

不同施氮水平下水稻对褐飞虱的生理防御反应*

卢文才^{1**} 陈星如¹ 袁庆东² 马连杰¹ 张慧¹ 王冬¹ 王妍^{1***}

(1. 重庆市农业科学院农业资源与环境研究所, 重庆 401329; 2. 重庆市开州区农业发展服务中心, 开州 405400)

摘要 【目的】明确水稻不同施氮处理下褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 发生危害现状, 比较不同施氮水平下褐飞虱取食响应后稻株营养物质、防御信号物质、防御酶等防御指标变化。【方法】田间调查高氮 (270 kg/hm²)、中氮 (180 kg/hm²)、低氮 (90 kg/hm²)、无氮 (0 kg/hm²) 处理褐飞虱种群发生量; 在室内培育稻苗, 比较高氮 (3 mmol·L⁻¹ KNO₃)、低氮 (1 mmol·L⁻¹ KNO₃)、无氮 (0 mmol·L⁻¹ KNO₃) 浓度下褐飞虱取食稻株后茉莉酸 JA、水杨酸 SA 含量变化; 采用酶标仪检测稻株氨基酸和可溶性糖含量, 以及过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD)、多酚氧化酶 (PPO) 和过氧化物酶 (POD) 活性。【结果】2022 年, 水稻孕穗期高氮、中氮、低氮处理褐飞虱田间发生量分别为 712、650、548 头/百丛, 显著高于无氮处理 ($P<0.05$); 灌浆期高氮、中氮处理褐飞虱发生量为 782 和 767 头/百丛, 显著高于低氮、无氮处理 ($P<0.05$)。2023 年, 孕穗期和灌浆期的高氮、中氮处理褐飞虱发生量均显著高于同时期低氮、无氮处理的发生量 ($P<0.05$)。褐飞虱取食无氮、低氮、高氮浓度培育的水稻后, 稻株氨基酸含量分别提高 48.5%、20.3%、27.3%, 其中无氮、低氮处理下呈显著性变化 ($P<0.05$); 褐飞虱取食无氮、低氮、高氮培育的水稻后, 各处理稻株可溶性糖出现显著性下降 ($P<0.05$), 分别下降 29.6%、23.5%、17.1%; 褐飞虱取食后, 各处理稻株茉莉酸 JA 含量分别提高 31.6%、23.2%、9.8%, 水杨酸 SA 含量分别提升 20.6%、27.5%、55.0%; 褐飞虱取食后, 无氮和低氮处理下褐飞虱取食稻株 CAT 含量分别提升 5.01% 和 4.02%, 高氮处理下 CAT 含量降低 1.05%; 褐飞虱取食后, 无氮、低氮处理下稻株 PPO 含量提升 25.94% 和 25.08%, 高氮处理下降低 0.03%; 褐飞虱取食后, 各氮处理下稻株 SOD 含量分别提高 15.41%、10.54%、42.09%, 稻株 POD 含量分别提升 125.33%、89.55%、55.95%。【结论】氮肥用量增多促进褐飞虱田间种群发生。不同施氮处理下, 水稻受褐飞虱取食胁迫呈现不同程度的生理反应, 相比之下, 低氮更能提高褐飞虱危害下水稻的防御反应。

关键词 褐飞虱; 氮肥; 营养物质; 防御信号物质; 防御酶; 水稻

Physiological defenses of rice to brown planthoppers under different nitrogen levels

LU Wen-Cai^{1**} CHEN Xing-Ru¹ YUAN Qing-Dong² MA Lian-Jie¹
ZHANG Hui¹ WANG Dong¹ WANG Yan^{1***}

(1. Institute of Agricultural Resources and Environment, Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 401329, China;

2. Chongqing Kaizhou District Agricultural Development Service Center, Kaizhou 405400, China)

Abstract [Aim] To investigate the occurrence of the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) on rice plants under different soil nitrogen treatments, and to compare the physiological defenses of rice (including nutrients, defense signal substances and defense enzymes) under different soil nitrogen treatments in response to feeding by brown planthoppers. [Methods] Brown planthopper populations were investigated in fields with four different soil nitrogen treatments: High (270 kg/hm²), medium (180 kg/hm²), low (90 kg/hm²) and no-nitrogen (0 kg/hm²). Rice seedlings were cultivated in the laboratory, and their jasmonic

*资助项目 Supported projects: 重庆市财政科技创新类项目 (KYLX20240500080); 重庆市自然科学基金项目 (CSTB2022NSCQ-MSX0508); 重庆市涪陵区技术创新与应用发展项目 (FLKJ, 2023AAN1008)

**第一作者 First author, E-mail: 253953014@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: 271840221@qq.com

收稿日期 Received: 2025-08-25; 接受日期 Accepted: 2025-12-01

(JA) and salicylic acid (SA) contents after they had been fed on by brown planthoppers were compared under three nitrogen concentrations: high ($3 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$), low ($1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$), and no-nitrogen ($0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$). An enzyme-labeled instrument was used to detect the amino acid (AA) and sugar (SS) content of rice plants, as well as their catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), polyphenol oxidase (PPO) and peroxidase (POD) activity. **[Results]** In 2022, during the rice booting stage, the population sizes of brown planthoppers in the high, medium, and low, nitrogen treatment fields were 712, 650, and 548 individuals per 100 clumps, respectively, all of which were significantly higher than that in the no-nitrogen treatment ($P < 0.05$). During the grain filling stage, population sizes under the high and medium nitrogen treatments were 782 and 767 individuals per 100 clumps, respectively, which were significantly higher than those under the low and no-nitrogen treatments ($P < 0.05$). In 2023, during both the booting and grain filling stages, the population sizes of brown planthoppers under the high and medium nitrogen treatments were significantly higher than those under the low and no-nitrogen treatments ($P < 0.05$). After brown planthoppers were allowed to feed on rice cultivated under no-nitrogen, low-nitrogen, and high-nitrogen soil conditions, the AA content of rice increased by 48.5%, 20.3%, and 27.3%, respectively, with significant changes observed under the no-nitrogen and low-nitrogen treatments ($P < 0.05$). The SS content of rice decreased significantly under all nitrogen treatments ($P < 0.05$), with reductions of 29.6%, 23.5%, and 17.1%, respectively. The JA content of rice increased by 31.6%, 23.2%, and 9.8%, respectively, whereas the SA content increased by 20.6%, 27.5%, and 55.0%, respectively, under each nitrogen treatment. Under the no-nitrogen and low-nitrogen treatments, the CAT content of rice increased by 5.01% and 4.02%, respectively, after feeding by brown planthoppers, whereas the CAT content decreased by 1.05% under the high-nitrogen treatment. The PPO content of rice increased by 25.94% and 25.08% under the no-nitrogen and low-nitrogen treatments, respectively, but decreased by 0.03% under the high-nitrogen treatment. The SOD content of rice increased by 15.41%, 10.54%, and 42.09%, respectively, and the POD content increased by 125.33%, 89.55%, and 55.95%, respectively, under each nitrogen treatment. **[Conclusion]** Increased soil nitrogen exacerbates the stress on rice plants caused by brown planthopper feeding activity. Brown planthopper feeding activity elicited different physiological responses from rice plants under different soil nitrogen treatments. Low soil nitrogen levels were more conducive to enhancing the defensive responses of rice plants to attack by the brown planthopper.

Key words *Nilaparvata lugens*; nitrogen fertilizer; nutritive substance; defense signal substance; defense enzyme; rice

氮素是所有作物健康生长不可或缺的元素,是植物体内氨基酸、叶绿素、糖类的基本成分 (Zhao *et al.*, 2018)。在农业生产上,农民为了获得作物高产而常常连续过量施用氮肥。然而,过度施用氮肥会对作物的抗虫性产生负面影响 (Bala *et al.*, 2018),高氮条件下,玉米植株生长旺盛为害虫提供了更丰富的营养来源,增强了玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis*、玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 等害虫的繁殖能力 (Sharma *et al.*, 2023),以及氮肥对水稻稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*、褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 等虫害的发生起促进作用 (Lu *et al.*, 2021)。

植物对外界氮元素的浓度高低比较敏感,通常通过产生植物次生代谢产物来适应不同氮浓度的环境以求得自身的生长发育和繁衍 (张晶等, 2023)。氮元素不但可以调节植物的代谢系统,也影响植物抗虫性的防御系统 (张晶等,

2023)。植物的化学防御体系以茉莉酸 (Jasmonic acid, JA)、水杨酸 (Salicylic acid, SA) 等次生代谢物质的变化为主 (Züst and Agrawal, 2016)。害虫入侵植物时,植物能感知外界的信号,合成大量的 JA、SA 等植物激素,并激活下游的信号通路,启动抗虫途径 (张晶等, 2023)。例如,蚜虫的取食能提高不同钾处理的小麦植株中 JA 含量 (王祎等, 2014); 烟粉虱 *Bemisia tabaci* 取食能显著提高拟南芥植株 SA 含量 (俞晓平等, 2017)。植物超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶 (Catalase, CAT)、多酚氧化酶 (Polyphenol oxidase, PPO)、过氧化物酶 (Peroxidase, POD) 等主要防御酶类,可催化蛋白质间的交联降低受害植物的营养价值,影响昆虫对正常营养的吸收和利用,从而介导植物对害虫的抗性 (Schuman and Baldwin, 2016)。钮金波 (2016) 研究表明,水稻主要防御酶 SOD、

POD 和 PPO 在褐飞虱取食后均呈现出先上升后下降趋势,即通过诱导相关防御酶的表达建立相应的防御体系。Ye 等(2013)发现硅处理的水稻植株遭受稻纵卷叶螟为害后,多酚氧化酶(PPO)、过氧化物酶(POD)等防御酶活性显著提升。

较多的研究报道过量施用氮肥会促进害虫的发生与危害(秦宁宁,2019),为系统阐明不同氮素水平对褐飞虱发生程度的影响,明确氮素调控水稻抗褐飞虱防御相关物质的变化情况,本研究通过构建不同施氮处理下的褐飞虱田间种群与室内种群,调查不同氮肥条件下褐飞虱田间种群发生情况;比较不同氮素条件下稻株营养物质含量(氨基酸、可溶性糖)差异、褐飞虱取食诱导后稻株防御信号物质 JA、SA 及相关防御酶活性差异,进而解析氮素对水稻抗褐飞虱的影响,对合理利用氮肥、减少田间褐飞虱发生具有重要的参考价值。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试虫源 试虫采集:褐飞虱成虫于 2021 年 7 月采集自重庆市九龙坡区重庆市农业科学院试验基地(29°27'N, 106°21'E)。

虫源饲养:在人工气候箱内使用养虫笼内置分蘖期盆栽水稻 *Oryza sativa* (品种:渝香 203) 饲养 2 年左右,饲养期间未施用任何化肥和农药,维持温度(25±1)°C、相对湿度 75%±10%、光周期 16 L:8 D 的标准化环境条件,试验时选择体型均一的 3 龄若虫用于试验。

1.1.2 试剂及仪器 尿素、P₂O₅、K₂O 购自重庆建峰化工有限公司。KNO₃、乙醇、甲醇、硫酸购自重庆鹏博化工有限公司。氨基酸、可溶性糖含量检测和 CAT、SOD、PPO、POD 酶活性测定试剂盒购自苏州格锐思生物科技有限公司。BPH-9272 人工气候箱,产自上海一恒科学仪器有限公司;多功能酶标仪,产自美国 Molecular Devices 公司;LC-20A 高效液相色谱仪,产自岛津仪器(苏州)有限公司;紫外可见分光光度计,产自南京晓晓仪器设备有限公司。

1.2 方法

1.2.1 不同施氮水平下褐飞虱田间种群调查 在重庆市现代农业高科技园区田间种植水稻,水稻品种选用杂交稻渝香 203。参考江苏省发布地方标准《重点流域农田化肥用量定额》(闵炬等,2022)粘土水稻田氮肥用量定额 255 kg/hm²和梁涛等(2024)报道重庆水稻氮肥施用定额(168 kg/hm²),设置 3 个施氮处理:高氮量,全生育期纯氮 270 kg/hm²;中氮量,全生育期纯氮 180 kg/hm²;低氮量,全生育期纯氮 90 kg/hm²;未施氮处理,所有处理均设置 3 次重复(小区)。各试验小区面积 48 m²,区组间随机排列。全生育期施肥 2 次(底肥和移栽施肥,试验用氮肥为尿素, N 46%),按当地常规模式施用磷肥(P₂O₅)、钾肥(K₂O),分别为 90 和 120 kg/hm²。于褐飞虱始盛期调查各处理小区发生量,每小区采取平行跳跃法随机调查 10 个点,每点调查 2 丛水稻,计算百丛虫量。

1.2.2 褐飞虱取食不同氮处理的稻株营养物质检测和防御酶活性测定 稻株组织:水培法培养稻苗,在不同氮素浓度(高氮,3 mmol·L⁻¹ KNO₃;低氮,1 mmol·L⁻¹ KNO₃;无氮 0 mmol·L⁻¹ KNO₃)水溶液中培养稻苗至 3-4 叶期,用 KCl 作为对照平衡不同氮素(KNO₃)水平下的 K 离子浓度。分别挑选室内培养的褐飞虱 3 龄健康若虫 100 头,于不同氮素浓度培养的稻苗(30 株)取食 24 h,剪去根部,液氮冷冻处理待测。

氨基酸测定:分别称取 0.2 g 稻株组织,在液氮中快速研磨成粉末,按照氨基酸含量测定试剂盒(G0415W,中国苏州 Grace 生物科技公司)方法加入 1 mL 提取液,使用相关方法进行组织成分提取,并于酶标仪检测氨基酸含量。所有测定均设置 3 次重复,下同。

可溶性糖测定:分别称取 0.2 g 稻株组织,先加入 0.8 mL 的 80%乙醇,冰浴匀浆,转移至 EP 管中;置 50 °C 水浴 20 min,12 000 r/min,室温离心 10 min,取上清液按照可溶性糖测定试剂盒(G0501W,中国苏州 Grace 生物科技公司)说明书,采用酶标仪进行测定。

CAT、SOD、PPO 和 POD 酶活性测定:分别称取 0.2 g 稻株组织,加入适量的预冷匀浆介

质后进行冰浴匀浆, 4 °C 下 12 000 r/min 离心 15 min, 取上清液作为待测酶液, 按相应试剂盒说明书进行操作, 计算最终数值。

1.2.3 褐飞虱取食不同氮处理的稻株 JA 和 SA 含量测定

JA 含量测定: 稻株组织来源同 1.2.2 节, 称取约 0.2 g 样本加入 1 mL 80% 甲醇研磨成浆, 加入 1 mL 2 mol/L HCl 调节 pH 至 2.5-3.0, 震荡混匀后移入 EP 管内, 超声提取 30 min, 8 000 r/min 离心, 取出上清液, 氮吹仪上冰浴中吹干, 加入 0.3 mL 流动相复溶, 采用 HPLC 检测。色谱分析条件为: 色谱仪: 岛津 LC-20A, 色谱柱: C18 柱 (250 mm×4.6 mm, 5 μm); 检测器: PDA 二极管阵列检测器; 检测波长: 210 nm, 流速: 1 mL/min; 柱温: 35 °C; 自动进样, 进样量: 10 μL; 流动相: 乙腈 (A) : 1% 甲酸水 (B) = 45 : 55。

SA 含量测定: 稻株组织来源同 1.2.2 节, 称取约 0.2 g 样本, 放入研钵中磨碎, 加入 1 mL 80% 甲醇, 4 °C 浸提过夜。8 000 r/min 离心 10 min, 取上清液, 40 °C 减压蒸发至不含有机相 (大约 0.3 mL 水溶液), 加入 20 μL 0.05% 磷酸水, 混匀震荡 1 min。加入 1 mL 正己烷萃取 2 次, 转移上层有机相至新的 EP 管, 氮吹吹干, 加入 0.5 mL 流动相溶解, HPLC 检测。色谱分析条件: 色谱仪: 岛津 LC-20A, 色谱柱: C18 柱 (250 mm×4.6 mm, 5 μm); 检测器: PDA 二极管阵列检测器; 检测波长: 302 nm, 流速:

0.8 mL/min; 柱温: 35 °C; 自动进样, 进样量: 10 μL; 流动相: 甲醇 (A) : 0.1% 乙酸水溶液 (B) = 35 : 65。

1.3 数据分析

所有数据在统计前均进行正态分布检验和方差同质性检验。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较不同施氮处理间的褐飞虱种群数量差异, 然后采用 Tukey HSD 进行不同处理之间差异显著性检验; 使用独立样本 *t* 检验 (Independent-samples *t*-test) 褐飞虱取食不同氮处理的稻株营养物质、防御信号物质含量及防御酶活性差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同施氮水平下褐飞虱田间种群调查结果

不同施氮处理对褐飞虱种群数量的影响试验结果如表 1 所示。2022 年, 孕穗期高氮 (270 kg/hm²)、中氮 (180 kg/hm²)、低氮 (90 kg/hm²) 处理褐飞虱发生量分别为 712、650、548 头/百丛, 显著高于无氮 (0 kg/hm²) 处理 ($P<0.05$); 灌浆期高氮和中氮处理褐飞虱发生量为 782 和 767 头/百丛, 显著高于低氮和无氮处理 ($P<0.05$)。2023 年, 孕穗期高氮和中氮处理褐飞虱发生量为 1 145 和 824 头/百丛, 显著高于低氮和无氮处理 ($P<0.05$), 其中低氮和无氮处理间无显著差异 ($P>0.05$); 灌浆期高氮和

表 1 不同施氮水平下褐飞虱田间种群数量

Table 1 Field population of *Nilaparvata lugens* under different nitrogen levels

施氮处理 (kg/hm ²) Nitrogen fertilizer treatment (kg/hm ²)	2022 年 (头/百丛) 2022 (ind./100 hills)		2023 年 (头/百丛) 2023 (ind./100 hills)	
	孕穗期 Booting stage	灌浆期 Filling stage	孕穗期 Booting stage	灌浆期 Filling stage
	0	375 ± 10 c	330 ± 44 c	457 ± 16 c
90	548 ± 39 b	570 ± 18 b	683 ± 9b c	830 ± 17 b
180	650 ± 33 ab	767 ± 25 a	824 ± 24 b	1 177 ± 96 a
270	712 ± 34 a	782 ± 21 a	1 145 ± 186 a	1 252 ± 51 a

数据为平均数 ± 标准误, 同列数据后标有不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$, Tukey HSD 检验)。

Data are mean ± SE, and followed by the different lowercase letters within a column indicate significant difference between treatments ($P<0.05$, Tukey HSD test).

中氮处理褐飞虱发生量分别为 1 252 和 1 177 头/百丛, 显著高于低氮和无氮处理 ($P<0.05$)。结果表明, 随着氮肥用量增加, 褐飞虱田间虫量呈递增趋势。

2.2 褐飞虱取食稻株氨基酸和可溶性糖变化

对褐飞虱取食不同氮浓度室内培育的水稻植株氨基酸含量进行检测发现, 相对未取食稻株(未感褐飞虱), 褐飞虱取食各氮浓度处理的稻株氨基酸含量均有所提高, 无氮($0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$)、

低氮($1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$)、高氮($3 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$)处理下分别提高 48.5%、20.3%、27.3%, 其中无氮、低氮处理下氨基酸含量呈现显著升高 ($P<0.05$) (图 1: A)。结果表明, 低氮处理条件下稻株氨基酸响应强度相对更大。

无氮、低氮、高氮浓度室内培育的稻株可溶性糖分别为 10.15、10.31 和 10.07 mg/g, 褐飞虱取食危害 24 h 后, 稻株可溶性糖均出现显著下降 ($P<0.05$), 分别下降 29.6%、23.5%、17.1% (图 1: B)。

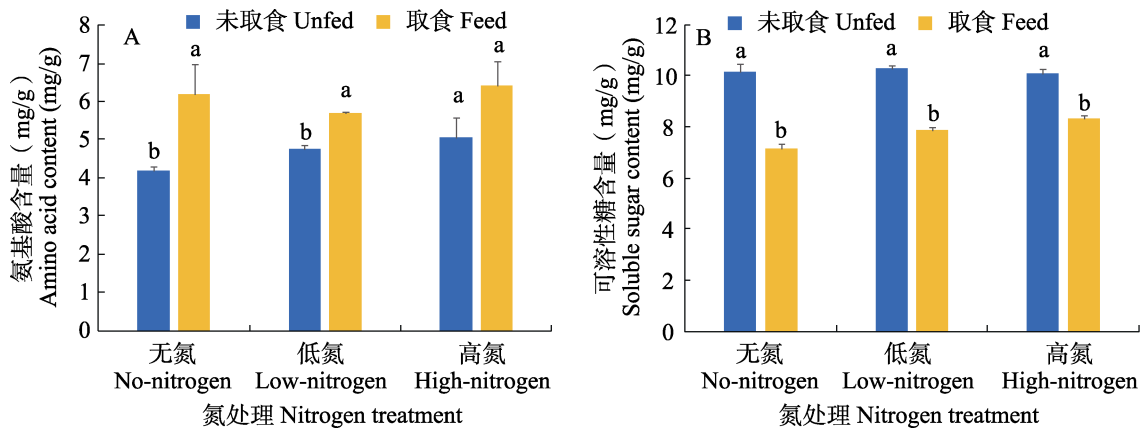


图 1 褐飞虱取食不同氮浓度的稻株氨基酸 (A) 和可溶性糖 (B) 含量变化

Fig. 1 Changes in amino acid (A) and soluble sugar contents (B) in rice after feeding by *Nilaparvata lugens* on rice treated with different nitrogen concentrations

同一氮浓度下柱上不同小写字母表示褐飞虱取食稻株营养物质含量差异显著 ($P<0.05$, 独立样本 t 检验)。下图同。

Different lowercase letters above bars indicate significant difference in the nutrient contents of rice fed by *N. lugens* under the same nitrogen concentration ($P<0.05$, independent-samples t -test). The same below.

2.3 褐飞虱取食稻株 JA 和 SA 变化

褐飞虱取食危害不同氮浓度处理稻株茉莉酸 JA 含量检测结果显示, 取食后稻株 JA 含量均出现不同程度提高, 无氮、低氮、高氮处理下分别提高 31.6%、23.2%、9.8%, 其中低氮、无氮处理下稻株 JA 含量显著增加 ($P<0.05$) (图 2: A)。

稻株水杨酸 SA 含量检测结果表明, 无氮、低氮、高氮处理稻株 SA 含量分别为 9.2、6.5、4.3 $\mu\text{g/g}$ (图 2: B), 即 SA 含量随氮素水平的升高而降低。褐飞虱取食后各氮浓度稻株 SA 含量均出现提升, 分别提升 20.6%、27.5%、55.0%, 其中低氮、高氮浓度下的稻株 SA 含量呈现显著

提高 ($P<0.05$)。

2.4 褐飞虱取食稻株防御酶活性变化

不同氮浓度下褐飞虱取食危害稻株防御酶活性测定结果表明, 水稻主要防御酶 CAT、SOD、PPO 和 POD 在褐飞虱取食后呈现上升趋势 (表 2)。各氮素处理之间的防御酶活性变化幅度呈现差异, 无氮和低氮处理下褐飞虱取食稻株 CAT 含量分别提升 5.01% 和 4.02%, 高氮处理下 CAT 含量降低 1.05%, 各处理下 CAT 含量均未出现显著变化 ($P>0.05$); 无氮、低氮、高氮处理下褐飞虱取食稻株 SOD 含量分别提高 15.41%、10.54%、42.09%, 其中高氮处理下呈现显著变化 ($P<0.05$), 而无氮和低氮处理下无

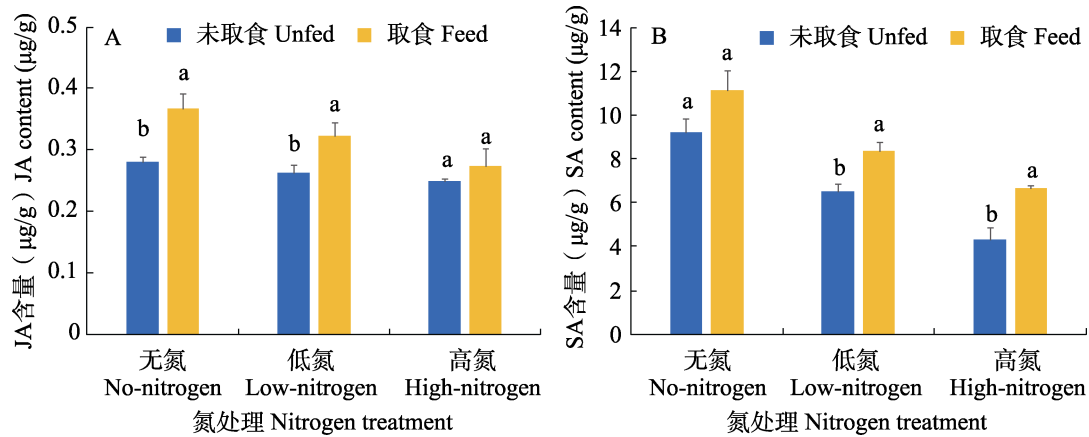


图 2 褐飞虱取食不同氮处理的稻株 JA (A) 和 SA (B) 含量变化

Fig. 2 Changes in JA (A) and SA (B) contents in rice plants after feeding by *Nilaparvata lugens* with different nitrogen concentrations

显著性差异 ($P>0.05$)；无氮和低氮处理下褐飞虱取食稻株 PPO 含量分别提升 25.94% 和 25.08%，均出现显著变化 ($P<0.05$)，高氮处理下无显著性变化 ($P>0.05$)；无氮、低氮、高氮处理下褐飞虱取食稻株 POD 含量分别提升 125.33%、89.55%、55.95%，各处理下含量出现显著提升 ($P<0.05$)。

3 讨论

氮浓度的变化可以影响水稻生长发育的各个方面，一方面，外界氮浓度的变化与植株的长势、产量等有较强的关系，另一方面，氮肥的施用为植食性昆虫提供了更为充足的氮源和营养成分，利于其生长发育和繁衍 (Lu *et al.*, 2021)。研究报道高氮量显著增加了玉米螟在玉米叶片上存活率、发育率 (Li *et al.*, 2010; 刘婧茜等, 2024)。近年来，褐飞虱的频繁暴发，可能与化肥尤其是氮肥的过量施用有关 (Ling *et al.*, 2011; Bottrell and Schoenly, 2012)。本研究田间调查结果表明，随着氮肥用量的增加，稻株感虫数量越多。同时，2023 年试验田间发生量高于 2022 年发生量，可能由于气候环境因素致 2023 年“迁飞性”褐飞虱大发生。

在植物和昆虫的互作关系中，营养物质的变化属于一个关键环节 (Acevedo *et al.*, 2021; Lin *et al.*, 2022)，例如，植物蛋白质、氨基酸和可溶性糖含量等营养物质影响害虫的行为反应 (李

田田等, 2016; 吴密等, 2018)。本研究发现，褐飞虱取食后不同氮浓度处理的稻株氨基酸含量均提高；而可溶性糖整体上处于下降趋势，其中无氮和低氮处理下褐飞虱取食后稻株可溶性糖降低幅度更大。结果与梁洪宇等 (2020) 研究一致，其抗、感绿豆品种受豆蚜 *Aphis craccivora* 危害后可溶性蛋白含量和游离脯氨酸含量均上升，可溶性糖含量均下降。何菁等 (2017) 在探讨辣椒品种抗虫性机制中也发现，游离氨基酸含量在其抗虫性中起重要作用，以及李进步等 (2008) 研究表明，棉蚜 *Aphis gossypii* 为害胁迫感蚜棉花品种后可溶性糖含量降低。因此，这些基本氨基酸含量增加暗示着植物开始合成蛋白质，植物的抗虫反应需要氨基酸供给保障。糖类在植物体内有着广泛的种类和分布，它既是储能物质又是各种中间代谢产物的基础。在本研究褐飞虱取食过程中，各处理稻株出现可溶性糖含量降低，表明稻株抗褐飞虱的过程可能与糖类含量降低有关联。相比高氮处理，低氮条件下受褐飞虱危害后水稻氨基酸和可溶性糖含量发生变化幅度更大。秦宁宁 (2019) 曾报道类似结果，低氮处理增强了水稻对二化螟 *Chilo suppressalis* 的抗性。

植物在感知外界生物胁迫时，植物激素如茉莉酸 JA、水杨酸 SA 等会诱导增强植物防御酶的活性或诱导植物挥发物的合成与释放，开启植物的防御系统，从而增强植物抗虫性 (杨浪, 2017; 徐松鹤等, 2019; 姚诚诚等, 2021)。本研究结果

表 2 不同氮处理下褐飞虱取食诱导防御酶活性变化
Table 2 Changes in defense enzyme activities of rice induced by *Nilaparvata lugens* under different nitrogen treatments

氮浓度 Nitrogen concentration	过氧化氢酶 (μmol/min/g) Catalase, CAT (μmol/min/g)		超氧化物歧化酶 (U/g) Superoxide dismutase, SOD (U/g)		多酚氧化酶 (ΔOD ₄₂₀ /min/g) Polyphenol oxidase, PPO (ΔOD ₄₂₀ /min/g)		过氧化物酶 (ΔOD ₄₇₀ /min/g) Peroxidase, POD (ΔOD ₄₇₀ /min/g)	
	未取食 Unfed	取食 Feed	未取食 Unfed	取食 Feed	未取食 Unfed	取食 Feed	未取食 Unfed	取食 Feed
	变化幅度# (%) Magnitude of change (%)	变化幅度# (%) Magnitude of change (%)	变化幅度# (%) Magnitude of change (%)	变化幅度# (%) Magnitude of change (%)	变化幅度# (%) Magnitude of change (%)	变化幅度# (%) Magnitude of change (%)	变化幅度# (%) Magnitude of change (%)	变化幅度# (%) Magnitude of change (%)
无氮 (0 mmol/L KNO ₃)	247.27 ± 5.85	259.67 ± 8.90	832.83 ± 86.69	961.18 ± 28.28	89.27 ± 1.97	112.43 ± 3.92*	1384.27 ± 37.88	1119.23 ± 311.55*
低氮 (1 mmol/L KNO ₃)	220.48 ± 15.62	229.34 ± 17.68	542.06 ± 22.73	599.18 ± 26.34	104.57 ± 4.28	130.80 ± 1.99*	1359.49 ± 31.27	2576.97 ± 61.75*
高氮 (3 mmol/L KNO ₃)	288.63 ± 22.50	285.61 ± 40.64	463.61 ± 32.38	658.75 ± 50.01*	121.59 ± 2.28	121.55 ± 3.94	1543.69 ± 64.33	2407.33 ± 194.92*

#: 变化幅度: 指相对未取食, 褐飞虱取食后稻株酶活性变化幅度, 变化幅度= (取食后稻株酶活性-未取食稻株酶活性)/未取食稻株酶活性×100%。

*: 数据为平均数 ± 标准误, 同行数据后标有*表示同一酶在褐飞虱取食与未取食稻株之间存在差异显著 (P<0.05, 独立样本 t 检验)。

#. Magnitude of change in enzyme activity of rice fed by *N. lugens* compared with unfed rice. Magnitude of change=(enzyme activity of rice fed by *N. lugens*-enzyme activity of unfed rice)/enzyme activity of unfed rice×100%.

*: Data are presented as mean ± SE, and followed by asterisk in the same row indicate significant difference in the same enzyme between rice fed by *N. lugens* and unfed rice (P < 0.05, independent-samples t-test).

表明, 褐飞虱取食不同氮浓度处理稻株后 JA 和 SA 含量均出现不同程度增长趋势, 水稻受褐飞虱取食后体内可能合成较多的防御激素参与胁迫响应。韦雪露等(2021)研究发现白背飞虱 *Sogatella furcifera* 取食敏感和抗性稻株后, JA 在抗性稻株中含量更高, 而 SA 含量在抗性植株对白背飞虱的取食响应中更迅速, JA 和 SA 在稻株抗虫过程中会因不同环境而发挥相关的调控作用。

植物受虫害胁迫后相关防御酶活性会发生变化进而影响昆虫取食, 使作物获得间接的抗虫性(张肖丽等, 2018)。祝春月等(2024)研究发现马铃薯块茎蛾取食的马铃薯叶片中过氧化氢酶(CAT)、多酚氧化酶(PPO)出现显著升高。梁洪宇等(2020)研究表明, 抗、感绿豆品种受豆蚜危害后其 POD、CAT、PPO 活性均呈现显著上升。本研究检测不同氮浓度处理的水稻在受褐飞虱取食后防御相关酶活的变化情况, 结果表明水稻主要防御酶 CAT、SOD、PPO 和 POD 在褐飞虱取食后均呈现上升趋势, 说明褐飞虱取食危害诱导相关防御酶的表达; 相对高氮处理组, 褐飞虱取食的低氮处理组水稻 CAT、PPO、POD 活性上升幅度更大。不同施氮处理下, 水稻受褐飞虱取食胁迫呈现不同程度的生理反应, 相比之下, 低氮更能提高褐飞虱危害下水稻的防御反应。

参考文献 (References)

- Acevedo FE, Peiffer M, Ray S, Tan CW, Felton GW, 2021. Silicon-mediated enhancement of herbivore resistance in agricultural crops. *Frontiers in Plant Science*, 12: 631824.
- Bala K, Sood A, Thakur S, Kumar S, Sharma S, 2018. Effect of plant nutrition in insect pest management: A review. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7(4): 2737–2742.
- Bottrell DG, Schoenly KG, 2012. Resurrecting the ghost of green revolutions past: The brown planthopper as a recurring threat to high-yielding rice production in tropical Asia. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 15(1): 122–140.
- Min J, Xue LH, Liang YH, Wang XK, Yin GD, Chou MH, Li WX, Mao W, Wang Y, Shi WM, Yang LZ, 2022. DB 32/T 4230–2022. The quota of chemical fertilizer application in key watershed farmland. Nanjing: Jiangsu Administration for Market Regulation. [闵炬, 薛利红, 梁永红, 王绪奎, 殷广德, 仇美华, 李文西, 毛伟, 王远, 施卫明, 杨林章, 2022. DB 32/T 4230–2022. 重点流域农田化肥用量定额. 南京: 江苏省市场监督管理局.]
- He J, Zhou FC, Su HH, Zhao B, Shao YD, Yang AM, Zhang XN, Heng S, Zhang HB, Xia QX, 2017. Population growth of *Bemisia tabaci* (Gennadius) on different varieties of pepper. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(4): 629–638. [何菁, 周福才, 苏宏华, 赵斌, 邵益栋, 杨爱民, 张心宁, 衡森, 张海波, 夏秋霞, 2017. 辣椒品种对烟粉虱的抗性研究. 应用昆虫学报, 54(4): 629–638.]
- Li JB, Fang LP, Lü ZZ, He YR, Zhang YJ, 2008. Relationship between the cotton resistance to the cotton aphid (*Aphis gossypii*) and the content of soluble sugars. *Plant Protection*, 34(2): 26–30. [李进步, 方丽平, 吕昭智, 何余容, 张永军, 2008. 棉花抗蚜性与可溶性糖含量的关系. 植物保护, 34(2): 26–30.]
- Li QY, Xu XJ, Gu HL, Gao HY, Zhu YY, Dong CX, Shen QR, 2010. Effects of applying different nitrogen form on cherry tomato nitrogen metabolism during fruit development. *Journal of Applied Ecology*, 21(9): 2335–2341.
- Li TT, Jiang WZ, Gu TT, Liu YY, Xu JP, Liu GJ, Cao CX, 2016. Relationship between aphid-resistance and leaf nutrient content of cucumber. *Shandong Agricultural Sciences*, 48(10): 44–47, 50. [李田田, 姜文芝, 谷婷婷, 刘永月, 许建鹏, 刘桂军, 曹辰兴, 2016. 黄瓜叶片营养物质与抗蚜性的关系研究. 山东农业科学, 48(10): 44–47, 50.]
- Liang HY, Jin YL, Zhang HY, Liu R, Sun YJ, Guo SM, Zeng YT, Wang LY, 2020. Effects of *Aphis craccivora* Koch infestation on the nutrient contents and protective enzyme activities in mung bean resistant and susceptible varieties. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 49(8): 72–77. [梁洪宇, 金永玲, 张海燕, 刘瑞, 孙宇佳, 郭思敏, 曾颖婷, 王丽艳, 2020. 豆蚜胁迫对绿豆抗、感品种营养物质和保护酶的影响. 河南农业科学, 49(8): 72–77.]
- Liang T, Zhao JK, Li HM, Wang Y, Cao ZH, Zhang WS, Wang XZ, Guo CY, Shi XJ, Chen XP, 2024. Analysis on driving factors, reduction potential, and environmental effect of inorganic fertilizer input in Chongqing. *Environmental Science*, 45(1): 364–375. [梁涛, 赵敬坤, 李红梅, 王妍, 曹中华, 张务帅, 王孝忠, 郭超仪, 石孝均, 陈新平, 2024. 重庆化肥投入驱动因素、减量潜力及环境效应分析. 环境科学, 45(1): 364–375.]
- Lin YB, Lin XH, Ding CH, Xia M, Xue RR, Sun ZX, Chen DQ, Zhu-Salzman K, Zeng RS, Song YY, 2022. Priming of rice defense against the sap-sucking insect pest brown planthopper by silicon. *Journal of Pest Science*, 95(3): 1371–1385.
- Ling S, Zhang H, Zhang R, 2011. Effect of fenvalerate on the reproduction and fitness costs of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, and its resistance mechanism. *Pesticide*

- Biochemistry and Physiology*, 101(3): 148–153.
- Liu JX, Zhang R, Zhu MM, Zhao ZH, 2024. Nitrogen addition regulates cascade effects of food webs on grassland insects. *Journal of Plant Protection*, 51(1): 12–19. [刘婧茜, 张蓉, 朱蒙蒙, 赵紫华, 2024. 氮添加调控陆地昆虫食物网的级联效应. 植物保护学报, 51(1): 12–19.]
- Lu WC, Liao DX, Wei P, Ma LJ, Zhang H, Niu Y, 2021. Biochemical mechanism of rice nitrogen promoting the resistance development of *Nilaparvata lugens* (Stål) to buprofezin. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(3): 837–842.
- Niu JB, 2016. The effect of nitrogen on rice resistance to the yellow stem borer and brown planthopper. Doctor dissertation. Guangzhou: South China Agricultural University. [钮金波, 2016. 氮素对水稻二化螟及褐飞虱抗性的影响. 博士学位论文. 广州: 华南农业大学.]
- Qin NN, 2019. Mechanism of low-nitrogen-enhanced resistance to *Chilo suppressalis* in rice. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [秦宁宁, 2019. 低氮增强水稻抗二化螟的机制研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Schuman MC, Baldwin IT, 2016. The layers of plant responses to insect herbivores. *Annual Review of Entomology*, 61: 373–394.
- Sharma N, Allardye BJ, Rajkhowa R, Agrawal R, 2023. Controlled release fertilizer delivery system derived from rice straw cellulose nanofibres: A circular economy based solution for sustainable development. *Bioengineered*, 14(1): 2242124.
- Wang Y, Zhang YL, Su JW, Li H, Wang YL, Miao YH, Tan JF, Han YL, 2014. Potassium application for increased jasmonic acid content and defense enzyme activities of wheat leaves infested by aphids. *Acta Ecologica Sinica*, 34(10): 2539–2547. [王伟, 张月玲, 苏建伟, 李慧, 王宜伦, 苗玉红, 谭金芳, 韩燕来, 2014. 施钾提高蚜害诱导的小麦茉莉酸含量和叶片相关防御酶活性. 生态学报, 34(10): 2539–2547.]
- Wei XL, Lu BY, Huang FG, Li FH, Liu F, Qiu YF, 2021. Changes in endogenous hormones in rice seedlings infested by white-backed planthoppers. *Chinese Journal of Rice Science*, 35(2): 200–206. [韦雪露, 卢柏亦, 黄福钢, 李发活, 刘芳, 邱永福, 2021. 白背飞虱取食后水稻幼苗内源激素变化研究. 中国水稻科学, 35(2): 200–206.]
- Wu M, Guo BY, Chen QH, Ren LY, 2018. The relationship between nutrient components of melon crops and anti-*Thrips palmi* characteristics. *Journal of Southern Agriculture*, 49(9): 1776–1781. [吴密, 郭炳垚, 陈泉亨, 任立云, 2018. 瓜类作物营养成分与瓜类抗棕蓟马特性的相关性分析. 南方农业学报, 49(9): 1776–1781.]
- Xu SH, Li LN, Bai X, Guo ML, Ren Q, 2019. Effect of potassium application and aphid feeding-induced salicylic acid on insect resistance in potato. *Acta Entomologica Sinica*, 62(3): 343–350. [徐松鹤, 李丽娜, 白雪, 郭美兰, 任琴, 2019. 施钾与蚜虫取食诱导的水杨酸对马铃薯抗虫性的影响. 昆虫学报, 62(3): 343–350.]
- Yang L, 2017. Mechanisms for enhanced resistance to the brown planthopper with silicon amendment to rice. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [杨浪, 2017. 施硅增强水稻对褐飞虱抗性的机制. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Yao CC, Du LX, Li YH, 2021. Plant-to-plant communications mediated by herbivore-induced plant volatiles and the mechanisms. *Plant Protection*, 47(6): 1–10. [姚诚诚, 杜立啸, 李云河, 2021. 虫害诱导植物信息化合物介导的植物间交流及机制. 植物保护, 47(6): 1–10.]
- Ye M, Song YY, Long J, Wang RL, Baerson SR, Pan ZQ, Zhu-Salzman K, Xie JF, Cai KZ, Luo SM, Zeng RS, 2013. Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(38): E3631–E3639.
- Yu XP, He YC, Li WD, Zhao C, Zhao Z, Zhang PJ, 2017. A study on the role of salicylic acid signaling pathways in mediating whitefly-induced indirect plant defense. *Journal of China University of Metrology*, 28(1): 1–6, 34. [俞晓平, 何瑜晨, 郇卫弟, 赵婵, 赵昭, 张蓬军, 2017. 水杨酸信号路径在调控入侵生物烟粉虱诱导植物间接防御中的作用. 中国计量大学学报, 28(1): 1–6, 34.]
- Zhang J, Duan ZR, Liu CQ, Peng YC, Zhang WN, Xiao HJ, 2023. Research advances on the mutual defense between host plants and piercing-sucking insects. *Acta Entomologica Sinica*, 66(4): 575–590. [张晶, 段至柔, 刘常权, 彭英传, 张万娜, 肖海军, 2023. 寄主植物与刺吸式昆虫互作防御的研究进展. 昆虫学报, 66(4): 575–590.]
- Zhang XL, Zhang S, Luo JY, Zhang GY, Cui JJ, 2018. Changes of enzyme activity in the interaction of different cotton varieties and cotton bollworm. *China Cotton*, 45(5): 4–8, 12. [张肖丽, 张帅, 雒珺瑜, 张桂寅, 崔金杰, 2018. 不同品种棉花与棉铃虫互作过程中的酶活力变化. 中国棉花, 45(5): 4–8, 12.]
- Zhao XQ, Wang WS, Xie ZY, Gao YM, Wang CC, Rashid MM, Islam MR, Fu BY, Li ZK, 2018. Comparative analysis of metabolite changes in two contrasting rice genotypes in response to low-nitrogen stress. *The Crop Journal*, 6(5): 464–474.
- Zhu CY, Li Z, Yi XC, Liu YY, Yao Y, Chen B, Xiao GL, 2024. Defense response of potato to *Phthorimaea operculella* feeding. *Plant Protection*, 50(4): 221–229. [祝春月, 李智, 矣晓翠, 刘一依, 姚遥, 陈斌, 肖关丽, 2024. 马铃薯块茎蛾取食诱导的马铃薯防御反应. 植物保护, 50(4): 221–229.]
- Züst T, Agrawal AA, 2016. Mechanisms and evolution of plant resistance to aphids. *Nature Plants*, 2: 15206.