

灵芝生长过程中培养料中的碳转化及 CO₂ 排放

刘凌云^{1,*}, 黄在兴^{1,2,*}, 邢世和³, 翁伯琦⁴, 罗旭辉⁴, 刘朋虎^{1,**}

(¹ 福建农林大学园艺学院/国家菌草工程技术研究中心, 福州 350002; ² 福建农林大学生命科学学院, 福州 350002;
³ 福建农林大学资源与环境学院, 福州 350002; ⁴ 福建省农业科学院, 福州 350003)

摘 要: 通过分析灵芝生长过程中培养料中碳素转化和子实体 CO₂ 的排放, 来揭示灵芝生长过程中碳素的利用规律。结果表明: 灵芝生长过程中碳的利用率为 48.3%, 其中 12.5% 的碳转化到了子实体中, 35.8% 的碳以 CO₂ 形式排放; CO₂ 的排放量共出现 3 次高峰, 分别在菌丝长满菌袋、子实体原基出现和子实体成熟阶段, 在原基形成时达到最高峰; 纤维素和半纤维素降解主要在菌丝满袋到原基形成阶段, 而木质素降解主要在子实体生长阶段。

关键词: 灵芝; 碳; CO₂ 排放通量; 木质纤维素

中图分类号: S 567.3⁺¹

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2019) 10-2047-08

Carbon Convert of Cultivating Substrate and Carbon Dioxide Emission during the growth of *Ganoderma lucidum*

LIU Lingyun^{1,*}, HUANG Zaixing^{1,2,*}, XING Shihe³, WENG Boqi⁴, LUO Xuhui⁴, and LIU Penghu^{1,**}

(¹ College of Horticulture/National Engineering Research Center of JUNCAO Technology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ² College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ³ College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ⁴ Fujian Academy of Agriculture Sciences, Fuzhou 350003, China)

Abstract: In this study, carbon utilization of *Ganoderma lucidum* was analyzed following CO₂ emission and lignocellulose degradation during colonization of substrate and during fruiting body formation. The results show that during growth of *G. lucidum* the utilization rate of carbon was 48.3% of which 12.5% of carbon was converted into the fruiting body and 35.8% of the carbon was emitted in the form of CO₂. CO₂ emission peaked at three times, respectively when the mycelium finished colonizing the substrate, during primordium formation, and during fruiting body maturation. Cellulose and hemicellulose were mainly degraded during colonization of the substrate by the mycelium up to primordium formation, while lignin was mainly degraded during the growing period of the fruiting body.

Keywords: *Ganoderma lucidum*; carbon; CO₂ emission flux; lignocellulose

收稿日期: 2019 - 05 - 07; **修回日期:** 2019 - 08 - 12

基金项目: 福州市科技计划项目 (2017-N-34); 中央引导地方科技发展专项 (2016L3004); 福建省菌草生态产业协同创新中心攻关项目 (K80ND800216)

* 共同第一作者

** 通信作者 Author for correspondence (E-mail: phliu1982@163.com)

灵芝 (*Ganoderma lucidum*) 属多孔菌科灵芝属的大型真菌, 是被《中华人民共和国药典》收录的重要传统中药材 (戴玉成和杨祝良, 2008)。研究表明, 灵芝的生物活性成分多样且含量丰富, 对人体具有调节免疫系统、抗肿瘤、抗氧化、抗放射性损伤等多种药理功能 (Raffa et al., 2017; 王朝川, 2018; Zhao et al., 2018), 具有广阔的市场前景 (Jiang et al., 2016)。近年来灵芝的人工栽培发展迅速, 栽培规模逐年增加 (熊川 等, 2018)。

碳源是食用菌生长过程中必不可少的物质, 主要包括纤维素、半纤维素、木质素、单糖等有机碳化合物, 食用菌通过分泌胞外酶使大分子物质被分解为小分子物质, 以满足菌丝的生长需要, 同时通过呼吸作用消耗体内有机碳产生 CO_2 (Zhao et al., 2013)。目前对灵芝碳利用方面的研究较少, 少量报道涉及栽培过程中木质纤维素酶变化规律 (刘健鹏和兰进, 2009; 李文涛 等, 2014), 木质素纤维素对菌丝生长的影响 (裴海生 等, 2017), 菌丝生长速度、呼吸消耗和胞外酶活性的关系等 (倪新江 等, 2010)。目前还未有灵芝碳利用及碳转化的系统研究, 且以前关于灵芝呼吸消耗的报道均是用物质平衡推算而来, 不能反映灵芝在整个生长周期内呼吸强弱及 CO_2 排放规律。

本研究中检测分析了灵芝培养料中的碳转化到子实体及菌渣中的比例, 整个栽培周期内培养料木质纤维素含量的变化、子实体 CO_2 排放规律以及木质纤维素降解相关酶的活力变化, 分析其相关性, 从而系统阐明灵芝在生长过程中碳的利用规律, 为灵芝栽培过程中碳的高效利用及灵芝产业碳排放测算奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试灵芝菌株及栽培管理

赤芝 Ga0801 来源于福建农林大学国家菌草工程技术研究中心; 母种培养基: PDA 培养基。原种培养基: 木屑 78%, 麸皮 20%, 白砂糖 1%, 石膏 1%, 含水量为 60%; 栽培配方: 木屑 78%, 麸皮 20%, 石膏 2%, 含水量为 60%。

灵芝菌种经 PDA 培养基活化 2 代后接种到原种培养基中, 待菌丝满袋一周后将原种接种到栽培袋中。接种后菌袋转移到出菇房中, 菌丝培养温度为 25 $^{\circ}\text{C}$, 湿度为 60%~65%; 菌丝满袋 10 d 后开袋出菇, 湿度调整为 85%, 其他按常规管理 (边银丙, 2017)。

1.2 试验时间及地点

试验时间: 2018 年 9 月—2019 年 1 月。

试验地点: 福建农林大学国家菌草工程技术研究中心实验室及人工气候室。

1.3 测定方法

接种灵芝设 3 个重复, 每个重复接种 30 袋, 每袋装干料 400 g。接种前, 测定培养料中碳、氮、木质素、纤维素和半纤维素含量。接种后, 分别从 3 个重复中各选取 8 个菌袋, 每隔 7 d 测定 CO_2 排放通量; 8 个菌袋出菇后采收子实体, 烘干后称重, 粉碎混匀后测定碳、氮的含量, 根据子实体干质量计算出子实体中碳、氮总量; 采收灵芝后 8 个菌袋的菌渣混匀后烘干、称重, 测定碳、氮的含量, 根据菌渣干质量计算菌渣中碳、氮的总量。分别在菌丝满袋、原基形成、子实体生长和灵芝采收结束时, 3 个重复各取 1 袋菌包测定培养料中纤维素、半纤维素和木质素的含量。接种后 3 个重复各取 1 袋菌包定期取样测定羧甲基纤维素酶、木聚糖酶和漆酶的活力。

总碳测定采用重铬酸钾容量(又称外加热法), 总氮测定采用半微量开氏法(何培新 等, 2001)。

CO₂ 排放量的测定: 制作 3 个体积为 50 cm × 50 cm × 50 cm 的有机玻璃罩和 3 个大小为 60 cm × 60 cm × 60 cm 的塑料底座, 有机玻璃罩侧面有 1 个抽气孔, 塑料底座上面有 1 cm 深凹槽, 测定时凹槽内注水形成密闭环境。玻璃罩内放置 8 袋灵芝, 采集初始气体样本, 1 h 后第 2 次采集气体样本, 每次采集量为 30 mL。气样用气相色谱仪 R1778A (美国安捷伦科技有限公司) 测定 CO₂ 浓度。根据两次气体样品 CO₂ 浓度差异计算出每小时每千克干料排放到空气中的 CO₂ 量, CO₂ 排放量计算方法参照王冬林等(2017)。

采用硫酸蒽酮比色法测定纤维素含量(王学奎, 2006), 采用盐酸水解法测定半纤维素含量, 采用滴定法测定木质素含量(熊素敏 等, 2005)。

胞外酶活性测定: 粗酶液的制备参考张权(2016)的方法, 羧甲基纤维素酶活力用 DNS 法测定(Shamalahe & Sreekantiah, 1986), 用 ABTS 法测定木聚糖酶、漆酶活力(刘建鹏和兰进, 2009)。酶活测定结果用酶活力国际单位 U 表示, 为在特定条件下 1 min 内转化 1 μmol 底物所需的酶量。

1.4 数据处理

用 SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析, 用单因素方差分析(Duncan 法)对培养料栽培前后木质纤维素含量及总量的差异显著性($P < 0.05$)作多重比较, 作图采用 Origin 8.0 软件。

2 结果与分析

2.1 灵芝生长过程中栽培料中碳、氮的转化

通过测定培养料栽培前后及灵芝子实体中碳、氮含量, 从而计算出灵芝栽培过程中碳、氮的转化。由表 1 可知, 栽培灵芝后培养料(菌渣)的碳含量较初始时有所降低, 从 489.18 g · kg⁻¹ 降低到 449.72 g · kg⁻¹, 降低了 8.1%; 从总量上看, 菌渣和子实体中碳总量分别为 809.50 和 196.09 g, 占栽培前培养料总碳量的 51.7%和 12.5%, 表明仅有少量的碳(12.5%)转移到子实体中, 剩余的碳(35.8%)以 CO₂ 形式排到大气中。栽培后氮含量有所增加, 从栽培前 9.01 g · kg⁻¹ 增加到 11.62 g · kg⁻¹; 从总量上看, 有 24.9%的氮转移到子实体中, 菌渣中氮占总氮量的 72.5%。

表 1 初始培养料、菌渣及子实体中碳、氮含量及总量
Table 1 Carbon content, total carbon, nitrogen content and total nitrogen of culture substrate, spent mushroom substrate and fruiting body

培养料及子实体 Culture substrate and fruiting body	干质量/kg Total dry weight	碳 Carbon		氮 Nitrogen	
		含量/(g · kg ⁻¹) Content	总量/g Total	含量/(g · kg ⁻¹) Content	总量/g Total
初始培养料 Initial culture substrate	3.20 ± 0.04 a	489.18 ± 0.17 a	1 565.38 ± 19.51 a	9.01 ± 0.04 c	28.83 ± 0.35 a
菌渣 Spent mushroom substrate	1.80 ± 0.08 b	449.72 ± 0.17 c	809.50 ± 36.64 b	11.62 ± 0.03 b	20.92 ± 0.98 b
子实体 Fruiting body	0.41 ± 0.07 c	478.26 ± 0.29 b	196.09 ± 33.26 c	17.57 ± 0.09 a	7.20 ± 1.19 c

2.2 灵芝生长发育过程中 CO₂ 的排放

在整个栽培周期内定期测定灵芝呼吸速率, 从而得到灵芝生长过程中 CO₂ 排放规律。从图 1 可知, 在整个栽培周期内灵芝 CO₂ 排放呈现 3 次高峰: 灵芝接种后, 随着菌丝的生长, 呼吸作用逐渐增强, 栽培 20 d, 菌丝基本满袋时, CO₂ 的排放通量达到了 1 个峰值, 之后略有降低, 此时菌丝正

积累营养物质供子实体所需；在原基形成前 CO₂ 的排放量呈现出快速上升，到原基形成时期 CO₂ 的排放量达到第 2 个峰值，也是整个生长周期中的最大值，此时灵芝生长处于最旺盛的阶段，呼吸消耗的养分也达到最高；原基形成后到子实体开始生长，呼吸稍微变弱、CO₂ 排放量略有减少，到子实体成熟前呼吸作用增加，CO₂ 排放量增大，子实体成熟时达到第 3 次峰值后呼吸又开始减弱，CO₂ 排放量也随之下降。

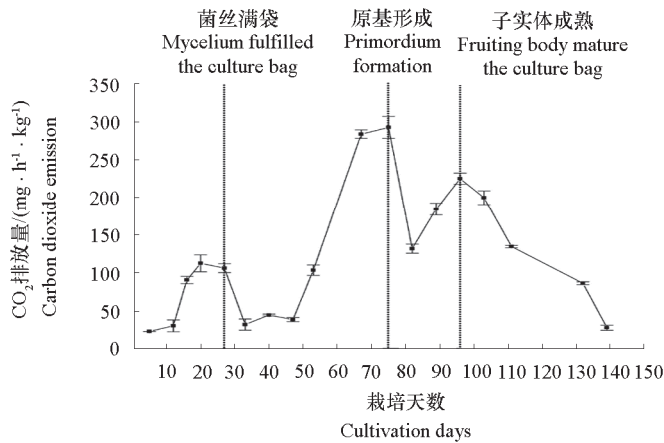


图 1 灵芝生长发育过程中 CO₂ 的排放

Fig. 1 Carbon dioxide emission of *Ganoderma lucidum* during growth and development

2.3 灵芝生长发育过程中培养料木质纤维素的变化

从表 2 可知，菌渣中的纤维素、半纤维素和木质素含量均较初始培养料低，纤维素含量降低最多，半纤维素次之，木质素含量降低最少；从总量上看，有 76% 的纤维素、68% 的半纤维素和 57% 的木质素在栽培过程中被分解利用。

表 2 栽培前后培养料中木质纤维素含量变化

Table 2 Lignocellulose content of culture substrate and spent mushroom substrate

培养料 Culture substrate	纤维素 Cellulose		半纤维素 Hemicellulose		木质素 Lignin	
	含量/% Content	总量/g Total	含量/% Content	总量/g Total	含量/% Content	总量/g Total
初始培养料 Initial culture substrate	6.26 ± 0.06 a	200.32 ± 0.74 a	1.12 ± 0.04 a	35.84 ± 0.71 a	0.34 ± 0.01 a	10.88 ± 0.01 a
菌渣 Spent mushroom substrate	2.66 ± 0.07 b	47.88 ± 1.04 b	0.63 ± 0.02 b	11.34 ± 0.10 b	0.26 ± 0.01 b	4.68 ± 0.19 b

从栽培过程中培养料的纤维素含量变化（图 2）来看，在前 27 d，即菌丝满袋之前无明显变化，在 27~75 d，即菌丝满袋到子实体形成原基阶段急剧降低，子实体生长阶段（75~140 d）也有所降低，说明纤维素降解主要发生在菌丝满袋到子实体形成阶段。培养料中的半纤维素含量（图 2）在整个生长阶段均有降低，其中在菌丝满袋到原基形成（27~75 d）降低最显著，菌丝生长阶段（1~27 d）次之，子实体形成阶段（75~140 d）最少。

培养料中的木质素含量（图 3）在菌丝生长阶段无明显变化，在菌丝满袋到原基形成和子实体生长阶段均有明显降低，其中在子实体生长阶段降低幅度最大，说明木质素降解主要发生在子实体生长阶段。

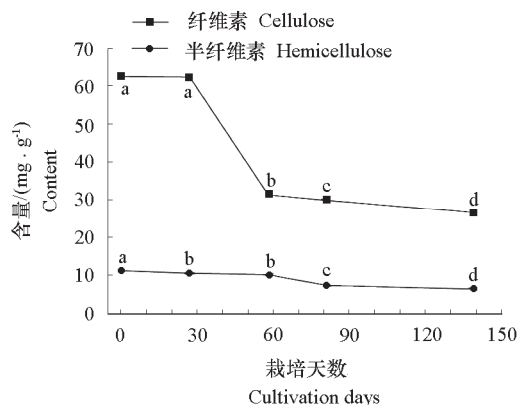


图2 灵芝栽培过程中培养料中纤维素含量的变化
Fig. 2 Cellulose content change of culture substrate during cultivation of *Ganoderma lucidum*

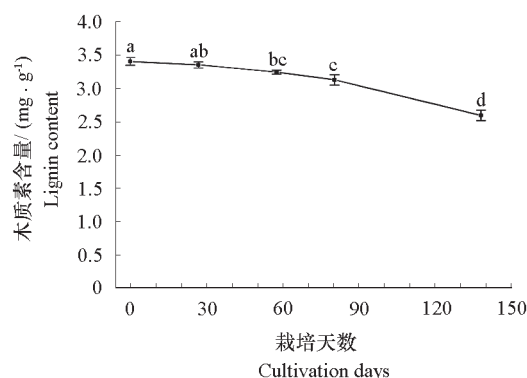


图3 灵芝栽培过程中培养料中木质素含量的变化
Fig. 3 Lignin content change of culture substrate during cultivation of *Ganoderma lucidum*

2.4 灵芝生长发育过程中木质纤维素酶活的变化

由图4可知, 培养料中羧甲基纤维素酶活性在栽培20 d时达到最大值, 此时菌丝尚未满袋, 随后逐渐降低。

木聚糖酶在栽培后的前16 d活性较高, 随后逐渐降低(图5)。

漆酶的酶活力在16 d时达到最高峰, 随后活性有所降低, 原基形成之前有所回升, 之后又迅速降低(图6)。

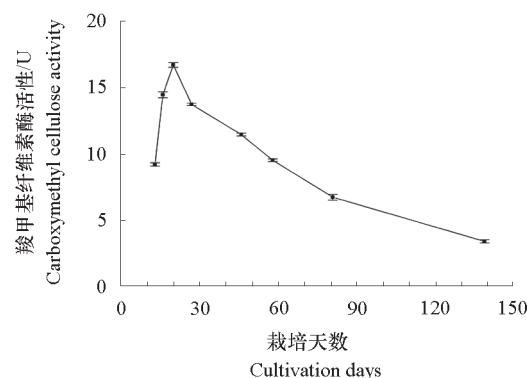


图4 灵芝栽培过程中培养料中羧甲基纤维素酶活性变化
Fig. 4 Change of carboxymethyl cellulase activity during cultivation of *Ganoderma lucidum*

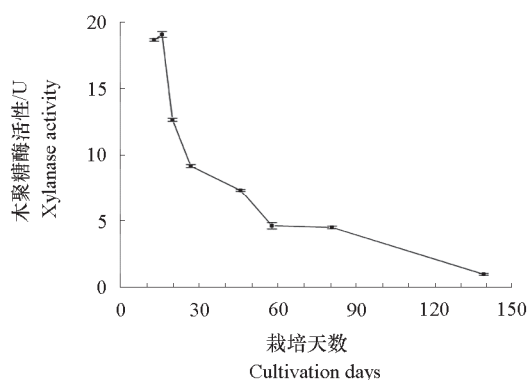


图5 灵芝栽培过程中培养料中木聚糖酶活性变化
Fig. 5 Change of xylanase activity during cultivation of *Ganoderma lucidum*

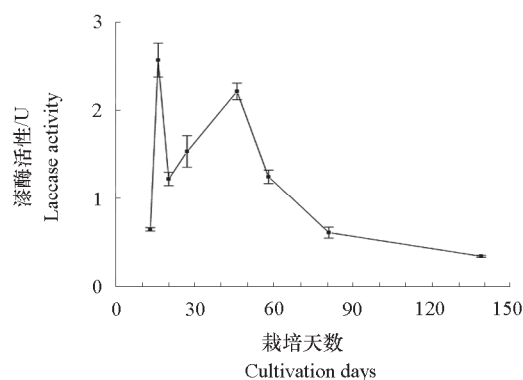


图6 灵芝栽培过程中培养料中漆酶活性变化
Fig. 6 Change of laccase activity during cultivation of *Ganoderma lucidum*

3 讨论

随着全球气候变暖,温室气体排放成为人们关注的重点。据测算,中国农业源温室气体排放量在全国所占比例超过 15%,正以平均每年 5%的速度增长(冉光和等,2011)。因此,研究农业源温室气体对于探索温室气体减排具有重要指导意义(王兴等,2017;何艳秋等,2018)。中国是食用菌第一生产大国,产量占世界 75%以上(李芬妮等,2017)。食用菌通过降解培养料来供给自身所需的营养物质,同时通过呼吸作用排放出 CO_2 和 H_2O 。目前食用菌呼吸消耗(碳排放)主要是通过物料平衡原理,用基物失重及子实体质量推算(倪新江等,2001;郑浩等,2008;高君辉等,2018),而关于食用菌具体呼吸作用的测定以及呼吸规律的研究较少。肖生美(2013)研究了双孢蘑菇和秀珍菇栽培周期内 CO_2 排放规律,双孢蘑菇 CO_2 排放呈“双峰”特点,其分别出现在菌丝爬土和子实体出现时期,而秀珍菇单位干质量排放的 CO_2 总体上是呈现先高后低的趋势(肖生美,2013)。本研究中,灵芝 CO_2 排放出现了 3 次高峰,即菌丝满袋、原基形成和子实体成熟阶段,这和双孢蘑菇相似,但多 1 个高峰,这可能和菌丝生长中期的温度变化有关,受低温的影响,菌丝活性下降,出现了呼吸速率降低的趋势,之后温度上升, CO_2 的排放又呈现出上升趋势。

碳是食用菌子实体形成的必需元素,食用菌子实体生长发育过程中大部分碳素营养来源于培养料中的木质纤维素。研究表明,双孢蘑菇培养料中的碳素有 5.29%~7.45%转移到了子实体中,秀珍菇培养料中有 6.37%的碳素转移到了子实体中(肖生美,2013)。竹荪在 2 种不同栽培模式下,分别有 3.79%和 4.43%的碳转移到子实体中(周文婷,2014)。不同配方栽培的姬松茸(巴西蘑菇),碳转化率在 2.77%~11.34%之间(卢翠香等,2015)。本研究中,灵芝栽培过程中培养料中的碳有 12.51%转移到了子实体中,表明灵芝栽培过程中培养料碳转化率较高。食用菌栽培过程中碳转化与食用菌品种、栽培配方、栽培模式关系密切。从木质纤维素降解规律来看,灵芝与香菇、巴西蘑菇也有明显区别。有研究认为,由于木质纤维素复合体中具有木质素包围纤维素和半纤维素的特点,木质素会被优先降解利用,故栽培前期香菇、巴西蘑菇栽培料中木质素降解速率大于纤维素和半纤维素(潘迎捷等,1995;倪新红等,2001)。但是本研究中,培养料中木质素含量在子实体发育阶段降低最显著,而纤维素和半纤维素含量在原基形成阶段降低最显著。造成这种差异的可能原因,一是由于食用菌品种的特异性,二是由于呼吸消耗,培养料质量会一直减少,单单用木质纤维素含量变化来表示碳利用并不准确,而通过木质纤维素总量变化判断比较准确。

References

- Bian Yin-bing. 2017. Edible mushroom cultivation (3rd edition). Beijing: Higher Education Press. (in Chinese)
边银丙. 2017. 食用菌栽培学(第3版). 北京: 高等教育出版社.
- Dai Yu-cheng, Yang Zhu-liang. 2008. A revised checklist of medicinal fungi in China. Mycosystema, 27 (6): 801 - 824. (in Chinese)
戴玉成, 杨祝良. 2008. 中国药用真菌名录及部分名称的修订. 菌物学报, 27 (6): 801 - 824.
- Gao Jun-hui, Feng Zhi-yong, Chen Hui. 2018. Relationship between culture time and weight loss, water content and yield of *Agaricus vinifera*. Acta Edulis Fungi, 15 (3): 23 - 26. (in Chinese)
高君辉, 冯志勇, 陈辉. 2018. 真姬菇培养时间与栽培料失重、含水量和产量的关系. 食用菌学报, 15 (3): 23 - 26.
- He Pei-xin, Zhang Yan, Song Yong-fang. 2001. Determination of carbon nitrogen ratio of several crop straws. Edible Fungi, (4): 15 - 16. (in Chinese)
何培新, 张炎, 宋永芳. 2001. 几种作物秸秆的碳氮比测定. 食用菌, (4): 15 - 16.
- He Yan-qiu, Chen Ruo, Wu Hao-yue, Xu Jie, Song Yi. 2018. Spatial dynamics of agricultural carbon emissions in China and the related driving factors. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 26 (9): 1269 - 1282. (in Chinese)

- 何艳秋, 陈 柔, 吴昊玥, 徐 杰, 宋 艺. 2018. 中国农业碳排放空间格局及影响因素动态研究. 中国生态农业学报, 26 (9): 1269 - 1282.
- Jiang J, Kong F, Li N, Zhang D, Yan C, Lv H. 2016. Purification, structural characterization and *in vitro* antioxidant activity of a novel polysaccharide from *Boshuzhi*. Carbohydrate Polymers, 47: 365 - 371.
- Li Fen-ni, Zhang Jun-biao, Shen Xue. 2017. Situation analysis of the layout change of edible fungi industry in China. Edible and Medicinal Mushrooms, 25 (1): 1 - 5. (in Chinese)
- 李芬妮, 张俊彪, 沈 雪. 2017. 我国食用菌产业布局变迁的态势分析. 食药用菌, 25 (1): 1 - 5.
- Li Wen-tao, Yu Meng-yao, Wei Wei, Xu Xiao-yan, Jiang Nan, Zheng Lin-yong, Yang Zhi-rong, Luo Xia. 2014. Variation of substance content during growth cycle of cultured *Ganoderma lucidum* and its mechanism. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 45 (4), 552 - 557. (in Chinese)
- 李文涛, 余梦瑶, 魏 巍, 许晓燕, 江 南, 郑林用, 杨志荣, 罗 霞. 2014. 栽培灵芝生长周期内物质的变化规律及其机制研究. 中草药, 45 (4): 552 - 557.
- Liu Jian-peng, Lan Jin. 2009. Preliminary study on the extracellular enzyme activity and polysaccharide changes of cultivated *Ganoderma lucidum*. China Journal of Chinese Materia Medica, 34 (4): 483 - 484. (in Chinese)
- 刘健鹏, 兰 进. 2009. 栽培灵芝胞外酶活性及多糖变化规律的初步研究. 中国中药杂志, 34 (4): 483 - 484.
- Lu Cui-xiang, Zheng Yong-de, Qiu Chun-jin, Zhang Zu-tang, Lin Zhi-min, Li Bi-qiong, Lin Jun-yang, Chen Zheng-ming. 2015. Major material transformation rule of *Agaricus blazei* cultivated with pig waste bedding. Edible Fungi of China, 34 (5): 50 - 52. (in Chinese)
- 卢翠香, 郑永德, 邱春锦, 张祖堂, 林志敏, 李碧琼, 林俊扬, 陈政明. 2015. 猪场废弃垫料栽培姬松茸及其主要物质转化规律. 中国食用菌, 34 (5): 50 - 52.
- Ni Xin-jiang, Li Jie, Chu Yang, Zhao Yan-li, Yin Qian. 2010. Correlations of mycelial growth rates and respiration consumption, extracellular enzyme activities. Edible Fungi of China, 29 (6): 47 - 48. (in Chinese)
- 倪新江, 李 洁, 初 洋, 赵艳丽, 尹 茜. 2010. 菌丝生长速度与呼吸消耗及胞外酶活性的关系. 中国食用菌, 29 (6): 47 - 48.
- Ni Xin-jiang, Liang Li-kun, Ding Li-xiao, Chu Yang, Ju Bao, Pan Ying-jie. 2001. Degradation and transformation of lignocellulose from Brazilian mushrooms. Mycosystema, 20 (4): 526 - 530. (in Chinese)
- 倪新江, 梁丽琨, 丁立孝, 初 洋, 鞠 宝, 潘迎捷. 2001. 巴西蘑菇对木质纤维素的降解与转化. 菌物学报, 20 (4): 526 - 530.
- Pan Ying-jie, Ni Xin-jiang, Li Ren-gui. 1995. Biodegradation of lignocellulose during the growth of *Lentinus edodes*. Acta Edulis Fungi, 2 (2): 20 - 24. (in Chinese)
- 潘迎捷, 倪新江, 李人圭. 1995. 香菇生长过程中木质纤维素的生物降解规律. 食用菌学报, 2 (2): 20 - 24.
- Pei Hai-sheng, Sun Jun-she, Wang Min-jing, Yin Teng, Zhang Xiu-qing. 2017. Effects of lignin on the growth of *Ganoderma lucidum* mycelium. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 33 (6), 309 - 314. (in Chinese)
- 裴海生, 孙君社, 王民敬, 尹 腾, 张秀清. 2017. 木质素对灵芝菌丝体生长的影响. 农业工程学报, 33 (6), 309 - 314.
- Raffa D, Maggio B, Raimondi M V, Plescia F, Daidone G. 2017. Recent discoveries of anticancer flavonoids. European Journal of Medicinal Chemistry, 142: 213 - 228.
- Ran Guang-he, Wang Jian-hong, Wang Ding-xiang. 2011. Study on the changing tendency and counter-measures of carbon emission produced by agricultural production in China. Issues in Agricultural Economy, 32 (2): 32 - 38. (in Chinese)
- 冉光和王建洪, 王定祥. 2011. 我国现代农业生产的碳排放变动趋势研究. 农业经济问题, 32 (2): 32 - 38.
- Shamala T R, Sreekantiah K R. 1986. Production of cellulases and d-xylanase by some selected fungal isolates. Enzyme and Microbial Technology, 8 (3): 178 - 182.
- Wang Chao-chuan. 2018. Research status of components and functions of *Ganoderma lucidum*. China Fruit & Vegetable, 38 (8): 45 - 47. (in Chinese)
- 王朝川. 2018. 灵芝成分及功能的研究现状. 中国果菜, 38 (8): 45 - 47.
- Wang Dong-lin, Feng Hao, Liu Xiao-qing, Li Yi, Zhang A-feng. 2017. Effects of gravel mulching on greenhouse gas emissions intensity in wheat-maize rotation system. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 33 (17): 208 - 215. (in Chinese)
- 王冬林, 冯 浩, 刘晓青, 李 毅, 张阿凤. 2017. 砾石覆盖对小麦玉米轮作农田碳排放强度的影响. 农业工程学报, 33 (17): 208 - 215.

- Wang Xing, Zhao Xin, Wang Yu-qiao, Xue Jian-fu, Zhang Hai-lin. Carbon footprint analysis of rice production in China. Resources Science, 39 (4): 713 - 722. (in Chinese)
- 王 兴, 赵 鑫, 王钰乔, 薛建福, 张海林. 2017. 中国水稻生产的碳足迹分析. 资源科学, 39 (4): 713 - 722.
- Wang Xue-kui. 2006. Experimental principles and techniques of plant physiology and biochemistry. Beijing: Higher Education Press. (in Chinese)
- 王学奎. 2006. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社.
- Xiao Sheng-mei. 2013. Study on carbon transformation and CO₂ emission in edible fungi cultivation process [M. D. Dissertation]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. (in Chinese)
- 肖生美. 2013. 食用菌栽培过程碳素物质转化及 CO₂ 排放规律的研究 [硕士论文]. 福州: 福建农林大学.
- Xiong Chuan, Luo Qiang, Jin Xin, Chen Cheng, Li Qiang, Chen Zu-qin, Huang Wen-li. 2018. Physiochemical properties immunoregulatory effects of the polysaccharides from *Ganoderma lingzhi*. Microbiology China, 45 (4): 825 - 835. (in Chinese)
- 熊 川, 罗 强, 金 鑫, 陈 诚, 李 强, 陈祖琴, 黄文丽. 2018. 人工栽培灵芝中多糖的部分理化性质及免疫调节作用. 微生物学通报, 45 (4): 825 - 835.
- Xiong Su-min, Zuo Xiu-feng, Zhu Yong-yi. 2005. Determination of cellulose, hemi-cellulose and ligin in rice hull. Cereal & Feed Industry, 8: 40 - 41. (in Chinese)
- 熊素敏, 左秀凤, 朱永义. 2005. 稻壳中纤维素、半纤维素和木质素的测定. 粮食与饲料工业, 8: 40 - 41.
- Zhang quan. 2016. Study on the change regularity of extracellular enzyme activity and agronomy characters of *Lentinula edodes* [M. D. Dissertation]. Xinxiang: Henan Institute of Science and Technology. (in Chinese)
- 张 权. 2016. 香菇胞外酶活性变化规律和农艺性状研究 [硕士论文]. 新乡: 河南科技学院.
- Zhao C, Zhang C, Xing Z, Ahmad Z, Li J S, Chang M W. 2018. Pharmacological effects of natural *Ganoderma* and its extracts on neurological diseases: a comprehensive review. International Journal of Biological Macromolecules, 121: 1160 - 1178.
- Zhao Z, Liu H, Wang C, Xu J R. 2013. Comparative analysis of fungal genomes reveals different plant cell wall degrading capacity in fungi. BMC Genomics, 14: 274.
- Zheng Hao, Weng Bo-qi, Jiang Zhi-he, Wang Yi-xiang, Li Yan. 2008. Growth substrates containing *Chamaecrasta nictitans* for the cultivation of *Tricholoma lobayense*. Acta Edulis Fungi, 15 (3): 18 - 22. (in Chinese)
- 郑 浩, 翁伯琦, 江枝和, 王义祥, 李 延. 2008. 羽叶决明代料栽培金福菇的研究. 食用菌学报, 15 (3): 18 - 22.
- Zhou Wen-ting. 2014. Carbon transformation and its influence on soil characters during *Dictyophora* growth period [M. D. Dissertation]. Fuzhou: Fujian Normal University. (in Chinese)
- 周文婷. 2014. 竹荪栽培过程中碳素物质转化和对土壤性状的影响 [硕士论文]. 福州: 福建师范大学.