

钙肥对葡萄根瘤蚜生长发育和繁殖的影响*

崔壮志^{1**} 王磊^{2***} 王忠跃¹ 刘永强^{1***}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

2. 上海交通大学农业与生物学院, 上海 832003)

摘要 【目的】为明确葡萄所需的大量元素钙对葡萄根瘤蚜 *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch) 生长发育和繁殖的影响。【方法】在温室中, 设置不同 Ca^{2+} 浓度 (0、2 和 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) 的钙全营养液于葡萄全生育期浇灌葡萄, 评价离体根段对葡萄根瘤蚜的存活率、若蚜、成蚜寿命和繁殖力的影响。【结果】随着钙离子浓度的增加, 葡萄根瘤蚜在葡萄根上的 1 龄若蚜历期缩短 0.80 倍以上, 成蚜历期增加超过 1.88 倍, 寿命显著延长超过 1.18 倍, 产卵量提高 3.34 倍以上。与 0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} 和 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} 处理相比, 葡萄根瘤蚜在 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} 处理下的葡萄根上, 内禀增长率 r_m 、周限增长率 λ 和净增殖率 R_0 均最高, 分别为 (0.191 ± 0.003)、(1.210 ± 0.004) 和 (169.070 ± 11.897) ($P < 0.05$), 且世代发育历期显著缩短 ($P < 0.05$)。特定年龄龄期存活率 S_{xj} 、种群特定年龄繁殖力 m_x 和种群特定年龄繁殖值 $l_x m_x$ 在 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} 处理种群中保持较高水平, 随着钙浓度降低, 葡萄根瘤蚜的各生命参数明显降低。【结论】钙元素对葡萄根瘤蚜的生长发育和繁殖能力具有促进作用, 葡萄根瘤蚜发生葡萄园更应合理使用钙肥。

关键词 钙肥; 葡萄根瘤蚜; 发育历期; 生殖

Effects of calcium fertilizer on the development and reproduction of grape phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch)

CUI Zhuang-Zhi^{1**} WANG Lei^{2***} WANG Zhong-Yue¹ LIU Yong-Qiang^{1***}

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. Shanghai Jiao Tong University, School of Agriculture and Biology, Shanghai 832003, China)

Abstract 【Objectives】To determine the effects of the large amount of calcium fertilizer required by grapes on the development and reproduction of grape phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch). 【Methods】Grapes were watered with a nutrient solution containing either 0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} , 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} or 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} over the entire growth period in a greenhouse. After three months, the effects of these treatments on the survival rate, life span and fecundity of grape phylloxera were evaluated under laboratory conditions. 【Results】Development time, longevity and adult fecundity increased by more than 1.88, 1.18 and 3.34 times, respectively, with increasing calcium concentration. However, the development time of first-instar nymphs decreased more than 0.80 times. The intrinsic rate of increase ($r_m = 0.191 \pm 0.003$), the finite rate of increase ($\lambda = 1.210 \pm 0.004$) and the net reproductive rate ($R_0 = 169.070 \pm 11.897$), were highest in the 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} treatment group, and significantly so compared to the 0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} and 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} treatment groups ($P < 0.05$). The age-stage specific survival rate (S_{xj}), cohort age-specific fecundity (m_x) and age-specific maternity ($l_x m_x$) were also highest in the 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} treatment group. These parameters were obviously lower at lower calcium concentrations. 【Conclusion】Calcium promotes the development and reproduction of grape phylloxera, and calcium fertilizer should be applied, within reasonable limits, in vineyards where grape phylloxera occurs.

Key words calcium fertilization; grape phylloxera; development; reproduction

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2019YFD1002100); 国家现代农业产业技术体系 (CARS-29)

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

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: leiwang2016@sjtu.edu.cn; lyq364467268@163.com

收稿日期 Received: 2022-01-05; 接受日期 Accepted: 2022-02-28

为保障农田植物健康生长, 化学肥料在农业生态系统中的应用必不可少, 然而, 化学肥料的应用常对昆虫群落产生直接或间接的影响。如尿素可对稻田蚊类幼虫有直接杀伤作用(徐建祥等, 1997), 同时, 施肥还可引起植物生产力和防御能力的变化, 通过下行效应或上行效应影响昆虫群落的变化(Han *et al.*, 2022)。

目前, 有关施肥对节肢动物群落影响的研究主要集中在氮、磷及钾对昆虫群落的影响方面。高氮有时与害虫发生呈负相关关系(Wafing and Cobb, 1992), 但多数情况下, 高氮可通过促进植物营养生长、增加营养物质含量(特殊氨基酸和可溶性蛋白等)引起植物形态变化(偏绿等)等方面提高昆虫对作物的趋性、存活率、寿命和繁殖能力等, 从而导致昆虫种群数量迅速增加(Bi *et al.*, 2001; Nevo and Colt, 2001; Preap *et al.*, 2001)。同时, 有研究表明, 磷肥和钾肥对害虫有一定的抑制作用, 磷肥可通过促进植物根系的生长, 从而提高根系对根部害虫的抵抗能力(Jahn *et al.*, 2001), 秦厚国等(1991)研究发现钾肥降低了可溶性糖及游离氨基酸在水稻植株的含量, 从而抑制害虫发生。

其它肥料因子是否与氮、磷和钾一样对昆虫种群存在影响? 史祥宾等(2021)在“红地球”葡萄上的研究发现钙元素是葡萄生长发育所需的大量元素, 因此, 本研究选取葡萄作为研究对象, 针对其重要害虫葡萄根瘤蚜开展研究, 探索钙肥是否对葡萄根瘤蚜种群存在影响。

葡萄根瘤蚜 *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch) 属于半翅目根瘤蚜科, 起源于北美落基山脉东部, 是葡萄生产中的重要害虫(Rispe *et al.*, 2016)。葡萄根瘤蚜通过刺吸汁液对葡萄进行为害, 且刺吸伤口易引起继发性病原菌侵染, 导致根系腐烂及树势衰弱甚至死亡, 同时该虫在刺吸过程中分泌的分泌物还可引起葡萄生理活动的紊乱。自 19 世纪 60 年代该虫传入欧洲开始, 过去 150 年的时间迅速传遍世界主要葡萄产区, 使葡萄种植受到毁灭性打击(Granett *et al.*, 2001)。近年来, 其在我国分布区域和发生面积呈扩大趋势(赵晶晶等, 2015; 彭浩民等, 2020)。

本研究将通过含不同浓度钙素的全营养液培养葡萄根系, 然后用所培养根系饲喂葡萄根瘤蚜, 评价葡萄根瘤蚜在该根系上的生长发育和繁殖能力, 以期明确钙肥对葡萄根瘤蚜种群发生的影响, 为葡萄根瘤蚜发生园区土壤环境的科学管理提供支撑。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

葡萄根瘤蚜采自湖南省怀化市双溪镇的葡萄根瘤蚜疫区(27°14'N, 109°51'E), 室内饲养方法参考 De Benedictis 和 Granett (1992)。取直径 3-7 mm 的多年生巨峰葡萄根, 清水洗净后剪成 5 cm 左右的根段, 用 75% 酒精浸泡消毒 10 s 后, 再用 0.02% 百菌清和 2% 次氯酸钠溶液分别浸泡 5 min 进行灭菌防腐, 蒸馏水冲洗 2 次, 自然干燥, 备用。取根段用湿棉球包裹一端进行保湿, 用毛笔将 10-20 个葡萄根瘤蚜卵接在根段表面, 然后将根段放入底部铺有双层滤纸的培养皿($\Phi 12$ cm)中, 饲养条件设置为温度(26 ± 1) °C, 光周期 L : D = 0 : 24, 相对湿度 $80\% \pm 5\%$ 。

1.2 供试葡萄根段

供试葡萄品种: 我国主栽且葡萄根瘤蚜易感的品种巨峰(*Vitis vinifera* L. $\times$ *Vitis labrusca* L.), 树龄 5 年, 树势一致。不同钙素水平培养后, 评价所培养根段对葡萄根瘤蚜的影响。

试验材料培养在上海交通大学闵行校区现代农业与生物工程训练中心的玻璃温室中进行, 将所选葡萄树修剪后移栽入控根器围成的根域中, 根域容积 250 L (直径 80 cm, 装土高度 50 cm), 控根器底部铺设 1 层园艺地布及两层塑料膜, 以隔离根系与土壤。栽培基质为珍珠岩, 株行距为 1.2 m $\times$ 1.5 m。于葡萄树正上方铺设管道, 悬垂微喷喷头。

试验设置 3 个施肥灌溉处理, 每个处理 4 次重复。水肥供给浓度: 在全生育期分别用含钙全营养液浇灌, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 为钙源, 钙离子浓度为 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (正常)、 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (低钙) 和 $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (缺钙), 低或缺部分用 NaNO_3 补充,

以保持营养液离子平衡。选择 3 个容积 500 L 的塑料桶,分别配置含钙正常、低钙和无钙的全元素营养液,安装定时器,根据不同生长发育时期及外部环境温度,设置灌水次数,每处理灌水次数相同。

1.3 钙肥对葡萄根瘤蚜生长发育、产卵量及繁殖力的影响

不同钙素处理 3 个月后,评价离体根段对葡萄根瘤蚜的影响:切取直径为 3-7 mm 的不同氮素水平所培养的葡萄根,流水冲洗后剪成 5 cm 左右的根段,75%酒精浸泡消毒 10 s 后,用 0.02% 百菌清和 2% 次氯酸钠溶液分别浸泡 5 min 进行灭菌防腐,蒸馏水冲洗 2 次,自然干燥,备用。每一根段接 2 个产出 6 h 以内的卵,放入底部铺有双层滤纸的培养皿 ($\Phi=12$ cm) 中。共设 4 次重复,每次重复 20 个根段,每处理观察试虫 160 头。每 24 h 观察一次,记录其孵化、生长发育和产卵量。将上述处理好的根放在温度为 $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$,相对湿度为 $80\% \pm 5\%$ 的恒温箱中暗培养,并参照张化阁等 (2009) 的方法定时补充灭菌水。

1.4 数据处理

不同钙素水平对葡萄根瘤蚜各阶段年龄时间、存活和生长等影响的原始数据参照年龄-阶段两性生命表理论 (Chi *et al.*, 1988) 进行统计,生命表参数特定年龄龄期存活率 (S_{xj})、特定年龄生命期望值 (e_x)、特定年龄龄期存活率 (l_x)、特定年龄龄期繁殖力 (m_x)、特定年龄繁殖值 ($l_x m_x$) 和繁殖值 (v_x) 用 TWOSEX-MSChart 程序计算 (Chi, 2016)。计算得出上述值后,再根据下列公式分别计算生命表参数:内禀增长率

(r_m , $\sum_{x=0}^{\infty} e^{-r_m(x+1)} l_x m_x = 1$, 初始年龄为 0)、周限增长率 (λ , $\lambda = e^{r_m}$)、净增殖率 (R_0 , $R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$) 和平均世代时间 (T , $T = (\ln R_0)/r_m$)。

S_{xj} 是指试虫从卵存活到 x 年龄 j 龄期的概率, e_x 是指年龄 x 阶段的个体可以继续存活的期望值, l_x 是试虫在 x 日龄的存活率, m_x 是试虫在 x 日龄的产卵量, v_x 是指年龄 x 阶段的个体对以后的种

群贡献。生命表统计分析数据使用 Origin 8 制图软件作图,生命表参数的平均值和标准误差用 bootstrap 技术 (Huang and Chi, 2013) 来估算,计算葡萄根瘤蚜发育历期种群参数间的差异显著性用 paired bootstrap test (TWOSEX-MSChart) 程序 (Chi, 2016)。

2 结果与分析

2.1 不同钙素水平对葡萄根瘤蚜各龄期发育及繁殖的影响

不同钙素水平处理的葡萄根段对葡萄根瘤蚜卵孵化率无显著影响。 $0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 和 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理的葡萄根段,可使葡萄根瘤蚜若蚜历期延长,其 1 龄若蚜期显著长于 $4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理 ($P < 0.05$),分别延长 1.25 倍和 1.43 倍。 $4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理可显著延长葡萄根瘤蚜成蚜历期 ($P < 0.05$),其成蚜历期分别是 $0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 和 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理的 2.13 倍和 1.88 倍。同时, $0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 和 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理葡萄根瘤蚜的寿命和产卵量显著低于 $4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理 ($P < 0.05$),寿命分别低 1.20 倍和 1.18 倍,产卵量分别低 3.34 倍和 3.44 倍 (表 1)。

不同钙素水平下葡萄根对葡萄根瘤蚜种群参数的影响表明:葡萄根瘤蚜内禀增长率、周限增长率和净增殖率在 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 和 $0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理之间无显著差异,但 Ca^{2+} 浓度提高到 $4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,葡萄根瘤蚜内禀增长率 (0.191 ± 0.003)、周限增长率 (1.210 ± 0.004) 和净增殖率 (169.070 ± 11.897) 显著低于 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 和 $0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理 ($P < 0.05$)。 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理的葡萄根上,葡萄根瘤蚜平均世代时间最长。而 $4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理葡萄根后,葡萄根瘤蚜的种群增长参数显著高于两个低浓度处理,其世代发育时间缩短,说明 $4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理利于种群的快速增殖 (表 2)。

2.2 不同钙素水平下葡萄根对葡萄根瘤蚜种群年龄-龄期存活率的影响

不同钙素水平处理后的葡萄根对不同龄期

表 1 不同钙素水平对葡萄根瘤蚜种群发育及繁殖的影响
Table 1 Effects of different calcium levels on the development and fecundity of *Daktulosphaira vitifoliae*

参数 Parameters	处理 Treatments		
	0 mmol·L ⁻¹ Ca ²⁺	2 mmol·L ⁻¹ Ca ²⁺	4 mmol·L ⁻¹ Ca ²⁺
卵期 Egg (d)	5.78±0.05 a	5.74±0.06 a	5.81±0.07 a
1 龄历期 First-instar nymph (d)	10.78±0.34 b	12.29±0.31 a	8.60±0.31 c
2 龄历期 Second-instar nymph (d)	2.64±0.13 a	2.56±0.16 a	2.15±0.13 b
3 龄历期 Third-instar nymph (d)	2.05±0.10 a	1.97±0.11 a	1.74±0.14 a
4 龄历期 Fourth-instar nymph (d)	1.48±0.07 b	1.76±0.09 a	1.52±0.08 b
成蚜期 Adult (d)	11.12±0.67 b	9.79±0.61 c	20.87±0.93 a
平均寿命 Mean longevity (d)	33.59±0.80 b	34.11±0.77 b	40.21±1.01 a
总产卵前期 Total preoviposition period (d)	22.71±0.37 b	24.32±0.37 a	19.76±0.40 c
产卵量 Fecundity (eggs)	66.58±9.20 b	64.73±4.74 b	222.52±15.94 a

同行数据后标有不同小写字母表示不同处理之间差异在 0.05 水平上具有统计学意义。表 2 同。
Data followed by different lowercase letters in the same row indicate significant differences among different treatments at the 0.05 level. The same as table 2.

表 2 不同钙素水平下葡萄根对葡萄根瘤蚜种群参数的影响
Table 2 Effect of grape roots on population parameters of *Daktulosphaira vitifoliae* under different calcium levels

参数 Parameters	处理 Treatments		
	0 mmol·L ⁻¹ Ca ²⁺	2 mmol·L ⁻¹ Ca ²⁺	4 mmol·L ⁻¹ Ca ²⁺
内禀增长率 Intrinsic rate of increase (r_m)	0.132 ± 0.003 b	0.128 ± 0.004 b	0.191 ± 0.003 a
周限增长率 Finite rate of increase (λ)	1.141 ± 0.004 b	1.137 ± 0.004 b	1.210 ± 0.004 a
净增值率 Net reproductive rate (R_0)	39.042 ± 3.592 b	38.366 ± 3.089 b	169.070 ± 11.897 a
平均世代时间 Mean generation time (T)	27.672 ± 0.465 ab	28.489 ± 0.572 a	26.897 ± 0.420 b

葡萄根瘤蚜存活率的影响表明,不同浓度所培养的葡萄根,对葡萄根瘤蚜不同龄期存活率均有明显差别。4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理培养的葡萄根,葡萄根瘤蚜以其为食时,若蚜发育历期最短,且成蚜存活率峰值最高。若蚜取食 0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理培养的葡萄根,其龄期均有延长,且成蚜存活率均低于正常水平。整体而言,随钙浓度的增加,其所培养的葡萄根有利于葡萄根瘤蚜的存活(图 1)。

2.3 不同钙素水平下葡萄根对葡萄根瘤蚜期望寿命的影响

特定年龄生命期望(e_x)是指年龄 x 阶段个体的剩余存活时间,一般随年龄增长而逐渐下降,本研究葡萄根瘤蚜取食不同钙素水平培养的

葡萄根,其期望寿命随时间推移逐渐下降。4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理的生命期望 52 d,高于 0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理的 47 d 和 50 d(图 2)。0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理在自第 35 天开始,下降缓慢,至 42 d 与 4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理的生命期望接近,原因为 0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理部分个体超过了平均寿命 34.11 d 和 33.59 d。

2.4 不同钙素水平处理下葡萄根对葡萄根瘤蚜种群特定年龄存活率和繁殖力的影响

葡萄根瘤蚜种群在不同钙浓度所培养的葡萄根上的特定年龄存活率(l_x)显示了葡萄根瘤蚜若虫存活的曲线,说明了若虫存活到 x 龄期的概率。在 26 d 和 49 d 之间,0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和

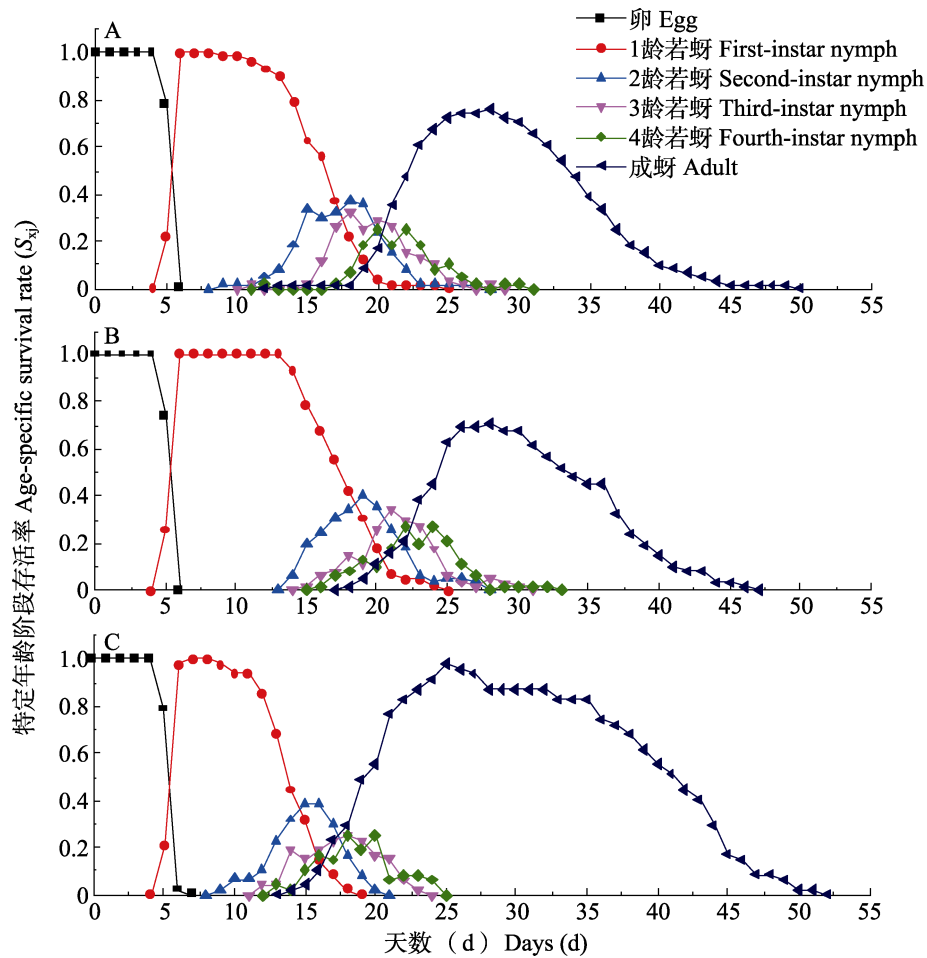


图 1 不同钙素水平下葡萄根对不同龄期葡萄根瘤蚜存活率的影响

Fig. 1 Effects of grape roots on the age-stage survival rate of *Daktulosphaira vitifoliae* under different calcium levels

A. 0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理; B. 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理; C. 4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理。

A. 0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ treatment; B. 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ treatment; B. 4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ treatment.

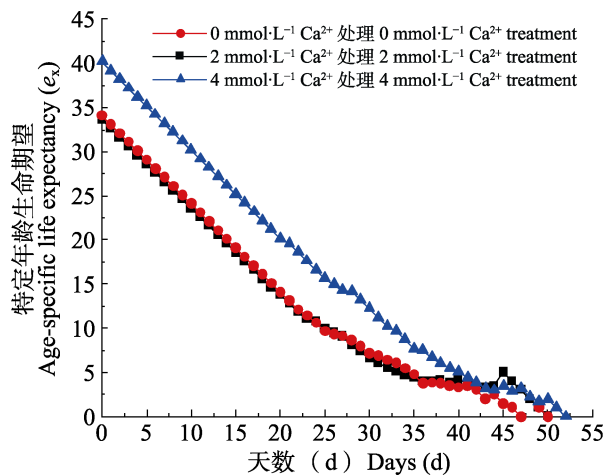


图 2 不同钙素水平下葡萄根对葡萄根瘤蚜生命期望的影响

Fig. 2 Effects of grape roots on the age-stage life expectancy of *Daktulosphaira vitifoliae* under different calcium levels

2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理的葡萄根瘤蚜龄期-阶段存活率 (l_x) 低于 4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理 (图 3: A)。0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺、2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和 4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理特定龄期繁殖力 (m_x) 达到最高水平的时间分别是第 27 天、27 天和 28 天, 产卵量分别为 3.37、3.53 和 9.66 个卵/d (图 3: B)。4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理所培养的葡萄根可提高葡萄根瘤蚜的繁殖力峰值和繁殖值峰值, 且葡萄根瘤蚜在 4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理所培养的葡萄根上的繁殖持续时间长 (图 3)。

2.5 不同钙素水平处理的葡萄根对葡萄根瘤蚜种群繁殖值的影响

特定年龄阶段繁殖值是指在年龄 x 阶段的个

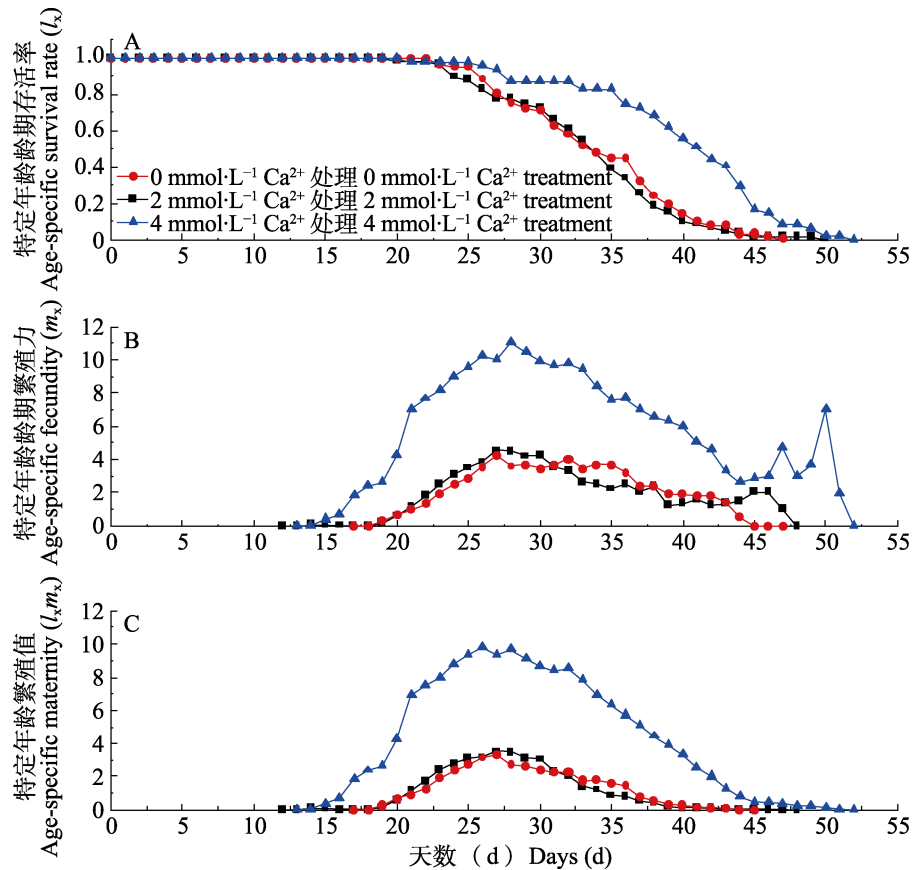


图3 不同钙素水平处理对葡萄根瘤蚜繁殖力的影响

Fig. 3 Effects of grape roots on the age-specific maternity of *Daktulosphaira vitifoliae* under different calcium levels

体对以后的种群贡献, 4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺、0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理的葡萄根瘤蚜种群繁殖高峰期基本一致, 均在 21-28 d, 繁殖值分别为 49.68、18.91 和 20.16, 0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理葡萄根瘤蚜种群繁殖高峰期繁殖值分别低于 4 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理 2.63 倍和 2.46 倍。不同钙素水平处理葡萄根对葡萄根瘤蚜种群繁殖值的影响表明, 0 mmol·L⁻¹ Ca²⁺和 2 mmol·L⁻¹ Ca²⁺处理对葡萄根瘤蚜种群的繁殖具有更加显著的不利影响 (图 4)。

3 讨论

施肥是农业生态系统的关键组成部分, 肥料种类及用量常对昆虫群落产生影响, 明确肥料因子对害虫的影响, 有助于合理的应用肥料因子开展害虫的管理。根据氮限制假说 (White, 1993), 对有些害虫寄主植物进行低水平氮输入时可能降低害虫的存活率和繁殖力, 从而减缓其发育

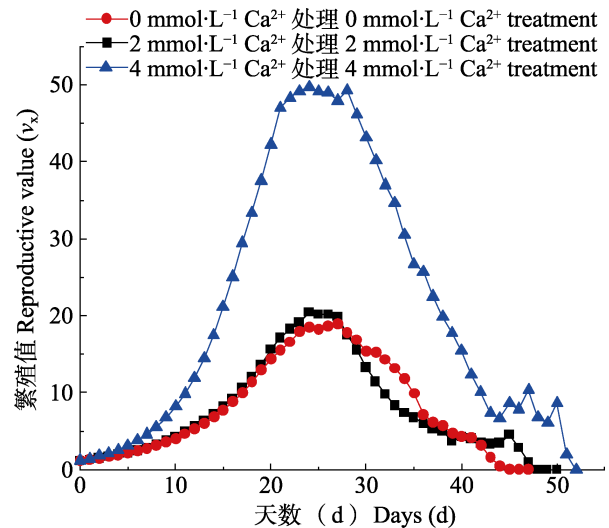


图4 不同钙素水平处理对葡萄根瘤蚜繁殖价值率的影响

Fig. 4 Effects of grape roots on the age-specific reproductive of *Daktulosphaira vitifoliae* under different calcium levels

(Han *et al.*, 2016; Dong *et al.*, 2018), 且在接受低氮输入的植物上, 部分害虫的产卵偏好和取

食活动也会降低 (Ren *et al.*, 2013), 这些负面影响进一步转化到种群水平, 将减少害虫的种群数量 (Zanic *et al.*, 2011; Rousselin *et al.*, 2016), 因此, 减少氮肥施用可增强作物对部分害虫的抗性 (De Lange *et al.*, 2019)。同时, 磷肥可提高部分植物对害虫的耐害能力, 钾肥能降低水稻植株体内的可溶性糖和游离氨基酸含量, 对害虫具有抑制作用。

施用钙肥对植食性昆虫的影响因作物和虫害种类而异。有研究显示钙肥的施用能够降低植物对害虫胁迫的抵抗力, 如牛粪和石灰的施用 (主要成分是氮和钙) 会降低木薯 *Manihot esculenta* 对于粉蚧 *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. 的抗性 (Le Rü *et al.*, 1994), 磷酸氢钙的施用会加重海岸松 *Pinus pinaster* Ait. 上松象甲 *Hylobius abietis* L. 的危害, 施肥对于海岸松生长的促进作用被加重的虫害所抵消 (Zas *et al.*, 2006); 但也有研究表明钙肥的合理施用能够增强植物对害虫胁迫的抵抗力, 如在茄子 *Solanum melongena* L. 叶面喷施硅酸钙和有机矿物肥料能够减轻棕榈蓟马 (Thysanoptera: Thripidae) 对于茄子的危害 (Almeida *et al.*, 2008), 纳米碳酸钙喷撒在蕉柑 *Citrus tankan* 叶片上能够增强对红圆蚧 *Aonidi-ella aurantii* 和东方果蝇 *Bactrocera dorsalis* 的抵御能力 (Hua *et al.*, 2015)。本研究发现, 随钙肥用量的增加, 葡萄根瘤蚜的生长发育和繁殖能力显著提高, 因此, 钙肥可能降低了葡萄对葡萄根瘤蚜胁迫的抵抗力。在葡萄管理中, 应合理施用钙肥, 避免过量使用, 关于过量使用钙肥对葡萄根瘤蚜的影响, 还需要进一步研究。

幼虫期和成虫期获得的能量综合决定昆虫的繁殖潜力 (Boggs and Ross, 1993; Boggs and Freeman, 2005), 如部分鳞翅目成虫补充花蜜以获得足够的碳水化合物增加繁殖力和延长寿命 (Simmons and Lynch, 1990), 幼虫期食物短缺也会直接影响繁殖力 (Gibbs *et al.*, 2004), 本研究中适宜葡萄生长发育的钙浓度, 葡萄根瘤蚜在其根上繁殖能力也同样最强, 这可能是钙肥的增加提高了葡萄根系的营养水平, 为葡萄根瘤蚜

提供了充足的营养。关于钙在生物逆境胁迫方面的研究主要集中于植物病害领域, 外源钙处理可以显著提高植物对非生物和生物逆境胁迫的抗性 (Allen *et al.*, 2001; Toyota *et al.*, 2018)。但本研究发现外源钙没有提高葡萄根系对葡萄根瘤蚜的抗性, 而是促进了葡萄根瘤蚜在其根系的发育和繁殖。

本研究采用年龄-龄期两性生命表分析了不同浓度钙素培养葡萄根对葡萄根瘤蚜种群动态和相关参数的影响, 本研究考虑了种群的龄期分化, 且涵括所有个体, 能够对种群动态进行预测 (Chi and Liu, 1985; Chi *et al.*, 2020)。本研究发现, $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}^{2+}$ 处理与其它处理相比提高葡萄根瘤蚜寿命约 1.2 倍, 但提高了葡萄根瘤蚜产卵量超过 3.3 倍, 这可能是在食物资源受影响的情况下, 葡萄根瘤蚜寿命是靠减少生殖投入而维持的 (Boggs and Ross, 1993)。种群内个体的繁殖年龄, 即总产卵前期 (Total preoviposition period, TPOP) 越小, 种群繁殖潜力越高, $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}^{2+}$ 处理的种群 TPOP 显著低于其他处理, 所以高浓度钙处理种群有更大的繁殖潜力。同时, 本研究高浓度钙处理即 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}^{2+}$ 处理时, 葡萄根瘤蚜净增殖率 R_0 显著高于其他处理, 因此高浓度钙有利于葡萄根瘤蚜种群的增长。

综上, 钙肥不但是葡萄生长发育所需的大量元素 (史祥宾等, 2021), 还能促进葡萄害虫葡萄根瘤蚜的生长发育和繁殖, 因此, 在葡萄根瘤蚜发生葡萄园, 应避免钙肥过量使用, 合理施用钙肥并加强该虫的防治。

参考文献 (References)

- Allen GJ, Chu SP, Harrington CL, Schumacher K, Hoffmann T, Tang YY, Grill E, Schroeder JI, 2001. A defined range of guard cell calcium oscillation parameters encodes stomatal movements. *Nature*, 411(6841): 1053–1057.
- Almeida G, Pratisoli D, Zanuncio JC, Vicentini VB, Serrão JE, 2008. Calcium silicate and organic mineral fertilizer applications reduce phytophagy by *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae) on eggplants (*Solanum melongena* L.). *Interciencia*, 33(11): 835–838.
- Bi JL, Ballmer GR, Hendrix DL, Henneberry TJ, Toscano NC, 2001.

- Effect of cotton nitrogen fertilization on *Bemisia argentifolii* population and honeydew production. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99(1): 25–36.
- Boggs CL, Freeman KD, 2005. Larval food limitation in butterflies: Effects on adult resource allocation and fitness. *Oecologia*, 144(3): 353–361.
- Boggs CL, Ross CL, 1993. The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ecology*, 74(2): 433–441.
- Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bulletin of the Institute of Zoology Academia Sinica*, 24(2): 225–240.
- Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environmental Entomology*, 17(1): 26–34.
- Chi H, 2016. TWOSEX-MS chart: A computer program for the age stage, two-sex life table analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan. Available at: <http://140.120.197.173/Ecology/>
- Chi H, You MS, Atlihan R, Smith CL, Liu TX, 2020. Age-stage, two-sex life table: An introduction to theory, data analysis, and application. *Entomologia Generalis*, 40(2): 103–124.
- De Benedictis JA, Granett J, 1992. Variability of response of grape phylloxera (Homoptera: Phylloxeridae) to bioassays that discriminate between California biotypes. *Journal of Economic Entomology*, 85(4): 1527–1534.
- De Lange ES, Kyrzychenko-Roth V, Johnson-Cicalese J, Davenport J, Vorsa N, Rodriguez-Saona C, 2019. Increased nutrient availability decreases insect resistance in cranberry. *Agricultural and Forest Entomology*, 21(3): 326–335.
- Dong YC, Han P, Niu CY, Zappala L, Amiens-Desneux E, Eearez P, Lavoit A, Biondi A, Desneux N, 2018. Nitrogen and water inputs to tomato plant do not trigger bottom-up effects on a leafminer parasitoid through host and non-host exposures. *Pest Management Science*, 74(3): 516–522.
- Gibbs M, Lace LA, Jones MJ, Moore AJ, 2004. Intraspecific competition in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*: Effect of rearing density and gender on larval life history. *Journal of Insect Science*, 4(1): 16.
- Granett J, Walker MA, Kocsis L, Omer AD, 2001. Biology and management of grape phylloxera. *Annual Review of Entomology*, 46: 387–412.
- Han P, Lavoit A, Rodriguez-Saona C, Desneux N, 2022. Bottom-up forces in agroecosystems and their potential impact on arthropod pest management. *Annual Review of Entomology*, 67: 239–259.
- Han P, Desneux N, Michel T, Le Bot J, Seassau A, Wajnberg E, Amiens-Desneux E, Lavoit A, 2016. Does plant cultivar difference modify the bottom-up effects of resource limitation on plant-insect herbivore interactions? *Journal of Chemical Ecology*, 42(12): 1293–1303.
- Hua KH, Wang HC, Chung RS, Hsu JC, 2015. Calcium carbonate nanoparticles can enhance plant nutrition and insect pest tolerance. *Journal of Pesticide Science*, 40(4): 208–213.
- Huang YB, Chi H, 2013. Life tables of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae): With an invalidation of the jackknife technique. *Journal of Applied Entomology*, 137(5): 327–339.
- Jahn GC, Rubia-Sanchez E, Cox PG, 2001. The quest for connections: Developing a research agenda for integrated pest and nutrient management. International Rice Research Institute. No. 2169–2019–1611.
- Le Rü B, Diangana JP, Beringar N, 1994. Effects of nitrogen and calcium on the level of resistance of cassava to the mealybug *P. manihoti*. *International Journal of Tropical Insect Science*, 15(1): 87–96.
- Nevo E, Coll M, 2001. Effect of nitrogen fertilization on *Aphis gossypii* variation in size color, and reproduction. *Journal of Economic Entomology*, 94(1): 27–32.
- Peng HM, Song YQ, Zheng YQ, Rong BQ, Li SJ, Luo HF, He ZL, Li WY, 2020. Occurrence, prevention and control measures of grape phylloxera in Xing'an count. *South China Fruits*, 49(4): 164–166. [彭浩民, 宋雅琴, 郑远桥, 荣本强, 李善菊, 罗慧芬, 何在林, 李文佑, 2020. 兴安县葡萄根瘤蚜的发生状况与防控对策. 中国南方果树, 49(4): 164–166.]
- Preap V, Zalucki MP, Nesbit HJ, Jahn GC, 2001. Effect of fertilizer, pesticide treatment, and plant variety on the realized fecundity and survival rates of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, generating outbreaks in Cambodia. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 4(1): 75–84.
- Qin HG, Ye ZX, Huang RH, 1991. Study on effects of fertilization on the field population density of *Sogatella furcifera* (Horvath) and the rice yield. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 13(2): 125–128. [秦厚国, 叶止襄, 黄荣华, 1991. 施肥对白背飞虱田间种群和水稻产量的影响研究. 江西农业大学报, 13(2): 125–128.]
- Ren LL, Hardy G, Liu ZD, Wei W, Dai HG, 2013. Corn defense responses to nitrogen availability and subsequent performance and feeding preferences of beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 106(3): 1240–1249.
- Rousselin A, Sauge MH, Jordan MO, Vercambre G, Lescourret F, Bevacqua D, 2016. Nitrogen and water supplies affect peach tree-green peach aphid interactions: The key role played by vegetative growth. *Agricultural and Forest Entomology*, 18(4): 239–259.

- 367–375.
- Rispe C, Legeai F, Papura D, Bretaudeau A, Hudaverdian S, Le Trionnaire G, Tagu D, Jaquière J, Delmotte F, 2016. *De novo* transcriptome assembly of the grapevine phylloxera allows identification of genes differentially expressed between leaf- and root-feeding forms. *BMC Genomics*, 17(1): 1–15.
- Shi XB, Wang XD, Wang BL, Wang ZQ, Ji XH, Wang XL, Liu FZ, Wang HB, 2021. Requirement rule of nitrogen, phosphorus, potassium, calcium and magnesium of 'Red Globe' grapevine. *Acta Horticulturae Sinica*, 48 (11): 2146–2160. [史祥宾, 王孝娣, 王宝亮, 王志强, 冀晓昊, 王小龙, 刘凤之, 王海波, 2021. '红地球'葡萄氮、磷、钾、钙、镁的年需求特性研究. 园艺学报, 48(11): 2146–2160.]
- Simmons AM, Lynch RE, 1990. Egg production and adult longevity of *Spodoptera frugiperda*, *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae), and *Elasmopalpus lignosellus* (Lepidoptera: Pyralidae) on selected adult diets. *Florida Entomology*, 73(4): 665–671.
- Toyota M, Spence RD, Sawai-toyota S, Wang JQ, Zhang T, Koo AJ, Howe GA, Gilroy S, 2018. Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling. *Science*, 361(6407): 1112–1115.
- Wafing GL, Cobb NS, 1992. The impact of plant stress on herbivore population dynamics. *Insect Plant Interaction*, 4: 167–226.
- White TCR, 1993. The inadequate environment: Nitrogen and the abundance of animals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 186(1): 133–134.
- Xu JX, Wu JC, Cheng JA, 1997. Effects of some agro-chemicals on neutral insect *Culex tritaeniorhynchus* Giles and natural enemy *Pirata subpiraticus*. *Journal of Jiangsu Agricultural College*, 18(3): 51–54. [徐建祥, 吴进才, 程家安, 1997. 几种农用化学品对三带喙库蚊幼虫及拟水狼蛛的影响. 江苏农学院学报, 18(3): 51–54.]
- Zanic K, Dumcic G, Skaljic M, Goreta Ban S, Urlic B, 2011. The effects of nitrogen rate and the ratio of NO_3^- : NH_4^+ on *Bemisia tabaci* populations in hydroponic tomato crops. *Crop Protection*, 30(2): 228–333.
- Zas R, Sampedro L, Prada E, Lombardero MJ, Fernández-López J, 2006. Fertilization increases *Hylobius abietis* L. damage in pinus pinaster ait. seedlings. *Forest Ecology and Management*, 222(1/3): 137–144.
- Zhao JJ, Gao D, Feng JN, 2015. Potential geographic distribution of *Daktulosphaira vitifoliae* Fitch in China based on Maxent model. *Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed.)*, 43(11): 99–104, 112. [赵晶晶, 高丹, 冯纪年, 2015. 基于 Maxent 模型的葡萄根瘤蚜在中国的适生性分析. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 43(11): 99–104, 112.]
- Zhang HG, Liu CH, Wang ZY, Zhong XH, Fan XC, Dong DD, 2009. Identification of the resistance to grape phylloxera of Chinese wild grape species. *Journal of Fruit Science*, 26(3): 306–310. [张化阁, 刘崇怀, 王忠跃, 钟晓红, 樊秀彩, 董丹丹, 2009. 中国野生葡萄抗葡萄根瘤蚜的特性鉴定. 果树学报, 26(3): 306–310.]