白肉灵芝生物学特性及栽培技术研究进展

李卫俊[1,2]，徐爱国[3]，鲍大鹏[1]，杨瑞恒[1*]

（1. 上海市农业科学院食用菌研究所 农业农村部南方食用菌资源利用重点实验室 国家食用菌工程技术研究中心 国家食用菌加工技术研发分中心 上海市农业遗传育种重点实验室，上海 201403；
2. 吉林农业大学菌物学院 食药用菌教育部工程研究中心，吉林 长春 130118；3. 西藏自治区高原生物研究所，西藏 拉萨 850008）

摘 要 白肉灵芝（*Ganoderma leucocontextum*）是一种具有重要科研与经济价值的食药用菌，近年来在生物学特性、人工栽培及活性成分研究方面取得了重要进展。本文系统综述了白肉灵芝的形态特征及分子鉴定方法；在生物学特性以及栽培技术方面，介绍了温度、pH 值、碳氮源等环境条件对菌丝和子实体发育的影响，以及不同栽培模式的优缺点，探讨了培养基质优化、高产菌株选育及连作障碍的微生物调控方法；在遗传与多组学层面，概述了其全基因组与线粒体基因组特征、交配型位点解析以及代谢组学在物种鉴别和功能成分差异分析中的应用；阐述了三萜类和多糖类等主要活性物质化合物的提取纯化工艺、化学结构、生物活性以及降血糖、降血脂、抗肿瘤、神经保护等功能的作用机制。最后，提出了目前白肉灵芝研究和产业发展中面临的问题及对未来的展望，为后续白肉灵芝的深度开发和产业化应用提供参考。

关键词 白肉灵芝（*Ganoderma leucocontextum*）；栽培技术；遗传学特征；活性物质；药理作用；产业问题

中图分类号 Q93－3 **文献标识码** A **文章编号** 1005－7021(2026)03－0091－11

doi：10.3969/j.issn.1005－7021.2026.03.008

Research Progress on the Biological Characteristics and Cultivation Techniques of *Ganoderma leucocontextum*

LI Wei-jun[1,2], XU Ai-guo[3], BAO Da-peng[1], YANG Rui-heng[1*]

(1. *Key Laboratory of Edible Fungal Resources and Utilization (South), National Engineering Research Center of Edible Fungi, Key Laboratory of Agricultural Genetics and Breeding of Shanghai, Institute of Edible Fungi, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai* 201403;
2. *Engineering Research Center of Chinese Ministry of Education for Edible and Medicinal Fungi, Jilin Agricultural University, Changchun* 130118; 3. *Institute of Plateau Biology, Xizang Autonomous Region, Lhasa* 850008)

Abstract *Ganoderma leucocontextum* is an edible and medicinal fungus with significant scientific and economic values. In recent years, important progress has been made in the research on the biological characteristics, artificial cultivation, and bioactive components of *G. leucocontextum*. This paper provides a systematic review of the morphological characteristics and molecular identification methods for the species of *G. leucocontextum*. In terms of the biological properties and cultivation techniques, the influence of various environmental conditions such as temperature, pH, and carbon/nitrogen sources on the development of mycelia and fruiting bodies were discussed along with comparing the advantages and disadvantages of different cultivation modes, and exploring the culture substrate optimization, high-yield strain breeding, and microbial mediation of continuous cropping obstacles as well. At the genetic and multi-omics levels, it was outlined as to the characteristics of its whole genome and mitochondrial genome, the analysis of mating-type loci, and the application of metabolomics in species identification and functional component differentiation of *G. leucocontextum*. The extraction and purification processes, chemical structures, biological activities, and mech-

基金项目：西藏自治区重点研发计划项目（XZ202201ZY0010N）；科技人才与平台计划项目（院士与专家工作站）（202305AF150196）
作者简介：李卫俊 男，博士研究生。研究方向为菌物学。E-mail：liweijun6622@163.com
* 通讯作者。男，研究员，博士，硕士生导师。研究方向为食用菌遗传工程。E-mail：yangruiheng@126.com
收稿日期：2025-09-09

anisms of the major bioactive compounds such as triterpenoids and polysaccharides were elaborated, including functions in hypoglycemic, hypolipidemic, antitumor, and neuroprotective effects. Finally, the current challenges in research and industrial development as well as the future prospects were addressed. This review provides a scientific basis for further development and industrial application.

Keywords *Ganoderma leucocontextum*; cultivation techniques; genetic characteristics; bioactive compounds; pharmacological action; industrial issues

白肉灵芝(*Ganoderma leucocontextum* T. H. Li, W. Q. Deng, Sheng H. Wu, Dong M. Wang & H. P. Hu)隶属于担子菌门(Basidiomycota)、多孔菌目(Polyporales)、灵芝科(Ganodermataceae)、灵芝属(*Ganoderma*),是一类具有重要药用价值的大型真菌,又有"西藏灵芝""藏灵芝""藏白灵芝"之称,区别于欧洲以及东亚的其他灵芝属物种[1],因青藏高原地区独特的自然环境和气候条件,白肉灵芝具有丰富的活性物质以及较高的药用价值,被视为高端灵芝品种。近年来白肉灵芝人工栽培产业蓬勃发展,其中林芝白肉灵芝已获国家地理标志产品认证,年贡献经济效益逾 5 000 万元,成为西藏地区重要的农业产品,市场开发前景广阔。目前,国内外学者对白肉灵芝的栽培技术、鉴别方法、化学成分、药理作用和质量控制等方面开展了系列研究并取得了一定进展,本文对该物种近年来的研究进行综述,以期为后续的研究、开发及应用提供参考。

1 生物学特性

1.1 生态特性

白肉灵芝主要分布于我国华中以及西藏地区,在巴基斯坦和印度也有分布[2-3],其生态位特征表现为夏秋季散生、群生于海拔 2 500 ~ 4 000 m的高山栎林带,主要以壳斗科(Fagaceae)青冈属(*Cyclobalanopsis*)树木的枯立木基部为宿主[4-5]。

1.2 形态学特征

白肉灵芝的菌盖呈肾形、半圆形或扇形,直径 10 ~ 20 cm,表面红褐色至紫黑色,具漆样光泽和同心环纹,菌盖边缘初期白色至浅黄色,成熟后逐渐变为红褐色。菌肉白色至奶油色,质地软木栓质至木栓质,近表皮处有薄层褐色紧密皮壳。菌孔表面白色至奶油色,孔口圆形,每毫米分布 4 ~ 6 个,孔径 120 ~ 250 μm。菌柄侧生至偏生,长5 ~ 8 cm,直径 3.5 ~ 5.5 cm,呈暗红褐色、暗紫褐色或几乎黑红褐色,纤维质至木质,具光泽。担孢子为广椭圆形,顶端平截,具双层壁,内壁具小刺,大小为 9.5 ~ 12.5 μm × 7 ~ 9 μm(包括外孢层)。属于三系菌丝系统,生殖菌丝薄壁,骨架菌丝厚壁,联络菌丝多分支。皮层由垂直排列的棒状厚壁细胞组成,末端细胞 30 ~ 60 μm × 8 ~ 10 μm[1,4,6]。

1.3 分子生物学特征

内部转录间隔区(Internal Transcribed Spacer, ITS)序列分析显示,白肉灵芝与其他灵芝属物种等遗传距离明显,为独立物种[1,4,6]。黄龙花等[7]基于 ITS 序列设计的特异性引物 BRLZ-F/R,仅能扩增出长度为 348 bp 的特异性片段,可实现快速、准确的分子鉴定。基于简单重复序列(Simple Sequence Repeats, SSR)标记显示白肉灵芝遗传多样性丰富,且地域菌株间具有显著的遗传差异[8]。

1.4 生长发育条件特征

白肉灵芝菌丝体适宜生长温度为 22 ~ 26 ℃,最适生长温度为 25 ~ 26 ℃[9-10],高温(> 28 ℃)不仅抑制菌丝生长,还会导致液体发酵中菌球黏连及代谢产物(如胞外多糖)减少,白肉灵芝子实体最适生长温度为 20 ~ 25 ℃,显著低于普通灵芝品种[11]。pH 值对白肉灵芝生长的影响因培养方式不同存在差异,固体培养偏好酸性环境(pH 3.0 ~ 5.5),其中 pH 3.0 时菌丝密度最高[9-10],pH 5.0 ~ 5.25 时菌丝生长速率最快[12];液体发酵则在中性条件(pH 7.0)生物量最高[9-10, 12-13],此时菌丝球直径(1.5 ~ 2.0 mm)均匀,生物量较酸性条件提高 40%[13]。

2 栽培技术研究

2.1 培养基质的筛选与优化

培养基质的优化是食用菌高效栽培的核心环节,菌株的生长涉及碳源、氮源、无机盐、pH 值及温度等多因素的协同作用。白肉灵芝的菌丝生长及子实体发育高度依赖培养基的碳氮比与环境条件,不同的培养基配方会显著影响菌丝的生长速

度、子实体营养物质的积累与品质。

白肉灵芝对碳氮源的选择具有一定的偏好性,在固体培养基中,蔗糖和淀粉(1.5% 蔗糖 + 3% 淀粉)二者联合使用显著促进菌丝生长,较单一碳源的菌丝体生物量提高 15% ~20%[9]。乳糖则抑制菌丝生长,因菌丝体对乳糖吸收效率差,使白肉灵芝在乳糖利用方面是所有灵芝属中表现最差的[10]。液体培养基配方中的麦芽糖(20 g/L)和麦麸(20 g/L)的组合可加速菌丝萌发,培养 10 d 菌丝体即可达到成熟期[11]。在氮源利用方面,白肉灵芝菌丝体对有机氮的吸收效率普遍优于无机氮,以酵母粉和牛肉膏(各 0.2% 浓度)为最优组合[9,13]。

无机盐和维生素同样影响白肉灵芝的生物学特性,磷酸盐(磷酸二氢钾 0.30% ~0.46%、磷酸氢二钾 0.10%)与硫酸镁(0.10% ~0.15%)的组合可显著提升菌丝三磷酸腺苷(Adenosine Triphosphate, ATP)合成效率,促进菌丝尖端分生[10,14];添加三氯化铁(0.05% ~0.10%)可激活漆酶及锰过氧化物酶活性,加速木质素降解,使菌丝在段木上的定植时间缩短 10 d;酵母粉中的 B 族维生素及氨基酸可激活菌丝代谢关键酶——谷氨酰胺合成酶,从而促进菌丝分枝及次级代谢产物积累[10],此外,维生素 B_1(10 mg/L)的添加可弥补木屑基质中微量营养素的缺失,使原种菌丝满袋时间从 35 d 缩短至 28 d[15]。

其他环境因子也影响白肉灵芝的生长,固体培养基的琼脂浓度(2.0% ~3.0%)可提供培养基适宜的硬度和透气性,使菌丝日均生长速率达 8.26 mm/d。正交实验表明光照会抑制菌丝生长(0 h/d 最佳),而氧气含量(培养皿直径 60 ~100 mm)对菌丝生长无显著影响[12]。在高海拔地区(如西藏)因昼夜温差大,需在木屑基质中添加小米(25%)及高粱(74%)以提高碳源缓释性,避免低温导致菌丝生长停滞[14]。

2.2 高产优质品种的选育及杂交改良

近年来已成功培育出多个白肉灵芝高产优质新品种。例如,云灵 3 号(L4968)菌丝生长速率快(3 ~4 mm/d),子实体漆样光泽显著,生物学效率达 15.45%,适应云南及周边设施化栽培和林下仿生栽培模式[16];云白灵芝 1 号(YBLZ1)等品种则表现出中低温型早熟特性,干芝产量较对照提高 22.76% ~42.41%,多糖(1.22% ~1.44%)和三萜(1.32% ~1.74%)含量显著优于传统赤芝[6]。在地方特色品种方面,唐明先等[17]通过系统选育与简单重复序列区间分子标记辅助选择,培育出适应川西高原的新品种康定灵芝(白肉灵芝),每 100 kg 菌材干芝产量达 4.04 kg,较对照品种增产 10.7%,四种药效成分较赤芝或紫芝相比均较高,其中三萜含量较药典标准提高 78%,多糖含量提高 28.9%。仇昊等[18-19]通过赤芝与白肉灵芝双单杂交,成功选育出 H2、H17、H22 三株兼具赤芝快速生长特性与白肉灵芝三萜高含量及三萜成分多样的新菌株,其菌丝生长速度较赤芝提高 11.9% ~37.4%,三萜含量提高 18.8% ~43.9%,高效液相色谱法(High-Performance Liquid Chromatography, HPLC)指纹图谱分析显示,这三株白肉灵芝既保留了双亲特征峰又产生了新的三萜成分,且菌株间遗传相似度为 0.44 ~0.96,证实通过种间杂交可有效整合亲本优良性状并选育新的种质。这些菌种的选育不仅解决了灵芝野生资源稀缺问题,还为高原特色灵芝产业提供了丰富的种质资源。

2.3 椴木栽培与代料栽培模式及栽培技术

白肉灵芝具有较强的纤维素和木质素降解能力,尤其是在纤维素酶活性方面最为突出,在农林废弃物降解中具有较高的应用潜力,但其降解效率易受白肉灵芝生长速度制约。在实际应用中,白肉灵芝可作为高效降解菌株,与其他真菌组成复合菌系,以提升对农林废弃物的降解效率[20-21]。目前白肉灵芝在西藏以及云南地区已经实现了大规模人工栽培,主要分为椴木栽培与代料栽培两类。李元洪等[22]利用放养柞蚕的柞树老梢枝条木屑代料栽培白肉灵芝,实现了资源优势向经济优势的转化,促进了“蚕-林-菌”的生态融合循环发展。

椴木栽培分为林下椴木栽培和大棚椴木栽培,选用青杠等壳斗科阔叶树截段(15 ~30 cm),灭菌后接种,覆土 3 ~5 cm,两年至三年可采收 4 批白肉灵芝。通过该模式培育的白肉灵芝子实体品质优异,但由于栽培周期长、管理复杂,需精准控制覆土湿度及温度[15,23]。代料栽培以阔叶树木屑 79%、麦麸 18%、石膏 1%、白糖 2% 为栽培基质配方,基质含水量控制在 50% ~55%,栽培

模式包括全脱袋覆土出芝、半脱袋覆土出芝和不脱袋摆袋出芝[10,24-25]。全脱袋覆土出芝是去除塑料袋后再进行覆土出芝;半脱袋覆土出芝是去掉一半塑料袋,脱袋部分埋入土壤,露出土壤保留塑料袋的培养基部分或料面的出芝方法;不脱袋摆袋出芝是将菌袋堆叠摆放或垂直摆袋,从接种口直接出芝[24]。在日光温室中可以通过调控温、湿度实现周年生产和多批次出芝,孢子粉可通过套袋等方法进行高效收集[23,26]。

2.4 连作障碍的成因与土壤微生物调控

白肉灵芝连作障碍显著制约着产业发展,不仅影响子实体的产量,导致次级代谢产物三萜含量的降低,还会改变土壤理化性质与土壤微生物群落结构[27-30]。随着连作年限增加,土壤中的有机质、水解氮、速效磷、速效钾含量及 pH 值也增加,这种土壤理化性质的变化与微生物群落动态相关,造成覆土层中细菌和放线菌数量下降,真菌数量上升,以及有益菌如鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)丰度降低,潜在致病菌如马赛菌属(*Massilia*)丰度升高,一些抑制白肉灵芝菌丝生长的真菌类群如被孢霉属(*Mortierella*)和棘壳孢属(*Pyrenochaeta*)丰度增加,研究表明,二者存在协同恶化效应[27-28]。高磊[29]研究发现白肉灵芝轮作可提高土壤真菌多样性,通过提高接合菌门(Zygomycota)比例重塑微生物群落结构,增加有益真菌丰度,降低致病真菌丰度,缓解产量下降。白肉灵芝连作障碍是由土壤微生物群落失衡、理化性质改变及病原微生物积累共同造成的,并对药用成分合成产生影响。未来需通过解析关键病原菌致病机制、调控土壤理化性质、探索微生物菌剂调控、选育抗连作品种以及轮作体系优化等生物技术手段克服连作障碍。

3 遗传学与多组学研究

3.1 全基因组

白肉灵芝基因组学研究近年来取得显著进展,美国国家生物技术信息中心(National Center for Biotechnology Information, NCBI)(https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=1566825)公布的基因组有菌株 GL72 和菌株 DH-8,大小分别为 46.69、50.05 Mb,二者基因组大小的差异可能是由于测序技术的差异造成的。菌株 GL72 基于三代测序 PacBio、二代测序以及 Hi-C 技术,达到了端粒到端粒无间隙基因组组装,包含 13 条完整染色体,基准化通用单拷贝直系同源基因(Benchmarking Universal Single-Copy Orthologs, BUSCO)完整性达 99.7%,碱基准确率超过 99.999%;而菌株 DH-8 基于 Illumina 和 Nanopore 平台获得了 58 个支架序列(scaffolds),BUSCO 完整性为96.55%。通过基因组挖掘,进行次级代谢簇注释,发现白肉灵芝相较于灵芝(*Ganoderma lucidum*)具有更多三萜类合成相关基因和很强的天然产物合成潜力,为进一步解释其更强的抗氧化、抗肿瘤等生物活性提供了遗传背景[31-32]。李敏敏等[33]分析了包括白肉灵芝在内的 8 种灵芝科基因组,发现其 SSR 位点密度(44 个/Mb)与密码子偏好性与其他近缘种相似,均倾向于使用以鸟嘌呤(Guanine, G)/胞嘧啶(Cytosine, C)结尾的密码子,白肉灵芝基因密码子使用模式与酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)和大肠埃希菌(*Escherichia coli*)更接近,提示这两种宿主可能更适合白肉灵芝基因的异源表达。

3.2 线粒体基因组

白肉灵芝三株菌株(1057、1396、1492)线粒体基因组大小为 89.7 ~ 105.2 kb,差异主要由还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸脱氢酶亚基 4 基因(Cytochrome c oxidase subunit 1-NADH dehydrogenase subunit 4, cox1-nad4)到 ATP 合成酶亚基 6 基因区间长度及细胞色素 c 氧化酶亚基Ⅰ、线粒体大亚基核糖体核糖核酸基因等基因内含子长度变异所致[34]。密码子使用偏好分析显示,白肉灵芝与灵芝属其他物种均呈现显著的腺嘌呤(Adenine, A)/胸腺嘧啶(Thymine, T)偏向性,27 个高频密码子中 13 个以 A 结尾,14 个以 T 结尾[35]。种间比较表明,灵芝属蛋白质编码基因遗传距离均小于 0.12,非同义/同义突变率 < 1 显示,基因受纯化选择作用影响[34,36]。值得注意的是,白肉灵芝在基因排列顺序上与其他物种差异显著,其 cox1-nad4 区域发生倒置,系统发育分析证实其与喜热灵芝(*Ganoderma calidophilum*)、松杉灵芝(*Ganoderma tsugae*)聚为一支,而与紫芝(*Ganoderma sinense*)等物种形成明显分化[35-36]。线粒体基因组变异对表型的影响在杂交育种中得到验证,通过单单杂交和双单杂交构建的同核异质体和异核

同质体表明,不存在单一细胞器决定性状的情况,而是由线粒体与细胞核协同调控的结果[34]。提示传统育种中需兼顾核基因组与线粒体基因组的遗传特性。

3.3 基于基因组进行交配型位点解析

近年来,白肉灵芝的遗传学研究在交配型位点解析方面取得了重要进展。汪小芳等[37]研究表明,白肉灵芝单核菌株 GL72 和 GL81 的 A 交配型位点具有典型四极性特征,其 *HD* 基因呈“头对头”排列,但 *HD1* 基因的核定位信号数量(GL72 含 2 个,GL81 仅 1 个)及同源结构域序列与结构均存在显著差异,线粒体中间肽酶和 β-侧翼序列的核酸相似性分别仅为 79.51% 和 72.65%;B 交配型位点虽均含有 8 个信息素受体基因,但信息素前体基因数量差异明显(GL72 含 9 个,GL81 仅 5 个),这些研究为白肉灵芝杂交育种提供了分子基础。

3.4 代谢组学

代谢组学技术为解析灵芝属物种的活性成分差异提供了新视角。Liu 等[38]基于超高效液相色谱-电喷雾电离-串联质谱技术的广泛靶向代谢组学研究,系统比较了赤芝、紫芝、松杉灵芝和白肉灵芝的代谢物组成特征。该研究共鉴定到 1 187 种代谢物,涵盖氨基酸及其衍生物(387 种)、脂类(140 种)、生物碱(119 种)等 11 大类。白肉灵芝在氨基酸类代谢物种类(98 种优势代谢物)和多样性上表现突出,提示其作为氨基酸类功能食品开发的潜力。网络药理学分析揭示白肉灵芝代谢物在抗肿瘤、治疗阿尔茨海默病和糖尿病并发症等方面具有一定的作用。

4 活性成分及其药理作用机制

西藏白肉灵芝现已成为西藏食药用菌人工栽培的重要物种[40],由于其富含蛋白质、多糖、萜类、核苷类等物质,具有较强的降血糖、抗肿瘤、降血脂、神经调节、免疫调节和抗衰老等生理活性[41-43]。白肉灵芝子实体/菌丝体经热水提取、三相分离、柱层析等手段提取纯化后,主要活性成分为三萜类化合物与多糖类化合物(图 1)。目前主要针对萜类物质及多糖类物质,其他生理活性物质的研究涉及较少。

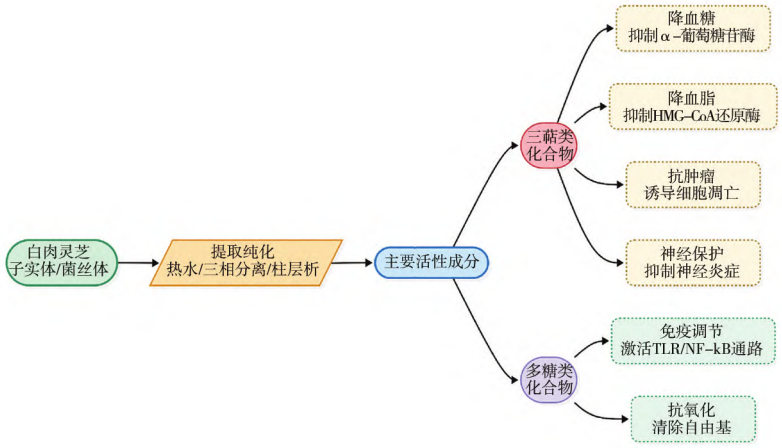


图 1 白肉灵芝活性成分的提取与功能

Fig. 1 Extraction and functions of active components in *Ganoderma leucocontextum*

4.1 三萜和其他萜类的结构、活性及合成调控

4.1.1 *三萜类化合物不同测定方法的建立及应用* 目前白肉灵芝三萜的分析主要采用分光光度法、HPLC 和液相色谱-质谱联用技术(Liquid Chromatography-Mass Spectrometry, LC-MS)。分光光度法操作简单、成本低,能快速测定总三萜含量,但特异性和灵敏度较低,无法区分单体成分;HPLC 分离和定量能力强,适合构建指纹图谱及已知成分分析,但定性依赖标准品,对未知成分和同分异构体分析能力有限;LC-MS 结合分离与质谱检测技术,定性能力强、灵敏度高,不仅可鉴定未知成分及痕量物质,还能解析结构和进行代谢组学研究,但存在仪器成本高、数据处理复杂等问题。实际应用中,常采用分光光度法初筛总三萜含量,再利用 HPLC 构建指纹图谱并定量已知成分,进一步通过 LC-MS 深入解析未知成

分及代谢机制的流程[30,44-45]。代焕琴等[46]以三萜类化合物为主要特征成分,建立不同产地白肉灵芝药材的 HPLC 指纹图谱,采用基质辅助激光解吸电离-质谱成像(Matrix-Assisted Laser Desorption/Ionization-Mass Spectrometry Imaging, MALDI-MSI)技术确定了白肉灵芝中次级代谢产物的组织分布特征,为白肉灵芝的化学鉴定及高效利用提供了标准。LC-MS 鉴定胁迫诱导的特异性成分,如热处理促进灵芝酸 B(ganoderenic acid B)积累,水杨酸诱导甲基灵芝酸(methyl lucidenate Q)合成[30,45],这些方法为白肉灵芝的质量控制提供了技术支撑,尤其是指纹图谱技术可有效鉴别白肉灵芝的组分。

4.1.2 *白肉灵芝三萜类化合物组成* 白肉灵芝三萜类型和含量表现出了不同地域的差异性,且子实体和菌丝体也存在差异[43]。近年来,研究者从白肉灵芝子实体中分离鉴定出大量结构新颖的羊毛甾烷型三萜类化合物。如 Zhang 等[47]首次报道了 6 种多环萜类化合物,其中化合物 1 为 ganoleucin D,为代表性成分,并通过核磁共振(Nuclear Magnetic Resonance,NMR)和高分辨飞行时间质谱(High Resolution Time-of-Flight Mass Spectrometry,HR-TOF-MS)明确了其分子式和立体构型。Wang 等[48]从栽培子实体中分离出 16 种新三萜(ganoleucoins A ~ P),并发现其中多个化合物对胆固醇合成酶 3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A(3-Hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A, HMG-CoA)还原酶和 α-葡萄糖苷酶表现出显著抑制活性。Zhao 等[49-50]鉴定出 leucocontextins A ~ R 等 18 种新化合物,其中部分通过 X 射线单晶衍射(X-ray Single-Crystal Diffraction,XRD)确定了绝对构型,化合物结构特征包括 C-24 和 C-25 的手性中心(S/R 构型)以及罕见的螺环骨架(如 spirolingzhine 类)。Zhang 等[51]得到 19 种三萜类化合物,确定了 8 种新化合物的结构。

4.1.3 *白肉灵芝生理活性研究* 研究发现,白肉灵芝三萜类物质对醛糖还原酶(Aldose Reductase,AR)、HMG-CoA 还原酶和 α-葡萄糖苷酶等表现出显著抑制活性,具有降血糖、抗肿瘤、保护神经元等作用。多环萜类化合物与 AR 活性位点的 Trp20、Tyr48 等关键氨基酸残基结合发挥抑制作用,在治疗糖尿病等方面发挥一定的作用[47]。spirolingzhine D、ganoleucin 1 ~ 26、ganomycin I、ganoleucoins T ~ Z 和 ganoleucoins AA 等可通过抑制 HMG-CoA 还原酶活性,对糖尿病、血脂具有调节作用[47-48,51-52],其中 spirolingzhine D 较依帕司他有更强的 AR 抑制活性[47],ganoleucoins AA 和 ganoleucoins T ~ Z 等对 HMG-CoA 还原酶的抑制活性显著[51]。新型三萜 GL22 可通过干扰脂肪酸结合蛋白(Fatty Acid-Binding Proteins, FABPs)的表达,导致线粒体心磷脂丢失和 ATP 合成障碍,诱导肝癌细胞 Huh7.5 死亡[53]。三萜类活性成分 ganoleucoins Q ~ S 具有神经保护和促进神经突生长的作用[54]。白肉灵芝三萜类成分(GLTs)可改善 D-半乳糖联合氯化铝诱导的阿尔茨海默病模型小鼠认知功能障碍,减少海马区 Aβ 沉积,抑制小胶质细胞活化,并通过调控 NF-κB(Nuclear Factor-kappa B, NF-κB)核转位和丝裂原活化蛋白激酶(Mitogen-Activated Protein Kinases, MAPK)磷酸化,减轻神经炎症与氧化应激[55]。相关研究见表 1。

4.1.4 *三萜类化合物合成的影响因素* 白肉灵芝三萜的合成受栽培地点、环境条件等因素的影响。谢荣等[44]发现,西藏拉萨曲水县栽培的白肉灵芝子实体三萜含量(2.10%)显著高于其他地区,可能与高原强紫外线及昼夜温差大有关。三萜含量与白肉灵芝发育时期也密切相关,从原基期到喷孢后期三萜含量逐渐升高,成熟期达到峰值(2.32%)[44-45]。连作障碍会导致三萜含量下降 15.00%,而换土栽培可恢复至 16.80%[30]。利用水杨酸(100 μmol/L)处理白肉灵芝液体发酵培养物可使三萜含量提升 31.85%,且中低极性三萜类成分(如 butyl ganoderate A)特异性积累。热胁迫下 Ca^{2+} 与一氧化氮相互作用,通过抑制线粒体复合物 III 活性,增加活性氧簇(reactive oxygen species, ROS)水平,ROS 作为信号分子,可激活三萜合成相关基因的表达,促进三萜前体物质的合成与积累。乙酸作为乙酰辅酶 A 的直接前体,可通过增强糖酵解和三羧酸循环,增加乙酰辅酶 A 的生成量,乙酰辅酶 A 是三萜合成的关键前体,其浓度提升可促进三萜骨架的构建[45-56]。

表 1 白肉灵芝三萜化合物的活性成分、药理作用及作用机制的相关研究

Table 1 The relevant research on the active ingredients, pharmacological effects, and action mechanisms of triterpenoid compounds from *Ganoderma leucocontextum*

序号	主要活性成分	药理作用	作用机制	参考文献
1	Ganoleucin D (1)	降血脂、抗糖尿病并发症	抑制胆固醇合成酶(3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A,HMG-CoA)还原酶和糖尿病并发症相关酶(醛糖还原酶)	[47]
2	Spirolingzhine D (6)	抗糖尿病并发症	强效抑制醛糖还原酶,减少有害代谢物	[47]
3	Ganoleucoins(1 ~ 26)	降血脂(高效)	结构优化后更强效抑制 HMG-CoA 还原酶	[48]
4	Ganoleucoins T ~ Z, AA	降血脂	阻断 HMG-CoA 还原酶	[51]
5	Ganomycin I (4)	降血脂、降血糖	抑制 HMG-CoA 还原酶和血糖吸收酶(α-葡萄糖苷酶)	[52]
6	GL22	抗肿瘤	抑制干扰脂肪酸结合蛋白介导的脂肪酸代谢,诱导肿瘤细胞凋亡	[53]
7	Ganoleucoins Q ~ S	神经保护(线粒体功能)	维持线粒体功能,抑制有害自由基生成	[54]
8	Ganoleucoins Q ~ S	神经保护(抗氧化)	减轻氧化损伤(提高抗氧化酶活性),促进神经细胞生长	[54]
9	GLTs(总三萜类)	抗阿尔茨海默病、神经保护	清除脑内毒性蛋白、抑制炎症、增强抗氧化能力	[55]

4.2 多糖类成分的提取、结构及生物活性

4.2.1 *多糖的提取与纯化* 传统热水提取法是白肉灵芝多糖常见的提取方法,虽具有操作简单、成本低的优势,但因提取效率(1.1%)和纯度的局限性,使其在高端应用中逐渐被替代。热水提取法与三相分离法(three-phase partitioning, TPP)对比显示,TPP 法通过硫酸铵和叔丁醇体系可实现更高效提取(3.06%),且杂质(如蛋白质和糖醛酸)含量更低[57]。进一步纯化常采用柱层析技术,如二乙氨乙基-琼脂糖和交联葡聚糖凝胶 S-300 HR 层析,可分离出低分子量多糖组分(如白肉灵芝多糖组分 1/白肉灵芝多糖组分 2(GLP-1/GLP-2),分子量分别为 6.31 kDa 和 14.07 kDa)[58]。此外,西藏白肉灵芝子实体通过煎煮-醇沉结合透析纯化,可获得高纯度多糖,用于抗疲劳研究[59]。

4.2.2 *多糖的类型和结构特征* 白肉灵芝多糖主要由甘露糖、葡萄糖、半乳糖等单糖组成,刘艳芳等[43]对川藏地区新种白肉灵芝的子实体(四川 GLFS、西藏 GLFT)与液体发酵菌丝体的活性成分进行系统比较,发现菌丝体多糖含量(1.54%)显著高于子实体(0.79% ~ 0.87%),且子实体含高分子量多糖组分(重均分子量 $9 \times 10^5 \sim 2 \times 10^6$),而菌丝体多糖分子量分布较小(峰值 2.31×10^5)。糖醇分析显示,四川白肉灵芝子实体阿拉伯糖醇含量最高(71.91 μg/mg),菌丝体则含较高的赤藓糖醇(7.43 μg/mg)。多糖的结构鉴定通常采用红外光谱和 NMR 等方法,通过红外光谱分析显示,其含 β-糖苷键和吡喃环结构,扫描电镜显示,多糖呈不规则片状或纤维状形态[57-58]。甲基化与 NMR 分析进一步揭示 GLP-1 的主链结构为→4)-α-D-Glcp-(1→和→3)-β-D-Glcp-(1→重复单元交替连接而成)。

4.2.3 *多糖类成分的药理活性* 白肉灵芝多糖在抗炎症、抗衰老、抗氧化、抗疲劳、神经保护、抗抑郁、免疫调节等方面表现出较强的生理活性。孢子多糖 GLSP-A1 可抑制促炎因子白细胞介素-6、白细胞介素-1β 的表达,显示抗炎潜力,还可以降低线虫体内 ROS 和脂褐素含量水平,表现出抗衰老与氧化应激调控功能[57]。低分子量多糖(如 GLP-1)在 2, 2′-联氮-双-(3-乙基苯并噻唑啉-6-磺酸)、羟基自由基和氧自由基吸收能力实验中活性优于 GLP-2,并能提升 NIH3T3 细胞的过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶活性,增加还原型谷胱甘肽/氧化型谷胱甘肽比值,降低丙二醛(malondialdehyde, MDA)水平[58]。白肉灵芝多糖在抗疲劳方面同样表现出活性,通过小鼠实验发现其可以提升肝/肌糖原储备,其机制与调控 Kelch 样 ECH 相关蛋白 1/核因子 E2 相关因子 2/血红素氧合酶-1 信号通路相关[59]。在神经保护和抗抑郁方面,多糖 GLP-3 可被 Toll 样受体 2(toll-like receptor 2, TLR2)识别,并通过激活 MAPKs、磷脂酰肌醇 3-激酶(phosphatidylinositol 3-kinase, PI3K)/蛋白激酶 B(protein kinase B, PKB)以及 NF-κB 信号通路,在小鼠单核巨噬细胞白血病细胞(Mouse Leukemic Monocyte Macrophage Cells, RAW 264.7)中发挥免疫调节作用[60]。GLP-1 通过 TLR2/C 型凝集素结构域家族 7 成员 A 受体及

下游信号通路激活巨噬细胞,并在体内逆转结缔组织生长因子(connective tissue growth factor, CTX)诱导的免疫抑制,起到免疫调节作用[61]。相关研究见表 2。

表 2 白肉灵芝多糖化合物的活性成分、药理作用及作用机制的相关研究

Table 2 The relevant research on the active ingredients, pharmacological effects, and action mechanisms of polysaccharide compounds from *Ganoderma leucocontextum*

序号	主要活性成分	药理作用	作用机制	参考文献
1	GLSP-A1	抗炎、抗衰老	下调白细胞介素-6、白细胞介素-1β 表达;降低活性氧簇和脂褐素积累;抑制氧化应激	[57]
2	GLP-1/GLP-2	抗氧化	清除 2, 2′-联氮-双-(3-乙基苯并噻唑啉-6-磺酸)、羟自由基、超氧阴离子;提升过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶活性和还原型谷胱甘肽/氧化型谷胱甘肽比率	[58]
3	白肉灵芝多糖	抗疲劳	激活 Kelch 样 ECH 相关蛋白 1/核因子 E2 相关因子 2/血红素氧合酶-1通路;提升超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶活性,减少丙二醛积累	[59]
4	GLP-3	免疫调节	激活丝裂原活化蛋白激酶、磷脂酰肌醇 3-激酶/蛋白激酶 B 和 NF-κB 通路;通过 Toll 样受体 2 受体识别;三螺旋结构增强免疫活性	[60]
5	GLP-1	免疫调节、抗氧化	激活巨噬细胞吞噬活性,促进活性氧簇、一氧化氮、肿瘤坏死因子-α、下调白细胞介素-6 和单核细胞趋化蛋白-1 分泌;通过 Toll 样受体 2/C 型凝集素结构域家族 7 成员 A 激活丝裂原活化蛋白激酶、脂酰肌醇 3-激酶/蛋白激酶 B 和 NF-κB 通路	[61]

4.3 水提物或醇提物的药理作用及机制

白肉灵芝水提物或醇提物在神经保护和抗衰老方面的潜在应用,可通过改善能量代谢、提高抗氧化能力、增加神经营养因子含量、抑制炎症反应及凋亡基因的表达来实现。

在神经保护方面,在高胆红素血症模型中,白肉灵芝水提物或醇提物能够显著降低大鼠血清及大脑组织胆红素浓度,增强大脑组织抗氧化酶活性,降低 MDA 含量,减少炎症因子和凋亡基因的表达[62]。白肉灵芝水提物通过增强嗜铬细胞瘤 12(pheochromocytoma 12, PC-12)细胞模型中的原肌球蛋白受体激酶 A、丝裂原活化蛋白激酶激酶/细胞外信号调节激酶 1/2 和 PI3K/Akt 信号通路,显著促进细胞分化并保护神经元免受损伤[63];同时,能显著提高大鼠海马神经元的一氧化氮合酶活性与一氧化氮含量,进而促进神经发生、功能恢复及认知功能改善[64-65];还可以通过上调 B 细胞淋巴瘤-2(B-cell lymphoma 2, Bcl-2)、脑源性神经营养因子和神经生长因子的表达,下调 Bcl-2 相关 X 蛋白和半胱氨酸天冬氨酸特异性蛋白酶-3(cysteine aspartate-specific protease-3, Caspase-3)的表达,减轻神经元的损伤并改善神经功能[66-67];还可能抑制 Caspase-3 活性,提高过氧化氢处理后的 PC12 细胞的存活率[68]。

在抗衰老与抗氧化方面,水提物可通过增加胶原蛋白含量、抑制皮肤细胞 DNA 损伤、调节丝裂原活化蛋白激酶激酶激酶 5、转化生长因子 β1 和前胶原赖氨酸-2-酮戊二酸 5-双加氧酶 2 基因的表达,发挥延缓衰老和抗氧化作用[69]。其甲醇提取物对 1,1-二苯基-2-三硝基苯肼自由基和羟基自由基的清除能力(半数抑制浓度分别为 0.13 ~ 0.19、0.54 ~ 0.89 mg/mL)相较紫芝表现出更强的体外抗氧化活性[70]。

在抗肿瘤方面,乙醇提取物通过抑制细胞周期蛋白依赖性激酶 4/细胞周期蛋白依赖性激酶 6-细胞周期蛋白 D 复合物及下调细胞髓系增生原癌基因、Bcl-2 等凋亡相关蛋白,诱导乳腺癌细胞 MDA-MB-231 的 G1 期阻滞和凋亡,从而显著抑制肿瘤生长[71]。

4.4 毒性与安全性评价

白肉灵芝无毒性且重金属风险可控,为其产品开发奠定了安全基础。急性毒性研究表明,水提物对小鼠最大耐受剂量大于 15 g/kg,酒精提取物单次给药 16 g/kg 后,小鼠未出现死亡或病理损伤[72-73]。亚急性毒性试验表明,SD 大鼠连续 28 d 摄入 8 g/kg 酒精提取物,仅雌鼠肾脏系数短暂升高($P < 0.05$)和雄鼠白细胞数波动,组织病理学未见异常[73]。水提物 30 d 试验(3 g/kg)也未影响小鼠体重、血常规及肝肾指标[71]。不同提取方式(水提、醇提)的研究均证实其安全性,酒精提取物中含 6.31% 三萜和 1.57% 多糖,组织病理学检测显示,即使高剂量(8 g/kg)处理,大鼠器

官结构仍保持正常[73]。白肉灵芝的安全性研究应聚焦于重金属风险及毒性评估。潘俊等[72]检测云南三地白肉灵芝发现，砷（0.16 ~ 0.22 mg/kg）、镉（0.15 ~ 0.50 mg/kg）、铅（0.07 ~ 0.18 mg/kg）含量均符合国家标准（GB 27622017），未检出汞。靶标危害指数评估显示综合风险值均小于 1（0.17 ~ 0.25），常规食用安全。

4.5 其他功能成分分析

王娟等[74]针对白肉灵芝子实体，通过顶空固相微萃取-气相色谱质谱联用分析，其挥发性成分以醛类（12.07%）、酯类（12.17%）和萜烯类（5.58%）为主，主成分分析发现（E）-2-庚烯醛、雪松醇等 14 种特征性化合物，为解析其香气特征及品种鉴别提供关键挥发性物质基础。Li 等[75]通过超声联合机械破壁提取方法获得多糖 GLP_{UBE}，向无脂山羊酸奶中添加 0.12% 的该多糖，可显著提升酸奶的持水性、质地（硬度和脆度）、流变特性及感官接受度，同时抑制蛋白质降解并维持蛋白质二级结构的稳定性，延长酸奶保质期。Umar 等[76]首次通过愈创木酚诱导优化培养条件使白肉灵芝漆酶产量提升 4.5 倍（最高达 5 776 U/L），并纯化出 65 kDa 热稳定漆酶 Glacc110，该酶在 70 ℃ 和 pH 3.0 条件下表现出最佳活性，展现出优异的工业应用潜力。此外，Zhou 等[77]研究发现，利用白肉灵芝作为双向固态发酵菌种可显著提升高海拔大麦的功能特性，其发酵后三萜含量增加 205.98%，赖氨酸含量提升 437.34%（至 3.310 mg/g），2，2′-联氮-双-（3-乙基苯并噻唑啉-6-磺酸）阳离子自由基清除能力提高 1 268.95%，同时通过改变大麦水分分布显著改善其质地特性，为开发白肉灵芝协同的功能性谷物食品提供了新思路。

5 展 望

灵芝产业虽然得到了初步发展，但仍面临一些问题。目前白肉灵芝栽培品种主要以野生驯化为主，且生物转化率较低，缺少高质量、多样化的新品种，极大地限制了产业发展。目前灵芝栽培主要集中在西藏和云南地区，以传统栽培方式为主，限制了栽培效率，且生产各个环节缺少标准化管理，导致产品质量参差不齐。白肉灵芝全产业链生产的很多环节还存在许多短板，白肉灵芝栽培存在连作障碍，每两年需更换栽培场所，限制了白肉灵芝的推广，目前大部分白肉灵芝以子实体形式出售，深加工能力严重不足，开发水平有待进一步提升，以形成多元化产品适应市场需求。白肉灵芝目前未被纳入《中国药典》，西藏 2020 年提交的备案申请仍在审核中，其作为药品或保健食品原料的审批流程复杂，需投入资金进行安全性、有效性验证，这已经成为白肉灵芝产业发展的最大障碍。

基于以上问题急需投入研发资金，进行白肉灵芝资源学、遗传学、生理学、营养学以及药理学研究，为后续育种、栽培、产品开发等提供理论支持。在资源学研究方面，需对不同地域的白肉灵芝野生资源进行全面普查与系统收集，构建“一区一馆五库”保育体系，分析其地理分布特征、生态环境适应性以及遗传多样性，建立详细的资源档案，为品种筛选和保护，促进白肉灵芝产业的可持续发展提供基础数据。在遗传学研究方面，挖掘与高产、高质、抗逆等相关基因，通过基因编辑、分子标记辅助育种等先进技术，培育出优良的新品种，从根本上解决品种单一、品质不高的问题。在生理学方面，探索栽培新模式和新技术，研发替代基质（如秸秆、菌渣），以提升栽培生产能力和产品质量。在营养学研究方面，分析白肉灵芝的营养成分，包括多糖、三萜类化合物等活性成分的种类、含量及分布，明确其营养价值和功效，为深加工技术研发，如灵芝茶饮、护肤品等年轻化产品开发，打造食药用菌利用新赛道提供参考。药理学研究方面，需深入探究白肉灵芝的药用机制，明确其在增强免疫力、抗肿瘤、抗氧化等方面的作用，为其作为药品和保健产品的开发提供科学依据，推动白肉灵芝纳入《中国药典》，制定全国统一的质量标准。同时，需加强灵芝产业园建设，培育龙头企业，完善冷链物流与溯源体系，打造区域公用品牌，从而提升产品知名度和市场竞争力。

参考文献：

[1] Li TH, Hu HP, Deng WQ, et al. *Ganoderma leucocontextum*, a new member of the *G. lucidum* complex from southwestern China[J]. Mycoscience, 2015, 56(1): 81-85.

[2] Umar A, Ahmed S, Bashir H. *Ganoderma leucocontextum*, a new record from Pakistan[J]. Mycotaxon, 2021, 136(2): 529-539.

[3] Dar AH, Sheikh AR, Wani AH, et al. *Ganoderma leucocontex-*

tum, a new addition to indian mycoflora from Kashmir Himalaya [J]. Biology Bulletin, 2024, 51(3): 540-545.
[4] 沈亚恒, 李挺, 胡惠萍, 等. 白肉灵芝-中国西南地区一个重要灵芝种类[J]. 食用菌学报, 2015, 22(4): 49-52, 95.
[5] 李玉, 李泰辉, 杨祝良, 等. 中国大型菌物资源图鉴[M]. 河南: 中原农民出版社, 2016.
[6] 姚春馨, 田果廷, 王晖. 白肉灵芝三个新品种的选育报告[J]. 菌物学报, 2022, 41(12): 2095-2097.
[7] 黄龙花, 贺凤, 刘远超, 等. 一种白肉灵芝的快速鉴定方法[J]. 农业生物技术学报, 2017, 25(1): 159-164.
[8] 姚春馨, 陈卫民, 柴红梅, 等. 云南白灵芝菌株分子鉴定及SSR遗传多样性分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(19): 6415-6423.
[9] 莫伟鹏, 刘远超, 胡惠萍, 等. 白肉灵芝菌丝体生物学特性的初步研究[J]. 中国食用菌, 2017, 36(6): 33-38.
[10] 牛开阳, 李娥贤, 何俊, 等. 野生白肉灵芝固体培养特性、驯化栽培及活性成分分析[J]. 中国食用菌, 2022, 41(11): 24-34, 9.
[11] 尚陆娥, 孙达锋, 李建英, 等. 白肉灵芝液体培养基配方优化及代料栽培技术[J]. 中国食用菌, 2023, 42(3): 79-83 +9.
[12] 康晟菀, 周启武, 刘迪, 等. 可控环境因子对白肉灵芝菌丝生长的影响[J]. 北方园艺, 2023(23): 107-114.
[13] 高磊. 西藏白肉灵芝菌丝体发酵条件初探[J]. 西藏农业科技, 2021, 43(3): 78-80.
[14] 胡惠萍, 刘远超, 莫伟鹏, 等. 两株西藏白肉灵芝菌株特性初探[J]. 食用菌学报, 2017, 24(1): 50-54.
[15] 何焕清, 陈淑娟, 黄育江, 等. 西藏白肉灵芝段木栽培技术[J]. 中国食用菌, 2019, 38(5): 25-28, 31.
[16] 吴晓蕖, 刘艳芳, 张劲松, 等. 白肉灵芝'云灵3号'选育[J]. 食用菌学报, 2024, 31(5): 37-45.
[17] 唐明先, 陈杭, 罗孝贵, 等. 灵芝新品种康定灵芝选育研究[J]. 中国食用菌, 2018, 37(5): 84-86.
[18] 仇昊. 白肉灵芝与赤芝杂交选育高三萜含量新品种研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2022.
[19] 仇昊, 田莉, 刘笑天, 等. 双单杂交技术选育亮盖灵芝与白肉灵芝优良性状杂交子[J]. 菌物学报, 2022, 41(12): 2083-2094.
[20] 刘林峰. 园林废弃物木质纤维素高效降解菌的筛选及其发酵条件的优化[D]. 林芝: 西藏农牧学院, 2021.
[21] 刘林峰, 何建清, 张格杰, 等. 园林废弃物木质纤维素降解大型真菌的筛选及能力研究[J]. 高原农业, 2021, 5(3): 249-255.
[22] 李元洪, 崔胜, 王坤龙, 等. 利用柞蚕区柞树老梢袋料栽培白肉灵芝关键技术[J]. 北方蚕业, 2022, 43(1): 42-44, 7.
[23] 谢荣. 西藏白肉灵芝栽培关键技术[J]. 食用菌, 2017, 39(5): 59-61.
[24] 肖瑶, 冯鹏, 刘敬, 等. 西藏白肉灵芝研究进展[J]. 林业科技通讯, 2023, (5): 112-114.
[25] 西藏自治区农牧科学院蔬菜研究所. 一种西藏白肉灵芝栽培方法: 201510014239.9[P]. 2015-04-08.
[26] 谢荣. 拉萨日光温室6种食用菌周年栽培技术[J]. 西藏农业科技, 2022, 44(1): 89-91.
[27] 姚春馨, 梁明泰, 马渊浩, 等. 白肉灵芝土传病原微生物的分离与鉴定[J]. 西南农业学报, 2022, 35(12): 2811-2818.
[28] Yao C, Tao N, Liu J, et al. Differences in soil microbiota of continuous cultivation of *Ganoderma leucocontextum*[J]. Agronomy-Basel, 2023, 13(3): 888.
[29] 高磊. 连作与轮作对温室土壤中真菌多样性的影响[J]. 南方农业, 2020, 14(9): 191-193.
[30] 谢荣, 韩俊杰, 宝丽, 等. 连作及栽培料对西藏白肉灵芝三萜的影响[J]. 食用菌, 2021, 43(6): 68-70.
[31] Wang M, Meng G, Yang Y, et al. Telomere-to-telomere genome assembly of tibetan medicinal mushroom *Ganoderma leucocontextum* and the first copia centromeric retrotransposon in macrofungi genome[J]. Journal of Fungi, 2024, 10(1): 15.
[32] Liu Y, Huang L, Hu H, et al. Whole-genome assembly of *Ganoderma leucocontextum* (Ganodermataceae, Fungi) discovered from the Tibetan Plateau of China[J]. G3-Genes Genomes Genetics, 2021, 11(12): jkab337.
[33] 李敏敏, 赵岑, 赵翠敏, 等. 灵芝科真菌的全基因组特征分析[J]. 中国食用菌, 2023, 42(4): 47-53.
[34] 汪小芳. 白肉灵芝线粒体基因组解析及其同核异质体构建[D]. 长春: 吉林农业大学, 2022.
[35] 刘潮, 盛妍妍, 姜斌, 等. 灵芝属真菌线粒体基因组特征及进化[J]. 南方农业学报, 2022, 53(10): 2876-2884.
[36] 叶丽云, 孟国良, 何小芳, 等. 灵芝属不同种线粒体基因组比较分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2022, 41(8): 1723-1731.
[37] 汪小芳, 杨莹, 孟国良, 等. 白肉灵芝单核菌株交配型位点解析[J]. 菌物研究, 2024, 22(2): 173-182.
[38] Liu WY, Guo HB, Yang RH, et al. UPLC-ESI-MS/MS-based widely targeted metabolomics reveals differences in metabolite composition among four *Ganoderma* species[J]. Frontiers in Nutrition, 2024, 11: 1335538.
[39] 熊卫萍. 西藏白肉灵芝的驯化栽培及其活性成分研究[C]. 中国科学院微生物研究所, 中国菌物学会, 楚雄州林业局, 云南省南华县人民政府: 2016 中国南华野生菌大会资料汇编, 2016: 23-23.
[40] Peng G, Xiong C, Zeng X, et al. Exploring nutrient profiles, phytochemical composition, and the antiproliferative activity of *Ganoderma lucidum* and *Ganoderma leucocontextum*: A comprehensive comparative study[J]. Foods, 2024, 13(4): 614-614.
[41] Wang P, Fang F, Yao C, et al. Comparison of nutritional and medicinal ingredients between *Ganoderma leucocontextum* and *G. lucidum*[J]. Agronomy-Basel, 2024, 14(11): 2523-2523.
[42] 仇昊, 田莉, 谢荣, 等. 白肉灵芝活性成分及其生物活性研究进展[J]. 贵州科学, 2021, 39(3): 32-36.
[43] 刘艳芳, 唐庆九, 王金艳, 等. 白肉灵芝子实体和菌丝体活性成分的比较[J]. 食用菌学报, 2021, 28(4): 20-26.
[44] 谢荣, 程池露, 冯娜, 等. 白肉灵芝子实体中影响三萜变化的因素分析[J]. 食用菌学报, 2021, 28(4): 75-81.
[45] 谢荣, 韩俊杰, 宝丽, 等. 西藏白肉灵芝三萜高效液相检测分析及含量测定[J]. 西藏农业科技, 2021, 43(4): 44-50.
[46] 代焕琴, 董望, 陈报送, 等. 白肉灵芝菌种选育及活性成分研究[C]. 中国菌物学会: 中国菌物学会 2023 年学术年会论

文摘要—药用真菌,2023:15.
[47] Zhang J,Ma K,Chen H,et al. A novel polycyclic meroterpenoid with aldose reductase inhibitory activity from medicinal mushroom *Ganoderma leucocontextum*[J]. Journal of Antibiotics,2017,70(8):915-917.
[48] Wang K,Bao L,Xiong W,et al. Lanostane triterpenes from the tibetan medicinal mushroom *Ganoderma leucocontextum* and their inhibitory effects on HMG-CoA reductase and α-glucosidase[J]. Journal of Natural Products,2015,78(8):1977-1989.
[49] Zhao ZZ,Chen HP,Huang Y,et al. Lanostane triterpenoids from fruiting bodies of *Ganoderma leucocontextum*[J]. Natural Products and Bioprospecting,2016,6(2):103-109.
[50] Zhao ZZ,Chen HP,Li ZH,et al. Leucocontextins A-R,lanostane-type triterpenoids from *Ganoderma leucocontextum*[J]. Fitoterapia,2016,109:91-98.
[51] Zhang J,Ma K,Han J,et al. Eight new triterpenoids with inhibitory activity against HMG-CoA reductase from the medical mushroom *Ganoderma leucocontextum* collected in Tibetan Plateau[J]. Fitoterapia,2018,130:79-88.
[52] Wang K,Bao L,Ma K,et al. A novel class of α-glucosidase and HMG-CoA reductase inhibitors from *Ganoderma leucocontextum* and the anti-diabetic properties of ganomycin I in KK-Ay mice[J]. European Journal of Medicinal Chemistry,2017,127:1035-1046.
[53] Liu G,Wang K,Kuang S,et al. The natural compound GL22,isolated from *Ganoderma* mushrooms,suppresses tumor growth by altering lipid metabolism and triggering cell death[J]. Cell Death and Disease,2018,9(6):1-14.
[54] Chen H,Zhang J,Ren J,et al. Triterpenes and meroterpenes with neuroprotective effects from *Ganoderma leucocontextum*[J]. Chemistry & Biodiversity,2018,15(5):e1700567.
[55] Qi Z,Deng S,Wu Y,et al. The effects of *Ganoderma leucocontextum* triterpenoids treatment on the D-galactose and aluminum chloride-induced Alzheimer-like pathology in mouse brain[J]. Journal of Ethnopharmacology,2024,334:118530.
[56] 陈舒明. 三种胁迫(水杨酸、热处理、乙酸)下灵芝和白肉灵芝的灵芝三萜指纹图谱变化[D]. 南京:南京农业大学,2020.
[57] Peng S,Ou Y,Zhang Y,et al. Extraction optimization and bioactivity of polysaccharides from *Ganoderma leucocontextum* spores[J]. Pharmaceuticals,2025,18(2):241-241.
[58] Gao X,Qi J,Ho CT,et al. Purification,physicochemical properties,and antioxidant activities of two low-molecular-weight polysaccharides from *Ganoderma leucocontextum* fruiting bodies[J]. Antioxidants,2021,10(7):1145-1145.
[59] 田星,路丛丛. 基于 Keap1/Nrf2/HO-1 信号通路和氧化应激效应研究白肉灵芝多糖对小鼠运动性疲劳的保护作用[J]. 中国食品添加剂,2023,34(1):127-136.
[60] Gao X,Qi J,Ho CT,et al. Structural characterization and immunomodulatory activity of a water-soluble polysaccharide from *Ganoderma leucocontextum* fruiting bodies[J]. Carbohydrate Polymers,2020,249:116874.
[61] Gao X,Zeng R,Qi J,et al. Immunoregulatory activity of a low-molecular-weight heteropolysaccharide from *Ganoderma leucocontextum* fruiting bodies *in vitro* and *in vivo*[J]. Food Chemistry-X,2022,14:100321-10321.
[62] 王昱,何九军. 白肉灵芝水提物对新生大鼠胆红素脑病的影响[J]. 井冈山大学学报(自然科学版),2023,44(5):64-72.
[63] 熊川,陈诚,陈祖琴,等. 白肉灵芝水提物促进 PC-12 细胞分化作用研究[J]. 天然产物研究与开发,2016,28(7):1135-1138,43.
[64] 王昱,秦序,何九军,等. 白肉灵芝水提物改善衰老大鼠认知功能的作用[J]. 解剖学报,2022,53(6):711-718.
[65] 王昱,秦序,何九军. 白肉灵芝水提物对脑缺血大鼠海马神经元的保护作用[J]. 中国畜牧兽医,2021,48(10):3864-3871.
[66] 王昱,秦序,何九军,等. 白肉灵芝水提物对神经元损伤的保护作用及其机制[J]. 甘肃农业大学学报,2021,56(5):28-34.
[67] 王昱,秦序,何九军,等. 白肉灵芝水提物对脑缺血后大脑神经元损伤的保护作用[J]. 西北民族大学学报(自然科学版),2021,42(3):31-36.
[68] 熊川,陈诚,黄文丽,等. 白肉灵芝水提物对 H_2O_2 诱导 PC12 细胞凋亡的保护作用[J]. 食品安全质量检测学报,2016,7(2):662-668.
[69] 王昱,何九军,张宗舟. 白肉灵芝水提物对衰老大鼠皮肤的作用研究[J]. 天然产物研究与开发,2019,31(12):2131-2136.
[70] 郭金英,朱优优,刘贵巧,等. 不同品种灵芝主要活性成分与营养物质比较分析[J]. 北方园艺,2017,(17):177-180.
[71] Li X,Xie Y,Peng J,et al. Ganoderiol F purified from *Ganoderma leucocontextum* retards cell cycle progression by inhibiting CDK4/CDK6[J]. Cell Cycle,2019,18(21):3030-3043.
[72] 潘俊,田浩,曲媛,等. 不同产地白肉灵芝的重金属含量与毒性评价[J]. 西南农业学报,2021,34(11):2496-2502.
[73] Deng S,Aga EB,Xie H,et al. Evaluation of the acute toxicity and 28-days subacute toxicity of the alcoholic extract from *Ganoderma leucocontextum*[J]. Food Science and Nutrition,2023,11(1):434-442.
[74] 王娟,游金坤,邓雅元,等. 不同品种灵芝子实体挥发性成分分析[J]. 中国食用菌,2021,40(11):56-62.
[75] Li J,Miao Y,Guo C,et al. Ultrasound combined mechanical wall-breaking extraction of new *Ganoderma leucocontextum* polysaccharides and their application as a structural and functional improver in set fat-free goat yogurt production[J]. Food Chemistry,2025,468:142374.
[76] Umar A,Ahmed S. Optimization,purification and characterization of laccase from *Ganoderma leucocontextum* along with its phylogenetic relationship[J]. Scientific Reports,2022,12(1):2416.
[77] Zhou X,Wnag J,Shao G,et al. Bidirectional solid-state fermentation of highland barley by edible fungi to improve its functional components,antioxidant activity and texture characteristics[J]. Plant Foods for Human Nutrition,2024,79(2):308-315.