

付学鹏,吴凤芝,周新刚. 间作防控作物土传病害的机理研究进展[J]. 江苏农业科学,2016,44(1):16-20.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.01.004

间作防控作物土传病害的机理研究进展

付学鹏, 吴凤芝, 周新刚

(东北农业大学园艺学院, 黑龙江哈尔滨 150030)

摘要:在对国内外不同作物间作防控土传病害的主要成果进行系统性总结归纳的基础上,深入阐述并分析根系分泌物的抑菌作用、根系分泌物介导的土壤微生物多样性及诱导作物抗性等对土传病害的防控作用,提出未来需要进一步深入研究的问题。

关键词:间作;土传病害;根系分泌物;诱导抗性;土壤反馈

中图分类号: S435 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)01-0016-05

土传病害是指生活史中有一部分或大部分存在于土壤中的病原体侵染作物而导致的病害^[1]。土壤病原体有真菌、细菌、线虫和病毒等生物体,能够引发枯萎病、黄萎病、立枯病、猝倒病、根腐病、青枯病、软腐病、根结线虫病、孢囊线虫病、根肿病和丛根病等多种作物病害^[2],如大豆菌核病、水稻白叶枯病、小麦禾谷孢囊线虫病、棉花黄萎病、番茄和黄瓜枯萎病等,严重危害粮食和蔬菜作物,造成粮食、蔬菜产量和品质大幅下降。在现代农业中,由于追求高产,高水肥投入及大面积连续单一种植等栽培措施的应用,造成土壤生态失衡、病原体大量积累和病害暴发。土传病害由于病原体藏身于土壤并可

长期存活,耐逆性强,寄主植物较多,防控相对较难,如轮枝菌(*Verticillium* spp.)能够引起植物的黄萎病,其寄主植物达200多种,棉花、茄子、番茄等都是该病菌的寄主^[3];尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)也是众所周知非常普遍的土传病原体,能够引起多种植物枯萎病和根腐病^[4]。目前,控制土传病害主要是通过土壤改良、栽培制度改进、抗病品种选用、化学药剂施用和生物防治等方式^[2]。

作物合理间作是我国传统农业的精华,在防控土传病害、促进矿质营养有效利用、提高产量和品质等方面发挥着重要的作用^[5-6]。早期研究多集中于间作对土传病害防控效应的研究,1977年,澳大利亚的Burdon等观察到大麦/小麦混作能够有效控制大麦的霉病^[7];同一种植物不同基因型或品种也可以控制病害,如易感病水稻/抗病水稻间作,能够抑制易感病水稻稻瘟病的发生^[8-9];不同香蕉品种混植,能够显著降低危害香蕉最严重的线虫数量^[10];马铃薯/玉米间作能够控制马铃薯的细菌性枯萎病^[11]。随着科学发展和技术进步,以生

收稿日期:2014-11-29

基金项目:国家自然科学基金(编号:31172002)。

作者简介:付学鹏,男,博士研究生,助理研究员,从事间套作增产抗病及其机制研究。E-mail:409799196@qq.com。

通信作者:吴凤芝,博士,教授,主要从事设施园艺与蔬菜生理生态研究。E-mail:fzwu2006@aliyun.com。

[17]冯仁勇,周小秋. 鱼类金属硫蛋白基因的表达与调控[J]. 水产科学,2005,24(9):52-54.

[18]Thornalley P J, Vasák M. Possible role for metallothionein in protection against radiation-induced oxidative stress. Kinetics and mechanism of its reaction with superoxide and hydroxyl radicals[J]. Biochimica et Biophysica acta,1985,827(1):36-44.

[19]易石坚. 金属硫蛋白、骨桥蛋白/KAI-1基因在肝癌细胞中的表达及其临床意义[D]. 长沙:中南大学,2005.

[20]Zhang Y, Zeng X A, Wen Q B. Saccharomyces cerevisiae cells membrane damage by pulsed electric field[J]. Journal of Shaanxi University of Science&Technology,2006,24(12):28-33.

[21]Chew B P, Park J S. Carotenoid action on the immune response[J]. The Journal of Nutrition,2004,134(1):S257-S261.

[22]Jin N, Kimura M, Yokoi K, et al. A gel filtration high-performance liquid chromatographic method for determination of hepatic and renal metallothionein of rat and in comparison with the cadmium-saturation method[J]. Biological Trace Element Research,1993,36(2):183-190.

[23]阮文蔚. 共振光散射比浊法测定水样中硫酸根的方法探讨[J]. 海峡科学,2009(6):175-176.

[24]薛金花,王永生,欧阳运富,等. 茜素红共振光散射法检测金属硫蛋白[J]. 中国卫生检验杂志,2007,17(2):197-198,203.

[25]叶属峰,陆健健. 无脊椎动物金属硫蛋白(MTs)多样性及其生态服务功能[J]. 生物多样性,2000,14(3):317-324.

[26]张燕,肖婷婷,沈祥春. 金属硫蛋白的功能及药理作用研究进展[J]. 中国药理学通报,2010,26(6):821-824.

[27]林琳,丁文勇,任凤,等. 金属硫蛋白与人类疾病[J]. 中国医学生物技术应用,2002,21(4):7-14,64.

[28]赵新民,蒋腊才. 金属硫蛋白护肤液的卫生学评价[J]. 职业与健康,2007,23(1):20.

[29]张东杰. 重金属危害与食品安全[M]. 北京:人民卫生出版社,2011:198-200.

[30]张红. 促进排铅保健食品研究进展[J]. 粮食与油脂,2005(6):43-46.

[31]Nakai S. Structure-function relationships of food proteins with an emphasis on the importance of protein hydrophobicity[J]. Agric Food Chem,1983,31(4):676-683.

[32]赵新民,江冠群,龙立平,等. 金属硫蛋白[M]. 长沙:中南大学出版社,2006.

生物多样性为基础的生态学思想在植物病理学领域的应用丰富了作物病害防控的理论和实践,特别是近 20 年,分子生物学的发展为病虫害防治机理的研究提供了强有力的手段,如华南农业大学廖红课题组研究大豆/玉米间作发现,玉米的根系分泌物能够抑制引起大豆红冠根腐病寄生帚梗柱孢菌(*Cylindrocladium parasticum*)的生长,并诱导大豆病程蛋白基因的表达^[12];中国农业大学左元梅课题组研究番茄/茼蒿间作发现,茼蒿根系分泌物中的月桂酸能够调节番茄根结线虫的趋药性,干扰 *Mi-flp-18* 基因的表达,从而控制根结线虫的侵染^[13]。

近年来,世界各国都在广泛应用间作方式以达到作物防病增产的目的,并摸索出很多能够有效控制土传病害的间作物组合,研究的重点也逐渐从现象转向机理。加快其机理研究,可有助于对间作防控土传病害更加深入的理解和应用。本研究在归纳 20 世纪 70 年代以来国内外关于间作防控土传病害主要成果的基础上,结合东北农业大学园艺学院课题组的工作,论述间作防控土传病害的可能机制,探讨这一领域研究的不足和发展趋势,旨在为间作控病的应用提供一个基础的理论依据和启示。

1 根系分泌物对病原体的抑制作用

根系分泌物(root exudate)是指在特定环境下,活的植物通过根系不同部位释放到根际环境中有机物质的总称,包括糖类、氨基酸类、有机酸、酚酸类、脂肪酸、甾醇类、蛋白质、生长因子等。根系分泌物中的有机物质不仅能够为土壤微生物提供碳源、氮源,也具有促进植物营养吸收、种间识别、信号传导及对病原微生物的抑制作用^[14]。植物根系分泌物中含有某些对自身、邻近其他植物或土壤微生物产生抑制作用的生物活性物质即为化感物质(allelochemicals),这种抑制作用称为化感作用(allelopathy)^[15]。目前,普遍认为根系分泌物中肉桂酸、月桂酸等酚酸物质及苯醌、氢化奎宁、皂角苷、几丁质酶等抗毒素类物质是抑制病原微生物的化感物质^[14,16-17]。不同植物根系分泌物的组成是不同的^[18],当 2 种或者多种作物间作时,一种作物根系分泌物的化感物质可能会对与其间作作物的某种致病微生物产生化感作用,从而降低其发病率和病情指数。Keny 等发现,柑橘园中间作藿香可显著抑制土壤中的真菌性病原菌如疫霉菌、瓜果腐霉和腐皮镰刀菌,并认为这种抑制作用和藿香向土壤中释放化感物质黄酮、胜红蓟素等有显著关联^[19];西瓜/水稻间作,水稻根系分泌物中的对香豆酸对引起西瓜枯萎病的尖孢镰刀菌孢子萌发和孢子形成有显著抑制作用^[20];大豆/玉米间作,根际土壤中的肉桂酸能够显著抑制寄生帚梗柱孢菌^[12];番茄/茼蒿间作,茼蒿根系分泌出月桂酸调节了根结线虫的趋药性,扰乱线虫 *Mi-flp-18* 基因的表达以阻止其感染番茄^[13]。笔者所在课题组研究发现,小麦的根系分泌物能够抑制尖孢镰刀菌的生长^[21-22];分蘖洋葱根系分泌物能够抑制引起番茄、黄瓜枯萎病尖孢镰刀菌的生长^[23]。由此可见,根系分泌物中的化感物质对土传病原微生物的化感抑制作用,是间作防控土传病害的重要途径。

2 间作提高作物根际土壤微生物的多样性

很多学者认为,对植物土传病害的抑制在一定程度上是

对土壤微生物群体的作用。根际的非致病菌和致病菌相互作用,通过营养竞争抑制病原体孢子生成、竞争感染位点减少病原体在植物根上的定植等方式以减少病原体的侵染,并且能够引发植物的防御反应和诱导系统抗性^[4]。微生物群落结构越丰富,多样性越高,对抗病原菌的综合能力就越强^[18,24-25]。

间作能够增加土壤生物的多样性,增加有益微生物的种类和数量,并减轻土传病害。花生/苍术间作,显著改变了土壤无脊椎动物的组成和多样性,降低了花生幼苗期猝倒病和成熟期根腐病^[26];西瓜/水稻间作,改变了西瓜根际土壤中的微生物区系,放线菌和细菌尤其是革兰氏阳性细菌的数量显著增加,而真菌数量减少,尖孢镰刀菌受到抑制^[27]。东北农业大学园艺学院课题组多年研究发现,黄瓜和小麦、毛茛子、三叶草、洋葱、大蒜间作,均显著提高了黄瓜根际土壤微生物群落的多样性,降低了黄瓜角斑病、白粉病、霜霉病和枯萎病的发生^[28-29]。另外,小麦/蚕豆、豌豆/燕麦、红三叶草/苹果等相互间作均观察到这种现象^[30-33]。

丛枝菌根是最普遍的一种菌根真菌,能和大多数维管植物形成菌根共生关系,拮抗多种土传病原菌如丝囊霉属(*Aphanomyces*)、帚梗柱孢属(*Cylindrocladium*)、镰刀菌属(*Fusarium*)、壳孢属(*Macrophomina*)、疫霉菌属(*Phytophthora*)、腐霉属(*Pythium*)、丝核菌属(*Rhizoctonia*)、轮枝菌属(*Verticillium*)、根串珠霉属(*Thielaviopsis*)及线虫^[34],控制植物病害,特别是土传病害的发生^[35-36]。丛枝菌根共生植物对土传病害的良好抗性,主要表现在对病原菌的排斥、植物细胞壁的木质化、根系分泌物的改变、抑制性低分子量化合物的分泌及诱导植物系统产生抗性等^[37-39]。寄主植物会影响丛枝菌根的群落结构^[40-41],因此作物间作由于作物的多样性会影响丛枝菌根的群落结构,从而对病害产生影响。研究表明,番茄/韭菜间作,番茄根中的丛枝菌根真菌定植率比单作高 20%,并降低番茄枯萎病的发生^[41];多作物混植可以增加落花生丛枝菌根的定植率^[42];农林间作可以提高根际土壤菌根真菌的定植率和多样性^[43-44];玉米/田菁间作,菌根真菌也表现出多样性^[45]。

菌根真菌的多样性变化和其他土壤微生物一样,可能和植物的根系分泌物有关。间作中,由于根系分泌物的成分和数量较单作不同,影响了菌根真菌的多样性,而菌根的多样性对植物病害发生产生一个积极的负反馈,减轻或控制了作物病情的发展和发生。间作系统中根际土壤微生物群落结构的变化也可能和根系分泌物有关,一方面,根系分泌物中某些成分对微生物具有吸引作用,这类具有趋化性的细菌或真菌能够在根际中大量聚集和繁殖,从而对病原菌产生抑制和拮抗作用,抑制与其毗邻作物病害的发生。Bacilio-Jiménez 等研究发现,水稻的根系分泌物能够诱导内生菌的趋药性^[46];Mendes 等发现,种植于抑病型土壤的甜菜,其根际优势群落普遍为拮抗病原菌的微生物,尤其是假单胞菌在抑病型土壤中的数量极显著高于利病型土壤,并认为这是由根系分泌物介导下植物与根际特异微生物共同作用的结果^[47];玉米根系分泌物中的丁布能吸引有益菌荧光假单胞菌向玉米根际富集^[48];西瓜根系分泌的苹果酸、柠檬酸能够富集多黏类芽孢杆菌 SQR-21^[49]。另一方面,植物能够不断地调整自身根系分泌物的组成和数量来积极响应周围环境的变化^[50],间作条

件下,间作作物可以诱导毗邻作物根系分泌物组分、分泌量的改变,吸引有益菌,抑制病原菌。杨智仙等研究表明,蚕豆和小麦间作增加微生物多样性的原因可能与根系分泌物有机酸含量的增加及可溶性糖、游离氨基酸含量降低有关,并认为间作中根系分泌物-根际微生物的互作是影响蚕豆枯萎病抗性的重要原因^[31];小麦/蚕豆间作,根系分泌物中的有机酸分泌量和种类都较单作时显著提高^[51];西瓜/旱作水稻间作,西瓜根系分泌物中的苹果酸、草酸和延胡索酸有显著降低^[52];马唐、反枝苋、野燕麦对小麦根系分泌物丁布含量的增加有明显的诱导作用^[53]。

因此,合理间作改变了作物根际土壤微生物的多样性,反过来微生物的多样性变化抑制了病原菌,促进了作物生长,这种“反馈”作用可能是间作防控土传病害的又一重要途径。

3 提高作物的抗病性

植物在生长发育过程中受到病原物的侵扰,在与病原物相互作用、相互适应、相互选择乃至协同进化过程中,植物获得一系列复杂的防御机制保护自身,来减轻病害的危害^[54]。一方面,植物自身的某些物理结构与化学成分如细胞壁的角质、蜡质、木质素等,以及产生抑制病原物的有机物如植保素、毒性酚类小分子化合物等具有抗病效果,这些物质通过根系分泌物的形式分泌到根际对病原物产生化感作用;另一方面,在某些因子刺激下可以诱导植物产生抗性,从而在病原物侵染下,启动抗性相关的分子和生理生化过程,防御病原物的侵袭。

3.1 间作改善作物根际营养,提高作物的物理抗病性

矿质养分是植物生长发育所必需的,一方面可以作为植物组织的构成成分或直接参与新陈代谢而起作用;另一方面也可通过改变植物的生长方式、形态和解剖特征,如使表皮细胞加厚、高度木质化或硅质化,形成机械屏障增强其抗病能力。Zhang 等在间作改善作物矿质营养的研究中作出巨大贡献,在国内外同行的研究中处于领先地位,其研究表明,间作可以显著改善作物的氮、磷、钾及微量元素含量等^[55-57],而作物矿质营养的改变影响着作物的物理抗病性;肖靖秀等在间作改善作物营养与控制病害关系方面的研究较多,如小麦/蚕豆间作,蚕豆改善了小麦的氮、钾营养状况,从而抑制了小麦锈病及白粉病的发生^[58-60],小麦/蚕豆间作,改善了蚕豆的锰营养,降低了蚕豆叶赤斑病的发生^[61],间作水稻的氮含量下降,降低了水稻稻瘟病的发生^[62]。但是,关于间作改善作物矿质营养与病虫害减轻之间相互关系的研究相对比较少,值得更深入的研究。

3.2 间作提高作物的系统抗性

间作能提高作物抗性基因的表达和防御酶活性,从而使植株的系统抗性提高。玉米/大豆间作,根的相互作用改变了大豆病程蛋白 PR 基因的表达及相应酶的活性^[13],从而表现出对病原体较大的抗性。卢国理等研究主栽杂交稻合系-41 和易感稻瘟病的优质糯稻黄壳糯间作发现,间作黄壳糯叶片中总酚、类黄酮含量提高,稻瘟病发生降低^[63];东北农业大学园艺学院课题组对间作(伴生)提高作物抗性方面做了较多探索,发现伴生小麦提高了西瓜 POD、PAL、SOD 等防御酶的活性和几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶等病程蛋白基因的表达,提高了西瓜的抗性,西瓜枯萎病、白粉病的发病率降

低^[22,64-65]。间作中作物系统抗性的提高可能和根系分泌物及土壤微生物有关。作为根系分泌物中的重要组分,水杨酸可以诱导西瓜、番茄提高对尖孢镰刀菌的抗性^[66-67];土壤中绿脓假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)分泌的水杨酸能够使大豆获得抗性^[68];土壤中的有益微生物如荧光假单胞菌和菌根真菌也可以诱导植物产生系统抗性^[47,69-70]。

植物诱导抗性是通过植物后天免疫实现的具有广谱性、持久性和选择性的病害防御措施,是提高植物抗病性的有效途径。目前,对间作提高作物系统抗性的现象及机理研究还远远不够,值得关注。

4 展望

间作对作物土传病害的防控往往是根系分泌物、土壤微生物及土壤矿质养分等多种因素的综合作用,其中根系分泌物在土传病害的防控中发挥着重要作用,可以直接抑制病原菌、吸引有益菌、改变土壤中的微生物群落结构,而微生物群落的多样性又可以抑制病原菌,还可以促进作物的矿质营养吸收,提高物理抗性及诱导系统抗性。

间作防控土传病害的机理研究虽然取得一定进展,但还存在一些不足。近年来,间作防控作物病害多集中于根系分泌物的化感作用,对诱导作物抗性的研究鲜有报道,东北农业大学园艺学院课题组已经注意到这个问题,并且加大了相关研究的力度和深度。另外,间作提高了土壤微生物的多样性,而生物多样性对间作防控病害的贡献也鲜有直接的证据,云南农业大学相关课题组目前已经开展一些相关研究。

间作存在着“植物-植物-土壤-土壤生物”的复杂关系,虽然根系分泌物、土壤营养状态、土壤生物多样性都可能对抑制土传病害发挥一定作用,但总的来说是间作造成土壤环境的改变,进而影响了作物病害的发生。目前,各种因素对土壤的影响、土壤的反馈作用及其机制研究正逐渐成为该领域的热点。每种植物都具有影响土壤有机质、土壤营养可用性、土壤微生物群落组成的能力,且能力大小不同,而每种植物对土壤性质的影响反过来会对植物的生长环境产生影响,进而影响植物的生长^[71-72],对土壤反馈的认识和了解将会进一步阐明间作系统防控土传病害的机理。

参考文献:

- [1] Ownley B H, Benson D M. Plant pathology, concepts and laboratory exercises [M]. 2nd ed. Boca Raton, Florida, USA: CRC Press Inc, 2008: 217-233.
- [2] 李世东, 缪作清, 高卫东. 我国农林园艺作物土传病害发生和防治现状及对策分析[J]. 中国生物防治学报, 2011, 27(4): 433-440.
- [3] Fradin E F, Thomma B P. Physiology and molecular aspects of *Verticillium* wilt diseases caused by *V. dahliae* and *V. albo-atrum* [J]. Molecular Plant Pathology, 2006, 7(2): 71-86.
- [4] Fravel D, Olivain C, Alabouvette C. *Fusarium oxysporum* and its bio-control [J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 493-502.
- [5] Li L, Tilman D, Lambers H, et al. Plant diversity and overyielding: insights from belowground facilitation of intercropping in agriculture [J]. The New Phytologist, 2014, 203(1): 63-69.
- [6] Boudreau M A. Diseases in intercropping systems [J]. Annual Review of Phytopathology, 2013(51): 499-519.

- [7] Burdon J J, Chilvers G A. Controlled environment experiments on epidemic rates of barley mildew in different mixtures of barley and wheat [J]. *Oecologia*, 1977, 28(2): 141–146.
- [8] Zhu Y Y, Chen H, Fan J H, et al. Genetic diversity and disease control in rice[J]. *Nature*, 2000, 406(6797): 718–722.
- [9] Raboin L M, Ramanantsoanirina A, Dusserre J, et al. Two – component cultivar mixtures reduce rice blast epidemics in an upland agrosystem[J]. *Plant Pathology*, 2012, 61(6): 1103–1111.
- [10] Quénéhervé P, Barrière V, Salmon F, et al. Effect of banana crop mixtures on the plant – feeding nematode community [J]. *Applied Soil Ecology*, 2011, 49: 40–45.
- [11] Autrique A, Potts M J. The influence of mixed cropping on the control of potato bacterial wilt (*Pseudomonas solanacearum*) [J]. *Annals of Applied Biology*, 1987, 111(1): 125–133.
- [12] Gao X, Wu M, Xu R N, et al. Root interactions in a maize/soybean intercropping system control soybean soil – borne disease, red crown rot[J]. *PLoS One*, 2014, 9(5): e95031.
- [13] Dong L, Li X, Huang L, et al. Lauric acid in crown daisy root exudate potentially regulates root – knot nematode chemotaxis and disrupts Mi – flp – 18 expression to block infection [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(1): 131–141.
- [14] 吴林坤, 林向民, 林文雄. 根系分泌物介导下植物 – 土壤 – 微生物互作关系研究进展与展望[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 298–310.
- [15] 林 娟, 殷全玉, 杨丙钊, 等. 植物化感作用研究进展[J]. *中国农学通报*, 2007, 23(1): 68–72.
- [16] Ling N, Huang Q W, Guo S W, et al. *Paenibacillus polymyxa* SQR – 21 systemically affects root exudates of watermelon to decrease the conidial germination of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *Plant and Soil*, 2011, 341(1/2): 485–493.
- [17] Wu H S, Liu D Y, Ling N, et al. Influence of root exudates of watermelon on *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2009, 73(4): 1150–1156.
- [18] Bertin C, Yang X H, Weston L A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere [J]. *Plant and Soil*, 2003, 256(1): 67–83.
- [19] Kong C H, Liang W J, Hu F, et al. Allelochemicals and their transformations in the *Ageratum conyzoides* intercropped citrus orchard soils [J]. *Plant and Soil*, 2004, 264(1/2): 149–157.
- [20] Hao W Y, Ren L X, Ran W, et al. Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *Plant and Soil*, 2010, 336(1/2): 485–497.
- [21] Pan K, Xu L, Wu F, et al. Fungicidal effects of wheat root exudates on *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *Allelopathy Journal*, 2013, 32(2): 257–265.
- [22] Xu W H, Liu D, Wu F Z, et al. Root exudates of wheat are involved in suppression of *Fusarium* wilt in watermelon in watermelon – wheat companion cropping [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2015, 141(1): 209–216.
- [23] Liu S Q, Wu F Z, Wen X Y. Allelopathic effects of root exudates of Chinese onion on tomato growth and the pathogen *Fusarium oxysporum* (Sch1) f. sp. *lycopersici* [J]. *Allelopathy Journal*, 2013, 31(2): 387–403.
- [24] Bonilla N, Gutiérrez – Barranquero J, Vicente A, et al. Enhancing soil quality and plant health through suppressive organic amendments [J]. *Diversity*, 2012(4): 475–491.
- [25] Van Elsas J D, Garbeva P, Salles J. Effects of agronomical measures on the microbial diversity of soils as related to the suppression of soil – borne plant pathogens [J]. *Biodegradation*, 2002, 13(1): 29–40.
- [26] Li X G, Wang X X, Dai C C, et al. Effects of intercropping with *Atractylodes lancea* and application of bio – organic fertiliser on soil invertebrates, disease control and peanut productivity in continuous peanut cropping field in subtropical shina [J]. *Agroforestry Systems*, 2014, 88(1): 41–52.
- [27] 苏世鸣, 任丽轩, 霍振华, 等. 西瓜与旱作水稻间作改善西瓜连作障碍及对土壤微生物区系的影响 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(3): 704–712.
- [28] 吴凤芝, 周新刚. 不同作物间作对黄瓜病害及土壤微生物群落多样性的影响 [J]. *土壤学报*, 2009, 46(5): 899–906.
- [29] Zhou X A, Yu G B, Wu F Z. Effects of intercropping cucumber with onion or garlic on soil enzyme activities, microbial communities and cucumber yield [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2011, 47(5): 279–287.
- [30] 罗娅婷, 崔现亮, 郑 毅, 等. 不同品种小麦与蚕豆间作对蚕豆根际镰刀菌生长的影响 [J]. *云南农业大学学报: 自然科学版*, 2014, 29(3): 397–403.
- [31] 杨智仙, 汤 利, 郑 毅, 等. 不同品种小麦与蚕豆间作对蚕豆枯萎病发生、根系分泌物和根际微生物群落功能多样性的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(3): 570–579.
- [32] Jannoura R, Joergensen R G, Bruns C. Organic fertilizer effects on growth, crop yield, and soil microbial biomass indices in sole and intercropped peas and oats under organic farming conditions [J]. *European Journal of Agronomy*, 2014, 52: 259–270.
- [33] Jiao K B, Qin S J, Lyu D, et al. Red clover intercropping of apple orchards improves soil microbial community functional diversity [J]. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B – Soil and Plant Science*, 2013, 63(5): 466–472.
- [34] Vos C, Claerhout S, Mkandawire R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce root – knot nematode penetration through altered root exudation of their host [J]. *Plant and Soil*, 2012, 354(1/2): 335–345.
- [35] Harrier L A, Watson C A. The potential role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil – borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems [J]. *Pest Management Science*, 2004, 60(2): 149–157.
- [36] Maffei G, Miozzi L, Fiorilli V, et al. The arbuscular mycorrhizal symbiosis attenuates symptom severity and reduces virus concentration in tomato infected by tomato yellow leaf curl sardinia virus (TYLCSV) [J]. *Mycorrhiza*, 2014, 24(3): 179–186.
- [37] Hage – Ahmed K, Moyses A, Voglgruber A, et al. Alterations in root exudation of intercropped tomato mediated by the arbuscular mycorrhizal fungus *glomus mosseae* and the soilborne pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* [J]. *Journal of Phytopathology*, 2013, 161(11/12): 763–773.
- [38] Pozo M J, Azcón – Aguilar C. Unraveling mycorrhiza – induced resistance [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(4): 393–398.
- [39] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbiosis* [M]. New York: Academic Press, 2010.
- [40] Schroeder – Moreno M S, Janos D P. Intra – and inter – specific density affects plant growth responses to arbuscular mycorrhizas [J]. *Botany – Botanique*, 2008, 86(10): 1180–1193.

- [41] Hage – Ahmed K, Krammer J, Steinkellner S. The intercropping partner affects arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* interactions in tomato [J]. *Mycorrhiza*, 2013, 23 (7): 543 – 550.
- [42] Miranda E, Silva E, Sagin J O. Comunidades de fungos micorrizicos arbusculares associados ao amendoim forrageiro em pastagens consorciadas no estado do Acre, Brasil forage in mixed pastures in the state of Acre, Brazil [J]. *Acta Amazonica*, 2010, 40 (1): 13 – 22.
- [43] Lacombe S, Bradley R L, Hamel C, et al. Do tree – based intercropping systems increase the diversity and stability of soil microbial communities? [J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2009, 131 (1/2): 25 – 31.
- [44] Chiffot V, Rivest D, Olivier A, et al. Molecular analysis of arbuscular mycorrhizal community structure and spores distribution in tree – based intercropping and forest systems [J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2009, 131 (1/2): 32 – 39.
- [45] Jefwa J M, Sinclair R, Maghembe J A. Diversity of glomale mycorrhizal fungi in maize/sesbania intercrops and maize monocrop systems in southern Malawi [J]. *Agroforestry Systems*, 2006, 67 (2): 107 – 114.
- [46] Bacilio – Jiménez M, Aguilar – Flores S, Ventura – Zapata E, et al. Chemical characterization of root exudates from rice (*Oryza sativa*) and their effects on the chemotactic response of endophytic bacteria [J]. *Plant and Soil*, 2003, 249 (2): 271 – 277.
- [47] Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, et al. Deciphering the rhizo sphere microbiome for disease – suppressive bacteria [J]. *Science*, 2011, 332 (6033): 1097 – 1100.
- [48] Neal A L, Ahmad S, Gordon – Weeks R, et al. Benzoxazinoids in root exudates of maize attract *Pseudomonas putida* to the rhizosphere [J]. *PLoS One*, 2012, 7 (4): e35498.
- [49] Ling N, Raza W, Ma J H, et al. Identification and role of organic acids in watermelon root exudates for recruiting *Paenibacillus polymyxa* SQR – 21 in the rhizosphere [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2011, 47 (6): 374 – 379.
- [50] Walker T S, Bais H P, Grotewold E, et al. Root exudation and rhizosphere biology [J]. *Plant Physiology*, 2003, 132 (1): 44 – 51.
- [51] 肖靖秀, 郑毅, 汤利. 小麦 – 蚕豆间作对根系分泌低分子量有机酸的影响 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25 (6): 1739 – 1744.
- [52] 张宁, 张如, 吴萍, 等. 根系分泌物在西瓜/旱作水稻间作减轻西瓜枯萎病中的响应 [J]. *土壤学报*, 2014, 51 (3): 585 – 593.
- [53] 路彩红. 播娘蒿与野燕麦对小麦幼苗根分泌丁布/门布的诱导作用 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.
- [54] 董继新, 董海涛, 李德葆. 植物抗病基因研究进展 [J]. *植物病理学报*, 2001, 31 (1): 1 – 9.
- [55] Zhang F S, Li L. Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient – use efficiency [J]. *Plant and Soil*, 2003, 248 (1/2): 305 – 312.
- [56] Zuo Y M, Zhang F S. Effect of peanut mixed cropping with gramineous species on micronutrient concentrations and Iron chlorosis of peanut plants grown in a calcareous soil [J]. *Plant and Soil*, 2008, 306 (1/2): 23 – 36.
- [57] Zhang F, Shen J, Li L, et al. An overview of rhizosphere processes related with plant nutrition in major cropping systems in China [J]. *Plant and Soil*, 2004, 260 (1/2): 89 – 99.
- [58] 肖靖秀, 郑毅, 汤利, 等. 小麦蚕豆间作系统中的氮钾营养对小麦锈病发生的影响 [J]. *云南农业大学学报*, 2005, 20 (5): 640 – 645.
- [59] 肖靖秀, 郑毅. 间套作系统中作物的养分吸收利用与病虫害控制. 间套作系统中作物的养分吸收利用与病虫害控制 [J]. *中国农学通报*, 2005, 21 (3): 150 – 154.
- [60] 肖靖秀, 周桂凤, 汤利, 等. 小麦/蚕豆间作条件下小麦的氮、钾营养对小麦白粉病的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12 (4): 517 – 522.
- [61] 鲁耀, 郑毅, 汤利, 等. 施氮水平对间作蚕豆锰营养及叶赤斑病发生的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16 (2): 425 – 431.
- [62] 唐旭, 郑毅, 汤利, 等. 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 [J]. *中国水稻科学*, 2006, 20 (6): 663 – 666.
- [63] 卢国理, 汤利, 楚铁欧, 等. 单/间作条件下氮肥水平对水稻总酚和类黄酮的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14 (6): 1064 – 1069.
- [64] Xu W H, Wu F Z, Chang C L, et al. Effects of wheat as companion cropping on growth, soil enzymes and disease resistance of watermelon [J]. *Allelopathy Journal*, 2013, 32 (2): 267 – 277.
- [65] Xu W, Wu F, Wang Z, et al. Response of photosynthetic characteristics and disease resistance of watermelon to companion with wheat [J]. *Chinese Journal of Eco – agriculture*, 2014, 22: 655 – 660.
- [66] Mandal S, Mallick N, Mitra A. Salicylic acid – induced resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* in tomato [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2009, 47 (7): 642 – 649.
- [67] Ling N, Zhang W, Wang D, et al. Root exudates from grafted – root watermelon showed a certain contribution in inhibiting *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *PLoS One*, 2013, 8 (5): e63383.
- [68] De Meyer G, Capieau K, Audenaert K, et al. Nanogram amounts of salicylic acid produced by the rhizobacterium *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2 activate the systemic acquired resistance pathway in bean [J]. *Molecular Plant – microbe Interactions*, 1999, 12 (5): 450 – 458.
- [69] Meziane H, van der Sluis I, Van Loon L C, et al. Determinants of *Pseudomonas putida* WCS358 involved in inducing systemic resistance in plants [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2005, 6 (2): 177 – 185.
- [70] van Wees S C M, van der Ent S, Pieterse C M J. Plant immune responses triggered by beneficial microbes [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2008, 11 (4): 443 – 448.
- [71] Bezemer T M, Lawson C S, Hedlund K, et al. Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant – soil feedback responses in two grasslands [J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94 (5): 893 – 904.
- [72] Harrison K A, Bardgett R D. Influence of plant species and soil conditions on plant – soil feedback in mixed grassland communities [J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98 (2): 384 – 395.