



王涛, 路园园, 李升, 佟一杰, 王新谱, 白明. 犀金龟亚科昆虫 (鞘翅目: 金龟科) 的分类研究历史及中国研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45 (4): 833–849.

## 犀金龟亚科昆虫 (鞘翅目: 金龟科) 的分类研究历史及中国研究进展

王涛<sup>1</sup>, 路园园<sup>2</sup>, 李升<sup>2</sup>, 佟一杰<sup>2</sup>, 王新谱<sup>1\*</sup>, 白明<sup>2,3,4\*</sup>

(1. 宁夏大学农学院, 银川 750021; 2. 中国科学院动物研究所, 动物进化与系统学院重点实验室, 北京 100101;

3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. 海南省崖州湾种子实验室, 海南三亚 572000)

**摘要:** 犀金龟亚科 Dynastinae 隶属于昆虫纲 Insecta 鞘翅目 Coleoptera 金龟总科 Scarabaeoidea, 金龟科 Scarabaeidae, 多为大型至特大型甲虫。该亚科昆虫世界广泛分布, 目前全世界种类已发现 8 族 225 属 1 860 余种。犀金龟成虫为植食性, 幼虫多腐食性, 部分植食性, 其幼虫主要危害植物的地下部分, 有些种类是重要的农林业害虫。因此, 开展犀金龟系统分类的相关研究对农林业生产具有重要意义。此外, 犀金龟亚科昆虫大多外形奇特、极具观赏性, 深受爱好者的喜爱, 对其生物学、分类学的研究热度持续升高, 促使国际贸易盛行, 但同时也存在生物多样性保护和外来入侵物种威胁生态系统平衡等问题。犀金龟亚科的系统学研究主要集中在成虫形态学方面, 而该类群一些属的成虫鉴定特征与丽金龟亚科的极为相似, 导致犀金龟亚科分类系统常存在争议, 因此引入幼虫和蛹的形态特征及分子信息可为犀金龟亚科的系统学提供新的证据。本文回顾了犀金龟亚科的研究历史以及其对经济的影响, 给出了中国犀金龟亚科物种列表, 但该亚科现阶段分类学仍以新种记述为主, 研究方法较单一, 因此分子生物学等技术的发展可为未来研究提供新思路。

**关键词:** 犀金龟亚科; 农林经济; 分类系统; 中国

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2023) 04-0833-17

### Taxonomical history of Dynastinae (Coleoptera: Scarabaeidae) and the research progress in China

WANG Tao<sup>1</sup>, LU Yuan-Yuan<sup>2</sup>, LI Sheng<sup>2</sup>, TONG Yi-Jie<sup>2</sup>, WANG Xin-Pu<sup>1\*</sup>, BAI Ming<sup>2,3,4\*</sup> (1. School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Hainan Yazhou Bay Seed Lab, Sanya 572000, Hainan Province, China)

**Abstract:** Dynastinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae) is a group of subfamily with mainly large to oversized members. This group is worldwide distributed group with 8 tribes, 225 genera and about 1 860 species. The adults are phytophagous, and the larvae are mostly saprophagous but some ones are phytophagous as adults. Most larvae harm the underground part of plants, and some of them are the important agricultural pests. Therefore, it is of great significance to carry out research on the systematic

基金项目: 国家科技基础资源调查专项 (2019FY100400, 2019FY101800); 国家自然科学基金 (31961143002, 31900317); 中国科学院国际合作局一带一路专项; 海南省崖州湾种子实验室揭榜挂帅项目 (B21HJ0102); 武夷山调查项目

作者简介: 王涛, 男, 1997年生, 河北省唐山市人, 硕士研究生, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: wangtao171029@163.com

\* 通讯作者 Authors for correspondence: 白明, 男, 博士, 研究员, 研究方向为鞘翅目形态与进化, E-mail: baim@ioz.ac.cn; 王新谱, 男, 博士, 教授, 研究方向为昆虫生态学与害虫综合防治, E-mail: wangxinpu@nxu.edu.cn

收稿日期 Received: 2022-06-08; 接受日期 Accepted: 2022-08-28

classification of Dynastinae for developing agriculture and forestry economy. In addition, most of the insects in this subfamily are strange in appearance and highly ornamental, and are loved by insect lovers. And the research on the biology and taxonomy of this group has always been rising. This promotes the development of international trade, but leads to the destruction of ecosystem balance and biodiversity protection by alien invasive species. The research of Dynastinae mainly focuses on the morphology of adults, but some of the genera in this taxa are closely related to Rutelinae, resulting in some controversies to the current Dynastinae classification system. The morphological characteristics of larvae and pupae and combine the molecular information can provide new evidence to clarify the classification system of Dynastinae. This study reviews the research history of Dynastinae and the impact on the economy; enumerate the species checklist of Dynastinae in China. We also point out that the research of Dynastinae is still mainly based on adding the records of new species and the research method is relatively single at this stage, and the development of molecular biology and other technologies is elaborated to provide new ideas for future research.

**Key words:** Dynastinae; agriculture and forestry economy; classification system; China

## 1 研究简介

犀金龟亚科 Dynastinae 隶属于昆虫纲 Insecta 鞘翅目 Coleoptera 多食亚目 Polyphaga 金龟总科 Scarabaeoidea 金龟科 Scarabaeidae (Bouchard *et al.*, 2011)。因其头部和前胸背板多数具突出的角突、其它突起或凹坑,酷似“犀牛角”,因此得名犀金龟,英文名 Rhinoceros beetle。犀金龟成虫体粗短,背表面近圆形且明显拱起,雌雄二型明显;多数种类体型巨大,体长 30~65 mm,上颚多少外露于头部背面可见;触角 8~10 节不等,10 节最常见,末三节鳃叶状;头和前胸背板具角状突起,雄虫尤为显著;中胸小盾片可见,中足基节靠近,后足胫节具 2 枚端距;鞘翅表面光滑、网状或具刻点;雄虫腹部末端略内凹,雌虫常圆弧形。幼虫蛴螬型;下口式;触角约与头等长;肛门呈“一”或“V”字形(章有为,1997;路园园,2020)。

犀金龟成虫以木本植物为食,幼虫以腐木形成的腐殖质为食,部分幼虫以作物、林木根部为食(张芝利,1984)。根据活动规律,分为夜出和日夜均活动 2 种类型。夜间活动的占多数,如双叉犀金龟 *Trypoxylus dichotoma*;日夜均活动的较少,如阔胸禾犀金龟 *Pentodon mongolicus*,该种白天仅见少数个体爬行,且不飞翔(路园园,2020)。

犀金龟分布广泛,多集中于热带和新热带地

区,尤以南美洲种类最为丰富,古北区较为贫乏。犀金龟因其独特外形,吸引众多学者对其进行了研究。截止 2021 年,世界犀金龟亚科已知 8 族 225 属 1 860 余种(Endrödi,1985;Ratcliffe *et al.*, 2021),其中扁犀金龟族 Pentodontini 种类最多,有 100 属 550 余种,六齿犀金龟族 Hexodontini 种类最少,仅有 3 属 10 余种(Endrödi,1985;Ratcliffe and Cave,2015;Krell and Theuerkauf,2015)。我国地域辽阔,横跨古北区和东洋区,在世界动物地理区划中占据重要位置。但我国犀金龟亚科类群研究时间较短且相对滞后,仅限于系统分类、生物学习性等相关研究,我国已知的犀金龟亚科种类较少,包括 5 族 17 属 67 种(亚种),仅占世界已知种类的 4% 左右,主要分布在云南(29 种)、广西(23 种)、台湾(15 种)等地,而在内陆地区记录较少(Krell and Bezděk,2016;Schoolmeesters, 2021)。

因此,对世界和中国的犀金龟分类研究历史进行整理,系统地开展中国犀金龟亚科的物种多样性与地理分布研究,厘清该亚科各族、各属之间系统发育关系和地理分布,进而提高该类群的分类研究水平,为探究该类群中益虫的开发利用与害虫的防治提供理论基础。本文简要回顾了世界和我国犀金龟亚科的研究历史以及对经济的影响,给出了中国犀金龟亚科物种列表,总结了目前研究现状及存在的问题,并对未来研究进行展望。

## 2 世界研究历史及问题分析

### 2.1 分类系统研究

Linnaeus (1758) 首次在《自然系统》第 10 版中建立蜣螂属 *Scarabaeus*, 该属成为金龟总科雏形, 其中犀金龟类群包括 8 个物种。Lamarck (1807) 指定蜣螂属模式种为 *Scarabaeus hercules*, 该模式种后被 Kirby (1825) 修订为犀金龟属 *Dynastes* 模式种长戟犀金龟 *Dynastes hercules*。MacLeay (1819) 提出的 20 科系统中, 犀金龟类群定义为科级阶元 *Dynastidae*, 指定模式属为犀金龟属。往后多年, Latreille (1829)、Burmeister (1847)、Lacordaire (1856)、Gemminger (1869)、Bates (1888) 等人都沿用这个分类系统。Bates (1888) 提出了犀金龟科的 6 亚科系统, Casey (1915) 将犀金龟定义为亚科阶元, Endrödi (1969) 等人均采用此分类系统, 一直沿用至今。

针对犀金龟亚科下的低级阶元研究, Latreille (1817) 首次提出族级分类阶元, 然而这时期族级分类系统比较混乱, 亚科下的类群分类地位一直变动 (表 1)。直至 1985 年, Endrödi 通过对全球犀金龟种类研究提出 8 族分类系统, 并利用主要分布地对族的划分提出了建议 (表 2): 六齿犀金龟族只分布在马达加斯加, 类蛀犀金龟族 *Oryctoderini* 只分布在东洋区、巴布亚区、澳大利亚地区, 因这两个族分布地局限, 美洲的犀金龟亚科分类没有将其列入其中 (Ratcliffe and Cave, 2006)。到目前为止, 犀金龟亚科内族级阶元的系统分类仍存在问题, 如通过后足胫节顶端边缘截状或圆齿状来区分蛀犀金龟族 *Oryctini* 和扁犀金龟族, 但其单系尚未得到证实 (Gasca *et al.*, 2008)。后续有学者认可该分类特征, 但仍存疑, 还有待进一步研究 (Sanabria-García *et al.*, 2012; Ratcliffe and Cave, 2015; López-García *et al.*, 2016)。

尽管 Endrödi 提出的 8 族分类系统沿用至今, 但族下属级阶元的分类地位经常发生改变。Morón 和 Ratcliffe (1996) 依据幼虫和成虫特征将 *Coscinocephalus* 从圆头犀金龟族 *Cyclocephalini* 转移到禾犀金龟族 *Phileurini*。Jameson 和 Wada (2004) 提到 *Neohypus* 和 *Melanhyphus* 的分类地位在圆头犀金龟族或类蛀犀金龟族之间还存在争议。Endrödi (1968, 1985) 将 *Pucaya* 划分到扁犀金龟族, Paucar-Cabrera 和 Moore (2018) 根据形态学和分

子数据将 *Pucaya* 从扁犀金龟族转移到圆头犀金龟族。Costa 等 (2021) 研究 *Gibboryctes* 模式种的正模标本和其他物种标本后, 认为蛀犀金龟族下 *Gibboryctes* 为犀金龟族 *Dynastini* 下 *Megasoma* 的属级异名。

犀金龟亚科和丽金龟亚科 *Rutelinae* 之间一些属的归属问题长期存疑, 如 *Oryctomorphus* 兼有丽金龟亚科 (Machatschke, 1972) 和犀金龟亚科的特征 (Endrödi, 1985), 其分类地位一直在两个亚科之间来回变化。此外, *Acrobotbia* 的分类位置存在争议, 有时属于丽金龟亚科丽金龟族 *Rutelini*, 有时属于犀金龟亚科扁犀金龟族 (Ohaus, 1912; Jameson, 1997), Jameson 等 (2002) 对其进行修订, 依据触角特征将其转移到犀金龟亚科圆头犀金龟族, 但未有分子数据研究佐证。

世界犀金龟亚科的分类学研究已有 200 多年历史, 主要分为传统分类学研究、生物地理区系研究以及近些年的分子生物学研究三个方向。针对该类群的分类学和生物学研究, 至今超过 180 名学者发表过 900 余篇论文和专著。1847 年出版的 *Handbuch der Entomologie* 第一卷中, Burmeister 详细描述了该亚科世界范围内记载 350 个种的外部形态特征、分布地等信息, Gemminger 和 Harold (1868-1876) 在首次出版的世界鞘翅目名录里记载 518 种犀金龟, 1910-1937 年间出版的鞘翅目名录数量增长到 1 335 种 (Kohlmann and Morón, 2003), 1985 年 Endrödi 在 *The Dynastinae of the World* 记录 1 422 种。随着分类特征的确定, 众多学者进行了物种描述工作。LeConte (1848-1866)、Fairmaire (1856-1901)、Kolba (1883-1914)、Blackburn (1888-1909)、Prell (1909-1937)、Lea (1918-1926)、Endrödi (1938-1983) 等分别对世界各地的犀金龟进行物种描述和修订, 记录很多新属、新种甚至新族, 编写地方性专著和名录等, 进一步完善了犀金龟亚科区系分布记录。

分类学家多以地理区系为研究单位, 并对部分类群进行了世界范围的系统修订。犀金龟布及全球, 以热带区和新热带区种类最为丰富, 古北区分布较少 (Endrödi, 1985)。Arrow (1910) 对东洋区中的印度、斯里兰卡及缅甸地区的犀金龟进行了全面考察, 共描述 46 种, 并对形态、性二型、生物学等进行了深入的研究。Kolba 和 Paulian 自 1914 年开展了非洲不同地区的分类研究, 但因

表 1 犀金龟亚科研究历史

Table 1 Taxonomy history of Dynastinae

现行分类(族) Current classification (Tribe)	科 Family	学者及年份 Scholar and year	亚科 Subfamily	学者及年份 Scholar and year	族 Tribe	学者及年份 Scholar and year	亚族 Subtribe	学者及年份 Scholar and year
Cyclocephalini	Cyclocephalidae	Burmeister (1847), Imhoff (1856)	Cyclocephalinae	Bates (1888)	Cyclocephaline	Laporte (1840)	Cyclocephalini	LeConte 等 (1883)
Oryctini	Oryctidae	Burmeister (1847), Lacordaire (1856)		Cyclocephalini	Casey (1915), Saylor (1945), Endrödi (1966)		Oryctini	LeConte 等 (1883)
Pentodontini	Pentodontidae	Burmeister (1847)	Pentodontinae	Bates (1888)	Pentodontaires	Mulsant (1842)	Oryctini	LeConte 等 (1883)
Phileurini	Phileuridae	Burmeister (1847), Lacordaire (1856)	Phileurinae	Bates (1888)	Casey (1915), Blackwelder (1944)		Phileurini	LeConte 等 (1883)
Agaocephalini	Agaocephalidae	Burmeister (1847), Lacordaire (1856)		并入 Oryctini	Endrödi (1969, 1985)		Agaocephalini	
Hexodontini	Hexodontidae	Lacordaire (1856), Imhoff (1856)		Pentodontini			Hexodontini	Arrow (1937), Endrödi (1976b)
Dynastini					Dynastini	Gemminger (1869), LeConte 等(1883), Casey (1915), Saylor (1948), Endrödi (1976c, 1977)		
Oryctoderini					Oryctoderini	Endrödi (1966)		

表 2 世界犀金龟亚科分布情况  
Table 2 Distribution of Dynastinae in the world

族 Tribe	分布地 Distribution
圆头犀金龟族 Cyclocephalini	美洲 America、非洲 Africa
蛀犀金龟族 Oryctini	所有温带 Temperate zone、热带区 Tropic
扁犀金龟族 Pentodontini	所有温带 Temperate zone、热带区 Tropic
禾犀金龟族 Phileurini	所有温带 Temperate zone、热带区 Tropic
彩犀金龟族 Agacephalini	中美洲 Central America、南美洲 South America
六齿犀金龟族 Hexodontini	非洲 马达加斯加岛 Madagascar, Africa
犀金龟族 Dynastini	美洲 America、古北区 Palearctic、东洋区 Oriental region、巴布亚区 Papuan province
类蛀犀金龟族 Oryctoderini	东洋区 Oriental region、巴布亚区 Papuan province、澳大利亚地区 Australia

生境较差, 此后调查较少。Carne (1957) 将 Blackburn 和 Lea 的研究总结于 Australian Dynastinae 中。1985 年 Endrödi 对澳洲区物种进行了整理, 发现该地区种类较多, 此后相关修订研究缺乏。新热带区主要有 Restrepo-Giraldo 和 Heyller (2003)、Gasca-Alvarez 和 Amat-Garcia (2010)、López-García 等 (2015) 先后整理哥伦比亚犀金龟物种列表、成虫检索表和地理分布信息等; Cave 和 Ratcliffe (2009) 研究和记录南美洲北部犀金龟物种多样性和时空分布等信息, 并厘清了该地区犀金龟亚科下的属种。新北区主要有 Miguel 等 (2021) 整理墨西哥瓦哈卡地区 6 族 22 属 98 种列表。近年来, 美国学者 Ratcliffe (1977-2021) 在犀金龟的系统分类工作及生物地理分布工作的贡献尤为突出, 整理巴拿马、墨西哥、秘鲁等地区物种列表, 统计地理分布等信息, 并对 Endrödi 等人的工作进行了总结和修订; 巴西学者 Grossi 在 2009-2020 年期间, 对 *Altitaiyus*、*Philoscaptus* 和 *Megasoma* 物种列表进行整理。因其在美洲有丰富的种类, 一些学者已经对该亚科进行了较详细的系统分类学研究, 尽管在过去 20 年

中对新热带区犀金龟亚科的了解有所提高, 但仍需对南美洲地区进行物种列表整理和分类研究 (Cave and Ratcliffe, 2015)。

近年来, 分子生物学技术研究不断发展, 在探究犀金龟亚科系统分类和系统发育等方面已有相关应用。Smith 等 (2006) 基于 18S、28S 核糖体 DNA 序列系统发育关系分析, 结果表明犀金龟亚科与丽金龟亚科亲缘关系更近。犀金龟和蜣螂的头、前胸背板具角状突起, 而目前基于对此性状的研究仅限于蜣螂, Ohde 等 (2018) 通过 RNA 干扰技术分析发现犀金龟与蜣螂角状突起的发育有相似之处。Filipović 等 (2021) 报道了犀金龟亚科第一个有关椰蛀犀金龟 *Oryctes rhinoceros* 完整线粒体基因组, 为调控椰蛀犀金龟生长和发育等方面提供理论支撑。线粒体基因组的引入, 为解决该亚科分类学、系统发育和有效防治提供分子证据。Rowland 和 Miller (2012) 基于形态学、生物地理学和分子特征分析开展了犀金龟族系统发育研究, 获得一棵稳定拓扑结构的系统发育树, 为该族的分类和进化研究提供证据。Yang 等 (2021) 运用特异性位点扩增片段测序技术分析叉犀金龟属 *Trypoxylus* 地理分布时, 发现地理因素影响种群内同质性和种群间差异, 该研究为解决叉犀金龟属分类和种群遗传分化问题提供了理论支撑。Dutrillaux 和 Dutrillaux (2013) 通过研究犀金龟属及近缘类群的精细胞、中肠细胞和卵细胞发现, 犀金龟属物种的核型与其他同亚科物种不同, 且该属南美洲与北美洲物种在第 9 对染色体和性染色体上有差别, 表明犀金龟属起源于南美洲及向北迁徙并在中美洲地区形成物种 (亚种)。分子生物学技术的应用, 为犀金龟亚科与近缘亚科系统发育关系等问题的解析提供了新方法, 但族级、属级系统关系等方面研究涉及较少。

## 2.2 幼虫及蛹的研究

随着犀金龟物种的发现, 幼虫及蛹的特征描述也逐渐增多。单独使用幼虫特征或与成虫特征结合使用, 为建立自然类群以及研究不同分类学水平的系统发育关系方面提供了比成虫形态学更可靠的依据 (Ritcher, 1966; Verdú, et al., 2004; Micó, et al., 2008; Šípek et al., 2009)。早期学者基于 Ritcher (1944, 1966) 提出的犀金龟亚科幼虫术语, 描述了椰树和棕榈树上的幼虫 (Endrödi, 1974; Bedford, 1979)。1990 年以来, 圆头犀金龟族 80% 种类的幼虫和蛹被描述 (Moore et al.,

2018)。Ocampo 和 Moron (2004)、Neita-Moreno 和 Ratcliffe (2011)、Ratcliffe 和 Curoe (2011)、Ibarra-Polesel 等 (2017) 先后描述了部分禾犀金龟族蛹期的关键特征, López-Colón (2003)、Neita-Moreno 和 Orozco (2009)、Pardo-Locarno 等 (2009) 对部分蛀犀金龟族幼虫和蛹特征进行了描述。直到 2006 年, Pardo-Locarno 和 Morón 才描述了彩犀金龟族 Agaocephalini 第一个幼虫 *Lycomedes hirtipes*。虽然已有一些关于幼虫及蛹的研究, 但一些学者对于幼虫鉴定特征在族级阶元中的使用意义持怀疑态度。Ibarra-Polesel 等 (2020) 提到鉴定圆头犀金龟族 *Stenocrates* 成虫时, 常使用 (或仅使用) 扁犀金龟族的分类鉴定特征, 但其幼虫的族级特征则更符合圆头犀金龟族。还有一些属依据幼虫特征分类地位发生改变。如 *Platyphileurus* 从禾犀金龟族转移到蛀犀金龟族 (Albertoni *et al.*, 2014), *Diloboderus* 从扁犀金龟族转移到彩犀金龟族 (Pardo-Locarno and Morón, 2006; Neita-Moreno *et al.*, 2014; Morón and Grossi, 2015)。

### 2.3 存在主要问题

目前, 在世界范围内, 犀金龟亚科仍以分类学研究为主, 虽然已具备一定基础, 但仍存在问题。主要包括以下几方面: 1) 世界区系调查不均衡。美洲地区调查较多, 而非洲地区很少。2) 犀金龟亚科低级分类阶元不稳定。属级分类阶元不明确, 主要原因是部分族级分类阶元单系性尚未明确。3) 形态特征研究不足。犀金龟角状突起外形独特, 与蜚螂等亚科相比, 研究不足。4) 研究方法运用少。早期以传统分类方法为主, 较少对幼虫和蛹等特征进行描述, 调查种类丰富地区尚缺乏运用现代研究方法 (包括分子系统学、几何形态学和三维形态学等) 开展的研究。

## 3 中国犀金龟亚科研究情况

### 3.1 成虫研究历史

我国早期的犀金龟研究主要是由国外学者开展的, 如 Guérin (1834), Hope (1845), Fairmaire (1878, 1887, 1898), Nonfried (1890), Frivaldszky (1890) 等人描述了一些新种, 为开展国内犀金龟亚科研究奠定基础。

中国地域辽阔, 气候复杂, 但犀金龟种类不多, 仅占世界已知种的 4% 左右。1937 年, 胡经甫最早记录我国犀金龟 7 属 8 种。黄可训 (1952) 针对胡氏“中国昆虫目录”进行了补充, 共 5 属 12 种。章有为先生对我国犀金龟亚科分类研究做出突出贡献, 修订了我国分布的犀金龟 2 属: 异爪犀金龟属 *Heteronychus* 和蔗犀金龟属 *Alissonotum*, 先后在《中国北方常见金龟子彩色图鉴》、《中国珍稀昆虫图鉴》、《海南森林昆虫》和《福建昆虫志》第六卷中均有对犀金龟的记述 (章有为, 1983; 1984; 1997; 1999; 2002a; 2002b)。这些地方志或专著的记述, 为丰富我国犀金龟亚科研究做出了重要贡献。基于以上研究, 章有为先生对我国犀金龟亚科昆虫较系统而全面的总结, 共记述 4 族 13 属 33 种, 包括 3 个新种 (章有为, 1991)。截止到 2021 年底, 我国记录犀金龟亚科共 67 种 (表 3), 隶属于 5 族 17 属, 即: 圆头犀金龟族: 1 属 1 种; 犀金龟族: 3 属 13 种; 蛀犀金龟族: 5 属 12 种; 禾犀金龟族: 7 属 35 种; 扁犀金龟族: 1 属 6 种。其中, 双叉犀金龟、阔胸禾犀金龟和中华晓扁犀金龟 *Eophileurus chinensis* 为中国广布, 其他均为狭域分布。此外, 我国的东洋区处于热带和亚热带地区, 植被丰富, 犀金龟的食

表 3 中国已记录犀金龟亚科昆虫物种列表  
Table 3 Species checklist of Chinese dynastinae

族 Tribe	属 Genus	种名 Species name	分布 Distribution
圆头犀金龟族 Cyclocephalini	天南星犀金龟属 <i>Peltonotus</i>	锐天南星犀金龟 <i>Peltonotus nasutus</i> Arrow, 1910	广西 Guangxi, 贵州 Guizhou, 云南 Yunnan
犀金龟族 Dynastini	尤犀金龟属 <i>Eupatorus</i>	细尤犀金龟 <i>Eupatorus gracilicornis</i> Arrow, 1908	湖北 Hubei, 湖南 Hunan, 海南 Hainan, 广西 Guangxi, 四川 Sichuan, 云南 Yunnan
		粗尤犀金龟 <i>Eupatorus hardwickii</i> (Hope, 1831)	广东 Guangdong, 广西 Guangxi, 贵州 Guizhou, 云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		特尤犀金龟 <i>Eupatorus siamensis</i> <i>hirokii</i> Yamaya, 2013	海南 Hainan

续表 3 Continued table 3

族 Tribe	属 Genus	种名 Species name	分布 Distribution
		素吉尤犀金龟 <i>Eupatorus sukkiti</i> Miyashita & Arnaud, 1997	云南 Yunnan
		火角疣犀金龟 <i>Eupatorus pyros</i> Prandi & Grossi, 2021	贵州 Guizhou
	叉犀金龟属 <i>Trypoxylus</i>	戴叉犀金龟 <i>Trypoxylus davidis</i> (Deyrolle, 1878)	甘肃 Gansu, 浙江 Zhejiang, 江西 Jiangxi, 湖南 Hunan, 福建 Fujian
		双叉犀金龟指名亚种 <i>Trypoxylus dichotomus dichotomus</i> (Linnaeus, 1771)	黑龙江 Heilongjiang, 吉林 Jilin, 辽宁 Liaoning, 北京 Beijing, 河北 Hebei, 山东 Shandong, 河南 Henan, 陕西 Shaanxi, 宁夏 Ningxia, 甘肃 Gansu, 江苏 Jiangsu, 安徽 Anhui, 浙江 Zhejiang, 湖北 Hubei, 江西 Jiangxi, 湖南 Hunan, 福建 Fujian, 广东 Guangdong, 海南 Hainan, 香港 Hongkong, 广西 Guangxi, 重庆 Chongqing, 四川 Sichuan, 贵州 Guizhou, 云南 Yunnan
		双叉犀金龟神农架亚种 <i>Trypoxylus dichotomus shennongjii</i> Takeuchi, 2014	湖北 Hubei
		双叉犀金龟台湾亚种 <i>Trypoxylus dichotomus tsunobosonis</i> (Kôno, 1931)	台湾 Taiwan
		双叉犀金龟西藏亚种 <i>Trypoxylus dichotomus xizangensis</i> Li & Zhang, 2015	西藏 Tibet
	木犀金龟属 <i>Xylotrupes</i>	海南木犀金龟 <i>Xylotrupes mniszzechii hainaniana</i> Rowland, 2006	海南 Hainan
		橡胶木犀金龟 <i>Xylotrupes mniszzechii tonkinensis</i> Minck, 1920	安徽 Anhui, 浙江 Zhejiang, 福建 Fujian, 台湾 Taiwan, 广东 Guangdong, 香港 Hongkong, 澳门 Macao, 广西 Guangxi, 四川 Sichuan, 贵州 Guizhou, 云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		兰屿木犀金龟 <i>Xylotrupes philippinensis peregrinus</i> Rowland, 2006	台湾 Taiwan
蛀犀金龟族 Oryctini	凹犀金龟属 <i>Blabephorus</i>	肥凹犀金龟 <i>Blabephorus pinguis</i> Fairmaire, 1898	台湾 Taiwan, 广东 Guangdong, 海南 Hainan, 广西 Guangxi, 贵州 Guizhou, 云南 Yunnan, 西藏 Tibet
	双犀金龟属 <i>Dichodontus</i>	冠双犀金龟 <i>Dichodontus coronatus</i> Burmeister, 1847	台湾 Taiwan
	耙犀金龟属 <i>Hoploryctoderus</i>	中华耙犀金龟 <i>Hoploryctoderus chinensis</i> Voirin, 1996	中国鱼能山 <sup>1</sup> China Yuning mountains
	蛀犀金龟属 <i>Oryctes</i>	角蛀犀金龟天津亚种 <i>Oryctes nasicornis edithae</i> Endrödi, 1938	天津 Tianjin

续表 3 Continued table 3

族 Tribe	属 Genus	种名 Species name	分布 Distribution
		角蛙犀金龟泼儿亚种 <i>Oryctes nasicornis przewalskii</i> Semenov & Medvedev, 1932	宁夏 Ningxia, 新疆 Xinjiang
		角蛙犀金龟玛纳斯亚种 <i>Oryctes nasicornis turcestanicus</i> Minck, 1914	新疆 Xinjiang
		葛奴蛙犀金龟 <i>Oryctes gnu</i> Mohnike, 1874	海南 Hainan
		椰蛙犀金龟 <i>Oryctes rhinoceros</i> (Linnaeus, 1758)	台湾 Taiwan, 广东 Guangdong, 海南 Hainan, 香港 Hongkong, 广西 Guangxi, 云南 Yunnan
	瘤犀金龟属 <i>Trichogomphus</i>	马瘤犀金龟 <i>Trichogomphus martabani</i> (Guérin, 1833)	广东 Guangdong, 广西 Guangxi, 四川 Sichuan, 云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		蒙瘤犀金龟 <i>Trichogomphus mongol</i> Arrow, 1908	河北 Hebei, 浙江 Zhejiang, 湖北 Hubei, 江西 Jiangxi, 湖南 Hunan, 福建 Fujian, 台湾 Taiwan, 广东 Guangdong, 海南 Hainan, 香港 Hongkong, 广西 Guangxi, 重庆 Chongqing, 四川 Sichuan, 贵州 Guizhou, 云南 Yunnan
		壮瘤犀金龟 <i>Trichogomphus robustus</i> Arrow, 1930	福建 Fujian, 广西 Guangxi, 云南 Yunnan
		荣瘤犀金龟 <i>Trichogomphus rongi</i> Dechambre & Drumont, 2000	福建 Fujian
禾犀金龟族 Pentodontini	蔗犀金龟属 <i>Alissonotum</i>	宽蔗犀金龟 <i>Alissonotum amploides</i> (Endrödi, 1973)	广西 Guangxi
		厚蔗犀金龟 <i>Alissonotum crassum</i> Arrow, 1908	台湾 Taiwan, 云南 Yunnan
		筛蔗犀金龟 <i>Alissonotum cribratellum</i> (Fairmaire, 1893)	广东 Guangdong, 海南 Hainan, 广西 Guangxi, 云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		突背蔗犀金龟 <i>Alissonotum impressicolle</i> Arrow, 1908	福建 Fujian, 台湾 Taiwan, 广东 Guangdong, 广西 Guangxi, 贵州 Guizhou
		小蔗犀金龟 <i>Alissonotum parvum</i> Zhang, 1984	四川 Sichuan, 云南 Yunnan
		光背蔗犀金龟 <i>Alissonotum pauper</i> (Burmeister, 1847)	福建 Fujian, 台湾 Taiwan, 广东 Guangdong, 广西 Guangxi
		黑蔗犀金龟 <i>Alissonotum piceum</i> (Fabricius, 1775)	澳门 Macao
		铃木蔗犀金龟 <i>Alissonotum suzukii</i> Yamaya, 2016	云南 Yunnan
		西藏蔗犀金龟 <i>Alissonotum tibetense</i> Yamaya, 2016	西藏 Tibet
		角蔗犀金龟 <i>Alissonotum yamayai</i> Drumont, 2013	广东 Guangdong, 广西 Guangxi, 云南 Yunnan



续表 3 Continued table 3

族 Tribe	属 Genus	种名 Species name	分布 Distribution
		云南蔗犀金龟 <i>Alissonotum yunnanense</i> Yamaya, 2016	云南 Yunnan
	短臀犀金龟属 <i>Dipelicus</i>	得短臀犀金龟罗氏亚种 <i>Dipelicus deiphobus loi</i> Kobayashi, 1995	台湾 Taiwan
	异爪犀金龟属 <i>Heteronychus</i>	短异爪犀金龟 <i>Heteronychus curtulus</i> Fairmaire, 1887	云南 Yunnan
		指异爪犀金龟 <i>Heteronychus diguiformis</i> Zhang, 1983	广西 Guangxi, 贵州 Guizhou, 云南 Yunnan
		豪登异爪犀金龟 <i>Heteronychus howdeni</i> Yamaya, 2016	云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		间异爪犀金龟 <i>Heteronychus intermedius</i> Zhang, 1983	广西 Guangxi, 云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		滑异爪犀金龟 <i>Heteronychus lioderes</i> Redtenbacher, 1868	广东 Guangdong, 广西 Guangxi, 四川 Sichuan, 云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		刺异爪犀金龟 <i>Heteronychus punctolineatus</i> Fairmaire, 1893	台湾 Taiwan, 广西 Guangxi
		光异爪犀金龟 <i>Heteronychus sublaevis</i> (Fairmaire, 1891)	西藏 Tibet
		太异爪犀金龟 <i>Heteronychus tesari</i> Endrödi, 1968	内蒙古 Inner Mongolia
	膜犀金龟属 <i>Microryctes</i>	邻膜犀金龟 <i>Microryctes confinis</i> Zhang, 1991	云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		黔膜犀金龟 <i>Microryctes dechambrei</i> Yamaya, 2016	贵州 Guizhou
		琼膜犀金龟 <i>Microryctes hainanensis</i> Zhang, 2002	海南 Hainan
		单膜犀金龟 <i>Microryctes monodon</i> (Fairmaire, 1893)	广西 Guangxi, 云南 Yunnan, 西藏 Tibet
		浅膜犀金龟 <i>Microryctes silvestrei</i> Drumont, Dechambre, Yamaya & Verdugo, 2011	广西 Guangxi, 云南 Yunnan
		菲齿唇犀金龟 <i>Papuana philippinica</i> Arrow, 1937	台湾 Taiwan
	禾犀金龟属 <i>Pentodon</i>	阿禾犀金龟双齿亚种 <i>Pentodon algerinus bispinifrons</i> Reitter, 1894	新疆 Xinjiang, 西北地区 North-west region
		双齿犀金龟指名亚种 <i>Pentodon bidens bidens</i> (Pallas, 1771)	新疆 Xinjiang
		愚禾犀金龟指名亚种 <i>Pentodon idiota idiota</i> (Herbst, 1789)	新疆 Xinjiang

续表 3 Continued table 3

族 Tribe	属 Genus	种名 Species name	分布 Distribution
		岛禾犀金龟 <i>Pentodon insularis</i> Zhang, 1991	香港 Hongkong
		小禾犀金龟 <i>Pentodon minutus</i> Reitter, 1887	新疆 Xinjiang
		阔胸禾犀金龟双齿亚种 <i>Pentodon quadridens bidentulus</i> (Fairmaire, 1887)	辽宁 Liaoning, 内蒙古 Inner Mongolia, 北京 Beijing, 天津 Tianjin, 山东 Shandong, 江苏 Jiangsu, 湖南 Hunan
		阔胸禾犀金龟蒙古亚种 <i>Pentodon quadridens mongolicus</i> Motschulsky, 1849	黑龙江 Heilongjiang, 吉林 Jilin, 辽宁 Liaoning, 内蒙古 Inner Mongolia, 河北 Hebei, 山西 Shanxi, 山东 Shandong, 河南 Henan, 陕西 Shaanxi, 宁夏 Ningxia, 甘肃 Gansu, 青海 Qinghai, 新疆 Xinjiang, 江苏 Jiangsu, 安徽 Anhui, 浙江 Zhejiang, 湖北 Hubei, 湖南 Hunan
		阔胸禾犀金龟四齿亚种 <i>Pentodon quadridens quadridens</i> (Gebler, 1844)	新疆 Xinjiang, 西藏 Tibet
	颚犀金龟属 <i>Phyllognathus</i>	倍颚犀金龟 <i>Phyllognathus dionysius</i> (Fabricius, 1792)	台湾 Taiwan
扁犀金龟族 Phileurini	晓扁犀金龟属 <i>Eophileurus</i>	中华晓扁犀金龟 <i>Eophileurus chinensis</i> (Faldermann, 1835)	黑龙江 Heilongjiang, 吉林 Jilin, 辽宁 Liaoning, 内蒙古 Inner Mongolia, 天津 Tianjin, 河北 Hebei, 山西 Shanxi, 山东 Shandong, 河南 Henan, 甘肃 Gansu, 江苏 Jiangsu, 上海 Shanghai, 安徽 Anhui, 浙江 Zhejiang, 湖北 Hubei, 江西 Jiangxi, 湖南 Hunan, 福建 Fujian, 台湾 Taiwan, 广东 Guangdong, 海南 Hainan, 广西 Guangxi, 贵州 Guizhou, 云南 Yunnan
		邻晓扁犀金龟 <i>Eophileurus confinis</i> Prell, 1913	上海 Shanghai, 云南 Yunnan
		海氏晓扁犀金龟 <i>Eophileurus heyrovskyi</i> Král & Strnad, 1992	广西 Guangxi
		匙角晓扁犀金龟 <i>Eophileurus spatulicornis</i> Lamant-Voirin, 1995	中国鱼能山 <sup>1</sup> China Yuning mountains
		刺角晓扁犀金龟 <i>Eophileurus spinosus</i> Lamant-Voirin, 1995	云南 Yunnan
		胫晓扁犀金龟 <i>Eophileurus tetraspermexitus</i> Ratcliffe, 1988	云南 Yunnan

注:<sup>1</sup> 据 Voirin JP. Six nouvelles especes de Dynastinae (Col. Scarabaeoidea). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 1996, 69 (2): 215-228, 但是 Yuning mountains 只知道属于 South-East Asia, China, 不知道具体省份, 有可能在云南, 发音可能似“鱼能山”。

物充足,是中国犀金龟主要分布及引起农林灾害的区域,同时也是犀金龟害虫治理和益虫开发的热点地区(章有为,1991)。

### 3.2 幼虫和蛹的研究

中国犀金龟种类虽少,但其幼虫严重危害我国农林业的发展,了解幼虫和蛹的形态特征使有效防治害虫成为可能。沈阳农业大学地下害虫研究组先后在1974年和1982年描述4属4种犀金龟幼虫。张芝利(1984)在《中国经济昆虫志》记录6属8种幼虫,掌握幼虫和蛹期形态特征和生活史等信息,探索有效抑制犀金龟幼虫生长发育的生物防治方法,为促进农林发展提供新机遇(崔景岳等,1981;张中润等,2004)。单立华等(1998)对双叉犀金龟幼虫营养成分进行分析,为后续开展化学成分、结构、利用方式等提供依据。现阶段规模化养殖已成为一种重要的商业模式,由于一些犀金龟幼虫生存环境条件较高,人工饲养难度较大,还有待进一步研究。

### 3.3 我国研究主要问题

我国犀金龟亚科研究在章有为等学者的推动下,取得了一定研究成果,主要以基础分类为主。目前我国已记载犀金龟67种(亚种),但有些物种的分类地位尚有争议,该亚科的系统发育工作进展缓慢,现阶段我国对犀金龟亚科昆虫的地理分布调查也相对薄弱。针对目前的研究情况,我国犀金龟亚科的研究所面临的主要问题包括:1)缺少本底资源调查:以前针对犀金龟调查集中于我国热带和亚热带地区,新疆、西藏等地区较国内其他内陆地区相比,发现物种较多,但调查较少,且犀金龟亚科物种名录尚未完成。2)资源开发研究少:之前研究多集中于生物学和形态学特性上,而药用价值(抗氧化、抗糖等)仅有少数报道,还缺乏具体研究。3)应用和经济价值研究较少:例如目前有研究显示双叉犀金龟幼虫可用于处理废弃物等,但目前还缺少更加深入、详细、完整的研究。

## 4 经济意义

犀金龟经济昆虫资源丰富,观赏、药用、食用、仿生、生态系统平衡等方面成为经济开发利用的主导向,极具商业化前景。全球经济一体化和国际贸易频繁往来,促使农林产品大量流动,为外来物种提供了传播途径,生物入侵概率大大

增加,检疫及进出口管理成为防范生物入侵的重要手段(鞠瑞亭等,2012)。此外,部分犀金龟也是农业上的重要害虫,科学防治变得尤为关键。近年来,自然灾害和人类活动加剧,犀金龟物种多样性遭到破坏,究其原因主要是对昆虫多样性保护的认识不足(New,2005)。

### 4.1 观赏价值

犀金龟成虫多数体型巨大,是鞘翅目乃至昆虫纲内“巨虫”家族之一(章有为,1991)。头部和前胸背板多数具角突,外形独特,极具观赏价值,激起昆虫爱好者收集、饲养、销售、装饰服装的热潮。在马来西亚和菲律宾等地,橡胶木犀金龟 *Xylotrupes gideon* 被用于赌博竞技。南非地区将犀金龟颜色鲜艳的部位(鞘翅、前胸背板、足)做成饰品或装饰服装(Ratcliffe,2006)。借助改良幼虫饲料和温度诱导缩短化蛹时间的方法,大规模饲养椰蛀犀金龟成为可能(Schipper,1976)。犀金龟的观赏价值给经济发展注入了新活力,但伴随非法贸易的盛行,给当地的生态环境造成了一定威胁(Ichiishi *et al.*,2019)。

### 4.2 药用和食用价值

犀金龟营养成分丰富,在药用和食用上被广泛应用。双叉犀金龟指名亚种 *Trypoxylus dichotomus dichotomus* 内含独角仙素,对白血病的治疗具有重要作用。使用抗生素常出现耐药现象,椰蛀犀金龟含有的抗菌肽 Ac-AMP2 具易降解、广谱抗菌等作用,拓宽了抗菌抑菌研究新思路(Hemmi *et al.*,2003)。有相关研究表明,部分犀金龟的蛋白质、脂肪酸、微量元素等含量远高于猪肉和鸡蛋等食物,韩国已将双叉犀金龟列入食用昆虫目录(Ghosh *et al.*,2017)。很多植食性犀金龟亚科幼虫在3龄时个体较大,且数量巨大,成为重要的食物资源。如墨西哥恰帕斯州拉坎顿人食用 *Cyclocephala fasciolata* 幼虫、蛹和成虫(Ramos-Elorduy and Pino-Moreno,2002),在南非人们食用 *Oryctes monoceras* 的幼虫和成虫(Bodenheimer,1951)。随着犀金龟药用和食用价值的开发,商业需求量增多,同时面临物种数量减少的情况下,规模化饲养成为现阶段的可行性方案。

### 4.3 仿生应用

仿生材料基于高强度、轻量型等特性快速发展,已成为现阶段研究热点,加强犀金龟在仿生材料应用的探索,推动仿生材料在经济发展中发

挥更大作用。目前犀金龟亚科在力学、生物学特性和昆虫表皮等领域已有相关报道: 利用双叉犀金龟前翅小柱分布及其前翅表面微细构造特点为航空航天构造设计提供新思路 (Chen *et al.*, 2002); Lee 等 (2017) 采用聚焦离子束原位操作的方法测试双叉犀金龟头角突的机械性能, 研究表明头部角突具有弹性模量高及抗断裂拉伸的特点, 为研制该特点的仿生材料提供新思路。此外, 双叉犀金龟表皮基因与几丁质结合的特性, 为新型蛋白质替代物和昆虫表皮仿生材料提供优质蛋白质资源 (叶长青等, 2021; 刘晶等, 2022)。

#### 4.4 维持生态系统平衡

以犀金龟为代表的昆虫群落是生态系统重要组成部分, 在维持系统结构和功能方面发挥重要作用。双叉犀金龟幼虫利用多糖消化酶等在森林环境中发挥分解作用, 也可通过腐烂沉积物和肠道细菌调节土壤菌落组成和多样性, 改善土壤环境, 促进生态系统循环 (Wada *et al.*, 2014, Eo *et al.*, 2017)。圆头犀金龟族是棕榈类植物重要的传粉者, 其幼虫在土壤中发育, 以有机物为食, 有助于养分的循环 (Moore *et al.*, 2018)。近年来, 经济快速发展促使昆虫栖息地被开发, 生境被破坏, 部分犀金龟物种数量下降, 出现生态系统失衡现象 (Pathania *et al.*, 2015), 日本过度进口犀金龟已严重破坏当地生态环境和物种多样性 (New, 2005)。

#### 4.5 保护价值

经济全球化带来了机遇, 同时给昆虫多样性带来了危机, 有效协调经济发展与物种多样性之间的关系, 成为当今多样性保护的主要矛盾。在自然灾害和人类活动等因素的影响下, 物种多样性急剧下降, 增强保护意识迫在眉睫 (叶水送等, 2013)。近年来, 气候干旱、洪涝等自然灾害频发, 昆虫资源受损严重 (尤民生, 1997)。犀金龟作为观赏昆虫深受爱好者的喜爱, 收藏、销售等贸易活动盛行, 导致昆虫数量急剧减少 (Ichiishi *et al.*, 2019)。人类受利益驱使, 过度放牧, 采摘野菜、中药材等植物资源, 此类行为严重破坏了昆虫栖息地环境 (曹巍等, 2019)。值得注意的是, 梳理国内近年昆虫群落多样性调查发现, 犀金龟记载种类逐年减少, 已将部分种类列入《国家重点保护野生动物名录》、《国家保护的有重要生态、科学、社会价值的陆生野生动物名录》和地方重点保护野生动物名录。针对上述情况, 此

后应重点保护犀金龟昆虫的生存环境, 制定相关法律法规, 积极宣传昆虫保护知识, 开展犀金龟生物学习性等科学研究, 为保护昆虫资源、维持物种多样性等提供理论和制度支撑 (张茂林和王戎疆, 2011)。

#### 4.6 危害

犀金龟在创造巨大经济价值的同时, 部分类群对生态系统平衡、生物多样性和进出口检疫等方面造成了一定的破坏, 并对人类经济利益造成损失 (New, 2005; Ratcliffe, 2006; Ruzzier, 2020)。椰蛀犀金龟是世界范围内椰子树上的重要害虫 (Schipper, 1976)。双叉犀金龟常表现出啃食树皮的行为, 是日本的重要检疫害虫 (Ichiishi *et al.*, 2019)。外来生物入侵破坏本地植物和昆虫群落, 影响本地昆虫的群落结构和食性, 破坏当地生物多样性分布格局。*Cyclocephla* 和 *Adoryphorus* 是作物或牧草害虫 (Berg *et al.*, 2014; Fuhrmann *et al.*, 2019), *Golofa* 在竹子生长和觅食 (Cespedes and Ratcliffe, 2010), 影响竹子生长, *Heteronychus licas* 损害山药和甘蔗 (Jerath, 1966), *Temnorhynchus baal* 幼虫严重危害埃及草莓等 (Shehata *et al.*, 2020)。这些害虫的为害, 给农业发展造成了重大的经济损失, 有效防治这些害虫, 加大监测监管和进出口检疫力度, 基础在于做好分类工作, 提供研究基础。

## 5 研究意义及展望

通过前文整理的犀金龟亚科分类研究历史, 分析现阶段存在的主要问题, 本研究认为, 要推动犀金龟亚科系统分类研究, 需要结合几何形态学、分子生物学等新技术方法, 重点探究犀金龟亚科与近缘亚科、族级和属级系统发育关系, 并解决部分种间因形态差异小而无法厘定以及亚族植食性关系等问题, 进一步对犀金龟亚科分类系统进行修订。其次, 世界犀金龟种类繁多, 应加强对非洲区、澳洲区、东洋区等地区的调查, 进一步丰富世界物种记录, 重点研究我国的犀金龟种类。第三, 积极开展犀金龟外形独特、药用价值和仿生等资源研究, 推动农林经济发展和物种多样性保护, 同时应加强对外来生物入侵的监管和检测。第四, 重视幼虫及蛹形态特征和生物学习性等相关研究, 为农林业害虫防治、物种分类地位确定提供更多证据。

针对我国犀金龟亚科研究状况,在加强我国热带和亚热带地区调查的同时,应关注我国内陆地区的种类,分析我国犀金龟物种多样性及地理分布格局,为进一步开展系统发育、生物地理学、生物防治、仿生学和开发利用等方面研究提供基础资料。

### 参考文献 (References)

- Albertoni FF, Krell FT, Steiner J, et al. Life history and description of larva and pupa of *Platyphileurus felscheanus* Ohaus, 1910, a scarabaeid feeding on bromeliad tissues in Brazil, to be excluded from Phileurini (Coleoptera: Scarabaeidae, Dynastinae) [J]. *Zookeys*, 2014, 389: 49–76.
- Arrow GJ. A contribution to the classification of the Coleopterous family Dynastidae [J]. *Transactions of the Entomological Society London*, 1908, 56 (2): 352–353.
- Arrow GJ. Pars 156: Scarabaeidae: Dynastinae. In: Schenkling S, ed. *Coleopterorum Catalogus. Volumen XXI. Scarabaeidae III* [M]. Berlin: W. Junk, 1937: 1–124.
- Arrow GJ. The fauna of British India, including Ceylon and Burma, Col Lamellicornia [M]. London: Cetoninae and Dynastinae, 1910: 256–322.
- Bates HW. Pectinicornia and Lamellicornia, Family Dynastinae. In: Godman FD & Salvin O, eds. *Insecta, Coleoptera, Vol. II, Part 2* [M]. Biología Centrali – Americana, 1888: 296–342.
- Bedford GO. Description of the larva of *Oryctes monoceros* (Olivier) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) from the Seychelles [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 1979, 69 (4): 599–604.
- Berg G, Faithfull IG, Powell KS, et al. Biology and management of the redheaded pasture cockchafer *Adoryphorus couloni* (Burmeister) (Scarabaeidae: Dynastinae) in Australia: A review of current knowledge [J]. *Austral Entomology*, 2014, 53 (2): 144–158.
- Bodenheimer FS. Insects as Human Food [M]. Insects as Human Food. Springer, Dordrecht, 1951: 7–38.
- Bouchard P, Bousquet Y, Davies A, et al. Family – Group Names in Coleoptera (Insecta) [J]. *ZooKeys*, 2011, (88): 43.
- Burmeister H. Handbuch der Entomologie: Coleoptera Lamellicornia, Xylophila et Pectinicornia, Band 5 [M]. Enslin, Berlin, Germany, 1847, 1–584.
- Cao W, Huang L, Xiao T, et al. Effects of human activities on the ecosystems of China's National Nature Reserves [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39 (4): 1338–1350. [曹巍, 黄麟, 肖桐, 等. 人类活动对中国国家级自然保护区生态系统的影响 [J]. *生态学报*, 2019, 39 (4): 1338–1350]
- Carne PB. Systematic revision of the Australian Dynastinae [M]. Melbourne, 1957, 284.
- Casey TL. A review of the American species of Rutelinae, Dynastinae and Cetoninae [M]. *Memoirs on the Coleoptera*, 1915, 6: 1–394.
- Cave RD, Ratcliffe BC. Sondeo biótico e inventario de los escarabajos dinastinos de Mesoamérica, Norteamérica y las Antillas: Un proyecto multinacional a largo plazo [J]. *Cuadernos de biodiversidad*, 2009, 29: 5–13.
- Cave RD, Ratcliffe BC. The Dynastinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of Peru [J]. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 2015, 88 (2): 186–207.
- Céspedes AA, Ratcliffe BC. *Golofa clavigera* (Linnaeus, 1771) in Bolivia: A new country record (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastidae) [J]. *Ecología en Bolivia*, 2010, 45 (1): 73–76.
- Chen JX, Ni QQ, Yasuhisa E, et al. Distribution of trabeculae and elytral surface structures of the horned beetle, *Allomyrina dichotoma* (Linné) (Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. *Insect Science*, 2002, 9 (1): 55–61.
- Costa LO, Duarte PRM, Iannuzzi L, et al. A hidden *Megasoma* Kirby species under the enigmatic genus *Gibboryctes* Endrödi (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) [J]. *Zootaxa*, 2021, 4964 (2): 390–394.
- Cui JY, Li SZ, Zhang H, et al. Studies on pathogens of white grub *Bacilliae* groups I. the toxicity of different groups [J]. *Journal of Plant Protection*, 1981, 2: 83–89. [崔景岳, 李锁芝, 张慧, 等. 蛴螬病原菌—乳状菌的研究——I、不同菌株的毒力 [J]. *植物保护学报*, 1981, 2: 83–89]
- Dutrillaux B, Dutrillaux AM. A South American origin of the genus *Dynastes* (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) demonstrated by chromosomal analyses [J]. *Cytogenetic and Genome Research*, 2013, 141 (1): 37–42.
- Endrödi S. *Gibboryctes szelenyii* gen. nov. sp. nov. (Coleoptera: Melolonthidae, Dynastinae) [J]. *Folia Entomologica Hungarica*, 1974, 27 (2): 13–16.
- Endrödi S. Monographie der Dynastinae (Coleoptera) 6. Tribus: Dynastini [J]. *Acta Zoologica Hungarica*, 1976c, 22 (3–4): 217–269.
- Endrödi S. Monographie der Dynastinae (Coleoptera, Lamellicornia) [M]. Entomologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden, 1966, 33: 1–457.
- Endrödi S. Monographie der Dynastinae, 7. Tribus: Hexodontini [J]. *Annales Historico – Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 1976b, 68: 141–153.
- Endrödi S. Monographie der Dynastinae. 4. Tribus: Pentodontini (Coleoptera, Lamellicornia) [J]. *Entomologische Abhandlungen Museum für Tierkunde, Dresden*, 1969, 87: 1–145.
- Endrödi S. Monographie der Dynastinae. 5. Tribus: Oryctini (die Arten von Amerika) (Coleoptera: Melolonthidae) [J]. *Folia Entomologica Hungarica*, 1976a, 29 (2): 9–174.
- Endrödi S. Neue Arten der Pentodontini (Col., Dynastinae) [J]. *Folia Entomologica Hungarica*, 1968, 21: 161–177.
- Endrödi S. The Dynastinae of the World [M]. Akadémiai Kiadó, 1985: 1–800.
- Eo J, Na YE, Kim MH. Influence of rhinoceros beetle (*Trypoxylus dichotomus septentrionalis*) larvae and temperature on the soil bacterial community composition under laboratory conditions [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 108: 27–35.
- Fairmaire L. Coléoptères de l'intérieur de la Chine [J]. *Annales de la*

- Société entomologique de Belgique*, 1887, 31: 87–136.
- Fairmaire L. Descriptions de Coléoptères d'Asie et de Malaisie [C]. *Annales de la Société entomologique de France*, 1898, 67: 382–400.
- Fairmaire L. Diagnoses des Coléoptères des îles Viti, Samoa, etc [J]. *Petites Nouvelles Entomologiques*, 1878, 2 (208): 278–279.
- Filipović I, Hereward JP, Rašić G, et al. The complete mitochondrial genome sequence of *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera: Scarabaeidae) based on long-read nanopore sequencing [J]. *PeerJ*, 2021, 9: e10552.
- Frivaldszky J. Coleoptera in Expeditions D. comitis Belac Szechenyi in China [J]. *Frrmeszctr. Fii.*, 1890, 12: 197–210.
- Fuhrmann J, Ribeiro Dias BM, Rodrigues SR. Population dynamics and description of larva and pupa of *Cyclocephala tucumana* Brethes, 1904 in West–Central Brazil, and remarks on immatures of other *Cyclocephala* species (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) [J]. *Revista Brasileira de Entomologia*, 2019, 63 (4): 331–342.
- Gasca HJ, Fonseca, CRV, Ratcliffe BC. Synopsis of the Oryctini (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) from the Brazilian Amazon [J]. *Insecta Mundi*, 2008, 61: 1–62.
- Gasca – Alvarez HJ, Amat – Garcia G. Synopsis and key to the genera of Dynastinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Scarabaeidae) of Colombia [J]. *ZooKeys*, 2010, 34 (1): 153–192.
- Geminger M, Harold E. Catalogus Coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus. Tome IV: Scarabaeidae [J]. *Sumptu E. H. Gummi*, 1869: 976–1346.
- Ghosh S, Lee SM, Chuleui JG, et al. Nutritional composition of five commercial edible insects in South Korea [J]. *Journal of Asia – Pacific Entomology*, 2017, 20 (2): 686–694.
- Grossi PC, Bartolozzi L. Description of a new genus and species of stag beetle (Coleoptera: Lucanidae: Lucaninae) from the Peruvian Andes [J]. *The Coleopterists Bulletin*, 2011, 65 (4): 387–392.
- Grossi PC, Saltin JP. Description of the female of *Phileurus bucculentus* Ohaus, with new country records and remarks for *Phileurus carinatus* Prell (Coleoptera, Scarabaeoidea, Dynastinae) [J]. *Insecta Mundi*, 2014, 348: 1–16.
- Grossi PC, Santos MD, Almeida LM. Two new species of *Cyclocephala* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) from Minas Gerais State, Brazil [J]. *Zootaxa*, 2016, 4078 (1): 245–251.
- Grossi PC. Description of two new species of *Leptinopterus* Hope (Coleoptera: Lucanidae: Lucaninae) with notes on the taxonomy and natural history of the genus [J]. *Zootaxa*, 2009, 2172 (1): 32–44.
- Guérin FE. Partie Entomologique du Voyage aux Indes Orientales par Ch. Bélanger [M]. Paris: Zoologie, 1834: 443–512.
- Hemmi H, Ishibashi J, Tomie T, et al. Structural basis for new pattern of conserved amino acid residues related to chitin – binding in the antifungal peptide from the coconut rhinoceros beetle *Oryctes rhinoceros* [J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278 (25): 22820–22827.
- Hope FW. On the Entomology of China with description of the species sent by Dr. Cantor from Chusan et Canton [J]. *The Transactions of the Entomological Society of London*, 1845, 4: 4–17.
- Huang KX. List of recorded species of Chinese Scarabaeidae, (A supplement to Wu's catalogus insectorum sinensium) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1952, 2: 136–154. [黄可训. 中国金龟子科名录胡氏“中国昆虫目录补遗” [J]. *昆虫学报*, 1952, 2: 136–154]
- Ibarra-Polesel MG, Neita-Moreno JC, Ratcliffe BC. Description of the immature stages of *Stenocrates agricola* Dechambre & Hardy (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini) with redescription of the adult and discussion of its tribal position [J]. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 2020, 92 (3): 1–26.
- Ibarra-Polesel MG, Valle NG, Neita-Moreno JC, et al. Description of the pupa and redescription of the third instar of *Phileurus valgus* (Olivier) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) [J]. *Zootaxa*, 2017, 4290 (3): 571–580.
- Ichiishi W, Shimada S, Motobayashi T, et al. Completely engaged three-dimensional mandibular gear-like structures in the adult horned beetles: Reconsideration of bark-carving behaviors (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) [J]. *ZooKeys*, 2019, 813: 89–110.
- Imhoff L. Versuch einer Einführung in das Studium der Koleoptern [M]. Basel: Schweighauser, 2 volumes, 1856, 188: 272.
- Jameson ME. Phylogenetic analysis of the subtribe Rutelina and revision of the *Rutelina* generic groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini) [M]. University of Kansas, 1997: 1–225.
- Jameson ML, Ratcliffe BC, Maly V. Review of the genus *Acroboibia* with remarks on its classification and key to the world genera of Cyclocephalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) [J]. *Folia Heyrovskyana*, 2002, 10: 1–15.
- Jameson ML, Wada K. Revision of the genus *Peltonotus* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) from southeastern Asia [J]. *Zootaxa*, 2004, 502 (1): 1–66.
- Jerath ML. Larvae of two species of genus *Heteronychus* from Nigeria (Dynastinae: Scarabaeidae: Coleoptera) [J]. *The Coleopterists Bulletin*, 1966, 20: 113–116.
- Ju RT, Li H, Shi ZR, et al. Progress of biological invasions research in China over the last decade [J]. *Biodiversity Science*, 2012, 20 (5): 581–611. [鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 等. 近十年中国生物入侵研究进展 [J]. *生物多样性*, 2012, 20 (5): 581–611]
- Kirby W. A description of such genera and species of insects, alluded to in the “Introduction to Entomology” of Messrs. Kirby and Spence, as appear not to have been before sufficiently noticed or described [J]. *Transactions of the Linnean Society of London*, 1825, 14: 563–572.
- Kohlmann B, Morón MA. Análisis histórico de la clasificación de los Coleoptera Scarabaeoidea o Lamellicornia [J]. *Acta Zoológica Mexicana (N. S.)*, 2003, 90: 175–280.
- Krell FT, Bezděk A. Scarabaeidae: Dynastinae. In Löbl I and Löbl D. [M]. Brill Leiden: Catalogue of Palaearctic Coleoptera Vol. 3. Revised and Updated Edition, 2016: 358–367.
- Krell FT, Theuerkauf J. A new species of the endemic genus *Hemicyrthus*

- Reiche ( Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae ) from New Caledonia , with a revised key [J]. *Zootaxa* , 2015 , 4048 ( 2 ) : 281 – 290.
- Lacordaire JT. Histoire Naturelle des Insectes. Genera des Coléoptères , vol. 3 [M]. Librairie Encyclopédique de Roret , Paris , France , 1856 , 1 – 594.
- Lamarck JB. In Jolyclere N. Dictionnaire raisonné et abrégé d'histoire naturelle , par d'anciens professeurs [M]. Tome Second. Fournier Frères , Paris , 1807.
- Laporte de Castelnau F. Histoire naturelle des insectes Coléoptères. Tome deuxième [M]. Paris , P Duménil , 1840 , 125 , 324.
- Laporte de Castelnau F. Note sur un nouveau genre de Dynastide ( Alcidosoma ) [J]. *Revue et Magazin de Zoologie et de Sériciculture Comparée* , Série 2 , 9 , 1867: 113 – 115.
- Latreille PA. Le Règne Animal Distribué d'après Son Organisation , Pour Servir de Base A l'histoire Naturelle des Animaux et d'introduction A l'anatomie Comparée , Nouvelle Édition , Revue et Augmentée. Tome IV: Crustacés , Arachnides et Partie des Insectes [M]. Déterville , Paris , 1829: 549.
- Latreille PA. Tome III , Contenant les crustacés , les arachnides et les insectes. In: Cuvier , G. Le Règne Animal distribué d'après son organisation , pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie compare [M]. Deterville , Paris , 1817.
- LeConte JL , Horn GH , Henshaw S , et al. Classification of the coleoptera of North America [M]. Smithsonian Institution , 1883: 1 – 348.
- Lee HT , Kim HJ , Kim CS , et al. Site – specific characterization of beetle horn shell with micromechanical bending test in focused ion beam system [J]. *Acta Biomaterialia* , 2017 , 57: 395 – 403.
- Linnaeus C. Systema Naturae , ed. 10 , vol. 1 [M]. Salvii , Holmiae , 824.
- Liu J , Bao H , Chen L , et al. Expression , Purification , and Characterization of Cuticular Protein Td14144 from *Trypoxylus dichotomus* [J]. *Chinese Journal of Biological Control* , 2022 , 38 ( 2 ) : 513 – 520. [刘晶 , 包涵 , 陈磊 , 等. 双叉犀金龟表皮蛋白 Td14144 表达纯化及性质研究 [J]. 中国生物防治学报 , 2022 , 38 ( 2 ) : 513 – 520]
- López-Colón JL. *Calicnemis bahilloi* n. sp. , a new species from the Iberian mediterranean coast ( Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae ) [J]. *Heteropterus Revista de Entomologia* , 2003 , 3: 1 – 6.
- López-García MM , Gasca-Alvarez HJ , Amat-García G. The scarab beetle tribe Pentodontini ( Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae ) of Colombia: Taxonomy , natural history , and distribution [J]. *Zootaxa* , 2015 , 4048 ( 4 ) : 451 – 492.
- López-García MM , Gasca-Alvarez HJ , Cave RD , et al. An annotated checklist of the New World pentodontine scarab beetles ( Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Pentodontini ) [J]. *Zootaxa* , 2016 , 4170 ( 3 ) : 491 – 509.
- Lu YY , Bai M. XII. Dynastinae MacLeay , 1819. In: Bai M , ed. The Scarabaeoidea of Wuyi Mountain [C]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press , 2020: 130 – 132. [路园园 , 白明. 犀金龟亚科. 见: 白明主编. 武夷山金龟志 [C]. 北京: 中国农业科学技术出版社 , 2020: 130 – 132]
- Machatschke JW. Scarabaeoidea: Melolonthidae Rutelinae. Coleopterorum Catalogus Supplementa , Pars 66 [M]. Fascicle 1 ( second edition ) , 1972 , 1 – 361.
- MacLeay WS. Horae Entomologicae: Or essays on annulose animals , Vol. 1 , part 1 [J]. *Part 1S Bagster* , 160.
- Micó E , Moron MA , Šípek P , et al. Larval morphology enhances phylogenetic reconstruction in Cetoniidae ( Coleoptera: Scarabaeoidea ) and allows the interpretation of the evolution of larval feeding habits [J]. *Systematic Entomology* , 2008 , 33 ( 1 ) : 128 – 144.
- Miguel Guzman-Vasquez H , Antonio Sanchez-Garcia J , Hernandez-Cruz J , et al. The Dynastinae scarab beetles ( Coleoptera: Scarabaeidae ) from Oaxaca , Mexico: Updated checklist and analysis of their distribution [J]. *Revista Mexicana de Biodiversidad* , 2021 , 92: 1 – 29.
- Moore MR , Cave RD , Branham MA. Synopsis of the Cyclocephaline scarab beetles ( Coleoptera , Scarabaeidae , Dynastinae ) [J]. *ZooKeys* , 2018 , 745: 1 – 99.
- Morón MA , Grossi PC. Revision of *Philoscaptus* Brèthes , 1919 and description of a new genus ( Coleoptera , Melolonthidae , Dynastinae ) [J]. *Entomotopica* , 2015 , 30 ( 1 ) : 1 – 11.
- Morón MA , Ratcliffe BC. New tribal placement of the genus *Coscinocephalus* Prell , 1936 , with description of the larva , pupa and adult of a new species from Mexico ( Coleoptera: Scarabaeoidea; Dynastinae ) [J]. *Journal of the New York Entomological Society* , 1996: 48 – 61.
- Mulsant E. Histoire Naturelle des Coléoptères de France , pt. 2 [M]. Lamellicornes. Maison , 1842: 623.
- Neita-Moreno JC , Oliveira MC , Morón MA. Larval and pupal descriptions of two *Aegopsis* species ( Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae ) [J]. *Florida Entomol.* , 2014 , 97 ( 1 ) : 114 – 125.
- Neita-Moreno JC , Orozco J. Larval and pupal descriptions for the genera *Podischnus* and *Heterogomphus* ( Scarabaeidae: Dynastinae: Oryctini ) [J]. *Zootaxa* , 2009 , 2168 ( 1 ) : 34 – 44.
- Neita-Moreno JC , Ratcliffe BC. Immature stages of *Homophileurus tricuspis* Prell ( Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini ) with notes on natural history and distribution in Colombia [J]. *Zootaxa* , 2011 , 2915 ( 1 ) : 20 – 28.
- New TR. 'Inordinate fondness': A threat to beetles in south east Asia? [J]. *Journal of Insect Conservation* , 2005 , 9 ( 3 ) : 147 – 150.
- Nonfried AF. Einige neue Lamellicornier aus Kashmir und China [J]. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* , 1890: 89 – 91.
- Ocampo FC , Moron MA. Description of the third instar larva of *Hemiphileurus dispar* Kolbe ( Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini ) [J]. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* , 2004 , 106 ( 2 ) : 412 – 416.
- Ohaus F. Beiträge zur Kenntnis der Ruteliden [J]. *X. Stettiner Entomologische Zeitung* , 1912: 273 – 319.
- Ohde T , Morita S , Shigenobu S , et al. Rhinoceros beetle horn

- development reveals deep parallels with dung beetles [J]. *PLoS Genetics*, 2018, 14 (10): e1007651.
- Pardo-Locarno LC, Morón MA. Description of the third-instar larva and pupa of *Lycomedes hirtipes* Arrow (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Ageocephalini) with notes on its biology and distribution in Colombia [J]. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 2006, 108 (3): 661–671.
- Pardo-Locarno LC, Stechauner-Rohringer RM, Moron MA. Description of the third instar larva and pupa, life cycle and distribution of the sugar cane rhinoceros chaffer *Podischnus agenor* Olivier (Coleoptera: Dynastinae) in Colombia, with a key for third instar neotropical Dynastinae larvae [J]. *Kempffiana*, 2009, 5 (2): 20–42.
- Pathania M, Chandel RS, Verma KS, et al. Diversity and population dynamics of phytophagous scarabaeid beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in different landscapes of Himachal Pradesh, India [J]. *Arthropods*, 2015, 4 (2): 46–68.
- Paucar-Cabrera A, Moore MR. New tribal placement and review of *Parapucaya* Prell and *Pucaya* Ohaus (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) [J]. *ZooKeys*, 2018, 805: 127–158.
- Ramos-Elorduy J, Pino-Moreno JM. Edible insects of Chiapas, Mexico [J]. *Ecology of Food and Nutrition*, 2002, 41: 271–299.
- Ratcliffe BC, Cave RD, Mondaca J. The Dynastine Scarab Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) of Chile [J]. *The Coleopterists Bulletin*, 2021, 75 (2): 279–309.
- Ratcliffe BC, Cave RD. The Dynastine scarab beetles of Honduras, Nicaragua, and El Salvador (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) [R]. Bull University Nebraska State Museum, 2006, 21: 1–424.
- Ratcliffe BC, Cave RD. The Dynastine Scarab Beetles of the West Indies (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) [M]. Bulletin of the University of Nebraska State Museum, 2015, 28: 1–346.
- Ratcliffe BC, Curoe DA. New Species of *Hemiphileurus* Kolbe (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) from Panama, with a Revised Key to the Panamanian Species [J]. *The Coleopterists Bulletin*, 2011, 65 (2): 139–143.
- Ratcliffe BC. Scarab Beetles in Human Culture [J]. *The Coleopterists Bulletin*, 2006, 60 (5): 85–101.
- Restrepo-Giraldo H, Moron MA, Vallejo F, et al. Checklist of Coleoptera Melolonthidae (Scarabaeidae Pleurosticti) of Colombia [J]. *Folia Entomologica Mexicana*, 2003, 42 (2): 239–263.
- Ritcher PO. Dynastinae of North America with descriptions of the larvae and keys to genera and species (Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. *Kentucky Agricultural Experiment Station*, 1944, 467: 5–56.
- Ritcher PO. White Grubs and Their Allies: A Study of North American Scarabaeoid Larvae [M]. Corvallis, Oregon, USA: Oregon State University Press, 1966: 1–220.
- Rowland JM, Miller KB. Phylogeny and systematics of the giant rhinoceros beetles (Scarabaeidae: Dynastinae) [J]. *Insecta Mundi*, 2012, 263: 1–15.
- Ruzzier E, Tomasi F, Poso M, et al. *Archophileurus spinosus* Dechambre, 2006 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae), a new exotic scarab possibly acclimatized in Italy, with a compilation of exotic Scarabaeidae found in Europe [J]. *Zootaxa*, 2020, 4750 (4): 577–584.
- Sanabria-García R, Gasca-Álvarez HJ, Amat-García G. Sinopsis de la Tribu Oryctini (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) de Colombia [J]. *Insecta Mundi*, 2012, 276: 1–64.
- Saylor LW. Synoptic revision of the United States scarab beetles of the subfamily Dynastinae, No. 2: Tribe Oryctini (part) [J]. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 1946, 36 (1): 16–21.
- Saylor LW. Synoptic revision of the United States scarab beetles of the subfamily Dynastinae, No. 1: Tribe Cyclocephalini [J]. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 1945, 35 (12): 378–386.
- Saylor LW. Synoptic revision of the United States scarab beetles of the subfamily Dynastinae, No. 4: Tribes Oryctini (part), Dynastini, and Phileurini [J]. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 1948, 38 (5): 176–183.
- Schipper CM. Mass rearing the coconut rhinoceros beetle, *Oryctes rhinoceros* L. (Scarab., Dynastinae) [J]. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 1976, 81 (1): 21–25.
- Schoolmeesters P. World Scarabaeidae Database. In: Bánki O, Roskov Y, Döring M, et al. eds. Catalogue of Life Checklist (Version 2021–12–13) [C]. 2021. <https://doi.org/10.48580/d4tm-38g>.
- Shan LH, Song YW, Jin LS, et al. Analysis and evaluation of nutrient components in wild and cultured *Trypoxylus dichotomus* larvae [J]. *Journal of Liaoning Forestry Science and Technology*, 1998, 2: 30–31. [单立华, 宋友文, 靳来素, 等. 双叉犀金龟幼虫营养成分分析 [J]. 辽宁林业科技, 1998, 2: 29–30]
- Shehata IE, Hammam MMA, El-Borai FE, et al. Traits of the entomopathogenic nematode, *Heterorhabditis bacteriophora* (Hb-EG strain), for potential biocontrol in strawberry fields [J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2020, 30 (1): 1–6.
- Shenyang Agricultural University Underground Pest Research Group. Study on Species of scarabs larvae [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 1974, 2: 89–112. [沈阳农业大学地下害虫研究组. 金龟子幼虫种类研究 [J]. 沈阳农业大学学报, 1974, 2: 89–112]
- Šípek P, Gill BD, Grebennikov VV. Afromontane *Coelocorynus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): Larval descriptions, biological notes and phylogenetic placement [J]. *European Journal of Entomology*, 2009, 106 (1): 95–106.
- Smith AB, Hawks DC, Heraty JM. An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses [J]. *The Coleopterists Bulletin*, 2006, 60: 35–46.
- Verdú JR, Galante E, Lumaret JP, et al. Phylogenetic analysis of Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) based on larvae [J]. *Systematic Entomology*, 2004, 29 (4): 509–523.
- Wada N, Sunairi M, Anzai H, et al. Glycolytic activities in the larval digestive tract of *Trypoxylus dichotomus* (Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. *Insects*, 2014, 5 (2): 351–363.



- Wu CF. Catalogus Insectorum Siensium ( Catalogue of Chinese Insects) . Volume III [M]. *The Fan Memorial Institute of Biology*, 1937, 1312: 1076 – 1077.
- Yang H, You CJ, Tsui CKM, et al. Phylogeny and biogeography of the Japanese rhinoceros beetle, *Trypoxylus dichotomus* ( Coleoptera: Scarabaeidae) based on SNP markers [J]. *Ecology and Evolution*, 2021, 11 ( 1): 153 – 173.
- Ye CQ, Bao H, Liu T, et al. Expression, purification and characterization of the cuticular proteins TdCPR12611 and TdCPR7854 from *Trypoxylus dichotomus* ( Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2021, 64 ( 1): 19 – 29. [叶长青, 包涵, 刘田, 等. 双叉犀金龟表皮蛋白 TdCPR12611 与 TdCPR7854 的表达纯化及特性分析 [J]. 昆虫学报, 2021, 64 ( 1): 19 – 29]
- Ye SS, Fang Y, Li K. Impacts of urbanization process on insect diversity [J]. *Biodiversity Science*, 2013, 21 ( 3): 260 – 268. [叶水送, 方燕, 李恺. 城市化对昆虫多样性的影响 [J]. 生物多样性, 2013, 21 ( 3): 260 – 268]
- You MS. Conservation and utilization of the insect diversity in China [J]. *Biodiversity Science*, 1997, 5 ( 2): 56 – 62. [尤民生. 论我国昆虫多样性的保护与利用 [J]. 生物多样性, 1997, 5 ( 2): 56 – 62]
- Zhang ML, Wang RJ. The status and trend of insect diversity conservation [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 ( 3): 739 – 745. [张茂林, 王戎疆. 昆虫多样性的保护现状与趋势 [J]. 应用昆虫学报, 2011, 48 ( 3): 739 – 745]
- Zhang YW. Dynastidae. In: Chen SC. Illustrated Book of Rare Insects in China [M]. Beijing: China Forestry Publishing, 1999: 142 – 143. [章有为. 犀金龟科. 见: 陈树椿. 中国珍稀昆虫图鉴 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1999: 142 – 143]
- Zhang YW. Dynastidae. In: Huang BK, ed. Fauna of Insects of Fujian Province of China. Vol. 6 [M]. Fuzhou: Fujian Science & Technology Press, 2002b: 437 – 438. [章有为. 犀金龟科. 见: 黄邦侃, 主编. 福建省昆虫志. 第六卷 [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 2002b: 437 – 438]
- Zhang YW. Dynastidae. In: Huang FS, ed. Forest Insect of Hainan [M]. Beijing: Science Press, 2002a: 331 – 332. [章有为. 犀金龟科. 见: 黄复生, 主编. 海南森林昆虫 [M]. 北京: 科学出版社, 2002a: 331 – 332]
- Zhang YW. Dynastidae. In: Liu GR, Zhang YW, Wang R, eds. Common Beetles of Northern China in Colour [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997: 25 – 29. [章有为. 见: 刘广瑞, 章有为, 王瑞, 主编. 中国北方常见金龟子彩色图鉴 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1997: 25 – 29]
- Zhang YW. Notes on the Chinese black beetles of the genus *Heteronychus* Burmeister ( Coleoptera: Dynastinae) [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1983, 3: 297 – 300. [章有为. 中国异爪犀金龟属记述 (鞘翅目: 犀金龟科) [J]. 动物分类学报, 1983, 3: 297 – 300]
- Zhang YW. On the Chinese sugarcane beetles of the genus *Alissonotum* Arrow ( Coleoptera: Dynastinae) [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1984, 1: 52 – 54. [章有为. 中国蔗犀金龟属记述 (鞘翅目: 犀金龟科) [J]. 动物分类学报, 1984, 1: 52 – 54]
- Zhang YW. Revision of the family Dynastidae from China [A]. Key Laboratory of Animal Evolution and Systematics Institute of Zoology Chinese Academy of Sciences: Scientific Treatise on Systematic and Evolutionary Zoology, Vol. 1 [C]. Chinese Science and Technique Press, Beijing, 1991: 173 – 188. [章有为. 中国犀金龟科的系统分类 [A]. 见: 中科院动物研究所系统进化动物学重点实验室: 系统进化动物学论文集 (第一集) [C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1991: 173 – 188]
- Zhang ZL. A study on scarabs larvae III [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 1982, 1: 87 – 103. [张治良. 金龟子幼虫种类研究 III [J]. 沈阳农学院学报, 1982, 1: 87 – 103]
- Zhang ZL. Economic Insect Fauna of China ( Coleoptera: Scarabaeoidea Larvae) ( Fasc. 28) [M]. Beijing: Science Press, 1984: 1 – 107. [张芝利. 中国经济昆虫志 (鞘翅目: 金龟总科幼虫) (第二十八册) [M]. 北京: 科学出版社, 1984: 33 – 38]
- Zhang ZR, Han RC, Xu ZF. Biological control of grubs in the turfgrass [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2004, 5: 387 – 392. [张中润, 韩日畴, 许再福. 草坪地下害虫蛴螬的生物防治研究进展 [J]. 昆虫知识, 2004, 5: 387 – 392]