

Theories and Practices
of Diseases Control and Yield Increasing
Through Crops Intercropping

间作控病增产的
根际生态学
原理与应用



董艳 汤利 郑毅 董坤 / 著



科学出版社

间作控病增产的根际 生态学原理与应用

董艳 汤利 郑毅 董坤 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

间套作是我国传统农业的精髓,合理的间套作具有充分利用资源和持续控制病害的优势,在高产高效的现代集约化农业和低投入的有机农业生产中发挥着重要作用。本书是研究间作控制作物土传病害理论与实践的专著。本书以豆科作物(蚕豆)土传枯萎病为例,以豆科作物(蚕豆)和禾本科作物(小麦)间作控制蚕豆枯萎病为主线,从连作土传病害发生的成因、间作系统根-土互作抑制病害发生的机理进行较为系统的阐述。

本书可供从事农业生态、耕作栽培、生物防治、土壤与植物营养等相关专业的研究者及技术人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

间作控病增产的根际生态学原理与应用 / 董艳 等著. — 北京: 科学出版社, 2018.3

ISBN 978-7-03-054588-6

I. ①间… II. ①董… III. ①作物-间作-病虫害防治 IV. ①S435

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 234853 号

责任编辑: 张 展 孟 锐 / 责任校对: 王 翔

责任印制: 罗 科 / 封面设计: 墨创文化

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

成都锦瑞印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018年3月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2018年3月第一次印刷 印张: 13.25

字数: 268千字

定价: 89.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

中国耕地面积逐年减少，耕种条件严重受限，不得不采用连作方式，现代农业中大面积单一作物连作种植及化肥的大量施用，造成农田生态系统日趋简单和脆弱，作物病虫害频繁发生，病害流行周期越来越短，连作障碍严重，土壤肥力逐年下降。连作障碍导致当季作物损失巨大，严重的几乎绝产，每年造成的经济损失可达数百亿元。单一作物连作使作物对农药的依赖程度不断提高，对农产品安全构成极大的威胁，同时还导致不可再生资源的耗竭和环境风险加剧。

间套作是我国传统农业的精髓之一，不仅能高效利用土地和增加单位面积粮食产量，而且能提高光、热、水分和养分等资源的利用效率，达到减少化肥用量的目的。禾本科与豆科作物间套作体系不仅具有一般间套作体系增加作物产量、资源高效利用和控制病虫害的特点，更重要的是还能充分发挥豆科作物的生物固氮潜力，减少化肥用量，是可持续农业发展的一个重要方向。生物多样性是植物病害流行的天然屏障，而作物合理间套作是增加农业生物多样性的有效手段，因而间套作具有持续控制病害的优势，尤其是将具有抑菌化感作用的非寄主作物和寄主作物间作，可充分发挥植物天然的化学调控机制，对有害微生物进行控制，并打破寄主作物根分泌物对病原菌的趋化诱导，减轻病害发生，从而减少化学农药的使用，提高作物产量与品质，保障粮食安全，最终实现农业的可持续发展。

《间作控病增产的根际生态学原理与应用》是基于国家自然科学基金、农业部行业专项课题、973 计划子课题、云南省自然科学基金等项目的研究成果。作者根据多年的研究，系统总结了单一作物连作条件下化感自毒物质来源及其影响根际微生态环境(土壤养分、根际微生物区系、多样性、群落结构、土壤酶活性和根系分泌物)的研究进展；进一步探讨了连作障碍各因素的相互关系，最终明确自毒物质促进土传病害发生的机理。本书以小麦和蚕豆间作体系为对象、蚕豆土传枯萎病为实例，系统总结了小麦与蚕豆间作系统中根际微生物数量、区系、多样性和群落结构、根系分泌物的变化与蚕豆枯萎病的关系，从间作系统根-土互作角度阐明间作缓解连作障碍的机制。同时，本书还对影响间作缓解连作障碍的氮素调控和 AM 真菌接种效果做了进一步分析。当然，利用间套作缓解作物连作障碍的机制极为复杂，其研究涉及土壤学、植物病理学、作物栽培学、生态学、微生物学、植物营养学等学科，本研究小组把近十年的研究成果撰写成书，希望能够起到抛砖引玉的作用，使更多感兴趣的同行和我们一起进一步深入开展该领

域的研究工作。

鉴于我们的能力、水平有限,知识结构存在差异,研究工作中还有许多不完善之处,敬请各位专家、同行指教。由于本书编著的时间仓促,书中疏漏之处,恳请读者提出宝贵意见。

在本书即将出版之际,我们非常感谢各位导师和前辈的悉心指导和支持,也非常感谢硕士研究生们不畏辛劳开展的大量田间试验!

感谢国家自然科学基金(项目编号:31560586、31360507、31460551、31210103906、31060277)和云南省自然科学基金(项目编号:2015FA022、2009CD059)的资助。

目 录

第1章 单一作物连作种植与连作障碍	1
1.1 作物连作种植的危害	1
1.1.1 单一作物连作种植与作物生长	1
1.1.2 单一作物连作种植与作物病害发生	2
1.2 衡量土壤健康的参数	3
1.2.1 非生物参数	3
1.2.2 生物参数	10
1.3 作物连作障碍的成因	11
1.3.1 土壤方面	11
1.3.2 土传病害频繁发生	17
1.3.3 作物生理抗性下降	18
参考文献	19
第2章 连作障碍中化感自毒效应	26
2.1 连作自毒物质产生途径	26
2.1.1 挥发和淋溶	26
2.1.2 根系分泌	27
2.1.3 植物残体腐解	27
2.2 自毒物质的种类	27
2.3 化感自毒物质在作物连作障碍中的作用	29
2.3.1 自毒物质对种子萌发和幼苗生长的抑制效应	29
2.3.2 自毒物质对土传病害发生的促进效应	30
2.4 化感自毒物质促进土传病害发生的机理	31
2.4.1 自毒物质对病原菌生长的刺激效应	31
2.4.2 自毒物质改变根际微生物活性和多样性	33
2.4.3 自毒物质胁迫下根际微生物多样性变化与病害发生的关系	38
参考文献	39
第3章 间套作控制作物病害的基本原理	43
3.1 间套作与作物病害控制	44
3.1.1 间套作控制气传病害实例	44

3.1.2 间套作控制土传病害实例	45
3.2 间套作控制作物病害的可能机理	46
3.2.1 间套作对寄主作物抗病性的影响	47
3.2.2 间套作系统地下部根-土互作与病害控制	49
3.2.3 间套作系统生态环境变化与病害控制	57
3.2.4 间作系统根系构型变化和根系互作与病害控制	59
3.3 间套作控制病害效果的定量评价——整合分析	59
3.3.1 整合分析方法原理	59
3.3.2 整合分析在间套作病害控制中的应用	60
参考文献	65
第4章 间作调控根际微生物控制土传病害	72
4.1 间作调控根际微生物多样性与病害控制	72
4.1.1 间作对根际微生物活性的影响	73
4.1.2 间作对根际微生物多样性的影响	77
4.1.3 间作对根际微生物群落结构的影响	77
4.1.4 间作系统根际微生物多样性变化与病害控制的关系	79
4.2 间作寄主作物抗病性差异调控根际真菌多样性与病害控制	82
4.2.1 小麦与不同品种蚕豆间作对蚕豆生长的影响	82
4.2.2 小麦与不同品种蚕豆间作对蚕豆枯萎病发生的影响	83
4.2.3 小麦与不同品种蚕豆间作对蚕豆枯萎病病原菌数量的影响	84
4.2.4 小麦与不同品种蚕豆间作对蚕豆根际真菌代谢功能多样性 的影响	84
4.2.5 小麦与不同品种蚕豆间作系统根际真菌多样性变化与病害控制	86
4.2.6 小麦与不同品种蚕豆间作对根际土壤酶活性的影响	88
4.2.7 间作系统根际土壤酶活性变化与病害控制的关系	90
4.3 间作寄主作物品种差异(不同品种小麦与蚕豆间作)控制病害的 微生物效应	91
4.3.1 不同品种小麦与蚕豆间作对蚕豆生长、枯萎病发生和尖孢镰刀 菌数量的影响	92
4.3.2 不同品种小麦与蚕豆间作对根际微生物碳源利用强度的影响	93
4.3.3 不同品种小麦与蚕豆间作对根际微生物生理碳代谢指纹图谱 的影响	93
4.3.4 不同品种小麦与蚕豆间作对蚕豆根际土壤微生物 Shannon 多样性 指数的影响	95
4.3.5 不同品种小麦与蚕豆间作对根际微生物群落结构的影响	95

4.3.6 不同品种小麦与蚕豆间作系统根际微生物变化与病害控制 的关系	97
参考文献	99
第5章 间作系统养分管理与病害控制	103
5.1 氮养分管理对作物抗病性的影响	103
5.2 氮养分管理对根际微生物的影响及其与病害控制	104
5.2.1 氮肥管理对土传病害的控制效果	105
5.2.2 氮肥管理对尖孢镰刀菌数量的影响	106
5.2.3 氮肥管理对根际微生物数量的影响	107
5.2.4 氮肥管理对根际微生物代谢功能多样性的影响	107
5.2.5 氮肥管理对根际微生物多样性的影响及其与病害控制的关系	112
5.3 间作系统氮养分管理控制病害的微生物效应	114
5.3.1 间作系统氮养分管理对病害发生的影响	114
5.3.2 间作系统氮养分管理对根际微生物区系的影响	115
5.3.3 间作系统氮养分管理对根际微生物多样性的影响	118
5.3.4 间作系统氮养分管理对根际微生物的影响及其与病害发生 的关系	118
参考文献	121
第6章 间作调控根系分泌物控制土传病害	125
6.1 作物根系分泌物组分差异与土传病害抗性	126
6.1.1 不同品种蚕豆枯萎病发生情况	126
6.1.2 不同品种蚕豆根系分泌物中游离氨基酸总量差异	126
6.1.3 不同品种蚕豆根系分泌物中氨基酸组分差异	127
6.1.4 根系分泌物中氨基酸含量与蚕豆枯萎病病情指数的关系	128
6.1.5 不同品种蚕豆根系分泌氨基酸差异与抗病性	129
6.2 间作系统非寄主作物根系分泌物的差异与病害控制	131
6.2.1 不同品种小麦根系分泌物中可溶性总糖含量和游离氨基酸 总量的差异	131
6.2.2 不同品种小麦根系分泌物中氨基酸的种类及含量差异	132
6.2.3 不同品种小麦根系分泌物中有机酸的种类及含量差异	132
6.3 间作对根系分泌物的影响及其与病害控制	133
6.3.1 不同品种小麦与蚕豆间作对根系分泌物的影响	134
6.3.2 不同品种小麦与蚕豆间作系统根系分泌物变化与蚕豆 枯萎病控制	134
参考文献	135

第 7 章 间作系统接种菌根真菌(AM 真菌)与病害控制 137

7.1 接种 AM 真菌与病害控制 137

7.1.1 接种 AM 真菌对蚕豆生长的影响 137

7.1.2 接种 AM 真菌对蚕豆枯萎病发生的影响 138

7.1.3 接种 AM 真菌条件下的蚕豆根系菌根侵染率 138

7.1.4 接种 AM 真菌对蚕豆根际尖孢镰刀菌数量的影响 139

7.1.5 接种 AM 真菌对蚕豆根际微生物代谢功能多样性的影响 139

7.1.6 接种 AM 真菌条件下根际微生物多样性变化与病害控制
的关系 143

7.2 间作系统接种 AM 真菌与病害控制 145

7.2.1 间作系统接种 AM 真菌对蚕豆枯萎病发生的影响 146

7.2.2 间作系统接种 AM 真菌对蚕豆根际尖孢镰刀菌数量的影响 147

7.2.3 间作系统接种 AM 真菌对蚕豆根际微生物代谢功能多样性
的影响 147

7.2.4 间作系统接种 AM 真菌条件下根际微生物多样性变化与
病害控制 150

参考文献 152

第 8 章 间作缓解连作自毒效应减轻土传病害 154

8.1 间作对根际酚酸含量的影响及其与病害控制 154

8.1.1 间作系统蚕豆枯萎病发生情况 154

8.1.2 间作系统根际尖孢镰刀菌数量的变化 154

8.1.3 间作系统根际酚酸含量的变化 155

8.1.4 间作系统根际酚酸变化与枯萎病发生的关系 157

8.2 自毒物质肉桂酸胁迫下间作对病害发生的影响 157

8.2.1 肉桂酸胁迫下间作对蚕豆生长的影响 157

8.2.2 肉桂酸胁迫下间作对蚕豆枯萎病发生和尖孢镰刀菌数量的影响 158

8.2.3 肉桂酸胁迫下间作对蚕豆根际微生物代谢功能多样性的影响 159

8.2.4 肉桂酸胁迫下间作系统根际微生物多样性变化与病害控制
的关系 163

8.3 自毒物质对羟基苯甲酸胁迫下间作对病害发生的影响 165

8.3.1 对羟基苯甲酸胁迫下间作对蚕豆生长的影响 165

8.3.2 对羟基苯甲酸胁迫下间作对蚕豆枯萎病发生的影响 166

8.3.3 对羟基苯甲酸胁迫下间作对根际尖孢镰刀菌数量的影响 167

参考文献 168

第 9 章 间作减轻病害发生的生理机制 170

9.1 间作影响寄主作物生理活性与病害控制 170

9.1.1	小麦与蚕豆间作对蚕豆根系抗氧化酶活性和膜质过氧化的影响	170
9.1.2	小麦与蚕豆间作系统蚕豆根系生理活性变化与病害控制的关系	171
9.2	自毒物质苯甲酸胁迫下间作影响病害发生的生理机制	172
9.2.1	苯甲酸胁迫下间作对蚕豆幼苗生长的影响	172
9.2.2	苯甲酸胁迫下间作对蚕豆枯萎病发生的影响	173
9.2.3	苯甲酸胁迫下间作蚕豆 POD 活性的变化	175
9.2.4	苯甲酸胁迫下间作蚕豆 CAT 活性的变化	175
9.2.5	苯甲酸胁迫下间作蚕豆 MDA 含量的变化	176
9.2.6	苯甲酸胁迫下间作蚕豆幼苗根系病程相关蛋白的变化	176
9.2.7	苯甲酸胁迫下间作蚕豆生理抗性变化与病害控制的关系	178
9.3	自毒物质对肉桂酸胁迫下间作影响病害发生的生理机制	180
9.3.1	肉桂酸胁迫下间作蚕豆 POD 和 CAT 活性的变化	180
9.3.2	肉桂酸胁迫下间作蚕豆膜质过氧化的变化	180
9.3.3	肉桂酸胁迫下间作作物生理抗性变化与病害控制的关系	181
9.4	自毒物质对羟基苯甲酸胁迫下间作影响病害发生的生理机制	182
9.4.1	对羟基苯甲酸胁迫下间作蚕豆 POD 活性的变化	182
9.4.2	对羟基苯甲酸胁迫下间作蚕豆 CAT 活性的变化	182
9.4.3	对羟基苯甲酸胁迫下间作蚕豆膜质过氧化的变化	183
	参考文献	184
第 10 章	间作控病与产量优势形成	186
10.1	间作系统氮养分管理与产量优势形成	186
10.1.1	间作系统氮养分管理对小麦产量的影响	186
10.1.2	间作系统氮养分管理对蚕豆产量的影响	190
10.1.3	间作系统氮养分管理对土地当量比的影响	192
10.1.4	间作系统氮养分管理与产量优势形成	193
10.2	间作控病在产量优势中的贡献评估	194
10.2.1	间作控病在产量优势中的贡献评估重要性	194
10.2.2	间作控病在产量优势中的贡献评估方法	195
10.3	病害单一危害与作物产量损失	196
10.4	病害复合危害与作物产量损失	196
	参考文献	197

第1章 单一作物连作种植与连作障碍

经济和技术的飞速发展,使高产品种单一连作种植在我国非常普遍,商品化生产加剧了作物连作现象的发生(蔡祖聪等,2016)。作物连作以高投入和高产出为特点,且对农药的依赖程度较高,随之而来的连作障碍问题日益突出,其中以土传病害发生和作物生长受抑为主要表现,连作障碍已成为阻碍农业可持续发展的重大问题之一(蔡祖聪等,2015)。从发病面积和相对比例上看,目前我国是世界上作物土传病害发生率最高和最严重的国家,我国农药使用量持续增加与土传病害的频繁发生密切相关。实现农药使用量零增长,甚至负增长目标,首先必须控制防控作物土传病害的农药使用量(蔡祖聪等,2016)。因此,探究作物连作障碍的成因及寻求克服或缓解措施已成为急待解决的问题(Ratnadass et al., 2012; Louwsa et al., 2010)。作物连作现象在时间和空间上有很大的跨度,一方面,早在公元前300年就出现了连作现象,随之而来的连作障碍也不可避免;另一方面,连作在世界各地普遍存在,在我国、日本和印度等地均有较大面积的分布(叶素芬,2004)。许多大田作物、经济作物、园艺植物(包括瓜果类蔬菜和观赏花卉)和中草药等都存在不同程度的连作障碍问题,尤其以中草药和蔬菜作物发生连作障碍较为普遍且严重(张晓玲等,2007)。连作障碍是长期以来困扰农业生产的复杂问题,作物连作障碍形成机理与防治一直是国内外学者研究的热点。多年来,国内外许多学者分别从土壤物理、化学、生物学和化感作用等方面对连作障碍的机理进行研究,并取得了一些成果。

1.1 作物连作种植的危害

1.1.1 单一作物连作种植与作物生长

连作种植不同程度地影响作物的植株形态、叶片的光合生理特性和活性氧代谢。作物株高降低、叶面积减小、叶绿素含量降低和光合速率下降等是作物对连作的负反馈。通常,这种效应与作物连作年限相关,连作年限的增加将加剧上述危害,如三七连作两年后,种子的发芽率和发芽指数最低,且显著低于对照(张子龙等,2010)。随连作年限延长,辣椒地上部干鲜重显著下降,株高、茎粗均呈下

降趋势,且连作 8 年后差异达到显著水平(郭红伟, 2011)。作物连作不仅抑制地上部的发育,而且阻碍作物地下部的生长。根系作为作物水分及土壤营养元素的吸收器官,也影响着氨基酸和激素等重要代谢物质的合成,作物根系能够对外界胁迫做出反应并反馈给地上部,直接影响作物的生长、营养状况及产量水平。长时间连作条件下,马铃薯植株根系活力和总吸收面积显著下降,使根系对养分及水分吸收能力减弱,减少了代谢物质的合成,进而影响块茎膨大和干物质填充,这共同影响了块茎产量的形成和地上部植株的正常生长发育(沈宝云等, 2013)。连作土壤中的根皮苷、间苯三酚、根皮素、对羟基苯甲酸和肉桂酸均抑制了平邑甜茶幼苗的生长,且对根系的影响程度高于地上部分,表现为根系中保护酶活性降低;根冠比降低;增加了过氧化氢(H_2O_2)、超氧阴离子自由基(O_2^-)以及丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量;线粒体膜通透性转换孔(mitochondrial permeability transition pore, MPTP)开放程度增大,线粒体膜电位降低,细胞色素 Cyt c/a 下降(王艳芳等, 2015)。

1.1.2 单一作物连作种植与作物病害发生

现代单一作物种植模式下,作物生长期病原微生物的生长和繁殖速率远高于传统种植模式。随寄主作物连作年限的增加,病原微生物数量终将超过发病临界值,导致土传病害发生。同一作物连续种植时,因无病原微生物数量的自然衰减过程,在更短的种植时间内,土传病原微生物的数量即可达到使作物致病的临界水平(蔡祖聪等, 2016)。当归、丹参、黄瓜、茄子、蚕豆、花生、小麦、番茄、西瓜、烟草等多种作物和中药材连作种植均可导致土传病害严重发生,致使作物产量下降、品质变劣。西洋参和人参连作后,土传病害——锈腐病、疫霉病和根腐病显著高于正茬(于妍华, 2011)。兰州百合长期连作后,由尖孢镰刀菌引起的兰州百合枯萎病严重发生,是导致兰州百合土传病害高发的重要因素(Wu Z J et al., 2015)。茄子黄萎病、枯萎病和青枯病等土传病害随连作年限增加逐年加重(郝晶等, 2009)。我们前期对蚕豆连作障碍的研究结果也证实,随连作年限增加,蚕豆枯萎病发病率越来越高。同种作物在不同生育时期往往也表现为不同的病害频发,花生连作条件下,根腐病在苗期多发,且发病率随连作年限成倍增加;花果期多叶斑病,病株率近 100%;随连作年限的延长,结荚成熟期的青枯病、白绢病也从无到有(孙权等, 2010)。土传病害严重发生是连作种植最直接、最明显的障碍因子。很多研究表明,对连作土壤进行土壤灭菌是减轻再植病害的有效手段,说明连作条件下,土壤中病原物激增是引起再植病害的重要因素之一(张树生等, 2007)。

1.2 衡量土壤健康的参数

传统作物管理中,过度使用化学农药导致严重的环境和健康问题,包括生物多样性的锐减和人类疾病增多。在过去的50年里,施用于土壤和植物上的各种化学杀菌剂持续增加。1950~2000年,全球化肥消费总量增加了10倍,每年化学杀菌剂使用量为30亿升,价值300亿美元。大量证据表明,生长在富含氮、磷、钾的肥沃土壤中的植物易发生病虫害。对土壤进行管理并利用土壤环境条件进行病害综合治理,可为农业可持续发展和环境保护做出重大贡献。增加土壤有机质含量,从而可增加土壤中微生物的活性,并通过增加微生物对营养物质的竞争,使微生物抑制病原菌的能力增强。农业生产中,应了解土壤环境因素对植物病害发生的影响,寻求最佳作物管理策略以预防、避免和控制病害。

植物病害在农业生产中可造成的经济损失。事实证明,尽管在作物生产中广泛使用化学杀菌剂,但病虫害造成的损失是显著的。由杂草造成的作物损失占到全球粮食损失的10%,而化学杀菌剂在全球的销量约为每年300亿美元(Marshall et al., 2003)。当易感寄主和致病菌处于有利于病原菌生长的环境中时,就会发生植物病害(Sullivan, 2001)。如果寄主、病原物和环境三个条件中任何一个未得到满足,就不会发生病害。许多病害管理措施如使用杀菌剂和熏蒸剂均是在病害症状明显时才被用来控制病原菌,这往往因太晚而没有效果。一个更可靠的方法是在感染发生前进行管理,这将不利于病原菌生长而有利于植物生长。

在所有的生产系统中,土壤是作物生长的基本介质。任何系统的正常运行在很大程度上取决于土壤特性,如养分供应和影响根系生长的土壤结构。然而,植物生长的土壤条件可影响植物病害的发生及严重程度。土壤对病害的抑制效果与土壤物理条件、肥力水平、土壤生物多样性和种群结构有关,也与土壤管理制度密切相关(Sullivan, 2001)。土壤环境通过间接影响杂草生长、病害,直接影响供水和养分,从而影响作物的生长发育。

1.2.1 非生物参数

病原菌在植株上定殖需要寄主组织提供足够的有效性养分(Snoeijs et al., 2000)。过量施肥会导致植物叶片和其他组织徒长而增加植物的感病性(Davies et al., 1997)。许多研究者发现,土壤肥力对不同作物和病原菌影响不同,因而对作物病害发展的作用也有差异。Portela等(1998)发现生长于肥力低、通气性差及土

壤紧实而限制根系扩展的土壤中的板栗 (*Castanea dentata*) 感染黑水病 (*Phytophthora cinnamomi*) 较难恢复。Maynard 等(1961)发现胡萝卜陷斑与胡萝卜根系及叶柄钙含量低有关系。土壤钾含量过高会导致钾素营养在胡萝卜植株体内累积而影响钙的吸收, 进而加剧胡萝卜陷斑的发展(Hiltunen et al., 2002)。

1.2.1.1 氮养分

大多数研究表明, 氮素是与植物病害密切相关的营养元素。氮营养过高会使作物徒长, 营养生长期延长, 成熟期延后, 增加植株的感病机会。氮营养不足则会导致植株生长稀疏且缓慢, 同样容易发病(Agrios, 1997)。区分供氮水平对寄主-病原菌的直接或间接影响比较困难, 因为不同供氮水平对病原菌的影响很难与供氮水平对作物生长、作物生理及作物微气候效应区分开来(Sasseville et al., 1979)。作物生长和发病情况对高氮水平的响应在多种作物和病原菌上已被证实并报道(Marti et al., 1991; Sasseville et al., 1979; Smiley et al., 1973)。土壤氮素水平对不同农作物病害发展的影响如表 1-1 所示。

表 1-1 氮、磷、钾水平的变化对作物病害发展的影响

寄主	病原菌	变化		参考文献
		养分水平	病害	
氮	梨 梨火疫病菌	+	+	Agrios (1997)
	小麦 禾柄锈菌	+	+	Agrios (1997)
	白粉菌	+	+	Agrios (1997)
	立枯丝核菌	+	+	Colbach 等(1996)
	禾顶囊壳	-	+	
	水稻 立枯丝核菌	+	+	Cu 等(1996)
	甜菜 齐整小核菌	-	+	Agrios (1997)
	马铃薯 茄链格孢	-	+	Rosen 等 (2001)
	番茄 尖孢镰刀菌	-	+	Agrios (1997)
磷	小麦 壳针孢菌	+	+	Agrios (1997)
	大麦 禾顶囊壳	+	-	Agrios (1997)
	马铃薯 链霉菌	+	-	Agrios (1997)
	棉花 尖孢镰刀菌	+	+	Jones 等(1989)
	菠菜 黄瓜花叶病毒	+	+	Agrios (1997)
	菜花 立枯丝核菌	+	-	Chauhan 等(2000a, 2000b)
	亚麻籽 尖孢镰刀菌	+	+	Singh (1999)
	豇豆 菜豆炭疽病菌	-	+	Adebitan (1996)

续表

寄主	病原菌	变化		参考文献
		养分水平	病害	
钾				
小麦	小麦叶锈菌	+	-	Sweeney 等(2000)
	禾柄锈菌	+	-	Agrios (1997)
大豆	大豆疫霉菌	+	+	Pacumbaba 等(1997)
	大豆花叶病毒病	+	+	Pacumbaba 等(1997)
水稻	稻瘟病菌	+	+	Agrios (1997)
	南方根结线虫	+	+	Agrios (1997)
洋葱	霜霉病	+	-	Develash 等 (1997)
棉花	棉花黄萎病菌	-	+	Mucharromah 等(1991)
马铃薯	茄链格孢	+	-	Agrios (1997)

注：“+”代表增加，“-”代表减少。

在非农作物上也观察到相似的研究结果，如 Ghorbani 等(2002)的研究表明，由壳二孢属 (*Ascochyta caulina*) 病菌引起的藜草病害发展随植株组织氮含量的增加而加剧，因而减少了藜草的干重。氮营养除对作物株型和微气候(湿度)产生影响外，还影响病原菌孢子的萌发，供氮水平增加可能会影响表皮的特性、细胞壁结构和叶片代谢活性，进而加重作物发病情况(Snoeijers et al., 2000)。某些作物在受病原菌感染后，缺氮可能也是加重病害的原因之一。

除有效氮含量外，氮素形态如铵态氮或硝态氮也对作物病害发生具有不同影响。铵态氮可减轻由瘤梗孢根腐病菌 (*Phymatotrichum omnivorum*) 侵染棉花导致的根腐病严重程度，而硝态氮则增加了棉花植株的死亡率(Matocha et al., 1997)。硝态氮抑制了番茄枯萎病发生，而铵态氮则加剧了番茄枯萎病的发病严重程度(Woltz et al., 1973)。当增施铵态氮肥时，由镰刀菌 (*Fusarium spp.*)、根肿病菌 (*Plasmodiophora brassica*)、白绢病菌 (*Sclerotium rolfsii*)，棘壳孢属病菌 (*Pyrenochaeta lycopersici*) 侵染引起的病害严重程度增加(Agrios, 1997)。

氮肥形态也影响土壤 pH，作物根系通过与介质中 H⁺交换而吸附铵根离子 (NH₄⁺) 到根际周围，因而降低了土壤 pH，硝酸盐则往往提高根际土壤的酸性(Agrios, 1997)。当施用生理酸性的铵态氮肥时，高的土壤 pH 优势消失(Sullivan, 2001)。因此，施用铵态氮肥如硫酸铵会降低土壤 pH，进而促进喜酸性病害的发生；而硝态氮肥则加剧偏中性至碱性病害的发展。施用铵态和硝态氮肥对番茄枯萎病影响的试验表明，在 pH 高的土壤中施用硝酸盐可较好地控制番茄枯萎病(Woltz et al., 1973)。Huber 等(1974)认为，尽管病原菌与作物存在广泛的交互作用，通常是有效氮的形态对病害发生的严重程度或寄主作物产生影响，而非有效氮的含量。作物体内的氮主要形态为铵态氮、硝态氮和少量有机氮，铵态氮通常

能快速转化成氨基酸；而硝态氮则可保留在作物体内，它是致病菌的主要营养源 (Lampkin, 1999)。

1.2.1.2 磷养分

磷酸盐(PO_4)在植物细胞代谢中起着反应物和效应分子的核心作用，然而在多种生态系统中，磷酸盐是大量必需营养元素，但其较低的有效性通常限制作物的生长 (Abel et al., 2002)。土壤磷酸盐对病害的发展同样至关重要 (Sullivan, 2001)。亚磷酸盐(H_2PO_3)是磷酸 $[\text{HPO}(\text{OH})_2]$ 的碱金属盐，是农业杀菌剂或植物营养的优良磷源。已有文献报道，亚磷酸盐可有效控制由各种疫霉属病原真菌引起的作物病害 (McDonald et al., 2001)。许多研究报道了土壤有效磷含量与作物病害发展的关系 (表 1-1)。作物最佳养分水平因土壤和病害而异，有效磷的测定和管理及其与其他养分的平衡应该纳入控制作物病害的总体策略。

1.2.1.3 钾养分

钾肥同样与作物病害有关 (表 1-1)，如在黄瓜 (*Cucumis sativum*) 植株上喷施草酸钾、磷酸氢二钾 (K_2HPO_4) 或磷酸三钾 (K_3PO_4) 溶液 (20ml 或 50ml)，可诱导其对炭疽病菌 (*Collectrichum lagenarium*)、黄瓜黑星病菌 (*Cladosporium cucumerium*)、蔓枯病菌 (*Dydymella bryoniae*)、白粉病菌 (*Sphaerotheca fuliginea*)、角斑病 (*Pseudomonas lachrymans*)、欧文氏菌属 (*Erwinia tracheiphila*)、烟草坏死病毒和黄瓜花叶病毒产生诱导抗性 (Mucharromah et al., 1991)。施用钾肥可降低芥末黑斑病严重程度的原因是施钾增加了芥末植株体内抑制分生孢子萌发与产孢的酚类物质含量 (Sharma et al., 1994)。作物病害控制需要考虑植株体内钾营养的比例、形态及其与土壤中其他养分的平衡，不同作物的养分最佳平衡也需要确定。

1.2.1.4 其他中量与微量营养元素

对钙、镁、铁、锌和其他微量营养元素的研究表明，土壤中这些营养元素的含量水平与某些病害的感病性与抗病性有密切的关系。钙营养对控制小麦、甜菜、大豆、花生、豌豆、辣椒、菜豆、番茄和洋葱的猝倒病有显著影响 (Weltzien, 1989)。钙+镁/钾对多种作物病害有重要影响，如根结线虫对玉米、甜瓜、芥菜、油菜、豇豆、番茄的损伤程度与钙+镁/钾有关 (Bains et al., 1984)。4 种不同基因型水稻穗瘟病严重程度与水稻穗组织中养分浓度有关，穗组织中氮、磷和镁的含量与穗瘟病呈正相关关系，而钾和钙与穗瘟病呈负相关关系。改良水稻品种较低病害严重程度与其组织中高钾、锌和低氮、磷、镁有关 (Filippi et al., 1998)。Matocha 等 (1995) 及 Matocha 等 (1997) 指出，棉花缺铁 (或锌) 的黄化程度与棉花根腐病发病率 (*Phymatotrichum omnivorum*) 有关。对土壤样品的分析表明，至少对两种元素铁和镁 (或锌与镍) 的供应不足会增加病原菌的侵染。氯肥可有效控制小麦白粉病

(*Erysiphe graminis*) 和小麦叶锈病 (*Puccinia recondita*) (Engel et al., 1994)。Duffy 等 (1997) 的研究表明, 康氏木霉 (*Trichoderma koningii*) 对小麦全蚀病 (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) 的生物控制活性与土壤中铁、硝态氮、硼、铜、可溶性镁及黏粒百分比呈正相关关系, 而与土壤中 pH 和有效磷含量呈负相关关系。Lee 等 (1998) 报道了在缺硅土壤中添加硅可减轻水稻稻瘟病 (*Magnaporthe grisea*) 的严重程度。

1.2.1.5 土壤有机质

土壤有机质、土壤微生物和农药通过对植物和致病菌提供养分、有利或不利的的环境而影响植物病原菌的生长和发育 (Newman, 1985)。土壤有机质对病害的控制作用主要与增加微生物活性和病毒抗性、降低病原菌侵染或毒性有关。增加土壤有机质改善土壤理化性质而增强植株活力, 同时还因为增加了作物对酚类和其他化合物 (如具有抑菌作用和对病原菌有直接影响的水杨酸) 的吸收而增加其抗性 (Lampkin, 1999)。施用有机肥使土壤对病原菌具有较强的拮抗作用, 尤其是立枯丝核菌、镰刀菌和腐霉菌等真菌所导致的猝倒病 (Lampkin, 1999)。土壤中各种化学物质对土壤的拮抗潜力具有重要影响, 有机肥的分解释放二氧化碳, 在高浓度情况下对某些病原菌有害。大量研究表明, 向土壤中添加腐熟的有机物质, 如堆肥, 可增强作物的抗病能力。通常, 植株抗病能力与土壤总微生物活性水平有关 (Sullivan, 2001)。在多数情况下, 在土壤中掺入有机物质可替代控制作物病害的化学物质。如 Viana 等 (2000) 报道了腐熟的牛粪和甘蔗皮可有效控制菜豆猝倒病 (*Sclerotinia sclerotiorum*)。与对照处理相比, 每 3 年施用农家肥 $5\text{t}/\text{hm}^2$, 可减少 32% 的花生干腐病 (Harinath et al., 1996)。Ceuster 等 (1999) 报道了用树皮堆肥控制腐霉及疫霉根腐病的效果最好, 但也有研究报道施用有机肥加剧病害发展, 如 Chauhan 等 (2000a, 2000b) 发现, 增施农家肥 $25\sim 75\text{t}/\text{hm}^2$ 加剧了由立枯丝核菌感染导致的甘蓝茎腐病 (*Rhizoctonia solani*) 的发病严重程度。

施用堆肥可改善土壤微生物, 随土壤微生物活性增加, 微生物对土壤中碳源、养分及能源的利用能力增强而抑制了土传病原菌的生长 (Sullivan, 2001)。堆肥可为能与植物致病菌起竞争作用的拮抗菌、捕食寄生菌的生物和产生抗生素的有益微生物提供食物来源和庇护场所 (Sullivan, 2001)。堆肥对病害的抑制效果与堆肥的分解程度密切相关, 腐熟程度越高, 其控病效果越好。然而, 未完全腐熟的堆肥中的速效碳化合物可抑制腐霉菌和立枯丝核菌 (Nelson et al., 1994)。增加堆肥控病效果的方法是在使用堆肥前, 堆肥熟化 4 个月或更长时间, 或在种植和接种特定的生物防治剂前将堆肥施入农田土壤中数月 (Hoitink et al., 1997)。用于接种堆肥的有益微生物有木霉和黄杆菌菌株, 可抑制侵染马铃薯的立枯丝核菌。哈茨木霉的作用机理是通过产生抗真菌分泌物来抵抗包括立枯丝核菌在内的广谱性的土传病原真菌 (Sullivan, 2001)。