

间作小麦和接种 AM 真菌协同提高蚕豆抗枯萎病能力和根际微生物碳代谢活性

董艳¹, 赵骞¹, 吕家兴¹, 董坤^{2*}

(1 云南农业大学资源与环境学院, 昆明 650201; 2 云南农业大学动物科学技术学院, 昆明 650201)

摘要: 【目的】接种丛枝菌根 (arbuscular mycorrhizal, AM) 真菌和间作均是防治蚕豆枯萎病的有效方法, 从土壤微生物学角度研究两者协同减轻蚕豆枯萎病的机理, 对控制蚕豆枯萎病传播具有重要意义。【方法】利用盆栽试验方法, 进行了间作和接种 AM 真菌摩西管柄囊霉 (*Funneliformis mosseae*, Fm) 和扭形球囊霉 (*Glomus tortuosum*, Gt) 试验。设蚕豆单作对照 (MF)、蚕豆小麦间作 (IF)、蚕豆单作接种 Fm (MFFm)、蚕豆小麦间作接种 Fm (IFFm)、蚕豆单作接种 Gt (MFGt)、蚕豆小麦间作接种 Gt (IFGt) 6 个处理。于蚕豆开花期 (生长 70 天) 取土壤样品, 测定蚕豆幼苗生长、枯萎病发生、根际镰刀菌数量和微生物碳代谢活性。【结果】间作显著增加蚕豆幼苗干重 93.0%、降低蚕豆枯萎病病情指数 71.4%, 接菌显著增加蚕豆幼苗干重 55.3%、降低病情指数 76.6%, 其中接种 Fm 真菌对蚕豆幼苗干重的影响更大, 对病情指数的抑制效果更好。间作接菌显著增加蚕豆幼苗干重 100%、降低病情指数 89.8%。Biolog 微平板测试结果显示, 间作提高根际微生物碳代谢活性 32.3%; 接菌提高微生物活性 85.4%; 间作接菌提高微生物活性 122%。主成分分析结果表明, 间作和接菌均明显改变了根际微生物的群落结构, 并主要改变了对碳水化合物类、氨基酸和羧酸类碳源的利用。相关性分析结果显示, 枯萎病发病率和病情指数与根际镰刀菌数量呈极显著正相关关系, 与 AWCD 值、Shannon 多样性指数和丰富度指数均呈极显著负相关。【结论】蚕豆与小麦间作和接菌对抑制蚕豆枯萎病和促进蚕豆生长均具有积极效应, 间作显著提高了 AM 真菌的定殖率, 二者协同提高了根际微生物活性, 改变了微生物群落结构, 并抑制了病原菌增殖, 进而控制蚕豆枯萎病发生。

关键词: 间作; AM 真菌; 蚕豆枯萎病; 根际微生物; 碳代谢

Synergistic effects of intercropping with wheat and inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on improvement of anti-*Fusarium* wilt and rhizosphere microbial carbon metabolic activity of faba bean

DONG Yan¹, ZHAO Qian¹, LÜ Jia-xing¹, DONG Kun^{2*}

(1 College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;

2 College of Animal Science and Technology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: 【Objectives】 Intercropping and inoculation of arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) are effective methods for controlling wilt in faba bean. Exploring the role of AMF and intercropping is the prerequisite for controlling faba bean wilt from soil microbial system. 【Methods】 A greenhouse pot experiment was conducted using *Funneliformis mosseae* (Fm) and *Glomus tortuosum* (Gt) as tested AM fungi. Six treatments were included as monocropped faba bean (CK), intercropping of faba bean and wheat (IF), monocropped faba bean with inoculation of Fm or Gt (MFFm or MFGt), intercropping of faba bean and wheat with inoculation of Fm or Gt (IFFm or IFGt). After faba bean grown for 70 days (in flowering stage), soil and plant samples were collected. The faba bean seedling growth, occurrence of *Fusarium* wilt, rhizosphere microbial C metabolic activity in faba

收稿日期: 2018-10-08 接受日期: 2019-04-10

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31860596, 31560586)。

联系方式: 董艳 E-mail: dongyanyx@163.com; * 通信作者 董坤 E-mail: dongkun19722004@aliyun.com

bean rhizosphere soil were measured. **【 Results 】** In comparison with CK), intercropping significantly increased the dry weight of faba bean seedling by 93.0%, inoculation with AMF by 55.3% and intercropping combine with inoculation by 100%; significantly decreased disease index of faba bean *Fusarium* wilt by 71.4%, 76.6% and 89.8% respectively. Inoculation of Fm obtained higher dry weight of faba bean seedlings and stronger inhibition of disease index of *Fusarium* wilt. Studies based on Biolog micro plates showed that intercropping, AMF inoculation, intercropping combining with AMF inoculation increased the average well color development (AWCD value) by 32.3%, 85.4% and 122%. Principal component analyses demonstrated that intercropping, inoculation of AMF, intercropping combining with AMF inoculation changed the rhizospheric microbial community composition obviously, and utilization ability of carbohydrates, amino acids and carboxylic acids carbon sources were significantly increased when intercropping with inoculation AMF. Correlation analyses demonstrated that the disease incidence and index were significantly and positively correlated with the number of *F. oxysporum* in rhizosphere, and significantly and negatively correlated with AWCD value, Shannon's diversity index and richness index. **【 Conclusions 】** Intercropping with wheat and inoculation of AMF have positive effects on inhibiting *Fusarium* wilt and promoting the growth of faba bean. The intercropping could significantly increase the colonization rate of AMF, and the combination of the two method could further enhance rhizosphere microbial activity, improve rhizosphere microbial community functional diversity and inhibit the growth of *Fusarium oxysporum*. As a result, the faba bean plant growth is promoted, and the *Fusarium* wilt occurrence is reduced drastically.

Key words: intercropping; *Arbuscular mycorrhizal* fungus; faba bean *Fusarium* wilt; rhizosphere microbe; carbon metabolism

随着农业现代化水平的提高,以高投入及高产、种植品种单一、复种指数高和大量施肥和施药等为特点的集约化种植已成为我国重要的农业生产模式^[1]。由于对作物土传病原微生物生长繁殖规律和传播扩散途径的认识不足,随着集约化种植不断推广与发展,作物土传病害在我国呈蔓延趋势^[1]。蚕豆 (*Vicia faba* L.) 是世界温带和亚热带地区一种重要的食用豆类作物,在中国的栽培历史超过 2100 年^[2]。近年来随着蚕豆生产的不断发展,加之种植习惯和环境条件等原因,蚕豆连作现象日益普遍,造成土传枯萎病普遍发生^[3]。枯萎病是云南省蚕豆生产上的重要病害,在蚕豆整个生育期都有发生,发生流行时间长,发病规律复杂,一旦发生较难防治,目前已经成为限制蚕豆高产稳产的主要因素之一^[4]。

生产上控制土传枯萎病的方法有土壤高温消毒^[5]、土壤厌氧消毒^[6]、施用生物有机肥^[7]、抗性育种和化学农药施用^[8]等措施,这些措施均主要是降低土壤中病原菌的数量,可在不同程度上减轻枯萎病,但传统的单一防治方式均有一定的局限性,不能及时有效地改善连作状况^[8],而且化学防治还会导致农产品农药残留和环境污染等问题。在土壤生态系统中,有些微生物在抑制土传病原物、促进作物健康生长

方面具有重要作用,如丛枝菌根 (arbuscular mycorrhizal, AM) 真菌正是这样的生防菌^[9]。AM 真菌能够拮抗由真菌、线虫、细菌等病原体引起的土传性植物病害,诱导宿主植物增强对病虫害的耐/抗病性。当前,利用 AM 真菌开展病虫害的生物防治已经引起生态学家和植物病理学家的广泛关注^[10]。例如,接种集球囊霉 (*Glomus fasciculatum*) 降低了仙客来枯萎病和炭疽病的发病率和病情指数^[11],接种聚丛球囊霉 (*Glomus aggregatum*) 降低了香蕉枯萎病的危害^[12]。但这些研究均是在单作条件下开展的,有关间作系统接种 AM 真菌对土传病害的影响尚不清楚。

作物根部土壤中微生物群落结构及其组成变化能反映土壤生态现状及变化趋势,对作物健康十分重要^[13]。单一作物持续连作条件下,土壤中微生物多样性降低,根际生态平衡被打乱,根际有害微生物在酸性条件下大量繁殖,土壤由“细菌型”转变成“真菌型”,由“健康型”转变成“致病型”,土壤微生物整体代谢活性降低^[14]。因此提高根际微生物活性并改善其群落结构有助于提高土壤健康程度,增加对土传病害的抑制能力。接种幼套球囊霉 (*Glomus etunicatum*) 显著提高西瓜根际微生物数量并降低尖孢镰刀菌和真菌数量,最终降低西瓜枯萎病

的发病率和病情指数^[15]。土壤微生物多样性和群落结构与地上作物组成密切相关, 间作系统中由于种植两种以上的作物(或品种), 不同作物的根系分泌物组成不同, 从而引起土壤微生物多样性的变化, 已经成为缓解作物连作障碍的有效措施^[16]。我们的前期研究表明, 小麦与蚕豆间作控制蚕豆枯萎病与根际微生物活性和群落结构变化有关^[17-18], 但有关该间作系统中接种 AM 真菌对蚕豆根际微生物代谢功能多样性的影响及其与枯萎病发生的关系尚不清楚。因此, 本研究以小麦与蚕豆间作体系为对象, 研究蚕豆枯萎病发生、镰刀菌数量和根际微生物代谢功能多样性对接种 AM 真菌的响应, 明确间作及 AM 真菌协同控制枯萎病的微生物学机制, 为土传病害防控提供有效、安全、环境友好的方法。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

供试蚕豆品种为 89-147(*Vicia faba* L. cv. 89-147), 小麦品种为云麦 53(*Tricum aestivum* L. cv. Yunmai 53), 均来自云南省农业科学院。

供试病原菌尖孢镰刀菌蚕豆专化型 *Fusarium oxysporum* f. *fabae*(FOF) 的分离和培养参照董艳等^[17]的方法进行分离和培养。

供试土壤为连作蚕豆 11 年的土壤, 采集于云南省安宁市禄脰镇上村。土壤有机质含量 14.7 g/kg、氮 1.25 g/kg、碱解氮 62.9 mg/kg、速效磷 35.2 mg/kg、速效钾 61.3 mg/kg、pH 7.02。供试菌种为摩西管柄囊霉 *Funneliformis mossea* (BGCGZ01A, 记为 Fm) 和扭形球囊霉 *Glomus tortuosum* (BGCNM03A, 记为 Gt), 均购自北京市农林科学院植物营养与资源研究所^[17]。接种菌根菌剂以玉米和苜蓿为宿主植物进行扩繁, 每 10 g 菌剂含有 700 个孢子。

1.2 试验设计

试验设 2 种植模式 and 3 种 AM 真菌接种方式, 共 6 个处理(所有处理均接种 FOF), 即: 1) MF, 蚕豆单作(对照); 2) IF, 蚕豆与小麦间作; 3) MFFm, 单作接种 Fm; 4) IFFm, 间作接种 Fm; 5) MFGt, 单作接种 Gt; 6) IFGt, 间作接种 Gt。每个处理 3 次重复, 共计 18 盆。

土培盆栽试验于 2012 年 10 月至 2013 年 2 月在云南农业大学温室中进行。将 AM 真菌和 1.8 g 灭菌土混合均匀后装入塑料盆中, 2 种 AM 真菌的接种量均为 54 g, 不接种的处理, 接入 54 g 灭菌的 AM 菌

剂以维持与其他处理间的微生物平衡。为保证蚕豆的正常生长, 蚕豆播种前以基肥的形式施入 N(尿素) 75 mg/kg、P₂O₅(普钙) 100 mg/kg、K₂O(硫酸钾) 100 mg/kg。

蚕豆种子用 10% 的 H₂O₂ 进行 30 min 消毒后, 用灭菌水冲洗干净后将种子转移到 25℃ 下恒温催芽, 蚕豆发芽后播种至塑料盆中, 覆盖 0.2 kg 经高压蒸汽灭菌的土壤。蚕豆单作处理每盆播种蚕豆 6 株, 间作处理每盆播种蚕豆 3 株、小麦 12 株, 试验为随机排列。生长期每隔 2 天用称重法补充去离子水, 水分保持在田间最大持水量的 75% 左右, 光照时间为 12 h/d, 期间不进行任何农药处理。待蚕豆长至 3 叶期时, 采用伤根法接种, 尖孢镰刀菌孢子悬浮液浓度为 4 × 10⁵ cfu/mL, 接种量为 15 mL。

1.3 蚕豆枯萎病调查

按董艳等^[17-18]的 5 级分类法进行枯萎病调查, 每个重复调查 3 株蚕豆, 调查完成后计算发病率和病情指数。

1.4 根际镰刀菌数量和微生物代谢功能多样性测定

蚕豆播种后 70 d 进行采样, 将采集的根际土壤置于 4℃ 保存, 一周内完成镰刀菌数量和微生物代谢功能多样性测定。尖孢镰刀菌计数参照 Booth^[19]的方法采用 PCNB 培养基进行培养。土壤微生物代谢功能多样性采用 Biolog ECO 板 (ECO MicroPlate, 美国) 进行测定, 具体操作参照董艳等^[17-18]方法进行。

1.5 计算公式与统计分析

土壤微生物碳源代谢活性用平均微孔颜色吸光值 (average well color development, AWCD) 来描述^[17-18], 计算公式如下:

$$AWCD = \sum (C_i - R) / 31,$$

式中, C_i 为第 i 种碳源的吸光度值; R 为对照孔的吸光度值; 31 为碳源的数目。

用 Shannon-Wiener 多样性指数来描述微生物群落代谢多样性^[17-18], 计算公式如下:

$$H = - \sum P_i \ln P_i$$

式中, P_i 为第 i 孔的相对吸光值与整个微平板的相对吸光值总和的比值。

群落丰富度指数 (S) 用碳源代谢孔的数目表示^[17-18]。

试验所得数据采用 SAS 8.0 软件进行单因素方差分析、主成分分析和相关分析 (大小采用 Pearson 指数), 差异显著性采用最小显著差异法 (LSD) 进行检验。

2 结果与分析

2.1 间作和接菌对 AM 真菌侵染、蚕豆枯萎病发生和幼苗生长的影响

2.1.1 间作和接菌对 AM 真菌侵染率的影响 不接菌条件下, 蚕豆和小麦根系均无 AM 真菌侵染; 单作条件下, 接种 Fm 对蚕豆根系的侵染率比 Gt 高 18.4%; 间作条件下, Fm 对蚕豆、小麦根系的侵染率比 Gt 分别高 24.5% 和 30.7%。接种同种 AM 真菌条件下, 间作系统蚕豆根系的 AM 真菌侵染率均显著高于单作, 其中 Fm、Gt 分别比单作系统高 20.9% 和 19.0% (表 1)。

2.1.2 间作和接菌对根际镰刀菌数量及蚕豆枯萎病发生的影响 与不接菌的单作处理 (MF) 相比, 间作 (IF) 和接菌 (MFFm、MFGt) 均显著降低了蚕豆根际的镰刀菌数量, 其中 IF 处理显著降低 63.9%, 而 MFFm 和 MFGt 处理显著降低 95.2% 和 74.3%。与间作蚕豆 (IF) 相比, 接菌 (IFFm、IFGt) 的蚕豆根际镰刀菌数量显著降低 96.2% 和 65.9%, 以 IFFm 处理的效果最好。接菌条件下, 间作处理 (IFFm、IFGt) 蚕豆根际镰刀菌数量均低于相应的单作处理 (MFFm、MFGt) (表 2)。

与单作 (MF) 相比, 间作 (IF) 降低蚕豆枯萎病的发病率和病情指数 20.0% 和 71.4%; 接种 Fm、Gt 显著降低发病率 70.0% 和 50.0%, 显著降低病情指数 93.9% 和 59.2%。表明小麦与蚕豆间作和接种菌根均抑制了蚕豆枯萎病的发生与发展, 尤其以接种 Fm 真

菌的效果最好 (表 2)。与 MF 处理相比, 间作接菌处理 (IFFm、IFGt) 的蚕豆枯萎病发病率降低 100% 和 40.0%; 病情指数降低 100% 和 79.6%。表明小麦与蚕豆间作接菌具有协同降低蚕豆枯萎病的作用, 以间作接种 Fm 的效果最好 (表 2)。

2.1.3 间作和接菌对蚕豆和小麦幼苗干重的影响

如图 1 所示, 与单作相比, 间作分别显著提高蚕豆

表 1 AM 真菌蚕豆小麦侵染率 (%)
Table 1 AM fungal colonization rate on faba bean and wheat

处理 Treatment	蚕豆 Faba bean	小麦 Wheat
MF	0.0 ± 0.0 d	
IF	0.0 ± 0.0 d	0.0 ± 0.0 c
MFFm	68.28 ± 0.96 b	
IFFm	82.56 ± 2.56 a	40.90 ± 3.93 a
MFGt	55.71 ± 2.18 c	
IFGt	66.30 ± 1.91 b	30.29 ± 1.98 b

注 (Note): MF—单作接种尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with FOF; IF—间作接种尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with FOF; MFFm—单作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; IFFm—间作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; MFGt—单作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; IFGt—间作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; 同列数据后不同字母表示不同处理间在 5% 水平上差异显著 Values followed by different letters in a column indicate significantly different among treatments ($P < 0.05$).

表 2 间作及接种 AM 真菌处理下蚕豆根际镰刀菌数量、枯萎病发病率和病情指数

Table 2 *Fusarium oxysporum* density in rhizosphere soil incidence and index of faba bean *Fusarium* wilt under treatments of intercropping and inoculation of AM fungi

处理 Treatment	发病率 (%) Disease incidence	病情指数 Disease index	尖孢镰刀菌数量 ($\times 10^2$ CFU/g) <i>F. oxysporum</i>
MF	83.3 ± 28.9 a	81.7 ± 27.5 a	331.44 ± 16.44 a
IF	66.7 ± 28.9 ab	23.3 ± 5.8 bc	119.66 ± 27.1 b
MFFm	25.0 ± 0.0 cd	5.0 ± 0.0 cd	15.95 ± 3.97 e
IFFm	0.0 ± 0.0 d	0.0 ± 0.0 d	4.59 ± 3.97 e
MFGt	41.7 ± 14.4 bc	33.3 ± 11.6 b	85.17 ± 3.73 c
IFGt	50.0 ± 0.0 bc	16.7 ± 2.9 bcd	40.82 ± 11.66 d

注 (Note): MF—单作接种尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with FOF; IF—间作接种尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with FOF; MFFm—单作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; IFFm—间作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; MFGt—单作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; IFGt—间作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; 同列数据后不同字母表示不同处理间在 5% 水平上差异显著 Values followed by different letters in a column indicate significantly different among treatments ($P < 0.05$).

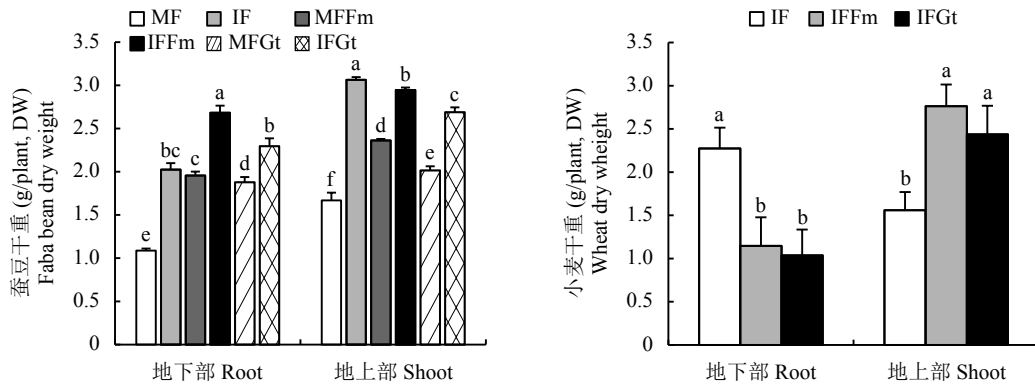


图 1 间作和接菌处理蚕豆幼苗、小麦干重

Fig. 1 Dry weight of faba bean seedlings and wheat under treatments of intercropping and inoculation of AM fungi

[注 (Note)]: MF—单作接种尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with FOF; IF—间作接种尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with FOF; MFFm—单作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; IFFm—间作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; MFGt—单作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; IFGt—间作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; 柱上不同字母分别表示蚕豆下部或地上部处理间差异显著 Different letters above the bars indicate significantly different among treatments in shoots or roots ($P < 0.05$).]

地下部和地上部干重 100% 和 83.7%; 接种 Fm 真菌显著提高蚕豆地下部和地上部干重 90.6% 和 44.3%, 接种 Gt 真菌显著提高蚕豆地下部和地上部干重 68.3% 和 25.3%。表明间作和接种 AM 真菌均促进了蚕豆的生长。

与 MF 相比, 间作接菌处理 (IFFm、IFGt) 显著增加蚕豆幼苗地下部干重 155% 和 109%, 显著增加地上部干重 72.0% 和 58.0%。IFFm、IFGt 分别提高小麦地上部干重 77.5% 和 64.5%, 但降低地下部干重 48.2% 和 54.4%。表明间作配合接种 AM 真菌显著促进蚕豆幼苗地上部和地下部的生长, 其中以接种 Fm 条件下蚕豆幼苗地上部和地下部干重最大, 但对于小麦的效应存在差异, 接种 Fm 和 Gt 真菌促进地上部生长, 但使小麦地下部生长受阻。

2.2 间作和接菌对蚕豆根际微生物碳代谢活性的影响

2.2.1 蚕豆根际微生物碳源利用平均颜色变化率 (AWCD) 如图 2 所示, 各处理的 AWCD 值随培养时间延长而上升, 尤其是培养 48 h 后急剧增加。培养 72 h 时, 与 MF 相比, 间作接菌处理 (IFFm 和 IFGt) 的 AWCD 提高 111.0% 和 133.0%。

2.2.2 蚕豆根际微生物碳源利用特征 从 Biolog-ECO 板的代谢指纹图谱来看 (图 3), 蚕豆根际微生物利用 6 类碳源的能力依次为碳水化合物 (CH) > 氨基酸类 (AA)、羧酸类 (CA) > 聚合物 (PM) > 胺类 (AM) > 酚酸类 (PA)。6 类碳源对 AM 真菌均响应敏感。与 MF 相比, 接种 Fm 真菌处理 (MFFm) 使根际

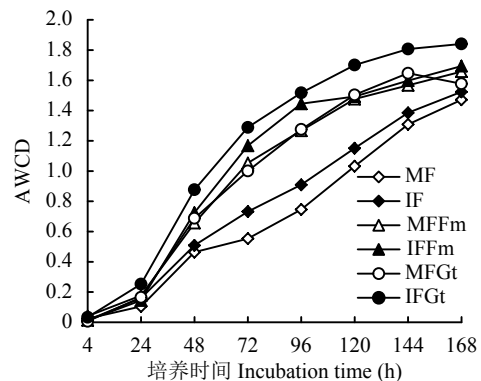


图 2 不同处理下根际微生物碳源利用平均颜色变化率 (AWCD)

Fig. 2 AWCD of faba bean rhizosphere soil in different treatments

[注 (Note)]: MF—单作接种尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with FOF; IF—间作接种尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with FOF; MFFm—单作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; IFFm—间作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; MFGt—单作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; IFGt—间作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF.]

微生物对 CH、AA、CA、PM、AM、PA 类碳源的利用显著提高 73.2%、130%、27.5%、86.9%、728% 和 48.9%; 接种 Gt 真菌处理 (MFGt) 使根际微生物对 CH、AA、CA、PM 类碳源利用显著提高 68.7%、114%、80.2% 和 130%。表明接种 AM 真菌处理 (MFFm、MFGt) 显著提高了根际微生物对碳源

的利用, 其中以接种 Fm 真菌条件下效果较好 (图 3)。

与 MF 相比, IFFm 处理使根际微生物对 CH、AA、CA、PM、AM、PA 类碳源的利用显著提高 63.6%、164%、51.8%、118%、1322% 和 125%; IFGt 处理使根际微生物对 CH、AA、CA、PM、AM、PA 类碳源显著提高 112%、154%、68.5%、76.7%、816% 和 136%。表明间作条件下配合接种 AM 真菌能显著提高蚕豆根际微生物对 Biolog ECO 板中六类碳源的利用。

2.2.3 间作和接菌对根际微生物多样性指数的影响

与 MF 相比, IF 处理显著提高微生物香农多样性指数 (H) 4.3%, 接种 Fm 和 Gt 真菌使 H 分别显著提高 7.6% 和 4.4%; 间作接菌 (IFFm 和 IFGt) 使 H 显著提高 10.5% 和 10.5% (图 4)。与 MF 相比, IF 处理显著提高微生物丰富度指数 (S) 20.6%; 接种 Fm 和 Gt 真菌使蚕豆根际微生物的丰富度指数 (S) 显著提高 23.8% 和 20.6%; 间作接菌 (IFFm 和 IFGt) 显著提高 S 指数 36.5% 和 41.3%。表明小麦与蚕豆间作并接种 AM 真菌均能显著提高微生物的 H 和 S 。

2.2.4 根际微生物碳源利用特征的主成分分析 蚕

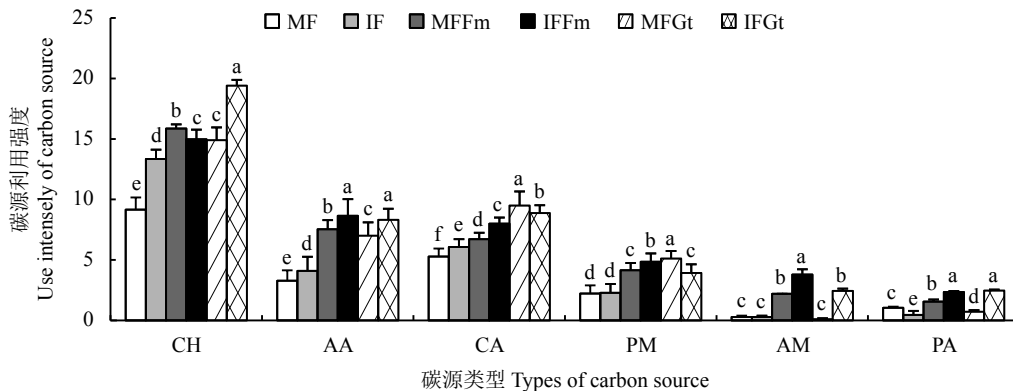


图 3 不同处理对蚕豆根际微生物利用六类碳源的影响

Fig. 3 Effect of different treatments on utilization of six types of carbon source

[注 (Note): MF—单作接种尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with FOF; IF—间作接种尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with FOF; MFFm—单作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; IFFm—间作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; MFGt—单作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; IFGt—间作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; CH—碳水化合物类 Carbohydrates; AA—氨基酸类 Amino acids; CA—羧酸类 Carboxylic acids; PM—聚合物 Polymers; AM—胺类 Amines/amides; PA—酚酸类 Phenolic acids; 柱上不同字母表示相同碳源下不同处理间差异显著 Different letters above the bars indicate significantly different among treatments with the same carbon source ($P < 0.05$).]

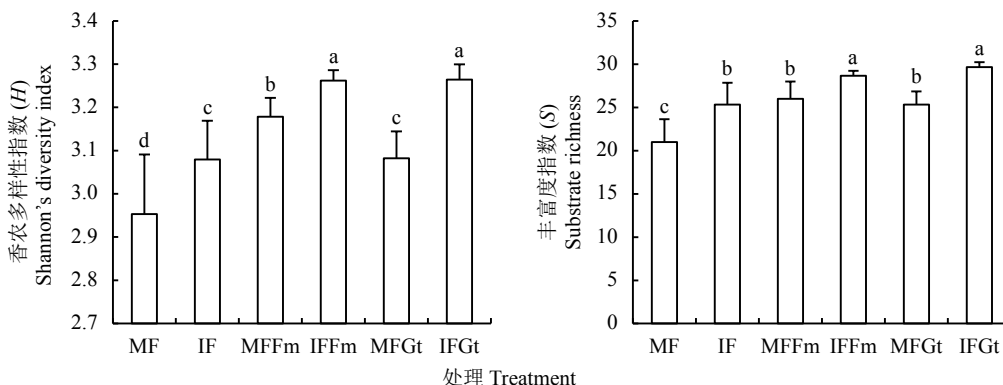


图 4 不同处理对蚕豆根际微生物群落多样性指数的影响

Fig. 4 Effects of different treatments on microbial community diversity index of faba bean rhizosphere microbe

[注 (Note): MF—单作接种尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with FOF; IF—间作接种尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with FOF; MFFm—单作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; IFFm—间作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; MFGt—单作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; IFGt—间作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; 柱上不同字母表示处理间差异显著 Different letters above the bars indicate significantly different among treatments ($P < 0.05$).]

豆单间作处理间根际微生物群落结构在 PC1 上有较大分离。MFFm 和 MFGt 处理与 MF 处理在 PC1 上有较好的分离,表明接种菌明显改变了蚕豆根际微生物的群落结构,以接种 Fm 处理对微生物群落结构的影响大于接种 Gt 处理。间作接菌处理 (IFFm 和 IFGt) 与不接菌处理 (IF) 在 PC1 和 PC2 上均有明显的分离,表明间作条件下接种菌根能明显改变蚕豆根际微生物的群落结构 (图 5)。

从表 3 可看出,在 PC1 上相关系数较高的碳源有 18 种,其中碳水化合物类 6 种、氨基酸类 2 种、羧酸类 5 种、聚合物类 3 种、胺类 1 种和酚酸类 1 种。表明不接菌条件下的单间作处理 (MF 与 IF)、单作条件下不接菌和接菌处理 (即 MF 与 MFFm、MFGt)、间作条件下接菌处理 (IFFm 和 IFGt) 与不接菌处理 (IF) 间微生物群落结构的差异是由根际微生物利用以下碳源:碳水化合物类 (β -甲基-D-葡萄糖苷、D-半乳糖酸- γ -内酯、D-甘露醇、D-纤维二糖、葡萄糖-1-磷酸盐和 α -D-乳糖)、氨基酸类 (L-精氨酸和 L-苯丙氨酸)、羧酸类 (丙酮酸甲酯、 γ -羟基丁酸、衣康酸、 α -丁酮酸和 D-苹果酸)、聚合物类 (聚山梨醇酯 40 和 α -环糊精)、胺类 (腐胺) 和酚酸类 (4-羟基苯甲酸) 的差异导致的,反映出碳水化合物类和羧酸类碳源是导致以上处理间微生物群落结构变化的敏感碳源。

在 PC2 上相关系数较高的碳源有 16 种,其中碳水化合物类 5 种、氨基酸 4 种、羧酸类碳源 4 种、聚合物 1 种、胺类化合物 1 种和酚酸类 1 种。单作条件下 MFFm 和 Gt 处理间、MF 与 IFFm 和 IFGt 处理间微生物群落结构的差异是由根际微生物对以下

碳源:糖类 (D, L- α -甘油磷酸盐、D-木糖、N-乙酰基-D-葡萄糖胺、D-纤维二糖、 β -甲基-D-葡萄糖苷)、氨基酸类 (葡萄糖-L-谷氨酸、L-丝氨酸、L-苏氨酸和 L-天冬酰胺)、羧酸类 (丙酮酸甲酯、D-葡萄糖胺酸、衣康酸和 α -丁酮酸)、聚合物类 (α -环糊精)、胺类 (苯基乙胺) 和酚酸类 (2-羟基苯甲酸) 的利用差异导致的。表明碳水化合物、氨基酸和羧酸类碳源是导致单作条件下 Fm 和 Gt 处理间及 MF 与 IFFm 和 IFGt 处理间微生物群落结构差异的敏感碳源。

2.3 枯萎病发病率、病情指数与根际镰刀菌数量、微生物碳代谢活性的相关分析

为明确蚕豆根际微生物碳代谢活性与蚕豆枯萎病发生的关系,将蚕豆根际土壤中尖孢镰刀菌数量、微生物平均颜色变化率、Shannon 多样性指数和丰富度指数与枯萎病发病率和病情指数进行相关分析。结果表明,蚕豆枯萎病的发病率与病情指数与根际镰刀菌数量呈极显著正相关,与根际微生物平均颜色变化率、Shannon 多样性指数和丰富度指数均呈极显著负相关关系 (表 4)。说明蚕豆枯萎病发生及严重程度与根际土壤微生物活性和多样性密切相关,即蚕豆根际微生物碳代谢活性越低,根际镰刀菌数量越多,枯萎病发生越严重。

3 讨论与结论

3.1 间作系统接种 AM 真菌对枯萎病的抑制

近年来我国农作物的土传病害日趋严重,对农作物产量和品质造成严重影响,已成为限制我国农业可持续发展的重要瓶颈^[20]。接种摩西管柄囊霉 (*F.*

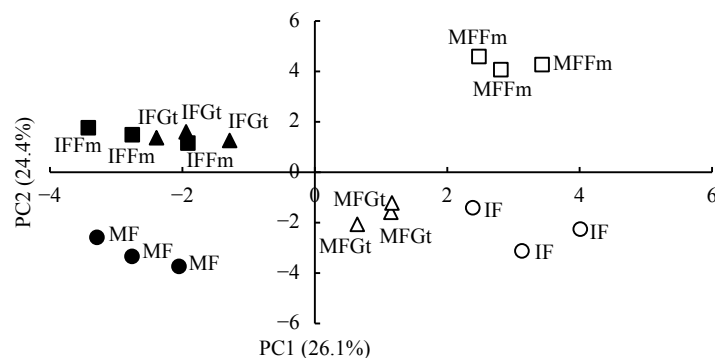


图 5 不同处理条件下根际微生物碳源代谢主成分分析

Fig. 5 Principal component analysis (PCA) of rhizosphere microbial community carbon source metabolism in different treatments

[注 (Note): MF—单作接种尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with FOF; IF—间作接种尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with FOF; MFFm—单作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; IFFm—间作接种摩西管柄囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *F. mosseae* and FOF; MFGt—单作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Monocropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF; IFGt—间作接种扭形球囊霉和尖孢镰刀菌 Intercropping and inoculation with *G. tortuosum* and FOF.]

表 3 31 种碳源与 PC1、PC2 的相关系数
Table 3 31 sole-carbon sources substrates with high Pearson's correlation coefficients for PC1 and PC2 in the PCA of substrate utilization patterns of soil microbial community

碳源类别 Carbon source	底物 Substrate	主成分 1 PC1	主成分 2 PC2
碳水化合物 Carbohydrates	β -甲基-D-葡萄糖苷 β -Methyl-D-glucoside	-0.642	0.946
	D-半乳糖酸- γ -内酯 D-Galactonic acid- γ -lactone	0.989	-
	D-木糖 D-Xylose	-	0.998*
	i-赤藓糖醇 i-Erythritol	-	-
	D-甘露醇 D-Mannitol	0.999*	-
	N-乙酰基-D-葡萄糖胺 N-Acetyl-D-glucosamine	-	0.991*
	D-纤维二糖 D-Cellobiose	0.626	-0.952
	葡萄糖-1-磷酸盐 Glucose-1-phosphate	-0.959	-
	α -D-乳糖 α -D-Lactose	0.998	-
	D,L- α -甘油磷酸盐 D,L- α -Glycerol phosphate	-	0.849
氨基酸 Amino acids	L-精氨酸 L-Arginine	0.631	-
	L-天冬酰胺酸 L-Asparagine	-	0.652
	L-苯丙氨酸 L-Phenylalanine	0.947	-
	L-丝氨酸 L-Serine	-	0.997*
	L-苏氨酸 L-Threonine	-	-0.871
	葡萄糖-L-谷氨酸 Glycyl-L-glutamic acid	-	0.991*
羧酸类化合物 Carboxylic acids	丙酮酸甲酯 Pyruvic acid methyl ester	0.860	-0.785
	D-半乳糖醛酸 D-Galacturonic acid	-	-
	γ -羟基丁酸 γ -Hydroxybutyric acid	-0.994*	-
	D-葡萄糖胺酸 D-Glucosaminic acid	-	0.944
	衣康酸 Itaconic acid	-0.705	0.915
	α -丁酮酸 α -Ketobutyric acid	0.862	-0.783
	D-苹果酸 D-Malic acid	0.977	-
聚合物 Polymers	聚山梨醇酯 40 Tween-40	0.688	-
	聚山梨醇酯 80 Tween-80	-	-
	α -环糊精 α -Cyclodextrin	-0.626	0.953
	糖原 Glycogen	-0.763	-
胺类化合物 Amines /amides	苯基乙胺 Phenylethylamine	-	-0.744
	腐胺 Putrescine	-0.748	-
酚酸类化合物 Phenolic acids	2-羟基苯甲酸 2-Hydroxy benzoic acid	-	0.836
	4-羟基苯甲酸 4-Hydroxy benzoic acid	0.755	-

注 (Note): “-” 表示相关系数, $-0.6 < r < 0.6$ Means correlation coefficients, $-0.6 < r < 0.6$. *— $P < 0.05$.

mosseae) 的西瓜植株枯萎病病情指数降低 89.3%^[21]。番茄//韭葱和番茄//紫苏系统中, 接菌比不接菌处理显著降低番茄枯萎病病指 70% 和 63%^[22]。本研究中, 与蚕豆单作不接菌处理 (MF) 相比, 间作接菌处

理 (IFFm、IFGt) 的蚕豆枯萎病发病率降低 100% 和 40.0%; 病情指数降低 100.0% 和 79.6% (表 2), 表明间作接菌是控制蚕豆枯萎病的有效措施, 尤其在间作条件下配合接种 Fm 真菌对蚕豆枯萎病的控制效果

表 4 蚕豆枯萎病发病率和病情指数与根际镰刀菌数量、微生物碳代谢活性的相关分析

Table 4 Correlation coefficients of disease incidence and disease index with rhizosphere microbial C metabolic activity and *F. oxysporum* density

项目 Item	发病率 Disease incidence	病情指数 Disease index
镰刀菌数量 <i>F. oxysporum</i> amount	0.741**	0.921**
AWCD	-0.869**	-0.736**
Shannon 指数 Shannon index	-0.741**	-0.593**
丰富度指数 Richness index	-0.743**	-0.604**

注 (Note): ** — $P < 0.01$.

最好。早作水稻与西瓜间作系统接菌对西瓜枯萎病的研究中也观察到相似的结果, 即与不接菌的处理相比, 接种幼套球囊霉 (*Glomus etunicatum*) 和根内球囊霉 (*Glomus intraradices*) 处理的西瓜枯萎病发病率和病情指数明显降低, 防治效果分别为 40.8% 和 29.7%^[15]。

3.2 间作系统接菌改变根际微生物代谢功能多样性及其抑病功能

研究表明, 连作导致土壤细菌种群数量下降, 真菌种群数量上升, 细菌与真菌数量比 (B/F) 大幅度降低, 微生物代谢类群多样性逐渐下降, 土壤微生物生态平衡和健康受到威胁^[23]。因此, 研究具有改善土壤生态环境及克服连作土壤中微生物群落失衡引起的连作障碍的防治措施尤为重要。AM 真菌对根际微生物区系、多样性和群落结构的影响是 AM 真菌抑制土传病害的重要机制之一^[24]。本研究结果表明, 接种 Fm 和 Gt 真菌的蚕豆根际微生物活性 (AWCD 值) 显著提高, 最终降低了蚕豆枯萎病发病率和病情指数, 同时促进了蚕豆和小麦的生长。相关分析显示, 蚕豆枯萎病发病率和病情指数与根际微生物碳代谢活性和多样性具有极显著负相关关系, 原因可能是 AM 真菌与作物建立共生关系后, 真菌菌丝的发育能够促使植物分泌可以吸引土壤微生物的物质, 将其释放到根际环境中, 土壤微生物利用这些渗出物作为基质, 增加其活性和多样性^[25]。

在中国古代, 人们就开始考虑利用间作种植提高土壤肥力, 避免病害。最近的研究表明, 合理间作种植能显著增加根际微生物的活性与多样性, 抑制土传病害发生^[26]。本研究中间作蚕豆根际微生物活性高于单作蚕豆 (图 2), 原因是间作系统中由于地上

部作物种类多样性增加, 凋落物的不断积累, 供给微生物利用的碳源种类和数量逐渐增加, 同时也增加了根系分泌物的分泌速率, 进而提高了微生物活性, 明显改变了微生物群落结构^[27]。马琨等^[28]对蚕豆与马铃薯间作系统的研究表明, 间作马铃薯根际微生物的平均颜色变化率 (AWCD 值) 比对照 (单作马铃薯) 提高 36.8%; 间作并接种 AM 真菌 (*G. etunicatum*) 后, 马铃薯根际微生物平均颜色变化率比单作提高 48.96%, 同时提高马铃薯根际微生物群落功能多样性, 增强了以羧酸类、多聚化合物、芳香类化合物、氨基酸类化合物为碳源的微生物类群代谢活性。本研究中, 间作接菌 (IFm 和 IFGt) 条件下蚕豆根际微生物活性最高 (图 2), 原因可能是间作条件下接种 AM 真菌, 其定殖能力比单作系统更强, 间作系统 AM 真菌通过其在土壤中增殖而增加作物根系分泌物的种类和数量, 最终增加根际微生物的活性并改善微生物群落结构失调的状况。如在番茄与黄瓜间作系统接种 *G. mosseae* 真菌时, 番茄根系分泌糖的量显著高于未接种 AMF 的处理^[29]。

小麦与蚕豆间作系统接种 AM 真菌降低蚕豆枯萎病发生可能与根际微生物的“竞争效应”有关, 如 AM 真菌与蚕豆共生后, 其菌丝会迅速占据相应的生态位, 生态位竞争主要包括侵染位点和营养能源两个方面^[9, 30]。从侵染位点来看, AM 真菌侵染宿主根系形成菌根后, 其菌丝会迅速占据相应的生态位点, 从而减少病原物的侵染位点并降低其数量^[9, 30]。从营养能源来看, AM 真菌和病原物的生长都依赖宿主植物提供能量和营养, 当来自蚕豆根系的光合产物首先被 AM 真菌利用时, 镰刀菌获取的机会无疑会减少, 从而限制镰刀菌的生长和繁殖^[9]。此外小麦//蚕豆并接种 AM 真菌增加根际微生物活性可能对蚕豆连作自毒物质的降解具有重要的贡献, 可在一定程度上减轻自毒物质对枯萎病菌的刺激而抑制镰刀菌对蚕豆的侵染。表明间作系统接种 AM 真菌通过改善微生物群落结构, 提高微生物活性和多样性而在蚕豆枯萎病控制中发挥着重要作用。

小麦与蚕豆间作系统接种 AM 真菌减轻蚕豆枯萎病的危害还可能与小麦与蚕豆间形成菌丝桥有关, 由于菌丝桥形成而促进小麦根系分泌物向蚕豆根际、根表和根内运输, 进一步抑制蚕豆专化型尖孢镰刀菌在蚕豆根际的生长和繁殖, 从而减轻了蚕豆枯萎病的危害^[31]。在早作水稻与西瓜间作体系接种 AM 真菌也观察到水稻与西瓜间形成菌丝桥而抑制西瓜枯萎病的危害^[21]。

接种 AM 真菌对土传病害的防效与 AM 真菌种类有关, 西瓜单作条件下接种幼套球囊霉 (*G. etunicatum*) 对西瓜根际的西瓜专化型尖孢镰刀菌有显著的抑制作用, 可有效减轻西瓜枯萎病的发生, 但接种根内球囊霉 (*G. intraradices*) 对根际镰刀菌、西瓜枯萎病的发病率和病情指数均无显著影响^[15]。本研究中, 单作条件下接种 Fm 和 Gt 真菌对枯萎病的控制效果不同, 以接种 Fm 真菌的效果较好, 接种 Fm 真菌后蚕豆根际微生物对碳水化合物类、氨基酸类、胺类和酚酸类碳源的利用强度显著高于 Gt 真菌处理, 暗示了接种不同的 AM 真菌改变了寄主作物根系分泌物的组分和含量而造成对根际微生物群落结构的影响不同, 最终影响对病原真菌的抑制效果。小麦与蚕豆间作条件下接种 AM 真菌提高了蚕豆根际微生物对碳水化合物类、氨基酸类和羧酸类碳源的利用, 改变根际微生物群落结构可能是间作协同 AM 真菌减轻蚕豆枯萎病危害的重要机制之一。在间作系统中, AM 真菌既能与病原物直接发生竞争关系, 又能通过宿主间接发挥抗病作用, 且与间作抑病有一定的叠加效应。目前有关 AM 真菌在间作系统抑病过程中所发挥作用的认知十分匮乏, 亟待开展系统研究^[9]。

参 考 文 献:

- [1] 黄新琦, 蔡祖聪. 土壤微生物与作物土传病害控制[J]. 中国科学院院刊, 2017, 32(6): 593-600.
Huang X Q, Cai Z C. Soil microbes and control of soil-borne diseases[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2017, 32(6): 593-600.
- [2] 王海飞, 关建平, 孙雪莲, 等. 世界蚕豆种质资源遗传多样性和相似性的 ISSR 分析[J]. 中国农业科学, 2011, 44(5): 1056-1062.
Wang H F, Guan J P, Sun X L, et al. Genetic diversity and similarity of global faba bean (*Vicia faba* L.) germplasm revealed by ISSR markers[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(5): 1056-1062.
- [3] 董艳, 董坤, 杨智仙, 等. 肉桂酸加剧蚕豆枯萎病发生的根际微生物效应[J]. 园艺学报, 2016, 43(8): 1525-1536.
Dong Y, Dong K, Yang Z X, et al. Microbial impacts of *Fusarium* wilt promoted by cinnamic acid in the rhizosphere of *Vicia faba*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(8): 1525-1536.
- [4] 王家和, 唐嘉义. 云南蚕豆枯萎病流行的时间动态规律研究[J]. 云南农业大学学报, 2001, 16(3): 182-184.
Wang J H, Tang J Y. Investigation on *Fusarium* spp. spreading and harm in main *Vicia faba* cultured area in Yunnan[J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2001, 16(3): 182-184.
- [5] 张广旭, 吕亭辉, 周娣, 等. 黄瓜连作土壤高温处理对根结线虫和枯萎病的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(6): 917-924.
Zhang G X, Lv T H, Zhou D, et al. Effects of high-temperature treatment on root knot nematode and *Fusarium* wilt in continuous cucumber cropping soil[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2019, 25(6): 917-924.
- [6] 伍朝荣, 林威鹏, 黄飞, 等. 土壤厌氧消毒对青枯病的控制及土壤细菌群落结构的影响[J]. 土壤学报, 2018, 55(4): 987-997.
Wu C R, Lin W P, Huang F, et al. Effects of anaerobic soil disinfection on bacterial wilt and soil bacterial community[J]. Acta Pedologica Sinica, 2018, 55(4): 987-997.
- [7] Lang J J, Hu J, Ran W, et al. Control of cotton *Verticillium* wilt and fungal diversity of rhizosphere soils by bio-organic fertilizer[J]. Biology and Fertility of Soils, 2012, 48: 191-203.
- [8] 潘凤兵, 王海燕, 王晓芳, 等. 蚓粪减轻苹果砧木平邑甜茶幼苗连作障碍的土壤生物学机制[J]. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(6): 925-932.
Pan F B, Wang H Y, Wang X F, et al. Biological mechanism of vermicompost reducing the replant disease of *Malus hupehensis* Rehd. seedlings[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2019, 25(6): 925-932.
- [9] 侯劭炜, 胡君利, 吴福勇, 等. 丛枝菌根真菌的抑病功能及其应用[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(5): 941-951.
Hou S W, Hu J L, Wu F Y, et al. The function and potential application of disease suppression by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2018, 24(5): 941-951.
- [10] 罗巧玉, 王晓娟, 李媛媛, 等. AM真菌在植物病虫害生物防治中的作用机制[J]. 生态学报, 2013, 33(19): 5997-6005.
Luo Q Y, Wang X J, Li Y Y, et al. Mechanism of biological control to plant diseases using arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(19): 5997-6005.
- [11] Maya M A, Matsubara Y I. Tolerance to *Fusarium* wilt and anthracnose diseases and changes of antioxidative activity in mycorrhizal cyclamen[J]. Crop Protection, 2013, 47: 41-48.
- [12] 梁昌聪, 刘磊, 郭立佳, 等. 球囊霉属3种AM真菌对香蕉枯萎病的影响[J]. 热带作物学报, 2015, 36(4): 731-736.
Liang C C, Liu L, Guo L J, et al. Effects of three arbuscular mycorrhizal fungi on *Fusarium* wilt of banana[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2015, 36(4): 731-736.
- [13] 刘海洋, 姚举, 张仁福, 等. 黄萎病不同发生程度棉田中土壤微生物多样性[J]. 生态学报, 2018, 38(5): 1619-1629.
Liu H Y, Yao J, Zhang R F, et al. Analysis of soil microbial diversity in cotton fields differing in occurrence of cotton *Verticillium* wilt in Xinjiang[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(5): 1619-1629.
- [14] 刘彤彤, 卢巧芳, 王男麒, 等. 根系分泌物抑制连作障碍线虫病的根际调控机制及其应用[J]. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(6): 1038-1046.
Liu T T, Lu Q F, Wang N Q, et al. The rhizosphere regulation mechanism and use of root exudates to inhibit continuous monocropping barrier by nematode disease[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2019, 25(6): 1038-1046.
- [15] 赵第银. 丛枝菌根对旱作水稻/西瓜间作系统中西瓜枯萎病的影响[D]. 南京: 南京农业大学硕士论文, 2011.
Zhao D K. Effect of arbuscular mycorrhizal on the watermelon *Fusarium* wilt in aerobic rice and watermelon intercropping system[D]. Nanjing: MS Thesis of Nanjing Agricultural University,

- 2011.
- [16] 李隆. 间套作强化农田生态系统服务功能的研究进展与应用展望[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(4): 403–415.
Li L. Intercropping enhances agro-ecosystem services and functioning: Current knowledge and perspectives[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(4): 403–415.
- [17] 董艳, 董坤, 杨智仙, 等. AM真菌控制蚕豆枯萎病发生的根际微生物效应[J]. 应用生态学报, 2016, 24(4): 403–415.
Dong Y, Dong K, Yang Z X. Rhizosphere microbial impacts of alleviating faba bean *Fusarium* wilt with inoculating AM fungi[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 24(4): 403–415.
- [18] 董艳, 董坤, 杨智仙, 等. 肉桂酸对蚕豆枯萎病发生的影响及间作缓解机制[J]. 土壤学报, 2017, 54(2): 503–515.
Dong Y, Dong K, Yang Z X, et al. Effect of Cinnamic acid on incidence of faba bean *Fusarium* wilt and incidence-mitigating mechanisms of wheat and faba bean intercropping[J]. Acta Pedologica Sinica, 2017, 54(2): 503–515.
- [19] Booth C. (Trans by Chen Q H). The genus *Fusarium*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1988.
- [20] 杨珍, 戴传超, 王兴祥, 等. 作物土传真菌病害发生的根际微生物机制研究进展[J]. 土壤学报, 2019, 56(1): 12–22.
Yang Z, Dai C C, Wang X X, et al. Advance in research on rhizosphere microbial mechanisms of crop soil-borne fungal diseases[J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56(1): 12–22.
- [21] Ren L X, Zhang N, Wu P, et al. Arbuscular mycorrhizal colonization alleviates *Fusarium* wilt in watermelon and modulates the composition of root exudates[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2015, 77(1): 77–85.
- [22] Hage-Ahmed K, Kramer J, Steinkellner S. The intercropping partner affects arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* interactions in tomato[J]. Mycorrhiza, 2013, 23: 543–550.
- [23] 周德平, 褚长彬, 刘芳芳, 等. 种植年限对设施芦笋土壤理化性状、微生物及酶活性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(2): 459–466.
Zhou D P, Chu C B, Liu F F, et al. Effect of asparagus cultivation years on physio-chemical properties, microbial community and enzyme activities in greenhouse soil[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2012, 18(2): 459–466.
- [24] Akhter A, Hage-Ahmed K, Soja G, et al. Compost and biochar alter mycorrhization, tomato root exudation, and development of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 529.
- [25] 李洋, 严俊鑫, 陈晓玲. AM真菌对植物虫害防治作用研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2019, 27(9): 1692–1702.
Li Y, Yan J X, Chen X L. Advances in research on the effects of AM fungi on plant pest control[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2019, 27(9): 1692–1702.
- [26] Li X G, Boer W D, Zhang Y N, et al. Suppression of soil-borne *Fusarium* pathogens of peanut by intercropping with the medicinal herb *Atractylodes lancea*[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 116: 120–130.
- [27] Dai C C, Chen Y, Wang X X, et al. Effects of intercropping of peanut with the medicinal plant *Atractylodes lancea* on soil microecology and peanut yield in subtropical China[J]. Agroforestry Systems, 2013, 87: 417–426.
- [28] 马琨, 杨桂丽, 马玲, 等. 间作栽培对连作马铃薯根际土壤微生物群落的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(10): 2987–2995.
Ma K, Yang G L, Ma L, et al. Effects of intercropping on soil microbial communities after long-term potato monoculture[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(10): 2987–2995.
- [29] 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: 763–773.
- [30] 李亮, 蔡柏岩. 丛枝菌根真菌缓解连作障碍的研究进展[J]. 生态学杂志, 2016, 35(5): 1372–1377.
Li L, Cai B Y. Advances in arbuscular mycorrhizal fungi alleviating continuous cropping obstacles[J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(5): 1372–1377.
- [31] Wang G H, Sheng L C, Zhao D, et al. Allocation of nitrogen and carbon is regulated by nodulation and mycorrhizal networks in soybean/maize intercropping system[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 1901.