

营养与环境因子对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

许欣景¹, 杨天伟¹, 高 锋¹, 刘 静¹, 方艺伟¹, 简四鹏¹, 艾文竹¹, 李 光², 张春霞^{1*}

(1. 云南省热带作物科学研究所, 云南景洪 666100;

2. 澜沧赢和种养殖农民专业合作社, 云南澜沧 665600)

[摘要] 该研究系统评价了碳源、氮源、无机盐、光照及温度对暗褐脉柄牛肝菌4个菌株(PP20058、PP22006、PP21007和PP24033)菌核形成的影响。研究表明, 菌核的形成具有显著的菌株特异性及条件依赖性。在碳源条件下, PP20058和PP22006在麦芽糖培养基中菌核形成时间最早、产量最高, 而PP21007和PP24033在果糖培养基中表现最佳; 所有供试菌株在几丁质条件下均未观察到菌核形成。在氮源方面, PP20058和PP22006在所有供试氮源中均能形成较多菌核, 且对有机氮源表现出明显偏好; 相比之下, PP21007和PP24033的菌核形成能力较弱, 且在硝酸钾和胰蛋白胨中均无法形成菌核。在无机盐条件下, NaCl对所有菌株的菌核形成均有不同程度的促进作用。环境因子中, 持续光照条件能显著促进菌核形成; 温度是影响菌核形成的决定性因素, PP20058和PP22006在24~30℃时均可形成菌核, 其最适温度为27℃; 而PP21007和PP24033仅在27℃下有少量菌核形成。综合分析表明, PP20058和PP22006属于多菌核菌株, 而PP21007和PP24033属于寡菌核菌株。研究结果为暗褐脉柄牛肝菌的培养基优化和栽培管理提供了关键的科学依据。

[关键词] 暗褐脉柄牛肝菌; 菌核; 营养因子; 环境条件

中图分类号: S646.7 文献标识码: A 文章编号: 1672-450X(2026)02-0030-07

Effects of Nutritional and Environmental Factors on Sclerotia Formation in *Phlebopus portentosus*

XU Xinjing¹, YANG Tianwei¹, GAO Feng¹, LIU Jing¹, FANG Yiwei¹, JIAN Sipeng¹, AI Wenzhu¹, LI Guang², ZHANG Chunxia^{1*}

1. Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong 666100, China;

2. Lancang Yinghe Planting and Breeding Farmers' Professional Cooperative, Lancang 665600, China

Abstract: This study systematically evaluated the effects of carbon sources, nitrogen sources, inorganic salts, light, and temperature on sclerotium formation in four strains (PP20058, PP22006, PP21007, and PP24033) of *Phlebopus portentosus*. The results indicate that sclerotium formation exhibits significant strain-specific and condition-dependent characteristics. Under carbon source conditions, PP20058 and PP22006 showed the earliest sclerotium formation and highest yield on maltose medium, while PP21007 and PP24033 performed best under fructose conditions; no sclerotium formation was observed for any of the tested strains on chitin medium. Regarding nitrogen sources, PP20058 and PP22006 produced relatively abundant sclerotia across all tested nitrogen sources, with a clear preference for organic nitrogen. In contrast, PP21007 and PP24033 exhibited weaker sclerotium-forming ability and failed to form sclerotia in media containing potassium nitrate or tryptone. Under inorganic salt conditions, NaCl promoted sclerotium formation to varying degrees in all strains. Among environmental factors, continuous light significantly enhanced sclerotium formation. Temperature was a decisive factor affecting sclerotium formation: PP20058 and PP22006 formed sclerotia within the range of 24~30℃, with an optimum tem-

收稿日期: 2025-08-11

基金项目: 国家自然科学基金(32060707); 云南省热带作物科学研究所科技创新专项资金项目(689-18); 云南省应用基础研究农业联合专项-面上项目(202301BD070001-067, 202401BD070001-125, 202501BD070001-110)

作者简介: 许欣景(1990-), 男, 农艺师, 硕士, 研究方向为牛肝菌栽培。E-mail: 648184152@qq.com

*通信作者: 张春霞(1981-), 女, 研究员, 硕士, 研究方向为牛肝菌栽培。E-mail: zhangchunxia7084@163.com

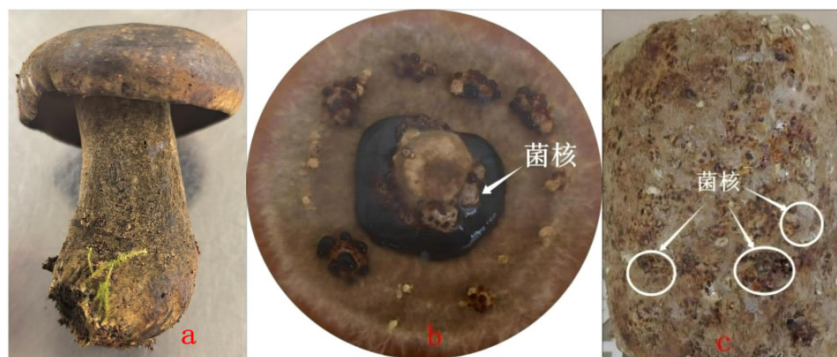
perature of 27 °C, while PP21007 and PP24033 produced only a small number of sclerotia at 27 °C. Comprehensive analysis indicates that PP20058 and PP22006 are classified as high-sclerotium-producing strains, whereas PP21007 and PP24033 are low-sclerotium-producing strains. This study provides key scientific insights for optimizing the culture medium and cultivation management of *Phlebopus portentosus*.

Key words: *Phlebopus portentosus*; sclerotia; nutrients; environmental conditions

在真菌复杂的生活史中,菌核形成是一个尤为关键的生理过程。菌核由菌丝高度致密聚集而成,能够帮助真菌抵御干旱、营养匮乏等不良环境,同时也是其维持种群延续、启动新一轮生长发育的重要物质与能量储备结构^[1-2]。对羊肚菌(*Morchella esculenta*)、茯苓(*Poria cocos*)等大型真菌而言,菌核不仅是应对逆境、维持种群存续的生存策略,还可能作为子实体分化与发育的关键基础结构或中间阶段^[3]。影响菌核形成的主要因素包括营养条件与环境因子,这些因素可通过改变真菌的生理状态与代谢活动进而调控菌核的发育进程^[4]。此外,不同种类或菌株的真菌在菌核形成能力上存在显著差异,例如在羊肚菌中,部分种类或菌株具有较强的菌核形成能力,而另一些可能完全不形成菌核^[5]。

暗褐脉柄牛肝菌 [*Phlebopus portentosus* (Berk. & Broome) Boedijn] 隶属于牛肝菌目小牛肝菌科脉柄牛肝菌属,在我国主要分布于云南、广西和海

南等热带及亚热带地区^[6]。该物种因其独特的风味和丰富的营养价值而备受青睐,是当地雨季市场上常见的重要食用菌之一^[7-8]。同时,暗褐脉柄牛肝菌也是首个实现工厂化生产的可食牛肝菌,具有显著的经济价值和生态意义,近年来因其独特的生物学特性和潜在的应用前景受到广泛关注^[9]。近年来,其独特的生物学特性与潜在应用前景引起了研究者的广泛关注。笔者团队通过野外生态调查发现,菌核(图1)是暗褐脉柄牛肝菌生活史中的重要阶段,其形成过程易受环境条件的影响。此外,在人工栽培中还观察到不同菌株在菌核形成方面存在明显差异,这可能源于菌株自身的遗传特性^[10]。已有的研究表明,该菌菌株大量形成菌核时,碳水化合物活性酶基因的表达水平显著上调^[10]。另有研究指出,不产核菌株与产核菌株在脂蛋白、周期蛋白依赖性激酶及通透酶等相关基因的表达上存在差异,进一步说明菌核形成与特定代谢途径密切相关^[11-12]。



a. 暗褐脉柄牛肝菌子实体; b、c. 暗褐脉柄牛肝菌菌核。

图1 暗褐脉柄牛肝菌子实体及菌核特征

目前,关于暗褐脉柄牛肝菌菌核形成机制的研究多局限于分子层面,而对影响其形成的外部因素缺乏系统性研究。为此,本研究选取了具有多菌核特征和寡菌核特征的代表性暗褐脉柄牛肝菌菌株,系统探究不同营养因子及环境条件对

该菌不同菌株的菌核形成的影响,旨在优化其人工栽培条件,深入解析菌核形成调控机制,从而为提高暗褐脉柄牛肝菌人工栽培的稳定性与生产效率提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌株

试验所用的暗褐脉柄牛肝菌菌株 PP20058、PP22006、PP20017、PP24033,均由云南省热带作物科学研究所热带食药菌课题组从野生暗褐脉柄牛肝菌子实体中分离纯化获得。

1.1.2 供试试剂

供试碳源为果糖、蔗糖、甘露醇、麦芽糖、几丁质、葡萄糖。供试氮源为胰蛋白胨、硝酸钾、大豆蛋白胨、硝酸铵、牛肉膏、酵母膏。供试无机盐为氯化钠、硫酸镁、硫酸锰、硫酸钙、磷酸二氢钾、硝酸钠。其他材料包括蒸馏水、马铃薯、琼脂。

1.1.3 供试培养基

M1 培养基:马铃薯 200 g、葡萄糖 20 g、酵母膏 2 g、硫酸镁 1 g、琼脂 20 g、水 1 000 mL、pH 自然。

其它碳源培养基:将 M1 培养基中的葡萄糖用其它碳源替换,以 20 g 葡萄糖为基准,分别以相等含碳量的果糖、蔗糖、甘露醇、麦芽糖、几丁质替换。

其它氮源培养基:将 M1 培养基中的酵母膏用其它氮源替换,以 2 g 酵母膏为基准,分别以相等含氮量的胰蛋白胨、硝酸钾、酒石酸铵、大豆蛋白胨、硝酸铵、牛肉膏替换。

无机盐培养基:在 M1 培养基中的硫酸镁用其它无机盐替换,以 1 g 硫酸镁为基准,分别以相等无机盐的氯化钠、硫酸锰、硫酸钙、硝酸钠、磷酸二氢钾替换。

1.2 试验方法

将保藏的供试菌株转接至 M1 平板中央,于 27 °C 避光恒温培养 15 d,作为活化菌种备用。所有培养基经 121 °C 高压灭菌 20 min 后,倒入直径 9 cm 的一次性培养皿中,冷却凝固后使用。

碳源试验:以含葡萄糖的 M1 培养基为对照,分别用等碳量的果糖、蔗糖、甘露醇、麦芽糖和几丁质替换其中的葡萄糖。用 9 mm 打孔器切取活化菌丝块,接种于各培养基平板中央,于 27 °C 恒温避光培养。每个处理 5 次重复,观察并记录菌

核形成时间与数量。

氮源试验:以含酵母膏的 M1 培养基为对照,分别用等氮量的胰蛋白胨、硝酸钾、酒石酸铵、大豆蛋白胨、硝酸铵和牛肉膏替换其中的酵母膏。接种方法及培养条件同碳源试验,每个处理 5 次重复,观察并记录菌核形成时间与数量。

无机盐试验:以含硫酸镁的 M1 培养基为对照,分别用等质量的氯化钠、硫酸锰、硫酸钙、硝酸钠和磷酸二氢钾替换其中的硫酸镁。接种与培养方法同上,每个处理 5 次重复,观察并记录菌核形成时间与数量。

光照与温度试验:将菌株接种于 M1 平板中央,不同温度处理在避光条件下于恒温培养箱中培养;不同光照处理在 27 °C 恒温培养箱中培养,其中光暗交替处理设置为 12 h 光照/12 h 避光循环。每个处理设 5 次重复,观察并记录菌核形成时间与数量。

1.3 数据分析

试验数据采用 Excel 整理,用平均值 \pm 标准误差表示。运用 SPSS Statistics 27 软件对不同处理下的菌核数量进行单因素方差分析,分析差异显著性,制图。

2 结果与分析

2.1 碳源对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

由表 1 可见,各菌株在供试碳源培养基中菌核的形成情况存在明显差异。PP20058 和 PP22006 在供试碳源中的菌核数量排序为:麦芽糖 > 蔗糖 > 葡萄糖 > 甘露醇 > 果糖 > 几丁质。其中,在麦芽糖培养基中菌核形成最早(9 d),且数量最多(分别为 64 个/皿和 75 个/皿);在蔗糖培养基中同样于第 9 天形成,菌核数量次之(分别为 58 个/皿和 65 个/皿);而在果糖培养基中形成最晚(10 d),数量最少(分别为 30 个/皿和 28 个/皿)。

相比之下,PP20017 和 PP24033 的表现则不同,其菌核数量排序为:果糖 > 葡萄糖 > 麦芽糖 > 蔗糖 > 甘露醇 > 几丁质。在果糖培养基中,二者菌核形成最早(13 d),数量最多(分别为 17 个/皿和 18 个/皿);在甘露醇培养基中菌核形成

最晚(18 d),且数量极少(均仅为1个/皿)。此外,4个菌株在以几丁质为碳源的培养基中均未观察到菌核形成。

表1 碳源对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

碳源	形成时间/d				菌核数量/(个·皿 ⁻¹)			
	20058	22006	20017	24033	20058	22006	20017	24033
果糖	9	9	13	13	30±1.23c	28±1.92c	17±0.15a	16±0.21a
蔗糖	9	9	18	17	58±1.87b	65±2.01a	2±0.01cd	2±0.01b
甘露醇	10	10	17	17	31±1.54c	28±1.36c	1d	1b
麦芽糖	9	9	17	17	64±2.01a	60±1.67b	4±0.01b	2±0.01b
几丁质	0	0	0	0	0	0	0	0
葡萄糖	9	9	17	17	54±1.57b	58±1.92b	3±0.01c	2±0.01b

注:小写字母表示各处理间差异性显著($P<0.05$),下同。

2.2 氮源对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

由表2可见,PP20058和PP22006在所有供试氮源条件下均能形成较多的菌核。其中,PP20058在供试氮源培养基中菌核数量从多到少依次为:大豆蛋白胨(32个/皿)>酵母膏(29个/皿)>胰蛋白胨(26个/皿)≥硝酸铵(26个/皿)≥牛肉膏(26个/皿)>硝酸钾(18个/皿)>酒石酸铵(17个/皿)。PP22006在各供试氮源培养基中菌核数量从多到少依次为:大豆蛋白胨(31个/皿)>胰蛋白胨(28个/皿)>硝酸铵(27个/皿)≥牛肉膏(27个/皿)≥酵母膏(27个/皿)>硝酸钾(20

个/皿)>酒石酸铵(15个/皿)。相比之下,PP21007和PP24033在除硝酸钾和胰蛋白胨的各供试氮源中仅能形成较少的菌核。其中,PP21007在供试氮源培养基中菌核数量从多到少依次为:牛肉膏(15个/皿)>大豆蛋白胨(11个/皿)>酵母膏(10个/皿)>酒石酸铵(2个/皿)>硝酸铵(1个/皿)>胰蛋白胨(0个/皿)、硝酸钾(0个/皿)。PP24033在供试氮源培养基中菌核数量从多到少依次为:牛肉膏(12个/皿)>酵母膏(9个/皿)>大豆蛋白胨(8个/皿)>酒石酸铵(1个/皿)>硝酸铵(1个/皿)>胰蛋白胨(0个/皿)=硝酸钾(0个/皿)。

表2 氮源对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

氮源	形成时间/d				菌核数量/(个·皿 ⁻¹)			
	20058	22006	20017	24033	20058	22006	20017	24033
胰蛋白胨	12	13	0	0	26±1.03c	28±1.67b	0	0
硝酸钾	13	12	0	0	18±0.61d	20±1.13c	0	0
大豆蛋白胨	10	11	13	13	32±1.42a	31±0.99a	11±0.17b	8±0.24b
酒石酸铵	8	9	17	17	17±1.34d	15±0.98d	2±0.01c	1c
硝酸铵	9	9	17	17	26±2.02c	27±1.99b	1±0.00c	1c
牛肉膏	9	9	16	17	26±1.79c	27±2.09b	15±1.25a	12±0.81a
酵母膏	9	9	13	14	29±2.11b	27±1.82b	10±0.76b	9±0.82b

PP20058和PP22006在酒石酸铵培养基中形成菌核时间最快(8 d),其次是硝酸铵、牛肉膏和酵母膏3种氮源培养基(9 d),而硝酸钾培养基中形成菌核时间最慢(13 d)。PP21007和PP24033在大豆蛋白胨和酵母膏2种氮源培养基中形成菌核时间较快(13~14 d),在其他氮源培养基中形成菌核时间较慢(17 d)。

2.3 无机盐对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

由表3可见,PP20058和PP22006在所有供试无机盐中均能形成较多的菌核。其中,PP20058在供试无机盐培养基中菌核数量从多到少依次为:NaCl(37个/皿)>MgSO₄(26个/皿)>NaNO₃(23个/皿)>MnSO₄(21个/皿)>GaSO₄(17

个/皿) > KH_2PO_4 (13 个/皿) > $\text{MnSO}_4 + \text{KH}_2\text{PO}_4$ (12 个/皿)。PP22006 在供试无机盐培养基中菌核数量从多到少依次为: NaCl (37 个/皿) > NaNO_3 (30 个/皿) > MnSO_4 (25 个/皿) > MgSO_4 (21 个/皿) > GaSO_4 (19 个/皿) > KH_2PO_4 (13 个/皿) > $\text{MnSO}_4 + \text{KH}_2\text{PO}_4$ (11 个/皿)。而 PP21007 和 PP24033 在供试无机盐中能形成较少的菌核。PP21007 在供试无机盐培养基中菌核数量从多到少依次为: MgSO_4 (10 个/皿) > MnSO_4 (10 个/皿) > KH_2PO_4 (10 个/皿) > GaSO_4 (10 个/皿) > NaCl (10 个/皿) > $\text{MnSO}_4 + \text{KH}_2\text{PO}_4$ (10 个/皿) > NaNO_3 ; PP24033 在供

试无机盐培养基中菌核数量从多到少依次为: MgSO_4 (10 个/皿) > GaSO_4 (8 个/皿) > MnSO_4 (7 个/皿) \geq KH_2PO_4 (7 个/皿) > NaCl (5 个/皿) > NaNO_3 (1 个/皿) \geq $\text{MnSO}_4 + \text{KH}_2\text{PO}_4$ (1 个/皿)。

PP20058 和 PP22006 在所有供试的无机盐培养基中的菌核形成时间相同 (13 d)。PP21007 在 NaCl 、 MgSO_4 和 $\text{MnSO}_4 + \text{KH}_2\text{PO}_4$ 这 3 种培养基中菌核形成较快 (12 d), 在 KH_2PO_4 培养基中菌核形成较晚 (14 d); PP24033 在 MgSO_4 培养基中形成菌核时间较快 (12 d), 在 NaNO_3 培养基中形成菌核时间较慢 (14 d)。

表 3 无机盐对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

无机盐	形成时间/d				菌核数量/(个·皿 ⁻¹)			
	20058	22006	20017	24033	20058	22006	20017	24033
NaCl	13	13	12	13	37±2.21a	38±2.09a	3±0.01c	5±0.04c
MgSO_4	13	13	12	12	26±1.72b	21±1.63d	10±0.11a	10±0.05a
MnSO_4	13	13	13	13	21±1.91c	25±1.72c	9±0.11a	7±0.16b
GaSO_4	13	13	13	13	17±1.37d	19±1.43d	7±0.13b	8±0.09b
KH_2PO_4	13	13	14	13	13±0.99e	13±0.71e	8±0.21b	7±0.17d
NaNO_3	13	13	13	14	23±1.38c	30±1.97b	0	1d
$\text{MnSO}_4 + \text{KH}_2\text{PO}_4$	13	13	12	13	12±0.79c	11±0.66f	1d	1d

2.4 光照对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

由表 4 可见, PP20058 和 PP22006 在不同光照处理下均能形成较多的菌核。其中, PP20058 在不同光照处理下菌核数量从多到少依次为: 持续光照 (40 个/皿) \geq 光暗培养 (40 个/皿) > 暗培养 (27 个/皿); PP22006 在不同光照处理下菌核数量从多到少依次为持续光照 (41 个/皿) > 光暗培养

(36 个/皿) > 暗培养 (22 个/皿); 而 PP21007 和 PP24033 在不同光照处理下均能形成较少的菌核。其中, PP21007 在不同光照处理下菌核数量从多到少依次为: 持续光照 (26 个/皿) > 暗培养 (18 个/皿) > 光暗培养 (12 个/皿); PP24033 在不同光照处理下菌核数量从多到少依次为: 持续光照 (22 个/皿) > 暗培养 (21 个/皿) > 光暗培养 (11 个/皿)。

表 4 光照对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

光照	形成时间/d				菌核数量/(个·皿 ⁻¹)			
	20058	22006	20017	24033	20058	22006	20017	24033
持续光照	15	14	18	18	40±2.11a	41±1.99a	26±1.73a	22±1.21a
光暗交替	16	16	17	18	40±2.31a	36±2.02b	12±1.81b	11±0.93b
暗培养	17	17	18	18	27±1.11b	22±1.37c	18±2.03c	21±1.46a

PP20058 和 PP22006 在持续光照处理下的菌核形成时间较快 (分别为 15 d、14 d), 在暗培养下的菌核形成时间较慢 (17 d); PP21007 在光暗培养下的菌核形成较快 (17 d), 而 PP24033 在各光照处理下的菌核形成均较慢 (18 d)。

2.5 温度对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

由表 5 可见, PP20058 和 PP22006 在供试温度为 24~30 °C 能形成较多的菌核, 低于 24 °C 不会形成菌核。其中, PP20058 在可形成菌核的温度

范围中,菌核数量从多到少依次为:27℃(50个/皿)>30℃(35个/皿)>24℃(31个/皿);PP22006在可形成菌核的温度范围中,菌核数量从多到少依次为:27℃(48个/皿)>30℃(31个/皿)>24℃(26个/皿)。而PP21007和PP24033

仅27℃下可形成较少数量的菌核,分别为8个/皿和6个/皿。

PP20058和PP22006在27℃及30℃下形成菌核较快(15d);而PP21007和PP24033在27℃时形成菌核时间相对其他两个菌株较慢(18d)。

表5 温度对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

温度	形成时间/d				菌核数量/(个·皿 ⁻¹)			
	20058	22006	20017	24033	20058	22006	20017	24033
18℃	0	0	0	0	0	0	0	0
21℃	0	0	0	0	0	0	0	0
24℃	17	17	0	0	31±1.76c	26±1.09c	0	0
27℃	15	15	18	18	50±2.11a	48±1.88a	8±0.06a	6±0.13a
30℃	15	15	0	0	35±1.59b	31±1.71b	0	0

3 结论与讨论

3.1 营养成分对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

本研究结果表明,供试营养成分(碳源、氮源和无机盐)对不同暗褐脉柄牛肝菌菌株的菌核形成影响有显著影响。通过比较不同营养成分的培养基分析发现,多菌核菌株能高效利用麦芽糖、蔗糖等碳源,及大豆蛋白胨、酵母膏等多种有机氮源,表现出较强的广谱、高效的营养代谢特征。而寡菌核菌株则偏好果糖、葡萄糖等碳源,对氮源的利用普遍较低,尤其难以有效利用硝酸钾等无机氮源。此外,所有供试的菌株在几丁质培养基中均未形成菌核,表明该物质并不利于暗褐脉柄牛肝菌菌核的诱导形成。在无机盐条件下,多菌核菌株在所有供试无机盐培养基中均能形成较多菌核,其中NaCl的促进作用最为显著;而寡菌核菌株的菌核形成数量整体较低,且对不同无机盐的响应差异较小。类似的现象在其他真菌菌核研究中亦有报道,赵永昌等^[13]研究发现,在PDA中添加不同营养成分对羊肚菌菌核形成有不同影响,其中磷酸氢二铵和酒石酸铵等氮源,及葡萄糖、甘露糖和甘露醇等碳源,对羊肚菌菌核形成均有显著促进作用;而KANWAL等^[14]指出,亚硝酸钠、氯化铵等氮源不利于羊肚菌菌核形成。谢占玲等^[15]通过筛选适合不同羊肚菌菌株生长的碳氮源,证实不同菌株对碳氮源的选

择与利用方面存在差异。

3.2 环境条件对暗褐脉柄牛肝菌菌核形成的影响

真菌菌核的形成受到多种外部环境因素的共同调控,其中温度和光照被认为是最为关键的影响因素之一^[16-17]。本研究结果表明,在光照条件方面,持续光照或光暗交替处理通常能够促进暗褐脉柄牛肝菌菌核的形成,尤其对多菌核菌株的促进作用更为明显,表现为菌核形成时间提前、数量显著增多;而寡菌核菌株在不同光照条件下的菌核数量虽存在一定差异,但整体显著低于多菌核菌株。既往研究对光照作用的结论并不完全一致,有研究认为避光培养是真菌菌核形成的理想条件^[13],而王红等^[18]、朱永真等^[19]的研究则指出,适当光照有利于菌核形成。在温度条件方面,暗褐脉柄牛肝菌在低于21℃的环境中不形成菌核。多菌核菌株在24~30℃范围内均可形成菌核,其中27℃为最适温度;而寡菌核菌株仅能在27℃下形成少量菌核,表现出对温度条件较强的依赖性与较窄的适应性。已有研究表明,适宜的温度有助于真菌菌核形成,且不同菌株的适宜温度范围有差异,如羊肚菌^[20]、虎奶菇(*Pleurotus tuber-regium*)^[21]等。张彩妮等^[20]报道,在其他条件不变的情况下,18℃培养羊肚菌的菌核形成时间早且数量较多。周俊等^[22]报道,虎奶菇菌核形成的最适温度为25℃,温度过低则会显著抑制其菌核形成。

综上所述,菌核形成是一个受多因素单独或协同调控的复杂生理过程。本研究中供试菌株在相同条件下表现出系统性的表型分化,这很可能源于其不同的遗传背景及对生态环境的适应。彭云松等^[23]通过比较不同羊肚菌菌种或菌株的特性发现,菌核形成能力在不同种类或菌株之间存在显著差异,部分种或菌株甚至完全不具备形成菌核的能力。

尽管暗褐脉柄牛肝菌的菌核与子实体形成之间的直接联系仍有待进一步深入探索,但参考其它食用菌的相关研究,菌核的形成阶段常被视为子实体发生的重要前期准备。因此,深入解析暗褐脉柄牛肝菌菌核形成机制对于揭示其出菇机制具有重要意义。本团队前期已开发出基于低温刺激的菌核快速萌发技术,使人工栽培所得及野外采集的菌核萌发率均提高至90%以上^[24],有效缩短了栽培周期并提升了菌丝繁殖效率,为菌种规模化制备与高效栽培奠定了技术基础。基于上述研究基础与本研究结果,笔者团队正进一步探索菌核形成与子实体发生之间的内在联系,为深入理解暗褐脉柄牛肝菌菌核发育的调控机制提供实证依据,也为通过人工调控营养与环境条件实现其资源利用或生态管理提供理论参考。

参考文献:

- [1] 林晓军,李振歧,侯军,等. 中国菌物[M]. 北京:中国农业出版社,2007.
- [2] 孙雪言,朱涵予,王媛媛,等. 大型真菌菌核生物活性研究进展[J]. 食品工业科技,2018,39(21):328-332.
- [3] SUN XY, LIU DM, WANG YY, et al. Biogenesis of macrofungal sclerotia: influencing factors and molecular mechanisms [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020, 104(10): 4227 - 4234.
- [4] 朱继荣,王成莹,耿丽,等. 羊肚菌菌核生物发生及其影响因素研究进展[J]. 食药菌,2024,32(3):149-156.
- [5] 赵瑞华,赵妍,贺晓龙. 羊肚菌菌核形成影响因素与分子机制研究进展[J]. 食用菌学报,2024,31(5):104-112.
- [6] 张春霞,何明霞,纪开萍,等. 暗褐网柄牛肝菌生态学特性研究[J]. 西南农业学报,2012,25(2):614-619.
- [7] SANMEE R, BEMARD D, LUMYONG P, et al. Nutritive value of popular wild edible mushrooms from northern Thailand [J]. Food Chemistry, 2003, 82: 527-532.
- [8] 张春霞,何明霞,刘静,等. 暗褐网柄牛肝菌人工、半人工与野生子实体营养成分对比[J]. 西南农业学报,2014,27(6):2497-2500.
- [9] 纪开萍. 黑牛肝菌工厂化栽培研究及开发[J]. 食药菌,2019,27(1):9-12.
- [10] 杨天伟,戴利铭,刘静,等. 暗褐网柄牛肝菌菌核形成相关基因分析[J]. 微生物学通报,2023,50(10):4583-4597.
- [11] CHET I, HENIS Y. Sclerotial morphogenesis in fungi [J]. Annual Review of Phytopathology, 1975, 13: 169-192.
- [12] ERENTAL A, DICKMAN B, YARDEN O. Sclerotial development in *Sclerotinia sclerotiorum*: awakening molecular analysis of a "Dormant" structure [J]. Fungal Biology Reviews, 2008, 22(1):6-16.
- [13] 赵永昌,王芳,吴毅歆. 羊肚菌菌核的形成研究[J]. 中国食用菌,1998,17(1):5-7.
- [14] KANWAL HK, REDDY MS. The effect of carbon and nitrogen sources on the formation of sclerotia in *Morchella* spp. [J]. Annals of Microbiology, 2012, 62(1):165-168.
- [15] 谢占玲,何智媛,唐龙清,等. 五株羊肚菌碳、氮源及适合发酵菌株的筛选[J]. 食用菌学报,2009,16(1):43-46.
- [16] 刘兴蓉,陈芳草,谭方河,等. 羊肚菌产核条件研究[J]. 四川林业科技,2004,25(3):43-47.
- [17] 张生香,谢放,魏孔丽,等. 总糖对羊肚菌菌丝生长及菌核形成影响的研究[J]. 食用菌,2010,32(3):25-27.
- [18] 王红,曹君,刘俊杰,等. 不同光照培养对羊肚菌菌丝生长及菌核形态的影响[J]. 园艺与种苗,2023,43(8):10-12.
- [19] 朱永真,杜双田,车进,等. 无机盐及生长因子对羊肚菌菌丝生长的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2011,39(4):211-2150.
- [20] 张彩妮,邓百万,柏秋月,等. 羊肚菌菌丝、菌核对温度及钾盐胁迫下生理活性的响应[J]. 中药材,2022,45(6):1301-1306.
- [21] 吴小建,陈雪凤,余春丽,等. 虎奶菇菌丝生物学特性研究[J]. 食用菌,2019,41(3):9-12.
- [22] 周俊,张卓敏,吴巳芸,等. 虎奶菇菌核的平板培养及形成机制研究[J]. 食品与发酵工业,2022,48(24):84-90.
- [23] 彭云松,任浩,徐永艳. 7种羊肚菌菌种的特性比较[J]. 中国农学通报,2025,41(28):48-55.
- [24] 杨天伟,张春霞,何明霞,等. 一种暗褐网柄牛肝菌菌核快速萌发方法:CN111727806B[P]. 2022-03-18.