

食用菌土传真菌病原鉴定与检测研究进展

张志康, 朱晓华, 赵 鹏, 程显好

(鲁东大学农学院 山东烟台 264025)

摘要:近年来食用菌产业发展迅速,土传真菌病害也日益严重,成为制约其产业发展的重要因素。土传真菌病害以土壤为传播媒介,常出现在需要覆土栽培的食用菌生产中。常见土传真菌病害包括双孢蘑菇疣孢霉病、顶枝孢霉病、白色石膏霉病、木霉病、蜘蛛网病、褐斑病;羊肚菌镰刀霉病、白霉病、白腐病;草菇菌孢小核菌病、褐腐病;鸡腿菇炭角菌病、菌柄溃疡病、蛛网病以及竹荪霉烂病等。与细菌、线虫等引起的土传病害相比,土传真菌病害更易于传播,对食用菌生产危害极大。我国食用菌土传真菌病害的研究基础薄弱,对重要土传真菌病原认识不清。笔者概述了食用菌生产过程中相关土传真菌病原鉴定及检测研究进展,可为准确快速地鉴定与检测土传真菌病原、预防食用菌土传病害发生及快速治理早期病害提供参考依据,以促进产业的健康稳定发展。

关键词:食用菌;土传真菌病害;形态鉴定;分子鉴定

中图分类号:S646

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2022)10-010-06

Advances in pathogen identification and detection of soil-borne fungal diseases in edible mushrooms

ZHANG Zhikang, ZHU Xiaohua, ZHAO Peng, CHENG Xianhao

(School of Agriculture, Ludong University, Yantai 264025, Shandong, China)

Abstract: In recent years, with the rapid development of edible mushroom industry, soil-borne fungal diseases have also become increasingly serious, which is impeding the development of the industry. Soil-borne fungal diseases are transmitted by soil and often occur on edible mushroom that need to be covered with soil during production. Soil-borne fungal pathogens include *Mycogone perniciosa*, *Acremonium strictum*, *Scopulariopsis fimicola*, *Trichoderma virens*, *Cladobotryum mycophilum*, *Verticillium fungicola*; *Fusarium incarnatum-equiseti*, *Paecilomyces penicillatus*, *Aspergillus* sp.; *Sclerotium mycetospora*, *Xylaria pedunculata*, *Trichothecium roseum*, and *Cladobotryum protrusum*. Compared with soil-borne diseases caused by bacteria and nematodes, soil-borne fungal diseases are easier to spread and cause greater damage to mushroom cultivation. We reviewed the progress of identification and detection of soil-borne fungal pathogens infected in edible mushrooms, to facilitate the control of soil-borne fungal diseases in edible mushrooms.

Key words: Edible mushrooms; Soil-borne fungal disease; Morphological identification; Molecular identification

中国是食用菌生产和消费大国,随着产业的迅速发展,食用菌已成为第五大经济作物^[1]。国家提出发展乡村产业助推乡村振兴、科技兴农等口号,食用菌生产具有投资少、周期短、收益高等特点,因而食用菌产业已成为重要的脱贫产业,不仅提高了农民收入,还促进了乡村经济发展^[2-4]。因此,各地政府积极响应国家的号召发展食用菌产业,食用菌栽培产业前景大好。近年来,随着“秸秆资源循环利用”等绿色循环概念的提出,食用菌作为分解者

在促进秸秆物质能源循环等方面也发挥着重要作用^[5]。在此背景下,食用菌产业快速发展,规模不断扩大,但在生产过程中,真菌病害成为影响食用菌产量和品质的重要因素^[6]。目前,对于食用菌病害的研究主要集中在致病细菌、真菌、病毒的病原鉴定、病害特征、发生规律、防治技术等方面^[7-10],鲜见关于土传性真菌病原检测与鉴定的报道^[11-15]。笔者概述了引起食用菌土传真菌病害的病原鉴定与检测方法,可为食用菌生产中土传真菌病害的防治提

收稿日期:2022-04-11;修回日期:2022-06-07

基金项目:烟台市校地融合发展项目(2021XDRHXMPT09)

作者简介:张志康,男,在读硕士研究生,专业方向为园艺学。E-mail:zhangzk@m.ldu.edu.cn

通信作者:赵 鹏,男,副教授,主要从事食用菌分子分类及病原真菌分子鉴定等研究工作。E-mail:zhaop529@hotmail.com

程显好,男,教授,主要从事食用菌生物学研究工作。E-mail:chengxianhao@sohu.com

供参考。

1 食用菌土传真菌病原鉴定与检测

土壤是土传真菌病原体重要的储存库,土传真菌病害是指土壤中的真菌病原微生物在适当条件下侵染植物根茎引起的病害^[16-17],土壤中的真菌也

可以引起食用菌的病害。土壤真菌能以菌核、厚垣孢子等抗逆性形态长久存在于土壤中^[11],难以完全消灭。土传真菌病原主要以土壤为传播媒介,或以其他方式间接感染食用菌,生产过程中需要覆土栽培的食用菌最易感染土传真菌病原,如双孢蘑菇、羊肚菌、鸡腿菇、草菇、竹荪等(表1)。

表1 食用菌土传真菌鉴定与检测

食用菌	真菌病	病原	形态鉴定	分子鉴定	参考文献
双孢蘑菇	疣孢霉病	有害疣孢霉 (<i>Mycogone perniciosa</i>)	菌丝疏松发达,气生菌丝有隔膜,老熟时由灰白色转深褐色,分生孢子梗呈轮枝状分枝,顶端单生分生孢子。2种无性孢子:薄壁分生孢子,无色,呈葵花籽形;双细胞厚垣孢子,形似葫芦,下部细胞半椭圆形,表面光滑,上部细胞球形,壁厚有瘤。	ITS	赵希城,等[11] 李河,等[12] 范建奇,等[18]
		顶枝孢霉病 (<i>Acremonium strictum</i>)	在 MEA 培养基上菌落呈粉红色且黏滑,菌丝无色,分生孢子梗不分枝或偶有分枝,大小为(2.5~3.0) μm ×(5.0~30.0) μm ,分生孢子无色,椭圆形至圆筒形,大小为(2.0~3.0) μm ×(2.5~7.5) μm 。	无	康晓慧,等[13]
白色石膏霉病	木霉病	粪生帚霉 (<i>Scopulariopsis fimicola</i>)	分生孢子呈卵形至球形,无色,脱落后在梗顶端留有环痕。	无	朱富春[19] 郭慧,等[20]
		侵占木霉 (<i>Trichoderma aggressivum</i>) 绿木霉(<i>Trichoderma virens</i>) 哈茨木霉 (<i>Trichoderma harzianum</i>) 子座木霉 (<i>Trichoderma stromaticum</i>) 钩状木霉 (<i>Trichoderma hamatum</i>)	前期菌丝白色,卷毛或绒毛状,很快长满平板,然后出现产孢区,出现大量绿色、灰绿色或灰黄色的孢子簇。瓶梗呈安瓿形、坛形或亚球形,分生孢子呈亚球形至倒卵圆形、椭圆形、短圆柱形或椭圆形。	ITS	宋晓霞,等[21]
蜘蛛网病		凸出枝孢霉 (<i>Cladobotryum mycophilum</i>)	凸出枝孢霉在 PDA 培养基上菌落最初是白色的,后变成粉红色或黄色,灰白色培养基变红。分生孢子细胞基部向尖端逐渐变细,瓶状体上没有明显的轴。分生孢子为椭圆形和倒卵圆形,有时略弯曲,有 1~3 个隔膜。	ITS	Lan, et al[22] Chakwiya, et al[23]
		树状枝孢霉 (<i>Cladobotryum dendroides</i>)	树状枝孢霉菌落早期呈白色,最后呈深红色。菌丝体发达致密,菌丝极细具有隔膜,分生孢子梗多呈帚状。		吴希禹,等[24]
褐斑病		菌生轮枝菌 (<i>Vercitillium fungicola</i>)	菌生轮枝菌的分生孢子梗上有 2~10 节,每节 1~12 根轮生小梗。小梗基部向末端渐细,分生孢子椭圆形或卵圆形,透明。	无	黄建春,等[25]
		蘑菇轮枝菌 (<i>Vercitillium psalliotae</i>)	蘑菇轮枝菌的分生孢子梗上有 4~17 节,每节 1~6 根轮生小梗。自小梗末端割裂的第一分生孢子较长,呈新月形,常与小梗垂直。		
羊肚菌	镰刀霉病	木贼镰孢 (<i>Fusarium incarnatum-equiseti</i>)	<i>F. incarnatum-equiseti</i> 菌落呈棉絮状,白色、浅棕色,分生孢子细长,悬浮在圆柱形分生孢子梗上,大分生孢子 3~5 个分隔,大小为(15.0~38.0) μm ×(3.5~4.0) μm 。	ITS RPB2 EF1 α	Guo, et al[14] 刘天涯,等[15]
		嗜线虫镰刀菌 (<i>Fusarium nematophilum</i>)	<i>F. nematophilum</i> 在 PDA 培养基上菌落呈白色,中部有同心环纹,菌丝有隔、分枝、无色,大分生孢子大小为(23.0~46.0) μm ×(4.0~8.0) μm ,镰刀形,大多 3 隔,小分生孢子椭圆形,无明显隔,厚垣孢子呈单生、对生或串生。		
	白霉病	长毛拟青霉 (<i>Paecilomyces penicillatus</i>)	无	ITS	He, et al[26]
	白腐病	曲霉(<i>Aspergillus</i>)	PDA 培养基上菌落呈圆形,稍有突起,边缘整齐,菌落中间为黄绿色,呈粉末绒毛状,边缘呈环状生长,白色绒毛状,无渗液,分生孢子呈黄绿色,球形或近球形,菌丝无色、透明,分生孢子梗顶端呈球状膨胀,小梗单层,分生孢子梗和孢子为曲霉典型“花洒”状。	ITS	余苗,等[27]
草菇	菌孢小核菌病	洋葱小核菌 (<i>Sclerotium mycetospora</i>)	菌丝白色,有分枝、隔膜,无锁状连合。菌核表生,球形至椭圆形,表面平滑,白色渐变成黄褐色。担子棍棒形,在分枝菌丝的尖端,顶生 2~4 个小梗微弯,产生担孢子,呈球形、梨形或椭圆形,无色。	无	黄胜雄,等[28]

续表 1

食用菌	真菌病	病原	形态鉴定	分子鉴定	参考文献
	褐腐病	有害疣孢霉 (<i>Mycogone perniciosa</i>)	菌丝疏松发达,气生菌丝有隔膜,老熟时由灰白转深褐色,分生孢子梗呈轮枝分枝,顶端单生分生孢子。2种无性孢子:薄壁分生孢子,无色,呈葵花籽形;双胞厚垣孢子,形似葫芦,下部细胞半椭圆形,表面光滑,上部细胞球形,壁厚有瘤。	无	陈少珍,等[29]
鸡腿菇	炭角菌病	总状炭角菌 (<i>Xylaria pedunculata</i>) 叉状炭角菌 (<i>Xylaria furcata</i>)	叉状炭角菌子实体初期呈浅褐色,内部白色,成熟后子座呈灰褐色至黑色,常有2~5个子座的柄粘连,形成根状柄,子囊壳埋生,球形至椭圆形,孔口疣状外露,子囊孢子8个,椭圆形,光滑,深褐色。	无	曾先富[30] 王波[31] 崔颂英,等[32]
	菌柄溃瘍病	粉红聚端孢菌 (<i>Trichothecium roseum</i>)	菌落粉红色,同心环状。菌丝为絮状,无色,有隔膜。分生孢子梗直立,不分枝,孢子聚集成粉红色头状体,分生孢子卵球形或梨形。	ITS	Dong, et al[33]
	蛛网病	凸出枝葡萄霉 (<i>Cladobotryum protrusum</i>)	PDA培养基上菌落由黄色转为粉红色,气生菌丝呈棉絮状,分生孢子梗有2~4个分枝,呈圆柱形或梭形,孢子圆柱形。	ITS	Wang, et al[34]
竹荪	霉烂病	木霉 (<i>Trichoderma</i>)	菌落初期白色,后期为灰绿色。	ITS	卢颖颖,等[35] 李建英,等[36]

1.1 双孢蘑菇土传真菌病害的病原鉴定

1.1.1 疣孢霉病 Fletcher 等^[37]从英国和中国的双孢蘑菇工厂及野生双孢蘑菇上分离了8株有害疣孢霉 *Mycogone perniciosa* 菌株,发现这些病原真菌引起的症状以及造成的损失存在差异。此外,不同地区的菌株 rDNA 有少许差别。Umar 等^[38]研究表明, *M. perniciosa* 的菌丝及孢子均可感染任一发育阶段的双孢蘑菇子实体。

我国的双孢蘑菇产量大约占世界总产量的45%,疣孢霉病在生产过程中发病率高达40%,是双孢蘑菇生产中最严重的病害,严重制约了双孢蘑菇的产业发展^[11, 18, 39-40]。1996年,谭琦等^[41]利用RAPD技术对23株疣孢霉菌株进行了分子鉴定,发现不同菌株之间存在着遗传差异。2009年,李河等^[12]从湖北感染褐腐病的双孢蘑菇上分离到致病菌株CSUFT082,获得了其ITS序列信息,与GenBank数据库中的序列比对,采用MEGA软件构建系统发育树,通过比对和系统发育树确定菌株CSUFT082为 *Mycogone perniciosa*。2010年,温志强等^[42]对福建省16株有害疣孢霉菌进行形态学鉴定以及ISSR分子鉴定,发现同一产地的疣孢霉出现了种群分化和遗传多样性。2012年,范建奇等^[18]报道了福建地区疣孢霉病鉴定及防治方法,疣孢霉菌丝疏松发达,气生菌丝有隔膜,随时间推移由灰白色转深褐色,分生孢子梗呈轮枝状分枝,顶端单生分生孢子。

1.1.2 顶枝孢霉病 2002年,康晓慧等^[13]在调查四川双孢蘑菇病害时发现一种新型双孢蘑菇子实体致病菌,该致病菌会导致双孢蘑菇子实体表面以及菌肉、菌褶上出现褐色斑块。将分离菌株进行形态

学鉴定,在MEA培养基上菌落为粉红色且黏滑,菌丝无色,分生孢子梗不分枝或偶有分支,直径(2.5~3.0) μm ×(5.0~30.0) μm ,分生孢子无色,椭圆形至圆筒形,(2.0~3.0) μm ×(2.5~7.5) μm 。以形态学特征将病原菌鉴定为点枝顶孢霉 *Acremonium strictum*。

1.1.3 白色石膏霉病 白色石膏霉病是双孢蘑菇常见的一种真菌性病害,又称白皮病、臭霉菌、白粉病,引起的病原菌是粪生帚霉 *Scopulariopsis fimicola*^[20]。分生孢子卵形至球形,孢子堆呈粉红色,脱落梗的顶部有环痕^[19-20]。发生这种病害会影响双孢蘑菇菌丝和子实体的生长发育,严重时不出菇,所以生产过程中对培养料腐熟及土壤杀菌消毒要彻底。

1.1.4 木霉病 2002年,Samuels 等^[43]报道了侵占木霉 *Trichoderma aggressivum* 侵染可以引起双孢蘑菇绿霉病,目前北美多个国家发现该病害,并分离到病原菌。双孢蘑菇感染木霉病的特点是在覆土层蘑菇产生绒毛状菌丝,能产生大量绿色孢子,侵染子实体后发生枯萎腐烂^[8, 21]。2018年,宋晓霞等^[21]从双孢蘑菇工厂的10份病害样本中分离到4种致病木霉,对其形态进行鉴定,并获得了ITS序列,与GenBank数据库和TrichOKEY数据库中的信息进行比对,确定了4种木霉为绿木霉 *T. virens*、哈茨木霉 *T. harzianum*、子座木霉 *T. stromaticum* 和钩状木霉 *T. hamatum*。

1.1.5 蜘蛛网病 双孢蘑菇被各国广泛栽培, *Cladobotryum* spp. 是引起双孢蘑菇蜘蛛网病的主要病原菌^[44]。2008年, Ivana 等^[45]报道了在塞尔维亚蘑菇工厂出现一种真菌病原 *Cladobotryum dendroi-*

des,能侵染双孢蘑菇子实体导致蜘蛛网病。2012年,Navarro等^[46]首次报道了西班牙的双孢蘑菇蜘蛛网病是由 *Cladobotryum mycophilum* 引起的。2016年,Lan等^[22]报道了国内双孢蘑菇感染蜘蛛网病,经过形态鉴定及分子鉴定将病原确定为 *C. mycophilum*,这是我国对双孢蘑菇感染该病原的首次报道。2019年,Chakwiya等^[23]在对南非双孢蘑菇蜘蛛网病调查过程中,分离到的菌株与美国和中国等地的蜘蛛网病原菌参考菌株进行比较,发现菌株形态特征与 *C. mycophilum* 基本相同,结合 ITS 序列,确定致病菌株大部分为 *Cladobotryum mycophilum*。

1.1.6 褐斑病 双孢蘑菇的褐斑病又称干泡病,病原菌是轮枝菌属的菌生轮枝菌 *Verticillium fungicola* 和蘑菇轮枝菌 *Verticillium psalliotae*^[24,47]。轮枝菌的分生孢子梗上有数个节,每节有多根轮生小梗;菌生轮枝菌的分生孢子椭圆形或卵圆形,偶有孢子聚成孢子球附在小梗顶部,蘑菇轮枝菌的呈新月形,常与小梗垂直^[25]。该褐斑病的报道仅有形态特征及发病症状,缺少分子鉴定依据。

1.2 羊肚菌土传真菌病害病原鉴定

1.2.1 镰刀霉病 2016年,Guo等^[14]发现 *Fusarium incarnatum-F. equiseti* 复合种能引起羊肚菌的茎腐病。近几年文献^[48]报道其他镰刀菌也能引起羊肚菌常见的柄腐病。2019—2020年,在四川、河南、甘肃、贵州多省的六妹羊肚菌种植区域相继暴发新型柄腐病,刘天海等^[15]对该病原菌进行了报道。形态特征与 Helgard 报道的 *Fusarium nematophilum* 一致^[49]。分子鉴定获得了菌株 GJB-3 的 ITS、RPB2、EF1 α 序列,与 GenBanK 数据库中的序列进行比对,发现菌株 GJB-3 的 3 个序列与 *F. nematophilum* 相似,其中 ITS 相似度为 100%。构建系统发育树后,发现 GJB-3 在 2 棵树上的位置都与 *F. nematophilum* 相邻,确定病原为 *Fusarium nematophilum*^[15]。

1.2.2 白霉病 近年来,四川的羊肚菌栽培工厂经常发生白霉病害,严重影响了羊肚菌的产量和品质,He等^[26]首次报道了长毛拟青霉 *Paecilomyces penicillatus* 能感染羊肚菌引起白霉病。采用科赫法则确认了该病原菌,获得病原菌的 ITS 后进行 BLAST,发现与 *P. penicillatus* 相似度最高,构建系统发育树,确定导致羊肚菌白霉病的病原菌是长毛拟青霉 *Paecilomyces penicillatus*。

1.2.3 白腐病 2020年,余苗等^[27]对河南栾川县羊肚菌白腐病的病原菌进行分子鉴定,测得 ITS、18SrDNA、5.8SrDNA 等序列,在 GenBanK 数据库

比对发现与曲霉属 *Aspergillus* 相近,分生孢子梗和孢子为曲霉典型的“花洒”状,确定病原菌属于 *Aspergillus*。曲霉属真菌的鉴定仅使用 ITS 科学依据略显不足,若结合一些蛋白的基因序列,如 BenA、RPB2、CaM^[50],能可靠地鉴定出物种种类。

1.3 草菇土传真菌病害病原鉴定

1.3.1 菌孢小核菌病 2002年,黄胜雄等^[28]报道了草菇感染菌孢小核菌病,经过形态鉴定,将病原确定为 *Sclerotium mycetospora*。染病特点是在草菇菌丝体或子实体上产生大量菌核^[28,51],最终导致草菇腐烂减产。目前,关于草菇菌孢小核菌病的报道较少,仅在形态上鉴定病原菌,缺乏分子层面的证据。

1.3.2 褐腐病 草菇褐腐病病原菌是有害疣孢霉 *Mycogone perniciosa*^[29,52],且病症与感染双孢蘑菇疣孢霉的症状相似^[18]。陈少珍等^[29]详细描述了疣孢霉的形态特征,菌丝呈白色,有隔,有厚垣孢子和双胞分生孢子;分生孢子梗短,轮枝状分枝着生在梗端,双细胞上细胞褐色、球形,表面有瘤突,壁粗糙,下细胞较小,无色,半球形或半椭圆形,表面光滑。依形态特征将草菇褐腐病病原菌确定为疣孢霉,但缺乏相关 DNA 序列的验证。

1.4 鸡腿菇土传真菌病害病原鉴定

1.4.1 炭角菌病 在鸡腿菇栽培过程中常发生一种形似鸡爪菇的病害,1995年之前认为是一种畸形菇^[30],后经形态鉴定确定其病原菌为叉状炭角菌 *Xylaria furcata*^[31]。崔颂英等^[32]发现,总状炭角菌 *Xylaria pedunculata* 也能引起鸡腿菇的炭角菌病,总状炭角菌病已经成为制约鸡腿菇生产的瓶颈。鸡腿菇炭角菌病的研究主要集中在生物特性、致病机制等^[53-54],之前的报道也仅对炭角菌子实体进行描述,未进行显微形态和分子方面的鉴定,对该病原的准确鉴定是今后针对性防治该病害的前提。

1.4.2 菌柄溃疡病 2010年,在山东鸡腿菇工厂发现了一种菌柄溃疡病。2013年,Dong等^[33]对该病原进行鉴定,发现菌落呈粉红色,同心环状;菌丝为絮状,无色有隔膜,分生孢子梗直立,不分枝,孢子聚集成粉红色头状体,分生孢子卵球形或梨形,通过形态学特征和 ITS 序列分子鉴定确定病原菌为粉红聚端孢 *Trichothecium roseum*。

1.4.3 蛛网病 鸡腿菇的蛛网病严重影响鸡腿菇的品质和产量^[9,34]。2013年湖北武汉鸡腿菇工厂出现蛛网病,Wang等^[34]对该病原进行了鉴定,在 PDA 培养基上菌落由黄色转为粉红色,气生菌丝延板壁生长,棉絮状,分生孢子梗有 2~4 个分枝,呈圆柱形

或梭形,孢子呈圆柱形。将病原菌株 ITS 序列与 GenBank 数据进行比对,发现与 *Cladobotryum protrusum* 相似度最高。通过形态特征和 ITS 鉴定,确定病原为 *Cladobotryum protrusum*。

1.5 竹荪真菌土传病害病原鉴定

腐烂病严重时可造成红托竹荪大面积减产或绝收,竹荪生产中应重视该病害的防治^[35-36]。2021年,李建英等^[36]经菌落特征和 ITS 序列比对,确定红托竹荪腐烂病的病原为木霉属 *Trichoderma* 真菌。

1.6 其他食用菌土传真菌病原

还有部分食用菌土传真菌病害,如草菇青绿霉、链孢霉、毛壳菌、白色石膏霉等^[51, 55-57],鸡腿菇胡桃肉状菌病、褐腐病、软腐病^[58]。上述病原未被准确鉴定,部分病害以发病时的特征命名,未对病原进行形态和分子鉴定,缺乏准确的病原信息,不利于病害防治,亟需对上述病原进行鉴定。

2 展望

对食用菌栽培过程中的真菌病害需要进行快速准确的鉴别,以便于在染病初期控制住病害。笔者综述了食用菌生产中常见的土传真菌病原的形态学鉴定及分子鉴定。多数文献报道的病原菌鉴定仅用了形态学鉴定,随着分子生物学技术的发展,病原鉴定引入 ITS 序列、系统发育分析等分子手段可以使病原鉴定更为准确;部分病原真菌单独使用 ITS 片段仅能鉴定到属,无法准确鉴定到物种种类,需要结合多个 DNA 序列,尤其是蛋白的编码基因片段。

食用菌土传真菌病害的病原具有高度多样性,这些病原真菌也是土壤微生物的重要组成部分^[59-60]。食用菌土传真菌病的病原研究不仅涵盖病原真菌自身的生物学特征、病原宿主互作、栽培环境,还应涉及土壤理化性质、微生物组成、土壤生态学等内容,应加强相关研究。

食用菌产业发展前景广阔,病害的发生严重制约了产业发展。准确快速地鉴定病原真菌是食用菌土传真菌病害防治的前提,并且为将来针对性地挖掘抗病基因、提高食用菌抗病性、探索合适的生物防治方法、减少化学药剂污染奠定基础,从而保证食用菌产业持续健康稳定的发展。

参考文献

[1] 巴宥雅,张榆琴,李学坤.“双循环”新发展格局下中国食用菌产业发展趋势[J].中国食用菌,2021,40(6):92-95.
[2] 杨海燕.精准扶贫视角下食用菌产业发展现状及模式建议[J].

中国食用菌,2021,40(1):124-126.
[3] 贺永泉.食用菌产业助力脱贫攻坚与乡村振兴实证分析[J].中国食用菌,2020,39(2):216-218.
[4] 李瑞.我国食用菌产业作为新兴产业发展的策略分析[J].中国食用菌,2020,39(4):58-61.
[5] 杨世丽,李雪姣,孟祥法.秸秆培养食用菌资源循环利用关键技术[J].农业工程技术,2022,42(5):48-51.
[6] 边银丙,肖扬,郭孟配.食用菌病害防控研究进展[J].食用菌学报,2021,28(5):121-131.
[7] INGLIS P W, PEBERDY J F. Isolation of *Ewingella americana* from the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus*[J]. Current Microbiology, 1996, 33(5): 334-337.
[8] 刘正慧,李丹, SOSSAH F L, 等.食用菌主要病原真菌和细菌[J].菌物研究,2018,16(3):158-163.
[9] 秦文韬,王守现,荣成博,等.我国食用菌病害发生与防控概况[J].中国食用菌,2020,39(12):1-7.
[10] 郭孟配,肖扬,边银丙.基于文献信息的食用菌病害研究热点与趋势分析[J].微生物学通报,2021,48(10):3799-3809.
[11] 赵希城,罗仰奋,陈兆肃,等.蘑菇疣孢霉病的发生与防治[J].植保技术与推广,1995(2):28-29.
[12] 李河,周国英,刘君昂.双孢蘑菇褐腐病病原菌的分离及分子鉴定[J].食用菌学报,2009,16(2):74-76.
[13] 康晓慧,贺新生,张玲.危害双孢蘑菇子实体的一种新病原:顶枝孢霉病害研究[J].西南农业学报,2002,15(3):73-77.
[14] GUO M P, CHEN K, WANG G Z, et al. First report of stipe rot disease on *Morchella importuna* caused by *Fusarium incarnatum-F. equiseti* species complex in China[J]. Plant Disease, 2016, 100(12):2530.
[15] 刘天海,周洁,王迪,等.一种六妹羊肚菌的新型柄腐病害[J].菌物学报,2021,40(9):2229-2243.
[16] 蔡祖聪,黄新琦.土壤学不应忽视对作物土传病原微生物的研究[J].土壤学报,2016,53(2):305-310.
[17] 高游慧,郑泽慧,张越,等.根际微生态防治作物土传真菌病害的机制研究进展[J].中国农业大学学报,2021,26(6):100-113.
[18] 范建奇,张晖,张振伟,等.双孢蘑菇疣孢霉病的综合防治技术[J].北方园艺,2012(6):168-170.
[19] 朱富春.食用菌两种真菌病害的发生与综合防治[J].农业知识,2017(29):40-42.
[20] 郭慧,阎淑滑,郑云峰,等.双孢蘑菇白色石膏霉病的发生原因及防控技术[J].农业科技通讯,2019(10):275-276.
[21] 宋晓霞,王倩,隗加香,等.双孢蘑菇工厂化栽培中四种木霉病害的精准鉴定[J].食用菌,2019,41(3):67-72.
[22] LAN Y F, WANG Q W, YU C X, et al. First report of *Cladobotryum mycophilum* causing cobweb disease on *Agaricus bisporus* in China[J]. Plant Disease, 2016, 100(11):1239.
[23] CHAKWIYA A, VAN DER LINDE E J, CHIDAMBA L, et al. Diversity of *Cladobotryum mycophilum* isolates associated with cobweb disease of *Agaricus bisporus* in the south African mushroom industry[J]. European Journal of Plant Pathology, 2019, 154(3):767-776.
[24] 吴希禹,付永平,李玉.香菇蛛网病病原菌树状枝葡萄霉生物学

- 特性[J]. 菌物学报, 2019, 38(5): 646-657.
- [25] 黄建春, 王倩, 宋晓霞, 等. 双孢蘑菇褐斑病(干泡病)防治技术[J]. 食用菌, 2018, 40(3): 66-82.
- [26] HE X L, PENG W H, MIAO R Y, et al. White mold on cultivated morels caused by *Paecilomyces penicillatus*[J]. FEMS Microbiology Letters, 2017, 364(5): 1-5.
- [27] 余苗, 尹琪, 何培新. 羊肚菌白腐病原菌的分离与鉴定[J]. 北方园艺, 2020(7): 142-145.
- [28] 黄胜雄, 林长征. 草菇菌孢小核菌病症状及病原菌研究[J]. 福建农业科技, 2002(1): 14-15.
- [29] 陈少珍, 韦仕岩, 周嘉运, 等. 草菇几种病害的综合防治技术: 食用菌病害综合防治之三[J]. 广西农业科学, 2008, 39(4): 490-492.
- [30] 曾先富. 鸡腿蘑畸形菇的发生与防治[J]. 食用菌, 1995, 17(3): 40.
- [31] 王波. 鸡腿蘑一种新病原菌: 叉状炭角菌[J]. 食用菌, 1997, 19(4): 34.
- [32] 崔颂英, 牛长满, 矫天育, 等. 鸡腿菇总状炭角菌病的研究进展[J]. 食用菌, 2008, 30(2): 57-60.
- [33] DONG W H, BIAN Y B. Stipe canker caused by *Trichothecium roseum* on the edible shaggy mane *Coprinus comatus* in China[J]. Plant Disease, 2013, 97(11): 1507-1508.
- [34] WANG G Z, GUO M P, BIAN Y B. First report of *Cladobotryum protrusum* causing cobweb disease on the edible mushroom *Coprinus comatus*[J]. Plant Disease, 2015, 99(2): 287.
- [35] 卢颖颖, 桂阳, 陈娅娅, 等. 红托竹荪腐烂病发生规律初步调查[J]. 食用菌, 2018, 40(2): 69-70.
- [36] 李建英, 吴素蕊, 刘春丽, 等. 红托竹荪腐烂病发病部位侵染真菌的研究[J]. 中国食用菌, 2021, 40(1): 109-112.
- [37] FLETCHER J T, JAFFE B, MUTHUMEENAKSHI S, et al. Variations in isolates of *Mycogone perniciosa* and in disease symptoms in *Agaricus bisporus*[J]. Plant Pathology, 1995, 44(1): 130-140.
- [38] UMAR M H, GEELS F P, GRIENSVEN V. Pathology and pathogenesis of *Mycogone perniciosa* infection in *Agaricus bisporus*[C]. //VANGRIENSVEN L J L. 15th International congress on the science and cultivation of edible fungi. Netherlands: Maastricht, 2000: 561-568.
- [39] 刘琳, 陈智明, 刘潘炜, 等. 蘑菇疣孢霉病研究进展[J]. 福建农业科技, 2013(8): 99-101.
- [40] 赵照林, 骈跃斌, 杨杰, 等. 双孢蘑菇疣孢霉病及防控研究与应用[J]. 山西农业科学, 2015, 43(8): 1058-1060.
- [41] 谭琦, ROMAINE C P, SCHLAGNHAUFER B. 利用 RAPD 技术对不同地区的有害疣孢霉菌株进行遗传分析[J]. 食用菌学报, 1996, 3(4): 52-56.
- [42] 温志强, 王玉霞, 刘新锐, 等. 福建省有害疣孢霉菌 *Mycogone perniciosa* 的种群分化初探[J]. 菌物学报, 2010, 29(3): 329-334.
- [43] SAMUELS G J, DODD S L, GAMS W, et al. *Trichoderma* species associated with the green mold epidemic of commercially grown *Agaricus bisporus*[J]. Mycologia, 2017, 94(1): 146-170.
- [44] GROGAN H M, GAZE R H. Fungicide resistance among *Cladobotryum* spp. - causal agents of cobweb disease of the edible mushroom *Agaricus bisporus*[J]. Mycological Research, 2000, 104(3): 357-364.
- [45] IVANA P, EMIL R, SVETLANA M, et al. Morphological and pathogenic characteristics of the fungus *Cladobotryum dendroides*, the causal agent of cobweb disease of the cultivated mushroom *Agaricus bisporus* in Serbia[J]. Pestic fitomed (Beograd), 2008, 23(3): 175-181.
- [46] NAVARRO J, CARRASCO J, GONZÁLEZ A J, et al. First report of cobweb on white button mushroom (*Agaricus bisporus*) in Spain caused by *Cladobotryum mycophilum*[J]. Plant Disease, 2012, 96(7): 1067.
- [47] 陈吉棣, 蔡芳井, 张贞材. 寄生双孢蘑菇的两种轮枝菌[J]. 植物病理学报, 1981, 11(4): 45-49.
- [48] 潘启强, 李云霞, 陈健鑫, 等. 丽江人工栽培羊肚菌病害调查及病原鉴定[J]. 贵州农业科学, 2021, 49(5): 67.
- [49] HELGARD I N, GREGOR H. *Fusarium nematophilum* spec. nov.- ein neuer Nematoden-assoziierter Pilz[J]. Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes, 2008, 60(10): 213-216.
- [50] SAMSON R A, VISAGIE C M, HOUBRAKEN J, et al. Phylogeny, identification and nomenclature of the genus *Aspergillus*[J]. Studies in Mycology, 2014, 78: 141-173.
- [51] 黄李琳. 草菇常见病虫害及其无公害防治技术[J]. 福建农业科技, 2017(3): 38-39.
- [52] 林德锋. 我国草菇主要病害及其防治研究进展[J]. 中国食用菌, 2013, 32(4): 44-46.
- [53] 崔颂英, 张晶, 牛长满, 等. 鸡腿菇总状炭角菌病的综合防治措施研究[J]. 食用菌, 2009, 31(2): 62-63.
- [54] 王永辉, 崔颂英. 鸡腿菇总状炭角菌病致病机理研究[J]. 辽宁农业职业技术学院学报, 2010, 12(4): 12-13.
- [55] 曾志忠, 曹学文, 蔡月彩. 草菇主要病虫害及其防治[J]. 广东农业科学, 2008, 35(6): 132-133.
- [56] 赵光辉, 张鹏, 林原, 等. 福州地区草菇栽培的十大病虫害及其防治[J]. 食药菌, 2016, 24(3): 194-196.
- [57] 林德锋, 袁滨柯, 柯丽娜, 等. 草菇褐腐病综合防治效果研究[J]. 福建农业学报, 2015, 30(2): 188-191.
- [58] 骈跃斌, 古晓红, 罗素兰, 等. 鸡腿菇常见病虫害防治技术[J]. 农技服务, 2014, 31(8): 114-119.
- [59] FRAC M, HANNULA S E, BELKA M, et al. Fungal biodiversity and their role in soil health[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 707.
- [60] EGIDI E, DELGADO-BAQUERIZO M, PLETT J M, et al. A few Ascomycota taxa dominate soil fungal communities worldwide[J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 2369.