

瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫成虫取食的干扰作用*

陈保林** 陈钰晴 但建国***

(海南大学植物保护学院, 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】 为明确瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫 *Henosepilachna pusillanima* (Mulsant) 成虫取食的影响。**【方法】** 本研究设置取食非选择性和取食选择性试验, 用南瓜 *Cucurbita moschata* Duchesne 制作叶盘, 将叶盘喷施 20 mmol·L⁻¹ 和 60 mmol·L⁻¹ 的瓜氨酸后, 测定锯叶裂臀瓢虫雄虫和雌虫在 24 h 内的取食面积, 并计算取食选择的百分率, 以喷施去离子水的叶盘为对照。**【结果】** 非选择性试验结果表明, 不同处理的锯叶裂臀瓢虫雌虫的取食量均显著大于雄虫 ($P < 0.05$)。喷施 20 mmol·L⁻¹ 和 60 mmol·L⁻¹ 的瓜氨酸后, 对雄虫和雌虫的取食具有显著的抑制作用 ($P < 0.05$)。喷施 20 mmol·L⁻¹ 和 60 mmol·L⁻¹ 的瓜氨酸后雄虫的取食面积比对照 (5.32 cm²) 分别减少 36.88% 和 49.33%, 雌虫的取食面积则比对照 (7.60 cm²) 分别减少 42.08% 和 53.36%。但雄虫和雌虫的取食量在两个瓜氨酸处理之间都没有显著差异。在选择性试验中, 雄虫和雌虫明显偏好于取食对照叶盘。**【结论】** 瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫成虫的取食具有抑制作用, 这为该虫划圈行为机制的研究提供了新的思路和证据。

关键词 锯叶裂臀瓢虫; 南瓜; 瓜氨酸; 取食选择性; 叶盘

Adverse impacts of citrulline on the feeding of adult *Henosepilachna pusillanima*

CHEN Bao-Lin** CHEN Yu-Qing DAN Jian-Guo***

(School of Plant Protection, 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 explore whether the feeding of *Henosepilachna pusillanima* adults is affected by applying citrulline, one of major components of cucurbit phloem sap. **[Methods]** No-choice and triple-choice assays were performed using leaf discs from leaves of *Cucurbita moschata* Duchesne. Abaxial surfaces of the leaf discs were sprayed with either deionized water (control), or 20 mmol·L⁻¹ or 60 mmol·L⁻¹ citrulline, respectively, and the amount of leaf area consumed by individual mated adult females and males that had been starved for 24 hours was measured. The percentage of leaf area consumed by individuals from each treatment group in the choice assays was also calculated. **[Results]** Females consumed significantly more leaf material than males in all three treatments in the no-choice assays. Treatment with 20 mmol·L⁻¹ or 60 mmol·L⁻¹ of citrulline significantly reduced the amount of leaf consumed by males to 36.88% and 49.33%, respectively, of the 5.32 cm² consumed by the control group. Similarly, treatment with 20 mmol·L⁻¹ or 60 mmol·L⁻¹ citrulline reduced consumption by females to 42.08% and 53.36%, respectively, of the 7.60 cm² leaf area consumed by the control group. There were, however, no significant differences between the two citrulline treatment groups in the leaf area consumed by either males or females. In choice assays, both males and females exhibited a strong preference for control leaf discs over those treated with citrulline. **[Conclusion]** At certain concentrations, citrulline inhibits feeding by *H. pusillanima* adults, which provides new evidence of the mechanisms that underlie feeding behavior in this species.

Key words *Henosepilachna pusillanima*; *Cucurbita moschata*; citrulline; feeding preference; leaf discs

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

**第一作者 First author, E-mail: chenbaolin0097@163.com

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

收稿日期 Received: 2021-06-30; 接受日期 Accepted: 2022-01-10

锯叶裂臀瓢虫 *Henosepilachna pusillanima* (Mulsant) 是葫芦科蔬菜上的一种食叶性害虫, 广泛分布于中国(海南、台湾、广西、贵州、云南)、菲律宾、越南、泰国、印度、尼泊尔、印尼、日本、澳大利亚等国(Nakano and Katakura, 1999; Shirai and Katakura, 1999; 虞国跃, 2000; Katakura *et al.*, 2001; 任顺祥等, 2009; 程琪等, 2017)。锯叶裂臀瓢虫成虫和幼虫(1龄除外)取食前常有划圈行为: 先用口器在叶片上划一个圈, 然后在圈内取食叶组织(李倩等, 2019)。

葫芦科植物食叶性昆虫中, 全世界已知 20 余种具有划圈或切叶脉习性, 多数属于鞘翅目 Coleoptera 瓢虫科 Coccinellidae 裂臀瓢虫属 *Henosepilachna* 和食植瓢虫属 *Epilachna*, 以及叶甲科 Chrysomelidae 守瓜属 *Aulacophora* 的种类(McCloud *et al.*, 1995; Kong *et al.*, 2004; 杨晓等, 2005; Dussourd, 2009)。取食前的划圈或切脉是这些昆虫的一种反防御对策, 用来对付瓜类植物的化学防御(Dussourd, 2017)。针对瓜类昆虫划圈的目的, 有人提出了 2 种不同的解释。其一, 食植瓢虫或守瓜的划圈是为了阻止葫芦素转移至取食部位, 避免摄食大量的葫芦素(Tallamy, 1985; McCloud *et al.*, 1995; Kong *et al.*, 2004); 其二, 划圈行为能有效阻止瓜叶伤流液在圈内伤口处大量渗出, 而瓜类植物伤流液具有黏性, 对昆虫的取食活动具有干扰作用(McCloud *et al.*, 1995)。但是, 这两种解释都存在不利的证据(McCloud *et al.*, 1995; Dussourd, 2017)。除了葫芦素和黏性伤流液外, 瓜氨酸也是葫芦科植物的主要特征化合物之一, 其含量变化跟非生物胁迫程度有一定的关系(Joshi and Fernie, 2017; Hartman *et al.*, 2019; Ali *et al.*, 2020; Song *et al.*, 2020)。甜瓜 *Cucumis melo* L. 韧皮部汁液中瓜氨酸的浓度接近 20 mmol·L⁻¹(Mitchell *et al.*, 1992)。迄今为止, 有关瓜氨酸对具划圈习性昆虫的影响国内外尚无报道。为此, 本研究拟评价瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫成虫取食活动的干扰作用, 其结果将有助于探明其划圈目的, 为阐明葫芦科寄主植物防御与该虫反防御的相互作用机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试植物

以南瓜 *Cucurbita moschata* Duchesne(品种: 韩育蜜本南瓜)作为供试植物。采用播种法和网罩种植。按瓜类蔬菜的常规栽培措施进行田间管理。采摘已展开的、健康的适龄叶片供试。

1.2 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。用南瓜叶片进行室内继代饲养。饲养条件设定为: 温度(26±1)℃、相对湿度 60%±5%、光周期 L:D=14:10。将刚羽化的雄虫和雌虫按 1:1 配对饲养 48 h。然后, 饥饿 24 h。挑选体型大小相似、健康的雄虫和雌虫供试。

1.3 供试试剂

L-瓜氨酸, 含量 98%, 上海麦克林生化科技有限公司生产。用去离子水配制不同浓度的瓜氨酸溶液。

1.4 试验方法

1.4.1 非选择性取食试验 试验设置 3 个处理: 去离子水(对照)、20 mmol·L⁻¹和 60 mmol·L⁻¹瓜氨酸。选取南瓜第 4 和 5 叶(即从生长点往下第 4 和第 5 位叶), 用打孔器切取叶盘(直径 40 mm)。叶盘反面朝上, 用铰在叶盘表面均匀扎出凹痕, 以提高溶液在叶表的附着。然后往叶盘分别喷施去离子水、20 mmol·L⁻¹和 60 mmol·L⁻¹瓜氨酸, 再将叶盘移入垫有湿润滤纸片的培养皿(直径 9 cm)中, 每皿接入 1 头已饥饿 24 h 的雄虫或雌虫, 用扎有小孔的保鲜膜封住皿口。最后, 将所有培养皿放置于温度(26±1)℃、相对湿度 60%±5%、光周期 L:D=14:10 的条件下。24 h 后, 取出试虫, 然后用九宫格测量叶盘上的咬痕面积。雄虫和雌虫各处理的试虫数分别为 34-41 头和 34-37 头。

1.4.2 选择性取食试验 不同处理的设置、试验条件与方法参照 1.4.1。不同之处在于: 将已喷施去离子水、20 mmol·L⁻¹和 60 mmol·L⁻¹瓜氨

酸的叶盘移入垫有湿润滤纸片的大培养皿(直径 20 cm)中,每个处理各 1 个叶盘,随机排列,靠近皿内壁放置,3 个叶盘之间的间距一致。在每皿的中央接入 1 头已饥饿 24 h 的雄虫或雌虫,以扎孔保鲜膜封住皿口。24 h 后,测量每个叶盘的咬痕面积。每个培养皿内 3 个叶盘的咬痕面积之和即为每头试虫的取食面积,用每个处理叶盘的咬痕面积除以每头试虫的取食面积得到该处理的取食百分率。雄虫和雌虫的试虫数均为 11 头。

1.5 数据分析

利用 Excel 2010 进行试验数据处理和绘图;利用 SPSS 19.0 软件进行试验数据的统计分析。取食百分率经反正弦转换后,进行方差分析(ANOVA)和多重比较(Duncan's 多重比较法)。

2 结果与分析

2.1 瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫成虫取食量影响

非选择性试验结果表明,与对照相比,喷施 20 mmol·L⁻¹和 60 mmol·L⁻¹的瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫雄虫和雌虫的取食量均有显著的抑制作用,且不同处理的雌虫取食量都显著大于雄虫($P<0.05$)(图 1)。雄虫 24 h 内取食南瓜叶盘的面积可达 5.32 cm²,喷施 20 mmol·L⁻¹和 60 mmol·L⁻¹瓜氨酸后,雄虫取食量显著下降($P<0.05$),其取食面积分别降至 3.36 cm²和 2.70 cm²,比对照减少了 36.88%和 49.33%,但两个瓜氨酸处理之间的差异未达显著水平。瓜氨酸对雌虫取食量的影响也呈现出相似的趋势,20 mmol·L⁻¹和 60 mmol·L⁻¹瓜氨酸处理的雌虫取食面积分别 4.40 cm²和 3.55 cm²,均显著小于对照的取食面积(7.60 cm²)($P<0.05$),其取食量减少率分别为 42.08%和 53.36%。

2.2 瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫成虫取食选择性的影响

在取食选择性试验中,锯叶裂臀瓢虫雄虫偏好取食对照叶盘,其选择率为 59.25%,与两个瓜氨酸处理之间的差异都达到显著水平($P<0.05$);

对喷施 20 mmol·L⁻¹和 60 mmol·L⁻¹的瓜氨酸的叶盘的取食选择率分别为 24.82%和 15.93%,两者之间没有显著差异。同样地,锯叶裂臀瓢虫雌虫的取食对对照叶盘有显著的偏好性($P<0.05$),取食选择率高达 80.74%;雌虫对两个瓜氨酸处理叶盘的选择性相似,其取食选择率介于 9.55%-9.70%(表 1)。

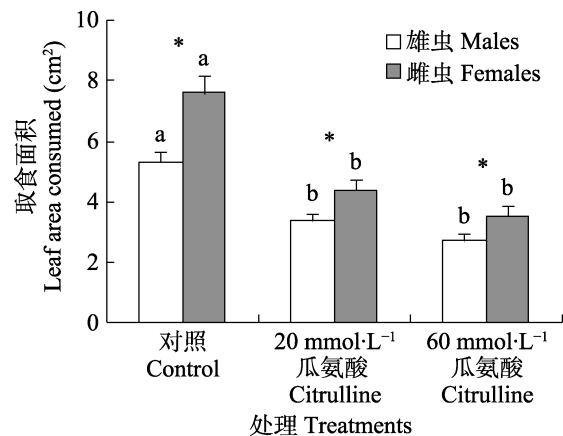


图 1 瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫成虫取食量的影响

Fig. 1 Effects of citrulline on food consumption for 24 h in no-choice assays by the adults of *Henosepilachna pusillanima*

柱上标有不同小写字母表示雄虫或雌虫在不同处理之间的差异显著($P<0.05$, Duncan's 多重比较法)。*表示相同处理的雄虫与雌虫差异显著($P<0.05$, t -检验法)。

Histograms with the different lowercase letters indicate significant differences among different treatments for the same sex ($P<0.05$, Duncan's multiple range test). * indicates significant differences between males and females within the same treatments by Student's t -test at 0.05 level.

表 1 瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫成虫取食选择性的影响
Table 1 Effects of citrulline on percentage leaf area consumed for 24 h in choice assays by the adults of *Henosepilachna pusillanima*

处理 Treatments	雄虫 Males	雌虫 Females
对照 Control	59.25±11.43a	80.74±9.41a
20 mmol·L ⁻¹ 瓜氨酸 20 mmol·L ⁻¹ citrulline	24.82±11.23b	9.70±9.05b
60 mmol·L ⁻¹ 瓜氨酸 60 mmol·L ⁻¹ citrulline	15.93±5.86b	9.55±4.54b

表中数值为平均数±标准误,同一列数据后标有不同字母表示在 $P<0.05$ 差异显著(Duncan's 多重比较法)。

Data are mean±SE, and followed by different letters within the same column are significantly different at 0.05 level by Duncan's multiple range test.

3 讨论

瓜氨酸广布于葫芦科植物的不同组织中 (Joshi and Fernie, 2017; Ali *et al.*, 2020; Song *et al.*, 2020)。本研究采用叶盘法, 首次评价了瓜氨酸对锯叶裂臀瓢虫成虫在南瓜叶上取食的影响。试验结果表明, 该虫雌虫的取食量大于雄虫, 且喷施 $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $60 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的瓜氨酸对雄虫和雌虫的取食均有显著的抑制作用。在选择性试验中, 雄虫和雌虫对经瓜氨酸处理过的叶盘表现出明显的取食厌恶性。

作为一种瓜类植物上的食叶性昆虫, 锯叶裂臀瓢虫取食前时常划圈 (李倩等, 2019)。对一些具划圈习性昆虫的研究表明, 昆虫在瓜叶上的划圈行为能有效阻止韧皮部汁液从植株其他部位持续流向圈内的叶片组织 (Gaupels and Ghirardo, 2013)。划完圈后, 昆虫进入圈内取食, 对韧皮部汁液的摄入量可减少 90% 以上 (Dussourd, 2017)。这些昆虫划圈的目的跟葫芦素 (Tallamy, 1985; McCloud *et al.*, 1995; Kong *et al.*, 2004) 或伤流液的黏性 (McCloud *et al.*, 1995; Gaupels and Ghirardo, 2013; 李倩等, 2019) 有关。但是, 这两种解释尚存争议 (McCloud *et al.*, 1995; Dussourd, 2017)。瓜类植物韧皮部汁液含有高浓度的瓜氨酸 (Mitchell *et al.*, 1992), 本研究发现高浓度瓜氨酸 ($20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $60 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 能抑制锯叶裂臀瓢虫成虫的取食, 由此可见, 该虫取食前的划圈行为是为了避免摄入大量的瓜氨酸, 这为食瓜叶昆虫划圈的目的提出了第 3 种解释。

瓜氨酸是一种非蛋白质氨基酸, 但可部分或完全替代昆虫所需的一种半必需氨基酸——精氨酸 (Vanderzant and Chremos, 1971; Dadd, 1985), 因为多数昆虫体内存在瓜氨酸/一氧化氮循环。昆虫摄入的瓜氨酸可转化为精氨酸; 而精氨酸在一氧化氮合酶的催化下, 与氧反应生成一氧化氮和瓜氨酸 (Bayliak *et al.*, 2018)。添加了瓜氨酸或精氨酸的饲料能促进昆虫体内一氧化氮的产生 (Elzaki *et al.*, 2020)。但是, 高浓度的精氨酸不利于昆虫的生长发育与繁殖。例如, 黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen 成虫

摄入过多的精氨酸后, 体内会产生大量的一氧化氮, 促使氧化/硝化胁迫 (Oxidative/nitrosative stress) 效应增强, 最终导致成虫寿命缩短、繁殖力下降 (Bayliak *et al.*, 2018)。可以推测, 摄入高浓度的瓜氨酸对昆虫可能会有类似的负面影响。因此, 在未来的研究中, 有必要利用人工或半人工饲料饲养锯叶裂臀瓢虫, 评价瓜氨酸对其实验种群参数的影响。

锯叶裂臀瓢虫成虫取食时对高浓度瓜氨酸 ($20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $60 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 有厌恶性, 说明该虫能感知瓜氨酸。昆虫对氨基酸的行为反应取决于食物中氨基酸浓度、虫体内氨基酸浓度以及昆虫种类 (Schoonhoven *et al.*, 2005; Park and Carlson, 2018; Steck *et al.*, 2018)。对瓢虫而言, 下颚须上有数量众多的味觉感受器 (Hodek and Evans, 2012)。Shim 等 (2015) 曾报道, 黑腹果蝇的口器拥有感受精氨酸和刀豆氨酸的味觉受体, 其中有的受体对刀豆氨酸具有特异性, 且能引发该虫对刀豆氨酸的回避行为。由于瓜氨酸的结构与精氨酸和刀豆氨酸相似, 这些味觉受体有可能用来感知瓜氨酸的浓度变化。有关锯叶裂臀瓢虫的瓜氨酸感受器尚需进一步的研究。

致谢: 感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对锯叶裂臀瓢虫标本的鉴定提供帮助!

参考文献 (References)

- Ali A, Wang W, He N, Lu X, Zhao S, Zhu H, Liu W, 2020. Comparison of citrulline contents in different cucurbitaceae crops. *China Cucurbits and Vegetables*, 33(6): 6–11. [Ali Aslam, 王伟伟, 何楠, 路绪强, 赵胜杰, 朱红菊, 刘文革, 2020. 不同葫芦科作物中瓜氨酸含量的比较. *中国瓜菜*, 33(6): 6–11.]
- Bayliak MM, Lylyk MP, Maniukh OV, Storey JM, Storey KB, Lushchak VI, 2018. Dietary L-arginine accelerates pupation and promotes high protein levels but induces oxidative stress and reduces fecundity and life span in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Physiology B*, 188(1): 37–55.
- 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.]
- Dadd RH, 1985. Nutrition: Organisms//Kerkut GA, Gilbert LI (eds.). *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, vol. 4. Oxford: Pergamon Press. 313–390.
- Dussourd DE, 2009. Do canal-cutting behaviors facilitate host-range expansion by insect herbivores? *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(4): 715–731.
- Dussourd DE, 2017. Behavioral sabotage of plant defenses by insect folivores. *Annual Review of Entomology*, 62: 15–34.
- Elzaki MEA, Li ZF, Wang J, Xu L, Liu N, Zeng RS, Song YY, 2020. Activation of the nitric oxide cycle by citrulline and arginine restores susceptibility of resistant brown planthoppers to the insecticide imidacloprid. *Journal of Hazardous Materials*, 396: 122755.
- Gaupels F, Ghirardo A, 2013. The extrafascicular phloem is made for fighting. *Frontiers in Plant Science*, 2013(4): 187.
- Hartman JL, Wehner TC, Ma G, Perkins-Veazie P, 2019. Citrulline and arginine content of taxa of Cucurbitaceae. *Horticulturae*, 2019(5): 22.
- Hodek I, Evans EW, 2012. Food relationships//Hodek I, van Emden HF, Honek A (eds.). *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. Oxford: Wiley-Blackwell. 141–274.
- Joshi V, Fernie AR, 2017. Citrulline metabolism in plants. *Amino Acids*, 49(9): 1543–1559.
- 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.
- Kong C, Liang W, Yang X, Zhang M, Hu F, 2004. Mechanism of *Aulacophora femoralis chinensis* Weise feeding behavior and chemical response of host *Cucumis sativus* L. *Chinese Science Bulletin*, 49(13): 1485–1489.
- Li Q, Zhang YJ, Dan JG, 2019. Oviposition and feeding preferences of adult females of *Henosepilachna pusillanima* (Coleoptera: Coccinellidae) for the leaves of different host plants. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(1): 129–134. [李倩, 张亚婧, 但建国, 2019. 锯叶裂臀瓢虫雌虫产卵和取食对寄主植物叶片的选择性. *应用昆虫学报*, 56(1): 129–134.]
- 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.
- Mitchell DE, Gadus MV, Madore MA, 1992. Patterns of assimilate production and translocation in muskmelon (*Cucumis melo* L.). I. Diurnal patterns. *Plant Physiology*, 99(3): 959–965.
- Nakano S, Katakura H, 1999. Morphology and biology of a phytophagous ladybird beetle, *Epilachna pusillanima* (Coleoptera: Coccinellidae) newly recorded on Ishigaki Island, the Ryukyus. *Applied Entomology and Zoology*, 34(1): 189–194.
- Park J, Carlson JR, 2018. Physiological responses of the *Drosophila* labellum to amino acids. *Journal of Neurogenetics*, 32(1): 27–36.
- Ren SX, Wang XM, Pang H, Zeng T, 2009. Colored Pictorial Handbook of Ladybird Beetles in China. Beijing: Science Press. 308. [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.]
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2015. *Insect-Plant Biology*, 2nd edition. New York: Oxford University Press. 172–184.
- 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*, 2015(6): 8867.
- Shirai Y, Katakura H, 1999. Host plants of the phytophagous ladybird beetle, *Epilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), in southeast Asia and Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 34(1): 75–83.
- Song Q, Joshi M, Dipiazza J, Joshi V, 2020. Functional relevance of citrulline in the vegetative tissues of watermelon during abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 2020(11): 512.
- Steck K, Walker SJ, Itskov PM, Baltazar C, Moreira JM, Ribeiro C, 2018. Internal amino acid state modulates yeast taste neurons to support protein homeostasis in *Drosophila*. *Elife*, 2018(7): e31625.
- Tallamy DW, 1985. Squash beetle feeding behavior: An adaptation against induced cucurbit defenses. *Ecology*, 66(5): 1574–1579.
- Vanderzant ES, Chremos JH, 1971. Dietary requirement of the boll weevil for arginine analogues on growth and on the composition of the body amino acids. *Annals of the Entomological Society of America*, 64(2): 480–485.
- Yang X, Kong CH, Liang WJ, Zhang MX, Hu F, 2005. Relationships of *Aulacophora* beetles feeding behavior with cucurbitacin types in host crops. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16(7): 1326–1329. [杨晓, 孔垂华, 梁文举, 张茂新, 胡飞, 2005. 守瓜属甲虫的取食行为与寄主植物葫芦素种类的关系. *应用生态学报*, 16(7): 1326–1329.]
- 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.]