



覆土栽培食用菌的微生物病害防控

李沛昕^{1,2}, 苗人云³, 吴波^{1*}, 阮志勇⁴, 何明雄¹

1 农业农村部成都沼气科学研究所, 四川 成都 610064

2 中国农业科学院研究生院, 北京 100081

3 中国农业科学院都市农业研究所, 四川 成都 610213

4 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081

李沛昕, 苗人云, 吴波, 阮志勇, 何明雄. 覆土栽培食用菌的微生物病害防控[J]. 微生物学报, 2023, 63(5): 1888-1898.

LI Peixin, MIAO Renyun, WU Bo, RUAN Zhiyong, HE Mingxiong. Prevention and control of microbial diseases in soil-covered cultivation of edible fungi[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(5): 1888-1898.

摘要: 微生物病害问题会造成覆土栽培食用菌的产量和质量严重下降。防控微生物病害一直是食用菌研究和产业发展关注的热点, 但常规的防控措施均存在局限性, 尚难以在生产实践中有效地防控病害。本文列举了近年来常规的生物和非生物方法在覆土栽培食用菌微生物病害防控中的应用, 对其特点进行了总结, 并综述了近年来覆土栽培食用菌土壤微生物群落多样性研究的进展。基于此, 提出了应用合成土壤微生物组来防控食用菌微生物病害的新策略, 对构建和应用合成土壤微生物组面临的挑战和前景进行展望。这将有助于有效地防控覆土栽培食用菌的微生物病害和维系土壤健康。

关键词: 食用菌; 覆土栽培; 微生物病害防控; 合成微生物群落

资助项目: 中国农业科学院科技创新工程(CAAS-ASTIP-2016-BIOMA); 四川省科技计划(重点研发项目) (2022YFN0062); 中央级公益性科研院所基本科研业务费(1610012022009-03102)

This work was supported by the Science and Technology Innovation Project of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2016-BIOMA), the Sichuan Science and Technology Plan (Key Research and Development Projects) (2022YFN0062), and the Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund (1610012022009-03102).

*Corresponding author. E-mail: wubo@caas.cn

Received: 2023-03-01; Accepted: 2023-04-28; Published online: 2023-05-06

Prevention and control of microbial diseases in soil-covered cultivation of edible fungi

LI Peixin^{1,2}, MIAO Renyun³, WU Bo^{1*}, RUAN Zhiyong⁴, HE Mingxiong¹

1 Biogas Institute of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Chengdu 610064, Sichuan, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

3 Institute of Urban Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610213, Sichuan, China

4 Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: Microbial diseases can greatly reduce the yield and quality of edible fungi cultivated with the soil-covered mode. Prevention and control of these microbial diseases is kept focused in both research and industrial development of edible fungi. Nevertheless, the drawbacks of regular techniques limit their practical applications to effectively prevent and control microbial diseases. In this review, we summarize recent applications, as well as the pros and cons, of regular biological and non-biological techniques for preventing and controlling microbial diseases in the soil-covered cultivation of edible fungi. We also review recent research progresses on soil microbial community diversity in the soil-covered cultivation of edible fungi. Based on these progresses, we propose a new strategy that applies a synthetic soil microbial community to prevent and control microbial diseases in the soil-covered cultivation of edible fungi. Moreover, the challenges and prospects to constructing and applying a synthetic soil microbial community are present. This review contributes to the efficient prevention and control of microbial diseases in the cultivation of edible fungi and the maintenance of soil health.

Keywords: edible fungi; soil covering cultivation; prevention and control of microbial diseases; synthetic microbial community

大力发展食用菌产业是践行大粮食观、保障粮食安全和促进乡村振兴的重要举措。随着食用菌栽培面积不断地扩大,病害问题随之而来,严重影响着食用菌的产量和质量。工厂化栽培食用菌品种的危害防控程度较高,而羊肚菌、大球盖菇、鸡腿菇和竹荪等覆土栽培品种易受气候变化、种植条件、栽培经验和连作障碍等因素影响,导致微生物病害呈上升趋势。因此,防控覆土栽培食用菌的微生物病害具有重要的研究意义和应用价值。

导致覆土栽培食用菌发生微生物病害的病

原菌主要包括真菌、细菌和病毒三大类^[1]。常见的真菌病害主要有蛛网病、褐腐病、褐斑病等,而代表性细菌病害包括细菌性软腐病、斑点病、菌柄腐烂病等,已有文献对这些微生物病害及其病原菌进行了总结^[2-5]。此外,病毒性病害较为复杂,侵染性极强,易得难治^[6],在双孢蘑菇^[7-8]、羊肚菌^[9-11]等多种覆土栽培食用菌中均有报道。本文总结了覆土栽培食用菌的微生物病害生物防控措施及其特点,综述了覆土栽培食用菌土壤微生物群落多样性研究进展,提出构建合成微生物组(synthetic

microbiome, SynCom)防控覆土栽培食用菌微生物病害的新思路。

1 覆土栽培食用菌微生物病害防控策略

覆土栽培食用菌微生物病害防控策略可分为非生物和生物防控两种(图 1)。研究发现,采取土壤消毒、轮作种植、施用化学杀菌剂等非生物策略可以抑制病原菌^[12-13]。化学杀菌剂作用快、效果显著,在食用菌覆土栽培中多被使用,但是存在环保和食品安全隐患。另外,由于食用菌和病原菌均为微生物,杀菌剂本身可能会抑制食用菌的生长,这就大大限制了它的使用,研究也发现重复使用相同的杀菌剂已经导

致了病原菌耐药性的出现^[14]。此外,选育抗病食用菌品种也能够有效防控微生物病害^[15-16]。

目前,覆土栽培食用菌微生物病害的生物防控措施主要集中在植物性药剂的使用与拮抗微生物的筛选应用两类,但大多数仍处于实验室研究阶段,在生产实践中生防制剂的应用报道较少。

1.1 植物性药剂的应用

近年来已有研究表明药用植物和芳香植物对食用菌微生物病害具有抗菌特性。例如,利用茴香、阿魏、鹿茸菇等植物精油和废弃食用菌菌渣制成的堆肥提取液对食用菌干泡病病原菌的生长有明显的抑制作用^[17-18]。由双孢蘑菇等产生的挥发性物质辛烯-3-醇能够有效地控制

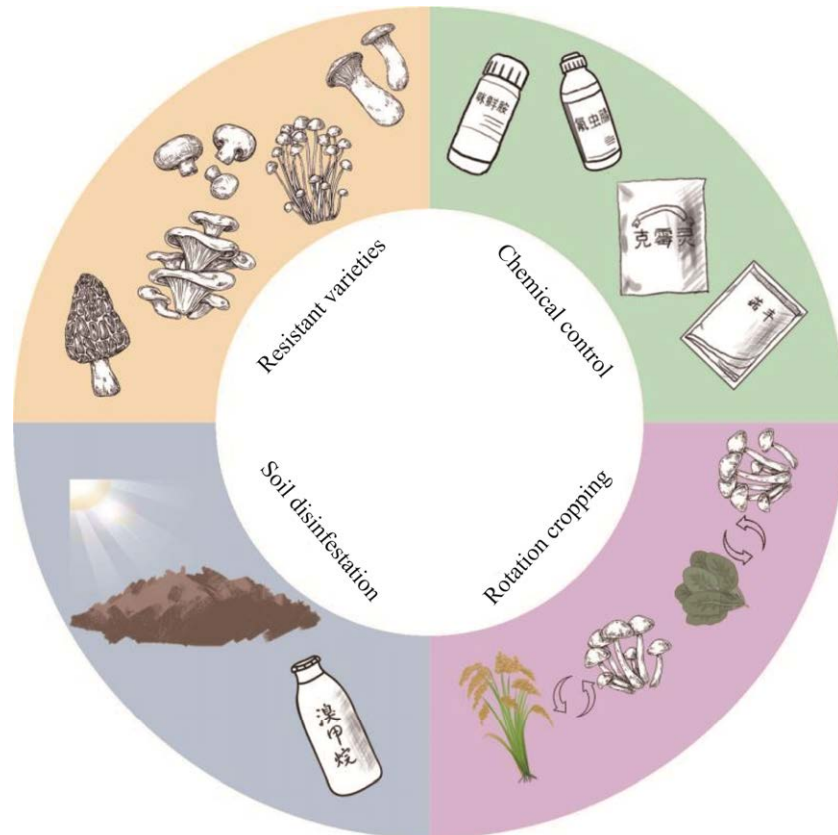


图 1 食用菌微生物病害防控措施

Figure 1 Measurements to prevent and control the microbial diseases of edible fungi.

干泡病和羊肚菌白霉病的发生^[19-20]。丁子香、琉璃草、欧薄荷、姜黄和大蒜等植物的水提取物都具有抗真菌特性,对于蛛网病病原菌均有一定的抑制作用^[21]。此外,大蒜浸出液对粉红聚端孢霉(*Trichothecium roseum*)、粗糙脉孢霉(*Neurospora crassa*)、托拉斯假单胞杆菌(*Pseudomonas tolaasii*)等多种食用菌病原细菌和真菌均有较强的抑制作用^[22]。较之化学杀菌剂,应用天然来源的植物性药剂安全性更高,是一种潜在的食用菌微生物病害防控措施。然而,该类药剂稳定性较差,防控效果易受环境因素影响^[23]。如要实践应用,必须首先解决其稳定性问题。

1.2 拮抗微生物的筛选与应用

拮抗微生物的筛选与使用是食用菌微生物病害防控的重要方向。例如,毛竹内生拮抗细菌 JL-B05 和 JL-B16 对疣孢病、蛛网病以及油疤病病原菌菌丝生长和孢子萌发具有显著的抑制效果^[24];解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)、枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)、地衣芽孢杆菌(*B. licheniformis*)和出芽短梗霉(*Aureobasidium pullulans*)均可对木霉(*Trichoderma* sp.)产生拮抗效应,从而达到对食用菌绿霉病的防控^[25-27];产氮假单胞菌(*P. azotoformans*) HC5 对褐斑病的病原菌托拉斯假单胞杆菌(*P. tolaasii*)有着显著的拮抗活性^[28]。但是目前一些在实验室条件下筛选得到的高效菌株,在田间使用后其防治效果并不稳定,受环境影响较大,经常出现定殖数量降低、防病效果明显减弱等情况。

由此可见,上述非生物和生物策略对覆土栽培食用菌的微生物病害防控均存在局限性。加上近年来受极端气候、种植管理方式一系列主客观因素影响,加剧了覆土栽培食用菌的微生物病害防控难度,而近年来植物根际微生物

组和合成土壤微生物组的兴起和发展,为覆土栽培食用菌微生物病害防控提供了新的思路。

2 作物-土壤-根际微生物组互作对覆土栽培食用菌微生物病害防控的启示

作为一个动态的微观生态系统,土壤根际微生物组中的有益菌群直接与病原体相互作用,或间接激活宿主的先天免疫反应,从而保护植株免受病原微生物的攻击;而病害的发生在很大程度上取决于病原体-土壤-作物关系中微生物组的结构变化^[29]。大量研究表明土壤微生物组不仅能促进作物的生长,提高对非生物胁迫的耐受性,还能够有效地帮助作物抵御病原菌的侵染^[30-31]。

近年来高通量测序和宏组学技术的发展促进了合成微生物组研究的兴起,使得构建合成微生物组(SynCom)来防控作物土传病害、研究复杂的作物-土壤-根际微生物相互作用成为可能。通过对不同功能的微生物菌株进行整合,调节根际微生物区系从而调控作物防御机制,帮助宿主作物获得对病原体的抵抗力,达到单一拮抗菌株无法完成的防控效果目标(图 2)。随着对作物根际微生物群落认知的不断深入,构建合成微生物组的研究已被报道用于多种作物土传病害的防控。拟南芥叶片受到霜霉病感染后,根际特异性地富集了有益菌黄单胞菌属(*Xanthomonas*)、寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)和微杆菌属(*Microbacterium*),这 3 种菌株的混合能够有效提高拟南芥对霜霉病的系统抗性,并使得土壤产生记忆效应保护后代植株抵御同种病原菌入侵^[32]。由肠杆菌属(*Enterobacter*)、寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)、苍白杆菌属(*Ochrobactrum*)、草螺菌属(*Herbaspirillum*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、短小杆菌属(*Curtobacterium*)

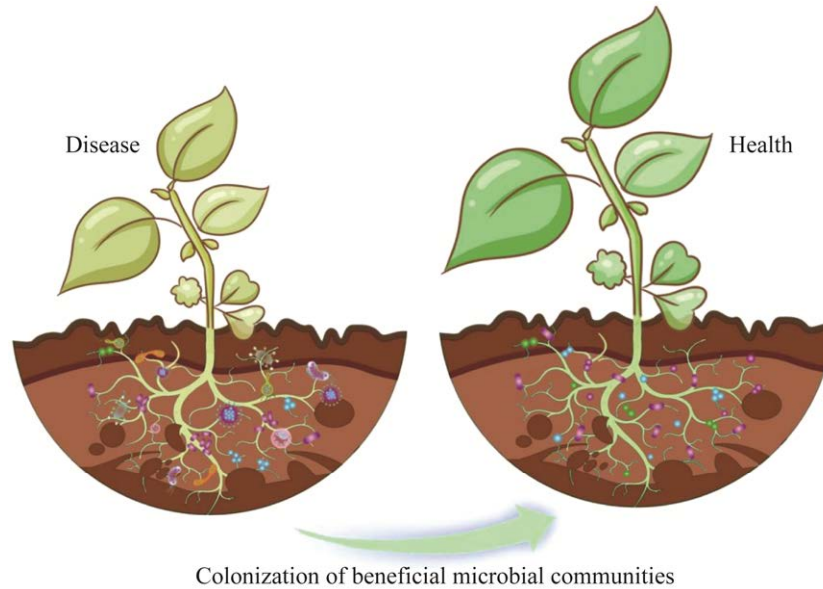


图 2 作物-土壤-微生物组互动帮助植物抵御病原菌侵染

Figure 2 Crop-soil-microbiome interaction assists plants to resist pathogen infection.

以及金黄杆菌属(*Chryseobacterium*) 7 种玉米根际细菌组成的极简微生物组能够代表玉米根系微生物组的模式细菌群落, 该群落能够明显抑制真菌病原拟轮枝镰孢菌(*Fusarium verticillioides*) 的定殖, 有效控制玉米苗枯病^[33]。而在探索番茄青枯病防控时, 研究发现从健康根际土筛选的 4 个潜在有益菌株耐寒短杆菌(*Brevibacterium frigoritolerans*) HRS1、烟酸芽胞杆菌(*Bacillus niacini*) HRS2、森林土源芽孢杆菌(*Solibacillus silvestris*) HRS3 和坎德玛斯岛芽孢杆菌(*Bacillus luciferensis*) HRS4 组成的合成群落与单个菌株相比可以更好地降低青枯病的严重性^[34]。更有研究者将 6 种具备根际免疫能力的抗性茄子根际菌群作为供体, 转移到易被土传青枯菌入侵的易感番茄受体根际, 通过根际菌群移植显著抑制了病原体的生长^[35], 这为根际免疫的定向提升提供了新的思路。基于“cry for help”策略, 研究者从患病黄芪根部分离到了寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)、根瘤菌属(*Rhizobium*)、小陌

生菌属(*Advenella*)与苍白杆菌属(*Ochrobactrum*), 这 4 株菌构建的简化合成群落能够通过抑制病原菌的生长与触发黄芪的诱导系统抗性(induce system resistance, ISR)达到显著降低黄芪根腐病发病率与致死率的目的^[36]。上述研究结果表明, 应用根际生防合成菌群能够有效帮助植物提高抗病性, 这目前已成为当前生物防治研究的新方向和热点领域。

利用合成微生物组防控作物土传病害取得的进展为食用菌覆土栽培中微生物病害的防控提供了新的思路。目前覆土栽培食用菌微生物病害的防控措施大都建立在已知的病害种类, 对未知的病害无法做到提前防控。若能通过解析覆土栽培食用菌根际土壤中发挥抑病作用的关键微生物群落的信息, 通过提前施用人工合成微生物组使得土壤保持在健康稳定状态, 使得覆土栽培食用菌在栽培当季快速获得土壤免疫能力, 真正地实现从“治已病”到“治未病”, 从而保证食用菌的优质高产。

3 覆土栽培食用菌土壤微生物群落研究进展

组学技术的出现实现了从分子水平对环境微生物及其功能进行检测与分析, 为了解完整的环境微生物全貌提供了有效的途径^[37-40]。尽管目前通过微生物组学构建核心微生物组来防控覆土栽培食用菌微生物病害的研究尚未见报道, 但新一代测序技术已经广泛应用于食用菌研究中, 部分覆土栽培食用菌的土壤微生物群落得到了解析, 这为揭示土壤微生物群落-食用菌互作, 以及食用菌病害的发生与防控研究奠定了基础。

食用菌的生长离不开特定的土壤微生物群落, 这在双孢蘑菇^[41]、灵芝^[42-43]、暗褐网柄牛肝菌^[44]、大球盖菇^[45]和羊肚菌^[46-49]等均有报道。目前已有研究对双孢蘑菇栽培基质中的微生物生态学进行了总结, 表明土壤中的相关微生物会影响双孢蘑菇的生长与发育^[41]。鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、黏液杆菌属(*Mucilaginibacter*)、苔藓杆菌属(*Bryobacter*)和慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)是白肉灵芝种植土壤中的优势有益细菌, 据推测, 它们可以促进白肉灵芝子实体的生长^[43]。此外研究发现大球盖菇可以特定的选择土壤中的某些微生物类群, 例如酸杆菌门(*Acidobacteria*)在种植大球盖菇后丰度逐渐增加^[45]。针对羊肚菌, 研究者排除了土壤理化性质对于最终羊肚菌种植健康与否的影响, 通过对土壤微生物群落的动态情况分析证明了土壤微生物组结构对羊肚菌的大规模生产具有关键作用^[46-47]。土地杆菌属(*Pedobacter*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)和黄杆菌属(*Flavobacterium*)构成了室外温室种植的六妹羊肚菌子囊果的核心微生物组, 并在其根际土壤中也明显富集^[48]。

节杆菌属(*Arthrobacter*)、慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、德沃斯氏菌属(*Devosia*)、假节杆菌属(*Pseudarthrobacter*)、假双头菌属(*Pseudolabrys*)和硝化螺旋菌属(*Nitrospira*)等多种与固氮和硝化作用相关的微生物在羊肚菌田间高产土壤中富集^[49], 推测它们是保证羊肚菌健康生长的潜在重要菌种。本课题组对种植羊肚菌的土壤微生物群落进行了连续 2 年的监测, 并在健康羊肚菌根际土壤中筛选到 48 个属的菌株, 其中假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)等 8 个属的菌株作为后期构建土壤微生物组的候选菌株。以上研究结果表明食用菌的种植塑造了根际土壤中的微生物群落, 而这些群落的组成可以直接影响食用菌的健康生长^[50]。然而当食用菌连续种植时会导致土壤形成特殊的微生态环境, 土壤微生物群落组成由“细菌型”转变为“真菌型”, 致使病原菌的积累和有益菌群的简化, 从而导致轮作障碍的出现, 这在棘托竹荪、双孢蘑菇、灵芝等覆土栽培食用菌品种的研究中均有报道^[43,51-53]。此外研究表明覆土栽培食用菌微生物病害的发生使得土壤中真菌群落结构发生改变, 以羊肚菌为例, 拟青霉属(*Paecilomyces*)、青霉属(*Penicillium*)、链霉菌属(*Streptomyces*)、小粉孢属(*Microdidium*)、帚枝霉属(*Sarocladium*)、木霉属(*Trichoderma*)、枝顶孢霉属(*Acremonium*)、被孢霉属(*Mortierella*)、曲霉属(*Aspergillus*)和镰刀菌属(*Fusarium*)等多种真菌在羊肚菌病害根际土壤中富集, 使得根际羊肚菌属(*Morchella*)丰度大大降低, 从而造成多种病害的发生^[49,54-56]。土壤中微生物群落的变化导致覆土栽培食用菌连作障碍的出现以及微生物病害的发生, 影响了覆土栽培食用菌品种的可持续种植。多项研究表明, 有益细菌在食用菌菌丝伸长、原基形成、生长发育、子实

体形成以及抵御病原菌侵染等方面都发挥了重要的作用^[44,50,57]。过去利用单一有益微生物防控覆土栽培食用菌微生物病害的工作提供了关于个体微生物如何适应根际环境以及抵御病原体的基础性知识。如今更好地识别、分离和应用管理覆土栽培食用菌土壤核心微生物组将为有效防控其微生物病害提供了新的理论基础和菌种资源。

4 展望

当前培养组学、多组学技术以及生物信息学分析的综合方法为根际微生物组的相互作用及潜在机制提供了定量的了解^[31]。虽然人工合成微生物组在植物根际微生物组的研究领域已经取得了长足的进展，但在食用菌覆土栽培领域的研究尚处于起步阶段，其在防控微生物病害以及缓解连作障碍等方面的调控机制尚需深入研究。今后覆土栽培食用菌微生物病害防控需重点关注以下几点。

4.1 进一步加强覆土栽培食用菌土壤微生物群落的研究

从表 1 可以看出，目前食用菌覆土栽培的

土壤微生物群落研究还较少，主要集中在羊肚菌与双孢蘑菇等，并且缺乏覆土栽培食用菌病害土壤中微生物群落的研究。人工合成微生物组的构建理念是基于合成生物学的概念，应遵循设计-构建-测试-学习循环(design-build-test-learn, DBTL)循环的基本原则，而 DBTL 需要依赖于大量的数据样本和强大的信息统计学分析支撑才能完成，然而上述研究的缺少阻碍了人工合成微生物组的设计与应用。此外，加强宏基因组学和其他多组学的研究将充分地了解土壤中微生物群落的作用机制，进一步设计出简化且稳定的功能菌群，最终真正实现对覆土栽培食用菌微生物病害的防控。

4.2 合成微生物组的构建在覆土栽培食用菌应用上的挑战

首先如何从数量巨大、结构复杂的微生物群落中确定核心有益微生物以表征具有生态重要性的微生物群落。其次绝大多数的微生物处于不可培养的状态，需要有先进的培养技术实现目标关键微生物的分离纯培养^[61]。最后，在实验室条件下人工合成微生物组的构建是较为可控的，然而自然界中微生物群落的生态网络

表 1 覆土栽培食用菌病害与健康种植土壤所富集的微生物物种汇总表

Table1 Summary of microbial species enriched in edible fungi disease and healthy planting soil

Edible fungi	Microbial species enriched in healthy soil	Microbial species enriched in diseased soil	References
Morchella	<i>Pedobacter</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Stenotrophomonas</i> , <i>Flavobacterium</i> , <i>Arthrobacter</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Devosia</i> , <i>Pseudarthrobacter</i> , <i>Pseudolabrys</i> , <i>Nitrospira</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Flavobacterium</i>	<i>Paecilomyces</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Streptomyces</i> , <i>Microidium</i> , <i>Sarocladium</i> , <i>Trichoderma</i> , <i>Acremonium</i> , <i>Mortierella</i> , <i>Aspergillus</i> , <i>Fusarium</i>	[48-49,54-56, 58-59]
Agaricus bisporus	<i>Arthrobacter</i> , <i>Bacillus</i>	<i>Fusarium</i> , <i>Mortierella</i> , <i>Sarocladium</i> , <i>Alternaria</i>	Unpublished data
Ganoderma lucidum	<i>Sphingomonas</i> , <i>Mucilaginibacter</i> , <i>Bryobacter</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Anaeromyxobacter</i> , <i>Dehalococcoides</i>	<i>Corynebacterium</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Mucor</i>	[52]
Dictyophora echinovolvata	<i>Kaistobacter</i> , <i>Pseudomona</i> , <i>Flavobacterium</i> , <i>Chryseobacterium</i>	<i>Mortierella</i> , <i>Pyrenochaeta</i>	[43,60]
		<i>Bradyrhizobium</i> , <i>Candidatus_Solibacter</i> , <i>Chthoniobacter</i>	[51]

结构非常复杂, 为真正实现对微生物病害的防控, 如何维持合成菌群的鲁棒性与其在土壤中的定殖稳定性, 使其在动态变化的环境中稳定发挥功能^[62]。这些是所有微生物组构建都要面临的问题。此外针对覆土栽培食用菌, 其根际的范围如何定义, 以及它本身作为一种微生物, 如何协调好覆土栽培食用菌菌株与根际土壤中微生物组的相互作用, 这些都需要进一步的深入研究探讨。

总体而言, 更充分地了解利用合成微生物组防控覆土栽培食用菌微生物病害的潜力、挑战和风险, 才能更好地实现食用菌产业的可持续发展。

参考文献

- [1] 李博. 食用菌生产中微生物灾害的分类及防治[J]. 黑龙江科学, 2020, 11(4): 50-51.
LI B. Classification and control of microbial disasters in the production of edible fungi[J]. Heilongjiang Science, 2020, 11(4): 50-51 (in Chinese).
- [2] 隋昆澎, 田龙, 宋冰, 李玉. 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, LI Y. Advances in bacterial diseases of edible fungi[J]. Acta Edulis Fungi, 2020, 27(1): 97-104 (in Chinese).
- [3] 刘正慧, 李丹, SOSSAH Frederick Leo, 沈宏艳, OKORLEY Benjamin Azu, 付永平. 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, LEO SF, SHEN HY, AZU OB, FU YP. Major pathogenic fungi and bacteria in edible fungi[J]. Journal of Fungal Research, 2018, 16(3): 158-163 (in Chinese).
- [4] 曹满堂, 李宾, 李宏, 方昌春, 何培新. 食用菌蛛网病研究进展[J]. 食用菌学报, 2020, 27(3): 127-136.
CAO MT, LI B, LI H, FANG CC, HE PX. Advances in mushroom cobweb disease[J]. Acta Edulis Fungi, 2020, 27(3): 127-136 (in Chinese).
- [5] 张志康, 朱晓华, 赵鹏, 程显好. 食用菌土传真菌病原鉴定与检测研究进展[J]. 中国瓜菜, 2022, 35(10): 10-15.
ZHANG ZK, ZHU XH, ZHAO P, CHENG XH. Advances in pathogen identification and detection of soil-borne fungal diseases in edible mushrooms[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2022, 35(10): 10-15 (in Chinese).
- [6] 李雪飞, 宋冰, 李玉. 食用菌病毒的研究进展[J]. 微生物学报, 2019, 59(10): 1841-1854.
LI XF, SONG B, LI Y. Research progress in mushroom virus[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2019, 59(10): 1841-1854 (in Chinese).
- [7] RAO JR, NELSON DW, MCCLEAN S. The *Enigma* of double-stranded RNA (dsRNA) associated with mushroom virus X (MVX)[J]. Current Issues in Molecular Biology, 2007, 9(2): 103-121.
- [8] ROMAINE CP, ULHRICH P, SCHLAGNHAUFER B. Transmission of La France isometric virus during basidiosporogenesis in *Agaricus bisporus*[J]. Mycologia, 1993, 85(2): 175.
- [9] SAHIN E, KESKIN E, AKATA L. The unique genome organization of two novel fusariviruses hosted by the true morel mushroom *Morchella esculenta*[J]. Virus Research, 2021, 302: 198486.
- [10] LI XF, SUI KP, XIE JT, HAI D, YIN WQ, LEO SOSSAH F, JIANG DH, SONG B, LI Y. Molecular characterization of a novel fusarivirus infecting the edible fungus *Auricularia heimuer*[J]. Archives of Virology, 2020, 165(11): 2689-2693.
- [11] LI XF, XIE JT, HAI D, SUI KP, YIN WQ, LEO SOSSAH F, JIANG DH, SONG B, LI Y. Molecular characteristics of a novel ssRNA virus isolated from *Auricularia heimuer* in China[J]. Archives of Virology, 2020, 165(6): 1495-1499.
- [12] TANG SJ, FAN TT, JIN L, LEI P, SHAO CX, WU SL, YANG Y, HE YL, REN R, XU J. Soil microbial diversity and functional capacity associated with the production of edible mushroom *Stropharia rugosoannulata* in croplands[J]. PeerJ, 2022, 10: e14130.
- [13] GULLINO ML, GARIBALDI A, GAMLIEL A, KATAN J. Soil disinfestation: from soil treatment to soil and plant health[J]. Plant Disease, 2022, 106(6): 1541-1554.
- [14] GEA FJ, NAVARRO MJ, SANTOS M, DIÁNEZ F, CARRASCO J. Control of fungal diseases in mushroom crops while dealing with fungicide resistance: a review[J]. Microorganisms, 2021, 9(3): 585.
- [15] 周莉. 平菇单孢杂交及抗病新菌株选育[D]. 南宁: 广西大学硕士学位论文, 2014.
ZHOU L. Monospore cross breeding and screening of new strains resistant to disease of oyster mushroom[D]. Nanning: Master's Thesis of Guangxi University, 2014 (in Chinese).
- [16] 于浩, 葛志豪, 徐丽丽, 郭立忠. 双单杂交技术选育长根菇高品质抗病新菌株[J]. 南方农业学报, 2019, 50(12):

- 2621-2628.
- YU H, GE ZH, XU LL, GUO LZ. Breeding of high oudenone production and *Trichoderma* resistant *Oudemansiella raphanipes* strain by dikaryon-monokaryon mating[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2019, 50(12): 2621-2628 (in Chinese).
- [17] GEA FJ, CARRASCO J, DIÁNEZ F, SANTOS M, NAVARRO MJ. Control of dry bubble disease (*Lecanicillium fungicola*) in button mushroom (*Agaricus bisporus*) by spent mushroom substrate tea[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2014, 138(4): 711-720.
- [18] ALLAHYARI M, GHOLAMNEZHAD J, MALEKI M. Evaluation of the plant essential oils to control of dry bubble disease (*Lecanicillium fungicola* (Preuss) Zare) in the white button mushroom[J]. *Polish Journal of Natural Sciences*, 2021, 36(1): 5-23.
- [19] BERENDSEN RL, KALKHOVE SIC, LUGONES LG, BAARS JJP, WÖSTEN HAB, BAKKER PAHM. Effects of the mushroom-volatile 1-octen-3-ol on dry bubble disease[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2013, 97(12): 5535-5543.
- [20] YU Y, LIU TH, LIU LX, CHEN Y, TANG J, PENG WH, TAN H. Application of the mushroom volatile 1-octen-3-ol to suppress a morel disease caused by *Paecilomyces penicillatus*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2022, 106(12): 4787-4799.
- [21] MUHAMMAD I, LEO SOSSAH F, YANG Y, LI D, LI SJ, FU YP, LI Y. Identification of resistance to cobweb disease caused by *Cladobotryum mycophilumin* wild and cultivated strains of *Agaricus bisporus* and screening for bioactive botanicals[J]. *RSC Advances*, 2019, 9(26): 14758-14765.
- [22] 徐岩岩, 柴薇, 孙思若, 刘晴, 董彩虹. 大蒜浸出液对平菇细菌性褐斑病病原菌托拉斯假单胞杆菌的抑菌作用[J]. *微生物学通报*, 2022, 49(5): 1619-1628.
- XU YY, CHAI W, SUN SR, LIU Q, DONG CH. Antibacterial effect of *Allium sativum* leachate on *Pseudomonas tolaasii*, the pathogen of brown blotch disease infecting *Pleurotus ostreatus*[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(5): 1619-1628 (in Chinese).
- [23] 边银丙, 肖扬, 郭孟配. 食用菌病害防控研究进展[J]. *食用菌学报*, 2021, 28(5): 121-131.
- BIAN YB, XIAO Y, GUO MP. Research progress on disease control of edible fungi[J]. *Acta Edulis Fungi*, 2021, 28(5): 121-131 (in Chinese).
- [24] 袁宗胜. 毛竹内生拮抗细菌对食用菌病害的生防机理研究[J]. *安徽农业科学*, 2022, 50(8): 126-128, 140.
- YUAN ZS. The biological control mechanism of endophytic antagonistic bacteria in *Phyllostachys edulis* on edible fungi diseases[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, 50(8): 126-128, 140 (in Chinese).
- [25] MWANGI RW, KARIUKI S, WAGARA I. Biocontrol of green mould disease of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) using *Bacillus amyloliquefaciens*[J]. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare*, 2017, 7: 25-30.
- [26] ADRIENN N, MANCZINGER L, TOMBÁ CZ D, HATVANI L, J G, ANTAL Z, SAJBEN-NAGY E, VÁGVÖLGYI C, KREDICS L. Biological control of oyster mushroom green mould disease by antagonistic *Bacillus* species[J]. *IOBC/WPRS BULLETIN*, 2011, 78: 289-293.
- [27] ROBERTI R, DI FRANCESCO A, INNOCENTI G, MARI M. Potential for biocontrol of *Pleurotus ostreatus* green mould disease by *Aureobasidium pullulans* De Bary (Arnaud)[J]. *Biological Control*, 2019, 135: 9-15.
- [28] LEE CJ, YOO YM, HAN JY, JHUNE CS, CHEONG JC, MOON JW, GONG WS, SUH JS, HAN HS, CHA JS. *Pseudomonas azotoformans* HC5 effective in antagonistic of mushrooms brown blotch disease caused by *Pseudomonas tolaasii*[J]. *The Korean Journal of Mycology*, 2014, 42(3): 219-224.
- [29] PINEDA A, KAPLAN I, BEZEMER TM. Steering soil microbiomes to suppress aboveground insect pests[J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(9): 770-778.
- [30] BAI B, LIU WD, QIU XY, ZHANG J, ZHANG JY, BAI Y. The root microbiome: community assembly and its contributions to plant fitness[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(2): 230-243.
- [31] TRIVEDI P, LEACH JE, TRINGE SG, SA TM, SINGH BK. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607-621.
- [32] BERENDSEN RL, VISMANS G, YU K, SONG Y, de JONGE R, BURGMAN WP, BURMØLLE M, HERSCHEND J, BAKKER PAHM, PIETERSE CMJ. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(6): 1496-1507.
- [33] NIU B, PAULSON JN, ZHENG XQ, KOLTER R. Simplified and representative bacterial community of maize roots[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(12): E2450-E2459.
- [34] LEE SM, KONG HG, SONG GC, RYU CM. Disruption of *Firmicutes* and *Actinobacteria* abundance in tomato rhizosphere causes the incidence of bacterial wilt

- disease[J]. The ISME Journal, 2021, 15(1): 330-347.
- [35] JIANG GF, ZHANG YL, GAN GY, LI WL, WAN W, JIANG YQ, YANG TJ, ZHANG Y, XU YC, WANG YK, SHEN QR, WEI Z, DINI-ANDREOTE F. Exploring rhizo-microbiome transplants as a tool for protective plant-microbiome manipulation[J]. ISME Communications, 2022, 2: 10.
- [36] LI ZF, BAI XL, JIAO S, LI YM, LI PR, YANG Y, ZHANG H, WEI GH. A simplified synthetic community rescues *Astragalus mongholicus* from root rot disease by activating plant-induced systemic resistance[J]. Microbiome, 2021, 9(1): 217.
- [37] CAO LP, ZHANG Q, MIAO RY, LIN JB, FENG RC, NI YQ, LI WS, YANG DL, ZHAO X. Application of omics technology in the research on edible fungi[J]. Current Research in Food Science, 2023, 6: 100430.
- [38] YANG C, JIANG XL, MA L, XIAO DL, LIU XY, YING ZH, LI YR, LIN YQ. Transcriptomic and metabolomic profiles provide insights into the red-stipe symptom of morel fruiting bodies[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(3): 373.
- [39] TAN H, KOHLER A, MIAO RY, LIU TH, ZHANG Q, ZHANG B, JIANG L, WANG Y, XIE LY, TANG J, LI XL, LIU LX, GRIGORIEV IV, DAUM C, LABUTTI K, LIPZEN A, KUO AL, MORIN E, DRULA E, HENRISSAT B, et al. Multi-omic analyses of exogenous nutrient bag decomposition by the black morel *Morchella importuna* reveal sustained carbon acquisition and transferring[J]. Environmental Microbiology, 2019, 21(10): 3909-3926.
- [40] FAN TT, REN R, TANG SJ, ZHOU YY, CAI M, ZHAO WW, HE YL, XU J. Transcriptomics combined with metabolomics unveiled the key genes and metabolites of mycelium growth in *Morchella importuna*[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1079353.
- [41] MCGEE CF. Microbial ecology of the *Agaricus bisporus* mushroom cropping process[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2018, 102(3): 1075-1083.
- [42] ZHANG B, YAN LJ, LI Q, ZOU J, TAN H, TAN W, PENG WH, LI XL, ZHANG XP. Dynamic succession of substrate-associated bacterial composition and function during *Ganoderma lucidum* growth[J]. PeerJ, 2018, 6: e4975.
- [43] YAO CX, TAO N, LIU JX, LIANG MT, WANG H, TIAN GT. Differences in soil microbiota of continuous cultivation of *Ganoderma leucocontextum*[J]. Agronomy, 2023, 13(3): 888.
- [44] YANG RH, BAO DP, GUO T, LI Y, JI GY, JI KP, TAN Q. Bacterial profiling and dynamic succession analysis of *Phlebotomus portentosus* casing soil using MiSeq sequencing[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 1927.
- [45] GONG S, CHEN C, ZHU JX, QI GY, JIANG SX. Effects of wine-cap *Stropharia* cultivation on soil nutrients and bacterial communities in forestlands of northern China[J]. PeerJ, 2018, 6: e5741.
- [46] TAN H, LIU TH, YU Y, TANG J, JIANG L, MARTIN FM, PENG WH. Morel production related to soil microbial diversity and evenness[J]. Microbiology Spectrum, 2021, 9(2): e0022921.
- [47] ZHANG C, SHI XF, ZHANG JX, ZHANG YS, WANG W. Dynamics of soil microbiome throughout the cultivation life cycle of morel (*Morchella sextelata*)[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 979835.
- [48] BENUCCI GMN, LONGLEY R, ZHANG P, ZHAO Q, BONITO G, YU FQ. Microbial communities associated with the black morel *Morchella sextelata* cultivated in greenhouses[J]. PeerJ, 2019, 7: e7744.
- [49] YU FM, JAYAWARDENA RS, THONGKLANG N, LV ML, ZHU XT, ZHAO Q. Morel production associated with soil nitrogen-fixing and nitrifying microorganisms[J]. Journal of Fungi, 2022, 8(3): 299.
- [50] CARRASCO J, PRESTON GM. Growing edible mushrooms: a conversation between bacteria and fungi[J]. Environmental Microbiology, 2020, 22(3): 858-872.
- [51] 梁俊峰, 禹飞, 史静龙. 棘托竹荪连作对根际土壤细菌的影响[J]. 湖南生态科学学报, 2019, 6(2): 1-10.
LIANG JF, YU F, SHI JL. Effects of continuous cropping of *Phallus echinvolvatus* on rhizosphere soil bacteria[J]. Journal of Hunan Ecological Science, 2019, 6(2): 1-10 (in Chinese).
- [52] 黄敏. 大田双孢蘑菇连作障碍的土壤微生物学特性研究[D]. 成都: 四川农业大学硕士学位论文, 2006.
HUANG M. Study on soil microorganism of *Agaricus bisporus* replant field[D]. Chengdou: Master's Thesis of Sichuan Agricultural University, 2006 (in Chinese).
- [53] KE LQ, LI PD, XU JP, WANG QS, WANG LL, WEN HP. Microbial communities and soil chemical features associated with commercial production of the medicinal mushroom *Ganoderma lingzhi* in soil[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 15839.
- [54] 陈诚, 李强, 王剑, 伏荣桃, 金鑫, 熊川, 卢代华. 羊肚菌烂柄病发生对土壤真菌群落结构的影响[J]. 微生物学杂志, 2018, 38(5): 39-45.
CHEN C, LI Q, WANG J, FU RT, JIN X, XIONG C, LU DH. Effects of morel (*Morchella* sp.) stipe rot disease occurrence on soil fungal community structure[J]. Journal of Microbiology, 2018, 38(5): 39-45 (in Chinese).

- [55] 谭一罗, 苏文英, 任立凯, 樊继伟, 周振玲, 杨和川. 长毛拟青霉发生对羊肚菌根际土壤真菌群落结构的影响[J]. 西北农业学报, 2021, 30(8): 1227-1232.
TAN YL, SU WY, REN LK, FAN JW, ZHOU ZL, YANG HC. Effect of *Paecilomyces penicillatus* occurrence on fungal community structure of *Morchella* rhizosphere soil[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2021, 30(8): 1227-1232 (in Chinese).
- [56] 李建英, 华蓉, 孙达锋, 温宪勤, 李雪松, 马明, 高章会, 和勇, 刘绍雄. 羊肚菌白霉病病原菌及病害样地土壤真菌群落结构研究[J]. 中国食用菌, 2022, 41(10): 50-54.
LI JY, HUA R, SUN DF, WEN XQ, LI XS, MA M, GAO ZH, HE Y, LIU SX. Research on white mold disease on *Morchella* spp. and fungal community structure of soil samples[J]. *Edible Fungi of China*, 2022, 41(10): 50-54 (in Chinese).
- [57] BRAAT N, KOSTER MC, WÖSTEN HAB. Beneficial interactions between bacteria and edible mushrooms[J]. *Fungal Biology Reviews*, 2022, 39: 60-72.
- [58] 陈诚, 李强, 黄文丽, 王剑, 伏荣桃, 罗曦, 卢代华. 羊肚菌白霉病发生对土壤真菌群落结构的影响[J]. 微生物学通报, 2017, 44(11): 2652-2659.
CHEN C, LI Q, HUANG WL, WANG J, FU RT, LUO X, LU DH. Effects of *Morchella* white mold disease on soil fungal community structure[J]. *Microbiology China*, 2017, 44(11): 2652-2659 (in Chinese).
- [59] ORLOFSKY E, ZABARI L, BONITO G, MASAPHY S. Changes in soil bacteria functional ecology associated with *Morchella rufobrunnea* fruiting in a natural habitat[J]. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(11): 6651-6662.
- [60] 袁源, 李琳, 黄海辰, 刘国辉, 谢福泉, 傅俊生, 吴小平. 基于 16S rDNA 扩增子测序分析灵芝连作覆土细菌群落的变化[J]. 中国农学通报, 2021, 37(24): 116-123.
YUAN Y, LI L, HUANG HC, LIU GH, XIE FQ, FU JS, WU XP. Analysis of bacterial community in *Ganoderma lingzhi* continuous cropping soil based on 16S rDNA amplicon sequencing[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2021, 37(24): 116-123 (in Chinese).
- [61] LEWIS WH, TAHON G, GEESINK P, SOUSA DZ, ETTEMA TJG. Innovations to culturing the uncultured microbial majority[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2021, 19(4): 225-240.
- [62] 陈沫先, 韦中, 田亮, 谭扬, 黄建东, 戴磊. 合成微生物群落的构建与应用[J]. 科学通报, 2021, 66(3): 273-283.
CHEN MX, WEI Z, TIAN L, TAN Y, HUANG JD, DAI L. Design and application of synthetic microbial communities[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2021, 66(3): 273-283 (in Chinese).



吴波, 副研究员, 就职于农业农村部成都沼气科学研究所秸秆资源化利用创新团队。研究方向为农业合成微生物组的研究与应用, 微生物种质资源创制创新, 代谢工程和合成生物学工具的开发和应用, 农业废弃物的肥料化利用。目前以第一作者或通讯作者在 *Applied and Environmental Microbiology*、*Frontiers in Microbiology*、*Applied Microbiology and Biotechnology* 等国际著名期刊上发表十余篇文章。