皿状孔特征在粉虱科昆虫分类及系统发育中的应用*

刘佳磊** 白润娥*** 冯晓晴 李佳果 闫凤鸣

（河南农业大学植物保护学院，郑州 450046）

摘 要 【**目的**】 阐明粉虱科昆虫皿状孔形态特征的分类应用价值、系统发育信息。【**方法**】 以我国多地采集的 2 亚科 22 属 36 种粉虱为研究材料，借助超景深显微镜和扫描电子显微镜获取皿状孔形态及超微结构，联合线粒体基因组 13 个蛋白编码基因和 2 个 rRNA 基因序列，系统解析粉虱皿状孔形态多样性及其与系统发育的关联性。【**结果**】 粉虱皿状孔形态在亚科、族和属级分类阶元间存在显著分化，而属内、种内皿状孔核心形态特征高度保守；粉虱 1-4 龄若虫皿状孔结构同源、性状稳定，可用于粉虱若虫的精准鉴定；基于皿状孔形态的聚类结果与线粒体基因组构建的分子系统发育树拓扑结构高度一致，该性状携带稳定可靠的系统发育信号，属于典型的系统发育保守性性状。【**结论**】 皿状孔可作为粉虱种类鉴定与系统发育重建的核心形态特征。研究结果可为粉虱分类修订、不同龄期若虫的精准鉴定及形态性状的适应演化机制的深入研究提供新思路、新技术。

关键词 粉虱科；皿状孔；形态特征；分类鉴定；系统发育

The value of vasiform orifice morphology in the taxonomy and phylogeny of whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae)

LIU Jia-Lei** BAI Run-E*** FENG Xiao-Qing LI Jia-Guo YAN Feng-Ming

(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China)

Abstract **[Aim]** To elucidate the taxonomic and phylogenetic value of vasiform orifice morphology in the Aleyrodidae. **[Methods]** A total of 36 species representing 22 genera and 2 subfamilies, collected from various regions across China, were examined. The morphology and ultrastructure of the vasiform orifice were documented using digital super-depth-of-field microscopy and scanning electron microscopy (SEM). Concurrently, the sequences of 13 protein-coding genes and 2 ribosomal RNA genes from the mitochondrial genome were analyzed to systematically explore the morphological diversity of the vasiform orifice and the consistency of this with phylogenetic relationships. **[Results]** Although its core morphological features remain highly conserved within genera and species, significant morphological differentiation of the vasiform orifice was apparent at the subfamily, tribal, and generic levels. The structure of the vasiform orifice is homologous and stable in 1st to 4th instar nymphs, rendering it a reliable characteristic for the accurate identification of immature whiteflies. Furthermore, clustering results based on vasiform orifice morphology are largely congruent with the topological structure of the molecular phylogenetic tree constructed using mitochondrial genomic data, indicating that this character carries a robust and stable phylogenetic signal and qualifies as a typical phylogenetically conservative trait. **[Conclusion]** The vasiform orifice is a key, diagnostic, morphological character for species identification and phylogenetic reconstruction in the Aleyrodidae. Our findings provide novel perspectives and technical approaches for taxonomic revision, accurate identification of different instars, and further investigation into the adaptive evolutionary mechanisms of morphological traits, in whiteflies.

Key words Aleyrodidae; vasiform orifice; morphological characteristics; taxonomic identification; phylogeny

---

*资助项目 Supported projects：河南省科技研发计划联合基金（242103810009）；河南省高等学校重点项目（20A210021）

**第一作者 First author，E-mail：1594495679@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：yxbre@163.com

收稿日期 Received：2026-06-20；接受日期 Accepted：2026-07-24

半翅目 Hemiptera 粉虱科 Aleyrodidae 昆虫是全球范围内极具危害性的重要农业害虫。目前，全世界已记述粉虱种类约 1 600 种（Martin and Mound，2007；Evans，2008；Dubey *et al.*，2009；Dubey and Ko，2012；Dubey and Singh，2021），其中我国记述 250 余种（王吉锐，2015；Wang and Du，2016；闫凤鸣和白润娥，2017；Wang *et al.*，2020，2021；刘佳磊，2023；Lin *et al.*，2024，2026；Lin and Wang，2026）。粉虱科昆虫的分类鉴定具有鲜明的类群特异性：在科和亚科水平，主要依据成虫的形态特征；在族、属和种的水平则以第 4 龄若虫[因粉虱为过渐变态，第 4 龄若虫称为伪蛹（Puparia），在粉虱分类上使用的是伪蛹的外部形态特征，因而又称为蛹壳（Pupal case）]的特征作为核心依据（图 1：A，B），这是粉虱分类的特殊之处（闫凤鸣，1987）。伪蛹的整体形状、大小、体色，以及其蜕裂缝、边缘、气门、刚毛、背刺、瘤突、乳突、背盘孔等特征，均是粉虱属级与种级分类的关键形态指标，其中皿状孔的形态特征尤为重要。然而，随着粉虱种类的增加，粉虱科的分类面临诸多挑战，包括超过半数的属级阶元未能归入合适的族中，以及不少新属仅依赖于有限的形态特征而被建立（Manzari and Quicke，2006）。因此，急需要通过系统分析粉虱科的系统发生关系，对粉虱科的分类特征进行评估。

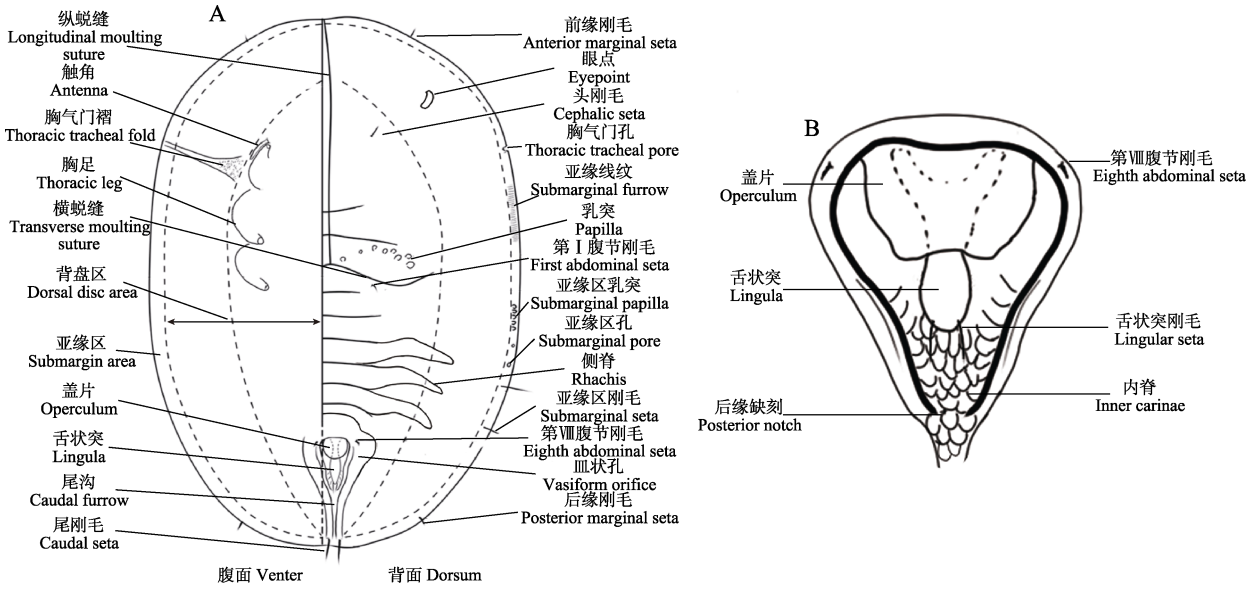

图 1　粉虱伪蛹（A）和皿状孔（B）形态特征模式图

Fig. 1　Schematic diagram of morphological characters in puparia (A) and vasiform orifice (B) of whiteflies

皿状孔（Vasiform orifice）是粉虱科昆虫特有的高度特化排泄结构，由肛门（Anus）、舌状突（Lingula）和盖片（Operculum）三部分组成，主要行使蜜露排泄功能，该结构存在于粉虱的若虫和成虫阶段（David，2012）。肛门开口于盖片下方、舌状突基部，盖片和舌状突协同调控蜜露的排出。常用于分类鉴定的皿状孔特征包括：整体形状、大小，隆起或凹陷；盖片的形状，覆盖孔的面积；舌状突隐藏程度、外露部分形状，末端刚毛有无及是否伸出皿状孔等。自 20 世纪 30 年代开始，粉虱伪蛹的皿状孔便被作为粉虱分类的核心依据（Dozier，1934；David，1972），现有研究证实，皿状孔不仅是粉虱族级划分的重要依据，也是属、种鉴定的首选形态特征，该结构形态稳定性强、属间辨识度高（Dozier，1934；David，1972；Guimarães，1996；Suh and Hodges，2008；闫凤鸣和白润娥，2017）。目前国内皿状孔的相关研究多聚焦于单一物种或近缘类群的皿状孔形态鉴定（宋早芹等，2011；王联德等，2024），但针对不同虫态下皿状孔的形态稳定性、

整体形态多样性格局的系统性研究仍较为零散。与此同时，皿状孔作为兼具形态与生理功能的特化结构，其形态变异与地理气候、寄主植物之间的协同演化关系，以及形态演化是否独立于物种系统发育谱系等科学问题，目前仍缺乏定量解析。

随着分子生物学技术的发展，分子序列数据已广泛应用于粉虱的物种快速鉴定以及高阶元分类体系的厘定。目前在粉虱科的研究中，线粒体细胞色素氧化酶Ⅰ基因（*mtCO Ⅰ*）已被广泛应用于近缘物种的分化及隐存种的区分（Calvert *et al.*，2001；史香苹，2012；朱文静和符悦冠，2013；李小凤，2014），并用于分析种群的遗传分化（胡雅辉等，2012）。然而，相较于仅依赖单一分子标记所提供的有限系统发育信号，基因组水平的分子数据（如线粒体基因组）能够提供更丰富的变异位点，从而更稳健地解析粉虱各亚科、族和属间的深层系统发育关系。Kumar 等（2022）和 Ghosh 等（2024）利用 18 个粉虱科物种的线粒体基因组重建了系统发育关系，但并没有解释清楚粉虱亚科内部各类群之间的关系。

本研究以我国 2 亚科 22 属 36 种代表性粉虱为试验材料，整合形态学、扫描电镜超微观察与基于线粒体基因组的分子系统学方法，开展皿状孔形态分化规律、分类学价值以及系统发育研究。通过整合形态和分子数据，解析皿状孔形态的系统发育信号。研究结果能够为粉虱科的系统学研究提供理论基础，还可为皿状孔的形态演化级环境适应研究提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

本研究所用标本材料均为作者在 2024-2025 年于河南、海南、广西、云南、陕西、重庆等省（直辖市、自治区）采集（表 1），保存于河南农业大学化学生态实验室。选取复孔粉虱亚科 Aleurodicinae 3 属 3 种、粉虱亚科 Aleyrodinae 19 属 33 种粉虱的皿状孔作为研究对象。

表 1　粉虱标本信息一览表

Table 1　List of whitefly specimen information

亚科 Subfamily	物种 Species	寄主 Host plant	采集地 Locality	采集日期（年-月-日） Collection date (year-month-day)	采集人 Collector
复孔粉虱亚科 Aleurodicinae	螺旋粉虱 *Aleurodicus dispersus*	木槿 *Hibiscus syriacus*	海南五指山 Wuzhishan, Hainan	2024-02-07	刘佳磊
	米内巢粉虱 *Paraleyrodes minei*	海滨木巴戟 *Morinda citrifolia*	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan	2025-05-09	刘佳磊
	樟盘粉虱 *Palaealeurodicus machili*	围涎树 *Archidendron clypearia*	海南乐东 Ledong, Hainan	2024-07-17	刘佳磊
粉虱亚科 Aleyrodinae	黑刺粉虱 *Aleurocanthus spiniferus*	樟 *Camphora officinarum*	河南郑州 Zhengzhou, Henan	2025-03-21	刘佳磊
	银柴棒粉虱 *Aleuroclava aporosae*	狗骨柴 *Diplospora dubia*	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan	2025-07-31	刘佳磊
	榕树棒粉虱 *Aleuroclava ficicola*	土牛膝 *Achyranthes aspera*	贵州剑河 Jianhe, Guizhou	2024-07-28	刘佳磊
	归亚棒粉虱 *Aleuroclava guyavae*	牡荆 *Vitex negundo* var. *cannabifolia*	贵州剑河 Jianhe, Guizhou	2024-07-28	刘佳磊

续表 1 (Table 1 continued)

亚科 Subfamily	物种 Species	寄主 Host plant	采集地 Locality	采集日期 （年-月-日） Collection date (year-month-day)	采集人 Collector
粉虱亚科 Aleyrodinae	印度棒粉虱 *Aleuroclava indicus*	大果榕 *Ficus auriculata*	海南鹦哥岭 Yinggeling, Hainan	2024-07-11	刘佳磊
	野牡丹棒粉虱 *Aleuroclava melastomae*	紫玉兰 *Yulania liliiflora*	江西上饶 Shangrao, Jiangxi	2024-07-27	刘佳磊
	尖叶槭粉虱 *Aleuroclava meliosmae*	樟 *Camphora officinarum*	河南郑州 Zhengzhou, Henan	2025-09-29	刘佳磊
	山龙眼棒粉虱 *Aleuroclava murrayae*	罗伞树 *Ardisia quinquegona*	海南昌江 Changjiang, Hainan	2024-07-14	刘佳磊
	番石榴棒粉虱 *Aleuroclava psidii*	天竺桂 *Cinnamomum japonicum*	广东韶关 Shaoguan, Guangdong	2022-07-06	刘佳磊、王世伟
	珊瑚棒粉虱 *Aleuroclava aucubae*	棣棠花 *Kerria japonica*	陕西杨凌 Yangling, Shaanxi	2024-06-20	刘佳磊、赵泽坤
	橘绵粉虱 *Aleurothrixus floccosus*	假连翘 *Duranta repens*	云南玉溪 Yuxi, Yunnan	2024-08-08	刘佳磊
	番荔枝颈粉虱 *Aleurotrachelus anonae*	水蜡树 *Ligustrum obtusifolium*	海南三亚 Sanya, Hainan	2025-02-27	闫凤鸣、刘佳磊
	马氏粉虱 *Aleurolobus marlatti*	大花紫薇 *Lagerstroemia speciosa*	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan	2025-05-09	刘佳磊
	树粉虱未定名种 *Apobemisia* sp.	构 *Broussonetia papyrifera*	贵州遵义 Zunyi, Guizhou	2024-07-31	刘佳磊
	金银花粉虱 *Aleyrodes lonicerae*	假连翘 *Duranta repens*	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan	2025-05-25	刘佳磊
	台湾小粉虱 *Bemisia formosana*	水稻 *Oryza sativa*	广东 Guangdong	2022-09-02	-
	姬粉虱 *Bemisia giffardi*	柑橘 *Citrus reticulata*	浙江嘉兴 Jiaxing, Zhejiang	2025-07-15	白润娥
	绣线菊小粉虱 *Bemisia spiraeae*	粉花绣线菊 *Spiraea japonica*	河南郑州 Zhengzhou, Henan	2024-06-06	刘佳磊
	山漆茎唇粉虱 *Bemisia breyniae*	槐 *Styphnolobium japonicum*	海南三亚 Sanya, Hainan	2025-01-10	白润娥
	烟粉虱 *Bemisia tabaci*	棉花 *Gossypium hirsutum*	海南三亚 Sanya, Hainan	2025-02-26	闫凤鸣、刘佳磊
	平背粉虱未定名种 *Crenidorsum* sp.	-	广西防城港 Fangchenggang, Guangxi	2025-06-11	刘佳磊

续表 1 (Table 1 continued)

亚科 Subfamily	物种 Species	寄主 Host plant	采集地 Locality	采集日期 （年-月-日） Collection date (year-month-day)	采集人 Collector
粉虱亚科 Aleyrodinae	橘绿粉虱 *Dialeurodes citri*	红叶石楠 *Photinia ×fraseri*	河南新密 Xinmi, Henan	2025-04-19	刘佳磊、 赵泽坤
	环刺大孔粉虱 *Dialeuropora decempuncta*	杧果 *Mangifera indica*	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan	2025-06-02	白润娥、 王雨涵
	石楠大孔粉虱 *Dialeuropora photiniana*	石楠 *Photinia serratifolia*	河南郑州 Zhengzhou, Henan	2022-07-10	刘佳磊
	Dialeurolobus sp.	木瓜海棠 *Chaenomeles cathayensis*	河南郑州 Zhengzhou, Henan	2024-09-08	刘佳磊
	巨粉虱未定名种 *Gigaleurodes* sp.	山龙眼 *Helicia formosana*	广西南宁 Nanning, Guangxi	2025-06-19	刘佳磊
	印度粉虱 *Indoaleyrodes laos*	杨梅 *Morella rubra*	云南昆明 Kunming, Yunnan	2023-08-26	刘佳磊、 史保争
	桑粉虱 *Pealius mori*	四蕊朴 *Celtis tetrandra*	云南玉溪 Yuxi, Yunnan	2024-08-08	刘佳磊
	皮粉虱未定名种 *Pealius* sp.	波罗蜜 *Artocarpus heterophyllus*	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan	2025-06-04	刘佳磊
	纹粉虱未定名种 *Rusostigma* sp.	蒲桃 *Syzygium jambos*	海南尖峰岭 Jianfengling, Hainan	2024-07-16	刘佳磊
	木槿辛氏粉虱 *Singhius hibisci*	黄牛木 *Cratoxylum cochinchinense*	海南昌江 Changjiang, Hainan	2024-07-14	刘佳磊
	石榴虹管粉虱 *Siphoninus phillyreae*	石榴 *Punica granatum*	上海 Shanghai	2013-07-31	白润娥
	温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum*	海州常山 *Clerodendrum trichotomum*	云南大理 Dali, Yunnan	2024-08-12	刘佳磊

1.2　形态与超微结构观察

参照王吉锐（2015）、刘佳磊（2023）方法制作粉虱伪蛹玻片标本。使用 VHX-600 超景深显微镜（基恩士（中国）有限公司）观察拍摄，记录皿状孔整体形状、尺寸、隆起/凹陷状态、盖片轮廓、舌状突形态、外露程度等指标。粉虱若虫各龄期的皿状孔超微特征获取参照刘佳磊（2023）方法制备样本，利用 S-3400NⅡ扫描电子显微镜（日立高新技术公司，日本）拍摄。

1.3　系统发育分析

系统发育分析的序列数据均下载自 NCBI GenBank 数据库（表 2）。基于线粒体基因组序列，使用 Phylosuite v2.0（Zhang *et al.*，2020）软件提取 13 个蛋白质编码基因（Protein-coding genes，PCGs）和 2 个核糖体 RNA（rRNA）基因序列。采用 MACSE（Ranwez *et al.*，2018）

表 2 本研究所用线粒体基因组序列的 GenBank 登录号及相关信息

Table 2 GenBank accession numbers and related information of mitochondrial genome sequences used in this study

亚科 Subfamily	属 Genus	物种 Species	全长（bp） Full length (bp)	登录号 GenBank accession number
斑木虱科 Aphalaridae	隆脉木虱属 *Agonoscena*	开心果木虱 *Agonoscena pistaciae*	15 346	MT576697.1
木虱科 Triozidae	个木虱属 *Trioza*	柑个木虱 *Trioza erytreae*	15 096	PQ167386.1
复孔粉虱亚科 Aleurodicinae	复孔粉虱属 *Aleurodicus*	大粉虱 *Aleurodicus dugesii*	15 723	NC005939.1
	复孔粉虱属 *Aleurodicus*	褶皱复孔粉虱 *Aleurodicus rugioperculatus*	15 060	NC082097.1
	巢粉虱属 *Paraleyrodes*	米内巢粉虱 *Paraleyrodes minei*	18 774	PP727237.1
粉虱亚科 Aleyrodinae	刺粉虱属 *Aleurocanthus*	茶黑刺粉虱 *Aleurocanthus camelliae*	15 188	KU761949.1
	刺粉虱属 *Aleurocanthus*	黑刺粉虱 *Aleurocanthus spiniferus*	15 220	NC029155.1
	被粉虱属 *Aleurochiton*	枫粉虱 *Aleurochiton aceris*	15 388	AY572538.1
	棒粉虱属 *Aleuroclava*	流苏子棒粉虱 *Aleuroclava thysanospermi*	14 866	PP883193.1
	三叶粉虱属 *Aleurolobus*	葡萄三叶粉虱 *Aleurolobus taonabae*	15 021	PQ182674.1
	扁粉虱属 *Aleuroplatus*	梳扁粉虱 *Aleuroplatus pectiniferus*	14 910	PQ179550.1
	粉虱属 *Aleyrodes*	欧洲甘蓝粉虱 *Aleyrodes proletella*	14 620	PQ041299.1
	粉虱属 *Aleyrodes*	酢浆草粉虱 *Aleyrodes shizuokensis*	16 687	NC056299.1
	小粉虱属 *Bemisia*	非洲小粉虱 *Bemisia afer*	14 968	NC024056.1
	小粉虱属 *Bemisia*	一点红粉虱 *Bemisia emiliae*	15 515	KX714967.1
	小粉虱属 *Bemisia*	姬粉虱 *Bemisia giffardi*	14 743	PQ246696.1
	小粉虱属 *Bemisia*	烟粉虱 *Bemisia tabaci*	15 322	NC006279.1
	平背粉虱属 *Crenidorsum*	平背粉虱属未定名种 *Crenidorsum* sp.	15 344	OM022100.1
	平背粉虱属 *Crenidorsum*	柿平背粉虱 *Crenidorsum turpiniae*	15 427	NC050930.1
	裸粉虱属 *Dialeurodes*	橘绿粉虱 *Dialeurodes citri*	15 958	PQ249634.1
	大孔粉虱属 *Dialeuropora*	大孔粉虱属未定名种 *Dialeuropora* sp.	15 173	PQ342006.1

续表 2 (Table 2 continued)

亚科 Subfamily	属 Genus	物种 Species	全长（bp） Full length (bp)	登录号 GenBank accession number
粉虱亚科 Aleyrodinae	新马粉虱属 *Neomaskellia*	须芒草新马粉虱 *Neomaskellia andropogonis*	14 496	AY572539.1
	皮粉虱属 *Pealius*	润楠皮粉虱 *Pealius machili*	15 736	NC060433.1
	皮粉虱属 *Pealius*	桑粉虱 *Pealius mori*	15 654	NC085166.1
	四粉虱属 *Tetraleurodes*	刺桐粉虱 *Tetraleurodes acaciae*	15 080	NC006292.1
	蜡粉虱属 *Trialeurodes*	温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum*	18 414	NC006280.1
	大卫粉虱属 *Vasdavidius*	聚集粉虱 *Vasdavidius concursus*	11 773	AY648941.2

对 PCGs 进行核苷酸序列比对（依据氨基酸序列指导比对，以保持密码子读码框完整性），采用 MUSCLE v3.8（Edgar，2004）对 rRNA 基因序列进行比对。比对后，手动剔除 Gap 比例> 50% 的模糊比对位点。最后，将处理后的各基因序列串联成总长为 11 754 bp 的联合矩阵（13 PCGs + 2 rRNAs）。

系统发育树的构建在 Galaxy 分析平台（Price *et al.*，2024）上的 IQ-TREE 软件中完成（Nguyen *et al.*，2015；Kalyaanamoorthy *et al.*，2017），分析时提供了各基因的分区位置信息，超快自举（Ultrafast bootstrap）重复次数设置为 10 000 次。最终将获得的共识树导入 iTOL（Letunic and Bork，2019）进行可视化与绘图。

2　结果与分析

2.1　粉虱“伪蛹”皿状孔形态多样性

粉虱皿状孔整体形态有圆形、椭圆形、横椭圆形、三角形、心形、近方形、矩形、近梯形等；盖片位于皿状孔顶端，形状有圆形、长方形、半圆形、梯形、三角形等，覆盖皿状孔，或者覆盖孔的 1/3-2/3；舌状突位于盖片和皿状孔之间，伸出盖片，或者隐藏于盖片下，舌状突形态变异丰富，舌状突顶端有刚毛（图 2：A-X）

复孔粉虱亚科 Aleurodicinae 的 3 个种皿状孔整体偏大，心形到亚圆形，末端无缺刻，舌状突长，伸出皿状孔外，末端着生 2 对长刚毛（图 2：A-C）。

我国记述的种类大部分属于粉虱亚科 Aleyrodinae，该亚科皿状孔整体中小型，轮廓以心形、椭圆形、近圆形、三角形为主；盖片发达，多为半圆形、亚圆形，覆盖皿状孔 1/2-2/3 区域；舌状突短粗，多数完全隐藏于孔内，末端具有 1 对刚毛（图 2：D-X）。其中蜡粉虱属 *Trialeurodes* 皿状孔为典型心形，盖片覆盖孔的一半，舌状突呈三叶草状（图 2：D）。印度粉虱属 *Indoaleyrodes* 皿状孔为三角形，盖片覆盖孔的一半，舌状突外露，中后部着生一对乳突（图 2：F）。棒粉虱属 *Aleuroclava* 和裸粉虱属 *Dialeurodes* 皿状孔心型到近圆形，盖片几乎覆盖整个孔，舌状突隐藏（图 2：G，J）。皮粉虱属 *Pealius* 皿状孔位于布满横脊的凹陷内，亚梯形，舌状突顶端外露（图 2：M，N）。刺粉虱属 *Aleurocanthus* 和颈粉虱 *Aleurotrachelus* 属皿状孔近圆形，盖片几乎覆盖整个孔，舌状突隐藏（图 2：Q，S）。三叶粉虱属 *Aleurolobus* 和小粉虱属 *Bemisia* 皿状孔都为三角形，但三叶粉虱属盖片三角形，覆盖整个孔，舌状突隐藏（图 2：V），而小粉虱属盖片心型，舌状突外露（图 2：W）。

图 2　代表性粉虱种类皿状孔形态

Fig. 2　Morphology of vasiform orifices in representative whitefly species

A. 螺旋粉虱 *Aleurodicus dispersus*；B. 米内巢粉虱 *Paraleyrodes minei*；C. *Palaealeurodicus machili*；D. 温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum*；E. 金银花粉虱 *Aleyrodes lonicerae*；F. 印度粉虱 *Indoaleyrodes laos*；G. 橘绿粉虱 *Dialeurodes citri*；H. 环刺大孔粉虱 *Dialeuropora decempuncta*；I. *Gigaleurodes* sp.；J. 珊瑚棒粉虱 *Aleuroclava aucubae*；K. 纹粉虱属未定名种 *Rusostigma* sp.；L. 木槿辛氏粉虱 *Singhius hibisci*；M. 桑粉虱 *Pealius mori*；N. 皮粉虱属未定名种 *Pealius* sp.；O. 树粉虱属未定名种 *Apobemisia* sp.；P. 石榴虹管粉虱 *Siphoninus phillyreae*；Q. 黑刺粉虱 *Aleurocanthus spiniferus*；R. 平背粉虱属未定名种 *Crenidorsum* sp.；S. 番荔枝颈粉虱 *Aleurotrachelus anonae*；T. 橘绵粉虱 *Aleurothrixus floccosus*；U. 平背三叶粉虱属未定名种 *Dialeurolobus* sp.；V. 马氏粉虱 *Aleurolobus marlatti*；W. 烟粉虱 *Bemisia tabaci*；X. 山漆茎唇粉虱 *Bemisia breyniae*.

2.2　粉虱伪蛹皿状孔在属级阶元的保守性

皿状孔形态在属内相对保守稳定。小粉虱属的皿状孔均为长三角形，具内齿，末端有缺刻；盖片均为亚圆形或扁心形，覆盖不足孔的一半；舌状突外露，但不超过孔的末端，均为匙状或铲状。姬粉虱 *Bemisia giffardi* 皿状孔的侧缘显著增厚，这在该属中是比较特殊的（图 3：A-D）。棒粉虱属皿状孔均为心形或亚圆形，末端有缺刻；盖片均为心形，几乎覆盖整个孔；舌状突隐藏。大多数种皿状孔前缘有增厚，但在归亚棒粉虱 *Aleuroclava guyavae* 中前缘增厚发育不完全（图 4：A-H）。

2.3　粉虱若虫不同发育历期皿状孔形态特征

黑刺粉虱 *Aleurocanthus spiniferus* 皿状孔的各个阶段形状均为近圆形（图 5：A-D），末端无缺刻；盖片几乎覆盖整个孔，末端区域着生绒毛；舌状突隐藏。

平背三叶粉虱未定名种 *Dialeurolobus* sp.的皿状孔 1 龄时为亚梯形，其余各阶段为三角形（图 5：E-H），各阶段末端缺刻明显；盖片由 1 龄覆盖约孔的 2/3，到 4 龄的覆盖整个孔；舌状突在 1 龄和 2 龄阶段，末端外露，3 龄和 4 龄舌状突隐藏。

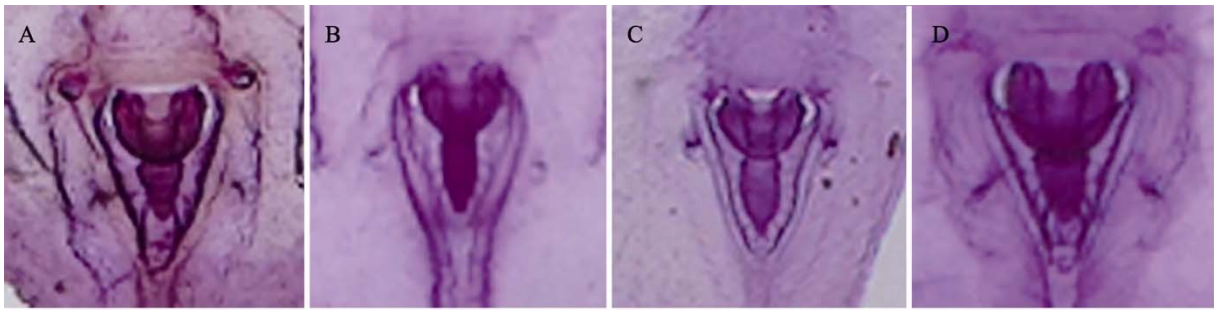

图 3　小粉虱属 *Bemisia* 不同种皿状孔形态

Fig. 3　Morphology of vasiform orifices of different species in *Bemisia*

A. 台湾小粉虱 *Bemisia formosana*；B. 姬粉虱 *Bemisia giffardi*；
C. 绣线菊小粉虱 *Bemisia spiraeae*；D. 烟粉虱 *Bemisia tabaci*.

图 4　棒粉虱属 *Aleuroclava* 不同种皿状孔形态

Fig. 4　Morphology of vasiform orifices of different species in *Aleuroclava*

A. 银柴棒粉虱 *Aleuroclava aporosae*；B. 榕树棒粉虱 *Aleuroclava ficicola*；
C. 归亚棒粉虱 *Aleuroclava guyavae*；D. 印度棒粉虱 *Aleuroclava indicus*；
E. 野牡丹棒粉虱 *Aleuroclava melastomae*；F. 尖叶槭粉虱 *Aleuroclava meliosmae*；
G. 山龙眼棒粉虱 *Aleuroclava murrayae*；H. 番石榴棒粉虱 *Aleuroclava psidii*.

橘绿粉虱 *Dialeurodes citri* 皿状孔的各个阶段形状均为心形（图 5：I-L），除 1 龄外，其余各阶段末端均有缺刻；盖片几乎覆盖整个孔；舌状突隐藏。

石楠大孔粉虱 *Dialeuropora photiniana* 皿状孔的各个阶段形状均为心形（图 5：M-P），1 龄和 2 龄若虫末端无缺刻，3 龄和 4 龄末端缺刻明显；盖片几乎覆盖整个孔；舌状突外露（图 5：N），且从 1 龄的棒状发育成 4 龄的十字状。

1-4 龄若虫皿状孔形态结果显示，1-3 龄若虫皿状孔初步形成，整体形态与本物种伪蛹保持同源，但结构未完全特化，舌状突短小、部分个体舌状突刚毛尚未发育，可依靠其形态完成属级鉴定，种级鉴定难度较大；第 4 龄伪蛹皿状孔发育至最完全状态，特征稳定且辨识度最高，是传统分类的首选特征。

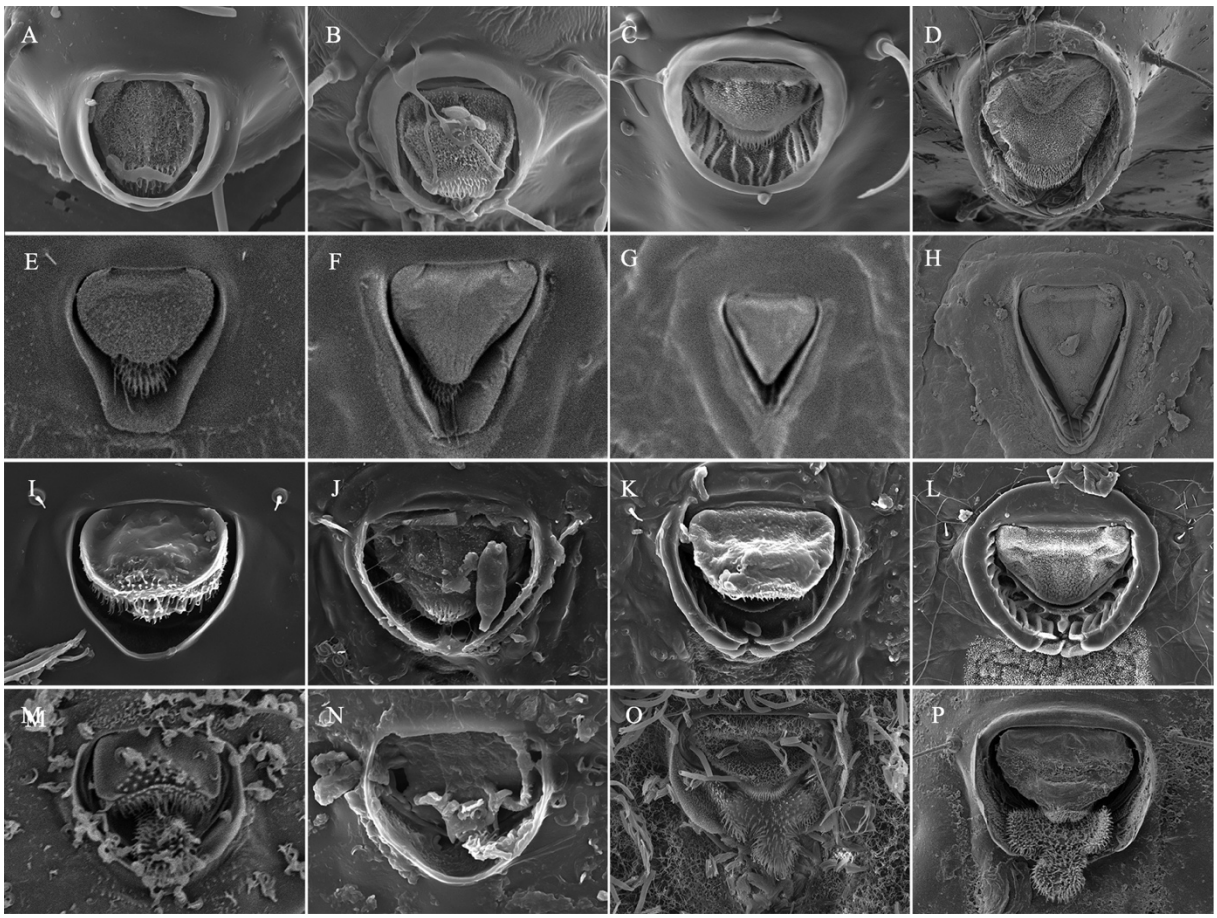

图 5　4 种粉虱 1-4 龄若虫皿状孔形态

Fig. 5　Morphology of vasiform orifices in the 1st to 4th instar nymphs of four whitefly species

A-D. 黑刺粉虱 1-4 龄若虫；E-H. 平背三叶粉虱未定名种 1-4 龄若虫；
I-L. 橘绿粉虱 1-4 龄若虫；M-P. 石楠大孔粉虱 1-4 龄若虫。
A-D. *Aleurocanthus spiniferus* 1st-4th instar nymphs; E-H. *Dialeurolobus* sp. 1st-4th instar nymphs; I-L. *Dialeurodes citri* 1st-4th instar nymphs; M-P. *Dialeuropora photiniana* 1st-4th instar nymphs.

2.4　基于线粒体基因组的粉虱科系统发育构建

基于 27 个线粒体基因组数据构建的系统发育树（图 6）。以木虱总科 Psylloidea 的 2 个种为外群，粉虱总科 Aleyrodoidea 构成一个单系分支，自举支持率（Bootstrap support，BS）为 100%。在粉虱总科内部，复孔粉虱亚科 Aleurodicinae 位于基部，与其余所有粉虱亚科 Aleyrodinae 物种构成姐妹群（BS = 100%）。

所有粉虱亚科物种形成一个高支持率分支（BS = 100%），内部进一步分为两大支及若干亚支。分支Ⅰ（BS = 94%）包含 *Trialeurodes vaporariorum* 及其姐妹支（BS = 93%），该姐妹支由两个子分支组成：子分支Ⅰ中 *Aleyrodes proletella* 与 *Aleyrodes shizuokensis* 构成支持率 100% 的姐妹种，子分支 2 中 *Aleuroclava thysanospermi* 与（*Dialeurodes citri* + *Dialeuropora* sp.）构成的分支（BS = 100%）以 99%的支持率聚在一起。分支Ⅱ（BS = 100%）包含其余粉虱亚科物种，内部分为 3 个高支持率亚支。*Neomaskellia andropogonis* 与 *Vasdavidius concursus* 形成的分支（BS = 100%）与（*Aleurochiton aceris* + *Pealius* 属分支）互为姐妹群；其中皮粉虱属分支由 *Pealius machili* 与 *Pealius mori* 构成（BS = 100%）；亚支Ⅱb（BS = 100%）中，*Aleurolobus taonabae* 与 *Bemisia* 属分支构成姐妹群，小粉虱属内 *Bemisia emiliae* 与

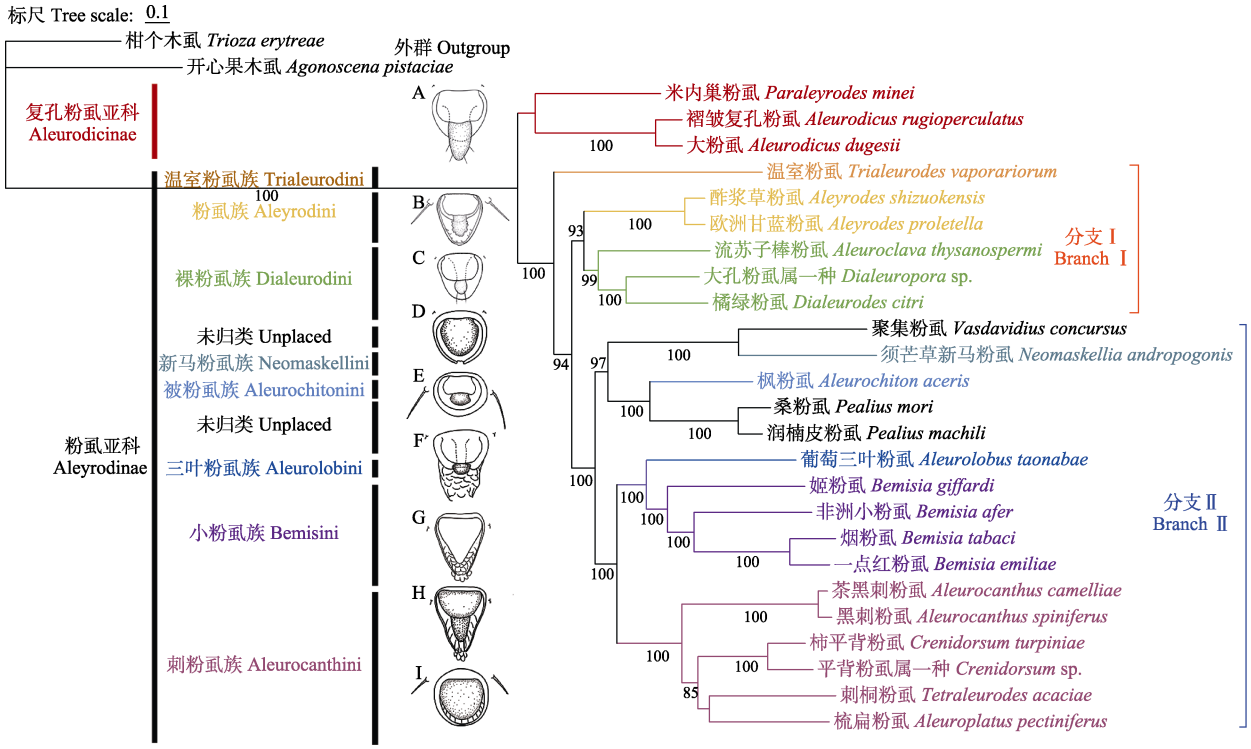

图 6　基于线粒体基因组 13 PCGs 和 2 rRNA 序列构建的最大似然系统发育树

Fig. 6　Maximum-likelihood phylogenetic tree based on sequences of 13 protein-coding genes (PCGs) and two rRNA genes from mitochondrial genomes

A. 复孔粉虱亚科 Aleurodicinae；B. 蜡粉虱族 Trialeurodini；C. 粉虱族 Aleyrodini；D. 裸粉虱族 Dialeurodini；E. 新马粉虱族 Neomaskellini；F. 被粉虱族 Aleurochitonini；G. 三叶粉虱族 Aleurolobini；H. 小粉虱族 Bemisini；I. 刺粉虱族 Aleurocanthini.

分支上的数字表示自举支持率（Bootstrap support，BS），仅显示 BS ≥ 60%的节点；标尺代表每个位点的替代数（或遗传距离）；木虱总科（Psylloidea）作为外群。

Bootstrap support (BS) values are shown on branches; only nodes with BS ≥ 60% are displayed. The scale bar indicates the number of substitutions per site (or genetic distance). Psylloidea is used as the outgroup.

Bemisia tabaci 为姐妹种（BS = 100%），二者再与 *Bemisia afer* 形成分支（BS = 100%），最后与 *Bemisia giffardi* 聚在一起（BS = 100%）；亚支 IIc（BS = 100%）中，*Aleurocanthus camelliae* 与 *Aleurocanthus spiniferus* 构成姐妹种（BS = 100%），并依次与（*Crenidorsum turpiniae*+*Crenidorsum* sp.）和（*Aleuroplatus pectiniferus* + *Tetraleurodes acaciae*）相聚（BS = 85%）。

3　结论与讨论

本研究发现，复孔粉虱亚科皿状孔整体偏大，舌状突长且伸出皿状孔，末端具 2 对刚毛，形态特化程度高，与粉虱亚科区分显著，可作为亚科划分的核心形态依据，进一步验证了之前研究结果（Dozier，1934；David and Dubey，2008）。族级水平上，皿状孔、盖片和舌状突三大核心结构的形状表现出极强的保守性，族间分化界限清晰，依据皿状孔可准确区分不同族级粉虱。同族内不同属的物种，皿状孔特征基本一致，仅皿状孔长宽比、大小、边缘细齿等量化指标存在小幅波动。粉虱各龄期若虫皿状孔结构相对稳定，可作为族级和属级阶元鉴定特征，低龄（1-3 龄）若虫皿状孔发育不完全，可作为种内若虫的精准鉴定。

本研究系统发育结果与现行的族级分类体系基本吻合，一些类群仍存在疑问。*Neo.*

andropogonis 与 *Vas. concursus* 聚为一支，而在之前的研究中 *Vasdavidius* 不包括在 Neomaskellini 中，并且与 *Neomaskellia* 距离较远（Manzari and Quicke，2006）。*Aleurochiton aceris* 与 *Pealius* 属的 2 个种聚为一支，*Pealius* 属被 David（1990）归入 Bemisini 族中，但在本研究中，*Pealius* 与 *Bemisini* 亲缘关系较远。Santos-Garcia 等（2020），依据内共生菌 *Portiera* 的多基因序列基因重建了部分粉虱类群的系统发育，并将 Bemisini 并入 Aleurolobini 中，与本研究的结果相似，然而 Andrianto 和 Kasai（2023）对此分类处理保持谨慎态度。

在粉虱亚科 Aleyrodinae 中，皿状孔的形态表现出高度多样性。通过将这些形态性状映射到系统发育树上，我们发现它们之间存在很强的相关性。如裸粉虱族 Dialeurodini 分支中，裸粉虱属 *Dialeurodes*、棒粉虱属 *Aleuroclava* 和复孔粉虱属 *Dialeuropora* 的皿状孔均为心形，末端缺刻，并且盖片几乎覆盖整个孔（图 6：D）；被粉虱族 Aleurochitonini 的 *Aleurochiton aceris* 与皮粉虱属 2 个种的一支，其皿状孔都具有开阔的后缘缺刻，后缘外布满横脊，舌状突末端特化（图 6：F）；小粉虱族 Bemisini 和三叶粉虱族 Aleurolobini 的皿状孔均为三角形，然而小粉虱族的舌状突外露，而在三叶粉虱族中舌状突通常隐藏，因此是否将小粉虱属并入三叶粉虱族还有待验证（图 6：G，H）；刺粉虱族 Aleurocanthini 分支中，刺粉虱属 *Aleurocanthus*，平背粉虱属 *Crenidorsum*，四粉虱属 *Tetraleurodes* 和扁粉虱属 *Aleuroplatus* 的皿状孔均为圆形，隆起，末端无缺刻，盖片几乎覆盖整个孔，舌状突隐藏（图 6：I）。

然而，皿状孔形态特征在分子系统发育树上承载的系统发育信号强度如何，其中哪些属于保守祖征，哪些是推动类群分化衍生的关键创新性状？皿状孔的形态变异（如大小、形状复杂度）与地理分布区的气候因子（如温度、降水季节性波动等）是否存在显著关联？如何整合皿状孔的演化发育信息，为粉虱科（特别是中国区系中）存在分类争议的高阶元（如族、属）的界定与修订提供坚实的形态学证据和演化解释？从分子层面以及皿状孔超微结构分化方面，解析其适应性演化机制，这将是未来粉虱科昆虫分类与演化研究的需要关注的核心内容。

参考文献 (References)

Andrianto E, Kasai A, 2023. Taxonomic revision of tribe Aleurocanthini Takahashi 1954 stat. rev. using consortium gene analysis (mito-nuclear-primary endosymbiont) with the first evidence for mitochondrial recombination in whitefly (Hemiptera: Aleyrodidae). *Diversity*, 15(1): 80.

Calvert LA, Cuervo M, Arroyave JA, Constantino LM, Bellotti A, Frohlich D, 2001. Morphological and mitochondrial DNA marker analyses of whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) colonizing cassava and beans in Colombia. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(4): 512–519.

David BV, 1972. Two new species of *Odontaleyrodes* Takahashi (Homoptera: Aleyrodidae) from India. *Oriental Insects*, 6(3): 309–312.

David BV, 1990. Key to tribes of whiteflies (Aleyrodidae: Homoptera) of India. *Journal of Insect Science*, 3(1): 13–17.

David BV, Dubey AK, 2008. Aleyrodid (Hemiptera: Aleyrodidae) fauna of Sri Lanka with description of a new species. *Oriental Insects*, 42(1): 349–358.

Dozier HL, 1934. Descriptions of new genera and species of African Aleyrodidae. *Annals and Magazine of Natural History*, 14(80): 184–192.

David BV, 2012. The Whiteflies or Mealywing Bug: Biology, Host Specificity and Management. Lambert Academic Publishing. 1–287.

Dubey AK, Ko CC, 2012. Sexual dimorphism among species of *Aleurocanthus* Quaintance and Baker (Hemiptera: Aleyrodidae) in Taiwan, with one new species and an identification key. *Zootaxa*, 3177(1): 1–23.

Dubey AK, Ko CC, David BV, 2009. The genus *Lipaleyrodes* Takahashi, a junior synonym of *Bemisia* Quaintance and Baker (Hemiptera: Aleyrodidae): A revision based on morphology. *Zoological Studies*, 48(4): 539–557.

Dubey AK, Singh S, 2021. A new whitefly of quarantine importance infesting a native and invasive plant *Rubus ellipticus* Sm. (Rosaceae) in the Western Himalaya, India. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(4): 1239–1243.

Edgar RC, 2004. MUSCLE: A multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics*, 5(1): 113.

Evans GA, 2008. The whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) of the world and their host plants and natural enemies. Beltsville: USDA/Animal Plant Health Inspection Service (APHIS), 01/09/2026, https://keys.lucidcentral.org/keys/v3/whitefly/PDF_PwP%20ETC/world-whitefly-catalog-Evans.pdf.

Ghosh A, Tyagi K, Dubey AK, Sweet AD, Singha D, Goswami P, Kumar V, 2024. Purifying selection drove the adaptation of mitochondrial genes along with correlation of gene rearrangements and evolutionary rates in two subfamilies of whitefly (Insecta: Hemiptera). *Functional & Integrative Genomics*, 24(4): 121.

Guimarães JM, 1996. The diagnostic value of the cement gland and other abdominal structures in aleyrodid taxonomy. *EPPO Bulletin*, 26(2): 413–419.

Hu YH, Ren SX, Xiao FL, 2012. The COI gene differentiation of orange spiny whitefly population from different region and different host plant in Hunan. *Journal of Environmental Entomology*, 34(2): 128–134. [胡雅辉, 任顺祥, 肖伏莲, 2012. 湖南黑刺粉虱不同寄主植物种群和不同地理种群的 COI 基因分化. 环境昆虫学报, 34(2): 128–134.]

Kalyaanamoorthy S, Minh BQ, Wong TKF, von Haeseler A, Jermiin LS, 2017. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, 14(6): 587–589.

Kumar V, Pakrashi A, Kalleshwaraswamy CM, Banerjee D, Tyagi K, 2022. Gene rearrangement in the mitogenome of whiteflies (Hemiptera: Aleyrodinae) along with their phylogeny and characterization of complete mitogenome of *Aleurodicus rugioperculatus*. *Molecular Biology Reports*, 49(6): 4399–4409.

Letunic I, Bork P, 2019. Interactive Tree Of Life (iTOL) v4: Recent updates and new developments. *Nucleic Acids Research*, 47(W1): W256–W259.

Li XF, 2014. DNA barcoding for identification of common whitefly species in China. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [李小凤, 2014. 我国常见粉虱种类 DNA 条形码鉴定技术研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]

Lin QS, Lu LQ, Zhang X, Dubey AK, Wang JR, 2026. A review of the whitefly genus *Aleurocanthus* Quaintance & Baker (Hemiptera: Aleyrodidae) from China, with description of two new species and two new records. *Zootaxa*, 5750(4): 579–598.

Lin QS, Wang JR, 2026. Three new species and four new records of the genus *Aleuroclava* Singh (Hemiptera: Aleyrodidae) from China, with the first description of seasonal dimorphism in the genus. *ZooKeys*, 1272: 137–155.

Lin QS, Zhang X, Wang JR, 2024. Contributions to our knowledge of *Crescentaleyrodes* David & Jesudasan (Hemiptera: Aleyrodidae) from China. *Entomotaxonomia*, 46(2): 83–93.

Liu JL, 2023. Morphological taxonomy of whiteflies from China (Hemiptera: Aleyrodidae). Master dissertation. Zhengzhou: Henan Agricultural University. [刘佳磊, 2023. 中国粉虱科形态分类研究(半翅目). 硕士学位论文. 郑州: 河南农业大学.]

Manzari S, Quicke DLJ, 2006. A cladistic analysis of whiteflies, subfamily Aleyrodinae (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae). *Journal of Natural History*, 40(44/46): 2423–2554.

Martin JH, Mound LA, 2007. An annotated check list of the world's whiteflies (Insecta: Hemiptera: Aleyrodidae). *Zootaxa*, 1492: 1–84.

Nguyen LT, Schmidt HA, von Haeseler A, Minh BQ, 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1): 268–274.

Price G, Nekrutenko A, Grüning B, Schatz M, Abueg L, Afgan E, Allart O, Awan A, Bacon W, Baker D, Bassetti M, Batut B, Blankenberg D, Bombarely A, Bretaudeau A, Bromhead C, Burke M, Capon P, Zoabi R, 2024. The Galaxy platform for accessible, reproducible, and collaborative data analyses: 2024 update. *Nucleic Acids Research*, 52(W1): W83–W94.

Ranwez V, Douzery EJP, Cambon C, Chantret N, Delsuc F, 2018. MACSE v2: Toolkit for the alignment of coding sequences accounting for frameshifts and stop codons. *Molecular Biology and Evolution*, 35(10): 2582–2584.

Santos-Garcia D, Mestre-Rincon N, Ouvrard D, Zchori-Fein E, Morin S, 2020. Portiera gets wild: Genome instability provides insights into the evolution of both whiteflies and their endosymbionts. *Genome Biology and Evolution*, 12(11): 2107–2124.

Shi PX, 2012. Molecular identification of species of whiteflies and biotypes of *Bemisia tabaci* in Shanghai. Master dissertation. Nanchang: Jiangxi Agricultural University. [史香苹, 2012. 上海粉虱种类及烟粉虱生物型分子鉴定. 硕士学位论文. 南昌: 江西农业大学.]

Song ZQ, Ji XY, Du YZ, Ren SX, 2011. Ultrastructure of five common whiteflies on mulberry in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(1): 65–69. [宋早芹, 季小雨, 杜予州, 任顺祥, 2011. 我国桑树五种常见粉虱的超微结构. 应用昆虫学报, 48(1): 65–69.]

Suh SJ, Hodges GS, 2008. Key to the Korean species of whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 11(3): 123–131.

Wang JR, 2015. A taxonomic study on Aleyrodidae (Insecta:

Hemiptera) from China. Doctor dissertation. Yangzhou: Yangzhou University. [王吉锐, 2015. 中国粉虱科系统分类研究. 博士学位论文. 扬州: 扬州大学.]

Wang JR, Du YZ, 2016. Description of a new species of *Metabemisia* Takahashi, 1963 from China (Hemiptera: Aleyrodidae). *ZooKeys*, 604: 41–48.

Wang JR, Du YZ, Xu ZH, Zhou GX, 2021. Contribution to the knowledge of *Dialeurodes* (Gigaleurodes) Quaintance & Baker (Hemiptera: Aleyrodidae), with description of a new species from China. *Zootaxa*, 4915(4): 585–593.

Wang JR, Xu ZH, Zhou GX, 2020. Description of a new species of *Aleuroclava* Singh, 1931 (Hemiptera: Aleyrodidae) infesting *Schima superba* from China. *ZooKeys*, 991: 121.

Wang LD, Lin Z, Wang JM, 2024. Pupal ultrastructural characteristics of *Aleurocanthus spiniferus* (Quaintance). *Wuyi Science Journal*, 27(1): 112–115. [王联德, 林钊, 王金明, 2024. 黑刺粉虱蛹超微形态特征. 武夷科学, 27(1): 112–115.]

Yan FM, 1987. A taxonomic study of Aleyrodinae from China (Homoptera: Aleyrodidae). Master dissertation. Yangling: Northwestern Agricultural University. [闫凤鸣, 1987. 中国粉虱亚科分类研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]

Yan FM, Bai RE, 2017. Whitefly Fauna of China. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 1–7. [闫凤鸣, 白润娥, 2017. 中国粉虱志. 郑州: 河南科学技术出版社. 1–7.]

Zhang D, Gao F, Jakovlić I, Zou H, Zhang J, Li WX, Wang GT, 2020. PhyloSuite: An integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies. *Molecular Ecology Resources*, 20(1): 348–355.

Zhu WJ, Fu YG, 2013. The Aleyrodidae (Hemiptera, Sternorrhyncha) of Hainan Island, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 38(3): 647–656. [朱文静, 符悦冠, 2013. 海南岛粉虱科昆虫种类及中国四新纪录种记述(半翅目, 胸喙亚目). 动物分类学报, 38(3): 647–656.]

****

封面介绍

瓜实蝇 *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett, 1899)

瓜实蝇 *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett, 1899)隶属于双翅目实蝇科，是国际贸易中高度关注的检疫性害虫、中国进境植物检疫性有害生物，严重为害葫芦科等栽培果蔬和野生植物。体形似蜂，长 7-9 mm，黄褐色至红褐色。前胸背面两侧各有 1 黄色斑点，中胸两侧各有 1 较粗黄色竖条斑，背面有并列的 3 条黄色纵纹，后胸小盾片黄色至土黄色，基部有 1 红褐色至暗褐色狭横带。翅膜质透明，亚前缘脉和臀区各有 1 长条斑，翅尖有 1 圆形斑，径中横脉和中肘横脉有 1 前窄后宽的斑块，翅斑深棕黄至褐色。腹部黄褐色，近椭圆形，第 2 背板的前中部有 1 褐色狭短带，第 3 背板的前部有 1 褐色长横带，从横纹中央向后直达尾端有 1 黑色纵纹，2 纹形成 1 个明显的“T”形，第 4、5 背板的前侧部具褐色斑纹。雄虫第 3 背板具栉毛，第 5 腹板的后缘略向内凹陷。雌虫产卵器扁平，坚硬，产卵管基节黄褐色。

（中国科学院动物研究所 姜春燕）