

## 鸡油菌属的研究概况与展望

田霄飞<sup>1,2</sup> 刘培贵<sup>1\*</sup> 邵士成<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室 云南 昆明 650204)

(2. 中国科学院研究生院 北京 100049)

**摘要:** 鸡油菌属 *Cantharellus* Adans. ex Fr. 在担子菌中是一个具有独立演化路线的类群, 隶属于担子菌门, 同担子菌纲, 鸡油菌目, 鸡油菌科。该属全球分布广泛, 目前有 65 种, 中国曾记载 9 种。本文回顾了该属的研究历史, 结合自己的研究成果, 着重对本属各分类单元的划分和命名, 相近种的区分, 鸡油菌 *C. cibarius* Fr. 和管形鸡油菌 *C. tubaeformis* Fr.: Fr. 复合群以及生态保护和仿生栽培等方面研究中存在的疑问和纷争进行了论述。最后, 作者对我国鸡油菌属的生物多样性研究和资源的持续利用提出了针对性的建议。

**关键词:** 鸡油菌属, 异名, 复合种群, 生态习性, 菌根

## Research Status and Prospect of the Genus *Cantharellus* Adans. ex Fr. (Cantharellaceae, Basidiomycota)

TIAN Xiao-Fei<sup>1,2</sup> LIU Pei-Gui<sup>1\*</sup> SHAO Shi-Cheng<sup>1,2</sup>

(1. Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650204, China)

(2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** *Cantharellus* Adans. ex Fr., a member of the Cantharellaceae, Cantharellales, Homobasidiomycetes, Basidiomycota, is a widely distributed macro-fungal genus with an independent evolutionary lineage. It currently includes 65 species, of which 9 were recorded in China. In this article, research history of the genus was briefly reviewed and some controversial conclusions, especially the demarcation and naming of some taxa, discrimination among similar species, problems on *C. cibarius* Fr. and *C. tubaeformis* Fr.: Fr. complex, as well as their ecological conservation and bionic cultivation, are discussed based on the authors' findings. Proposals for further research on biodiversities and sustainable utilizations were put forward at last.

**Keywords:** *Cantharellus*, Synonym, Composite population, Ecological habit, Mycorrhizae

鸡油菌属 *Cantharellus* Adans. ex Fr. 广泛分布于  
北半球欧洲、亚洲和北美洲的温带、热带和亚热带

地区。该属的许多种为美味的野生食用菌, 如: 鸡油  
菌 *C. cibarius*, 太平洋金色鸡油菌(新拟) *C. formosus*

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(No. 30770007, 30800005); 中国科学院创新工程重要方向性项目(No. KSCX2-YW-G-025); 中国科学院院长基金项目(No. 1022, 1035); 国家自然科学基金委员会—云南省人民政府联合基金资助(No. U0836604), 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室资助(No. 2008004)

\* 通讯作者: Tel: 86-871-5223056; Fax: 86-871-5223056; 信箱: pglu@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2009-02-24; 接受日期: 2009-05-14

Corner 和近白鸡油菌 *C. subalbidus* A.H. Sm. & Morse 等。其中 *C. cibarius* 为全球六大著名菌根性食用菌之一, 深得全球各地尤其是欧洲人的喜爱。据估计, 全球鸡油菌 *C. spp.* 年产量约 20 万吨, 销售额达 16.2 亿美元<sup>[1]</sup>。除具有重要的经济价值外, 鸡油菌属真菌多与树木形成外生菌根, 在植树造林、生态和土壤修复、环境监测及维持生态系统中营养元素的循环等方面发挥着重要的作用。该属是我国大型高等真菌生物多样性的关键类群之一, 同时又在高等真菌的系统演化中处于特殊的位置, 具有较高的学术研究价值<sup>[2]</sup>。本文综合国内外文献和作者对中国西南鸡油菌属的研究成果, 就该属的分类学、系统学、生态学、菌根与仿生栽培等方面的研究现状进行了论述和展望。

## 1 分类学与系统学

### 1.1 命名

**1.1.1 属名及模式:** 鸡油菌属名的雏形为“*Chanterel*”, 由法国植物学家 Adanson 于 1763 年首次提出, 起源于 Linnaeus 在 1753 年合格发表的“*Agaricus chantarellus* L.”的种加词<sup>[3]</sup>。“*chantarellus*”演变自希腊词汇“*kantharos*”, 意为形似高脚杯状的子实体。Fries 根据鸡油菌与其它伞菌的不同, 接受了 Adanson 的名称和处理, 于 1821 年认可并发表了鸡油菌属以及该属名称——“*Cantharellus*”, 同时对该属的一些种类进行了划分和命名<sup>[4]</sup>, 包括该属后选模式——鸡油菌 *C. cibarius*<sup>[5]</sup>。

**1.1.2 属下分类群的名称:** Corner 曾将鸡油菌属划分为 3 个亚属, 即鸡油菌亚属 *C. subgen. Cantharellus*、暗色鸡油菌亚属(新拟)*C. subgen. Phaeocantharellus* 和侧柄鸡油菌亚属(新拟)*C. subgen. Cantharellotus*<sup>[6]</sup>。由于暗色鸡油菌亚属与 Peck 所描述的小鸡油菌组(新拟)*C. sect. Leptocantharellus* 特征和包含种类相同<sup>[7]</sup>, Donk 曾将暗色鸡油菌亚属作为小鸡油菌组的异名处理<sup>[8]</sup>。但是对名称的归并一般是基于相同的分类等级上, 因而作者并不认同 Donk 的处理。

**1.1.3 种名:** 在鸡油菌属中, 淡黄鸡油菌 *C. lutescens* Fr.:Fr.和管形鸡油菌 *C. tubaeformis* Fr.:Fr.这两个种的命名曾长期存在着争议。Fries 在专著中描述该属的“8 号”标本时使用了“*C. lutescens*”这个名称<sup>[4]</sup>, 种加词“*lutescens*”引自 Persoon 早先发表的 *Merulius*

*lutescens* Pers.<sup>[9]</sup>。尽管对“*C. lutescens*”描述类似于 Persoon 的 *M. lutescens* 描述, 但是这两个名称实际上是代表了不同的种类。由于疏忽, 他认为两个名称代表的是同一种, 并在文中注明了 *M. lutescens* 为 *C. lutescens* 的异名。于是后来人们对于 *C. lutescens* 的争议自然就产生了。Donk 认为 *C. lutescens* 是一个具有歧义的名称(*nomen ambiguum*), 根据爱丁堡法规(Edinburg Code 1966)的规定, 提出了使用 *C. xanthopus* (Pers.) Duby<sup>[8]</sup>来取代 *C. lutescens* 的建议。随着后来真菌命名起点的时间从 1821 年提前到 1753 年(Sydney Code 1981), *C. aurora* (Batsch) Kuyper 作为有效发表的最早名称的新组合名称被提出<sup>[10]</sup>。与之相似, 就 *C. tubaeformis* 而言, 由于 Fries 引证了 Bulliard 描述的“*Helvella* [*Elvella*] *tubaeformis* Bull.”作为其基原异名(Basionym)<sup>[4]</sup>, 而 Bulliard 头脑中的“*Helv. tubaeformis*”概念又与最初的“*Helv. tubaeformis*”概念不一致, 这就导致 *C. tubaeformis* 的特征和范围在不同的学者间产生了分歧。对于 *C. lutescens* 和 *C. tubaeformis* 名称和概念上面存在的混乱一直持续了很久, Redhead 等认为由于这两个种名存在的问题, 随着法规的不断改变, 必然会发生更多争议, 提出最好的办法就用模式保留的方法对这两个广泛使用的种名进行保留<sup>[11]</sup>。随着这一建议被维也纳法规(Vienna Code 2006)所接受<sup>[12]</sup>, 与 *C. lutescens* 和 *C. tubaeformis* 有关的命名问题已得到解决。

截至 2009 年 2 月, Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>)列出了鸡油菌属下的 493 个名称[包括异名(Synonym)].除去一些分类异名(Heterotypic Synonym)尚需考证, 大多数的同名和命名异名(Homotypic Synonym)已经按照最新的植物命名法规进行了标注和归并。

### 1.2 形态分类学

第九版《Dictionary of the Fungi》记载全球鸡油菌属真菌共 65 种<sup>[13]</sup>。Corner 对全球鸡油菌类真菌(Cantharelloid fungi)进行了专题研究, 记录了产自非洲、美洲和欧洲的鸡油菌属真菌共 67 种, 使人们认识到了该类真菌在全球尤其是热带地区的多样性和特殊性<sup>[6,14]</sup>。在此之后, 又有 28 个新种被发表(检索自 Index Fungorum)。然而, 参考该属已发表的分类学文献时, 常会发现其中描述的并非鸡油菌属的

成员, 出现“张冠李戴”的情况<sup>[15,16]</sup>。目前全球鸡油菌属包含的确切种类与数目需要进一步考证。

形态分类方面, 除 Corner 全球性的专著工作外, 各地区的学者也对本属进行了系统的分类学工作。在欧洲, Fries 在专著中把鸡油菌属划分为 25 个种类, 并进行了命名和描述<sup>[4]</sup>。在北美洲, Peck 于 1872~1910 年间记录过鸡油菌的 18 个新种和变种<sup>[7,17-19]</sup>, Petersen 详细地研究和描述了这些种类的模式<sup>[20]</sup>; Murrill 在其著作中描述了 15 个种<sup>[21]</sup>; Smith 和 Morse 记录了产自美国中西部地区的 12 个种(含 4 新种)<sup>[22,23]</sup>, 随后 Petersen 又在该地区报道了 4 个新类群<sup>[24,25]</sup>; Bigelow 描述了产自英格兰地区的 12 个种类(含 1 新种)<sup>[26]</sup>。在非洲, Heinemann 于 20 世纪 60 年代描述了产自刚果地区的 11 个新种和 4 个新组合<sup>[27]</sup>; Buyck 等人在 1994~2008 年期间陆续报道了产自刚果和西布隆迪的 20 个种类, 包括 7 个新种和 1 个新变种<sup>[28-33]</sup>。在大洋洲, 共有 17 个鸡油菌的种类曾被报道<sup>[34]</sup>。在亚洲, 日本记录有 5 种<sup>[35]</sup>, Kobayasi 报道过产自新几内亚和索罗门岛的 2 个新种<sup>[36]</sup>。尽管这些系统的分类学工作中的一些种类现已被归并入喇叭菌属 *Craterellus* Pers.、钉菇属 *Gomphus* Pers. 和乌茸菌属 *Polyozellus* Murrill 中, 但极大地丰富了我们对全球鸡油菌属真菌物种多样性和分布地区的认识。

在中国, 鸡油菌属真菌广布于各省<sup>[37]</sup>。对该属的报道和描述多存在于一些地区性的真菌分类著作中, 代表性的工作有: 邓叔群记录了中国分布的鸡油菌 9 种<sup>[38]</sup>, 臧穆等报道了西南地区 14 种<sup>[39,40]</sup>, 庄文颖记录了热带地区和西北地区 11 种<sup>[41,42]</sup>, 台湾省报道 3 种<sup>[43-45]</sup>, 云南市场上常见 5 种<sup>[46]</sup>。其中, 两个产自中国的新种分别由裘维蕃和臧穆先生描述: 云南鸡油菌 *C. yunnanensis* W.F. Chiu(模式采自云南省昆明市)<sup>[47]</sup>和疣孢鸡油菌 *C. tuberculosporus* M. Zang(模式采自西藏林芝地区)<sup>[48]</sup>。通过对国内这些已报道的鸡油菌属真菌考证和研究后发现, 很多种类和名称目前已经被归并。比如: 《中国的真菌》中的 9 个种类中只有 5 个属于鸡油菌属, 西南地区报道的该属 14 个种类中真正的鸡油菌只有 8 种。作者对西南地区该属的种类重新进行了鉴定和研究, 结果表明该地区分布有 15 种鸡油菌, 其中包含 7 个新种, 2 个新记录种(另文发表)。根据其分布格局推

测, 我国西南高山、亚高山和热带地区是鸡油菌属的一个多样性分布中心。

### 1.3 系统学

鸡油菌属最初被 Fries 放于伞菌亚目 Subordo. Agaricini nom. inval. (≡Agaricaceae Chevall.)中<sup>[49]</sup>。后来 Cohn 以本属为模式, 成立了鸡油菌科 Cantharellaceae J. Schröt.<sup>[50]</sup>。随着越来越多的种类被发现和描述, 人们对真菌的认知范围逐渐扩大, 高等真菌分类单元都有增加和升级的趋势, 鸡油菌科也随之被提升到了鸡油菌目 Cantharellales Gäum.的水平<sup>[51]</sup>。目前, 鸡油菌目与木耳目 Auriculariales J. Schröt、刺革菌目 Hymenochaetales Oberw.、多孔菌目 Polyporales Gäum.、红菇目 Russulales Kreisel *et al.*、蜡壳耳目 Sebaciniales M. Weiss *et al.*和革菌目 Thelephorales Corner ex Oberw.等并列, 位于伞菌纲 Agaricomycetes, 伞菌亚门 Agaricomycotina 中<sup>[52]</sup>。

鸡油菌属中大多种类的子实层具有脉状或脊状的突起, 从形态上看是一种介于珊瑚菌类(Clavarioid fungi)的平滑子实层和伞菌类(Agaricoid fungi)的褶片状子实层之间的过渡类型。早期的学者都把鸡油菌属(科)放在高等真菌进化路线中过渡的位置, 例如: 珊瑚菌属 *Clavaria* Vaill. ex L.→棒瑚菌属 *Clavariadelphus* Donk→喇叭菌属→鸡油菌属→蜡伞属 *Hygrophorus* Fr.→杯伞属 *Clitocybe*(Fr.) Staude, 或革菌科 Thelephoraceae Chevall.→鸡油菌科→珊瑚菌科 Clavariaceae Chevall.等<sup>[53]</sup>。基于鸡油菌与担子菌其它 18 个目的核基因核糖体大亚基(nrLSU)序列构建的系统发育树分析表明, 鸡油菌并不是传统观点认为的非褶菌与伞菌间的过渡类型, 而是有着自己相对独立的进化路线<sup>[52,54]</sup>。

Moncalvo 等人使用核糖核酸聚合酶 II 第二大亚基(rpb2)、线粒体核糖体小亚基(mtSSU)、nrLSU 和核糖体小亚基(nrSSU)四个片段联合分析的方法研究了以鸡油菌属为核心的鸡油菌类(Cantharelloid clade)内部各类群间的系统发育关系, 结果表明: 鸡油菌属与齿菌属 *Hydnum* L.和坛担菌属 *Sistotrema* Fr. 具有较近的亲缘关系<sup>[55]</sup>。由于形态相似而曾被置于鸡油菌属内的属于 *Gomphus* 及 *Polyozellus* 的一些种类, 其实与鸡油菌属并没有明显的亲缘关系<sup>[52,55]</sup>。目前, 与鸡油菌属亲缘关系最近的类群是喇叭菌属, 两属曾以如下形态特征相互区分: 鸡油菌属菌丝具锁状联合、菌盖肉质、子实层多具明显的脊状突起;

<http://journals.im.ac.cn/wswxtbcn>

*Craterellus* 种类的菌丝没有锁状联合、菌盖多为膜质、子实层多平滑<sup>[6]</sup>。然而 Feibelman 等人通过 nrLSU 片段系统学的研究发现,一些具有锁状联合的鸡油菌的种类,如: *C. lutescens* 和 *C. tubaeformis*, 聚入了喇叭菌属的分支内<sup>[15]</sup>。后来 Dahlman 等人研究也得出了类似的结论<sup>[16]</sup>。这一结果使得我们对两属的范围及界定有了新的理解,菌丝是否具有锁状联合并不是区分二者的可靠特征,分子系统学的研究使部分种类的划出鸡油菌属导致了该属所包含种类数目的减少。

基于形态的属下分类单元划分,历史上有过如下几种处理: Fries 根据菌柄的着生位置、菌盖的质地和子实层的式样,把鸡油菌属划分为 4 个族 (Tribus), 即: *C. Trib. Sopus*、*C. Trib. Gomphus*、*C. Trib. Leuropus* 和 *C. Trib. Pus*<sup>[4]</sup>; Peck 根据菌盖的颜色和质地、菌盖与菌柄长度比、菌柄是否中空、子实层脊纹的深浅和分支等特征,提出了 4 个组 (Sections): 伞形鸡油菌组 *C. sect. Agaricoides*、真鸡油菌组 *C. sect. Eucantharellus*、鸡油菌组 *C. sect. Cantharellus* 和薄鸡油菌组 *C. sect. Leptocantharellus*<sup>[7]</sup>; Smith 等根据孢子纹饰和菌柄中空与否等特征将鸡油菌划分为 5 个组: 簇扇状鸡油菌组 *C. sect. Polyozellus*、钉菇状鸡油菌组 *C. sect. Gomphus*、真鸡油菌组 *C. sect. Eu-Cantharellus*、空心鸡油菌组 *C. sect. Excavatus* 和管状鸡油菌组 *C. sect. Tubaeformis*<sup>[22]</sup>。遗憾的是,由于以上各系统中包含了现属于 *Gomphus* 和 *Polyozellus* 的类群,现已成为过时的系统。Corner 根据子实体的颜色、菌柄及菌盖的形状和质地、菌柄着生位置等特征,把鸡油菌属划分为 3 个亚属: *C. subgen. Cantharellus*、*C. subgen. Phaeocantharellus* 和 *C. subgen. Cantharellotus*<sup>[6]</sup>。这个系统对于前人的系统有很多重要的改进,并被一些学者所采用<sup>[62]</sup>,但是 Donk 认为其中的 *C. subgen. Phaeocantharellus* 应当被提升至属的水平<sup>[8]</sup>。Feibelman 和 Dahlman 等人根据分子系统的分析认为,Corner 的 *C. subgen. Phaeocantharellus* 中部分种类(包括模式种)与 *Craterellus* 的成员亲缘关系更为接近,应该被置于 *Craterellus* 内,不支持 Donk 将其提升至属水平的观点<sup>[15,16]</sup>。由此可以看出,目前鸡油菌属尚没有一个被普遍接受的属下分类系统。

对鸡油菌属下种间分子系统学的研究工作近年来已经陆续开展。Dunham 和 Moncalvo 等人使用

nrLSU、rpb2 和 mtSSU 等多片段联合分析,揭示了欧洲和北美鸡油菌的代表种类之间的系统关系: 该属的种类在分子系统树上聚为两个大的分支,其中,小鸡油菌 *C. minor* Peck、红鸡油菌 *C. cinnabarinus* (Schwein.) Schwein. 和阿巴拉契亚鸡油菌(新拟)*C. appalachiensis* R. H. Petersen 聚为一个分支,与本属其他种类分开; *C. subalbidus* 和 *C. cibarius* 属于鸡油菌属中较为进化的种类; 不同产地的 *C. cibarius* 进化出现一定的分歧。该系统学研究还支持了一些种类的建立,比如: 薄黄鸡油菌 *C. lateritius* (Berk.) Sing.、*C. formosus* 和 *C. appalachiensis* 等<sup>[55,56]</sup>。除已发表的工作外, Buyck 等人使用核糖核酸聚合酶 II 第一大亚基(rpb1)基因片段较为成功地探讨了报道自非洲的各种类的系统发育关系; Moncalvo 使用延伸因子 EF-1 $\alpha$  (Elongation factor-1 alpha) 基因序列也较好地构建了北美部分种间的系统发育关系(与 Buyck、Moncalvo 个人通讯); 作者在进行鸡油菌属分子系统学研究中,首次使用了核基因核糖体内转录间隔区 2(ITS2)、线粒体 ATP 激酶 VI 基因(atp6) 等片段构建了中国西南鸡油菌属种类的系统发育树,研究结果除了支持 Dunham 和 Moncalvo 的部分研究结论外,还支持了该地区尚未被报道的新种的划分。

#### 1.4 生物地理研究

**1.4.1 鸡油菌复合群 *C. cibarius* complex:** 该复合群在全球广泛分布,对其划分目前有两种观点。Coker、Smith 和 Morse 认为该复合群内种的颜色差别属于种内差异,他们倾向于使用大种的概念,减小变种的数量<sup>[22,57]</sup>。而 Corner 则接受并记录了前人发表的 *C. cibarius* 的多个变形,并依照菌盖和菌柄表皮末端菌丝式样及颜色差异,结合产地的不同,在该复合群中描述了多个新种(变种、变型),例如: 从太平洋沿岸的“*C. cibarius*”的类群中划分出了 *C. formosus*, 从东南亚的“*C. cibarius*”类群中划分出了马来紫罗兰鸡油菌(新拟)*C. ianthinus* Corner 和马来粉红鸡油菌(新拟)*C. pudorinus* Corner 等<sup>[6]</sup>。Petersen 则强调了菌柄和孢子印的颜色、子实层脊纹末端的融合与否等特征在该复合群内分类中的重要作用,以此为基础从采自瑞典、德国和美国的定名为“*C. cibarius*”标本中鉴定和描述了 3 个新种和 1 个新变形<sup>[25,26]</sup>。

通过分析核糖体 DNA 序列及微卫星的等位基

因频率(Microsatellite allele frequencies), Dunham 从美国分布的 *Cantharellus cibarius* complex 中发现了小瀑布山鸡油菌(新拟) *C. cascadiensis* Dunham, O'Dell & R. Molina<sup>[56]</sup>。Feibelman 和 Arora 等则结合形态特征, 利用 nrLSU 的系统发育和 ITS-RFLP 的方法, 分别从美国中西部的该复合群中发现了新的种类: 密西西比空柄鸡油菌(新拟) *C. tabernensis* Feibelman & Cibula 和加州鸡油菌(新拟) *C. californicus* Arora & Dunham<sup>[58,59]</sup>。Moncalvo 通过研究也提出, 在 *C. cibarius* complex 中很可能存在着一些潜在的地理种<sup>[55]</sup>, 与此同时, 作者在 atp6 和 ITS2 基因片段构建的系统发育树上发现中国西南的 *C. cibarius* 不仅可与北美的类群分开, 而且来自该地区不同产地种类出现了明显的地理分化现象。研究结论支持了该复合群具有一定的生物地理分布规律, 其中很有可能存在不同的地理种。Arora 认为这种地理分布模式与特定的共生树种和土壤都可能密切的关系(个人通讯)。

**1.4.2 管形鸡油菌复合群 *C. tubaeformis* complex:** 尽管 *C. tubaeformis* 已经被建议归入喇叭菌属<sup>[16]</sup> [新组合名称为: 具脉喇叭菌(新拟) *Cr. tubaeformis* (Fr.:Fr.) Quelet], 但由于其菌丝具锁状联合, 长期以来被作为鸡油菌属的成员来对待。Donk 研究了欧洲和北美的标本, 认为被前人描述的 *C. infundibuliformis* (Scop.) Fr. 其实与 *C. tubaeformis* 是同一种, 应当被归并<sup>[8]</sup>。Dahlman 等分析了该复合群的 nrLSU 序列, 支持了 Donk 的观点。同时他们研究了分布于欧洲和北美的 *Cr. tubaeformis*, 发现它们并不是单系的, 而是很可能存在着两个地理种, 即: 间断分布于美国中东部-欧洲的 *Cr. tubaeformis* 和只分布于太平洋沿岸的 *Cr. neotubaeformis* D. Pilz et al. nom. prov. (暂定名)<sup>[16,60]</sup>, 该结果得到了 Moncalvo 研究结论的支持<sup>[55]</sup>。类似的是, 常见于滇中和滇南地区的 *C. lutescens* [新组合名称为: 淡黄喇叭菌 *Cr. lutescens* (Fr.:Fr.) Fr.], 作者在使用 atp6 片段对其进行研究时发现该种类在分子系统树上分成了两个分支, 且每个分支都具有较高的自展值(Bootstrap Values), 此结果暗示了此种类可能也不是单系的, 其地理分布规律有待于深入研究。

**1.4.3 其他种类:** Petersen 通过对美国东北的形态近似于 *C. formosus* 的鸡油菌进行了研究, 建立了一个新种: *C. appalachiensis*<sup>[26]</sup>。它们的外形特征非

常相似, 但是地理分布和子实体的大小明显不同, 分子系统学研究结果支持了这种划分<sup>[55]</sup>。北美和欧洲都分布着子实体均为白色的鸡油菌种类, 但是它们并不是一个种: 苍白鸡油菌 *C. pallens* Pilát 见于欧洲的针叶林地, 而 *C. subalbidus* 分布于北美的道格拉斯冷杉林中(Douglas fir)<sup>[61]</sup>, 它们的分布表现出明显的地理和共生树种的相关性。中国西南地区的部分鸡油菌种类也呈现出了明显的狭域分布格局(Distribution patterns of endemic species), 在滇西北的高山、亚高山地区, 滇中高原地区和滇南的热带地区均分布着该属特种类。

## 1.5 系统分类学方面存在的问题与讨论

**1.5.1 形态学:** 鸡油菌属的种其外部形态特征变异较大, 而可用的显微特征不多, 这对区分不同的种带来一定的困难<sup>[6]</sup>。比如, 菌盖和子实层颜色差异是文献中常用来区分不同类群的重要依据, 但是不同生境也会造成同一种的外形的多样性和颜色的过渡(略深或略浅), 因而在鉴定和描述时要注意把握颜色和形态的变化范围。虽然以往的一些形态学研究工作也曾应用孢子和担子的大小和形状作为重要分类的依据, 但如果观察足够多的标本就会发现这些特征变化是连续的, 缺少明显的区别界限, 只可作为分类时的参考。Petersen 也有相似类的观点(个人通讯)。例如: Eyssartier 等人对曾报道自澳洲的鸡油菌属的 17 个种进行了归并, 最终只剩下 3 个种<sup>[34]</sup>。尽管不断有鸡油菌属的新种(变种)发现和发表, 但是就目前该属中的种类, 特别是那些传统上被认为是广布的种的界定标准依然存在着较多的争议。

鸡油菌属分类中存在的问题可以通过将形态型的划分与分子系统学分析相结合的方法来解决。对部分种类孢子尺寸的自相关分析(Autocorrelation analysis)还揭示, 孢子长度和宽度在该属近缘种类间的区分上有着较大的意义。由于新鲜的标本在该属分类研究中具有更高的价值, 所以标本采集过程时应详细记录子实体的新鲜特征, 如子实体的大小和颜色、柄盖表面附着物、柄/盖比、脉纹的褶片化程度和稀疏度等; 显微特征方面, 注重研究盖表皮菌丝排列式样和颜色特征<sup>[65]</sup>, 孢子和担子尺寸和形状, 结合产地、海拔高度及共生树种、土壤等信息, 将它们暂定为若干形态型(Morphotype), 然后再通过分子系统学研究确定各形态型之间的关系, 最终确定形态划分中的可靠特征<sup>[6]</sup>(与 Petersen 个人通讯)。

<http://journals.im.ac.cn/wswxtbcn>

另外, 作者在前人基础上研究表明, 鸡油菌属中脂肪酸类化合物的代谢在种间也会表现出差异, 从而可能对形态鉴定起到一定的辅助鉴别作用<sup>[66]</sup>。

**1.5.2 属下分类系统:** 由于类群的归并和分子系统学工作有待于进一步开展, 迄今为止鸡油菌属还没有一个公认的属下分类系统。在欧洲和北美, 该属的分子系统学研究已经取得初步的结果, 但由于材料的局限性, 取样不全面, 特别是那些产自热带、亚热带地区的材料几乎没有涉及, 这对于构建属下分类系统是一个重大缺陷。

构建鸡油菌属下分类系统另外一个问题是已有的分子系统学研究都是基于 nrLSU 和核糖体内转录间隔区 (nrITS) 片段进行的分析。我们研究发现, nrLSU 只能区分部分种类, 大多数种类因为变异小, 仍然无法很好区分; 而 nrITS 尽管是在物种水平上探讨高等真菌系统发育关系最通用的基因片段, 但在鸡油菌属中它却是非同源多拷贝 (Paralogous copies)<sup>[63]</sup>, 不适宜进行种间系统关系的探讨 (与 Moncalvo 个人通讯)。寻找更多的片段用于分析是该属分子系统学研究的一个趋势, 如前文所述, 部分实验室已经使用不同的片段对该属进行了研究, 取得了阶段性的成果。在此基础上, 使用多基因片段联合分析是该属分子系统发育研究的另一个趋势<sup>[55]</sup>。在我们进行此方面研究时发现, 西南地区的鸡油菌的 atp6、ITS2 和 mtSSU 三个片段各自的进化方向不一致, 不适宜进行数据的联合分析, 因此在使用其他片段对该属进行联合分析之前有必要进行进化趋势一致性分析。

作为 Paralogous copies 的 ITS 在不同个体间存在插入片段的长度的多态性, 可以作为鸡油菌属部分种类 RFLP 分析的目标片段<sup>[64]</sup>, 为我们对该属部分种进行进化模式和种群遗传多样性研究提供了潜在的信息。

**1.5.3 中国鸡油菌属的物种多样性:** 对我国已有的鸡油菌属的分类学研究工作分析有助于了解和认识该属在国内的分布和物种多样性, 然而从上文可以看出, 其中仍存在一些误差。因此尚需对这些报道过的种类进行复核考证, 对部分引证的标本进行重新鉴定。除此以外, 前期工作较少涉及热带和亚热带地区, 而这些地区分布着类似于东南亚等地区的古热带种类<sup>[6]</sup>, 对准确理解我国鸡油菌属及其相近类群具有重要意义。

描述自中国的新种 *C. yunnanensis* 和 *C. tuberculosporus* 自发表后再未见有深入地研究和报道。尤其是 *C. tuberculosporus* 的孢子具有疣突, 这在鸡油菌属中是非常独特的, 对其特征和与相近种的关系有待进一步发掘。在中国科学院昆明植物研究所隐花植物标本馆 (KUN) 和中国科学院微生物研究所菌物标本馆 (HMAS) 的标本中还存在一些鸡油菌属近缘类群的标本。这些标本由于种种原因并未得到足够的重视, 被置于鸡油菌属的名称下, 如 *Stereopsis humphreyi* (Burt) Redhead & D.A. Reid 以及近似于鸡油菌属的 *Podoserpula* D.A. Reid 的标本, 这些标本是一些尚待发表的重要或特殊的种类。

## 2 生态习性

鸡油菌属的子实体的形成和生长偏好于湿润且含氮量低的弱酸性 (pH 4.0~5.5) 土壤<sup>[67,68]</sup>, 单生、簇生或丛生。菌丝分散于土壤中, 不易形成可见结构, 多与树木形成外生菌根<sup>[6]</sup>。据欧洲和北美的报道, 与鸡油菌属真菌共生的树种大概有 14 种, 主要是冷杉属 *Abies* Mill.、桦树属 *Betula* L.、鹅耳枥属 *Carpinus* L.、栗属 *Castanea* Mill.、榛树属 *Corylus* L.、山毛榉属 *Fagus* L.、杨属 *Populus* L.、松属 *Pinus* L.、云杉属 *Picea* A. Dietr.、栎属 *Quercus* L.、铁杉属 *Tsuga* Carr. 等属中的种类<sup>[60,61]</sup>。邹方伦对中国贵州的鸡油菌生态环境进行了系统地调查, 发现其与多种植物, 如: 茅栗 *Cas. seguinii* Dode、栓皮栎 *Q. variabilis* Bl.、马尾松 *P. massoniana* Lamb.、马桑 *Coriaria sinica* Maxim.、盐肤木 *Rhus chinensis* Mill.、板栗 *Cas. mollissima* Bl.、化香树 *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc.、槐树 *Robinia pseudoacacia* L.、野花椒 *Zanthoxylum simulans* Hemsl. 和橡树 *Q. acutissima* Carr. 等的根系形成外生菌根<sup>[69]</sup>。在中国西南地区, 鸡油菌属是云南松 *P. yunnanensis* Franch. 林下大型菌根食用菌的优势属。*C. cibarius* 是我国南方松属 (主要树种 7 种, 即 *P. yunnanensis*、*P. massoniana*、湿地松 *P. elliotii* Engelm.、思茅松 *P. kesiya* Royle ex Gorden subsp. *Langbianensis* (A. chev.) silba、火炬松 *P. taeda* L.、高山松 *P. densata* Masters 和加勒比松 *P. caribaea* Morelet 的外生菌根真菌资源中的主要种类之一<sup>[70]</sup>。有报道, 近白鸡油菌和太平洋金色鸡油菌的空间分布与花旗松 *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)

Franco 和西部铁杉 *Tsuga heterophylla* Sargent 林的年龄有显著的相关性<sup>[71]</sup>。

鸡油菌属的共生树种丰富的种类和子实体分布与树龄的关系, 对反映林中外生菌根生态的多样性和指导我们进行菌根的合成和仿生栽培有重要的意义。另有报道, 鸡油菌对放射性元素 Cs-137<sup>[72]</sup>和铜、锌等重金属离子有很好的富集作用<sup>[73]</sup>, 在土壤的修复和环境监测等方面有着潜在的应用前景。

### 3 经济价值与自然资源现状

#### 3.1 经济价值

鸡油菌属中不少种类为美味的盘中佳肴, 其中 *C. cibarius* 以含丰富的维生素 A、 $\beta$ -胡萝卜素和角黄素等成分最为著名<sup>[74]</sup>。作为全球鸡油菌资源最为丰富的地区之一, 中国西南的鸡油菌属真菌不仅种类多样, 而且产量高。除了内销以外, 每年大量的 *C. cibarius* complex 种类以鲜品、干品或者速冻品形式出口到欧洲大陆和美国市场<sup>[75]</sup>。在德国市场上, 近 40% 的商品鸡油菌都产自中国云南省<sup>[76]</sup>。该属是我国野生食用菌大宗出口创汇的重要类群之一。

#### 3.2 自然资源利用现状与保护研究

目前鸡油菌属各种类尚无法实现人工栽培, 只能依靠自然条件实现资源的再生。在国内外市场旺盛的需求下, 其生物多样性和生物量面临着巨大的压力。调查发现, 云南省鸡油菌出现产量不稳定甚至下降的趋势<sup>[77]</sup>。而在对外出口中, 尽管联合国粮农组织已推出 *C. cibarius* 等种类质量控制标准建议书<sup>[78]</sup>, 但是对该类群的掠夺式采集使国内市场收购的种类优劣不等, 成熟度不一, 加之市场规范程度低, 企业相互压价等恶性竞争现象依然存在, 造成了一定的经济损失。

面对贸易对资源的冲击, 对该属资源保护和持续利用方面的研究已经开展。Bergemann 等人指出土壤在低可交换酸度值(Low exchangeable acidity)、低腐殖质含量以及低覆盖度条件下, 有利于太平洋金色鸡油菌子实体的发生<sup>[68,79]</sup>。部分学者指出产地生境的破坏对生产力负面影响要大于商业采摘<sup>[60,65]</sup>。Dunham 等研究认为, 太平洋金色鸡油菌的主要繁殖方式为孢子扩散, 人们可以采取间隔保留少许成熟子实体的方法使这种可再生资源得到保护<sup>[56,80]</sup>。

以上研究表明, 采取产地生态保护, 控制采摘

强度等措施能够有效地保护和持续利用这一野生资源。另外, 对重要种类进行菌根的人工合成与仿生栽培, 也是该属资源的持续利用的一个趋势。

### 4 仿生栽培

目前, 对 *C. cibarius* 的菌根合成主要是使用菌丝纯培养对无菌苗进行感染的方法, 其中关键步骤是菌丝纯培养的获得。通常菌丝纯培养是通过孢子萌发和组织块分离培养获得, 但该种的孢子萌发率很低(约 1%~5%), 且重复性不好<sup>[81]</sup>; 用组织块分离时, 常出现内生细菌荧光假单胞杆菌 *Pseudomonas* spp. 的快速繁殖引起的组织块变质的问题; 即便细菌被抑制, 菌丝生长极其缓慢, 易老化和死亡<sup>[82,83]</sup>。尽管如此, 国外在该种菌丝组织分离、生理特性和菌根合成等研究领域已取得了一些重要成果<sup>[67,68,81,84-88]</sup>。其中最具有代表性的是 Danell 的工作, 他不仅获得了 *C. cibarius* 的菌丝纯培养, 并在欧洲赤松 *P. sylvestris* L. 上人工合成了菌根, 更从该菌根苗上收获到了幼小的子实体<sup>[60,89]</sup>。

遗憾的是, 他的方法对操作技术和设备要求较高, 限制了其推广, 后续重复成功报道很少<sup>[90,91]</sup>。尽管如此, 该工作的意义在于用事实证明了鸡油菌人工菌根合成及其栽培的可行性。鸡油菌的半人工栽培技术的突破还需依赖于对外生菌根生理特征的研究深入和操作技术的改进。

### 5 小结

通过论述可以看出, 尽管目前人们在鸡油菌属的分类学、系统学和生态习性等方面取得了一些研究成果, 但对该属的研究尤其是生物多样性和菌根合成等方面的研究仍然存在着一些不足, 需要在广度和深度上不断完善。

分类研究是真菌其他学科的基础<sup>[92]</sup>, 良好的分类学研究成果为后续工作的开展提供必要前提和有利条件。鸡油菌的分类研究过程中离不开分子系统学研究, 通过筛选可靠的鉴定特征和探讨自然的分类系统, 揭示该属的物种多样性。而分子系统学研究顺应以下趋势: 分子数据与形态特征相结合、系统分析与局部的严格分析相结合、多个基因序列联合分析和快速分子鉴定技术(Bar coding)的应用(Moncalvo, Gamiet 个人通讯)。在立足于滇中、滇

<http://journals.im.ac.cn/wswxtbcn>

西北、川南、黔西等地的种类研究成果的基础上,我们对本属的下一步研究工作还需扩展到滇南、滇东南等古热带以及东北地区分布的温带种类,同时参与国际协作,探讨中国分布的种类与其他地区的种类之间的系统发育关系,反映鸡油菌属在全球的物种和遗传资源方面的多样性。

在分类学和系统学研究的基础上,探讨生态环境变化对种类分布和产量的影响,开展菌根多样性调查,探讨菌根的人工合成、菌根苗的野外移栽和后期管理等关键技术,这些对于我国鸡油菌属资源的保护和持续利用具有重要意义。

致谢: 本文撰写和修改过程中,承蒙中科院昆明植物研究所王向华、于富强副研究员和李艳春女士提供宝贵的建议。田纳西大学 Petersen RH 教授、俄勒冈州立大学 Dunham SM 博士和多伦多大学 Moncalvo JM 博士在研究方法上进行了有益的探讨,并提供了最新的信息。广东省微生物研究所李泰辉研究员、加拿大 Gamiet S 女士、法国自然历史博物馆 Buyck B 博士、乌普萨拉大学进化博物馆 Danell E 博士和 CABI 的 Kirk PM 博士提供部分文献资料,在此一并致谢。

## 参 考 文 献

- [1] Wang Y, Hall IR. Edible ectomycorrhizal mushrooms: challenges and achievements. *Canadian Journal of Botany*, 2004, **82**(8): 1063–1073.
- [2] 刘培贵, 王向华, 于富强, 等. 中国大型高等真菌生物多样性的关键类群. *云南植物研究*, 2003, **25**(3): 285–296.
- [3] Donk MA. Generic names “Meruliaceae”. *Fungus*, 1958, **28**: 7–15.
- [4] Fries EM. *Systema Mycologicum*. Lund, Ex *Officina Berlingiana*, 1821, pp.316–326.
- [5] Earle FS. The genera of the North American gill fungi. *Bulletin of the New York Botanical Garden*, 1905, **5**(15): 373–383.
- [6] Corner EJH. A Monograph of Cantharelloid Fungi. London, Oxford University Press, 1966, pp.28–82.
- [7] Peck CH. New York species of *Cantharellus*. *Bulletin of the New York State Museum*, 1887, **1**: 34–43.
- [8] Donk MA. Notes on *Cantharellus* sect. *Leptocatharellus*. *Persoonia*, 1969, **5**(3): 265–284.
- [9] Persoon CH. Synopsis Methodica Fungorum I. Gottingae, Henricus Dieterich, 1801, p.489.
- [10] Kuyper TW. Nomenclatural notes on two species of *Cantharellus*, *Rivista di Micologia*, 1990, **3**: 245–249.
- [11] Redhead SA, Norvell LL, Danell E, *et al.* Proposals to conserve the names *Cantharellus lutescens* Fr. : Fr. and *C. tubaeformis* Fr. : Fr., Basidiomycota with conserved types. *Taxon*, 2002, **51**: 559–562.
- [12] 张丽兵译. 国际植物命名法规(维也纳法规)中文版. 北京: 科学出版社, 2007, pp.1–295.
- [13] Kirk PM, Cannon PF, David JC, *et al.* Dictionary of the Fungi, 9th ed. Egham, CAB International Bioscience Publishing, 2001, p.89.
- [14] Corner EJH. Notes on Cantharelloid fungi. *Nova Hedwigia*, 1969, **18**: 783–818.
- [15] Feibelman TP, Doudrick RL, Cibula WG, *et al.* Phylogenetic relationships within the Cantharellaceae inferred from sequence analysis of the nuclear large subunit rDNA. *Mycological Research*, 1997, **101**(12): 1423–1430.
- [16] Dahlman M, Danell E, Spatafora JW. Molecular systematics of *Craterellus*: cladistic analysis of nuclear LSU rDNA sequence data. *Mycological Research*, 2000, **104**(4): 388–394.
- [17] Peck CH. Report of the states botanist. *Annual report of New York State Museum*, 1872, **23**: 27–136.
- [18] Peck CH. Report of the botanist. *Annual report of New York State Museum*, 1888, **41**: 49–122.
- [19] Peck CH. Report of the states botanist. *New York State Museum Bulletin*, 1910, **139**: 1–114.
- [20] Petersen RH. Notes on Cantharelloid fungi. VII. The taxa described by Charles H Peck. *Mycologia*, 1976, **68**(2): 304–326.
- [21] Murrill WA. North American Flora. New York: The New York Botanic Garden Press, 1910, **9**(3): 163–171.
- [22] Smith AH, Morse EE. The genus *Cantharellus* in the western United States. *Mycologia*, 1947, **39**(5): 497–534.
- [23] Smith AH. The Cantharellaceae of Michigan. *Michigan Botanist*, 1968, **7**: 143–183.
- [24] Petersen RH. Notes on Cantharelloid fungi. II. Some new taxa, and notes on *Pseudocraterellus*. *Persoonia*, 1969, **5**(3): 211–223.
- [25] Petersen RH. Notes on Cantharelloid fungi. IX. Illustrations of new or poorly understood taxa. *Nova Hedwigia*, 1979, **31**(1): 1–23.
- [26] Bigelow HE. The Cantharelloid fungi of New England and adjacent areas. *Mycologia*, 1978, **70**(4): 707–756.
- [27] Heinemann P. Champignons recoltés au Congo belge par Madame M Goossens Fontana III *Cantharellineae*, *ibid.* du Katanga. *Bulletin du Jardin botanique de l'État a Bruxelles*, 1958, pp.385–438.
- [28] Buyck B. UBWOBA: Les champignons comestibles de l'Ouest du Burundi. Bruxelles, Publication Agricole N<sup>o</sup>,

- 1994, pp.1–34.
- [29] Buyck B, Eyssartier G, Kivaisi A. Addition to the inventory of the genus *Cantharellus*, Basidiomycota, Cantharellaceae in Tanzania. *Nova Hedwigia*, 2000, **71**: 491–502.
- [30] Eyssartier G, Buyck B, Verbeken A. *Cantharellus conspicuus* sp. nov.. *Cryptogamie Mycologie*, 2002, **23**(2): 95–102.
- [31] Eyssartier G, Buyck B, Halling RE. *Cantharellus atrolilacinus* sp. nov. from Costa Rica. *Cryptogamie Mycologie*, 2003, **24**(1): 21–25.
- [32] Ducouso M, Contesto C, Cossegal M, et al. *Cantharellus garnierii* sp. nov., une nouvelle chanterelle des maquis miniers nikéïfères de Nouvelle-Calédonie. *Cryptogamie Mycologie*, 2004, **25**(2): 115–125.
- [33] Tihwa D, Buyck B, Kivaisi A, et al. *Cantharellus fistulosus* sp. nov. from Tanzania. *Cryptogamie Mycologie*, 2008, **29**(2): 129–135.
- [34] Eyssartier G, Buyck B. Notes on the Australian species described in the genus *Cantharellus*, Basidiomycetes. *Australian Systematic Botany*, 2001, **14**: 587–598.
- [35] 上田俊穗, 伊沢正名. きのこ. 东京: 山と溪谷社, 1994, pp.192–193.
- [36] Kobayasi Y. Mycological reports from New Guinea and the Solomon Island. *Bulletin of the National Science Museum*, 1971, **14**: 1–11.
- [37] 贺新生. 中国鸡油菌属记述. 食用菌, 1995, **17**(1): 4–5.
- [38] 邓叔群. 中国的真菌. 北京: 科学出版社, 1964, pp. 423–425.
- [39] 臧 穆. 横断山区真菌. 北京: 科学出版社, 1996, pp. 175–179.
- [40] 应建浙, 臧 穆. 西南地区大型经济真菌. 北京: 科学出版社, 1994, pp.38–44.
- [41] Zhuang WY. Higher Fungi of Tropical China. Mycotaxon LTD. New York, Ithaca, 2001, pp.244–245.
- [42] Zhuang WY. Fungi of Northwestern China. Mycotaxon LTD. New York, Ithaca, 2005, p.306.
- [43] Sawada K. Special Publication of the College of Agriculture, Taipei, National Taiwan University, 1959, **8**: 100.
- [44] Liou SC. A Survey of Taiwan Fungi, IV. *Transactions of the Mycological Society of Republic of China*, 1985, **1**: 1–11.
- [45] Chou WN. Nine species of fleshy Aphylliphorales, Basidiomycotina new to Taiwan. *Fungal Science*, 2000, **15**(3, 4): 147–152.
- [46] 王向华, 刘培贵, 于富强. 云南野生商品蘑菇图鉴. 昆明: 云南科技出版社, 2004, pp.41–46.
- [47] 裘维蕃. 云南伞菌的十个新种. 微生物学报, 1973, **13**(2): 129–135.
- [48] 臧 穆. 我国西藏担子菌类数新种. 微生物学报, 1980, **20**(1): 29–34.
- [49] Fries EM. *Plantae Homonemaeae, Systema Orbis Vegetabilis*, Lundae, Academia, 1825, p.65.
- [50] Cohn F. *Kryptogamen-Flora von Schlesien*. Breslau, J.U. Kern Verlag, 1888, **3**: 413.
- [51] Gäumann E. *Vergleichende Morphologie der Pilze*. Jena, Gustav Fischer, 1926, pp.1–626.
- [52] Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF, et al. A higher-level phylogenetic classification of the fungi. *Mycological Research*, 2007, **111**(5): 509–547.
- [53] 李泰辉. 鸡油菌目及其相关类群的系统学研究(博士学位论文). 中山大学, 2000, pp.1–101.
- [54] Li TH, Chen YQ, Qu LH, et al. Partial 25s rDNA sequence of *Cantharellus* and its phylogenetic implications. *Mycosystema*, 1999, **18**(1): 12–19.
- [55] Moncalvo JM, Nilsson RH, Koster B, et al. The cantharelloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods. *Mycologia*, 2006, **98**(6): 937–948.
- [56] Dunham SM, O'Dell TE, Molina R. Analysis of nrDNA sequences and microsatellite allele frequencies reveals a cryptic chanterelle species *Cantharellus cascadenis* sp. nov. from the American Pacific Northwest. *Mycological Research*, 2003, **107**(10): 1163–1177.
- [57] Coker WC. *Craterellus, Cantharellus* and related genera in North Carolina; with a key to the genera of gill fungi. *Journal of Elisha Mitchell Science Society*, 1919, **35**: 24–48.
- [58] Feibelman TP, Bennett JW, Cibula WG. *Cantharellus tabernensis*: A new species from the southeastern United States. *Mycologia*, 1996, **88**(2): 295–301.
- [59] Arora D, Dunham SM. A new, commercially valuable chanterelle species, *Cantharellus californicus* sp. nov., associated with live Oak in California, USA. *Economic Botany*, 2008, **62**(3): 376–391.
- [60] Pilz D, Lorelei N, Danell E, et al. Ecology and management of commercially harvested Chanterelle. U.S. Department of Agriculture, Pacific Northwest Research Station, Portland, 2003, pp.30–53.
- [61] Persson O, Mossberg B. *The Chanterelle Book*. Berkeley, Ten Speed Press, 1997, pp.26–41.
- [62] Walting R, Turnbull E. *British Fungus Flora, Agarics and Boleti*. Edinburgh, Royal Botanic Garden, 1998, **8**: 14–26.
- [63] Feliner GN, Rosselló JA. Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, **44**(2): 911–919.
- [64] Feibelman T, Bayman P, Cibula WG. Length variation in

- the internal transcribed spacer of ribosomal DNA in Chanterelles. *Mycological Research*, 1994, **98**(6): 614–618.
- [65] Redhead SA, Norvell LL, Danell E. *Cantharellus formosus* and the pacific golden Chanterelle harvest in Western North America. *Mycotaxon*, 1997, **65**: 285–322.
- [66] Pang ZJ, Sterner O, Anke H. 8, E-10-hydroxydec-8-enoic Acid: Its Isolation from Injured Fruit Bodies of *Cantharellus tubaeformis* and Synthetic Preparation. *Acta Chemica Scandinavica*, 1992, **46**: 301–303.
- [67] Danell E. *Cantharellus cibarius*: mycorrhiza formation and ecology. *Acta Universitatis Upsaliensis, Comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the faculty of science and technology*, **35**. Uppsala, Uppsala University Library, 1994, pp.1–75.
- [68] Rangel-Castro IJ, Danell E, Taylor AF. Use of different nitrogen sources by the edible ectomycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius*. *Mycorrhiza*, 2002, **12**(3): 131–137.
- [69] 邹方伦, 龙汉武. 贵州鸡油菌的生态学特点及分布特征. 贵州师范大学学报(自然科学版), 1998, **16**(4): 21–24.
- [70] 于富强, 肖月琴, 刘培贵. 云南松林外生菌根真菌的时空分布. 生态学报, 2006, **27**(6): 2325–2333.
- [71] Dunham SM, O'Dell TE, Molina R. Forest stand age and the occurrence of chanterelle, *Cantharellus* species in Oregon's central Cascade Mountains. *Mycological Research*, 2006, **110**(12): 1433–1440.
- [72] Mascanzoni D. Long-term <sup>137</sup>Cs contamination of mushrooms following the Chernobyl fallout. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 2001, **249**(1): 245–249.
- [73] Alonso J, García MA, Pérez-López, *et al.* The concentrations and bioconcentration factors of copper and zinc in edible mushrooms. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2003, **44**(2): 180–188.
- [74] Danell E, Eaker D. Amino acid and total protein content of the edible mushroom *Cantharellus cibarius*, Fries. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1992, **60**(3): 333–337.
- [75] Tian XF, Liu PG. Investigation of the genus *Cantharellus* and its similar taxa. In *Abstract of the Fifth International Workshop of Edible Mycorrhizal Mushrooms*, Chuxiong, 2007, p.80.
- [76] 吴家琛, 陆 辉. 云南野生食用菌产业的发展前景及相关举措. 西部林业科学, 2006, **35**(2): 154–158.
- [77] 于富强, 刘培贵. 云南松林野生食用菌物种多样性及保护对策. 生物多样性, 2005, **13**(1): 58–69.
- [78] FAO, WHO. Recommend European Regional Standard for Fresh Fungus"Chanterelle". Rome, Joint FAO/WHO Food standard Programme, FAO, 1970, pp.1–7.
- [79] Bergemann SE, Largent DL. The site specific variables that correlate with the distribution of the Pacific Golden Chanterelle, *Cantharellus formosus*. *Forest Ecology and Management*, 2000, **130**: 99–107.
- [80] Dunham SM, O'Dell TE, Molina R. Spatial analysis of within-population microsatellite variability reveals restricted gene flow in the Pacific golden chanterelle, *Cantharellus formosus*. *Mycologia*, 2006, **98**(2): 250–259.
- [81] Fries N. Germination of spores of *Cantharellus cibarius*. *Mycologia*, 1979, **71**(1): 216–219.
- [82] Danell E, Fries N. Methods for isolation of *Cantharellus* species, and the synthesis of ectomycorrhizae with *Picea abies*. *Mycotaxon*, 1990, **38**: 141–148.
- [83] Danell E, Alström S, Ternström A. *Pseudomonas fluorescens* in association with fruit bodies of the ectomycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius*. *Mycological Research*, 1993, **97**(9): 1148–1152.
- [84] Straatsma G, Van Griensven LJLD. Growth requirements of mycelial cultures of the mycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius*. *Transactions of the British Mycological Society*, 1986, **87**: 135–141.
- [85] Straatsma G, Van Griensven LJLD, Bruinsma J. Root influence on *in vitro* growth of hyphae of the mycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius* replaced by carbon dioxide. *Plant Physiology*, 1986, **67**: 521–528.
- [86] Moore LM, Jansen AE, Griensven V. Pure culture synthesis of ectomycorrhizas with *Cantharellus cibarius*. *Acta Botanica Neerlandica*, 1989, **38**: 273–278.
- [87] Danell E. Formation and growth of the ectomycorrhiza of *Cantharellus cibarius*. *Mycorrhiza*, 1994, **5**(2): 89–97.
- [88] Reddy MS, Babita K, Gay G, *et al.* Influence of aluminum on mineral nutrition of the ectomycorrhizal fungi *Pisolithus* sp. and *Cantharellus cibarius*. *Water Air and Soil Pollution*, 2002, **135**(1-4): 55–64.
- [89] Danell E, Camacho FJ. Successful cultivation of the golden chanterelle. *Nature*, 1997, **385**(6614): 303.
- [90] 辛智海. 鸡油菌及伴生细菌的分离. 山地农业生物学报, 1998, **17**(2): 92–95.
- [91] 辛智海. 鸡油菌纯培养菌株的孢子分离. 山地农业生物学报, 1998, **17**(3): 135–139.
- [92] 杨祝良. 中国伞菌系统分类研究进展. 贵州科学, 2000, **18**(1,2): 54–61.