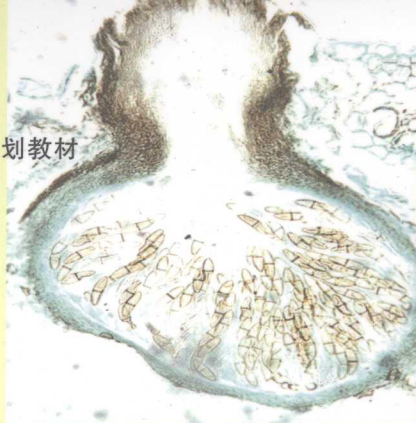


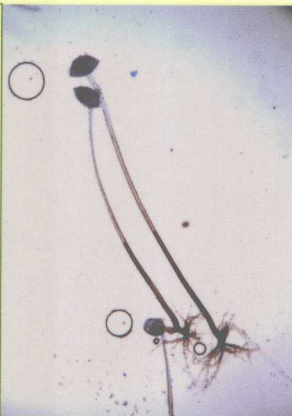


普通高等教育“十一五”国家级规划教材

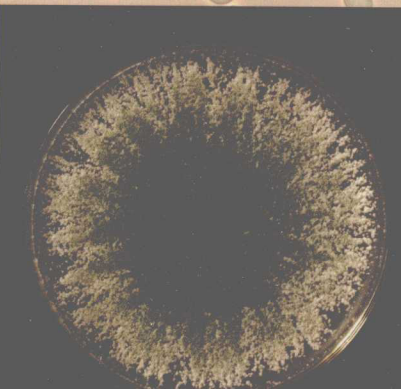
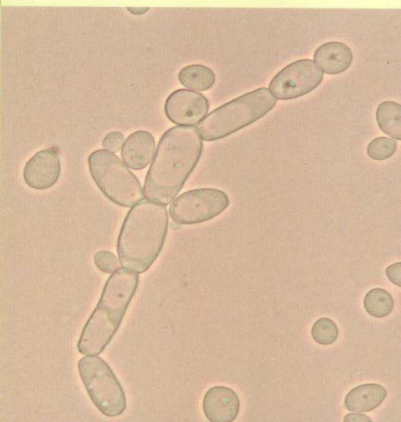



第2版

# 普通真菌学



邢来君  
李明春 编著  
魏东盛



 高等教育出版社



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

第2版

普通

真菌学

Putong Zhenjunxue

邢来君  
李明春 编著  
魏东盛



高等教育出版社·北京  
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

## 内容提要

本书是教育部“高等教育面向 21 世纪教学内容和课程体系改革计划”的研究成果,是面向 21 世纪课程教材和普通高等教育“九五”国家教委重点教材——《普通真菌学》第 2 版。本书对第 1 版进行了修订和改版,已被列为普通高等教育“十一五”国家级规划教材项目。改编的宗旨仍然是第 1 版遵循的与国际真菌学教材接轨的主旨,此外,本书对真菌的基本理论和基本概念进行集中而广泛的阐述;在注重基础的同时突出教材的创新性和启发性;在反映真菌学最新发展水平的前提下,突出理论与实践的有机结合。作者对绝大部分章节进行了重新改写,并增加了真菌的系统进化、真菌基因组学的内容,以期从真菌的基本理论和基本概念入手为学生们通往真菌世界架起一座桥梁。

本书第 2 版将教材内容分为两篇共 22 章。第一篇为“真菌生物学”,内容包括真菌的形态结构、细胞结构、细胞营养、菌体生长、真菌的生殖、生理代谢、遗传变异、真菌的系统进化、真菌基因组学、腐生真菌和真菌毒素、寄生真菌和捕食真菌、共生真菌和真菌病毒等;在第二篇“真菌的分类学”中,除介绍了当前真菌在生物界的地位和分类概况外,仍然引用了第 1 版的分类系统,考虑到卵菌和根肿菌在植物病理学中的重要性,而把卵菌和根肿菌单独立门予以介绍。

本书可作为综合大学、农林院校和师范院校本科生的真菌学教材,同时也可作为硕士生的参考教材,还可供从事工、农、医方面的科研工作者参考。

## 图书在版编目(CIP)数据

普通真菌学 / 邢来君,李明春,魏东盛编著. —2 版. —北京:高等教育出版社,2010.6

ISBN 978-7-04-029131-5

I. ①普… II. ①邢…②李…③魏… III. ①真菌学-高等学校-教材 IV. ①Q949.32

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 081903 号

策划编辑 赵晓媛 责任编辑 张晓晶 特约编辑 杨霖霜 封面设计 张楠  
责任绘图 尹莉 版式设计 王艳红 责任校对 杨凤玲 责任印制 毛斯璐

出版发行 高等教育出版社  
社址 北京市西城区德外大街 4 号  
邮政编码 100120

经销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印刷 国防工业出版社印刷厂

购书热线 010-58581118  
咨询电话 400-810-0598  
网址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landaco.com>  
<http://www.landaco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

开本 889×1194 1/16  
印张 27.75  
字数 840 000

版次 1999 年 9 月第 1 版  
2010 年 6 月第 2 版  
印次 2010 年 6 月第 1 次印刷  
定价 43.20 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 29131-00

## 第2版前言

《普通真菌学》出版10年来,在国内作为教材连续印刷发行多次,深受广大读者的欢迎。然而就在这10年间,世界范围内爆发了细胞生物学的研究热潮,呈现出其他任何学科难以企及的发展。其中真菌细胞生物学代表了生物多样性领域中一个最新的巨大的未开采的金矿,受到了包括细胞生物学家、发育生物学家、生态学家、遗传学家、微生物学家、分子生物学家、植物病理学家和生理学家的青睐。他们从真菌细胞形态发生到菌落构成、从生化功能到遗传密码、从发育过程到信息传递、从分子生物学到分子系统学等领域,为我们提供了真菌细胞生物学中既有广度又有深度的前沿问题的研究资料,推动了真菌学科的迅速发展。遗憾的是,他们当中许多人从未认为自己是真菌学家。这些成果大都反映在K. Esser主编的12卷真菌系列丛书The Mycota中。

真菌学学科的迅速发展使得真菌学教材必须适应学科发展而进行改写。为此,高等教育出版社与我们联合申请了“普通高等教育十一五国家级规划教材”项目,对《普通真菌学》进行了第2版的编写。编写的宗旨仍然是第1版所遵循的对真菌的基本理论和基本概念进行集中而广泛的阐述,并与国际真菌学教材接轨。但是,作为“普通”真菌学教材我们强调了下面4个基本问题:什么是真菌?真菌是做什么的?怎样认识真菌?以及它们与人类生产生活的相关性如何?本书从真菌的基本理论和基本概念入手,为学生们通往真菌世界架起了一座桥梁。

在本书第2版中,内容分为两部分:第一篇为真菌生物学,第二篇为真菌的分类学。在第一篇中,编者对绝大部分章节进行了重新改写,并增加了真菌的系统进化、真菌基因组学两章。在第二篇中,本书仍然沿用了第1版的分类系统,考虑到卵菌和根肿菌在植物病理学中的重要性,而将属于藻类的卵菌和原生动物界的根肿菌单独立门从而增加了卵菌门和根肿菌门两章。

由于DNA介导的真菌转化系统的发展和从分子水平上对基因表达和调控的理解,增强了生物学家们对遗传学的生物技术方面的兴趣,在解释基因组序列信息的研究进展方面,生物学产生了本质的变化,它将生物体当做一个整体而不是最小的模式单元来理解。现在可以通过高通量序列分析的途径获得更多的基因组,这个工程在近10年来得到长足的进展,一个跨越生物学界限的生物全基因组序列资源库将公之于众。因此,通过研究全基因组,那些以前认为是科技幻想的事情很快就会变成现实。揭开真菌本身独特而迷人的面纱的时代已经到来,神奇的真菌世界等待着我们去探索。

在第2版教材出版之际,我们感谢高等教育出版社生命科学分社吴雪梅社长和赵晓媛编辑在我们编写过程中给予的支持和帮助,使我们按时完成本书的编写,感谢杨霏霜和张晓晶编辑为书稿的编辑出版付出的辛勤劳动。同时也要感谢南开大学现代真菌学研究室当时在读的博士和硕士研究生们,他们在本书的编写过程中,利用业余时间做了大量的网上搜集和编译资料的工作,为本书的出版作出了贡献。

由于水平所限,书中难免存在错误和不足,敬请读者给予批评指正。

邢来君

李明春

2009年10月

于南开大学

# 第 1 版序

通过 16S rRNA 碱基序列的比较分析,生物被划分为细菌(Bacteria)、古菌(Archaea)及真核生物(Eukaryote)三大超界(domain)(Woese and Fox,1977)。真菌无疑是真核生物超界的成员。然而,它在真核生物超界中的系统地位究竟如何?这一直是科学家所探讨的重要课题。自 19 世纪初(1801— )至 20 世纪中叶约一个半世纪以来,真菌及裸菌曾被当做植物界的组成部分被进行了广泛的研究。自 20 世纪中叶以来,真菌及裸菌等生物类群才被从植物界中分出而独立为真菌界。近年来发现,当时所谓的真菌界(简称旧真菌界)实际上并非一个单一的生物界,亦即并非单系类群(monophyletic group),而是一个由不同祖先的后裔组成的若干生物界的混杂体,亦即复系和并系共存的类群(polyphyletic and paraphyletic groups)。这个混杂的生物类群,或旧真菌界,通常被称做菌物。现代概念中的真菌界(简称新真菌界)只包括壶菌门(Chytridiomycota)、接合菌门(Zygomycota)、子囊菌门(Ascomycota)和担子菌门(Basidiomycota)以及它们的无性型。因此,菌物或旧真菌界既包括新真菌界,也包括属于管毛生物界(Stramenopila)的部分成员,如卵菌门(Oomycota)、丝壶菌门(Hyphochytriomycota)及网菌门(Labyrinthulomycota)。而管毛生物界的硅藻和褐藻通常是由藻类学家进行研究。至于在亲缘关系上更远离于新真菌界的裸菌生物(gymnomycetes),由于它们本身的各个门类也是来自不同祖先的复系类群,因而,它们作为彼此相对独立的根肿菌门(Plasmodiophoromycota)、网柄菌门(Dictyosteliomycota)、集胞菌门(Acrasiomycota)及黏菌门(Myxomycota)4 个类群而被暂置于原生生物界(Protista)。

《普通真菌学》所涉及的生物类群与现代概念的新真菌界相一致,从而使该书在概念上反映了本学科的最新进展。为了兼顾植物病理学专业的读者,编著者将属于管毛生物界的卵菌门、丝壶菌门及网菌门作为附录置于新真菌界的壶菌门下,既不妨碍现代真菌学新概念的介绍,也不影响该书结构的完整性。由于国内迄今所编著的真菌学教程多以形态学、结构学与分类学为主,而《普通真菌学》除了形态学、结构学以及分类学以外,还以较大篇幅介绍了真菌生理学、真菌生态学及真菌遗传学等领域的基础知识。因此,该书在这方面起到了填补空白的作用。

如果说由于发明了种牛痘使人类的平均寿命从 20 岁提高至 40 岁,那么,20 世纪 40 年代由于从真菌中发现了青霉素而促进了抗生素工业的崛起,从而使人类的平均寿命从 40 岁提高至 65 岁。抗生素工业是以容易培养、生长速度快、易于实现工业化生产的微生物资源为基础的。其中原核的放线菌发挥了重要作用。不过,符合这一条件的微生物种类极少,而且,经过人类半个世纪的开发利用,它们可供开发利用的资源已越来越少并正在接近枯竭。因此,在生物资源开发中人们正在将注意力集中投向难培养的真菌、地衣和其他菌物,如卵菌及裸菌等生物类群的基因资源上,通过转基因工程技术对任何难培养的生物基因资源进行广泛的开发和利用。

根据专家最保守的估计,自然界实际存在的真菌物种至少为 150 万种,然而,已被人类所认识的还不到 7 万种。由于每一种生物都具有各自独特的基因库,因此,自然界至少还有 140 多万种新的真菌或新的基因库尚待人类去发现和开发。

尽管《普通真菌学》在某些内容和概念方面还需要继续更新,但是,它对于和真菌学专业有关的大学生以及欲从事真菌学专业的读者来说,无疑是一部颇具特色的专业教程。

中国科学院院士 魏江春

1999 年 2 月 9 日

于北京,中关村

# 第 1 版前言

近 20 年来,自然学科之间的广泛渗透、相互交叉和相互作用极大地推动了真菌学的发展,使得许多真菌学的基本概念、基本理论以及系统发育理论都发生了变化。尤其近 10 年来,随着真菌学科各领域的深入发展,真菌学教材必须改变过去以形态结构和分类为主的模式而密切配合现代生物科学的发展,同时真菌学教材的经典内容必须与现代真菌学科发展融会贯通而具有新颖性和时代感,这就是鼓励我们重新编写一本反映真菌学当前概貌的教科书的动力,这也是时代和科学发展赋予真菌学工作者的责任和使命。我们花费了将近 4 年的时间进行了资料的搜集、章节的选择和内容的编写,同时在南开大学微生物学系试用《普通真菌学》一书。荣幸的是我们获得了教育部“九五”重点教材选题的立项和资助,使该书得以出版,与读者见面。

必须说明的是,本书是在 1986 年高等教育出版社出版的《真菌学》一书的基础上重新编写的,编者在对国内外真菌学教材进行研究和查阅大量资料的基础上,力求反映真菌学各领域的研究进展,力争编写出具有中国特色又与国际教材接轨的真菌学新教材,使本书能够密切配合真菌学科的发展,具有较强的理论性和系统性,加强理论与实际的联系,加强真菌学经典内容和现代真菌学的融汇;对于我国真菌学工作者的工作和成就也尽量予以采用和阐明,这对于培养学生的民族自尊心和进行爱国主义教育无疑是十分重要的。

本书成稿之后,中国科学院院士、中国科学院真菌地衣重点开放实验室主任魏江春院士,教育部生物教学指导委员会委员、武汉大学生命科学学院沈萍教授对书稿进行了修改和评审,同时魏江春院士为此书写了序言。另外,本书的责任编辑邓捷和孙素青两位同志为本书的出版付出了辛勤的劳动,在本书出版之际,向他们表示深深的谢意。在本书的编写过程中,南开大学生命学院高级工程师王树荣同志为本书绘制了精美的插图,刘书民同志和蒋鑫同学帮助进行了书稿的计算机录入,在此一并致谢!

限于编者的水平,书中可能会有错误之处,希望各位同行和广大读者在使用过程中随时向我们提出批评和指正,不胜感激!

编 者

1998 年 10 月

于南开大学



# 目 录

## 第一篇 真菌生物学

<b>第一章 绪论</b> .....	2	一、膜的结构 .....	33
<b>第一节 真菌学的发展史</b> .....	2	二、物质的穿膜运输 .....	34
一、古代真菌学时期( —1860) .....	2	<b>第三节 细胞核</b> .....	37
二、近代真菌学时期(1861—1950) .....	3	一、细胞核的结构特征 .....	37
三、真菌学全面发展时期(1951—1995) .....	4	二、染色体和基因组 .....	37
四、真菌基因组学时期(1996— ) .....	5	三、细胞核与细胞分裂 .....	38
<b>第二节 真菌与人类的关系</b> .....	6	<b>第四节 线粒体、氢化酶体和核糖体</b> .....	39
一、真菌的工业利用 .....	6	一、线粒体和线粒体 DNA .....	39
二、真菌与农业生产 .....	7	二、氢化酶体 .....	41
三、真菌与医疗卫生 .....	7	三、核糖体 .....	42
四、真菌与生物技术 .....	8	<b>第五节 内膜系统</b> .....	43
<b>第三节 我国真菌学的发展概况</b> .....	9	一、内质网 .....	43
<b>第二章 真菌的营养体</b> .....	11	二、高尔基体 .....	43
<b>第一节 丝状真菌的营养体</b> .....	11	三、液泡和泡囊 .....	44
一、菌丝的一般结构 .....	11	四、膜边体 .....	45
二、无隔菌丝和有隔菌丝 .....	12	<b>第六节 细胞骨架和细胞质的移动</b> .....	45
三、菌落 .....	13	一、细胞骨架 .....	45
四、菌丝融合 .....	15	二、微管与鞭毛 .....	47
五、菌丝的组织 .....	16	三、细胞质的移动 .....	47
<b>第二节 菌丝的变态和特殊营养体</b> .....	16	<b>第七节 其他内含体</b> .....	48
一、菌丝的变态 .....	16	一、微体 .....	48
二、菌丝特殊的营养体 .....	18	二、沃鲁宁体 .....	49
<b>第三节 单细胞真菌——酵母</b> .....	21	三、壳质体 .....	49
一、酵母的形态 .....	21	<b>复习题</b> .....	50
二、酵母的细胞结构 .....	22	<b>第四章 真菌的营养</b> .....	51
三、酵母的出芽现象 .....	23	<b>第一节 碳素营养</b> .....	51
四、酵母的细胞循环 .....	23	一、单糖和双糖 .....	51
<b>复习题</b> .....	25	二、大分子糖类 .....	54
<b>第三章 真菌的细胞结构与功能</b> .....	26	三、醇类 .....	55
<b>第一节 细胞壁</b> .....	26	四、脂肪酸和碳氢化合物 .....	56
一、真菌细胞壁的主要成分 .....	26	五、固定 CO <sub>2</sub> .....	57
二、真菌细胞壁的分子结构 .....	30	<b>第二节 氮素营养</b> .....	58
<b>第二节 原生质膜</b> .....	32	一、氮源利用的一般途径 .....	58

二、硝酸盐 .....	58	五、通气 .....	86
三、亚硝酸盐 .....	59	<b>第六节 真菌生长的抑制剂</b> .....	86
四、铵 .....	60	一、生化特异性低的真菌抑制剂 .....	86
五、尿素 .....	61	二、生化特异性高的真菌抑制剂 .....	87
六、有机氮 .....	61	三、小结 .....	89
<b>第三节 无机营养</b> .....	61	<b>复习题</b> .....	89
一、镁 .....	62	<b>第六章 真菌的生殖</b> .....	90
二、磷 .....	62	<b>第一节 无性繁殖和孢子类型</b> .....	90
三、钾 .....	63	一、游动孢子 .....	90
四、硫 .....	64	二、孢囊孢子 .....	91
五、钙 .....	64	三、分生孢子 .....	92
六、铁 .....	65	<b>第二节 有性生殖和孢子类型</b> .....	95
七、铜 .....	65	一、性的亲和性 .....	95
八、锌 .....	66	二、性细胞结合的方式 .....	98
九、锰 .....	67	三、有性孢子类型 .....	99
<b>第四节 维生素和生长因子</b> .....	67	<b>第三节 生殖器官的形态建成</b> .....	100
一、维生素 .....	68	一、绵霉属 .....	101
二、生长因子 .....	69	二、异水霉属 .....	102
<b>复习题</b> .....	70	三、毛霉目 .....	102
<b>第五章 真菌的生长</b> .....	71	四、酵母 .....	103
<b>第一节 丝状真菌的生长</b> .....	71	<b>第四节 真菌的生活史</b> .....	104
一、丝状真菌的生长机制 .....	71	<b>第五节 影响真菌生殖的营养条件和物理因素</b> .....	105
二、真菌的分支生长 .....	74	一、营养条件 .....	105
三、生长的动力学 .....	75	二、物理因素 .....	107
<b>第二节 单细胞真菌的生长</b> .....	76	<b>复习题</b> .....	108
一、酵母的生长方式 .....	76	<b>第七章 真菌的代谢</b> .....	109
二、酵母的出芽机制 .....	78	<b>第一节 碳代谢</b> .....	109
三、酵母的生活史 .....	80	一、发酵和呼吸的概念 .....	109
<b>第三节 真菌的两型现象</b> .....	81	二、糖酵解 .....	109
一、温度依赖型两型现象 .....	81	三、无氧呼吸 .....	113
二、温度和营养依赖型两型现象 .....	82	四、有氧呼吸 .....	114
三、营养依赖型两型现象 .....	82	五、真菌碳化合物的合成 .....	118
四、血清诱导促发的两型现象 .....	83	<b>第二节 氨基酸代谢</b> .....	120
<b>第四节 真菌生长的测定</b> .....	83	一、脱氨和转氨反应 .....	120
一、直线生长的测定 .....	83	二、谷氨酸的交叉途径 .....	121
二、测定菌丝干重法 .....	84	三、氨基酸的生物合成 .....	121
<b>第五节 环境因子对生长的影响与极端环境的耐受性</b> .....	84	<b>第三节 脂代谢</b> .....	125
一、水 .....	84	一、真菌产生的脂质 .....	125
二、温度 .....	85	二、脂质的分解代谢 .....	126
三、氢离子浓度 .....	85	三、脂肪酸的生物合成 .....	126
四、光照 .....	86	四、多不饱和脂肪酸的合成 .....	127



<b>第四节 次生代谢物</b> .....	129	<b>第二节 孢子的释放</b> .....	166
一、类胡萝卜素 .....	129	一、真菌孢子的被动释放 .....	166
二、赤霉素 .....	131	二、真菌孢子的主动释放 .....	167
三、麦角生物碱 .....	132	<b>第三节 孢子的传播</b> .....	169
四、青霉素和头孢菌素 .....	133	一、空气传播 .....	169
五、环孢菌素 A .....	135	二、水传播 .....	170
六、黄曲霉毒素 .....	137	三、动物传播 .....	171
七、甾体转化 .....	138	<b>第四节 孢子的休眠</b> .....	171
<b>复习题</b> .....	139	一、外源性休眠 .....	172
<b>第八章 真菌的遗传</b> .....	140	二、内源性休眠 .....	173
<b>第一节 真菌遗传学的特点</b> .....	140	<b>第五节 孢子的激活</b> .....	174
<b>第二节 脉孢菌及其遗传分析</b> .....	142	一、温度处理 .....	174
一、脉孢菌的生活史 .....	142	二、化学试剂处理 .....	175
二、四分体分析 .....	142	三、后熟 .....	175
<b>第三节 利用标记基因研究染色体交换</b> .....	144	四、复合处理 .....	176
一、染色体交换 .....	144	<b>第六节 孢子的萌发</b> .....	176
二、着丝粒距离 .....	145	一、孢子萌发前期的代谢变化 .....	176
三、标记基因的选择 .....	146	二、萌发期间形态学变化 .....	177
<b>第四节 异核现象、准性生殖和营养菌丝的</b> <b>不亲和性</b> .....	147	三、萌发期间代谢的改变 .....	177
一、异核现象 .....	147	四、萌发管的生长及定向 .....	179
二、准性生殖 .....	148	<b>复习题</b> .....	179
三、营养菌丝的不亲和性 .....	151	<b>第十章 腐生真菌和真菌毒素</b> .....	180
<b>第五节 真菌的交配系统</b> .....	152	<b>第一节 分解作用</b> .....	180
一、两种交配型的繁殖系统 .....	152	一、物质分解的过程 .....	180
二、多交配型的单因素繁殖系统 .....	153	二、半纤维素的分解 .....	181
三、双因素杂交系统 .....	153	三、纤维素的分解 .....	182
<b>第六节 细胞质遗传</b> .....	154	四、木质素的分解 .....	182
<b>第七节 真菌的 DNA 转化</b> .....	155	<b>第二节 腐生真菌的群落和演替</b> .....	183
一、转化的方法 .....	155	一、研究真菌群落的方法 .....	183
二、选择标记 .....	157	二、土壤真菌的拮抗作用 .....	186
三、载体类型和转入的 DNA 在细胞中的 归宿 .....	158	三、土壤真菌的演替 .....	187
四、转化的应用 .....	158	<b>第三节 木材腐生真菌</b> .....	190
<b>复习题</b> .....	161	一、软腐真菌 .....	191
<b>第九章 真菌孢子的释放、传播、休眠</b> <b>和萌发</b> .....	162	二、褐腐真菌 .....	191
<b>第一节 真菌孢子形成的营养与环境因素</b> .....	162	三、白腐真菌 .....	192
一、孢子形成与营养 .....	162	<b>第四节 水生真菌</b> .....	193
二、孢子形成的光效应 .....	163	一、淡水真菌 .....	193
三、孢子形成的其他因子效应 .....	165	二、海洋真菌 .....	195
四、孢子形成与孢子形态 .....	165	<b>第五节 真菌引起的物质腐败</b> .....	195
		一、木材和木材制品 .....	196
		二、纸张 .....	196
		三、纺织品 .....	196

四、食品腐败 .....	197	三、内生真菌的传播方式 .....	243
<b>第六节 真菌毒素</b> .....	197	四、研究植物内生真菌的意义 .....	245
一、真菌在粮食和饲料中的带染 .....	198	<b>第四节 昆虫共生真菌</b> .....	245
二、真菌产毒的条件 .....	198	一、昆虫内共生真菌 .....	245
三、真菌毒素中毒症 .....	201	二、昆虫外共生真菌 .....	246
<b>复习题</b> .....	204	<b>第五节 真菌病毒</b> .....	246
<b>第十一章 寄生真菌和捕食真菌</b> .....	205	一、真菌病毒的结构 .....	247
<b>第一节 人体真菌病</b> .....	205	二、真菌病毒的复制 .....	247
一、表皮真菌病 .....	205	三、病毒对寄主真菌的影响 .....	248
二、系统性真菌病 .....	207	四、传布 .....	248
<b>第二节 植物体寄生真菌</b> .....	212	<b>复习题</b> .....	249
一、植物感染的起始期——黏附 .....	212	<b>第十三章 真菌的系统进化</b> .....	250
二、识别现象 .....	214	<b>第一节 真菌在自然界中的地位</b> .....	250
三、真菌孢子在植物表面的萌发 .....	215	一、生物各界的演变 .....	250
四、真菌对植物的入侵 .....	216	二、真菌在自然界中的地位 .....	252
五、真菌在植物中的定居和感染 .....	218	三、卵菌门分类地位演变的依据 .....	254
六、对植物正常生长和生理过程的干扰 .....	221	<b>第二节 真菌的系统进化</b> .....	255
七、影响疾病发生的因素和疾病周期 .....	222	一、真菌各类群的系统发育树 .....	255
八、小结 .....	223	二、真菌界的系统进化 .....	256
<b>第三节 动物体寄生真菌</b> .....	223	三、进化真菌学提出的几个相关问题 .....	260
一、节肢动物寄生菌 .....	224	<b>第三节 真菌系统发育树的构建</b> .....	261
二、动物和鸟类寄生真菌 .....	226	一、表型特征 .....	261
三、两栖动物和鱼类的寄生真菌 .....	227	二、进化指征 .....	261
<b>第四节 捕食真菌</b> .....	227	三、系统树的构建 .....	263
一、捕虫霉目的捕食真菌 .....	228	<b>复习题</b> .....	269
二、丛梗孢科的捕食真菌 .....	228	<b>第十四章 真菌基因组学</b> .....	270
三、捕食真菌的研究概况 .....	230	<b>第一节 概述</b> .....	270
<b>复习题</b> .....	230	一、关于基因组的定义 .....	270
<b>第十二章 共生真菌和真菌病毒</b> .....	231	二、基因组学的术语 .....	271
<b>第一节 地衣</b> .....	231	三、数据库 .....	272
一、地衣的生物学 .....	231	<b>第二节 全基因组测序</b> .....	273
二、地衣共生体相互作用的本质 .....	234	一、图谱 .....	273
三、地衣的分类 .....	235	二、测序和装配 .....	274
<b>第二节 菌根</b> .....	236	三、注释 .....	275
一、外生菌根 .....	236	<b>第三节 功能基因组学和比较基因组学</b> .....	276
二、VA 菌根 .....	238	一、功能基因组学 .....	276
三、兰科菌根 .....	239	二、比较基因组学 .....	277
四、杜鹃科菌根 .....	240	<b>第四节 真菌基因组纵览</b> .....	278
五、蜜环菌与天麻 .....	241	一、已测序真菌的染色体和基因组信息 .....	278
<b>第三节 内生真菌</b> .....	241	二、真菌基因组纵览 .....	281
一、内生真菌的生态学 .....	241	<b>复习题</b> .....	286
二、内生真菌与寄主植物的生物学 .....	242		

## 第二篇 真菌的分类学

### 第十五章 真菌的基本类群及其分类

概况 ..... 288

第一节 真菌的基本类群和分类系统 ..... 288

一、真菌的基本类群 ..... 288

二、真菌的命名及数量估测 ..... 289

三、真菌的主要分类系统 ..... 290

第二节 三个不同的界级类群中的真菌概况 ..... 292

复习题 ..... 298

### 第十六章 壶菌门(Chytridiomycota) ..... 299

第一节 概述 ..... 299

一、生活习性 ..... 299

二、营养体 ..... 299

三、无性繁殖 ..... 300

四、有性生殖 ..... 300

五、分类 ..... 301

第二节 壶菌纲(Chytridiomycetes) ..... 301

一、壶菌目(Chytridiales) ..... 301

二、芽枝霉目(Blastocladales) ..... 304

三、单毛菌目(Monoblepharidales) ..... 305

四、肋壶菌目(Harpochytriales) ..... 306

五、新丽乳香菌目(Neocallimasticales) ..... 306

复习题 ..... 307

### 第十七章 接合菌门(Zygomycota) ..... 308

第一节 概述 ..... 308

第二节 接合菌纲(Zygomycetes) ..... 308

一、毛霉目(Mucorales) ..... 309

二、虫霉目(Entomophthorales) ..... 319

三、捕虫霉目(Zoopagales) ..... 320

第三节 毛菌纲(Trichomycetes) ..... 320

一、营养体 ..... 321

二、无性繁殖 ..... 321

三、有性生殖 ..... 321

四、分类 ..... 321

五、本纲代表属 ..... 321

复习题 ..... 321

### 第十八章 子囊菌门(Ascomycota) ..... 323

第一节 形态特征和分类 ..... 323

一、概述 ..... 323

二、营养体 ..... 323

三、无性繁殖 ..... 323

四、有性生殖 ..... 324

五、子囊果 ..... 325

六、分类 ..... 326

第二节 半子囊菌纲(Hemiascomycetes) ..... 327

一、内孢霉目(Endomycetales) ..... 327

二、外囊菌目(Taphrinales) ..... 330

第三节 不整囊菌纲(Plectomycetes) ..... 330

散囊菌目(Eurotiales) ..... 331

第四节 核菌纲(Pyrenomycetes) ..... 332

一、白粉菌目(Erysiphales) ..... 333

二、小煤炱目(Meliolales) ..... 334

三、冠囊菌目(Coronophorales) ..... 335

四、球壳目(Sphaeriales) ..... 335

第五节 腔菌纲(Leculoascomycetes) ..... 342

一、多腔菌目(Myriangiales) ..... 343

二、座囊菌目(Dothideales) ..... 343

三、格孢腔菌目(Pleosporales) ..... 344

四、缝裂菌目(Hysteriales) ..... 346

五、半球腔菌目(Hemisphaeriales) ..... 346

第六节 盘菌纲(Discomycetes) ..... 347

一、梭绒盘菌目(Medeolariales) ..... 348

二、瘦果盘菌目(Cyttariales) ..... 348

三、块菌目(Tuberales) ..... 349

四、盘菌目(Pezizales) ..... 349

五、星裂盘菌目(Phacidiales) ..... 351

六、厚顶盘菌目(Ostropales) ..... 352

七、柔膜菌目(Helotiales) ..... 352

第七节 虫囊菌纲(Laboulbeniomycetes) ..... 353

一、营养体 ..... 353

二、有性生殖 ..... 354

三、分类 ..... 354

复习题 ..... 354

### 第十九章 担子菌门(Basidiomycota) ..... 356

第一节 概述 ..... 356

一、营养体 ..... 356

二、无性繁殖 ..... 357

三、有性生殖 ..... 357

四、担子果(子实体) .....	357	一、无孢目(Agonomycetales) .....	389
五、担子 .....	358	二、丝孢目(Hyphomycetales) .....	389
六、担孢子 .....	359	三、束梗孢目(Stilbellales) .....	396
七、担子菌的起源 .....	359	四、瘤座孢目(Tuberculariales) .....	396
八、分类 .....	359	<b>第四节 腔孢纲(Coelomycetes)</b> .....	398
<b>第二节 冬孢菌纲(Teliomycetes)</b> .....	360	一、黑盘孢目(Melanconiales) .....	398
一、锈菌目(Uredinales) .....	360	二、球壳孢目(Sphaeropsidales) .....	399
二、黑粉菌目(Ustilaginales) .....	364	<b>复习题</b> .....	400
<b>第三节 层菌纲(Hymenomycetes)</b> .....	367	<b>第二十一章 卵菌门(Oomycota)</b> .....	401
一、银耳目(Tremellales) .....	367	<b>第一节 卵菌门概述</b> .....	401
二、木耳目(Auriculariales) .....	368	一、营养体 .....	401
三、隔担菌目(Septobasidiales) .....	368	二、无性繁殖 .....	401
四、外担菌目(Exobasidiales) .....	369	三、有性生殖 .....	402
五、座担菌目(Brachybasidiales) .....	369	四、分类 .....	402
六、花耳目(Dacrymycetales) .....	369	<b>第二节 水霉目(Saprolegniales)</b> .....	403
七、胶膜菌目(Tulasnellales) .....	370	一、营养体 .....	403
八、非褶菌目(Aphyllorphorales) .....	370	二、无性繁殖 .....	403
九、伞菌目(Agaricales) .....	372	三、有性生殖 .....	403
<b>第四节 腹菌纲(Gasteromycetes)</b> .....	377	四、分类 .....	404
一、腹菌目(Hymenogastrales) .....	379	<b>第三节 水节霉目(Leptomitales)</b> .....	405
二、鬼笔目(Phallales) .....	379	一、营养体 .....	405
三、马勃目(Lycoperdales) .....	380	二、无性繁殖 .....	405
四、鸟巢菌目(Nidulariales) .....	380	三、有性生殖 .....	405
五、硬皮马勃目(Sclerodermatales) .....	381	四、分类 .....	405
六、轴灰包目(Podaxales) .....	381	<b>第四节 霜霉目(Peronosporales)</b> .....	406
七、高腹菌目(Gautieriales) .....	381	一、营养体 .....	406
八、柄灰包目(Tulostomatales) .....	381	二、无性繁殖 .....	406
九、黑腹菌目(Melanogastrales) .....	382	三、有性生殖 .....	407
<b>复习题</b> .....	382	四、分类及代表科、属和种 .....	407
<b>第二十章 半知菌类(Fungi Imperfecti)</b> .....	383	<b>复习题</b> .....	411
<b>第一节 概述</b> .....	383	<b>第二十二章 根肿菌门(Plasmodio-</b>	
一、营养体 .....	383	<b>phoromycota)</b> .....	412
二、无性繁殖 .....	383	一、营养体 .....	412
三、准性生殖 .....	384	二、无性繁殖 .....	412
四、半知菌分类的研究概况 .....	384	三、有性生殖和生活循环 .....	412
五、分类 .....	387	四、分类和代表种 .....	413
<b>第二节 芽孢纲(Blastomycetes)</b> .....	387	<b>复习题</b> .....	413
一、隐球酵母目(Cryptococcales) .....	387		
二、掷孢酵母目(Sporobolomycetales) .....	388		
<b>第三节 丝孢纲(Hyphomycetes)</b> .....	388		
<b>附录</b> .....	414		
拉丁学名与中文学名对照表 .....	414		
<b>主要参考文献</b> .....	428		

# 第一篇

# 真菌生物学

## 史瓦安列羊菌真 一 第

真菌生物学的发展，是随着科学技术的进步而发展的。在19世纪，真菌学作为一门独立的学科而确立。20世纪以来，随着分子生物学、细胞生物学、遗传学、生态学等学科的兴起，真菌生物学得到了飞速的发展。目前，真菌生物学已成为生命科学中的一个重要分支，在农业、医学、工业、环境科学等领域发挥着越来越重要的作用。

真菌是一类广泛分布的真核生物，包括酵母菌、霉菌、担子菌等。它们在自然界中扮演着重要的角色，如分解有机物、参与物质循环、与植物共生等。在医学上，真菌可引起多种疾病，如念珠菌病、曲霉病等。在工业上，真菌可用于生产抗生素、酶制剂、食品添加剂等。在环境科学中，真菌可用于生物修复、生物降解等。

随着科学技术的进步，人们对真菌的认识不断深入。基因组学、蛋白质组学、代谢组学等技术的应用，使得真菌的生理生化、分子生物学、生态学等方面的研究取得了重大突破。未来，随着技术的不断进步，真菌生物学将在更多领域展现出其独特的魅力和价值。

真菌的生物学特性包括：1. 细胞结构：真菌具有细胞壁、细胞膜、细胞核等结构。2. 繁殖方式：真菌主要通过无性繁殖和有性繁殖进行繁殖。3. 生长环境：真菌广泛分布于各种环境中，包括土壤、水体、空气、动植物体等。4. 生理生化：真菌具有独特的生理生化特性，如分泌胞外酶、吸收营养物质等。5. 生态学：真菌在生态系统中扮演着重要的角色，参与物质循环和能量流动。

真菌的生物学特性使其在自然界中具有广泛的分布和多样的功能。随着科学技术的进步，人们对真菌的认识不断深入，真菌生物学已成为生命科学中的一个重要分支。未来，随着技术的不断进步，真菌生物学将在更多领域展现出其独特的魅力和价值。

(1981—) 中国真菌学杂志

真菌的生物学特性使其在自然界中具有广泛的分布和多样的功能。随着科学技术的进步，人们对真菌的认识不断深入，真菌生物学已成为生命科学中的一个重要分支。未来，随着技术的不断进步，真菌生物学将在更多领域展现出其独特的魅力和价值。

真菌的生物学特性包括：1. 细胞结构：真菌具有细胞壁、细胞膜、细胞核等结构。2. 繁殖方式：真菌主要通过无性繁殖和有性繁殖进行繁殖。3. 生长环境：真菌广泛分布于各种环境中，包括土壤、水体、空气、动植物体等。4. 生理生化：真菌具有独特的生理生化特性，如分泌胞外酶、吸收营养物质等。5. 生态学：真菌在生态系统中扮演着重要的角色，参与物质循环和能量流动。



# 第一章 绪 论

真菌广泛分布于地球表面,从高山、湖泊到田野、森林,从海洋、高空到赤道、两极,到处都有真菌。真菌虽然不在空气中生长繁殖,但是它的孢子却成群地飘浮在天空,只要稍微注意,你会发现人类原来生活在真菌的汪洋大海中。

当今世界,生物技术已迈入世界经济的支柱产业,真菌学在生物技术革命的大潮中得到了长足的发展。真菌是原始的真核生物,具有广泛的多样性,真菌生长和繁殖迅速,在很短的时间里便可得到比植物和动物多得多的后代,能够直接、快速地进行遗传性状分离的分析。因此,真菌可以作为研究基础生物学过程中的一个重要的研究工具,真菌基因的多样性以及真菌分子生物学的发展,为生物技术产业提供了一个广阔的天地。真菌已不仅仅再是真菌学家们关心的事了,遗传学家、生物学家、物理学家和化学家们已经涉足到真菌学的研究领域,使得现代物理、化学、数学、计算机技术与微电子学向真菌学渗透,使真菌学的研究快速进入了分子生物学领域。

真菌学发展到今天,已成为在包括分类学、形态学、细胞学、遗传学、生理学和分子生物学等学科基础上建立的一门综合性科学。因此,应该改变过去以分类学和形态学为主的教学体系,代之以全面介绍真菌概貌的教科书,这也是作者编写本书的宗旨之一。

真菌界是一个古老的谱系,种类丰富,已描述的种类约 1 万属,7 万余种。我国真菌学家戴芳澜教授(1893—1973)估计我国真菌的数量约 4 万种,在他所著的《真菌总汇》中仅记载了 7 000 余种。Hawksworth 在 1991 年估计自然界实际存在的真菌,从广义的角度有 100 万~150 万种。这意味着尚有大量的真菌物种等待人们去发现、描述和开发利用。

## 第一节 真菌学的发展史

真菌的系统研究至今约有 300 年的历史,但是它被人类所认识和利用已经有几千年之久。在漫长的历史中,真菌学的发展经历了几个主要的时期。我国真菌学家余永年教授在他的《真菌学的二百五十年》著名论文中,将真菌学发展史分为 4 个时期,即前真菌学阶段(B. C. 5 000—A. D. 1 700)、古代真菌学阶段(1701—1850)、近代真菌学阶段(1851—1950)和现代真菌学阶段(1951—现在)。在周与良教授和邢来君教授编著的《真菌学》(1986)一书中,以及本书第 1 版(1999)中依据余永年教授的历史划分而修改为 3 个时期。然而,自 1996 年世界上第一个真核生物酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)的基因组测序完成,以及其后的人类基因组测序计划的完成,生命科学进入了生物信息学时代,使得真菌学科步入了基因组学时期。

### 一、古代真菌学时期( —1860)

郭沫若在《中国史稿》一书中认为距今 6 000~7 000 年前的仰韶文化时期,我们的祖先已大量采食蘑菇。我国的酿酒史可能始于 7 000~8 000 年前的新石器时期,据古籍记载,早在公元前 25 世纪时黄帝曾与岐伯谈论过醴(即酒),到了夏代就有仪狄酿酒之说。公元前 14 世纪《诗经》一书中便有“若作酒醴,尔惟曲蘖”的记载,显示出我国古代的劳动人民已经掌握了制酒的基本方法。

南宋陈仁玉的《菌谱》(公元 1245 年)记载了浙江等地的 11 种食用菌,如松蕈、竹蕈、鹅膏蕈等,并对这些食用菌的形态和生态等进行了描述和分类,这比西方最早的同类专著早数百年。明代潘之恒的《广菌谱》(公元 1500 年)中描述了 19 种真菌,如木耳、茯苓等。

真菌直接用作药材是我国利用真菌的一大发明,并有着悠久的历史。早在 2550 年前,我们的祖先已知用“神曲”治疗饮食停滞,用豆腐上生长的霉治疗疮痍等。我国最早的药物书《神农本草经》及历代其他本草书中已记载茯苓、猪苓、灵芝、紫芝、雷丸、马勃、蝉花、虫草和木耳等。这些药用真菌经历了上千年医疗实践的考验,迄今仍广泛应用。在《神农本草经》中,不但记载了十多种药用真菌,而且根据形态、颜色、功能等把药用真菌分为 6 类,分别讨论了它们的药性。此后各代的医药书籍对药用真菌均有记载,并进行了简单的分类,如唐代陈藏器的《本草拾遗》、明代李时珍的《本草纲目》以及清代黄宫绣的《本草求真》等。

在这一时期,西方较早的用简单的描述语言研究真菌的是英国的 Ray(1684—1704),他在《植物史》一书中将 94 种真菌分为 4 组,分类标准偏重于生态而很少用形态特征。其次是 Magnol(1689)和 Tournefort(1694),Magnol 是首先在大型真菌的分类中以形态性状作为分类基础的人,Tournefort 在他的《植物学基础》一书中,以属名命名随加特征描述和绘图方法,把真菌分为 6 组。

17 世纪中叶,荷兰人 Anthony van Leeuwenhoek (1632—1723)首先制成了能放大 200~300 倍的简单显微镜。显微镜的发明促使对真菌的研究由大型真菌转入小型真菌,并推动了真菌分类工作和形态结构的研究。

第一个用显微镜研究真菌的学者是意大利的 P. A. Micheli(1679—1737),他在 1729 年出版的《植物新种属》(Nova Platarum Genera)中提出了真菌分类的检索表。他命名的一些真菌属名,如 *Mucor*、*Tuber*、*Polyporus*、*Aspergillus* 等至今仍被采用。荷兰人 D. C. H. Persoon(1761—1836)是这一时期重要的真菌学家之一,他在《真菌纲要》(Synopsis Methodica Fungarum)和《欧洲真菌》(Mycologia Europaeae)等书中所采用的真菌分类系统和方法,成为后来真菌学家工作的基础。与 Persoon 同时代的瑞典人 E. M. Fries(1794—1878)对大型真菌的分类作出了贡献,在他以后的 100 多年里,伞菌和多孔菌的分类都是以他的系统为基础的。

在这一历史时期中,虽然人类对真菌的存在有了一定的认识,并进行了应用和简单的分类,但只是依据易于识别的宏观形态来鉴别真菌,建立了简单的描述语言。然而科学的发展促使真菌学的研究由宏观形态的描述进入细胞形态的观察。

## 二、近代真菌学时期(1861—1950)

1859 年 Darwin 的巨著《物种起源》的发表,开创了生物学研究的新纪元。Pasteur 的乳酸发酵(1857)和丁酸发酵(1863)的经典性研究,彻底粉碎了生物的“自生论”,为真菌学的进一步发展在理论上奠定了基础。因此,在这约 100 年里,真菌学的各个领域,如个体发育、生理、遗传和分类学诸方面都得到了充分的发展。

德国人 H. A. De Bary(1831—1888)是第一个把进化论概念引入真菌分类的人。他和他的学生根据精密的观察和实验结果,出版了《黑粉菌》和《地衣》等专著。1866 年他发表了《真菌的形态学和生理学》一书,书中提出的分类系统是按照进化顺序排列的,成为后来真菌分类系统的基础。他还对真菌的起源和演化进行了研究,并创立了“单元论”假说。另外,他在禾柄锈菌(*Puccinia graminis*)的多态性和转主寄生现象的研究方面做出了特殊的贡献。De Bary 的真菌学知识甚为渊博,取得了多方面的成就,对真菌学的发展具有划时代的意义,所以他被誉为近代真菌学的奠基人。

真菌生理学的早期研究是与 J. Raulin 和 E. Wilders 两人分不开的。J. Raulin(1869)指出微量的 Zn 元素为黑曲霉生长所必需;E. Wilders(1901)指出真菌生长需要多种复杂物质,当时称为“酵母生长素”,如生物素、硫胺素、肌醇等。他们的研究为真菌的营养生理学奠定了基础。

真菌遗传方面的研究,首先是对真菌“性”的发现。Blakeslee(1904)首先在毛霉目中发现了异宗配合现象,后来 Kniep(1920)在黑粉菌中,Buller(1909)在多种高等担子菌中,Dodge(1928)在脉孢菌属(*Neurospora*)中发现了同样的现象。科学家们对真菌的细胞遗传进行了研究,如伴性遗传、致死因子、染色体交换等。在对脉孢菌的遗传性状研究的基础上,用人工方法进行诱变获得了突变体,尤其是营养缺陷型的获得,推动了遗传与代谢的研究。Beadle(1945)在此基础上提出了“一个基因一种酶”的学说,为整个遗传学的研究开



辟了生化遗传学的新领域。

这一时期的真菌分类工作主要是对大量新种的描述及以往资料的收集和整理。其中意大利的真菌学家 P. A. Saccardo(1845—1920)将全世界范围内已发表的有关真菌描述的资料进行了收集整理,用拉丁文汇编成 25 卷的巨著《真菌汇刊》。这一巨著为全世界真菌分类学家提供了方便,为真菌分类学的发展做出了巨大的贡献。

由于生物进化理论的发现和显微镜的发明,这一时期真菌学开始进入了细胞形态的观察,并以形态特征为依据进行了反映自然系谱的分类工作,同时以进化的观点研究生物的遗传性状和生理性状。

### 三、真菌学全面发展时期(1951—1995)

真菌学在近 50 年来得以迅速发展,是与新技术的普遍应用和各门学科的互相渗透分不开的。首先是电子显微镜的发明以及电镜新技术,如遮蔽、冷冻蚀刻、立体扫描等技术的应用,为真菌学由细胞水平进入分子水平的研究创造了良好的条件。其次是化学和生物学技术的发展和运用,以及伴随这一技术的放射性同位素的使用,把真菌学的研究推向一个新的高峰。

近 30 年来,真菌在生物合成途径、比较酶学、胞壁组分、核酸及碱基比率、核酸的分子杂交和基因结构的表达等方面的研究得到了迅速发展。这些生理生化方面的研究成果导致了真菌系统发育和进化研究方面的重大突破。根据赖氨酸生物合成的两条途径的研究、色氨酸生物合成酶的沉降图型、甲壳质(几丁质)或纤维素的胞壁组分,结合 DNA 的 GC 值的研究结果,提出了新的真菌进化路线,并对丝壶菌纲(Hyphochytridiomycetes)和卵菌纲(Oomycetes)的分类地位提出了异议。1988 年,Cavalier-Smith 提出的生物八界系统中,把丝壶菌和卵菌划归于藻菌界(Chromista,在陆家云的《植物病原真菌学》中译为假菌界)(请参阅第十三章)。

电子显微镜的应用给生物学的研究提供了一个分辨率更高的工具,用以观察真菌的细微结构和亚显微结构并取得了重大进展。如鞭毛的 9+2 结构、脉孢菌细胞壁的四层结构、担子菌复杂的桶孔隔膜、细胞核的精细结构以及孢子纹饰等。1957 年 Pontecorvo 指出,在半知菌中存在异核体和准性生殖现象。

近些年来,由于长期使用广谱抗生素、免疫抑制剂和激素等,导致了真菌系统病(深部疾病)的不断出现,发现其中许多致病菌是条件致病菌,已引起世界范围的普遍重视,推动了研究方法的改进,使医学病原真菌的研究取得了很大的进展,改变了以往认为真菌只能引起“疥癣之疾”而不受重视的局面。随着医疗卫生事业的发展,药用真菌日益引起人们的重视,在世界范围内已成为探索和发掘新药的重要领域之一,并显示出广阔的前景。在当前的抗癌药物筛选中,真菌显示出巨大的潜力,据报道,目前发现有 40 个属的真菌发酵物具有抗癌活性,这主要是真菌多糖和萜烯类化合物。

1960 年黄曲霉毒素的发现以及它对动物的毒性和致癌作用,引起了人们对真菌毒素的研究。仅以黄曲霉毒素而言,在 1960 年后的 10 年中就发表了上千篇的研究资料。目前已知的 200 多种真菌毒素中,至少有 10 多种可引起人和实验动物致癌,如黄曲霉毒素、杂色曲霉毒素、黄变米毒素和镰刀菌烯酮等。

分类的目的是以进化论为理论基础,要求分类系统总结进化的历史,反映生物的系谱。在此思想指导下,近 30 年来分类学呈现了百家争鸣的局面,出现了许多新分类系统(见第十三章和第十五章)。其中 G. C. Ainsworth 的系统,在我国广为采用,赞同者较多。但是,近年来由于生物八界系统的出现,真菌所包括的范围有了较大的改动,1995 年出版的权威性《真菌字典》第 8 版(Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi,1995)中,仅把真菌界分为壶菌门、接合菌门、子囊菌门和担子菌门。随着生物技术的发展,对真菌在生物界的地位有了新的认识。

随着真菌学理论研究的不断发展,在这一时期一门新兴的应用真菌的现代学科——菌蕈学(Mushroom Science)形成和发展起来。其中心内容包括菌种培育、堆肥制备、段木准备和栽培管理等几个主要组成部分。菌蕈学的兴起使得食用真菌的研究得到飞跃发展。

真菌遗传学的研究在 20 世纪 70 年代得到了飞速发展。这首先得益于脉冲电泳技术的发明和应用,通过电泳核型分析将丝状真菌中具有重要应用价值的菌株的染色体基因组分离成完整染色体带,从而获知染

色体的数目及基因组的大小。在真菌中已对近 40 个属的真菌进行了报道,这一研究为真菌基因杂交定位及基因作图的研究提供了遗传背景,改变了过去用经典的遗传学方法和细胞学方法对真菌遗传物质基础的研究手段。同时,20 世纪 70 年代发展起来的丝状真菌原生质体融合技术为真菌遗传物质的转移和重组提供了方便的和有效的方法,使得种间甚至属间杂交成为可能。1979 年 Case 等人在粗糙脉孢菌中建立了第一个丝状真菌的 DNA 转化系统,从此,丝状真菌的遗传学研究跨入了分子遗传学时代。

综上所述,真菌学研究在这一时期有了较全面的发展。无论是在真菌的细微结构、生理生化、遗传变异、DNA 重组,还是在医学真菌、药用真菌、食用菌、真菌毒素以及系统分类诸方面都进入了快速的全面发展的时期。

#### 四、真菌基因组学时期(1996— )

1996 年,在欧洲、美国、加拿大和日本共 96 个实验室的 633 位科学家通力协作下,第一个真核生物酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)的基因组测序完成。2002 年粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)基因组测序完成。2003 年第一个丝状真菌粗糙脉孢菌(*Neurospora crassa*)基因组测序完成。由此开创了真菌基因组学的新纪元。由于真菌在多领域发展中具有重要价值,因此国际上许多国家纷纷制订了真菌基因组研究计划,对真菌基因资源的开发展开了激烈的竞争。

从酿酒酵母基因组测序完成截至 2008 年的约 10 年间,在 NCBI 和其他网站上已公开发布了约 80 种真菌的基因组序列,包括子囊菌门(Ascomycota)59 种、担子菌门(Basidiomycota)8 种、接合菌门(Zygomycota)2 种、微孢子虫(Microsporidia)1 种、卵菌门(Oomycota)4 种,以及使艾滋病患者并发肺炎的卡氏肺孢子虫[(*Pneumocystis carinii*),现更名为耶氏肺孢子菌(*Pneumocystis jiroveci*)]等。这些真菌基因组大小为 2.5~81.5 Mb,包括重要的人类病原菌、植物病原菌、腐生菌和模式生物(见第十四章)。

基因组序列数据的生物信息学注释是功能基因组学的初级步骤。基因组注释引导新基因的发现及其功能的鉴定,还能使真菌种间的许多不同点和相似性清楚地显现出来。目前数据库中的大多数真菌序列的信息是从已被测序的真菌中积累获得的,例如,人类病原菌:烟曲霉(*Aspergillus fumigatus*),白假丝酵母(*Candida albicans*),新型隐球酵母(*Cryptococcus neoformans*),耶氏肺孢子虫(*P. jiroveci*),荚膜阿耶罗菌(*Ajellomyces capsulatus*,无性型为 *Histoplasma capsulatum*)等;植物病原菌:灰葡萄孢(*Botryotinia fuckeliana*),稻瘟病菌(*Magnaporthe grisea*),颖枯壳针孢(*Phaeosphaeria nodorum*),核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*),玉米黑粉菌(*Ustilago maydis*),禾柄锈菌(*Puccinia graminis*)等;生物降解真菌:黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)等;模式真菌:酿酒酵母,构巢曲霉(*Aspergillus nidulans*),黑曲霉(*Aspergillus niger*),粗糙脉孢菌(*Neurospora crassa*),毕赤酵母属(*Pichia*)和裂殖酵母属(*Schizosaccharomyces*),米曲霉(*Aspergillus oryzae*)等。

在考虑基因组信息作为一个整体的前提下,由于基因组学的发展而衍生出来一些新的学科,例如研究有机生命体之间的共性与个性、细胞生长阶段的时空性、物理生长条件,以及物种之间或与环境之间的相互作用等基础研究。基因组大规模测序后信息的传递和分析将会导致丰富的全基因序列数据库的建立,使生命体的分类信息情况成为公共的信息资源。不久以前似乎还仅仅是一个想法或愿望的事情也将因此很快变成现实,并使人们能对整个基因组进行研究。不久的将来,科学家就能够确定生物的组织结构,监控遗传密码的表达,区别生物学功能、细胞组成和结构组成,不但可以定义单个活体细胞表型功能甚至包括生命体全部细胞的表型功能。真菌基因组的研究,也为深入研究真菌的生物学特性及促进医疗卫生、工业、农业、环境保护及能源开发等多个领域的发展带来不竭的动力。

200 年前那些真菌学者及百科全书的编辑们收集资料时,认为对真菌知识的理解是源于对现存知识的汇集和整合。与当前真菌全基因序列数据库的建立和信息传递与分析所获得的理论是基本相似的。所不同的是基因组学研究不但产生数据,同时还要有许多新的工具去分析它们。随着重要真菌物种基因组测序的完成,以及新基因的发现,系统了解真菌基因组内所有基因的生物功能成为基因组时代的研究重点。这一阶