

锯叶裂臀瓢虫雌虫产卵和取食对寄主植物叶片的选择性*

李倩** 张亚婧** 但建国***

(海南大学热带农林学院, 热带农林生物灾害绿色防控教育部重点实验室, 海口 570228)

摘要 【目的】锯叶裂臀瓢虫 *Henosepilachna pusillanima* (Mulsant) 是瓜类蔬菜主要害虫之一, 其成虫和幼虫取食前常常划圈。本研究旨在了解雌虫对南瓜 *Cucurbita moschata* Duchesne、黄瓜 *Cucumis sativus* L. 和棱角丝瓜 *Luffa acutangula* (L.) Roxb. 叶片的行为选择。【方法】在 $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、相对湿度 $60\% \pm 5\%$ 、光周期 L:D=14:10 条件下, 每株保留 5 张叶片 (从生长点往下分别为第 1-5 位叶), 接入 1 头已饥饿 24 h 怀卵雌虫。24 h 后, 检查每片叶正面和反面上的卵数, 并测量划圈面积和取食面积, 然后计算雌虫对叶片表面和不同叶位叶片的产卵选择百分率、划圈选择百分率和取食选择百分率。【结果】锯叶裂臀瓢虫雌虫仅在所划出的圈内取食, 单日划圈面积和单日取食面积均以南瓜上的最小。雌虫对叶片表面的产卵选择性随瓜类植物种类而异, 但划圈和取食时均喜欢选择叶片反面。雌虫不喜欢在第 1 叶和第 2 叶的叶片上产卵。雌虫的划圈和取食最喜欢南瓜和棱角丝瓜的第 2 叶和第 3 叶, 但对黄瓜不同叶位的叶片没有偏好性。【结论】锯叶裂臀瓢虫雌虫产卵不喜欢太幼嫩的叶片, 而划圈和取食偏好于瓜叶的反面。

关键词 锯叶裂臀瓢虫; 瓜类植物; 产卵; 划圈; 取食

Oviposition and feeding preferences of adult females of *Henosepilachna pusillanima* (Coleoptera: Coccinellidae) for the leaves of different host plants

LI Qian** ZHANG Ya-Jing** DAN Jian-Guo***

(Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Key Laboratory of Green Prevention and Control of Tropical Plant Diseases and Pests (Hainan University), Ministry of Education, Haikou 570228, China)

Abstract [Objectives] To evaluate the oviposition and feeding preferences of adult female *Henosepilachna pusillanima* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae), an economic pest of cucurbitaceous vegetables, for the leaves of squash (*Cucurbita moschata*), cucumber (*Cucumis sativus*), and ridged gourd (*Luffa acutangula*). [Methods] Adults and larvae of *H. pusillanima* often exhibit trenching behavior prior to feeding on leaves. Under laboratory conditions of $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$, $60\% \pm 5\%$ RH and a photoperiod of 14L:10D, one 24-h-starved gravid female was exposed to the top five leaves of a plant counted basipetally from the growing point. After 24 hours, the number of eggs, the trenched area and the feeding area, were determined on the adaxial and abaxial surfaces of each leaf. Oviposition, trenching, and feeding preferences for different leaves and leaf surfaces were recorded. [Results] Adult female *H. pusillanima* fed exclusively within trenches cut by themselves on leaves. Among the three cucurbitaceous vegetables tested, both the total daily trenched area and feeding area per female were smallest on squash. The oviposition preferences for abaxial or adaxial leaf surfaces varied depending on host plant species, but females strongly preferred the abaxial leaf surfaces on all three host plants for trenching or foraging. Females did not prefer 1st and 2nd leaves for oviposition. Although females preferred the 2nd and 3rd leaves of both squash and ridged gourd

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目 (31760515)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: liqian-95@qq.com; ZHANGYAJING527@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: danwolke@foxmail.com

收稿日期 Received: 2018-11-13, 接受日期 Accepted: 2018-12-24

for trenching and foraging, they did not have any clear preference for specific leaves on cucumber. **[Conclusion]** Adult females did not prefer young leaves for oviposition, and preferred abaxial leaf surfaces for trenching and feeding.

Key words *Henosepilachna pusillanima*; cucurbitaceous plants; oviposition; trenching; feeding

锯叶裂臀瓢虫 *Henosepilachna pusillanima* (Mulsant) 是葫芦科植物上的一种食叶性害虫, 为害多种常见瓜类蔬菜 (彭正强等, 1997; Shirai and Katakura, 1999; 虞国跃, 2000; Katakura *et al.*, 2001; 任顺祥等, 2009; 程琪等, 2017)。成虫和幼虫取食前常常划圈: 先用口器在叶表划一个圈, 然后在圈内取食叶片组织。以葫芦科植物为食的其他植食性瓢虫也有同样的划圈习性, 如十二斑裂臀瓢虫 *Henosepilachna dodecastigma* (Wiedemann)、黄瓜瓢虫 *Henosepilachna sumbana* Bielawski (= *Epilachna cucurbitae* Richards)、瓜茄瓢虫 *Epilachna admirabilis* Crotch、南瓜瓢虫 *Epilachna borealis* Fabricius 和南方南瓜瓢虫 *Epilachna tredecimnotata* (Latreille) 等 (Richard and Filewood, 1990; McCloud *et al.*, 1995; Eben and Gámez-Virués, 2007)。但是, 为害茄科植物叶片的裂臀瓢虫则没有划圈现象 (Richard and Filewood, 1990)。对南瓜瓢虫的研究表明, 该虫划圈是为了避开南瓜属 *Cucurbita* 植物的伤流液, 因为伤流液具粘性, 影响该虫的取食活动 (McCloud *et al.*, 1995)。虽然葫芦素是瓜类植物的防御化合物 (Carroll and Hoffman, 1980), 但南瓜瓢虫的划圈行为与葫芦素的变化没有关系 (McCloud *et al.*, 1995)。

葫芦科植物韧皮部由两部分组成: 常见的束内韧皮部 (Fascicular phloem) 和特有的束外韧皮部 (Extrafascicular phloem) (Gaupels and Ghirardo, 2013)。最新的研究证据揭示, 笋瓜 *Cucurbita maxima* Duch. ex Lam. 和黄瓜 *Cucumis sativus* L. 的伤流液全部来自束外韧皮部 (Lopez-Cobollo *et al.*, 2016)。瓜叶上细脉的韧皮部包括正面侧韧皮部和反面侧韧皮部, 而正面侧韧皮部与束外韧皮部是相通的 (Kanvil *et al.*, 2017)。细脉受伤时, 束外韧皮部伤流液便从伤口处渗出 (Gaupels and Ghirardo, 2013)。瓜类植物伤流

液的粘性是因为伤流液含有大量的 PP1 (Phloem protein 1) 和 PP2 (Phloem protein 2)。PP1 是一种纤丝蛋白; PP2 为凝集素蛋白。遇空气后, PP1 和 PP2 靠二硫键凝结在一起 (Read and Northcote, 1983; Gaupels and Ghirardo, 2013)。伤流液中 PP1 和 PP2 含量跟瓜类植物的种类和叶片年龄有关 (Read and Northcote, 1983; Zimmermann *et al.*, 2013)。

前期试验观察发现, 锯叶裂臀瓢虫将卵块产于叶片上; 1 龄幼虫扩散能力差, 一般在着卵叶片上取食, 但不划圈; 幼虫发育至 2 龄时, 开始出现划圈现象。这一特性也见于黄瓜瓢虫 (Wilson, 1986; Dussourd, 1999)。显然, 雌虫选择适宜的叶片产卵对 1 龄幼虫的生长发育至关重要。为此, 我们针对锯叶裂臀瓢虫雌虫的叶表和叶位选择性展开了研究, 以期了解产卵、划圈和取食等行为对不同寄主植物叶表和叶位的选择性是否存在差异, 为划圈机制的深入研究提供参考数据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试虫源: 锯叶裂臀瓢虫采自海南大学儋州校区棱角丝瓜地。在室内用丝瓜 *Luffa cylindrica* (Linn.) Roem. (品种为“大肉丝瓜”) 叶片进行继代饲养。饲养条件设定为: 温度 (26±1) °C、相对湿度 60%±5%、光周期 L:D=14:10。挑选健康的已怀卵雌虫供试。

供试植物: 以南瓜 *Cucurbita moschata* Duchesne、黄瓜和棱角丝瓜 *Luffa acutangula* (L.) Roxb. 作为供试植物, 其品种名称分别为“韩育蜜本南瓜”、“节刺黄瓜”和“特嫩棱丝瓜”。采用播种法于室外盆栽种植, 每个花盆种 1 株, 按瓜类蔬菜的常规栽培措施进行管理。

1.2 方法

当植株抽出 5 片真叶时,将花盆移入室内[温度为 $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、相对湿度 $40\% \pm 5\%$ 、光周期 $L:D=14:10$]。用尼龙网罩罩住每株植株的 5 片叶 (从生长点往下分别为第 1-5 位叶)。48 h 后接虫,每个网罩内随机接入 1 头已饥饿 24 h 怀卵雌虫。每种寄主植物设 21 次重复。24 h 后将雌虫挑出,检查每片叶片正面和反面上的卵数、划圈面积和取食面积。面积测定采用九宫格手工测量法。将每株 5 片叶上的卵数、划圈面积和取食面积累加,即得到雌虫的单日产卵量、单日划圈面积和单日取食面积。按叶片正面和反面分别合计 5 片叶上的卵数、划圈面积和取食面积,再除以单日产卵量、单日划圈面积和单日取食面积,可得到雌虫对叶片正面和反面的产卵选择率、划圈选择率和取食选择率。同样地,按叶位统计每片叶的卵数、划圈面积和取食面积,可计算出雌虫对不同叶位叶片的产卵选择率、划圈选择率和取食选择率。

1.3 数据分析

试验数据处理和绘图、统计分析分别利用 Excel 2010 和 SPSS 19.0 统计分析软件完成。选择率数据经反正弦转换后进行方差分析和 Duncan's 多重比较法。

2 结果与分析

2.1 单日产卵量、单日划圈和取食面积

锯叶裂臀瓢虫雌虫在 3 种瓜类植物上的单日产卵量没有显著差异,其平均值介于 44.25-50.95 粒,说明在 24 h 期间雌虫产卵量不受寄主植物的影响。雌虫仅在所划出的圈内取食,单日取食面积均小于单日划圈面积,南瓜、黄瓜和棱角丝瓜的单日取食面积占单日划圈面积的比率分别为 73.88%、72.69%和 56.26%。单日划圈面积和单日取食面积随瓜类植物种类而异,但均以南瓜上的最小 (图 1)。南瓜上的平均单日划圈面积仅为 577.14 mm^2 ,与黄瓜 ($1\ 004.21\text{ mm}^2$) 和棱角丝瓜 ($1\ 017.05\text{ mm}^2$) 的差异达到显著水

平。南瓜、黄瓜和棱角丝瓜上的平均单日取食面积分别为 426.40 、 730.00 和 572.22 mm^2 ,其中,仅南瓜与黄瓜之间有显著差异。

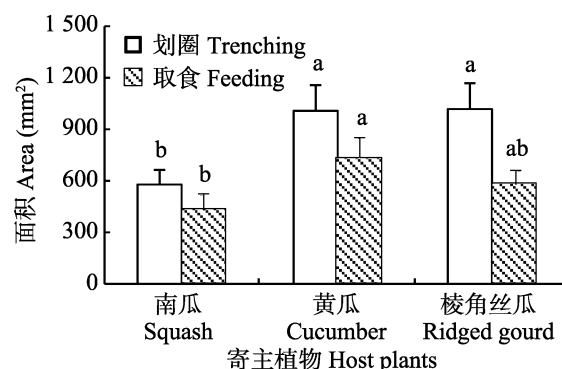


图 1 锯叶裂臀瓢虫雌虫单日划圈和取食面积
Fig. 1 The total trenched area and feeding area by one gravid female of *Henosepilachna pusillanima* during one day on the five leaves of a host plant

图中数据为平均值±标准误。柱上标有相同字母时,表示不同寄主植物之间的差异未达到显著性水平 ($P>0.05$, Duncan's 多重比较法)。

Data are mean±SE. Histograms with the same letters indicate that there is no significant difference among different host plants ($P>0.05$, Duncan's multiple range test).

2.2 对叶片正面与反面的选择性

锯叶裂臀瓢虫雌虫对叶片正面与反面的产卵选择性在 3 种瓜类植物上呈现出不一样的结果 (表 1),对南瓜叶片表面没有选择性;对黄瓜叶片正面有一定程度的偏好性;对棱角丝瓜叶片反面有强烈的偏好性,约 3/4 的卵产于叶片反面。

锯叶裂臀瓢虫雌虫的划圈和取食均喜欢选择 3 种瓜类植物叶片的反面 (表 1),所占比率高达 65.01%-78.69%。

2.3 对叶位的选择性

锯叶裂臀瓢虫雌虫的产卵对 3 种瓜类植物不同叶位的叶片均有选择性 (表 2)。雌虫最喜欢在南瓜第 3 叶上产卵,其选择率显著高于第 2 叶。黄瓜和棱角丝瓜的第 4 叶均是雌虫最喜欢的产卵场所,其产卵选择率同第 1 叶和第 2 叶的差异均达到显著水平。由此可见,锯叶裂臀瓢虫不喜欢在太幼嫩的叶片上产卵。

表 1 锯叶裂臀瓢虫雌虫对叶片表面的选择
Table 1 Preference of the adult females of *Henosepilachna pusillanima* for leaf surfaces

寄主植物 Host plants	行为 Behaviors	雌虫对叶片表面的选择率 (%)	
		Percentage preferences of the females to leaf surfaces	
		正面 Adaxial surface	反面 Abaxial surface
南瓜 Squash	产卵 Oviposition	48.20±10.41 ^a	51.80±10.41 ^a
	划圈 Trenching	30.30±8.55 ^b	69.70±8.55 ^a
	取食 Feeding	26.79±8.62 ^b	73.21±8.62 ^a
黄瓜 Cucumber	产卵 Oviposition	55.14±12.60 ^a	44.86±12.60 ^b
	划圈 Trenching	34.00±10.15 ^b	66.00±10.15 ^a
	取食 Feeding	34.99±10.46 ^b	65.01±10.46 ^a
棱角丝瓜 Ridged gourd	产卵 Oviposition	23.92±9.69 ^b	76.08±9.69 ^a
	划圈 Trenching	26.68±8.46 ^b	73.32±8.46 ^a
	取食 Feeding	21.31±7.66 ^b	78.69±7.66 ^a

表中数据为平均值±标准误, 同一行数据后标有相同字母时, 表示处理间的差异未达到显著性水平 ($P>0.05$, χ^2 测定)。Data are mean±SE, and followed by the same letters within the same row are not significantly different ($P>0.05$, χ^2 test).

锯叶裂臀瓢虫雌虫的划圈和取食对叶位的选择性呈现出一样的趋势 (表 2)。雌虫最喜欢在南瓜和棱角丝瓜的第 2 叶和第 3 叶上划圈和取食, 拒绝南瓜第 1 叶, 较少选择棱角丝瓜的第 5 叶。但是, 雌虫的划圈和取食对黄瓜上不同叶位的叶片没有偏好性。

表 2 锯叶裂臀瓢虫雌虫对叶位的选择
Table 2 Preference of the adult females of *Henosepilachna pusillanima* for leaf positions

寄主植物 Host plants	行为 Behaviors	雌虫对不同叶位叶片的选择率 (%)				
		Percentage preferences of the females to the leaves at different positions down from the growing point				
		I	II	III	IV	V
南瓜 Squash	产卵 Oviposition	14.29±7.82 ^{ab}	9.52±6.56 ^b	34.60±9.36 ^a	26.87±7.81 ^{ab}	14.72±6.63 ^{ab}
	划圈 Trenching	0.00±0.00 ^b	26.64±8.95 ^a	37.85±10.29 ^a	16.46±7.93 ^{ab}	19.05±8.78 ^{ab}
	取食 Feeding	0.00±0.00 ^b	31.27±10.05 ^a	37.17±10.79 ^a	16.56±8.19 ^{ab}	15.00±8.19 ^{ab}
黄瓜 Cucumber	产卵 Oviposition	6.25±6.25 ^b	6.25±6.25 ^b	25.00±11.18 ^{ab}	45.32±12.20 ^a	17.18±8.86 ^{ab}
	划圈 Trenching	10.53±7.23 ^a	14.05±7.79 ^a	27.05±9.08 ^a	20.34±8.64 ^a	28.03±9.83 ^a
	取食 Feeding	11.11±7.62 ^a	15.17±8.32 ^a	29.80±10.07 ^a	20.94±9.37 ^a	22.98±9.67 ^a
棱角丝瓜 Ridged gourd	产卵 Oviposition	0.00±0.00 ^b	10.53±7.23 ^b	20.73±8.78 ^{ab}	43.77±10.81 ^a	24.97±9.93 ^{ab}
	划圈 Trenching	13.56±4.65 ^{ab}	30.71±8.71 ^a	34.89±8.83 ^a	14.31±6.15 ^{ab}	6.54±3.85 ^b
	取食 Feeding	15.89±4.92 ^{ab}	29.64±9.25 ^a	33.68±9.09 ^a	13.84±6.24 ^{ab}	6.95±4.10 ^b

表中数据为平均值±标准误, 同一行数据后标有相同字母时, 表示处理间的差异未达到显著性水平 ($P>0.05$, Duncan 多重比较法)。

Data are mean±SE, and followed by the same letters within the same row are not significantly different ($P>0.05$, Duncan's multiple range test).

3 讨论与结论

在本研究中, 锯叶裂臀瓢虫雌虫单日划圈和取食面积的大小随寄主植物而异。Hossain 等 (2009) 曾报道, 十二斑裂臀瓢虫幼虫期和成虫期的取食面积在不同寄主植物之间均有显著差异。这种差异的产生与寄主植物的某些特性有一定的关系, 例如, 叶片的厚度、粗纤维率、含水率、薄壁组织比率等 (Richards and Filewood, 1990)。

锯叶裂臀瓢虫雌虫的产卵对叶表的选择性视寄主植物而定, 但划圈和取食均偏向于叶片反面。Wilson (1986) 发现黄瓜瓢虫通常将卵产在笋瓜和西葫芦 *Cucurbita pepo* L. 叶片的反面。黄瓜瓢虫的划圈和取食特性与锯叶裂臀瓢虫相似, 该虫在叶片的正面和反面均可划圈和取食, 且不在圈外取食, 但更喜欢在叶片反面取食 (Richard and Filewood, 1990)。

锯叶裂臀瓢虫雌虫产卵对 3 种瓜类植物叶位的选择有相似性: 不喜欢幼嫩的叶片 (即第 1-2 叶)。这跟嫩叶面积较小有一定的关系, 另一种原因可能与该虫 1 龄幼虫没有划圈习性有关。植物嫩叶的防御化合物含量通常要高于老叶 (McCall and Fordyce, 2010)。Wilson (1986) 研究发现, 笋瓜嫩叶 (第 1-3 叶) 含氮量较高, 但黄瓜瓢虫 1 龄幼虫取食嫩叶的发育历期反而比取食成熟叶的长, 由此可见, 嫩叶中的确含有不利于 1 龄幼虫的防御物质。对于像锯叶裂臀瓢虫这类具有划圈习性的昆虫来说, 葫芦科植物的防御化合物很可能来自束外韧皮部。束外韧皮部类似于其他植物的乳管, 具防御功能 (Gaupels and Ghirardo, 2013; Kanvil et al., 2017)。笋瓜第 1 叶叶柄伤流液的蛋白质含量以及 PP1 和 PP2 含量均高于第 2 叶和第 3 叶 (Zimmermann et al., 2013)。甜瓜 *Cucumis melo* L. 单位叶面积内的叶脉总长度随叶龄而下降 (Schmitz et al., 1987)。1 龄幼虫如果在幼嫩的瓜叶上取食, 咬到叶脉的机率更高, 摄入 PP1 和 PP2 的风险更大。所以, 雌虫在产卵时避开幼嫩的瓜叶。

锯叶裂臀瓢虫雌虫不在南瓜第 1 叶上划圈

和取食, 但对黄瓜和棱角丝瓜的第 1 叶仍有一定程度的划圈和取食选择性。这种差异可能与韧皮部伤流液有关。跟南瓜同一个属的笋瓜, 其伤流液的体积和蛋白质含量均高于黄瓜 (Read and Northcote, 1983)。由此推测, 即使锯叶裂臀瓢虫雌虫在南瓜第 1 叶划圈, 圈内的众多叶脉中含有相当数量的 PP1 和 PP2, 该虫的取食仍会受到影响。鞘翅目昆虫没有唾液腺, 取食时常从口器中吐出来自肠道的反吐物 (Regurgitants) (Felton et al., 2014)。我们曾试验发现, 锯叶裂臀瓢虫 4 龄幼虫的反吐物与南瓜束外韧皮部伤流液混合后, 伤流液凝结化明显加快。伤流液的快速凝结和粘性意味着该虫无法进行正常的取食活动, 其情形就像南瓜瓢虫一样 (McCloud et al., 1995)。所以, 避开寄主植物的伤流液显得十分必要, 而划圈就可实现这一目标。此外, 葫芦科植物的伤流液对某些害虫的生长发育和存活起抑制作用。已有证据显示, 南瓜属植物的束外韧皮部伤流液能显著降低桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer) 和瓜蚜 *Aphis gossypii* Glover 的相对生长速率和存活率, 这 2 种蚜虫取食束内韧皮部汁液, 常避开束外韧皮部 (Kanvil et al., 2017)。有关束外韧皮部伤流液、PP1 和 PP2 对锯叶裂臀瓢虫的影响尚需进一步研究, 尤其是锯叶裂臀瓢虫划圈行为刺激物的探究值得重点关注。综上所述, 锯叶裂臀瓢虫雌虫不喜欢在太幼嫩的瓜叶上产卵, 而划圈和取食偏好于瓜叶的反面。雌虫对瓜叶表面的产卵选择性和对瓜叶叶位的划圈和取食选择性随瓜类植物种类的不同呈现出不一样的结果。

致谢: 北京市农林科学院植物保护环境保护研究所虞国跃研究员为本研究鉴定锯叶裂臀瓢虫标本, Dr. Astrid Eben 提供参考文献, 特此致谢!

参考文献 (References)

- Carroll CR, Hoffman CA, 1980. Chemical feeding repellent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science*, 209(4454): 414-416.
- Cheng Q, Su WW, Dan JG, 2017. Effects of host plants on the development and reproduction of *Henosepilachna pusillanima*

- (Mulsant). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(4): 602–608. [程琪, 苏文雯, 但建国, 2017. 寄主植物对锯叶裂臀瓢虫发育和繁殖的影响. *应用昆虫学报*, 54(4): 602–608.]
- Dussourd DE, 1999. Behavioral sabotage of plant defense: do vein cuts and trenches reduce insect exposure to exudate? *Journal of Insect Behavior*, 12(4): 501–515.
- Eben A, Gámez-Virués S, 2007. Sharing the trench: a curious feeding behavior of *Diabrotica porracea* Harold (Chrysomelidae: Galerucinae) in the presence of *Epilachna tredecimnotata* (Latreille) (Coccinellidae). *The Coleopterists Bulletin*, 61(1): 57–64.
- Felton GW, Chung SH, Hernandez MGE, Louis J, Peiffer M, Tian D, 2014. Herbivore oral secretions are the first line of protection against plant-induced defences//Voelckel C, Jander G (eds.). *Annual Plant Reviews*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd. 37–76.
- Gaupels F, Ghirardo A, 2013. The extrafascicular phloem is made for fighting. *Frontiers in Plant Science*, 4: 187. Doi:10.3389/fpls.2013.00187.
- Hossain MS, Khan AB, Haque MA, Mannan MA, Dash CK, 2009. Effect of different host plants on growth and development of *Epilachna* beetle. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 34(3): 403–410.
- Kanvil S, Pham J, Lopez-Cobollo R, Selby M, Bennett M, Beckingham C, Powell G, Turnbull C, 2017. Cucurbit extrafascicular phloem has strong negative impacts on aphids and is not a preferred feeding site. *Plant, Cell & Environment*, 40(11): 2780–2789.
- Katakura H, Nakano S, Kahono S, Abbas I, Nakamura K, 2001. Epilachnine ladybird beetles (Coleoptera, Coccinellidae) of Sumatra and Java. *Tropics*, 10(3): 325–352.
- Lopez-Cobollo RM, Filippis I, Bennett MH, Turnbull CGN, 2016. Comparative proteomics of cucurbit phloem indicates both unique and shared sets of proteins. *The Plant Journal*, 88(4): 633–647.
- McCall AC, Fordyce JA, 2010. Can optimal defence theory be used to predict the distribution of plant chemical defences? *Journal of Ecology*, 98(5): 985–992.
- McCloud ES, Tallamy DW, Halaweish FT, 1995. Squash beetle trenching behaviour: avoidance of cucurbitacin induction or mucilaginous plant sap? *Ecological Entomology*, 20(1): 51–59.
- Peng Z, Pang H, Ren S, Jin Q, 1997. A check list of ladybeetles from Hainan Island (Coleoptera: Coccinellidae). *Natural Enemies of Insects*, 19(3): 103–129. [彭正强, 庞虹, 任顺祥, 金启安, 1997. 海南岛瓢虫名录. *昆虫天敌*, 19(3): 103–129.]
- Read SM, Northcote DH, 1983. Chemical and immunological similarities between the phloem proteins of three genera of the Cucurbitaceae. *Planta*, 158(2): 119–127.
- Ren SX, Wang XM, Pang H, Zeng T, 2009. Colored Pictorial Handbook of Ladybird Beetles in China. Beijing: Science Press. 308–309. [任顺祥, 王兴民, 庞虹, 彭正强, 曾涛, 2009. 中国瓢虫原色图鉴. 北京: 科学出版社. 308–309.]
- Richard AM, Filewood LW, 1990. Feeding behaviour and food preferences of the pest species comprising the *Epilachna vigintioctopunctata* Fab. complex (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology*, 110(1/5): 501–515.
- Schmitz K, Cuypers B, Moll M, 1987. Pathway of assimilate transfer between mesophyll-cells and minor veins in leaves of *Cucumis melo* L. *Planta*, 171(1): 19–29.
- Shirai Y, Katakura H, 1999. Host plants of the phytophagous ladybird beetle, *Epilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), in Southeast Asia and Japan. *Appl. Entomol. Zool.*, 34(1): 75–83.
- Wilson LJ, 1986. Movement and feeding patterns of *Epilachna cucurbitae* Richards (Coleoptera: Coccinellidae) on pumpkin and zucchini plants. *Austral Ecology*, 11(1): 55–62.
- Yu GY, 2000. Identification of “28-spot” lady beetles (Coleoptera, Coccinellidae). *Entomological Knowledge*, 37(4): 239–242. [虞国跃, 2000. “二十八星”瓢虫的辨识. *昆虫知识*, 37(4): 239–242.]
- Zimmermann MR, Hafke JB, van Bel AJE, Furch ACU, 2013. Interaction of xylem and phloem during exudation and wound occlusion in *Cucurbita maxima*. *Plant, Cell & Environment*, 36(1): 237–247.