

微生物对食用菌生长发育影响的研究进展

崔嫚^{1, 2} 邵改革³ 杨诺林² 范庆昊¹ 张金威¹ 田雨² 郑素月² 张瑞颖¹

(1. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所 北方干旱半干旱耕地高效利用全国重点实验室, 北京 100081; 2. 河北工程大学园林与生态工程学院, 邯郸 056038; 3. 陕西省西安市农业技术推广中心, 西安 710007)

摘要: 食用菌已经成为我国继粮、油、果、蔬后的第五大种植业。食用菌作为一类大型真菌, 目前主要采用纯培养技术进行栽培, 然而在自然界中食用菌与各种微生物并存, 并且在长期的演化中形成了复杂的相互关系, 根据其对食用菌的影响, 可分为有害微生物和有益微生物, 常见的有害微生物包括竞争性杂菌和侵染性病原; 有益微生物主要包括覆土微生物、伴生菌、生防类微生物等。在农作物生产中, 人们根据土壤微生物和根际微生物的营养、促生、抗病等功能, 开发出多种微生物肥料和菌剂, 有效的推动了作物的优质高产, 而食用菌在菌丝际微生物的研究和开发尚未起步。本文对目前关于食用菌和其他微生物之间相互关系的研究进展进行综述, 旨在推动相关研究, 为下一步食用菌新种类的驯化, 以及高产、稳产、优质、高抗、广适和绿色生产提供新的思路。

关键词: 食用菌; 微生物; 竞争性杂菌; 侵染性病原; 伴生菌; 覆土微生物; 生防微生物

DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0933

Research Progress in the Effects of Microorganisms on the Growth and Development of Edible Mushrooms

CUI Man^{1, 2} SHAO Gai-ge³ YANG Nuo-lin² FAN Qing-hao¹ ZHANG Jin-wei¹ TIAN Yu²
ZHENG Su-yue² ZHANG Rui-ying¹

(1. Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences/State Key Laboratory of Efficient Utilization of Arid and Semi-arid Arable Land in Northern China, Beijing 100081; 2. College of Landscape and Ecological Engineering, Hebei University of Engineering, Handan 056038; 3. Xi'an Agricultural Technology Extension Center, Xi'an 710007)

Abstract: Edible mushrooms have become the fifth largest cultivation industry in China after grain, oil, fruit and vegetables. Edible mushrooms, as a type of macrofungi, are mainly cultivated using pure culture technology at present. However, edible mushrooms coexist with various microorganisms in nature, and have formed a complex interrelationship in the long-term evolution. According to their impact on edible fungi, the microorganisms can be divided into harmful and beneficial microorganisms. The common harmful microorganisms include competitive microorganisms and infectious pathogens. The beneficial microorganisms mainly include casing microorganisms, companionate microorganisms, bio-controlling microorganisms, etc. In crop production, a variety of microbial fertilizers and microbial agent with nutritional, growth promoting, and disease resistant functions have been developed according to the interrelationship between plants and rhizosphere microorganisms, and have effectively promoted the quality and yield of crops. However, those studies and development of edible mushrooms in hyphosphere microorganisms are still in the early stages. This article briefly summarizes the current research progress on the interrelationship between edible mushrooms and other microorganisms, aiming to promote relevant research and to provide new ideas for the domestication of new species of edible mushrooms in the next step, as well as high yield, stable yield, high quality, high resistance, wide suitability and green production.

Key words: edible mushrooms; microorganism; competitive microorganism; infectious pathogen; companionate microorganisms; microorganism in casing soil; bio-controlling microorganism

收稿日期: 2023-09-28

基金项目: 国家食用菌产业技术体系 (CARS-20-15)

作者简介: 崔嫚, 女, 硕士研究生, 研究方向: 食用菌栽培生理研究; E-mail: 1628561698@qq.com

通讯作者: 张瑞颖, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 食用菌栽培及菌种保藏; E-mail: zhangruiying@caas.cn

食用菌是指能够形成子实体或菌核类组织并能供人类食用或药用的一类大型真菌。目前全世界已知的食用菌有 2 300 多种,我国已发现的食用菌有 1 000 余种,其中已经驯化可以人工栽培的有 100 余种,商业化栽培的有 60 余种,大部分属于担子菌门(Basidiomycota),少部分属于子囊菌门(Ascomycota)^[1]。据中国食用菌协会统计,2021 年我国食用菌总产量达 4 133.94 万吨(鲜重),产值 3 400 多亿元,是我国的种植业中继粮、油、果、蔬后的第五大产业。随着产业规模的扩大,食用菌面临产业升级、结构调整、提质增效的诸多压力。本文综述食用菌与其他微生物互作的研究进展,为食用菌技术发展提供新思路,推动产业绿色高质量发展。

在自然界中,食用菌与环境中微生物并存并相互作用。食用菌作为一种真菌,与其他微生物的相互关系主要有 3 种:(1)竞争和拮抗关系。食用菌与其他微生物生长在同一个环境中,彼此竞争共同的营养物质和生存空间,为了获得竞争优势,一方经常通过产生抑制或杀死另一方的代谢产物,食用菌生产中的杂菌污染多为这种关系。(2)共生关系。食用菌与其他微生物生活在一起,彼此依存,相互得益。(3)寄生关系。一种微生物寄生在另一种的活体上,摄取营养物质供自身生长繁殖,前者为寄生菌,后者为寄主,食用菌侵染性疾病多为这种关系^[2]。

目前驯化栽培的大多数食用菌是利用纯培养技术制作菌种、生产菌棒和栽培出菇的,如香菇(*Lentinula edodes*)、金针菇(*Flammulina filiformis*)等;有些食用菌的栽培出菇则需要特定的伴生菌,否则产量低甚至是不出菇,如银耳(*Tremella fuciformis*)的伴生菌是香灰菌(*Hypoxylon stygium*),金耳(*Tremella aurantia*)的伴生菌是毛韧革菌(*Sterem hirsutum*)等^[3];有些食用菌需要覆土才能正常出菇,覆土不仅能为子实体生长提供支撑,还能改善基质的持水性、通气性、温度、营养等理化特性,更重要的是覆土材料中的微生物可能也是促进菌丝生长和出菇的重要因素,如双孢蘑菇(*Agaricus bisporus*)、羊肚菌(*Morchella* spp.)^[4-5]。

1 竞争性杂菌

竞争性杂菌,也被称为污染性杂菌,是指在基质上与食用菌菌丝竞争性生长,争夺营养物质和生存空间,并抑制食用菌菌丝生长,影响出菇,导致食用菌减产甚至绝收。生产上主要的竞争性杂菌为细菌和真菌(附表 1)。

1.1 竞争性细菌

常见的竞争性细菌主要有芽孢杆菌属(*Bacillus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、黄单胞杆菌属(*Xanthomonas*)、欧文氏杆菌属(*Erwinia*)等^[6-7]。细菌污染后,在培养料上表现为水渍、酸败、湿腐、黏液和腐烂等症状,闻之有酸臭味。造成细菌污染的源头主要有两个方面:一是灭菌不彻底的培养料;二是环境中的细菌在接种、发菌和出菇阶段进入基质。细菌能在高温、高湿、缺氧、营养丰富的培养料上快速繁殖,因此细菌污染在高温季节往往较为严重。

1.2 竞争性真菌

木霉(*Trichoderma* spp.)俗称绿霉,是普遍发生且危害最严重的竞争性杂菌。我国已知木霉属真菌有 91 种^[8],常见的食用菌竞争性木霉有哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)、长枝木霉(*Trichoderma longibrachiatum*)、深绿木霉(*Trichoderma atroviride*)和棘孢木霉(*Trichoderma asperelum*)等^[9-10]。木霉能在多种有机质上生长繁殖,凡是适合食用菌菌丝生长的基质均适合木霉菌生长。基质中,木霉菌丝的生长过程中,一方面与食用菌争夺营养物质和生存空间;另一方面能产生抑制性代谢产物,抑制食用菌菌丝生长;除此之外,还能产生溶菌酶,破坏食用菌菌丝的细胞结构^[11]。同时,香菇、平菇等食用菌在与哈茨木霉等木霉共培养过程中,也会诱导产生抗性,与木霉菌丝体形成拮抗反应^[12]。木霉的菌丝纤细,呈灰白色,生长速度快,产孢能力强,产生大量的绿色分生孢子,使整个菌落变成绿色。木霉的分生孢子能随空气、水、昆虫等多种媒介传播,发菌室和出菇房内一旦发生木霉污染,尤其是在高温、高湿条件下,传播速度非常快。如果管理不当,会造成大面积污染,严重影响食用菌的出菇产量,甚至造成绝产。

曲霉 (*Aspergillus* spp.)、脉孢霉 (*Neurospora* spp.)、青霉 (*Penicilium* spp.)、毛霉 (*Mucor* spp.)、根霉 (*Rhizopus* spp.)、链格孢霉 (*Alternaria* spp.) 等也是常见的竞争性杂菌, 这些真菌主要发生在纯培养的食用菌原种、栽培种以及栽培袋中, 并且能通过无性孢子快速传播^[13-14]。生产中主要通过以下措施控制竞争性杂菌的发生和危害: 控制培养料的碳氮比、pH、含水量; 料袋不能有破损; 培养料灭菌彻底; 冷却室、接种室、发菌室和菇房提前消毒; 接种严格按照无菌操作规程; 控制发菌室和菇房的温度、湿度和通风等环境因子; 定期检查, 及时清除污染的菌种和菌袋。

裂褶菌 (*Schizophyllum commune*) 主要发生在香菇、黑木耳 (*Auricularia heimuer*)、银耳等食用菌的段木栽培中, 一方面引起木材白色腐朽, 与食用菌争夺营养; 另一方面与食用菌产生拮抗, 影响食用菌段木栽培的产量^[6]。总状炭角菌 (*Xylaria furcata*) 俗称鸡爪菌, 是鸡腿菇 (*Coprinus comatus*) 生产上常见的竞争性杂菌, 其菌丝与鸡腿菇菌丝扭结在一起, 并分泌胞外酶, 破坏鸡腿菇菌丝细胞的结构, 使鸡腿菇菌丝逐渐萎缩^[15]。鬼伞 (*Coprinus* spp.)、白色石膏霉 (*Scopulariopsis fimicola*)、胡桃肉状菌 (*Diehlomyces microsorus*) 等是高温季节常发生的竞争性杂菌, 主要危害双孢蘑菇、草菇 (*Volvariella volvacea*)、鸡腿菇、大球盖菇 (*Stropharia rugosoannulata*) 等覆土类食用菌^[16-18]。

2 侵染性病原

食用菌侵染性病害的发生是病原物、寄主和环境三个因素相互作用的结果。首先是病原物接触寄主的易感病部位, 侵入并在寄主体内生长繁殖, 干扰破坏寄主的正常生理代谢; 同时, 寄主对病原物的侵染也产生一系列抗性反应, 最后形成发病症状。引起食用菌病害的病原物主要有细菌和真菌等 (附表 2)。

2.1 侵染性的细菌病原

目前已经报道的食用菌细菌性病害有 20 余种, 主要发生在子实体上, 根据症状可分为斑点型和腐烂型两大类, 病原主要是假单胞杆菌属、欧文氏杆菌属等几个属的细菌^[19-20]。托拉斯假单胞杆菌

(*Pseudomonas tolaasii*) 是平菇、秀珍菇 (*Pleurotus pulmonarius*)、双孢蘑菇等食用菌褐斑病的主要病原物, 褐斑病也是目前研究最深入的一种食用菌病害。托拉斯假单胞杆菌主要侵染菌盖表面, 形成不规则的黄褐色斑点, 如果湿度过高, 则在菌盖上形成一层菌脓, 导致整个菌盖表面变成黄褐色^[21-22]。病原的主要致病因子是托拉斯毒素 (tolassin), 该毒素具有表面活性剂的作用, 能破坏寄主的细胞质膜, 导致细胞质外流, 并且上调酪氨酸酶基因的表达, 诱导酪氨酸酶活性提高。酪氨酸酶催化酪氨酸经过一系列的氧化反应形成黑色素, 使病斑变为黄褐色^[23-24]。食用菌感染褐斑病后, 品质下降, 严重地失去商品性。褐斑病一旦发生, 往往很难控制, 因为病原菌能够在基质内与营养菌丝体混合在一起, 很难根除。

杏鲍菇 (*Pleurotus eryngii*) 软腐病是工厂化生产中常见的一种病害, 感染初期, 杏鲍菇子实体或原基表面出现水渍状病斑, 病斑逐渐向四周和深处扩展, 导致受害部位逐渐变软, 变黏滑, 使子实体畸形, 严重的甚至导致整个子实体崩解为没有组织的黏糊细胞堆。细菌通过滴溅或接触传播到其他子实体上, 引起新的侵染。目前已经发现有多种细菌能引起杏鲍菇细菌性软腐病, 主要有欧文氏菌属和泛菌属 (*Pantoea*) 的细菌^[25-26]。该病害是近几年新出现的一种病害, 在高湿和温差较大的条件下易发生。控制该病害的关键是加强菇房消毒, 以及优化温度、空气相对湿度、通风等环境条件。

2.2 侵染性的真菌病原

食用菌侵染性的真菌病害种类非常多, 其中侵染的寄主最多、影响范围最广的是木霉属真菌。木霉不仅是培养料内竞争性杂菌, 还能侵染多种食用菌的子实体。如哈茨木霉和侵占木霉 (*Trichoderma aggressivum*) 能侵染双孢蘑菇的菌丝体, 抑制子实体的形成, 导致双孢蘑菇减产, 甚至是绝产^[27-29]; 哈茨木霉侵染灵芝子实体 (*Ganoderma lingzhi*) 形成灵芝绿霉病^[30]; 绿色木霉 (*Trichoderma viride*)、平菇木霉 (*Trichoderma pleurotum*)、侧耳生木霉 (*Trichoderma pleuroticola*)、康宁木霉 (*Trichoderma koningii*) 等木霉能侵染平菇、香菇、黑木耳等食用

菌的子实体,形成绿霉病^[31-32]。

匍枝霉属 (*Cladobotryum*) 能侵染子实体形成蛛网病,蛛网病不仅影响食用菌的产量和品质,严重的甚至能使食用菌完全失去商品价值。引起蛛网病的病原主要有匍枝霉 (*Cladobotryum varium*)、叶匍枝霉 (*Cladobotryum mycophilum*)、肘匍枝霉 (*Cladobotryum cubitense*)、凸出匍枝霉 (*Cladobotryum protrusum*)、树状匍枝霉 (*Cladobotryum dendroides*) 等^[33-37]。有害疣孢霉 (*Mycogone perniciosus*) 主要侵染双孢蘑菇子实体导致疣孢霉病,又称湿泡病^[38-42]。菌生轮枝霉 (*Verticillium fungicola*) 主要侵染双孢蘑菇和鸡腿菇子实体,引起菌生轮枝霉病,又称干泡病^[43-45]。除此之外,还有引起羊肚菌子实体白霉病的长毛拟青霉 (*Paecilomyces penicillatus*)^[46];引起羊肚菌菌柄腐烂病的变红镰刀菌 (*Fusarium incarnatum*)^[47];引起羊肚菌菌盖干腐病的长孢卵单隔孢霉 (*Diploöspora longispora*)^[48-49]。

3 食用菌伴生菌

银耳和金耳是传统的名贵食药食用菌,分类学上为银耳属真菌。虽然银耳属真菌的营养体在人工培养基上能营腐生生活,但分解木质纤维素的能力非常弱,普遍存在伴生现象。伴生是指伴生菌与食用菌生活在一起,伴生菌具有很强的木质纤维素降解能力,通过降解木质纤维素为食用菌提供营养物质,帮助食用菌完成有性生活史(附表3)^[2-3,50-51]。

银耳的伴生菌是香灰菌,香灰菌基因组中碳水化合物活性酶(CAZymes)基因的数量非常多,并且纤维素酶、半纤维素酶、多酚氧化酶等分解木质纤维素的酶活性很高,具有很强的木材分解能力;而银耳基因组中CAZymes基因匮乏,并且纤维素酶、半纤维素酶、多酚氧化酶等酶的活性较低,分解木材的能力较弱^[52-53]。营养生长阶段,银耳菌丝与香灰菌菌丝生长在一起,并且菌丝细胞之间有直接接触,银耳菌丝不仅可以吸收香灰菌分解木材的产物,而且还可能通过细胞接触获取香灰菌丝细胞内的营养物质。出耳阶段,银耳形成的子实体只含银耳菌丝体,无香灰菌丝体,被称为同质型子实体^[3]。银耳的伴生现象主要是对银耳有利,对香灰菌无明显的益处,这种伴生现象被认为是一种重寄

生(mycoparasitism),所谓的重寄生是指一种真菌寄生在另一种真菌上并完成生活史的现象^[54]。在自然条件下,香灰菌可以独立生存,而银耳离不开香灰菌,这进一步证实了银耳的伴生属于重寄生。金耳的伴生菌为毛韧革菌,与银耳所不同的是金耳的子实体是由金耳和毛韧革菌的菌丝体共同组成,即异质型子实体^[55]。

对于有伴生菌的食用菌来说,菌种和出菇袋内为二元培养物。在菌种制作过程中,需要根据食用菌与伴生菌的特点进行菌种的复配。制作银耳母种时,首先要分别制作银耳和香灰菌的菌种,然后进行复配;在制作原种和栽培种时,由于香灰菌的菌丝生长速度比银耳快,使用前需要重新混匀。金耳子实体为异质型的,含有金耳和毛韧革菌两种菌丝体,可以直接用子实体组织分离的方法就可以获得同时含有金耳和毛韧革菌的母种,无需进一步复配,就可以进行下一步的原种和栽培种扩繁^[56]。

4 覆土微生物

有些食用菌在栽培过程中必须覆土才能正常出菇,如双孢蘑菇、羊肚菌、大球盖菇、红托竹荪(*Dictyophora rubrovolvata*)、鸡腿菇、猪肚菇(*Clitocybe maxima*)、暗褐网柄牛肝菌(*Phlebopus portentosus*)等^[57-60]。当然,随着栽培技术的不断进步和革新,有些原来需要覆土的食用菌目前已经不需要覆土就可以正常出菇了,如灰树花(*Grifola frondosa*)、杏鲍菇等。覆土除了可以改善栽培基质的含水量、通气性、温度等理化性质之外,其中还含有多种微生物(表1)^[61-64],这些微生物能与食用菌菌丝体互作,促进食用菌菌丝生长和出菇。目前,双孢蘑菇和羊肚菌在这方面研究的相对比较深入。

在双孢蘑菇栽培过程中,如果不覆土则不能正常出菇,但是如果使用灭过菌的泥炭土作为覆土材料,也不能正常出菇,从而推测覆土中的微生物对双孢蘑菇子实体分化发育具有重要的促进作用^[65]。后来发现,覆土微生物中对双孢蘑菇子实体形成起促进作用的主要是恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)^[66-67]。有研究通过人工接种rfp标记的恶臭假单胞菌TK3的方法,证实恶臭假单胞菌对双孢蘑菇菌丝生长和子实体产量的促进作用^[68]。覆

表 1 覆土中常见的有益微生物

Table1 Beneficial microbes in casing soil

食用菌 Edible mushroom	覆土中的有益微生物 Beneficial microbes in casing soil	参考文献 Reference
白肉灵芝 <i>Ganoderma leucocontextum</i>	鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i> 、黏液杆菌属 <i>Mucilaginibacter</i> 、苔藓杆菌属 <i>Bryobacter</i> 、慢生根瘤菌属 <i>Bradyrhizobium</i>	[61]
羊肚菌 <i>Morchella</i> spp.	节杆菌属 <i>Arthrobacter</i> 、慢生根瘤菌属 <i>Bradyrhizobium</i> 、德沃斯氏菌属 <i>Devosia</i> 、假节杆菌属 <i>Pseudarthrobacter</i>	[62]
暗褐网柄牛肝菌 <i>Phlebopus portentosus</i>	慢生根瘤菌属 <i>Bradyrhizobium</i> 、 <i>Roseiarcus</i> 属、 <i>Pseudolabrys</i> 属	[63]
大球盖菇 <i>Stropharia rugosoannulata</i>	酸杆菌门 <i>Acidobacteria</i>	[64]

土微生物对双孢蘑菇菌丝生长和出菇的作用机理还不是很清楚。目前大多数学者认为双孢蘑菇菌丝体在生长过程中产生抑制性物质，而覆土微生物通过代谢消除这些抑制性物质，从而促进双孢蘑菇子实体的形成和发育。一种观点认为抑制性物质主要是 1- 辛烯 -3- 醇，但越来越多的证据表明双孢蘑菇菌丝产生的抑制性物质可能主要是乙烯^[57, 69–70]。

羊肚菌是近年新驯化的珍稀类食用菌，虽然已经实现了商业化栽培，但仍然存在出菇不稳定的问题。为了提高出菇产量，羊肚菌与土壤微生物的关系日益受到关注。羊肚菌可以“饲养”恶臭假单胞菌，一方面通过分泌代谢物为恶臭假单胞菌提供营养物质，促进细菌生长；另一方面可以吸收和利用恶臭假单胞菌作为营养物质，促进自身菌丝生长和菌核发育，提高菌丝体的抗逆性^[71]。除了恶臭假单胞菌之外，假单胞菌属中还有多个种类可以与羊肚菌互作，通过提高羊肚菌胞外酶活性促进基质的降解，帮助双方获得更多的有机营养，提高细菌和羊肚菌的生物量^[72]。另外，芽孢杆菌属、类芽孢杆菌属 (*Paenibacillus*)、节杆菌属 (*Arthrobacter*)、慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*) 等多种土壤微生物也可以促进羊肚菌的菌丝生长和子实体发育^[73–75]。土壤中除了含有对羊肚菌生长和出菇有利的微生物之外，还含有包括病原菌在内的许多有害微生物。连作障碍是影响羊肚菌产量的一个重要因素，虽然目前关于羊肚菌连作障碍确切的机制还不清楚，但是研究表明在羊肚菌连作过程中青霉菌素 (*Penicillium*)、木霉属、曲霉属、镰刀菌属 (*Fusarium*)、灰霉菌属 (*Botrytis*)、粉红螺旋聚孢霉属 (*Clonostachys*) 等多种食用菌的竞争性杂菌和病原菌的相对丰度升高，

而芽孢杆菌属、假单胞菌属等有益微生物的相对丰度则降低^[72, 75]。由此推测，羊肚菌的连作障碍也与土壤微生物的变化密切相关。

5 生防微生物

食用菌病虫害的防治非常困难。一方面食用菌栽培环境有利于病虫害的发生；另一方面食用菌对大多数的杀菌剂也非常敏感，并且杂菌、病原菌和害虫往往在基质内与菌丝体混合在一起，很难根除。目前能在食用菌上安全应用的化学药剂相对比较少。因此，生物防治在食用菌病虫害的防治中越来越受到人们的关注。

芽孢杆菌属对多种病原菌具有拮抗效应，可用于多种食用菌病害的防治。木霉是食用菌中影响范围最广的竞争性杂菌和侵染性病原菌，引发各种食用菌的绿霉病。研究表明，枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*)、解淀粉芽孢杆菌 (*Bacillus amyloliquefaciens*)、贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*) 等多种芽孢杆菌对木霉具有拮抗作用，能有效防治双孢蘑菇、糙皮侧耳等食用菌的绿霉病^[76–78]。枯草芽孢杆菌 QST713 和解淀粉芽孢杆菌 MBI600 在法国、加拿大等多个国家已经获农药产品登记，商业化应用于食用菌绿霉病的防治。目前这两个生防菌剂在我国也获得农药产品登记，但适用范围尚不包括食用菌。

苏云金芽孢杆菌 (*Bacillus thuringiensis*) 产生的伴孢晶体，对鳞翅目、双翅目等多种昆虫有毒杀活性，而对人和家畜无害，已经成为应用最广泛的微生物杀虫剂^[79]。目前已经筛选出对食用菌上常见的异迟眼蕈蚊 (*Bradysia difformis*)、短脉异蚤蝇 (*Megaselia curtineura*) 等害虫的具有毒杀作用的苏云金芽孢杆菌制剂^[80–81]，并且已经在多种食用菌中得到应用。

6 展望

纯培养技术是食用菌驯化栽培史上的一次革命。目前,大多数的食用菌的驯化栽培是建立在纯培养的基础上,然而,食用菌在自然界中与多种微生物共存,在长期的演化中形成了各种各样的相互关系。通常 1 g 土壤中有数亿以上的微生物细胞^[82]。在作物栽培中,根际微生物备受关注,尤其是有益微生物的溶磷、解钾、固氮、促生、抗病等多种功能的开发,目前已经有多种微生物肥料、功能性菌剂等相关产品被广泛应用^[83-84]。另外,丛枝菌根真菌菌丝际微生物的研究表明,菌丝际是生态系统中一个独特的、不能被忽视的重要区域^[85]。在食用菌栽培中,这方面的研究尚处于起步阶段。例如大球盖菇和红托竹荪菌丝体在纯培养条件下的生长速度非常慢,而在覆土条件下菌丝的生长速度相对要快得多,由此推测,覆土条件下菌丝际微生物对食用菌菌丝生长具有一定的促进作用。真菌能合成并积累草酸,而嗜草酸细菌则利用草酸盐作为碳源,降解和代谢草酸,从而形成草酸循环,草酸循环是生物圈碳循环的一小部分^[86-87]。目前有研究表明香菇、绣球菌(*Sparassis latifolia*)等食用菌的菌丝在生长过程中产生草酸,过量的草酸对自身的菌丝具有抑制作用^[88-89]。由此推测利用真菌与细菌之间的草酸循环可能会促进木腐菌的生长发育。

综上,目前我们对食用菌与其他微生物互作关系的认主要集中在竞争性杂菌和侵染性病害方面,而在有益微生物方面的研究还非常有限,而有益微生物在食用菌领域的开发和利用有可能会为食用菌产业发展打开一扇大门。下一步,探索和研究食用菌与其他微生物的互作,开发和利用有益微生物,将为食用菌新种类的驯化,提高产量、品质和抗性提供新的思路。

文章所有附表数据请到本刊官网下载(<http://biotech.aijournal.com/CN/1002-5464/home.shtml>)。

参考文献

- [1] 张金霞,陈强,黄晨阳,等.食用菌产业发展历史、现状与趋势[J].菌物学报,2015,34(4):524-540.
Zhang JX, Chen Q, Huang CY, et al. History, current situation and trend of edible mushroom industry development [J]. *Mycosystema*, 2015, 34(4): 524-540.
- [2] 黄年来.银耳菌种生产的原理和方法[J].食用菌,2007,29(1):25-27.
Huang NL. Principle and method of tremella production [J]. *Edible Fungi*, 2007, 29(1): 25-27.
- [3] 田云霞,童江云,汪威,等.银耳属伴生现象研究进展[J].食用菌,2019,41(4):1-3.
Tian YX, Tong JY, Wang W, et al. Research progress on commensalism of *Tremella* [J]. *Edible Fungi*, 2019, 41(4): 1-3.
- [4] 奚莉萍,胡晨梦卉,李彩虹,等.覆土细菌在食用菌栽培中的作用[J].生物学杂志,2023,40(3):101-106.
Xi LP, Hu CMH, Li CH, et al. The roles of bacteria in casing soil during the cultivation of edible fungi [J]. *J Biol*, 2023, 40(3): 101-106.
- [5] Orlofsky E, Zabari L, Bonito G, et al. Changes in soil bacteria functional ecology associated with *Morchella rufobrunnea* fruiting in a natural habitat [J]. *Environ Microbiol*, 2021, 23(11): 6651-6662.
- [6] 王贺祥,刘庆洪.食用菌栽培学[M].2版.北京:中国农业大学出版社,2014:201-225.
Wang HX, Liu QH. Mushroom cultivation [M]. 2nd ed. Beijing: China Agricultural University Press, 2014: 201-225.
- [7] 陈俏彪,王东明,毛可红.食用菌培养料细菌性污染的细菌种群特征[J].江苏农业科学,2011,39(6):417-418.
Chen QB, Wang DM, Mao KH. Bacterial population characteristics of bacterial contamination in edible fungi culture materials [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2011, 39(6): 417-418.
- [8] 朱兆香,庄文颖.木霉属研究概况[J].菌物学报,2014,33(6):1136-1153.
Zhu ZX, Zhuang WY. Current understanding of the genus *Trichoderma* (Hypocreales, Ascomycota) [J]. *Mycosystema*, 2014, 33(6): 1136-1153.
- [9] An XY, Cheng GH, Gao HX, et al. Phylogenetic analysis of *Trichoderma* species associated with green mold disease on mushrooms and two new pathogens on *Ganoderma sichuanense* [J]. *J Fungi*, 2022, 8(7): 704.
- [10] 边银丙.食用菌菌丝体侵染性病害与竞争性病害研究进展[J].食用菌学报,2013,20(2):1-7.
Bian YB. Research progress on infectious and competitive mycelial diseases of edible mushrooms [J]. *Acta Edulis Fungi*, 2013, 20(2): 1-7.
- [11] 马晓龙,王刚正,樊晓琳,等.食用菌与木霉菌互作机制研究进展[J].微生物学通报,2019,46(1):184-191.

- Ma XL, Wang GZ, Fan XL, et al. Interaction between edible fungi and *Trichoderma* spp.: a review [J]. Microbiol China, 2019, 46 (1): 184-191.
- [12] Savoie JM, Mata G. *Trichoderma harzianum* metabolites pre-adapt mushrooms to *Trichoderma aggressivum* antagonism [J]. Mycologia, 2003, 95 (2): 191-199.
- [13] 秦文韬, 王守现, 荣成博, 等. 我国食用菌病害发生与防控概况 [J]. 中国食用菌, 2020, 39 (12): 1-7.
- Qin WT, Wang SX, Rong CB, et al. Occurrence and management of edible fungus diseases in China [J]. Edible Fungi China, 2020, 39 (12): 1-7.
- [14] 李宝聚, 阚琳娜, 徐凯, 等. 食用菌生产中主要竞争性病害的种类及其防控技术 [J]. 中国蔬菜, 2005 (12): 61-62.
- Li BJ, Kan LN, Xu K, et al. Main competitive diseases in edible fungi production and their prevention and control techniques [J]. China Veg, 2005 (12): 61-62.
- [15] 沈新磊, 姚勇. 鸡腿菇总状炭角菌的发生规律及绿色防控技术 [J]. 食用菌, 2016, 38 (6): 55-56.
- Shen XL, Yao Y. Occurrence regularity and green prevention and control technology of *Coprinus comatus* [J]. Edible Fungi, 2016, 38 (6): 55-56.
- [16] 朱力扬, 黄梅, 图力古尔. 中国鬼伞类真菌的分类 [J]. 菌物学报, 2022, 41 (6): 878-898.
- Zhu LY, Huang M, Tu LGE. Taxonomy of coprinoid fungi in China [J]. Mycosystema, 2022, 41 (6): 878-898.
- [17] 朱富春. 食用菌两种真菌病害的发生规律与综合防治 [J]. 食用菌, 2018, 40 (4): 59-60.
- Zhu FC. Occurrence regularity and comprehensive control of two fungal diseases of edible fungi [J]. Edible Fungi, 2018, 40 (4): 59-60.
- [18] 白新俊. 草菇栽培要防鬼伞发生 [J]. 农村新技术, 2019 (7): 18-19.
- Bai XJ. Prevention of ghost umbrella in straw mushroom cultivation [J]. Nongcun Xijishu, 2019 (7): 18-19.
- [19] 隋昆澎, 田龙, 宋冰, 等. 食用菌细菌性病害研究进展 [J]. 食用菌学报, 2020, 27 (1): 97-104.
- Sui KP, Tian L, Song B, et al. Advances in bacterial diseases of edible fungi [J]. Acta Edulis Fungi, 2020, 27 (1): 97-104.
- [20] 刘晨光, 王青, 边银丙, 等. 主栽食用菌的细菌性病害研究进展 [J]. 食药食用菌, 2022, 30 (1): 36-42.
- Liu CG, Wang Q, Bian YB, et al. Research progress on bacterial diseases of major edible mushrooms [J]. Edible and Medicinal Mushrooms, 2022, 30 (1): 36-42.
- [21] Zhang RY, Hu DD, Gu JG, et al. Evaluation of oyster mushroom strains for resistance to *Pseudomonas tolaasii* by inoculation in spawned substrates [J]. Eur J Plant Pathol, 2013, 137 (1): 119-126.
- [22] 张瑞颖, 左雪梅, 姜瑞波. 平菇褐斑病原菌的分离与鉴定 [J]. 中国食用菌, 2007, 26 (5): 58-60.
- Zhang RY, Zuo XM, Jiang RB. Isolation and identification of the pathogenic bacteria causing brown blotch disease of *Pleurotus ostreatus* [J]. Edible Fungi China, 2007, 26 (5): 58-60.
- [23] 黄在兴, 刘斌. 食用菌托拉氏假单胞菌相关病害研究进展 [J]. 中国植保导刊, 2021, 41 (11): 15-23.
- Huang ZX, Liu B. Advances in edible mushrooms diseases caused by *Pseudomonas tolaasii* [J]. China Plant Prot, 2021, 41 (11): 15-23.
- [24] Yun YB, Cho KH, Kim YK. Inhibition of tolaasin cytotoxicity causing brown blotch disease in cultivated mushrooms using tolaasin inhibitory factors [J]. Toxins, 2023, 15 (1): 66.
- [25] 张瑞颖, 胡丹丹, 顾金刚, 等. 刺芹侧耳细菌性软腐病原菌分离鉴定 [J]. 食用菌学报, 2013, 20 (3): 43-49.
- Zhang RY, Hu DD, Gu JG, et al. Identification and characterization of an *Ercinia* sp. causing bacterial soft-rot disease on *Pleurotus eryngii* cultivated in China [J]. Acta Edulis Fungi, 2013, 20 (3): 43-49.
- [26] Xu F, Yan H, Liu Y, et al. A re-evaluation of the taxonomy and classification of the type III secretion system in a pathogenic bacterium causing soft rot disease of *Pleurotus eryngii* [J]. Curr Microbiol, 2021, 78 (1): 179-189.
- [27] Allaga H, Zhumakayev A, Büchner R, et al. Members of the *Trichoderma harzianum* species complex with mushroom pathogenic potential [J]. Agronomy, 2021, 11 (12): 2434.
- [28] Samuels GJ, Dodd SL, Gams W, et al. *Trichoderma* species associated with the green mold epidemic of commercially grown *Agaricus bisporus* [J]. Mycologia, 2002, 94 (1): 146-170.
- [29] de la Fuente ME, Beyer DM, Rinker DL. First report of *Trichoderma harzianum* biotype Th4, on commercial button mushrooms in California [J]. Plant Dis, 1998, 82 (12): 1404.
- [30] Lu BH, Zuo B, Liu XL, et al. *Trichoderma harzianum* causing green mold disease on cultivated *Ganoderma lucidum* in Jilin Province, China [J]. Plant Dis, 2016, 100 (12): 2524.
- [31] Błaszczyk L, Siwulski M, Sobieralski K, et al. Diversity of *Trichoderma* spp. causing *Pleurotus* green mould diseases in Central Europe [J]. Folia Microbiol, 2013, 58 (4): 325-333.
- [32] 刘正慧, 李丹, SOSSAH Frederick Leo, 等. 食用菌主要病原真菌和细菌 [J]. 菌物研究, 2018, 16 (3): 158-163.
- Liu ZH, Li D, Sossah F, et al. Major pathogenic fungi and bacteria

- in edible fungi [J]. *J Fungal Res*, 2018, 16 (3): 158-163.
- [33] Chakwiya A, Van der Linde EJ, Chidamba L, et al. Diversity of *Cladobotryum mycophilum* isolates associated with cobweb disease of *Agaricus bisporus* in the South African mushroom industry [J]. *Eur J Plant Pathol*, 2019, 154 (3): 767-776.
- [34] Tian FH, Li CT, Li Y. First report of *Cladobotryum varium* causing cobweb disease of *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis* in China [J]. *Plant Dis*, 2018, 102 (4): 826.
- [35] Carrasco J, Navarro MJ, Gea FJ. Cobweb, a serious pathology in mushroom crops: a review [J]. *Span J Agric Res*, 2017, 15 (2): e10R01.
- [36] Qin WT, Li J, Zeng ZQ, et al. First report of cobweb disease in *Oudemansiella raphanipes* caused by *Cladobotryum varium* in Beijing, China [J]. *Plant Dis*, 2021; 105 (12): 4171.
- [37] Lan YF, Cong QQ, Wang QW, et al. First report of *Cladobotryum protrusum* causing cobweb disease on cultivated *Morchella importuna* [J]. *Plant Dis*, 2020, 104 (3): 977.
- [38] 黄清铎, 王庆福, 刘新锐, 等. 双孢蘑菇疣孢霉病研究进展 [J]. *食用菌学报*, 2013, 20 (2): 69-74.
- Huang QH, Wang QF, Liu XR, et al. Research progress on the mushroom pathogen *Mycogone perniciosa* [J]. *Acta Edulis Fungi*, 2013, 20 (2): 69-74.
- [39] Du YX, Shi NN, Ruan HC, et al. Three *Mycogone* species, including a new species, cause wet bubble disease of *Agaricus bisporus* in China [J]. *Plant Dis*, 2021, 105 (12): 3967-3977.
- [40] Li D, Sossah FL, Yang Y, et al. Genetic and pathogenic variability of *Mycogone perniciosa* isolates causing wet bubble disease on *Agaricus bisporus* in China [J]. *Pathogens*, 2019, 8 (4): 179.
- [41] 张春兰, 徐济贵, 柿岛真, 等. 双孢蘑菇疣孢霉病的发病过程及病原菌的核相研究 [J]. *微生物学报*, 2017, 57 (3): 422-433.
- Zhang CL, Xu JZ, Shi DZ, et al. The development of *Agaricus bisporus* wet bubble disease and the nuclear phase of pathogen [J]. *Acta Microbiol Sin*, 2017, 57 (3): 422-433.
- [42] 黄清铎, 王松, 张扬, 等. 有害疣孢霉菌与双孢蘑菇的互作关系 [J]. *菌物学报*, 2014, 33 (2): 440-448.
- Huang QH, Wang S, Zhang Y, et al. The interactions between *Mycogone perniciosa* and *Agaricus bisporus* [J]. *Mycosystema*, 2014, 33 (2): 440-448.
- [43] Largeteau ML, Savoie JM. Effect of the fungal pathogen *Verticillium fungicola* on fruiting initiation of its host, *Agaricus bisporus* [J]. *Mycol Res*, 2008, 112 (Pt 7): 825-828.
- [44] 黄春燕, 万鲁长, 张柏松, 等. 菌生轮枝霉对鸡腿蘑侵染的研究初报 [J]. *山东农业科学*, 2009, 41 (2): 81-83.
- Huang CY, Wan LC, Zhang BS, et al. Preliminary study on infection of *Verticillium fungicola* var. *aleophilum* on *Coprinus comatus* [J]. *Shandong Agric Sci*, 2009, 41 (2): 81-83.
- [45] Wong WC, Preece TF. Sources of *Verticillium fungicola* on a commercial mushroom farm in England [J]. *Plant Pathol*, 1987, 36 (4): 577-582.
- [46] He XL, Peng WH, Miao RY, et al. White mold on cultivated morels caused by *Paecilomyces penicillatus* [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2017, 364 (5). DOI: 10.1093/femsle/fnx037.
- [47] Guo MP, Chen K, Wang GZ, et al. First report of stipe rot disease on *Morchella importuna* caused by *Fusarium incarnatum*-*F. equiseti* species complex in China [J]. *Plant Dis*, 2016, 100 (12): 2530.
- [48] He PX, Li CC, Cai YL, et al. First report of pileus rot disease on cultivated *Morchella importuna* caused by *Diploëspora longispora* in China [J]. *J Gen Plant Pathol*, 2018, 84 (1): 65-69.
- [49] 黄慧, 张晓勇, 郑欢, 等. 羊肚菌菌盖干腐病原菌鉴定及培养特性研究 [J]. *植物保护*, 2022, 48 (1): 66-72.
- Huang H, Zhang XY, Zheng H, et al. Identification and cultural characterization of *Diploëspora longispora* associated with pileus rot disease on cultivated morel [J]. *Plant Prot*, 2022, 48 (1): 66-72.
- [50] 何林蔓, 柳宜池, 陈莎, 等. 血耳伴生菌胞外多糖的抗氧化活性及吸湿、保湿性能 [J]. *食品研究与开发*, 2023, 44 (17): 30-36.
- He LM, Liu YC, Chen S, et al. Antioxidant activity, moisture-absorption and moisture-retention properties of exopolysaccharides from the associated fungus of *Tremella sanguinea* [J]. *Food Research and Development*, 2023, 44 (17): 30-36.
- [51] 韦中强, 肖波, 李娜, 等. 猪苓菌核共生营养优势蜜环菌初步筛选 [J]. *南方农业*, 2021, 15 (20): 1-3.
- Wei ZQ, Xiao B, Li N, et al. Preliminary screening of *Armillaria mellea* with symbiotic nutritional advantages of *Polyporus umbellatus* sclerotium [J]. *South China Agric*, 2021, 15 (20): 1-3.
- [52] 林辉, 赖淑芳, 郑珠霜, 等. 香灰菌与银耳混合培养过程中酶系的相互作用 [J]. *中国食用菌*, 2015, 34 (4): 57-61.
- Lin H, Lai SF, Zheng ZS, et al. Interaction rules of enzyme system between *Hypoxylon* sp. and *Tremella fuciformis* [J]. *Edible Fungi China*, 2015, 34 (4): 57-61.
- [53] 王庆福. 银耳与香灰菌 CAZymes 差异性研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2016.
- Wang QF. The difference of CAZymes between *Tremella fuciformis* and *Hypoxylon* sp [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2016.

- [54] Millanes AM, Diederich P, Ekman S, et al. Phylogeny and character evolution in the jelly fungi (*Tremellomycetes*, *Basidiomycota*, Fungi) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2011, 61 (1) : 12-28.
- [55] 曹瑶, 杨林雷, 李荣春, 等. 金耳培养物的物种组成及营养运输关系 [J]. *食用菌学报*, 2022, 29 (2) : 48-53.
- Cao Y, Yang LL, Li RC, et al. A preliminary study on composition of fungal species and nutrient transportation in *Naematelia aurantialba* culture [J]. *Acta Edulis Fungi*, 2022, 29 (2) : 48-53.
- [56] 田果廷, 赵丹丹, 赵永昌. 金耳有效菌种的制备技术研究 [J]. *西南农业学报*, 2010, 23 (5) : 1620-1624.
- Tian GT, Zhao DD, Zhao YC. Study on technology for spawn preparation for *Tremella aurantialba* [J]. *Southwest China J Agric Sci*, 2010, 23 (5) : 1620-1624.
- [57] 张朝辉, 闫鹏, 张广, 等. 双孢蘑菇覆土出菇机理研究进展 [J]. *园艺学报*, 2023, 50 (9) : 2048-2058.
- Zhang CH, Yan P, Zhang G, et al. Research progress on the mechanism of the mushroom formation in the button mushroom (*Agaricus bisporus*) induced by casing soils [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2023, 50 (9) : 2048-2058.
- [58] 曹昉, 纪光燕, 罗顺珍, 等. 暗褐网柄牛肝菌人工驯化研究的回顾与前瞻 [J]. *菌物学报*, 2021, 40 (12) : 3064-3080.
- Cao Y, Ji GY, Luo SZ, et al. Domestication and artificially cultivation of *Phlebopus portentosus*: retrospect and prospect [J]. *Mycosystema*, 2021, 40 (12) : 3064-3080.
- [59] 李正鹏, 李玉, 周峰, 等. 大球盖菇工厂化栽培技术 [J]. *食用菌*, 2018, 40 (5) : 49-50.
- Li ZP, Li Y, Zhou F, et al. Industrial cultivation techniques of *Pleurotus ostreatus* [J]. *Edible Fungi*, 2018, 40 (5) : 49-50.
- [60] 纪大千, 宋美金, 李代芳. 红托竹荪的人工栽培 [J]. *食用菌*, 1983, (1) : 6-7.
- Ji DQ, Song MJ, Li DF. Artificial cultivation of *Dictyophora rubrovolvata* [J]. *Edible Fungi*, 1983, (1) : 6-7.
- [61] Yao CX, Tao N, Liu JX, et al. Differences in soil microbiota of continuous cultivation of *Ganoderma leucocontextum* [J]. *Agronomy*, 2023, 13 (3) : 888.
- [62] Yu FM, Jayawardena RS, Thongklang N, et al. Morel production associated with soil nitrogen-fixing and nitrifying microorganisms [J]. *J Fungi*, 2022, 8 (3) : 299.
- [63] Yang RH, Bao DP, Guo T, et al. Bacterial profiling and dynamic succession analysis of *Phlebopus portentosus* casing soil using MiSeq sequencing [J]. *Front Microbiol*, 2019, 10: 1927.
- [64] Gong S, Chen C, Zhu JX, et al. Effects of wine-cap *Stropharia* cultivation on soil nutrients and bacterial communities in forestlands of Northern China [J]. *PeerJ*, 2018, 6: e5741.
- [65] Hayes WA, Randle PE, Last FT. The nature of the microbial stimulus affecting sporophore formation in *Agaricus bisporus* (Lange) Sing [J]. *Ann Appl Biol*, 1969, 64 (1) : 177-187.
- [66] Colauto NB, Fermor TR, Eira AF, et al. *Pseudomonas putida* stimulates primordia on *Agaricus bitorquis* [J]. *Curr Microbiol*, 2016, 72 (4) : 482-488.
- [67] Rainey PB. Effect of *Pseudomonas putida* on hyphal growth of *Agaricus bisporus* [J]. *Mycol Res*, 1991, 95 (6) : 699-704.
- [68] 王琳, 魏启舜, 周影, 等. 覆土层益生菌恶臭假单胞菌 TK3 对双孢蘑菇的促生作用 [J]. *食用菌学报*, 2018, 25 (3) : 23-29, 封 2.
- Wang L, Wei QS, Zhou Y, et al. Addition of *Pseudomonas putida* TK3 into the casing soil to promote growth of *Agaricus bisporus* [J]. *Acta Edulis Fungi*, 2018, 25 (3) : 23-29, 封 2.
- [69] 张君, 齐曼, 郭家稳, 等. 双孢蘑菇出菇的气体自抑物质研究进展 [J]. *食药菌*, 2022, 30 (4) : 248-260.
- Zhang J, Qi M, Guo JW, et al. Recent advances in the volatile self-inhibitor for mushroom formation of the button mushroom, *Agaricus bisporus* [J]. *Edible and Medicinal Mushrooms*, 2022, 30 (4) : 248-260.
- [70] 张大飞, 戚元成, 高玉千, 等. 双孢蘑菇覆土出菇机理初步探讨 [J]. *食用菌*, 2010, 32 (1) : 9-11, 16.
- Zhang DF, Qi YC, Gao YQ, et al. A primary analysis on the mechanism of casing soil triggering the sporophore formation of *Agaricus bisporus* [J]. *Edible Fungi*, 2010, 32 (1) : 9-11, 16.
- [71] Pion M, Spangenberg JE, Simon A, et al. Bacterial farming by the fungus *Morchella crassipes* [J]. *Proc Biol Sci*, 2013, 280 (1773) : 20132242.
- [72] Lohberger A, Spangenberg JE, Ventura Y, et al. Effect of organic carbon and nitrogen on the interactions of *Morchella* spp. and bacteria dispersing on their *Mycelium* [J]. *Front Microbiol*, 2019, 10: 124.
- [73] Longley R, Benucci GMN, Mills G, et al. Fungal and bacterial community dynamics in substrates during the cultivation of morels (*Morchella rufobrunnea*) indoors [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2019, 366 (17) : fnz215.
- [74] 张月珠, 蒋文静, 常颖萃, 等. 竹荪连作土壤拮抗细菌的分离鉴定及抑菌活性 [J]. *热带农业科学*, 2018, 38 (1) : 90-94.
- Zhang YZ, Jiang WJ, Chang YC, et al. Isolation, identification and anti-microbial activity of antagonistic bacteria in continuous cropping soil of *Dictyophora* [J]. *Chin J Trop Agric*, 2018, 38 (1) : 90-94.
- [75] Liu WY, Guo HB, Ke-Xin B, et al. Determining why continuous

- cropping reduces the production of the morel *Morchella sextelata* [J]. *Front Microbiol*, 2022, 13: 903983.
- [76] Pandin C, Le Coq D, Deschamps J, et al. Complete genome sequence of *Bacillus velezensis* QST713: a biocontrol agent that protects *Agaricus bisporus* crops against the green mould disease [J]. *J Biotechnol*, 2018, 278: 10-19.
- [77] Milijašević-Marčić S, Stepanović M, Todorović B, et al. Biological control of green mould on *Agaricus bisporus* by a native *Bacillus subtilis* strain from mushroom compost [J]. *Eur J Plant Pathol*, 2017, 148 (3) : 509-519.
- [78] Mwangi RW, Kariuki S, Wagara I. Biocontrol of green mould disease of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) using *Bacillus amyloliquefaciens* [J]. *J Biol Agric Healthc*, 2017, 7: 25-30.
- [79] 吴洪福, 郭淑元, 李海涛, 等. 苏云金芽孢杆菌杀虫晶体蛋白结构和功能研究进展 [J]. *东北农业大学学报*, 2009, 40 (2) : 118-122.
- Wu HF, Guo SY, Li HT, et al. Progress on structure and function of insecticidal crystal proteins from *Bacillus thuringiensis* [J]. *J Northeast Agric Univ*, 2009, 40 (2) : 118-122.
- [80] 王帆帆, 曲绍轩, 林金盛, 等. 食用菌延迟眼蕈蚊苏云金芽孢杆菌筛选及杀虫蛋白基因鉴定 [J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2019, 45 (2) : 189-195.
- Wang FF, Qu SX, Lin JS, et al. Screening of *Bacillus thuringiensis* and identification of insecticidal crystal protein gene against *Bradysia difformis* in mushroom cultivation [J]. *J Zhejiang Univ Agric Life Sci*, 2019, 45 (2) : 189-195.
- [81] 师迎春, 杨秀芬, 张涛, 等. 苏云金芽孢杆菌制剂对双孢蘑菇栽培房眼蕈蚊的控制作用 [J]. *食用菌学报*, 2014, 21 (4) : 76-80.
- Shi YC, Yang XF, Zhang T, et al. Effectiveness of *Bacillus thuringiensis* microbial agents in controlling sciarid fly infestation in *Agaricus bisporus* cultivation rooms [J]. *Acta Edulis Fungi*, 2014, 21 (4) : 76-80.
- [82] Serna-Chavez HM, Fierer N, van Bodegom PM. Global drivers and patterns of microbial abundance in soil [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2013, 22 (10) : 1162-1172.
- [83] 马学兰, 周连玉, 巨家升. 微生物菌剂在粮食作物生产中的应用研究进展 [J]. *山西农业科学*, 2023, 51 (4) : 456-461.
- Ma XL, Zhou LY, Ju JS. Research progress on application of microbial agents in production of grain crops [J]. *J Shanxi Agric Sci*, 2023, 51 (4) : 456-461.
- [84] 刘京伟, 李香真, 姚敏杰. 植物根际微生物群落构建的研究进展 [J]. *微生物学报*, 2021, 61 (2) : 231-248.
- Liu JW, Li XZ, Yao MJ. Research progress on assembly of plant rhizosphere microbial community [J]. *Acta Microbiol Sin*, 2021, 61 (2) : 231-248.
- [85] Zhang L, Zhou JC, George TS, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra [J]. *Trends Plant Sci*, 2022, 27 (4) : 402-411.
- [86] Rudnick MB, van Veen JA, de Boer W. Oxalic acid: a signal molecule for fungus-feeding bacteria of the genus *Collimonas*? [J]. *Environ Microbiol Rep*, 2015, 7 (5) : 709-714.
- [87] Syed S, Buddolla V, Lian B. Oxalate carbonate pathway-conversion and fixation of soil carbon-a potential scenario for sustainability [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 591297.
- [88] Li JT, Duan YC, Hu ZY, et al. Physiological mechanisms by which gypsum increases the growth and yield of *Lentinula edodes* [J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2022, 106 (7) : 2677-2688.
- [89] Shu LL, Wang MY, Wang S, et al. Excessive oxalic acid secreted by *Sparassis latifolia* inhibits the growth of mycelia during its saprophytic process [J]. *Cells*, 2022, 11 (15) : 2423.

(责任编辑 朱琳峰)