

野生食用菌“苇菇”的物种多样性及中华美味蘑菇适生区预测

曹槟¹, 林汝楷², 刘冬梅^{3*}, 赵瑞琳^{1,4*}

1 中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101

2 三明市食用菌技术推广站, 福建 三明 365000

3 中国环境科学研究院生态研究所, 北京 100012

4 中国科学院大学生命科学学院, 北京 101408

摘要:“苇菇”是主产于新疆的野生食用菌, 主要分布于我国西北内陆湖泊周边的芦苇或多枝柎柳林内, 埋生或半埋生在土壤中。本研究共采集和收集相关标本 91 份, 开展了形态学和分子系统学研究, 结果表明这些宏观形态特征相似的“苇菇”标本并非一个物种, 而是分属于蘑菇属 *Bivelares* 组的大肥蘑菇 *Agaricus bitorquis*、中华美味蘑菇 *A. sinodeliciosus* 和亚托柄蘑菇 *A. subperonatus*; 及 *Nigrobrunnescentes* 组的帕达纳蘑菇 *A. padanus*。本文对“苇菇”形态进行了描述, 并提供了它们的分种检索表。其中大肥蘑菇、亚托柄蘑菇和帕达纳蘑菇在我国和欧洲等地均有分布, 而中华美味蘑菇仅在我国有报道。据此, 依据 1950–2000 年生物气候数据结合中华美味蘑菇的分布实地调查结果, 利用最大熵模型(maximum entropy model, MaxEnt)开展了对中华美味蘑菇分布区的分析和预测, 结果表明中华美味蘑菇适生区在我国主要为新疆天山山脉南北两侧、西藏西南部、青海海西州、甘肃西北部以及内蒙古西部地区; 预测国外适生区域在中亚的哈萨克斯坦和蒙古国。物种分布模型涉及的环境变量对模型的贡献率显示, 最湿月降水量、最暖季度降水量、最冷季度平均温度和最暖月最高温是影响中华美味蘑菇分布的主要环境因子。研究结果表明中华美味蘑菇适生区域狭窄, 为狭域种, 建议应加强相关资源的保护, 并积极拓展其可持续利用途径以降低对野生中华美味蘑菇子实体的过度消耗。

关键词: 蘑菇属; 系统发育; 最大熵模型

[引用本文] 曹槟, 林汝楷, 刘冬梅, 赵瑞琳, 2022. 野生食用菌“苇菇”的物种多样性及中华美味蘑菇适生区预测. 菌物学报, 41(2): 190-203

Cao B, Lin RK, Liu DM, Zhao RL, 2022. Diversity of the ‘reed mushrooms’ and prediction of potential geographic distribution of *Agaricus sinodeliciosus*. *Mycosystema*, 41(2): 190-203

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006); 国家自然科学基金(31961143010, 31970010, 31470152); 北京市食用菌创新团队(BAIC05-2021); 中国科学院农业微生物先进技术工程实验室(KFJ-PTXM-016)
Supported by the Biodiversity Survey and Assessment Project of the Ministry of Ecology and Environment of China (2019HJ2096001006), the National Natural Science Foundation of China (31961143010, 31970010, 31470152), the Beijing Innovative Consortium of Agriculture Research System (BAIC05-2021), and the CAS Engineering Laboratory for Advanced Microbial Technology of Agriculture (KFJ-PTXM-016).

*Corresponding authors. E-mail: ldmgenetics@qq.com, zhaorl@im.ac.cn

ORCID: CAO Bin (0000-0002-5020-1551), ZHAO Ruilin (0000-0001-8129-9339)

Received: 2021-06-16, accepted: 2021-07-12

Diversity of the ‘reed mushrooms’ and prediction of potential geographic distribution of *Agaricus sinodeliciosus*

CAO Bin¹, LIN Rukai², LIU Dongmei^{3*}, ZHAO Ruilin^{1,4*}

1 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 Edible Fungi Technology Promotion Station, Sanming 365000, Fujian, China

3 Institute of Ecology, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

4 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China

Abstract: The ‘reed mushrooms’ are general designation of wild edible fungi grown with *Phragmites australis* or *Tamarix ramosissima* in lakeside and mainly distributed in Xinjiang. In this study, ITS1-5.8S-ITS2 (ITS) sequences were used to assess species delimitation of the specimens of ‘reed mushroom’ collected from Xinjiang. Combined with morphological examination, four species of *Agaricus*, i.e. *A. bitorquis*, *A. padanus*, *A. sinodeliciosus*, and *A. subperonatus* were recognized. The morphological descriptions, photos, and ITS for each species, as well as the dichotomous key were given. Maximum likelihood phylogenetic analysis of 55 ITS sequences from GenBank and 91 newly generated sequences in this study were performed. The four species from Xinjiang were well supported in the ITS tree. Voucher specimens were deposited in the Mycological Herbarium, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing (HMAS). The geographical distribution data and correlating environmental factors of *A. sinodeliciosus* were used to model potential distribution using the maximum entropy model (MaxEnt). The highly suitable growing regions of *A. sinodeliciosus* were relatively limited, mainly located in northwestern China and Central Asia. In China, it is mainly distributed in the two sides of Tianshan Mountains, southwestern Tibet, Haixi State of Qinghai, northwestern Gansu, and western Inner Mongolia. The most effective environmental factors, namely the precipitation of wettest month, the precipitation of warmest quarter, the mean temperature of coldest quarter and the maximum temperature of warmest month, had decisive influence upon distribution of the species. Due to limited suitable region of *A. sinodeliciosus* growth, the protection should be strengthened and sustainable utilization approaches should be developed.

Keywords: *Agaricus*; phylogeny; MaxEnt

“苇菇”又称“红柳菇”，生长在新疆等西北内陆湖畔，由于子实体个体肥厚、味道鲜美，是当地著名的野生食用菌。“苇菇”生长于芦苇丛或红柳林中，子实体埋生，一般春秋两季出菇，每年4-5月间为出菇旺季。根据“苇菇”子实体菌褶离生、孢子印棕色和具有菌环的形态特征，可以明确它属于蘑菇属 *Agaricus* L.，隶属于担子菌门 Basidiomycota、蘑菇纲 Agaricomycetes、蘑菇目 Agaricales、蘑菇科

Agaricaceae。蘑菇属物种被广泛认为是草腐性的，而且世界性分布，能适应各种不同生态和气候类型，从靠近北极圈的寒温带到温带、热带亚热带地区；从草原、森林到干旱的荒漠地区都有分布。蘑菇属物种的形态多样，大多数具有典型的伞菌形态，为了适应不同的生态和气候类型，少数物种腹菌化，如在澳大利亚中部干旱区分布的 *A. colpeteorum* T. Lebel、*A. lamelliperditus* T. Lebel & M.D. Barrett、*A.*

wariatodes (Grgur.) T. Lebel 和 *A. chartaceus* T. Lebel (Parra 2008, 2013; Kerrigan 2016; He *et al.* 2017)。

蘑菇属分类研究历史悠久, 分类系统繁多, 近年来随着分子技术的发展并在分类研究中广泛应用, 蘑菇属的分类系统也不断趋向于自然和稳定。Zhao *et al.* (2016) 在全球蘑菇属标本的多基因系统发育与形态学研究基础上将演化时间作为新增指标, 建立了蘑菇属标准化分类体系, 将蘑菇属划分为 5 个亚属以及 20 个组。在随后多项研究中, 采用蘑菇属内演化时间在 30 Mya 左右分亚属、20 Mya 左右分组为补充指标, 又有来自亚洲及美洲的新亚属和组发表 (Chen *et al.* 2017; He *et al.* 2018; Parra *et al.* 2018; Ortiz-Santana *et al.* 2021), 目前蘑菇属共包括 6 个亚属和 26 个组。这些工作为蘑菇属资源的准确认识提供了必要的保障。

蘑菇属的种类丰富, 第 10 版《真菌词典》记载全世界蘑菇属共约 200 个物种 (Kirk *et al.* 2008), 近年来由于其分子系统发育研究及分类系统的不断完善, 大量新种被发现, 蘑菇属物种数量已达 500 余种 (He *et al.* 2019), 目前我国已报道的有分子系统发育和形态学研究共同支持的蘑菇属物种 116 个 (刘安琪 2020)。蘑菇属物种具有较高的食用和保健价值, 我国共有 47 个种可食用, 其中 18 种兼具食用与药用价值 (Wu *et al.* 2019), 随着蘑菇属资源的不断发现及研究的深入, 我国蘑菇属的食药菌种类数量仍在不断增加 (Cao *et al.* 2021)。

本研究对新疆埋生或半埋生, 俗称为“茸菇”的蘑菇属物种进行了较为广泛的采样, 经过形态和分子系统学研究, 发现“茸菇”并不是单一物种, 而包含了蘑菇属 4 个物种, 分别为大肥蘑菇 *A. bitorquis* (Quél.) Sacc.、中华美味蘑菇 *A. sinodeliciosus* Z.R. Wang & R.L. Zhao、帕达纳蘑菇 *A. padanus* Lancon. 和亚托柄蘑菇 *A. subperonatus* (J.E. Lange) Singer, 其中中华美味

蘑菇 *A. sinodeliciosus* 是 2015 年发表来自新疆的新种。通过文献调研, 这 4 个种中只有中华美味蘑菇仅在我国有报道, 其他 3 个种在我国和欧洲等地均有分布。据此, 依据中华美味蘑菇已知的地理分布数据和分布地的环境因子数据, 以最大熵模型 (MaxEnt) 对其可能的分布范围进行了模拟预测, 为其保护和可持续利用提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究材料

91 份标本为新疆维吾尔自治区采集获得, 保存于中国科学院微生物研究所菌物标本馆 (HMAS)。

1.2 物种鉴定

1.2.1 形态学研究

宏观形态学研究包括标本子实体菌盖大小、颜色、菌盖表面附属物有无及其特征; 菌褶着生方式、宽度、颜色、疏密程度、小菌褶有无; 菌柄长短、粗细、颜色; 菌环形状、上下表面附属物有无及其特征; 菌肉颜色、气味, 受伤后是否变色等信息。微观形态特征主要包括担子、担孢子、褶缘囊状体、侧生囊状体、菌盖表皮菌丝的形态等, 具体操作参照 Parra (2008) 的方法。

1.2.2 分子系统学研究

DNA 提取、序列扩增和测序、序列处理及系统发育分析等参照曹槟等 (2019) 的方法。

1.3 中华美味蘑菇分布区预测和适生性分析

1.3.1 分布数据

数据来自 2015–2019 年间在新疆、青海的野外调查, 以 GPS 记录采集点的坐标信息, 共计 20 个中华美味蘑菇的分布样点。

1.3.2 气候数据

采用 1950–2000 年生物气候数据, 包括 19 个生物气候变量 (Hijmans *et al.* 2005)。所有的气候数据均下载于世界气象数据库 Worldclim (<http://www.worldclim.org/>), 空间分辨率为 5 arc-minutes。

1.3.3 MaxEnt 模型分析

采用MaxEnt version 3.4.1对分布数据进行分析,随机选取75%的样点作为训练集,其余作为验证数据集,对预测结果的准确度进行评估。利用ArcGIS对预测结果进行重分类,将预测图的适生值划分为4个等级(0-0.25为不适生区;0.26-0.50为低适生区;0.51-0.75为中适生区;0.76-1.0为高适生区)。利用刀切法(Jackknife)检验变量重要性,同时利用ROC曲线评价模型预测结果的精确度,ROC曲线下的面积(AUC)越大表示模型模拟效果越好(0.5-0.6,不及格;0.6-0.7,较差;0.7-0.8,一般;0.8-0.9,良好;0.9-1.0,优秀)(Phillips & Dudík 2008)。

2 结果与分析

2.1 分子系统发育研究结果

本研究共提取了91份“苇菇”标本DNA,并获得ITS序列,通过BLAST确认了“苇菇”序列均属于蘑菇属*Pseudochitonina*亚属的*Bivelares*组和*Nigrobrunnescetes*组。从GenBank中下载了*Pseudochitonina*亚属32个种的参考序列54条(其中模式标本序列12条),涵盖了*Bivelares*组和*Nigrobrunnescetes*组的已知物种。选取自测及GenBank下载的共计146条蘑菇属ITS序列,以草地蘑菇*Agaricus campestris* L.作为外群,采用最大似然法构建系统发育树(图1)。根据系统发育树,“苇菇”标本分布在*Pseudochitonina*亚属的*Bivelares*组和*Nigrobrunnescetes*组中。29份标本和大肥蘑菇*A. bitorquis*、32份标本和中华美味蘑菇*A. sinodeliciosus*以及3份标本和亚托柄蘑菇*A. subperonatus*聚在一起,分别获得99%、100%以及87%的自展支持率,并同属于*Bivelares*组获得100%支持率;27份标本和帕达纳蘑菇*A. padanus*聚在一起,获得98%的支持率,属于*Nigrobrunnescetes*组,具有56%的支持率。

2.2 形态学研究结果

“苇菇”的生长环境均为气候干旱、昼夜温差大、日照时间长的盐碱沙土地,子实体埋生或半埋生(图2A)。构成“苇菇”的4个种宏观形态特征相似,如菌盖初半球形,后扁半球形至圆盘形,表面具有紧贴的棕色鳞片;菌褶离生,幼时为白色,随着成熟过程变为粉红色、红棕色至棕黑色;菌肉白色,伤后变淡红色或红棕色。在显微镜下,它们的微观特征也具有很强的相似性,如担孢子均为椭球形,光滑,深棕色;担子棍棒状,具4个担子小梗;褶缘囊体多为棒状;菌盖表皮菌丝圆柱形,偶尔分支,分隔处不缢缩或略微缢缩(图3)。通过细致的比较形态学研究,结合系统发育分析结果,发现构成“苇菇”的实际为4个种,且区分的关键形态特征有:菌环发育方式及特征、菌褶侧生囊体有无以及担孢子大小。据此,“苇菇”的形态分种检索表如下:

1. 菌环从下向上发育,往往开口向上,靴状(inferous)..... 2
1. 菌环从上向下发育,往往开口向下,裙状(superous)..... 3
2. 双菌环;菌褶无侧生囊体;担孢子小,5.5-5.9-6.7×4.5-4.9-5 μm..... 大肥蘑菇 *A. bitorquis*
2. 单菌环;菌褶有侧生囊体;担孢子大,6.4-7.2-8.3×4.9-5.7-6.4 μm..... 中华美味蘑菇 *A. sinodeliciosus*
3. 菌环厚;担孢子小,5.5-6.3-7.5×4.8-5.2-6 μm..... 亚托柄蘑菇 *A. subperonatus*
3. 菌环薄,易破碎;担孢子大,6.5-7.7-9.2×5-6.1-7.2 μm..... 帕达纳蘑菇 *A. padanus*

Agaricus subgenus *Pseudochitonina* section *Bivelares*

Agaricus bitorquis (Quél.) Sacc., Syll. Fung. 5: 998 (1887) Fig. 2B

大肥蘑菇 图 2B

子实体埋生、半埋生或表生。菌盖直径40-150 mm,初半球形,后扁半球形至圆盘形,

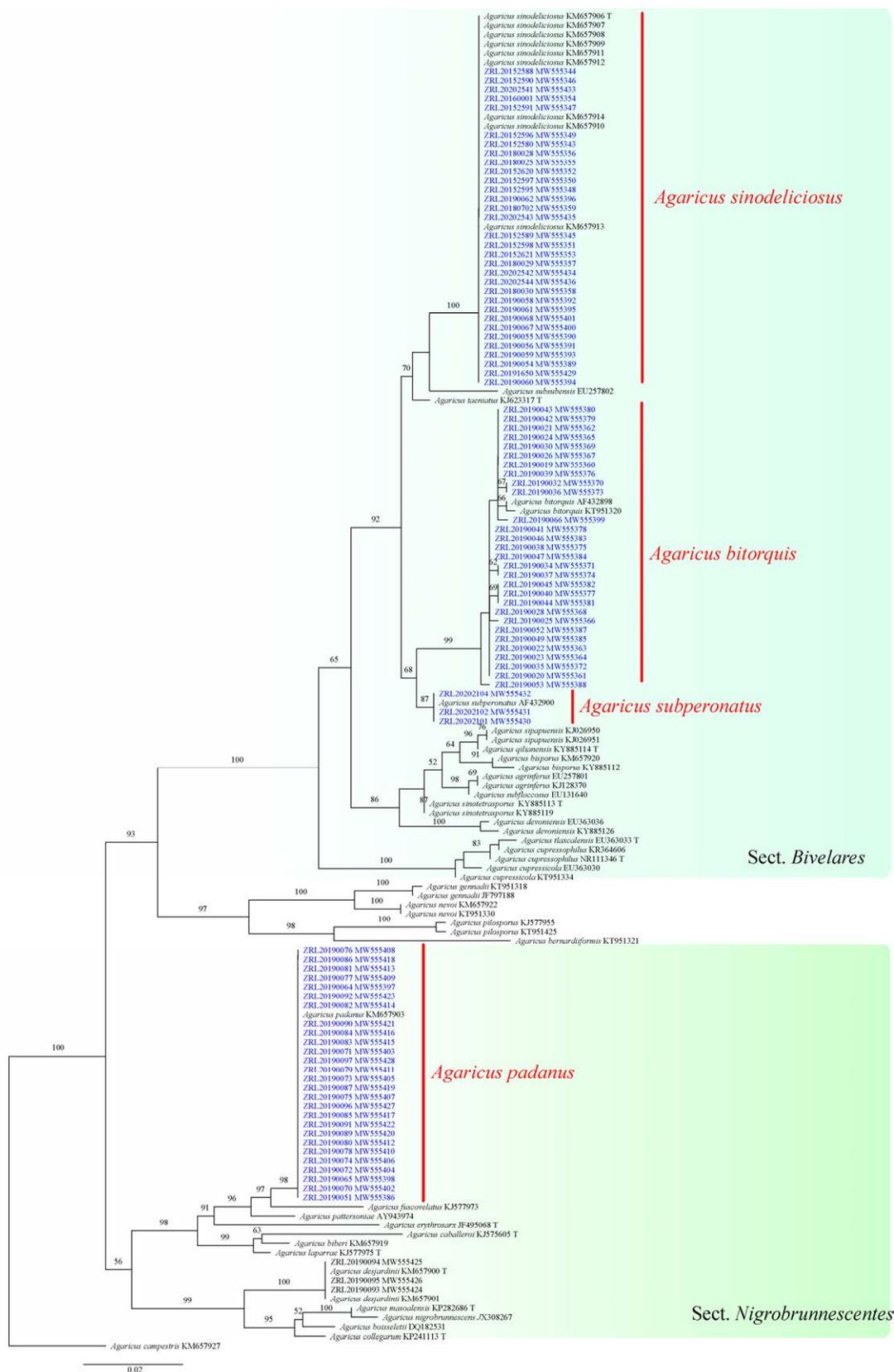
图 1 基于 ITS 序列构建的蘑菇属 *Pseudochitonina* 亚属系统发育树 (BS≥50)Fig. 1 Phylogenetic tree of *Agaricus* subgenus *Pseudochitonina* based on ITS (BS≥50).



图 2 “苇菇”子实体宏观形态图 A: 子实体埋生; B: 大肥蘑菇; C: 中华美味蘑菇; D: 亚托柄蘑菇; E: 帕达纳蘑菇. 标尺=2 cm

Fig. 2 Basidiomes. A: Buried fruit bodies; B: *Agaricus bitorquis*; C: *A. sinodeliciosus*; D: *A. subperonatus*; E: *A. padanus*. Bars=2 cm.

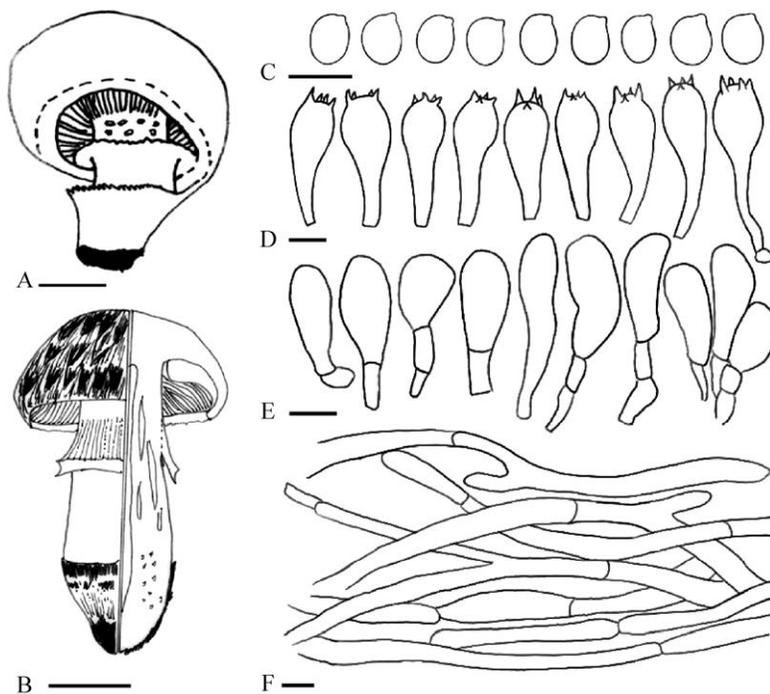


图 3 “苇菇”的关键形态特征 A: 大肥蘑菇(菌环从下向上发育, 开口向上, 靴状); B: 亚托柄蘑菇(菌环从上向下发育, 开口向下, 裙状); C: 担孢子形态; D: 担子形态; E: 褶缘囊体形态; F: 菌盖表皮菌丝形态. 标尺: A, B=2cm, C-F=10 μ m. A 和 B 参考 Parra (2008)

Fig. 3 Key characteristics of ‘reed mushrooms’. A: *Agaricus bitorquis* (Annulus inferous); B: *A. subperonatus* (Annulus superous); C: Basidiospores; D: Basidia; E: Cheilocystidia; F: Pileipellis hyphae. Bars: A, B=2 cm, C-F=10 μ m. A and B were redrawn by referring to Parra (2008).

顶部平或中心略下凹，表面光滑，白色，受伤后变淡黄色。菌褶离生，密集，宽达 5 mm，幼时为白色、粉红色，成熟后为深棕色。菌柄长 40–120 mm，直径 12–30 mm，等宽或基部略微膨大，表面光滑，白色，受伤后变红棕色。菌环从下往上发育，开口向上，靴状，往往形成双菌环，膜质，通常生于菌柄下部。菌肉白色，伤后变淡红色或红棕色。气味蘑菇味。

担孢子 $5.5-5.9-6.7(-7) \times (4-)4.5-4.9-5(-5.5) \mu\text{m}$ ， $Q=1.1-1.21-1.35(-1.4)$ ，近球形至椭圆形，光滑，深棕色。担子 $20-26 \times (5-)7-10 \mu\text{m}$ ，棍棒状，具 4 个担子小梗，小梗长达 3 μm 。褶缘囊体 $12-30 \times 6-13 \mu\text{m}$ ，多为棒状。菌盖表皮菌丝宽 3–9 μm ，分隔处略有缢缩，端部渐细。

KOH 和 Schaffer 反应：阴性(不变色)。

分布：世界广布。

研究标本：新疆巴音郭楞蒙古自治州博湖县，2019 年 6 月 8 日，曹槟，HMAS 281628 (ZRL20190019)，HMAS 291221–HMAS 291227 (ZRL20190020–ZRL20190026)，HMAS 281629 (ZRL20190028)，HMAS 291229 (ZRL20190030)，HMAS 291230 (ZRL20190032)，HMAS 291231–HMAS 291244 (ZRL20190034–ZRL20190047)。新疆巴音郭楞蒙古自治州和硕县，2019 年 6 月 12 日，曹槟，HMAS 291245 (ZRL20190049)，HMAS 291247 (ZRL20190052)，HMAS 291248 (ZRL20190053)。新疆博尔塔拉蒙古自治州博乐市新疆生产建设兵团农五师九十团，2019 年 6 月 14 日，曹槟，HMAS 255776 (ZRL20190066)。

Agaricus sinodeliciosus Z.R. Wang & R.L. Zhao, *Phytotaxa* 202(3): 192 (2015) Fig. 2C

中华美味蘑菇 图 2C

子实体埋生或半埋生。菌盖直径 50–120 mm，初为垫状或扁球形，之后展开菌盖中央略微内陷，边缘内卷，表面覆盖紧贴的细小棕色或淡黄色的鳞片，底色为污白色，受伤后变红棕

色。菌褶离生，密集，较窄，红棕色至棕色，完全成熟后为深棕色，且有多种小菌褶。菌柄长 20–100 mm，直径 30–80 mm，初为宽梭形并具有钝圆的基部，成熟后为圆柱形并具有逐渐尖锐的基部。菌环为较厚的膜质，自下向上发育，开口朝上，靴状，下表面棕黄色。菌肉厚实，白色，伤后变红棕色。气味蘑菇味。

担孢子 $6.4-7.2-8.3(-9) \times 4.9-5.7-6.4 \mu\text{m}$ ， $Q=1.2-1.27-1.5$ ，宽椭球形至椭圆形，光滑，棕色。担子数量少， $13-17 \times 4-7 \mu\text{m}$ ，棒状，具 4 个担子小梗，小梗长达 2 μm 。褶缘囊体 $20-41 \times 6-10 \mu\text{m}$ ，幼时长椭圆形，逐渐发育为棒状或宽棒状，通常具有一个细长的柄部，透明或内部填充棕黄色色素。具侧生囊体，形态与褶缘囊体相似。菌盖表皮菌丝宽 4–16 μm ，圆柱状，有分支，弯曲，越宽的菌丝其分隔处越窄，内部含有淡棕色的色素。

KOH 和 Schaffer 反应：阴性(不变色)。

分布：中国新疆、青海等西北地区。

研究标本：新疆博尔塔拉蒙古自治州精河县艾比湖，2012 年 5 月 10 日，王卓仁，HMAS 255793 (Isotype)。新疆巴音郭楞蒙古自治州和硕县，2019 年 6 月 12 日，曹槟，HMAS 255773–HMAS 255775 (ZRL20190054–ZRL20190056)，HMAS 281630 (ZRL20190058)，HMAS 281425 (ZRL20190059)，HMAS 281631 (ZRL20190060)，HMAS 291249 (ZRL20190061)，HMAS 291250 (ZRL20190062)，HMAS 291253 (ZRL20190067)，HMAS 281632 (ZRL20190068)。

Agaricus subperonatus (J.E. Lange) Singer, *Lilloa* 22: 432 (1951) Fig. 2D

亚托柄蘑菇 图 2D

子实体埋生、半埋生或表生。菌盖直径 50–150 mm，初半球形，后平展至圆盘形，表面具有紧贴的三角形纤维状鳞片，鳞片呈深棕色或红棕色，菌盖边缘通常超出菌褶达 5 mm。菌褶

离生，密集，宽达 7 mm，幼时为白色成熟后为深棕色。菌柄长 35–150 mm，直径 15–30 mm，棒状或圆柱形，基部渐细外菌幕常残留，菌环以上部分光滑，白色，菌环以下具纤维状覆盖物。菌环为较厚的膜质，自上向下发育，开口朝下，裙状，上表面具浅白色条纹，下表面具纤维状覆盖物。菌肉白色，伤后变淡红色。气味蘑菇味。

担孢子 (5.2–)5.5–6.3–7.5(–8.2)×(4.5–)4.8–5.2–6(–7) μm ， $Q=1.1–1.21–1.35$ ，近球形至椭球形，光滑，深棕色。担子 25–36×8–14 μm ，棍棒状，担孢子小梗长达 4 μm 。褶缘囊体 21–53×7–13 μm ，多为棒状或圆柱形，极少梭形。菌盖表皮菌丝宽 4–11 μm ，分隔处几乎不缢缩。

KOH 和 Schaffer 反应：阴性(不变色)。

分布：中国西北地区；欧洲广布；北美五大湖周边。

研究标本：新疆昌吉回族自治州玛纳斯县兰州湾镇，2020 年 9 月，林汝楷，HMAS 291530 (ZRL20202101)，HMAS 291531 (ZRL20202102)，HMAS 291532 (ZRL20202104)。

Agaricus subgenus *Pseudochitonia* section *Nigrobrunnescens*

Agaricus padanus Lancon., Riv. Micol. 45(1): 30 (2002) Fig. 2E

帕达纳蘑菇 图 2E

子实体埋生、半埋生或表生。菌盖直径 40–80 mm，初半球形，后圆盘形，中心通常内陷，表面覆盖淡棕色至黄棕色鳞片，底色为灰白色，菌盖触碰后变红棕色。菌褶离生，密集，棕色至深棕色，边缘颜色浅且完整。菌柄长 40–80 mm，直径 20–38 mm，表面光滑，白色至灰白色。菌环自上向下发育，开口朝下，裙状，单层，膜质，上表面条纹状。菌肉伤后初为淡灰白色，逐渐变淡红色或紫罗兰色。气味蘑菇味。

担孢子 6.5–7.7–9.2×5–6.1–7.2 μm ， $Q=1.07–1.27–1.55$ ，近球形至椭球形，光滑，棕色。担子 18–30×6–12 μm ，棒状顶部圆或平截，透明具

有 2 或 4 个担子小梗，小梗长达 4 μm 。褶缘囊体 15–30×6–16 μm ，棒状或端部膨大或不规则的棒状，基部通常具有 1–2 个分隔，透明或具有淡棕色的色素。菌盖表皮菌丝宽 3–7 μm ，圆柱形，偶尔分支，分隔处不缢缩或略微缢缩。

KOH 和 Schaffer 反应：阴性(不变色)。

分布：中国西北地区；意大利。

研究标本：新疆巴音郭楞蒙古自治州和硕县，2019 年 6 月 12 日，曹槟，HMAS 291246 (ZRL20190051)。新疆博尔塔拉蒙古自治州博乐市新疆生产建设兵团农五师九十团，2019 年 6 月 14 日，曹槟，HMAS 291251 (ZRL20190064)，HMAS 291252 (ZRL20190065)。新疆博尔塔拉蒙古自治州博乐市新疆生产建设兵团农五师九十一团，2019 年 6 月 14 日，曹槟，HMAS 281633 (ZRL20190070)，HMAS 291254–HMAS 291257 (ZRL20190071–ZRL20190074)，HMAS 281634 (ZRL20190075)，HMAS 291258–HMAS 291260 (ZRL20190076–ZRL20190078)，HMAS 281635 (ZRL20190079)，HMAS 291261 (ZRL20190080)，HMAS 291262 (ZRL20190081)，HMAS 255777 (ZRL20190082)，HMAS 255778 (ZRL20190083)，HMAS 291263–HMAS 291266 (ZRL20190084–ZRL20190087)。新疆博尔塔拉蒙古自治州博乐市新疆生产建设兵团农五师八十二团蘑菇滩，2019 年 6 月 15 日，曹槟，HMAS 291267–HMAS 291270 (ZRL20190089–ZRL20190092)，291273 (ZRL20190096)，HMAS 291274 (ZRL20190097)。

2.3 中华美味蘑菇的生态分布区预测

2.3.1 模型评估

计算结果显示，平均训练和测试 AUC 值分别为 0.998 和 0.999，说明 MaxEnt 模型模拟效果非常好。

2.3.2 潜在分布范围

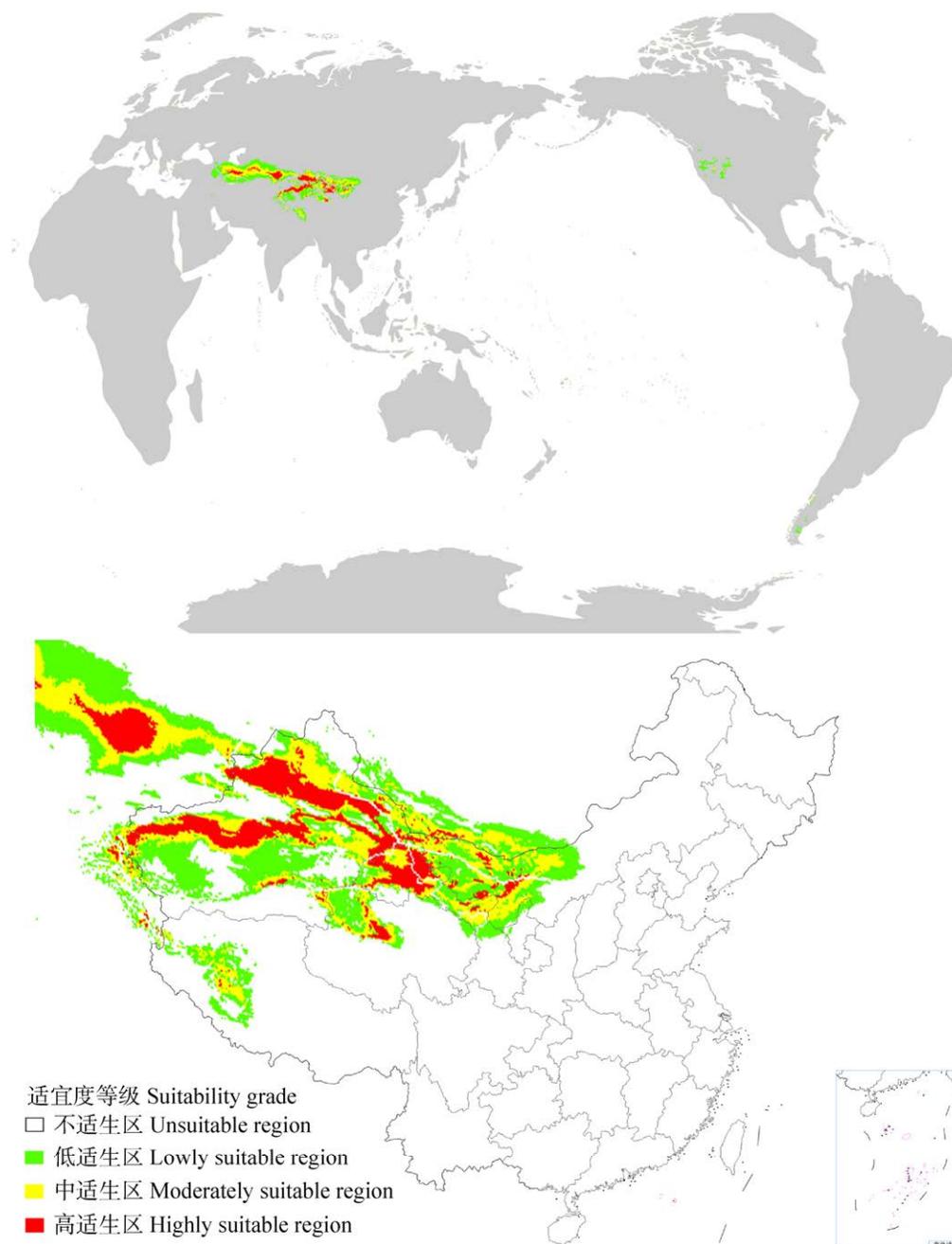
中华美味蘑菇适生区较为狭窄，高适生区主要位于我国西北部及中亚地区(哈萨克斯坦及蒙古国)，在我国主要分布于新疆天山山脉南北

两侧区域、西藏西南部、青海海西州、甘肃西北部以及内蒙古西部地区(图 4)。

2.3.3 影响中华美味蘑菇分布的主要环境因子

影响中华美味蘑菇分布的最主要因子为最湿月降水量(Bio13), 其对模型的贡献率达 40%, 其次为最暖季度降水量(Bio18)、最冷季度平均温度

(Bio11)和最暖月最高温(Bio5), 它们的贡献率分别为 16.9%、16.5%和 15.4%(表 1)。这 4 个主要气候因子的响应曲线显示(图 5), 当最湿月降水量达 15 mm 或最暖季度降水量达 35 mm 或最冷季度平均温度达 -8°C 或最暖月最高温达 28°C 时中华美味蘑菇分布概率最大。



审图号: GS (2021) 6081 号

图 4 基于 MaxEnt 模型预测中华美味蘑菇的适生区

Fig. 4 Potential distribution regions of *Agaricus sinodeliciosus*.

表 1 物种分布模型涉及的环境变量及其对模型的贡献率

Table 1 Environmental variables used to create the species distribution model and their percentage contribution to model performance

编号 Code	环境变量 Environmental variable	贡献率 Contribution (%)
Bio1	年均温 Annual mean temperature	1.0
Bio2	昼夜温差月均值 Mean diurnal range	0.5
Bio3	等温性 Isothermality	3.3
Bio4	温度季节性变化的标准差 Temperature seasonality	0
Bio5	最暖月最高温 Max. temperature of warmest month	15.4
Bio6	最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	1.0
Bio7	年均温变化范围 Temperature annual range	0.2
Bio8	最湿季度平均温度 Mean temperature of wettest quarter	0
Bio9	最干季度平均温度 Mean temperature of driest quarter	0
Bio10	最暖季度平均温度 Mean temperature of warmest quarter	0
Bio11	最冷季度平均温度 Mean temperature of coldest quarter	16.5
Bio12	年均降水量 Annual precipitation	0
Bio13	最湿月降水量 Precipitation of wettest month	40.0
Bio14	最干月降水量 Precipitation of driest month	2.2
Bio15	降水量变异系数 Precipitation seasonality	0.6
Bio16	最湿季度降水量 Precipitation of wettest quarter	0
Bio17	最干季度降水量 Precipitation of driest quarter	1.1
Bio18	最暖季度降水量 Precipitation of warmest quarter	16.9
Bio19	最冷季度降水量 Precipitation of coldest quarter	1.3

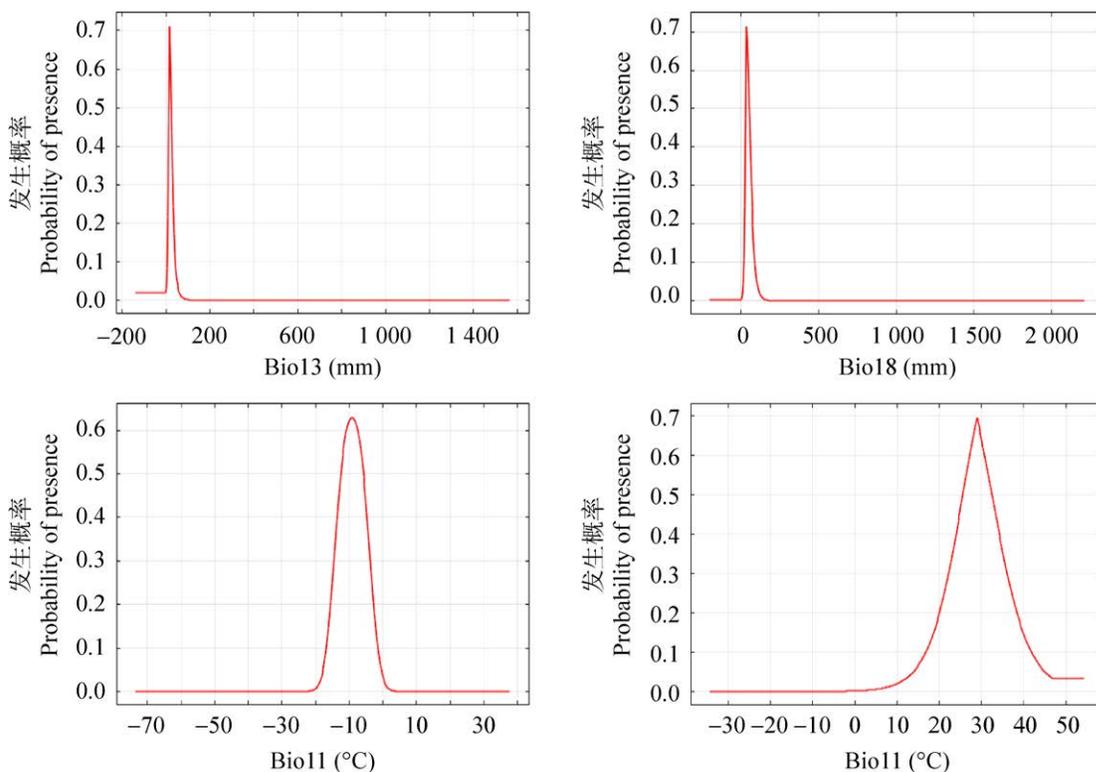


图 5 主要气候因子的响应曲线

Fig. 5 Response curves of main climate factors.

3 讨论

3.1 “茸菇”的物种多样性

通过较为广泛的标本采集和相关研究表明,生长于新疆芦苇及红柳林中,子实体埋生、半埋生的野生食用菌“茸菇”虽然形态特征较为相似,但并不是单一物种,而是分属于蘑菇属 *Pseudochitonia* 亚属,2个不同组的物种,分别为 *Bivelares* 组的大肥蘑菇 *A. bitorquis*、中华美味蘑菇 *A. sinodeliciosus* 和亚托柄蘑菇 *A. subperonatus*; 及 *Nigrobrunnescentes* 组的帕达纳蘑菇 *A. padanus*。这4个物种为了适应气候干旱、昼夜温差大、日照时间长的盐碱沙土地(王秀云和孔爱琴 1987; 张连成和王勇辉 2014),子实体表现出埋生或半埋生的特性。其中只有中华美味蘑菇 *A. sinodeliciosus* 现仅在我国有报道(Wang *et al.* 2015; 徐鸿雁等 2018; 胡日瓦 2019; 徐珍等 2019); 而大肥蘑菇 *A. bitorquis* 是世界广布种,能适应各种不同生态和气候类型,也有埋生的报道(Parra 2008; Kerrigan 2016); 帕达纳蘑菇 *A. padanus* 除分布在我国外(胡日瓦和图力古尔 2019),仅在意大利有报道,主要生长在运河两边的草地上(Parra 2008); 亚托柄蘑菇 *A. subperonatus* 欧洲广布(Parra 2008),在北美主要分布于五大湖周边,也有埋生或半埋生的情况(Kerrigan 2016),在我国已有文献记载(曾辉等 1995),在本研究中首次获得分子系统发育支持,并保藏了凭证标本。本文的研究结果表明过去对我国西部地区大型真菌种类研究薄弱(戴玉成等 2021; 王科等 2021),西部地区大型真菌的多样性还有待进一步研究。

中华美味蘑菇发表于 2015 年,但之前通过形态学研究,发现该物种形态特征与原产地为欧洲的圆孢蘑菇 *A. gennadii* (Chatin & Boud.) P.D. Orton 相似,所以中华美味蘑菇曾被命名为圆孢

蘑菇(卯晓岚 2000)。随着分子生物学的发展,以 DNA 序列为基础的分子系统发育研究表明来自新疆的“圆孢蘑菇”和欧洲的圆孢蘑菇分属于蘑菇属中亲缘关系较远的不同组内:新疆标本属于蘑菇属的 *Bivelares* 组,而来自欧洲的圆孢蘑菇则属于 *Chitonioides* 组(Wang *et al.* 2015)。在形态学上这两个种也存在明显区别:新疆的“圆孢蘑菇”具有中到大型的子实体,多为埋生或半埋生,菌肉受伤后有明显的红棕色变色,最为特殊的是菌褶除了拥有褶缘囊体外,还有侧生囊体(Wang *et al.* 2015); 而圆孢蘑菇并不具有埋生或半埋生的生长特性,菌肉受伤后不变色,也没有侧生囊体(Parra 2008)。因此来自新疆的“圆孢蘑菇”被正式描述并命名为中华美味蘑菇 *A. sinodeliciosus*,模式标本保存于中国科学院微生物研究所菌物标本馆,模式标本的 ITS 序列提交 GenBank (No. KM657906) (Wang *et al.* 2015)。

此外在 GenBank 中的 ITS 序列 No. AM930983 和中华美味蘑菇相似度非常高,而这个菌株被给予的名字为原产地来自哈萨克斯坦的巴尔喀什蘑菇 *A. balchaschensis* Samgina & G.A. Nam (Hildén *et al.* 2013)。通过查阅发表该序列的论文发现,该论文中没有任何形态描述和相关分类信息,无法确定该菌株鉴定为巴尔喀什蘑菇的分类依据。然而根据 1989 年发表巴尔喀什蘑菇的原始论文(这也是关于巴尔喀什蘑菇唯一的分类学论文),中华美味蘑菇和巴尔喀什蘑菇有明显的形态差异,如巴尔喀什蘑菇没有褶缘囊体和侧生囊体(Samgina & Nam 1989),而中华美味蘑菇拥有大量的褶缘囊体和侧生囊体等。所以我们推测 GenBank 中序列 AM930983 很有可能应该为中华美味蘑菇,但被错误鉴定为巴尔喀什蘑菇。

3.2 中华美味蘑菇适生区预测表明其为狭域种

用于中华美味蘑菇适生区预测的分布数据

为本课题组在新疆和青海两地实地野外调查所获得的坐标位点。由预测结果推测中华美味蘑菇还可能分布在西藏、甘肃以及内蒙古地区。根据文献调研,除新疆、青海外,中华美味蘑菇在甘肃(徐珍等 2019)、内蒙古(胡日瓦 2019)已有分布报道,这进一步说明了 MaxEnt 模型预测分布区与中华美味蘑菇实际分布区的拟合度较高,预测结果较为可信。本研究主要运用气候因子对中华美味蘑菇适生范围进行了模拟预测,后续如果结合其他因素,如土壤性质、生境破碎化以及人为干扰等,预计能获得更加精确可靠的预测结果。

本研究调查发现,近年来因过度采挖和生态环境改变等因素影响,中华美味蘑菇野生资源已日趋减少。如博斯腾湖曾经为中华美味蘑菇的主产区,但自从 2016 年以来,湖水持续上涨,造成周边芦苇、红柳面积不断缩小,从而使其所需生境面积日趋减少,博斯腾湖周边中华美味蘑菇种群已濒临灭绝。中华美味蘑菇适生区的预测结果不仅对于全面掌握中华美味蘑菇资源的分布状况具有一定参考价值,同时也能为中华美味蘑菇种质资源保护及人工抚育区域规划提供必要的理论参考。

3.3 中华美味蘑菇资源保护、挖掘与可持续利用

在就地保护方面,随着政府部门对生态环境、生物多样性的重视,2000年6月中华美味蘑菇栖息地之一的艾比湖湿地成为自治区级自然保护区,2007年4月又晋升为国家级自然保护区,中华美味蘑菇的栖息地受到了一定的保护。虽然保护区未将中华美味蘑菇作为主要保护对象,但在保护生态环境的同时,也在一定程度上保护了中华美味蘑菇。在迁地保护方面,对中华美味蘑菇开展人工驯化栽培技术的研究,是近年来食用菌领域的一个关注重点,并有人工驯化出菇的报道,如李传华等(2018)发

现中华美味蘑菇不需覆土即可出菇。虽然中华美味蘑菇已实现人工实验室驯化,但大面积栽培的技术尚不成熟(王俊燕 2002; 苟小清等 2014; 徐鸿雁等 2018)。中华美味蘑菇作为狭域种,野生资源有限,因此还需要通过各项保护措施加大对其保护力度。

大多数食用菌都适宜在偏酸的环境中生长,适合菌丝生长的 pH 在 3–8 之间,以 5–6.5 为宜, pH 大于 7 时生长受阻,大于 9 时几乎完全停止生长,不同的食用菌其最适 pH 稍有不同,双孢蘑菇喜中性环境,灰树花最耐酸,其他大都喜偏酸性环境(罗信昌和陈士瑜 2010),然而本文中所描述的蘑菇属物种在我国西北生态脆弱地区经历了长期的演化,是能适应特殊盐碱环境的大型真菌代表(凌志琳 2019),因此深入挖掘中华美味蘑菇耐盐碱遗传资源具有重要意义。前期通过 CAPS 分子标记、交配实验和出菇实验的验证,已证明中华美味蘑菇的生活史为异宗配合为主,存在部分假同宗配合,其假同宗配合遵循非随机模型(Ling *et al.* 2019)。这些研究对该菇的人工栽培条件优化、新品种培育、开发等方面提供了必要的理论基础。

致谢:感谢新疆生产建设兵团农业建设第五师农业科学研究所付文进研究员和巴音郭楞州科学技术局赵春生工程师在野外调查中给予的指导和帮助。感谢青海大学农林科学院青藏高原野生植物资源研究所徐鸿雁研究员提供标本。

[REFERENCES]

- Cao B, He MQ, Ling ZL, Zhang MZ, Wei SL, Zhao RL, 2021. A revision of *Agaricus* section *Arvenses* with nine new species from China. *Mycologia*, 113(1): 191-211
- Cao B, Li GJ, Zhao RL, 2019. Species diversity and geographic components of *Russula* from the Greater and Lesser Khinggan Mountains. *Biodiversity Science*, 27(8): 854-866 (in Chinese)
- Chen J, Callac P, Parra LA, Karunarathna SC, He MQ, Moinard M, de Kesel A, Raspé O, Wisitrasameewong K, Hyde KD, Zhao RL, 2017. Study in *Agaricus* subgenus *Minores* and allied clades reveals a new

- American subgenus and contrasting phylogenetic patterns in Europe and Greater Mekong Subregion. *Persoonia*, 38: 170-196
- Dai YC, Yang ZL, Cui BK, Wu G, Yuan HS, Zhou LW, He SH, Ge ZW, Wu F, Wei YL, Yuan Y, Si J, 2021. Diversity and systematics of the important macrofungi in Chinese forests. *Mycosystema*, 40: 770-805 (in Chinese)
- Gou XQ, Fu ZY, Wang XJ, Xu MM, Wang JB, 2014. Domestication and cultivation of *Agaricus gennadii*. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 23(3): 177-179 (in Chinese)
- He MQ, Chen J, Zhou JL, Ratchadawan C, Hyde KD, Zhao RL, 2017. Tropic origins, a dispersal model for saprotrophic mushrooms in *Agaricus* section *Minores* with descriptions of sixteen new species. *Scientific Reports*, 7: 5122
- He MQ, Chuankid B, Hyde KD, Cheewangkoon R, Zhao RL, 2018. A new section and species of *Agaricus* subgenus *Pseudochitonina* from Thailand. *MycKeys*, 40: 53-67
- He MQ, Zhao RL, Hyde KD, *et al.*, 2019. Notes, outline and divergence times of Basidiomycota. *Fungal Diversity*, 99: 105-367
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978
- Hildén K, Mäkelä MR, Lankinen P, Lundell T, 2013. *Agaricus bisporus* and related *Agaricus* species on lignocellulose production of manganese peroxidase and multicopper oxidases. *Fungal Genetics and Biology*, 55: 32-41
- Hu RW, 2019. Investigation and domestication on *Agaricus* species in Inner Mongolia and Northeast China. Master Thesis, Jilin Agricultural University, Changchun. 1-84 (in Chinese)
- Hu RW, Bau T, 2019. Biological characteristics and domestication cultivation of wild edible fungus *Agaricus padanus*. *Northern Horticulture*, 2019(1): 143-149 (in Chinese)
- Kerrigan RW, 2016. *Agaricus* of North America. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 114: 1-574
- Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA, 2008. *Dictionary of the fungi*. 10th ed. CABI International, Wallingford. 1-771
- Li CH, Liu PP, Zhao CS, Jia W, Li TH, Li ZP, Chen MJ, 2018. *Agaricus sinodeliciosus*: one wild species of *Agaricus* cultivated successfully without casing. *Mycosystema*, 37(5): 595-605 (in Chinese)
- Ling ZL, 2019. Comparative genomic and transcriptomic analysis of *Agaricus sinodeliciosus*. Master Thesis, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. 1-82 (in Chinese)
- Ling ZL, Wang HJ, Callac P, Zhao RL, 2019. Offspring analysis using two CAPS markers reveals amphithallism in the edible mushroom *Agaricus sinodeliciosus*. *Mycologia*, 111(3): 384-394
- Liu AQ, 2020. Phylogenetic study of *Agaricus* in main forests of China. Master Thesis, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. 1-269 (in Chinese)
- Luo XC, Chen SY, 2010. Collection of mushroom industry in China. Tsinghua University Press, Beijing. 1-2284 (in Chinese)
- Mao XL, 2000. The macrofungi in China. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. 1-719 (in Chinese)
- Ortiz-Santana B, Chen J, Parra LA, Angelini C, Lodge DJ, Kerrigan RW, Callac P, 2021. The genus *Agaricus* in the Caribbean II. Refined phylogeny of *Agaricus* subg. *Spissicaules* with description of two new sections and eight new species. *Mycological Progress*, 20: 381-411
- Parra LA, 2008. *Agaricus* L. *Allopsalliota* Nauta & Bas. *Fungi Europaei* 1. Edizioni Candusso, Alassio. 1-824
- Parra LA, 2013. *Agaricus* L. *Allopsalliota* Nauta & Bas. *Fungi Europaei* 1A. Candusso Edizioni s.a.s., Alassio. 1-1168
- Parra LA, Angelini C, Ortiz-Santana B, Mata G, Billette C, Rojo C, Chen J, Callac P, 2018. The genus *Agaricus* in the Caribbean. Nine new taxa mostly based on collections from the Dominican Republic. *Phytotaxa*, 345: 219-271
- Phillips SJ, Dudík M, 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2): 161-175
- Samgina DI, Nam GA, 1989. Novyyi vid iz roda *Agaricus* L.: Fr. *Izvestiya Akademii Nauk Kazakhskoi SSR Seriya Biologicheskaya*, 156: 78-80
- Wang JY, 2002. Experiment on domestication and cultivation of *Agaricus gennadii*. *Acta Edulis Fungi*, 9(1): 36-39 (in Chinese)
- Wang K, Chen SL, Dai YC, Jia ZF, Li TH, Liu TZ, Phurbu D, Mamut R, Sun GY, Bau T, Wei SL, Yang ZL, Yuan HS, Zhang XG, Cai L, 2021. Overview of China's nomenclature novelties of fungi in the new century (2000–2020). *Mycosystema*, 40: 822-833 (in Chinese)
- Wang XY, Kong AQ, 1987. Investigation on wild mushroom from Bosten Lake. *Arid Zone Research*, 1987(4): 62-63 (in Chinese)
- Wang ZR, Parra LA, Calla P, Zhou JL, Fu WJ, Dui SH, Hyde KD, Zhao RL, 2015. Edible species of *Agaricus* (Agaricaceae) from Xinjiang Province (western China). *Phytotaxa*, 202: 185-197

- Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC, 2019. Resource diversity of Chinese macrofungi: edible, medicinal and poisonous species. *Fungal Diversity*, 98: 1-76
- Xu HY, Liu HL, Luo CY, 2018. Identification, biological characteristics and domestication of *Agaricus sinodeliciosus*. *Acta Edulis Fungi*, 25(2): 56-61 (in Chinese)
- Xu Z, Li GX, Zhang MY, Zhang LJ, Wang RJ, Song CY, Tan Q, Shang XD, 2019. Domestication and cultivation of *Agaricus sinodeliciosus* using wheat straw substrate. *Acta Agriculturae Shanghai*, 35(3): 80-84 (in Chinese)
- Zeng H, Wang ZS, Mao N, 1995. Common species of *Agaricus* and their applications. *Edible Fungi*, 1995(1): 2-4 (in Chinese)
- Zhang LC, Wang YH, 2014. Chemical properties of reed growing soil in Ebinur wetlands. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 32(4): 159-162+235 (in Chinese)
- Zhao RL, Zhou JL, Chen J, Margaritescu S, Sánchez-Ramírez S, Hyde KD, Callac P, Parra LA, Li GJ, Moncalvo JM, 2016. Towards standardizing taxonomic ranks using divergence times – a case study for reconstruction of the *Agaricus* taxonomic system. *Fungal Diversity*, 78: 239-292
- [附中文参考文献]**
- 曹槟, 李国杰, 赵瑞琳, 2019. 大小兴安岭地区红菇属物种多样性及其地理成分. *生物多样性*, 27(8): 854-866
- 戴玉成, 杨祝良, 崔宝凯, 吴刚, 袁海生, 周丽伟, 何双辉, 葛再伟, 吴芳, 魏玉莲, 员瑗, 司静, 2021. 中国森林大型真菌重要类群多样性和系统学研究. *菌物学报*, 40: 770-805
- 苟小清, 付振艳, 王晓军, 胥萌萌, 王建国, 2014. 焉耆黑蘑菇驯化栽培研究. *西北农业学报*, 23(3): 177-179
- 胡日瓦, 2019. 内蒙古和东北地区蘑菇属真菌资源及驯化栽培研究. 吉林农业大学硕士论文, 长春. 1-84
- 胡日瓦, 图力古尔, 2019. 丁香蘑菇野生菌株的生物学特性及驯化栽培. *北方园艺*, 2019(1): 143-149
- 李传华, 刘培培, 赵春生, 贾薇, 李泰辉, 李正鹏, 陈明杰, 2018. 无需覆土的蘑菇属食用菌——中国美味蘑菇. *菌物学报*, 37(5): 595-605
- 凌志琳, 2019. 中国美味蘑菇比较基因组学和转录组学研究. 中国科学院大学硕士论文, 北京. 1-82
- 刘安琪, 2020. 中国主要林区蘑菇属系统学研究. 中国科学院大学硕士论文, 北京. 1-269
- 罗信昌, 陈士瑜, 2010. 中国菇业大典. 北京: 清华大学出版社. 1-2284
- 卯晓岚, 2000. 中国大型真菌. 郑州: 河南科学技术出版社. 1-719
- 王俊燕, 2002. 圆孢蘑菇驯化栽培试验. *食用菌学报*, 9(1): 36-39
- 王科, 陈双林, 戴玉成, 贾泽峰, 李泰辉, 刘铁志, 普布多吉, 热衣木·马木提, 孙广宇, 图力古尔, 魏生龙, 杨祝良, 袁海生, 张修国, 蔡磊, 2021. 新世纪中国菌物新名称发表概况(2000–2020). *菌物学报*, 40: 822-833
- 王秀云, 孔爱琴, 1987. 博斯腾湖野生芫蘑调查. *干旱区研究*, 1987(4): 62-63
- 徐鸿雁, 刘海林, 罗春燕, 2018. 中国美味蘑菇野生菌株的鉴定、生物学特性及驯化研究. *食用菌学报*, 25(2): 56-61
- 徐珍, 李国贤, 张美彦, 章炉军, 王瑞娟, 宋春艳, 谭琦, 尚晓冬, 2019. 利用麦秸秆基质驯化栽培中国美味蘑菇. *上海农业学报*, 35(3): 80-84
- 曾辉, 王泽生, 毛宁, 1995. 蘑菇属中常见种及其应用. *食用菌*, 1995(1): 2-4
- 张连成, 王勇辉, 2014. 艾比湖湿地芦苇生长土壤的化学特性. *干旱地区农业研究*, 32(4): 159-162+235