

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.

短角瓢虫属 *Novius* Mulsant 的研究 (鞘翅目: 瓢虫科: 短角瓢虫族)

唐雪飞, 庞虹*

(有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 中山大学生命科学学院/生态学院, 广州 510275)

摘要: 短角瓢虫属 *Novius* Mulsant, 1846 (= *Rodolia* Mulsant, 1850) 瓢虫在害虫生物防治中扮演着重要的角色, 尤其在绵蚧科害虫的防控方面, 具有重要的研究价值和经济意义。一些种类如澳洲短角瓢虫 *Novius cardinalis* (Mulsant, 1850) 从澳大利亚引进到美国加利福尼亚防治柑橘吹棉蚧 *Icerya purchasi* Maskell, 1879 取得成功, 成为现代生物防治的里程碑。本文简要回顾了该属名称的变更历史, 以及该类群在生物防治中的应用。此外就目前研究中存在的问题进行了讨论与展望, 以期为今后短角瓢虫属的研究与利用提供参考。

关键词: 短角瓢虫属; 红瓢虫属; 分类学; 生物防治

中图分类号: Q968.1; S476

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 02-0279-13

Research on the genus *Novius* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae: Noviini): A review

TANG Xue-Fei, PANG Hong* (State Key Laboratory of Biocontrol, School of Life Sciences/School of Ecology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Species of *Novius* Mulsant, 1846 (= *Rodolia* Mulsant, 1850) play an important role in the biological control of pests, especially in the control of scale insects in the family Margarodidae, which has important research value and economic significance. The best-known member of this genus, the vedalia beetle, *Novius cardinalis* (Mulsant, 1850) was firstly introduced into California from Australia. In fact, the modern history of biological control dates back to the spectacular control of the cottony cushion scale, *Icerya purchasi* Maskell, 1879 by this introduced predator. In this paper, the history of the name changes of this genus and its application in biological control are reviewed. The existing problems and research prospects are briefly discussed to provide reference for the future research and utilization of *Novius*.

Key words: *Novius*; *Rodolia*; taxonomy; biological control

短角瓢虫属 *Novius* Mulsant, 1846 隶属于鞘翅目 Coleoptera 瓢虫科 Coccinellidae 短角瓢虫族 Noviini Mulsant。目前世界上已记录 70 多种, 其中包含了多种在经典生物防治中重要的天敌瓢虫。该属分布于世界各地, 大多种类分布在热带和亚

热带地区 (庞虹等; 2004; 任顺祥等, 2009; 虞国跃, 2011; Pang *et al.*, 2020a)。

短角瓢虫属以其丰富的种类、广泛的分布范围以及有效控制介壳虫的能力被视为重要的天敌昆虫种质资源。许多种类作为天敌已经成功应用

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31970439)

作者简介: 唐雪飞, 女, 1992 年生, 博士研究生, 主要研究方向为天敌瓢虫的系统学, E-mail: tangxf5@mail2.sysu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence: 庞虹, 女, 教授, 研究方向为昆虫物种多样性起源与演化、天敌瓢虫的利用, E-mail: Lsshpan@mail.sysu.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-01-29; 接受日期 Accepted: 2021-03-03

于生物防治,在害虫防控方面发挥重要作用,特别是澳洲短角瓢虫 *Novius cardinalis* (Mulsant, 1850) (原澳洲瓢虫 *Rodolia cardinalis* (Mulsant, 1850))。1888年 Koebele 将澳洲短角瓢虫从澳大利亚引入到美国加利福尼亚州,防治当时为害严重的柑橘吹绵蚧 *Icerya purchasi* Maskell, 1879, 取得了巨大的成功 (Craw and Koebele, 1892), 被广泛认为是利用瓢虫进行生物防治最成功的案例 (Majerus, 1994), 为近代生物防治科学的诞生奠定了基石 (包建中, 1988), 同时使得引进天敌控制害虫成为一项重要的防治举措。自此在害虫的防治研究中天敌的作用愈加受到重视, 从而推动了整个生物防治领域科研工作地开展 (庞雄飞, 1991)。

1 短角瓢虫属形态学特征

短角瓢虫属瓢虫为完全变态发育昆虫, 历经卵、幼虫、蛹和成虫 4 个发育阶段。

卵: 呈椭圆形, 洋红色, 覆盖着一层薄薄的蜡状渗出物。近孵化时为深红色。卵的表面颗粒状, 含有许多卵孔。这些卵孔可能用来促进精子的进入以及氧气的扩散 (Majerus, 1994)。

幼虫: 虫体背面有毛瘤, 两侧的毛瘤向外突出, 体外常披白色的蜡粉。

蛹: 蛹体几乎完全被 4 龄幼虫的蜕皮所覆盖。

成虫: 体长 2.5 ~ 5.0 mm, 虫体卵圆形或长圆形, 背面拱起; 头部宽, 复眼大; 鞘翅硬化度相对较弱, 通常为红色、淡黄色、棕色或者黑色; 背面密被紧凑浓密的细毛; 触角粗短, 8 节; 前胸背板后角钝圆, 可见腹节 6 节; 附爪端节 1 节。

2 短角瓢虫生物学及生态学特性

短角瓢虫属的成虫和幼虫均为捕食性, 且具有高度的寡食性, 是农林业上一类重要的捕食性天敌。猎物种类多为柑橘类或豆科等植物上为害较严重的蚧虫 (图 1)。主要捕食绵蚧科的少数几个属, 尤其是吹绵蚧属 *Icerya*, 如: 柑橘吹绵蚧 *Icerya purchasi* Maskell, 1879, 银毛吹绵蚧 *Icerya seychellarum* (Westwood, 1855) 和埃及吹绵蚧 *Icerya aegyptiaca* (Douglas, 1890) 等 (Causton *et al.*, 2004; Pang *et al.*, 2020b); 有时也会取食其他蚧虫以及蚜虫和烟粉虱 *Bemisia tabaci*

Gennadius 等 (虞国跃等, 2006; Li *et al.*, 2011)。有研究报道柑橘吹绵蚧如果取食了鹰爪豆属 *Spartium* 或者染料木属 *Genista* 的植物, 会明显降低澳洲短角瓢虫对其的捕食效率, 甚至导致澳洲短角瓢虫不取食 (Quezada and DeBach, 1973; Mendel *et al.*, 1992); 如蚧虫被其它天敌寄生, 澳洲短角瓢虫也同样不会取食 (Hodek and Honěk, 1996)。王良衍 (1985) 曾尝试用 20 多种不同成份和比例的猪肝、蜂蜜、酵母粉、鱼肉、糖、蜂蜜及雄蜂蛹作为代饲料来饲喂红环短角瓢虫 *Novius limbatus* Motschulsky, 1866, 其幼虫均不取食, 成虫也是仅仅可以少量取食小部分的代饲料, 并且产卵效果很差。由于其高度的寡食性, 目前该属瓢虫的人工繁育基本还是依赖其天然猎物, 然而空间的局限性以及其猎物的寄主植物生长缓慢, 并且该类群的瓢虫食量大等原因, 在实验室条件下人工大量扩繁该属的瓢虫种群并不容易 (Schmaedick, 2007; Forrester, 2008)。

该属瓢虫往往只出现在有蚧虫的地方, 喜欢在蚧虫或者基质上爬行。无论成虫还是幼虫, 多喜欢分散在叶背面活动, 幼虫多通过它们的尾部将自己固定在基质上并进食几个小时 (Stebbing, 1904)。卵一旦孵化, 幼虫便可以立即进食。通过口器咬住猎物, 咬破虫体后取食其体液, 使猎物最终干瘪而死。初孵幼虫多钻进吹绵蚧卵囊及其 2、3 龄若虫的腹下取食 (González and Kondo, 2014)。4 龄幼虫化蛹之前会有一个预蛹阶段, 固定于树干或者树叶背面, 停止取食, 一般持续一天到几天 (Majerus, 1994), 然后体背裂开进入蛹期, 蛹期通过尾部附着于基质上, 处于静止状态。成虫羽化一般需要几分钟的时间, 羽化后会继续停留在蛹壳内 1 ~ 2 d, 这个过程中鞘翅和前翅则会扩张并逐渐变得干燥, 鞘翅的颜色也会随着羽化的时间而逐渐变深。成虫羽化后很快就可以交配, 有多次交配的习性 (张格成和黄良炉, 1963)。产卵一般在猎物附近, 有时候也直接在猎物的卵囊下面产卵。抱卵的雌虫通常比未交配的雌虫或者雄虫取食更多的猎物, 这表明食物消耗和产卵率之间可能有着一定的相关性 (Balduf, 1935)。此外, 吹绵蚧有限的扩散能力也有利于该属瓢虫的取食。

在不同栖境下该属瓢虫各龄期的发育历期、产卵量和存活率等存在差异。Grafton-Cardwell *et al.* (2005) 研究了不同温度对澳洲短角瓢虫的

影响, 结果表明澳洲短角瓢虫成虫于 25、28、31、34 和 37℃ 温度下 72 h, 取食柑橘吹绵蚧, 其存活率在 95% ~ 100% 之间, 但是在 34℃ 和 37℃ 温度下成虫的产卵量显著减少; 此外 34℃ 下保存的卵孵化率和幼虫存活率均降低, 而 37℃ 下保存的卵将无法孵化。在 10、14、18、22 和 25℃ 温度条件下对澳洲短角瓢虫各个龄期的发育时间和存活率的研究表明, 10℃ 条件下卵无法孵化; 从 14℃ 到 25℃, 卵到成虫羽化的发育时间由 79 d 降至 18 d,

但是温度对澳洲短角瓢虫的性别比例没有影响 (Grafton-Cardwell *et al.*, 2005)。小短角瓢虫 *Novius pumilus* (Weise, 1892) 在我国福州一年发生 6 代, 少数发生 7 代, 在日均温 27.8℃ 条件下各个虫态的发育历期均比 31.6℃ 的短, 适宜于其成虫发育的温度为 25 ~ 30℃; 越冬期的虫态以老龄幼虫和蛹为主, 少数为成虫, 且需要较为干燥的环境条件 (黄邦侃等, 1988)。

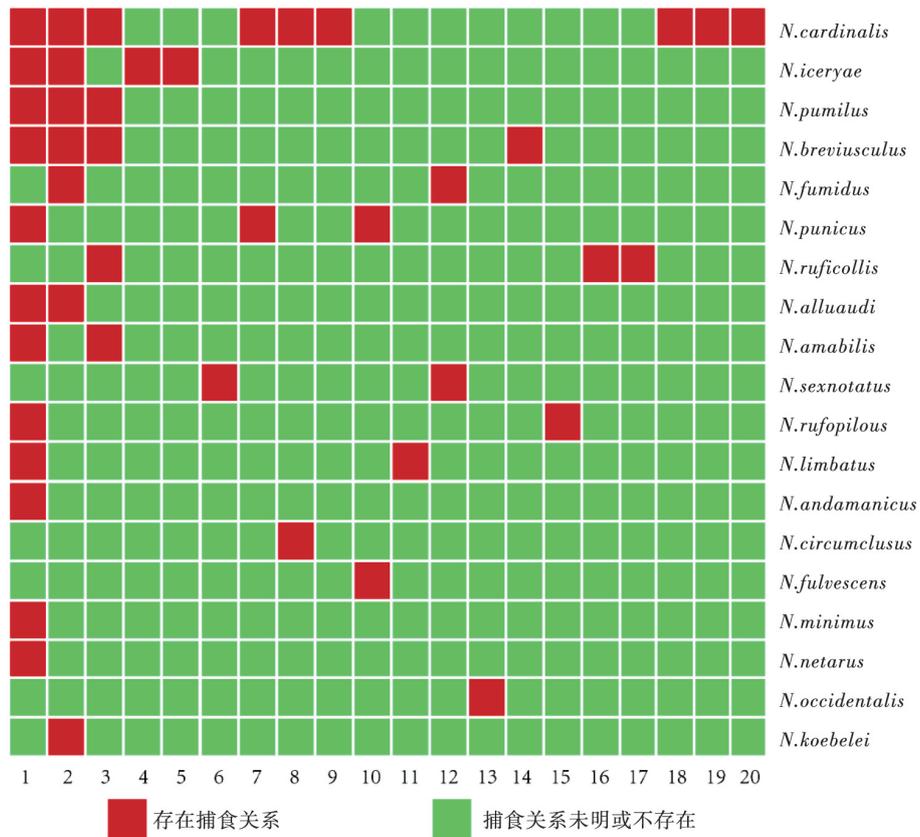


图 1 短角瓢虫属常见种的猎物图谱

Fig. 1 Prey map of common species of *Novius*

注: 1, 柑橘吹绵蚧 *Icerya purchasi* Maskell (Zimmerman, 1948; Kapur, 1949; Puttarudriah and Channabasavanna, 1953; Quezada and DeBach, 1973; Clausen, 1978; Caltagirone and Doust 1989); 2, 银毛吹绵蚧 *Icerya seychellarum* (Westwood) (Kapur, 1949; Bedford, 1965); 3, 埃及吹绵蚧 *Icerya aegyptiaca* (Douglas) (Kapur, 1949; Muzaffar, 1970; Mendel and Blumberg, 1991); 4, 帕氏巨绵蚧 *Gigantococcus pattersoni* (Newstead) (Kairo and Murphy, 1995); 5, 大蓟巨绵蚧 *Gigantococcus euphorbiae* (Brain) (Bedford, 1965); 6, 白毛吹绵蚧 *Icerya pilosa* Green (Kapur, 1951); 7, 多痂隐绵蚧 *Crypticerya multicatrices* Kondo and Unruh (Pinchao, 2015, 2018); 8, 豆隐绵蚧 *Crypticerya genistae* (Hempel) (Forrester and Vandenberg, 2008; Ciomperlik, 2010; Kondo *et al.*, 2016); 9, 单痂隐绵蚧 *Crypticerya palmeri* (Riley and Howard) (Kondo *et al.*, 2016); 10, 蒙隐绵蚧 *Crypticerya montserratensis* (Riley and Howard) (Kondo *et al.*, 2016); 11, 日本履绵蚧 *Drosicha corpulenta* (Kuwana) (张军灵等, 2002); 12, 史氏履绵蚧 *Drosicha stebbingi* (Green) (Rasheed *et al.*, 1986; Pathan *et al.*, 2018); 13, 加纳蚊粉蚧 *Formicococcus njalensis* (Laing) (Kairo and Murphy, 1995); 14, 吹绵平刺粉蚧 *Rastrococcus iceryoides* (Green) (Omkar and Pervez, 2004); 15, 竹秆寡链蚧 *Pauroaspis rutilan* Wu (肖水根, 2015); 16, 甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus) (Omkar and Pervez, 1999); 17, 萝卜蚜 *Lipaphis erysimi* (Kalténbach) (Omkar and Pervez, 1999); 18, 黑刺粉虱 *Aleurocanthus spiniferus* (Quaintance) (Li *et al.*, 2011); 19, 温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Li *et al.*, 2011); 20, 烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Li *et al.*, 2011)。

张格成和李继祥 (1991) 在我国重庆地区研究了气候因子对澳洲短角瓢虫的影响, 结果表明澳洲短角瓢虫喜阴暗环境, 耐低温能力强, 在冬季没有真正的休眠期; 适宜其卵孵化的相对湿度为 60% 左右, 而在相对湿度较高时 (85% 左右), 成虫的寿命会减短、产卵量也显著减少。褐短角瓢虫 *Novius iceryae* (Janson, 1889) 在温度 27℃、相对湿度 70% 的条件下取食帕氏巨绵蚧 *Gigantococcus pattersoni* (Newstead, 1917) 发育历期为幼虫期 36.3 d, 成虫寿命 15 ~ 74 d (Kairo and Murphy, 1995)。张格成 (1994) 比较了相同条件下澳洲短角瓢虫和大短角瓢虫 *Novius rufopilosus* (Mulsant, 1850) 各虫态的发育历期, 结果表明前者比后者快 3.7 ~ 26.5 d/代, 澳洲短角瓢虫在我国重庆一年发生 10 代, 大短角瓢虫则为 4 代; 同一区域内澳洲短角瓢虫的群落组建和竞争力要远远强于大短角瓢虫 (张格成, 1994)。

3 短角瓢虫分类历史

短角瓢虫族 *Noviini* 分类研究已有相当长的历史, 但是一些分类学问题仍未得到解决。早期许多短角瓢虫族物种的描述多基于色斑或地理分布, 有些种类形态特征十分相似, 只能鉴定到属 (虞国跃等, 2006)。雄虫和雌虫的外生殖器结构呈现出较大的多样性, 表明在广义的短角瓢虫属 *Novius* 中可能存在着多个谱系 (Pang *et al.*, 2020a)。该族中, 短角瓢虫属 *Novius* Mulsant 的分类地位一直以来存在着较大的争议 (Gordon, 1972; Ślipiński, 2007; Forrester *et al.*, 2009; Pang *et al.*, 2020a)。

Mulsant (1846) 在对法国瓢虫科的研究中, 根据瓢虫体表是否附毛将其分为无毛的 “Gymnosomides” 和被毛的 “Trichosomides” 两大类; 并在被毛类群的 *Scymniens* 中基于新属 *Nomius* 建立了 *Nomiaires* 属团。后来他发现该属名已被占用, 在该文章的 “附录和勘误” 中用 *Novius* 代替, 并将该属团名称修改为 *Noviaires*。Mulsant (1850) 在他的专著《鞘翅目瓢虫科的分类》中, 描述了 *Rodolia* 属, 并在 *Ortaliens* 族中建立了 *Rodoliars* 属团, 在文中也提及了他之前在 *Scymniens* 族中描述的 *Noviaires* 以及 *Novius* 属。

Crotch (1874) 对瓢虫科的分类系统进行了修订, 认为 *Rodolia* 属与 *Novius* 属之间非常相似, 唯一的区别就是 *Rodolia* 属的触角只有 8 节, 并将这

两个属归入到 *Exoplectrae*, 同时指定 *Rodolia ruficollis* Mulsant, 1850 为 *Rodolia* 属的模式种。然而, Korschefsky (1931) 认为 Crotch (1874) 这种做法是无效的, 他指出 Crotch (1874) 并未将 *R. ruficollis* 归入到 *Rodolia* 属中, 而是将其放在了 *Vedalia* Mulsant 中。因此, Korschefsky (1931) 重新指定了 *Rodolia rubea* Mulsant, 1850 为 *Rodolia* 的模式种。Korschefsky (1931) 的研究中在短角瓢虫族中包含了 5 个属, 分别为 *Anovia* Casey、*Eurodolia* Weise、*Novius* Mulsant 和 *Rodolia* Mulsant 以及 *Vedalia* Mulsant。

Gordon (1972) 在对新世界 (西半球或南、北美洲及其附近岛屿) 短角瓢虫族 *Noviini* 的修订中, 将 *Vedalia* 从短角瓢虫族移到了 *Exoplectrini* 族并重新界定了短角瓢虫族。Gordon 指出如果不考虑幼虫, 仅凭成虫的特征很难将 *Rodolia* 属和 *Anovia* 属区分, 因此暗示要把这两个属合并为一个 (Gordon, 1972)。然而此前 Rees (1947) 报道这两个属的幼虫的触角节数不同, *Rodolia* 属幼虫的触角 2 节, *Anovia* 属的则仅有 1 节 (Rees, 1947), 因此 Gordon (1972) 把这个特征作为区别这两个属的依据, 保留其为两个独立的属。随后的学者继续基于幼虫的触角是否有 2 节来区分 *Rodolia* 属和 *Anovia* 属 (Gordon, 1972; Gordon, 1985; Rees *et al.*, 1994)。Rees (1947) 的研究第一次尝试仅仅根据幼虫形态来定义 *Noviine*, 但是他仅检视了 *Anovia* 的一个种, 却被用来作为整个属的幼虫的特征, 因此 Forrester *et al.* (2009) 对其幼虫触角特征的有效性提出了质疑, 并描述了 *Anovia circumclusa* (Gorham, 1899) 的幼虫触角有明显的 2 节, 这与先前文献报道的欧洲的 *Novius cruentatus* 幼虫的触角 2 节一致 (Klausnitzer and Schulze, 1975)。此外还指出 *Rodolia* 和 *Anovia* 两个属的形态极为相似, 需要结合成虫和幼虫特征进行系统发育分析来进一步区分和明确 (Forrester *et al.*, 2009)。

Ślipiński (2007) 检视了 *Eurodolia* 属的模式种 *E. severini* Weise, 1895, 认为 *Eurodolia* 是 *Rodolia* 属的次异名。在我国, 以往短角瓢虫族种类均归入红瓢虫属 *Rodolia* (刘崇乐, 1963; 庞虹等, 2004; 任顺祥等, 2009; 虞国跃, 2011)。

Forrester (2008) 在其博士学位论文中根据形态学特征, 认为 *Novius* Mulsant, 1846、*Rodolia* Mulsant, 1850 和 *Anovia* Casey, 1908 为同物异名,

基于 *Rodolia* 的属名在各种生物防治文献中已经使用了 100 多年, 建议将其作为有效名, 而把 *Novius*、*Anovia* 列为 *Rodolia* 的次异名: 这一建议被 Iqbal *et al.* (2018) 所采用。Pang *et al.* (2020a) 在对澳大利亚短角瓢虫属的修订中, 根据《国际动物命名法规》“优先权原则”, 恢复 *Novius* 作为该属的有效名, 将 *Rodolia* 和 *Anovia* 作为 *Novius* 的次异名, 把 *Rodolia* 和 *Anovia* 的 63 个种移到了 *Novius* 属。此外提供了短角瓢虫属 *Novius* 的有效种名录, 并且提出了以下异名: *Novius bellus* Blackburn, 1889 = *Eurodolia severini* Weise, 1895 = *Novius immaculatus* Lea, 1902; *Novius koebelei* Olliff in Craw, 1892 = *Novius ruber* Blackburn, 1889 = *Novius limbatus* Blackburn, 1895 = *Novius simplicipennis* Blackburn, 1895 = *Novius discoidalis* Blackburn, 1895 = *Novius tripustulatus* Blackburn, 1895 = *Novius tridens* Lea, 1902 = *Rodolia blackburni* Ukrainsky 2009。

附: 短角瓢虫属和澳洲短角瓢虫的分类沿革:

短角瓢虫属 *Novius* Mulsant, 1846

Nomius Mulsant, 1846: 213. Type species: *Nomius cruentatus* Mulsant, 1846, by monotypy. Junior homonym of *Nomius* Laporte, 1835 (Coleoptera: Carabidae).

Novius Mulsant, 1846: addenda et errata [p. 4]. Replacement name for *Nomius* Mulsant. Treated as synonym of *Rodolia* by Iqbal *et al.*, 2018: 1104; Pang *et al.*, 2020a: 4.

Rodolia Mulsant, 1850: 902. Type species: *Rodolia ruficollis* Mulsant, 1850, by subsequent designation of Crotch, 1874: 280. Korschefsky, 1931: 98; Sasaji, 1971: 233; Gordon, 1972: 25; Gordon, 1985: 665; Gordon, 1990: 291; Chazeau, 1991; Ślipiński, 2007: 141. Synonymized by Iqbal *et al.*, 2018: 1104.

Macronovius Weise, 1885: 63. Type species: *Novius limbatus* Motschulsky, 1866 (subgenus of *Rodolia*). Weise, 1895: 149 (synonym of *Rodolia*). Sicard, 1907: 68.

Eurodolia Weise, 1895: 149. Type species: *Eurodolia severini* Weise, 1895, by monotypy. Synonymized by Ślipiński, 2007: 141.

Anovia Casey, 1908: 408. Type species: *Scymnus virginalis* Wickham, 1905, by monotypy. Synonymized by Iqbal *et al.*, 2018: 1104.

澳洲短角瓢虫 *Novius cardinalis* (Mulsant, 1850)

Vedalia cardinalis Mulsant 1850: 906. TL: Australia.

Novius cardinalis: Crotch, 1874: 283; Pang *et al.*, 2020a: 6.

Eurodolia cardinalis: Weise, 1895: 150.

Rodolia cardinalis: Weise, 1905: 220; Weise, 1916: 50 (*Macronovius* group); Korschefsky, 1931: 99; Sasaji, 1971: 238; Gordon, 1972: 25; Gordon, 1985: 666; Gordon, 1990: 291; Ren *et al.*, 2009: 160; Ślipiński, 2007: 143.

Rodolia aegyptiaca Sicard, 1907: 67; Korschefsky, 1931: 99. *Macronovius cardinalis*: Weise, 1922: 104.

Macronovius cardinalis ab. *obnubilatus* Weise, 1922: 104; Korschefsky, 1931: 98.

近年来, 关于短角瓢虫属也有一些新种的报道: Singh (2014) 和 Kitano (2014) 分别描述了分布于印度的新种 *N. manganensis* (Singh, 2014) 和日本的新种 *N. shuiro* (Kitano, 2014); Pang *et al.* (2020b) 描述了采自新喀里多尼亚的新种 *N. marek* Ślipiński and Pang, 2020, 该种为短角瓢虫属已知物种中体型最大的。

瓢虫科的分类研究历史悠久, 但其高级阶元关系一直争议不断。自瓢虫科建立以来, 已经有多个分类系统被提出 (表 1)。在各分类系统中, 短角瓢虫族曾被包含在红瓢虫亚科 Coccidulinae (Sasaji, 1968; 庞雄飞和毛金龙, 1979), 部分研究包含在刻眼瓢虫亚科 Ortaliinae (Kovář, 1996)。Ślipiński (2007) 依据形态学特征提出了小维氏瓢虫亚科 Microweiseinae 和瓢虫亚科 Coccinellinae 的二亚科系统, 短角瓢虫族被归入到了重新定义的瓢虫亚科。该分类系统得到了很多学者在形态学和分子系统学方面研究结果的支持 (Giorgi *et al.*, 2009; Magro *et al.*, 2010; Seago *et al.*, 2011; Robertson *et al.*, 2015)。Che *et al.* (2021) 通过对瓢虫科昆虫 94 个核蛋白编码基因的测序, 基于

氨基酸数据的最大似然分析提出了三亚科系统: 硕角瓢虫亚科 *Monocoryninae*、小维氏瓢虫亚科 *Microweiseinae* 和瓢虫亚科 *Coccinellinae*, 而短角瓢虫族的分类地位则没有变动。

短角瓢虫属的系统学研究多基于其形态学特征, 以往多数分类学家将其归属于红瓢虫亚科的短角瓢虫族 (表 1)。而仅仅依靠比较形态学方法研究相关类群的系统发育有较大局限性, 迅速发展的分子生物学技术为系统学的研究提供了更多途径。近年来, 不少学者通过分子数据对瓢虫科的系统发育关系进行重建, 取得了一定的进展:

瓢虫科的单系性目前已确认 (Hunt *et al.*, 2007; Robertson *et al.*, 2015); 对小维氏瓢虫亚科 *Microweiseinae*、瓢虫亚科的食植瓢虫族 *Epilachnini* 和瓢虫族 *Coccinellini* 的系统发育关系也随之有了更为深刻的认识 (Escalona and Ślipiński, 2012; Katoh *et al.*, 2014; Szawaryn *et al.*, 2015; Escalona *et al.*, 2017)。然而有关短角瓢虫属的系统发育关系研究却相对匮乏, 缺少物种覆盖率高的分子系统学研究及修订性研究, 专门针对短角瓢虫属系统发育方面的研究目前基本还处于空白阶段。

表 1 不同分类系统中短角瓢虫族 *Noviini* 的地位
Table 1 Specific position of *Noviini* in different phylogenic systems

| 瓢虫科分类系统 Phylogenic system of the Coccinellidae | 短角瓢虫族 <i>Noviini</i> 具体分类地位 Specific position of <i>Noviini</i> | 参考文献 References |
|--|--|--|
| 3 亚科 | 食植瓢虫亚科 <i>Epilachninae</i> 、四节瓢虫亚科 <i>Lithophilinae</i> 、瓢虫亚科 <i>Coccinellinae</i> (短角瓢虫族 <i>Noviini</i>) | Korschevsky, 1931; 胡经甫, 1937; 刘崇乐, 1963 |
| 6 亚科 | 小艳瓢虫亚科 <i>Sticholotinae</i> 、小毛瓢虫亚科 <i>Scymninae</i> 、盔唇瓢虫亚科 <i>Chilocorinae</i> 、瓢虫亚科 <i>Coccinellinae</i> 、食植瓢虫亚科 <i>Epilachninae</i> 、红瓢虫亚科 <i>Coccidulinae</i> (短角瓢虫族 <i>Noviini</i>) | Sasaji, 1968; Gordon, 1985; Boothet <i>et al.</i> , 1990; Pakaluk <i>et al.</i> , 1994 |
| 6 亚科 | 小毛瓢虫亚科 <i>Scymninae</i> 、盔唇瓢虫亚科 <i>Chilocorinae</i> 、 <i>Sticholotidinae</i> 、瓢虫亚科 <i>Coccinellinae</i> 、食植瓢虫亚科 <i>Epilachninae</i> 、红瓢虫亚科 <i>Coccidulinae</i> (短角瓢虫族 <i>Noviini</i>) | Chazeau <i>et al.</i> , 1990 |
| 7 亚科 | 小艳瓢虫亚科 <i>Sticholotinae</i> 、盔唇瓢虫亚科 <i>Chilocorinae</i> 、小毛瓢虫亚科 <i>Scymninae</i> 、红瓢虫亚科 <i>Coccidulinae</i> 、食植瓢虫亚科 <i>Epilachninae</i> 、瓢虫亚科 <i>Coccinellinae</i> 、刻眼瓢虫亚科 <i>Ortaliinae</i> (短角瓢虫族 <i>Noviini</i>) | Kovář, 1996 |
| 瓢虫科 <i>Coccinellidae</i> | 小艳瓢虫亚科 <i>Sticholotinae</i> 、小毛瓢虫亚科 <i>Scymninae</i> 、隐胫瓢虫亚科 <i>Aspidimerinae</i> 、盔唇瓢虫亚科 <i>Chilocorinae</i> 、瓢虫亚科 <i>Coccinellinae</i> 、食植瓢虫亚科 <i>Epilachninae</i> 、四节瓢虫亚科 <i>Lithophilinae</i> (= <i>Tetrabrachinae</i>)、红瓢虫亚科 <i>Coccidulinae</i> (短角瓢虫族 <i>Noviini</i>) | 庞雄飞和毛金龙, 1979; 李书文等, 2012 |
| 10 亚科 | 小艳瓢虫亚科 <i>Sticholotinae</i> 、小毛瓢虫亚科 <i>Scymninae</i> 、隐胫瓢虫亚科 <i>Aspidimerinae</i> 、盔唇瓢虫亚科 <i>Chilocorinae</i> 、瓢虫亚科 <i>Coccinellinae</i> 、食植瓢虫亚科 <i>Epilachninae</i> 、四节瓢虫亚科 <i>Lithophilinae</i> (= <i>Tetrabrachinae</i>)、刻眼瓢虫亚科 <i>Ortaliinae</i> 和显盾瓢虫亚科 <i>Hyperaspinae</i> 、红瓢虫亚科 <i>Coccidulinae</i> (短角瓢虫族 <i>Noviini</i>) | 庞虹等, 2004 |
| 2 亚科 | 小维氏瓢虫亚科 <i>Microweiseinae</i> 、瓢虫亚科 <i>Coccinellinae</i> (短角瓢虫族 <i>Noviini</i>) | Ślipiński, 2007; Giorgi <i>et al.</i> , 2009; Magro <i>et al.</i> , 2010; Seago <i>et al.</i> , 2011; Robertson <i>et al.</i> , 2015 |

Margoet *al.* (2010) 选取核基因 18S rRNA、28S rRNA 和线粒体基因 12S rRNA、16S rRNA 和 CO I 构建最大似然树和贝叶斯树, 探究瓢虫科的系统发育关系, 其涉及到短角瓢虫属的只有一个种—澳洲短角瓢虫 *N. cardinalis*, 结果显示澳洲短角瓢虫与食植瓢虫族的苜蓿瓢虫 *Subcoccinella vigintiquatuopunctata* (Linnaeus, 1758) 聚在了一支。Seago *et al.* (2011) 将形态特征和核基因 28S rRNA、线粒体基因 CO I 和 CO II 等分子数据相结合, 对瓢虫科的系统发育关系进行验证, 共选取 116 个物种, 其中短角瓢虫属仅有两个种, 系统发育树中这两个种与小毛瓢虫族的 *Horniolus* sp. 形成一支。Che *et al.* (2021) 对 214 种瓢虫和 14 个外群的 94 个核蛋白编码基因进行了测序, 共选取短角瓢虫族物种 6 个, 系统地研究了瓢虫科的系统发育关系, 结果显示氨基酸水平的系统发育推断与核苷酸的结果并不一致, 前者的结果为短角瓢虫族与小毛瓢虫族 Scymnini 的一些类群聚为了一支, 而后者短角瓢虫族则与 Azyini 族的一支聚在了一起; 此外结果还显示短角瓢虫族的氨基酸取代率远高于瓢虫亚科的其他类群, 可能会影响系统发育的推断。以上这些研究中选用的短角瓢虫属的物种数量非常有限, 代表性不够, 难以真正反映该属与瓢虫科其他类群以及该属内部的系统发育关系。因此, 亟需选取更多种类, 把形态学特征和分子数据结合起来, 对短角瓢虫属的系统发育关系作更加全面深入的研究, 从而建立更合理的系统树, 以更客观准确地反映该类群的亲缘关系和进化历史。

4 短角瓢虫属应用研究历史

Koebele 于 1888 年将澳洲短角瓢虫从澳大利亚引入到美国加利福尼亚州, 防治柑橘吹绵蚧, 取得显著成效 (Craw and Koebele, 1892), 推动了整个生物防治工作的开展, 开创了传统生物防治的新纪元 (万方浩等, 2000), 使得害虫生物防治成为家喻户晓的害虫控制手段 (陈学新, 2010)。如今, 澳洲短角瓢虫已被引进到世界各地。由于其适应能力强, 基本上都起到了长期控制吹绵蚧种群数量的作用。我国于 1909 年首次引进了澳洲短角瓢虫, 从美国加州和夏威夷引入到台湾 (蒲天胜, 1989; 庞虹, 1996); 文献记载 1929 年曾从澳洲引入至上海, 防治海桐花上的吹绵蚧 (刘崇乐,

1963), 但引进后未见进一步的报道 (蒲蛰龙, 1991); 1932 年从台湾引入至浙江, 防治柑橘上的吹绵蚧 (蒲蛰龙, 1978); 1955 年在蒲蛰龙教授的主持下, 从前苏联农业部植物检疫室引进澳洲短角瓢虫至广州, 随后在广东多地进行了吹绵蚧的防控, 均取得了良好的控害效果 (张格成, 1994)。澳洲短角瓢虫的成功引入, 很好地解决了我国南方地区果树和木麻黄等林木的吹绵蚧为害问题 (鲁布卓夫, 1955; 黄邦侃和罗肖南, 1956; 蒲蛰龙和邓德藻, 1957; 蒲蛰龙等, 1959; 黄邦侃, 1985a, 1985b; 任伊森, 1991)。此外, 经过长期的研究、观察和田间试验表明, 澳洲短角瓢虫对本地的吹绵蚧天敌大短角瓢虫 *N. rufopilosus* (Mulsant, 1850) 没有不良影响 (蒲蛰龙, 1991)。

短角瓢虫属瓢虫在生物防治方面发挥着极其重要的作用, 除澳洲短角瓢虫外, 该属的其他物种在蚧虫防治方面也是功不可没。目前已有多个物种成功应用于生物防治 (表 2)。寇氏短角瓢虫 *N. koebelei* Olliff, 1892 同样是被 Koebele 从澳大利亚引进到美国进行吹绵蚧的防治, 取得了喜人的效果 (Craw and Koebele, 1892; Clausen, 1978; Caltagirone and Doust, 1989; Salisbury and Booth, 2004)。小短角瓢虫 *N. pumilus*, 分布于东洋区, 是我国南方和日本的常见种, 1928 年小短角瓢虫从日本和我国台湾引进至西太平洋的马里亚纳、加罗林、马绍尔和马里亚纳群岛防治银毛吹绵蚧; 1947–1949 年小短角瓢虫自马里亚纳群岛引入至加马绍尔群岛等防治埃及吹绵蚧, 都取得了一定的控制效果 (Sweetman, 1958; 黄邦侃, 1985a; 蒲天胜, 1989; 庞雄飞, 1991)。广泛分布于非洲热带地区的褐短角瓢虫 *N. iceryae* (Janson, 1889) 被引进到新西兰进行吹绵蚧的控制 (Ormerod and Janson 1889)。加利福尼亚从南非引进了短角瓢虫属的多个物种来提高吹绵蚧的生物防治效率 (Clausen, 1978)。我国的土著种红环短角瓢虫 *N. limbatus* Motschusky, 1866 和大短角瓢虫 *N. rufopilosus* (Mulsant, 1850) 分别为日本履绵蚧 *Drosicha corpulenta* (Kuwana, 1902) 和柑橘吹绵蚧的捕食性优势天敌昆虫 (张格成等, 1994; 郭加忠等, 2010), 在防治柑橘吹绵蚧中扮演重要角色 (包建中和古德祥, 1988)。短角瓢虫在减少农业生产损失方面, 有着很好的害虫可持续治理效果, 并且该属物种数量丰富, 在蚧虫防控方面有着很大的利用前景。

为提高生物防治的效率,更好地发挥瓢虫的控害作用,国内外学者开展了一系列的研究。国内主要集中在澳洲短角瓢虫的引进、繁殖和利用以及我国一些常见种类如大短角瓢虫、红环短角瓢虫和小短角瓢虫的生物学习性、发生规律、保护措施、应用技术以及蚧虫控制效果等方面的研究(蒲蛰龙等,1959;任伊森,1965;江洪,1980;郭加忠等,2010;安新城,2011)。国外在该属瓢虫的生活史以及控制不同种蚧虫的潜在效能方面也做了大量的研究(Cressman,1930;Kairo and Murphy,1995;Ragab,1995;Awadalla,2015),并评估了澳洲短角瓢虫对加拉帕戈斯群岛的鸟类及非靶标猎物的影响及其捕食范围(Causton *et al.*,2004;Lincango *et al.*,2011;Alvarez *et al.*,2012

Hoddle *et al.*,2013),结果表明澳洲短角瓢虫的食性范围较为狭窄,没有发现对应用区域的其它无脊椎动物群落造成明显威胁。此外还着重研究了对该属瓢虫的保护和利用,比如新型杀虫剂的应用对澳洲短角瓢虫的存活率的影响(Grafton-Cardwell and Gu,2003),结果表明新烟碱类杀虫剂和拟除虫菊酯对澳洲短角瓢虫的成虫和幼虫的存活率有着显著的负面影响,此外还会降低成虫的寿命和子代的产卵量。这些研究评价了不同生态因子对短角瓢虫属瓢虫捕食效率、生长发育和繁殖等方面的影响,将不断优化短角瓢虫属各物种的种群管理,也为更好地开展生物防治研究和应用提供理论依据。

表2 短角瓢虫属应用于生物防治的主要成功案例
Table 2 Successful cases of *Novius* in biological control

| 物种 Species | 应用地区 Application areas | 控制害虫种类 Pest control species | 参考文献 References |
|--|---------------------------|---|---|
| 美短角瓢虫 <i>Novius amabilis</i> (Kapur) | 印度 | 柑橘吹绵蚧 <i>Icerya purchasi</i> Maskell | Subramanian, 1953 |
| 澳洲短角瓢虫 <i>Novius cardinalis</i> (Mulsant) | 原产于澳大利亚,现已广泛应用到世界各地 | 埃及吹绵蚧 <i>Icerya aegyptiaca</i> (Douglas); 柑橘吹绵蚧 <i>Icerya purchasi</i> Maskell; 银毛吹绵蚧 <i>Icerya seychellarum</i> (Westwood) | Sakimura, 1935; Quezada and DeBach, 1973; Caltagirone and Douth, 1989; 蒲蛰龙, 1991; Salisbury and Booth, 2004 |
| 烟色短角瓢虫 <i>Novius fumidus</i> (Mulsant) | 南非、巴基斯坦、毛里求斯 | 银毛吹绵蚧 <i>Icerya seychellarum</i> (Westwood); 史氏履绵蚧 <i>Drosicha stebbingi</i> (Green) | Moutia and Mamet, 1946; Bedford, 1965; Rasheed <i>et al.</i> , 1986 |
| 褐短角瓢虫 <i>Novius iceryae</i> (Janson) | 肯尼亚、南非、以色列 | 柑橘吹绵蚧 <i>Icerya purchasi</i> Maskell; 银毛吹绵蚧 <i>Icerya seychellarum</i> (Westwood) | Bedford, 1965; Kairo and Murphy, 1995 |
| 寇氏短角瓢虫 <i>Novius koebelei</i> Oliff | 美国、密克罗尼西亚联邦、基里巴斯 | 埃及吹绵蚧 <i>Icerya aegyptiaca</i> (Douglas) | Caltagirone and Douth, 1989; Salisbury and Booth, 2004 |
| 小短角瓢虫 <i>Novius pumilus</i> (Weise) | 塞班岛、帕劳群岛、密克罗尼西亚的许多岛屿库克群岛等 | 埃及吹绵蚧 <i>Icerya aegyptiaca</i> (Douglas); 银毛吹绵蚧 <i>Icerya seychellarum</i> (Westwood); 柑橘吹绵蚧 <i>Icerya purchasi</i> Maskell | Sakimura, 1935; Beardsley, 1955; Chapin, 1956; Waterhouse, 1993; Schmaedick, 2007 |
| 红环短角瓢虫 <i>Novius limbatus</i> Motschulsky | 中国(安徽、上海、陕西、浙江)、马绍尔群岛 | 日本履绵蚧 <i>Drosicha corpulenta</i> (Kuwana); 埃及吹绵蚧 <i>Icerya aegyptiaca</i> (Douglas) | 江洪等, 1980; 王良衍, 1985; 王小纪等, 1998; 张军灵等, 2002; Nandwani and Joseph, 2003 |
| 大短角瓢虫 <i>Novius rufopilosus</i> (Mulsant) | 中国(浙江、湖北、四川、福州) | 柑橘吹绵蚧 <i>Icerya purchasi</i> Maskell | 王轼铭, 1955; 黄邦侃和罗肖南, 1956; 陈方洁, 1962 |

5 存在问题与展望

短角瓢虫属是瓢虫科中非常重要的一类捕食性天敌,其物种数量丰富、捕食率高、捕食能力强,在蚧虫防控中起着举足轻重的作用,具有十分广阔的应用前景。从澳洲短角瓢虫成功引种防治至今,研究人员对该属的研究和利用从未停止,也取得了长足的进展,但是仍旧存在一些问题,需要进一步探究和解决:

(1) 天敌昆虫物种的准确鉴定是利用其开展有效生防应用的基础与必要前提。短角瓢虫属昆虫形态特征相似且可能存在多谱系,给生物防治的广泛开展带来了分类学上的障碍。此外,短角瓢虫属物种数量丰富,自然界可能仍存在大量物种未被发现,新物种的发现与鉴定对丰富与优化天敌种质资源库具有重要意义。

为进一步推进和开展生物防治工作,该属瓢虫的分类学问题亟待解决,准确高效的物种鉴定系统亟需建立。分子生物学尤其是 DNA 测序技术的发展给物种的准确鉴定提供了新的途径。将经典分类学与分子数据结合起来,进一步探讨物种的分化和形成机制,厘清短角瓢虫属与瓢虫科内其他类群的亲缘关系、对其系统发育进行重建,是准确鉴定、保护及开发利用短角瓢虫属天敌资源的先决条件,也是进一步开展遗传和应用研究的必要基础,更将是我们今后研究和努力的方向。

(2) 天敌昆虫的食性是评价其生防应用价值的重要参考指标。短角瓢虫属瓢虫的成虫和幼虫均为捕食性,且捕食相同猎物,在害虫控制方面有着极大的优势。以往一些生防计划的实施是在不完全了解释放天敌对靶标猎物的识别和分类情况下就进行开展,这对其他非靶标昆虫可能存在着极大的风险 (Pang *et al.*, 2020a)。关于澳洲短角瓢虫的食性范围和释放后的风险评估进行的广泛研究证实其高度的寡食性和应用的适宜性。为更好地利用该属瓢虫,对于已应用于生防的其他种类的食性范围及释放后的风险评估也有待开展,从基因组和转录组层面深入阐释其食性机制、控害机理与效能方面的研究也需要提上日程。

(3) 天敌昆虫的大量扩繁是高效开展害虫生物防治的有力保障。目前大批量地繁殖该属瓢虫仍然需要大量繁育其自然猎物,成本高,且费工费时。因此,人工代饲料的开发与改进亟需进一

步深入研究。结合该属瓢虫的生理生化及不同生长阶段的营养需求,研制、开发适合该属昆虫的人工饲料和代饲料,提高饲养效率、优化繁育及释放技术也是今后研究的重点。

绿水青山就是金山银山。加强生态文明建设,推进生物防治的应用是共谋全球生态文明建设的重要举措。利用生物防治控制作物病虫害,不仅可以除害增产,还可以保障农产品的质量安全、实现农业的可持续发展,同时也节约了能源、降低了成本、减少了污染。短角瓢虫属类群具有众多优质的天敌昆虫资源,应用于生物防治,经济、安全、高效,对于农业害虫生物防治的推广应用具有重要的研究和利用价值。随着不同学科如生态学、遗传学、分子生物学以及基因组学等学科的相互交叉和渗透,几何形态学、分子系统学等多种技术手段的联合应用,关于天敌瓢虫的研究也将进入一个新的发展阶段。

参考文献 (References)

- Alvarez CC, Causton CE, Hoddle MS, *et al.* Monitoring the effects of *Rodolia cardinalis* on *Icerya purchasi* populations on the Galapagos Islands [J]. *BioControl*, 2012, 57 (2): 167 - 179.
- An XC, Guo Q, Jiang L, Zhang WP. The study of predation of *Icerya aegyptiaca* by *Rodolia pumila* [J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2011, 37 (4): 407 - 410. [安新城, 郭强, 蒋露, 张文萍. 小红瓢虫对埃及吹绵蚧的捕食功能的研究 [J]. 湖南农业大学学报 (自然科学版), 2011, 37 (4): 407 - 410]
- Awadalla HSS. Influence of different stages of *Icerya seychellarum* (Westwood) on certain biological aspects of vernal beetle *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2015, 25 (2): 519 - 524.
- Bao JZ, Gu DX, Tao ZX, *et al.* Biological Control of China [M]. Taiyuan: Shanxi Science and Technology Press, 1998: 664. [包建中, 古德祥, 陶志新, 等. 中国生物防治 [M]. 太原: 山西科学技术出版社, 1998: 664]
- Baldus WV. The Bionomics of Entomophagous Coleoptera [M]. New York: Swift, 1935: 222.
- Beardsley J. Fluted scales and their biological control in United States administered Micronesia [J]. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 1955, 15 (3): 391 - 399.
- Bedford E. An attempt to control the Seychelles scale, *Icerya seychellarum* (Westw.) (Homoptera: Coccidae), in South Africa by introducing *Cryptochaetum monophlebi* Skuse (Diptera: Cryptochaetidae) [J]. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 1965, 28 (2): 155 - 165.
- Booth RG, Cox ML, Madge RB. IIE Guides to Insects of Importance to Man. 3. Coleoptera [M]. London: Cambridge University Press.
- Caltagirone LE, Doutt RL. The history of the vernal beetle importation

- to California and its impact on the development of biological control [J]. *Annual Review of Entomology*, 1989, 34 (1): 1–16.
- Causton CE, Lincango MP, and Poulosom TGA. Feeding range studies of *Rodolia cardinalis* (Mulsant), a candidate biological control agent of *Icerya purchasi* Maskell in the Galápagos Islands [J]. *Biological Control*, 2004, 29 (3): 315–325.
- Chapin E. Coleoptera, Coccinellidae. Insects of Micronesia [M]. Honolulu: Bernice P. Bishop Museum, 1956: 189–254.
- Chazeau J, Fursch H, Sasaji H. Taxonomy of Coccinellidae [J]. *Coccinella*, 1990, 2: (1) 6–8.
- Chen FJ. The experiences of using *Rodolia rufopilosa* Mulsant to control *Icerya purchasi* Maskell in Sichuan [J]. *Journal of Plant Protection*, 1962, 1 (2): 33–38. [陈方洁. 四川利用大红瓢虫防治吹绵蚧的经验 [J]. 植物保护学报, 1962, 1 (2): 33–38]
- Chen XX. Recent progress, existing problems and prospects in biological control of insect pests in China [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2010, 47 (4): 615–625. [陈学新. 21 世纪我国害虫生物防治研究的进展、问题与展望 [J]. 昆虫知识, 2010, 47 (4): 615–625]
- Giomperlik M. *Crypticeria genistae* scale, an invasive pest in Puerto Rico [R]. CPHST Biological Control Unit (2010) Annual Report, US Department of Agriculture, 2010: 33–34.
- Clausen CP. Introduced Parasites and Predators of Arthropod Pests and Weeds: A World Review [M]. Washington: Agricultural Research Service, US Department of Agriculture, 1978: 545.
- Craw A, Koeble A. Report on the Importation of Parasites and Predaceous Insects, by the California State Board of Horticulture [M]. In Accordance with An Act of the Legislature, Approved March 31, 1891. Sacramento: Johnston AJ, supt. State Printing, 1892.
- Cressman AW. The feeding rate of the Australian lady beetle, *Rodolia cardinalis* [J]. *Journal of Agricultural Research*, 1930, 41: 197–203.
- Denoth M, Frid L, Myers JH. Multiple agents in biological control: Improving the odds? [J]. *Biological Control*, 2002, 24 (1): 20–30.
- Escalona HE, Ślipiński A. Generic revision and phylogeny of Microweiseinae (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Systematic Entomology*, 2012, 37 (1): 125–171.
- 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 (1): 1–11.
- Forrester JA. Sacred Systematics: The Noviiini of the World (Coleoptera: Coccinellidae) [D]. A Dissertation Submitted to the Graduate Faculty of the University of Georgia in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree, 2008.
- Forrester JA, Vandenberg NJ, Mchugh JV. Redescription of *Anovia circumclusa* (Gorham) (Coleoptera: Coccinellidae: Noviiini), with first description of the egg, larva, and pupa, and notes on adult intraspecific elytral pattern variation [J]. *Zootaxa*, 2009, 2112: 25–40.
- Giorgi JA, Vandenberg NJ, Mchugh JV, et al. The evolution of food preferences in Coccinellidae [J]. *Biological Control*, 2009, 51 (2): 215–231.
- González F, Kondo T. Geographical distribution and phenotypic variation of *Anovia punica* Gordon (Coleoptera: Coccinellidae: Noviiini), a predatory ladybeetle of fluted scales (Hemiptera: Coccoidea: Monophlebidae) [J]. *Insecta Mundi*, 2014, 0398: 1–6.
- Gordon RD. The tribe Noviiini in the new world (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 1972, 62 (1): 23–31.
- Gordon RD. The Coccinellidae (Coleoptera) of America north of Mexico [J]. *Journal of the New York Entomological Society*, 1985, 93 (1): 654–678.
- Grafton-Cardwell EE, Gu P. Conserving vedalia beetle, *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae), in Citrus: A continuing challenge as new insecticides gain registration [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2003, 96 (5): 1388–1398.
- Grafton-Cardwell EE, Gu P, Montez GH. Effects of temperature on development of vedalia beetle, *Rodolia cardinalis* (Mulsant) [J]. *Biological Control*, 2005, 32 (3): 473–478.
- Guo JZ, Guo TB, Wang HC, et al. A progress of research on biology and applied technology of *Rodolia limbata* Motschulsky [J]. *Journal of Jiangsu Forestry Science Technology*, 2010, 37 (4): 50–54. [郭加忠, 郭同斌, 王虎诚, 等. 红环瓢虫的生物学与应用技术研究进展 [J]. 江苏林业科技, 2010, 37 (4): 50–54]
- Hoddle MS, Ramírez CC, Hoddle CD, et al. Post release evaluation of *Rodolia cardinalis* (Coleoptera: Coccinellidae) for control of *Icerya purchasi* (Hemiptera: Monophlebidae) in the Galápagos Islands [J]. *Biological Control*, 2013, 67 (2): 262–274.
- Hodek I and Honěk A. Ecology of Coccinellidae [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996.
- Huang BK. Prospects for the use of ladybirds (I) [J]. *Plant Protection*, 1985a, 11 (5): 27–28. [黄邦侃. 瓢虫利用的展望 (一) [J]. 植物保护, 1985a, 11 (5): 27–28]
- Huang BK. Prospects for the use of ladybirds (II) [J]. *Plant Protection*, 1985b, 11 (6): 23–24. [黄邦侃. 瓢虫利用的展望 (二) [J]. 植物保护, 1985b, 11 (6): 23–24]
- Huang BK, Luo XN. Preliminary report on the transfer and release of *Rodolia rufopilosa* Mulsant in Fuzhou for the control of *Icerya purchasi* Maskell [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 1956, 1: 25–27. [黄邦侃, 罗肖南. 福州移放大红瓢虫防治吹绵介壳虫初报 [J]. 昆虫知识, 1956, 1: 25–27]
- Huang BK, Zhang KC, Huang QQ, et al. Evaluation on the biology and utilization of the *Rodolia pumila*. In: Huang BK, eds. Proceedings of the National Symposium on Ladybirds [C]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1991: 29–33. [黄邦侃, 张可池, 黄勤清, 等. 小红瓢虫生物学及其利用的评价. 见: 黄邦侃, 主编. 全国瓢虫学术讨论会论文集 [C]. 上海: 上海科学技术出版社, 1991: 29–33]
- Hunt T, Bergsten J, Levkancova Z, et al. A comprehensive phylogeny

- of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation [J]. *Science*, 2007, 318 (5858): 1913 – 1916.
- Iqbal Z, Nasir M, Bodlah I, et al. A contribution to the genus *Rodolia* Mulsant, 1850 (Coleoptera: Coccinellidae) from Pothwar Plateau of Pakistan [J]. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 2018, 28 (4): 1103 – 1111.
- International Institute of Entomology [M]. The Natural History Museum, 1990: 384.
- Kairo M, Murphy S. The life history of *Rodolia iceryae* Janson (Col., Coccinellidae) and the potential for use in innoculative releases against *Icerya pattersoni* Newstead (Hom., Margarodidae) on coffee [J]. *Journal of Applied Entomology*, 1995, 119 (1 – 5): 487 – 491.
- Kapur AP. On the Indian species of *Rodolia* Mulsant (Coleoptera – Coccinellidae) [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 1949, 39 (4): 531 – 538.
- Kapur AP. Further notes on the Indian species of *Rodolia* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Records of the Indian Museum*, 1951, 48: 1 – 7.
- Katoh T, Koji S, Ishida TA, et al. Phylogeny of *Epilachna*, *Henosepilachna*, and some minor genera of phytophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellinae: Epilachnini), with an analysis of ancestral biogeography and host – plant utilization [J]. *Zoological Science*, 2014, 31 (12): 820 – 830.
- Kitano T. A new species of the genus *Rodolia* Mulsant, 1850 from Japan (Coleoptera: Coccinellidae: Ortaliinae) [J]. *Studies Reports – Taxonomical Series*, 2014, 10 (1): 109 – 111.
- Klausnitzer B, Schulze J. Larve von *Novius cruentatus* (Mulsant) (Col., Coccinellidae) [J]. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1975, 4 – 5: 359 – 361.
- Kondo T, Gullan P, González G. An overview of a fortuitous and efficient biological control of the Colombian fluted scale, *Crypticeria multicatrices* Kondo & Unruh (Hemiptera: Monophlebidae: Iceryini), on San Andres island, Colombia [J]. *Acta Zoologica Bulgarica*, Suppl, 2014, 6: 87 – 93.
- Kondo T, Ramos-Portilla AA, Peronti ALBG, et al. Known distribution and pest status of fluted scale insects (Hemiptera Monophlebidae Iceryini) in South America [J]. *Redia*, 2016, 99 (1): 187 – 195.
- Korschelsky R. Coleopterorum catalogus [J]. *Coccinellidae*, 1931, 16 (118): 1 – 224.
- Kovář I. Phylogeny. In: Hodek I, Honěk A, eds. Ecology of Coccinellidae [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996: 19 – 31.
- Li SJ, Xue X, Ahmed MZ, et al. Host plants and natural enemies of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in China [J]. *Insect Science*, 2011, 18 (1): 101 – 120.
- Li SW, Shang SQ, Zhang XH. Functional response of *Hippodamia tredecimpunctata* and *Propylea japonica* to *Lipaphis erysimi* [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2012, 47 (6): 97 – 100. [李书文, 尚素琴, 张新虎. 十三星瓢虫和龟纹瓢虫对萝卜蚜的捕食反应 [J]. 甘肃农业大学学报, 2012, 47 (6): 97 – 100]
- Lincango MP, Causton CE, Alvarez CC, et al. Evaluating the safety of *Rodolia cardinalis* to two species of Galapagos finch; *Camarhynchus parvulus* and *Geospiza fuliginosa* [J]. *Biological Control*, 2011, 56 (2): 145 – 149.
- Liu CL. Annals of Economic Insects in China, Volume 5, Coleoptera: Coccinellidae [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, Magné F, et al. Phylogeny of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): Are the subfamilies monophyletic? [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 54 (3): 833 – 848.
- Mendel Z, Blumberg D. Colonization trials with *Cryptocheilus iceryae* and *Rodolia iceryae* for improved biological control of *Icerya purchasi* in Israel [J]. *Biological Control*, 1991, 1 (1): 68 – 74.
- Mendel Z, Blumberg D, Zehavi A, et al. Some polyphagous Homoptera gain protection from their natural enemies by feeding on the toxic plants *Spartium junceum* and *Erythrina corallodendrum* (Leguminosae) [J]. *Chemoecology*, 1992, 3 (3 – 4): 118 – 124.
- Moutia LA, Mamet R. A review of twenty – five years of economic entomology in the island of Mauritius [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 1946, 36 (4): 439 – 472.
- Mulsant É. Histoire Naturelle des Coléoptères de France: Sulcicolles – Sécuripalpes [M]. Paris: Maisson, 1846: xxiv, 26, 280, 1 pl.
- Mulsant É. 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: Vol. 2: xv, 1 – 1104.
- Muzaffar N. A note on the monophlebid, *Icerya aegyptiaca* (Dgl.) and its natural enemies in West Pakistan [J]. *Technical Bulletin, Commonwealth Institute of Biological Control*, 1970, 13: 91 – 93.
- Nandwani D, Joseph J. Biological control of insect and plant pests in the Marshall Islands [J]. *Micronesica Supplement*, 2003, 7: 125 – 132.
- Omkar, Pervez A. New record of coccinellids from Uttar Pradesh. I [J]. *Journal of Advanced Zoology*, 1999, 20 (2): 106 – 112.
- Omkar, Pervez A. Predaceous coccinellids in India: Predator – prey catalogue [J]. *Oriental Insects*, 2004, 38: 27 – 61.
- Ormerod EA, Janson OE. Notes and Descriptions of A Few Injurious Farm & Fruit Insects of South Africa [M]. London: Simpkin, Marshall & Co, 1889: 126.
- Pakaluk J, Ślipiński SA, Lawrence JF. Current classification and family – group names in Cucujoidea (Coleoptera) [J]. *Genus. International Journal of Invertebrate Taxonomy*, 1994, 5 (4): 223 – 268.
- Pang H. The use of predaceous coccinellids [J]. *Natural Enemies of Insects*, 1996, 18 (4): 32 – 38, 44. [庞虹. 捕食性瓢虫的利用 [J]. 昆虫天敌, 1996, 18 (4): 32 – 38, 44]
- Pang H. Current situation of the systematics of Coccinellidae [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2002, 39 (1): 17 – 22. [庞虹. 瓢虫科分类研究的现状 [J]. 昆虫知识, 2002, 39 (1): 17 – 22]

- Pang H, Ren SX, Zeng T, *et al.* The Diversity and Utilization of Coccinellidae in China [M]. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 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]
- Pang H, Tang XF, Booth RG, *et al.* Revision of the Australian Coccinellidae (Coleoptera). Genus *Novius* Mulsant of tribe Noviini [J]. *Annales Zoologici*, 2020a, 70 (1): 1–24.
- Pang H, Tang XF, Ślipiński A. A new species of *Novius* Mulsant from New Caledonia (Coleoptera: Coccinellidae: Noviini) [J]. *Annales Zoologici*, 2020b, 70 (1): 25–32.
- Pang XF. Introduction of the predaceous coccinellids. In: Huang BK, eds. Proceedings of the National Symposium on Ladybirds [C]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1991: 5–15. [庞雄飞. 捕食性瓢虫的引进. 见: 黄邦侃, 主编. 全国瓢虫学术讨论会论文集 [C]. 上海: 上海科技出版社, 1991: 5–15]
- Pang XF, Mao JL. A taxonomic summary of Coccinellidae in China [J]. *Natural Enemies of Insects*, 1979, 2: 13–27. [庞雄飞, 毛金龙. 中国瓢虫科的分类概要, 昆虫天敌, 1979, 2: 13–27]
- Pathan NP, Jaiman RS, Amin AU, *et al.* First report of *Rodolia fumida* Mulsant (Coccinellidae: Coleoptera) as a predator of scale insect (*Perisopneumon ferox* Newstead) in aonla (*Emblica officinalis* Gaertn.) from Gujarat, India [J]. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 2018, 6 (5): 91–93.
- Pinchao EC, Kondo T, González G. *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae), a new predator of *Crypticerya multicatrices* Kondo and Unruh (Hemiptera: Monophlebidae) [J]. *Insecta Mundi*, 2015, 0431: 1–7.
- Pinchao EC, Sotelo P, González G, *et al.* Biological data on *Anovia punica* Gordon (Coleoptera: Coccinellidae), a predator of *Crypticerya multicatrices* Kondo & Unruh (Hemiptera: Monophlebidae) [J]. *Neotropical Entomology*, 2018, 47 (3): 385–394.
- Pu TS. Historical review and enlightenment of ladybirds [J]. *Guangxi Plant Protection*, 1989, 1: 49. [蒲天胜. 瓢虫输引工作的历史回顾与启示 [J]. 广西植保, 1989, 1: 49]
- Pu ZL. Principles and Methods of Pest Biological Control [M]. Beijing: Science Press, 1978. [蒲蛰龙. 害虫生物防治的原理和方法 [M]. 北京: 科学出版社, 1978]
- Pu ZL. Brief introduction of *Rodolia cardinalis* introduced into China. In: Huang BK, eds. Proceedings of the National Symposium on Ladybirds [C]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1991: 3. [蒲蛰龙. 澳洲瓢虫引进我国简述. 见: 黄邦侃, 主编. 全国瓢虫学术讨论会论文集 [C]. 上海: 上海科学技术出版社, 1991: 3]
- Pu ZL, Deng DA. A preliminary report on the breeding and field dispersion of *Rodolia cardinalis* and *Cryptolaemus montrouzieri* from the Soviet Union [J]. *South China Agricultural Sciences*, 1957, 1 (1): 61–64. [蒲蛰龙, 邓德谔. 自苏联引进的澳洲瓢虫和孟氏隐唇瓢虫的饲养及田间散放初报 [J]. 华南农业科学, 1 (1): 61–64]
- Pu ZL, He DP, Deng DA. The propagation and utilization of *Cryptolaemus montrouzieri* and *Rodolia cardinalis* [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 1959, 2: 1–8. [蒲蛰龙, 何等平, 邓德谔. 孟氏隐唇瓢虫和澳洲瓢虫的繁殖和利用 [J]. 中山大学学报 (自然科学版), 1959, 2: 1–8]
- Puttarudriah M, Channabasavanna GP. Beneficial coccinellids of Mysore I [J]. *Indian Journal of Entomology*, 1953, 15: 87–96.
- Quezada J, DeBach P. Bioecological and population studies of the cottony-cushion scale, *Icerya purchasi* Mask., and its natural enemies, *Rodolia cardinalis* Mul. and *Cryptochaetum iceryae* Will., in southern California [J]. *Hilgardia*, 1973, 41 (20): 631–688.
- Ragab ME. Adaptation of *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Col., Coccinellidae) to *Icerya aegyptiaca* (Douglas) (Hom., Margarodidae) as compared with *Icerya purchasi* Mask [J]. *Journal of Applied Entomology*, 1995, 119 (1–5): 621–623.
- Rasheed S, Mahmood R, Mohyuddin AI. Notes on Biology and Population Trends of *Sumnius renardi* Weise and *Rodolia fumida* Muls. (Coleoptera: Coccinellidae) and Their Potential as Biocontrol Agents of *Drosicha stebbingi* Green (Homoptera: Margarodidae) [C]. Proceedings of Pakistan Congress of Zoology, 1986, 6: 137–142.
- Rees BE. Taxonomy of the larvae of some North American Noviini (Coleoptera, Coccinellidae) [J]. *The Pan-Pacific Entomologist*, 1947, 23: 113–119.
- Ren SX, Wang XM, Pang H, *et al.* Colored Pictorial Handbook of Ladybird Beetles in China [M]. Beijing: Beijing Science Press, 2009: 336. [任顺祥, 王兴民, 庞虹, 等. 中国瓢虫原色图鉴 [M]. 北京: 北京科学出版社, 2009: 336]
- Ren YS. Observation on the life habits of *Rodolia rufopilosa* Mulsant and its protection and utilization experiences [J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 1965, 1: 30–33. [任伊森. 大红瓢虫生活习性观察及其保护利用经验 [J]. 浙江农业科学, 1965, 1: 30–33]
- Ren YS. A textual research on the introduction of *Rodolia cardinalis* into the orange area of Huangyan [J]. *Chinese Citrus*, 1991, 20 (2): 32. [任伊森. 澳洲瓢虫引入黄岩桔区之考证 [J]. 中国柑橘, 1991, 20 (2): 32]
- Robertson JA, Ślipiński A, Moulton M, *et al.* Phylogeny and classification of Cucujoidea and the recognition of a new superfamily Coccinelloidea (Coleoptera: Cucujiformia) [J]. *Systematic Entomology*, 2015, 40 (4): 745–778.
- Rubdov. Questions about controlling cottony cushion scale by *Rodolia cardinalis* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 1955, 1: 35–38. [鲁布卓夫. 关于澳洲瓢虫防治吹绵介壳虫的问题 [J]. 昆虫知识, 1955, 1: 35–38]
- Sakimura K. Transportation of predaceous coccinellids from Saipan to Bonin Islands and Formosa [J]. *Kontyû*, 1935, 9 (2): 76–82.
- Salisbury A, Booth RG. *Rodolia cardinalis* (Mulsant), the vedalia ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on *Icerya purchasi* Maskell, cottony cushion scale (Hemiptera: Margarodidae) in London gardens [J]. *British Journal of Entomology and Natural History*, 2004, 17 (2): 103–110.

- Sasaji H. Phylogeny of the family Coccinellidae (Coleoptera) [J]. *Etizenia*, 1968, 35: 1 - 37.
- Schmaedick MA. Background on Seychelles scale in American Samoa and a possible introduction of the lady beetle *Rodolia pumila* from Tutuila Island to control the scale on Ta'u Island [C]. Land Grant Program, American Samoa Community College, American Samoa, 2007.
- Seago AE, Giorgi JA, Li J, 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.
- Singh VK. A new species of genus *Rodolia* Mulsant from India (Coccidulinae: Coccinellidae: Coleoptera) [J]. *Journal of Entomological Research*, 2014, 38 (2): 153 - 155.
- Ślipiński A. Australian Ladybird Beetles (Coleoptera: Coccinellidae): Their Biology and Classification [M]. Canberra: Australian Biological Resources Study, 2007.
- Stebbing EP. On the life history of *Vedalia guerinii* Crotch, predaceous upon *M. stebbingi* Green [J]. *The Journal of the Linnaean Society of London*, 1904, 24: 155 - 161.
- Subramanian VK. Control of the fluted scale in peninsular India [J]. *Indian Journal of Entomology*, 1953, 17: 103 - 120.
- Sweetman BHL. The Principle of Biological Control [M]. Dubuque (IA): Wm. C. Brown Company Publishers, 1958.
- Szawaryn K, Bocak L, Ślipiński A, et al. Phylogeny and evolution of phytophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae: Epilachnini), with recognition of new genera [J]. *Systematic Entomology*, 2015, 40 (3): 547 - 569.
- Wan FH, Ye ZC, Guo JY, et al. Biological control in China: Achievements, status and prospects [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2000, 37 (2): 65 - 74. [万方浩, 叶正楚, 郭建英, 等. 我国生物防治研究的进展及展望 [J]. 昆虫知识, 2000, 37 (2): 65 - 74]
- Wang SM. The use of *Rodolia rufopilosa* Mulsant to prevent and eliminate the citrus scale insect [J]. *Bulletin of Agricultural Science*, 1955, 5: 262 - 264. [王轼铭. 利用大红瓢虫防除柑橘吹绵介壳虫 [J]. 农业科学通讯, 1955, 5: 262 - 264]
- Waterhouse DF, Norris KR. Biological control Pacific prospects - supplement 2 [J]. *Monographs*, 1993, 2: 3 - 16.
- Xiao SG. Experiment of predatory of *Rodolia rufopilosa* adults on *Bambusaspis rutilan* [J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2015, 5: 33 - 36, 38. [肖水根. 大红瓢虫成虫对竹秆红链蚧的捕食作用试验 [J]. 防护林科技, 2015, 5: 33 - 36, 38]
- Yu GY, Wang JH, Ren GF. Identification of three species of *Rodolia* with descriptions of male genitalia (Coleoptera, Coccinellidae) [J]. *Natural Enemies of Insects*, 2006, 28 (2): 49 - 54. [虞国跃, 王建红, 任桂芳. 三种红瓢虫的识别及雄性外生殖器的描述 [J]. 昆虫天敌, 2006, 28 (2): 49 - 54]
- Yu GY. The Coccinellidae of Taiwan [M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2011: 198. [虞国跃. 台湾瓢虫图鉴 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2011, 198]
- Zhang GC, Huang LL. A preliminary study on the control of cottony cushion scale by Australian ladybirds [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1963, 12 (5 - 6): 688 - 700. [张格成, 黄良炉. 利用澳洲瓢虫防治吹绵蚧初步研究. 昆虫学报, 1963, 12 (5 - 6): 688 - 700]
- Zhang GC, Li JX. The effects of climatic factors on survival and propagation of vedalia (*Rodolia cardinalis*). In: Huang BK, eds. Proceedings of the National Symposium on Ladybirds [C]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1991: 21 - 25. [张格成, 李继祥. 气候因子对澳洲瓢虫存活、生殖影响的研究. 见: 黄邦侃, 主编. 全国瓢虫学术讨论会论文集 [C]. 上海: 上海科学技术出版社, 1991: 21 - 25]
- Zhang GC. Comparative study on the main biology of *Rodolia cardinalis* (Mulsant) and *Rodolia rufopilosa* Mulsant [J]. *Zhejiang Ganju*, 1994, 4: 7 - 9. [张格成. 澳洲瓢虫和大红瓢虫主要生物学比较研究 [J]. 浙江柑橘, 1994, 4: 7 - 9]
- Zhang JL, Wang XJ, Gao CL, et al. Study on the biology of *Rodolia limbata* and control *Drosicha corpulenta* in Forestry [J]. *Shanxi Forest Science and Technology*, 2002, 3: 35 - 37, 66. [张军灵, 王小纪, 高存劳, 等. 红环瓢虫生物学学习性及对草履蚧林间控制技术 [J]. 陕西林业科技, 2002, 3: 35 - 37, 66]
- Zimmerman EC. Insects of Hawaii. Vol. 5. Homoptera: Sternorrhyncha [M]. Honolulu: University of Hawaii Press, 1948.