



生物技术通报
Biotechnology Bulletin
ISSN 1002-5464, CN 11-2396/Q

《生物技术通报》网络首发论文

题目：患病和健康羊肚菌菌丝际土壤微生物群落特征
作者：宋奋奋，段艳雪，桑愉，王继朋，彭锐，孙年喜，李勇
DOI：10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2024-0819
收稿日期：2024-08-23
网络首发日期：2025-02-28
引用格式：宋奋奋，段艳雪，桑愉，王继朋，彭锐，孙年喜，李勇. 患病和健康羊肚菌菌丝际土壤微生物群落特征[J/OL]. 生物技术通报.
<https://doi.org/10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2024-0819>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

患病和健康羊肚菌菌丝际土壤微生物群落特征

宋奋奋¹ 段艳雪¹ 桑愉¹ 王继朋² 彭锐² 孙年喜² 李勇¹

(1. 西南大学资源环境学院, 重庆 400715; 2. 重庆市中药研究院, 重庆 400065)

摘要：【目的】探究羊肚菌白霉病害发生对羊肚菌土壤细菌和真菌群落的影响，为羊肚菌的合理种植提供科学指导。【方法】运用高通量测序技术测定了患病 (diseased *Morchella* spp., DM) 和健康 (healthy *Morchella* spp., HM) 羊肚菌土壤细菌和真菌群落结构和多样性，进一步解析其在土壤物质转化、养分吸收及抗病性方面发挥的作用。【结果】与健康羊肚菌土壤相比，患病土壤有效磷、pH 和过氧化氢酶活性分别显著提高了 13.22%、6.18% 和 41.01%，而土壤脲酶、酸性磷酸酶和蔗糖酶降低了 58.58%、31.85% 和 74.01%；DM 土壤细菌的 Chao1、ACE 和 Simpson 指数比 HM 的分别降低了 32.45%、32.43% 和 20.42%，而真菌则无显著变化。主坐标分析结果显示 HM 与 DM 土壤细菌 ($R^2=0.195$, $P=0.028$) 和真菌 ($R^2=0.17$, $P=0.001$) 的群落结构均有明显差异。与 HM 土壤相比，DM 的黏细菌 (*Haliangium*)、芽单胞菌属 (*Gemmatimonas*) 和黄杆菌属 (*Flavobacterium*) 丰度分别降低 92.85%、90.48% 和 81.67%，而肠杆菌属 (*Enterobacter*) 和 *Polaromonas* 分别增加了 40.33 倍和 8.13 倍；DM 的真菌裂壳属 (*Schizothecium*) 的丰度减少 90.39%，而镰孢属 (*Fusarium*) 的丰度增加了 2.51 倍。功能预测结果表明，健康与患病根际细菌代谢途径不同；羊肚菌真菌代谢类型以腐生营养型为主。Mantel 分析表明 pH 是影响羊肚菌根际土壤真菌群落的关键因子。共现网络分析表明，HM 土壤细菌和真菌网络的平均度、总模块和平均聚类系数显著低于健康组。【结论】患病羊肚菌土壤酶活性细菌丰富度和多样性指数显著降低，镰孢属富集，而有益菌丰度降低。微生物网络结构的复杂度和稳定性降低是影响羊肚菌养分吸收和患病的重要因素。

关键词：羊肚菌；菌丝际土壤；微生物群落组成；白霉病；微生物群落结构；土壤酶活性；土壤性质

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2024-0819

Characteristics of the Mycosphere Microbial Community in Diseased and Healthy *Morchella* spp. Soil

SONG Fen-fen¹ DUAN Yan-xue¹ SANG Yu¹ WANG Ji-peng² PENG Rui² SUN Nian-xi² LI Yong¹

(1. College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400715; 2. Chongqing Academy of Chinese Materia Medica, Chongqing 400065)

Abstract: 【Objective】To explore the microbial characteristics in the *Morchella* spp. soil. and provide scientific guidance for the rational cultivation of *Morchella* spp. 【Method】High-throughput sequencing technology was applied to determine the communities and diversity indices of bacteria and fungi in the soils growing diseased and healthy *Morchella* spp., and further analyze their roles for transformation of soil substances, nutrient uptake and disease resistances of plant. 【Result】The contents of available phosphorus, pH and the activity of catalase in the diseased *Morchella* spp. soil were significantly higher than those in healthy *Morchella* spp. soil, increasing with 13.22%, 6.18%, and 41.01%, respectively, while the activities of urease, acid phosphatase and sucrase significantly decreased with 58.58%, 31.85%, and 74.01% respectively. The bacterial indices of Chao1, ACE and Simpson in DM significantly decreased with 32.45%, 32.43%, and 20.42%, respectively compared to those in HM, and there was no significant change for fungal indices. The results of principal component analysis indicated that the community structure of bacteria ($R^2=0.195$, $P=0.028$) and fungi ($R^2=0.17$, $P=0.001$) in DM were significantly different from that in HM. The abundance of beneficial bacteria of *Haliangium*, *Gemmatimonas* and *Flavobacterium* in DM were significantly lower than that in HM, which

收稿日期：2024-08-23

基金项目：重庆市中央林业改革发展资金科技推广示范项目（渝林科推【2021年】09号）

作者简介：宋奋奋，男，硕士，研究方向：土壤微生物；E-mail: 1586860734@qq.com

通信作者：李勇，男，博士，副教授，研究方向：土壤微生物；E-mail: liyongwf@swu.edu.cn

decreased by 92.85%, 90.48%, and 81.67%. The abundance of *Enterobacter* and *Polaromonas* in DM were significantly higher than that in HM, which increased with 40.33 and 8.13 times, respectively. The abundance of beneficial fungus *Schizothecium* in DM was significantly lower than that in HM, decreasing by 90.39%, and the abundance of *Fusarium* in the DM were significantly higher than that in HM, increasing with 2.51 times. The results of functional prediction showed that the metabolic pathways of bacteria in diseased *Morchella* spp. soil were different with that in healthy *Morchella* spp. soil, and the metabolic type of fungi was mainly saprotrophic. The results of Mantel analysis showed that the pH was the key factor affecting the fungal microbial community. The analysis of co-occurrence network showed that the average degree, total module number and average clustering coefficient of the bacterial and fungal network in the diseased *Morchella* spp. group were lower than those in the healthy group. 【Conclusion】 The richness and diversity of soil bacteria in the diseased *Morchella* spp. significantly decrease, the diseased *Morchella* spp. soil abundance of pathogen increase and that of the beneficial microbe decrease, and the complexity and stability of microbial network reduce, which are the important factors for the diseased *Morchella* spp.

Key words: *Morchella* spp.; mycosphere soil; composition of microbial community; white mold disease; structure of microbial community; soil enzyme activity; soil properties

羊肚菌 (*Morchella* spp.) 属于子囊菌门 (Ascomycota) 盘菌目 (Pezizales) 羊肚菌科 (Morchellaceae) 羊肚菌属 (*Morchella*)^[1], 是名贵的药食两用真菌, 其子实体不仅味道鲜美, 且具有抗氧化、抗肿瘤, 增强免疫等功效^[2-4], 深受人们欢迎。然而, 野生羊肚菌资源匮乏, 难以满足市场需求, 随着优良羊肚菌菌种分离与纯化、大棚栽培和外源营养袋等技术的完善, 近年来其种植面积不断扩大。截至2021年, 全国羊肚菌栽培面积达到 1.66×10^4 hm², 种植区域也从云南、贵州、四川扩大到内蒙古、山东、河北等北方地区, 产量逐渐增加。目前中国羊肚菌有37个系统发育种^[5-6], 适宜人工栽培的菌种主要有梯棱羊肚菌 (*M. importuna*)、六妹羊肚菌 (*M. sextelata*) 和七妹羊肚菌 (*M. eximia*)^[7], 均是适宜低温的菌株, 其菌丝最适生长温度5-15℃, 出菇期温度8-18℃; 在重庆和四川等地一般11月初进行播种, 翌年2月开始出现针尖菇, 3-4月开始收获羊肚菌子实体。大棚土壤栽培 (特别是连续多年栽培) 过程中, 一些真菌性病害频发, 严重影响羊肚菌产量和品质, 造成巨大经济损失。目前已发现的致病病原菌有长孢假单隔孢 (*Pseudodiploöspora longispora*)、异名长孢单隔孢 (*Diploöspora longispora*)、*Penicillium* sp. [蟹爪类拟青霉 (*Zelopaecilomyces penicillatus*)、蟹爪拟青霉 (*Paecilomyces penicillatus*)]^[8-11], 紫色淡紫紫霉属 (*Purpureocillium lilacinum*)、*Clonostachys rosea*、*Clonostachys solani*、*Hypomyces odoratus*^[12-15], 曲霉 (*Aspergillus* spp.)、镰刀菌属 (*Fusarium* spp.)、绿针假单孢菌 (*Pseudomonas*

chlororaphis subsp. *Aureofaciens*)、枯草芽胞杆菌 (*Bacillus subtilis*)^[16-19]。

高通量测序技术因其具有高读长、精度高、通量高的优势被广泛应用于微生物的群落多样性分析, 为研究根际微生物的群落结构和多样性提供了一个新的方向^[20-21]。如吴振强等^[22]采用Illumina MiSeq高通量测序技术, 对辣椒感染枯萎病植株与健康植株的根际土壤真菌群落结构与多样性进行系统分析发现, 感病植株根际土壤真菌群落多样性降低且群落结构发生改变。

土壤微生物是土壤生态系统的重要组成部分, 其群落结构组成与土壤物质循环和植物健康状况有密切联系。土壤微生物可以促进土壤碳、氮和磷等物质的转化, 有利于植物养分的吸收; 此外土壤中致病菌积累可导致植株发病甚至死亡^[23], 同时有益微生物通过拮抗作用和诱导系统抗性等机制抑制土壤中病原菌生长, 有利于植物健康生长^[24]。宿主能够招募特定微生物类群适应环境压力, 反过来微生物菌群也能激活宿主相关基因, 提高缺氮条件下的氮吸收或抗病性适应环境压力。在羊肚菌的栽培管理中, 人们通过调节土壤pH、增加土壤有机质含量、施用土壤微生物制剂, 如枯草芽胞杆菌和纺锤形赖氨酸芽胞杆菌等措施, 来促进羊肚菌菌丝生长和防止病害的发生, 其中土壤微生物起着重要的作用^[25], 但是土壤微生物在羊肚菌的生长和病害防治中发挥的作用目前仍不清楚。

本研究以连续栽培第2年健康与患病羊肚菌根际土壤为研究对象, 通过高通量测序技术分析细菌

和真菌的群落特征和结构组成差异,进一步分析其与土壤性质的相关性,揭示土壤微生物在羊肚菌生长和病害发生的生态机制,为有效的生物防治措施提供理论支撑。

1 材料和方法

1.1 材料

研究区位于重庆市中药研究院潼南分院羊肚菌栽培基地(105°46'17" E, 30°4'43" N)。该地区11月–翌年3月平均气温为6–18℃,平均降雨量为154 mm,年日照1 228.4 h,土壤类型为黄壤土,具有质地松软、结构疏松、有机质和养分含量高的特点,适合作物生长和发育,能够为羊肚菌的生长发育提供良好的环境条件。

本次试验地为连续种植2年羊肚菌地块,实验于2021年11月中旬播种,在菌丝长满土壤后,于2022年2月选择子实体表面有明显白霉症状的根际土壤,标记为患病羊肚菌土壤(diseased *Morchella* spp., DM),无症状的根际土壤为健康土壤(healthy *Morchella* spp., HM)。按S型路线随机取样,采集2组土壤样品,患病羊肚菌土壤样品和健康土壤样品,每组各设置4个重复。采集的样品先保存于冰盒中,快速送回实验室后,一部分保存于-80℃超低温冰箱,用于微生物群落分析,另一部分室温风干,去除石砾和残根等杂物,过100目筛后用于土壤理化性质和酶活性测定。

1.2 方法

1.2.1 土壤性质的测定 土壤理化性质参照鲍士旦^[26]的《土壤农化分析》进行测定。其中土壤有机质(soil organic matter, SOM)采用常规容量法;pH值采用pH计测量;土壤全氮(total nitrogen, TN)采用凯氏定氮法;土壤全钾(total potassium, TK)采用碱熔火焰光度法;土壤全磷(total phosphorus, TP)采用碱熔-钼蓝比色法;土壤有效氮(alkaline nitrogen, AN)采用扩散法;土壤有效钾(available potassium, AK)采用火焰光度法(NH₄Ac);土壤有效磷(available phosphorus, AP)采用碳酸氢钠法(Olsen)。参考关松荫^[27]的《土壤酶及其研究法》的方法进行测定酶活性,其中土壤脲酶活性采用苯酚钠比色法;蔗糖酶活性采用3,5-二硝基水杨酸溶液比色法;过氧化氢酶活性采用高锰酸钾滴定法;磷酸酶活性

采用磷酸苯二钠比色法。

1.2.2 土壤DNA提取 使用MN NucleoSpin 96 Soil试剂盒,按照操作手册进行DNA提取,提取完成后利用1.8%琼脂糖凝胶电泳检测提取基因组DNA含量和纯度。随后,根据引物序列(F: 5'-ACTCCTACGG GAGGCAGCA-3', R: 5'-GGACTACHVGGGTWTCTA AT-3')对16S rRNA基因“V3和V4高变区”进行PCR扩增,使用ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGA AGTAA-3')和ITS2R(5'-GCTGCGTTCTTCATCGA TGC-3')^[28]对ITS1区进行PCR扩增^[29],检测合格后利用Illumina进行MiSeq测序。

1.2.3 数据处理 MiSeq测序得到的PE reads进行样本拆分后,根据测序质量对双端Reads进行质控和过滤(Trimmomatic^[30], version 0.33),在97%的相似性水平上对序列进行聚类(USEARCH^[30], version 10.0),以测序所有序列数的0.005%作为阈值过滤OTU^[31]。利用百迈克生信云分析平台对抽平后的数据进行群落组成多样性、物种差异、相关性、群落结构分析。物种注释方法采用RDP Classifier^[32],细菌注释数据库为Silva^[33],真菌注释数据库为Unite^[34],分类置信度为0.8。

1.2.4 统计分析 采用SPSS软件对土壤理化性质、测序数据进行统计分析,利用Kruskal-Wallis秩和检验、多重比较方差分析检验组间微生物群落 α 多样性差异;基于binary_jaccard距离绘制的PCoA图进行 β 多样性分析;使用PICRUST软件预测样本中细菌的功能基因组成,分析样品间细菌群落的功能类别在KEGG代谢途径上的丰度和差异,采用FUNGuild分析方法预测真菌营养类型;基于Spearman相关性构建分子生态网络(MENs),利用随机矩阵理论(RMT)找到相关优化阈值,利用Gephi绘制微生物共现网络图;利用冗余分析(RDA)反映样本与环境因子的关系,利用Mantel test检验环境变量与距离矩阵的相关度,进一步解释环境变量与微生物群落的相关性。

2 结果

2.1 健康与患病羊肚菌土壤性质

由羊肚菌土壤的理化性质(表1)可知,患病羊肚菌(DM)土壤的有效磷和pH显著高于健康羊肚菌(HM)土壤,分别增加了13.22%和6.18%,而其他性质无显著变化。

表1 健康与患病羊肚菌根际土壤理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties in diseased and healthy <i>Morchella</i> spp.								
组别 Group	全磷 Total phosphorus/ (g·kg ⁻¹)	全钾 Total potassium/ (g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen/ (g·kg ⁻¹)	有效磷 Available phosphorus/ (g·kg ⁻¹)	有效钾 Available potassium/ (mg·kg ⁻¹)	有效氮 Alkaline nitrogen/ (mg·kg ⁻¹)	有机质 Soil organic matter/(g·kg ⁻¹)	pH
健康羊肚菌 HM	0.27±0.01a	8.55±0.06a	1.56±0.08a	27.69±1.12b	167.50±9.57a	148.96±1.58a	2.07±0.05a	6.47±0.18b
患病羊肚菌 DM	0.29±0.02a	8.60±0.05a	1.66±0.07a	31.35±1.54a	165.00±5.77a	146.72±8.82a	2.07±0.10a	6.87±0.15a

注:同一列中标注不同字母的数据表示处理间存在显著差异($P<0.05$),表中数据为平均值±标准差($n=4$),HM为健康组,DM为患病组,下同
Note: The different lowercase letters in the same column indicate significant differences between treatments ($P<0.05$), and the values in the table are mean±standard deviation ($n=4$). HM: Health *Morchella* spp.; DM: disease *Morchella* spp.; the same below

2.2 健康与患病羊肚菌土壤酶活性

由羊肚菌土壤酶活性可知(表2),与健康土壤(HM)相比,患病土壤(DM)脲酶活性、酸性磷酸酶和蔗糖酶活性显著减少,分别降低了58.58%、31.85%和74.01%,而过氧化氢酶活性显著增加,提高了41.01%。

表2 健康与患病羊肚菌根际土壤酶活性

Table 2 Enzymatic activities of soil around the rhizosphere growing the diseased and healthy <i>Morchella</i> spp.				
组别 Group	蔗糖酶 Sucrase/(mg Glu·g ⁻¹ ·24 h ⁻¹)	酸性磷酸酶 Acid phosphatase/(mg pNG·g ⁻¹ ·24 h ⁻¹)	脲酶 Urease/((NH ₃ ·g ⁻¹ ·24 h ⁻¹)	过氧化氢酶 Catalase/[mL(0.1 mol·L ⁻¹ K ₂ MnO ₄)·g ⁻¹ ·24 h ⁻¹]
健康羊肚菌 HM	3.45±0.96a	6.72±0.35a	2.39±0.15a	19.75±4.18b
患病羊肚菌 DM	0.92±0.37b	4.58±0.49b	0.99±0.80b	27.85±2.19a

2.3 微生物 Alpha 多样性

测序数据上传至NCBI(National Center for Biotechnology Information),获得GenBank登录号为SUB13943490。原始测序数据经拼接、过滤与嵌合体检测,并按97%的序列相似性进行划分(图1),得到细菌OTUs共1 757个,其中健康、患病特有和共有OTUs分别占总数的42.06%、29.03%和28.91%;真菌OTUs共812个,其中健康、患病特有和共有OTUs分别占总数的48.89%、40.76%和10.34%。

多样性指数测定结果表明(表3),与HM土壤

相比,DM土壤的细菌Chao1、ACE和Shannon指数显著降低,分别降低了32.25%、32.43%和17.15%,而真菌的多样性指数无显著变化。

2.4 患病和健康羊肚菌土壤微生物群落β多样性

患病与健康羊肚菌根际土壤微生物群落PCoA分析结果显示(图2),细菌和真菌群落前2个主要成分的总解释度分别为43.65%和32.18%。此外,根际土壤细菌和真菌的群落结构均明显分离,PERMANOVA分析表明其细菌($R^2=0.195$, $P=0.028$)和真菌($R^2=0.17$, $P=0.001$)的群落结构均有显著差异。

2.4.1 细菌和真菌群落门水平组成 在门水平(图3),细菌的优势门主要有变形菌门(Proteobacteria)(56.11%–74.97%)、Bacteroidota(11.11%–11.88%)、酸杆菌门(Acidobacteriota)(3.85%–9.58%)、芽单胞菌门(Gemmatimonadota)(1.26%–7.69%)和绿弯菌门(Chloroflexi)(0.82%–3.44%)等,占测序总序列的88.92%–92.06%,其中,DM中的绿弯菌门、芽单胞菌门和黏球菌门(Myxococcota)显著低于HM的,分别降低了75.91%、83.39%和86.30%,而变形菌门显著增加,增加了33.65%。真

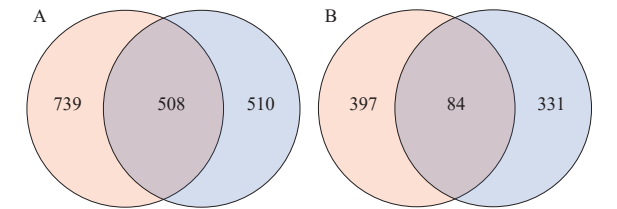


图1 健康与患病羊肚菌土壤细菌(A)和真菌(B)OTU数目

Fig. 1 OTUs of soil bacteria (A) and fungi (B) communities in the soils growing diseased and healthy *Morchella*

表3 健康与患病羊肚菌根际微生物群落 α多样性

Table 3 Microbial alpha diversity index in the rhizosphere growing diseased and healthy <i>Morchella</i> spp.					
微生物 Microorganism	组别 Group	Chao1 指数 Chao1 index	ACE 指数 ACE index	Shannon 指数 Shannon index	覆盖度 Coverage/%
细菌 Bacteria	HM	517.38±17.41a	517.40±17.48a	8.62±0.10a	100.00
	DM	349.50±48.77b	349.59±48.79b	6.86±0.36b	99.98
真菌 Fungi	HM	154.29±15.78a	158.76±17.02a	3.03±1.32a	99.98
	DM	133.04±29.90a	133.00±28.74a	2.43±0.74a	99.99

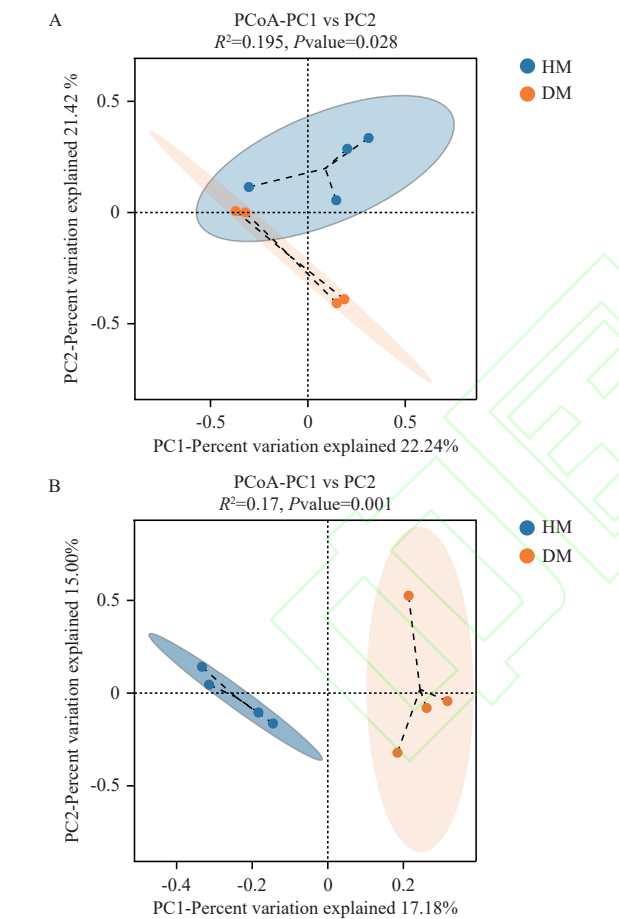


图2 健康与患病羊肚菌土壤细菌(A)和真菌(B)群落的主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis of soil bacterial (A) and fungi (B) communities in the soils growing diseased and healthy *Morchella* spp.

菌的优势菌门主要有 Ascomycota (84.24%–91.47%)、Mortierellomycota (2.55%–9.04%)、Unclassified-Fungi (0.76%–9.11%)、Basidiomycota (0.79%–3.20%)、Chytridiomycota (0.03%–0.68%)，占测序总序列的

99.77%–99.83%。

2.4.2 属水平微生物群落分布 细菌的优势菌属主要有 *Pseudomonas*、*Hydrogenophaga*、*Rhizobium*、*Sphingomonas*、*Ensifer*，占测序总序列的 15.78%–26.25%（图 4-A）。在检测到的 410 个细菌属中，有 25 个细菌属丰度发生显著变化，DM 中的酸杆菌属 (*Acidibacter*)、芽单胞菌属 (*Gemmatimonas*)、*Haliangium*、黄杆菌属 (*Flavisolibacter*) 和 *Candidatus_Koribacter* 丰度比 HM 的显著减少，分别降低了 87.69%、90.48%、92.85%、81.67% 和 85.13%，而 *Enterobacter* 和 *Polaromonas* 显著增加，分别是健康土壤的 41.33 倍和 7.93 倍（表 4）。

真菌的优势菌属主要有 *Morchella*、*Paecilomyces*、*Mortierella*、*Scutellinia*、*Fusarium*，占测序总序列的 56.98%–85.81%（图 4-B）。在检测到的 205 个真菌属中有 4 个真菌属丰度变化显著，DM 中的曲霉属 (*Aspergillus*)、裂壳属 (*Schizothecium*) 和 *Serendipita* 的丰度比 HM 的显著降低，分别减少了 88.37%、90.39% 和 100%，而镰刀菌属 (*Fusarium*) 显著增加，较 HM 增加了 3.51 倍（表 4）。

2.4.3 羊肚菌根际土壤微生物群落的功能 羊肚菌根际土壤的细菌主要参与新陈代谢（78%）、环境信息处理（7%）和遗传信息处理（6%）等功能途径。在第 2 级水平上，主要以全局与概述图谱（global and overview maps）为主，其次为糖代谢（carbohydrate metabolism）和氨基酸代谢（amino acid metabolism）。羊肚菌健康组土壤细菌参与的全局与概述图谱（global and overview maps）、氨基酸代谢、能量代谢、辅因子和维生素代谢（metabolism of cofactors and vitamins）、核苷酸代谢等高于患病组，羊肚菌健康组根际土壤细菌参与的跨膜运转（membrane transport）、信号传导（signal transduction）等代谢途径高

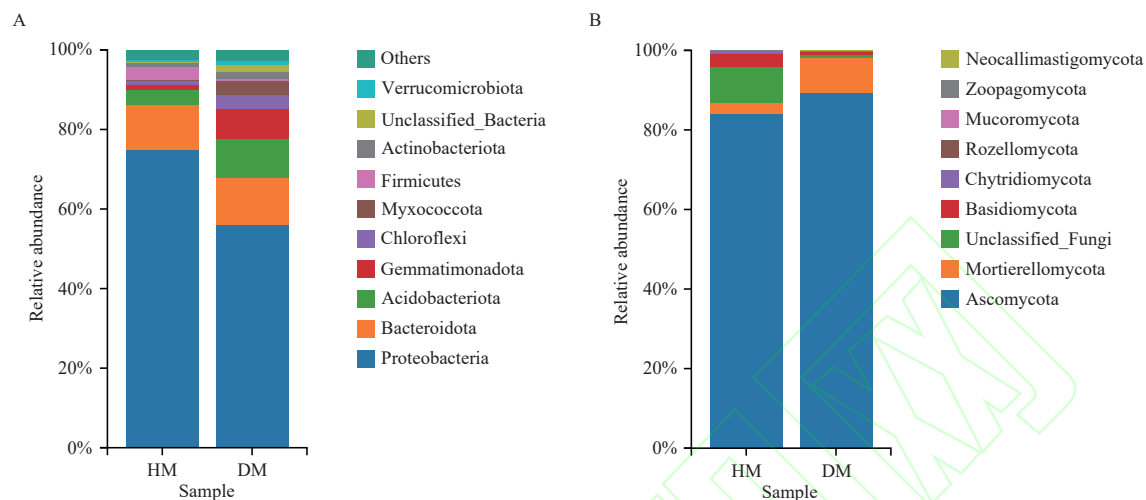


图3 健康与患病羊肚菌土壤细菌(A)和真菌(B)群落组成门水平(前10)

Fig. 3 Community composition of bacteria (A) and fungi (B) in the soils growing diseased and healthy *Morchella* spp. at phylum level (top 10)

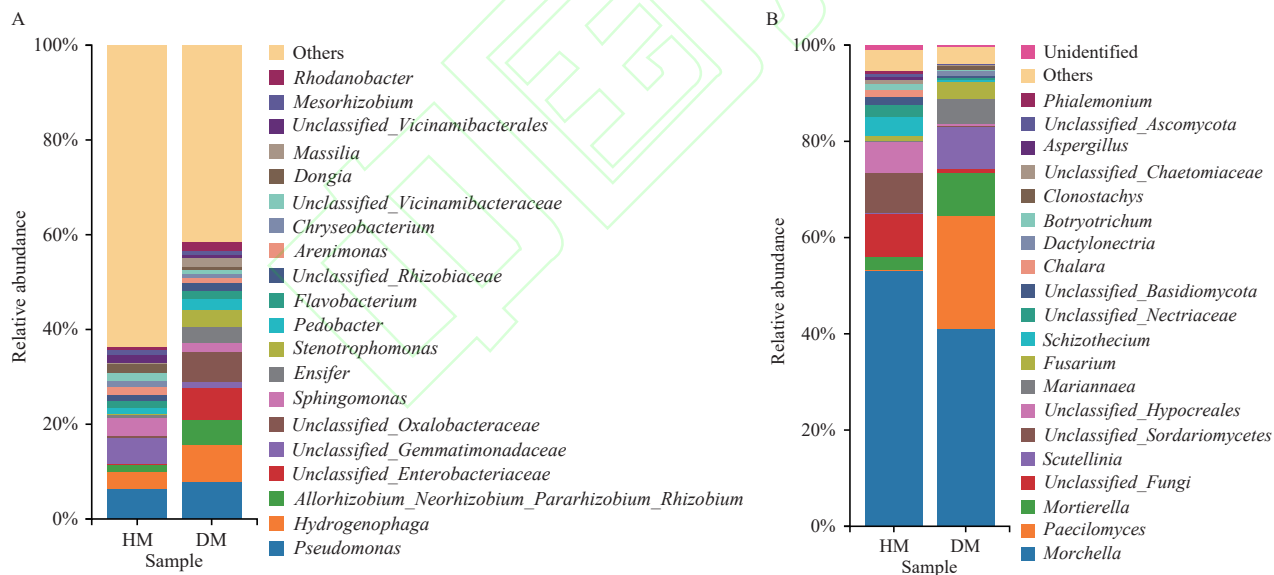


图4 健康与患病羊肚菌土壤细菌(A)和真菌(B)群落组成属水平(前20)

Fig. 4 Community composition of bacteria (A) and fungi (B) in the soils of diseased and healthy *Morchella* spp. at phylum level (top 10)

于患病组（图5-A）。

基于 FUNGuild 数据库对羊肚菌根际土壤真菌群落进行功能预测。按照营养方式分为腐生型（Saprotroph）（51.93%–57.23%）、共生型（Symbiotroph）（41.16%–45.53%）和寄生型（Pathotroph）（1.62%–

2.54%）。腐生营养型所占比例最高（>60%），主要为未定义腐生菌和木质腐生菌，在患病组根际土壤未定义腐生菌（39.75%）高于健康组（31.96%），木质腐生菌（29.00%）和外生菌（28.81%）在患病后降低。

表4 健康与患病羊肚菌土壤微生物群落相对丰度在属水平上的变化

Table 4 Variation in relative abundance of microbial communities in the soils growing the diseased and healthy *Morchella* spp. at genus level

微生物类别	分类	健康羊肚菌	患病羊肚菌
Microbial type	Taxonomy	HM/%	DM/%
细菌 Bacteria	<i>Acidibacter</i>	0.87±0.56a	0.11±0.05b
	<i>Biyi10</i>	1.13±0.85a	0.09±0.24b
	<i>Bosea</i>	0.09±0.08b	0.44±0.12a
	<i>Candidatus_Koribacter</i>	0.46±0.34a	0.07±0.16b
	<i>Dongia</i>	1.88±0.97a	0.47±0.74b
	<i>Ellin6067</i>	0.86±0.64a	0.08±0.24b
	<i>Enterobacter</i>	0.02±0.04b	0.87±0.15a
	<i>Flavisolibacter</i>	0.60±0.36a	0.11±0.07b
	<i>Flavitalea</i>	0.30±0.07a	0.11±0.11b
	<i>Gemmatimonas</i>	1.65±0.01a	0.157±1.23b
	<i>Haliangium</i>	0.91±0.29a	0.07±0.30b
	<i>IS_44</i>	0.57±0.42a	0.01±0.05b
	<i>Lautropia</i>	0.26±0.25a	0.03±0.02b
	<i>Luteitalea</i>	0.87±0.54a	0.19±0.26b
	<i>Methylobacillus</i>	0.33±0.26a	0.04±0.04b
	<i>Nannocystis</i>	0.15±0.10a	0.02±0.07b
	<i>OLB13</i>	0.49±0.29a	0.02±0.37b
	<i>Opitutus</i>	0.13±0.12a	0.01±0.02b
	<i>Pajarollobacter</i>	0.09±0.03a	0.00±0.03b
	<i>Polaromonas</i>	0.15±0.14b	1.22±0.74a
	<i>Stella</i>	0.17±0.07a	0.00±0.04b
	<i>Stenotrophomonas</i>	0.15±0.12b	3.54±0.39a
	<i>Thalassobaculum</i>	0.13±0.08a	0.03±0.04b
真菌 Fungi	<i>UTBCD1</i>	0.43±0.43a	0.00±0.00b
	<i>Variovorax</i>	0.28±0.27b	1.37±0.26a
	<i>Aspergillus</i>	0.69±0.48a	0.08±0.04b
	<i>Fusarium</i>	1.00±0.69b	3.50±1.92a
	<i>Schizothecium</i>	4.01±3.03a	0.39±0.50b
	<i>Serendipita</i>	0.00±0.00a	0.00±0.00b

注：表中数据表示属水平上群落相对丰富度
Note: Data in table indicate the relative abundance of the horizontal community

2.4.4 微生物群落与土壤理化因子相关性分析 采取矩阵检验分析和经方差膨胀因子（variance inflation factor, VIF）筛选后基于距离的冗余分析（db-RDA）环境因子与微生物群落结构关系（表5），在 OTU 水平上，pH 与真菌群落结构存在显著相关。由于对微生物菌群产生影响的相关环境因子较多，并且环境因子存在严重的自相关性，因此在进行环境因子与微生物群落结构分析时，有必要对环境因子进行筛选，VIF 检验可以计算每一个环境因子的 VIF 值，当值大于 10 时则被认定为无用的环境因子，进

而达到过滤筛选环境因子的目的。

本研究基于 VIF 的冗余分析，结果显示（图6），对于细菌群落而言，全氮、有效氮、有机质和 pH 解释了 40.93% 的总特征值，并且这 4 个土壤化学因子对根际土壤真菌群落结构的影响，解释了 40.99% 的总特征值，说明全氮、有效氮、有机质和 pH 对根际土壤微生物有较大影响。其中，羊肚菌根际土壤有机质、全氮、碱解氮和 pH 与根瘤菌属细菌呈正相关。有机质和有效氮与假单胞菌属呈负相关。有机质和有效氮与镰刀菌属呈负相关，pH 与全氮与镰刀菌属呈正相关；pH、全氮和有机质与拟青霉属呈正相关关系。

2.4.5 微生物共现网络分析 利用 OTUs 数据构建患病与健康羊肚菌土壤细菌与真菌网络拓扑图（图7），并计算相关拓扑性质（表6）。结果表明患病羊肚菌（DM）根际细菌和真菌的网络拓扑特征，如正连接数、平均度、节点数和模块化系数均低于健康组（表6）。

3 讨论

3.1 土壤 pH 和酶活性影响抗病和养分吸收

土壤 pH 是土壤的重要性质之一，在土壤微生物活性和养分转化等方面发挥重要作用^[35]。羊肚菌种植过程中，患病羊肚菌与健康羊肚菌土壤 pH 间发生显著变化，因此 pH 的增加是导致羊肚菌患病的重要因素。本研究结果表明，pH 与真菌的群落结构和组成相关，也可以从微生物的群落组成说明以上结论。

土壤酶能促进土壤物质的转化^[36-37]，其中蔗糖酶、脲酶和酸性磷酸酶在土壤 C、N 和 P 的矿化和有效性的转化过程中起着重要作用^[38-40]。患病羊肚菌土壤蔗糖酶、脲酶和酸性磷酸酶显著减少，影响羊肚菌对 C、N 和 P 等养分的吸收，不利于羊肚菌的正常生长。此外，过氧化氢酶活性与土壤的解毒能力相关，其参与土壤中物质和能量转化，可以表征土壤生物氧化过程的强弱，过氧化氢酶活性的增加对土壤抑病有积极作用^[41]，可以形成适应性措施抑制病害。

3.2 羊肚菌土壤细菌群落 Alpha 多样性

土壤微生物的多样性指数是评价土壤生态系统稳定性的重要指标，微生物群落结构合理，多样性

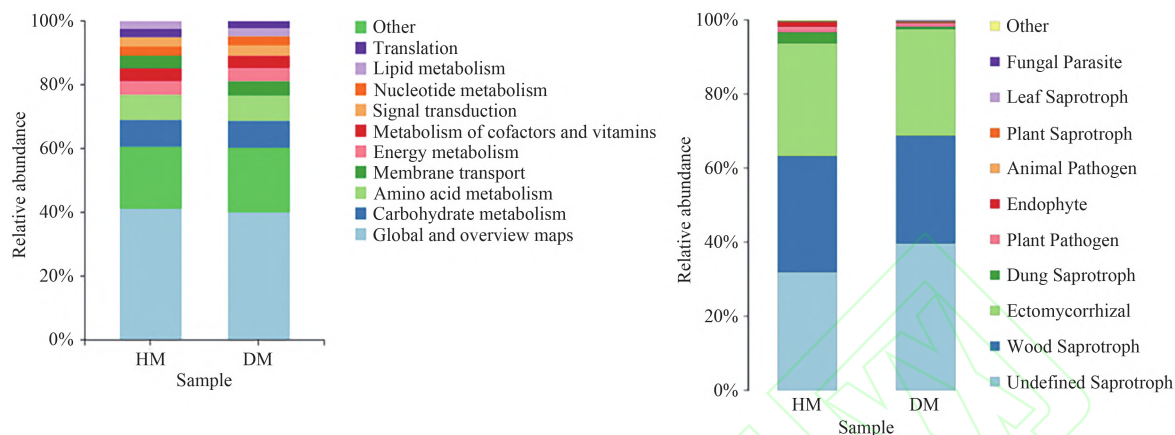


图5 羊肚菌土壤细菌(A)和真菌(B)群落的功能组成及相对丰度

Fig. 5 Functional composition and relative abundance of bacteria (A) and fungi (B) in the soils growing *Morchella* spp.

表5 土壤理化因子与细菌和真菌群落结构的相关性分析
Table 5 Correlation analysis between bacterial and fungi community and physiochemical factors of soils

微生物群落	全氮	有效氮	有机质	pH
Microbe community	TN	AN	SOM	
细菌群落	0.022	-0.103	-0.075	0.292
Bacterial community				
真菌群落	0.006	0.264	-0.14	0.395*
Fungal community				

注: *表示差异显著($P<0.05$), 表中数字为相关性指标
Note: * indicates a significant difference ($P<0.05$), the numbers in the table are correlation indicators

程度越高、物种越丰富, 其抗病能就越强^[42], 其丰富度和多样性一定程度上反映了土壤的健康状况^[43-44]。本研究结果表明, 患病羊肚菌土壤细菌群落多样性和丰富度指数显著降低, 使得土壤微生物生态发生变化, 其抗病能力降低, 导致病害的发生。

3.3 土壤优势菌群差异与抗病性

有研究表明肠杆菌属可引起病害发生, 如阴沟肠杆菌可以通过对植物根茎质量的影响, 引起植物病害^[45-46]。本研究中, 肠杆菌属在患病羊肚菌土壤富集, 可能在一定程度上诱导了羊肚菌白霉病害

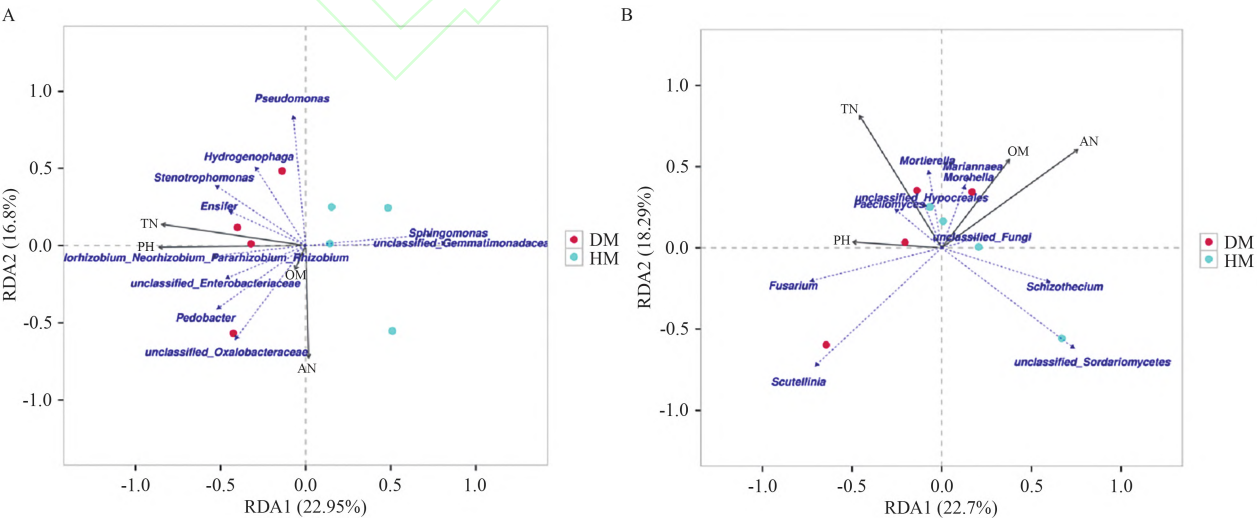


图6 经 VIF 筛选后的土壤理化因子与土壤细菌(A)和真菌(B)群落冗余分析

Fig. 6 Redundancy analysis between bacterial (A) and fungi (A) community and physiochemical characteristics after VIF screening

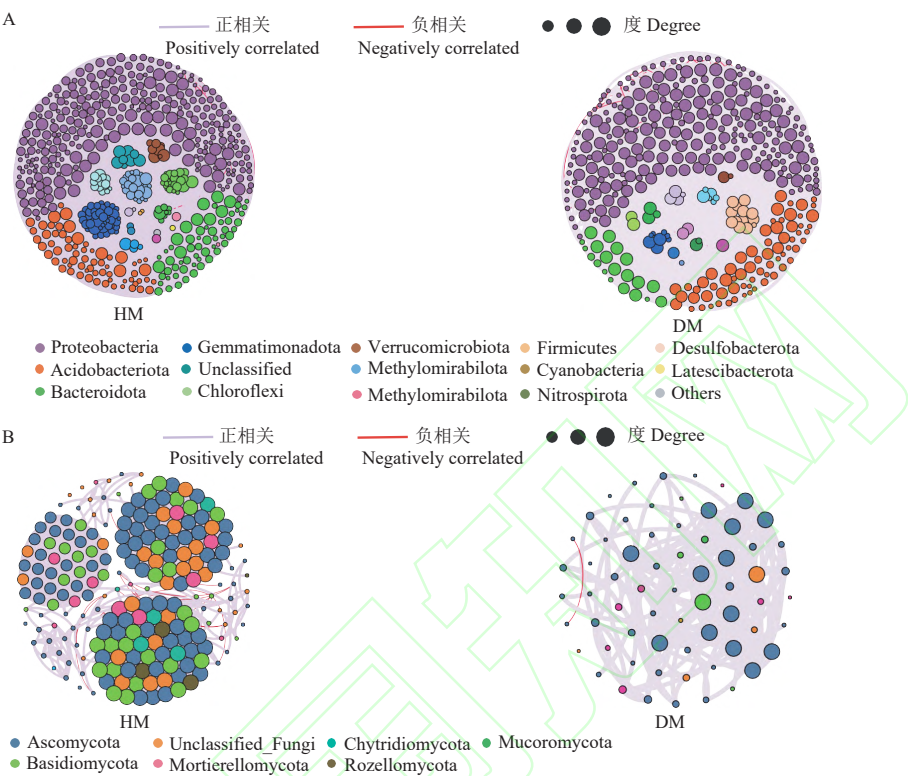


图7 羊肚菌土壤的细菌(A)和真菌(B)共现网络

Fig. 7 Co-occurrence network of bacteria (A) and fungi (B) in the soils growing *Morchella* spp.

表6 健康与患病羊肚菌土壤细菌和真菌群落共现网络拓扑性质

Table 6 Topological properties of co-occurrence networks of bacterial and fungal communities in the soils growing healthy and diseased *Morchella* spp.

网络性质 Network properties	细菌 Bacteria		真菌 Fungi	
	健康 HM	患病 DM	健康 HM	患病 DM
平均度 Average degree	37.28	35.83	37.28	7.046
模块系数 Modularity index	1	0.76	0.65	0.56
总节点 Total nodes	562	386	209	65
总边 Total edges	10 515	6 530	3 896	164
正连接 Positive edges	10 076	6 402	3 881	162
负连接 Negative edges	439	128	15	2

的发生。已有研究表明，*Haliangium* 能够分泌抗病原真菌物质，说明 *Haliangium* 具有潜在的生防作用。本研究中 *Haliangiu* 丰度显著降低，导致其抗病原真菌物质的分泌减少，使得羊肚菌抵抗能力降低。黄杆菌属可以调节植物的防御信号和抑制病原菌生长，

并且促进植物生长发育^[47-48]。本研究中黄杆菌属丰度降低，使得土壤中病原菌的繁殖没有得到抑制，导致羊肚菌发生病害。裂壳属与有机质的分解有关，而且能够产生木质素和纤维素分解酶^[49]，促进有机质的分解矿化和养分释放，本研究中裂壳菌属在患病羊肚菌根际显著降低，影响羊肚菌吸收养分和生长。

研究发现镰刀菌不仅会引起羊肚菌柄腐病害发生，还会使根际拟青霉属病原菌富集是导致羊肚菌白霉病害发生的重要原因^[12, 50]。本研究发现镰刀菌属 (*Fusarium*) 在患病组土壤丰富度显著高于健康组，其在羊肚菌根际的富集加速了羊肚菌病害的发生。曲霉属是自然界的重要分解者，其不仅能够降解木质纤维素、增加土壤腐殖质，还具有较强的溶磷能力，促进植物对土壤中磷元素的吸收^[51]。本研究中曲霉属丰度在羊肚菌患病组显著降低，不利于土壤有机质和磷的转化，降低了羊肚菌对有机质和磷元素的吸收能力，影响羊肚菌的正常生长发育。

育。此外, *Serendipita* 可通过释放酸性磷酸酶, 促进土壤中磷元素的释放, 增强土壤磷的有效性^[52], 本研究发现在患病羊肚菌土壤中其丰度显著降低, 影响其对磷的吸收。

4 结论

患病羊肚菌较健康羊肚菌土壤酶活性降低, 土壤细菌丰富度和多样性指数显著降低, 根际病原菌如镰刀菌属显著增加, 相反有益菌属如黄杆菌属、*Haliangium* 显著减少, 是影响羊肚菌养分吸收和病害发生的重要因素。土壤 pH 的变化是影响羊肚菌土壤真菌群落结构和病害发生的重要因子。

参考文献

- [1] 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.
- [2] 熊川, 黄文丽, 金鑫, 等. 一种羊肚菌源多肽 MIP-16 的分离纯化及其神经保护活性 [J]. 天然产物研究与开发, 2021, 33(9): 1519-1526.
Xiong C, Huang WL, Jin X, et al. Isolation and purification of a novel peptide from the fruiting bodies of *Morchella importuna* and its neuroprotective effect [J]. *Nat Prod Res Dev*, 2021, 33(9): 1519-1526.
- [3] Wang DD, Yin ZQ, Ma LK, et al. Polysaccharide MCP extracted from *Morchella esculenta* reduces atherosclerosis in LDLR-deficient mice [J]. *Food Funct*, 2021, 12(11): 4842-4854.
- [4] Ramya H, Ravikumar KS, Fathimathu Z, et al. Morel mushroom, *Morchella* from Kashmir Himalaya: a potential source of therapeutically useful bioactives that possess free radical scavenging, anti-inflammatory, and arthritic edema-inhibiting activities [J]. *Drug Chem Toxicol*, 2022, 45(5): 2014-2023.
- [5] Du XH, Wu DM, He GQ, et al. Six new species and two new records of *Morchella* in China using phylogenetic and morphological analyses [J]. *Mycologia*, 2019, 111(5): 857-870.
- [6] 武冬梅, 李先义, 高能, 等. 采用多基因联合方法鉴定新疆野生羊肚菌 [J]. 分子植物育种, 2022, 20(7): 2420-2427.
Wu DM, Li XY, Gao N, et al. Taxonomic identification of wild *Morchella* in Xinjiang based on multigene [J]. *Mol Plant Breed*, 2022, 20(7): 2420-2427.
- [7] 蔡英丽, 马晓龙, 路等学, 等. 野生羊肚菌 Mel-21 的系统发育分析和驯化 [J]. 食用菌学报, 2020, 27(3): 23-29.
Cai YL, Ma XL, Lu DX, et al. Phylogenetic analysis and domestication of wild morel Mel -21 [J]. *Acta Edulis Fungi*, 2020, 27(3): 23-29.
- [8] 李建英, 华蓉, 孙达锋, 等. 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, et al. Research on white mold disease on *Morchella* spp. and fungal community structure of soil samples [J]. *Edible Fungi China*, 2022, 41(10): 50-54.
- [9] 苏文英, 刘晓梅, 纪伟, 等. 羊肚菌白霉病病原鉴定及生物学特性研究 [J]. 浙江农业科学, 2023, 64(1): 204-208.
Su WY, Liu XM, Ji W, et al. Pathogen identification and biological characteristics of *Morchella esculenta* [J]. *J Zhejiang Agric Sci*, 2023, 64(1): 204-208.
- [10] Dong W, Chen BS, Zhang R, et al. Identification and characterization of peptaibols as the causing agents of *Pseudodiploöspora longispora* infecting the edible mushroom *Morchella* [J]. *J Agric Food Chem*, 2023, 71(47): 18385-18394.
- [11] 刘建明, 冯吉昌, 吴之涛, 等. 河西地区羊肚菌白霉病病原鉴定及生物学特性研究 [J]. 北方园艺, 2023(17): 116-123.
Liu JM, Feng JC, Wu ZT, et al. Study on pathogen identification and biological morel of *Morchella* white mold disease in Hexi area [J]. *North Hortic*, 2023(17): 116-123.
- [12] Sun JZ, Yu S, Lu YZ, et al. Proposal of a new family *Pseudodiploösporeaceae* fam. nov. (*Hypocreales*) based on phylogeny of *Diploöspora longispora* and *Paecilomyces penicillatus* [J]. *Mycology*, 2022, 14(1): 60-73.
- [13] Masaphy S. First report on *Purpureocillium lilacinum* infection of indoor-cultivated morel primordia [J]. *Agriculture*, 2022, 12(5): 695.
- [14] Zhu XT, Ma KL, Sun MY, et al. Isolation and identification of pathogens of *Morchella sextelata* bacterial disease [J]. *Front Microbiol*, 2023, 14: 1231353.
- [15] Yu FM, Jayawardena RS, Luangharn T, et al. Species diversity of fungal pathogens on cultivated mushrooms: a case study on morels (*Morchella*, *Pezizales*) [J]. *Fungal Divers*, 2024, 125(1): 157-220.
- [16] 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.
- [17] 余苗, 尹琪, 何培新. 羊肚菌白腐病病原菌的分离与鉴定 [J]. 北方园艺, 2020(7): 142-145.
Yu M, Yin Q, He PX. Isolation and identification of pathogen of morel white rot [J]. *North Hortic*, 2020(7): 142-145.
- [18] 陈诚, 李强, 黄文丽, 等. 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, et al. Effects of *Morchella* white mold disease on soil fungal community structure [J]. *Microbiol China*, 2017, 44(11): 2652-2659.
- [19] 孟庆国, 赵英同. 栽培羊肚菌常见病虫害及预防措施 [J]. 食用菌, 2021, 43(6): 66-67.
Meng QG, Zhao YT. Common pests and diseases of cultivated

- Morchella* and their preventive measures [J]. *Edible Fungi*, 2021, 43(6): 66-67.
- [20] 米其利, 李雪梅, 管莹, 等. 高通量测序在食品微生物生态学研究中的应用 [J]. *食品科学*, 2016, 37(23): 302-308.
- Mi QL, Li XM, Guan Y, et al. Application of high-throughput sequencing in food microbial ecology: a review [J]. *Food Sci*, 2016, 37(23): 302-308.
- [21] 卓娜, 伊丽, 浩斯娜, 等. 基于16S rRNA基因序列分析法比较苏尼特双峰驼和阿拉善双峰驼自然发酵骆驼乳的微生物多样性 [J]. *微生物学报*, 2019, 59(10): 1948-1959.
- Zhuo N, Yi L, Hao SN, et al. Application of 16S rRNA high-throughput sequencing for comparative study of the microbial diversity of traditional fermented Bactrian camel milk from Alxa Bactrian camel and Sonid Bactrian camel [J]. *Acta Microbiol Sin*, 2019, 59(10): 1948-1959.
- [22] 吴振强, 戴瑞卿, 赖宝春, 等. 健康与感染枯萎病辣椒植株根际土壤真菌群落结构与多样性 [J]. *现代农业科技*, 2020(7): 184-187.
- Wu ZQ, Dai RQ, Lai BC, et al. Fungus community structure and diversity of rhizosphere soil of healthy and *Fusarium* wilt chilli plants [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2020(7): 184-187.
- [23] Santhanam R, Luu VT, Weinhold A, et al. Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015, 112(36): E5013-E5020.
- [24] Bakker PAHM, Doornbos RF, Zamioudis C, et al. Induced systemic resistance and the rhizosphere microbiome [J]. *Plant Pathol J*, 2013, 29(2): 136-143.
- [25] 彭博, 边银丙, 龚钰华, 等. 大田栽培羊肚菌的病害及其综合防控技术 [J]. *食药菌*, 2024, 32(2): 129-135.
- Peng B, Bian YB, Gong YH, et al. Diseases of *Morchella* and their comprehensive prevention and control techniques [J]. *Edible Med Mushrooms*, 2024, 32(2): 129-135.
- [26] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- Bao SD. Soil and agricultural chemistry analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [27] 关松荫. 土壤酶及其研究法 [M]. 北京: 农业出版社, 1986.
- Guan SY. Soil enzyme and its research method [M]. Beijing: Agriculture Press, 1986.
- [28] Li JR, Chen XZ, Li SM, et al. Variations of rhizospheric soil microbial communities in response to continuous *Andrographis paniculata* cropping practices [J]. *Bot Stud*, 2020, 61(1): 18.
- [29] Huang WJ, Sun DL, Fu JT, et al. Effects of continuous sugar beet cropping on rhizospheric microbial communities [J]. *Genes*, 2019, 11(1): 13.
- [30] Edgar RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads [J]. *Nat Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [31] Bokulich NA, Subramanian S, Faith JJ, et al. Quality-filtering vastly improves diversity estimates from Illumina amplicon sequencing [J]. *Nat Methods*, 2013, 10(1): 57-59.
- [32] Wang Q, Garrity GM, Tiedje JM, et al. Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2007, 73(16): 5261-5267.
- [33] Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, et al. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools [J]. *Nucleic Acids Res*, 2013, 41(Database issue): D590-D596.
- [34] Kõljalg U, Henrik Nilsson R, Abarenkov K, et al. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi [J]. *Mol Ecol*, 2013, 22(21): 5271-5277.
- [35] 姚丽娟, 田春丽, 王立河, 等. 设施西瓜连作土壤生化性质及微生物群落变化 [J]. *中国土壤与肥料*, 2024(3): 70-78.
- Yao LJ, Tian CL, Wang LH, et al. Changes of soil biochemical properties and microbial community in continuous cropping of watermelon under greenhouse cultivation [J]. *Soils Fertil Sci China*, 2024(3): 70-78.
- [36] Houfani AA, Větrovský T, Navarrete OU, et al. Cellulase-hemicellulase activities and bacterial community composition of different soils from Algerian ecosystems [J]. *Microb Ecol*, 2019, 77(3): 713-725.
- [37] 黄海莉, 宗宁, 何念鹏, 等. 青藏高原高寒草甸不同海拔土壤酶化学计量特征 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3689-3696.
- Huang HL, Zong N, He NP, et al. Characteristics of soil enzyme stoichiometry along an altitude gradient on Qinghai-Tibet Plateau alpine meadow, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, 30(11): 3689-3696.
- [38] 赵娟, 贾卫国, 刘伟成, 等. 草莓灰霉病菌拮抗放线菌的筛选及活性测定 [J]. *北方园艺*, 2018(4): 59-65.
- Zhao J, Jia WG, Liu WC, et al. Screening of antagonistic actinomycete against strawberry grey mould and activity determination of its fermentation broth [J]. *North Hortic*, 2018(4): 59-65.
- [39] 边雪廉, 岳中辉, 焦浩, 等. 土壤酶对土壤环境质量指示作用的研究进展 [J]. *土壤*, 2015, 47(4): 634-640.
- Bian XL, Yue ZH, Jiao H, et al. Soil enzyme indication on soil environmental quality: a review [J]. *Soils*, 2015, 47(4): 634-640.
- [40] 林睿. 土壤链霉菌拮抗致病疫霉及其对植物促生特性的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.
- Lin R. Antagonism of *Streptomyces terrestris* against *Phytophthora infestans* and its characteristics of promoting plant growth [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019.
- [41] 何国兴, 宋建超, 温雅洁, 等. 不同根瘤菌肥对紫花苜蓿生产力及土壤肥力的综合影响 [J]. *草业学报*, 2020, 29(5): 109-120.
- He GX, Song JC, Wen YJ, et al. Effects of different *Rhizobium* fertilizers on alfalfa productivity and soil fertility [J]. *Acta Prataculturae*

- Sin, 2020, 29(5): 109-120.
- [42] Tian XL, Wang DD, Mao ZC, et al. Infection of *Plasmodiophora brassicae* changes the fungal endophyte community of tumorous stem mustard roots as revealed by high-throughput sequencing and culture-dependent methods [J]. *PLoS One*, 2019, 14(6): e0214975.
- [43] 刘海洋, 姚举, 张仁福, 等. 黄萎病不同发生程度棉田中土壤微生物多样性 [J]. *生态学报*, 2018, 38(5): 1619-1629.
- Liu HY, Yao J, Zhang RF, et al. Analysis of soil microbial diversity in cotton fields differing in occurrence of cotton *Verticillium* wilt in Xinjiang [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(5): 1619-1629.
- [44] 张丽娟, 曲继松, 郭文忠, 等. 微生物菌肥对黄河上游地区设施土壤微生物及酶活性的影响 [J]. *中国土壤与肥料*, 2014(5): 32-36, 99.
- Zhang LJ, Qu JS, Guo WZ, et al. Effects of the microbial fertilizers on microorganism and enzymic activity in greenhouse soil on upper reaches of the Yellow River [J]. *Soil Fertil Sci China*, 2014 (5): 32-36, 99.
- [45] 张雪, 张学学, 胡鑫, 等. 皂角发酵物对红托竹荪病害防治及土壤主要微生物群落影响 [J]. *菌物学报*, 2022, 41(4): 618-629.
- Zhang X, Zhang XX, Hu X, et al. Effects of *Gleditsia sinensis* fermentation product on disease control and main soil microbial community of *Dictyophora rubrovolvata* [J]. *Mycosystema*, 2022, 41(4): 618-629.
- [46] 姜艳鹏, 胡振华, 张翠静, 等. 枯草芽孢杆菌J22拮抗姜瘟阴沟肠杆菌的效果与机理研究 [J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(2): 125-134.
- Jiang YP, Hu ZH, Zhang CJ, et al. Antagonistic effect and mechanism of *Bacillus subtilis* J22 against *Enterobacter cloacae* in ginger blast [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2023, 51(2): 125-134.
- [47] Ujvári G, Turrini A, Avio L, et al. Possible role of arbuscular mycorrhizal fungi and associated bacteria in the recruitment of endophytic bacterial communities by plant roots [J]. *Mycorrhiza*, 2021, 31(5): 527-544.
- [48] Rhee SY, Mutwil M. Towards revealing the functions of all genes in plants [J]. *Trends Plant Sci*, 2014, 19(4): 212-221.
- [49] Mondo SJ, Jiménez DJ, Hector RE, et al. Genome expansion by allopolyploidization in the fungal strain *Coniochaeta* 2T2.1 and its exceptional lignocellulolytic machinery [J]. *Biotechnol Biofuels*, 2019, 12: 229.
- [50] 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.
- [51] 韩梦颖, 王雨桐, 高丽, 等. 降解秸秆微生物及秸秆腐熟剂的研究进展 [J]. *南方农业学报*, 2017, 48(6): 1024-1030.
- Han MY, Wang YT, Gao L, et al. Straw degradation microorganism and straw-decomposing inoculant: a review [J]. *J South Agric*, 2017, 48(6): 1024-1030.
- [52] Mahdi LK, Miyauchi S, Uhlmann C, et al. The fungal root endophyte *Serendipita vermifera* displays inter-Kingdom synergistic beneficial effects with the microbiota in *Arabidopsis thaliana* and barley [J]. *ISME J*, 2022, 16(3): 876-889.

(责任编辑 高洁)