

韩雨潼,岳增良,张国印,等.不同种植年限羊肚菌根际土壤真菌多样性及代谢通路[J].江苏农业科学,2023,51(3):212-218.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.03.031

不同种植年限羊肚菌根际土壤真菌多样性及代谢通路

韩雨潼^{1,2,3},岳增良^{1,2,3},张国印^{1,2,3},郜静^{1,3},李玘^{1,3},王立安^{2,4},李守勉^{2,5},
赵振重²,刘晓薇⁶,王凌^{1,2,3}

(1. 河北省农林科学院农业资源环境研究所,河北石家庄 050051; 2. 河北省羊肚菌产业技术研究院,河北邢台 055450;
3. 河北省肥料技术创新中心,河北石家庄 050051; 4. 河北师范大学生命科学学院,河北石家庄 050024;
5. 河北农业大学园艺学院,河北保定 071001; 6. 河北省柏乡县自然资源和规划局,河北邢台 055450)

摘要:羊肚菌是珍稀类食药兼用菌,兼具极高的药用价值和经济价值,然而作为土生真菌,却缺乏人工设施栽培羊肚菌根际土壤优势菌群分析及主要影响其生长的土壤环境因子探索,其主要优势菌群的代谢通路研究更为鲜见。针对未种植羊肚菌、种植 1 年羊肚菌以及种植 4 年羊肚菌的根际土壤样本,通过 Illumina 平台 Miseq 高通量测序仪对羊肚菌根际土壤真菌群落进行测序,并使用 FUNGuild 和 PICRUS2 进行真菌群落代谢通路分析。结果表明,在黏土中种植羊肚菌后,其根际土壤中真菌群落丰度和多样性都一定程度上降低,且随种植年限增长而更为明显;3 组样本排在第 1 位的优势菌门均为羊肚菌所属的子囊菌门(Ascomycota),第一优势菌纲是粪壳菌纲(Sordariomycetes),且种植羊肚菌后相对丰度随年限增长而逐年增加;样本间优势菌属具有明显差异,新赤壳属(*Neocosmospora*)与毛壳菌属(*Chaetomium*)随种植年限增长成为优势菌属;冗余分析结果表明,子囊菌门与速效磷、速效钾呈显著正相关关系($P < 0.05$),与磷酸单酯酶、有机质呈显著负相关关系。FUNGuild 功能预测结果表明,真菌群落主要功能为腐生真菌代谢,其相对丰度亦随种植年限增长而大幅增加;PICRUS2 功能预测结果表明,真菌主要代谢途径是由三磷酸腺苷酶(ATPase)经催化水解为无机磷,满足羊肚菌土生环境中所需的营养供给。明晰了人工栽培羊肚菌根际土壤真菌群落结构,确定了影响真菌优势菌群的主要土壤环境因子及主要优势群落的代谢路径,为人工栽培羊肚菌产业的标准化提供了科学的理论支撑。

关键词:羊肚菌;高通量测序;土壤真菌群落;土壤环境因子;代谢功能

中图分类号:Q938.1;S154.3 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)03-0212-07

羊肚菌属子囊菌门(Ascomycota)盘菌纲(Pezizomycetes)盘菌目(Pezizales)羊肚菌科(Morchellaceae)羊肚菌属(*Morchella*),是土生类真菌,俗名羊肚菜,有“菌王之王”的美誉^[1]。它富含多糖、矿物质、蛋白质、微量元素(硒、有机锗)、氨基酸等^[2],具备极高的药用价值和经济价值。基于生物学特性研究,羊肚菌具有康体抗癌、促进机体免疫活性等多种作用^[3-6],由于野生羊肚菌稀缺导致羊肚菌市场供不应求、有价无市,故近年来人工栽

培羊肚菌发展势头迅猛^[7-8]。我国现有 30 个种类的羊肚菌,占全球总类的一半(30/61),基于系统发育学分类:羊肚菌黑色类群 13 个,黄色类群 17 个^[9-10]。目前,我国人工栽培羊肚菌成功驯化的品种主要集中在黑色类群中的六妹羊肚菌(*Morchella sextelata*,编号:Mel-6)、七妹羊肚菌(*Morchella septimelata*,编号:Mel-7)、梯棱羊肚菌(*Morchella importuna*,编号:Mel-10)^[11]。

研究表明,羊肚菌生长与土壤环境密切相关^[12],然而目前针对羊肚菌根际土壤的相关研究甚少。国外羊肚菌相关研究现状趋于在分子生物学水平上利用其生物学特性来研究羊肚菌的药用价值^[13-14]和基于系统发育学鉴定新的羊肚菌物种^[15];国内羊肚菌产业研究在野生羊肚菌及其生长土壤生境相关方面取得一些进展,最新研究进展表明,新疆昭苏县黑色腐质土上层(0~20 cm)羊肚菌根际微生物多样性最丰富,且土样中富含多种固氮菌^[16]。甘肃省野生羊肚菌所处生境中,土壤含水

收稿日期:2022-08-01

基金项目:国家重点研发计划(编号:2016YFD0801005);河北省重点研发计划(编号:18223613D);河北省自然科学基金(编号:C2020301007);河北省农林科学院创新工程(编号:2022-KJCXZX-ZHS-9)。

作者简介:韩雨潼(1999—),女,河北行唐人,硕士,主要从事环境微生物研究。E-mail:sunhyt@126.com。

通信作者:王凌,博士,副研究员,主要从事农业资源环境和环境微生物研究。E-mail:nkywangling@163.com。

量、养分对其根际土壤细菌优势菌群影响程度较大^[17],速效钾、谷氨酰胺酶与真菌优势菌门(子囊菌门)呈显著正相关关系^[18]。

前人研究中缺乏人工栽培羊肚菌根际土壤微生物优势菌群与环境因子的关联性以及群落功能代谢途径的研究。根据河北省羊肚菌产业现状^[19],土壤生境与设施环境调控是影响羊肚菌产量的两大因素,本研究通过对根际土壤微生物群落进行高通量测序,分析不同种植年限的土壤生境中种植羊肚菌后的微生物群落多样性、群落组成、菌群同土壤环境因子的互作关系,以及真菌群落主要代谢途径,为探究羊肚菌根际微环境,制定适宜河北省人工栽培羊肚菌生长的土壤生境标准提供科学的理论依据。

表 1 样本根际土壤理化性质及酶活性

指标	CK	OYC	FYC
土壤质地	黏粒(<0.002 mm),30.90%	黏粒,30.57%	黏粒,30.23%
硝态氮含量(mg/kg)	51.46 ± 21.99b	15.75 ± 4.79c	24.80 ± 1.99c
铵态氮含量(mg/kg)	3.78 ± 0.44c	6.78 ± 0.31b	8.59 ± 0.92a
pH 值	8.00 ± 0.06a	7.92 ± 0.05ab	7.82 ± 0.14b
电导率(μS/cm)	106.33 ± 8.14c	162.33 ± 11.15b	202.00 ± 14.93a
土壤阳离子交换量(cmol/kg)	73.13 ± 1.29b	81.32 ± 3.84a	75.46 ± 1.61b
速效磷含量(mg/kg)	21.67 ± 5.80c	25.27 ± 5.51c	47.07 ± 3.40b
速效钾含量(mg/kg)	148.00 ± 17.52b	134.00 ± 5.29b	199.00 ± 22.52a
全磷含量(%)	0.09 ± 0.01b	0.11 ± 0.01ab	0.11 ± 0.01a
全钾含量(%)	1.98 ± 0.04a	2.01 ± 0.01a	1.99 ± 0.02a
全氮含量(g/kg)	4.05 ± 0.72a	4.69 ± 0.57a	4.25 ± 0.15a
有机质含量(g/kg)	17.44 ± 3.54b	20.09 ± 3.13a	17.19 ± 0.66b
有机磷含量(mg/kg)	233.96 ± 27.35ab	257.71 ± 12.52a	244.17 ± 16.56ab
含水率(%)	0.13 ± 0.01ab	0.12 ± 0.02b	0.14 ± 0.00ab
脲酶活性[mg/(kg · h)]	9.42 ± 1.19b	9.05 ± 0.32b	11.76 ± 0.87a
磷酸单酯酶活性[mg/(kg · h)]	28.85 ± 7.72a	30.77 ± 2.83a	29.38 ± 4.85a
易氧化性有机碳含量(%)	3.01 ± 1.71a	1.38 ± 0.57a	1.31 ± 0.21a

注:同行数据后标有不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。

1.2 土壤理化性质与酶活性测定方法

采用光度法测定铵态氮含量;紫外分光光度计法测定硝态氮含量;凯式定氮法测定土壤含氮量;电位法测定土壤 pH 值;利用电导法测定电导率;利用乙酸铵法测定土壤阳离子交换量;使用火焰原子吸收仪测定速效钾含量;碳酸氢钠浸提法测定速效磷含量;全磷、全钾的含量均使用火焰光度计基于氢氧化钠熔融法测定;有机质含量由重铬酸钾容量法测定;灼烧法测定有机磷含量;尿素残留量法测定土壤脲酶活性;磷酸单酯酶活性的测定采用对硝

1 材料与方法

1.1 供试材料基本信息

供试材料采样时间为 2021 年 8 月,试验田位于河北省邢台市柏乡县(114°70'E,37°48'N)。采样点种植品种为六妹羊肚菌,试验分设 3 组采样:未种植羊肚菌的对照样本(编号:CK)、种植 1 年羊肚菌的样本(编号:OYC)、种植 4 年羊肚菌的样本(编号:FYC),上述土壤质地分类参照《中国土壤》^[20]。分别进行根际土壤取样^[21],每组样品 3 次重复,共 9 个样本,用于干冰低温保存带回实验室后放入 -80 ℃ 冷冻柜储存备用。样本理化性质及酶活性详见表 1。

基苯磷酸盐法;易氧化性有机碳含量的测定基于高锰酸钾氧化法^[22-23]。

1.3 样本 DNA 抽取、PCR 扩增及高通量测序

使用试剂盒 MP - soil 抽提样本土壤微生物群落全部 DNA 后,将利用 1% 琼脂糖凝胶电泳提取的基因组 DNA 通过使用 NanoDrop 2000 超微量分光光度计(编号:ND - 2000)对其浓度进行测定;使用 MiSeqPE30 平台,对真菌 ITS1F_ITS2R 区域利用 PCR 扩增引物:ITS1F(5' - CTTGCTCATTTAGAGGA AGTAA - 3')和 ITS2R(5' - GCTGCGTTCTTCATCGA

TGC-3')^[24]。PCR 扩增设计:95 ℃ 3 min;95 ℃ 30 s,退火温度 30 s,72 ℃ 45 s,35 个循环;72 ℃ 10 min,停止于 10 ℃。将各样本重复 3 次后,利用 2% 琼脂糖凝胶电泳检测其混合后的 PCR 产物,后采用 AxyPrepDNA 凝胶回收试剂盒高效回收。

1.4 数据分析

基于统计学使用贝叶斯算法对 OTU 代表序列(相似水平 97%)进行分类运算以获得每个 OTU 对应的物种分类信息;使用 Unite 数据库^[25],对微生物群落进行了 α 多样性分析;利用 R 语言工具,分析微生物群落结构组成、属水平物种丰度聚类分析;通过 VIF 方差膨胀因子分析和 RDA 分析,反映样本的真菌优势菌群与土壤环境因子之间的相关

关系^[26]。

2 结果与分析

2.1 羊肚菌根际土壤真菌群落多样性及组成分析
2.1.1 羊肚菌根际土壤真菌多样性分析 由表 2 可知,3 组样本的真菌群落覆盖率都达到 99.9%,极大地保证了本次数据分析结果的有效性和准确性。与未种植羊肚菌的对照样本 CK 相比,种植 1 年的 OYC 和种植 4 年的 FYC 这 2 组样本中真菌 Ace 指数、Chao1 指数、Shannon 指数显著降低($P<0.05$),Simpson 指数相对较高,说明种植羊肚菌后的土壤生境中真菌群落丰度、多样性均有一定程度的降低。

表 2 羊肚菌根际土壤真菌 α 多样性分析

样本	Ace	Chao1	Shannon	Simpson	覆盖率 (%)
CK	735.57 ± 66.61a	727.18 ± 64.88a	4.26 ± 0.33a	0.035 ± 0.016a	99.9
OYC	446.12 ± 13.47bc	453.36 ± 13.49bc	3.96 ± 0.25bc	0.052 ± 0.024a	99.9
FYC	341.41 ± 142.96c	345.72 ± 148.26c	3.40 ± 0.19c	0.087 ± 0.027a	99.9

注:同列数据后标有不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

2.1.2 羊肚菌根际土壤真菌群落组成分析 门水平上,共检测到 13 个真菌群落。由图 1 可知,CK 的优势菌门包括子囊菌门(Ascomycota)(79.89%)、被孢霉门(Mortierellomycota)(9.38%)和担子菌门(Basidiomycota)(6.40%);样本 OYC 的优势菌门为子囊菌门(93.12%)、unclassified_k_Fungi(5.45%);样本 FYC 的优势菌门仅有子囊菌门(95.60%)。各类样本中排名第 1 位的优势菌门都是子囊菌门,也是羊肚菌本身所属的菌门,在 OYC 和 FYC 样本中,子囊菌门的相对丰度与 CK 相比,分别增加了 13.23 个百分点和 15.71 百分点。说明随着种植年限增加,子囊菌门的菌群丰度逐年提升。

由图 2 可知,纲水平上,共检测到 42 个真菌群落。粪壳菌纲(Sordariomycetes)(53.35%)、散囊菌纲(Eurotiomycetes)(9.38%)、被孢霉纲(Mortierellomycetes)(9.15%)是 CK 的优势菌纲,样本 OYC 的优势菌纲包括粪壳菌纲(59.85%)、座囊菌纲(Dothideomycetes)(15.71%)和散囊菌纲(10.00%),样本 FYC 的优势菌纲为粪壳菌纲(68.75%)、散囊菌纲(9.17%)。各类样本中排名第 1 位的优势菌纲均为粪壳菌纲,其相对丰度在 OYC 和 FYC 样本中较 CK,分别提升了 6.50 个百分点和 15.40 百分点。说明随种植年限增加,粪壳菌纲的菌群丰度逐年提升。

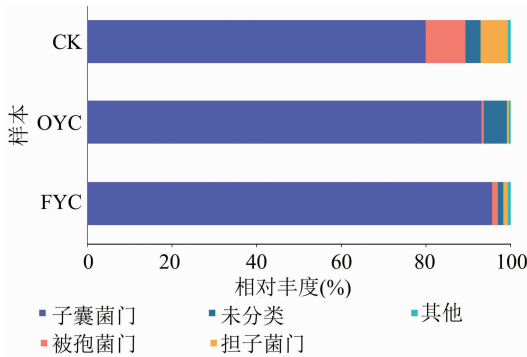


图1 羊肚菌根际土壤门水平真菌群落组成

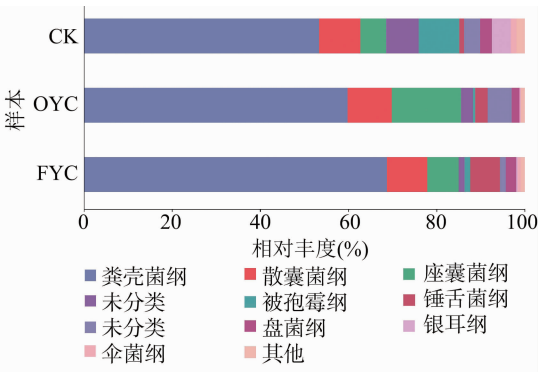
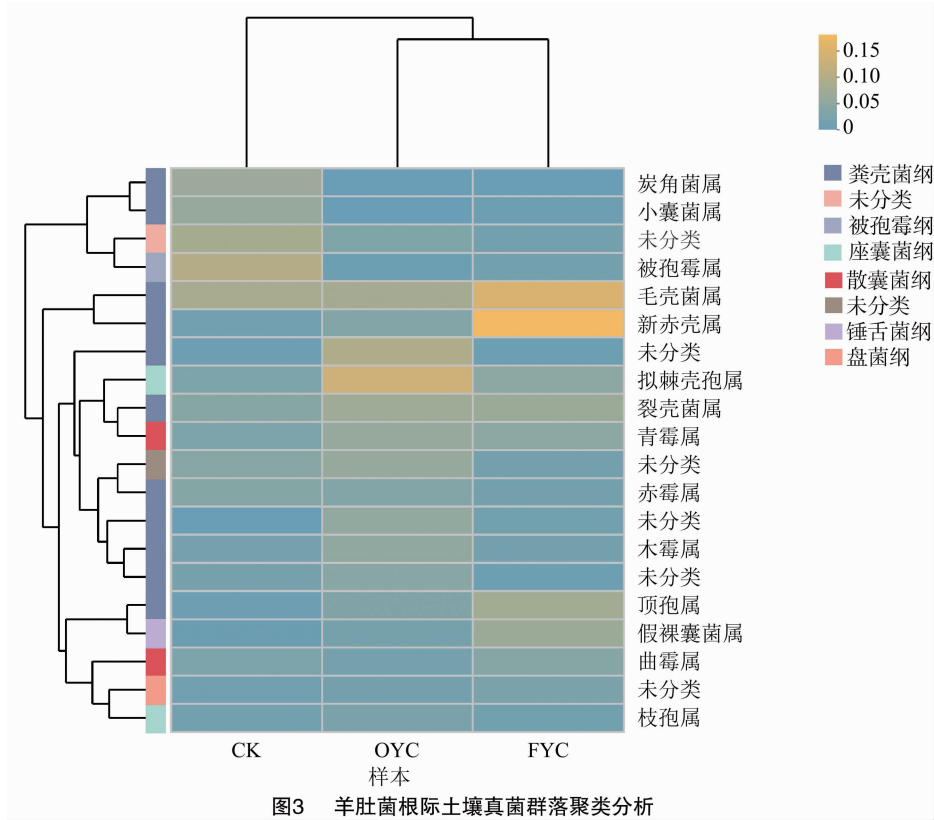


图2 羊肚菌根际土壤根际土壤纲水平真菌群落组成

2.2 羊肚菌根际土壤真菌群落聚类分析

对3组样本基于属水平进行物种分类,选择总丰度前20的物种,依据相对丰度将其分块聚集,并结合物种所属的纲水平更为明晰地展现优势菌群。被孢霉属(*Mortierella*)作为CK的优势菌属,它隶属于被孢霉纲,且相对丰度为9.15%。样本OYC的优势菌属为拟棘壳孢属(*Pyrenochaetopsis*),隶属于

座囊菌纲,相对丰度为12.05%。样本FYC中的优势菌属新赤壳属(*Neocosmospora*)、毛壳菌属(*Chaetomium*),同属于粪壳菌纲(*Sordariomycetes*),相对丰度分别为16.43%、13.46%。说明3组样本的优势菌属具有很大差异性,且各组样本优势菌属的相对丰度都高于其他2组该菌属的相对丰度(图3)。



2.3 羊肚菌根际土壤真菌优势菌群与土壤环境因子相关性分析

2.3.1 VIF 方差膨胀因子分析 在RDA分析之前,首先将土壤环境因子进行VIF方差膨胀因子分析,筛选后保留多重共线性较小的土壤环境因子($VIF < 5$)为速效钾含量、磷酸单酯酶活性、有机质含量、含水率、铵态氮含量和速效磷含量(表3)。

2.3.2 真菌与土壤环境因子的冗余分析 选取相

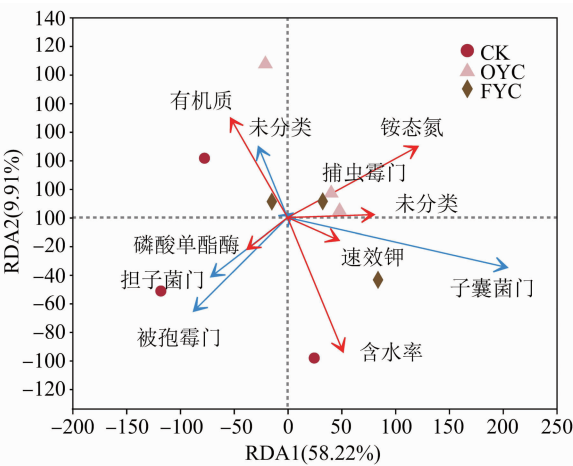
表3 VIF 方差膨胀因子分析筛选后的VIF

土壤环境因子	VIF
速效钾含量	1.130 4
磷酸单酯酶活性	1.403 8
有机质含量	1.420 8
含水率	1.968 9
铵态氮含量	2.796 1
速效磷含量	3.955 0

对丰度前5的真菌优势菌门,且土壤环境因子对其影响程度表现为含水率>铵态氮含量>有机质含量>速效磷含量>速效钾含量>磷酸单酯酶活性。优势菌门排名第1位的子囊菌门与速效钾含量、速效磷含量、铵态氮含量、含水率呈正相关关系,且与速效磷、速效钾含量显著正相关,而与磷酸单酯酶活性、有机质含量呈显著负相关关系;分别排在第2、3位的被孢霉门和担子菌门均与含水率、磷酸单酯酶活性呈正相关关系,与铵态氮含量等其他4个环境因子呈负相关关系,捕虫霉门(*Zoopagomycota*)与铵态氮含量、速效磷含量、速效钾含量呈正相关关系,而与含水率、有机质含量、磷酸单酯酶活性呈负相关关系(图4)。

2.4 羊肚菌根际土壤真菌群落代谢通路分析

通过FUNGuild对真菌进行功能分类,主要功能是腐生真菌代谢,说明腐生营养型真菌大量存在,



土壤环境因子为红色箭头，真菌优势菌门为蓝色箭头

图4 羊肚菌根际土壤真菌群落与土壤理化因子的冗余分析

其主要作用是加速土壤腐殖质的形成和分解,促进碳、氮循环。各样本功能预测中排名第 1 的均是未定义的腐生真菌 (Undefined Saprotroph),其相对丰度在 CK、OYC、FYC 样本中分别是 23.57%、

29.77%、38.77%,OYC、FYC 样本与 CK 相比,其相对丰度分别增加了 6.20 百分点、15.20 百分点,说明种植羊肚菌更能促进腐生真菌代谢效率(图 5)。

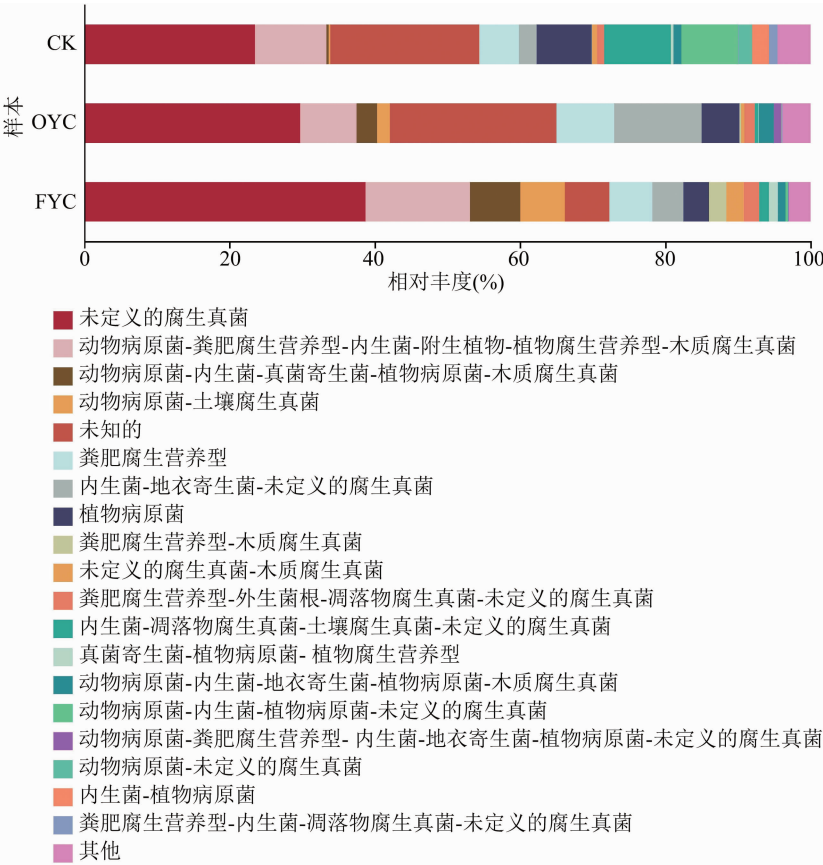


图5 羊肚菌根际土壤真菌 FUNGuild 功能分类

通过 PICRUSt2 对 ITS 测序数据进行功能预测和丰度统计,由图 6 可知,各样本中相对丰度最高的是 EC 编号为 3.6.1.3 的酶,基于 brenda 酶数据库 (BRENDA Enzyme Database, [https://www.brenda-](https://www.brenda-enzymes.info)

[enzymes.info](https://www.brenda-enzymes.info)) 进行查询统计,三磷酸腺苷酶(酶编号:EC3.6.1.3,简称 ATPase),属于水解酶,作用于酸酐,在含磷酸酐中,催化水解三磷酸腺苷(ATP),产物为二磷酸腺苷(ADP)和无机磷酸,即为羊肚菌

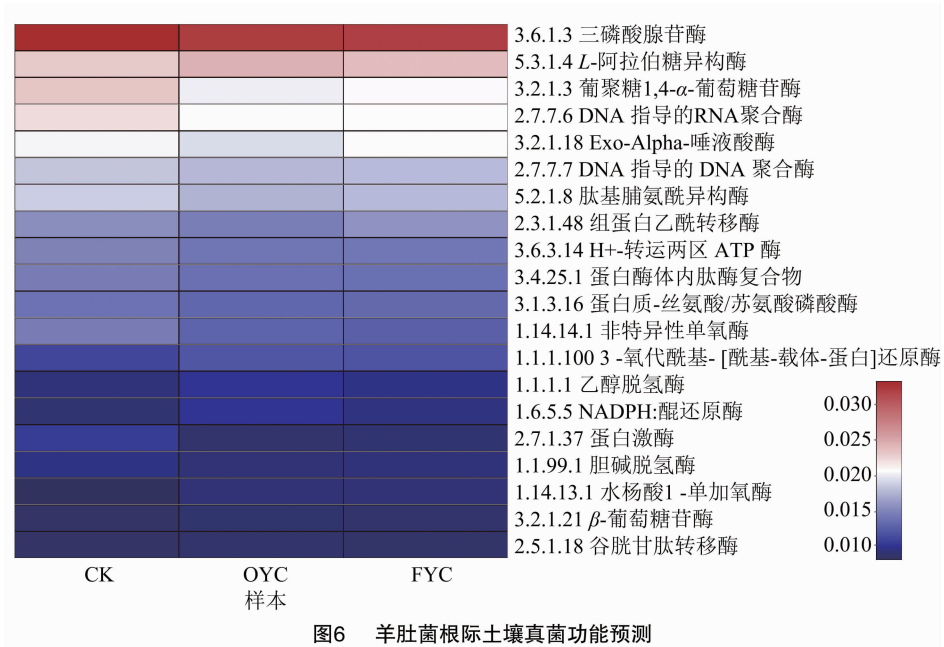


图6 羊肚菌根际土壤真菌功能预测

提供土壤生长环境中可吸收的无机磷。

3 讨论与结论

早期研究表明,植物根际是一个动态环境,植物种类和土壤类型两大主要因素决定作物根系附近微生物群落结构,且根际微生物群落组成与植物互相影响^[27-29]。羊肚菌作为草腐菌,不同于木腐菌生长与林木具有菌根关系^[30],而人工栽培羊肚菌,缺乏森林、草木等多元环境,必然更多受到土壤理化性质、微生物优势菌群等多种自然因素及人为施用农田投入品因素的影响。本次研究结果表明,在北方 pH 值呈碱性土壤中种植羊肚菌不同年限后,其根际土壤真菌菌群组成发生变化,物种多样性大幅降低,相较于陈诚等在四川酸性土壤中得出的羊肚菌栽培后真菌多样性降低的结论^[31],说明种植羊肚菌后真菌多样性降低这一结果可能与土壤 pH 值没有直接关联。未种植羊肚菌时,优势真菌门包括子囊菌门、被孢霉门及担子菌门,而种植羊肚菌后,随着年限增长,子囊菌门趋向于最优势菌群。通过对比赵玉卉等在甘肃野生羊肚菌根际土壤样本中得出的优势菌群为子囊菌门和担子菌门^[18]这一结论,表明在野生羊肚菌与人工栽培羊肚菌这 2 种不同生境中,羊肚菌所在的子囊菌门始终占优势,且其下的粪壳菌纲随种植年限增长,其优势型亦更为明显,表明土壤中的真菌多样性随种植年限的增加而逐渐趋于单一化。

已有研究表明,羊肚菌子实体生长需要大量养

分摄入,保持土壤中氮、磷等元素的平衡可促使羊肚菌出菇^[32-33]。本次研究结果表明,含水率、铵态氮含量、有机质含量、速效磷含量、速效钾含量、磷酸单酯酶活性这些土壤环境因子对羊肚菌生长确实具有显著影响,且速效磷、速效钾含量与羊肚菌所在的子囊菌门呈显著正相关关系,而磷酸单酯酶活性、有机质含量与其呈显著负相关关系。目前,报道的研究成果中,阎威文等研究发现,影响吉林辽源地区羊肚菌根际真菌优势菌群的最重要的土壤环境因子是全氮、有机碳^[34]。全氮是土壤当中全部的氮养分,而铵态氮是土壤中无机氮里最易被作物直接吸收的活性氮,故本研究结果有更进一步的细化,同时也作为甘肃野生羊肚菌根际土壤中子囊菌门与速效钾含量、谷氨酰胺酶活性、脲酶活性等呈正相关关系这一结论的差异对比及内容补充^[18]。

在同一地块连续多年种植羊肚菌后,腐生真菌随着年限增长,土壤中腐生营养型真菌相对丰度增长了 6.20 百分点(样本 OYC)、15.20 百分点(样本 FYC),腐生真菌易携带病原体,说明土壤病虫害隐患增加,故在田间管理中需注意土传病害感染的预防,应选择适宜的土壤调理剂品类,在今后的研究中将作进一步探究。且真菌功能作用的主要代谢途径为三磷酸腺苷酶(ATPase)通过催化水解释放能量的过程,即转化营养物质供羊肚菌吸收。ATP 酶配体相互作用,土壤中有机物对酶活性产生抑制或活化作用,基于功能预测结果中腐生真菌的大量衍生,可以猜测腐生真菌对 ATP 酶具有活化作用。

综上,本研究作为人工栽培羊肚菌根际土壤相关研究的重要发现,探讨了土壤环境与种植年限导致羊肚菌根际土壤真菌群落多样性与群落组成变化,发现了人工栽培过程中对真菌优势菌群最具影响的土壤环境因子,明确了真菌优势菌群主要功能及酶代谢途径,对今后河北省羊肚菌人工栽培管理措施的标准化制定具有重要意义。

参考文献:

- [1] 朱斗锡. 羊肚菌人工栽培研究进展[J]. 中国食用菌,2008,27(4):3-5.
- [2] 孙巧弟,张江萍,谢洋洋,等. 羊肚菌营养素、功能成分和保健功能研究进展[J]. 食品科学,2019,40(5):323-328.
- [3] 李 谣,陈金龙,王丽颖,等. 羊肚菌多糖抑制人乳腺癌细胞 MDA-MB-231 增殖和诱导细胞凋亡研究[J]. 食品科学,2016,37(21):214-218.
- [4] 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.
- [5] Wang D D, Yin Z Q, Ma L K, et al. Polysaccharide MCP extracted from *Morchella esculenta* reduces atherosclerosis in LDLR-deficient mice[J]. Food & Function,2021,12(11):4842-4854.
- [6] Ramya H, Ravikumar K S, 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 and Chemical Toxicology,2022,45(5):2014-2023.
- [7] 倪淑君,张海峰. 我国羊肚菌的产业发展[J]. 北方园艺,2019(2):165-167.
- [8] 赵 瑞,刘绍雄,马 超. 我国羊肚菌产业发展现状及市场分析[J]. 中国食用菌,2020,39(2):7-10.
- [9] 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.
- [10] 杜习慧. 黑色羊肚菌支系的物种资源、生殖模式和遗传多样性研究进展[J]. 菌物研究,2019,17(4):240-251.
- [11] 何培新,刘 伟,蔡英丽,等. 我国人工栽培和野生黑色羊肚菌的菌种鉴定及系统发育分析[J]. 郑州轻工业学院学报(自然科学版),2015,30(S1):26-29.
- [12] 王 龙,郭 瑞,路等学,等. 羊肚菌物种多样性研究现状[J]. 西北农业学报,2016,25(4):477-489.
- [13] Badshah S L, Riaz A, Muhammad A, et al. Isolation, characterization, and medicinal potential of polysaccharides of *Morchella esculenta*[J]. Molecules (Basel, Switzerland),2021,26(5):1459.
- [14] Vanti G L, Leshem Y, Masaphy S. Resistance response enhancement and reduction of *Botrytis cinerea* infection in strawberry fruit by *Morchella conica* mycelial extract[J]. Postharvest Biology and Technology,2021,175:111470.
- [15] Machuca A, Gerding M, Chávez D, et al. Two new species of *Morchella* from *Nothofagus* forests in Northwestern Patagonia (Chile)[J]. Mycological Progress,2021,20(6):781-795.
- [16] 杨晓绒,赖晓辉,吾尔恩·阿合别尔迪,等. 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.
- [17] 赵玉卉,路等学,金 辉,等. 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.
- [18] 赵玉卉,郭 瑞,杨阿丽,等. 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.
- [19] 张敬敬,贾静丽,王玉芹,等. 大棚羊肚菌与哈密瓜轮作高效栽培技术[J]. 中国瓜菜,2021,34(10):133-135.
- [20] 中国科学院南京土壤研究所. 中国土壤[M]. 北京:科学出版社,1978:240-253.
- [21] Lundberg D S, Lebeis S L, Paredes S H, et al. Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome[J]. Nature,2012,488(7409):86-90.
- [22] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京:中国农业科技出版社,2000.
- [23] Loginow W, Wisniewski W, Gonet S S, et al. Fractionation of organic carbon based on susceptibility to oxidation[J]. Polish Journal of Soil Science,1987,20:47-52.
- [24] Adams R I, Miletto M, Taylor J W, et al. Dispersal in microbes: fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances[J]. The ISME Journal,2013,7(7):1262-1273.
- [25] Kñljalg U, Nilsson R H, Abarenkov K, et al. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi[J]. Molecular Ecology,2013,22(21):5271-5277.
- [26] Sheik C S, Mitchell T W, Rizvi F Z, et al. Exposure of soil microbial communities to chromium and arsenic alters their diversity and structure[J]. PLoS One,2012,7(6):e40059.
- [27] Garbeva P, van Elsas J D, van Veen J A. Rhizosphere microbial community and its response to plant species and soil history[J]. Plant and Soil,2008,302(1):19-32.
- [28] Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. Trends in Plant Science,2012,17(8):478-486.
- [29] 张新生,卢 杰. 根系生物量及其对根际生态系统响应的研究进展[J]. 江苏农业科学,2021,49(17):39-45.
- [30] 李 通,李俊凝,魏玉莲. 古田山国家级自然保护区木腐真菌物种多样性及分布[J]. 生物多样性,2019,27(1):81-87.
- [31] 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.
- [32] 赵永昌,柴红梅,陈卫民,等. 羊肚菌子实体发育生物学(上):生物学和非生物学因子对菌丝培养和子实体形成的影响[J]. 食药菌,2018,26(4):201-206.
- [33] 沈 彤,杜 军,李鸣雷,等. 不同栽培基质对羊肚菌产量和营养成分的影响[J]. 水土保持通报,2021,41(3):187-192.
- [34] 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.