

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.01390

生物多样性控制作物病害研究进展

杨静, 施竹凤, 高东, 刘林, 朱有勇, 李成云

云南农业大学, 农业生物多样性与病虫害控制教育部重点实验室, 昆明 650201

摘要: 自然资源的合理利用和生态环境保护是人类实现可持续发展的基础, 生物多样性的研究和保护已成为世界各国普遍关注的重大问题。农作物病害是农业生产上重要的生物灾害, 是制约农业可持续发展的主要因素之一, 抗病品种大面积单一化种植导致了农业生物多样性水平严重降低, 因而农业生物多样性的过度丧失已成为可持续农业所面临的主要难题。利用生物多样性持续控制作物病害能减轻作物病害发生和作物产量损失, 达到保护作物多样性, 减少农药过量施用给农业生态环境造成破坏的最终目的, 而揭示生物多样性控制作物病害的机制能有效地指导生产上对不同作物进行合理布局和轮换, 建立作物不同组合的优化搭配和种植模式。文章从分子、生理和生态水平研究农业生物多样性控制作物病害的机制、以及影响作物多样性控制病害的因素、覆盖作物等几方面对生物多样性控制作物病害的研究进展进行概述, 同时对今后生物多样性控制作物病害机制还需加强的研究部分进行了展望。

关键词: 生物多样性; 作物; 病害; 生态环境; 抗病基因

Mechanism on biodiversity managing crop diseases

YANG Jing, SHI Zhu-Feng, GAO Dong, LIU Lin, ZHU You-Yong, LI Cheng-Yun

Key Laboratory of Agro-Biodiversity and Pest Management of Education Ministry of China, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

Abstract: Reasonable utilization of natural resource and protection of ecological environment is the foundation for implementing agricultural sustainable development. Biodiversity research and protection are becoming an important issue concerned commonly in the world. Crop disease is one of the important natural disasters for food production and safety, and is also one of the main reasons that confine sustainable development of agricultural production. Large-scale deployment of single highly resistant variety results in reduction of agro-biodiversity level. In this case, excessive loss of agro-biodiversity has become the main challenge in sustainable agriculture. Biodiversity can not only effectively alleviate disease incidence and loss of crop production, but also reduce pollution of agricultural ecological environment caused by excessive applica-

收稿日期: 2012-08-02; 修回日期: 2012-10-04

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(编号 2013CB127700), 科技部 973 项目(编号: 2011CB100406 和 2012CB722901), 农业部公益性行业专项子课题(编号: 200903035-07)和云南省自然科学基金重点项目(编号: 2009CC004)资助

作者简介: 杨静, 博士, 高级实验师, 研究方向: 农业生物多样性与病害控制。E-mail: yangjing310@yahoo.com.cn

施竹凤, 硕士研究生, 研究方向: 农业生物多样性与病害控制。E-mail: shizhfe@163.com

杨静和施竹凤同为第一作者。

通讯作者: 李成云, 学士, 教授, 研究方向: 农业生物多样性与病害控制。E-mail: li.chengyun@gamil.com

网络出版时间: 2012-10-17 09:54:22

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20121017.0954.002.html>

tion of pesticides and fertilizers to the agricultural ecological environment. Discovery of the mechanism of biodiversity to control crop diseases can reasonably guide the rational deployment and rotation of different crops and establish optimization combinations of different crops. This review summarizes recent advances of research on molecular, physiological, and ecological mechanisms of biodiversity managing crop diseases, and proposes some research that needs to be strengthened in the future.

Keywords: biodiversity; crop; disease; ecological environment; resistance gene

生物多样性对农业生态系统和生产力的影响不容忽视,无论是遗传多样性还是作物多样性,都在直接或间接增强农业生态系统功能和提高系统生产力方面具有很大的潜力。作物遗传多样性有效地控制了农田生态系统的病虫害,改善了土壤环境,利于碳固定以及防止农田水土流失。生物多样性与生态系统之间的关系一直以来备受关注,生态系统的功能多样性并不能单纯地以物种数量来衡量,而要以物种本身的功能衡量,因为功能多样性对生态系统短期的资源供给和生态系统长期的稳定具有非常重要的作用。Norberg等^[1]进一步提出,当把多样性与生态系统功能联系在一起时,以物种表型的变异衡量多样性比以物种丰富度更为合适。Reusch等^[2]研究表明,通过基因型互补的手段可增加农田生态系统的作物遗传多样性,继而有效抵御极端气候环境,增加物种匮乏地区的物种丰富度。作物遗传多样性还增强了农民适应市场需求和适应恶劣环境的能力,同时降低杀菌剂和杀虫剂的使用量^[3],保证低产优质传统品种的产量^[4]。农业生态系统生物多样性的丧失源于农业生产方式的不断集约化和栖息地丧失等负面地影响了传粉媒介,致使世界范围内的传粉媒介日渐减少^[5,6]。Richards^[7]通过一些实例说明了以果实或种子为收获目的的植物,其产量明显减少的原因归结为传粉媒介的减少。遗传多样性、作物多样性,混养和景观异质性,每个层面上的多样性只要参与作物的生长发育的调控,参与作物与作物、作物与环境、作物与微生物之间的互作,就都有可能找到在农业生产中利用的途径和方式。

要有效地利用农田生态系统多样性,提高系统稳定性,增加作物产量和提高品质,控制病虫害的发生和流行,就必须对多样性种植控制病害的机制进行系统深入地探索研究。本文从农业生物多样性控制作物病害的分子机制、生理机制、生态机制、

影响作物多样性控制病害的因素以及覆盖作物等几方面对近年来生物多样性控病机制研究进展进行阐释。

1 农业生物多样性控制作物病害研究进展

1.1 水稻遗传多样性控制稻瘟病

稻瘟病是由子囊菌亚门真菌*Magnaporthe oryzae* (Hebert) Barr (其无性世代为*Pyricularia grisea* (Cooke) Sacc.) 侵染引起的^[8], 是水稻生产上危害最为严重的真菌病害之一,严重影响水稻生产。化学防治和种植抗病品种是控制稻瘟病的主要措施。但化学杀菌剂成本较高,并且容易污染环境,此外,由于稻瘟病菌小种的复杂性以及易变性,抗病品种大面积种植几年后抗性容易很快丧失。研究稻瘟病变异与品种抗性“丧失”具有重要的意义,稻瘟病菌的变异来自于无性态和有性态,无性态变异主要有自发突变、异核现象、准性生殖、菌丝融合等方面。有研究已经明确了其交配型及分布,并且报道了云南省的两个水稻稻瘟病菌株之间的成功交配,产生子囊壳,这是首次利用一个地区的菌株相互杂交成功的事例^[9]。研究还表明同一子囊壳中分离的子囊孢子,其交配型的分离比例为 1:1,进一步的研究证实了稻瘟病菌对水稻的致病性是由致病基因控制的,而且与水稻品种的抗病基因相对应,符合Flor提出的“基因对基因学说”。

稻瘟病菌遗传多样性的研究为了解病原菌的年度组成变化、各地分布规律、预测病害的流行及指导品种的合理布局与轮换提供了重要的理论参考。我们利用Pot2-rep-PCR分子指纹技术和致病性测定的方法研究了石屏县近几年水稻品种净栽与品种混栽田间的稻瘟病菌群体遗传结构,结果表明混栽田间稻瘟病菌遗传宗群或生理小种比净栽田间丰富,没有优势宗群或生理小种。同时分析了粳稻区稻瘟

病菌的遗传宗群与生理小种组成, 结果也表明混栽粳稻田间遗传宗群或生理小种比净栽粳稻田间丰富, 没有优势宗群或生理小种^[10]。从以上的分析结果看出水稻遗传多样性使得稻瘟病菌在结构与组成上呈现多样性。从水稻遗传多样性田间稻瘟病菌遗传多样性的研究结果了解到, 通过对病原菌遗传多样性的研究, 及时掌握病原菌的群体组成变化及地理分布, 从而使新的单基因抗性品种在抗性丧失前及时轮换品种, 避免因病害流行而造成的严重损失, 以延长抗性品种的使用寿命, 最终达到农业可持续发展的目的。

1.2 利用抗性基因多样性控制麦类病害研究进展

许多实例已经说明了单一抗源大面积推广种植后, 易造成病害流行和爆发。因此, 不少研究者提出了利用抗病基因多样性控制病害的策略。多系品种是在生产中利用抗病基因多样性的途径之一。在麦类作物中, 多系品种已获得商业化的成功^[11]。值得关注的是品种混用不需要为农艺性状进行额外的育种, 只需选择农艺性状优良, 且抗病性反应呈多样的品种, 具有类似农艺性状的新品种也很容易添加到混合群体中。此外, 在一个品种混合系统中增加的遗传多样性, 可能既提供了对主要病害的防治又提供了对次要病害的防治, 同时也限制了多个毒性小种的进化。多系品种已被用于防治咖啡、燕麦和小麦等作物的锈病。在利用小种专化抗性的小麦品种混合种植系统中, 如果复杂小种(能够侵染两个或两个以上混合组分的小种)在病原物群体中不占优势, 那么混合系统减轻病害的作用可持续有效, 在大规模应用和长期使用时就具有保证。否则, 品种混合就有可能不断降低其控病效果, 以至混合群体完全丧失控病效果。在对小麦白粉病菌(*E. graminis* f.sp. *tritici*) 群体动态的研究中, Villareal 和 Lannou^[12]观察到, 在病害发生初期, 简单致病型出现的频率在小麦品种净栽和混栽时没有明显不同。但对大麦白粉病菌(*E. graminis* f.sp. *hordei*) 研究表明, 虽然在不同大麦品种混合群体中复杂致病型的频率和相对适合度比单一小麦组分净栽时高, 但复杂致病型更易出现在随机混合群体中, 而非条块混合群体^[13]。Wolfe 和 Barrett^[14]认为, 大麦白粉病菌复杂小种出现的相对频率在品种混合群体中经常是增加

的, 但绝对频率并不比净栽时高, 原因在于病原物群体在品种混栽时对病原菌选择压力明显降低。

1.3 马铃薯遗传多样性控制马铃薯晚疫病研究进展

作物遗传多样性能有效减缓病害的发生和流行, 已在禾谷类作物的许多病害上得到证实, 是控制作物病害的有效手段^[15]。Garrett 和 Mundt^[16]通过实验证实马铃薯品种多样性种植能有效地控制马铃薯晚疫病发生和流行, 并于 1998 年和 1999 年开展了马铃薯抗病品种和感病品种间作控制马铃薯晚疫病的试验, 结果表明, 与马铃薯净作相比, 抗病和感病马铃薯品种间作明显地降低了马铃薯叶片晚疫病的发病率, 而且病程曲线下的发病面积(Area under the disease progress curve, AUDPC)也明显降低。同时他们还还对薯块产量和薯块晚疫病发病情况进行了分析, 结果发现, 在抗病和感病马铃薯间作时抗病和感病马铃薯两者的产量均比净作有所增加, 而且间作时感病马铃薯薯块晚疫病发生明显减轻。马铃薯晚疫病是限制南美安第斯山地区马铃薯产量的主要因子, 即使在使用中等抗性的马铃薯品种和杀菌剂情况下, 该地区马铃薯产量的损失也相当严重。马铃薯不同抗性品种间作及马铃薯与豆科植物的间作是南美安第斯山地区的传统种植方式^[17]。Garrett 等^[18]通过在厄瓜多尔进行 3 个不同基因型马铃薯品种多样性布局, 以评价寄主品种多样性控制马铃薯晚疫病的效果, 通过马铃薯与蚕豆间作评价作物间作控制晚疫病的效果。实验结果表明, 在马铃薯品种多样性布局中结合杀菌剂的使用明显地增强了寄主品种多样性控制马铃薯晚疫病的效果, 而在马铃薯与蚕豆间作系统中, 马铃薯晚疫病的发病程度仅有少量降低。

因此, 作物品种(基因型)多样性布局能够有效减缓病害发生和提高作物产量, 对维持农业生态环境具有重要的意义。根据作物遗传多样性的研究与应用实践, 其作物遗传多样性控制病害的机制可归结如下几个方面^[3,11,19]: 一是稀释了亲和小种的菌源量; 二是抗性植株的屏障效应; 三是诱导抗性的产生; 四是微生态效应等。

2 农业生物多样性控制病害的生理机制

2.1 水稻品种间作对水稻硅含量的影响

硅能提高植物抗病性已是不争的事实, 但其机

理仍不清楚。水稻是富含硅的植物, 有研究表明硅提高了水稻对稻瘟病、褐斑病、叶鞘腐败病和螟虫等的抵抗力; 硅能增强水稻茎秆的强度, 基部一、二节间缩短, 茎明显增粗, 单茎抗折强度明显提高, 提高了植株抗风雨、抗倒伏的能力。硅还能促使水稻体内磷酸的移动, 在磷酸盐供应量少时, 可促进水稻体内磷酸利用率的提高。硅能减轻水稻的铝胁迫^[20-24]。

我们采用重量法对水稻植株拔节期水稻茎秆硅含量进行测定^[10], 结果表明水稻品种多样性种植时优质稻在各生育期的茎秆硅含量比水稻净栽时的硅含量均有变化。同一生育期, 间栽优质稻田间植株硅含量较净栽有所增加。在水稻植株的整个生育期, 硅含量呈逐渐增加的趋势, 其中叶片硅含量大于茎秆硅含量。在同一生育期, 杂交稻硅含量高于优质稻。我们通过扫描电镜观察了间栽和净栽田间水稻植株硅细胞变化, 结果表明间栽高秆优质稻弥勒香谷和黄壳糯田间植株茎秆硅化细胞数目比净栽多, 体积比净栽大。

综上所述, 遗传多样性种植对水稻植株硅含量有显著影响, 扫描电镜观察水稻叶片硅化细胞的结果表明, 间栽水稻田间植株硅化细胞比净栽水稻田间硅化细胞较大, 数目也较多, 起到了更好的机械屏障作用, 阻碍了病原菌的侵入和扩展, 因而降低了稻瘟病的发生, 使间栽优质稻田叶瘟和穗瘟的发病率和病情指数比净栽水稻田低, 说明硅含量变化和发病率与病情指数有一定的相关性。同时, 由于间栽田间水稻植株硅含量比净栽水稻田间植株高, 增强了间栽优质稻茎秆的硬度和机械强度, 特别是中下部节间充实度大大增加, 提高植株的抗病性及抗倒伏能力, 因而, 大大降低了间栽优质稻的倒伏率。

2.2 水稻品种间作对水稻茎秆和叶片中氮含量的影响

在同一生育期, 相同的施肥水平下, 间作田间水稻黄壳糯茎秆和叶中含氮量均低于净作水稻。其中, 在抽穗期, 间作高氮水平下水稻茎秆中氮含量显著低于单作; 同样, 在灌浆期, 无论施肥水平如何, 间作均显著降低水稻茎秆中氮含量。在常规施肥水平下, 与单作相比, 间作使灌浆期茎秆中氮含量降低 35.5%。叶中氮含量的变化与茎秆相似。其中, 在

抽穗期, 间作水稻叶中氮含量显著低于单作; 在灌浆期间作水稻叶中氮含量在各施肥水平下都显著降低。在常规施肥水平下, 与单作相比, 间作使抽穗期和灌浆期水稻叶中氮含量分别降低 12.4% 和 15.8%^[25]。水稻在高氮水平下容易感染稻瘟病, 不同水稻品种间作, 明显减低了水稻茎秆和叶片中氮含量, 不利于稻瘟病的发生和流行, 是遗传多样性控制病害的营养学和生理学基础之一。

3 农业生物多样性控制作物病害的生态机制

植物生态系统由寄主、病原物及其所处的微生态环境构成。作物抗病性、病原物致病性和环境(包括人的活动)相互作用导致作物病害发生。影响植物病害流行最重要的环境因素是光照、湿度和温度。植物病害流行只有 3 方面因素具备时才会流行: 寄主感病性较强, 且大量栽培, 密度较大; 病原物的致病性较强, 且数量较大; 环境条件特别是气象、土壤和耕作栽培条件有利于病原物的侵染、繁殖、传播和越冬, 而不利寄主的抗病性。如为生物介体传播的病害, 则还需介体数量大或繁殖快。这些因素的强度或数量都各自在一定幅度内变化, 从而导致病害流行程度的改变。

3.1 多样性种植对田间光照的影响

3.1.1 改善冠层光照强度

在作物净栽情况下, 作物不同单株的叶片分布在同一空间内, 生长速度又比较一致, 生育前期叶面积小时, 致使绝大部分阳光不能被植株叶片有效利用而漏在地上, 在生育中期和后期, 因植株长起来后, 叶面积增大形成郁闭封行, 大部分阳光被上层的叶片所吸收或反射, 而中层和下层叶片, 则处于较微弱的光照条件下, 光合速率低, 因而光能利用率低。我们对优质稻与杂交稻按不同行比间栽时对植株冠层光照强度变化的研究结果表明, 不同水稻品种按不同行比间作时, 植株冠层上部、中部和下部的光照强度随杂交稻行数增加而明显上升。随着杂交稻行比及种群结构的增加, 植株冠层上部光照强度明显增加; 水稻品种间栽田块由于选用株高不同的品种间栽, 形成立体植株群落, 改变了田间小气候, 减少了植株间的互相遮盖, 形成受光良好的株型, 增加通风透光, 有利于光合作用和呼吸作

用的进行, 提高光合作用和呼吸作用的效率^[26]。

3.1.2 改善冠层光合有效辐射

国内外学者对于单作模式下作物冠层入射、透射和反射光合有效辐射、冠层截获的光合有效辐射以及光合有效辐射截获量与叶面积指数的关系都做了深入研究^[27], 而对于间套作条件下作物冠层内光能分布规律研究不多^[28]。我们对不同水稻品种间作下的光合有效辐射进行了研究。研究结果表明: 在孕穗期和灌浆期, 不同行比植株冠层不同部位的光合有效辐射不同, 在相同部位均有随着杂交稻行比增加而增加的趋势。

水稻品种间栽田间植株光合有效辐射均比净栽糯稻的增加, 冠层中部的观测结果与冠层上部相似, 即随着行比及种群结构的增加, 光合有效辐射逐渐升高。冠层下部各行比的光合有效辐射变化不大, 而且随杂交稻行比和种群结构的增加, 光合有效辐射上升的趋势不明显。

3.1.3 提高冠层净光合速率

我们对不同水稻品种间作下植株冠层不同部位的冠层净光合速率(NPR)进行分析, 发现 NPR 随着杂交稻行比和种群比例增加而增加。冠层中部的净光合速率均随杂交稻行比和种群结构的增加而上升; 冠层下部的情况大致相同, 与净栽糯稻相比, 各处理中的净光合速率均比糯稻高, 但随杂交稻行比及种群结构的增加, 净光合速率上升的趋势不明显。在栽培措施基本一致的情况下, 水稻群体净同化率的大小明显地受光照和温度等因子所制约。一般在同一生育阶段, 温度高和日照多时, 群体净同化率高, 各生育阶段均有一致的趋势。间栽中冠层不同部位光照强度出现了随行比的增加而上升的现象, 说明间栽有利于增强植株的透光性, 也有利于植株中下部叶片的光合作用, 对提高植株的净光合速率、增加干物质积累及降低冠层中下部的湿度、减少病原菌入侵机会有利。

3.2 多样性种植对田间温度的影响

近十几年来, 由于红外测温技术的应用, 人们在禾本科、豆科等许多作物上均发现冠层温度存在明显的差异^[29], 而且这种差异与作物的经济产量^[30-32]及抗旱性密切相关^[33,34]。冠层温度由此也逐步

成为指导作物品种选育和栽培管理的重要指标^[35]。

籽粒灌浆期作物冠层温度之所以与产量表现相关, 特别在灌浆中后期对产量影响较大, 原因在于冠层温度影响着作物灌浆的生理生化过程。灌浆期间冠层温度低的小麦品种叶片功能期长、叶绿素含量高、蒸腾旺盛、光合能力较强、衰老慢, 有利于体内碳氮代谢和籽粒的灌浆充实^[30,32]。籽粒中可溶性蛋白含量与冠层温度呈负相关, 且在乳熟后期的负相关性较在乳熟初期的明显要大。籽粒淀粉积累速率与冠层温度的相关系数在乳熟初期不显著, 而在乳熟后期达到显著水平。说明冠层温度低的品种其库端利用同化物的能力要强于冠层温度高的, 尤其在乳熟后期。这是冠层温度低、潜在库容大的作物品种为什么产量较高的重要生理机制。

在间作稻田系统中, 同一生育期植株不同冠层部位温度不同, 一般冠层上的温度高于冠层下的温度, 而冠层下的温度又高于冠层中的温度。在不同种群结构的同一冠层高度下, 植株叶片温度随着杂交稻行比的增加而升高。在同一时期同一冠层高度中, 不同种群结构中均以净栽糯稻的叶温为最低。冠层上、中、下部的间栽中糯稻的叶温均比净栽糯稻冠层同一部位的叶温高。我们研究结果表明, 不同种群结构的同一冠层高度下, 植株叶片温度随着杂交稻行比的增加和种群结构的变化而升高, 同期净光合速率也随着杂交稻行比的增加而上升。

3.3 多样性种植对田间湿度和叶片表面结露的影响

农田中的空气湿度状况主要取决于农田蒸散(即土壤蒸发和植物蒸腾之和)和大气湿度两个因素。农田作物层内土壤蒸发和植物蒸腾的水汽, 往往因为株间湍流交换的减弱而不易散逸, 故与裸地比较农田中的空气湿度一般相对较高。

农田中相对湿度的沿垂直方向分布的分布比较复杂, 它取决于绝对湿度和温度。一般在作物生长发育初期, 不论白天和夜间, 相对湿度都是随高度的升高而降低。到生长发育盛期, 白天在茎叶密集的外活动面附近, 相对湿度最高, 地面附近次之; 夜间外活动面和内活动面的气温都较低, 作物层中各高度上的相对湿度都很接近。生长发育后期, 白天的情况和盛期相近, 但夜间由于地面气温低, 最大相对湿度又出现在这里。

3.3.1 田间微环境相对湿度及植株持露表面积变化

我们对水稻遗传多样性间作田间微环境相对湿度的变化进行研究, 表明, 高秆优质稻与矮秆杂交稻间栽能显著降低田间微环境的相对湿度。2000 年对水稻遗传多样性田间微环境相对湿度进行了 58 d 的调查, 结果表明, 净栽黄壳糯与净栽紫糯的相对湿度分别有 24 d 和 19 d 达到饱和(100%), 达 95 ~ 99% 的分别有 11 d、13 d, 达 90 ~ 94% 的分别有 11 d、6 d, 90% 以下的分别有 12 d、20 d; 而汕优 63 与黄壳糯间栽和汕优 63 与紫糯间栽的相对湿度分别只有 2 d 和 6 d 达到饱和(100%), 达 95 ~ 99% 的分别有 14 d 和 17 d, 达 90 ~ 94% 的分别有 22 d 和 12 d, 90% 以下的分别有 20 d 和 23 d。2001 年研究结果与 2000 年研究结果相似。

高秆优质稻与矮秆杂交稻间栽能显著降低稻株持露的表面积。2000 年净栽稻田黄壳糯平均持露表面积 85.34%、紫糯为 86.58%, 而黄壳糯与汕优 63 间栽田间黄壳糯持露表面积为 35.58%、紫糯与汕优 63 间栽田间紫糯持露表面积为 37.68%。2001 年结果与 2000 年类似, 净栽黄壳糯田间, 黄壳糯平均持露表面积为 82.96%、而紫糯为 84.42%; 黄壳糯与汕优 63 间栽田间, 黄壳糯持露表面积为 35.46%、紫糯与汕优 63 间栽田间, 紫糯持露表面积为 36.22%^[10]。

3.3.2 植株不同冠层部位及叶面的相对湿度

我们对水稻品种按不同行比间栽田间水稻植株对灌浆期冠层相同部位的叶面相对湿度进行观察, 结果显示不同行比植株冠层相同部位的叶面相对湿度不同。相同种群比例下植株冠层的上、中、下的相对湿度有差异, 但差异很小。糯稻植株冠层上、中和下的叶面相对湿度均随行比及种群结构的增加而降低。同一种群结构下冠层不同部位的叶面相对湿度略有差异, 总体来说是冠层下 > 冠层中 > 冠层上。同时我们观察了下午植株冠层上部和下部空气相对湿度, 结果表明, 随着杂交稻种群结构的增加, 冠层上下的空气相对湿度均呈下降趋势。同一种群结构情况下, 冠层上下的空气平均相对湿度也有差异, 总体上都是冠层下的湿度大于冠层上的, 差值在 1.00% ~ 3.19% 之间^[10]。

我们在实验中所选用的优质稻黄壳糯株高较杂交稻高 30 cm 以上, 由此, 在田间形成了高矮相间

的立体株群, 因为优质稻在株高上高于杂交稻而使优质稻的穗颈部位充分暴露于阳光中, 并且使其群体密度降低, 增加了植株间的通风透光效果, 极大地降低了叶面及冠层空气湿度, 并表现出植株冠层不同部位叶面及空气相对湿度均随杂交稻行比增加而降低的规律, 造成不利于病害发生的环境条件, 因而不利于稻瘟病的发生。

4 影响作物品种(基因型)多样性种植控制作物病害的因素

作物品种多样性对病害流行的影响可从多个角度进行阐释。从理论上讲, 有必要了解病原菌如何适应或利用周围环境^[36]以及从寄主多样性种植中获利^[37]。病虫害及寄主群体的变异在预测病害流行进程中具有重要作用^[38]。从应用方面来讲, 植物基因型混合时病害流行的阐释能为农业生产上抗性基因的部署提供理论依据^[15]。两个重要因子决定了寄主多样性对病害流行的长期影响, 一个因子是寄主多样性影响了病原菌进化, 通过寄主多样性降低了病原菌的选择压力, 另一个因子是选择压力从时间上改变了寄主群体组成。虽然作物品种多样性控制病害流行已经通过大量的试验证明是最为有效的措施之一, 在其控病效果在一定程度上也受到一些因素影响。许多田间试验表明, 作物品种混栽的范围也大, 其控病效果也明显, 反之则控病效果不明显, 其原因在于混栽面积增大, 增加了病原菌孢子的传播距离, 即稀释了病原菌孢子。

寄主多样性种植控制病害效果的预测首先看寄主植物的布局范围大小(单位面积上基因型大小)和病原菌扩散范围。Mundt等^[16]归纳了植物-病原菌系统间的内在差异, 对于较小的作物诸如小麦和水稻这类作物品种多样性种植控病效果明显; 对于水平扩散(Flatter dispersal gradients)的锈病来说, 利用小麦品种多样性控制锈病效果的预测理论上应该是明显, 然而多样性种植控制叶锈这类小病斑病害的效果较具有扩展型病斑的条锈病病害更为明显; 对于具有较短世代(Shorter generation times)的白粉病来说, 其品种多样性种植控病效果较明显; 就专化性越强的病原菌来说, 多样性种植对这类病害的控病效果也非常明显。

种植密度对多样性控病效果的影响主要通过田间微气候和单位面积上寄主基因型 (Genotype unit area, GUA) 的改变。虽然影响寄主多样性控病效果的因素很多, 但其中以寄主异质程度和病原菌扩散方式最为主要, 这为今后进行品种多样性布局控制病害提供了重要的理论依据。

5 覆盖作物

覆盖作物也被认为是作物多样性种植的另外一种方式, 也是在一定的生态系统中存在两种或两种以上的作物。只是种植方式与通常提到的作物多样性种植方式有所区别。一个覆盖作物通常在耕或免耕下先种下一种粮食作物, 在此情况下, “覆盖作物”是用来作为土壤改良剂的代名词“绿肥作物”。覆盖作物有助于保持土壤、减少水土流失、减缓径流和减少降水对农田生态系统的影响。覆盖作物还可减少矿物浸出和压实, 抑制多年生和冬季一年生杂草生长。覆盖作物的根系统能提供有机质和改善土壤的通透性。

成功进行作物覆盖需要正确选择覆盖作物、正确的播种时机和良好的管理技术。许多传统的覆盖作物诸如一年生黑麦草、冬黑麦、小麦、燕麦、白三叶、草木樨、苕子和荞麦。牧草比豆科植物, 如三叶草更容易成长, 因为它们发芽更快, 更不要求嫁接。小种子作物比燕麦和荞麦这类大种子植物更难成为覆盖作物。在干旱或排水不畅的地区, 杂草很容易生长。冬季黑麦和黑麦草适宜非常密集生长, 并比燕麦或小种子豆类杂草更易生长在遮阳地方。在对覆盖作物选择时种子和成本等重要因素也需要考虑。下面就几种常见覆盖作物进行介绍。

紫花苜蓿通常用于改善硬粘土, 根系发达, 主根入土很深, 在疏松深厚的土壤中。根系强盛, 有 60% ~ 70% 的根系分布于土层 0 ~ 30 cm 处。根部共生根瘤菌, 常结成较多根瘤, 从而增加了土壤有机质和氮素含量。适应性强, 耐寒、耐旱、耐盐。苜蓿因有强大的根系, 深入土中吸收深层水分, 较耐干旱; 同时苜蓿有较强的抗盐性。一年生黑麦草为须根系, 能很好地保持土壤、防止土壤养分浸出。荞麦生长于贫瘠的土壤中, 夏天生长较快, 能较大幅度地积聚有机质也能很快分解土壤有机质。苕子是豆科植物, 特别是和黑麦、燕麦和荞麦一起播种

时其生长速度比杂草种子还快。红三叶、白三叶和冬黑麦等也是常用的覆盖作物。

覆盖作物作为作物多样性种植的一种模式之一, 具有以下的优势: 防止水土流失、稳固土壤, 覆盖作物的根和地上部分都能作为有机质重新利用; 增加土壤微生物种类, 覆盖作物的根分泌物能抑制土壤病原菌、改善土壤结构、分解有机质以利于其他作物吸收利用; 稳固或增加土壤养分, 保持土壤以防氮流失, 覆盖作物能吸收土壤中过量的氮。对于豆科植物这类覆盖作物来说还能固定空气中的氮, 可供下一季作物吸收利用; 覆盖作物能有效控制病虫害, 同时也利于有益昆虫生长繁殖。覆盖作物还能抑制杂草, 覆盖作物能与杂草形成竞争, 从而进一步抑制杂草生长。

6 展望

有害生物一直是农业生产的重要限制因素。在化学农药大量施用之前, 人们主要依赖农田生态系统中的生物因子如自然天敌、混合群体效应等因子控制有害生物流行。但随着石油农业的不断发展, 化学农药的大量施用, 致使人们对生物多样性的在病虫害控制中作用的认识有所忽略。遗传单一品种的大规模种植, 机械化作业则极大地改变了农田的边际效应 (Marginal benefit) 和植物篱 (Hedgerows) 的格局, 导致生物多样性的减少。天敌栖息地的减少和遗传单一性的增加都会使有害生物处于更高的选择压力之下, 造成流行。纵观世界农业发展过程, 基本上是利用生物多样性能力不断提高的过程。利用生物之间的相生相克原理促进作物生长, 抑制有害生物发生, 增加土壤肥力, 改善农田生态系统的功能, 是农业的可持续发展, 人类的可持续发展的重要基础。

今后需加强研究的几个具体问题: (1) 多样性栽培对农田小气候的影响, 尤其需要对不同作物、不同品种、不同组合和不同模式进行详细比较和分析; (2) 多样性栽培对有害生物的主要天敌种类、生物学特性及适生环境的影响; (3) 结合遥感技术、信息技术和计算机模拟技术, 将微观数据和宏观数据整合在一起, 建立精准的监测技术体系, 使农田生态系统中生物因子的潜力得到充分发挥; (4) 对目前发生的“高产病”或“高肥病”、“密度病”、“人为病”从生态角

度对其进行重新认识和研究; (5)从分子水平, 包括从基因的结构、表达、蛋白质合成、次生代谢等水平了解多样性种植对作物生长发育的影响; (6)探索调控作物产量形成、品质形成、营养吸收转运和抗性相关的代谢对多样性种植响应; (7)建立多样性栽培控制有害生物的农业生产模式, 制定规程和标准。

参考文献(References):

- [1] Noberg J, Swaney DP, Dushoff J, Casagrandi R, Levin SA. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(20): 11376–11381. [DOI](#)
- [2] Reusch TBH, Ehlers A, Hämmerli A, Worm B. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc Natl Acad Sci*, 2005, 102(8): 2826–2831. [DOI](#)
- [3] Zhu YY, Chen HR, Fan JH, Wang YY, Li Y, Chen JB, Fan JX, Yang SS, Hu LP, Leung H, Mew TW, Teng PS, Wang ZH, Mundt CC. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 2000, 406(6797): 718–722. [DOI](#)
- [4] Smale M, Bellon MR, Jarvis D, Sthapit B. Economic concepts for designing policies to conserve crop genetic resources on-farms. *Genet Resour Crop Evol*, 2004, 51(2): 121–135. [DOI](#)
- [5] Kremen C, Ricketts T. Global perspectives on pollination disruptions. *Conserv Biol*, 2000, 14(5): 1226–1228. [DOI](#)
- [6] Ricketts TH. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conserv Biol*, 2004, 18(5): 1262–1271. [DOI](#)
- [7] Richards AJ. Does low biodiversity resulting from modern agricultural practices affect crop pollination and yield? *Ann Bot*, 2001, 88(2): 165–172. [DOI](#)
- [8] Ou SH. Rice Disease. 2nd ed. Kew UK: Common-Wealth Mycological Institute, 1985. [DOI](#)
- [9] 李成云, 陈琼珠, 陈宗麒, 罗朝喜, 林长生, 伊势一男. 云南省稻瘟病菌的交配型分布. *中国农业科学*, 1996, 29(6): 60–64. [DOI](#)
- [10] 朱有勇. 遗传多样性与作物病害持续控制. 北京: 科学出版社, 2007. [DOI](#)
- [11] Mew TW, Borromeo E, Hardy B. Exploiting Biodiversity for Sustainable Pest Management. Philippine: International Rice Research, 2001. [DOI](#)
- [12] Villaréal LMMA, Lannou C. Selection for increased spore efficacy by host genetic background in a wheat powdery mildew population. *Phytopathology*, 2000, 90(12): 1300–1306. [DOI](#)
- [13] Huang R, Kranz J, Welz HG. Selection of pathotypes of *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* in pure and mixed stands of spring barley. *Plant Pathol*, 1994, 43(3): 458–470. [DOI](#)
- [14] Wolfe MS, Barret JA. Can we lead the pathogen astray? *Plant Dis*, 1980, 64(2): 148–151. [DOI](#)
- [15] Wolfe MS. The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annu Rev Phytopathol*, 1985, 23(1): 251–273. [DOI](#)
- [16] Garrett KA, Mundt CC. Host diversity can reduce potato late blight severity for focal and general patterns of primary inoculum. *Phytopathology*, 2000, 90(12): 1307–1312. [DOI](#)
- [17] Rhoades RE, Bebbington AJ. Mixing it up: variations in Andean farmers' rationales for intercropping of potatoes. *Field Crops Res*, 1990, 25(1–2): 145–156. [DOI](#)
- [18] Garrett KA, Nelson RJ, Mundt CC, Chacón RE, Jaramllo RE, Forbes GA. The effect of host diversity and other management components on epidemics of potato late blight in the humid highland tropics. *Phytopathol*, 2001, 91(10): 993–1000. [DOI](#)
- [19] 刘二明, 朱有勇, 刘新民, 张顺元, 刘安民, 叶华智. 丘陵区水稻品种多样性混间栽控制稻瘟病研究. *作物研究*, 2002, 16(1): 7–10. [DOI](#)
- [20] 顾明华, 黎晓峰. 硅对减轻水稻的铝胁迫效应及其机理研究. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8(3): 360–366. [DOI](#)
- [21] Gu MH, KoyaMa H, Hara T. Effects of silicon supply on amelioration of aluminum injury and chemical forms of aluminum in rice plants. *Jpn J Soil Sci Plant Nutr*, 1998, 69(5): 498–505.
- [22] Cocker KM, Evans DE, Hodson MJ. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in higher plants: Solution chemistry or an *in planta* mechanism? *Plant Physiol*, 1998, 104(4): 608–614.
- [23] Hodson MJ, Sangster AG. The interaction between silicon and aluminum in *Sorghum bicolor* (L.) Moench: Growth an analysis and X-ray microanalysis. *Aan Bot*, 1993, 72(5): 389–400. [DOI](#)
- [24] Hara T, Gu MH, Koyana H. Ameliorative effect of silicon on aluminum injury in the rice plant. *Soil Sci Plant Nutr*, 1999, 45(4): 929–936. [DOI](#)
- [25] 唐旭, 郑毅, 汤利, 张朝春, 朱有勇, 张福锁. 不同品种间作条件下的氮硅营养对水稻稻瘟病发生的影响. *中国水稻科学*, 2006, 20(6): 663–666. [DOI](#)
- [26] 高尔明, 赵全志. 水稻施用硅肥增产的生理效应研究. *耕作与栽培*, 1998, 28(5): 20–22. [DOI](#)
- [27] Hips LE, Asrar G, Kanemasu ET. Assessing the interception of photosynthetically active radiation in winter

- wheat. *Agri Meteor*, 1983, 28(3): 253–259. [DOI](#)
- [28] 潘学标, 邓绍华, 王延琴, 崔秀稳, 董占山. 麦棉套种对棉行太阳辐射和温度的影响. *棉花学报*, 1996, 8(1): 44–49. [DOI](#)
- [29] Reynolds MP, Singh RP, Ibrahim A, Ageeb OAA, Langué-Saavedra, Quick JS. Evaluating physiological traits to compliment empirical selection for wheat in warm environments. *Euphytica*, 1998, 100 (1–3): 85–94. [DOI](#)
- [30] 张嵩午, 宋哲民, 闵东红. 冷型小麦及其育种意义. *西北农业大学学报*, 1996, 24(1): 14–17. [DOI](#)
- [31] 冯佰利, 王长发, 苗芳, 张嵩午, 何永杰. 干旱条件下冷型小麦叶片气体交换特性研究. *麦类作物学报*, 2001, 21(4): 48–51. [DOI](#)
- [32] 冯佰利, 王长发, 苗芳, 张嵩午, 何永杰. 抗旱小麦的冷温特性研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2002, 30(2): 6–10. [DOI](#)
- [33] Reynolds MP, Balota M, Delgado MIB, Amani I, Fischer RA. Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. *Aust J Plant Physiol*, 1994, 21(6): 717–730. [DOI](#)
- [34] Rashid A, Stark JC, Tanveer A, Mustafa T. Use of canopy temperature measurements as a screening tool for drought tolerance in spring wheat. *J Agron Crop Sci*, 1999, 182(4): 231–238. [DOI](#)
- [35] 邓强辉, 潘晓华, 石庆华. 作物冠层温度的研究进展. *生态学杂志*, 2009, 28(6): 1162–1165. [DOI](#)
- [36] Burdon JJ, Jarosz AM, Kirby GC. Pattern and patchiness in plant-pathogen interactions-causes and consequences. *Annu Rev Ecol Syst*, 1989, 20(1): 119–136. [DOI](#)
- [37] Burdon JJ. *Disease and Plant Population Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. [DOI](#)
- [38] Dwyer G, Elkinton JS, Buonaccorsi JP. Host heterogeneity in susceptibility and disease dynamics: Tests of a mathematical model. *Am Nat*, 1997, 150(6): 685–707. [DOI](#)

• 综合信息 •

中国科技核心期刊、中国农业核心期刊、全国中文核心期刊、全国优秀农业期刊

《植物遗传资源学报》征订启事

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊, 为中国科技论文统计源期刊、中国科学引文数据库来源期刊(核心期刊)、中国核心期刊(遴选)数据库收录期刊、中国学术期刊综合评价数据库统计源期刊, 又被《中国生物学文摘》和中国生物学文献数据库、中文科技期刊数据库收录。据中国期刊引证研究报告统计, 2011 年度《植物遗传资源学报》影响因子 1.396。影响因子在自然科学与工程技术类学科排序第 9 名。

报道内容为大田、园艺作物, 观赏、药用植物, 林用植物、草类植物及其一切经济植物的有关植物遗传资源基础理论研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。诸如, 种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新, 信息学、管理学等; 起源、演化、分类等系统学; 基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究。

双月刊, 大 16 开本, 128 页。定价 20 元, 全年 120 元。各地邮局发行。

邮发代号: 82-643。国内刊号 CN11-4996/S, 国际统一刊号 ISSN1672-1810。

本刊编辑部常年办理订阅手续, 如需邮挂每期另加 3 元。

地 址: 北京市中关村南大街 12 号 中国农业科学院《植物遗传资源学报》编辑部

邮 编: 100081 电 话: 010-82105794 010-82105796(兼传真)

网 址: www.zwyczy.cn E-mail: zwyczyxb2003@163.com zwyczyxb2003@sina.com