Fales H, Riley C, Klun J, Ridgway R, Hayes D, 1989. Identification of a neuropeptide hormone that regulates sex pheromone production in female moths. *Science*, 244(4906):796.
- Raina A, Klun J, Stadelbacher E, 1986. Diel periodicity and effect of age and mating on female sex pheromone titer in *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 79(1):128—131.
- Raina A, Klun J, 1984. Brain factor control of sex pheromone production in the female corn earworm moth. *Science*, 225:531—533.
- Raina AK, Kempe TG, 1990. A pentapeptide of the C-terminal sequence of PBAN with pheromonotropic activity. *Insect Biochem.*, 20(8):849—851.
- Roelofs W, Cardé R, 1977. Responses of Lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues. *Annu. Rev. Entomol.*, 22(1):377—405.
- Roelofs W, 1995. Chemistry of sex attraction. *PNAS*, 92(1):44.
- Rothschild GHL, 1978. Attractants for *Heliothis armigera* and *H. punctigera*. *J. Aust. Entomol. Soc.*, (17):389—390.
- Tamhankar AJ, Rajendran TP, Rao NH, Lavekar RC, Jayakumar P, Monga D, Bombawale OM, 2003. Variability in response of *Helicoverpa armigera* males from different locations in India to varying blends of female sex pheromone suggests male sex pheromone response polymorphism. *Curr. Sci.*, 84:448—450.
- Tang JD, Charlton RE, Jurenka RA, Wolf WA, Phelan PL, Sreng L, Roelofs WL, 1989. Regulation of pheromone biosynthesis by a brain hormone in two moth species. *PNAS*, 86(6):1806.
- Teal P, Tumlinson J, Heath R, 1986. Chemical and behavioral analyses of volatile sex pheromone components released by calling *Heliothis virescens* (F.) females (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Chem. Ecol.*, 12(1):107—126.
- Wang GR, Wu KM, Guo YY, 2004. Molecular cloning and bacterial expression of pheromone binding protein in the antennae of *Helicoverpa armigera*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 57(1):15—27.
- Wang HL, Ming QL, Zhao CH, Wang CZ, 2008. Genetic basis of sex pheromone blend difference between *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 54(5):813—817.
- Wang HL, Zhao CH, Wang CZ, 2005. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrid. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 35(6):575—583.
- Wedell N, 2005. Female receptivity in butterflies and moths. *J. Exp. Biol.*, 208(18):3433.
- Wu DM, Yan YH, Cui JR, 1997. Sex pheromone components of *Helicoverpa armigera*: Chemical analysis field tests. *Insect Sci.*, 4(4):350—356.
- Wu KM, Lu YH, Feng HQ, Jiang YY, Zhao JZ, 2008. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton. *Science*, 321(5896):1676.
- Ziegelberger G, 1995. Redox-shift of the pheromone-binding protein in the silkworm *Antheraea polyphemus*. *Eur. J. Biochem.*, 232:706—711.
- 郭予元, 1998. 棉铃虫的研究: 中国农业出版社. 1—3.
- 黄勇平, 周志华, 唐大武, 王淑芬, 杜家纬, 1995. 棉铃虫雄性信息素的研究 IV. 棉铃虫触角对雌、雄性信息素组分的 EAG 反应. 湖南农业大学学报, 21(5):458—463.
- 李国清, 慕莉莉, 韩召军, 2002. 交配对棉铃虫雌蛾生殖的调控. 南京农业大学学报, 25(1):27—30.
- 鲁玉杰, 张孝羲, 翟保平, 2001. 固相微量萃取法在棉铃虫性信息素研究中的应用. 南京农业大学学报, 24(2):

- 52—55.
- 鲁玉杰,张孝羲,翟保平,2002. 温度和光周期对棉铃虫雌性信息素成分的含量与比例的影响. 生态学报,22(4): 124—128.
- 王桂荣,郭予元,吴孔明,2002. 棉铃虫触角感器的超微结构观察. 中国农业科学,35(12):1479—1486.
- 王睿,张薇,田雨,张善干,1999. 棉铃虫触角气味物质结合蛋白的鉴别. 昆虫知识,36(5):297—298.
- 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):3—7.
- 修伟明,董双林,王荫长,2005. 昆虫信息素结合蛋白及其分子运输机制和生理功能研究进展. 昆虫学报,48(5): 778—784.
- 闫云花,伍德明,崔君荣,1999. 用性信息素预测棉铃虫发生期的可靠性. 生态学报,19(6):882—884.