

昆虫味觉研究进展及相关原理 在害虫防治中的应用*

杨 科** 王琛柱***

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

摘 要 味觉在昆虫取食和产卵选择中发挥重要作用, 而昆虫的味觉感受主要依赖于味觉感官中表达的味觉受体 (Gustatory receptors)。很多化合物能引起昆虫的味觉反应, 在行为上表现为喜好或厌恶, 在选择压力下昆虫的味觉还可能发生改变。本文介绍昆虫味觉受体功能研究的新技术和新方法, 综述了昆虫糖受体和苦味受体功能的研究进展, 探讨了昆虫取食 (或产卵) 阻碍素和刺激素在害虫防治中的应用潜力。深刻理解昆虫的味觉感受机制, 不仅有助于开发新型昆虫行为调节物, 设计以味觉受体为潜在靶标的害虫绿色防控技术, 还在昆虫行为抗药性治理, 合理规划作物种植体系及品种选育等方面具有重要意义。

关键词 味觉受体; 功能分析; 阻碍素; 刺激素; 行为调控

Progress in insect gustatory research and the application of related principles to pest control

YANG Ke** WANG Chen-Zhu***

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

Abstract Taste perception plays an important role in insect feeding and oviposition preferences. Gustatory receptors (GRs) are expressed in the dendrites of insect gustatory sensory neurons. Many compounds induce the taste responses of insects, which are expressed behaviorally as either preference or aversion. These gustatory responses may change under selection pressure. This paper introduces new techniques and methods for studying the function of insect GRs, and reviews progress in research on the functional analysis of sugar GRs and bitter GRs. It also discusses the potential application of feeding, or oviposition, deterrents and stimulants in pest control. Better understanding of the taste sensing mechanisms of insects can not only help develop new insect behavioral modulators and design new insecticides targeting GRs, but also has application for the management of insect behavioral resistance, the rational planning of cropping systems and the development of insect-resistant crops.

Key words gustatory receptor; functional analysis; deterrent; stimulant; behavioral regulation

昆虫是生物界中种类和数量最大的类群。经过长期的演化, 昆虫实现了对周围环境及自身生理状态的感受和监测, 完成取食、交配、产卵等一系列重要的行为和生理活动, 其中化学感受包括嗅觉和味觉起重要作用 (Vosshall and Stocker,

2007)。一般认为, 昆虫的嗅觉系统主要在较远距离对目标进行探测的功能, 如搜寻配偶和寄主等方面; 味觉系统则在对目标的近距离精确识别中起关键作用, 通过整合多种类型的味觉信号, 最终决定是选择还是放弃等不同的行为反应, 特

*资助项目 Supported projects: 北京市自然科学基金青年项目 (6224062); 国家自然科学基金项目 (31830088, 32130090)

**第一作者 First author, E-mail: yangke@ioz.ac.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: czwang@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2022-12-07; 接受日期 Accepted: 2023-01-27

别在对寄主的识别方面发挥了重要的作用 (Liman *et al.*, 2014)。相对于昆虫嗅觉感受的研究, 昆虫味觉感受的研究相对较少。近年来, 随着高通量测序技术及遗传操作技术的发展, 昆虫的基因组数据及转录组数据日益完备, 对味觉受体功能的研究手段日益丰富和高效, 在害虫治理方面的应用潜力越来越突出 (Xu, 2020)。本文将对味觉受体的功能研究进展作一综述, 并就利用昆虫味觉感受原理进行害虫防治作出展望。

1 昆虫的味觉系统

1.1 昆虫的味觉器官和味觉感器

昆虫由多种味觉器官来感受外界环境中的味觉信息。昆虫具有味觉功能的器官很多, 主要有口器、触角、胸足、翅和产卵器等 (Vosshall and Stocker, 2007; Agnihotri *et al.*, 2016)。跗节、口器和触角一般在幼虫和成虫的取食选择中发挥重要作用。例如, 下颚割除前后, 烟青虫 *Helicoverpa assulta* 的取食量有明显差异, 对原来不喜取食的棉花和番茄的食量有明显增加 (汤德良, 1999)。当摘除大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 幼虫的下颚后, 大菜粉蝶依然保持对蔗糖的行为学反应 (Blom, 1978)。当对烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫全部已知味觉感受器官进行摘除后, 昆虫不再能够识别寄主与非寄主植物 (De Boer and Hanson, 1987)。当切除小菜蛾 *Plutella xylostella* 的触角和前足跗节后, 小菜蛾失去了对水蓼二醛 (Polygodial) 和印楝素制剂 Margosan-O 的产卵忌避反应 (Qiu *et al.*, 1998)。

昆虫的味觉器官上分布有多种味觉感器。味觉感器是感受味觉物质的基本功能单位, 根据形态可分为刺型、栓锥型及腔锥形等类型。典型的味觉感器四周没有开孔仅在整个感器的末端有一个小孔 (Stocker, 1994)。对鳞翅目幼虫而言, 其一对下颚的外颚叶上有 2 对栓锥感器, 其中位于内侧的 1 对称为中栓锥感器, 位于外侧的 1 对称为侧栓锥感器, 在幼虫取食过程中发挥重要的味觉感受功能 (钦俊德, 2003)。而鳞翅目昆虫的成虫, 味觉感器以刺型感器为主 (Chapman,

2003)。一般而言, 典型的味觉感器内包含有 4 个味觉感觉神经元 (Gustatory sensory neurons, GSN) 和 1 个机械感觉神经元。4 个 GSN 分别感受糖类甜味物质、苦味及高浓度的盐类物质、水以及低浓度的盐类物质。近年研究表明, 可根据所感受化合物的不同, 分为糖、糖醇、氨基酸、苦味、盐类、酸类、脂类和水等不同的 GSN (Schoonhoven and van Loon, 2002; Joseph and Carlson, 2015)。

1.2 昆虫味觉感受相关的受体

当味觉化合物与味觉感器接触后, 味觉化合物分子通过感器末端的小孔进入感器内, 昆虫 GSN 的树突中表达味觉感受相关蛋白, 实现对不同味觉化合物的特异性识别。在这一过程中, 主要以味觉受体 (Gustatory receptors, GR) 参与对不同味觉信号的感受, 除此之外, 还有其他类型的受体也在昆虫的味觉感受过程中起作用, 包括离子型受体 (Iontropic receptors, IR)、PPK 受体 (Pickpocket, PPK) 和 TRP 受体 (Transient receptor potential, TRP) 等 (Joseph and Carlson, 2015)。

1.2.1 味觉受体 昆虫的味觉受体 (Gustatory receptors, GRs) 是一类具有 7 次跨膜结构的膜蛋白, 单个 GR 或由多个 GRs 形成跨膜复合体而起作用 (Robertson *et al.*, 2003)。昆虫的 GRs 可特异性识别味觉分子, 打开离子通道, 把神经冲动传至咽下神经节 (Subesophageal ganglion, SOG) 等更高级味觉中心处理, 最终完成对特定化合物的识别, 使昆虫产生取食、忌避及解毒等多种行为和生理反应 (Scott, 2018)。

Clyne 等 (2000) 在黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的味觉器官——唇瓣中鉴定到了 19 个基因, 这些基因特异性在味觉组织中表达, 最终认定这些基因为黑腹果蝇的 GRs。这是 GR 在昆虫中的首次报道, 随后越来越多的昆虫 GR 序列被鉴定。特别是近年来, 随着转录组测序技术的应用, 鳞翅目昆虫中鉴定的 GR 尤为突出。帝王蝶 *Danaus plexippus* 鉴定有 33 个 GR (Zhan *et al.*, 2011), 红带袖蝶 *Heliconius melpomene*

有 73 个 (Briscoe *et al.*, 2013), 家蚕 *Bombyx mori* 有 76 个 (Guo *et al.*, 2017), 烟草天蛾 *M. sexta* 有 45 个 (Kanost *et al.*, 2016); 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 有 197 个 (Xu *et al.*, 2016); 斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 有 237 个 (Cheng *et al.*, 2017), 小菜蛾有 67 个 (Yang *et al.*, 2020)。整体而言, 食性较广的昆虫 GR 有扩张的趋势, 不同昆虫的 GR 序列一致性较低 (Clyne *et al.*, 2000)。

1.2.2 离子型受体 昆虫的离子型受体 (Ionotropic receptor, IR) 最初由黑腹果蝇的离子型谷氨酸受体 (Ionotropic glutamate receptor, iGluR) 中分离出来。传统认为, IR 表达于特定的离子型受体神经元中, 且该类型的神经元中往往并不表达 OR 和 GR (Benton *et al.*, 2009)。对昆虫 IR 的研究以黑腹果蝇为主, 研究认为 IR 也参与了昆虫的多种味觉感受功能。例如, 黑腹果蝇 IR76b 在感受低浓度的钠盐中发挥重要作用 (Zhang *et al.*, 2013); 黑腹果蝇 IR25a、IR76b 以及 IR56d 参与感受脂肪酸 (Ahn *et al.*, 2017; Brown *et al.*, 2021); 黑腹果蝇 IR7a 参与感受乙酸 (Rimal *et al.*, 2019); 黑腹果蝇 IR25a 和 IR76b 在味觉感受酸的过程中发挥重要作用, 在黑腹果蝇偏好于含有酸类物质表面进行产卵具有重要意义 (Chen and Amrein, 2017); 黑腹果蝇的 IR52c 和 IR52d 在黑腹果蝇雄虫味觉感受雌虫信息素方面发挥重要作用 (Koh *et al.*, 2014)。在烟草天蛾中, IR8a 参与对多种酸的感受 (Zhang *et al.*, 2019a)。整体而言, IR 在对酸类、胺类、盐类等味觉化合物的感受中发挥了重要的作用。近年来的研究表明, 在埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 中, 大量存在 IR 和 OR 共表达于同一神经元的情况 (Herre *et al.*, 2022), 这使埃及伊蚊在嗅觉感受方面具有更强的感受能力以及更大的感受范围。那么, 在昆虫的味觉感受方面, 是否存在 IR 与 GR 共表达的情况? 这值得进一步研究。

1.2.3 PPK 受体 昆虫的 Pickpocket (PPK) 属于变性蛋白/上皮钠离子通道 (DEG/ENaC) 蛋白家族, 相关的功能研究以黑腹果蝇为主。黑腹果蝇的 PPK11 和 PPK19 参与黑腹果蝇幼虫对低

浓度钠盐和钾盐的感受 (Liu *et al.*, 2003), 而黑腹果蝇 PPK19 则参与感受高浓度钠盐 (Alves *et al.*, 2014); 黑腹果蝇 PPK28 参与对水的感受 (Chen *et al.*, 2010)。在埃及伊蚊中, PPK301 参与对水和低浓度盐的感受 (Matthews *et al.*, 2019)。可见, PPK 类基因在昆虫感受盐和水的过程中发挥了重要的作用。

1.2.4 TRP 受体 TRP 类基因是一个非常大的基因家族, 它最初在哺乳动物中报道了对冷的感受 (Story *et al.*, 2003)。TRP 类基因在物种间的保守性很强, 昆虫中的 TRP 类基因与哺乳动物的 TRP 类基因在功能上有较大的相似性。在黑腹果蝇的研究中发现, TRPA1 参与感受苦味物质马兜铃酸, 但并不参与感受咖啡因等其他苦味物质 (Kim *et al.*, 2010), 此外 TRPA1 还参与感受细菌的脂多糖 (Soldano *et al.*, 2016)。在烟草天蛾中, TRPA1 也参与感受马兜铃酸 (Afroz *et al.*, 2013)。这些结果表明 TRP 类基因在昆虫的味觉感受中发挥了一定的作用, 但还有待深入研究。

1.2.5 其他类型的味觉受体 近年来, 研究发现越来越多的其他基因家族参与昆虫的味觉感受。例如, 黑腹果蝇中有一类视蛋白 (Opsins) 基因, 参与了黑腹果蝇对低浓度马兜铃酸的味觉感受 (Leung *et al.*, 2020); 黑腹果蝇 Otopetrin 基因家族的 Otopetrin-like a (OtopLa), 在味觉上决定了黑腹果蝇对低浓度酸的感受及偏好行为 (Mi *et al.*, 2021)。显然, 对昆虫味觉外周感受机制的研究, 不应局限于味觉受体 GR, 还应注意联系对其他类型及未知类型的味觉受体功能的挖掘和探索。

1.3 昆虫的味觉通路

昆虫的味觉通路主要包括在外周感器内对味觉刺激的感受和中枢神经系统对出入信号的处理、整合和识别。如前所述, 外周的味觉感受主要由 GSN 来完成。外周信号多传入 SOG 和后脑, 部分位于成虫的产卵器、翅上和足上少量的神经元则会投射到胸腺 (Marella *et al.*, 2006;

Freeman and Dahanukar, 2015)。以 SOG 区为代表的昆虫中枢神经系统的第一级味觉中心, 可对传入的味觉信号进行初步整合, 然后传至更高级的神经中枢 (Freeman and Dahanukar, 2015)。更高级的神经中枢进一步整合各种外来信号, 最终作出行为或生理反应, 从而完成整个味觉通路。不同特性的 GSN 可对不同类型的味觉物质起反应, 经过中枢的味觉中心的处理后引起昆虫的行为反应。

根据中枢神经处理不同外周传入信号的方式, 可将昆虫的味觉编码分为 2 种主要模式: 标记线路模式 (Labelled-line pattern) 和交叉纤维模式 (Across-fiber pattern)。标记线路模式指响应一种或少数几种特定化合物的特定 GSN 被激活后, 神经信号采用单独的标志线路对信号向更高级神经中枢进行投射, 最终在决定昆虫是否取食或产卵过程中发挥关键作用的味觉信息编码模式。交叉纤维模式是指一些中枢味觉神经元可以同时处理多种味觉种类的信号, 经过整合后再输出行为。交叉纤维模式体现了昆虫可以在外周感受层面对味觉信号进行初步的整合, 再向中枢信号进行投射。例如, 黑腹果蝇的苦味神经元中可能表达了大量的苦味受体, 不同的苦味受体具有不同的苦味物质调谐谱, 多样的苦味受体的共同表达, 使得黑腹果蝇拥有对多种不同类型苦味物质的感受功能, 最后产生类似的厌恶反应 (图 1) (Freeman and Dahanukar, 2015)。

2 昆虫味觉受体功能的研究进展

2.1 昆虫味觉受体的功能分析方法

研究昆虫味觉受体的功能的方法, 总体上可分为在体实验和异位表达实验两种。在体实验的方法主要是利用 CRISPR/Cas9 等多种遗传操作方法, 构建特定 GR 的缺陷品系, 或利用 RNAi 等方法敲低特定 GR 的表达, 再以电生理的方法和行为学的方法检测目标基因缺失或表达降低后, 在电生理反应和行为反应上发生的变化。

近年来, 利用黑腹果蝇异位表达系统研究多种昆虫的味觉受体, 方法日渐成熟。例如, 将菜

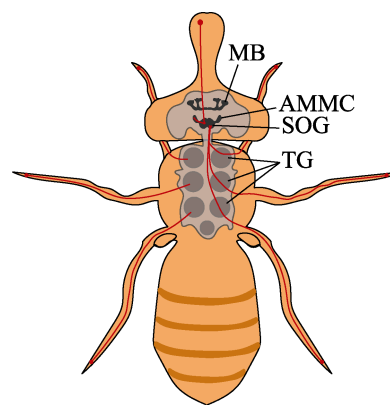


图 1 黑腹果蝇成虫的味觉感受通路
(引自 Freeman and Dahanukar, 2015)

Fig. 1 Elements of taste circuits in the adult fly
(drafted from Freeman and Dahanukar, 2015)

以线标出味觉神经元从味觉传感器到食道下神经节 (SOG) 的投射, 以及从跗节到胸神经节 (TG) 至 SOG 的投射。MB: 蘑菇体; AMMC: 触角机械感觉运动中心; SOG: 食道下神经节; TG: 胸神经节。

Schematic of taste circuits indicate projections of taste neurons from the proboscis to the subesophageal ganglion (SOG) and those from tarsi to the thoracic ganglia (TG) and the SOG.

MB: Mushroom bodies; AMMC: Antennal mechanosensory motor center; SOG: Subesophageal ganglion; TG: Thoracic ganglia.

粉蝶 *Pieris rapae* 的一个苦味受体 *PrapGr28* 基因异源表达在黑腹果蝇 L-型感器内表达糖受体 Gr5a 的 GSN 中, 成功赋予了黑腹果蝇 L-型感器对黑芥子苷 (Sinigrin) 的敏感性, 从而证明了 *PrapGr28* 是菜粉蝶感受黑芥子苷的受体 (Yang *et al.*, 2021)。利用在体实验对昆虫的 GR 功能进行研究, 所得结果更接近昆虫实际生理状态, 是当前研究昆虫 GR 功能的新趋势。

异位表达鉴定 GR 功能还有多种选择, 如以 HEK293 细胞系来表达 GR, 再以膜片钳 (Patch-clamp) 来检测 GR 的功能, 或以非洲爪蛙 *Xenopus laevis* 卵母细胞表达系统来表达 GR, 再以双电极电压钳 (Two-electrode voltage clamp recording) 检测 GR 的功能 (Sato *et al.*, 2011)。整体而言, HEK293 细胞系表达系统与爪蛙卵母细胞表达系统研究 GR, 结果能相互印证, 这 2 种表达系统都是研究 GR 功能的好方法 (Yang *et al.*, 2021)。

上述方法各有其优点和缺点,采取多种方法研究,相互印证结果是比较好的选择;要对基因的功能下结论,通过综合运用异位表达方法和基因编辑技术进行鉴定是很必要的。

2.2 昆虫糖受体的功能研究

昆虫糖受体的功能鉴定多见于对黑腹果蝇的研究。Dahanukar 等 (2001) 在黑腹果蝇中构建的 Gr5a 缺陷品系,经检测后发现该品系对海藻糖 (Trehalose) 的电生理和行为反应完全消失,而对蔗糖 (Sucrose) 的反应则没有影响,这一结果表明黑腹果蝇的 Gr5a 参与对海藻糖的感受,但并不参与对蔗糖的感受。后来,研究发现黑腹果蝇 DmelGr64a 参与对蔗糖和麦芽三糖 (Maltotriose) 的感受 (Dahanukar *et al.*, 2007; Jiao *et al.*, 2007)。Jiao 等 (2008) 发现,黑腹果蝇 DmelGr64f 可与 DmelGr5a 结合共同感受海藻糖, DmelGr64f 还可与 DmelGr64a 结合共同感受蔗糖。这一结果表明,黑腹果蝇对蔗糖等糖类物质需要多个 GR 协同起来发挥功能。Fujii 等 (2015) 发现,黑腹果蝇对糖敏感的感器中有不同的糖受体 (Gr5a、Gr61a、Gr64a、Gr64b、Gr64c、Gr64d、Gr64e 和 Gr64f) 组合表达。这些糖受体都具有重要的功能,它们以不同的组合形式表达于黑腹果蝇不同类型的糖感器中,实现对多种糖的感受。研究还发现 DmelGr64a 在黑腹果蝇唇瓣中并没有表达,而 DmelGr64a 突变型黑腹果蝇唇瓣中的味觉感器,依然可以感受蔗糖。这表明在黑腹果蝇中还存在不依赖蔗糖受体 DmelGr64a 的感受蔗糖的通路。在意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 中,共表达 AmelGr1 和 AmelGr2 的爪蛙卵母细胞对蔗糖有反应,而单独表达 AmelGr1 或 AmelGr2 则对蔗糖没有反应 (Jung *et al.*, 2015)。在螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* 中,共表达 TchiGr64f1 和 TchiGr64f2 可调节蔗糖,而单独表达 TchiGr64f1 或 TchiGr64f2 则对蔗糖没有反应 (Liu *et al.*, 2020a)。家蚕的 Gr4 可感受蔗糖和葡萄糖 (Glucose) (Mang *et al.*, 2022)。

Miyamoto 等 (2012) 发现黑腹果蝇 DmelGr43a 可特异性调节果糖, Gr43a 在黑腹果蝇脑中也有

表达,可调控饥饿黑腹果蝇的取食行为。后来研究发现,黑腹果蝇的部分 Gr43a 与 Gr64a 共表达于同一神经元中,但黑腹果蝇只以 Gr43a 感受果糖,共表达 Gr43a 与 Gr64a 的神经元对果糖的反应强度反而不如单独表达 Gr43a 的神经元 (Fujii *et al.*, 2015)。将家蚕 BmorGr9 分别表达于爪蛙卵母细胞中和 HEK293T 细胞中,发现果糖可引起细胞外钙离子的流入,以及非选择性的阳离子电流,说明果糖是 BmorGr9 的配体 (Sato *et al.*, 2011)。此后,昆虫其他物种中也相继报道了感受果糖的味觉受体,包括棉铃虫的 HarmGr4 (Jiang *et al.*, 2015; Ai *et al.*, 2022),斜纹夜蛾的 SlitGr8 (Liu *et al.*, 2019b),褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的 NlugGr11 (Chen *et al.*, 2019),意大利蜜蜂的 AmelGr1 (Takada *et al.*, 2018),小菜蛾的 PxylGR43a-1 及 PxylGR43a-2 (Liu *et al.*, 2020b) 等,这些受体都能特异性调节果糖 (表 1)。近年来在赤眼蜂的研究中发现,螟黄赤眼蜂的 TchiGr43a 既调节果糖也调节肌醇 (Inositol) (Liu *et al.*, 2019a)。系统进化分析发现,昆虫感受果糖的 GR 聚在同一分支,表明昆虫的果糖受体在序列和功能上非常保守。

在昆虫的糖受体分支上的部分 GR,还可对部分糖醇类及氨基酸类化合物起反应。例如,家蚕的 BmorGr8 和 BmorGr10 都感受肌醇 (Zhang *et al.*, 2011; Kikuta *et al.*, 2016),意大利蜜蜂 AmelGr10 感受多种氨基酸 (Lim *et al.*, 2019)。最新研究表明,昆虫糖受体分支上的部分 GR,还可对部分植物次生物质产生反应。例如,家蚕糖受体分支的 BmGr6 和 BmGr9,不仅对较高浓度的蔗糖、葡萄糖、果糖有反应,还对家蚕的取食刺激物绿原酸 (Chlorogenic acid) 和异槲皮苷 (Isoquercitrin) 有特别敏感的反应 (Endo *et al.*, 2022) (表 1)。

2.3 昆虫苦味受体的功能研究

昆虫苦味受体的功能的报道也以黑腹果蝇为主。例如在黑腹果蝇中发现,共有 5 个黑腹果蝇 GR (Gr47a、Gr32a、Gr33a、Gr66a、Gr22e) 参与对番木鳖碱 (Strychnin) 的感受 (Moon *et al.*, 2009; Lee *et al.*, 2010, 2015; Poudel *et al.*, 2017)。

黑腹果蝇以 DmelGr10a、DmelGr32a 和 DmelGr33a 这 3 个基因感受烟碱 (Nicotine)。黑腹果蝇的 DmelGr8a、DmelGr66a 以及 DmelGr98b 感受刀豆氨酸 (Canavanine) (Shim *et al.*, 2015); 而黑腹果蝇的 DmelGr33a、DmelGr66a 以及 DmelGr93a 参与对咖啡因 (Caffeine) 和伞形花内酯 (Umbelliferone) 的感受 (Moon *et al.*, 2006; Lee *et al.*, 2009; Poudel *et al.*, 2015)。黑腹果蝇的 DmelGr28b 参与感受皂素 (Saponin) (Sang *et al.*, 2019)。整体而言, 黑腹果蝇的味觉受体

与味觉化合物配体之间的对应关系比较复杂, 单一的受体可以对应几种物质, 一种物质也可以对应几种受体。而对苦味化合物的感受, 往往需要多个 GR 共同发挥作用。

鳞翅目昆虫中已鉴定了大量的味觉受体, 且绝大多数为苦味受体 (Cheng *et al.*, 2017)。鳞翅目昆虫苦味受体的功能研究日益增多 (表 1)。以 RNAi 的方法对柑橘凤蝶 *Papilio xuthus* PxutGr1 进行敲低, 发现柑橘凤蝶跗节上特定感器对脱氧肾上腺素 (Synephrine) 的电生理反应

表 1 鳞翅目昆虫味觉感受相关受体功能研究进展

Table 1 Functional progress of gustatory-related receptors in lepidopteran species

受体名称 Receptor name	研究方法 Method	配体 Ligand	物种 Species	参考文献 Reference
BmorGr9	爪蛙卵母细胞 <i>Xenopus</i> oocytes, HEK293T 细胞	果糖 Fructose	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	Sato <i>et al.</i> , 2011
HarmGr4	爪蛙卵母细胞 <i>Xenopus</i> oocytes, CRISPR/Cas9	果糖 Fructose	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	Jiang <i>et al.</i> , 2015; Ai <i>et al.</i> , 2022
SlitGr8	爪蛙卵母细胞 <i>Xenopus</i> oocytes	果糖 Fructose	斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i>	Liu <i>et al.</i> , 2019b
PxylGR43a-1, PxylGR43a-2	爪蛙卵母细胞 <i>Xenopus</i> oocytes	果糖 Fructose	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	Liu <i>et al.</i> , 2020b
BmorGr8	Sf9 细胞	肌醇 Inositol	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	Zhang <i>et al.</i> , 2011
BmorGr10	爪蛙卵母细胞 <i>Xenopus</i> oocytes, HEK293T 细胞	肌醇 Inositol	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	Kikuta <i>et al.</i> , 2016
PxutGr1	Sf9 细胞、 RNA 干扰 RNAi	脱氧肾上腺素 Synephrine	柑橘凤蝶 <i>Papilio xuthus</i>	Ozaki <i>et al.</i> , 2011
BmorGr53, BmorGr16	HEK293T 细胞	咖啡因 Caffeine, 香豆素 Coumarin	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	Kasubuchi <i>et al.</i> , 2018
BmorGr18	HEK293T 细胞	咖啡因 Caffeine, 毛果芸香碱 Pilocarpine, 香豆素 Coumarin	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	Kasubuchi <i>et al.</i> , 2018
BmorGr66	CRISPR/Cas9		家蚕 <i>Bombyx mori</i>	Zhang <i>et al.</i> , 2019b
IR8a	CRISPR/Cas9	3-甲基戊酸 3-Methyl- pentanoic acid, 己酸 Hexanoic acid	烟草天蛾 <i>Manduca sexta</i>	Zhang <i>et al.</i> , 2019a
PxylGr34	爪蛙卵母细胞 <i>Xenopus</i> oocytes, RNA 干扰 RNAi	油菜素内酯 Brassinolide, 24- 表油菜素内酯 24-Epi- brassinolide	小菜蛾 <i>Plutella</i> <i>xylostella</i>	Yang <i>et al.</i> , 2020
PrapGr28	爪蛙卵母细胞 <i>Xenopus</i> oocytes, 黑腹果蝇 Gr5a, RNA 干扰 RNAi	黑芥子苷 Sinigrin	菜粉蝶 <i>Pieris rapae</i>	Yang <i>et al.</i> , 2021
BmGr6, BmGr9	HEK293T 细胞, CRISPR/Cas9	绿原酸 Chlorogenic acid, 异槲 皮苷 Isoquercitrin, 蔗糖 Sucrose, 葡萄糖 Glucose, 果糖 Fructose	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	Endo <i>et al.</i> , 2022

明显降低,该凤蝶对脱氧肾上腺素的产卵偏好也有降低 (Ozaki *et al.*, 2011)。在家蚕中,利用 CRISPR/Cas9 技术,对家蚕的 BmorGr66 进行敲除后发现,家蚕失去了对桑叶的专一性取食行为 (Zhang *et al.*, 2019b)。此外,家蚕的 BmorGr53 和 BmorGr16 感受咖啡因和香豆素 (Coumarin); BmorGr18 参与感受咖啡因、毛果芸香碱 (Pilocarpine) 和香豆素 (Kasubuchi *et al.*, 2018)。小菜蛾 Gr34 感受植物激素油菜素内酯 (Brassinolide) 及其类似物 24-表油菜素内酯 (24-Epi-brassinolide) (Yang *et al.*, 2020)。菜粉蝶 Gr28 是调谐十字花科植物标志性刺激物黑芥子苷的受体 (Yang *et al.*, 2021)。棉铃虫 Gr180 则在感受苦味物质香豆素、黑芥子苷和马钱子碱 (Strychnine) 中发挥了作用 (Chen *et al.*, 2022)。

昆虫中苦味受体的数量庞大,对这些受体的功能研究依然相对很少。其他昆虫是否与黑腹果蝇一样,感受苦味化合物也需要多个 GR 共同发挥作用值得深入研究。随着越来越多苦味受体的功能被鉴定,决定植食性昆虫寄主范围的机制有可能被揭示。

2.4 昆虫味觉改变机制的研究

昆虫的味觉改变,可导致由原本厌恶转为喜好,或对某物质由原本喜好转而厌恶。这种变化是漫长演化的结果,也体现了昆虫对某些特定化合物味觉感受机制的“迅速”变化。如前所述,单食性或寡食性的昆虫,对特定的寄主植物标志性刺激物,表现出与其他非寄主昆虫不同的行为偏好,这暗示了在演化过程中,昆虫的味觉系统可将原本为厌恶的反应转变为喜好的反应。Wada-Katsumata 等 (2013) 报道了德国小蠊 *Blattella germanica* 对葡萄糖产生行为抗性的生理机制。从 20 世纪 80 年代中开始,控制德国小蠊的杀虫剂中添加了在味觉上刺激德国小蠊取食的葡萄糖和果糖,但在数年之后发现,有的德国小蠊种群表现出对葡萄糖厌恶行为,这些被称作“葡萄糖厌恶型”的德国小蠊,产生了对诱饵的行为抗性,且这种对葡萄糖的厌恶行

为是可遗传的 (Wada-Katsumata *et al.*, 2013)。综合使用行为学与电生理学技术研究发现,这种对葡萄糖具有厌恶反应的蟑螂在外周上表现出葡萄糖可引起苦味感觉神经元的反应,同时糖类感觉神经元对葡萄糖的刺激显著降低。另外,这种蟑螂只对葡萄糖产生厌恶行为,对于果糖则依然表现为喜好 (Wada-Katsumata *et al.*, 2013)。

昆虫味觉感受变化的分子机制是什么? 围绕德国小蠊对葡萄糖的由原本喜好转而厌恶现象, Wada-Katsumata 等 (2013) 提出 2 种猜想: 一是表达于苦味感觉神经元中的部分苦味受体,演化出了感受葡萄糖的能力; 二是原本表达于糖类感觉神经元中感受葡萄糖的糖类受体,转而表达于苦味感觉神经元中。近年来对嗅觉受体晶体结构的研究已取得了很大进展,关于嗅觉受体功能演化也有新发现 (Butterwick *et al.*, 2018; Del Marmol *et al.*, 2021)。但是,与嗅觉受体结构类似的味觉受体精确的晶体结构还未知 (Morinaga *et al.*, 2022), 味觉受体功能演化的机制也处于空白状态。根据近期昆虫嗅觉受体功能转变的研究和对鼠的味觉研究结果 (Lee *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2017), 推测可能部分苦味受体经历少数关键性氨基酸突变后具备了感受葡萄糖的能力,也可能味觉调控因子导致葡萄糖味觉受体基因的表达细胞发生改变,或者有关的感觉神经元在中枢神经系统的投射位置发生变化。昆虫 GSN 中表达的受体类型及组成情况是怎样的? GSN 在味觉中枢的投射和有关信号在味觉中枢的整合情况是怎样的? 这些问题将是昆虫味觉研究领域的新热点,对于揭示昆虫味觉的遗传基础和可塑性具有重要意义。

3 基于昆虫味觉感受的应用

昆虫对相关刺激物的味觉反应,一般表现为偏好和厌恶 2 种行为。根据昆虫对一定味觉化合物的行为反应,可有针对性地开发和应用取食或取食刺激剂或阻碍素,调控昆虫的行为,从而实现对害虫的防控和对农作物的保护。

3.1 昆虫取食（或产卵）阻碍素的研究

国内外学者就植物次生物质与昆虫的相互作用已有大量的研究, 现已发现许多植物次生物质可以遏制昆虫的取食或产卵。例如, 生物碱类 (Alkaloids) 化合物尼古丁可抑制幼虫的生长, 鱼藤酮 (Nicouline) 对松墨天牛 *Monochamus alternatus* 具有显著的产卵驱避作用和成虫取食的干扰作用 (李水清等, 2005)。芥子油苷类化合物 (Glucosinolates) 主要存在于十字花科植物中, 其中黑芥子苷可抑制甘蓝夜蛾 *Mamestra brassica*、蓓带夜蛾 *Mamestra configurata*、粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 幼虫的取食 (Blom, 1978; Shields and Mitchell, 1995)。马钱子碱可抑制家蚕、大菜粉蝶、舞毒蛾 *Lymantria dispar* 和甘蓝夜蛾的取食 (Ishikawa, 1966; Ma, 1969; Blom, 1978; Shields *et al.*, 2006)。香豆素可遏制家蚕幼虫以及棉铃虫幼虫的取食 (Kasubuchi *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2022), 也可遏制小菜蛾产卵 (Tabashnik, 1985)。油菜素内酯可抑制小菜蛾幼虫的取食及雌虫产卵 (Yang *et al.*, 2020)。苯甲地那铵 (Denatonium benzoate) 可以遏制烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 的产卵 (Ramaswamy *et al.*, 1992)。

印楝素是当今最著名的植物源农药之一 (徐汉虹等, 2017)。对包括小菜蛾、棉铃虫和斜纹夜蛾幼虫在内的多种昆虫具有强烈的拒食作用, 并且可以抑制昆虫的生长发育; 对海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis*、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*、烟芽夜蛾以及棉铃虫都能产生较强的拒食作用 (Mordue *et al.*, 1998)。在鳞翅目昆虫的味觉器官上也存在感受印楝素的感器, 例如, 大菜粉蝶幼虫的中栓锥感器对印楝素有强烈的反应 (Luo *et al.*, 1995), 但是, 昆虫外周感受印楝素的分子机制, 包括味觉感受印楝素的受体, 迄今依然未知。此外, 昆虫对马钱子碱和芥子油苷等苦味物质感受的分子机制研究也十分有限。这些苦味受体的最终鉴定对于阐明昆虫味觉感受机制、开发昆虫拒食剂、实现农业绿色发展具有重要意义。

3.2 昆虫取食（或产卵）刺激素的研究

糖类是昆虫食物中的重要能源物质, 昆虫对几种重要的糖类物质如蔗糖、葡萄糖及果糖等普遍表现出取食偏好行。植物的次生物质往往表现出对昆虫的拒食作用或产卵的阻碍作用 (Schoonhoven *et al.*, 2005)。但是, 食性专一的昆虫对寄主植物的次生物质产生偏好, 反映了昆虫对特定寄主植物的适应。单食性或寡食性昆虫可将寄主植物的一种或几种植物次生物质作为寄主标志性刺激物 (Token stimuli), 从而实现了对寄主植物的高效识别。茄科植物叶片中的紫花茄皂苷 (Indioside D) 可刺激以该寄主植物饲养的烟草天蛾幼虫取食 (Del Campo *et al.*, 2001)。黑芥子苷等芥子油苷类物质是十字花科专食性昆虫菜粉蝶和小菜蛾的幼虫取食刺激物 (van Loon *et al.*, 2002; Yang *et al.*, 2021)。芸苔葡萄糖硫苷 (Glucobrassicin) 可刺激菜粉蝶成虫产卵 (Städler *et al.*, 1995)。有 10 种植物次生物质 (Vicenin-2、Narirutin、Hesperidin、Rutin、Adenosine、5-Hydroxy-*N*-methyltryptamine、Bufotenine、(-)-Synephrine、(+)-*Chiro*-inositol 以及 (-)-Stachydrine) 的混合物可刺激柑橘凤蝶产卵 (Ohsugi *et al.*, 1991)。芦丁 (Rutin) 可刺激美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 和烟芽夜蛾的幼虫取食 (Guerra and Shaver, 1969; Schoonhoven, 1972)。

除柑橘凤蝶、菜粉蝶等少数昆虫外 (Ozaki *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2021), 绝大多数单食性或寡食性昆虫嗜食特定寄主植物, 或偏好产卵于寄主植物上的分子机制依然不清楚。随着这些昆虫味觉受体功能的鉴定, 将会进一步加深对昆虫与寄主植物关系的认识, 并且有利于开发昆虫取食和产卵刺激素, 作为饵料在害虫防治中发挥作用。

4 总结

昆虫味觉感受的分子机制研究大大促进了人们对昆虫味觉神经感受系统的了解。随着新的遗传操作技术和方法不断发展, 对昆虫味觉系统

的了解将日臻完善,应用昆虫味觉感受原理将在害虫防治过程中发挥越来越重要的作用。

目前的研究中尚存在一些问题。对果蝇外周感受的味觉受体功能鉴定,虽已取得了较大进展,然而除典型的味觉受体(GR)外,其他类型的味觉受体如IR和TRP等,在果蝇的味觉感受过程中发挥了怎样的作用,依然未知;同时,果蝇中是否还存在其他类型的味觉感受相关受体,也是一个开放的问题。此外,果蝇对大量味觉信号的处理和整合,以及对行为的影响机制,现在依然不够清楚。除果蝇外的其他非模式昆虫,大量味觉受体的功能尚未鉴定,许多重大农业害虫味觉受体的功能鉴定仍处于完全空白的状态。基于昆虫嗅觉原理的信息素利用已经证明在害虫的监测和防治中发挥较大的作用。相比之下,基于昆虫味觉原理的取食或产卵刺激素和阻碍素在害虫防治中能发挥多大作用还有待进一步考察。今后昆虫味觉研究的重点方向,对果蝇而言,应将果蝇中枢神经系统对味觉信号的处理和整合机制作为重点研究的内容。对于其他非模式昆虫,应将果蝇的味觉信息感受及处理原则同具体研究的昆虫相结合。围绕与人类的生活息息相关,具有重要的生态意义和经济价值的一些重要的植食性昆虫和传病昆虫,利用越来越丰富的基因组和转录组数据,结合最新的功能检测方法和遗传操作技术,在分子水平上阐明味觉在昆虫取食、交配和产卵中所起的作用。植食性昆虫的味觉受体功能分析,尤其是苦味受体功能的研究将有助于揭示植食性昆虫的寄主范围及选择机制。这些进展不仅将丰富我们对昆虫行为及其进化的理解,而且还可能揭示新的控制害虫的途径。使我们在降低害虫威胁的同时,减少对杀虫剂的依赖。综合利用昆虫味觉原理开发害虫取食或产卵的阻碍素或刺激素,探索精准调控昆虫行为的技术和方法,合理调整植物种植规划及品种选择,在今后害虫防治实践中有较大的应用潜力。

参考文献 (References)

Afroz A, Howlett N, Shukla A, Ahmad F, Batista E, Bedard K, Payne S, Morton B, Mansfield JH, Glendinning JI, 2013.

- Gustatory receptor neurons in *Manduca sexta* contain a TrpA1-dependent signaling pathway that integrates taste and temperature. *Chemical Senses*, 38(7): 605–617.
- Agnihotri AR, Roy AA, Joshi RS, 2016. Gustatory receptors in Lepidoptera: Chemosensation and beyond. *Insect Molecular Biology*, 25(5): 519–529.
- Ahn JE, Chen Y, Amrein H, 2017. Molecular basis of fatty acid taste in *Drosophila*. *eLife*, 6: e30115.
- 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.
- Alves G, Sallé J, Chaudy S, Dupas S, Manière G, 2014. High-NaCl perception in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Neuroscience*, 34(33): 10884–10891.
- Benton R, Vannice KS, Gomez-Diaz C, Vossell LB, 2009. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila*. *Cell*, 136(1): 149–162.
- Blom F, 1978. Sensory activity and food intake: A study of input-output relationships in two phytophagous insects. *Netherlands Journal of Zoology*, 24(3): 277–340.
- Briscoe AD, Macias-Muñoz A, Kozak K, Walters JR, Yuan F, Jamie GA, Martin SH, Dasmahapatra KK, Ferguson LC, Mallet J, Jacquin-Joly E, Jiggins CD, 2013. Female behaviour drives expression and evolution of gustatory receptors in butterflies. *PloS Genetics*, 9(7): e1003620.
- Brown EB, Shah KD, Palermo J, Dey M, Dahanukar A, Keene AC, 2021. Ir56d-dependent fatty acid responses in *Drosophila* uncover taste discrimination between different classes of fatty acids. *eLife*, 10: e67878.
- Butterwick JA, Del Mármol J, Kim KH, Kahlson MA, Rogow JA, Walz T, Ruta V, 2018. Cryo-EM structure of the insect olfactory receptor Orco. *Nature*, 560(7719): 447–452.
- Chapman RF, 2003. Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 48: 455–484.
- Chen WW, Kang K, Yang P, Zhang WQ, 2019. Identification of a sugar gustatory receptor and its effect on fecundity of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Insect Science*, 26(3): 441–452.
- Chen Y, Amrein H, 2017. Ionotropic receptors mediate *Drosophila* oviposition preference through sour gustatory receptor neurons. *Current Biology*, 27(18): 2741–2750.
- 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.

- Chen ZJ, Wang QX, Wang ZR, 2010. The amiloride-sensitive epithelial Na⁺ channel PPK28 is essential for *Drosophila* gustatory water reception. *Journal of Neuroscience*, 30(18): 6247–6252.
- Cheng TC, Wu JQ, Wu YQ, Chilukuri RV, Huang LH, Yamamoto K, Feng L, Li WS, Chen ZW, Guo HZ, Liu JQ, Li SL, Wang XX, Peng L, Liu DL, Guo YB, Fu BH, Li ZQ, Liu CC, Chen YH, Tomar A, Hilliou F, Montagne N, Jacquin-Joly E, d'Alencon E, Seth RK, Bhatnagar RK, Jouraku A, Shiotsuki T, Kadono-Okuda K, Promboon A, Smagghe G, Arunkumar KP, Kishino H, Goldsmith MR, Feng Q, Xia Q, Mita K, 2017. Genomic adaptation to polyphagy and insecticides in a major East Asian noctuid pest. *Nature Ecology & Evolution*, 1(11): 1747–1756.
- Clyne PJ, Warr CG, Carlson JR, 2000. Candidate taste receptors in *Drosophila*. *Science*, 287(5459): 1830–1834.
- Dahanukar A, Foster K, van Naters W, Carlson JR, 2001. A Gr receptor is required for response to the sugar trehalose in taste neurons of *Drosophila*. *Nature Neuroscience*, 4(12): 1182–1186.
- Dahanukar A, Lei YT, Kwon JY, Carlson JR, 2007. Two Gr genes underlie sugar reception in *Drosophila*. *Neuron*, 56(3): 503–516.
- De Boer G, Hanson FE, 1987. Differentiation of roles of chemosensory organs in food discrimination among host and non-host plants by larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Physiological Entomology*, 12(4): 387–398.
- Del Campo ML, Miles CI, Schroeder FC, Mueller C, Booker R, Renwick JA, 2001. Host recognition by the tobacco hornworm is mediated by a host plant compound. *Nature*, 411(10): 186–189.
- Del Mármol J, Yedlin MA, Ruta V, 2021. The structural basis of odorant recognition in insect olfactory receptors. *Nature*, 597(7874): 126–131.
- Endo H, Tsuneto K, Yamagishi T, Mang D, Ito K, Nagata S, Sato R, 2022. Two gustatory receptors involved in host plant recognition of silkworm larvae. *bioRxiv*, 10.1101/2022.1109.1112.507514.
- Freeman EG, Dahanukar A, 2015. Molecular neurobiology of *Drosophila* taste. *Current Opinion in Neurobiology*, 34: 140–148.
- Fujii S, Yavuz A, Slone J, Jagge C, Song X, Amrein H, 2015. *Drosophila* sugar receptors in sweet taste perception, olfaction, and internal nutrient sensing. *Current Biology*, 25(5): 621–627.
- Guerra AA, Shaver TN, 1969. Feeding stimulants from plants for larvae of the tobacco budworm and bollworm. *Journal of Economic Entomology*, 62(1): 98–100.
- Guo HZ, Cheng TC, Chen ZW, Jiang L, Guo YB, Liu JQ, Li SL, Taniai K, Asaoka K, Kadono-Okuda K, Arunkumar KP, Wu JQ, Kishino H, Zhang HJ, Seth RK, Gopinathan KP, Montagné N, Jacquin-Joly E, Goldsmith MR, Xia QY, Mita K, 2017. Expression map of a complete set of gustatory receptor genes in chemosensory organs of *Bombyx mori*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 82: 74–82.
- Herre M, Goldman OV, Lu TC, Caballero-Vidal G, Qi Y, Gilbert ZN, Gong Z, Morita T, Rahiel S, Ghaninia M, Ignell R, Matthews BJ, Li HJ, Voss hall LB, Younger MA, 2022. Non-canonical odor coding in the mosquito. *Cell*, 185(17): 3104–3123.
- Ishikawa S, 1966. Electrical response and function of a bitter substance receptor associated with the maxillary sensilla of the larva of the silkworm, *Bombyx mori* L. *Journal of Cellular Physiology*, 67(1): 1–11.
- Jiang XJ, Ning C, Guo H, Jia YY, Huang LQ, Qu MJ, Wang CZ, 2015. A gustatory receptor tuned to D-fructose in antennal sensilla chaetica of *Helicovera armigera*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 60: 39–46.
- Jiao YC, Moon SJ, Montell C, 2007. A *Drosophila* gustatory receptor required for the responses to sucrose, glucose, and maltose identified by mRNA tagging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(35): 14110–14115.
- Jiao YC, Moon SJ, Wang XY, Ren QT, Montell C, 2008. Gr64f is required in combination with other gustatory receptors for sugar detection in *Drosophila*. *Current Biology*, 18(22): 1797–1801.
- Joseph RM, Carlson JR, 2015. *Drosophila* chemoreceptors: A molecular interface between the chemical world and the brain. *Trends in Genetics*, 31(12): 683–695.
- Jung JW, Park KW, Ahn YJ, Kwon HW, 2015. Functional characterization of sugar receptors in the western honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 18(1): 19–26.
- Kanost MR, Arrese EL, Cao XL, Chen YR, Chellapilla S, Goldsmith MR, Grosse-Wilde E, Heckel DG, Herndon N, Jiang HB, Papanicolaou A, Qu JX, Soulages JL, Vogel H, Walters J, Waterhouse RM, Ahn SJ, Almeida FC, An CJ, Aqrabi P, Bretschneider A, Bryant WB, Bucks S, Chao H, Chevignon G, Christen JM, Clarke DF, Dittmer NT, Ferguson LC, Garavelou S, Gordon KH, Gunaratna RT, Han Y, Hauser F, He Y, Heidel-Fischer H, Hirsh A, Hu Y, Jiang H, Kalra D, Klinner C, König C, Kovar C, Kroll AR, Kuwar SS, Lee SL, Lehman R, Li K, Li ZF, Liang HQ, Lovelace S, Lu ZQ, Mansfield JH, McCulloch KJ, Mathew T, Morton B, Muzny DM, Neunemann D, Onger F, Pauchet Y, Pu LL, Pyrousis I, Rao XJ, Redding A, Roesel C, Sanchez-Gracia A, Schaack S, Shukla A, Tetreau G, Wang Y, Xiong GH, Traut W, Walsh TK, Worley KC, Wu D, Wu W, Wu YQ, Zhang X, Zou Z, Zucker H, Briscoe AD, Burmester T, Clem RJ, Feyereisen R, Gimmelikhuijzen CJ, Hamodrakas SJ,

- Hansson BS, Huguet E, Jermini LS, Lan Q, Lehman HK, Lorenzen M, Merzendorfer H, Michalopoulos I, Morton DB, Muthukrishnan S, Oakeshott JG, Palmer W, Park Y, Passarelli AL, Rozas J, Schwartz LM, Smith W, Southgate A, Vilcinskis A, Vogt R, Wang P, Werren J, Yu XQ, Zhou JJ, Brown SJ, Scherer SE, Richards S, Blissard GW, 2016. Multifaceted biological insights from a draft genome sequence of the tobacco hornworm moth, *Manduca sexta*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 76: 118–147.
- Kasubuchi M, Shii F, Tsuneto K, Yamagishi T, Adegawa S, Endo H, Sato R, 2018. Insect taste receptors relevant to host identification by recognition of secondary metabolite patterns of non-host plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 499(4): 901–906.
- Kikuta S, Endo H, Tomita N, Takada T, Morita C, Asaoka K, Sato R, 2016. Characterization of a ligand-gated cation channel based on an inositol receptor in the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 74: 12–20.
- Kim SH, Lee Y, Akitake B, Woodward OM, Guggino WB, Montell C, 2010. *Drosophila* TRPA1 channel mediates chemical avoidance in gustatory receptor neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(18): 8440–8445.
- Koh TW, He Z, Gorur-Shandilya S, Menzies K, Larter NK, Stewart S, Carlson JR, 2014. The *Drosophila* IR20a clade of ionotropic receptors are candidate taste and pheromone receptors. *Neuron*, 83(4): 850–865.
- Lee H, Macpherson LJ, Parada CA, Zuker CS, Ryba NJP, 2017. Rewiring the taste system. *Nature*, 548(7667): 330–333.
- Lee Y, Kim SH, Montell C, 2010. Avoiding DEET through insect gustatory receptors. *Neuron*, 67(4): 555–561.
- Lee Y, Moon SJ, Montell C, 2009. Multiple gustatory receptors required for the caffeine response in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(11): 4495–4500.
- Lee Y, Moon SJ, Wang Y, Montell C, 2015. A *Drosophila* gustatory receptor required for strychnine sensation. *Chemical Senses*, 40(7): 525–533.
- Leung NY, Thakur DP, Gurav AS, Kim SH, Di Pizio A, Niv MY, Montell C, 2020. Functions of opsins in *Drosophila* taste. *Current Biology*, 30(8): 1367–1379.
- Li SQ, Sun JH, Zhang ZN, 2005. Effects of rotenone on oviposition and feeding of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Acta Entomologica Sinica*, 48(5): 687–691. [李水清, 孙江华, 张钟宁, 2005. 鱼藤酮对松墨天牛产卵和取食行为的影响. 昆虫学报, 48(5): 687–691.]
- Lim S, Jung J, Yunusbaev U, Ilyasov R, Kwon HW, 2019. Characterization and its implication of a novel taste receptor detecting nutrients in the honey bee, *Apis mellifera*. *Scientific Reports*, 9(1): 11620.
- Liman ER, Zhang YV, Montell C, 2014. Peripheral coding of taste. *Neuron*, 81(5): 984–1000.
- Liu JB, Wu H, Yi JQ, Jiang DX, Zhang GR, 2019a. Identification and functional characterization of D-fructose receptor in an egg parasitoid, *Trichogramma chilonis*. *PLoS ONE*, 14(6): e0217493.
- Liu JB, Wu H, Yi JQ, Zhang GR, 2020a. Two gustatory receptors are necessary for sensing sucrose in an egg parasitoid, *Trichogramma chilonis*. *Chemoecology*, 30(3): 103–115.
- Liu L, Leonard AS, Motto DG, Feller MA, Price MP, Johnson WA, Welsh MJ, 2003. Contribution of *Drosophila* DEG/ENaC genes to salt taste. *Neuron*, 39(1): 133–146.
- Liu XL, Sun SJ, Hou W, Zhang J, Yan Q, Dong SL, 2020b. Functional characterization of two spliced variants of fructose gustatory receptor in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 164: 7–13.
- Liu XL, Yan Q, Yang YL, Hou W, Miao CL, Peng YC, Dong SL, 2019b. A gustatory receptor Gr8 tunes specifically to D-fructose in the common cutworm *Spodoptera litura*. *Insects*, 10(9): 272.
- Luo LE, van Loon JJA, Schoonhoven M, 1995. Behavioural and sensory responses to some neem compounds by *Pieris brassicae* larvae. *Physiological Entomology*, 20(2): 134–140.
- Ma WC, 1969. Some properties of gustation in the larva of *Pieris brassicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 12(5): 584–590.
- Mang D, Mayu K, Toyama T, Yamagishi T, Sato R, 2022. BmGr4 responds to sucrose and glucose and expresses in tachykinin-related peptide-secreting enteroendocrine cells. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 150: 103858.
- Marella S, Fischler W, Kong P, Asgarian S, Rueckert E, Scott K, 2006. Imaging taste responses in the fly brain reveals a functional map of taste category and behavior. *Neuron*, 49(2): 285–295.
- Matthews BJ, Younger MA, Vossell LB, 2019. The ion channel ppk301 controls freshwater egg-laying in the mosquito *Aedes aegypti*. *eLife*, 8: e43963.
- Mi T, Mack JO, Lee CM, Zhang YV, 2021. Molecular and cellular basis of acid taste sensation in *Drosophila*. *Nature Communications*, 12(1): 3730.
- 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.
- Moon SJ, Kottgen M, Jiao Y, Xu H, Montell C, 2006. A taste receptor required for the caffeine response *in vivo*. *Current Biology*, 16(18): 1812–1817.
- Moon SJ, Lee Y, Jiao Y, Montell C, 2009. A *Drosophila* gustatory receptor essential for aversive taste and inhibiting male-to-male courtship. *Current Biology*, 19(19): 1623–1627.
- Mordue AJ, Simmonds MSJ, Ley SV, Blaney WM, Mordue W, Nasiruddin M, Nisbet AJ, 1998. Actions of azadirachtin, a plant allelochemical, against insects. *Journal of Pesticide Science*, 54(3): 277–284.
- Morinaga S, Nagata K, Ihara S, Yumita T, Niimura Y, Sato K, Touhara K, 2022. Structural model for ligand binding and channel opening of an insect gustatory receptor. *Journal of Biological Chemistry*, 298(11): 102573.
- Ohsugi T, Nishida R, Fukami H, 1991. Multi-component system of oviposition stimulants for a rutaceae-feeding swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* (Lepidoptera: Papilionidae). *Applied Entomology and Zoology*, 26(1): 29–40.
- Ozaki K, Ryuda M, Yamada A, Utoguchi A, Ishimoto H, Calas D, Marion-Poll F, Tanimura T, Yoshikawa H, 2011. A gustatory receptor involved in host plant recognition for oviposition of a swallowtail butterfly. *Nature Communications*, 2: 542.
- Poudel S, Kim Y, Gwak JS, Jeong S, Lee Y, 2017. Gustatory receptor 22e is essential for sensing chloroquine and strychnine in *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 88: 30–36.
- Poudel S, Kim Y, Kim YT, Lee Y, 2015. Gustatory receptors required for sensing umbelliferone in *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 66: 110–118.
- Qin JD, 2003. Host-plant selection mechanisms of phytophagous insects. *Bulletin of Biology*, 38: 1–3. [钦俊德, 2003. 诠释植食性昆虫是怎样选择食料植物的. 生物学通报, 38: 1–3.]
- Qiu YT, van Loon JJA, Roessingh P, 1998. Chemoreception of oviposition inhibiting terpenoids in the diamondback moth *Plutella xylostella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87(2): 143–155.
- Ramaswamy SB, Cohen NE, Hanson FE, 1992. Deterrence of feeding and oviposition responses of adult *Heliothis virescens* by some compounds bitter-tasting to humans. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 65(1): 81–93.
- Rimal S, Sang J, Poudel S, Thakur D, Montell C, Lee Y, 2019. Mechanism of acetic acid gustatory repulsion in *Drosophila*. *Cell Reports*, 26(6): 1432–1442.
- Robertson HM, Warr CG, Carlson JR, 2003. Molecular evolution of the insect chemoreceptor gene superfamily in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100 (Suppl. 2): 14537–14542.
- Sang J, Rimal S, Lee Y, 2019. Gustatory receptor 28b is necessary for avoiding saponin in *Drosophila melanogaster*. *EMBO Reports*, 20(2): e47328.
- Sato K, Tanaka K, Touhara K, 2011. Sugar-regulated cation channel formed by an insect gustatory receptor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(28): 11680–11685.
- Schoonhoven L, van Loon JJA, 2002. An inventory of taste in caterpillars: Each species its own key. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48(Suppl.1): 215–263.
- Schoonhoven LM, 1972. Secondary plant substances and insects. *Recent Advances in Phytochemistry*, 5(Suppl. 1): 197–224.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2005. Insect-Plant Biology. Oxford: Oxford University Press. 174–181.
- Scott K, 2018. Gustatory processing in *Drosophila melanogaster*. *Annual Review of Entomology*, 63: 15–30.
- Shields VDC, Mitchell BK, 1995. Responses of maxillary styloconic receptors to stimulation by sinigrin, sucrose and inositol in two crucifer-feeding, polyphagous lepidopterous species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 347: 447–457.
- Shields VD, Rodgers EJ, Arnold NS, Williams D, 2006. Feeding responses to selected alkaloids by gypsy moth larvae, *Lymantria dispar* (L.). *Naturwissenschaften*, 93(3): 127–130.
- Shim J, Lee Y, Jeong YT, Kim Y, Lee MG, Montell C, Moon SJ, 2015. The full repertoire of *Drosophila* gustatory receptors for detecting an aversive compound. *Nature communications*, 6: 8867.
- Soldano A, Alpizar YA, Boonen B, Franco L, Lopez-Requena A, Liu G, Mora N, Yaksi E, Voets T, Vennekens R, Hassan BA, Talavera K, 2016. Gustatory-mediated avoidance of bacterial lipopolysaccharides via TRPA1 activation in *Drosophila*. *eLife*, 5: e13133.
- Städler E, Renwick JAA, Radke CD, Sachdev-Gupta K, 1995. Tarsal contact chemoreceptor response to glucosinolates and cardenolides mediating oviposition in *Pieris rapae*. *Physiological Entomology*, 20(2): 175–187.
- Stocker RF, 1994. The organization of the chemosensory system in *Drosophila melanogaster*: A review. *Cell and Tissue Research*, 275(1): 3–26.
- Story GM, Peier AM, Reeve AJ, Eid SR, Mosbacher J, Hricik TR, Earley TJ, Hergarden AC, Andersson DA, Hwang SW, McIntyre

- P, Jegla T, Bevan S, Patapoutian A, 2003. ANKTM1, a TRP-like channel expressed in nociceptive neurons, is activated by cold temperatures. *Cell*, 112(6): 819–829.
- Tabashnik BE, 1985. Deterrence of diamondback moth (Lepidoptera, Plutellidae) oviposition by plant-compounds. *Environmental Entomology*, 14(5): 575–578.
- Takada T, Sasaki T, Sato R, Kikuta S, Inoue MN, 2018. Differential expression of a fructose receptor gene in honey bee workers according to age and behavioral role. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 97(2): e21437.
- Tang DL, 1999. Host selection of phytophagous insects: Comparative studies on two *Helicoverpa* species. Doctor dissertation. Beijing: Chinese Academy of Sciences. [汤德良, 1999. 植食性昆虫对寄主的选择: 实夜蛾属二近缘种的比较研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院.]
- van Loon JJA, Wang CZ, Nielsen JK, Gols R, Qiu YT, 2002. Flavonoids from cabbage are feeding stimulants for diamondback moth larvae additional to glucosinolates: Chemoreception and behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 104(1): 27–34.
- Vosshall LB, Stocker RF, 2007. Molecular architecture of smell and taste in *Drosophila*. *Annual Review of Neuroscience*, 30: 505–533.
- Wada-Katsumata A, Silverman J, Schal C, 2013. Changes in taste neurons support the emergence of an adaptive behavior in cockroaches. *Science*, 340(6135): 972–975.
- Xu HH, Lai D, Zhang ZX, 2017. Research and application of botanical pesticide azadirachtin. *Journal of South China Agricultural University*, 38(4): 1–11. [徐汉虹, 赖多, 张志祥, 2017. 植物源农药印楝素的研究与应用. 华南农业大学学报, 38(4): 1–11.]
- Xu W, 2020. How do moth and butterfly taste?—Molecular basis of gustatory receptors in Lepidoptera. *Insect Science*, 27(6): 1148–1157.
- Xu W, Papanicolaou A, Zhang HJ, Anderson A, 2016. Expansion of a bitter taste receptor family in a polyphagous insect herbivore. *Scientific Reports*, 6: 23666.
- Yang J, Guo H, Jiang NJ, Tang R, Li GC, Huang LQ, van Loon JJA, 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, Huang LQ, Ning C, Wang CZ, 2017. Two single-point mutations shift the ligand selectivity of a pheromone receptor between two closely related moth species. *eLife*, 6: e29100.
- Zhan S, Merlin C, Boore JL, Reppert SM, 2011. The monarch butterfly genome yields insights into long-distance migration. *Cell*, 147(5): 1171–1185.
- Zhang HJ, Anderson AR, Trowell SC, Luo AR, Xiang ZH, Xia QY, 2011. Topological and functional characterization of an insect gustatory receptor. *PLoS ONE*, 6(8): e24111.
- Zhang J, Bisch-Knaden S, Fandino RA, Yan S, Obiero GF, Grosse-Wilde E, Hansson BS, Knaden M, 2019a. The olfactory coreceptor IR8a governs larval feces-mediated competition avoidance in a hawkmoth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(43): 21828–21833.
- Zhang YV, Ni J, Montell C, 2013. The molecular basis for attractive salt-taste coding in *Drosophila*. *Science*, 340(6138): 1334–1338.
- Zhang ZJ, Zhang SS, Niu BL, Ji DF, Liu XJ, Li MW, Bai H, Palli SR, Wang CZ, Tan AJ, 2019b. A determining factor for insect feeding preference in the silkworm, *Bombyx mori*. *PLoS Biology*, 17(2): e3000162.