



鹤山地区健康和失管茶园土壤真菌群落结构差异及其驱动因子分析

王星^{1,2}, 董义杰^{2*}, 冯广达², 姚青³, 柳陈坚¹, 朱红惠^{2*}

1 昆明理工大学生命科学与技术学院, 云南 昆明 650500

2 广东省科学院微生物研究所 华南应用微生物国家重点实验室 农业农村部农业微生物组学与精准应用重点实验室 农业农村部农业微生物组学重点实验室 广东省菌种保藏与应用重点实验室, 广东 广州 510070

3 华南农业大学园艺学院 广东省荔枝工程技术研究中心, 广东 广州, 510642

王星, 董义杰, 冯广达, 姚青, 柳陈坚, 朱红惠. 鹤山地区健康和失管茶园土壤真菌群落结构差异及其驱动因子分析[J]. 微生物学报, 2024, 64(5): 1417-1435.

WANG Xing, DONG Yijie, FENG Guangda, YAO Qing, LIU Chenjian, ZHU Honghui. Differences of soil fungal community structure and driving factors between healthy and mismanaging tea plantations in Heshan of southern China[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(5): 1417-1435.

摘要:【目的】以鹤山红茶产地生态系统为研究对象, 探究健康和失管茶园中土壤真菌群落结构的差异以及土壤理化性质对真菌群落结构的影响。【方法】在鹤山地区健康茶园和管理不善的失管茶园中采集了 49 份根围土壤样品, 采用高通量测序技术分析茶树根围土壤真菌的群落组成; 利用冗余分析研究土壤理化性质对真菌群落结构的影响; 进一步通过 Wilcoxon 秩和检验法分析健康和失管茶园中差异的真菌类群; 通过 FUNGuild 软件对土壤真菌的功能类群进行预测。【结果】研究发现担子菌门、被孢霉门和子囊菌门是茶树根围土壤的优势门; 失管茶园中担子菌门的相对丰度显著升高, 而被孢霉门则显著降低; 根围土壤真菌的丰富度指数、Chao1 指数和 ACE 指数显著低于健康茶园。研究发现总氮、总磷、有效磷、有机质和水解性氮是真菌 β 多样性差异的主要环境驱动因子; pH、总磷、交换性镁、交换性钙、有效磷和有效钾等与真菌类群间存在显著的相关性。健康和失管茶园中共有的核心操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs)是 10 个, 失管茶园中核心类群的相对丰度降低, 而中间类群和稀有类群的相对丰度则增加。健康茶园根围土

资助项目: 广东省科技计划(2021B1212050022); 省级乡村振兴战略专项资金种业振兴项目(2022-440000-43010104-9463); 广东特支计划(2021JC06N628)

This work was supported by the Science and Technology Program of Guangdong Province (2021B1212050022), the Project of Seed Industry Revitalization (2022-440000-43010104-9463), and the Guangdong Special Support Program (2021JC06N628).

*Corresponding authors. E-mail: ZHU Honghui, zhuhh_gdim@163.com; DONG Yijie, dongyj@gdim.cn

Received: 2023-09-11; Accepted: 2024-02-07; Published online: 2024-02-29

壤核心 OTUs 中出现了茶轮斑病菌茶拟盘多毛孢和国槐根腐病菌角化可塑镰孢菌(*Fusarium keratoplasticum*), 失管茶园根围土壤核心 OTUs 中生防菌螺旋木霉(*Trichoderma spirale*)、深绿木霉(*T. atroviride*)的丰度显著较高。失管茶园中病原营养型、病原-腐生-共生过渡型和共生营养型真菌的相对丰度明显增加; 而腐生-共生过渡型的真菌则显著降低。【结论】本研究揭示了鹤山地区茶园管理方式与真菌群落结构和土壤理化性质间的关系, 为鹤山红茶的病害防治及生防菌筛选指明了方向。

关键词: 茶树; 鹤山地区; 根围土壤真菌; 土壤元素含量; 相关性

Differences of soil fungal community structure and driving factors between healthy and mismanaging tea plantations in Heshan of southern China

WANG Xing^{1,2}, DONG Yijie^{2*}, FENG Guangda², YAO Qing³, LIU Chenjian¹, ZHU Honghui^{2*}

1 Faculty of Life Science and Technology, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, Yunnan, China

2 State Key Laboratory of Applied Microbiology Southern China, Key Laboratory of Agricultural Microbiomics and Precision Application (MARA), Key Laboratory of Agricultural Microbiome (MARA), Guangdong Provincial Key Laboratory of Microbial Culture Collection and Application, Institute of Microbiology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510070, Guangdong, China

3 Guangdong Engineering Research Center for Litchi, College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China

Abstract: [Objective] This study aims to investigate the soil fungal community structure in the tea plantations of Heshan and explore the relationship between fungal community and soil physicochemical properties. **[Methods]** We employed high-throughput sequencing to analyze the soil fungal community composition of 49 rhizosphere soil samples collected from healthy and mismanaging tea plantations in Heshan. The redundancy analysis (RDA) was performed to analyze the effects of soil physicochemical properties on the fungal community structure. The pairwise Wilcoxon signed-rank test was performed to compare the fungal taxa between the two kinds of tea plantations. FUNGuild was used to predict the soil fungal functions. **[Results]** *Basidiomycota*, *Mortierellomycota*, and *Ascomycota* were the three dominant phyla in the rhizosphere soil of tea plantations in Heshan. The mismanagement of tea plantations increased the relative abundance of *Basidiomycota*, but significantly decreased the relative abundance of *Mortierellomycota*. The fungal richness, Chao1 index, and ACE index were significantly lower in the mismanaging tea plantation than in the healthy tea plantation. The total nitrogen, total phosphorus, available phosphorus, organic matter, and available nitrogen were the primary driving factors for the differences of soil fungal β diversity. The soil pH,

total phosphorus, exchangeable Ca^{2+} and Mg^{2+} , available phosphorus, and available potassium were significantly correlated with the fungal taxa. Compared with the healthy tea plantation, the mismanaging tea plantation showed decreased relative abundance of core fungal taxa but increased relative abundance of medium and rare taxa. Ten of OTUs was common between healthy and mismanaging tea plantations. The pathogens causing tea gray blight, i.e., *Pseudopezalotiopsis theae* and *Fusarium keratoplasticum*, were identified in the healthy tea plantation. The relative abundance of biocontrol fungi, *Trichoderma spirale* and *T. atroviride*, significantly increased in the mismanaging tea plantation. The mismanaging tea plantation demonstrated increased relative abundance of pathotrophic, pathotrophic-saprotrophic-symbiotrophic, and symbiotrophic fungi but decreased relative abundance of saprotrophic-symbiotrophic fungi. **[Conclusion]** We elucidated the relationship of management mode with fungal community composition and soil physicochemical properties, providing the insights into the prevention and control of pathogens infecting black tea and the screening of biocontrol fungi in Heshan.

Keywords: *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze; Heshan; fungi in rhizosphere soil; element content in soil; correlation

茶树[*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze)]属于山茶科山茶属,是我国重要的叶用经济作物之一^[1],种植面积和茶叶产量均居世界首位。茶产业已经成为我国重要的特色农业产业之一,在带动区域经济快速发展和农民增收致富等方面具有重要意义^[2]。近年来,虽然国内茶叶的总产量不断增加,但其品质却没有得到明显改善,其中,茶园的管理方式是制约茶叶品质提高的关键因素之一^[3-4]。茶园的管理方式主要包括种植模式、灌溉措施、施肥方式和杂草防控等^[4]。科学合理的茶园管理方式能够改变微生物的群落结构和组成,改善土壤肥力,促进茶树的生长发育,对提高茶叶产量和品质具有重要意义。

茶园管理方式的不同会对茶园土壤中微生物群落的结构和多样性产生影响。有研究表明与单独种植核桃或茶树相比,间种核桃与茶树能够显著提高土壤肥力和酶活性,并且土壤中变形菌门(*Proteobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)、罗兹菌

门(*Rozellomycota*)和捕虫霉门(*Zoopagomycota*)的相对丰度显著增加^[5];而茶树与大豆间作能够通过改变茶树根围区细菌的群落组成,进而提高茶叶的质量和营养物质的吸收^[6]。研究还发现节水灌溉能够增加土壤通透性,从而导致土壤中细菌和真菌的生物量明显提高^[7-8];覆膜滴灌不仅提高了土壤中微生物的活性,也增加了真菌群落的种群多样性和物种丰度^[9]。施肥也会对土壤微生物量产生影响,进而影响土壤有效养分的转化和储存。季凌飞等^[10]研究了不同施肥方式对土壤中真菌群落的影响,发现施肥提高了土壤中接合菌门(*Zygomycota*)的相对丰度,而降低了子囊菌门(*Ascomycota*)的相对丰度。不同肥料对茶树根围土壤的理化性质和微生物代谢活性的影响不同,豆科绿肥和羊粪的施加提高了土壤中有机质和速效养分的含量,以及微生物对磷素的利用率也得以增强;同时也提高了土壤脲酶、蔗糖酶、多酚氧化酶、过氧化物酶和酸性磷酸酶等土壤酶的活性,有效改善茶园

土壤肥力,提高根围土壤微生物群落丰度和群落的多样性^[11]。此外,茶园杂草与茶树竞争水分、养分、阳光等资源,同时也易传播茶树病虫害;不同杂草防控措施对茶园土壤及土壤微生物群落的影响各异^[4,12]。位于广东省江门市的鹤山红茶是我国著名的国家地理标志农产品,其保护范围内的茶园杂草的防控方式主要包括地膜覆盖、生草覆盖和人工除草^[13]。本研究以鹤山红茶产地生态系统为研究对象,采集鹤山红茶主要种植区域中管理良好的健康茶园和管理不善的失管茶园土壤样品,利用高通量测序技术测定土壤中真菌群落多样性和丰度,通过分析土壤的理化性质和真菌群落组成之间的关系,并结合 FUNGuild 预测分析明确健康和失管茶园中土壤真菌群落功能的变化情况,探讨了茶园失管对土壤养分和真菌群落结构的影响,为鹤山红茶的病害防治及生防菌筛选指明了方向。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况和土壤样品的处理

采样区域是鹤山市茶叶省级现代农业产业

园,园区范围包括古劳镇、龙口镇、鹤城镇、宅梧镇和双合镇,在每个镇选择一个管理良好的健康茶园和一个管理不善的失管茶园(表 1)。选择距离根系 15 cm 左右的土壤,去除土壤表面异物后,取距离地表 10–20 cm 深度的土壤样品,采用五点取样法在每个茶园中采集根围土壤样品 5 份。收集的样品保存在保温箱中,并迅速带回实验室充分混匀后过 2 mm 筛,分装、标记后分别保存在 4 °C 冰箱、–80 °C 冰箱中待用。

1.2 土壤化学性质测定

土壤 pH 值采用电位法测定(HJ 962—2018)^[14];总钾(total potassium, TK)和速效钾(available potassium, AK)采用森林土壤钾的测定法测定(LY/T 1234—2015)^[15];交换性钙(exchangeable calcium, ExCa)和交换性镁(exchangeable magnesium, ExMg)采用土壤交换性钙和镁的测定法测定(NY/T 1121.13—2006)^[16];全氮(total nitrogen, TN)采用土壤全氮测定法测定(NY/T 1121.24—2012)^[17];水解性氮(hydrolysis nitrogen, HN)采用森林土壤氮的测定法测定(LY/T 1228—2015)^[18];有机质(organic matter,

表 1 样地基本情况

Table 1 Sampling sites information

取样点 Sampling sites	健康茶园 Heathy tea plantations			失管茶园 Mismanaging tea plantations		
	位置 Position	土壤类型 Soil type	周边植被 Vegetation	位置 Position	土壤类型 Soil type	周边植被 Vegetation
宅梧镇 Zhaiwu Town	N 22.671 389°, E 112.716 667°	酸性红壤 Acidic red soil	无杂草 No weeds	N 22.647 859°, E 112.621 803°	酸性红壤 Acidic red soil	大量杂草 Mass of weeds
古劳镇 Gulao Town	N 22.843 054°, E 112.893 026°	酸性红壤 Acidic red soil	少量杂草 Few weeds	N 22.838 432°, E 112.886 121°	酸性红壤 Acidic red soil	大量杂草 Mass of weeds
鹤城镇 Hecheng Town	N 22.660 556°, E 112.816 111°	酸性红壤 Acidic red soil	少量杂草 Few weeds	N 22.601 797°, E 112.782 232°	酸性红壤 Acidic red soil	大量杂草 Mass of weeds
龙口镇 Longkou Town	N 22.696 944°, E 112.837 500°	酸性红壤 Acidic red soil	无杂草 No weeds	N 22.746 563°, E 112.873 685°	酸性红壤 Acidic red soil	较多杂草 More weeds
双合镇 Shuanghe Town	N 22.640 930°, E 112.697 623°	酸性红壤 Acidic red soil	少量杂草 Few weeds	N 22.632 996°, E 112.523 292°	酸性红壤 Acidic red soil	较多杂草 More weeds

OM)采用土壤有机质的测定——滴定法测定(NY/T 1121.6—2006)^[19]; 土壤有效磷(available phosphorus, AP)采用森林土壤磷的测定法测定(LY/T 1232—2015)^[20]; 总磷(total phosphorus, TP)采用碱熔-钼锑抗分光光度法测定^[21]。

1.3 土壤真菌测序

土壤中总的基因组 DNA 采用磁珠法土壤和粪便基因组 DNA 提取试剂盒进行提取, 得到总基因组 DNA。利用 1%琼脂糖凝胶电泳检测基因组的完整性, 同时利用超微量分光光度计检测基因组 DNA 质量。将基因组 DNA 的浓度调整至 10 ng/μL 作为模板, 利用引物 ITS-F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和 ITS-R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')对真菌的 ITS1-1F 区域进行 PCR 扩增^[22], 随后采用 Illumina NovaSeq-PE250 测序策略进行测序, 文库的构建和测序委托北京诺禾致源科技股份有限公司完成。本研究采用的原始数据 NMDC40050729–NMDC40050778 已存储在国家微生物科学数据中心 (National Microbiology Data Center, NMDC) (<https://nmdc.cn/>)。其中, NMDC40050778 为 NMDC40050776 去除有孔虫界序列的原始数据。

1.4 数据分析和处理

使用 QIIME2 软件首先把序列分为数个操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)并统计出每个土壤样品中 OTU 的情况, 对比 Unite (Release 8.2, <http://unite.ut.ee/index.php>)的真菌数据库中的序列和物种分类, 在 OTU 序列相似水平达到 97%基础上, 采用 Naive Bayes 分类器的 classify-sklearn 算法进行生物信息分类分析, 统计各样本分别在门和属水平上的群落组成, 并计算土壤样品中真菌的物种丰富度

(richness index)、Shannon 指数(Shannon index)和 Chao1 指数(Chao1 index)、ACE 指数(ACE index)、辛普森指数(Simpson index)、均匀度指数(Pielou's evenness)和覆盖度(coverage)等^[23]。冗余分析(redundancy analysis, RDA)是使用 R 软件对茶树根围土壤的真菌群落结构与环境变量进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA), 然后根据梯度值确定模型类型, 并分析绘图。利用 R 软件的 stats 包计算真菌类群和土壤理化性质之间的相关性, 进一步利用 igraph 包绘制根围土壤真菌类群和环境因子间的相关性网络图。采用 Wilcoxon 秩和检验法分析健康和失管茶园间差异真菌类群。采用 FUNGuild 分析茶树根围土壤真菌群落的功能。

2 结果与分析

2.1 茶园土壤的理化性质

在鹤山红茶的 5 个主要种植区共采集了土壤样品 49 份, 其中健康茶园的土壤样品 25 份, 失管茶园的土壤样品 24 份。通过对土壤中有机质(OM)、有效磷(AP)、全氮(TN)、水解性氮(HN)、总磷(TP)、总钾(TK)、速效钾(AK)、交换性钙(ExCa)、交换性镁(ExMg)以及 pH 的检测, 发现健康茶园中土壤的 pH 值显著高于失管茶园的土壤 pH 值; 然而健康和失管茶园中其他的土壤理化性质无显著变化(表 2)。

2.2 不同分类水平上茶园土壤真菌的群落组成

在茶园土壤中共鉴定到 986 个 OTUs, 它们分布在 10 个已知的真菌门和 1 个未鉴定的真菌门。其中, 担子菌门(*Basidiomycota*)、被孢霉门(*Mortierellomycota*)和子囊菌门(*Ascomycota*)为优势菌门(图 1A); 而在属水平的分析结果表

表 2 鹤山地区茶园土壤理化性质分析

Table 2 Analysis of basic chemical properties of tea plantation soil in Heshan of southern China

Group	pH	OM (g/kg)	AP (mg/kg)	TN (%)	HN (mg/kg)	TP (mg/kg)	TK (g/kg)	AK (mg/kg)	ExCa (cmol/kg)	ExMg (cmol/kg)
Health	4.72±0.96a	36.11±17.64a	46.85±64.11a	0.16±0.07a	130.98±19.72a	748.68±455.46a	13.66±7.13a	73.01±38.54a	3.41±5.76a	0.43±0.40a
Mismanagement	4.22±0.29b	28.69±17.17a	46.58±72.88a	0.11±0.07a	111.95±94.70a	618.83±487.55a	12.49±6.02a	82.37±106.74a	1.21±1.23a	0.36±0.25a

Data are mean±SD, significant differences are indicated with different letters above the columns; *P*-value was measured by a two-tailed unpaired Student's *t*-test.

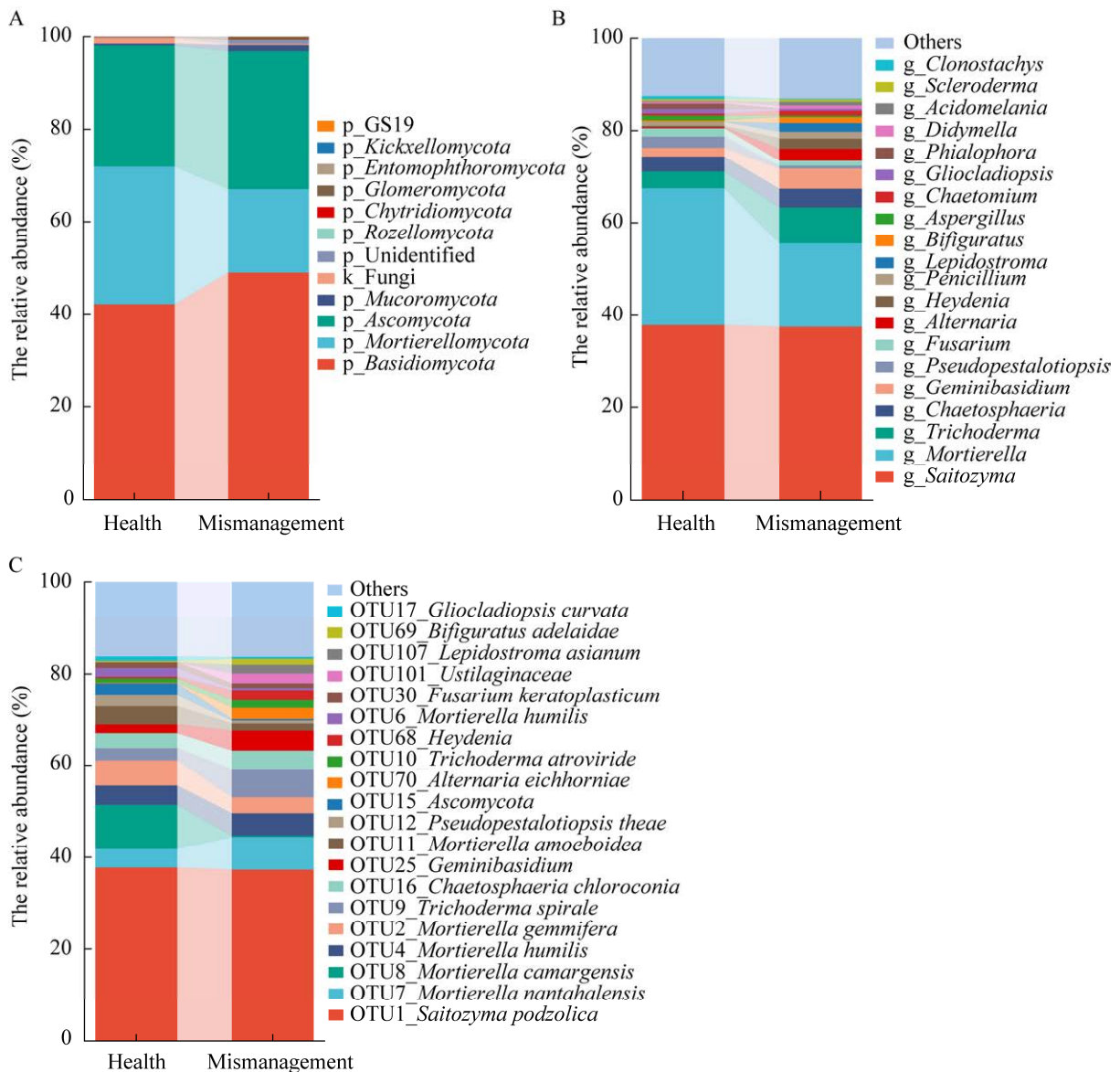


图 1 健康和失管茶园中根际土壤真菌群落组成的动态变化

Figure 1 Dynamic of rhizospheric soil fungi community composition in healthy and mismanaging tea plantations. A: The phylum. B: The genus. C: Operational taxonomic units (OTUs).

表3 不同土壤样本中真菌多样性统计

Table 3 Diversity index of tea rhizospheric fungi communities

Group	Richness index	Chao1 index	ACE index	Shannon index	Simpson index	Pielou's evenness	Coverage (%)
Health	156.96±39.94a	202.70±49.20a	205.71±50.45a	1.89±0.51a	0.67±0.15a	0.37±0.09a	99.80±0.06b
Mismanagement	134±32.51b	170.44±49.10b	169.67±44.49b	1.95±0.47a	0.71±0.14a	0.40±0.10a	99.84±0.06a

Data are mean±SD, significant differences are indicated with different letters above the columns; *P*-value was measured by a two-tailed unpaired Student's *t*-test.

明茶园土壤中鉴定到的真菌分布在 343 个已知属, 其优势菌属为 *Saitozyma* 属和被孢霉属 (*Mortierella*) (图 1B)。研究发现茶园失管对土壤真菌的丰富度与多样数指数有不同的影响, 失管茶园的丰富度指数、Chao1 指数和 ACE 指数显著低于健康茶园, 而覆盖度指数显著高于健康茶园(表 3)。门水平的分析结果表明, 失管茶园中担子菌门的相对丰度高于健康茶园; 而被孢霉门的则显著低于健康茶园(图 1A); 属水平的分析结果表明鹤山地区茶园中土壤真菌的优势菌属为 *Saitozyma* 属, 但是在健康茶园和失管茶园中该属的相对丰度没有明显改变; 失管茶园中被孢霉属(*Mortierella*)的相对丰度显著降低, 而木霉属 (*Trichoderma*) 和双担子菌属 (*Geminibasidium*)的相对丰度则显著升高(图 1B)。

此外, OTUs 水平分析的结果表明 OTU8 (*M. camargensis*)、OTU2 [产芽孢被孢霉 (*M. gemmifera*)]、OTU11 [类变形被孢霉 (*M. amoeboides*)] 和 OTU12 [茶拟盘多毛孢 (*Pseudopezalotiopsis theae*)]在失管茶园中的相对丰度显著降低; 而 OTU7 (*M. nantahalensis*)、OTU9 [螺旋木霉(*Trichoderma spirale*)]和 OTU25 (*Geminibasidium*)在失管茶园中的相对丰度显著升高(图 1C)。上述结果表明茶园失管会导致土壤中真菌的群落结构发生显著变化。

2.3 健康与失管茶园土壤真菌群落的核心类群分析

在根际土壤中共鉴定到 986 个 OTUs, 健康茶园和失管茶园中分别鉴定到 814 个和 691 个

OTUs。其中, 健康茶园特有的 OTUs 是 295 个, 失管茶园特有的 OTUs 是 172 个, 共有的 OTUs 是 519 个。根据核心类群(检出率为 100%, 相对丰度 >0.05%)、中间类群(检出率 >65% 且 ≤100%, 相对丰度 >0.001%)和稀有类群(检出率 <65%, 相对丰度 <0.001%)的标准对真菌类群进行划分, 研究发现, 健康茶园中核心类群、中间类群和稀有类群的 OTUs 数目分别为 12、49 和 753 个, 其相对丰度分别占 70.38%、19.08% 和 10.54%; 而失管茶园中核心类群、中间类群和稀有类群的 OTUs 数目分别为 10、36 和 645 个, 其相对丰度分别占 61.25%、23.14% 和 15.61%。与健康茶园相比, 失管茶园中间类群的 OTUs 数目降低, 而稀有类群的 OTUs 数目增加, 总体上核心类群的相对丰度呈降低趋势, 中间类群和稀有类群的相对丰度增加(图 2A、2B)。进一步对核心类群进行分析发现, 健康茶园和失管茶园共有的 OTUs 是 10 个, 包括 OTU1 (*S. podzolica*)、OTU2 [产芽孢被孢霉 (*M. gemmifera*)]、OTU7 (*M. nantahalensis*)、OTU8 (*M. camargensis*)、OTU9 [螺旋木霉 (*T. spirale*)]、OTU10 [深绿木霉 (*T. atroviride*)]、OTU12 [茶拟盘多毛孢 (*P. theae*)]、OTU16 (*Chaetosphaeria chloroconia*)、OTU17 (*Gliocladiopsis curvata*)和 OTU26 [阿比让青霉 (*Penicillium abidjanum*)]。健康茶园特有的核心 OTUs 共 2 个, 分别为 OTU6 [短小被孢霉 (*M. humilis*)] 和 OTU30 [角化可塑镰孢菌 (*F. keratoplasticum*)] (图 2C、2D)。

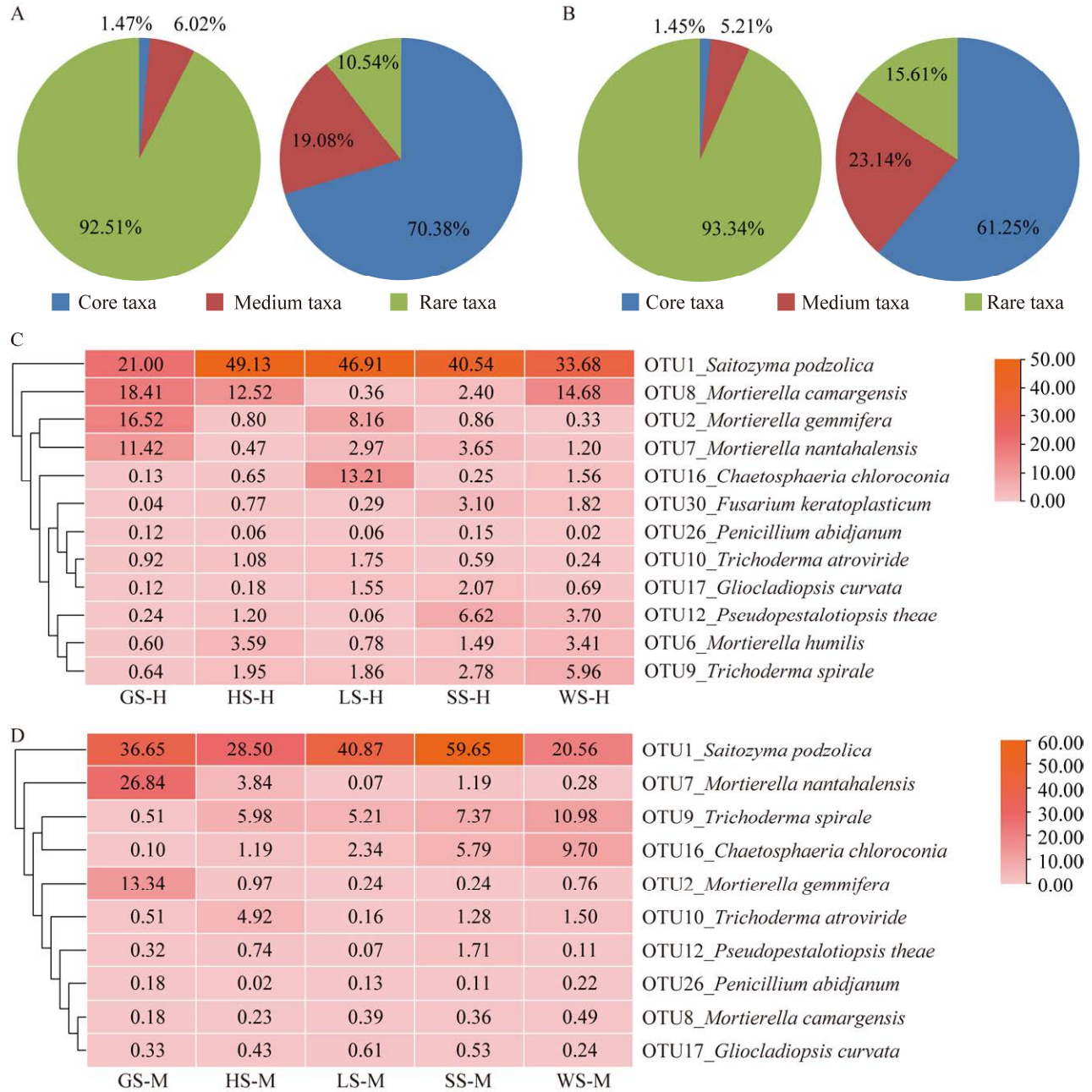


图 2 茶园根围土壤中真菌核心类群的分析

Figure 2 Analysis of core taxa in tea plantation rhizospheric soil. A: The ratio of OTUs and abundance in healthy tea plantation. B: The ratio of OTUs and abundance in mismanaging tea plantation. C: Heatmap of fungal core taxa in healthy tea plantation; GS-H, HS-H, LS-H, SS-H and WS-H represented the samples of healthy tea plantation in Gulao town, Hecheng town, Longkou town, Shuanghe town and Zhaiwu town, respectively. D: Heatmap of fungal core taxa in mismanaging tea plantation. GS-M, HS-M, LS-M, SS-M and WS-M represented the samples of mismanaging tea plantation in Gulao town, Hecheng town, Longkou town, Shuanghe town and Zhaiwu town, respectively.

2.4 茶树根围土壤真菌群落组成与土壤环境因子间的冗余分析

土壤总氮(TN)、总磷(TP)、有效磷(AP)、有机质(OM)和水解性氮(HN)是真菌 β 多样性差异的主要环境驱动因子, 第一轴和第二轴共承载了 85.62% 的真菌 β 多样性变化。其中, 总氮 ($R^2=0.282, P=0.003$)、总磷 ($R^2=0.362, P=0.001$)、有效磷 ($R^2=0.227, P=0.005$)、有机质 ($R^2=0.189, P=0.015$) 和水解性氮 ($R^2=0.163, P=0.022$) 显著影响了被孢霉属 (*Mortierella*) 和 *Saitozyma* 属等真菌类群的结构和分布(图 3A)。我们也分析了土壤环境因子与核心类群之间的关系, 结果表明在健康茶园中总磷 ($R^2=0.334, P=0.017$) 显著影响了被孢霉属 (*Mortierella*)、*Saitozyma* 属、假拟盘多毛孢属 (*Pseudopezalotiopsis*) 和木霉属 (*Trichoderma*) 等真菌类群的结构和分布; 而在失管茶园中总磷 ($R^2=0.490, P=0.003$)、有效磷 ($R^2=0.447, P=0.002$)、总氮 ($R^2=0.374, P=0.016$) 和有效钾 ($R^2=0.307, P=0.022$) 显著影响了被孢霉属 (*Mortierella*)、*Saitozyma* 属、木霉属 (*Trichoderma*) 和链格孢属 (*Alternaria*) 等真菌类群的结构和分布(图 3B)。

土壤 pH、总磷、交换性镁、交换性钙、有效磷和有效钾等环境因子与真菌物种间存在显著的相关性。其中, pH 与子囊菌门的 OTU201 [泛生漆斑菌 (*Myrothecium inundatum*)]、OTU226 [花序棘壳孢 (*Pyrenochaeta inflorescentiae*)]、OTU341 (*Westerdykella dispersa*)、OTU286 [隔孢假壳科 (*Didymosphaeriaceae*)]、OTU509 (*Sympoventuriaceae*) 和 OTU303 [葡萄穗霉科 (*Stachybotryaceae*)] 之间存在显著的正相关, 而与担子菌门的 OTU38 (*Gymnopilus lepidotus*) 存在显著的负相关; 总磷与担子菌门的 OTU11 [类

变形被孢霉 (*M. amoeboidea*)] 以及子囊菌门的 OTU14 [轮枝菌属 (*Gibellulopsis*)]、OTU21 (*Roussoella solani*)、OTU62 (*Arthrospis hispanica*) 和 OTU87 [黄绿绿僵菌 (*Metarhizium flavoviride*)] 之间存在显著的正相关, 而与子囊菌门的 OTU70 (*A. eichhorniae*)、OTU90 (*A. eichhorniae*)、OTU130 (*A. neoniveus*) 以及担子菌门的 OTU139 [蚜虫莫氏黑粉菌 (*Moesziomyces aphidis*)] 和 OTU293 (*Wallemia sebi*) 之间存在显著的正相关; 有效磷与子囊菌门的 OTU87 [黄绿绿僵菌 (*M. flavoviride*)]、OTU205 (*Chrysosporium*)、OTU5 [毛壳菌科 (*Chaetomiaceae*)] 和 OTU14 [轮枝菌属 (*Gibellulopsis*)] 之间存在显著的正相关, 而与子囊菌门的 OTU335 (*A. eichhorniae*)、OTU70 (*A. eichhorniae*)、OTU90 (*A. eichhorniae*)、OTU354 (*A. eichhorniae*) 和担子菌门的 OTU139 [蚜虫莫氏黑粉菌 (*Moesziomyces aphidis*)] 之间存在显著的负相关。有效钾与子囊菌门的 OTU335 (*A. eichhorniae*)、OTU70 (*A. eichhorniae*)、OTU354 (*A. eichhorniae*) 以及担子菌门的 OTU220 (*Tomentella beverae*) 之间存在显著的负相关(图 4)。

2.5 茶树根围土壤真菌差异类群的分析

我们进一步采用 Wilcoxon 秩和检验法分析了健康茶园与失管茶园中相对丰度发生显著变化的真菌类群(图 5)。发现共有 43 个 OTUs 的相对丰度发生了显著变化。其中, 包括子囊菌门的 27 个 OTUs, 分布在 *Fodinomyces*、*Pyrenochaeta*、*Alternaria*、*Roussoella*、*Cladophialophora*、*Phialophora*、*Aspergillus*、*Talaromyces*、*Arthrographis*、*Fusarium*、*Gamsia*、*Gibellulopsis*、*Arthrospis*、*Scedosporium*、*Humicola*、*Staphylotrichum*、*Scytalidium*、*Stephanonectria* 和 *Acremonium* 等 19 个已知属; 担子菌门的 8 个

OTUs, 分布在 *Tomentella*、*Trechispora*、*Hasegawazyma*、*Fibulochlamys* 和 *Moesziomyces* 等 5 个已知的属; 被孢霉门的 4 个 OTUs 均为被

孢霉属; 毛霉门的 1 个 OTU 为 *Gongronella* 属; 球囊菌门的 2 个 OTUs 均为未知属; 此外, 还包括 1 个未鉴定的 OTU (图 5)。

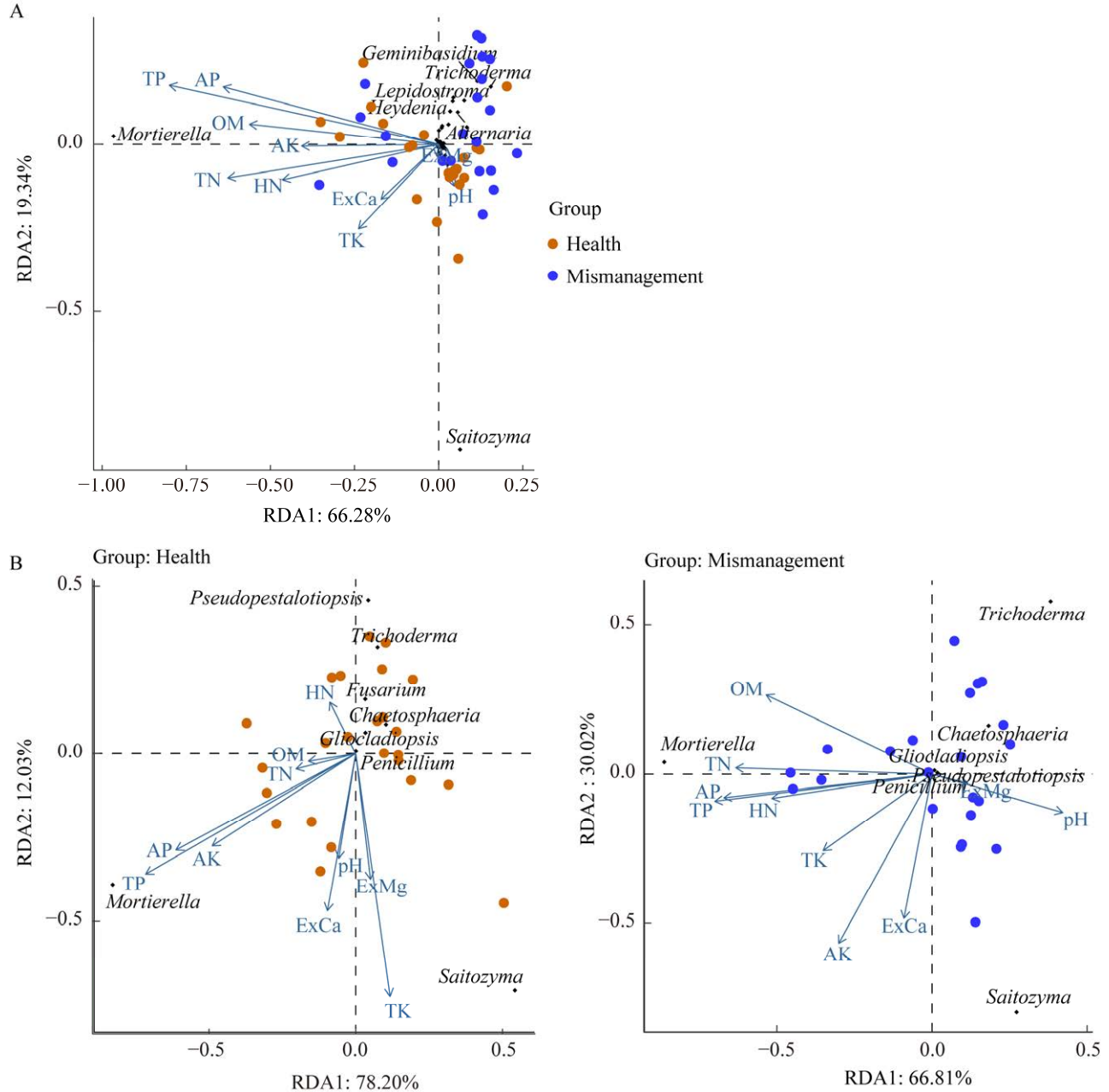


图 3 RDA 法分析茶树根围土壤真菌多样性与环境因子关系

Figure 3 Relationship between tea rhizospheric soil fungi diversity and environmental factors analyzed by RDA method. A: RDA diagram depicted fungal communities in relation to environmental variables from healthy and mismanaging tea plantations. B: RDA diagram depicted fungal taxa in relation to environmental variables from healthy (left) and mismanaging (right) tea plantations.

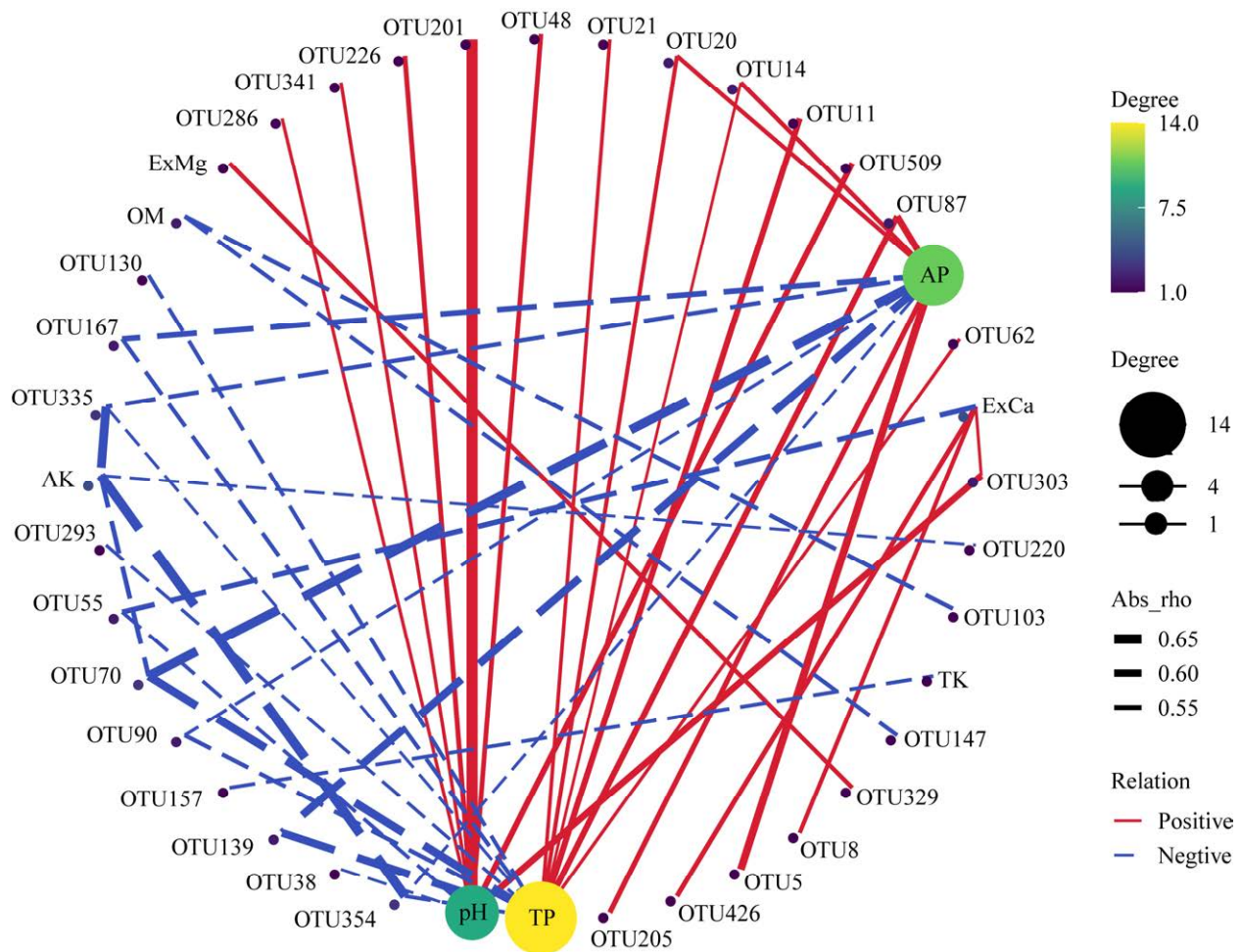


图 4 根围土壤真菌类群和环境因子间相关性的网络分析

Figure 4 The relative network of rhizospheric soil fungi taxa and environmental factors.

与健康茶园相比，失管茶园中 *Hasegawazyma*、*Aspergillus* (*A. neoniveus*)、*Moesziomyces*、*Talaromyces*、*Fodinomyces*、*Alternaria* 和 *Gongronella* 等 7 个属的相对丰度显著上调；而 *Stephanonectria*、*Fusarium*、*Gibellulopsis*、*Scytalidium*、*Phialophora*、*Mortierella*、*Staphylotrichum*、*Rousoella*、*Pyrenochaeta*、*Humicola*、*Acremonium*、*Gamsia*、*Trechispora*、*Fibulochlamys*、*Scedosporium*、*Cladophialophora*、*Arthrographis* 和 *Arthrospis* 等 18 个属的相对丰度显著下调。上述结果表明，两种茶园的真菌类群相对丰度具有显著差异。

2.6 茶树根围土壤真菌差异类群的功能分析

失管茶园中病原营养型(pathotroph)、病原-腐生-共生过渡型(pathotroph-saprotroph-symbiotroph)和共生营养型(symbiotroph)真菌的相对丰度较健康茶园明显增加；而腐生-共生过渡型(saprotroph-symbiotroph)真菌的相对丰度则显著降低(图 6A)；茶园土壤中内生菌-凋落腐生-土壤腐生-未定义腐生菌(endophyte-litter saprotroph-soil saprotroph-undefined saprotroph)占主导优势，但是失管茶园的相对丰度由 29.62%降低到 18.01% (图 6B)；此外，研究还发现失管茶园的动物病原菌-内生菌-附生菌-真菌寄生菌-植物病

原菌-木质腐生菌 (animal pathogen-endophyte-epiphyte-fungal parasite-plant pathogen-wood saprotroph)、未定义腐生菌(undefined saprotroph)、

动物病原菌-内生菌-附生菌-植物病原菌-木质腐生菌(animal pathogen-endophyte-plant pathogen-wood saprotroph)、排泄物腐生菌-外生菌根-土壤腐生

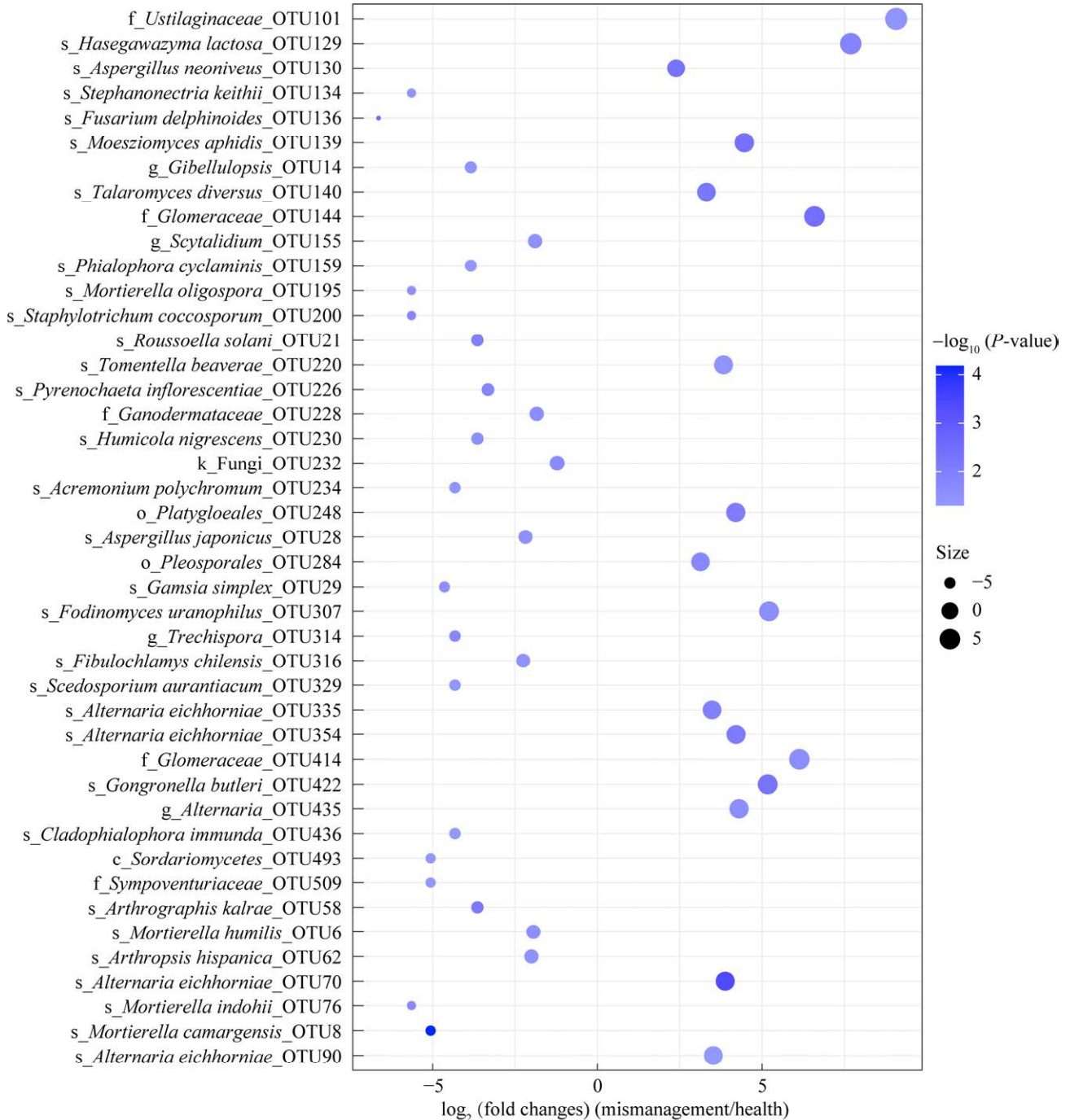


图 5 健康和失管茶园间差异真菌类群的分析

Figure 5 Analysis of fungal taxa differences between healthy and mismanaging tea plantations.

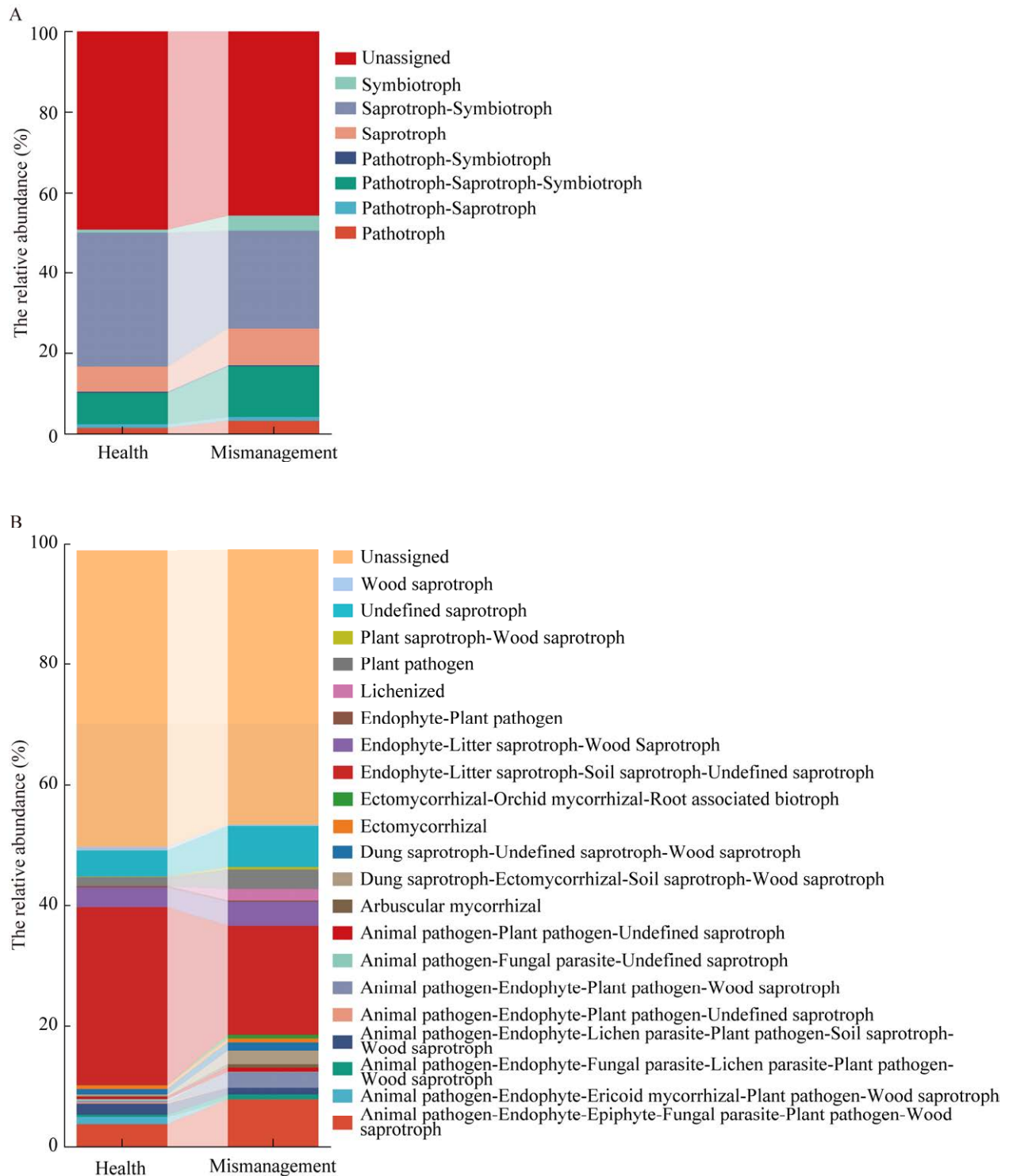


图 6 健康和失管茶园中 FUNGuild 功能类群预测的结果

Figure 6 The FUNGuild prediction result in healthy and mismanaging tea plantations. A: The trophic composition of tea rhizosphere communities in healthy and mismanaging tea plantations. B: The functional group of tea rhizosphere communities in healthy and mismanaging tea plantations.

真菌-木质腐生菌(dung saprotroph-ectomycorrhizal-soil saprotroph-wood saprotroph)、地衣共生菌(lichenized)和植物病原菌(plant pathogen)等真菌的相对丰度显著升高;而动物病原菌-内生菌-杜鹃花类菌根-植物病原菌-木质腐生菌(animal pathogen-endophyte-ericoid mycorrhizal-plant pathogen-wood saprotroph)、动物病原菌-内生菌-地衣寄生菌-植物病原菌-土壤腐生真菌-木质腐生菌(animal pathogen-endophyte-lichen parasite-plant pathogen-soil saprotroph-wood saprotroph)、木质腐生菌(wood saprotroph)、动物病原菌-真菌寄生菌-未定义腐生菌(animal pathogen-fungal parasite-undefined saprotroph)和动物病原菌-内生菌-植物病原菌-未定义腐生菌(animal pathogen-endophyte-plant pathogen-undefined saprotroph)等真菌的相对丰度显著降低(图 6B)。

3 讨论与结论

根围土壤微生物群落对茶树的生长发育以及茶树对病害和胁迫的抵抗具有重要作用^[22,24]。本研究通过对广东省江门市鹤山地区茶树根围土壤真菌多样性的研究发现,茶树根围土壤真菌群落水平上以担子菌门、被孢霉门和子囊菌门为主,并且 *Saitozyma* 属、被孢霉属、木霉属和双担子菌属的分布较为广泛。万人源等^[25]对云南省西双版纳州勐海县代表性 3 座古茶山中土壤真菌多样性进行研究发现,子囊菌门和担子菌门是优势菌门;优势真菌类群则以 *Archaeorhizomyces*、隐球菌属、外瓶霉属、绿僵菌属、镰刀菌属、毛壳菌属和被孢霉属等类群为主。影响茶园土壤真菌群落多样性和丰度的因素比较复杂,主要包括土壤类型、植被情况、植茶年限及土壤的养分等。此外,茶园中的枯枝落叶和修剪物较多,木质素含量高,为子囊菌门和担子菌门的生长提供了较好的生存环境,因此,这些类群成为茶园土壤中的优势类群^[26]。我们发

现在健康茶园和失管茶园中 *S. podzolica* 相对丰度最高,分别高达 37.83%和 37.27%。*Saitozyma* 属可能是茶树真菌类群的生物标志物(biomarker),对茶树的生理代谢过程和茶的风味产生深远影响^[27]。茶园土壤真菌群落结构受多方面因素的影响,除茶树叶片凋落物本身特性外,还与茶树根系的分泌物、土壤有机质和 pH 等有关^[25,28]。本研究发现土壤的总氮、总磷、有效磷、有机质和水解性氮是茶园土壤真菌 β 多样性差异的主要驱动因子,而土壤的 pH、总磷、交换性镁、交换性钙、有效磷和有效钾等环境因子与子囊菌门和担子菌门等真菌物种间存在显著的相关性。我们还发现茶树根围土壤 pH 与子囊菌门的相对丰度呈现出显著的负相关,这与之前的研究结果一致^[29]。

核心微生物群是与特定寄主植物系统相关的微生物群落,它们影响着宿主植物的生理、生长和健康^[30-31]。基于不同真菌物种的检出率和相对丰度,我们提出了茶树核心类群的标准:即检出率为 100%,相对丰度>0.05%。通过健康茶园和失管茶园中核心类群分析,发现它们共有的核心 OTUs 是 10 个,其相对丰度分别占到了 70.38%和 61.25%,失管茶园相对健康茶园的土壤真菌核心类群的相对丰度显著降低。尤其值得关注的是,我们在茶树根际土壤真菌的核心类群中发现了茶树的轮斑病病原菌茶拟盘多毛孢(*P. theae*),据报道贵州湄潭县轮斑病菌为卵圆新拟盘多毛孢菌(*Neopestalotiopsis ellipsospora*)^[32]、贵州惠水县病菌为茶假拟盘多毛孢(*Pseudopestalotiopsis camelliae-sinensis*)^[33]、贵州开阳县^[34]、福建福州市病菌为茶拟盘多毛孢^[35],茶轮斑病菌可导致茶叶产量损失 10%–20%^[36]。在健康茶园和失管茶园中的相对丰度分别为 2.36%和 0.59%。有研究表明常规茶园中它的相对丰度为 1.01%^[37],而本研究发现健康茶园中其相对丰度高达 2.36%,这一结

果暗示鹤山茶园需要预防茶轮斑病的发生。此外,健康茶园还发现了核心类群 *F. keratoplasticum*, 研究表明该菌能引起国槐根茎腐烂病^[38]; 茄腐镰刀菌(*F. solani*)和层生镰刀菌(*F. proliferatum*) 分别能引起茶幼苗、油茶根腐病^[39-40], *F. keratoplasticum* 有可能为尚未报道的茶根腐病原菌,需要深入调查鹤山茶根腐病并经科赫法则验证。与健康茶园相比,失管茶园核心类群中 *T. spirale*、*T. atroviride* 的丰度显著提高,木霉属是重要的生防菌来源,这可能是失管茶园核心类群缺乏茶拟盘多毛孢和 *F. keratoplasticum* 的原因,以木霉菌丰富的鹤山镇、龙口镇、双合镇和宅梧镇失管茶园根围土壤分离并筛选抗病促生的木霉菌或许是筛选生防菌的有效途径。有研究表明子囊菌门是农业土壤中最大的真菌类群,其丰富度与土壤的养分有关^[41];担子菌在降解木质纤维素方面也发挥着重要作用^[42];腐生真菌被孢霉在富含有机质的土壤中丰度很高,为土壤碳及养分转化的关键微生物成员^[43]。我们的研究发现健康和失管茶园中差异显著的真菌类群,主要分布在子囊菌门、担子菌门、被孢霉门等。其中,失管茶园中子囊菌门的瓶霉属、镰刀菌属、棘壳孢属等 15 个属的相对丰度比健康茶园显著下调。研究发现失管茶园的土壤 pH 值 4.22 相对健康茶园 4.72 显著较低,并且土壤 pH 值与子囊菌门的相对丰度呈现出显著的正相关。然而,究竟是高丰度的子囊菌门降解有机质降低了 pH 值还是 pH 值降低导致子囊菌门丰度提高,尚需要进一步的研究。

有机管理方式提高了茶园中腐生营养型真菌含量,抑制了病理营养型真菌的生长^[37]。王峰等^[44]研究发现不同施肥模式之间真菌的营养类型以腐生营养型为主,当加入新的有机质后土壤病理营养型真菌相对丰度显著降低了,而腐生

营养型真菌的相对丰度则显著提高,这有利于降低茶园中土传病害风险。本研究发现,在健康茶园中,腐生-共生过渡型为主要功能营养型;而在失管茶园中,该类型真菌的相对丰度相对显著较低;同时,失管茶园中病原营养型和病原-腐生-共生过渡型真菌类群的相对丰度相对明显较高,而核心类群中茶拟盘多毛孢丰度却显著低于健康茶园,表明失管茶园中的病原菌种类可能更多。与健康茶园相比,失管茶园中动物病原菌-内生菌-附生菌-真菌寄生菌-植物病原菌-木质腐生菌、动物病原菌-内生菌-附生菌-植物病原菌-木质腐生菌和植物病原菌的相对丰度相对健康茶园显著较高,表明昆虫病原菌、病原菌及腐生菌的种类可能较多。此外,在失管茶园中动物病原菌-内生菌-杜鹃花类菌根-植物病原菌-木质腐生菌、动物病原菌-内生菌-地衣寄生菌-植物病原菌-土壤腐生真菌-木质腐生菌和木质腐生菌等真菌类群的相对丰度显著降低,与动物病原菌-内生菌-附生菌-真菌寄生菌-植物病原菌-木质腐生菌、动物病原菌-内生菌-附生菌-植物病原菌-木质腐生菌和植物病原菌相比杜鹃花类菌根菌、地衣寄生菌的丰度降低导致了该类群的丰度降低,而杜鹃花类菌根菌、地衣寄生菌丰度的降低可能是其他类群的营养竞争导致的。有研究表明茶树根际土壤真菌中未定义腐生菌、木质腐生菌、丛枝菌根、外生菌根、真菌寄生物和植物病原菌的相对丰度较高,并且约 63.7%–73.32%的真菌功能未被解析^[45]。综上所述,我们的结果明确了鹤山地区健康茶园和失管茶园中真菌群落组成的差异以及驱动茶园土壤真菌群落结构变化的关键因素,初步揭示了健康茶园与失管茶园中茶树根围土壤真菌群落变化与土壤养分之间的关系,为鹤山茶园潜在病害的防治及生防菌的分离与筛选指明了方向。

参考文献

- [1] 王新超, 王璐, 郝心愿, 李娜娜, 黄建燕, 丁长庆, 杨亚军. 中国茶树遗传育种发展、创新之回顾与展望[J]. 华中农业大学学报, 2022, 41(5): 1-8.
WANG XC, WANG L, HAO XY, LI NN, HUANG JY, DING CQ, YANG YJ. Retrospect and prospect of development and innovation of tea plant genetics and breeding in China[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2022, 41(5): 1-8 (in Chinese).
- [2] 唐俊贤, 王培娟, 俄有浩, 马玉平, 邹定荣, 霍治国. 中国大陆茶树种植气候适宜性区划[J]. 应用气象学报, 2021, 32(4): 397-407.
TANG JX, WANG PJ, E YH, MA YP, WU DR, HUO ZG. Climatic suitability zoning of tea planting in mainland China[J]. Journal of Applied Meteorological Science, 2021, 32(4): 397-407 (in Chinese).
- [3] 吴成建, 叶建华, 张健, 张雯婧, 于学领, 苏峰. 生态茶园管理中耕作机应用的实践与探索[J]. 中国茶叶, 2021, 43(3): 53-56.
WU CJ, YE JH, ZHANG J, ZHANG WJ, YU XL, SU F. Practice and exploration of tillage machine in ecological tea garden management[J]. China Tea, 2021, 43(3): 53-56 (in Chinese).
- [4] 朱玲, 赵仪, 严学兵, 孙盛楠. 茶园管理方式对土壤微生物群落影响的研究进展[J]. 土壤通报, 2023, 54(1): 245-252.
ZHU L, ZHAO Y, YAN XB, SUN SN. Reasearch progress on effects of tea plantation managements on soil microbial community[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2023, 54(1): 245-252 (in Chinese).
- [5] BAI YC, LI BX, XU CY, RAZA M, WANG Q, WANG QZ, FU YN, HU JY, IMOULAN A, HUSSAIN M, XU YJ. Intercropping walnut and tea: effects on soil nutrients, enzyme activity, and microbial communities[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 852342.
- [6] SUN LT, DONG X, WANG Y, MAKER G, AGARWAL M, DING ZT. Tea-soybean intercropping improves tea quality and nutrition uptake by inducing changes of rhizosphere bacterial communities[J]. Microorganisms, 2022, 10(11): 2149.
- [7] 谷鹏, 焦燕, 杨文柱, 温慧洋, 白曙光, 杨洁. 不同灌溉方式对农田土壤微生物丰度及通透性的影响[J]. 灌溉排水学报, 2018, 37(1): 21-27.
GU P, JIAO Y, YANG WZ, WEN HY, BAI SG, YANG J. Effects of different irrigation methods on soil microbial abundance and permeability in farmland[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2018, 37(1): 21-27 (in Chinese).
- [8] 陈妍曦, 孙彬妹, 刘少群, 林晓强, 肖熙, 郑鹏. 茶园不同灌溉方式的综合效果分析[J]. 茶叶学报, 2020, 61(2): 79-83.
CHEN YX, SUN BM, LIU SQ, LIN XQ, XIAO X, ZHENG P. A comprehensive analysis on irrigation for tea plantation[J]. Acta Tea Sinica, 2020, 61(2): 79-83 (in Chinese).
- [9] 李文. 灌溉方式对设施土壤微生物学特性的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学硕士学位论文, 2017.
Li W. Impact of irrigation management on greenhouse soil microbial characteristics[D]. Shenyang: Master's Thesis of Shenyang Agricultural University, 2017 (in Chinese).
- [10] 季凌飞, 倪康, 马立锋, 陈兆杰, 赵远艳, 阮建云, 郭世伟. 不同施肥方式对酸性茶园土壤真菌群落的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(22): 8158-8166.
JI LF, NI K, MA LF, CHEN ZJ, ZHAO YY, RUAN JY, GUO SW. Effect of different fertilizer regimes on the fungal community of acidic tea-garden soil[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(22): 8158-8166 (in Chinese).
- [11] 蒋宇航, 林生, 林伟伟, 陈婷, Yasir Arafat, 位小丫, 林文雄. 不同肥料对退化茶园根际土壤微生物代谢活性和群落结构的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(10): 2894-2902.
JIANG YH, LIN S, LIN WW, CHEN T, YASIR A, WEI XY, LIN WX. Effects of different fertilizer applications on microbial metabolic activity and community structure in tea rhizosphere soil[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(10): 2894-2902 (in Chinese).
- [12] 万人源. 不同杂草管理方式茶园茶树根际与根内生微生物群落结构与功能的研究[D]. 昆明: 云南农业大学硕士学位论文, 2023.
WAN RY. Study on the structure and function of microbial communities in the rhizosphere and root endophytes of tea plants in different weed management methods in tea gardens[D]. Kunming: Master's Thesis of Yunnan Agricultural University, 2023 (in Chinese).

- [13] 林威鹏, 郜礼阳, 凌彩金, 赖榕辉, 陈汉林, 王捷才, 周巧仪, 刘淑媚. 广东省茶叶主产区杂草防控技术及成本研究[J]. 广东农业科学, 2019, 46(12): 147-152.
LIN WP, GAO LY, LING CJ, LAI RH, CHEN HL, WANG JC, ZHOU QY, LIU SM. Study on technology and cost of weed control in main tea producing areas of Guangdong Province[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2019, 46(12): 147-152 (in Chinese).
- [14] 生态环境部. 土壤 pH 值测定 电位法: HJ 962—2018[S]. 北京: 中国环境科学出版社, 2018.
Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China. Soil-determination of pH-potentiometry: HJ 962—2018[S]. Beijing: China Environmental Science Press, 2018 (in Chinese).
- [15] 国家林业局. 森林土壤钾的测定: LY/T 1234—2015[S]. 北京: 中国标准出版社, 2016.
The State Forestry Administration of the People's Republic of China. Potassium determination methods of forest soils: LY/T 1234—2015[S]. Beijing: Standards Press of China, 2016 (in Chinese).
- [16] 中华人民共和国农业部. 土壤检测 第13部分: 土壤交换性钙和镁的测定: NY/T 1121.13—2006[S]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Soil testing Part 13: Method for determination of soil exchangeable calcium and magnesium: NY/T 1121.13—2006[S]. Beijing: Agriculture Press of China, 2006 (in Chinese).
- [17] 中华人民共和国农业部. 土壤检测 第24部分: 土壤全氮的测定自动定氮仪法: NY/T 1121.24-2012[S]. 北京: 中国农业出版社, 2012.
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Soil testing Part 24: determination of total nitrogen in soil-automatic Kjel-dahl apparatus method: NY/T 1121.24-2012[S]. Beijing: Agriculture Press of China, 2012 (in Chinese).
- [18] 国家林业局. 森林土壤氮的测定: LY/T 1228—2015[S]. 北京: 中国标准出版社, 2015.
The State Forestry Administration of the People's Republic of China. Nitrogen determination methods of forest soils: LY/T 1228—2015[S]. Beijing: Standards Press of China, 2015 (in Chinese).
- [19] 中华人民共和国农业部. 土壤检测 第6部分: 土壤有机质的测定: NY/T 1121.6—2006[S]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Soil testing Part 6: Method for determination of soil organic matter: NY/T 1121.6—2006[S]. Beijing: Agriculture Press of China, 2006 (in Chinese).
- [20] 国家林业局. 森林土壤磷的测定: LY/T 1232-2015[S]. 北京: 中国标准出版社, 2016.
The State Forestry Administration of the People's Republic of China. Phosphorus determination methods of forest soils: LY/T 1232-2015[S]. Beijing: Standards Press of China, 2016 (in Chinese).
- [21] 向信, 殷恒霞, 朱肇宇, 邱庆辉, 柳宇睿, 樊嘉凯, 邓佳文, 张得钧, 张本印. 青藏高原极端生境细菌多样性差异及影响因素[J]. 微生物学报, 2023, 63(8): 3235-3251.
XIANG X, YIN HX, ZHU ZY, QIU QH, LIU YR, FAN JK, DENG JW, ZHANG DJ, ZHANG BY. Differences and influencing factors of bacterial composition and diversity in seven typical extreme habitats on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(8): 3235-3251.
- [22] ZHANG Z, GE SB, FAN LC, GUO S, HU Q, AHAMMED GJ, YAN P, ZHANG LP, LI ZZ, ZHANG JY, FU JY, HAN WY, LI X. Diversity in rhizospheric microbial communities in tea varieties at different locations and tapping potential beneficial microorganisms[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 1027444.
- [23] BOKULICH NA, KAEHLER BD, RIDEOUT JR, DILLON M, BOLYEN E, KNIGHT R, HUTTLEY GA, GREGORY CAPORASO J. Optimizing taxonomic classification of marker-gene amplicon sequences with QIIME 2's q2-feature-classifier plugin[J]. Microbiome, 2018, 6(1): 90.
- [24] BAG S, MONDAL A, BANIK A. Exploring tea (*Camellia sinensis*) microbiome: insights into the functional characteristics and their impact on tea growth promotion[J]. Microbiological Research, 2022, 254: 126890.
- [25] 万人源, 马会杰, 蒋宾, 杨丽冉, 周大鹏, 和明珠, 杨广容. 茶园土壤真菌群落组成及影响因素研究[J]. 中国农学通报, 2021, 37(33): 88-97.
WAN RY, MA HJ, JIANG B, YANG LR, ZHOU DP, HE MZ, YANG GR. The fungi community structure and influencing factors in tea gardens soil[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(33): 88-97 (in Chinese).

- [26] 浦滇, 罗义菊, 陈洪宇, 石明, 蓝增全. 长期种植云南大叶种茶对土壤真菌多样性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29(2): 440-448.
PU D, LUO YJ, CHEN HY, SHI M, LAN ZQ. Effects of long-term cultivation of Yunnan large-leaf tea (*Camellia sinensis* var. *assamica*) on soil fungal community characteristics[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2023, 29(2): 440-448 (in Chinese).
- [27] LI TQ, LI DB, CHEN XG, GÉRARD F, LI MG, WU JP, GAO JY. Compartments of roots and mature leaves are key hubs in the connectivity of tea-plant mycobiomes and are influenced by environmental factors and host age[J]. Science of the Total Environment, 2023, 893: 164827.
- [28] LIU SB, HE FK, KUZYAKOV Y, XIAO HX, HOANG DTT, PU SY, RAZAVI BS. Nutrients in the rhizosphere: a meta-analysis of content, availability, and influencing factors[J]. Science of the Total Environment, 2022, 826: 153908.
- [29] GLASSMAN SI, WANG IJ, BRUNS TD. Environmental filtering by pH and soil nutrients drives community assembly in fungi at fine spatial scales[J]. Molecular Ecology, 2017, 26(24): 6960-6973.
- [30] LEMANCEAU P, BLOUIN M, MULLER D, MOËNNE-LOCCOZ Y. Let the core microbiota be functional[J]. Trends in Plant Science, 2017, 22(7): 583-595.
- [31] VANDENKOORNHUYSE P, QUAISER A, DUHAMEL M, Le VAN A, DUFRESNE A. The importance of the microbiome of the plant holobiont[J]. The New Phytologist, 2015, 206(4): 1196-1206.
- [32] 卢声洁, 赵兴丽, 罗林丽, 程宇豪, 张金峰, 李帅, 周玉锋. 一株茶轮斑病原菌的分离鉴定及致病力[J]. 茶叶通讯, 2021, 48(2): 253-258.
LU SJ, ZHAO XL, LUO LL, CHENG YH, ZHANG JF, LI S, ZHOU YF. Isolation, identification of a pathogen of tea gray blight and its pathogenicity[J]. Journal of Tea Communication, 2021, 48(2): 253-258 (in Chinese).
- [33] 李冬雪, 赵晓珍, 王勇, 练珊珊, 任亚峰, 陈卓. 贵州惠水县茶轮斑病原菌的鉴定[J]. 热带作物学报, 2018, 39(9): 1827-1833.
LI DX, ZHAO XZ, WANG Y, LIAN SS, REN YF, CHEN Z. Identification of the pathogen causing tea gray blight disease in Huishui County, Guizhou Province[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2018, 39(9): 1827-1833 (in Chinese).
- [34] 安小丽, 武娴, 任亚峰, 尹桥秀, 王雪, 李冬雪, 江仕龙, 王德炉, 陈卓. 茶叶斑病原菌茶拟盘多毛孢 (*Pseudopezalotiopsis theae*) 鉴定及生物学特性[J]. 中国植保导刊, 2020, 40(1): 12-19, 47.
AN XL, WU X, REN YF, YIN QX, WANG X, LI DX, JIANG SL, WANG DL, CHEN Z. Identification and biological characteristics of *Pseudopezalotiopsis theae*, an important pathogenic fungus causing tea leaf spot[J]. China Plant Protection, 2020, 40(1): 12-19, 47 (in Chinese).
- [35] 游雨欣, 谢勇啸, 张致宁, 江凌晗, 关雄, 潘晓鸿. 纳米抑菌材料的合成及对茶拟盘多毛孢的抑制活性[J]. 农药学报, 2020, 22(6): 1069-1075.
YOU YX, XIE YX, ZHANG ZN, JIANG LH, GUAN X, PAN XH. Synthesis of nano-fungistatic materials and their inhibitory activity to *Pseudopezalotiopsis theae*[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2020, 22(6): 1069-1075 (in Chinese).
- [36] PANDEY AK, SINNIHAH GD, BABU A, TANTI A. How the global tea industry copes with fungal diseases-challenges and opportunities[J]. Plant Disease, 2021, 105(7): 1868-1879.
- [37] 王峰, 陈玉真, 吴志丹, 尤志明, 余文权, 俞晓敏, 杨贞标. 有机管理模式对茶园土壤真菌群落结构及功能的影响[J]. 茶叶科学, 2022, 42(5): 672-688.
WANG F, CHEN YZ, WU ZD, YOU ZM, YU WQ, YU XM, YANG ZB. Effects of organic management mode on soil fungal community structure and functions in tea gardens[J]. Journal of Tea Science, 2022, 42(5): 672-688 (in Chinese).
- [38] 王桂清, 曾路, 马迪, 张赛, 荆晓东. 国槐根茎腐烂病原菌的形态与分子鉴定[J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(5): 106-110.
WANG GQ, ZENG L, MA D, ZHANG S, JING XD. Morphological and molecular identification of the *Fusarium pathogen* causing root rot disease of Chinese scholar tree[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2017, 45(5): 106-110 (in Chinese).
- [39] 赖传雅, 赖传碧. 茶扦插苗根腐性苗枯病: II. 茶扦插苗茄病镰孢菌在中国首次报道[J]. 吉林农业大学学报, 1998, 20(S1): 136.

- LAI CY, LAI CB. The blight of root tea cutting seedling: II. The first report of *Fusarium solani* on tea cutting seedling in China[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 1998, 20(S1): 136 (in Chinese).
- [40] 刘三宝. 油茶根腐病原学初步研究[D]. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 2011.
- LIU SB. A preliminary study of root pathogen on camellia[D]. Wuhan: Master's Thesis of Huazhong Agricultural University, 2011 (in Chinese).
- [41] BLACKWOOD CB, WALDROP MP, ZAK DR, SINSABAUGH RL. Molecular analysis of fungal communities and laccase genes in decomposing litter reveals differences among forest types but no impact of nitrogen deposition[J]. Environmental Microbiology, 2007, 9(5): 1306-1316.
- [42] YELLE DJ, RALPH J, LU FC, HAMMEL KE. Evidence for cleavage of lignin by a brown rot basidiomycete[J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(7): 1844-1849.
- [43] 宁琪, 陈林, 李芳, 张丛志, 马东豪, 蔡泽江, 张佳宝. 被孢霉对土壤养分有效性和秸秆降解的影响[J]. 土壤学报, 2022, 59(1): 206-217.
- NING Q, CHEN L, LI F, ZHANG CZ, MA DH, CAI ZJ, ZHANG JB. Effects of *Mortierella* on nutrient availability and straw decomposition in soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(1): 206-217 (in Chinese).
- [44] 王峰, 陈玉真, 吴志丹, 江福英, 余文权, 尤志明. 化肥减施对茶园土壤真菌群落结构和功能类群的影响[J]. 茶叶学报, 2021, 62(4): 170-178.
- WANG F, CHEN YZ, WU ZD, JIANG FY, YU WQ, YOU ZM. Effects of reduced chemical fertilizer applications on fungal community and functional groups in tea plantation soil[J]. Acta Tea Sinica, 2021, 62(4): 170-178 (in Chinese).
- [45] 傅海平, 周品谦, 王沅江, 莫泽东, 李泽恒, 马青平, Hoang Ha Nguyen, 黎星辉. 绿肥间作对茶树根际土壤真菌群落的影响[J]. 茶叶通讯, 2020, 47(3): 406-415.
- FU HP, ZHOU PQ, WANG YJ, MO ZD, LI ZH, MA QP, NGUYEN H, LI XH. Effects of intercropping different green manures on fungal community characteristics in rhizosphere soil of tea plant[J]. Journal of Tea Communication, 2020, 47(3): 406-415 (in Chinese).