

豆野螟成虫日龄对交尾的影响及雄蛾对性信息素的触角电位反应^{*}

陆鹏飞^{1**} 乔海莉² 王小平¹ 周兴苗¹ 朱 芬¹ 雷朝亮^{1***}

(1. 华中农业大学植物科技学院昆虫资源研究所 武汉 430070;
2. 温州医学院健康与环境生态研究所 浙江 温州 325035)

Effect of male and female adult age on the mating success and male EAG response to sex pheromones of the legume pod borer, *Maruca vitrata*. LU Peng-Fei^{1**}, QIAO Hai-Li², WANG Xiao-Ping¹, ZHOU Xing-Miao¹, ZHU Fen^{1**}, LEI Chao-Liang^{1***} (1. *Institute of Insect Resources, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*; 2. *Institute of Health & Environment, Wenzhou Medical College, University Town Wenzhou, Zhejiang 325035, China*)

Abstract The legume pod borer, *Maruca vitrata* (Fabricius), is a serious pantropical insect pest of grain legumes. Effect of male and female age on the mating success and circadian rhythms of male response to female sex pheromones of the legume pod borer were investigated at different temperatures and 75% ~ 80% R. H. under 14L: 10D. The activity of the females remained at a high level until the 3rd days after adult emergence, whereas in males, the peak of activity occurred on the 3rd day and activity remained at a high level until the 6th days. The mating frequency of same-aged pair was low at 1-day-old, reached a maximum at 3-day-old and thereafter decreased rapidly with age. The declines in female mating success were more pronounced under warm than cool thermocycles, while were not obvious for males. The time spend mating was longer in older than in younger females. Very young and very old males generally spent more time in mating than mature individuals. The duration of mating was considerably prolonged at all ages under cool than warm thermocycles. Effect of male and female age on the mating success and circadian rhythms of male response to female sex pheromones of the legume pod borer were synchronized, which showed male response play an important role in copulation of *M. vitrata*.

Key words *Maruca vitrata*, age, mating, sex pheromone, EAG

摘 要 豆野螟 *Maruca vitrata* (Fabricius) 是一种严重的泛热带豆类蔬菜害虫。在不同温度, 光周期 14L: 10D 相对湿度 75% ~ 80% 条件下, 研究豆野螟成虫日龄对交尾的影响及雄蛾对性信息素的 EAG 反应。不同日龄雌蛾与 3 日龄雄蛾的交尾, 交尾率随蛾龄增加呈下降趋势; 不同日龄雄蛾与 3 日龄雌蛾交尾, 交尾率随蛾龄增加呈升高趋势; 相同日龄成蛾, 交尾率先升后降。不同日龄雌蛾交尾百分率的下降在较高温环境比在较低温环境更加显著; 但环境温度对不同日龄雄蛾的交尾却没有太大的影响; 相同日龄成蛾 3 日龄以后的交尾在较高温环境下下降的更快。不同日龄雌蛾的交尾研究中, 随着雌蛾日龄的增加, 交尾持续时间明显延长; 不同日龄雄蛾的交尾研究中, 较低日龄和较高日龄雄蛾交尾时的持续时间较长。在较低温环境下所有试验各日龄的持续时间均有所延长。不同日龄雌蛾(雄蛾)与 3 日龄雄蛾(雌蛾)的交尾和相对应的雄蛾对雌蛾性信息素的 EAG 反应基本一致, 说明雄蛾的反应在交尾行为的完成中具有重要的作用。

关键词 豆野螟, 日龄, 交尾, 性信息素, EAG

豆 野 螟 *Maruca vitrata* (Fabricius) (Lepidoptera: Pyraidae), 又称豇豆荚螟、豆卷叶螟, 俗称豇豆钻心虫, 主要分布在亚洲、非洲、南北美洲和大洋洲^[1], 在我国从南到北均有发生。豆野螟是豇豆(*Vigna unguiculata* L.)等表面少毛的豆类蔬菜上的重要害虫^[2, 3]。正季豇豆上,

豆野螟占到所有已知钻蛀性害虫中的 85%^[4]。

^{*} “十一五”国家科技支撑计划项目(2006BAD17B08); 湖北省自然科学基金(2007ABA012)

^{**} E-mail: lpengfei224@webmail.hzau.edu.cn

^{***} 通讯作者, E-mail: ioir@mail.hzau.edu.cn

收稿日期: 2007-04-02, 修回日期: 2007-04-26

一般田块株被害率 85%~95%，花被害率 85% 以上，产量损失达到 20%~60%^[15]。

目前针对豆野螟的防治仍然停留在大量的使用化学农药^[9]。但由于该虫具有钻蛀习性，化学农药的喷施并不能达到理想的效果。

近些年来，性信息素以其不污染环境、专一性强、操作简单等优点，正在成为害虫综合治理中的一项重要措施。关于豆野螟性信息素的研究有极个别报道^[7,8]，但远远不能满足生产实际的需要。因此，有关豆野螟性信息素有必要做更深入系统全面的研究，使其得以更广泛的被使用。性信息素释放的最终目的是交尾，因此研究交尾行为是性信息素研究中的一个环节。但是，由于雌雄成蛾在性成熟上不同步，在雌蛾性行为处于高峰的日龄，同日龄的雄蛾并不一定是最活跃的时期；同样，在雄蛾性行为处于高峰的日龄，同日龄的雌蛾并不一定是最活跃的时期，进而导致相同日龄雌雄成蛾的性行为存在着一定的差异。

在大部分蛾类中，性信息素是由雌蛾释放，并且有一定节律；另一方面，释放出的性信息素对同种雄蛾来说是一种强有力的外部刺激，雄蛾对性信息素的反应也存在一定的节律。交尾行为的完成不仅依赖于雌蛾性信息素的释放，同样更依赖于雄蛾对性信息素的感受作用，二者在性信息素交流系统中均占有重要的地位^[9]。

作者研究成虫日龄对豆野螟交尾成功率的影响以及雄性豆野螟对性信息素的反应，同时分析了二者之间的关系，并且研究不同温度对豆野螟交尾行为的影响。试验的目的旨在探索豆野螟交尾的实质和雄蛾对性信息素的反应在交尾行为中所扮演的角色，是豆野螟生殖行为研究的重要内容，并且为其性信息素研究提供一些重要信息。

1 材料与方法

1.1 试虫及其饲养

于 2006 年 5 月下旬开始，在武汉市东西湖区慈惠农场采集豆野螟幼虫，带回室内用豇豆

饲养。将豆野螟低龄幼虫(3 龄以前)群养于直径 20 cm 的圆形玻璃缸中，每日更换新鲜的豇豆花和嫩豆荚；3 龄以后幼虫单独饲养于长 8 cm、底面直径 3 cm 的指形管中，内置 3~4 段约 5 cm 长的豇豆荚，隔天更换豆荚，直至幼虫化蛹。羽化成虫雌雄搭配放入养虫笼(30 cm×40 cm×50 cm)，喂以 15% 蜂蜜水和纯水，每天更换，放 1 个盛放豇豆花的培养皿，供成虫产卵。将有卵粒的培养皿移入圆形玻璃缸，加入新鲜豇豆花与嫩豆荚，待初孵幼虫取食，按上述方法继续饲养。养虫室光周期 L:D=14:10，温度(30±1)℃，相对湿度 75%~80%。试验前昆虫饲养 1~2 代。成虫羽化后 0~24 h 被视作 1 日龄。

1.2 不同温度下豆野螟成虫日龄对交尾行为的影响

根据需要，试验昆虫从卵开始到成虫整个发育期被分别饲养于 25、30 和 35℃ 的测试室，光周期与湿度同上。安置 2 盏 15W 的红光灯用于夜间观察。幼虫 3 龄以后单头饲养。成虫一羽化就按性别分开饲养于不同的养虫笼中，放置于 2 个房间，保持相应的环境条件不变；同一性别的蛾子再按日龄分开饲养，保证雌雄均未有交尾记录，并且明确其日龄。由预备试验获知，成虫只于暗期交尾，所以本试验只在暗期观察记录。

1.2.1 不同温度下雌蛾日龄对交尾成功率的影响：将 1 到 7 日龄雌蛾分别与 3 日龄雄蛾配对交尾，各个日龄放置于不同笼中，每个笼中雌雄均为 15 只，每个处理重复 3 次。自雌雄配对开始后每 20 min 记录 1 次交尾情况。试验在 3 个温度梯度进行重复。

1.2.2 不同温度下雄蛾日龄对交尾成功率的影响：将 1 到 7 日龄雄蛾分别与 3 日龄雌蛾配对交尾，各个日龄放置于不同笼中，每个笼中雌雄均为 15 只，每个处理重复 3 次。自雌雄配对开始后每 20 min 记录 1 次交尾情况。试验在 3 个温度梯度进行重复。

1.2.3 不同温度下相同日龄成蛾的交尾成功率：将 15 对 1 日龄成蛾放于同一笼中进行交

配,重复3次。每20 min记录1次交尾情况,连续观察7 d。

以上各试验,每次检查时记录在此时段开始交尾的对数,每对交尾开始的时间以及交尾持续的时间,最后将数据按每天的交尾频率进行统计。

1.3 雄蛾对性信息素的电生理反应

1.3.1 试虫:测试室光周期 L:D=14:10,温度 $(30\pm1)^{\circ}\text{C}$,相对湿度75%~80%。试验幼虫3龄以后单头饲养。成虫一羽化就按性别分开饲养于不同的养虫笼中,放置于2个房间;同一性别的蛾子再按虫龄分开饲养,保证雌蛾全部为处女蛾,并且明确其虫龄。

1.3.2 腺体提取:用手轻轻挤压处女雌蛾的腹部末端,迫使其伸出性信息素腺体,在解剖镜下用眼科手术剪快速剪下腺体,放入已经预先加入重蒸正己烷的尖底玻璃管内,迅速盖紧瓶塞,室温下静置1 h。然后将提取液转入另一根玻璃管中,封口, -20°C 保存待用。

1.3.3 空气收集:按照实验设计要求将1头不同日龄的处女雌蛾放入一个20 mL的洁净玻璃瓶中,为了保证昆虫正常呼吸,留有一定的开口,但必须保证释放的性信息素不会外露。静置15~20 min后立即取出雌蛾,向瓶中加入少量重蒸正己烷,加塞后充分摇匀,迅速将溶液转移到另一洁净玻璃管中,封口, -20°C 保存待用。

1.3.4 3日龄雄蛾对不同日龄处女雌蛾性信息素的EAG反应:选取1到7日龄处女雌蛾,每个日龄于暗期第5 h取10头处女雌蛾进行1次腺体的提取,在管中加入100 μL 重蒸正己烷,溶液的浓度为1 FE/10 μL (雌当量, female equivalent, FE);同时每个日龄于暗期第5 h取1头处女蛾进行性信息素空气收集,提取液经 N_2 进行适当浓缩。所用雄虫为活跃的3日龄,触角完好。以正己烷为对照测定触角电位反应。试验浓度均为1 FE。

1.3.5 不同日龄雄蛾对3日龄处女雌蛾性信息素的EAG反应:选取3日龄处女雌蛾,进入暗期后第5 h取10头处女雌蛾进行1次腺体提

取,在管中加入100 μL 重蒸正己烷;同时选取3日龄处女雌蛾1头进行性信息素空气收集,提取液经 N_2 进行适当浓缩。以正己烷为对照进行触角电位反应。所用雄蛾分别为活跃的1到7日龄,触角完好。试验浓度均为1 FE。

1.3.6 触角电位试验:触角电位仪由荷兰SYNTECH公司生产,包括微动操作台(SYNTECH MP-15)、刺激控制器(SYNTECH CS-55)、数据采集系统(SYNTECH IDAC-232)。连续气体流量200 mL/min,刺激气体流量20 mL/min,刺激时间0.1 s,刺激间隔1 min。

试验前将雄蛾触角用眼科手术剪从根部剪下,用单面刀片剪去触角末端一小节,然后用导电胶(SPECTRA 360 ELECTRODE GEL)固定在金属电极上,插入EAG探针,放好屏蔽金属罩,观察显示屏,直到基线平稳,表明触角反应良好,可以开始试验。将长条形滤纸(0.5 cm $\times$ 2.5 cm)纵向对折,部分插入巴斯德管的宽口端,然后将待测化合物滴于滤纸上,挥发30 s后将其完全推入,进行EAG反应。

以上各试验中,每个处理在同一根触角上重复测试3次,连续测试6根触角,每只雄虫只用其中1根触角。

测试处理刺激顺序是随机的。为了消除触角适应导致的偏差,测试前后均用正己烷做空白对照,将每次测试中获得的EAG反应平均值减去处理前(空白 x)与处理后(空白 $x+1$)所做的空白对照的EAG反应平均值即获得每次的净反应值。

2 结果与分析

2.1 不同温度下成虫日龄对交尾成功率的影响

2.1.1 不同温度下雌蛾日龄对交尾成功率的影响:从图1看出,不同日龄的雌虫与3日龄雄虫的交尾,1日龄雌虫交尾百分率较高,2、3日龄很快上升达到最大值,雌虫从4日龄开始交尾百分率很快下降。交尾百分率的下降在高温环境比在低温环境更加显著。随着雌蛾日龄的增加,交尾持续时间明显延长($P<0.05$),在低

温环境下的交尾持续时间在各个日龄均有所延长(表 1)。

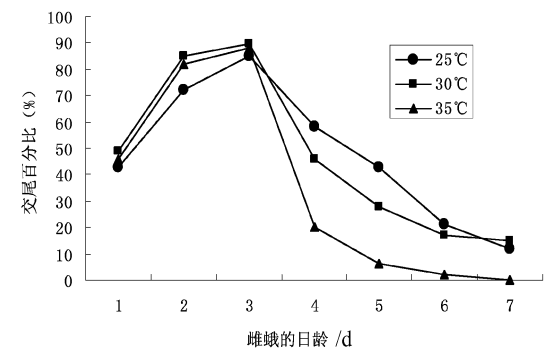


图 1 不同温度下雌蛾日龄对交尾成功率的影响

表 1 不同温度下雌蛾日龄对交尾持续时间的影响

成虫日龄(d)		交尾持续时间 *(min, 平均值±SD)		
♀	♂	25℃	30℃	35℃
1	3	35.83±4.45 d	29.67±5.85 d	27.50±5.36 d
2	3	35.83±9.22 d	30.67±6.50 d	30.00±6.45 cd
3	3	38.50±9.31 d	37.00±7.32 cd	31.33±5.65 cd
4	3	57.67±9.00 c	41.83±8.38 c	32.83±7.63 cd
5	3	70.50±6.77 bc	61.17±9.15 b	39.50±7.66 c
6	3	76.33±8.43 b	62.50±8.38 ab	52.33±12.85 b
7	3	90.67±12.14 a	72.17±11.70 a	64.33±11.81 a

*注: 同列中标有不同字母表示差异显著 ($P<0.05$ 邓肯氏新复极差测验) 表 2、表 3、图 4、图 5 同。

2.1.2 不同温度下雄蛾日龄对交尾成功率的影响: 从图 2 看出, 不同日龄雄虫与 3 日龄雌虫交尾, 1、2 日龄雄虫的交尾成功率很低, 3 日龄达到较高水平, 并且一直保持到 6 日龄, 7 日龄才开始下降。环境温度对交尾行为没有太大的影响。较低日龄和较高日龄雄虫与 3 日龄雌虫

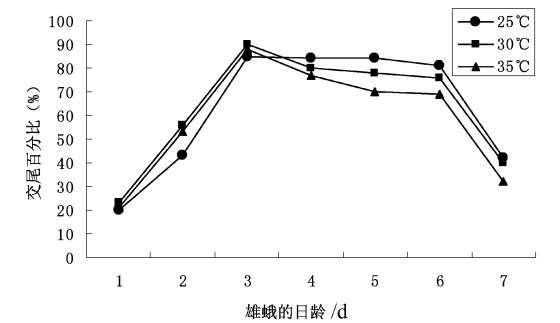


图 2 不同温度下雄蛾日龄对交尾成功率的影响

交尾时的持续时间要明显长于中等日龄雄虫与 3 日龄雌虫交尾时的持续时间 ($P<0.05$), 同样, 在低温环境下的交尾持续时间在各个日龄均有所延长(表 2)。

表 2 不同温度下雄蛾日龄对交尾持续时间的影响

成虫日龄(d)		交尾持续时间 *(min, 平均值±SD)		
♀	♂	25℃	30℃	35℃
3	1	86.67±9.69 a	81.00±6.51 a	72.67±7.45 a
3	2	64.17±10.38 bc	63.83±7.14 c	56.67±7.58 b
3	3	58.83±5.91 c	47.50±7.18 d	36.67±6.28
3	4	47.83±9.58 d	39.17±6.31 e	31.33±5.20 c
3	5	59.00±7.48 c	45.33±5.96 de	32.17±5.56 c
3	6	74.33±7.69 b	64.67±6.09 c	54.33±5.65 b
3	7	94.83±10.42 a	72.50±6.35 b	62.67±10.17 b

2.1.3 不同温度下相同日龄成蛾的交尾成功率: 从图 3 看出, 相同日龄雌雄成虫的交尾, 交尾行为先升后降, 在 1、2 日龄较低, 3 日龄达到最高峰, 然后在 4 日龄很快降低, 最后逐渐降到最低。这种降低在高温环境比在低温环境更加显著。对交尾持续时间的观察发现, 较低日龄和较高日龄成虫交尾所花费的时间要明显长于中等日龄所花费的时间 ($P<0.05$), 在低温环境下各日龄的持续时间要长于高温环境(表 3)。

表 3 不同温度下成虫日龄对交尾持续时间的影响

成虫日龄(d)		交尾持续时间 *(min, 平均值±SD)		
♀	♂	25℃	30℃	35℃
1	1	88.67±13.85 a	82.33±13.69 a	75±3.94 b
2	2	65.83±12.95 bc	64.00±12.39 b	54.3±17.8 c
3	3	58.33±8.21 cd	47.50±7.18 c	36.7±8.83 d
4	4	48.83±12.48 d	37.50±5.89 c	34.9±8.73 d
5	5	59.83±10.49 bcd	45.17±7.96 c	50.3±12.6 c
6	6	73.83±10.76 b	63.67±9.46 b	57.3±5.74 c
7	7	92.83±10.76 a	71.67±11.55 ab	90.3±5.03 a

2.2 雄蛾对性信息素的反应

2.2.1 3 日龄雄蛾对不同日龄处女雌蛾性信息素的 EAG 反应: 雄蛾对不同日龄处女雌蛾性信息素的 EAG 反应的研究发现, 雄蛾对 1 日龄处女雌蛾的性腺提取物就有较高反应, 对 2 日龄的反应仍然保持较高水平, 对 3 日龄的反应最为

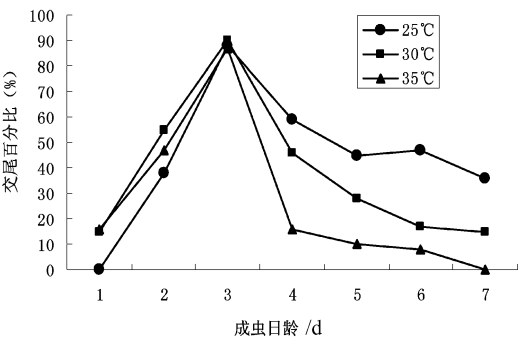


图3 不同温度下成蛾日龄对交尾成功率的影响

强烈, 4龄明显降低, 随后再逐渐降低 ($P < 0.05$) (图4)。

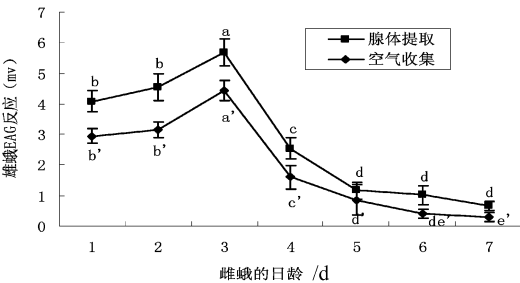


图4 雄蛾对不同日龄处女雌蛾性信息素的EAG反应(平均值±SD)

2.2.2 不同日龄雄蛾对3日龄处女雌蛾性信息素的EAG反应: 不同日龄雄蛾对3日龄处女雌蛾性信息素的EAG反应的研究发现, 1、2日龄雄蛾对3日龄处女雌蛾的性信息素反应较弱, 3日龄最为强烈, 一直到6日龄雄蛾对3日龄处女雌蛾的性信息素反应均较高 ($P <$

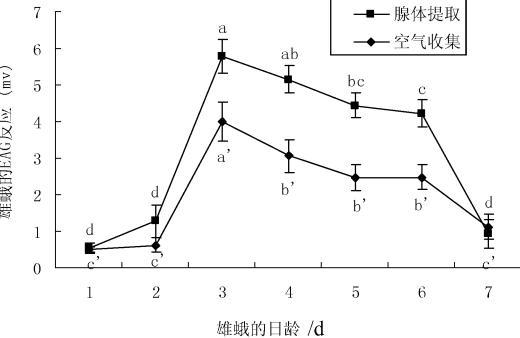


图5 不同日龄雄蛾对3日龄处女雌蛾性信息素的EAG反应(平均值±SD)

0.05), 7日龄下降(图5)。

3 讨论

不同日龄雌蛾与3日龄雄蛾交尾行为的研究发现, 刚刚羽化后的雌蛾就具有较高的交尾百分率, 3日龄达到最高, 以后迅速下降, 整体呈现先高后低的趋势; 而不同日龄雄蛾与3日龄雌蛾的交尾行为则恰恰相反, 刚刚羽化后的雄蛾反应并不积极, 直到3日龄才达到较高水平, 并将这种高水平保持到6日龄, 总体上看交尾百分率先低后高; 相同日龄成虫的交尾研究发现总体上的趋势是先升后降。由此可见, 雌雄成虫的性行为节律并不相同, 雌蛾性成熟要早于雄蛾。相同日龄两性的交尾百分率在低日龄较低是由于雄性的性行为较弱, 3日龄雌雄均达到高峰状态, 3日龄以后交尾成功率的快速下降则是由于雌蛾的表现变弱。

不同温度下不同日龄雌蛾的交尾研究发现, 在达到交尾高峰后, 在高温环境中的交尾百分比下降更加迅速, 可能是由于高温环境在促进了雌蛾的性成熟加快的同时也加剧了雌蛾的生长发育及衰老的进程, 进而导致性行为下降^[19]。而不同温度下不同日龄雄蛾的交尾则基本不受温度的影响。由于雌蛾的交尾行为受到温度影响, 因此在相同日龄交尾时同样表现出在高温环境下交尾百分率下降更快。对不同日龄雌蛾的交尾而言, 随着虫龄的增加, 交尾持续时间延长, 而其交尾行为在1、2和3日龄较高, 随后下降; 对不同日龄雄蛾的交尾而言, 较低日龄和较高日龄的交尾持续时间更长, 而交尾百分率在1、2和7日龄较低, 其余虫龄交尾百分率较高。分析上述结果发现, 交尾持续时间长的日龄, 不论雌雄, 交尾百分率均较低; 反之亦然。由此可见, 对不同日龄鳞翅目昆虫的交尾来说, 作为对较低交尾行为的补偿, 采用延长交尾时间来作为应对策略, 其目的是争取到更多的交尾机会。同样, 在较冷环境温度下交尾持续时间在各个日龄均明显延长的现象也是昆虫适应不良环境的一种手段。相似的结果在其他的鳞翅目昆虫也存在^[11-13]

不同日龄雌虫(雄虫)与3日龄雄虫(雌虫)的交尾行为和相对应的雄蛾对雌蛾性信息素的电生理反应基本一致。说明雄蛾对性信息素的反应的强弱可以决定交尾成功率的高低,其在两性的交尾行为中具有重要的作用。许多鳞翅目雄蛾对雌性信息素存在节律,苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 和黄地老虎 *Agrotis segetum* 的雄蛾在没有其他外界环境因素的干扰情况下显示对性信息素的节律^[14, 15]。相似的结果见于 Ohbayashi 等对斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 的研究,结果发现雄蛾对处女雌蛾的性腺粗提物的反应规律与实际的交尾节律也是完全一致的^[16]。Kanno 对二化螟 *Chilo suppressalis* 的研究发现其雄蛾对雌蛾性腺粗提物的反应和交尾行为的关系非常密切,交尾成功率的高低一定程度上取决于雄蛾对性信息素的反应^[17]。

但是,目前有关雌蛾性信息素释放与交尾行为的关系研究报道较多。Mazor 和 Dunkelblum 总结了許多鳞翅目昆虫的求偶交尾行为和性信息素的产生与释放之间的关系,许多昆虫具有一致关系^[13, 16, 18],也有部分昆虫两者的关系不一致或者不是十分明确^[11, 19]。我们的研究发现:相同日龄的雌雄成虫在二者日龄均较低时,尽管这时雌蛾的性活动处于高峰,但由于雄蛾的反应较弱,导致交尾水平并不高;而在二者处于高日龄时,尽管雄蛾的性活动较强,但由于雌蛾的性信息素的释放变弱,导致雄蛾对性信息素的反应同样不强,交尾水平同样很弱。

可见,雌蛾性信息素释放的节律并不能完全决定交尾行为的高低,因为交尾行为是由雌雄两性共同决定的,即使雌蛾的性信息素释放达到高峰,如果这时雄虫的性活动较弱,其对雌蛾的性信息素的反应也不高,导致最终的交尾率较低。同样,即使雄蛾的性活动能力较强,但如果此时雌蛾的性信息素释放并不高时,雄蛾对性信息素的反应值也不高。只有当雌蛾的性信息素的释放与雄蛾的性活动能力均较高时,雄蛾的性反应值才会最高,交尾百分率也就最高。可见,决定

交尾启动与否及交尾成功率高低可以用雄蛾对性信息素的反应值来衡量。综合以上的研究报道可见,鳞翅目蛾类昆虫的交尾行为的完成不仅依赖于雌蛾性信息素的释放,同样依赖于雄蛾对性信息素的感受作用,交尾成功率的高低在于二者的是否能够高度协调一致。

参 考 文 献

- 1 Shama H. C. *Gop. Prot.*, 1998, **17**(5): 373~386.
- 2 柯礼道, 方菊莲, 李志强. 昆虫学报, 1985, **28**(1): 51~59.
- 3 Taylor T. A. *J. West Afr. Sci. Assoc.*, 1967, **12**(1): 111~129.
- 4 罗庆怀, 黎家文, 赵宏, 张明, 龙姣. 昆虫知识, 2003, **40**(4): 329~334.
- 5 Singh S. R., Allen D. R. In: Summerfield R., Bunting A. H. (eds), *Advances in Legume Science*. London: Her Majesty's Stationary Office, 1980. 419~443.
- 6 Asante S. K., Tam P. M., Jackai L. E. N. *Afr. Crop Sci. J.*, 2001, **9**(1): 655~665.
- 7 Adati T., Tatsuki S. *J. Chem. Ecol.*, 1999, **25**(1): 105~115.
- 8 Downham M. C. A., Hall D. R., Chamberlain D. J., Cork A., Farnan D. I. *et al. J. Chem. Ecol.*, 2003, **29**(4): 989~1011.
- 9 Silvegren G., Lofstedt C., Rosen W. Q. *J. Insect Physiol.*, 2005, **51**(33): 277~286.
- 10 Adati T., Nakamura S., Tamo M. *Appl. Entomol. Zool.*, 2004, **39**(1): 139~145.
- 11 Delisle J., Royer L. *J. Chem. Ecol.*, 1994, **20**(1): 45~69.
- 12 Edmonds R. P., Borden J. H., Angerelli N. P. D. *Entomol. Exp. Appl.*, 2000, **97**(2): 137~147.
- 13 Michal M., Dunkelblum E. *J. Chem. Ecol.*, 2005, **31**(9): 2153~2168.
- 14 Castrovillo P. J., Carde R. T. *J. Insect. Physiol.*, 1979, **25**(9): 659~667.
- 15 Rosen W. Q., Han G. B., Lofstedt C. *J. Biol. Rhythms.*, 2003, **18**(5): 402~408.
- 16 Ohbayashi N., Yushima T., Noguchi H. *Kontyus*, 1973, **41**(3): 389~395.
- 17 Kanno H. *Appl Entomol Zool*, 1981, **16**(3): 179~185.
- 18 Gemeno C., Haynes K. F. *J. Chem. Ecol.*, 2000, **26**(2): 329~342.
- 19 Delisle J., Mcneil J. N. *J. Insect. Physiol.*, 1987, **33**(3): 315~324.