

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0001

丁婷婷, 王晓瑜, 段廷玉. 病害对豆科牧草光合作用、营养成分及根瘤的影响. 草业科学, 2019, 36(1): 152-160.

DING T T, WANG X Y, DUAN T Y. Effect of disease on photosynthesis, nutrition, and nodulation of leguminous forage. Pratacultural Science, 2019, 36(1): 152-160.

病害对豆科牧草光合作用、营养成分 及根瘤的影响

丁婷婷, 王晓瑜, 段廷玉

(兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室 / 兰州大学农业农村部草牧业创新重点实验室 / 兰州大学
草地农业科技学院, 甘肃 兰州, 730020)

摘要: 病害是牧草生产的主要限制因素之一, 可降低牧草产量、影响牧草品质, 严重时导致植物死亡, 从而引致草地早衰和退化, 甚至导致家畜中毒, 降低家畜生产性能。为此, 本文归纳了近年来国内外霜霉病、锈病、白粉病、褐斑病、根腐病等病害对豆科(Leguminosae)牧草紫花苜蓿(*Medicago sativa*)、沙打旺(*Astragalus adsurgens*)、箭筈豌豆(*Vicia sativa*)等光合作用、营养成分及其根瘤影响的研究结果。总体上, 病原菌侵染会破坏叶片和根瘤的正常结构, 降低牧草的光合和固氮能力, 植株代谢功能失调和病原菌毒力物质的合成、释放也会改变植株营养成分, 同时分析了病害对豆科牧草生理生长、营养成分、根瘤形成和固氮作用的影响机理, 以期为今后豆科牧草病害研究和防控提供参考。

关键词: 豆科牧草; 病害; 光合作用; 牧草品质; 根瘤

中图分类号: S435.4; S154.38⁺1

文献标志码: A

文章编号: 1001-0629(2019)01-0152-09

Effect of disease on photosynthesis, nutrition, and nodulation of leguminous forage

DING Tingting, WANG Xiaoyu, DUAN Tingyu

(State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems / Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation,
Ministry of Agriculture and Rural Affairs / College of Pastoral Agricultural Science and Technology,
Lanzhou University, Lanzhou, 730020, Gansu, China)

Abstract: Disease is one of the main limiting factors in pasture production. Many diseases can reduce pasture production and affect pasture quality, leading to plant death in severe cases, but often leading to premature senescence and degradation of the pasture. It can also cause livestock poisoning, and reduce livestock production performance. This article summarizes the effects of diseases, such as downy mildew, rust, powdery mildew, brown spot, and root rot, on the photosynthesis, nutrient composition, and root nodules of leguminous forage, such as alfalfa (*Medicago sativa*), erect milkvetch (*Astragalus adsurgens*), and common vetch (*Vicia sativa*). In general, infection by pathogens can destroy the normal structure of leaves and nodules, reduce photosynthesis and nitrogen fixation capacity of forage, and cause metabolic dysfunction of the plants. Plant metabolic dysfunction and synthesis and release of pathogenic virulence substances also alter plant nutrients. The mechanism of the effects of disease on the physiological growth, nutrient composition, nodule formation, and nitrogen fixation of leguminous herbage was analyzed to provide a reference for research and the prevention and control of leguminous diseases in the future. Furthermore, there are prospects for research in this field combined with the needs of the country's industries, and suggestions are made for future research.

收稿日期: 2018-01-03 接受日期: 2018-04-10

基金项目: 国家绿肥产业技术体系(CARS-22); 教育部创新团队发展计划项目(IRT_17R50); 国家牧草产业技术体系(CARS-34)

第一作者: 丁婷婷(1997-), 女, 山东东明人, 在读本科生. E-mail: dingtt15@lzu.edu.cn

通信作者: 段廷玉(1976-), 男, 甘肃靖远人, 教授, 博士, 主要从事牧草、绿肥病理学研究. E-mail: duanty@lzu.edu.cn

Keywords: forage legume; plant diseases; photosynthesis; forage quality; nodules

Corresponding author: DUAN Ting-yu E-mail: duanty@lzu.edu.cn

豆科 (Leguminosae) 牧草是栽培草地中最主要的物种, 2015 年我国仅紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 播种面积在 6 000 万亩 (约合 400 hm^2) 以上, 是我国种植面积最大的牧草品种^[1]。病害是豆科牧草生产的主要限制因素之一, 不仅降低了牧草产量和质量、缩短了草地利用年限^[2], 一些牧草病害亦会导致家畜中毒, 造成巨大的经济损失^[3]。据统计, 目前我国共发现豆科牧草真菌病害 764 种, 占我国牧草病害的 27%^[4], 其中主要包括锈病^[5]、白粉病^[6]、根腐病^[7]、霜霉病^[8]等。常见牧草病害一般可致栽培草地牧草年产量降低 15%~50%, 平均损失率为 26%^[3], 若按病害使栽培草地牧草产量年均降低 10% 计算, 我国栽培草地每年由于病害造成的经济损失约为 130 亿元, 相当于国家每年对草地生态系统补偿的总投入。

根瘤菌 (*Rhizobium*) 普遍存在于土壤中, 可与绝大多数豆科植物共生形成根瘤, 其可通过固氮酶将大气中的游离态氮转化为可供植物吸收利用的化合态氮, 促进植物对土壤养分的吸收、改良植物根际的生长环境, 从而促进植物生长^[9-10]。此外, 根瘤菌可通过分泌次生代谢产物、激活寄主的防御机制等途径, 减少病害发病率并提高植物抗病性^[11]。一些植物病害则会影响植物根瘤的形成, 降低根瘤质量和根瘤菌固氮酶活性等。

随着国家推行“粮改饲”试点, 全面推进供给侧结构性改革, 大力发展草牧业、绿肥产业, 实现 2020 年化肥、农药零增长目标等一系列政策的推行, 豆科牧草种植面积日益增加, 豆科作物作为牧草、绿肥病害防控需求日益突出。国家现代农业产业技术体系 2007 年和 2017 年分别设立了国家牧草产业技术体系和绿肥产业技术体系, 专门研究牧草和绿肥病害防控。研究病害防控首先要明确病害对牧草生产的影响, 尤其是对牧草光合生理、营养品质及根瘤的影响, 在此基础上研究适宜的防控措施, 将病害控制在经济阈值之下。目前国内外对豆科牧草病害研究多为基础性工作, 关于病害对豆科牧草光合作用、生理生化及根瘤形成等影响的报道尚不多, 与传统粮食作物相

比, 有关豆科牧草病害的研究无论是在研究的广度还是深度方面, 均存在巨大差距, 尤其是病原菌-植物互作机理方面的研究, 少有报道, 同时, 鉴于国家绿色发展理念、振兴乡村战略的需求, 很有必要对现有工作做一整理和归纳, 以期为进一步开展豆科牧草/绿肥作物病害研究和防控提供储备。

1 病害对豆科牧草光合作用的影响

豆科植物病害可降低植物的光合速率 (表 1), 影响植物的正常生长, 导致牧草产量降低。病害能改变叶片形状, 减少叶片面积, 锈病、霜霉病、白粉病等叶片病害, 其病原物还可形成霉层, 通过覆盖植物叶片减少植物光照面积, 影响光能吸收、传递和转换、电子传递及光合磷酸化, 从而影响植物的光合速率。如, 李彦忠^[12]在田间和温室条件下, 研究由埃里砖格孢 (*Embellisa astragali*) 引起的沙打旺 (*Astragalus adsurgens*) 黄矮根腐病, 发现该病害不仅引起植株叶片脱落、新叶变小、皱缩、黄化, 直接减少光合面积, 同时导致植株的株形收缩而不能自然舒展, 间接减少其有效光合面积。条纹单孢锈 (*Uromyces striatus*) 引起的紫花苜蓿锈病, 锈菌孢子堆破裂破坏植物表皮, 可引致紫花苜蓿光合作用下降, 呼吸强度上升; 苜蓿霜霉病菌 (*Peronospora aestivalis*) 导致紫花苜蓿叶绿素含量下降 28.4%~68.6%, 从而导致产量下降^[13]。病害除通过影响植物叶面积降低其光合作用外, 还可降低植物体叶绿素含量, 抑制光系统的正常作用。Hwang 等^[14]通过温室盆栽试验, 研究叶斑病对紫花苜蓿光合作用、蛋白质含量和种子产量的影响发现, 染病后严重褪绿的叶片叶绿素 a 在光系统中的含量略有下降, 两个重要的荧光诱导参数 ($t_{1/2}$ 和 F_v/F_m) 值减小, 对光系统 II 有抑制作用。

根系作为植物整株的重要组成部分, 在植物水分、养分吸收等生理生化反应中发挥着重要作用, 因此植物根系的健康也关系到其地上、地下部分整体的物质、信息循环。由镰刀菌 (*Fusarium spp.*) 和立枯丝核菌 (*Rhizoctonia solani*) 引起的苜蓿根腐

表 1 病害对豆科牧草光合作用的影响
Table 1 Effect of diseases on leguminous forage plants and photosynthesis

豆科牧草 Leguminous forage plant	病害名称 Disease	病原真菌 Pathogen	影响结果 Effect	试验条件 Experiment conditions	参考文献 Reference
沙打旺 <i>Astragalus adsurgens</i>	黄矮根腐病 Yellow stunt and root rot	埃里砖格孢 <i>Embellisa astragali</i>	叶片脱落、变小、黄化；株形收缩 Leaves fall off, smaller, yellowish; plants stunted	大田 Field	[12]
紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	锈病 Rust	条纹单孢锈 <i>Uromyces striatus</i>	表皮破坏，光合速率下降，呼吸强度上升 Destructured epidermis, decreased photosynthetic rate, increased respiratory intensity		[13]
紫花苜蓿 <i>Mdicago sativa</i>	霜霉病 Downy mildew	苜蓿霜霉病菌 <i>Peronospora aestivalis</i>	叶绿素含量下降 28.4%~68.6% Decreased chlorophyll content by 28.4% to 68.6%		[13]
紫花苜蓿 <i>Mdicago sativa</i>	叶斑病 Leaf spot	匍柄霉 <i>Stemphylium botryosum</i>	叶绿素 a 含量下降， $t_{1/2}$ 和 F_v/F_m 值减小 Decreased chlorophyll a content, reduced $t_{1/2}$ and F_v/F_m values	温室 Greenhouse	[14]
紫花苜蓿 <i>Mdicago sativa</i>	根腐病 Root rot	镰刀菌 <i>Fusarium</i> spp. 立枯丝核菌 <i>Rhizoctonia solani</i>	病斑、枯黄、枝条萎蔫 Lesions, yellow, branches wilt		[15]
紫花苜蓿 <i>Mdicago sativa</i>	茎点霉叶斑病 Spring black stem and leaf spot	苜蓿茎点霉 <i>Phoma medicaginis</i>	降低光合电子传递效率、羧化效率 Decreased photosynthetic electron transfer efficiency, and carboxylation efficiency	温室 Greenhouse	[16]

病亦会影响植物光合作用，植物叶片产生病斑或叶片枯黄，枝条萎蔫或部分组织死亡^[15]。樊秦和李彦忠^[16]发现苜蓿茎点霉 (*Phoma medicaginis*) 通过降低叶片中光合电子传递效率、羧化效率等产生光抑制，从而降低植物的光合效率。

病害也可影响植物吸收同化 CO₂，破坏其叶肉细胞气孔，从而直接降低植物净光合速率。李杨等^[17]通过田间采取苜蓿褐斑病的叶片，测定发现，植物净光合速率、蒸腾速率和气孔导度等与病斑严重程度呈负相关关系，并认为是叶肉细胞坏死，叶绿体被破坏所致。研究发现，病原菌产生细胞壁降解酶加速叶片组织降解^[18]。在田间自然发病条件下，感染褐斑病的苜蓿叶片的光合速率随病害严重度的增加而急剧下降，且病害对苜蓿光合速率的影响不仅限于存留在茎秆上的叶片，同时使整株植物同化 CO₂ 的能力下降^[19-21]。

2 病害改变豆科牧草营养成分

植物病害可导致豆科牧草营养成分的改变，进而影响到牧草品质 (表 2)^[22-25]。叶片是牧草蛋白质、灰分等养分的重要来源，叶片病害对牧草中营养成分的影响较大。病害导致牧草中粗蛋白、粗脂肪等含量下降，粗纤维、粗灰分、钙、磷等

含量升高，降低了牧草的适口性，从而影响对家畜的饲喂性能^[19,21]。如在大田试验条件下对由苜蓿假盘孢菌引致的苜蓿褐斑病研究发现，感病叶片的钙、磷、粗灰分含量均有增加，且严重度越高增加的比例越大，粗脂肪、粗蛋白、无氮浸出物的含量则随严重度的增加而下降^[22]。对甘肃省红豆草 (*Onobrychis viciaefolia*) 病害的调查发现，红豆草感染茎点霉 (*Phoma* spp.) 后，粗蛋白和粗灰分含量降低，酸洗纤维、粗脂肪、钙磷含量升高^[23]。在田间试验条件下发现，苜蓿褐斑病除引起粗蛋白、粗脂肪、钾含量下降外，还会使中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维、粗灰分、钙、总酚、单宁含量增加，降低牧草适口性^[24]。单宁、多酚等天然多酚活性物质的增加，可能是由于病原菌使寄主体内次生代谢增强以保护自身免受病原菌的侵袭。作为重要的营养物质，患病植株中粗蛋白、粗灰分、粗脂肪等的变化除降低牧草的适口性、影响家畜采食外，粗蛋白含量下降还可能会导致动物对牧草的消化率下降。Godfrey 等^[26]通过大田试验对苜蓿有害生物对牧草消化率、蛋白质和营养成分的研究发现，象鼻虫 (*Sitona hispidulus*) 幼虫使其降低粗蛋白含量 ≤ 1.07%，苜蓿象甲 (*Hypera postica*) 幼虫使体外消化率从 63.74% 降至 61.39%，影响效果

表 2 病害对豆科牧草营养成分的影响
Table 2 Effect of disease on nutrients of leguminous forage plants

豆科牧草 Legume forage plants	病害名称 Disease	病原真菌 Pathogen	影响结果 Effect	试验条件 Experiment conditions	参考文献 Reference
紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	褐斑病 Leaf spot	苜蓿假盘孢菌 <i>Pseudopeziza medicaginis</i>	增加钙、磷、粗灰分含量；降低粗蛋白、粗脂肪、无氮浸出物 Increased Ca, P, crude ash content; decreased crude protein, crude fat, nitrogen-free extract content.	大田 Field	[22]
红豆草 <i>Onobrychis viciaefolia</i>	茎点霉叶斑病 Stem and leaf spot	茎点霉 <i>Phoma</i> spp.	降低粗蛋白和粗灰分含量，增加酸洗纤维、粗脂肪、钙磷含量 Decreased crude protein and crude ash content, increased pickling fibers, crude fat, calcium, and phosphorus content.	调查 Survey	[23]
紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	褐斑病 Leaf spot	苜蓿假盘孢菌 <i>Pseudopeziza medicaginis</i>	降低粗蛋白、粗脂肪、K 含量；增加中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维、粗灰分、Ca、总酚、单宁含量 Decreased crude protein, crude fat, K content; increased neutral detergent fiber, acid detergent fiber, crude ash, Ca, total phenol, tannin content.	大田 Field	[24]
红豆草 <i>Onobrychis viciaefolia</i> 白花草木樨 <i>Melilotus albus</i> 箭筈豌豆 <i>Vicia sativa</i>	锈病 Rust	红豆单孢锈、博伊单孢锈、香豌豆单孢锈 <i>Uromyces onobrychidis</i> , <i>U. beaumerianus</i> , <i>U. orobi</i>	增加粗纤维含量，降低粗蛋白和16种氨基酸含量 Increased crude fiber content, decreased total crude protein, and content of 16 amino acids.	大田 Field	[25]

极显著 ($P < 0.001$)，并认为是由于干物质减少和营养成分损失造成。Loper 等^[27]认为粗蛋白的减少是因为病害使植株氮代谢与氮运输失调，或病害引起叶片早熟，也有可能是病原菌利用苜蓿叶片中的蛋白质合成和更新自身物质，从而使牧草中蛋白质含量下降，但具体原因未深入探究。

3 病害减少豆科牧草根瘤形成

病害影响豆科植物的根瘤形成主要包括影响根瘤的数量、重量、大小等(表 3)，还会导致病株上出现无效根瘤^[28-32]，并影响根瘤的正常结构。如，紫花苜蓿的霜霉病^[28]、由疫霉属(*Phytophthora megasperma*)和镰刀属引起的紫花苜蓿根腐病^[29]、苜蓿花叶病毒 AMV 引起的苜蓿花叶病^[30]、褐斑病菌引起的大果沙枣(*Elaeagnus moorcroftii*)褐斑病^[31]，以及对扁豆(*Lablab purpureus*)、菜豆(*Phaseolus vulgaris*)、绿豆(*Vigna radiata*)接种镰刀菌、菜豆壳球孢(*Macrophomina*)和核盘菌(*Sclerotinia*)^[32]，牧草鲜重、粗蛋白质、越冬率、牧草结瘤量均有不同程度的减少(表 3)。且在接种一定浓度的根瘤菌液时，根瘤数随接种病原菌液的浓度增加而减少^[29]。

病害感染的结节和无效结节还会限制根系发展^[33]，影响植物生长。Orellana 和 Mandava^[34]在盆栽试验条件下探究立枯丝核菌的主要致病代谢产物甲氧基乙酰乙酸(m-OMePAA)对大豆(*Glycine max*)的影响，发现是否用 m-OMePAA(0、大于 $1.5 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)处理对植物的结瘤有显著影响。分别用 $1.5 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $3.0 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ m-OMePAA 处理的材料，光学显微镜检查结节薄切片发现细胞肿胀变色，核膜破裂或溶解以及核仁被挤压。 $1.2 \times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度下，细胞核收缩、颗粒化、分解，认为是根瘤中细胞变性和细胞结构病理性紊乱所致。

有关病害影响豆科植物根瘤形成机理的探究较少，现有研究仅发现病原微生物与根瘤菌互作以及病害使感病植株生长调节物质等变化会对根瘤形成有一定影响。豆科植物凝集素在豆科植物和根瘤菌相互识别和共生关系的建立上起着重要作用^[35]，病害可能影响凝集素的产生和移位，从而对结节的产生和发育产生影响^[36]。Guy 等^[36]通过温室试验研究白三叶(*Trifolium repens*)花叶病毒 WCMV 对白三叶结瘤的影响，发现病毒感染植株上结瘤数与未感病植株相比有极显著差异 ($P < 0.01$)，单

表 3 病害对豆科牧草根瘤形成的影响
Table 3 Effects of disease on nodulation of leguminous forage plants

植物 Plant	病害名称 Disease	病原真菌 Pathogen	影响结果 Effect	试验条件 Experiment conditions	参考文献 Reference
紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	霜霉病 Downy mildew	苜蓿霜霉 <i>Peronospora aestivalis</i>	平均降低根瘤数 54.1%，病株根上均为无效根瘤 Decreased nodules by 54.1%, no invalid nodules on diseased root	温室 Greenhouse	[28]
紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	根腐病 Root rot	苜蓿疫霉 <i>Phytophthora megasperma</i> 镰刀属 <i>Fusarium</i>	根瘤数随接种病原菌液的浓度增加而减少 The number of nodules decreased with increasing concentration of inoculation pathogen solution.	大田 Field 温室 Greenhouse	[29]
大果沙枣 <i>Elaeagnus moorcroftii</i>	褐斑病 Leaf spot	沙枣褐斑病菌 <i>Septoria argyraea</i>	降低结瘤量，在重量上可相差 3 倍 Decreased nodules, and the difference in weight was 3 fold.	大田 Field	[31]
扁豆 <i>Lablab purpureus</i> 菜豆 <i>PPhaseolus vulgaris</i> 绿豆 <i>Vigna radiata</i>	根腐病 Root rot	镰刀菌 <i>Fusarium</i> spp. 菜豆壳孢 <i>Macrophomina</i> sp. 核盘菌 <i>Sclerotinia</i> sp.	感病植株结瘤数均少于健康植株 The number of nodulated plants was less than that of healthy plants.	温室 Greenhouse	[32]

株结瘤数减少 71%。并认为与两个因素有关：病毒感染对宿主新陈代谢的影响，宿主与有效或无效根瘤菌作用的差异。Khadhair 等^[37]认为病毒的存在阻碍根瘤菌的增加以及其在类菌体中的转移，或病毒感染植株中生长调节物质活性下降，从而导致其根瘤数少于健康植株，Corriveau 和 Carroll^[38]认为可能是病害导致维管系统堵塞，木质部的压力增加维管系统液压阻力，减少光合速率，从而减少向根部的光合产物供应，限制结节形成。但对于在感病植株中，是否是一些化学物质对根瘤菌造成抑制，尚没有明确结论。Sealbert^[39]发现植物单宁对细菌的最低抑制质量浓度一般为 0.012~1.000 g·L⁻¹，感病植物中单宁含量增加，可能对植物结瘤有一定影响。但张洪娟^[40]以刺槐 (*Robinia pseudoacacia*) 根瘤菌菌种 87-1-1 为材料，发现在含有高达 8% 单宁的滤纸片周围，并没有出现抑菌圈，是否是试验材料单一造成，具体原因有待探究。

4 植物病害对豆科植物固氮的影响及原因

病害导致植物固氮能力下降，使固氮有关的酶活性下降。如，接种褐斑病菌的大果沙枣^[31]、感染白三叶草花叶病毒 WCMV 的红三叶^[37]、感染花生斑驳病毒 PMV 的花生^[33]，固氮量或与固氮有关的

酶活性均有所下降。Mujeebur 等^[41]发现，线虫感染导致几种食用豆类根结瘤后，植物中根瘤血红蛋白含量下降 21%~62%，Taha 和 Kassab^[42]也有相同的发现。有研究者认为，感病植株根瘤中的固氮效率较低并不是因为根瘤中固氮酶活性下降，而是因为结节发育延迟以及根瘤的数量和质量较少，在初花期，感病植株的结节明显小于健康植株。还有学者认为与病害影响植物的根瘤和固氮系统有关^[43]。有研究表明，结瘤与侧根根毛有较大关系^[40]，并有学者认为线虫的繁殖使根毛受到损害抑制结节形成，导致结瘤减少或使根瘤过早转化为无效根瘤，使其正常功能丧失，从而影响固氮能力^[44-46]。Ohki 等^[47]也有相同观点，但同时认为，植物固氮能力下降不是因为氮氧化酶活性的降低，而是因为生长素不平衡可能会影响结节的大小和数量，但可能不会影响氮酶的效率。还有学者认为，病害导致结瘤数减少是降低植物固氮和有关蛋白质合成能力的原因^[29]。

病害影响根瘤的正常形态、植物与根瘤的共生关系、植物体内的活性氧含量、植株生理代谢过程，从而影响固氮和根系生长。在形态结构和共生关系方面：Orellana 和 Mandava^[34]在盆栽试验条件下探究立枯丝核菌的主要致病代谢产物甲氧基乙酰乙酸 (m-OMePAA) 对大豆的影响发现，用不同

浓度 m-OMePAA(0 、 1.5×10^{-4} 、 3.0×10^{-4} 、 6.0×10^{-4} 、 $1.2 \times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 处理, 对大豆固氮速率有显著影响 ($P < 0.05$)。当 m-OMePAA 水平升高至 $6.0 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 豆血红蛋白含量与乙炔减少率之间显著关联, 其中豆血红蛋白含量急剧降低, 明显影响 N_2 固定效率, 主要原因可能是, 低浓度时减少叶和根瘤重量并导致根的畸形, 根瘤中细胞变性和病理性紊乱以及对共生相互作用的干扰, 从而影响 N_2 固定。

病害对植物生理生化的影响, 也是降低植物固氮能力的重要原因。与植物抗病相关研究较多的酶, 如苯丙氨酸解氨酶 (PAL)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD) 等可以提高植株抗氧化能力, 增强植株抵抗力^[48-49], 同时也均与固氮有关^[50]。曾翠云^[51]和黄海燕等^[52]发现, 感病沙打旺、苜蓿中相关酶活性均有不同程度的变化。国外学者之前就有更明确的结论, Maria 等^[53]在盐胁迫条件下通过对两个栽培性大豆品种评价发现, 411 品种 CAT、SOD、GR、APOX 活性分别下降 20%、25%、30%、35%, 而 377 则分别上升 30%、80%、15%、20%。411 品种的膜脂过氧化程度增加达 50%, 而 377 则较轻, 并认为盐胁迫下敏感大豆品种固氮能力下降还与其诱导的活性氧增加有关。此外, 病害影响植物根系生长及水分吸收可能也是降低植株固氮的一个原因。Bani 等^[54]研究尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporium*) 的致病机理发现, 病原菌损伤植物根系细胞膜, 降低细胞活

性, 阻碍根系生长和吸收水分。由振国^[55]通过研究稗草通过水分干扰影响大豆根瘤固氮发现, 当土壤水分从 80% 下降到 35% 时, 根瘤固氮酶活性抑制从 18.3% 上升到 19.6%。因此, 病原菌可能干扰植物水分吸收影响固氮酶活性, 降低植物固氮。

5 结语

十九大报告提出, 建设生态文明是中华民族永续发展的千年大计。坚持人与自然和谐共生, 必须树立和践行绿水青山就是金山银山的理念, 像对待生命一样对待生态环境。草地农业是实现这一国家战略的重要途径, 牧草作为草地农业的重要组成部分, 贯穿草地农业系统前植物生产、植物生产、动物生产和后生物生产共 4 个生产层。而由病原菌引致的牧草病害与草地农业系统 4 个生产层密切相关, 病害不仅降低草地观赏和生态价值, 降低牧草产量和品质, 而且可以影响家畜生产性能, 缩短牧草、家畜产品货架寿命。与之相对应的是牧草病害的研究严重滞后, 目前仅有少量研究采用常规方法, 探讨了病害对牧草光合生理过程及品质的影响及对根瘤及固氮的影响。鉴于病害在草地农业系统中的作用, 应加强分子生物学技术与传统研究方法的结合, 从共生微生物-病原菌-植物-家畜系统水平研究牧草病害对整个系统的影响、其生理生化和基因调控的机制及相互之间的联系, 为充分利用牧草以及探索减轻病害对植物和动物生产的方法提供理论参考。

参考文献 References:

- [1] WEN C H, DUAN T Y, CHRISTENSEN M J, NAN Z B. *Microdochium tabacinum*, confirmed as a pathogen of alfalfa in Gansu Province, China. *Plant Disease*, 2015, 99(1): 87-92.
- [2] 马从, 许正强, 姚拓, 郑立颖, 蒲小鹏. 五泉山公园部分木本观赏植物真菌病害调查及防治. *草业科学*, 2012, 29(2): 184-188.
MA C, XU Z Q, YAO T, ZHENG L Y, PU X P. Survey and control of fungai diseases of trees and shrubs at Lanzhou Wuquanshan Park. *Pratacultural Science*, 2012, 29(2): 184-188.
- [3] 南志标. 建立中国的牧草病害可持续管理体系. *草业学报*, 2000, 9(2): 1-9.
NAN Z B. Establishing sustainable management system for disease of pasture crops in China. *Acta Prataculturac Sinica*, 2000, 9(2): 1-9.
- [4] 南志标, 李春杰. 中国牧草真菌病害名录. *草业科学*, 1994, 11(S): 160.
NAN Z B, LI C J. Fungal disease of pasture plants recorded in China-A Check List. *Pratacultural Science*, 1994, 11(S): 160.
- [5] 雒富春. 苜蓿锈病的化学防治技术研究. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文, 2014.

- LUO F C. Study on chemical control of alfalfa rust disease. Master Thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2014.
- [6] 孙涛, 师希雄, 曹致忠. 我国苜蓿抗白粉病研究进展. *草原与草坪*, 2006(6): 19-21, 25.
- SUN T, SHI X X, CAO Z Z. Research progress on powdery mildew disease on alfalfa in China. *Grassland and Turf*, 2006(6): 19-21, 25.
- [7] 南志标. 豆科牧草根腐病. 国外畜牧学. *草原与草坪*, 1991(2): 5-11.
- NAN Z B. Leguminous pasture root rot. *Grassland and Turf*, 1991(2): 5-11.
- [8] 靳福荣. 豆科牧草的主要病害及其防治方法. *甘肃畜牧兽医*, 2009, 39(6): 38-40.
- JIN F R. The main diseases and control methods of Legumes. *Gansu Animal and Veterinary Science*, 2009, 39(6): 38-40.
- [9] CHAKRABORTY U, PURKAYASTHA R P. Role of rhizobitoxine in protecting soybean roots from *Makrophomina phaseolina* infection. *Canadian Journal of Microbiology*, 1984, 30(3): 285-289.
- [10] PUEPPKE S G, VANETTEN H D. Identification of three new pterocarpants (6a, 11a-dihydro-6 H-benzofuro[3, 2-c][1] benzopyrans) from *Pisum sativum* infected with *Fusarium solani* f. sp. *Pisi*. *Journal of the Chemical Society*, 1975, 1(10): 946-948.
- [11] 高萍, 李芳, 郭艳娥, 段廷玉. 丛枝菌根真菌和根瘤菌防控植物真菌病害的研究进展. *草地学报*, 2017, 25(2): 236-242.
- GAO P, LI F, GUO Y E, DUAN T Y. Advances in AM fungi and rhizobium to control plant fungal disease. *Acta Agrestia Sinica*, 2017, 25(2): 236-242.
- [12] 李彦忠. 沙打旺黄矮根腐病 (*Embellisia astragali* sp. nov. Li & Nan) 的研究. 兰州: 兰州大学博士学位论文, 2007.
- LI Y Z. Studies of yellow stunt and root rot of standing milk-vetch (*Embellisia astragali* sp. nov. Li & Nan). PhD Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2007.
- [13] 南志标. 我国的苜蓿病害及其综合防治体系. 北京: 首届中国苜蓿发展大会论文集, 2001: 48-55.
- NAN Z B. Alfalfa disease and its control system in China. Beijing: Proceeding of The First Alfalfa Development In China, 2001: 48-55.
- [14] HWANG S F, WANG H, GOSSEN B D, CHANG K F, TURNBULL G D, HOWARD R J. Impact of foliar diseases on photosynthesis, protein content and seed yield of alfalfa and efficacy of fungicide application. *European Journal of Plant Pathology*, 2006, 115(4): 389-399.
- [15] 贺春贵. 苜蓿病虫草鼠害防治. 北京: 中国农业出版社, 2004: 90-95.
- HE C G. Alfalfa Disease, Harmful Insect, Weeds and Rodent Control. Beijing: China Agriculture Press, 2004: 90-95.
- [16] 樊秦, 李彦忠. 苜蓿茎点霉对紫花苜蓿光合生理的影响. *草业学报*, 2017, 26(1): 112-121.
- Fan Q, LI Y Z. The effect of *Phoma medicaginis* on the photosynthetic physiology of *Medicago sativa*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, 26(1): 112-121.
- [17] 李杨, 史娟, 崔娜娜, 韩宇. 苜蓿褐斑病对紫花苜蓿光合作用及草品质的影响. *草业学报*, 2017, 26(10): 149-157.
- LI Y, SHI J, CUI N N, HAN Y. Lucerne common leaf spot (*Pseudopeziza medicaginis*) decreases the photosynthetic performance and forage quality of *Medicago sativa*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, 26(10): 149-157.
- [18] 金勤, 周国英, 刘君昂, 何苑皞. 细胞壁降解酶在油茶炭疽病菌致病过程中的作用研究. *植物保护*, 2016, 43(3): 97-102.
- JIN Q, ZHOU G Y, LIU J A, HE W H. The role of cell walldegrading enzymes in the pathogenic process of *Camellia oleifera* disease caused by *Colletotrichum gloeosporioides*. *Plant Protection*, 2016, 43(3): 97-102.
- [19] 南志标, 李春杰, 王赞文, 王彦荣. 苜蓿褐斑病对牧草质量光合速率的影响及田间抗病性. *草业学报*, 2001, 10(1): 26-34.
- NAN Z B, LI C J, WANG Y W, WANG Y R. Lucerne common leaf spot forage quality, photosynthesis rate and field resistance. *Acta Prataculturae Sinica*, 2001, 10(1): 26-34.
- [20] 南志标, 员宝华. 新疆阿勒泰地区苜蓿病害. *草业科学*, 1994, 11(4): 14-18.
- NAN Z B, YUAN B H. Disease of lucerne growing at Altai Prefecture, Xinjiang. *Pratacultural Science*, 1994, 11(4): 14-18.
- [21] 徐丽君, 杨桂霞, 陈宝瑞, 辛晓平, 乌恩奇, 青格勒, 朱树声. 不同苜蓿 (品) 种营养价值的比较. *草业科学*, 2013, 30(4): 566-570.
- XU L J, YANG G X, CHEN B R, XIN X P, WU E Q, Qing G L, Zhu S S. Comprehensive evaluation of nutritional values of different alfalfa species and varieties. *Pratacultural Science*, 2013, 30(4): 566-570.

- [22] 庞伟英, 冯彦雪, 任俊, 李治斌. 褐斑病对苜蓿叶常规营养成分含量的影响. 当代畜牧, 2012(6): 34-35.
PANG W Y, FENG Y X, REN J, LI Z B. Effects of leaf spot (*Pseudopeziza medicaginis*) on the content of alfalfa leaf nutrients. Modern husbandry, 2012(6): 34-35.
- [23] 聂红霞. 甘肃省红豆草病害发生现状及其危害研究. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2014.
NIE H X. Study on the situation and damage of sainfoin disease in Gansu Province. Master Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2014.
- [24] 韩宇. 褐斑病对苜蓿品质的影响及苜蓿假盘菌 (*Pseudopeziza medicaginis*) 子囊孢子萌发特性研究. 银川: 宁夏大学硕士学位论文, 2006.
HAN Y. The brown spot on the quality of alfalfa and alfalfa pseudopeziza (*Pseudopeziza medicaginis*) ascospore germination. Master Thesis. Yinchuan: Ningxia University, 2007.
- [25] 南志标. 锈病对豆科牧草生长和营养成分的影响. 草业学报, 1990, 1(1): 83-87.
NAN Z B. Effect of rust on the growth nutritive and composition of forage legumes. Pratacultral Science, 1990, 1(1): 83-87.
- [26] GODFREY L D, YEARGAN K V, Muntifering R B. Digestibility, protein content, and nutrient yields of alfalfa stressed by selected early season insect pests and diseases. *Journal of Economic Entomology*, 1987, 80(1): 257-262.
- [27] LOPER G M, HANSON C H, GRAHAM J H. Coumestrol content of alfalfa as affected by selection for resistance to foliar disease. *Crop Science*, 1967, 7(3): 189-192.
- [28] 侯天爵, 周淑清. 霜霉病对苜蓿幼苗生长和结瘤的影响. 中国草地, 1997(2): 53-55.
HOU T J, ZHOU S Q. Effect of downy mildew on alfalfa seedling growth and nodulation. Grassland of China, 1997(2): 53-55.
- [29] TU J C. Incidence of root rot and overwintering of alfalfa as influenced by rhizobia. *Joumalof Phytopathology*, 1980, 97(2): 97-108.
- [30] TU J C. Effect of alfalfa mosaic virus infection on nodulation, forage yield, forage protein, and over wintering of alfalfa. *Journal of Phytopathology*, 1980, 97(1): 1-9.
- [31] 高雅. 沙枣褐斑病 (*Septoria argyraea* Sacc.) 对寄主根瘤固氮活性和生长量的影响. 林业科学, 1985, 21(2): 206-209.
GAO Y. The effect of leaf-spot(*Septoria argyraea* Sacc.) on the nitrogen-fixation and the growth of oleaster. Scientia Silvae Sinicae, 1985, 21(2): 206-209.
- [32] MUTHOMI J W, OTIENO P E, CHEMININGWA G N, NDERITU J H, WAGACHA J M. Effect of legume root rot pathogens and fungicide seed treatment on nodulation and biomass accumulation. *Journal of Biological Sciences*, 2007, 7(7): 1163-1170.
- [33] WONGKAEW S, PETERSON J F. Effect of infection by peanut mottle virus on nodule function. *Phytopathology*, 1986, 76(3): 294-300.
- [34] ORELLANA R G, MANDAVA N B. m-Hydroxyphenylacetic and m-Methoxyphenylacetic acids of rhizoctonia solani: Their effect on specific root-nodule activity and histopathology in soybean. *Journal of Phytopathology*, 1983, 107(2): 159-167.
- [35] 陈珣, 杨镇, 肖军, 龚娜, 王娜, 王红, 肇莹, 杨涛. 植物内生菌醇提取物对大豆凝集素的作用. *大豆科学*, 2012, 31(3): 501-503.
CHEN X, YANG Z, XIAO J, GONG N, WANG N, WANG H, ZHAO Y, YANG T. Effects of endophytes alcohol extraction on soybean agglutinin contents. *Soybean Science*, 2012, 31(3): 501-503.
- [36] GUY P, GIBBS A, HARROWER K. The effect of white clover mosaic virus on nodulation of white clover (*Trifolium repens* L. cv. Ladino). *Crop & Pasture Science*, 1980, 31(2): 307-311.
- [37] KHADHAIR A H, SINHA R C, PETERSON J F. Effect of white clover mosaic virus infection on various process relevant to symbiotic N₂ fixation in red clover. *Zanadian Journal of Botany*, 1984, 62(1): 38-43.
- [38] CORRIVEAU J L, CARROLL R B. Reduced nodule number on soybean roots associated with water stress caused by fusarium wilt and tillage. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1984, 6(3): 221-223.
- [39] SEALBERT A. Antimicrobial properties of atnnins. *Phytochemistry*, 1991, 30(12): 3875-3883.
- [40] 张洪娟. 豆科树种根部解剖结构和化学物质与结瘤的关系. 南京: 南京林业大学硕士学位论文, 2004.
ZHANG H J. The relationship of Legume trees root dissection structure and chemical compounds with the formation of rhizobia. Master Thesis. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2004.

- [41] MUJEEBUR R K, FAYAZ A M, FAHEEM A. Inoculant rhizobia suppressed root-knot disease, and enhanced plant productivity and nutrient uptake of some field grown food Legume. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 2017, 68(2): 166-174.
- [42] TAHA A H, KASSAB A S. The histopathological reactions of *Vigna sinensis* to separate and concomitant parasitism by (*Meloidogyne javanica*) and (*Rotylenchulus reniformis*). *Nematol*, 1979, 11(2): 117-123.
- [43] BIEDERMANNOVA E, VONDRYS J. The effect of seed inoculation on the fixation capacity of capacity of molecular nitrogen and production power aboveground and underground biomass of pea (PISUM-SATIVUML). *Rostlinna Vyroba*, 1992, 38(2): 143-150.
- [44] ALI S S, NAIMUDDIN A M. Nematode infestation in pulses. Khan M R, Jairajpuri M S.//Nematode Infestation Part-I Food Crops. India: National Academy of Sciences, 2010: 288-325.
- [45] ALI M A, TRABULSI I Y, ABD-ELSAMEA M E. Antagonistic interaction between *Meloidogne incognita* and *Rhizobium leguminosarum* cowpea. *Plant Disease*, 1981, 65: 432-435.
- [46] KHAN M R, KOUNSAR K, HAMID A. Effect of certain rhizobacteria and antagonistic fungi on root nodulation and root knot nematode disease of green gram. *Nematologia Mediterranea*, 2002, 30(1): 85-89.
- [47] OHKI S T, LEPS W T, HIRUKI C. Effects of alfalfa mosaic virus infection on factors associated with symbiotic N₂ fixation in alfalfa. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1986, 8(3): 281-227.
- [48] 梁喜龙, 郑殿峰, 左豫虎. 病害逆境下寄主植物生理生化指标的研究现状与展望. *安徽农业科学*, 2006, 34(15): 3576-3578.
LIANG X L, ZHENG D F, ZUO Y H. Reserch status and prospect of physiological and biochemical indexes of plant host under disease stress. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 2006, 34(15): 3576-3578.
- [49] 张玉霞, 李志刚, 李美娟, 杜晓艳. 四种草地早熟禾抗盐碱生理生化特性的研究. *中国农学通报*, 2004, 20(5): 209-213.
ZHANG Y X, LI Z G, LI M J, DU X Y. The study of complex Alkali-Saline stress on four varieties of *Poa Pratensis*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2004, 20(5): 209-213.
- [50] 林永齐, 马磊, 杜建国, 王菲, 陈航. 棕色固氮菌中固氮酶与过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶的相关性研究. *微生物学报*, 1989, 29(6): 439-443.
LIN Y Q, MA B, DU J G, WANG F, CHEN H. The relation of nitrogenase with peroxidase, catalase and superoxide dismutase in *Azotobacter vinelandii*. *Acta Microbiologic Sinica*, 1989, 29(6): 439-443.
- [51] 曾翠云. 沙打旺 9 个品种对沙打旺黄矮根腐病的抗性机理研究及种质特性综合评价. 兰州: 兰州大学博士学位论文, 2016.
ZENG C Y. Study on the resistancemechanism of nine *Astragalus adsurgens* varieties to yellow stunt root and rot and comprehensive evaluation for germplasm characteristics. PhD Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2016.
- [52] 黄海燕, 王瑜, 袁庆华, 李跃. 不同抗性苜蓿株系叶片感染假盘菌后酶活性的变化. *中国草地学报*, 2015, 37(3): 55-59.
HUANG H Y, WANG Y, YUAN Q H, LI Y. Changes of enzyme activity in leaves of Alfalfa lines with different resistance infected with *Pseudopeziza medicaginis* (Lib.)Sacc. *Cinese Journal of Grassland*, 2015, 37(3): 55-59.
- [53] MARIA E C, MARIA P B, SUSANA M G, MARIA L T. Relationship between nitrogen fixation and oxidative stress induction in nodules of salt-treated soybean plants. *Phyton-Annales Rei Botanicae*, 1997, 60: 115-126.
- [54] BANI M, RISPAIL N, EVIDENTE A, RUBIALES D, CIMMINO A. Identification of the main toxins isolated from fusarium oxysporum f. sp. pisi Race 2 and their relation with isolates' pathogenicity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2014, 62(12): 2574-2580.
- [55] 由振国. 稗草影响大豆根瘤固氮的机制研究之一: 水分干扰机制. *中国农业科学*, 1992, 25(5): 58-64.
YOU Z G. Mechanism of barnyardgrass interference in nitrogen fixation of soybeans: Water interference mechanism. *Scientia Agricultural Sinica*, 1992, 25(5): 58-64.

(责任编辑 王芳)