蛾类昆虫混合型性信息素研究进展*

闫 祺** 杨婷婷 董双林

（南京农业大学植物保护学院，农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室，南京 210095）

摘 要 蛾类昆虫的种群繁衍离不开复杂的性信息素通讯系统，对蛾类性信息素化学结构的研究可以应用于害虫的种群监测和绿色防控。蛾类昆虫性信息素的多样性体现在组分的化学结构及不同组成，而性信息素组分根据化学结构又可以分为 0 型、Ⅰ型、Ⅱ型和Ⅲ型。一般而言，一种昆虫的性信息素组分只属于其中的一种类型。然而，近年来的研究显示越来越多的昆虫的性信息素组分属于混合型。因此，本文围绕使用混合型性信息素的昆虫，主要从性信息素的组成、分布、鉴定方法及行为功能等方面展开叙述，为深入认识蛾类昆虫丰富的性信息素通讯系统提供参考。

关键词 鳞翅目；混合型信息素系统；信息素鉴定；行为功能

Review of research on the hybrid pheromone system in lepidopteran insects

YAN Qi** YANG Ting-Ting DONG Shuang-Lin

(Key Laboratory of Integrated Management of Crop Disease and Pests, Ministry of Education/Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University)

Abstract The sex pheromone communication system is critical to reproduction in the Lepidoptera. Research on the identification of lepidopteran sex pheromones is therefore important for monitoring and controlling lepidopteran pests. The diversity of sex pheromones is reflected in the complex chemical structure and composition of their components, which are divided into Type 0, Type Ⅰ, Type Ⅱ and Type Ⅲ, according to their chemical structure. In general, the sex pheromones of a species belong to only one of these types. However, recent studies have shown that an increasing number of species have sex pheromones of more than one type (hybrid pheromone system). This paper concentrates on such species, mainly focusing on the composition, distribution, identification and behavioral functions of their sex pheromones.

Key words Lepidoptera; hybrid pheromone system; pheromone identification; behavioral function

昆虫性信息素一般是指昆虫在性成熟后，由特定腺体合成并释放到体外，借此吸引同种异性个体进行交配活性的一类微量挥发性化学物质。1959 年德国化学家布特南特（A. F. J. Butenandt）历经 20 年，从约 50 万只家蚕 *Bombyx mori* 雌蛾中提取鉴定出第一个蛾类性信息素——蚕蛾醇（Bombykol）。此后，借助于提取方法的改进和分析仪器的进步，昆虫性信息素的研究发展迅速。目前，大约 2 000 多种昆虫的性信息素得到鉴定（El-Sayed, 2021），其中蛾类昆虫约有 700 多种（Ando, 2021）。由于利用性信息素进行害虫测报和绿色防治具有专一、高效及环保等优点，20 世纪 60 年代以来，国内外对利用昆虫性信息素进行害虫防治的研究日益重视，并成功应用于一些重要农林害虫的防治。

蛾类昆虫性信息素具有很强的专一性，这种专一性体现在性信息素组分的化学结构及不同组成及配比方面。Ando 等（2004）根据化学结构的特点，将性信息素组分分为Ⅰ型、Ⅱ型及其他类。此后，Löfstedt 等（2016）综合化学结构

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金资助（31970455）

**通讯作者 Corresponding author，E-mail：yanqi@njau.edu.cn

收稿日期 Received：2022-12-02；接受日期 Accepted：2023-02-26

及生物合成路径，将该分类进行优化，分为 0、Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ 4 种类型（Type 0、Type Ⅰ、Type Ⅱ和 Type Ⅲ）。一般而言，一种昆虫的性信息素组分只属于其中的一种类型，比如已鉴定的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的多种性信息素组分 Z11-16:Ald、Z9-16:Ald 和 Z9-14:Ald 等均属于Ⅰ型（Wang *et al.*，2005；Zhang *et al.*，2012），茶尺蠖 *Ectropis obliqua* 的性信息素组分 Z3,epo6,Z9-18:H、Z3,Z6,Z9-18:H 和 Z3,epo6,Z9-19:H 等均属于Ⅱ型（Luo *et al.*，2017）。然而，近年的研究显示部分昆虫的性信息素包含多种类型的组分，Ando 等（2004）将这种由不同类型组分组成的信息素称为“混合型信息素系统”（Hybrid pheromone system）。比如甘薯茎螟 *Omphisa anastomosalis* 的性信息素主要组分 E10,E14-16:Ald 属于Ⅰ型，而次要组分 Z3,Z6,Z9-23:H 属于Ⅱ型（Yan *et al.*，2014）；*Heterocrossa rubophaga* 的性信息素组分 Z7-23:H 属于Ⅱ类型，而另一种组分 Z7-19:11-one 属于Ⅲ型（Foster and Thomas，2000；Twidle *et al.*，2020）。这些研究进一步显示出蛾类昆虫通信系统长期进化出的多样性及复杂性。从进化关系上来讲，使用同一种类型性信息素的昆虫有着更为接近的遗传关系（Regier *et al.*，2009；Honda *et al.*，2015）。那么，这些兼具不同类型混合组分的昆虫在进化和形成过程中有何特点？如对于使用混合型性信息素昆虫的性信息素通信方面开展研究，将对于认识昆虫的进化和形成过程有着重要的科学意义。

关于鳞翅目昆虫性信息素（Ando *et al.*，2004；Löfstedt *et al.*，2016），Ⅱ型性信息素（Millar，2000），Ⅲ型性信息素（Ando and Yamakawa，2015）等方面的研究已有详细的综述。同时，国内学者分别从性信息素的提取、鉴定、合成、应用，以及嗅觉识别机制等方面也对蛾类信息素的发展做了详细的介绍（韦卫等，2006；唐睿等，2014；曹松等，2020；吴帆等，2021；白鹏华等，2022；王留洋等，2022；张真等，2022）。本文重点围绕鳞翅目使用混合型性信息素的蛾类昆虫，主要从性信息素的组成、分布、结构特点及行为功能等方面展开叙述与讨论，为深入认识蛾类昆虫性信息素通信系统的多样性提供参考。

1 蛾类昆虫性信息素组分的分类

根据化学结构、生物合成路径及进化关系等特点，蛾类昆虫性信息素组分可分为 4 种主要类型（Ando *et al.*，2004；Löfstedt *et al.*，2016）。其中，Ⅱ型性信息素组分的结构通常含有 1-3 个不饱和双键，以及醇、醛、乙酸酯等末端官能团，碳原子数为 C10-C18 的偶数碳长直链的化合物（图 1）。此类信息素主要在性信息素腺体内生物合成，以十六烷酸和十八烷酸等脂肪酸为前体，经去饱和反应、碳链缩短或延长、氧化还原和乙酰化等一系列复杂的酶促反应，逐步将前体转换成相应的性信息素组分（Löfstedt *et al.*，2016）。此类结构主要在夜蛾科、卷蛾科、蚕蛾科等昆虫中发现，约占已知蛾类性信息素的 75%。

与大多利用Ⅰ型性信息素组分的蛾类昆虫不同，进化程度更高的尺蛾科（Geometridae）、裳蛾科（Erebidae）及灯蛾科（Arctiidae）等昆虫则大多使用Ⅱ型性信息素组分，Ⅱ型性信息素组分的结构常见于 6,9-二烯、3,6,9-三烯、1,3,6,9-四烯、3,6,9,12,15-五烯及其环氧衍生物，不具有末端官能团，多数为 C17-C27 奇数碳长直链化合物，双键多为顺式（图 1）。这些化合物主要在尺蛾科和裳蛾科等昆虫中发现，约占已知蛾类性信息素的 15%。此类信息素主要在绛色细胞中合成，以源于食物中的亚麻酸（Linolenic acid）和亚麻油酸（Linoleic acid）为前体，经还原脱羧、还原、环氧化、碳链延长及氧化反应逐步合成性信息素组分，再由酯转运蛋白通过血淋巴转运到腺体中释放，或者在腺体中进一步修饰后释放（Löfstedt *et al.*，2016）。

Ⅲ型性信息素组分虽然常见于鞘翅目和半翅目等昆虫，但在潜蛾科（Lyonetiidae）、尺蛾科（Geometridae）及斑蛾科（Zygaenidae）等一些鳞翅目昆虫中也多有分布（Ando，2021；El-Sayed，2021），组分多为含有甲基支链的饱和或不饱和烃类，以及含有酮或仲醇等结构的长链化合物（图 1）。由于结构比起Ⅰ型和Ⅱ型更

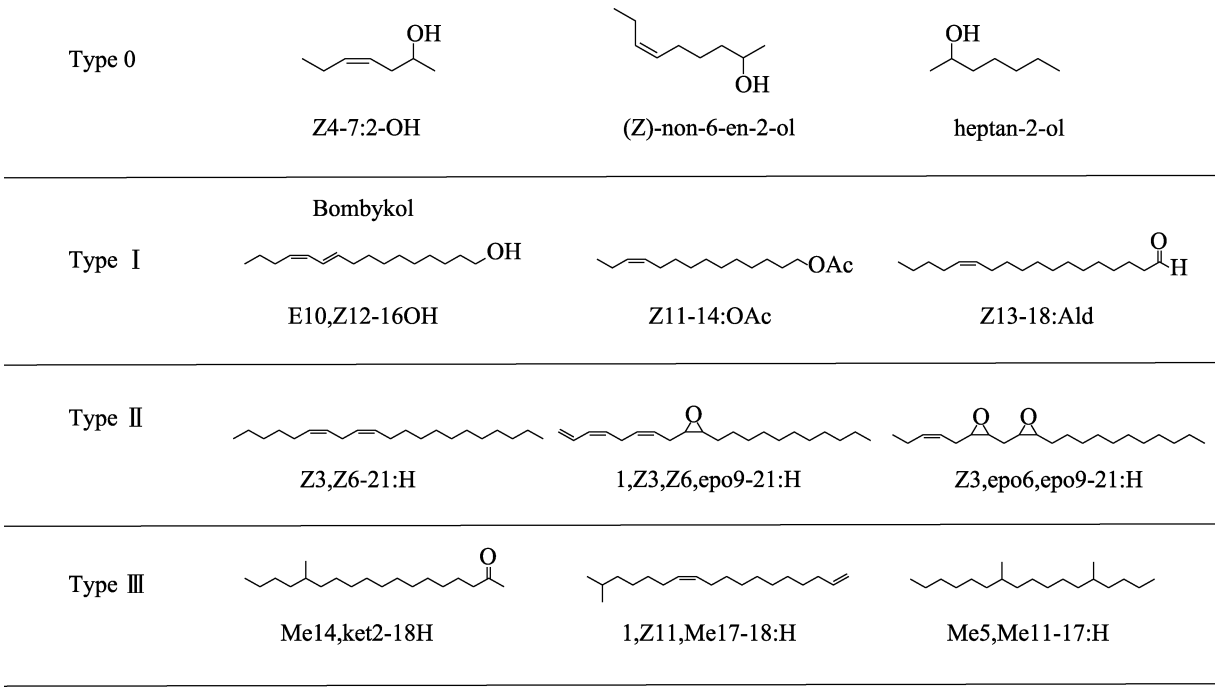

图 1　蛾类昆虫 0、Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ型性信息素组分结构

Fig. 1　The structure of type 0, Ⅰ, Ⅰ and Ⅲ of lepidopteran sex pheromone components

复杂和多样化，所以在体内合成的路径在不同的昆虫中存在差异，合成信息素的前体也存在分化，已经证实的前体有氨基酸、脂肪酸和萜类等化合物。如含有 2-甲基的组分在体内一些酶的参与下，以亮氨酸 Leucine 或缬氨酸 Valine 为前体，分别经过转氨作用、去羧基、碳链延长、去饱和作用等步骤合成，进而转运到腺体中释放（Löfstedt *et al.*，2016）。0 型性信息素组分的结构同植物挥发物的结构类似，通常为短链仲醇或酮类化合物，仅在鳞翅目中比较古老的家系，如毛顶蛾科（Eriocraniidae）和微蛾科（Nepticulidae）昆虫中被发现。关于 0 型性信息素生物合成的文献报道较少，目前尚无明确的结论（Ando and Yamakawa，2015；Löfstedt *et al.*，2016）。

2　蛾类昆虫混合型性信息素分布及组分组成

在已鉴定的超过 700 种蛾类的性信息素中，各个种间性信息素的组分和比例都不尽相同（Ando，2021；El-Sayed，2021）。其中，已鉴定出混合型性信息素组分的昆虫有 29 种，隶属于 8 个科 14 个亚科 23 个属，性信息素组分鉴定最多的科为螟蛾总科，共有 16 种，约占已鉴定的 55%，主要分布于螟蛾科和草螟科。其次是夜蛾总科，已鉴定的有 7 种，卷蛾总科有 3 种得到鉴定，而麦蛾总科和尺蛾总科等分别只有 1 种昆虫的混和性信息素得到鉴定（图 2，排版参考 Ando *et al.*，2004）。

已鉴定出的 29 种混合型性信息素昆虫的组分主要为Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ型（表 1）。其中 0 型组分只有 Hexan-1-ol（6:OH）1 种；Ⅰ型组分为 E5-10:OAc、E5-10:OH、Z11-16:OAc 及 Z9,E11-14:OAc 等共 24 种，主要为常见的单烯和双烯化合物；Ⅱ型组分主要为 Z3,Z6,Z9-23:H 及 Z3,Z6,epo9-21:H 等共 14 种，主要为多烯烃及其环氧衍生物；Ⅲ型组分如 Me11-23:H、Z7-18:11-one 等共 11 种，主要为含有甲基支链和不饱和酮类化合物。在已鉴定出的混合型性信息素昆虫中，有 18 种昆虫为Ⅰ型和Ⅱ型混合，主要分布于螟蛾总科和夜蛾总科，约占已鉴定的 67%；有 6 种昆虫为Ⅱ型和Ⅲ型混合；2 种为Ⅰ型和Ⅲ型混合；1 种昆虫的性信息素类型为 0 型和Ⅲ型混合（表 2，图 2）。另外，螟蛾总科包含螟蛾科和

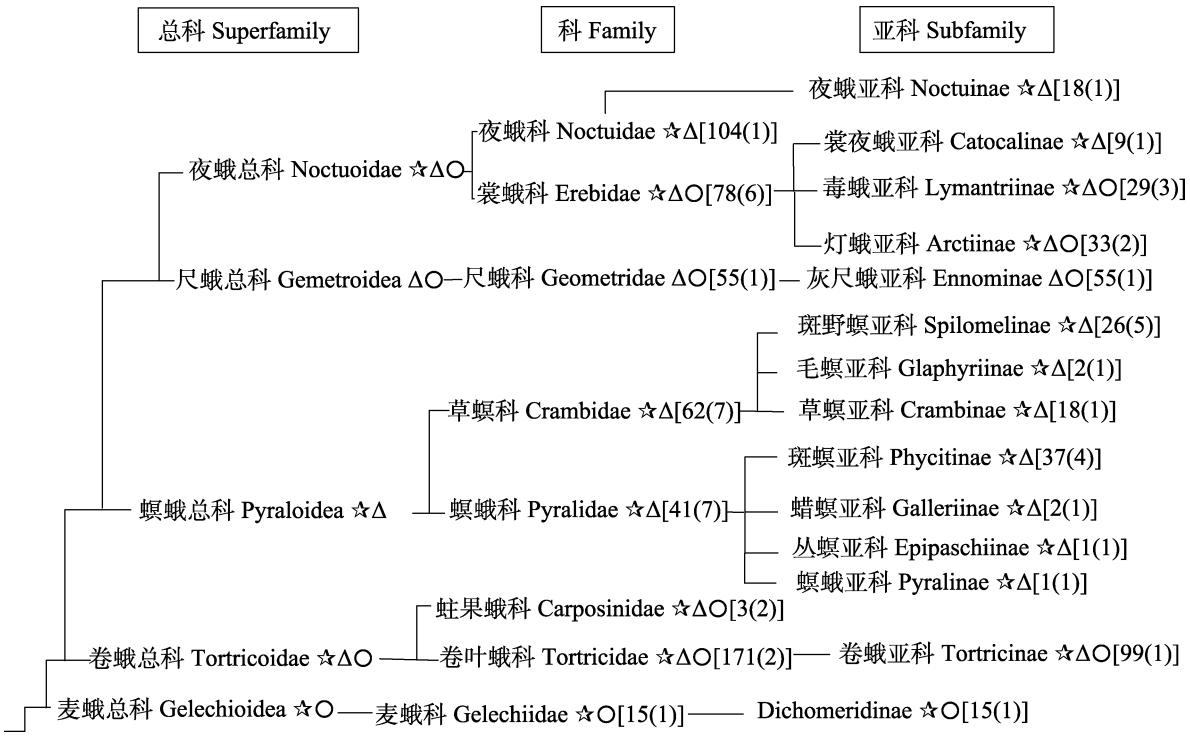

图 2 鳞翅目混合型信息素昆虫分布情况

Fig. 2 Distribution of hybrid pheromone system in lepidopteran insect

进化程度更高的昆虫总科排列在更高层位置；[]括号中的数字表示该科或亚科性信息素已鉴定的昆虫的数量，()中的数字已鉴定的混合型性信息素昆虫的数量；符号☆Δ○分别表示总科、科及亚科的昆虫性信息素中存在Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ型组分。

The more highly evolved superfamily of moths is arranged at the upper position. The numbers in square brackets indicate the number of species whose female sex pheromone have been reported. The numbers in brackets indicate the number of species whose female sex pheromone are mixed types. Each mark after the group name indicates that some species within the group produces a pheromone component of type Ⅰ (☆), type Ⅱ (Δ) and type Ⅲ (○).

表 1 已鉴定的鳞翅目昆虫混合型性信息素组分

Table 1 Lepidopteran insects with hybrid pheromone system

总科 Superfamily	科 Family	种 Species	性信息素组分 Sex pheromone component	参考文献 Reference
麦蛾总科 Gelechioidea	麦蛾科 Gelechiidae	桃条麦蛾 *Anarsia lineatella* Zeller	E5-10:OAc，E5-10:OH，Me11-23:H，18:OAc	Schlamp *et al*., 2005
卷蛾总科 Tortricoidea	卷叶蛾科 Tortricidae	云杉食心虫 *Choristoneura fumiferana* (Clem.)	E11–14:Ald，Z11-14:Ald，Z11–16:Ald，Z3,Z6,Z923:H	Silk *et al*., 2017
		小卷叶蛾 *Adoxophyes honmai*	Z9-14:OAc，Z11-14:OAc，E11-14:OAc，Me10-12:OAc	Tamaki *et al*., 1983
	蛀果蛾科 Carposinidae	澳洲番石榴蛾 *Coscinoptycha improbana* Meyrick	Z7-18:11-one，Z7-19:11-one，Z7-23:11-one，Z7-23:H	Gibb *et al*., 2006
		覆盆子芽蛾 *Heterocrossa rubophaga* Dugdale	Z7-19:11-one，Z7-23:H	Foster and Thomas, 2000; Twidle *et al*., 2020
螟蛾总科 Pyraloidea	螟蛾科 Pyralidae	大黄蜂蜡蛾 *Aphomia sociella* L.	6:OH,Me6,Me10,Me14-15:2-OH, Me6,Me10,Me14-15:2-one	Kindl *et al*., 2012; Wallin *et al*., 2020
		谷螟 *Pyralis farinalis* L.	Z11,Z13-16:Ald，Z3,Z6,Z9,Z12,Z1523:H，Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-25:H	Kuenen *et al*., 2010

续表 1 (Table 1 continued)

总科 Superfamily	科 Family	种 Species	性信息素组分 Sex pheromone component	参考文献 Reference
螟蛾总科 Pyraloidea	螟蛾科 Pyralidae	樟巢螟 *Orthaga achatina* Butler	Z11-16:OAc， Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-23:H	Yan *et al*., 2018
		脐橙螟 *Amyelois transitella* Walker	Z11,Z13-16:Ald， Z11,Z13-16:OH， Z11,E13-16:OH， Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-23:H， Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-25:H	Leal *et al*., 2005; Kuenen *et al*., 2010; Kanno *et al*., 2010
		冷杉梢斑螟 *Dioryctria abietella*	Z9,E11-14:OAc， Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-25:H	Löfstedt *et al*., 2012; Lee *et al*., 2022
		冷杉球果螟 *Dioryctria abietivorella* Grote	Z9,E11-14:OAc， Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-25:H	Millar *et al*., 2005; Strong *et al*., 2008
		南方松梢斑螟 *Dioryctria amatella* Hulst	Z11-16:OAc， Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-25:H	Miller *et al*., 2010
		油松球果螟 *Dioryctria mendacella* Staudinger	Z9,E11-14:OAc， Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-25:H	Hall *et al*., 2017
	草螟科 Crambidae	红带芒果毛虫 *Deanolis sublimbalis* Snellen	Z11-16:Ald，Z3,Z6,Z9-23:H	Gibb *et al*., 2007
		菜螟 *Hellula undalis* F.	E11,E13-16:Ald，Z11-14:OAc， E11-16:Ald，Z3,Z6,Z9-23:H	Vang *et al*., 2020
		茄黄斑螟 *Leucinodes orbonalis* Guenée	E11-16:OAc，E11-16:OH Z3,Z6,Z9-23:H	Vang *et al*., 2018
		Conogethes pluto Butler	E10-16:Ald，E10,E12-16:Ald， Z3,Z6,Z9-23:H	El-Sayed *et al*., 2013
		桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* Guenée	E10-16:Ald，Z10-16:Ald， Z3,Z6,Z9-23:H，Z9-27:H	Xiao *et al*., 2012
		番茄果实钻心虫 *Neoleucinodes elegantalis*	E11-16:OH，Z3,Z6,Z9-23:H	Cabrera *et al*., 2001
		甘薯茎螟 *Omphisa anastomosalis* Guenée	E10,E14-16:Ald， Z3,Z6,Z9-23:H	Wakamura *et al*., 2010; Yan *et al*., 2014; McQuate *et al*., 2019
		木槿花蕾蛀虫 *Rehimena surusalis* Walker	E10,Z12-16:OAc， E10,Z12-16:Ald， Z3,Z6,Z9-23:H	Honda *et al*., 2015
尺蛾总科 Geometroidea	尺蛾科 Geometridae	*Peribatodes rhomboidaria*	Z3,Z6,Z9-19:H， Z6,Z9-19:3-one	Buser *et al*., 1985
夜蛾总科 Noctuoidea	夜蛾科 Noctuidae	粉红草虫 *Tmetolophota atristriga* Walker	Z11-16:OAc，Z11-16:Ald， Z3,Z6,Z9-23:H	El-Sayed and Manning, 2022
	裳蛾科 Erebidae	蓖麻夜蛾 *Achaea janata* L.	Z3,Z6,Z9-21:H, Z6,Z9-21:H, 21:H, Z9,Z12-18:Ald	Krishnakumari *et al*., 1998
		茶茸毒蛾 *Dasychira baibarana* Matsumura	Z3,Z6,epo9-21:H， Z3,Z6,epo9, E11-21:H， Z3,Z6-21:11-one	Magsi *et al*., 2022
		灰斑草蛾 *Orgyia ericae* Germar	Z6,Z9-21:H， Z6-21:11-one	Chen *et al*., 2010

续表 1 (Table 1 continued)

总科 Superfamily	科 Family	种 Species	性信息素组分 Sex pheromone component	参考文献 Reference
夜蛾总科 Noctuoidea	裳蛾科 Erebidae	*Teia anartoides* Walker	Z6,Z9-21:11-one， Z6,epo9-21:H， Z6,Z9-21:H	El-Sayed *et al*., 2005; Gries *et al*., 2005
		Amsacta albistriga Walker	Z3,Z6,Z9-21:H， Z9,Z12,Z15-18:Ald， Z9,Z12-18:Ald, 18:Ald	Persoons *et al*., 1993
		美国白蛾 *Hyphantria cunea* Drury	Z3,Z6,epo9-21:H， Z9,Z12,Z15-18:Ald， Z9,Z12-18:Ald， Δ1,Z3,Z6,epo9-21:H， Z3,Z6,epo9-20:H	El-Sayed *et al*., 2005; Yamakawa *et al*., 2012

表 2 鳞翅目昆虫性信息素混合类型情况

Table 2 Mixed types of Lepidoptera insects with hybrid pheromone system

科 Family	混合类型 Sex pheromone type	代表物种 Species
螟蛾科 Pyralidae	Type Ⅰ + Type Ⅱ; Type 0 + Type Ⅲ	谷螟 *Pyralis farinalis* Linnaeus，大黄蜂蜡蛾 *Aphomia sociella* Linnaeus 等
草螟科 Crambidae	Type Ⅰ + Type Ⅱ	桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* Guenée，甘薯茎螟 *Omphisa anastomosalis* Guenée 等
卷叶蛾科 Tortricidae	Type Ⅰ + Type Ⅱ; Type Ⅰ + Type Ⅲ	云杉食心虫 *Choristoneura fumiferana*，小卷叶蛾 *Adoxophyes honmai* 等
蛀果蛾科 Carposinidae	Type Ⅱ + Type Ⅲ	澳洲番石榴蛾 *Coscinoptycha improbana* Meyrick，覆盆子芽蛾 *Heterocrossa rubophaga* Dugdale 等
裳蛾科 Erebidae	Type Ⅰ + Type Ⅱ; Type Ⅱ + Type Ⅲ	蓖麻夜蛾 *Achaea janata* Linnaeus，灰斑草蛾 *Orgyia ericae* Germar 等
夜蛾科 Noctuidae	Type Ⅰ + Type Ⅱ	粉红草虫 *Tmetolophota atristriga* Walker 等
尺蛾科 Geometridae	Type Ⅱ + Type Ⅲ	*Peribatodes rhomboidaria* 等
麦蛾科 Gelechiidae	Type Ⅰ + Type Ⅲ	桃条麦蛾 *Anarsia lineatella* Zeller 等

草螟科等 2 个大科，螟蛾科中的Ⅱ型组分多为 Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-23:H 和 Z3,Z6,Z9,Z12,Z15-25:H 等五烯烃类化合物，而草螟科昆虫中的Ⅱ型组分多为三烯烃类化合物 Z3,Z6,Z9-23:H（表 1），这种特征或许可以作为分类的依据之一。这些混合型信息素昆虫的主组分均为该昆虫所在科的常见类型，而非常见类型往往作为次要组分而存在。

3 混合型性信息素组分的鉴定

对于昆虫信息素的鉴定，因大多数昆虫的性信息素多为混合物，且在体内含量较少（ng 级），气相色谱在整个鉴定过程中可以说起着非常重要的作用，对样品中的混合物有效分离，这样对样品的需求量也大大减少，使鉴定变得更为高效和准确，单头雌蛾的性信息素提取量已能满足某些昆虫的鉴定要求（Yan *et al*., 2015）。对于混合型信息素昆虫而言，目前常用的性信息素鉴定技术依然主要包括气相色谱（GC）、触角电位仪（EAG）、气相色谱-触角电位联用仪（GC-EAD）、气相色谱-质谱联用仪（GC-MS）及气相色谱-傅里叶变换红外光谱联用技术（GC-FT/IR）等。

通常需要采用 GC-EAD 从腺体粗提物中筛选出具有电生理反应的活性组分，结合对腺体粗提物的 GC-MS 分析获得活性组分的质谱图，初步确定活性组分的结构。对于较容易获得标准品的性信息素组分，可以通过与标准品的质谱图、保留时间（RT）和 Kováts 保留指数的比对来进一步确定化合物的结构。然而对于一些难以获得标准品的新化合物而言，还需要通过微量化学反应、GC-FT/IR 等技术进一步确定双键的位置、构型及一些官能团的结构信息，最后通过有机合成的方法合成候选化合物来进行验证。GC-EAD 与 GC-MS 是目前性信息素鉴定最常用的方法，已广泛应用于鳞翅目、半翅目、鞘翅目及直翅目等害虫的性信息素鉴定，关于 GC-EAD、GC-MS 及微量化学反应已有多篇综述做了详细介绍（Ando *et al.*，2004；王留洋等，2022），而关于 GC-FT/IR 的介绍较少。

昆虫性信息素Ⅰ型组分的结构中大都存在不饱和双键，因而存在多种顺反异构体。Ⅱ型组分中具有环氧构型，以及Ⅲ型组分具有支链结构的组分中均具有手性异构体。顺反异构体或者手性异构体对于某些昆虫的信息素通信可能是至关重要，其中一个异构体具有很强的吸引力，而另一个异构体可能具有很强的拮抗作用；或者在一些情况下，雄蛾可能只被两种异构体的混合物所吸引，而每个异构体单独都是无效的（Millar，2000）。所以，对异构体的鉴定显得尤为关键，而这些结构仅通过对质谱图的分析又难以确定。醛、醇及乙酸酯等官能团所包含的羧基、羟基，以及双键的顺反构型和手性异构均存在着特征红外吸收谱，而单纯使用 IR 对样品的纯度和量均有较高的要求。因此，将 GC-FT/IR 应用于性信息素提取物的分析，即可以利用 GC 的高效分离特性降低所分析样品的量，又可利用 FT/IR 获得每一个组分的红外吸收图谱，确定提取物中候选性信息素组分的构型。Zarbin 等（2012）和 Soldi 等（2012）首次将 GC-FT/IR 用于鉴定半翅目昆虫 *Edessa meditabunda* 和 *Phthia picta* 等Ⅲ型性信息素的鉴定。Shibasaki 等（2013）和 Yan 等（2018）将该技术用于蛾类昆虫黄刺蛾 *Monema flavescens* 和白蜡绢须野螟 *Palpita nigropunctalis* 等Ⅰ型性信息素的顺反异构的鉴定，发现在约 3236、1745、1716 cm^{-1} 的吸收可以用来判定 OH、OAc、Ald 等Ⅰ型组分的末端官能团，在约 960 cm^{-1} 处的吸收则可以确定双键的 E 构型。Muraki 等（2017）利用该仪器对车前灯蛾 *Arctia plantaginis* 的性信息素提取物进行 GC-FT/IR 分析时发现，组分Ⅰ和Ⅲ在约 3010 cm^{-1} 处有吸收，推测这两个组分均含有 3 个 Z 构型的双键；组分Ⅲ在 1 000 和 899 cm^{-1} 处检测到额外的吸收推测该组份含有末端双键；对于组分Ⅱ在约 983 和 951 cm^{-1} 处以及组分Ⅳ在 993 和 941 cm^{-1} 处均有两个特征吸收峰，推测二者具有 *E,Z* 构型的共轭双烯的结构；结合 GC-MS 分析将车前灯蛾的 4 种组分的结构进行确定，并通过与合成化合物的比较得到证实。

在以往的很多研究中，从实验室鉴定的性信息素难以在田间实验中取得较好的结果，可能的原因是关键的微量组分一方面由于含量较低未被鉴定出来，另一方面由于不属于所在科的常见类型而被忽略，这在螟蛾总科中尤其常见。自从 Cabrera 等（2001）从 *Neleucinodes elegantalis* 鉴定出 E11-16:OH 和 Z3,Z6,Z9-23:H 的混合物之后，陆续从螟蛾总科中发现了更多使用Ⅱ型性信息素组分的物种（Yan *et al.*，2018）。我们推测，在以往对蛾类昆虫的性信息素的很多研究中，很可能忽略了所在科的非主流类型的组分，这为采用性信息素技术防治害虫的实际应用带来很大困难。那么在这一推测的基础上，非常有必要对那些田间使用性诱剂效果不理想的昆虫的性信息素进行再次鉴定，以期发现更多的使用混合型信息素组分的昆虫。

4　各类型性信息素组分的行为功能

蛾类昆虫的性信息素主要由雌蛾释放，通常是由两种及以上组分以特定比例组成的混合物，不同的组分在求偶和交配的不同行为中有着不同的作用，比如兴奋、振翅、起飞、定向、近距离定位、接触信息素源及交尾等。总体来看，对于混合型性信息素昆虫，性信息素的主组分还是以Ⅰ型为主，其他类型通常作为次要组分存在。

因此在行为功能方面，Ⅰ型组分往往有着远距离吸引的作用，而次要组分在近距离接触及促进交配的行为中则发挥着重要作用。在室内的行为实验中，狭斑紫翅野螟 *Rehimena surusalis* 雄蛾对性信息素组分主要组分 E10,Z12-16:Ald 在定向和接近气味源的过程中有着重要作用，而次要组分 E10,Z12-16:OAc 可以显著增强雄虫对气味源的定向能力，另外一个次要组分，同时也是Ⅱ型组分的 Z3,Z6,Z9-23:H 可以显著增强雄虫对气味源的定向和近距离接触能力（Honda *et al.*，2015）。在云杉色卷蛾 *Choristoneura fumiferana* 雄蛾对性信息素组分的反应中，Ⅰ型组分 E11-14:Ald 和 Z11-14:Ald 可以引起雄虫的振翅、起飞、定向、气味源接近、接触及交配等一系列行为，而Ⅱ型组分 Z5-23:H 使雄虫与气味源接触、在气味源上振翅、留在气味源上的比例显著增大，使雄虫的交配比例显著增加，在气味源上的振翅速度显著加快。此外，加入另外一个Ⅱ型组分 Z3,Z6,Z9-23:H 后，雄虫腹部卷曲的比例明显上升，说明 Z5-23:H 和 Z3,Z6,Z9-23:H 在雄虫的近距离的行为反应及促进交配行为方面有重要作用（Silk *et al.*，2017）。在对桃蛀螟的雄蛾对性信息素组分的反应中发现主组分 E10-16:Ald 和 Z10-16:Ald 能够引起雄虫有向气味源接近、定向气味源的反应，而 Z3,Z6,Z9-23:H 能够显著增强雄虫与气味源的接触（Xiao *et al.*，2012）。

一些田间实验也表明，在以Ⅰ型组分为主组分的混合型性信息素昆虫中，在缺少Ⅱ或者Ⅲ型等次要组分的情况下，诱芯难以诱捕到一定数量的雄蛾，但是当加入Ⅱ型或者Ⅲ型组分后，雄蛾的诱捕量显著提升。如对于 *Neleucinodes elegantalis*，将Ⅱ型组分 Z3,Z6,Z9-23:H 加入到主组分 E11-16:OH 后，诱芯对雄蛾的吸引力约是 2 头雌蛾的 60 倍（Cabrera *et al.*，2001）。甘薯茎螟的性信息素包含 E10-14:Ald, E14-16:Ald, E10,E14-16:Ald 和 Z3,Z6,Z9-23:H 4 种组分，E10,E14-16:Ald 为主组分，然而由前 3 种Ⅰ型组分组成的单组分、双组分还是三元组分组成的诱芯，均诱捕到少量的雄蛾，但是加入Ⅱ型组分 Z3,Z6,Z9-23:H，诱芯的雄蛾诱捕量可以增加 13 倍（Wakamura *et al.*，2010；Yan *et al.*，2014；McQuate *et al.*，2019）。田间实验发现，由茄黄斑螟的性信息素组分 E11-16:OAc 和 E11-16:OH 组成的性诱剂难以诱捕到雄蛾，但两种Ⅱ型组分 Z3,Z6,Z9-22:H 和 Z3,Z6,Z9-23:H 与Ⅰ型组分配合，可以诱捕到大量雄蛾（Vang *et al.*，2018）。由桃条麦蛾 *Anarsia lineatella* 性信息素组分 E5-10:OAc 和 E5-10:OH 组成的性诱剂对雄蛾的吸引力远不及雌蛾，而 Me11-23:H 和 18:OAc 不仅能引起雄蛾触角的 EAG 反应，而且可以增强 E5-10:OAc 和 E5-10:OH 对雄蛾的吸引力(Schlamp *et al.*，2005)。对于以Ⅲ型性信息素 Z7-11-one-18:H、Z7-11-one-19:H、Z7-11-one-23:H 为主要组分的番石榴蛾 *Coscinoptycha improbana* 而言，加入Ⅱ型组分 Z7-23:H 可显著增强诱芯对雄蛾的吸引力(Gibb *et al.*，2006)。同样对于使用Ⅲ型组分 Z7-19:11-one 的 *Heterocrossa rubophaga* 而言，加入Ⅱ型组分 Z7-23:H 可使诱芯的雄蛾诱捕量提高一倍（Twidle *et al.*，2020）。

5 展望

对于鳞翅目昆虫而言，虽然目前已鉴定出混合型性信息素的昆虫只有 29 种，但是随着昆虫性信息素鉴定工作的不断深入，将会有越来越多的具有混合型性信息素的昆虫被确定，届时一些更明确的规律也会呈现出来，如这些昆虫的一些关键次要组分的来源，以及在进化上的关系等。表皮碳氢化合物（Cuticular hydrocarbons，CHCs）是表皮蜡层的主要成分，在许多昆虫中起着防止干燥的作用，而一些非鳞翅目昆虫，如蚂蚁和天牛等可以通过触角或前腿感知一些 CHCs 作为接触信息素。因此，最初进化来保护表皮免受干燥、病原体攻击和环境胁迫的 CHCs 已经再次经过长期的进化而获得了次要的信息素功能，它们在昆虫的交配生物学中也扮演着重要的角色。对于蛾类而言，一些Ⅱ型和Ⅲ型性信息素组分在化学结构上与 CHCs 具有非常相似的结构，一些在求偶交配行为中有重要作用的次要组分，如桃蛀螟（Xiao *et al.*，2012）、云杉卷叶蛾（Silk *et al.*，2017）和茄黄斑螟（Vang *et al.*，2018）的Ⅱ型组分，以及桃条麦蛾的Ⅲ型组分（Schlamp *et al.*，

2005)等均在体表中得到鉴定。而另外一些昆虫，如甘薯茎螟、脐橙螟、樟巢螟和冷杉梢斑螟的Ⅱ型组分在性信息素腺体中鉴定，那么在这些昆虫的体表是否也存在与 CHCs 结构相似的性信息素组分值得深入研究。

在生物合成路径方面，Ⅰ型组分和Ⅱ型组分分别有着两条不同的生物合成路径，比如Ⅰ型组分以食物中的脂肪酸为前体，在性信息素腺体内合成；而Ⅱ型组分以亚麻油酸或亚麻酸为前体，主要在绛色细胞中合成。而对于Ⅰ型和Ⅱ型混合型信息素昆虫的组分是存在一条独特的合成途径？还是同时遵循传统的两条合成路径？虽然裳蛾科是一个大科，但大多数物种使用Ⅱ型组分，只有少量混合型信息素昆虫使用了Ⅰ型组分 Z9,Z12,Z15-18:Ald 和 Z9,Z12-18:Ald。而螟蛾科和草螟科的情况和裳蛾科相反，大多数物种使用Ⅰ型组分，只有少量混合型信息素昆虫使用了Ⅱ型组分。有学者推测灯蛾科中混合型昆虫缺乏Ⅰ型信息素的常规生物合成途径，他们可能在从灯蛾科其他亚科分裂出来后，获得了作为信息素组分的 Z9,Z12,Z15-18:Ald（Naka and Fuji.，2020）。那么，螟蛾总科中混合型昆虫是否缺乏Ⅱ型信息素的常规生物合成途径则需要进一步验证。

另外，对于蛾类昆虫的嗅觉识别机制而言，目前大多数的研究均聚焦于 TypeⅠ型性信息素昆虫，比如家蚕、甜菜夜蛾、棉铃虫和大螟等，无论在 PBP 和 PR 的数量、序列特征、表达部位、性别差异，还是采用荧光竞争结合实验，爪蟾卵母细胞系统异源表达及电生理实验探究其功能方面，Ⅰ型性信息素昆虫的嗅觉机制均得到深入的研究。关于Ⅱ型性信息素昆虫 PBP 及 PR 方面的研究主要围绕尺蠖科昆虫开展。继日本茶艾枝尺蠖（*Ascotis selenaria cretacea*）的两个信息素结合蛋白基因 AscrPBP1 和 AscrPBP2 被报道后（Watanabe *et al.*，2007，2009），冬尺蠖的 ObruOR1 被证明参与了该虫性信息素组分 1,Z3,Z6,Z9-19:H 的识别（Zhang et al.，2016）；茶尺蠖的感觉神经元膜蛋白基因 EoliSNMP1 在参与调控雄蛾识别雌蛾性信息素的过程也有着重要作用（Sun *et al.*，2018）。这些研究相继为Ⅱ型性信息素昆虫的嗅觉机制的阐明奠定了基础。但是近年来，对于使用Ⅰ型和Ⅱ型混合型性信息素昆虫的嗅觉识别机制方面的研究虽有少有文献报道，但仅停留在 PBP 与性信息素组分结合的体外功能研究方面（Zhang *et al.*，2021；Si *et al.*，2022）。因此，对于这种使用混合型性信息素的昆虫的嗅觉感受机制还需要更多的研究。

鉴于使用混合型性信息素的昆虫主要分布于螟蛾总科和夜蛾总科，而该科又分布着大量的农林业害虫，如能鉴定更多的混合型性信息素昆虫，以及对该类型昆虫的进化、性信息素生物合成路径及嗅觉机制方面开展深入的研究，不仅有利于丰富对于蛾类昆虫性信息素通讯系统的认识，而且为开发基于嗅觉调控的新技术提供理论依据。

参考文献 (References)

Ando T, 2021. Internet database. https://lepipheromone.sakura.ne.jp/lepi_phero_list_eng.html

Ando T, Inomata S, Yamamoto M, 2004. Lepidopteran sex pheromones. *Topics in Current Chemistry*, 239: 51–96.

Ando T, Yamakawa R, 2015. Chiral methyl-branched pheromones. *Natural Product Reports*, 32(7): 1007–1041.

Bai PH, Wang B, Zhang XH, Wang GR, 2022. Research methods and advances of odorant in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 65(3): 364–385. [白鹏华, 王冰, 张仙红, 王桂荣, 2022. 昆虫气味受体的研究方法与进展. 昆虫学报, 65(3): 364–385.]

Buser HR, Guerin PM, Tóth M, Szöcs G, Schmid A, Francke W, Arn H, 1985. (Z,Z)-6,9-Nonadecadien-3-one and (Z,Z,Z)-3,6,9-nonadecatriene: Identification and synthesis of sex pheromone components of *Peribatodes rhomboidaria*. *Tetrahedron Letters*, 26(4): 403–406.

Cabrera A, Eiras AE, Gries G, Gries R, Urdaneta N, Miras B, Badji C, Jaffe K, 2001. Sex pheromone of tomato fruit borer, *Eoleucinodes elegantalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 27(10): 2097–2107.

Cao S, Liu Y, Wang GR, 2020. Research progress of pheromone receptors in moths. *Acta Entomologica Sinica*, 63(12): 1546–1568. [曹松, 刘杨, 王桂荣, 2020. 蛾类性信息素受体研究进展. 昆虫学报, 63(12): 1546–1568.]

Chen GF, Sheng ML, Li T, Millar JG, Zhang QH, 2010. Synergistic sex pheromone components of the grey-spotted tussock moth, *Orgyia ericae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 136(3): 227–234.

El-Sayed AM, Gibb AR, Suckling DM, Bunn B, Fielder S, Comeskey D, Manning LA, Foster SP, Morris BD, Ando T, Mori K, 2005. Identification of sex pheromone components of the painted apple moth: A tussock moth with a thermally labile pheromone component. *Journal of Chemical Ecology*, 31(3): 621–646.

El-Sayed AM, Gibb AR, Suckling DM, 2005. Chemistry of the sex pheromone gland of the fall webworm, *Hyphantria cunea*, discovered in New Zealand. *New Zealand Plant Protection*, 58: 31–36.

El-Sayed AM, Gibb AR, Mitchell VJ, Manning LM, Revell J, Thistleton B, Suckling DM, 2013. Identification of the sex pheromone of *Conogethes pluto*: Apest of Alpinia. *Chemoecology*, 23: 93–101.

El-Sayed AM, 2021. The pherobase: Database of pheromones and semiochemicals. http://www.pherobase.com.

El-Sayed AM, Manning LAM, 2022. Identification of the sex pheromone of the pink grass worm, *Tmetolophota atristriga*, reveals possible population differences in male response to sex pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 48 (9): 683–689.

Foster SP, Thomas WP, 2000. Identification of a sex pheromone component of the raspberry budmoth, *Heterocrossa rubophaga*. *Journal of Chemical Ecology*, 26(11): 2549–2555.

Gibb AR, Suckling DM, Morris BD, Dawson TE, Bunn B, Comeskey D, Dymock JJ, 2006. (Z)-7-Tricosene and monounsaturated ketones as sex pheromone components of the Australian guava moth, *Coscinoptycha improbana*: Identification, field trapping, and phenology. *Journal of Chemical Ecology*, 32(1): 221–237.

Gibb AR, Pinese B, Tenakanai D, Kawi AP, Bunn B, Ramankutty P, Suckling DM, 2007. (Z)-11-Hexadecenal and (3Z,6Z,9Z)-tricosatriene: Sex pheromone components of the red banded mango caterpillar *Deanolis sublimbalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 33(3): 579–589.

Gries R, Khaskin G, Cleawater J, Hasman D, Schaefer, PW, Khaskin E, Miroshnychenko O, Hosking G, Gries G, 2005. (Z,Z)-6,9-Heneicosadien-11-one: Major sex pheromone component of painted apple moth, *Teia anartoides*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(3): 603–620.

Hall DR, Farman D, Domínguez JC, Pajares JA, 2017. Female sex pheromone of the cone moth, *Dioryctria mendacella*: Investigation of synergism between Type I and Type II pheromone components. *Journal of Chemical Ecology*, 43(5): 433–442.

Honda H, Yamasaki R, Sumiuchi Y, Uehara T, Matsuyama S, Ando T, Naka H, 2015. Hybrid sex pheromones of the hibiscus flower-bud borer, *Rehimena surusalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 41(11): 1043–1049.

Kanno H, Kuenen LPS, Klingler KA, Millar JG, Cardé RT, 2010. Attractiveness of a four-component pheromone blend to male navel orangeworm moths. *Journal of Chemical Ecology*, 36(6): 584–591.

Kindl J, Jiroš P, Kalinová B, Žáček P, Valterová I, 2012. Females of the bumblebee parasite, *Aphomia sociella*, excite males using a courtship pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 38(4): 400–407.

Krishnakumari B, Prasuna AL, Jyothi KN, Valli MY, Sighamony S, Prasad AR, Yadav JS, 1998. Behavioural and electrophysiological responses of *Achaea janata* Linn. (Lepidoptera: Noctuidae) males to synthetic female-produced sex pheromone components. *Journal of Entomological Research*, 22(3): 197–202.

Kuenen LPS, McElfresh JS, Millar JG, 2010. Identification of critical secondary components of the sex pheromone of the navel orangeworm (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 103(2): 314–330.

Leal WS, Parra-Pedrazzoli AL, Kaissling KE, Morgan TI, Zalom FG, Pesak DJ, Dundulis EA, Burks CS, Higbee BS, 2005. Unusual pheromone chemistry in the navel orangeworm: Novel sex attractants and a behavioral antagonist. *Naturwissenschaften*, 92: 139–146.

Löfstedt C, Wahlberg N, Millar JG, 2016. Evolutionary patterns of pheromone diversity in Lepidoptera. California: University of California Press Berkeley. 43–78.

Lee SC, Lee JW, Lee DH, Huh MJ, Nam I, Park JH, Jung M, Park IK, 2022. Identification of sex pheromone components of Korean *Dioryctria abietella* (Lepidoptera: Pyralidae) population and synergism of pheromone and pine cone volatile blends. *Journal of Economic Entomology*, 115(1): 178–186.

Löfstedt C, Svensson GP, Jirle EV, Rosenberg O, Roques A, Millar JG, 2012. (3Z,6Z,9Z,12Z,15Z)-pentacosapentaene and (9Z,11E)-tetradecadienyl acetate: Sex pheromone of the spruce coneworm Dioryctria abietella (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Applied Entomology*, 136(2): 70–78.

Luo ZX, Li ZQ, Cai XM, Bian L, Chen ZM, 2017. Evidence of premating isolation between two sibling moths: *Ectropis grisescens* and *Ectropis obliqua* (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of Economic Entomology*, 110(6): 2364–2370.

Magsi FH, Li ZQ, Cai XM, Yamamoto M, Bian L, Zhao YJ, Zhou L, Xiu CL, Fu NX, Ando T, Luo ZX, Chen ZM, 2022. Identification of a unique three-component sex pheromone produced by the tea black tussock moth, *Dasychira baibarana* (Lepidoptera: Erebidae: Lymantriinae). *Pest Management Science*, 78: 2607–2617.

McQuate GT, Cossé A, Sylva CD, MacKay JA, 2019. Field evaluation of a binary sex pheromone for sweetpotato vine borer

(Lepidoptera: Crambidae) in Hawaii. *Journal of Insect Science*, 19(1): 1–9.

Miller DR, Millar JG, Mangini A, Crowe CM, Grant GG, 2010. (3Z,6Z,9Z,12Z,15Z)-Pentacosapentaene and (Z)-11-hexadecenyl acetate: sex attractant blend for *Dioryctria amatella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 103(4): 1216–1221.

Millar JG, 2000. Polyene hydrocarbons and epoxides: A second major class of Lepidopteran sex attractant pheromones. *Annual Review of Entomology*, 45: 575–604.

Muraki Y, Yamakawa R, Yamamoto M, Naka H, Honma A, Mappes J, Suisto K, Ando T, 2017. GC/FT-IR analysis of novel 4,6,9-triene and 2,4,6,9-tetraene occurring in a female pheromone gland of *Arctia plantaginis* (Erebidae: Arctiinae). *American Journal of Analytical Chemistry*, 8: 645–656.

Naka H, Fujji T, 2020. Chemical divergences in the sex pheromone communication systems in moths// Ishikawa Y (ed.). Insect sex pheromone research and beyond. Singapore: Springer. 3–17.

Persoons CJ, Vos JD, Yadav JS, Prasad AR, Sighomony S, Jyothi KN, Prasuna AL, 1993. Indo-Dutch cooperation on pheromones of Indian agricultural pest insects: Sex pheromone components of *Diacrisia obliqua* (Arctiidae), *Achaea Janata* (Noctuidae) and *Amsacta albistriga* (Arctiidae). *Bulletin Oilb Srop*, 16: 136–140.

Regier JC, Zwick A, Cummings MP, Kawahara AY, Cho S, Weller S, Roe A, Baixeras J, Brown JW, Parr C, Davis DR, Epstein M, Hallwachs W, Hausmann A, Janzen DH, Kitching IJ, Solis MA, Yen SH, Bazinet AL, Mitter C, 2009. Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): An initial molecular study. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 280.

Schlamp KK, Gries R, Khaskin G, Brown K, Khaskin E, Judd GJR, Gries G, 2005. Pheromone components from body scales of female *Anarsia lineatella* induce contacts by conspecific males. *Journal of Chemical Ecology*, 31(12): 2897–2911.

Shibasaki H, Yamamoto M, Yan Q, Naka H, Suzuki T, Ando T, 2013. Identification of the sex pheromone secreted by a nettle moth, *Monema flavescens*, using gas chromatography/fourier transform infrared spectroscopy. *Journal of Chemical Ecology*, 39(3): 350–357.

Si YX, Guo JM, Liao H, Li Y, Ma Y, Zhu YW, Wei ZQ, Dong SL, Yan Q, 2022. Functional differentiation of three pheromone binding proteins in *Orthaga achatina* using mixed-type sex pheromones. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 184: 105097.

Silk PJ, Eveleigh E, Roscoe L, Burgess K, Weatherby S, Leclair G, Mayo P, Brophy M, 2017. Unsaturated cuticular hydrocarbons enhance responses to sex pheromone in spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Journal of Chemical Ecology*, 43(8): 753–762.

Soldi RA, Rodrigues MACM, Aldrich JR, Zarbin PHG, 2012. The male-produced sex pheromone of the true bug, *Phthia picta*, is an unusual hydrocarbon. *Journal of Chemical Ecology*, 38: 814–824.

Strong WB, Millar JG, Grant GG, Moreira JA, Chong JM, Rudolph C, 2008. Optimization of pheromone lure and trap design for monitoring the fir coneworm, *Dioryctria abietivorella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 126(1): 67–77.

Sun L, Wang Q, Zhang Y, Yan Y, Guo Y, Xiao Q, Zhang Y, 2018. Expression patterns and colocalization of two sensory neurone membrane proteins in *Ectropis obliqua* Prout, a geometrid moth pest that uses Type-II sex pheromones. *Insect Molecular Biology*, 28(3): 342–354.

Tamaki Y, Sugie H, Osakabe M, Sonnet P, 1983. Biological activities of R- and S-10-methyldodecyl acetates, the chiral component of the sex pheromone of the smaller tea tortrix moth (*Adoxophyes* sp., Lepidoptera: Tortricidae). *Applied Entomology and Zoology*, 18(3): 292–294.

Tang R, Zhang ZN, 2014. An overview of recent progress in lepidopteran pheromone researches. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(5): 1149–1162. [唐睿, 张钟宁, 2014. 鳞翅目昆虫的信息素研究新进展. 应用昆虫学报, 51(5): 1149–1162.]

Twidle AM, Barker D, Suckling DM, 2020. (7Z)-Tricosene improves pheromone trap catch of raspberry bud moth, *Heterocrossa rubophaga*. *Journal of Chemical Ecology*, 46(9): 830–834.

Vang LV, Yan Q, Nghia NTN, Khanh CNQ, Ando T, 2018. Unsaturated cuticular hydrocarbon components of the sex pheromone of eggplant fruit borer, *Leucinodes orbonalis* Guenée (Lepidoptera: Crambidae). *Journal of Chemical Ecology*, 44(7): 631–636.

Vang LV, ThyTT, Hanh DK, Linh TP, Yamamoto M, Ando T, 2020. Sex pheromone analysis and effective attraction of males of the cabbage webworm, *Hellula undalis*, inhabiting the Mekong Delta of Vietnam. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 23(4): 935–941.

Wakamura S, Ohno S, Arakaki N, Kohama T, Haraguchi D, Yasui H, 2010. Identification and field activity of the sex pheromone component of the sweetpotato vine borer moth *Omphisa anastomosalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Applied Entomology and Zoology*, 45(4): 635–640.

Wallin EA, Kalinová B, Kindl J, Hedenström E, Valterová I, 2020. Stereochemistry of two pheromonal components of the bumblebee wax moth, *Aphomia sociella*. *Scientific Reports*, 10: 2094.

Wang LY, Yang CX, Guo BB, Zhe DM, Mei XD, Yang XL, Ning J, 2022. Research progress and application prospects on insect sex pheromone. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 24(5): 997–1016. [王留洋, 杨超霞, 郭兵博, 折冬梅, 梅向东, 杨新玲, 宁君, 2022. 昆虫性信息素研究进展与应用前景. 农药学学报, 24(5): 997–1016.]

Watanabe H, Tabunoki H, Miura N, Sato R, Ando T, 2007. Analysis of odorant-binding proteins in antennae of a geometrid species, *Ascotis selenaria cretacea*, which produces lepidopteran Type II sex pheromone components. *Invert. Neurosci.*, 7(2): 109–118.

Watanabe H, Tabunoki H, Miura N, Matsui A, Sato R, Ando T, 2009. Identification of a new pheromone-binding protein in the antennae of a Geometrid species and preparation of its antibody to analyze the antennal proteins of moths secreting Type II sex pheromone components. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 73(6): 1443–1446.

Wang HL, Zhao CH, Wang CZ, 2005. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrid. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 35(6): 575–583.

Wei W, Zhao LL, Sun JH, 2006. Recent advances on lepidopterous (moths) sex pheromones. *Acta Entomologica Sinica*, 49(5): 850–858. [韦卫, 赵莉蔺, 孙江华, 2006. 蛾类性信息素研究进展. 昆虫学报, 49(5): 850–858.]

Wu F, Zhang L, Qiu YL, Li HL, 2021. Research progress of olfactory binding proteins in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 64(4): 523–535. [吴帆, 张莉, 邱一蕾, 李红亮, 2021. 昆虫嗅觉结合蛋白研究进展. 昆虫学报, 64(4): 523–535.]

Xiao W, Matsuyama S, Ando T, Millar JG, Honda H, 2012. Unsaturated cuticular hydrocarbons synergize responses to sex attractant pheromone in the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 38(9): 1143–1150.

Yamakawa R, Takubo Y, Shibasaki H, Murakami H, Yamamoto M, Ando T, 2012. Characterization of epoxytrienes derived from (3Z,6Z,9Z)-1,3,6,9-tetraenes, sex pheromone components of arctiid moths and related compounds. *Journal of Chemical Ecology*, 38(9): 1042–1049.

Yan Q, Kanegae A, Miyachi T, Naka H, Tatsuta H, Ando T, 2015. Female sex pheromones of two Japanese Saturniid species, *Rhodinia fugax* and *Loepa sakaei*: Identification, synthesis, and field evaluation. *Journal of Chemical Ecology*, 41(1): 1–8.

Yan Q, Li HD, Chen Y, Ye ZF, You XY, Zhou J, Mu LF, Liu SJ, Kong XB, Khuhro SA, Dong SL, 2018. Identification and field evaluation of the sex pheromone of *Orthaga achatina* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Chemical Ecology*, 44(10): 886–893.

Yan Q, Vang LV, Khanh CNQ, Naka H, Ando T, 2014. Reexamination of the female sex pheromone of the sweet potato vine borer moth: Identification and field evaluation of a tricosatriene. *Journal of Chemical Ecology*, 40(6): 590–598.

Zarbin PHG, Fávaro CF, Vidal DM, Rodrigues MA, 2012. Male-produced sex pheromone of the stink bug *Edessa meditabunda*. *Journal of Chemical Ecology*, 38(7): 825–835.

Zhang DD, Wang HL, Schultze A, Fross H, Francke W, Krieger J, Lofstedt C, 2016. Receptor for detection of a Type II sex pheromone in the winter moth *Operophtera brumata*. *Science Reports*, 6: 18576.

Zhang JP, Salcedo C, Fang YL, Zhang RJ, Zhang ZN, 2012. An overlooked component: (Z)-9-tetradecenal as a sex pheromone in Helicoverpa armigera. *Journal of Insect Physiology*, 58(9): 1209–1216.

Zhang XQ, Mang DZ, Liao H, Ye J, Qian JL, Dong SL, Zhang YN, He P, Zhang QH, Purba ER, Zhang LW, 2021. Functional disparity of three pheromone binding proteins to different sex pheromone components in *Hyphantria cunea* (Drury). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 69(1): 55–66.

Zhang Z, Wang HB, Chen GF, Kong XB, Zhang SF, Liu F, 2022. Application of semiochemicals in insect pest monitoring. *Acta Entomologica Sinica*, 65(3): 351–363. [张真, 王鸿斌, 陈国发, 孔祥波, 张苏芳, 刘福, 2022. 信息化学物质在害虫监测中的应用. 昆虫学报, 65(3): 351–363.]