植物保护学报 Journal of Plant Protection，2019，46(5)：954-963 DOI：10.13802/j.cnki.zwbhxb.2019.2018165

中国茶树炭疽菌属病害研究进展及展望

王玉春[1] 刘守安[2] 卢秦华[1] 熊 飞[1] 杨亚军[1*] 王新超[1*]

（1. 中国农业科学院茶叶研究所/国家茶树改良中心，农业农村部茶树生物学与资源利用重点实验室，杭州 310008；2. 吉林大学植物科学学院，分子植物病理学实验室，长春 130062）

摘要：茶树是一种重要的经济作物，广泛种植于热带和亚热带地区。随着茶产品经济价值的提高，茶叶生产安全备受关注。炭疽菌是引起茶树病害的病原菌之一，严重影响茶叶产量和茶产品品质，威胁我国茶产业的良性发展。利用抗病品种是防治茶树病害最为经济、有效的措施。目前，茶树炭疽菌种名使用混乱，茶树与炭疽菌的互作研究也较为薄弱，而简单依靠药剂防治病害也对茶叶质量安全造成一定的影响。本文梳理并明确了危害茶树的炭疽菌种类；总结了现有的茶树和炭疽菌互作的研究成果，提出识别免疫（effector triggered immunity，ETI）模式是茶树防御炭疽菌的主要机制；对茶树病理学存在的问题进行了归纳并提出解决办法，并展望了深入开展茶树抗病机理研究的思路，以期为制定茶园绿色防控技术及选育茶树抗病良种提供科学参考。

关键词：茶树；炭疽病；云纹叶枯病；炭疽菌；抗性机制

Research progress and prospects of *Colletotrichum* species causing tea plant diseases in China

Wang Yuchun[1] Liu Shou'an[2] Lu Qinhua[1] Xiong Fei[1] Yang Yajun[1*] Wang Xinchao[1*]

（1. Tea Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Center for Tea Improvement, Key Laboratory of Tea Biology and Resources Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hangzhou 310008, Zhejiang Province, China; 2. Laboratory of Molecular Plant Pathology, College of Plant Science, Jilin University, Changchun 130062, Jilin Province, China）

Abstract: Tea plant is an important commercial crop widely distributed throughout tropical and subtropical areas. With the increase in the economic value of tea products, the safety of tea production has received much more attentions. *Colletotrichum* species is one of the pathogens causing tea plant diseases, which seriously affects tea yield and tea product quality and threatens the healthy development of tea industry in China. Utilization of resistant varieties is regarded as an economic and effective approach to manage tea plant diseases. At present, the identification of *Colletotrichum* species from tea plants is still confusing, and the interaction mechanisms between tea plant and *Colletotrichum* remain unclear. Moreover, the risk of tea quality and safety caused by sole reliance on chemical control continuously increases. In this review, the *Colletotrichum* species which could damage tea plant were defined and confirmed; the research progresses in the interactions between tea plants and *Colletotrichum* was summarized, the effector triggered immunity (ETI) immune system which was the main approach for tea plant defense against *Colletotrichum* was pointed out; the existing problems in tea plant pathology and gave an outlook for further research on the resistance mechanism of tea plant were proposed. It's hoped to provide scientific references

基金项目：中国博士后科学基金（2017M620970，2018T110163），浙江省博士后科研择优资助项目（zj2017153）

* 通信作者（Authors for correspondence），E-mail：yjyang@mail.tricaas.com，wangxinchao@caas.cn

收稿日期：2018-09-12

for the development of green control technology and the resistance breeding of tea plant in the future.

Key words: tea plant; anthracnose; *Colletotrichum*; resistance mechanism

茶树 *Camellia sinensis*（L.）O. Kuntze是一种喜阴喜湿常绿木本植物，广泛种植于我国南部地区。茶叶中富含多种对人体有益物质，因丰富的口感和营养受到人们青睐。目前，我国共有20个省（市、自治区）种植茶树，据联合国粮农组织（Food and Agriculture Organization，FAO）统计，2017年我国茶树种植面积为222.43万 hm^2，茶叶产量达247.34万t，位居世界第一（http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC）。炭疽病和云纹叶枯病是茶树重要的叶部病害，叶片受害常表现为水渍状病斑，发病后期造成叶片枯死脱落，影响茶树正常生长发育，降低茶叶品质；当病害集中暴发时，甚至出现茶树整株死亡，严重威胁着茶树生长、茶叶产量和茶苗繁育（Guo et al.，2014）。近年来，我国主要产茶区均有茶树病害暴发的报道（李应祥等，2015；董照锋等，2018；张永乐，2018）。目前，茶树病害研究缺乏系统性，防控技术也多采用简单、传统的药剂喷施进行防治（陈晶等，2012；张亮等，2012），而对于炭疽菌和茶树的互作机理并没有系统性研究。本文通过梳理茶树病原菌种名的正确命名，并系统归纳整理已报道的茶树抗病相关研究结果，以期为科研生产工作者全面了解茶树叶枯类病害提供参考。

1 我国茶树炭疽病和云纹叶枯病的描述

炭疽病和云纹叶枯病是我国茶树上最常见的病害，分布范围广泛，危害程度严重。但这2种病害的病状相似，给田间防治工作带来一定的困难。因此，为提高防治效果，首先需要准确区分这2种病害及其病原菌。

1.1 炭疽病与云纹叶枯病的病状

陈宗懋（2000）研究结果表明，云纹叶枯病病状表现为：发病时病叶上的病斑为圆形或不规则形，初为黄褐色，水渍状，后呈褐色，其上有波状轮纹，最后由中央向外变灰白色，上生灰褐色、扁平圆形小粒点，沿轮纹排列；炭疽病表现为：发病时成叶和老叶边缘或叶尖产生病斑，初为暗绿色水渍状，后呈黄褐色，最后变为灰白色的不规则形大型斑块，其上散生黑色细小粒点，病健部分明显。2种病害除发病起始点和病斑上的黑色粒点（即分生孢子盘）分布方式不同外，其它病状基本一致。

1.2 茶树炭疽病和云纹叶枯病病原菌鉴定

1.2.1 茶树炭疽菌属 *Colletotrichum* 真菌的鉴定

据茶叶大辞典记载，我国茶树云纹叶枯病病原菌有性态为围小丛壳菌 *Glomerella cingulata*，无性态为 *C. camelliae*（陈宗懋，2000）。最早关于茶树云纹叶枯病病原菌的报道可追溯至1899年，Massee从斯里兰卡茶树叶片中分离获得病原菌，鉴定后命名为茶树炭疽菌 *C. camelliae*，不过在1957年，Von Arx发现当时分离的病原菌实际上是胶孢炭疽菌 *C. gloeosporioides*（Weir et al.，2012；Liu et al.，2015）。之后Dickens & Cook（1989）发现怒江山茶树 *Camellia saluenensis* 炭疽病的致病菌为围小丛壳菌山茶专化型 *G. cingulata* f. sp. *camelliae*。随后Weir et al.（2012）重新鉴定后将围小丛壳菌山茶专化型归于胶孢炭疽菌复合种，但由于缺乏围小丛壳菌山茶专化型的正模标本信息，并没有解决该种和茶树炭疽菌的种级关系（Liu et al.，2015）。

2015年，中国科学院微生物研究所蔡磊课题组收集了我国7省和国外7个产茶国的部分山茶属植物叶片（大部分为茶树炭疽病病叶），对分离获得的菌株利用多基因系统发育学手段进行鉴定，并结合茶树炭疽菌正模标本信息，确定围小丛壳菌山茶专化型是茶树炭疽菌的同种异名，归属于胶孢炭疽菌复合种，从而正式确立了茶树炭疽菌的种级分类关系，并提出茶树炭疽菌是我国茶树炭疽病的优势致病菌（Liu et al.，2015）。

1.2.2 茶树座盘孢属 *Discula* 真菌的鉴定

对于我国长期报道的茶树炭疽病病原菌长盘孢属 *G. theae-sinensis*，最早分离自日本茶树病叶（陈宗懋，2000）。Yamamoto曾将 *G. theae-sinensis* 订正至炭疽菌属（Weir et al.，2012）。但随后Moriwaki & Sato（2009）通过比较 *G. theae-sinensis* 和炭疽菌属真菌分生孢子形态后，发现该菌孢子大小明显小于已知炭疽菌，并且其孢子在培养基上不产生附着胞，同时结合真菌DNA特异性序列片段（28S rDNA D1-D2）构建系统发育树，将 *G. theae-sinensis* 订正至座盘孢属，即种名为茶树座盘孢菌 *D. theae-sinensis*。

1.2.3 茶树炭疽病与云纹叶枯病病原菌的区别

我国茶树炭疽病和云纹叶枯病病原菌有以下几

个问题亟待澄清：第一，我国茶树炭疽病和云纹叶枯病是否是同种病害？第二，我国茶树炭疽病是由炭疽菌还是茶树座盘孢菌引起，亦或者是共同侵染？笔者于2014—2015年收集了我国15个主要产茶省（市、自治区）多个茶树主栽品种的炭疽病病叶（图1-A、B），分离获得106株炭疽菌，通过室内有伤接种试验发现，在同样处理条件下，即使用病原菌浓度为1×10^6个/mL的孢子悬浮液接种茶树易感品种龙井43离体叶片（Wang et al.，2016b），28℃保湿培养7 d，获得的茶树炭疽菌和果生炭疽菌均可造成龙井43有伤叶片发病，发病症状与田间表型完全一致（图1-C、D）（Wang et al.，2016a），而茶树座盘孢菌接种后却并未发病（图1-E）。经多基因系统发育学和形态学鉴定，发现优势致病菌为茶树炭疽菌和果生炭疽菌 *C. fructicola*（Wang et al.，2016a）（图1-F、G）。在分离过程中，仅小概率能够分离到茶树座盘孢菌（基于ITS序列分析及形态学鉴定）（图1-H、I）。虽然已有的研究结果还未彻底解决茶树炭疽病和云纹叶枯病及其病原菌是否相同，但可以肯定的是，炭疽菌属真菌是茶树炭疽病病原菌之一。

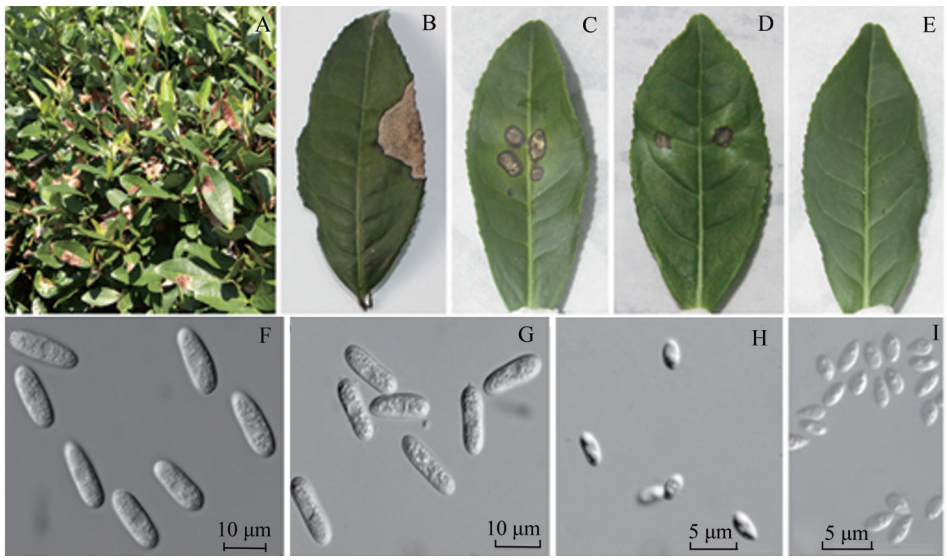

图1 炭疽菌属和座盘孢属真菌分生孢子形态特征及其致病性的对比

Fig. 1 Comparison of the conidial morphology and pathogenicity of *Colletotrichum* and *Discula*

A：茶树龙井43炭疽病田间发病图；B：炭疽菌引起的茶树炭疽病田间病状；C–E：茶树炭疽菌、果生炭疽菌和茶树座盘孢菌接种龙井43叶片后7 d的发病表型；F：分离自杭州茶区龙井43病叶的茶树炭疽菌分生孢子形态（Wang et al.，2016a）；G：分离自中国茶树病叶的果生炭疽菌分生孢子形态（Wang et al.，2016a）；H：分离自杭州茶区龙井43病叶的茶树座盘孢菌分生孢子形态；I：分离自日本茶树病叶的茶树座盘孢菌分生孢子形态（Moriwaki & Sato，2009）。A：Anthracnose on *Camellia sinensis* var. Longjing 43 in the natural field；B：anthracnose of tea plant caused by *Colletotrichum* fungi in the natural field；C–E：*C. camelliae*，*C. fructicola* and *D. theae-sinensis* induced symptoms on leaves of *C. sinensis* var. Longjing 43 after 7 days；F：the conidial morphology of *C. camelliae* isolated from in the diseased leaf of *C. sinensis* var. Longjing 43 in Hangzhou（Wang et al.，2016a）；G：the conidial morphology of *C. fructicola* isolated from the diseased leaf of *C. sinensis* in China（Wang et al.，2016a）；H：the conidial morphology of *D. theae-sinensis* isolated from the diseased leaf of *C. sinensis* var. Longjing 43 in Hangzhou；I：the conidial morphology of *D. theae-sinensis* isolated from the diseased leaf of *C. sinensis* in Japan（Moriwaki & Sato，2009）.

1.3 中国茶树炭疽菌属真菌系统发育学研究概况

形态特征和分子生物学的应用是当前准确鉴定真菌物种关系的重要依据（Cai et al.，2009）。2009年以来，随着多基因系统发育学在炭疽菌属种级关系鉴定方面的应用，极大地推动了炭疽菌属分类学研究的发展（Cannon et al.，2012；Damm et al.，2012；Weir et al.，2012）。我国茶树炭疽菌的调查工作开展已久。如Guo et al.（2014）利用ITS序列对黄山茶树病叶进行病原菌分离鉴定，认为胶孢炭疽菌是当地云纹叶枯病的病原菌。但早期茶树炭疽菌识别多以单一的形态特征或基因组ITS序列作为鉴定标准，这可能导致炭疽菌菌种鉴定发生误判（Crouch et al.，2009），而目前最准确的鉴定标准是依据多基因系统发育结果结合形态特征。Chen et al.（2016）通过ITS和*TUB2*多基因系统发育学并结合形态学方法，从我国重庆市茶区发现茶树炭疽病

病原菌为尖孢炭疽菌 *C. acutatum*；刘威（2013）对福建省多地茶园进行炭疽病病叶收集，利用多基因系统发育学和形态学鉴定手段，发现当地茶树炭疽病病原菌包括松针炭疽菌 *C. fioriniae*、果生炭疽菌、卡斯特炭疽菌 *C. karstii* 和暹罗炭疽菌 *C. siamense*。Liu et al.（2015）在收集我国7省和国外7个产茶国的山茶属植物炭疽病病叶后，分离鉴定了包括2个新种在内的11个炭疽菌种。综合前人利用多基因系统发育学、形态学特征和致病性验证鉴定的茶树炭疽菌，笔者认为我国茶树炭疽菌现有16个种及1个未鉴定种，分别为尖孢炭疽菌、隐秘炭疽菌 *C. aenigma*、异国炭疽菌 *C. alienum*、博宁炭疽菌 *C. boninense*、茶树炭疽菌、剪炭疽菌 *C. cliviae*、内生炭疽菌 *C. endophytica*、松针炭疽菌、果生炭疽菌、胶孢炭疽菌、河南炭疽菌 *C. henanense*、江西炭疽菌 *C. jiangxiense*、喀斯特炭疽菌、暹罗炭疽菌、平头炭疽菌 *C. truncatum*、无锡炭疽菌 *C. wuxiense* 及未鉴定种 *Colletotrichum* sp.（Wang et al., 2016a）。

2 茶树对炭疽菌属真菌的抗性研究

2.1 炭疽菌对茶树的侵染过程

炭疽菌是研究真菌-植物互作的重要模式病原真菌（Dean et al.，2012）。炭疽菌通过2种侵染模式进入植物细胞，一种以希金斯炭疽菌 *C. higginsianum* 为代表，侵染钉直接穿透寄主细胞，立即从初生菌丝上产生次生菌丝，杀死寄主细胞转入死体营养阶段；另一种以禾谷炭疽菌 *C. graminicola* 为代表，侵染钉进入寄主体内，初生菌丝尽可能多地定殖于多个寄主细胞，待条件合适后，从密布的初生菌丝上形成次级菌丝，穿透细胞膜，杀死细胞转为死体营养阶段，病斑从菌落中央开始出现并逐渐向四周扩展（O'Connell et al., 2004; 2012）。随后，Gan et al.（2013）利用比较基因组和转录组学的方法分析了模式种黄瓜炭疽菌 *C. orbiculare* 侵染寄主植物时的分子机理，提出炭疽菌在初期定殖寄主细胞时分泌蛋白、次级代谢物合成基因、过氧化物酶和碳水化合物降解酶发挥主要功能，而在死体生长阶段降解酶显著上调。目前，关于炭疽菌对茶树的侵染过程仍缺乏深入了解。戴清良等（2008）分离茶树组织后发现，内生型炭疽菌主要分布在新生叶和茎组织中，随着叶片成熟度增加，炭疽菌分离率增高。高旭晖等（2008）将炭疽菌分生孢子接种茶树后，发现病菌主要侵染嫩叶和成叶，其中附着胞在嫩叶和成叶上形成率较高，老叶上几乎不能形成，并且不同叶位的叶片组织结构与病原菌侵染有一定的相关性。刘威（2013）在对福建省茶区炭疽病研究中发现，炭疽菌主要从修剪后的伤口处侵入。王玉春（2016）通过组织化学染色法发现，果生炭疽菌在接种茶树12 h后已全部萌发并产生大量附着胞，在72 h后果生炭疽菌芽管仍在叶片表面继续生长。沈大航等（2018）发现，从茶树病叶分离的胶孢炭疽菌和尖孢炭疽菌均能产生有致病力的外毒素，且以胶孢炭疽菌产生的外毒素毒性最强。Lu et al.（2018）对比了茶树炭疽菌和果生炭疽菌的培养条件和致病性，发现茶树炭疽菌对温度和pH的适应力弱于果生炭疽菌，但致病力要强于果生炭疽菌。基于以上结果，以及田间发病情况观察，笔者推测当春季气温回升，炭疽菌分生孢子在雨水浸泡飞溅的作用下，借助风、雨、昆虫等媒介传播至茶树新梢上，待条件适宜后，分生孢子在1 d内形成附着胞，通过侵染钉从幼嫩叶片背部气孔或春茶采摘后的伤口侵入并成功定殖，利用分泌的外毒素杀死茶树细胞组织。但炭疽菌在侵染茶树时所采用的侵染模式还需进一步研究探索。

2.2 茶树的抗性反应

利用植物的自身抗性抵御病原菌侵染具有重要意义。我国茶树栽培品种众多，这为筛选优良抗性品种提供了独有的种质资源。已知植物对病菌的识别机制主要包括2种，分别为对病菌表面保守的分子特征物质（pathogen-associated molecular pattern，PAMP）的识别免疫（PAMP triggered immunity，PTI）和对致病效应子（effector）的识别免疫（effector triggered immunity，ETI）。2种识别机制均可激活下游抗病基因，从而启动植物防御反应，其中植物ETI可以恢复并且增强PTI激发的转录程序和抗病反应，通常会涉及到植物细胞过敏性坏死反应（hypersensitive response，HR）（Jones & Dangl，2006；Dangl et al.，2013）。

植物细胞壁在防御病原菌侵染时发挥着极为重要的作用（Hernández-Blanco et al.，2007；Miedes et al.，2014）。罗榴彬（2015）利用共聚焦显微拉曼光谱技术，发现随着炭疽菌侵染时间的延长，茶树感病品种维管束细胞壁的纤维素和木质素含量显著减少。苯丙烷代谢通路可调控木质素、类黄酮和激素等重要抗病相关代谢物的合成，其中苯丙氨酸解氨酶

(phenylalanine ammonialyase,PAL)是控制苯丙烷途径的关键酶,也是与植物抗病密切相关的作用酶(Maeda & Dudareva,2012;Mikulic-Petkovsek et al.,2013;Miedes et al.,2014)。胡贤春(2005)研究发现,茶树抗、感病品种在接种炭疽菌后PAL活性快速升高,抗病品种的PAL活性增加幅度明显高于感病品种。虽然已经明确茶树体内存在6条*PAL*基因,其中*PALc*和*PALf*在儿茶素类化合物的合成中起重要作用(Wang et al.,2018a;Wei et al.,2018),但与木质素合成的关键*PAL*基因却仍不清楚。茶树体内可以合成多种次级代谢产物,包括茶多酚、咖啡碱和茶皂素等(Xia et al.,2017;Wei et al.,2018)。大量体外试验证明,这些代谢物具有显著的抑菌作用(Ning et al.,2005;Kim & Sano,2008;Nagpala et al.,2016)。张华艳(2009)比较了茶树次级代谢产物对包括炭疽菌在内的3种茶树病原菌的抑制效果,发现咖啡碱抑菌效果最好,儿茶素没有抑制作用,但茶树合成咖啡碱的3个关键基因在接种处理后表达差异不显著。有意思的是,Li et al.(2016)发现大气中的CO_2浓度与茶树咖啡碱合成呈负相关,外源喷施咖啡碱可以促进茶树内源性茉莉酸(jasmonic acid,JA)含量的升高,抑制炭疽菌的侵入。笔者在前期工作中发现,茶树抗病品种叶片组织的表没食子儿茶素没食子酸酯((−)-epigallocatechin gallate,(−)-EGCG)、儿茶素((+)catechin,(+)-C)和咖啡碱含量及其关键基因的表达受到炭疽菌诱导升高,咖啡碱抑菌效果明显优于茶多酚,并进一步阐明了茶树体内咖啡碱的抑菌机理为破坏炭疽菌菌丝的细胞壁和原生质膜,从而抑制病原菌的侵染,同时发现茶树咖啡碱合成关键基因*TCS1*和*SAMS*可能受多种激素和真菌效应子诱导表达(Wang et al.,2016c)。另有研究指出,多种与抗病相关的酶和糖苷类香气前体物也参与了茶树抗病防御响应。如赖建东等(2016)报道接种炭疽菌48 h后,茶树叶片中与H_2O_2密切相关的抗性物质显著增多,包括丙二醛(methane dicarboxylic aldehyde,MDA)、过氧化物酶(peroxidase,POD)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase,SOD)和过氧化氢酶(catalase,CAT)。室内抑菌试验表明,茶树体内糖苷类物质可以显著抑制炭疽菌的生长,而接种炭疽菌后,随着侵染时间延长,茶叶糖苷类香气前体物及其合成基因均受诱导上调表达,且表达多发生于染病初期(王瑾,2011;姚成程,2011)。而胡贤春(2005)发现以上几种抗性相关酶活性在抗性品种中的增幅高于感病品种外,不同抗性品种的同工酶谱也存在差异。这些研究结果表明,茶树抗病防御反应是涉及多个免疫反应的复杂调控过程,其特有的化学物质在抗病中起到了关键作用。

解析茶树抗炭疽菌的分子机制,可为茶树抗病育种提供重要科学依据。赖建东(2016)通过对炭疽菌侵染后的茶树品种毛蟹叶片构建cDNA-AFLP体系,发现146个差异表达基因主要富集在碳水化合物、脂质代谢、核酸代谢、蛋白质代谢,应激反应,生物调控与信号转导,运输、细胞壁与细胞骨架代谢通路中。徐礼羿等(2016)从茶树遗传连锁图谱中发现1个控制茶树炭疽病抗性性状的主效数量性状基因座(quantitative trait locus,QTL)。表明茶树中具有控制抗病反应的主效基因。笔者所在课题组前期利用转录组测序、基因芯片技术和组织化学染色等方法,分析不同抗性茶树品种接种炭疽菌分生孢子后的抗病反应,结果表明抗性品种中有多个抗病基因特异性诱导表达,可通过激活丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase,MAPK)、激素、次级代谢物合成等信号通路,调控下游HR反应、H_2O_2积累,从而抵御炭疽菌的侵染(Wang et al.,2016c;2018b),这也进一步证明茶树抗炭疽菌侵染主要采取ETI模式进行免疫反应。因此,识别炭疽菌致病效应子及其致病机理,基于基因对基因抗性假说,明确茶树与之特异性互作的抗病蛋白,是未来研究茶树抗病机理的突破点。

3 茶树炭疽病研究中存在的问题及思考

综上所述,虽然与茶树抗病相关的报道已有很多,但并没有形成系统的茶树抗病机理,这也为未来利用基因工程等技术选育茶树优良抗性品种造成障碍。在此背景下,未来茶树抗病研究过程中亟需解决以下几个方面的问题。

第一,提高对茶树病害的重视。由于茶树主要病害多出现在叶片成熟期,茶业工作者在主观上认为病害并没有对茶叶生产造成直接的经济损失。但实际上随着茶树逐渐成为我国南部山区精准扶贫的重要农作物之一,经济发展和人民生活品质的提高,茶叶的生产安全性和品质被提高到前所未有的高度。Li et al.(2017)研究发现,病原菌侵染过程中可以产生对植物致病的毒素等物质,不但会破坏茶汁原有的降脂功能,还可能会对小鼠肾脏造成潜在威

胁。从另一个角度考虑，茶树受炭疽菌侵染后，基于自身防御反应的需要，茶叶内的咖啡碱等形成苦涩味的次级代谢产物含量明显增加，也会间接对茶叶产品的品质产生影响。因此，为提高茶叶产品质量安全和茶叶品质，亟需提高对茶树病害研究的重视。

第二，茶树病害病原菌的正确鉴定。无论从有效防治还是基础科学研究来说，准确识别病害病原菌是开展所有工作的前提。从当前已报到的茶树病害研究可以发现，茶树炭疽菌的种名使用较为混乱，错误名称包括*Gloeosporium theae-sinensis*、*Guignardia camelliae*、*Glomerella camelliae*、*Colletotrichum theae-sinensis*等。根据订正后的名称，炭疽菌造成的叶枯病病原菌为炭疽菌属（或刺盘孢属）*Colletotrichum*；座盘孢菌造成的叶枯病病原菌无性态为座盘孢属*Discula*，有性态未发现。建议在未来描述或鉴定茶树病害病原菌时，采用以下方法进行鉴定：（1）叶片病斑观察记录；（2）单孢分离法分离病原菌并提取优势病原菌DNA；（3）以病原菌DNA为模板，利用PCR技术扩增ITS序列，结合形态特征初步鉴定病菌的属级分类单元；（4）根据病原菌所属属级分类单元成熟的分子标记基因设计引物（表1），分别扩增*ACT*、*TUB2*、*CAL*、*GAPDH*、*GS*和*CHS-1*序列并构建多基因系统发育树，并根据亲缘关系相近的炭疽菌模式种形态特征（表2）明确病原菌。以上方法中的PCR扩增过程，不可仅以ITS序列作为病原菌的鉴定标准。另外，茶树炭疽菌属病原菌多归属于胶孢炭疽菌复合种，可利用PCR技术扩增*ApMat*和*GS*基因联合构建系统发育树来快速鉴定真菌种类，但由于该复合种中部分模式种的基因序列并未提交，且该方法还不能有效区分暹罗炭疽菌和田皂角炭疽菌*C. aeschynomenes*（Sharma et al.，2014；Liu et al.，2015；Wang et al.，2016a），因此，该方法仅适用于快速鉴定茶树常见炭疽菌。

表1 鉴定炭疽菌的引物序列

Table 1 The primer sequences for identifying *Colletotrichum*

基因 Gene	引物 Primer	序列（5′–3′） Sequence（5′–3′）	参考文献 Reference
ACT	ACT-512F	ATGTGCAAGGCCGGTTTCGC	Carbone & Kohn（1999）
	ACT-783R	TACGAGTCCTTCTGGCCCAT	Carbone & Kohn（1999）
ApMat	AMF1	TCATTCTACGTATGTGCCCG	Silva et al.（2012）
	AMR1	CCA GAA ATACACCGAACTTGC	Silva et al.（2012）
CAL	CL1C	GAATTCAAGGAGGCCTTCTC	Weir et al.（2012）
	CL2C	CTTCTGCATCATGAGCTGGAC	Weir et al.（2012）
CHS-1	CHS-79F	TGGGGCAAGGATGCTTGGAAGAAG	Carbone & Kohn（1999）
	CHS-345R	TGGAAGAACCATCTGTGAGAGTTG	Carbone & Kohn（1999）
GAPDH	GDF	GCCGTCAACGACCCCTTCATTGA	Templeton et al.（1992）
	GDR	GGGTGGAGTCGTACTTGAGCATGT	Templeton et al.（1992）
GS	GSF1	ATGGCCGAGTACATCTGG	Stephenson et al.（1997）
	GSR1	GCCGGTGGAGGAACCGTCG	Stephenson et al.（1997）
ITS	ITS-1F	CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA	Gardes & Bruns（1993）
	ITS-4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	White et al.（1990）
TUB2	T1	AACATGCGTGAGATTGTAAGT	O'Donnell & Cigelnik（1997）
	Bt2b	ACCCTCAGTGTAGTGACCCTTGGC	Glass & Donaldson（1995）

第三，深度解析茶树与炭疽菌之间的互作关系。茶树与炭疽菌互作关系，无论是致病性还是抗病性，对于基础科学研究和病害生产防治都具有重要意义。目前，茶学研究受多项科学技术难题的困扰，造成部分研究工作现阶段无法开展。而炭疽菌属真菌作为世界农作物病害的主要病原菌，相关研究已取得重大突破。因此，未来在研究茶树抗病机制的同时，可多角度的从病原菌致病机理开展研究工作，这将为未来利用基因工程技术培育抗病品种奠定科学基础。

表 2 茶树炭疽病病原菌优势种形态学特征

Table 2 The morphological characteristics of the dominant pathogen causing anthracnose of tea plant

无性态/有性态 Anamorph/teleomorph	菌种形态特征 Morphological characteristics of species	茶树炭疽菌 *Colletotrichum* sp.（Liu et al.，2015；Wang et al.，2016a）	果生炭疽菌 *Glomerella* sp.（Prihastuti et al.，2009）	茶树座盘孢菌 *Discula* sp.（Moriwaki & Sato，2009）
无性态 Anamorph	无性繁殖体 Conidiomata	未发现 Not found	分生孢子盘 Acervular	分生孢子盘 Acervular
	刚毛 Seta	深棕色，壁光滑，1~2隔，长56.3 μm，基部膨胀或圆柱体，直径2.0~5.4 μm，顶部较尖。Dark brown, smooth-walled, 1−2 septate, 56.3 μm long, base inflated or cylindrical, 2.0−5.4 μm in diameter, more or less acute tip.	棕色，壁光滑，1隔，64 μm，基部膨胀，直径4 μm，顶部较尖。Brown, smooth-walled, 1-septate, 64 μm long, base inflated, 4 μm in diameter, tip more or less acute.	−
	产孢细胞 Conidiogenous cells	大小为16.0~42.0 μm×1.5~4.5 μm，透明，圆柱形，。16.0−42.0 μm×1.5−4.5 μm, hyaline, cylindrical,	透明，有隔膜，分枝，7.5~18.5 μm，顶部直径1.0~3.0 μm。Hyaline, cylindrical or ampulliform, 7.5−18.5 μm, apex 1.0−3.0 μm in diameter.	透明，安瓿型到类保龄球瓶型，直或微弯，大量聚集，大小为7.5~12.1 μm×1.5~2.8 μm。Hyaline, ampoule to ten-pin-shaped, straight or slightly curved, crowded, 7.5−12.1 μm×1.5−2.8 μm.
	分生孢子 Conidia	透明，壁光滑，有水滴状斑点，圆柱形，端部钝圆，有时中部或向基部溢缩，大小为9.0~25.0 μm×3.5~7.5 μm。Hyaline, smooth-walled, guttulate, cylindrical with obtuse ends, sometimes narrowed at the centre or towards the base, 9.0−25.0 μm×3.5−7.5 μm.	透明，无隔膜，壁光滑，椭圆形，两端钝圆，大小为11.5~17.5 μm×3.0~5.5 μm。Hyaline, aseptate, smoothwalled, cylindrical, both ends rounded, 11.5−17.5 μm × 3.0−5.5 μm.	透明，梭形或倒卵形，基部或两端锥形，大小为4.6~6.3 μm×1.9~3.1 μm，大部分两端有滴状斑点。Hyaline, fusiform to obovoid, tapered at base or both ends, 4.6−6.3 μm×1.9−3.1 μm, and mostly with bipolar guttulae.
	附着胞 Appressoria	不规则形，棒状，圆锯齿状，有锯齿状，棕至深棕色，独生，分枝，大小为6.5~13.5 μm× 5.0~10.5 μm。Irregularly shaped, clavate, crenate, lobed, brown to dark brown, solitary, branched, 6.5−13.5 μm×5.0−10.5 μm.	棕或暗棕色，卵形、棒状和轻微不规则形，大小为4.3~9.7 μm×3.7~7.3 μm。Brown to dark brown, ovoid, clavate and slightly irregular to irregular in shape and often becoming complex with age, 4.3−9.7 μm×3.7−7.3 μm.	仅产生于玻璃纸界面，顶生，亮灰色，椭圆或球形，长2.6~3.4 μm。Only produced from conidia on cellophane film, acrogenous, light gray, ellipsoid to globose, 2.6−3.4 μm.
有性态 Teleomorph	子囊果 Ascomata	未发现 Not found	亮棕和棕色，球形或亚球形，有毛，大小312.0~385.0 μm×354.0~490.0 μm。Light brown to brown, globose to su-bglobose, with hairs, semi-immersed or completely imme-rsed in PDA, 312.0−385.0 μm×354.0−490.0 μm.	未发现 Not found

续表2 Continued

无性态/有性态 Anamorph/teleomorph	菌种形态特征 Morphological characteristics of species	茶树炭疽菌 *Colletotrichum* sp.（Liu et al.，2015；Wang et al.，2016a）	果生炭疽菌 *Glomerella* sp.（Prihastuti et al.，2009）	茶树座盘孢菌 *Discula* sp.（Moriwaki & Sato，2009）
有性态 Teleomorph	子囊 Asci		单层壁，薄壁，6~8 子囊孢子，棒状，棒状或船型，大小为30.0~55.0 μm×6.5~8.5 μm。Unitunicate, thin-walled, 6−8 spores, clavate or cymbiform, 30.0−55.0 μm×6.5−8.5 μm.	未发现 Not found
	子囊孢子 Ascospores		单胞，透明，中央有大型水滴状，微弯曲到弯曲，端部钝圆到轻微圆形，大小为9.0~14.0 μm×3.0~4.0 μm。One-celled, hyaline, large guttulate at the centre and surrounded by small guttules, slightly curved to curved with obtuse to slightly rounded ends, 9.0−14.0 μm×3.0−4.0 μm.	未发现 Not found

参 考 文 献（References）

Cai L, Hyde KD, Taylor PWJ, Weir BS, Waller JM, Abang MM, Zhang JZ, Yang YL, Phoulivong S, Liu ZY, et al. 2009. A polyphasic approach for studying *Colletotrichum*. Fungal Diversity, 39(1): 183−204

Cannon PF, Damm U, Johnston PR, Weir BS. 2012. *Colletotrichum*-current status and future directions. Studies in Mycology, 73(1): 181−213

Carbone I, Kohn LM. 1999. A method for designing primer sets for speciation studies in filamentous ascomycetes. Mycologia, 91(3): 553−556

Chen J, Wei CX, Tang JY. 2012. Indoor inhibition test of three biopesticides to four kinds of tea disease. Journal of Yunnan Agricultural University, 27(3): 453−456 (in Chinese) [陈晶, 魏朝霞, 唐嘉义. 2012. 3种生物农药对4种茶树病害的室内抑菌试验. 云南农业大学学报, 27(3): 453−456]

Chen YJ, Tong HR, Wei X, Yuan LY. 2016. First report of brown blight disease on *Camellia sinensis* caused by *Colletotrichum acutatum* in China. Plant Disease, 100(1): 227

Chen ZM. 2000. Chinese tea dictionary. Beijing: China Light Industry Press, pp. 155−156 (in Chinese) [陈宗懋. 2000. 中国茶叶大词典. 北京: 中国轻工业出版社, pp. 155−156]

Crouch JA, Clarke BB, Hillman BI. 2009. What is the value of ITS sequence data in *Colletotrichum* systematics and species diagnosis? A case study using the falcate-spored graminicolous *Colletotrichum* group. Mycologia, 101(5): 648−656

Dai QL, Xu YP, Lin QQ, Wang GH, Yang MH. 2008. Distribution and characteristics of *Colletotrichum* sp. as an endophyte in tea plants (*Camellia sinensis*). Scientia Silvae Sinicae, 44(5): 84−89 (in Chinese) [戴清良, 徐焰平, 林清强, 王国红, 杨民和. 2008. 内生炭疽菌在茶树体内的分布及其内生特性. 林业科学, 44(5): 84−89]

Damm U, Cannon PF, Woudenberg JHC, Crous PW. 2012. The *Colletotrichum acutatum* species complex. Studies in Mycology, 73(1): 37−113

Dangl JL, Horvath DM, Staskawicz BJ. 2013. Pivoting the plant immune system from dissection to deployment. Science, 341(6147): 746−751

Dean R, van Kan JAL, Pretorius ZA, Hammond-Kosack KE, di Pietro A, Spanu PD, Rudd JJ, Dickman M, Kahmann R, Ellis J, et al. 2012. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. Molecular Plant Pathology, 13(4): 414−430

Dickens JSW, Cook RTA. 1989. *Glomerella cingulata* on *Camellia*. Plant Pathology, 38(1): 75−85

Dong ZF, Li J, Zhao Y. 2018. Survey of the occurency and distribution of major disease and insect pest species of tea plants in Shangluo. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 38(12): 33−37 (in Chinese) [董照锋, 李俊, 赵宇. 2018. 商洛茶树病虫种类调查及主要病虫害发生分布. 山西农业大学学报(自然科学版), 38(12): 33−37]

Gan P, Ikeda K, Irieda H, Narusaka M, O'Connell RJ, Narusaka Y, Takano Y, Kubo Y, Shirasu K. 2013. Comparative genomic and transcriptomic analyses reveal the hemibiotrophic stage shift of *Colletotrichum* fungi. New Phytologist, 197(4): 1236−1249

Gao XH, Zheng GY, Liang LY, Yang LL, Yang YQ. 2008. Studies on the relationship between the infection of *Colletotrichum camelliae* and different leaf positions. Plant Protection, 34(2): 76−79 (in Chinese) [高旭晖, 郑高云, 梁丽云, 杨丽丽, 杨云秋. 2008. 茶云纹叶枯病病原菌侵入与叶位关系研究. 植物保护, 34(2): 76−79]

Gardes M, Bruns TD. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. Molecular Ecology, 2(2): 113−118

Glass NL, Donaldson GC. 1995. Development of primer sets designed for use with the PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes. Applied and Environmental Mcrobiology, 61 (1): 1323−1330

Guo M, Pan YM, Dai YL, Gao ZM. 2014. First report of brown blight disease caused by *Colletotrichum gloeosporioides* on *Camellia sinensis* in Anhui Province, China. Plant Disease, 98(2): 284

Hernández-Blanco C, Feng DX, Hu J, Sánchez-Vallet A, Deslandes L, Llorente F, Berrocal-Lobo M, Keller H, Barlet X, Sánchez-Rodríguez C, et al. 2007. Impairment of cellulose synthases required for *Arabidopsis* secondary cell wall formation enhances disease resistance. Plant Cell, 19(3): 890−903

Hu XC. 2005. Studies on the resistance and resistant mechanism of tea varieties to *Guignardia camelliae.* Master Thesis. Hefei: Anhui Agricultural University (in Chinese) [胡贤春. 2005. 茶树品种对云纹叶枯病的抗性鉴定及其机理的初步研究. 硕士学位论文. 合肥: 安徽农业大学]

Jones JDG, Dangl JL. 2006. The plant immune system. Nature, 444 (7117): 323−329

Kim YS, Sano H. 2008. Pathogen resistance of transgenic tobacco plants producing caffeine. Phytochemistry, 69(4): 882−888

Lai JD. 2016. Gene expression analysis of tea leaves in response to *Colletotrichum kahawae* infection revealed by cDNA-AFLP. Master Thesis. Fuzhou: Fujian Agriculture & Forestry University (in Chinese) [赖建东. 2016. 炭疽菌侵染后茶树cDNA-AFLP体系构建和基因差异表达研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学]

Lai JD, Wei RF, Lian LL, Liu W, Ye NX, Yang JF, Chen D, Yang GY. 2016. Changes in physiological properties of tea leaf infected by *Colletotrichum kahawae*. Journal of Fujian Agriculture & Forestry University (Natural Science Edition), 45(2): 162−168 (in Chinese) [赖建东, 魏日凤, 连玲丽, 刘伟, 叶乃兴, 杨江帆, 陈丹, 杨国一. 2016. 炭疽病病原菌侵染对茶树叶片生理特性的影响. 福建农林大学学报(自然科学版), 45(2): 162−168]

Li J, Sun K, Ma QP, Chen J, Wang L, Yang DJ, Chen X, Li XH. 2017. *Colletotrichum gloeosporioides*-contaminated tea infusion blocks lipids reduction and induces kidney damage in mice. Frontiers in Microbiology, 8: 2089

Li X, Ahammed GJ, Li ZX, Tang MJ, Yan P, Han WY. 2016. Decreased biosynthesis of jasmonic acid via lipoxygenase pathway compromised caffeine-induced resistance to *Colletotrichum gloeosporioides* under elevated CO_2 in tea seedlings. Phytopathology, 106(11): 1270−1277

Li YX, Chen YH, Yang Q, Wang WZ, Chen Z, Zheng S, Tan XF, Wang Y. 2015. Identification of pathogenic fungus causing tea brown blight. Guizhou Agricultural Sciences, 43(1): 65−67 (in Chinese) [李应祥, 陈跃华, 杨青, 王为镇, 陈卓, 郑松, 谈孝凤, 王勇. 2015. 茶云纹叶枯病病原鉴定. 贵州农业科学, 43(1): 65−67]

Liu F, Weir BS, Damm U, Crous PW, Wang Y, Liu B, Wang M, Zhang M, Cai L. 2015. Unravelling *Colletotrichum* species associated with *Camellia*: employing ApMat and GS loci to resolve species in the *C. gloeosporioides* complex. Persoonia, 35(1): 63−86

Liu W. 2013. Anthracnose pathogens identification and the genetic diversity of tea plant. Master Thesis. Fuzhou: Fujian Agriculture & Forestry University (in Chinese) [刘威. 2013. 茶树炭疽病的病原鉴定及其遗传多样性分析. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学]

Lu QH, Wang YC, Li NN, Ni DJ, Yang YJ, Wang XC. 2018. Differences in the characteristics and pathogenicity of *Colletotrichum camelliae* and *C. fructicola* isolated from tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze). Frontiers in Microbiology, 9: 3060

Luo LB. 2015. Study of the variation of tea cell wall infected with tea brown blight based on confocal Raman spectroscopy. Master Thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [罗榴彬. 2015. 基于共焦显微拉曼光谱对云纹叶枯病侵染下茶叶细胞壁的变化研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]

Maeda H, Dudareva N. 2012. The shikimate pathway and aromatic amino acid biosynthesis in plants. Annual Review of Plant Biology, 63(1): 73−105

Miedes E, Vanholme R, Boerjan W, Molina A. 2014. The role of the secondary cell wall in plant resistance to pathogens. Frontiers in Plant Science, 5: 358

Mikulic-Petkovsek M, Schmitzer V, Jakopic J, Cunja V, Veberic R, Munda A, Stampar F. 2013. Phenolic compounds as defence response of pepper fruits to *Colletotrichum coccodes.* Physiological and Molecular Plant Pathology, 84: 138−145

Moriwaki J, Sato T. 2009. A new combination for the causal agent of tea anthracnose: *Discula theae-sinensis* (I. Miyake) Moriwaki & Toy. Sato, comb. nov. Journal of General Plant Pathology, 75(5): 359−361

Nagpala EG, Guidarelli M, Gasperotti M, Masuero D, Bertolini P, Vrhovsek U, Baraldi E. 2016. Polyphenols variation in fruits of the susceptible strawberry cv. Alba during ripening and upon fungal pathogen interaction and possible involvement in the unripe fruit tolerance. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 64(9): 1869−1878

Ning Y, Ling JQ, Wu CD. 2015. Synergistic effects of tea catechin epigallocatechin gallate and antimycotics against oral Candida species. Archives of Oral Biology, 60(10): 1565−1570

O'Connell R, Herbert C, Sreenivasaprasad S, Khatib M, Esquerré-Tugayé MT, Dumas B. 2004. A novel *Arabidopsis*-*Colletotrichum* pathosystem for the molecular dissection of plant-fungal interactions. Molecular Plant-Microbe Interactions, 17(3): 272−282

O'Connell RJ, Thon MR, Hacquard S, Amyotte SG, Kleemann J, Torres MF, Damm U, Buiate EA, Epstein L, Alkan N, et al. 2012. Lifestyle transitions in plant pathogenic *Colletotrichum* fungi deciphered by genome and transcriptome analyses. Nature Genetics, 44(9): 1060−1065

O'Donnell K, Cigelnik E. 1997. Two divergent intragenomic rDNA ITS2 types within a monophyletic lineage of the fungus fusarium are nonorthologous. Molecular Phylogenetics and Evolution, 7(1): 103−116

Prihastuti H, Cai L, Chen H, McKenzie EHC, Hyde KD. 2009. Characterization of *Colletotrichum* species associated with coffee berries in northern Thailand. Fungal Diversity, 39(2): 89−109

Sharma G, Pinnaka AK, Shenoy BD. 2014. Resolving the *Colletotrichum siamense* species complex using ApMat marker. Fungal Diversity, 71(1): 247−264

Shen DH, Qiao WJ, Liu Z, Tong HR, Chen YJ. 2018. Biological characteristics comparison and pathogenic activity of *Colletotrichum gloeosporioides* and *C. acutatum* causing brown blight disease on *Camellia sinensis*. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 31(5): 980−985 (in Chinese) [沈大航, 乔文君, 刘智, 童华荣, 陈应娟. 2018. 茶树炭疽菌 *Colletotrichum gloeosporioides* 和 *C. acutatum* 的生物学特性比较及致病毒性初探. 西南农业学报, 31(5): 980−985]

Silva DN, Talhinhas P, Varzea V, Cai L, Paulo OS, Batista D. 2012. Application of the Apn2/MAT locus to improve the systematics of the *Colletotrichum gloeosporioides* complex: an example from coffee (*Coffea* spp.) hosts. Mycologia, 104(2): 396−409

Stephenson SA, Green JR, Manners JM, Maclean DJ. 1997. Cloning and characterisation of glutamine synthetase from *Colletotrichum gloeosporioide*s and demonstration of elevated expression during pathogenesis on *Stylosanthes guianensis*. Current Genetics, 31(5): 447−454

Templeton MD, Rikkerink EH, Solon SL, Crowhurst RN. 1992. Cloning and molecular characterization of the glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase-encoding gene and cDNA from the plant pathogenic fungus *Glomerella cingulata*. Gene, 122(1): 225−230

Wang J. 2011. Differential gene expression of endogenous glycosidases and caffeine biosynthesis enzymes induced by pathogenic fungi infection in leaves of *Camellia sinensis*. Master Thesis. Hefei: Anhui Agricultural University (in Chinese) [王瑾. 2011. 茶树叶部由病原真菌侵染引发的内源糖苷酶及咖啡碱合成相关酶基因差异表达. 硕士学位论文. 合肥: 安徽农业大学]

Wang L, Wang YC, Cao HL, Hao XY, Zeng JM, Yang YY, Wang XC. 2016b. Transcriptome analysis of an anthracnose-resistant tea plant cultivar reveals genes associated with resistance to *Colletotrichum camelliae*. PLoS ONE, 11(2): e0148535

Wang WZ, Zhou YH, Wu YL, Dai XL, Liu YJ, Qian YM, Li MZ, Jiang XL, Wang YS, Gao LP, et al. 2018a. Insight into catechins metabolic pathways of *Camellia sinensis* based on genome and transcriptome analysis. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 66 (16): 4281−4293

Wang YC. 2016. Phylogenetics of *Colletotrichum* species isolated from *Camellia sinensis* in China and effects of caffeine in tea plant resistance to anthracnose. Ph. D Thesis. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University (in Chinese) [王玉春. 2016. 中国茶树炭疽菌系统发育学研究及茶树咖啡碱抗炭疽病的作用. 博士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]

Wang YC, Hao XY, Lu QH, Wang L, Qian WJ, Li NN, Ding CQ. Wang XC, Yang YJ. 2018b. Transcriptional analysis and histochemistry reveal that hypersensitive cell death and H_2O_2 have crucial roles in the resistance of tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) to anthracnose. Horticulture Research, 5: 18

Wang YC, Hao XY, Wang L, Xiao B, Wang XC, Yang YJ. 2016a. Diverse *Colletotrichum* species cause anthracnose of tea plants (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) in China. Scientific Reports, 6: 35287

Wang YC, Qian WJ, Li NN, Hao XY, Wang L, Xiao B, Wang XC, Yang YJ. 2016c. Metabolic changes of caffeine in tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) as defense response to *Colletotrichum fructicola*. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 64 (35): 6685−6693

Wei CL, Yang H, Wang SB, Zhao J, Liu C, Gao LP, Xia EH, Lu Y, Tai YL, She GB, et al. 2018. Draft genome sequence of *Camellia sinensis* var. *sinensis* provides insights into the evolution of the tea genome and tea quality. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115(18): 4151−4158

Weir BS, Johnston PR, Damm U. 2012. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. Studies in Mycology, 73(1): 115−180

White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics.//Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ. PCR protocols: a guide to methods and applications. NewYork: Academic Press, 18: 315−322

Xia EH, Zhang HB, Sheng J, Li K, Zhang QJ, Kim C, Zhang Y, Liu Y, Zhu T, Li W, et al. 2017. The tea tree genome provides insights into tea flavor and independent evolution of caffeine biosynthesis. Molecular Plant, 10(6): 866−877

Xu LY, Tan LQ, Wang LY, Qi GN, Cheng H, Wei K. 2016. QTL analysis for anthracnose resistance in tea plant (*Camellia sinensis*). Journal of Tea Science, 36(4): 432−439 (in Chinese) [徐礼羿, 谭礼强, 王丽鸳, 齐桂年, 成浩. 韦康. 2016. 茶树炭疽病抗性的QTL分析. 茶叶科学, 36(4): 432−439]

Yao CC. 2011. Variations of the glycosidically aroma precursors induced by pathogenic fungi infection in leaves of *Camellia sinensis*. Master Thesis. Hefei: Anhui Agricultural University (in Chinese) [姚成程. 2011. 由病原真菌侵染引发的茶树叶片中糖苷类香气前体的变化. 硕士学位论文. 合肥: 安徽农业大学]

Zhang HY. 2009. Antifungal activity of caffeine against the significant fungal pathogens of tea plants. Master Thesis. Hefei: Anhui Agricultural University (in Chinese) [张华艳. 2009. 咖啡碱对茶树主要叶部病原真菌的抑制作用. 硕士学位论文. 合肥: 安徽农业大学]

Zhang L, Yuan Z, Zhu W, Gao XH. 2012. Inhibition of 4 plant extracts against *Gloeosporium theae-sinesis in vitro*. Plant Protection, 38 (4): 137−140 (in Chinese) [张亮, 袁争, 朱蔚, 高旭晖. 2012. 4种植物提取物对茶炭疽病菌的体外抑制作用. 植物保护, 38(4): 137−140]

Zhang YL. 2018. Identification and biological characteristics of tea leaf diseases in Shandong Province. Master Thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [张永乐. 2018. 山东省茶树主要叶部病害病原鉴定及生物学特性研究. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学]

（责任编辑：王　璇）