

中国块菌属多样性^{*}

陈娟^{1, 2}, 邓晓娟¹, 陈吉岳³, 乔鹏¹, 张介平¹, 万山平¹, 王冉¹, 刘培贵^{1**}
(1. 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650204; 2. 中国医学科学院药用植物研究所, 北京 100193; 3. 中国科学院西双版纳热带植物园, 西双版纳 666303)

摘要: 在中国特别是西南地区块菌属 *Tuber* 资源调查的基础上, 本文综合形态特征、生态特征以及分子系统学分析, 对比研究了欧洲和北美的部分块菌属标本, 对中国块菌属已知种类进行了分类订正和系统的总结。研究确认我国分布有 17 种块菌, 其中 3/4 的种类分布于西南地区。尚有 6 种因未观察到可靠的标本而存疑, 3 种排除在我国分布。文中对该属在我国分布的每个种的形态特征、生态习性及其在中国的主要分布区进行了简要论述与介绍, 并给出了中国块菌属分类检索表。

关键词: 块菌; 分类; 生态

中图分类号: Q949.325 文献标识码: A 文章编号: 1672-3538(2011)04-0244-11

引文格式: 陈娟, 邓晓娟, 陈吉岳, 等. 中国块菌属多样性[J]. 菌物研究, 2011, 9(4): 244-254.

A Checklist of the Genus *Tuber* (Pezizales, Ascomycota) in China

CHEN Juan^{1, 2}, DENG Xiaojuan¹, CHEN Jiyue³, QIAO Peng¹, ZHANG Jieping¹, WAN Shanping¹, WANG Ran¹, LIU Peigui^{1**}

(1. Key Laboratory of Biodiversity & Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China; 2. Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences, Beijing 100193, China; 3. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Xishuangbanna 666303, China)

Abstract: Taxonomy and phylogenetic relationship of the genus *Tuber* from China were studied on the basis of extensive field investigation, the classical taxonomy and molecular systematics. Two hundred and ninety-seven specimens collected from China and 66 specimens from Europe and North America were examined carefully. As a result, 17 species of *Tuber* were identified and confirmed to occur in China, 3 species were excluded from China, and they are *T. asa*, *T. dryophilum* and *T. foetidum*. Six species were still doubtful and need to be further confirmed due to the unavailability of specimens, they are *T. himalayense*, *T. maculatum*, *T. puberulum*, *T. gigantosporum*, *T. xizangense* and *T. oligospermum*. The general morphology, ecology and distribution of each species are briefly discussed. An identification key to *Tuber* in China was provided.

Key words: truffle; taxonomy; ecology

块菌属 (*Tuber*) 是子囊菌门 (Ascomycota)、盘菌目 (Pezizales)、块菌科 (Tuberaceae) 中的一个大

属^[1]。目前, Index fungorum (<http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>) 中记载该属有 260 个

^{*} 基金项目: 国家自然科学基金项目 (30470011, 30770007), 云南科技强省计划项目 (2009AC013), NSFC 与云南联合基金项目 (U0836604), 中国科学院院长特别基金项目 (1035.1022), 中国科学院生物多样性与生物地理学重点实验室特别资助项目 (0806361121)

作者简介: 陈娟, 女, 助理研究员, 研究方向: 真菌多样性、菌根及资源利用研究。

收稿日期: 2011-11-30

^{**} 通讯作者: 刘培贵, E-mail: pliu@mail.kib.ac.cn

种名。迄今,被广泛接受的仅有86种^[1]。块菌属主要分布于全球温带地区,是一类多与松科(Pinaceae)和壳斗科(Fagaceae)等树木形成共生关系的外生菌根真菌,产生可食用的地下生子囊果,俗称“Truffle”。

块菌属成员如法国黑孢块菌[*Tuber melanosporum* Vittad. (P rigord black truffle)]和意大利白块菌[*T. magnatum* Vittad. (Piedmont white truffle)]是当今全球食用菌市场上最为昂贵食材的种类之一。据报道在欧洲市场售价高达300~400欧元/100g^[2]。块菌在欧洲作为一种美食文化而被赋予极高的美誉如“厨房里的黑钻石”,“上帝的食物”等。在我国,块菌也已成为近几年大宗出口的野生食用菌种类。

块菌属是子囊菌门中的一类特殊生态类型的外生菌根真菌,其独特的生物学和生态学特性使其成为研究生物共生及动物—植物—真菌协同进化的绝好材料。过去10年,块菌属的研究在物种遗传多样性^[3-5]、系统进化及地理分布格局^[6]、化学生理^[7]、菌根生态及栽培^[8-11]等多个领域都取得了重要进展。尤其是近两年,在基因水平上开展的系列研究工作如黑孢块菌基因组的测序^[12]、转录组分析^[13]、交配型基因的克隆及细胞学分析揭示其有性生殖过程^[14-15]以及特殊引物的高通量分子测序^[16],为揭示块菌生活史、菌根共生机制、子实体的形态建成及芳香化合物的代谢合成等方面的深入研究都提供了大量有价值的信息,也极大地推动了块菌属的人工菌根合成及其栽培研究,为块菌资源的保护和开发利用奠定了基础。

块菌属是一个北半球温带地区广泛分布的属,欧洲、北美和东南亚是其3个主要分布区。而东亚地区块菌属的研究目前主要集中在中国和日本^[5,17-18]。自20世纪80年代末我国开始块菌属资源调查至今,在各类期刊上记录的在我国分布的块菌属种类名称近40个,包括未正式或不合格发表的名称,有些是因为缺乏对比研究,或形态相似难以区分造成的误定或异名^[19],在一定程度上影响了我国块菌资源的保护和对外商业贸易。因此,有必要对中国已知种类进行分类学订正,澄清名称混乱,以保护我国块菌资源的多样性及其珍贵的自然资源。

已有的研究表明中国特别是西南地区有着丰富的块菌资源,且种类繁多,形态各异。近几年中

国报道的块菌属新分类群多采自于西南地区。这一地区,除广泛分布着以印度块菌(*T. indicum*)为代表的黑块菌之外,还陆续发现系列白块菌类如阔孢块菌(*T. latissporum*)等^[20-21]。这些结果为块菌属的起源和演化研究提供了重要的资料,也为我国块菌属资源的保护和开发提供本底资料。

本文基于近7年的对中国尤其是西南地区块菌资源的连续考察,运用形态分类学结合分子生物学研究手段对我国分布和记录的块菌属种类进行分类订正,鉴定确认分布在我国的块菌属种类有17种(西南地区分布有12种),文中对在中国有分布的每个种的基本重要分类学形态特征及生态习性进行了简要论述,并给出了中国块菌属分类检索表。

1 材料与方法

本研究共观察块菌属标本363份,其中国外标本66份(主要来自英国、法国、意大利、美国、印度),国内标本297份(主要采自中国的东北、西南、西北及周边地区)。国内标本包括馆藏标本158份(HKAS 65份,HMAS 46份,IFP 57份),自采标本139份。宏观特征观察记录新鲜子囊果表面特征(形状、大小、颜色、质地、光滑或粗糙、具疣或微绒毛),产孢组织颜色、菌脉疏密等特征。显微特征主要包括包被的组织类型,子囊的形状、大小、是否具柄、成熟时所含的子囊孢子数目,成熟的子囊孢子的大小、形状、表面纹饰等。

2 结果

2.1 夏块菌

Tuber aestivum Vittad., Monographia Tubercarum P. 38, 1831.

= *T. uncinatum* Chatin, in Comptes Rendus de l'Academie des Science, Paris 104: 1132, 1887.

子囊果地下生,近球形,黑色,表面具有大而明显的多角形瘤突,瘤突顶端尖。产孢组织中实,成熟时黄褐色或橄榄黄色,有白色大理石花纹状菌脉,迷路状分布。子囊球形、椭圆形或梨形,内含1~6(~7)个孢子。子囊孢子宽椭圆形到亚球形,少数椭圆形,成熟时橄榄黄色,表面有不规则的网纹,网眼大,网脊多弯曲;孢子横径上有1~3个网眼。生长于针叶或阔叶林下,分布于四川会东。

采自我国的该种 8 份标本(如 HKAS44341),其关键的宏微观形态特征(子囊果黑色具瘤突和子囊孢子橄榄黄色,表面具大而不规则的网眼)与欧洲的夏块菌(*T. aestivum*)非常类似,只是在子囊孢子的形状及表面网纹深度上稍有差异。我国该种材料子囊孢子多宽椭圆形,网纹深一般 $< 5 \mu\text{m}$,而欧洲材料孢子则多近椭圆形,网纹深可达 $7 \mu\text{m}$ 。已有的 *T. aestivum* 和 *T. uncinatum* 分类关系的确定则表明网纹深度的差异只作为种内变异^[22]。尽管中国和欧洲的夏块菌子囊果 ITS 序列(GU979038 和 HQ285314)相似性仅有 92%,但是序列上的差异可能是不同地理分布长期隔离以及不同生态因素影响造成的,有关欧洲和东亚该种标本间的更确切的系统关系尚待进一步深入分析。

2.2 勃氏块菌

Tuber borchii Vittad. Monographia Tuberacearum. P. 44, 1831.

子囊果地下生,近球形或不规则。干标本黄白色,表面有绒毛。产孢组织中实,成熟时黄褐色或褐色,有白色大理石花纹状细密菌脉,迷路状分布。子囊近球形或椭圆形,内含 1~3 (~4) 个孢子。子囊孢子椭圆形、宽椭圆形、少数近球形,成熟时黄褐色或红褐色。表面具有规则网纹,孢子横径上有 4~6 个网眼。生长于针叶林下,分布于我国甘肃、辽宁。

有文献首次记录 *T. borchii* 在我国分布^[23]。笔者观察了所引证的标本(IFP 89197)并且分析了核糖体 ITS 序列,结果发现这部分采自辽宁省的标本在形态上与欧洲的 *T. borchii* 极为相似,但在分子系统树上并没有聚在一个分支上。可能的原因是欧亚地理分布的隔离及环境的差异造成系统关系上的不完全相同所致。本文根据包被不明显分层,由近球形的细胞夹杂着膨大菌丝组成;孢子宽椭圆形,具有网纹等特征都与新模式描述接近,故暂定名为 *T. borchii*,确切的信息尚需获得新鲜的材料对比研究新模式标本来最终求证。

2.3 勃氏块菌球孢变种

Tuber borchii var. *sphaerosperma* Malencon, Persoonia 7(2): 261-288, 1973.

= ? *Tuber lijiangense* Fan et Cao, Mycotaxon 116: 349-354, 2011.

子囊果地下生,近球形或不规则的脑状。表面有深浅不一的沟洫,无陷窝,白色略带粉色调。表面有绒毛,成熟时表面会多少开裂,在裂缝边缘呈淡粉色调并且可见微绒毛。产孢组织中实,成熟时变紫褐色或褐色,有白色大理石花纹状细密菌脉,迷路状分布。子囊近球形、椭圆形或不规则,内含 1~3 (~4) 个孢子。子囊孢子球形或近球形,少数宽椭圆形成熟时黄褐色,表面具有规则的蜂窝状网纹,孢子横径上有 4~6 个网眼。生长于云南松下。分布于云南丽江。

2007 年秋季采集到了新鲜标本,经我们研究报道确定了该种在中国的分布^[21]。该种新鲜时子囊果表面特征与 *T. borchii*, *T. maculatum* Vittad. 非常相似,但是 *T. borchii* var. *sphaerosperma* 以球形的子囊孢子区别于具有宽椭圆至椭圆形孢子的后两者,此外 *T. maculatum* 包被外层是疏丝组织类型,区别于 *T. borchii* 及 *T. borchii* var. *sphaerosperma* 的拟薄壁组织类型。从球形孢子的特征来看, *T. borchii* var. *sphaerosperma* 与 *T. oligospermum* (Tul. et Tul.) Trappe 最相似,区别在于后者的包被外层是疏丝组织类型。Fan 等^[24]依据同一份标本从形态上将其描述为 1 个新种即丽江块菌(*T. lijiangense*),在文中即没有提及和比较讨论此前的研究与报道,也没有从分子生物学的角度提出新的证据。从 ITS 序列分析上来看,采自我国的标本在系统发育树与欧洲分布的 *T. borchii* 和 *T. oligospermum* 关系很近,但形成一个独立的亚支。由于没有获得 *T. oligospermum* 的分子序列,与其系统关系尚待进一步研究。本文依据形态特征及其系统位置,将其定为勃氏块菌球孢变种。

2.4 加州块菌

Tuber californicum Harkn, Proceedings of the California Academy of Sciences: 274, 1899.

子囊果球形或近球形。干标本黄白色或淡黄褐色,表面具微绒毛。产孢组织褐色,有白色稀疏的大理石花纹状菌脉。子囊近球形、椭圆形或不规则,内含 1~4 个孢子。子囊孢子球形,个别宽椭圆形,成熟时黄褐色或红褐色,表面具有规则的蜂窝状网纹,孢子横径上有 3~5 个网眼。生长于桦树(*Betula* spp.)、松(*Pinus* spp.)、栎(*Quercus* spp.)林下。分布于辽宁、河北、四川。

在我国,该种的标本(IFP 86284 为代表)最早

采自吉林、辽宁省^[23], 后又补充了四川省的采集记录^[17] (HMAS60213), 但近 10 年内并没有采集到该种的新增标本。该种主要特征为子囊果黄白色, 表面具微绒毛(解剖镜下可见)。孢子球形, 表面具有规则的网状纹饰。

2.5 凹陷块菌

Tuber excavatum Vittad. Monographia Tubercularum P. 49, 1831.

子囊果地下生, 近球形。新鲜时黄褐色, 基部有明显的陷窝, 表面粗糙, 具有细小的疣突, 疣突平伏, 似表面龟裂, 陷窝内疣突比子囊果表面明显。产孢组织中实, 成熟时呈紫褐色, 具有稀疏的辐射状分布的乳白色菌脉。子囊球形, 椭圆形或不规则, 内含 1~4 (~5) 个孢子。子囊孢子椭圆形, 成熟时黄褐色, 表面具蜂窝状网纹, 孢子横径上有 3~4 个网眼。生长于阔叶或松林下。分布于四川会东。

关于该种有确切标本引证的报道见相关报道^[21]。该种以子囊果黄褐色、具有明显陷窝、孢子具有蜂窝状的网纹明显区别于本属其他种类, 而且分子序列分析也支持我国的材料与 *T. excavatum* 关系近缘 (GU979140)。从子囊果具有陷窝的特征来看, 它与拟喜马拉雅块菌 [*T. pseudohimalayense* (= *T. pseudoexcavatum*)] 最为相似, 区别在于前者子囊果黄褐色, 子囊孢子表面具有蜂窝状网纹, 而后者子囊果褐色, 孢子表面具有刺-网状纹饰。

与该种特征相似的还有最近报道的 1 个新种即中国凹陷块菌 (*T. sinoexcavatum*)^[24]。从具陷窝的子囊果及近球形或椭圆形的形态特征上看与 *T. excavatum* 非常类似。至于 2 个种及与欧洲标本间的系统发育关系需要进一步分析。

2.6 台湾块菌

Tuber formosanum H.T.Hu, Quart. J. Expt. Forest, NTU (4): 79-86, 1992.

子囊果地下生, 球形、椭圆形。新鲜时红褐色, 干后黑褐色或黑色, 表面具有粗糙的多角型的瘤突, 瘤突基部宽, 顶端尖。产孢组织成熟时褐色至黑色, 有白色大理石花纹状菌脉。子囊球形、椭圆形, 内含 1~4 (~5) 个孢子。子囊孢子椭圆形, 红褐色至黑色, 多数孢子表面具刺, 但刺基部加宽连接形成很高的脊, 进而形成不规则的网纹。刺顶端游离。少数孢子表面具离散的刺。生长于青

冈栎 [*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst] 下。分布于台湾南投。

该种从子囊果外形上看与印度块菌非常相似, 区别在于台湾块菌子囊果表面瘤突尖, 孢子表面多形成不规则的刺-网纹饰, 且网脊很高。从孢子纹饰上看, 又与喜马拉雅块菌 (*T. himalayense*) 极为相似。单从形态上看, 台湾块菌似乎是印度块菌和喜马拉雅块菌的中间过渡形式。但是系统发育分析表明其与印度块菌有明显区别, 详细讨论见文献^[25]。本文根据孢子具有不规则刺-网纹饰、宿主植物(青冈栎)及地理分布差异(台湾)将其作为 1 个独立的种。

2.7 会东块菌

Tuber huidongense Y. Wang, Mycotaxon 83: 191-194, 2002.

= *T. fufuraceum* H. T. Hu, Mycotaxon 93: 155-157, 2005.

子囊果地下生, 球形、椭圆形或不规则。新鲜时表面有深浅不一的沟洫, 干后收缩更为明显, 似脑状, 黄褐色或赭石黄色, 表面粗糙, 肉眼见表面有非常细小的皮糠状的疣点。产孢组织褐色至黑色, 菌脉白色和褐色同在, 辐射状通向包被边缘。子囊球形、椭圆形, 内含 1~4 (~5) 个孢子。子囊孢子宽椭圆至椭圆形, 黄褐色。表面具刺-网纹饰, 少部分网眼不甚完整, 个别孢子表面以刺为主, 孢子横径上有 4~5 个网眼。生长于云南松下。分布于四川会东、台湾南投。关于该种与 *T. fufuraceum* 的归并及与相近种的详细区别见相关文献报道^[26]。

2.8 印度块菌

Tuber indicum Cooke & Masee, Grevillea 20: 67, 1892.

= *Tuber sinense* K. Tao & B. Liu, Journal of Shanxi University (Nat. Sci. Ed.) 12(2): 215-218, 1989.

子囊果地下生, 球形或椭圆形, 偶见不规则。幼时紫红褐色, 成熟后逐渐变成紫褐色、黑褐色或黑色; 表面具有明显的多角型瘤突。产孢组织幼时白色或灰白色, 随成熟度的不同而逐渐变为黄褐色、褐色、黑褐色或黑色, 具有白色、分支、迷路状分布的细菌脉。子囊球形、椭圆形或不规则, 内含 1~4 (~6) 个孢子。子囊孢子椭圆形, 少数宽椭圆形, 随成熟度增加逐渐变成黄褐色、红褐色、

黑褐色或黑色。孢子表面以离散的刺为主,部分孢子表面刺基部加宽而使得基部相连形成很低的脊,从而形成完整或不完整的网纹。但刺的顶端是游离的,刺通常高 3~7 μm ,基部宽 1~3 μm ,刺顶端钝或稍尖,部分刺顶端有弯钩。此外,刺的疏密在子囊果个体间存在差异。生长于云南松、华山松林及高山栎下。分布于四川会东、攀枝花、米易及云南昆明、楚雄、贡山、保山、会泽、东川、玉溪等地。

印度块菌目前是中国分布最广、产量最大、最为常见的种类。以印度块菌(*T. indicum*)为代表的中国黑块菌(Chinese black truffle)的分类一直是个难题。由于其分布区广,且个体变异极大,种的界限很难把握。最近的研究表明印度块菌与中国块菌(*T. sinense*)是同一个种,并且这是一个至少包含 2 个隐形种的复合群。更为详细的分类关系讨论详见相关文献报道^[25,27]。

2.9 阔孢块菌

Tuber latissporum Juan Chen & P. G. Liu, Mycologia, 2007.

子囊果地下生,近球形或不规则脑状。新鲜时子囊果表面密被白色绒毛,肉眼见有绒质感,沟槽内更明显。干后变黄褐色或红褐色(磨擦造成绒毛脱落而使子囊果变红褐色)。产孢组织中实,成熟时黑色,有白色或乳黄色大理石花纹状菌脉,菌脉清晰,粗,没有固定的起点。子囊球形或椭圆形,内含 1~4 个孢子。子囊孢子宽椭圆形、个别椭圆形或近球形。幼时无色光滑,成熟时黄褐色、红褐色至黑红褐色。表面具规则网纹,少数网眼不规则,孢子横径上有 3~5 个网眼。生于华山松下。分布于云南昆明海口镇。

该种与刘氏块菌(*T. liui*)、中甸块菌(*T. zhongdianense*)、勃氏块菌(*T. borchii*)、短毛块菌(*T. puberulum*)、茛苕块菌(*T. rapaeodorum*)、斑点块菌(*T. maculatum*)、喜栎块菌(*T. dryophilum*)及意大利白块菌(*T. magnatum*)很相似。其区别详见相关文献报道^[20]。

2.10 刘氏块菌

Tuber liui A. S. Xu, Mycosystema 18(4): 361—365, 1999.

子囊果地下生,新鲜时近球形或椭圆形,干后收缩成不规则的脑状。新鲜时白色、黄白色,表面具有白色绒毛,沟槽内尤为明显。产孢组织幼时

白色,成熟时变黄褐色,有白色清晰的大理石花纹状菌脉,近包被边缘叉状分支。子囊球形或椭圆形,内含 1~4 个孢子。子囊孢子宽椭圆形,黄褐色,表面具有蜂窝状网纹,孢子横径上有 3~5 个网眼。生于川滇高山栎(*Quercus aquifolioides* Rehd. & Wils)下。分布于西藏林芝。

该种目前仅在西藏高原的高海拔地区发现,主要特征为子囊果白色,表面有绒毛;孢子椭圆形,较大,表面有规则网纹。笔者有幸获得由徐阿生先生赠予的采自模式产地的新鲜标本(HKAS48269)。新鲜标本的大部分特征除孢子大小有出入外都与刘氏块菌(*T. liui*)的原始描述相符。原始描述中记载 *T. liui* 的孢子可达 60~78(94) \times 40~55 μm ,而本文引证的标本中笔者观察到的子囊孢子最大可达 60 μm ,这种出入可能是子囊果个体间差异或是与子囊果成熟度有关,进一步的分析尚待获得更多的产地标本后进行。

2.11 辽东块菌

Tuber liaotongense Y. Wang, Atti del II Congresso Internazionale sul Tartufo, Spoleto, Nov. 24-27: 46, 1988.

子囊果地下生,近球形,干标本表面有小皱褶,似脑状。浅黄褐色,表面具有非常细小的疣突,包被易与产孢组织分离。产孢组织黄褐色,有白色或乳黄色的细密菌脉。子囊近球形、椭圆形、梨形或不规则,内含 1~4(~5) 个孢子。子囊孢子宽椭圆形,多数孢子一端稍尖(似瓜子形状),少数近球形,成熟时黄褐色;表面具刺-网纹,网脊的交叉处有刺,刺高 2~3(~5) μm ,刺顶端有弯钩,部分孢子表面刺顶端弯曲程度大,使刺-网状纹饰不明显,看上去更像是网纹,部分孢子表面明显是刺-网状纹饰,孢子横径上有 5~6 个网眼。生于红松、千斤榆、槭、榛树下根系土层中。分布于内蒙古昭盟,辽宁抚顺,山西阳城,四川卧龙,北京东灵山。

在宏观特征上,辽东块菌(*T. liaotongense*) (如 IFP87062) 与太原块菌(*T. taiyuanense*) 最为相似,但可以通过孢子的特征加以区分:辽东块菌的孢子宽椭圆形,孢子一端尖,表面的刺-网纹饰不明显,乍看上去更像网纹;而太原块菌的孢子宽椭圆形,表面有明显的刺-网纹饰。

2.12 莱氏块菌

Tuber lyonii Butters, Botanical Gazette 35:

431, 1903.

= *Tuber texense* Heimsch., *Mycologia* 50: 657, 1959.

子囊果地下生, 球形, 黄褐色或红褐色, 表面光滑或粗糙。产孢组织中实, 黄褐色至褐色, 具有白色的细密菌脉。子囊球形、椭圆形或不规则。内含 1~ 4 (~ 5) 个孢子。子囊孢子多椭圆形, 少数狭椭圆形或宽椭圆形; 黄褐色; 表面具有刺- 网纹饰, 刺顶端游离, 多直立, 高 2~ 4 μm , 刺基部扩展延伸形成完整或不完整的网格, 网脊低于 1 μm , 孢子横径上有 7~ 12 个网眼。生长于针叶树下。分布于河北宣化, 四川平武, 山西阳城。

该种(如 HMAS60234)以子囊孢子椭圆形, 表面具刺- 网纹, 刺矮(高 2~ 4 μm), 网纹完整或不完整, 且网眼密的主要特征明显区别于近缘种太原块菌(*T. taiyuanense*)及脐凹块菌(*T. umbilicatum*)。此外, 该种与另一个产自北美的具有刺- 网纹饰孢子的种类 *T. spinoreticulatum* 很相近, 不同之处在于后者子囊果表面具有明显的疣突, 且孢子宽椭圆形。

2 13 假喜马拉雅块菌

Tuber pseudohimalayense G. Moreno, Manj n, D ez & Garc a *Mycotaxon* 63: 217-224, 1997.

= *T. pseudoexcavatum* Y. Wang, G. Moreno, L. J. Riouset, Manj n & G. Riouset, *Cryptogamie Mycologie* 19(1-2): 113-120, 1998.

子囊果地下生, 近球形, 椭圆形或不规则。新鲜时红褐色、褐色, 表面具有微小的锥状疣突, 基部有明显的陷窝。陷窝形状各异, 多呈脐状, 陷窝内疣突较子囊果表面明显。产孢组织中实, 幼时灰白色, 成熟时褐色, 具有稀疏的辐射状分布的白色菌脉。子囊球形、椭球形或不规则。内含 1~ 8 个孢子, 随机排列于产孢组织中。子囊孢子椭圆形、宽椭圆形、少数近球形或一端稍尖; 成熟时黄褐色至褐色; 表面具刺- 网纹饰, 网脊的交叉处生有刺, 刺细长, 基部不加宽, 顶端尖, 直或有弯钩。少数孢子表面的网眼里会混有游离的刺, 孢子横径上有 3~ 4 个网眼。生长于云南松或华山松下。分布于四川会东, 攀枝花; 云南楚雄, 玉溪、丽江、保山。

关于 *T. pseudohimalayense* 与 *T. pseudoexcavatum* 二者间的归并详见有关文献报道^[4]。尽管 *T. pseudoexcavatum* 这个种名更常用, 更能反映该

种的特征, 但是根据命名法规优先权原则, 还应采用 *T. pseudohimalayense* 这个种名。此外, 从子囊果表面特征来看, *T. pseudohimalayense* 与 *T. excavatum* 很相似, 子囊果都具陷窝, 但是前者以子囊孢子具刺- 网状纹饰明显区别于子囊孢子具网状纹饰的后者。目前, *T. pseudohimalayense* 是继 *T. indicum* 在中国第二常见种类, 常与 *T. indicum* 混杂出口。

2 14 棕红块菌

Tuber rufum Pico: Fr., *Systema Mycologicum* 2: 292, 1823; Pico in *Melethematia inauguralia de fungorum generatione et propagatione*: 80, 1788.

子囊果地下生, 近球形。干标本浅黄褐色或红褐色, 表面粗糙, 解剖镜下可见表面有非常细小的乳突。产孢组织淡黄褐色至褐色, 有白色清晰的菌脉。子囊椭圆形, 梨形, 囊状或不规则; 具有囊柄, 内含 1~ 4 (~ 5) 个孢子。子囊孢子宽椭圆形至椭圆形, 成熟时黄褐色; 表面具有密刺, 刺矮, 一般高 2~ 3 μm , 刺基部不加宽, 顶端尖。生于落叶松或云杉林下。迄今仅发现于四川平武王朗自然保护区。

该种(如 HMAS60220)以子囊果粗糙、解剖镜下见细小的疣突、具柄的子囊及子囊孢子具有游离的刺而容易与块菌属中其他近缘种类区分开来。

2 15 太原块菌

Tuber taiyuanense B. Liu, *Acta Mycologica Sinica* 4: 84, 1985.

子囊果地下生, 近球形。干标本浅黄褐色, 表面有皱褶, 表面光滑, 解剖镜下见表面具有翘起的成簇的鳞片。包被易与产孢组织分离。产孢组织黄褐色至褐色, 有白色大理石花纹状菌脉。子囊椭圆形, 梨形, 囊状或不规则, 内含 1~ 4 (~ 5) 个孢子。子囊孢子宽椭圆形至椭圆形, 成熟时黄褐色, 表面具刺- 网纹, 网脊的交叉处有刺, 刺高 3~ 5 μm , 孢子横径上有 5~ 8 个网眼。生长于松栎林下。分布于山西运城, 北京东灵山。

太原块菌是块菌属在中国分布的最早记录, 遗憾的是该种的模式标本已毁于火灾。Wang^[28]根据在北京东灵山采集的标本为该种指定了新模式(即 HMAS75888)。该种的主要特征是子囊孢子阔椭圆形, 表面具有刺- 网纹饰。形态上, 它与辽东块菌(*T. liaotungense*)最为相似, 区别在于 *T.*

liaotongense 包被表面具有微小的疣突, 子囊孢子表面看上去更像网纹。

2 16 脐凹块菌

Tuber umbilicatum Juan Chen & P. G. Liu, Mycotaxon 94: 1-6, 2005.

子囊果地下生或近土表生, 球形或近球形。黄褐色, 干后变红褐色, 新鲜时表面有不明显的细疣, 干后表面光滑(疣突易脱落), 基部有浅的脐状陷窝。包被脆, 易与产孢组织分离。产孢组织中实, 成熟时紫褐色或灰褐色略带粉色调, 有白色的分支菌脉由基部产生向包被边缘延伸。子囊球形、近球形、椭圆形或不规则, 内含 1~4 (~6) 个孢子。子囊孢子椭圆形, 个别孢子近球形或一端稍尖, 幼时无色光滑, 成熟时黄褐色。表面具刺-网纹, 网眼小、密。网脊的交叉处有刺, 刺高 3~6 μm , 顶端尖, 多有弯钩。孢子横径上有 6~8 个网眼。生长于云南松下。分布于云南澄江。

该种主要鉴别特征为子囊果黄褐色, 肉眼见光滑, 在解剖镜下能见小的乳突, 基部具有浅的脐状陷窝; 子囊孢子椭圆形, 表面具刺-网纹; 网眼小、密。该种与其近缘种的区别见相关报道^[29]。

2 17 中甸块菌

Tuber zhongdianense X. Y. He, H. M. Li, & Y. Wang, Mycotaxon 90: 213-216, 2004.

子囊果近球形, 白色至黄白色, 肉眼见表面光滑, 解剖镜下可观察到表面有大量的绒毛, 沟槽内尤为明显。产孢组织干后黄褐色, 有白色的大理石花纹状菌脉。子囊近球形或椭圆形, 内含 1~3 (~4) 个孢子。子囊孢子椭圆形或宽椭圆形, 个别近球形, 成熟时黄褐色; 表面具规则网纹, 孢子横径上有 5~7 个网眼。生长于高山栎 (*Quercus monimotricha* Hand.-Mazz.) 下。迄今仅见于模式产地云南中甸。

该种(如 HKAS45388B)的主要特征是子囊果白色, 具有绒毛; 子囊孢子较大、宽椭圆、具有网状纹饰。中甸块菌与另一个在高海拔地区发现的刘氏块菌(*T. liui*)最为相近, 不同的是前者孢子宽椭圆形, 孢子表面的网脊低(高 2~3 μm); 而后者孢子椭圆形, 表面网眼深 3~6 μm 。中甸块菌表面刚毛的确如原始描述一样有 2 种类型: 圆柱状和基部宽、向上渐狭的锥状, 2 种形状的刚毛在 *T. latisporum* 和 *T. liui* 的包被表层也同样观察到。笔者认为这 2 种类型可能是刚毛的不同发育

阶段, 而不应该作为区别种的一个鉴别特征。

2 18 缺乏可靠的引证标本而存疑、需补充新的采集记录进一步证实的种

2 18 1 喜马拉雅块菌 *Tuber himalayense* B. C. Zhang & Minter, Transactions of the British Mycological Society 91: 593-597, 1988.

笔者观察了印度块菌(*T. indicum*)的模式标本 K(M) 39493 及喜马拉雅块菌(*T. himalayense*)的等模式标本 K(M) 32236, 发现二者尽管在子囊果外形上几乎无法区别, 但就子囊孢子形状和纹饰有明显的差异, 我们的观察与 Zhang 等^[30]的描述基本一致。具体表现在: *T. indicum* 子囊孢子为椭圆形, 孢子表面以游离的刺为主, 个别孢子也表现出刺基部加宽联合, 但不明显。而 *T. himalayense* 孢子宽椭圆形且孢子表面主要为完整的刺-网状纹饰, 极个别孢子表面有游离的刺。

在所有观察过的我国已保藏的近 300 份块菌属标本中, 并没有发现除了台湾块菌(*T. formosanum*)外与 *T. himalayense* 等模式标本有类似孢子特征的标本。起初, 笔者试图将 *T. indicum*, *T. formosanum* 和 *T. himalayense* 作为 1 个形态学种即 *T. indicum*, 认为 *T. indicum* 和 *T. himalayense* 所代表的形态特征是 1 个种的 2 个极端表型, 而将 *T. formosanum* 作为这个种的中间过渡类型。但是从分子系统发育树来看^[25], *T. formosanum* 独立于 *T. indicum* 复合群之外而成为 1 个独立的亚支, 表明上述推测不成立。由于没有获得 *T. himalayense* 等模式标本的分子序列, 该种与台湾块菌的关系目前还不能完全确定。尽管仅凭 1 份模式标本不能完全反应 1 个种的变异范围, 但在没有新增标本记录的情况下, 它是鉴定物种的重要凭据。因此, 该种在我国的分布还待确认。

2 18 2 斑点块菌 *Tuber maculatum* Vittad. Monographia Tuberacearum: 45, 1831.

存于中国科学院微生物研究所标本馆的块菌属标本 HMAS60233, 子囊果白色, 表面光滑或具有绒毛; 包被是由近球形的细胞夹杂着膨大的菌丝构成; 子囊孢子椭圆形具有规则的蜂窝状网纹, 该标本曾被认为是 *T. puberulum*^[18], 但是 *T. puberulum* 的孢子近球形, 而 HMAS60233 的孢子是椭圆形。通过 DNA 序列比较, 笔者发现此份标本在系统关系上与 *T. maculatum* 很近, 由于子囊果少

且不完整,又无新采集记录,因此关于此份标本的确切分类鉴定还待获得更多的材料再分析。

2 18 3 短毛块菌 *Tuber puberulum* Berk. & Br. *Annals and Magazine of Natural History* 18: 81, 1846.

短毛块菌(*T. puberulum*)是欧洲分布较广,较常见的种类。其主要特征是子囊果白色,表面具有明显的绒毛;子囊孢子近球形,有规则网纹。曾有学者提到该种在我国有分布^[17-18],但笔者没有观察到所引证的标本,故暂作存疑种处理。

2 18 4 巨孢块菌 *Tuber gigantosporum* Y. Wang & Z. P. Li, *Acta Mycologica Sinica* 10(4): 263-265, 1991.

原始描述该种的主要特征是子囊孢子巨大,大小一般为 $105\sim 115\times 70\sim 75\ \mu\text{m}$,这在块菌属中是非常罕见的。笔者在指定标本馆中没有发现该种的模式标本,近几年也没有该种的新增记录。但据最新报道,该种由于子囊内只含1个孢子的特征而作为1个新组合即 *Paradoxa gigantospora* 处理^[31]。据此可排除 *T. gigantosporum* 在中国的分布。

2 18 5 西藏块菌 *Tuber xizangense* A. S. Xu, *Mycosystema* 18(4): 364-365, 1999.

观察模式标本,未见到成熟的子囊孢子,无法对其特征进行讨论。故暂定存疑种。

2 18 6 少孢块菌 *Tuber oligospermum* (Tul. & C. Tul.) Trappe, *Mycotaxon* 9(1): 336, 1979.

徐阿生^[32]首次报道我国西藏地区有该种的分布,但无引证标本,笔者没有观察到与该种特征相似的中国标本,故暂定存疑种。

2 19 观察到标本订正或排除在我国分布的种类

2 19 1 *Tuber asa* Tul. & C. Tul., *Fungi Hypogaei*: 149, 1851.

有依据采自辽宁省的标本认为我国有该种的分布的报道^[23],但笔者仔细观察了作者标注“*T. asa*”名称的标本,并对比研究了该种的原始文献及来自意大利的 *T. asa* 的可靠标本,结果发现意大利的 *T. asa* 的孢子多是柠檬形的,而我国的标本孢子是球形的,与 *T. californicum* 最为接近,故本文将其处理为 *T. californicum*,从而排除 *T. asa* 目前在我国的分布。

2 19 2 喜栎块菌 *Tuber dryophilum* Tul. & C. Tul. *Giornale botanico italiano*, ann. 1, 2(1): 62,

1844.

迄今见有根据采自辽宁省的标本估计我国有该种的分布的报道^[23],但笔者观察了此前定名为 *Tuber dryophilum* 的2份标本(IFS 86281, IFS 870127),发现这2份标本的子囊孢子具有刺-网纹饰,与辽东块菌 *T. liaotongense* 最为相似,并且这2份标本的核糖体 ITS 序列也表明与 *T. liaotongense* 一致,故订正为 *T. liaotongense*,从而排除喜栎块菌目前在我国的分布。

2 19 3 臭块菌 *Tuber foetidum* Vittad., *Morphographia Tuberacearum*: 41, 1831.

曾有文献提到该种在我国有分布^[17],但笔者在研究了当年作者所引证的标本(HMAS60230),观察结果同宋曼受^[18]一致,认为此份标本孢子宽椭圆形或近球形,一端尖,并且表面具有刺-网纹饰;在形态特征上最接近 *T. liaotongense*,所以本文将其处理为 *T. liaotongense*。

除了上述讨论的名称之外,对一些仅在标本袋上标注的没有发表或不合格发表的名称在任德军等^[19]中已详细讨论,本文不再赘述。

3 讨论

通过对大量的块菌属标本的观察,笔者认为块菌属子囊果表面特征(光滑与否、疣突或具微绒毛、有无陷窝)、包被的组成(疏丝或拟薄壁组织)及子囊孢子特征(形状、大小、表面突起纹饰)是实际鉴定过程中可利用的重要特征,而子囊果颜色和大小、瘤突的形状和大小、产孢组织的颜色以及子囊的形状和大小等特征可作参考特征。

种的概念是物种鉴定的基础。在传统的块菌属分类学中主要采用形态学种的概念,而在实际操作中,形态特征往往在不同的子囊果个体中表现出交叉和重叠,从而导致鉴定困难。分子生物学手段的应用解决了诸多形态学鉴定的难题,同时也越来越多地揭示出大型真菌中普遍存在隐形成种(Cryptic species)^[33-34]。近年来,基于多基因的系统发育分析而提出并发展起来的系统发育学种的概念(Phylogenetic species)的广泛使用,在一定程度上为物种的分类鉴定提供了新的可参考的依据^[35]。尽管基因水平的特征差异在实际操作中并不像形态特征那样一目了然、方便使用,但研究结果表明,扩大标本及样品范围、数量和增加分析的个体数目,总能在看似没有形态差异的2个系

统学种间找到可鉴别的特征。因此,笔者认为在系统学研究中只有掺入种群分析的概念才能更精确可靠。也就是说研究一个种应该尽可能地获得其整个分布区的足够标本,才能较为客观地推断出1个种的系统学分类界限。在块菌属的研究中,由于标本采集相当困难,短时间不可能搞清1个种的分布区域。因此,继续开展块菌属资源的调查研究是相当必要和迫切的。

近年来,块菌在中国尤其是西南地区作为主要外贸出口食用菌种类为当地的经济做出重要贡献,但目前仅限于出口原始而粗放原料资源,这将是物种的灭绝和生态环境的严重破坏为代价。近2年,我国块菌出口从最初到欧洲市场被认为是黑孢块菌的伪品而强加限制,到现在的为了满足国际市场对块菌的需求,承认其是法国黑孢块菌的很好的替代品,这一角色的转变,使得我国块菌资源备受亲睐,身价飙升。同时,商业价值的广泛关注也可能会加剧这类珍稀真菌资源的濒危和灭绝。因此,保护其资源多样性,加强科学研究和人工栽培研究显得尤为重要。有资料根据已报道的文献总结了我国块菌属多样性,但对个别种的分类关系的变化并没有进行实质性讨论^[36]。本文依据笔者亲自对标本进行鉴别研究,确切地标本引证,形态学及分子生物学分析相结合对中国目前已分布的块菌属种类作了较为全面客观的描述和详细的讨论,并给出便于鉴定的检索表以飨读者。

中国块菌属分种检索表

- 1. 子囊果表面有明显陷窝 2
- 1. 子囊果表面无明显陷窝 3
- 2. 子囊果褐色,表面具有锥状的疣突; 孢子表面具刺-网纹饰
T. pseudohimalayense (= *T. pseudoexcavatum*)
- 2. 子囊果黄褐色,表面粗糙,在陷窝内可见细小的疣突; 孢子表面具蜂窝状网纹 *T. excavatum*
- 3. 子囊果褐色或黑色,表面具有明显的多角形瘤突 4
- 3. 子囊果白色或黄白色,表面光滑或粗糙或有绒毛 6
- 4. 子囊果黑色,子囊孢子表面具不规则的蜂窝状网纹 *T. aestivum*
- 4. 子囊果褐色,子囊孢子表面以刺或刺网纹为主 5

- 5. 子囊果表面瘤突顶端尖,子囊孢子表面不规则刺-网纹,网脊高,刺顶端游离,台湾分布
..... *T. formosanum*
- 5. 子囊孢子表面以游离的刺为主,刺基部宽,一般3~5 μm *T. indicum*
- 6. 子囊果白色或黄白色,光滑或具有微绒毛; 孢子表面具蜂窝状网纹 7
- 6. 子囊果黄褐色,表面粗糙,解剖镜下见细小疣突; 孢子表面具刺或刺-网纹 12
- 7. 子囊孢子多球形,少数宽椭圆形($Q < 1.15$) 8
- 7. 子囊孢子宽椭圆形或椭圆形($Q > 1.15$) 9
- 8. 子囊果球形或不规则,白色略带粉色调,包被开裂; 孢子表面网眼密,孢子横径上通常4~6个网眼 *T. borchii* var. *phaerosperma*
- 8. 子囊果黄白色,球形,包被不开裂; 孢子表面网眼相对稀疏,孢子横径上通常3~5个网眼
..... *T. californicum*
- 9. 子囊孢子宽椭圆形($1.15 < Q < 1.30$),包被外层的拟薄壁组织细胞膨大到30~40 μm 10
- 9. 子囊孢子椭圆形或狭椭圆形($Q \geq 1.3$),包被外层的拟薄壁组织细胞通常10~30 μm 11
- 10. 孢子小,通常<50 μm ,网纹高3~5 μm
..... *T. latissporum*
- 10. 孢子大,达60 μm ,网纹高2~3 μm
..... *T. zhongdianense*
- 11. 孢子椭圆形至狭椭圆形,大,达60 μm ,生于海拔3000 m以上的高山地区 *T. liui*
- 11. 孢子宽椭圆至椭圆形,通常<50 μm
..... *T. borchii*
- 12. 孢子表面具有刺状纹饰 *T. rifum*
- 12. 孢子表面具有刺-网状纹饰 13
- 13. 孢子椭圆形或狭椭圆形($Q \geq 1.3$) 14
- 13. 孢子宽椭圆形($1.15 < Q < 1.30$) 15
- 14. 子囊果具有脐状陷窝; 孢子椭圆形,孢子横径上5~7个完整网眼,刺高5~7 μm
..... *T. umbilicatum*
- 14. 子囊孢子椭圆形,少数狭椭圆形,孢子表面网眼部分不完整,刺间联系微弱,刺高2~4 μm
..... *T. lyonii* (= *T. texense*)
- 15. 子囊孢子一端尖,刺高2~4 μm ,顶端弯曲,看上去像网纹 *T. liaotongense*
- 15. 子囊孢子表面刺高5~7 μm ,明显的刺-网纹

饰 16

16. 子囊果表面具有微小疣突; 子囊孢子宽椭圆形至椭圆形孢子横径上有 3~ 5 个网眼
..... *T. huidongense* (= *T. fufuraceum*)

16. 子囊果表面光滑, 解剖镜下具有簇生的翘起的毛, 子囊孢子宽椭圆形至近球形; 孢子横径上有 5~ 7 个网眼 *T. taiyuanense*

谨以此文献给敬爱的老前辈, 著名真菌学家臧穆研究员。我有幸认识臧穆先生是在 2002 年我成为中国科学院昆明植物研究所刘培贵研究员的研究生之后。开始块菌属分类研究课题之前, 我曾就课题是否可行及可能遇到的困难, 向先生讨教过。他老人家热情地邀我到他家, 耐心细致地给我讲国际块菌属研究的历史、现状, 并介绍北美的块菌研究专家 Gilkey 及 Trappe 教授的研究情况, 先生把收藏多年的相关著作(这些资料当时很难获取, 极其珍贵, 对我的块菌属研究帮助极大)借阅给我, 并一再强调块菌属孢子特征的重要性和特别要注重观察、野外工作和绘图功底的训练, 先生的帮助及热情指点给了我莫大的鼓励。此后, 我也曾多次就论文的具体研究细节等向先生讨教过。他博学、多才多艺、热情、和蔼和敬业精神让我感动, 记忆犹新。特别是在晚年糖尿病缠身, 带着胰岛素的注射液仍然坚持工作, 那种不畏艰辛、不畏疾病的顽强精神时刻鼓舞着我们勤奋思考、努力工作。我特别喜欢看臧先生发表在《中国食用菌》连载的“菌物学家科海萍踪”的系列报道。从那里我们了解到了业界著名的老前辈科学家们的历史及前辈们求实敬业的精神。先生作为菌物学研究领域的集大成者给我们留下的不仅是有重要学术价值的《高黎贡山大型真菌》、《西藏真菌》、《中国牛肝菌志》、《隐花植物科属词典》等多部旷世专著, 还有先生那忘我的、持之以恒的求真务实的科学精神以及对晚辈的深深期待、谆谆教导, 激励鼓舞和备至关怀, 令我们没齿难忘。先生的崇高品德、献身精神和优秀的学术品质和科学精神与世长存!

致谢: 本文得到新西兰皇家作物与食品研究所的王云教授、中国科学院昆明植物研究所的王向华副研究员、于富强副研究员, 中国科学院微生物研究所的宋曼曼博士, 云南省农业科学院的苏开美老师、西藏高原生态研究所的徐阿生先生、台

湾大学的胡弘道教授在标本的采集、收集和鉴定方面给予的帮助与指点, 至此一并隆重鸣谢!

参考文献:

[1] Kirk P M, Cannon P F, Minter D W, Stalpers J A. Dictionary of the fungi[M]. 10th ed. Survey: CABI, 2008.

[2] Mello A, Murat C, Bonfante P. Truffles: much more than a prized and local fungal delicacy[J]. FEMS Microbiol Lett, 2006, 260 (1): 1-8.

[3] Bonito G, Trappe J M, Rawlinson P, Vilgalys R. Improved resolution of major clades within *Tuber* and taxonomy of species within the *Tuber gibbosum* complex[J]. Mycologia, 2010, 102(5): 1042-1057.

[4] Chen J, Liu P G. Delimitation of *Tuber pseudohimalayense* and *T. pseudoexcavatum* based on morphological and molecular data[J]. Cryptogamie Mycologie, 2011, 32(1): 83-93.

[5] Kinoshita A, Sasaki H, Nara K. Phylogeny and diversity of Japanese truffles (*Tuber* spp.) inferred from sequences of four nuclear loci[J]. Mycologia, 2011, 103(4): 779-794.

[6] Jeandroz S, Murat C, Wang Y J, Bonfante P, Tacon F L. Molecular phylogeny and historical biogeography of the genus *Tuber*, the ‘true truffles’[J]. Journal of Biogeography, 2008, 35(5): 815-829.

[7] Splivallo R, Ottonello S, Mello A, Karlovsky P. Truffle volatiles: from chemical ecology to aroma biosynthesis[J]. New Phytol, 2011, 189(3): 688-699.

[8] Benucci G M, Bonito G, Falini L B, Bencivenga M. Mycorrhization of Pecan trees (*Carya illinoensis*) with commercial truffle species: *Tuber aestivum* Vittad. and *Tuber borchii* Vittad[J/OL]. Mycorrhiza (Online), 2011.

[9] Valverde Asenjo I, Garcia-Montero L G, Quintana A, Velazquez J. Calcareous amendments to soils to eradicate *Tuber brumale* from *T. melanosporum* cultivations: a multivariate statistical approach[J]. Mycorrhiza, 2009, 19(3): 159-165.

[10] Geng L Y, Wang X H, Yu F Q, Deng X J, Tian X F, Shi X F, Xie X D, Liu P G, Shen Y Y. Mycorrhizal synthesis of *Tuber indicum* with two indigenous hosts, *Castanea mollissima* and *Pinus armandii*[J]. Mycorrhiza, 2009, 19: 461-467.

[11] Garcia-Montero L G, Di Massimo G, Manjon J L, Garcia-Abril A. New data on edomycorrhizae and soils of the Chinese truffles *Tuber pseudoexcavatum* and *Tuber indicum*, and their impact on truffle cultivation[J]. Mycorrhiza, 2008, 19(1): 7-14.

[12] Martin F, Kohler A, Murat C, et al. Perigord black truffle genome uncovers evolutionary origins and mechanisms of symbiosis[J]. Nature, 2010, 464(7291): 1033-1038.

[13] Montanini B, Levati E, Bolchi A, Kohler A, Morin E, Tisserant E, Martin F, et al. Genome-wide search and functional identification of transcription factors in the mycorrhizal fungus *Tuber melanosporum*[J]. New Phytol, 2011, 189(3): 736-750.

[14] Rubini A, Belfiori B, Riccioni C, Tisserant E, Arcioni S, Martin

- F, Paolocci F. Isolation and characterization of MAT genes in the symbiotic ascomycete *Tuber melanosporum* [J]. New Phytol, 2011, 189(3): 710-722.
- [15] Amicucci A, Balestrini R, Kohler A, Barbieri E, Saltarelli R, Faccio A, Roberson RW, Bonfante P, Stocchi V. Hyphal and cytoskeleton polarization in *Tuber melanosporum*: a genomic and cellular analysis[J]. Fungal Genet Biol, 2011, 48(6): 561-572.
- [16] Mello A, Napoli C, Murat C, Morin E, Marceddu G, Bonfante P. ITS-1 versus ITS-2 pyrosequencing: a comparison of fungal populations in truffle-grounds [J/OL]. Mycologia (online), 2011.
- [17] 张斌成. 块菌在盘菌目中的系统地位及其中国种的研究[D]. 北京: 中国科学院微生物研究所, 1990: 1-130.
- [18] 宋曼曼. 中国块菌属形态分类学与分子系统学研究[D]. 北京: 中国科学院微生物研究所, 2006: 1-100.
- [19] 任德军, 宋曼曼, 姚一建. 中国块菌属研究概况[J]. 菌物研究, 2005, 3(4): 37-46.
- [20] Chen J, Liu P G, Wang Y. *Tuber latiporum* sp. nov. and related taxa, based on morphology and DNA sequence data[J]. Mycologia, 2007, 99(3): 475-481.
- [21] Chen J, Wang Y, Liu P G. Two new records of *Tuber* (Pezizomycetes, Pezizales) from China[J]. Mycotaxon, 2008, 104: 65-71.
- [22] Paolocci F, Rubini A, Riccioni C, Topini F, Arcioni S. *Tuber aestivum* and *Tuber uncinatum*: two morphotypes or two species[J]. FEMS Microbiology Letters, 2004, 235(1): 109-115.
- [23] Wang Y. First report of study on *Tuber* species from China[J]. Atti del II Congresso Internazionale sul Tartufo Spoleto, 1988, 24: 45-50.
- [24] Fan L, Cao J Z, Liu Y Y, Li Y. Two new species of *Tuber* from China[J]. Mycotaxon 2011, 116: 349-354.
- [25] Chen J, Guo S X, Liu P G. Species recognition and cryptic species in the *Tuber indicum* complex[J]. PLoS One, 2011, 6(1): e14625.
- [26] Deng X, Chen J, Yu F Q, Liu P G. Notes on the endemic species *Tuber huadongense* (Tuberaceae, Ascomycota) from China[J]. Mycotaxon, 2009, 109: 189-199.
- [27] Wang Y J, Tan Z M, Zhang D C, et al. Phylogenetic and population study of the *Tuber indicum* complex[J]. Mycological Research, 2006, 110: 1034-1045.
- [28] Wang Z. Notes on discomycetes in Dongling Mountains (Beijing) [J]. Mycotaxon, 2001, 79: 307-314.
- [29] Chen J, Liu P G, Wang Y. *Tuber umbilicatum*, a new species from China, with a key to the spinose-reticulate spored *Tuber* species[J]. Mycotaxon, 2005, 94: 1-6.
- [30] Zhang B C, Minter D W. *Tuber himalayense* sp. nov. with notes on Himalayan truffles[J]. Transactions British Mycological Society, 1988, 91(4): 593-597.
- [31] Wang Yun, Hu Hung-tao. *Paradoxa gigantospora* comb. nov. from China[J]. Mycotaxon, 2008, 106: 199-202.
- [32] 徐阿生. 西藏块菌属的分类研究[J]. 菌物系统, 1999, 18(4): 361-365.
- [33] S  ez A G, Lozano E. Cryptic species: as we discover more examples of species that are morphologically indistinguishable, we need to ask why and how they exist[J]. Nature, 2005, 433: 111.
- [34] Sato H, Yumoto T, Murakami N. Cryptic species and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Strobilomyces* (Strobilomyetaceae) [J]. American Journal of Botany, 2007, 94: 1630-1641.
- [35] Taylor J W, Jacobson D J, Kroken S, Kasuga T, Geiser D M, Hibbett D S, Fisher M. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi[J]. Fungal Genetics and Biology, 2000, 31: 21-32.
- [36] Garc  a-Montero L G, D  az P, Masimo G D, Garc  a-bril A. A review of research on Chinese *Tuber* species[J]. Mycol Progress, 2010, 9: 315-335.