

DOI: 10.11766/trxb202112050660

刘泽弦, 王蓓蓓, 陶成圆, 欧燕楠, 吕娜娜, 沈宗专, 李荣, 沈其荣. 香蕉根围土壤尖孢镰刀菌与养分特征及相关性[J]. 土壤学报, 2023, 60(4): 1134–1145.

LIU Zexian, WANG Beibei, TAO Chengyuan, OU Yannan, LYU Nana, SHEN Zongzhuang, LI Rong, SHEN Qirong. Characteristics and Correlation of *Fusarium oxysporum* and Soil Nutrients around Banana Roots[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(4): 1134–1145.

香蕉根围土壤尖孢镰刀菌与养分特征及相关性*

刘泽弦¹, 王蓓蓓², 陶成圆¹, 欧燕楠¹, 吕娜娜¹, 沈宗专^{1†}, 李 荣¹, 沈其荣¹

(1. 江苏省固体有机废弃物资源化高技术研究重点实验室, 江苏省有机固体废弃物资源化协同创新中心, 作物免疫学重点实验室, 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095; 2. 海南大学热带作物学院, 海口 570228)

摘 要: 拟通过分析香蕉种植土壤中尖孢镰刀菌数量与养分含量, 阐明香蕉枯萎病发生流行时土壤中尖孢镰刀菌与养分的特征及其相互关系, 为香蕉枯萎病的防控提供一定的理论依据。在我国及老挝 15 块香蕉园中分别随机采集 9 个罹患枯萎病与 9 个未患病植株根围土壤样品, 应用实时荧光定量 PCR 与土壤农化分析技术, 测定了 270 个土壤样品中尖孢镰刀菌数量与养分含量。结果表明, 患病香蕉根围土壤中尖孢镰刀菌的数量显著高于未患病土壤, 每克干土中 lg 转化后的平均拷贝数为 5.5; 而患病与未患病植株土壤各养分指标之间几乎无显著差异。各养分指标在土壤中含量分布规律各不相同, 其中仅有有机质与全磷的含量呈正态分布, 土壤 pH、全氮及锌的含量呈偏正态分布。蒙特尔检验结果表明, 土壤整体养分含量与尖孢镰刀菌数量显著相关。各养分与尖孢镰刀菌的斯皮尔曼相关性分析进一步发现, 土壤 pH、铁、锰、铜、锌的含量与土壤中尖孢镰刀菌的数量呈显著负相关关系。此外, 不同酸性程度及不同有机质含量土壤中尖孢镰刀菌与各养分的相关性分析发现, 在弱酸性蕉园土壤 (pH > 6.0) 中, 土壤尖孢镰刀菌的数量与铁、锰、铜的含量显著负相关; 而在有机质含量未严重缺乏 (SOM > 1%) 的土壤中, 土壤尖孢镰刀菌的数量与土壤 pH 及铁、锰、铜、锌的含量呈现显著负相关关系。在我国及老挝香蕉产区蕉园土壤普遍呈现酸化趋势, 患病香蕉植株根围土壤中尖孢镰刀菌数量上升, 而尖孢镰刀菌与土壤 pH 及微量元素, 尤其是铁、锰、铜、锌的含量呈负相关关系。

关键词: 香蕉枯萎病; 土壤; 尖孢镰刀菌; 土壤养分特征; 相关性分析

中图分类号: S154.3 **文献标志码:** A

Characteristics and Correlation of *Fusarium oxysporum* and Soil Nutrients around Banana Roots

LIU Zexian¹, WANG Beibei², TAO Chengyuan¹, OU Yannan¹, LYU Nana¹, SHEN Zongzhuang^{1†}, LI Rong¹, SHEN Qirong¹

(1. Jiangsu Provincial Key Lab for Organic Solid Waste Utilization, Key Laboratory of Plant Immunity, National Engineering Research Center for Organic-based Fertilizers, Jiangsu Collaborative Innovation Center for Solid Organic Waste Resource Utilization, College of

* 国家自然科学基金项目 (31972509 和 42107142) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 31972509 and 42107142)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: shenzongz@njau.edu.cn

作者简介: 刘泽弦 (1998—), 男, 湖南永州人, 硕士研究生, 主要研究领域土壤微生物。E-mail: lzx19103107@163.com

收稿日期: 2022-03-01; 收到修改稿日期: 2022-05-02; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2022-08-01

Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. College of Tropical Crops, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: 【Objective】 This study aimed to elucidate the characteristics and correlations between *Fusarium oxysporum* and soil nutrients in banana orchards with Panama wilt occurring through analyzing the number of *F. oxysporum* and nutrient contents in soils. This can provide a certain theoretical basis for the prevention and control of banana Panama wilt. 【Method】 Nine symptomatic and nine non-symptomatic banana plants in each orchard from 15 banana orchards in the main banana production areas in China and Laos were randomly selected for soil sample collection. Then real-time quantitative PCR and soil agrochemical analysis were used to explore the abundance of *F. oxysporum* and nutrient contents in the 270 sampled soils. 【Result】 The result showed that the abundance of *F. oxysporum* in the soil sampled near the symptomatic banana roots was significantly higher than that collected near the non-symptomatic banana roots, with an average copy of 5.5 as lg-transformed per gram of dry soil. However, there were almost no significant differences between the nutrient contents of soils sampled from symptomatic and non-symptomatic banana plants. The distribution of various indexes of soil nutrients in the studied banana orchards was different based on each factor. Among them, only the contents of organic matter and total phosphorus were distributed normally while the soil pH, and contents of total nitrogen and zinc were skewed normal distribution. Mantel test results further displayed that the overall soil nutrients were significantly correlated to the abundance of *F. oxysporum*. Specifically, the soil pH, and contents of iron, manganese, and copper were significantly and negatively correlated to the abundance of *F. oxysporum* revealed by the Spearman correlation analysis between the abundance of *F. oxysporum* and each soil nutrient. In addition, the correlation analysis between *F. oxysporum* and nutrients in soils with different degrees of acidity and different organic matter contents showed that in the weakly acidic banana garden soil (pH > 6.0), the number of *F. oxysporum* in soils was significantly negatively correlated with the contents of iron, manganese and copper. Meanwhile in soils where organic matter contents were not seriously lacking (> 1%), the abundance of *F. oxysporum* in soils displayed a significant negative correlation with soil pH and the contents of iron, manganese, copper and zinc. 【Conclusion】 In summary, banana orchards in the main banana production areas in China and Laos usually exhibit an acidification trend. Symptomatic banana soil showed an increase of *F. oxysporum* with a negative correlation to soil pH and the contents of trace elements, especially iron, manganese, copper and zinc. **Key words:** Banana *Fusarium* wilt; Soil; *Fusarium oxysporum*; Nutrient characteristics; Correlation analysis

香蕉 (*Musa* spp.) 属芭蕉科芭蕉属果树, 是世界范围内最为重要的粮食作物以及水果之一^[1]。我国是世界上仅次于印度的第二大香蕉生产国和消费国, 2019 年仅我国大陆地区香蕉收获面积约为 36 万公顷, 产量高达 1 200 万吨^[2]。我国香蕉种植区域主要分布在广东、广西、云南、海南、福建、台湾等省 (区)^[3]。然而, 一种由尖孢镰刀菌古巴专化型 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *Cubense*, Foc) 土传病原菌侵染引起的枯萎病严重制约了我国以及世界范围内香蕉种植业的发展^[4-5]。有关香蕉枯萎病发生规律、传播机制以及科学防治的研究是关系到香蕉产业可持续发展的重要问题之一。

通常, 香蕉土传枯萎病在蕉园中先是零星感病, 而后大面积扩散, 乃至整个蕉园发生^[6]。香蕉枯萎病不仅相继在我国广东、海南、广西、福建、云南等省份大面积爆发, 也在老挝、柬埔寨等境外香蕉

新兴种植基地蔓延传播^[7-9]。然而, 目前对于尖孢镰刀菌在蕉园土壤中扩散传播的土壤理化特征及影响因素的研究仍相对薄弱。

香蕉枯萎病的发生与土壤中尖孢镰刀菌的数量有一定关系^[10]。何欣等^[11]通过病原菌外源添加的室内盆栽实验研究发现, 香蕉植株枯萎病是否发生与土壤本身的尖孢镰刀菌数量有关, 且发病程度高低决定于根际土壤中的尖孢镰刀菌数量。Shen 等^[12]研究发现, 土体土壤与根际土壤中尖孢镰刀菌属的丰度呈现显著正相关关系, 且与香蕉枯萎病的发生密切相关。然而, 在发生土传枯萎病的香蕉园中, 患病植株与未患病植株之间土壤中尖孢镰刀菌属的数量差异特征仍有待深入研究。

香蕉枯萎病的发生不仅取决于土壤中病原菌的数量, 还与土壤中诸如酸碱度、质地、有机质以及养分含量与形态等理化性状之间存在着密切联

系^[10]。Deltour 等^[13]研究发现,土壤理化性状,尤其是土壤酸碱度可影响土壤中尖孢镰刀菌的数量从而决定香蕉枯萎病的发生。Peng 等^[14]研究表明,土壤中有效钙、有效铁含量的升高对尖孢镰刀菌 4 号生理小种孢子的萌发具有明显抑制作用。然而,此类研究多是基于盆栽试验或单一田间试验点所得出的结论,受限于样本数量、土壤类型差异等因素,研究结果之间往往存在一定的差异。如 Segura 等^[15]研究发现,土壤中氮含量的增加显著降低了香蕉枯萎病的发生;而 Segura-Mena 等^[16]的研究发现,土壤低 pH 与高氮含量是加剧香蕉土传枯萎病发生的一个重要因素。因此,土壤养分特征与土传枯萎病发生之间的耦联关系仍是一个重要的科学问题。

目前,有关香蕉枯萎病发生机制的研究多集中在病原菌致病机制、作物防御机制以及微生物群落演替上^[17-19],对其发生时土壤养分特征以及养分与尖孢镰刀菌相互关系的认知尚不够深入。因此,本研究在我国华南及老挝香蕉主产区随机选择 15 个

连续种植香蕉的果园,采集同一蕉园中罹患枯萎病植株(患病植株)与未表现出明显患病症状的植株(未患病植株)根围附近的土壤,通过分析比较两者土壤中尖孢镰刀菌数量及养分性状的差异,解析香蕉枯萎病发生处土壤尖孢镰刀菌数量与养分特征及其相互关系,进而揭示影响香蕉枯萎病发生的关键土壤养分因子,以期香蕉枯萎病综合防控体系的建立提供一定的理论依据与指导。

1 材料与方法

1.1 试验设计与试验点基本信息

2019 年 5—9 月,根据调研情况,在我国华南及老挝香蕉主产区随机选择已连续种植香蕉多年、土传枯萎病发病率较高但香蕉并未全部病死且仍处于收获期的果园采集供试土壤样品。本研究共采集到 15 个蕉园土壤样品,各采样点地理位置、气候特征、香蕉栽培品种、种植年限等基本信息见表 1。

表 1 供试香蕉园的基本信息

Table 1 Basic information of sampled banana orchards

编号 Sampling ID	位置 Location	行政区划 Administrative division	气温 Temperature /°C	降雨量 Precipitation /mm	种植年限 Cropping years /a	品种 Cultivars
YN1	22°11'3"N, 100°19'46"E	云南省西双版纳州	25.1	2 608.4	5~10	威廉斯
YN2	21°31'38"N, 101°35'30"E	云南省西双版纳州	26.4	2 541.3	5~10	威廉斯
YN3	21°50'57"N, 100°57'3"E	云南省西双版纳州	25.1	2 608.4	5~10	威廉斯
HN1	18°39'37"N, 108°46'45"E	海南省乐东黎族自治县	27.4	1 494.3	>10	巴西蕉
HN2	19°46'33"N, 109°33'30"E	海南省儋州市	26.1	3 951.7	>10	南天黄
HN3	19°53'22"N, 109°47'44"E	海南省临高县	26.1	3 951.7	>10	南天黄
GD1	23°2'31"N, 113°35'13"E	广东省东莞市	24.7	5 747.8	>10	巴西蕉
GD2	20°24'35"N, 110°13'54"E	广东省湛江市	23.0	4 648.2	>10	巴西蕉
GD3	21°13'14"N, 110°4'1"E	广东省湛江市	24.6	4 648.2	>10	巴西蕉
GX1	23°0'21"N, 107°49'57"E	广西壮族自治区南宁市	23.7	3 043.4	5~10	桂蕉
GX2	22°59'50"N, 107°50'31"E	广西壮族自治区南宁市	23.7	3 043.4	5~10	桂蕉
GX3	23°15'42"N, 108°17'43"E	广西壮族自治区南宁市	23.7	3 043.4	5~10	桂蕉
LO1	18°30'52"N, 102°13'35"E	老挝万象市	28.0	5 318.0	<5	巴西蕉
LO2	20°22'30"N, 100°34'26"E	老挝波乔省会晒县	27.4	2 935.2	<5	巴西蕉
LO3	20°22'34"N, 100°34'16"E	老挝波乔省会晒县	27.4	2 935.2	<5	巴西蕉

注:气温为 2019 年平均气温;降雨量为 2019 年平均降雨量。Note: Temperature refers to the average temperature in 2019 while precipitation indicates the average precipitation in 2019.

1.2 土壤样品采集

土壤样品采集参考 Shen 等^[20]的方法。在每个供试蕉园内,依据枯萎病发病的典型症状随机选择罹患枯萎病与未患枯萎病的香蕉植株各 9 株,每个植株至少间隔 5 m 以上。用不锈钢铲在每个香蕉植株滴水线附近随机挖取 3 个剖面(长×宽×深约 20 cm×20 cm×20 cm),采集剖面内 0~20 cm 土壤,3 个剖面土壤样品混匀后用四分法保留约 1 kg 土样常规条件尽快运输至实验室。拣出土壤样品中石子、根系等杂物后,部分样品自然风干用于测定土壤养分含量,另一部分样品放入球磨机磨碎,储存在-80 °C 冰箱中存用于 DNA 的提取和土壤中尖孢镰刀菌数量的测定。

1.3 测定方法

1.3.1 土壤养分含量测定 土壤养分含量的测定参照文献[21]。采用烘干法测定土壤含水量;玻璃电极酸度计测定土壤 pH,水土比 2.5:1;电导率仪测定土壤电导率(Electrical conductivity, EC),水土比 5:1;重铬酸钾氧化—外加热法测定土壤有机质(Soil organic matter, SOM)含量;H₂SO₄-HClO₄消解测定全氮(Total nitrogen, TN)含量;H₂SO₄-HClO₄消解—钼锑抗比色法测定全磷(Total phosphorus, TP)含量;H₂SO₄-HClO₄消解—火焰光度法测定全钾(Total potassium, TK)含量;0.01 mol·L⁻¹氯化钙溶液浸提、全自动流动分析仪测定土壤铵态氮(Ammonium nitrogen, NH₄⁺-N)和硝态氮(Nitrate nitrogen, NO₃⁻-N)含量。0.5 mol·L⁻¹碳酸氢钠浸提—钼锑抗比色法测定有效磷(Available phosphorus, AP)含量;醋酸铵浸提—火焰光度法测定速效钾(Available potassium, AK)含量;经醋酸铵浸提后,利用等离子体质谱仪测定土壤交换性钙(Exchangeable calcium, Ca)与交换性镁(Exchangeable magnesium, Mg)的含量;经王水-高氯酸消煮后,利用等离子体质谱仪测定土壤中 铁、锰、铜以及锌的含量。

1.3.2 土壤 DNA 的提取 称取 0.5 g 经预处理的土壤样品,用土壤 DNA 提取试剂盒(MoBio Laboratories, Inc., Carlsbad, CA, USA)按操作说明提取土壤 DNA 并用核酸定量仪(NanoDrop 2000, USA)测定提取的土壤 DNA 核酸浓度。

1.3.3 土壤尖孢镰刀菌数量的测定 土壤尖孢镰刀菌数量的测定参照 Tao 等^[22]发表的方法:所用引物为 FOF1 和 FOR1^[23],荧光定量 PCR 反应液(20 μL

体系)含 10 μLSYBR[®]Premix Ex Taq, 0.4 μL 引物 FOF1, 0.4 μL 引物 FOR1, 0.4 μL ROX Reference Dye, 2 μL 模板 DNA 和 6.8 μL ddH₂O;将含尖孢镰刀菌特定基因的质粒进行梯度稀释,采用 ABI 7500 荧光定量 PCR 仪,按照标准程序制成标准曲线。PCR 扩增程序为:95 °C 预变性 30 s;95 °C 预变性 5 s, 60 °C 延伸 34 s,循环 40 次。所有样品设定 3 个测试平行,以 ddH₂O 代替 DNA 模板为阴性对照。根据各样品 C_t 值计算每克干土所含尖孢镰刀菌的拷贝数,取对数值,以 lg(copies·g⁻¹ dry soil)表示。

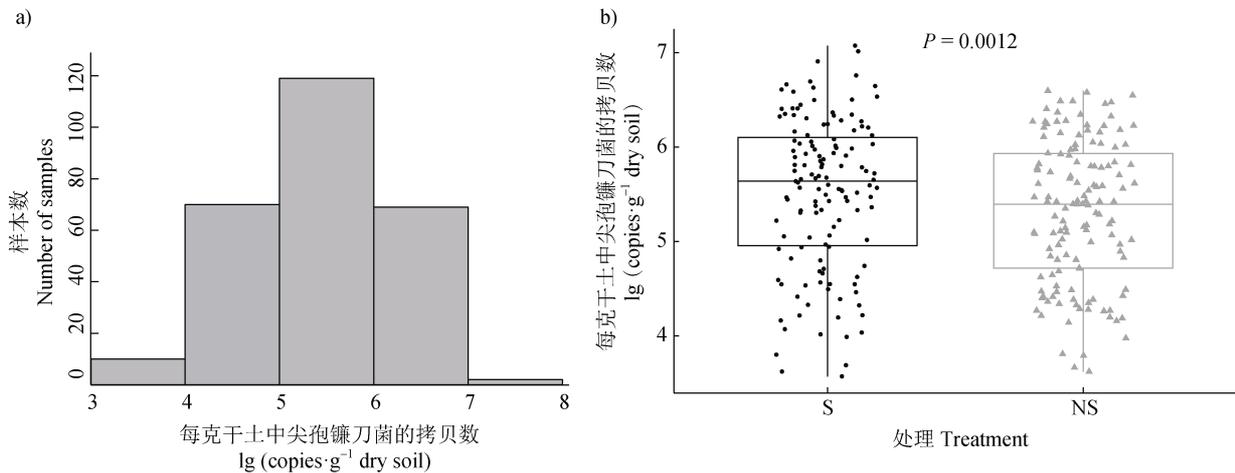
1.4 统计分析

采用 Excel 2019、IBM SPSS 26.0 软件和 R 语言“vegan”及“ggplot2”程序包对数据进行处理和绘图应用。为减少不同地理位置分布下患病与未患病处理间统计检验差异,采用配对威尔考克森检验(paired Wilcoxon test)检验患病与未患病两组数据之间的显著性。为探究各蕉园土壤养分指标总体差异,利用 R 语言中“vegan”程序包进行土壤样品养分指标的主坐标分析(Principal co-ordinates analysis, PCoA),并利用“ggplot2”程序包进行可视化。为探究地理位置分布及患病与否对土壤养分特征差异的影响,利用 R 语言“vegan”程序包中“adonis”进行非参数多因素方差分析(Permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)。为探究土壤养分总体特征与尖孢镰刀菌数量之间的关系,用 R 语言“Vegan”程序包中“mantel”命令对土壤养分含量与尖孢镰刀菌总体之间的相关性进行检验。为探究各土壤养分指标与尖孢镰刀菌数量之间的关系,采用斯皮尔曼(Spearman)相关性对蕉园土壤中尖孢镰刀菌数量与土壤各养分含量之间进行相关性分析。为了探究酸性程度和不同有机质含量蕉园土壤中各养分指标与尖孢镰刀菌之间的关系,采用斯皮尔曼相关性对其进行检验,并用 R 语言“ggcor”程序包绘制相关性热图。

2 结 果

2.1 患病与未患病香蕉土壤中尖孢镰刀菌的数量差异

患病与未患病香蕉根围土壤中尖孢镰刀菌的荧光定量 PCR 结果表明(图 1):所采集的供试蕉园



注: S, 患病处理, NS, 未患病处理。下同。Note: S, Symptomatic treatment; NS, Non-symptomatic treatment. The same below.

图 1 患病与未患病香蕉植株土壤中尖孢镰刀菌数量分布 (a) 与比较 (b)

Fig. 1 Distribution (a) and comparison (b) of the number of *F. oxysporum* in the soils sampled from symptomatic and non-symptomatic banana plants

香蕉根围土壤中均能检测出尖孢镰刀菌, 其数量范围在 3.5~7.1; 在所测定的 270 个土壤样品中, 258 个土壤样品尖孢镰刀菌数量在 4.0~7.0 之间, 占比 95.6%。此外, 配对威尔考克森检验结果进一步表明, 尖孢镰刀菌在患病香蕉土壤中的平均数量显著高于其在未患病香蕉土壤中。

2.2 蕉园土壤养分的总体概况

所有采集的患病与未患病植株根围土壤养分指标含量分布如图 2 所示: 蕉园土壤的有机质含量与全磷含量呈正态分布 (Kolmogorov-Smirnov 检验, $P > 0.05$), 其中 95% 的土壤样品有机质含量处于 5.6~25.1 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 之间、全磷含量处于 0.29~2.61 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 之间。蕉园土壤的土壤 pH、全氮含量及锌含量呈偏正态分布, 其中 95% 的土壤样品 pH、全氮含量及锌含量分别处于 4.0~8.5、0.36~1.68 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 及 40.5~381.0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 之间。值得注意的是, 164 个土壤样品呈酸性, 其 pH 处于 6.0 以下, 占总土壤样品总数的 60.7%。其他诸如电导率、有效磷、速效钾等含量变异幅度较大。

土壤整体养分含量的主坐标分析 (PCoA) 结果表明 (图 3): 在所采集的 270 个土壤样品中, 蕉园土壤养分依据采样地点而明显区分, 而患病组与未患病组样品间土壤养分无明显区分, 其中主坐标一 (PCoA1) 及主坐标二 (PCoA2) 分别解释了土壤养分 57.8% 和 18.9% 的差异。土壤养分整体差异

的非参数多元方差分析 (PERMANOVA) 结果也证实, 土壤样品的地理分布是土壤养分差异的主要驱动因素, 而植株患病与否对其根围的土壤养分差异无显著影响。

患病组与未患病组土壤养分含量的配对威尔考克森检验结果表明 (图 4), 除锰含量之外, 所测定的诸如 pH、有机质含量、全氮含量等其他指标在患病组与未患病组之间均无显著差异。

2.3 土壤尖孢镰刀菌数量与土壤养分间的相关性

土壤尖孢镰刀菌数量与土壤养分的蒙特卡洛相关性检验结果表明, 土壤中尖孢镰刀菌数量与总体土壤养分之间显著相关 ($r = 0.1204$, $P < 0.01$)。土壤中尖孢镰刀菌数量与各理化因子之间的斯皮尔曼相关性分析结果表明 (图 5): 蕉园土壤中尖孢镰刀菌数量与土壤中铁、铜、锰、锌的含量以及 pH 之间呈显著负相关关系, 与土壤中全磷、有效磷、全钾、交换性钙的含量及土壤电导率呈显著正相关关系, 与土壤中其他指标如速效钾、交换性镁、铵态氮、硝态氮、全氮和有机质含量无显著相关关系。

2.4 不同酸性程度土壤中尖孢镰刀菌数量与土壤养分的相关性

土壤酸化是香蕉枯萎病发生的一个重要因素, 进一步探究不同酸度土壤中尖孢镰刀菌数量与各土壤养分之间的相关性, 结果见图 6。在不同酸性程

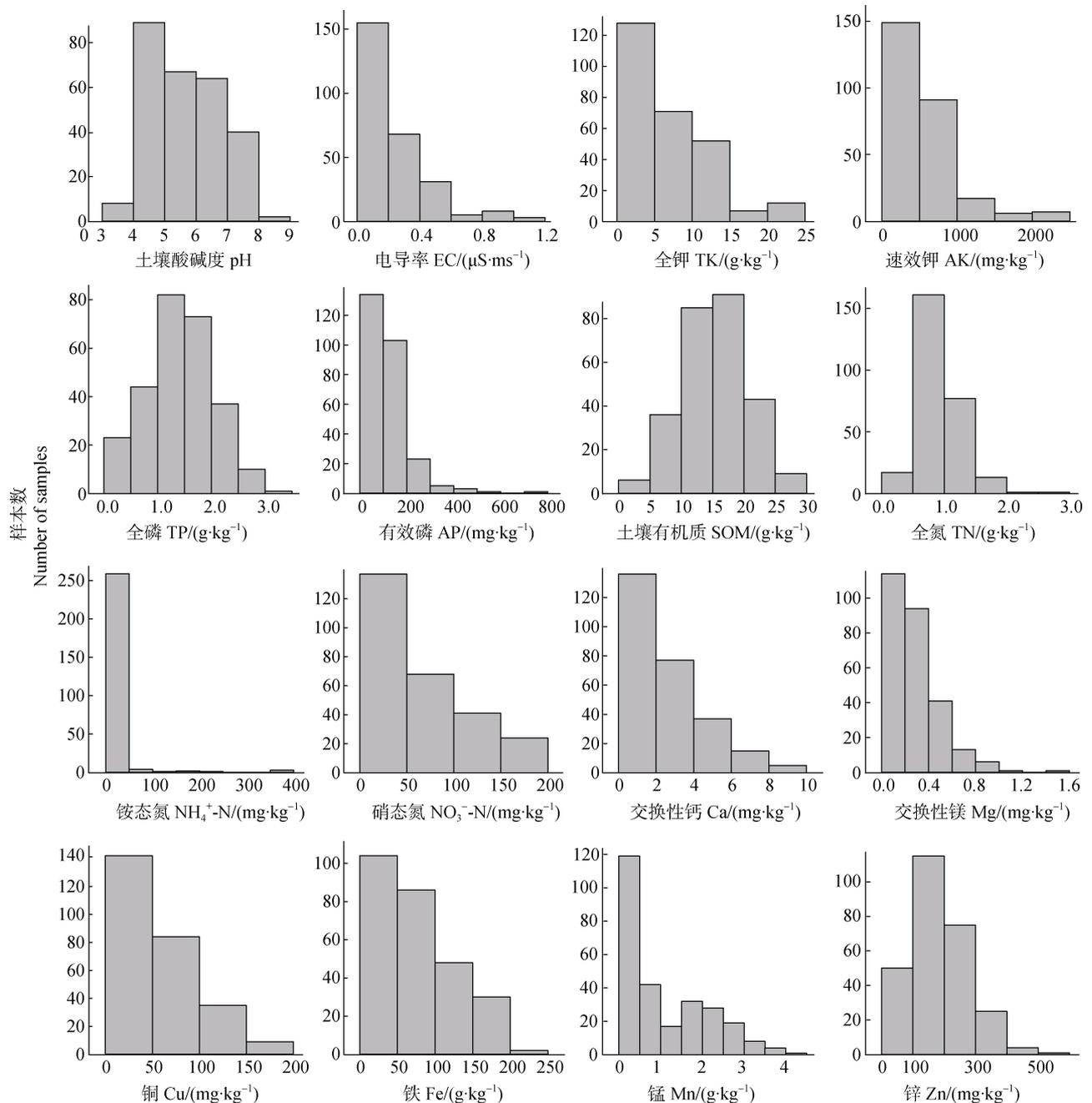


图2 蕉园土壤养分含量及其分布

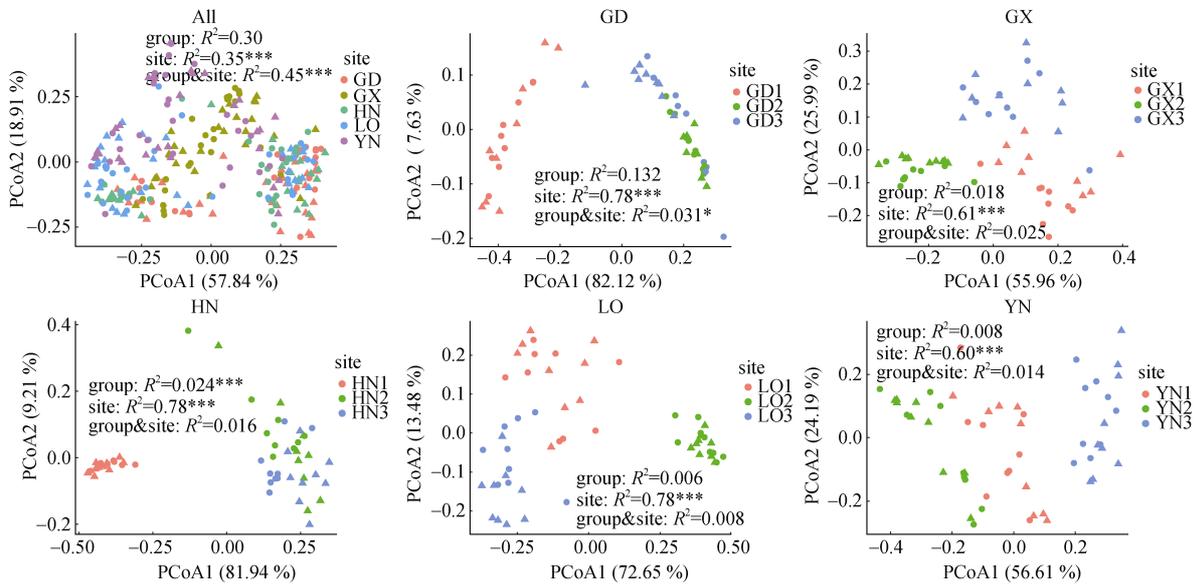
Fig. 2 Contents and distribution of measured nutrients in banana soils

度土壤中，尖孢镰刀菌数量与土壤养分的相关性存在不同规律：强酸性（ $\text{pH} < 4.5$ ）土壤中，尖孢镰刀菌数量仅与土壤全磷含量之间呈现显著正相关关系；中度酸性（ $4.5 < \text{pH} < 6.0$ ）土壤中，尖孢镰刀菌数量与土壤有效磷、交换性钙的含量之间呈现显著正相关关系，与土壤锰的含量呈显著负相关关系；弱酸性（ $\text{pH} > 6.0$ ，包含极个别 pH 在 7.0 以上的土壤样品）土壤中，尖孢镰刀菌数量与土壤电导率、

全钾、铵态氮、交换性钙的含量之间呈现显著正相关关系，而与土壤铁、锰、铜的含量之间呈现显著负相关关系。

2.5 不同有机质含量土壤中尖孢镰刀菌数量与土壤养分间的相关性

土壤有机质含量降低是香蕉枯萎病发生的另一个重要因素，本研究进一步探究了不同有机质含量土壤中尖孢镰刀菌数量与各土壤养分的相关性。参



注: ●, 患病处理; ▲, 未患病处理。下同。Note: ●, Symptomatic treatment; ▲, Non-symptomatic treatment. The same below.

图 3 蕉园整体土壤养分的主成分分析

Fig. 3 Principal co-ordinates analysis (PCoA) of nutrients for all sampled banana soils

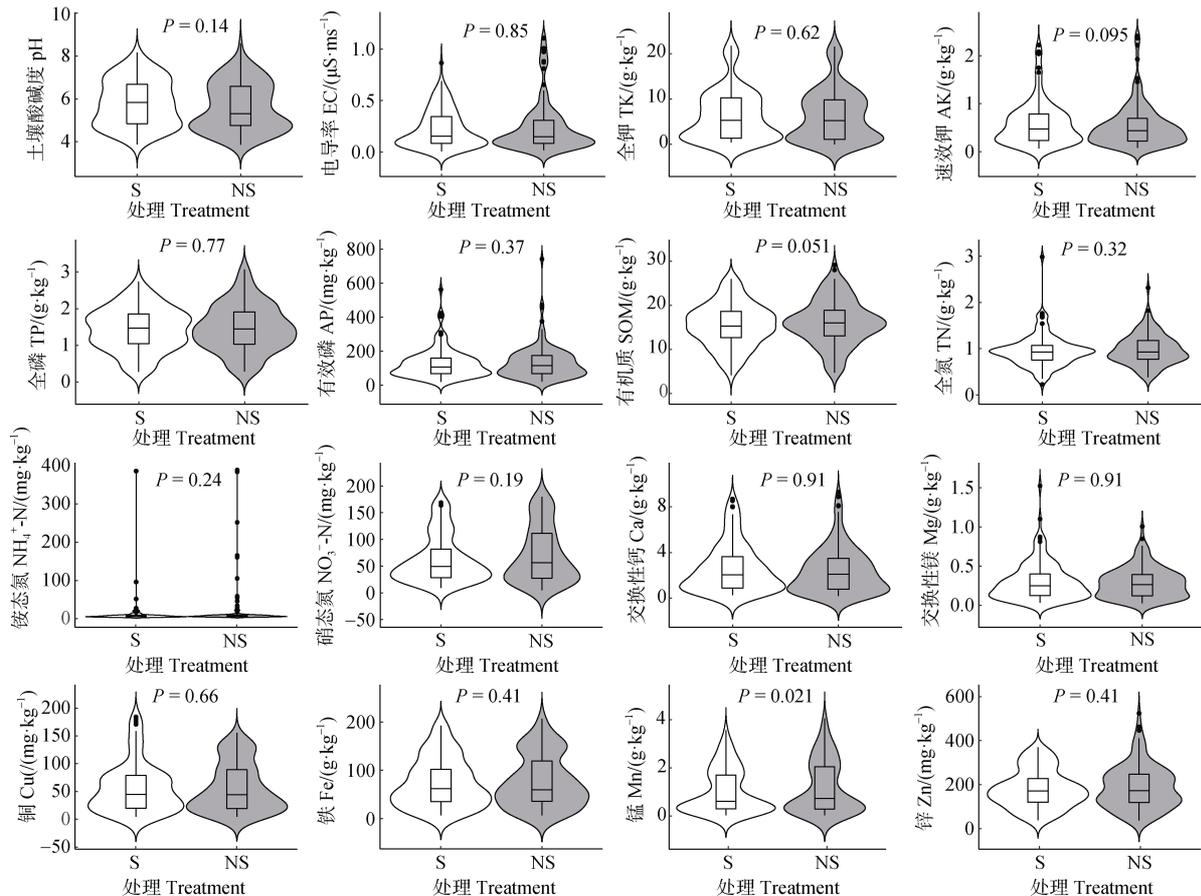


图 4 患病与未患病香蕉植株土壤养分含量盒图

Fig. 4 Boxplots of measured soil nutrients sampled from symptomatic and non-symptomatic banana plants

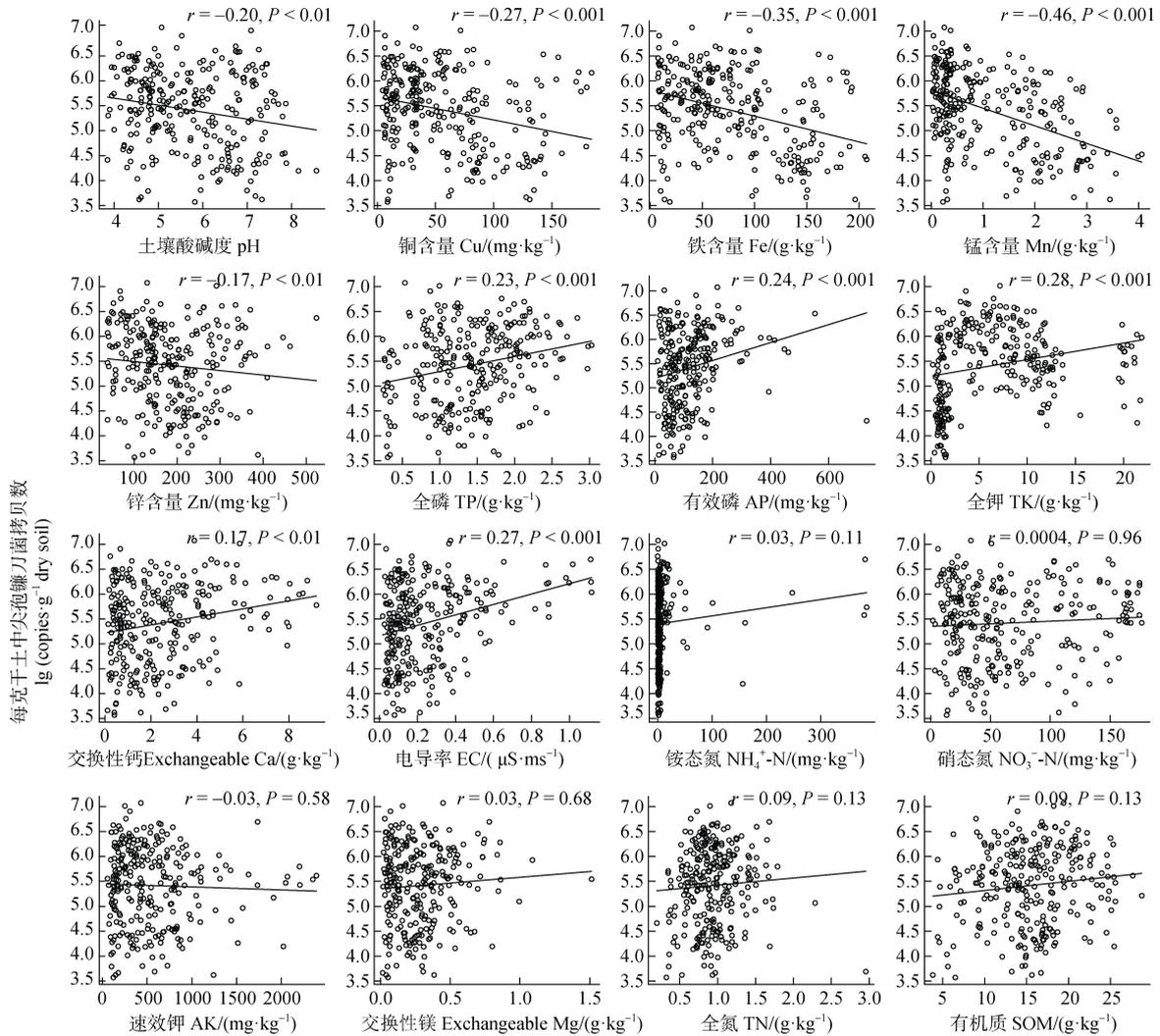
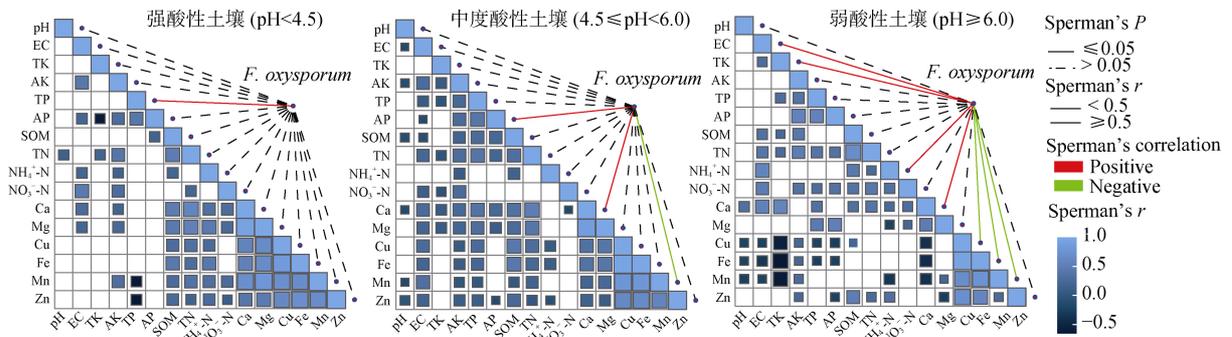


图 5 蕉园土壤尖孢镰刀菌数量与土壤养分的相关性散点图

Fig. 5 The scatter diagram of the correlations between the number of *F. oxysporum* and soil nutrients in banana orchards



注：图中实线代表各因子与 *F. oxysporum* 有显著相关性 ($P < 0.05$)，粗实线表示相关系数 $r \geq 0.5$ ，细实线表示相关系数 $r < 0.5$ ，红色实线代表正相关，绿色实线代表负相关。下同。Note: The solid line in the figure represents a significant correlation between each factor and *F. oxysporum* ($P < 0.05$). The bold solid line represents a correlation coefficient $r \geq 0.5$ while the thin solid line indicates a correlation coefficient $r < 0.5$. Further the red color represents a positive correlation and the green color indicates a negative correlation. The same below.

图 6 不同酸性程度土壤中尖孢镰刀菌数量与土壤养分的相关性热图

Fig. 6 The heatmap of the correlations between the number of *F. oxysporum* and nutrients in banana soils with different acid degrees

考全国第二次土壤普查养分分级标准, 本研究将有机质含量五级以下 ($<1\%$) 的土壤为有机质缺乏土壤, 而有机质含量五级以上 ($>1\%$) 的土壤为有机质未缺乏土壤。如图 7 所示, 在有机质含量严重缺乏 ($<1\%$) 的土壤中, 尖孢镰刀菌数量仅与土壤全

磷的含量之间呈现显著正相关关系; 而在有机质未严重缺乏 ($>1\%$) 的土壤中, 尖孢镰刀菌数量与土壤电导率、全钾及有效磷的含量之间呈现显著正相关关系, 而与土壤 pH、铁、锰、铜、锌的含量之间呈现显著负相关关系。

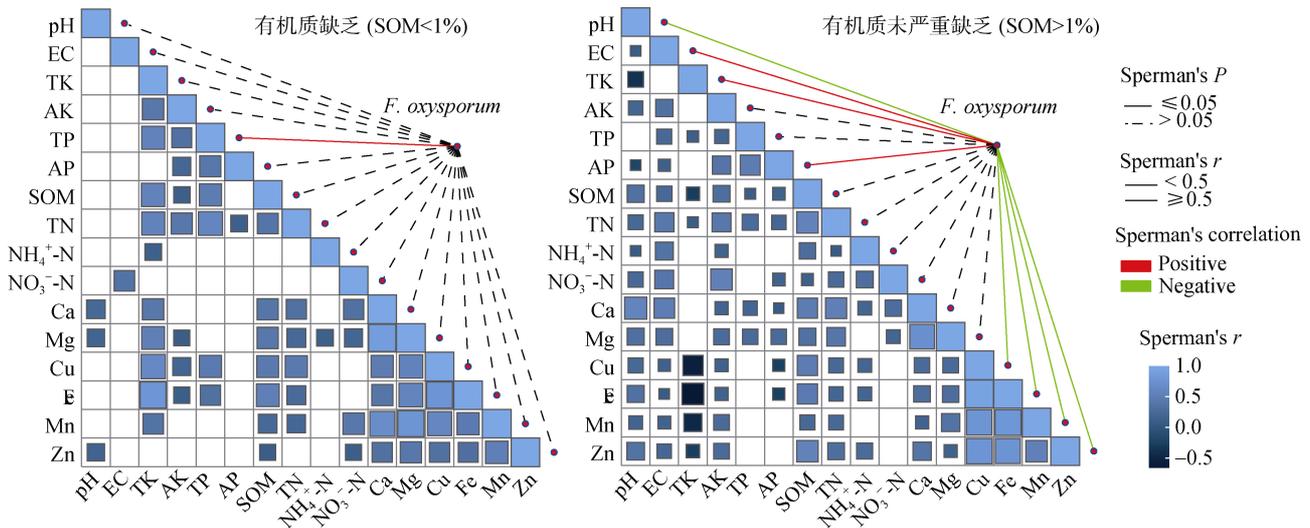


图 7 不同有机质含量土壤中尖孢镰刀菌数量与土壤养分的相关性热图

Fig. 7 The heatmap of the correlations between the number of *F. oxysporum* and nutrients in banana soils with different organic matter contents

3 讨论

土传枯萎病的发生通常是斑块状的、随机性的, 其发生与土壤中病原菌的侵染、土壤的异质性等有着紧密联系^[24]。探明土传病害发生的土壤养分特征及其与病原菌的相互关系是土传病害预防与控制的前提与基础。本研究通过分析比较多个连作蕉园同一田块罹患枯萎病与未患病香蕉植株根围土壤中尖孢镰刀菌的数量差异, 证实了土壤中尖孢镰刀菌数量与香蕉枯萎病之间存在显著正相关关系^[12], 表明其可作为一个监测并预测香蕉枯萎病发生与否的一个重要的指标。并且通过分析比较多个连作蕉园同一田块罹患枯萎病与未患病香蕉植株根围土壤养分的含量, 本研究还发现同一田块患病与未患病植株根围土壤主要的养分含量几乎没有显著性差异, 可能是因为不同区域、不同立地条件下蕉园土壤养分本底差异较大^[25], 但与其与尖孢镰刀菌之间有着密切关系。

3.1 土壤酸碱度与大量元素含量与香蕉尖孢镰刀菌数量的关系

杨绍琼等^[26]研究了云南四个地区香蕉枯萎病发

病蕉园的健康和感病植株根系附近土壤后发现, 感病植株根系附近土壤的速效钾和有效磷含量显著高于健康植株。本研究也发现蕉园土壤中有有效磷、全钾含量与尖孢镰刀菌数量呈显著正相关, 可能是香蕉感病后, 病原菌在土壤中大量增殖, 而植株对养分的吸收量减少导致的。李朝生等^[27]研究发现, 抗枯萎病品种香蕉套种黑皮冬瓜后, 土壤 pH 显著升高、电导率显著下降、有效钾含量显著降低、香蕉枯萎病发病率显著降低。本研究结果也表明, 土壤中交换性钙含量和土壤电导率与尖孢镰刀菌数量呈显著正相关, 这可能是由于土壤中较高的可溶性盐含量会对香蕉的根系造成损伤, 从而更易于病原菌的入侵。此外, 本研究采集的大多是连作 5 年以上的香蕉土壤, 长期的连作也可能造成土壤 pH 降低, 电导率升高, 尖孢镰刀菌数量上升^[28]。

本研究中蕉园土壤 pH 6.0 以下的样品占比达 60% 以上, 说明香蕉种植园土壤普遍偏酸性。土壤酸化被认为是香蕉枯萎病发生的重要原因之一, 在 pH 较低、肥力低的酸性土壤和砂壤中, 更容易发生香蕉枯萎病^[29]。本研究发现蕉园土壤 pH 与尖孢镰刀菌数量显著负相关, 因此推测酸性土壤易发生枯

萎病的原因之一可能是低 pH 条件更有利于尖孢镰刀菌的存活与侵染。李望梅等^[30]通过不同 pH 梯度下的培养试验发现,弱酸性至中性环境 ($5.0 < \text{pH} < 7.0$) 最适宜于香蕉尖孢镰刀菌的生长、孢子产生与萌发。李进等^[31]研究发现,土壤 pH 与香蕉可培养尖孢镰刀菌数量之间呈现显著负相关关系,施用碱性肥料能够缓解蕉园土壤酸化、改善其他养分状况,最终降低香蕉枯萎病的发病率。

3.2 土壤微量元素含量与香蕉尖孢镰刀菌数量的关系

除土壤 pH 外,本研究还发现蕉园土壤中铁、锰、铜、锌的含量与土壤尖孢镰刀菌数量之间具有明显的负相关关系,可能是因为铁、锰、铜抑制了尖孢镰刀菌的产孢能力。有研究表明,土壤中的 Fe^{2+} 和 Mn^{2+} 含量的增加会损害土壤镰刀菌的产孢能力,从而降低土壤中镰刀菌的丰度^[32]。姬华伟等^[33]研究发现,添加 EDTA-Cu 或 EDTA-Zn 可以显著减轻尖孢镰刀菌培养得到的粗毒素对香蕉幼苗的伤害。刘付燕等^[34]研究也表明, Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 对西瓜枯萎病病原菌尖孢镰刀菌产孢具有抑制作用。然而,在中度酸性土壤 ($4.5 < \text{pH} < 6.0$) 中尖孢镰刀菌数量仅与锰的含量之间存在显著的负相关关系,而在弱酸性土壤 ($\text{pH} > 6.0$) 中,尖孢镰刀菌数量与铁、锰、铜的含量之间存在显著的负相关关系。推测可能是因为,中度酸性土壤 ($4.5 < \text{pH} < 6.0$) 中微量元素有效性较高^[35],因此并未发现除锰之外的微量元素含量与尖孢镰刀菌之间的显著相关性;且过低的土壤 pH 影响了土壤物理结构,使得土壤微生物区系失衡,抑病功能衰退,从而加剧了土传病害的爆发^[22],而在弱酸性 ($\text{pH} > 6.0$) 土壤中^[35],中微量元素有效性受土壤 pH 影响较大,微量元素含量对尖孢镰刀菌的决定作用增强, Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Cu^{2+} 含量的增加能较好地发挥其对尖孢镰刀菌的抑制作用,进而降低土壤中尖孢镰刀菌的数量,最终降低尖孢镰刀菌侵染作物的能力与概率。

此外,本研究所采集的香蕉园处于热带、亚热带季风气候区,气温较高、降水较多、土地利用强度大且有机物矿化较快,导致蕉园土壤有机质含量普遍较低^[36]。土壤中有有机质的含量对中微量元素的有效性有很大影响,有研究报道,土壤中铁与锰的有效性会随土壤中有有机质含量的增加而增加^[37]。本研究发现,仅当土壤有机质未严重缺乏时,Fe、Mn、

Cu、Zn 与尖孢镰刀菌数量之间存在显著负相关关系。可能是因为该条件下土壤环境条件较好,有机质含量丰富,土壤稳定性较高,土壤微生物群落丰富度高,土壤功能更加丰富^[38],Fe、Mn、Cu、Zn 能够更好地发挥其抑制尖孢镰刀菌的功能。

值得注意的是,本研究中铁锰铜锌的数据为全量,非有效态含量,中微量元素与尖孢镰刀菌之间显著的负相关关系也是在蕉园土壤未酸化、土壤有机质充足的条件下得出的。当今蕉园土壤普遍酸化的大环境下,首要目的还是要维持蕉园土壤合适的酸碱度和丰富的有机质,配合增加土壤中有效态微量元素的含量可协同抵御香蕉枯萎病的发生。

4 结 论

本研究中罹患枯萎病与未患病香蕉植株根围土壤主要养分因子含量之间无明显差异,但患病土壤中病原菌(尖孢镰刀菌)的数量显著增加。土壤 pH、铁、锰、铜、锌的含量与土壤中尖孢镰刀菌的数量呈显著负相关关系。不同酸化程度与不同有机质含量蕉园土壤中,各养分因子与尖孢镰刀菌数量之间呈现不同的负相关关系,如在弱酸性蕉园土壤中,土壤尖孢镰刀菌的数量与铁、锰、铜的含量显著负相关;而在有机质含量未严重缺乏的土壤中,土壤尖孢镰刀菌的数量与土壤 pH 及铁、锰、铜、锌的含量呈现显著负相关关系。

参考文献 (References)

- [1] Aurore G, Parfait B, Fahrasmene L. Bananas, raw materials for making processed food products[J]. Trends in Food Science & Technology, 2009, 20(2): 78—91.
- [2] Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAOSTAT). Data of bananas area harvested and production quantity in 2019[DB/OL]. [2021-11-10]. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.
- [3] Li H P, Li Y F, Nie Y F. Research status of occurrence and control of *Fusarium* wilt of banana[J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(5): 128—136. [李华平, 李云锋, 聂燕芳. 香蕉枯萎病的发生及防控研究现状[J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(5): 128—136.]
- [4] Butler D. Fungus threatens top banana[J]. Nature, 2013, 504(7479): 195—196.
- [5] Ploetz R C. *Fusarium* wilt of banana[J]. Phytopathology, 2015, 105(12): 1512—1521.

- [6] Xie J H. Fruit scientific research in New China in the past 70 years: Banana[J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36 (10): 1429—1440. [谢江辉. 新中国果树科学研究 70 年——香蕉[J]. 果树学报, 2019, 36(10): 1429—1440.]
- [7] Li C Y, Mostert G, Zuo C W, et al. Diversity and distribution of the banana wilt pathogen *Fusarium oxysporum* F. sp. *cubense* in China[J]. Fungal Genomics & Biology, 2013, 3 (2): 111.
- [8] Dita M, Barquero M, Heck D, et al. *Fusarium* wilt of banana : Current knowledge on epidemiology and research needs toward sustainable disease management[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1468.
- [9] Zhang J F, Li Z, Li X H. Current situation and prospects of banana resistance to *Fusarium* wilt[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2015, 35 (12): 108—112. [张俊芳, 李铮, 李晓慧. 香蕉抗枯萎病研究现状及展望[J]. 热带农业科学, 2015, 35 (12): 108—112.]
- [10] Orr R, Nelson P N. Impacts of soil abiotic attributes on *Fusarium* wilt, focusing on bananas[J]. Applied Soil Ecology, 2018, 132: 20—33.
- [11] He X, Huang Q W, Yang X M, et al. Screening and identification of pathogen causing banana *Fusarium* wilt and the relationship between spore suspension concentration and the incidence rate[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43 (18): 3809—3816. [何欣, 黄启为, 杨兴明, 等. 香蕉枯萎病致病菌筛选及致病菌浓度对香蕉枯萎病的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43 (18): 3809—3816.]
- [12] Shen Z Z, Wang B B, Zhu J X, et al. Lime and ammonium carbonate fumigation coupled with bio-organic fertilizer application steered banana rhizosphere to assemble a unique microbiome against Panama disease[J]. Microbial Biotechnology, 2019, 12 (3): 515—527.
- [13] Deltour P, C França S, Liparini Pereira O, et al. Disease suppressiveness to *Fusarium* wilt of banana in an agroforestry system: Influence of soil characteristics and plant community[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2017, 239: 173—181.
- [14] Peng H X, Sivasithamparam K, Turner D W. Chlamydo-spore germination and *Fusarium* wilt of banana plantlets in suppressive and conducive soils are affected by physical and chemical factors[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1999, 31 (10): 1363—1374.
- [15] Segura R A, Stoorvogel J J, Sandoval J A. The effect of soil properties on the relation between soil management and *Fusarium* wilt expression in Gros Michel bananas[J]. Plant and Soil, 2022, 471 (1/2): 89—100.
- [16] Segura-Mena R A, Stoorvogel J J, García-Bastidas F, et al. Evaluating the potential of soil management to reduce the effect of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* in banana (*Musa* AAA) [J]. European Journal of Plant Pathology, 2021, 160 (2): 441—455.
- [17] Maryani N, Lombard L, Poerba Y S, et al. Phylogeny and genetic diversity of the banana *Fusarium* wilt pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* in the Indonesian centre of origin[J]. Studies in Mycology, 2019, 92: 155—194.
- [18] Czişlowski E, Fraser-Smith S, Zander M, et al. Investigation of the diversity of effector genes in the banana pathogen, *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense*, reveals evidence of horizontal gene transfer[J]. Molecular Plant Pathology, 2018, 19 (5): 1155—1171.
- [19] Shen Z Z, Penton C R, Lv N N, et al. Banana *Fusarium* wilt disease incidence is influenced by shifts of soil microbial communities under different monoculture spans[J]. Microbial Ecology, 2018, 75 (3): 739—750.
- [20] Shen Z Z, Ruan Y Z, Xue C, et al. Soils naturally suppressive to banana *Fusarium* wilt disease harbor unique bacterial communities[J]. Plant and Soil, 2015, 393 (1/2): 21—33.
- [21] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.]
- [22] Tao C Y, Li R, Xiong W, et al. Bio-organic fertilizers stimulate indigenous soil *Pseudomonas* populations to enhance plant disease suppression[J]. Microbiome, 2020, 8 (1): 137.
- [23] Jiménez-Fernández D, Montes-Borrego M, Navas-Cortés J A, et al. Identification and quantification of *Fusarium oxysporum* in planta and soil by means of an improved specific and quantitative PCR assay[J]. Applied Soil Ecology, 2010, 46 (3): 372—382.
- [24] Wei Z, Shen Z Z, Yang T J, et al. From suppressive soil to rhizosphere immunity: Towards an ecosystem thinking for soil-borne pathogen control[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58 (4): 814—824. [韦中, 沈宗专, 杨天杰, 等. 从抑病土壤到根际免疫: 概念提出与发展思考[J]. 土壤学报, 2021, 58 (4): 814—824.]
- [25] Usowicz B, Lipiec J. Spatial variability of soil properties and cereal yield in a cultivated field on sandy soil[J]. Soil and Tillage Research, 2017, 174: 241—250.
- [26] Yang S Q, Zhang G Y, Sun Y H, et al. Study on differences of soil nutrient and soil enzyme activity near the root of banana infected wilt *Fusarium* and non-infected plants in wilt disease areas[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2020, 48 (4): 141—145. [杨绍琼, 张光勇, 孙寅虎, 等. 香蕉枯萎病区感病与健康植株根系附近土壤养分及土壤酶活性差异性研究[J]. 安徽农业科学, 2020, 48 (4): 141—145.]
- [27] Li C S, Tian D D, Qin L Y, et al. Effects of interplanting of banana with black-skinned wax gourd on controlling *Fusarium* wilt and soil microbial community[J]. Journal of Southern Agriculture, 2021, 52 (5): 1238—1245. [李朝生, 田丹丹, 覃柳燕, 等. 香蕉套种黑皮冬瓜对香蕉

- 枯萎病的防控效果及土壤微生物群落的影响[J]. 南方农业学报, 2021, 52 (5): 1238—1245.]
- [28] Xu B, Xu J, Qi J H, et al. Soil physical, chemical and biological characteristic analysis of long-term vegetable monoculture in greenhouse in Jiangsu Province[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2019, 35 (5): 1124—1129. [徐彬, 徐健, 祁建杭, 等. 江苏省设施蔬菜连作障碍土壤理化及生物特征[J]. 江苏农业学报, 2019, 35 (5): 1124—1129.]
- [29] Fan X L, Li J. Effectiveness of alkaline fertilizer on the control of banana *Fusarium* wilt and regulation of soil acidity in banana orchard[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2014, 20 (4): 938—946. [樊小林, 李进. 碱性肥料调节香蕉园土壤酸度及防控香蕉枯萎病的效果[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20 (4): 938—946.]
- [30] Li W M, Zhang L D, Liu F, et al. Effect of pH on the growth of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* race 4 of banana[J]. Microbiology China, 2019, 46 (12): 3286—3294. [李望梅, 张立丹, 刘芳, 等. pH 值对香蕉枯萎病菌 4 号生理小种生长的影响[J]. 微生物学通报, 2019, 46 (12): 3286—3294.]
- [31] Li J, Zhang L D, Liu F, et al. Effects of alkaline fertilizer on occurrence of banana wilt disease and soil microbial community[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2016, 22 (2): 429—436. [李进, 张立丹, 刘芳, 等. 碱性肥料对香蕉枯萎病发生及土壤微生物群落的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22 (2): 429—436.]
- [32] Momma N, Kobara Y, Momma M. Fe²⁺ and Mn²⁺, potential agents to induce suppression of *Fusarium oxysporum* for biological soil disinfestation[J]. Journal of General Plant Pathology, 2011, 77 (6): 331—335.
- [33] Ji H W, Zheng Q S, Dong X, et al. Effects and mechanism of copper and zinc elements on controlling *Fusarium*-wilt disease of banana[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39 (6): 1064—1072. [姬华伟, 郑青松, 董鲜, 等. 铜、锌元素对香蕉枯萎病的防治效果与机理[J]. 园艺学报, 2012, 39 (6): 1064—1072.]
- [34] Liu F Y, Wang X X, Li L, et al. Effects of mineral elements on sporulation of watermelon *Fusarium oxysporum*[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2012, 40 (10): 97—100. [刘付燕, 王兴祥, 李蕾, 等. 矿质元素对西瓜枯萎病原菌尖孢镰刀菌产孢的影响[J]. 江苏农业科学, 2012, 40 (10): 97—100.]
- [35] Fang X L, You M P, Barbetti M J. Reduced severity and impact of *Fusarium* wilt on strawberry by manipulation of soil pH, soil organic amendments and crop rotation[J]. European Journal of Plant Pathology, 2012, 134 (3): 619—629.
- [36] Jiang S P, Zhang R L, Zhang W L, et al. Spatial and temporal variation of soil organic matter and cause analysis in Hainan Island in recent 30 years[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52 (6): 1032—1044. [姜赛平, 张认连, 张维理, 等. 近 30 年海南岛土壤有机质时空变异特征及成因分析[J]. 中国农业科学, 2019, 52 (6): 1032—1044.]
- [37] Wang C Q, Li B, Gong B, et al. Study on the bioavailability and impact factors of Fe, Mn, Cu and Zn in the soils of Xichang City[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2010, 41 (2): 447—451. [王昌全, 李冰, 龚斌, 等. 西昌市土壤 Fe、Mn、Cu、Zn 有效性评价及其影响因素分析[J]. 土壤通报, 2010, 41 (2): 447—451.]
- [38] Obalum S E, Chibuike G U, Peth S, et al. Soil organic matter as sole indicator of soil degradation[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2017, 189 (4): 176.

(责任编辑: 卢 萍)