

氮量胁迫马铃薯对马铃薯甲虫发育和生殖的影响

孙函函¹, 牛富帅¹, 李彩萍¹, 努尔曼古丽·尼牙孜¹, 李超^{1,2*}

(1. 新疆农业大学农学院, 农业农村部西北荒漠绿洲农林外来入侵生物防控重点实验室, 乌鲁木齐 830052; 2. 中国农业科学院

西部农业研究中心, 昌吉 831100)

摘要: 马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 是世界性检疫害虫, 是影响我国马铃薯生产最严重的害虫之一。通过 4 种不同的施氮量($N_{ck}=0 \text{ kg}/\text{hm}^2$ 、 $N_{低}=80 \text{ kg}/\text{hm}^2$ 、 $N_{中}=120 \text{ kg}/\text{hm}^2$ 和 $N_{高}=240 \text{ kg}/\text{hm}^2$)调查马铃薯甲虫的生长发育和成虫繁殖情况。结果表明不同施氮量下马铃薯甲虫均能完成一个世代。总体而言, 数据趋势一致表明 N_{ck} 和 $N_{高}$ 处理(种植时总施氮量)的幼虫、成虫、卵数以及种群动态预测结果均高于 $N_{低}$ 、 $N_{中}$ 处理。各处理间种群参数内禀增长率(r)、周限增长率(λ)和净增殖率(R_0)差异均不显著; 而 N_{ck} 、 $N_{低}$ 、 $N_{中}$ 和 $N_{高}$ 处理在总生殖率(GRR)和平均世代时间(T)中存在显著差异, 且 $N_{高}$ 显著高于其他。本文通过设置不同施氮量对马铃薯甲虫发育及种群增殖的影响, 了解氮肥的施用量对马铃薯甲虫的生长发育存在的影响, 也是为寻找减少碳排放和发展可持续的防治方法对抗害虫。

关键词: 马铃薯甲虫; 氮素胁迫; 发育历期; 两性生命表

中图分类号: Q968.1;S433 文献标识码: A

Effects of nitrogen-stressed potato plants on the development and reproduction of *Leptinotarsa decemlineata*

SUN Han-Han¹, NIU Fu-Shuai¹, LI Cai-Ping¹, Nurmangyl.niyaz¹, LI Chao^{1,2*} (1. Key Laboratory of Prevention and Control of Invasive Alien Species in Agriculture & Forestry of the North-western Desert Oasis (Co-construction by Ministry and Province), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, College of Agronomy, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China; 2. Western Agricultural Research Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Changji 831100, China)

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD1400200); 国家自然科学基金(31660545); 农业农村部西北荒漠绿洲作物有害生物综合治理重点实验室开放基金(KFJJ201905); 新疆维吾尔自治区天山英才计划资助

作者简介: 孙函函, 女, 硕士, 研究方向为昆虫生态与害虫防治, E-mail: shh13070454774@163.com

*通讯作者 Author for correspondence: 李超, 男, 博士, 副教授, 研究方向为入侵害虫种群监测与绿色防治, E-mail: lichaoyw@163.com

收稿日期 Received: 2023-09-10; 接受日期 Accepted: 2023-12-13

Abstract: *Leptinotarsa decemlineata*, a worldwide quarantine pest, is known to be one of the most serious pests that significantly impact potato production in China. The growth and development and adult reproduction of Colorado potato beetles were investigated by four different amounts of nitrogen ($N_{CK} = 0 \text{ kg}/\text{hm}^2$, $N_{low} = 80 \text{ kg}/\text{hm}^2$, $N_{middle} = 160 \text{ kg}/\text{hm}^2$, $N_{high} = 240 \text{ kg}/\text{hm}^2$). The results showed that all Colorado potato beetles can complete one generation under different nitrogen application levels. The data trends indicated that the number of larvae, adults, eggs, and population dynamics of the N_{CK} and N_{high} treatments (total nitrogen applied at planting) were higher compared to the N_{low} and N_{middle} treatments. There were no significant differences in population parameters such as intrinsic growth rate (r), weekly growth rate (λ), and net proliferation rate (R_0). However, N_{CK} , N_{low} , N_{middle} , and N_{high} treatments differed significantly in total reproductive rate (GRR) and mean generation time (T), with N_{high} being significantly higher than the others. This paper explores the effects of different nitrogen-stressed levels on the development of Colorado potato beetles and population proliferation. Studying the impact of nitrogen fertilizer application on the growth and development of Colorado potato beetles not only helps in reducing carbon emissions but also aids in the development of sustainable control methods to combat pests.

Key words: *Leptinotarsa decemlineata*; nitrogen-stressed; developmental durations; two-sex life table

作物植物施氮肥是一种常见的农业做法,它将改变植物组织和以其为食的昆虫组织中的宏量营养素的水平(Park *et al.*, 2009)。氮影响昆虫营养利用、生长发育、寿命以及种群动态等的重要因素之一(朱敏等, 2015; 丁新华等, 2023)。而植物含氮量的高低对于植食性昆虫生长发育和繁殖有很大的影响(Li *et al.*, 2021)。已知植物组织中低氮水平可降低草食动物的存活率、行为和繁殖率(Han *et al.*, 2014), 高氮水平可导致草食动物的繁殖提高, 这可能会改变它们的种群动态, 导致草食动物快速暴发(Throop and Lerdau, 2004)。例如马铃薯田土壤硝态氮含量和强度随施氮量增加而升高(赵薇等, 2020), 而硝态氮可以阻止直条根瘤象 *Sitona cylindricollis* F.对草木樨 *Melilotus spp* 的取食(Manglitz *et al.*, 1976; Rachele *et al.*, 2018)。但是肥料的不合理使用对土地、水源、碳排放及人类健康都有严重危害(丁玉梅, 2015), 因此我国提出要持续推进化肥减量增效, 实施碳减排以应对气候变化(李波, 2012)。

马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 属鞘翅目 Coleoptera 叶甲科 Chrysomelidae, 是世

界性检疫害虫(Cingel *et al.*, 2016; Izzo *et al.*, 2018)。对茄科植物(马铃薯、番茄等)危害严重,世界各地分布极广,现已分布在欧洲、美洲和亚洲等 40 多个国家(Alyokhin *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2017); 马铃薯甲虫凭借高繁殖、迁飞等特征,现在我国新疆、黑龙江、吉林等多个地区均有发生(侯沁文等, 2020)。现今对马铃薯甲虫的防治主要采用化学防治,但马铃薯甲虫具有强适应性,可以迅速产生杀虫剂抗性,而且杀虫剂的使用对种植者、消费者以及环境的危害极大(Imola and Elena, 2021)。因此我国制定“压前控后、治本清源”的对策,但要达到满意还需采取综合防治措施(阿尔孜姑丽·肉孜等, 2022)。

环境非生物因素(寒冷、热、干旱、盐或化学污染物等)会触发植物特性的变化,从而影响食草昆虫的生产性能。这种通过植物-昆虫相互作用产生的级联效应被称为自下而上效应(Hunter and Price, 1992; Inbar *et al.*, 2001; Denno *et al.*, 2002)。已知氮可以自下而上的影响叶片植物营养质量的变化以及植物化学防御(Han *et al.*, 2014; Han *et al.*, 2016; Dong *et al.*, 2018),且马铃薯叶片中的营养物质对马铃薯甲虫的生长、越冬存活和繁殖力有显著影响(Hsiao and Fraenkel, 1968; Szafranek *et al.*, 2008),氮肥自下而上的改变马铃薯叶片的营养成分来影响马铃薯甲虫(Wen *et al.*, 2019)。关于不同氮素含量马铃薯叶片对马铃薯甲虫种群动态的影响和生命表参数的研究较少。

传统施肥量是根据测试土壤推荐施肥用量,但在生产实践中大面积多位点测量土壤很难落实(侯建伟等, 2018; 王耀等, 2018)。养分专家系统(Nutrient expert, NE; <http://china-zh.ipni.net/library/nutrient-expert>)推荐施肥是以过去 3~5 年的产量水平和施肥历史为前提,应用计算机技术改进部分参数进行养分管理和推荐施肥,形成可被农业技术人员操作的简易化、智能化的推荐施肥系统。目前,养分专家系统已在小麦、玉米、马铃薯、大豆等多个作物上开展推荐施肥等相关研究(侯云鹏等, 2021; 沈若川等, 2022; 吕慧丹等, 2023)。

考虑到这些,本研究建立了“氮-植物-植食性昆虫”系统,结合 Chi 等(Chi, 1988; Chi *et al.*, 2020)TWOSEX-MS Chart 软件计算发育历期、存活率与繁殖力等种群特性,以及运用TIMING-MS Chart 进行种群预测(Chi, 2019)。探究施用不同量的氮肥对马铃薯甲虫生长发育、繁殖存在的影响趋势。了解氮肥施用量对马铃薯甲虫生长发育存在的影响,也为寻求减少碳排放和发展可持续的防治方法对抗害虫(Imola and Elena, 2021)。

1 材料与方法

1.1 马铃薯甲虫虫源

2022 年 5 月于新疆维吾尔自治区昌吉回族自治州吉木萨尔县楼庄子村马铃薯田

(89.159913°E, 43.776349°N)采集马铃薯甲虫越冬成虫, 置于培养皿(直径 9 cm)中带回实验室, 用前期种植的马铃薯(品种为‘荷兰 15’)作为寄主, 每天摘取新鲜马铃薯叶片喂食, 适时替换并对培养皿进行清理, 再将培养皿放入人工气候箱(产地: 中国宁波, 宁波江南仪器厂, 型号: RXM-168C-1)内, 设置温度 27±1°C, 相对湿度 70%±5%, 光周期 16 L : 8 D 饲养繁殖, 收集第二代马铃薯甲虫成虫所产的卵进行试验。

种植马铃薯时根据养分专家系统推荐施肥的基础上共设置 4 个不同氮量处理, ①不施氮肥处理为 $N_{CK}=0 \text{ kg}/\text{hm}^2$, ②NE 推荐施氮量减施 50% 处理 $N_{低}=80 \text{ kg}/\text{hm}^2$, ③NE 推荐施氮量处理 $N_{中}=160 \text{ kg}/\text{hm}^2$, ④NE 推荐施氮量增施 50% 处理 $N_{高}=240 \text{ kg}/\text{hm}^2$ 。供试氮肥为尿素(N 46%), 每种植箱加入 $P_{10/10}=8.0 \text{ g}$ 。氮肥与水在幼苗期 1 次(1/10)、块茎形成期 2 次(1/10; 2/10)、块茎增长期 2 次(2/10; 2/10)、淀粉累积期 1 次(2/10)。每箱 0.16 m², $N_{1/10}=0 : 0.2783 : 0.5565 : 0.8348 \text{ g}$, 其他各项田间管理一致。

1.2 研究方法

选取马铃薯甲虫成虫同一天所产的卵放入人工气候箱内进行孵化。待卵孵化后, 在培养皿中放入裹有保湿棉球的马铃薯叶片, 每天更换 4 种不同施氮量植株上的马铃薯叶片。每 30 头 1 龄幼虫作为 1 个处理, 每个处理 3 次重复, 每天观察记录虫体的龄期和存活状况, 待 4 龄老熟幼虫停止取食后, 会将其从培养皿转移至培养碗(直径 9 cm, 高 7.3 cm)中, 培养碗内放入高 5 cm 的沙土、喷洒蒸馏水, 便于虫体化蛹、羽化。成虫羽化后, 将同一时期羽化的雌雄虫按照 1 : 1 的比例进行配对, 如果出现死亡, 则选择相同条件下饲养的虫源进行补充。每天观察、记录各虫体的产卵量和存活情况。

1.3 数据分析

对不同含量氮素植株叶片饲养马铃薯甲虫各阶段发育历期、存活率、种群参数(内禀增长率 r 、周限增长率 λ 、净生殖率 R_0 、平均世代周期 T 、总生殖率 GRR)以及繁殖力使用 TWOSEX-MS Chart 进行计算分析(Chi, 1988)。处理间的差异参考配对重复取样检验(paired bootstrap test) (Chi, 2019), 即依据 100 000 成对比较差异的信赖区间判断差异显著性($P < 0.05$)。主要计算公式如下:

$$\text{特定年龄存活率 } (l_x) : l_x = \sum_{j=1}^k S_{xj}$$

$$\text{特定年龄繁殖力 } (m_x) : m_x = \frac{\sum_{j=1}^k S_{xj} f_{xj}}{\sum_{j=1}^k S_{xj}}$$

$$\text{生命期望 } (e_{xj}) : e_{xj} = \sum_{i=x}^{\infty} \sum_{y=j}^k S'_{iy}$$

$$\text{内禀增长率 } (r) : \sum_{x=0}^{\infty} e^{-r(x+1)} l_x m_x = 1$$

$$\text{周限增长率 } (\lambda) : \lambda = e^r.$$

$$\text{净增殖率 } (R_0) : R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

$$\text{平均世代时间 } (T) : T = \frac{\ln R_0}{r}$$

$$\text{总生殖率 } (GRR) : GRR = \sum m_x$$

使用 TIMING-MS Chart 软件模拟不同氮量马铃薯叶片饲养下各 10 头马铃薯甲虫 1 龄幼虫在未来 110 d 的种群动态模拟。使用 GraphPad 8.0.2 软件(<https://www.graphpad.com>)作图。

2 结果与分析

2.1 不同施氮量下马铃薯叶片对马铃薯甲虫生物学特性的影响

在不同施氮处理的马铃薯叶片饲养的马铃薯甲虫均能完成完整的生活史，且各处理间发育历期存在差异；其中 N_高 繁殖力最高(21.18 d)，雌成虫期和雄成虫期随氮量的增加而增高，而总产卵前期(TPOP)各氮量处理之间无显著差异(表 1)。

表 1 马铃薯植株受氮素胁迫下马铃薯甲虫的生物学特性

Table 1 Biological characteristics of *Leptinotarsa decemlineata* on nitrogen-stressed potato plants

| 发育阶段 Developmental stage | 对照 N _{CK} | | 低氮处理(N _低) Low nitrogen stress | | 中氮处理(N _中) Middle nitrogen stress | | 高氮处理(N _高) High nitrogen stress | |
|-----------------------------|-----------------------|--------------------------|--|--------------------------|---|--------------------------|---|--------------------------|
| | 个体数 Number | 发育历期(d) Developmental | 个体数 Number | 发育历期(d) Developmental | 个体数 Number | 发育历期(d) Developmental | 个体数 Number | 发育历期(d) Developmental |
| | | | | | | | | |
| 1 龄幼虫 1 st larva | 90 | 6.24 ± 0.17 a | 90 | 5.44 ± 0.12 b | 90 | 4.74 ± 0.11 c | 90 | 4.70 ± 0.11 c |
| 2 龄幼虫 2 nd larva | 87 | 2.44 ± 0.09 b | 87 | 2.70 ± 0.11 b | 87 | 3.36 ± 0.08 a | 87 | 3.49 ± 0.07 a |
| 3 龄幼虫 3 rd larva | 78 | 1.58 ± 0.08 b | 66 | 2.08 ± 0.09 a | 78 | 2.17 ± 0.10 a | 71 | 1.77 ± 0.10 b |

| | | | | | | | | |
|-----------------------------|----|----------------|----|-----------------|----|----------------|----|-----------------|
| 4 龄幼虫 4 th larva | 77 | 2.26 ± 0.07 b | 65 | 2.23 ± 0.08 b | 77 | 2.53 ± 0.07 a | 71 | 2.28 ± 0.07 b |
| 蛹期 Pupal stage | 51 | 11.88 ± 0.21 a | 46 | 11.41 ± 0.11 b | 49 | 11.86 ± 0.12 a | 39 | 10.90 ± 0.06 c |
| 繁殖力 Fecundity | 28 | 12.71 ± 0.00 b | 25 | 9.09 ± 0.00 c | 34 | 7.91 ± 0.00 d | 15 | 21.18 ± 2.34 a |
| 雌成虫期 | 28 | 41.11 ± 0.46 b | 25 | 41.68 ± 0.26 b | 34 | 42.71 ± 0.20 a | 15 | 60.53 ± 2.45 bc |
| Female adult stage | | | | | | | | |
| 雄成虫期 | 23 | 29.78 ± 2.97 b | 21 | 37.76 ± 2.18 a | 15 | 40.13 ± 2.10 a | 24 | 37.42 ± 2.03 a |
| Male adult stage | | | | | | | | |
| 总寿命 | 87 | 51.55 ± 1.7 a | 87 | 47.26 ± 2.17 ab | 87 | 52.99 ± 1.75 a | 87 | 46.55 ± 1.77 b |
| Total longevity | | | | | | | | |
| 总产卵前期 | 28 | 35.68 ± 0.12 a | 25 | 28.00 ± 0.31 a | 34 | 30.91 ± 0.20 a | 15 | 25.80 ± 0.23 a |
| Total preoviposition period | | | | | | | | |

注：采用 TWOSEX-MS Chart 软件配对重复取样检验进行差异显著性分析，表中数据为平均数 ± 标准误。同行不同字母表示经

Paired bootstrap test 检验在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Note: Significant difference was analyzed by paired-sample paired bootstrap test of TWOSEX - MS Chart. Data were mean ± SE. Different letters in the same row indicated significant difference at $P < 0.05$ level by Paired bootstrap test.

2.2 不同施氮量下马铃薯叶片对马铃薯甲虫种群参数的影响

平均世代时间和总生殖率在不同施氮量下存在显著性差异，N_{CK}、N_中、N_高的内禀增长率(0.0310 d⁻¹、0.0269 d⁻¹、0.0279 d⁻¹)、周限增长率(1.0310 d⁻¹、1.0273 d⁻¹、1.0283 d⁻¹)、净增殖率(4.092 粒、3.092 粒、3.651 粒)、平均世代时间(45.879 d、41.928 d、46.340 d)、总生殖率(5.53、4.33、8.56)均高于 N_低(0.0233 d⁻¹、1.0236 d⁻¹、2.612 粒、41.1370 d、4.04) (表 2)。

表 2 马铃薯植株受氮素胁迫下马铃薯甲虫的种群参数

Table 2 Population parameters of *Leptinotarsa decemlineata* on nitrogen-stressed potato plants

| 种群参数 | 对照 | 低氮处理(N _低) | 中氮处理(N _中) | 高氮处理(N _高) |
|--|-------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|
| Population parameter | N _{CK} | Low nitrogen stress | Middle nitrogen stress | High nitrogen stress |
| 内禀增长率 Intrinsic rate of increase (r) (d ⁻¹) | 0.0310 ± 0.0035 a | 0.0233 ± 0.0043 a | 0.0269 ± 0.0033 a | 0.0279 ± 0.0060 a |
| 周限增长率 Finite rate of increase (λ) (d ⁻¹) | 1.0310 ± 0.0036 a | 1.0236 ± 0.0044 a | 1.0273 ± 0.0034 a | 1.0283 ± 0.0061 a |
| 净增殖率 Net reproductive rate (R_0) | 4.09 ± 0.64 a | 2.61 ± 0.44 a | 3.09 ± 0.42 a | 3.65 ± 0.95 a |
| 平均世代时间 Mean generation time (T) (d) | 45.879 ± 0.122 a | 41.137 ± 0.273 b | 41.928 ± 0.184 b | 46.340 ± 0.515 a |
| 总生殖率 Gross reproductive rate (GRR) | 5.53 ± 0.78 b | 4.04 ± 0.57 b | 4.33 ± 0.45 b | 8.56 ± 1.97 a |

注：采用 TWOSEX-MS Chart 软件配对重复取样检验进行差异显著性分析，表中数据为平均数 \pm 标准误。同行不同字母表示经 Paired bootstrap test 检验在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Note: Significant difference was analyzed by paired-sample paired bootstrap test of TWOSEX - MS Chart. Data were mean \pm SE. Different letters in the same row indicated significant difference at $P < 0.05$ level by Paired bootstrap test.

2.3 不同施氮量下马铃薯叶片对马铃薯甲虫存活率和繁殖率的影响

特定年龄-阶段存活率(s_{xj})，表示个体从卵存活到 x 年龄 j 阶段的概率，观察到不同龄期的曲线存在重叠现象。马铃薯甲虫从卵存活并发育到成虫的概率在 $N_{高}$ 条件下最低，为 43%。在 N_{CK} (28.9%)、 $N_{低}$ (27.8%)、 $N_{中}$ (37.8%)的雌虫的存活率高于雄虫(25.6%、23.3%、16.7%)，而 $N_{高}$ (16.7%)时雌虫存活率低于雄虫(26.7%) (图 1)。

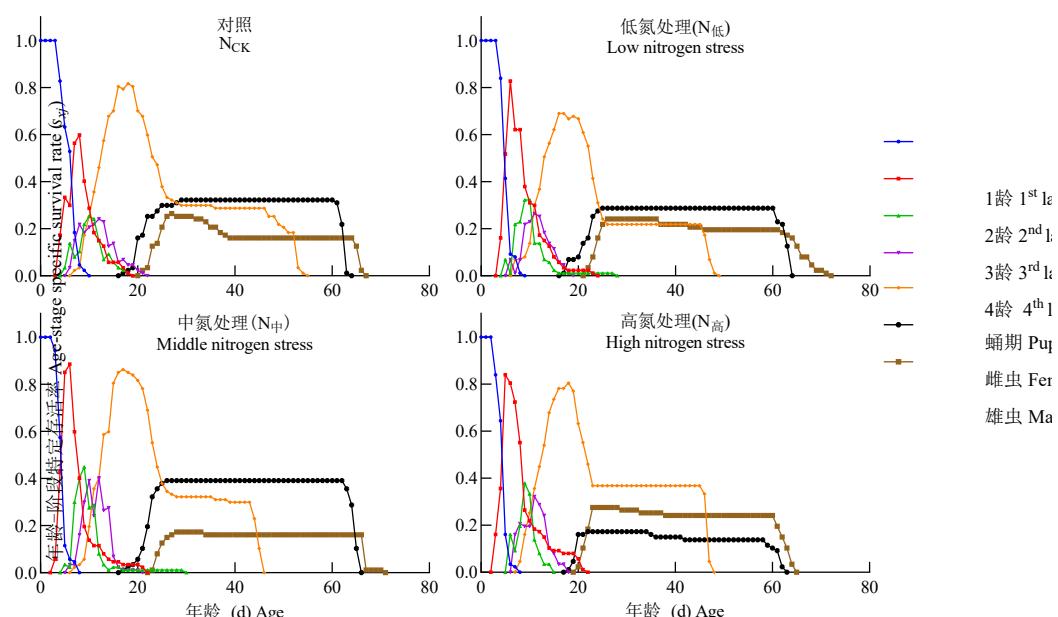


图 1 马铃薯植株受氮素胁迫下马铃薯甲虫的特定年龄 - 阶段特定存活率(s_{xj})

Fig. 1 Age-stage specific survival rate (s_{xj}) of *Leptinotarsa decemlineata* on nitrogen-stressed potato plants

特定-年龄存活率曲线(l_x)，表示 x 年龄所有虫态的存活率。特定年龄繁殖力(m_x)，表示 x 年龄时所有个体平均生产子代数；特定年龄繁殖值($l_x m_x$)，是 l_x 和 m_x 的乘积，表示是 x 年龄时所有存活个体的繁殖值；雌虫特定年龄繁殖力(f_{xj})，表示 x 年龄，雌成虫是第 6 阶段的日平均产卵量，故为 f_{x6} 。

可以看出， $N_{高}$ 存活率曲线(l_x)明显低于 N_{CK} 、 $N_{低}$ 、 $N_{中}$ 。但是 N_{CK} 、 $N_{低}$ 、 $N_{中}$ 的最高点($m_{49} = 0.82$ 粒· d^{-1} ； $m_{42} = 0.36$ 粒· d^{-1} ； $m_{52} = 0.44$ 粒· d^{-1})均低于 $N_{高}$ 饲养的($m_{51} = 2.16$ 粒· d^{-1})。 N_{CK} 、 $N_{低}$ 、 $N_{中}$ 的最高点($l_{48}m_{48} = 0.58$ 粒· d^{-1} ； $l_{31}m_{31} = 0.27$ 粒· d^{-1} ； $l_{42}m_{42} = 0.28$ 粒· d^{-1})最高点均低于

$N_{高}$ 饲养的($l_{51}m_{51} = 0.82$ 粒·d⁻¹)。N_{CK}、N_低、N_中的最高点($f_{48,6} = 1.81$ 粒·d⁻¹; $f_{31,6} = 0.93$ 粒·d⁻¹; $f_{33,6} = 0.65$ 粒·d⁻¹)均低于 N_高 饲养的($f_{55,6} = 4.07$ 粒·d⁻¹)(图 2)。

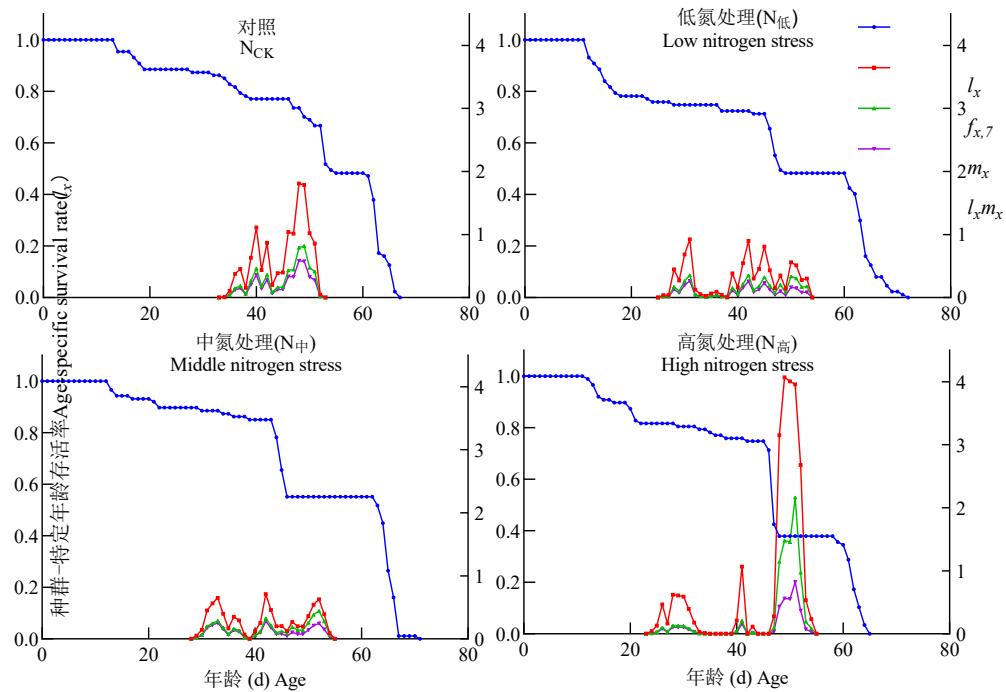


图 2 马铃薯植株受氮素胁迫下马铃薯甲虫的特定年龄存活率(l_x)、雌虫特定年龄繁殖力($f_{x,6}$)、种群特定年龄繁殖力(m_x)和特定年龄繁殖值(l_xm_x)

Fig. 2 Age-specific survival rate (l_x), female age-specific fecundity ($f_{x,6}$), age-specific fecundity of total population(m_x), and age-specific maternity (l_xm_x) of *Leptinotarsa decemlineata* on nitrogen-stressed potato plants 特定年龄-阶段生命期望(e_{xj}), 表示 x 年龄 j 阶段的个体预期存活时间, 初产卵的生命期望值等于昆虫的平均寿命。N_{CK} 饲养的预期存活时间($e_{39,6} = 23.68$ d)低于 N_低、N_中、N_高 饲养 ($e_{30,6} = 33.00$ d; $e_{33,6} = 31.91$ d; $e_{29,6} = 27.67$ d) (图 3)。

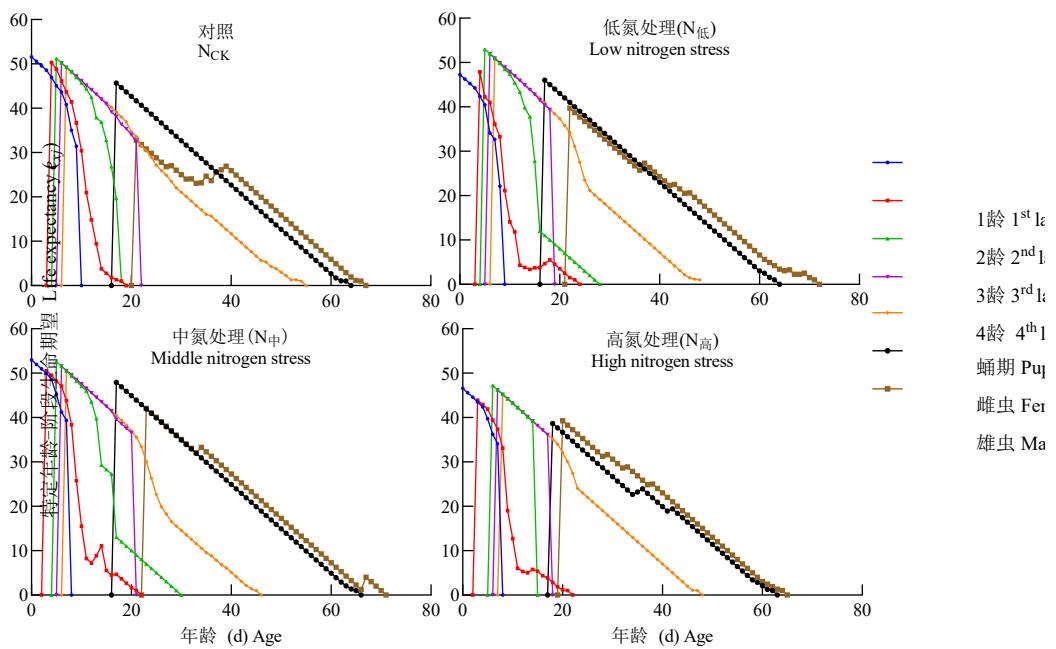


图 3 马铃薯植株受氮素胁迫下马铃薯甲虫的特定年龄-阶段生命期望(e_{xj})

Fig. 3 Age-stage life expectancy (e_{xj}) of *Leptinotarsa decemlineata* on nitrogen-stressed potato plants

特定年龄-阶段繁殖值(v_{xj}), 表示在 x 年龄 j 阶段的个体对后代的种群贡献。N_{CK} 繁殖值(v_{01} = 8.05)、N_低(v_{01} = 4.97)、N_中(v_{01} = 5.74)以及 N_高(v_{01} = 15.47)的繁殖值; 明显看到 N_{CK}、N_低、N_中 的峰值($v_{30,6}$ = 9.56; $v_{28,6}$ = 6.76; $v_{31,6}$ = 5.85)低于 N_高 饲养($v_{49,6}$ = 19.44) (图 4)。

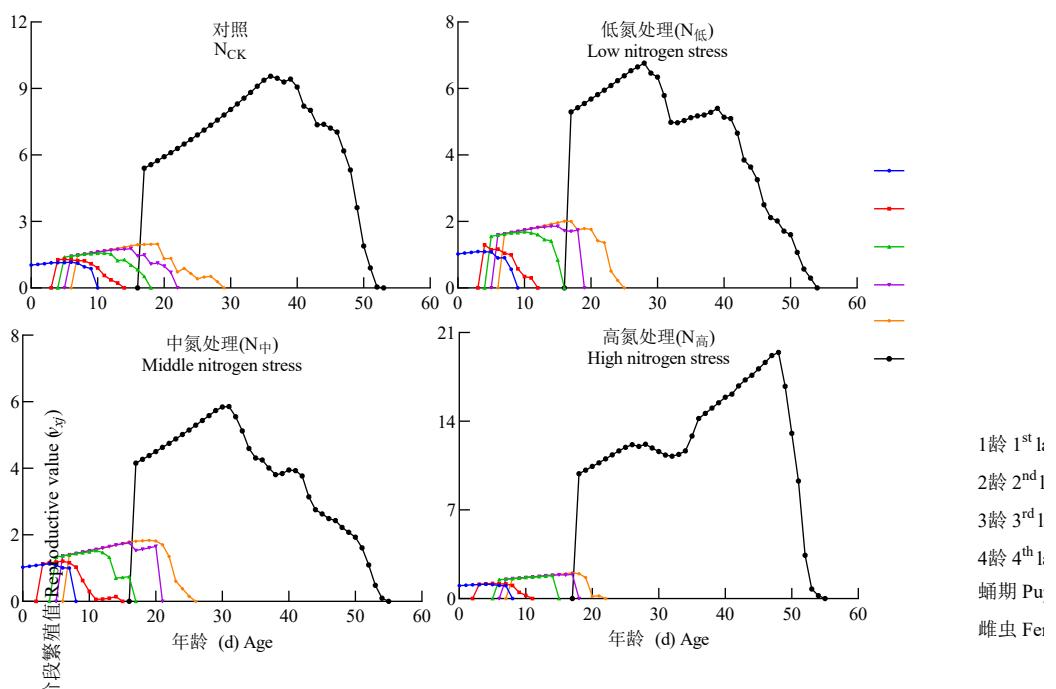


图 4 马铃薯植株受氮素胁迫下马铃薯甲虫的特定年龄-阶段繁殖值(v_{xj})

Fig. 4 Age-stage reproductive value (v_{xy}) of *Leptinotarsa decemlineata* on nitrogen-stressed potato plants

2.4 不同施氮量下马铃薯叶片对马铃薯甲虫种群动态模拟的影响

使用 TIMING-MS Chart 软件, 模拟 4 种施氮量马铃薯叶片对马铃薯甲虫 10 粒卵在未来 110 d 的种群增长趋势。结果表明, 在第 110 d 后 N_{CK} (35.27)饲养下的成虫后代是高于 $N_{低}$ 、 $N_{中}$ 、 $N_{高}$ (14.56; 20.83; 27.23)(图 5)。

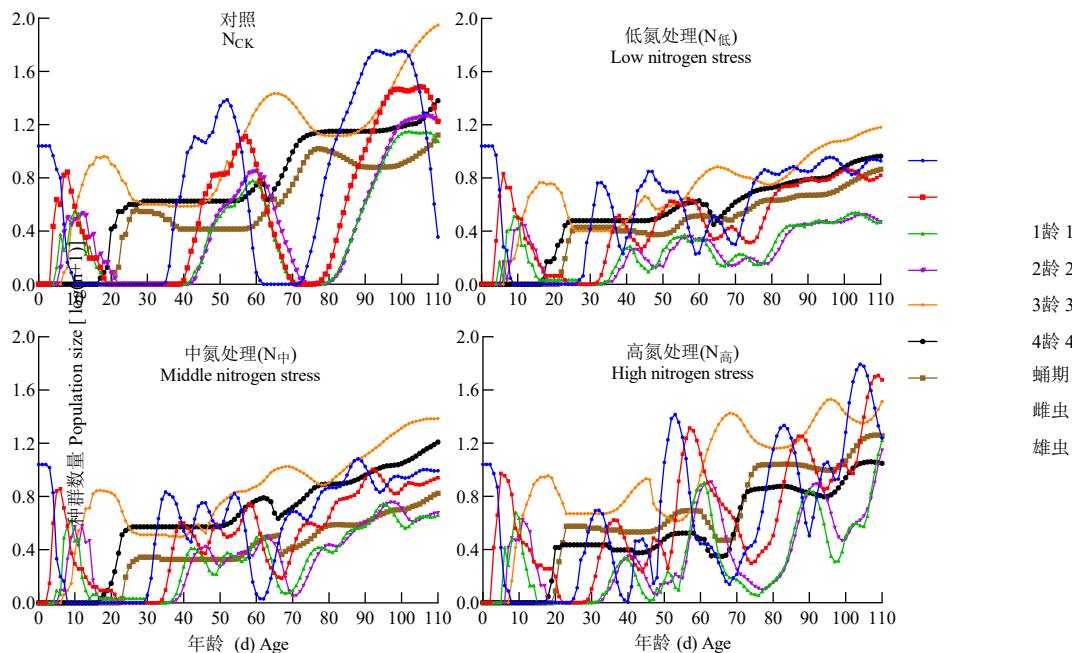


图 5 马铃薯植株受氮素胁迫下马铃薯甲虫的种群动态预测

Fig. 5 Predicted population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* on nitrogen-stressed potato plants

3 结论与讨论

总体而言, 马铃薯植株氮素的输入影响了马铃薯甲虫的一些生物学性状。生命表可获取靶标害虫的生存、发育时间和繁殖力等信息, 使用年龄-阶段两性生命表得出各处理数据趋势一致表明 N_{CK} 和 $N_{高}$ 处理(种植时总施氮量)的幼虫、成虫卵数和种群预测均高于 2 个中间施氮处理。表明施氮量的多少对马铃薯甲虫的种群生长发育存在影响, 能在一定程度上抑制马铃薯甲虫种群的发生。

此实验结果与 Jansson 和 Smilowitz (1985)研究氮对马铃薯甲虫种群的数量和发育相似, 都是在最低和最高氮水平时马铃薯甲虫幼虫、成虫和卵质量更好更丰富。与 Throop 和 Lerdau (2004)研究的高氮水平可以提高草食动物的繁殖, 导致草食动物快速暴发结论一致。但是施

氮量对马铃薯甲虫种群参数的影响与 Tingey (2008) 研究的高氮处理可能改变马铃薯甲虫种群的龄期和发育速率，对马铃薯甲虫的种群参数产生负面影响不相符。

氮素以氨基酸、蛋白质、核酸、酶和叶绿素等形式存在叶片中，对植物的生长发育起着重要作用(Takashima *et al.*, 2004)。植物根系吸收氮素储存在叶片等营养器官中，同化形成氨基酸后再运输到各个器官(Chen *et al.*, 2014)。各实验结果的不同可能是由于昆虫需要转化植物组织中的无机氮形式或直接利用植物衍生的氨基酸合成结构蛋白和酶；缺氮植物的植物化感物质积累较高，对食草性昆虫有毒(Larbat *et al.*, 2012; Han *et al.*, 2014)。例如，受氮胁迫的番茄植株在其器官中积累了更多的酚类化合物(Royer *et al.*, 2013)。施氮量会影响马铃薯中糖苷生物碱的组成和数量(Sinden *et al.*, 1984)，而马铃薯中糖苷生物碱对马铃薯甲虫的种群参数产生负面影响有关(Tingey, 1984)。

此外，研究的结果还受到环境因素(光、温度、水分)的影响，这些因素影响植物的氮动态(氮的获取、同化和分配)，进而对取食马铃薯的马铃薯甲虫生长发育、存活及生殖产生影响。例如低温胁迫会抑制马铃薯甲虫卵的孵化(Liao *et al.*, 2021)，不利于马铃薯甲虫的生长发育和延缓种群增长(廖江花等, 2022)。水分胁迫对马铃薯甲虫的产卵前期、产卵天数、繁殖力和生命表参数有显著影响(Liu *et al.*, 2022; Liu *et al.*, 2023)。在 Wang *et al.* (2020)研究表明随着施氮量的增加，麦长管蚜 *Sitobion avenae* 种群增长率显著增加，而豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 种群在高施氮量条件下增长缓慢。而 Han 等(2014)研究表明氮或/和水胁迫番茄植株对宿主或非宿主均无级联影响，但是番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 对烟粉虱 *Bemisia tabaci Gennadius* 的繁殖产生了直接的负面影响。因此多种因素相互影响下马铃薯甲虫种群的发生情况存在一定的不可控性，还需进一步研究讨论。

为响应减少碳排放，减少氮素对土地、水源的污染的同时兼顾降低农田耕作投入，在保障马铃薯生长所需的氮素前提下，尽可能减少氮肥施用量。相应就要了解农田施氮量-马铃薯产量-马铃薯甲虫种群发生三者关系怎样达到最优解？尽量做到保障马铃薯不减产的同时降低马铃薯甲虫种群的发生需要多少施氮量还需要进一步深入讨论。

参考文献(References)

- Alyokhin A, Baker M, Mota-sanchez D, *et al.* Colorado potato beetle resistance to insecticides [J]. *American Journal of Potato Research*, 2008, 85 (6): 395-413.
- Chen XC, Zhang J, Chen YL, *et al.* Changes in root size and distribution in relation to nitrogen accumulation during maize breeding in China [J]. *Plant and Soil*, 2014, 374 (1/2): 121-131.

- Chi H, You MS, Atlihan R, et al. Age-stage, two-sex life table: An introduction to theory, data analysis, and application [J]. *Entomologia Generalis*, 2020, 40 (2): 103-124.
- Chi H. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals [J]. *Environmental Entomology*, 1988, 17 (1): 26-34.
- Chi H. TIMING-MSChart: A computer program for the population projection based on age-stage, two-sex life table [J/OL]. *National Chung Hsing University*, Taiwan: Taichung, 2019. <http://140.120.197.173/Ecology/Download/TIMING-MSChart-exe.rar>.
- Cingel A, Savic J, Lazarevic J, et al. Extraordinary adaptive plasticity of Colorado potato beetle: “Ten-Striped Spearman” in the era of biotechnological warfare [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2016, 17 (9): 1538.
- Denno RF, Gratton C, Peterson MA, et al. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community [J]. *Ecology*, 2002, 83 (5): 1443-1458.
- Ding XH, Yuan J, Fu KY, et al. Effects of nitrogen on food utilization by, and nutritional content of the Asian corn borer [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2023, 60 (1): 170-177. [丁新华, 袁洁, 付开赟, 等. 饲料氮素水平对亚洲玉米螟食物利用及营养指标的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2023, 60 (1): 170-177]
- Ding YM. Research on China's Agricultural Trade Embodied Carbon and its Coping Strategies [D]. Hubei: Huazhong Agricultural University, 2023. [丁玉梅. 中国农产品贸易隐含碳排放及应对策略研究 [D]. 湖北: 华中农业大学, 2023]
- Dong YC, Han P, Niu CY, et al. Nitrogen and water inputs to tomato plant do not trigger bottom-up effects on a leafminer parasitoid through host and non-host exposures [J]. *Pest Management Science*, 2018, 74 (3): 516-522.
- Han P, Lavoie AV, Le BJ, et al. Nitrogen and water availability to tomato plants triggers bottom-up effects on the leafminer *Tuta absoluta* [J]. *Scientific Reports*, 2014, 4 (1): 4455.
- Han P, Wang ZJ, Lavoie AV, et al. Increased water salinity applied to tomato plants accelerates the development of the leaf miner *Tuta absoluta* through bottom-up effects [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 32403.
- Hou JW, Duan Y, Zhang J, et al. Productivities and water use efficiencies of different intercropping systems of potato in arid agricultural area in north foot of yin mountain [J]. *Soils*, 2018, 50 (1): 79-85. [侯建伟, 段玉, 张君, 等. 内蒙古阴山北麓旱农区马铃薯间作模式的生产力与水分利用 [J]. 土壤, 2018, 50 (1): 79-85]
- Hou QW, Bai HY, Li YL, et al. Suitable area of *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) in China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39 (10): 3311-3319. [侯沁文, 白海艳, 李云玲, 等. 马铃薯甲虫在中国的适生区 [J]. 生态学杂志, 2020, 39 (10): 3311-3319]
- Hou YP, Kong LL, Xu XP, et al. Long-term comprehensive effects of recommended fertilization based on nutrient expert system of maize in northeast China [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2021, 37 (19): 129-138. [侯云鹏, 孔丽丽, 徐新朋, 等. 基于养分专家系统推荐施肥在东北玉米上的长期综合效应 [J]. 农业工程学报, 2021, 37 (19): 129-138]

- Hsiao TH, Fraenkel G. The influence of nutrient chemicals on the feeding behavior of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1968, 61 (1): 44-54.
- Hunter DM, Price WP. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities [J]. *Ecology*, 1992, 73 (3): 724-732.
- Imola M, Elena R. Difficulties in potato pest control: The case of pyrethroids on Colorado potato beetle [J]. *Agronomy*, 2021, 11 (10): 1920.
- Inbar M, Doostdar H, Mayer R. Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores [J]. *Oikos*, 2001, 94 (2): 228-235.
- Izzo VM, Chen YH, Schoville SD, et al. Origin of pest lineages of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018, 111 (2): 868-878.
- Jansson RK, Smilowitz Z. Influence of nitrogen on population parameters of potato insects: Abundance, development, and damage of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Environmental Entomology*, 1985, 14 (4): 500-506.
- Larbat R, Olsen KM, Slimestad R, et al. Influence of repeated short-term nitrogen limitations on leaf phenolics metabolism in tomato [J]. *Phytochemistry*, 2012, 77: 119-128.
- Li B. Study on the Carbon Emission of Agricultural Land Utilization and Emission-Reduced Policy in China [D]. Hubei: Huazhong Agricultural University, 2011. [李波. 我国农地资源利用的碳排放及减排政策研究 [D]. 湖北: 华中农业大学, 2011]
- Li Z, Xu B, Du T, et al. Excessive nitrogen fertilization favors the colonization, survival, and development of *Sogatella furcifera* via bottom-up effects [J]. *Plants*, 2021, 10 (5): 875.
- Liao JH, Liu J, Guan ZJ, et al. Duration of low temperature exposure affects egg hatching of the Colorado potato beetle and emergence of overwintering adults [J]. *Insects*, 2021, 12 (7): 609.
- Liao JH, Liu J, Liu X, et al. Effects of short-term low temperature on the population growth of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2022, 65 (1): 112-118. [廖江花, 刘娟, 刘霞, 等. 短时低温对马铃薯甲虫种群增长的影响 [J]. 昆虫学报, 2022, 65 (1): 112-118]
- Liu J, Liao JH, Li C. Bottom-up effects of drought on the growth and development of potato, *Leptinotarsa decemlineata* Say and *Arma chinensis* Fallou [J]. *Pest Management Science*, 2022, 78 (10): 4353-4360.
- Liu X, Yang HX, Niu FS, et al. Impact of water stress on the demographic traits and population projection of Colorado potato beetle [J]. *Frontiers in Physiology*, 2023, 14: 1148129.
- Lv HD, Huang YB, Zhao SC. Application effects of Nutrient Expert (NE) system combined with microbial agents on soybean [J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2023, 5: 8-13. [吕慧丹, 黄玉波, 赵士诚. 养分专家系统结合微生物菌剂在大豆上的应用效果 [J]. 中国土壤与肥料, 2023, 5: 8-13]

- Manglitz RG, Gorz JH, Haskins AF, et al. Interactions between insects and chemical components of Sweetclover [J]. *Journal of Environmental Quality*, 1976, 5 (4): 347-352.
- Park KM, Kim GJ, Song HY, et al. Effect of nitrogen levels of two cherry tomato cultivars on development, preference and honeydew production of *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2009, 12 (4): 227-232.
- Rachele W, Etzel G, Katja P. Age-dependent potato tolerance to herbivory in different nutrient environments [J]. *American Journal of Potato Research*, 2018, 95 (6): 642-649.
- Rouzi A, Guo WC, Yu GY. Identification and control of Colorado potato beetle [J]. *Vegetables*, 2022, 12: 80-82, 85. [阿尔孜姑丽·肉孜, 郭文超, 虞国跃. 马铃薯甲虫识别与防治 [J]. 蔬菜, 2022, 12: 80-82, 85]
- Royer M, Larbat R, Le Bot J, et al. Is the C: N ratio a reliable indicator of C allocation to primary and defence-related metabolisms in tomato? [J]. *Phytochemistry*, 2013, 88: 25-33.
- Shen RC, Ding WC, Gao Q, et al. Optimized nitrogen fertilizer management for potato in northern China based on the Nutrient Expert system [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28 (5): 880-893. [沈若川, 丁文成, 高强, 等. 基于养分专家系统推荐施肥的北方马铃薯适宜氮肥用量研究 [J]. 植物营养与肥料学报, 2022, 28 (5): 880-893]
- Sinden SL, Sanford LL, Webb RE. Genetic and environmental control of potato glycoalkaloids [J]. *American Potato Journal*, 1984, 61 (3): 141-156.
- Szafranek B, Synak E, Waligóra D, et al. Leaf surface compounds of the potato (*Solanum tuberosum*) and their influence on Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) feeding [J]. *Chemoecology*, 2008, 18: 205-216.
- Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: Nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27 (8): 1047-1054.
- Throop LH, Lerdau TM. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: Implications for community and ecosystem processes [J]. *Ecosystems*, 2004, 7: 109-133.
- Tingey WM. Glycoalkaloids as pest resistance factors [J]. *American Potato Journal*, 1984, 61 (3): 157-167.
- Wang C, David H, Qin YJ, et al. Impact of climate and host availability on future distribution of Colorado potato beetle [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 4489.
- Wang LY, Cui HY, Chang XY, et al. Increased nitrogen fertilization inhibits the biocontrol activity promoted by the intercropping partner plant [J]. *Insect Science*, 2020, 28 (4): 1179-1190.
- Wang Y, Sun XJ. Effects of fertilization on tuber yield, water and fertilizer use efficiency under different rainfall harvesting planting modes of potato [J]. *Acta Agriculturae Boreali - occidentalis Sinica*, 2018, 27 (2): 203-212. [王耀, 孙小娟. 不同种植模式下施肥对马铃薯产量和水肥利用效率的影响 [J]. 西北农业学报, 2018, 27 (2): 203-212]

Wen G, Cambouris NA, Bertrand A, et al. Nitrogen fertilization effects on the leaf chemical concentrations in Russet Burbank potato [J].

Field Crops Research, 2019, 232: 40-48.

Zhao W, Yi WB, Wang D, et al. Effects of intercropping on soil nitrification and nitrogen supply in potato field [J]. *Chinese Journal of*

Applied Ecology, 2020, 31 (12): 4171-4179. [赵薇, 伊文博, 王顶, 等. 间作对马铃薯种植土壤硝化作用和硝态氮供应的影响]

[J]. *应用生态学报*, 2020, 31 (12): 4171-4179]

Zhu M, Meng L, Li BP. Effects of elevated CO₂ and nitrogen-fixing bacteria on food utilization efficiency in *Prodenia litura* Fabricius

(Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35 (2): 333-339. [朱敏, 孟玲, 李保平. 高CO₂浓度和固氮菌对斜纹夜蛾幼虫食物利用效率的影响 [J]. *生态学报*, 2015, 35 (2): 333-339]