

doi:10.3969/j.issn.1002-2481.2024.06.06

山西红灵芝复合种物种多样性和系统发育分析

刘虹¹, 毛宁², 张泽乾¹, 张程¹

(1. 山西农业大学 山西功能食品研究院, 山西 太原 030031; 2. 首都师范大学 生命科学学院, 北京 100048)

摘要: 为了解和阐明山西省红灵芝资源的物种多样性以及分布状态, 采用 ITS 片段的系统发育分析方法, 构建系统发育树, 对收集的山西省各地的 8 份红灵芝进行物种鉴定和亲缘关系分析。结果表明, 在山西省红灵芝有 3 个不同物种, 即四川灵芝 (*Ganoderma sichuanense*)、松杉灵芝 (*Ganoderma tsugae*) 和山西灵芝 (*Ganoderma shanxiense*)。其中, 松杉灵芝分布于山西省中北部温带或高山寒温带区域, 生长在华北落叶松树干或木桩上; 山西灵芝分布于山西省南部区域, 气候类型属于暖温带亚热带类型, 生长在埋于土壤中的栎树朽木上; 四川灵芝在山西省的样本全部为人工种植, 没有发现野生分布。系统发育分析结果显示, 山西灵芝在灵芝属 (*Ganoderma*) 内演化为一个独立的系统发育谱系, 全世界仅见于山西省南部, 为山西省特有物种。该研究在山西省没有发现此前文献中记载的灵芝 (亮盖灵芝 *Ganoderma lucidum*)。

关键词: 真菌资源; 担子菌; 分类学; 山西省

中图分类号: S567.3⁺1 文献标识码: A 文章编号: 1002-2481(2024)06-0047-06

Species Diversity and Phylogenetic Analysis of *Ganoderma lucidum* Complex in Shanxi Province

LIU Hong¹, MAO Ning², ZHANG Zeqian¹, ZHANG Cheng¹

(1. Shanxi Institute for Functional Foods, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, China;

2. College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract: In order to understand and clarify the species diversity and distribution status of *Ganoderma lucidum* resources in Shanxi, in this study, the method of phylogenetic analysis based on ITS fragments was used to construct a phylogenetic tree, and species identification and phylogenetic analysis of 8 *Ganoderma lucidum* samples collected from various regions of Shanxi province were conducted. The results showed that there were three different species of *Ganoderma lucidum* complex in Shanxi, namely *G. shanxiense*, *G. sichuanense* (Syn. *Ganoderma lingzhi*), and *G. tsugae*. The *G. tsugae* was distributed in the temperate zone or alpine cold temperate zone in the north central part of Shanxi, and grew on the trunk or stake of North China larch. The *G. shanxiense* was distributed in the south part of Shanxi where the climate type belongs to the type of warm temperate to subtropical zone, and grew on the decayed oak buried in the soil. The samples of *G. sichuanense* in Shanxi were all planted artificially, and no wild distribution was found. Phylogenetic analysis showed that *G. shanxiense* had evolved into an independent phylogenetic lineage within *Ganoderma*, which was only found in the south of Shanxi in the world and was a unique species in Shanxi. In this study, no *Ganoderma lucidum* recorded in previous literature was found in Shanxi.

Key words: fungal resources; basidiomycetes; taxonomy; Shanxi province

红灵芝, 别名赤芝、红芝、万年蕈、灵芝草等, 是一种知名度极高的中国传统食药品类, 属于担子菌门多孔菌目 (Polyporales) 灵芝科 (Ganodermataceae) 灵芝属 (*Ganoderma* P. Karst)。中国药典载明, 其具有补气安神、止咳平喘等功能。在 DNA 分子技术应用到真菌系统学和分类学之前, 我国各地分布的子实体具柄、菌盖红色、整体表面有漆样光泽的红灵芝的种类及其食药功效已有报道^[1-3], 均被鉴定为欧洲最

早报道的亮盖灵芝 *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst.^[4-5]。近年来许多分子系统发育研究结果表明, 广布于我国各地且具有上述形态特征最常见的灵芝 (*Ganoderma lucidum*) 名下隐藏有多个不同的红灵芝物种, 已发现的有四川灵芝 (*G. sichuanense* J. D. Zhao & X. Q. Zhang), 白肉灵芝 (*G. leucontextum* T. H. Li, W. Q. Deng, Sheng H), 山西灵芝 (*G. shanxiense* L. Fan & H. Liu), 热带灵芝 (*G. tropi-*

收稿日期: 2023-12-07

基金项目: 山西农业大学生物育种工程项目 (YZGC144); 山西省现代农业产业技术体系建设项目 (2023CYJSTX10-06); 山西省忻州市应用基础研究项目 (20220311)

作者简介: 刘虹 (1968-), 女, 山西灵丘人, 副研究员, 主要从事菌物多样性研究和食药用品种选育工作。

cum (Jungh) Bres) 以及多盖灵芝 (*G. Multipileum* D. Hon) 等, 事实上它们共同组成了形态学分类时期的灵芝复合种 *G. lucidum* complex^[6-7]。

灵芝属 (*Ganoderma*) 是担子菌类的一个大属, 主要分布于南北半球的热带和亚热带地区, 已经描述的种类超过 200 种, 我国灵芝属种类有 77 个^[6,8-9]。山西省大部分地区地处北温带, 只有山西南部中条山一带属亚热带地区, 野生灵芝属种质资源比较匮乏, 目前山西省内记录的灵芝属物种有 6 种, 其中红色的有漆样光泽的红灵芝有 2 个物种, 即灵芝 (*G. lucidum*), 生长在阔叶树上^[10-11], 以及松杉灵芝 (*G. tsugae* murrill), 生长在华北落叶松上^[12]。为进一步了解和阐明山西红灵芝资源的物种组成以及分布状态, 开展调查收集山西野生灵芝菌株的工作, 用 DNA 数据分析方法对物种进行鉴定, 对于准确了解山西灵芝属这一宝贵种质资源, 便于今后更好地使用正确的名称和认识这一重要种类, 挖掘选育适宜山西省种植的优良灵芝新品种进行开发应用等都具有重要的意义。

1 材料和方法

1.1 试验材料

本研究依据的 8 份担子果样本于 2017—2021 年采自我国山西省各地林区和山西各地灵芝栽培基地。新鲜的担子果标本经 45~50 °C 烘干后保存于山西农业大学山西功能食品研究院菌物标本室

(HSA) 和首都师范大学生科院植物标本室 (BJTC)。

1.2 试验方法

1.2.1 形态学方法 2017—2021 年在山西农业大学山西功能食品研究院实验室对新鲜标本进行宏观形态结构特征观察, 包括对引证样本灵芝子实体的颜色、体积、形状等进行描述和记录。显微结构特征基于干标本进行微观特征描述, 采用奥林巴斯光学显微镜 (Olympus BX51) 进行观察, 用刀横切灵芝子实体菌盖和菌柄连接处, 取少许菌肉组织, 以蒸馏水、3% 氢氧化钾作为浮载剂制作水封片, 在 400~1 000 倍数范围内进行显微观察描述微观特征, 每个样本测量 40 个担孢子。

1.2.2 DNA 序列测定 2017—2021 年 DNA 序列测定在首都师范大学生科院进行, 新增标本的 DNA 提取、PCR 以及序列测定参照 FAN 等^[13] 和 HUANG 等^[14] 研究块菌的方法进行。干标本采用改良过的 CTAB 方法提取基因组 DNA, 在含有 1 μL DNA 模板的 25 μL 反应体系中进行 PCR 扩增, 核糖体 DNA 内转录间隔区 (Internal transcribed spacer, ITS) 片段, 利用 ITS 序列通用引物 ITS1f 和 ITS4^[15-16] 进行扩增, 扩增反应条件程序为: 94 °C 预变性 4 min; 94 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 45 s, 72 °C 延伸 1 min, 最后 72 °C 持续 10 min, 整个过程进行 35 个循环。PCR 产物经测序和纯化获得的序列再经手工校对调整后, 登录 GenBank 进行 BLAST 比对, 合格 DNA 序列号可保存注册 (表 1)。

表 1 本研究引证标本的名称和 ITS 序列登录号
Tab.1 Scientific name, sampling localities and ITS sequence information of samples used in this study

物种名称	Taxon	引证标本	Voucher	产地	Origin	ITS 登录号	GenBank numbers	参考文献	Accession reference
<i>Ganoderma curtisii</i>		CBS 100131		美国	美国	JQ781848		[5]	[5]
<i>G. curtisii</i>		CBS 100132		美国	美国	JQ781849		[5]	[5]
<i>G. lingzhi</i>		Dai12479		中国	中国	JQ781864		[5]	[5]
<i>G. lingzhi</i>		Cui 9166		中国	中国	KJ143907		[4]	[4]
<i>G. lingzhi</i>		Wu1006-38, holotype		中国	中国	JQ781858		[5]	[5]
<i>G. lingzhi</i>		Dai 12574		中国	中国	KJ143908		[5]	[5]
<i>G. lucidum</i>		BR 4195		法国	法国	KJ143909		[4]	[4]
<i>G. lucidum</i>		Dai2272		瑞典	瑞典	JQ781851		[5]	[5]
<i>G. lucidum</i>		Dai11593		芬兰	芬兰	JQ781852		[5]	[5]
<i>G. resinaceum</i>		Rivoire 4150		法国	法国	KJ143915		[4]	[4]
<i>G. resinaceum</i>		BCRC 36147		荷兰	荷兰	KJ143916		[4]	[4]
<i>G. sessile</i>		NY 00985711		美国	美国	KJ143918		[4]	[4]
<i>G. sessile</i>		JV 1209/27		美国	美国	KF605630		[4]	[4]
<i>G. shanxiense</i>		BJTC FM423, holotype		中国	中国	MK764268			本研究
<i>G. shanxiense</i>		HSA539, paratype		中国	中国	MK764269			本研究
<i>G. sichuanense</i>		HSA 1434		中国	中国	未提交			本研究
<i>G. sichuanense</i>		HSA 1435		中国	中国	未提交			本研究
<i>G. sichuanense</i>		HSA 1486		中国	中国	未提交			本研究

续表1 本研究引证标本的名称和ITS序列登录号
Tab.1(Continued) Scientific name, sampling localities and ITS sequence information of samples used in this study

物种名称	Taxon	引证标本	Voucher	产地	Origin	ITS登录号	GenBank numbers	参考文献	Accession reference
<i>G. sichuanense</i>		BJTC FM1990		中国		未提交			本研究
<i>G. sichuanense</i>		HMAS 42798, holotype		中国		JQ781877		[5]	
<i>G. sichuanense</i>		Cui 7691		中国		JQ781878		[5]	
<i>G. tropicum</i>		Dai 9724		中国		JQ781879		[5]	
<i>G. tropicum</i>		Yuan 3490		中国		JQ781880		[5]	
<i>G. tsugae</i>		HSA 463		中国		未提交			本研究
<i>G. tsugae</i>		BJTC FM599		中国		未提交			本研究
<i>G. tsugae</i>		Dai 12751b		USA		KJ143919		[4]	
<i>G. tsugae</i>		Dai 12760		USA		KJ143920		[4]	
<i>Tomophagus colossus</i>		TC-02		越南		KJ143923		[4]	

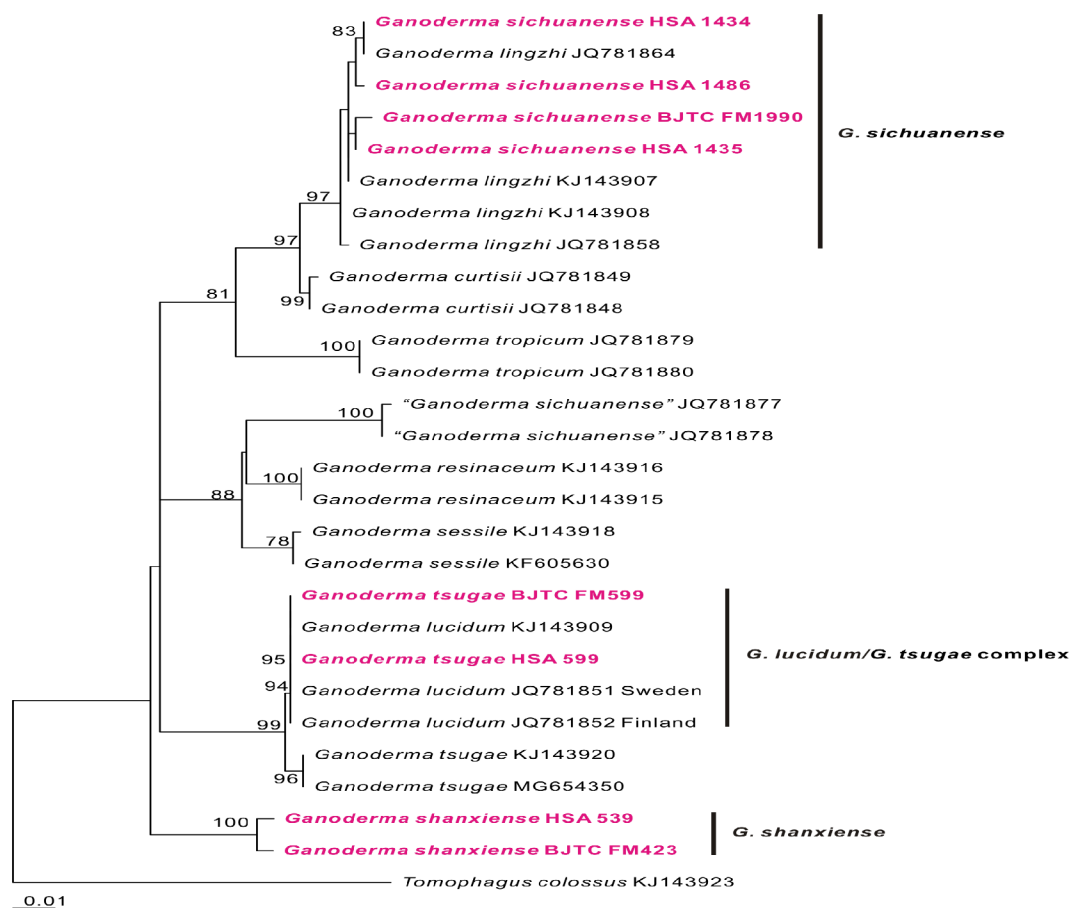
1.2.3 系统发育树构建 系统发育树的构建和分析方法参照 FAN 等^[13]和 HUANG 等^[14]方法进行。采用 LI 等^[6]和 CAO 等^[8]最近相关研究所使用的序列(表1)合并为数据集,以 *Tomophagus colossus* 为外类群,用 web-PRANK^[17]软件进行序列比对及手工校对后,以最大似然法(ML)和贝叶斯分析(BI)分别采用 RAxML 8.0.14^[18-19]和 MrBayes v3.1.2^[20]

用 GTRGAMMI 模型构建系统发育树,确认其亲缘关系以及真实性。采用 TreeView32^[21]查看树的拓扑结构, $\geq 70\%$ 的支持值视为可靠的支持值^[22]。

2 结果与分析

2.1 系统发育结果分析

山西红灵芝系统进化分析如图 1 所示。



Tomophagus colossus 为外类群。自测标本序列标为粗体红色

Tomophagus colossus was employed to root the tree as an outgroup. Self-testing samples were highlighted in bold and red

图1 基于最大似然法的山西红灵芝 *Ganoderma* spp. 系统进化分析
Fig.1 Phylogenetic analysis of *Ganoderma* spp. based on Maximum Likelihood

本研究共采用 28 条 nrDNA-ITS 序列,其中 8 条为本研究从山西新采集的灵芝样本中测序获得(表 1),1 条 *Tomophagus colossus* 序列(KJ143923)为外类群。本研究采用最大似然法(ML)以及贝叶斯分析(BI)得出,系统发育树的拓扑结构相似(图 1)。基于 ITS-nrDNA 序列的系统发育树显示(图 1),本研究自测的山西 8 条红灵芝样本聚为 3 个不同的分支,分别代表 3 个物种。来自山西北部亚高山华北落叶松上的红灵芝样本 HSA 463 和 BJTC FM599 与 2 条来自欧洲的灵芝(亮盖灵芝) *Ganoderma lucidum* 可信序列和 1 条来自中国东北地区的灵芝(亮盖灵芝)聚在同一支,并获得较高的支持(BS=99%,BPP=0.98),且 BLAST 比对显示,这个分支的序列之间 ITS 相似度高于 99%,同时与 2 条分别来自北美洲和中国东北地区的松杉灵芝(*G. tsugae*)构成姊妹支,显示来自中国山西的松杉灵芝和欧洲灵芝(亮盖灵芝)关系密切,ITS 片段无法区分这 2 个形态特征和生活习性显著不同的物种,且与北美洲的松杉灵芝可能属于不同的物种,本研究将其暂定为松杉灵芝(*Ganoderma cf tsugae*) (参照种)。4 条收集自山西各地灵芝种植场的红灵芝样本与包括新模式序列在内的四川灵芝 *G. sichuanense* 聚为一个分支,支持值高达 97%,结合形态特征,确认这 4 条序列为四川灵芝。2 条来自山西南部的样本 BJTC FM423 和 HAS 539 ITS 序列,与其他灵芝物种比较同源性低于 94%,聚集在单独的分支上,并获得很高的支持(图 1),显示山西灵芝(*G. shanxiense*)不同于任何已知灵芝种类,支持为独立新物种。

2.2 分类学结果

依据 DNA 分析显示来自山西的 8 份红灵芝样本归属于 3 个物种,分别是四川灵芝(*Ganoderma sichuanense*),松杉灵芝(*Ganoderma tsugae*)和山西灵芝(*Ganoderma shanxiense*)(图 2)。

2.2.1 四川灵芝 异名:灵芝 *Ganoderma lingzhi* Sheng H. Wu, Y. Cao & Y. C. Dai, in Cao, Wu & Dai, *Fungal Diversity* 56(1):54(2012)

本研究样本均为栽培品种。

引证标本:中国:山西省沁水县,2019 年 7 月 25 日,刘虹 BJTC FM1990;山西省平定县,2019 年 7 月 30 日,刘虹 HSA 1486;山西省灵丘县,2020 年 8 月 30 日,肖晋川 HSA 1434;山西省原平县,2020 年 9 月 9 日,刘虹 HSA 1435;子实体中等,菌盖扇形或近肾形,直径 6.2~13.6 cm,表面黄褐色或栗褐色,

浅光泽,凹凸不平,有明显的纵皱;边缘稍钝,不整齐,偶有重叠,菌肉有明显分层,上表层浅白色或木材色,下表层靠近菌管处呈浅褐色或黄褐色,厚 1.3~2.5 cm;管孔面呈黄色,管口完整,菌管长 5.3~10 mm,菌管颜色稍深,淡黄色到黄褐色;菌柄长 2.7~8.6 cm,侧生或偏生,柄直径 1.3~2.6 cm,初期黄褐色,成熟后紫褐色,有弱光泽。皮壳内部呈子实层型,棍棒形状,淡褐色到黄褐色,顶端膨大呈纺锤形,宽 6~7 μm ,长 25~30 μm 。担孢子长卵圆形或卵圆形,基部平截,双层壁,外壁平滑且无色透明,内壁浅褐色到黄褐色,具小刺,(7.4~9.5) μm \times (5.0~7.0) μm 。

2.2.2 松杉灵芝(参照种) *Ganoderma cf tsugae* Murrill, Bull. Torrey bot. Club 29:601(1902)

本研究在山西中北部亚高山针叶林中发现该物种,生长在华北落叶松木桩上。

引证标本:中国:山西省吕梁山脉庞泉沟生态保护区,华北落叶松枯木桩上,海拔 2 100 m,2018 年 9 月 10 日,刘虹, HAS 599;管涔山秋千沟林场,华北落叶松木桩上,海拔 2 200 m,2019 年 7 月 29 日,曹晋忠 CAO1901(BJTC FM599)。

子实体较大,木栓质,质地较韧,半圆形,菌盖直径 8.8~18 cm,厚 0.8~1.4 cm,表面红褐色,有一层硬皮壳,有油漆光泽,成熟时深褐色至深紫色,有放射状皱折或同心环纹,边缘较薄,多有内卷。菌肉白色至淡褐色,柄长 2.6~5.6 cm,侧生,幼时红褐色,老熟后紫褐色,有明显漆状光泽。孢子褐色,顶端平截,卵形,双层壁,外壁无色,较光滑,内壁具小刺,(8.1~11.2) μm \times (4.5~6.8) μm 。

2.2.3 山西灵芝 *Ganoderma shanxiense* L. Fan & H. Liu, in Liu, Guo, Li & Fan, *Phytotaxa* 406(2):132(2019)

该物种仅见于山西南部中条山脉中段夏县区域,生长在栎树埋木上。

引证标本:中国:山西夏县,泗交镇,2018 年 9 月 12 日,栎树林地上(埋木),刘虹 LH539(HAS 539);山西夏县,泗交镇,2019 年 8 月 16 日,栎树林地上(埋木),刘虹 LH 676(BJTC FM423)。

子实体中等,单生,菌丝体初期白色,后期硫磺色。菌盖直径 5.8~11.3 cm,近圆形或肾形,具柄;上表面红色到红褐色,具强的漆状光泽,光滑,或多或少有同心环纹,有放射状皱折,软肉质,表面有一层硬皮壳。柄长 6~8 cm,柱状或稍扁,亮红色到红褐色。菌孔表面新鲜时灰白色到黄白色,每毫

米4~5个,直径200~250 μm ,伤触变为浅褐色;菌肉红褐色,厚1.0~2.8 cm。担孢子椭圆形到宽椭圆形,一端通常渐渐变窄且末端钝圆,黄褐色到褐色,双层壁,外壁光滑,内壁表面有粗刺,(11.1~13.2) μm \times (8.2~9.5) μm 。



A. 松杉灵芝(参照种)幼芝; B. 松杉灵芝(参照种)成熟子实体; C. 山西灵芝幼芝; D. 山西灵芝成熟子实体; E. 四川灵芝幼芝; F. 四川灵芝成熟子实体; 标尺为20 mm

A. *Ganoderma cf. tsugae* at younger; B. *Ganoderma cf. tsugae* at maturity; C. *G. shanxiense* at younger; D. *G. shanxiense* at maturity; E. *G. sichuanense* at younger; F. *G. sichuanense* at maturity; scale was 20 mm

图2 山西3种红灵芝子实体
Fig.2 Basidiomata of three kinds of *Ganoderma lucidum* in Shanxi

3 结论与讨论

本研究引证的生长在落叶松木桩上的灵芝样本在形态学特征和生活习性方面与最早描述于北美洲的松杉灵芝 *G. tsugae* 完全吻合,如侧生的短而粗的菌柄,菌盖和菌柄暗红色,明显的漆状光泽,菌盖表面弱的同心环沟,菌肉木材色到浅褐色,以及生长在针叶树上等^[12,23]。然而,基于 ITS 基因片段的系统发育分析显示,山西的松杉灵芝与来自北美洲的松杉灵芝没有聚在一起,而是形成了姊妹枝,这意味着山西的松杉灵芝和北美洲的松杉灵芝可能属于不同的物种。与此同时,山西的松杉灵芝与3条分别来自欧洲和中国东北地区的灵芝 *G. lucidum* (Curtis) P. Karst. 可信序列^[7]聚在一起,并获得了很高的支持值(BP=94%),BLAST 比对显

示,这4条序列的 ITS 相似度高于99%。最新一篇关于全球灵芝科物种多样性和系统发育研究发现,ITS 无法区分松杉灵芝和灵芝(亮盖灵芝)^[23],与本研究结果相似。山西的这个生长在落叶松上的松杉灵芝是属于最早在欧洲发现的灵芝(亮盖灵芝)的一个针叶树种群(Population),还是属于不同的物种以及与北美洲的松杉灵芝的关系等尚需更多样本和更多基因的研究分析^[8,23]。

2012年之前,在中国及东亚地区广泛栽培的灵芝一直被鉴定为欧洲原产的 *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst. 分子系统发育研究显示,这个在亚洲大量栽培的灵芝与 *G. lucidum* 不是一个物种,而是一个分布于东亚地区的特有物种^[8,24-25]。对这个东亚本土物种的名称确认有2个不同的观点,一个观点是这个栽培的物种与20世纪80年代中国学者灵芝专家中国科学院微生物研究所赵继鼎先生发表的四川灵芝(*G. sichuanense*)属于同一个物种^[24-25];另外一个观点是将这种栽培的灵芝建立一个新种,定名为灵芝(*G. lingzhi* Sheng H. Wu, Y. Cao & Y.C. Dai)^[8],这2种观点从2012年至今在学术界争论了10a之久。直到最近,依据从四川灵芝(*G. sichuanense*)主模式标本(HMAS 42798)、保存在中科院微生物研究所标本馆的中国最早的栽培灵芝样本(HMAS 25103)以及灵芝(*G. lingzhi*)主模式标本(Wu 1006-38)提取的DNA分析研究证实这些样本属于同一个物种,也就是说东亚地区栽培的灵芝就是四川灵芝(*G. sichuanense*),这样的话灵芝(*G. lingzhi*)就成了前者的晚出同名(异名),四川灵芝是正名^[24]。

山西灵芝是近年在山西西南部中条山地区发现的新种^[9],担子果形态特征似欧洲原产的灵芝(*G. lucidum*)及其近缘种,然而本新种担孢子成熟时一段变窄且末端钝圆区别于上述物种。其次,本新种担孢子宽度超过8 μm ,而上述相似物种担孢子宽度窄于7.5 μm ^[6-8,26]。DNA分析显示山西灵芝 ITS 片段与其他灵芝物种同源性低于94%,支持山西灵芝为独立物种。目前只发现山西分布,可能是山西特有物种。这个物种已经由山西农业大学山西功能食品研究院野生菌研究团队驯化栽培成功,新品种具有子实体菌肉不苦且味微甜、硒含量高等特点,可做为功能食品产品原材料,可食用可药用,是一个极具商业价值的灵芝物种。

文献中记载原产欧洲的灵芝(亮盖灵芝)(*G. lucidum*)在山西有分布^[10-11],但是本次基于 ITS 分

子片段的系统发育分析研究没有在山西发现这个物种。山西灵芝和四川灵芝宏观形态特征与 *G. lucidum* 均较为相似,不排除在形态学时期缺乏 DNA 数据的条件下出现错误鉴定的可能性。

参考文献:

- [1] 吴兴亮,戴玉成. 中国灵芝图鉴[M]. 北京:科学出版社,2005.
WU X L, DAI Y C. Coloured illustrations of ganodermataceae of China[M]. Beijing: Science Press, 2005.
- [2] 戴玉成,杨祝良. 中国药用真菌名录及部分名称的修订[J]. 菌物学报,2008,27(6):801-824.
DAI Y C, YANG Z L. A revised checklist of medicinal fungi in China[J]. Mycosystema, 2008, 27(6): 801-824.
- [3] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典一部:2010年版[M]. 北京:中国医药科技出版社,2010.
Chinese Pharmacopoeia Commission. Part I of the pharmacopoeia of the People's Republic of China[M]. Beijing: China Medical Science Press, 2010.
- [4] 邓叔群. 中国的真菌[M]. 北京:科学出版社,1963.
DENG S Q. Fungi of China[M]. Beijing: Science Press, 1963.
- [5] 刘波. 山西的野生食用菌[J]. 中国食用菌,1985(1):21-24.
LIU B. The wild edible fungi in Shanxi province[J]. Edible Fungi of China, 1985(1): 21-24.
- [6] LI T H, HU H P, DENG W Q, et al. *Ganoderma leucocontextum*, a new member of the *G. lucidum* complex from Southwestern China[J]. Mycoscience, 2015, 56(1): 81-85.
- [7] ZHOU L W, CAO Y, WU S H, et al. Global diversity of the *Ganoderma lucidum* complex (Ganodermataceae, Polyporales) inferred from morphology and multilocus phylogeny[J]. Phytochemistry, 2015, 114: 7-15.
- [8] CAO Y, WU S H, DAI Y C. Species clarification of the prize medicinal *Ganoderma* mushroom "Lingzhi"[J]. Fungal Diversity, 2012, 56(1): 49-62.
- [9] LIU H, GUO L J, LI S L, et al. *Ganoderma shanxiense*, a new species from Northern China based on morphological and molecular evidence[J]. Phytotaxa, 2019, 406(2): 129-136.
- [10] 刘波. 山西大型食用真菌[M]. 太原:山西高校联合出版社, 1991.
LIU B. Wild edible macrofungi of Shanxi[M]. Taiyuan: Chinese Pharmacopoeia Commission, 1991.
- [11] 潘保华. 山西大型真菌野生资源图鉴[M]. 北京:科学技术文献出版社,2018.
PAN B H. Atlas of large wild fungi resources in Shanxi[M]. Beijing: Scientific and Technical Documents Publishing House, 2018.
- [12] 卯晓岚. 中国大型真菌[M]. 郑州:河南科学技术出版社, 2000:483-504.
MAO X L. The macrofungi in China[M]. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press, 2000: 483-504.
- [13] FAN L, HANG L, ZHANG P R, et al. Molecular analysis of Chinese truffles resembling tuber californicum in morphology reveals a rich pattern of species diversity with emphasis on four new species[J]. Mycologia, 2016, 108(2): 344-353.
- [14] HUANG K B, CHEN M, FAN L. *Tuber griseolivaceum* sp. nov., a new olive-gray truffle species from China based on morphological and DNA data[J]. Phytotaxa, 2017, 309(2): 166.
- [15] WHITE T J, BRUNS T, LEE S & TAYLOR J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis, M., Gelfand, D., Sninsky, J. & White, T. (Eds.) PCR Protocols, A guide to Methods and Applications [M]. San Diego: San Diego Academic Press, 1990, 315-322.
- [16] GARDES M, BRUNS T D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes: application to the identification of mycorrhizae and rusts[J]. Molecular Ecology, 1993, 2(2): 113-118.
- [17] LÖYTYNOJA A, GOLDMAN N. An algorithm for progressive multiple alignment of sequences with insertions[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2005, 102(30): 10557-10562.
- [18] STAMATAKIS A, LUDWIG T, MEIER H. RAxML-III: a fast program for maximum likelihood-based inference of large phylogenetic trees[J]. Bioinformatics, 2005, 21(4): 456-463.
- [19] STAMATAKIS A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies[J]. Bioinformatics, 2014, 30(9): 1312-1313.
- [20] RONQUIST F, HUELSENBECK J P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models[J]. Bioinformatics, 2003, 19(12): 1572-1574.
- [21] PAGE RDM. Distributed by the author[EB/OL]. [2024-11-11]. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/rod>.
- [22] HILLIS D M, BULL J J. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis[J]. Systematic Biology, 1993, 42(2): 182-192.
- [23] SUN Y F, XING J H, HE X L, et al. Species diversity, systematic revision and molecular phylogeny of *Ganodermataceae* (Polyporales, Basidiomycota) with an emphasis on Chinese collections[J]. Studies in Mycology, 2022, 101: 287-415.
- [24] DU Z, LI Y, WANG X C, et al. Re-examination of the holotype of *Ganoderma sichuanense* (Ganodermataceae, Polyporales) and a clarification of the identity of Chinese cultivated Lingzhi[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(3): 323.
- [25] WANG X C, XI R J, LI Y, et al. The species identity of the widely cultivated *Ganoderma*, '*G. lucidum*' (Ling-Zhi), in China [J]. PLoS One, 2012, 7(7): e40857.
- [26] YAO Y J, LI Y, DU Z, et al. On the typification of *Ganoderma sichuanense* (Agaricomycetes)-the widely cultivated Lingzhi medicinal mushroom[J]. International Journal of Medicinal Mushrooms, 2020, 22(1): 45-54.