

研究报告

不同生境羊肚菌菌塘理化性质及微生物群落分析

崔荟萃^{1,2}, 刘洋³, 左鑫¹, 魏军¹, 张国庆¹, 陈青君^{*1}, 张薇薇¹

1 北京农学院 植物科学技术学院 农业应用新技术北京市重点实验室, 北京 102206

2 河北省农林科学院旱作农业研究所, 河北 衡水 053000

3 北京市延庆区农业技术推广站, 北京 102100

崔荟萃, 刘洋, 左鑫, 魏军, 张国庆, 陈青君, 张薇薇. 不同生境羊肚菌菌塘理化性质及微生物群落分析[J]. 微生物学通报, 2025, 52(4): 1655-1672.

CUI Huicui, LIU Yang, ZUO Xin, WEI Jun, ZHANG Guoqing, CHEN Qingjun, ZHANG Weiwei. Physicochemical properties and microbial communities of soil growing *Morchella* in different habitats[J]. Microbiology China, 2025, 52(4): 1655-1672.

摘要:【背景】羊肚菌商业化栽培成功以来, 土壤及连作产生的土壤生态问题已经成为羊肚菌可持续发展的障碍。【目的】为栽培羊肚菌土壤改良与生态修复提供借鉴。【方法】在收获期对北京地区野生羊肚菌和栽培羊肚菌不同产量区菌塘土壤取样, 进行理化和微生物分析。【结果】野生羊肚菌菌塘的含氮量、碱性和中性磷酸酶、过氧化氢酶、脲酶活性均高于栽培区土壤。羊肚菌根际土壤中细菌相对丰度明显高于真菌, 野生菌菌塘的物种丰富度和相互联系远大于栽培土壤。在细菌门水平, 放线菌门(*Actinomycetota*)、变形菌门(*Proteobacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)占比为 80%以上, 栽培羊肚菌有更多的厚壁菌门(*Firmicutes*), 低产区最高达 28.91%。真菌门水平子囊菌门(*Ascomycota*)、担子菌门(*Basidiomycota*)和被孢霉门(*Mortierellomycota*)占比达 90%及以上。栽培低产区优势属为芽孢杆菌属(*Bacillus*)、被孢霉属(*Mortierella*), 高产区有较多的腐质霉属(*Humicola*)和曲霉属(*Aspergillus*)。产量、碱性磷酸酶、脲酶、过氧化氢酶等与多个细菌和真菌呈显著正相关。【结论】丰富的有机质和微生物群落有助于羊肚菌的产量增加、生态修复和可持续发展。

关键词: 野生羊肚菌; 栽培羊肚菌; 理化性质; 微生物多样性

资助项目: 现代农业产业技术体系北京市食用菌创新团队(BAIC03)

This work was supported by the Beijing Municipal Edible Fungi Innovation Team of the Modern Agricultural Industry Technology System (BAIC03).

*Corresponding author. E-mail: cqj3305@126.com

Received: 2024-06-17; Accepted: 2024-10-08; Published online: 2024-11-15

Physicochemical properties and microbial communities of soil growing *Morchella* in different habitats

CUI Huicui^{1,2}, LIU Yang³, ZUO Xin¹, WEI Jun¹, ZHANG Guoqing¹, CHEN Qingjun^{*1}, ZHANG Weiwei¹

1 Beijing Key Laboratory of New Technology in Agricultural Application, College of Plant Science and Technology, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China

2 Dryland Farming Institute, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Hengshui 053000, Hebei, China

3 Yanqing District Agricultural Technology Extension Station, Beijing 102100, China

Abstract: [Background] Since *Morchella* was successfully cultivated for commercial purposes, soil and soil problems caused by continuous cultivation have become obstacles in the sustainable development of *Morchella*. [Objective] To offer a reference point for soil improvement and ecological restoration in the cultivation of *Morchella*. [Methods] During the harvest stage, soil samples were collected from both wild habits of *Morchella* and the cultivation regions of *Morchella* with different yields. The physicochemical properties and microbial communities of these samples were then analyzed. [Results] The content of nitrogen and activities of alkaline and neutral phosphatase, catalase, and urease in the soil samples from wild habitats were all higher than those from cultivation areas. The relative abundance of bacteria in the rhizosphere soil of *Morchella* was significantly higher than that of fungi. The richness and interrelations of microorganisms in the soil samples from wild habitats were much higher than those from cultivation areas. At the bacterial phylum level, *Actinomycetota*, *Proteobacteria*, *Chloroflexota*, *Acidobacteriota*, and *Bacteroidota* accounted for more than 80%. The soil samples from cultivation areas of *Morchella* had higher abundance of *Firmicutes* than those from wild habitats, which reached up to 28.91% in low-yield areas. At the fungal phylum level, *Ascomycota*, *Basidiomycota*, and *Mortierellomycota* accounted for 90% or more. The dominant genera were *Bacillus* and *Mortierella* in the low-yield areas and *Humicola* and *Aspergillus* in high-yield areas. Moreover, the yield, alkaline phosphatase, urease, and catalase showed significantly positive correlations with several bacterial and fungal genera. [Conclusion] Abundant organic matter and microbial communities are conducive to the yield improvement, ecological restoration, and sustainable development of *Morchella*.

Keywords: wild *Morchella*; cultivated *Morchella*; physicochemical properties; microbial diversity

羊肚菌是子囊菌门(*Ascomycota*)盘菌纲(*Pezizomycetes*)盘菌目(*Pezizales*)羊肚菌科(*Morchellaceae*)羊肚菌属(*Morchella*)所有真菌的统称。羊肚菌菌盖上覆盖有很多横纵交互的突起,形同羊肚而得名^[1]。作为闻名全球的珍稀食药真菌,羊肚菌有着很高的营养和栽培价值,在中国有着丰富的野生资源^[2],北京地

区就有黄色羊肚菌和小羊肚菌的报道^[3-4]。

自从羊肚菌商业化栽培成功以来,土壤及连作产生的土壤生态问题已经成为羊肚菌可持续发展的障碍。羊肚菌为土生菌,菌丝体密布于土壤,类似于菌塘,有研究者也将其称为根际土壤^[5]。菌塘多指菌根性食用菌的地下菌丝、宿主根系及周围的土壤结合形成的白色海绵状

结构^[6], 是野生菌生长的重要载体和完成主要生活史的具体场所。无论是野生羊肚菌还是人工栽培羊肚菌, 其根际土壤与羊肚菌发生、栽培产量、病害等密切相关。

土壤内的各种酶在 C、N、P 等营养元素利用中起到关键作用, 参与这些元素在土壤内的循环, 土壤酶活性与生境内微生物丰度^[7]、多样性密切相关^[8], 是土壤生态系统功能的关键因素^[9]。羊肚菌的栽培以大量菌种施入土壤, 势必对土壤酶活性带来改变, 但目前对羊肚菌根际土壤的酶活尚缺少深入系统的研究。

有研究表明, 菌塘微生物与羊肚菌的生命活动存在相互作用^[10]。群落结构的丰富程度与羊肚菌生长发育有密切关系^[11]。羊肚菌生长区域的土壤细菌和放线菌数量较未生长处更多, 同时存在一些特定类真菌^[12]。Lambers 等^[13]认为, 土壤微生物对土壤生态环境存在多方面的影响。同时微生物的代谢产物也影响着土壤其他生物因子和生态因子的互作^[14-15]。土壤中的微生物组成及营养元素对于羊肚菌生长具有重要影响, 例如: 恶臭假单胞菌属(*Pseudomonas putida*)能促进羊肚菌菌核的形成^[16]。Liu 等^[17]研究发现, 变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinomycetota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)等多个门的细菌与羊肚菌栽培的土壤有关, 在羊肚菌的原基分化时期, 假单胞菌属(*Pseudomonas*)所占比例较高, 可能有助于抑制病害发生。研究表明, 随机过程主导着森林和稻田中的细菌群落以及果园作物中的细菌和真菌群落, 而确定性过程主要控制着森林和农田中的真菌群落以及温室中的细菌与真菌群落; 土壤类型显著影响土壤的钾含量, 钾含量可以通过抑制土壤真菌丰富度直接或间接促进羊肚菌产量^[18]。微生物组还可能通过与病原体或害虫建立共生或相互关系, 对宿主健康产生不利影响, 促进寄

生或致病性, 从而促进宿主疾病的发生, 影响宿主产量和品质^[19]。人工栽培羊肚菌土壤受多种农田投入品和环境影响, 其产量的形成与土壤关系密切, 一些研究者对多个栽培地理化性状^[20]、野生羊肚菌菌塘土壤的菌群^[21-22]、种类等进行了分析, 但有关产量、土壤生态条件与微生物间关系的研究甚少。

本研究以北京地区野生与栽培的高、中、低产羊肚菌菌塘土壤理化性质及微生物群落结构为目标, 旨在探讨栽培羊肚菌不同产量区菌塘的土壤性状与野生羊肚菌菌塘土天然状态之间的区别、高产羊肚菌的土壤特点等, 从而为羊肚菌人工栽培可持续发展及菌塘土壤生态修复提供依据。

1 材料与方法

1.1 样品

栽培羊肚菌菌塘土: 2021 年 11 月在北京大兴区青云店镇羊肚菌温室播种, 于 2022 年 3-4 月进行采收, 依据采收的羊肚菌产量分为高产小区、中产小区和低产小区, 品种均为六妹羊肚菌(*Morchella sextelata*), 分别编号为 CH、CM、CL。在小区内使用环刀采用五点法取 0-5 cm 菌际土壤样品, 用锡纸包装数个 3-5 g 的小包, 放入液氮中速冻, 用于微生物多样性测定, 剩余的土壤用于测定理化数据。

野生羊肚菌菌塘土: 2022 年 5 月于北京市延庆区千家店及董家沟采样, 在采集点去掉地表的枯枝落叶, 取羊肚菌菌塘土壤。共采集了 8 处野生羊肚菌, 经过基因鉴定明确野生羊肚菌品种均为羊肚菌(*Morchella esculenta*)。其中取千家店 2 个采样点(编号为 WQ-2、WQ-4), 董家沟 1 个采样点(编号为 WD-1)的菌塘土用于理化性质和微生物多样性测定。

1.2 主要试剂和仪器

琼脂, 北京华迈科生物技术有限公司; 葡萄糖, 宇妙生物科技有限公司; 75%酒精, 山东安捷高科消毒科技有限公司; 无水乙醇, 福晨化学试剂有限公司; 新型植物基因组 DNA 提取试剂盒和 2×*Taq* PCR Master Mix, 上海康朗生物科技有限公司; ITS1 引物和 ITS4 引物, 生工生物工程(上海)股份有限公司; FastDNA 试剂盒, 北京联立信生物技术有限公司。

环刀和 pH-EC 计, 上海雷磁传感器科技有限公司; 电子天平, 赛多利斯科学仪器有限公司; 马弗炉, Thermo Fisher Scientific 公司; 凯氏定氮仪, Gerhardt 公司; 智能恒温恒湿培养箱, 宁波海曙赛福实验仪器厂; 高速离心机, Eppendorf 公司; PCR 仪, Bio-Rad 公司; 电泳仪, 北京六一生物技术有限公司。

1.3 培养基

马铃薯葡萄糖琼脂(potato dextrose agar, PDA)培养基(g/L): 新鲜马铃薯 200.0, 葡萄糖 20.0, 琼脂 20.0。

1.4 基础理化性质及酶活性的测定

基础理化性质测定包括 pH、电导率(electrical conductivity, EC)、含水量、总氮含量、含碳量、碳氮比、有机质^[23]。

使用磷酸苯二钠比色法对羊肚菌菌塘土壤进行酸性、中性、碱性磷酸酶酶活的测定, 酶活定义是每克基质 37 °C、24 h 释放 1 nmol 酚

为 1 个酶活单位; 使用苯酚钠-次氯酸钠比色法进行脲酶酶活的测定, 酶活定义是每克基质 37 °C、24 h 产生 1 μg NH₃-N 定义为 1 个酶活单位; 使用高锰酸钾滴定法进行过氧化氢酶酶活的测定, 酶活定义是每克基质 25 °C、24 h 催化 1 mmol H₂O₂ 降解定义为 1 个酶活单位^[24]。

1.5 微生物多样性的测定

对菌塘土壤样品提取总 DNA 后进行 PCR 扩增, 使用的引物及其序列如表 1 所示。

PCR 反应体系(20 μL): 10×buffer 2 μL, dNTPs (2.5 mmol/L) 2 μL, 正、反向引物(5 μmol/L)各 0.8 μL, *rTaq* polymerase 0.2 μL, BSA 0.2 μL, DNA 10 ng, ddH₂O 补足 20 μL。反应条件: 95 °C 3 min; 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 45 s, 35 个循环; 72 °C 10 min; 10 °C 保温。

扩增的 PCR 产物通过进一步的提取和纯化, 使用 MiSeq PE300 平台进行配对末端测序^[26]。通过美吉生信云分析(www.majorbio.com)平台对野生羊肚菌和栽培羊肚菌菌塘的微生物多样性进行分析。经过抽平后的数据用于比较微生物群落的差异性。

1.6 数据分析

菌塘基础物理化学性质及土壤酶活性利用 SPSS v.26.0 软件进行统计分析, 差异显著性用 Duncan 新复极差法进行检验, 显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。根据显著性分析结果使用 Origin 2021 作图。

表 1 微生物多样性测定引物及其序列^[25]

Table 1 Primers and their sequences for microbial diversity determination^[25]

分类	引物名称	引物序列
Classification	Primer name	Primer sequence (5'→3')
细菌 16S rRNA	338F	ACTCCTACGGGAGGCAGCAG
Bacterial 16S rRNA	806R	GGACTACHVGGGTWTCTAAT
真菌(ITS) rRNA	ITS1F	CTTGGTCATTAGAGGAAGTAA
Fungal (ITS) rRNA	ITS2R	GCTGCGTTCTTCATCGATGC

2 结果与分析

2.1 羊肚菌菌塘土壤基础理化性质

由图 1A 可知,野生和栽培羊肚菌的土壤 pH 值在 7.0–8.0 之间,两者差别不大,表明羊肚菌适宜于中性至偏碱性土壤环境。EC 值和含水量在两者间的差异不很明显,总体上野生羊肚菌要高一些(图 1B、图 1C)。差异最大的是含氮量,野生羊肚菌菌塘土的含氮量在 0.65%–0.92% 范围,远高于栽培区的 0.16%–0.25%,是栽培羊肚菌的 3–5 倍(图 1D)。含碳量在各个取样点之间的差异波动幅度大,其中野生羊肚菌 WQ-2、WD-1 取样点含碳量都很高,这可能与野生羊肚菌发生处落叶较多、腐殖质土壤深厚有关(图 1E)。碳氮比表现为野生羊肚菌低于栽培羊肚菌,野生羊肚菌变化在 8.45–15.45 范围,栽培羊肚菌在 7.01–31.29 范围(图 1F)。有机质以野生羊肚菌菌塘内的含量更高,在 7.65%–14.29% 之间,人工栽培的在 1.90%–11.90% 范围(图 1G)。综合各项指标,野生羊肚菌与栽培羊肚菌的基部土壤基础理化之间存在一定差异,尤其是含氮量野生比栽培羊肚菌高,表明在自然状态下羊肚菌的发生地具有营养丰富的菌塘土壤,人工栽培羊肚菌土壤受栽培管理和人为投入品的影响较多。

2.2 菌塘土壤酶活性

土壤酶活是土壤活性的重要指标。如图 2A 所示,野生羊肚菌和栽培羊肚菌的酸性磷酸酶(acid phosphatase, ACP)活性范围为 35–47 U/g,栽培羊肚菌酶活性显著高于野生羊肚菌;中性磷酸酶(neutral phosphatase, NEP)的活性范围在 55–120 U/g (图 2B),碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, ALP)的酶活性范围为 50–350 U/g (图 2C),均以野生羊肚菌显著高于栽培羊肚菌。不同菌塘脲酶(urease, URE)的酶活性表现出极显著的差异,野生羊肚菌的酶活性为

196–681 U/g,远远大于栽培羊肚菌(图 2D)。野生羊肚菌中 3 个取样点的酶活性差异较大,表明野生状态下菌塘环境也不尽相同。不同菌塘过氧化氢酶(catalase, CAT)的酶活性范围为 70–180 U/g,野生羊肚菌总体也大于栽培的,其中 WD-1 取样点的酶活性最高,达 180 U/g,栽培羊肚菌低产区 CL 取样点酶活性最低为 70 U/g (图 2E)。各种酶活结果表明,野生羊肚菌菌塘内的酶活普遍高于栽培羊肚菌,栽培条件下土壤播入了羊肚菌菌种,羊肚菌对土壤环境形成优势种,但产生的酶活并不高。

2.3 羊肚菌菌塘土壤微生物多样性

对编号为 WQ-2、WQ-4、WD-1 的野生菌塘土和 CH、CM、CL 的栽培菌塘土壤进行了测序,测序数据上传到至 NCBI 网站,序列号为 SAMN42848720–42848731 和 SAMN42848732–42848743,并对其物种组成、功能及与环境的关系等进行了分析。

2.3.1 菌塘土壤主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA)

PCoA 能够说明不同样本间的群落结构关系,可视化地表达各取样点组内和组间的聚集性和分散性。图 3 结果表明,细菌群落受主坐标成分 PC1 与 PC2 的影响分别达到 55.73% 与 10.36%,真菌群落分别达到 36.79% 和 13.52%。在细菌群落,栽培羊肚菌均受主成分 PC1 影响较大,而野生羊肚菌受 PC2 影响较大;在真菌群落 WQ-2 和 WQ-4 点受 PCA2 影响较大,WD-1 取样点稍偏 PC1。野生羊肚菌与栽培羊肚菌的细菌和真菌群落的分散性、聚集性都比较好,表明各个取样点选择合理。

2.3.2 菌塘土壤门、属水平物种组成分析

羊肚菌发生的菌塘土壤有着丰富的微生物群落。基于 97% 的序列相似性,利用 Illumina MiSeq PE300 平台分别观察到了 42 门、136 纲、

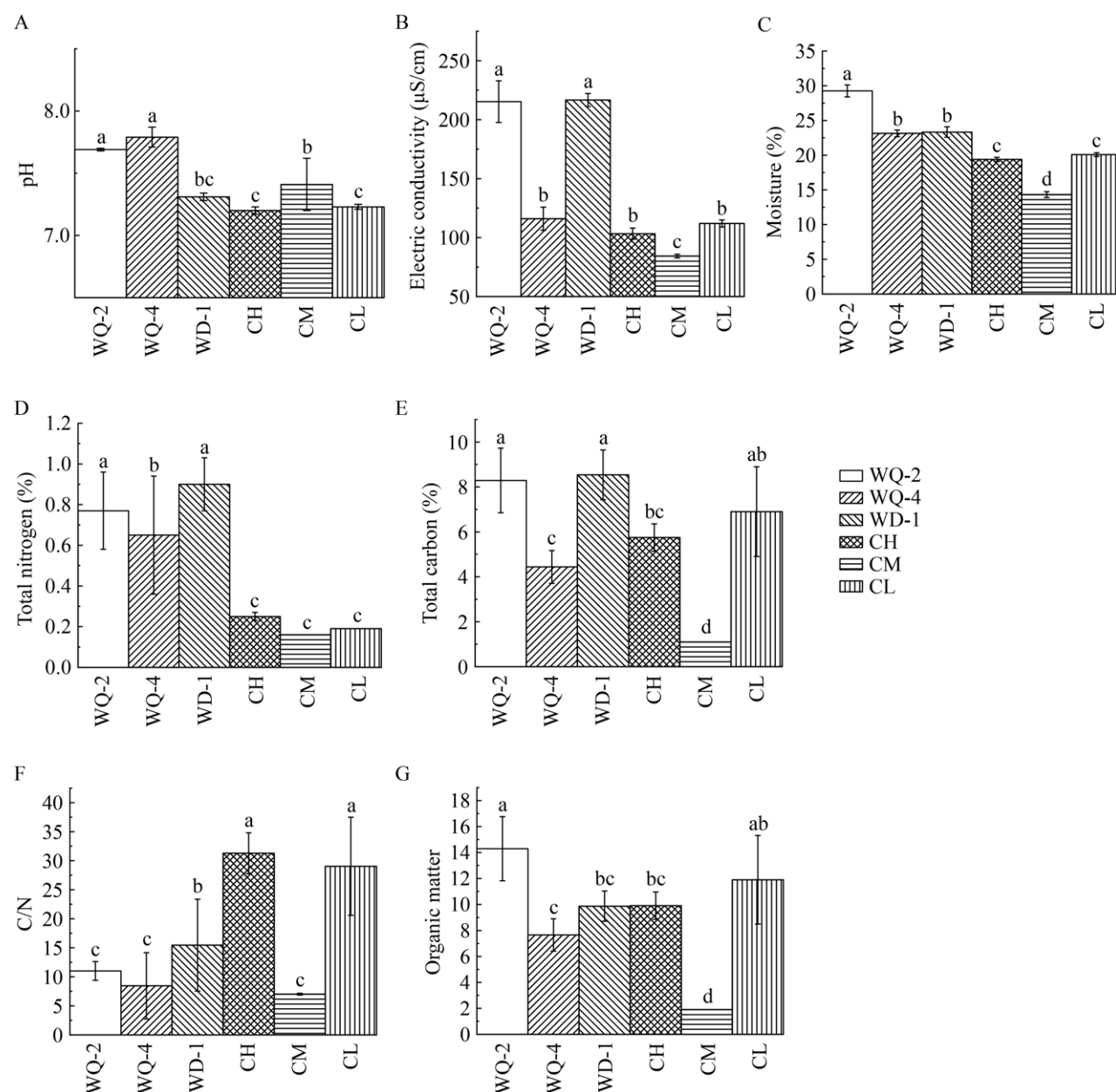


图1 羊肚菌菌塘土壤基础理化性状 A: 酸碱度; B: 电导率; C: 含水量; D: 含氮量; E: 含碳量; F: 碳氮比; G: 有机质。WQ-2: 千家店野生羊肚菌2号采样点样品; WQ-4: 千家店野生羊肚菌4号采样点样品; WD-1: 董家沟野生羊肚菌1号采样点样品; CH、CM和CL分别为栽培羊肚菌高产、中产和低产小区采样点样品。图中不同小写字母表示差异显著。下同。

Figure 1 Soil physicochemical properties of *Morchella* habitats. A: pH; B: Electrical conductivity; C: Moisture; D: Total nitrogen; E: Total carbon; F: C/N; G: Organic matter. WQ-2: Sample from sampling point No. 2 of wild *Morchella* from Qianjiadian; WQ-4: Sample from sampling point No. 4 of wild *Morchella* from Qianjiadian; WD-1: Sample from sampling point No. 1 of wild *Morchella* from Dongjiagou; CH, CM and CL: Sample from sampling point of high, middle and low yield areas of cultivating *Morchella*, respectively. Different lowercase letters in the figure indicate significant differences. The same below.

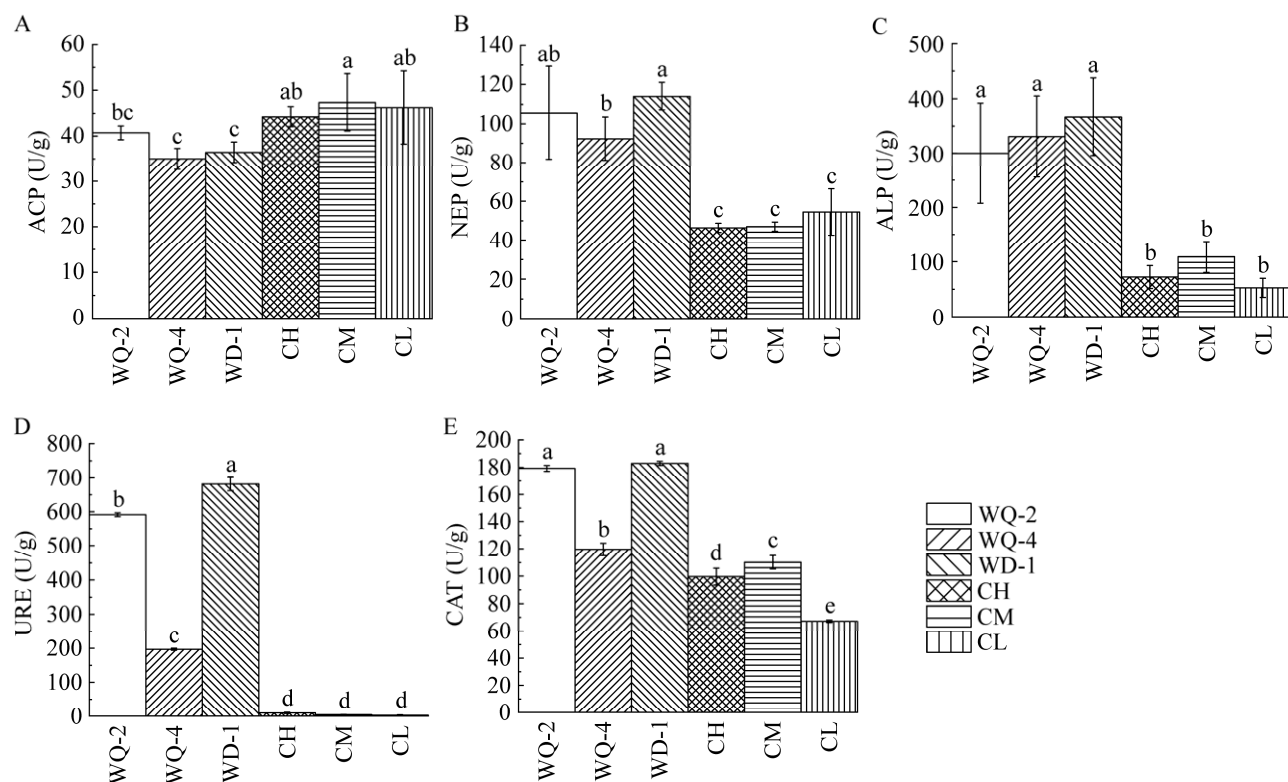


图2 菌塘土壤各种酶活变化 A: 酸性磷酸酶; B: 中性磷酸酶; C: 碱性磷酸酶; D: 脲酶; E: 过氧化氢酶。

Figure 2 Variations of enzyme activities in *Morchella* habitats. A: Acid phosphatase (ACP); B: Neutral phosphatase (NEP); C: Alkaline phosphatase (ALP); D: Urease (URE); E: Catalase (CAT).

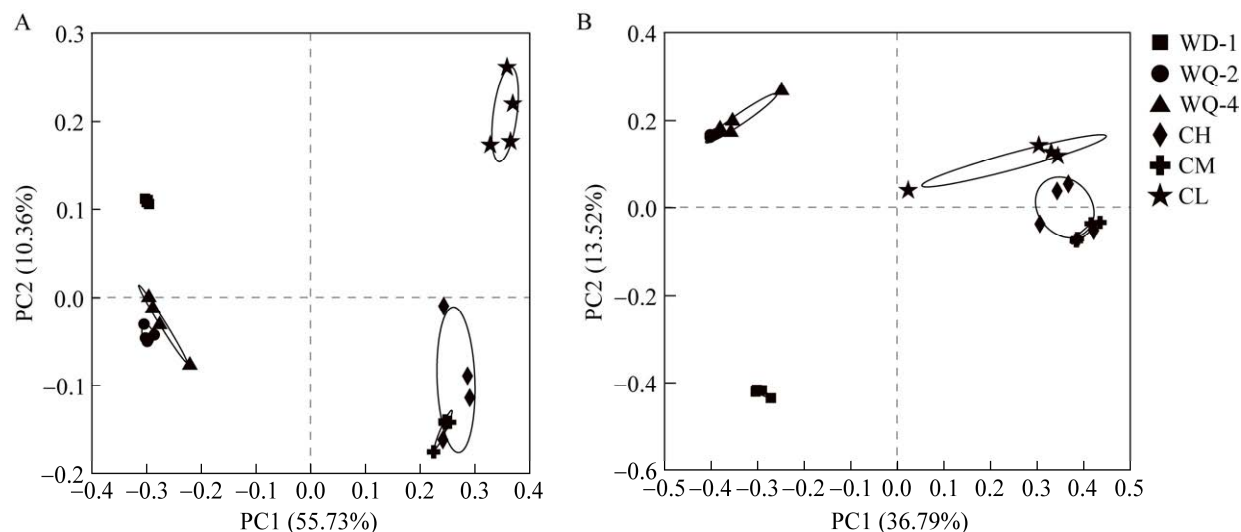


图3 土壤样品的主坐标分析 A: 细菌; B: 真菌。

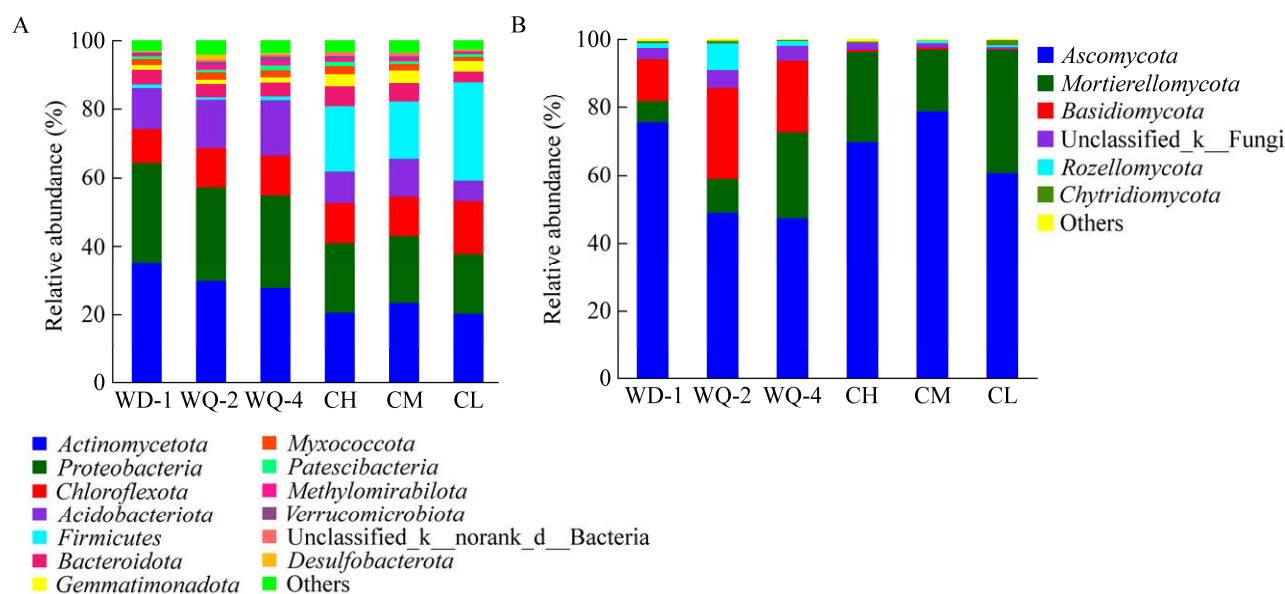
Figure 3 Principal coordinate analysis analysis of *Morchella* habitats. A: Bacteria; B: Fungi.

336 目、533 科、1 013 属、2 240 种以及 7 291 个 OTU 的细菌；16 门、58 纲、136 目、326 科、768 属、1 336 种以及 3 928 个 OTU 的真菌。在羊肚菌生长过程中，菌塘土壤的细菌相对丰度明显高于真菌(图 4A–4D)。

由图 4A 可以看出，在细菌门水平，野生菌菌塘相对丰度前五的分别是放线菌门(*Actinomycetota*)、变形菌门(*Proteobacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)，它们的占比为 80% 以上，野生羊肚菌组间差异不明显，表明其细菌群落基本相似。栽培羊肚菌相对丰度前五中有更多的厚壁菌门(*Firmicutes*)，组间以 CL 取样点的厚壁菌门的相对丰度最高，达到 28.91%，而中高产(CH、CM)的土壤的细菌群落相差不大。在真菌门水平(图 4B)，野生羊肚菌菌塘相对丰度前三的是子囊菌门(*Ascomycota*)、担子菌门(*Basidiomycota*)和被孢霉门(*Mortierellomycota*)，它们的占比达 90% 及以上；栽培羊肚菌的担子菌门远少于野生羊肚菌，而有大量的子囊菌门和被孢霉门，其中低产区 CL 的被孢霉门高达 36.18%。

在细菌属水平，野生菌塘土相对丰度前三

的为待定嗜邻聚杆菌目(*norank_f_norank_o_Vicinamibacterales*, 2.34%–5.25%)、待定嗜邻聚杆菌科(*norank_f_Vicinamibacteraceae*, 1.52%–4.31%)和 *KD4-96*；栽培土壤中丰度前三的为芽孢杆菌属(*Bacillus*, 10.01%–19.14%)、待定嗜邻聚杆菌科(*norank_f_Vicinamibacteraceae*)和 *JG30-KF-CM45*，栽培低产区芽孢杆菌属最高为 19.14% (图 4C)。在真菌属水平上，野生菌塘和栽培菌塘相对丰度前几位的各不相同(图 4D)，相对丰度较高的有被孢霉属(*Mortierella*, 5.83%–36.18%)、盘菌纲未分类真菌(*unclassified_f_Pezizaceae*, 0–33.7%)、羊肚菌属(*Morchella*, 0–25.98%)、毛壳菌属(*Chaetomium*, 0.02%–9.68%)和青霉属(*Penicillium*, 0.34%–10.26%)。其中以栽培菌塘中被孢霉属的相对丰度最高(*Mortierella*, 18.26%–36.18%)，栽培低产区 CL 被孢霉属最高达 36.18%；栽培区均含有羊肚菌属，以低产区含量高达 25.98%，表明低产区土壤中仍处于菌丝体营养生长阶段；高、中产区有较多的盘菌纲未分类真菌(7.64%–33.7%)、较多的腐质霉属(*Humicola*, 2.94%–12.25%)和较多的曲霉属(*Aspergillus*, 4.51%)。栽培菌塘区检测到的盘菌科、腐质霉属和羊肚菌属在野生



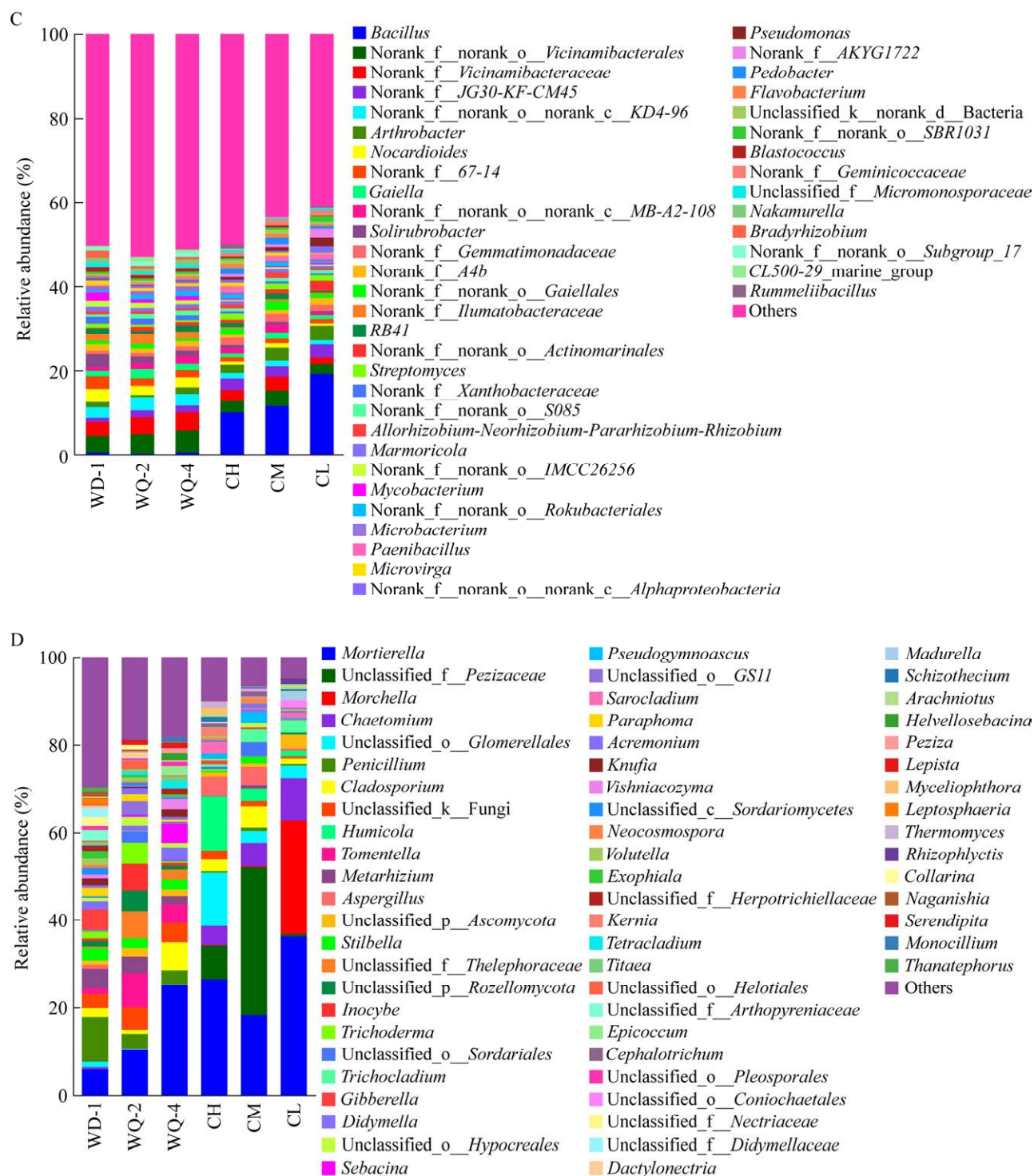


图 4 微生物门和属水平的相对丰度图 A: 细菌门水平; B: 真菌门水平; C: 细菌属水平; D: 真菌属水平。

Figure 4 Relative abundance of microorganism on phylum and genus level. A: Bacteria on phylum level; B: Fungi on phylum level; C: Bacteria on genus level; D: Fungi on genus level.

菌菌塘没有被检测到,而在栽培菌塘区没有或极少检测到的绒毛革菌属(*Tomentella*)和绿僵菌属(*Metarhizium*),在野生菌塘有检测到。

2.4 环境因子与微生物群落相关分析

为进一步分析 2 种菌塘中各个理化环境因子与微生物群落间的关系,构建环境因子与微生物群落相关性热图。由图 5 可知,在野生羊肚菌菌塘众多环境因子中与细菌相关性较高的有酸碱度(pH)、中性磷酸酶(NEP)、过氧化氢酶(CAT)、脲酶(URE)。其中与 NEP 极显著正相关的有土壤红细菌属(*Solirubrobater*)和微枝形菌属(*Microvirga*),与 CAT、URE 极显著正相关的有未分类的黄杆菌科(*norank_f_Xanthobacteraceae*);与真菌相关性较高的理化环境因子有 pH、ACP、NEP、URE、CAT、含水量(moisture),其中与 CAT、URE 极显著正相关的有卷头霉属(*Volutella*),与 CAT、URE、NEP 极显著正相关的有未分类的粪壳菌纲(*unclassified_c_Sordariomycetes*),与 URE 极显著正相关的拟茎点霉属(*Paraphoma*)等。无论是细菌还是真菌群落,至少有 10 个微生物属与环境因子之间表现为显著或极显著正相关性,表明了野生菌菌塘微生物的丰富与活力。

在栽培羊肚菌菌塘中(图 6),与多个细菌呈正相关的理化环境因子有 ALP、CAT、moisture、电导率和含氮量,产量与多数细菌无相关性,但与芽孢杆菌属(*Bacillus*)呈显著负相关,含氮量与 α 变形菌门(*Alphaproteobacteria*)极显著正相关。产量(yield)、ALP、URE、CAT 与多个真菌呈显著的正相关,其中毁丝霉属(*Myceliophthora*)、腐质霉属(*Humicola*)与产量、URE 极显著正相关,赤霉菌属(*Gibberella*)与产量极显著正相关,它们有可能在栽培土壤中发挥了协同的作用。

相较于野生菌菌塘,栽培菌塘与土壤环境

因子正相关的微生物种类明显减少,人工栽培下的土壤微生物菌群受制于人为投入品影响,而自然状态下野生菌塘微生物与理化因子间的关系更为和谐。

2.5 细菌功能预测

利用 PICRUST2 基于 KEGG 数据库预测了野生菌塘和栽培菌塘土壤中细菌的功能。从 KEGG 通路预测可以看出,2 种菌塘土壤内细菌主要的通路是新陈代谢(37.75%–38.21%)、遗传信息处理(6.03%–6.55%)、环境信息处理(5.09%–5.73%)、细胞过程(2.29%–2.39%)。主要的代谢途径是碳水化合物代谢(9.10%–9.65%)和氨基酸代谢(8.13%–8.27%),栽培菌塘土壤的代谢水平略高于野生菌塘(图 7)。

2.6 共线性网络图

共线性网络分析(co-occurrence network analysis)可以用来展示样本中物种之间相互联系,能够凸显出样本之间的相似性和差异性。图 8 显示出野生菌塘与栽培羊肚菌菌塘间的网络拓扑结构存在明显差异,两者共线性网络节点的细菌(图 8A、8B)主要都来自放线菌门(*Actinomycetota*)、变形菌门(*Proteobacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexota*)。野生羊肚菌菌塘的节点数、边数、平均连接度都比栽培得多,其平均直径和平均连接长度则要短一些。野生菌塘共线性网络节点的真菌(图 8C)来自子囊菌门(*Ascomycota*, 33 个)、担子菌门(*Basidiomycota*, 11 个),栽培菌塘共线性网络节点的真菌(图 8D)来自子囊菌门(*Ascomycota*, 43 个),野生菌塘内物种之间的边数更多,平均度更高,相互联系更强(表 2)。

3 讨论

北京地区具有丰富的野生羊肚菌资源,了解野生羊肚菌菌塘的理化性质和微生物群落对

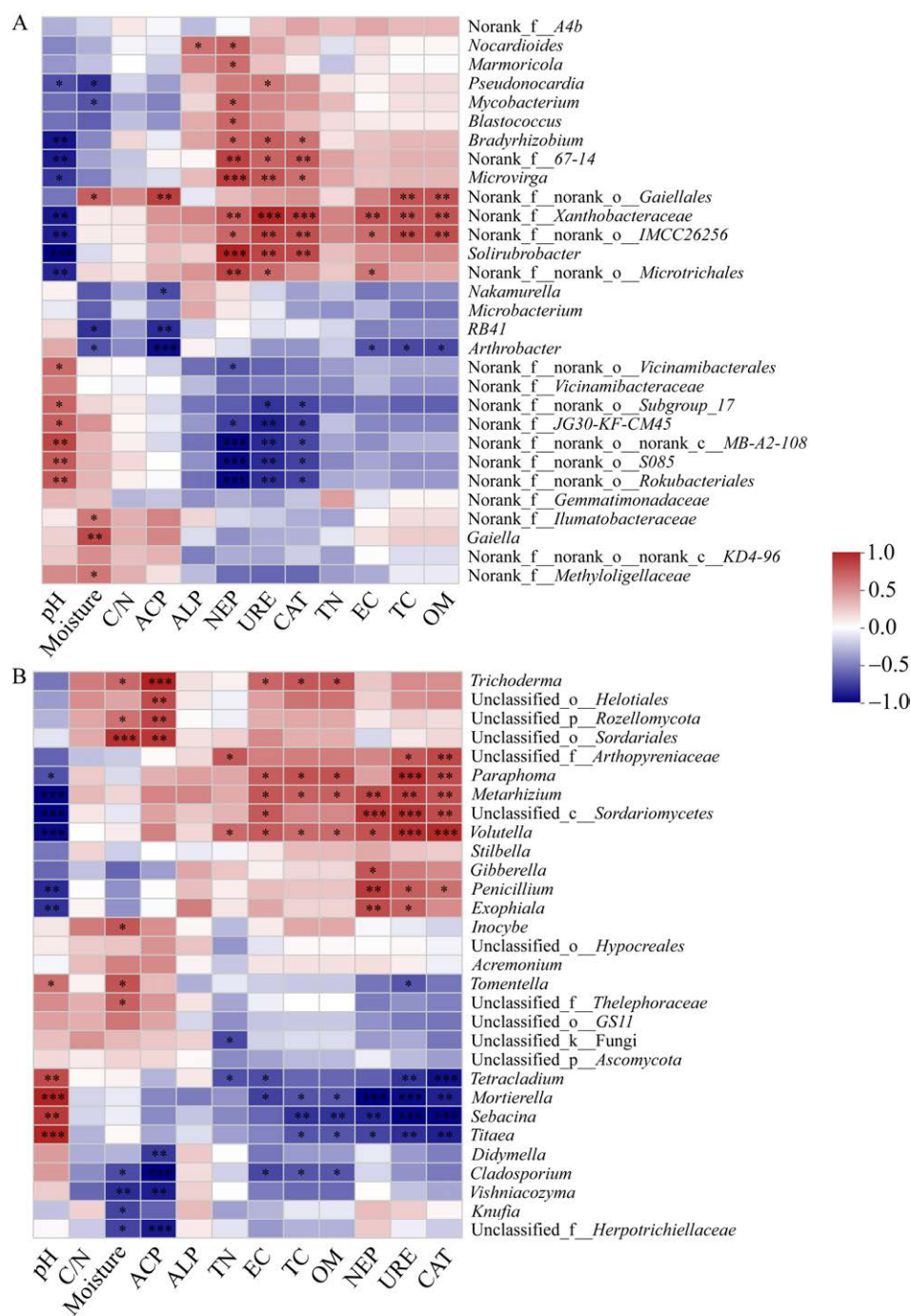


图 5 野生羊肚菌理化环境因子与微生物群落相关性热图 A: 细菌; B: 真菌。显示显著性标志的相关性阈值为 $|R| \geq 0.05$, 选取总丰度前 30 的物种, 相关系数类型为 Spearman。

Figure 5 Heat map analysis between environmental factors and microbial communities in wild *Morchella* habitats. A: Bacteria; B: Fungi. $|R| \geq 0.05$ was set as the correlation threshold of significance marker. The top 30 species with total abundance were selected, and the correlation coefficient type was Spearman. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. The same below.

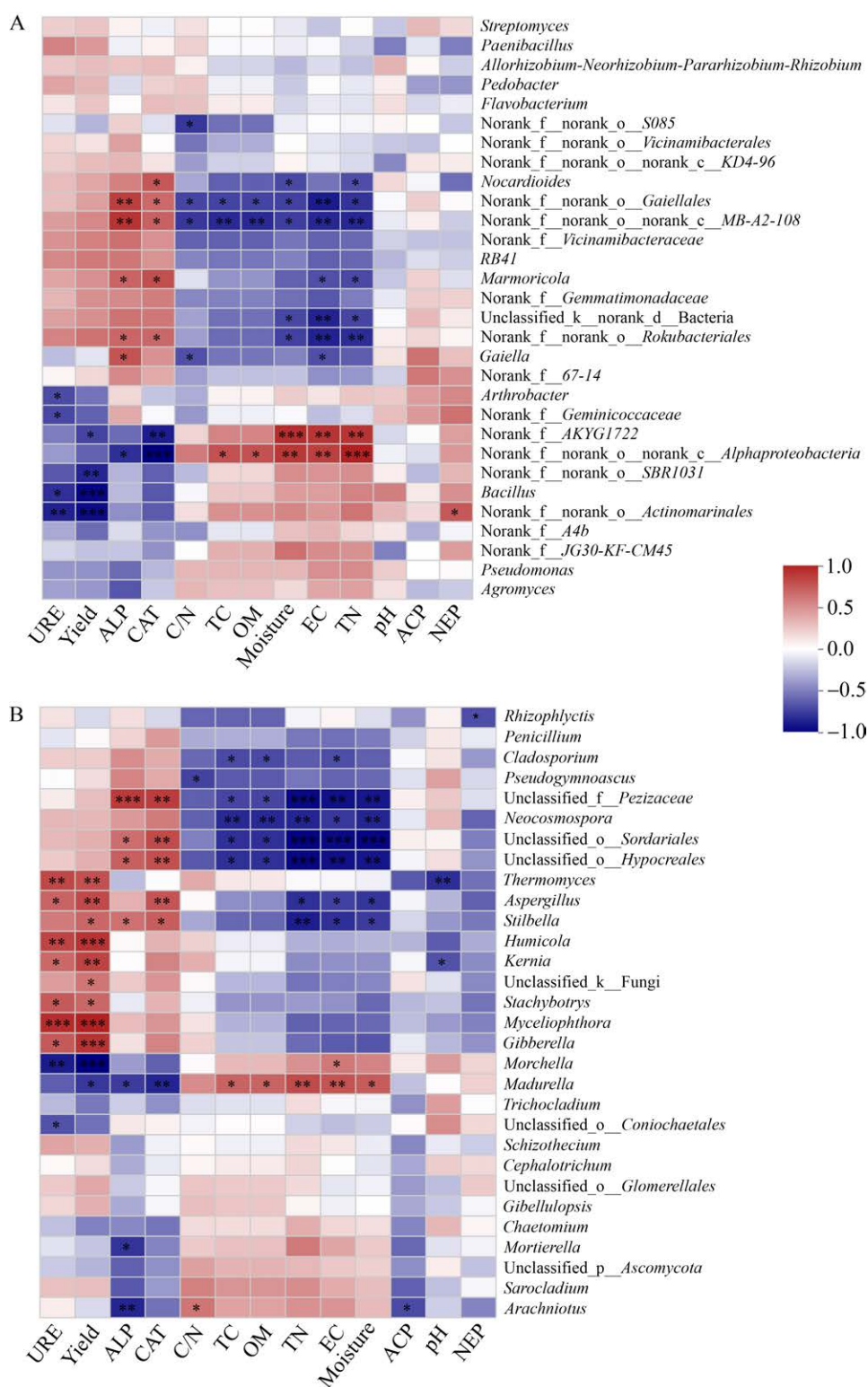


图 6 栽培羊肚菌理化环境因子与微生物群落相关性热图 A: 细菌; B: 真菌。

Figure 6 Heat map analysis between environmental factors and microbial communities of cultivated *Morchella* habitats. A: Bacteria; B: Fungi.

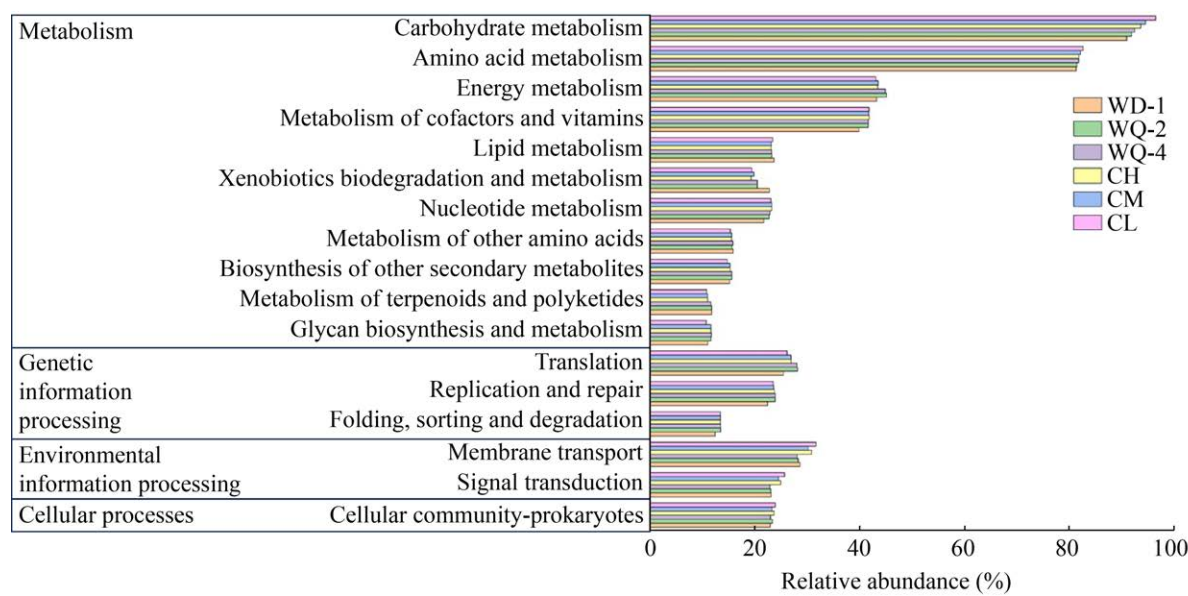


图 7 PICRUSt2 注释的菌塘土壤细菌功能预测(二级功能类别, >1%)
Figure 7 Prediction of bacterial function in soil annotated by PICRUSt2 (secondary functional category, >1%).

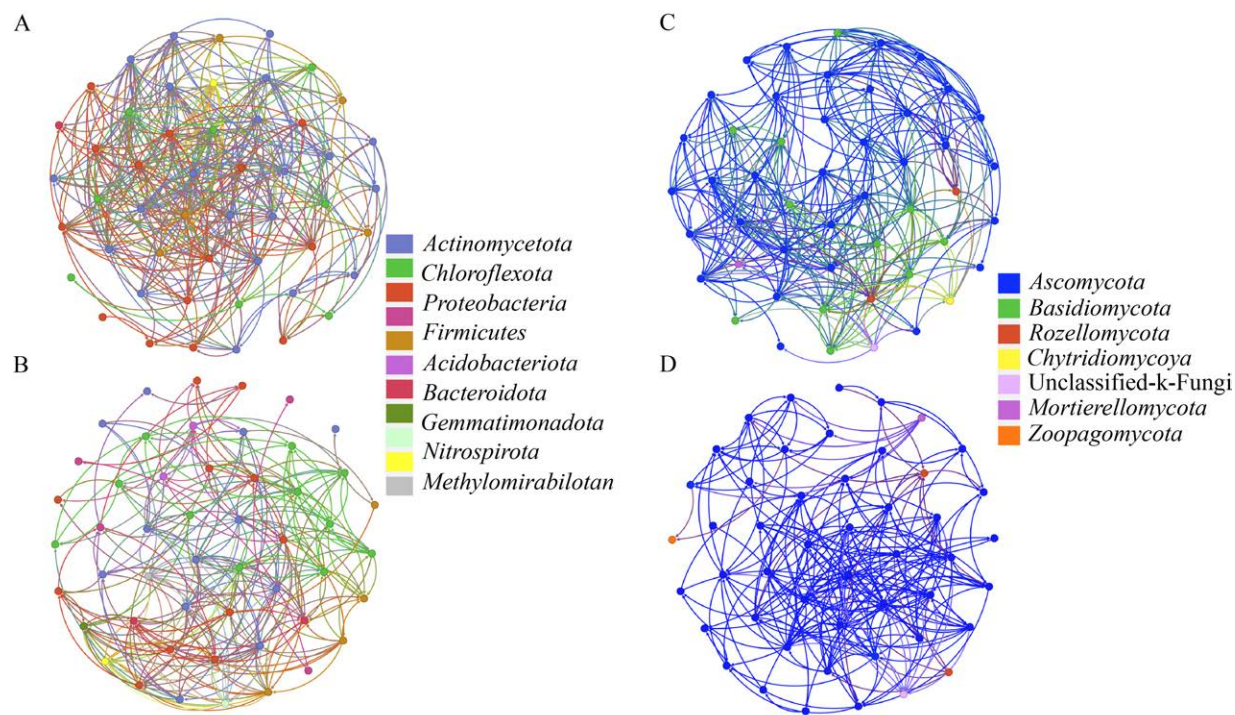


图 8 共线性网络分析 A: 野生菌塘的细菌; B: 栽培菌塘的细菌; C: 野生菌塘真菌; D: 栽培菌塘的真菌。
Figure 8 Co-occurrence network analysis. A: Wild bacteria; B: Cultivated bacteria; C: Wild fungi; D: Cultivated fungi.

表 2 各处理组共线性网络图的关键拓扑参数

Table 2 Key topological properties of co-occurring microbial networks in different treatments

网络指标 Network indices	野生组细菌 Bacteria of wild treatments	野生组真菌 Fungi of wild treatments	栽培组细菌 Bacteria of cultivated treatments	栽培组真菌 Fungi of cultivated treatments
节点数 Nodes	50	49	50	48
边数 Edges	419	343	284	222
平均度 Average degree	8.38	7	5.68	4.625
直径 Diameter	5	4	7	7
模块化 Modularity	0.172	0.344	0.329	0.44
平均路径长度 Average path length	1.765	1.884	2.117	2.252
平均聚类系数 Average clustering coefficient	0.309	0.319	0.258	0.302

人工栽培羊肚菌的土壤改良和可持续发展具有重要的参考价值。毋校辉^[20]研究发现,四川地区的多个羊肚菌栽培地点土壤 pH 值范围为 5.14–7.40,熊川等^[11]采集了凉山州冕宁县的多处野生羊肚菌菌塘,测定发现土壤呈微酸性 (pH 6.67)。通过对北京野生羊肚菌与栽培羊肚菌菌塘理化的分析发现,羊肚菌菌塘的 pH 值 7.0–8.0 之间,说明北京地区的羊肚菌较为适应弱碱性环境。各种理化参数表明野生羊肚菌菌塘的电导率、含水量、含氮量、含碳量、有机质均比栽培羊肚菌高,表明在自然状态下羊肚菌的发生地具有营养丰富的菌塘土壤,这与李青等^[27]连续 3 年测定自然林地羊肚菌土壤的有机质、碱解氮等含量的结果一致。人工栽培羊肚菌的土壤受栽培管理和人为因素的影响表现得各有不同。

土壤酶活与土壤本身性状及微生物活力等密切相关。研究表明羊肚菌生长过程中土壤的蔗糖酶、淀粉酶等活性随着种植时间的延长而呈现独有的变化规律^[28]。本研究在羊肚菌采收期发现羊肚菌野生环境下中性和碱性磷酸酶活性显著高于栽培羊肚菌,而酸性磷酸酶活性以栽培羊肚菌显著高于野生菌塘,表明野生环境下中性和碱性土壤是羊肚菌适宜发生和生长的土壤。研究表明土壤中磷离子的生成需要磷酸

酶参与,酸性磷酸酶的分泌能极大地提高植物对土壤中磷的利用^[29],羊肚菌对矿质元素有较高的需求,同植物利用磷一样^[30],或许在长期的演化过程中进化出多种利用磷的策略。中性、碱性和酸性磷酸酶的高活性均有助于羊肚菌的生长。脲酶存在于土壤微生物体内,作为一种催化剂参与多种生物化学反应,在土壤生态系统中发挥重要作用,研究表明氮是影响土壤脲酶的最主要因素^[31],本实验中野生菌塘内土壤氮含量显著高于栽培羊肚菌,其脲酶酶活也远高于栽培菌塘。野生菌塘过氧化氢酶也以野生菌塘高于栽培土壤。栽培羊肚菌因播种了羊肚菌菌种,羊肚菌菌丝体对土壤环境形成了优势种,对土壤酶活和理化性状有较大影响。鉴于此,非常有必要在播种前对羊肚菌田间土壤进行生态修复和改良,增施有机肥提高微生物丰富度,增施草木灰、石灰等有助于增加碱性磷酸酶活性,调节土壤酸碱度,抑制杂菌、病虫害的发生,促进羊肚菌生长。

羊肚菌为土生真菌,适应多种土壤,土壤中的微生物种类和群落成为近年研究的热点之一。Tan 等^[32]对 21 个减产绝收和 11 个正常产量的羊肚菌基地取样分析表明,土壤理化特征不是导致生产失败的原因,正常采收的羊肚菌土壤多样性主要是群落均匀度好而非分类丰富

度的贡献。在以野生和栽培羊肚菌菌际土壤为对象的研究中^[6,10,22,33],多数认为真菌组成差异非常明显,不同区域的羊肚菌生长土壤其真菌组成不同。本研究真菌 α 多样性也显示出野生羊肚菌菌塘与栽培土壤的 Sobs、ACE、Chao1 和 Shannon 指数差异很大,真菌群落中 OTU 数表现为野生羊肚菌 1 445–1 869 个,远大于栽培羊肚菌菌塘的 474–716 个,是栽培土壤的 3 倍(图表略),野生菌菌塘的物种丰富度远大于栽培土壤,而在栽培区土壤以高产区的 OTU 最高,低产区的 OTU 最低,表明栽培过程中物种的丰度与产量有关。

从微生物的组成分析,本实验野生羊肚菌菌塘有大量的子囊菌门和担子菌门,栽培羊肚菌比野生羊肚菌有更多的厚壁菌门细菌和表达量较高的芽孢杆菌属(*Bacillus*),产量与 *Bacillus* 呈极显著负相关,低产区 *Bacillus* 高达 19.14%,有研究表明从细菌性污染的黑木耳及香菇袋中分离出的菌株主要是 *Bacillus*^[34]。芽孢杆菌会产生一些抗菌肽^[35],从而抑制其他菌生长,也可能包括抑制羊肚菌。栽培羊肚菌土壤还有较多的被孢霉门,其低产 CL 区的被孢霉门高达 36.18%,同时在低产 CL 区土壤还有较多的羊肚菌属被检测出,其菌丝体没有转化成子实体,可能是受到了被孢霉菌属的影响。有研究表明,被孢霉菌属的高顶被孢霉是羊肚菌的疑似病害菌^[36],被孢霉菌属还引起动植物病害^[37],被孢霉菌属在自然界中可以寄生或行腐生,部分物种是草莓的病害菌,本实验前茬为草莓,增加了对羊肚菌侵染的风险。Tan 等^[32]发现,大多数羊肚菌非结实土壤的真菌群落中以某种真菌属的高比例占主导地位,典型的是被孢霉菌属影响,本实验也验证了这一点,由此说明微生物生态学对羊肚菌土壤栽培具有重要意义,羊肚菌播种前的土壤处理非常重要。

在栽培羊肚菌高产区具有高含量的腐质霉属和曲霉属真菌,低产区则显著减少。腐质霉属真菌是土壤中常见的腐生菌,广泛分布于有机质丰富的土壤中^[38],在蘑菇培养料的堆制发酵等过程中具有生物转化作用。曲霉属真菌能够产生不同化学结构的代谢产物,包括甾醇、生物碱、萜类、多肽等,并具有抗菌、杀虫和抗氧化活性等生物活性^[39]。在栽培区还有较多的毛壳菌属真菌,研究发现毛壳菌属主要腐生于植物残体、土壤和富含纤维素的废旧物品,以产丰富的降解纤维素酶和有生理活性次生代谢产物而著称,被认为具有潜在生物防治能力的类群^[40],其生防机理主要包括产生抗生素、酶类或其他代谢产物诱导植物产生抗病性。相关性分析显示腐质霉属与产量、脲酶极显著正相关,赤霉菌属与产量极显著正相关,含氮量与 α 变形菌门极显著正相关,这些真菌和细菌可能在羊肚菌的栽培土壤中发挥了有益的作用。羊肚菌是典型的土生真菌,其生长过程与土壤有密切的关系,维持土壤高有机质和丰富的微生物群落是其可持续发展的前提。

从细菌的功能预测可知,土壤菌际微生物主要参与到羊肚菌的碳水化合物代谢与氨基酸代谢,这与平菇的研究报道^[41]一致。共现网络图的节点数和边数、平均度和平均路径长度可以反映微生物群落的复杂性和相关性^[42]。本研究中,野生菌塘具备更多的节点数和更多的边数,表明其菌塘内微生物之间的互作和联络比栽培土壤更为复杂,相关性也更密切,这也与前面的物种组成、菌群分析一致。

4 结论

采收期的野生羊肚菌菌塘的酸碱度、含水量、含氮量、碱性和中性磷酸酶、过氧化氢酶、脲酶活性均高于栽培区土壤,其微生物群落更

加丰富,微生物之间的连接更为密切。栽培羊肚菌有大量的子囊菌门、被孢霉门和更多的厚壁菌门,其栽培低产区的被孢霉属相对丰度最高;栽培菌塘优势微生物有芽孢杆菌属、盘菌纲未分类真菌、羊肚菌属以及腐质霉属。野生菌塘微生物与理化因子之间表现为显著或极显著正相关性的数量明显多于栽培菌塘,腐质霉属、曲霉属、毛壳菌属、毁丝霉属等对产量形成有积极作用。羊肚菌的生命活动影响和改变了土壤中的微生物群落和理化性状,高产区的真菌和细菌物种丰富度都是最高的。羊肚菌播种之前极有必要对土壤进行生态修复,丰富栽培土壤的有机质和微生物群落有助于羊肚菌的高产和可持续发展。

REFERENCES

- [1] 杨芳,王新风,李刚,朱骏.不同碳、氮源对羊肚菌生长与胞内多糖的影响[J].食品科学,2007,28(11):396-400.
YANG F, WANG XF, LI G, ZHU J. Effects of different carbon, nitrogen sources on growth and inopolysaccharides in *Morchella esculenta* L.[J]. Food Science, 2007, 28(11): 396-400 (in Chinese).
- [2] 杜习慧,赵琪,杨祝良.羊肚菌的多样性、演化历史及栽培研究进展[J].菌物学报,2014,33(2):183-197.
DU XH, ZHAO Q, YANG ZL. Diversity, evolutionary history and cultivation of morels: a review[J]. Mycosystema, 2014, 33(2): 183-197 (in Chinese).
- [3] 果禹鑫,尹玉婷,纪鑫梦,陈青君,张国庆,马萱.北京地区野生羊肚菌分离与鉴定[J].北方园艺,2018(13):145-152.
GUO YX, YIN YT, JI XM, CHEN QJ, ZHANG GQ, MA X. Isolation and identification of wild morels in Beijing[J]. Northern Horticulture, 2018(13): 145-152 (in Chinese).
- [4] 韩鹏,陈青君,贺国强,魏金康,张国庆,王寿南,刘子璐,孙悦.2种野生羊肚菌分离、鉴定与菌丝培养条件[J].北京农学院学报,2018,33(1):37-42.
HAN P, CHEN QJ, HE GQ, WEI JK, ZHANG GQ, WANG SN, LIU ZL, SUN Y. Isolation, identification and mycelial culture conditions of two wild morels[J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2018, 33(1): 37-42 (in Chinese).
- [5] OGAWA M. Microbial ecology of shiro in *Tricholoma matsutake* and its allied species part 5 *Tricholoma matsutake* in *tsuga sieboldii* forests[J]. Transactions of the Mycological Society of Japan, 1977, 18(1): 34-46.
- [6] 杨晓绒,赖晓辉,吾尔恩·阿合别尔迪,焦子伟,张相锋.昭苏县野生羊肚菌根际土壤细菌多样性研究[J].微生物学杂志,2020,40(4):24-33.
YANG XR, LAI XH, OREN Akhberdi, JIAO ZW, ZHANG XF. Bacterial diversity in rhizosphere soil of wild morels in Zhaosu County[J]. Journal of Microbiology, 2020, 40(4): 24-33 (in Chinese).
- [7] 马文文,姚拓,靳鹏,王国基,张玉霞.荒漠草原2种植物群落土壤微生物及土壤酶特征[J].中国沙漠,2014,34(1):176-183.
MA WW, YAO T, JIN P, WANG GJ, ZHANG YX. Characteristics of microorganisms and enzyme activity under two plant communities in desert steppe[J]. Journal of Desert Research, 2014, 34(1): 176-183 (in Chinese).
- [8] 杨雄伟,刘娇,侯孟月,程小毛,黄晓霞.凤庆县不同古茶园根际与非根际土壤酶活性及其化学计量特征[J].应用与环境生物学报,2023,29(6):1418-1425.
YANG XW, LIU J, HOU MY, CHENG XM, HUANG XX. Enzyme activities and stoichiometric characteristics of rhizometric and non-rhizosphere soil in different ancient tea gardens in Fengqing County, China[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2023, 29(6): 1418-1425 (in Chinese).
- [9] 魏晶晶,张浩然,王志鸽,王慧春.羊肚菌菌丝体对土壤酶活性的影响[J].生物技术通报,2020,36(9):211-217.
WEI JJ, ZHANG HR, WANG ZG, WANG HC. Effect of *Morchella Mycelium* on soil enzymatic activity[J]. Biotechnology Bulletin, 2020, 36(9): 211-217 (in Chinese).
- [10] 张婷,黄香媛,徐岩岩,李洁.羊肚菌菌基土壤微生物群落结构和多样性研究[J].河北农业大学学报,2018,41(6):38-43,57.
ZHANG T, HUANG XY, XU YY, LI J. Study on microbial community structure and diversity of *Morchella* rhizosphere soil[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 2018, 41(6): 38-43, 57 (in Chinese).
- [11] 熊川,李小林,李强,郑林用.羊肚菌菌塘土壤细菌群落的结构及多样性[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2015,41(4):428-434.
XIONG C, LI XL, LI Q, ZHENG LY. Bacteria community structure and diversity in *Morchella* colonies[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2015, 41(4): 428-434 (in Chinese).
- [12] 王尚荣,刘高峰,赵贵红.菏泽黄河冲积平原羊肚菌资源及生态环境调查[J].中国食用菌,2008,27(6):12-14.
WANG SR, LIU GF, ZHAO GH. Investigation on resources and ecological environment of *Morchella* species in the Yellow River flood plain of Heze City[J]. Edible Fungi of China, 2008, 27(6): 12-14 (in Chinese).
- [13] LAMBERS H, MOUGEL C, JAILLARD B, HINSINGER P. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective[J]. Plant and Soil, 2009, 321(1): 83-115.
- [14] 沈宏,严小龙.根分泌物研究现状及其在农业与环境领域的应用[J].农村生态环境,2000,16(3):51-54.
SHEN H, YAN XL. Status of the study on root exudates and its application to agriculture and environment[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2000, 16(3): 51-54 (in Chinese).
- [15] 赵官成,梁健,淡静雅,王静,秦源,张武会.土壤微生物与植物关系研究进展[J].西南林业大学学报,

- 2011, 31(1): 83-88.
ZHAO GC, LIANG J, DAN JY, WANG J, QIN Y, ZHANG WH. Review of studies on relationship between soil microbes and plants[J]. Journal of Southwest Forestry University, 2011, 31(1): 83-88 (in Chinese).
- [16] PION M, SPANGENBERG JE, SIMON A, BINDSCHEDLER S, FLURY C, CHATELAIN A, BSHARY R, JOB D, JUNIER P. Bacterial farming by the fungus *Morchella Crassipes*[J]. Proceedings Biological Sciences, 2013, 280(1773): 20132242.
- [17] LIU QZ, MA HS, ZHANG Y, DONG CH. Artificial cultivation of true morels: current state, issues and perspectives[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2018, 38(2): 259-271.
- [18] YUE YH, HAO HB, WANG Q, XIAO TT, ZHANG YC, CHEN Q, CHEN H, ZHANG JJ. Dynamics of the soil microbial community associated with *Morchella* cultivation: diversity, assembly mechanism and yield prediction[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1345231.
- [19] GUO JW, MOHAMAD OAA, WANG XL, EGAMBERDIEVA D, TIAN BY. Editorial: Microbiome associated with plant pathogens, pathogenesis, and their applications in developing sustainable agriculture[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1423961.
- [20] 毋校辉. 四川羊肚菌栽培土壤理化特性及微生物群落研究[D]. 雅安: 四川农业大学硕士学位论文, 2019.
WU XH. Physicochemical characteristics and microbial community of *Morchella esculenta* cultivated soil in Sichuan Province[D]. Ya'an: Master's Thesis of Sichuan Agricultural University, 2019 (in Chinese).
- [21] 赵玉卉, 郭瑞, 杨阿丽, 秦鹏, 金辉, 魏甲乾, 冉永红, 陈志荣, 路等学. 甘肃野生羊肚菌根际土壤真菌群落与环境因子相互关系[J]. 微生物学杂志, 2022, 42(1): 96-106.
ZHAO YH, GUO R, YANG AL, QIN P, JIN H, WEI JQ, RAN YH, CHEN ZR, LU DX. Relationship between fungal community and environmental factors in rhizosphere soil around wild morels in Gansu[J]. Journal of Microbiology, 2022, 42(1): 96-106 (in Chinese).
- [22] 赵玉卉, 路等学, 金辉, 杨阿丽, 秦鹏, 魏甲乾, 郭瑞, 张文齐. 甘肃省野生羊肚菌根际细菌群落与土壤环境因子相关性研究[J]. 微生物学通报, 2022, 49(2): 514-528.
ZHAO YH, LU DX, JIN H, YANG AL, QIN P, WEI JQ, GUO R, ZHANG WQ. Relationship between the bacterial community and environmental factors in the rhizosphere soil of wild morels in Gansu[J]. Microbiology China, 2022, 49(2): 514-528 (in Chinese).
- [23] 果禹鑫. 桃木屑短时堆肥处理对栽培平菇过程中微生物动态、木质纤维素降解及营养品质的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学博士学位论文, 2022.
GUO YX. Microbial succession and lignocellulosic degradation and nutritional quality during oyster mushroom cultivation of by short-term peach sawdust-based composting[D]. Urumqi: Doctoral Dissertation of Xinjiang Agricultural University, 2022 (in Chinese).
- [24] XU SY, WEI JK, XUE FY, LI WC, GUAN TK, HU BY, CHEN QJ, HAN YY, LIU CJ, ZHANG GQ. Microbial inoculation influences microbial communities and physicochemical properties during lettuce seedling using composted spent mushroom substrate[J]. Applied Soil Ecology, 2022, 174: 104418.
- [25] FRENCH KE, TKACZ A, TURNBULL LA. Conversion of grassland to arable decreases microbial diversity and alters community composition[J]. Applied Soil Ecology, 2017, 110: 43-52.
- [26] KONG WL, SUN B, ZHANG JY, ZHANG YT, GU LK, BAO LJ, LIU SX. Metagenomic analysis revealed the succession of microbiota and metabolic function in corn cob composting for preparation of cultivation medium for *Pleurotus ostreatus*[J]. Bioresource Technology, 2020, 306: 123156.
- [27] 李青, 原佳敏, 李云霞, 柴美清, 张锁峰, 李素玲, 刘虹. 人造林场羊肚菌自然发生处不同土层土壤情况分析[J]. 山西农业科学, 2020, 48(4): 594-597.
LI Q, YUAN JM, LI YX, CHAI MQ, ZHANG SF, LI SL, LIU H. Analysis of soil situation in different soil layer where *Morchella esculenta* occurred in a forest plantation[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2020, 48(4): 594-597 (in Chinese).
- [28] 赵苗, 张能, 谢敬宜, 贺新生. 羊肚菌生长过程中土壤酶变化规律研究[J]. 中国食用菌, 2017, 36(2): 41-46.
ZHAO M, ZHANG N, XIE JY, HE XS. Research on variation of soil enzyme in *Morchella* growth process[J]. Edible Fungi of China, 2017, 36(2): 41-46 (in Chinese).
- [29] BALEMI T, NEGISHO K. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2012, 12(3): 547-562.
- [30] BERTIN C, YANG XH, WESTON LA. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere[J]. Plant and Soil, 2003, 256(1): 67-83.
- [31] 侯彦会, 周学辉, 焦婷, 刘荣堂, 李兴福. 甘肃永昌县放牧草地土壤脲酶活性与土壤肥力的关系初探[J]. 草业学报, 2009, 18(4): 111-116.
HOU YH, ZHOU XH, JIAO T, LIU RT, LI XF. A preliminary study on the relationship between soil urease activity and soil fertility in the grazing grasslands of Yongchang county, Gansu province[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2009, 18(4): 111-116 (in Chinese).
- [32] 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.
- [33] 阎威文, 赵凤云, 刘淑艳. 吉林省辽源地区羊肚菌根际土壤真菌多样性及群落组成[J]. 菌物研究, 2021, 19(1): 36-43.
YAN WW, ZHAO FY, LIU SY. Fungi diversity and community structure of *Morchella* rhizosphere soil from Liaoyuan Region of Jilin Province[J]. Journal of Fungal Research, 2021, 19(1): 36-43 (in Chinese).
- [34] 陈彪彪, 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 Agricultural

- Sciences, 2011, 39(6): 417-418 (in Chinese).
- [35] ZHAO X, KUIPERS OP. Identification and classification of known and putative antimicrobial compounds produced by a wide variety of Bacillales species[J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 882.
- [36] 王帮香. 羊肚菌栽培中的病原真菌鉴定与生物防治初探[D]. 南充: 西华师范大学硕士论文, 2021.
- WANG BX. Preliminary study on identification of pathogen fungi and biological control in *Morchella* cultivation[D]. Nanchong: Master Thesis of China West Normal University, 2021 (in Chinese).
- [37] 刘泽. 中国被孢霉属及近缘属的分类与分子系统发育研究[D]. 北京: 北京林业大学硕士学位论文, 2020.
- LIU Z. Studies on the taxonomy and molecular phylogeny of *Mortierella* and allied genera in China[D]. Beijing: Master's Thesis of Beijing Forestry University, 2020 (in Chinese).
- [38] 杨金燕, 姜于兰, 杨亚曦, 曾琛, 王胖芄. 腐质霉属真菌分类的研究进展[J]. 贵州农业科学, 2015, 43(8): 126-130.
- YANG JY, JIANG YL, YANG YX, ZENG C, WANG XP. Advances in taxonomy of *Humicola* Genera[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2015, 43(8): 126-130 (in Chinese).
- [39] ORFALI R, ABOSEADA MA, ABDEL-WAHAB NM, HASSAN HM, PERVEEN S, AMEEN F, ALTURKI E, ABDELMOHSEN UR. Recent updates on the bioactive compounds of the marine-derived genus *Aspergillus*[J]. RSC Advances, 2021, 11(28): 17116-17150.
- [40] 谭悠久, 钟娟, 周金燕, 谭红. 毛壳菌产抗真菌活性物质菌株的筛选与鉴定[J]. 西南农业学报, 2010, 23(4): 1128-1131.
- TAN YJ, ZHONG J, ZHOU JY, TAN H. Screening and identification of *Chaetomium* strains with anti-plant pathogenic fungi activity[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2010, 23(4): 1128-1131 (in Chinese).
- [41] LIU Q, KONG WL, CUI X, HU SJ, SHI ZW, WU J, ZHANG YT, QIU LY. Dynamic succession of microbial compost communities and functions during *Pleurotus ostreatus* mushroom cropping on a short composting substrate[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 946777.
- [42] GUAN TK, WANG QY, LI JS, YAN HW, CHEN QJ, SUN J, LIU CJ, HAN YY, ZOU YJ, ZHANG GQ. Biochar immobilized plant growth-promoting rhizobacteria enhanced the physicochemical properties, agronomic characters and microbial communities during lettuce seedling[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1218205.