

昆虫取食行为的神经调控机制*

孙龙龙** 牛 林 闫凤鸣 汤清波*** 赵新成***

(河南省害虫绿色防控国际联合实验室, 河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002)

摘 要 取食行为对动物的生存至关重要。同其他动物一样, 昆虫取食可分为取食动机产生、食物源寻找、食物营养识别与食物摄取四个阶段。每个阶段的行为都由相应的神经系统调控, 以保障昆虫获得合适的食物、保持体内营养与代谢平衡、促进昆虫生长发育和生殖等生命活动的正常运行。本文对昆虫不同阶段取食行为神经调控机制的研究进展进行了综述, 为深入研究昆虫的取食机制和开发基于昆虫取食调控的害虫防控新技术提供支持。

关键词 取食行为; 激素; 神经环路; 神经肽; 神经调控; 味觉

Neural regulation mechanism of insect feeding behavior

SUN Long-Long** NIU Lin YAN Feng-Ming TANG Qing-Bo*** ZHAO Xin-Cheng***

(Henan International Laboratory for Green Pest Control, College of Plant Protection,
Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract Feeding behavior is crucial to the survival in animals. Similar to other animals, the feeding process of insects could be divided into several stages: the generation of feeding motivation, the foraging behaviors for food source, the perception of food nutrition, and the intaking of foods. The behavior of each stage is regulated by the corresponding nervous system, which guide the obtaining of desirable foods and the maintaining of the balance between nutrition obtaining and metabolism. As a result, the growth, development, reproduction and other life activities of insects could be promoted. In this review, the latest research progress of the neural mechanism of insect feeding behavior regulation in different feeding stages was summarized, aiming to provide supports for the deep study of the neural mechanism of insect feeding regulation and then develop new pest control technologies based on insect feeding regulation.

Key words feeding behavior; hormone; neural circuit; neuropeptide; neural regulation; taste

同其他动物一样, 取食行为是昆虫赖以生存的基本行为, 对其生长、发育与繁殖都是必须的。昆虫取食行为可分为四种不同的阶段: 1、取食动机产生; 2、食物源寻找; 3、食物营养识别; 4、食物摄取 (Pool and Scott, 2014; Wang and Wang, 2019)。每个阶段的行为都由相应的神经系统调控, 为昆虫获得合适的食物, 保持体内营养与代谢平衡, 促进昆虫生长、发育和生殖等生命活动的正常运行提供保障。近 20 年来, 关于昆虫的取食行为的神经调控机制取得了突飞猛

进的发展, 这主要得益于黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的遗传调控工具的应用。然而昆虫种类多样, 其生境复杂, 其中与人类密切相关的益虫和害虫种类也具有较高多样性, 关于其他昆虫取食行为的神经调控机制研究也得到越来越多地关注, 并取得一定进展。为了推动对更多昆虫取食行为神经调控机制的研究以及给研发基于昆虫取食调控的新防控技术提供理论基础, 在本文中, 我们对昆虫不同阶段取食行为神经调控机制的最新研究进展进行了综述。

*资助项目 Supported projects: 河南省自然科学基金重点科学基金项目 (232300421110); 国家自然科学基金 (编号 31672367); 河南省重大科技专项项目 (编号 201300111500)

**第一作者 First author, E-mail: sunlonglong0313@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: qbtang@henau.edu.cn; xincheng@henau.edu.cn

收稿日期 Received: 2022-09-29; 接受日期 Accepted: 2023-02-28

1 昆虫取食动机的产生

在营养或能量不足的情况下,昆虫会产生饥饿感,饥饿的昆虫开始寻找食物,这是取食行为的第一步。饥饿感的产生主要来自昆虫体内传感器对营养物质的探测。葡萄糖是昆虫身体主要能量的来源,通常,昆虫的胰岛素分泌细胞(Insulin-producing cells, IPCs)、心侧体和脂肪体等细胞或组织对体内的葡萄糖变化敏感,从而调控昆虫取食行为(Lin *et al.*, 2019)。黑腹果蝇脂肪体内表达的 G 蛋白偶联的受体 *bride of sevenless* (BOSS),可以感受葡萄糖,如果脂肪体 *boss* 基因突变,果蝇摄取食物增加(Kohyama-Koganeya *et al.*, 2008)。脑内表达的味觉受体(Gustatory receptor 43a, GR43a)对淋巴液中的果糖敏感,能促进饥饿果蝇对蔗糖的取食且抑制饱腹的果蝇取食(Miyamoto *et al.*, 2012; Maier *et al.*, 2021)。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 味觉受体 *HarmGR9* 在前肠和腹部高表达,能感受体内的果糖,促进昆虫取食(Ai *et al.*, 2022)。氨基酸也是昆虫重要的营养物质,黑腹果蝇脑内具有一些感知氨基酸的神经元,这感知需要氨基酸转运蛋白 *slimfast* 和细胞内氨基酸传感器激酶(General control nonderepressible 2, GCN2)的参与(Bjorndal *et al.*, 2014)。除此之外, TOR/S6 K 信号通路也参与氨基酸的感受(Colombani *et al.*, 2003; Géminard *et al.*, 2009)。当然昆虫也需要维生素、脂类和矿物质等营养元素,但这些物质的传感器尚未得到鉴定。

研究表明昆虫取食行为的启动受到脑、心侧体和脂肪体等组织释放的神经肽、激素或生物胺等多种神经调控因子调节(图 1)(Lin *et al.*, 2019; Wang and Wang, 2019)。研究发现脂肪体表达的神经肽 *Unpaired2* (Upd2)、6-丙酮酰四氢蝶呤(6-pyruvoyltetrahydropterin, PTP)、神经肽 CCHamide-2 (CCHa2) 和雌性特异分泌蛋白(Female-specific independent of transformer, FIT),心侧体表达的脂动激素(Adipokinetic hormone, AKH)和脑神经元内表达的胰岛素样肽

(Insulin-like peptides, ILPs)、硫激肽(Sulfakinin, SK)、神经肽 F (Neuropeptide F, NPF)、短神经肽 F (Short neuropeptide F, sNPF)、神经肽 *Hugin*、利尿激素(Diuretic hormone 44, DH44)、白细胞激肽(Leucokinin, LK)、肌抑制肽(Myoinhibitory peptides, MIPs)、抑咽侧体神经肽(Allatostatin A, Ast A)、黑化诱导神经肽(Corazonin, CRZ)、神经肽 *SIFamide* (SIFa) 和五羟色胺(Serotonin)等在黑腹果蝇取食行为中发挥重要的调控作用(Lin *et al.*, 2019; Wang and Wang, 2019)。其中 NPF、sNPF、Upd2、AKH、LK、CRZ、SIFa 和五羟色胺为重要饥饿信号,可促使昆虫启动取食行为,而 ILPs、*Hugin*、CCHa2、PTP、MIP 和 Ast A 等为饱腹信号,可促使昆虫停止取食,防止过度饮食。多数神经调控因子不是单独起作用,而是存在复杂的相互作用。释放 ILP 的胰岛素分泌细胞表达有 SK 以及 Upd2、AKH、CCHa2、LK、Ast A 和五羟色胺等多种神经肽或生物胺的受体,所以多数参与取食调控的神经调控因子的作用汇聚到 ILP 上(Lin *et al.*, 2019; Yao and Scott, 2022)。昆虫 ILP 与哺乳动物中胰岛素类似,是调控饥饿状态下昆虫取食的重要神经肽(Wu *et al.*, 2005; Jourjine *et al.*, 2016)。当昆虫长时间未进食时,昆虫脑内 ILP 会在胰岛素分泌细胞中大量聚集,在昆虫血淋巴中的浓度下降,昆虫会产生寻找食物的行为(Yu *et al.*, 2016)。ILP 的释放依赖于脂肪体信号 Upd2,饥饿时 Upd2 表达量低,所以 ILP 释放量降低,从而促进昆虫取食(Rajan and Perrimon, 2012)。饥饿也能够诱导脂动激素 AKH 的释放,可逐步增加昆虫取食运动能力,如果减少或抑制 AKH 释放,昆虫的运动就会减弱(Nelson *et al.*, 2021)。AKH 和 ILP 可相互抑制,如果摘除胰岛素分泌细胞,AKH 释放量增加,而如果摘除心侧体,ILP 的表达量就会增加(Buch *et al.*, 2008)。位于间脑的 *Taotie* 神经元也是一类参与饥饿调控的肽能神经元,该神经元可以减少 ILP 分泌,促进了昆虫取食(Zhan *et al.*, 2016)。黑腹果蝇脑内表达钠/溶质共同转运体蛋白 *5A11* (Sodium/solute co-transporter-like

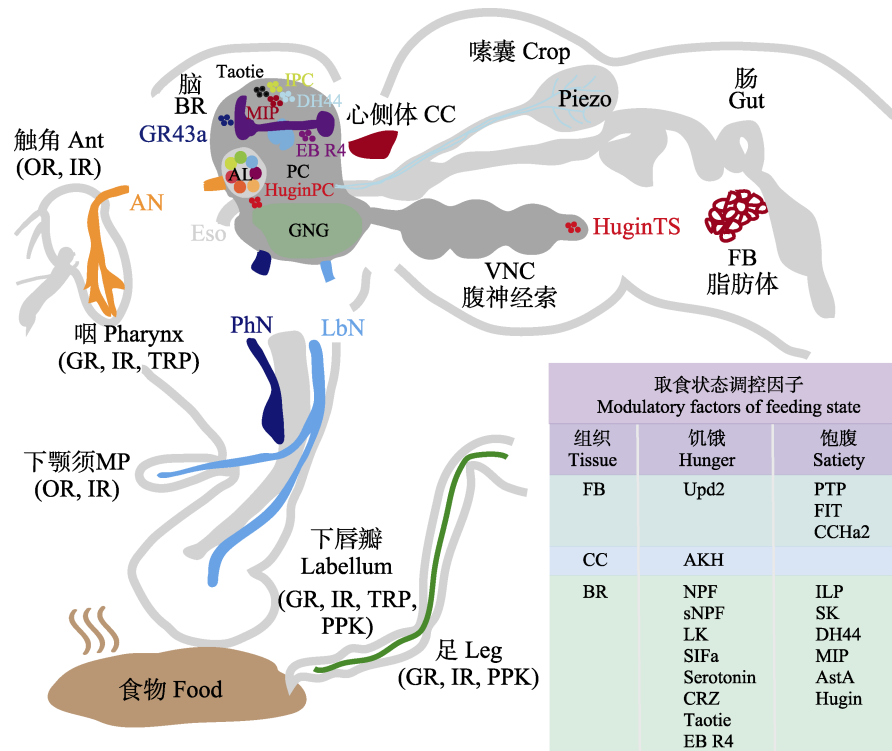


图 1 黑腹果蝇取食行为神经调控系统和调控因子 (作者据文献综述绘制, Scott, 2018; Lin *et al.*, 2019; Wang and Wang, 2019; Fabian and Sachse, 2023)

Fig. 1 Nervous system and modulatory factors of feeding behavior in *Drosophila melanogaster* (illustrated based on the summary of reviews by the authors, Scott, 2018; Lin *et al.*, 2019; Wang and Wang, 2019; Fabian and Sachse, 2023)

昆虫触角和下颚须具有感受食物气味的气味受体和离子型受体;口器和足表达有感受食物营养物质的味觉受体、离子型受体、上皮钠通道/退化蛋白和瞬时受体电位;咽部也表达有感受食物营养物质的味觉受体、离子型受体和瞬时受体电位;表达气味和味觉感受相关受体的神经元通过触角神经、下唇神经和咽神经投射到脑;脑神经元表达多种与取食状态相关神经肽和神经胺等;少数参与取食状态调控的神经肽分布在心侧体和脂肪体内。缩写: AKH: 脂动激素; AL: 触角叶; AN: 触角神经; Ant: 触角; AstA: 抑咽侧体神经肽 A; BR: 脑; CC: 心侧体; CCHa2: 神经肽 CCHa2; CRZ: 黑化诱导神经肽; DH44: 利尿激素 44; EB R4: 椭圆体 R4 神经元; Eso: 食道口; FB: 脂肪体; FIT: 雌性特异分泌蛋白; GNG: 咽神经节; GR: 味觉受体; Hugin: 神经肽 Hugin; HuginTS: 末端神经节神经肽 Hugin 神经元; HuginPC: 前脑神经肽 Hugin 神经元; ILP: 类胰岛素肽; IPC: 胰岛素神经元; IR: 离子型受体; LbN: 下唇神经; LK: 白细胞激肽; MIP: 肌抑制肽; MP: 下颚须; NPF: 神经肽 F; OR: 气味受体; PC: 前脑; PhN: 咽神经; PPK: 上皮钠通道/退化蛋白; PTP: 6-丙酮酰四氢噻吩; Serotonin: 5-羟色胺; SIFa: 神经肽 SIFa; SK: 硫激肽; sNPF: 短神经肽 F; TRP: 瞬时受体电位; Upd2: 神经肽 Upd2; VNC: 腹神经索。

The antennae and maxillary palp of insects express odorant receptors and ionotropic receptors that can detect food odors. Mouth, leg, and pharynx express the gustatory receptors, ionotropic receptors, pickpocket and transient receptor potentials those can detect food nutrients. Receptor neurons expressing odorant and gustatory receptors project to the brain through the antennal nerve, the labial nerve and the pharyngeal nerve. Many neuropeptides and amines those involved in gulating feeding behavior depending on the feeding state are expressed in the brain. A small number of neuropeptides involved in the regulation of feeding are distributed in corpora cardiaca and fat body. Abbreviations: AKH: Adipokinetic hormone; AL: Antennal lobe; AN: Antennal nerve; Ant: Antenna; AstA: Allatostatin A; BR: Brain; CC: Corpora cardiaca; CCHa2: CCHamide-2; CRZ: Corazonin; DH44: Diuretic hormone 44; EB R4: Ellipsoid body neurons R4; Eso: Esophagus; FB: Fat body; FIT: Female-specific independent of transformer; GNG: Gnathal ganglion; GR: Gustatory receptor; Hugin: Neuropeptide Hugin; HuginTS: Hugin neuron in terminal segment of VNC; HuginPC: Hugin neuron in PC; ILP: Insulin-like peptide; IPC: Insulin-producing cell; IR: Ionotropic receptor; LbN: Labial nerve; LK: Leucokinin; MIP: Myoinhibitory peptide; MP: Maxillary palp; NPF: Neuropeptide F; OR: Odorant receptor; PC: Protocerebrum; PhN: Pharyngeal nerve; PPK: Pickpocket; PTP: 6-pyrrolyltetrahydropterin; Serotonin: 5-hydroxytryptamine; SIFa: SIFamide; SK: Sulfakinin; sNPF: Short neuropeptide F; TRP: Transient receptor potential; Upd2: Unpaired 2; VNC: Ventral nerve cord.

5A11, SLC5A11) 的椭状体 R4 (Ellipsoid body R4 neurons, EB R4) 神经元也能够感受饥饿, 并且监测能量存储的缺失, 如激活该神经元则促使昆虫取食糖类物质 (Dus et al., 2013; Park et al., 2016)。但 Taotie 神经元和椭状体 R4 神经元表达的神经肽尚未得到鉴定。

饱腹后, Upd2 会激活 γ -氨基丁酸 (γ -aminobutyric acid, GABA) 能神经元的 JAK/STAT 信号, 从而降低 GABA 能神经元的活性, 解除对胰岛素分泌细胞的抑制, 从而促使 ILP 释放到淋巴液, 高浓度 ILP 进而抑制昆虫取食 (Rajan and Perrimon, 2012)。位于腹神经索, 表达神经肽 Hugin 的 HuginTS 神经元可抑制间脑神经元分泌利尿激素 DH44, 促使饱腹的果蝇停止取食 (Oh et al., 2021)。DH44 神经元对葡萄糖、海藻糖和果糖有反应, 但对蔗糖没有反应, 说明 DH44 神经元是摄食后营养感应器 (Dus et al., 2015)。激活 MIP 神经元和 Ast A 神经元也能够降低饱腹果蝇对糖类物质的喙伸展以及食物摄入量 (Hergarden et al., 2012; Min et al., 2016; Ngo et al., 2020)。白细胞激肽 LK 能神经元可调控取食量的大小, 但白细胞激肽调控取食量大小与味觉和摄食调控神经肽信号无关, 而是可能与肠道扩张有关 (Al-Anzi et al., 2010)。研究发现表达有机机械感受蛋白 Piezo 的 DH44 间脑神经元末端分布在嗦囊表面, 当嗦囊膨大, Piezo 则会抑制 DH44 神经元对取食行为的调控 (图 1) (Oh et al., 2021)。但 Piezo 机械传感器与白细胞激肽 LK 是否有联系尚未明确。

近几年, 神经肽调控昆虫取食的重要性逐渐得到重视, 在其他昆虫中的相关研究也获得了重要进展, 比如豆荚螟 *Maruca vitrata* 和豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 的胰岛素样肽 ILP (Al Baki et al., 2019; Barberà et al., 2019); 蜜蜂 *Apis mellifera*, 蚜虫 *A. pisum*, 桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis*, 华山松大小蠹 *Dendroctonus armandi*, 东亚飞蝗 *Locust migratoria* 和沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的神经肽 NPF 和 sNPF (van Wielendaele et al., 2013; Jiang et al., 2017; Tan et al., 2019; Bestea et al., 2021; Liu et al., 2021; Amir et al., 2022); 褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的硫激肽 SK

(Guo et al., 2021); 长红锥蝽 *Rodnius prolixus* 和烟草天蛾 *Manduca sexta* 的 SIFamide (Heuer et al., 2012; Ayub et al., 2020); 埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 和致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* 的咽侧体神经肽 Ast A (Christ et al., 2018); 蜜蜂的脂动激素 AKH (de Brito et al., 2021); 斯氏珀蝽 *Plautia stali* 的 MIP (Hasebe and Shiga, 2021); 及蚜虫和双斑蟋 *Gryllus bimaculatus* 的 CCHamide-2 (Shahid et al., 2021; Zhu et al., 2022)。对非模式昆虫取食行为神经调控机制的研究, 为理解昆虫取食行为神经调控机制多样性和演化奠定了基础。

2 昆虫对食物源的寻找

饥饿的昆虫只有一个最终目标——寻找与摄取食物 (Lin et al., 2019)。许多昆虫主要依赖于嗅觉神经系统进行远距离寻找和定位食物源。由于昆虫嗅觉的重要性, 关于昆虫嗅觉神经系统: 从外周到中枢, 从分子、细胞到组织结构等多个水平上, 均获得了详细研究。昆虫嗅觉感器主要分布在触角上, 少数嗅觉感器分布在下颚须、下唇须上, 头部感器内的嗅觉受体神经元 (Olfactory receptor neurons, ORNs) 投射到嗅觉初级中枢触角叶 (图 1; Fabian and Sachse, 2023)。许多昆虫的触角叶由神经纤维球构成, 神经纤维球的数量、大小与气味受体神经元的种类和多少相关, 一般遵循“1 种受体-1 类神经元-1 个神经纤维球”的原则 (Hallem et al., 2004)。触角叶内神经纤维球是触角叶神经元形成突触联系的地方, 也是气味信息处理的基本单位。处理后的气味信息通过触角叶投射神经元投射到嗅觉高级中枢——蕈形体冠和前脑侧角 (赵新成等, 2015; Das Chakraborty and Sachse, 2021)。有关嗅觉神经系统的综述已经很多 (Galizia and Rössler, 2010; Hansson and Stensmyr, 2011; Fabian and Sachse, 2023), 本文不再展开陈述。食物挥发的的气味可以引诱昆虫前来取食, 而变质的食物或有毒食物散发的气味能够引发昆虫产生回避行为 (Sachse and Beshel, 2016)。昆虫嗅觉系统对食物气味的反应往往受到昆虫饥饿状态的影响。饥饿的昆虫对食物气味更加敏感, 更容易被食物气

味吸引, 这种对食物气味的反应主要是通过神经肽调节实现。黑腹果蝇表达气味受体 OR42b 的 ORNs 能感受低浓度的食物气味苹果醋, 从而引诱果蝇定位食物, 而表达气味受体 OR85a 的 ORNs 感受高浓度的苹果醋气味, 从而驱使果蝇远离变质食物 (Ko *et al.*, 2015)。饥饿果蝇的 OR42b 神经元对吸引气味反应敏感性增强, 而 OR85a 神经元对厌烦气味的反应敏感性降低。其调控机制是饥饿果蝇体内低浓度的胰岛素样肽促使 OR42b 神经元的 sNPF 受体表达和 OR85a 神经元的速激肽 (Tachykinin) 受体表达, 从而分别提高 OR42b 神经元对食物的气味的敏感性和降低 OR85a 神经元对变质食物气味的敏感性 (Ko *et al.*, 2015)。研究表明, 在饥饿的情况下桔小实蝇的 sNPF 也可以增加其 ORNs 对食物气味的敏感性 (Jiang *et al.*, 2017)。与饥饿信号调控相反, 饱腹神经肽信号 MIP 神经元能促使果蝇对食物气味的回避, 表现出厌食状态, 而沉默 MIP 神经元, 果蝇则对食物气味反应增强 (Min *et al.*, 2016)。

3 昆虫对食物营养的识别

尽管嗅觉对食物寻找和定位有重要的帮助作用, 但昆虫最终是否取食还取决于味觉系统对食物营养的识别。昆虫味觉感器分布在身体外周, 其中口器和足上味觉感器最多, 且作用最大 (图 1)。味觉感器多为单孔感器, 形态各异, 如毛状、刺状、栓锥状和板状等。味觉感器内部一般具有 2-4 个味觉受体神经元 (Gustatory receptor neurons, GRNs) 和 1 个机械感觉神经元, 参与识别糖类、苦味物质、盐、水、氨基酸和食物的质地 (Scott, 2018)。味觉神经元内表达的味觉受体种类决定了识别营养物质的种类。在黑腹果蝇成虫中, 已鉴定了味觉感受相关的基因有 68 个味觉受体 (Gustatory receptor, GR) 基因, 33 个离子型受体 (Ionotropic receptor, IR) 基因, 4 个上皮钠通道/退化蛋白家族 (Pickpocket, PPK) 基因和 2 个瞬时受体电位离子通道基因 (Transient receptor potential, TRP), 主要分布在下颚须、下唇须、触角等头部外周感器内 (Scott, 2018; 张

夏瑄和王桂荣, 2020)。果蝇幼虫有表达有 43 个 GR 基因和 14 个 IR 基因 (Apostolopoulou *et al.*, 2015)。其中, 味觉受体 GR5a 和 GR64f 为主要的甜味受体, 感受蔗糖等糖类物质, 促进昆虫取食, 而 GR66a 和 GR33a 为主要的苦味受体, 感受咖啡因等苦味物质, 抑制昆虫取食, IR25a、IR51b 和 IR76b 参与感受盐、胺类和氨基酸类物质 (Apostolopoulou *et al.*, 2015; Jaeger *et al.*, 2018; Scott, 2018)。GR5a、GR61a 和 GR64f 也参与感受低浓度的氨基酸, 从而促进取食, 而 GR66a 参与感受高浓度的氨基酸, 从而抑制取食 (Aryal *et al.*, 2022)。IR94a 感受低浓度的盐, 但果蝇幼虫 IR 的功能尚未得到鉴定 (Apostolopoulou *et al.*, 2015; Jaeger *et al.*, 2018; Scott, 2018)。一些 PPK 的功能也获得了鉴定, 比如果蝇成虫的 PPK23 和 PPK29 感受非挥发性信息素, PPK28 感受水, 而在幼虫中 PPK11 和 PPK19 与盐感受有关 (Apostolopoulou *et al.*, 2015; Jaeger *et al.*, 2018; Scott, 2018)。果蝇成虫瞬时受体电位 TRPA1 (Transient receptor potential A1, TRPA1) 表达在苦味神经元内感受温度和亲电体 (Apostolopoulou *et al.*, 2015; Jaeger *et al.*, 2018; Scott, 2018; 杨科和王琛柱, 2023)。在果蝇幼虫化蛹前, TRP 参与介导幼虫对果糖的回避 (Apostolopoulou *et al.*, 2015)。

近几年来, 其它昆虫的味觉受体的功能研究也取得了一定进展。例如, 研究发现家蚕 *Bombyx mori* 的 GR66 调控其专性取食桑叶, 如果敲除家蚕的 GR66, 家蚕失去对桑叶选择专一性, 能够取食水果、谷物等多种食物 (Zhang *et al.*, 2019); 家蚕味觉受体 GR63 特异于桑椹中异槲皮素的探测 (Zhang *et al.*, 2022); GR34 能够影响小菜蛾 *Plutella xylostella* 对油菜素内酯的感受 (Yang *et al.*, 2020); 菜粉蝶 *Pieris rapae* 的 GR28 是菜粉蝶感受黑芥子苷的味觉受体, 能够特异性定位寄主植物 (Yang *et al.*, 2021); 褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 体内的 GR7 是一个糖受体, 能够参与蛋白质-糖的互作 (Ojha and Zhang, 2021); 在斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 中, 味觉受体 GR8 专门调节斜纹夜蛾对 D-果糖的摄取 (Liu *et al.*, 2019);

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的 GR180 受体可以特异感受苦味物质香豆素 (Chen *et al.*, 2022)。

研究表明饥饿对昆虫识别营养物质具有显著的影响。通常, 饥饿的昆虫对甜味物质反应更敏感, 而对苦味物质反应敏感性降低。饥饿的昆虫对苦味或低营养物质的忍耐性会降低, 且会适当或少量地进行苦味或低营养物质的取食 (Sih, 1980)。神经肽 NPF 和 sNPF 对饥饿状态下味觉感器反应特性的改变具有重要的调控作用 (Inagaki *et al.*, 2014)。饥饿的果蝇, NPF 表达增加, 促使多巴胺能神经元释放多巴胺, 通过作用于 GR5a 神经元中的多巴胺受体 (Dopamine receptor, DopEcR) 上, 从而增强 GR5a 神经元感受敏感性 (Marella *et al.*, 2012; Inagaki *et al.*, 2014; 黄一村等, 2015)。与 GR5a 神经元敏感性增强相反, 饥饿条件下, GR66a 神经元敏感性降低, 这变化由表达神经肽 sNPF 的神经元调控。如果沉默饥饿果蝇前脑外侧神经分泌细胞 (Lateral neurosecretory cells, LNCs) 的神经肽 sNPF, 则降低 GR66a 神经元对苦味物质的敏感性 (Inagaki *et al.*, 2014)。目前, 尚未发现 GR5a 神经元敏感性增强和 GR66a 神经元敏感性降低两者之间的联系。此外, 研究证明心侧体释放的 AKH 也可以降低 GR66a 神经元敏感性, AKH 可能通过 sNPF 调控 GR66a 神经元敏感性, 但目前尚无直接证据 (Inagaki *et al.*, 2014)。细胞体位于前脑腹外侧和颞神经节 (Gnathal ganglion, GNG; 之前被称为咽下神经节, Subesophageal ganglion, SOG) 背外侧的章鱼胺能神经元 (Ventrolateral cluster of octopaminergic neurons, OA-VLs) 投射到苦味受体神经元末端分布区域, 饥饿果蝇的 OA-VLs 电生理活性降低, 进而会抑制苦味神经元的反应 (LeDue *et al.*, 2016)。

4 昆虫对食物的摄取

通常昆虫取食行为包括口器伸展, 识别食物和摄取食物。昆虫初次摄取食物后, 口器内部味觉感器继续感知食物的性质, 从而决定是否持续摄取食物。表达味觉受体 GR43a 和 GR64e 的 8 个咽内 GRNs 可以感受摄入的糖类物质, 从而可

以延长口器摄取食物时间 (LeDue *et al.*, 2015)。而表达 GR33a 受体神经元背侧咽味觉神经元感受咖啡因, 从而抑制取食 (Choi *et al.*, 2016)。表达 IR60 的咽内味觉神经元可以限制昆虫对蔗糖的摄取 (Joseph *et al.*, 2017)。食物摄取由运动神经元控制。味觉运动神经元细胞体位于颞神经节外侧, 树突位于颞神经节内, 而轴突通过下唇神经或咽神经投射到口器肌肉 (McKellar *et al.*, 2020)。在颞神经节内具有 GRNs 和运动神经元的分支, 所以颞神经节是调控昆虫取食行为的感觉-运动中心 (Sensorimotor center)。

黑腹果蝇成虫取食行为包括喙伸展, 唇瓣展开, 食窦缩放和喙收回等一系列行为, 这些行为都由不同的运动神经元控制。在黑腹果蝇成虫颞神经节中, 研究人员鉴定到了 17 种类型的运动神经元 (McKellar *et al.*, 2020)。其中运动神经元 E49 是控制果蝇摄取糖类物质的重要神经元之一, 轴突分布在喙牵张肌上, 树突分布在颞神经节内。糖类物质刺激味觉感器时, E49 就表现出兴奋, 但利用苦味物质刺激时, E49 的兴奋反应则消失 (Gordon and Scott, 2009)。但运动神经元 E49 与 GR5a 和 GR66a 受体神经元都没有突触联系。同样, 苦味诱导喙收缩, 但苦味受体神经元并未与收缩运动神经元 MN1 的神经分支重合 (McKellar *et al.*, 2020)。这说明虽然颞神经节是感觉-运动中心, 但是在颞神经节内感觉神经元和运动神经元之间还有中间神经元参与信息的传递。

黑腹果蝇取食神经元 (Feeding neuron, Fdg) 就是一对颞神经节局域中间神经元, 细胞体位于颞神经节外侧, 神经分支分布在运动神经元支配区, 对称分布, 与 GR5a 受体神经元没有突触联系, 但能响应蔗糖信号刺激, 从而驱动昆虫取食。并且, 如果激活单侧 Fdg 神经元, 昆虫仍可取食, 但取食行为表现出左右不对称。Fdg 神经元只在饥饿状态下, 调控取食行为 (Flood *et al.*, 2013)。位于颞神经节内的 12 个乙酰胆碱能中间神经元可以选择性地接收来自咽内表达 GR43a 和 GR64a 的神经元信息, 并可以持续兴奋, 从而促使饥饿果蝇持续取食 (Yapici *et al.*, 2016)。甜味投射神经元 (Sweet gustatory projection neurons,

sGPNs) 是甜味感受的第二级神经元, 饥饿能够增强 sGPN 对蔗糖的反应。sGPN 细胞体位于颞神经节外侧, 神经元树突分布在 GR5a 受体神经元末端分布区, 而轴突投射到触角机械感受和运动中心 (Antennal mechanic and motor center, AMMC) 的前外侧区, 所以 sGPN 接收来自 GR5a 受体神经元蔗糖信息, 并传递到 AMMC 区参与调控喙的伸展 (Kain and Dahanukar, 2015)。4 个位于颞神经节的中间神经元 (Interoceptive subesophageal zone neurons, ISN) 表达 AKH 受体 AKHR 基因和 *Nanchung* 基因, 调控食物和水摄取的平衡 (Jourjine *et al.*, 2016)。Nanchung 为渗透压感器, 当果蝇饥饿时, AKH 高, ISN 兴奋, 促使果蝇摄取食物, 而饥渴时, 渗透压高, ISN 活性受到抑制, 而促进水的摄取。如果半饥饿时, 饥渴的果蝇减少食物摄取, 而增加水分摄取。这说明 ISN 可以调节食物和水摄取的平衡。

除了上述调控促进食物摄取的中间神经元, 颞神经节也具有一些抑制取食的神经元。一对苦味味觉中间神经元 (Bitter gustatory local interneuron, bGLN), 细胞体位于颞神经节前内侧, 神经元分支分布在颞神经节内, 与 GR66a 神经元有突触联系, 接收 GR66a 受体神经元的苦味信息, 抑制昆虫喙的伸展, 从而抑制取食 (Bohra *et al.*, 2018)。表达神经肽 Hugin 的前脑神经元 HuginPC 的神经分支投射到前脑, 能够接收 GR66a 受体神经元的苦味物质信息, 抑制昆虫取食 (Hückesfeld *et al.*, 2016)。4 个 GABA 能颞神经节下行神经元 (Descending subesophageal neurons group 1, DSOG1), 其细胞体位于颞神经节腹侧, 神经分支广泛分布在颞神经节内, 轴突投射到腹神经索, 能够抑制昆虫对食物和水地摄取, 但其抑制作用与食物质量和营养无关, 目的是防止食物过度摄入 (Pool *et al.*, 2014)。

5 调控昆虫取食行为的神经环路

综上所述, 从昆虫口器外部感器感受食物营养物质到摄取运动的调控, 需要信息输入神经元、中间神经元, 神经调控因子分泌神经元和运动神经元协同作用。这些神经元形成神经环路,

共同参与昆虫取食行为的调控。关于这方面的研究工作, 除黑腹果蝇外, 在其他昆虫种类上也有所进展。比如, 利用胞内记录和染色标记的方法, 揭示了棉铃虫幼虫颞神经节内具有对甜味和苦味信息进行处理的受体神经元、局域中间神经元、投射神经元和运动神经元 (Sun *et al.*, 2022)。在烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 和烟草天蛾 *Manduca sexta* 成虫颞神经节内也获得了感受外周味觉信息的中间神经元 (Kvello *et al.*, 2010; Reiter *et al.*, 2015)。单个神经元的明确为研究神经环路和功能奠定了重要基础。

昆虫味觉系统中不同级别的神经元是如何形成环路的? 研究味觉神经环路间的联系方式, 更有助于在突触水平研究单个神经元的调控功能和作用机理。跨突触染色标记技术是研究神经环路的重要方法, 利用跨突触染色技术研究发现 GR64f 神经元下游神经元包括局域中间神经元、投射神经元以及少数为下行投射腹神经元的下行神经元 (Talay *et al.*, 2017)。其中投射神经元包括内侧神经束、中间神经束和外侧束的颞神经节投射神经元, 神经元末端投射到脑内多个神经髓区域 (Talay *et al.*, 2017)。随着大数据分析技术的发展, 人们能够获得和分析海量、高分辨率的果蝇脑电子显微镜电镜 (Electron microscopy, EM) 图像。EM 图像集可清晰展示整个脑内每个神经元的神经纤维和突触, 使神经连接组分析成为现实, 为研究神经环路的提供了便利工具。基于 EM 图像数据, 发现果蝇幼虫味觉系统包括 349 个受体神经元, 262 个中间神经元和 60 个输出神经元。味觉感觉神经元主要来自口器外部, 咽和肠道, 而输出神经元主要为咽运动神经元, 肠道和内分泌系统神经元 (Miroshnikow *et al.*, 2018)。研究发现这些感觉输入神经元, 中间神经元和输出神经元的连接主要有以下几种特征: 第一, 感觉输入神经元直接到运动输出神经元, 这种联系方式也称为基础取食网络, 可实现快速响应, 包括直接控制食管收缩的咽运动神经元, 控制神经肽分泌的内分泌细胞, 以及调控肠道五羟色胺神经元; 第二, 几乎所有的感觉输入神经元都与肠道系统有联系。第三, 同一个输出神经

元同多种感觉输入神经元有直接突触联系；第四，输入到输出直接联系的通路，均同时具有经过中间神经元的连接情况；第五，一个输出神经元和一个输入神经元之间存在多个平行联系的中间神经元；第六，一个中间神经元可以将不同感觉输入神经元连接到同一个输出神经元上（Miroshnikow *et al.*, 2018）。这些不同连接方式有助于信号扩大或降噪、多种信号的整合及信号强度的调节。

与幼虫相比，成虫的味觉系统更为复杂，到目前，研究人员仅分析了唇瓣 GRNs 及其下游神经元的神经连接。基于分析黑腹果蝇成虫脑 EM 数据，鉴定了右侧唇瓣上 87 个受体神经元和左侧唇瓣上 57 个，并识别出每个受体神经元上面的突触，结果发现每个受体神经元上面平均具有 175 个前突触位点和 168 个后突触位点（Engert *et al.*, 2022）。不同受体神经元的突触数量不同。受体神经元形态聚类分析表明感受同种物质的受体神经元往往形态相似。进一步分析突触联系发现，同种类型的受体神经元间存在大量的突触联系，而不同类型的 GRNs 间仅有少数突触联系（Engert *et al.*, 2022）。这种联系方式与幼虫的类似，同种类型的受体神经元间的突触联系能够增加信号强度。

基于 EM 数据，研究人员进一步追踪构建了黑腹果蝇 17 个右侧唇瓣糖受体神经元的 15 个第二级味觉神经元，这些二级神经元均为局域中间神经元。功能研究表明这些二级神经元参与了调控喙的伸展行为。有些糖受体神经元的第二级味觉神经元对水和高盐信息有反应，而有些二级神经元，比如 G2N-1 和 Clavicle，在饥饿状态下，可增加喙的伸展（Shiu *et al.*, 2022）。这说明唇瓣糖受体神经元的第二级神经元同时也与其他受体神经元建立突触联系。苦味受体神经元的第二级神经元 Scapula 跟唇瓣糖受体神经通路的前运动神经元，也有突触联系。如果同时使用苦味和糖物质刺激，苦味信息则抑制前运动神经元从而抑制喙伸展，即抑制取食（Shiu *et al.*, 2022）。为了研究二级神经元与喙展运动神经元 MN9 的联系，研究人员跨突触追踪构建了黑腹果蝇的味

觉第三级神经元和前运动神经元（Premotor neuron）（Shiu *et al.*, 2022）。研究发现第三级神经元包括 Fdg 和一组下行神经元 Bract。但电生理记录发现 Fdg 对唇瓣的刺激没有响应，说明 Fdg 可能对咽内神经元刺激有反应，从而参与控制食物摄取行为（Shiu *et al.*, 2022）。

果蝇味觉连接组的构建揭示了连接果蝇的感觉输入到运动输出的信号传递通路，证明了在突触联系水平上分析神经元细胞间的相互作用，也揭示了在神经环路水平上各种行为调控的神经调节机制，甚至包括决定行为产生的神经机制。如果解析多种昆虫连接组，对理解动物的取食行为调控机制和演化，则更有帮助。

6 小结与展望

综上所述，以黑腹果蝇为模式的昆虫取食行为神经调控机制已获得长足发展。目前已研究表明，饥饿状态下，昆虫内部感器可感知到体内营养物质匮乏，从而促使脂肪体、心侧体及脑内分泌细胞释放相关神经肽和生物胺增加昆虫取食活动、增强外周嗅觉感受以定位食物、增强味觉感受以识别食物营养，同时降低对有毒物质敏感性以增加对食物的接受程度。味觉神经系统的中间神经元和运动神经元持续响应外周信号，控制昆虫持续摄取食物。但当饱腹后，体内营养物质增加，且肠道膨胀，进而促使脂肪体、心侧体及脑内分泌细胞释放调控停止取食的相关神经肽和生物胺，从而停止摄食。所以，昆虫外周信息输入神经元、中间神经元，神经活性物质分泌神经元和运动神经元形成协同作用的神经环路，共同参与昆虫取食行为的调控。在前期取得重大进展基础上，关于昆虫取食行为，以下几个方面仍需关注和研究：（1）除黑腹果蝇外，其他昆虫的味觉受体及其功能大部分未受到关注和研究，亟待广泛开展相关研究；（2）体内感受维生素、脂类和矿物质等营养元素的感器、受体和神经环路需要进一步鉴定和研究；（3）昆虫取食的目的就是为了发育和生殖，所以昆虫取食行为调控与发育和生殖状态之间关系及其关联机制有待深入研究。研究结果将为了了解昆虫取食行为提供了新

的视野, 并能够进一步为绿色防治害虫提供新思路和新理论。

参考文献 (References)

- Ai D, Dong CX, Yang B, Yu CH, Wang GR, 2022. A fructose receptor gene influences development and feed intake in *Helicoverpa armigera*. *Insect Science*, 29(4): 993–1005.
- Al Baki MA, Lee DW, Jung JK, Kim Y, 2019. Insulin-like peptides of the legume pod borer, *Maruca vitrata*, and their mediation effects on hemolymph trehalose level, larval development, and adult reproduction. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 100(2): e21524.
- Al-Anzi B, Armand E, Nagamei P, Olszewski M, Sapin V, Waters C, Zinn K, Wyman R, Benzer S, 2010. The leucokinin pathway and its neurons regulate meal size in *Drosophila*. *Current Biology*, 20(11): 969–978.
- Amir MB, Shi Y, Cao H, Ali MY, Ahmed MA, Smagghe G, Liu TX, 2022. Short neuropeptide F and its receptor regulate feeding behavior in pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). *Insects*, 13(3): 282.
- Apostolopoulou AA, Rist A, Thum AS, 2015. Taste processing in *Drosophila* larvae. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 9: 50.
- Aryal B, Dhakal S, Shrestha B, Lee Y, 2022. Molecular and neuronal mechanisms for amino acid taste perception in the *Drosophila* labellum. *Current Biology*, 32(6): 1–11.
- Ayub M, Hermiz M, Lange AB, Orchard I, 2020. SIFamide influences feeding in the chagas disease vector, *Rhodnius prolixus*. *Frontiers in Neuroscience*, 14: 134.
- Barberà M, Cañas-Cañas R, Martínez-Torres D, 2019. Insulin-like peptides involved in photoperiodism in the aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 112: 103185.
- Bestea L, Paoli M, Arrufat P, Ronsin B, Carcaud J, Sandoz JC, Velarde R, Giurfa M, de Brito Sanchez MG, 2021. The short neuropeptide F regulates appetitive but not aversive responsiveness in a social insect. *iScience*, 25(1): 103619.
- Bjordan M, Arquier N, Kniazeff J, Pin JP, Léopold P, 2014. Sensing of amino acids in a dopaminergic circuitry promotes rejection of an incomplete diet in *Drosophila*. *Cell*, 156(3): 510–521.
- Bohra AA, Kallman BR, Reichert H, VijayRaghavan K, 2018. Identification of a single pair of interneurons for bitter taste processing in the *Drosophila* brain. *Current Biology*, 28(6): 847–858.
- Buch S, Melcher C, Bauer M, Katzenberger J, Pankratz MJ, 2008. Opposing effects of dietary protein and sugar regulate a transcriptional target of *Drosophila* insulin-like peptide signaling. *Cell Metabolism*, 7(4): 321–332.
- Chen Y, Wang PC, Zhang SS, Yang J, Li GC, Huang LQ, Wang CZ, 2022. Functional analysis of a bitter gustatory receptor highly expressed in the larval maxillary galea of *Helicoverpa armigera*. *PLoS Genetics*, 18(10): e1010455.
- Choi J, van Giesen L, Choi MS, Kang KJ, Sprecher SG, Kwon JY, 2016. A pair of pharyngeal gustatory receptor neurons regulates caffeine-dependent ingestion in *Drosophila* larvae. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 10: 181.
- Christ P, Hill SR, Schachtner J, Hauser F, Ignell R, 2018. Functional characterization of the dual allatostatin-A receptors in mosquitoes. *Peptides*, 99: 44–55.
- Colombani J, Raisin S, Pantalacci S, Radimerski T, Montagne J, Léopold P, 2003. A nutrient sensor mechanism controls *Drosophila* growth. *Cell*, 114(6): 739–749.
- Das Chakraborty S, Sachse S, 2021. Olfactory processing in the lateral horn of *Drosophila*. *Cell and Tissue Research*, 383(1): 113–123.
- de Brito Sanchez G, Expósito Muñoz A, Chen L, Huang W, Su S, Giurfa M, 2021. Adipokinetic hormone (AKH), energy budget and their effect on feeding and gustatory processes of foraging honey bees. *Scientific Reports*, 11(1): 18311.
- Dus M, Ai MR, Suh GSB, 2013. Taste-independent nutrient selection is mediated by a brain-specific Na⁺/solute cotransporter in *Drosophila*. *Nature Neuroscience*, 16(5): 526–528.
- Dus M, Lai JS, Gunapala KM, Min S, Tayler TD, Hergarden AC, Geraud E, Joseph CM, Suh GS, 2015. Nutrient sensor in the brain directs the action of the brain-gut axis in *Drosophila*. *Neuron*, 87(1): 139–151.
- Engert S, Sterne GR, Bock DD, Scott K, 2022. *Drosophila* gustatory projections are segregated by taste modality and connectivity. *eLife*, 11: e78110.
- Fabian B, Sachse S, 2023. Experience-dependent plasticity in the olfactory system of *Drosophila melanogaster* and other insects. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 17: 1130091.
- Flood TF, Iguchi S, Gorczyca M, White B, Ito K, Yoshihara M, 2013. A single pair of interneurons commands the *Drosophila* feeding motor program. *Nature*, 499(7456): 83–87.
- Galizia CG, Rössler W, 2010. Parallel olfactory systems in insects: Anatomy and function. *Annual Review of Entomology*, 55: 399–420.
- Géminard C, Rulifson EJ, Léopold P, 2009. Remote control of insulin secretion by fat cells in *Drosophila*. *Cell Metabolism*, 10(3): 199–207.
- Gordon MD, Scott K, 2009. Motor control in a *Drosophila* taste circuit. *Neuron*, 61(3): 373–384.
- Guo D, Zhang YJ, Zhang S, Li J, Guo C, Pan YF, Zhang N, Liu CX, Jia YL, Li CY, Ma JY, Nässel DR, Gao CF, Wu SF, 2021. Cholecystokinin-like peptide mediates satiety by inhibiting sugar attraction. *PLoS Genetics*, 17(8): e1009724.
- Hallam E, Ho MG, Carlson J, 2004. The molecular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna. *Cell*, 117(7): 965–979.
- Hansson BS, Stensmyr MC, 2011. Evolution of insect olfaction.

- Neuron*, 72(5): 698–711.
- Hasebe M, Shiga S, 2021. Immunoreactive response of plast-MIPs to fasting and their functional role in the reduction of hemolymph reducing sugars in the brown-winged green bug, *Plautia stali*. *Zoology Science*, 38(4): 332–342.
- Hergarden AC, Tayler TD, Anderson DJ, 2012. Allatostatin-A neurons inhibit feeding behavior in adult *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(10): 3967–3972.
- Heuer CM, Binzer M, Schachtner J, 2012. SIFamide in the brain of the sphinx moth, *Manduca sexta*. *Acta Biologica Hungarica*, 63(Suppl. 2): 48–57.
- Huang YC, Shi M, Chen XX, 2015. Advances in the research on the insect neuropeptide F. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(6): 1315–1325. [黄一村, 时敏, 陈学新, 2015. 昆虫神经肽 F 的研究进展. 应用昆虫学报, 52(6): 1315–1325.]
- Hückesfeld S, Peters M, Pankratz MJ, 2016. Central relay of bitter taste to the protocerebrum by peptidergic interneurons in the *Drosophila* brain. *Nature Communications*, 7: 12796.
- Inagaki HK, Panse KM, Anderson DJ, 2014. Independent, reciprocal neuromodulatory control of sweet and bitter taste sensitivity during starvation in *Drosophila*. *Neuron*, 84(4): 806–820.
- Jaeger AH, Stanley M, Weiss ZF, Musso PY, Chan RC, Zhang H, Feldman-Kiss D, Gordon MD, 2018. A complex peripheral code for salt taste in *Drosophila*. *eLife* 7: e37167.
- Jiang HB, Gui SH, Xu L, Pei YX, Smagghe G, Wang JJ, 2017. The short neuropeptide F modulates olfactory sensitivity of *Bactrocera dorsalis* upon starvation. *Journal of Insect Physiology*, 99: 78–85.
- Joseph RM, Sun JS, Tam E, Carlson JR, 2017. A receptor and neuron that activate a circuit limiting sucrose consumption. *eLife*, 6: e24992.
- Jourjine N, Mullaney BC, Mann K, Scott K, 2016. Coupled sensing of hunger and thirst signals balances sugar and water consumption. *Cell*, 166(4): 855–866.
- Kain P, Dahanukar A, 2015. Secondary taste neurons that convey sweet taste and starvation in the *Drosophila* brain. *Neuron*, 85(4): 819–832.
- Kohyama-Koganeya A, Kim YJ, Miura M, Hirabayashi Y, 2008. A *Drosophila* orphan G protein coupled receptor BOSS functions as a glucose responding receptor: Loss of boss causes abnormal energy metabolism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(40): 15328–15333.
- Ko KI, Root CM, Lindsay SA, Zaninovich OA, Shepherd AK, Wasserman SA, Kim SM, Wang JW, 2015. Starvation promotes concerted modulation of appetitive olfactory behavior via parallel neuromodulatory circuits. *eLife*, 4: e08298.
- Kubrak OI, Lushchak OV, Zandawala M, Naßel DR, 2016. Systemic corazonin signalling modulates stress responses and metabolism in *Drosophila*. *Open Biology*, 6(11): 160152.
- Kvella P, Jørgensen K, Mustaparta H, 2010. Central gustatory neurons integrate taste quality information from four appendages in the moth *Heliothis virescens*. *Journal of Neurophysiology*, 103(6): 2965–2981.
- LeDue EE, Chen YC, Jung AY, Dahanukar A, Gordon MD, 2015. Pharyngeal sense organs drive robust sugar consumption in *Drosophila*. *Nature Communications*, 6: 6667.
- LeDue EE, Mann K, Koch E, Chu B, Dakin R, Gordon MD, 2016. Starvation-induced depotentiation of bitter taste in *Drosophila*. *Current Biology*, 26(21): 2854–2861.
- Lin S, Senapati B, Tsao CH, 2019. Neural basis of hunger-driven behaviour in *Drosophila*. *Open Biology*, 9(3): 180259.
- Liu B, Fu D, Ning H, Tang M, Chen H, 2021. Identification of the short neuropeptide F and short neuropeptide F receptor genes and their roles of food intake in *Dendroctonus armandi*. *Insects*, 12(9): 844.
- Liu XL, Yan Q, Yang YL, Hou W, Miao CL, Peng YC, Dong SL, 2019. A gustatory receptor GR8 tunes specifically to D-fructose in the common cutworm *Spodoptera litura*. *Insects*, 10(9): 272.
- Maier GL, Komarov N, Meyenhofer F, Kwon JY, Sprecher SG, 2021. Taste sensing and sugar detection mechanisms in *Drosophila* larval primary taste center. *eLife*, 10: e67844.
- Marella S, Mann K, Scott K, 2012. Dopaminergic modulation of sucrose acceptance behavior in *Drosophila*. *Neuron*, 73(5): 941–950.
- McKellar CE, Siwanowicz I, Dickson BJ, Simpson JH, 2020. Controlling motor neurons of every muscle for fly proboscis reaching. *eLife*, 9: e54978.
- Min S, Chae HS, Jang YH, Chio S, Lee S, Jeong YT, Jone WD, Moon SJ, Kim YJ, Chung J, 2016. Identification of a peptidergic pathway critical to satiety responses in *Drosophila*. *Current Biology*, 26(6): 814–820.
- Miroschnikow A, Schlegel P, Schoofs A, Hueckesfeld S, Li F, Schneider-Mizell CM, Fetter RD, Truman JW, Cardona A, Pankratz MJ, 2018. Convergence of monosynaptic and polysynaptic sensory paths onto common motor outputs in a *Drosophila* feeding connectome. *eLife*, 7: e40247.
- Miyamoto T, Slone J, Song X, Amrein H, 2012. A fructose receptor functions as a nutrient sensor in the *Drosophila* brain. *Cell*, 151(5): 1113–1125.
- Nelson JM, Saunders CJ, Johnson EC, 2021. The intrinsic nutrient sensing adipokinetic hormone producing cells function in modulation of metabolism, activity, and stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(14): 7515.
- Ngo HB, Melo MR, Layfield S, Connelly AA, Bassi JK, Xie L, Menuet C, McDougall SJ, Bathgate RAD, Allen AM, 2020. A chemogenetic tool that enables functional neural circuit analysis. *Cell Reports*, 32(11): 108139.
- Oh Y, Lai JS, Min S, Huang H, Liberles SF, Ryoo HD, Suh GSB,

2021. Periphery signals generated by Piezo-mediated stomach stretch and Neuromedin-mediated glucose load regulate the *Drosophila* brain nutrient sensor. *Neuron*, 109(12): 1979–1995.
- Ojha A, Zhang W, 2021. Characterization of gustatory receptor 7 in the brown planthopper reveals functional versatility. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 132: 103567.
- Park JY, Dus M, Kim S, Abu F, Kanai MJ, Rudy B, Suh GSB, 2016. *Drosophila* SLC5A11 mediates hunger by regulating K⁺ channel activity. *Current Biology*, 26(15): 1965–1974.
- Pool AH, Kvello P, Mann K, Cheung SK, Gordon MD, Wang L, Scott K, 2014. Four GABAergic interneurons impose feeding restraint in *Drosophila*. *Neuron*, 83(1): 164–177.
- Pool AH, Scott K, 2014. Feeding regulation in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology*, 29: 57–63.
- Rajan A, Perrimon N, 2012. *Drosophila* cytokine unpaired 2 regulates physiological homeostasis by remotely controlling insulin secretion. *Cell*, 151(1): 123–137.
- Reiter S, Rodriguez CC, Sun K, Stopfer M, 2015. Spatiotemporal coding of individual chemicals by the gustatory system. *Journal of Neuroscience*, 35(35): 12309–12321.
- Sachse S, Beshel J, 2016. The good, the bad, and the hungry: How the central brain codes odor valence to facilitate food approach in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology*, 40: 53–58.
- Scott K, 2018. Gustatory processing in *Drosophila melanogaster*. *Annual Review of Entomology*, 63: 15–30.
- Shahid S, Shi Y, Yang C, Li J, Ali MY, Smaghe G, Liu TX, 2021. CCHamide2-receptor regulates feeding behavior in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Peptides*, 143: 70596.
- Shiu PK, Stern GR, Engert S, Dickson BJ, Scott K, 2022. Taste quality and hunger interactions in a feeding sensorimotor circuit. *eLife*, 11: e79887.
- Sih A, 1980. Optimal behavior: Can foragers balance two conflicting demands? *Science*, 210(4473): 1041–1043.
- Sun LL, Liu XL, Wang YN, Berg BG, Xie GY, Chen WB, Liu Y, Wang GR, Zhao XC, Tang QB, 2022. Neuronal architecture and functional mapping of the taste center of larval *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Science*, 29(3): 730–748.
- Talay M, Richman EB, Snell NJ, Hartmann GG, Fisher JD, Sorkac A, Santoyo JF, Chou-Freed C, Nair N, Johnson M, Szymanski JR, Barnea G, 2017. Transsynaptic mapping of second-order taste neurons in flies by trans-Tango. *Neuron*, 96(4): 783–795.
- Tan S, Li A, Wang Y, Shi W, 2019. Role of the neuropeptide F1 in regulating the appetite for food in *Locusta migratoria*. *Pest Management Science*, 75(5): 1304–1309.
- van Wielendaele P, Dillen S, Zels S, Badisco L, Vanden Broeck J, 2013. Regulation of feeding by neuropeptide F in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(1): 102–114.
- Wang GH, Wang LM, 2019. Recent advances in the neural regulation of feeding behavior in adult *Drosophila*. *Journal of Zhejiang University-Science B*, 20(7): 541–549.
- Wu Q, Zhao Z, Shen P, 2005. Regulation of aversion to noxious food by *Drosophila* neuropeptide Y- and insulin-like systems. *Nature Neuroscience*, 8(10): 1350–1355.
- Yang J, Guo H, Jiang NJ, Tang R, Li GC, Huang LQ, van Loon JJ, Wang CZ, 2021. Identification of a gustatory receptor tuned to sinigrin in the cabbage butterfly *Pieris rapae*. *PLoS Genetics*, 17(7): e1009527.
- Yang K, Gong XL, Li GC, Huang LQ, Ning C, Wang CZ, 2020. A gustatory receptor tuned to the steroid plant hormone brassinolide in *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *eLife*, 9: e64114.
- Yang K, Wang CZ, 2023. Research progress in insect gustatory research and application of related principles in pest control. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(2): 486–498. [杨科, 王琛柱, 2023. 昆虫味觉研究进展及相关原理在害虫防治中的应用. *应用昆虫学报*, 60(2): 486–498.]
- Yao Z, Scott K, 2022. Serotonergic neurons translate taste detection into internal nutrient regulation. *Neuron*, 110(6): 1036–1050, e7.
- Yapici N, Cohn R, Schusterreiter C, Ruta V, Vosshall LB, 2016. A taste circuit that regulates ingestion by integrating food and hunger signals. *Cell*, 165(3): 715–729.
- Yu Y, Huang R, Ye J, Zhang V, Wu C, Cheng G, Jia J, Wang L, 2016. Regulation of starvation-induced hyperactivity by insulin and glucagon signaling in adult *Drosophila*. *eLife*, 5: e15693.
- Zhan YP, Liu L, Zhu Y, 2016. Taotie neurons regulate appetite in *Drosophila*. *Nature Communications*, 7: 13633.
- Zhang SY, Tang JQ, Li YF, Li D, Chen G, Chen L, Yang Z, He NJ, 2022. The silkworm gustatory receptor BmGr63 is dedicated to the detection of isoquercetin in mulberry. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 289(1985): 20221427.
- Zhang ZJ, Zhang SS, Liu BY, Ji DF, Liu XJ, Li MW, Bai H, Palli SR, Wang CZ, Tan AJ, 2019. A determining factor for insect feeding preference in the silkworm, *Bombyx mori*. *PloS Biology*, 17(2): e3000162.
- Zhao XC, Zhai Q, Wang GR, 2015. The structure of the antennal lobe in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58(2): 190–209. [赵新成, 翟卿, 王桂荣, 2015. 昆虫触角叶的结构. *昆虫学报*, 58(2): 190–209.]
- Zhang XX, Wang GR, 2020. Advances in the research on the identification and function of ionotropic receptors in insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(5): 1046–1055. [张夏瑄, 王桂荣, 2020. 昆虫离子型受体的鉴定及功能研究进展. *应用昆虫学报*, 57(5): 1046–1055.]
- Zhu Z, Tsuchimoto M, Nagata S, 2022. CCHamide-2 signaling regulates food intake and metabolism in *Gryllus bimaculatus*. *Insects*, 13(4): 324.