

食用菌产业发展历史、现状与趋势

张金霞* 陈强 黄晨阳 高巍 曲积彬

中国农业科学院农业资源与农业区划研究所 北京 100081

摘要: 本文回顾了人类对食用菌认识和利用的历史, 介绍了我国对食用菌栽培利用的早期贡献和近代对食用菌产业发展的贡献, 以及全球食用菌产业的基本情况、欧美双孢蘑菇和亚洲食用菌产业的发展历史与现状, 分析了世界食用菌产业格局的变化、生产方式和技术的转型, 简述了食用菌科学研究的进展, 同时对中国食用菌产业发展历程和现状进行了梳理, 提出了全球食用菌产业将继续从发达地区向欠发达地区转移以及我国的生产方式将加快向组织化、规模化、标准化和专业化方向转变的进展。

关键词: 认识, 利用, 历史, 产业格局, 技术转型, 发展趋势

History, current situation and trend of edible mushroom industry development

ZHANG Jin-Xia* CHEN Qiang HUANG Chen-Yang GAO Wei QU Ji-Bin

Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: In this paper, the history of understanding and utilization of mushrooms is reviewed. China's contribution to mushroom cultivation in early era is known to all and the development of mushroom industry at present is in progress. The development course and current situation of mushroom industry in China is presented. The basic situation of global mushroom industry and developing history, especially button mushroom industry in the West and mushroom industry in Asia is discussed. Changes in the production mode and technology of world mushroom industry are analyzed. The transfer trend of global mushroom industry from developed to developing regions will continue. China will accelerate the change of production mode into systematization, large scale, standardization and specialization.

Key words: understanding, utilization, history, industry structure, technology transition, development trends

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (2014CB138303); 国家食用菌产业技术体系 (CARS-24)

*Corresponding author. E-mail: zhangjinxia@caas.cn

收稿日期: 2015-03-22, 接受日期: 2015-06-19

1 人类对食用菌的认识和利用

“食用菌”的大多数俗称是“蘑菇”。人类对它们的认识和利用有着悠久的历史。阿历索保罗等著的《菌物学概论》论菌物学 (mycology) 一词的由来时,认为“菌物学”就是关于蘑菇的研究。他把人类利用蘑菇的历史追溯到了4 000年前古希腊的迈锡尼 (Mycenae) 文化,认为迈锡尼文化可能就是以传说中的古希腊英雄 Perseus 偶遇蘑菇 (mykes) 取其汁液解渴而命名拟兴建的城市为迈锡尼城 (Mycenae) (姚一建和李玉 2002)。

中国是世界四大文明古国之一,也是认识和利用食用菌最早的国家,其历史可以追溯到公元前4 000年到公元前3 000年的仰韶文化时期。公元前235年《吕氏春秋·本味篇》有“味之美者,越骆之菌”的记载。古农书中关于种菌法的最早记载可以追溯到唐代韩鄂所著的《四时纂要》中“种菌子”的一段:“取烂构木及叶,于地埋之。常以泔浇令湿,两三日即生”。又法:“畦中下烂粪,取构木可长六七尺,截断碓碎。如种菜法,于畦中匀布,土盖。水浇长令润。如初有小菌子,仰杷推之,明旦又出,亦推之。三度后,出者甚大,即收食之”。这一记述,虽仅寥寥几十字,却包含着深奥的科学原理,含有现代食用菌栽培技术的基本要素——基质、菌种、温湿度控制。著名农学史家石声汉先生考证认为,从这一培植方法看,所指应是现称为金针菇的食用菌。金针菇在我国也曾俗称构菌。早在公元七世纪,我国人民就提出了木耳的人工接种和培植的方法。这在唐代苏恭所著《唐本草注》有所记述:“桑、槐、楮、榆、柳,此为五木耳, ...煮浆粥,安诸木上,以草覆之,即生蕈耳。”香菇栽培800年前起源于我国浙江庆元、景宁、龙泉一带。吴三公发明了砍花栽培法,随之又发明了“敲木惊蕈”促菇技术。《广东通志》(1822年)记载草菇栽培起源于

我国广东韶关的南华寺。据张树庭教授考证,其栽培技术由我国华侨传入东南亚。

我国特有传统栽培种类银耳起源于四川通江,据记载,通江银耳至少在清同治四年(1865年)已有大规模人工栽培。为了保护银耳的生态环境,1898年银耳农组织的耳山会立下“银耳碑”,规定不准在耳林中放牛割草、打猎采集、铲山灰和烧荒(曾星祥 2010)。

2 食用菌的驯化栽培历史

据估测,自然界的菌物有150万种以上,其中大型真菌至少有140 000种(Hawksworth 2001)。目前世界范围内存在的真菌种类约有10万种(Kirk *et al.* 2008),其中2 300余种为食药菌(Boa 2004)。目前我国菌物1.6万种(戴玉成和庄剑云 2010),其中食用菌近1 000种(戴玉成等 2010),广泛食用的有200种左右(王向华等 2004)。在远古时代,人类对食用菌的利用完全来自野生环境的采集。经历几千年对食用菌形态、生境、习性的仔细观察,人类开始了食用菌的驯化栽培,截止2004年,200种可以试验性培养,100种可以人工栽培或培养(Chang & Miles 2004),近年又增加了尖顶羊肚菌(杜习慧等 2014)和暗褐网柄牛肝菌(曹旻等 2011)。实现商业化栽培的有60种左右,规模化商业栽培的有10种(Chang & Miles 2004)。在报道的首次人工栽培50种中,最早的栽培记录多数在我国(表1)(Chang *et al.* 1993; 黄年来等 1997)。

从表1可见,人工栽培的绝大多数都是木腐菌,少数是草腐菌、土生菌、虫生菌。规模化商业栽培的种类几乎全部是木腐菌和草腐菌。我国栽培种类虽然丰富,主要产量仍然来自木腐菌类型,2013年仅平菇类(糙皮侧耳、白黄侧耳、肺形侧耳)、香菇、黑木耳、毛木耳、金针菇等5种(类)产量已达2 265.31万吨,占总产的70%。

表 1 食用菌主要栽培种类的首次栽培记录

Table 1 Cultivation record of main edible mushrooms

拉丁名 Latin name	中文名 Chinese name	首次栽培记载时间 First cultivated time	栽培发源地 Origin
<i>Ganoderma</i> spp.	灵芝属 4 种	27–97	中国 China
<i>Auricularia heimuer</i>	黑木耳	581–600	中国 China
<i>Flammulina velutipes</i>	金针菇	800	中国 China
<i>Wolfiporia cocos</i>	茯苓	1232	中国 China
<i>Lentinula edodes</i>	香菇	1000	中国 China
<i>Agaricus bisporus</i>	双孢蘑菇	1600	法国 France
<i>Volvariella volvacea</i>	草菇	1700	中国 China
<i>Tremella fuciformis</i>	银耳	1800	中国 China
<i>Pleurotus ostreatus</i>	糙皮侧耳	1900	美国 USA
<i>Agrocybe cylindracea</i>	柱状田头菇 (茶树菇)	1950	
<i>Pleurotus eryngii</i> var. <i>ferulae</i>	阿魏侧耳 (阿魏菇)	1958	法国 France
<i>Pleurotus eryngii</i>	刺芹侧耳 (杏鲍菇)	1958	法国 France
<i>Pholiota microspora</i>	小孢鳞伞 (滑子蘑)	1958	日本 Japan
<i>Hericium erinaceus</i>	猴头	1960	中国 China
<i>Agaricus bitorquis</i>	大肥蘑菇 (大肥菇)	1968	荷兰 The Netherlands
<i>Pleurotus cystidiosus</i>	泡囊侧耳 (鲍鱼菇)	1969	中国 China
<i>Agaricus blazei</i>	巴氏蘑菇	1970	日本 Japan
<i>Hypsizygus marmoreus</i>	斑玉蕈	1973	日本 Japan
<i>Pleurotus pulmonarius</i>	肺形侧耳	1974	印度 India
<i>Auricularia cornea</i>	毛木耳	1975	中国 China
<i>Coprinus comatus</i>	毛头鬼伞 (鸡腿菇)	1978	欧洲 Europe
<i>Macrolepiota procera</i>	高大环柄菇	1979	印度 India
<i>Clitocybe maxima</i>	大杯伞	1980	中国 China
<i>Pleurotus citrinopileatus</i>	金顶侧耳 (榆黄蘑)	1981	中国 China
<i>Dictyophora</i> spp.	竹荪 3 种	1982	中国 China
<i>Hohenbuehelia serotina</i>	晚季亚侧耳 (元蘑)	1982	中国 China
<i>Oudemansiella radicata</i>	长根小奥德蘑 (长根菇)	1982	中国 China
<i>Grifola frondosa</i>	灰树花	1983	中国 China
<i>Armillaria mellea</i>	蜜环菌	1983	中国 China
<i>Sparassis crispa</i>	绣球菌	1985	中国 China
<i>Morchella</i> spp.	羊肚菌	1986	美国 USA
<i>Pleurotus eryngii</i> var. <i>tuoliensis</i>	白灵侧耳 (白灵菇)	1987	中国 China
<i>Cordyceps militaris</i>	蛹虫草	1987	中国 China
<i>Gloeostereum incarnatum</i>	榆耳	1988	中国 China
<i>Polyporus umbellatus</i>	猪苓多孔菌 (猪苓)	1989	中国 China
<i>Leucocalocybe mongolicum</i>	蒙古白丽蘑	1990	中国 China
<i>Phellinus baumii</i>	鲍姆木层孔菌		韩国 Korea
<i>Volvariella bombycina</i>	银丝草菇		中国 China
<i>Lentinus tuber-regium</i>	菌核韧伞 (巨核侧耳)		
<i>Pleurotus djamor</i>	淡红侧耳		印度 India

待续

续表 1

<i>Tricholoma giganteum</i>	巨大口蘑(洛巴伊口蘑)	1999	中国 China
<i>Pholiota adiposa</i>	多脂鳞伞(黄伞)		中国 China
<i>Tremella aurantialba</i>	黄白银耳(金耳)		中国 China
<i>Tremella sanguinea</i>	血红银耳(血耳)		中国 China
<i>Tremella foliacea</i>	茶色银耳(茶耳)		中国 China
<i>Fistulina subhepatica</i>	亚牛排菌(牛舌菌)		
<i>Schizophyllum commune</i>	裂褶菌	2000	中国 China
<i>Phlebobus portentosus</i>	暗褐网柄牛肝菌	2011	中国 China
<i>Morchella conica</i>	尖顶羊肚菌	2014	中国 China

3 国外食用菌产业基本情况

3.1 食用菌的近代栽培

应用近代农业或微生物学的技术方法,像农作物那样有种有收,实现预期的收成,食用菌栽培远远晚于各类农作物。1600 年法国实现了双孢蘑菇的人工栽培后,一直作为皇室园艺技术严格保密,尽管还不能获得完全预期的产量。这种不能完全达到预期的栽培方法延续了 200 年左右。

3.1.1 欧美的双孢蘑菇: 食用菌使用纯培养的菌种,实现人工接种,才实现了严格意义上的近代科学方法栽培。1905 年, Duggar 发明并公布了双孢蘑菇的菌种纯培养方法, 1932 年, Sinden 发明了双孢蘑菇谷粒种的菌种制作技术。在纯菌种和谷粒种的基础上, 20 世纪 30 年代末标准化菇房在美国诞生, 纯菌种、谷粒种、标准化菇房极大地促进了双孢蘑菇产量的提高(表 2), 推动了欧美工业化国家食用菌生产的工业化、集约化和产业化进程。在此基础上, 60 年代中后期, 欧美双孢蘑菇形成了菌种和栽培的明确专业分工, 实现了工业化栽培。从表 2 也可以看出, 欧美的双孢蘑菇产量是从二战期间开始迅速增加的, 至今 70 年一直呈稳定增长。在多年持续系统的生物学研究、技术研发及工业化技术的基础上, 近年信息化技术的应用和不断优化, 生产环境控制水平进一步提高, 单产和品质不断提高, 确保了产业的稳定持续发展。

3.1.2 亚洲的食用菌: 日本是食用菌栽培多样化的

国家, 以 50 年代后迅速发展的香菇段木栽培技术为先导, 其段木香菇的人工纯菌种技术、人工接种技术和科学化的栽培管理, 引领世界香菇产业发展达半个世纪之久。50-70 年代是日本香菇的黄金发展期, 1960 年日本产香菇 4.8 万吨, 1970 年升至 16 万吨, 1970-1990 年产量基本稳定。随着社会的工业化和信息化, 香菇的农业方式生产逐渐被削弱, 产量持续下降。70 年代初日本完成瓶栽模式的木腐菌工厂化栽培技术的研发并投入生产。此后, 工厂化食用菌生产规模稳步扩大。工厂化栽培种类从 70 年代的金针菇一种, 逐渐增加到 2000 年的滑菇、灰树花、杏鲍菇、白灵菇、斑玉蕈、离褶伞、香菇等数种, 成为木腐食用菌工厂化技术领先的国家。1980-2010 年的 30 年间, 工厂化生产技术, 给产业发展注入了活力, 保持了产业持续稳定的发展, 也弥补了香菇减产导致的消费市场食用菌供应的不足(表 3)。

经历了 40 年的持续探索和改进, 日本和韩国的木腐菌工厂化生产技术走到了世界的前列, 随着工厂化对菌种质量和菇房利用率要求的不断提高, 突破了多年的固体菌种技术, 液体菌种普遍使用。近年我国大型食用菌工厂多数使用液体菌种。液体菌种的使用有效缩短了生产周期, 在提高产量的同时提高了菇房利用率。2007 年日本起源生物技术株式会社还原型液体菌种技术成熟, 进入商业推广阶段。该技术将液体培养的菌种浓缩成为菌丝块, 在 5℃ 下保存 30d。

表 2 欧美国国家双孢蘑菇和块菌的产量

Table 2 Production of button mushroom and truffles in the West

年度 Year	产量 (万吨) Production (10 ⁴ t)
1938	0.4–0.5
1950	6.6
1960	13.6
1970	36
1980	87.16
1993	149.0
1994	158.5
1995	153.3
1996	157.7
1997	153.4
1998	149.9
1999	158.8
2000	159.0
2001	167.9
2002	166.6
2003	169.9
2004	173.1
2005	166.1
2006	165.0
2007	166.7
2008	188.7
2009	226.7
2010	204.0
2011	262.0
2012	263.9

注：数据来自 <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>；欧美国国家统计的是美国、荷兰、波兰、西班牙、法国、意大利、爱尔兰、英国、德国、丹麦、澳大利亚；产品包括鲜品、罐头和块菌。

Note: Resources from <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>. Countries include USA, Netherlands, Poland, Spain, France, Italy, Ireland, United Kingdom, Germany, Denmark, Australia. Products include fresh and canned button mushroom and truffles.

为了满足对高产的要求,美国研发了双孢蘑菇伴侣,日本研发了分别适用于斑玉蕈、杏鲍菇和灰树花的增收剂。使用增收剂食用菌普遍增产10%–30%。

东南亚国家近年食用菌发展较快,主要是越南、泰国、印度尼西亚、印度、马来西亚等,据初步统计,2008年产量分别为17万吨、12.1万吨、6.1万吨、5万吨和2万吨。

3.1.3 非洲的食用菌：食物供给一直是非洲经济和社会的主要问题。鉴于中国食用菌产业在农村人口脱贫致富中发挥的作用,近年非洲的纳米比亚、赞比亚、坦桑尼亚、肯尼亚、埃及等都陆续开始了食用菌的生产。其高端市场需要的双孢蘑菇工厂化的成套栽培技术引自欧美,而农业式的栽培多数是糙皮侧耳,引自我国。

3.2 世界食用菌产业格局的变化

3.2.1 食用菌产业的增长和主要生产国：二战以来的70年间,全球食用菌一直持续增长,从未出现过减产。20世纪70年代以来的增长主要来自我国。1978年我国的产量仅占全球总产的5.7%,1983年占12%,1990年占28.8%,1994年占53.8%,1997年占63.6%,2002年占70.6%(表4),以后则更高。

近年间,全球食用菌产量基本稳定,我国之外的全球食用菌总产量约400万吨,主要集中在发达国家,超过10万吨的国家全球仅有10个,按产量依次是美国、日本、荷兰、韩国、波兰、越南、西班牙、法国、泰国、英国。全球栽培食用菌市值约300–340亿美元,药用菌产品100–120亿美元,野生菌5亿美元,总计405–465亿美元。其中大部分作为蔬菜食用。

主要出口国有中国、荷兰、波兰、英国、西班牙、法国,其次还有越南、印度、日本和韩国。

3.2.2 食用菌产业从西方向东方转移：20世纪70年代以前,世界食用菌产业主要集中在荷兰、德国、法国、英国、意大利、美国等欧美发达国家,产品几乎为单一的双孢蘑菇。1974年第九届国际食用

表 3 日本主要种类食用菌产量

Table 3 Production of main cultivated mushrooms in Japan

年度	干香菇	鲜香菇	小孢鳞伞	金针菇	糙皮侧耳	斑玉蕈	灰树花	刺芹侧耳	松口蘑(松茸)	总产量
Year	<i>Lentinula edodes</i> (dry)	<i>Lentinula edodes</i> (fresh)	(滑子蘑) <i>Pholiota microspora</i>	<i>Flammulina velutipes</i>	<i>Pleurotus ostreatus</i>	<i>Hypsizygus marmoreus</i>	<i>Grifola frondosa</i>	(杏鲍菇) <i>Pleurotus eryngii</i>	<i>Tricholoma matsutakee</i>	Total (t)
1971	9291	42105	8351	17232	Unknown	—	—	—	610	77589
1972	9711	48770	9766	26210	Unknown	—	—	—	445	94902
1973	9043	51000	11922	30357	Unknown	—	—	—	564	102886
1974	12262	55473	12800	34148	3498	—	—	—	546	118727
1975	11356	58560	11416	37493	4761	—	—	—	774	124360
1976	11189	62510	11259	38973	6621	—	—	—	604	131156
1977	11487	67388	11861	41843	7553	—	—	—	428	140560
1978	12669	71910	13776	48881	10751	—	—	—	620	158607
1979	12280	77517	16513	51853	12276	—	—	—	658	171097
1980	13579	79855	16776	52565	13660	—	—	—	457	176892
1981	14735	78365	16348	53282	13079	—	—	—	208	176017
1982	12560	75777	16499	50985	14396	—	—	—	484	170701
1983	12025	74680	18141	55769	18305	—	—	—	742	179662
1984	16685	73921	19577	63283	21712	—	—	—	180	195358
1985	12065	74706	19793	69530	26211	—	1506	—	820	204631
1986	14098	77952	20079	74378	29746	—	2203	—	199	218655
1987	11803	80940	21054	78129	32188	—	3016	—	464	227594
1988	11888	82678	21049	78070	34838	—	4834	—	406	233763
1989	11066	82395	21125	83200	35716	22349	6167	—	457	262475
1990	11238	79134	22083	92255	33475	29757	7712	—	513	276167
1991	10168	78047	21738	95123	30866	36623	7950	—	267	280782
1992	10036	76804	22104	102834	28100	44458	8950	—	187	293473
1993	9299	77394	22614	103537	23608	48480	9618	—	349	294899
1994	8312	74294	22638	101856	20441	54436	14103	—	120	296200
1995	8070	74495	22858	105752	17166	59760	22757	—	211	311069
1996	6886	75157	22823	108118	14369	66657	27307	1910	359	323586
1997	5786	74782	24522	109324	13243	72024	31135	2166	272	333254
1998	5552	74217	27193	112164	11731	78655	36850	3601	247	350210
1999	5582	70511	25771	113713	9944	84330	39996	5515	147	355509
2000	5236	67224	24942	109510	8546	82414	38998	6734	181	343785
2001	4964	66128	23775	108444	6796	86550	44042	10070	78	350847
2002	4449	64442	24818	110444	5800	83790	46843	19472	52	360110

待续

续表 3

2003	4108	65363	25068	110185	5210	84356	45805	29882	80	370057
2004	4088	66204	25815	112997	4655	88066	46036	33296	149	381306
2005	4091	65186	24801	114542	4074	99787	45111	34342	39	391973
2006	3861	66349	25615	114630	3384	103249	45985	36435	65	399573
2007	3566	67155	25818	129770	3024	108996	43607	38265	51	420252
2008	3867	70342	25945	131107	2578	108104	43398	38214	71	423626
2009	3601	74962	26138	138501	2424	110741	40998	37223	24	434612
2010	3459	74488	26421	139193	1892	104359	43035	36885	140	429872
2011	3696	71254	25426	143189	2082	118006	44453	38055	36	446197
2012	3705	66476	25816	134097	1883	122276	43251	38163	16	435683
2013	3498	67760	22972	133554	2375	117154	45347	40200	38	432898

表 4 我国食用菌占全球的比重

Table 4 The mushroom production of China and worldwide

年代	世界产量(万吨)	中国产量(万吨)	中国占全球比率
Year	Production of the world (10 ⁴ t)	Production of China (10 ⁴ t)	Share of China in the world
1978	106	5.8	5.5%
1983	145.3	17.5	12.0%
1990	376.3	108.3	28.8%
1994	490.9	264	53.8%
1997	615.8	391.8	63.6%
2002	1 225	865	70.6%
2007		1 682	
2012		2 828	
2013		3 169.7	

菌大会在日本的召开,推出了香菇、糙皮侧耳、滑菇、金针菇等多种食用栽培技术及其产品,欧美独占鳌头的产业格局开始动摇,产业逐步向日本、韩国、中国等东方国家转移。70 年代末开始的我国食用菌产业快速发展,特别是 1987 年我国香菇产量超过日本后,加快了世界食用菌产业向我国的转移。我国食用菌产量从 1990 年占全球总产量的 28.8%上升到当今的 70%以上。

近 10 年来,欧美国家的双孢蘑菇总体上保持着产量的基本平衡(图 1),传统的主要生产国产业规模变化不大,甚至一些国家产量在下降。这主

要是劳动力成本的上升和劳保环保条件要求的不断提高导致生产成本升高所致。而中欧第二世界国家产量逐渐增加,特别是意大利近年产量大增,补充了整个欧洲市场的需求。

3.2.3 生产方式和技术的转型: 食用菌的生产起源于园艺栽培,经历了标准化固定设施(菇房)栽培、工厂化栽培、机械化栽培、智能自动控制栽培、专业化生产等几个阶段。这种生产方式的转变,是社会进步和经济发展的必然结果。近百年来近代科学方法的生产实践使整个产业链形成了专业化分工:菌种企业育种和菌种的自主生产,基质配制和制造,菌瓶制作和培养,周年栽培。在信息技术日新月异的今天,物联网技术正在进入食用菌生产的各个环节,实现精准控制的同时,形成可追溯技术体系。

4 中国食用菌产业发展近况

食用菌产量和栽培种类的增加与科技的进步密不可分。可以说,没有技术的进步,就没有今天丰富多彩的栽培食用菌大家庭。我国传统的食用菌生产,多年一直沿用砍树砍花的自然接种法,在自然发生香菇、木耳、银耳较多的林中,每年砍伐树木,倒于林中,待自然接种。

上世纪 60 年代,我国菌种制备技术基本成熟,双孢蘑菇、香菇人工接种成功并获得显著增产,70 年代初开始推广人工接种技术。制种和人工接种技

术的成熟和推广应用,促进了我国食用菌的驯化工作和栽培种类的增加,栽培种类从 70 年代的香菇、黑木耳、双孢蘑菇、银耳等 4 种增加到 2000 年的 50 种(卯晓岚 2000;黄年来等 2010)。1972 年刘纯业发明了棉籽壳栽培糙皮侧耳技术(张金霞 2009),成为我国食用菌栽培的技术革命,为木腐型食用菌基质原料的开发开辟了新的思路。此后玉米芯、大豆秸等多种作物秸秆广泛应用于食用菌生产,促进了食用菌产业规模的扩大。80 年代初彭兆旺发明了人造菇木栽培香菇技术(张金霞 2009),以后逐渐被扩大到多种食用菌栽培,改变了多年代料栽培的块栽,继而形成了多种类的袋式立体栽培,栽培设施利用率倍增,促进了产业效益的大幅提高。

4.1 产量的增长

我国食用菌是伴随着改革开放而迅速发展的,不过是 30 多年的历史。但是,这 30 年经历了房前屋后的庭院经济、特种蔬菜生产、成片的集约化和工厂化生产的四大阶段。产量从 1978 年的 5.8 万吨增长到 2013 年的 3 169.7 万吨(图 2),目前

集约化的规模栽培已经占总产量的 90%以上,成为我国重要的经济作物。自 2000 年以来,进入了工厂化快速发展的新阶段,据中国食用菌协会统计,2014 年我国食用菌工厂化企业 729 家,平均日产 6 133.96 吨,年产 200 万吨左右。

4.2 栽培种类的多样性

我国传统栽培种类主要是木腐菌香菇、木耳、银耳、天麻、茯苓等,产业迅速发展 36 年后的今天,形成商业化栽培的已有 50 种左右,具有一定生产规模的有 20 种以上,年产 20 万吨以上的有 14 种(类),依次是:香菇、糙皮侧耳、黑木耳、金针菇、双孢蘑菇、毛木耳、滑菇、杏鲍菇、茶树菇、银耳、茯苓、猴头菇、草菇、鸡腿菇(图 3)。

4.3 发展区域和产业集群

我国食用菌产业快速发展,遍及大江南北,从南到北,从山区到平原,食用菌产业在为农业增效、农民增收中发挥了重要作用。但是在区域间的发展是不平衡的。中国食用菌协会统计结果表明,产量超百万吨的有 13 省(市、区),分别是河南、山东、

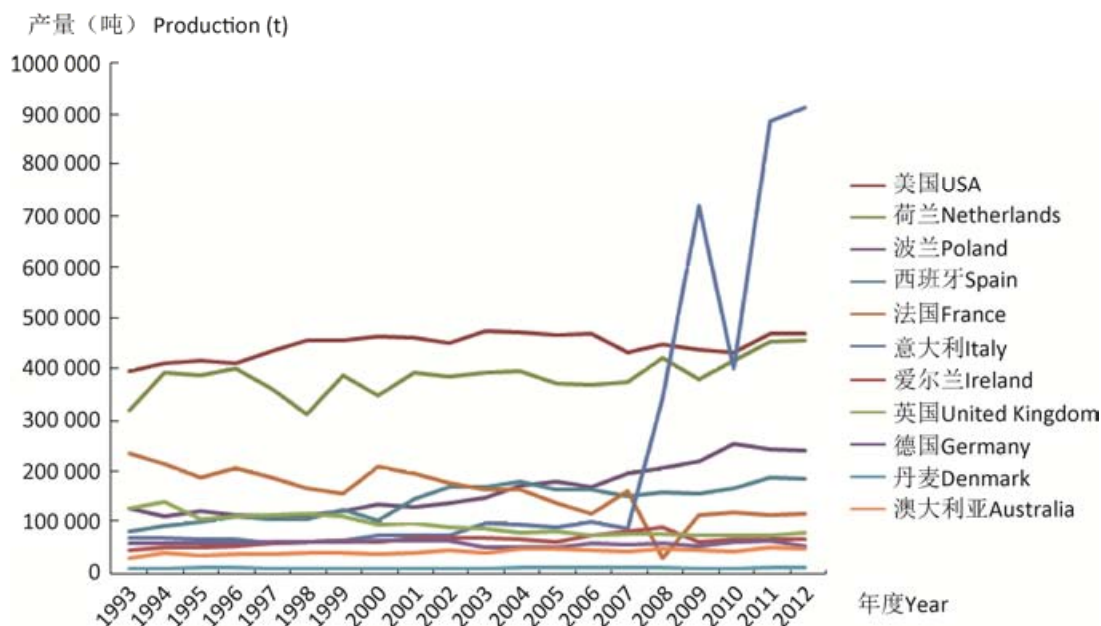


图 1 欧美 11 国近年双孢蘑菇产量变化

Fig. 1 Changes of button mushroom production of 11 countries in the West.

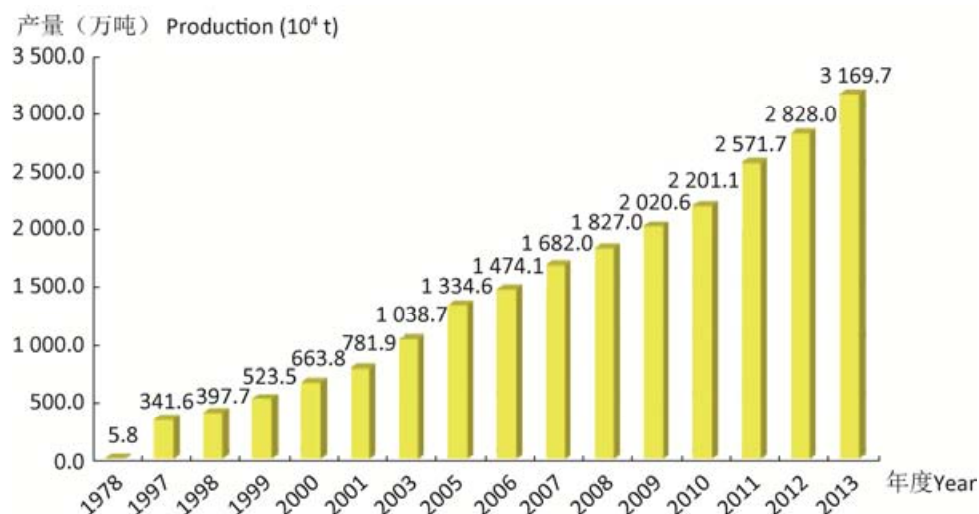


图 2 我国食用菌产量增长情况

Fig. 2 The mushroom production in China from 1978 to 2013.

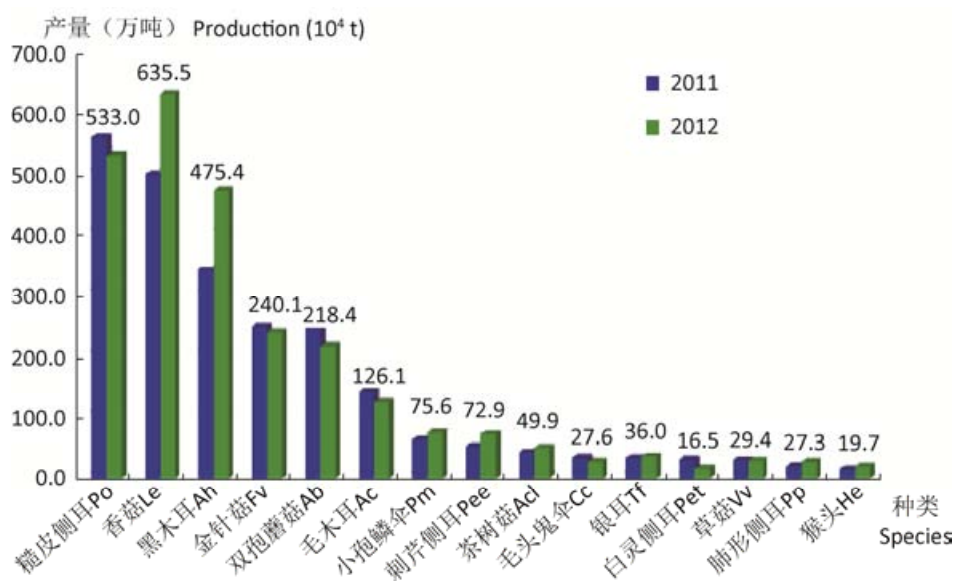


图 3 2011 年和 2012 年我国主要栽培食用菌的产量

Fig. 3 Production of main cultivated mushrooms in China in 2011 and 2012. Po: *Pleurotus ostreatus*; Le: *Lentinula edodes*; Ah: *Auricularia heimuer*; Fv: *Flammulina velutipes*; Ab: *Agaricus bisporus*; Ac: *Auricularia cornea*; Pm: *Pholiota microspora*; Pee: *Pleurotus eryngii* var. *eryngii*; Acl: *Agrocybe cylindracea*; Cc: *Coprinus comatus*; Tf: *Tremella fuciformis*; Pet: *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis*; Vv: *Volvariella volvacea*; Pp: *Pleurotus pulmonarius*; He: *Hericium erinaceus*.

黑龙江、江苏、福建、河北、四川、湖北、浙江、吉林、辽宁、广西壮族自治区和江西,占全国总产的 86.77%; 50 万吨以上的有湖南、广东、陕西和安徽等 4 省。各食用菌产业大省都已经形成各具特色的产业集群,如福建漳州的双孢蘑菇,浙江丽水、湖北随州、河南西峡和河北平泉的香菇,河南新乡、四川金堂和山东聊城的糙皮侧耳,黑龙江牡丹江和吉林延吉的黑木耳,四川什邡的毛木耳,产业特色鲜明。在产业稳定发展的同时,也发挥着市场的“定盘星”作用。目前,全国有食用菌产值亿元县(区) 200 个,十亿元县(区)几十个。

5 食用菌基础科学研究进展

科学研究是技术创新的基础,基础科学研究的进步,将为食用菌产业的技术创新提供科学基础,为产业持续发展提供科学动力。

5.1 食用菌的生物多样性

食用菌包含的生物类群大,包括了该界中担子菌和子囊菌 2 门、30 余科、130 余属的近千种,重要的属包括侧耳属 *Pleurotus*、木耳属 *Auricularia*、蘑菇属 *Agaricus*、田头菇属 *Agrocybe*、灵芝属 *Ganoderma*、离褶伞属 *Lyophyllum* 等,侧耳属的栽培种最多,其中的可食种均可人工栽培,目前栽培种类达 11 种之多(张金霞 1999)。随着科学研究的进展,将有更多的种类被发现并成功人工栽培。

食用菌生物多样性的研究对于我国的菌物学家是个挑战。基于 Fries 和 Singer 的大型真菌分类系统,多以形态特征为主要分类依据(Singer 1986)。然而,子实体易受环境条件影响而变化的特性,给大型真菌准确的分类单元划分带来了巨大的困难。随着近代生化技术和分子生物学技术的进步,DNA 特征成为新的分类依据。ITS、LSU、SSU、IGS、mtDNA、TOP II、CO1、*EF1 α* 、*RPB2* 等基因被广泛应用。新技术的应用,将香菇从 *Lentinus* 划到了 *Lentinula* (Pegler 1975)。现代分子生物学研

究表明,我国新疆阿魏 *Ferula sinkiangensis* 上发生的侧耳并非阿魏侧耳 *Pleurotus ferulea* 单一物种,而是阿魏侧耳 *Pleurotus ferulea* 和白灵侧耳 *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis* 2 个种群(Zhang et al. 2006; 赵梦然等 2015),而且后者为优势种群。研究认为,我国广泛栽培的灵芝并非欧洲的 *Ganoderma lucidum*,而是 *Ganoderma lingzhi* (Cao et al. 2012; 戴玉成等 2013);栽培多年的黑木耳也并非完全是欧洲记载的 *Auricularia auricula-judae*,其中大部分栽培品种是独立的新种 *Auricularia heimuer* (Wu et al. 2014; 吴芳和戴玉成 2015),只有小部分品种为 *Auricularia auricula-judae*;桑黄不是 *Phellinus igniarius*,而是 *Inonotus sanghuang* (戴玉成和崔宝凯 2014)。

随着各类组学技术的进步,测序成本的不断降低,组学、生物信息学和分子生物学技术的结合必将进一步促进食用菌生物多样性研究。

5.2 食用菌的遗传多样性

与绿色作物比较,物种多样性是食用菌的一大特点。栽培种类的属内、种内的遗传多样性同样丰富。近年应用 ISSR、SSR、SRAP、SCoT、SNP 等多种分子工具研究食用菌的遗传多样性已经成为食用菌基础研究的热点之一(杜萍等 2010; 李慧等 2012; 王大莉等 2013; 赵梦然等 2013)。IGS1-RFLP 和 RAPD 对我国云南、西藏、吉林 3 省的松口蘑 *Tricholoma mitsutake* 野生样本的分析呈现了丰富的遗传多样性,基于 ITS 序列,不同区域的自然种群有着显著的地域性(马银鹏等 2002)。白灵侧耳的交配型因子的调查估测表明,其自然群体中至少有 79 个 A 因子,100 个 B 因子,单核交配型总数 7 900 个,双核交配型 31 201 050 个(李何静等 2013)。ISSR、IGS2-RFLP、Scot 等分析都表明了其具有丰富的遗传多样性,且 IGS2-RFLP、Scot 分析呈现地理分布(赵梦然等 2013)。即使经历多年栽培历史的香菇、金针菇、糙皮侧耳,栽培品种仍遗传背景丰富,多样性广泛,应用 SSR 和 SNP 的

分析都证明了这一点（李慧等 2012；叶翔等 2012；王大莉等 2013）。

随着功能基因研究的深入，大型真菌基因干扰、基因敲除等技术成功，食用菌遗传多样性的研究将更加关注功能基因，这为优异性状的挖掘，栽培品种的遗传改良，将提供科学依据。

5.3 食用菌组学与遗传学研究

作为大型真菌的食用菌，染色体个体小，以细胞学为基础的传统遗传学研究困难。分子生物学的发展，组学技术的不断完善，生物信息学的应用，为传统方法难以研究的食用菌的遗传学研究带来曙光。双孢蘑菇（Morin *et al.* 2012）、糙皮侧耳（Riley *et al.* 2014）、金针菇（Park *et al.* 2014）、草菇（Chen *et al.* 2013）、灵芝（Chen *et al.* 2012b）、香菇（未公布）、杏鲍菇（未公布）、黑木耳（未公布）、茯苓（未公布）等近 10 种的全基因组测序已经完成。就现有的测序数据分析，双孢蘑菇、草菇、糙皮侧耳、金针菇等食用菌的基因组规模大多在 30–37Mbp，GC 含量在 48%–51% 之间，约有 10 000–13 000 个预测的基因。灵芝的基因组规模略大，为 43.3Mbp，GC 含量为 56%，预测的基因数目也更多，有 16 113 个。应用分子生物学技术的遗传学研究表明，草菇菌丝虽然没有锁状联合，但是仍是二极性异宗结合种类（Chen *et al.* 2012a）。草菇不同单孢测序表明，其交配型 A 因子序列的多态性显著，而 B 因子序列基本一致。这为草菇二极性异宗结合的性遗传特征提供了实证，颠覆了传统的同宗结合的结论。

食用菌农艺性状的遗传研究倍受业界关注。然而，在没有基因组测序之前，几乎无从开始。基因组学为这一研究奠定基础的同时，也提出了研究的突破口。根据双孢蘑菇的全基因组序列信息，发现了 42 个与子实体褐变黑色素合成相关的基因（Weijn *et al.* 2013），这些基因分布于全基因组范围内的 11 条染色体上；不同菌株重测序后开发出覆盖全基因组范围的 SNP 标记，构建了 SNP 标记

遗传连锁图谱，在此图谱上定位了双孢蘑菇抗机械损伤的关键决定因子，为抗褐变双孢蘑菇的分子育种提供了科学依据（Gao *et al.* 2015）。香菇全基因组序列测定后开发出 InDel 分子标记，结合 SRAP 和 TRAP 标记构建了香菇的高密度遗传连锁图谱；定位出决定香菇菌丝生长速度的多个 QTL 位点（Gong *et al.* 2014），可应用于分子标记辅助育种和菌丝长速的调控研究。遗传学研究表明，糙皮侧耳的菌丝长速、酯酶同工酶位点数、子实体产量之间具显著相关性（Larraya *et al.* 2002），从基因组学数据中得到了进一步证实。

5.4 食用菌生理研究

组学数据在为我们提供遗传学研究基础的同时，也为食用菌生理研究提供了研究方略。基因组学、转录组学、代谢组学，为我们在不同的生命层面研究食用菌的基础科学提供了路径。各类组学数据，结合基因的克隆和表达，构建食用菌的生理代谢网络，为分子辅助育种和栽培技术的创新提供科学基础。

木质纤维素是食用菌生长发育的主要营养，多种降解酶系参与了食用菌的营养吸收与利用。研究表明：食用菌最大量的碳源来自纤维素和半纤维素。 β -1,4-内切葡聚糖酶（EGL）、外切葡聚糖酶/纤维二糖水解酶（CBH）、 β -葡萄糖苷酶（BGL）、 β -1,4-木聚糖酶、 β -1,4-木糖苷酶和 β -甘露聚糖酶是纤维素半纤维素降解的主要酶类。然而，外包装的木质素是纤维素和半纤维素，是食用菌降解利用的天然结构屏障。只有破坏木质素结构，才能更好地降解纤维素半纤维素。多年来，对于食用菌营养生理的研究，更多的关注在于漆酶。然而，新近污叉丝孔菌 *Dichomitus squalens*、松生拟层孔菌 *Fomitopsis pinicola*、灵芝 *Ganoderma lingzhi*、桦褐孔菌 *Lenzites betulinus*、刺芹侧耳 *Pleurotus eryngii*、糙皮侧耳 *Pleurotus ostreatus*、云芝栓孔菌 *Trametes vesicolor* 等 7 种真菌对麦草中木质素的降解研究发现，污叉丝孔菌降解木质素最多，14d 降解 34.1%，糙皮侧耳降解木质素最少，14d 降解 7.1%。而降解木质

素能力最差的糙皮侧耳和杏鲍菇的漆酶活性最高,其他 5 种真菌漆酶活性均很低,桦褐孔菌甚至未检测到漆酶活性。桦褐孔菌和松生拟层孔菌在培养 10d 时依赖型锰过氧化酶 (MnP) 活性最强,而糙皮侧耳 MnP 活性最低;污叉丝孔菌在 10d 时非依赖型锰过氧化酶 (MnIP) 活性最强,糙皮侧耳 MnIP 活性最低。这表明木质素的降解主要是依赖锰过氧化酶,而与漆酶关系不大 (Knežević *et al.* 2013)。而降解的木质素最强的污叉丝孔菌本身并不能合成木质素过氧化酶 (LiP),说明木质素过氧化酶也不是决定木质素降解的关键酶 (Périeré *et al.* 2008),这为食用菌营养生理的研究提供了重要的参考。高温导致的烧菌和污染,是食用菌减产甚至绝收的重大生产问题。选育耐高温品种和创新高温伤害防控技术成为解决问题的关键。研究表明 NO 是白灵侧耳的高温响应信号分子,可以启动海藻糖的合成 (Kong *et al.* 2012)。而海藻糖具缓解高温引发的氧化损伤作用 (Kong *et al.* 2012),其以提高 SOD、CAT 和 POD 活性清除高温引发的活性氧缓解氧化损伤 (孟利娟等 2015)。在肺形侧耳中有 TPP 和 TP 两条海藻糖合成途径,热敏感菌株 TPS 活性和 TPS 表达显著高于耐热菌株 (刘秀明等 2013),这为耐高温育种提供了必要的分子筛选标识。

6 食用菌产业的发展趋势

6.1 全球的发展趋势

6.1.1 产业从发达区域向欠发达区域转移: 食用菌产业劳动密集的特点,使得其由发达国家向发展中国家转移,从西方向东方转移。前文介绍的全球食用菌产业发展情况已经证明了这一点。随着社会的发展,这种转移仍将继续。未来的亚洲,越南、泰国、印度、马来西亚等将取得较快进展,我国受劳动力的制约,增长将放缓。

6.1.2 生产方式向专业化分工转变: 食用菌最初起源于园艺方式的生产栽培,随着科学技术的进步和工业化的进程,最终形成了食用菌工业,实现了专业化分工,如欧美草腐菌双孢蘑菇的生产,早期菌

种、堆肥、播种、发菌、出菇、采收全部由栽培者完成,60 年代发展到菌种和栽培由菌种公司和蘑菇公司两家分别完成,90 年代又发展到菌种、堆肥、栽培三家分别完成,现在又发展到菌种、堆肥、发菌、栽培 4 个阶段分别完成。

日本建立了培养中心制度,供小型菇场养菌之用。出菇之前的全部环节由培养中心完成,培养完成、低温刺激、补水之后的菌瓶送至菇场出菇。菇场仅负责出菇和采收。

这种工业化和专业化的生产,生产的各环节都将技术水平发挥到极致,菇房和设备设施的利用率 and 专业技术水平显著提高,有效地降低了成本,提高了生产效益。不论发达国家还是发展中国家,实现专业化分工,进行专业化生产将成为必然趋势。

6.1.3 栽培种类多样化: 随着工业化和信息化社会的进程,世界经济一体化和多元文化的交流交融,食用菌营养和保健功能认识的普及和深化,消费人群将不断增加,对食用菌多样化要求也必将增加。西方发达国家几十年来工业化生产的几乎仅一个种——双孢蘑菇。30 年前,除唐人街外,欧美超市的货架上还几乎看不到双孢蘑菇之外的食用菌产品。近年,糙皮侧耳、金针菇、香菇、杏鲍菇、草菇等越来越多地受到美国、德国、意大利、法国、荷兰等市场的欢迎,销量稳步增长。欧美的单一双孢蘑菇的产业格局已经改变,糙皮侧耳、杏鲍菇、金针菇、香菇、猴头、灰树花等都已在美国、加拿大、澳大利亚等实现生产性栽培。国际食用菌学会前主席 Mark Wach 博士预测,糙皮侧耳将成为美国最具市场潜力的食用菌。

6.2 中国的发展趋势

我国食用菌产业已经历了 30 年的快速发展,完成了规模扩张,达到了周年有菇,市场供需平衡,食用菌已经成为我国的大众蔬菜。随着世界经济一体化进程的加快和国内人民生活水平的提高,国内外市场对食用菌质量和多样化的要求不断提高,这将推动我国食用菌产业由数量型经济向质量型经

济转变。实现这一转变,需要生产方式的转变,设备设施水平的提高和科技含量的增加。

6.2.1 生产方式的组织化、规模化、标准化和专业化:我国加入 WTO,促进了食用菌生产方式的转变,十几年后的今天,基本实现了规模化。在人口红利终结的今天,劳动力是制约食用菌产业发展的重要问题。解决这一问题的出路在于在规模化的基础上,实施组织化和专业化。社会经济结构的变化和市场要求的提高将进一步推动我国食用菌生产方式向组织化、规模化、标准化和专业化的转变。这种转变将带动设备设施的投入和科技水平的提高,促进产品质量的提高,促进节本增效。

6.2.2 品种结构更加完善,非木屑依赖型种类发展潜力巨大:社会的进步,将带来市场多样化。40 年来的食用菌市场需求变化也证明了这一点。20 世纪 70 年代,我国商业规模栽培的食用菌只有黑木耳、香菇、双孢蘑菇 3 种,80-90 年代增加了糙皮侧耳、金针菇、滑菇、草菇、银耳、毛木耳、竹荪、灰树花、猴头、元蘑等 10 种(类),2000 年以后又增加了茶树菇、鸡腿菇、白灵菇、杏鲍菇、斑玉蕈、巴氏蘑菇、大球盖菇、大杯蕈、长根菇、羊肚菌等 10 种。在传统栽培的大宗种类产量稳定增长的同时,新增种类市场空间将更大。

虽然目前商业化栽培的种类大多数均为木腐菌,但是,其生产并非完全依赖木屑,多数种类可以全部使用草本原料栽培生产。随着国家大力倡导循环经济,加强生态建设和林业保护政策的出台,这些可利用草本原料栽培种类的增长将超过木屑依赖型种类。

6.2.3 南菇北扩,老区规模稳定,西部快速增长:我国近代的食用菌产业发展起源于福建、浙江等南方省区,随着经济的发展,南菇北扩已经成为不可阻挡的发展趋势,推动这一趋势的主要因素在于:

(1) 沿海地区工业化和信息化加快了经济结构的变化,农业向工业和信息业转移;(2) 沿海地区劳动力昂贵导致产业成本增加,比较优势下降;(3)

多年的连续生产,当地资源的枯竭,现有资源不能满足生产的需求;(4) 北方相对干燥冷凉,利于环境控制和优质品的生产,同时错开南方时令,满足周年上市供应的要求。这种南菇北扩的趋势从 20 世纪 90 年代中期即开始显现,近年北方产业大省的增幅一直大于福建、浙江等南方老产区(张金霞 2009)。河北、山东、河南等分别从 2000 年的 28.1 万吨、33.5 万吨和 105 万吨增长到 2013 年的 209.7 万吨、412.5 万吨和 473.7 万吨,呈现数倍的增长。

老产区生产基础好。随着各项惠农政策的出台、农业产业结构的调整、循环经济产业的发展,食用菌成为政府、社会、民众各方认可的产业,这种良好的社会氛围将确保老产区稳定发展。

随着西部大开发的脚步,近年我国西部食用菌产业崛起,四川、江西、广西都已进入百万吨省行列。甘肃、宁夏、内蒙充分利用当地的草本秸秆等原料资源和冷资源,开展与内地季节相反的“反季节”栽培,这种反季节在当地的气候条件下,正是当地适合食用菌生长的正常季节,这些地区充分利用非耕地,在沙石地、林地上集约生产,品质优于南方高温下生产的产品,且售价高,比较效益高于其他地区。甘肃、宁夏、内蒙的这种生态效应已经显现。

6.2.4 多种生产方式并存,高投入促进产业现代化进程:我国区域经济发展的不平衡,市场需求的不同,为不同生产方式留下了各自的空间。近年内,大中小不同规模的工业化生产、园艺设施的分散栽培和集约规模栽培、农业专业化生产等不同生产方式将共存,各种生产方式在实践中各自完善,提高技术水平和管理水平,提高产品质量,在市场建设和市场秩序不断完善的过程中不断提高适应市场的能力。

食用菌广阔的市场,环保、可循环的生产特点,吸引了各类资本的投入,工厂化生产快速发展。工厂化极大地提高了食用菌产业的装备水平,促进了技术的引进和科技创新,促进了产品质量的提高。

6.2.5 产业链延长,产业系统效益提高:随着对食用菌营养和健康功能认识的不断加深和普及,随着

我国老龄化社会的到来和中产阶级的不断扩大,食用菌除了制作菜肴之外,作为主要原料生产的各类强化食品、保健品、调味品、辅助疗品、药品、日用品日益受到消费市场的青睐,销量将逐年增加,由热销的“猴菇饼干”可见一斑。另一方面,产后的菌渣将成为生态农业的重要原料,生产有机肥、基质、饲料。食用菌的加工和菌渣的利用都将有效地延长食用菌产业链,促进产业系统效益的提高。

6.3 食用菌基础科学研究发展趋势

大量的报道和专利分析表明,国外除了双孢蘑菇、香菇、金针菇、杏鲍菇等少数种类外,对其他种类的研究并不多。其研究主要集中在真菌的生态与进化、健康活性物质、环境治理等方面,与其栽培利用相关的基础科学研究较少。我国是全球食用菌食用和生产种类最多的国家,也是食用菌食品类型最多的国家。面对产业发展的较为系统的基础科学研究,本项目刚刚开始,可以说是史无前例的,没有更多的参考。如此生物多样化的产业在中国,如此大的产业在中国,基础科学的研究完全要靠我们自己。这种基础科学的研究,面对的不再仅仅是真菌生物学,更多的是面对产业发展的需求。

本项目是系统地开展食用菌基础科学研究的开始。随着各类组学、生物信息学、生物技术的快速进步,各类现代技术的应用与全面结合,遗传学、生理学、真菌学、菌物化学的跨学科合作,将成为食用菌基础科学研究的必然趋势。这种基础科学研究成果的积累,必将构建成为独立的食用菌科学体系,为产业技术的持续创新构建理论基础。

[REFERENCES]

- Boa E, 2004. Wild edible fungi - a global overview of their use and importance to people. *Non-Wood Forest Product*, 17: 1-147
- Cao Y, Ji KP, Liu J, Zhang CX, He MX, Wang WB, 2011. Effect of different casing soils on the fruiting of *Phlebopus portentous*. *Edible Fungi of China*, 18(4): 25-27 (in Chinese)
- Cao Y, Wu SH, Dai YC, 2012. Species clarification of the prize medicinal *Ganoderma* mushroom “Lingzhi”. *Fungal Diversity*, 56: 49-62
- Chang ST, Buswell JA, Chiu SW, 1993. Mushroom biology and mushroom products. The Chinese University Press, Hong Kong. 4-6
- Chang ST, Miles PG, 2004. Mushrooms: cultivation, nutritional value, medicinal effect and environmental impact. 2nd edition. CRC Press, Boca Raton. 1-451
- Chen BZ, Gui F, Xie BG, Deng YJ, Sun XY, Lin MY, Tao YX, Li SJ, 2013. Composition and expression of genes encoding carbohydrate-active enzymes in the straw-degrading mushroom *Volvariella volvacea*. *PLoS One*, 8(3): e58780
- Chen BZ, Gui F, Xie BG, Zou F, Jiang YJ, Deng YJ, 2012a. Sequence and comparative analysis of the MIP gene in Chinese straw mushroom, *Volvariella volvacea*. *Genome*, 55: 667-672
- Chen S, Xu J, Liu C, Zhu Y, Nelson DR, Zhou S, Li C, Wang L, Guo X, Sun Y, Luo H, Li Y, Song J, Henrissat B, Levasseur A, Qian J, Li J, Luo X, Shi L, He L, Xiang L, Xu X, Niu Y, Li Q, Han MV, Yan H, Zhang J, Chen H, Lv A, Wang Z, Liu M, Schwartz DC, Sun C, 2012b. Genome sequence of the model medicinal mushroom *Ganoderma lucidum*. *Nature Communications*, 3: 913
- Dai YC, Cao Y, Zhou LW, Wu SH, 2013. Notes on the nomenclature of the most widely cultivated *Ganoderma* species in China. *Mycosystema*, 32: 947-952 (in Chinese)
- Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Bau T, Li TH, 2010. A revised checklist of edible fungi in China. *Mycosystema*, 29: 1-21 (in Chinese)
- Dai YC, Zhuang JY, 2010. Numbers of fungal species hitherto known in China. *Mycosystema*, 29: 625-628 (in Chinese)
- Dai YC, Cui BK, 2014. Progress on the species of medicinal fungus *Inonotus sanghuang*. *Journal of Beijing Forestry University*, 36(5): 1-6 (in Chinese)
- Du P, Cui BK, Dai YC, 2010. Establishment and optimization of ISSR-PCR reaction system for *Auricularia polytricha*. *Biotechnology Bulletin*, 2010(6): 130-137 (in Chinese)
- Gao W, Weijn A, Baars JJP, Mes JJ, Visser RGF, Sonnenberg ASM, 2015. Quantitative trait locus mapping for bruising

- sensitivity and cap color of *Agaricus bisporus* (button mushrooms). *Fungal Genetics and Biology*, 77: 69-81
- Gong WB, Liu W, Lu YY, Bian YB, Zhou Y, Kwan HS, Cheung MK, Xiao Y, 2014. Constructing a new integrated genetic linkage map and mapping quantitative trait loci for vegetative mycelium growth rate in *Lentinula edodes*. *Fungal Biology*, 118: 295-308
- Hawksworth DL, 2001. Mushrooms: the extent of the unexplored potential. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 3: 333-337
- Huang NL, 1997. 18 species of cultivated mushrooms. China Agriculture Press, Beijing. 1-164 (in Chinese)
- Huang NL, Lin ZB, Chen GL, 2010. Medicinal and edible fungi. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. 1-1834 (in Chinese)
- Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA, 2008. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 10th edition. CAB International, Wallingford. 1-771
- Knežević A, Milovanović I, Stajić M, Lončar N, Brčeski I, Vukojević J, Cilerdžić J, 2013. Lignin degradation by selected fungal species. *Bioresource Technology*, 138: 117-123
- Kong WW, Huang CY, Chen Q, Zou YJ, Zhao MR, Zhang JX, 2012. Nitric oxide is involved in the regulation of trehalose accumulation under heat stress in *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis*. *Biotechnology Letters*, 49: 1915-1919
- Larraya LM, Idareta E, Arana D, Ritter E, Pisabarro AG, Ramirez L, 2002. Quantitative trait loci controlling vegetative growth rate in the edible basidiomycete *Pleurotus ostreatus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68: 1109-1114
- Li H, Chen Q, Huang CY, Xie BG, Zhang JX, 2012. A method for establishing core collection of *Pleurotus ostreatus* cultivated in China based on SSR markers. *Acta Horticulturae Sinica*, 39(10): 2023-2032 (in Chinese)
- Li HJ, Chen Q, Bau T, Huang CY, Zhao MR, Zhang JX, 2013. Analysis of the mating type factors in natural populations of *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis* in China. *Mycosystema*, 32(2): 248-252 (in Chinese)
- Liu XM, Huang CY, Chen Q, Wu XL, Zhang JX, 2013. Study on the metabolic pathway of trehalose in *Pleurotus pulmonarius* during heat stress recovery. *Scientia Agricultura Sinica*, 46(24): 5188-5195 (in Chinese)
- Mao XL, 2000. Review and prospect of edible fungi germplasm resources in China. *Edible Fungi of China*, 19(Suppl.): 9-13 (in Chinese)
- Meng LJ, Kong WW, Wu XL, Liu XM, Huang CY, Zhang JX, 2015. Biochemical pathway analysis of exogenous nitric oxide improving heat-tolerance of *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis*. *Mycosystema*, 34(4): 632-639 (in Chinese)
- Morin E, Kohler A, Baker AR, Foulongne-Oriol M, Lombard V, Nagy LG, Ohm RA, Patyshakuliyeva A, Brun A, Aerts AL, Bailey AM, Billette C, Coutinho PM, Deakin G, Doddapaneni H, Floudas D, Grimwood J, Hildén K, Kues U, Labutti KM, Lapidus A, Lindquist EA, Lucas SM, Murat C, Riley RW, Salamov AA, Schmutz J, Subramanian V, Wösten HA, Xu J, Eastwood DC, Foster GD, Sonnenberg AS, Cullen D, de Vries RP, Lundell T, Hibbett DS, Henrissat B, Burton KS, Kerrigan RW, Challen MP, Grigoriev IV, Martin F, 2012. Genome sequence of the button mushroom *Agaricus bisporus* reveals mechanisms governing adaptation to a humic-rich ecological niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 17501-17506
- Park YJ, Baek JH, Lee S, Kim C, Rhee H, Kim H, Seo JS, Park HR, Yoon DE, Nam JY, Kim HI, Kim JG, Yoon H, Kang HW, Cho JY, Song ES, Sung GH, Yoo YB, Lee CS, Lee BM, Kong WS, 2014. Whole genome and global gene expression analyses of the model mushroom *Flammulina velutipes* reveal a high capacity for lignocellulose degradation. *PLoS One*, 9(4): e93560
- Pegler D, 1975. The classification of the genus *Lentinus* Fr. (Basidiomycota). *Kavaka*, 3: 11-20
- Périeré FH, Reddy VB, Blackburn NJ, Gold MH, 1998. Purification and characterization of laccases from the white-rot basidiomycete *Dichomitus squalens*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 353: 349-355
- Riley R, Salamov AA, Brown DW, Nagy LG, Floudas D, Held BW, Levasseur A, Lombard V, Morin E, Otillar R, Lindquist

- EA, Sun H, LaButti KM, Schmutz J, Jabbour D, Luo H, Baker SE, Pisabarro AG, Walton JD, Blanchette RA, Henrissat B, Martin F, Cullen D, Hibbett DS, Grigoriev IV, 2014. Extensive sampling of basidiomycete genomes demonstrates inadequacy of the white-rot/brown-rot paradigm for wood decay fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(27): 9923-9928
- Singer R, 1986. The Agaricales in modern taxonomy. 4th edition. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany. 1-981
- Wang DL, Zhang JX, Bian YB, Chen Q, Huang CY, 2013. SNP analysis of the fragments of three functional genes of the mushroom *Lentinula edodes*. *Mycosystema*, 32(1): 81-88 (in Chinese)
- Wang XH, Liu PG, Yu FQ, 2004. Color atlas of wild commercial mushrooms in Yunnan. Yunnan Science and Technology, Kunming. 1-136 (in Chinese)
- Weijn A, Bastiaan-Net S, Wichers HJ, Mes JJ, 2013. Melanin biosynthesis pathway in *Agaricus bisporus* mushrooms. *Fungal Genetics and Biology*, 55: 42-53
- Wu F, Dai YC, 2015. Notes on the nomenclature of the *Auricularia auricula-judae* complex. *Mycosystema*, 34(4): 604-611 (in Chinese)
- Wu F, Yuan Y, Malysheva V, Du P, Dai YC, 2014. Species clarification of the most important and cultivated *Auricularia* mushroom "Heimuer": evidence from morphological and molecular data. *Phytotaxa*, 186(5): 241-253
- Yang GL, 2004. Mushroom production encyclopedia. China Agriculture Press, Beijing. 1-598 (in Chinese)
- Yao YJ, Li Y (Translate), 2002. Alexopoulos CJ, Mims CW, Blackwell M, 1996. Introductory mycology. China Agriculture Press, Beijing. 1-771
- Ye X, Huang CY, Chen Q, Wang Y, Zhang JX, 2012. Making SSR fingerprint profile for commercial cultivars of *Lentinula edodes*. *Journal of Plant Genetic Resources*, 13(6): 1067-1072 (in Chinese)
- Zeng XX, 2010. Records of Tongjiang *Tremella*. Publishing House of Local Records, Beijing. 3-29 (in Chinese)
- Zhang JX, 1999. Cultivation of edible mushrooms. Standards Press of China, Beijing. 1-361 (in Chinese)
- Zhang JX, 2009. The science and development of the edible mushrooms' industry in China. China Agriculture Press, Beijing. 9, 10, 49-50 (in Chinese)
- Zhang JX, Huang CY, Ng TB, Wang HX, 2006. Genetic polymorphism of ferula mushroom growing on *Ferula sinkiangensis*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 71: 304-309
- Zhao MR, Chen Q, Zhang JX, Wu XL, Huang CY, 2013. Comparison studies of genetic diversity of *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis* by IGS2-RFLP, SCoT and ISSR markers. *Mycosystema*, 32(4): 682-689 (in Chinese)
- Zhao MR, Li YD, Li YC, Zhang JX, Huang CY, 2015. Genetic diversity analysis of wild ferula mushroom based on IGS2-RFLP markers and cultural characteristics. *Mycosystema*, 34(4): 612-620 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 曹晔, 纪开萍, 刘静, 张春霞, 何明霞, 王文兵, 2011. 不同覆土的性质及其对暗褐网柄牛肝菌人工栽培出菇的影响. 食用菌学报, 18(4): 25-27
- 戴玉成, 曹云, 周丽伟, 吴声华, 2013. 中国灵芝学名之管见. 菌物学报, 32: 947-952
- 戴玉成, 崔宝凯, 2014. 药用真菌桑黄种类研究. 北京林业大学学报, 36(5): 1-6
- 戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文华安, 图力古尔, 李泰辉, 2010. 中国食用菌名录. 菌物学报, 29: 1-21
- 戴玉成, 庄剑云, 2010. 中国菌物已知种数. 菌物学报, 29: 625-628
- 杜萍, 崔宝凯, 戴玉成, 2010. 野生毛木耳 ISSR-PCR 反应体系的建立与优化. 生物技术通报, 2010(6): 130-137
- 杜习慧, 赵琪, 杨祝良, 2014. 羊肚菌的多样性、演化历史及栽培研究进展. 菌物学报, 33: 183-197
- 黄年来, 1997. 18 种珍稀美味食用菌栽培. 北京: 中国农业出版社. 1-164
- 黄年来, 林志彬, 陈国良, 2010. 中国食药食用菌学. 上海: 上海科技出版社. 1-1834
- 李何静, 陈强, 图力古尔, 黄晨阳, 赵梦然, 张金霞, 2013. 中国白灵侧耳自然群体的交配型因子分析. 菌物学报, 32(2): 248-252

- 李慧, 陈强, 黄晨阳, 谢宝贵, 张金霞, 2012. 基于 SSR 标记构建平菇栽培品种核心样本方法的探讨. 园艺学报, 39(10): 2023-2032
- 刘秀明, 黄晨阳, 陈强, 邬向丽, 张金霞, 2013. 肺形侧耳高温后恢复期间海藻糖代谢途径研究. 中国农业科学, 46(24): 5188-5195
- 马银鹏, 陈强, 赵梦然, 邬向丽, 张金霞, 黄晨阳, 2012. 中国三省松口蘑遗传多样性分析. 食用菌学报, 19(1): 17-21
- 卯晓岚, 2000. 中国食用菌物种资源回顾与展望. 中国食用菌, 19 (增刊): 9-13
- 孟利娟, 孔维威, 邬向丽, 刘秀明, 黄晨阳, 张金霞, 2015. 外源一氧化氮提高白灵侧耳菌丝耐热性生化途径分析. 菌物学报, 34(4): 632-639
- 王大莉, 张金霞, 边银丙, 陈强, 黄晨阳, 2013. 香菇三个功能基因部分序列的单核苷酸多态性分析. 菌物学报, 32(1): 81-88
- 王向华, 刘培贵, 于富强, 2004. 云南野生商品蘑菇图鉴. 昆明: 云南科技出版社. 1-136
- 吴芳, 戴玉成, 2015. 黑木耳复合群中种类学名说明. 菌物学报, 34(4): 604-611
- 杨国良, 2004. 蘑菇生产全书. 北京: 中国农业出版社. 1-598
- 姚一建, 李玉 (译), 2002. Alexopoulos CJ, Mims CW, Blackwell M, 1996. 菌物学概论. 北京: 中国农业出版社. 1-771
- 叶翔, 黄晨阳, 陈强, 王钰, 张金霞, 2012. 中国主栽香菇品种 SSR 指纹图谱的构建. 植物遗传资源学报, 13(6): 1067-1072
- 曾星祥, 2010. 通江银耳志. 北京: 方志出版社. 3-29
- 张金霞, 1999. 食用菌栽培技术. 北京: 中国标准出版社. 1-361
- 张金霞, 2009. 中国食用菌产业科学与发展. 北京: 中国农业出版社. 9, 10, 49-50
- 赵梦然, 陈强, 张金霞, 邬向丽, 黄晨阳, 2013. IGS2-RFLP、SCoT 和 ISSR 在白灵侧耳遗传多样性分析中的比较研究. 菌物学报, 32(4): 682-689
- 赵梦然, 李远东, 李艳春, 张金霞, 黄晨阳, 2015. 疆野生阿魏蘑的 IGS2-RFLP 及培养特征多样性分析. 菌物学报, 34(4): 612-620