

研究报告

# 广东省本地油茶和引种油茶根际土壤微生物群落特征

吕嘉妍, 毛健辉, 霍春宇, 黄永芳, 罗连荷, 梁家俊, 陈祖静\*

华南农业大学林学与风景园林学院 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 广东 广州 510642

吕嘉妍, 毛健辉, 霍春宇, 黄永芳, 罗连荷, 梁家俊, 陈祖静. 广东省本地油茶和引种油茶根际土壤微生物群落特征[J]. 微生物学通报, 2023, 50(11): 4938-4953.

LÜ Jiayan, MAO Jianhui, HUO Chunyu, HUANG Yongfang, LUO Lianhe, LIANG Jiajun, CHEN Zujing. Characteristics of microbial communities in rhizosphere soils of native and introduced *Camellia oleifera* in Guangdong Province[J]. Microbiology China, 2023, 50(11): 4938-4953.

**摘要:**【背景】近年来, 油茶低效林面积较大, 根际土壤微生物影响林木抗性和生长, 对林业可持续发展具有重要意义。【目的】了解广东省本地油茶和引种油茶根际土壤微生物群落特征。【方法】利用高通量测序分析油茶根际土壤微生物群落组成。【结果】油茶根际土壤细菌有 26 门 77 纲 201 目 377 科 593 属 676 种, 真菌有 14 门 50 纲 121 目 266 科 502 属 631 种。油茶根际土壤中的优势细菌为酸杆菌门和变形菌门, 优势真菌为子囊菌门和担子菌门。两种油茶根际土壤微生物组成差异显著, 本地油茶根际土壤的细菌多样性显著高于引种油茶。在门水平上, 脱硫杆菌门细菌和罗兹菌门、被孢霉门真菌的相对丰度在两种油茶间差异显著, *Amorphotheca* 在本地油茶根际土壤中特异性富集。两种油茶根际土壤细菌碳代谢相对丰度差异显著, 真菌以腐生营养型为主, 其次为病理营养型和共生营养型。本地油茶根际土壤中显著富集土壤腐生菌, 而共生营养型真菌(尤其是丛枝菌根真菌)相对丰度(6.43%)显著低于引种油茶中(21.83%)。此外, 有机质和养分含量是影响油茶根际土壤微生物群落的关键因子。【结论】本地油茶和引种油茶根际土壤微生物群落组成和结构差异显著, *Amorphotheca* 和丛枝菌根真菌分别在本地油茶和引种油茶中显著富集, 油茶根际土壤养分含量可能是影响其微生物群落组成的主要因子。

**关键词:** 油茶; 根际土壤; 微生物; 多样性

资助项目: 广东省现代农业产业园项目(H2019014, H2019012, H2019013, H2019284); 大学生创新创业项目(S202110564098)

This work was supported by the Guangdong Modern Agriculture Industrial Park Project (H2019014, H2019012, H2019013, H2019284) and the Innovation and Entrepreneurship Program for University Students (S202110564098).

\*Corresponding author. E-mail: zijingchen@scau.edu.cn

Received: 2023-03-29; Accepted: 2023-07-19; Published online: 2023-08-29

# Characteristics of microbial communities in rhizosphere soils of native and introduced *Camellia oleifera* in Guangdong Province

LÜ Jiayan, MAO Jianhui, HUO Chunyu, HUANG Yongfang, LUO Lianhe, LIANG Jiajun, CHEN Zujing\*

Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China

**Abstract:** [Background] In view of the large area of *Camellia oleifera* with low efficiency, revealing the rhizosphere soil microorganisms affecting plant resistance and growth is essential for the sustainable development of forestry. [Objective] To understand the microbial community characteristics in the rhizosphere soils of native and introduced varieties of *C. oleifera* in Guangdong Province. [Methods] High-throughput sequencing was employed to analyze the microbial composition in the rhizosphere soil of *C. oleifera*. [Results] There were 676 species of bacteria belonging to 593 genera, 377 families, 201 orders, 77 classes, 26 phyla and 631 species of fungi belonging to 502 genera, 266 families, 121 orders, 50 classes, 14 phyla in the rhizosphere soil of *C. oleifera*. *Acidobacteriota* and *Proteobacteria* were the dominant bacteria and *Ascomycota* and *Basidiomycota* the dominant fungi. The rhizosphere soil microbial composition was significantly different between the native and induced varieties of *C. oleifera*. The bacterial diversity was significantly higher in the rhizosphere soil of the native variety than that of the introduced variety. At the phylum level, *Desulfobacterota*, *Rozellomycota*, and *Mortierellomycota* showed significantly different relative abundance between the two varieties. *Amorphotheca* was specifically enriched in the rhizosphere soil of the native variety. The relative abundance of carbon metabolism was significantly different between the rhizosphere soils of two varieties. Saprophytic fungi were dominant in the rhizosphere soil of *C. oleifera*, followed by pathotrophic and symbiotrophic fungi. Saprophytic fungi were significantly enriched in the rhizosphere soil of the native variety, while symbiotrophic fungi (especially arbuscular mycorrhizal fungi) had significantly lower relative abundance in the rhizosphere soil of the native variety than that of the introduced variety (6.43% vs. 21.83%). In addition, the organic matter and nutrients were key factors affecting the rhizosphere soil microbial community of *C. oleifera*. [Conclusion] The microbial community composition and structure in the rhizosphere soils of native and introduced *C. oleifera* were significantly different. *Amorphotheca* and arbuscular mycorrhizal fungi were significantly enriched in native and introduced *C. oleifera*, respectively. Nutrients may be the key factors affecting microbial communities in the rhizosphere soil of *C. oleifera*.

**Keywords:** *Camellia oleifera*; rhizosphere soil; microorganism; diversity

油茶(*Camellia oleifera*)是我国四大木本油料经济树种之一，主要分布在我国湖南、江西、广西等地，栽培历史长达千年。油茶果的种子、茶粕、果皮均有利用价值，可以榨取茶油、提取栲胶和作为生物肥料等，具有极高的经济价值<sup>[1-2]</sup>。我国优良油茶种质资源近400个，如湘林系列、赣油系列、桂无系列和岑软系列等。广东省广泛栽培和研究的油茶品种主要有普通油茶(*C. oleifera*)、小果油茶(*C. oleifera* var. *monosperma*)、高州油茶(*C. gauchowensis*)、攸县油茶(*C. yuhsienensis*)和浙江红花油茶(*C. chekiangoleosa*)<sup>[3]</sup>。其中，普通油茶以其分布最广、栽培历史最长和栽培面积最大占有明显优势，其叶卵状椭圆形，蒴果有球形、桃形、桔形和橄榄形，果红色、黄色和青色<sup>[4-5]</sup>。高州油茶是广东省的原生油茶种，主要分布在我国广东西南部和广西南部，是广东省重要的高产优树良种资源<sup>[6]</sup>。高州油茶叶较普通油茶大，蒴果球形，果青色、红褐色和黄褐色等，其种子发芽力强，苗期生长较迅速，出籽率高，含油率也较高，树形和平均花芽量较普通油茶大，果皮较普通油茶厚，不饱和脂肪酸含量与普通油茶接近，但平均结果量较普通油茶小<sup>[7]</sup>。相关部门印发的《加快油茶产业发展三年行动方案(2023—2025年)》中明确提出到2025年需要改造油茶低产林85.06万hm<sup>2</sup>，油茶老林和低效林面积仍较大([https://www.gov.cn/zhengce/zhengceku/2023-01/10/content\\_5736075.htm](https://www.gov.cn/zhengce/zhengceku/2023-01/10/content_5736075.htm))。此外，油茶生产中良种利用率低、集约化程度低、林相残败、经营分散、林地质量差等问题影响油茶产业的可持续发展<sup>[8]</sup>，加强油茶林地土壤健康管理是油茶产业发展的重点工作。

林木根际土壤密切连接植物根系与根围环境，受林木根际分泌物等的影响形成了与非根

际土壤不同的特殊微环境，在植物生长发育中有着非常重要的作用。真菌和细菌是林木根际微生物的主要组成部分，参与土壤养分循环和能量流动，林木生长与提高植物抗病能力的生防菌、调控根际养分循环的丛枝菌根真菌和修复土壤污染的溶磷微生物等根际土壤微生物密切相关<sup>[9-11]</sup>。筛选林木根际土壤中的有益微生物，进行微生物菌肥开发利用，有利于土壤培肥、增强林木抗逆性，从而提高林木品质和产量<sup>[12]</sup>。研究表明，从马尾松根际土壤中筛选的溶磷菌伯克霍尔德菌重新接种至马尾松苗，调控了根际微环境，从而促进幼苗的生长<sup>[13]</sup>。根际土壤微生物对林业可持续健康发展具有重要意义，但根际土壤微生物种类繁多，作用机制复杂，如溶磷作用、抗生作用、重寄生酶解作用和诱导抗性等，仍需加强对根际土壤微生物的深入研究<sup>[14]</sup>。目前油茶土壤微生物相关研究主要集中于其非根际土壤中，油茶根际土壤微生物相关研究较少，主要集中在贵州省、湖南省、江西省和广东省<sup>[15-18]</sup>。2023年广东省油茶种植面积高达18.8万hm<sup>2</sup>，广东省本土油茶根际土壤微生物群落特征仍不清楚，在一定程度上影响引种油茶林地土壤的管理([https://www.gd.gov.cn/gdywdt/bmdt/content/post\\_4088858.html](https://www.gd.gov.cn/gdywdt/bmdt/content/post_4088858.html))。有研究指出基因型是影响根际土壤微生物群落的驱动因素，这与品种抗性、微生物的宿主特异性有关<sup>[19-21]</sup>。植物种源地也影响根际微生物群落结构组成，这与生态环境和土壤理化性质相关<sup>[22]</sup>。本文旨在利用 Illumina MiSeq 高通量测序研究广东省本地油茶与引种油茶根际土壤微生物群落特征，并分析影响土壤微生物群落的主要土壤理化性质，为加强广东省油茶林地管理促进油茶产业高质量发展提供一定的参考数据。

# 1 材料与方法

## 1.1 样地及根际土壤采集

试验样地位于广东省广州市增城区华南农业大学宁西教学科研基地( $23^{\circ}14'48''N$ ,  $13^{\circ}38'20''E$ )。气候类型为亚热带季风气候, 地形为低丘和台地, 年平均气温  $21.6^{\circ}C$ , 年均降雨量  $1968\text{ mm}$ , 年日照时数  $1707\text{ h}$ , 土壤类型为红壤。样地为不同品种随机种植的油茶种质资源圃, 采集同一样地 11 年生的本地高州油茶和引种普通油茶根际土壤样品, 每个品种随机选择生长一致的健康油茶植株, 从距离树干约  $1\text{ m}$  处采集  $5\text{--}20\text{ cm}$  深、直径小于  $1\text{ mm}$  的根系, 轻轻摇晃除去与根部附着不紧密的土壤, 附着在根部  $1\text{ mm}$  左右的土壤为根际土壤。收集根际土壤于无菌取样袋中, 每个品种随机采集 10 株植株根际土壤, 将同一品种的 2 株油茶根际土壤混合为一个样品, 5 个重复, 共 10 个样品, 置于干冰中带回实验室。根部及土壤样品转移至装有无菌 PBS 缓冲液的无菌离心管中, 室温下  $120\text{ r/min}$  振荡  $20\text{ min}$ 。用无菌镊子将离心管中的根挑出, 剩余的悬浮液离心  $20\text{ min}$  ( $6\,000\times g$ ,  $4^{\circ}C$ ), 收集根际土壤<sup>[23]</sup>。土壤样品分成两份, 一份储存在  $-80^{\circ}C$  用于土壤微生物 DNA 提取和高通量测序, 另一份风干过  $2\text{ mm}$  筛用于土壤理化性质测定。

DNA 提取试剂盒, 天根生化科技(北京)有限公司。火焰原子吸收分光光度计, 日立公司; 分光光度计, 上海精密科学仪器有限公司; 酶标仪, 基因有限公司。

## 1.2 土壤理化性质测定

参照鲁如坤<sup>[24]</sup>的方法测定土壤理化性质, 其中, pH 值测定采用电位法, 土壤含水量(water content, WC)测定采用烘干法, 有机质(organic matter, OM)含量测定采用重铬酸钾氧化法<sup>[25]</sup>,

有效磷(available phosphorus, AP)含量测定采用钼锑抗比色法<sup>[26]</sup>, 全氮(total nitrogen, TN)含量测定采用开氏-蒸馏滴定法, 碱解氮(alkali hydrolyzed nitrogen, AN)含量测定采用碱解扩散法<sup>[27]</sup>, 速效钾(available potassium, AK)含量测定采用中性乙酸铵溶液浸提-火焰光度计法<sup>[28]</sup>。

## 1.3 高通量测序

采用土壤微生物 DNA 提取试剂盒提取油茶根际土壤中微生物的总 DNA, 通过琼脂糖凝胶电泳和酶标仪检测 DNA 纯度和浓度。分别以细菌 16S rRNA 基因 V3-V4 区域引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 及真菌 ITS 区域引物 ITS1-F (5'-CTTGGTTCATTAGAG GAAGTAA-3') 和 ITS2R (5'-GCTGCGTTCTTCAT CGATGC-3') 进行 16S rRNA 基因和 ITS rDNA 片段的扩增, 制备扩增子文库, 由北京百迈科生物技术有限公司进行 Illumina NovaSeq 6000 测序, 相关原始数据已上传至 NCBI 数据库, 真菌和细菌数据登录号分别为 PRJNA910656 和 PRJNA910505。

## 1.4 数据分析

油茶根际土壤理化性质利用 SPSS 19.0 进行样本  $t$  检验。基于百迈客云平台([www.biocloud.net](http://www.biocloud.net))进行测序数据分析。利用 Mothur 软件并基于 Student's  $t$  检验方法, 在扩增子序列变体(amplicon sequence variants, ASVs)分类水平上对真菌和细菌的  $\alpha$  多样性指数(Shannon、Simpson、ACE 和 Chao1 指数)进行组间差异检验。使用 Python 对真菌和细菌进行主成分分析(principal component analysis, PCA)。基于 ANOSIM 方法, 使用 R 软件对  $\beta$  多样性的组间差异显著性进行检验。不同分类水平上相对丰度占比前十的物种分布气泡图使用 Python 绘制。利用 R 软件和 Metastats 方法对组间的物种

相对丰度数据进行 *t* 检验，并根据 *P* 值筛选出显著差异的微生物种群。使用 PICRUSt 软件预测样本中细菌的功能基因组成，分析样品间细菌群落的功能类别在 KEGG 代谢途径上的丰度和差异，采用 FUNGuild 分析方法预测真菌营养类型。使用 R 软件分析微生物群落与土壤养分因子的相关性，同时利用 Python 和 Pearson 算法计算相关系数和 *P* 值。基于 Spearman 算法选择平均含量大于 0.1% 的 ASVs，获得 ASVs 之间的相关性关系，其中 Pearson 相关系数  $|r|<0.6$  和  $P>0.05$  的相关性关系被剔除，采用 Gephi v0.10.1 进行共生网络可视化分析，并计算网络拓扑特征。所有图表使用 R 软件、Excel 2009 和 GraphPad Prism 9 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 油茶根际土壤的主要理化性质特征

广东省油茶根际土壤均为酸性土壤，本地高州油茶根际土壤的 pH 值(4.56)显著高于普通油茶(4.36)(表 1)。与普通油茶相比，本地高州油茶根际土壤中养分相关有机质、全氮、碱解氮、有效磷和速效钾含量分别为( $25.68\pm0.52$ ) g/kg、( $1.07\pm0.06$ ) g/kg、( $110.88\pm5.04$ ) mg/kg、( $20.83\pm0.99$ ) mg/kg、( $43.8\pm1.75$ ) mg/kg，均显著

表 1 油茶根际土壤主要理化性质特征

Table 1 Main physical and chemical properties in the rhizosphere soil of *Camellia oleifera*

| 理化性质<br>Physical and chemical<br>properties | 高州油茶<br><i>C. gauchowensis</i> | 普通油茶<br><i>C. oleifera</i> |
|---|--------------------------------|----------------------------|
| pH  | $4.56\pm0.02^*$                | $4.36\pm0.02$              |
| 有机质 OM (g/kg)                               | $25.68\pm0.52^*$               | $17.30\pm0.10$             |
| 全氮 TN (g/kg)                                | $1.07\pm0.06^*$                | $0.80\pm0.03$              |
| 碱解氮 AN (mg/kg)                              | $110.88\pm5.04^*$              | $84.67\pm3.63$             |
| 有效磷 AP (mg/kg)                              | $20.83\pm0.99^*$               | $4.68\pm0.34$              |
| 速效钾 AK (mg/kg)                              | $43.8\pm1.75^*$                | $30.61\pm1.36$             |
| 含水量 WC (%)                                  | $34.29\pm0.35^*$               | $31.49\pm0.32$             |

\*:  $P<0.05$ 。

高于对应普通油茶根际土壤中的含量。本地高州油茶根际土壤的含水量也高于普通油茶土壤中。

### 2.2 油茶根际土壤微生物群落特征

#### 2.2.1 油茶根际土壤微生物测序数据总览

十个油茶根际土壤样品测序分别获得 79 677 和 78 439 条细菌和真菌序列，占原始序列的 99% 以上，各样品稀释曲线趋向平坦，数据量可以反映样本中绝大多数的细菌和真菌多样性信息(图 1A、1B)。油茶根际土壤共获得的细菌和真菌 ASVs 数目分别为 7 479 和 3 362 个，其中细菌包含 26 门 77 纲 201 目 377 科 593 属 676 种，真菌包含 14 门 50 纲 121 目 266 科 502 属 631 种。两种油茶中共有的细菌和真菌 ASVs 分别为 1 008 和 288 个，本地高州油茶和引种普通油茶特异性细菌 ASVs 分别占其总 ASVs 的 46.46% 和 40.06%，特异性真菌 ASVs 分别占其总 ASVs 的 41.05% 和 50.39% (图 1C、1D)。

#### 2.2.2 油茶根际土壤微生物群落多样性

广东省本地高州油茶根际土壤中的细菌  $\alpha$  多样性指数(ACE 指数、Chao1 指数、Shannon 指数和 Simpson 指数)显著高于引种普通油茶 ( $P<0.05$ )，说明本地高州油茶根际土壤中的细菌丰富度和均匀度都显著高于引种普通油茶中。与引种普通油茶相比，本地高州油茶土壤根际的真菌 ACE 指数、Chao1 指数和 Shannon 指数较低(图 2)，Simpson 指数较高，但真菌  $\alpha$  多样性指数差异不显著。

油茶根际土壤细菌和真菌群落主成分分析中，前 2 个主成分的总解释度分别为 59.16% 和 72.09% (图 3)，2 个油茶品种间根际土壤微生物群落组成区分明显。同时 ANOSIM 分析表明 2 个油茶品种间根际土壤差异显著大于同一品种内的差异( $P<0.05$ )，说明本地高州油茶和引种普通油茶根际土壤微生物群落组成结构差异显著。

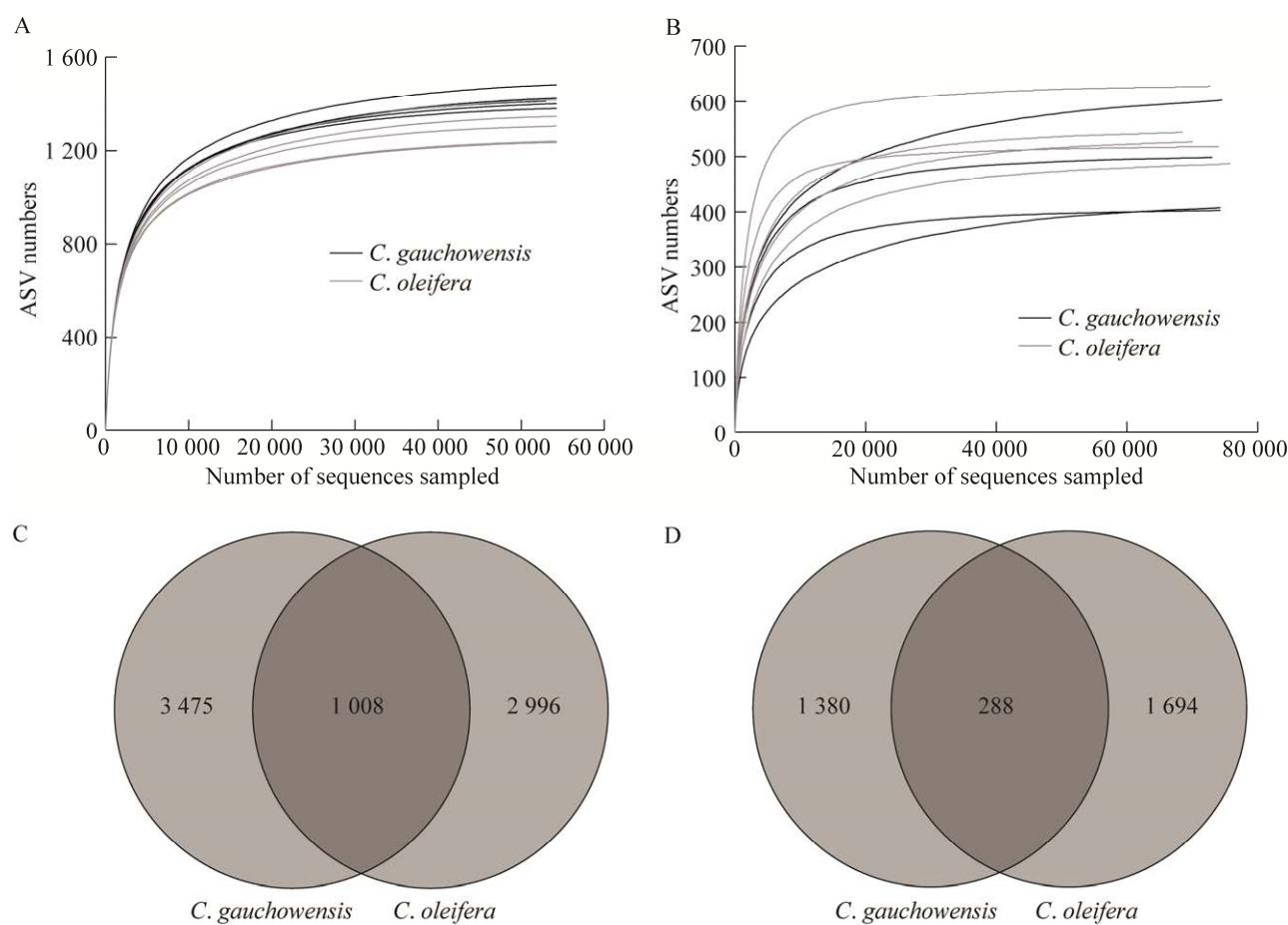


图 1 油茶根际土壤微生物的稀释曲线和 ASVs 韦恩图 A: 细菌稀释曲线. B: 真菌稀释曲线. C: 细菌韦恩图. D: 真菌韦恩图

Figure 1 Rarefaction curves and ASVs Venn diagrams of microorganisms in the rhizosphere soil of *Camellia oleifera*. A: Rarefaction curve of bacteria. B: Rarefaction curve of fungi. C: Venn diagram of bacteria. D: Venn diagram of fungi.

### 2.2.3 油茶根际土壤微生物群落组成

油茶根际土壤中优势细菌主要为酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和变形菌门(*Proteobacteria*), 二者的相对丰度之和占总细菌的 70%以上, 酸杆菌门在本地高州油茶根际土壤中的相对丰度(38.14%)显著低于引种普通油茶中(41.85%) (图 4A)。放线菌门(*Actinobacteriota*)、黏菌门(*Myxococcota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和脱硫菌门(*Desulfobacterota*)在 2 个油茶品种根际土壤中差异显著, 且脱硫菌门在引种普通油茶中的相对丰度极低(0.33%)。

在目水平上, 油茶根际土壤中优势细菌主要包括酸杆菌目(*Acidobacteriales*)和根瘤菌目(*Rhizobiales*), 占总细菌的 37%以上, 本地高州油茶根际土壤中 *Solibacterales* 和维氏细菌目(*Vicinamibacteriales*)相对丰度显著低于引种普通油茶根际土壤中, 而酸杆菌目、*Elsterales* 和纤线杆菌目(*Ktedonobacteriales*)的相对丰度略高于引种普通油茶根际土壤中 (图 4B)。在属水平上, 在本地高州油茶根际土壤中 *Candidatus Solibacter*、Uncultured *Acidobacteria* bacterium、未分类的黄色杆菌科

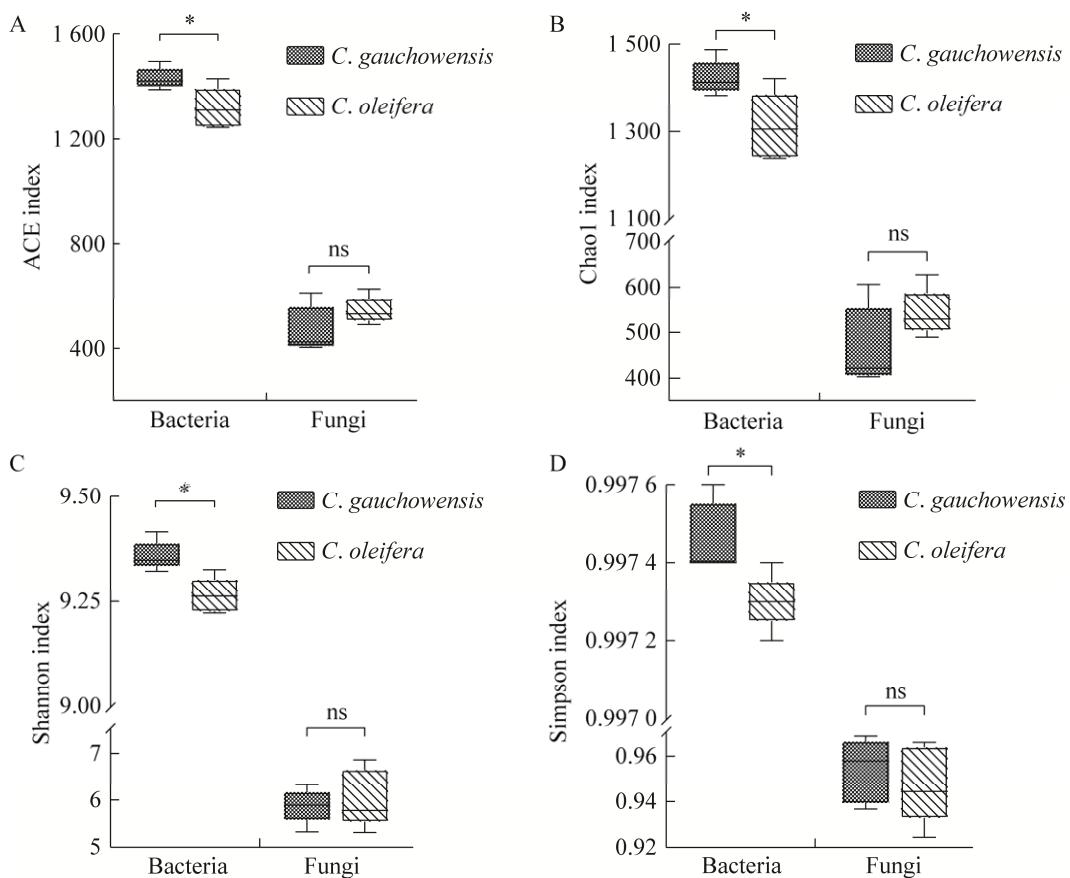


图 2 油茶根际土壤微生物群落的 *a* 多样性指数 A: ACE 指数. B: Chao1 指数. C: Shannon 指数. D: Simpson 指数. \*:  $P < 0.05$ . ns: 差异不显著

Figure 2 The alpha diversity indices of microbial communities in the rhizosphere soil of *Camellia oleifera*. A: ACE index. B: Chao1 index. C: Shannon index. D: Simpson index. \*:  $P < 0.05$ . ns: No significance.

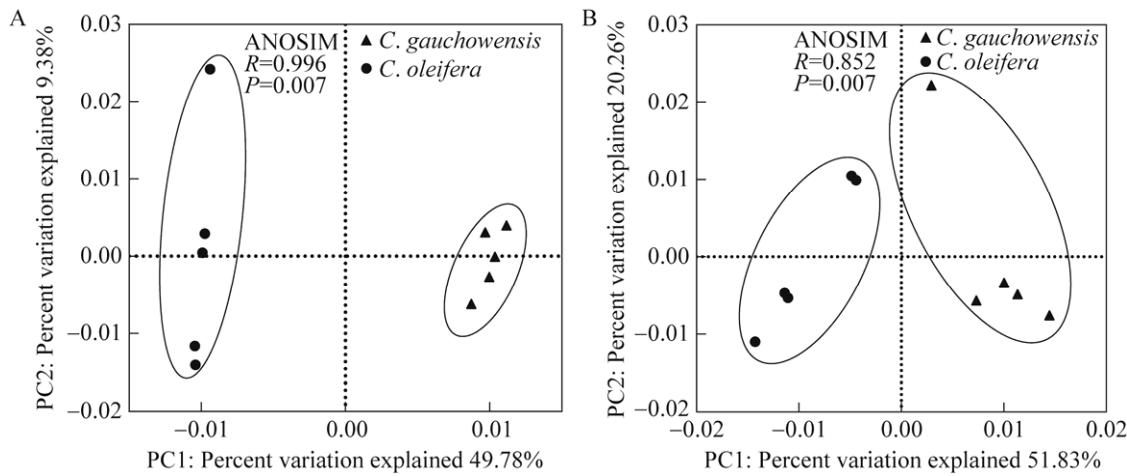


图 3 油茶根际土壤细菌(A)和真菌(B)群落主成分分析

Figure 3 Principal component analysis of bacteria (A) and fungi (B) in the rhizosphere soil of *Camellia oleifera*.

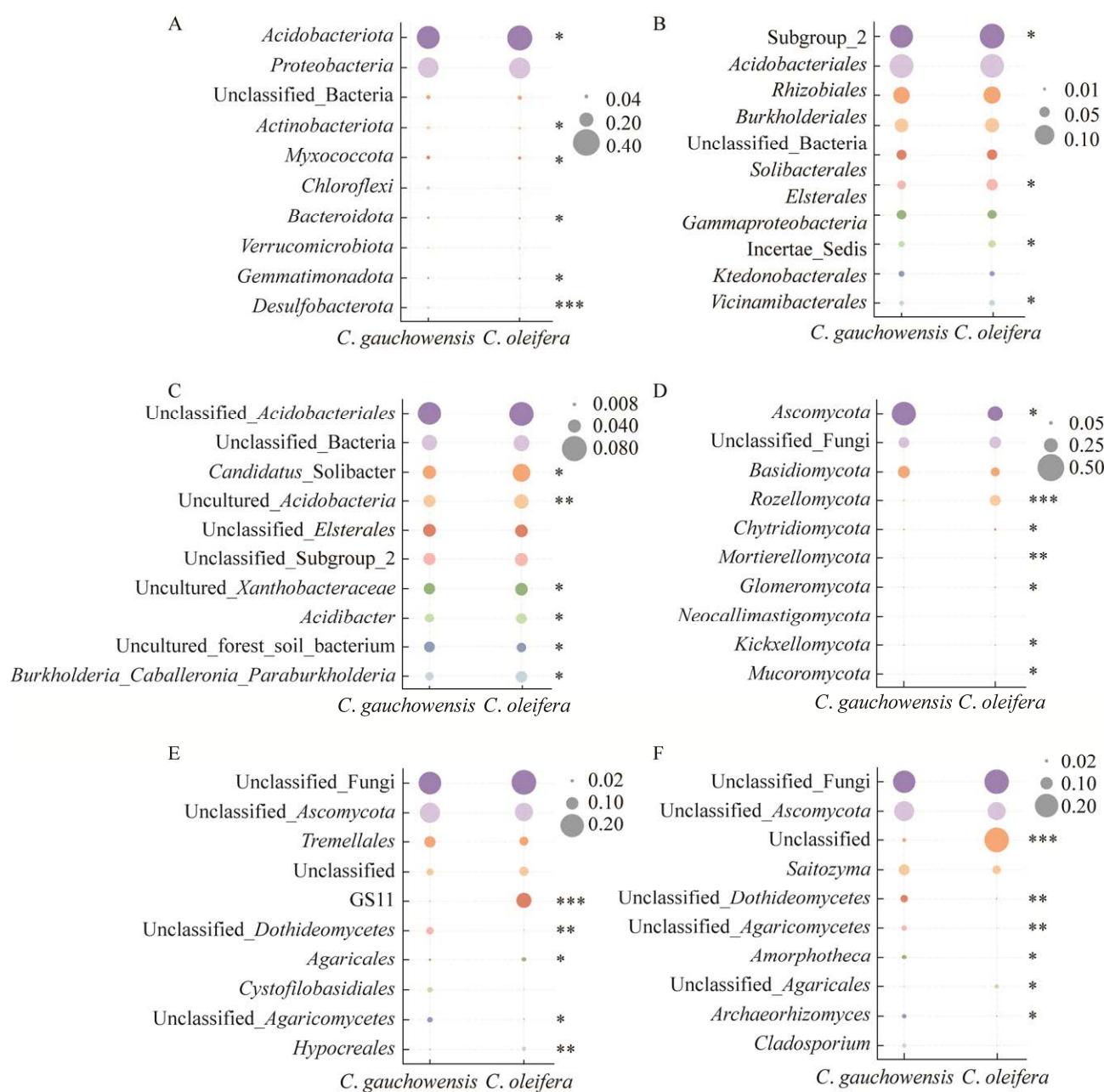


图 4 油茶根际土壤细菌(A–C)和真菌(D–F)在门、目、属分类学水平上的分布

Figure 4 Distribution of bacteria (A–C) and fungi (D–F) in the rhizosphere soil of *Camellia oleifera* at taxonomic level of phylum, order and genus. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ .

(Uncultured *Xanthobacteraceae*)、酸杆菌属 (*Acidobacter*) 和 *Burkholderia Caballeronia Paraburkholderia* 的相对丰度(4.66%、4.22%、3.87%、3.16%和2.75%)显著低于引种普通油茶中(6.31%、5.10%、4.34%、3.79和4.02%)，而

Uncultured forest soil bacterium在本地高州油茶根际土壤中的相对丰度显著高于引种普通油茶中(图 4C)。

两种油茶根际土壤优势真菌主要为子囊菌门(*Ascomycota*)和担子菌门(*Basidiomycota*)，在

本地高州油茶根际土壤中的总相对丰度(75%)高于引种普通油茶中(48%) (图 4D)。罗兹菌门(*Rozellomycota*)、壶菌门(*Chytridiomycota*)、被孢霉门(*Mortierellomycota*)、球囊菌门(*Glomeromycota*)、梳霉亚门(*Kickxellomycota*)和毛霉门(*Mucoromycota*)在本地高州油茶根际土壤中的相对丰度(2.09%、0.76%、0.56%、0.10%、0.04%和0.000 2%)显著低于引种普通油茶中(21.64%、2.61%、2.18%、0.93%、0.26%和0.02%)。在目水平上,优势真菌为银耳目(*Tremellales*)和GS11,其中GS11在本地高州油茶根际土壤中的相对丰度(0.01%)显著低于引种普通油茶中(14.03%)。伞菌目(*Agaricales*)和肉座菌目(*Hypocreales*)在2个油茶品种根际土壤间差异显著(图 4E)。在属水平上,优势真菌主要包括未分类的菌属和沙砾属(*Saitozyma*),*Amorphotheca*只在本地高州油茶中出现(3.87%),古根菌属(*Archaeorhizomyces*)在本地高州油茶根际土壤中的相对丰度(3.32%)显著高于引种普通油茶中(0.19%) (图 4F)。

#### 2.2.4 油茶根际土壤微生物群落的功能

油茶根际土壤中相对丰度排名前10的细菌功能途径主要参与新陈代谢(79%)、遗传信息处理(7%)和环境信息处理(6%)。在第三级水平上,以参与代谢途径为主,其次为次生代谢产物和抗生素的生物合成途径。两个品种油茶根际土壤细菌参与的碳代谢途径差异显著( $P<0.05$ ) (图 5A)。油茶根际土壤真菌营养型主要分为病理营养型(植物病原菌、真菌寄生菌和动物病原菌)、腐生营养型(腐生菌、土壤腐生菌、凋落物腐生菌和木质腐生菌)和共生营养型(内生菌和丛枝菌根真菌) (图 5B)。其中,腐生营养型真菌所占比例最高(>50%),主要为土壤腐生菌和未定义腐生菌,土壤腐生菌在本地高州油茶根际土壤中的相对丰度(23.72%)显著高于引

种普通油茶中(3.49%)。本地高州油茶根际土壤中的共生营养型真菌相对丰度(6.43%)显著低于引种普通油茶中(21.83%),尤其是丛枝菌根菌在本地高州油茶根际土壤中的相对丰度(0.41%)显著低于引种普通油茶根际土壤中(9.53%)。病理营养型真菌以植物病原菌为主,其在本地高州油茶根际土壤中的相对丰度(21.12%)低于引种普通油茶中(24.44%),差异不显著。说明本地高州油茶根际土壤环境可能更利于植株生长。

#### 2.3 油茶根际土壤微生物与土壤性质的相关性

油茶根际土壤细菌群落受根际土壤养分含量的影响比真菌群落大( $r^2>0.97$ ,  $P<0.1$ )。油茶根际土壤有机质( $r^2=0.99$ )、全氮( $r^2=0.98$ )和碱解氮( $r^2=0.97$ )含量显著影响油茶根际土壤细菌群落组成( $P<0.05$ ),是主要影响因子,而有机质和氮含量对真菌群落影响不显著(表 2)。RDA1 和 RDA2 对油茶根际土壤细菌和真菌群落的总解释度分别为 53.73% 和 61.87% (图 6)。油茶根际土壤养分含量与微生物群落之间主要呈现负相关性,其中,油茶根际土壤有机质、全氮、碱解氮、有效磷和速效钾与 *Acidibacter*、*B. Caballeronia*、*Paraburkholderia*、*C. Solibacter*、*Bryobacter* 细菌、Unclassified Bacteria、未分类的 Subgroup 2 细菌、未分类的黄色杆菌科细菌以及未分类的子囊菌门真菌、未分类的担子菌门真菌、未分类的罗兹菌门真菌和 Unclassified Fungi 等呈负相关关系,而与未分类的 *Elsterales* 细菌、*Bradyrhizobium* 细菌、枝孢菌属(*Cladosporium*)真菌、未分类的伞菌纲真菌和未分类的座囊菌纲真菌等则呈正相关关系。

#### 2.4 油茶根际土壤微生物共生网络

与引种普通油茶真菌群落相比,本地高州油茶真菌群落具有更高的平均度、平均聚类系数和更低的平均路径长度,表明本地高州油茶

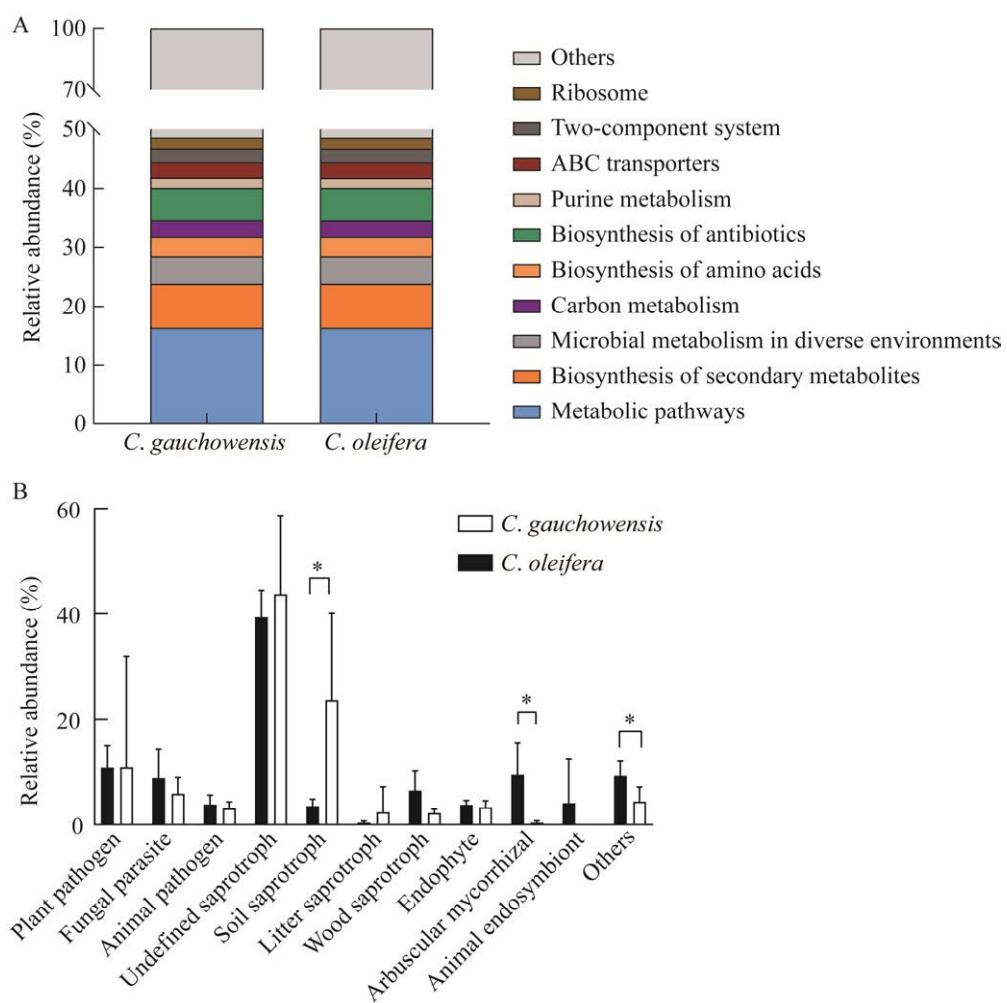


图 5 油茶根际土壤微生物群落的功能组成及相对丰度 A: 油茶根际土壤细菌群落在第三级水平上相对丰度排名前 10 的功能途径. B: 真菌功能营养类群的相对丰度

Figure 5 Functional composition and relative abundance of rhizosphere soil microbial communities in *Camellia oleifera*. A: The relative abundance of the top ten functional pathways of bacterial communities at the third level. B: Fungal functional trophic groups in the rhizosphere soil of *C. oleifera*. \*:  $P < 0.05$ .

表 2 前 10 优势微生物类群与油茶根际土壤因子的 Envfit 函数检验

Table 2 Envfit permutation function test of top ten dominant microorganisms groups and rhizosphere soil factors of *Camellia oleifera*

| 土壤因子 Soil factor | 细菌 Bacteria |       |       |         | 真菌 Fungi |      |       |         |
|------------------|-------------|-------|-------|---------|----------|------|-------|---------|
|                  | RDA1        | RDA2  | $r^2$ | P value | RDA1     | RDA2 | $r^2$ | P value |
| 有机质 OM           | 0.99        | -0.11 | 0.99  | 0.01    | 0.74     | 0.67 | 0.40  | 0.48    |
| 全氮 TN            | 0.96        | -0.29 | 0.98  | 0.01    | 0.81     | 0.58 | 0.31  | 0.66    |
| 碱解氮 AN           | 0.97        | -0.24 | 0.97  | 0.02    | 0.84     | 0.55 | 0.32  | 0.65    |
| 有效磷 AP           | 1.00        | -0.02 | 0.98  | 0.09    | 0.79     | 0.61 | 0.47  | 0.25    |
| 速效钾 AK           | 0.98        | -0.18 | 0.97  | 0.06    | 0.89     | 0.46 | 0.39  | 0.47    |

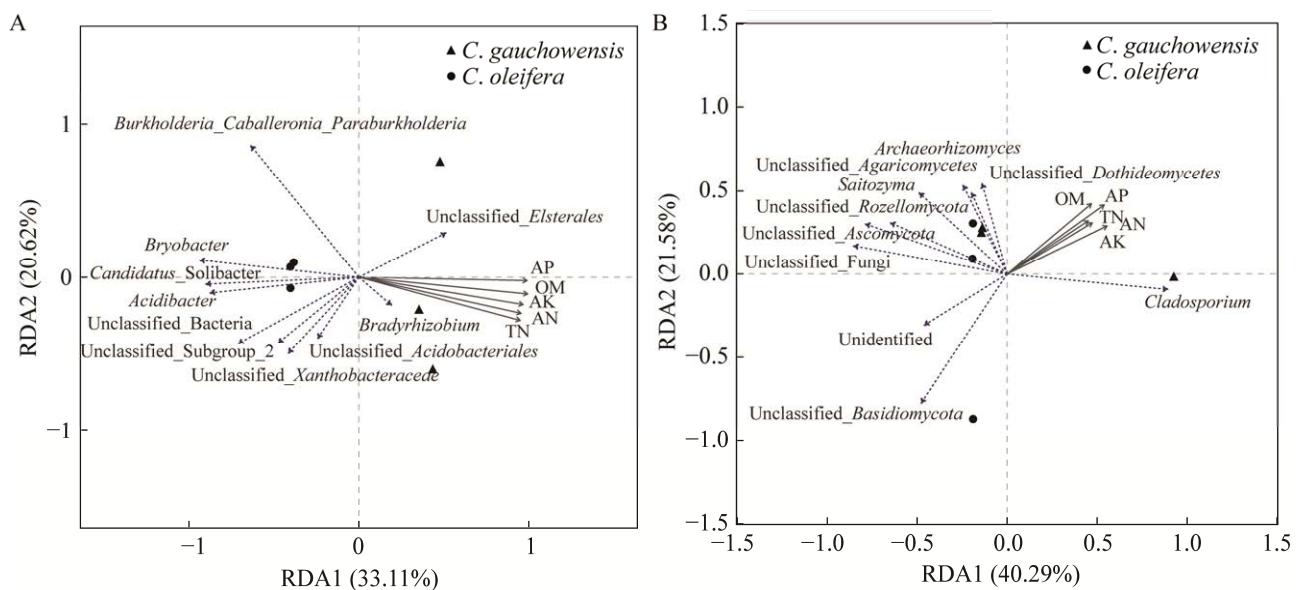


图 6 油茶根际土壤养分与优势微生物群落的 RDA 分析 A: 细菌群落. B: 真菌群落

Figure 6 RDA analysis of rhizosphere soil nutrients and dominant microorganisms communities of *Camellia oleifera*. A: Bacterial community. B: Fungal community.

真菌群落具有更高的连通性和更紧密的网络连接(图 7)。本地高州油茶细菌群落则相反, 共生网络的连通性和紧密性低于引种普通油茶细菌群落。4 个共生网络均达到一定的模块化程度 (*Modularity*>0.44), 高模块化表示子网络具有内部连接密度高而之间稀疏的特点。在高州油茶根际土壤细菌群落和普通油茶根际土壤真菌群落共生网络中获得了关键连接节点, 分别为维氏菌目细菌和未分类的 *Sordariomycete* 真菌 ( $Z_i < 2.5$  且  $P_i > 0.62$ )。共生网络中的优势细菌菌群包括变形菌门和酸杆菌门, 约占本地高州油茶真菌和引用普通油茶共生网络节点总数的 44% 和 43%; 优势真菌菌群包括子囊菌门和担子菌门, 约占本地高州油茶真菌和引用普通油茶共生网络节点总数的 90% 和 72%。

### 3 讨论与结论

广东省本地高州油茶种植地区属亚热带地区, 阳光充足, 热量丰富, 雨量充沛, 具有比

其他油茶品种更发达的根系。本研究显示高州油茶根际土壤中养分含量显著高于引种普通油茶, 尤其是有效磷含量可能与华南地区土壤普遍缺磷有关, 长期驯化使得本地油茶根际土壤对磷养分的富集能力较强(表 1)。本研究中油茶根际土壤优势真菌为子囊菌门和担子菌门, 这与贵州省、湖南省油茶根际土壤中的结果类似<sup>[15-16]</sup>。其中, 子囊菌主要分解土壤中腐烂的动植物残体, 释放有机物供植物吸收利用, 担子菌能与植物形成菌根, 有助于植物的营养循环, 促进植物生长, 在油茶根际土壤养分循环中起着重要作用<sup>[15,18]</sup>。本研究中, 油茶根际土壤优势细菌为酸杆菌门和变形菌门, 与以往研究一致<sup>[16,29]</sup>; 而油茶土壤优势细菌中还包含绿弯菌门, 且其在根际与非根际土壤混合样品中具有最大的相对丰度<sup>[18]</sup>。绿弯菌门的代表性营养方式是光合作用, 根际土壤的光照强度可能不如非根际土壤, 绿弯菌门的相对丰度从而降低。营养充足的环境中绿弯菌门更丰富, 无机营养和群落中

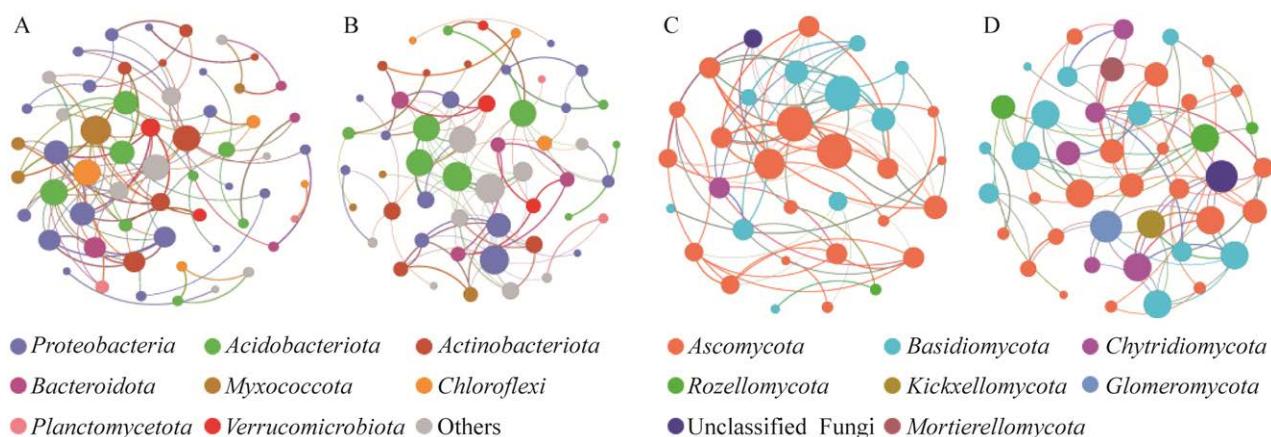


图 7 油茶根际土壤微生物共生网络 A 和 B: 高州油茶和普通油茶根际土壤细菌共生网络. C 和 D: 高州油茶和普通油茶根际土壤真菌共生网络. 图中球体节点代表 ASV; 球体大小与连接数成正比, 节点的所有的关联边的数量越多, 球体越大; 球体颜色代表 ASV 所属不同的门水平; 线条代表两节点间相关; 线条粗细代表相关性强弱

Figure 7 Co-occurring networks in rhizosphere soil microorganism of *Camellia oleifera*. A, B: Bacterial co-occurring networks in the rhizosphere soil of *C. gauchowensis* and *C. oleifera*. C, D: Fungal co-occurring networks in the rhizosphere soil of *C. gauchowensis* and *C. oleifera*. Sphere nodes in the figure represent ASVs; The size of sphere is proportion of connection numbers, the larger number of all associated edges of node, the larger sphere; The sphere color represents ASVs at the phylum level; The line represents the correlation between two nodes; The line thickness indicates the correlation strength.

微生物的相互作用都对绿弯菌门的生长有重要影响<sup>[30-31]</sup>。本研究中的油茶林为未抚育油茶林, 根际土壤优势细菌类群为酸杆菌门, 而有抚育的油茶林根际土壤中为绿弯菌门<sup>[16]</sup>, 这可能与油茶的生长习性有关。无抚育管理的油茶林分因为长期无人为扰动, 可能导致植物的耐酸性增强, 酸杆菌门相对丰度也较高<sup>[29]</sup>。研究表明, 根际分泌物是影响根际微生物的关键因素, 作为某些有益菌的化学引诱剂, 根际分泌物不同导致招募的微生物群落不同<sup>[10]</sup>。本研究中本地高州油茶与引种普通油茶根际土壤间微生物群落  $\beta$  多样性差异显著, 这可能与不同品种植物根际分泌物有关<sup>[17]</sup>。另外, 本地高州油茶根际土壤中 *Amorphotheca* 真菌特异性富集, 相关研究显示 *Amorphotheca resinae* 具有降解一些多环芳烃等环境污染物的潜力, 且污染水平较高时显著富集, 说明本地高州油茶可能比引种油

茶更能适应在污染环境中种植, *Amorphotheca* 真菌可能作为指示土壤污染的一种微生物<sup>[32-33]</sup>。脱硫菌门是氮和硫循环的关键菌, 与氧条件密切相关, 本研究中脱硫菌门细菌在本地油茶中的相对丰度显著高于引种油茶, 可能反映了两种油茶的根际氧含量存在差异, 但还有待进一步研究<sup>[34]</sup>。本研究中古根菌属相对丰度在两种油茶中差异显著, 且在引种油茶中相对丰度极低, 根系中的碳分配和相关菌根真菌都有可能影响土壤中古根菌纲(*Archaeorhizomycetes*)真菌的相对丰度<sup>[35]</sup>。总而言之, 与引种油茶相比, 本研究中的 *Amorphotheca*、脱硫菌门细菌和古根菌纲真菌等有益微生物在本地油茶根际土壤中显著富集, 在一定程度上表明其根际土壤微生物环境可能更有利于林木生长。

腐生营养型真菌能将有机质进一步分解为植物可吸收的矿物质营养, 本地高州油茶根际

土壤的养分含量较引种普通油茶高可能与腐生营养型真菌的相对丰度较高有关。共生营养型真菌如外生菌根真菌和丛枝菌根真菌能提高宿主抗逆性<sup>[36]</sup>，普通油茶的分布范围更广可能与共生营养型真菌的相对丰度较高有关。本研究中本地高州油茶根际土壤的细菌多样性显著高于引种普通油茶，碳代谢途径在本地高州油茶中的相对丰度也显著高于引种普通油茶中(图 5)，说明增加土壤细菌多样性可能有利于增强碳代谢促进林木生长<sup>[37]</sup>。*C. solibacter* 是分解有机质、利用碳源的细菌属，酸杆菌能够促进植物营养物质的富集和生长<sup>[38-39]</sup>。*C. solibacter* 和酸杆菌属细菌是油茶较特异性的根际土壤微生物<sup>[16]</sup>，估计可以作为开发油茶菌根化育苗的候选菌肥微生物资源。本研究油茶根际土壤中 *C. solibacter* 和酸杆菌属与有效磷含量呈负相关关系，*Elsterales* 与有效磷含量呈正相关关系，表明土壤中有效磷含量影响微生物的富集和细菌功能变化，在油茶生产管理中需要重视磷肥的配施。油茶根际土壤伞菌纲和座囊菌纲真菌与有机质、全氮、碱解氮、有效磷和速效钾含量呈正相关关系，Zhang 等<sup>[40]</sup>的研究表明伞菌纲和座囊菌纲对次生林和落叶松人工林土壤有机质和凋落物的分解有重要的贡献，通过提高土壤养分含量可能有助于提高伞菌纲和座囊菌纲真菌的相对丰度，从而促进土壤有机质和凋落物的分解。相较于全氮和碱解氮含量，油茶根际土壤有效磷、有机质和速效钾含量对真菌群落的影响更大，这与罗鑫等<sup>[15]</sup>在油茶根际土壤真菌的研究结果类似。油茶根际土壤中  $\text{NH}_4^+$  是影响 AM 真菌群落结构的关键因子，也是 AM 真菌利用的首要氮源，氮素主要影响微生物群落中的 AM 真菌<sup>[41]</sup>。本研究共生网络关键节点维氏细菌目细菌和未分类的 *Sordariomycetes* 真菌可能在维持微生物群落稳定性中起重要作用。

用。本地高州油茶真菌群落和引种普通油茶细菌群落具有较高的连通性和更紧密的网络连接，筛选共生网络中相关性较强的微生物类群将有助于进一步展开根系互补微生物研究，分离、鉴定、回接和繁殖促生作用较强的微生物，对促进油茶生长提供一定的微生物资源。

综上所述，本地高州油茶根际土壤可以较好地富集和利用养分，具有较高的细菌多样性。两种油茶遗传性状及其根系分泌物差异可能是影响根际对土壤养分的富集和利用效率差异的关键因素，从而影响根际土壤微生物群落组成。两种油茶的脱硫菌门细菌和罗兹菌门、被孢霉门真菌的相对丰度差异显著，本地高州油茶根际土壤中特异性富集 *Amorphotheca* 真菌。细菌参与的碳代谢过程在两种油茶间差异显著，真菌以腐生营养型为主，其次为病理营养型和共生营养型。本地高州油茶根际土壤中显著富集土壤腐生菌，而共生营养型真菌(6.43%)显著低于引种普通油茶中(21.83%)。此外，一些有利于分解有机质、利用碳源的 *C. solibacter* 细菌、有利于植物生长的酸杆菌属细菌、引起细菌结构和功能变化的 *Elsterales* 细菌、有利于土壤有机质分解的伞菌纲和座囊菌纲真菌等受根际土壤养分的影响，说明土壤养分含量可能是微生物群落差异的关键因子。本地高州油茶根际土壤真菌群落之间连通性更高、共生网络连接更紧密，有利于油茶根际土壤环境的改善。结合本地油茶发芽力强、生长迅速和生长指标相对优良的特征，广东省本土油茶发展重要的良种资源较多，仍需进行其他品种和无系性调查，助力本土油茶林地经营管理。

## 致谢

感谢广州市生态园林科技协同创新中心为本研究提供的支持和帮助！

## REFERENCES

- [1] 杨嵘, 邱赛红, 杨蓉, 田海林, 唐婷, 廖端芳, 李娟, 李顺祥. 油茶籽的食用和药用价值研究进展[J]. 世界科学技术-中医药现代化, 2019, 21(12): 2770-2774.  
YANG R, QIU SH, YANG R, TIAN HL, TANG T, LIAO DF, LI J, LI SX. Research progress of edible and medicinal value of *Camellia oleifera* seeds[J]. World Science and Technology-Modernization of Traditional Chinese Medicine, 2019, 21(12): 2770-2774 (in Chinese).
- [2] 苏玉贞. 新时代乡村振兴战略下广东油茶产业发展现状与路径[J]. 中南林业调查规划, 2022, 41(1): 51-54, 65.  
SU YZ. Development status and path of *Camellia oleifera* industry in Guangdong under rural revitalization strategy in new era[J]. Central South Forest Inventory and Planning, 2022, 41(1): 51-54, 65 (in Chinese).
- [3] 孔文娟, 刘学录, 姚小华, 王开良, 任华东, 曹永庆. 4个油茶物种的光合特性研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2013, 35(1): 16-22.  
KONG WJ, LIU XL, YAO XH, WANG KL, REN HD, CAO YQ. Research on photosynthetic characteristics of four oil-tea (*Camellia*) species[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2013, 35(1): 16-22 (in Chinese).
- [4] 秦声远, 戎俊, 张文驹, 陈家宽. 油茶栽培历史与长江流域油茶遗传资源[J]. 生物多样性, 2018, 26(4): 384-395.  
QIN SY, RONG J, ZHANG WJ, CHEN JK. Cultivation history of *Camellia oleifera* and genetic resources in the Yangtze River Basin[J]. Biodiversity Science, 2018, 26(4): 384-395 (in Chinese).
- [5] 谢培庚, 谢志华. 湖南普通油茶生长特性及丰产栽培[J]. 湖南农业科学, 2017(5): 28-31.  
XIE PG, XIE ZH. The growth characteristic of normal tea-oil tree in Hunan and its fertility cultivation techniques[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2017(5): 28-31 (in Chinese).
- [6] 黎新宇, 陈耀辉, 李保彬, 张宋英, 陈树. 粤东丘陵山地油茶良种选育初期研究[J]. 林业勘查设计, 2019(3): 69-72.  
LI XY, CHEN YH, LI BB, ZHANG SY, CHEN S. Initial study on selection and breeding of *Camellia oleifera* varieties in hilly and mountain areas of eastern Guangdong[J]. Forest Investigation Design, 2019(3): 69-72 (in Chinese).
- [7] 卢绍强, 张盟雨, 吕宇宙, 刘伟新, 徐煲铧, 王静, 张应中. 2020年小坑林场高州油茶等种质资源林调  
查初报[J]. 林业与环境科学, 2021, 37(4): 102-107.  
LU SQ, ZHANG MY, LYU YZ, LIU WX, XU BH, WANG J, ZHANG YZ. Preliminary report on the investigation of *Camellia gauchowensis* and other germplasm resources forests in Xiaokeng Forest Farm in 2020[J]. Forestry and Environmental Science, 2021, 37(4): 102-107 (in Chinese).
- [8] 王金凤, 谭新建, 吴喜昌, 李清平, 钟秋平, 晏巢, 郭红艳, 葛晓宁. 我国油茶产业发展现状与对策建议[J]. 世界林业研究, 2020, 33(6): 80-85.  
WANG JF, TAN XJ, WU XC, LI QP, ZHONG QP, YAN C, GUO HY, GE XN. Development status and suggestions of *Camellia* industry in China[J]. World Forestry Research, 2020, 33(6): 80-85 (in Chinese).
- [9] 李庆荣, 邢东旭, 肖阳, 廖森泰, 邹宇晓, 刘凡, 黎尔纳, 周东来, 杨琼. 枯草芽孢杆菌生防菌株 SEM-9 根际定植及对根际土壤微生物多样性的影响[J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(4): 82-88.  
LI QR, XING DX, XIAO Y, LIAO ST, ZOU YX, LIU F, LI EN, ZHOU DL, YANG Q. Rhizosphere colonization of *Bacillus subtilis* biocontrol strain SEM-9 and the effect on microbial diversity in rhizosphere soil[J]. Journal of South China Agricultural University, 2022, 43(4): 82-88 (in Chinese).
- [10] 刘王锁, 李海泉, 何毅, 黄业芸, 邱开阳, 谢应忠. 根际微生物对植物与土壤交互调控的研究进展[J]. 中国土壤与肥料, 2021(5): 318-327.  
LIU WS, LI HQ, HE Y, HUANG YY, QIU KY, XIE YZ. Research progress on the interaction regulation of plant and soil by rhizosphere microbiome[J]. Soils and Fertilizers Sciences in China, 2021(5): 318-327 (in Chinese).
- [11] 张华香, 徐晓婷, 郑云婷, 肖春桥. 溶磷微生物在钝化和植物修复重金属污染土壤中的作用[J]. 生物技术通报, 2023, 39(3): 52-58.  
ZHANG HX, XU XT, ZHENG YT, XIAO CQ. Roles of phosphate-solubilizing microorganisms in the passivation and phytoremediation of heavy metal contaminated soil[J]. Biotechnology Bulletin, 2023, 39(3): 52-58 (in Chinese).
- [12] 彭方仁, 朱凯凯, 谭鹏鹏. 我国经济林研究主要进展及有待突破的关键技术[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(6): 127-134.  
PENG FR, ZHU KK, TAN PP. A review of non-wood forest research in China and the potential development of key technologies[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2022, 46(6): 127-134 (in Chinese).

- [13] 徐红云, 吕俊, 于存. 根际溶磷伯克霍尔德菌 *Paraburkholderia* spp. 对马尾松苗的促生作用[J]. 生物技术通报, 2023, 39(6): 274-285.
- XU HY, LÜ J, YU C. Growth promoting of *Pinus massoniana* seedlings regulated by rhizosphere phosphate-solubilizing *Paraburkholderia* spp.[J]. Biotechnology Bulletin, 2023, 39(6): 274-285 (in Chinese).
- [14] 袁仁文, 刘琳, 张蕊, 范淑英. 植物根际分泌物与土壤微生物互作关系的机制研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(2): 26-35.
- YUAN RW, LIU L, ZHANG R, FAN SY. The interaction mechanism between plant rhizosphere secretion and soil microbe: a review[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(2): 26-35 (in Chinese).
- [15] 罗鑫, 吴跃开, 张念念, 许杰, 杨再华. 油茶根际土壤真菌群落组成及多样性分析[J]. 中国农业科技导报, 2023, 25(2): 199-210.
- LUO X, WU YK, ZHANG NN, XU J, YANG ZH. Composition and diversity of fungal community in rhizosphere soil of *Camellia oleifera*[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2023, 25(2): 199-210 (in Chinese).
- [16] 唐炜, 陈隆升, 陈永忠, 彭映赫, 刘彩霞. 湖南油茶根际微生物的群落结构特征[J]. 经济林研究, 2021, 39(4): 51-59.
- TANG W, CHEN LS, CHEN YZ, PENG YH, LIU CX. Analysis of microbial community structure in rhizosphere of *Camellia oleifera*[J]. Non-wood Forest Research, 2021, 39(4): 51-59 (in Chinese).
- [17] 林宇岚, 李正昀, 吴斐, 裴蕴, 张扬, 张林平, 杨滢, 谭明曦. 不同品种油茶根际丛枝菌根真菌群落结构特征[J]. 林业科学, 2020, 33(5): 163-169.
- LIN YL, LI ZY, WU F, PEI Y, ZHANG Y, ZHANG LP, YANG Y, TAN MX. Community structure characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi among *Camellia oleifera* cultivars[J]. Forest Research, 2020, 33(5): 163-169 (in Chinese).
- [18] ZHANG P, CUI ZY, GUO MQ, XI RC. Characteristics of the soil microbial community in the forestland of *Camellia oleifera*[J]. PeerJ, 2020, 8: e9117.
- [19] ÖPIK M, METSIS M, DANIELL TJ, ZOBEL M, MOORA M. Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest[J]. New Phytologist, 2009, 184(2): 424-437.
- [20] 王戈, 杨焕文, 赵正雄, 李佛琳, 易建华. 不同抗性烤烟品种根际微生物数量及多样性差异研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(2): 451-458.
- WANG G, YANG HW, ZHAO ZX, LI FL, YI JH. Microbe quantity and functional diversity in rhizospheres of different cultivars of flue-cured tobacco[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2012, 18(2): 451-458 (in Chinese).
- [21] MARTÍNEZ-GARCÍA LB, RICHARDSON SJ, TYLIANAKIS JM, PELTZER DA, DICKIE IA. Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development[J]. New Phytologist, 2015, 205(4): 1565-1576.
- [22] 张二豪, 赵润东, 禄亚洲, 尹秀, 蔡皓, 兰小中. 不同种源地喜马拉雅紫茉莉根际土壤理化性质及细菌群落结构组成分析[J]. 山东农业科学, 2022, 54(4): 82-89.
- ZHANG EH, ZHAO RD, LU YZ, YIN X, CAI H, LAN XZ. Soil physiochemical properties and microbial community structure of *Mirabilis himalaica* rhizosphere from different provenances[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2022, 54(4): 82-89 (in Chinese).
- [23] 何兴华, 杨预展, 袁志林. 野外树木根系取样及根际土收集操作规程[J]. Bio-101, 2021: e2003655.
- HE XH, YANG YZ, YUAN ZL. Protocol for sampling of root and rhizosphere soils from trees in natural fields[J]. Bio-101, 2021: e2003655 (in Chinese).
- [24] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 1-638.
- LU RK. Analytical Methods for Soil and Agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000: 1-638 (in Chinese).
- [25] 双龙, 妮萨娜, 杜江, 滕朝阳, 石成纲. 重铬酸钾氧化-外加热法测定化探土壤样品中有机碳含量[J]. 安徽化工, 2016, 42(4): 110-112.
- SHUANG L, NI SN, DU J, TENG ZY, SHI CG. Determination of organic carbon in geochemical soil sample by potassium dichromate oxidation-heating method[J]. Anhui Chemical Industry, 2016, 42(4): 110-112 (in Chinese).
- [26] 陆允甫, 吕晓男. 中国测土施肥工作的进展和展望[J]. 土壤学报, 1995, 32(3): 241-252.
- LU YF, LÜ XN. Progress and prospect in fertilizer recommendation based on soil testing in China[J]. Acta Pedologica Sinica, 1995, 32(3): 241-252 (in Chinese).
- [27] LIU M, KLEMENS E, ZHANG B, HOLZHAUER SI, LI ZP, ZHANG TL, RAUCH S. Effect of intensive inorganic fertilizer application on microbial properties

- in a paddy soil of subtropical China[J]. Agricultural Sciences in China, 2011, 10(11): 1758-1764.
- [28] LIU RH, PAN YF, BAO H, LIANG SC, JIANG Y, TU HR, NONG JL, HUANG WQ. Variations in soil physico-chemical properties along slope position gradient in secondary vegetation of the hilly region, Guilin, Southwest China[J]. Sustainability, 2020, 12(4): 1303.
- [29] 郭丽丽, 张晨洁, 王菲, 沈佳佳, 张凯月, 何丽霞, 郭琪, 侯小改. 牡丹野生种根际土壤细菌群落特征分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2023, 47(3): 45-55.
- GUO LL, ZHANG CJ, WANG F, SHEN JJ, ZHANG KY, HE LX, GUO Q, HOU XG. Analysis of bacterial community characteristics in the rhizosphere soil of wild tree peony[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2023, 47(3): 45-55 (in Chinese).
- [30] 鲜文东, 张潇橦, 李文均. 绿弯菌的研究现状及展望[J]. 微生物学报, 2020, 60(9): 1801-1820.
- XIAN WD, ZHANG XT, LI WJ. Research status and prospect on bacterial phylum Chloroflexi[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2020, 60(9): 1801-1820 (in Chinese).
- [31] 赵立君, 刘云根, 王妍, 赵蓉, 任伟, 徐鸣洲. 典型高原湖滨带底泥细菌群落结构及多样性特征[J]. 微生物学通报, 2020, 47(2): 401-410.
- ZHAO LJ, LIU YG, WANG Y, ZHAO R, REN W, XU MZ. Bacterial community structure and diversity of sediments in a typical plateau lakeshore[J]. Microbiology China, 2020, 47(2): 401-410 (in Chinese).
- [32] SEIFERT KA, HUGHES SJ, BOULAY H, LOUIS-SEIZE, G. Taxonomy, nomenclature and phylogeny of three cladosporium-like hyphomycetes, *Sorocybe resinae*, *Seifertia azaleae* and the *Hormoconis* anamorph of *Amorphotheca resinae*[J]. Studies in Mycology, 2007, 58(1): 235-245.
- [33] MELEKHINA EN, BELYKH ES, MARKAROVA MY, TASKAEVA AA, RASOVA EE, BATURINA OA, KABILOV MR, VELEGZHANINOV IO. Soil microbiota and microarthropod communities in oil contaminated sites in the European Subarctic[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 19620.
- [34] TRAN PQ, BACHAND SC, MCINTYRE PB, KRAEMER BM, VADEBONCOEUR Y, KIMIREI IA, TAMATAMAH R, MCMAHON KD, ANANTHARAMAN K. Depth-discrete metagenomics reveals the roles of microbes in biogeochemical cycling in the tropical freshwater Lake Tanganyika[J]. The ISME Journal, 2021, 15(7): 1971-1986.
- [35] ROSLING A, TIMLING I, TAYLOR DL. Archaeorhizomycetes: patterns of distribution and abundance in soil[M]//Soil Biology. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2013: 333-349.
- [36] 江瑶, 莫晓勇, 邓海燕, 刘丽婷. 巨桉人工林外生菌根真菌群落组成及多样性[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(6): 153-159.
- JIANG Y, MO XY, DENG HY, LIU LT. Composition and diversity of ectomycorrhizal fungal community associated with *Eucalyptus grandis* plantation[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(6): 153-159 (in Chinese).
- [37] 张秀娟, 安丽芸, 刘勇, 刘菊, 李君剑. 基于梯度稀释法分析细菌多样性对土壤碳代谢的影响[J]. 生态学报, 2020, 40(3): 768-777.
- ZHANG XJ, AN LY, LIU Y, LIU J, LI JJ. Effects of soil bacterial diversity on soil carbon metabolism based on gradient dilution method[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 768-777 (in Chinese).
- [38] 杜思瑶, 于森, 刘芳华, 肖雷雷, 张洪霞, 陶军, 顾卫, 顾京晏, 陈茜. 设施种植模式对土壤细菌多样性及群落结构的影响[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(11): 1615-1625.
- DU SY, YU M, LIU FH, XIAO LL, ZHANG HX, TAO J, GU W, GU JY, CHEN X. Effect of facility management regimes on soil bacterial diversity and community structure[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(11): 1615-1625 (in Chinese).
- [39] ZHANG Q, WEI PF, BANDA JF, MA LQ, MAO WA, LI HY, HAO CB, DONG HL. Succession of microbial communities in waste soils of an iron mine in Eastern China[J]. Microorganisms, 2021, 9(12): 2463.
- [40] ZHANG WW, LU ZT, YANG K, ZHU JJ. Impacts of conversion from secondary forests to larch plantations on the structure and function of microbial communities[J]. Applied Soil Ecology, 2017, 111: 73-83.
- [41] 黄雨轩, 李晓跃, 张林平, 林宇岚, 吴斐, 张扬, 胡冬南. 油茶根际 AM 真菌群落对不同季节、土层和品种的响应[J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(1): 84-95.
- HUANG YX, LI XY, ZHANG LP, LIN YL, WU F, ZHANG Y, HU DN. Responses of AM fungi diversity in *Camellia oleifera* rhizosphere to season, soil depth and cultivar types[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023, 43(1): 84-95 (in Chinese).