红棕象甲不同地理种群繁殖行为变异及其适应性策略研究*

严 婧[1**] 张 康[1] 王欽召[1] 熊阳平[1] 刘兴平[1] 曾菊平[1, 2***]

（1. 江西农业大学林学院，鄱阳湖流域森林生态系统保护与修复国家林业和草原局重点实验室，南昌 330045；
2. 江西庐山森林生态系统定位观测研究站，九江 332900）

摘 要 **【目的】** 全球入侵害虫红棕象甲 *Rhynchophorus ferrugineus* 不仅在原产热带地区传播扩散，且借助自身生物学、生态学特征与适应能力，也在更高纬度区域（如亚热带）入侵。本研究通过对比不同纬度入侵种群繁殖行为，分析可能出现的地理变异性，以此揭示红棕象甲向北入侵过程形成的繁殖适应策略。**【方法】** 从野外采集红棕象甲南昌入侵种群茧苞，跟踪成虫羽化、交配、产卵等行为，结合肉眼观察与视频监控记录发生时刻、频次、个数等。同时，用文献法采集文昌、南宁、福州入侵种群的类似数据，经整理、加工，运用游程检验、Mann-Whitney *U* 检验等分析成虫行为特征。**【结果】** 红棕象甲侵入亚热带（如南昌、南宁）后，成虫交配节律（南昌：$P = 0.034$，南宁：$P = 0.003$）与产卵节律（南昌：$P < 0.001$）变得更显著，游程检验显示活动频次在时间轴上为非随机分布，光期/白天交配率显著（南昌：$P = 0.009$，南宁：$P < 0.001$）高于暗期/夜间，观察到南昌种群的产卵峰值在下午 13:00 与傍晚 19:00 出现，而热带（如文昌）入侵种群则无显著交配、产卵节律。红棕象甲成虫羽化在全天各时段均可发生，羽化节律不明显。成虫交配期间，记录交配持续时间从 1-1 325 s 不等，变幅明显，但 75%分位值为 103 s。此外，交配前期（$P = 0.011$）、交配持续时间（$P = 0.014$）越长，雌虫产卵量越大，正向相关性显著，而抱对时间、交配频次（$P = 0.37$）与产卵量无显著相关性（抱对时间：$P = 0.05$，交配频次：$P = 0.37$）。**【结论】** 红棕象甲可通过改变交配、产卵行为节律等繁殖策略与适应方式，为向北或更高纬度入侵、定殖与建群提供可能。再次印证红棕象甲是一种强入侵力有害生物，需持续保持关注与警惕，包括长江以北及更高纬度地区。

关键词 红棕象甲；入侵害虫；地理种群；繁殖行为；节律；适应性

Differences in the reproductive behavior of different geographical populations of *Rhynchophorus ferrugineus*

YAN Jing[1**] ZHANG Kang[1] WANG Qin-Zhao[1] XIONG Yang-Ping[1]
LIU Xing-Ping[1] ZENG Ju-Ping[1, 2***]

(1. Key Laboratory of Forest Ecosystem Protection and Restoration in Poyang Lake Basin, National Forestry and Grassland Administration, College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Observation and Research Station of Forestry Ecosystem in Lushan Mountain, Jiujiang 332900, China)

Abstract **[Aim]** To analyze latitudinal variability in the reproductive behavior of the red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus*, in order to reveal adaptations that could facilitate the continued northward invasion of this pest. **[Methods]** Cocoons of the Nanchang population of *R. ferrugineus* were collected in the field, and adult emergence, mating, and oviposition behavior were recorded to analyze and compare the timing, frequency, and number of these behaviors. The same data on three other populations (Wenchang, Nanning and Fuzhou) were collected from the literature. After sorting and processing the data, the reproductive behavior of these four populations was compared using statistical tests, such as the Run

*资助项目 Supported projects：江西省林业科技创新专项（201815）；江西农业大学大学生创新训练项目（201810410110）
**第一作者 First author，E-mail：1911198210@qq.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：zengjupingjxau@163.com
收稿日期 Received：2024-10-25；接受日期 Accepted：2025-06-12

test and Mann-Whitney *U* test. **[Results]** The temporal rhythm of mating and oviposition in populations from subtropical regions (such as Nanchang and Nanning) were significantly different to those of other populations. A Run test analysis of a non-random 24 h time series indicates that these populations had a significantly higher mating rate during the light phase (daytime) than during the dark phase (night). The oviposition peak of the Nanchang population took place from 13:00 to 19:00, whereas no significant mating, or oviposition rhythm, was observed in populations from tropical locations (such as Wenchang). Adult emergence had no significant temporal pattern. Mating duration ranged from 1 second to 1 325 seconds, with a 75% quantile of 103 seconds. There was a significant positive correlation between the number of eggs laid by females and the duration of the pre-mating period and mating. However, there was no significant correlation between mating frequency and the number of eggs number laid. **[Conclusion]** Our results indicate that the red palm weevil is capable of adapting its reproductive behavior, such as changing its mating or oviposition rhythm, which may facilitate its establishment at higher latitudes in China. These findings suggest that the red palm weevil is not confined to tropical, or sub-tropical, regions and that effective control of this pest will therefore require monitoring at higher latitudes north of the Yangtze River.

Key words *Rhynchophorus ferrugineus*; invasive pest; geographic population; reproductive behavior; rhythm; adaptation

随着国际贸易一体化进程，跨国货物运输、人员往来日益频繁，使外来有害生物入侵风险加剧（吴金泉和 Smith, 2010），成为当前全球性环境问题之一（赵彩云, 2016; 陈洁君和王晶, 2018; 陈宝雄等, 2020; Robinson *et al*., 2020）。通常，外来有害生物更易侵入生态环境脆弱的区域（高增祥等, 2003; Richardson and Pyšek, 2006; 于文波和黎绍鹏, 2020），但能否最终成功，则主要决定于入侵者自身生物学、生态学特征及相关入侵性状（黄建辉等, 2003），而入侵者常通过繁殖行为调整，形成适应策略（徐承远等, 2001; 高增祥等, 2003），达到入侵目的。红棕象甲 *Rhynchophorus ferrugineus* 是全球入侵害虫，于 1891 年在印度首先发现、记录（Bozbuga and Hazir, 2008），之后相继在南亚各国出现 。该虫入侵能力强，近几十年已传播、扩散到全球多个国家、地区（王欽召等, 2020），如东亚、中东、地中海、北非等区域。在我国，红棕象甲于 1997 年首次在广东中山出现，之后陆续扩散到南方多个省份，而近些年该虫出现向高纬度扩散趋势，即入侵北界正在北移，展现出很强的入侵力与生态适应性。例如，在原产地印度，红棕象甲完成 1 个世代需 48-82 d，侵入纬度更低的菲律宾后，世代时间缩短至 45 d 左右; 但侵入更高纬度世代时间延长，如侵入伊朗后世代时间最长可延至 111 d、侵入西班牙后最长延至 139 d、侵入缅甸更是延长至 165 d 等（Esteban-Durán *et al*, 1998; Murphy and Briscoe, 1999）。在向更高纬度入侵、扩散过程中，红棕象甲生活史策略可能都处在调整状态。例如，该虫侵入我国南部海南、南宁等地，每年最多可发生 3 代，且成虫飞行期可能出现更早且结束更晚（直至 12 月份）（覃伟权等, 2004; 欧善生等, 2009）；但该虫侵入浙江丽水后，每年最多能发生 2 代，飞行期也推后到 6 月份出现（佘德松和冯福娟, 2013）；尤其，红棕象甲侵入位于更高纬度的上海后，年世代数仅记录到 1 代（张岳峰等, 2008），飞行期也显著缩短。

生物入侵是个有序的生态学过程，包括传入、定殖、潜伏、扩散与暴发等阶段（Williamson, 1996; 万方浩等, 2011）。入侵生物一旦有机会突破第一道传入防线（赵紫华等, 2019），紧随其后的定殖阶段将是决定其能否在新入侵地持续发生及入侵能力展现的关键时期。多数案例显示，此时生物入侵成功大多是因为繁殖机会增加（高增祥等, 2003），包括成虫羽化、交配、产卵等一系列行为上的适应及其顺利完成。通常，昆虫发育及其行为、节律常受内在因素调控，包括信号物质、体内激素与生物钟等调控作用（Numata *et al*., 2015），但外部温度（Pittendrigh, 1954; 孙计拓等, 2012）、湿度（Krüger *et al*., 2021）、光周期（Itoh and Sumi, 2000）等环境条件也可能影响（Khare *et al*., 2004）。因此，生物入侵沿地理梯度发生时，生物发育及其行为、节律等可能受梯度环境影响而出现变异性。例如，不同地理种群可能形成自身生物钟（Goto,

2013），进而在长期的环境适应过程中建立起地理变异性（Lankinen and Forsman, 2006），建立起有效的生态适应策略。例如，柽柳粗角萤叶甲 *Diorhabda deserticola* 哈萨克斯坦种群野外观察交配行为日高峰时刻在 10:00-12:00（单峰型），而新疆阜康种群的交配行为日节律则大致呈“W”形（多峰型）（张莉莉和李保平, 2006）。红棕象甲原产于热带，现已侵入亚热带多个位点，伴随其向北入侵趋势，有关其适应性进化与地理变异性如何等问题，急需做出回答，为各地调整防控策略、科学防控提供参考依据。

为此，本研究基于近些年对红棕象甲南昌入侵种群的野外调查、种群监测研究（王钦召和曾菊平, 2017; 王辉等, 2020; 王钦召等, 2020），结合该种群实验观察记录与文昌（李磊等, 2009）、福州（纪田亮, 2018）、南宁（覃连红等, 2010）入侵种群已有数据，对比分析入侵害虫红棕象甲不同地理种群的交配、产卵等行为、节律变异性，基于行为可塑性（Davidson *et al.*, 2011）与适应性理论，解析红棕象甲的繁殖策略。

1 材料与方法

1.1 数据来源

野外采集红棕象甲南昌（28.676 493°N，115.892 151°E）入侵种群（简称：NC）实验材料，进行生殖行为观察，获得成虫羽化、交配、产卵行为等实验数据。同时，通过查询与红棕象甲入侵种群生殖行为相关、观察条件相当的研究、报道数据，获得文昌（19.612 98°N，110.753 97°E）（简称 WC）、南宁（22.822 60°N，108.373 45°E）（简称 NN）与福州（26.083 33°N，119.300 00°E）（简称 FZ）入侵种群的部分数据（李磊等, 2009; 覃连红等, 2010; 纪田亮, 2018）。将采集数据进行转换、整理与再分析，并与本次南昌种群观察数据一同比较、探讨。在地理分布上，以上 4 个入侵种群纬度跨 9.06°，覆盖热带（文昌种群）与亚热带（南宁、福州、南昌种群）2 个气候带，亚热带包括南亚热带（南宁、福州种群）与中亚热带（南昌种群）。

1.2 实验材料

于 2018-2020 年的 7-8 月，在位于江西省南昌市江西农业大学附近的苗圃地受害棕榈树上采集获得红棕象甲茧苞。当地于 2016 年首先在引种的加拿利海枣上发现红棕象甲为害，之后跟踪到红棕象甲种群转移到本土植物棕榈树为害，并定殖成功、建立当地种群（王欽召和曾菊平, 2017; 王辉等, 2020）。将采集的茧苞带回实验室后，单个放入瓶底垫有过滤纸的高 10 cm、直径 5.6 cm 透气塑料瓶内，记号笔编号后分成两组，即（1）恒温组：置于（26±1）℃、相对湿度 75%±5%、光周期 14 L∶10 D 的人工气候培养箱（上海博讯 BIC-300）；（2）室温组：置于室温自然条件下，让其羽化。

1.3 成虫行为观察

1.3.1 羽化行为 第 1 头成虫羽化后，利用肉眼与视频监控（J-02 双天线）记录羽化日期、时间，参考吴坤宏和余法升（2001）方法判定雌雄性别。肉眼每 30 min 观察记录 1 次数据，视频录像则直接将记录的羽化时刻导出，记录到对应时间段。全部个体羽化完成后，观察结束。

1.3.2 交配、产卵行为 将新羽化成虫按雌雄 1∶1 配对放置在瓶底垫有过滤纸的高 10 cm、直径 5.6 cm 的透气塑料瓶，用记号笔编号，放入蘸有 10%蔗糖水脱脂棉球供成虫补充营养，并作为产卵场所（李磊等, 2009; 王辉等, 2020）。将塑料瓶置于室温自然光照条件下，利用肉眼与视频监控记录成虫交配行为。肉眼每 30 min 观察记录 1 次数据，并借助监控回放补充记录观察数据，防止记录遗漏。

观察交配后的雌虫常将卵产在脱脂棉球或滤纸上，可据此计数产卵量，记录产卵时间，并将新产卵移到垫有湿润滤纸的培养皿内，放于室温自然光照下发育、孵化。

1.4 数据分析

以平均值为分割点，采用游程检验 24 h 等时间序列的随机性，据显著水平（P≥或<0.05）判定是否为随机序列，即序列生成是否独立或与

过去事件有关，或存在自相关性。用峰值分析确定峰值、峰值间隔。采用 Mann-Whitney *U* 检验光期、暗期数据的差异显著性，考虑各地红棕象甲成虫发生高峰多在 7 月份，故用与当月类似光暗期（14 L∶10 D）。采用方差分析与 LSD 多重检验不同地理种群交配持续时间的差异，并用 Wilcoxon 配对检验法比较交配持续时间分布的差异，用 Pearson 相关系数进行不同种群交配持续时间分布的相关性分析。百分数经反正弦 Arcsin 转换后再分析。数据分析在 SPSS 17.0 中完成。

2　结果与分析

2.1　成虫羽化行为和节律

2.1.1　羽化行为　红棕象甲成虫恒温组比室温组的始羽化日提前 1 周（图 1：A，B）。游程检验显示恒温组（雄虫：Z= - 0.915，P=0.360；雌虫：Z=0.000，P=1.000；成虫：Z=0.000，P=1.000）与室温组（雄虫：Z= - 0.561，P=0.580；雌虫：Z= - 1.400，P=0.160；成虫：Z=0.210，P=0.830）观察期间每日羽化率均为随机序列，且每日羽化率时间序列雌雄间无显著差异（图 1：A，B）。在羽化期间，两组均观察到 2 个高峰日，其中，恒温组的峰值间隔为 16 d（图 1：A），而室温组仅 6 d（图 1：B）。另外，室温组羽化起始日即是第 1 个高峰日，而恒温组则在羽化次日出现第 1 个高峰（图 1：A，B）。

2.1.2　24 h 羽化节律　红棕象甲成虫 24 h 羽化属随机序列，雌、雄虫在各时间点羽化，光期与暗期羽化的数量相当，未检测到光/暗期周期性（图 2：A-F）。

2.2　不同地理入侵种群的交配行为、节律

2.2.1　24 h 交配节律　从图 3 可知，红棕象甲南昌（Z= - 2.21，P=0.034，图 3：A）、南宁（Z= - 3.01，P=0.003，图 3：B）种群 24 h 交配节律为非随机序列，文昌（Z=0.558，P=0.577，图 3：C）、

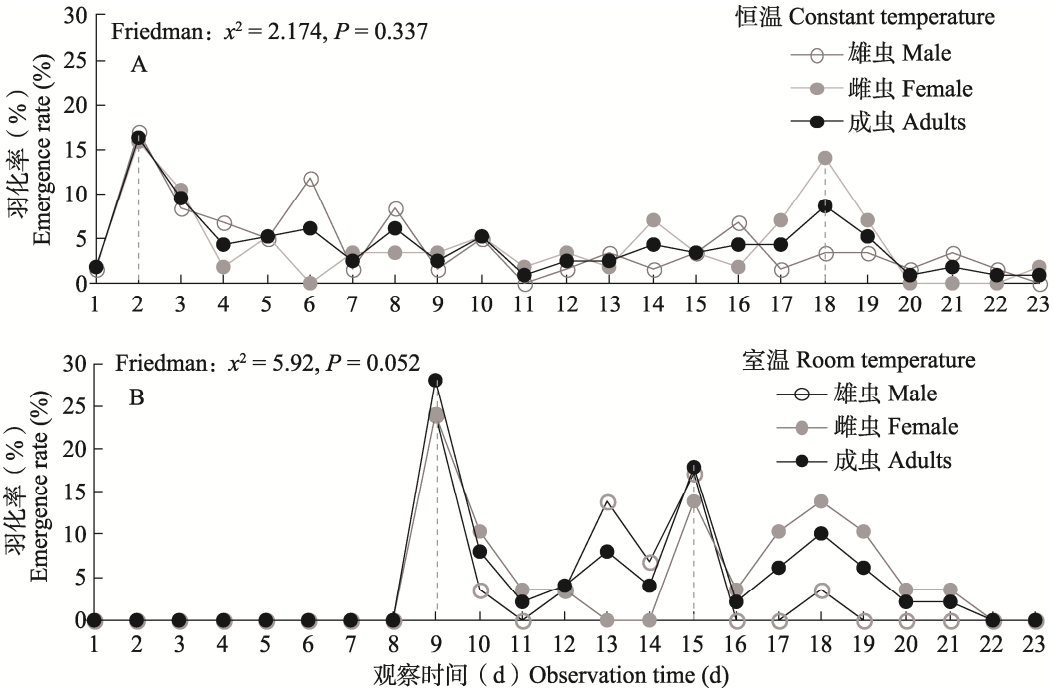

图 1　恒温（A）、室温（B）下的红棕象甲每日羽化率与高峰日分布

Fig. 1　Daily emergence rate and peaks of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* under constant (A) and room (B) temperature

以 7 月 20 日为起始日，用 Friedman 检验各组数据分布差异，虚线表示峰值。

With the beginning date of July 20th, the Friedman test is used to assess the difference in data distribution among the groups, the dashed line indicate the peak.

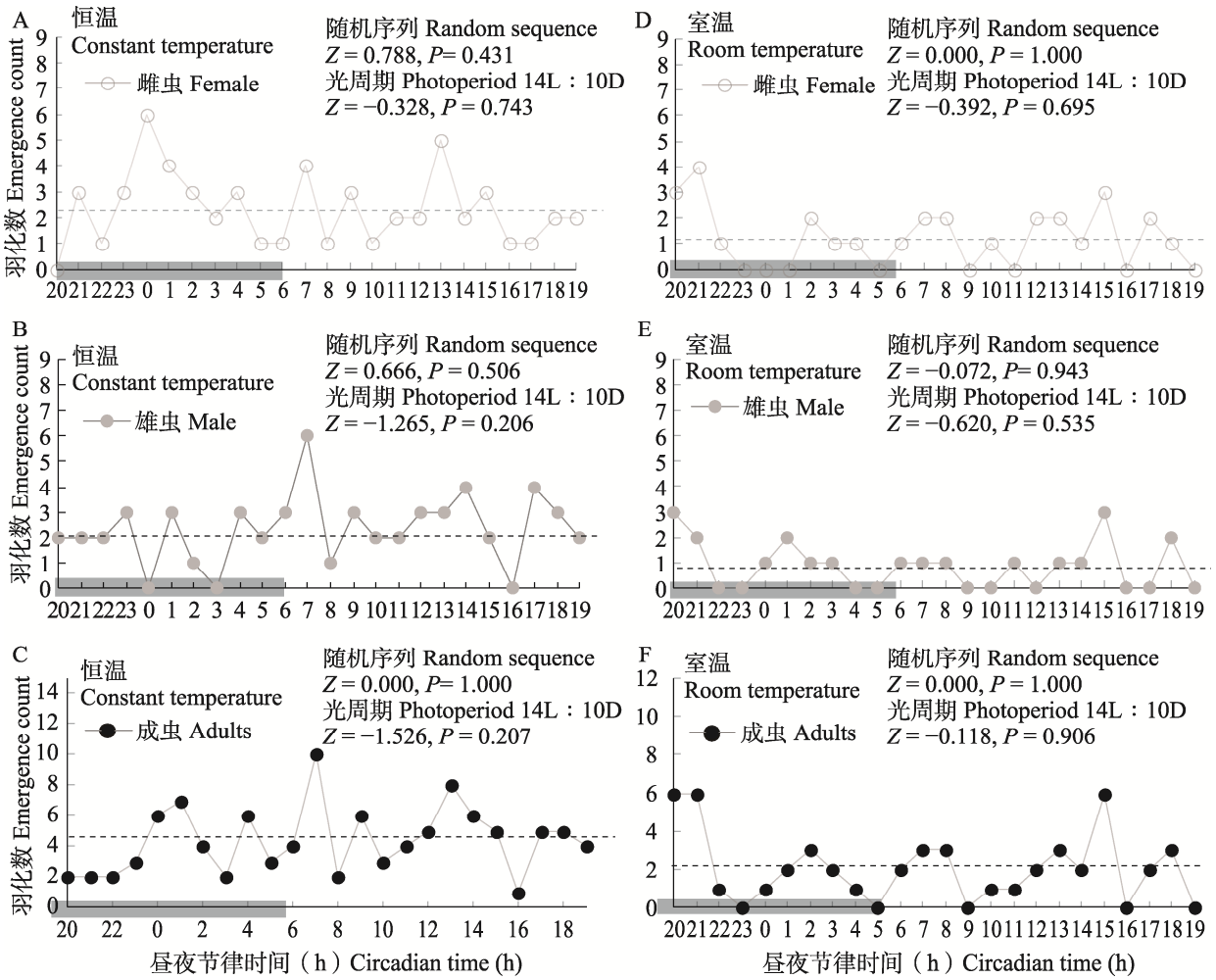

图 2　恒温、室温下红棕象甲 24 h 羽化节律，包括恒温与室温下的雌虫（A，D）、雄虫（B，E）、成虫（C，F）羽化节律

Fig. 2　The 24 h-emergence rhythm of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* under constant and room temperature, including the rhythm of females (A, D), males (B, E) and total adults (C, F)

灰色带表示 7 月份暗期，虚线表示平均值，用游程检验 24 h 时间序列的随机性，用 Mann-Whitney *U* 检验光期（L）、暗期（D）的差异显著性。

Grey stripes represent the dark period of July, dashed lines indicate mean values, the Run test is used for random sequence analysis and Mann-Whitney *U*-test used to compare the difference between light (L) and dark (D) period.

福州（Z= - 1.461，P=0.144，图 3：D）种群为随机序列；检测到南昌（P=0.009）、南宁（P<0.001）、福州种群偏好光期交配，交配率显著（P=0.013）高于暗期，但文昌种群光、暗期交配率相当，无显著（P=0.403）偏好。

2.2.2　交配持续时间　按 1∶1 雌雄配对（n=15）观察，结果显示，红棕象甲南昌种群的交配持续时间变幅大，从 1 s 至 1 325 s 不等，平均（85.0±65.9）s，75%分位值为 103 s（图 4：A，B）。南昌种群的平均交配持续时间介于福州[（111.03±2.49）s]、文昌[（76.73±3.47）s]种群之间，而南宁种群[（41.14±2.39）s] 的交配持续时间最短（图 4：C）。南昌与福州种群的交配持续时间分布无明显差异（Wilcoxon-paired test: Z= - 0.632，P=0.528），两组数据相关性显著（Correlation test：r^2=0.535，P=0.022），数据分布较一致，大多为 100 s 以内，尽管少部分记录大于 200 s（图 4：D）。

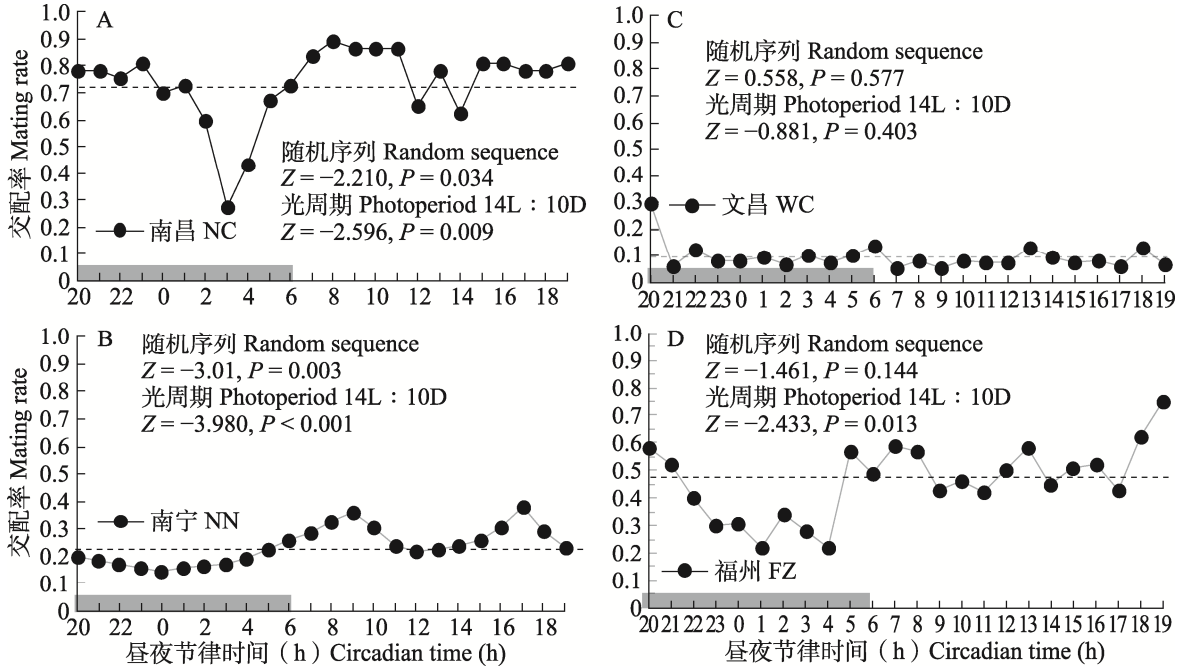

图 3　不同红棕象甲地理入侵种群的 24 h 交配节律

包括南昌种群（A）、南宁种群（B）、文昌种群（C）与福州种群（D）交配节律

Fig. 3　The 24 h-mating rhythm of geographical populations of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus*, including Nanchang (NC, A), Nanning (NN, B), Wenchang (WC, C) and Fuzhou (FZ, D) population

灰色时间带表示 7 月份暗期，虚线为平均值。

Grey stripes represent the dark period of July and the dashed lines indicate mean values.

2.3　不同地理入侵种群的产卵行为及节律

2.3.1　24 h 产卵行为节律　从图 5 可知，红棕象甲南昌种群 24 h 产卵行为与南宁种群不同，南昌种群为非随机序列，具 24 h 节律性（图 5：A）；而南宁种群为随机序列，未检测到 24 h 节律性（图 5：B）。并且，南昌种群偏好在光期产卵，在 13:00 与 19:00 出现产卵峰值，而南宁种群则在 21:00 出现 1 个峰值，其他大部分时间产卵率都低于平均值（图 5：A，B）。

2.3.2　交配对雌虫产卵量的影响　红棕象甲单雌产卵量受交配行为影响，与交配前期（P = 0.011，图 6：A）、交配持续时间（P = 0.014，图 6：C）显著正相关，但与抱对时间（P = 0.05，图 6：B）、交配频次（P = 0.37，图 6：D）无显著相关。

3　结论与讨论

入侵力与环境的可入侵性在有害生物入侵过程起着决定性作用（黄建辉等, 2003; Ricciardi, 2012; Perkins and Nowak, 2013）。生物的入侵力一般与入侵者本身的生物学、生态学特征有关，例如较高的繁殖能力、迁飞能力，以及耐热耐寒能力等（高增祥等, 2003; 张巧和郝建锋, 2011）。当前，红棕象甲已成功入侵到全球多个国家，范围涉及亚洲（覃伟权等, 2002; 王欽召等, 2020）、欧洲（Barranco *et al.*, 1996; Bozbuga and Hazir, 2008）、非洲（Cox, 1993）、北美洲（Hallett *et al.*, 1999; 万婕等, 2015）。观察到侵入低纬度（如菲律宾）种群世代时间缩短，而侵入高纬度（如缅甸）则世代时间显著延长（Esteban-Durán *et al*, 1998; Murphy and Briscoe, 1999），表现出高可塑性与适应性。当前，红棕象甲正向我国更北地区（如长江流域）入侵，揭示其入侵过程的地理变异性和适应性进化，分析掌握国内种群的入侵力，可为精准防控提供重科学依据。为此，本研究沿一定的纬度跨度，采集了红棕象甲南昌种群与文昌、福州、南宁种群数据，对比分析该入侵

害虫与繁殖策略相关的行为性状地理变异性，从行为可塑性、策略调整与适应性角度（Sultan, 2004; Nicotra *et al.*, 2010; Davidson *et al.*, 2011; Kelly and Jennions, 2011），解析红棕象甲的入侵力。

本研究结果显示，红棕象甲向北入侵至亚热带（南昌、南宁、福州种群）后，成虫交配节律显现，表现出光期交配的偏好，而热带文昌种群则交配节律行为不明显。不仅如此，入侵至更北的中亚热带（南昌种群）后，成虫产卵行为也显著变化，同样表现出光期产卵的偏好，产卵峰值出现在白天，而南亚热带的南宁种群的产卵峰值则出现在晚上 21:00。红棕象甲通过调整繁殖策略，提升其入侵适应性和能力，从而可能在更高纬度区域定殖和繁衍。这进一步证实了红棕象甲是一种具有强入侵力的有害生物，需持续关注和防控（陈义群等，2011；王欽召，2018；纪田亮，2018）。

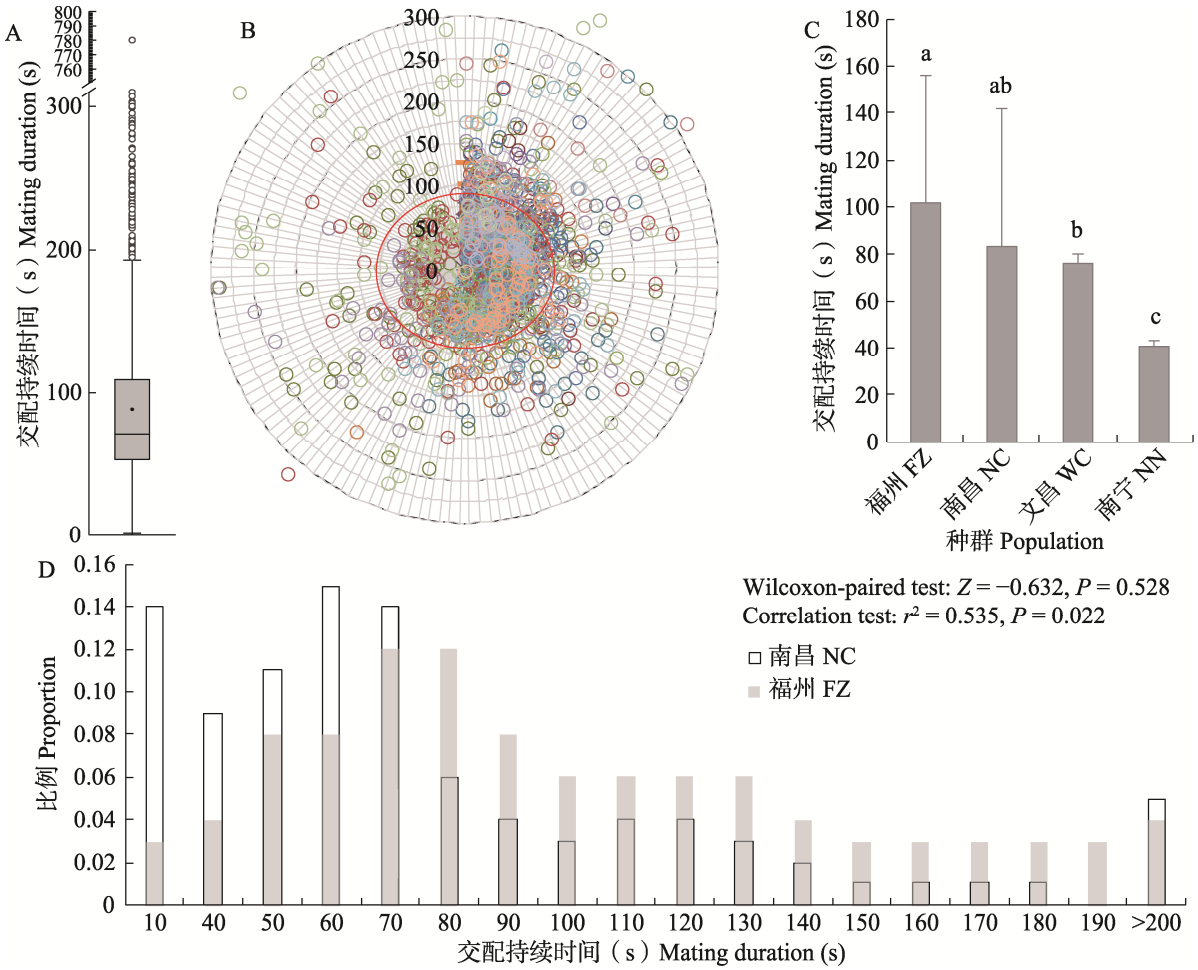

图 4　不同红棕象甲地理入侵种群的交配持续时间与比较，包括南昌种群交配持续时间箱线图（A）、雷达图（B）与 4 个地理种群的交配持续时间柱状图（C）及南昌、福州种群交配持续时间的频次分布图（D）

Fig. 4　Comparing the mating duration of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* among geographical populations, including the box (A) and radar (B) plot in mating duration in NC population, bar charts of mating duration in four geographic populations (C), as well as frequency histogram of mating duration in NC and FZ populations (D)

雷达图为南昌种群交配持续时间分布（*n*=15，红圈表示平均值），用方差分析与 LSD 多重检验地理种群交配持续时间差异，以不同小写字母表示。

NC: Nanchang; FZ: Fuzhou; WC: Wenchang; NN: Nanning, the radar chart showing the distribution of mating duration of NC population (*n*=15, the red circle indicating the mean value). The difference in mating duration among geographic populations are analyzed using ANOVA and LSD multiple comparisons, with different lowercase letters indicating significant differences.

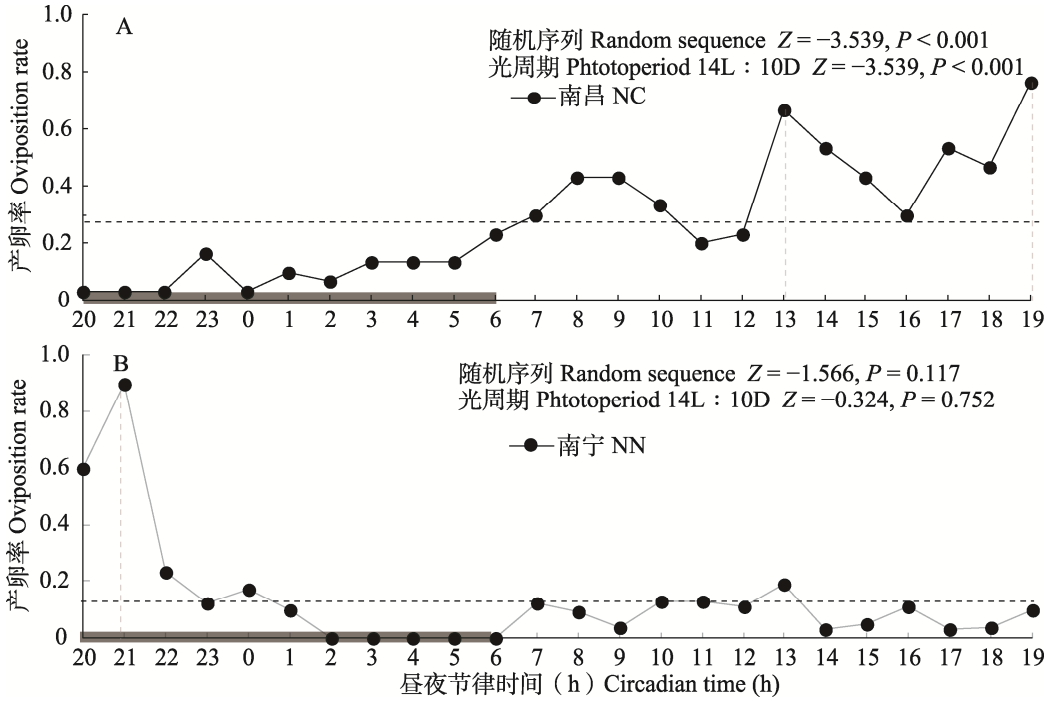

图 5　红棕象甲南昌（A）、南宁（B）种群 24 h 产卵节律

Fig. 5　The 24 h oviposition rhythm of Nanchang (NC, A), Nanning (NN, B) population of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus*

灰色条带表示 7 月份暗期，横虚线表示平均值，纵虚线表示峰值。

Grey stripes indicate the dark period of July and the horizontal dashed lines indicate mean values, the vertical dashed lines indicate the peaks.

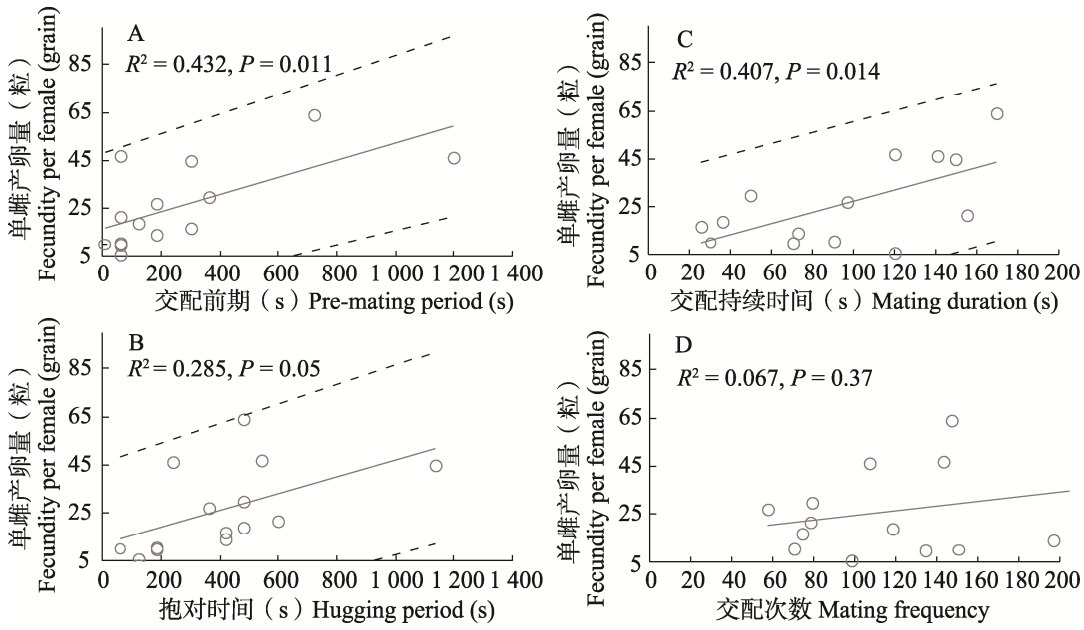

图 6　红棕象甲单雌产卵量与交配行为参数的线性关系，包括与交配前期（A）、抱对时间（B）、交配持续时间（C）及交配次数（D）之间的关系

Fig. 6　Linear relationships between fecundity per female and mating behaviors in the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus*, including pre-mating period (A), hugging period (B), mating duration (C) and mating frequency (D)

采用线性回归分析，虚线为 95%置信区间。Dotted line indicate 95% confidence interval by linear regression analysis.

昆虫成虫的行为、节律通常较幼期的行为研究更多，尤其是交配、产卵等繁殖行为。而交配、产卵行为发生时刻、发生次数、交配持续时间等指标常被采集、记录，用来掌握成虫交配、产卵行为和节律特征（刘兴平等, 2010; 张翔, 2015; 纪田亮, 2018; 沈顺章等, 2020; 侯国辉, 2022）。本研究通过交配时刻频次分布，获知红棕象甲向北侵入位于亚热带的南昌（王钦召和曾菊平, 2017; 王辉等, 2020）、南宁（覃连红等, 2010）、福州（纪田亮, 2018）后，表现出明显的成虫交配节律行为，这与早期侵入热带文昌的种群（李磊等, 2009）明显不同。一方面，亚热带种群交配时刻明显更偏好光期或在白天（含傍晚）发生，而热带种群交配时刻记录频次分布则昼夜相当；另一方面，以平均值为分割点，利用游程检验分析 24 h 交配时间序列的随机性，根据显著水平（$P<0.05$）判定序列生成是否独立，也发现来自亚热带的南昌与南宁种群均为非随机序列，说明序列内部存在自相关性，而热带文昌种群为随机序列，说明各时刻交配频次相互独立。而运用同样方法，获知红棕象甲侵入更高纬度（如南昌）后产卵行为节律也较更低纬度（如南宁）显著，出现白天产卵偏好行为。

昆虫行为的节律性通常是由环境的节律性引发的，对昆虫获得食物和适宜的生活环境，以及避开不良的环境条件极其重要（秦玉川, 2009; 方梅等, 2017; Shiga, 2019）。亚热带与热带气候差异显著，一方面，亚热带气候较后者更加四季分明，侵入亚热带后，在四季交替节律性的引发或压力下，红棕象甲调整了生活史策略，从每年最多发生 3 个世代数（覃伟权等, 2004; 欧善生等, 2009），调整到每年最多 2 代（佘德松和冯福娟, 2013）甚至 1 代（张岳峰等, 2008）的模式，而在世代发生时间上则显著延长（Esteban-Durán *et al*., 1998; Murphy and Briscoe, 1999）。另一方面，由于白天光照更强等原因，亚热带昼夜温差也明显大于热带，这种昼夜交替信号可能参与触发了红棕象甲 24 h 生物钟，出现有利于其个体和种群生存发展的内部调节活动（秦玉川, 2009），如激素（如性激素）的有规律的分泌活动，引发形成了向北入侵种群的交配节律、产卵节律等适应性繁殖活动。

然而，需注意的是，成虫交配持续时间这一指标由于其变幅过大（从 1-1 325s 不等），可能并不适用于评估红棕象甲各入侵种群间的地理变异性。这种情况可能与交配持续时间更易受到多种因素干扰有关。例如，大猿叶甲 *Colaphellus bowringi* 的交配持续时间不仅受成虫个体日龄、体重、交配经历等自身因素影响，也显著地受雄虫密度、温度等外在环境条件影响（Liu *et al*., 2010, 2014; 刘兴平等, 2010）。而红棕象甲交配行为一般由雄虫启动，交配过程包括接近、爬跨求偶、抱握、阳茎插入和配后保护等阶段。期间，接受多次交配后的雌虫可能出现拒绝交配的行为，而且，交配行为处于以上任一阶段都可能被终止（纪田亮, 2018）。因此，一次交配是否完整、有效，直接影响着交配持续时间的长短变化。尽管，短时交配也可能刺激雌虫产出有效卵（Opp and Prokopy, 1986），但对于红棕象甲而言，本研究结果与纪田亮（2018）研究一致，显示更长的交配持续时间（如大于 100 s）可能更有效，更有利于增加产卵量，两者间存在显著的正相关关系。而交配过程的其他行为（如抱对时间等），则未检测到与产卵量大小的显著相关性。不仅如此，在红棕象甲单配对实验中，交配次数也与后续的产卵量大小无显著相关性。这一结果未否定“多次交配能提高昆虫产卵量”的观点（沈顺章等, 2020），如白背飞虱 *Sogatella furcifera*（杨航等, 2016）、马利筋叶甲 *Chrysochus cobaltinus*（Schwartz and Peterson, 2006）、大猿叶甲（Liu *et al*., 2013）等多次交配雌虫产卵量多于单次交配雌虫。但是，多次交配的次数记录并非都是有效的，因而，若要考查交配持续时间这一指标，用于探究地理种群的变异性（Lankinen and Forsman, 2006），则至少应先剔除不完整或无效的交配记录，否则会因为含有不确定信息而影响最后判断。

综上所述，红棕象甲是一种入侵力强的有害生物，不局限在原产的热带地区传播扩散，而是可以在自身生物学、生态学特征与性状驱使下，

继续向更高纬度区域入侵。本次对比 4 个不同纬度入侵种群的繁殖行为特征，分析地理变异性，揭示红棕象甲向北入侵过程（如从热带至亚热带）可通过调整交配、产卵行为及其节律性，形成繁殖适应策略，帮助入侵种群在更高纬度定殖、建群与存续。这预示红棕象甲未来将继续沿纬度梯度向北，在有棕榈科植物分布的潜在可入侵区域（王辉等, 2020），持续传播、扩散。因此，长江以北及更高纬度区域需高度重视该检疫害虫的风险管理与防控工作。目前最重要的是加强防线，降低其传播风险（赵紫华等, 2019）。

参考文献 (References)

Barranco P, Pena J de la, Cabello T, 1996. El picudo rojo de laspalmeras, *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier), nueva plaga en Europa (Coleoptera, curculionidae). *Phytoma Espana*, 76: 36–40.

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). *Eppo Bulletin*, 38(1): 127–130.

Chen BX, Sun YF, Han ZH, Huang HK, Zhang HB, Li YK, Zhang GL, Liu WX, 2020. Challenges in preventing and controlling invasive alien species in China. *Journal of Biosafety*, 29(3): 157–163. [陈宝雄, 孙玉芳, 韩智华, 黄宏坤, 张宏斌, 李垚奎, 张国良, 刘万学, 2020. 我国外来入侵生物防控现状、问题和对策. 生物安全学报, 29(3): 157–163.]

Chen JJ, Wang J, 2018. Progress in prevention and control of invasive species in China. *Journal of Biosafety*, 27(1): 16–19. [陈洁君, 王晶, 2018. 我国外来入侵生物防控科技进展. 生物安全学报, 27(1): 16–19.]

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.]

Cox ML, 1993. Red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus*, in Egypt. *FAO Plant Protection Bulletin*, 41: 30–31.

Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB, 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta - analysis. *Ecology letters*, 14(4): 419–431.

Esteban-Durán J, Yela JL, Beitia FJ, Jiménez-Alvarez A, 1998. Biología del curculiónido ferruginoso de las palmeras *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) en laboratorio y campo: Ciclo en cautividad, peculiaridades biológicas en su zona de introducción en España y métodos biológicos de detección y posible control (Coleoptera: Curculionidae: Rhynchophorinae). *Boletín de Sanidad Vegetal*, *Plagas*, 24(4): 737–748.

Fang M, Wang M, Zhu M, Tu XY, 2017. Circadian behavioral rhythms in beetles. *Biological Disaster Science*, 40(2): 135–138. [方梅, 王敏, 朱敏, 涂小云, 2017. 甲虫行为节律. 生物灾害科学, 40(2): 135–138.]

Gao ZX, Ji R, Xu RM, Xie BY, Li DM, 2003. Biological invasions: Process, mechanism and prediction. *Acta Ecologica Sinica*, 23(3): 559–570. [高增祥, 季荣, 徐汝梅, 谢宝瑜, 李典谟, 2003. 外来种入侵的过程、机理和预测. 生态学报, 23(3): 559–570.]

Goto SG, 2013. Roles of circadian clock genes in insect photoperiodism. *Entomological Science*, 16(1): 1–16.

Hallett RH, Oehlschlager AC, Borden JH, 1999. Pheromone trapping protocols for the Asian palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus* (Coleoptera: Curculionidae). *International Journal of Pest Management*, 45(3): 231–237.

Hou GH, 2022. Effects of temperature and photoperiod on the reproductive biology characteristics of *Euzophera pyriella* Yang. Master dissertation. Aral: Tarim University. [侯国辉, 2022. 温度和光周期对香梨优斑螟繁殖生物学特性的影响. 硕士学位论文. 阿拉尔: 塔里木大学.]

Huang JH, Han XG, Yang QE, Bai YF, 2003. Fundamentals of invasive species biology and ecology. *Biodiversity Science*, 11(3): 240–247. [黄建辉, 韩兴国, 杨亲二, 白永飞, 2003. 外来种入侵的生物学与生态学基础的若干问题. 生物多样性, 11(3): 240–247.]

Itoh MT, Sumi Y, 2000. Circadian clock controlling egg hatching in the cricket (*Gryllus bimaculatus*). *Journal of Biological Rhythms*, 15(3): 241–245.

Ji TL, 2018. The mating behavior of *Rhynchophorus ferrugineus* (Oliver). Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [纪田亮, 2018. 红棕象甲的交配行为研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]

Kelly CD, Jennions MD, 2011. Sexual selection and sperm quantity: Meta - analyses of strategic ejaculation. *Biological Reviews*, 86(4): 863–884.

Khare PV, Keny VL, Vanlalnghaka C, Satralkar MK, Kasture MS, Barnabas RJ, Joshi DS, 2004. Effects of temperature, photoperiod, and light intensity on the eclosion rhythm of the high-altitude Himalayan strain of *Drosophila ananassae*. *Chronobiology International*, 21(3): 353–365.

Krüger AP, Vieira JG, Scheunemann T, Nava DE, Garcia FR, 2021. Effects of temperature and relative humidity on mating and survival of sterile *Drosophila suzukii*. *Journal of Applied Entomology*, 145(8): 789–799.

Lankinen P, Forsman P, 2006. Independence of genetic geographical variation between photoperiodic diapause, circadian eclosion

rhythm, and Thr-Gly repeat region of the period gene in *Drosophila littoralis*. *Journal of Biological Rhythms*, 21(1): 3–12.

Li L, Qin WQ, Huang SC, Wei J, Ma ZL, 2009. Behavior of artificial rearing of red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(6): 926–929, 1008. [李磊, 覃伟权, 黄山春, 魏娟, 马子龙, 2009. 室内饲养红棕象甲的行为观察. 昆虫知识, 46(6): 926–929, 1008.]

Liu XP, He HM, Kuang XJ, Xue FS, 2010. A comparison of female fitness between monogamy and polyandry in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*. *Animal Behaviour*, 79(6): 1391–1395.

Liu XP, He HM, Kuang XJ, Xue FS, 2010. Factors influencing mating duration in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* Baly (Coleoptera: Cerambycidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(5): 549–554. [刘兴平, 何海敏, 匡先钜, 薛芳森, 2010. 影响大猿叶虫交配持续时间的因素. 昆虫学报, 53(5): 549–554.]

Liu XP, He HM, Xue FS, 2013. The effect of mating frequency and mating pattern on female reproductive fitness in cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 146(3): 379–385.

Liu XP, He HM, Xue FS, 2014. The influence of female age on male mating preference and reproductive success in cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*. *Insect Science*, 21(4): 515–522.

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 Information*, 1: 364–366.

Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, Kleunen MV, 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12): 684–692.

Numata H, Miyazaki Y, Ikeno T, 2015. Common features in diverse insect clocks. *Zoological Letters*, 1: 10.

Opp SB, Prokopy RJ, 1986. Variation in laboratory oviposition by *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) in relation to mating status. *Annals of the Entomological Society of America*, 79(4): 705–710.

Ou SS, Xie YJ, Wang XX, Qin LH, Shen XP, Hou L, 2009. Study on biological characteristics of *Rhynhophorus ferrugineus* Fabricius. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 37(33): 16424–16426. [欧善生, 谢彦洁, 王小欣, 覃连红, 申晓萍, 侯亮, 2009. 棕榈红棕象甲生物学特性研究. 安徽农业科学, 37(33): 16424–16426.]

Perkins LB, Nowak RS, 2013. Invasion syndromes: Hypotheses on relationships among invasive species attributes and characteristics of invaded sites. *Journal of Arid Land*, 5(3): 275–283.

Pittendrigh CS, 1954. On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 40(10): 1018–1029.

Qin LH, Lu W, Tan ZQ, Tang JM, Liu JM, 2010. Studies on reproductive behavior of the red palm weevil. *Guangxi Plant Protection*, 23(1): 4–6. [覃连红, 陆温, 檀志全, 唐景美, 刘吉敏, 2010. 红棕象甲的生殖行为研究. 广西植保, 23(1): 4–6.]

Qin WQ, Ma ZL, Wu DY, Cai XZ, Wang YZ, Zhao H, Han CW, 2004. Trapping of red palm weevil with several attractants and monitoring of its population in the field. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 25(2): 42–46. [覃伟权, 马子龙, 吴多杨, 蔡希灼, 王永壮, 赵辉, 韩超文, 2004. 几种引诱物对红棕象甲的诱集和田间监测. 热带作物学报, 25(2): 42–46.]

Qin WQ, Zhao H, Han CW, 2002. The working rule of *Rhynchophorus ferrugineus* and the control. *Tropical Agricultural Science and Technology*, 25(4): 29–30, 33. [覃伟权, 赵辉, 韩超文, 2002. 红棕象甲在海南发生为害规律及其防治. 云南热作科技, 25(4): 29–30, 33.]

Qin YC, 2009. Introduction to Insect Behavior. Beijing: Science Press. 144–156. [秦玉川, 2009. 昆虫行为学导论. 北京: 科学出版社. 144–156.]

Ricciardi A, 2012. Invasive Species// Ecological Systems: Selected Entries from the Encyclopedia of Sustainability Science and Technology. New York: Springe. 161–178.

Richardson DM, Pyšek P, 2006. Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3): 409–431.

Robinson TB, Martin N, Loureiro TG, Matikinca P, Robertson MP, 2020. Double trouble: The implications of climate change for biological invasions. *NeoBiota*, 62: 463–487.

Schwartz SK, Peterson MA, 2006. Strong material benefits and no longevity costs of multiple mating in an extremely polyandrous leaf beetle, *Chrysochus cobaltinus* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Behavioral Ecology*, 17(6): 1004–1010.

She DS, Feng FJ, 2013. Occurrence and cold hardiness of *Rhychophorus ferrugineus* in Lishui. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 33(2): 56–59. [佘德松, 冯福娟, 2013. 丽水地区红棕象甲的发生及耐寒性测定. 浙江林业科技, 33(2): 56–59.]

Shen SZ, Niu LM, Fu YG, Chen JY, Zhu JH, Zhang FP, 2020. Studies on the mating behavior and reproductive system of female *Coccophagus japonicus* Compere. *Joumal of Environmental Entomology*, 42(4): 985–990. [沈顺章, 牛黎明, 符悦冠, 陈俊谕, 朱俊洪, 张方平, 2020. 日本食蚧蚜小蜂的交配行为及雌蜂生殖系统观察. 环境昆虫学报, 42(4): 985–990.]

Shiga S, 2019. Circadian and seasonal timing of insect olfactory systems // Picimbon, JF (ed.). Olfactory Concepts of Insect Control-Alternative to Insecticides. New York: Springer. 135–149.

Sultan SE, 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity.

Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 6(4): 227–233.

Sun JT, Deng L, Zhou KN, Zhang JL, Liu XP, 2012. Effects of temperatures on mating behaviors of grape leaf beetles, *Oides decempunctata* Billberg (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biological Disaster Science*, 35(1): 50–54. [孙计拓, 邓礼, 周康念, 张爵龙, 刘兴平, 2012. 温度对葡萄十星瓢萤叶甲交配行为的影响. 生物灾害科学, 35(1): 50–54.]

Wan FH, Yan Y, Wang R, Yang GQ, 2011. Invasion biology: Development and perspective in China. *Journal of Biosafety*, 20(1): 1–19. [万方浩, 严盈, 王瑞, 杨国庆, 2011. 中国入侵生物学学科的构建与发展. 生物安全学报, 20(1): 1–19.]

Wan J, Yan W, Liu L, Li CX, Huang SC, Ma ZL, 2015. Effect of fluctuant and constant low temperature exposure on the cold hardness of adult of red palm weevil *Rhynchophorous ferrugineus* (Oliver). *Plant Protection*, 41(4): 146–150. [万婕, 阎伟, 刘丽, 李朝绪, 黄山春, 马子龙, 覃伟权, 2015. 变温与持续低温冷暴露对红棕象甲成虫耐寒性的影响. 植物保护, 41(4): 146–150.]

Wang H, Wang QZ, Meng LC, Liang YY, Liu XP, Zeng JP, 2020. Risk assessment of the invasive pest red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* transferring to the native palm *Trachycarpus fortunei*. *Journal of Plant Protection*, 47(4): 920–928. [王辉, 王欽召, 孟令春, 梁玉勇, 刘兴平, 曾菊平, 2020. 入侵害虫红棕象甲转移为害本土棕榈树的风险评估. 植物保护学报, 47(4): 920–928.]

Wang QZ, Zeng JP, 2017. Risk analysis and prevention measurements of red palm weevil in Jiangxi Province. *Plant Quarantine*, 31(2): 53–58. [王欽召, 曾菊平, 2017. 红棕象甲在江西省的风险性分析及防控管理对策. 植物检疫, 31(2): 53–58.]

Wang QZ, Zhang K, Xiao B, Liu XP, Zhang JT, Zeng JP, Wang ZC, 2020. A review on adaptability and risk analysis in the invasive pest red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus*. *Insect Research in Central China*, 16(1): 139–147. [王欽召, 张康, 肖斌, 刘兴平, 张江涛, 曾菊平, 王志超, 2020. 入侵害虫红棕象甲适生性与风险分析研究进展. 华中昆虫研究, 16(1): 139–147.]

Wang QZ, 2018. Prediction and risk analysis of potential adaptation zones of invasive pest of red palm weevil in Jiangxi Province. Master dissertation. Nanchang: Jiangxi Agriculture and Forestry University. [王欽召, 2018. 入侵害虫红棕象甲在江西的潜在适生区预测与风险分析. 硕士学位论文. 南昌: 江西农业大学.]

Williamson M, 1996. Biological Invasions. London: Springer Science & Business Media. 1–10.

Wu JQ, Smith MT, 2010. Successful approaches for battling invasive species in developed countries. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 32(5): 1040–1055. [吴金泉, Michael T. Smith, 2010. 发达国家应战外来入侵生物的成功方法. 江西农业大学学报, 32(5): 1040–1055.]

Wu KH, Yu FS, 2001. Preliminary investigation of red palm weevil. *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.]

Xu CY, Zhang WJ, Lu BR, Chen JK, 2001. Progress in studies on mechanisms of biological invasion. *Biodiversity Science*, 9(4): 430–438. [徐承远, 张文驹, 卢宝荣, 陈家宽, 2001. 生物入侵机制研究进展. 生物多样性, 9(4): 430–438.]

Yang H, Yang H, Jin DC, Dai RH, Zhou C, 2016. Study on the mating and oviposition behavior of *Sogatella furcifera* (Horváth) [Hemiptera: Delphacidae]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 35(1): 14–17, 22. [杨航, 杨洪, 金道超, 戴仁怀, 周操, 2016. 白背飞虱交配和产卵行为研究. 山地农业生物学报, 35(1): 14–17, 22.]

Yu WB, Li SP, 2020. Modern coexistence theory as a framework for invasion ecology. *Biodiversity Science*, 28(11): 1362–1375. [于文波, 黎绍鹏, 2020. 基于现代物种共存理论的入侵生态学概念框架. 生物多样性, 28(11): 1362–1375.]

Zhang LL, Li BP, 2006. Mating and oviposition behaviors of *Diorhabda deserticola* Chen (Chrysomelidae, Coleoptera), an effective biocontrol agent of the saltcedar. *Chinese Journal of Biological Control*, 22(2): 109–113. [张莉莉, 李保平, 2006. 柽柳粗角萤叶甲交配和产卵行为的研究. 中国生物防治学报, 22(2): 109–113.]

Zhang Q, Hao JF, 2011. Research progress on invasion mechanism of alien invasive species. *Guizhou Agricultural Science*, 39(6): 94–98. [张巧, 郝建锋, 2011. 外来物种入侵机制的研究进展. 贵州农业科学, 39(6): 94–98.]

Zhang X, 2015. Multiple-mating behavior and its reproductive benefit on *Octodonta nipea*. Doctor dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [张翔, 2015. 水椰八角铁甲多次交配行为及其繁殖受益. 博士学位论文. 福州: 福建农林大学.]

Zhang YF, Tang GL, Wang L, Pei ZW, Tang LF, 2008. Bionomics and control of *Rhyncophorus ferrugineus*. *Forest Pest and Disease,* 27(3): 12–13. [张岳峰, 唐国良, 王玲, 裴正伟, 唐连锋, 2008. 锈色棕榈象生活习性与防治试验. 中国森林病虫, 27(3): 12–13.]

Zhao CY, 2016. “Newcomers” in China’s international trade. *World Environment*, 2016(S1): 84–85. [赵彩云, 2016. 中国国际贸易往来中的“外来客”. 世界环境, 2016(S1): 84–85.]

Zhao ZH, Su M, Li ZH, Hui C, 2019. Invasion ecology of alien species. *Journal of Plant Protection*, 46(1): 1–5. [赵紫华, 苏敏, 李志红, 惠苍, 2019. 外来物种入侵生态学. 植物保护学报, 46(1): 1–5.]