

茯苓栽培技术研究进展

邢康康¹, 刘艳², 贺宗毅¹, 陈仕江^{1*}

(1. 重庆市中药研究院, 重庆 400065; 2. 重庆市蚕业科学技术研究院, 重庆 400700)

摘要 茯苓是中国传统中药, 具有上千年的药用历史。历经不断的探索与完善形成了多种栽培技术。随着绿色发展理念的不断深入, 茯苓栽培技术也在不断创新与发展。对茯苓栽培技术进行总结, 分析了各项技术存在的问题与不足, 并对未来茯苓技术发展方向进行了思考, 以期今后茯苓产业的发展提供参考。

关键词 茯苓; 栽培技术; 绿色发展

中图分类号 S567.3⁺2 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2020)22-0007-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.22.003



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress of Cultivation Technology in *Poria cocos*

XING Kang-kang¹, LIU Yan², HE Zong-yi¹ et al (1. Chongqing Academy of Chinese Materia Medica, Chongqing 400065; 2. Chongqing Sericulture Science and Technology Research Institute, Chongqing 400700)

Abstract *Poria cocos* is a traditional Chinese medicine with thousands of years of medicinal history. After continuous exploration and improvement, a variety of cultivation techniques have been formed. With the deepening of the concept of green development, *Poria cocos* cultivation technology is constantly innovating and developing. We summarized the cultivation techniques of *Poria cocos*, analyzed the problems and shortcomings of each technology, and forecasted the future development direction of *Poria cocos* technology, in order to provide reference for the future development of *Poria cocos* industry.

Key words *Poria cocos*; Cultivation technique; Green development

茯苓为多孔菌科真菌茯苓 [*Poria cocos* (Schw.) wolf] 的菌核, 我国常用中药材, 早在《神农本草经》即有记载。茯苓利水渗湿、健脾、宁心, 用于水肿尿少, 水肿胀满, 痰饮眩悸, 脾虚食少, 便溏泄泻, 心神不安, 惊悸失眠等症^[1]。现代研究发现, 茯苓含有茯苓多糖、茯苓酸等多种活性成分, 在中医药及食品行业有着广泛的应用价值, 市场需求量巨大。在 2019 新冠肺炎治疗中, 由茯苓配伍的藿香正气胶囊(丸、水、口服液)“清肺排毒汤”“肺炎 1 号方—透解祛瘟颗粒”等多个中药组方就起到了显著的治疗作用。此外, 茯苓作为药食用菌, 具有多种保健与营养成分, 茯苓饼、茯苓酒、龟苓膏、茯苓点心等深受人们喜爱。茯苓产业的发展离不开茯苓栽培技术的推动, 历经 2 000 多年的探索与完善, 形成了茯苓“肉引”栽培与“菌种”栽培等技术。随着绿色发展理念的不断深入, 茯苓栽培技术也在不断创新与完善。鉴于此, 笔者对茯苓栽培技术进行总结, 分析了各项技术存在的问题与不足, 并对未来茯苓技术发展方向进行了思考, 以期今后茯苓产业的发展提供参考。

1 茯苓“肉引”栽培技术

茯苓“肉引”栽培的主要技术特点是使用茯苓新鲜菌核作为种源, 选用马尾松、云南松等松树进行削皮留筋、锯筒码晒等处理, 严格选场、挖场, 进行扩大繁殖。

1.1 茯苓栽培探索 我国对茯苓人工栽培的探索最早见于 1 500 年前南北朝时期的《本草经集注》, “(茯苓)今出郁州, 彼土人乃故斫松作之”。由于当时只是茯苓栽培探索的初始

阶段, 缺乏系统认识与经验积累, 栽培的茯苓品质很差, “形多小, 虚赤不佳”。经过近 1 000 年的探索, 茯苓的栽培技术逐渐完备, 已经出现了小范围的种植。南宋《癸辛杂记》记载“茯苓生于大松之根, 尚矣。近世村民乃择其小者, 以大松根破而系于其中, 而紧束之, 使脂液渗入于内, 然后择地之沃者, 坎而瘞之。三年乃取, 则成大苓矣。洞霄山最宜茯苓, 往往民多盗种, 密志之而去, 数年后乃取焉。”该时期处于栽培经验的探索、积累、总结过程, 开始出现“肉引”栽培的雏形, 但尚未形成主要栽培技术特点。

1.2 茯苓“肉引”栽培技术完善 唐宋时期, 茯苓主要产自山东、陕西、河南等地, 《新修本草》记载“今太山亦有茯苓, 白实而块小, 不复采用。今第一出华山, 形极粗大, 雍州南山亦有, 不如华山者”。《本草图经》“茯苓, 生泰山山谷, 今泰、华、嵩山皆有之”。由于中原一带迭遭战祸, 森林破坏严重, 产区逐渐南移, 寄主植物相应转向暖性松林。至明代中期, 湖北、安徽、河南交界的大别山区茯苓栽培已形成较大规模, 成为全国茯苓的主要产区^[2]。至 19 世纪 70 年代, 河南、安徽、浙江、云南等省采用人工培植, 培植方法大部分用筒种法, 即将松树砍伐, 刮去皮锯断, 埋入窖内, 以茯苓菌引种^[3]。茯苓“肉引”栽培技术使茯苓从野外采挖转变为人工栽培, 提高了茯苓的产量, 扩大了茯苓产区, 形成了完备的栽培技术体系。但茯苓的大规模生产必然需要使用大量的新鲜菌核, 这也限制了茯苓产业的进一步发展。

2 茯苓菌种栽培技术

茯苓菌种栽培主要特点是采用以人工分离培育的“菌种”替代传统“肉引”作种源, 以松木段栽培为主, 栽培场地选择选择海拔 200~1 500 m 的缓坡山林地, 以未经开垦的松林地为佳, 栽培土壤要求透气砂土。

2.1 菌种栽培技术的形成 20 世纪 70 年代以来, 我国经济

基金项目 重庆市科技局技术创新与应用发展专项 (cstc2018jsex-mszd0537); 中央引导地方科技发展专项资金地方科技创新项目示范类“重庆市药用菌茯苓代料高效栽培创新技术服务示范”。

作者简介 邢康康(1986—), 男, 河北石家庄人, 研究实习员, 硕士, 从事微生物研究。* 通信作者, 研究员, 从事植物保护研究。

收稿日期 2020-04-15

和医疗卫生事业发展迅速,茯苓需求骤增,供应极度紧缺。国家为缓解茯苓供销紧缺及栽培大量消耗鲜苓作种的矛盾,下达了茯苓科研攻关项目。为了选育出高产菌株,科研人员进行了一系列的育种探索。中科院微生物所科研人员从野生茯苓菌核组织中分离、纯化、定向选育出茯苓菌株 CGM-CC5.78,至今仍在广泛使用。孙文翔等^[4]对辽宁、河南、湖北、湖南、福建和安徽各地引进的9个茯苓菌株进行了12次筛选,优选出生长快、质地好的茯苓菌株编号5—(湖北)和编号6—(安徽)。朱泉娣等^[5]在大别山茯苓主产区采集到7个不同茯苓品种,通过生长特性、产量和质量对比,优选出安徽当地野苓驯化而得的P1号菌株和北京引种的P576号菌株。胡廷松等^[6]对13个茯苓菌株进行性状和产量的比较试验,最终筛选出7号、12号和13号3个品种,其菌丝在松材上生长旺盛,结苓早,菌核圆大,肉质白净结实,商品性极佳。

除常规育种外,李羿等^[7]将茯苓孢子悬液经紫外线照射后,通过茯苓优良菌种筛选模型筛选得到茯苓优良菌株P6。菌株P6摇瓶液体发酵后每升发酵液中菌丝体干重达11.92 g/L,较出发菌株P0菌丝体干重提高了7.58%。菌株P6传代培养后,表现出良好的遗传稳定性。薛正莲等^[8]采用He-Ne激光对茯苓菌F9进行了2次照射诱变处理,选育到2株生长速率和产量均有较大提高的二次激光诱变株,经传代培养分析,诱变株的产量性状稳定。朱泉娣等^[9]首次尝试用原生质体融合技术对茯苓作生物工程育种,取得融合菌种,并进行了野外栽培试验。梁清等^[10]采用热灭活和紫外线灭活法处理茯苓菌原生质体,混合后在聚乙二醇诱导下发生融合,融合子的菌落性状、气生菌丝量都优于两亲本。蔡丹凤^[11]以茯苓野生菌株“闽苓”为亲本,应用原生质体紫外诱变技术选育出茯苓新品种“川杰1号-A5”,抗逆性强,萌发性好,松莖接种的成活率高,且丰产性好。经过前人对茯苓菌种选育的不懈探索,全国茯苓菌株资源共计40多个,其中一些菌株在茯苓人工栽培中得到了较好的应用,如CGM-CC保藏的5.528、5.78菌株,广东微生物研究所保藏的GIM 5.99菌株,神苓一号、杰苓一号等^[12]。福建省三明地区真菌试验站总结了茯苓纯菌种的培育方法,包括种苓的选择、母种的分离培养、原种的培养、栽培中的培养等^[13]。柳勇^[14]采用纯菌种栽培新法,平均每窖可收获苓10 kg左右,高产窖可达30~50 kg,认为菌种栽培法节省了大批种苓,提高了产量和质量,而且纯菌种生活力强,适应性广,有力地促进了新产区的发展和资源的开发利用。

2.2 茯苓菌种栽培技术规范 茯苓菌种选育和生产技术的研究促进了全国茯苓生产的发展,使茯苓产区由大别山区逐渐扩大到四川、湖南、贵州等南方十几个省区,缓解了茯苓药材供应。但不同产区在选场栽培、菌种生产、松木备料、接种采收等茯苓种植方法上具有很大的随意性^[15],导致茯苓产量不稳,规格不一,质量参差不齐。为稳定药材质量,保障人民用药安全和外贸出口,全国推行中药材规范化种植及GAP基地建设。

付杰等^[16]为了规范茯苓菌种分离、培育方法,在传统产

区选择2~3代,体重2.5 kg以上的优质鲜菌种作为种苓,进行(母种、原种、栽培种)的分离与培养,制定了茯苓菌种质量标准及检验规程。李苓等^[17]按照《中药材生产质量管理规范(GAP)》的综合技术要求,通过对湖北茯苓菌种培育场地环境,菌种制备,质量标准与检验规程等规范化研究,制订了湖北茯苓菌种生产技术规程,以指导湖北茯苓产区茯苓菌种的规范化生产。王克勤等^[18]在完成茯苓规范化种植关键技术研究的基础上,参考产区传统栽培经验,进行总结整理,形成了具有湖北特色的茯苓规范化种植技术。经产区应用检验,该项技术可以规范茯苓种植,保障茯苓生产质量,指导湖北和全国茯苓GAP基地建设。

茯苓菌种栽培技术的出现及其规范化,解决了茯苓扩大生产与种苓需求之间的矛盾,降低了种植成本,提高了接种成功率和产量,也促进了茯苓产区的扩大。茯苓栽培规模的扩大也导致松木资源的需求持续增加,森林破坏严重,水土流失加剧。茯苓产业发展与保护生态环境之间的矛盾日益凸显。

3 茯苓绿色栽培技术探索

在我国经济高速发展科学技术日新月异的同时,越来越多的生态破坏、环境污染问题逐渐凸显,“绿水青山就是金山银山”渐渐成为大众的共识。许多道地产区已经开始限制茯苓的坡地栽培以保护当地的自然环境,因而探索新的栽培方式,减少茯苓栽培对生态环境的影响,对于林木资源保护和茯苓产业的可持续发展都具有重要的意义。

赵祖松颖^[19]等为了缓解茯苓栽培与林地资源间的矛盾,运用工程技术构造平地移土栽培模式,并进行茯苓栽培对比试验。实验组和对照组平均每窖茯苓质量接近,在有效成分方面,灰分含量、多糖质量分数、浸出物含量等方面均满足中国药典要求,并且平地移土栽培可带来较高的生态经济价值。刘振武等^[20]以传统山林地栽培为对照,研究了茯苓旱田栽培技术,其茯苓菌质量、经济效益,均比对照好。同时取得了良好的生态效益,解决了多年来茯苓栽培破坏生态环境的问题。

李剑等^[21-22]研究了以松木屑、松枝碎块、棉籽壳为主要培养料的袋料配方,采用“鲜菌核”作为“诱引”,进行菇棚层架菌袋覆土和大田坑穴菌袋覆土2种栽培方式的茯苓栽培试验。大田搭置低矮简易棚栽培方式与对照的段木茯苓栽培结果接近。

杨祺等^[23]通过紫外可见分光光度法(UV-Vis)测定茯苓的总多糖和总三萜的含量,采用高效液相色谱法(HPLC)测定茯苓有效成分茯苓酸的含量,茯苓提取物的收率通过干膏恒重法测定。代料配方栽培茯苓各项含量测定指标普遍高于传统松木栽培茯苓。采用现代药理学研究方法,选择代料配方试验组和与传统松木对照组栽培茯苓提取物,进行了调节免疫功能和抗疲劳的药效学比较研究,认为代料配方试验组和传统松木对照组与模型动物组比较,均呈现显著性差异,有较好的药效作用^[24]。杨祺^[25]采用现代分析方法,以土壤的含水量、值、有机质、多种酶及微生物作为分析指标,对代料配方试验组与传统松木对照组栽培茯苓前后的土壤进

行了比较研究,发现3种代料配方的物质生成土壤活性环境与传统松木对照组较相似,有利于茯苓药材的生长。吴岩课等^[26]进行了3种袋料栽培方法的比较试验,发现袋料木引法每窑产量2.42 kg,质量较好;袋料木引菌核定位法每窑产量2.32 kg,茯苓菌核圆整、结实、质量优;纯袋料法较差,虽然也能部分结苓,但易包培养料及塑料袋,不易形成茯苓皮,质量差且结苓率低。汪琪等^[27]研究利用松木块粉碎物、松木枝、松木屑及农副产品等,采用混料均匀设计方案,以平均产量高、存活率高、三萜含量为指标,优选出最佳比例的袋料配方:松木块粉碎物14.00%、松木枝14.02%、松木屑52.72%、玉米芯9.33%、玉米粒9.92%为最佳比例配方。在完成代料栽培关键技术研究的基础上,参考各产区代料栽培经验,进行总结、整理。经产区应用实践检验,形成了代料栽培规范化种植技术^[28]。王国晖等^[29]将茯苓袋料栽培应用于马尾松幼林地套种,以期达到茯苓丰产和马尾松幼林生长加快的双重效果。发现在马尾松2.3年生幼林中套种茯苓,单个菌袋平均鲜茯苓产量高于旱地种植产量,套种茯苓的3年生马尾松幼林,植株高、地径生长分别比对照增加15.9%和60.8%。马巾媛等^[30]分别以段木、树桩、残料、袋料、锯末、松针为栽培材料,以段木为栽培材料考虑露天栽培、温室栽培、灯台树与茯苓套种3种栽培环境,分别对茯苓的栽培材料和栽培环境进行研究。结果表明,单产量从高到低依次为树桩栽培>段木栽培>袋料栽培>残料栽培>锯末栽培(栽培材料),且温室>露天>树荫下(栽培环境);生物学效率从高到低依次为段木栽培>树桩栽培>袋料栽培>锯末栽培>残料栽培(栽培材料),且温室>露天>树荫下(栽培环境)。

茯苓栽培新技术的探索与创新仍处于起步阶段,存在诸多问题与不足。例如,平地移土栽培虽然解决了对山地土壤的破坏,但仍然需要消耗大量的松木。袋料(代料)栽培筛选出了一些配方,减少了松木砍伐,但生物学效率还有待提高,且野外栽培易受外界环境条件影响,不能保证茯苓产量的稳定。但这些探索具有非常积极的意义,它打破了原有茯苓栽培的思维局限,为茯苓产业发展提供了很多思路和启发。

4 展望

我国自20世纪80年代开始食用菌工厂化栽培的尝试,经过不断探索与改进,我国的食用菌工厂化生产已进入快速发展阶段,实现了由传统的食用菌生产方式,向食用菌工厂化、规模化、标准化、周年化生产方式转变^[31]。食用菌产业已悄然成为继粮食、油料、果树、蔬菜之后的第五大农业种植产业^[32]。同为药食用菌的灵芝与茯苓有很多相似之处,灵芝的主要栽培方式也是段木栽培,需要消耗大量树木,不利于森林资源保护,由于段木栽培的连作问题,适宜灵芝栽培的土地也越来越少。灵芝工厂化代料栽培符合白色现代农业,符合低碳经济,是一个不与人争粮、不与粮争地、不与地争水、不对环境排污,不与其他产业争资源,低能耗可持续发展的产业^[33]。智能化、全要素控制的工厂化种植是灵芝人工种植的发展方向^[34]。

茯苓工厂化栽培具有极大的潜力。笔者进行了茯苓室

内层架式栽培的尝试,收获茯苓的产量和品质与野外栽培茯苓相近。这种模式不需占用山地农田,不受外界极端天气(高温、阴雨等)影响,温度适宜利于快速生长,不易遭受白蚁侵害,避免了连作障碍。未来通过工厂化优良菌种的选育,代料配方的优化,生产设备的研发,生产工艺流程的优化等方面的研究与实践,构建新型生态优质茯苓产业体系。推行规模化栽培、标准化生产、科技化研发,做大做强茯苓产业,使我国茯苓产业从中华大地走向世界,造福人类。

参考文献

- [1] 国家药典委员会.中华人民共和国药典:2015年版一部[S].北京:中国医药科技出版社,2015:240-241.
- [2] 李剑.茯苓种质资源多样性与代料栽培技术初步研究[D].武汉:华中农业大学,2007.
- [3] 温而良.余江茯苓培植经验[J].江西医药,1963(7):22-23.
- [4] 孙文翔,刘小刚,陈震古,等.茯苓菌优良菌株筛选和酯酶同工酶分析[J].安徽农学院学报,1989(1):32-38.
- [5] 朱泉娣,唐荣华.安徽茯苓7个菌株品比试验[J].中草药,1992,23(11):597-598.
- [6] 胡廷松,吴庆华,梁小苏.茯苓菌种品种比较试验[J].广西农业科学,1996(2):67-68.
- [7] 李羿,万德光.茯苓紫外线诱变育种[J].药物生物技术,2008,15(1):44-47.
- [8] 薛正莲,潘文洁,杨超英.采用He-Ne激光诱变选育速生高产茯苓菌[J].食品与发酵工业,2005,31(2):51-54.
- [9] 朱泉娣,唐荣华,程晓昱.茯苓原生质体融合种栽培试验初报[J].中草药,1995,26(5):261-262.
- [10] 梁清乐,王秋颖,曾念开,等.茯苓灭活原生质体融合育种研究[J].中草药,2006,37(11):1733-1735.
- [11] 蔡丹凤.茯苓新菌株“川杰1号-A5”选育与应用[J].福建轻纺,2012(11):20-27.
- [12] 屈直,刘作易,朱国胜,等.茯苓菌种选育及生产技术研究进展[J].西南农业学报,2007,20(3):556-559.
- [13] 福建省三明地区真菌试验站.茯苓纯菌种的培育方法[J].微生物学通报,1977(4):38-39.
- [14] 柳勇.茯苓纯菌种速生高产栽培技术[J].生物学通报,1994,29(12):41-42.
- [15] 王克勤,方红,苏玮,等.茯苓规范化种植及产业化发展对策[J].世界科学技术,2002,4(3):69-73.
- [16] 付杰,王克勤,苏玮,等.茯苓菌种质量标准及检验规程[J].时珍国医国药,2009,20(3):533-534.
- [17] 李冬,王克勤,边银丙,等.湖北茯苓菌种生产技术规程[J].中国现代中药,2011,13(11):28-31.
- [18] 王克勤,黄鹤,付杰,等.湖北茯苓规范化种植技术要点[J].中药材,2013,36(3):346-349.
- [19] 赵祖松颖,郑志安,张平,等.茯苓平地移土栽培试验研究[J].中药材,2018,41(8):1780-1785.
- [20] 刘振武,郑威,肖亚,等.茯苓旱田栽培技术研究[J].河南农业科学,2007(2):92-93.
- [21] 李剑,王克勤,苏玮,等.茯苓棚室代料栽培技术研究初报[J].食用菌学报,2008,15(4):40-43.
- [22] 李剑.茯苓种质资源多样性与代料栽培技术初步研究[D].武汉:华中农业大学,2007.
- [23] 杨祺,周元科,黄婕,等.代料配方与传统松木栽培茯苓的质量分析比较研究[J].天津中医药,2014,31(8):493-497.
- [24] 杨祺,周元科,易灿玲,等.代料配方与传统松木栽培茯苓的药效学比较研究[J].湖北中医药大学学报,2014,16(6):33-36.
- [25] 杨祺.茯苓的代料栽培研究[D].武汉:湖北中医药大学,2013.
- [26] 吴岩课,李根岳,吴春红.茯苓袋料木引栽培技术的试验研究[J].食用菌,2016,24(2):111-112.
- [27] 汪琦,付杰,万鸣,等.混料均匀设计法优化茯苓代料栽培配方[J].中药材,2016,39(11):2445-2449.
- [28] 汪琦,付杰,冯汉鸽,等.茯苓代料栽培操作技术初探[J].中国现代中药,2017,19(12):1739-1742.
- [29] 王国晖,路瑜,黄新兵,等.马尾松幼林袋料套种茯苓效果初报[J].湖南林业科技,2019,46(5):64-67.

- gene (*Os08g01480*) in *Arabidopsis* modulates regulatory network leading to heavy metal and other abiotic stress tolerance[J].*PLoS One*,2015,10(9):1-17.
- [18] WHITBRED J M,SCHULER M A.Molecular characterization of *CYP73A9* and *CYP82A1* P450 genes involved in plant defense in pea[J].*Plant Physiol*,2000,124(1):47-58.
- [19] 毛萍,黄宝玉,喻宏,等.番茄细胞色素 P450 基因 *CYP710A11* 的抗逆功能[C]//中国的遗传学研究——遗传学进步推动中国西部经济与社会发展——2011 年中国遗传学会大会论文摘要汇编.北京:中国遗传学报,2011.
- [20] MAGWANGA R O,LU P,KIRUNGU J N,et al.Knockdown of cytochrome P450 genes *Gh_D07G1197* and *Gh_A13G2057* on chromosomes D07 and A13 reveals their putative role in enhancing drought and salt stress tolerance in *Gossypium hirsutum*[J].*Genes*,2019,10(3):1-21.
- [21] WANG C T,YANG Y,WANG H H,et al.Ectopic expression of a cytochrome P450 monooxygenase gene *PtCYP714A3* from *Populus trichocarpa* reduces shoot growth and improves tolerance to salt stress in transgenic rice[J].*Plant Biotechnol J*,2016,14(9):1838-1851.
- [22] GUTTIKONDA S K,TRUPTI J,BISHT N C,et al.Whole genome co-expression analysis of soybean cytochrome P450 genes identifies modulation-specific P450 monooxygenases[J].*BMC Plant Biol*,2010,10:1-19.
- [23] RALSTON L,KWON S T,SCHOENBECK M,et al.Cloning, heterologous expression, and functional characterization of 5-*epi*-aristolochene-1,3-dihydroxylase from tobacco (*Nicotiana tabacum*) [J].*Arch Biochem Biophys*,2001,393(2):222-235.
- [24] DURST F.Biochemistry and physiology of plant cytochrome P-450[M]//RUCKPAUL K,REIN H.Microbial and plant cytochrome P-450:Biochemical characteristics, genetic engineering and practical implications, frontiers in biotransformation.New York;Taylor and Francis,1991:191-232.
- [25] FREAR D S,SWANSON H R,TANAKA F S.N-demethylation of substituted 3-(phenyl) methylureas: Isolation and characterization of a microsomal mixed function oxidase from cotton [J].*Phytochemistry*,1969,8(11):2157-2169.
- [26] 汪思远,蒋世翠,王康宇,等.植物细胞色素 P450 的研究进展[J].*吉林蔬菜*,2014(4):41-45.
- [27] SIMINSZKY B.Plant cytochrome P450-mediated herbicide metabolism [J].*Phytochemistry reviews*,2006,5(2/3):445-458.
- [28] DENG F,HATZIOS K K.Characterization of cytochrome P450-mediated bensulfuron-methyl O-demethylation in rice [J].*Pesticide biochemistry and physiology*,2002,74(2):102-115.
- [29] MOUGIN C,CABANNE F,CANIVENC M C,et al.Hydroxylation and N-demethylation of chlorotoluron by wheat microsomal enzymes [J].*Plant science*,1990,66(2):195-203.
- [30] KREUZ K,FONNÉ-PFISTER R.Herbicide-insecticide interaction in maize: Malathion inhibits cytochrome P450-dependent primisulfuron metabolism [J].*Pesticide biochemistry and physiology*,1992,43(3):232-240.
- [31] PERSANS M W,SCHULER M A.Differential induction of cytochrome P450-mediated triasulfuron metabolism by naphthalic anhydride and triasulfuron [J].*Plant Physiol*,1995,109(4):1483-1490.
- [32] MORELAND D E,CORBIN F T,MCFARLAND J E.Oxidation of multiple substrates by corn shoot microsomes [J].*Pesticide biochemistry and physiology*,1993,47(3):206-214.
- [33] WANG HC,LI J,LV B,et al.The role of cytochrome P450 monooxygenase in the different responses to fenoxaprop-P-ethyl in annual bluegrass (*Poa annua* L.) and short awned foxtail (*Alopecurus aequalis* Sobol.) [J].*Pesticide biochemistry and physiology*,2013,107(3):334-342.
- [34] PIERREL M A,BATARD Y,KAZMAIER M,et al.Catalytic properties of the plant cytochrome P450 CYP73 expressed in yeast [J].*Eur J Biochem*,1994,224(3):835-844.
- [35] ROBINEAU T,BATARD Y,NEDELKINA S,et al.The chemically inducible plant cytochrome P450 CYP76B1 actively metabolizes phenylureas and other xenobiotics [J].*Plant Physiol*,1998,118(3):1049-1056.
- [36] CABELLO-HURTADO F,BATARD Y,SALAÚN J P,et al.Cloning, expression in yeast and functional characterization of CYP81B1, a plant cytochrome P450 that catalyzes in-chain hydroxylation of fatty acids [J].*J Biol Chem*,1998,273(13):7260-7267.
- [37] WERCK-REICHHART D,GABRIAC B,TEUTSCH H,et al.Two cytochrome P-450 isoforms catalyzing O-de-ethylation of ethoxycoumarin and ethoxyresorufin in higher plants [J].*Biochem J*,1990,270(3):729-735.
- [38] DIDIERJEAN L,GONDET L,PERKINS R,et al.Engineering herbicide metabolism in tobacco and *Arabidopsis* with CYP76B1, a cytochrome P450 enzyme from Jerusalem artichoke [J].*Plant Physiol*,2002,130(1):179-189.
- [39] YAMADA T,KAMBARA Y,IMAISHI H,et al.Molecular cloning of novel cytochrome P450 species induced by chemical treatments in cultured tobacco cells [J].*Pesticide biochemistry and physiology*,2000,68(1):11-25.
- [40] SIMINSZKY B,CORBIN F T,WARD E R,et al.Expression of a soybean cytochrome P450 monooxygenase cDNA in yeast and tobacco enhances the metabolism of phenylurea herbicides [J].*Proc Natl Acad Sci USA*,1999,96(4):1750-1755.
- [41] PAN G,ZHANG X Y,LIU K D,et al.Map-based cloning of a novel rice cytochrome P450 gene *CYP81A6* that confers resistance to two different classes of herbicides [J].*Plant molecular biology*,2006,61(6):933-943.
- [42] LIU C,LIU S Q,WANG F,et al. Expression of a rice *CYP81A6* gene confers tolerance to bentazon and sulfonylurea herbicides in both *Arabidopsis* and tobacco [J].*Plant cell, tissue and organ culture*,2012,109(3):419-428.
- [43] XIANG W S,WANG X J,REN T R.Expression of a wheat cytochrome P450 monooxygenase cDNA in yeast catalyzes the metabolism of sulfonylurea herbicides [J].*Pestic Biochem Physiol*,2006,85(1):1-6.
- [44] HÖFER R,BOACHON B,RENAULT H,et al.Dual function of the cytochrome P450 CYP76 family from *Arabidopsis thaliana* in the metabolism of monoterpenols and phenylurea herbicides [J].*Plant physiology*,2014,166(3):1149-1161.
- [45] HAYASHI E,FUZIMOTO K,IMAISHI H.Expression of *Arabidopsis thaliana* cytochrome P450 monooxygenase, *CYP71A12*, in yeast catalyzes the metabolism of herbicide pyrazoxyfen [J].*Plant biotechnology*,2007,24:393-396.
- [46] LAMB S B,LAMB D C,KELLY S L,et al.Cytochrome P450 immobilisation as a route to bioremediation/biocatalysis [J].*FEBS Letters*,1998,431(3):343-346.
- [47] LI J,YU H,ZHANG F Z,et al.A built-in strategy to mitigate transgene spreading from genetically modified corn [J].*PLoS One*,2013,8(12):1-8.
- [48] HIROSE S,KAWAHIGASHI H,OZAWA K,et al.Transgenic rice containing human CYP2B6 detoxifies various classes of herbicides [J].*J Agric Food Chem*,2005,53(9):3461-3467.
- [49] KAWAHIGASHI H,HIROSE S,OZAWA K,et al.Analysis of substrate specificity of pig CYP2B22 and CYP2C49 towards herbicides by transgenic rice plants [J].*Transgenic Res*,2005,14(6):907-917.
- [50] KAWAHIGASHI H,HIROSE S,INUI H,et al.Enhanced herbicide cross-tolerance in transgenic rice plants co-expressing human CYP1A1, CYP2B6, and CYP2C19 [J].*Plant science*,2005,168(3):773-781.
- [51] KAWAHIGASHI H,HIROSE S,OHKAWA H,et al.Phytoremediation of the herbicides atrazine and metolachlor by transgenic rice plants expressing human *CYP1A1*, *CYP2B6*, and *CYP2C19* [J].*J Agric Food Chem*,2006,54(8):2985-2991.

(上接第9页)

- [30] 马巾媛,杨竹雅,丁丽芬,等.茯苓栽培技术研究[J].*中国园艺文摘*,2013,29(7):29-30.
- [31] 张引芳.中国食用菌工厂化生产发展趋势及对策建议[J].*浙江食用菌*,2010,18(4):5-8.
- [32] 孔雷,张良,胡文洪,等.中国食用菌产业现状及预测[J].*食用菌学报*,2016,23(2):104-109.
- [33] 金鑫,刘宗敏,黄羽佳,等.我国灵芝栽培现状及发展趋势[J].*食药菌*,2016,24(1):33-37.
- [34] 陈锋平.灵芝人工种植现状及工厂化种植发展思路[J].*福建农机*,2018(4):7-12.