

丁月, 尹可锁, 朱酉正捷, 等. *Foc* TR4 感染对不同抗性香蕉种质淀粉含量的影响[J]. 山西农业科学, 2025, 53(4): 140–148.

DING Y, YIN K S, ZHU Y Z J, et al. Effect of *Foc* TR4 inoculation on starch content of banana germplasms with different resistance [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(4): 140–148.

doi:10.26942/j.cnki.issn.1002-2481.2025.04.16

Foc TR4 感染对不同抗性香蕉种质淀粉含量的影响

丁月^{1,2}, 尹可锁¹, 朱酉正捷¹, 郑泗军^{1,3}, 徐胜涛¹,

张文龙¹, 冯臣成^{1,2}, 尹顺利^{1,2}, 刘立娜¹

(1. 云南省农业科学院 农业环境资源研究所/云南省农业跨境有害生物绿色防控重点实验室, 云南 昆明 650205;

2. 昆明学院, 云南 昆明 650214; 3. 国际生物多样性中心, 云南 昆明 650205)

摘要: 枯萎病作为一种对香蕉产业具有毁灭性影响的病害, 一直是香蕉病害防控关注的焦点。为探究根组织中淀粉含量在寄主香蕉响应枯萎病菌感染过程中的作用, 将 6 个不同抗病、感病香蕉种质人工接种枯萎病菌 4 号生理小种热带型 (*Foc* TR4), 测定接种后不同时间点根组织中的淀粉含量, 并分析其动态变化规律。结果表明, 不同香蕉种质在接种 *Foc* TR4 后, 根组织中的淀粉含量均呈上升趋势; 相比感病种质, 抗病种质淀粉含量对 *Foc* TR4 感染的响应变化更明显, 在测定时间范围内, 达到峰值的时间比感病种质提前了 7 d。抗病种质 Pahang、Mbwazirume、GCTCV-119 的淀粉含量在 7、14、21、28 d 的平均变化率分别为 81.0%、97.0%、127.6%、94.8%, 高于感病种质 Gros Michel、Ibwi、Baxi Jiao 的平均变化率 42.5%、32.1%、46.1%、72.9%, 表明在病原菌感染过程中, 香蕉根组织淀粉含量变化率与枯萎病抗性显著正相关。综上, 根组织淀粉在香蕉响应枯萎病菌感染的机制中具有重要功能, 不同香蕉种质根组织淀粉含量的变化率决定了其对 *Foc* TR4 的抗性。

关键词: 枯萎病; 香蕉; 淀粉含量; 抗病; 感病; *Foc* TR4; 根组织

中图分类号: S435.68⁺1

文献标识码: A

文章编号: 1002-2481(2025)04-0140-09

Effect of *Foc* TR4 Inoculation on Starch Content of Banana Germplasms with Different Resistance

DING Yue^{1,2}, YIN Kesuo¹, ZHU Youzhengjie¹, ZHENG Sijun^{1,3}, XU Shengtao¹,

ZHANG Wenlong¹, FENG Chencheng^{1,2}, YIN Shunli^{1,2}, LIU Lina¹

(1. Institute of Agricultural Environment and Resource/Yunnan Key Laboratory of Green Prevention and Control of Agricultural Transboundary Pests, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China;

2. Kunming University, Kunming 650214, China; 3. International Bioversity Center, Kunming 650205, China)

Abstract: Fusarium wilt, a disease that significantly affects the global banana industry, has been a subject of interest in related research fields. To investigate the role of starch content in root tissues during the host bananas's response to Fusarium wilt disease infection, in this study, six different banana germplasms which were resistant or susceptible were artificially inoculated with *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* tropical race 4 (*Foc* TR4), the starch content in root tissues at various time points after inoculation was measured and its dynamic changes were analyzed. The results indicated that the starch content in the root tissues of all banana germplasms increased after inoculation with *Foc* TR4. The response of starch content to *Foc* TR4 infection in the resistant germplasms was more obvious than that in the susceptible germplasms. The resistant germplasms reached their maximum starch content 7 days earlier than the susceptible germplasms, within the measurement time range. The average change rates of the resistant germplasms at different time (7, 14, 21, and 28 d) were 81.0%, 97.0%, 127.6%, and 94.8%, respectively, higher than those of the susceptible germplasms 42.5%, 32.1%, 46.1%, and 72.9%, indicating a significant positive correlation between the change rate of banana root tissue starch content and resistance to *Foc* TR4. In

收稿日期: 2024-08-27

基金项目: 云南省基础研究专项(202201AT070062); 云南省人才支持计划(YNYC-2022-0217)

作者简介: 丁月, 在读硕士, 研究方向: 资源利用与植物保护, E-mail: dingyue9797@163.com

通信作者: 刘立娜, 副研究员, 博士, 主要从事植物病虫害防控研究, E-mail: handyliu@126.com

conclusion, starch in root tissue played a crucial role in response mechanism of banana to *Fusarium* wilt infection and the change rate in starch content in root tissues of different banana germplasms determined their resistance to *Foc* TR4.

Keywords: *Fusarium* wilt; banana germplasms; starch content; disease resistance; disease susceptibility; *Foc* TR4; root tissue

香蕉(*Musa* spp.)作为世界第二大水果作物,在全球热带和亚热带地区广泛种植^[1]。香蕉是全球生产、交易和消费最多的水果之一,世界上有1 000多种香蕉,含有碳水化合物、维生素等成分,为人类提供了重要的营养^[2]。香蕉在一些最不发达国家和低收入缺粮国家尤其重要,不仅可以作为主食为家庭粮食安全作出贡献,也可作为经济作物贡献创收^[3]。联合国粮食及农业组织数据显示,交易量最大的香蕉品种是Cavendish,年产量约为5 000万t,约占全球香蕉总产量的1/2。

随着香蕉产业的不断发展,其在人类生产生活中占据越来越重要的地位,但却一直面临枯萎病的威胁。该病在我国乃至世界其他各大香蕉主产区大面积爆发和流行,严重制约着香蕉产业的可持续发展^[4]。香蕉枯萎病由尖孢镰刀菌古巴专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*)引起,其根据对香蕉的致病性分为1号、2号和4号生理小种,其中,4号生理小种热带型在我国台湾首先被报道,造成的危害最大,危害面积最广,传播途径多样^[5]。病原菌最初通过根入侵植株,进入维管束向上扩展至球茎、假茎和叶片;病原菌破坏植物细胞膜,使维管束变色腐烂,球茎、假茎逐渐坏死;染病植株从最老叶片开始由边缘向叶脉逐渐发黄,随着发黄叶片不断增多,最终整棵植株枯萎死亡^[6]。目前尚缺乏有效的药剂和优质的抗病品种,只能利用综合防控技术使香蕉枯萎病得到一定的缓解^[7],但由于病原菌的不断进化、传播途径多变,使得香蕉枯萎病的防控仍面临着巨大的困难。选育抗病品种是枯萎病防治最有效的途径之一^[1],是防控的核心基础。近年来,研究重点逐渐转向香蕉枯萎病抗性机理解析^[8-10]、抗病品种选育^[7]等方面,然而,香蕉三倍体无性繁殖限制了品种选育的进程,且对其抗病机理的研究尚不完全。

植物组织中的淀粉与一些储存器官息息相关,如植物的根、根茎、块茎、种子^[11-13],淀粉也可以作为应激条件下的一种调节剂^[14]。当植物遭受逆境胁迫时,碳同化过程受阻,淀粉代谢可缓冲应激引起的不利影响^[15-16]。淀粉含量的变化与植物病

害响应之间存在着紧密的内在联系^[17-19]。近期的相关研究显示,香蕉植株中淀粉含量的增加有助于抑制枯萎病菌的侵染^[5,20],然而,关于淀粉含量与不同香蕉种质资源抗病性之间的关系尚未明确。

香蕉的抗病性往往受多种因素综合影响,不仅与香蕉自身种质有关,还与其生长环境、病原菌种类及浓度等因素相关,绝大部分香蕉种质苗期和成株期抗性表现一致^[21]。在不同环境下种植相同的品种以及在同一环境种植不同品种或者改变病原菌浓度,香蕉枯萎病的发病率差异明显^[22]。同一生理小种不同来源的菌株对同一品种植株的致病力也有所差别^[23]。因此,本研究选用云南省西双版纳傣族自治州分离的强致病力菌株*Foc* TR4 (15-1)和保存于云南省农业科学院的6份香蕉种质资源进行试验,探究不同香蕉种质幼苗在枯萎病菌*Foc* TR4侵染前后其根系淀粉含量的动态变化趋势,分析抗、感病种质之间的区别,旨在为不同香蕉种质对枯萎病的抗性机制奠定理论基础,为香蕉抗病品种选育提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 香蕉种质资源的选择及幼苗培养

本试验选择的6份香蕉种质是由国际生物多样性研究中心引进,保存于云南省农业科学院,已在温室和云南省西双版纳傣族自治州重病地中对这些香蕉种质进行了抗枯萎病评估,Mbwazirume、Pahang、GCTCV-119为抗病种质,Gros Michel、Ibwi、Baxi Jiao为感病种质^[24]。选择的香蕉种质信息见表1。

不同香蕉种质组培苗在特定的生根培养基(0.5~0.6 mg/L MS+NAA+0.3~0.5 g/L 活性炭+4.8 g/L 琼脂+30 g/L 蔗糖)中培养15~20 d,温度(28±2)℃,光照时间12 h/d,光照强度1 600~2 000 lx,获得不同香蕉种质的生根苗。将生根苗转移到温室含有椰糠和基质(体积比为1:1)的穴盘中炼苗。成活28 d后,选择大小一致的香蕉幼苗移栽到装有香蕉基质(生土和基质的体积比为1:1,约600 g)的育苗盆中,待其长出6~8片真叶

后,用于接种枯萎病菌 *Foc* TR4。

表 1 6 份保存于云南省农业科学院的香蕉种质信息

Tab.1 Six banana germplasms information preserved at Yunnan Academy of Agricultural Sciences

编号 Number	种质资源 Germplasm resource	基因组类型 Genomic type	亚群 Subset	抗病性 Disease resistance
ITC0609	Pahang	AA	Malaccensis	抗病
ITC0084	Mbwazirume	AAA	Mutika-Lujugira	抗病
ITC1282	GCTCV-119	AAA	Cavendish	抗病
ITC0484	Gros Michel	AAA	Gros Michel	感病
ITC1465	Ibwi	AAA	Mutika-Lujugira	感病
YNAB0002	Baxi Jiao	AAA	Cavendish	感病

1.2 菌株的选择及培养

在云南省西双版纳傣族自治州采集、分离的香蕉枯萎病强致病性菌株 *Foc* TR4(15-1)为供试病原菌^[25]。将病原菌接种到 PDA 培养基上,于温度为 25 ℃ 的培养箱中黑暗培养 12~14 d,使其在培养基上长满菌丝。当菌丝生长达到预期效果后,用无菌水对其进行洗脱处理,将菌丝和孢子尽可能完全地从培养基上脱离。为了获得更纯净和均匀的孢子液,使用 3 层纱布过滤菌丝,将孢子浓度调整至 1.2×10^7 个孢子/mL,用于香蕉幼苗接种。

1.3 接种方法

香蕉接种枯萎病菌参考伤根淋灌的方法^[26],每个种质选择 50 株长势一致的香蕉幼苗,利用水果刀从植株两侧斜插进土里进行伤根,对根部造成一定程度的损伤以利于病原菌侵入。伤根操作完成后,接种 50 mL 孢子浓度为 1.2×10^7 个孢子/mL 的 *Foc* TR4 孢子液,终浓度为 1×10^6 个孢子/g 土壤。接种后的幼苗水、肥管理一致,用于样本采集和病害调查。

1.4 采样方法

分别于香蕉幼苗接种 *Foc* TR4 后的第 7、14、21、28 天采集样本。将不同香蕉种质植株从盆里拔出,拔出的过程尽量避免对植株造成额外的损伤,以保证样本的完整性和准确性。拔出植株后,用自来水将根系表面的泥土冲洗干净。用 dd H₂O 反复漂洗 3 次,确保根系表面没有残留的泥土杂质。剪刀剪下根系组织,滤纸吸干表面水分后装入自封袋,迅速放入 -80 ℃ 冰箱保存,以待后续检测分析。每个种质每个时间点 5 个生物学重复,以

未接种植株根系组织作为对照样本。

1.5 病害调查方法

在幼苗接种 *Foc* TR4 后的第 42 天,针对不同香蕉种质展开病害调查。每个香蕉种质调查 6~7 株,重复 3 次。发病等级分类按照参考文献[27-28]的相关标准,并计算病情指数。

$$\text{病情指数} = \frac{\sum(\text{各级病株数} \times \text{相应级数值})}{(\text{调查总株数} \times \text{最高级数值})} \times 100 \quad (1)$$

1.6 香蕉植株根组织淀粉含量的测定

将保存的根系组织在液氮中研磨成粉末,使用淀粉含量测定试剂盒(分光光度法)(A141-1-1;南京建成生物工程研究所)测定根系中的淀粉含量。

$$\text{淀粉含量} = \frac{(A_{\text{测定}} - A_{\text{空白}})}{(A_{\text{标准}} - A_{\text{空白}})} \times C_{\text{标准}} \times V_{\text{提}} \times N/W \quad (2)$$

式中, $C_{\text{标准}}$ 为标准液浓度(0.05 mg/mL); $V_{\text{提}}$ 为样本前处理完的总液体体积(1.7 mL); N 为样本上清液稀释倍数; W 为样本鲜质量。

1.7 数据处理和分析

使用 Microsoft Excel 软件进行统计整理,采用 SPSS 25.0 单因素方差分析各处理组间差异显著性水平($P < 0.05$),采用 Origin 2021 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同香蕉种质接种 *Foc* TR4 后的病情指数变化

香蕉种质接种 *Foc* TR4 42 d 的病情指数变化见图 1、表 2,结果显示,不同香蕉种质抗 *Foc* TR4 的强度依次为 Pahang > GCTCV-119 > Mbwazirume > Gros Michel > Baxi Jiao > Ibwi。抗病种质

Pahang、GCTCV-119、Mbwarzirume 病情指数分别为 7.54、14.88、19.05,均小于 20,显著低于感病种质 Gros Michel、Baxi Jiao、Ibwi($P<0.05$),表明香蕉幼苗成功接种 *Foc* TR4,获得了抗病和感病香蕉种质群体,可用于淀粉含量的测定。



图1 不同香蕉种质接种 *Foc* TR4后病情指数调查

Fig.1 Investigation of the disease index of different banana germplasms inoculated with *Foc* TR4

表2 不同香蕉种质病情指数

Tab.2 Disease index of different banana germplasms to *Foc* TR4

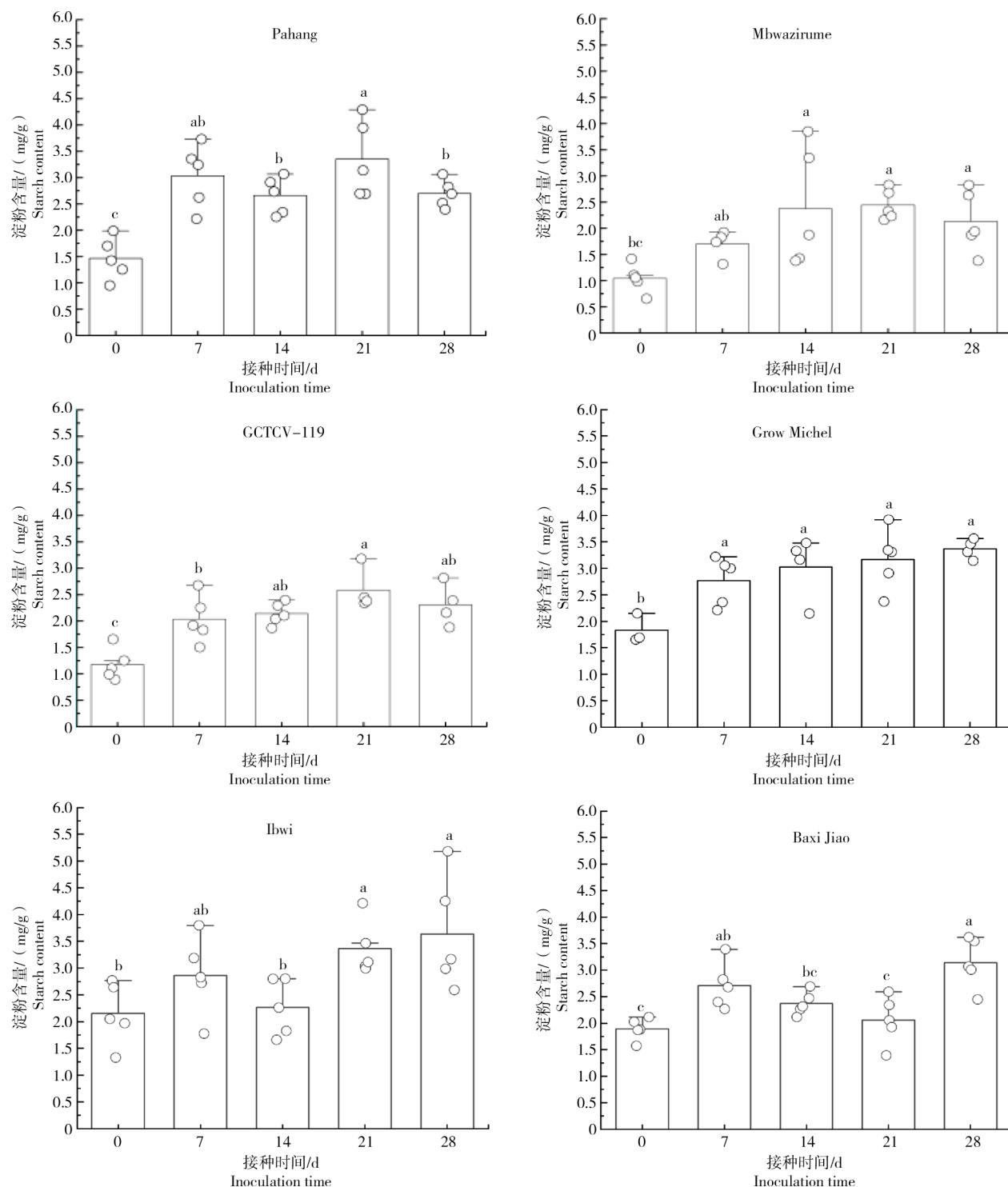
种质资源	Germplasm resource	病情指数	Disease index
Pahang		7.54±0.40c	
GCTCV-119		14.88±1.58c	
Mbwazirume		19.05±3.15c	
Gros Michel		31.55±3.62b	
Baxi Jiao		42.14±6.43ab	
Ibwi		45.24±6.63a	

注:不同小写字母表示各种质在 0.05 水平上差异显著。

Note: The different lowercase letters indicated significant differences among germplasms at the 0.05 level.

2.2 不同香蕉种质接种 *Foc* TR4后根组织淀粉含量的动态变化

香蕉种质接种 *Foc* TR4后根组织淀粉含量的动态变化见图 2,不同香蕉种质在接种 *Foc* TR4后,根组织淀粉含量均上升,抗病香蕉种质在 21 d 均达到最高水平,且显著高于 0 d($P<0.05$);感病香蕉种质在 28 d 均达到最高水平,且显著高于 0 d ($P<0.05$)。从淀粉含量达到峰值的时间分析,抗病香蕉种质提前达到了测定时间范围内淀粉含量的最高值。因此,抗病种质淀粉含量对 *Foc* TR4 的响应比感病种质更快。



不同小写字母表示接种时间在 0.05 水平上差异显著

The different lowercase letters indicated significant differences among inoculation times at the 0.05 level

图 2 不同香蕉种质接种 *Foc* TR4 后淀粉含量的动态变化趋势

Fig.2 Dynamic changes of starch content in different banana germplasms inoculated with *Foc* TR4

2.3 香蕉种质根组织淀粉含量对其抗病性的决定因素影响

为了确定根组织淀粉的绝对含量是否影响了

其抗病性,分析了同一时间点不同香蕉种质根组织淀粉含量的变化,结果如图 3 所示,根组织淀粉含量较高的种质是 Pahang、Gros Michel、Baxi Jiao 和

Ibwi,尤其是0 d和接种28 d,未发现淀粉含量在抗病种质群体中高于感病种质。从淀粉含量的变化率可以看出,抗病种质接种7、14、21、28 d的平均变化率分别为81.0%、97.0%、127.6%、94.8%,高于感病种质的42.5%、32.1%、46.10、72.9%,且抗病种质持续上升,21 d上升率最高,而感病种质则

为先下降后上升,28 d上升至最高。相关性分析结果表明(表3),香蕉根组织淀粉含量变化率与病情指数呈极显著负相关($P<0.01$)。综上,不同香蕉种质根组织淀粉含量的变化率决定了其对 *Foc* TR4的抗性。

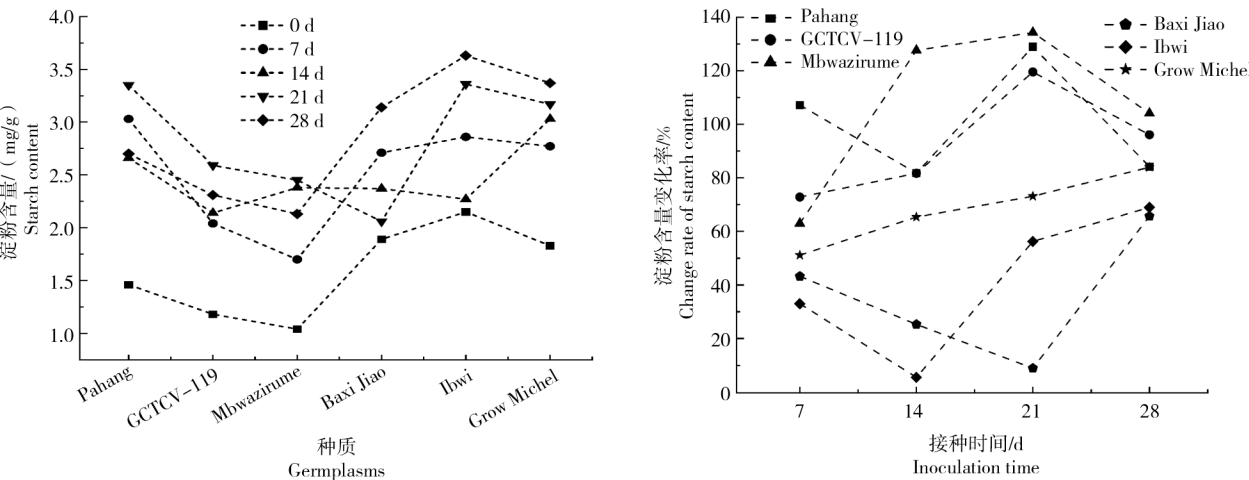


图3 不同香蕉种质淀粉含量的变化
Fig.3 Changes of starch content in different banana germplasms

表3 淀粉含量变化率与病情指数相关性分析
Tab.3 Correlation analysis between starch content change rate and disease index

指标 Indicators	淀粉含量变化率 Change rate of starch content	病情指数 Disease index
淀粉含量变化率 Change rate of starch content	1	-0.926**
病情指数 Disease index	-0.926**	1

注:**表示极显著相关($P<0.01$)。
Note: ** indicated extremely significant correlation($P<0.01$).

3 结论与讨论

3.1 淀粉积累与植株抗病性的关系

植株表现出抗病性还是感病性,关键在于当病原菌侵染后植株阻止病原菌在其体内生长和繁殖的能力强弱。当病原菌侵染植物时,植物通过结构或生理生化方面发生相应的改变来抵御病原物的侵染,如增加细胞壁的力度,使得细胞壁更加坚固,能够有效阻挡病原菌的侵入;提高植物体内重要的防御酶活性^[22],增强自身防御能力;增加淀粉储量^[29],为抵御病原菌的侵染提供更多的能

量和物质支持。淀粉是植物体内重要的储能物质,其合成和降解的过程与植物抵抗逆境有着密切的关系。已有研究表明,玉米幼苗在受到干旱胁迫时,升高淀粉含量以维持叶片生长^[30];拟南芥在干旱胁迫下将淀粉分解为可溶性糖来抵抗渗透压和氧化损伤带来的危害^[31],表明淀粉含量的变化与植株抵御逆境胁迫有着密不可分的联系,与本研究结果一致。已有研究证实,枯萎病菌侵染香蕉后,会在香蕉植株内形成镰刀菌酸(FA),高浓度的FA对植株具有直接毒害作用,而淀粉的积累能明显抑制FA对香蕉的毒害,从而提高植株的抗病性^[32],这一结果证明了淀粉在香蕉抵御病害中的作用方式。本研究中,选取6个不同种质香蕉苗接种病原菌 *Foc* TR4,侵染香蕉后不同时间点淀粉含量呈现动态变化,不管是感病种质还是抗病种质,淀粉含量均比0 d较高,淀粉积累可能为植株提供更多的能量和物质基础,表明淀粉含量是香蕉抗枯萎病的重要生理指标之一。

3.2 淀粉变化率与峰值时间在香蕉抗枯萎病中的作用

淀粉作为碳水化合物的主要成分,在生命活动中扮演着至关重要的角色,其合成与分解过程

能否完成,直接影响植物的生长态势^[33]。当这一过程受到阻碍时,植物的正常生长会受到抑制。反之,当淀粉合成和分解速率较高时,能为植物生长发育提供有力支持,这一现象在诸多植物中均有证实。已有研究表明,当柑橘感染黄龙病时,病株的茎部、叶片及叶片原生质中都会积累大量淀粉^[34-35],与健康植株相比,患病柑橘叶片中淀粉平均含量明显增多^[36],可能是由于淀粉的积累会增加细胞的密度,直接限制病原菌在根系细胞中的扩散^[37]。这一机制可能是由于植物在长期进化过程中形成的自我保护策略。香蕉根组织中淀粉含量与其枯萎病抗性水平相关^[20],以感病种质巴西蕉为例,在其与枯萎病致病菌株 *Foc* TR4 和非致病菌株 *Foc* 1 的互作过程中,抗病响应中的淀粉含量高于感病响应^[5]。本研究发现,与香蕉感病种质相比,抗病种质淀粉含量到达峰值的时间提前,均在接种后 21 d,而感病种质则相对滞后,在接种后 28 d,且抗病种质淀粉变化率也要高于感病种质,表明其响应病原菌侵染的速度更快,可能更早期建立起防御屏障以阻止病原菌在根系中扩散,达到减缓发病的效果。这一反应受淀粉变化量的影响,而不是绝对含量。不同种质淀粉含量达到峰值的时间以及变化率的差异表明,淀粉变化量与香蕉种质的抗枯萎病水平显著相关,为深入理解香蕉抗病机制提供了新的思路。

3.3 淀粉参与香蕉免疫反应中的作用机制

淀粉是植物细胞的重要能源物质,可能参与抗性相关的物理和生化物质的合成,如角质层、细胞壁、蜡质等^[5],这些结构对于植物抵御外界侵害、保持自身完整性和稳定性具有重要作用。植物受到病原菌侵染后,其体内会大量积累糖类物质^[38]。本研究分析了接种 *Foc* TR4 后不同时间点所有种质香蕉的淀粉含量变化趋势,与 0 d 相比,各个时间点变化趋势都呈现总体上升趋势,抗病种质的变化率高于感病种质。可能的原因是在一定时间内,病原菌的侵染刺激植株引发自身免疫应答,植株积极调动自身储备淀粉。淀粉含量的升高并非终点,之后会通过一系列酶促反应分解为葡萄糖和麦芽糖等小分子糖类物质^[39],为植物生长发育提供能量,同时也为植物在逆境胁迫下的生存提供物质保障。

在淀粉积累的过程中,植物会通过反馈调节

机制,分解淀粉为糖类物质^[40],糖类物质在植物生长发育过程中不仅与能量代谢有关,更是植物抗逆性的重要影响因素^[41]。本研究显示,抗病种质香蕉淀粉的绝对含量并未高于感病种质,可能是由其变化率高,但快速分解为植物抗病相关的糖类物质所导致。这种高效的反馈调节机制有利于植物适应环境变化并促进其生长。当植株遭受病害侵袭后,淀粉的分解代谢受到抑制,这一抑制作用导致淀粉在植株体内不断积累^[39],这也可能是导致感病种质淀粉绝对含量高于抗病种质的原因之一。糖含量与淀粉含量存在着密不可分的关系,它们可以根据环境条件的变化灵活而迅速地相互转化。淀粉引起其他理化性质的变化决定了其抗病性^[42],淀粉和糖的转化在香蕉抗枯萎病进程中的作用值得深入探究。

参考文献:

- [1] 李华平,李云峰,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.
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.
- [2] 杨凤,刘灿灿,邓贵明,等. 香蕉营养品质与功能特性研究进展[J]. 广东农业科学,2022,49(10):146-154.
YANG F, LIU C C, DENG G M, et al. Research progress of banana nutritional quality and functional properties[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2022, 49(10): 146-154.
- [3] PLOETZ R C. Management of *Fusarium* wilt of banana: a review with special reference to tropical race 4[J]. Crop Protection, 2015, 73: 7-15.
- [4] PLOETZ R C. *Fusarium* wilt of banana is caused by several pathogens referred to as *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense*[J]. Phytopathology, 2006, 96(6): 653-656.
- [5] DONG H H, FAN H Y, LEI Z X, et al. Histological and gene expression analyses in banana reveals the pathogenic differences between races 1 and 4 of banana *Fusarium* wilt pathogen[J]. Phytopathology, 2019, 109(6): 1029-1042.
- [6] 殷晓敏,徐碧玉,郑雯,等. 香蕉枯萎病菌侵染香蕉根系的组织学过程[J]. 植物病理学报,2011,41(6):570-575.
YIN X M, XU B Y, ZHENG W, et al. Histological observation of banana root infected by *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2011, 41(6): 570-575.
- [7] 张妙宜,周登博,起登凤,等. 香蕉枯萎病综合防控研究进展[J]. 中国科学:生命科学,2024,54(10):1843-1852.
ZHANG M Y, ZHOU D B, QI D F, et al. Research progress on the integrated control of *Fusarium* wilt disease in banana[J]. Scientia Sinica(Vitae), 2024, 54(10): 1843-1852.
- [8] 况梦宇. AAB 基因组类型香蕉品种资源对枯萎病热带 4 号生理小种的抗性差异及其机理初探[D]. 贵阳:贵州师范大学,

- 2022.
- KUANG M Y. Primary study on resistance and mechanism differences of cultivated bananas with AAB genomic compositions to *Fusarium oxysporum* f.sp.cubense tropical race 4[D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2022.
- [9] 张曼. 抗香蕉枯萎病品种的抗性机理及对土壤微生物群落的影响[D]. 海口: 海南大学, 2016.
- ZHANG M. The mechanism of disease-resistant varieties to banana *Fusarium* wilt disease and the effects on soil microbial community structure[D]. Haikou: Hainan University, 2016.
- [10] 吴元立, 杨乔松, 李春雨, 等. 香蕉-尖孢镰刀菌互作机理及抗病育种研究进展[J]. 广东农业科学, 2020, 47(11): 32-41.
- WU Y L, YANG Q S, LI C Y, et al. Research progress in the mechanisms of Banana-*Fusarium oxysporum* f.sp.cubense interaction and genetic improvement for resistance to *Fusarium* wilt[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2020, 47(11): 32-41.
- [11] 王慧娟, 王二强, 符真珠, 等. 芍药根茎形成发育过程中内源激素和碳水化合物的变化[J]. 河南农业科学, 2024, 53(3): 118-124.
- WANG H J, WANG E Q, FU Z Z, et al. Changes of endogenous hormones and carbohydrates during rhizome formation and development of herbaceous peony[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2024, 53(3): 118-124.
- [12] YANG R, SUN Y, ZHU X L, et al. The *Tuber*-specific Stb-HLH93 gene regulates proplastid-to-amyloplast development during stolon swelling in potato[J]. New Phytologist, 2024, 241(4): 1676-1689.
- [13] ZHANG Z Y, DONG J Q, JI C, et al. NAC-type transcription factors regulate accumulation of starch and protein in maize seeds[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(23): 11223-11228.
- [14] 徐宁, 许亚坤, 张洪亮, 等. 紫外辐照及甲基磺酸乙酯诱变对马铃薯早熟品种淀粉含量和产量性状的影响[J]. 山西农业科学, 2024, 52(5): 75-84.
- XV N, XV Y K, ZHANG H L, et al. Effects of UV irradiation and ethyl methyl sulfonate mutagenesis on starch content and yield traits of early maturing potato varieties[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2024, 52(5): 75-84.
- [15] VERELST W, SKIRYCZ A, INZÉ D. Absciscic acid, ethylene and gibberellic acid act at different developmental stages to instruct the adaptation of young leaves to stress[J]. Plant Signaling & Behavior, 2010, 5(4): 473-475.
- [16] DAI M H, YANG X M, CHEN Q J, et al. Comprehensive genomic identification of cotton starch synthase genes reveals that *GhSS9* regulates drought tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1163041.
- [17] FANTON A C, FURZE M E, BRODERSEN C R. Pathogen-induced hydraulic decline limits photosynthesis and starch storage in grapevines (*Vitis* sp.)[J]. Plant, Cell & Environment, 2022, 45(6): 1829-1842.
- [18] KEELEY M, ROWLAND D, VINCENT C. *Citrus photosynthesis* and morphology acclimate to phloem-affecting huanglongbing disease at the leaf and shoot levels[J]. Physiologia Plantarum, 2022, 174(2): e13662.
- [19] LAL M K, TIWARI R K, KUMAR R, et al. Effect of potato apical leaf curl disease on glycemic index and resistant starch of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers[J]. Food Chemistry, 2021, 359: 129939.
- [20] ZHOU G D, HE P, TIAN L B, et al. Disentangling the resistant mechanism of *Fusarium* wilt TR4 interactions with different cultivars and its elicitor application[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1145837.
- [21] 蒲金基, 刘晓妹, 曾会才. 香蕉抗枯萎病育种研究进展[J]. 中国南方果树, 2003, 32(1): 31-34.
- PU J J, LIU X M, ZENG H C. Progress in the study on the breeding of blight resistant banana[J]. South China Fruits, 2003, 32(1): 31-34.
- [22] 尉虹伶, 张曼, 阮云泽, 等. 不同品种香蕉抗枯萎病效果及抗性生理研究[J]. 植物保护, 2017, 43(2): 82-87.
- JU H L, ZHANG M, RUAN Y Z, et al. The effects and mechanisms of different banana varieties to *Fusarium* wilt disease[J]. Plant Protection, 2017, 43(2): 82-87.
- [23] LI J B, LU L, JIA Y L, et al. Effectiveness and durability of the rice pi-ta gene in Yunnan province of China[J]. Phytopathology, 2014, 104(7): 762-768.
- [24] 刘立娜, 杨宝明, 王永芬, 等. 引进的香蕉种质资源对云南枯萎病菌株的抗性评价[J]. 中国南方果树, 2021, 50(6): 63-68.
- LIU L N, YANG B M, WANG Y F, et al. Assessing of the resistance of introduced banana germplasms to *Fusarium oxysporum* f.sp.cubense tropical race 4[J]. South China Fruits, 2021, 50(6): 63-68.
- [25] 徐胜涛, 白亭亭, 张磊, 等. 基于表型症状和实时定量PCR鉴定不同香蕉品种对枯萎病的抗病性[J]. 西南农业学报, 2017, 30(9): 1997-2002.
- XU S T, BAI T T, ZHANG L, et al. Evaluation of different banana varieties on *Fusarium* wilt TR4 resistance by phenotypic symptom and real-time quantitative PCR[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2017, 30(9): 1997-2002.
- [26] XIE Y X, QI Y X, ZHANG X, et al. Study on culturing characters and pathogenicity of banana *Fusarium* wilt in Hainan[J]. Plant Protection, 2005, 31: 71-73.
- [27] XU S T, BAI T T, ZHANG L, et al. Evaluation of banana cultivars for resistance to *Fusarium* wilt Tropical Race 4[J]. Acta Horticulturae, 2020(1272): 73-82.
- [28] BRAKE V M, PEGG K G, IRWIN J, et al. The influence of temperature, inoculum level and race of *Fusarium oxysporum* f.sp.cubense on the disease reaction of banana cv.Cavendish[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1995, 46(3): 673.
- [29] WANG X C, CHANG L L, WANG B C, et al. Comparative proteomics of *Thellungiella halophila* leaves from plants subjected to salinity reveals the importance of chloroplastic starch and soluble sugars in halophyte salt tolerance[J]. Molecular & Cellular Proteomics, 2013, 12(8): 2174-2195.
- [30] ABDELGAWAD H, AVRAMOVA V, BAGGERMAN G, et al. Starch biosynthesis contributes to the maintenance of

- photosynthesis and leaf growth under drought stress in maize [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43(9): 2254-2271.
- [31] ZEEMAN S C, KOSSMANN J, SMITH A M. Starch: its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 209-234.
- [32] 董红红. 巴西蕉对香蕉枯萎病菌 1 号和 4 号生理小种抗性差异的研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2019.
- DONG H H. Research of Brazilian resistance differences to *Fusarium oxysporum* F. sp. cubense race 1 and race 4[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2019.
- [33] CHEN H J, CHEN J Y, WANG S J. Molecular regulation of starch accumulation in rice seedling leaves in response to salt stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2008, 30(2): 135-142.
- [34] ETXEBERRIA E, GONZALEZ P, ACHOR D, et al. Anatomical distribution of abnormally high levels of starch in HLB-affected *Valencia* orange trees[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2009, 74(1): 76-83.
- [35] SCHNEIDER H. Anatomy of greening-diseased sweet orange shoots[J]. *Phytopathology*, 1968, 58: 1155-1160.
- [36] TAKUSHI T, TOYOZATO T, KAWANO S, et al. Scratch method for simple, rapid diagnosis of *Citrus huanglongbing* using iodine to detect high accumulation of starch in the *Citrus* leaves[J]. *Japanese Journal of Phytopathology*, 2007, 73(1): 3-8.
- [37] 邝瑞彬, 李春雨, 杨静, 等. 抗感枯萎病香蕉的细胞结构抗性研究[J]. *分子植物育种*, 2013, 11(2): 193-198.
- KUANG R B, LI C Y, YANG J, et al. Cell structure alteration of banana cultivars with different resistance to *Fusarium oxysporum* f.sp.cubense[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2013, 11(2): 193-198.
- [38] VIDHYASEKARAN P. Carbohydrate metabolism of ragi plants infected by *Helminthosporium nodulosum*[J]. *Journal of Phytopathology*, 1974, 79(2): 130-141.
- [39] 吴越, 苏华楠, 黄爱军, 等. 柑橘黄龙病菌侵染对甜橙叶片糖代谢的影响[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(1): 63-72.
- WU Y, SU H N, HUANG A J, et al. Effect of candidatus *liberibacter asiaticus* infection on carbohydrate metabolism in *Citrus sinensis*[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(1): 63-72.
- [40] HAN C, HUA W B, LI J G, et al. TOR promotes guard cell starch degradation by regulating the activity of β -AMYLASE1 in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(3): 1038-1053.
- [41] 赵江涛, 李晓峰, 李航, 等. 可溶性糖在高等植物代谢调节中的生理作用[J]. *安徽农业科学*, 2006, 34(24): 6423-6425.
- ZHAO J T, LI X F, LI H, et al. Research on the role of the soluble sugar in the regulation of physiological metabolism in higher plant[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2006, 34(24): 6423-6425.
- [42] GAO D, LI X, LI F Y, et al. Changes of crystalline structure and physicochemical properties of *Pueraria Lobata* var. *thomsonii* starch under water deficit[J]. *PLoS One*, 2024, 19(7): e0304373.