

黄绿卷毛菇对其生境土壤微生物群落结构的影响

郭璟^{1,2}, 欧为友³, 唐永鹏⁴, 郑秀娟¹, 谢占玲^{1,2*}, 孟清^{1,2}, 彭青青^{1,2}, 王宝¹, 杨家宝¹

1 青海大学生态环境工程学院, 青海 西宁 810016

2 青海省高原作物种质资源创新与利用重点实验室, 青海 西宁 810016

3 青海省草原总站, 青海 西宁 810008

4 天峻县林业和草原局, 青海 天峻 817299

摘要: 黄绿卷毛菇 *Floccularia luteovirens* 是青藏高原特有的珍稀食药真菌, 具有较高的经济价值和生态功能, 其对土壤微生物群落的调控及稳定具有促进作用。本研究采用 Illumina MiSeq 测序技术, 对 9 份黄绿卷毛菇菌窝土壤(F)及 9 份周围无菇土壤(CK)微生物群落组成和多样性进行分析。结果表明, 黄绿卷毛菇生境土壤中共获得 25 门、61 纲、99 目、174 科、442 属细菌。与周围无菇土壤相比, 黄绿卷毛菇增加了土壤细菌的多样性(Shannon 指数 6.55)和丰富度(Ace 指数 8 104.25); 变形菌门 Proteobacteria (F: 49.83%, CK: 37.85%), 鞘脂单胞菌属 *Sphingomonas* (F: 16.17%, CK: 13.28%)的相对多度均显著升高。PICRUST 功能分析表明, 黄绿卷毛菇生境土壤中代谢功能系统为细菌群落的主要通路, 在 F 组和 CK 组中所占比例分别为 38.66%和 13.08%。生境土壤中共获得真菌 15 门、38 纲、93 目、204 科、304 属。与周围无菇土壤相比, 黄绿卷毛菇降低了土壤真菌的多样性(Shannon 指数 1.06)和丰富度(Ace 指数 1 269.88); 担子菌门 Basidiomycota 的相对多度显著升高(F: 87.27%, CK: 36.06%), 而子囊菌门 Ascomycota 的相对多度显著降低(F: 7.05%, CK: 43.28%); 卷毛菇属 *Floccularia* 的相对多度为 85.76%, 为绝对优势属。FunGuild 功能预测表明土壤真菌以共生营养型为主, 其次为腐生营养型。黄绿卷毛菇对其生境土壤微生物的驱动机制亟待研究。

关键词: 黄绿卷毛菇; 土壤微生物; 群落结构; 功能预测; Illumina MiSeq

[引用本文]

郭璟, 欧为友, 唐永鹏, 郑秀娟, 谢占玲, 孟清, 彭青青, 王宝, 杨家宝, 2023. 黄绿卷毛菇对其生境土壤微生物群落结构的影响. 菌物学报, 42(5): 1063-1076

Guo J, Ou WY, Tang YP, Zheng XJ, Xie ZL, Meng Q, Peng QQ, Wang B, Yang JB, 2023. Effects of *Floccularia luteovirens* on the microbial community structure in its habitat soil. Mycosystema, 42(5): 1063-1076

资助项目: 青海省科技厅项目(2021-HZ-802); 2021 年第一批中央林业草原生态保护恢复资金(2021-87)

This work was supported by the Natural Science Planning Project of Qinghai Province (2021-HZ-802) and the First Round of Central Forestry Grassland Ecological Protection and Restoration Funds in 2021 (2021-87).

*Corresponding author. E-mail: xiezhanling2012@126.com

ORCID: GUO Jing (0000-0003-1268-4115), XIE Zhanling (0000-0001-8581-3788)

Received: 2022-07-07; Accepted: 2022-08-11

Effects of *Floccularia luteovirens* on the microbial community structure in its habitat soil

GUO Jing^{1,2}, OU Weiyu³, TANG Yongpeng⁴, ZHENG Xiujuan¹, XIE Zhanling^{1,2*}, MENG Qing^{1,2}, PENG Qingqing^{1,2}, WANG Bao¹, YANG Jiabao¹

1 College of Eco-Environmental Engineering, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai, China

2 Qinghai Provincial Key Laboratory Breeding Base for Innovation and Utilization of Plateau Crop Germplasm, Xining 810016, Qinghai, China

3 Prairie Station of Qinghai, Xining 810008, Qinghai, China

4 Bureau of Forestry and Grassland, Tianjun 817299, Qinghai, China

Abstract: *Floccularia luteovirens* is a medicinal and edible fungus found only in the Qinghai Tibet Plateau. It has a high economic value and ecological function of regulating and stabilizing the soil microbial community. The composition and diversity of microbial communities in 9 samples of *F. luteovirens* nest soil (F) and 9 samples of surrounding soil (CK) were examined using Illumina MiSeq sequencing techniques. Bacteria belonging to 25 phyla, 61 classes, 99 orders, 174 families, and 442 genera were found in the habitat soil of *F. luteovirens*. The presence of *F. luteovirens* resulted in the increase of the diversity (Shannon index 6.55) and richness (Ace index 8 104.25) of soil bacteria as compared with diversity and richness of bacteria in the surrounding soil. The relative abundance of Proteobacteria (F: 49.83%, CK: 37.85%) and *Sphingomonas* (F: 16.17%, CK: 13.28%) was significantly increased. The metabolic function system in the soil of *F. luteovirens* habitat was the main pathway of the bacterial community, accounting for 38.66% and 13.08% in the F and CK groups, respectively, according to PICRUST functional analysis. In total, 15 phyla, 38 classes, 93 orders, 204 families, and 304 genera of fungi were obtained from the habitat soil. Compared with the surrounding soil, the presence of *F. luteovirens* decreased soil fungal diversity (Shannon index 1.06) and richness (Ace index 1 269.88). The relative abundance of Basidiomycota significantly increased (F: 87.27%, CK: 36.06%), while that of Ascomycota decreased significantly (F: 7.05%, CK: 43.28%). The relative abundance of *Floccularia* was 85.76%, being absolutely dominant. The functional prediction of FunGuild showed that soil fungi were mainly symbiotrophic, secondarily saprotrophic. The driving mechanism of *F. luteovirens* for microorganisms in the habitat soil needs further study.

Keywords: *Floccularia luteovirens*; soil microbes; community structure; functional prediction; Illumina MiSeq

黄绿卷毛菇 *Floccularia luteovirens* (Alb. & Schwein.) Pouzar (Pouzar 1957), 又名黄蘑菇, 在先前的研究中被称为黄绿蜜环菌, 在分类上隶属于担子菌门 Basidiomycota、伞菌纲 Agaricomycetes、伞菌目 Agaricales、伞菌科 Agaricaceae、卷毛菇属 *Floccularia* (戴玉成等 2010; 谢占玲等 2016), 是青藏高原高寒草甸生

态系统的特有物种, 在我国主要分布在西藏各州、四川阿坝、陇南甘孜和青海海拔 3 200–4 800 m 的高寒嵩草草甸上(谢红民等 2005; 谢占玲等 2016), 是其生境核心植物矮嵩草的优势内生真菌之一(郭璟等 2019; 毛玉晶等 2022)。野生黄绿卷毛菇子实体含有丰富的蛋白质、多糖、氨基酸、矿物质和维生素等营养成分, 具有抗肿瘤、

免疫调节和抗氧化等多种药理活性,是著名的食药真菌(李梅和刁治民 2008; 王欢等 2019; Wu *et al.* 2019)。此外,黄绿卷毛菇具有良好的生态价值,它不仅能够吸收来自宿主的光合作用产物,同时分泌的有机酸能够将矿物质转换为可以利用的有机形式,而且还可以极大地扩展根系的吸收面积从而提高宿主的抗逆能力(刘政捷 2020)。由于经济利益驱动,无序、无度及不合理采食的情况较严重,导致其无法完成有性繁殖,不利于其孢子弹射与种群繁衍,严重影响了种群数量,使其面临资源枯竭的危险(任丽莹等 2022)。加之,实验室单一且封闭的环境,难以模拟出黄绿卷毛菇的生长环境,使得其难以实现人工驯化。

诸多学者对黄绿卷毛菇的菌丝生长、原基形成和出菇条件进行了探索(周劲松等 2007b; 焦迎春等 2010; 周连玉等 2010; Fu *et al.* 2011; 蔡箫等 2013),但其人工培养一直未取得突破性进展。研究发现,野生黄绿卷毛菇营养菌丝分布在土壤 pH 为 6.8–7.2 的 5–30 cm 土壤层,其能够调节高寒草甸植物生长(谢红民等 2005),此外,黄绿卷毛菇菌丝体的生长对植物、土壤等有依赖性(戴大日等 2020)。王文颖等(2004)和王启兰等(2005)分析了黄绿卷毛菇蘑菇圈上、圈外的土壤理化因子和土壤微生物数量,发现在 0–10 cm 的土壤层,蘑菇圈上土壤含水量、速效磷、硝态氮和氨态氮等土壤理化因子的含量和土壤中细菌、放线菌、真菌及纤维素分解菌的数量均显著

高于蘑菇圈外,但二者均未对土壤微生物群落结构进行研究。Xing *et al.* (2018)比较了黄绿卷毛菇蘑菇圈内、蘑菇圈上和蘑菇圈外的土壤微生物多样性,发现蘑菇圈上的微生物多样性较低。任丽莹等(2022)研究发现黄绿卷毛菇生境微生物对其菌丝生长、菌根化和子实体形成具有促进作用,但黄绿卷毛菇对其生境土壤微生物群落结构及其生态功能的影响尚不明晰。因此,研究黄绿卷毛菇对其生境土壤微生物群落组成和多样性的影响,有助于发掘促进其生长的有益微生物。本研究利用 Illumina MiSeq 测序技术对青海省海北州祁连县 3 个地区(峨堡、野牛沟和三角城)黄绿卷毛菇生境的土壤样品展开研究,解析黄绿卷毛菇对其生境土壤微生物群落结构及其生态功能的影响。

1 材料与方法

1.1 样品采集

2019 年 7 月采集青海省祁连县三角城、野牛沟和峨堡地区的土壤样品。每个地区采集黄绿卷毛菇菌窝的土壤记为 F 组,同时选取无黄绿卷毛菇生长的土壤作为对照(CK 组),3 个生物学重复,样品信息见表 1。

1.2 DNA 提取及 Illumina MiSeq 测序

使用 E.Z.N.ATM Mag-Bind Soil DNA Kit (OMEGA)从 200 mg 土壤样品中提取总 DNA,利用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量。提取 DNA 分别进行细菌 16S rDNA 和真菌 ITS 扩增。

表 1 土壤样品信息

Table 1 Soil sample data

采样地	样地编号	海拔	经度	纬度	样品编号	分组
Sample site	Sample No.	Altitude (m)	Longitude	Latitude	Sample code	Group
三角城	SJC	3 168	100°59'E	37°43'N	SJC-1, SJC-2, SJC-3	F
Sanjiaocheng					SJC-CK1, SJC-CK2, SJC-CK3	CK
野牛沟	YNG	3 261	99°70'E	38°53'N	YNG-1, YNG-2, YNG-3	F
Yeniugou					YNG-CK1, YNG-CK2, YNG-CK3,	CK
峨堡	EB	3 353	100°57'E	37°67'N	EB-1, EB-2, EB-3	F
Ebao					EB-CK1, EB-CK2, EB-CK3	CK

细菌 16S rDNA 扩增引物采用 341F (5'-CCTACG GNGGCWGCAG-3')和 805R (5'-GACTACHV GGGTATCTAATCC-3'), 扩增程序和体系参考 Xing *et al.* (2018)的报道。真菌 ITS 扩增引物为 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和 ITS2R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3'), PCR 扩增程序和扩增体系参考王桥美等(2021)和 Zhong *et al.* (2021)的方法。使用凝胶回收试剂盒(Omega)切胶回收 PCR 产物, 用 Qubit3.0 DNA 检测试剂盒对回收的 DNA 精确定量, 按照 1:1 等量混合后测序。等量混合时, 每个样品 DNA 量取 10 ng, 最终上机测序浓度为 20 pmol。委托生工生物工程(上海)股份有限公司利用 Illumina MiSeq 平台测序。

1.3 数据处理和分析

使用 FLASH (version 1.2.11)软件对原始序列进行拼接(Sessitsch *et al.* 2012), Trimmomatic (version 0.33)对拼接后的序列进行质控过滤(Schmieder & Edwards 2011), 并通过 UCHIME (version 8.1)去除嵌合体(Edgar 2010), 最终得到高质量的有效序列。在相似性 97%的水平上, 使用 QIIME 软件对序列进行操作分类单元(OTU)聚类并与 UNITE 数据库(Release 7.2, <http://unite.ut.ee/index.php>)进行物种注释(Kõljalg *et al.* 2013)。基于 OTU 的分析结果, 用 Mothur v.1.30 (Segata *et al.* 2011)计算样品 Shannon index、Simpson index 和 Good's coverage 等 α 多样性指数。使用 PICRUST 对土壤细菌进行 KEGG 功能预测与注释。使用 FUNGuild 对土壤真菌 OTU 表进行功能注释。

2 结果与分析

2.1 Illumina MiSeq 测序结果

利用 Illumina MiSeq 平台高通量测序所得土壤样品数据经质检后, 共获得细菌有效序列总数为 342 219, 获得真菌有效序列数为 460 150。

土壤细菌 OTU 总数是 580 个, F 组和 CK 组共有 115 个, F 组和 CK 组独有的 OTU 数分别为 329 和 136 个。F 组的细菌类群数量明显高于 CK 组, 存在 47.33%的独特类群。土壤真菌 OTU 总计 398 个, F 组和 CK 组共有 62 个, F 组和 CK 组独有的 OTU 数分别为 154 和 122 个。F 组(216 种)的真菌类群数量略低于 CK 组(244 种), 差异不明显, 但各组仍然存在一定比例的独特类群(F: 33.47%; B: 39.56%) (图 1)。

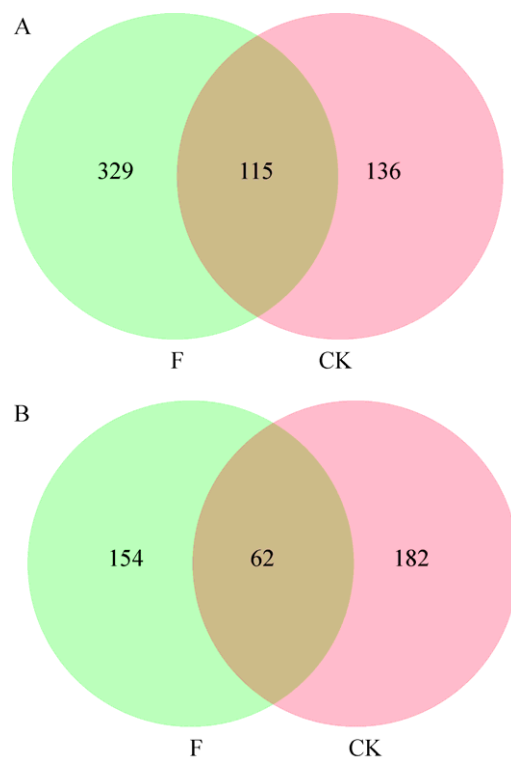


图 1 土壤细菌(A)和真菌(B) OTU Venn 分析结果 F: 黄绿卷毛菇菌窝土壤样品; CK: 周围无菇土壤样品. 下同

Fig. 1 Venn analysis results of soil bacterial (A) and fungal (B) OTUs. F: *Floccularia luteovirens* nest soil samples; CK: Surrounding soil samples. The same below.

2.2 土壤微生物 α 多样性分析

土壤样品 16S rDNA 和 ITS rDNA α 多样性指数分析见表 2。F 组的细菌 Ace 指数和 Chao 指数均显著高于 CK 组($P < 0.05$), 而 CK 组的真菌

表 2 黄绿卷毛菇生境土壤微生物 α 多样性
Table 2 Alpha diversity of microbes in *Floccularia luteovirens* habitat soil

指数 Index	细菌 Bacteria		真菌 Fungi	
	F	CK	F	CK
Ace index	8 104.25±49.35a	6 690.57±38.34b	1 269.88±75.88b	1 454.64±104.85a
Chao index	7 041.56±10.05a	6 423.93±38.03b	1 199.55±53.50b	1 273.05±90.27a
Shannon index	6.55±0.16a	6.31±0.07a	1.06±0.17a	3.73±0.46a
Simpson index	0.01	0.01	0.73±0.06a	0.12±0.06a

表中数据为平均值±标准误，不同小写字母表示在 $P<0.05$ 水平差异显著。F：黄绿卷毛菇菌窝土壤样品；CK：周围无菇土壤样品。下同
Data in the table are mean±standard error. The values with different letters are statistically different at $P<0.05$. F: *F. luteovirens* nest soil samples; CK: Surrounding soil samples. The same below.

Ace 指数和 Chao 指数均显著高于 F 组($P<0.05$)。F 组的细菌 Shannon 指数高于 CK 组(表 2)，F 组和 CK 组的真菌 Shannon 指数分别为 1.06 和 3.73，Simpson 指数分别为 0.73 和 0.12 (表 2)，说明黄绿卷毛菇增加了土壤细菌的多样性，降低了土壤真菌的多样性。

2.3 群落结构分析
2.3.1 土壤细菌群落组成

从土壤样品中共获得 25 门、61 纲、99 目、174 科、442 属的细菌，丰富度前 10 的物种分布见图 2。在门分类水平上，变形菌门 Proteobacteria (F: 49.83%, CK: 37.85%)、酸杆菌门 Acidobacteria (F: 15.81%, CK: 19.78%)的相对多度均超过 10%，为主要组成门；放线菌门 Actinobacteria、拟杆菌门 Bacteroidetes、疣微菌门 Verrucomicrobia、芽单胞菌门 Gemmatimonadetes 在 F 组的相对多度均低于 CK 组，分别减少 2.13%、1.07%、1.21% 和 1.27% (图 2A)。目分类水平上，鞘脂单胞菌目 Sphingomonadales (F: 19.77%, CK: 16.84%)和根瘤菌目 Rhizobiales (F: 11.60%, CK: 7.12%)同为 F 组和 CK 组的优势目；F 组中放线菌目 Actinomycetales 和伯克氏菌目 Burkholderiales 的相对多度较 CK 组分别高出 2.46%和 1.42%，而鞘氨醇杆菌目 Sphingobacteriales 和芽单胞菌目 Gemmatimonadales 的相对多度较 CK 组分别

减少 0.76%和 1.27% (图 2B)。属分类水平上，相对多度前 10 的土壤细菌群落有：鞘脂单胞菌属 *Sphingomonas*、芽单胞菌属 *Gemmatimonas*、假单胞细菌属 *Pseudomonas*、慢生根瘤菌属 *Bradyrhizobium*、节杆菌属 *Arthrobacter*、苯基杆菌属 *Phenyllobacterium*、根瘤菌属 *Rhizobium*、德沃斯氏菌属 *Devosia*、*Aridibacter* 和土地杆菌属 *Pedobacter*；其中，鞘脂单胞菌属(F: 16.17%，CK: 13.28%)为主要优势细菌属(图 2C)。

2.3.2 土壤真菌群落组成
共得到 15 门、38 纲、93 目、204 科、304 属的真菌，丰富度排名前 10 的物种分布见图 3。担子菌门 Basidiomycota (F: 87.27%, CK: 36.06)、子囊菌门 Ascomycota (F: 7.05%, CK: 43.28%)的相对多度均超过 10%，为主要组成门，被孢霉门 Mortierellomycota 在 F 组的相对多度相比 CK 组减少 1.98% (图 3A)。伞菌目 Agaricales (F: 86.43%, CK: 27.89%)为主要优势目；CK 组中腔菌目 Pleosporales、肉座菌目 Hypocreales、粪壳菌目 Sordariales、Coniochaetales、被孢霉目 Mortierellales 和柔膜菌目 Helotiales 的相对多度较 F 组分别高出 12.11%、8.82%、3.71%、3.62%、3.40%和 2.46% (图 3B)。多度前 10 的真菌群落是卷毛菇属 *Floccularia*、被孢霉属 *Mortierella*、镰刀菌属 *Fusarium*、*Archaeorhizomyces*、木霉属

Trichoderma、锥毛壳属 *Coniochaeta*、枝孢属 *Cladosporium*、湿伞属 *Hygrocybe*、亚隔孢壳属 *Didymella* 和青霉属 *Penicillium*;卷毛菇为主要优势真菌属(F: 85.76%, CK: 23.64%),但在两

组中的相对多度差异显著;在CK组,锥毛壳属和被孢霉属的相对多度分别为 12.54%和 11%,而在F组依次为 0.28%, 2.17%,在两组中相对多度差异显著(图 3C)。

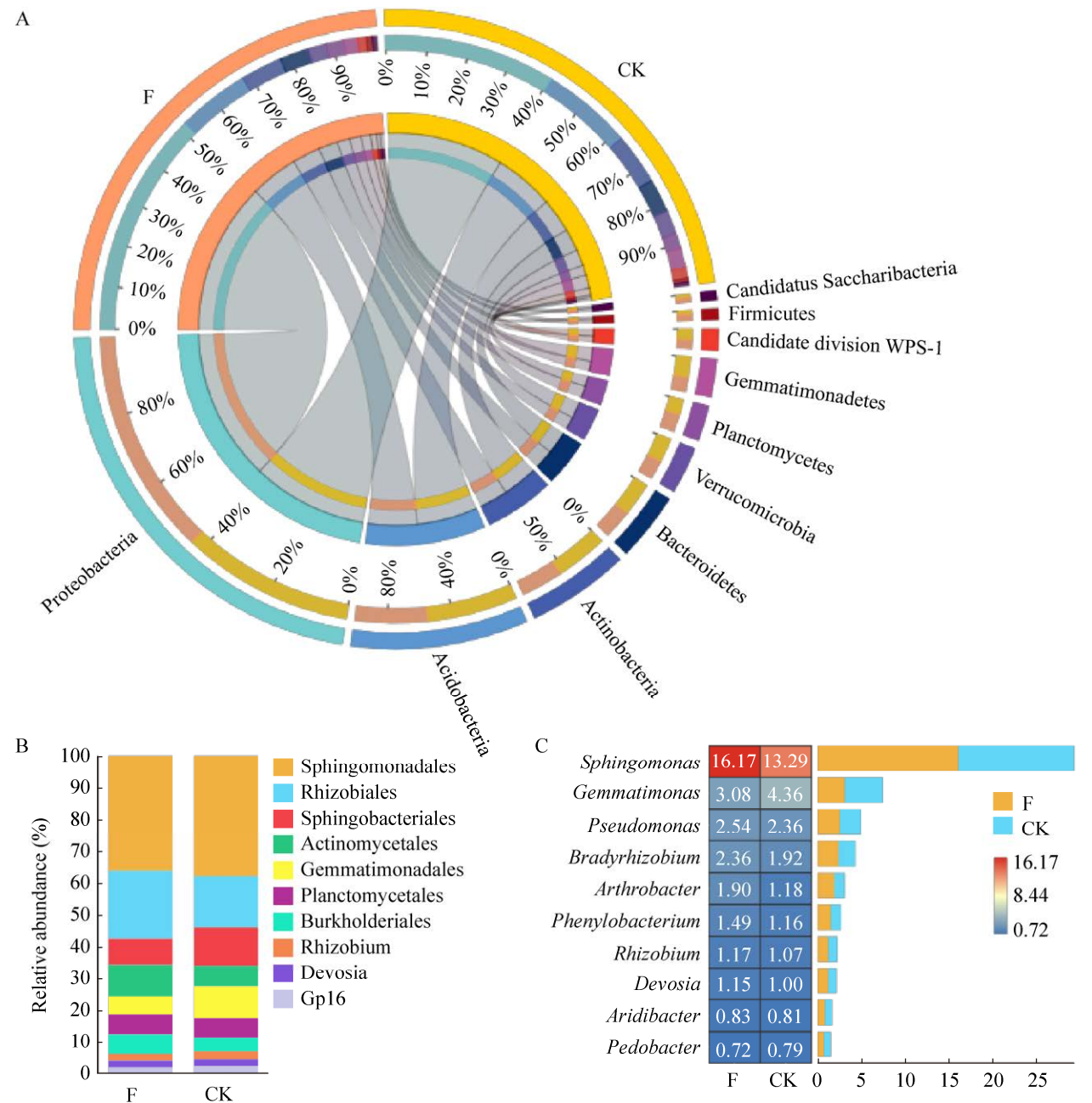


图2 土壤细菌群落组成 A: 门水平土壤细菌物种组成分布 Circos 图. B: 目水平土壤细菌群落组成堆叠图. C: 属水平土壤细菌群落组成热图

Fig. 2 Bacterial community composition in *Floccularia luteovirens* habitat soil. A: Circos plot of soil bacterial species composition distribution at the phylum level. B: Stacked map of soil bacterial community composition at the order level. C: Heatmap of soil bacterial community composition at the genus level.

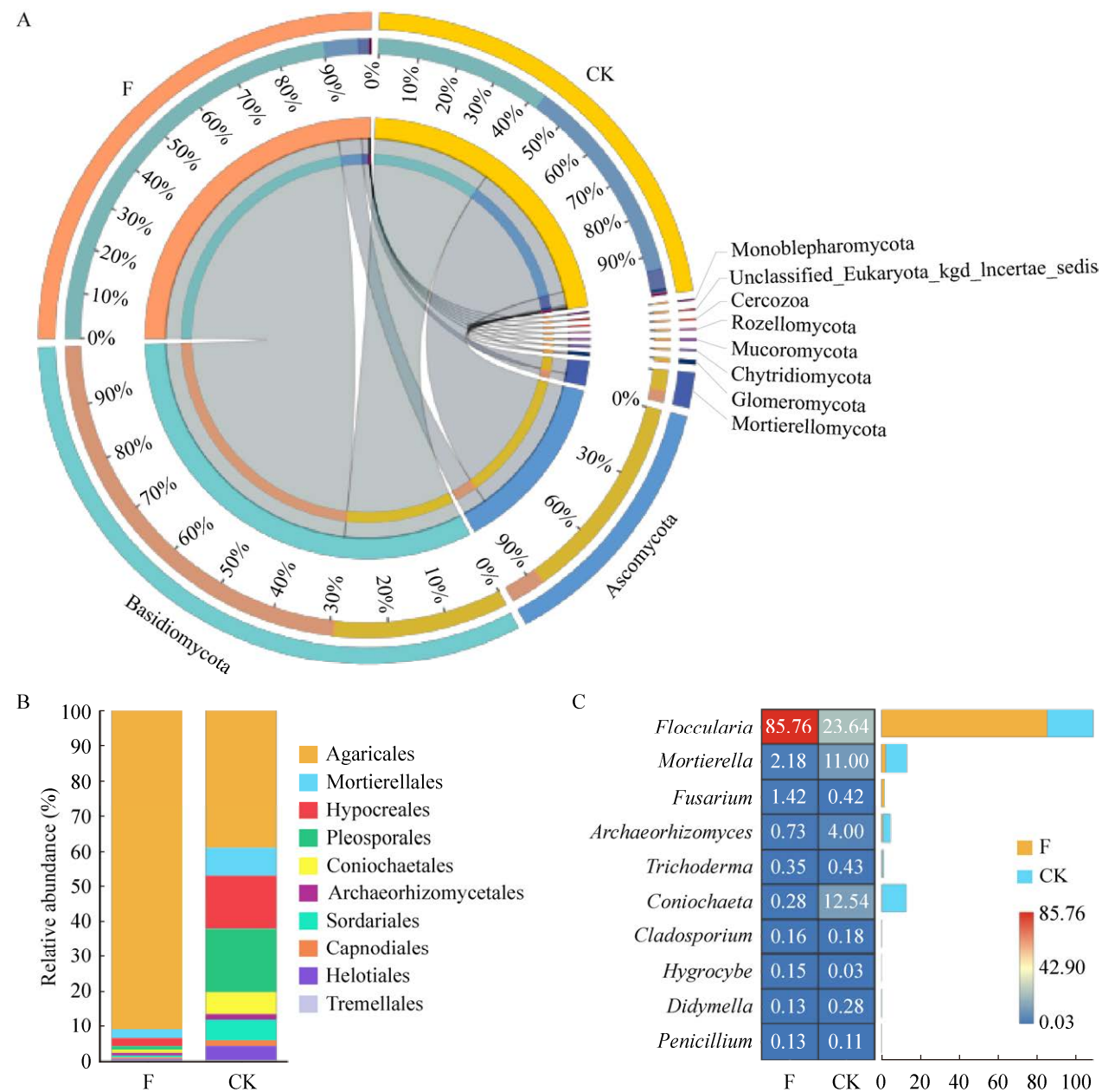


图3 土壤真菌群落组成 A: 门水平土壤真菌物种组成分布 Circos 图. B: 目水平土壤真菌群落组成堆叠图. C: 属水平土壤真菌群落组成 heatmap.

Fig. 3 Fungal community composition in *Floccularia luteovirens* habitat soil. A: Circos plot of soil fungal species composition distribution at the phylum level. B: Stacked map of soil fungal community composition at the order level. C: Heatmap of soil fungal community composition at the genus level.

2.4 细菌群落功能分析

使用 PICRUST 基于 KEGG 数据库进行细菌功能预测与注释, 结果表明, 土壤中的细菌在一级代谢功能层共获得 7 类生物代谢通路(图 4), 包括代谢(metabolism)、遗传信息处理(genetic

information processing)、环境信息处理(environmental information processing)、细胞过程 (cellular processes)、人类疾病(human diseases)、有机系统(organismal systems)及未分类(unclassified), 其中, 代谢功能系统所占比例最大(51.64%–52.04%),

为细菌群落的主要通路,而有机系统所占比例最小(仅为 0.19%–0.57%)。通过环境信息处理相关的代谢通路来探讨土壤细菌类群的功能。环境信息处理由 3 个二级通路组成:膜运输通路(membrane transport)、信号转导(signal transduction)、信号分子和相互作用通路(signaling molecules and interaction)。

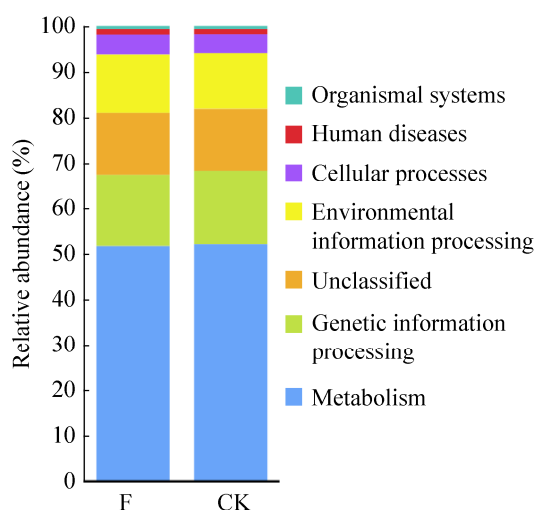


图 4 黄绿卷毛菇生境土壤细菌群落的一级代谢通路

Fig. 4 Primary metabolic pathways of bacterial communities in *Floccularia luteovirens* habitat soil.

在环境信息处理三级代谢功能通路中,F 组的运输(transporters)、ABC 运输(ABC transporters)、双组分系统(two-component system)、分泌系统(secretion system)、细菌分泌系统(bacterial secretion system)、磷脂酰肌醇信号系统(phosphatidylinositol signaling system)、细胞抗原(cellular antigens)、细菌毒素(bacterial toxins)、磷酸转移酶系统(phosphotransferase system)、MAPK 信号通路-酵母(MAPK signaling pathway-yeast)和离子通道(ion channels)的丰度高于 CK 组,而 G 蛋白偶联受体(G protein-coupled receptors)的丰度低于 CK 组。MTOR 信号通路(mTOR signaling pathway)、钙调素配体(CAM ligands)和 ECM 受体相互作用(ECM-receptor

interaction)仅存在于 F 组(图 5)。

2.5 土壤真菌生态功能群

土壤真菌包括共生、腐生和病理 3 种营养模式和 13 个生态功能群(表 3)。共生营养型真菌占比 26.41%–66.24%,最主要生态功能群类型为内生真菌,但 F 组中外生菌根占比最高为 3.61%。腐生营养型和病理营养型真菌占比分别为 13.56%–47.47%和 20.14%–25.23%,主要生态功能群类型分别为未定义腐生真菌和植物病原菌。此外,土壤还存在部分复合营养型真菌(0.05%–0.89%)。

3 讨论

黄绿卷毛菇对其生境土壤细菌和真菌的多样性和丰富度的变化影响均较显著。本研究发现,黄绿卷毛菇的存在增加了土壤细菌的多样性;降低了土壤真菌的多样性,这与王启兰等(2005)报道的黄绿卷毛菇圈上细菌数量多于圈外细菌数量的研究结果一致,而与其发现的黄绿卷毛菇圈上真菌数量高于圈外真菌数量的结果不同,可能原因是黄绿卷毛菇在高寒嵩草草甸大量发生,在有限的生态位中抑制了其他真菌种类的生命活动(王芳和图力古尔 2014),而细菌本身就是土壤中数量最多的微生物种类(Revillini *et al.* 2016; Zhang *et al.* 2018; 荆佳强等 2022)。然而,任丽莹等(2022)研究发现西藏黄绿卷毛菇根际土壤真菌群落多样性(Shannon 指数 3.43)高于其周围不生长黄绿卷毛菇土壤(Shannon 指数 3.10),而这种差异的产生可能是因为青海和西藏黄绿卷毛菇发生地的主要气象因子指数(温度、降水、湿度和土壤温度)和土壤理化性质(pH、总氮、总磷和有机碳)略有不同导致土壤真菌多样性的降低(李晖和央金卓嘎 2002; 周劲松等 2007a),也可能是由于青海和西藏黄绿卷毛菇生境植物种类和数量存在差异(王琰和谢占玲 2015),进而影响土壤真菌群落多样性(宿少锋等 2022)。

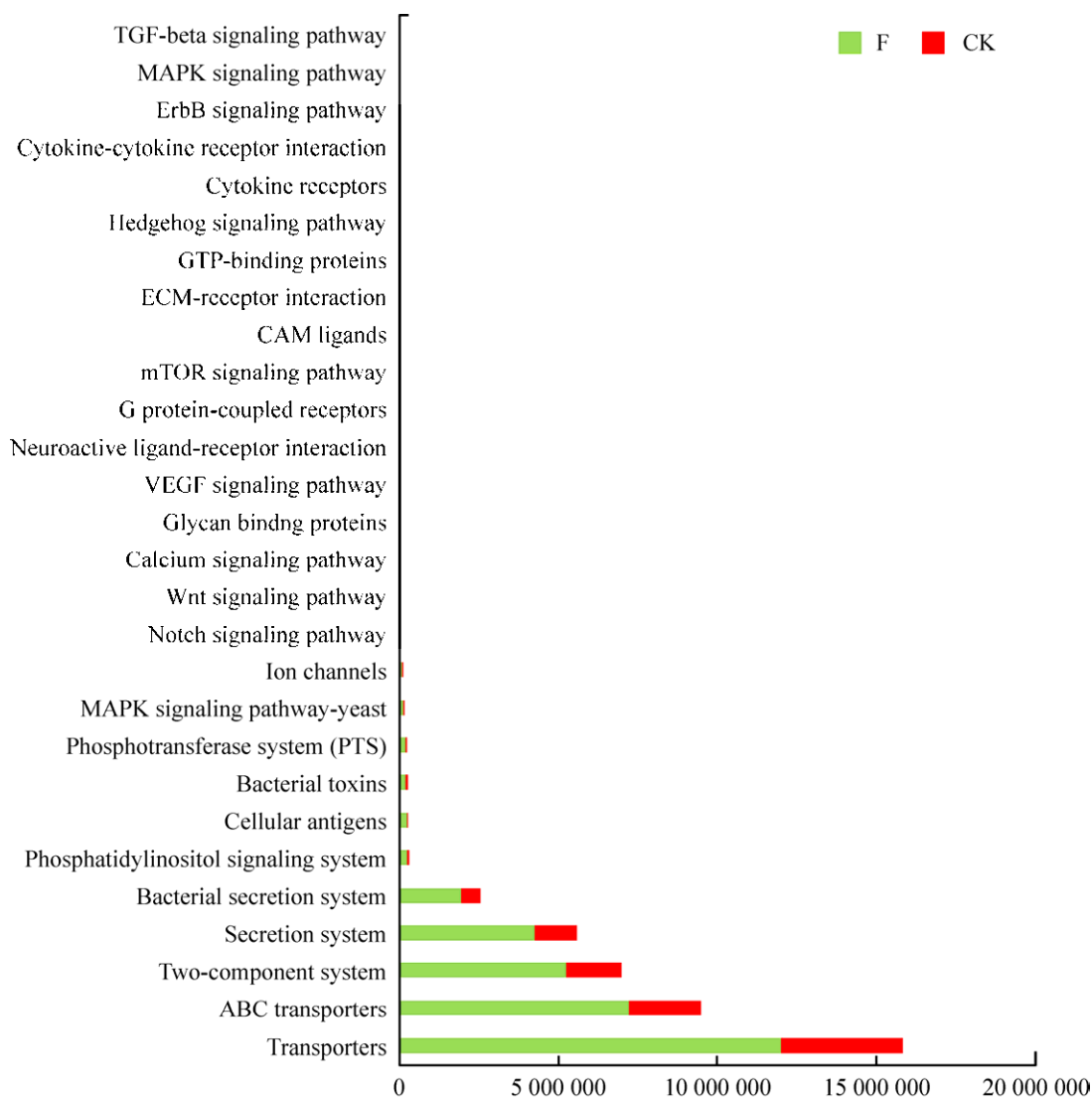


图 5 黄绿卷毛菇生境土壤细菌群落的三级代谢功能分析

Fig. 5 Analysis of metabolic function at third level for bacterial communities in *Floccularia luteovirens* habitat soil.

黄绿卷毛菇改变了其生境土壤微生物的群落结构。结果显示,黄绿卷毛菇的存在增加了土壤中细菌变形菌门的相对丰度,变形菌门能够利用有机物分解产生的氨气、甲烷等营养物质进行生长代谢活动(Faulwetter *et al.* 2013),能利用有机碳为土壤提供固氮能力并促进土壤养分碳、硫循环(Vigner *et al.* 2018; Zhu *et al.* 2018),其丰度随土壤全氮含量和有机碳含量的增加而提高(马欣等 2021),推测土壤变形菌门可能与黄绿卷毛菇的发生有一定关系,其相对丰度的增高

可能对黄绿卷毛菇的生长和子实体的形成有帮助。黄绿卷毛菇同样增加了属水平鞘脂单胞菌属的相对丰度,鞘脂单胞菌属主要参与土壤中芳香族化合物的降解及碳循环过程(Xie & Yokota 2006),可以改善土壤环境、降解有毒物质,另外,鞘脂单胞菌属能够促进植物生长、增强植物抗逆性和对土壤的修复能力、并为黄绿卷毛菇菌丝生长提供良好微环境,在一定程度上促进子实体形成(Chen *et al.* 2014; Rincón-Molina *et al.* 2020)。真菌群落组成在 F 组与 CK 组之间存在差

表 3 黄绿卷毛菇生境土壤样品中真菌功能分类
Table 3 Functional classification of fungi in *Floccularia luteovirens* habitat soil samples

营养类型 Trophic mode	功能群 Guild	F (%)	CK (%)
共生营养性 Symbiotroph	内生真菌 Endophyte	22.52	65.89
	外生菌根真菌 Endomycorrhizal	3.61	0.27
	其他共生真菌 Other symbiotroph fungi	0.23	0.07
	附生真菌 Epiphyte	0.04	0.01
	丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal	0.01	0.00
	总计 Total	26.41	66.24
腐生营养型 Saprotroph	未定义腐生真菌 Undefined saprotroph	31.83	3.39
	粪腐生真菌 Dung saprotroph	13.57	9.68
	木质腐生真菌 Wood saprotroph	1.49	0.48
	叶腐生真菌 Leaf saprotroph	0.51	0.00
	土壤腐生真菌 Soil saprotroph	0.07	0.01
	总计 Total	47.47	13.56
病理营养型 Pathotroph	植物病原真菌 Plant pathogen	17.58	15.43
	动物病原真菌 Animal pathogen	6.35	4.15
	其他病原真菌 Other pathogenic fungi	1.30	0.56
	总计 Total	25.23	20.14
其他 Other		0.89	0.05

异。黄绿卷毛菇的存在显著提高担子菌门的相对丰度,而子囊菌门的相对丰度显著降低(图 3),担子菌门分布广、数量大、种类多,可与植物共生而形成菌根,利于植物生长(Li 2020; 满百膺等 2021),推测土壤担子菌门帮助黄绿卷毛菇子实体的发生。属水平除卷毛菇属为绝对优势属外,第二优势属为被孢霉属(图3C),推测其产生的代谢产物可能有利于促进黄绿卷毛菇的生长(Oh *et al.* 2019)。然而,任丽莹等(2022)对西藏黄绿卷毛菇生境土壤微生物群落组成研究发现,门水平黄绿卷毛菇生境土壤细菌和真菌主要优势门分别是酸杆菌门和子囊菌门,且真菌仅有 5 门,真菌丰度前 20 的属不包含卷毛菇属,这可能与青海和西藏的黄绿卷毛菇群体存在明显的地理结构有关(谢占玲等 2015),亦可能与两地区海拔、经度与纬度不同相关(谢荣等 2014; 谢占玲等 2016),因为受适应能力及竞争能力差异的影响,地理指数是影响土壤微生物群落结构的主要影响因子之一(温静等 2019)。

本研究结果显示,黄绿卷毛菇改变了土壤细

菌和真菌的功能。利用 PICRUST 对土壤细菌功能进行预测,黄绿卷毛菇生境土壤细菌共涉及代谢、遗传信息处理、环境信息处理等 6 个代谢通路(图 4),分属于 28 个子功能(图 5)。在一级功能层中,代谢功能系统为主要细菌群落通路(13.08%–38.66%),这与 Hou *et al.* (2022)的研究结果相似。Rahman *et al.* (2015)研究发现代谢功能的主要作用是通过摄取氨基酸、碳水化合物和维生素等营养物质来保证细菌的生长。与环境信息处理相关的三级代谢功能层中,黄绿卷毛菇显著增加了土壤细菌在运输(transporters)、ABC 运输(ABC transporters)、双组分系统(two-component system)、分泌系统(secretion system)、细菌分泌系统(bacterial secretion system)的丰度,说明其促使土壤细菌通过运输系统介导了植物生物膜内外的化学物质和信号交换(Jeckelmann & Erni 2020; Li *et al.* 2021),并通过分泌系统分泌的效应物调节部分细胞功能避免感染植物免疫反应(Dashdavaa *et al.* 2018; Zhang *et al.* 2021),因而促使土壤细菌膜运输系统和信号转导系统功能

得以加强,提高其功能基因的丰度。黄绿卷毛菇生境土壤真菌以共生营养型为主,其次为腐生营养型(表 3),共生营养型真菌可以有效提高植物吸收营养物质(氮和磷)的效率(Anders 2001)。黄绿卷毛菇增加了土壤腐生营养型和病理营养型真菌的比例,当腐生型和寄生型真菌比例高于共生型真菌时,植物抗逆性及适应性会持续减弱,并引起病害发生(王珊等 2018),说明可能随着黄绿卷毛菇子实体的形成,共生营养型真菌为黄绿卷毛菇生长提供营养消耗太快,稳定性随之减弱,此时,腐生营养型真菌大量定殖,通过参与降解周围生境中的腐殖质为黄绿卷毛菇的生长继续提供营养物质。

本实验研究了青海地区黄绿卷毛菇对其生境土壤微生物群落结构的影响,并预测了这些土壤微生物的生态功能,但对其土壤微生物间的共存关系、功能互补性及其驱动机制仍需进一步的研究。

[REFERENCES]

- Anders D, 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytologist*, 150(3): 555-562
- Batkishig D, Bilguun K, Enkhbayar P, Miyashita H, Kretsinger RH, Matsushima N, 2018. Super secondary structure consisting of a polyproline II helix and a β -turn in leucine rich repeats in bacterial type III secretion system effectors. *The Protein Journal*, 37: 223-236
- Cai X, Zhang Y, Wang XL, 2013. Study on medium optimization of yellow-green *Armillaria luteovirens* and condition of artificial culture. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 20: 33-34 (in Chinese)
- Chen B, Shen J, Zhang X, Pan F, Yang X, Feng Y, 2014. The endophytic bacterium, *Sphingomonas* SaMR12, improves the potential for zinc phytoremediation by its host, *Sedum alfredii*. *PLoS One*, 9(9): e106826
- Dai DR, Xie ZL, Guo J, Mao YJ, Meng Q, 2020. Strain screening and growth characteristics of *Floccularia luteovirens*. *Acta Edulis Fungi*, 27(4): 115-119 (in Chinese)
- Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Bau T, Li TH, 2010. A revised checklist of edible fungi in China. *Mycosystema*, 29(1): 1-21 (in Chinese)
- Dashadvaa B, Khurelbaatar B, Purevjav E, Hiroki M, Robert KK, Norio M, 2018. Super secondary structure consisting of a polyproline II helix and a β -Turn in leucine rich repeats in bacterial type III secretion system effectors. *The Protein Journal*, 37: 223-236
- Edgar RC, 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, 26(19): 2460-2461
- Faulwetter JL, Burr MD, Parker AE, Stein OR, Camper AK, 2013. Influence of season and plant species on the abundance and diversity of sulfate reducing bacteria and ammonia oxidizing bacteria in constructed wetland microcosms. *Microbial Ecology*, 65(1): 111-127
- Fu ML, Liu J, Dong YC, Feng Y, Fang RS, Chen QH, Liu XJ, 2011. Effect of ionic liquid-containing system on betulinic acid production from betulin biotransformation by cultured *Armillaria luteovirens* Sacc. cells. *European Food Research & Technology*, 233(3): 507-515
- Guo J, Xie ZL, Luo T, Xue ZF, Guo JJ, Li FX, Zhang XJ, 2019. Comparative study on endophytic fungi diversity of *Kobresia humilis* in *Floccularia luteovirens*. *Biotechnology Bulletin*, 35(11): 109-117 (in Chinese)
- Hou QZ, Chen DW, Wang YP, Ehmet Nurbiye, Ma J, Sun K, 2022. Analysis of endophyte diversity of two *Gentiana* plants species and the association with secondary metabolite. *BMC Microbiology*, 22: 90
- Jeckelmann JM, Erni B, 2020. Transporters of glucose and other carbohydrates in bacteria. *Pflügers Archiv-European Journal of Physiology*, 472: 1129-1153
- Jiao YC, Yu M, Tang D, 2010. Determination of several extracellular enzymes in liquid culture of *Armillaria luteovirens*. *Edible Fungi*, 32(3): 6-7 (in Chinese)
- Jing JQ, Sarenqilimoge, Qin J, Zhang HF, Li M, Yang DL, 2022. Effects of utilization methods on soil microbial community structure and soil enzyme activity in *Stipa baicalensis* steppe. *Chinese Journal of Grassland*, 44(2): 33-40 (in Chinese)
- Köljal U, Nilsson RH, Abarenkov K, Larsson KH, 2013. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 22: 5271-5277
- Li H, Yangjing ZG, 2002. Ecological investigation of *Armillaria luteovirens*. *Tibet Science and Technology*, 2002(5): 25 (in Chinese)
- Li M, Diao ZM, 2008. Study on the nutritive composition in *Armillaria luteovirens* and sustainable utilization of Qinghai Province. *Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition)*, 2008(36): 93-98 (in Chinese)
- Li P, Luo T, Pu XJ, Zhou Y, Yu JN, Liu L, 2021. Plant transporters: roles in stress responses and effects on growth and development. *Plant Growth Regulation*, 93: 253-266

- Li YL, 2020. Long-term effects of nitrogen and phosphorus fertilization on soil microbial community structure and function under continuous wheat production. *Environmental Microbiology*, 2020(3): 1783-1791
- Liu ZJ, 2020. Study on physiological characteristics, important bioactive compounds, the multi-omics elucidation and genetic characterization of *Floccularia luteovirens*. PhD Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. 1-184 (in Chinese)
- Ma X, Luo ZZ, Zhang YQ, Liu JH, Niu YN, Cai LQ, 2021. Distribution characteristics and ecological function predictions of soil bacterial communities in rained alfalfa fields on the Loess Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 30(3): 54-67 (in Chinese)
- Man BY, Xiang X, Luo Y, Mao XT, Zhang C, Sun BH, Wang X, 2021. Characteristics and influencing factors of soil fungal community of typical vegetation types in Mount Huangshan, East China. *Mycosystema*, 40(10): 2735-2751 (in Chinese)
- Mao YJ, Xie ZL, Xu HY, Meng Q, Guo J, Dai DR, Wang XF, Sun ZQ, Zhou XY, 2022. Study on the plant diversity of *Floccularia luteovirens* community under different altitude gradients. *Journal of Qinghai University*, 40(1): 1-9 (in Chinese)
- Oh S, Park MS, Lim YW, 2019. The influence of microfungi on the mycelial growth of ectomycorrhizal fungus *Tricholoma matsutake*. *Microorganisms*, 7(6): 169
- Pouzar Z, 1957. Nova genera macromycetum I. *Ceská Mykologie*, 11(48): e50
- Rahman MS, Quadir QF, Rahman A, Asha MN, Chowdhury MAK, 2015. Screening and characterization of phosphorus solubilizing bacteria and their effect on rice seedlings. *Research in Agriculture Livestock and Fisheries*, 1(1): 27-35
- Ren LY, Pema Y, Tenzin J, Liu XL, Zong TK, Liu SY, Liu XY, Phurba D, 2022. Composition of soil microbial community in the habitat of *Floccularia luteovirens* in Tibet, southwest China. *Mycosystema*, 4(11): 1-17 (in Chinese)
- Revillini D, Gehring CA, Johnson NC, 2016. The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant-soil feedback systems. *Functional Ecology*, 30(7): 1086-1098
- Rincón-Molina CI, Martínez-Romero E, Ruiz-Valdiviezo VM, Velázquez E, Ruiz-Lau N, Rogel-Hernández MA, Villalobos-Maldonado JJ, Rincón-Rosales R, 2020. Plant growth-promoting potential of bacteria associated to pioneer plants from an active volcanic site of Chiapas (Mexico). *Applied Soil Ecology*, 146: 103390
- Schmieder R, Edwards R, 2011. Quality control and preprocessing of metagenomic datasets. *Bioinformatics*, 27(6): 863-864
- Segata N, Izard J, Waldron L, Gevers D, 2011. Metagenomic biomarker discovery and explanation. *Genome Biology*, 12(6): R60
- Sessitsch A, Hardoim P, Döring J, Weilharter A, Krause A, Woyke T, Mitter B, Hauberg-Lotte L, Friedrich F, Rahalkar M, Hurek T, Sarkar A, Bodrossy L, van Overbeek L, Brar D, van Elsas JD, Reinhold-Hurek B, 2012. Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25(1): 28-36
- Su SF, Wang XY, Lin ZP, Jin YH, Xue Y, 2022. The characteristics of soil microbial functional diversity of six types of vegetation in tropical regions. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 37(3): 505-514 (in Chinese)
- Vigneron A, Cruaud P, Alsop E, de Rezende JR, Head IM, Tsismetis N, 2018. Beyond the tip of the iceberg; a new view of the diversity of sulfite- and sulfate-reducing microorganisms. *The ISME Journal*, 12(8): 2096-2099
- Wang F, Bau T, 2014. Research advances in the diversity of soil fungi. *Journal of Fungal Research*, 12(3): 178-186 (in Chinese)
- Wang H, Wang SM, Chen CB, Li Y, 2019. Assessment of antioxidant and anti-inflammatory potential of the aqueous extract of *Floccularia luteovirens* in diabetic rats. *Mycosystema*, 38(9): 1519-1526 (in Chinese)
- Wang QL, Jiang WB, Chen B, 2005. Effects of fairy ring growth of *Armillaria luteovirens* on soil fertility and plant community. *Chinese Journal of Ecology*, 24(3): 269-272 (in Chinese)
- Wang QM, Yan L, Hu XQ, Peng WS, Yang RJ, Liu L, Liu P, Dong Y, 2021. Effects of tea grey blight on the community structure of endophytic fungi in tea leaves. *Acta Microbiologica Sinica*, 61(9): 2949-2961 (in Chinese)
- Wang S, Wei J, Yang Y, Gao Y, 2018. Diversity and community structure of entophytic fungi in roots of *Ammopiptanthus mongolicus* in different recession degrees. *Mycosystema*, 37(4): 411-421 (in Chinese)
- Wang WY, Wang QJ, Jiang WB, Wang G, Ma JX, 2004. The growth of fairy rings of *Armillaria luteovirens* and their effect upon grassland vegetation and soil. *Acta Prataculturae Sinica*, 13(4): 34-38 (in Chinese)
- Wang Y, Xie ZL, 2015. Studies on plants related to the growth and development of *Floccularia luteovirens* in different regions. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 43(6): 215-219 (in Chinese)

- Wen J, Zhang SX, Yang XY, Qin RM, Xu MH, 2019. Species diversity in alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau: altitudinal gradient pattern and its response to simulated warming. *Journal of Agriculture*, 2019(4): 66-73 (in Chinese)
- Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC, 2019. Resource diversity of Chinese macrofungi: edible, medicinal and poisonous species. *Fungal Diversity*, 98: 1-76
- Xie CH, Yokota A, 2006. *Sphingomonas azotifigens* sp. nov., a nitrogen-fixing bacterium isolated from the roots of *Oryza sativa*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 56(Pt 4): 889-893
- Xie HM, Diao ZM, Deng J, 2005. Study on the present resource situation and sustainable development of *Armillaria luteovirens* in Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Hanjiang Normal University*, 25(6): 67-70 (in Chinese)
- Xie R, Xiong WP, Luo S, Baima DZ, Zhang JL, Qiangba ZG, Hong Y, 2014. Meteorological factors analysis of *Armillaria luteovirens* in Tibet in fruiting. *Tibet Journal of Agricultural Sciences*, 36(1): 40-45 (in Chinese)
- Xie ZL, Tian F, Yu J, Nie SY, Zhao LZ, Zhang JW, Lei YN, Guo J, 2015. The genetic structure analysis of *Floccularia luteovirens* using LUS and ITS assay. *Mycosystema*, 34(1): 26-37 (in Chinese)
- Xie ZL, Zhao LZ, Li Y, Lei JQ, Zhang FM, 2016. The correlation of geographic distribution and ecological environment of endemic species *Floccularia luteovirens* on Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36(10): 2851-2857 (in Chinese)
- Xing R, Yan HY, Gao QB, Zhang FQ, Wang JL, Chen SL, 2018. Microbial communities inhabiting the fairy ring of *Floccularia luteovirens* and isolation of potential mycorrhiza helper bacteria. *Journal of Basic Microbiology*, 58(6): 554-563
- Zhang D, Wang C, Li X, Yang X, Zhao L, Liu L, Zhu C, Li R, 2018. Linking plant ecological stoichiometry with soil nutrient and bacterial communities in apple orchards. *Applied Soil Ecology*, 126: 1-10
- Zhang KP, Mohsin A, Dai YC, Muhammad FA, Chen ZB, Zhuang YP, Chu J, Guo MJ, 2021. Role of a two-component signal transduction system RspA1/A2 in regulating the biosynthesis of salinomycin in *Streptomyces albus*. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 193: 1296-1310
- Zhong R, Xia C, Ju YW, Zhang XX, Duan TY, Nan ZB, Li CJ, 2021. A foliar *Epichloë* endophyte and soil moisture modified belowground arbuscular mycorrhizal fungal biodiversity associated with *Achnatherum inebrians*. *Plant Soil*, 458: 123
- Zhou JS, Sheng HY, Jiao YC, Xiong HY, Yang CJ, 2007a. The ecological environment of wild *Armillaria luteovirens* in Qinghai and comparison of strains in different ecoregions. *Edible Fungi*, 2007(2): 9-10 (in Chinese)
- Zhou JS, Xiong HY, Sheng HY, Jiao YC, Yang CJ, 2007b. Effect of the growth regulators, triacontanol and inositol, on the growth of *Armillaria luteovirens* mycelium. *Acta Edulis Fungi*, 14(3): 44-46 (in Chinese)
- Zhou LY, Deng XW, Zhu LL, 2010. Effects of Chinese herbal medicine extract on growth of *Armillaria luteovirens*. *Northern Horticulture*, 2010(6): 207-208 (in Chinese)
- Zhu P, Wang YP, Shi TT, Zhang X, Huang G, Gong J, 2018. Intertidal zonation affects diversity and functional potentials of bacteria in surface sediments: a case study of the Golden Bay mangrove, China. *Applied Soil Ecology*, 130: 159-168

[附中文参考文献]

- 蔡箫, 张颖, 王晓立, 2013. 黄绿蜜环菌培养基优化及人工培养条件研究. *安徽农学通报*, 20: 33-34
- 戴大日, 谢占玲, 郭璟, 毛玉晶, 孟清, 2020. 黄绿卷毛菇优良菌株筛选及其发酵特性. *食用菌学报*, 27(4): 115-119
- 戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文化安, 图力古尔, 李泰辉, 2010. 中国食用菌名录. *菌物学报*, 29(1): 1-21
- 郭璟, 谢占玲, 罗涛, 薛治峰, 郭建娟, 李发雄, 张秀娟, 2019. 黄绿卷毛菇生境中矮嵩草内生真菌多样性比较研究. *生物技术通报*, 35(11): 109-117
- 焦迎春, 余梅, 唐达, 2010. 黄绿蜜环菌液体培养几种胞外酶的测定. *食用菌*, 32(3): 6-7
- 荆佳强, 萨仁其力莫格, 秦洁, 张海芳, 李明, 杨殿林, 2022. 利用方式对贝加尔针茅草原土壤微生物群落结构与土壤酶活性的影响. *中国草地学报*, 44(2): 33-40
- 李晖, 央金卓嘎, 2002. 黄绿蜜环菌的生态调查. *西藏科技*, 2002(5): 25
- 李梅, 刁治民, 2008. 青海黄绿蜜环菌营养成分及其可持续利用研究. *陕西师范大学学报(自然科学版)*, 2008(36): 93-98
- 刘政捷, 2020. 黄绿卷毛菇的生理特性、关键活性物质挖掘及其多组学研究与其遗传代谢解析. 浙江大学博士学位论文, 杭州. 1-184
- 马欣, 罗珠珠, 张耀全, 刘家鹤, 牛伊宁, 蔡立群, 2021. 黄土高原雨养区不同种植年限紫花苜蓿土壤细菌群落特征与生态功能预测. *草业学报*, 30(3): 54-67
- 满百膺, 向兴, 罗洋, 毛小涛, 张超, 孙丙华, 王希, 2021. 黄山典型植被类型土壤真菌群落特征及其影响因素. *菌物学报*, 40(10): 2735-2751
- 毛玉晶, 谢占玲, 徐鸿雁, 孟清, 郭璟, 戴大日, 王晓芳, 孙占清, 周晓雨, 2022. 不同海拔梯度下黄绿卷

- 毛菇群落植物多样性研究. 青海大学学报, 40(1): 1-9
- 任丽莹, 白玛央宗, 丹增晋美, 刘晓玲, 宗同铠, 刘淑艳, 刘小勇, 普布多吉, 2022. 西藏黄绿卷毛菇生境土壤微生物群落组成. 菌物学报, 4(11): 1-17
- 宿少峰, 王小燕, 林之盼, 金映红, 薛杨, 2022. 热带地区 6 种植被类型土壤微生物功能多样性特征. 云南农业大学学报(自然科学), 37(3): 505-514
- 王芳, 图力古尔, 2014. 土壤真菌多样性研究进展. 菌物研究, 12(3): 178-186
- 王欢, 王淑敏, 陈长宝, 李玉, 2019. 黄绿卷毛菇水提物对糖尿病大鼠机体抗氧化及抗炎作用初探. 菌物学报, 38(9): 1519-1526
- 王启兰, 姜文波, 陈波, 2005. 黄绿蜜环菌蘑菇圈生长对土壤及植物群落的影响. 生态学杂志, 24(3): 269-272
- 王桥美, 严亮, 胡先奇, 彭文书, 杨瑞娟, 刘丽, 刘沛, 东晔, 2021. 茶轮斑病对茶树叶片内生真菌群落结构的影响. 微生物学报, 61(9): 2949-2961
- 王珊, 魏杰, 杨岳, 高永, 2018. 不同衰退等级蒙古沙冬青根内真菌多样性与群落结构. 菌物学报, 37(4): 411-421
- 王文颖, 王启基, 姜文波, 王刚, 马继雄, 2004. 黄蘑菇的生长对草地植被及土壤的影响. 草业学报, 13(4): 34-38
- 王琰, 谢占玲, 2015. 不同地区黄绿卷毛菇生长发育相关植物的研究. 江苏农业科学, 43(6): 215-219
- 温静, 张世雄, 杨晓艳, 秦瑞敏, 徐满厚, 2019. 青藏高原高寒草地物种多样性的海拔梯度格局及其对模拟增温的响应. 农学学报, 2019(4): 66-73
- 谢红民, 刁治民, 邓君, 2005. 青藏高原黄绿蜜环菌资源现状及可持续发展的研究. 汉江师范学院学报, 25(6): 67-70
- 谢荣, 熊卫萍, 洛桑, 白玛旦增, 张君丽, 强巴卓嘎, 红英, 2014. 西藏黄绿蜜环菌产区出菇期气象因子分析. 西藏农业科技, 36(1): 40-45
- 谢占玲, 田飞, 余静, 聂守一, 赵联正, 张佳伟, 雷亚男, 郭璟, 2015. 基于 LSU 和 ITS 的青藏高原黄绿卷毛菇种群遗传多样性分析. 菌物学报, 34(1): 26-37
- 谢占玲, 赵联正, 李椰, 雷洁琼, 张凤梅, 2016. 青藏高原特有种黄绿卷毛菇的地理分布与生态环境的相关性. 生态学报, 36(10): 2851-2857
- 周劲松, 盛海彦, 焦迎春, 熊辉岩, 杨春江, 2007a. 青海野生黄绿蜜环菌生态环境及不同生态区菌株间比较. 食用菌, 2007(2): 9-10
- 周劲松, 熊辉岩, 盛海彦, 焦迎春, 杨春江, 2007b. 生长调节剂对黄绿蜜环菌菌丝生长的影响. 食用菌学报, 14(3): 44-46
- 周连玉, 邓旭武, 朱莉莉, 2010. 中草药浸提液对黄绿蜜环菌生长的影响. 北方园艺, 2010(6): 207-208