

# 人类基本呈味物质对菜粉蝶幼虫的拒食作用

游秀峰, 孙淑君, 原国辉, 郭线茹, 李为争\*

(河南农业大学 植物保护学院, 河南 郑州 450002)

**摘要:** 呈味物质是人类经过漫长筛选形成的味感强烈的物质, 可能在调控害虫取食行为中发挥重要作用, 但传统的二分式定性法难以阐明其对昆虫味觉反应的复杂相互作用。为此, 以菜粉蝶为研究对象, 采用叶碟法结合正交设计测试了 6 种人类呈味物质(柠檬酸、蔗糖、奎宁、氯化钠、山椒醇和辣椒素)对菜粉蝶幼虫取食反应的影响。单一呈味物质与对照叶碟的配对测试表明, 拒食反应指数较高的呈味物质为柠檬酸(93.89%)、奎宁(90.33%)、山椒醇(83.33%), 但正交测试却发现辣椒素、蔗糖、山椒醇影响较大, 且奎宁和氯化钠可能相互拮抗。进一步采用对菜粉蝶幼虫取食量影响较大的 4 种呈味物质进行选择性和非选择性取食测定, 发现辣椒素效应最大。2 种条件下均表现出较强拒食活性的样品组合为蔗糖 9  $\mu\text{L}$  + 山椒醇 9  $\mu\text{L}$  + 辣椒素 3  $\mu\text{L}$  + 柠檬酸 12  $\mu\text{L}$ 。结果表明, 特定呈味物质在单剂刺激和混合刺激下的表现存在较大差异, 利用多因素试验设计方法优化多元组分的拒食剂, 可能有助于解决害虫味觉反应习惯化的问题。

**关键词:** 菜粉蝶; 呈味物质; 拒食

中图分类号: S436.3 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2013)01-0071-06

## Feeding Deterrence of Six Basic Tastants against *Pieris rapae* Larvae

YOU Xiu-feng, SUN Shu-jun, YUAN Guo-hui, GUO Xian-ru, LI Wei-zheng\*

(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

**Abstract:** Tastants are serials of heavy-taste substances screened out by human beings for a long time, which may play an important role in the regulation of feeding behaviours of herbivorous insects. However, the either-or characterization of these substances with respect to their effects on feeding response of herbivores is not efficient to explain the comprehensive interactions among various tastants. This study tested the feeding deterrence of six tastants (citric acid, sucrose, quinine, NaCl, sanshool, and capsaicin), alone or orthogonally combined, against *Pieris rapae* larvae. The paired bioassay with each tastant and control leaf disc indicated that citric acid, quinine, and sanshool evoked strong feeding deterrence, with feeding deterrence values of 93.89%, 90.33%, and 83.33%, respectively. When these tastants were orthogonally combined, capsaicin, sucrose, and sanshool exhibited stronger effects on the feeding amount, while quinine and NaCl acted antagonistically. Four tastants showing relatively stronger effects were orthogonally combined further and tested under selective and non-selective feeding conditions. The result showed that capsaicin exhibited the strongest feeding deterrence, and only one sample (9  $\mu\text{L}$  sucrose + 9  $\mu\text{L}$  sanshool + 3  $\mu\text{L}$  capsaicin + 12  $\mu\text{L}$  citric acid) exhibited strong feeding deterrence under both conditions. A given tastant could show remarkable discrepancy when used alone or combined, suggesting that some multiple-factor experimental designs should be introduced in insect feeding bioassay to overcome the gustatory habituation of pests.

**Key words:** *Pieris rapae*; tastant; feeding deterrence

收稿日期: 2012-07-03

基金项目: 河南省教育厅科学技术研究重点项目(12A210012)

作者简介: 游秀峰(1978-), 女, 河南太康人, 助理实验师, 硕士, 主要从事新农药创制工作和植食性昆虫行为调控物质研究。

E-mail: you\_xiufeng@163.com

\* 通讯作者: 李为争(1978-), 男, 河南洛阳人, 副教授, 博士, 主要从事昆虫化学生态学研究。E-mail: wei-zhengli@163.com

人类有 4 种基本味感,  $H^+$  引起酸味; 无机盐类特别是氯化盐引起咸味; 生物碱、萜类和部分糖苷引起苦味; 而多羟基化合物(如糖)和一些氨基酸呈甜味。这些呈味物质以混合状态作用时, 存在相邻互补、对角互补的规律<sup>[1]</sup>。昆虫的味觉语言主要用味觉神经元电位和取食量来评判<sup>[2]</sup>, 且与人类的味觉反应存在较多相似性。例如, 奎宁、奎宁定、阿托品、咖啡因、苯甲地那铵、蔗糖八乙酸酯、柚苷等化学结构迥异的苦味物质均对烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*) 幼虫具有较强拒食活性, 电生理试验表明, 奎宁、苯甲地那铵抑制了糖敏细胞对蔗糖的反应<sup>[3]</sup>。

鳞翅目幼虫味觉感受系统生理构造简单, 主要是口器两侧的一对下颚须, 每个下颚须上分别有 1 个中栓锥感器和 1 个侧栓锥感器, 每个感器由 4 个味觉细胞和 1 个机械感觉细胞组成<sup>[4]</sup>, 仅仅由 16 个功能谱不同的味觉细胞与中枢系统形成复杂的反馈式回路, 就能满足复杂的食物成分鉴别功能, 并形成食性的种间特异性。菜粉蝶(*Pieris rapae*) 幼虫中栓锥感器的 4 个感受细胞分别是糖细胞、广谱拒食剂感受细胞、芳香族硫代葡萄糖苷细胞和盐细胞; 而侧栓锥感器内分别为糖细胞、硫代葡萄糖苷细胞、氨基酸细胞和特异性拒食剂感受细胞<sup>[5]</sup>。

大量植物单离成分的生物测定表明, 刺激取食物质和抑制取食物质共存于同一植物, 二者相互影响, 最终权衡的结果决定着幼虫的取食选择<sup>[6]</sup>。其中, 植物次生代谢物的质和量是决定植食性昆虫食谱范围的首要因素<sup>[7]</sup>。多食性昆虫的取食刺激剂多为植物初生代谢物如糖类和氨基酸类等, 而专食性昆虫依赖寄主特异性次生物识别寄主或刺激取食<sup>[8-9]</sup>。和同属的多食者相比, 寡食者能更好地适应甚至嗜好寄主次生代谢物, 但对来自非寄主的次生物质的敏感度更高<sup>[10-11]</sup>。在害虫的寄主植物上外源施用适当剂量的化学拒食剂, 可以与这些寄主植物中天然存在的刺激取食剂相拮抗, 从而保护其免受害虫的取食危害<sup>[12]</sup>。然而, 某些植物成分单独测试时并无活性, 但与其他成分混合时起着增效或拮抗的作用; 还有些物质低浓度时表现为刺激取食作用, 而高浓度时表现为拒食作用; 另外, 还发现了大量的交叉适应现象<sup>[13-14]</sup>。采用二分式定性法测定植物成分对昆虫味觉反应的相互作用存在着明显缺陷, 许多高等植物同时利用多种结构迥异的次生物质, 延缓植食性昆虫食性的专化<sup>[15]</sup>, 故需要引入适于多因素、多水平的试验设计方法, 才能弄清各种成分之间的相互作用。本实验室(河南农业大学农业昆虫与害虫防治实验室)曾用正交设计法对 6 种呈味物质

进行混合, 测试了棉铃虫(*Helicoverpa armigera*) 的选择性取食反应, 发现氯化钠和花椒乙醇提取物混合能够很好地抑制棉铃虫在烟草上的取食<sup>[1]</sup>。

菜粉蝶是危害十字花科蔬菜如菜花、甘蓝、大白菜、萝卜、花椰菜等植物的主要害虫之一, 严重影响蔬菜的产量与质量。此前大量研究表明, 硫代葡萄糖苷类和生物碱类物质在粉蝶属幼虫取食选择和成虫产卵选择中起着重要作用。已经定性的植物源活性化合物有黑芥子苷、屈曲花苷、3-吲哚-1-甲基-硫代葡萄糖苷、磁麻苷、葡萄糖芥苷、桂竹糖芥苷、芸薹葡萄糖硫苷等<sup>[16-23]</sup>。然而, 这些物质具有非常复杂的结构, 难以大规模合成。此外, 尽管研究者也对活性物质进行了一些剂量反应测试, 但活性物质之间的相互作用远未探明。为此, 以菜粉蝶幼虫为试验对象, 首先测试了菜粉蝶幼虫对自然浓度呈味物质涂布的甘蓝叶碟的选择性取食反应, 然后采用正交设计法研究了这些物质之间的相互作用, 以探明寡食性害虫菜粉蝶幼虫的味觉感受能力与人类味觉的关联性, 并为研究与开发简易高效的害虫拒食剂提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 供试昆虫和试剂

2009 年在河南农业大学科教园区甘蓝田采集菜粉蝶幼虫, 放入塑料养虫盒中并用新鲜的甘蓝叶片饲养, 试虫饲养气候箱设置条件为  $(26 \pm 2)^\circ\text{C}$ , 相对湿度  $75\% \pm 10\%$ , 光照 14L: 10D。试验时选用发育正常、生理条件一致的四龄幼虫, 饥饿 12 h 后用于取食量测定。

选择氯化钠、柠檬酸、蔗糖(均为天津瑞金特化学品有限公司)、奎宁(博尚生物科技有限公司)、辣椒素(Fluka 试剂公司)和山椒醇(河南倍特生物科技有限公司)分别作为咸味、酸味、甜味、苦味、辣味和麻味物质的代表。柠檬酸和蔗糖用蒸馏水配成与植物中自然含量相似的溶液(柠檬酸为 3.5%, 蔗糖为 1.35%)<sup>[5,24]</sup>, 氯化钠按 0.90% 配制, 奎宁、辣椒素和山椒醇分别用无水乙醇制备成 5.0%、0.25% 和 2.2% 的溶液<sup>[25-26]</sup>, 于  $4^\circ\text{C}$  条件下保存备用。

### 1.2 生物测定方法

1.2.1 菜粉蝶幼虫对单一呈味物质的选择取食反应 用叶碟法进行测试<sup>[1]</sup>。采集长势良好、无病虫害、大小相同的甘蓝叶片, 用直径 1.5 cm 打孔器打成叶碟, 将 4 枚叶碟放入直径 14.0 cm 的培养皿中(内垫滤纸, 加少量蒸馏水保湿)。进行选择性拒食活性测定时, 2 个处理叶碟和 2 个对照叶碟交叉放在培养皿中, 处理叶碟用移液器涂布  $40 \mu\text{L}$  呈

味物质试液,对照叶碟涂布同体积的相应溶剂,然后在每个培养皿接入 1 头四龄菜粉蝶幼虫,以有孔保鲜膜覆盖,放在人工气候箱中测试,4~6 h 后用透明方格纸(1 mm<sup>2</sup>)测定取食量。如总取食量小于 20 mm<sup>2</sup>说明试虫活性太低,重新测定(下同),每个处理重复 12~17 次。

1.2.2 菜粉蝶幼虫对呈味物质正交组合样品的取食反应 首先采用  $L_8(2^7)$  正交设计测定,每种呈味物质视为一个因素,设 0  $\mu\text{L}$ (水平 1)和 10  $\mu\text{L}$ (水平 2)2 个水平,共 8 个试验处理(表 1),每个处理重复 10 次。根据初步的测试结果,选择对菜粉蝶幼虫取食量影响较大的呈味物质蔗糖、辣椒素、柠檬酸和山椒醇,每种呈味物质设置 3  $\mu\text{L}$ (水平 1)、6  $\mu\text{L}$ (水平 2)、9  $\mu\text{L}$ (水平 3)、12  $\mu\text{L}$ (水平 4) 4 个水平,采用  $L_{16}(4^5)$  正交设计分别进行选择性取食测定和非选择性取食测定,共 16 个试验处理(表 2),每个处理重复 10 次。其中,在进行非选择性取食测定时,将 4 枚处理叶碟和 4 枚对照叶碟分别放在 2 个不同的培养皿中,其他设置同上。

### 1.3 数据处理

采用配对  $t$  测验比较单一呈味物质测定时处理

叶碟和对照叶碟被食量的差异显著性,并计算拒食反应指数(feeding deterrence index, FDI),选择性和非选择性条件下的计算方法见文献[1]。在正交试验中,首先计算各个试验组中处理叶碟和对照叶碟的平均被食量,然后计算 FDI 值并作为试验指标,利用正交设计的极差分析法,根据各实际因素与空白列极差的大小,分清主要因素、次要因素和无关因素[1]。

## 2 结果与分析

### 2.1 菜粉蝶幼虫对 6 种呈味物质单剂的选择性取食测定结果

菜粉蝶幼虫对 6 种人类基本呈味物质单剂的选择性取食反应测定结果如图 1 所示。从图 1 可以看出,除了蔗糖和辣椒素配对测试组中处理叶碟和对照叶碟的被食量差异不显著外,其他 4 种物质处理叶碟和对照叶碟的被食量均存在着极显著差异( $P < 0.001$ )。FDI 值按由高到低的顺序依次是柠檬酸(93.89%)、奎宁(90.33%)、山椒醇(83.33%)、氯化钠(61.05%)、辣椒素(31.60%)和蔗糖(28.71%)。

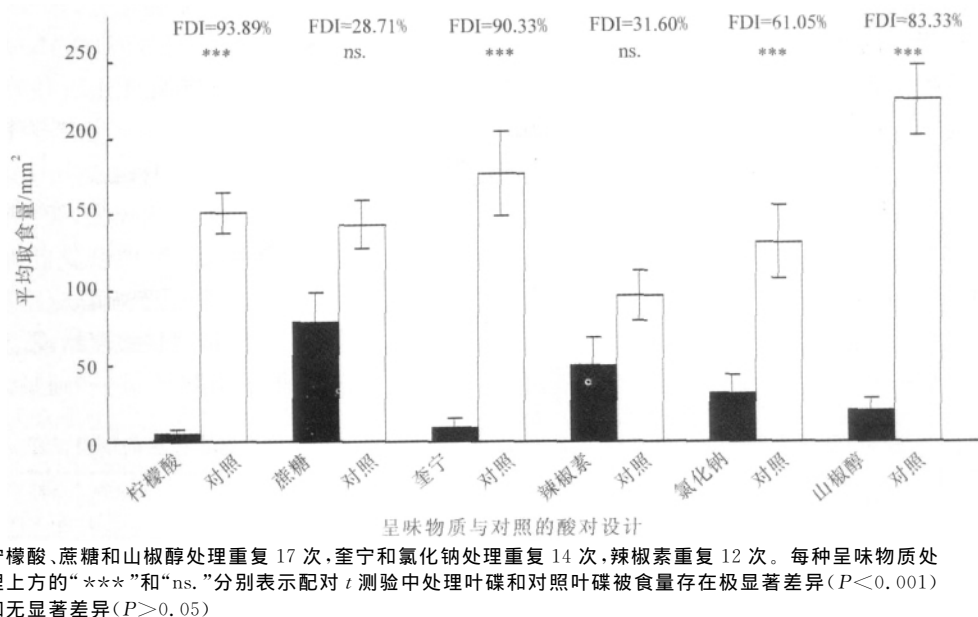


图 1 菜粉蝶四龄幼虫对涂布不同呈味物质甘蓝叶碟的选择取食量

### 2.2 菜粉蝶幼虫对 6 种呈味物质正交组合样品的选择性取食测定结果

为了探明呈味物质混合样品中各种呈味物质对菜粉蝶幼虫取食的影响是否与单剂测试一致,采用二水平正交设计对 8 种样品进行了测定,结果见表 1。根据正交设计的极差分析结果,发现各因子的效应顺序为:辣椒素( $R=1.58$ )>蔗糖( $R=1.24$ )>

山椒醇( $R=1.21$ )>柠檬酸( $R=0.91$ )>氯化钠( $R=0.54$ )>奎宁( $R=0.48$ ),与上述单剂的测试结果存在较大差异。空白列所致的极差值是 0.89,说明氯化钠和奎宁在 0  $\mu\text{L}$  和 10  $\mu\text{L}$  之间变动时对取食量没有影响,而其余 4 种物质引起的  $K$  值均为水平 2(即 10  $\mu\text{L}$ )较大,说明这些物质均表现为拒食作用,暗示着菜粉蝶幼虫对于非寄主植物来源的呈味

物质非常敏感。第 1 组的处理叶碟和对照叶碟相同,故 FDI 值最低。通过比较其余 7 个试验组的 FDI 值可以发现,除了第 6 组和第 8 组外,其他 5 个试验组的 FDI 值均在 90% 以上,并无太大差别(因为幼虫的试咬就足以造成处理叶碟平均被食面积达

到 2~5 mm<sup>2</sup>)。通过比较第 6 组和第 8 组的因素组合发现,其共性是均含有氯化钠和奎宁,而不含辣椒素,推测奎宁和氯化钠之间的拮抗作用可能是主要原因,因为第 3 组试验同样不含辣椒素,但 FDI 值却达到了 95.43%。

表 1 菜粉蝶幼虫对呈味物质正交组合样品的选择性取食反应

处理号	呈味物质溶液剂量/ $\mu\text{L}$						空白列	平均取食量/ $\text{mm}^2$		FDI/%
	氯化钠	柠檬酸	蔗糖	奎宁	辣椒素	山椒醇		处理	对照	
1	0	0	0	0	0	0	1	118.78	95.24	-11.00
2	0	0	0	10	10	10	2	4.40	121.40	93.00
3	0	10	10	0	0	10	2	2.33	99.56	95.43
4	0	10	10	10	10	0	1	4.50	154.20	94.33
5	10	0	10	0	10	0	2	3.43	141.00	95.25
6	10	0	10	10	0	10	1	21.13	153.63	75.82
7	10	10	0	0	10	10	1	3.50	141.63	95.18
8	10	10	0	10	0	0	2	46.71	183.29	59.38
$K_1$	2.72	2.53	2.37	2.75	2.20	2.38	2.54			
$K_2$	3.26	3.44	3.61	3.23	3.78	3.59	3.43			
$R$	0.54	0.91	1.24	0.48	1.58	1.21	0.89			

注:每种呈味物质所在列中的  $K_i$  值表示该物质取第  $i$  水平的所有处理号对应的 FDI 之和, $R$  值表示该呈味物质引起的系列  $K_i$  值的极差(即最大值与最小值之差);空白列中  $K_i$  值和  $R$  值的计算方法和实际因素相同,下表同。

### 2.3 菜粉蝶幼虫在 2 种条件下对影响较大的呈味物质正交组合样品的取食反应

淘汰对菜粉蝶幼虫选择性取食反应没有影响或存在相互拮抗作用的奎宁和氯化钠,将蔗糖、山椒醇、辣椒素和柠檬酸 4 种物质进一步采用  $L_{16}(4^5)$  正交设计方案,分别在选择性取食和非选择性取食 2 种条件下测定菜粉蝶幼虫的取食反应(表 2)。结果表明,2 种条件下的因子效应顺序是一致的,均为辣椒素>山椒醇>柠檬酸>蔗糖,柠檬酸和蔗糖对菜粉蝶幼虫的取食量没有显著影响。在 2 种条件下均表现出良

好拒食活性的样品为第 9 号(蔗糖 9  $\mu\text{L}$ +山椒醇 9  $\mu\text{L}$ +辣椒素 3  $\mu\text{L}$ +柠檬酸 12  $\mu\text{L}$ )。选择性取食条件下,除了第 1 组和第 11 组 FDI 值较低外,其余试验组的 FDI 值均接近 100%,理论最优组合为山椒醇 6  $\mu\text{L}$ +辣椒素 6  $\mu\text{L}$ +柠檬酸 12  $\mu\text{L}$ ;非选择性取食条件下,拒食反应指数普遍较低,第 6 组和第 16 组的 FDI 值表现为负值,说明在忍受饥饿处理较长时间后,菜粉蝶幼虫会逐步调谐其味觉感受系统使之与取食对象适应,产生味觉脱敏现象,理论上 9  $\mu\text{L}$  的辣椒素拒食活性最强,但需要进一步通过试验证实。

表 2 选择性和非选择性条件下菜粉蝶幼虫对 4 种呈味物质正交组合样品的取食反应

处理号	呈味物质溶液剂量/ $\mu\text{L}$				空白列	选择性条件下平均取食量/ $\text{mm}^2$		FDI/%	非选择性条件下平均取食量/ $\text{mm}^2$		FDI/%
	蔗糖	山椒醇	辣椒素	柠檬酸		处理	对照		处理	对照	
1	3	3	3	3	1	23.88	42.25	27.78	65.83	87.17	24.48
2	3	6	6	6	2	0.00	134.56	100.00	72.33	97.67	25.94
3	3	9	9	9	3	2.10	136.10	96.96	83.50	169.00	50.59
4	3	12	12	12	4	0.78	64.00	97.59	52.83	189.50	72.12
5	6	6	3	9	4	1.00	92.64	97.86	43.83	151.17	71.01
6	6	3	6	12	3	0.38	95.00	99.20	72.20	67.80	—6.49
7	6	12	9	3	2	4.63	124.13	92.81	110.00	203.17	45.86
8	6	9	12	6	1	2.11	116.33	96.44	75.50	165.17	54.29
9	9	9	3	12	2	4.22	142.33	94.24	17.33	206.33	91.60
10	9	12	6	9	1	0.00	115.00	100.00	41.33	63.00	34.40
11	9	3	9	6	4	10.83	94.42	79.42	115.80	137.40	15.72
12	9	6	12	3	3	0.45	129.55	99.31	106.17	145.50	27.03
13	12	12	3	6	3	5.50	135.20	92.18	92.00	147.75	37.73

续表 2 选择性和非选择性条件下菜粉蝶幼虫对 4 种呈味物质正交组合样品的取食反应

处理号	呈味物质溶液剂量/ $\mu\text{L}$				空白列	选择性条件下平均取食量/ $\text{mm}^2$		FDI/%	非选择性条件下平均取食量/ $\text{mm}^2$		FDI/%
	蔗糖	山椒醇	辣椒素	柠檬酸		处理	对照		处理	对照	
14	12	9	6	3	4	0.25	100.75	99.50	34.00	177.67	80.86
15	12	6	9	12	1	2.30	155.10	97.08	66.80	95.80	30.27
16	12	3	12	9	2	5.63	143.75	92.46	116.83	77.33	-51.08
选择性条件下的极差分析											
$K_1$	3.22	3.12	2.99	3.19	3.21						
$K_2$	3.86	3.99	3.94	3.68	3.80						
$K_3$	3.73	3.66	3.87	3.87	3.88						
$K_4$	3.81	3.86	3.83	3.88	3.74						
$R$	0.64	0.87	0.95	0.69	0.66						
非选择性条件的极差分析											
$K_1$	1.73	2.25	-0.17	1.78	1.43						
$K_2$	1.65	1.35	1.54	1.34	1.12						
$K_3$	1.69	1.42	2.77	1.05	1.09						
$K_4$	0.98	1.02	1.90	1.88	2.40						
$R$	0.75	1.22	2.95	0.83	1.31						

注:选择性条件下的极差计算采用选择性 FDI,非选择性条件下的极差计算采用非选择性 FDI。

3 结论与讨论

目前已发现的拒食化合物主要有萜类、生物碱类、糖苷类和多元酚类等<sup>[27-28]</sup>。然而,由于研究对象食性差异较大,活性物质结构多样,很难找出一般性的规律<sup>[29]</sup>。近年来,采用分子生物学和电生理技术研究高等动物的味觉感受机制取得了显著进展,已经明确哺乳动物通过特异性的味觉神经元分别检测酸、甜、苦、咸等基本呈味物质<sup>[30]</sup>,蜜蜂(*Apis mellifera*)、果蝇(*Drosophila melanogaster*)等模式昆虫也有类似的味觉感受系统<sup>[31-33]</sup>,这意味着可以借鉴呈味物质的概念,通过少数基本呈味物质的相互搭配来研制重要农业害虫的取食调控剂。

本试验首先采用传统的简单配对方法对 6 种人类基本呈味物质单剂进行了测试,发现柠檬酸、奎宁和山椒醇具有较好的拒食活性,但将这些物质进行正交组合测试却发现,辣椒素、蔗糖、山椒醇整体影响较大,苦味物质奎宁和咸味物质氯化钠可能存在相互拮抗作用,且许多组合样品的拒食反应指数接近 100%。进一步采用对菜粉蝶幼虫取食量影响较大的 4 种呈味物质进行正交试验,发现在选择性取食和非选择性取食 2 种条件下因子效应顺序一致,辣椒素仍为效应最大的因素,2 种条件下均表现出较强拒食活性的样品组合为:蔗糖 9  $\mu\text{L}$ +山椒醇 9  $\mu\text{L}$ +辣椒素 3  $\mu\text{L}$ +柠檬酸 12  $\mu\text{L}$ 。其中蔗糖和柠檬酸在本次试验中所致极差较小,是否在新的拒食剂配方中可以只保留山椒醇和辣椒素 2 种酰胺类物质,值得进一步研究。“麻”和“辣”是由于味感物质刺激味觉感受器产生的烧灼感,而咸味和甜味是包括人在内的许多动物的基本味

感,揭示这类现象的机制,有助于从根本上澄清昆虫的取食习性。

本试验获得的样品拒食活性优于已报道的活性物质。鳞翅目幼虫对食物化学成分的短期检测方式包括摄入前反应和摄入后反应<sup>[5]</sup>。另外,许多植物化学物质的适口性和生理毒性并无关联,为了避免单纯依赖上述短期厌食反应造成对富营养食物的误判,幼虫还会对这些“欺骗性”的信息产生感觉适应、习惯化和诱导偏好性等长期适应机制<sup>[34]</sup>。尽管近年来筛选出的活性物质越来越多,但无论在选择性取食测定条件下,还是在非选择性取食测定条件下,菜粉蝶幼虫均会随着饥饿时间的延长发生味觉的习惯化(habituation)现象,该过程可能作用于外周感觉系统甚至包括中枢神经系统<sup>[5]</sup>,远比遗传所致的“抗药性”的产生迅速,是生产上亟待解决的问题。而采用二元物质混合可以延缓味觉习惯化现象的发生<sup>[15]</sup>。故笔者认为,未来昆虫取食行为调控剂从实验室研究到实际应用的环节关键在于,通过正交设计或均匀设计手段来探明各种物质之间的相互作用关系,尽可能简单地用“拒食”、“刺激取食”定性化合物。

参考文献:

[1] 李为争,付国需,王英慧,等. 棉铃虫幼虫对人类呈味物质的取食反应[J]. 生态学报,2010,30(21):5709-5715.  
[2] 严福顺. 鳞翅目昆虫的味觉感受器及其电生理研究方法[J]. 昆虫知识,1995,32(3):169-172.  
[3] Ramaswamy S B, Cohen N E, Hanson F E. Deterrence of feeding and oviposition responses of adult *Heliothis virescens* by some compounds bitter-tasting to humans[J]. Entomologia Experimentatilis et Applicata,1992,65:81-93.  
[4] 杨慧,严善春,彭璐. 鳞翅目昆虫化学感受器及其感受机

- 理新进展[J]. 昆虫学报, 2008, 51(2): 204-215.
- [5] Schoonhoven L M, van Loon J J A. An inventory of taste in caterpillars: Each species its own key[J]. Acta Zoologica Hungarica(Suppl. 1), 2002; 215-263.
  - [6] 陆宴辉, 张永军, 吴孔明. 植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略[J]. 生态学报, 2008, 28(10): 5113-5122.
  - [7] Chapman R F. Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects [J]. Annual Review of Entomology, 2003, 48: 455-484.
  - [8] Bernays E A, Singer M S. Insect defences: Taste alteration and endoparasites[J]. Nature, 2005, 436: 476.
  - [9] Schoonhoven L M. The sense of distaste in plant-feeding insects: A reflection on its evolution[J]. Phytoparasitica, 1991, 19(1): 3-7.
  - [10] Bernays E A, Oppenheim S, Chapman R F, et al. Taste sensitivity of insect herbivores to deterrents is greater in specialists than in generalists: A behavioral test of the hypothesis with two closely related caterpillars[J]. Journal of Chemical Ecology, 2000, 26(2): 547-563.
  - [11] Bernays E A, Chapman R F. Variability of gustatory responsiveness to phenylalanine in the generalist caterpillar, *Grammia geneura* (Lepidoptera, Arctiidae)[J]. Journal of Insect Physiology, 2004, 50: 1113-1120.
  - [12] Mullin C A. Neuro receptor mechanisms in insect gustation: A pharmacological approach[J]. Journal of Insect Physiology, 1994, 40: 913-931.
  - [13] Akhtar Y, Isman M B. Generalization of a habituated feeding deterrent response to unrelated antifeedants following prolonged exposure in a generalist herbivore, *Trichoplusia ni* [J]. Journal of Chemical Ecology, 2004, 30(7): 1349-1362.
  - [14] Huang X P, Renwick J A A. Cross habituation to feeding deterrents and acceptance of a marginal host plant by *Pieris rapae* larvae [J]. Entomologia Experimentatilis et Applicata, 1995, 76: 295-302.
  - [15] Akhtar Y, Isman M B. Binary mixtures of feeding deterrents mitigate the decrease in feeding deterrent response to antifeedants following prolonged exposure in the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Chemoecology, 2003, 13: 177-182.
  - [16] Sachdev-Gupta K, Renwick J A A, Radke C D. Isolation and identification of oviposition deterrents to cabbage butterfly, *Pieris rapae*, from *Erysimum cheiranthoides* [J]. Journal of Chemical Ecology, 1990, 16(4): 1059-1067.
  - [17] Sachdev-Gupta K, Radke C D, Renwick J A A, et al. Cardenolides from *Erysimum cheiranthoides*: Feeding deterrents to *Pieris rapae* larvae [J]. Journal of Chemical Ecology, 1993, 19(7): 1355-1369.
  - [18] Renwick J A A, Radke C D, Sachdev-Gupta K. Chemical constituents of *Erysimum cheiranthoides* deterring oviposition by the cabbage butterfly *Pieris rapae* [J]. Journal of Chemical Ecology, 1989, 15(8): 2161-2169.
  - [19] Huang X P, Renwick J A A, Sachdev-Gupta K. Oviposition stimulants in *Barbarea vulgaris* for *Pieris rapae* and *P. napi oleracea*: Isolation, identification and differential activity [J]. Journal of Chemical Ecology, 1994, 20(2): 423-438.
  - [20] Huang X P, Renwick J A A, Sachdev-Gupta K. Oviposition stimulants and deterrents regulating differential acceptance of *Iberis amara* by *Pieris rapae* and *P. napi oleracea* [J]. Journal of Chemical Ecology, 1993, 19(8): 1645-1663.
  - [21] Huang X P, Renwick J A A. Differential selection of host plants by two *Pieris* species: The role of oviposition stimulants and deterrents [J]. Entomologia Experimentatilis et Applicata, 1993, 68: 59-69.
  - [22] Huang X P, Renwick J A A. Cardenolides as oviposition deterrents to two *Pieris* species: Structure-activity relationships [J]. Journal of Chemical Ecology, 1994, 20(5): 1039-1051.
  - [23] Huang X P, Renwick J A A, Chew F S. Oviposition stimulants and deterrents control acceptance of *Alliaria petiolata* by *Pieris rapae* and *P. napi oleracea* [J]. Chemoecology, 1995, 5/6(2): 79-87.
  - [24] Penniston K L, Nakada S Y, Holmes R P, et al. Quantitative assessment of citric acid in lemon juice, lime juice, and commercially-available fruit juice products [J]. Journal of Endourology, 2008, 22(3): 567-570.
  - [25] Sugai E, Morimitsu Y, Kubota K. Quantitative analysis of sanshool compounds in Japanese pepper (*Xanthoxylum piperitum* DC.) and their pungent characteristics [J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2005, 69(10): 1958-1962.
  - [26] Supalkova V, Stavelikova H, Krizkova S, et al. Study of capsaicin content in various parts of pepper fruit by liquid chromatography with electrochemical detection [J]. Acta Chimica Slovenica, 2007, 54: 55-59.
  - [27] Isman M B. Botanical insecticides, deterrents, and repellents in modern agriculture and an increasingly regulated world [J]. Annual Review of Entomology, 2006, 51(1): 45-66.
  - [28] Pavela R. Antifeedant activity of plant extracts on *Leptinotarsa decemlineata* Say, and *Spodoptera littoralis* Bois. larvae [J]. Industrial Crops and Products, 2010, 32(3): 213-219.
  - [29] Koul O. Phytochemicals and insect control: An antifeedant approach [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2008, 27(1): 1-24.
  - [30] Chandrashekar J, Hoon M A, Ryba N J P, et al. The receptors and cells for mammalian taste [J]. Nature, 2006, 444: 288-294.
  - [31] de Brito-Sanchez M G, Giurfa M, de Paula M T R, et al. Electrophysiological and behavioural characterization of gustatory responses to antennal 'bitter' taste in honeybees [J]. European Journal of Neuroscience, 2005, 22(12): 3161-3170.
  - [32] Fischler W, Kong P, Marella S, et al. The detection of carbonation by the *Drosophila* gustatory system [J]. Nature, 2007, 448: 1054-1057.
  - [33] Yarmolinsky D A, Zuker C S, Ryba N J P. Common sense about taste: From mammals to insects [J]. Cell, 2009, 139(2): 234-244.
  - [34] Glendinning J I. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? [J]. Entomologia Experimentatilis et Applicata, 2002, 104(1): 15-25.