



冬虫夏草

资源可持续发展研究

刘昕 张古忍 著



科学出版社



冬虫夏草

资源可持续续发展研究

刘昕 张古忍 著



 科学出版社

北京

内 容 简 介

本书系统介绍了冬虫夏草资源可持续发展基础理论和关键技术研究的阶段性成果。分为4个部分共24章。第一部分介绍了寄主昆虫生物学的研究进展，包括寄主昆虫的生物学特性与生活史、种群分化、适应高海拔环境的生理生化机制和共生原虫等；第二部分介绍了冬虫夏草发育生物学的研究进展，包括冬虫夏草菌与寄主昆虫和高寒草甸植物的跨界共生、冬虫夏草个体中的真菌群落、寄主昆虫肠道真菌群落及冬虫夏草的寄生真菌等；第三部分介绍了冬虫夏草适生地生态环境的研究进展，包括影响冬虫夏草发生的环境因子、冬虫夏草适生地植物群落、土壤真菌群落与主要虫生真菌、寄主昆虫不同发育阶段节肢类天敌等；第四部分对冬虫夏草资源可持续发展面临的问题和对策进行了探讨，并在厘清寄主昆虫种质资源和明确冬虫夏草子座发育的基础上，对制约资源可持续发展的寄主昆虫繁育和冬虫夏草自然孕育两大关键技术进行了探讨，指出了冬虫夏草资源可持续发展的途径。

本书适用于相关领域的科研人员、大专院校师生、从事冬虫夏草和其他药用生物资源研究的科研人员等。

图书在版编目(CIP)数据

冬虫夏草资源可持续发展研究 / 刘昕, 张吉忍著. —北京: 科学出版社,
2017.2
ISBN 978-7-03-050958-1

I. ①冬… II. ①刘… ②张… III. ①冬虫夏草 - 可持续性发展 -
研究 IV. ①R282.71

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第298505号

责任编辑: 席慧文茜 / 责任校对: 钟洋
责任印制: 肖兴 / 封面设计: 铭轩堂

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号
邮政编码: 100717
<http://www.sciencep.com>

北京利丰雅高长城印刷有限公司 印刷
科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017年2月第 一 版 开本: 889×1194 1/16

2017年2月第一次印刷 印张: 31 1/4

字数: 840 000

定价: 398.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

对本书做出贡献的作者

(按姓氏笔画排序)

王海贞 古 励 古德祥 刘 昕 齐丽丽
孙梓暄 李少松 李峻峰 吴文静 吴光国
邹志文 张古忍 张剑霜 陈 海 招淑燕
胡志坚 钟 欣 郭技星 黄健威 彭青云
蒋丰泽 蒋帅帅 喻 浩 雷 梗 阚绪甜

序

“冬虫夏草”，俗称虫草，是青藏高原一张靓丽的名片，是高原上蓝天、白云、雪山、草地千古演化、孕育而生的一个精灵。古书上对冬虫夏草的药用价值有不少记述。20世纪70年代我在西藏工作时，才得见其真容。到80年代中期，由于其市场价格的抬升，人们一方面对其神奇功效有不少演绎；另一方面开始了对冬虫夏草生命机制的研究。但是，很长一段时间，对于冬虫夏草生命机制的研究未能取得突破性的进展。这又进一步增强了其神秘的色彩。

因为扶贫，我才真正开始了对冬虫夏草的关注。高寒牧区灾害频繁，雪灾、风灾、雹灾一年当中往往不止一次，牧民的生计也往往因为一场灾害的降临而毁于一旦。在这样恶劣的自然气候条件下，有什么产业可以抗灾？有什么收入可以帮助他们维持生计？在多次深入高寒牧区的调研中，我发现了冬虫夏草的特殊贡献。对于那些特困的群众来说，每年一到两个月采挖冬虫夏草的收入，虽然不一定很多，却成了他们收入的主要来源，可以帮助他们渡过灾年。最近一段时间的典型调查和研究发现，近十年，采集冬虫夏草在农牧民家庭经营收入中所占比例增加最多、增长最快，尤其在藏东和藏东北高寒牧区和半农半牧区，冬虫夏草收入在农牧民收入中占有非常重要的地位。

作为高寒牧区最具特色的生物资源，冬虫夏草具有重要的药用和经济价值，对农牧民增收和经济社会发展具有举足轻重的作用，这已经是不争的事实。但冬虫夏草目前所面临的分布范围萎缩、资源蕴藏量急剧下降的局面，制约了其资源的可持续利用和农牧民收入的稳定提高。按目前的采挖强度和采挖方式，冬虫夏草资源还能不能持续，会不会枯竭，越来越受到社会各方的高度关注。在这种形势下，科学认识和掌握冬虫夏草的生命机制及演替规律，按照原位保护和自然孕育的思路进行合理利用，就成为更加紧迫、更加重要、更加具有现实意义的一件大事。

十年磨一剑，是刘昕教授领导的中山大学西部特色资源创新研究团队的真实写照。他们克服高海拔条件下的种种困难，率先在西藏色季拉山海拔4156 m处的冬虫夏草适生地建立了“中山大学青藏高原特色资源科学工作站”，在原生态环境条件下，专一开展冬虫夏草资源可持续利用基础理论和应用技术的研究。他们先后承担了国家“十一五”“十二五”科技支撑计划和国务院扶贫办等有关冬虫夏草资源可持续利用的研究任务，取得了重大进展和丰硕成果。在基础理论上，发现了冬虫夏草菌与寄主昆虫、高寒草甸植物之间存在的跨界共生现象，拓宽了研究视野；在应用技术上，创造性建立了寄主昆虫牧虫工程和冬虫夏草孕育工程技术体系，解决了冬虫夏草资源可持续利用的寄主昆虫种子源问题。需要特别指出的是，按照已经取得的科学认识，他们在青海省玉树藏族自治州治多县加吉博洛镇改查村二队海拔4600 m的地方建立了200亩草场的示范站。在他们的指导下，承包人公加连续几年在基地采集冬虫夏草的产量是本底产量的5~7倍！对于那些世世代代生活在高原牧区的人们来讲，这无疑是科学之手拨响的一个美妙福音。

十年前，我有幸结识了刘昕教授和他的团队。我对冬虫夏草的关注与他们正在进行的科学的研究工作使我们在雪域高原建立了友谊，成为真诚的朋友。我曾4次到访他们在色季拉山的科学工作站。作为一个曾经在西藏工作多年的人，我能体会到师生们的工作有多难。因为，这里不是平原而是高原，不是城镇而是荒野；他们不是军人而是科学家，坚守的也不是一天两天，而是整整十年！

我见证了他们不畏高寒缺氧，在极其艰苦的生活工作条件下，克服种种困难的大无畏精神，也深深地被他们身上所散发的“特别能吃苦、特别能忍耐、特别能战斗”的精神所感动。时任广东省省委书记的汪洋曾盛赞他们“坚持高原搞科研，结合扶贫有突破，可佩可敬”。他们当之无愧。

冬虫夏草资源可持续发展研究涉及面广，不仅涉及真菌、昆虫、气候、土壤、植物等多领域科学问题，还涉及政府、民众等社会问题。同时，冬虫夏草分布高海拔环境，自然条件恶劣，研究难度极大，常人难以坚持长期的研究。《冬虫夏草资源可持续发展研究》一书，及时总结了研究团队十年来的研究进展，所依据的数据资料全面翔实，反映了该领域的最新研究成果，为冬虫夏草资源的科学利用和保护提供了科学依据，为青藏高原这一特殊资源和产业的发展提供了科学的支撑，它的出版无疑将进一步促进我国冬虫夏草资源的可持续利用，促进科学普及和研究工作的进一步深化，对产区政府相关职能部门和资源管理人员、研究人员起到积极的指导作用。

冬虫夏草资源可持续发展研究内容极其广泛和复杂，尽管如此，该书的内容仍可以体现研究团队在这方面基础理论和应用技术研究的整体概貌。如果有那些方面缺乏深入介绍，也可以根据书中提供的信息，获得进一步的启发。相信该书的问世，将会促进冬虫夏草资源的可持续发展，造福于产区农牧民和广大的消费者。

全国政协委员

国务院扶贫开发领导小组专家咨询委员会主任

西藏自治区人民政府发展咨询委员会副主任

范小建

2016年3月30日

前言

“冬虫夏草名符实，变化生成一气通，一物竟能兼动植，世间物理信难穷”。这是清代文学家蒲松龄对冬虫夏草的精辟描述。冬虫夏草分布在青藏高原海拔3000~5000 m的高寒草甸，冬天为“虫”，夏天为“草”，下部似蚕状虫体，上部如草状植物，因此获得了冬虫夏草的美名，藏语称之为“牙儿札更布”。

作为一种名贵中药材，古籍中不乏冬虫夏草的描述和记载，如唐代的《月王药诊》、清代的《本草备要》《本草从新》和《本草纲目拾遗》等。其中1694年的《本草备要》称其“冬在土中，形似老蚕，有毛能动，至夏则毛出土上，连身惧化为草。若不取，至冬则复化为虫”。《中华人民共和国药典》亦称其“补肺益肾、止血化痰。用于久咳虚喘、劳嗽咯血、阳痿遗精、腰膝酸痛”。现代医学研究证实，冬虫夏草具有润肺、止咳、化痰和提高人体免疫力等功效，对癌症也有辅助治疗作用。

作为青藏高原高寒牧区特有的生物资源，冬虫夏草也是产区农牧民和当地政府的主要经济收入来源，具有重要的经济意义。受各种因素的影响，冬虫夏草资源目前面临分布海拔上升、分布空间压缩、资源蕴藏量下降的问题，资源可持续发展受到了严重威胁。冬虫夏草的发生受寄主昆虫、冬虫夏草菌自身、高海拔气候环境、高寒草甸土壤及植被组成等多种因素的影响，任何一个因素的变化，都有可能成为制约冬虫夏草发生和资源可持续发展的瓶颈条件。

冬虫夏草资源的可持续发展问题引起了产区各级政府和国家层面的高度关注。在科技部和西藏自治区科技厅的支持下，中山大学西部特色资源创新研究团队有幸承担了国家“十一五”科技支撑计划项目“西藏冬虫夏草资源可持续利用关键技术研究与示范”(2007BAI32B00)的“蝠蛾属昆虫种质选育技术体系研究与示范”(2007BAI32B05)和“冬虫夏草孕育工程的技术体系研究与示范”(2007BAI32B06)两个课题，以及国家“十二五”科技支撑计划重大项目课题“西藏区冬虫夏草的原位孕育与红景天、喜马拉雅紫茉莉、婆婆纳、茅膏菜等濒危藏药材人工种植及野生抚育的关键技术研究与示范”(2011BAI13B06)中关于冬虫夏草及其寄主昆虫的研究专题、国务院扶贫办“扶贫开发与青藏高原减灾避灾产业发展”项目的“青藏高原冬虫夏草资源可持续利用”专题等的研究任务，分别在西藏色季拉山海拔4156 m处建立了“中山大学青藏高原特色资源科学工作站”和在青海玉树治多县海拔4650 m的高寒草甸建立了“冬虫夏草孕育工程示范基地”，实地开展冬虫夏草资源可持续发展基础理论和关键技术的研究。本书作为承担上述研究任务的阶段性总结，目的是及时介绍我们的研究进展和成果，为冬虫夏草资源可持续发展做出应有的贡献。

项目实施过程中，获得了各级领导的关心和支持，时任中共广东省省委书记汪洋、中共西藏自治区党委书记张庆黎、国务院扶贫办原主任范小建、中山大学校长黄达人和许宁生教授等先后到研究基地视察、指导。西藏自治区科技厅、广东省第四批援藏队、青海省治多县委县政府等领导也给予了大力支持。国际欧亚科学院中国科学中心给予了高度关注和支持，全额资助了本书出版费用。当然，本书得以完成，自然是中山大学青藏高原特色资源创新研究团队全体师生共同努力的结果。在此表示衷心感谢！

所有参与冬虫夏草项目研究的博士后、博士生、硕士生和长期坚守科学工作站的工作人员，是本书的直接贡献者。他们不畏恶劣环境和高寒缺氧，忍受高原反应带来的种种不便与痛苦，始终坚守在科研第一线，不仅完成了学业，也为冬虫夏草资源的可持续发展研究做出了贡献。

由于作者学识和理论水平所限，书中出现不妥或疏漏之处在所难免，恳请读者批评指正。

作 者

2016年3月30日

目 录

序

前言

引论 1

 0.1 冬虫夏草研究简史 2

 0.2 冬虫夏草资源面临的问题 2
 0.3 冬虫夏草资源可持续利用的途径 3
 0.4 本书的主要内容 3

第一部分 寄主昆虫生物学研究

第1章 寄主昆虫的生物学特性 7

 1.1 蒲氏钩蝠蛾不同发育阶段的生物学 7
 1.2 蒲氏钩蝠蛾幼虫的食性与空间分布 16
 1.3 实验种群生命表 22

 4.2 蒲氏钩蝠蛾幼虫适应不同海拔生境的基因表达分析 107
 4.3 蒲氏钩蝠蛾幼虫 RNA-Seq 及 DGE 结果的 QRT-PCR 验证 120

第2章 寄主昆虫的种群分化 24

 2.1 抽样与数据分析 24
 2.2 基于形态标记及生物学的色季拉山钩蝠蛾种群分化 29
 2.3 基于分子标记的色季拉山钩蝠蛾种群分化 41

第5章 寄主昆虫的模式识别受体 125
 5.1 蒲氏钩蝠蛾 β -1,3-葡聚糖识别蛋白 126
 5.2 蒲氏钩蝠蛾载脂蛋白 TpapoLp-III 145
 5.3 模式识别蛋白基因对白僵菌侵染的响应表达 154

第3章 寄主昆虫适应高寒环境的生理生化基础 53

 3.1 幼虫血淋巴能量物质的变化动态 54
 3.2 脂肪酸脱饱和酶基因及其表达动态 59
 3.3 热激蛋白基因及其表达动态 70

第6章 寄主昆虫的共生原生动物簇虫 161
 6.1 蒲氏钩蝠蛾血腔内寄生簇虫的形态与结构 161
 6.2 蒲氏钩蝠蛾寄生簇虫的 rDNA 序列及系统进化分析 165
 6.3 蒲氏钩蝠蛾肠道内寄生簇虫的荧光原位杂交检测 171
 6.4 蒲氏钩蝠蛾寄生簇虫 *Ascogregarina* sp. 生活史及物种特征 175

第4章 寄主昆虫适应高海拔环境的转录组学特征 92

 4.1 蒲氏钩蝠蛾幼虫转录组测序及分析 92

第二部分 冬虫夏草发育生物学研究

第7章 冬虫夏草菌与寄主昆虫的共生发育 181

 7.1 检测冬虫夏草菌的 qPCR 方法 181
 7.2 冬虫夏草菌对寄主昆虫的定殖 190
 7.3 寄主幼虫被冬虫夏草菌致病后的生理和形态变化 192

 8.3 跨界共生的生物学及生态学意义 213
 8.4 冬虫夏草菌跨界共生的生活史 214

第8章 冬虫夏草菌与植物的跨界共生 196

 8.1 跨界共生的形态学证据 196
 8.2 跨界共生的分子证据 205

第9章 冬虫夏草个体中的真菌群落 215
 9.1 真菌的分离鉴定 215
 9.2 不同时期冬虫夏草中的真菌群落结构 218
 9.3 讨论 224

第10章 寄主昆虫幼虫肠道中的真菌群落 227
 10.1 试验用寄主幼虫及肠道真菌 DNA 的提取 227
 10.2 肠道真菌群落结构 228

10.3 讨论	229	12.1 样品采集及显微结构	267
第 11 章 冬虫夏草菌与寄主幼虫互作的转录组学特征	236	12.2 寄生真菌的分离培养与形态特征	269
11.1 冬虫夏草菌与寄主幼虫转录组测序	236	12.3 寄生真菌 GIMCC 3.570 的 nrDNA 序列与系统发育	273
11.2 冬虫夏草菌与寄主幼虫互作前后有参转录组结果	247	12.4 寄生真菌对冬虫夏草子座喷发子囊孢子时长和子囊孢子产量的影响	275
11.3 寄主幼虫罹病前后无参转录组	257	12.5 讨论	279
第 12 章 冬虫夏草的寄生真菌	267		

第三部分 冬虫夏草适生地生态环境研究

第 13 章 影响冬虫夏草发生的环境因子	283	16.3 土壤中的冬虫夏草菌	315
13.1 寄主昆虫	283	16.4 土壤中的拟青霉	317
13.2 海拔分布	283	16.5 土壤中的白僵菌丰度	319
13.3 气候条件	284	第 17 章 冬虫夏草适生地草甸地表节肢动物群落的多样性	323
13.4 土壤因子	286	17.1 样地设置与标本采集、分析	323
13.5 食物因子	286	17.2 地表节肢动物群落的结构	326
13.6 天敌因子	287	17.3 地表节肢动物群落年际动态	335
13.7 过载放牧	287	17.4 讨论	336
13.8 掠夺式采挖	288	第 18 章 冬虫夏草适生地草甸地表节肢动物群落的相似性	340
13.9 存在的问题与展望	288	18.1 数据与分析方法	340
第 14 章 冬虫夏草适生地植物群落	289	18.2 全部物种在不同生境中的相似性	342
14.1 样地设置与植被调查	289	18.3 优势类群在不同生境中的相似性比较	346
14.2 植被群落组成	292	18.4 天敌类群在不同生境中的相似性比较	349
14.3 植物群落特征	299	18.5 讨论	353
14.4 讨论	303	第 19 章 寄主昆虫的节肢类天敌	355
第 15 章 冬虫夏草适生地土壤特性	305	19.1 幼虫期寄生性天敌悬茧蜂	355
15.1 样地设置与样品采集、测定	305	19.2 蛹期寄生性天敌姬蜂	374
15.2 土壤特征	306	19.3 成虫期捕食性天敌	376
15.3 土壤特征与植物群落和寄主幼虫密度的相关性分析	308	19.4 卵期天敌	385
第 16 章 土壤真菌群落与主要虫生真菌	310	19.5 不同生境地表天敌种群动态	385
16.1 土壤总 DNA 提取	310	19.6 陷阱法防治地表节肢类天敌效果评价	387
16.2 土壤真菌群落结构	312		

第四部分 冬虫夏草资源可持续发展研究

第 20 章 冬虫夏草寄生昆虫	391	第 21 章 寄主昆虫种质的原位繁育	406
20.1 寄主昆虫分属检索表	392	21.1 采集并活体保存的寄主昆虫种质资源	406
20.2 属征及其种类组成	392	21.2 大棚原位繁育	407
20.3 钩蝠蛾属 3 新种	397	21.3 草甸原位繁育	407

21.4 寄主昆虫种质原位繁育技术体系的集成	409	23.3 原位孕育效果	428
第 22 章 冬虫夏草子座发育的生物学	411	23.4 冬虫夏草原位孕育技术系统集成	428
22.1 西藏色季拉山冬虫夏草子座的发育	411	第 24 章 冬虫夏草资源可持续发展面临的 主要问题、对策与途径	430
22.2 子囊孢子	416	24.1 面临的主要问题	430
22.3 子囊孢子的喷射动态	421	24.2 对策	433
第 23 章 冬虫夏草的原位孕育	426	24.3 途径	435
23.1 示范基地概况	426	24.4 结语	437
23.2 原位孕育的主要技术措施	427		
主要参考文献			438
附录 1 西藏色季拉山高寒草甸植物图谱			458
附录 2 西藏色季拉山高寒草甸地表节肢动物图谱			472
后记			484

冬虫夏草 [*Ophiocordyceps sinensis* (Berk.) Sung, Sung, Hywel-Jones & Spatafora] (Sung et al., 2007) 是一种虫生子囊真菌, 属于真菌界 (Fungi) 的子囊菌门 (Ascomycota) 粪壳菌纲 (Sordariomycetes) 肉座菌目 (Hypocreales) 蛇形虫草科 (Ophiocordycipitaceae) 蛇形虫草属 (*Ophiocordyceps*)。主要分布于我国青藏高原高海拔区域 (肖生荣等, 1983; 杨大荣, 2008), 北起祁连山, 南至滇西北的高山, 东自川西高原山地, 西达喜马拉雅的大部分地区, 包括青海 (玉树、果洛、黄南等州) (刁治民, 1996; 王宏生, 2001)、西藏 (那曲、昌都、林芝、山南等地区) (陈仕江等, 1999)、四川 (甘孜、阿坝等州) (尹定华等, 1990)、云南 (迪庆、丽江、大理等地) (沈发荣等, 1988)、甘肃 (甘南、临夏、陇南等州) (马启龙等, 1995) 等省 (自治区) 都有分布。喜马拉雅山周边国家如尼泊尔、不丹、锡金和印度等也有少量分布。

冬虫夏草的寄主为钩蝠蛾属 (*Thitarodes*) 昆虫幼虫, 属于节肢动物门 (Arthropoda) 昆虫纲 (Insecta) 鳞翅目 (Lepidoptera) 蝙蝠蛾科 (Hepialidae)。钩蝠蛾属目前已知有 42 种 (邹志

文, 2009; 邹志文等, 2010; Zou et al., 2011), 为完全变态昆虫, 世代发育包括卵、幼虫、蛹和成虫四个阶段, 其中蛹、成虫和卵三个发育阶段在同一年内完成, 而幼虫发育时间漫长, 为 3~5 年, 具体时间因种及生态环境而异, 具有典型的世代交替现象 (李泉森等, 1991; 李峻峰等, 2011)。

学界普遍认为, 冬虫夏草菌的世代发育包括无性 (anamorphosis) 和有性 (teleomorphosis) 两个阶段 (蒋毅和姚一建, 2003)。中国被毛孢 (*Hirsutella sinensis* Liu, Guo, Yu & Zeng) 是冬虫夏草的无性型阶段菌种 (Jiang and Yao, 2002), 最适发育温度为 10~15℃ (沈南英等, 1983)。每年夏天, 部分寄主昆虫幼虫被冬虫夏草菌致病, 冬虫夏草菌在幼虫体腔内利用寄主体内积累的营养物质繁殖生长, 直至菌体充满寄主体腔, 寄主死亡变为僵虫, 此为冬虫夏草菌的无性阶段。来年春天, 僵虫头部长出子座并露出地表, 随后子囊果发育并喷发子囊孢子, 为有性阶段。因此, 冬虫夏草菌的世代发育实际上与寄主昆虫的世代发育相交接, 以幼虫为交接点 (图 0-1)。冬虫夏草菌完成一个世代发育的时间为 1 年, 而寄主昆虫则

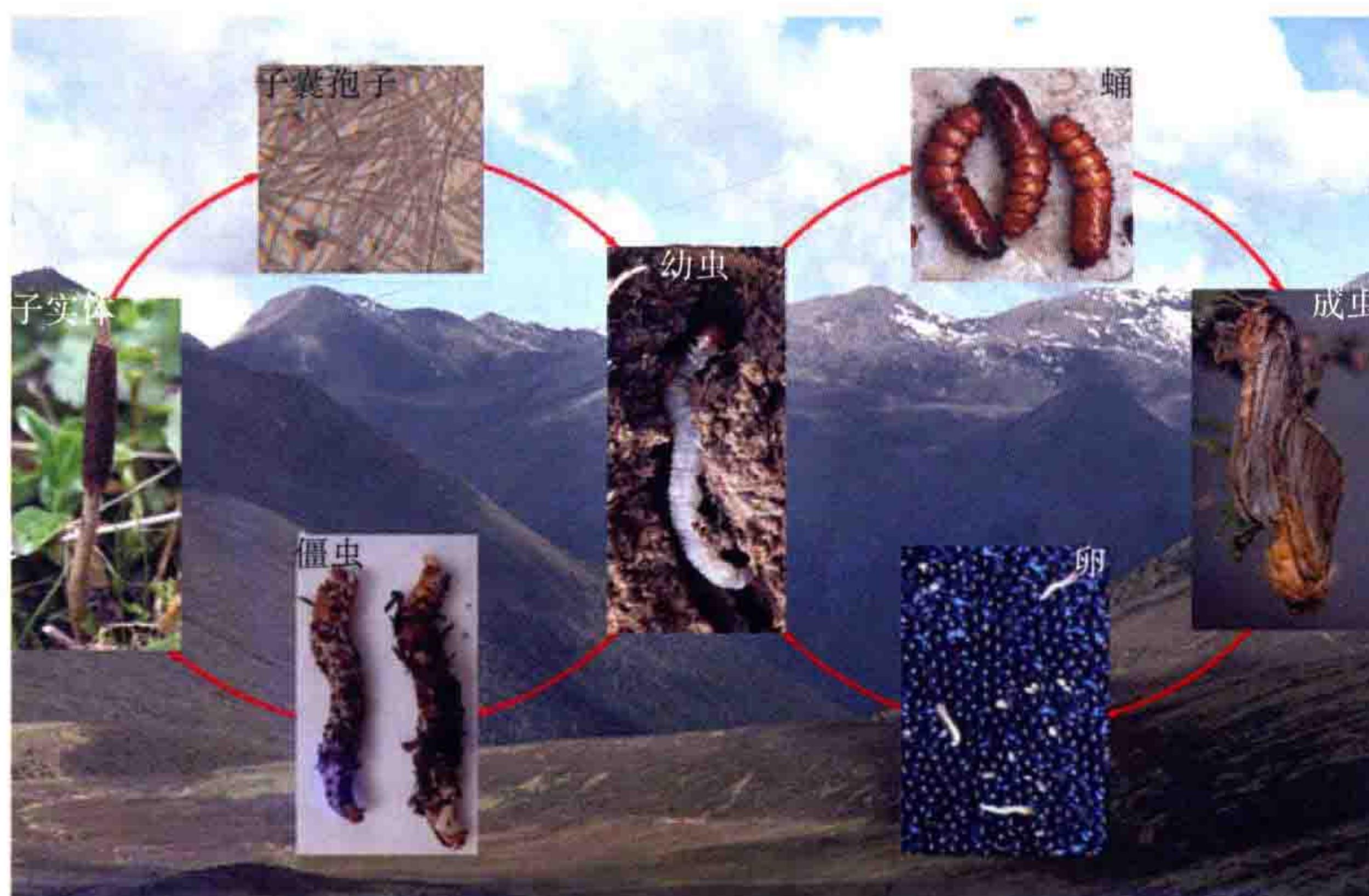


图 0-1 冬虫夏草菌及其寄主昆虫的世代发育

Figure 0-1 Generation development of *Ophiocordyceps sinensis* and its host insects

需要3~5年才能完成一个世代的发育。

0.1 冬虫夏草研究简史

0.1.1 古代药性描述阶段

冬虫夏草特殊的药用功效很早以前已被人们所认识和利用。早在唐中宗时，金城公主嫁到西藏带去的医药书籍《月王药诊》(公元710年)中，已有“牙儿札更布”(冬虫夏草的藏语称谓)的记述，描述了其能“治肺部疾病”。稍后(公元780年)的《藏本草》记载了冬虫夏草具有“润肺、补肾”的功能。清代(公元1694年)，汪昂在《本草备要》中对冬虫夏草已有翔实记载：“冬虫夏草，冬在土中，形如老蚕，有毛能动，至夏则毛出土上，连身俱化为草”；其性味功用为“甘、平”“保肺益肾、止血化痰、已劳嗽”。其他典籍如《酉阳杂俎》《图鉴》《吾三卷香》《金汁甘露宝瓶札记》《甘露宝库》《寿世保元》《本草从新》和《本草纲目拾遗》等也有冬虫夏草药效的记载。由此可见，我们的祖先早在1300多年前就已经认识了冬虫夏草及其特殊功效：“补肺、强肾、益精气，理诸虚百损”“功与人参、鹿茸同，但药性温和，老少病虚者皆宜食用。”

0.1.2 现代调查研究阶段

冬虫夏草的现代研究始于1958年，中国科学院动物研究所资源昆虫室通过对四川康定一带的野外考察，认为“冬虫夏草的寄主昆虫是虫草蝙蝠蛾(*Hepialus armoricanus* Oberthür)”(陈鲁泰等，1973)，首次明确了冬虫夏草的寄主昆虫种类，也证实了“冬天是虫、夏天是草”名称的由来。此后，对冬虫夏草寄主昆虫种类的调查进入了一个小高潮，陆续有冬虫夏草寄主昆虫新种的报道。

与此同时，对冬虫夏草及其寄主昆虫生物学和生态学的研究也逐渐增多。进一步明确了分布在青藏高原不同产区的冬虫夏草为同一个物种，均为冬虫夏草菌*Ophiocordyceps sinensis*，而寄主昆虫则存在种类差异。同时，明确了温湿度、光照和降水等气候因素对冬虫夏草菌发育的影响(张古忍等，2011)。其间还有低海拔繁育寄主昆

虫和尝试人工培育冬虫夏草的报道(高祖刚等，1991；俞永信，2004)。

关于冬虫夏草药理活性的研究报道也在增多，并陆续发现了一些代表性的化合物，如虫草素、腺苷、麦角甾醇、多糖、甘露醇和氨基酸等(刘高强等，2007)，《中华人民共和国药典》也因此将腺苷($C_{10}H_{13}N_5O_4$)规定为冬虫夏草质量控制的指标成分，并陆续证实了冬虫夏草在抑制肿瘤、抗癌和显著提高人体免疫功能等方面的独特功效(Ng and Wang, 2005; Buenz et al., 2005)。

0.2 冬虫夏草资源面临的问题

冬虫夏草分布于青藏高原高海拔区域，生长范围局限，产量极为有限。随着人们生活水平的提高，冬虫夏草的市场需求在持续扩大，冬虫夏草已成为最为昂贵的中药材品种。冬虫夏草的价格从1997年到2004年增长了350%，2010年在中国沿海城市等地的零售价格已达到了每千克10万~40万元。

冬虫夏草产区的区域自然条件极端恶劣，自然灾害频繁，农牧民生产生活条件十分艰苦，农牧民收入水平低，是集中连片的贫困地区，贫困面广、贫困程度深。采挖冬虫夏草在产区经济社会发展中起着举足轻重的作用，当地藏民家庭现金收入的70%以上来源于采挖冬虫夏草(Winkler, 2008)，所创造的年产值在许多县都超过了1000万元，如西藏自治区丁青县的冬虫夏草年产值超过5500万元，收入占该县国内生产总值的60%以上(金幸奇，2003)。

受经济利益的驱使，过度采挖冬虫夏草的趋势日益加剧，产地生态环境、冬虫夏草菌世代发育循环及寄主昆虫遭受不同程度破坏。同时，随着全球气候变暖，雪线上升，使冬虫夏草的分布海拔从20世纪50~80年代初的2800~5000 m上升至现在的4200~5200 m(Stone, 2008；杨大荣，2008)，分布空间受到严重压缩，资源蕴藏量急剧下降，已被列入《国家重点保护野生植物名录》(国家林业局，1999)。冬虫夏草资源能否可持续利用不仅关系到这一珍贵自然资源的生存和繁衍，还关系到产区农牧民的生计及经济社会发展的问题。

0.3 冬虫夏草资源可持续利用的途径

如其他濒危生物资源一样，冬虫夏草资源可持续发展的途径无外乎有两条，一是开发替代品减少对自然资源的依赖；二是对自然资源实施原位保护，通过人工干预增加自然资源蕴藏量。

发酵培养冬虫夏草菌丝体是冬虫夏草替代品开发的主要途径（沈南英等，1985，1997），生产的冬虫夏草菌丝体和发酵产物可作为替代冬虫夏草的药品或保健品原料，已获得广泛应用（柯传奎，2005）。近年来，也有工厂化培育冬虫夏草成功的传闻，但未见正式文字报道，这不失为一条替代品开发的有效途径，但其利弊有待进一步评价。

近10年来，笔者所在团队对冬虫夏草自然资源的原位保护和自然孕育进行了探索，提出了冬虫夏草可持续发展的新思路，即从青藏高原冬虫夏草自然孕育形成过程的原生态自然条件出发，选育寄主昆虫优良种质，建立寄主昆虫种子繁育园，优化高寒草甸环境，调控影响寄主昆虫繁育的关键因子如寄主昆虫天敌等，恢复冬虫夏草适生地生态系统的多样性和良性循环，获得大量寄主昆虫优质虫卵，并将获得的虫卵控释在冬虫夏草适生地高寒草甸，提高草甸土壤中的寄主幼虫密度，进而实现冬虫夏草的自然孕育。实践证明，这是实现冬虫夏草资源可持续发展的有效途径。

0.4 本书的主要内容

本书是笔者所在团队近10年来对冬虫夏草资源可持续发展基础理论和关键技术研究的阶段性总结，分为4个部分共24章。第一部分总结了对寄主昆虫生物学研究的进展，包括寄主昆虫的生物学特性、种群分化、适应高海拔环境的生理生化机制和共生原虫等；第二部分总结了冬虫夏草发育生物学的研究进展，包括冬虫夏草菌与寄主昆虫和高寒草甸植物的跨界共生、冬虫夏草个体中的真菌群落、寄主昆虫肠道真菌群落、冬虫夏草菌与寄主幼虫互作的转录组学特征及冬虫夏草的寄生真菌等，其中冬虫夏草菌与寄主昆虫、高寒草甸植物的跨界共生是最新发现的理论成果，并据此提出了冬虫夏草菌跨界共生的生活史；第三部分总结了对冬虫夏草适生地草甸生态环境研究的进展，包括影响冬虫夏草发生的环境因子、冬虫夏草适生地草甸植物群落、土壤特性、土壤真菌群落与主要虫生真菌、草甸节肢动物群落的多样性与相似性、寄主昆虫不同发育阶段节肢类天敌等；第四部分对冬虫夏草资源可持续发展面临的问题和对策进行了探讨，并在厘清寄主昆虫种质资源和明确冬虫夏草子座发育的基础上，对制约资源可持续发展的寄主昆虫繁育和冬虫夏草自然孕育两大关键技术进行了探讨，指出了冬虫夏草资源可持续发展的途径。

第一部分

寄主昆虫生物学研究

寄主昆虫是冬虫夏草发生的营养与物质基础，也是冬虫夏草资源可持续发展的物质基础。了解寄主昆虫的生物学特性，是维持其种群稳定进而促进冬虫夏草资源可持续发展的前提。

由于分布地自然环境的特殊性和开展研究的困难性，迄今对寄主昆虫生物学还知之有限。根据已有文献报道推测，多数寄主昆虫种类应该属于狭域分布。主要原因有，一是卵和蛹没有运动能力，穴居在土壤中的幼虫只能在隧道中上下活动，成虫期短暂，而且初羽化的雌成虫怀有大量已经发育成熟的卵，导致腹部沉重，不具有远距离飞行与扩散的能力；二是青藏高原复杂多样的自然生态环境，如区域辽阔、峡谷割裂深切、江河交错和峰峦重叠等发挥了事实上的地理隔离作用，限制了不同种群之间的基因交流，促进了种群对局部生境条件的适应分化；三是青藏高原高寒缺氧的特殊环境，寄主昆虫种群在行为和生理上产生特化，以适应严酷环境的胁迫。

以西藏色季拉山分布的蒲氏钩蝠蛾 [*Thitarodes pui* (Zhang et al.)] 为主要研究对象，对其生物学和生活史、种群分化、对高海拔环境适应的生理生化与遗传机制、与病原物互作的分子基础、共生原虫等进行了系统研究，获得了许多第一手资料，其中大多为第一次发现与报道，对详细了解寄主昆虫的生长发育与种群繁衍具有重要的理论意义。



