稻株含氮量和密度对褐飞虱存活、发育和生殖特性的影响

吕仲贤[1], Heong Kong-Luen[2], 俞晓平[1], 胡 萃[3]

(1. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所,杭州 310021; 2. 国际水稻研究所,DAPO Box7777, 马尼拉;
3. 浙江大学应用昆虫学研究所,杭州 310029)

摘要:对褐飞虱种群在不同含氮量稻株和若虫密度条件下的反应进行了研究。结果表明,若虫密度对褐飞虱存活的抑制作用随若虫密度提高而增强,但随寄主含氮量的增加而显著下降,表现为低含量的寄主植物可以增强对种群调节的负反馈作用。在低氮稻株上的饲养代数也明显影响若虫存活率,而在高氮稻株上饲养的不同代别褐飞虱之间则无显著差异。若虫率与稻株含氮量呈极显著的负相关,即在高若虫密度下寄主含氮量的增加可显著缩短褐飞虱若虫的发育历期。与高含氮量稻株上的褐飞虱种群相比,饲养在低含氮量稻株上的褐飞虱种群的若虫发育时间在高若虫密度下显著延长。在每盆 40 头褐飞虱若虫的密度下,成虫性比与稻株含氮量呈极显著的正相关,而在不同若虫密度下,随着若虫密度的增加雌性成虫比例显著下降。在每盆 160 头的若虫密度时低氮稻株上褐飞虱种群的性比低于 0.3,显著低于在高氮稻株上的褐飞虱种群的性比 0.85。在含氮量低的稻株上的雌成虫体重随若虫密度的增加极显著减少,连续取食第 2 代的雌成虫又比取食第 1 代时的轻。在所研究的所有若虫密度下,取食高含氮量稻株的褐飞虱种群的雌成虫寿命均为取食低含氮量稻株褐飞虱种群雌成虫寿命的 3 倍左右,差异极为显著。稻株含氮量和若虫密度对褐飞虱生殖力的作用最大,特别是在低氮稻株上若虫密度对褐飞虱生殖力的作用更为突出。在高含氮量稻株上的卵孵化率均随若虫密度的增加而有所下降,但在相同含氮量稻株上卵孵化率的差异均不显著。结果推测由于施用氮肥较多的水稻可以承受高密度的褐飞虱,提高了它们的迁出临界密度,减少了褐飞虱在克服逆境过程中的种群损失,从而造成更高的密度和更重的田间危害程度。

关键词:褐飞虱; 水稻; 氮肥; 若虫密度; 生长发育;生殖

文章编号:1000-0933(2005)08-1838-06 **中图分类号**:S435;Q968 **文献标识码**:A

Effects of nitrogen content in rice plants and densities on the survival, development and reproduction of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål

LÜ Zhong-Xian[1], Heong Kong-Luen[2], YU Xiao-Ping[1], HU Cui[3] (1. *Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou* 310021; 2. *International Rice Research Institute, DAPO Box* 7777, *Metro Manila, Philippines*; 3. *Institute of Applied Entomology, Zhejiang University, Hangzhou* 310029). ***Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1838～1843.**

Abstract: The brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* (Stål), is an important insect pest of rice in Asia. Its importance has been attributed to the effects of "Green Revolution" which promoted intensive rice monocultures with high fertilizer and pesticide applications. Since BPH depends on rice for its existence, host plant chemistry plays a major role in the population biology of BPH. The combined effects of increased colonization and improved performance may result in rapid population

基金项目:国际水稻研究所资助项目

收稿日期:2004-04-25;**修订日期**:2005-01-20

作者简介:吕仲贤(1963～),男,博士,研究员,主要从事昆虫生理学和生态学、害虫可持续治理技术研究. E-mail: luzxmh2004@yahoo.com.cn

致谢:实验中得到国际水稻研究所 S Villareal, A Salamatin, G Javier 和 D Dizon 的技术帮助,特此致谢

Foundation item: Supported by the IRRI Scholarship

Received date: 2004-04-25; **Accepted date**: 2005-01-20

Biography: LÜ Zhong-Xian, Ph. D., Professor, mainly engaged in insect physiology and ecology, and techniques for sustainable management of insect pests. E-mail: luzxmh2004@yahoo.com.cn

Acknowlegements: Authors would like to thank S Villareal, A Salamatin, G Javier and D Dizon for their technical assistance in conducting the experiments.

growth and high densities in nitrogen enriched crops.

To fully clarify the ecological mechanism of BPH outbreak on the rice plants with high nitrogen regimes, this study was emphasized on the response of BPH to high nymph density on rice plants with different nitrogen regimes and was conducted in International Rice Research Institute (IRRI), Philippines. The results indicated that the nymph survival rates were markedly decreased with the increase of nymph density and with the reduce of nitrogen content in rice plants, implying the negative feedback mechanisms restricting population growth by both high nymph density and low quality of host plants, while lower nymph survival rates were found in the populations of BPH fed on rice plants with low nitrogen regime. The ratio of nymphs to total number of BPH was negatively related to the content of nitrogen in host plants at high nymph densities of 80 and 160 per pot, indicating the shortened nymphal development on the rice plants with high nitrogen content under high nymph densities, meanwhile significant longer nymph durations of BPH were recorded in the populations continuously fed on rice plants with low nitrogen regime compared to those on rice plants with high nitrogen regime. The ratio of female to male adults was positively related to the nitrogen content in host plants at the nymph density of 40 per pot, however, it decreased with the increase of nymph density. Female adult weight was significantly reduced with increased nymph density on rice plants with low nitrogen fertilizer. Female adult longevities on high nitrogen host plants were 3-fold longer than those on low nitrogen plants at all three tested nymph densities. Increased nitrogen content in rice plants significantly increased BPH fecundity, and the great difference in fecundity among three tested nymph densities was recorded on rice plants with low nitrogen fertilizer. Those results should suggest the application of high nitrogen fertilizer increased the load capacity of rice plants for a high BPH density.

Key words: brown planthopper; rice; nitrogen fertilizer; nymphal density; growth and development; reproduction

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stål 是季节性迁飞、多态性和 r-对策的小型昆虫。由于其对环境因子的高度适应性和对水稻为害的突发和猖獗性,与其它飞虱类昆虫一样已成为生态学研究的模式[1]。氮肥的过量施用被确认为诱发褐飞虱种群爆发的关键因素之一[2]。褐飞虱喜欢在施用氮肥的水稻植株上取食和产卵[3,4],在高含氮量植株上的取食速率加快[3]、蜜露分泌增多[4,5]、口针刺探次数少[3,5]、若虫存活率高[4,6,7]、卵巢大和生殖力强[3,6,7]、种群爆发的频率高[8~10]。氮肥对褐飞虱种群生态适应性的影响还有一定的世代累积效应,长期连续取食含氮量高的稻株时褐飞虱的种群参数显著增加[6]。但是稻株含氮量对高密度下褐飞虱种群的作用还未见详细报道,从而影响了褐飞虱种群爆发的生态学机理的深入研究。在实验室条件下研究了在不同氮肥条件下褐飞虱种群对若虫密度的反应,为更全面地阐明氮肥在褐飞虱种群爆发过程中的作用及其生态学机理提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　寄主植物

感虫水稻品种 TN1 和中抗水稻品种 IR64 均由国际水稻研究所(IRRI)种质资源研究中心(GRC)提供。水稻种子每隔 15d 播种 1 次,以保证有足够的寄主植物供褐飞虱饲养和各阶段试验用。3～4 根 10d 苗龄的秧苗移栽在装有花园土的陶钵中。对于 IR64,根据陶钵中土壤的体积计算氮肥施用量,使其形成 200, 100, 50,0 kg/hm^{2}的 4 个氮肥施用量梯度。用特制的系列小容器定量尿素,于移栽后 7d、分蘖盛期和孕穗初期分别施用总氮量的 30%, 30% 和 40%。培育出不同含氮量的水稻植株,分别标定为 200N, 100N, 50N 和 0N。对于 TN1,正常氮肥施用量 100～130 kg/hm^2。整个水稻生育期不用任何农药,正常水管理。

1.2　褐飞虱种群饲养

褐飞虱成虫采自菲律宾 Laguna 省的稻田,饲养在含有 45～60 日龄 TN1 苗的产卵笼内(L50×W38×H80 cm^3)交配产卵。每周一和周四放入新鲜的稻苗,24h 后取出产卵苗,移入相同大小的饲养笼内。每周一和周四更换新鲜的 TN1 稻苗,连续饲养作为虫源。

为了在不同含氮量的 IR64 稻株上培养不同的褐飞虱种群,将刚从 TN1 水稻上羽化的褐飞虱成虫接入含有 45～60 日龄 IR64 稻株的养虫笼内,分别用不同施氮水平的稻苗 (0N 和 200N)饲养,取出产卵苗。每周一和四分别更换新鲜的的 IR64 稻苗,连续饲养。下一代以后初孵若虫分别标定为 G1 和 G2。不同含氮量水稻上饲养出的种群分别命名,如在施氮肥为 200 kg/hm^{2}的稻株上连续饲养 2 代的褐飞虱种群命名为 200NG2。

1.3　稻株含氮量测定

叶绿素含量测定仪(SPAD-502, 日本 Minolta 公司生产)是一种可靠、简便、快速和非破坏性的叶片叶绿素含量测定仪,根据其数据可以准确地估测植株的即时含氮量。在实验前,测定所有稻株最顶端全展叶的 SPAD 值,如果实验时间超过 1 周,则在实验结束后再测 1 次,以 2 次的平均数作为稻株的氮含量。为了确定 SPAD 值与植株含氮量的关系,每个水稻生育期,在9:00～12:00,随机在不同氮肥施用量(200, 100, 50 和 0 kg/hm^2)的水泥槽中各选 8 钵苗。取最顶端的全展叶(1.5 叶龄),在叶片中部

和上下各 3 cm 处沿中脉测定叶绿素含量(以 SPAD 值显示)3 次,以平均值表示该叶片的 SPAD 值。取已测定 SPAD 值的叶片,分别在 110℃的烘箱内杀青 30 min,再在 80℃的烘箱内干燥至恒重,用微量凯氏法测定稻株氮含量。稻株氮含量与 SPAD 值的回归关系为 N%=0.1151 SPAD−1.2772 (R^2= 0.6532, F=162, p<0.001)。

1.4 褐飞虱对若虫密度的反应

在每个施氮水平 (200N、100N、50N 和 0N) 的水槽内各取 25 盆生长均匀的 45 日龄稻苗,修剪整理后留 6 根主茎或初分蘖,测定叶片的 SPAD 值后分别用笼子罩住。每个施氮水平设每笼分别接初孵褐飞虱若虫 10、20、40、80 和 160 头 5 个密度,每个密度重复 5 次。当稻株基部 2 张叶片枯黄时,更换新鲜稻苗。当超过 80%的若虫发育为成虫时分别考查存活的若虫和成虫数。再次测定叶片的 SPAD 值。以两次测定的 SPAD 值的平均值回归计算稻株的含氮量。收集初羽化的成虫,鉴别雌雄后在 0.1mg 灵敏度的电子称上称鲜重。

为了确定稻株含氮量对不同密度褐飞虱若虫发育速率的影响,设计与上述相同的试验,但在接虫后第 15 天分别考查各密度下存活的若虫和成虫数。对于连续饲养在不同含氮稻株上的褐飞虱种群,由于在高氮和低氮稻株上若虫的发育速率差异较大,所以对若虫发育速率的调查在不同的时间进行。

在每个试验的若虫密度下各取 30 头 12h 内羽化的雌成虫,饲养在与若虫相同施氮量的稻株上,每日记载成虫的存活数直至全部死亡。另取 5 对初羽化成虫分别接入含 45 日龄稻苗的笼内交配产卵,当有若虫孵出后每天考查若虫的数量。当连续 3d 无若虫孵出后,在双筒镜下解剖稻株考查未孵化卵量。褐飞虱的产卵量为孵出若虫数与未孵化卵量之和。

1.5 数据分析

所有参数的比较均以平均数表示。百分数先进行反正弦转化、计数属性的数据用对数转化后进行统计。在 IRRISTAT 4.0 for Windows 上进行直线回归分析。方差分析(ANOVA)和邓肯氏新复极差测定在 SAS(1990) PROC ANOVA 或 PROC GLM 上进行。

2 结果与分析

2.1 密度对褐飞虱存活率的影响

若虫密度和稻株含氮量均明显影响褐飞虱的存活率,特别是在含氮量低的稻株上若虫密度对存活率的影响更大。除每盆 10 头的若虫密度(p=0.1133)外,其它密度下的若虫存活率均随寄主含氮量的增加显著提高(p<0.05)。同时密度对存活率的作用随密度提高而增强,但随寄主含氮量的增加密度对存活率的作用显著下降(图 1)。

当若虫密度在每盆 20 和 40 头时,取食不同含氮量稻株的褐飞虱种群的若虫存活率无显著差异。在密度为每盆 80 和 160 头时若虫存活率差异极为显著(p=0.0002),而且取食含氮量高的稻株时的若虫存活率显著高于取食含氮量低的稻株时的若虫存活率(图 2)。在低氮稻株上的饲养代数也明显影响若虫存活率,在低氮稻株上饲养 2 代的褐飞虱种群(0NG2)在高密度下的存活率显著低于饲养 1 代的种群(0NG1)(p=0.0014)。而在高氮稻株上饲养的种群之间则无显著差异。

2.2 密度对褐飞虱若虫发育的影响

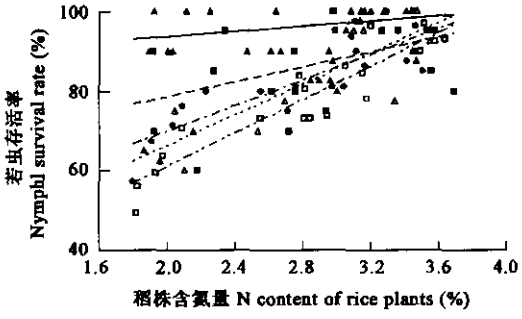

图 1 不同密度下若虫存活率与稻株含氮量的关系

Fig. 1 Relationship between nymphal survival rate and N content of rice plants under different nymphal densities

▲ 10 头/盆 Nymphs/pot 10 R^2=0.1311, F=2.72, p=0.1133

■ 20 头/盆 Nymphs/pot 10 R^2=0.2047, F=4.66, p=0.0432

△ 40 头/盆 Nymphs/pot 10 R^2=0.7125, F=44.61, p=0.0001

● 80 头/盆 Nymphs/pot 10 R^2=0.7285, F=48.31, p=0.0001

□ 1600 头/盆 Nymphs/pot 10 R^2=0.8575, F=309.4, p=0.0001

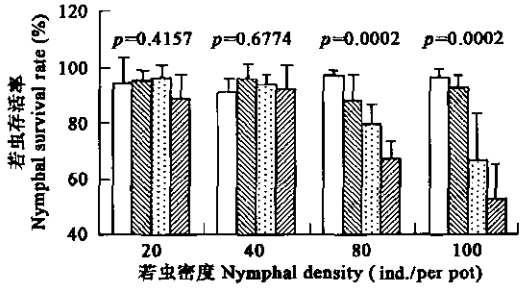

图 2 不同密度下褐飞虱种群的若虫存活率

Fig. 2 Nymphal survival rates of brown planthopper populations under different nymphal densities

图中数据是平均数±SE,图 4 和图 6 同 The data in the figure are means ±SE, the same for Fig. 4 and Fig. 6

□ 200NG1 200NG2 0NG1 0NG2

在低于每盆 40 头的若虫密度下,稻株含氮量对若虫的发育历期影响不大,在初孵若虫接入 15d 后 98%以上的若虫发育为成虫。而在每盆 80 和 160 头的高若虫密度下,低氮稻株上只有 70%～85%的若虫发育为成虫,若虫率与稻株含氮量呈极显著的负相关(图 3)。也即在高若虫密度下寄主含氮量的增加可显著缩短褐飞虱若虫的发育历期。

取食高含氮量稻株的褐飞虱种群在所试验的 4 个密度下接虫后 15d 的若虫率均非常低,种群间也无明显差异。而取食低含氮量稻株的褐飞虱种群的若虫发育时间在高若虫密度(每盆 80 和 160 头)下显著延长,接虫后 15d 的若虫率显著增加。虽然在高于每盆 40 头的若虫密度下不同种群若虫率之间的差异极显著($p<0.01$)(图 4),但 2 个饲养在低氮稻株上的褐飞虱种群(0NG1 和 0NG2)之间的若虫率无显著差异($p=0.0871$)。方差分析结果表明,稻株含氮量、若虫密度及其交互作用对若虫发育速率影响均极显著($p<0.0001$)。

2.3　密度对褐飞虱成虫性比的影响

在每盆 40 头的若虫密度下,来自感虫品种 TN1 的褐飞虱种群的成虫性比与稻株含氮量呈极显著的正相关(图 5)。在不同若虫密度下,取食不同含氮量稻株的褐飞虱种群的成虫性比有显著差异($p=0.0027$),而且随密度的增加雌性成虫比例显著下降($p=0.0031$)。在取食高氮稻株的褐飞虱种群中,无论若虫密度的高低,其性比均接近或大于 1。对于饲养在低氮稻株上的褐飞虱种群而言,每盆 80 头和 160 头若虫密度下的性比均小于 1。特别是在每盆 160 头的高密度时低氮稻株上种群的性比小于 0.3,而高氮稻株上的种群性比大于 0.85(图 6)。方差分析结果表明,褐飞虱种群、若虫密度对成虫性比的作用显著($p=0.0247$),而它们之间的交互作用对性比无明显影响($p=0.1829$)。

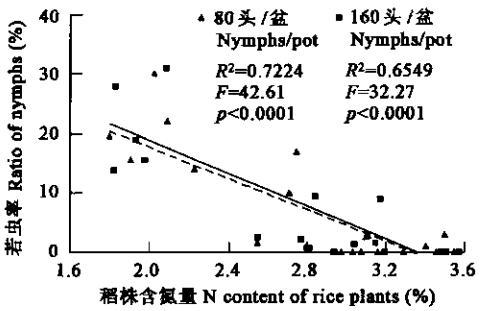

图 3　在高密度下接虫 15d 时的若虫率与稻株含氮量的关系

Fig. 3　The ratio of nymphs at 15th day after infestation on rice plants with different nitrogen content

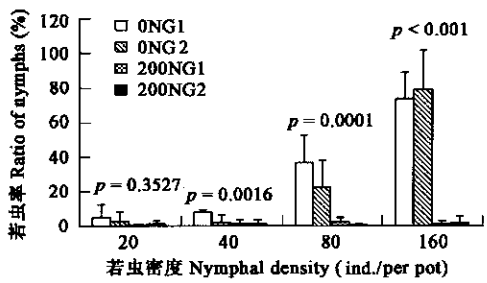

图 4　接虫后 15d 不同密度褐飞虱种群的若虫率

Fig. 4　The ratio of nymphs of brown planthopper populations 15th day after infestation under different nymphal densities

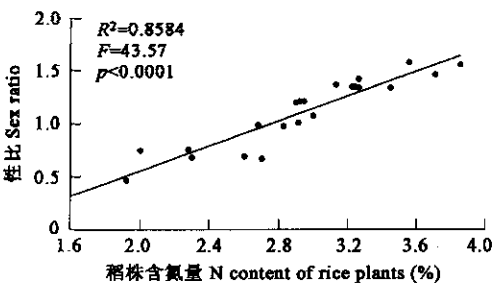

图 5　40 头的若虫密度下不同含氮量稻株上的褐飞虱成虫性比

Fig. 5　Sex ratio of brown planthopper on rice plants with different nitrogen content at the density of 40 nymphs per pot

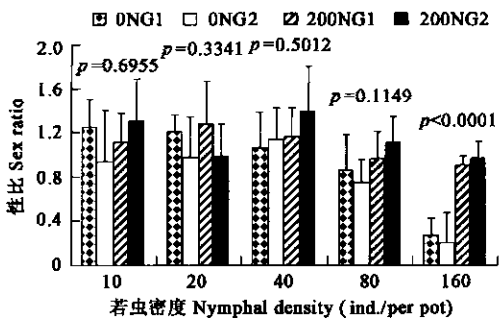

图 6　褐飞虱种群在不同若虫密度下的性比

Fig. 6　Sex ratio of brown planthopper populations under different nymphal densities

2.4　不同密度下褐飞虱雌成虫体重

在不同若虫密度下稻株的含氮量对褐飞虱雌成虫的体重有极显著的影响($p<0.0001$)。取食含氮量高的褐飞虱种群的雌成虫体重均大于 2.1mg,而取食含氮量低的褐飞虱种群的雌成虫体重均小于 1.6mg。同时,在含氮量低的稻株上的雌成虫体重随若虫密度的增加极显著减少,连续取食 2 代的雌成虫又比取食 1 代时的轻,这在若虫密度为 80 头时最明显。在含氮量高的稻株上,虽然若虫密度对雌成虫的影响在第 1 代时较为显著($p=0.0324$),但在连续取食 2 代时不同若虫密度下的雌成虫体重差异不显著($p=0.0873$)。方差分析结果表明,稻株含氮量、饲养代数和若虫密度对雌成虫体重均有显著作用($p<0.01$)(表 1)。

2.5　不同密度下褐飞虱雌成虫的寿命

在所有试验的 3 个若虫密度下，取食高含氮量稻株的褐飞虱种群的雌成虫寿命是取食低含氮量稻株褐飞虱种群雌成虫寿命的 3 倍左右，差异极为显著($p<0.0001$)，但取食相同含氮量稻株的两个种群之间无显著差异($p=0.0874$)。若虫密度对雌成虫寿命的影响在 4 个种群中较为一致，寿命均显著与密度呈反比($p<0.01$)(表 1)。

2.6 不同密度下褐飞虱的生殖力和卵孵化率

稻株含氮量和若虫密度对褐飞虱生殖力的作用最大，特别是在低氮稻株上若虫密度的作用更为突出，如在低氮稻株和 160 头若虫密度时的每雌产卵量仅为 40 头密度时的 25%左右。在高含氮量的稻株上，若虫密度对第 1 代的产卵量影响不显著($p=0.562$)，但在第 2 代时若虫密度对产卵量的作用增强($p=0.0034$)。在相同稻株和相同若虫密度的条件下饲养时间对生殖力的影响不明显($p=0.0674$)(表 1)。

虽然在高含氮量稻株上的卵孵化率比低含氮量稻株上的高($p=0.0231$)，而且均随若虫密度的增加而有所下降，但在相同含氮量稻株上若虫密度对卵孵化率的影响均不显著(表 1)。

表 1 不同若虫密度下褐飞虱成虫的生长和生殖以及卵孵化率

Table 1 The adult growth and reproduction, and hachability of brown planthopper populations at different nymph densities (nymphs/pot)

饲料稻株 Host plants		0N		200N		种群间差异③
饲养代别 Generations		1	2	1	2	p
雌虫体重 Weight of female adult (mg)	40 头/盆②	1.56	1.39	2.54	2.56	<0.0001
	80 头/盆	1.32	1.07	2.47	2.51	0.0031
	160 头/盆	1.01	0.98	2.11	2.27	<0.0001
密度间差异① p		0.0034	0.0003	0.0324	0.0873	
	ANOVA	饲料 host $p<0.0001$，代别 generation $p=0.0034$，密度 density $p=0.0007$				
雌虫寿命 Longevity of female adult (d)	40 头/盆	5.96	4.12	16.82	17.05	<0.0001
	80 头/盆	4.03	3.75	13.71	15.83	<0.0001
	160 头/盆	3.97	2.67	9.54	10.24	<0.0001
密度间差异① p		0.0014	0.0006	0.0076	0.0002	
	ANOVA	饲料 host $p<0.0001$，代别 generation $p=0.0874$，密度 density $p=0.0054$				
产卵量 Number of eggs laid (eggs/♀)	40 头/盆	30.21	21.23	395.65	416.32	<0.0001
	80 头/盆	11.60	8.95	275.31	298.50	<0.0001
	160 头/盆	8.41	3.97	211.56	245.47	<0.0001
密度间差异① p		<0.0001	<0.0001	0.0562	0.0034	
	ANOVA	饲料 host $p<0.0001$，代别 generation $p=0.0674$，密度 density $p<0.0001$				
卵孵化率 Hatchability (%)	40 头/盆	81.6	83.4	97.6	98.2	0.0439
	80 头/盆	74.8	73.2	95.4	96.3	0.0032
	160 头/盆	68.9	70.4	90.3	90.6	0.0045
密度间差异① p		0.4521	0.0673	0.8352	0.0672	
	ANOVA	饲料 host $p=0.0231$，代别 generation $p=0.6874$，密度 density $p=0.0562$				

① Differences between nymph densities；③Differences between populations；② Nymph density (per pot)

3 讨论

氮是食物质量的重要指标，是限制昆虫生长发育的关键因子。植食性昆虫必须获得并有效利用营养物质才能进行正常的生长、发育和生殖[11]。食物的数量和质量同样影响成虫的交配成功率和持续时间、生殖期和扩散能力[12]。氮肥的施用提高了稻株的生物量，也为植食性昆虫提供了优良的栖息环境和营养来源，从而增强了寄主植物对植食性昆虫的承受能力[10]。20 世纪 60 年代中期开始，以新品种的推广以及化肥和农药等的大量施用为标志的“绿色革命”浪潮，在大幅度增加水稻产量的同时，也导致飞虱类害虫种群提高，在许多东南亚国家稻飞虱从原来的次要害虫变成了主要害虫[7, 13~15]。

本研究结果表明褐飞虱若虫密度的提高不仅影响其存活率，而且还延长若虫的发育时间、降低体重和生殖能力，这种影响随寄主含氮量的下降逐渐增强，同时还与褐飞虱在低含氮量稻株上取食的时间有关。稻株含氮量对褐飞虱密度反应的缓和作用与飞虱 *Prokelisid marginata* 对高密度的反应相似[16]，即低质量的寄主植物可以增强对种群调节的负反馈作用。也与褐飞虱的成虫密度显著影响其存活、产卵量和卵块大小以及不同生物型的若虫存活率均与密度呈负相关的结果相吻合[17,18]。在低含氮量稻株上褐飞虱雌性比例的下降也支持这一种群调控机理。在过量施用氮肥的情况下，由于稻株的丰富营养提高了褐飞虱种群的生态适应性，若虫存活率和发育速度、成虫生长速率和生殖率以及卵的发育率和孵化率等均显著增加[6]，导致褐飞虱种群猖獗。但是，由于褐飞虱在含氮量高的稻株上取食时，个体增长快、取食速率加快，稻株无法满足高密度下高龄褐飞虱若虫的需要而导致枯死，形成“虱烧”。相反地，在低氮稻株上由于褐飞虱生长缓慢，加上若虫死亡率增加和若虫的取食量下降，最终导致稻株对褐飞虱的抗性增强[19]。

在稻田生态系统中,由于频繁的农事操作,包括移栽、施药和收割,饥饿是褐飞虱所面临的最常见的逆境因子。褐飞虱在我国绝大部分水稻生产区不能越冬,其初始虫源于 6,7 月份从越南和广西随西南气流迁入[20]。在初始的迁入种群中多数个体可能来源于氮肥施用量高的水稻田,因为那些个体的耐饥力相对较强[21],它们成功到达目的地的可能性更高。同样地,当施用氮肥较多的水稻收割后,褐飞虱的高耐饥力使它们容易在更大范围内发现新的食物源,从而增加了大发生的可能性。但在水稻生长期间,由于施用氮肥较多的水稻可以承受高密度的褐飞虱,提高了它们的迁出临界密度,因此减少了褐飞虱在逆境过程中的种群损失,从而更加重了田间褐飞虱的危害程度。

References:

[1] Denno R F and Perfect T J. *Planthoppers, their ecology and management*. Chapman & Hall NY, 1994.

[2] Dyck V A and Thomas B. The brown planthopper problem. In: IRRI ed. *Brown planthopper: threat to rice production in Asia*, 1979. 3～20.

[3] Wang M Q and Wu R Z. Effects of nitrogen fertilizer on the resistance of rice varieties to brown planthopper. *Guangdong Agric. Sci.*, 1991, (1): 25～27.

[4] Cheng C H. Effect of nitrogen application on the susceptibility in rice to brown planthopper attack. *J. Taiwan Agriculture Research*, 1971, **20** (3): 21～30.

[5] Sogawa K. Studies on feeding habits of brown planthopper Ⅰ. Effects of nitrogen-deficiency of host plats on insect feeding. *Jap. J. Appl. Entomol. Zool.*, 1970, **14**: 101～106.

[6] Lu Z X, Heong K L, Yu X P, *et al*. Effects of plant nitrogen on ecological fitness of the brown planthopper in rice. *J. Asia-Pacific Entomol*, 2004, **7**(1): 97～104.

[7] Preap V, Zalucki M P, Nesbitt H J, *et al*. Effect of fertilizer, pesticide treatment, and plant variety on the realized fecundity and survival rates of brown planthopper, generating outbreaks in Cambodia. *J. of Asia-Pacific Entomol.*, 2001, **4**(1): 75～84.

[8] Li R D, Ding J H, Wu G W, *et al*. *The brown planthopper and its population management*. Shanghai: Fudan University Press, 1996. 334.

[9] Hosamani M M, Jayakumar B V and Sharma K M S. Sources and levels of nitrogenous fertilizers in relation to incidence of brown planthoppwe in Bhadra Project. *Current Research*, 1986, **15**: 132～134.

[10] Uhm K B, Hyun J S and Choi K M. Effects of the different levels of nitrogen fertilizer and planting space on the population growth of the brown planthopper. *Research report. RDA (P. M & U)*, 1985, **27**(2): 79～85.

[11] White TCR. *The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals*. Berlin: Springer, 1993.

[12] Slansky F J & Rodriguez J G eds. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and related Invertebrates*. New York. John Wiley & Sons, Inc., 1987.

[13] Liu C M and Wu R Z. Influence of light intensity and nitrogen fertilizer on resistance to brown planthopper in rice. *J. South China Agric. University*, 1992, **13**(2): 27～33.

[14] Litsinger J A. Second generation insect pest problems on high yielding rices. *Tropical Pest Management*, 1989, **35**: 235～242.

[15] Ma K C and Lee S C. Occurrence of major rice insect pests at different transplanting times and fertilizer levels in paddy field. *Korean J. Appl. Entomol.*, 1996, **35**(2): 132～136.

[16] Denno R F, Douglass L W and Jacobs D. Crowding and host plant nutrient: Environmental determinants of wing-form in Prokelisia marginata. *Ecology*, 1985, **66**(5): 1588～1596.

[17] Huang F K, Wei S M, Huang S S, *et al*. Effects of nymphal density and rice growth stage on nymphal development, survival rate and wing dimorphism of different rice brown planthopper biotypes. *Southwest China J. of Agric. Sci.*, 2001, **14**(3): 67～70.

[18] Heong K L. Effect of adult density on female longevity and oviposition in the rice brown planthopper, Nilaparvata lugens Stål. *J. Plant Protection in Tropics*, 1988, **5**(2): 83～86.

[19] Lu Z X, Villareal S, Yu X P, *et al*. Effect of nitrogen on water content, sap flow and tolerance of rice plants to brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Rice Sci.*, 2004, **11**(3): 129～134.

[20] Wu G R, Yu X P and Tao L Y. Long-term forecast on the outbreak of brown planthopper and white-backed planthopper. *Scientia Agric. Sinica*, 1997, **30**(4): 25～29.

[21] Lu Z X, Heong K L, Yu X P, *et al*. Effects of nitrogen on the tolerance of brown planthopper, Nilaparvata lugens, to adverse environmental factors. *Insect Sci.*, 2005, **12**: 121～128.

参考文献:

[3] 汪茂卿,吴荣宗. 施肥对水稻品种抗褐飞虱的影响. 广东农业科学, 1991, (1): 25～27.

[8] 李汝铎,丁锦华,胡国文,等. 褐飞虱及其种群管理. 上海:复旦大学出版社, 1996.

[13] 刘春茂,吴荣宗. 光照强度和氮肥对水稻品种抗褐飞虱的影响. 华南农业大学学报, 1992, **13**(2): 27～33.

[17] 黄凤宽,韦素美,黄所生,等. 若虫密度和水稻生育期对稻褐飞虱不同生物型若虫历期、存活及翅型分化的影响. 西南农业学报, 2001, **14**(3): 67～70.

[20] 巫国瑞,俞晓平,陶林勇. 褐飞虱和白背飞虱灾害的长期预测. 中国农业科学, 1997, **30**(4): 25～29.