

氮肥对植食性昆虫的影响及其对水稻主要害虫种群的诱导

吕仲贤¹ 俞晓平¹ Kong Luen HEONG² 胡 萃³

(¹浙江省农业科学院 植物保护与微生物研究所, 浙江 杭州 310021 ;²国际水稻研究所, 菲律宾 马尼拉 DAPO Box 7777 ;³浙江大学 应用昆虫学研究所, 浙江 杭州 310029)

Nitrogen Fertilizer Affects Herbivores and Stimulates the Populations of Major Insect Pests of Rice

LU Zhong xian¹ , YU Xiaoping¹ , Kong Luen HEONG² , HU Cui³

(¹Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; ²International Rice Research Institute, DAPO Box 7777, Metro Manila, Philippines; ³Institute of Applied Entomology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract : Nitrogen is firmly considered as one of the most important factors affecting the development of herbivore populations . The application of nitrogen fertilizers in plants can normally increase herbivore feeding preference , food consumption , survival , growth , reproduction , and population density . But a few examples had also reported that nitrogen fertilizer reduces the herbivore performances . In most of rice growing areas in Asia , the greatly increased populations of major rice insect pests , including planthoppers (*Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera*) , leafhopper (*Cnaphalocrocis medinalis*) , and stem borers (*Scirpophaga incertulas* , *Chilo suppressalis* , *S. innotata* , *C. polychrysus* and *Sesamia inferens*) , were mainly attributed to the long term excessive application of nitrogen fertilizers , in addition to the misuse of insecticides . The optimal regime of nitrogen fertilizer in irrigated paddy fields was proposed for improving the fertilizer nitrogen use efficiency and reducing the environmental pollution .

Key words : nitrogen fertilizer ; herbivore ; insect pests ; rice ; fertilizer nitrogen use efficiency

摘 要 : 绝大多数的室内和实验室研究表明氮肥对植食性昆虫的寄主选择性、食物消耗和利用、存活和生长发育、生殖和种群动态以及整个群落均有促进作用。但也有少量研究发现氮肥对植食性昆虫的表现无明显影响,甚至对极少数昆虫有负作用。在亚洲,水稻主要害虫稻纵卷叶螟、稻飞虱和钻蛀性螟虫种群的猖獗发生与稻田施用氮肥有关,稻田过量施用氮肥对这些害虫的种群发展均有促进作用。为了有效地降低稻田氮肥的施用量、减少对环境的污染,必须提高氮肥的利用率。

关键词 : 氮肥 ; 植食性昆虫 ; 水稻 ; 害虫 ; 氮肥利用率

中图分类号 : S147.2 ; S435.112

文献标识码 : A

文章编号 : 1001-7216(2006)06-0649-08

始于 20 世纪 60 年代中期,以高产农作物新品种的培育以及农药和化肥的大量应用为主要特征的“绿色革命”大幅度地增加了水稻、玉米和小麦等主要粮食作物的产量。为了追求高产人们往往增加氮肥的施用量,许多地区的氮肥施用量已大大超过了作物自身的需要量。尽管农药化肥的使用量持续增加、害虫管理技术也不断提高,但害虫为害所造成的粮食损失还在逐渐加重^[1]。这对粮食生产及其资源产生了严重的负面影响^[2-3]。

动植物组织内氮含量的巨大差异是植食性昆虫增强对高含氮植物搜索和取食能力的主要原因,昆虫依赖所获得的氮源维持必要的生长发育和生殖^[4]。氮肥很少直接影响昆虫,而是通过影响昆虫对寄主植物的选择和生态适应过程间接地作用于植食性昆虫的种群。寄主植物的形态学和生物化学特性的改变可以改善昆虫的营养条件^[5-6],直接降低寄主对昆虫的抗性^[7-8]。另外,寄主植物昆虫天敌

之间的营养关系间接地影响植食性昆虫种群^[1-9]。根据国内外的最新研究结果,本文总结了氮肥对植食性昆虫种群的影响,同时着重综述了氮肥对水稻害虫种群的诱导作用,并对稻田的最佳氮肥施用量以及未来研究的方向进行了讨论。

1 氮肥对植食性昆虫的影响

1.1 氮肥对植食性昆虫寄主选择性的影响

取食是昆虫一切生理过程的第一步,而产卵则是昆虫生命活动的终止^[5,10]。取食和产卵特性可以反映出植食性昆虫对寄主植物的适应性和寄主植物对植食性昆虫的吸引能力和营养价值。植物中的次生化学物质和营养物质,特别是氮和糖,可以调节植食性昆虫的取食和产卵选择性^[9]。

收稿日期 : 2006-01-11 ; 修改稿收到日期 : 2006-04-20。

基金项目 : 国家自然科学基金资助项目(30471170)。

第一作者简介 : 吕仲贤(1963-),男,博士,研究员。

寄主植物含氮量是食物质量的重要指标和影响植食性昆虫寄主选择的重要因子^[11]。氮肥施用可导致植物次生化学物质含量和营养物质成分的变化,从而影响昆虫的行为^[12-13]。植株叶片蛋白氮含量随氮肥施用量直线增加,尤其在幼嫩的叶片上,由于含氮量相对较高而吸引更多银叶粉虱 (*Bemisia argenti folii*) 雌成虫的产卵,导致叶片上的卵量随叶片含氮量升高直线增加^[14-15]。温室白粉虱 (*Trialeurodes vaporariorum*)、烟粉虱 (*Bemisia tabaci*)、亚洲玉米螟 (*Ostrinia furnacalis*) 和棉铃虫 (*Helicoverpa armiger*) 分别在施用较高水平氮肥的一品红、菊花、玉米和棉花叶片上的产卵量也较高^[14,16-17]。这可能是因为在雌成虫在寄主选择时通过探测和评估植物表皮和皮下组织的生理和生化特性而决定去留。在植株上停留以后,温室白粉虱可以通过探测叶肉的营养成分后拒绝不适合的寄主植物^[18]。

温室白粉虱对寄主植物的选择性和在寄主上的产卵频率与其后代在寄主上的存活和生长发育密切相关,即在适合后代生存的寄主植物上其选择性和产卵的频率高^[5]。Jauset 等^[19]发现温室白粉虱取食位点的选择与寄主内部的化学特性有关,其取食位点的调节是由寄主植物老叶和嫩叶中的含氮量变化决定的。嫩叶比老叶含有更高浓度的可溶性蛋白质而有利于昆虫的取食和产卵^[18]。

取食高含氮量寄主植物后可以诱导植食性昆虫对高含氮量寄主植物的取食和产卵选择性。当马铃薯的含氮量增加时,取食高含氮量植株的马铃薯潜蝇 (*Liriomyza trifolii*) 会增强对那些以前不喜欢的马铃薯植株的产卵趋性^[20]。这一结果与昆虫的趋性由取食高氮植物的经历而诱导的假说相吻合,没有取食高含氮量寄主植物经历的马铃薯潜蝇对氮的接受临界值低,而这个临界值在取食低含氮量的寄主时不会改变。这与昆虫体内的肠液状态、对特殊营养物质的代谢能力以及取食后的产卵率有关^[21]。

虽然绝大多数的植食性昆虫受到食物中氮含量的限制,它们的表现与寄主的含氮量正相关^[22],但是也有一些昆虫的表现不符合氮限制假说。Fischer 和 Fiedler^[23]的研究发现灰蝶 (*Lycaena tityrus*) 的雌成虫不能识别寄主植物含氮量的高低。Fox 和 Eisenbach^[24]也发现菜粉蝶 (*Pieris rapae*) 在低氮肥的寄主上产卵较多。虽然氮肥的使用量不会明显影响叶蝉 (*Carneoccephala floridana*) 的产卵量,但

在低氮寄主植物 *Borrchia frutescens* 上栖息的成虫数反而明显增加^[25]。

1.2 氮肥对植食性昆虫食物利用效率的影响

植食性昆虫必须获得和有效利用营养物质才能进行正常的生长、发育和生殖。性成熟前期昆虫消耗食物的数量和质量会影响它们的适应性、生长率、发育时间、体重、分散能力和存活率。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^[10]。为了达到理想的生长、发育和生殖,植食性昆虫必须在合适的寄主中获得足够数量的营养物质。在众多营养成分中,寄主植物中氮的含量是最关键的而且常常是主要限制因子^[22]。

对 25 种鳞翅目和 4 种同翅目昆虫的数百个研究进行分析,结果表明幼虫的表现值随寄主植物叶片含水和含氮量的减少而呈下降趋势,食物消耗和利用指数随寄主植物含氮量的增加而显著提高。当寄主含氮量的范围由 1% 增加至 5% 时,相对食物消耗速率由 0.5 mg/(d · mg) 增至 5.49 mg/(d · mg);当寄主含氮量的范围由 1% 增至 6% 时,吸收食物的转化率由 5.14% 增至 64.00%^[10]。氮(包括氨基酸和蛋白质)是昆虫主要的取食调节物质,可以在正负两个方面影响昆虫在高含氮量寄主植物上的取食量。虽然大多数昆虫在寄主植物含氮量提高时取食量增加^[10,26],但也有一些植食性昆虫如大豆夜蛾 (*Pseudoplusia includens*) 在低氮的情况下取食更快、氮利用率更高^[27-28]。许多昆虫还改变它们的食物消耗速率以适应食物中氮含量的变化,特别是在低氮的情况下变化更明显^[28-31]。Blua 和 Toscano^[29]发现银叶粉虱在高含氮量的寄主上比在低或中等含氮量的寄主上产生的蜜露少,说明银叶粉虱在高含氮量的寄主上的取食少或食物利用率高。Wheeler 等^[31]发现黏虫 (*Spodoptera pectinicornis*) 的幼虫在取食低含氮量的水生杂草 (*Pistia stratiotes*) 时取食量可以增加 3 倍。据此,我们可以利用在低氮条件下植食性昆虫的取食补偿作用原理提高杂草的生物防治效率。

许多同翅目昆虫总是依赖体内的共生菌为它们提供某些必需的营养,而这些营养在寄主植物中是无法获得的^[32]。由于植物韧皮部的体液中只含大约 0.03% ~ 1.00% 的氨基酸,无法满足昆虫生长发育的需要,所以同翅目昆虫必须依赖体内共生菌对氮进行再利用^[32-33],以提高氮的利用率。微生物对氮的再利用对动物具有很大的营养意义,它可以增加氮利用效率,也可以使它们在低氮条件下存活

和正常生长发育。研究证明蟑螂中的含菌细胞、飞虱中的酵母菌和白蚁中的肠道细菌对它们的生长发育均具有重要意义^[34]。

1.3 氮肥对植食性昆虫存活和生长发育的影响

绝大多数的研究结果表明寄主植物含氮量的增加对昆虫生长的影响是正向的,具体表现为取食含氮量较高的植物时昆虫的存活率提高、发育加快、相对生长速率增大^[20, 23, 28, 35-39]、虫体增大^[20, 36, 40]、发育时间缩短^[23, 37-38, 41]和虫龄数减少^[28]。虽然棉花含氮量在一定范围内时棉铃虫的生长和发育与含氮量呈正比,但在超过这个范围以后反而不利于其生长和发育^[42]。同时还发现植物中的氮含量对烟粉虱的生长发育、温室粉虱的个体大小和若虫存活率没有影响^[29, 43]。Casey 和 Raupp^[44]报道拟梨网蝽(*Stephanitis pyrioides*)的存活率、发育时间和卵块大小与寄主植物的氮肥施用量无关。但是,有少数研究表明昆虫取食含氮量高的植物对各项指标没有影响或反而不利^[1]。Rossi 等^[25]的研究发现叶蝉(*Carnecephala floridana*)在取食施用氮肥的寄主植物 *Borrchia frutescens* 和 *Salicornia virginica* 时的若虫存活率反而更低。

1.4 氮肥对植食性昆虫生殖和种群动态的影响

在高氮肥的农业生态环境中,氮并不是限制昆虫生长发育的营养因子。所以在这种农田生态体系中,当植物体内的氮浓度达到一定程度后,那些对植物氮含量正反应的植食性昆虫更容易变成害虫。植物体内可溶性蛋白质和特殊氨基酸含量的增加和寄主植物形态的变化,在提高昆虫存活率的同时还可以促使成虫寿命和生殖期延长^[45]、产卵前期缩短^[46]、日产卵量增加^[38]和生殖力增强^[20, 37, 38, 47],从而导致内禀增长率和种群密度的增加^[35, 40, 41, 48-55]。戈峰等^[56]2年的田间研究表明,增施氮肥的棉田棉铃虫和棉蚜数量比对照田要高,但它们之间的差异没有达到显著的水平。蕾花期施肥可减轻棉铃虫为害造成的花蕾脱落和自然脱落,增加有效铃数和产量,但增加量没有达到显著水平。

植物能以铵和硝酸盐两种途径吸收氮。不同的氮处理,植物体内的氨基酸组分有一定的差异。氨基酸含量和碳水化合物与氨基酸的比例的改变可以导致蚜虫发育的变化^[57]。纤维含量是甘蔗抗螟虫(*Eldana saccharina*)为害的重要因子,Coulibaly^[58]报道增加氮肥的施用量可以减少甘蔗中纤维的含量从而导致螟虫为害加重。目前大多数的研究集中在寄主含氮量与昆虫变化的关系上,但是昆虫

的表现也可能由其他无法测定的因子所控制^[23]。寄主植物体内氮含量的变化往往伴随着其他营养、水和次生化化合物的变化^[11],昆虫种群动态的变化也可能是氮与其他因子综合作用的结果^[59]。起主要作用的因素可能是氮、碳水化合物或碳水化合物与氨基酸的比例。这可以合理解释为什么植物中氮对昆虫的作用有时是负作用或没有作用^[35, 36, 43, 49, 60-61]。Scriber^[1]总结了179个研究结果表明,25%种群的参数与寄主植物的含氮量呈负相关。如崔金杰等^[17]的田间试验结果表明,在施用高氮肥量的棉花上苗期蚜虫和棉叶螨的种群数量反而显著低于施肥量低的棉花。

1.5 氮肥对植食性昆虫群落的影响

人类已经在很大程度上改变了地球的氮循环,增加了氮沉积的数量和速率。氮肥的长期施用造成了许多环境问题,导致植物种类减少、农作物生物量增加和植物组成简单^[62, 63]。植物对氮肥的这些反应还影响了其他食物链的特性^[64]。由于植物群落变化对昆虫种类丰富度的反作用,氮对昆虫多样性的影响变得更加复杂。当氮的输入量过高时,较低的植物丰富度可能降低昆虫种的丰富度,同时还可能增加植物的生产力,从而增加了昆虫的食物资源、昆虫个体数和种类^[65]。

虽然在草地上长期施用氮肥后植物种类有所减少,但植物的生物量却明显增加。Haddad 等^[64]发现,在54个连续14年施用不同氮肥的实验小区内的昆虫种类丰富度、昆虫多样性和植食性节肢动物以及捕食性天敌的丰富度与氮的施用量呈负相关。Prestidge^[55]研究了氮肥对草地头喙类昆虫的影响后发现,由于施用氮肥后不同叶蝉个体数量的不均匀增加引起的平衡性下降,导致叶蝉种类减少。但是飞虱科昆虫的种群数量却在施用氮肥的小区内更多。

2 氮肥对主要水稻害虫种群的诱导作用

2.1 稻纵卷叶螟

De Kraker^[66]总结了15个田间试验的研究结果后发现,大多数试验表明增加氮肥施用量加重了稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis*)对水稻的为害水平。氮肥可以影响稻纵卷叶螟的许多生物学特性,增施氮肥可使幼虫存活率、取食量、蛹重、成虫寿命和生殖力增加^[67-69],从而增加了稻纵卷叶螟在田间的发生率和为害程度^[70-71]。

De Kraker^[68]等报道了氮肥对菲律宾灌溉稻区

稻纵卷叶螟种群动态和生物控制作用的影响,发现高氮区稻纵卷叶螟的平均密度是低氮区的8倍,叶片的被害率高达5%~35%。种群密度的增加是由氮肥有利于产卵和中等个体幼虫的存活所致。同时,分析认为氮肥在小范围内对稻纵卷叶螟的巨大影响主要是由于雌成虫在不同施氮水平的小区间产卵选择的结果,但是这种影响在大范围施用氮肥的地区将显著减少。

2.2 稻飞虱和叶蝉

在亚洲稻区共有22种飞虱和34种叶蝉,其中褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)、白背飞虱(*Sogatella furcifera*)和黑尾叶蝉(*Nephotettix virescens*)是最主要的经济害虫^[72]。施用氮肥可增加水稻汁液中氨基酸的含量,大幅度地改善飞虱和叶蝉的营养条件,从而提高两者的种群数量^[73]。

褐飞虱喜欢在施用氮肥的水稻植株上取食和产卵^[74-76],在高含氮量植株上取食速率加快、蜜露分泌多^[74-77]、口针刺探次数少^[75]、若虫存活率高^[8]、卵囊大和生殖力强^[78]、种群爆发的频率高^[79-81]。Kanno等^[82]应用同位素³²P测定了褐飞虱的取食能力后发现,在含氮量高的植株上的取食量、蜜露分泌量和虫体含氮量分别增加3~7、7和2~3倍。在不同的水稻生育期,前期的氮肥施用对褐飞虱种群的影响较大,而后期植株密度的影响更大^[81]。随着在氮肥施用量较高的水稻植株上取食代数的增加,氮肥对褐飞虱种群的促进作用有累积效应^[8]。

在不同的抗性水稻品种上褐飞虱对氮的反应不同。在氮肥用量为320 kg/hm²和160 kg/hm²时,褐飞虱在抗性品种上的蜜露分泌量、若虫存活率和种群数量差异不大。在高氮肥条件下,感虫品种Kaoshenyu 12被褐飞虱严重为害,但抗性品种IR26上的被害程度却与氮肥的施用量关系不大^[74]。在氮肥施用量相同的情况下,不同抗性的水稻品种上褐飞虱种群的增长速率有差异^[83],而在感虫品种上褐飞虱的种群数量也更高^[76]。氮肥对褐飞虱的影响还与光强度有关,其取食表现、存活率、生长发育和取食频率是两者交互作用的结果^[84]。Kumar和Pathak^[85]的研究发现氮肥的施用量在低于100 kg/hm²时褐飞虱的蜜露分泌量随氮含量的增加而增加。

氮肥的施用还能显著增加白背飞虱^[71-86-89]、叶蝉^[86-88]和灰飞虱的种群数量^[87]。但Ma和Lee^[87]又发现叶蝉的种群在水稻移栽后期不会随

田间氮肥用量的增加而增加。

2.3 钻蛀性螟虫

钻蛀性螟虫是亚洲水稻最主要的害虫,主要包括三化螟 *Scirpophaga incertulas*、二化螟 *Chilo suppressalis*、白螟 *S. innotata*、稻多丽螟 *C. polychrysus* 和大螟 *Sesamia inferens*,其中三化螟是亚洲热带稻区的优势种,而二化螟则是温带地区的主要害虫。它们的为害均受到氮肥的影响,水稻枯心和白穗率均随氮肥的增加而提高^[70,87,90-91]。其原因是氮肥增加了水稻茎的含水量和柔软性,提高了幼虫的存活率和蛀入稻茎的成功率。根据137个调查数据表明,施用氮肥的稻田中螟虫的发生率明显高于定点养分管理区稻田的发生率^[92]。刘光杰和秦厚国^[93]总结了我国螟虫的研究进展,认为二化螟的种群密度和为害率、幼虫的个体大小和重量均随氮肥施用量的提高而显著增加,水稻植株的氮含量还是导致三化螟滞育的主要因子。

3 稻田最佳氮肥施用量的磋商

氮肥是植物存在和维持生命的必需营养,在精细农业中对氮肥的科学管理成为最重要的内容之一。植物对土壤中的可获得性氮的反应非常灵敏,当它们获得足够的氮肥后光合作用增强、营养生长加快,最终可以提高产量。但是,如果施用的氮肥进一步增加,植物对氮的吸收率下降,粮食产量不仅不增加反而可能减少。作物产量与氮肥施用量是渐近线或抛物线的关系^[94]。在美国密苏里州水稻农场进行的5年研究中发现,在推荐的氮肥施用量时水稻产量最高,但施用量达到推荐量的150%时水稻产量反而下降。在菲律宾国际水稻研究所进行的田间试验结果也表明,在旱季和雨季施用200 kg/hm²氮肥时稻田的稻谷产量比施用100 kg/hm²氮肥时虽然略有提高,但两者间没有显著差异(未发表资料)。另一方面,随着氮肥施用量的增加,作物的氮利用效率下降,使得超过作物需求量的那部分氮肥会以无机氮的形式积累在土壤中或消化成NO,从而造成严重的环境问题,如地下水的污染、河流和湖泊的富营养化、臭氧层的破坏、温室效应以及土壤酸化等^[2]。因此,在农业生态系统中,研究不同作物的氮肥需求和在不同生长时期的最佳氮肥量对于提高氮肥利用率、保护环境和发挥氮肥的最佳生物学效应均极为重要。

由于现代的高产水稻品种部分依赖于足够的氮肥施用和水的供给,为了发挥水稻的所有产量潜力

就必须提高水稻对营养的利用效率。快速、可靠和准确地估测稻田氮肥的现状是合理指导水稻生产的重要环节。为了增加氮肥的利用效率,叶绿素仪和叶色卡(LCC)已被广泛应用于指导稻田氮肥的合理施用。根据叶绿素仪的 SPAD 值指导稻田施用氮肥可以减少 12.5% ~ 25.0% 的氮肥施用量而水稻产量不受影响^[95]。在菲律宾灌溉稻区,品种 IR72 在旱季的 SPAD 临界值为 35,而在雨季的 SPAD 临界值则为 32^[95],氮肥施用量为 100 kg/hm² 左右。在日本,根据达到平均水稻产量 (5×10^3 kg/hm²) 所需的氮肥量估计,单季稻和双季稻所需的氮肥施用量分别为 73 kg/hm² 和 112 kg/hm²^[96]。

在过去的 39 年中,中国的氮肥消耗增加了 43.8 倍,年平均增加 10.5%,而同期世界上只增加 6.4 倍。截止 1999 年,只占全世界耕地面积 9% 的中国却消耗了世界氮肥产量的 1/3,与占全世界耕地面积 13% 的美国的氮肥施用量相同^[97]。在 1995 - 1999 年中国的所有氮肥消耗中,占总耕地面积 21% 的水稻却消耗了 37% 的氮肥量,生产出粮食总产量的 35%。较高的水稻产量部分归功于高达 180 kg/hm² 的氮肥施用量,此施用量大大高出了世界的平均氮肥施用量 103 kg/hm² 的水平,说明中国的氮肥利用效率低于世界平均水平。傅庆林等^[98]在浙江中部的试验证明,虽然氮肥施用量为 180 kg/hm² 时的水稻产量最高,但其经济效益最佳的施用量却为 141 kg/hm²。不幸的是,尽管已有研究表明在中国的许多省份超过 100 kg/hm² 的氮肥水平后水稻的产量反而可能下降,但还有许多农民在稻田内施用超过 200 kg/hm² 的氮肥。在中国,过量施用氮肥的主要原因可能是氮肥价格低、在杂交稻田施用氮肥促进分蘖比购买昂贵的种子更合算、中期搁田的氮肥损失以及节约劳力等^[99]。为了有效地减少氮肥的施用量、提高氮肥的利用率,彭少兵等^[100]在分析了我国水稻氮肥利用率低的可能原因后提出了通过改善水稻品种对氮肥的敏感反应,以作物氮素状况为指导适时和适量施用氮肥,以及合理调节土壤背景氮来降低氮素损失,提高水稻的氮肥利用率的研究策略。

通过改进农业生产技术和农民的生产行为是提高氮肥的利用效率、减少氮肥的施用量以提高农民收入的重要措施。这不仅可以降低肥料成本,而且还可以减少病虫害的发生,减少农药的施用量和稻谷的产量损失,从而进一步增加农民的收入。该研究要求有社会学家和农民的参与,从多角度研究分

析农业投入和农民效益的复杂问题。从近期考虑提高氮肥的利用效率是为了农民增收,而从长远的角度出发提高氮肥的利用效率是为了资源的合理利用和环境的保护。

参考文献：

- [1] Scriber J M . Nitrogen nutrition for plants and insect invasion//Hauch R D . Nitrogen in Crop Production . Wisconsin : ASA CSSA SSSA , USA , 1984 : 441-460 .
- [2] Conway G R . The Doubly Green Revolution : Food for All in the 21st Century . New York : Cornell University Press , 1997 .
- [3] Conway G R , Pretty J N . Unwelcome Harvest : Agriculture and Pollution . London : Earthscan Publications Ltd , 1991 .
- [4] Southwood T R E . The insect/plant relationship : an evolutionary perspective// van Emden H F . Insect/Plant Relationships . Symposia of the Royal Entomological Society of London , No . 6 . Oxford : Blackwell , 1973 : 3-30 .
- [5] Bernays E A . Insect plant interactions . Florida : CRC Press , 1990 .
- [6] Simpson S J , Simpson C L . The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects//Bernays E A . Insect plant interactions , Vol . . New York : CPC Press , Inc , 1990 : 111-160 .
- [7] Barbour J D , Farrar R R , Kennedy G G . Interaction of fertilizer regime with host plant resistance in tomato . *Entomol Exp Appl* , 1991 , 60 : 289-300 .
- [8] Lu Z X , Heong K L , Yu X P , et al . Effects of plant nitrogen on ecological fitness of the brown planthopper , *Nilaparvata lugens* , in rice . *J Asia Pacific Entomol* , 2004 , 7 (1) : 97-104 .
- [9] Bernays E A , Chapman R F . Host plant selection by phytophagous insects . New York : Chapman and Hall , 1994 .
- [10] Slansky F J , Scriber J M . Food consumption and utilization//Kerkut G A , Gilbert L I . Comprehensive Insect Physiology , Biochemistry , and Pharmacology , 4 . Oxford : Pergamon Press , 1985 .
- [11] Mattson W J . Herbivory in relation to plant nitrogen content . *Ann Rev Ecol Syst* , 1980 , 11 : 19-61 .
- [12] Bentz J A , Reeves J III , Barbosa P , et al . Within plant variation in nitrogen and sugar content of poinsettia and its effects on the oviposition pattern , survival , and development of *Bemisia argentifolii* . *Environ Entomol* , 1995 , 24 : 271-277 .
- [13] Bentz J A , Reeves J III , Barbosa P , et al . Nitrogen fertilizer effect on selection , acceptance and suitability of *Euphorbia pulcherrima* as a host plant to *Bemisia tabaci* . *Environ Entomol* , 1995 , 24 : 40-45 .
- [14] Bentz J A , Larew H G . Ovipositional preference and nymphal performance of *Trialeurodes vaporariorum* on *Dendranthema grandiflora* under different fertilizer regimes . *J Econ Entomol* , 1992 , 85 : 514-517 .

- [15] Bentz J A , Reeves J III , Barbosa P , et al . Effect of nitrogen fertilizer source and level on ovipositional choice of poinsettia by *Bemisia argentifolii* . *J Econ Entomol* , 1995 , 88 : 1388-1392 .
- [16] Chu Y I , Homg S B . Effect of slag and nitrogen fertilizer on the damage of Asian corn borer to field corn . *Memoirs of the College of Agriculture , National Taiwan University* , 1994 , 34(1) : 45-53 .
- [17] 崔金杰 , 夏敬源 , 王春义 , 等 . 施氮量对棉田主要害虫种群动态的影响 . *植保技术与推广* , 2003 , 23(1) : 3-5 .
- [18] Noldus L P , Xu R , van Lenteren J C . The parasite host between *Encarsia formosa* Gahan and *Trialeurodes vaporariorum* XIX : Feeding site selection by the greenhouse whitefly . *J Appl Entomol* , 1986 , 101 : 492-507 .
- [19] Jauset A M , Sarasua M J , Avilla J , et al . The impact of nitrogen fertilization of tomato of feeding site selection and oviposition by *Trialeurodes vaporariorum* . *Entomol Exp Appl* , 1998 , 86 : 175-182 .
- [20] Minkenber O P , Fredrix M J . Preference and performance of a herbivorous fly , *Liriomyza trifolii* , on tomato plants differing in leaf nitrogen . *Ann Entomol Soc Am* , 1989 , 82(3) : 350-354 .
- [21] Papaj D R , Rausher M D . Individual variation in host location by phytophagous insects // Ahmad S . *Herbivorous Insects : Host Seeking Behavior and Mechanisms* . New York : Academic Press , 1983 : 77-124 .
- [22] White T C R . *The Inadequate Environment : Nitrogen and the Abundance of Animals* . Berlin : Springer , 1993 .
- [23] Fischer K , Fiedler K . Response of the copper butterfly *Lycena tityus* to increased leaf nitrogen in natural food plants : evidence against the nitrogen limitation hypothesis . *Oecologia* , 2000 , 124 : 235-241 .
- [24] Fox L R , Eisenbach J . Effects of experimental design and nitrogen on cabbage butterfly oviposition . *Oecologia* , 1989 , 80 : 211-214 .
- [25] Rossi A M , Brodbeck B V , Strong D R . Response of xylem feeding leafhopper to host plant species and plant quality . *J Chem Ecol* , 1996 , 22(4) : 653-671 .
- [26] Hattenschwiler S , Schafellner C . Opposing effects of elevated CO₂ and nitrogen deposition on *Lymantria monacha* larvae feeding on spruce trees . *Oecologia* , 1999 , 118 : 210-217 .
- [27] Slansky F J , Feeny P . Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants . *Ecol Monographs* , 1977 , 47 : 209-228 .
- [28] Wier A T , Boethel D J . Feeding , growth , and survival of soybean looper in response to nitrogen fertilization of nonnodulating soybean . *Environ Entomol* , 1995 , 24 : 326-331 .
- [29] Blua M J , Toscano K . *Bemisia argentifolii* development and honeydew production as a function of cotton nitrogen status . *Environ Entomol* , 1994 , 23 : 316-321 .
- [30] Rausher M D . Host plant selection by *Battus philenor* butterflies : the roles of predation , nutrition , and plant chemistry . *Ecol Monographs* , 1981 , 51 : 1-20 .
- [31] Wheeler G S , Van T K , Center T D . Herbivore adaptations to a low nutrient food : weed biological control specialist *Spodoptera pectinicornis* fed the floating aquatic plant *Pistia stratiotes* . *Environ Entomol* , 1998 , 27 : 993-1000 .
- [32] Douglas A E . Nutritional interactions in insect microbial symbioses : aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera* . *Ann Rev Entomol* , 1998 , 43 : 17-37 .
- [33] Douglas A E . Reproductive failure and the free amino acid pools in pea aphids lacking symbiotic bacteria . *J Insect Physiol* , 1996 , 42 : 247-255 .
- [34] Sasaki T , Kawamura M , Ishikawa H . Nitrogen recycling in the brown planthopper , *Nilaparvata lugens* , involvement of yeast like endosymbionts in uric acid metabolism . *J Insect Physiol* , 1996 , 42 : 125-129 .
- [35] Jansson R K , Smilowitz Z . Influence of nitrogen on population parameters of potato insects : abundance , population growth , and within plant distribution of green peach aphid , *Myzus persicae* . *Environ Entomol* , 1986 , 15 : 49-55 .
- [36] Kaneshiro L N , Johnson M W . Tritropic effects of leaf nitrogen on *Liriomyza trifolii* (Burgess) and an associated parasitoid *Chrysocharis oscinidis* (Ashmead) on bean . *Biol Control* , 1996 , 6 : 186-192 .
- [37] 夏敬源 , 马 艳 , 王春义 . 不同施氮量的寄主植物对棉铃虫发育与繁殖的影响 . *昆虫学报* , 1997 , 40(增) : 95-102 .
- [38] Minkenber O P , Ottenheim J J . Effect of leaf nitrogen content of tomato plants on preference and performance of a leaf mining fly . *Oecologia* , 1990 , 83 : 291-298 .
- [39] Prestidge R A . Instar duration , adult consumption , oviposition and nitrogen utilization efficiencies of leafhoppers feeding on different quality food . *Ecol Entomol* , 1982 , 7 : 91-101 .
- [40] Jauset A M , Sarasua M J , Avilla J , et al . Effect of nitrogen fertilization level applied to tomato on the greenhouse whitefly . *Crop Prot* , 2000 , 19 : 255-261 .
- [41] 刘 顺 , 王益之 . 施氮肥对棉铃虫影响的初步研究 . *河北农业大学学报* , 1989 , 12(1) : 81-87 .
- [42] 龚佩瑜 , 李秀珍 . 饲料氮对棉铃虫发育和繁殖的影响 . *昆虫学报* , 1992 , 35(1) : 46-46 .
- [43] Bethke J A , Redak R A , Schuch U K . Melon aphid performance on chrysanthemum as mediated by cultivar , and differential levels of fertilization and irrigation . *Entomol Exp Appl* , 1998 , 88 : 41-47 .
- [44] Casey C A , Raupp M J . Supplemental nitrogen fertilization of containerized azalea does not affect performance of azalea lace bug . *Environ Entomol* , 1999 , 28 : 998-1003 .
- [45] Bi J L , Ballmer G R , Hendrix D L , et al . Effect of cotton nitrogen fertilization on *Bemisia argentifolii* population and honeydew production . *Entomol Exp Appl* , 2001 , 99 : 25-36 .
- [46] Metcalfe J R . Studies on the effect of the nutrient status of sugar cane on the fecundity of *Saccharosydne saccharivora* . *Bullet Entomol Res* , 1970 , 60 : 309-325 .

- [47] Nevo E , Coll M . Effect of nitrogen fertilization on *Aphis gossypii* variation in size , color , and reproduction . *J Econ Entomol* , 2001 , 94 : 27-32 .
- [48] Ali A G , Ahmed A . Effect of plant density and nitrogen fertilization on the infestation in wheat plants with cereal aphids . *Assiut J Agric Sci* , 1996 , 27 : 119-124 .
- [49] Archer T L , Onken A B , Matheson R L , et al . Nitrogen fertilizer influence on greenbug dynamics and damage to sorghum . *J Econ Entomol* , 1982 , 75 : 695-698 .
- [50] Bowdish T I , Stiling P . The influence of salt and nitrogen on herbivore abundance : direct and indirect effects . *Oecologia* , 1998 , 113 : 400-405 .
- [51] Cisneros J J , Godfrey L D . Midseason pest status of the cotton aphid in California cotton : Is nitrogen a key factor ? *Environ Entomol* , 2001 , 30 : 501-510 .
- [52] Duffield S J , Bryson R J , Young J E , et al . The influence of nitrogen fertilizer on the population development of the cereal aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* on field grown winter wheat . *Ann Appl Biol* , 1997 , 130 : 13-26 .
- [53] Fox L R , Letourneau D K , Eisenbach J , et al . Parasitism rate and sex ratios of a parasitoid wasp : effects of herbivore and plant quality . *Oecologia* , 1990 , 83 : 414-419 .
- [54] Moon D C , Rossi A M , Stiling P . The effects of abiotically induced changes in host plant quality (and morphology) on a salt marsh planthopper and its parasitoid . *Ecol Entomol* , 2000 , 25 : 325-331 .
- [55] Prestidge R A . The influence of nitrogenous fertilizer on the grassland auchenorrhyncha . *J Appl Ecology* , 1982 , 19 : 735-749 .
- [56] 戈 峰 , 刘向辉 , 李泓达 , 等 . 氮肥对棉田主要害虫种群密度及棉花产量的影响 . 应用生态学报 , 2003 , 14(10) : 1735-1738 .
- [57] Ebert T A . Aphids and plant nitrogen . [2006-08-16] . http://www.eap.mcgill.ca/PCA_3.htm .
- [58] Coulibaly R . Effect of nitrogen fertilizer on the damage of *Eldana saccharina* Walker to sugar cane . *Sugar Cane* , 1990 (Suppl) : 18-20 .
- [59] Joern A , Behmer S T . Impact of diet quality on demographic attributes in adult grasshopper and the nitrogen limitation hypothesis . *Ecol Entomol* , 1998 , 23 : 174-184 .
- [60] Chau A , Heinz K M , Davies F T . Preliminary study on the effect of nitrogen fertilization on cotton aphid , *Aphis gossypii* . *IOBC/WPRS Bull* , 2002 , 25(1) : 53-56 .
- [61] Vos J G M , Frinking T F . Nitrogen fertilization as a component of integrated pest management of hot pepper under tropical lowland conditions . *Int J Pest Manag* , 1997 , 43 : 1-10 .
- [62] Day F P , Conn C , Crawford E , et al . Long term effects of nitrogen fertilizer application on plant community structure on a coastal barrier island dune chronosequence . *J Coastal Res* , 2004 , 20 : 722-730 .
- [63] Inouye R , Tilman D . Convergency and divergence of old field vegetation after 11 years of nitrogen addition . *Ecology* , 1995 , 76 : 1872-1887 .
- [64] Haddad N M , Haarstad J , Tilman D . The effects of long term nitrogen loading on grassland insect communities . *Oecologia* , 2000 , 124 : 73-84 .
- [65] Siemann E , Tilman D , Haarstad J , et al . Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity . *Am Nat* , 1998 , 152 : 738-750 .
- [66] De Kraker J . The potential of natural enemies to suppress rice leaffolder populations [PhD thesis] . Wageningen , The Netherlands : Wageningen Agricultural University , 1996 .
- [67] 但建国 , 陈常铭 . 食料条件对稻纵卷叶螟生长发育和繁殖的影响 . 植物保护学报 , 1990 , 17 : 193-199 .
- [68] De Kraker J , Rabbinge R , Huis A V , et al . Impact of nitrogenous fertilization on the population dynamics and natural control of rice leaffolder (Lep . : Pyralidae) . *Int J Pest Manag* , 2000 , 46 : 225-235 .
- [69] 梁广文 , 罗国辉 , 李畅方 . 氮肥对稻纵卷叶螟成虫和卵密度的影响 . 广东农业科学 , 1984 , 14(2) : 34-35 .
- [70] Swaminathan K , Saroja R , Raju N . Influence of source and level of nitrogen application on pest incidence . *IRRN* , 1985 , 10(1) : 24 .
- [71] 张桂芬 , 鲁战涛 , 申益诚 , 等 . 栽插密度和施氮量对水稻主要病虫害的综合生态效应 . 植物保护学报 , 1995 , 22(1) : 38-44 .
- [72] Wilson M R , Claridge M F . Handbook for Identification of Leaffolder and Planthoppers of Rice . Wallingford , UK : CAB International , 1991 .
- [73] Balasubramanian P , Palaniappan S P , Gopalan M . The effect of carbofuran and nitrogen on leaf folder incidence . *IRRN* , 1983 , 8 : 13-14 .
- [74] Cheng C H . Effect of nitrogen application on the susceptibility in rice to brown planthopper attack . *J Taiwan Agric Res* , 1971 , 20(3) : 21-30 .
- [75] Lu Z X , Heong K L , Yu X P , et al . Effects of nitrogen nutrient on the behavior of feeding and oviposition of the brown planthopper , *Nilaparvata lugens* , on IR64 . *J Zhejiang Univ : Agric & Life Sci* , 2005 , 31(1) : 62-70 .
- [76] 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 .
- [77] Sogawa K . Studies on feeding habits of brown planthopper : Effects of nitrogen deficiency of host plants on insect feeding . *Jpn J Appl Entomol Zool* , 1970 , 14 : 101-106 .
- [78] 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 , *Nilaparvata lugens* , generating outbreaks in Cambodia . *J Asia Pacific Entomol* , 2001 , 4 : 75-84 .
- [79] Hosamani M M , Jayakumar B V , Sharma K M . Sources and levels of nitrogenous fertilizers in relation to incidence of brown planthopper in Bhadra project . *Curr Res* , 1986 , 15 : 132-134 .
- [80] 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.
- [81] Uhm K B, Hyun J S, Choi K M. Effects of the different levels of nitrogen fertilizer and planting space on the population growth of the brown planthopper. *Res Rep RDA (P M & U)*, 1985, 27(2): 79-85.
- [82] Kanno H, Kim M, Ishii S. Feeding activity of the brown planthopper on rice plants manured with different levels of nitrogen. *Jpn J Appl Entomol Zool*, 1977, 21(2): 110-112.
- [83] Heinrichs E A, Medrano F G. Influence of nitrogen fertilizer on the population development of brown planthopper. *IRRN*, 1985, 10(6): 20.
- [84] 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.
- [85] Kumar P, Pathak P K. A simple and accurate method of quantifying honeydew excretion in brown planthopper. *Indian J Entomol*, 2001, 63: 208-210.
- [86] 胡建章, 陆秋华, 杨金生, 等. 肥水管理对稻田主要害虫种群及产量的影响. 昆虫学报, 1986, 29(1): 49-54.
- [87] Ma K C, 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.
- [88] Prasad J, Misra D S. Influence of different levels N, P and K on the population of leaf folder and planthoppers//Chelliah T, Balasubramanian M. Pest Management in Rice. Coimbatore, India: Tamil Nadu Agricultural University, 1983: 245-254.
- [89] 吴良欢, 祝增荣. 水稻叶色和病虫害发生的关系及其机理. 中国水稻科学, 1994, 8(4): 231-235.
- [90] 谭荫初. 二化螟发生与施肥关系的初步考察. 昆虫知识, 1986, 23(3): 101-102.
- [91] Yein B R, Das G R. Effect of spacing and nitrogen levels on the incidence of insect pests of rice. *Pesticide*, 1988, 22: 37-40.
- [92] Sta Cruz P C, Simbahan G C, Hill J E, et al. Pest profiles at varying nutrient input levels//Peng S, Hardy B. Rice Research for Food Security and Poverty Alleviation. Manila: IRRI, 2001: 431-440.
- [93] 刘光杰, 秦厚国. 中国水稻螟虫研究进展. 昆虫知识, 1997, 34: 171-174.
- [94] Sinclair T. Historical changes in harvest index and crop nitrogen accumulation. *Crop Sci*, 1998, 38: 638-643.
- [95] Singh J, Singh Y, Ladha J K, et al. Chlorophyll meter and leaf color chart based nitrogen management for rice and wheat in Northwestern India. *Agron J*, 2002, 94: 821-829.
- [96] Toriyama K. Estimation of fertilizer nitrogen requirement for average rice yield in Japanese paddy field. *Soil Sci Plant Nutr*, 2002, 48: 293-300.
- [97] FAO. Statistical Databases. <http://www.FAO.org>, 2001.
- [98] 傅庆林, 陈英旭, 俞劲炎. 浙中水稻生长适宜施氮量研究. 土壤学报, 2003, 40(5): 787-790.
- [99] Peng S P, Huang J L, Zhong X H, et al. Challenge and opportunity in improving fertilizer nitrogen use efficiency of irrigated rice in China. *Agric Sci in China*, 2002, 1(7): 776-785.
- [100] 彭少兵, 黄见良, 钟旭华, 等. 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略. 中国农业科学, 2002, 35(9): 1095-1103.