应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2020, 57(2): 379−391. DOI: 10.7679/j.issn.2095−1353.2020.042

不同地理种群红棕象甲前胸背板色斑分析*

王桂花** 周宇轩 林 成 侯有明***

（福建农林大学闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室，福建省昆虫生态重点实验室，
福建农林大学植物保护学院，福州 350002）

摘 要 **【目的】** 红棕象甲 *Rhynchophorus ferrugineus*（Olivier）是棕榈科植物上重要入侵害虫之一，寄主及分布范围广。详细了解红棕象甲前胸背板色斑的特征，不仅能够从形态上快速正确地识别，从而为进行有效的监测和防控提供依据，同时为红棕象甲种群多样性在其入侵过程中的适应性和入侵性分析提供理论基础。**【方法】** 本文通过对 21 个野外不同地理种群及室内两种体色型的红棕象甲样本的色斑数量、形状及分布位置进行统计分析。**【结果】** 1）红棕象甲前胸背板色斑一般分前后两行排列，色斑数在 2-11 个不等；色斑形状有（近）椭圆形、圆形、心形、水滴状、线形、三角形、菱形和不规则形等。2）不同地理种群的色斑在数量，形状和位置分布存在差异。福建省 11 个地理种群中含有 6 个和 7 个色斑数的个体占 87.7%，重庆（CQ）种群的个体全部是 6 个和 7 个色斑类型；四川（SC）、上海（SH）、云南（YN）、深圳（SZ）4 个种群的优势色斑型为 6 个色斑型，分别占 50.0%、45.0%、71.4%和 70%；广西（GX）、美洲阿鲁巴岛（Aruba）和台湾地区（TW）种群中 7 个色斑型个体占大多数，分别为 50.0%、77.8%和 80%；海南（HN）种群的色斑数主要集中在 6 个和 8 个色斑（33.3%和 56.7%）；巴基斯坦种群 2 个色斑类型占 68.2%。色斑形状和分布位置的聚类图结果显示地理位置与色斑的形状及位置没有规律性。3）不同地理种群优势色斑的分布没有雌雄特异性。4）经纬度和种群色斑数的相关性分析，结果显示色斑数与地理纬度间存在显著的低度负相关性（r = - 0.312，P = 0.010），而地理经度与色斑数间没有显著的相关性（r = - 0.059，P = 0.635）。5）实验室群体中，黑色型的红棕象甲的优势色斑数为 7 个，红色型的优势色斑数则为 8 个，其中，10 个色斑类型仅在红色型中存在。色斑数高的色斑类型（色斑数大于 7 个）在红色型中存在的比例远远高于黑色型（红色型为 55.6%，黑色型为 2.3%），且红色型的色斑的大小一般为前排小，后排大，这与黑色型存在明显差异。**【结论】** 不同地理种群的红棕象甲在色斑数量，色斑形状和色斑分布位置上存在差异，但这种差异并没有地理位置的规律性，但在海南和巴基斯坦种群中存在种群特异性，福建和台湾地区种群存在相似性；色斑数多的种群，其色斑形状多样性越高；色斑类型与体色之间存在联系。

关键词 红棕象甲；地理种群；体色型；色斑数量；色斑形状

Distribution of the pronotum spot pattern in different geographical populations of *Rhyncophorus ferrugineus* (Olivier)

WANG Gui-Hua** ZHOU Yu-Xuan LIN Chen HOU You-Ming***

(State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, Fujian Agriculture and Forestry University; Fujian Province Key Laboratory of Insect Ecology, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract **[Objectives]** The red palm weevil (RPW), *Rhyncophorus ferrugineus* (Olivier), has a broad host range and distribution and is one of the most serious pests of palm plants. Gaining a better understanding of the characteristics of the spot pattern distribution on the pronotum can provide basic information not only for improving prevention and management, but also for assessing population diversity, fitness and invasiveness during the process of invasion. **[Methods]** Spot number and

*资助项目 Supported projects：福建省科技重大专项重大外来入侵生物绿色防控综合技术研究与示范“重大/新发入侵生物分子鉴定与检测预警技术”（2017NZ0003-1）

**第一作者 First author，E-mail：guihuawang1206@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：ymhou@fafu.edu.cn

收稿日期 Received：2019-05-09；接受日期 Accepted：2019-10-31

type were recorded for 21 geographical populations and two color phenotypes of laboratory populations. **[Results]** 1) Pronotum spots were generally arranged in two rows, with the number of spots ranging from 2 to 11 per adult. Spots had 8 different shapes: oval, round, heart-shaped, water-drop shaped, linear, triangular, rhomboid and anomocytic. 2) The distribution of spots differed between different geographical populations. Phenotypes with 6 and 7 spots were the most common in Fujian Province comprising of 87.7% of all specimens. The Chongqing (CQ) population only had two dominant phenotypes with 6 and 7 spots, respectively. The dominant spot number in Sichuan (SC), Shanghai (SH), Yunnan (YN) and Shenzhen (SZ) populations was 6 spots (50.0%, 45.0%, 71.4% and 70%, respectively). The 7-spot phenotype was dominant in Guangxi (GX) (50.0%), Aruba (77.8%) and Taiwan of China (TW) (80%) populations. Six and 8-spot types (33.3% and 56.7%, respectively) were the most common in Hainan and a 2-spot type was the dominant form in Pakistan (68.2%). Spot shape and distribution on the pronotum varied irregularly with geographical location. 3) The distribution of dominant spot number phenotypes in geographical populations was not related to sex. 4) Spot number was negatively correlated with latitude (r = - 0.312, P = 0.010) and no there was no correlation between spot number and longitude (r = - 0.059, P = 0.635). 5) The 7-spot type was dominant in the black phenotype population whereas the 8-spot type was dominant in the red phenotype population. The 10-spot type was only present in the red phenotype population. The percentage of relatively high spot number phenotypes (> 7) was higher in the red phenotype than in the black phenotype (red type 55.6% vs black type 2.3%). The spot pattern of the red phenotype was smaller spots in the first row and bigger spots in the second row, which was quite different from that of the black phenotype population. **[Conclusion]** Spot number, shape and distribution vary among different geographical populations of the RPW but these differences are not consistent. The Hainan and Pakistan populations had population specific spot patterns, and the Fujian and Taiwan populations had similar spot patterns. Populations with more spots had more diverse spot shapes. Spot number varied with body color of RPW.

Key words *Rhyncophorus ferrugineus* (Olivier); geographical populations; body color; spot number; spot pattern

昆虫的形态特征是昆虫重要的外在识别标志，斑纹及着色的多样性增加了昆虫的形态多样性，特别是在很多鳞翅目昆虫中，翅膀的斑纹及色彩多样性在其生存过程中扮演着重要的角色，如拟态和警戒色能够躲避天敌的追捕，漂亮的斑纹在昆虫吸引异性方面也有很大的优势，有利于交配繁殖等（Hill，1992；Majerus，1998）。这种色斑多样性不仅仅在不同物种之间存在，在相同物种的不同个体间或雌雄间也会存在很大的差异，如亚洲东部特有属虎凤蝶属 *Luehdorfia*，蝶翅的斑纹和着色在种间比较相似，而在相同个体间却变化很大，使得科学家对该属进行分类过程中遇到很大的困扰（李传隆，1978）。而对于鞘翅目昆虫来说，鞘翅上的着色和斑点也是丰富多彩的。异色瓢虫 *Harmonia axyridis* Pallas 鞘翅上具有多种不同的斑点类型，色泽上也有黄底型，花斑型，黑缘型等，这也为科学家们研究其分类地位和遗传进化等方面提供了很好的研究材料（Chapin and Brou，1991；Kuznetsov，1997；Koch，2003）。昆虫的着色和斑纹多样性往往受到很多因素的影响。前人研究认为桦尺蠖 *Biston betularia* (L.) 的黑色和灰色型是由于工业环境的影响，说明生境对昆虫的着色起着重要的作用（Ford，1955），后来的研究表明这种变化是由于与翅膀相关的基因中插入了一个转座子，导致控制翅发育基因的大量表达，黑色素的分布范围扩大，在强大的选择压力下，使得黑色型成为主流，从而种群保留下来（van't Hof *et al.*，2016）。基因图谱手段对调控蛱蝶属 *Heliconius* 拟态色斑多样性的超基因进行分析发现，这种表型多样性是受到染色体基因重排的影响，并揭示这种复杂表型的适应性进化机制（Joron *et al.*，2011）。由此可见，昆虫的斑纹和着色多样性的研究能够为生物多样性保护或害虫防治等方面提供研究基础。

红棕象甲 *Rhynchophorus ferrugineus* Oliver 属鞘翅目 Coleoptera，象甲科 Curculionidae，最初是椰子树上主要的害虫（Leffory，1906）。该虫起源于东南亚和美拉尼西亚（Abraham *et al.*，1975；Murphy and Briscoe，1999），随后由于的良好适生环境和缺乏天敌控制（Abraham *et al.*，1998），逐渐扩散到多个国家和地区，包括中东，

地中海（Faghih，1996；Gomez and Ferry，1999；Bozbuga and Hazir，2008），北非、欧洲、加勒比海、大洋洲、南美等（Murphy and Briscoe，1999；EPPO，2008）。此外，该虫还存在世代重叠，繁殖能力强（Faleiro，2006）等特点，在入侵地不断扩散危害，在我国南方多个省市区如海南、广西、广东、香港、福建、台湾、云南、贵州、上海、浙江、江西、西藏（墨脱）、四川、重庆等均有分布（吴坤宏和余法升，2001；刘奎等，2002；胡世晨，2006；鞠瑞亭等，2006；刘文芳，2007；童四和等，2007；张金梅，2007；刘宏杰等，2009；陈义群等，2011；何平等，2013），是我国典型的南方性入侵害虫。该虫的寄主范围极其广泛，几乎所有的棕榈科植物都有可能受红棕象甲的危害，目前在福建省采样调查发现危害的寄主有加拿利海枣 *Phoenix canariensis* Chabaud、银海枣 *Phoenix sylvestris* (L.) Roxb.、美丽针葵 *Phoenix roebelenii* O′ rien、华盛顿棕 *Washingtonia filifera* (Linden ex André) H. Wendl. ex de Bary、老人葵 *Coccothrinax crinita* (Griseb. & H. Wendl. ex C.H. Wright) Becc.）、蒲葵 *Livistona chinensis* (Jacq.) R. Br. ex Mart.等（王桂花，2014）。前人的研究表明红棕象甲前胸背板的色斑数量和类型存在很大的差异，泰国学者 Wattanapongsiri（1966）系统地把红棕象甲前胸背板的色斑分为 24 种类型包含无色斑型、全黑色型以及其他不同数量和斑纹的类型；国内的学者对我国发现的红棕象甲的斑纹进行描述，但都没有泰国学者发现的那么系统全面。上海地区的红棕象甲 6 个色斑点存在两种分布情况：前后排各 3 个斑点，有些个体是 6 个斑点连在一起，形成“水”字型；或前排左右两侧各 1 个小点，后排中间 2 个分开的小点，两侧各 1 个小点（王凤等，2009）。南宁苗圃发现的红棕象甲则具有 4-8 个前胸背板斑点，前后排分布，斑点呈液滴状，数量不一，在前排或后排呈直线、弧形或梯形排列（欧善生等，2010）。海南报道的红棕象甲出现无色斑个体，色斑数量在 2-10 个之间，前排 2-7 个不等，后排 3 个，斑点大小不一（陈义群等，2011）。统计发现广西崇左市红棕象甲的色斑数量有 2-8 个或 10 个斑点，其中 6-7 个色斑是广泛存在的。色斑的形状多达 9 种：水滴状、圆形、椭圆形、心形、四菱形、三角形、长方形、弧形和一些不规则形状（梁一萍等，2010）。此外，实验室的采样调查发现红棕象甲成虫腹面表皮存在黑色和红棕色两种不同的体色差异。红棕象甲在世界的潜在分布范围越来越广，最北能扩散到北纬 40°（Ge *et al.*，2015），寄主也随着苗木调运分布越来越广，红棕象甲体色和斑纹的多样性是否与纬度、寄主等相关目前尚不明确。

昆虫作为生物界中数量最多的一类生物，不同的昆虫拥有不同的生活习性和生理生态特征，长期的进化形成了昆虫丰富多彩的斑纹差异和着色方式。昆虫的斑纹和着色的差异为其形态学特征的进化和生长发育等生物学的研究提供了良好的材料。前胸背板色斑和体色是红棕象甲形态识别最重要的特征之一，明确红棕象甲前胸背板色斑及体色的识别特征是形态上快速正确地识别该害虫的重要环节，对于加快检疫，进行有效的监测和防控及维护当地生态安全具有重要的意义。同时，对入侵害虫红棕象甲表型多样性的探究也为该虫在入侵过程的适应性和遗传进化等研究提供理论基础。本文通过体视显微镜收集图片，并统计了 11 个福建省地区和 6 个其他地区的红棕象甲种群前胸背板的色斑类型和数量分布，并对雌雄两性个体不同色斑的分布情况进行比较，对色斑数量与地理经纬度间的相关性进行分析。此外，实验室条件下，饲养来自福建种群的黑色型和海南种群的红棕色型的红棕象甲，并对其前胸背板斑纹分布情况进行分析，进一步明确不同种群红棕象甲的表型差异，为该虫入侵过程的适应性进化机理研究提供基础。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

供试虫源分别采自福建省各县市（2012 年 5 月至 2013 年 9 月份）、台湾省（2015 年，台中）、云南、广西（2013 年 9 月份）、深圳（2015 年，仙湖植物园）、海南（2013 年 9 月份，中国热带农业科学院椰子研究所）、上海（上海市园林科技中心）、四川（四川西昌学院）、重庆（2015

年，西南大学邱见玥博士提供）、阿鲁巴岛样本由佛罗里达农工大学（Florida A & M University）Muhammad Haseeb 教授提供、巴基斯坦（2017 年，实验室 Muhammad Abrar 博士提供）。本试验共收集野外红棕象甲成虫 411 头（表 1）。此外，根据野外采集的成虫腹面体色，在实验室条件下建立黑色和红色两种体色型的红棕象甲群体。饲养条件为（25 ± 1）℃，（75 ± 1）% RH，幼虫 L∶D = 0∶24，成虫 L∶D = 12∶12。

1.2 试验方法

样品收集完毕后，详细记录不同地理种群和室内饲养的不同体色种群成虫前胸背板的色斑数量、排列方式和斑纹形状，并计算每个地理种群（21 个野外种群，共 411 头成虫个体）的不同色斑类型的比例，雌雄个体的色斑分布比例。另外，红棕象甲前胸背板色斑类型的图片信息采集使用的是 SZX-16 体式显微镜（奥林巴斯，日本）。

1.3 数据统计分析

采用 SPSS 17.0（SPSS Inc.，Chicago，Illinois）软件对色斑数量和地理纬度进行 Pearson 相关性分析，由于经度数据不符合正态分布，进行 Spearman 分析，并用 GraphPad Prism 7（GraphPad Software，San Diego，California，USA）软件绘

表 1 红棕象甲不同地理种群采集信息表

Table 1 Collected information of geographical populations of *Rhynchophorus ferrugineus*

采集地 Location	纬度 Latitude	经度 Longitude	寄主 Host	样本量 Sample size
福建 福州 Fujian, Fuzhou	26°05′N	119°14′E	美丽针葵 *Phoenix roebelenii*，蒲葵 *Livistona chinensis*，银海枣 *P. sylvestris*	110
福清 Fuqing	25°51′N	119°33′E	银海枣 *P. sylvestris*	17
莆田 Putian	25°04′N	119°07′E	加拿利海枣 *P. canariensis*	30
泉州 Quanzhou	24°47′N	118°33′E	银海枣 *P. sylvestris*	19
厦门 Xiamen	24°32′N	118°07′E	棕榈植物 Palm plants	8
同安 Tong'an	24°43′N	118°09′E	棕榈植物 Palm plants	10
漳州 Zhangzhou	24°36′N	117°31′E	银海枣 *P. sylvestris*	23
龙岩 Longyan	25°07′N	116°48′E	加拿利海枣 *P. canariensis*，棕榈植物 Palm pants	16
三明 Sanming	25°56′N	117°21′E	加拿利海枣 *P. canariensis*	13
南平 Nanping	26°38′N	118°10′E	棕榈植物 Palm plants	8
宁德 Ningde	26°40′N	119°32′E	加拿利海枣 *P. canariensis*	30
四川 西昌 Sichuan, Xichang	27°59′N	102°11′E	棕榈植物 Palm plants	4
重庆 Chongqing	27°48′N	106°25′E	棕榈植物 Palm plants	4
上海 Shanghai	31°08′N	121°17′E	棕榈植物 Palm plants	20
云南 昆明 Yunnan, Kunming	25°02′N	102°25′E	加拿利海枣 *P. canariensis*	7
广西 南宁 Guangxi, Nanning	22°48′N	108°21′E	银海枣 *P. sylvestris*	10
深圳 Shenzhen	22°34′N	114°09′E	霸王棕 *Bismarckia nobilis*	10
台湾地区 台中 Taiwan of China, Taizhong	24°09′N	120°40′E	槟榔 *Areca catechu*	10
海南 海口 Hainan, Haikou	20°01′N	110°12′E	棕榈植物 Palm plants	30
美洲 阿鲁巴岛 Aruba	12°31′N	70°01′W	棕榈植物 Palm plants	9
巴基斯坦 Pakistan	31°51′N	70°54′E	棕榈植物 Palm plants	22

制相关性散点图、色斑比例柱形图和雌雄分布图，采用 R 语言的 Pretty Heatmaps 软件包绘制热图并聚类。同时对实验室条件下的红色型及黑色型红棕象甲的色斑分布进行统计，并用 GraphPad Prism 7 软件绘制色斑比例柱形图。

2　结果与分析

2.1　红棕象甲前胸背板色斑类型

不同种群红棕象甲成虫前胸背板的色斑如图 1。结果表明，前胸背板的色斑数量为 2-11 个/头不等，且色斑形状呈多样化。观察到的色斑形状有（近）椭圆形（图 1：D 前排中间，H，P-S 后排 3 个斑，I，U-W 后排两侧）、水滴状（图 1：F，M，X 前排中间，G，I 后排中间）、圆形（图 1 所有色斑数类型的前排左右最靠两侧）、菱形（图 1：E，G，K，P-R，U 前排中间）、心形（图 1：L，N 前排中间）、三角形（图 1：I 前排中间，U-X 前排左右两侧靠近中间）、线形（图 1：C，E 后排左右两侧，H，S，T 前排中间，W 前排靠下方的左右两侧，X 后排）和无规则（图 1：L-O 后排左右两侧）8 种类型。通过色斑型的形状观察发现，水滴状，菱形，心形一般分布在前排中间；而圆形在所有红棕象甲前胸背板的前排左右两侧分布，或大圆点或小圆点；（近）椭圆形大都分布在前排中间或后排；无规则形都分布在后排。2 个色斑的类型中只有圆形分布，色斑数少的类型如 2-4 个色斑类型的一般色斑大小都比较小。其他色斑数类型都有可能出现多种色斑形状，特别是 7 个色斑类型出现的色斑形状类型比较多如菱形，水滴状，心形，（近）椭圆形，圆形，无规则形等。

色斑的排列分前后两行。2 个色斑类型（图 1：A：2+0）：前排左右各分布 1 个，后排无色斑分布。3 个色斑类型（图 1：B，3+0）：前排左，中，右各 1 个，后排无色斑分布。4 个色斑类型（图 1：C，2+2）：前后排左右两侧各 1 个色斑。5 个色斑类型（图 1：D，E，3+2）：前后排分别为 3 个和 2 个色斑，其中后排两个色斑呈现居中分布或者左右各 1 个。6 个色斑类型（图 1：F，J，3+3 或 2+4）：前后排各 3 个色斑（前排中间色斑一般呈水滴状、细线状、三角形或（近）椭圆形，前排左右一般为圆形；后排中间色斑一般呈心形、水滴形、（近）椭圆形或两个小点状，后排左右或呈小圆形，或为较大的无规则状）。7 个色斑类型（图 1：K-O，3+4 或 4+3）：前后排分别为 3 个色斑（前排一般中间大色斑，呈现多种不同的形状：水滴状、心形、（近）椭圆形或菱形），和 4 个色斑分布（1+2+1：左右两侧各 1 个，呈小圆形或无规则状；中间一般是 2 个，出现圆点形状，（近）椭圆形或水滴形状）；或是前排 4 个色斑（中间两个小点色斑，左右两个圆点状），后排 3 个大斑纹，呈无规则状或类心形状。8 个色斑类型（图 1：P-T，5+3 或 4+4）：前排 5 个（中间色斑较大或较小，左右各 2 个色斑，一大一小）或 4 个（一般斑纹都较小，左右各 1 个，中间 2 个）色斑；后排 3 个较大的色斑，中间色斑一般呈现水滴状或（近）椭圆形，两边的色斑有三角形或无规则状，有些个体还出现前后排中间的色斑相连的情况，另一种情况是后排 4 个小斑纹按 1+2+1 左中右分布。9 个色斑类型（图 1：U，6+3）：该色斑类型比较少见，一般前排有 6 个小色斑，中间为菱形，左右分别为 3 个和 2 个色斑，形状为三角形或点状；后排有 3 个大色斑，中间呈水滴状，两边三角形。10 个色斑类型（图 1：V-W，7+3）：前排含 7 个色斑，中间呈水滴状或菱形，左右两侧各 3 个，呈倒三角形排列，上边 2 个较大，呈三角形或圆形，下边 1 个为点状；后排 3 个大色斑，两侧各 1 个色斑，呈三角形或椭圆形，中间呈水滴状或（近）椭圆形，有些个体会出现前后排中间两个色斑相连的情况。11 个色斑类型（图 1：X，7+4）：前排 7 个色斑，排列如 10 个色斑类型前排所述，后排 4 个色斑（左右各 1 个，中间两个较小）。不同色斑类型详见图 1。

2.2　红棕象甲不同地理种群色斑类型分布

福建省不同地理种群的统计结果显示，色斑数量有 2 个/头，4-10 个/头。11 个地理种群的色斑百分比分布情况基本一致，其中 6-7 个色斑类型的个体占到所有个体的 87.7%，没有观察到 3 个和 11 个色斑类型的分布。福建省不同种群的

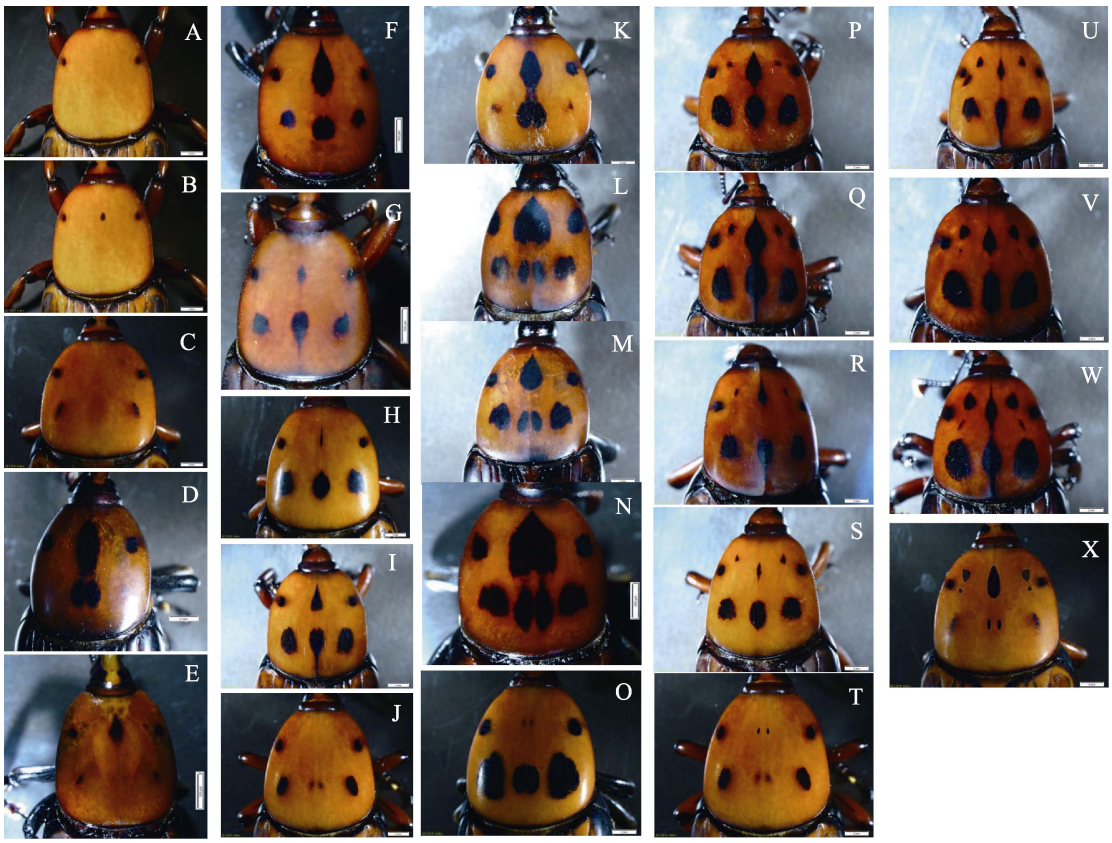


图 1　红棕象甲前胸背板不同色斑类型图

Fig. 1　Different spot pattern at pronotum of *Rhyncophorus ferrugineus*

A. 2 个色斑类型；B. 3 个色斑类型；C. 4 个色斑类型；D-E. 5 个色斑类型；F-J. 6 个色斑类型；K-O. 7 个色斑类型；P-T. 8 个色斑类型；U. 9 个色斑类型；V-W. 10 个色斑类型；X. 11 个色斑类型。

A. 2-spot type; B. 3-spot type; C. 4-spot type; D-E. 5-spot type; F-J. 6-spot type; K-O. 7-spot type; P-T. 8-spot type; U. 9-spot type; V-W. 10-spot type; X. 11-spot type.

色斑分布类型结果可知，沿海地区福州（FZ）、福清（FQ）、泉州（QZ）种群 6、7 个色斑分布比例相对均匀，而厦门（XM）、同安（TA）、漳州（ZZ）种群中 7 个色斑类型占绝大部分（87.5%，80.0%，73.91%）；而南平（NP）和宁德（ND）种群主要以 6 个色斑类型为主（87.5%和 66.7%）（图 2）。

此外，其他省份的地理种群中，6 个色斑类型主要在四川（SC）、云南（YN）、上海（SH）和深圳 4 个省份分布（在各自种群中所占比例分别为 50.0%，71.4%，45.0%和 70%）；7 个色斑类型则分布在广西（GX）、美洲阿鲁巴岛（Aruba）和台湾地区种群，分别占有比例为 50.0%、77.8%和 80%；重庆（CQ）种群中 6 个色斑类型和 7 个色斑类型分别各占 50%；而 6 个色斑类型和 8 个色斑类型的个体则在海南（HN）种群中分别占 33.3%和 56.7%；巴基斯坦种群则含有 2-4 个色斑类型，分别占比为 68.2%，13.6%和 18.2%（图 3）。

红棕象甲色斑形状和分布位置的综合分析，结果显示不同地理种群中，水滴状，（近）椭圆形这两个色斑形状在前排中间（图 4：A1）的分布频率较其他形状高，前排两侧（图 4：A2）几乎都是圆形（圆点）分布。后排中间（图 4：B1）也是（近）椭圆形和水滴状分布频率最高，其次为心形、线形和圆形，后排两侧（图 4：B2）出现的色斑形状中圆形和无规则形的频率高于其他类型。色斑形状多样性主要体现在前、后排中间位置，而后排两侧形状和出现频率比前排两侧多。不同地理种群的聚类结果显示，根据红棕象

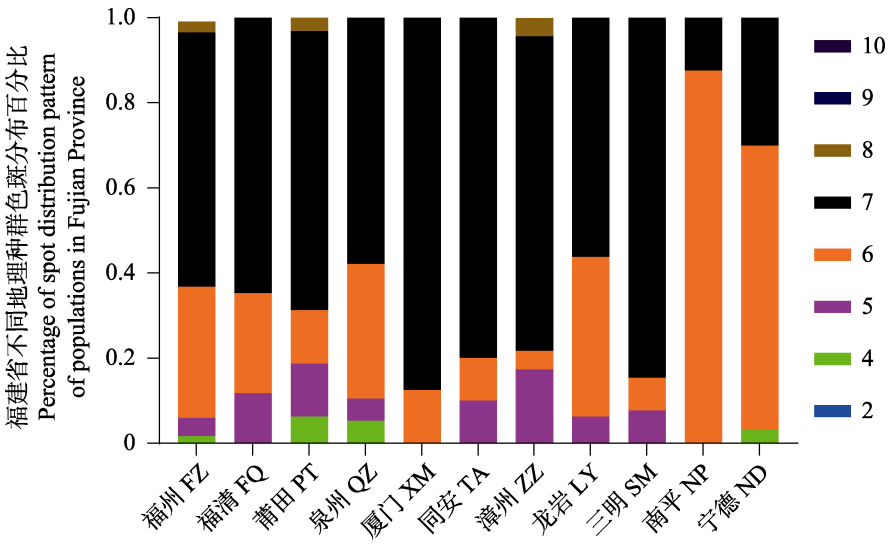


图 2　福建省红棕象甲种群不同色斑类型分布

Fig. 2　Distribution of spot pattern of *Rhyncophorus ferrugineus* populations in Fujian Province

FZ: Fuzhou; FQ: Fuqing; PT: Putian; QZ: Quanzhou; XM: Xiamen; TA: Tong'an; ZZ: Zhangzhou; LY: Longyan; SM: Sanming; NP: Nanping; ND: Ningde.

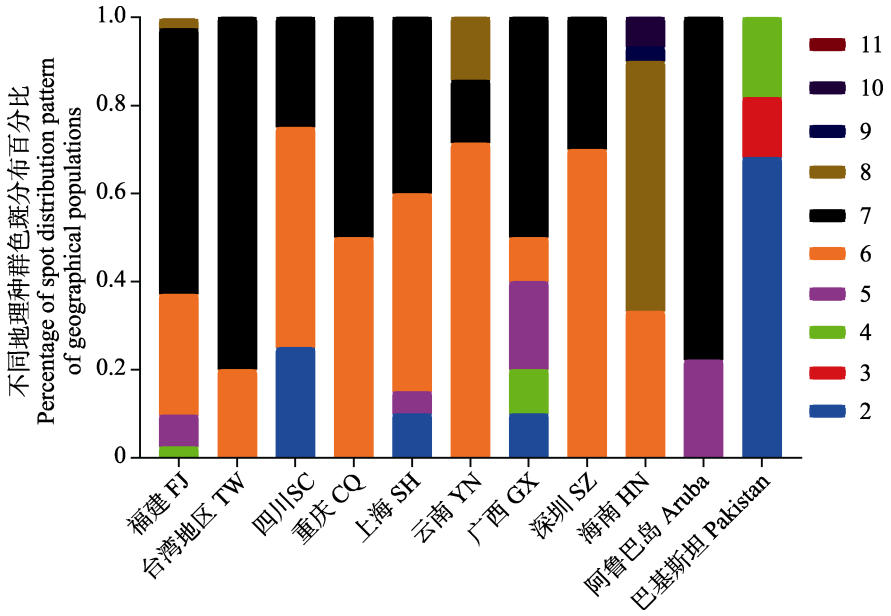


图 3　不同地理种群红棕象甲的色斑类型分布

Fig. 3　Distribution of spot pattern of *Rhyncophorus ferrugineus* in geographical populations

FJ: Fujian; TW: Taiwan of China; SC: Sichuan; CQ: Chongqing; SH: Shanghai; GX: Guangxi; SZ: Shenzhen; HN: Hainan.

甲前胸背板的色斑形状和位置分布，不同地理种群可分为三大分支，第一分支包括福建、上海、台湾地区 3 个种群；第二分支包含重庆、深圳、云南、阿鲁巴岛 4 个种群；第三分支有广西、巴基斯坦，四川、海南 4 个种群。聚类结果说明地理位置与色斑的形状及分布位置之间没有规律性。

2.3　不同地理种群雌雄色斑类型分布

不同地理种群的优势色斑雌雄成虫分布规律并不一致（图 5）。福建省所有个体中（FJ），7 个色斑类型的雌虫所占的比例比雄虫高（雌虫 57.1%，雄虫 42.9%），而 6 个色斑类型的雄虫在种群中所占比例比雌虫高（雌虫 45.3%，雄虫

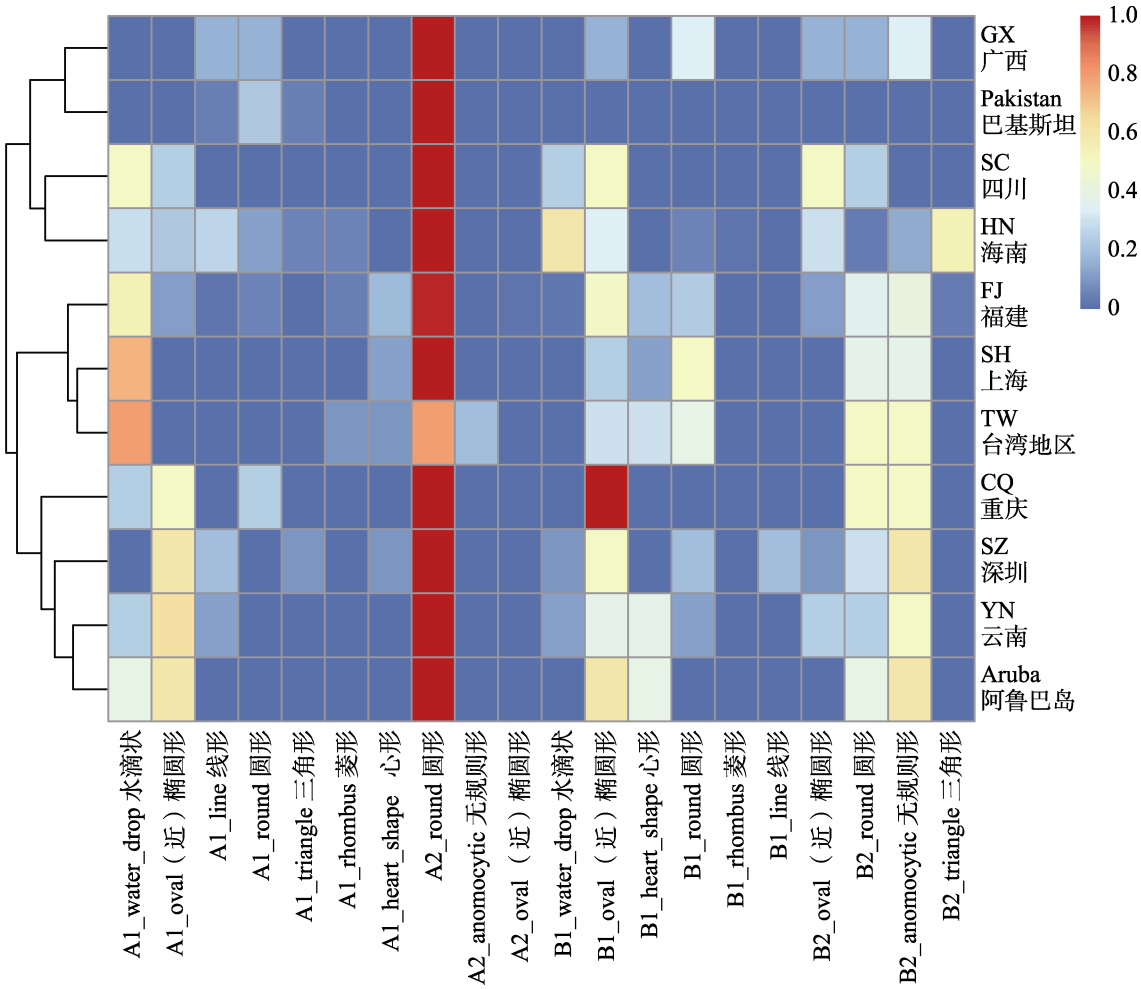


图 4　不同地理种群红棕象甲色斑形状和分布位置热图

Fig. 4　Heat map of spot sharp and spot distribution of RPW among different geographical populations.

A1: 斑点位于前胸背板前排中间，A2: 前排两侧，B1: 后排中间，B2: 后排两侧。
A1: The spot located in the middle of first row, A2: Two sides of first row,
B1: Middle of second row, B2: Two sides of second row.
GX: Guangxi; SC: Sichuan; HN: Hainan; FJ: Fujian; TW: Taiwan of China;
SH: Shanghai; CQ: Chongqing; YN: Yunnan.

54.7%）；7 个色斑类型的雄虫个体在台湾地区种群的比例是同类型雌虫的 3 倍（雄虫：75%，雌虫 25%）；上海（SH）种群中，6 个和 7 个色斑的雌雄分布规律一致，雌虫所占比例远远高于雄虫（6 个色斑：雌虫 66.7%，雄虫 33.3%；7 个色斑：雌虫 75%，雄虫 25%）；深圳种群中，6 个色斑类型的雄虫比雌虫的比例高（雄虫 51.7%，雌虫 42.9%），海南（HN）种群 6 个色斑类型雌虫的个体数显著比雄虫多（雌虫 90.0%，雄虫 10.0%），而 8 个色斑类型观察到的都是雄虫；云南（YN）和阿鲁巴岛（Aruba）种群中优势色斑 6 个和 7 个色斑类型雄虫的分布比例均比雌虫的高（云南：雌虫 40.0%，雄虫 60.0%；阿鲁巴岛：雌虫 42.9%，雄虫 57.1%）（图 5）；巴基斯坦种群优势色斑是 2 色斑类型，其雌雄比例为 53.3%和 46.7%。由于广西（GX）、四川（SC）和重庆（CQ）种群的样本量相对较少，故没有做雌雄比例分析。综上可见，不同地理种群的雌雄个体在优势色斑类型的分布没有一定的规律性。

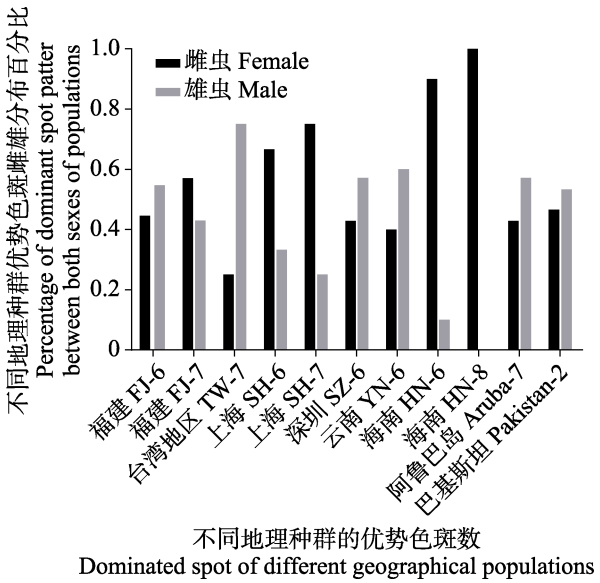


图 5　不同地理种群优势色斑的雌雄分布比例图

Fig. 5　Percentage of dominant spot pattern between both sexes in geographical populations

FJ: Fujian; TW: Taiwan of China; SH: Shanghai; SZ: Shenzhen; YN: Yunnan.

X 轴下地名简写后面的数字表示该地区种群的优势色斑数。

The number after population abbreviations under X-axis means domination spot of relative population.

2.4　红棕象甲色斑数量与地理经纬度的相关性分析

探究地理经纬度和不同地理红棕象甲种群色斑数的相关性，结果显示色斑数量与纬度间具有显著的低度负相关性（r = - 0.312，P = 0.010），即色斑数随着纬度的升高而降低（图 6），而地理经度和色斑数的相关性之间不存在显著的正相关性（r = 0.059，P = 0.635）。

2.5　红棕象甲不同体色型的色斑分布规律

详细记录并统计实验室条件下饲养的两种不同体色型种群成虫的色斑分布情况，发现不同体色型的种群中含有不同于前面所述的色斑类型：3 个色斑和 11 个色斑类型。7 个色斑类型（3+4）红棕象甲在黑色型中占了很大比例（87.3%），6 个色斑（3+3）类型次之（6.4%）；而 8 个色斑类型（5+3）则在红色型中占大多数（45.2%），7 个色斑（3+4）和 6 个色斑（3+3）类型次之，分别占 21.65%和 20.3%。此外，在红色型中，10 个色斑（7+3）类型以 9.5%的比例存在，而 10 个色斑以上的类型则在黑色型中没有发现。综上显示，色斑数高的类型（色斑数大于 7）在红色型中存在的比例远远比黑色型中的比例大（红色型为 55.6%，黑色型为 2.3%）（图 7），而且观察发现黑色型的色斑大小前后排比较一致，而红色型的色斑大小一般前排比后排要小，色斑数量越多，这种色斑大小差异越明显（图 1：G-J，P-W）。

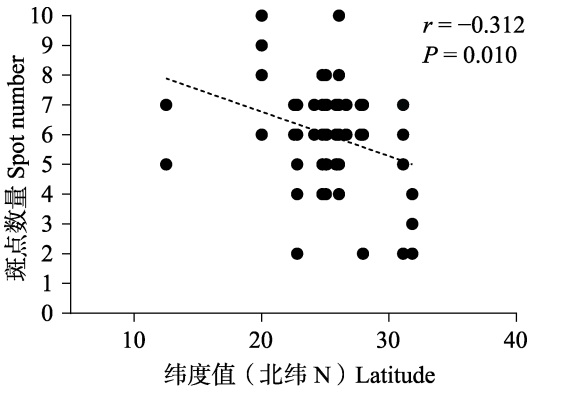


图 6　红棕象甲种群色斑数与地理纬度间相关性散点图

Fig. 6　Scatter map of correlate between the number of spots and latitude of *Rhyncophorus ferrugineus* populations

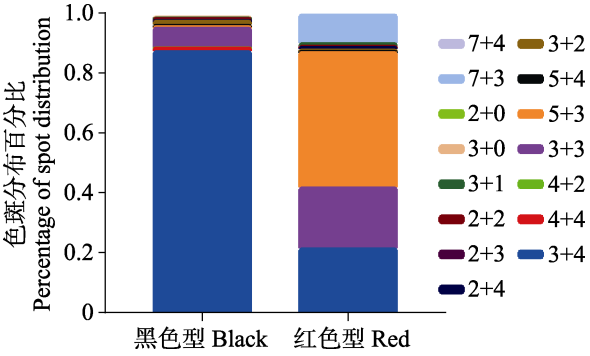


图 7　红棕象甲两种体色型的色斑分布情况

Fig. 7　Spot pattern distribution of *Rhyncophorus ferrugineus* in two body color phenotype populations

3　结论与讨论

自然界生物多样性具有多种表现形式，物种的色斑和体色多样性是最主要的表型变化特征，如蝶类的鳞翅斑纹和颜色（Shirataki *et al.*, 2010; Stoehr *et al.*, 2016; Hiyama *et al.*, 2017; Gaitonde *et al.*, 2018）、群居和散居的蝗虫体色变化

（Sugahara *et al.*，2018）、豆娘的季节性体色变化及雌雄二型现象（Cooper *et al.*，2016；Moore and Martin，2016；Castaños *et al.*，2017）、家蚕突变体的体色和翅斑变化（Ito *et al.*，2016；Wu *et al.*，2016）等都增加了自然界的物种多样性。异色瓢虫是鞘翅目中色斑和体色变化最丰富的昆虫，据报道异色瓢虫含有 200 多种斑纹和体色分化类型，包括鞘翅基底色和斑纹的分化（Tan and Li，1934；Komai，1956）。模式昆虫赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 和黄粉虫 *Tenebrio molitor* 也发现不同程度的体色变化，一般为浅色型和深色型等（Barnes and Siva-Jothy，2000；Armitage and Siva-Jothy，2005；Roth and Kurtz，2008）。作为棕榈科植物的入侵害虫，红棕象甲成虫前胸背板的色斑变化丰富，主要表现在色斑数量、形状和排列方式等方面。本研究观察到 2-11 个不同色斑数量的类型，覃连红等（2009）报道南宁市红棕象甲含有 2-8 个色斑类型，而李伟丰和姚卫民（2006）则观察到部分个体存在无色斑类型。而泰国学者早在 1966 年就报道了 24 种不同的色斑类型，包括了不同的色斑数量和斑点形状（Wattanapongsiri，1966），很多种斑纹是国内目前没有发现的。红棕象甲的色斑形状多样性主要有无规则、（近）椭圆形、水滴状、圆形、心形、四菱形、长方形、三角形、弧形等（林晓兰等，2006；钟跃庭等，2009；覃连红等，2009；梁一萍等，2010），研究中所有群体共统计到 8 种不同的色斑类型：（近）椭圆形、圆形（大圆点和小圆点）、水滴状、菱形、心形、（近）三角形、线形和无规则等。红棕象甲前胸背板色斑排列方式如前人所报道的前后两行排列，其多样性体现在每行的色斑数量和形状的变化。

不同地理种群的色斑在数量，形状和位置分布上存在差异，色斑数量越高的种群，其色斑形状类型越丰富。最明显的是海南种群和巴基斯坦种群，8 个色斑类型是海南种群的主要色斑类型，前排色斑相对于后排小，前、后排中间的色斑形状多样，包括水滴状，圆形（圆点），菱形，线形，（近）椭圆形，三角形，无规则形 7 种形状；而巴基斯坦种群则都是 2-4 个色斑类型，均分布在前排且色斑大小相对较小，色斑形状只有圆形（圆点）。福建和台湾地区种群的色斑形状聚类在一支，说明这两个种群比较相似，前期关于红棕象甲不同地理种群的遗传结构分析发现这两个种群的遗传结构相似，推测福建和台湾地区种群可能来源相同（Wang *et al.*，2017）。（近）椭圆形是重庆、深圳、云南、阿鲁巴岛种群色斑前排中间的高频色斑形状；圆形（圆点）是所有种群中前排两侧都存在的色斑形状类型。不同地理种群的色斑形状、位置的聚类说明种群的地理位置与色斑形状及色斑位置的分布之间没有规律性。此外，纬度和色斑数量的结果则显示显著的弱相关性，这可能与整体的样本分布范围不够广或部分种群的样本量不够有关。异色瓢虫的研究表明其斑纹和体色的变化与温度有着密切的联系，而且低温条件下后代中黑化型瓢虫比高温条件下的瓢虫在觅食，交配等方面更具优势（Dubey *et al.*，2016）。

Rugman-Jones 等（2013）采样时发现亚棕象甲 *R. vulneratus* (Panz.)和红棕象甲二者外表形态相似，但前胸背板斑纹存在较大的差异，且形状多样，作者对这两种象甲的色斑形状大小进行定量统计，发现这两种甲虫属于两种不同的物种。此外，作者还发现 2 种象甲雌雄之间的色斑大小不存在显著性差异。不同地理种群红棕象甲优势色斑的雌雄分布结果也说明优势色斑数的分布没有雌雄特异性。

不同体色型红棕象甲的色斑分布规律研究发现色斑数量多（色斑数大于 7）的个体大多数出现在红色型种群中，而这部分种群的亲本最初是来自海南种群（海南种群的样本均属于红色型），虽然福建省本地种群也会出现少数腹面红色型，但是色斑类型与海南种群的色斑类型并不一致，因此，我们推测红棕象甲的色斑类型是可以遗传的。Wang 等（2017）对全国的红棕象甲群体遗传进行分析发现，福建种群和海南种群来自不同的入侵源。福建和海南种群的优势色斑数不同，色斑形状聚在不同的分支上。形态和遗传结构的差异说明这两种群的差异。关于红棕象甲色斑类型的分布及形成原因还有待从生态环境

适应性如对外界环境的抵抗能力或免疫, 及遗传信息等方面进一步研究证实。

自然界中, 很多昆虫往往表现出色斑和着色上的变化, 这种表型的高度多样性为表型的适应性进化研究提供了很好的研究材料（Ferguson *et al.*, 2010）, 尤其在性选择, 温度调控, 拟态和防御等方面。菜粉蝶 *Pieris rapae* L.种内的翅斑差异起到信息交流的作用（Stoehr *et al.*, 2016）。昆虫体色和着色的差异形成具有多方面的因素, 如长期生存环境的差异, 包括温度、寄主、环境胁迫压力等; 另一重要因素是基因调控。很多时候昆虫的表型差异是由这两部分共同作用造成的。而昆虫这些表型上的差异往往造成昆虫生理生化等生物学方面的差异。红棕象甲表型的差异（斑纹和着色）是否存在相应的生物学适合度差异? 如果有差异那么造成如此差异的内在机制是什么? 这些问题还有待进一步研究。

参考文献 (References)

Abraham VA, Koya KMA, Kurian C, 1975. Evaluation of seven insecticides for control of red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* Fabr. *Journal of Plantation Crops*, 3: 71–72.

Abraham VA, Al-Shuaibi MA, Faleiro JR, Abozuhairah RA, Vidyasagar PSPV, 1998. An integrated management approach for red palm weevil *Rhynchophorous ferrugineus* Oliv. a key pest of date palm in the Middle East. *Journal of Scientific Research Agricultural Sciences*, 3: 77–84.

Armitage SAO, Siva-Jothy MT, 2005. Immune function responds to selection for cuticular colour in *Tenebrio molitor*. *Heredity*, 94(6): 650–656.

Barnes AI, Siva-Jothy MT, 2000. Density-dependent prophy- laxis in the mealworm beetle *Tenebrio molitor* L. Coleoptera Tenebrionidae): Cuticular melanization is an indicator of investment in immunity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1439): 177–182.

Bozbuga R, Hazir A, 2008. Pests of the palm (*Palmae* sp.) and date palm (*Phoenix dactylifera*) determined in Turkey and evaluation of red palm weevil (*Rhynchophorus ferrugineus* Olivier) (Coleoptera: Curculionidae). *Bulletin OEPP*, 38(1): 127–130.

Castaños CE, Córdoba-Aguilar A, Munguía-Steyer R, 2017. Physiological condition and wing pigmentation expression in a damselfly with seasonal polyphenism. *Physiological Entomology*, 42(4): 346–354.

Chapin JB, Brou VA, 1991. *Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 93(3): 630–635.

Chen YQ, Nian XL, Chen Q, 2011. Research progress on killer of palm plants-red palm weevil. *Tropical Forestry*, 39(2): 24–28. [陈义群, 年晓丽, 陈庆, 2011. 棕榈科植物杀手-红棕象甲的研究进展. 热带林业, 39(2): 24–28.]

Cooper IA, Brown JM, Getty T, 2016. A role for ecology in the evolution of colour variation and sexual dimorphism in Hawaiian damselflies. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(2): 418–427.

Dubey A, Omkar, Mishra G, 2016. Influence of temperature on reproductive biology and phenotype of a ladybird, *Menochilus sexmaculatus* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Thermal Biology*, 58: 35–42.

EPPO, 2008. Data sheet on quarantine pests *Rhynchophorus ferrugineus*. *EPPO Bulletin*, 38(1): 55–59.

Faghih AA, 1996. The biology of red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus* Oliv. (Coleopter, Curculionidae) in Savaran region (Sistan province, Iran). *Applied Entomology & Phytopathology*, 63(1/2): 16–18.

Faleiro JR, 2006. A review of the issues and management of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* (Coleoptera: Rhynchophoridae) in coconut and date palm during the last one hundred years. *International Journal of Tropical Insect Science*, 26(3): 135–154.

Ferguson LC, Lee SF, Chamberlain N, Nadeau N, Joron M, Baxter S, Wilkinson P, Papanicolaou A, Kumar S, Kee TJ, Clark R, Davidson C, Glithero R, Beasley H, Vogel H, French-Constant R, Jiggins C, 2010. Characterization of a hotspot for mimicry: assembly of a butterfly wing transcriptome to genomic sequence at the HmYb/Sb locus. *Molecular Ecology*, 19(Suppl.): 240–254.

Ford BE, 1955. Polymorphism and taxonomy. *Heredity*, 9(2): 255–264.

Gaitonde N, Joshi J, Kunte K, 2018. Evolution of ontogenic change in color defenses of swallowtail butterflies. *Ecology and Evolution*, 8(19): 9751–9763.

Ge X, He S, Wang T, Yan W, Zong S, 2015. Potential distribution predicted for *Rhynchophorus ferrugineus* in China under different climate warming scenarios. *PLoS ONE*, 10(10): e0141111.

Gomez VS, Ferry M, 1999. Attempts at biological control of date palm pests recently found in Spain. Proceedings of the first regional symposium for applied biological control in Mediterranean countries. Cairo. 121–125.

He P, Yu S, Chen JX, Zhang GW, Chen ML, 2013. Occurrent status

and control measure of *Rhynchophorus ferrugineus* in Panxi area in Sichuan province. *China Tropical Agriculture*, (50): 44–45. [何平, 余爽, 陈建雄, 张国薇, 陈明兰, 2013. 四川攀西地区红棕象甲的危害现状及控制对策. 中国热带农业, (50): 44–45.]

Hill HZ, 1992. The function of melanin or six blind people examine an elephant. *Bioessays*, 14(1): 49–56.

Hiyama A, Taira W, Iwasaki M, Sakauchi K, Gurung R, Otaki JM, 2017. Geographical distribution of morphological abnormalities and wing color pattern modifications of the pale grass blue butterfly in northeastern Japan. *Entomological Science*, 20(1): 100–110.

Hu SC, 2006. South palm introduce to North Serial. *China Flower & Penjing*, (3): 6–7. [胡世晨, 2006. 南棕北引丛谈. 中国花卉盆景, (3): 6–7.]

Ito K, Yoshikawa M, Fujii T, Tabunoki H, Yokoyama T, 2016. Melanin pigmentation gives rise to black spots on the wings of the silkworm *Bombyx mori*. *Journal of Insect Physiology*, 91/92: 100–106.

Ju RT, Li YZ, Du YZ, Chi XZ, Yan W, Xu Y, 2006. Alert to spread of an invasive alien species, red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43(2): 159–163. [鞠瑞亭, 李跃忠, 杜予州, 池杏珍, 严巍, 徐颖, 2006. 警惕外来危险害虫红棕象甲的扩散. 昆虫知识, 43(2): 159–163.]

Joron M, Frezal L, Jones RT, Chamberlain NL, Lee SF, Haag CR, Whibley A, Becuwe M, Baxter SW, Ferguson L, Wilkinson PA, Salazar C, Davidson C, Clark R, Quail MA, Beasley H, Glithero R, Lloyd C, Sims S, Jones MC, Rogers J, Jiggins CD, ffrench-Constant RH, 2011. Chromosomal rearrangements maintain a polymorphic supergene controlling butterfly mimicry. *Nature*, 477(7363): 203–206.

Komai T, 1956. Genetics of ladybirds. *Advances in Genetics*, 8: 155–188.

Koch RI, 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science*, 3(1): 1–16.

Kuznetsov VN, l997. Lady beetles of Russian Far East. *Center for Systematic Entomology*, (1): 1–248.

Leffory HM, 1906. The more Important Insects Injurious to Indian Agriculture. Calcutta: Govt Press. 113–252.

Li CL, 1978. The early stages of Chinese Rhopalocera-*Luehdorfia chinensis* Leech (Parnassiidae: Zerynthiinae). *Acta Entomologica Sinica*, 21(2): 161–163. [李传隆, 1978. 中国蝶类幼期小志—中华虎凤蝶. 昆虫学报, 21(2): 161–163.]

Li WF, Yao WM, 2006. Risk analysis of red palm weevil diffusion in China. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 27(4): 108–112. [李伟丰, 姚卫民, 2006. 红棕象甲在中国扩散的风险分析. 热带作物学报, 27(4): 108–112.]

Liang YP, Fang XY, Jiang J, Nong HS, 2010. A preliminary study on mottle type of *Rhynchophorus ferrugineus* Olivier. *Guangxi Tropical Agriculture*, (3): 1–3. [梁一萍, 方小玉, 江洁, 农海珊, 2010. 红棕象甲色斑型初步研究. 广西热带农业, (3): 1–3.]

Lin XL, Zheng L, Lin ZB, 2006. Main pest control of palm plants in Southern Fujian. *Fujian Science & Technology of Tropical Crops*, 31(3): 18–19. [林晓兰, 郑荔, 林志斌, 2006. 闽南棕榈科植物主要虫害防治. 福建热作科技, 31(3): 18–19.]

Liu HJ, Zhao DY, Xu JX, Chen HM, Huang HR, 2009. Pest risk analysis of *Rhynchophorus ferrugineus* in Guangdong area. *Guangdong Forestry Science and Technology*, 25(4): 20–23. [刘宏杰, 赵丹阳, 徐家雄, 陈海明, 黄河日, 2009. 外来入侵害虫红棕象甲在广东地区的风险性分析. 广东林业科技, 25(4): 20–23.]

Liu K, Peng ZQ, Fu YG, 2002. Research advances on *Rhynchophorus ferrugineus* Fab. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 22(2): 70–77. [刘奎, 彭正强, 符悦冠, 2002. 红棕象甲研究进展. 热带农业科学, 22(2): 70–77.]

Liu WF, 2007. Control of *Rhynchophorus ferrugineus* damaging to *Phoenix canariensis* in Xiamen. *Subtropical Plant Science*, 36(3): 31–33. [刘文芳, 2007. 厦门地区加拿利海枣红棕象甲防治初报. 亚热带植物科学, 36(3): 31–33.]

Majerus ME, 1998. Melanism: Evolution in Action. Oxford: Oxford University Press. 338.

Moore MP, Martin RA, 2016. Intrasexual selection favours an immune-correlated colour ornament in a dragonfly. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(11): 2256–2265.

Murphy ST, Briscoe BR, 1999. The red palm weevil as an alien invasive: Biology and the prospects for biological control as a component of IPM. *Biocontrol News and Information*, 20(1): 364–366.

Ou SS, Qin LH, Wang XX, Xie YJ, Shen XP, Hou L, 2010. Observation on morphology of *Rhynhophorus ferrugineus* Fabricius and investigation on its occurrence damage. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 38(25): 13810–13811. [欧善生, 覃连红, 王小欣, 谢彦洁, 申晓萍, 侯亮, 2010. 棕榈红棕象甲形态观察及发生危害情况调查. 安徽农业科学, 38(25): 13810–13811.]

Qin LH, Ou SS, Xie YJ, Wang XX, Shen XP, 2009. An investigation and management strategy of *Rhyncnophorus ferrugineus* Fab. in Nanning. *Tropical Forestry*, 37(2): 40–41, 31. [覃连红, 欧善生, 谢彦洁, 王小欣, 申晓萍, 2009. 南宁市红棕象甲发生情况初步调查及防治对策. 热带林业, 37(2): 40–41, 31.]

Roth O, Kurtz J, 2008. The stimulation of immune defence

accelerates development in the red flour beetle (*Tribolium castaneum*). *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6): 1703–1710.

Rugman-Jones PF, Hoddle CD, Hoddle MS, Stouthamer R, 2013. The lesser of two weevils: molecular-genetics of pest palm weevil populations confirm *Rhynchophorus vulneratus* (Panzer 1798) as a valid species distinct from *R. ferrugineus* (Olivier 1790), and reveal the global extent of both. *PLoS ONE*, 8(10): e78379.

Shirataki H, Futahash R, Fujiwara H, 2010. Species-specific coordinated gene expression and transregulation of larval color pattern in three swallowtail butterflies. *Evolution & Development*, 12(3): 305–314.

Stoehr AM, Hayes K, Wojan EM, 2016. Assessing the role of wing spots in intraspecific communication in the cabbage white butterfly (*Pieris rapae* L.) using a simple device to increase butterfly responses. *Journal of Insect Behavior*, 29(3): 243–255.

Sugahara R, Tanaka S, Jouraku A, Shiotsuki T, 2018. Identification of a transcription factor that functions downstream of corazonin in the control of desert locust gregarious body coloration. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 97: 10–18.

Tan CC, Li JC, 1934. Inheritance of the elytral color patterns of the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas. *The American Naturalist*, 68(716): 252–265.

Tong SH, Zeng M, Wen XS, Shi MQ, 2007. On guard against the invasion of an alien species, the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus*. *Jiangxi Plant Protection*, 30(3): 124–126. [童四和, 曾珉, 温小遂, 施明清, 2007. 警惕外来危险性害虫红棕象甲入侵为害. 江西植保, 30(3): 124–126.]

van't Hof AE, Campagne P, Rigden DJ, Yung CJ, Lingley J, Quail MA, Hall N, Darby AC, Saccheri IJ, 2016. The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature*, 534(7605): 102–105.

Wang F, Ju RT, Li YZ, Xu Y, Du YZ, Zhou JM, 2009. Lab observation for biological characteristics and morphology of *Rhynchophorus ferrugineus*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(4): 556–560. [王凤, 鞠瑞亭, 李跃忠, 徐颖, 杜予州, 周建明, 2009. 红棕象甲室内生物学特征及形态观察. 昆虫知识, 46(4): 556–560.]

Wang GH, 2014. Population genetic structure analysis of *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) revealed by microsatellite loci and mitochondrial COI sequences. Master thesis. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [王桂花, 2014. 基于微卫星和线粒体 *COI* 的红棕象甲不同地理种群遗传结构. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]

Wang GH, Hou YM, Zhang X, Zhang J, Li JL, 2017. Strong population genetic structure of an invasive species, *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier), in southern China. *Ecology and Evolution*, 7(24): 10770–10781.

Wattanapongsiri A, 1966. A revision of the genera *Rhynchiophorus* and *Dynamis* (Coleoptera: Curculionidae). *Department of Agriculture Science Bulletin*, 1: 1–328.

Wu KH, Yu FS, 2001. Initial investigation of *Rhynchophorus ferrugineus*. *Tropical Forestry*, 29(3): 141–144. [吴坤宏, 余法升, 2001. 红棕象甲的初步调查研究. 热带林业, 29(3): 141–144.]

Wu SY, Tong XL, Peng CX, Xiong G, Lu KP, Hu H, Tan D, Li CL, Han MJ, Lu C, Dai FY, 2016. Comparative analysis of the integument transcriptomes of the black dilute mutant and the wild-type silkworm *Bombyx mori*. *Scientific Reports*, doi: 10.1038/srep26114.

Zhang JM, 2007. Risk analysis of *Rhynchophorus ferrugineus* Oliver and *Heterobostrychus aequalis* Waterhouse in Guizhou Province. *Guizhou Forestry Science and Technology*, 35(2): 45–47. [张金梅, 2007. 红棕象甲、双沟异翅长蠹二种有害生物在贵州的风险分析. 贵州林业科技, 35(2): 45–47.]

Zhong YT, Lan SZ, Liu HS, 2009. Diagnosis and control for damage of *Rhynchophorus ferrugineus*. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 37(2): 644–645, 704. [钟跃庭, 蓝淑珍, 刘海桑, 2009. 红棕象甲危害的诊断与防治. 安徽农业科学, 37(2): 644–645, 704.]