

王琳,季国军,赵荷娟,等. 双孢蘑菇栽培覆土机制研究进展[J]. 江苏农业科学,2014,42(3):179-182.

# 双孢蘑菇栽培覆土机制研究进展

王琳<sup>1</sup>, 季国军<sup>1</sup>, 赵荷娟<sup>1</sup>, 魏启舜<sup>1</sup>, 郑青松<sup>2</sup>

(1. 江苏丘陵地区南京农业科学研究所, 江苏南京 210046; 2. 南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏南京 210095)

**摘要:**栽培双孢蘑菇必须通过覆土才能形成子实体,但是目前关于覆土刺激双孢蘑菇原基形成的机制还不是非常清楚。从覆土的物理性质、化学性质、微生物的作用 3 个方面阐述了覆土对双孢蘑菇子实体形成的作用,着重介绍了覆土层中微生物与双孢蘑菇子实体形成的关系、不同覆土材料的特性及其对双孢蘑菇产量的影响,以期对双孢蘑菇覆土机制的进一步研究提供参考。

**关键词:**双孢蘑菇;原基形成;覆土;机制

**中图分类号:** S359;S646.1<sup>+</sup>10.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2014)03-0179-04

双孢蘑菇 (*Agaricus bisporus*) 别称白蘑菇、蘑菇、洋蘑菇、西洋松茸,由于其栽培起源于 300 多年前的法国,因此又有“法国蘑菇”之称。双孢蘑菇是一种目前世界上栽培最广、规模最大、产量最多的全球性食用菌<sup>[1]</sup>,我国是双孢蘑菇的生产大国,出口量位居世界第一。覆土层是一种用来覆盖在培养料上的物质<sup>[2]</sup>,当双孢蘑菇的菌丝在培养料中生长并吃透

料后,此时在料面上覆盖 1 层覆土,等菌丝长到覆土层后,降低温度、增加空气和覆土层的湿度,菌丝就开始扭结,形成子实体原基,原基不断生长就发育成可采收的蘑菇。双孢蘑菇子实体原基的形成过程有以下几个步骤:首先是许多菌丝相连并扭结在一起形成一条条菌索;然后在菌索特定部位的菌丝出现大量分支组成的菌丝团,这就是子实体原基;再由原基进一步分化发育成成熟的子实体<sup>[3]</sup>。如果不覆土,一般的双孢蘑菇就不能形成子实体原基。双孢蘑菇子实体的形成是非常复杂的生物学现象,至今还存在许多不清楚的地方,但是已经知道覆土在双孢蘑菇的栽培过程中起重要的作用,因为覆土提供的双孢蘑菇生长环境的变化使得双孢蘑菇由营养生长转向生殖生长<sup>[4]</sup>,同时覆土也是双孢蘑菇产量、质量和商业蘑菇均一性的主要影响因素<sup>[5]</sup>。尽管覆土的确切作用机理还不是很清楚,但人们普遍认为覆土是覆土层特定的物理特性、化学性质和微生物的活动对双孢蘑菇子实体的形成起作用<sup>[6]</sup>。

收稿日期:2013-07-22

基金项目:江苏省农业科技自主创新资金重大体系专项[编号: CX(12)1002、CX(12)3023]。

作者简介:王琳(1980—),女,江苏泰兴人,博士,助理研究员,主要从事秸秆综合利用、食用菌栽培、菌物中活性成分的研究。  
E-mail: njwanglin0421@gmail.com.

通信作者:郑青松,江苏涟水人,博士,副教授,主要从事农业资源利用研究。E-mail: qszheng@njau.edu.cn.

[61] 蒋鹏,尹洪滨,张研,等. 雄性普通黄颡鱼与所保护受精卵间的亲缘关系分析[J]. 动物学报,2008,54(5):798-804.

[62] 刘臻,鲁双庆,张建社,等. 黄颡鱼微卫星标记筛选及特征分析[J]. 农业生物技术学报,2008,16(4):604-609.

[63] 李大宇,殷倩茜,侯宁,等. 黄颡鱼(*Pelteobagrus eupogon*)不同生态地理分布群体遗传多样性的微卫星分析[J]. 海洋与湖沼,2009,40(4):460-469.

[64] Hu G F, Liang H W, Li Z, et al. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite markers in the yellow catfish, *Pelteobagrus fulvidraco*[J]. Conservation Genet Resour,2009,1(1):63-66.

[65] Zhang X J, Li Y, Gao Z X, et al. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci from yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco*)[J]. Conservation Genet Resour,2009,1(1):313-315.

[66] Kong Y, Guo B Y, Xie C X, et al. The isolation via enrichment and characterization of 9 dinucleotide microsatellite markers in *Pelteobagrus fulvidraco*[J]. Conservation Genet Resour,2009,1(1):353-355.

[67] Feng X Y, Li Z Q, Xie N, et al. Isolation and characterization of twelve novel microsatellites in yellow catfish, *Pelteobagrus fulvidraco*[J]. Conservation Genet Resour,2009,10(3):755-757.

[68] 吴勤超,梁宏伟,李忠,等. 黄颡鱼微卫星标记的筛选及三个野生群体的遗传结构分析[J]. 生物技术通报,2010(3):154-159,163.

[69] 张秀杰. 黄颡鱼微卫星标记的开发及其遗传连锁图谱的构建[D]. 武汉:华中农业大学,2010.

[70] 王婷婷,宋学宏,许爱国,等. 应用微卫星标记分析 4 个黄颡鱼群体的遗传多样性[J]. 江苏农业科学,2012,40(4):41-45.

[71] Li G, Quiros C F. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: its application to mapping and gene tagging in *Brassica*[J]. Theoretical and Applied Genetics,2001,103:455-461.

[72] 郑学项,冯素萍,李维国. DNA 分子标记研究进展[J]. 安徽农业科学,2009,37(26):12420-12422.

[73] 葛学亮,尹洪滨,毕冰,等. 黄颡鱼遗传图谱构建及生长相关性状的 QTL 定位[J]. 水产学报,2010,34(2):185-193.

[74] 辛文婷,孙中武,尹洪滨,等. 黄颡鱼雌雄差异的 SRAP 标记[J]. 东北林业大学学报,2009,37(5):112-113.

[75] 辛文婷. SRAP 遗传图谱的构建[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2009.

[76] 朱媛媛,梁宏伟,李忠,等. 黄颡鱼 MSTN 基因多态性及其与生长性状的相关性分析[J]. 遗传,2012,34(1):74-80.

[77] 徐敏华,龙丽娜,王悦如,等. 瓦氏黄颡鱼生长激素基因克隆及其组织特异性表达分析[J]. 水产学报,2012,36(5):652-662.

[78] 梁宏伟,李忠,邹佳伟,等. 黄颡鱼 *MyoD* 基因的克隆及其表达[J]. 武汉大学学报:理学版,2012,58(4):347-353.

## 1 覆土层的理化特性对子实体形成的影响

覆土层最重要的物理性质是能够提供双孢蘑菇菌丝生长和发育所需的水分,从而使其继续发展为子实体。其主要功能是防止料面干燥,为子实体提供支撑作用,也可以防止多次浇水对双孢蘑菇的结构造成破坏<sup>[7-8]</sup>。一般来说,双孢蘑菇子实体的含水量约为 90%,因此尽量多提供可供利用的水分是增加产量的关键,而子实体中的水分主要来源于覆土材料和培养料,可见覆土是蘑菇生长发育所需水分的重要来源之一,此外高持水率也是优良覆土材料的重要特性之一。双孢蘑菇菌丝的延伸速度与覆土层的湿度是紧密相关的<sup>[9]</sup>,双孢蘑菇产量在第二潮时最大,而这时覆土层的基质势迅速下降。

覆土材料的透气性和吸附力对双孢蘑菇原基的形成也非常重要,李荣春用泥炭、树皮、椰子纤维、活性炭、无烟煤、褐煤、沸石和硅胶等 8 种材料进行覆土试验,结果表明,活性炭、椰子纤维、泥炭土上的双孢蘑菇子实体原基数量显著高于其他材料,且原基既能在有机材料上发生又能在无机材料上发生,与覆土材料的化学性质不相关,但在有机材料上比无机材料上能产生更多的原基<sup>[10]</sup>。无论使用无菌还是有菌的活性炭栽培双孢蘑菇,都能产生大量的原基,Long 等也发现,以无菌活性炭为覆土材料,由于活性炭具有较高的吸附性能,因而能吸附某些抑制双孢蘑菇原基产生的物质(即结实基因表达),从而使原基发生<sup>[11]</sup>。在培养料中的双孢蘑菇菌丝生长时会产生一些挥发性的碳氢化合物,如氯甲烷、氧硫化碳、二硫化碳、乙烯等,其中乙烯被发现与子实体的形成有关,在原基向子实体发展的过程中,乙烯含量迅速增加<sup>[12]</sup>;此外一种挥发性的物质 1-辛烯-3-醇会抑制原基进一步形成<sup>[13]</sup>。还有一种理论是在对覆土进行热处理时,活性炭会影响覆土层水分中 CO<sub>2</sub> 的反应<sup>[14]</sup>,由于活性炭能吸收 CO<sub>2</sub><sup>[15]</sup>,因此在覆土层和培养料层之间会产生 CO<sub>2</sub> 梯度,而 CO<sub>2</sub> 浓度降低会诱导双孢蘑菇原基的形成。Tscherpe 等观察到线状的蘑菇菌丝只要在低浓度的 CO<sub>2</sub> 中就可以产生子实体<sup>[16]</sup>。在没有灭菌的覆土里,CO<sub>2</sub> 参与蘑菇的代谢活动,并与覆土层中的水分反应而转化成碳酸,接着与碳酸钙反应并释放出 Ca<sup>2+</sup> 和 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>,因此认为直接影响蘑菇菌丝生长方式的不是 CO<sub>2</sub>,而是其水解产物——HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>。Masaphy 等研究发现,蘑菇在营养生长时,其菌丝表面附有草酸钙结晶,而在覆土层中原基形成前的菌丝表面没有发现草酸钙结晶<sup>[17]</sup>。在热处理草炭和碳酸钙时,碳酸氢盐-二氧化碳缓冲发生还原反应可引起与草酸反应的钙减少<sup>[14,18]</sup>,覆土层中以还原态存在的铁会抑制蘑菇的生长,而草酸是铁的络合物,活性炭则能够吸收 Fe<sup>2+</sup> 的螯合物<sup>[14,19]</sup>。

此外,保持覆土层中较低的营养水平和较低的盐离子浓度有利于保持水分,从而促进双孢蘑菇原基的形成;覆土层中盐浓度过高则会抑制双孢蘑菇原基的形成<sup>[7,18]</sup>。Gülser 等使用 4 种不同的材料进行覆土,发现覆土中盐浓度和双孢蘑菇的产量呈负相关,覆土中较低的盐浓度能够显著增加双孢蘑菇的产量<sup>[4]</sup>;还有研究发现,覆土层中铁的浓度与蘑菇产量呈正相关,而高浓度的钾、镁能抑制双孢蘑菇子实体的形成<sup>[3]</sup>。此外,优良覆土层的 pH 值应呈中性或微碱性,具有碳酸盐缓冲、高阳离子交换能力,同时含有镁含量低、毒性低的

物质,这些均有利于双孢蘑菇原基的形成并转化成子实体。覆土中总氮浓度应保持在 0.7%~0.8%<sup>[3]</sup>。原基的形成还与双孢蘑菇自身的遗传特性有关,有研究表明,对 6 个品种的双孢蘑菇分别使用灭菌和不灭菌的覆土材料,所有品种在不灭菌的覆土条件下都能产生数量不同的原基,只有 B430 品种能够在无菌的覆土条件下长出少量原基,其他的品种都不能在无菌条件下产生原基<sup>[20]</sup>。

## 2 覆土层的微生物作用

土壤微生物能够参与许多生态系统中的各种生化过程,其中包括能量和营养物质循环及各类有机质的转化。关于覆土层中微生物对双孢蘑菇子实体形成的作用存在争议,最初对蘑菇覆土层中的微生物作用进行研究发现,微生物对蘑菇子实体的生长无关,因为在覆土灭菌进行出菇试验中,有的也有子实体原基发生。说明灭菌覆土是由于经高压灭菌后产生了抑制出菇的物质,并不是因为没有微生物才导致长不出菇的<sup>[20]</sup>。在研究双孢蘑菇原基发生时发现,在不同的蘑菇品种和不同的培养基条件下,原基的发生数量都不同。有研究认为,蘑菇原基的形成依赖于培养基的种类、碳源、CO<sub>2</sub> 等环境条件,而不受臭味假单孢菌或其他细菌悬浮液或过滤液的影响<sup>[21]</sup>。与此同时,Eger 提出不同的观点,他最早提出蘑菇从营养生长向生殖生长转化的关键取决于覆土层微生物的活动<sup>[22]</sup>,而后有关这方面的文献报告也日益增多。许多支持此观点的学者认为,蘑菇子实体原基的形成除与覆土层的理化性质有关外,还和微生物密切相关。覆土层中微生物数量和组成的变化与蘑菇生长特性,如原基发生早晚、发生量、子实体数量及产量等密切相关<sup>[23]</sup>。Hayes 等在琼脂培养基上用从商业栽培的覆土层中分离出的臭味假单孢菌(*Pseudomonas putida*)诱导出了蘑菇子实体原基,并在琼脂培养基上研究臭味假单孢菌对绒状和索状蘑菇菌丝的影响时发现,假单孢杆菌是蘑菇子实体发生所必需的<sup>[24-25]</sup>。由此可以认为,臭味假单孢杆菌在蘑菇子实体发生中起重要作用<sup>[26]</sup>。

在对覆土层可培养的细菌群落磷脂脂肪酸 PLFA 分析发现,土壤中的细菌总数在第一潮菇原基形成时相对较高,且在蘑菇的生长过程中细菌总数有明显增加;双孢蘑菇的生长会影响覆土层中的细菌群落,覆土会导致革兰氏阴性细菌与革兰氏阳性细菌之间的比例增加,说明革兰氏阴性细菌对双孢蘑菇原基的形成起重要作用<sup>[6]</sup>。通过变性梯度凝胶电泳(denaturing gradient gel electrophoresis, DGGE)分析双孢蘑菇的覆土时期、原基形成和收获时的覆土层中微生物的多样性时发现,覆土层中的细菌在原基形成时和收获时的多样性大于刚覆土时的,原基形成时细菌的种群主要为假单胞菌、黄杆菌属,αβγδ-节杆菌和一些不可培养的种属<sup>[27]</sup>。

## 3 微生物促进双孢蘑菇子实体形成的机理

有学者认为,双孢蘑菇在菌丝生长过程中会分泌一种自我抑制剂,这种抑制剂能够被细菌分解利用从而使其降低到一定的水平,即解除抑制,从而允许双孢蘑菇原基的形成<sup>[11,21]</sup>,Hayes 等认为这与覆土层的铁离子浓度有关,即微生物(主要是臭味假单孢杆菌)通过溶解覆土层中的铁,把 Fe<sup>3+</sup> 还原成 Fe<sup>2+</sup>,在提高铁的有效性和利用率的同时刺激蘑菇原

基的形成<sup>[24]</sup>。Eger 在研究覆土层微生物对原基的发生和作用时发现,未灭菌的覆土材料放在培养料旁也产生了原基,他认为是覆土微生物的代谢产物诱导了蘑菇原基的发生<sup>[22]</sup>。Park 等认为,细菌的代谢产物对蘑菇子实体的发生起重要作用<sup>[28]</sup>。日本的 Urayama 报道并分离出一种能诱导蘑菇原基发生的杆状细菌代谢产物<sup>[29]</sup>。张大飞等认为,双孢蘑菇子实体原基的形成及发育过程对乙烯敏感,高浓度的乙烯对其有抑制作用<sup>[30]</sup>。双孢蘑菇能够合成 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminoeyelopropene-1-carboxylic acid, ACC)并转化 ACC 而生成乙烯。覆土的作用是使培养料中菌丝产生的 ACC 通过毛细管作用或扩散作用及时转移到覆土中而被其中的细菌利用,从而降低菌丝产生乙烯的量,解除乙烯对子实体原基形成和发育的抑制作用。已有很多研究证实,恶臭假单胞菌是一种生防细菌,它不但能够产生嗜铁素,而且能够产生吡啶乙酸、1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氢酶,同时具有一定的溶磷能力<sup>[31-32]</sup>。假单胞菌是活跃在植物根际的一大类根际促生微生物(plant growth promoting rhizobacteria, PGRA),能够调节植物的微生态环境,从而对宿主植物起防病促生的作用。假单胞菌对于宿主食用菌也有类似的防病促生作用。细菌和真菌之间的相互作用是最近研究的热点,如侧耳属(*Pleurotus* spp.)真菌和固氮细菌之间的联合固氮<sup>[33-34]</sup>、橄榄链霉菌(*Streptomyces olivaceoviridis*)和多育曲霉(*Aspergillus proliferans*)协同利用大分子物质几丁质<sup>[35]</sup>。Chen 等研究发现,覆土中 20% 可培养的细菌都能产生 ACC 脱氢酶,将筛选出来的能产生 ACC 脱氢酶的臭味假单胞菌 UW4 与双孢蘑菇进行共培养,发现它们能够附着在双孢蘑菇的菌丝上并刺激双孢蘑菇菌丝产生,抑制双孢蘑菇产生乙烯,从而减轻乙烯对原基形成的抑制<sup>[36]</sup>。

由以上研究可以看出,覆土微生物本身的代谢产物及其引起的覆土层化学环境的变化是诱导蘑菇子实体发生的重要原因之一。

#### 4 覆土材料的选择

国内外的研究结果表明,目前最理想的覆土材料是泥炭土,其最大持水量可达 90% (普通泥土仅为 20% ~ 30%);泥炭土的团粒结构好,疏松透气,不会板结;在幼菇生长发育过程中所需喷水次数少,菇质好。因此,泥炭土目前在西方发达国家工厂化栽培中的应用极为普遍。尽管泥炭土已经被广泛应用于覆土,但是它也是一种不可再生资源,由于每年双孢蘑菇工厂化生产都会消耗掉大量的泥炭土,因而选择一种替代材料作为覆土对于减少自然资源消耗、保护环境具有重要意义。此外,还有一些材料如泥土、蛭石、发酵过的蘑菇菌糠等也可以作为覆土材料。Gülser 等用泥炭和制茶废料等比例混合后作为覆土材料发现,与单纯泥炭相比,其双孢蘑菇的产量没有显著差异<sup>[4]</sup>。有研究发现,覆土层中高浓度的可溶性盐、有机物、无机物都会导致双孢蘑菇减产,而较高浓度的铁会提高双孢蘑菇的产量<sup>[3]</sup>。使用 EDTA 处理菌糠能够螯合其中的金属离子,从而降低菌糠中的金属离子含量,将处理过的菌糠消毒后与泥炭土混合作为覆土,双孢蘑菇的干物质含量显著高于以纯泥炭土为覆土的对照组<sup>[37]</sup>。在我国,泥炭土主产于东北原始森林,从采购、运输到制作,价格昂贵,因此在我

国目前条件下,如何利用当地现有资源,用工农业废弃物仿制泥炭土以达到提高双孢蘑菇产量和质量的目的,成为栽培手段改良的新趋势,如果能够找到价格低廉、制作方便的仿制泥炭土的方法,将具有很大的应用推广价值。王志强等研究发现,在泥土中掺入 80% 无氧发酵的废菌糠可以提高覆土的保水性,且产量仅次于使用泥炭土作为覆土的试验组,大大降低了覆土的成本<sup>[38]</sup>。国内在生产上为了降低成本主要还是使用苍糠河泥、河塘土、塘泥黄土作为覆土材料<sup>[30,39-40]</sup>。将泥炭和其他材料按一定比例进行混合,尽管在产量上与纯泥炭没有显著差异,但是能够显著提高投入产出比。马晓龙等研究发现,使用 50% 泥炭-谷壳塘泥复合土配方能获得较好的经济效益,覆土经济投入为 5.54 元/m<sup>2</sup>,产出为 17.85 元/m<sup>2</sup>;而如果使用纯泥炭土,覆土的经济投入则为 8 元/m<sup>2</sup>,产出为 18.45 元/m<sup>2</sup><sup>[41]</sup>。将泥炭土和茶叶生产废料按 1:1 混合作为覆土材料,发现双孢蘑菇的产量与用纯泥炭土相比没有显著变化。

#### 5 结论

覆土在双孢蘑菇的栽培中起重要的作用,可以使双孢蘑菇的生长环境发生变化从而使其从营养生长向生殖生长转化。覆土的物理化学性质如透气性、持水率、吸附性、盐分、低渗透压和 pH 值都会影响双孢蘑菇菌丝的生长,覆土层的低营养水平及足够的低盐浓度能够减少水分的缺失而保证原基形成需要的水分。覆土中微生物对双孢蘑菇原基形成的作用也非常明显,主要通过假单胞菌属的细菌产生一些代谢物质与双孢蘑菇的之间相互作用而刺激双孢蘑菇原基的形成。可以看出,大量研究工作表明覆土对蘑菇子实体形成的作用及作用机理较为复杂,包含覆土的物理化学特性及微生物的作用等多个方面。通过对覆土作用机理的探讨,有利于建立一个标准的模式来预测双孢蘑菇的生长行为,并且可以从改善覆土的理化特性、微生物区系来优化双孢蘑菇的生长条件,从而提高双孢蘑菇的产量和质量。

#### 参考文献:

- [1] de Groot P W J, Visser J, van Griensven L J L D, et al. Biochemical and molecular aspects of growth and fruiting of the edible mushroom *Agaricus bisporus* [J]. *Mycological Research*, 1998, 102(11): 1297-1308.
- [2] Pardo A, Juan J A, Pardo J E. Performance of composted vine shoots as a peat alternative in casing materials for mushroom cultivation [J]. *Journal of Applied Horticulture*, 2003, 1: 209-214.
- [3] 李荣春. 双孢蘑菇子实体原基形成的超微结构研究 [J]. *云南农业大学学报*, 2001, 16(4): 277-279.
- [4] Gülser C, Pekşen A. Using tea waste as a new casing material in mushroom [*Agaricus bisporus* (L.) Sing.] cultivation [J]. *Biore-source Technology*, 2003, 88(2): 153-156.
- [5] Noble R, Gaze R H. Properties of casing peat types and additives and their influence on mushroom yield and quality [J]. *Mushroom Science*, 1995(14): 305-312.
- [6] Cai W M, Yao H Y, Feng W L, et al. Microbial community structure of casing soil during mushroom growth [J]. *Pedosphere*, 2009, 19(4): 446-452.

- [7] Atkey P T, Elliott T L, Fermor T R, et al. The biology and technology of the cultivated mushroom[M]. UK: Chichester, John Wiley & Sons Ltd, 1985: 141 - 177.
- [8] Griensven L J L D. The cultivation of mushrooms[M]. UK: Rustington, Sussex, Darlington Mushroom Laboratories Ltd, 1988.
- [9] Noble R, Dobrovin - Pennington A, Evered C E, et al. Properties of peat - based casing soils and their influence on the water relations and growth of the mushroom (*Agaricus bisporus*) [J]. Plant and Soil, 1999, 207(1): 1 - 13.
- [10] 李荣春. 覆土材料对双孢蘑菇原基发生即结实基因表达的影响研究[C]//首届海峡两岸食(药)用菌学术研讨会论文集, 2005: 221 - 224.
- [11] Long P E, Jacobs L. Aseptic fruiting of the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus*[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1974, 63(1): 99 - 107.
- [12] Turner E M, Wright M, Ward T, et al. Production of ethylene and other volatiles and changes in cellulase and laccase activities during the life cycle of the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus* [J]. Journal of General Microbiology, 1975, 91(1): 167 - 176.
- [13] Zarenejad F, Yakhchali B, Rasooli I. Evaluation of indigenous potent mushroom growth promoting bacteria (MGPB) on *Agaricus bisporus* production[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2012, 28(1): 99 - 104.
- [14] Verbeke M N, Overstyns A. Interrelationships between activated charcoal, carbon dioxide, oxalate and iron chemistry for fructification of *Agaricus bisporus*[J]. Mushroom Science, 1991, 13: 737 - 746.
- [15] Cao D, Wu J. Modeling the selectivity of activated carbons for efficient separation of hydrogen and carbon dioxide[J]. Carbon, 2005, 43(7): 1364 - 1370.
- [16] Tschierpe H J, Sinden J W. Weitere untersuchungen über die bedeutung von kohlendioxid für die fruktifikation des kulturchampignons, *Agaricus campestris* var. *bisporus* (L.) Lge[J]. Archiv Für Mikrobiologie, 1964, 49(4): 405 - 425.
- [17] Masaphy S, Levanon D, Tchelet R, et al. Scanning electron microscope studies of interactions between *Agaricus bisporus* (Lang) Sing Hyphae and bacteria in casing soil[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1987, 53(5): 1132 - 1137.
- [18] Hayes W A. Interrelated studies of physical, chemical and biological factors in casing soils and relationships with productivity in commercial culture of *Agaricus bisporus* Lange (Pilát) [J]. Mushroom Science, 1981, 11(2): 103 - 129.
- [19] Uchida M, Shinobara O, Ito S, et al. Reduction of iron (III) ion by activated carbon fiber[J]. Journal of Colloid and Interface Science, 2000, 224(2): 347 - 350.
- [20] Noble R, Fermor TR, Lincoln S, et al. Primordia initiation of mushroom (*Agaricus bisporus*) strains on axenic casing materials[J]. Mycologia, 2003, 95(4): 620 - 629.
- [21] Wood D A. Primordium formation in axenic cultures of *Agaricus bisporus* (lange) Sing. [J]. Journal of General Microbiology, 1976, 95(2): 313 - 323.
- [22] Eger G. The " Halbschalentest", a simple method for testing casing materials [J]. Mushroom Growers Association Bull, 1962, 148: 159 - 168.
- [23] 杜爱玲, 王进涛, 陈立国, 等. 覆土微生物对双孢蘑菇菌丝体生长的影响[J]. 华中农业大学学报, 1999, 18(3): 242 - 244.
- [24] Hayes W A, Randle P E, Last F T. The Nature of the microbial stimulus affecting sporophore formation in *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. [J]. Annals of Applied Biology, 1969, 64(1): 177 - 187.
- [25] Rainey P B, Cole A L J. Evidence for the involvement of plasmids in sporophore initiation and development in *Agaricus bisporus*[J]. Developments in Crop Science, 1987, 10: 235 - 248.
- [26] Rainey P B. Effect of *Pseudomonas putida* on hyphal growth of *Agaricus bisporus*[J]. Mycological Research, 1991, 95(6): 699 - 704.
- [27] Siyoum N A, SurrIDGE K, Korsten L. Bacterial profiling of casing materials for white button mushrooms (*Agaricus bisporus*) using denaturing gradient gel electrophoresis [J]. South African Journal of Science, 2010, 106(9/10): 1 - 6.
- [28] Park J Y, Agnihotri V P. Bacterial metabolites trigger sporophore formation in *Agaricus bisporus*[J]. Nature, 1969, 222(5197): 984.
- [29] Urayama T. Stimulative effect of certain specific bacteria upon mycelial growth and fruit body formation of *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. [J]. Bot Mag(Tokyo), 1961, 74: 56 - 59.
- [30] 张大飞, 戚元成, 高玉千, 等. 双孢蘑菇覆土出菇机理初步探讨[J]. 食用菌, 2010, 32(1): 9 - 11, 16.
- [31] 刘艳萍, 滕松山, 赵 蕾. 高产嗜铁素恶臭假单胞菌 A3 菌株的鉴定及其对黄瓜的促生作用[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(06): 1507 - 1514.
- [32] 梁建根, 施跃峰, 竺利红, 等. 恶臭假单胞菌株 HZ - 2 产嗜铁素的发酵条件研究[J]. 浙江农业学报, 2008, 20(4): 266 - 269.
- [33] Jaysinghearachchi H S, Seneviratne G. Can mushrooms fix atmospheric Nitrogen? [J]. Journal of Biosciences, 2004, 29(3): 293 - 296.
- [34] Seneviratne G, Peyvast G A, Olfati J A, et al. Rhizobia as biofertilizers for mushroom cultivation [J]. Current Science, 2009, 96(12): 1559.
- [35] Siemieniewicz K W, Schrepf H. Concerted responses between the chitin - binding protein secreting *Streptomyces olivaceoviridis* and *Aspergillus proliferans*[J]. Microbiology, 2007, 153(2): 593 - 600.
- [36] Chen S, Qiu C, Huang T, et al. Effect of 1 - aminocyclopropane - 1 - carboxylic acid deaminase producing bacteria on the hyphal growth and primordium initiation of *Agaricus bisporus*[J]. Fungal Ecology, 2013, 6(1): 110 - 118.
- [37] Sharma H S S, Furlan A, Lyons G. Comparative assessment of chelated spent mushroom substrates as casing material for the production of *Agaricus bisporus*[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 1999, 52(3): 366 - 372.
- [38] 王志强, 郭 倩, 凌霞芬, 等. 利用废菌糠提高覆土持水力和蘑菇产量的研究[J]. 中国食用菌, 2004, 23(5): 15 - 17.
- [39] 魏金康, 邓德江, 赵 龙. 不同覆土材料对设施双孢菇栽培的影响[J]. 北京农业, 2010(27): 1 - 4.
- [40] 盛保龙, 金群力, 周 礼. 双孢蘑菇草炭覆土与厩肥泥覆土的效果比较[J]. 浙江农业科学, 2010(4): 739 - 740.
- [41] 马晓龙, 汪志红, 吴仁峰. 双孢蘑菇覆土材料配方与效益的关系[J]. 食药用菌, 2011, 19(2): 19 - 20.