



托光柄菇属一中国新记录种

饶固 戴丹 张波* 李玉*

吉林农业大学食药用菌教育部工程研究中心 吉林 长春 130118

摘要:【背景】托光柄菇属(*Volvopluteus*)隶属于光柄菇科(*Pluteaceae*)，目前世界上仅有4个种。【目的】调查我国东北地区大型真菌资源。【方法】采集大型真菌标本，对其形态进行详细的观察和描述，提取DNA，测定rDNA ITS序列，基于最大似然法和贝叶斯法构建系统发育树。【结果】2019–2020年在吉林省延边朝鲜族自治州敦化市采集的标本中，有6份标本为密执安托光柄菇*V. michiganensis*，该种真菌此前未在我国发现。在系统发育分析中，采自我国的密执安托光柄菇*V. michiganensis*与该种的模式标本聚为一个分支。【结论】密执安托光柄菇*V. michiganensis*为中国新记录种。

关键词:光柄菇科，托光柄菇属，分类学，系统发育

A new record species of *Volvopluteus* from China

RAO Gu DAI Dan ZHANG Bo* LI Yu*

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

Abstract: [Background] *Volvopluteus*, a member of *Pluteaceae*, has only four species in the world currently. [Objective] To investigate the resources of macrofungi in northeast China. [Methods] Samples of macrofungi were collected, their morphology was observed and described in detail. Their DNA was extracted, rDNA ITS sequences were determined, and the molecular phylogenetic tree was constructed based on maximum likelihood and Bayesian inference. [Results] Among the specimens collected from 2019 to 2020 in Dunhua city, Yanbian Korean Autonomous Prefecture, Jilin Province, six *V. michiganensis* were found, which had not been found in China before. In the phylogenetic analysis, *V. michiganensis* collected from China was grouped into a branch with the type specimen. [Conclusion] *V. michiganensis* is a new record species in China.

Keywords: *Pluteaceae*, *Volvopluteus*, taxonomy, phylogeny

Foundation items: Earmarked Fund for Modern Agroindustry Technology Research System (CARS20); Key Research and Development of Ministry of Science and Technology of China (2018YFE0107800); Jilin Provincial Science and Technology Development Project (20190201026JC)

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

Received: 24-12-2020; Accepted: 30-01-2021; Published online: 15-03-2021

基金项目：现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS20)；科技部重点研发专项(2018YFE0107800)；吉林省科技厅项目(20190201026JC)

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

收稿日期：2020-12-24；接受日期：2021-01-30；网络首发日期：2021-03-15

2011 年 Justo 等^[1-2]基于光柄菇科系统发育分析及形态学分类特征提出将小包脚菇属 *Volvariella* 中盖皮层凝胶状、平均担孢子长度 $\geq 11\text{ }\mu\text{m}$ 的种类归为一个新属托光柄菇属 *Volvopluteus* Vizzini, Contu & Justo 2011, 包括 4 个种: *V. asiaticus* Justo & Minnis 2011、厄尔托光柄菇 *V. earlei* (Murrill) Vizzini, Contu & Justo 2011、黏盖托光柄菇 *V. gloiocephalus* (DC.) Vizzini, Contu & Justo 2011 和密执安托光柄菇 *V. michiganensis* (A.H.Sm.) Justo & Minnis 2011, 其中黏盖托光柄菇 *V. gloiocephalus* 为模式种。该分类群隶属于担子菌门 *Basidiomycota*、伞菌纲 *Agaricomycetes*、伞菌目 *Agaricales*、光柄菇科 *Pluteaceae*。2014 年 Kaur 等在《第八届国际蘑菇生物学及蘑菇制品会议论文集》^[3](未正式出版)中发表了摘要, 拟定新种“*V. diversisporus*”和“*V. Shafferii*”, 被 Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>)收录, 但这 2 个名称并没有被合格发表^[4-5]。因此, 目前托光柄菇属被认可的仅有以上 4 个种^[6]。

2012 年 Senthilarasu 等^[7]选用小包脚菇属和托光柄菇属部分种的 rDNA ITS (ITS1+5.8S+ITS2) 序列构建系统发育树, 发现托光柄菇属与小包脚菇属的系统发育种有明显区别, 与 Justo 等^[1]对托光柄菇属的研究结果相一致。2020 年徐江等^[8-9]认为托光柄菇属的形态特征不足以与小包脚菇属相区分, 因此未采用托光柄菇属这一概念。

2011 年 Justo 等^[2]在 Smith^[10]描述的基础上重新对密执安托光柄菇模式标本的形态进行了详细的描述, 并测定了 rDNA ITS 序列(GenBank 登录号 HM562195), 分子系统学和形态学研究结果都显示该份标本应归属于托光柄菇属 *V. Vizzini, Contu & Justo 2011*。

托光柄菇属在中国已知的种是黏盖托光柄菇, 2011 年 Justo 等^[1-2]在成立托光柄菇属时将黏盖小包脚菇 *Volvariella gloiocephala* 划分到这个属, 并将美丽小包脚菇 *Volvariella speciosa* 作为黏盖小包脚菇的异名, 合并为黏盖托光柄菇 *V. gloiocephalus* (DC.)

Vizzini, Contu & Justo 2011。

在调查我国东北地区大型真菌资源的过程中, 从吉林省敦化市采集到 6 份托光柄菇属的标本, 经形态学和系统发育分析相结合研究, 鉴定为密执安托光柄菇 *V. michiganensis* (A.H.Sm.) Justo & Minnis 2011, 现报道如下。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究所涉及的 6 份密执安托光柄菇于 2019–2020 年在吉林省延边朝鲜族自治州敦化市寒葱岭红叶谷采集, 干标本保存于吉林农业大学菌物标本馆(HMJAU), 标本号分别是 HMJAU57044、HMJAU57045、HMJAU57046、HMJAU57047、HMJAU57048 和 HMJAU57049。

1.2 主要试剂和仪器

新型植物基因组 DNA 提取试剂盒, 江苏康为世纪生物科技有限公司。光学显微镜, 徕卡显微系统(上海)贸易有限公司。

1.3 方法

宏观形态特征来自新鲜标本的野外记录, 显微特征的观察在光学显微镜(LEICA DM1000)下进行, 以 5% KOH 溶液为浮载剂, 以 1% 刚果红为染色剂。N1 份标本, N2 个子实体的担孢子随机选择 N3 个成熟个体进行测量, 记录为 N3、N2、N1。描述中使用了以下缩写:avl 为平均长度, avw 为平均宽度, Q 为长与宽的商值, avQ 为平均商。显微结构的测量在 1 000 倍视野下进行。担孢子图像在扫描电镜(Hitachi SU8000) 1.0 kV 下拍摄, 工作距离为 8 mm。

标本基因组 DNA 的提取采用新型植物基因组 DNA 提取试剂盒, ITS 序列扩增引物采用 ITS1 和 ITS4^[11-12], PCR 产物检测采用 1% 的琼脂糖凝胶电泳法, 测序工作委托北京六合华大基因科技有限公司完成, 测序结果提交至 GenBank。本研究获取了 4 条密执安托光柄菇 ITS 序列, 另外 14 条所用到的 ITS 序列检索自 GenBank, 均存在标本并已发表文章^[1,13], 所用到的序列见表 1。利用 PhyloSuite 1.2.2^[14] 中的

MAFFT^[15]进行序列比对(Alignment Mode: Normal, Strategy: Auto), Gblocks^[16-17]获取保守序列(Date Type: Codons); 利用 ModelFinder^[18]选择最佳模型和参数, IQ-TREE 1.6.8^[19]和 Mrbayes^[20]分别构建系统发育树, 基于 AICc (Akaike Information Criterion, Corrected)标准, 最大似然法的最佳拟合模型为 TN*e*+I, 贝叶斯法的最佳拟合模型为 K80+I, IQ-TREE 构建最大似然树中选用标准的自举抽样(Bootstrap), 数值设置为 1 000。

2 结果与分析

2.1 中国新记录种的形态描述

密执安托光柄菇(图 1, 图 2)

Volvopluteus michiganensis (A.H. Sm.) Justo & Minnis, Fungal Biology 115(1): 15 (2011)

Pluteus michiganensis A.H. Sm., Annls mycol. 32(5/6): 482 (1934)

菌盖直径 66–83 mm, 幼时圆锥状, 成熟后逐渐平展至微上翘, 中微凸至顿凸; 表面覆盖有放射状排列的纤维, 湿时黏; 幼时浅灰色, 边缘白, 成



图 1 密执安托光柄菇的生境及显微结构

Figure 1 Habitat and microstructure of *Volvopluteus michiganensis*

注: A–H: 担子体。A、B: 标本 HMJAU57044; C、D: 标本 HMJAU57047; E、F: 标本 HMJAU57048; G、H: 标本 HMJAU57049。

I: 担孢子; J: 担子; K: 侧生囊状体; L: 褶缘囊状体; M: 盖皮菌丝; N: 柄囊体; I–N 标尺为 10 μm

Note: A–H: Basidiomata. A, B: Collection HMJAU57044; C, D: Collection HMJAU57047; E, F: Collection HMJAU57048; G, H: Collection HMJAU57049. I: Basidiospores; J: Basidium; K: Pleurocystidia; L: Cheilocystidia; M: Pileipellis; N: Caulocystidia; bars in I–N: 10 μm

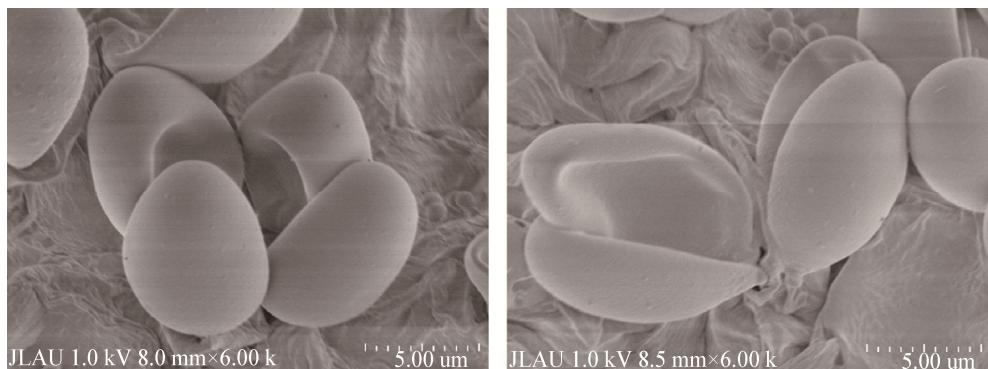


图 2 密执安托光柄菇担孢子扫描电镜图

Figure 2 Scanning electron microscopy (SEM) photos of basidiospores of *Volvopluteus michiganensis*

热后逐渐变为乳白色，有时带淡粉色；边缘有长或短棱纹，成熟后边缘常开裂或呈撕裂状。菌肉极薄，白色。菌褶幼时白色，成熟后粉色，离生，不等长，褶幅宽。菌柄长 84–168 mm，宽 5–22 mm，白色，纤维脆骨质，中空至实心，向下渐粗，柄上绒毛丰富，基部常有厚绒毛。菌托白色，膜质，22–26 mm，苞状。

担孢子 [120, 6, 6] [(9.5)10.0–13.5] $\mu\text{m} \times [6.5–8.0(8.5)] \mu\text{m}$, $\text{avl} \times \text{avw} = 11.45 \mu\text{m} \times 7.30 \mu\text{m}$, $Q=1.33–1.85$, $\text{avQ}=1.57$, 椭圆形至长椭圆形。担子 [19, 4, 6] [(33–56) $\mu\text{m} \times (11.5–14.0) \mu\text{m}$, 4 小梗, 棍棒状。侧囊体 [14, 3, 6] [(53–123) $\mu\text{m} \times (22–57) \mu\text{m}$, 纺锤形、狭椭圆形、球茎状或烧瓶形, 透明, 薄壁, 经常遍布整个子实层, 许多侧囊体有圆柱形顶端赘生物, (9.0–15.5) $\mu\text{m} \times (2.5–4.5) \mu\text{m}$]。缘囊体 [(48–66) $\mu\text{m} \times (20–36) \mu\text{m}$, 纺锤形、棒状或者狭椭圆形, 透明, 薄壁。盖皮菌丝黏皮型, 由 2–11 μm 宽的菌丝组成, 菌丝圆柱形或边缘不规则, 包埋在厚的胶质基质中, 透明或存在浅褐色色素, 细胞壁薄而光滑。柄皮菌丝 6–17 μm 宽, 圆柱形, 无色或带有褐色素, 细胞壁薄而光滑。柄囊体 [(17–108) $\mu\text{m} \times (10–16) \mu\text{m}$, 圆柱形、纺锤形或葫芦形。菌托主要由致密的不规则圆柱形菌丝组成, 3–18 μm 宽。在所有组织中未见锁状联合。

生境：单生或散生，腐生，秋初生长于阔叶林浅地表层或落叶层。

分布：中国，美国。

研究标本：中国吉林省延边朝鲜族自治州敦化市寒葱岭红叶谷，饶固，2019 年 7 月 16 日(HMJAU 57044, HMJAU57045, HMJAU57046), 2019 年 7 月 18 日(HMJAU57047), 2019 年 7 月 19 日(HMJAU-CR57048), 2020 年 7 月 10 日(HMJAU57049)。

2.2 系统发育分析

数据集(图 3)包括 16 条托光柄菇属和 2 条光柄菇属硬毛皮层组 *Pluteus* sect. *Hispidoderma* (*P. longistriatus* 和 *P. heteromarginatus*) rDNA ITS 序列，在最大似然法(Maximum Likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian Inference, BI)构建的系统发育树中均产生了 3 个分支：*V. gloiocephalus* 分支，来自葡萄牙、西班牙和加利福尼亚的 5 个黏盖托光柄菇聚在了一个分支，结点的 BP=100, PP=1; *V. michiganensis/V. asiaticus* 分支，来自中国的 4 个密执安托光柄菇与美国密歇根州的密执安托光柄菇模式种聚在了一个分支，结点的 BP=100, PP=1。*V. michiganensis* 与 *V. asiaticus* 聚在同一分支, BP=88, PP=1; *V. earlei* 分支，来自刚果民主共和国、西班牙和意大利的 5 个厄尔托光柄菇聚在了同一个分支, 结点的 BP=84, PP=0.99。在所有分析中，每个分支都得到较高支持。在 ML 树中，*V. gloiocephalus* 是最先分化出的进化支，与 *V. michiganensis/V. asiaticus* 成为姐妹进化支，而在 BI 树中，*V. michiganensis/V. asiaticus* 是最先分化的进化支，与 *V. gloiocephalus* 成为姐妹进化支。

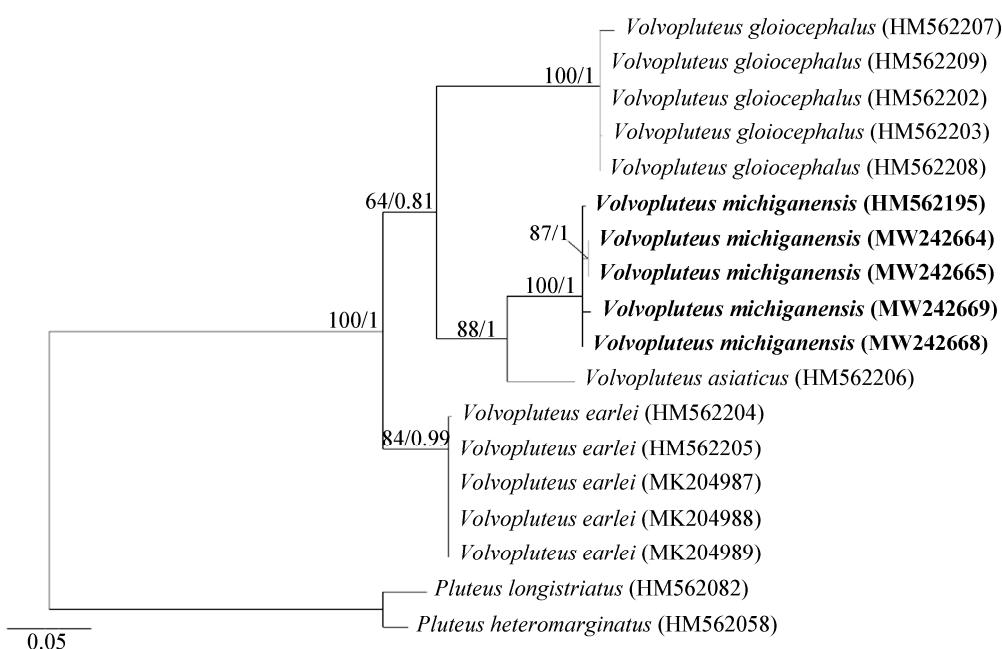


图3 基于最大似然法构建的rDNA ITS 托光柄菇属系统发育树

Figure 3 Maximum likelihood (ML) phylogenetic tree of the *Volvopluteus* based on rDNA ITS sequences

注: 内部结点的 Bootstrap (BP) 和 Posterior Probability (PP) 值标注在分支上 (ML/BI), 源自中国的 4 个密执安托光柄菇用加粗字体表示, GenBank 登录号标注在种名后面, 选用 *Pluteus longistriatus* (Peck) Peck 和 *Pluteus heteromarginatus* Justo 作为外群

Note: Bootstrap and posterior probability values for internal nodes are given on the branches (ML/BI). Four *Volvopluteus michiganensis* from China are shown in thick black. The GenBank accession is tagged after the species name. *Pluteus longistriatus* (Peck) Peck and *Pluteus heteromarginatus* Justo were used as the outgroups

表1 构建系统发育树所用序列

Table 1 The sequences used to construct phylogenetic tree

分类群 Taxon	GenBank 登录号 GenBank accession No.	凭证标本 Specimen voucher	国家 Country
<i>Volvopluteus earlei</i>	HM562205	Mamet7	Congo
<i>V. earlei</i>	HM562204	MA22816	Spain
<i>V. earlei</i>	MK204987	ALV17724	Italy
<i>V. earlei</i>	MK204989	ALV17726	Italy
<i>V. earlei</i>	MK204988	ALV17725	Italy
<i>V. gloiocephalus</i>	HM562207	LOU18619	Portugal
<i>V. gloiocephalus</i>	HM562209	LOU18247	Spain
<i>V. gloiocephalus</i>	HM562208	LOU13710	Spain
<i>V. gloiocephalus</i>	HM562202	AJ239	Spain
<i>V. gloiocephalus</i>	HM562203	PBM2272	California
<i>V. michiganensis</i>	HM562195	Smith32-590	Michigan
<i>V. michiganensis</i>	MW242664	HMJAU57043	China
<i>V. michiganensis</i>	MW242665	HMJAU57045	China
<i>V. michiganensis</i>	MW242668	HMJAU57046	China
<i>V. michiganensis</i>	MW242669	HMJAU57048	China
<i>V. asiaticus</i>	HM562206	TNSF15191	Japan
<i>Pluteus longistriatus</i>	HM562082	Minnis309203	Missouri
<i>P. heteromarginatus</i>	HM562058	AJ172	Florida

注: 加粗字体为新测定的序列

Note: Bold font is the newly determined sequence

3 讨论与结论

根据菌幕残留的有无及所处的位置,光柄菇科划分为3个属:光柄菇属 *Pluteus* (无菌环也无菌托)、小包脚菇属 *Volvariella* (无菌环有菌托)、矮菇属 *Chamaeota* (有明显的菌环而无菌托)^[21]。托光柄菇属无菌环但有菌托,属下种 *V. gloiocephalus*、*V. earlei* 转属自小包脚菇属,而 *V. michiganensis* 之前隶属于光柄菇属。根据 2011 年 Justo 等^[1]对 *V. michiganensis* 模式标本的观察,该种具有菌托,尽管在 Smith^[10]的原描述中并未提及。Justo 等^[1]通过多基因(nSSU+ITS+nLSU)联合构建系统发育树,发现托光柄菇属和光柄菇属的亲缘关系很近,而和小包脚菇属的亲缘关系较远;从形态上看,托光柄菇属真菌相对于小包脚菇属来说具有更大的担孢子($\geq 11 \mu\text{m}$)以及胶粘的菌盖上皮菌丝,这在小包脚菇属中比较罕见。本研究发现,来自中国的 6 份密执安托光柄菇在担孢子的形态及盖皮菌丝的类型上较为稳定,可以作为区分小包脚菇属和托光柄菇属的形态学依据。

2011 年 Justo 等^[1]在研究光柄菇科的系统发育关系时发现, rDNA LSU 高度保守,不能解决光柄菇属的属下分类问题,也不能解释光柄菇属和黏盖小包脚菇组 *Volvariella gloiocephala* group 的关系,而 rDNA ITS 表现良好。因此本研究选用 rDNA ITS 序列进行系统发育研究。在 NCBI 上检索 *V. michiganensis* 的序列,截至 2020 年 12 月 2 日,存

在标本并已发表文章的序列仅有密执安托光柄菇模式种的序列 HM562195, 2014 年 Schoch 等^[22]验证了这条序列的有效性。本研究的系统发育树(图 3)中包含了托光柄菇属的 4 个种,分别是 *V. gloiocephalus*、*V. asiaticus*、*V. michiganensis* 和 *V. earlei*。从分子水平看,托光柄菇属这 4 个种可以明显得到区分;形态学上可以从担子果的颜色、担孢子的大小、缘囊体和侧囊体的有无及形状来区分。密执安托光柄菇因其平均担孢子长度 $< 12.5 \mu\text{m}$ 、菌盖边缘有裂纹而与其他 3 个种相区分^[2]。本研究基于 6 份标本的观察发现,密执安托光柄菇菌盖边缘存在裂纹或者条纹,但裂纹相对不稳定,条纹较稳定,即使在幼小的担子果中也存在浅条纹,而文献记载 *V. gloiocephalus*^[8]、*V. asiaticus*^[2] 和 *V. earlei*^[13] 的担子果菌盖边缘有时也具有条纹,但后三者平均担孢子长度 $> 12.5 \mu\text{m}$,与密执安托光柄菇相区分。

密执安托光柄菇的模式标本采集地位于美国密歇根州安娜堡(最南城市 $42^{\circ}13' 38'' \text{N}$),本次研究所采集的 6 份密执安托光柄菇位于中国吉林省延边朝鲜族自治州敦化市寒葱岭红叶谷($43^{\circ}04'02'' \text{N}$),纬度基本一致,两地均为温带气候,采集时间均在秋季,在生长环境上具有高度相似性。

本研究基于 6 份密执安托光柄菇的标本对该种的形态特征进行了详细的描述,丰富了 Justo 等^[2]对于密执安托光柄菇模式种的描述内容,例如菌盖的颜色变化、孢子的大小范围等,同时也存在一些差异(表 2),主要集中在缘囊体、柄囊体及生境上。

表 2 中国与美国的密执安托光柄菇的主要形态差异

Table 2 The main morphological differences of *Volvopluteus michiganensis* in China and America

分布地 Locality	缘囊体 Cheilocystidia	柄囊体 Caulocystidia	生境 Habitat
中国 China	多纺锤形, 柄短, $(48\text{--}66) \mu\text{m} \times (20\text{--}36) \mu\text{m}$ Mostly Spindle shaped, with a shorter stalk, $(48\text{--}66) \mu\text{m} \times (20\text{--}36) \mu\text{m}$	圆柱形、纺锤形或葫芦形, 无分叉, $(17\text{--}108) \mu\text{m} \times (10\text{--}16) \mu\text{m}$ cylindrical, spindle shaped, or gourd shaped, no bifurcation, $(17\text{--}108) \mu\text{m} \times (10\text{--}16) \mu\text{m}$	浅地表层或落叶层 Topsoil or deciduous layer
美国 America	纺锤形, 卵球形, 具长柄, $(60\text{--}75) \mu\text{m} \times (15\text{--}27) \mu\text{m}$ Spindle shaped, ovoid, with long stalk, $(60\text{--}75) \mu\text{m} \times (15\text{--}27) \mu\text{m}$	圆柱形或弯曲, 有些带有分叉, $(80\text{--}360) \mu\text{m} \times (10\text{--}20) \mu\text{m}$ Cylindrical or curved, some with bifurcation, $(80\text{--}360) \mu\text{m} \times (10\text{--}20) \mu\text{m}$	锯屑 Sawdust

缘囊体、侧囊状体的有无及形态特征是区分托光柄菇属下种的重要依据^[2]。本研究所观察到的褶缘囊状体多纺锤形，柄部较短，而柄囊体为圆柱形、纺锤形或葫芦形，未见分叉，与模式种所描绘的显微结构存在一定差异，可能与环境因素导致其囊状体结构不稳定有关^[9,23]。

小包脚菇属中许多物种具有较高的经济价值，例如 *Volvariella volvacea*^[24-25]、*V. diplasia*^[26]、*V. brumalis*^[27]等，被报道有毒性争议的种类主要是已被划分至托光柄菇属的黏盖托光柄菇 *V. gloiocephalus*^[28-29]，而密执安托光柄菇的食药用性未见报道。密执安托光柄菇与黏盖托光柄菇在形态上非常相似，主要差异在于前者具有更小的担孢子(平均担孢子长度<12.5 μm)及菌盖表皮撕裂状，因此推测，以往鉴定为黏盖托光柄菇的种类中可能存在密执安托光柄菇。

REFERENCES

- [1] Justo A, Vizzini A, Minnis AM, Menolli N, Capelari M, Rodríguez O, Malysheva E, Contu M, Ghignone S, Hibbett DS. Phylogeny of the *Pluteaceae* (*Agaricales*, *Basidiomycota*): taxonomy and character evolution[J]. *Fungal Biology*, 2011, 115(1): 1-20
- [2] Justo A, Minnis AM, Ghignone S, Menolli N, Capelari M, Rodríguez O, Malysheva E, Contu M, Vizzini A. Species recognition in *Pluteus* and *Volvopluteus* (*Pluteaceae*, *Agaricales*): morphology, geography and phylogeny[J]. *Mycological Progress*, 2011, 10(4): 453-479
- [3] Kaur M, Singh Y. Family *Pluteaceae* in North West India[A]//8th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products[C]. New Delhi: World Society of Mushroom Biology and Mushroom Products, 2014
- [4] Barrie FR, Buck WR, Demoulin V, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Marhold K, Prado J, Prud'homme Van Reine WF, et al. International Code of Nomenclature for Algae, Fungi and Plants (Melbourne Code)[M]. Germany: Koeltz Scientific Books, 2012: 240
- [5] Turland NJ, Wiersema JH, Barrie FR, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Kusber WH, Li DZ, Marhold K, et al. International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) Adopted by The Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017[M]. Germany: Koeltz Scientific Books, 2018: 254
- [6] He MQ, Zhao RL, Hyde KD, Begerow D, Kemler M, Yurkov A, McKenzie EHC, Raspé O, Kakishima M, Sánchez-Ramírez S, et al. Notes, outline and divergence times of *Basidiomycota*[J]. *Fungal Diversity*, 2019, 99(1): 105-367
- [7] Senthilaram G, Sharma R, Singh SK. A new species of *Volvariella* from India[J]. *Mycotaxon*, 2012, 119(1): 467-476
- [8] Xu J. Taxonomy of *Pluteus* and *Volvariella* from China[D]. Guangzhou: Doctoral Dissertation of South China University of Technology, 2016 (in Chinese)
徐江. 中国光柄菇属和小包脚菇属分类学研究[D]. 广州: 华南理工大学博士学位论文, 2016
- [9] Xu J, Li TH, Liu M, He HQ, Xiao ZT. Research progress on taxonomy of *Volvariella* (*Agaricales*, *Agariciomycetes*)[J]. *Journal of Fungal Research*, 2020, 18(1): 48-53 (in Chinese)
徐江, 李泰辉, 刘明, 何焕清, 肖自添. 小包脚菇属分类研究进展[J]. 菌物研究, 2020, 18(1): 48-53
- [10] Smith AH. New and unusual agarics from Michigan[J]. *Annales Mycologici*, 1934, 32: 47-484
- [11] Gardes M, Bruns TD. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes: application to the identification of mycorrhizae and rusts[J]. *Molecular Ecology*, 1993, 2(2): 113-118
- [12] White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics[J]. PCR protocols: a guide to methods and applications, 1990, 18(1): 315-322
- [13] Giannoni F, Pera U, Della Maggiora M. *Volvopluteus earlei*, specie poco comune in tutta Europa, nuova per la Toscana[J]. *Micologia Toscana*, 2018: 11-25
- [14] Zhang D, Gao FL, Li WX, Jakovlić I, Zou H, Zhang J, Wang GT. PhyloSuite: an integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2020, 20(1): 348-355
- [15] Katoh K, Kuma KI, Toh H, Miyata T. MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment[J]. *Nucleic Acids Research*, 2005, 33(2): 511-518
- [16] Talavera G, Castresana J. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments[J]. *Systematic Biology*, 2007, 56(4): 564-577
- [17] Castresana J. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2000, 17(4): 540-552
- [18] Kalyaanamoorthy S, Minh BQ, Wong TKF, Von Haeseler A, Jermiin LS. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates[J]. *Nature Methods*, 2017, 14(6): 587-589
- [19] Nguyen LT, Schmidt HA, Von Haeseler A, Minh BQ. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies[J]. *Molecular*

- Biology and Evolution, 2015, 32(1): 268-274
- [20] Ronquist F, Teslenko M, Van Der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space[J]. Systematic Biology, 2012, 61(3): 539-542
- [21] Singer R. The *Agaricales* in Modern Taxonomy, Fourth Edition[M]. Germany: Koeltz Scientific Books, 1986: 981
- [22] Schoch CL, Robbertse B, Robert V, Vu D, Cardinali G, Irinyi L, Meyer W, Nilsson RH, Hughes K, Miller AN, et al. Finding needles in haystacks: linking scientific names, reference specimens and molecular data for Fungi[J]. Database, 2014, 2014: 1-21
- [23] Hosen MI, Liang XS, Li JP, Xu J, Li TH. *Pluteus losulus*, a new record from south China[J]. Mycotaxon, 2019, 133(4): 711-719
- [24] Dai YC, Yang ZL. A revised checklist of medicinal fungi in China[J]. Mycosistema, 2008, 27(6): 801-824 (in Chinese)
戴玉成, 杨祝良. 中国药用真菌名录及部分名称的修订[J]. 菌物学报, 2008, 27(6): 801-824
- [25] He HQ, Guo LQ, Xiao ZT, Sun X, Zhao FY. Development history, current situation and prospect of *Volvariella* volvacea[A]//Proceedings of the Ninth National Symposium on Edible Fungi[C]. Shanghai: Mycological Society of China, 2010: 26-31 (in Chinese)
- 何焕清, 郭丽琼, 肖自添, 孙新, 赵风云. 草菇发展历程、现状与展望[A]//第九届全国食用菌学术研讨会论文集[C]. 上海: 中国菌物学会, 2010: 26-31
- [26] Pegler DN. Agaric Flora of Sri Lanka[M]. London: Her Majesty's Stationery Office, 1986: 519
- [27] He SC, Feng L. A new species of the genus *Volvariella* from Guizhou Province of China[J]. Acta Mycologica Sinica, 1987, 6(3): 150-152 (in Chinese)
何绍昌, 冯丽. 小包脚菇属一新种[J]. 真菌学报, 1987, 6(3): 150-152
- [28] Seok SJ, Kim YS, Weon HY, Lee KH, Park KM, Min KH, Yoo KH. Taxonomic study on *Volvariella* in Korea[J]. Mycobiology, 2002, 30(4): 183-192
- [29] Bau T, Bao HY, LI Y. A revised checklist of poisonous mushrooms in China[J]. Mycosistema, 2014, 33(3): 517-548 (in Chinese)
图力古尔, 包海鹰, 李玉. 中国毒蘑菇名录[J]. 菌物学报, 2014, 33(3): 517-548