

白化卵孢小奥德蘑生物学特性、驯化及抗病性

叶建强[#], 张芳芳[#], 陈丽新, 祁亮亮^{*}, 蓝桃菊^{*}, 刘栩州, 胡永强, 唐军, 韦仕岩, 郎宁

广西壮族自治区农业科学院微生物研究所, 广西 南宁 530007

摘要: 本研究对采自广西乐业县的 1 株野生白色大型真菌进行了形态学和分子生物学鉴定, 确认其为白化卵孢小奥德蘑 *Oudemansiella raphanipes*。通过单因素及正交试验, 明确了该菌株菌丝生长的最适碳源、氮源、pH 和温度及其最佳组合。其中, 最适碳源为果糖, 最适浓度为 30 g/L, 最适氮源为酵母浸粉, 最适浓度为 8 g/L, 最适 pH 值为 8, 最适温度为 25 °C, 最佳组合为果糖 20 g/L、酵母浸粉 6 g/L、pH 7.0、温度 25 °C。在栽培试验中, 菌株在 78% 杂木屑的栽培料中, 25 d 左右完全长满 15 cm × 26 cm 的栽培袋, 经过继续培养 20 d 左右, 出现褐色斑驳现象。该菌株在“菌袋底部割口+倒立”这一不脱袋覆土出菇方式中覆土培养 60 d 左右, 出现了菇蕾, 生长 4-6 d 即可采摘, 一般可以采收 2 潮, 每袋平均产量 41.83 g, 生物学效率 16.09%。抗病性实验结果显示, 哈茨木霉对该菌株抑制率为 33.04%, 侵染率为 95.55%, 表明其属于易感病种类。本研究为白化卵孢小奥德蘑的开发利用提供理论参考。

关键词: 卵孢小奥德蘑; 鉴定; 生物学; 驯化; 抗病性

[引用本文]

叶建强, 张芳芳, 陈丽新, 祁亮亮, 蓝桃菊, 刘栩州, 胡永强, 唐军, 韦仕岩, 郎宁, 2026. 白化卵孢小奥德蘑生物学特性、驯化及抗病性. 菌物学报, 45(1): 250220

Ye JQ, Zhang FF, Chen LX, Qi LL, Lan TJ, Liu XZ, Hu YQ, Tang J, Wei SY, Lang N, 2026. Biological characteristics, domestication and disease resistance of albino *Oudemansiella raphanipes*. Mycosystema, 45(1): 250220

资助项目: 广西农业科学院优势学科团队资助项目(2021YT093); 广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科 2024YP077); 国家食用菌产业技术体系专项资金(CARS-20); 国家现代农业产业技术体系广西食用菌创新团队建设资助项目(nycytxgxcxtid-2021-07-01)

This work was supported by the Strong Discipline Team Fund for Guangxi Academy of Agricultural Sciences (2021YT093), the Basic Scientific Research Project Fund for Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Guinongke 2024YP077), the Earmarked Fund for China Agriculture Research System (CARS-20), and the Construction Fund for Guangxi Mushroom Innovation Team of the Modern Agricultural Industry Technology System (nycytxgxcxtid-2021-07-01).

*Corresponding authors. E-mails: QI Liangliang, gx_macrofungi@gxaas.net; LAN Taoju, 1520939266@qq.com

[#]Co-first author

ORCID: YE Jianqiang (0009-0002-3349-3545), ZHANG Fangfang (0000-0002-0965-222X), QI Liangliang (0000-0002-4890-0441), LAN Taoju (0000-0001-8039-5281)

Received: 2025-07-20; Accepted: 2025-09-03

Biological characteristics, domestication and disease resistance of albino *Oudemansiella raphanipes*

YE Jianqiang[#], ZHANG Fangfang[#], CHEN Lixin, QI Liangliang^{*}, LAN Taoju^{*},
LIU Xuzhou, HU Yongqiang, TANG Jun, WEI Shiyuan, LANG Ning

Microbiology Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, Guangxi, China

Abstract: A wild white macrofungi collected from Leye County of Guangxi was identified as albino *Oudemansiella raphanipes* through morphological observation and molecular analysis. Optimal conditions for mycelial growth, including carbon source, nitrogen source, pH and temperature were determined using single-factor and orthogonal tests. The results showed that the suitable carbon source and nitrogen source were fructose (30 g/L) and yeast extract powder (8 g/L), respectively. The suitable pH and temperature were 8.0 and 25 °C respectively. The optimum combination condition for vigorous growth was fructose of 20 g/L, yeast extract powder of 6 g/L, pH of 7.0 and temperature of 25 °C. Expanded bag-cultivation trials with 15 cm × 26 cm cultivation bag revealed that the bagful mycelial colonization time, in substrate containing 78% sawdust, was about 25 days, and subsequent cultivation for approximately 20 days resulted in appearance of the brown mottlement. The mushroom button arose approximately 60 days after soil-covering soil on the split of upside-down mushroom bag, and the fruiting bodies could be harvested after 4–6 days of subsequent cultivation. The average fresh fruiting body weight was 41.83 g/bag and the average biological efficiency was 16.09% in two fruiting stages. Albino *O. raphanipes* was susceptible to *Trichoderma harzianum*, with 33.04% inhibition rate before contact and 95.55% infection rate after contact. This research provides a theory reference for extended development and utilization of an albino *O. raphanipes*.

Keywords: *Oudemansiella raphanipes*; identification; biology; domestication; disease resistance

卵孢小奥德蘑 *Oudemansiella raphanipes* (Berk.) Pegler & T.W.K. Young, 商品名称黑皮鸡枞菌, 又称露水鸡枞菌、草鸡枞、长根菇等, 是真菌界 *Fungi*, 担子菌门 Basidiomycota, 蘑菇纲 Agaricomycetes, 蘑菇目 Agaricales、膨瑚菌科 Physalacriaceae、小奥德蘑属 *Oudemansiella* 的一种商业化广泛栽培种(Petersen & Hughes 2010; Hao *et al.* 2016)。Berkeley (1850)发现并正式命名卵孢小奥德蘑。1993年首次在中国野外采集到子实体(杨祝良和臧穆 1993)。1966年我国首次报道人工栽培“长根菇”获得成功(邓庄 1966)。1982年纪大干等(1982)对云南地区称为“草鸡枞”“露水鸡枞”的野生长根菇进行驯化栽培并取得成功。2002年云南楚雄州等地出现“黑皮鸡枞菌”名称的木腐菌, 被孙思国引种

至山东省济宁市金乡县并驯化成功(孙思国 2010), 2013年金乡县实现“黑皮鸡枞菌”周年化生产(连静 2013)。2016年, 经过鉴定, 我国栽培的长根小奥德蘑(长根菇)、鳞柄小奥德蘑、卵孢小奥德蘑和黑皮鸡枞菌均为卵孢小奥德蘑, 而长根小奥德蘑和鳞柄小奥德蘑物种在中国未发现(Hao *et al.* 2016)。2019年卵孢小奥德蘑实现了工厂化栽培(颜振兰 2018), 产品供不应求。由于口感脆嫩、味道鲜美、营养丰富、形似鸡枞, 卵孢小奥德蘑深受消费者青睐。目前, 由于其价格相对较高, 以及作为夏季少有可室外栽培的珍稀食药菌, 卵孢小奥德蘑已在山西、山东、江苏、四川、广东和福建等地得到广泛栽培(颜振兰 2018; 杜娜等 2020)。

物种白化在自然界普遍存在, 尤其在食用菌

领域,已被报道的白化种类包括金针菇、斑玉蕈、巨大侧耳、茶树菇、蛹虫草、毛木耳等。其中,白色金针菇(黄色金针菇白化品种)是我国食用菌第五大、工厂化第一大的栽培种类(董浩然等 2024; 中国食用菌协会 2025)。另外,白色斑玉蕈(商品名白玉菇和海鲜菇,褐色斑玉蕈白化品种)是我国第十大、工厂化第三大食用菌种类斑玉蕈的主要品种(吴莹莹等 2021; 中国食用菌协会 2025)。因此,挖掘食用菌白化种质资源对食用菌产业发展具有重要意义。

白化卵孢小奥德蘑于 1985 年首次在欧洲地区被发现(Pegler & Young 1986),其后于 1993 年首次在我国云南昆明地区被发现(杨祝良和臧穆 1993),并于 2015 年在浙江被再次发现,至 2019 年被驯化成功(梁晓薇等 2021)。相关研究主要集中在物种鉴定、菌种制备、栽培出菇和子实体营养成分方面。李挺等(2011)指出白玉菇菌株(斑玉蕈白化种类)存在生长缓慢、生长周期长、生物学效率低、污染较高、出菇温度范围较窄等问题。余荣琳等(2020)进一步报道斑玉蕈白化品系相对于黑褐色品系抗病虫害能力较弱。在生产实践中,为提高子实体品质,卵孢小奥德蘑采用覆土方式出菇(颜振兰 2018; 黄书文 2019)。覆土土壤常用石灰消毒,未进行灭菌,出菇过程中常出现大面积杂菌污染,尤其是木霉属 *Trichoderma* 危害最严重(黄书文 2019; 杜娜等 2020; 肖自添等 2022; 詹颖馨等 2022; Zeng *et al.* 2022)。木霉属中以哈茨木霉为主要病原(吕骐羽等 2024),严重影响产量。目前,关于白化卵孢小奥德蘑的生物学特性和抗病性研究报道较少。本文对从广西野外采集的白化卵孢小奥德蘑进行物种鉴定、生物学特性分析、驯化栽培及抗病性研究,以为白化卵孢奥德蘑的栽培和开发利用提供参考。

1 材料与amp;方法

1.1 材料

1.1.1 野生子实体和菌株

该野生白化卵孢小奥德蘑子实体于 2021 年 5 月 19 日从广西壮族自治区百色市乐业县逻西

乡阔叶林林地采集(24°56'47"N, 106°38'45"E),保存于广西壮族自治区农业科学院微生物研究所标本馆,标本号:GXAAS-WSWZP1376,经过基本分离获得纯培养样本菌株 GXAAS-WSWZP 1376(简称 1376),用于 DNA 提取、生物学特性和驯化栽培,菌株保藏于国家农业环境微生物种质资源库(广西)。

抗病性试验菌株:1376 菌株为本研究样本菌株;GXAAS-WSWZP1370(简称 1370)为广西乐业县卵孢小奥德蘑野生褐色菌株;黑皮鸡枞-HZ 为广西贺州市黑皮鸡枞菌栽培菌株;黑皮鸡枞菌-TD 为引自江苏省江都天达食用菌研究所的黑皮鸡枞菌栽培菌株(品种代号为鸡枞菌);哈茨木霉为本单位保藏菌株(菌株编号 YE614-2)。

1.1.2 培养基及试剂

PDA 培养基:马铃薯 200 g,葡萄糖 20 g,琼脂粉 20 g,去离子水 1 L。基础培养基:马铃薯 200 g,葡萄糖 20 g,酵母浸粉 2 g,琼脂粉 20 g,去离子水 1 L。原种及出菇培养基:杂木屑 78%,麦麸 20%,石灰 1%,石膏 1%,含水量 60%,pH 7.0。

葡萄糖(分析纯)、一水麦芽糖(生化试剂)、蔗糖(分析纯)、可溶性淀粉(分析纯)、氢氧化钠(分析纯,片状)购自国药集团化学试剂有限公司;酵母浸粉(生物试剂)购自北京奥博星生物技术有限责任公司;琼脂粉、D-果糖(纯度 99%以上)购自北京索莱宝科技有限公司;蛋白胨(生化试剂)购自西陇科学股份有限公司/青岛高科技工业园海博生物技术有限公司;氯化铵(纯度 99.5%以上)、尿素(分析纯)、硝酸铵(纯度 99.0%以上)、浓盐酸(分析纯)购自天津市大茂化学试剂厂。

1.2 方法

1.2.1 物种鉴定

形态学研究:参照 Hao *et al.* (2016)的方法,鉴定 1376 标本的菌盖、菌柄等宏观特征和担孢子、侧生囊状体等微观特征,并对各性状进行详细地观察和记录。

分子系统发育分析:参照 Hao *et al.* (2016)

的方法, 具体过程为: DNA 提取采用杭州博日科技有限公司的 Biospin 真菌基因组 DNA 提取试剂盒。两对通用引物 ITS4/ ITS5、LROR/LR5 的 PCR 扩增反应体系为 2×Es Taq MasterMix 20 μL, 正向引物和反向引物(10 μmol/L)各 1 μL, DNA 模板 1 μL, 最后用 ddH₂O 补齐至 40 μL。PCR 反应程序为 94 °C 预变性 3 min; 94 °C 变性 30 s, 56 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 30 s, 35 个循环; 最后 72 °C 延伸 5 min。PCR 扩增产物交由生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序。

将测序获得的 2 条 1376 菌株 DNA 序列在 NCBI 基因库中进行 BLAST 比对, 记录相似序列, 与 Hao *et al.* (2016) 的 ITS 和 nrLSU 序列一同从 GenBank 下载(表 1), 以 *Paraxerula americana*、*Rhodotus palmatus*、*Strobilurus conigenoides* 和 *Xerula pudens* 4 个物种作为建树外群。ITS 和

nrLSU 序列集分别在 MAFFT v7.505 中采用 G-INS-i 方法进行序列比对, 各比对序列在 BioEdit v7.0.9.1 中手动去除序列 1376 前后未比对区域, 修剪后的 ITS 和 nrLSU 比对序列在 PhyloSuite v1.2.3 的 Concatenate Sequence 程序串联为一个新的单序列, 新序列在 ModelFinder v2.2.0 中采用 Akaike information criterion (AIC) 方法分别评估最大似然法(maximum likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian inference, BI)建树的最优进化模型。ML 法在 IQ-TREE ver. 2.2.0 软件中运行, 模型选择优化模型, 参数选择默认值, 采用非参数引导方法在每 1 000 次重复中计算 bootstrap (BS) 值。BI 法在 MrBayes ver. 3.2.7a 软件运行, 模型选择优化模型, 马尔科夫链蒙特卡罗方法(Markov chain Monte Carlo, MCMC)的参数设置: 4 条独立运行的马尔科夫链, 每 1 000 代抽

表 1 菌株分类信息及序列 GenBank 登录号

Table 1 Fungal taxa information and GenBank accession numbers of sequences

分类地位 Taxon	来源地区 Geographic origin	标本号 Voucher	GenBank 登录号 GenBank accession number	
			ITS5/ITS4	LROR/LR5
<i>Cribbea gloriosa</i> (holotype)	Australia	MEL2313432	FJ178108	—
<i>C. gloriosa</i>	Australia	MEL21710	FJ178110	FJ178111
<i>Dactylosporina glutinosa</i>	Guyana	MCA1775	HM005074	HM005138
<i>D. steffenii</i>	Costa Rica	TENN58785	HM005071	HM005132
<i>Hymenopellis colensoi</i>	New Zealand	PDD93362	HM005139	HM005119
<i>H. gigaspora</i>	Australia	REH8676	GQ913357	HM005121
<i>H. incognita</i>	USA	TENN58768	GQ913424	HM005105
<i>H. limonispora</i>	USA	TENN59438	GQ913406	HM005133
<i>H. limonispora</i>	USA	TENN61379	GQ913403	HM005134
<i>H. radicata</i> var. <i>bispورا</i>	Sweden	TENN57277	GQ913379	HM005122
<i>H. radicata</i>	Sweden	TENN62837	GQ913375	HM005125
<i>H. rubrobrunnescens</i>	USA	TENN52479	GQ913371	—
<i>H. rubrobrunnescens</i>	USA	TENN52654	GQ913372	HM005112
<i>H. rugosoceps</i>	USA	TENN57307	GQ913395	HM005116
<i>H. rugosoceps</i>	USA	TENN60604	GQ913394	HM005117
<i>H. vinocantusa</i>	Japan	TMI7669	GQ913370	—
<i>Mucidula brunneomarginata</i>	Russia	TENN53020	GQ844243	HM005123
<i>M. mucida</i> var. <i>asiatica</i>	Russia	TENN49897	GQ844238	HM005100
<i>M. mucida</i>	Australia	TENN59324	GQ844235	HM005127
<i>Ponticulomyces kedrovayae</i>	Russia	TENN60767	HM005146	HM005110
<i>P. orientalis</i>	China	HKAS59611	KJ024102	KJ024107
<i>Protoxerula flavo-olivacea</i>	Australia	REH8931	HM005149	HM005111
<i>Oudemansiella apalosarca</i>	Australia	DUKE2875	AF321473	—

(待续)

(续表 1)

分类地位 Taxon	来源地区 Geographic origin	标本号 Voucher	GenBank 登录号 GenBank accession number	
			ITS5/ITS4	LROR/LRS5
<i>O. canarii</i>	Puerto Rico	DUKE4057	AF321479	AF261351
<i>O. cubensis</i>	Costa Rica	TENN51190	GQ892794	HM005114
<i>O. Chiangmaiae</i> (holotype)	Thailand	TENN59791	KX964658	—
<i>O. furfuracea</i>	Canada	HKAS93109	KX688223	KX688250
<i>O. furfuracea</i>	USA	HKAS59927	KX688224	KX688251
<i>H. furfuracea</i>	USA	TENN61671	GQ913362	HM005101
<i>H. furfuracea</i>	USA	TENN59876	GQ913367	HM005126
<i>O. japonica</i>	China	HKAS61674	KX688225	KX688252
<i>O. japonica</i>	China	HKAS83175	KX688226	KX688253
<i>O. orientiradicata</i>	China	HKAS67938	KX688227	KX688254
<i>O. orientiradicata</i>	China	HKAS70323	KX688228	KX688255
<i>O. raphanipes</i>	China	JBZ2122002	KX688229	KX688256
<i>O. raphanipes</i>	China	JBZ2122001	KX688230	KX688257
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS93073	KX688231	KX688258
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS95781	KX688232	KX688259
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS93144	KX688233	KX688260
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS75607	KX688234	KX688261
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS80141	KX688235	KX688262
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS95782	KX688236	KX688263
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS93083	KX688237	KX688264
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS95783	KX688238	KX688265
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS93099	KX688239	KX688266
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS95784	KX688240	KX688267
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS69220	KX688241	KX688268
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS71518	KX688242	KX688269
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS38682	KX688243	KX688270
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS39593	KX688244	KX688271
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS42391	KX688245	KX688272
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS95785	KX688246	KX688273
<i>O. raphanipes</i>	China	HKAS95786	KX688247	KX688274
<i>O. raphanipes</i>	Korea	HKAS93070	KX688248	KX688275
<i>O. raphanipes</i> var. <i>alba</i>	China	GXAAS-WSWZP1376	PV731335	PV731340
<i>O. yunnanensis</i>	China	HKAS93106	KX688249	KX688276
<i>Paraxerula americana</i>	USA	CLO4746	HM005142	HM005094
<i>Rhodotus palmatus</i>	China	HMJAU6872	KC179742	KC179752
<i>Strobilurus conigenoides</i>	USA	TENN61318	GQ892821	HM005091
<i>Xerula pudens</i>	Austria	TENN59208	HM005154	HM005097
<i>H. areolata</i>	Pakistan	MH691/LAH37573	OQ438118	OQ438162
<i>H. straminea</i> (holotype)	Thailand	MFLU22-0138	OP265162	OP265157
<i>H. utrififormis</i> (holotype)	Thailand	MFLU22-0140	OP265164	OP265159
<i>H. biyangensis</i>	China	HMJAU 67043	OR035770	OR036089
<i>H. altissima</i>	China	HMJAU67050	OR035776	OR036095
<i>biyangensis</i> (holotype)	China	HMJAU 67048	OR035775	OR036094

注：粗体字为本研究新获得的序列

Note: GenBank accession numbers of sequences generated in this study are in boldface.

样 1 次,舍弃前 25% 采样样本数,利用剩余 75% 样本数构建系统发育树,当平均分割频率标准差(average standard deviation of split frequencies, ASDSF)小于 0.01、有效样本(estimated sample size, ESS)值大于 200 和潜在规模缩减因子(potential scale reduction factor, PSRF)等于 1.0 时结束运行,计算贝叶斯后验概率(Bayesian posterior probabilities, BPP)。系统发育树建成后,使用 Interactive Tree of Life (iTOL, <https://itol.embl.de/>) 和 Adobe Illustrator CS6 软件对树图进行编辑和美化。

1.2.2 生物学特性试验

菌株复壮:将保藏菌株 1376 接种至 PDA 培养基(直径 90 mm 培养皿)中活化,转接,25 °C 恒温培养至菌丝长满培养皿,用于后续试验。

培养及测量方法:取复壮好的菌块(直径 5 mm)接种至碳源、氮源等试验培养基中,每个处理设置 5 个重复,采用“十”字交叉法测量菌落直径,记录菌落生长量和菌丝长势,计算菌丝生长速度。除温度及正交试验外,其他试验均在 25 °C 恒温培养箱中培养。其中,菌丝生长速度(mm/d)=菌落半径增长量(mm)/菌丝生长时间(d)。

碳源试验:以基础培养基中不添加葡萄糖作为对照,分别设置葡萄糖、果糖、可溶性淀粉、蔗糖和麦芽糖 5 种碳源,质量浓度均为 20 g/L。

氮源试验:以基础培养基中不添加酵母浸粉作为对照,分别设置蛋白胨、尿素、酵母浸粉、氯化铵和硝酸铵 5 种氮源,质量浓度均为 2 g/L。

pH 试验:利用 1.0 mol/L HCl 和 1.0 mol/L NaOH 调节基础培养基 pH 值,应用 pH S-3C 实验室 pH 计校准,分别设置 5 个 pH 梯度:5.0、6.0、7.0、8.0 和 9.0。

温度试验:设置 6 个温度梯度,将接种的基础培养基分别置于 10、15、20、25、30 和 35 °C 恒温培养箱中培养。

正交试验:根据单因子试验结果,从中选取菌丝生长最优的碳源和氮源因素酸碱度和温度,并选取最佳的 3 个水平,进行 4 因素 3

水平 $L_9(3^4)$ 9 组正交试验,筛选最优组合并验证。

1.2.3 驯化栽培

母种、原种制备及观察:在无菌操作台上,将 1 块复壮的菌丝块(直径 5 mm)接种于灭菌的 PDA 培养基中(培养皿直径 90 mm)或原种培养基(550 mL 玻璃瓶,含干料 140 g)中,设 5 个重复,25 °C 恒温避光培养,观察菌丝生长情况。

菌袋制备及出菇培养:接种 20 g 原种于灭菌的出菇培养基中(聚丙烯塑料袋,规格 15 cm × 26 cm × 0.05 cm,含 260 g 干料),共 45 袋,25 °C 恒温避光培养,待菌丝长满菌袋后,继续培养至全部菌袋表面出现斑驳现象。卵孢小奥德蘑采用 3 种常规出菇栽培方式驯化出菇,即脱袋覆土出菇、不脱袋覆土出菇和菌袋免覆土直接出菇方式(肖自添等 2022)。其中,不脱袋覆土出菇方式又分为“袋口直立”和“袋底部割口(直径 2 cm)+倒立”2 种覆土出菇方式。每种方式 10 袋。覆土土壤完全覆盖菌料表面,厚度 3 cm 左右,土壤湿度 40%。菌袋免覆土直接出菇方式需打开袋口,呈圆锥型。在出菇过程中,空气湿度维持在 85%–95%,土壤保持湿润,温度维持在 20–35 °C,光线为自然散射光,记录菌袋状态、子实体形态特征和产量等。其中,生物学效率(%)=子实体鲜重/培养料干重×100。

1.2.4 卵孢小奥德蘑和木霉菌株的对峙试验

根据食用菌抗木霉的试验方法(马晓龙 2021; 吕骐羽等 2024),将试验卵孢小奥德蘑菌株接种至 PDA 培养基的一侧,25 °C 恒温箱避光培养 5 d,在与菌株间隔 4 cm 处接种同样大小的哈茨木霉或空白 PDA 培养基,其中以接种空白 PDA 培养基为对照组,继续避光培养 5 d,设 5 个重复,其间记录菌株与哈茨木霉菌丝接触之前卵孢小奥德蘑的菌丝生长量及时间,计算菌丝生长速率和哈茨木霉对卵孢小奥德蘑菌丝的抑制率(inhibition rate before contact, IRBC),菌株与哈茨木霉菌丝接触之后哈茨木霉菌丝侵入卵孢小奥德蘑菌落的距离,计算哈茨木霉对卵孢小奥德蘑菌丝的侵染率(infection rate after contact, IRAC),观察接触处是否产生色素、拮抗线等情况。

菌丝的抑制率(%)=(接种空白 PDA 培养基后的卵孢小奥德蘑菌丝生长速率-接种哈茨木霉后的卵孢小奥德蘑菌丝生长速率)/接种空白 PDA 培养基后的卵孢小奥德蘑菌丝生长速率 $\times 100$;

哈茨木霉对卵孢小奥德蘑菌丝的侵染率(%)=哈茨木霉菌丝侵入卵孢小奥德蘑菌落的距离/卵孢小奥德蘑菌落半径 $\times 100$ 。

1.3 统计学处理

采用 WPS 2019 (表格)对试验数据进行整理及绘图,运用 SPSS 20.0 的 Duncan 法对单因素试验和正交试验数据进行统计分析,Adobe Illustrator CS6 软件进行图片组合。数据以平均值 \pm 标准差表示。

2 结果与分析

2.1 物种鉴定

2.1.1 系统发育分析

通过测序获得 1376 野生大型真菌菌株的 ITS 序列和 nrLSU 序列,分别包含 781 bp 和 965 bp 碱基,GenBank 登录号分别为 PV731335 和 PV731340。从 GenBank 下载用于建树的 ITS 和 nrLSU 基因序列集包括 24 种物种的 66 个真菌样品(表 1)。串联的“ITS+nrLSU”新单序列包括 1 884 位点,ML 和 Bayes 法的系统发育树最优进化模型分别是 GTR+F+I+R3 和 GTR+F+I+G4。ML 法在 Bootstrap 超快方式下运行 5 000 重复结束。BI 法在运行 400 万代结束,这时 ASDSF=0.008 433, ESSs>374 和 PSRFs=1.000。

由于 ML 与 BI 法两类系统发育树的拓扑结构相近,本文仅选择 ML 法构建的系统发育树进行展示(图 1)。在系统发育树中,样本 GXAAS-WSWZP1376 与 *O. raphanipes* 的其他样品聚类在 *O. raphanipes* 分支下,支持率 BS=100 和 BPP=1.00。

2.1.2 形态鉴定结果

子实体单生(图 2A-2C);菌盖直径 9.8 cm,近平展,近圆形,白色,中部似脐状、淡褐色,表面有皱纹,湿时黏,光滑;菌肉白色,受伤后不变色;菌褶弯生,不等长,厚,乳白色;菌柄 11.2 cm \times 1.1 cm,近圆柱形,淡褐色,密被浅褐

色毡毛状鳞片,先端近白色,触摸时颜色变深,表面脆骨质,内部纤维质且松软,基部稍膨大且延生成细长的假根,着生在腐木树根上,无特殊气味。

菌髓规律,由 3.1-11.5 μm 宽、分枝、无色透明、稍厚壁、丝状至膨胀的菌丝组成。担子 47-74 \times 11-17 μm ,棒状,着生 4 个担孢子,薄壁,无色透明,无嗜铁颗粒,担子梗长 4-9 μm (图 3B)。担孢子[20/1/1](12)14-15(17) \times (9)10-11(13) μm ,Q=(1.22)1.31-1.37(1.47),Q=1.34 \pm 0.08,椭圆形、卵形至近柠檬形(图 3A),薄壁,无色透明,无淀粉质反应,无糊精反应,孢子印乳白色(图 2D)。侧生囊状体 69-136 \times 15-46 μm ,有梗,梭形,顶部头状凸起,有时有金色物质包裹,薄壁至稍厚壁,无色透明(图 3C-3F)。褶缘囊状体 65-188 \times 9-27 μm ,多,拥挤,有梗,梭状至窄棒状,有时顶部膨大,薄壁,无色透明(图 3G-3K)。盖皮层是一个 127-197 μm 厚的异膜层,由嵌入在胶质层的棒状、宽棒状和具梗的球状无色透明细胞 18-83 \times 13-38 μm 组成(图 3L)。盖囊体丰富,近圆柱形至窄纺锤形,130-293 \times 8-20 μm ,薄壁,近无色透明,顶部锐角或窄圆状。柄囊层,由 2-7 μm 宽、分枝、近无色透明、稍厚壁且纵向排列的丝状菌丝组成(图 3M)。柄囊体 58-258 \times 11-22 μm ,数量多,拥挤,簇生,窄棒状至近圆柱形,细胞壁薄至稍厚,近无色透明。菌丝锁状联合丰富。除菌盖和菌柄颜色外,笔者采集的 1376 野生白色大型真菌标本形态特征与卵孢小奥德蘑(Hao *et al.* 2016)的描述基本一致。结合系统发育分析结果,支持本研究的野生白色大型真菌鉴定为白化卵孢小奥德蘑。

2.2 生物学特性

2.2.1 最适碳源及浓度

培养基中添加葡萄糖等 5 种碳源显著促进了 1376 菌株的菌丝生长速率(图 4A; $P < 0.05$),其中以果糖最佳,为 4.27 mm/d。菌丝长势在葡萄糖、果糖和麦芽糖培养基中生长最佳,为“4+”,而在蔗糖培养基中则弱于对照。综合菌丝生长速率和菌丝长势,菌株在果糖培养基生长最佳。

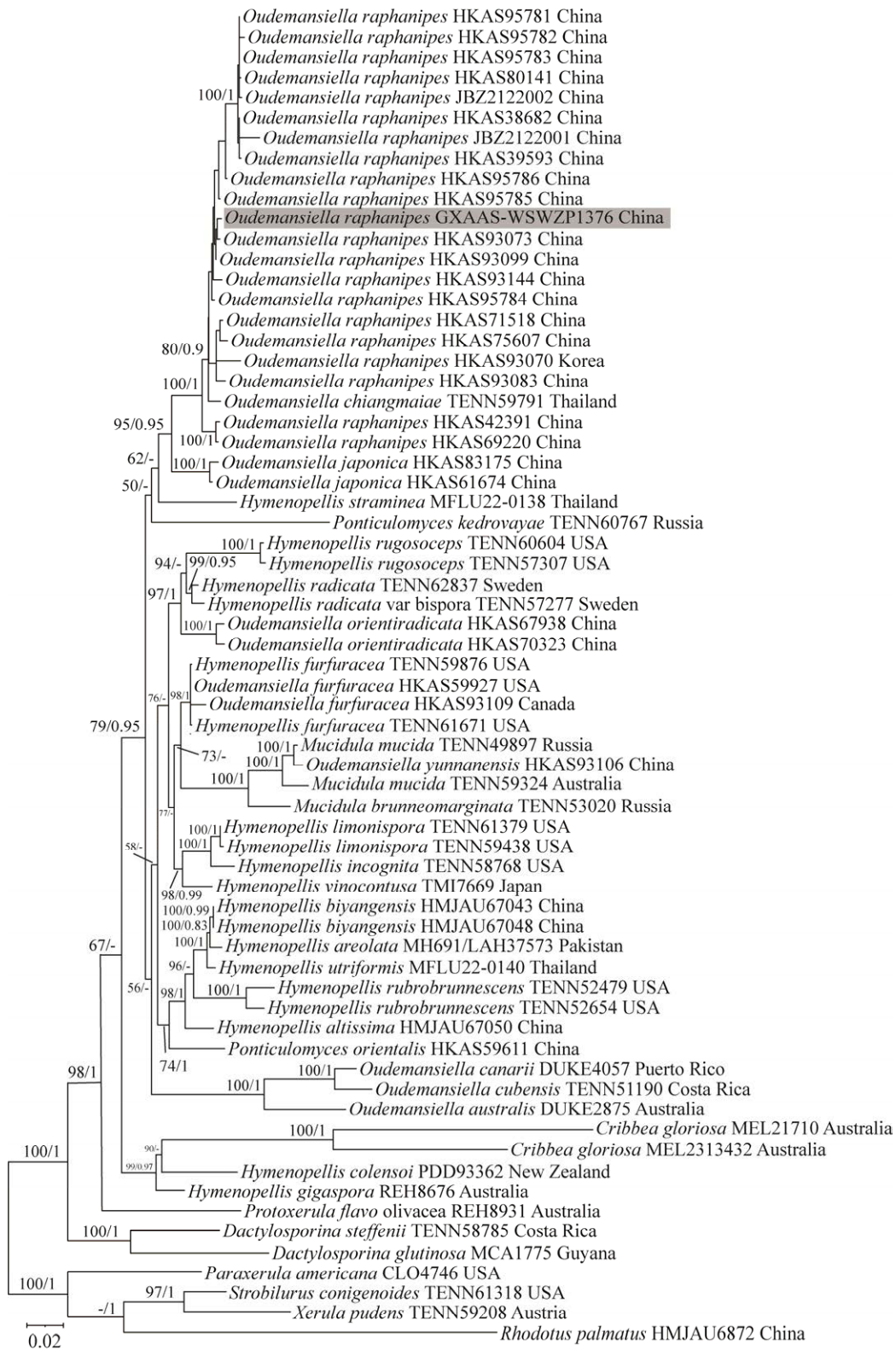


图 1 基于 ITS 和 nrLSU 序列最大似然法(ML)构建的系统发育树 节点值(BS 值/BPP 值)分布在分支上或下, 来自 ML 法的 BS 值 $\geq 50\%$, 来自 BI 法的 BPP 值 ≥ 0.8 . 本文新产生的序列标注灰色背景

Fig. 1 Phylogenetic tree generated from the combined ITS and nrLSU dataset using maximum likelihood (ML) method. Bootstrap values ($\geq 50\%$) derived from ML analysis and Bayesian posterior probabilities from Bayesian inference (≥ 0.8) are shown above or beneath the branches. The newly generated sequence of the study was in grey background.

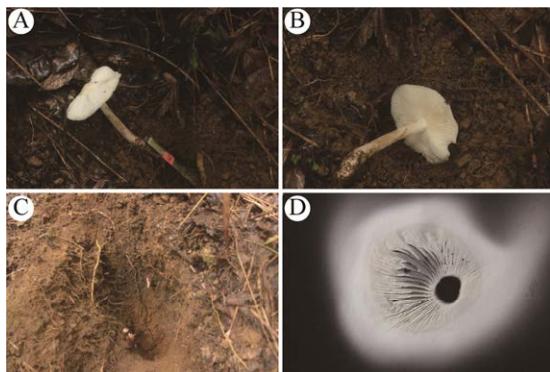


图 2 子实体形态特征 A: 菌盖正面; B: 菌盖背面菌褶; C: 假根; D: 孢子印

Fig. 2 Basidioma of albino *Oudemansiella raphanipes*. A: Upper view of pileus; B: Lower view of pileus (gills); C: Pseudorhizae of basidioma; D: Spore print.

以果糖为最优碳源的碳源浓度试验结果表明(图 4B), 随着果糖含量的增加, 其菌丝生长速率和菌丝长势先升高后降低, 均好于 0 g/L 时, 以 30 g/L 时最优, 分别为 4.46 mm/d 和 “5+”。

2.2.2 最适氮源及浓度

基础培养基中添加不同种类氮源降低了 1376 菌丝生长速率(图 5A), 其中以酵母浸粉为氮源时降低幅度最小, 为 4.10 mm/d, 与对照无显著差异, 而以尿素为氮源时降低幅度最大, 显著低于其他组; 菌丝长势仅以酵母浸粉为氮源时强于对照, 为 “4+”, 而以尿素、氯化铵和硝酸铵为氮源时, 菌丝长势比对照弱。综合菌丝生长速率和菌丝长势, 培养基中以酵母浸粉为氮源时, 菌株生长表现佳。

以酵母浸粉为最优氮源的浓度试验结果表明(图 5B), 随着酵母浸粉含量升高, 菌丝生长速率呈现先降低后升高再降低的趋势, 其浓度在 8 g/L 时最高, 为 4.68 mm/d, 与 6 g/L 仅相差 0.01 mm/d, 两者均与 2 g/L 和 4 g/L 存在显著差异, 但与其他处理无显著差异; 菌丝长势呈现先升后降趋势, 在 6 g/L 和 8 g/L 时最佳, 为 “4+”。综合菌

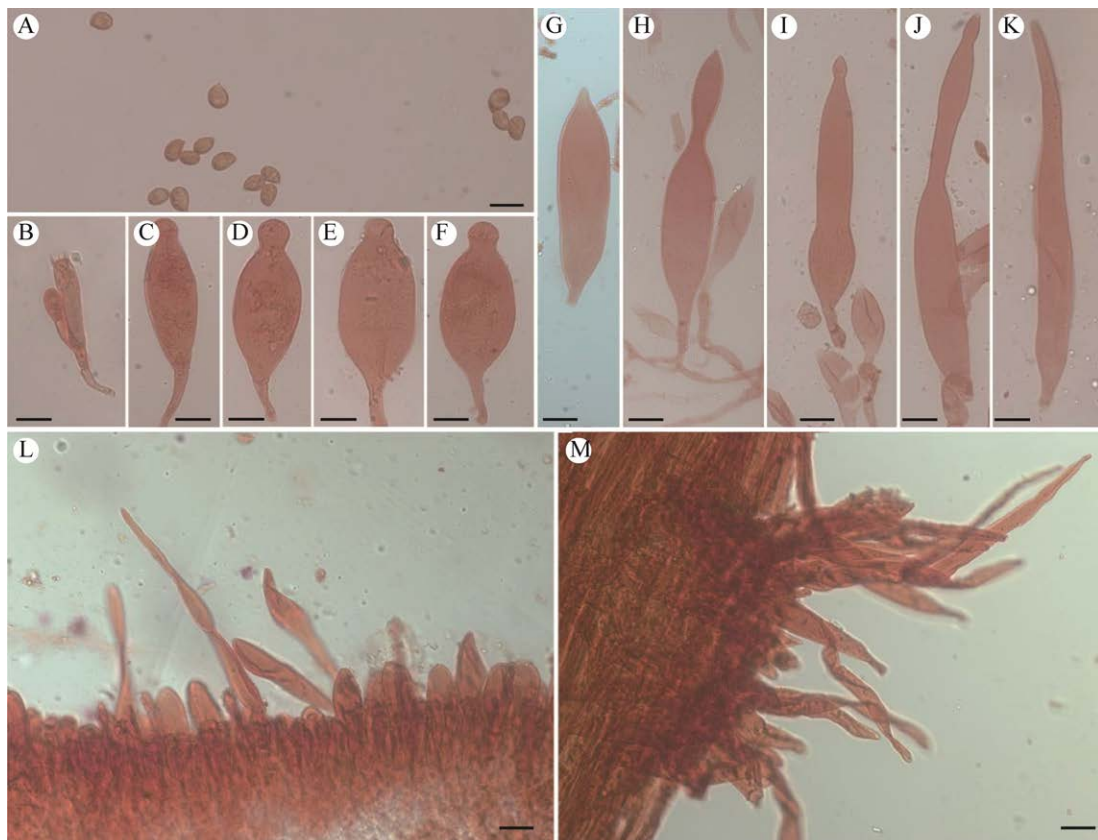


图 3 子实体微观特征 A: 担孢子; B: 担子; C-F: 侧生囊状体; G-K: 褶缘囊状体; L: 盖皮层; M: 柄囊层; 标尺=20 μm

Fig. 3 Microscopic features of albino *Oudemansiella raphanipes*. A: Basidiospores; B: Basidia; C-F: Pleurocystidia; G-K: Cheilocystidia; L: Pileipellis; M: Stipitipellis. Bars=20 μm.

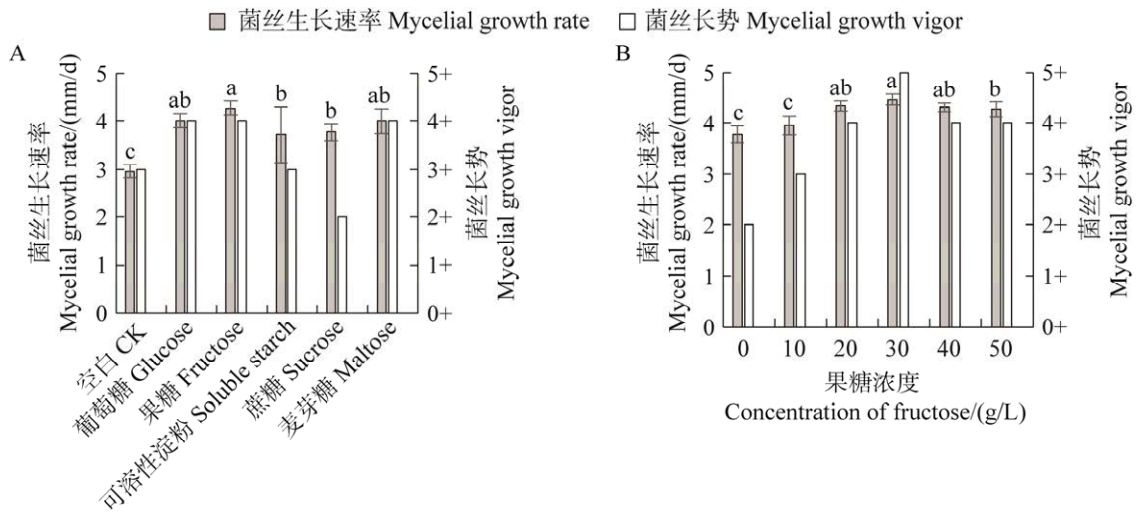


图 4 不同碳源及果糖浓度对白化卵孢小奥德蘑菌丝生长的影响 A: 碳源种类; B: 果糖浓度; 0+表示不生长, 1+表示菌丝长势弱, 2+表示菌丝长势较弱, 3+表示菌丝长势适中, 4+表示菌丝长势较强, 5+表示菌丝长势强; 不同小写字母表示差异显著($P<0.05$). 下同

Fig. 4 Effects of different carbon sources and fructose concentrations on mycelial growth of the albino *Oudemansiella raphanipes*. A: Carbon sources; B: Concentrations of fructose. 0+, no growth; 1+, weak growth; 2+, comparatively weak growth; 3+, moderate growth; 4+, comparatively vigorous growth; 5+, vigorous growth. Different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

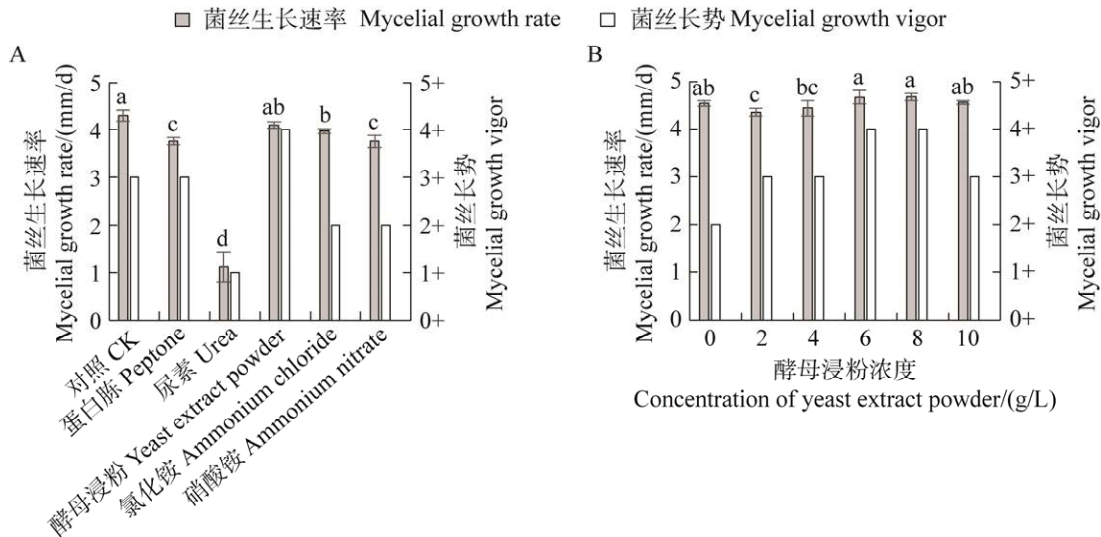


图 5 不同氮源及其浓度对白化卵孢小奥德蘑菌丝生长的影响 A: 氮源种类; B: 酵母浸粉浓度

Fig. 5 Effects of different nitrogen sources and yeast extract powder concentrations on mycelial growth of the albino *Oudemansiella raphanipes*. A: Nitrogen sources; B: Concentrations of yeast extract powder.

丝生长速率、菌丝长势, 菌株最适氮源为酵母浸粉, 最适浓度为 8 g/L。

2.2.3 最适 pH 和温度

菌株在不同 pH 培养基中均能生长(图 6A), 在 pH 8 时菌丝生长速率最快, 为 4.67 mm/d, 与 pH 5、6 和 7 存在显著差异;菌丝长势在 pH 8、

9 时生长最佳, 为“4+”。综合菌丝生长速率和菌丝长势, 菌株最适 pH 为 8。

除在 10 °C 或 35 °C 外, 菌株在其他处理温度下均生长(图 6B), 其菌丝生长速率和菌丝长势随着温度升高呈先上升后下降的趋势, 在 25 °C 时表现最佳, 分别为 3.91 mm/d 和“4+”, 其菌

丝生长速率显著高于其他温度组。

2.2.4 正交试验结果分析

综上所述,菌株 1376 最适碳源为果糖、最适浓度为 30 g/L,最适氮源为酵母浸粉、最适浓度为 8 g/L,最适 pH 为 8,最适温度为 25 °C,选取最佳的 3 个水平,进行了 4 因素 3 水平共 9 组 $L_9(3^4)$ 正交试验(表 2)。结果表明,9 组试验中 6 号试验组生长最快,为 4.64 mm/d,显著高于其他试验组,菌丝长势强,为“5+”,优于其他试验组。碳源、氮源、pH 和温度 4 个因素的菌丝生长速率极差 R 分别为 0.44、0.12、0.80 和 2.20,表明 4 个因素对

菌株生长的影响程度为温度>pH>碳源>氮源。其中,氮源极差最小,表明其对菌丝生长影响最小,这与单因子氮源浓度试验结果相吻合,而温度极差最大,表明温度是影响菌丝生长的主要因素,也与单因子试验结果相吻合。k 值由大到小,碳源为 $k_1>k_2>k_3$,氮源为 $k_1>k_2>k_3$,pH 为 $k_1>k_2>k_3$,温度为 $k_2>k_1>k_3$,各因素预期最佳组合为 A1B1C1D2,即果糖浓度为 20 g/L,酵母浸粉浓度为 6 g/L,pH 为 7,温度为 25 °C。经验证,在最佳组合培养基上,菌株菌丝生长速度为 5.15 mm/d,长势为“5+”,表现最佳。

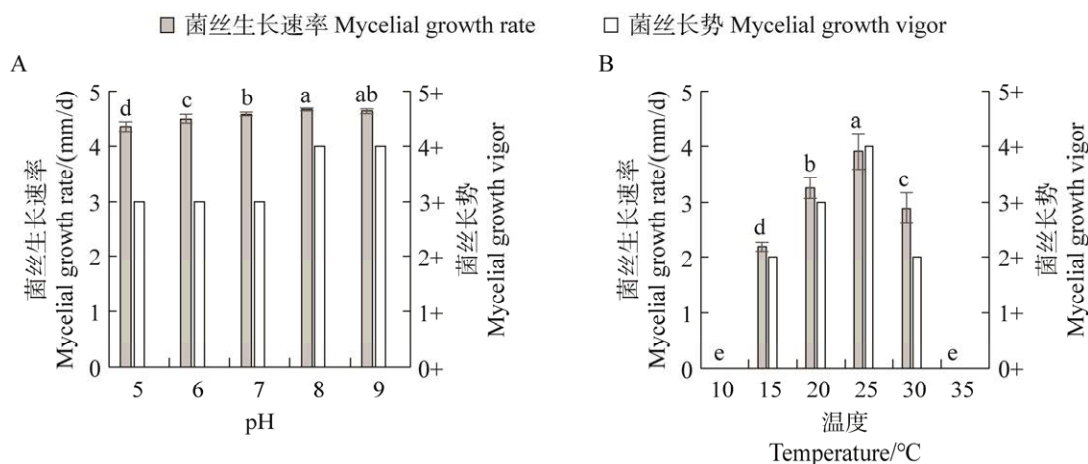


图 6 不同 pH 和温度对白化卵孢小奥德蘑菌丝生长的影响 A: pH; B: 温度

Fig. 6 Effects of different pH and temperature on mycelial growth of the albino *Oudemansiella raphanipes*. A: pH; B: Temperature.

表 2 4 因素 3 水平 9 组正交试验结果

Table 2 Experimental results of $L_9(3^4)$ orthogonal array design

试验号 Test No.	果糖 Fructose/(g/L)	酵母浸粉 Yeast extract/(g/L)	pH	温度 Temperature/°C	菌丝生长速率 Mycelial growth rate/(mm/d)	菌丝长势 Mycelial growth vigor (+)
1	20	6	7	20	4.39±0.05 b	4
2	20	8	8	25	4.39±0.05 b	4
3	20	10	9	30	1.79±0.06 g	2
4	30	6	8	30	2.08±0.03 f	2
5	30	8	9	20	3.41±0.04 d	3
6	30	10	7	25	4.64±0.03 a	5
7	40	6	9	25	3.66±0.05 c	4
8	40	8	7	30	2.23±0.03 e	2
9	40	10	8	20	3.36±0.03 d	3
k1	3.52	3.38	3.75	3.72		
k2	3.38	3.34	3.28	4.23		
k3	3.08	3.26	2.95	2.03		
R	0.44	0.12	0.80	2.20		

2.3 驯化栽培结果

菌株 1376 在母种 PDA 培养基中, 菌落白色、浓密、绒毛状, 菌丝 8–10 d 长满培养皿(图 7A), 生长后期菌落出现褐色斑驳现象(图 7B); 在原种培养基中, 菌丝洁白, 边缘整齐, 20 d 左右完全长满(图 7C), 继续培养菌种表面也形成褐色斑驳(图 7D); 在 15 cm × 26 cm 栽培袋中, 菌丝洁白, 边缘整齐, 培养 25 d 左右完全长满(图 8A), 继续培养 20 d 左右, 菌袋表面出现褐色斑驳现象(图 8B)。覆土 3–5 d 后, 接触土壤菌料表面由白色转为红褐色(图 8C), 继续培养最终转为黑褐色。出菇方式中, 仅“菌袋底部割口+倒立”的不脱袋覆土出菇方式可正常出菇, 而脱袋覆土出菇、不脱袋覆土出菇(袋口覆土)和菌袋免覆土直接出菇方式, 在出菇过程中菌袋全部被污染, 未形成子实体, 以木霉污染为主。覆土 60 d 左右菇蕾开始出现(图 8D), 菇蕾生长 4–6 d 即可采收(图 8E), 第一潮产量(33.37±8.83) g/袋, 生物学效率(12.84±3.40)%, 继续培养 40 d 左右, 第二潮菇开始形成, 第二潮产量(20.86±4.04) g/袋, 生物学效率(8.02±1.05)%, 总产量(41.83±6.71) g/袋, 总生物学效率(16.09±2.58)%。



图 7 白化卵孢小奥德蘑的菌种生长状态 A, B: 母种培养基; C, D: 原种培养基

Fig. 7 Culture of the albino *Oudemansiella raphanipes*. A, B: Plate culture; C, D: Spawn.

栽培子实体形态特征: 子实体单生或群生, 菇蕾白色, 菌盖初为半球形(图 8D), 随着子实体生长逐渐平展(图 8E)至反卷(图 8F), 成熟时直径 6.0–10.1 cm, 白色, 有时出现褐色斑, 中央淡褐色, 表面有皱纹; 菌肉厚 0.2–1.5 cm, 白色,

伤不变色; 菌褶弯生, 不等长, 厚, 乳白色; 菌柄 3.8–11.2 cm × 1.0–2.2 cm, 近圆柱形, 淡褐色, 密被淡褐色毡毛状鳞片, 先端近白色, 触摸时颜色变深, 幼时实心而脆, 成熟时表面脆骨质, 内部纤维质且松软, 基部稍膨大且延生成假根, 无特殊气味, 孢子印乳白色。该驯化栽培的子实体形态特征与野生采集样品的描述一致。

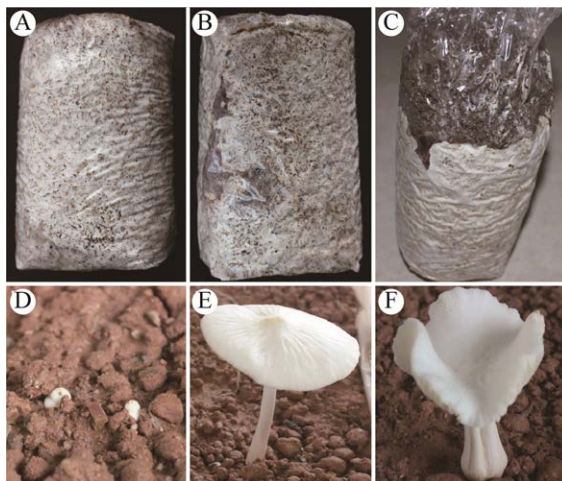


图 8 白化卵孢小奥德蘑的驯化栽培状态 A, B: 栽培袋; C: 覆土的菌袋; D: 菇蕾; E, F: 成熟子实体

Fig. 8 Domestication and cultivation characteristic of the albino *Oudemansiella raphanipes*. A, B: Bag-cultivation; C: Casing; D: Mushroom button; E, F: Mature fruiting body.

2.4 抗木霉病害能力鉴定

从对照组可知, 卵孢小奥德蘑各菌株菌丝生长速率存在显著差异, 其中黑皮鸡枞菌-HZ 和菌株 1376 的菌丝生长速率快, 显著快于菌株 1370; 从试验组的菌丝生长速率可知, 在培养基另一侧接种哈茨木霉的菌丝块后, 相比对照组, 各菌株均受到不同程度的抑制, 导致菌丝生长速率下降(表 3)。其中黑皮鸡枞菌-HZ 和菌株 1370 的菌丝生长速率较快, 而黑皮鸡枞菌-TD 生长最慢, 但各菌株间无显著差异; 木霉对卵孢小奥德蘑各菌株的抑制率存在显著差异, 其中对菌株 1370 抑制作用最弱, 仅为 6.35%, 显著低于对其他菌株的抑制作用, 而对菌株 1376 的抑制最强, 达到 33.04%; 木霉与卵孢小奥德蘑各菌株菌丝接触后, 开始侵入各卵孢小奥德蘑菌落, 继续培养 5 d 后, 卵孢小奥德蘑菌株均产生淡褐色色素, 仅菌株 1376 与木霉无拮抗线, 且被木霉侵染率

表 3 卵孢小奥德蘑对哈茨木霉的抗病性评价

Table 3 Evaluation of the albino *Oudemansiella raphanipes* resistance to *Trichoderma harzianum*

菌株 Strains	菌丝生长速率		抑制率 IRBC/%	侵染率 IRAC/%	拮抗线 Antagonistic line	色素 Pigment
	Mycelial growth rate/(mm/d)					
	对照组 CK	试验组 Test group				
1376	7.15±0.52 a	4.79±1.04 a	33.04±14.51b	95.55±4.14 b	不存在 Nonexistence	浅褐色 Light brown
1370	5.76±0.68 b	5.40±0.39 a	6.35±6.86a	87.09±6.94 a	存在 Existence	浅褐色 Light brown
黑皮鸡枞菌-HZ Heipijizongjun HZ	7.42±0.91 a	5.49±0.83 a	25.96±11.24 b	89.83±3.59 ab	存在 Existence	浅褐色 Light brown
黑皮鸡枞菌-TD Heipijizongjun TD	6.60±0.89 ab	4.69±0.81 a	28.93±12.26 b	93.56±6.68 ab	存在 Existence	浅褐色 Light brown

最高, 达到 95.55%, 显著高于菌株 1370。说明白化卵孢小奥德蘑菌株 1376 是一株菌丝生长速率快、易感哈茨木霉的菌株。

3 讨论

本文采集的野生白化卵孢小奥德蘑并非整体呈现白色, 其菌盖顶部和菌柄呈现淡褐色, 并且菌柄密被浅褐色毡毛状鳞片。这一特征与梁晓薇等(2021)于 2015 年在浙江采集的菌盖和菌柄光滑且呈现白色的白化卵孢小奥德蘑具有明显差异, 表明其可能为一种新的白化卵孢小奥德蘑种质资源。通过显微镜观察, 发现该种野生白化卵孢小奥德蘑的担子上着生 4 个担孢子, 同时, 其子实体的菌丝呈现出丰富的锁状联合特征, 进一步表明其为四孢子型的卵孢小奥德蘑(李浩和张平 2012; Hao *et al.* 2016)。

生物学特性试验结果表明, 白化卵孢小奥德蘑菌株 1376 最适碳源为果糖, 最适氮源为酵母浸粉, 最适 pH 为 8, 最适温度为 25 °C。该结果与卵孢小奥德蘑褐色品系部分菌株的最适碳源(谭伟 2001)、氮源(谭伟 2001; 魏姣 2020; 罗影等 2021)、pH(王越 2020)和培养温度(黄书文 2019; 王越 2020)一致。但在不同氮源试验中, 培养基中添加蛋白胨、尿素、酵母浸粉、氯化铵和硝酸铵 5 种氮源均降低了菌株菌丝生长速率。该结果与罗影等(2021)报道培养基中添加蛋白胨、尿素、氯化铵和硝酸铵降低了卵孢小奥德蘑褐色品系菌丝生长速率结果相似, 但其添加酵

母浸粉却促进了菌丝生长, 可能与其添加酵母浸粉浓度偏高(3 g/L)相关。本研究氮源浓度试验结果也证明较高浓度的酵母浸粉(6、8 和 10 g/L)可以促进菌株菌丝生长。通过碳源、氮源、pH 和温度的单因素和正交试验, 最终优化得出碳源、氮源、pH 和温度的最佳组合, 最佳组合为果糖 20 g/L、酵母浸粉 6 g/L、pH 7.0 和温度 25 °C。该最佳组合培养基的菌株菌丝生长速率为 5.15 mm/d, 相比对照提高了 19.77% (图 5A 中的对照), 可为菌种扩繁提供参考。

通过人工驯化栽培, 卵孢小奥德蘑白化菌株 1376 与褐色品系(陈少珍等 2004; 颜振兰 2018; 黄书文 2019)相似, 其母种、原种、栽培袋生长后期菌丝均出现褐色斑驳现象。在采用脱袋覆土出菇方式、不脱袋覆土出菇方式(包含“袋口直立”和“菌袋底部割口+倒立”覆土出菇)和菌袋免覆土直接出菇方式的 3 种褐色品系常规出菇方式中, 仅在“菌袋底部开口+倒立”不脱袋覆土出菇方式中正常出菇, 其他出菇方式的菌袋全部坏棒, 未形成子实体, 污染以木霉为主。哈茨木霉抗病性结果也显示, 菌株 1376 对木霉的敏感性明显高于褐色品系。说明该菌株相对褐色品系抗病虫害能力偏弱。这一现象与斑玉蕈的白化品系在抗病虫害能力方面的弱势相似(余荣琳等 2020)。覆土 3-5 d 后, 接触土壤的菌料表面由白色转为红褐色, 继续培养最终转为黑褐色。该结果与褐色品系覆土后菌料表面颜色变化一致(纪大干等 1982; 谭伟 2001; 杜娜等 2020)。

覆土 60 d 左右形成菇蕾, 明显比褐色品系的覆土时间 15–38 d 长(张陶等 2005; 孙思国 2010; 黄书文 2019; 万鲁长等 2019; 费好婕等 2024; 李勛哲等 2025), 也比白化菌株第一潮采收时间 54 d 长(梁晓薇等 2021), 表明该菌株属于晚熟品种。采收完第一潮菇后, 继续出菇培养 40 d 左右可采收第二潮, 明显比褐色品系的 20 d 左右时间长(张陶等 2005; 颜振兰 2018; 黄书文 2019), 进一步佐证该菌株晚熟特性。该菌株仅采收到 2 潮菇, 平均生物学效率为 16.09% (第一潮为 12.84%), 低于褐色品系的 2–10 潮和 23%–100% 的生物学转化率(纪大千等 1982; 孙思国 2010; 刘瑞璧 2017; 杜萍等 2022; 王月等 2022; 姚春馨等 2023), 但明显高于另外一株成功驯化栽培的白化菌株(梁晓薇等 2021), 其第一潮生物学效率仅为 8.12%。这表明该白化菌株产量高, 但相对褐色菌株产量偏低。杜萍等(2022)报道通过培养基的优化, 野生卵孢小奥德蘑菌株的生物学效率可以从 22.97% 提升至 61.76%, 这为该菌株产量的提高提供了新思路。

在我国, 白色食用菌(白化品种)受到一定程度欢迎, 其中白色双孢菇、白色金针菇和白色斑玉蕈已成为食用菌主栽品类(吴莹莹等 2021; 董浩然等 2024; 中国食用菌协会 2025)。本文成功驯化了一株白化卵孢小奥德蘑。该菌株幼菇通体白色, 成熟子实体菌盖白色、中央淡褐色, 菌柄及其鳞片淡褐色, 明显区别于梁晓薇等(2021)驯化栽培呈现整体白色的卵孢小奥德蘑, 为一株新的白化卵孢小奥德蘑, 且产量相对较高, 属于四孢子型菌株, 具有很大的栽培研究价值。本研究结果为卵孢小奥德蘑白化种质资源开发利用、新品种选育提供了基础材料和数据参考。

作者贡献

叶建强: 论文构思与撰写、数据管理; 张芳芳: 试验、数据分析; 陈丽新、刘栩州: 参与驯化栽培试验; 祁亮亮、蓝桃菊: 指导物种鉴定、论文写作; 胡永强、唐军: 提供实验材料、菌种; 韦仕岩、朗宁: 论文审核。

利益冲突声明

该研究不存在任何潜在利益冲突的商业或财务关系。

[REFERENCES]

- Berkeley MJ, 1850. Hooker's decades of fungi. Decades XXV to XXX. Sikkim Himalaya fungi, collected by Dr. J.D. Hooker. Journal of Botany and Kew Gardens Miscellany, 2: 42-51
- Chen SZ, Cai BH, Bi ZQ, Chen LX, Su GX, Chen ZN, 2004. Domestication and cultivation of a wild *Oudemansiella radicata* strain. Guangxi Nongye Kexue, 35(6): 509-511 (in Chinese)
- China Edible Fungi Association, 2025. Analysis on 2023 statistical survey results of China edible fungi. Edible Fungi of China, 44(1): 120-129 (in Chinese)
- Dong HR, Yu HL, Jiang N, Li Y, Zhou F, Shang XD, Song CY, Tan Q, 2024. The current status and trends of the development of industrialized production of edible mushrooms in China. Edible and Medicinal Mushrooms, 32(1): 1-9 (in Chinese)
- Du N, Hu HQ, Xie YZ, Yong TQ, Mo WP, Liang XW, Zhuo LJ, 2020. Research progress on *Oudemansiella raphanipes*. Edible Fungi of China, 39(10): 1-5, 10 (in Chinese)
- Du P, Yin YJ, Zhou H, Zhao H, Yang HY, Cao TX, 2022. Domesticated cultivation, nutrient composition and antioxidant activities of *Oudemansiella raphanipes*. Mycosystema, 41(9): 1471-1482 (in Chinese)
- Fei YJ, Wang J, Xia LL, Xia ZL, Wu QY, Gong WB, Lin KL, Xie L, 2024. Identification and domestication of a wild strain of *Oudemansiella raphanipes*. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 50(5): 54-60 (in Chinese)
- Hao YJ, Zhao Q, Wang SX, Yang ZL, 2016. What is the radicate *Oudemansiella* cultivated in China? Phytotaxa, 286(1): 1-12
- Huang SW, 2019. Biological characteristics and cultivation techniques cores of *Xerula radicata* Mingchang 17. Edible and Medicinal Mushrooms, 27(6): 424-426 (in Chinese)
- Ji DG, Li DF, Song MJ, 1982. *Oudemansiella radicata* and its cultivation. Edible Fungi, 1982(1): 11-12 (in Chinese)
- Li H, Zhang P, 2012. Comparison of the behavior of nuclei between bisporic and tetrasporic strains in *Oudemansiella radicata*. Mycosystema, 31(2): 223-228 (in Chinese)
- Li T, Song B, Lin QY, Lin M, 2011. Study on white *Hypsizygus marmoreus*. Guizhou Science, 29(2): 48-52

- (in Chinese)
- Li XZ, Fei YJ, Xia LL, Gong WB, Wang J, Wu QY, Xia ZL, 2025. Evaluation of *Oudemansiella raphanipes* germplasms based on agronomic traits. *Edible and Medicinal Mushrooms*, 33(3): 195-201 (in Chinese)
- Lian J, 2013. "Marquis of fungus"—the black-skinned cockerel fungus was successfully cultivated on a large-scale and anniversary in Jinxiang County, Shandong. *Edible Fungi*, 35(4): 71 (in Chinese)
- Liang XW, Du N, Hu HP, Wu QP, Xie YZ, Liu YC, Li J, 2021. *Oudemansiella raphanipes* var. *alba* and its artificial cultivation methods: CN10754292B. 2021-08-17 (in Chinese)
- Liu RB, 2017. Biological characteristics and cultivating technical points of *Oudemansiella raphanipes*. *Edible Fungi*, 39(4): 46-47 (in Chinese)
- Luo Y, Guan YQ, Jia PS, Zhao ZH, Nuerziya Y, Wei P, Jia WJ, 2021. Study of molecular identification and nutritional requirement of *Hymenopellis raphanipes*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 49(16): 44-50 (in Chinese)
- Lv QY, Zhang XT, Gong YZ, Wu Y, Su B, Jiang SX, 2024. Study on screening of anti-*Trichoderma harzianum* strains of *Oudemansiella raphanipes*. *Northern Horticulture*, 2024(15): 118-127 (in Chinese)
- Ma XL, 2021. Resistance evaluation of *Lentinula edodes* germplasm population to *Trichoderma* spp. and the molecular mechanism of resistance to *T. atroviride* mediated by LETLP1. PhD Dissertation, Huazhong Agricultural University, Wuhan. 1-136 (in Chinese)
- Pegler DN, Young TWK, 1986. Classification of *Oudemansiella* (Basidiomycota: Tricholomataceae), with special reference to spore structure. *Transactions of the British Mycological Society*, 87(4): 583-602
- Petersen RH, Hughes KW, 2010. The *Xerula/Oudemansiella* complex (Agaricales). Vol. 137. Gebrüder Borntraeger Verlag, Stuttgart. 1-625
- Sun SG, 2010. Production method of heipijizongjun: CN101218876B. 2010-09-29 (in Chinese)
- Tan W, 2001. A study on the biological characteristics of *Oudemansiella radicata*. *Acta Edulis Fungi*, 8(3): 16-22 (in Chinese)
- Teng C, 1966. Studies on the biology of macrofungi with reference to their cultivation. *Acta Botanica Sinica*, 14(2): 150-179 (in Chinese)
- Wang LC, Li XB, Zhao JC, Zhang JS, Li RQ, Guo HD, Yang P, Liu J, Han JD, 2019. Anniversary and standardization of *Oudemansiella raphanipes* field production technology in northern polytunnel of China. *Edible and Medicinal Mushrooms*, 27(2): 135-138 (in Chinese)
- Wang Y, 2020. Studies on the strain characteristics of three Heipijizongs and optimization of their cultivation techniques. MS Thesis, South China Agricultural University, Guangzhou. 1-58 (in Chinese)
- Wang Y, Ren XM, Yu YS, 2022. Evaluation and screening of *Hymenopellis raphanipes* strain. *Edible Fungi of China*, 41(4): 20-23, 27 (in Chinese)
- Wei J, 2020. Study on the optimization of fir culture medium and the new cultivation matrix of *Oudemansiella raphanipes*. MS Thesis, Hunan Agricultural University, Changsha. 1-67 (in Chinese)
- Wu YY, Bao DP, Li Y, Li JX, Wang Y, Zhou CL, Cao N, Gao LH, Chen HY, 2021. Evaluation and analysis of protein and amino acid nutrition of buna-shimeji and bunapi-shimeji. *Acta Agriculturae Shanghai*, 37(1): 13-21 (in Chinese)
- Xiao ZT, He HQ, Liu M, Peng YY, Xu J, 2022. Development course and technical points of cultivation of *Oudemansiella raphanipes*. *Edible and Medicinal Mushrooms*, 30(4): 277-282 (in Chinese)
- Yan ZL, 2018. Cultivation techniques of the *Termitomyces albuminosus* using factory facilities. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 49(11): 58-59 (in Chinese)
- Yang ZL, Zang M, 1993. Classification of the genus *Oudemansiella* Speg. in southwest China. *Acta Mycologica Sinica*, 12(1): 16-27 (in Chinese)
- Yao CX, Wang XY, Wang XR, Tian GT, 2023. Breeding report of three new cultivars of *Hymenopellis raphanipes*. *Edible Fungi of China*, 42(5): 27-32 (in Chinese)
- Yu RL, Huang ZY, Hu WH, Yu X, 2020. White *Hypsizygus marmoreus* H7 and its cultivation methods: CN109452089B. 2020-11-24 (in Chinese)
- Zeng XY, Yuan XX, Peng KQ, Pan YT, Tan TJ, Wu N, Tian FH, 2022. Taxonomy and control of *Trichoderma hymenopellicola* sp. nov. responsible for the first green mold disease on *Hymenopellis raphanipes*. *Frontiers in Microbiology*, 13: 991987
- Zhan YX, Fang L, Fu SL, Su GL, Chen H, Liu B, 2022. Diversity analysis of microbial community structure in casing soil in different growth stages of *Hymenopellis raphanipes*. *Journal of Southern Agriculture*, 53(4): 1143-1151 (in Chinese)
- Zhang T, He J, Gong LW, Li RC, Luo XK, 2005. Study on the biological specific property and non-social effects of pollution cultivation technology of *Oudemansiella radicata*. *Edible Fungi of China*, 24(4): 23-25 (in Chinese)

[附中文参考文献]

- 陈少珍, 蔡炳华, 闭志强, 陈丽新, 苏国秀, 陈振妮, 2004. 野生长根菇驯化栽培研究. *广西农业科学*, 35(6): 509-511
- 邓庄, 1966. 大型真菌人工栽培的研究. *植物学报*, 14(2):

- 150-179
- 董浩然, 于海龙, 姜宁, 李玉, 周峰, 尚晓冬, 宋春艳, 谭琦, 2024. 中国食用菌工厂化生产发展现状及趋势. 食药菌, 32(1): 1-9
- 杜娜, 胡惠萍, 谢意珍, 雍天乔, 莫伟鹏, 梁晓薇, 卓丽君, 2020. 卵孢小奥德蘑的研究进展. 中国食用菌, 39(10): 1-5, 10
- 杜萍, 尹玉娟, 周欢, 赵豪, 杨洪遥, 曹天旭, 2022. 卵孢小奥德蘑驯化栽培、营养成分及抗氧化活性. 菌物学报, 41(9): 1471-1482
- 费好婕, 王娇, 夏伶俐, 夏志兰, 吴秋云, 龚文兵, 林康乐, 谢玲, 2024. 一株野生卵孢小奥德蘑菌株的鉴定与驯化栽培. 湖南农业大学学报(自然科学版), 50(5): 54-60
- 黄书文, 2019. 长根菇明长 17 号生物学特性及栽培技术要点. 食药菌, 27(6): 424-426
- 纪大千, 李代芳, 宋美金, 1982. 长根菇及其栽培. 食用菌, 1982(1): 11-12
- 李浩, 张平, 2012. 长根小奥德蘑双孢菌株与四孢菌株核相变化的比较. 菌物学报, 31(2): 223-228
- 李挺, 宋斌, 林群英, 林敏, 2011. 白玉菇的研究进展. 贵州科学, 29(2): 48-52
- 李勛哲, 费好婕, 夏伶俐, 龚文兵, 王娇, 吴秋云, 夏志兰, 2025. 基于农艺性状的卵孢小奥德蘑种质资源评价. 食药菌, 33(3): 195-201
- 连静, 2013. “菌中之侯”——黑皮鸡枞菌在山东金乡县人工规模化周年栽培成功. 食用菌, 35(4): 71
- 梁晓薇, 杜娜, 胡惠萍, 吴清平, 谢意珍, 刘远超, 丽君, 2021. 卵孢小奥德蘑白色变种及其人工栽培方法: CN10754292B. 2021-08-17
- 刘瑞壁, 2017. 长根菇生物学特性及栽培技术要点. 食用菌, 39(4): 46-47
- 罗影, 关永强, 贾培松, 赵振豪, 努尔孜亚·亚力买买提, 魏鹏, 贾文捷, 2021. 黑皮鸡枞的分子鉴定与营养需求研究. 安徽农业科学, 49(16): 44-50
- 吕骐羽, 张秀婷, 宫玉柱, 吴月, 苏斌, 姜淑霞, 2024. 卵孢小奥德蘑抗哈茨木霉菌株的筛选研究. 北方园艺, 2024(15): 118-127
- 马晓龙, 2021. 香菇种质群体木霉菌抗性评价及 LeTLP1 介导的抗深绿木霉分子机制研究. 华中农业大学博士学位论文, 武汉. 1-136
- 孙思国, 2010. 黑皮鸡枞菌生产方法: CN101218876B. 2010-09-29
- 谭伟, 2001. 长根金钱菌生物学特性研究. 食用菌学报, 8(3): 16-22
- 万鲁长, 李晓博, 赵敬聪, 张甲生, 李瑞琴, 郭惠东, 杨鹏, 刘军, 韩建东, 2019. 北方地区长根菇大棚地栽周年生产标准化技术. 食药菌, 27(2): 135-138
- 王越, 2020. 三株黑皮鸡枞种性特点研究及栽培技术优化. 华南农业大学硕士学位论文, 广州. 1-58
- 王月, 任梓铭, 于延申, 2022. 长根菇优良菌株评价与筛选. 中国食用菌, 41(4): 20-23, 27
- 魏姣, 2020. 黑皮鸡枞菌种培养基优化及新型栽培基质研究. 湖南农业大学硕士学位论文, 长沙. 1-67
- 吴莹莹, 鲍大鹏, 李燕, 李金鑫, 王莹, 周陈力, 曹娜, 高利慧, 陈洪雨, 2021. 蟹味菇和白玉菇的蛋白质及氨基酸营养评价与分析. 上海农业学报, 37(1): 13-21
- 肖自添, 何焕清, 刘明, 彭洋洋, 徐江, 2022. 卵孢小奥德蘑栽培发展历程及技术要点. 食药菌, 30(4): 277-282
- 颜振兰, 2018. 黑皮鸡枞菌工厂化设施栽培技术. 福建农业科技, 49(11): 58-59
- 杨祝良, 臧穆, 1993. 我国西南小奥德蘑属的分类. 真菌学报, 12(1): 16-27
- 姚春馨, 王小艳, 王小蓉, 田果廷, 2023. 3 个长根菇新品种的选育报告. 中国食用菌, 42(5): 27-32
- 余荣琳, 黄志勇, 胡卫红, 于潇, 2020. 白玉菇 H7 及其栽培方法: CN109452089B. 2020-11-24
- 詹颖馨, 方亮, 付圣麟, 苏广林, 陈晗, 刘斌, 2022. 卵孢长根菇不同生长期覆土层微生物群落结构多样性分析. 南方农业学报, 53(4): 1143-1151
- 张陶, 何嘉, 弓力伟, 李荣春, 罗孝坤, 2005. 长根菇生物学特性及无公害人工栽培技术研究. 中国食用菌, 24(4): 23-25
- 中国食用菌协会, 2025. 2023 年度全国食用菌统计调查结果分析. 中国食用菌, 44(1): 120-129