



UPPSALA
UNIVERSITET

Sexuell selektion och evolution av feromonsignalering hos nattfjärilar



Diana Rubene

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, höstterminen 2008
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Kommunikation med hjälp av kemiska substanser är utbrett i naturen och mycket vanlig bland insekter. Forskning om olika kommunikationssystem har haft stor betydelse för förståelsen av processer som artbildning och evolution. Nattfjärilar är en stor grupp som använder kemiska signalmolekyler, feromoner, i sitt parningsbeteende. Feromoner produceras och utsöndras av reproduktivt aktiva honor i syfte att attrahera hannar. Hannarnas neurosensoriska system är mycket välutvecklat och kan uppfatta feromonsignaler från flera kilometers håll. Feromoner fungerar inte bara för att skapa kontakt mellan könen: sammansättning av olika komponenter i feromonblandningen kan vara en indikation på genetiska och fenotypiska egenskaper hos honor. Hannar kan utifrån denna information bedöma honors kvalitet och välja lämpliga partners. Man har ganska länge trott att hannarnas partnerval utgör ett selektionstryck på honor, något som minskar variationen i feromonsignaler. Detta är ett exempel på stabiliserande selektion eftersom feromonblandningar som avviker från den optimala missgynnas och försvinner från populationen på grund av att hannar är mindre benägna att para sig med honor som producerar dessa. Teorin om stabiliserande selektion har gjort det svårt att förklara hur olika arter av nattfjärilar evolverar eftersom selektionen motverkar förändringar av feromonsignaler. Diskussioner om existens av stabiliserande selektion pågår fortfarande men samtidigt finns det ny forskning som visar nya aspekter av feromonkommunikation och testar möjliga mekanismer för hur evolution av feromonsignaler kan gå till. Exempelvis kan interaktioner med andra arter som stör kommunikationen och riktad selektion vara krafter som övervinner de stabiliserande effekterna.

Inledning

Djur använder en mängd olika signaler för att kommunicera med varandra. Kommunikationen kan ske med hjälp av syn och hörsel men även genom lukt. Fungerande kommunikation kan vara avgörande för att hitta föda, upptäcka predatorer, hålla bort konkurrenter och hitta individer att reproducera sig med. Genom att studera signalering och interaktioner mellan djur kan man få kunskap om ekologiska processer och faktorer som påverkar deras framgång och överlevnad, men även om deras utvecklingshistoria. Om man känner till hur signaler utvecklas och förändras genom tiden, kan man få bättre förståelse för processer av artbildning och evolution.

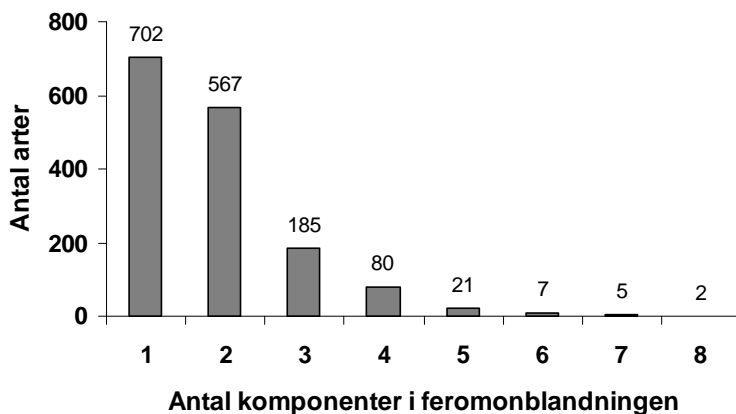
Många djurgrupper, framförallt insekter, producerar och utsöndrar kemiska ämnen för att skicka signaler till varandra. Syftet med kemisk signalering kan vara allt från reproduktion hos nattfjärilar, upprätthållande av sociala strukturer hos bin till varning för predatorattak hos fiskar (Campbell & Reece 2005). Ett av de mest fascinerande exempel på långdistanskommunikation är feromonsignalering mellan honor och hannar hos nattfjärilar (Greenfield 2002).

Nattfjärilar utgör den största delen inom insektsordningen fjärilar (Lepidoptera). Ordningen är bland de största och artrikaste av alla djurgrupper med fler än 150 000 arter i världen och ca 2800 i Sverige. Utav dessa arter är 95 % nattfjärilar (Naturhistoriska riksmuseet 2008). Nattfjärilarnas sexuella kommunikation baseras på att reproduktivt aktiva honor skickar ut feromonsignaler (se faktaruta om feromoner), som kan uppfattas av hannar från långt avstånd (Phelan 1997), ibland flera kilometer (Campbell & Reece 2005). Hannarnas neurosensoriska system är mycket skarpt och anpassat till att registrera och lokalisera feromonsignaler även om koncentrationen av de kemiska ämnena är extremt låg (Bengtsson & Löfstedt 1997). Signalen uppfattas med hjälp av kemoreceptorer i hannarnas antenner. Nattfjärilar har de mest känsliga receptorer som man känner till i djurvärlden (Campbell & Reece 2005). Uppfattning av feromoner leder till respons i form av beteende, men, innan beteendet kan observeras, är det möjligt att registrera en fysiologisk respons i form av förändringar i hjärtfrekvens. Denna respons har uppskattats för arten *Spodoptera littoralis* och uppstår redan vid kontakt med ca sex molekyler feromon. Så pass låga doser är dock inte tillräckliga för att skapa en beteenderespons (Angioy *et al.* 2003). Hannarna följer sedan feromonsignalen för att hitta fram till honor och försöka para sig. Det är möjligt att honor selekterar hannar som är bra på att söka genom att producera väldigt låga doser feromoner (Phelan 1997). Användning av en så pass svag och osynlig signal kan även vara ett bra sätt att undvika predatorer (Greenfield 1981).

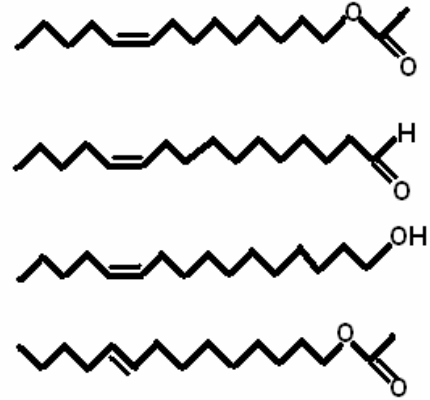
Hos en del arter har hannar olika uppvaktningsbeteenden som de uppvisar när de kommer i kontakt med honor. Hannarna kan utsöndra en egen s.k. uppvaktningsferomon eller bilda akustiska signaler av ultraljud för att övertyga honor om sin lämplighet som partners. Honor kan utvärdera hannarnas kvalitet genom deras feromoner och andra uppvaktningsbeteenden och avvisa hannar som inte överensstämmer med deras preferenser (Phelan 1997). Hannarnas feromoner kan ha utvecklats för att underlätta igenkänning av egna arten när honor försöker undvika hybridisering genom "assortative mating" (eng. icke-slumpmässig parning: parningsbeteende där individer väljer partners som är mest lika dem själva). Feromonsystem hos nattfjärilshonor verkar ha uppstått en gång under evolutionen. Typen av signalämnen och mekanismer för deras produktion och utsöndring har inte förändrats mycket sedan dess (Phelan 1997).

FEROMONER, DERAS KEMISKA STRUKTUR, EGENSKAPER OCH FUNKTION.

Feromoner är signaleringsmolekyler som produceras och utsöndras av levande organismer i syfte att kommunicera via kemiska signaler (Arn 2000). Signalen är riktad till andra individer av samma art, ofta till det motsatta könet, och medför en respons i form av förändrad fysiologi eller beteende hos mottagaren (Campbell & Reece 2005). Feromoner som används i nattfjärilarnas kommunikation är en grupp kemiska föreningar som till viss del liknar fettsyror (Arn 2000). Feromonmolekyler består av omättade kolvätekedjor och de flesta har en längd på 10-22 kol (figur 1). Molekylerna har oftast en eller två omättade C-C bindningar med antingen Z-(cis) eller E-(trans) konfiguration och en funktionell grupp på slutet. De vanligaste funktionella grupper är alkohol, aldehyd eller acetat (Allison 2008). Feromoner har en avgörande roll för nattfjärilarnas reproduktiva beteende då de används av honor för att attrahera hanner av samma art. De produceras och utsöndras i mycket små mängder och i exakta proportioner mellan två eller flera komponenter. Förhållanden mellan de enskilda komponenterna är avgörande för feromonets biologiska aktivitet och funktion (Arn 2000). Den molekylära bakgrunden hos feromon signaler har studerats aktivt: det finns fler än 6000 vetenskapliga studier om nattfjärilsferomoner (Byers 2006), och man har beskrivit feromonernas kemiska struktur och komponentförhållanden i feromonblandningar för hundratals nattfjärilsarter (Phelan 1997), se



Figur 2. Antalet nattfjärilsarter som använder olika antal feromonkomponenter. Det exakta antalet arter finns som värden ovanför staplarna. Omritad efter Byers (2006).



Figur 1. Några av de vanligaste feromonkomponenterna hos nattfjärilar. Ovanifrån: (Z)-9-tetradecenyl acetat; (Z)-11-hexadecenal; (Z)-11-hexadecen-1-ol; (E)-9-tetradecenyl acetat. Omritad efter Arn (2000).

figur 2. Idag har 2931 kombinationer av 377 unika feromonkomponenter identifierats. Dessa feromonblandningar används av 1572 arter inom 49 familjer. Inom större familjer används fler komponenter per art än inom mindre familjer. Oftast behåller arten funktionen och responsen på gamla komponenter men lägger även till nya. Detta är evolutionärt rimligt, eftersom, när nya arter bildas inom samma familj, måste de börja använda fler komponenter för att undvika parning med andra besläktade arter (Byers 2006).

Nattfjärilarnas parningsbeteende är ett av de mest imponerande kommunikationssystem i djurvärlden (Greenfield 1981) och de molekylära mekanismerna bakom feromonsignaleringen har studerats intensivt på grund av att många arter är skadedjur på grödor som fruktträd, vindruvor och tomater (Phelan 1997, Arn 2000). Syntetiska feromoner kan användas för att biologiskt bekämpa skadeinsekter, bland annat nattfjärilar, utan att använda pesticider. En kombination av feromoner och fällor används ibland för att kontrollera insektspopulationer men kan också användas för att ta reda på vilka arter som förekommer i ett aktuellt område. Den vanligaste och mest effektiva bekämpningsmetoden baseras på att störa parningar hos nattfjärilarna. Feromoner släpps ut från ett flertal källor i området för att skapa hög koncentration i luften. Insekterna får svårt att föröka sig eftersom hannar inte kan lokalisera enskilda honor att para sig med (Arn 2000).

I denna uppsats redogör jag för aktuell forskning om feromonkommunikation som har genomförts under de senaste åren. Jag tar upp nya aspekter som interaktion mellan honor som inte har uppmärksammats tidigare och genetisk bakgrund för signaler och preferenser. Dagens bevis för de två dominerande hypoteser om signalevolution hos nattfjärilar: stabiliserande selektion och "asymmetric tracking hypothesis" (eng.), samt möjliga inriktningar för framtidens forskning diskuteras.

Tidigare forskning om feromonkommunikation

De viktigaste aspekterna och evolution av feromonsignalering samt tidigare forskningsresultat har sammanställts av Phelan (1997) och Greenfield (1981, 2002). Hos nattfjärilar, liksom i andra sexuella kommunikationssystem, är signaler och responser starkt anpassade till varandra för att honor och hannar av samma art ska kunna identifiera varandra. Detta innebär att systemet är under stabiliserande selektion och variation mellan individer bör vara liten: avvikande signaler eller preferenser leder till lägre reproduktionsframgång för individer som producerar dem och selekteras därmed bort. Med andra ord, hannar gynnas av att ha respons på en signal som används av de flesta honor och honor gynnas av att producera en signal som hannarna är mest känsliga för (Phelan 1997).

För att nya arter ska kunna bildas måste denna anpassning mellan signal och respons brytas eller i alla fall förändras. Under stabiliserande selektion är detta endast möjligt om signal och preferens kan förändras i samma riktning samtidigt. Att förklara hur en sådan förändring kan ske är en stor utmaning (Phelan 1997). Om det finns en genetisk koppling mellan signal och preferens skulle de kunna utvecklas samtidigt (Phelan 1997, Greenfield 2002). En hona med förändrad feromonsignal, till följd av en mutation t.ex., skulle producera döttrar med samma signal och söner med preferens för denna signal (Greenfield 2002). En sådan koppling har dock inte hittats hos nattfjärilar. Gener som kontrollerar feromonsignalering och respons verkar vara oberoende och finnas i både autosomala och könskromosomer (Phelan 1997). En annan möjlighet för signaler och preferenser att förändras samtidigt är existens av "linkage disequilibrium" (eng., betyder att vissa alleler förekommer tillsammans oftare än förväntat vid slumpmässig parning) mellan gener som kontrollerar signal och preferens. Det kan ske genom koevolutionär sexuell selektion av karaktärer, en typ av selektion som har visats vara vanligt förekommande i naturen (Greenfield 2002).

Phelan (1997) föreslår en hypotes (eng. "asymmetric tracking hypothesis") för att förklara evolutionen av feromonsignalering. Istället för att anta stark stabiliserande selektion utgår han från teorin om sexuell selektion (där honor maximerar partnerkvalitet medan hannar

maximerar antalet parningar) och asymmetrisk investering i avkommor (honor investerar mer). Hypotesen förutsäger att honor p.g.a. deras höga investering i äggproduktion kommer att välja en mindre kostsam strategi för sök av partners (Phelan 1997). Till skillnad från de flesta system i djurvärlden där hannar signalerar och honor svarar är det i detta fall fördelaktigt för honan att signalera då kostnaden för feromonproduktion är låg. Hannarnas roll som sökare är mer riskfull och kostsam men samtidigt hjälper det dem att öka antalet parningar (Greenfield 1981).

Hypotesen förutsäger att honornas feromonsignal kommer att vara under svag stabiliserande selektion och variera ganska mycket, eftersom det troligen inte finns några negativa konsekvenser för honor att producera en avvikande signal. Då hannar vill para sig med så många honor som möjligt måste de ha en bred preferens för att inte missa möjliga partners, även de som producerar avvikande signaler. Stark selektion på feromonsignalen kan bara förväntas om signalen överlappar med andra sympatriska arter. I det fallet kan det hända att honor attraherar och parar sig med fel art och då blir fitnesskostnaderna betydligt större och selektionen därmed starkare (Phelan 1997). Enligt Greenfield (2002) kan förändringar i feromonsystem uppstå under förhållanden där selektionen är svag och nya mutationer kan etablera sig i populationer. Under sådana förhållanden kan de allra flesta honor i populationen förväntas para sig även om deras signal inte är optimal (Greenfield 2002). Hannarnas preferens kommer att vara starkast för en optimal feromonblandning men inkludera även avvikande blandningar så länge det inte blir för kostsamt.

Om denna hypotes stämmer betyder det att feromonsignalen kan variera ganska mycket och nya varianter kan uppkomma via slumpmässiga faktorer eller mutationer (Phelan 1997). Andra möjliga mekanismer för uppkomst av en förändrad signal kan vara grundareffekter, miljöförändringar, disruptiv eller naturlig selektion (Greenfield 2002). Hannarnas breda respons kan då följa dessa förändringar (Phelan 1997) och eventuellt kan en ny preferens för den nya signalen evolvera (Greenfield 2002).

Existerande bevis för denna hypotes har också sammanfattats av Phelan (1997). Det finns en del fall som visar liten variation i feromonsignalering och därmed stödjer förekomst av stabiliserande selektion. Allt fler studier bekräftar dock att det finns mer variation i populationer än man tidigare hade trott och att varierande feromonsignaler mellan populationer i olika områden samt inom populationer är vanliga i naturen. Hybridisering mellan närbesläktade populationer förekommer och hannar kan attraheras av andra honor utöver deras egen art vilket tyder på att hannar har en ganska bred preferens för feromonsignaler. Hannarnas preferenser kan till viss del följa och anpassa sig efter honornas signaler och det är därför troligt att evolutionen av systemet drivs av honornas signaler och hannarnas anpassningar till dessa. Phelan (1997) drar slutsatsen att det behövs mer studier som testar olika evolutionära modeller och undersöker variation och stabilitet av feromonsignaler. Artbildningsprocessen skulle kunna undersökas genom att studera beteende och geografisk variation, samt utföra experimentella manipulationer på närbesläktade grupper.

Signaler, preferenser och partnerval

Hur väljer honor och hannar partners? Vilka preferenser/utvärderingsmöjligheter har de?

Att välja vem man ska reproducera sig med är ett mycket avgörande beslut för en individ. Kvalitet hos partners påverkar kvalitén och framgången hos gemensamma avkommor och

därmed också hur individens gener förs vidare till nästa generation. Djur använder därför olika kriterier för att bedöma kvalitet och egenskaper hos det motsatta könet. Samtidigt använder de vissa karaktärer för att signalera om sin egen kvalitet till potentiella partners. Dessa signaler innebär oftast en kostnad för individen och indikerar därmed bra gener eller god kondition hos signaleraren.

För att nattfjärilar ska kunna utvärdera potentiella partners med hjälp av feromoner måste dessa innehålla information om kvalitet och genetiska egenskaper. Biosyntes av feromonkomponenter och blandningar av exakta proportioner kan vara en komplicerad process och på det sättet avspegla den genetiska kvaliteten hos en individ. Man kan då tänka sig att endast honor utan betydliga genetiska eller fenotypiska defekter klarar av att syntetisera feromoner av hög kvalitet (Jaffe *et al.* 2002). Hannar kan därmed använda feromonsammansättningen i honans signal för att utvärdera hennes kvalitet och göra sitt val utifrån detta.

Ett flertal studier har gjorts för att testa om hannar väjer honor utifrån deras feromon signaler och vilka signaler hannar har preferens för (se bl.a. Jaffe *et al.* 2002, Allison & Cardé 2008). Jaffe *et al.* (2002) visade att hannar av arten *Neoleucinodes elegantalis* (familj Crambidae) föredrar en viss specifik feromonblandning som oftast produceras av större honor. Den kemiska sammansättningen och proportioner av olika komponenter var mycket viktigare för hannarnas val än koncentrationen av feromon signalen. Detta är mycket rimligt eftersom det garanterar att hannarna söker upp de bästa honorna även om de befinner sig långt borta och deras signal är därmed svagare. Om hannar får välja mellan signaler som är typiska för arten och signaler som är mer avvikande, visar de en preferens för den typiska signalen som produceras av de flesta honor i populationen (Allison & Cardé 2008). Hannarnas känslighet för denna signal borde vara starkast och signalen därmed mest optimal.

I andra fall kan dock hannar ha mer extrema preferenser som ligger utanför de feromonsammansättningar som honor kan producera (Jaffe *et al.* 2002). En syntetisk ”superoptimal” blandning som skapades i laboratorium var mer attraktiv för *N. elegantalis* hannar än de som producerades av levande honor. Att hannar har preferenser som honor inte kan leva upp till kan betyda att det finns stark selektion för bra gener hos honorna. Hannarnas preferenser kan vara särskilt avgörande för honornas parningsframgång hos arter som *N. elegantalis* som parar sig bara en gång under sin livstid (Jaffe *et al.* 2002). Det är dock svårt att förutsäga vilka effekter denna extrema preferens har i naturliga populationer då studien har gjorts i laboratorium. Det är möjligt att honor med mindre optimala signaler får para sig ändå när tillgång på honor som föredras av hannarna minskar.

Även om det är känt att hannar har kapacitet att skilja mellan olika feromonblandningar, finns det en viss osäkerhet om vilken effekt denna diskrimineringsförmåga har i naturen. Allison & Cardé (2008) har visat att hannar som utsätts för feromon signal från bara en hona inte har någon preferens utan svarar på signalen oavsett vilken feromonsammansättning honan har.

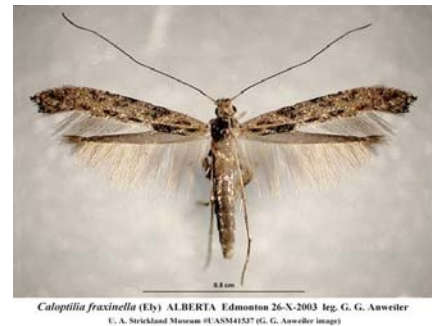
Honornas sätt att välja partners skiljer sig från hannarnas och varierar mer mellan olika grupper av nattfjärilar. Exempelvis har man visat att honor föredrar att para sig med stora hannar som också bildar större mängder uppvaktningsferomoner (Iyengar *et al.* 2002). Feromoner som hannar producerar vid första kontakt med honan kan ge henne information om hannens kvalitet och kondition (Phelan 1997). Även andra uppvaktningsbeteenden som fläktning av vingar och egenskaper hos hannens sång i form av ultraljuds signaler är viktiga (Nakano *et al.* 2006, Brandt *et al.* 2005), men dessa kommer inte att diskuteras i detalj i denna

uppsats. Hos många grupper verkar honorna inte göra någon aktiv selektion av partners och den första hannen som tar sig fram till honan blir accepterad (Jaffe *et al.* 2002). Om man däremot tittar på vilka hannar som är snabbast på att uppfatta feromonsignalen och lokalisera honor, visar det sig att de största hannarna har bäst sökkapacitet. Selektion av hannar är i detta fall indirekt – honorna gör inget aktivt val men sökprocessen i sig gör att hannar i bäst kondition har störst parningsframgång. Den mest effektiva strategin för en hane är alltså att lokalisera en hona så snabbt som möjligt (Jaffe *et al.* 2002).

Egenskaper och stabilitet hos hannarnas respons.

Hannarnas känslighet och respons på feromonsignaler är mycket stark för att garantera effektiv lokalisering av honor. Sökprocessen är samtidigt kostsam i form av energiförlust och predationsrisk (Greenfield 1981). Responserna borde därför anpassas till att vara optimal vid rätt tidpunkt i förhållande till honornas reproduktiva aktivitet och hannarnas sexuella mognad. Om hannar har en hög respons innan honor har börjat signalera aktivt, kan det leda till onödiga interaktioner med honor från andra sympatriska arter (Evenden & Gries 2008). Särskilt långlivade arter måste se till att deras reproduktion och investering i äggproduktion sammanträffar med exempelvis tillgång på värdväxter och gynnsamma miljöförhållanden (Evenden *et al.* 2007).

Hannarnas respons kan vara plastisk och förändras över tid beroende på hannens fysiologiska tillstånd. Man har visat att unga, omogna hannar är mindre känsliga för feromoner (Evenden & Gries 2008) och har svårare att identifiera sin egen arts feromonblandning (Gadenne & Anton 2000). Detta beror på att ett otillräckligt antal av känsliga luktneuroner har utvecklats i hjärnan. Antalet av dessa neuroner ökar sedan med åldern och hannarna utvecklar en specifik respons på sin egen arts feromonblandning (Gadenne & Anton 2000). Långlivade arter har perioder då de är reproduktivt aktiva och perioder då de inte reproducerar sig (diapaus). Hos både hannar och honor spelar hormonet JH (eng. juvenile hormone) en viktig roll vid regleringen av reproduktivt aktiva och inaktiva perioder (Evenden *et al.* 2007). Hos *Agrotis ipsilon* kan JH stimulera respons på feromoner (Gadenne & Anton 2000). Hos *Caloptilia fraxinella* (familj Gracillariidae; figur 3), behöver hannar i diapaus en högre feromonkoncentration för att bli intresserade att para sig. De har en högre responströskel vilket tyder på att deras känslighet för signalen är begränsad. För aktiva hannar räcker däremot mycket små doser feromoner för att de ska svara på signalen och flyga mot honan (Evenden & Gries 2008).



Figur 3. *Caloptilia fraxinella* (Gracillariidae). Bilden återgiven med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren University of Alberta (fotograf A. Argals).

En plastisk respons på feromoner kan vara fördelaktig på flera sätt. När sympatriska arter har liknande feromonblandningar, finns det en viss risk att hannarna svarar på signaler från fel art. Hannar som är sexuellt mogna kan dock urskilja vilken signal tillhör den egna arten och därmed undvika parningar mellan arter (Gadenne & Anton 2000). Omogna hannar har sämre urskiljningsförmåga, men om de samtidigt är mindre känsliga för feromoner (Evenden & Gries 2008), kan parningar mellan arter undvikas ändå. Energikostnader för partnersök, som

kan uppstå om hannar svarar på feromonsignaler innan de har nått sexuell mognad och kan para sig, kan därmed också undvikas (Evenden *et al.* 2007).

Den genetiska bakgrunden för signaler och preferenser.

Genetiska faktorer har en stark påverkan på hur signaler och preferenser förs vidare från en generation till nästa och hur detta på lång sikt leder till evolutionära förändringar. För att studera evolution av feromonsignalering är det därför viktigt att veta hur dessa egenskaper ärvs och vilka gener som kontrollerar dem.

Man kan få information om genetiska faktorer genom att hybridisera närbesläktade arter och undersöka egenskaper hos hybriderna. Nedärvning av hannarnas luktpreferenser har studerats av Vickers (2006). Korsning av två närbesläktade arter *Heliothis virescens* och *H. subflexa* resulterade i hybrider som var i olika grad attraherade till feromonkomponenter från föräldrararterna. Studien upptäckte både dominanta genetiska effekter när en komponent från en av föräldrararterna var mycket attraktiv för alla hybrider och effekter av kodominans när hybrider var lika mycket attraherade av komponenter från båda föräldrararter. Genetiska faktorer från båda föräldrararter skapade hybridernas fenotyp i form av respons på feromoner (Vickers 2006). En enkel autosomal genetisk faktor utan några dominanta effekter kontrollerar även hannarnas respons på feromonblandningen hos *Adoxophyes honmai* (Tabata *et al.* 2007). Även honornas produktion av feromoner bestäms av autosomala gener – exempelvis har man hittat ett lokus med två alleler hos *Ostrinia sapulalis* som huvudsakligen avgör vilken feromonblandning honorna producerar (Takanashi *et al.* 2005). Nedärvning av honornas feromonproduktion har även studerats genom korsning av *Helicoverpa armigera* och *H. assulta* av Wang *et al.* (2008). Feromonsammansättningen hos hybrider var inte intermediär utan mycket närmare en av föräldrararterna vilket betyder att denna genotyp har nästan fullständig dominans. Nedärvning av feromonsammansättning kontrolleras huvudsakligen av en dominant gen som är troligen lokaliserad på en autosom (Wang *et al.* 2008). Generellt verkar det vara ganska utbrett att feromonproduktion och respons på denna kontrolleras av en eller ett fåtal autosomala gener med olika grad av dominans.

I andra fall kan gener för vissa preferenser vara lokaliserade på könskromosomer. Honor av *Uteheisa ornatrix* har en preferens för stora hannar som de ärver paternellt (genom fadern). Denna typ av nedärvning indikerar att gener för preferens finns på Z-kromosomen (hos fjärilar liksom hos fåglar är hannar homogametiska och honor heterogametiska) som alla döttrar ärver endast från fadern. Preferensen är korrelerad med den aktuella karaktären (kroppsstorlek hos hannar) då döttrar till stora hannar har själva en starkare preferens för större partners (Iyengar *et al.* 2002).

En enkel mutation i en gen kan förändra förhållandet mellan feromonkomponenter betydligt (Liu & Haynes 1994). Man har skapat mutanta och normala linjer av arten *Trichoplusia ni* och sedan testat hannarnas preferens. Normala hannar behöll sin preferens för normala honor genom hela experimentet, medan mutanta hannar föredrog normala honor i början, men hade ingen preferens alls efter 49 generationer av selektion, det vill säga de var lika attraherade av båda typer av honor. Det faktum att mutationen förändrade feromonsignalen men inte preferensen visar att signal och preferens inte genetiskt kopplade (Liu & Haynes 1994).

Signalering och interaktion mellan honor

Betydelsen av honornas beteende under signaleringsprocessen.

Mekanismer för feromonattraktion där honor signalerar och hannar söker upp honorna har länge gjort att honor endast betraktats som stationära feromonkällor, medan bara hannar har ansetts kunna uppfatta feromonsignaler och svara på dessa med ett visst beteende. Rollen av honornas beteende i detta kommunikationssystem har därför varit i princip okänd (Pearson *et al.* 2004).

Idag finns det ett flertal studier som bekräftar att honor uppfattar varandras feromonsignaler och visar respons på dessa (se bl.a. Angioy *et al.* 2003, Lim *et al.* 2007, Lim & Greenfield 2008, Pearson *et al.* 2004). Honorna uppvisar inte samma höga känslighet som hannar och de är mindre känsliga för enskilda feromonkomponenter jämfört med hannarna. Man kan dock tänka sig att honorna inte behöver samma höga känslighet då de inte utsätts för samma typ av selektion. En mycket snabb och skarp respons är avgörande för hannarnas reproduktionsframgång men inte för honornas (figur 5). För honor gäller det att bara uppfatta och känna igen sin egen arts feromonblandning (Lim *et al.* 2007).

Synen på feromonkommunikation där aspekten av honornas beteende har varit okänd har även påverkat hur strategier för skadedjursbekämpning har utvecklats. Fram till idag har man endast använt hannarnas mekanismer för att lokalisera honor som utgångspunkt för att störa parningar med hjälp av syntetiska feromoner. Det har dock visat sig att flera viktiga aspekter, som tajming och lokalisering av parningar, påverkas i högsta grad av honornas beteende, vilket bör betraktas när man försöker beskriva parningsmönster i populationer (Pearson *et al.* 2004).

Gemensam förstärkning av signalen eller konkurrens mellan honor?

Kunskapen om att honor visar respons på feromoner leder till frågeställningar om vilken funktion denna respons har. Man har visat att honor kan förändra sitt beteende och förflytta sig antingen närmare varandra (Lim *et al.* 2007, Lim & Greenfield 2008) eller bort från varandra (Pearson *et al.* 2004) när de utsätts för feromoner från andra honor.

Honor av *U. ornatrix* (familj Arctiidae), se figur 4, anpassar sin signalering när de känner av feromonsignaler som andra honor skickar ut. De signalerar med större sannolikhet under en



Figur 5. Hane (överst) och hona (underst) av nattfjäril *Agrotis ipsilon*. Notera mycket kraftigare antenner hos hannen. Bilden återgiven med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren: Naturhistoriska riksmuseet (fotograf P.E. Böklin).

viss natt, initierar signaleringen tidigare och signalerar med högre intensitet (Lim *et al.* 2007). Detta beteende tyder på att honorna stimuleras och förstärker feromonsignalering hos varandra. Förutom modifiering av själva signalen uppvisar *U. ornatrix* även respons i form av förflyttningsmönster (Lim & Greenfield 2008). Honor som utsätts för feromoner blir generellt mer rörliga och aktiva. Dessutom uppvisar de samma rörelsemönster som hannar: de orienterar sig i riktning mot luftströmmen med feromoner och om de får välja föredrar de att placera sig vid en feromonkälla med högre koncentration. Detta skulle kunna vara en indikation på att samma mekanism kontrollerar respons hos båda könen (Lim & Greenfield 2008). Honor verkar dock inte alltid uppvisa samma beteendemönster vid interaktion med andra signalerare. När feromonkoncentration i omgivningen är mycket hög, exempelvis när syntetiska feromoner används för bekämpning av skadliga nattfjärilsarter, agerar honorna på ett helt motsatt sätt till det som beskrivs ovan (Pearson *et al.* 2004). Pearson & Myer (1996) och Pearson *et al.* (2004) har undersökt hur utsläpp av höga doser syntetiska feromoner påverkar fjärilarnas parningsbeteende i naturen hos *Vitacea polisiformis* (familj: Sesiidae). Honorna förändrade sitt signaleringsbeteende genom att förflytta sig bort från platser med högt feromonkoncentration och söka upp gynnsammare mikrohabitat där koncentrationen var lägre. Denna rörelsestrategi ledde till att en betydlig andel honor lyckades para sig i ett feromonbehandlat område.

Situationen som uppstår vid feromonbekämpning kan jämföras med mycket hög populationsdensitet och stark konkurrens mellan honor i naturen. Pearson *et al.* (2004) har skapat en teoretisk modell för att testa om förändrat beteende hos honor i respons till konkurrens leder till ökad parningsframgång. Modellen visar att honorna ökar sina chanser att attrahera en partner avsevärt om de kan anpassa sin rörelsestrategi på ett sätt som minskar konkurrensen. Om man behandlar ett avgränsat område med feromoner kan honorna (enligt modellen) flytta sig utanför området för att para sig och sedan möjligen återvända för att lägga ägg. Det innebär att bekämpning av skadliga arter med hjälp av höga feromonkoncentrationer kan bli en ineffektiv metod, särskilt om populationer har utvecklat beteendestrategier för att hantera stark intraspecifik konkurrens.

När många honor signalerar samtidigt är det möjligt att det uppstår konkurrens om de sökande hannarna mellan dem. Även om användning av syntetiska feromoner efterliknar en extrem konkurrenssituation (Pearson *et al.* 2004) kan det till viss del illustrera det som händer i naturen och hur nattfjärilarna anpassar sitt beteende för att hantera konkurrens. Hur honor beter sig i respons på feromoner beror möjligtvis på hur stark konkurrensen är. Stark konkurrens uppstår när populationsdensiteten är hög, medan vid låg densitet är det kanske mest fördelaktigt att signalera samtidigt som alla andra för att gemensamt förstärka signalen. Det finns dock inga studier som har testat om honor av samma population kan ändra sitt beteende när förutsättningar som populationsdensitet förändras. För att förstå honornas beteende i naturliga populationer borde fler studier genomföras i fält. Lim & Greenfield (2008) har föreslagit flera orsaker till varför kommunikation mellan honor har utvecklats och vilka fördelar den medför. Det kan hjälpa en enskild hona att snabbt lokalisera en värdefull plats för parning och äggläggning (förekomst av värdväxter). Genom att närma sig en överlägsen signalerande hona kan andra honor få tillgång till hannar som har attraherats av denna. Attraktionskraft per enskild hona blir också högre om honorna ansamlas i större grupper.

Evolution av feromonsignalering

Experimentella bevis för stabiliserande selektion.

Nattfjärilarnas feromonsignalering är en typ av sexuell kommunikation som ofta antas vara under stark stabiliserande selektion (Linn *et al.* 1997, Zhu *et al.* 1997, Groot *et al.* 2006). Ett sådant system har väldigt begränsade möjligheter att förändras evolutionärt på grund av den starka kopplingen mellan signal och respons (Phelan 1997) men nattfjärilar är en mycket stor grupp med hög diversitet. Den höga diversiteten och det stora antalet sympatriska arter är i sig ett bevis på att feromonsignalering evolverar. Byers (2005) har visat att det inte finns några kemiska begränsningar för evolution av feromonsignaler, då antalet möjliga komponenter är mycket stort. Hur mycket motverkas i så fall evolutionen av stabiliserande selektion och hur vanlig är denna selektionstyp hos de arter av nattfjärilar som lever idag?

Studier av Allison & Carde (2008) med *Cadra cautella* visar att stabiliserande selektion förekommer under förutsättningar att hannar utsätts för feromonsignaler från flera honor samtidigt och får därmed välja den mest optimala feromonsammansättningen. Studien genomfördes på labb vilket sätter vissa begränsningar på hur resultatet kan tillämpas på populationer i fält. Om stabiliserande selektion förekommer i naturen eller inte beror på vilket scenario är mest sannolikt: att hannar har flera signaler av samma koncentration att välja mellan eller att de oftast bara har en. I naturliga populationer skulle hannarnas valmöjligheter bero på individdensitet och situationer där hannar inte får välja är troligen de vanligaste och mest realistiska. Den stabiliserande selektionen är därför svag och stor ärftlig genetisk variation bör finnas för honornas feromonsammansättning (Allison & Carde 2008).

Bengtsson & Löfstedt (2007) har visat att en viss stabiliserande effekt kan uppstå genom att direkt selektion på hannar skapar indirekt stabiliserande selektion hos honor. De skapade en populationsgenetisk modell för att analysera effekter av stark selektion på hannar enligt "asymmetric trackig hypothesis". Den stabiliserande selektionen som uppstår är dock en mycket svagare kraft jämfört med direkt selektion och kan inte påverka effekter av denna. Däremot kan den vara tillräckligt stark för att förhindra att feromonblandningar förändras och evolverar via slumpmässiga ickeadaptiva krafter som genetisk drift, till skillnad från vad Phelan (1997) föreslog. Den indirekta selektionen på honor är positivt korrelerad med den direkta selektionen på hannar, och blir dessutom starkare om associationer mellan signal- och responsalleler ("linkage disequilibrium") är starka. "Asymmetric tracking" kan i så fall vara källan till både stabilitet och förändring. Enligt Bengtsson & Löfstedt (2007), kommer förändringar med störst sannolikhet att ske i små populationer där effekten av drift är stark men de deterministiska krafterna relativt svaga.

Genetisk variation och heritabilitet för feromonblandningen är en förutsättning för att signalen ska kunna förändras med tiden. Heritabilitet visar i vilken grad föräldrarnas egenskaper förs vidare till deras avkommor, med andra ord – hur mycket föräldrar och avkommor liknar varandra. Variation i feromonsammansättning och hannarnas respons har visat sig vara vanlig i naturliga populationer av nattfjärilar och heritabilitet för feromonproduktion är ganska hög (Allison & Cardé 2006, 2007, 2008 och Collins & Cardé 1989b). Det finns även experimentella bevis för att en enskild honas feromonsignal kan variera väldigt mycket beroende på ålder, tidpunkt och i vilken fas av reproduktionscykeln honan befinner sig (Allison & Cardé 2006). Detta kan ses som ett argument mot stark stabiliserande selektion

eftersom selektionen skulle innebära att variationen minskar när individer med optimala signaler har större reproduktionsframgång och avvikande varianter selekteras bort. Förekomst av varierande feromonblandningar bland honor inom samma population överensstämmer snarare med "asymmetric tracking hypothesis" som föreslogs av Phelan (1997).

Möjliga mekanismer för signalevolution och experimentella bevis.

En betydande del av forskningen om nattfjärilarnas feromonkommunikation syftar till att försöka förklara hur nya arter kan uppstå. Det finns några möjliga mekanismer som skulle kunna leda till en förändring av feromonsignaler: riktad selektion som uppstår genom interaktioner med andra arter (Groot *et al.* 2006, Lelito *et al.* 2008) eller genom effekter av syntetiska feromoner som används i bekämpningssyfte (Allison & Carde 2007), mutation (Zhu *et al.* 1997) och "assortative mating" (Zhu *et al.* 1997, Malausa 2005, Takanashi *et al.* 2005).

Interaktioner mellan sympatriska arter

Om två eller fler arter har väldigt likartade feromonsignaler och det finns risk för hybridisering, vilket medför lägre fitness, borde dessa arter utvecklas för att undvika detta. Ett sätt är att inkludera nya feromonkomponenter som de andra arterna uppfattar som oattraktiva. Interaktioner mellan tre sympatriska arters (*Heliothis virescens*, *H. subflexa* och *Helicoverpa zea*) feromonsignaler har studerats av Lelito *et al.* (2008). Närvaro av signalerande honor av främmande arter påverkar hannarnas attraktion till egna honor och honornas kapacitet att attrahera hannar. Detta sker huvudsakligen p.g.a. antagonistiska komponenter som har som funktion att repellera hannar från andra arter. Antagonistiska komponenter finns oftast mellan sympatriska arter för att undvika parningsmisslag. I denna studie hade hannar en betydligt lägre respons när feromoner från de andra arterna var närvarande samtidigt. Många hannar svarade inte alls på signalen medan andra lyckades identifiera sin egen arts feromon i bruset av attraktiva och repellerande komponenter (Lelito *et al.* 2008). Om en viss hybridisering ändå sker, kan det pressa populationer att evolvera i riktning bort från varandra. Riktad selektion som kan uppkomma när närbesläktade arter interagerar med varandra har studerats av Groot *et al.* (2006). Genom att genetiskt förändra honornas feromonkomponent hos en art kunde man uppnå attraktion av hannar från en annan art. Parning med dessa hannar innebär en stor förlust av fitness och skapar en riktad selektion på honor. När honor utsätts för störande interaktioner med hannar från andra arter ökar de produktionen av antagonistiska komponenter för att minska chansen för infertila parningar. Den riktade selektionen var i detta fall tillräckligt stark för att inducera en evolutionär förändring i artens feromonsammansättning och övervinna den stabiliserande effekten (Groot *et al.* 2006).

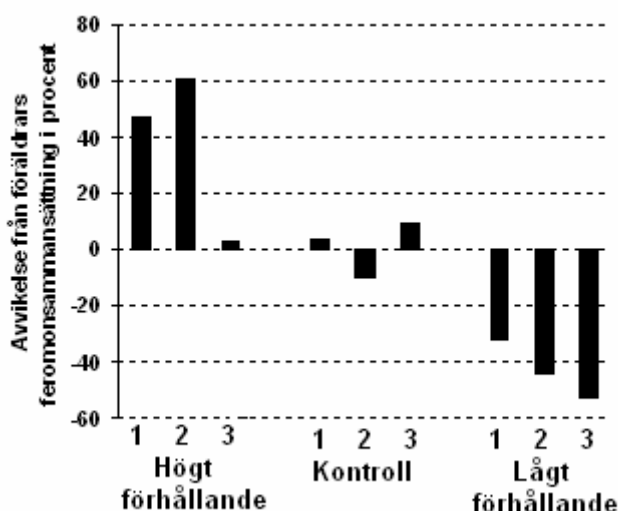
"Assortative mating"

En mekanism som skulle kunna leda till att en art utvecklas i olika riktningar och blir istället två arter är genom "assortative mating" (Zhu *et al.* 1997, Malausa *et al.* 2005). En förändrad feromonsignal som uppkommer genom mutation skulle kunna etablera sig i populationen om en del hannar föredrog denna signal och det uppstod ett parningsmönster där parningar sker antingen mellan normala hannar och honor eller mellan de som bär på mutationen. Zhu *et al.* (1997) har testat denna mekanism, men även om en viss grad av detta parningsbeteende observerades, skulle det inte vara tillräckligt för att skapa reproduktiv isolering mellan grupperna. Det skulle däremot vara möjligt om en stark selektion mot hybrider existerade där avkommor från parningar mellan normala och mutanta individer hade mycket lägre fitness. Stark selektion mot hybrider var det som ledde till en förändring i feromonsammansättning som observerades av Groot *et al.* (2006).

Starka bevis för "assortative mating" har däremot hittats hos naturliga populationer av *Ostrinia nubilalis* (familj: Crambidae) av Malausa *et al.* 2005 och Bethenod *et al.* 2005. Hos denna art finns olika så kallade värdväxtraser – populationer som lägger ägg på olika växter som sedan blir föda för larverna. Populationerna lever i sympatri i vissa områden, reproduktionen är inte isolerad i tid och rum och de parar sig inte på värdväxterna. Trots det förekommer nästan ingen hybridisering mellan raserna. Det betyder att stark "assortative mating" förekommer, genetisk differentiering upprätthålls och raserna är reproduktivt isolerade från varandra. Liknande mönster av reproduktionsbeteende har observerats både på labb (Bethenod *et al.* 2005) och i fält hos naturliga populationer (Malausa *et al.* 2005). Den reproduktiva isoleringen skapas troligtvis genom feromonattraktion då raserna använder olika isomerer (antingen E- eller Z-) i sina feromonblandningar (Malausa *et al.* 2005) men även värdväxtpreferens kan spela en viss roll (Bethenod *et al.* 2005).

Som många andra aspekter, varierar parningsbeteendet betydligt mellan olika system och olika arter. En mycket närbesläktad art till *O. nubilalis*, *O. scapularis*, med en annan geografisk utbredning uppvisar också stor geografisk variation i feromonsammansättning, och raser med E- eller Z- isomerer förekommer (Takanashi *et al.* 2005). Till skillnad från *O.*

nubilalis har dock ingen "assortative mating" observerats, och i vissa populationer upprätthålls polymorfiska blandningar och Hardy-Weinberg jämvikt över ett flertal generationer. Detta tyder på slumpmässig parning inom populationerna och att även hannar har polymorfiska preferenser, och parningar mellan olika genotyper förekommer i naturen (Takanashi *et al.* 2005).



Figur 6. Avvikelse i feromonsammansättning hos de selekterade grupperna (3 grupper inom varje behandling). Högt förhållande: stor proportionell skillnad mellan två komponenter selekterades, lågt förhållande: låg skillnad i proportion mellan komponenter. Omritad efter Allison & Cardé (2007).

Artificiell selektion

Feromonblandningens kapacitet att evolvera genom riktad selektion verkar vara betydlig (Allison & Cardé 2007, Groot *et al.* 2006). Effekten av riktad artificiell selektion på feromonblandningen har testats i endast få studier (se t.ex. Collins *et al.* 1990, Collins & Cardé 1989a). Allison & Cardé (2007) har selekterat individer för att producera olika proportioner av feromonkomponenter och uppskattat stabiliteten hos den

selekterade förändringen. Grupper under selektion utvecklades i olika riktningar i förhållande till kontroller (figur 6). Endast några generationer av selektion behövdes i denna studie för att skapa en signifikant förändring i feromonblandningen vilket bekräftar selektionens kapacitet att skapa evolutionär utveckling. Det är i så fall troligt att användning av feromoner i

bekämpningssyfte kommer att skapa en stark selektion på populationer som gynnar förändringar i feromonsammansättning. Detta kan jämföras med effekten av pesticider och potentiellt leda till att nattfjärilar utvecklar resistens genom att feromonblandningar evolverar (Allison & Cardé 2007).

Resistens mot feromonbehandling har redan observerats hos *Adoxophyes honmai* (Tabata *et al.* 2007). Arten uppvisar även en stor geografisk variation mellan populationer i feromonsammansättning och många populationer bekämpas med hjälp av syntetiska feromoner. En konsekvens av feromonanvändning för att störa parningar som observerades i denna studie var att resistenta hannar visade lägre känslighet för den komponent som användes för bekämpning. De hade även en mycket bredare respons generellt, jämfört med ickeresistenta hannar, dvs. de svarade i högre grad på avvikande feromonblandningar. Detta är ett stöd för ”asymmetric tracking” eftersom hannar kan under selektionstryck utveckla en bredare respons för att uppfatta signaler från så många honor som möjligt (se även Collins & Carde 1989a, Liu & Haynes 1994). Förändringen i respons var genetisk – korsning av resistenta och ickeresistenta individer resulterade i en intermediär respons (Tabata *et al.* 2007). Selektionstrycket som skapas av syntetiska feromoner kan vara tillräckligt starkt för att skapa en genetisk differentiering hos populationer. Det skulle dock vara intressant att veta om majoriteten av honor i populationen fortfarande producerar blandningar med hög proportion av den komponent som hannar har förlorat känslighet för, eller om feromonproduktionen har skiftat.

Det är mest troligt att selektionskrafter, främst individuell selektion, och inte genetisk koppling driver evolutionen av feromonsignaler och responser. Man måste även ta hänsyn till att selektionen som påverkar honornas feromonvariation är inte nödvändigtvis samma typ av kraft som påverkar variationen i hannarnas respons (Bengtsson & Löfstedt 1999). Det finns tydligen vissa stabiliserande effekter på nattfjärilsferomoner även om det fortfarande diskuteras hur avgörande de är för evolution av feromonsignaler (Allison & Cardé 2007, Linn *et al.* 1997, Zhu *et al.* 1997, Groot *et al.* 2006). Studier av populationer som inte har hunnit bli helt reproduktivt isolerade kan visa hur populationer differentierar och ge en inblick i artbildningsprocessen (Zhu *et al.* 1997). Variation i nattfjärilarnas feromonblandningar som idag observeras i naturen kan bara förklaras om de stabiliserande effekterna kan ibland övervinnas av en starkare kraft, exempelvis riktad selektion (Allison & Cardé 2007, Groot *et al.* 2006, Tabata *et al.* 2007). Det är viktigt att ta reda på hur interaktioner mellan sympatriska arter sker i naturen och om riktad selektion är vanligt förekommande. I så fall kan det vara en förklaring till hur diversifiering av feromonkommunikationssystem och artbildning har skett hos nattfjärilar (Groot *et al.* 2006).

Slutsatser

Nattfjärilarnas sexuella kommunikation har varit ett mycket aktivt forskningsområde under många år. Förutom att det är ett klart fascinerande exempel på kemisk signalering, har det också haft en stort praktiskt betydelse inom skadedjursbekämpning. Ett stort antal feromonkomponenter har identifierats och sammansättning av feromonblandningar beskrivits för många arter. Under de senaste åren har man även fått en ganska bra bild av de genetiska faktorerna som kontrollerar feromonproduktion och responsmekanismer. Det som återstår är att fortsätta forskningen om evolutionen av feromonsignalering och artbildningsprocesser hos nattfjärilar. Det har idag gjorts många bra studier, men, eftersom variationen inom denna grupp är så enorm, är det svårt att dra generella slutsatser. Ett problem är svårigheten att applicera existerande forskningsresultat på nattfjärilspopulationer ute i naturen eftersom

studierna oftast genomförs på labb under kontrollerade förhållanden. Exempelvis, kan man inte räkna med att olika koncentrationer eller sammansättningar av feromoner kommer att ha samma effekt ute i fält där strömning av luft och närvaro av en mängd andra luktsubstanser interagerar med feromonsignalen. Studier där man har artificiellt selekterat för en förändring av feromonsammansättningen hos honor och uppnått bra resultat (se Allison & Cardé 2008) skulle kunna utökas genom att testa om hannar från de selekterade grupperna har preferens för den nya blandningen, eller om selektionen har effekt bara på honor. Likaså, studien av resistent nattfjärilspopulationer (Tabata *et al.* 2007) har registrerat en förändring hos hannarnas respons men inte undersökt eller diskuterat möjliga förändringar hos honor. Processer som har skapat denna variation av signaler och beteenden kan troligen inte generaliseras, snarare borde man förvänta sig att olika historiska, ekologiska och genetiska faktorer har haft betydelse för olika arter eller till och med populationer.

Tack

Jag vill tacka min seminariegrupp: Magnus, Martin och Irina samt handledaren L. Cerenius för värdefulla kommentarer på denna uppsats.

Referenser

- Allison, J.D. & Cardé, R.T. 2006. Heritable variation in the sex pheromone of the almond moth, *Cadra cautella*. *Journal of Chemical Ecology* 32: 621-641.
- Allison, J.D. & Cardé, R.T. 2007. Bidirectional selection for novel pheromone blend ratios in the almond moth, *Cadra cautella*. *Journal of Chemical Ecology* 33: 2293-2307.
- Allison, J.D. & Cardé, R.T. 2008. Male pheromone blend preference function measured in choice and no-choice wind tunnel trials with almond moths, *Cadra cautella*. *Animal Behaviour* 75: 259-266.
- Angioy, A.M., Desogus, A., Barbarossa, I.T., Anderson, P. & Hansson, B.S. 2003. Extreme sensitivity in an olfactory system. *Chemical Senses* 28: 279-284.
- Arn, H. 2000. I: Witzgall P, Lindblom T, Bengtsson M, Tóth M (2004) *The Pherolist*. www-pherolist.slu.se
- Bengtsson, B.O. & Lövstedt, C. 2007. Direct and indirect selection in moth pheromone evolution: population genetical simulations of asymmetric sexual interactions. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 117-123.
- Bethenod, M.T., Thomas, Y., Rousset, F., Frérot, B., Pélozuelo, L., Genestier, G. & Bourguet, D. 2005. Genetic isolation between two sympatric host plant races of the European corn borer, *Ostrinia Nubilialis* Hübner. II: Assortative mating and host-plant preferences for oviposition. *Heredity* 94: 264-270.
- Brandt, LaRoy S.E., Ludwar, B.Ch. & Greenfield, M.D. 2005. Co-occurrence of preference functions and acceptance thresholds in female choice: mate discrimination in the lesser wax moth. *Ethology* 111: 609-625.
- Byers, J.A. 2005. Chemical constraints on the evolution of olfactory communication channels of moths. *Journal of Theoretical Biology* 235: 199-206.
- Byers, J.A. 2006. Pheromone component patterns of moth evolution revealed by computer analysis of the *Pherolist*. *Journal of Animal Ecology* 75: 399-407.
- Campbell, N.A. & Reece, J.B. 2005. *Biology*. 7:e upplagan. Pearson Education, Inc., Benjamin Cummings, San Francisco.
- Collins, R.D. & Cardé, R.T. 1989a. Selection for altered pheromone-component ratios in the pink bollworm moth, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Journal of Insect Behavior* 2: 609-621.

- Collins, R.D. & Cardé, R.T. 1989b. Heritable variation in pheromone response of the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Journal of Chemical Ecology* 15: 2647-2659.
- Evenden, M.L., Armitage, G. & Lau, R. 2007. Effects of nutrition and methoprene treatment upon reproductive diapause in *Caloptilia fraxinella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Physiological Entomology* 32: 275-282.
- Evenden, M.L. & Gries, R. 2008. Plasticity of male response to sex pheromone depends on physiological state in a long-lived moth. *Animal behaviour* 75: 663-672.
- Gadenne, C. & Anton, S. 2000. Central processing of sex pheromone stimuli is differentially regulated by juvenile hormone in a male moth. *Journal of Insect Physiology* 46: 2295-1206.
- Greenfield, M.D. 1981. Moth sex pheromones: an evolutionary perspective. *Florida Entomologist* 64: 4-17.
- Greenfield, M.D. 2002. Signallers and receivers: mechanisms and evolution of arthropod communication. Oxford University Press, New York.
- Groot, A.T., Horovitz, J.L., Hamilton, J., Santangelo, L.G., Schal, C. & Gould, F. 2006. Experimental evidence for interspecific directional selection on moth pheromone communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 5858-5863.
- Iyengar, V.K., Kern Reeve, K. & Eisner, T. 2002. Paternal inheritance of a female moth's mating preference. *Nature* 419: 830-832.
- Jaffe, K., Mirás, B. & Cabrera, A. 2007. Mate selection in the moth *Neoleucinodes elegantalis*: evidence for a supernormal chemical stimulus in sexual attraction. *Animal Behaviour* 73: 727-734.
- Lelito, P.J., Myrick, A.J. & Baker, T.C. 2008. Interspecific pheromone plume interference among sympatric heliothine moths: a wind tunnel test using live, calling females. *Journal of Chemical Ecology* 34: 725-733.
- Lim, H. & Greenfield, M.D. 2008. Female arctiid moths, *Utetheisa ornatrix*, orient towards an join pheromonal choruses. *Animal Behaviour* 75: 673-680.
- Lim, H., Park, K.C., Baker, T.C. & Greenfield, M.D. 2007. Perception of conspecific female pheromone stimulates female calling in an arctiid moth, *Utetheisa ornatrix*. *Journal of Chemical Ecology* 33: 1257-1271.
- Linn, E.C., Young, M., Gendle, M., Glover, T.J. & Roelofs, L.W. 1997. Sex pheromone blend discrimination in two races and hybrids of the european corn borer moth, *Ostrinia nubilalis*. *Physiological Entomology* 22: 212-223
- Liu, Y.B. & Haynes, K.F. 1994. Evolution of behavioral responses to sex pheromone in mutant laboratory colonies of *Trichoplusia ni*. *Journal of Chemical Ecology* 20: 231-238.
- Malausa, T., Bethenod, M.T., Bontemps, A., Bourguet, D., Cornuet, J.M. & Ponsard, S. 2005. Assortative mating in sympatric host races of the european corn borer. *Science* 308: 258-260.
- Nakano, R., Ishikawa, Y., Tatsuki, S., Surlykke, A., Skals, N. & Takanashi, T. 2006. Ultrasonic courtship song in the asian corn borer moth, *Ostrinia furnacalis*. *Naturwissenschaften* 93: 292-296.
- Naturhistoriska riksmuseet 2008. WWW- dokument 2008-11-07: <http://www.nrm.se/sv/meny/faktaomnaturen/djur/insekterochspindeldjur/fjarilar.7076.html>. Hämtad 2008-12-10.
- Phelan, P.L. 1997. Evolution of mate signalling in moths: phylogenetic considerations and predictions from the asymmetric tracking hypothesis. I: Choe, J.C. & Crespi, B.J., *The Evolution of mating systems in insects and arachnids*, pp. 240-257. Cambridge University Press, Cambridge.

- Pearson, G.A., Dillery, S. & Meyer, J.R. 2004. Modelling intra-sexual competition in a sex pheromone system: how much can female movement affect female mating success? *Journal of Theoretical Biology* 231: 549-555.
- Pearson, G.A. & Meyer, J.R. 1996. Female grape root borer (Lepidoptera: Sesiidae) mating success under synthetic sesiid sex pheromone treatment. *Journal of Entomological Science* 31: 323-330.
- Tabata, J., Noguchi, H., Kainoh, Y., Mochizuki, F. & Sugie, H. 2007. Behavioral response to sex pheromone-component blends in the mating disruption-resistant strain of the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* Yasuda (Lepidoptera: Tortricidae), and its mode of inheritance. *Applied Entomology and Zoology* 42: 675-683.
- Takanashi, T., Huang, Y., Takahashi, K.R., Hoshizaki, S., Tatsuki, S. & Ishikawa, Y. 2005. Genetic analysis and population survey of sex pheromone variation in the adzuki bean borer moth: *Ostrinia scapulalis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 143-160.
- Vickers, N.J. 2006. Inheritance of olfactory preferences I. Pheromone-mediated behavioral responses of *Heliothis subflexa* × *Heliothis virescens* hybrid male moths. *Brain, Behavior and Evolution* 68: 63-74.
- Wang, H.L., Ming, Q.L., Zhao, C.H. & Wang, C.Z. 2008. Genetic basis of sex pheromone blend difference between *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology* 54: 813-817.
- Zhu, J., Chastain, B.B., Spohn, B.G. & Haynes, K.F. 1997. Assortative mating in two pheromone strains of the cabbage looper moth, *Trichoplusia ni*. *Journal of Insect Behavior* 10: 805-817.