



张波

吉林农业大学食药菌教育部工程研究中心博士。现任中国菌物学会菌物多样性及系统专业委员会副主任委员、中国菌物学会裸菌专业委员会副主任委员。美国农业部访问学者。从事大型真菌和黏菌系统分类学研究。

广义金钱菌属真菌研究概况

胡佳君^{1,2}, 张波^{1*}

1 吉林农业大学 食药菌教育部工程研究中心 吉林 长春 130118

2 东北师范大学生命科学学院 吉林 长春 130024

摘要: 广义金钱菌属分布广泛, 物种多样性丰富, 包括了许多具有食药菌价值的种类, 具有较高的经济、生态和科研价值, 但我国对该类真菌的关注较少。本文回顾了金钱菌属的建立与发展历程, 以及分子生物学研究方法应用于该类真菌后其系统学的变化过程; 介绍了欧洲与北美地区对裸脚伞复合群物种的区分过程; 总结了广义金钱菌属真菌在生物防治和药用功效及化学成分研究等方面的研究进展。同时, 还发现了各地对广义金钱菌属真菌的分类学研究水平差异较大, 各地区研究水平不均衡和分子系统学研究不完善等问题, 所以我国亟需对该类真菌资源调查与挖掘, 以期为后续研究提供参考依据。

关键词: 广义金钱菌属; 裸脚伞属; 资源; 生物防治

[引用本文]

胡佳君, 张波, 2023. 广义金钱菌属真菌研究概况. 菌物学报, 42(1): 143-159

Hu JJ, Zhang B, 2023. Research progress of *Collybia s.l.*: a review. Mycosystema, 42(1): 143-159

资助项目: 新疆生产建设兵团重点领域科技攻关计划(2021AB004); 江西主要特色食用菌优异种质资源创制及优质高效生态栽培技术研究(20212BBF61002); 现代农业产业体系研究专项(CARS20); “111”引智计划(D17014)

This work was supported by the Scientific and Technological Tackling Plan for the Key Fields of Xinjiang Production and Construction Corps (2021AB004), the Research on the Creation of Excellent Edible Mushroom Resources and High Quality and Efficient Ecological Cultivation Technology in Jiangxi Province (20212BBF61002), the Modern Agroindustry Technology Research System (CARS20), and the “111” Program (D17014).

*Corresponding author. E-mail: zhangbofungi@126.com

ORCID: HU Jiajun (0000-0002-7562-7612), ZHANG Bo (0000-0001-9508-8188)

Received: 2022-10-19; Accepted: 2022-11-03

Research progress of *Collybia s.l.*: a review

HU Jiajun^{1,2}, ZHANG Bo^{1*}

¹ Engineering Research Center of Edible and Medicinal Fungi, Ministry of Education, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, Jilin, China

² School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, Jilin, China

Abstract: *Collybia s.l.* is a wide-spread and rich diversity group with significant economic, ecological, and scientific research values. However, the Chinese species in this group were previously overlooked. This paper reviewed the establishment and research development of *Collybia s.l.*, and the systematic change since molecular method was applied to the taxonomy of this group. History of distinguishing *Gymnopus dryophilus* complex was also introduced. The recent research progress, especially on biological control, medicinal efficacy, and chemical composition research etc., were summarized. The problem of unequal level of regional investigation and deficiency in phylogeny studies in China, etc., were also pointed out. Potential and importance of species diversity and further research directions in China are predicted.

Keywords: *Collybia s.l.*; *Gymnopus*; resources; biological control

广义金钱菌属包括了一些具有重要药用、食用和生态价值的经济真菌，主要包含金钱菌属 *Collybia* (Fr.) Staude、粉金钱菌属 *Rhodocollybia* Singer 和裸脚伞属 *Gymnopus* (Pers.) Roussel 物种。广义金钱菌属真菌主要分布于北半球，目前对此类真菌研究最为深入的是欧洲与北美地区，南美洲、非洲、大洋洲和亚洲地区也有少量报道，但较为零散，并未系统深入研究。广义金钱菌属真菌担子果常金钱菌状，偶有小皮伞状或口蘑状，菌褶附生至直生，偶有离生，密至稀，白色至黄色或棕色，光滑或具绒毛，基部常具菌丝，偶具菌核，孢子印白色至奶油色或偶有粉色；担孢子椭圆形至泪滴状，非淀粉质或拟糊精至，缘囊体存在或缺失，无色，圆柱形至棒状，二叉状分叉至指状分叉，盖皮菌丝匍匐型，菌丝圆柱形放射状排列或交织排列，常具结壳，壁薄，膨大；常生于地上、枯落物上、腐木上或蘑菇残体上 (Halling 1983)。金钱菌属的主要特征为担子果金钱菌状，小型，群生。菌盖凸镜型至扁平，白色至灰棕色，肉质，无特殊气味；菌褶与菌盖同色，附生，密；菌柄与菌盖同色，纤维质，具粉霜，

基部具绒毛，具菌核。担孢子小，近球形至椭圆形，无色，非淀粉质；囊状体缺失；菌褶菌髓近平行型。其模式种为菌核金钱菌 *Collybia tuberosa* (Bull.) P. Kumm.。裸脚伞属真菌主要识别要点为担子果常金钱菌状，偶有小皮伞状或口蘑状，菌褶离生至微凹或直生，密，菌柄插入或否，基部常具刚毛，孢子印白色；担孢子椭圆形至短椭圆形，非淀粉质，缘囊体常存在且大量，盖皮菌丝表皮型或黏皮型，菌丝圆柱形放射状排列或似毛皮型或黏毛皮型交织排列，末端菌丝不规则珊瑚状(薄叶山矾型，*Dryophila* structure)，常具结痂和小短突，混以扫帚状和珊瑚状菌丝；锁状联合存在于各个部位(Oliveira *et al.* 2019)。其模式种为梭柄裸脚伞 *Gymnopus fusipes* (Bull.) Gray。而该属的部分物种具有较高的经济价值，如点地梅裸脚伞[亦称安络裸脚伞，*Gymnopus androsaceus* (L.) Della Magg. & Trassin]，具有镇痛作用(戴玉成和杨祝良 2008)，已被开发成药品，群生裸脚伞 *Gymnopus confluens* (Pers.) Antonín *et al.* 具有抗菌功能(Dai *et al.* 2009)；栎裸脚伞 *Gymnopus dryophilus* (Bull.) Murrill 具

有食用价值，在东北地区和西南地区被广泛食用。粉金钱菌属的主要识别要点为担子果肉质，易腐烂。菌盖稍黏，光滑，或表面呈放射纤维状；菌褶离生至直生或微凹；菌柄常纤维质；孢子印粉黄色至粉棕色，绝非白色。担孢子近球形，椭圆形至长椭圆形，有时泪滴状；缘囊体常见，有时稀少，圆柱形、纺锤形或棍棒状到珊瑚状或顶部指状分叉；盖皮菌丝表皮型或黏皮型，常由圆柱形菌丝构成，少珊瑚状分支；锁状联合常见。其模式种为斑盖粉金钱菌 *Rhodocollybia maculata* (Alb. & Schwein.) Singer。

本文综述了广义金钱菌属真菌分类学与分子系统学、药理药化、生物防治和胞外酶活性等方面的研究。

1 分类学研究

1.1 全球广义金钱菌属真菌研究概况

截至目前，根据真菌索引 Index Fungorum

记载全球已报道金钱菌属物种 252 个分类单元，裸脚伞属物种 267 个和粉金钱菌属物种 36 个，但对这类真菌的研究各地区间的差异较大。我们以裸脚伞属已报道的物种为例，对各大洲新种报道数量进行了统计(图1)，新种报道最多的前 3 个大洲分别为北美洲、欧洲和亚洲，分别占全球报道新种数的 39.14%、18.75%和 14.14%，而大洋洲和非洲报道的新种最少，分别仅报道新种 17 种和 12 种。同时我们对 2011 年至今描述的新种或新组合的数量进行了统计(图 2)。统计结果显示近十年来对裸脚伞属真菌研究的热点地区为亚洲和北美地区，分别报道新种或新组合 35 和 20 种。

依据科学引文数据库 Web of Science 收录的文章,我们分析了 1989 年至 2020 年间广义金钱菌属文章的年发文量(图 3)，发文量较多的国家有中国、捷克和美国等，且进入 21 世纪后对该类真菌的研究文章明显增加。

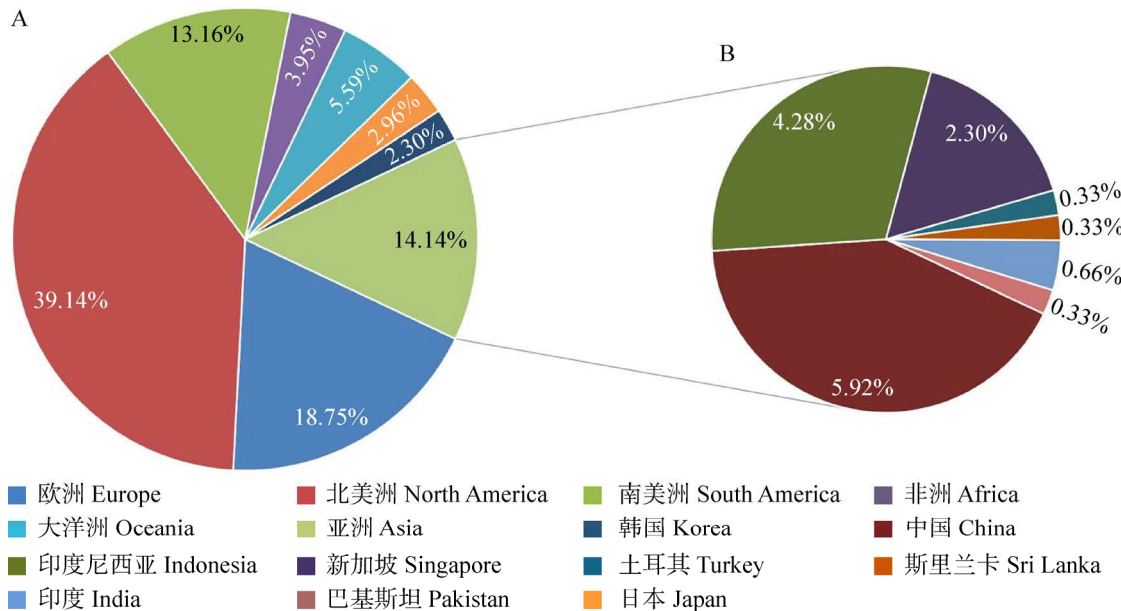


图 1 全球已报道广义金钱菌属物种新种在各大洲的分布及其中报道自亚洲的新种在各国的分布
A: 全球各大洲广义金钱菌属物种新种报道比例. B: 亚洲各国报道广义金钱菌属新种物种比例

Fig. 1 *Collybia s.l.* new species reported from different regions of the world. A: Proportions of *Collybia s.l.* new species reported from different continents. B: Proportion of *Collybia s.l.* new species reported from different Asian countries.

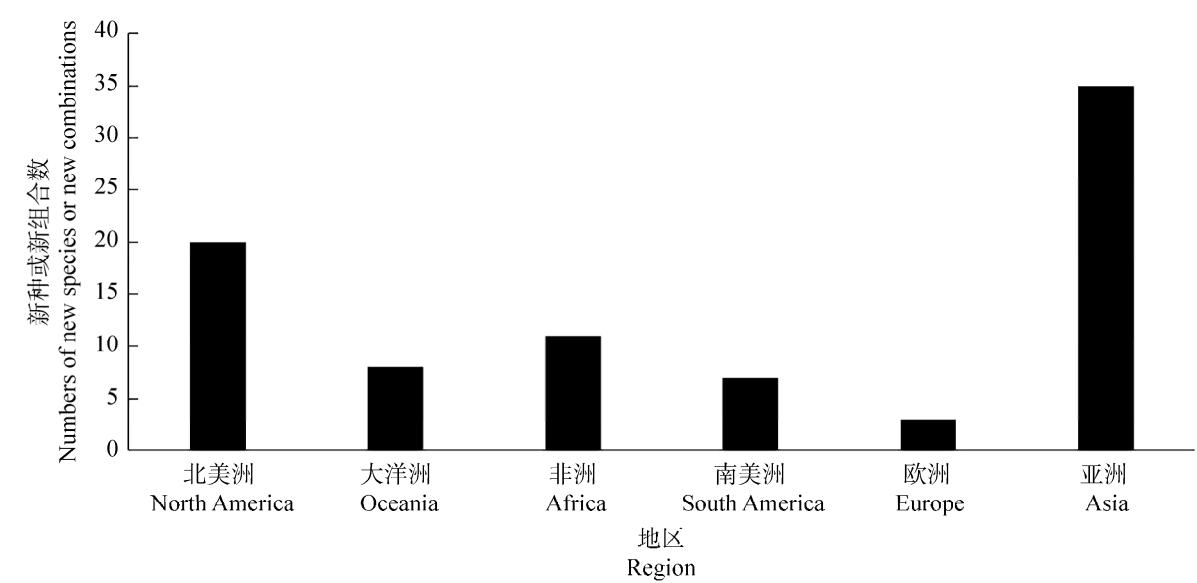


图2 2011 年至今各大洲新种或新组合报道数
Fig. 2 Number of new species or new combinations reported in the world since 2011.

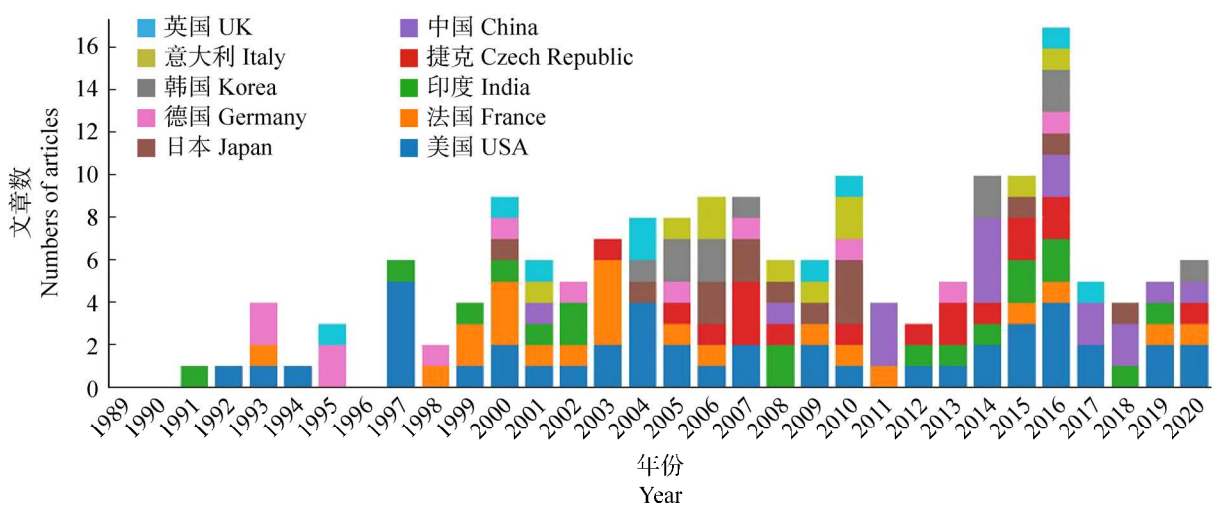


图3 1989–2020 年 Web of Science 中收录的广义金钱属真菌文章年发文量统计
Fig. 3 Annual publication statistics of articles concerning *Collybia s.l.* included in Web of Science from 1989 to 2020.

1.2 金钱菌属的建立和发展

“*Collybia*”一词是由 Fries 提出，意为硬币状的，中国学者将其译为金钱菌。起初，金钱菌为蘑菇属下一族——金钱菌族 *Agaricus* tribe *Collybia* Fr., Fries (1821)提出将 Persoon 建立的蘑菇属裸脚伞族 *Agaricus* sect. *Gymnopus* Per.下的物种并入其中。此时，蘑菇属金钱菌族是由一类担子果小型，菌盖肉质至膜状，菌柄中空且孢

子白色的真菌组成，Fries 将其分为膜盖组 Sect. *Genuinae* 和脐菇组 Sect. *Omphalariae*，分别包含 16 和 9 个物种。1838 年，Fries 修改金钱菌族的含义，将其定义为由孢子印白色，子实体易腐烂且菌盖边缘白色，菌柄软骨质的一类真菌组成。此次修改后只包含了 5 个原先的物种，并且将别的族中的 75 个物种并入其中，重新将其划分为条柄组 sect. *Striipedes*、光柄组 sect. *Levipedes*、

绒柄组 sect. *Vestipedes* 和灰褶组 sect. *Tephrophanae* 4 组。

随着研究的深入, Staude (1857) 认为金钱菌应独成属, 提出建立金钱菌属 *Collybia* (Fr.) Staude, 此后对金钱菌的研究正式进入到属这一级别的研究, 但是 Staude 对金钱菌属的定义更接近于 1821 年 Fries 定义的蘑菇属金钱菌族 *Agaricus* tribe *Collybia* Fr., 而非 1838 年修改后的金钱菌族, 并且 Staude 定义的金钱菌属的物种同时包含了部分典型的小皮伞属 *Marasmius* Fr. 的物种和金钱菌属 *Collybia* 的物种。Kummer 同样认为金钱菌 *Collybia* 应为独立的属, 但是其对金钱菌属的定义却更接近于 1838 年 Fries 定义的金钱菌族 (Antonín & Noordeloos 2010)。

19 世纪末至 20 世纪初的分类学家们普遍认同 Fries 与 Staude 的观点。Patouillard (1900) 在 Fries 提出的分类系统的基础上修改了金钱菌属光柄组 *Collybia* sect. *Levipedes* 的定义, 将其区分为有环与无环 2 类。Konrad & Maublanc (1935) 在 Fries 分类系统的基础上增加粉疣孢组 sect. *Nitellinae* 和球果组 sect. *Conigenae* 2 组, 并且在金钱菌属的研究上首次引入微观特征。此后不断有分类学家对金钱菌属的分类提出自己的观点。

在 Singer (1936) 出版的 *The Agaricales in Modern Taxonomy* (现代伞菌分类) 一书中将金钱菌属分为条柄组 sect. *Striipedes* (Fr.) Quél.、细网柄组 sect. *Dictyoplocae* (Mont.) Sing.、蓝紫组 sect. *Iocephalae* Sing. ex Halling、光柄组 sect. *Levipedes* (Fr.) Quél.、绒柄组 sect. *Vestipedes* (Fr.) Quél. 和枝盖组 sect. *Subfulmosae* Sing. 6 组, 在 1962 年与 1975 年出版的第 2 版与第 3 版中增加了缘囊组 sect. *Cystidiatae* Sing.、凝胶组 sect. *Iyotrma* Sing. 和金钱菌组 sect. *Collybia* Sing. 3 组 (Singer 1962, 1975), 并且在其第 4 版中认为应将其置于类脐菇科 *Omphalotaceae* 中, 而非口蘑科 *Tricholomataceae* (Singer 1986)。Kühner & Romagnesi (1953) 又将金钱菌属分为 sect. A–D 4

组 (未给出拉丁命名, 仅用 A、B、C 和 D 表示), 且本次分组所依据的特征与 Singer 在 *The Agaricales in Modern Taxonomy* (现代伞菌分类) 一书中所采用的形态特征有极大的不同。Lennox (1979) 在研究太平洋西北部地区的金钱菌状真菌后, 将部分金钱菌属物种移入新属微金钱菌属 *Microcollybia* Lennox 中, 仅保留少数物种在金钱菌属中。Halling (1983) 在对美国西北部地区及邻近地区的金钱菌属真菌研究后提出将条柄组 sect. *Striipedes* (Fr.) Quél. 提升至亚属的地位, 并将其命名为粉金钱菌亚属 Subgenus *Rhodocollybia* (Sing.) Halling, 并将细网柄组 sect. *Dictyoplocae*、蓝紫组 sect. *Iocephalae*、光柄组 sect. *Levipedes*、绒柄组 sect. *Vestipedes* 和枝盖组 sect. *Subfulmosa* 归入金钱菌亚属 Subgenus *Collybia* Halling 中, 且认为金钱菌属缺乏明确的定义。而 Antonín & Noordeloos (1993, 1997) 出版的 *A Monograph of Marasmius, Collybia, and Related Genera in Europe* 一书同样指出金钱菌属缺乏明确的定义。基于对欧洲与北美标本的研究, Antonín *et al.* (1997) 提出将金钱菌属下大部分物种转移至裸脚伞属 *Gymnopus* 和粉金钱菌属 *Rhodocollybia* 中。将金钱菌属定义为担子果金钱菌状, 小型, 群生。菌盖凸镜型至扁平, 白色至灰棕色, 肉质, 无特殊气味; 菌褶与菌盖同色, 附生, 密; 菌柄与菌盖同色, 纤维质, 具粉霜, 基部具绒毛, 具菌核。担孢子小, 近球形至椭圆形, 无色, 非淀粉质; 囊状体缺失; 菌褶菌髓近平行型的一类真菌, 且金钱菌属中仅保留寄生金钱菌 *Collybia cirrhata* (Schumacher.) Quél.、库克金钱菌 *Collybia cookei* (Bres.) J.D. Arnold 和菌核金钱菌 *Collybia tuberosa* (Bull.) P. Kumm. 3 个种, 但这种处理存在一定争议。而后, 国内外对传统金钱菌属真菌的研究基本转移到了裸脚伞属内。

随着现代分子生物学应用于小皮伞状和金钱菌状真菌的研究后, 广义金钱菌属真菌的演化关系越来越受到真菌学家的关注 (Owings 1997;

Owings & Desjardin 1997)。Moncalvo *et al.* (2002)与 Mata *et al.* (2004b)认为裸脚伞属真菌是多系群, 且与微皮伞属 *Marasmiellus* Murrill 和微香菇属 *Lentinula* Earle 的亲缘关系较近。Mata *et al.* (2004a)基于 ITS 和 LSU 系统发育结果发现, 微皮伞属模式种柏生微皮伞 *Marasmiellus juniperinus* Murrill [= *Collybiopsis juniperina* (Murrill) R.H. Petersen]与裸脚伞属聚为一支, 因此, Mata *et al.* (2004a)提出将微皮伞属处理为裸脚伞属的异名, 但 Wilson & Desjardin (2005)并不认同 Mata 的这一做法, 基于系统发育分析结果揭示的各属间的位置关系, 他们认为若将微皮伞属处理为裸脚伞属异名, 则粉金钱菌属、微香菇属与蒜味皮伞属同样为裸脚伞属的异名。Wilson & Desjardin (2005)和 Matheny *et al.* (2006)同样发现裸脚伞属并非单系群, 并且发现柏生微皮伞 *M. juniperinus* 包含于裸脚伞属绒柄组内。Petersen & Hughes (2021)指出, 目前 NCBI 数据库中所包含的柏生微皮伞 *M. juniperinus* 序列并非来自模式标本或者模式标本产地重新采集的标本。如何定义狭义裸脚伞属, 并与其相近属进行有效的区分是真菌分类学家研究的重点。

1.3 狭义裸脚伞属的界定

广义金钱菌属不是指特定的一个属, 而是一类形态上相似或亲缘关系较近的几个属, 包含裸脚伞属、金钱菌属和粉金钱菌属等。

狭义金钱菌或狭义裸脚伞涵盖的范围随着研究的深入一直在变。自 Staude (1857)提出建立金钱菌属后, 金钱菌属所涵盖的范围也不断被调整, Patouillard (1900)、Singer (1936, 1962, 1975, 1986)和 Kühner & Romagnesi (1953)等都提出了自己的观点。其中, Singer 的观点成为这类真菌现代分类的基础。20 世纪 90 年代, Halling (1983)、Antonín & Noordeloos (1993)和 Antonín *et al.* (1997)在研究欧洲与北美地区的标本后相继提出金钱菌属缺乏明确的定义, 认为金钱菌属是一个广义的属, 因此, 定义了狭义的裸脚伞属。

Antonín *et al.* (1997)认为金钱菌属真菌盖皮菌丝表皮型或黏皮型, 菌丝圆柱形, 无结瘤或短小凸, 无指状分叉, 常生于菌核或蘑菇残体上; 而裸脚伞属真菌盖皮表皮型或毛皮型, 常具结瘤, 末端菌丝指状分叉或无, 浅裂或具小短凸, 常生于枯落物上, 极少生于菌核上。而后, Hughes *et al.* (2010)认为堆裸脚伞 *Gymnopus acervatus* (Fr.) Murrill 不符合裸脚伞属或是粉金钱菌属物种的特征, 进而成立新属丛柄伞属 *Connopus* R.H. Petersen, 进一步缩小了狭义裸脚伞的范围。同年, Antonín & Noordeloos (2010)将恶臭亚组 subsect. *Impudicae* Antonín & Noordel.和绒柄亚组 subsect. *Vestipedes* (Quél.) Antonín & Noordel.提升至组的水平, 调整了狭义裸脚伞属的分组情况, 随后狭义裸脚伞属所涵盖的范围不断被调整。

Antonín *et al.* (2014)通过研究小皮伞属点地梅组 *Marasmius* sect. *Androsacei* Kühner 的盖皮菌丝认为其不符合小皮伞属的特征, 其与裸脚伞属的特征更为相似而将其移入裸脚伞属。Petersen & Hughes (2016)的研究结果认为, 小脐菇属穿孔组 *Micromphale* sect. *Perforantia* Singer 应置于裸脚伞属。Oliveira *et al.* (2019)提出将穿孔组 sect. *Perforantia* 独立成新属拟裸脚伞属 *Paragymnopus* J.S. Oliveira, 将绒柄组 sect. *Vestipedes* 移入微皮伞属中, 将柄囊体裸脚伞 *Gymnopus caulocystidiatus* (未正式发表)和南方短柄裸脚伞 *Gymnopus austrobrevipes* (未正式发表)归入裸脉褶菌属 *Gymnopanella* Sand.-Leiva, J.V. McDonald & Thorn 中, 从而将裸脚伞属变为单系群, 并且重新定义了狭义裸脚伞属。此后, 拟蒜味皮伞属 *Paramycetinis* R.H. Petersen 和假小皮伞属 *Pseudomarasmius* R.H. Petersen & K.W. Hughes 也从裸脚伞属中独立出来(Petersen & Hughes 2020)。结合形态学研究和分子系统学研究, 目前狭义裸脚伞属所涵盖的范围逐步清晰。

1.4 相似物种的辨别

广义金钱菌属部分种外观极其相似,依靠形态难以进行有效区分。通过不同来源单孢菌株互交,观察锁状联合的有无来区分栎裸脚伞复合群 *Gymnopus dryophilus* complex 是真菌学家们最早使用的方法。Vilgalys & Miller (1983)在广义金钱菌属真菌相似物种中最早采用拮抗实验,从北美的栎裸脚伞复合群中分离出一个从未报道过的金钱菌属物种 *Collybia brunneola* Vilgalys & O.K. Mill.和 3 个常见种。而后, Vilgalys & Miller (1987a)采用同样的方法研究了欧洲栎裸脚伞复合群,发现欧洲地区的栎裸脚伞复合群同样由 4 个物种组成,且其中包含一个从未描述过的新种,他们进一步讨论了形态特征(如孢子 Q 值、菌盖是否具条纹和菌褶颜色等)和生态习性等能否对欧洲的栎裸脚伞复合群进行有效区分。通过他们的观察发现,孢子大小、菌盖颜色和缘囊体形态等 8 个特征能有效区分欧洲栎裸脚伞复合群(Vilgalys & Miller 1987b)。而 Antonín *et al.* (2013)对欧洲报道的光柄亚组 subsection *Levipedes* 的 7 个种及 1 个变种高山裸脚伞 *Gymnopus alpinus* (Vilgalys & O.K. Mill.) Antonín & Noordel.、金黄裸脚伞 *Gymnopus aquosus* (Bull.) Antonín & Noordel.、栎裸脚伞 *Gymnopus dryophilus* (Bull.) Murrill、栎裸脚伞毛柄变种 *Gymnopus dryophilus* var. *Lanipes* (Malençon & Bertault) A. Ortega, Antonín & Esteve-Rav.、红柄裸脚伞 *Gymnopus erythropus* (Pers.) Antonín, Halling & Noordel.、喜山毛榉裸脚伞 *Gymnopus fagiphilus* (Velen.) Antonín, Halling & Noordel.、杂交裸脚伞 *Gymnopus hybridus* (Kühner & Romagn.) Antonín & Noordel.和 *Gymnopus ocior* (Pers.) Antonín & Noordel.的形态学特征(菌褶颜色、担孢子、缘囊体和盖皮菌丝)结合分子系统学结果进行了讨论分析,分析结果认为菌褶颜色与缘囊体形态特征对这几个种的区分最为重要,并且认为盖皮菌丝由于其多态性对这几个种的区分贡献不大。

Mata *et al.* (2004a)采用拮抗实验结合形态学研究的方法从宏观形态十分相似的 4 个已知物种条盖裸脚伞 *Gymnopus lodgeae* (Singer) J.L. Mata、靴状裸脚伞 *Gymnopus peronatus* (Bolton) Gray、近裸裸脚伞 *Gymnopus subnudus* (Ellis ex Peck) Halling 和脐菇状裸脚伞 *Gymnopus omphalodes* (Berk.) Halling & J.L. Mata 中区分出裸脚伞属的 3 个相似的新物种并分别命名为栎生裸脚伞 *Gymnopus alnicolus* J.L. Mata & Halling、柱形裸脚伞 *Gymnopus cylindricus* J.L. Mata 和假条盖裸脚伞 *Gymnopus pseudolodgeae* J.L. Mata。

此外,分类学者们还探究了不同地区同一物种的差异。Hughes & Petersen (2015)从形态特征和系统发育两方面,比较了大西洋两岸北美地区和欧洲地区群生裸脚伞 *Gymnopus confluens* 的区别,发现欧洲与北美洲的群生裸脚伞在菌褶、盖柄比和菌柄特征等宏观特征方面存在差异;在孢子、缘囊体、担子和盖皮菌丝等微观特征上同样也存在明显差异;随后的系统发育分析结果表明,来自欧洲的标本和来自北美的标本分为两支,且单独聚为一小支,进一步证实欧洲地区的群生裸脚伞与北美地区的群生裸脚伞存在着明显的差异,并且认为北美地区的群生裸脚伞为群生裸脚伞钟盖亚种 *Gymnopus confluens* subsp. *campanulata* (Peck) R.H. Petersen。

1.5 广义金钱菌属真菌经济价值研究

据不完全统计,中国有 13 种广义金钱菌属物种可以食用,分别为:堆丛柄伞 *Connopus acervatus* (Fr.) K.W. Hughes *et al.*、点地酶裸脚伞 *Gymnopus androsaceus*、群生裸脚伞 *G. confluens*、栎裸脚伞 *G. dryophilus*、红柄裸脚伞 *Gymnopus erythropus* (Pers.) Antonín *et al.*、密褶裸脚伞 *G. densilamellatus* Antonín *et al.*、梭柄裸脚伞 *G. fusipes*、堇紫裸脚伞 *G. iocephalus* (Berk. & M.A. Curtis) Halling、褐黄裸脚伞 *G. ocior*、靴状裸脚

伞 *G. peronatus*、近裸脚伞 *G. subnudus*、乳酪粉金钱菌 *Rhodocollybia butyracea* (Bull.) Lennox 和斑盖粉金钱菌 *Rhodocollybia maculate* (Alb. & Schwein.) Singer (戴玉成等 2010; Wu *et al.* 2019; 何晓兰等 2021)。但裸脚伞属部分物种同样存在毒性,过量食用栎裸脚伞会引起肠胃炎型中毒,过量食用靴状裸脚伞则会引起神经精神型中毒(图力古尔等 2014)。食用恶臭组的密褶裸脚伞则会引起肠胃炎,且在我国的湖南省和贵州省引起过多起中毒事件(Li *et al.* 2021a, 2022a)。

1.6 中国广义金钱菌属真菌研究进展

我国对广义金钱菌属真菌的研究起步较晚,目前我国报道的该类真菌不足全球报道物种的 10% (图 4), 欧美地区早已出版了大量的专著和综合性研究论文(Lennox 1979; Halling 1983; Antonín & Noordeloos 1993, 1997, 2010; Mata *et al.* 2006; Antonín *et al.* 2013), 相比之下我国对该类真菌的研究还多见于地区性的报道,并未有较为系统的研究。以裸脚伞为例,虽然目前我国报道的该类新种数位居世界前三,在亚洲地区为第一, 占亚洲地区报道新种的 30.51% (图 1), 但多数新种是近 1 年才发表的,2016 年(含)前我国仅描述 3 个该类真菌新种。

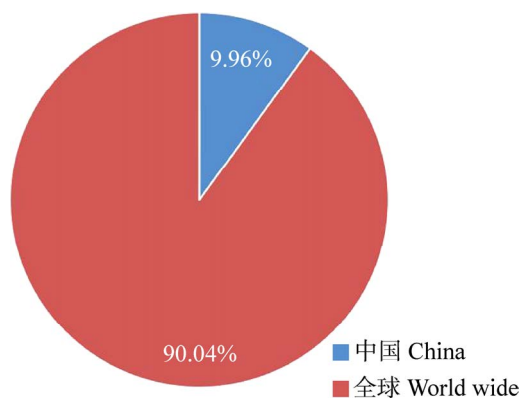


图 4 中国已报道的广义金钱菌属物种占全球已报道物种数

Fig. 4 The proportion of *Collybia s.l.* species reported from China to global reported species.

我国对广义金钱菌属真菌的最早记载见于《中国的真菌》一书中,记载有金钱菌属 3 个物种及 1 个变种(邓叔群 1963), 之后在《中国真菌总汇》一书中记载有 8 种金钱菌属真菌(戴芳澜 1979)。刘波等(1984)第一次以我国本土材料发表金钱菌属真菌新种柠檬黄金钱菌 *Collybia citrina* B. Liu *et al.*。进入 21 世纪后, 23 个裸脚伞属新种与 11 个新记录种陆续在中国被发现, 其中 12 个新种由笔者及合作者描述发表(Mešić *et al.* 2011; 邓树方 2016; Deng *et al.* 2016; Li *et al.* 2021a, 2021b, 2022b, 2022c; Hu *et al.* 2022a, 2022b)。目前在《中国大型菌物资源图鉴》中记载有广义金钱菌属真菌 9 种(李玉等 2015)。我国不仅对该类真菌研究较晚,同时各地记载的该类真菌数量差异较大。

我国对该类真菌分类学的研究兴起于近几年,并且各个地区对广义金钱菌属真菌的研究水平不尽相同,地区间的差异较为明显(图 5),我国大部分地区对该类真菌的研究仅有零星报道,我国东北地区和广东地区是该类真菌研究的热点地区。邓树方(2016)对中国南方裸脚伞属真菌资源进行初探,报道我国裸脚伞属真菌 19 个分类单元;李骥鹏(2020)对我国南方地区小皮伞状的裸脚伞属真菌做了一些补充。笔者对中国东北地区的红柄裸脚伞复合群 *Gymnopus erythropus* Complex 进行了研究,从该复合群中区分出 8 个新种,并且发现红柄裸脚伞复合群与栎裸脚伞复合群分为单独的两支(Hu *et al.* 2022a)。同年,作者报道了中国东北地区的 4 个恶臭组新种,并且发现恶臭组分亚组有待进一步研究(Hu *et al.* 2022b)。Tuo *et al.* (2022)在对吉林省五女峰国家森林公园进行大型真菌调查时报道裸脚伞属物种 6 个。虽然东北地区报道了大量广义金钱菌属物种,但我国北方地区却未见深入的系统性研究。截至目前,我国已报道金钱菌属真菌 6 种,狭义裸脚伞属真菌 45 种,粉金钱菌属物种 4 种。

中国西南地区是我国大型真菌种类最丰富的地区(戴玉成等 2021),但广义金钱菌属在西南地区报道很少,因此开展这个类群在西南地区的研究也非常必要。

通过文献计量分析同样也能反映出我国目前对广义金钱菌属研究的概况。作者以“金钱菌”“裸脚伞”和“粉金钱菌”为关键词在中国知网中进行文献检索,共检索到文章 128 篇。我们对

检索到的文献进行文献计量分析,发现在 1983、2008 和 2016 年这 3 年发文量较多,发文量最多的是 2008 年,该年共计发文 14 篇(图 6),研究的热点方向主要是园艺和生物学这两大学科,发文量超过总发文量的 50%(图 7)。同时我们对发表文献的机构进行了统计(图 8),结果显示发文量前 3 的研究机构分别是吉林农业大学、上海师范大学、苏州大学和贵州省科学院。

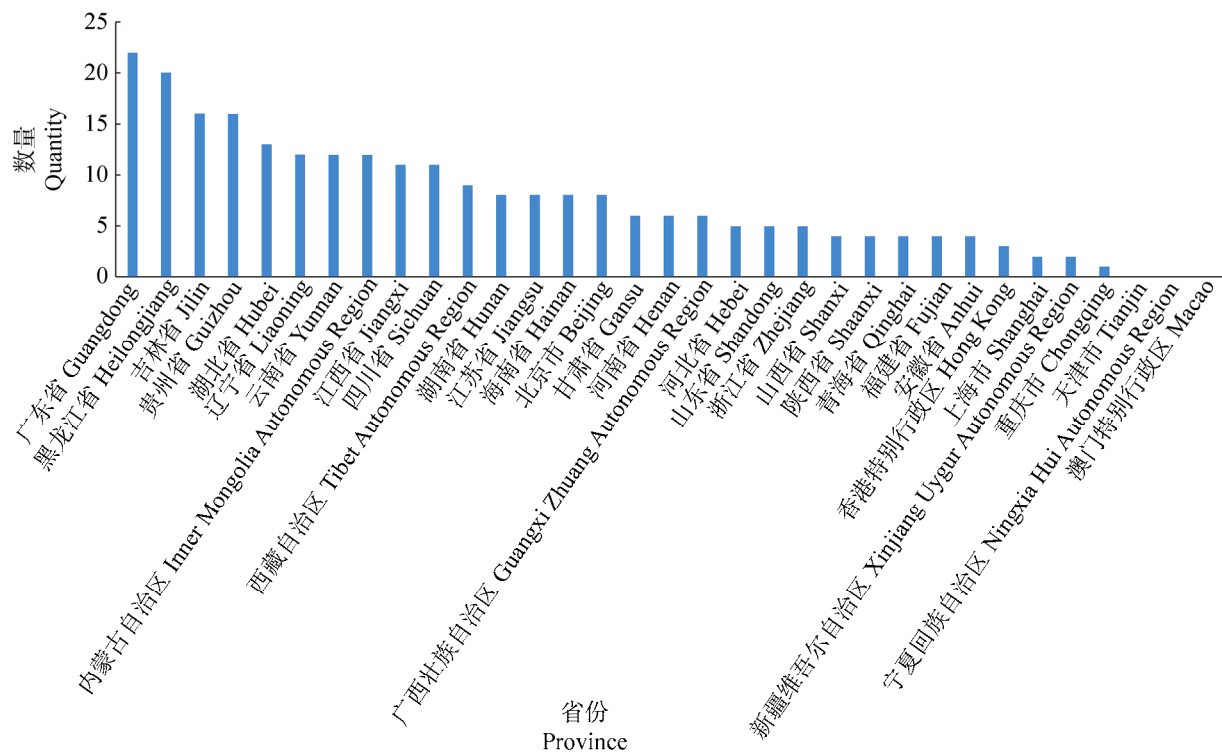


图 5 中国各地区广义金钱菌属真菌报道数量 缺少中国台湾地区的数据
Fig. 5 *Collybia s.l.* species reported from different areas of China (excluding Taiwan, China).

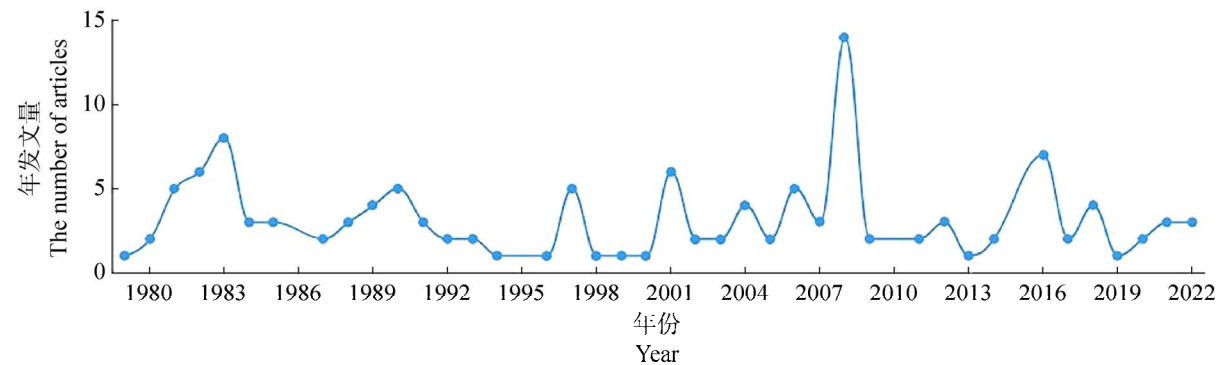


图 6 中国知网中 1980 年至今广义金钱菌属真菌研究年发文趋势
Fig. 6 Annual publications concerning *Collybia s.l.* recorded in CNKI since 1980.

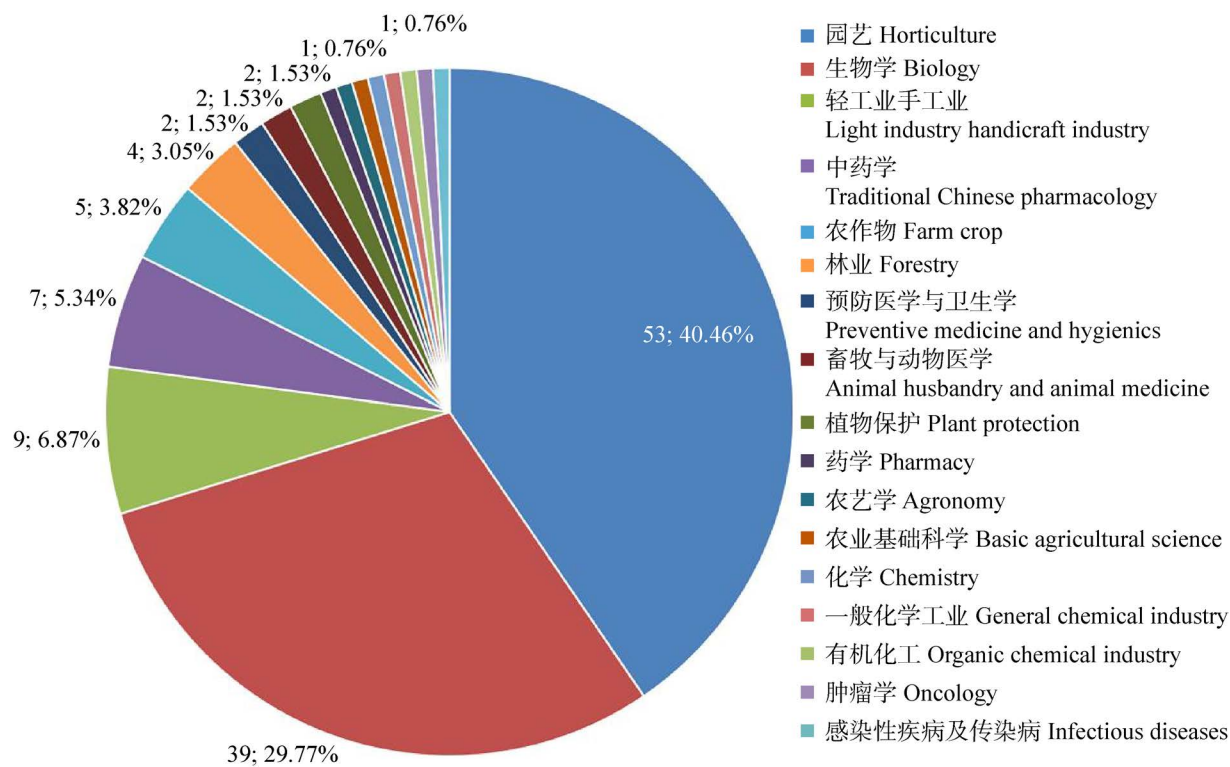


图 7 广义金钱菌属真菌发表文献学科分布统计

Fig. 7 Statistics of the distribution of published literature concerning *Collybia s.l.* across subjects.

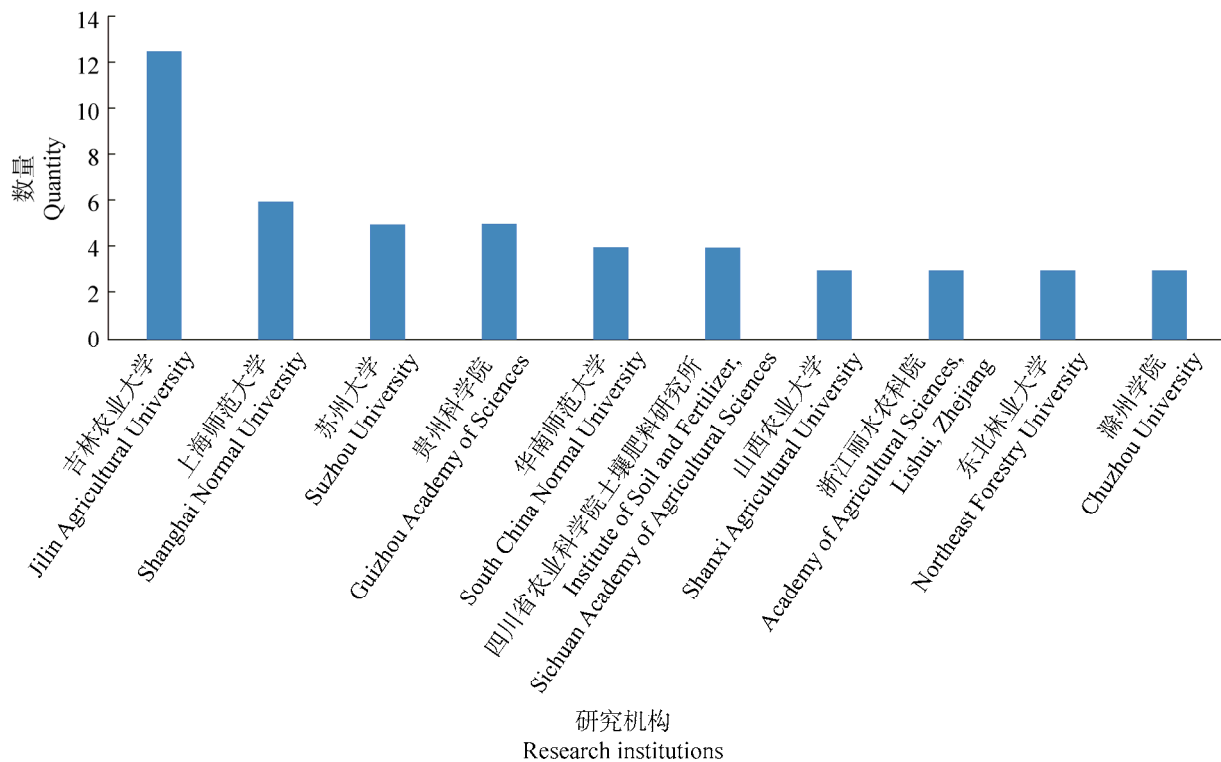


图 8 广义金钱菌属真菌文章发表单位统计

Fig. 8 Publications concerning *Collybia s.l.* published by Chinese institutions.

通过对我国已发表的文献和已报道的物种进行整理,发现与国外研究相比,我国对该类真菌的研究方面还有很大的进步空间。

2 植物病原真菌与生物防治

2.1 植物病原真菌

梭柄裸脚伞 *G. fusipes* 是欧洲森林病害中一种常见的病原菌,能造成栎树根部腐烂,会对其根部造成急剧破坏,尤其是在夏栎 *Quercus robur* 和红栎 *Quercus rubra* 林中特别常见(Marçais & Caël 2001)。研究人员发现至少在发病前一年梭柄裸脚伞就已经成功侵染了栎树根部,并且受感染后栎树活根数量会急剧减少(Marçais *et al.* 1999)。同时,实验证明梭柄裸脚伞侵染栎树成功率与环境因素有关,当土壤含水量高(或氧气含量较低)时会对梭柄裸脚伞的生长产生抑制作用,从而使其对根部侵染的活力降低(Cécile *et al.* 2003),且其侵染栎树根部的成功率与创伤面积不成正比(Camy *et al.* 2003)。相比于其他欧洲与北美常见的栎树,红栎更易受梭柄裸脚伞的侵染(Marçais & Caël 2000)。也有研究结果表明,金钱菌属物种也会造成葡萄树的病害(Dongiovanni *et al.* 2010)。学者们仅证明了其为栎树林中的主要病害,但未对其生物防治进行研究,在今后的研究中需要进一步关注。

2.2 广义金钱菌在生物防治中的应用

虽然广义金钱菌属的物种是某些植物的病原菌,但也有研究结果表明裸脚伞属物种能通过代谢产生抑菌物质,能抑制部分病原菌的生长。Engler *et al.* (1998)首次发现裸脚伞属物种雪白裸脚伞 *Gymnopus vernus* (Ryman) Antonín & Noordel.可在培养基中产生抗生素。同样,Thongbai *et al.* (2013)从裸脚伞属物种中分离出一种具有乙酰基侧链的氯化异香豆素及其 3,4-二氢衍生物 *gymnopalynes* A (1)和 B (2),这 2 种化合物都表现出弱到中度的抗菌和明显的细胞

毒性活性。

通过吴胜(2016)的研究发现裸脚伞物种 *Gymnopus* sp.的发酵液对 13 种植物病原菌(灰霉菌、意大利青霉和指状青霉菌等)具有良好的抑制作用,且能抑制意大利青霉和指状青霉的生长,并能破坏意大利青霉的菌丝。通过损伤接种处理研究裸脚伞发酵粗提液对柑橘青绿霉病的生防效果,实验结果表明,当发酵粗提液浓度为 5.50 mg/mL 时防治效果最佳,同时能够提高蜜桔果皮中参与防御的酶的活力,提高其抗氧化物质总酚和类黄酮的产量,并抑制脂氧合酶活力、减少丙二醛的积累和降低膜脂过氧化程度,从而提高其抗病性(何甜等 2021),体内实验结果表明裸脚伞物种粗提物对指状青霉菌的抑制效果优于对意大利青霉的抑制效果,经硅胶柱分离得到 5 种对意大利青霉和指状青霉菌具有抑制效果的活性物质(吴天福 2018)。但到目前为止并未分离到抑制柑橘青霉生长的具体物质,仅使用粗提物进行实验,因此,需要进行深入的研究。

3 药理药化与酶活性研究

3.1 药用功效及化学成分研究

广义金钱菌属的部分物种具有一定药用价值。对这一类真菌药理活性研究最深入的应属安络裸脚伞(安络小皮伞、点地梅裸脚伞)。研究结果表明,安络裸脚伞多糖对小鼠具有镇痛作用,其作用物质为糖肽(叶文博等 2002;王惠国 2008;高阳等 2013)。目前市面上已存在安络裸脚伞开发而成的药品,如彤可消和安络痛片。

裸脚伞属物种的活性物质不仅表现在具有良好的镇痛作用,而且实验结果表明裸脚伞属物种还具有良好的抗衰老作用。刘金庆等(2006)的研究结果表明供试的 5 种珍稀食用菌(松茸、栎金钱菌、蜂窝菌、云芝和杏鲍菇)的活性提取物均能延长果蝇的平均寿命和半数死亡时间,且在这 5 种大型真菌中,栎裸脚伞的效果最好。随后,

刘金庆等(2007)又进行了小鼠实验,研究了栎裸脚伞提取物对小鼠抗衰老作用,结果表明栎裸脚伞活性提取物具有良好的抗衰老作用,当栎裸脚伞活性提取物浓度为 800 mg/(kg·d)时具有最好的抗衰老效果,对雄性小鼠的抗衰老作用略优于雌性小鼠。同时, Yang *et al.* (2007)的研究结果表明群生裸脚伞活性物质在动物实验中具有明显的降血糖作用,但该类真菌的药理药化研究相对较少,且仅停留在小鼠实验阶段,目前真正开发成药品的仅有安络裸脚伞。

除了药用功效研究外,不同的学者从广义金钱菌属物种中也发现了大量新的化合物。靴状裸脚伞是裸脚伞属物种中发现新化合物最多的物种。Fogedal & Norberg (1986)从靴状裸脚伞中分离出一种新的化合物 deoxycollybolidol。Pang & Sterne (1994)从靴状裸脚伞中发现了 2 种新化合物 peronatin A 和 peronatin B。Castronovo *et al.* (2001)从斑块粉金钱菌 *R. maculata* 和靴状裸脚伞中分离出 5 种新半萜类化合物。此外, Pacheco *et al.* (2006)从栎裸脚伞中分离出一种能强烈抑制巨噬细胞活动的多糖。广义金钱菌属真菌在化合物成分方面的研究并不多。

3.2 酶活性研究

广义金钱菌物种的胞外酶也存在着生物活性。栎裸脚伞通过产生腐殖酸降解森林中的腐殖质,而栎裸脚伞产生的过氧化锰酶是腐殖质转化中的关键酶(Steffen *et al.* 2002),并且栎裸脚伞代谢过程中产生的过氧化锰酶含量明显高于其他物种(Baldrian & Šnajdr 2006)。孙悦(2020)和 Sun *et al.* (2021)首次从裸脚伞属物种中发现漆酶的存在,并且发现从茂盛裸脚伞 *Gymnopus luxurians* (Peck) Murrill 中分离的漆酶(GLL)具有良好的脱色反应,实验结果表明,其最佳反应条件为介体浓度为 0.1 mmol/L、温度为 25–60 °C 以及 pH 值为 4.0,这表明其在处理纺织印染废水中有着巨大的潜力。虽然从广义金钱菌属物种中

发现有漆酶的存在,并且在印染废水处理方面有着巨大的应用前景,但关于该类真菌漆酶的关注度不高(司静等 2011),研究较少。

4 展望

综上所述,本文回顾了早期广义金钱菌属建立与发展的过程,并且梳理了分子系统学应用于广义金钱菌属真菌研究后其系统学的研究进展。同时,还介绍了分类学者们对该属栎裸脚伞复合群 *G. dryophilus complex* 物种辨别的历程,并且综述了该类真菌在药理药化研究、酶活性研究、经济价值研究和植物病理等方面的研究进展。

长久以来,全球对广义金钱菌属物种的研究停留在经典分类学的研究阶段,即使进入 20 世纪 90 年代分子生物学研究引入小皮伞和金钱菌状真菌的研究后仍鲜有对广义金钱菌属真菌的深入研究,进入 21 世纪后才有零星的关于广义金钱菌属真菌的分子系统学研究被报道,直至 Oliveira *et al.* (2019)基于 ITS 和 LSU 片段对包含裸脚伞属在内的类脐菇科物种进行了系统发育分析,并且提出了自己的观点,但以上对广义金钱菌属真菌进行分类学与分子系统学的研究多基于欧洲、北美和南美地区的标本,仅含有少量非洲、亚洲和大洋洲的物种。

我国对广义金钱菌属真菌较为系统的研究始于李泰辉研究员的团队(邓树方 2016),在此之前我国对广义金钱菌属真菌的研究多见于零星的报道,其对裸脚伞属物种的研究也多偏重于小皮伞状的物种研究。本课题组自 2018 年对中国 25 个省(市/自治区)广义金钱菌属真菌标本进行收集,发现我国广义金钱菌属资源极其丰富,但目前我国仅报道金钱菌属真菌 6 种、粉金钱菌属真菌 4 种和狭义裸脚伞属物种 45 种,仅占全球已报道物种的 1/11,与欧美地区存在着巨大的差异,大量的物种亟待被发现。且目前已有研究主要集中在东北和广东。随着对我国广义金钱菌

属真菌研究的深入,大量的物种会被发现,在分子系统学研究中加入我国的材料后将有助于为该真菌建立更趋近于自然的分类系统。

欧美地区早在20世纪80年代就对栎裸脚伞复合群开展了系统研究,该复合群在我国分布广泛,但仍未有学者对中国分布的栎裸脚伞复合群开展研究,对该复合群真菌的鉴定可能多有错误,在下一步的研究中应重视对这类物种的正确认识。

目前,历史生物地理学已应用于绣球菌属(Zhao *et al.* 2013)、异担子菌属(Chen *et al.* 2015)、鸡油菌属(米飞 2016)、喇叭菌属(赵桂萍 2022)、齿菌属(冯邦 2012)、钐囊蘑属(徐济贵 2019)、广义松塔牛肝菌属(韩利红 2017)、桑黄菌属(朱琳 2018)、昂尼孔菌属(Zhao *et al.* 2022)和广义多孔菌(Wu *et al.* 2022)等类群的研究,但广义金钱菌属真菌相关研究还未见报道。开展广义金钱菌属历史生物地理学研究,可为了解该类真菌起源、分化和传播提供参考依据,也为解决该类真菌分类学上的分歧提供参考。

广义金钱菌物种在小鼠体内被证明具有镇痛、抗衰老和降血压等功效,其代谢产物可产生抗生素和抗菌活性,能有效抑制多种病原菌的生长,并且能破坏柑橘青霉病原物的菌丝,在该类物种中发现的漆酶在实验室条件下具有良好的脱色反应。上述结果表明该类物种在生物医药、废水处理和生物防治等方面均有着巨大的开发潜力,但目前对该类真菌的相关研究还较少,仅有安络裸脚伞代谢产物被开发成药品,因此在未来的研究中应该加大广义金钱菌属真菌在药理药化、胞外酶和生物防治等方面的应用研究。

广义金钱菌属真菌是一类极具经济价值的真菌,开展对广义金钱菌属真菌的资源调查,有利于丰富我国的生物多样性,有利于加深对该类真菌的认识,有利于推动金钱菌类真菌在药理药化、胞外酶、生物防治和栽培等方面的研究。

致谢

感谢恩师李玉院士将我引入多彩的菌物世界,并且多年来对我悉心教导,祝恩师如松柏之茂,无不尔或承。

[REFERENCES]

- Antonín V, Hallin R, Noordeloos ME, 1997. Generic concepts within the groups of *Marasmius* and *Collybia sensu lato*. *Mycotaxon*, 63: 359-368
- Antonín V, Noordeloos ME, 1993. A monograph of *Marasmius*, *Collybia* and related genera in Europe. Part 1: *Marasmius*, *Setulipes*, and *Marasmiellus*. *Libri Botanici*, 8: 1-229
- Antonín V, Noordeloos ME, 1997. A monograph of *Marasmius*, *Collybia* and related genera in Europe. Part 2: *Collybia*, *Gymnopus*, *Rhodocollybia*, *Crinipellis*, *Chaetocalathus*, and additions to *Marasmiellus*. *Libri Botanici*, 17: 1-256
- Antonín V, Noordeloos ME, 2010. A monograph of marasmiod and collybioid fungi in Europe. IHW Verl, Eching. 1-477
- Antonín V, Ryoo R, Ka KH, 2014. Marasmiod and gymnopoid fungi of the Republic of Korea. 7. *Gymnopus* sect. *Androsacei*. *Mycological Progress*, 13(3): 703-718
- Antonín V, Sedláč P, Tomšovský M, 2013. Taxonomy and phylogeny of European *Gymnopus* subsection *levipedes* (Basidiomycota, Omphalotaceae). *Persoonia*, 31: 179-187
- Baldrian P, Šnajdr J, 2006. Production of ligninolytic enzymes by litter-decomposing fungi and their ability to decolorize synthetic dyes. *Enzyme and Microbial Technology*, 39(5): 1023-1029
- Bau T, Bao HY, Li Y, 2014. A revised checklist of poisonous mushrooms in China. *Mycosystema*, 33(3): 517-548 (in Chinese)
- Camy C, Delatour C, Caël O, Marçais B, 2003. Inoculation of mature pedunculate oaks (*Quercus robur*) with the root rot fungus *Collybia fusipes*: relationships with tree vigour and soil factors. *European Journal of Plant Pathology*, 109(6): 545-553
- Castronovo F, Clericuzio M, Toma L, Vidari G, 2001. Fungal metabolites. Part 45: The sesquiterpenes of *Collybia maculata* and *Collybia peronata*. *Tetrahedron*, 57(14): 2791-2798
- Cécile C, Dreyer E, Delatour C, Marçais B, 2003. Responses of the root rot fungus *Collybia fusipes* to soil waterlogging and oxygen availability. *Mycological Research*, 107(9): 1103-1109

- Chen JJ, Cui BK, Zhou LW, Korhonen K, Dai YC, 2015. Phylogeny, divergence time estimation, and biogeography of the genus *Heterobasidion* (Basidiomycota, Russulales). *Fungal Diversity*, 71: 185-200
- Dai YC, Yang ZL, 2008. A revised checklist of medicinal fungi in China. *Mycosystema*, 27: 801-824 (in Chinese)
- 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)
- Dai YC, Yang ZL, Cui BK, Yu CJ, Zhou LW, 2009. Species diversity and utilization of medicinal mushrooms and fungi in China. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 11: 287-302
- Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Li TH, 2010. A revised checklist of edible fungi in China. *Mycosystema*, 29(1): 1-21 (in Chinese)
- Deng SF, 2016. Taxonomy of *Gymnopus* and preliminary study of Marasmiaceae resource in South China. Master Thesis, South China Agricultural University, Guangzhou. 1-144 (in Chinese)
- Deng SF, Li TH, Jiang ZD, Song B, 2016. *Gymnopus ramulicola* sp. nov., a pinkish species from southern China. *Mycotaxon*, 131(3): 663-670
- Dongiovanni C, Pollastro P, Catucci L, Pollastro S, Faretra F, 2010. *Collybia* sp. causes white bark rot on grapevine. *Journal of Plant Pathology*, 92(1): 227-229
- Engler M, Anke T, Sterner O, 1998. Production of antibiotics by *Collybia nivalis*, *Omphalotus olearius*, a *Favolaschia* and a *Pterula* species on natural substrates. *Zeitschrift Für Naturforschung*, 53(5): 318-324
- Feng B, 2012. Molecular phylogeny and biogeography of *Boletus* L. s.s. and *Hydnum* L. PhD Dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. 1-88 (in Chinese)
- Fogedal M, Norberg T, 1986. Deoxycollybolidol, a sesquiterpene from *Collybia peronata*. *Phytochemistry*, 25(11): 2661-2663
- Fries EM, 1821. *Systema mycologicum: sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae* (Vol.1). Ex officina Berlingiana, Lund, Berling. 1-520
- Gao Y, Yang XL, Xu DD, 2013. Physicochemical properties and analgesic effects of glycopeptides from *Gymnopus androsaceus*. *Journal of Changchun University of Traditional Chinese Medicine*, 29(5): 777-778 (in Chinese)
- Halling RE, 1983. The genus *Collybia* (Agaricales) in the northeastern United States and adjacent Canada. *Mycologia Memoir*, 8: 1-148
- Han LH, 2017. Phylogeny, species delimitation and biogeography of *Strobilomyces* s.l. (Boletaceae). PhD Dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. 1-202 (in Chinese)
- He T, Cui CY, Deng XN, Long HZ, Huo GH, 2021. Biocontrol of blue and green molds and induction of disease resistance in citrus fruit by bioactive substances from *Gymnopus* sp. 0612-9. *Food Science*, 42(1): 272-278 (in Chinese)
- He XL, Peng WH, Wang D, 2021. Sichuan essential wild edible mushrooms illustration. Science Press, Beijing. 1-205 (in Chinese)
- Hu JJ, Song LR, Tuo YL, Zhao GP, Lue L, Zhang B, Li Y, 2022a. Multiple evidences reveal new species and a new record of smelly *Gymnopus* (Agaricales, Omphalotaceae) from China. *Frontiers in Microbiology*, 13: 968617
- Hu JJ, Zhao GP, Tuo YL, Rao G, Zhang ZH, Qi ZX, Yue L, Liu YJ, Zhang T, Li Y, Zhang B, 2022b. Morphological and molecular evidence reveal eight new species of *Gymnopus* from Northeast China. *Journal of Fungi*, 8(4): 349
- Hughes K, Petersen RH, 2015. Transatlantic disjunction in fleshy fungi III: *Gymnopus confluens*. *MycKeys*, 9(1): 37-63
- Hughes KW, Mather DA, Petersen RH, 2010. A new genus to accommodate *Gymnopus acervatus* (Agaricales). *Mycologia*, 102(6): 1463-1478
- Konrad P, Maublanc A, 1935. *Icones selectae fungorum* (Vol. 5). Lechevalier, Paris.
- Kühner R, Romagnesi H, 1953. *Flore analytique des champignons supérieurs (agarics, bolets, chanterelles): comprenant les espèces de l'Europe occidentale et centrale ainsi que la plupart de celles de l'Algérie et du Maroc*. Paris: Masson.
- Lennox J, 1979. Collybioid genera in the Pacific Northwest. *Mycotaxon*, 9: 117-231
- Li HJ, Zhang H, Zhang Y, Zhou J, Yin Y, He Q, Jian S, Ma P, Zhang Y, Yuan Y, 2022a. Mushroom poisoning outbreaks — China, 2021. *China CDC Weekly*, 4(3): 35-53
- Li HJ, Zhang HS, Zhang YZ, Zhou J, Yin Y, He Q, Jiang SF, Ma PB, Zhang YT, Wen K, 2021a. Mushroom poisoning outbreaks — China, 2020. *China CDC Weekly*, 3(3): 41-50
- Li JP, 2020. Taxonomy and molecular phylogeny of *Gymnopus* (Omphalotaceae) in southern China. Master Thesis, Jilin Agricultural University, Changchun. 1-55 (in Chinese)
- Li JP, Antonín V, Gates G, Jiang L, Li TH, Li Y, Song B, Deng CY, 2022b. Emending *Gymnopus* sect. *Gymnopus* (Agaricales, Omphalotaceae) by including two new species from southern China. *MycKeys*, 87: 183-204
- Li JP, Li Y, Li TH, Antonin V, Hosen MI, Song B, Xie ML, Feng Z, 2021b. A preliminary report of *Gymnopus* sect.

- Impudicae* (Omphalotaceae) from China. *Phytotaxa*, 497(3): 263-276
- Li JP, Pan MC, Li Y, Deng CY, Wang XM, Zhang BX, Li CT, Li Y, 2022c. Morpho-molecular evidence reveals four novel species of *Gymnopus* (Agaricales, Omphalotaceae) from China. *Journal of Fungi*, 8(4): 398
- Li JP, Song B, Feng Z, Wang J, Deng CY, Yang YH, 2021c. A new species of *Gymnopus* sect. *Androsacei* (Omphalotaceae, Agaricales) from China. *Phytotaxa*, 521(1): 1-14
- Li Y, Li TH, Yang ZL, Bau T, Dai YC, 2015. Atlas of macrofungi resources in China. Zhongyuan Farmers Publisher, Zhengzhou. 1-1349 (in Chinese)
- Liu B, Rong FX, Jin HS, Cao JZ, 1984. Three new species of Homobasidiomycetes. *Journal of Shanxi University*, 1984(4): 50-54 (in Chinese)
- Liu JQ, Zhang S, Mei XD, Yang XB, 2007. Antiaging effect of the bioactive extract from *Collybia dryophila*. *Mycosystema*, 42(1): 570-574 (in Chinese)
- Liu JQ, Zhang S, Yang XB, Li X, Wang DX, 2006. The effects of the bioactive components of rare edible-medicinal fungi on fruit fly's life-span. *Life Science Research*, 10(2): 166-171 (in Chinese)
- Marçais B, Caël O, 2000. Comparison of the susceptibility of *Quercus petraea*, *Q. robur* and *Q. rubra* to *Collybia fusipes*. *European Journal of Plant Pathology*, 106(3): 227-232
- Marçais B, Caël O, 2001. Relation between *Collybia fusipes* root rot and growth of pedunculate oak. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(5): 757-764
- Marçais B, Caël O, Delatour C, 1999. Measuring the impact of *Collybia fusipes* on the root system of oak trees. *Annals of Forest Science*, 56(3): 227-235
- Mata JL, Halling RE, Petersen RH, 2004a. New species and mating system reports in *Gymnopus* (Agaricales) from Costa Rica. *Fungal Diversity*, 16: 113-129
- Mata JL, Hughes KW, Petersen RH, 2004b. Phylogenetic placement of *Marasmiellus juniperinus*. *Mycoscience*, 45(3): 214-221
- Mata JL, Hughes KW, Petersen RH, 2006. An investigation of Omphalotaceae (Fungi: Euagarics) with emphasis on the genus *Gymnopus*. *Sydowia*, 58(2): 191-289
- Matheny PB, Curtis JM, Hofstetter V, Aime MC, Moncalvo JM, Ge ZW, Yang ZL, Slot JC, Ammirati JF, Baroni TJ, 2006. Major clades of *Agaricales*: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia*, 98(6): 982-995
- Mešić A, Tkalčec Z, Deng CY, Li TH, Pleše B, Četković H, 2011. *Gymnopus fuscotramus* (Agaricales), a new species from southern China. *Mycotaxon*, 117: 321-330
- Mi F, 2016. Population genetics of *Trogia venenata*, molecular phylogeny and biogeography of *Cantharellus cibarius* species complex. PhD Dissertation, Yunnan University, Kunming. 1-130 (in Chinese)
- Moncalvo JM, Vilgalys R, Redhead SA, Johnson JE, James TY, Aime MC, Hofstetter V, Verduin SJ, Larsson E, Baroni TJ, 2002. One hundred and seventeen clades of euagarics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23(3): 357-400
- Oliveira JJ, Vargas-Isla R, Cabral TS, Rodrigues DP, Ishikawa NK, 2019. Progress on the phylogeny of the Omphalotaceae: *Gymnopus s.str.*, *Marasmiellus s.str.*, *Paragymnopus* gen. nov. and *Pusillomyces* gen. nov. *Mycological Progress*, 18(5): 713-739
- Owings P, Desjardin D, 1997. A molecular phylogeny of *Marasmius* and selected segregate genera. *Inoculum*, 48(3): 29
- Owings PR, 1997. Evolutionary relationships within the genus *Marasmius* inferred by morphological and nrDNA sequence comparisons. PhD Dissertation, San Francisco State University, San Francisco. 1-197
- Pacheco SM, Boutin Y, Angers P, Gosselin A, Tweddell RJ, 2006. A bioactive (1→3),(1→4)-β-d-glucan from *Collybia dryophila* and other mushrooms. *Mycologia*, 98(2): 180-185
- Pang Z, Sterne O, 1994. The isolation of 2,2'-biindoline-3,3'-diones from injured fruit bodies of *Collybia peronata* and *Tricholoma scalpturatum*. *Journal of Natural Products*, 57(6): 852-857
- Patouillard N, 1900. Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes. Lucien Declume, Lons-Le-Saunier. 1-255
- Petersen RH, Hughes KW, 2016. *Micromphale* sect. *Perforantia* (Agaricales, Basidiomycetes); expansion and phylogenetic placement. *Mycosystema*, 18: 1-122
- Petersen RH, Hughes KW, 2020. Two new genera of gymnopoid/marasmioid euagarics. *Mycotaxon*, 135(1): 1-95
- Petersen RH, Hughes KW, 2021. *Collybiopsis* and its type species, *Co. ramealis*. *Mycotaxon*, 136(2): 263-349
- Si J, Li W, Cui BK, Dai YC, 2011. Advances of research on characteristic, molecular biology and applications of laccase from Fungi. *Biotechnology Bulletin*, 223: 48-55 (in Chinese)
- Singer R, 1936. The Agaricales in modern taxonomy. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany. 1-255
- Singer R, 1962. The Agaricales in modern taxonomy. 2nd ed. J. Cramer, Germany. 1-354
- Singer R, 1975. The Agaricales in modern taxonomy. 3rd ed. J. Cramer, Germany. 1-386
- Singer R, 1986. The Agaricales in modern taxonomy. 4th ed.

- Koeltz Botanical Books, Koenigstein, Germany. 1-386
- Staude F, 1857. Die Schwämme Mitteldeutschlands, insbesondere des Herzogtums Coburg. Vol.1. Dietz, Coburg. 1-325
- Steffen KT, Hatakka A, Hofrichter M, 2002. Degradation of humic acids by the litter-decomposing basidiomycete *Collybia dryophila*. Applied and Environmental Microbiology, 68(7): 3442-3448
- Sun Y, 2020. Purification, mediator systems, nano-immobilization, and decolorization of extracellular laccase from *Gymnopus luxurians*. Master Thesis, Beijing Agricultural University, Beijing. 1-122 (in Chinese)
- Sun Y, Liu ZL, Hu BY, Chen QJ, Yang AZ, Wang QY, Li XF, Zhang JY, Zhang GQ, Zhao YC, 2021. Purification and characterization of a thermo-and pH-stable laccase from the litter-decomposing fungus *Gymnopus luxurians* and laccase mediator systems for dye decolorization. Frontiers in Microbiology, 12: 672620
- Tai FL, 1979. Sylloge fungorum sinicorum. Science Press, Academic Sinica, Beijing. 1-1527 (in Chinese)
- Teng SQ, 1963. Fungi of China. Science Press, Academic Sinica, Beijing. 1-808 (in Chinese)
- Thongbai B, Surup F, Mohr K, Kuhnert E, Hyde KD, Stadler M, 2013. Gymnopalynes A and B, chloropropynyl-isocoumarin antibiotics from cultures of the basidiomycete *Gymnopus* sp. Journal of Natural Products, 76(11): 2141-2144
- Tuo YL, Rong N, Hu JJ, Zhao GP, Wang Y, Zhang ZH, Qi ZX, Li Y, Zhang B, 2022. Exploring the relationships between macrofungi diversity and major environmental factors in Wunvfeng National Forest Park in Northeast China. Journal of Fungi, 8(2): 8020098
- Vilgalys R, Miller Jr O, 1983. Biological species in the *Collybia dryophila* group in North America. Mycologia, 75(4): 707-722
- Vilgalys R, Miller Jr O, 1987a. Mating relationships within the *Collybia dryophila* group in Europe. Transactions of the British Mycological Society, 89(3): 295-300
- Vilgalys R, Miller Jr O, 1987b. Morphological studies on the *Collybia dryophila* group in Europe. Transactions of the British Mycological Society, 88(4): 461-472
- Wang HG, 2008. Study on extraction technique and immunomodulatory effects of polysaccharide from *Marasmius androsaceus*. PhD Dissertation, Liaoning University of Traditional Chinese Medicine, Shenyang. 1-91 (in Chinese)
- Wilson A, Desjardin D, 2005. Phylogenetic relationships in the gymnopoid and marasmiod fungi (Basidiomycetes, euagarics clade). Mycologia, 97(3): 667-679
- Wu F, Man XW, Tohtirjap A, Dai YC, 2022. A comparison of polypore fungi and species composition in forest ecosystems of China, North America, and Europe. Forest Ecosystems, 9: 100051
- 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
- Wu S, 2016. Study on the fermentation process of producing active substance against citrus blue and green mold by *Gymnopus* sp. Master Thesis, Jiangxi Agricultural University, Nanchang. 1-74 (in Chinese)
- Wu TF, 2018. Identification of active compounds from *Gymnopus* sp. and their activities *in vivo* and *in vitro* against blue and green mold on citrus. Master Thesis, Jiangxi Agricultural University, Nanchang. 1-89 (in Chinese)
- Xu JZ, 2019. Taxonomy, molecular phylogenetics, and biogeographic evolution of *Melanoleuca* in China. PhD Dissertation, Northeast Normal University, Changchun. 1-116 (in Chinese)
- Yang BK, Jung YS, Song CH, 2007. Hypoglycemic effects of *Ganoderma applanatum* and *Collybia confluens* exo - polymers in streptozotocin - induced diabetic rats. Phytotherapy Research, 21(11): 1066-1069
- Ye WB, Yang XT, Chen Y, Li QL, 2002. Long time analgesic effect of *Marasmius androsaceus* on rats. Pharmacology and Clinics of Chinese Materia, 18(4): 19-21 (in Chinese)
- Zhao GP, 2022. Taxonomy, molecular phylogenetics, and biogeographic evolution of cantharelloid fungi from Northeast China. Master Thesis, Jilin Agricultural University, Changchun. 1-89 (in Chinese)
- Zhao H, Zhou M, Liu XY, Wu F, Dai YC, 2022. Phylogeny, divergence time estimation and biogeography of the genus *Onnia* (Basidiomycota, Hymenochaetaceae). Frontiers in Microbiology, 13: 907961
- Zhao Q, Feng B, Yang ZL, Dai YC, Wang Z, Bau T, 2013. New species and distinctive geographical divergences of the genus *Sparassis* (Basidiomycota): evidence from morphological and molecular data. Mycological Progress, 12: 445-454
- Zhu L, 2018. Taxonomy, phylogeny and biogeography of *Sanghuangporus* (Hymenochaetales, Basidiomycota). PhD Dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. 1-112 (in Chinese)

[附中文参考文献]

- 戴芳澜, 1979. 中国真菌总汇. 北京: 科学出版社. 1-1527
- 戴玉成, 杨祝良, 2008. 中国药用真菌名录及部分名称的修订. 菌物学报, 27: 801-824

- 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
- 戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文华安, 李泰辉, 2010. 中国食用菌名录. 菌物学报, 29(1): 1-21
- 邓树方, 2016. 中国南方裸脚伞属分类暨小皮伞科真菌资源初步研究. 华南农业大学硕士论文, 广州. 1-144
- 邓叔群, 1963. 中国的真菌. 北京: 科学出版社. 1-808
- 冯邦, 2012. 狭义牛肝菌属及齿菌属的分子系统学和生物地理学研究. 中国科学院大学博士论文, 北京. 1-88
- 高阳, 杨献玲, 徐多多, 2013. 安络小皮伞菌糖肽理化性质与镇痛作用. 长春中医药大学学报, 29(5): 777-778
- 韩利红, 2017. 牛肝菌科广义松塔牛肝菌属的系统学、物种界定和生物地理. 中国科学院大学博士论文, 北京. 1-202
- 何甜, 崔朝宇, 郑先能, 龙昊知, 霍光华, 2021. 裸脚菇 0612-9 活性物质对柑橘青、绿霉病的生防效果及其诱导抗性. 食品科学, 42(1): 272-278
- 何晓兰, 彭卫红, 王迪, 2021. 四川重要野生食用蕈菌图鉴. 北京: 科学出版社. 1-205
- 李骥鹏, 2020. 中国南方地区裸脚伞属分类学及分子系统学研究. 吉林农业大学硕士论文, 长春. 1-55
- 李玉, 李泰辉, 杨祝良, 图力古尔, 戴玉成, 2015. 中国大型菌物资源图鉴. 郑州: 中原农民出版社. 1-1349
- 刘波, 荣福雄, 靳洪顺, 曹晋忠, 1984. 同担子菌亚纲的三个新种. 山西大学学报(自然科学版), 1984(4): 50-54
- 刘金庆, 张松, 梅晓灯, 杨小兵, 2007. 栎金钱菌活性提取物抗衰老研究. 菌物学报, 42(1): 570-574
- 刘金庆, 张松, 杨小兵, 李嫻, 汪道雄, 2006. 5 种珍稀食药真菌活性提取物对果蝇寿命影响的研究. 生命科学研究, 10(2): 166-171
- 米飞, 2016. 毒沟褶菌(*Trogia venenata*)群体遗传学及鸡油菌复合种分子系统学与生物地理学研究. 云南大学博士论文, 昆明. 1-130
- 司静, 李伟, 崔宝凯, 戴玉成, 2011. 真菌漆酶性质、分子生物学及其应用研究进展. 生物技术通报, 223: 48-55
- 孙悦, 2020. 蜡质裸脚菇胞外漆酶纯化、介体系统、纳米固定化及染料脱色研究. 北京农学院硕士论文, 北京. 1-122
- 图力古尔, 包海鹰, 李玉, 2014. 中国毒蘑菇名录. 菌物学报, 33(3): 517-548
- 王惠国, 2008. 安络小皮伞多糖的提取及其免疫调节作用研究. 辽宁中医药大学博士论文, 沈阳. 1-91
- 吴胜, 2016. 裸脚菇属菌产抗柑橘青、绿霉菌的活性物质的发酵工艺研究. 江西农业大学硕士论文, 南昌. 1-74
- 吴天福, 2018. 裸脚菇属菌产抗柑橘青绿霉活性物质的结构鉴定与体内外活性. 江西农业大学硕士论文, 南昌. 1-89
- 徐济责, 2019. 中国毡囊蘑属分类学与分子系统学及生物地理演化研究. 东北师范大学博士论文, 长春. 1-116
- 叶文博, 杨晓彤, 陈莹, 李奇蕾, 2002. 安络小皮伞对大鼠的长时效镇痛作用. 中药药理与临床, 18(4): 19-21
- 赵桂萍, 2022. 中国北方地区鸡油菌状真菌分类学、分子系统学及生物地理学研究. 吉林农业大学硕士论文, 长春. 1-89
- 朱琳, 2018. 桑黄菌属的分类与系统发育及生物地理学研究. 北京林业大学博士论文, 北京. 1-112