



李文景, 王兴民, 陈晓胜, 霍立志, 陈炳旭. 盗唇瓢虫族 (鞘翅目: 瓢虫科) 系统分类研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 45 (1): 23–29.

盗唇瓢虫族 (鞘翅目: 瓢虫科) 系统分类研究进展

李文景¹, 王兴民², 陈晓胜², 霍立志³, 陈炳旭^{1*}

(1. 广东省农业科学院植物保护研究所, 广东省植物保护新技术重点实验室, 广州 510640;

2. 华南农业大学, 广州 510640; 3. 广州市林业和园林科学研究院, 广州 510640)

摘要: 盗唇瓢虫族昆虫是瓢虫科中一类重要的捕食性天敌, 主要捕食介壳虫, 是该类害虫的重要生物防治天敌。盗唇瓢虫族昆虫研究历史悠久, 目前世界盗唇瓢虫族包括 22 属超过 280 种, 其中有 9 属 42 种分布在中国。该族许多属建立时间早, 鉴别特征的原始描述不够详细, 导致属间界定模糊, 属的地位时常受到质疑且变动频繁。一些种类丰富, 形态多变、且分布广泛的属如盗唇瓢虫属、光缘瓢虫属仍缺少世界性的订正研究。随着瓢虫科分子系统发育研究的开展, 瓢虫科经典分类系统受到了较大的挑战, 而盗唇瓢虫亚科已被证实为非单系起源的类群。目前, 将盗唇瓢虫族归入瓢虫亚科得到绝大多数瓢虫科分子系统发育研究的支持, 但与其它类群的亲缘关系仍存争议。尽管已有研究对盗唇瓢虫族现存所有属的系统发育关系进行了分析, 但部分类群缺少分子数据, 导致这些类群在该族系统发育关系中的位置并不明确。本文回顾了国内外盗唇瓢虫族的分类历史, 记述了目前该族在瓢虫科的分类地位以及族下系统发育关系进展, 最后对盗唇瓢虫族分类研究存在的问题及未来研究进行了展望。

关键词: 瓢虫科; 盗唇瓢虫族; 分类; 系统发育; 研究进展

中图分类号: Q968.1; S476

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2023) 01-0023-07

Research progress on systematic taxonomy of Chilcorini (Coleoptera: Coccinellidae)

LI Wen-Jing¹, WANG Xing-Min², CHEN Xiao-Sheng², HUO Li-Zhi³, CHEN Bing-Xu^{1*} (1. Guangdong Provincial Key Laboratory of High Technology for Plant Protection, Plant Protection Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China; 2. South China Agricultural University, Guangzhou 510640, China; 3. Guangzhou Institute of Forestry and Landscape Architecture, Guangzhou 510640, China)

Abstract: Ladybirds of the tribe Chilcorini prey mainly on coccids. Many species of this tribe are economically important as they are widely used as biological control agents. Currently, Chilcorini includes 22 genera and more than 280 species in the world, among which 42 species in 9 genera are distributed in China. Many genera in this tribe were established before the 19th century, and the original description of the distinguishing characters were not detailed enough, which due to the definition of the genera was controversial and the status of the genera had been queried and changed frequently. Some group such as *Chilcorus* and *Exochomus* with species richness, heterogeneous morphological characters and widely

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31802003); 广州市科技计划项目 (202002030211); 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系专项 (CARS-32); 广东省荔枝产业攻关示范项目 (403-2018-XMZC-0002-90); 广东省现代农业产业技术体系绿色发展共性关键技术研发创新团队项目 (2022KJ112)

作者简介: 李文景, 男, 博士, 助理研究员, 主要从事害虫防控技术、昆虫系统分类学研究, E-mail: lwj4631221@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 陈炳旭, 博士, 研究员, 主要从事害虫综合防控技术研究, E-mail: gzchenbx@163.com

收稿日期 Received: 2021-07-12; 接受日期 Accepted: 2021-09-01

distributed, still lack worldwide revision studies. Along with the development of research on the molecular phylogeny of Coccinellidae, the rationality of the traditional classification system of Coccinellidae has been greatly challenged. Most studies have indicated that the subfamily Chilocorinae is not a monophyletic group. Chilocorini belong to the subfamily Coccinellidae is supported by most of the phylogenetic studies of Coccinellidae, but there is no consensus concerning the relationships between Chilocorini and other group. Until now, the phylogenetic relationships of all the existing genera of Chilocorini have been reconstructed. However, the relationship of some genera to other group of Chilocorini remains unclear, because of the molecular data absence of these genera in the phylogenetic analysis. In this study, the taxonomic history of Chilocorini was reviewed. Current taxonomic status of this tribe in Coccinellidae and the progress of its phylogenetic relationship under the tribe were summarized. Finally, the existing problems and research prospects were discussed to provide reference for the future related research.

Key words: Coccinellidae; Chilocorini; taxonomy; phylogeny; research progress

盔唇瓢虫族 Chilocorini 是瓢虫科中等大小的类群, 其种类广泛分布于世界各地。该族昆虫主要捕食介壳虫 (Giorgi *et al.*, 2009; Escalona *et al.*, 2017), 许多种类广泛应用于害虫的生物防治中, 因此具有重要的经济价值 (Ślipiński and Giorgi, 2006)。如: 黄黑斑胸唇瓢虫 *Chilocorus nigrita* (Fabricius)、细缘唇瓢虫 *C. circumdatus* (Gyllenhal) 对盾蚧 *Diaspididae* 具有良好的防治效果, 进而被引入并逐渐扩散到世界各地 (Booth, 1998; Ślipiński and Giorgi, 2006)。盔唇瓢虫族昆虫研究历史悠久, 记录种类较多, 许多属的建立时间早, 鉴别特征的原始描述不够清晰, 近缘属间的鉴别特征出现广泛交叉和重叠, 属间界定模糊, 属的分类地位时常受到质疑且变动频繁。尽管近些年瓢虫科系统发育研究发展迅速, 但盔唇瓢虫族在瓢虫科内的分类地位仍存在争议。本文回顾了国内外盔唇瓢虫族的分类研究历史、系统发育研究现状、存在的主要问题, 并对未来的研究进行展望, 以期对盔唇瓢虫的分类及系统发育研究提供参考和思路。

1 国外盔唇瓢虫族分类研究历史

1.1 19 世纪盔唇瓢虫早期分类研究

盔唇瓢虫族的分类研究起步早, Leach (1815) 建立盔唇瓢虫族的第一个属 *Chilocorus*。盔唇瓢虫族 Chilocorini 最早是由 Mulsant (1846) 在其《法国鞘翅目历史》这一著作中提及, 他把盔唇瓢虫族命名为 Chilocoriens。而当时的盔唇瓢虫族仅包含两个属: 盔唇瓢虫属 *Chilocorus* Leach,

1815 和光瓢虫属 *Exochomus* Redtenbacher, 1843。四年后, Mulsant (1850) 在他另一著作《鞘翅目瓢虫科的种类》中将盔唇瓢虫族放入到 Gymnosomides 这一亚科中, 并建立了 *Brumus*, *Orcus*, *Egius*, *Elpis*, *Corystes* 5 个新属以及 *Exochomus* (*Cladis*), *E.* (*Zagreus*), *E.* (*Axion*), *Orcus* (*Halmus*), *O.* (*Harpasus*), *O.* (*Curinus*), *O.* (*Priasus*) 7 个新亚属, 同时描述了大量的新种。盔唇瓢虫族此后的分类研究都是在此框架下逐步修改和发展。Croth (1874) 对 Mulsant 的部分工作进行了修订, 他把 *Exochomus* (*Cladis*)、*E.* (*Axion*) 以及 *Orcus* (*Curinus*) 提升为属级单元, 并建立了另一个新属 *Anisorcus*, 并将 *O.* (*Harpasus*) 作为 *Curinus* 的异名。十九世纪末期, 分类学家在研究澳大利亚、东洋区和非洲的瓢虫时分别建立了 *Trichorcus* Blackburn、*Phaenochilus* Weise 以及 *Endochilus* Weise 3 个盔唇瓢虫族新属 (Blackburn, 1892; Weise, 1895; 1898)。

1.2 20 至 21 世纪盔唇瓢虫族分类的研究情况

至 20 世纪初, 盔唇瓢虫类群分类研究进展迅速, 许多新属、新种以及属级 (亚属级) 变动相继被报道 (Leng, 1908; 1920; Sicard, 1920; Barovsky, 1922; Weise, 1923)。在 Korschefsky (1932) 编写世界瓢虫科名录时, 盔唇瓢虫族已包括 21 属 (亚属)。此后二十多年里, 盔唇瓢虫族的分类系统较为稳定, 仅增加了些新物种。直到 Chapin (1965) 检查了盔唇瓢虫族各属 (亚属) 的模式标本, 对世界盔唇瓢虫族做了全面系统的研究, 极大推动了盔唇瓢虫族的分类研究。Chapin 对盔唇瓢虫族的分类研究重要结果如下: 建立了两新属——纵条瓢虫属 *Brumoides* 和 *Parapriasus*,

认为 *Elpis*, *Corystes* 的特征明显与盔唇瓢虫不同, 分别将它们转移到瓢虫族 *Coccinellini* 和显盾瓢虫族 *Hyperaspini* 内, 并把 *Exochomus* (*Zagreus*) 和 *Orcus* (*Priasmus*) 由亚属级提升为属级。他还认为盔唇瓢虫属 *Chilocorus* 的形态特征比较多样化, 是一个复合属, 应对其进行进一步的细分。这一观点被 Miyatake (1970) 接受, Miyatake 在研究东洋区盔唇瓢虫时, 根据前胸背板基部分界线、前胸腹板突、前胸腹板缘折及鞘翅缘折等特征, 将盔唇瓢虫属 *Chilocorus* 分为 7 个属团。

Kovář (1997) 系统修订了古北区光缘瓢虫属 *Exochomus* 和珠润瓢虫属 *Brumus*, 将古北区 *Exochomus* 的种类转移至 *Brumus* 中, 为 *Exochomus* 中几个特征独特的种建立了平缘光瓢虫属 *Priscibrumus*, 由于这项修订工作仅考虑了古北区的 *Exochomus*, 因此使得 *Exochomus* 及近似属间的关系更加混乱。Ślipiński & Giorgi (2006) 在研究

澳大利亚的盔唇瓢虫族时便对这一工作提出质疑, 并认为 *Brumus* 是 *Exochomus* 的异名, 但没有正式提出。此外, 该研究描述发表了许多新种及新异名, 并正式提出 *Priasmus* 和 *Parapriasmus* 为 *Orcus* 的异名。随后 Kovář (2007) 在古北区瓢虫科名录中, 又把 *Brumus* 的种类全部转移至 *Exochomus*。

近几年 Łączyński 和 Tomaszewska (2009; 2010; 2012a; 2012b; 2012c; 2012d) 对盔唇瓢虫族的分类做出了突出的贡献, 重新修订了 *Orcus*, *Endochilus*, *Anisorcus* 这 3 个属, 并建立了两新属 *Sicardiana* 和 *Chapinaria*。至此, 世界盔唇瓢虫族共有 26 属约 280 余种 (Łączyński and Tomaszewska, 2012a)。Li *et al.* (2020) 利用形态和分子数据重建了世界盔唇瓢虫族所有现存属的系统发育关系, 并对盔唇瓢虫族的分类系统进行了修订, 修订后的盔唇瓢虫族共有 22 属 (表 1)。

表 1 世界盔唇瓢虫族各属物种数及分布情况
Table 1 Genera list of Chilcorini from all over the world and their species number and distribution

属名 Genera name	物种数 Species number	分布 Distribution
<i>Arawana</i> Leng	3	新北区、新热带区 Nearctic region, neotropical region
<i>Axion</i> Mulsant	3	新北区 Nearctic region
<i>Brumoides</i> Chapin	12	全世界 All over the world
<i>Brumus</i> Mulsant	4	古北区、埃塞俄比亚区 Palaearctic region, ethiopian region
<i>Chapinaria</i> Łaczyński et Tomaszewska	1	埃塞俄比亚区 Ethiopian region
<i>Chilocorus</i> Leach	96	全世界 All over the world
<i>Chujochilus</i> Sasaji	3	古北区 (日本)、东洋区 (中国云南、四川) Palaearctic region (Japan), oriental region (China; Sichuan and Yunan province)
<i>Cladis</i> Mulsant	1	新热带区 Neotropical region
<i>Curinus</i> Mulsant	2	新北区、新热带区、东洋区 Nearctic region, neotropical region, oriental region
<i>Endochilus</i> Weise	11	埃塞俄比亚区 Ethiopian region
<i>Exchomus</i> Redtenbacher	70	全世界 (除新热带区) All over the world (except neotropical region)
<i>Halmus</i> Mulsant	6	澳洲区 Australian region
<i>Harpasus</i> Mulsant	8	新热带区 Neotropical region
<i>Hypoceras</i> Chapuis	1	澳洲区 Australian region
<i>Orcus</i> Mulsant	21	澳洲区 Australian region
<i>Parexochomus</i> Barovsky	25	古北区、埃塞俄比亚区、新北区 Palaearctic region, ethiopian region, nearctic region

续表 1 Continued table 1

属名 Genera name	物种数 Species number	分布 Distribution
<i>Priscibrumus</i> Kovář	7	东洋区 Oriental region
<i>Renius</i> Li & Wang	1	东洋区 (中国、印度) Oriental region (China, India)
<i>Sicardiana</i> Laczynski & Tomaszewska	1	澳洲区 Australian region
<i>Trichorcus</i> Blackburn	1	澳洲区 Australian region
<i>Xanthocorus</i> Miyatake	3	古北区、东洋区 Palaearctic region, oriental region
<i>Zagreus</i> Mulsant	5	新热带区 Neotropical region
合计 Total	285	

2 中国盔唇瓢虫族的分类研究进展

中国的盔唇瓢虫种类早期主要由欧洲、日本等国的昆虫分类学家进行研究。刘崇乐 1963 年出版《中国经济昆虫志, 鞘翅目: 瓢虫科》, 共记盔唇瓢虫族 2 属 11 种。1979 年出版《中国经济昆虫志, 鞘翅目: 瓢虫科 (二)》记录盔唇瓢虫族 4 属 21 种 (庞雄飞和毛金龙, 1979)。曹诚一和肖宁年 (1984) 在“云南瓢虫科新种记述”中发表盔唇瓢虫属 1 新种, 也是中国分类学者发现的盔唇瓢虫首个新种。庞虹等 (2004) 详细整理了中国瓢虫科已知种类, 出版《中国瓢虫物种多样性及其利

用》, 共记述瓢虫科 10 亚科 88 属 725 种, 其中盔唇瓢虫族 5 属 26 种。胡胜昌等 (2013) 在“青藏高原瓢虫种类记述”中共记录盔唇瓢虫族 3 属 6 种, 其中包括 1 个中国新记录属及 1 新记录种。近年来, 随着中国瓢虫分类学者大力开展中国瓢虫生物多样性的调查工作, 陆续发表了盔唇瓢虫族 1 新属, 8 新种, 1 新记录属以及 3 新记录种 (Wang and Ren, 2010; Li *et al.*, 2015a; 2015b; 2017a; 2017b; 2018; 2020), 为进一步摸清我国盔唇瓢虫种类资源做出一定的贡献。截至目前, 中国盔唇瓢虫族种类已达到 9 属 42 种 (Li *et al.*, 2020) (表 2)。

表 2 中国盔唇瓢虫各属物种数及分布情况

Table 2 Genera list of Chilacorini from China and their species number and distribution

属名 Genera name	物种数 Species number	分布 Distribution
纵条瓢虫属 <i>Brumoides</i> Chapin	4	台湾、福建、广东、广西、海南 Taiwan, Fujian, Guangdong, Guangxi, Hainan
珠润瓢虫属 <i>Brumus</i> Mulsant	1	新疆 Xinjiang
盔唇瓢虫属 <i>Chilocorus</i> Leach	22	广泛分布于中国各地 Widely distributed in China
壮唇瓢虫属 <i>Chujochilus</i> Sasaji	2	四川、云南 Sichuan, Yunan
光缘瓢虫属 <i>Exochomus</i> Redtenbacher	3	辽宁、黑龙江、河北、内蒙古、山东、山西、陕西、宁夏、江苏、新疆 Liaoning, Heilongjiang, Heibei, Inner Mongolia, Shandong, Shanxi, Shannxi, Ningxia, Jiangsu, Xinjiang
细齿光瓢虫属 <i>Parexochomus</i> Barovsky	3	新疆 Xinjiang
平缘光瓢虫属 <i>Priscibrumus</i> Kovář	3	西藏 Tibet
任氏唇瓢虫属 <i>Renius</i> Li & Wang	1	西藏 Tibet
黑缘光瓢虫属 <i>Xanthocorus</i> Miyatake	3	甘肃、陕西、湖北、浙江、江西、福建、四川、云南 Gansu, Shannxi, Hubei, Zhejiang, Jiangxi, Fujian, Sichuan, Yunan
合计 Total	42	

3 盔唇瓢虫族系统发育研究现状

3.1 盔唇瓢虫族在瓢虫科内的分类地位

Sasaji (1968) 建立了瓢虫科的 6 亚科分类系统, 认为盔唇瓢虫族 *Chilocorini*、广盾瓢虫族 *Platynasipis* 和寡节瓢虫族 *Telsimiini* 因都具备唇基向两侧明显扩张、触角较短等特征而拥有比较近的亲缘关系, 并把它们归入到盔唇瓢虫亚科 *Chilocorinae*。此后四十年, 盔唇瓢虫亚科分类地位一直得到众多分类学家的肯定及沿用, 并也得到了形态支序分析结果的支持 (Yu, 1994), 该研究根据中国瓢虫科 21 族成虫的 36 个形态特征和 14 族幼虫的 18 个形态特征, 应用数值支序法探讨瓢虫科的系统发育关系, 结果表明盔唇瓢虫族、广盾瓢虫族和寡节瓢虫族互为姐妹群关系, 证实了盔唇瓢虫亚科的单系性。然而, Ślipiński (2007) 否认了盔唇瓢虫亚科的单系性, 建立瓢虫的二亚科系统 (*Coccinellinae* 和 *Microweiseinae*), 并把上述三族, 都放入归入了瓢虫亚科 *Coccinellinae sensu* Ślipiński。

随着分子系统学的大力发展, 这一方法也被逐渐引入到瓢虫科的系统关系研究当中, 但是盔唇瓢虫族与瓢虫科内其它类群的亲缘关系研究由于取样标本或是分子标记的差异, 而没有得到一致解答。Giorgi *et al.* (2009) 基于核糖体 18S rDNA 和 28S rDNA 序列的分析结果, 发现盔唇瓢虫族与寡节瓢虫族互为姐妹群, 但与广盾瓢虫族的亲缘关系较远, Aruggoda *et al.* (2010) 基于核糖体 16S rDNA 序列片段的研究结果却表明盔唇瓢虫族与广盾瓢虫族互为姐妹群关系。然而多数研究结果支持盔唇瓢虫族与瓢虫族的姐妹群关系, 并把盔唇瓢虫族归入瓢虫亚科中 (Magro *et al.*, 2010; Seago *et al.*, 2011; Che *et al.*, 2017; Escalona *et al.*, 2017)。近两年随着核基因片段在瓢虫系统发育研究中数据量的增加, 认为盔唇瓢虫族与彩瓢虫族 *Plotinini* 具有更近的亲缘关系 (Li *et al.*, 2020; Tomaszewska *et al.*, 2021)。而 Che 等 (2021) 利用 94 个核基因蛋白编码基因重建了瓢虫科 35 族 90 属 214 种的系统发育关系, 研究结果建立了瓢虫科的三亚科系统: 瓢虫亚科 *Coccinellinae*、硕角瓢虫亚科 *Monocoryninae* 以及小维氏瓢虫亚科 *Microweiseinae* (唐雪飞和庞虹,

2021), 支持盔唇瓢虫族归入瓢虫亚科 *Coccinellinae*, 并认为盔唇瓢虫族与彩瓢虫族 *Plotinini*, *Sumniini* 以及小艳瓢虫族 *Sticholotidini* 亲缘关系更近 (Che *et al.*, 2021)。不论盔唇瓢虫族与其他类群的亲缘关系的争议, 将盔唇瓢虫族归入瓢虫亚科已得到绝大多数瓢虫科系统发育研究的支持。

3.2 盔唇瓢虫族各属间的亲缘关系

在瓢虫科系统发育关系的研究中尽管有所涉及盔唇瓢虫族的样本, 但样本量太少, 研究结果难以呈现盔唇瓢虫族内真实的系统发育关系 (Magroet *al.*, 2010; Seago *et al.*, 2011; Che *et al.*, 2017; Che *et al.*, 2021)。Li *et al.* (2020) 利用分子结合形态数据重建了世界盔唇瓢虫族所有现存属的系统发育树, 初步理清了盔唇瓢虫族内各属的亲缘关系。其研究结果支持盔唇瓢虫族的单系性, 将细须唇瓢虫属 *Phaenochilus*、*Anisorcus*、*Egius* 以及 *Simmondsius* 4 属作为盔唇瓢虫属 *Chilocorus* 的异名。盔唇瓢虫属作为盔唇瓢虫族中最大的属与分布于中国和印度的任氏唇瓢虫属 *Renius* 互为姐妹群关系, 这一分支与余下盔唇瓢虫形成姐妹群关系。余下的盔唇瓢虫这一分支中, *Chapinaria* 和 *Endochilus* 作为非洲特有属位于这一分支的基部, 澳洲区特有 4 属 (*Ocrus*、*Trichiorcus*、*Hypoceras*、*Halmus*) + 东洋区特有属 *Chujochilus* 与光缘瓢虫属群 (包括 12 属: *Exochomus*, *Axion*, *Arawana*, *Brumoides*, *Brumus*, *Cladis*, *Curinus*, *Harpasus*, *Parexochomus*, *Priscibrumus*, *Xanthocorus*, *Zagreus*) 互为姐妹群关系。除部分属由于没有分子数据, 导致在该族内的分类地位不明确外, 该研究初步理清盔唇瓢虫族绝大多数属间的亲缘关系。

4 问题及展望

盔唇瓢虫属作为盔唇瓢虫族中最大的属, 同时也是盔唇瓢虫族中形态差异最大的类群, Chapin (1965)、Miyatake (1970) 均认为盔唇瓢虫属还可以进一步细分。最新系统发育研究表明盔唇瓢虫属并非单系群, 分布于东洋区的细须唇瓢虫属 *Phaenochilus*、澳洲区的 *Anisorcus*、古巴的 *Egius* 以及巴基斯坦的 *Simmondsius* 4 属嵌入到盔唇瓢虫属中, 因此该研究将上述 4 属均当作盔唇瓢虫属的异名 (Li *et al.*, 2020)。这 4 属的种类并入盔唇瓢

虫属后更加大该属内形态特征的差异,但根据目前的系统发育关系和现有已挖掘的形态特征无法对该属进行进一步合理的划分。将来期待更多的盔唇瓢虫属种类应用到系统发育关系的研究中,争取理清属下水平的亲缘关系,为这一类群属的合理划分提供更多证据。同时该属许多早期建立的物种,尤其是非洲地区、东南亚地区的种类仅有成虫外部特征的文字描述,缺少成虫、生殖器的图片,后人对这两个地区的分类研究开展的比较少,应加强这两个地区的区系分类研究,同时该属世界范围的修订工作有待开展。

Exochomus、*Parexochomus* 大多数物种分布在古北区及埃塞俄比亚区, *Parexochomus* 曾作为 *Exochomus* 亚属, Kovář (1997) 将其提升为属级水平,但这两个属的属征差异不明显,目前仅发现足跗爪基齿大小及后基线末端抵达位置稍有差异 (Barovsky, 1922; Kovář, 1997; Li *et al.*, 2018)。但系统发育的结果显示 *Parexochomus* 与美洲 *Zagreus*、*Arawana* 等特有属有更近的亲缘关系,而与 *Exochomus* 并不近缘。*Exochomus* 与 *Parexochomus* 区分特征还有待进一步挖掘。

尽管目前 Li *et al.* (2020) 已经详细研究了世界盔唇瓢虫族的系统发育关系,但是仍有 10 个属在其研究中并未获得任何分子数据,这些属的种类虽有加入形态数据进行系统发育分析,但仍不足以解决如 *Chapinaria*、*Endochilus*、*Sicardiana* 等属在盔唇瓢虫族中与其它类群的亲缘关系。此外,该研究中非洲和美洲的标本较少涉及,因此未来该族系统发育研究还可进一步丰富标本的数量,在原有研究的基础上进一步理清全族的系统发育以及进化关系。盔唇瓢虫族广泛分布于世界各地,食性独特,该族的起源、形成当前分布格局的原因等问题还有待开展更深入研究。

参考文献 (References)

- Aruggoda AGB, Ren SX, Qiu BL. Molecular phylogeny of ladybird beetles (Coccinellidae: Coleoptera) inferred from mitochondrial 16S rDNA sequences [J]. *Tropical Agricultural Research*, 2015, 21 (2): 209 – 217.
- Barovsky V. Revisio specierum palaeartearum Coccinellidarum generis *Exochomus* Redtb [J]. *Annuaire du Musée Zoologique del' [1] Académie des Sciences de Russie*, 1922, 23: 289 – 303.
- Blackburn T. Further notes on Australian Coleoptera, with descriptions of new genera and species. XII [J]. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 1892, 15: 207 – 261.
- Cao CY, Xiao NN. New species of Coccinellidae from Yunnan, China [J]. *Entomotaxonomia*, 1984, 6 (2–3): 109 – 132. [曹诚一, 肖宁年. 云南瓢虫科新种记述 [J]. 昆虫分类学报, 1984, 6 (2–3): 109 – 132]
- Chapin EA. The genera of the Chilocorini (Coleoptera, Coccinellidae) [J]. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 1965, 133 (4): 227 – 271.
- Che LH, Zhang SQ, Li Y, *et al.* Genome-wide survey of nuclear protein-coding markers for beetle phylogenetics and their application in resolving both deep and shallow-level divergences [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2017, 17 (6): 1342 – 1358.
- Che LH, Zhang P, Deng SH, *et al.* New insights into the phylogeny and evolution of lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) by extensive sampling of genes and species [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2021, 156: 107045.
- Crotch GR. A Revision of the Coleopterous Family Coccinellidae [M]. London: E. W. Janson, 1874: 311.
- Escalona HE, Zwick A, Li HS, *et al.* Molecular phylogeny reveals food plasticity in the evolution of true ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellini) [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, 17: 151.
- Giorgi JA, Vandenberg NJ, McHugh JV, *et al.* The evolution of food preferences in Coccinellidae [J]. *Biological Control*, 2009, 51: 215 – 231.
- Hu SC, Lin XW, Wang BH. Coccinellidae of the Qinghai-Xizang Plateau [M]. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press, 2013: 213. [胡胜昌, 林祥文, 王保海. 青藏高原瓢虫种类 [M]. 郑州: 河南科技出版社, 2013: 213]
- Korschelsky R. Pars 120: Coccinellidae. II. In: Junk W & Schenkling S, eds. *Coleopterorum Catalogus* [C]. Berlin: W. Junk, 1932: 225 – 659.
- Kovář I. Revision of the genera *Brumus* Muls. and *Exochomus* Redtb. (Coleoptera: Coccinellidae) of the palaearctic region. Part I [J]. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 1997, 44: 5 – 124.
- Łączyński P, Tomaszewska W. *Chapinaria*, new genus of Chilocorini for *Endochilus meridionalis* Sicard from Africa (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 2012a, 62 (1): 1 – 9.
- Łączyński P, Tomaszewska W. On the genus *Orcus* Mulsant with descriptions of new species (Coleoptera: Coccinellidae: Chilocorini) [J]. *Journal of Natural History*, 2012b, 46 (39 – 40): 2401 – 2414.
- Łączyński P, Tomaszewska W. Revision of the genus *Anisorcus* Crotch (Coleoptera: Coccinellidae: Chilocorini) [J]. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 2012c, 62 (4): 711 – 720.
- Łączyński P, Tomaszewska W. Revision of the genus *Endochilus* Weise (Coleoptera: Coccinellidae: Chilocorini) [J]. *Journal of Insect Science*, 2012d, 14 (71): 1 – 27.
- Łączyński P, Tomaszewska W. Revision of the genus *Orcus* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae: Chilocorini) [J]. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 2009, 59 (4): 585 – 611.
- Łączyński P, Tomaszewska W. *Sicardiana aureomarginata*, new genus

- and new species of Chilcorini from New Guinea (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 2010, 60 (2): 195–202.
- Leach WE. Entomology. In: Brewster D, eds. The Edinburgh Encyclopaedia [C]. Edinburgh: Balfour, 1815, 9 (1): 57–172.
- Leng CW. Catalogue of the Coleoptera of America, North of Mexico [M]. New York: Mount Vernon, 1920: 470.
- Leng CW. Notes on Coccinellidae. III [J]. *Journal of the New York Entomological Society*, 1908, 16: 33–44.
- Li WJ, Chen BX, Huo LZ, et al. New records and checklist of Chilcorini (Coleoptera: Coccinellidae) from China [J]. *Biodiversity Data Journal*, 2020, 8: e51092.
- Li WJ, Chen XS, Wang XM, et al. Contribution to the genus *Xanthocorus* Miyatake (Coleoptera, Coccinellidae, Chilcorini) [J]. *ZooKeys*, 2015a, 511: 89–98.
- Li WJ, Huo LZ, Ahrens D, et al. *Renius cornutus*, a new genus and species of Chilcorini from Tibet, China (Coleoptera, Coccinellidae) [J]. *ZooKeys*, 2017a, 678: 121–128.
- Li WJ, Huo LZ, Chen XS, et al. A new species of the genus *Phaenochilus* Weise from China (Coleoptera, Coccinellidae, Chilcorini) [J]. *ZooKeys*, 2017b, 644: 33–41.
- Li WJ, Huo LZ, Wang D, et al. Contribution to the genus *Chilocorus* Leach, 1815 (Coleoptera: Coccinellidae: Chilcorini), with descriptions of two new species from China [J]. *European Journal of Taxonomy*, 2018, 469: 1–34.
- Li WJ, Huo LZ, Wang XM, et al. The genera *Exochomus* Redtenbacher, 1843 and *Parexochomus* Barovsky, 1922 (Coleoptera: Coccinellidae: Chilcorini) from China, with descriptions of two new species [J]. *The Pan - pacific Entomologist*, 2015b, 91 (4): 291–304.
- Li WJ, Łącznyński P, Escalona HE, et al. Combined molecular and morphological data provide insights into the evolution and classification of Chilcorini ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Systematic Entomology*, 2020, 45 (2): 447–463.
- Liu CL. Coleoptera: Coccinellidae. Economic Entomology of China, Volume 5 [M]. Beijing: Science Press, 1963: 135. [刘崇乐. 中国经济昆虫志, 第五册, 鞘翅目瓢虫科 [M]. 北京: 科学出版社, 1963: 135]
- Magro A, Lecompte E, Magne F, et al. Phylogeny of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): Are the subfamilies monophyletic? [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 54: 833–848.
- Miyatake M. The East - Asian coccinellid beetles preserved in the California Academy of Sciences. Tribe Chilcorini [J]. *Memoirs of the College of Agriculture, Ehime University*, 1970, 14 (3): 19–56.
- Mulsant ME. SulciColles - Sécuripalpes. Histoire Naturelle des Coléoptères de France [M]. Paris: Maisson, 1846: 304.
- Mulsant ME. Species des Coléoptères Trimères Sécuripalpes. Annales des Sciences Physiques et Naturelles, d'Agriculture et d'Industrie, Publiées par la Société Nationale d'Agriculture, etc [M]. de Lyon: Deuxième Série, 1850: 2, xv, 1–1104.
- Pang XF, Mao JL. Coleoptera: Coccinellidae II. Economic Entomology of China, Volume 14 [M]. Beijing: Science Press, 1979: 170. [庞雄飞, 毛金龙. 中国经济昆虫志, 第十四册, 鞘翅目瓢虫科 [M]. 北京: 科学出版社, 1979: 170]
- Pang H, Ren SX, Zeng T, et al. Biodiversity and Their Utilization of Coccinellidae in China [M]. Guangzhou: Science and Technology Press of Guangdong, 2004: 168. [庞虹, 任顺祥, 曾涛, 等. 中国瓢虫物种多样性及其利用 [M]. 广州: 广东科技出版社, 2004: 168]
- Redtenbacher L. Tetamen Dispositionis Generum et Specierum Coleopterorum Pseudotrimeorum Archiducatus Austriae [M]. Vindobone: Disert. Inaug, 1843: 32.
- Sasaji H. Phylogeny of the family Coccinellidae (Coleoptera) [J]. *Etizenia, Occasional Publications of the Biological Laboratory, Fukui University*, 1968, 35: 1–37.
- Seago AE, Giorgi JA, Li JH, et al. Phylogeny, classification and evolution of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) based on simultaneous analysis of molecular and morphological data [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 60 (1): 137–151.
- Sicard A. Descriptions d'especes et variétés nouvelles de Coccinellides de San Thomé [J]. *Bulletin da la Société Portugaise Sciences Naturelles*, 1920, 8: 211–214.
- Ślipiński A, Giorgi JA. Revision of the Australian Coccinellidae (Coleoptera). PART 6. Tribe Chilcorini [J]. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 2006, 56 (2): 265–304.
- Ślipiński A. Australian Ladybird Beetles (Coleoptera: Coccinellidae), Their Biology and Classification [M]. Canberra: Australian Biological Resources Study, 2007: 286.
- Tang XF, Pang H. Research on the genus *Novius* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae: Noviini): A review [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2021, 43 (2): 279–291. [唐雪飞, 庞虹. 短角瓢虫属 *Novius* Mulsant 的研究 (鞘翅目: 瓢虫科: 短角瓢虫族) [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (2): 279–291]
- Tomaszewska W, Escalona HE, Hartley D, et al. Phylogeny of true ladybird beetles (Coccinellidae: Coccinellini) reveals pervasive convergent evolution and a rapid Cenozoic radiation [J]. *Systematic Entomology*, 2021, 46 (3): 611–631.
- Wang XM, Ren SX. Two new species of *Chujochilus* Sasaji, 2005 (Coleoptera: Coccinellidae) from China [J]. *Annales Zoologici*, 2010, 60 (3): 319–324.
- Weise J. Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish scientific expedition to Australia. 1910–1913, 31. Chrysomeliden und Coccinelliden aus Queensland [J]. *Arkiv for Zoologi*, 1923, 15 (12): 1–150.
- Weise J. Coccinelliden aus Kamerun [J]. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1898: 97–125.
- Weise J. Neue Coccinelliden, sowie Bemerkungen zu bekannten Arten [J]. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 1895, 39: 120–146.
- Yu GY. Cladistic analyses of the Coccinellidae (Coleoptera) [J]. *Entomologica Sinica*, 1994, 1 (1): 17–30.