

马鞍菌属 3 个中国新记录

王腾云¹, 王静怡¹, 孟俊龙^{1,2}, 常明昌^{1,2}, 王术荣^{*1,2}

1 山西农业大学食品科学与工程学院, 山西 太谷 030801

2 山西省食用菌工程技术研究中心, 山西 太谷 030801

王腾云, 王静怡, 孟俊龙, 常明昌, 王术荣. 马鞍菌属 3 个中国新记录[J]. 微生物学通报, 2023, 50(8): 3372-3381.

WANG Tengyun, WANG Jingyi, MENG Junlong, CHANG Mingchang, WANG Shurong. Three new records of *Helvella* in China[J]. Microbiology China, 2023, 50(8): 3372-3381.

摘要: 【背景】目前国内学者已发表 60 个马鞍菌属物种, 但山西省尚缺乏马鞍菌属真菌分布的系统性报道。【目的】调查我国山西省马鞍菌属的种类组成及地理分布。【方法】采集标本, 对其进行详细的形态特征描述, 并提取 DNA, 测定热激蛋白(heat shock protein, *hsp*)和核糖体大亚基(large subunit, LSU)序列, 基于贝叶斯法(Bayesian inference, BI)和最大似然法(maximum likelihood, ML)构建分子系统发育树。【结果】鉴定结果表明这 3 个马鞍菌属物种分别为类帽状马鞍菌(*Helvella capucinoides*)、丹麦马鞍菌(*H. danica*)和柔毛马鞍菌(*H. pubescens*)。它们在形态上与模式标本的描述基本一致。基于 *hsp* 和 LSU 的系统发育关系分析也支持形态学的鉴定结果。【结论】参考我国截至目前已报道的马鞍菌属物种, 确定这 3 个种均为中国新记录种。

关键词: 马鞍菌属; 形态学; 新记录种; 系统发育

Three new records of *Helvella* in China

WANG Tengyun¹, WANG Jingyi¹, MENG Junlong^{1,2}, CHANG Mingchang^{1,2},
WANG Shurong^{*1,2}

1 College of Food Science and Engineering, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China

2 Shanxi Engineering Research Center of Edible Fungi, Taigu 030801, Shanxi, China

Abstract: [Background] Chinese scholars have reported 60 species of *Helvella*, while there is still a lack of systematic reports on the distribution of *Helvella* in Shanxi Province, China. [Objective] To investigate the species and geographical distribution of *Helvella* in Shanxi Province. [Methods] We collected *Helvella* species and detailed their morphology. After DNA

资助项目: 山西省食用菌工程技术研究中心; 山西省黄土高原食用菌重点实验室(202104010910035)

This work was supported by the Engineering Technology Research Center for the Edible Fungi (Shanxi Province) and the Key Laboratory of Edible Fungi on the Loess Plateau of Shanxi Province (202104010910035).

*Corresponding author. E-mail: wangsr2015@126.com

Received: 2023-03-26; Accepted: 2023-05-31; Published online: 2023-06-20

extraction, we sequenced the heat shock protein (*hsp*) and ribosome large subunit (LSU) of each species and constructed phylogenetic trees based on Bayesian inference and maximum likelihood method. **[Results]** The three species were identified as *H. capucinoides*, *H. danica*, and *H. pubescens*, respectively. Their morphology was basically consistent with the description of the type specimens. The phylogenetic trees built based on *hsp* and LSU supported the identification results based on morphological characteristics. **[Conclusion]** In review of the *Helvella* species reported hitherto, we confirmed that these three species are new records in China.

Keywords: *Helvella*; morphology; new species records; phylogeny

马鞍菌属(*Helvella*)隶属于真菌界(Fungi)子囊菌门(Ascomycota)盘菌纲(Discomycetes)盘菌目(Pezizales)马鞍菌科(Helvellaceae),一般于夏、秋两季单生或群生在林地上。该属物种主要分布在温带,极少数分布在热带^[1]。根据 2023 年 5 月 index fungorum (<https://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>)记载,截至目前已有 268 种马鞍菌属物种被报道。其主要特征是菌盖杯状、盘状至马鞍状,小至大型,内囊盘被白色、黄棕色至黑褐色,表面平整或卷曲,边缘向内或向外翻卷,有时延伸至柄;菌柄圆柱形或不规则形,白色至黑褐色;子囊具 8 个子囊孢子,具侧喙、无喙或短喙;侧丝透明质,顶部膨大至不膨大;子囊孢子透明质,中央包含一个大油滴,椭圆形,表面光滑或具疣突^[2]。1753 年瑞典生物学家 Linnaeus 描述记录了“*Elvella mitra*”并创立了马鞍菌属“*Elvella*”,之后在 1822 年 Fries 将“*Elvella mitra*”修改为“*Helvella crispa*”^[3-4]。在 20 世纪上半叶的很长一段时间内,当时的大多数真菌学家致力于描述马鞍菌属物种干标本的形态特征,丢失了很多重要的分类特征,导致不同物种会被混淆为同一物种^[5-7]。直到 20 世纪 60 年代,世界各国分类学家开始深入研究马鞍菌科内属及属之间的系统性发育关系^[8-10]。Landeros 等^[1]系统地研究了马鞍菌属物种的形态特征,并规范了不准确的描述性用语,整理出一套形态描述的关

键特征性术语,为马鞍菌属物种的研究奠定了良好的基础。Skrede 等^[11]结合欧洲与世界其他地区的马鞍菌属物种,基于 *hsp* 和 *rpb2* 基因序列构建系统发育树,将系统发育树分为 5 个分支和 18 个谱系,并分析欧洲马鞍菌属物种的典型问题和分子特征。

我国真菌学者对马鞍菌的研究始于 20 世纪中叶,邓叔群^[12]和戴芳澜^[13]等对马鞍菌属物种开展了以描述形态特征为主的研究。1985–1990 年,刘波等^[14-16]对山西省的马鞍菌属物种进行了收集整理和形态描述。近些年来,我国真菌学者对马鞍菌属物种进行了更系统的研究。2015 年,Zhao 等^[17]对皱马鞍菌复合群进行系统性的研究,并报道了云南省 3 个马鞍菌属新种:*H. involuta* Q. Zhao, Zhu L. Yang & K.D. Hyde、*H. orienticrispa* Q. Zhao, Zhu L. Yang & K.D. Hyde 和 *H. pseudoreflexa* Q. Zhao, Zhu L. Yang & K.D. Hyde; 2016 年王苗^[2]对中国多洼马鞍菌复合群进行深入的研究并发表了 3 个马鞍菌属新种:近乳白马鞍菌(*H. sublactea* Q. Zhao, M. Wang & Y.C. Zhao)、假多洼马鞍菌(*H. pseudolacunosa* Q. Zhao & K.D. Hyde)和皱纹马鞍菌(*H. rugosa* Q. Zhao & K.D. Hyde); 2016 年 Zhao 等^[18]研究在新疆采集的马鞍菌物种并报道了 2 个马鞍菌属新种 *H. bachu* Q. Zhao, Zhu L. Yang & K.D. Hyde 和 *H. subspadicea*. Q. Zhao, Zhu L. Yang & K.D.

Hyde; 2019年Wang等^[19]报道了3个新种 *H. acetabuloides*、*H. sichuanensis* 和 *H. tianshanensis*; 2020年郑焕娣等^[20]对祁连山进行考察时报道了4种马鞍菌: 皱马鞍菌 [*H. crispa* (Scop.) Fr.]、弹性马鞍菌 (*H. elastica* Bull)、灰褐马鞍菌 (*H. ephippium* Lév.) 和长柄马鞍菌 [*H. macropus* (Pers.) P. Karst.]; 2022年Xu等^[21]在云南省古城县发现了生长在云南松林下的新种 *H. cystidiata* R.J. Xu, Q. Zhao & K.D. Hyde。马鞍菌属物种在我国广泛分布, 截至目前, 我国已报道60个马鞍菌属物种^[12-21]。本文结合形态描述与系统发育分析, 对采自山西省的马鞍菌属物种进行系统分类, 发现了3个中国新记录种。

1 材料与方 法

1.1 材 料

1.1.1 样 品

供试标本分别采集于山西省繁峙县五台山和灵石县红崖峡谷, 烘干后保存于山西农业大学菌物标本馆 (The Herbarium of Mycology of Shanxi Agricultural University, HMSAU), 其馆藏号分别为 HMSAU15036、HMSAU10970 和 HMSAU10975。

1.1.2 主要试剂和仪器

E.Z.N.A.[®] Forensic DNA Kit 和 E.Z.N.A.[®] Cycle Pure Kit, 安诺伦生物科技有限公司; 梅氏试剂 (Melzer's reagent, 由 1 g 碘、3 g 碘化钾、40 g 水合氯醛和 40 mL 蒸馏水配制^[2]); 碘、碘化钾, 天津市凯通化学试剂有限公司; 水合氯醛, 上海麦克林生化科技有限公司; 乳酸酚棉蓝染液 (lactophenol cotton blue stain solution), 北京索莱宝科技有限公司。光学显微镜、体式显微镜, 尼康公司; 冷冻高速离心机、超微量高精度紫外可见分光光度计, 赛默飞世尔科技公司; 温度梯度 PCR 仪、凝胶成像分析系统, Bio-Rad 公司。

1.2 形态学研究方 法

标本采集时对其进行拍照并在记录本上记录生态、生境特点、海拔经纬度等信息。对新鲜标本的宏观特征进行详细的描述, 包括菌盖的大小和表面特征, 以及菌柄的长度和表面特征。对干标本的菌盖进行徒手切片, 在光学显微镜下对子囊、侧丝和子囊孢子进行微观形态的观察。描述子囊孢子形态时, 选择 p 份标本, m 个子实体的子囊孢子随机挑选 n 个完整的成熟个体, 记录为 $[n/m/p]$ ^[21]; 子囊孢子的长度 ($a/b/c/d$)、宽度 (e/f) 均以 $[(a-b-c(-d))] \mu\text{m} \times (e-f) \mu\text{m}$ 的形式表示, 80% 的测量数值落在 $b-c$ 之间, a 和 b 代表测量时的最大值和最小值; 孢子的长宽比用 Q 表示, 子囊孢子长宽比的样本算数平均值和标准差用 $Q_m = Q \pm (\text{孢子测量值标准差})$ 表示。观察子囊、子囊孢子、侧丝和外囊盘被在棉蓝染液中是否被染色, 以及在梅氏试剂中是否有阳性反应或拟糊精反应。

1.3 分子系统学研究方 法

取 7–9 mg 的干标本, 按照 E.Z.N.A.[®] Forensic DNA Kit 说明书步骤提取 DNA, 使用超微量高精度紫外可见光分光光度计测定所提取的 DNA 浓度。以 DNA 为模板, 使用引物 LSU1 (5'-AGC GGAGGAAAGAAACCAACA-3') 和 LSU2 (5'-TCCCAACAGCTATGCTCCTAC-3')^[22], 以及 *hsp1* (5'-CRGGCATCCGGGTGACGTAAT-3') 和 *hsp2* (5'-AGGGKGTGTCGACTCCGAGG-3')^[11] 对 LSU 区和 *hsp* 区进行 PCR 扩增。PCR 反应体系 (25 μL): $2 \times \text{Easy Taq PCR SuperMix (+dye)}$ 13 μL , 上、下游引物 (5 $\mu\text{mol/L}$) 各 1 μL , DNA 模板 (28 ng/ μL) 1–5 μL , ddH₂O 补足 25 μL 。PCR 反应条件: 95 $^{\circ}\text{C}$ 4 min; 95 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 52 $^{\circ}\text{C}$ (LSU 区退火温度采用 58 $^{\circ}\text{C}$) 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 60 s, 40 个循环 (LSU 采用 50 个循环); 72 $^{\circ}\text{C}$ 10 min; 10 $^{\circ}\text{C}$ 保存。将 PCR 扩增产物进行琼脂糖凝胶电泳检

测。使用 E.Z.N.A.[®] Cycle Pure Kit 将电泳检测正确的产物进行纯化后, 送擎科生物科技有限公司西安分公司进行双向测序。

本研究分别获取了 3 个马鞍菌属物种的 *hsp*

序列和 LSU 序列, 其余 36 个马鞍菌属物种的序列均检索自 GenBank 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/?term=>)中, 均存在标本并已发表文章^[11,23-24], 所用到的序列见表 1。使用 MEGA

表 1 用于分子系统发育分析的序列信息

Table 1 Information of sequences used in the molecular phylogenetic analysis

物种名称 Species	标本凭证 Voucher	基因库登录号 GenBank No.	国家 Country
		<i>hsp</i>	LSU
<i>H. bicolor</i>	O-253253	KY784220	Norway
<i>H. bicolor</i>	O-253254	KY784221	Norway
<i>H. bicolor</i>	C-F-45334	KY784402	Sweden
<i>H. capucina</i>	O-253259	KY784208	Norway
<i>H. capucina</i>	O-253260	KY784209	Norway
<i>H. capucina</i>	O-253256	KY784331	France
<i>H. capucinooides</i>	H113 FH	KY784251	USA
<i>H. capucinooides</i>	HMSAU15036	OQ603489	China
<i>H. danica</i>	O-253288	KY784306	Norway
<i>H. danica</i>	C-F-85205	KY784378	Denmark
<i>H. danica</i>	HMSAU10970	OQ603487	China
<i>H. elastica</i>	O-253311	KY784230	Sweden
<i>H. elastica</i>	O-253310	KY784531	Norway
<i>H. fistulosa</i>	O-253314	KY784329	Japan
<i>H. fistulosa</i>	H109 FH	KY784248	USA
<i>H. fistulosa</i>	O-291887	KY784359	Norway
<i>H. lacunosa</i>	O-253321	KY784215	Norway
<i>H. monachella</i>	C-F-92120	KY784384	Hungary
<i>H. nordlandica</i>	C-F-102977	OQ33416	Norway
<i>H. nordlandica</i>	TRH-09644	OQ33409	Norway
<i>H. oroarctica</i>	TRH-07436	OQ633411	Norway
<i>H. oroarctica</i>	TROM-F-610003	OQ633408	Norway
<i>H. panormitana</i>	O-171969	KY784263	Norway
<i>H. panormitana</i>	O-203499	KY784278	Norway
<i>H. panormitana</i>	O-253363	KY784228	Sweden
<i>H. paraphysitorquata</i>	C-F-45305	KY784386	Spain
<i>H. platypodia</i>	O-F-256566	MN598139	Spain
<i>H. platypodia</i>	C-F-39482	MN598121	Denmark
<i>H. poculiformis</i>	O-F256567	MN598143	Spain
<i>H. pubescens</i>	H121 FH	KY784257	Canada
<i>H. pubescens</i>	C-F-56502	KY784437	USA
<i>H. pubescens</i>	HMSAU10975	OQ603488	China
<i>H. rivularis</i>	O-255764	MN692371	Norway
<i>H. rivularis</i>	C-F-59447	KY784391	Norway
<i>H. rivularis</i>	O-253380	KY784201	Norway
<i>H. scyphoides</i>	O-F-65348	KY784273	Norway
<i>H. sublicia</i>	O-253312	KY784348	Norway
<i>H. sublicia</i>	C-F-39823	KY784512	Denmark
<i>H. sublicia</i>	C-F-53175	KY784518	Denmark

—: GenBank 数据库中无序列; 本研究涉及的自测序列以粗体表示

—: No sequence in the GenBank database. The newly generated sequences in this study were marked in bold.

X 软件进行序列比对与手工矫正, 在 Modeltest 3.7 软件中计算贝叶斯树最佳模型, 利用 MEGA X 中的 Find Best DNA/Protein Models (ML) 软件计算最大似然法建树的最佳模型。采用贝叶斯法和最大似然法进行系统发育分析。最大似然法建树分析采用 K2+G 模型在 MEGA X 中运行分析, 开展 1 000 次随机重复抽样。贝叶斯分析采用 SYM+G (*hsp*) 和 GTR+I+G (LSU) 模型在 MRBAYES V3.2 软件中分析, 运行 2×10^6 代, 分析达到平稳停止。

2 结果与分析

2.1 中国新记录种的形态描述

2.1.1 类帽状马鞍菌 *Helvella capucinoides* Peck, Bull. New York State Mus. Nat. Hist. 157: 27.

子囊盘具柄, 近帽形, 菌盖向下弯曲, 与菌柄分离, 一侧向上, 另一侧向下, 宽 2.0–2.6 cm, 高 0.8–1.3 cm, 内囊盘被棕黄色, 外囊盘被白色 (图 1A)。菌柄细长, 略扁, 长 2.0–3.5 cm, 直径 0.2–0.5 cm, 白色至黄色, 中空, 通常在柄中间或基部有凹槽 (图 1B)。子囊具侧喙, $(210\text{--}265) \mu\text{m} \times (13\text{--}17) \mu\text{m}$, 有 8 个孢子, 在棉蓝染液中着色严重, 在梅氏试剂中无反应 (图 1C–F); 孢子椭圆形, 中央具大油滴, $[40/3/1] [(17.0\text{--})18.0\text{--}20.0(\text{--}21.0)] \mu\text{m} \times (10.0\text{--}14.0) \mu\text{m}$ [$Q=1.4\text{--}1.7$, $Q_m=1.47 \pm 0.08$], 在棉蓝染液中着色严重, 在梅氏试剂中无反应 (图 1G–I); 侧丝半透明, 具隔膜, 顶端直径 $6.5\text{--}10.0 \mu\text{m}$, 在棉蓝染液中着色严重, 在梅氏试剂中无反应; 髓囊盘被由紧密的交错丝组织组成, 菌丝半透明质, 直径 $2.0\text{--}4.0 \mu\text{m}$, 在棉蓝染液中不着色, 不与梅氏试剂反应; 外囊盘被由圆胞组织组成, $(16\text{--}27) \mu\text{m} \times (20\text{--}36) \mu\text{m}$, 半透明质, 棉蓝染液中着色, 不与梅氏试剂反应。

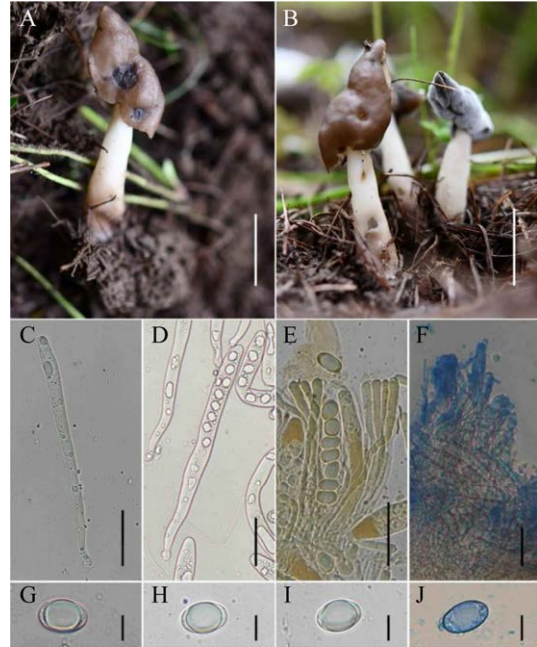


图 1 类帽状马鞍菌的子实体和微观结构 A–B: 子实体. C–F: 子囊和侧丝. G–J: 子囊孢子. 标尺: A–B=1 cm; C–F=50 μm ; G–J=10 μm

Figure 1 Fruiting bodies and microscopic structure of *Helvella capucinoides*. A–B: Fruiting bodies. C–F: Asci and paraphyses. G–J: Ascospores. Scale bars: A–B=1 cm; C–F=50 μm ; G–J=10 μm .

生长环境: 夏季散生于华北落叶松下。

分布地: 美国^[1]; 中国山西省灵石县。

研究标本: 采集号: P12117 (馆藏号为 HMSAU15036); 采集时间: 2022 年 8 月 16 日; 采集地点: 山西省灵石县红崖峡谷; 经纬度: $36^{\circ}48'52''\text{N}$, $111^{\circ}58'47''\text{E}$; 海拔 2 448 m, 采集人: 王腾云、郭李峰、贾鸥阳。

2.1.2 丹麦马鞍菌 *Helvella danica* Skrede, T. Carlsen & T. Schumach. 39(1): 236

子囊盘具柄, 钟形或无规则的叶状, 菌盖向内弯曲至包裹菌柄, 但与菌柄分离, 宽 2.0–3.5 cm, 高 1.3–2.5 cm (图 2A); 内囊盘被棕黄色, 表面光滑, 外囊盘被灰白色; 菌柄较短, 长 1.7–3.0 cm, 直径 0.5–0.9 cm, 白色至黄色, 中空, 通常在基部有凹槽 (图 2B)。子囊具侧喙, $(260\text{--}330) \mu\text{m} \times$

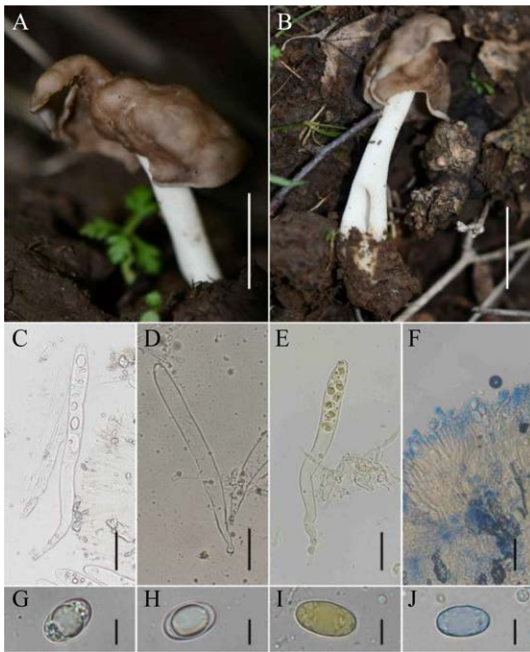


图 2 丹麦马鞍菌的子实体和微观结构 A-B: 子实体. C-F: 子囊和侧丝. G-J: 子囊孢子. 标尺: A-B 为 1 cm; C-F 为 50 μm ; G-J 为 10 μm

Figure 2 Fruiting bodies and microscopic structure of *Helvella danica*. A-B: Fruiting bodies. C-F: Asci and paraphyses. G-J: Ascospores. Scale bars: A-B, 1 cm; C-F, 50 μm ; G-J, 10 μm .

(22–27) μm , 有 8 个孢子, 在棉蓝染液中不着色, 不与梅氏试剂反应(图 2C–2F); 孢子椭圆体, 中央具大油滴 [30/3/1] [(16.0–)18–20(–24.0)] $\mu\text{m} \times$ (11–14) μm [$Q=1.5–1.8$, $Q_m=1.63 \pm 0.16$], 在棉蓝染液中着色严重, 在梅氏试剂中无反应(图 2G–2J); 侧丝半透明质, 下端直径 3.5–5.0 μm , 在顶端处膨大, 可达 8.0–11.0 μm , 具隔膜, 在棉蓝染液中着色, 不与梅氏试剂反应; 髓囊盘被交错丝组织松散交织, 菌丝无色透明, 直径 3.0–5.0 μm , 在棉蓝染液中着色, 不与梅氏试剂反应; 外囊盘被由角型组织到圆胞组织组成, 最内层细胞有角, 半透明质, 由内到外, 逐渐由棒状细胞变为近球形细胞, 在棉蓝染液中染色严重, 不与梅氏试剂反应。

生长环境: 夏季, 单生于落叶林下。

分布地: 丹麦、挪威、俄罗斯^[11]; 中国山西省繁峙县。

研究标本: 采集号: W16172 (馆藏号为 HMSAU10970); 采集时间: 2020 年 8 月 11 日; 采集地点: 山西省繁峙县五台山正沟; 经纬度: 39°7'35"N, 113°32'46"E; 海拔 1 958 m, 采集人: 王术荣、何铁榕。

2.1.3 柔毛马鞍菌 *Helvella pubescens* Skrede, T. Carlsen & T. Schumach. 39(1): 236

子囊盘具柄, 近马鞍形, 菌盖向上弯曲至折叠, 略微扁, 宽 1.9–2.6 cm, 高 0.8–1.3 cm (图 3A); 内囊盘被灰色至黑褐色, 外囊盘被棕黑色, 粗糙, 具短柔毛; 菌柄纤细, 长 2.2–3.2 cm, 直径 0.2–0.6 cm, 圆柱形, 黄色至棕黄色, 中实, 基部有不明显的凹槽, 具短柔毛(图 3B)。子囊

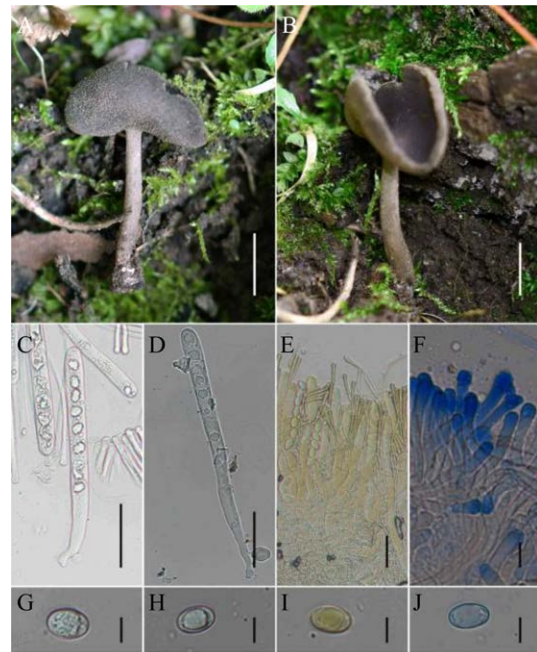


图 3 柔毛马鞍菌的子实体和微观结构 A-B: 子实体. C-F: 子囊和侧丝. G-J: 子囊孢子. 标尺: A-B 为 1 cm; C-F 为 50 μm ; G-J 为 10 μm

Figure 3 Fruiting bodies and microscopic structure of *Helvella pubescens*. A-B: Fruiting bodies; C-F: Asci and paraphyses; G-J: Ascospores. Scale bars: A-B, 1 cm; C-F, 50 μm ; G-J, 10 μm .

(220–260) $\mu\text{m} \times (13–14) \mu\text{m}$, 具侧喙, 有 8 个孢子, 在棉蓝染液中着色, 在梅氏试剂中不反应(图 3C–3F); 孢子椭圆体, 中央具大油滴, $[40/2/1] [(13.0–)15–19(–20.0)] \mu\text{m} \times (10–14) \mu\text{m} [Q=1.4–1.7, Q_m=1.50 \pm 0.11]$, 在棉蓝染液中着色严重, 在梅氏试剂中无反应(图 3G–3J); 侧丝半透明, 具隔膜, 下端直径 3.0–4.0 μm , 顶端可达 5.0–8.0 μm , 在梅氏试剂中不反应, 侧丝顶端在棉蓝染液中着色; 髓囊盘被交错丝组织, 菌丝无色透明, 直径 3.0–4.0 μm , 在棉蓝染液中呈蓝色, 在梅氏试剂中不反应; 外囊盘被由角胞组织组成, 密集排列, 由鼓状到簇状的细胞组成, 直径 18–42 μm , 最外层细胞具突出的透明的菌丝簇, 长度可达 300 μm , 在棉蓝染液中染色严重, 在梅氏试剂中不反应。

生长环境: 夏季, 单生于长有苔藓的腐木旁。

分布地: 加拿大、挪威、美国^[11]; 山西省繁峙县。

研究标本: 采集号: W16196 (馆藏号为 HMSAU10975); 采集时间: 2020 年 8 月 12 日; 采集地点: 山西省繁峙县五台山张先生沟; 经纬度: 39°4'55"N, 113°37'48"E; 海拔 1 958 m, 采集人: 王术荣、何轶榕。

2.2 系统发育分析

从 GenBank 数据库中下载相关序列, 结合本研究所收集物种的分子序列共同构建马鞍菌属物种的系统发育树, 基于 *hsp* 和 LSU 序列联合构建的马鞍菌属物种数据集共 31 条序列, 选取 *H. lacunose* (O-253321) 为外类群。

通过系统发育树的构建, 发现两种系统发育分析方法(ML 和 BI)构建的系统发育树具有一致的拓扑结构, 但系统发育树中各个节点支持率并不完全相同, 因此将两种方法产生的节点支持率标注在系统发育树的相应节点上。在系统发育分析中(图 4), 类帽状马鞍菌 *H. capucinoides*

(HMSAU15036) 嵌套在 *bicolor-elastic* 分支中, 且与来自美国的此种(FH H113)聚在同一分支, 并有 90 最大似然支持率和 0.93 贝叶斯支持率; 丹麦马鞍菌 *H. danica* (HMSAU10970) 嵌套在 *capucina-danica* 分支中, 且与来自丹麦的模式标本(C-F-85205)以 99 最大似然支持率和 1 贝叶斯支持率聚在同一分支; 柔毛马鞍菌 *H. pubescens* (HMSAU10975) 嵌套在 *corbierei-stevensii* 谱系中, 与已发表此种(FH H121, C-F-56502)以 99 最大似然支持率和 1 贝叶斯支持率聚在同一分支, 且在加拿大发现的标本(FH H121)具有更近的亲缘关系。

3 讨论与结论

本研究利用经典形态学和分子系统发育分析相结合的方法确认了采自山西省的马鞍菌属 3 个中国新记录种。

类帽状马鞍菌 *H. capucinoides* 最重要的鉴别特征是菌盖帽状, 且菌盖的一侧向上、另一侧向下。在形态上, 采自灵石县红崖峡谷的类帽状马鞍菌 *H. capucinoides* 与 Peck 描述的模式标本存在一些差异, 主要体现在: 前者具有较小的子囊和子囊孢子, 而后者子囊(240–280) $\mu\text{m} \times (18–20) \mu\text{m}$, 子囊孢子(20–28) $\mu\text{m} \times (12–16) \mu\text{m}$, 其他形态基本吻合^[5]。类帽状马鞍菌 *H. capucinoides* 在形态特征上与 *H. capucina* Quél. 类似, 但是 *H. capucina* 的菌盖钟状, 通常三裂瓣, 内囊盘被棕色至棕黑色, 而此物种的菌盖帽状, 且菌盖的一侧向上、另一侧向下^[11]。

丹麦马鞍菌 *H. danica* 具有较短的白色菌柄, 并且侧丝在顶管膨大, 这是此物种区别该属其他物种的重要依据^[11]。采自山西省繁峙县五台山正沟的丹麦马鞍菌 *H. danica* 与 Skrede I 报道的模式标本的形态特征非常相近, 仅有些许差

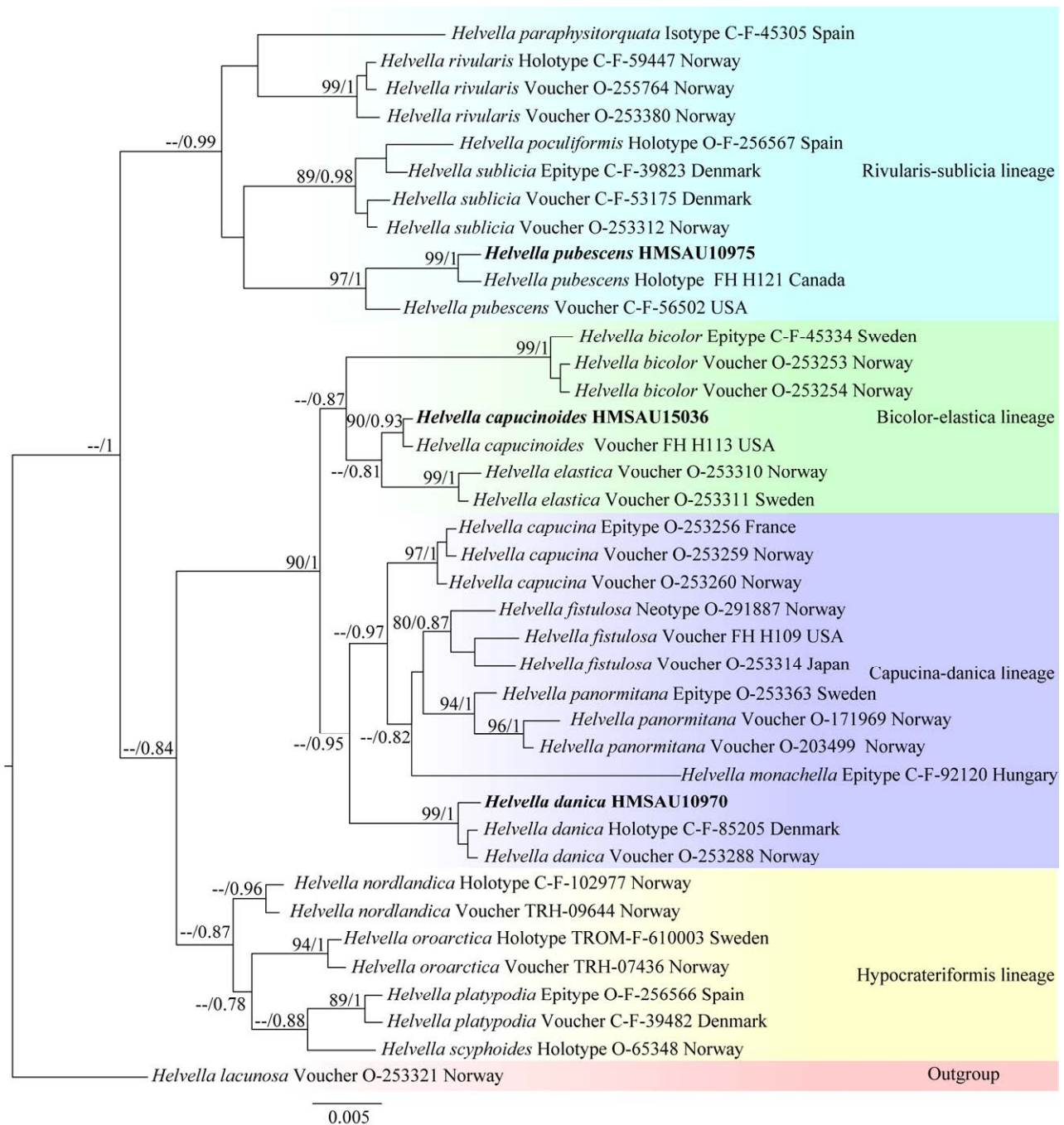


图 4 基于 *hsp* 和 LSU 序列构建的贝叶斯系统发育树 内部节点的统计数值分别为 ML/BI 所得的数值, GenBank 登录号标注在种名后面, 本研究所获取的序列用加粗字体表示, 选用 *H. lacunosa* 作为外类群, 标尺表示进化距离

Figure 4 Bayesian phylogenetic tree based on *hsp* and LSU sequences. Statistical support values (ML/BI) were shown at internal nodes. The GenBank locus is marked after the species name. The sequence obtained in this study is represented in bold and *H. lacunosa* is selected as the outgroup. Scale label presented distance scale.

异:前者子囊(260–330) $\mu\text{m} \times (22-27) \mu\text{m}$,侧丝顶端直径 8–11 μm ,后者子囊(300–340) $\mu\text{m} \times (14-16) \mu\text{m}$,侧丝顶端直径 10–14 μm ,相较而言,本研究的丹麦马鞍菌 *H. danica* 具有较粗的子囊,而侧丝顶端较细^[11]。当子实体新鲜时,丹麦马鞍菌 *H. danica* 与 *H. bicolor* Raddi 极为相似,后者的子实层深褐色,与前者相区分^[11]。

柔毛马鞍菌 *H. pubescens* 的关键特征是外囊盘被棕黑色,且具有短柔毛^[11]。本研究所观察的柔毛马鞍菌 *H. pubescens* 与 Skrede 等^[11]的原始描述存在一些差异,主要体现在:子囊略小,前者(220–260) $\mu\text{m} \times (13-14) \mu\text{m}$,后者(270–290) $\mu\text{m} \times (13-15) \mu\text{m}$;菌丝束略长,前者长度达 300 μm ,后者为 200 μm 。柔毛马鞍菌 *H. pubescens* 可能会与 *H. scyphoides* Skrede, T.A. Carlsen & T. Schumacher 混淆,但前者的菌盖灰黄色、菌柄灰色至发白,而后者的菌盖灰褐色、菌柄发白至黄色^[11]。

本研究结果对中国马鞍菌属物种的分布及资源现状做了重要补充,将为后期马鞍菌属物种的分类鉴定、资源多样性研究和可食用菌开发利用提供依据。

REFERENCES

- [1] LANDEROS F, ITURRIAGA T, GUZMÁN-DÁVALOS L. Type studies in *Helvella* (*Pezizales*) 1[J]. Mycotaxon, 2012, 119(1): 35-63.
- [2] 王苗. 中国多洼马鞍菌(*Helvella lacunosa*)复合群物种多样性研究[D]. 昆明: 昆明理工大学硕士学位论文, 2016.
WANG M. Species diversity within the *Helvella lacunosa* group in China[D]. Kunming: Master's Thesis of Kunming University of Science and Technology, 2016 (in Chinese).
- [3] LINNAEUS C. Species Plantarum[M]. Holmiae, 1753: 561-1200.
- [4] FRIES EM. Systema mycologicum[J]. Officina Berlingiana, Lund, Sweden, 1822, 2(1): 1-274.
- [5] PECK HC. Report of the state botanist 1911[J]. New York State Museum Report, 1912, 157: 5-135.
- [6] ANDERSON PJ, ICKIS MARGUERITE G. Massachusetts species of *Helvella*[J]. Mycologia, 1921, 13(4/5): 201-229.
- [7] NANNFELDT J. Contributions to the mycoflora of Sweden. 4. on some species of *Helvella*[J]. Svensk Botanisk Tidskrift, 1937, 31: 47-66.
- [8] BATRA LR, DISSING H. The genus *Helvella* in Europe, with special emphasis on the species found in Norden[J]. Mycologia, 1968, 60(1): 223-227.
- [9] WEBER NS. The genus *Helvella* in Michigan[M]//The Michigan Botanist, 1972, 11: 147-201.
- [10] WEBER NS. Notes on western species of *Helvella*. I[J]. Nova Hedwigia 1975, 51: 25-38.
- [11] SKREDE I, CARLSEN T, SCHUMACHER T. A synopsis of the saddle fungi (*Helvella*: *Ascomycota*) in Europe-species delimitation, taxonomy and typification[J]. Persoonia, 2017, 39: 201-253.
- [12] 邓叔群. 中国的真菌[M]. 北京: 科学出版社, 1963: 294-298.
TENG SC. Fungi of China[M]. Beijing: Science Press, 1963: 294-298 (in Chinese).
- [13] 戴芳澜. 中国真菌总汇[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 155-157.
TAI FL. Sylloge Fungorum Sinicorum[M]. Beijing: Science Press, 1979: 155-157 (in Chinese).
- [14] 刘波, 杜复, 曹晋忠. 马鞍菌属新种和新组合[J]. 菌物学报, 1985, 4(4): 208-217.
LIU B, DU F, CAO JZ. New species and new combination of the genus *Helvella*[J]. Mycosystema, 1985, 4(4): 208-217 (in Chinese).
- [15] 刘波, 曹晋忠. 马鞍菌属新种和新记录(一)[J]. 菌物学报, 1988, 7(4): 198-204.
LIU B, CAO JZ. Some new species and new records of the genus *Helvella* from China(I)[J]. Mycosystema, 1988, 7(4): 198-204 (in Chinese).
- [16] 曹晋忠, 范黎, 刘波. 马鞍菌属新种和新记录II[J]. 真菌学报, 1990(3): 184-190.
CAO JZ, FAN L, LIU B. Some new species and new records of the genus *Helvella* from China II[J]. Mycosystema, 1990(3): 184-190 (in Chinese).
- [17] ZHAO Q, TOLGOR B, ZHAO YC, YANG ZL, HYDE KD. Species diversity within the *Helvella crispa* group (*Ascomycota*: *Helvellaceae*) in China[J]. Phytotaxa, 2015, 239(2): 130.

- [18] ZHAO Q, SULAYMAN M, ZHU XT, ZHAO YC, YANG ZL, HYDE KD. Species clarification of the culinary Bachu mushroom in Western China[J]. *Mycologia*, 2016, 108(4): 828-836.
- [19] WANG XC, LIU TZ, CHEN SL, LI Y, ZHUANG WY. A four-locus phylogeny of rib-stiped cupulate species of *Helvella* (*Helvellaceae*, *Pezizales*) with discovery of three new species[J]. *MycKeys*, 2019, 60: 45-67.
- [20] 郑焕娣, 庄文颖, 王新存, 曾昭清, 魏生龙. 祁连山子囊菌-盘菌纲和锤舌菌纲[J]. *菌物学报*, 2020, 39(10): 1823-1845.
- ZHENG HD, ZHUANG WY, WANG XC, ZENG ZQ, WEI SL. *Ascomycetes* from the Qilian Mountains, China-*Pezizomycetes* and *Leotiomycetes*[J]. *Mycosystema*, 2020, 39(10): 1823-1845 (in Chinese).
- [21] XU RJ, LI L, ZHAO Q. *Helvella cystidiata* sp. nov. (*Helvellaceae*, *Ascomycota*) from Tibetan Plateau, China[J]. *Phytotaxa*, 2022, 560(1): 82-92.
- [22] LANDEROS F, ITURRIAGA T, RODRÍGUEZ A, VARGAS-AMADO G, GUZMÁN-DÁVALOS L. Advances in the phylogeny of *Helvella* (Fungi: *Ascomycota*), inferred from nuclear ribosomal LSU sequences and morphological data[J]. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 2015, 86(4): 856-871.
- [23] SKREDE I, GONZALVO LB, MATHIESEN C, SCHUMACHER T. The Genera *Helvella* and *Dissingia* (*Ascomycota: Pezizomycetes*) in Europe-notes on species from Spain[J]. *Fungal Systematics and Evolution*, 2020, 6(1): 65-93.
- [24] SKREDE I, LØKEN SB, MATHIESEN C, SCHUMACHER T. Additions to the knowledge of the genus *Helvella* in Europe. New records and *de novo* description of five species from the Nordic region[J]. *Fungal Systematics and Evolution*, 2023, 11: 71-84.