

中国块菌要览及其保护策略*

刘培贵¹, 王云^{1,2}, 王向华¹, 陈娟^{1,3}, 郑焕娣^{1,4}, 邓晓娟¹, 乔鹏¹, 姜华¹, 田宵飞^{1,5}, 张介平¹, 万山平¹, 王冉^{1,6}

(1. 中国科学院昆明植物研究所 中国科学院生物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650204; 2. 新西兰皇家植物和食品研究所, 克赖斯特彻奇 8104, 新西兰; 3. 中国医学科学院中国协和医科大学药用植物研究所, 北京 100193; 4. 真菌学国家重点实验室(筹), 中国科学院微生物研究所, 北京 100101; 5. 中国科学院西双版纳热带植物园, 西双版纳 666303; 6. 西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘要: 截至目前报道的中国块菌有 28 种, 其中黑块菌 4 种, 白块菌 24 种。具有重要经济价值和生态价值的黑块菌类有印度块菌复合种和中国夏块菌, 其中印度块菌复合种与欧洲法国黑孢块菌属于姊妹类群, 中国夏块菌与欧洲夏块菌也是姊妹类群。虽然欧洲意大利白块菌在中国尚未找到, 波氏块菌在中国的存在尚待最终确认, 但是, 最近的更多白块菌新种的发现, 说明中国块菌的多样性要比预期的丰富得多。分子生物学分析结果表明, 这些新的块菌种类不仅和欧洲种有着紧密的亲缘, 而且和北美的种也有一些联系, 特别是与欧洲块菌有着历史渊源。这些发现有力地支持了欧亚块菌共同起源于古地中海、之后各自分布于中国西南和欧洲地中海地区繁衍至今, 形成现代分布格局。新近发现的大批白块菌类群表明中国西南块菌资源十分丰富、种类极其多样, 很可能是起源古老保留下来一个大分支, 暗示着中国特别是西南地区是世界块菌起源和分化中心, 有力支持了中国特别是西南地区是世界块菌起源和分化中心的学说。中国块菌的共生树种种类比世界任何地区都丰富多样, 不仅有与阔叶树, 如栎、榛、杨、板栗等形成菌根关系, 更多的是与松、云杉和冷杉等针叶树, 而且还有特有树, 如油杉等形成菌根关系。中国块菌对土壤等要求及适应性相对也广泛, 产量大而集中, 分布广, 生态多样性更加丰富。近 20 年的商业化盲目采集致使块菌植被、生境遭到严重破坏, 块菌产量明显减少, 严重危及块菌资源的生存。改变采集方式, 保护我国的块菌资源刻不容缓。发展块菌种植业形成新型农业经济和生态模式是最有效的保护策略。

关键词: 块菌; 姊妹类群; 起源分布中心; 资源保护; 块菌种植

中图分类号: Q949.325 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-3538(2011)04-0232-12

引文格式: 刘培贵, 王云, 王向华, 等. 中国块菌要览及其保护策略[J]. 菌物研究, 2011, 9(4): 232-243.

Outline of Chinese Truffles and Their Conservational Strategies

LIU Pei-gui¹, WANG Yun^{1,2}, WANG Xiang-hua¹, CHEN Juan^{1,3}, ZHENG Huan-di^{1,4}, DENG Xiao-juan¹, QIAO Peng¹, JIANG Hua¹, TIAN Xiao-fei^{1,5}, ZHANG Jie-ping¹, WAN Shan-ping¹, WANG Ran^{1,6}

(1. *Key Laboratory of Biodiversity & Biogeography of Chinese Academy of Sciences, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;* 2. *New Zealand Institute for Plant & Food Research Ltd. Private Bag 4707, Christchurch 8104, New Zealand;* 3. *Institute of Medicinal Plant, Chinese Academy of Medical Sciences, Beijing 100193, China;* 4. *Key State Laboratory of Mycology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;* 5. *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna 666303, China;* 6. *College of Life Sciences,*

* 基金项目: 国家自然科学基金项目(30470011, 30770007), NSFC 与云南联合基金项目(U0836604), 云南科技强省计划项目(2009AC013), 中国科学院院长特别基金项目(1035, 1022), 中国科学院生物多样性与生物地理学重点实验室特别资助项目(0806361121)

作者简介: 刘培贵, 男, 研究员, 研究方向: 菌物(真菌)系统学与保护生物学。

收稿日期: 2011-12-02

Southwestern University, Chongqing 400715, China)

Abstract: Up to now, 28 species of truffles (*Tuber*) have been recorded, among which there are 4 black and 24 white species. The species with important economic and ecological value are *Tuber indicum* complex and Chinese *Tuber uncinatum* (= *aestivum*). *T. indicum* complex is very closely related to *T. melanosporum*, Chinese *uncinatum* (= *aestivum*) very closely related to European *T. uncinatum uncinatum* (= *aestivum*). In addition, more corresponding taxa are present in both regions. Recently, a few new white truffles have been discovered from southwestern China, which indicates the truffle resources and species diversity in China are much richer than expected. The results of molecular analysis of these new taxon shows the Chinese truffle species are not only closely related to European ones but also to the North American ones. This discovery will provide important evidence for rewriting the knowledge of truffle phylogeny and supporting the belief that China, in particular the SW China, is one of the original and developmental centers of truffle. China has much richer diversity of truffle host plants than any other region in the world. The soils where the Chinese truffles adapted to are much more diversified than in Europe and North America. China, therefore, has rich ecological diversity. Unfortunately, their vegetation and habitat have been seriously damaged by commercial harvesting in the last 20 years. Truffle resources and production decreased sharply. It is urgent to reform harvesting methods and protect truffle habitats as soon as possible. To develop truffle plantation for establishing truffle industry is the most effective conservation strategy.

Key words: truffle; sister group; original and distributional centre; resource protection; truffle plantation

块菌在商业贸易中常被称为松露。但是,松露并非块菌,本文块菌(Truffles)是所指 *Tuber* 属的真菌种类,属于子囊菌门(Ascomycota),是一类与松、栎等木本植物共生的外生菌根真菌,藏身于地下,其中包含着世界上最美味和价值最昂贵的食用菌。中国食药真菌文化历史悠久,历代本草都不乏各种菌类的记载,但在本草中记载的与块菌有关的菌类唯有 1245 年陈仁玉编撰的“菌谱”中称之为“麦蕈”和俗名为“麦丹蕈”的一种地下真菌。但“麦蕈”或“松露”是被现代菌物学称之为须腹菌(*Rhizopogon* spp.)的真菌种类,并不是现代称之为块菌的真菌^[1]。因此,块菌在我国古老的土地上沉睡了数百万年,鲜为人知。1988 年 8~9 月在云南省东南部丘北的松、栎林下曾发现了几个不成熟的地下真菌,当时未能确认其学名。1990 年深秋在滇西北和滇东北又相继在麻栎(*Quercus acutissima* Carr.)、黄背栎(*Q. pannosa* Handl. Mazz.)、矮高山栎(*Q. monimotricha* Handl. - Mazz.)、云南松(*Pinus yunnanensis* Faranch)、华山松(*Pinus armandii* Franch)以及地石榴(*Ficus tikoua* Bur)树林地下再次发现,并采集到几近成熟的标本,经臧穆先生研究鉴定为印度

块菌(*Tuber indicum*)^[2],这是确定我国有印度块菌分布的最早记载;由此引起国内外学者和美食家及商人们的关注,中国块菌逐步进入国际市场。

截至目前报道的中国块菌有 28 种,有商业价值的目前仅有印度块菌复合种[包括印度块菌,中华块菌和台湾块菌(*T. formosamm*)],中国夏块菌(*T. aestivum* = *T. uncinatum*),和假喜马拉雅块菌[*T. pseudohimalayense*(= *T. pseudoexcavatum*)],这些又称为中国黑块菌。这些块菌在中国云南滇中一线以北及四川攀枝花、会理、会东等地民间食用和贸易,在四川,当地百姓称之为“无娘藤(果)”,“松毛茯苓”或“过山撬”、“土茯苓”、“松毛茯苓”,认为是一种很好的保健滋补品。在云南,因为成熟母猪是天生的觅食块菌的主要动物,在天然林下常常被猪拱出而大享其用,故俗称为“猪拱菌”。块菌产地人们又把印度块菌(中华块菌)和中国“夏块菌”等叫“公块菌”,假喜马拉雅块菌(假凹陷块菌)因为子实体有一个显著的深凹陷而被称之为“母块菌”。除此之外,在我国台湾还有台湾块菌(*T. formosanum*)记载^[3]。在块菌及野生食用菌市场上偶见一些零星的白块菌,种类不在少数,但多没有成熟,处在幼嫩阶段无法鉴定其“身份”。

也没有形成商业规模。

1 中国的黑块菌

国产黑块菌迄今报道有 3 个类群: 印度块菌复合种(*Tuber indicum* complex)、中国夏块菌和假凹陷块菌(*Tuber pseudoexcavatum* = *T. pseudohimalayense*)。还有一个喜马拉雅块菌(*Tuber himalayense*)迄今没有在国内发现其踪迹。

印度块菌(*Tuber indicum*)是 Cook 和 Masee 于 1892 年根据在印度喜马拉雅西南坡山麓小镇 Mussoorie (旧称 Mussooree) 附近山地(海拔约 2 000 m)采到的块菌标本作为模式描述的一个新种。1996 年后,有学者重新研究印度块菌的标本时(包括 1899 年在同一地点采到另一些块菌标本),认为其中一部分标本与 Cook 和 Masee 发表的印度块菌形态特征,主要是孢子刺突及纹饰略有不同,随后发表了另一个新种,即喜马拉雅块菌(*T. himalayense*),并指出后者的孢子纹饰更接近网(纹)状,而印度块菌的孢子纹饰多为刺状。

1989 年陶凯在四川会东县采到了中国黑块菌的标本,并认为近似欧洲的黑孢块菌类,但有不同,并于 1989 年和刘波一起发表了中华块菌(*T. sinense*)这一新种^[4,5]。同年,王云和张大成一起对会东的中华块菌和伴生的种类做了进一步的调查^[6],并发现了新的种类,即假凹陷块菌(*T. pseudoexcavatum*)、会东块菌(*T. huidongense*)和巨孢块菌(*T. gigantosporum*),后者于 1991 年发表^[7]。巨孢块菌因其子囊仅有一个孢子,在 2008 年合并到单孢块菌属(*Paradoxa*)内^[8]。自 1989 年始,产于中国的黑块菌开始进入欧洲市场,且数量逐年增加。大量陌生但外观又与欧洲黑块菌非常相似的中国黑块菌涌入欧洲,引起欧洲块菌市场不小的震动,也引起了欧洲块菌专家的极大关注^[9]。他们发现进入欧洲市场的中国黑块菌大多数是与法国黑孢块菌很近似的印度块菌,少量是一种未知的块菌种类^[1],这个未知块菌正是 1989 年在会东被发现的假凹陷块菌。Mareno G, Manj J L 和 Diez J. 1997 年根据在西班牙块菌市场发现的一小块不完整子实体(看不出凹陷来)的假凹陷块菌的样品发表了另一个新种,即假喜马拉雅块菌(*T. pseudohimalayense*)。后来形态特征及分子序列对比研究发现假凹陷块菌(*T. pseudoexcavatum*)和假喜马拉雅块菌(*T. pseudohimalayense*)是

同一个种^[10-12]。

2005 年宋曼曼根据曹晋忠 2003 年在会东市场上找到的中国“夏块菌(*T. aestivum*)”的样品,陈娟等人同年也根据在四川会东市场上发现的“夏块菌”踪迹,分别在国内外的杂志上报道记载了这一发现^[13-14]。而在天然林下产地现场找到“夏块菌”已是 2009 年深秋,本课题组在会东县野猪等村镇的华山松林下首次发现了中国的“夏块菌”,并对其生态环境、土壤、共生树种做了较详细调查与分析。中国“夏块菌”分布区狭小,截至目前,仅发现四川会东有中国“夏块菌”出产,且产量不多。在云南楚雄、保山等地块菌市场时有少量“夏块菌”销售的踪迹出现,多和“印度块菌”混在一起出售;至今未在四川会东以外的产地现场采集到“夏块菌”。“夏块菌”和印度块菌(中华块菌)的外观很相似,不易分辨。不过“夏块菌”的角锥状金字塔形的瘤突比后者要显著一些,呈墨黑色,而且水洗后有石炭般的漆黑黑色光泽,所以当地群众称“夏块菌”为“黑菌”;印度块菌多数情况下其颜色呈褐色,幼嫩时略带红色而称为“红菌”。产孢组织的颜色和脉纹也不同,“夏块菌”产孢组织的颜色浅,为浅赭石色至灰白色,脉纹迷宫状,印度块菌为黑褐色,脉纹大理石状;“夏块菌”的子囊孢子纹饰是网状的,和印度块菌的确显著不同。

印度块菌(*Tuber indicum*)和中华块菌(*T. sinense*)在子囊果的形态上,由于没有模式原产地——印度产的印度块菌的新鲜标本可做以比较,唯有子囊孢子的电镜显微结构比较研究发现印度块菌(*T. indicum*)的孢子更接近长椭圆形,而中华块菌(*T. sinense*)的模式标本孢子多椭圆形,形状上稍有差别;在纹饰上也有些差别,印度块菌孢子纹饰为粗刺状,刺端多游离;而中华块菌则为不规则的隆脊,在隆脊基部甚至上部刺有不同程度的融合,连结成更长的脊或不规则的网格,脊端游离。但采集和显微镜检大量标本后发现这些变异存在着过度类型,难以截然分开,不存在种间分界线,应该属于种内变异^[10-12]。由于印度块菌的模式标本保藏时代久远,也无法提取 DNA,又无后继原产地标本作为补充材料用作分子系统学基因序列的对比分析。目前尚没有办法和中国产的形态上近似的黑块菌一被命名为中华块菌(*T. sinense*)的印度块菌(*T. indicum*)进行分子系统学的分析比较。但是,已有的分子系统学分析

表明, 中国产的被命名为印度块菌 (*T. indicum*) 的黑块菌和被命名的中华块菌 (*T. sinense*, 包括模式标本) 的黑块菌常常会镶嵌聚在一个大分支内而难以区别, 似乎支持了在形态上是同一个物种的结论。然而国产印度块菌 (*T. indicum*) 在分子系统发育树上又明显分为 2 个分支, 支持了 2 个系统发育种 (Phylogenetic species) 的概念。一个主要分布于川西攀枝花以东的会东、会理直至滇东北昭通一线金沙江河谷干热地区, 另一个则主要分布于川西攀枝花以西的滇中、滇西北一线比较温凉地区; 同时在丽江、楚雄、玉溪等相逢地区又发生交汇, 而且在共生宿主植物选择上也没有独特性^[11-12]。这样就需要进一步从生物地理学方面得到解释, 尚需从印度块菌群体遗传学及其分子遗传学等方面着手进行研究, 也许可以揭开其中的奥秘。关于喜马拉雅块菌, 截至目前, 在我国尚未找到与其类似的标本, 在我国是否有分布尚不能定论。

在我国台湾省南投县采集到的黑块菌标本发表了一新种, 命名为台湾块菌 (*T. formosanum*)^[3]。印度块菌 (*T. indicum*) 和台湾块菌 (*T. formosanum*) 形态上十分相似^[14], 分子系统发育分析结果也表明印度块菌和台湾块菌的亲缘关系十分亲近, 但在分子系统发育树上台湾块菌可以与印度块菌平行成独立的一支, 一些微观特征也略不同于印度块菌, 且台湾块菌的共生树种和地理分布范围也与印度块菌迥然不同^[11-12], 二者应该是同一家族的 2 个“姊妹”。推测可能在四百万年前起源于同一祖先^[15], 之后与不同地域的共生植物和地理分布长期隔离各自演化至今所致。在日本本土及千叶和北海道又发现印度块菌新的分布地点^[16], 生长在锐齿栎 (*Quercus serrata*) 林下, 锐齿栎在中国分布广泛, 从辽宁南部到华北、华中、西北及西南都有分布^[1]。然而, 印度块菌目前仅在我国西南地区发现, 其中的原因尚需从生物地理学的角度进行探讨研究。

壳斗科 (Fagaceae) 植物是我国黑块菌的主要共生植物, 有地质史料及化石证据证明中国西南地区也是壳斗科植物的主要发祥起源地之一^[17]。中国西南地区的黑块菌类群和壳斗科植物有同舟共济的协同演化关系。欧洲黑块菌类群及其共生植物在第四纪冰川时期遭到了灭绝性的摧残, 仅在欧洲西南部的意大利、法国和西班牙等地中海

温暖地区残存了下来, 冰川后期气候变暖后, 欧洲黑块菌才随着残存的种类, 即相对简单的壳斗科等植物逐渐向北迁移, 所以欧洲黑块菌类物种多样性较少, 共生植物也相对单一, 仅为山毛榉科、榛科、杨柳科等阔叶树树种。由于中国西南地区在第四纪冰川时期未受影响, 是各种生物的避难所, 我们有理由推测: 此块菌不但保存下来原始的类群, 而且发展形成新的类群, 构成极为丰富的生物多样性, 其共生宿主植物也多种多样, 要比欧洲的丰富得多。除了多种常绿和落叶的壳斗科、榛科、桦木科、杨柳科等阔叶树木外, 松科等针叶植物树种也是非常重要和常见的共生植物, 这种共生植物的多样性, 对中国西南地区块菌多样性起到了关键性的作用。

2 中国的白块菌

“白块菌”是指黑色块菌以外子实体浅色的块菌类群。已发现和报道的中国白块菌有 24 个种^[18-19], 其中有经济价值的波氏块菌 (*T. borchii*) 在我国记载有分布^[10, 20], 但是尚需分子生物学的证据支持。令人惊奇的是 2010 和 2011 年秋冬季我们在云南、四川、湖北都先后分别发现了至少 6 种不同的大型白块菌新分类群, 其中有 2 份标本香气怡人。初步形态与分子序列对比研究, 这些白块菌既不是意大利白块菌 (*T. magnatum*), 也不像波氏块菌或其他已知的白块菌, 也与美洲的白块菌有别, 但是这些新的块菌种类不仅和欧洲种有着紧密的亲缘, 而且和北美的种也有历史缘源。初步构建的 ITS 等序列分子发育系统树分析表明它们是一个独立的亚洲或中国西南的分支群, 应该是一类未被发现和报道的白块菌类群 (未发表资料)。不管怎样, 这些白块菌中大型种类都具有潜在的商业价值, 特别是其中 2 个种香气浓郁独特, 具有巨大的商业开发价值。更有意义的是, 这些白块菌的发现表明我国块菌多样性及其资源远比我们想象的还要丰富多样。无论在经济、生态方面, 还是科学研究方面都具有巨大价值。这些类群的发现会进一步修订甚至改写块菌起源和现代进化的中心在欧、美的观点与理论^[9]。

迄今报道记载产于我国的白块菌类群:

1) 波氏块菌 *Tuber borchii*?

2) 波氏块菌球孢变种 *Tuber borchii* var.

sphaerosperma = 丽江块菌 *Tuber lijiangensis*?

- 3) 加利福尼亚块菌 *Tuber californicum*
- 4) 呈贡块菌 *Tuber chenggonense* #
- 5) 凹陷块菌 *Tuber excavatum* = 中华凹陷块菌 *Tuber sinoexcavatum*?
- 6) 会东块菌 *Tuber huidongense* * = 皮糠状块菌 *Tuber fufuraceum*
- 7) 薄片块菌 *Tuber leptoperidium* #
- 8) 辽东块菌 *Tuber liaotongense* *
- 9) 阔孢块菌 *Tuber latiporum* *
- 10) 刘氏块菌 *Tuber liui* *
- 11) 莱氏块菌 *Tuber lyonii* = *T. texense*
- 12) 斑状块菌 *Tuber maculatum*?
- 13) 拟棕红块菌 *Tuber pseudorufum* *
- 14) 短毛块菌 *Tuber puberulum*?
- 15) 棕红块菌 *Tuber rufum*?
- 16) 太原块菌 *Tuber taiyuanense* *
- 17) 脐突块菌 *Tuber umbilicatum* *
- 18) 中甸块菌 *Tuber zhongdianense* *

至少还有 6 个新种在整理待发表中。

(注：“*” 新种；“?” 有疑问的种；“#” 未发表的新种)

3 中国块菌与欧美块菌的联系

欧洲,特别是西欧东南部三国(法国、意大利、西班牙)是世界上块菌的主要产区之一,报道大约有 20 多个种和变种^[21]。其中在市场上出售的有经济价值的主要有意大利白块菌、黑孢块菌、夏块菌和冬块菌(*T. brumale*),波氏块菌(*T. borchii*)和大孢块菌(*T. macrosporum*)^[11]。美国是研究块菌最深入的国家,其中主要食用有俄勒冈白块菌(*T. oregonense*)、俄勒冈冬块菌(*T. gibbosum*)和俄勒冈黑块菌(*Leucangium carthusianum*),主产于花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)的人工幼林下,外观和孢子形态及其味道都近似于波氏块菌^[22]。最近在美洲的墨西哥发现的块菌(*T. regimontanum*)极近似于法国黑孢块菌和印度块菌,表明北美洲块菌和欧亚洲的块菌也有着密切的亲缘关系^[23]。从目前已有阶段性研究结论分析,在欧洲和我国分布着同源对应的姊妹类群。

3.1 法国黑孢块菌(*T. melanosporum*)与中国近缘种

我国西南地区主产的印度块菌复合种和法国

黑孢块菌形态和微观结构上都极为相似,它们的外表和产孢组织的结构几乎无明显的鉴别特征,仅孢子的大小和纹饰刺状结构上有些不同。混在一起几难识别。欧洲商家大量进口印度块菌复合种与法国黑孢块菌相混出售从中获得高额利润。它们不仅形态微观特征相似,而且分子生物学研究结果也表明这 2 个种产于东西方的黑块菌虽然地理分布远隔千里,但是它们的历史渊源和分子发育系统学关系非常近缘,很可能共同起源于古地中海(Tethys)地区,之后分布在欧、亚 2 个大陆上演化成 2 个姊妹分支群,有人甚至认为是 1 个种的 2 个亚种,也可视为共同的一个远祖的同胞姊妹分支群^[11-12, 24-25]。她们共同的祖先很可能起源于四百万年前中国的西南地区^[15],其中一支迁移到欧洲大陆发展成今日的欧洲黑块菌;另一支在起源地坐地繁衍后代,发展成今日的我国西南地区的黑块菌类群,并向东迁移在我国台湾以及日本和韩国。

法国黑孢块菌以主产于法国南部的派尔高(Pergord)地区的最为著名,因此又叫做“派尔高(Pergord)黑块菌”,是黑块菌中闻名于世的极品。黑孢块菌成熟的子实体颜色为暗褐色至黑褐色,不成熟时带有不同程度的红褐色,表面有明显大的角锥状瘤突。通常一个子实体十多克至上百克,甚至重达千克(图 1)。主产区在法国,意大利,西班牙等地。其生在石灰岩山地向阳的坡地上。土壤以石灰岩发育形成的石灰土为主,多石质,排水良好,pH 为 7.5~8.0 或以上。共生的树种主要是阔叶树种,如欧榛(*Corylus avellana*)、圣栎(*Quercus ilex*)、茸毛栎(*Q. pubescens*)、欧洲栎(*Q. robur*)等树种。产法国黑孢块菌的树林林冠稀疏,林内通风透光好,环境干燥,阳光充足。成熟和收获的季节在每年 12 月以后至次年的 2~3 月份。法国黑孢块菌有浓郁的特殊香味,但是和意大利白块菌香味不同。法国黑孢块菌应熟食,烹调后香味才会和蔬菜、肉等食物匹配。黑孢块菌的分布比意大利白块菌广,产量高,因而其知名度并不在意大利白块菌之下^[1]。



图1 法国黑孢块菌(左)和中国印度块菌(右)

Fig. 1. Europe Tuber melanosporum (left) and Chinese T. indicum (right)

就食用价值而言,中国印度块菌复合种和欧洲的黑孢块菌也没有明显的差别,可在欧洲块菌市场上的售价二者相差极其悬殊^[9]。原因除了商业贸易上的歧视、文化差异和烹调方法外,其主要的原因是印度块菌采收时间过早,子实体尚未成熟,出口的多数是幼嫩的子实体,应有的特殊香味和营养成分没有形成;再加上从采收、储运几经转折出口到欧洲市场储运时间过长,到达欧洲市场时已不新鲜,甚至少许已开始腐烂变质。长此以往就给人以中国黑块菌不如欧洲黑孢块菌的印象,甚至给中国块菌背负味同嚼蜡的恶名。

尽管我国的印度块菌复合种不如法国黑孢块菌那样味浓、菌肉细腻,但也食之味浓郁而留香齿间,回味无穷。特别是国产黑块菌生物多样性和生态适应性远比法国黑孢块菌丰富和宽泛得多,印度块菌不但可以与阔叶栎树(板栗、榛子、栎树、杨树)形成菌根,而且更多的是与松类树种(华山松、云南松、云杉等针叶树种)形成菌根;对土壤、气候要求也不甚严格,多发生在石灰岩发育形成的土壤含有石灰石的地段, pH 为(5.6~) 6.3~7.9,林相发育良好的阳坡或半阳半阴坡,林内通风透光及阳光充足的地段。因此印度块菌产量大,分布广,相对易于栽培种植,可以在西南地区以及其他石灰岩地区种植,发展块菌种植业。

印度块菌成熟和收获的季节在每年11月下旬至次年的2~3月份。印度块菌成熟时有浓郁的特殊香味,特别是深秋冬日白昼温差大刺激或采集后低温冷藏保鲜几日香味更浓(但切勿冰冻)。利用此特性可以使用成熟母猪或训练有素的块菌狗来帮助采集者采集块菌,这样可以避免盲目性和对块菌生境的破坏,还可以保障采集到成熟块菌,也可以大大提高采集的成功率。印度

块菌生、熟都可食用,但切忌高温煮沸或高温炒食,采用瞬时烹调熟后,与蔬菜、肉等食物匹配口感与香味俱增。我国印度块菌产量高,近十几年来采集者迅速增加,出口量猛增;国内外知名度迅速扩散。但由于过早、过度采集导致实际产量迅速下降。更大范围和投入更多人力的采集掩盖了实际下降的状况,如此下去令人堪忧!

3.2 欧洲夏块菌(*T. aestivum* = *T. uncinatum*)与中国“夏块菌”(Chinese “*T. aestivum*”)

夏块菌有2个拉丁名字,即“波甘地(Burgundy)块菌”(*T. uncinatum*)。波甘地(Burgundy)是法国北部稍偏东的一个地名,以盛产夏块菌而闻名于世。另外一个名字是 *T. aestivum*, 后来研究认为是同物异名。夏块菌成熟的子实体颜色也为褐色、黑褐色甚至墨黑色,表面也有明显宽大的角锥状瘤突。产孢组织幼嫩时白色,成熟后变成浅赭石色(*T. uncinatum*)或浅橄榄绿褐色(*T. aestivum*),有白色的迷宫状的脉纹,脉纹较粗。子囊孢子椭圆形,阔椭圆形,或近圆形,黄褐色。夏块菌孢子表面有疏的网纹,与意大利白块菌相似(图2)。夏块菌广布在欧亚大陆,欧洲大陆的法国、意大利和西班牙等27个国家都有分布。欧洲大陆以外,土耳其、摩洛哥、中国、韩国和日本也有产出。夏块菌的生境和黑孢块菌的生境十分相似,也发生在石灰岩山地的坡地上,但是与黑孢块菌相比,比较喜欢荫蔽的环境。土壤是由石灰岩发育形成的石灰土,多石质,排水良好, pH 为7.5~8.0或以上。共生的树种主要是阔叶树种,常见的有欧榛(*Corylus avellana*)、欧洲铁木(*Ostrya carpinifolia*)、土耳其栎(*Quercus cerris*)、圣栎(*Q. ilex*)、茸毛栎(*Q. pubescens*)、欧洲栎(*Q. robur*)、

松(*Pinus* spp.) 和云杉(*Picea* spp.) 等树种。在摩洛哥夏块菌还产在雪松(*Cedrus atlantica*) 和栓皮栎(*Q. suber*) 林下。在我国西南发生在华山松(*Pinus armandii*) 林下, 树林林冠稀疏或郁闭的生

境。成熟和收获的季节从秋季一直收获到冬季。夏块菌的特殊香味与法国黑孢块菌相比要稍淡一些。



图2 欧洲夏块菌(左)和中国“夏块菌”(中,右)

Fig. 2. *T. aestivum* (left) and Chinese “*T. aestivum*” (middle & right)

产于中国四川会东的夏块菌仅发现长在华山松下, 土壤的酸碱度比欧洲夏块菌的要宽泛一些。在云南保山、楚雄等地农贸市场也零星发现中国“夏块菌”混于印度块菌中出售。中国“夏块菌”和欧洲夏块菌形态上非常相似, 近年来分子发育系统学研究的结果证明它们的亲缘关系也非常密切, 但可以明显分为2个不同的 Clades。对比大量标本, 详细观察研究发现二者在形态解剖微观特征方面也有些差异, 如国产标本孢子更接近球形, 具有较高的网纹纹饰, 而欧产近于椭圆形, 子实体内部组织颜色也有不同, 是否同一物种尚在进一步研究中(未发表资料)。从形态和分子系统学研究结果分析来看, 中国“夏块菌”和欧洲夏块菌(*T. aestivum*) 非常接近, 它们可能共同起源于

古地中海一带, 表现亲出同源的姊妹亲缘关系。

3.3 中国白块菌与意大利白块菌 (*Tuber magnatum* Pico.)

意大利白块菌子实体新鲜时淡白色、浅黄褐色、黄褐色或浅绿灰色, 常带有锈褐色色斑, 表面平滑无绒毛。产孢组织幼嫩时白色, 成熟后变成黄褐色, 有白色大理石状脉纹。子囊孢子阔椭圆形, 浅黄褐色, 表面有稀疏网纹(图3*)。主产意大利, 少量产于邻国。共生的树种主要为阔叶树[杨树(*Populus* spp.)、柳树(*Salix* spp.)和椴树(*Tilia* spp.)]。土壤是由灰色页岩发育形成的碱性土壤, 土壤黏重, pH 为 7.5~ 8.0。有浓郁特殊的意大利白块菌独有的香味, 是迄今世界上最为贵重的天然食物。

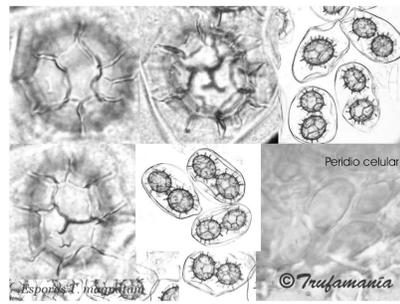


图3 意大利白块菌

Fig. 3. *Tuber magnatum*

迄今在我国尚没有发现意大利白块菌。然而, 我国有远比欧洲丰富的杨柳科、椴树科、桦木科等共生植物树种, 特别是我国西南及其邻近地

区有着类似的地质地貌、土壤、气候条件, 加上我国西南和欧洲地中海地区的植物地理学的历史渊源^[8, 17], 同时, 既然法国黑孢块菌和印度块菌、欧

* 引自: <http://www.truffle.amania.com/Tuber>

洲夏块菌与中国“夏块菌”都有姊妹对 (sibling species) 存在, 意大利白块菌在我国也可能有其姊妹群的存在。从这些条件和已有的事实分析推测应该有类似或近缘于意大利白块菌的种类分布在我国西南及其邻近地区。

4 欧洲波氏块菌 (*Tuber borchii*)

波氏块菌是白块菌中比较常见的种, 比意大利白块菌小, 子实体颜色也不同, 表面浅黄褐色至黄褐色, 常带有锈褐色的色斑, 表面具有微细绒毛。产孢组织幼嫩时白色, 成熟后变成灰紫色, 有白色大理石状的脉纹。子囊孢子阔椭圆形, 椭圆形, 黄褐色, 褐色, 表面有密集的网纹(图4*)。波

氏块菌广泛地分布在欧洲各国, 其生境和意大利白块菌很不同, 多见于沙质石灰岩土壤, 土壤碱性, 有时在微酸性的土壤中也会找到波氏块菌。共生的树种多样, 松属、栎属、榛属、椴树属、桦木属, 山毛榉属, 铁木属 (*Ostrya*)、杨属, 雪松属和落叶松属中的一些树种^[26]。说明波氏块菌的适应性比较宽泛, 一些不适宜种植黑孢块菌的地方, 可考虑种植波氏块菌, 成熟和收获的季节在秋冬季节。波氏白块菌也有较浓的独特香味, 因为波氏块菌和意大利白块菌外观很相似, 常鱼目混珠和意大利白块菌参杂在一起出售。波氏块菌可生食, 也可熟食。



图4 波氏块菌(左)、波氏块菌球孢变种(中)和凹陷块菌(右)

Fig. 4. *Tuber borchii* (left), *Tuber borchii* var. *sphaerosperma* (middle) and *Tuber excavatum* (right)

我国有无波氏块菌尚未定论, 以前曾有过波氏块菌^[27]和波氏块菌球孢变种的记载^[10], 近年来又发表了2个新种——丽江块菌 (*T. lijiangensis*) 和中华凹陷块菌 (*Tuber sinoexcavatum*)^[28], 前者与波氏块菌球孢变种有颇多相似之处, 后者看起来也颇似凹陷块菌, 但没有提供分子系统学方面的证据和讨论, 它们与波氏块菌、凹陷块菌或其他块菌是否也成姊妹关系, 有否联系目前尚难以定论。2010—2011年新的白块菌类群的发现, 说明近似于波氏块菌的种类在中国存在的可能性非常大。

5 块菌的生态学价值及其意义

块菌的经济价值为世人瞩目, 但其在自然环境中维护生态系统的稳定与健康却未被人类所重视。现已确定块菌属真菌的共生树种主要是壳斗科、松科、杨柳科、桦木科 (Betulaceae)、榛科 (Corylaceae) 和椴树科 (Tiliaceae) 等的树木, 这些树种都

是重要的森林建群树种, 也是主要的经济和木材树种。块菌类真菌是这些树种不可或缺的外生菌根真菌。此外, 块菌子实体生长发育在地下, 因此其孢子不能像伞菌那样靠风力来传播, 而是靠动物和昆虫等来传播, 特别是啮齿类的小动物, 诸如松鼠、鼯鼠等其他鼠类, 还有野兔、鸟类也可能是它们的喜食者和传播者。块菌成熟时会产生穿透性很强的特殊香味引诱动物来觅食, 其厚壁的孢子不能被消化而随动物粪便排除体外, 含有大量块菌孢子的动物粪便就是最好的块菌传播菌剂。孢子萌发后感染树木新的根系形成菌根, 维护和扩大块菌和树木的共生体系。块菌和食用它的动物在生物进化过程中, 就形成了一种特殊的协同进化的关系。这样, 块菌—植物—动物彼此相依为命, 同舟共济, 组成了耐人寻味的完美的生态系统^[29-30]。所以, 块菌的生态学价值远比其食用价值更为重要, 只是迄今为止这个神秘黑匣子的机关尚未完全打开, 人类对它的奥秘仍知之甚少。

* 引自: <http://www.truffle.amania.com/Tuber>

在中国, 块菌和树木共生的关系已慢慢被认识和开始研究, 可是块菌和动物的相互依存的关系截至目前尚未被人知晓, 更无人研究。然而, 研究块菌和动物的相互依存的关系不仅可以深入了解块

菌的生态、生物学意义, 而且可以帮助我们发现意想不到的块菌新种类和为保护好块菌资源提供新的思路、途径和方法。希望不久将来会有人担当起这方面的重任(图 5^{*})。

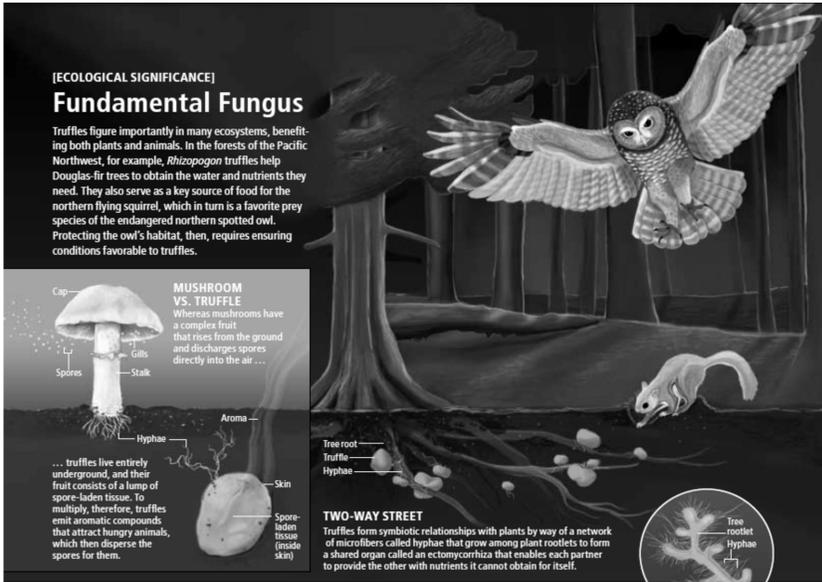


图 5 块菌及菌根真菌的生态作用及其重要意义

Fig. 5. Ecological function of Truffles & Mycorrhizal Mushrooms (MMs)

6 块菌的经济价值及其保护策略

块菌包含着世界上最美味、最稀有、最昂贵的食用菌, 如意大利白块菌 (*Tuber magnatum*), 不仅味美无以伦比, 而且价值连城。近几年来在香港和澳门拍卖, 千克白块菌价值达上百万人民币的天价。法国 P r gord 的黑孢块菌 (*T. melanosporum*) 和 Burgundy 块菌或夏块菌 (*T. aestivum* = *T. uncinatum*) 售价也都在人民币万元以上; 印度块菌 (*T. indicum*) 上等产品也在数千元以上。块菌价值昂贵, 除了特别美味特殊、强身健体外, 主要是物以稀为贵。第二次世界大战后, 欧洲块菌的产量逐年下降, 如法国的黑孢块菌在法国从 2 000 t 锐减至今日的几十吨^[31]。块菌如此昂贵, 除了上述原因外, 还有人文文化的原因。块菌文化在西欧的法国、意大利、西班牙等国占有重要而特殊的地位, 每逢块菌收获季节(12月初至次年2~3月), 块菌产地都要举行“块菌节”, 隆重庆祝块菌丰收。块菌收获开始时正是圣诞节前夕, 块菌是圣诞餐桌上的最令人瞩目的大菜, 不仅是王公贵族和富豪们非吃不可的东西, 也是普通老百姓首

要品尝的佳肴, 国际市场供不应求。

近 20 年来, 在我国已发现的种类和自然储量充分表明我国块菌种类多样, 产量大, 资源尤以我国西南地区丰富^[18]。然而, 我国块菌资源的开发利用、保护和管理上却存在极大的疏忽、漏洞及严重的问题。近 20 年的无节制地商业化采收, 出口历史中, 黑块菌的市场收售价从几十元上升到 2010 年末的 600~ 800 元, 上等产品高达数千元以上, 采收块菌确给山地林区农民和地方财政带来了可观的经济收入。块菌资源是大自然赐给我们的珍贵财富, 如果合理开发利用, 这种生物资源是可以再生的, 是可以世代永续利用的。可是, 由于利益的驱动, 知识的匮乏, 加上林下产品权益不明, 无管制、无计划掠夺式的采收使得块菌产区的生态环境造成了毁灭性的破坏, 商业化采集区已明显减产, 大部分采集区几乎已无块菌可采, 濒临灭绝。四川会东、会理、攀枝花是开发块菌最早的地区, 近年来那里的农民到云南采块菌, 云南昆明和丽江永胜的农民却到保山、贡山等偏远地区去采块菌。块菌 11 月下旬才开始逐步成熟, 然而, 产区从 7~ 9 月就开始挖掘, 一直挖到第二年

* 引自: James M. Trappe and Andrew W. Claridge. 2010. Biology 80.

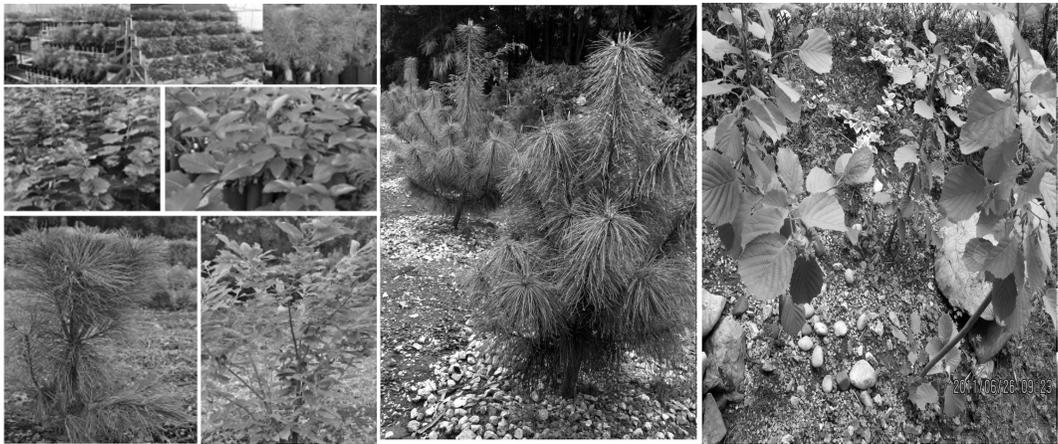
的2~3月。每个产块菌的地点每年多次被挖掘,年复一年,共生树木被挖倒,乃至断根死亡。块菌菌塘的菌根和菌丝生态系统遭到严重破坏,导致块菌绝产。我国至今没有明确的林下非木材林产品的产权管理规则和明确的管理部门,没有相应知识传授学校、技能培训机构和计划,更没有准采证等发放管理制度,严重缺乏相应的市场营销管理规定和措施。造成资源权属不明,只挖不管的无计划、无序放任自由状态。目睹现状,我们多次呼吁,但见效甚微。我们再次不无忧虑地、痛心疾首地大声疾呼——该是采取行动的时候了!

2011年3月中国中央电视台 CCTV 10科教频道“走进科学”栏目组记者们远程来云南作了专题节目《关注松露》,并于同年6月8~9日3次播放了《关注松露》的科学普及特别节目^[32],引起社会的广泛兴趣和关注。我国西南地区是世界块菌的分布与分化重要中心之一。珍贵的块菌资源不仅是山地林区百姓当今的钱袋子,也是未来社会及人类赖以生存的种质和遗传资源及宝贵财富之一,用好、保护好这些珍贵的稀缺资源是我们不可推卸的责任和义务。

目前,切实有效地保护好我国块菌产地的生

态环境及其资源是关键,彻底改变“杀鸡取卵”地毯式采集方法,采用成熟母猪或训练狗来帮助采集块菌,避免盲目采集是首先要做到的第一关键环节。本研究组已与公安部昆明警犬训练基地取得联系开始训练块菌犬以示范推广协助人们采集块菌,减少盲目性,增加采收率和成功率。同时需要投入更多的财力、人力、物力来开展对块菌的种类和资源的调查研究,摸清家底,对那些稀有的类群有必要重点保护。加大科普宣传力度使更多的人士和部门关心和关注块菌,开展块菌可持续利用研究,以及块菌菌根树苗的合成与培育,应用块菌树苗来植树造林。

块菌的栽培在欧洲有很长的历史,用块菌接种,接种感染合成菌根技术来生产块菌树苗,移植建立块菌种植园生产块菌有近半个世纪的历史^[1,27,33]。法国黑孢块菌和夏块菌在原产地法国、意大利、西班牙和其他欧洲国家大面积商业化种植都取得了成功,获得不菲的利润,近年来黑孢块菌的产量主要来自人工建立的种植园^[31]。同时,在原产地以外的国家,如美国、新西兰、澳大利亚、摩洛哥和智利等国也取得了成功,推广开始大面积种植。



1. 块菌菌根育苗(板栗、华山松、锥连栎、榛子等) Nurseries of mycorrhizal plants (*Castanea mollissima*, *Pinus amandii*, *Quercus franchetii*, *Corylus avellana* etc; 2. 块菌种植园 Truffle plantation; 3. 印度块菌与华山松合成的菌根 *Mycorrhiza* of *Tuber indicum* synthesized with *Pinus amandii*

图6 在云南建立的块菌菌根苗合成基地及其种植园

Fig. 6. Truffle mycorrhizal seedling synthetic base and plantation at Kunming, Yunnan, China

在中国,块菌的研究与种植刚刚起步,在云南、贵州、四川、江西和湖南等地都先后建立了块菌种植试验地。中国及西南地区喀斯特地质地貌、石灰岩地区的荒山荒地面积广袤,适宜于感染合成块菌的树种丰富多样,气候和欧洲产区的地

中海气候十分相近,也是块菌的原产地,种植块菌的潜力前景不可估量。为了保护和发展我国西南的块菌资源,推进块菌种植业势在必行。中国科学院昆明植物研究所高等真菌系统与资源研究组近10年来一方面积极开展块菌的生物学、系统

学、菌根学、根际微生物等学科的基础研究,同时,对生产块菌感染苗也作了探索试验,目前已有法国黑孢块菌、中国夏块菌、印度块菌、台湾块菌与华山松、板栗树、锥连栎、滇杨、白杨、榛子树感染合成的菌根试验树苗,感染率达到种植要求,可用于适宜山地的种植。目前,既有林权制度相关政策保障,又有了菌根合成和块菌种植成功的先例,荒山荒坡及宜林地种植块菌是兼顾生态、经济和社会效益的长远之举;是以山地为主的省区——坝区农业经济向山区农林业经济转移的新型模式,是利在当代、功在千秋的发展大业(图6)。块菌等野生食用菌种植及其产业化必将成为我国西南乃至全国石灰岩山地区调整和发展新经济模式的新方向。

7 结 语

在20世纪70年代初期,臧穆先生在条件艰苦的情况下,自己独创了我国西南高等真菌研究的先河,对许多类群进行了专论研究,取得了重要突破,做出了突出贡献,为我们从事我国西南高等真菌的研究奠定了必不可少的基础。早在20世纪80年代,臧穆先生与澳大利亚林业研究所所长N. Malajczuk教授,中国林科院郭秀珍、毕国昌教授,中国科学院昆明植物研究所纪大千先生等同仁对云南松、桉树林下菌根真菌及其菌根合成和育苗有专门的研究。90年代臧穆先生与澳方合作开展了“云南桉树菌根育苗造林研究”(1990—1993),作为中方负责人主持了“中澳合作 ACLAR 项目”(1996—1998)的研究工作,为我国荒山造林应用菌根技术奠定了重要基础。臧先生还是最早确认印度块菌在中国分布的真菌学家,并亲自做过很多重要经济真菌的菌根形态解剖学研究,亲自制图,进行菌种分离、纯化培养、菌种接种和菌根合成等研究工作。臧先生患20余年的糖尿病,虽严重疾病缠身仍保持乐观主义精神,时时关心晚辈们的学业成长,每有学术报告会以及博士、硕士研究生论文开题和答辩会,先生必身先士卒严审修改,并亲临会场质疑,严格把关,完善论文。先生晚年还对中国块菌及其块菌资源保护研究极为关心,在家里、实验室我们曾多次讨论块菌及其菌根研究中遇到的难题,臧先生总是循循善诱,提供及时的帮助和指导,积极支持我们广开思路、大胆探索,严密设计试验方案,谨慎推论分析研究结

论……。在我们成长发展的过程中留下先生诸多的鞭策、鼓励与关怀,在块菌研究过程中我们也受益颇多。广泛的考察使我们获得很多鲜为人知的类群,耐心细致的大量对比观察使我们发现种间的微小差异,亲手绘制显微特征图使我们对关键特征理解更深,对种的理解和把握更加准确;广泛收集和阅读文献、对比模式或原产地标本、DNA分子序列的系统学分析,以及追述历史和旁证资料使我们获得更多的关于块菌起源、演化及其生物地理方面的信息与启迪,中国块菌在生物地理学和生物多样性的全球不可忽略的生物地理学和系统学地位日益凸显。经过10余年的探索取得块菌菌根的成功,我们亲手建立的块菌种植园不日会产出子囊果,块菌作为全球稀缺的珍贵资源可以实现人工种植,造福山区人民。

在此,我们仅以本文对国际著名真菌学家,我们的恩师、挚友——臧穆教授的逝世表示深切的哀悼和追思!缅怀他一生为真菌学的发展和我国真菌分类与系统学所做出的卓越贡献!

参考文献:

- [1] Wang Y, Liu P G. Verification of Chinese names of truffles and their conservation in natural habitats[J]. Plant Diversity & Resources, 2011, 33(6): 625-642.
- [2] 臧穆,蒲春翔,邬建明,等. 印度块菌在我国分布的确认[J]. 中国食用菌, 1992, 19(3): 19, 39.
- [3] Hu H T. *Tuber fimosarum* sp. nov. and its mycorrhizal associations [J]. Journal of the Experimental Forest, 1992 (2): 79-82.
- [4] Liu B. New species and records of hypogeous fungi from China (I) [J]. Acta Mycologica Sinica, 1985, 4(2): 84-89.
- [5] Tao K, Liu B. A new species of the genus *Tuber* from China [J]. Journal of Shanxi University (Nat. Sci. Ed.), 1989, 12(2): 215-218.
- [6] Zhang D C, Wang Y. Study on Chinese truffle and its ecology [J]. Edible Fungi of China, 1990, 9(2): 25-27.
- [7] Wang Y, Li Z P. A new species of *Tuber* from China [J]. Acta Mycologica Sinica, 1991, 10: 263-265.
- [8] Wang Y, Hu H T. *Paraloxa gigantospora* comb. nov. from China [J]. Mycotaxon, 2008, 106: 199-202.
- [9] Luis G, Garcia-Montero, Paloma Diaz, et al. A review of research on Chinese *Tuber* species [J]. Mycol Progress, 2010, 9: 315-335.
- [10] 陈娟. Taxonomy and Phylogeny of the genus *Tuber* in China (Pezizales, Ascomycetes, Ascomycotina) [D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所, 2007: 1-122.
- [11] Chen J, Guo S X, Liu P G. Species recognition and cryptic species in the *Tuber indium* complex [J]. PLoS One, 2011, 6(1): 1-10.

- [12] Chen J, Liu P G. Delimitation of *Tuber pseudohimalayense* and *T. pseudoexcatum* based on morphological and molecular data [J]. *Cryptogamie, Mycologie*, 2011, 32(1): 83-93.
- [13] Song M S, Cao J Z, Yao Y J. The occurrence of *Tuber aestivum* in China [J]. *Mycotaxon*, 2005, 91: 75-79.
- [14] Chen J, Liu P G, Wang Y. Notes on *Tuber aestivum* Vittad. (Tuberaceae, Ascomycota) from China [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2005, 27(4): 385-89.
- [15] Huang J Y, Hu H T, Shen W C. Phylogenetic study of two truffles, *Tuber formosanum* and *Tuber fufulaceum*, identified from Taiwan [J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2009, 294: 157-171.
- [16] Fukuharu T, Obajima T, Shimadate R, et al. Fungal Flora in Chiba Pref. Central Japan (IV) *Tuber indicum*, the First Record of Hypogeous Ascomycetes collected in Chiba [J]. *Journal National History Museum Institute of Chiba*, 2006, 9(1): 1-6.
- [17] Zhou Z Q. Fossils of the Fagaceae and their implications in systematics and biogeography [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1999, 37: 369-385.
- [18] Wang Y, Liu P. Achievements and challenges of research on Chinese truffles [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2009, 11(5): 1-9.
- [19] Deng X J, Chen J, Yu F Q, Liu P G. Notes on *Tuber huidongense* (Tuberaceae, Ascomycota) an endemic species from China [J]. *Mycotaxon*, 2009, 109: 189-199.
- [20] Wang Y. First report of study on Chinese *Tuber* species [M]. Spoleto: Proceedings of Second International Congress on Truffles, 1989: 24-27.
- [21] Montecchi A, Sarasini M. *Fungi Ipogei d'Europa* [M]. Vicerza, Trento: The A M B. Fondazione Centro studi micologici, 2000: 26-714.
- [22] Trappe M, Frank Evans, Trappe J. *North American Truffles* [M]. Berkeley: Ten Speed Press, 2007: 1-136.
- [23] Lefevre C. Truffles and truffle cultivation in North America // 30 Congresso International di Spoleto sul tartufo. Spoleto: [s. n.], 2001: 46.
- [24] Wang Y J, Tan Z M, Zhang D C, et al. Phylogenetic and population study of the *Tuber indicum* complex [J]. *Mycological Research*, 2006a, 110: 1034-1045.
- [25] Wang Y J, Tan Z M, Zhang D C, et al. Phylogenetic relationships between *Tuber pseudoexcatum*, a Chinese truffle, and other *Tuber* species based on parsimony and distance analysis of four different gene sequences [J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2006b, 259: 269-281.
- [26] Hall I R, Brown G T, Zambonelli A. *Taming the truffle* [M]. Oregon, Portland: Timber Press, 2007: 1-230.
- [27] Wang Y, Moreno G, Rioussel L G, et al. *Tuber pseudoexcatum* sp. nov. A new species from China commercialised in Spain, France and Italy, with additional comments on Chinese truffles [J]. *Cryptogamie Mycol*, 1998, 19(1-2): 113-120.
- [28] Li Fan, Cao Jin-Zhong, Liu Yan-Yun, Li Yu. Two new species of *Tuber* from China [J]. *Mycotaxon*, 2011, 116: 349-354.
- [29] Trappe J M, Claridge A W. The Hidden life of truffles [J]. *Scientific American*, 2010: 78-84.
- [30] Trappe James M, Andrew W Claridge. The hidden life of truffles [J]. *Scientific American (Biology)*, 2010 (4): 78-84.
- [31] Sourzat P. The truffle and its cultivation in France [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2009, 10(6): 71-80.
- [32] “走近科学”栏目组. 关注松露[EB/OL]. 走近科学, 2011(159). <http://kejiao.cntv.cn/science/zoujinkexue/classpage/video/20110609/100465.shtml>
- [33] Bencivenga M. The truffle and its cultivation in Italy [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2009, 10(6): 21-28.

(上接第231页)

- [36] 戴开结, 沈有信, 周文君, 等. 云南松根际 pH 与不同磷水平下云南松幼苗根际 pH 变化 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(12): 2490-2494.
- [37] 戴开结, 何方, 沈有信, 等. 不同磷源对云南松幼苗生长和磷吸收量的影响 [J]. *生态学报*, 2009, 29(8): 4078-4083.
- [38] 邓云, 官会林, 戴开结, 等. 不同供磷水平对云南松幼苗形态建成及根际有机酸分泌的影响 [J]. *云南大学学报*, 2006, 28(4): 358-363.
- [39] 刘代亿, 李根前, 郑晚, 等. 云南松优良无性系早期选育关键问题的探讨 [J]. *林业调查规划*, 2008, 33(3): 67-72.
- [40] 张跃敏, 李根前, 李莲芳, 等. 云南松生长特性及其促成培育 [J]. *陕西林业科技*, 2008(3): 4-7.
- [41] 张跃敏, 李根前, 李莲芳, 等. 氮磷配施对云南松实生苗生长的效应 [J]. *西南林学院学报*, 2009(3): 5-10.
- [42] 高永茜, 周跃华, 田昆, 等. 蔗渣基质对云南松种子育苗的影响 [J]. *浙江林学院学报*, 2009a, 26(4): 598-602.
- [43] 高永茜, 周跃华, 郑晚, 等. 云南松不同家系的育苗试验 [J]. *西部林业科技*, 2009b, 38(2): 47-52.
- [44] Agerer R. Characterization of ectomycorrhiza [J]. *Methods in Microbiology*, 1991, 23: 26-65.
- [45] Gardes M, Bruns D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes application to the identification of mycorrhizae and rust [J]. *Molecular Ecology*, 1993, 2: 113-118.
- [46] Tedersoo L, Jaimis T, Horton B M, et al. Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primer [J]. *New Phytologist*, 2008, 180: 479-490.
- [47] 于富强, 刘培贵. 云南松野生食用菌物种多样性及保护对策 [J]. *生物多样性*, 2005, 13(1): 58-69.
- [48] Ishida T A, Nara K, Ma S, et al. Ectomycorrhizal fungal community in alkaline saline soil in northeastern China. *Mycorrhiza*, 2008, 19(5): 329-335.