

羊肚菌属物种分类、系统进化和药用价值研究进展

尚千涵¹, 杨婷^{2#}, 高其媛², 王玛丽², 梁健¹, 王乐¹, 洒威^{1,3*}, 申智清⁴, 李忠虎²

1. 青海大学 省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 青海 西宁 810016

2. 西北大学生命科学学院 西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室, 陕西 西安 710069

3. 青海大学生态环境工程学院, 青海 西宁 810016

4. 青海省海东市平安区小峡镇人民政府, 青海 海东 810600

摘要: 羊肚菌属 *Morchella* 是隶属于子囊菌亚门 (Ascomycotina) 的一类大型真菌。作为珍贵的药食两用真菌, 羊肚菌属物种含有多糖、酶、脂肪酸以及氨基酸等多种有效成分; 具有抗氧化、抗菌和抗肿瘤等多种功效和价值。羊肚菌属物种一般分布在北半球温带和寒温带地区, 中国是该属的现代地理分布中心和多样化中心。然而, 近年来全球气候变化造成羊肚菌属栖息地大量丧失和破碎化, 加上人类大量采挖导致羊肚菌属野生资源急剧减少。此外, 自然条件下野生和人工栽培的羊肚菌属物种分类混乱不清, 对该类群资源的合理利用和开发造成极大障碍。从羊肚菌属的物种分类、系统发育和进化关系以及药用价值等方面进行综述, 以期为羊肚菌属物种资源的保护和合理开发利用提供科学参考。

关键词: 羊肚菌属; 物种分类; 系统发育; 进化; 药用价值

中图分类号: R282.71 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2021)07-2154-09

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2021.07.032

Research progress on classification, phylogeny and medicinal value of *Morchella* species

SHANG Qian-han¹, YANG Ting², GAO Qi-yuan², WANG Ma-li², LIANG Jian¹, WANG Le¹, SA Wei^{1,3}, SHEN Zhi-qing⁴, LI Zhong-hu²

1. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining 810016, China

2. Key Laboratory of Resources Biology and Biotechnology in Western China, Ministry of Education, College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China

3. College of Ecological and Environmental Engineering, Qinghai University, Xining 810016, China

4. Xiaoxia Township People's Government of Ping'an District, Haidong 810600, China

Abstract: *Morchella* is a large class of fungi belonging to the subfamily Ascomycotina. As a kind of precious medicinal and edible fungus, it contains many biologically active ingredients, such as polysaccharides, enzymes, fatty acid, amino acid and so on. In the meanwhile, they have various functions and nutritional values, such as antioxidant, antibacterial and anti-tumor, etc. *Morchella* spp. are generally distributed in cool or cold temperate zone of the northern hemisphere. China is the modern geographic distribution center and divergence center of the *Morchella* species. However, in recent years, the global climate change has caused a large loss and fragmentation of the habitat of *Morchella* species, coupled with the large amount of human excavation, the wild resources of *Morchella* fungi have decreased sharply, and the yield and quality have been severely reduced. In addition, the classification of wild and artificially cultivated *Morchella* species is unclear under natural conditions, which causes great obstacles to the rational use and development of this group of resources. The species classification, phylogeny and evolution, and medicinal value of *Morchella* species are reviewed in this paper, which will provide scientific and theoretical basis for the conservation and rational development and utilization of *Morchella* resources.

收稿日期: 2020-08-27

基金项目: 青海省科技厅自然科学基金青年项目 (2018-ZJ-963Q); 青海省科技厅重点研发与转化项目 (2017-NK-151); 2018 年中医药公共卫生服务补助资金第四次全国中药资源普查项目 (财社 2018-43 号)

作者简介: 尚千涵, 博士研究生, 主要研究方向为微生物生态学。Tel: 13997131282 E-mail: qhshang@lzb.ac.cn

*通信作者: 洒威, 教授, 主要研究方向为农业生态学。Tel: 13997158897 E-mail: sawei3699@163.com

#并列第一作者: 杨婷, 硕士研究生, 主要研究方向为植物群体基因组学。Tel: (029)88302411 E-mail: yangting@stumail.nwu.edu.cn

Key words: *Morchella* Dill. ex Pers.; species classification; phylogeny; evolution; medicinal value

羊肚菌 *Morchella esculenta* L. 隶属于子囊菌亚门 (Ascomycotina), 盘菌纲 (Discomycetes), 盘菌目 (Pezizales), 羊肚菌科 (Morchellaceae), 羊肚菌属 *Morchella* Dill. ex Pers., 是世界上珍贵的药食两用真菌之一^[1]。研究表明, 羊肚菌属物种含有丰富的多糖、酶、脂肪酸、氨基酸、矿物质、甾醇、维生素和膳食纤维等多种成分; 具有抗氧化、抗菌、抗肿瘤、调节机体免疫力、抗疲劳、保肾、保肝及调节胃肠蠕动等多种功效^[1-5]。羊肚菌属是一类喜凉爽环境的大型真菌, 主要分布在北半球温带和寒温带地区, 中国是羊肚菌属的现代地理分布中心和多样化中心^[6]。目前, 人工栽培的羊肚菌主要包含黑色类群的梯棱羊肚菌 *M. importuna* M. Kuo, O'Donnell & T. J. Volk、六妹羊肚菌 *M. sextelata* M. Kuo、七妹羊肚菌 *M. eximia* Boud. 以及变红羊肚菌类群的变红羊肚菌 *M. rufobrunnea* Guzmán & F. Tapia 等^[7]。近年来, 全球气候变化导致羊肚菌属物种栖息地大量丧失和破碎化, 加上人类大量采挖导致羊肚菌属野生资源急剧减少, 产量和品质严重下降。此外, 自然条件下羊肚菌属的物种分类混乱不清, 对其自然资源的开发和利用造成极大障碍。本文从羊肚菌属的物种分类、系统发育和进化以及药用价值和功效等方面进行综述, 以期对羊肚菌属资源的保护和合理开发利用提供科学参考。

1 物种分类和生物学特性

1.1 物种分类

羊肚菌属最早由 Dill 和 Pers 发表, 该属的模式种为羊肚菌 *M. esculenta* (L.) Pers. 依据子实体的颜色和形态, 羊肚菌属可分为黑色羊肚菌、黄色羊肚菌、变红羊肚菌和半开羊肚菌 4 大类群 (表 1)。近期的分子系统学研究结果显示, 羊肚菌属可分为 3 个支系, 即黄色羊肚菌支系、黑色羊肚菌支系 (包括黑色和半开羊肚菌 2 个类群) 和变红羊肚菌支系 (表 1)^[8-17]。其中, 黑色羊肚菌和黄色羊肚菌支系为姊妹类群, 是构成羊肚菌属的主要类群^[18]。

目前黑色羊肚菌支系确认的物种有 32 个^[17]。生物地理学研究表明, 该支系的物种主要分布在欧洲、北美洲、南美洲和亚洲等地区; 大约有 16 种分布在中国, 其中长白羊肚菌 *M. eximoides* Jacquet. ex R. Kristiansen 主要分布在东北的吉林省。同时, *Mel-14* (四川)、*Mel-33* (甘肃) 以及 *Mel-34* (云南) 等

物种均呈现出地区性的分布特点, 或为地方性的特有物种^[17]。黄色羊肚菌支系包含 27 个物种, 分别为粗柄羊肚菌 *M. crassipes* (Vent.) Pers.、羊肚菌^[18]、海绵羊肚菌 *M. spongiosa* Boud.、普通羊肚菌 *M. vulgaris* (Pers.) Gray^[19]、草原羊肚菌 *M. steppicola* Zerova、*M. sceptriformis* Clowez & Matherly、小羊肚菌 *M. diminutiva* M. Kuo, Dewsbury, Moncalvo & S. L. Stephenson、*M. ulmaria* Clowez、*M. castaneae* L. Romero & Clowez、曲棱羊肚菌 *M. prava* Dewsbury, Moncalvo, J. D. Moore & M. Kuo、*M. americana* Clowez & Matherly 和 *M. galilaea* Masaphy & Clowez^[20]等, 主要分布于东亚地区^[6]。变红羊肚菌支系仅包含 3 个物种, 分别为变红羊肚菌、危地马拉羊肚菌 *M. guatemalensis* Guzmán, M. F. Torres & Logem. 和 *M. rigidoides* R. Heim, 它们局限地分布于热带或亚热带地区, 如 *M. rigidoides* 只被发现于新几内亚, 而危地马拉羊肚菌仅分布于危地马拉和墨西哥地区^[9]。

1.2 生物学特性

羊肚菌属的生活史较为复杂。研究表明, 羊肚菌属物种从孢子到下一代孢子的发育全过程, 包括有性生殖、无性生殖和菌核形成 3 个阶段。羊肚菌有性生殖成熟的表现是子囊果的形成, 它们的成熟子囊果是一个生活史周期的终点, 其典型特征是 2 个单倍体核配对后形成双倍体核, 再经减数分裂形成新的单倍体子囊孢子, 进而继续萌发形成菌丝。无性生殖是从菌丝形成孢子囊梗开始, 在孢子囊梗的顶端首先发育形成孢子囊, 经过一系列的发育产生分生孢子, 进而萌发产生单倍体核的新菌丝。此外, 在环境条件不良的情况下, 羊肚菌属物种的营养菌丝或异核菌丝可直接形成菌核并使其处于休眠状态。当环境适宜时, 菌核便会萌发成新的初生菌丝或次生菌丝, 最终形成子实体^[18-21]。

羊肚菌属物种是一类喜冷凉环境的大型真菌。现代生理生态学研究表明, 羊肚菌属适宜生长于低温、高湿的环境。碳源、氮源、生长因子和微量元素等都对羊肚菌属的生长和发育有促进作用^[22-24]。羊肚菌属菌丝体的最适宜生长温度为 15~18 °C, 孢子散发的适宜温度为 15~18 °C^[25-27]。适宜羊肚菌属类群的空气湿度在 70%~90% 为最好^[26]。羊肚菌属物种的生长培养基或土壤的 pH 值为 5.0~8.2

表1 羊肚菌属物种分类概况

Table 1 View of species classification of genus *Morchella*

分类依据	类群特征	包含物种	文献
菌盖近中部与菌柄的分离程度、菌盖边缘向外伸展程度、菌盖形状和颜色、盖表棱纹排列和凹坑深浅等特征	黑色羊肚菌类群: 菌盖圆锥形, 顶端尖锐或微钝, 灰色至黑褐色, 棱纹纵向排列, 凹坑相对较深; 菌盖基部与菌柄相连; 黄色羊肚菌类群: 菌盖近球形、卵形至椭圆形, 顶端钝圆, 淡黄褐色, 棱纹色较浅, 不规则交叉, 菌柄近圆柱形, 近白色, 中空; 半开羊肚菌类群: 菌盖圆锥形, 顶端尖锐或微钝, 灰色至黑褐色, 棱纹纵向排列, 凹坑较深; 菌盖近中部与菌柄分离并明显伸展	黑色羊肚菌类群: 黑脉羊肚菌 <i>M. angusticeps</i> Peck、高羊肚菌 <i>M. elata</i> Fr.、尖顶羊肚菌 <i>M. conica</i> Krombh.; 黄色羊肚菌类群: 羊肚菌、粗柄羊肚菌、美味羊肚菌 <i>M. deliciosa</i> Fr.; 半开羊肚菌类群: 光柄半开羊肚菌 <i>M. semilibera</i> DC.、点柄半开羊肚菌 <i>M. punctipes</i> Peck、杨柳半开羊肚菌 <i>M. populiphila</i> M. Kuo, M. C. Carter & J. D. Moore	8
成熟时子囊果子实层和菌柄颜色	成熟时子囊果的子实层和菌柄变红	变红羊肚菌类群: 变红羊肚菌、危地马拉羊肚菌、 <i>M. rigidoides</i>	9
基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF-1a</i> 、 <i>28S rDNA</i> 的系统发育分析	基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF-1a</i> 、 <i>28S rDNA</i> 基因的系统发育分析结果支持取样的羊肚菌属物种分为3大支系的结论	黄色羊肚菌支系: <i>Mes-1-Mes-16</i> ; 黑色羊肚菌支系: <i>Mel-1-Mel-24</i> ; 变红羊肚菌支系: 变红羊肚菌	10
基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF-1a</i> 、 <i>LSU rRNA</i> 4个基因的系统发育分析	基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF-1a</i> 、 <i>LSU rRNA</i> 基因的系统发育分析结果支持取样的羊肚菌属物种分为2大支系的结论	黄色羊肚菌支系: <i>Mes-1-Mes-18</i> ; 黑色羊肚菌支系: <i>Mel-1</i> 、 <i>Mel-10</i>	11
基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF-1a</i> 、 <i>LSU rRNA</i> 、 <i>ITS</i> 5个基因的系统发育分析	基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF-1a</i> 、 <i>LSU rRNA</i> 、 <i>ITS</i> 基因的系统发育分析结果支持取样的羊肚菌属物种分为22个物种	黑色羊肚菌支系: <i>Mel-11-Mel-32</i>	11
基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF-1a</i> 、 <i>28S+18S rDNA</i> 5个基因的系统发育分析	黄色羊肚菌支系: 大多数物种子囊果上有较少的垂直排列的凹坑和贴生的膜层; 黑色羊肚菌支系: 子囊果膜层的颜色苍白, 似鳞片的颜色; 变红羊肚菌支系: 似圆锥形的菌盖, 有苍白的脊和几乎黑色的凹坑, 整体呈现红褐色	黑色羊肚菌支系: 北方羊肚菌 <i>M. septentrionalis</i> M. Kuo, J.D. Moore & Zordani、褐坑羊肚菌 <i>M. brunnea</i> M. Kuo、黑脉羊肚菌、皱柄羊肚菌 <i>M. snyderi</i> M. Kuo & Methven、梯棱羊肚菌、头丝羊肚菌 <i>M. capitata</i> M. Kuo & M. C. Carter、七妹羊肚菌、六妹羊肚菌、杨柳半开羊肚菌、点柄半开羊肚菌、光柄半开羊肚菌、中立羊肚菌 <i>M. frustrata</i> M. Kuo、绒毛羊肚菌; 黄色羊肚菌支系: 隐形羊肚菌 <i>M. cryptica</i> M. Kuo & J. D. Moore、曲棱羊肚菌、泛美羊肚菌 <i>M. esculentoides</i> M. Kuo, Dewsbury, Moncalvo & S. L. Stephenso、 <i>M. virginiana</i> O'Donnell & S. A. Rehner、小羊肚菌、草原羊肚菌; 变红羊肚菌支系: 变红羊肚菌	12
基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF-1a</i> 、 <i>rDNA</i> 4个基因的系统发育分析	DNA 分子标记的系统发育分析聚类为61个物种, 分别由黄色羊肚菌(27个物种)、黑色羊肚菌(33个物种)和变红羊肚菌 <i>M. rufobrunnea</i> 3个支系构成	黄色羊肚菌支系: <i>Mes-1-Mes-27</i> (<i>Mes-1</i> 草原羊肚菌); 黑色羊肚菌支系: <i>Mel-1-Mel-34</i> (<i>Mel-1</i> 绒毛羊肚菌、 <i>Mel-3</i> 光柄半开羊肚菌、 <i>Mel-4</i> 点柄半开羊肚菌); 变红羊肚菌支系: 变红羊肚菌	13
基于 <i>ITS</i> 基因的系统发育分析	基于 <i>ITS</i> 基因分别对取样的黄色羊肚菌和黑色羊肚菌构建系统发育树, 系统发育分析结果支持取样的黄色羊肚菌分为9个物种, 黑色羊肚菌分为12个物种	黄色羊肚菌支系: 草原羊肚菌、 <i>M. sceptriformis</i> Clowez & Matherly、小羊肚菌、 <i>M. ulmaria</i> 、 <i>M. castanaeae</i> 、曲棱羊肚菌、 <i>M. americana</i> 、 <i>M. galilaea</i> 、羊肚菌; 黑色羊肚菌支系: 绒毛羊肚菌、中立羊肚菌、光柄半开羊肚菌、点柄半开羊肚菌、杨柳半开羊肚菌、六妹羊肚菌、七妹羊肚菌、头丝羊肚菌、梯棱羊肚菌、黑脉羊肚菌、长白羊肚菌、皱柄羊肚菌	14

续表 1

分类依据	类群特征	包含物种	文献
基于 <i>ITS</i> 、 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>TEF1</i> 4 个基因的系统发育分析	基于 <i>ITS</i> 、 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 和 <i>TEF1</i> 基因的系统发育分析结果支持取样的羊肚菌属物种分为 9 个物种的结论	黑色羊肚菌支系: <i>M. quercus-ilicis</i> Clowez, L. Ballester & L. Romero、督那羊肚菌 <i>M. dunali</i> Boud.、皱柄羊肚菌、美味羊肚菌、普及羊肚菌 <i>M. purpurascens</i> (Krombh. ex Boud.) Jacquet.、褐坑羊肚菌、 <i>M. inamoena</i> Boud.、普开羊肚菌 <i>M. pulchella</i> Clowez & Franç. Petit.、北方羊肚菌	14
基于 <i>TEF1</i> 、 <i>rDNA</i> 、 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 4 个基因的系统发育分析	基于 <i>TEF1</i> 、 <i>rDNA</i> 、 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 基因的系统发育分析结果支持取样的羊肚菌属物种分为 12 个物种的结论	黑色羊肚菌支系: 普及羊肚菌、三地羊肚菌、劳伦羊肚菌 <i>M. laurentiana</i> Voitk, Burzynski & O'Donnell.、澳大利亚羊肚菌 <i>M. australiana</i> T. F. Elliott, Bougher, O'Donnell & Trappe.、普开羊肚菌、北方羊肚菌、褐坑羊肚菌、美味羊肚菌、长白羊肚菌、黑脉羊肚菌、皱柄羊肚菌、督那羊肚菌、 <i>M. quercus-ilicis</i>	15
基于 <i>ITS</i> 基因的系统发育分析	基于 <i>ITS</i> 基因分别对黄色羊肚菌和黑色羊肚菌构建系统发育树, 系统发育分析结果支持取样的黄色羊肚菌分为 8 个物种, 黑色羊肚菌分为 5 个物种	黄色羊肚菌支系: <i>M. dunensis</i> (Castañera, J.L. Alonso & G. Moreno) Clowez.、普通羊肚菌、曲棱羊肚菌、粗柄羊肚菌、 <i>M. palazonii</i> Clowez & L. Romero.、 <i>M. galilaea</i> 、羊肚菌、 <i>M. fluvialis</i> Clowez, P. Alvarado, M. Becerra, Bilbao & P. -A. Moreau; 黑色羊肚菌支系: 督那羊肚菌、七妹羊肚菌、过渡羊肚菌 <i>M. disparilis</i> Loizides & P. -A. Moreau.、普及羊肚菌、莓生羊肚菌 <i>M. arbutiphila</i> Loizides, Bellanger & P. -A. Moreau	16
基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF1-α</i> 、 <i>ITS</i> 4 个基因的系统发育分析	基于 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 、 <i>EF1-α</i> 和 <i>ITS</i> 基因的系统发育分析结果支持取样羊肚菌分为 11 个物种	黑色羊肚菌支系: 卡其羊肚菌 <i>M. kakiicolor</i> (Clowez & L. Romero) Clowez, L. Romero, P. Alvarado & Loizides.、督那羊肚菌、过渡羊肚菌、美味羊肚菌、皱柄羊肚菌、三地羊肚菌、普及羊肚菌、澳大利亚羊肚菌、普开羊肚菌、北方羊肚菌、莓生羊肚菌	16
基于 <i>ITS</i> 、 <i>TEF1</i> 、 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 4 个基因的系统发育分析; 菌盖近中部与菌柄的分离程度、菌盖边缘向外伸展程度、菌盖形状和颜色、盖表棱纹排列和凹坑深浅等特征	基于 <i>ITS</i> 、 <i>TEF1</i> 、 <i>RPB1</i> 、 <i>RPB2</i> 基因的系统分析结果支持取样的羊肚菌属物种分为 32 个物种的结论; 菌盖圆锥形, 顶端尖锐或微钝, 灰色至黑褐色, 棱纹呈纵向排列, 凹坑相对较深	黑色羊肚菌支系: 黑脉羊肚菌、莓生羊肚菌、澳大利亚羊肚菌、褐坑羊肚菌、易混羊肚菌 <i>M. confusa</i> X. H. Du.、针叶羊肚菌 <i>M. conifericola</i> Taşkın, Büyükalaca & H. H. Doğan.、过渡羊肚菌、督那羊肚菌、三地羊肚菌、七妹羊肚菌、长白羊肚菌、头丝羊肚菌、费克羊肚菌 <i>M. fekeensis</i> H. H. Doğan, Taşkın & Büyükalaca.、多米尼加羊肚菌 <i>M. hispaniolensis</i> S. A. Cantrell, Lodge, T. J. Baroni & O'Donnell.、梯棱羊肚菌、凯巴布羊肚菌 <i>M. kaibabensis</i> Beug, T. A. Clem. & T. J. Baroni.、卡其羊肚菌、劳伦羊肚菌、大孢羊肚菌 <i>M. magnispora</i> Büyükalaca, H. H. Doğan & Taşkın.、地中海羊肚菌 <i>M. mediterraneensis</i> Taşkın, Büyükalaca & H. H. Doğan.、欧德羊肚菌 <i>M. odonnellii</i> X. H. Du & D. M. Wu.、欧氏羊肚菌 <i>M. oweri</i> X. H. Du.、杨柳半开羊肚菌、普开羊肚菌、点柄半开羊肚菌、普及羊肚菌、光柄半开羊肚菌、北方羊肚菌、六妹羊肚菌、皱柄羊肚菌、绒毛羊肚菌、中立羊肚菌	17

RPB1-RNA 聚合酶 II 大亚基基因 *RPB2*-RNA 聚合酶 II 小亚基基因 *EF1- α* -翻译延伸因子基因 *28S rDNA*-28S 核糖体 DNA 基因 *LSU rRNA*-大亚基核糖体 RNA 基因 *28S+18S rDNA*-28S+18S 核糖体 DNA 基因 *ITS*-核糖体内转录间隔区基因 *TEF1*-翻译延伸因子基因 *RPB1*-RNA polymerase II subunit 1 *RPB2*-RNA polymerase II subunit 2 *EF1- α* -translation elongation factor 1-alpha *28S rDNA*-28S ribosomal DNA *LSU rRNA*-large subunit ribosomal RNA gene *28S+18S rDNA*-28S+18S ribosomal DNA *ITS*-internal transcription spacer *TEF1*-translation elongation factor 1

较好^[28]。

研究发现, 羊肚菌属类群属于好氧真菌, 足够的氧气和良好的通风是保证羊肚菌属物种正常生长发育的必要条件, 在子囊果形成和生长发育阶段对空气十分敏感, 当 CO₂ 体积分数超过 0.3% 时, 羊肚菌的子囊果瘦小、畸形, 甚至腐烂^[21]。此外, 羊

肚菌属类群具有较强的趋光性, 在其生长阶段时不需要光线直射, 菌丝在暗处或微光条件下, 生长很快。但光线对子实体的形成有一定的促进作用^[28-30]。

2 系统发育和进化关系

羊肚菌属物种被认为由晚侏罗纪早期分化的变红羊肚菌支系进一步分化形成^[13], 该属类群可能

在晚侏罗纪至早白垩纪时起源于北美西部,通过白令陆桥扩散至亚洲地区,且欧亚物种之间进行过基因交流和扩散;东亚约90%的物种自中新世中期至今分化产生^[6]。O'Donnell等^[10]通过多样化时间估算,发现羊肚菌科的起源和羊肚菌属与其近亲分离都发生在北美西部,时间分别在三叠纪和早白垩纪。

近年来,学者对中国境内分布的羊肚菌属类群进行了系统发育和进化研究。如兰阿峰等^[31]对陕西省汉中地区的19株栽培羊肚菌菌株进行系统发育分析,共鉴定出4个物种,分别为六妹羊肚菌、梯棱羊肚菌、隐形羊肚菌和北方羊肚菌。刘文丛等^[19]对我国滇西北地区的羊肚菌类群进行了分子鉴定,聚类分析结果可分为2个类群,黄色羊肚菌(粗柄羊肚菌、美味羊肚菌)和黑色羊肚菌类群(黑脉羊肚菌、高羊肚菌)。王龙等^[32]对甘肃分布的16株供试羊肚菌进行了ITS标记的分子生物学研究,分析结果表明,16株羊肚菌可归纳分类为5种,进一步归类于黑羊肚菌类群(尖顶羊肚菌、黑脉羊肚菌和高羊肚菌)和黄羊肚菌类群(羊肚菌和粗柄羊肚菌)。武冬梅等^[33]对采自新疆5个地区的31株野生羊肚菌子实体进行了形态特征调查和ITS分析,初步确定了该地区羊肚菌有7个物种,其中*M. sp. Mes-17*和中立羊肚菌*M. frustrata*为中国2种新记录种。Phanpadith等^[34]对秦岭地区分布的羊肚菌进行了系统发育研究,共发现了9个系统发育种,其中5个是黄色羊肚菌(*Mes-8*、*Mes-9*、*Mes-13*、*Mes-25*和*M. chensiensis* Phanpadith, Z.D. Yu & Tao Li),4个属于黑色羊肚菌(*Mel-2*、*Mel-6*、*Mel-10*、*Mel-12*)。

近年来,世界其他地区羊肚菌属类群的分子系统学研究也取得了较大进步。如Kuo等^[12]对加拿大和美国的羊肚菌进行了分类修订,通过*EF1- α* 、*RPB1*、*RPB2*、*28S+18S rDNA*4个基因片段构建系统发育树,分析发现了14个物种(小羊肚菌、*M. virginiana*、梯棱羊肚菌、泛美羊肚菌、六妹羊肚菌、曲棱羊肚菌、褐坑羊肚菌、隐形羊肚菌、中立羊肚菌、杨柳半开羊肚菌、七妹羊肚菌、头丝羊肚菌、皱柄羊肚菌和北方羊肚菌)的新分布。Richard等^[44]对欧洲和北美地区的38个黑色羊肚菌进行*ITS*、*RPB1*、*RPB2*和*TEF1*基因序列的联合分析,研究发现*M. quercus-ilicis f. kakiicolor*和督那羊肚菌属于基部分支物种,而北方羊肚菌几乎嵌套在普开羊肚菌中。Loizides等^[16]对塞浦路斯羊肚菌种群中具有代表性的25个序列进行系统发育分析,发现了9

个新记录种:梯棱羊肚菌、七妹羊肚菌、头丝羊肚菌、*M. dunensis*、督那羊肚菌、莓生羊肚菌、过渡羊肚菌、*Mes-28*、*Mel-38*。Kanwal等^[35]对采自印度喜马拉雅地区的32种不同羊肚菌培养物/子实体进行了DNA序列分析,聚类结果表明此地区存在2种羊肚菌分支:黄羊肚菌(粗柄羊肚菌和海绵羊肚菌)和黑羊肚菌[高羊肚菌、黑脉羊肚菌、*M. gigas* (Batsch) Pers.]。Singh等^[36]对羊肚菌科不同种属46个单孢子培养物的ITS进行了测序,基于非加权组平均法(unweighted pair-group method with arithmetic mean, UPGMA)的系统聚类分析可将这些羊肚菌分为2支:黄色羊肚菌(粗柄羊肚菌、海绵羊肚菌和普通羊肚菌)和黑色羊肚菌(黑脉羊肚菌、尖顶羊肚菌和羊肚菌)。

以往这些研究多采用ITS序列标记对羊肚菌属类群进行系统发育和进化分析,然而,Du等^[37]的研究表明,GenBank基因库中至少66%已命名羊肚菌的ITS序列可能是错误的,认识到需要1个专用的网络参考数据库,以便快速地鉴别已知物种和新物种。他们基于多种分子标记(*ITS*、*EF1- α* 、*RPB1*、*RPB2*和*LSU*)的结果构建了羊肚菌MLST数据库(Multilocus Sequence Typing <http://www.cbs.knaw>)。但目前数据库中收录的羊肚菌属物种的DNA序列测序标记较少,限制了该数据库的广泛应用。

3 药用价值和功效

3.1 药用成分和营养物质

羊肚菌属物种是一类重要的药食两用真菌,含有丰富的多糖、酶、脂肪酸、氨基酸等多种有效成分^[30,38-47],见表2。

3.2 药理作用

羊肚菌属物种含有丰富的多糖、酶、维生素及矿物元素等,具有抗氧化、抗菌、抗肿瘤及保肾保肝等多种功效^[48]。

3.2.1 抗肿瘤 陈彦等^[49]研究表明,羊肚菌胞外多糖(EPM)能够显著提高荷瘤小鼠的脾脏指数、T淋巴细胞百分率和巨噬细胞吞噬率,具有显著的抗肿瘤活性和增强免疫功能。羊肚菌多糖ME-X在达到20 $\mu\text{g/mL}$ 时还具有很好地抑制肿瘤细胞增殖的活性^[50]。Hu等^[51]研究发现,从羊肚菌发酵液中分离出来的新型多糖MEP-II,可通过凋亡途径抑制人肝癌HepG2细胞的增殖,是一种潜在的抗癌剂。

3.2.2 保肾及保肝 尖顶羊肚菌活性提取物在一定剂量下具有一定的脾脏和肾脏保护作用^[52]。研

表 2 羊肚菌属物种药用成分、营养物质及功效
Table 2 Medicinal ingredients, nutrients and efficacy of genus *Morchella*

药用成分和营养物质	提取分离或分析方法	功效	文献
杂多糖 MEP-SP1、MEP-SP2 和 MEP-SP3	从羊肚菌培养液中分离	具有增强免疫力、抗肿瘤、抗衰老等作用	38-39
半乳甘露聚糖	从羊肚菌培养液中分离	可能通过与胃肠道黏膜免疫系统的直接相互作用发挥治疗作用	40
酶 (γ-谷氨酰胺转肽酶)	从羊肚菌菌丝体中提取	酶可催化不同的 γ-谷氨酸复合物水解和转肽反应	41
吡喃酮抗生素	从羊肚菌子实体中分离	一种植物保护抗菌剂	42
脂肪酸类化合物 (十四烷酸、十六酸乙酯、亚麻酸乙酯、亚油酸乙酯及硬脂酸乙酯等)	利用水蒸气蒸馏法进行羊肚菌挥发油提取, 并采用 GC-MS 联用法进行分析鉴定		43
氨基酸 (人体必需氨基酸: Val、Lys、Thr、Ile、Phe、Met、Leu; 非必需氨基酸: Arg、Ser、Pro、Gln、Asp、Tyr、Ala、Cys、Gly、His)	采用氨基酸自动分析仪法和 GB 5009.124-2016 食品中氨基酸的测定方法对羊肚菌子实体及菌丝体氨基酸的成分进行测定	增强机体免疫力、抗炎、护肝等	44
矿物质元素 (至少为 20 种, 包括 Zn、Ni、Cr、Fe、B、Mn、Cu、Co、Sr、V 等微量元素和 Mg、Ca、P 等常量元素)	利用离子直读光谱法测定羊肚菌中的矿物质元素	抗心血管系统疾病和癌症	45
矿物质元素 (Mn、Cu、Mg、Cr、Co、Ca 和 Zn)	羊肚菌无机元素的分析	抗心血管疾病及抗肿瘤	30
维生素 B1 (0.045 9 mg/100 g)、维生素 B2 (0.051 0 mg/100 g)	用 HPLC 法测定羊肚菌新鲜样品中的维生素 B1 和 B2 含量	促进胃肠蠕动, 增加食欲; 参与细胞生长代谢, 促进生长发育和细胞的再生, 维护皮肤和细胞膜的完整性, 促进机体对铁的吸收; 减轻眼睛疲劳, 增进视力	46
甾醇 (β-谷甾醇、麦角甾醇、豆甾醇)	石油醚层和醋酸乙酯层羊肚菌样品; 通过葡聚糖凝胶色谱、HPLC 等分离色谱技术, 从羊肚菌乙醇提取物中分离得到	抑制人体对胆固醇的吸收, 促进胆固醇的降解代谢; 抗炎作用, 促进伤口愈合, 使肌肉增生等	43,47

究发现,羊肚菌胞内多糖对小鼠肝脏损伤有保护作用^[53];羊肚多酚对 D-氨基半乳糖/脂多糖诱导的小鼠急性肝衰竭具有显著的抑制作用^[54],从黑脉羊肚菌中提取的多酚 PMP 可明显抑制 D-半乳糖胺/脂多糖诱导的肝细胞凋亡和脂肪变性;同时,Nitha 等^[55-56]研究发现羊肚菌菌丝体的乙醇提取物具有明显的保肝作用。

3.2.3 调节免疫 150 mg/kg 羊肚菌粉可以促进小鼠细胞免疫功能提高^[57];EPM 具有调节巨噬细胞中一氧化氮的产生并促进脾细胞的增殖,可以作为有效的免疫调节剂^[58]。羊肚菌多糖的乙酰化可增强其在巨噬细胞 RAW264.7 中的免疫激活和抗炎活性^[59]。

此外,羊肚菌多糖还可以显著增强小鼠的非特异性免疫及细胞免疫^[60]。

3.2.4 抗疲劳 羊肚菌粉的剂量达到 500 mg/kg 时,具有抗疲劳作用^[61]。研究表明,紧急摄入羊肚菌多糖可有效缓解应急疲劳^[62]。熊正英等^[63]的研究表明,羊肚菌在加速疲劳消除、抵抗疲劳产生和提高机体对运动负荷的适应能力方面有显著作用。

3.2.5 调节胃肠蠕动 吴映明等^[64]研究表明,羊肚菌提取液既能加强正常小鼠胃肠蠕动,又能抑制小鼠因新斯的明负荷引起的胃肠功能亢进。

3.2.6 调血脂及调控胆固醇 殷伟伟等^[52]研究发现,尖顶羊肚菌活性提取物有良好的调血脂效果:羊

肚菌所含的亚油酸和油酸,有助预防动脉硬化^[65];羊肚菌多糖 PMEP-1 具有调血脂功能,对高血脂症、冠心病及动脉粥样硬化的发生有一定的预防作用^[66]。唐瑜婉等^[67]研究发现羊肚菌多糖 PMEP 通过硫酸化修饰可以增强大鼠的降胆固醇活性。Li 等^[68]发现,黑脉羊肚菌化学羧甲基化多糖 CPMEP 具有较强的降胆固醇活性。

3.2.7 抗氧化 羊肚菌多糖 FMP-1 可发挥重要的抗氧化活性,FMP-1 可以作为天然潜在的抗氧化剂降低与特发性肺纤维化 (idiopathic pulmonary fibrosis, IPF) 进程有关的氧化应激^[69-70]; FMP-1 也可以有效清除羟基、1,1-二苯基-2-苦肼基和超氧自由基,是一种很好的抗氧化剂^[71-72]。Elmasta 等^[73]对土耳其北部 2 种羊肚菌 (普通羊肚菌和羊肚菌) 的抗氧化活性进行了研究,发现当羊肚菌乙醇提取物质量浓度达到 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 时,2 种羊肚菌具有相似的还原能力,超氧阴离子自由基清除能力以及金属螯合活性。

3.2.8 抗菌 Turkoglu 等^[74]对尖顶羊肚菌的抗菌作用研究表明,其乙醇提取物对于微生物具有较窄的抗菌谱,其粗提物对金黄色球菌具有抗菌活性。Heleno 等^[75]对葡萄牙和塞尔维亚羊肚菌的抗菌性能进行了比较分析,结果表明 2 种样品均对 5 种细菌 (金黄色葡萄球菌、单核细胞增多症链球菌、鼠伤寒链球菌、大肠杆菌、阴沟肠杆菌) 具有抗菌活性。

4 结语及展望

羊肚菌属物种作为一类重要的药食两用真菌,具有重要的经济和药用价值。本文从羊肚菌属的物种分类、系统发育和进化以及营养成分和药用价值等方面进行了综述。然而,该类群的研究仍存在大量问题,需要进一步深入分析和研究:(1) 羊肚菌属物种界定困难,种间和种内划分比较混乱,传统基于形态学和孢子显微鉴别的方法存在一定的局限性,今后需要开发新的研究方法对该属物种进行科学鉴定。目前,学者们多通过一致性系统发育物种鉴别法对羊肚菌属物种进行鉴定,此方法为羊肚菌属的分类研究提供了新思路,但该方法仍存在信息位点有限的局限性。今后,需要结合最新一代测序技术对羊肚菌属物种进行深入地系统发育和进化研究。(2) 羊肚菌属物种的地理分布格局差异较大,研究不同类群之间的遗传和进化关系,需要大范围科学地进行采样与分析。如黄色羊肚菌类群主要分布于东亚,黑色羊肚菌支系主要分布于欧洲、

南美洲、北美洲和亚洲,而变红羊肚菌物种主要分布于热带和亚热带。这些不同大洲和地区间的物种是否具有相似的起源方式;它们之间是否存在基因流,若存在,基因流发生的时间和空间趋势如何,这些羊肚菌类群的物种形成和分化历史如何?这些科学问题的答案仍然不是十分清楚。在进行羊肚菌属物种分类和进化研究过程中,今后应加大全球范围的采样,测量多个不同地理地区的多个形态学指标,同时结合最新的群体遗传学和基因组学的方法解析羊肚菌属的起源和进化历史,这些研究也能为东亚-北美间断分布物种的起源学说提供一定理论支撑。(3) 羊肚菌属物种含有丰富的生物活性物质且具有多种药理作用,说明其具有重要的开发和利用价值;今后应重视通过对该属物种的药理药效的深入分析和研究,为实现规模化栽培和市场化开发提供有效的科学资料。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 雷艳,曾阳,唐勋,等.羊肚菌化学成分及药理作用研究进展[J].青海师范大学学报:自然科学版,2013,29(2):59-62.
- [2] 熊川,李小林,李强,等.羊肚菌生活史周期、人工栽培及功效研究进展[J].中国食用菌,2015,34(1):7-12.
- [3] 才晓玲,何伟,安福全,等.羊肚菌生物活性研究进展[J].中国食用菌,2013,32(5):7-8.
- [4] 李卫东.羊肚菌生物活性成分及药理作用的研究进展综述[J].食药用菌,2018,26(3):157-160.
- [5] 孙巧弟,张江萍,谢洋洋,等.羊肚菌营养素、功能成分和保健功能研究进展[J].食品科学,2019,40(5):323-328.
- [6] Du X H, Zhao Q, Yang Z L. A review on research advances, issues, and perspectives of morels [J]. *Mycology*, 2015, 6(2): 78-85.
- [7] 赵永昌,柴红梅,张小雷.我国羊肚菌产业化的困境和前景[J].食药用菌,2016,24(3):133-139.
- [8] Bunyard B A, Nicholson M S, Royse D J. Phylogenetic resolution of *Morchella*, *Verpa*, and *Disciotis* [Pezizales: *Morchellaceae*] based on restriction enzyme analysis of the 28S ribosomal RNA gene [J]. *Exp Mycol*, 1995, 19(3): 223-233.
- [9] Guzmán G, Tapia F. The known morels in Mexico, a description of a new blushing species, *Morchella rufobrunnea*, and new data on *M. guatemalensis* [J]. *Mycologia*, 1998, 90(4): 705-714.
- [10] O'Donnell K, Rooney A P, Mills G L, et al. Phylogeny and historical biogeography of true morels (*Morchella*) reveals an early Cretaceous origin and high continental endemism and provincialism in the Holarctic [J]. *Fungal Genet Biol*,

- 2011, 48(3): 252-265.
- [11] Taşkın H, Büyükalaca S, Hansen K R, *et al.* Multilocus phylogenetic analysis of true morels (*Morchella*) reveals high levels of endemics in Turkey relative to other regions of Europe [J]. *Mycologia*, 2012, 104(2): 446-461.
- [12] Kuo M, Dewsbury D R, O'Donnell K, *et al.* Taxonomic revision of true morels (*Morchella*) in Canada and the United States [J]. *Mycologia*, 2012, 104(5): 1159-1177.
- [13] Du X H, Zhao Q, O'Donnell K, *et al.* Multigene molecular phylogenetics reveals true morels (*Morchella*) are especially species-rich in China [J]. *Fungal Genet Biol*, 2012, 49(6): 455-469.
- [14] Richard F, Bellanger J M, Clowez P, *et al.* True morels (*Morchella*, *Pezizales*) of Europe and North America: Evolutionary relationships inferred from multilocus data and a unified taxonomy [J]. *Mycologia*, 2015, 107(2): 359-382.
- [15] Voitk A, Beug M W, O'Donnell K, *et al.* Two new species of true morels from Newfoundland and Labrador: Cosmopolitan *Morchella eohespera* and parochial *M. laurentiana* [J]. *Mycologia*, 2016, 108(1): 31-37.
- [16] Loizides M, Bellanger J M, Clowez P, *et al.* Combined phylogenetic and morphological studies of true morels (*Pezizales*, *Ascomycota*) in Cyprus reveal significant diversity, including *Morchella arbutiphila* and *M. disparilis* spp. nov [J]. *Mycol Prog*, 2016, 15(4): 39.
- [17] 杜习慧. 黑色羊肚菌支系的物种资源、生殖模式和遗传多样性研究进展 [J]. 菌物研究, 2019, 17(4): 240-251.
- [18] 敏玉霞, 戴彩虹, 毛玉萍. 甘肃省甘南州羊肚菌研究与开发进展 [J]. 食药菌, 2017, 25(3): 166-170.
- [19] 刘文丛, 刘颖, 郭相, 等. 滇西北地区羊肚菌的分子鉴定及 ITS 序列分析 [J]. 江苏农业科学, 2012, 40(3): 31-34.
- [20] Singh S K, Kamal S, Tiwari M, *et al.* Arbitrary primer based RAPD—A useful genetic marker for species identification in morels [J]. *J Plant Biochem Biotechnol*, 2004, 13(1): 7-12.
- [21] 王龙, 郭瑞, 路等学, 等. 羊肚菌物种多样性研究现状 [J]. 西北农业学报, 2016, 25(4): 477-489.
- [22] 权美平, 张丽芳. 羊肚菌生物学特征及价值的研究进展 [J]. 北方园艺, 2012(18): 178-180.
- [23] 兰进, 曹文琴, 徐锦堂. 中国羊肚菌属真菌资源 [J]. 资源科学, 1999, 21(2): 56-61.
- [24] Kanwal H K, Reddy M S. The effect of carbon and nitrogen sources on the formation of sclerotia in *Morchella* spp [J]. *Ann Microbiol*, 2012, 62(1): 165-168.
- [25] 谢放, 张生香, 陈京津, 等. 恒温 and 变温培养对羊肚菌菌丝生长及菌核形成影响的比较研究 [J]. 中国野生植物资源, 2010, 29(3): 37-40.
- [26] 朱毅, 华秀爱. 沂蒙山区羊肚菌的资源状况与生境条件 [J]. 中国食用菌, 2006, 25(1): 11-13.
- [27] 陈建军, 伍晓洪, 刘振乾. 羊肚菌生态位及其培养技术研究 [J]. 安徽农业科学, 2009, 37(2): 638-639.
- [28] 赵英, 刘晓慧, 刘小翠, 等. 羊肚菌等 9 种食用菌抗氧化活性研究 [J]. 山西大同大学学报: 自然科学版, 2017, 33(2): 28-32.
- [29] 兰秀华, 谢丽源, 许瀛引, 等. 羊肚菌挥发性物质综合评价和品质差异分析 [J]. 食品科学, 2019, 40(14): 270-275.
- [30] 谢占玲, 谢占青. 羊肚菌研究综述 [J]. 青海大学学报: 自然科学版, 2007, 25(2): 36-40.
- [31] 兰阿峰, 李勃, 郭素芬, 等. 试栽羊肚菌分子系统分析 [J]. 生物技术, 2019, 29(1): 46-50.
- [32] 王龙, 郭瑞, 秦鹏, 等. 甘肃甘南藏族自治州野生羊肚菌形态学特征与鉴定 [J]. 林业科技通讯, 2016(7): 3-7.
- [33] 武冬梅, 许文涛, 谢宗铭, 等. 新疆野生羊肚菌物种多样性研究 [J]. 食品工业科技, 2015, 36(2): 167-172.
- [34] Phanpadith P, Yu Z D, Li T. High diversity of *Morchella* and a novel lineage of the Esculenta clade from the north Qinling Mountains revealed by GCPSR-based study [J]. *Sci Rep*, 2019, 9(1): 19856.
- [35] Kanwal H K, Acharya K, Ramesh G, *et al.* Molecular characterization of *Morchella* species from the Western Himalayan region of India [J]. *Curr Microbiol*, 2011, 62(4): 1245-1252.
- [36] Singh S K, Tiwari M, Kamal S, *et al.* Morel phylogeny and diagnostics based on restriction fragment length polymorphism analysis of ITS region of 5.8S ribosomal RNA gene [J]. *J Plant Biochem Biotechnol*, 2005, 14(2): 179-183.
- [37] Du X H, Zhao Q, Yang Z L, *et al.* How well do ITS rDNA sequences differentiate species of true morels (*Morchella*)? [J]. *Mycologia*, 2012, 104(6): 1351-1368.
- [38] 魏芸, 张天佑, 张姝, 等. 羊肚菌多糖 MEP-SP1 分离纯化及性质鉴定 [J]. 食用菌学报, 1999, 6(3): 13-16.
- [39] 魏芸, 张天佑, 张姝, 等. 羊肚菌多糖的分离纯化及组成结构分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2000, 9(2): 14-17.
- [40] Duncan C J, Pugh N, Pasco D S, *et al.* Isolation of a galactomannan that enhances macrophage activation from the edible fungus *Morchella esculenta* [J]. *J Agric Food Chem*, 2002, 50(20): 5683-5685.
- [41] Moriguchi M, Yamada M, Suenaga S, *et al.* Partial purification and properties of gamma-glutamyltranspeptidase from mycelia of *Morchella esculenta* [J]. *Arch Microbiol*, 1986, 144(1): 15-19.
- [42] Baute M A, Deffieux G, Baute R. Bioconversion of carbohydrates to unusual pyrone compounds in fungi: Occurrence of microthecin in morels [J]. *Phytochemistry*, 1986, 25(6): 1472-1473.
- [43] 李华. 羊肚菌子实体部分化学成分研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2006.

- [44] 张勇, 李弘文, 曹晋良, 等. 栽培与野生羊肚菌营养成分及抗氧化性研究 [J]. 食品科技, 2019, 44(1): 103-108.
- [45] 刘敏莉, 富力, 董然, 等. 羊肚菌等四种野生食用菌无机元素的分析 [J]. 中国野生植物资源, 1994, 13(2): 42-44.
- [46] 熊宏苑, 宋卿. 云南6种食用菌中维生素B₁和B₂的含量调查 [J]. 食品安全质量检测学报, 2019, 10(22): 7606-7609.
- [47] 赵英. 羊肚菌化学成分研究 [D]. 西宁: 青海民族大学, 2017.
- [48] 敬华英. 羊肚菌种属鉴定及活性成分保健功效研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2018, 46(14): 34-36.
- [49] 陈彦, 潘见, 周丽伟, 等. 羊肚菌胞外多糖抗肿瘤作用的研究 [J]. 食品科学, 2008, 29(9): 553-556.
- [50] 黄瑶. 羊肚菌多糖 (ME-X) 结构鉴定、生物活性及抗肿瘤机制的研究 [D]. 南充: 西华师范大学, 2019.
- [51] Hu M L, Chen Y, Wang C, *et al.* Induction of apoptosis in HepG2 cells by polysaccharide MEP-II from the fermentation broth of *Morchella esculenta* [J]. *Biotechnol Lett*, 2013, 35(1): 1-10.
- [52] 殷伟伟, 张松, 吴金凤. 尖顶羊肚菌活性提取物降血脂作用的研究 [J]. 菌物学报, 2009, 28(6): 873-877.
- [53] 孙玉军, 陈彦, 周正义, 等. 羊肚菌胞内多糖对小鼠急性肝损伤的影响 [J]. 中国食用菌, 2008, 27(2): 41-42.
- [54] Wang Q M, Lu K K, Li F H, *et al.* Polyphenols from *Morchella angusticeps* peck attenuate D-galactosamine/lipoplysaccharide-induced acute hepatic failure in mice [J]. *J Funct Foods*, 2019, 58: 248-254.
- [55] Nitha B, Janardhanan K K. Aqueous-ethanolic extract of morel mushroom mycelium *Morchella esculenta*, protects cisplatin and gentamicin induced nephrotoxicity in mice [J]. *Food Chem Toxicol*, 2008, 46(9): 3193-3199.
- [56] Nitha B, Fijesh P V, Janardhanan K K. Hepatoprotective activity of cultured mycelium of morel mushroom, *Morchella esculenta* [J]. *Exp Toxicol Pathol*, 2013, 65(1/2): 105-112.
- [57] 孙晓明, 张卫明, 吴素玲, 等. 羊肚菌免疫调节作用研究 [J]. 中国野生植物资源, 2001, 20(2): 12-13.
- [58] Su C A, Xu X Y, Liu D Y, *et al.* Isolation and characterization of exopolysaccharide with immunomodulatory activity from fermentation broth of *Morchella conica* [J]. *Daru*, 2013, 21(1): 5.
- [59] Yang Y, Chen J, Lei L, *et al.* Acetylation of polysaccharide from *Morchella angusticeps* peck enhances its immune activation and anti-inflammatory activities in macrophage RAW264.7 cells [J]. *Food Chem Toxicol*, 2019, 125: 38-45.
- [60] 张利平, 陈彦, 王子尧, 等. 羊肚菌胞外多糖免疫活性研究 [J]. 中国食用菌, 2009, 28(3): 47-49.
- [61] 孙晓明, 张卫明, 吴素玲, 等. 羊肚菌抗疲劳作用研究 [J]. 中国野生植物资源, 2001, 20(1): 17-18.
- [62] 刘菁, 宫美凤, 张立臣, 等. 羊肚菌药理活性对缓解运动应急性疲劳的应用 [J]. 中国食用菌, 2019, 38(2): 46-48.
- [63] 熊正英, 张海信. 羊肚菌与运动能力的关系 [J]. 安徽体育科技, 2004, 25(3): 46-48.
- [64] 吴映明, 陈奋, 林建新, 等. 羊肚菌对小鼠小肠推进功能的研究 [J]. 广东教育学院学报, 2005, 25(3): 80-82.
- [65] 任廷远, 安玉红. 羊肚菌活性成分及营养保健功能的研究现状 [J]. 浙江食用菌, 2010, 18(1): 21-23.
- [66] 明建, 曾凯芳, 赵国华, 等. 羊肚菌水溶性多糖 PMEP-1 降血脂作用研究 [J]. 食品科学, 2009, 30(17): 285-288.
- [67] 唐瑜婉, 张月巧, 李瑶, 等. 硫酸化羊肚菌多糖调控胆固醇代谢作用 [J]. 食品科学, 2019, 40(21): 136-142.
- [68] Li Y, Yuan Y, Lei L, *et al.* Carboxymethylation of polysaccharide from *Morchella angusticeps* peck enhances its cholesterol-lowering activity in rats [J]. *Carbohydr Polym*, 2017, 172: 85-92.
- [69] Li W, Cai Z N, Mehmood S, *et al.* Polysaccharide FMP-1 from *Morchella esculenta* attenuates cellular oxidative damage in human alveolar epithelial A549 cells through PI3K/AKT/Nrf2/HO-1 pathway [J]. *Int J Biol Macromol*, 2018, 120(Pt A): 865-875.
- [70] Cai Z N, Li W, Mehmood S, *et al.* Structural characterization, *in vitro* and *in vivo* antioxidant activities of a heteropolysaccharide from the fruiting bodies of *Morchella esculenta* [J]. *Carbohydr Polym*, 2018, 195: 29-38.
- [71] 周益帆, 杨滢, 卢会敏, 等. 羊肚菌多糖提取及其抗氧化活性研究 [J]. 广西植物, 2019, 39(7): 887-895.
- [72] 卢可可, 谭玉荣, 吴素蕊, 等. 不同产地尖顶羊肚菌多酚组成及抗氧化活性研究 [J]. 食品科学, 2015, 36(7): 6-12.
- [73] Elmastaş M, Turkekel I, Oztürk L, *et al.* Antioxidant activity of two wild edible mushrooms (*Morchella vulgaris* and *Morchella esculenta*) from North Turkey [J]. *Comb Chem High Throughput Screen*, 2006, 9(6): 443-448.
- [74] Turkoglu A, Kivrak I, Mercan N, *et al.* Antioxidant and antimicrobial activities of *Morchella conica* Pers [J]. *Afr J Biotechnol*, 2006, 5(11): 1146-1150.
- [75] Heleno S A, Stojković D, Barros L, *et al.* A comparative study of chemical composition, antioxidant and antimicrobial properties of *Morchella esculenta* (L.) Pers. from Portugal and Serbia [J]. *Food Res Int*, 2013, 51(1): 236-243.

[责任编辑 崔艳丽]