



鸡油菌属研究概述

赵桂萍¹ 胡佳君^{1,2} 李玉^{*1} 张波^{*1}

1 吉林农业大学食药菌教育部工程研究中心 吉林 长春 130118

2 东北师范大学生命科学学院 吉林 长春 130024

摘要: 鸡油菌属(*Cantharellus*)真菌种类众多、分布广泛,是一类重要的食药菌资源,具有较高的经济、药用和科研价值。本文回顾了鸡油菌属真菌资源与分类学、系统发育研究的主要历程,概述了其化学成分与药理药化、生态习性和人工栽培等方面的研究现状,指出了研究过程中出现的分类混乱、重名异名等问题,展望了亚洲和非洲地区资源挖掘的潜能与重要性,以期后续研究提供依据。

关键词: 鸡油菌属, 系统学, 分类学

Edible and medicinal mushroom of the genus *Cantharellus*: a review

ZHAO Guiping¹ HU Jiajun^{1,2} LI Yu^{*1} ZHANG Bo^{*1}

1 Engineering Research Center of Edible and Medicinal Fungi, Ministry of Education, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China

2 School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun, Jilin 130024, China

Abstract: The genus *Cantharellus* is an important resource for edible and medicinal fungi, with high economic, medicinal and scientific value. It is worldwide distributed and with high species diversity. This paper reviews its taxonomy and phylogeny. In addition, we summarize recent progress, especially on its composition and pharmacochemical, ecological habit and artificial cultivation. Taxonomic flaws such as misidentification and invalid names appeared in previous literature are indicated. Potential and importance of species diversity in Asia and Africa are predicted, as well as further research directions.

Keywords: *Cantharellus*, phylogeny, taxonomy

Foundation items: National Key Research and Development Program of China (2018YFGH000047); Earmarked Fund for Modern Agroindustry Technology Research System (CARS20)

***Corresponding authors:** E-mail: LI Yu: yuli966@126.com; ZHANG Bo: zhangbofungi@126.com

Received: 06-06-2020; **Accepted:** 24-08-2020; **Published online:** 06-11-2020

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFGH000047); 现代农业产业技术体系建设专项资金资助项目(CARS20)

***通信作者:** E-mail: 李玉: yuli966@126.com; 张波: zhangbofungi@126.com

收稿日期: 2020-06-06; **接受日期:** 2020-08-24; **网络首发日期:** 2020-11-06

鸡油菌属(*Cantharellus* Adans. ex Fr.)真菌是一类重要的食药菌资源,大多数种类营养丰富、脆嫩可口,食之如鸡油,因此得名,其因具有独特的杏香味,也被称为杏菌。其中,鸡油菌(*Cantharellus cibarius* Fr.)名列全球六大著名菌根性食用菌之一^[1],深受世界各地人民的喜爱。鸡油菌属真菌分布范围广泛、物种丰富度较高,主要分布于欧洲、北美洲、非洲和亚洲,南美洲和大洋洲也有相关报道。它们可与多种树木形成外生菌根,极少生于腐木上^[2]。鸡油菌属真菌的子实体肉质,小型至中型,白色至有鲜艳颜色;菌盖幼时扁平,成熟后下凹至漏斗形或喇叭状,光滑或被小鳞片,边缘常不规则瓣裂;子实层棱脊状,少数光滑或明显的层状,不同程度分叉,向柄延生;菌盖表皮菌丝一般平铺排列,较少形成规则栅栏状结构,其末端细胞薄壁或厚壁;担子细长,2~8 个小梗不等;缺囊状体;孢子光滑薄壁,较少具纹饰,无色至淡黄色,卵球形、椭圆形、肾形至短线形;锁状联合存在或缺失^[3]。

据估计,全球野生鸡油菌年产量约为 15~20 万 t,所产生的市场价值达 16.7 亿美元^[4]。北美西部华盛顿州、俄勒冈州和爱达荷州三洲在鸡油菌贸易中获利超 360 万美元^[5],而我国云南生产的鸡油菌更是占据了德国市场的近 40%^[6]。因其具有独特的风味,鸡油菌也被开发为酱油、孢子发酵型饮料等食品,鸡油菌属真菌资源得到充分利用^[7]。同时,鸡油菌性平、味甘,具有清肝、明目、利肺、和胃、益肠、减肥和美容等功效,长期食用还可以防治因缺乏维生素 A 所引起的皮肤粗糙或干燥症、角膜软化症、夜盲症、视力失常、眼炎等疾病^[8]。除具有重要的经济和药用价值外,鸡油菌在植树造林、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^[9]。本文综述了鸡油菌属真菌资源与分类学、系统发育、化学成分与生物活性、生态学特性以及人工栽培等方面的研究情况,并在此基础上进行讨论与展望。

1 资源与分类学研究

1.1 属名

鸡油菌属(*Cantharellus*)隶属于担子菌门(*Basidiomycota*)蘑菇纲(*Agaricomycetes*)鸡油菌目(*Cantharellales*)齿菌科(*Hydnaceae*)^[10],后选模式种为 *C. cibarius* Fr.^[11]。鸡油菌最早是在 1753 年由著名植物学家 Linnaeus^[12]给予科学命名,当时被认为是蘑菇属(*Agaricus* L.)中的一员,命名为 *Agaricu chantarellus* L.。1763 年,法国植物学家 Adanson^[13]注意到鸡油菌与其他伞菌子实层的区别,首次提出将鸡油菌提升至属级分类单元的设想,命名为 *Chanterel* Adanson。直至 1821 年, Fries^[14]认可了 Adanson 的处理,正式建立鸡油菌属,命名为 *Cantharellus*。此外,“Chanterelle”有时也被用来指代鸡油菌属真菌,该词源自希腊词汇“Kantharos”,意为形似高脚杯状的子实体^[15]。

历史上,真菌学家对于鸡油菌属的建立一直存在争议。如:在 Persoonii^[16]的分类系统下,首先将该属和喇叭菌属(*Craterellus* Pers.)视为 2 个相近但彼此独立的属级分类单元,不久,又将这 2 个属与一些相似种合并为一个分类单元,置于干朽菌属(*Merulius* Pers.)下,即 *Merulius cantharellus* Pers.^[17]。然而在 Fries 的分类系统中建立了鸡油菌属这一属级分类单元,并于 1838 年建立喇叭菌属(*Craterellus*)^[18],将二者分开作为独立的属。这一时期鸡油菌属所包含的物种范围相较于现代分类系统要宽广得多。

1.2 属下分类系统

1821 年, Fries^[14]在建立鸡油菌属的同时发表了一些分类单元,并将他们归入 4 个族(Tribus),即: *C. trib. Sopus*、*C. trib. Gomphus*、*C. trib. Leuropus* 和 *C. trib. Pus*。1887 年, Peck^[19]根据菌盖的颜色和质地、子实层的光滑程度等特征将鸡油菌划分为 4 个组(Section),即 *C. sect. Agaricoides*、*C. sect. Eucantharellus*、*C. sect. Cantharellus* 和 *C. sect. Leptocantharellus*。1947 年, Smith 等^[20]对

美国西部鸡油菌属真菌资源进行系统性研究,将它们分为5个组:*C. sect. Polyozellus*、*C. sect. Gomphus*、*C. sect. Eu-Cantharellus*、*C. sect. Excavatus* 和 *C. sect. Tubaeformis*。然而,上述分类系统包含了现属于其他属的成员,对今天的分类学研究来说并不适用。

1958年,Heinemann^[21]在中非地区发掘了新的鸡油菌属真菌资源,遂将其重新划分为4个组:*C. sect. Cibarii*、*C. sect. Tenuis*、*C. sect. Infundibuliformes* 和 *C. sect. Congolenses*, 其中,*C. sect. Tenuis* 专指子实体极小型的物种,*C. sect. Congolenses* 包含部分菌盖为黑色的物种。1966年,Corner^[22]首次对全球鸡油菌目真菌开展专题研究,并综合各学者的观点,将鸡油菌属划分为3个亚属(Subgenus): *C. subgen. Cantharellus*、*C. subgen. Phaeocantharellus* 和 *C. subgen. Cantharellotus*, 该分类系统被一些学者所采纳。1969年,Donk^[23]对*C. subgen. Phaeocantharellus* 的成立提出异议,指出该亚属与Peck建立的*C. sect. Leptocantharellus* 描述的类群范围相同,认为*C. subgen. Phaeocantharellus* 应当被提升至属级水平。但在后来的分子系统学研究中,学者们发现*C. subgen. Phaeocantharellus* 部分种类(包括模式种)聚在了喇叭菌属的分支内,从而否定了Donk将其提升至属级分类单元的观点^[24-25]。

2001年,Eyssartier等^[26]采用宏观与微观形态特征相结合的方法,将鸡油菌属真菌划分为6个亚属:*C. subg. Afrogomphus*、*C. subg. Cantharellus*、*C. subg. Rubrinus*、*C. subg. Pseudocantharellus*、*C. subg. Afrocantharellus* 和 *C. subg. Parvocantharellus*, 其中*C. subg. Cantharellus* 下又设*sect. Cutirellus*、*sect. Isabellinus*、*sect. Heinemannianus* 和 *sect. Cantharellus* 等4个组。在此基础上,2014年,Buyck等^[3]将分子生物学技术应用于鸡油菌属下分类系统的研究中,提出了一个新的6亚属10组的分类系统,包括:(1)*C. subg. Cantharellus*, 代表种为*C. cibarius*, 该亚属子实体小至中型,子实层不发

达,通常网状分叉,具锁状联合,菌盖表皮菌丝末端细胞厚壁,根据子实体的颜色进一步分为3个组:*sect. Cantharellus*、*sect. Amethystini* 和 *sect. Sublaeves*; (2)*C. subg. Rubrinus*, 该亚属子实体极小型至大型,子实层光滑至明显的层状,锁状联合缺失,菌盖表皮菌丝末端细胞厚壁或薄壁,根据子实体大小划分为2个组,其中*sect. Isabellinus* 子实体中至大型,菌盖及菌柄有鳞片,*sect. Heinemannianus* 体极小型至中型;(3)*C. subg. Pseudocantharellus*, 该亚属子实体极小型至中型,菌柄细长,具锁状联合,根据子实体的大小及颜色分为3组:*sect. Flavobrunnei*、*sect. Congolenses* 和 *sect. Cyanomaculati*; (4)*C. subg. Cinnabarinus*, 该亚属子实体极小型,具锁状联合;(5)*C. subg. Afrocantharellus*, 该亚属子实体色泽鲜艳,子实层发育良好,锁状联合缺失,根据菌盖表皮结构分为2个组:*sect. Afrocantharellus* 和 *sect. Cutirellus*; (6)*C. subg. Pseudocantharellus*, 该亚属子实体中型至大型,粉色至红色,具锁状联合,菌盖表皮菌丝末端细胞薄壁。该分类系统目前得到广泛接受和使用。

对于这一分类系统,Tibuhwa等^[27]曾提出将*C. subg. Afrocantharellus* 提升至属级分类单元,建立了*Afrocantharellus* (Eyssart & Buyck) Tibuhwa。然而这一观点很快被否定,Buyck等^[3]研究发现*Afrocantharellus* 分支的支持率低且缺乏足够的形态学证据,因此不支持将其作为一个独立的属级分类单元。随着时间的推移,越来越多新的物种被发现,使得该属的分类变得更复杂,也使得该属的属下分类系统不断完善。2016年,De Kesel等^[28]研究发现*C. subg. Rubrinus* 分支内聚入了一个具锁状联合的物种——*C. stramineus* De Kesel,于是该亚属被重新定义,并新增一个组*sect. Stramineus*。

1.3 物种多样性

早期,由于缺乏可供鉴定的微观特征,真菌学家主要依靠宏观形态特征进行物种鉴定,子实体的大小、颜色一直是划分鸡油菌的重要分类学特

征^[29]。19 世纪下半叶, 微观形态特征得到重视, 也使得鸡油菌属的定义日趋精确。Léveillé^[30]在真菌学中引入囊状体(Cystidium)的概念, 发现在鸡油菌属真菌中该结构缺失。随后, Léveillé^[31]沿用 Persoon 的分类系统, 进一步观察了 *M. cantharellus* 的微观特征, 发现该种的担子具有 4 个以上的小梗。在接下来的几十年内, 越来越多的有关鸡油菌属和喇叭菌属的重要微观形态特征被发现, 如具有与蜡伞科(*Hygrophoraceae*)真菌相似的细长的担子^[32]、具有或缺失锁状联合^[33]等。

19 世纪末期至 20 世纪上半叶, 真菌学家对美国、刚果地区的鸡油菌属资源进行了初步研究^[19-21,34-35], 拉开了鸡油菌属真菌物种多样性研究的序幕。1966 年, Corner 撰写了第一本鸡油菌类真菌(*Cantharelloid Fungi*)专著, 记录了该属真菌 65 种, 以及 *C. cibarius* 的变种 16 个^[22], 此后于欧洲、非洲等地开展了多项细致的有关此类真菌的资源调查工作^[36-39]。这些早期研究为后续工作奠定了基础, 但由于当时鸡油菌属的概念界定尚不明确, 导致它们常与其他属的成员混淆。20 世纪末期, Eyssartier 等分别对非洲热带地区^[40]、马达加斯加^[41-42]、坦桑尼亚^[43]和澳大利亚^[44]等地已报道的鸡油菌属真菌进行了修订工作, 2001 年, Eyssartier^[45]对此前已发表的 346 个鸡油菌属真菌, 通过与模式标本进行详细的观察与比较后, 保留了 59 个有效名称, 其余大部分转至其他属, 如 *Craterellus*、焰耳属[*Guepinia* (*Auriculariales*)]、假花耳属[*Dacryopinax* (*Dacrymycetales*)]、阿氏菇属(*Arrhenia*)、*Camarophyllus*、脉褶菌属(*Campanella*)、小鸡油菌属(*Cantharellula*)、杯伞属(*Clitocybe*)、扇革菌属(*Cotylidia*)、拱顶伞属(*Cuphophyllus*)、*Cyphella*、*Gerronema*、*Haasiella*、亚侧耳属(*Hohenbuehelia*)、湿柄伞属(*Hydropus*)、湿伞属(*Hygrocybe*)、蜡伞属(*Hygrophorus*)、*Leptoglossum*、微皮伞属(*Marasmiellus*)、小皮伞属(*Marasmius*)、*Merulius*、*Merismodes*、小盖伞属(*Micromphale*)、*Mniopetalum*、小菇属(*Mycena*)、亚脐菇属

(*Omphalina*)、*Rimbachia*、四角孢伞属(*Tetrapyrgos*)、*Trogi* (*Agaricales*)、*Afrocantharellus*、*Goossensia*、*Pterygellus*、*Pseudocraterellus* (*Cantharellales*)、*Podoserpula* (*Atheliales*)、拟蜡伞属(*Hygrophoropsis*)、桩菇属[*Paxillus* (*Boletales*)]、钉菇属(*Gomphus*)、胶鸡油菌属[*Gloeocantharellus* (*Gomphales*)]、*Faerberia*、香菇属(*Lentinus* (*Polyporales*)) 和乳菇属[*Lactarius* (*Russulales*)]^[3]。同时, 提出了 2 个具有重要分类学意义的特征: (1) 锁状联合的有无, 该特征是鸡油菌属与喇叭菌属的主要区别, 但在热带地区也发现了不少无锁状联合的鸡油菌; (2) 菌盖表皮菌丝末端细胞厚壁与否, 该特征可用于属下分类单元的区分, 但很少作为种的鉴别特征^[26,44]。

自 Eyssartier 修订以来, 人们对鸡油菌属有了新的认识, 新的资源调查工作陆续开展, 如马来西亚^[46]、美国^[47]、非洲^[48-49]和巴西^[50]等, 调查结果均揭示当地具有丰富的鸡油菌属真菌资源。上述研究工作主要基于形态学特征, 而 Eyssartier 等^[51]经研究发现可用于鸡油菌属鉴定的形态学特征较少且变异程度低, 具有一定的局限性, 分子数据的支持有利于自然分类单元的划分。因此, 以形态学为主并辅以分子生物学技术的研究方法开始广泛应用于鸡油菌属的分类学研究^[52-55]。

近年来, 伴随着鸡油菌属这一概念的逐步明朗以及分子生物学技术的应用, 鸡油菌属真菌分类学研究飞速发展, 70 余个新种相继被发表^[52-66], 这一时期研究工作主要集中在两方面。一方面, 大多数早期发表的鸡油菌属真菌可能存在模式标本缺失或损坏、描述简短等问题, 而且都缺乏分子数据, 因此有必要对每一个名称进行验证, 以得到更精确、更全面的描述, 而从现有模式标本中获取序列信息或建立新的模式标本是稳定早期物种名称及其相应概念的重要手段^[60-65]。2016 年, Buyck 等^[64-65]对 Heinemann^[21]报道的非洲鸡油菌属真菌进行了修订, 为其中部分物种建立了等模式标本或新模式标本, 解决了分类学上长期以来的诸多混乱。然而, 大多数早期发表的物种的模式标本是在近一个世

纪前收集的,这使得成功提取优质 DNA 用于测序的机会消失殆尽,物种的修订必将是一个漫长的过程^[64]。另一方面,全球鸡油菌属真菌资源分布情况逐渐清晰。在欧洲,近期的修订工作使得欧洲已报道种从 24 种^[51]锐减至 8 种^[66]。在北美洲,新物种的发表在过去几年内呈爆炸式增长,目前所发表的鸡油菌属真菌共 29 种^[56]。在非洲,非洲大陆已报道种 43 个,马达加斯加岛已报道种 23 个,非洲以绝对优势名列鸡油菌属物种丰富度第一^[28,56]。在亚洲,已报道鸡油菌属真菌约 33 种^[56]。与上述地区形成鲜明对比的是大洋洲^[44]和南美洲^[56],已报道种分别为 7 种和 6 种,这 2 个地区的物种多样性似乎并不高。

我国对鸡油菌属的研究起步较晚,报道种类较少。最早是在 1963 年,由邓叔群^[67]记录了中国分布的鸡油菌属真菌 8 种。之后,裘维蕃^[68]和臧穆^[69]分别发表了 2 个新种——云南鸡油菌(*C. yunnanensis* W. F. Chiu)和疣孢鸡油菌(*C. tuberculosporus* M. Zang)。进入 21 世纪,田霄飞^[70]和邵士成^[71]对我国西南地区的鸡油菌属真菌进行了较系统的研究,相继发表了 4 个新种 *C. hygrophorus* S. C. Shao, Buyck & F. Q. Yu、*C. zangii* X. F. Tian, P. G. Liu & Buyck、鳞盖鸡油菌(*C. vaginatus* S. C. Shao, X. F. Tian & P. G. Liu)和变色鸡油菌(*C. versicolor* S. C. Shao & P. G. Liu)以及 4 个中国新记录种^[72-77]。对该属的报道和描述也存在于一些地区性的真菌分类著作中,如《中国真菌总汇》^[78]和《中国大型菌物资源图鉴》^[79]等。经文献查阅与资料统计,初步统计我国已报道鸡油菌属名称共 28 种(表 1),主要分布在西南地区。

2 系统发育研究

鸡油菌属最初被 Fries 置于伞菌亚目[Subordo. Agaricini nom. inval. (=Agaricaceae Chevall.)]中,后来 Cohn 以本属为模式,成立了鸡油菌科(*Cantharellaceae* J. Schröt.),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至鸡油菌目(*Cantharellales* Gäum.)^[80]。由于鸡油菌属真菌存在某些“不确定”和“过渡性”的形态学特征,真菌学家对于它们的进化地位一直存在着激烈的争论,由此促生了不同的假设,如:珊瑚菌→棒瑚菌→平截棒瑚菌→鸡油菌→喇叭菌;珊瑚菌→棒瑚菌→喇叭菌→鸡油菌→蜡伞→杯伞;鸡油菌→典型的伞菌→轴灰包→马勃;革菌→喇叭菌→珊瑚菌。但无论如何,鸡油菌属真菌被认为是伞菌类系统发育中的重要类群^[80]。

1994 年,Feibelman 等^[81]首次将分子生物学技术应用于鸡油菌属的研究,对鸡油菌属、喇叭菌属和钉菇属等 12 属 31 份担子菌标本的内部转录间隔区(Internal Transcribed Spacer Region, ITS)进行了分析,结果显示在所研究对象中鸡油菌属真菌 ITS 片段长度最长,变异度最大,认为 ITS 片段对于鸡油菌属的系统发育研究不是一个很好的分子标记。对鸡油菌属系统发育研究最初是基于 28S rRNA 基因序列分析,1997 年,Feibelman 等^[24]从分子系统学角度首次证明了鸡油菌属与喇叭菌属是 2 个独立的属,同时,研究结果表明一些具锁状联合的种类如 *C. lutescens* Fr.和 *C. tubaeformis* Fr.,它们与喇叭菌属的亲缘关系更近,应当被置于喇叭菌属内。1999 年,通过线粒体小亚基(Mitochondrial Small Subunit, mtSSU)和核糖体小亚基(Nuclear Small Subunit, nrSSU)片段序列分析, Pine 等^[82]研究发现鸡油菌类真菌与齿菌属(*Hydnum* L.)、*Stichoclavaria* Ulbr.、锁瑚菌属(*Clavulina* J. Schröt.)、*Multiclavula* R. H. Petersen 和 *Membranomyces* Jülich 有密切的关系。李泰辉^[80]对鸡油菌目及其相关类群的系统学研究中也有相似的结论;同时,研究结果表明鸡油菌属和与之同科的喇叭菌属具有最大的同源性,并指出鸡油菌类真菌与各肉质伞菌类群的关系相对较密切,但它们应该有其相对独立的进化分支,而不是其他伞菌或同担子菌的原始类型,有可能是担子菌中进化的类型。2006 年,

表 1 中国鸡油菌属已报道种

Table 1 The reported species of *Cantharellus* in China

学名 Scientific name	分布 Distribution
白边喇叭菌 <i>Cantharellus albomarginatus</i> (Coker) Corner	广东 Guangdong
紫色鸡油菌 <i>Cantharellus amethysteus</i> (Quél.) Sacc.	福建 Fujian
阿巴拉契亚鸡油菌 <i>Cantharellus appalachiensis</i> R.H. Petersen	西南地区 Southwest of China
黄肉喇叭菌 <i>Cantharellus carneoflavus</i> Corner	四川、云南、西藏 Sichuan, Yunnan, Tibet
淡蜡黄鸡油菌 <i>Cantharellus cerinoalbus</i> Eyssart. & Walley	湖南 Hunan
鸡油菌 <i>Cantharellus cibarius</i> Fr.	甘肃、内蒙古、黑龙江、辽宁、吉林、陕西、山西、西藏、四川、河南、湖北、湖南、贵州、云南、安徽、江苏、浙江、福建、广东、海南 Gansu, Inner Mongolia, Heilongjiang, Liaoning, Jilin, Shaanxi, Shanxi, Tibet, Sichuan, Henan, Hubei, Hunan, Guizhou, Yunnan, Anhui, Jiangsu, Zhejiang, Fujian, Guangdong, Hainan
灰色鸡油菌 <i>Cantharellus cinereus</i> (Pers.) Fr.	甘肃、西藏、四川、云南、广西、浙江、福建、广东、吉林 Gansu, Tibet, Sichuan, Yunnan, Guangxi, Zhejiang, Fujian, Guangdong, Jilin
红鸡油菌 <i>Cantharellus cinnabarinus</i> (Schwein.) Schwein.	浙江、贵州、西藏、吉林、云南、内蒙古、陕西、安徽、广东、云南、四川、福建 Zhejiang, Guizhou, Tibet, Jilin, Yunnan, Inner Mongolia, Shaanxi, Anhui, Guangdong, Yunnan, Sichuan, Fujian
伤锈鸡油菌 <i>Cantharellus ferruginascens</i> P.D. Orton	吉林 Jilin
太平洋金色鸡油菌 <i>Cantharellus formosus</i> Corner	云南 Yunnan
弗瑞斯鸡油菌 <i>Cantharellus friesii</i> Quél.	云南 Yunnan
煤色鸡油菌 <i>Cantharellus fuligineus</i> Corner	云南、青海、四川、西藏 Yunnan, Qinghai, Sichuan, Tibet
<i>Cantharellus hygrophorus</i> S.C. Shao, Buyck & F.Q. Yu*	云南 Yunnan
光滑鸡油菌 <i>Cantharellus lateritius</i> (Berk.) Singer	福建、浙江、湖北、云南、安徽 Fujian, Zhejiang, Hubei, Yunnan, Anhui
小鸡油菌 <i>Cantharellus minor</i> Peck	云南、贵州、四川、湖南、福建、广东 Yunnan, Guizhou, Sichuan, Hunan, Fujian, Guangdong
香漏斗 <i>Cantharellus odoratus</i> (Schwein.) Fr.	云南、吉林、江苏、安徽、广东、海南、广西、浙江、福建 Yunnan, Jilin, Jiangsu, Anhui, Guangdong, Hainan, Guangxi, Zhejiang, Fujian
脐状鸡油菌 <i>Cantharellus omphalinoideus</i> Corner	云南 Yunnan
<i>Cantharellus phloginus</i> S.C. Shao & P.G. Liu*	云南 Yunnan
银白鸡油菌 <i>Cantharellus prescotii</i> Weinm.	云南 Yunnan
假太平洋鸡油菌 <i>Cantharellus pseudoformosus</i> D. Kumari, Ram. Upadhyay & Mod.S. Reddy	云南 Yunnan
紫陀螺菌 <i>Cantharellus purpuraceus</i> Iwade	西藏 Tibet
近白鸡油菌 <i>Cantharellus subalbidus</i> A.H. Sm. & Morse	安徽、广东、四川 Anhui, Guangdong, Sichuan
疣孢鸡油菌 <i>Cantharellus tuberculosporus</i> M. Zang	西藏、华中地区、云南 Tibet, Central China, Yunnan
脐形小鸡油菌 <i>Cantharellus umbonata</i> (J.F. Gmel.) Singer	长白山 Changbai Mountain
鳞盖鸡油菌 <i>Cantharellus vaginatus</i> S.C. Shao, X.F. Tian & P.G. Liu	云南 Yunnan
变色鸡油菌 <i>Cantharellus versicolor</i> S.C. Shao & P. G. Liu	云南 Yunnan
云南鸡油菌 <i>Cantharellus yunnanensis</i> W.F. Chiu	云南、四川、贵州 Yunnan, Sichuan, Guizhou
<i>Cantharellus zangii</i> X.F. Tian, P.G. Liu & Buyck*	云南 Yunnan

注: *: 该物种暂无中文名

Note: *: The species do not have Chinese names yet

Moncalvo 等^[83]使用 RNA 聚合酶 II 二大亚基(RNA Polymerase II Second Largest Subunit, RPB2)、核糖体大亚基(Nuclear Large Subunit, nrLSU)、mtSSU 和 nrSSU 4 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*)和坛担菌属(*Sistotrema* Fr.)具有较近的亲缘关系。2014 年, Hibbett 等^[10]将鸡油菌科(*Cantharellaceae*)、锁瑚菌科(*Clavulinaceae*)和 *Sistotremataceae* 中所有的属转入齿菌科中, 它们之间的系统发育地位重新得到审视。

关于鸡油菌属种间系统发育关系的研究工作也陆续展开。基于 nrLSU 和 ITS 片段的序列分析, Dunham 等^[84]研究了太平洋西北地区各物种之间的系统发育关系: 这些物种在分子系统树上聚为 2 个分支, 其中, 该地区常见种太平洋金色鸡油菌(*C. formosus* Corner)单独作为一支与其他种分开, 欧洲鸡油菌(*C. cibarius*)与另外 2 个黄色种 *C. cascadiensis* Dunham O'Dell & R. Molina 和 *C. cibarius* var. *roseocanus* 则聚入了近白鸡油菌(*C. subalbidus* A. H. Smith)一支。2011 年, Buyck 等^[85]基于延长因子(Transcription Elongation Factor) 1- α , tef1- α 片段对美国东南地区的 *C. cibarius* 复合群进行系统发育分析, 成功从中分离出 3 个新种: *C. altipes* Buyck & V. Hofst., *C. tenuithrix* Buyck & V. Hofst. 和 *C. lewisii* Buyck & V. Hofst., 并强调了该片段序列分析在鸡油菌属分子系统学研究中的重要性。2014 年, Buyck 等^[3]基于 nrLSU、mtSSU、RPB2 和 tef1- α 这 4 个片段联合重建了鸡油菌属系统发育树, 其几乎涵盖了世界范围内近半数鸡油菌, 包括许多模式种, 结果共得到 6 个稳定的大分支, 即 6 个亚属, 进一步明确了鸡油菌属的概念。2016 年, 米飞^[86]采用 tef1- α 、RNA 聚合酶 II 大亚基(RNA Polymerase II Subunit 1, RPB1)、几丁质合成酶 1 (Chitinase Synthase 1, CHS1)和 ATP 合酶 α 亚基(ATP6)这 4 个基因, 对云南省

C. cibarius 复合群各种间的系统发育关系进行了研究, 结果共得到 7 个分支, 其中 4 支属于已知种: *C. tenuithrix* Buyck & V. Hofst., 紫色鸡油菌 [*C. amethysteus* (Quél.) Sacc.]、伤锈鸡油菌 (*C. ferruginascens* P. D. Orton)和 *C. lewisii*, 而 *C. tuberculosporus* 和 *C. cibarius* 这 2 支中存在多个隐存种; 同时, 分子钟分析显示鸡油菌的初始分化时间为 209 ± 32 Mya ($121-335$ Mya, 95% HPD), 基于最大似然法分析和 Bayesian Binary MCMC Analysis 这 2 种方法进行的历史分布区重建结果支持该真菌主要起源于非洲南部以及美国南部地区, 进而向非洲北部、欧亚大陆扩散和传播, 而且有明显的地区特有现象。2018 年, Ogawa 等^[87]基于 tef1- α 片段的序列分析, 将日本地区的 *C. cibarius* 复合群分为 4 个分支: 北海道岛一种 *Cantharellus* sp. 4 在系统发育树上被归入欧洲鸡油菌(*C. cibarius*)一支, 其他 3 个种各自形成独立的分支, 其中, *C. anzutake* W. Ogawa, N. Endo, M. Fukuda & A. Yamada 与 *C. cibarius* 亲缘关系最近, 分子系统学方法使得 *C. cibarius* 复合群的问题得以解决。

随着研究的深入, 分子系统学的一些问题也逐渐暴露: 鸡油菌属真菌的 nrSSU 和 nrLSU 序列的分子演化速度较快, 无法提供终端分辨率, 易导致长枝现象, 而 RPB2 片段则需大量克隆^[88]。相形之下, tef1- α 片段目前来看是最适用的, 但对于本属的系统发育研究而言还需要更多更合适的蛋白质编码基因以支持 Cantharelloid 的分类学地位。

3 化学成分与药理药化研究

3.1 鸡油菌的化学成分

对我国西藏林芝地区野生鸡油菌的营养成分分析表明^[89]: 鸡油菌中水分、粗蛋白、灰分、粗脂肪、总糖质量分数分别为 $90.36\% \pm 0.82\%$ 、 $21.82\% \pm 0.21\%$ 、 $3.54\% \pm 0.34\%$ 、 $2.12\% \pm 0.14\%$ 、 $37.72\% \pm 0.28\%$; 每 100 g 鸡油菌样品中, K、Ca、Mg、Zn、Fe、Mn 的质量分别为 366.10 ± 2.76 、 48.47 ± 0.83 、 84.30 ± 2.99 、 7.73 ± 0.48 、 22.35 ± 0.80 、

1.78±0.24 mg; 氨基酸总量为 11.19 g, 人体必需氨基酸总量为 3.95 g, 必需氨基酸与非必需氨基酸的质量分数为 0.55, 氨基酸构成与 FAO/WHO 蛋白标准模式相近, 其 AAS、CS 和 EAAI 分别为 1.13、0.84 和 0.81; 每 100 g 鸡油菌样品 α -生育酚含量高达 9.56±0.36 mg; 鸡油菌脂肪中共检出脂肪酸 23 种, 其中饱和脂肪酸的含量为 12.92%, 单不饱和脂肪酸的含量为 7.19%, 多不饱和脂肪酸的含量为 79.89%; 鸡油菌样品中共检出 67 种挥发性成分, 鉴定出 25 种化合物, 占总馏出组分的 77.60%, 其主要成分为 β -紫罗兰酮(26.02%)和 γ -壬内酯(1.6%)。鸡油菌属真菌不仅富含多种营养成分, 还含有多种生物活性较高的高分子化合物, 如高生物活性蛋白的漆酶、抗真菌蛋白、核糖核酸酶、内酯蛋白和植物凝集素等生理活性物质^[15]。

3.2 鸡油菌属真菌的生物活性

罗成等^[90]研究发现鸡油菌多糖具有较强的羟基自由基和 DPPH 自由基清除能力及降血糖活性。除此之外, 鸡油菌还具有增强免疫^[91]、抗菌^[92]、神经保护^[93]和抗癌^[94]等活性。Pilz 等^[15]研究发现鸡油菌还具有一定的杀虫特性。据报道, 鸡油菌对放射性元素(Cs-137)和 Cu、Zn 等重金属离子有很好的富集作用^[95-96]。

4 生态学特性

在北半球, 鸡油菌属真菌几乎全年均能产生子实体, 不同地区不同季节的产量有较大差异, 南半球则主要集中在 5-10 月份。鸡油菌属真菌主要生长于针叶林、阔叶林、针阔叶混交林和小灌木丛中, 或排水良好、含氮量低、弱酸性的沙质土壤上, 在北美洲东部和加利福尼亚南部, 鸡油菌属真菌与山毛榉、橡树、桦树和各种针叶树结合在一起, 生长在石灰岩、冰川土、沉积岩或风化花岗岩的各种土壤上; 在西北太平洋地区, 它们一般与生长在火山岩、沉积岩、变质岩或沙丘土壤上的花旗松、铁杉、云杉、冷杉和松树等相伴^[15]; 而在我国贵州省, 鸡油菌分布在海拔 250-1 750 m 的地区, 相关植物

种类有茅栗、栓皮栎、马尾松、马桑、盐肤木、板栗、化香、槐树、野花椒、地瓜藤、构皮和救军粮等^[97]。通常情况下, 鸡油菌子实体生长缓慢, 大约可维持 40 d 左右, 有时甚至超过 90 d^[15]。张传利等^[98]对云南省普洱市鸡油菌的研究发现: 当林内气温较高、湿度较大时, 鸡油菌子实体发育相对快, 出菇后若天气连续干燥, 则子实体生长较慢, 个体往往较小, 质量轻且容易干枯。研究表明树龄也与子实体的生长有关: 鸡油菌属真菌在 41-60 年的林木中最, 也生长于树龄较小的林木(<20 年)和较大的林木中(60-200 年)^[99]。

鸡油菌属真菌子实体中常伴生大量的霉菌和细菌, 最常见的是哈夫尼菌属(*Hafnia*)和寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)^[100]。鸡油菌一旦和林木形成共生关系, 在适宜条件下可以在土壤中长期生长, 通过从植物根系中获得有机物, 为自身的生长提供重要营养物质同时, 可促进林木的生长和发育, 对改善林木营养、调节林木代谢、增强林木抗逆性都有一定的作用, 两者在生长发育中相互影响、相互约束、相互利用、互惠共生, 在生态系统的动态平衡中发挥着重要作用^[101]。

5 人工栽培

鸡油菌属真菌通常被认为在无菌条件下难以栽培, 纯培养分离菌种很少见, 人工栽培技术相对困难。Rangel-Castro 等^[102]研究了 *C. cibarius* 菌株在 3 种不同组合的含铵、硝酸盐和牛血清白蛋白(BSA)的液体培养基上的生长情况, 发现最容易被鸡油菌利用的氮源是铵, 与含铵的培养基相比, BSA 的利用受到限制, 硝酸盐的生长也很差, 这表明 *C. cibarius* 代谢该氮源的能力是有限的。Danell^[103]成功获得了 *C. cibarius* 的菌丝纯培养并创造了一种在体外建立 *C. cibarius* 与林木共生关系的大型改良系统, 该系统在温室条件下, 可通过人工接种在盆中与欧洲赤松 *Pinus sylvestris* L. 幼苗联合培育出子实体。Ogawa 等^[104]报道了一种自 *C. anzutake* 共生体中高效分离菌种的新技术: 将松

树、云杉和橡树等不同寄主上的新鲜根尖用0.005%的吐温-80 溶液涡旋,用1%的次氯酸钙溶液进行表面消毒,用消毒过的蒸馏水冲洗,并置于改良的 Norkrans C (MNC)琼脂板培养基上,几个月后产生淡黄色的菌丝菌落,并在此基础上,利用已建立的菌株进行人工接种,在盆栽系统中,*C. anzutake* 接种的松树菌根系产生了小而明显的子实体,并能产生成熟的孢子^[105]。目前,鸡油菌人工栽培技术较为成熟,可进行工厂化生产,但我国西南地区鸡油菌市场仍以野外采摘为主。

6 讨论与展望

综上所述,本文回顾了鸡油菌属的早期研究概况,并通过梳理近现代研究基本脉络,发现有关该属在资源与分类学、系统发育、化学成分与药理药化、生态习性和人工栽培研究等方面均取得了长足的进步。

随着大量新物种相继被发现,已知物种数量快速增长,显著丰富了人类对该属真菌资源丰富程度的认知,也为其各方面的开发和利用提供了物质基础。然而,在世界各地,尤其是亚洲仍有诸多未涉足地域,而且存在大量未知物种,因此,深入开展资源普查的工作不容忽视,并且仍然是当务之急。在这个过程中,由于鸡油菌属真菌宏观形态特征差异较大,显微结构差异较小,物种鉴定存在一定困难,导致分类学研究产生一些混乱现象,尤其是重名异名现象严重。虽然近年来欧洲和美洲已经完成了一部分修订工作,但在亚洲和非洲依然还有大量工作需要完成。

随着现代科学技术的进步,DNA 序列分析的方法在物种鉴定以及类群间系统发育关系的研究等方面发挥着重要作用。目前,NCBI 等数据库中本属真菌的序列信息种类较少,而且大多来源于欧美地区,缺乏东亚地区的材料。因此,新的标记基因的补充和序列信息的完善,将加速建成鸡油菌属分子标记数据库,实现本属常见种的准确、快速鉴定。同时,由于鸡油菌属系统性研究开始较晚,各

地区物种之间的系统发育关系目前尚不清楚,对其生物地理学的认识更为匮乏,相信后续加强国际间交流合作及综合各地区的研究材料,将有利于人们全面认识鸡油菌属真菌的起源和物种演化历史,从而获得更加自然的分类系统。

鸡油菌属真菌是一类具有较高经济、药用、生态及科研价值的真菌,以鸡油菌属为研究材料,进一步将栽培驯化基础研究、应用基础研究与资源利用紧密结合,将在促进国民经济发展中发挥更加显著的作用。

REFERENCES

- [1] Yun W, Hall IR. Edible ectomycorrhizal mushrooms: challenges and achievements[J]. Canadian Journal of Botany, 2004, 82(8): 1063-1073
- [2] Zhang L, Liu SN, Tu XW, Feng SF, Wu C. A preliminary study on optional saprophytic growth of *Cantharellus cibarius*[J]. Guizhou Science, 2007, 25(4): 84-85,88 (in Chinese)
张林,刘世农,涂祥闻,冯胜赋,吴橙. 鸡油菌兼性腐生生长的初步研究[J]. 贵州科学, 2007, 25(4): 84-85,88
- [3] Buyck B, Kauff F, Eyssartier G, Couloux A, Hofstetter V. A multilocus phylogeny for worldwide *Cantharellus* (Cantharellales, Agaricomycetidae)[J]. Fungal Diversity, 2014, 64(1): 101-121
- [4] Watling R. The business of fructification[J]. Nature, 1997, 385(6614): 299-300
- [5] Redhead SA, Norvell LL, Danell E. *Cantharellus formosus* and the pacific golden chanterelle harvest in western North America[J]. Mycotaxon, 1997, 65: 285-322
- [6] Wu JC, Lu H. Prospect of wild edible mushrooms industry and suggestions for industry development in Yunnan[J]. Journal of West China Forestry Science, 2006, 35(2): 154-158 (in Chinese)
吴家琛,陆辉. 云南野生食用菌产业的发展前景及相关举措[J]. 西部林业科学, 2006, 35(2): 154-158
- [7] Wang XB. *Cantharellus cibarius* product development[D]. Ya'an: Master's Thesis of Sichuan Agricultural University, 2013 (in Chinese)
王雪波. 鸡油菌产品研制[D]. 雅安: 四川农业大学硕士学位论文, 2013
- [8] Zhang CL, Yang FJ, Gui XM, Li XM, Bai CY. Research status and prospect of the *Cantharellus cibarius*[J]. Tropical Agricultural Science & Technology, 2010, 33(3): 35-39 (in Chinese)
张传利,杨发军,桂雪梅,李兴明,白成元. 鸡油菌研究概况与展望[J]. 热带农业科技, 2010, 33(3): 35-39

- [9] Tian XF, Liu PG, Shao SC. Research status and prospect of the genus *Cantharellus* Adans. ex Fr. (*Cantharellaceae*, *Basidiomycota*)[J]. Microbiology China, 2009, 36(10): 1577-1586 (in Chinese)
田霄飞, 刘培贵, 邵士成. 鸡油菌属的研究概况与展望[J]. 微生物学通报, 2009, 36(10): 1577-1586
- [10] Hibbett DS, Bauer R, Binder M, Giachini AJ, Hosaka K, Justo A, Larsson E, Larsson KH, Lawrey JD, Miettinen O, et al. 14 *Agaricomycetes*[A]//McLaughlin DJ, Spatafora JW. Systematics and Evolution[M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 2014: 373-429
- [11] Earle FS. The genera of North American gill fungi[J]. Bulletin of the New York Botanical Garden, 1909, 5(18): 373-451
- [12] Linnaeus C. Species Plantarum[M]. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753
- [13] Adanson M. Familles des Plantes[M]. Paris: Vincent, 1763
- [14] Fries EM. Systema Mycologicum, Vol. 1[M]. Lundae & Greifswald: Ex Officina Berlingiana, 1821: 1-520
- [15] Pilz D, Norvell L, Danell E, Randy M. Ecology and Management of Commercially Harvested Chanterelle Mushrooms[M]. Portland: United States Department of Agriculture, 2003: 1-83
- [16] Persoonii CH. Commentatio de Fungis Clavaeformibus Sistens Specierum Hus Usque Notarum Descriptiones Cum Differentiis Specificis, Nec Non Auctorum Synonymis[M]. Lipsiae: Apud Petrum Philippum Wolf, 1797: 1-125
- [17] Persoon CH. Synopsis Methodica Fungorum[M]. Gottingae: Apud Henricum Dieterich, 1801: 1-706
- [18] Fries EM. Epicrisis Systematis Mycologici, seu Synopsis *Hymenomycetum*[M]. Upsaliae: Typographia Academica, 1838: 1-612
- [19] Peck CH. New York species of *Cantharellus*[J]. Bulletin of the New York State Museum of Natural History, 1887, 1: 34-43
- [20] Smith AH, Morse EE. The genus *Cantharellus* in the western United States[J]. Mycologia, 1947, 39(5): 497-534
- [21] Heinemann P. Champignons récoltés au Congo belge par madame M. goossens-fontana. III. *Cantharellineae*[J]. Bulletin du Jardin Botanique de l'État a Bruxelles, 1958, 28(4): 385-438
- [22] Corner EJH. Monograph of Cantharelloid Fungi[M]. London: Oxford University Press, 1966: 1-247
- [23] Donk MA. Notes on *Cantharellus* sect. *Leptocantharellus*[J]. Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi, 1969, 5(3): 265-284
- [24] Feibelman TP, Doudrick RL, Cibula WG, Bennett JW. Phylogenetic relationships within the *Cantharellaceae* inferred from sequence analysis of the nuclear large subunit rDNA[J]. Mycological Research, 1997, 101(12): 1423-1430
- [25] Dahlman M, Danell E, Spatafora JW. Molecular systematics of *Craterellus*: cladistic analysis of nuclear LSU rDNA sequence data[J]. Mycological Research, 2000, 104(4): 388-394
- [26] Eyssartier G, Buyck B. Note nomenclaturale et systématique sur le genre *Cantharellus*[J]. Documents Mycologiques, 2001, 31(121): 55-56
- [27] Tibuhwa DD, Saviæ S, Tibell L, Kivaisi AK. *Afrocantharellus* gen. stat. nov. is part of a rich diversity of African *Cantharellaceae*[J]. IMA Fungus, 2012, 3(1): 25-38
- [28] De Kesel A, Amalfi M, Ngoy BKW, Yorou NS, Raspé O, Degreëf J, Buyck B. New and interesting *Cantharellus* from tropical Africa[J]. Cryptogamie, Mycologie, 2016, 37(3): 283-327
- [29] Olariaga I, Buyck B, Esteve-Raventós F, Hofstetter V, Manjón JL, Moreno G, Salcedo I. Assessing the taxonomic identity of white and orange specimens of *Cantharellus*: occasional colour variants or independent species?[J]. Cryptogamie, Mycologie, 2015, 36(3): 287-300
- [30] Lévillé JH. Sur l'hyménium des champignons[J]. Annales Sciences Nature Série, 1837, 8: 321-338
- [31] Lévillé JH. Observations sur quelques champignons de la Flore des environs de Paris[J]. Annales Sciences Nature Série, 1843, 1: 213-231
- [32] Fayod V. Prodrome d'une histoire naturelle des *Agaricinés*[J]. Annales Sciences Nature Série, 1889, 9: 181-411
- [33] Maire R. Recherches Cytologiques et Taxonomiques sur les *Basidiomycetes*[M]. Paris: Au siège de la Société, 1902: 1-209
- [34] Coker WC. *Craterellus*, *Cantharellus* and related genera in North Carolina; with a key to the genera of gill fungi[J]. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 1919, 35(1/2): 24-48
- [35] Heinemann P. *Cantharellineae* du katanga[J]. Bulletin du Jardin Botanique de l'État a Bruxelles, 1966, 36(3): 335-352
- [36] Bigelow HE. The cantharelloid fungi of New England and adjacent areas[J]. Mycologia, 1978, 70(4): 707-756
- [37] Petersen RH, Mueller G. New South American taxa of *Cantharellus*, *C. nothofagorum*, *C. xanthoscyphus*, and *C. lateritius* var. *colombianus*[J]. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 1992, 28(1/4): 195-200
- [38] Feibelman TP, Bennett JW, Cibula WG. *Cantharellus tabernensis*: a new species from the southeastern United States[J]. Mycologia, 1996, 88(2): 295-301
- [39] Sesli E. Two new records of cantharelloid fungi for Turkey[J]. Israel Journal of Plant Sciences, 1997, 45(1): 71-74
- [40] Eyssartier G, Buyck B. Contribution to the systematics of the genus *Cantharellus* in tropical Africa: study of some red-pigmented species[J]. Belgian Journal of Botany, 1998, 131(2): 139-149
- [41] Eyssartier G, Buyck B. Contribution à un inventaire mycologique de madagascar. 2. Nouveaux taxons dans le genre *Cantharellus*[J]. Mycotaxon, 1999, 70: 203-211
- [42] Eyssartier G, Buyck B. Contribution à un inventaire mycologique de madagascar. 3[J]. Cryptogamie Mycologie,

- 1999, 20(1): 11-16
- [43] Buyck B, Eyssartier G, Kivaisi A. Addition to the inventory of the genus *Cantharellus* (Basidiomycota, Cantharellaceae) in Tanzania[J]. Nova Hedwigia, 2000, 71(3/4): 491-502
- [44] Eyssartier G, Buyck B. Notes on the Australian species described in the genus *Cantharellus* (Basidiomycetes)[J]. Australian Systematic Botany, 2001, 14(4): 587-598
- [45] Eyssartier G. Vers une monographie du genre *Cantharellus* Adans.: Fr.[D]. Paris: Doctoral Dissertation of Muséum National D'histoire Naturelle, 2001
- [46] Eyssartier G, Stubbe D, Walley R, Verbeken A. New records of *Cantharellus* species (Basidiomycota, Cantharellaceae) from Malaysian dipterocarp rainforest[J]. Fungal Diversity, 2009, 36(6): 57-67
- [47] Buyck B, Lewis DP, Eyssartier G, Hofstetter V. *Cantharellus quercophilus* sp. nov. and its comparison to other small, yellow or brown American chanterelles[J]. Cryptogamie Mycologie, 2010, 31(1): 17-33
- [48] Buyck B. One neo- and four epitypifications for *Cantharellus* species from tropical African savannah woodlands[J]. Cryptogamie, Mycologie, 2012, 33(1): 11-17
- [49] Buyck B, Randrianjohany É, Eyssartier G. Observations on some enigmatic *Cantharellus* (Cantharellales, Basidiomycota) with lilac-violaceous tints from Africa and Madagascar[J]. Cryptogamie, Mycologie, 2012, 33(2): 167-179
- [50] Wartchow F, Buyck B, Maia LC. *Cantharellus aurantioconspicuus* (Cantharellales), a new species from Pernambuco, Brazil[J]. Nova Hedwigia, 2012, 94(1/2): 129-137
- [51] Eyssartier G, Buyck B. Le genre *Cantharellus* en Europe. Nomenclature et taxinomie[J]. Bulletin Trimestriel de la Société Mycologique de France, 2000, 116(2): 91-138
- [52] Wilson AW, Aime MC, Dierks J, Mueller GM, Henkel TW. Cantharellaceae of Guyana I: new species, combinations and distribution records of *Craterellus* and a synopsis of known taxa[J]. Mycologia, 2012, 104(6): 1466-1477
- [53] Buyck B, Kauff F, Cruaud C, Hofstetter V. Molecular evidence for novel *Cantharellus* (Cantharellales, Basidiomycota) from tropical African miombo woodland and a key to all tropical African chanterelles[J]. Fungal Diversity, 2013, 58(1): 281-298
- [54] Deepika K, Reddy MS, Upadhyay RC. New records of *Cantharellus* species from the northwestern Himalayas of India[J]. Mycology, 2013, 4(4): 205-220
- [55] Henkel TW, Wilson AW, Aime MC, Dierks J, Uehling JK, Roy M, Schimann H, Wartchow F, Mueller GM. Cantharellaceae of Guyana II: new species of *Craterellus*, new South American distribution records for *Cantharellus guyanensis* and *Craterellus excelsus*, and a key to the Neotropical taxa[J]. Mycologia, 2014, 106(2): 307-324
- [56] Buyck B. Special issue: *Cantharellus*[J]. Cryptogamie, Mycologie, 2016, 37(3): 255-258
- [57] An DY, Liang ZQ, Jiang S, Su MS, Zeng NK. *Cantharellus hainanensis*, a new species with a smooth hymenophore from tropical China[J]. Mycoscience, 2017, 58(6): 438-444
- [58] Antonín V, Hofstetter V, Ryoo R, Ka KH, Buyck B. New *Cantharellus* species from the Republic of Korea[J]. Mycological Progress, 2017, 16(8): 753-759
- [59] Herrera M, Bandala VM, Montoya L. *Cantharellus violaceovinosus*, a new species from tropical *Quercus* forests in eastern Mexico[J]. MycoKeys, 2018(32): 91-109
- [60] Buyck B, Antonín V, Chakraborty D, Baghela A, Das K, Hofstetter V. *Cantharellus* sect. *Amethystini* in Asia[J]. Mycological Progress, 2018, 17(8): 917-924
- [61] Buyck B, Hofstetter V. *Cantharellus* subg. *Pseudocantharellus* (Hydnaceae, Cantharellales) revisited: one epitypification, one new synonym and one new species[J]. Mycosphere, 2018, 9(1): 141-148
- [62] Buyck B, Henkel TW, Hofstetter V. Epitypification of the Central African *Cantharellus densifolius* and *C. luteopunctatus* allows for the recognition of two additional species[J]. MycoKeys, 2019, 49: 49-72
- [63] Buyck B, Kauff F, Randrianjohany E, Hofstetter V. Sequence data reveal a high diversity of *Cantharellus* associated with endemic vegetation in Madagascar[J]. Fungal Diversity, 2015, 70(1): 189-208
- [64] Buyck B, Henkel TW, Dentinger BTM, Séné O, Hofstetter V. Multigene sequencing provides a suitable epitype, barcode sequences and a precise systematic position for the enigmatic, African *Cantharellus miniatescens*[J]. Cryptogamie, Mycologie, 2016, 37(3): 269-282
- [65] Buyck B, De Crop E, Verbeken A, Hofstetter V. Untangling the Central African *Cantharellus* sect. *Tenuis*: *Cantharellus minutissimus* sp. nov. and epitypification of *Cantharellus alboroseus*[J]. Cryptogamie, Mycologie, 2016, 37(3): 329-343
- [66] Olariaga I, Moreno G, Manjón JL, Salcedo I, Hofstetter V, Rodríguez D, Buyck B. *Cantharellus* (Cantharellales, Basidiomycota) revisited in Europe through a multigene phylogeny[J]. Fungal Diversity, 2017, 83(1): 263-292
- [67] Deng SQ. Fungi of China[M]. Beijing: Science Press, 1963: 1-808 (in Chinese)
邓叔群. 中国的真菌[M]. 北京: 科学出版社, 1963: 1-808
- [68] Chiu WF. The new species of *Agaricales* from Yunnan, China[J]. Acta Microbiologica Sinica, 1973, 13(2): 129-135 (in Chinese)
裘维蕃. 云南伞菌的十个新种[J]. 微生物学报, 1973, 13(2): 129-135
- [69] Zang M. Some new species of *Basidiomycetes* from the Xizang autonomous region of China[J]. Acta Microbiologica Sinica, 1980, 20(1): 29-34, 113 (in Chinese)
臧穆. 我国西藏担子菌类新种[J]. 微生物学报, 1980, 20(1): 29-34, 113
- [70] Tian XF. Taxonomy and phylogeny of the genus *Cantharellus* in southwestern China with notes on autocorrelation analysis of the spores[D]. Kunming:

- Master's Thesis of Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 2009 (in Chinese)
- 田霄飞. 中国西南鸡油菌属真菌的分类学与分子系统学研究: 兼论孢子尺寸的自相关分析[D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所硕士学位论文, 2009
- [71] Shao SC. Studies on taxonomy and phylogeny of the genus *Cantharellus* from southwestern China as well as notes on population genetics of *C. tuberculosporus*[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of University of Chinese Academy of Sciences, 2011 (in Chinese)
- 邵士成. 中国西南鸡油菌属真菌系统分类学研究——兼论疣孢鸡油菌群体遗传学的引物筛选[D]. 北京: 中国科学院大学博士学位论文, 2011
- [72] Tian XF, Shao SC, Liu PG. Two notable species of the genus *Cantharellus* Adans. (Cantharellales, Basidiomycota) new to China[J]. *Edible Fungi of China*, 2009, 28(4): 10-11 (in Chinese)
- 田霄飞, 邵士成, 刘培贵. 鸡油菌属值得关注的 2 个中国新记录种[J]. *中国食用菌*, 2009, 28(4): 10-11
- [73] Shao SC, Tian XF, Liu PG. Two species with intercontinental disjunct distribution of the genus *Cantharellus*[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University: Natural Science*, 2012, 27(2): 150-155 (in Chinese)
- 邵士成, 田霄飞, 刘培贵. 鸡油菌属真菌 2 个洲际间断分布种[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2012, 27(2): 150-155
- [74] Tian XF, Buyck B, Shao SC, Liu PG, Fang Y. *Cantharellus zangii*, a new subalpine basidiomycete from southwestern China[J]. *Mycotaxon*, 2012, 120(2): 99-103
- [75] Shao SC, Tian XF, Liu PG. *Cantharellus* in southwestern China: a new species and a new record[J]. *Mycotaxon*, 2011, 116(2): 437-446
- [76] Shao SC, Buyck B, Tian XF, Liu PG, Geng YH. *Cantharellus phloginus*, a new pink-colored species from southwestern China[J]. *Mycoscience*, 2016, 57(2): 144-149
- [77] Shao SC, Liu PG, Tian XF, Buyck B, Geng YH. A new species of *Cantharellus* (Cantharellales, Basidiomycota, Fungi) from subalpine forest in Yunnan, China[J]. *Phytotaxa*, 2016, 252(4): 273-279
- [78] Dai FL. *Sylloge Fungorum Sinicorum*[M]. Beijing: Science Press, 1979: 1-1527 (in Chinese)
- 戴芳澜. *中国真菌总汇*[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 1-1527
- [79] Li Y, Li TH, Yang ZL, Bau T, Dai YC. *Atlas of Chinese Macrofungal Resources*[M]. Zhengzhou: Central China Farmers Publishing House, 2015: 690-696 (in Chinese)
- 李玉, 李泰辉, 杨祝良, 图力古尔, 戴玉成. 中国大型菌物资源图鉴[M]. 郑州: 中原农民出版社, 2015: 690-696
- [80] Li TH. Studies on the phylogenetic relations of Cantharelloid fungi and their relatives[D]. Guangzhou: Doctoral Dissertation of Sun Yat-sen University, 2001 (in Chinese)
- 李泰辉. 鸡油菌目及其相关类群的系统学研究[D]. 广州: 中山大学博士学位论文, 2001
- [81] Feibelman T, Bayman P, Cibula WG. Length variation in the internal transcribed spacer of ribosomal DNA in chanterelles[J]. *Mycological Research*, 1994, 98(6): 614-618
- [82] Pine EM, Hibbett DS, Donoghue MJ. Phylogenetic relationships of cantharelloid and clavarioid *Homobasidiomycetes* based on mitochondrial and nuclear rDNA sequences[J]. *Mycologia*, 1999, 91(6): 944-963
- [83] Moncalvo JM, Nilsson RH, Koster B, Dunham SM, Bernauer T, Matheny PB, Porter TM, Margaritescu S, Weiß M, Garnica S, et al. The cantharelloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods[J]. *Mycologia*, 2006, 98(6): 937-948
- [84] Dunham SM, O'dell TE, Molina R. Analysis of nrDNA sequences and microsatellite allele frequencies reveals a cryptic chanterelle species *Cantharellus cascadiensis* sp. nov. from the American Pacific Northwest[J]. *Mycological Research*, 2003, 107(10): 1163-1177
- [85] Buyck B, Hofstetter V. The contribution of *tef-1* sequences to species delimitation in the *Cantharellus cibarius* complex in the southeastern USA[J]. *Fungal Diversity*, 2011, 49(1): 35-46
- [86] Mi F. Population genetics of *Trogia venenata*, molecular phylogeny and biogeography of *Cantharellus cibarius* species complex (CCSC)[D]. Kunming: Doctoral Dissertation of Yunnan University, 2016 (in Chinese)
- 米飞. 毒沟褶菌(*Trogia venenata*)群体遗传学及鸡油菌复合种分子系统学与生物地理学研究[D]. 昆明: 云南大学博士学位论文, 2016
- [87] Ogawa W, Endo N, Fukuda M, Yamada A. Phylogenetic analyses of Japanese golden chanterelles and a new species description, *Cantharellus anzutake* sp. nov.[J]. *Mycoscience*, 2018, 59(2): 153-165
- [88] Buyck B, Cruaud C, Couloux A, Hofstetter V. *Cantharellus texensis* sp. nov. from Texas, a southern lookalike of *C. cinnabarinus* revealed by *tef-1* sequence data[J]. *Mycologia*, 2011, 103(5): 1037-1046
- [89] Yuan L, Liu Y, Zha L, Zhong ZC. Analysis and quality evaluation of nutritional components in wild *Cantharellus cibarius* Fr. from Linzhi, Tibet[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2019, 24(4): 73-81 (in Chinese)
- 袁雷, 刘瑜, 扎罗, 钟政昌. 林芝野生鸡油菌营养成分分析与评价[J]. *中国农业大学学报*, 2019, 24(4): 73-81
- [90] Luo C, Lu XX, Zhou D. Study on hypoglycemic function of *Cantharellus polysaccharide*[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2010, 31(12): 333-334,337 (in Chinese)
- 罗成, 鲁晓翔, 周达. 鸡油菌多糖降血糖作用研究[J]. *食品工业科技*, 2010, 31(12): 333-334,337
- [91] Han XQ, Li WJ, Ko CH, Gao XM, Han CX, Tu PF.

- Structure characterization and immunocompetence of a glucan from the fruiting bodies of *Cantharellus cibarius*[J]. Journal of Asian Natural Products Research, 2013, 15(11): 1204-1209
- [92] Kolundžić M, Stanojković T, Radović J, Tačić A, Dodevska M, Milenković M, Sisto F, Masia C, Farronato G, Nikolić V, et al. Cytotoxic and antimicrobial activities of *Cantharellus cibarius* Fr. (Cantarellaceae)[J]. Journal of Medicinal Food, 2017, 20(8): 790-796
- [93] Lemieszek MK, Nunes FM, Cardoso C, Marques G, Rzeski W. Neuroprotective properties of *Cantharellus cibarius* polysaccharide fractions in different *in vitro* models of neurodegeneration[J]. Carbohydrate Polymers, 2018, 197: 598-607
- [94] Lemieszek MK, Marques PS, Ribeiro M, Ferreira D, Marques G, Chaves R, Pożarowski P, Nunes FM, Rzeski W. Mushroom small RNAs as potential anticancer agents: a closer look at *Cantharellus cibarius* proapoptotic and antiproliferative effects in colon cancer cells[J]. Food & Function, 2019, 10(5): 2739-2751
- [95] Mascanzoni D. Long-term ¹³⁷Cs contamination of mushrooms following the Chernobyl fallout[J]. Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry, 2001, 249(1): 245-249
- [96] Alonso J, García MA, Pérez-López M, Melgar MJ. The concentrations and bioconcentration factors of copper and zinc in edible mushrooms[J]. Archives of Environmental Contamination and Toxicology, 2003, 44(2): 180-188
- [97] Zou FL, Long HW. The ecological characteristics and distribution features of *Cantharellus cibarius* in Guizhou[J]. Journal of Guizhou Normal University (Natural Science), 1998, 16(4): 21-24,73 (in Chinese)
邹方伦, 龙汉武. 贵州鸡油菌的生态学特点及分布特征[J]. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 1998, 16(4): 21-24,73
- [98] Zhang CL, Yang FJ, Li XM, Bai CY. A study on ecological characteristics of *Cantharellus cibarius* in Puer[J]. Tropical Agricultural Science & Technology, 2011, 34(2): 17-20 (in Chinese)
张传利, 杨发军, 李兴明, 白成元. 普洱市鸡油菌的生态学特性研究[J]. 热带农业科技, 2011, 34(2): 17-20
- [99] Rochon C, Paré D, Pélardy N, Khasa DP, Fortin JA. Ecology and productivity of *Cantharellus cibarius* var. *roseocanus* in two eastern Canadian jack pine stands[J]. Botany, 2011, 89(10): 663-675
- [100] Kumari D, Reddy MS, Upadhyay RC. Diversity of cultivable bacteria associated with fruiting bodies of wild Himalayan *Cantharellus* spp.[J]. Annals of Microbiology, 2013, 63(3): 845-853
- [101] He HZ, Xu LC, Luo LX, Feng SF, Li LX, Zhang YF, Zhang L. Influence on the Pine biomass and net carbon storage by *Cantharellus cibarius* Fr infection[J]. Guizhou Science, 2010, 28(4): 21-25 (in Chinese)
贺红早, 许丽春, 骆礼秀, 冯胜赋, 李利霞, 张勇峰, 张林. 鸡油菌浸染对马尾松生物量及净碳储量的影响[J]. 贵州科学, 2010, 28(4): 21-25
- [102] Rangel-Castro IJ, Danell E, Taylor AF. Use of different nitrogen sources by the edible ectomycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius*[J]. Mycorrhiza, 2002, 12(3): 131-137
- [103] Danell E. Formation and growth of the ectomycorrhiza of *Cantharellus cibarius*[J]. Mycorrhiza, 1994, 5(2): 89-97
- [104] Ogawa W, Endo N, Takeda Y, Kodaira M, Fukuda M, Yamada A. Efficient establishment of pure cultures of yellow chanterelle *Cantharellus anzutake* from ectomycorrhizal root tips, and morphological characteristics of ectomycorrhizae and cultured mycelium[J]. Mycoscience, 2019, 60(1): 45-53
- [105] Ogawa W, Takeda Y, Endo N, Yamashita S, Takayama T, Fukuda M, Yamada A. Repeated fruiting of Japanese golden chanterelle in pot culture with host seedlings[J]. Mycorrhiza, 2019, 29(5): 519-530