神经肽对昆虫取食行为的调控作用及机制研究进展

杨佩锦　栗洪飞　蒋红波*

（西南大学植物保护学院，昆虫学及害虫控制工程重庆市重点实验室，重庆 400715）

摘要：取食对昆虫多种生理活动至关重要，昆虫取食行为可分为饥饿感知、觅食和进食3个阶段。每个阶段的行为都由相应的神经肽信号系统调节，从而引导其获取适宜的食物，并维持营养摄入与代谢之间的平衡，保证昆虫的生长、发育、繁殖和其他生命活动正常进行。该文以模式昆虫黑腹果蝇*Drosophila melanogaster*的取食行为机理研究为主，以其他农业害虫取食行为机理研究为辅，阐述昆虫如何根据自身生理状态，将营养需求转化为神经内分泌信号，进而调节取食行为。重点综述神经肽在昆虫取食行为各个阶段中的调控作用及其机理，回顾在调控昆虫取食行为神经回路方面的重要发现，并从分子调控机制方面进行展望，以期为创建害虫取食行为控制技术提供理论依据。

关键词：昆虫取食行为；表型可塑性；神经回路；神经肽；饥饿感知

Research progress on regulatory mechanisms of neuropeptides in regulating insect feeding behavior

Yang Peijin　Li Hongfei　Jiang Hongbo*

（Chongqing Key Laboratory of Entomology and Pest Control Engineering, College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China）

Abstract: Feeding behavior is essential for many physiological activities of insects, which can be divided into three stages: starvation sensing, foraging and feeding. Each stage of the behavior is regulated by the corresponding neuropeptide signaling system, to guide them to obtain suitable food, maintain the balance between nutrient intake and metabolism. Subsequently, the normal growth, development, reproduction and other life activities of insects will be ensured. This article focuses on the mechanism of feeding behavior in the model insect *Drosophila melanogaster*, supplemented by the other agricultural insect pests. This review systematically introduces how insects transform nutritional needs into neuroendocrine signals according to their own physiological states. Particularly, the regulatory mechanism of neuropeptides and important discoveries in the neural circuits in various stages of insect feeding behavior. Furthermore, we outlooked the molecular regulation mechanism to provide a theoretical basis for the development of insect feeding behavior control method.

Key words: insect feeding behavior; phenotypic plasticity; neural circuit; neuropeptides; starvation sensing

昆虫为促进自身种群繁衍生存进化出多种行为模式，如取食、求偶和交配等，这些行为大多可根据外界环境信号和昆虫机体内在需求进行调节，具有很强的可塑性。取食是保障昆虫生存最重要的基本

基金项目：国家自然科学基金项目(32472554)，重庆市技术创新与应用发展专项重点项目(CSTB2024TIAD-KPX0111)

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：jhb8342@swu.edu.cn

收稿日期：2026-01-07

行为之一，其主要分为饥饿感知、觅食行为和进食行为3个阶段。觅食行为指昆虫对食物的搜寻、定位过程，进食行为特指昆虫接触食物后的摄取、吞咽及终止过程，取食行为是饥饿感知、觅食行为和进食行为的集合行为。研究昆虫取食行为具有重要意义。首先，取食行为直接决定个体生存与种群繁衍。其次，取食行为可塑性强，是揭示神经调控和适应进化的理想模型。再者，许多害虫通过取食给农林业造成巨大经济损失，解析其行为机制有助于开发精准的行为调控策略。最后，取食与交配、求偶、避敌等行为相互关联，理解其内在联系可推动行为生态学和进化生物学的发展。因此，本文旨在系统总结外界环境信号与内源需求对昆虫取食行为可塑性的调控作用，梳理饥饿感知、觅食行为和进食行为3个阶段的调控机制，并明确当前研究的不足，以期为后续探索昆虫取食行为调控机制指明方向，也为创建害虫行为控制技术提供理论依据。

1 昆虫的取食行为及其可塑性

1.1 环境非生物因子对昆虫取食行为的影响

温度是调控昆虫取食行为的关键因子。昆虫作为变温动物，其生理代谢速率和行为活动强度高度依赖于环境温度。在适宜温度范围内，昆虫的取食频率和取食量通常随温度升高而增加，以加速生长发育。然而，当温度超出其耐受范围时，极端高温或低温会抑制其活动，导致取食行为显著减少甚至进入滞育状态。例如，东亚飞蝗*Locusta migratoria*在最适宜温度下表现出活跃的迁飞与取食行为，而高温胁迫则会迫使其寻找荫蔽处以减少能量消耗和水分散失（涂雄兵等，2010）。不同海拔地区的银胶菊叶甲*Calligrapha bicolorata*种群即使在最适室内条件下饲养，其后代的取食特征（如食物利用效率）仍与亲本在原产地的取食特征相似，表明温度可能通过诱导可遗传的表型可塑性来长期影响昆虫的取食行为（Bhusal et al.，2020）。

光照强度和光周期则通过影响昆虫的生物钟和视觉导向，调节其取食节律与模式。高强度光照导致叶片表面温度急剧上升，对体型微小的昆虫构成热胁迫。为避免过热，昆虫会主动选择荫蔽的取食位点。例如，二斑叶螨*Tetranychus urticae*和麦长管蚜*Sitobion avenae*在夏季均倾向于在叶片背面取食，以躲避太阳直射（殷万东，2018）。光周期的变化也会直接影响昆虫的取食行为，例如小地老虎*Agrotis ipsilon*在持续光照条件下的取食节律完全消失，且取食次数显著减少；持续黑暗条件下其取食节律虽仍存在，但周期有所延长（Force et al.，2024）。

湿度直接影响昆虫体内的水分平衡，维持体内水分平衡是昆虫特别是幼虫期个体生存的基本要求。低湿度环境会加剧昆虫的失水风险，可能迫使其减少活动并寻找潮湿环境，甚至改变取食策略。例如，昆士兰果实蝇*Bactrocera tryoni*在湿度降低时，会与应对高温一样，向树冠下层湿度相对较高的区域聚集（Inskeep et al.，2021）。另外，白纹伊蚊*Aedes albopictus*的卵孵化率、幼虫化蛹率等生长发育指标均受到相对湿度的显著影响（王国英等，2020）。

这些由温度、光照和湿度等非生物因子诱导的取食行为变化，本质上反映了昆虫感觉系统与中枢神经系统的整合过程。外界物理信号通过影响生物钟神经元及内分泌细胞的活性，可能进一步改变神经肽F（neuropeptide F，NPF）、短神经肽F（short neuropeptide F，sNPF）等促食信号或抑制性信号的释放水平，从而动态调整昆虫的取食动机与节律（Force et al.，2024）。

1.2 环境生物因子对昆虫取食行为的影响

种内竞争在种群密度过高时尤为显著。当食物资源有限时，个体间的竞争会加剧。为应对此种压力，昆虫可能表现出两种典型的可塑性：一是增加单位时间的取食速率，在资源被消耗前尽可能多地获取营养，例如将甜菜夜蛾*Spodoptera exigua*的幼虫人工饲料稀释50%后，幼虫的取食量比取食未稀释人工饲料的对照组增加了约39.9%（Lee，2017）；二是在行为上发生转变，例如东亚飞蝗在种群密度过高时，会从独居、分散取食的散居型转变为聚集、迁飞取食的群居型，其取食偏好和代谢模式也发生根本性改变（Despland & Simpson，2006）。种间竞争则发生在不同物种对相同或相似食物资源的争夺中。为了规避竞争，昆虫可能通过生态位分化来调整取食行为，如榕树*Ficus microcarpa*–榕小蜂体系中，不同的榕小蜂通过榕果内不同部位实现食性分化，从而减少直接竞争（孙宝发等，2008）。此外，寄主植物的营养组分和次生代谢物含量也会精细调控昆虫的取食量与取食持续时间。例如，褐飞虱*Nilaparvata lugens*取食过的水稻*Oryza sativa*植株因产生更多氨基酸，显著缩短了白背飞虱*Sogatella furcifera*在其上取食所需的时间（Cao et al.，2013）。草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*对非常规寄主植物金银花*Lonicera japonica*存在取食行为，相比于取食寄主植物玉米*Zea mays*，虽然有发育历期延长、

存活率较低等弊端，但仍然能够完成完整世代发育，体现出强大的取食适应性（周亚媛等，2023）。当食物充足时，昆虫可能表现出更强的食物选择性；而当食物匮乏时，其取食范围则会扩大，表现出广食性倾向，即取食非偏好寄主植物以维持生存（Chakraborty et al.，2025）。

1.3 人为干扰因子对昆虫取食行为的影响

在人类活动中，施用农药是主要的人为干扰因子，亚致死浓度杀虫剂即能显著扰乱昆虫的取食行为。如红火蚁 *Solenopsis invicta* 取食含 0.01 μg/mL 吡虫啉的糖水后，糖水消耗量和挖掘行为反而增加，但当浓度大于 0.25 μg/mL 时，其取食、挖掘和觅食行为均受到显著抑制（Wang et al.，2015）。杀虫剂还能够改变物种间的竞争关系，从而间接影响取食行为。例如，杀虫剂暴露使原本处于竞争劣势的西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 能够驱逐内在优势竞争者烟蓟马 *Thrips tabaci*，导致劣势竞争者的取食量减少（王健立等，2011）。

1.4 自身生理状态对昆虫取食行为的影响

除外部环境因素外，昆虫自身的生理状态是其取食行为可塑性的内在决定因素。发育阶段是首要考量，昆虫在不同龄期或虫态对营养的需求和取食行为截然不同。昆虫的取食行为随着发育阶段和年龄增长发生规律性变化，这种变化既受到遗传程序调控，也受到外部环境因子的塑造（Casasa，2024）。在自然条件下意大利蝗 *Calliptamus italicus* 雌成虫可取食 8 科 21 种植物，其中在卵巢发育阶段 1~2 阶段取食的植物种类最少，为 11 种；卵巢发育阶段 3、4、5 阶段时取食种类逐渐增加，其取食的植物种类分别为 13、17 和 18 种（康文静等，2024）。

交配状态也对昆虫取食行为有重要影响，其中涉及神经内分泌系统与环境因子的共同作用。栗山天牛 *Massicus raddei* 雄成虫在交配期间攻击性显著增强，为争夺配偶或食物资源而发生激烈争斗，这种行为转变与交配动机密切相关，70% 的雄成虫争斗直接为了争夺交配权，表明生殖需求可短暂提升攻击水平，进而影响个体在取食竞争中的行为策略（唐艳龙等，2020）。

在社会性昆虫中，社会学习与经验积累可显著提升觅食效率。如强马蜂 *Polistes dominulus* 在反复接触食物源过程中，学习飞行次数逐渐减少，食物处理时间显著缩短，当食物位置变更后，仅经历 1 次采集的个体比经过 3 次采集的个体更快定位新食物源，说明初期学习阶段行为可塑性最高（Moreyra & Lozada，2024）。

另有研究表明昆虫肠道微生物也会影响其取食行为。肠道菌群多样性低的橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 对富含氨基酸的食物反应更快、取食时间更长、摄食量更多（Akami et al.，2019）。这种发育阶段、交配状态、社会经验及肠道微生物所引发的取食行为差异，反映了昆虫内在生理状态与外部环境信号的交互作用。

1.5 生态因子与神经内分泌系统协同调控昆虫取食行为

生态因子与神经内分泌系统协同调控昆虫的生理稳态，从而实现昆虫取食行为的可塑性。这些神经肽与生物胺作为整合信号，通过双向通路精细调控行为输出。在外周层面，它们动态调控感觉神经元的敏感性；在中枢层面，上述调节信号共同汇入蘑菇体、中央复合体等决策神经网络，权衡并驱动觅食行为与进食行为（Senapati et al.，2019；Yang et al.，2021；Zhou et al.，2025）。由此，外界生态因子、内部生理状态与神经内分泌调控构成了一个闭环反馈系统。

2 神经肽对昆虫饥饿感知的调控作用及机制

昆虫作为一类种类繁多、数量庞大的无脊椎动物，在开始觅食行为和进食行为之前，需要首先确认自身的营养物质状态，并产生饥饿信号。昆虫体内的营养物质总体上可归类为蛋白质与氨基酸、脂类和碳水化合物 3 种，而昆虫主要通过肠道和中枢神经系统感受这些营养物质，并受到多种神经信号的调控（Chopra et al.，2022）。

2.1 神经肽对肠道营养感知的调控

肠道内分泌细胞作为首要的“前沿传感器”，能特异性识别肠道内的营养物质。如食物中的 L-谷氨酸可通过黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 肠道内分泌细胞膜上的代谢型谷氨酸受体引发细胞内 Ca^{2+} 振荡频率的降低，进而抑制肠源 NPF 的分泌（Gao et al.，2024）。在营养充足状态下，肠道内分泌细胞持续分泌的肠源 NPF 通过体液循环作用于肠道前端的特定神经元（enteric neurons expressing NPF receptor，$NPFR^{ENS}$），抑制昆虫的进食动机；而当膳食中出现 L-谷氨酸时，肠源 NPF 分泌减少，解除了对 $NPFR^{ENS}$ 的抑制，从而促进进食行为，肠源 NPF 的功能主要为抑制取食，与脑源 NPF 的功能完全相反，两者功能不同是因为作用位点不同所致（Gao et al.，2024）。

2.2 神经肽对中枢神经系统营养感知信号传导的调控

昆虫的中枢神经系统通过监测全身能量的动态平衡，及时根据内部营养状态调整自身的生理行为。最新研究表明，脑中少量特化神经元能直接感知特定循环营养物质并调控进食行为（Dus et al.，2011）。目前，果蝇体内存在营养感应器的证据已有报道，果蝇在缺乏甜味感知受体的情况下，仅凭热量就能辨别糖类（Burke & Waddell，2011）；一种名为GR43a的味觉受体在周围味觉神经元和上原脑的少数中枢神经元中表达，这些中枢神经元可直接感知循环果糖水平，并在营养匮乏时促进进食（Miyamoto et al.，2012）；另一种内部感受器在果蝇幼虫及哺乳动物中能选择性感知氨基酸含量，氨基酸耗竭产生的空tRNA会激活保守激酶GCN2（general control non-derepressible 2），导致行为改变以避免摄入氨基酸稀缺的食物（Bjordal et al.，2014）。在饥饿状态下，黑腹果蝇大脑中NPF和sNPF的表达水平上升，前者通过作用于多巴胺/蜕皮激素受体（dopamine/ecdysone receptor，DopEcR）来增强甜味感受神经元的反应，后者则是通过短神经肽F受体（sNPF receptor，sNPFR）来抑制苦味感知神经元，两者协同启动取食动机（Inagaki et al.，2014）。类似的调控机制也见于东亚飞蝗，其NPF同源物在调节食欲中扮演着关键角色（Tan et al.，2019）。这些研究揭示了昆虫通过中枢神经系统调控取食行为的机制，即昆虫通过感知特定营养物质的可用性，将其转化为神经调节信号输出，进而调控进食行为（Domingos et al.，2013）。

2.3 神经肽对饥饿信号产生的调控

当昆虫发现自身能量或营养物质不足时，会通过中枢神经系统产生饥饿信号并激发昆虫的觅食和进食行为。昆虫通过由神经肽等多种信号分子构成的复杂调控网络感知饥饿，一方面，NPF和sNPF作为关键的促食信号在饥饿状态下上调表达，通过作用于中枢神经系统增强觅食行为（Nässel，2025）；另一方面，硫激肽（sulfakinin，SK）作为饱腹信号在饥饿时通过重塑外周嗅觉系统，驱使昆虫的行为优先级从交配转向觅食（Li et al.，2026）。此外，进化上高度保守的抑咽侧体神经肽（allatostatin A，AstA）通路能直接感知体内能量状态，在饱腹时抑制甜味感觉神经元的活性（Qin et al.，2025）。这些神经肽并非孤立运作，而是以高度汇聚和交叉的方式参与取食、代谢及外周生理功能的协同调控，确保昆虫能通过感知饥饿信号进行觅食与进食行为。

3 神经肽对昆虫觅食行为的调控作用及机制

昆虫觅食行为涉及食物资源的搜寻与识别，该行为受到内部生理状态和外部环境因素的共同调控。在神经调控层面，多种神经肽作为关键信号分子，通过中枢神经系统整合能量状态与感觉输入，精细调节觅食动机与行为，这些神经肽通过作用于特定神经环路，动态平衡能量消耗与补充，从而优化个体的生存与适合度。

3.1 神经肽通过外周神经系统对觅食的调控

sNPF信号系统在外周嗅觉调控中扮演着关键角色。Li et al.（2022）通过基于CRISPR/Cas9的基因编辑技术敲除橘小实蝇的*sNPFR*基因，发现*sNPFR*缺失突变体对多种气味物质的触角电位反应显著降低；行为学测定进一步表明，*sNPFR*缺失突变体的觅食时间显著延长，觅食成功率显著下降，免疫组织化学分析发现sNPFR神经元位于橘小实蝇触角感受器下方，且与嗅觉受体神经元相邻。在分子机制上，sNPFR缺失导致包括昆虫气味受体共受体（odorant receptor co-receptor，Orco）在内的多种嗅觉受体的转录水平显著下降（Li et al.，2022）。Li et al.（2025）进一步研究发现，神经肽SK及其受体1（SK receptor 1，SKR1）在外周嗅觉系统中介导了饥饿诱导的觅食与交配行为转换，当橘小实蝇处于饥饿状态时，其触角嗅觉神经元中*SKR1*的表达丰度增加，增强的SK-SKR1信号系统直接抑制了触角嗅觉神经元中性信息素受体基因的表达，同时增强了食物挥发物受体基因的表达。

除了上述两种神经肽系统，橘小实蝇交配后嗅觉偏好的改变受到双重调控机制的影响：磷脂酰胆碱（phosphatidylcholine，PC）和D-手性肌醇（D-chiro-inositol，DCI）介导瞬时响应，而性肽–保幼激素系统实现长效调控，PC和DCI的显微注射能快速重塑橘小实蝇触角的灵敏度，而性肽–保幼激素系统则在较长时间尺度上调控其嗅觉偏好（Yao et al.，2025）。

3.2 神经肽信号系统通过中枢神经系统对觅食的调控

昆虫的中枢神经系统是协调复杂觅食行为的中心，在觅食过程中，多种神经肽信号系统通过调节神经元兴奋性、突触传递和协调神经环路活动，精确控制觅食行为的启动、维持和终止。例如，果蝇中枢神经系统中的白细胞激肽（leucokinin，LK）神经肽系统可以直接抑制中枢觅食神经元活性，以反作用的方式促进果蝇寻找水的位置；在饥饿状态下，LK则

激活中枢觅食神经元活性，驱动觅食行为（Senapati et al.，2019）；速激肽在橘小实蝇脑部触角神经叶外侧的局域中间神经元中表达，这些神经元参与调节嗅觉受体神经元输入的嗅觉信号，可能影响觅食决策（Gui et al.，2017）。在草地贪夜蛾中，*NPFR*敲除后导致幼虫对寄主植物的觅食时间延长，雌成虫对玉米的产卵偏好性显著降低，证实NPFR通过调控嗅觉通路影响取食和产卵选择（Yu et al.，2026）。

生物钟调控下的节律性觅食是昆虫的普遍行为特征。如果蝇在清晨活跃的觅食节律，是通过清晨活跃的生物钟神经元释放色素分散因子信号，进而激活下游的多巴胺能神经元；这些多巴胺神经元随后抑制一类在中午自然活性更高的中侧抑制性投射神经元3（mediolateral inhibitory projection neurons 3，miPN3）；miPN3在中午时的高活性会强力抑制觅食行为，而清晨时被多巴胺信号抑制则使果蝇受食物气味的吸引力增强，表现出节律性的觅食高峰（Zhou et al.，2025）。

4 神经肽对昆虫进食行为的调控作用及机制

昆虫的进食行为是指当昆虫接触食物后进入进食维持阶段，主要包括食物营养识别与食物摄取两个过程。昆虫通过味觉系统评估食物的营养价值与适口性。味觉感受器分布于昆虫触角、口器和跗节等部位，可识别甜、苦、酸等多种化学物质。进食终止阶段涉及饱腹感形成和进食停止。

4.1 神经肽通过外周神经系统对进食的调控

昆虫神经肽通过外周神经系统调控味觉受体表达，是协调其取食动机与行为转换的核心分子机制。这一过程涉及复杂的脑–肠–外周感觉器官信号轴，当昆虫取食后，中肠内容物中的特定营养物质会被肠道内分泌细胞感知。例如，果蝇中的GR5a和GR64f作为甜味受体促进进食，而GR66a和GR33a作为苦味受体抑制进食；同时，咽部的机械力感受器感知食物物理特性后，将信号传递至大脑联系神经元（interneurons，IN），激活利尿激素44（diuretic hormone 44，DH44）的表达，将饱腹信号传递至中枢神经系统，从而指令终止进食（Oh et al.，2021；Zhao et al.，2025）。SK是重要的饱腹因子，它通过抑制甜味感知降低昆虫对食物的兴趣；降低SK表达可使饥饿果蝇的进食量增加约40%，并提高其摄取含抑制剂食物的概率（Nässel & Wu，2022；Li et al.，2026）。此外，SK可促进橘小实蝇的觅食行为，却在进食过程中表现出抑制作用（Li et al.，2025）。另外，家蚕*Bombyx mori*中肠的肠道内分泌细胞通过其表达的味觉受体BmGR4识别蔗糖和葡萄糖后，进而促进速激肽等神经肽的分泌（Mang et al.，2022）。这些由中肠或脑神经分泌细胞释放的神经肽作为饱腹信号或饥饿信号进入血淋巴，构成调控行为的状态信号（Guo et al.，2021）。在草地贪夜蛾中，沉默肠道中SK可显著增加幼虫取食量和体重（Yu et al.，2026）；其SIFamide受体（SIFamide receptor，SIFaR）突变体幼虫的觅食效率和取食能力均显著下降，碳水化合物代谢通路中多个关键酶基因下调，表明SIFaR可能通过调控能量代谢影响取食行为（Linghu et al.，2025）。美国白蛾*Hyphantria cunea*幼虫中肠表达的味觉受体HcGR76在感知果糖和绿原酸后会调控NPF的表达，进而影响血淋巴中的代谢物水平（Sun et al.，2024）。

4.2 神经肽信号系统在中枢神经系统中对进食的调控

昆虫进食行为受促食与抑食神经肽的协同调控，形成精密的神经内分泌网络。在黑腹果蝇中，多种促食神经肽的核心作用已得到系统解析。黑腹果蝇幼虫脑内特定神经元高表达NPF，激活NPF信号可显著促进幼虫对营养物质的过量摄取，而敲低NPF或其受体则抑制进食（Wu et al.，2005）。sNPF和CCHamide-2都是促进昆虫进食的肽类，sNPF前体蛋白的过表达会促使成年果蝇短期内增加进食量，而激活CCHamide-2神经元则会导致饥饿黑腹果蝇蔗糖进食量增加，并且CCHamide-2通过中枢神经参与巩固食欲记忆（Knapek et al.，2013；Yamagata et al.，2022）。此外，传统上认为参与水分平衡的利尿激素31（diuretic hormone 31，DH31）近年来被证实具有关键的促食作用，敲除中枢神经表达的*DH31*或其受体基因导致果蝇严重进食缺陷；回补*DH31*可挽救此表型（Dus et al.，2011）。在斜纹夜蛾*Spodoptera litura*中，NPF信号直接通过中枢神经系统调控幼虫进食量，并帮助其适应寄主植物的化学防御；幼虫通过下调NPF表达以减少对植物次生代谢物黄酮的摄入，而外源施加NPF成熟肽则产生相反效应，揭示了NPF在取食偏好可塑性中的关键作用（Yang et al.，2024）。在美国白蛾中，通过RNA干扰沉默肠道sNPF/sNPFR表达后，幼虫进食量与体重增长显著下降，同时能量代谢紊乱，并影响下游取食相关基因的表达。

与促食信号相对应，多种神经肽构成饱腹信号系统以适时终止进食。咽喉部机械力感受信号通过

IN激活MIP（myoinhibitory peptide）释放，促进饱腹感形成（Yang et al.，2021）。Hugin神经肽在黑腹果蝇饱腹后从神经元分泌，通过与AstA的协同作用抑制进食（Qin et al.，2025）。除上述典型饱腹信号外，中枢神经诱导脂肪体分泌的瘦素样信号以及胰岛素样肽也参与长期能量平衡的调节，最终共同导致进食终止（Ahmad et al.，2020）。还有一些对进食行为具有显著效应的神经肽，包括Corazonin等，但功能尚未明确。综上，对本文涉及的所有神经肽的功能与其作用阶段进行汇总（表1），以期为深入理解进食神经回路以及促进或抑制进食相关行为的调节机制研究提供理论基础。

表1 昆虫取食行为关键神经肽调控网络功能总览表

Table 1 Overview of the functional network of key neuropeptides regulating insect feeding behaviors

神经肽 Neuropeptide	主要功能 Major function	作用阶段 Action stage	参考文献 Reference
脂动激素AKH	进食动机调控Food intake motivation regulation	饥饿感知Starvation sensing	Mochanová et al., 2018
抑咽侧体神经肽AstA	抑制进食Food intake inhibition	进食Food intake	Hentze et al., 2015
CCHamide-2	促进进食Food intake promotion	进食Food intake	Yamagata et al., 2022
黑化诱导激素 Corazonin	取食行为调控（具体功能尚不明确） Feeding behavior regulation (the specific function is not yet clear)	进食Food intake	尚无文献支撑 No literature to support
利尿激素44 DH44	抑制进食Food intake inhibition	饱腹Satiety	Oh et al., 2021
Hugin	抑制进食Food intake inhibition	饱腹Satiety	Qin et al., 2025
胰岛素样肽ILP	抑制进食Food intake inhibition	进食Food intake	Ahmad et al., 2020
MIP	抑制进食Food intake inhibition	饱腹Satiety	Yang et al., 2021
白细胞激肽 Leucokinin	觅食与觅水行为调控 Foraging and water-seeking behavior regulation	饥饿感知；觅食 Starvation sensing; foraging	Senapati et al., 2019; Ohashi & Sakai, 2018
肠源神经肽F Intestinal origin NPF	取食动机抑制 Feeding motivation inhibition	饥饿感知 Starvation sensing	Gao et al., 2024
脑源神经肽 Cerebral origin NPF	促进取食动机 Feeding motivation promotion	进食 Food intake	Wu et al., 2005; Tan et al., 2019
色素分散因子 PDF	调控节律；促进觅食 Rhythm regulation; foraging promotion	觅食 Foraging	Zhou et al., 2025
SIFamide	抑制觅食；抑制进食 Foraging inhibition, food intake inhibition	觅食；进食 Foraging, food intake	Linghu et al.，2025
短神经肽F sNPF	促进觅食；促进进食 Foraging promotion; food intake promotion	觅食；进食 Foraging; food intake	Li et al., 2022; Knapek et al., 2013; Sun et al., 2025
硫激肽 SK	促进觅食；抑制进食 Foraging promotion; food intake inhibition	觅食；进食 Foraging; food intake	Guo et al., 2021; Li et al., 2025
速激肽TK	影响觅食决策Foraging decisions effect	觅食Foraging	Gui et al., 2017

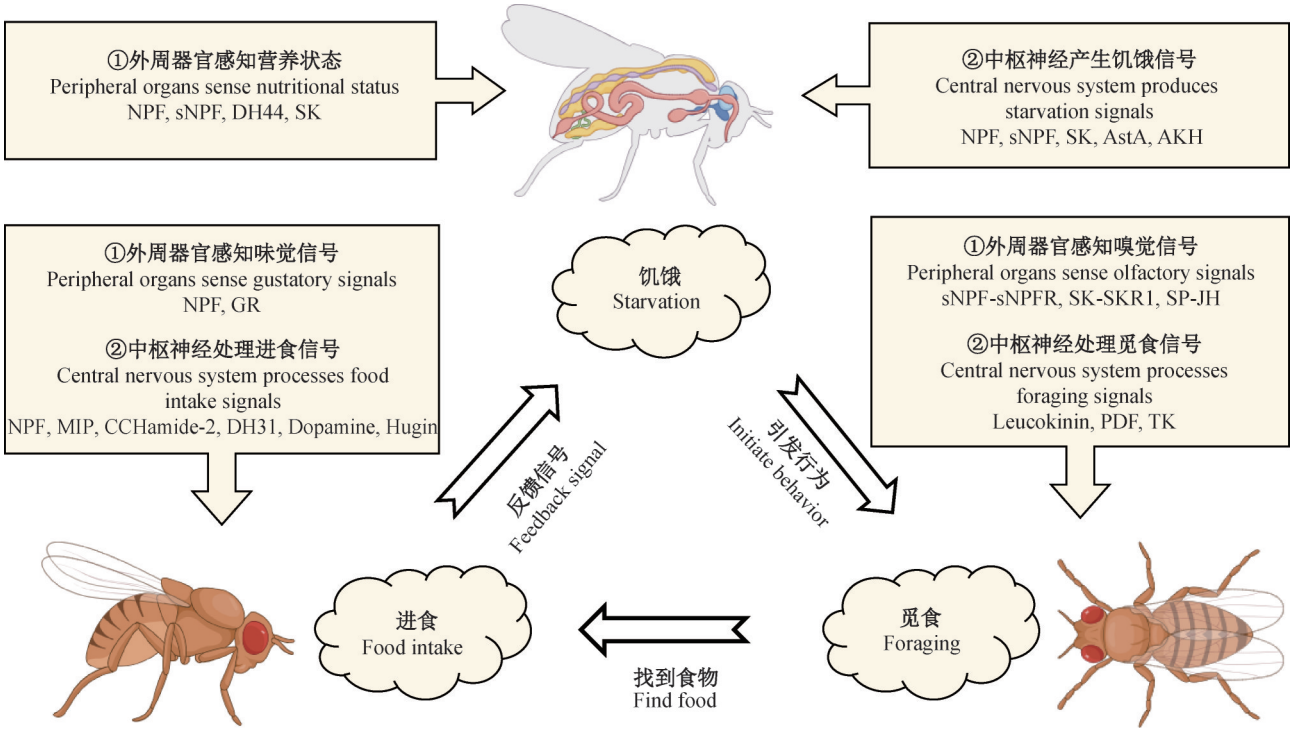
AKH: Adipokinetic hormone; AstA: allatostatin A; DH44: diuretic hormone 44; ILP: insulin like peptide; MIP: myoinhibitory peptide; NPF: neuropeptide F; PDF: pigment dispersing factor; sNPF: short neuropeptide F; SK: sulfakinin; TK: tachykinin.

5 总结与展望

昆虫取食行为的神经生理学调控机制研究揭示了取食行为遵循饥饿、觅食、进食的循环级联逻辑。在外周器官感知营养匮乏后，中枢神经系统通过NPF、sNPF、SK、DH44等信号产生饥饿状态。饥饿信号进一步驱动觅食行为，该过程由中枢神经系统通过MIP、CCHamide-2、DH31、多巴胺及LK等觅食相关信号介导。当通过嗅觉与味觉信号感知到食物后，反馈信号促使昆虫的觅食行为切换为进食行为。在执行环节中，NPF、sNPF、SK、AstA及AKH等分子协同参与进食调控（图1）。多数神经肽的调控功能表现出强烈的状态依赖性，其行为学输出由能量平衡、生殖状态、昼夜节律等多维内部变量共同决定，这体现了神经肽作为神经调质在整合多源信息、实现适应性行为转换中的核心作用。

尽管本文总结了大量重要研究进展，但该领域研究仍面临若干深层次挑战。在机制层面上，研究多停留在神经肽表达与行为表型的相关性上，对其在活体神经环路中的信号转导通路及其对突触可塑

性的实时调制机制缺乏直接证据。在生态效应层面上，现有发现大多源于高度简化的实验室环境，未能充分体现自然条件下复杂环境竞争及种间互作对神经肽调控网络的塑造，限制了对其行为生态学意义的理解。此外，体系机制研究多数源于黑腹果蝇，针对农业害虫等重要类群的研究不足。未来研究的突破需要依靠跨学科方法的融合与技术创新。首先，借助新兴试验技术如单细胞空间转录组、离体钙离子成像与神经肽荧光探针等，从细胞水平实时解析神经肽在特定环路节点的作用机制，绘制其功能图谱。其次，应构建整合分子、环路、个体行为与种群动态的多尺度研究框架，模拟自然环境的复杂条件，以阐明调控网络的环境可塑性。最后，面向应用层面，鉴定农业害虫中具有物种特异性的关键神经肽受体靶点，将为发展新一代基于行为调控的绿色靶向防控策略提供理论基础。



NPF：神经肽F；sNPF：短神经肽F；DH44：利尿激素44；SK：硫激肽；AstA：抑咽侧体神经肽；AKH：脂动激素；GR：味觉受体；DH31：利尿激素31；sNPFR：sNPF受体；SKR1：SK受体1；SP：性肽；JH：保幼激素；PDF：色素分散因子；TK：速激肽。NPF: Neuropeptide F; sNPF: short neuropeptide F; DH44: diuretic hormone 44; SK: sulfakinin; AstA: allatostatin A; AKH: adipokinetic hormone; GR: gustatory receptor; MIP: myoinhibitory peptide; DH31: diuretic hormone 31; sNPFR: sNPF receptor; SKR1: SK receptor 1; SP: sex peptide; JH: iuvenile hormone; PDF: pigment dispersing factor; TK: tachykinin.

图1 神经肽对昆虫取食行为的协同调控网络

Fig. 1 Synergistic regulatory networks of neuropeptides on insect feeding behaviors

参 考 文 献（References）

Ahmad M, He L, Perrimon N. 2020. Regulation of insulin and adipokinetic hormone/glucagon production in flies. Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology, 9(2): e360

Akami M, Andongma AA, Chen ZZ, Nan J, Khaeso K, Jurkevitch E, Niu CY, Yuval B. 2019. Intestinal bacteria modulate the foraging behavior of the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). PLoS ONE, 14(1): e0210109

Bhusal DR, Chandra Ghimire K, Patel P, Bista M, Upadhyay R, Kumar B. 2020. Temperature and altitude modulate feeding attributes of Mexican beetle, *Zygogramma bicolorata* Pallister on *Parthenium hysterophorus*. Journal of Thermal Biology, 89: 10254

Bjordal 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

Burke CJ, Waddell S. 2011. Remembering nutrient quality of sugar in *Drosophila*. Current Biology, 21(9): 746−750

Cao TT, Lü J, Lou YG, Cheng JA. 2013. Feeding-induced interactions between two rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae): effects on feeding and honeydew excretion. Environmental Entomology, 42(6): 1281−1291

Casasa S. 2024. Evolution of regulatory mechanisms underlying nutrition-responsive plasticity in insects. Frontiers in Ecology and

Evolution, 12: 1409743

Chakraborty A, Sgrò CM, Mirth CK. 2025. Untangling plastic responses to combined thermal and dietary stress in insects. Current Opinion in Insect Science, 68: 101328

Chopra G, Kaushik S, Kain P. 2022. Nutrient sensing via gut in *Drosophila melanogaster*. International Journal of Molecular Sciences, 23(5): 2694

Despland E, Simpson SJ. 2006. Resource distribution mediates synchronization of physiological rhythms in locust groups. Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences, 273(1593): 1517−1522

Domingos AI, Sordillo A, Dietrich MO, Liu ZW, Tellez LA, Vaynshteyn J, Ferreira JG, Ekstrand MI, Horvath TL, de Araujo IE, et al. 2013. Hypothalamic melanin concentrating hormone neurons communicate the nutrient value of sugar. eLife, 2: e01462

Dus M, Min S, Keene AC, Lee GY, Suh GSB. 2011. Taste-independent detection of the caloric content of sugar in *Drosophila*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108(28): 11644−11649

Force E, Sokolowski MBC, Suray C, Debernard S, Chatterjee A, Dacher M. 2024. Regulation of feeding dynamics by the circadian clock, light and sex in an adult nocturnal insect. Frontiers in Physiology, 14: 1304626

Gao JJ, Zhang S, Deng P, Wu ZG, Lemaitre B, Zhai ZZ, Guo Z. 2024. Dietary L-Glu sensing by enteroendocrine cells adjusts food intake *via* modulating gut PYY/NPF secretion. Nature Communications, 15: 3514

Gui SH, Jiang HB, Xu L, Pei YX, Liu XQ, Smagghe G, Wang JJ. 2017. Role of a tachykinin-related peptide and its receptor in modulating the olfactory sensitivity in the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Insect Biochemistry and Molecular Biology, 80: 71−78

Guo D, Zhang YJ, Zhang S, Li J, Guo C, Pan YF, Zhang N, Liu CX, Jia YL, Li CY, et al. 2021. Cholecystokinin-like peptide mediates satiety by inhibiting sugar attraction. PLoS Genetics, 17(8): e1009724

Hentze JL, Carlsson MA, Kondo S, Nässel DR, Rewitz KF. 2015. The neuropeptide allatostatin a regulates metabolism and feeding decisions in *Drosophila*. Scientific Reports, 5: 11680

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

Inskeep JR, Allen AP, Taylor PW, Rempoulakis P, Weldon CW. 2021. Canopy distribution and microclimate preferences of sterile and wild Queensland fruit flies. Scientific Reports, 11: 13010

Kang WJ, Li JX, Ren JL, Zhao L. 2024. Feeding characteristics of adult female Italian locust *Calliptamus italicus* on plants. Journal of Plant Protection, 51(5): 1211−1217 (in Chinese) [康文静, 李金星, 任金龙, 赵莉. 2024. 意大利蝗雌成虫对植物的取食特性. 植物保护学报, 51(5): 1211−1217]

Knapek S, Kahsai L, Winther AME, Tanimoto H, Nässel DR. 2013. Short neuropeptide F acts as a functional neuromodulator for olfactory memory in Kenyon cells of *Drosophila mushroom* bodies. Journal of Neuroscience, 33(12): 5340−5345

Lee KP. 2017. Genetic variation in compensatory feeding for dietary dilution in a generalist caterpillar. Scientific reports 7: 7461

Li HF, Dong B, Peng YY, Luo HY, Ou XL, Ren ZL, Park Y, Wang JJ, Jiang HB. 2025. The neuropeptide sulfakinin is a peripheral regulator of insect behavioral switch between mating and foraging. eLife, 13: RP100870

Li HF, Dong B, Ren ZL, Zhu XG, Lei Q, Park Y, Wang JJ, Jiang HB. 2026. Sulfakinin signaling sense circulating fructose and suppresses food consumption *via* insulin-like peptide in *Bactrocera dorsalis*. Advanced Science: e14748

Li HF, Huang XY, Yang YH, Chen XF, Yang Y, Wang JJ, Jiang HB. 2022. The short neuropeptide F receptor regulates olfaction-mediated foraging behavior in the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Insect Biochemistry and Molecular Biology, 140: 103697

Linghu JH, Xie HY, Yu MQ, Xu HM, Feng JW, Zhu F, Yi TC, Smagghe G, Liu TX, Gui SH. 2025. Role for a SIFamide receptor in regulating foraging and feeding via carbohydrate metabolism in *Spodoptera frugiperda* larvae. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 73(41): 25875−25883

Mang DZ, 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

Miyamoto T, Slone J, Song XY, Amrein H. 2012. A fructose receptor functions as a nutrient sensor in the *Drosophila* brain. Cell, 151(5): 1113−1125

Mochanová M, Tomčala A, Svobodová Z, Kodrík D. 2018. Role of adipokinetic hormone during starvation in *Drosophila*. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 226: 26−35

Moreyra S, Lozada M. 2024. *Polistes dominula* spatial learning abilities while foraging. Ethology, 130(11): e13505

Nässel DR. 2025. What *Drosophila* can tell us about state-dependent peptidergic signaling in insects. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 179: 104275

Nässel DR, Wu SF. 2022. Cholecystokinin/sulfakinin peptide signaling: conserved roles at the intersection between feeding, mating and aggression. Cellular and Molecular Life Sciences, 79(3): 188

Oh Y, Lai JS, Min S, Huang HW, Liberles SD, 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

Ohashi H, Sakai T. 2018. Leucokinin signaling regulates hunger-driven reduction of behavioral responses to noxious heat in *Drosophila*. Biochemical and Biophysical Research Communications, 499(2): 221−226

Qin WS, Song TT, Lai ZL, Li DH, Wang LM, Huang R. 2025. Hugin-AstA circuitry is a novel central energy sensor that directly regulates sweet sensation in *Drosophila* and mouse. eLife, 14: https://

doi.org/10.7554/eLife.108551.3

Senapati B, Tsao CH, Juan YA, Chiu TH, Wu CL, Waddell S, Lin S. 2019. A neural mechanism for deprivation state-specific expression of relevant memories in *Drosophila*. Nature Neuroscience, 22(12): 2029−2039

Sun BF, Wang RW, Hu Z. 2008. Diet segregation of fig wasps and the stability of fig-fig wasp mutualism. Biodiversity Science, 16(6): 525−532 (in Chinese) [孙宝发, 王瑞武, 胡忠. 2008. 榕小蜂食性分化与榕树−榕小蜂系统稳定性. 生物多样性, 16(6): 525−532]

Sun J, Zhang WJ, Cui ZB, Pan YF, Smagghe G, Zhang LW, Wickham JD, Sun JH, Mang DZ. 2024. HcGr76 responds to fructose and chlorogenic acid and is involved in regulation of peptide expression in the midgut of *Hyphantria cunea* larvae. Pest Management Science, 80(11): 5672−5683

Sun LL, Sun CM, Yin JJ, Moural TW, Zhu F, Cao CW. 2025. Short neuropeptide F receptors regulate feeding and reproduction in *Hyphantria cunea*. International Journal of Biological Macromolecules, 311: 143604

Tan SQ, Li AM, Wang Y, Shi WP. 2019. Role of the neuropeptide F_1 in regulating the appetite for food in *Locusta migratoria*. Pest Management Science, 75(5): 1304−1309

Tang YL, Wei K, Wang LN, Zhang YL, Yang ZQ, Wang XY. 2020. Feeding, mating and spawning behavior of *Massicus raddei* adult (Coleoptera: Cerambycidae). Journal of Environmental Entomology, 42(3): 732−739 (in Chinese) [唐艳龙, 魏可, 王丽娜, 张彦龙, 杨忠岐, 王小艺. 2020. 栗山天牛成虫取食、交配和产卵行为. 环境昆虫学报, 42(3): 732−739]

Tu XB, Gao S, Shali Y, Nong XQ, Wang GJ, Zhang ZH. 2010. Effects on eating and food utilization efficiency of *Locusta migratoria manilensis* at different temperatures. Chinese Bulletin of Entomology, 47(4): 690−693 (in Chinese) [涂雄兵, 高松, 牙森·沙力, 农向群, 王广君, 张泽华. 2010. 温度对东亚飞蝗取食影响及其食物利用效率研究. 昆虫知识, 47(4): 690−693]

Wang GY, Yang DZ, Liu BB, Wang JH, Liu W, Wei GS, Fan QW, Zheng QY, Xu ZX, Zhang J, et al. 2020. Simulated field life-table studies on *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Kaifeng, Henan, China. Journal of Parasitic Biology, 15(10): 1177−1182, 1187 (in Chinese) [王国英, 杨葯子, 刘彬彬, 王家豪, 刘威, 位广帅, 范青文, 郑千一, 徐志喜, 张军, 等. 2020. 开封地区模拟野外条件下的白纹伊蚊生命量表研究. 中国病原生物学杂志, 15(10): 1177−1182, 1187]

Wang JL, Li HG, Ma ZG, Zheng CY. 2011. Interspecific competition between *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* on purple cabbage. Scientia Agricultura Sinica, 44(24): 5006−5012 (in Chinese) [王健立, 李洪刚, 马志国, 郑长英. 2011. 西花蓟马与烟蓟马在紫甘蓝上的种间竞争. 中国农业科学, 44(24): 5006−5012]

Wang L, Zeng L, Chen J. 2015. Sublethal effect of imidacloprid on *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) feeding, digging, and foraging behavior. Environmental Entomology, 44(6): 1544−1552

Wu Q, Zhao ZW, Shen P. 2005. Regulation of aversion to noxious food by *Drosophila* neuropeptide Y- and insulin-like systems. Nature Neuroscience, 8(10): 1350−1355

Yamagata N, Imanishi Y, Wu HY, Kondo S, Sano H, Tanimoto H. 2022. Nutrient responding peptide hormone CCHamide-2 consolidates appetitive memory. Frontiers in Behavioral Neuroscience, 16: 986064

Yang TT, Yuan ZX, Liu CX, Liu T, Zhang W. 2021. A neural circuit integrates pharyngeal sensation to control feeding. Cell Reports, 37(6): 109983

Yang ZM, Wang WX, Deng MQ, Xiao TX, Ma WL, Huang XD, Lu K. 2024. Characterization of neuropeptides from *Spodoptera litura* and functional analysis of NPF in diet intake. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 72(18): 10304−10313

Yao XQ, Luo C, Ai SP, Cheng F, Xing SY, Zhong GH, Yi X. 2025. Dual mechanisms of olfactory plasticity: transient modulation by phosphatidylcholine and D-chiro-inositol and sustained regulation *via* the sex peptide-juvenile hormone system. Insect Science, DOI: 10.1111/1744-7917.70114

Yin WD. 2018. Microhabitat selection in piercing-sucking insects and its ecological mechanism. PhD thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [殷万东. 2018. 刺吸害虫微栖境选择及其生态机制研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院]

Yu MQ, Linghu JH, Xie HY, Li G, Zhu F, Smagghe G, Gui SH, Liu TX. 2026. Characterization of sulfakinin and its role in larval feeding and molting in *Spodoptera frugiperda*. Insect Science, 33(1): 159−171

Zhao JJ, Yin JM, Wang Z, Shen J, Dong M, Yan S. 2025. Complicated gene network for regulating feeding behavior: novel efficient target for pest management. Pest Management Science, 81(1): 10−21

Zhou MM, Zheng MJ, Zhang XH, Liu X, Guo J, Cao XC, Guo AK, Li Y. 2025. Central clock drives foraging rhythm through modulating food odor attraction in *Drosophila*. Current Biology, 35(20): 4988−5001

Zhou YY, Han SP, Chen XJ, Dai ZY, He YZ. 2023. Feeding adaptability of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to honeysuckle flower *Lonicera japonica*. Journal of Plant Protection, 50(2): 421−429 (in Chinese) [周亚媛, 韩世鹏, 陈鑫婕, 代子叶, 何运转. 2023. 草地贪夜蛾对金银花的取食适应性. 植物保护学报, 50(2): 421−429]

（责任编辑：李美娟）