

# 天然草原植物病害研究进展

钱亚妮<sup>1</sup> 李晓鹏<sup>2</sup> 牛欣<sup>3</sup> 杨浩<sup>2</sup> 李春杰<sup>1,4\*</sup> 俞斌华<sup>4\*</sup>

(1. 中国林业科学研究院, 国家林草局草原研究中心, 北京 100091; 2. 甘肃省草原技术推广总站, 兰州 730046;  
3. 甘肃省林业和草原局草原管理处, 兰州 730030; 4. 兰州大学草地农业科技学院, 草种创新与草地农业  
生态系统全国重点实验室, 草地农业教育部工程研究中心, 兰州 730000)

**摘要:** 植物病害是草地生产力和可持续发展的关键限制因素之一, 目前国内外多关注以紫花苜蓿 *Medicago sativa* 为代表的栽培草地植物病害, 而天然草原病害的相关研究非常薄弱, 严重限制了草原植物病害防控技术的研发和生产实践。该文系统综述了天然草原植物病害的种类及其主要寄主植物, 继而梳理了病害发生、发展的规律以及生物因素和非生物因素对病害的影响, 在此基础上分析了植物病害对天然草原生态系统演替的作用, 着重讨论了植物病害对草地生产力和植物群落结构的影响, 并对未来研究的重点和方向进行了展望, 提出了应综合生态学思想并着重研发绿色调控技术的建议。

**关键词:** 天然草原; 病害; 影响因素; 草地生态系统; 病害防治

## Progress in researches on natural grassland diseases

Qian Yani<sup>1</sup> Li Xiaopeng<sup>2</sup> Niu Xin<sup>3</sup> Yang Hao<sup>2</sup> Li Chunjie<sup>1,4\*</sup> Yu Binhu<sup>4\*</sup>

(1. Grassland Research Center of National Forestry and Grassland Administration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Gansu Grassland Technical Extension Station, Lanzhou 730046, Gansu Province, China; 3. Gansu Provincial Forestry and Grassland Bureau Grassland Management Office, Lanzhou 730030, Gansu Province, China;  
4. Engineering Research Center of Grassland Industry, Ministry of Education; State Key Laboratory of Herbaceous Improvement and Grassland Agro-Ecosystems, School of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, Gansu Province, China)

**Abstract:** Plant diseases are one of the key limiting factors for the productivity and sustainable development of grasslands. At present, much attention has been paid in China and abroad to plant diseases in cultivated grasslands represented by *Medicago sativa*, while the research related to natural grassland plant diseases is scarce, which obviously restricts the research and development of grassland plant disease prevention and control technologies as well as the production practice. The article systematically reviews the types of plant diseases and their main host plants in natural grassland, and reveal the pattern of disease occurrence and development, as well as the influence of biotic and abiotic factors on the diseases. In addition, analyses of the role of plant diseases on the succession of natural grassland ecosystems are performed with emphasis on the influence of plant diseases on the productivity of the grassland and the structure of the plant community. The focus and direction of future research is outlined, and suggestions are made to synthesize ecological ideas to conduct in-depth research and focus on the research and development of green control technologies.

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFD1401101), 国家科学技术部第二次青藏高原综合考察项目(2019QZKK0302), 2023年提前批中央财政林业改革发展资金草原生态修复治理科技支撑—甘肃省草原植物病害病原物鉴定项目(甘林草发〔2022〕200号), 2023年中央财政林业草原改革发展资金甘肃省草原有害生物普查成果汇总项目(甘林规发〔2023〕208号)

\*通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: chunjie@lzu.edu.cn, yubh@lzu.edu.cn

收稿日期: 2024-08-30

**Key words:** grassland and rangeland; disease; influencing factor; grassland ecosystem; disease control

天然草原是最重要的陆地生态系统之一,栖息着丰富的动植物。如非洲热带草原栖息着许多巨型哺乳动物;巴西稀树草原拥有约6 000种植物,栖息着476种鸟类;亚洲草原栖息着一些濒危物种(Bond, 2016; Ellwanger et al., 2022; Scholtz & Twidwell, 2022)。天然草原还是许多重要粮食作物的起源地,野外条件下自然选择产生的某些植物的生态型种群具有很高的育种潜力(Parr et al., 2014)。全球天然草原面积广阔,植物资源丰富,其碳储量占全球陆地碳储量的34%(Ni, 2002),是非常重要的碳库,在减缓气候变化的过程中发挥着重要作用(Chang et al., 2021)。此外,天然草原以独特的地理位置和自然风光贡献着其环境、经济和文化价值(Parr et al., 2014)。因此,保护草地资源对于维护生态平衡、保障食物安全、促进生物多样性、提供经济价值和文化价值具有重要意义。

草地植物病害是指由生物因素(如真菌、细菌、病毒、线虫等病原微生物)或非生物因素(如温度、水分、养分、光照、药剂等)引起的草类植物生长、发育、生理和形态等的异常,导致植物产量和品质下降,甚至死亡的现象(宗兆锋和康振生,2002;南志标和李春杰,2003)。植物病害通常会抑制草地植物的光合作用,降低其养分积累(Masumoto et al., 2018),进而引起其组织、器官或整体形态、生理功能和化学成分等方面发生变化(Giordano & Anderson, 2021),最终导致草地退化、衰败,影响其产出与使用年限(Zhang et al., 2023),此外植物病害还可能产生有毒物质,这些有毒物质被家畜取食后,毒害家畜,影响人类身体健康,严重制约畜牧业的发展(南志标和李春杰,2003; Fisher et al., 2012)。如,爱尔兰每年因病害造成的牧草产量损失约为5%,经济损失超过2 000万欧元(O'Rourke, 1982);据全国畜牧总站和生物灾害防控中心统计,草原植物病害年均发生面积达13万hm<sup>2</sup>,危害极其严重,每年因天然草原植物病害造成的直接经济损失达2 000万元(涂雄兵等,2015),并且近年来,我国草地植物病害发生面积和危害程度呈不断上升趋势。因此,明确天然草原植物病害的种类、影响其发生及危害程度的因素,对于制订相应的措施、保护草地资源具有重要意义。

由生物因素引起的植物病害又称侵染性病害(宗兆锋和康振生,2002),是狭义的病害,生产实践中涉及的植物病害多属于此范畴。本研究以狭义的

植物病害为研究主体,对国内外天然草原植物病害种类及主要寄主植物种类、天然草原植物病害发生与危害程度的影响因素和植物病害对天然草原的影响进行总结,对天然草原植物病害存在的问题和未来研究方向进行展望,以期为我国草原资源的保护和发展提供参考。

## 1 天然草原植物病害的种类及主要寄主植物种类

20世纪末以来,国内外有大量学者相继对各类草地的病害尤其是栽培草地的病害进行了广泛调查和研究。国外研究主要集中于栽培牧草的病害,而对天然草原植物病害的关注度不高;国内关于天然草原植物病害的调查工作虽然起步较晚,但研究工作较细致,研究多集中在北方草原植物病害,关于南方草山、草坡等植物病害的调查数据较少。目前,我国共统计有26科377属1 547种牧草的5 237种真菌性病害,真菌性病害占已报道病害总数的90%以上,其中关于栽培草地的相关研究较多(南志标和侯向阳,2023)。

通过对已有天然草原植物病害文献的系统分类和整理发现,豆科与禾本科牧草易受病原物的侵染(表1),这可能与这两科的物种丰富度与优势度有关。从病原物角度而言,在30科125属植物上共发现了72属病原物,并且我国在寄主植物和病原微生物的丰富度方面远高于国外(表1,图1),其中柄锈菌属 *Puccinia*、霜霉属 *Peronospora*、白粉菌属 *Erysiphe*、单胞锈菌属 *Uromyces* 和壳针孢属 *Septoria* 病原物在所有病原物属中占比较高(图1)。草原上发生最多的植物病害为叶斑病及锈病,这两类病害在大部分植物都会发生,其中在7个国家的20科70属植物上均发现锈病,在我国的19科52属植物上发现了叶斑病(表2)。

## 2 天然草原植物病害发生与危害程度的影响因素

与完全人为管理的农业生态系统中的作物病害相比,天然草原植物病害的寄主植物种类更多,环境条件及不可控因素更复杂,即使影响病害发生的因子与农业生态系统中的作物病害大致相同,但作用方式也会不同,作用更复杂(马占鸿等,2022;朱书生

等,2022;Zhang et al.,2024)。对于天然草原来说,更重要的是关注整个植物群落的病害,而不是单个物种的病害。

**表1 国内外天然草原病害调查情况**  
Table 1 Surveys of diseases in natural grasslands at home and abroad

国家 Country	寄主植物 Host plant	病原物 Pathogen	参考文献 Reference
	科 Family	属 Genus	
中国 China	豆科 Leguminosae	14 31	刘若,1978;侯天爵,1993;陈申宽,1995;李春杰和赵震宇,1995;陈秀蓉,2003;Li et al.,2009;张蓉,2009;刘日出,2011;卢翔,2015;刘勇,2016;张雅雯,2019;Liu et al.,2016;2017;2018;2019;2021;2023;Liu X et al.,2022;Liu Y et al.,2022 Liu, 1978; Hou, 1993; Chen, 1995; Li & Zhao, 1995; Chen, 2003; Li et al., 2009; Zhang, 2009; Liu, 2011; Lu, 2015; Liu, 2016; Zhang, 2019; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2019; 2021; 2023; Liu X et al., 2022; Liu Y et al., 2022
	禾本科 Gramineae	22 27	刘若,1978;侯天爵,1993;李春杰和赵震宇,1995;侯天爵等,1999;陈秀蓉,2003;王艳等,2004;曾翠云等,2006;Li et al.,2009;张蓉,2009;刘日出,2011;卢翔,2015;刘勇,2016;张雅雯,2019;Zhang et al.,2021;Liu et al.,2016;2017;2018;2019;2021;2023;Liu X et al.,2022;Liu Y et al.,2022 Liu, 1978; Hou, 1993; Li & Zhao, 1995; Hou et al., 1999; Chen, 2003; Wang et al., 2004; Zeng et al., 2006; Li et al., 2009; Zhang, 2009; Liu, 2011; Lu, 2015; Liu, 2016; Zhang, 2019; Zhang et al., 2021; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2019; 2021; 2023; Liu X et al., 2022; Liu Y et al., 2022; Liu JQ et al., 2022
	菊科 Compositae	16 23	李春杰和赵震宇,1995;陈秀蓉,2003;张蓉,2009;刘日出,2011;卢翔,2015;刘勇,2016;张雅雯,2019;Liu et al.,2016;2017;2018;2019;2021;2023;Liu X et al.,2022;Liu Y et al.,2022 Li & Zhao, 1995; Chen, 2003; Zhang, 2009; Liu, 2011; Lu, 2015; Liu, 2016; Zhang, 2019; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2019; 2021; 2023; Liu X et al., 2022; Liu Y et al., 2022
	毛茛科 Ranunculaceae	8 10	刘若,1978;张蓉,2009;刘日出,2011;刘勇,2016;张雅雯,2019;Liu et al.,2016;2017;2018;2019;2021;2023;Liu X et al.,2022;Liu Y et al.,2022 Liu, 1978; Zhang, 2009; Liu, 2011; Liu, 2016; Zhang, 2019; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2019; 2021; 2023; Liu X et al., 2022; Liu Y et al., 2022
	蓼科 Polygonaceae	4 5	刘若,1978;侯天爵,1993;李春杰和赵震宇,1995;张蓉,2009;刘日出,2011;卢翔,2015;Liu et al.,2016;2017;2018;2019;2021;2023 Liu, 1978; Hou, 1993; Li & Zhao, 1995; Zhang, 2009; Liu, 2011; Lu, 2015; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2019; 2021; 2023
	蔷薇科 Rosaceae	4 7	刘若,1978;李春杰和赵震宇,1995;陈秀蓉,2003;张蓉,2009;刘日出,2011;刘勇,2016;张雅雯,2019;Liu et al.,2016;2017;2018;2019;2021;Liu Y et al.,2022 Liu, 1978; Li & Zhao, 1995; Chen, 2003; Zhang, 2009; Liu, 2011; Liu, 2016; Zhang, 2019; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2019; 2021; Liu Y et al., 2022
	莎草科 Cyperaceae	3 5	曾翠云等,2006;张蓉,2009;刘日出,2011;张雅雯,2019;Zhang et al.,2021;Liu et al.,2016;2017;2018;2019;2021 Zeng et al., 2006; Zhang, 2009; Liu, 2011; Zhang, 2019; Zhang et al., 2021; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2019; 2021
	大戟科 Euphorbiaceae	1 7	陈秀蓉,2003;刘日出,2011;刘勇,2016;Liu et al.,2016;2017;2018;2021;Liu Y et al.,2022 Chen, 2003; Liu, 2011; Liu, 2016; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2021; Liu Y et al., 2022
	苋科 Amaranthaceae	10 6	侯天爵,1993;李春杰和赵震宇,1995;陈秀蓉,2003 Hou, 1993; Li & Zhao, 1995; Chen, 2003
	十字花科 Cruciferae	11 2	李春杰和赵震宇,1995;陈秀蓉,2003;刘日出,2011 Li & Zhao, 1995; Chen, 2003; Liu, 2011

续表 1 Continued

国家 Country	寄主植物 Host plant		病原物 Pathogen	参考文献 Reference
	科 Family	属 Genus		
	旋花科 Solanaceae	2	3	陈秀蓉, 2003; 刘勇, 2016; 张雅雯, 2019 Chen, 2003; Liu, 2016; Zhang, 2019
	其他 Others	30	19	刘若, 1978; 侯天爵, 1993; 李春杰和赵震宇, 1995; 张蓉, 2009; 刘日出, 2011; 刘勇, 2016; 张雅雯, 2019; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2021; Liu Y et al., 2022 Liu, 1978; Hou, 1993; Li & Zhao, 1995; Zhang, 2009; Liu, 2011; Liu, 2016; Zhang, 2019; Liu et al., 2016; 2017; 2018; 2021; Liu Y et al., 2022
外国 Foreigners	豆科 Leguminosae	1	1	Kobes et al., 2011
	禾本科 Gramineae	14	14	Vaquero et al., 2003; Voženílková et al., 2008; Afshan et al., 2012; Moore & Borer, 2012; Suzuki & Nagaoka, 2017
	菊科 Compositae	2	2	Frantzen, 1994; Colbaugh et al., 2001
	蓼科 Polygonaceae	1	1	Abbasi et al., 2022

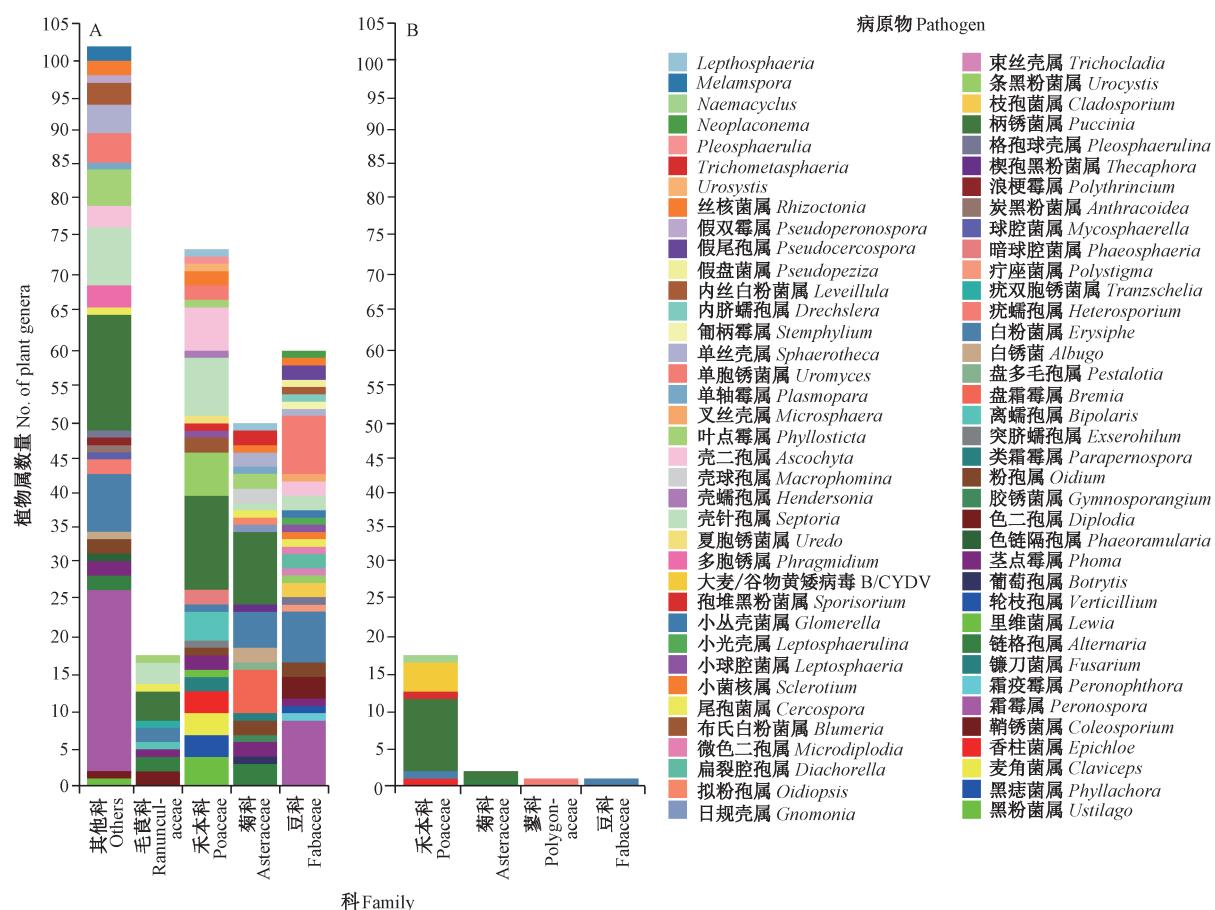


图 1 国内(A)、国外(B)不同科水平寄主植物的病原物堆叠柱状图

Fig. 1 Stacked histograms of pathogens of host plants at different family levels in China (A) and abroad (B)

引发天然草原植物病害的主要病原物有真菌、细菌、病毒和线虫等。病害的发生是病原物与寄主植物共同作用的结果,而病害发生的规模与强度则离不开环境因子的介入(Hatcher & Paul, 2000; Bradley et al., 2003),环境因子整体上分为非生物因素与生物因素。

## 2.1 非生物因素

影响天然草原植物病害的非生物因素主要有温度、降水、CO<sub>2</sub>、风速和营养元素等(Mitchell et al., 2003; Liu et al., 2016),而气候变化是影响植物病害发生的关键因素之一(Delavaux et al., 2021)。不同因子对天然草原植物病害的影响程度也各异。

表2 天然草原不同病害类型调查情况

Table 2 Surveys of different types of diseases in natural grasslands

病害类型 Disease type	国家 Country	寄主植物 Host plant		病原物 Pathogen
		科 Family	属 Genus	
叶斑病 Leaf spot	7	20	70	10
锈病 Rust	1	19	52	30
白粉病 Powdery mildew	3	17	39	9
霜霉病 Downy mildew	1	12	44	6
其他病害 Others	4	8	30	29

温度会显著影响天然草原植物病害发生的严重程度,会影响植物的生长发育,同时还会影响病原物的生长、繁殖、传播和进化,进而影响病害的发生(Sheik et al., 2011; Liu et al., 2019)。如Liu et al.(2019)通过研究证实气候变暖直接导致早熟禾 *Poa annua*、二裂委陵菜 *Potentilla bifurca* 等9种植物和整个寄主群落的病害加重,表明在种群和群落水平上,全球变暖显著促进了病害的发生。Suzuki & Nagaoka(2017)研究也发现,气候变暖会加剧高寒草原上孢堆黑粉菌属 *Sporisorium kusanoi* 与 *Naemacyclus culmigenus* 两种病原真菌对芒草 *Miscanthus sinensis* 的负面影响。气候变暖会加剧天然草原植物病害的发生主要有2个方面的原因:一方面,变暖会增加寄主植物叶际微生物群落中潜在病原微生物的丰度(Aydogan et al., 2018),进而增加寄主植物患病的概率;另一方面,变暖会促进病原真菌的菌丝生长,加速病原物对寄主植物的侵染,同时高温还会限制植物抗性基因的表达,降低寄主植物对病原物的抵抗力,最终导致天然草原病害加重(Garrett et al., 2006)。

水分也是影响天然草原植物病害的重要因子之一,既会影响许多病原物的分布和传播,也会影响真菌孢子的萌发、发育、寿命和侵染性(Agrios, 1997)。Milici et al.(2020)和Lahlali et al.(2024)研究表明,在农业生态系统及森林生态系统中降水会加剧病原物及寄主植物的互作。在天然草原中关于降水对植物病害影响的研究虽然很少,但研究观点大相径庭。如Yang et al.(2023)研究表明,在高寒草甸中随着降水增加紫菀 *Aster tataricus* 叶际微生物中致病真菌比例显著降低,进而病害程度减轻;Liu et al.(2019)研究表明,降水增加后藏异燕麦 *Helictotrichon tibeticum* 的病害加重,但降水增加或减少对整个群落病害程度无显著影响;Delavaux et al.(2021)通过对天然草原与扰动草原(存在耕作史或过度放牧等明显人为扰动痕迹的草原)的植物根际病原物

群落多样性和组成分析发现,天然草原中病原物群落对降水变化更敏感,随着降水量增加病原物多样性也增加,进而群落组成发生变化。但关于水分对天然草原植物病害的影响还需深入研究。

CO<sub>2</sub>对天然草原植物病害的影响也有2种不同的观点。部分研究认为,CO<sub>2</sub>增加会降低C<sub>4</sub>植物的水分胁迫,进而增加真菌孢子的产生,从而增加植物叶面真菌病害的程度(Thompson & Drake, 1994);同时CO<sub>2</sub>增加会降低C<sub>3</sub>植物的叶面氮浓度,从而减轻其病害程度(Yin, 2002)。与之相反,Mitchell et al.(2003)通过草地试验表明,CO<sub>2</sub>浓度升高可能会通过减少水分胁迫、增加叶片寿命和增加光合速率等机制来增加C<sub>3</sub>植物的病害程度。CO<sub>2</sub>是植物生长发育必不可少的碳源,参与调控植物体内复杂的生理生化反应,不同的植物对不同的CO<sub>2</sub>浓度有不同的响应,因此CO<sub>2</sub>对天然草原植物病害的影响也不同。

营养元素与天然草原植物病害的发生密切相关。不同营养元素对同一种植物病害有不同的影响,相同的营养元素对不同的植物和病害类型也有不同的影响。如Liu et al.(2020)在青藏高原的高寒草甸进行了氮磷添加试验,发现施氮加重了禾本科植物的病害程度,而施磷加重了玄参科植物的病害程度;此外,同时添加氮和磷会加重专性寄生型病原物引起的病害程度,但添加氮仅加重非专性寄生型病原物引起的病害程度;在群落水平上,添加氮对叶面真菌病害的影响大于添加磷对叶面真菌病害的影响,而由非专性寄生型病原物引起的真菌病害对氮添加更敏感。总体而言,氮素可以促进真菌生长,进而直接加重叶面真菌病害,也可以通过影响植物对病原物的易感性或者改变植物群落结构间接影响病原物在植物群落间的传播和流行(Mitchell et al., 2003; Liu et al., 2017);磷通过茉莉酸信号通路影响植物的抗性基因表达和防御性状进而最终调控真菌病害的发生程度(Turner et al., 2002)。此外,Liu et al.(2016)还发现人工施肥削弱了植物群落对病害的

稀释作用,然而潜在的影响机制尚不清楚。

## 2.2 生物因素

### 2.2.1 植物群落对病害的影响

自然植物群落通常由许多植物物种组成,具有遗传多样性并且空间复杂,其可能会通过改变易感性和抗性基因型物种以及三维结构空间中其他植物成分的丰度和空间分布等不同方式影响植物病原物的存在方式、侵染途径和多样性(Keesing et al., 2010; King & Lively, 2012)。如寄主植物群落的组成会直接影响病害的传播过程,寄主植物的密度与丰富度、对病原物的易感性以及传播病原物的能力均直接影响病原物存在的持久性和寄主的发病率(Rohr et al., 2020; Kendig et al., 2021)。植物群落对植物病害影响的主流观点有2种,即稀释效应和放大效应。

**稀释效应:**同一种植物在同一时期常常受到多种病原物的侵染,许多病原物可以在同一个群落内的不同植物间传播,提高病害的发病率和危害程度(Halliday et al., 2017; Schmidt et al., 2020)。植物物种多样性的增加可以丰富草原植物群落的抗病性和遗传背景的多样性,为不同物种之间提供天然隔离屏障,减少种内生态位竞争,共同降低植物群落病害暴发的风险和流行。因此,植物物种多样性与病害程度呈负相关关系(Mitchell et al., 2002; 2003; Ostfeld & Keesing, 2012),即植物多样性对病害有稀释效应,更丰富的多样性稀释了特定病原物的寄主密度(Keesing et al., 2010; Rottstock et al., 2014; Civitello et al., 2015)。在农业生态系统中,改变寄主丰度的主要机制就是通过植物物种多样性影响病害程度(Burdon, 1987; Boudreau & Mundt, 1994);在草地农业生态系统中,当植物物种多样性对物种丰度有显著影响时,植物物种多样性的降低会增加叶面真菌病原物的负荷量,其主要潜在机制可能是通过减少宿主丰度来降低遭遇率(Mitchell et al., 2002)以及通过非宿主植物拦截孢子/载体来减少病原物的传播效率(Liu et al., 2016)。此外,稀释效应的强弱可能存在生物地理依赖性以及规模依赖性。如稀释效应在中温带低纬度地区比高纬度地区更强,在相对较小的尺度上也更强,并且在一定的小空间尺度上,稀释效应还能够被氮添加放大(Liu et al., 2020; 2023)。

**放大效应:**植物群落多样性会影响病原物群落和寄主-病原物的动态变化(Keesing et al., 2010)。潜在寄主物种数量的增加可能会导致专性病原物群

落更加多样化(Hudson et al., 2006),如Halliday & Rohr(2019)发现,随着寄主物种多样性的增加,病害也会增加。究其原因可能是,多样化的寄主植物群落可能蕴藏着更加丰富多样的病原物种类,更高密度的植物组合又会增加易感寄主的植物组织与病原物之间的接触概率(Burdon & Chilvers, 1982),从而加速植物群落病害传播和暴发,产生放大效应(Keesing et al., 2010; Wood et al., 2014)。绝大多数研究认为,与放大效应相比,稀释效应在自然生态系统与人工生态系统中占主导地位(Civitello et al., 2015; Johnson et al., 2015)。如Rottstock et al.(2014)发现植物群落多样性促进了病原物群落的多样性,同时降低植物个体的病原物感染水平;随着植物物种多样性的增加,群落生物量、植被覆盖和初级生产力增加(Marquard et al., 2009),进而间接影响微气候(即温度和湿度)以及植物的自身防御和补偿能力(Ney et al., 2013),从而整体上影响植物与病原物的相互作用过程(Huber & Gillespie, 1992)。

综上所述,群落组成和物种特性在解释植物病害的发生过程和病原物的传播能力方面具有重要意义。但寄主物种多样性对病害发生的具体影响机制仍然存在争议,即植物群落组成可以根据病原物的专化程度和传播方式对单个病原物产生不同的影响,也可以通过寄主之间的抗性变化以及系统发育结构和谱系的差异影响病原物的群落组成和病害程度,还可以改变群落中易感病物种或优势物种的存在,或两者兼而有之,从而影响病原物的传播(Mitchell et al., 2002),这导致寄主物种多样性对整个病原物群落的侵染过程产生积极、中性或消极响应(整体多样性效应)(Allen et al., 2020; Cappelli et al., 2020; Kendig et al., 2021)。除此之外,某些植物还能介导病害侵染另一种植物。如在加州草原上外来植物野燕麦 *Avena fatua* 入侵后,本地种披碱草 *Elymus glaucus* 中大麦/谷物黄矮病毒(barley and cereal yellow dwarf viruses, B/CYDVs)的发病率增加了1倍以上,这可能是野燕麦通过吸引携带B/CYDVs的病媒蚜虫种群间接介导的(Malmstrom et al., 2005)。

### 2.2.2 动物对草原植物病害的影响

放牧是天然草原的主要利用方式之一。天然草原上动物(主要是家畜)的采食、践踏和排泄均会影响病原物-寄主植物-微环境之间的关系,从而产生一系列不同的植物病害结果(Daleo et al., 2009)。

草食动物的活动和习性直接影响病害发生。动

物的取食行为,既可以清除受病原物侵染的植物组织,从而降低病原物积累,继而减少侵染源,也可以在植物表面产生新的伤口,从而增加某些病原物的侵染概率(尤其是细菌、病毒)并加剧病害的传播(Liu et al., 2021)。草食动物移动以及践踏行为可能造成的植物机械损伤也会加速一些病原物的传播速率(Crawley, 1983),如Liu et al.(2021)通过修剪试验发现,草食动物在叶片上产生的伤口可以促进非专性病原物的侵染。此外,动物的排泄物会增加氮和磷的浓度,进而显著改变土壤化学性质,从而增加植物感染真菌病原物的可能性(Liu et al., 2017);但Thaler et al.(2010)研究表明,放牧对植物产生的伤害可以更快、更有效地激活植物的茉莉酸依赖性防御反应,从而降低病原物侵染。

草食动物还可以通过多种机制间接影响病害的发生。草食动物的取食偏好可以改变植物群落的组成、物种多样性(Olff & Ritchie, 1998; Bakker et al., 2006; Koerner et al., 2018)、冠层特征以及植物群落系统发育结构(Huang et al., 2020),进而影响病害的发生。如随着放牧强度增加,草食动物持续地选择性消耗喜食植物物种,适口性较好的植物物种数量和生物量明显减少,而适口性差、拒食植物和耐践踏的植物物种占比明显增加,它们通过竞争性释放而提高植物多样性(Olff & Ritchie, 1998, Li et al., 2023),同时改变植物冠层高度和密度(Bardgett & Wardle, 2003),进而影响微环境中的湿度、温度和风速,这些因素均与发病率、病害程度以及病原物传播密切相关。草食动物取食后,植物群落的冠层微环境发生变化。当植物冠层相对封闭时,冠层微环境发生变化,叶片表面湿度明显增加,且温度和空气的流动性下降,有利于病原物的孢子萌发、侵入和传播(Bradley et al., 2003)。长期重度放牧后,不可食和耐放牧寄主的丰度与生物量明显增加,进而群落病原体负荷间接提高(Liu Y et al., 2022),最终导致植物群落的整体发病水平提高(Mulder et al., 2008)。因此,适度放牧一直被认为是降低草原植物病害水平的重要原因(Bowers & Sacchi, 1991; Hatcher & Paul, 2000)。此外放牧对病害的影响还具有病原物特异性、植物物种特异性以及放牧动物类型的特异性。如Liu Y et al.(2022)研究表明,叶斑病的病原物负荷与放牧强度正相关,而锈病和白粉病的病原物负荷与放牧强度负相关,禾本科植物的病原物负荷与放牧强度正相关,而豆科植物的病原物负荷与放牧强度负相关,其他科植物的病原物负荷与放牧

强度无显著相关;草食动物种类(如绵羊、牛或牦牛)不同,则可能传播病原物的能力不同,进而对植物病害产生不同的影响(刘日出,2011)。

因此,影响家畜-植物群落-病害三者之间互作关系的因素众多,过程非常复杂,产生的结果也不同。总体而言,放牧可以降低天然草原植物的发病率和病原物的分离频率,草食动物不仅可以直接影响天然草原植物病害,还可以通过草地群落组成及微环境变化间接影响天然草原植物病害,前者比后者更重要(Zhang et al., 2020),适度放牧可以保持较高的植物物种丰富度,有效调控天然草原植物病害。

### 3 植物病害对天然草原的影响

病害主要影响天然草原的植物和植物群落,导致草地退化,降低草的产量、品质及草原的生态价值。此外病原物产生有毒物质,这些有毒物质被草食动物尤其是家畜取食后毒害家畜,进一步影响畜产品的产量和品质;同时病原物的存在还会影响食草动物取食,干扰食草动物与植物之间的相互作用等(Li et al., 2023)。

#### 3.1 草地生产力

在森林、农田及人工草地生态系统中,植物病害会阻碍植物生长,延长生产周期,降低产量(Fisher et al., 2012)。同样,植物病害在天然草原生态系统中也具有相同的作用,是限制草原生产力和可持续发展的关键因素之一(Liu et al., 2016)。

病原物依赖寄主碳和营养物质来维持生长和繁殖,部分病原物还会产生毒素(Lopes & Berger, 2001)。因此,病害会损害寄主植物的地上组织,降低寄主植物的生长和繁殖,影响草地的建植和利用年限,并对植物生产产生长期和潜在的影响,最终降低草地整体生产力,导致草原退化(Delavaux et al., 2021; Domínguez-Begines et al., 2021)。Liu X et al.(2022)研究发现,清除病原真菌后禾本科和莎草科植物的绝对生物量显著增加了32.94%。此外,叶部病害还通过影响光合作用和蒸腾作用等寄主生理过程影响叶片寿命和有机质产量,显著降低根部生物量,从而限制草原生态系统中寄主植物的地下净初级生产力和根生物量(Mitchell et al., 2003)。

在栽培草地的相关研究中,病原物侵染牧草后,牧草品质下降,其中粗蛋白、粗脂肪、可溶性糖类含量下降,粗纤维、单宁和酚类含量增加,牧草的适口性和可消化率明显下降。如感染褐斑病后,苜蓿叶片内粗蛋白质含量从0级的26.92%下降至5级的

20.36%，干物质消化率下降19%，当病斑面积比从0增至70%以上时，光合速率从 $21.810 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 下降至 $3.464 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ，仅相当于健康叶片的15.9%；病草还会产生曲霉素、展青霉素和玉米赤霉烯酮等真菌毒素，导致家畜中毒，如感染褐斑病后苜蓿体内香豆醇类物质增加10倍至上百倍，该物质有毒，会影响母畜的繁殖(南志标, 2001)。在天然草原中，植物病害对牧草品质及家畜等影响的相关研究鲜有报道。

### 3.2 植物群落结构

在自然生态系统中，植物病原物可以通过直接杀死个体、削弱寄主植物与其他物种竞争的能力将单个物种从一个群落中移除，进而驱动植物种群动态变化，调节植物竞争，改变植物群落结构，控制植物物种多样性，影响自然植物种群进化(Olofsson et al., 2011; Bagchi et al., 2014)。植物病原物可能会对植物群落结构产生向好的影响，也可能会产生不好的影响。

植物病原物对植物群落结构产生向好的影响—促进优势物种的周期性演替、对植被异质性和草原植物多样性产生积极影响(Olff et al., 2000)。如，病原物通过负面影响植物光合作用、生长、存活及繁殖等来降低植物综合性能，防止其竞争排斥其他物种，进而增强物种多样性(Fisher et al., 2012; Cappelli et al., 2020)；随着寄主植物的广泛分布，专性寄生病原物的数量会增加并引起更严重的病害，从而限制该植物的生长，有利于其他物种的存活(Bagchi et al., 2010)；相反，去除病原真菌后，青藏高原植物物种丰富度和均匀度显著降低，植物群落中禾本科和莎草科植物增加，进而草原植物的多样性降低(Liu X et al., 2022)，表明病原物尤其是危害植物地上部的病原真菌，在促进物种共存和塑造群落组成方面发挥着重要作用(Liu X et al., 2022)。

植物病原物对植物群落结构产生不好的影响—病害介导的生物入侵。病原物能够侵染共生的本地物种，进而降低其性能，抑制其与入侵物种的竞争能力，进而可能会加速入侵(Strauss et al., 2012)。如，被B/CYDVs侵染后，加尼福尼亚草原本地多年生植物的生物量和种子产量降低，存活率和繁殖力显著下降，导致其在与外来入侵植物的竞争中处于劣势地位，进而加速了外来植物对美国西部草原的入侵(Seabloom et al., 2010; Power et al., 2011)。但是病原物并不总是有利于生物入侵的，根据病原物积累和侵入性下降假说，在生物入侵过程中，随着植物入

侵的时间增加及地理范围逐渐扩大，病原物积累越来越丰富，并与本地病原物产生新关联，这些病原物可能直接限制入侵寄主的性能，进而减缓并可能阻止其入侵(Mitchell et al., 2010; Bufford et al., 2016; Dickie et al., 2017)。总而言之，病原物可能作为潜在的生态系统调节剂在草原生态系统中发挥重要作用。

## 4 展望

在中华民族五千年文明史中“天人合一”的朴素生态系统观和延续了数千年的传统农业技术精华使草地有害生物的可持续管理奠定了思想基础(南志标, 2000)。在环境、资源与人口等问题的压力下形成的农业与社会可持续发展共识构成了草地有害生物可持续管理的时代背景。近年来，国家在草原鼠虫害防控方面的科技投入持续增加，在草原鼠虫害分子生物学、遗传学和信息技术、有害生物成灾机理、监测预警、可持续控制原理与技术等方面取得了长足的进步(张泽华等, 2013)，但关于天然草原植物病害研究存在以下问题：第一，针对植物病害导致的天然草原退化问题的重视不够。生态学领域的专家认为造成草原退化的主要原因有3点：(1)过度放牧对草地植被与土壤产生负面影响，导致草地退化；(2)早期许多学者认为热带草地生态系统是被砍伐或者燃烧而退化的森林，所以采取了许多手段进行退草还林；(3)全球气候变化导致的退化。在国家层面上，有些国家由于粮食紧缺，将草原转化为耕地使用，也加剧了天然草原的退化速度。但是几乎没有将草原退化与病害发生联系起来。而病理学领域的关注点主要集中于粮食作物、经济作物以及园林植物病害，也忽视了天然草原植物病害的重要性。第二，已有的退化草地治理措施缺乏科学的病害理论基础。对于治理草地退化，主要采用补播的手段，但是缺乏补播对草地病害影响的相关研究，补播草种可能携带本地群落中不存在的病原物，进一步扩大病原物的寄主范围，而由于缺乏相关病原物的抗性研究，可能造成本地草种的大面积死亡，从而破坏当地草原生态系统的平衡，加速草地退化。第三，对于天然草原植物病害的研究水平仍相对基础。目前我国关于草原植物病害的相关研究大部分仍集中在调查阶段，且主要为真菌及细菌病害的调查，而缺少对病毒及线虫等病原物的研究；国外虽然关于草原病毒的研究相对较多，但关于草原真菌及细菌病害的研究较少。此外，与物种单一、环境相对

简单的农业生态系统与栽培草地相比,天然草原生态系统的因素复杂、多变,这也增加了研究难度。

因此,对于天然草原植物病害的研究以及技术研发,不能简单地从传统的病理学视角出发,而应该结合生态学思想,并着重从以下几方面进行研究:(1)加强草原植物病害发生、灾变规律的研究;(2)加强病害与虫害、鼠害等其他有害生物互作的研究;(3)构建天然草原植物病害研究的具体方法和理论体系;(4)关注全球变化与草原植物病害的关系;(5)建立草原植物病害-病原物快速识别与监测预警技术体系;(6)建立病害损失评价体系;(7)基于理论研究,构建综合性草原植物病害绿色调控与可持续管理模式。通过理论研究与调控技术研发,为我国草原资源的保护和发展提供理论和技术支持。

## 参 考 文 献 (References)

- Abbasi M, Aime MC, Yadav B, Brar GS. 2022. First report of *Uromyces rumicis* on *Rumex crispus* in Canada. *Plant Disease*, 107(1): 224
- Afshan NS, Khalid AN, Niazi AR. 2012. New records of *Puccinia* species on *Poaceae* from fairy meadows, Pakistan. *Mycotaxon*, 120(1): 407–413
- Agrios GN. 1997. Plant pathology. 4 edition. London: Academic Press
- Allen WJ, DeVries AE, Bologna NJ, Bickford WA, Kowalski KP, Meyerson LA, Cronin JT. 2020. Intraspecific and biogeographical variation in foliar fungal communities and pathogen damage of native and invasive *Phragmites australis*. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7): 1199–1211
- Aydogan EL, Moser G, Müller C, Kämpfer P, Glaeser SP. 2018. Long-term warming shifts the composition of bacterial communities in the phyllosphere of *Galium album* in a permanent grassland field-experiment. *Frontiers in Microbiology*, 9: 144
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT. 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506(7486): 85–88
- Bagchi R, Swinfield T, Gallery RE, Lewis OT, Gripenberg S, Narayan L, Freckleton RP. 2010. Testing the janzen-connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters*, 13(10): 1262–1269
- Bakker ES, Ritchie ME, Olff H, Milchunas DG, Knops JMH. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 9(7): 780–788
- Bardgett RD, Wardle DA. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84(9): 2258–2268
- Bond WJ. 2016. Ancient grasslands at risk. *Science*, 351(6269): 120–122
- Boudreau MA, Mundt CC. 1994. Mechanisms of alteration in bean rust development due to intercropping, in computer-simulated epidemics. *Ecological Applications*, 4(4): 729–740
- Bowers MA, Sacchi CF. 1991. Fungal mediation of a plant-herbivore interaction in an early successional plant community. *Ecology*, 72(3): 1032–1037
- Bradley DJ, Gilbert GS, Parker IM. 2003. Susceptibility of clover species to fungal infection: the interaction of leaf surface traits and environment. *American Journal of Botany*, 90(6): 857–864
- Bufford JL, Hulme PE, Sikes BA, Cooper JA, Johnston PR, Duncan RP. 2016. Taxonomic similarity, more than contact opportunity, explains novel plant-pathogen associations between native and alien taxa. *New Phytologist*, 212(3): 657–667
- Burdon JJ. 1987. Diseases and plant population biology. Cambridge: Cambridge University Press
- Burdon JJ, Chilvers GA. 1982. Host density as a factor in plant disease ecology. *Annual Review of Phytopathology*, 20: 143–166
- Cappelli SL, Pichon NA, Kempel A, Allan E. 2020. Sick plants in grassland communities: a growth-defense trade-off is the main driver of fungal pathogen abundance. *Ecology Letters*, 23(9): 1349–1359
- Chang JF, Ciais P, Gasser T, Smith P, Herrero M, Havlík P, Obersteiner M, Guenet B, Goll DS, Li W, et al. 2021. Climate warming from managed grasslands cancels the cooling effect of carbon sinks in sparsely grazed and natural grasslands. *Nature Communications*, 12(1): 118
- Chen SK. 1995. A survey on leguminous plant powdery mildew in Hulunbeier League of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Grassland*, 2(2): 65–66, 70 (in Chinese) [陈申宽. 1995. 呼伦贝尔盟草场豆科牧草白粉病的调查. 中国草地, (2): 65–66, 70]
- Chen XR. 2003. Relationship between degraded grassland and microorganisms of steppe in eastern Gansu as well as phylogenetic analysis and identification of the dominant microbes. PhD thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese) [陈秀蓉. 2003. 陇东典型草原草地退化与微生物相关性及其优势菌系统发育分析与鉴定. 博士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学]
- Civitello DJ, Cohen J, Fatima H, Halstead NT, Liriano J, McMahon TA, Ortega CN, Sauer EL, Sehgal T, Young S, et al. 2015. Biodiversity inhibits parasites: broad evidence for the dilution effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(28): 8667–8671
- Colbaugh PF, MacKay WA, George S. 2001. *Alternaria alternata* flower blight of *Zinnia acerosa* in Texas. *Plant Disease*, 85(2): 228
- Crawley MJ. 1983. Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions. Oxford: Blackwell Scientific Publications
- Daleo P, Silliman B, Alberti J, Escapa M, Canepuccia A, Peña N, Iribarne O. 2009. Grazer facilitation of fungal infection and the control of plant growth in south-western Atlantic salt marshes. *Journal of Ecology*, 97(4): 781–787
- Delavaux CS, Schemanski JL, House GL, Tipton AG, Sikes B, Bever JD. 2021. Root pathogen diversity and composition varies with climate in undisturbed grasslands, but less so in anthropogenically

- cally disturbed grasslands. *The ISME Journal*, 15(1): 304–317
- Dickie IA, Bufford JL, Cobb RC, Desprez-Loustau ML, Grelet G, Hulme PE, Klironomos J, Makiola A, Nuñez MA, Pringle A, et al. 2017. The emerging science of linked plant-fungal invasions. *New Phytologist*, 215(4): 1314–1332
- Domínguez-Begines J, Ávila JM, García LV, Gómez-Aparicio L. 2021. Disentangling the role of oomycete soil pathogens as drivers of plant-soil feedbacks. *Ecology*, 102(8): e03430
- Ellwanger JH, Ziliootto M, Chies JAB. 2022. Protect Brazil's overlooked *Pampa biome*. *Science*, 377(6607): 720
- Fisher MC, Henk DA, Briggs CJ, Brownstein JS, Madoff LC, McCraw SL, Gurr SJ. 2012. Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. *Nature*, 484(7393): 186–194
- Frantzen J. 1994. An epidemiological study of *Puccinia punctiformis* (Str.) Röhl as a stepping-stone to the biological control of *Cirsium arvense* (L.) Scop. *New Phytologist*, 127(1): 147–154
- Garrett KA, Dendy SP, Frank EE, Rouse MN, Travers SE. 2006. Climate change effects on plant disease: genomes to ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 44: 489–509
- Giordano L, Anderson FE. 2021. Detrimental effect of the rust *Uromyces pencyanus* on the invasive species *Nassella neesiana* (Chilean needle grass). *Australasian Plant Pathology*, 50(3): 299–307
- Halliday FW, Rohr JR. 2019. Measuring the shape of the biodiversity-disease relationship across systems reveals new findings and key gaps. *Nature Communications*, 10(1): 5032
- Halliday FW, Umbanhowar J, Mitchell CE. 2017. Interactions among symbionts operate across scales to influence parasite epidemics. *Ecology Letters*, 20(10): 1285–1294
- Hatcher PE, Paul ND. 2000. Beetle grazing reduces natural infection of *Rumex obtusifolius* by fungal pathogens. *New Phytologist*, 146(2): 325–333
- Hou TJ. 1993. Survey on the diseases in the northern grassland of China. *Chinese Journal of Grassland*, 15(3): 56–60 (in Chinese) [侯天爵. 1993. 我国北方草地病害调查及主要病害防治. 中国草地, 15(3): 56–60]
- Hou TJ, Li KY, Liu AP. 1999. Diseases of *Stipa grandis* on grassland of Xilingoule. *Chinese Journal of Grassland*, 21(4): 48–51 (in Chinese) [侯天爵, 李魁英, 刘爱萍. 1999. 锡林郭勒草原的大针茅病害. 中国草地, 21(4): 48–51]
- Huang MJ, Liu X, Cadotte MW, Zhou SR. 2020. Functional and phylogenetic diversity explain different components of diversity effects on biomass production. *Oikos*, 129(8): 1185–1195
- Huber L, Gillespie TJ. 1992. Modeling leaf wetness in relation to plant disease epidemiology. *Annual Review of Phytopathology*, 30: 553–577
- Hudson PJ, Dobson AP, Lafferty KD. 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(7): 381–385
- Johnson PTJ, Ostfeld RS, Keesing F. 2015. Frontiers in research on biodiversity and disease. *Ecology Letters*, 18(10): 1119–1133
- Keesing F, Belden LK, Daszak P, Dobson A, Harvell CD, Holt RD, Hudson P, Jolles A, Jones KE, Mitchell CE, et al. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature*, 468(7324): 647–652
- Kendig AE, Spear ER, Daws SC, Flory SL, Mordecai EA. 2021. Native perennial and non-native annual grasses shape pathogen community composition and disease severity in a California grassland. *Journal of Ecology*, 109(2): 900–912
- King KC, Lively CM. 2012. Does genetic diversity limit disease spread in natural host populations? *Heredity*, 109(4): 199–203
- Kobes M, Voženílková B, Šlachta M, Frelich J. 2011. The occurrence of *Erysiphe trifolii* on *Lathyrus pratensis* in a foothill area of South Bohemia. *Journal of Agrobiology*, 28(1): 25–31
- Koerner SE, Smith MD, Burkepile DE, Hanan NP, Avolio ML, Collins SL, Knapp AK, Lemoine NP, Forrestel EJ, Eby S, et al. 2018. Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. *Nature Ecology & Evolution*, 2(12): 1925–1932
- Lahlali R, Taoussi M, Laasli SE, Gachara G, Ezzouggi R, Belabess Z, Aberkani K, Assouguem A, Meddich A, El Jarroudi M, et al. 2024. Effects of climate change on plant pathogens and host-pathogen interactions. *Crop and Environment*, 3(3): 159–170
- Li CJ, Wang ZF, Chen N, Nan ZB. 2009. First report of choke disease caused by *Epichloë typhina* on orchardgrass (*Dactylis glomerata*) in China. *Plant Disease*, 93(6): 673
- Li CJ, Zhao ZY. 1995. Study on downy mildews of forage plants growing at grassland in Xinjiang. *Acta Prataculturae Sinica*, 4(4): 29–33. (in Chinese) [李春杰, 赵震宇. 1995. 新疆草地饲用植物霜霉菌的研究. 草业学报, 4(4): 29–33]
- Li TY, Zhong ZW, Pearson DE, Ortega YK, Li WJ, Li YN, Zhu H, Risch AC, Wang DL. 2023. Parasites as ecosystem modulators: foliar pathogens suppress top-down effects of large herbivores. *New Phytologist*, 239(1): 340–349
- Liu JQ, Bao GS, Li CJ. 2022. First report of brown leaf spot of *Elymus nutans* caused by *Bipolaris sorokiniana* in northwestern China. *Plant Disease*, 17(3): 941
- Liu M, Mipam TD, Wang XX, Zhang P, Lin ZY, Liu X. 2021. Contrasting effects of mammal grazing on foliar fungal diseases: patterns and potential mechanisms. *New Phytologist*, 232(1): 345–355
- Liu R. 1978. Influence of Tianzhu alpine grassland cultivation on epidemic dynamics of plant diseases in natural grassland. *Journal of Gansu Agricultural University*, 13(2): 58–63 (in Chinese) [刘若. 1978. 天祝高山草原培育对天然草地植物病害流行动态的影响. 甘肃农业大学报, 13(2): 58–63]
- Liu RC. 2011. Effects of grazing and fencing on diseases of grassland plants. Master thesis. Lanzhou: Lanzhou University (in Chinese) [刘日出. 2011. 放牧和围封对草地植物病害的影响. 硕士学位论文. 兰州: 兰州大学]
- Liu X, Chen F, Lyu SM, Sun DX, Zhou SR. 2018. Random species loss underestimates dilution effects of host diversity on foliar fungal diseases under fertilization. *Ecology and Evolution*, 8(3): 1705–1713
- Liu X, Chen LF, Liu M, García-Guzmán G, Gilbert GS, Zhou SR. 2020. Dilution effect of plant diversity on infectious diseases: latitudinal trend and biological context dependence. *Oikos*, 129(4): 457–465
- Liu X, Lyu SM, Sun DX, Bradshaw CJA, Zhou SR. 2017. Species decline under nitrogen fertilization increases community-level competence of fungal diseases. *Proceedings of the Royal Society*

- B: Biological Sciences, 284(1847): 20162621
- Liu X, Lyu SM, Zhou SR, Bradshaw CJA. 2016. Warming and fertilization alter the dilution effect of host diversity on disease severity. *Ecology*, 97(7): 1680–1689
- Liu X, Ma ZY, Cadotte MW, Chen F, He JS, Zhou SR. 2019. Warming affects foliar fungal diseases more than precipitation in a Tibetan alpine meadow. *New Phytologist*, 221(3): 1574–1584
- Liu X, Parker IM, Gilbert GS, Lu YW, Xiao Y, Zhang L, Huang MJ, Cheng YK, Zhang ZH, Zhou SR. 2022. Coexistence is stabilized by conspecific negative density dependence via fungal pathogens more than oomycete pathogens. *Ecology*, 103(12): e3841
- Liu X, Xiao Y, Lin ZY, Wang XX, Hu K, Liu M, Zhao YM, Qi YW, Zhou SR. 2023. Spatial scale-dependent dilution effects of biodiversity on plant diseases in grasslands. *Ecology*, 104(2): e3944
- Liu Y. 2016. Effects of grazing on grasslands plant disease in eastern and southern Gansu Province. Master thesis. Lanzhou: Lanzhou University (in Chinese) [刘勇. 2016. 放牧对陇东与甘南草原植物病害的影响. 硕士学位论文. 兰州: 兰州大学]
- Liu Y, Duan DD, Jiang FF, Tian Z, Feng XX, Wu NN, Hou FJ, Kardol P, Nan ZB, Chen T. 2022. Long-term heavy grazing increases community-level foliar fungal diseases by shifting plant composition. *Journal of Applied Ecology*, 59(3): 791–800
- Lopes DB, Berger RD. 2001. The effects of rust and anthracnose on the photosynthetic competence of diseased bean leaves. *Phytopathology*, 91(2): 212–220
- Lu X. 2015. Effects of grazing and burning of diseases grassland in Songnen Plain. Master thesis. Lanzhou: Lanzhou University (in Chinese) [卢翔. 2015. 放牧与焚烧对松嫩羊草草原病害的影响. 硕士学位论文. 兰州: 兰州大学]
- Ma ZH, Sun QY, Li LF, Zhang KY, Gao JM, Dong JY. 2022. Research progresses of southern corn rust in China: a review. *Journal of Plant Protection*, 49(1): 276–282 (in Chinese) [马占鸿, 孙秋玉, 李磊福, 张克瑜, 高建孟, 董佳玉. 2022. 我国玉米南方锈病研究进展. 植物保护学报, 49(1): 276–282]
- Malmstrom CM, McCullough AJ, Johnson HA, Newton LA, Borer ET. 2005. Invasive annual grasses indirectly increase virus incidence in California native perennial bunchgrasses. *Oecologia*, 145(1): 153–164
- Marquard E, Weigelt A, Temperton VM, Roscher C, Schumacher J, Buchmann N, Fischer M, Weisser WW, Schmid B. 2009. Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. *Ecology*, 90(12): 3290–3302
- Masumoto S, Uchida M, Tojo M, Herrero ML, Mori AS, Imura S. 2018. The effect of tar spot pathogen on host plant carbon balance and its possible consequences on a tundra ecosystem. *Oecologia*, 186: 843–853
- Milici VR, Dalui D, Mickley JG, Bagchi R. 2020. Responses of plant pathogen interactions to precipitation: implications for tropical tree richness in a changing world. *Journal of Ecology*, 108(5): 1800–1809
- Mitchell CE, Blumenthal D, Jarošík V, Puckett EE, Pyšek P. 2010. Controls on pathogen species richness in plants' introduced and native ranges: roles of residence time, range size and host traits. *Ecology Letters*, 13(12): 1525–1535
- Mitchell CE, Reich PB, Tilman D, Groth JV. 2003. Effects of elevated CO<sub>2</sub>, nitrogen deposition, and decreased species diversity on foliar fungal plant disease. *Global Change Biology*, 9(3): 438–451
- Mitchell CE, Tilman D, Groth JV. 2002. Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology*, 83(6): 1713
- Moore SM, Borer ET. 2012. The influence of host diversity and composition on epidemiological patterns at multiple spatial scales. *Ecology*, 93(5): 1095–1105
- Mulder CPH, Roy BA, Güsewell S. 2008. Herbivores and pathogens on *Alnus viridis* subsp. *fruticose* in interior Alaska: effects of leaf, tree, and neighbour characteristics on damage levels. *Botany*, 86(4): 408–421
- Nan ZB. 2000. Establishing sustainable management system for diseases of pasture crops in China. *Acta Pratacultural Science*, 9(2): 1–9 (in Chinese) [南志标. 2000. 建立中国的牧草病害可持续管理体系. 草业学报, 9(2): 1–9]
- Nan ZB. 2001. Alfalfa diseases and their integrated control system in China. *Animal Science and Veterinary Medicine*, 18(4): 81–84 (in Chinese) [南志标. 2001. 我国的苜蓿病害及其综合防治体系. 动物科学与动物医学, 18(4): 81–84]
- Nan ZB, Hou XY. 2023. Theory and practice of grassland agriculture. Beijing: Science Press (in Chinese) [南志标, 侯向阳. 2023. 草地农业的理论与实践. 北京: 科学出版社]
- Nan ZB, Li CJ. 2003. Forage and turfgrass pathological research in China. Beijing: Ocean Press (in Chinese) [南志标, 李春杰. 2003. 中国草类作物病理学研究. 北京: 海洋出版社]
- Ney B, Bancal MO, Bancal P, Bingham IJ, Foulkes J, Gouache D, Paveley N, Smith J. 2013. Crop architecture and crop tolerance to fungal diseases and insect herbivory: mechanisms to limit crop losses. *European Journal of Plant Pathology*, 135(3): 561–580
- Ni J. 2002. Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, 50(2): 205–218
- O'Rourke CJ. 1982. Losses caused by diseases in Irish grassland. *Pesticide Science*, 13(3): 318–322
- Olff H, Hoorens B, de Goede RGM, van der Putten WH, Gleichman JM. 2000. Small-scale shifting mosaics of two dominant grassland species: the possible role of soil-borne pathogens. *Oecologia*, 125(1): 45–54
- Olff H, Ritchie ME. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7): 261–265
- Olfsson J, Ericson L, Torp M, Stark S, Baxter R. 2011. Carbon balance of Arctic tundra under increased snow cover mediated by a plant pathogen. *Nature Climate Change*, 1: 220–223
- Ostfeld RS, Keesing F. 2012. Effects of host diversity on infectious disease. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43: 157–182
- Parr CL, Lehmann CER, Bond WJ, Hoffmann WA, Andersen AN. 2014. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(4): 205–213
- Power AG, Borer ET, Hosseini P, Mitchell CE, Seabloom EW. 2011. The community ecology of barley/cereal yellow dwarf viruses in western US grasslands. *Virus Research*, 159(2): 95–100

- Rohr JR, Civitello DJ, Halliday FW, Hudson PJ, Lafferty KD, Wood CL, Mordecai EA. 2020. Towards common ground in the biodiversity-disease debate. *Nature Ecology & Evolution*, 4(1): 24–33
- Rottstock T, Joshi J, Kummer V, Fischer M. 2014. Higher plant diversity promotes higher diversity of fungal pathogens, while it decreases pathogen infection per plant. *Ecology*, 95(7): 1907–1917
- Schmidt R, Auge H, Deising HB, Hensen I, Mangan SA, Schädler M, Stein C, Knight TM. 2020. Abundance, origin, and phylogeny of plants do not predict community-level patterns of pathogen diversity and infection. *Ecology and Evolution*, 10(12): 5506–5516
- Scholtz R, Twidwell D. 2022. The last continuous grasslands on earth: identification and conservation importance. *Conservation Science and Practice*, 4(3): e626
- Seabloom EW, Borer ET, Mitchell CE, Power AG. 2010. Viral diversity and prevalence gradients in North American Pacific Coast grasslands. *Ecology*, 91(3): 721–732
- Sheik CS, Beasley WH, Elshahed MS, Zhou XH, Luo YQ, Krumholz LR. 2011. Effect of warming and drought on grassland microbial communities. *ISME Journal*, 5(10): 1692–1700
- Strauss A, White A, Boots M. 2012. Invading with biological weapons: the importance of disease-mediated invasions. *Functional Ecology*, 26(6): 1249–1261
- Suzuki RO, Nagaoka K. 2017. Warming can enhance the detrimental effect of pathogens on a host plant, *Miscanthus sinensis*, in a cool-temperate montane grassland in Nagano, Japan. *Ecoscience*, 24(3/4): 137–144
- Thaler JS, Agrawal AA, Halitschke R. 2010. Salicylate-mediated interactions between pathogens and herbivores. *Ecology*, 91(4): 1075–1082
- Thompson GB, Drake BG. 1994. Insects and fungi on a C<sub>3</sub> sedge and a C<sub>4</sub> grass exposed to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations in open-top chambers in the field. *Plant, Cell & Environment*, 17(10): 1161–1167
- Tu XB, Du GL, Li CJ, Yu YH, Zhang WG, Yuan XJ, Hong J, Li YZ, Wang BH, Zhao L, et al. 2015. Research progress in biological control of rangeland pests in China. *Chinese Journal of Biological Control*, 31(5): 780–788 (in Chinese) [涂雄兵, 杜桂林, 李春杰, 厉亚辉, 张卫国, 贾旭江, 洪军, 李彦忠, 王保海, 赵莉, 等. 2015. 草地有害生物生物防治研究进展. 中国生物防治学报, 31(5): 780–788]
- Turner JG, Ellis C, Devoto A. 2002. The jasmonate signal pathway. *Plant Cell*, 14(Suppl.): 153–164
- Vaquero MR, de Aldana BRV, Ciudad AG, Criado BG, Zabalgoitia I. 2003. First report of choke disease caused by *Epichloë baconii* in the grass *Agrostis castellana*. *Plant Disease*, 87(3): 314
- Voženílková B, Marková J, Klimeš F, Květ J, Mašková Z. 2008. The influence of mountain meadow management on the occurrence of *Puccinia perplexans* Plow. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 115(4): 167–171
- Wang Y, Chen XR, Nan ZB, Yang CD. 2004. Investigation on *Pennisetum flaccidum* diseases on grassland in Huanxian County of Gansu Province. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 19(6): 643–647 (in Chinese) [王艳, 陈秀蓉, 南志标, 杨成德. 2004. 甘肃环县草地白草病害的调查研究. 云南农业大学学报, 19(6): 643–647]
- Wood CL, Lafferty KD, Deleo G, Young HS, Hudson PJ, Kuris AM. 2014. Does biodiversity protect humans against infectious disease? *Ecology*, 95(4): 817–832
- Yang FZ, He JS, Nan ZB. 2023. Response of fungal composition, diversity, and function in the phyllosphere of *Aster tataricus* to artificial temperature increase and precipitation adjustment in a Qinghai-Tibetan Plateau alpine meadow. *Fungal Ecology*, 65: 101276
- Yin XW. 2002. Responses of leaf nitrogen concentration and specific leaf area to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment: a retrospective synthesis across 62 species. *Global Change Biology*, 8(7): 631–642
- Zeng CY, He DY, Wang SR. 2006. Identification of pathogens of smut diseases in Tibetan herbaceous plants. *Acta Agrestia Sinica*, 14(2): 181–183 (in Chinese) [曾翠云, 何冬云, 王生荣. 2006. 西藏牧草黑粉病及其病原鉴定. 草地学报, 14(2): 181–183]
- Zhang HJ, Chen TX, He YL, Li CJ. 2021. First report of ergot (*Claviceps purpurea*) on drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*) in China. *Plant Disease*, 105(9): 2732
- Zhang P, Jiang HY, Liu X. 2024. Diversity inhibits foliar fungal diseases in grasslands: potential mechanisms and temperature dependence. *Ecology Letters*, 27(5): e14435
- Zhang R. 2009. Survey and identification of alpine grassland major fungal diseases in southern of Gansu Province. Master thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese) [张蓉. 2009. 甘南高寒草地植物主要真菌病害调查与鉴定. 硕士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学]
- Zhang YW. 2019. Response of plant diseases of beef cattle grazing intensity in Hulunbuir grassland. PhD thesis. Lanzhou: Lanzhou University (in Chinese) [张雅雯. 2019. 呼伦贝尔草地植物病害对肉牛放牧强度的响应. 博士学位论文. 兰州: 兰州大学]
- Zhang YW, Nan ZB, Xin XP. 2020. Response of plant fungal diseases to beef cattle grazing intensity in Hulunbuir grassland. *Plant Disease*, 104(11): 2905–2913
- Zhang YX, Chang JC, Xie JY, Yang LQ, Sheteiwu MS, Moustafa AR A, Zaghloul MS, Ren HY. 2023. The impact of root-invasive fungi on dominant and invasive plant species in degraded grassland at Nanshan pasture. *Agronomy*, 13(7): 1666
- Zhang ZH, Tu XB, Wu HH. 2013. A review of pest control research. // Zhang YJ. A review of research on technology in the forage industry. Beijing: China Agriculture University Press (in Chinese) [张泽华, 涂雄兵, 吴惠惠. 2013. 虫害防治研究综述. //张英俊. 牧草产业技术研究综述. 北京: 中国农业大学出版社]
- Zhu SS, Huang HC, Liu YX, Li CY, He XH, Zhu YY. 2022. Research advances in agrobiodiversity for crop disease management. *Journal of Plant Protection*, 49(1): 42–57 (in Chinese) [朱书生, 黄惠川, 刘屹湘, 李成云, 何霞红, 朱有勇. 2022. 农业生物多样性防控作物病害的研究进展. 植物保护学报, 49(1): 42–57]
- Zong ZF, Kang ZS. 2002. Principles of plant pathology. Beijing: China Agriculture Press (in Chinese) [宗兆锋, 康振生. 2002. 植物病理学原理. 北京: 中国农业出版社]

(责任编辑:张俊芳)