



普通高等教育“十二五”规划教材

菌物学

李玉 刘淑艳 主编



科学出版社

普通高等教育“十二五”规划教材

菌 物 学

李 玉 刘淑艳 主编

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

菌物是自然界中多样性十分丰富的一类生物,是目前生物学领域发展最快的学科之一。本书对菌物学相关概念和理论进行了详细的阐述。全书共分14章,前6章为菌物生物学基本知识和理论,包括菌物的一般形态特征、繁殖、生理生化、遗传、分子生物学和基因组学、菌物代谢及其产物等内容。后8章为菌物分类学部分,主要按照最新的菌物分类系统,阐述各主要菌物类群的一般形态和分类,并对其中重要的代表属种进行介绍。第七章为非真菌界菌物,包括原生动物界中的黏菌、根肿菌,藻物界中的卵菌、丝壶菌和网黏菌。第八章至第十三章分别介绍壶菌门、芽枝霉菌门、新丽鞭毛菌门、接合菌门、子囊菌门、担子菌门的一般形态和分类。虽然无性型真菌不是一个分类学意义上的群体,由于其中好多类群是农林生产中重要的病原菌,本书把它单独作为一章,意在帮助读者对这一类群有清晰的认识。另外,在介绍菌物的重要属或种时,本书尽量配以适当的手绘图或显微图,意在帮助初学者对这一重要类群产生感性认识。

本书可作为综合大学、农林院校和师范院校的生物学、微生物学、药学、食品科学、植物(森林)保护、资源、农学、环境、林学等专业,特别是菌物学、菌类作物学专业学习菌物学的教材,也可作为硕士、博士研究生的参考教材,同时还可为从事工、农、医方面的科研工作者或技术人员提供参考。

图书在版编目(CIP)数据

菌物学/李玉,刘淑艳主编. —北京:科学出版社,2015

普通高等教育“十二五”规划教材

ISBN 978-7-03-0411109-9

I. ①菌… II. ①李… ②刘… III. ①菌类植物-高等学校-教材

IV. ①Q949.3

中国版本图书馆CIP数据核字(2014)第129081号

责任编辑:丛楠 孙青 / 责任校对:李影

责任印制:赵博 / 封面设计:迷底书装

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>

文林印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015年4月第一版 开本:787×1092 1/16

2015年4月第一次印刷 印张:20 1/4

字数:467 000

定价:46.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《菌物学》编写委员会

主 编 李 玉 刘淑艳

副主编 陈双林 吕国忠 孙广宇 边银丙

编著者 (按姓氏汉语拼音排序)

边银丙	华中农业大学
陈双林	南京师范大学
范 藜	首都师范大学
金 静	青岛农业大学
李 玉	吉林农业大学
李 壮	山东农业大学
刘淑艳	吉林农业大学
吕国忠	大连民族学院
孙广宇	西北农林科技大学
王 丽	吉林大学
王 琦	吉林农业大学
王生荣	甘肃农业大学
杨 红	沈阳农业大学
于 莉	广东海洋大学
余知和	扬州大学
审 稿 魏江春	中国科学院微生物研究所
姚一建	中国科学院微生物研究所

序

地球生物圈是由具有独立生命活动能力并具有核膜的真核细胞生物和不具有核膜的原核细胞生物,以及具有半独立生命活动能力的非细胞病毒大分子等千差万别的多种多样生物所组成。其中除了人们熟知的多种多样的动物和植物之外,还有更加多种多样的菌类生物。其中有真核的菌物,包括真菌、假菌和黏菌;还有原核的细菌,包括真细菌、放线菌和古细菌等名目繁多的菌类生物。无论是动物、植物或菌类生物都是由细胞所组成的,而所有的细胞生物以及非细胞的大分子病毒都是由分子所组成,这是它们的共性。生命科学发展到分子水平无疑是人类在认识生命中的一大进步,其科学意义和实际意义之大不可估量。然而,面对地球生物圈的生物多样性,言只谈共性,只谈分子,却不知其所云为何种生物,犹如面对各种复杂的机器,言只谈螺钉、螺帽和微电子器件,却不知其所云为何种机器一样!面对名目繁多的菌类生物,如何去辨认和研究它们,是当前生命科学教育中的空白,因而也是无法回避的重要课题之一。

细菌中的真细菌包括放线菌或古细菌,均属于原核细胞生物。而真菌(Fungi)、假菌(Pseudofungi)和黏菌(Myxomycetes)则属于真核细胞生物。由于它们在表型性状上彼此接近,在20世纪中叶曾被归入广义的复系类群真菌界(Kingdom Fungi),亦即现在所谓的菌物所包含的范畴。

由于生命科学的飞速发展,人类对于生命的认识日益深入,因而,在表型与基因型相结合的性状中,真菌则呈现出具有共同祖先性状的单一菌类生物类群的特点,即所有成员是同一祖先繁衍而来的单系类群(monophyletic group),隶属于狭义的真菌界,其中不包括假菌和黏菌。而黏菌(Myxomycetes)和假菌(Pseudofungi)则分别为具有各自共同祖先性状而不同于真菌的另类真核菌类生物。它们分别是原生动物界(Protozoa)和藻状菌界(Chromista)中的部分成员。

鉴于上述不同的三类真核菌类生物历来是由真菌学家进行研究的,于是,泛指这三类不同真核菌类生物,即真菌界的真菌,藻状菌界的假菌,以及原生动物界的黏菌的普通名称“菌物”便应运而生。“菌物”不能被理解为“菌物界”,因为它不是单系类群。它只是三类不同真核菌类生物的总称,犹如“微生物”不是“微生物界”,只是一切原核和真核的微观生物的总称一样。不过,微生物(microorganism)及微生物学(microbiology)作为二级学科已被广泛认可。由于菌物包括宏观与微观两部分,不能简单地归入微生物。然而,“菌物”与“菌物学”尚无相对应的英文名称。尽管对这三类不同的真核菌类生物有“由真菌学家研究的生物”(organisms studied by mycologists)、“真菌联合体”(union of fungi),以及用真菌英文词的词头字母小写“fungi”泛指“菌物”、用真菌英文词的词头字母大写“Fungi”特指“真菌”的表述法,不过所有上述英文表述法,终究难被认可为名称。如果将“菌物”用所指的广义真菌,即曾包括上述三类真核菌类生物的泛真菌的英文词“pan-fungi”作为“菌物”的英文名称,用“pan-mycology”作为“菌物

学”的英文名称,也许比现有的英文表述法更为确切并符合“名称”的定义,即某一事与物的称呼。

菌物既然是三大不同真核菌类生物的通称或总称,它所包含的菌类生物多样性,是生物圈中除昆虫以外最为丰富的类群,因而,也是人类可持续发展中不可缺少的可再生资源宝库。而且,它还具有昆虫所不具有的能通过大规模工业化生产方式进行开发的优势。因此,菌物学作为一门学科,无论在科学上,或人类可持续发展的实际需求中,都具有不可替代和不可估量的重要意义。

由工程院院士、著名菌物学家、吉林农业大学李玉教授主编的菌物学,正是填补了当前生命科学教育中的这一空白。它的出版必将在菌物科学人才培养和教育中,在促进菌物资源产业的开发中发挥积极作用。



魏江春 中国科学院院士
中国菌物学会名誉理事长
2014年10月31日于北京

前 言

菌物是地球生物圈中重要的生物类群之一,据最新估计全世界约有 510 万种,也是多样性最丰富的类群之一。菌物与绿色植物和动物不同,也与绝大多数细菌、放线菌和更为原始的其他类群不同。它具有真正的细胞核,没有叶绿素,能产生孢子,一般都能进行有性繁殖和(或)无性繁殖,其营养体通常是丝状具有分枝的结构或是单细胞、原质团,具有甲壳质或纤维质的细胞壁,以吸收或吞噬的方式进行营养。它通常由菌物学家们进行研究。目前这个庞大的家族包括分属三个界中的生物,即真菌界(Fungi)、茸鞭生物界(Stramenopila)和原生动物界(Protozoa)。

菌物与人类的关系十分密切,从人们餐桌上不可缺少的菌菜到医疗保健的食药菌物开发,从农业生产的病虫害防治到自然与生态环境的保护与治理,从挽救人类生命的青霉素提取到各种抗癌药物的研制,从以酵母为基础的基因工程技术到人类全基因组序列的诠释,都离不开菌物的重要作用,它是人类最好的朋友之一。从粮食作物、蔬菜、果树、林木病害的发生到食物腐败、房屋发霉、人畜患病,菌物又是人类生产和生活的敌人之一。正是由于这种错综复杂的作用,使人们越来越关注菌物。本书正是在此基础上,意在普及菌物相关知识,阐明菌物的概念、生长发育、繁殖、遗传变异以及生态、分子生物学和基因组学,同时阐述重要菌物类群的主要特征和分类现状,是生物学、微生物学、药学、食品科学、植物(森林)保护、资源、农学、环境、林学等专业,特别是菌物学、菌类作物学专业的重要课程之一。

本书共分 14 章,前 6 章为菌物生物学基础知识,后 8 章为菌物分类学部分,依据《菌物词典》第十版的分类系统,并结合最新的研究进展,阐述各主要菌物类群的一般形态和分类,并对其中重要的代表属种进行介绍。第一章由李玉编写,第二章由莉和杨红编写,第三章由李玉和刘淑艳编写,第四章由范藜和吕国忠编写,第五章由边银丙和刘淑艳编写,第六章由王琦编写,第七章由陈双林编写,第八章至第十章由范藜编写,第十一章由王丽编写,第十二章由孙广宇、余知和、金静、王丽编写,第十三章由边银丙、李壮、王生荣编写,第十四章由吕国忠编写。另外,肖杨、徐章逸、刘朴等老师为本书的编写和统稿提供帮助,在此表示忠心感谢。正是所有作者的共同努力,才使本书得以顺利完成。

本书成稿之后,中国科学院真菌地衣重点实验室魏江春院士、中国科学院微生物研究所标本馆馆长姚一建教授对书稿进行了修改和评审。同时,魏院士还为本书写了序言。

我们一直在努力,想把本书编著成一本既具有一定的理论性,又具有一定的实践指导作用的菌物学书籍,但由于多方面的原因,本书可能还存在很多不尽如人意的地方,还请广大读者多提宝贵意见,以便在今后加以改正,为菌物学的发展和传承贡献我们的一份力量。

编 者

2014 年 11 月 31 日于长春

目 录

序	
前言	
第一章 绪论	1
第一节 什么是菌物	1
一、菌物的定义	1
二、菌物的种类	1
第二节 菌物学的发展史	1
一、古典菌物学时期	2
二、菌物学形成时期	3
三、菌物独立成界时期	6
四、菌物多界化时期	6
第三节 菌物与人类的关系	7
一、菌物对人类的益处	7
二、菌物对人类的害处	9
本章小结	10
思考与拓展练习	11
第二章 菌物学基础知识	12
第一节 菌物的营养体	12
一、丝状营养体	12
二、单细胞营养体	14
三、菌丝的变态	14
第二节 菌物的细胞结构	17
一、细胞壁	17
二、原生质膜	18
三、细胞核	18
四、线粒体和核糖体	19
五、内膜系统	19
六、细胞骨架和细胞质的移动	20
七、其他内含体	20
第三节 菌物的生殖	21
一、无性繁殖	21
二、有性生殖	23
三、准性生殖	25
第四节 菌物的生活史	26
一、菌物的生活史概念	26
二、菌物的生活史类型	26
本章小结	27
思考与拓展练习	27
第三章 菌物分类学与系统学	28
第一节 菌物分类学	28
一、菌物分类学的意义	28
二、菌物在生物界中的地位	31
三、菌物的分类系统	33
四、菌物的命名规则	36
第二节 菌物系统学	39
一、什么是菌物系统学	39
二、菌物各类群间的系统学关系	40
本章小结	44
思考与拓展练习	44
第四章 菌物的营养与生态	45
第一节 菌物的营养	45
一、营养物质和营养方式	45
二、营养物质的运输	51
第二节 菌物生态	54
一、菌物多样性	54
二、菌物生态类型	54
本章小结	65
思考与拓展练习	66
第五章 菌物遗传与分子生物学	67
第一节 菌物的性	67
一、菌物“性”的定义	67
二、同宗结合与异宗结合	67
三、性亲和系统	70
第二节 菌物的准性生殖	75
一、菌丝体的同核现象与异核现象	75
二、准性生殖的过程	75

三、准性生殖与有性生殖的异同点	78	第七章 非真菌界菌物	128
第三节 细胞质遗传与体细胞不亲和性	78	第一节 原生动物界中的菌物	128
一、线粒体的结构与功能	78	一、黏菌	128
二、菌物细胞质遗传的特征	79	二、网柄菌和集胞菌	135
三、菌物体细胞不亲和性	81	三、根肿菌	138
第四节 遗传标记与遗传分析	83	四、原柄菌和鹅绒菌	140
一、菌物遗传标记的种类	83	第二节 茸鞭生物界中的菌物	142
二、粗糙脉孢菌的四分体分析	85	一、卵菌	142
三、非顺序四分体的遗传分析	88	二、丝壶菌	148
第五节 菌物的分子生物学	90	三、网黏菌	149
一、菌物 DNA 的复制、转录、翻译和调控	90	本章小结	151
二、菌物学研究中常用的分子生物学方法	92	思考与拓展练习	152
三、菌物基因工程研究概况	93	第八章 真菌界:壶菌门	154
第六节 菌物基因组学	95	第一节 概述	154
一、菌物基因组结构特点	95	一、主要形态特征	154
二、几种模式菌物的基因组特点	96	二、生活习性	157
三、菌物比较基因组学	105	三、经济重要性	157
本章小结	106	第二节 分类	157
思考与拓展练习	106	一、壶菌纲	157
第六章 菌物代谢及其代谢产物	108	二、单毛壶菌纲	159
第一节 菌物的分解代谢	108	本章小结	161
一、碳的分解代谢	108	思考与拓展练习	161
二、氮的分解代谢	110	第九章 真菌界:芽枝霉菌门	162
三、脂类的分解代谢	111	第一节 概述	162
第二节 菌物的合成代谢	112	一、营养体	162
一、碳的合成代谢	112	二、无性繁殖	162
二、氨基酸的生物合成	113	三、有性生殖	162
三、脂类的生物合成	115	第二节 主要类群	162
四、次级代谢产物的合成途径	115	本章小结	164
五、代谢的调节	118	思考与拓展练习	164
第三节 菌物代谢产物的药理活性和毒理作用	118	第十章 真菌界:新丽鞭毛菌门	165
一、菌物代谢产物的药理活性	119	本章小结	166
二、菌物代谢产物的毒理作用	123	思考与拓展练习	166
本章小结	127	第十一章 真菌界:接合菌门	167
思考与拓展练习	127	第一节 概述	167
		一、形态特征	167
		二、分类	168
		第二节 接合菌纲	169
		一、形态特征	169
		二、分类	169

第三节 毛菌纲	175	第十二节 肺孢子菌纲	212
一、形态特征	175	第十三节 裂殖酵母菌纲	213
二、分类	175	第十四节 外囊菌纲	214
本章小结	176	本章小结	216
思考与拓展练习	176	思考与拓展练习	216
第十二章 真菌界:子囊菌门	177	第十三章 真菌界:担子菌门	217
第一节 概述	177	第一节 概述	217
一、营养体	178	一、营养体	217
二、无性繁殖与有性生殖	179	二、无性繁殖与有性繁殖	219
三、子囊果与子囊的类型	181	三、担子果及担子的类型	220
第二节 子囊菌的分类	183	第二节 担子菌的分类	221
一、子囊菌的分类依据	183	一、担子菌的起源	221
二、子囊菌的分类系统	184	二、担子菌的分类系统	221
第三节 座囊菌纲	185	第三节 锈菌亚门	222
一、煤炱菌目	185	一、概述	222
二、座囊菌目	185	二、锈菌目	222
三、多腔菌目	186	第四节 黑粉菌亚门	232
四、格孢腔菌目	186	一、营养体	233
五、葡萄座腔菌目	187	二、无性繁殖	233
第四节 散囊菌纲	187	三、有性繁殖	233
一、散囊菌目	187	四、代表类群	233
二、爪甲团囊菌目	189	第五节 伞菌亚门	238
三、球囊菌目	190	一、概述	238
第五节 虫囊菌纲	191	二、伞菌亚门的分类	239
第六节 茶渍纲	192	三、伞菌纲	239
第七节 锤舌菌纲	193	四、花耳纲	253
一、白粉菌目	193	五、银耳纲	254
二、柔膜菌目	198	本章小结	255
三、斑痣盘菌目	200	思考与拓展练习	256
第八节 盘菌纲	201	第十四章 无性型真菌	257
第九节 粪壳菌纲	204	第一节 概述	257
一、冠囊菌目	204	一、营养体	257
二、肉座菌目	204	二、无性繁殖	257
三、小囊菌目	205	第二节 无性型真菌的分类	264
四、间座壳目	205	第三节 无性型真菌的主要类群	265
五、蛇口壳目	208	一、丝孢菌	265
六、粪壳菌目	209	二、腔孢菌	285
七、炭角菌目	209	本章小结	301
第十节 酵母菌纲	210	思考与拓展练习	301
第十一节 新盘菌纲	212	主要参考文献	303

第一章

绪论

内容提要

本章主要介绍了菌物的定义、菌物学发展的历史、菌物与人类的关系。

第一节 什么是菌物

一、菌物的定义

菌物是指具有真正细胞核,没有叶绿素,能产生孢子,一般都能进行有性和(或)无性繁殖,其营养体通常是菌丝体或是单细胞、原质团,具有甲壳质或纤维质的细胞壁,以吸收或吞噬的方式吸收营养的一群生物。这些特征表明这类生物与绿色植物和动物不同,也与绝大多数细菌、放线菌和更为原始的其他类群不同。同时,越来越多的事实又证明菌物也不是亲缘关系密切的一类有机体,因此“菌物”(fungi)一词所指的不是分类学的类群,而是指由菌物学家们研究的一类生物,这个庞大的家族包括分属三个界中的生物,即真菌界(Fungi)中所包含的壶菌、接合菌、子囊菌、担子菌、芽枝霉菌、新丽鞭毛菌及一些有性阶段未知的无性型真菌等,原生动物界(Protozoa)中的黏菌(slime mold)、根肿菌,茸鞭生物界(Stramenopila)中的卵菌、丝壶菌和网黏菌(详细的分类见第三章第一节),茸鞭生物界中的卵菌、丝壶菌和网黏菌通常也被称为假菌。所以现在提到真菌时仅指真菌界中的类群,在英文中用 Fungi(F 大写)表示,而用菌物来代表真菌、假菌和黏菌等类群,英文用 fungi(f 小写)表示。

二、菌物的种类

菌物是生物中一个庞大的类群。1971年,Ainsworth 统计地球上约有菌物 45 000 种;1991年,Hawksworth 根据已经描述的植物种类按 6:1 的比例估计全世界的菌物种类约有 150 万种;2011年,Blackwell 基于高通量测序技术估计菌物应有 510 万种。目前已经报道的种类有 12 万余种。我国菌物已知种数约为 14 700 种,其中茸鞭生物界(主要是卵菌)约 300 种,原生动物界(主要是黏菌)约有 340 种,真菌约 14 060 种(戴玉成和庄剑云,2010)。

第二节 菌物学的发展史

实际上,菌物学也像其他生物学分支/学科一样,在其发展史中,因有两个历史性突破,而可划分为三个时期。一个是显微镜的发现,使人们观察认知菌物由宏观世界进入微观世界。另一个就是分子生物学的发展,推动了整个生命科学世界的根本变化,聚合酶链反应的广泛深入应用,使人们获得更多的 DNA 序列,从而使分子进化研究得以充分发展进而使整个菌物分类体系发生变化,从生命世界的本质上进一步阐述了菌物。尽管这一领域还在不断地推陈出

新,但是一个全新的菌物学分类体系已初步形成。

虽然人类认识和利用菌物已有数千年之久,但菌物作为一门学科开展研究还不足 300 年。我国著名菌物学家余永年教授在《真菌学的二百五十年》中,将真菌学发展史分为 4 个时期,即前真菌学阶段(B. C. 5000~A. D. 1700 年)、古真菌学阶段(1701~1850 年)、近代真菌学阶段(1851~1950 年)和现代真菌学阶段(1951 年~)。之后一些学者将余永年教授的划分修订为 3 个时期,即古真菌学时期(~1860 年)、近代真菌学时期(1860~1950 年)和现代真菌学时期(1951 年~)。

历史从一定意义上说是人类认识事物过程的记载,尽管各个学科史都有断代史的研究,但作为川流不息的历史长河从未间断,菌物学也不例外,本书根据前人研究结果和现代菌物学发展状况,将菌物学发展历史分为 4 个时期,即古典菌物学时期(B. C. 5000~A. D. 1728 年)、菌物学形成时期(1729~1968 年)、菌物独立成界时期(1969~1994 年)、菌物多界化时期(1995 年~)。

一、古典菌物学时期

这一时期对菌物的认识多处于萌芽状态,而且充满了迷信和神道观念。对于菌物的认识和利用最早始于中国。郭沫若认为距今 6000~7000 年的仰韶文化时期,我们的祖先已大量采食蘑菇,而酿酒的历史可能始于 7000~8000 年前的新石器时期。公元前 25 世纪时黄帝与歧伯讨论过醪醴,夏代又有仪狄酿酒之说,即“古有醴酪,禹时仪狄作酒”(《五帝》),这里的醴就是甘酒,即清酒;酪为浆,就是浑酒。无论清酒、浑酒制作过程都离不开菌物,正像《诗经》记载“若作酒醴,尔惟曲药”,所以古代劳动人民已掌握制酒原理,从而说明了对菌物的认知。漫长的中国历史中直接涉及菌物的文字更是屡见不鲜,许多是和世界观、人生观、哲学思想相联系的。《庄子》中“朝菌不知晦朔、蟪蛄不知春秋”,《列子》中“朽壤之上有菌芝者,生于朝,死于晦”都是对时光飞逝的感叹;一些则是寄托着某种情感,像曹植就多次把芝草和他心中的那位美人联系在一起:“采三秀兮山间……”,“灵芝生天地,朱草被洛滨,荣华相晃耀,光采晔若神”。在《洛神赋》中更是直抒心怀:“攘皓腕于神浒兮,采湍瀨之玄芝,余情悦其淑美兮,心震荡而不怡。”

在数千年的中国文化中饮食文化始终占据着重要位置,而在可食美味中菌物备受赞许,“味之美者,越骆之菌”简洁明了,《吕氏春秋》中有“齐文宣帝凌虚宴取香菌以供品味”,说明菌物早已进入国宴的杯盘之中,杨万里写“色如鹅掌味如蜜,滑如莼丝无点涩,伞不如笠钉胜笠,香留齿牙麝莫及,菘羔褚鸡避席揖,餐玉菇芝当却粒”则是诗人美食家的感慨。

在关注饮食的同时自然关注健康与保健,在中医药学中历来讲究“药食同源”。直接用菌物作为药材在我国同样有着悠久的历史。2550 年前我们的祖先已经掌握用“神曲”治疗积食,用豆腐上的霉治疗疮痍。我国最早的药书《神农本草经》(100~200 年)和之后的历代本草中都记载有至今仍广泛应用的茯苓、灵芝、马勃、虫草等。值得提出的是历代本草都是根据菌物的形态、颜色、功能,遵循阴阳五行形成了按照四气五味、升降浮沉、配伍七情、君臣佐使、辨证施治、藏象气化、因时服药、引经报使、地道药材等为核心的理论体系的实践。

在古代文献中关于菌物的记述,中国素以典籍蕴藏丰富而闻名,这些珍贵的文化遗产对认识、辨析、考证、总结菌物学的发展有着不可估量的价值,除了散见于各种史籍、农书、笔记、字书之中的资料外,专门涉及菌物的图谱、专著也早于西方数百年。

《太上灵宝芝草品》是世存最早的菌物图鉴,自公元 2 世纪以来芝草图见于古代著录甚多,

但此书赖以《道藏》而得流传,成熟应在东晋末年,书中记述芝草 103 种,对菌物的生态、生理等现象有十分逼真的描述。菌物专著则首推南宋陈仁玉的《菌谱》(1245 年),它记载了 11 种菌类,描述了形态、生态,进行了分类,之后还有明代潘之恒的《广菌谱》、吴林的《吴菌谱》(1703 年)等。

西方也是从酿酒开始认识菌物发酵的,只是当时人们并不知道这是由酵母发酵来完成的,而是归功于伟大的地狱判官(God Osiris)。古希腊人和罗马人崇拜酒神,庆祝酒神节。而中美洲的危地马拉创造玛雅文明的玛雅人(Maya)留给现代人的只剩下了蘑菇石雕,珍藏在危地马拉人类博物馆的石雕高 332cm,菌盖直径 15cm。这些应当是距今 3000 年的作品,有人认为这是玛雅文化的性崇拜,是“性神”,但蘑菇在当地人的宗教和神话活动中的作用却是毋庸置疑的。世界上许多地方的原始部落都把菌物与超自然的现象联系起来,无论是北美洲抑或是欧洲、亚洲,包括菌物子实体雕刻的神像、图腾甚至陪葬品。在西方见诸文字的不是菌物本身而是由菌物带来的破坏性的灾难,如《吠陀》(B. C. 1200 年)曾有植物病害的记录,《圣经》中也有枯萎和霉病的记载。首次描述菌物的罗马人,在庞培[纪元后 79 年威苏威火山(Vesuvio)爆发后留下的废墟中]挖掘出了绘有菌物的壁画,更多是嵌于陶器、石雕及其他装饰物。这一时期较早用简单描述语言研究菌物且贡献最大的是 Clusius(1526~1609 年),他第一个出版了涉及菌物的专著。与此同时的另外两个人,一个是英国的 John Ray(1627~1705 年),他在《植物学》一书中将 94 种菌物分为 4 组,但分类标准偏重于生态,而很少用形态特征。另外一位是 Vam Sterbeeck(1630~1693 年),他记述菌物的目的在于实用,他热切地希望能够寻找到准确无误地辨认可食菌类的方法来区别毒蕈。Magnol 1659 年首次在大型菌分类中将形态分类作为基础。Tournefort(1656~1708 年)在他的《植物学基础》中以属名命名附加特征描述和绘图的方法把菌物分为 6 组。

二、菌物学形成时期

1729 年,意大利真菌学家 P. A. Micheli 写了《植物新属》(*Nova Genera Plantarum*),以此为分界,标志着真正的菌物学诞生。Micheli 也是第一个用显微镜系统研究菌物的人。

诺贝尔奖获得者医学家 R. S. Yalow 说:“只有当学科的工具成为可能,新的事实才会显现”。显微镜就是一个为人们展现新的事实的工具。人们的肉眼只能看到直径大于 $100\mu\text{m}$ 的东西。通常科学史中把 A. van Leeuwenhoek(列文胡克)记载为显微镜的发明人,其实很难把显微镜的发明归功于任何一个人。早在古希腊和古罗马时代,人们就知道用普通玻璃磨制透镜,大约在 1598 年,荷兰的眼镜制造商 H. Jansen 和他的儿子 Z. Jansen 两人把不同透镜合并在一起增大放大率而获得显微功能。75 年后, Leeuwenhoek 磨制了 419 块透镜并采用其中一些造成了 247 个简单的显微镜,最好的能放大到 270 倍。在观察了微生物世界 50 年之后, Leeuwenhoek 于 1723 年去世,享年 91 岁,他的头像被登在美国微生物学会月刊《微生物学报》的封面。显微镜的出现使人们结束了只用肉眼宏观上观察大型菌物的时代,推动了菌物的分类和形态结构的研究,开启了一个新的时代。

(一) 代表学者

这一时期作为菌物学的奠基者主要有以下代表学者。

(1) 米奇里(P. A. Micheli, 1679~1737 年)。他的《植物新属》(*Nova Genera Plantarum*)提出了分属检索表,将大型菌分为 4 大类并可检索到种,有精美的插图和准确的描述。由他命

名的属 *Aspergillus*、*Clathrus*、*Geaster*、*Mucor*、*Polyporus*、*Tuber* 等至今采用。他第一个观察到囊状体和 4 个担子的着生状态；第一个培养了菌物，如曲霉、灰霉、毛霉等的一些种；同时用封闭和暴露法通过接种证明了灰霉菌的孢子通过空气传播。

(2) 林奈(C. Linnaeus, 1707~1778 年)。尽管他在菌物学上的贡献甚微,但菌物学和其他生物分支学科一样从他提出的“双名法”中受益匪浅,他对整个生物学起到了巨大的推动作用。1981 年第十三届国际植物学会议通过了真菌的命名起点以林奈 1753 年发表的《植物的种》为依据的规定。

(3) 佩尔松(D. C. H. Persoon, 1761~1836 年)和弗里斯(E. M. Fries, 1794~1878 年)。他们是早期作出最杰出贡献的西方菌物学家,佩尔松的《真菌观察》《真菌属、科、目、纲的分类》《真菌纲要》和《欧洲真菌》是菌物学的奠基之作,他采用的系统和方法成为后来真菌学家的工作基础。弗里斯的《真菌系统》对大型菌的分类具有特殊意义,被誉为“真菌学的林奈”。

(4) 狄巴利(de Bary, 1831~1888 年)。1859 年,达尔文的巨著《物种起源》发表,进化作为一个事实被接受,同一时代巴斯德的乳酸发酵(1857 年)和丁酸发酵(1863 年)的经典研究粉碎了生物“自生说”,也推进了菌物学的发展。狄巴利和他的学生以其精密的观察和实验结果出版了《黑粉菌》(1853 年)、《地衣》(1859 年)等专著,论证了马铃薯晚疫病菌的致病性(1861 年),阐明了小麦秆锈菌的多态性和转主寄生现象(1865 年),1866 年他又写了《真菌、黏菌、细菌的比较形态学和生理学》,1884 年再版,1887 年译成英文,此书的分类系统是按进化顺序排列的,与现在普遍接受的系统相似,他多方面的成就和渊博的知识使其成为“近代菌物学的第一人”。

狄巴利以后大量的研究论文和著作问世,其中,P. A. Saccardo(1845~1920 年)的《真菌汇刊》(*Sylloge Fungorum*)、C. J. Oudemans(1825~1906 年)死后才得以出版的《真菌系统详述》(*Enumeratio Systematica Fungorum*)、G. Lindau(1866~1923 年)和 P. Sydow(1851~1925 年)的《真菌及地衣文选》(*Thesaurus Litteraturea Mycologicae et Lichenologicae*)是杰出的代表作。

(二) 主要学术成就

这一时期也是菌物学全面发展的时期,如生理、遗传、个体发育和分类学等诸多方面都取得了重要进展。

1. 显微结构的研究 电子显微镜技术的应用,使生物学家可以在更高分辨率条件下观察生物的显微或亚显微结构,如游动孢子鞭毛的 9+2 结构、须边体(lomasome)、壳质体(chitosome)等,脉孢菌胞壁的 4 层结构,担子菌复杂的桶孔隔膜(dolipore septum),细胞核的细微结构,孢子纹饰,吸器与寄主的关系等。

2. 菌物生理学、生物化学、遗传学 在纯培养技术发展之后的二三十年中生理学研究陆续开展,菌物生理学的研究早期应该首推 J. Raulin,他(1869)指出了微量 Zn 元素是黑曲霉生长所必需的,以后的 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”,即生物素、硫胺素、肌醇等,这些研究开辟了菌物营养生理研究的先河。这一时期在真菌寄生、共生、促生和抗生各方面也都开展了工作。特别是青霉素的发现及之后临床的应用,从根本上改变了传染病的治疗方式并形成了一门新学科——抗生素学,被誉为人类生命的第二次革命,抗生素学也促进了对菌物其他代谢产物及发酵生理的研究。

在菌物生物合成途径、比较酶学、核酸及碱基比例、核酸的分子杂交和基因结构的表达等

生理生化方面的研究进展直接推动了菌物系统发育和进化上的突破,如根据赖氨酸生物合成的两种途径的研究(卵菌和丝壶菌为二氨基庚二酸途径,其他菌物则全为氨基己二酸途径)、色氨酸生物合成酶的沉降图形、甲壳质或纤维素的胞壁成分差异。结合 DNA 的 GC 研究表明,菌物进化是由 GC 含量的递增而表现出来,并撼动了卵菌和丝壶菌的分类地位,同时证明一些类群为退化类型。这一时期通过分子杂交,测定 DNA 多核苷酸的同源序列,在脉孢菌、酵母菌、假丝酵母菌上都获得了一定的结果,杂交程度可作为它们亲缘关系上亲疏的标志。

在菌物的性和遗传方面,de Bary(1866)和 Cornu(1872)等都对卵菌和子囊菌的性器官有过观察,一些学者还描述了卵孢子的核配、子囊中核的结合和幼担子的核配及双核期。这方面的最初记录是 Ehrenberg 在 1820 年关于联轭霉(*Syzygites megaloearpus*)的接合现象的观察,之后 Pringsheim 在 1857~1860 年发表了一系列关于水霉藏卵器和雄器的文章。而菌物遗传学方面 Blakeslee(1904)在毛霉中发现了异宗配合现象,是一个重要的进展,之后, Buler(1909)、Knip(1920)、Dodge(1928)在不同菌物上发现了同样的现象。随后,菌物学家在对脉孢菌遗传性状研究的基础上,用人工方法进行诱变获得突变体,尤其是获得营养缺陷型,推动了遗传和代谢的研究。由此, Beadle(1945)提出了“一个基因一种酶”的学说,开辟了菌物生化遗传学新领域。1957 年, Pontecorvo 在对构巢曲霉的研究中发现异核体,提出了准性生殖现象,从而为解释半知菌的遗传问题提供依据。

3. 医学菌物学飞跃发展 尽管在中国安阳出土的公元前 1324 年的甲骨文中就有“贞疾止,佳有症”这类足癣和头癣病的记载,西方也早在 19 世纪中叶就有了对癣病和鹅口疮等的研究,但仅仅认为是“真菌疥之症”,未受重视,随后被病原细菌和病毒的更惨烈危害所掩盖,医学菌物学受到较长时间的冷落。但是肿瘤病、白血病、糖尿病、放射线病、烧伤和器官移植和长期使用广谱抗生素、免疫抑制激素等导致了許多菌物系统病的发生,其中多数是条件致病菌,如某些毛霉引起的系统病(深部病),促使人们的目光再次转向医学菌物学,包括多种重要菌物性系统病的发现,及对其地理分布、传染途径和致病性的研究,对其治疗方法的提出,研究方法的改进等。

4. 菌物毒素的研究进展 菌物毒素是一些菌物在生长过程中产生的易引起人和动物中毒的次级代谢产物。很长历史时期了解的仅仅是蘑菇中毒,1960 年发现了黄曲霉的毒性和致癌作用从而推动了菌物毒素学的发展。按照化学结构的不同来计算,有 300 多种菌物代谢产物对人类和动物是有毒的,其中有多种可使试验动物致癌。代表性的毒素有黄曲霉毒素、杂色曲霉毒素、圆弧偶氮酸、镰孢烯酮、伏马毒素等。

5. 药用菌再受重视 当今的抗癌药物中菌物显示了巨大潜能。1903 年法国人 Karo 报告干朽菌、白鬼笔的发酵物有治癌作用;20 年后又发现美味牛肝菌的提取物对小鼠肉瘤 S-180 有抑制作用;之后许多国家尤其是美国、日本通过大量筛选,发现了几十个属的菌物具有抗癌活性,其中多为担子菌,主要是多糖和萜烯类化合物。我国以刘波为代表开创了现代药用菌的研究工作,此后对灵芝、虫草等的研究,浪潮一浪高过一浪,也逐步深入并推动了相关产业。

6. 蕈菌学的异军突起和不断壮大 近年各国食用菌需求量几倍到几十倍的激增,世界蘑菇产量年增速甚至超过了 20%,大量商业栽培的种类有近 30 种,带动了育种、栽培、病虫害防治和深加工,形成了一门新的应用学科——蕈菌学(mushroomology)。中国独树一帜成为世界食用菌产量最多的国家,年产量超过 3000 万 t,整个世界产菇重心正逐步转移到中国。

三、菌物独立成界时期

1969年, Whittaker 提出五界系统后打破了较长时间以来的两界、三界学说。五界包括原核生物界、原生生物界、植物界、真菌界、动物界。该系统是一个相对完整的纵横统一的分类系统, 在横的方面显示了生物获取营养的三种方式, 即植物的光合作用、真菌的吸收作用、动物的消化作用; 在纵的方面显示了生物进化的主要阶段, 即无细胞的生物、原核单细胞生物、真核单细胞生物、真核多细胞生物。此系统明确了菌物与其他生物间的区别, 把菌物与动物、植物并列, 并单独列为一界, 这一观点被包括 Ainsworth 在内的多数菌物学家所接受, 成为这一段历史时期的主流。

这一时期菌物学得到飞速发展, 在超微结构、酶学、生物合成途径、核酸分子杂交、基因结构的分析、系统发育和进化研究等方面取得重大突破。

电子显微镜以其超高的分辨率成为菌物学研究的有利工具。在孢子表面纹饰、孢子的萌发与发育、寄主与病原物的互作、亚细胞器的研究、细胞核行为等方面得到广泛应用。

菌物代谢过程中可以产生多种酶类, 如纤维素酶、木质素酶、淀粉酶、蛋白酶等, 这些酶可用于环境污染物的处理、工业酶制剂的生产、饲料添加剂等。研究表明, 白腐菌降解污染物的关键酶主要是木质素过氧化物酶、锰过氧化物酶和漆酶。

菌物的系统进化一直是菌物学研究的核心课题之一。由于缺少足够的化石证据, 菌物学家采用各种方法去探讨菌物这类形态比较简单但又十分多样化的类群的系统进化关系, 如细胞壁成分、细胞学检测、细胞代谢、超微结构、分子生物学等。DNA 序列分析结果表明, 菌物与动物的关系要比与植物的关系密切, 其分化时期约在 100 万年以前。

这一时期世界各国菌物学家间的交流与合作也广泛开展, 1971 年国际菌物学会成立并在法国召开了第一届国际菌物学大会, 规定每五年召开一次, 广泛就菌物学的各个领域进行学术交流。2014 年在泰国曼谷召开了第十届国际菌物学大会。各国菌物学会创办了很多菌物学期刊, 国际上重要的菌物学术期刊有 *Mycologia*、*Mycological Research* (现为 *Fungal Biology*)、*Sydowia*、*Persoonia*、*Mycoscience*、*Fungal Diversity* 等十几种。中国菌物学会成立于 1993 年, 已召开了 6 届全国大会。国内菌物学的学术期刊有《菌物学报》《菌物研究》《食用菌学报》《中国食用菌》和 *Mycology* 等近十种。这些都标志着一个崭新的时代在等待着菌物学的新发展。菌物学已经走过了从形成到发展, 再到不断壮大的历史, 历经近 300 年的时间。

四、菌物多界化时期

Cavalier-Smith(1981)等提出了八界系统后, Ainsworth、Alexopoulos、Hawksworth 等不断提出新的观点, 完善菌物的内涵。1995 年出版的权威性《菌物词典》第八版中接受了八界生物系统的观点, 并将菌物划分在三个界中, 即真菌界(Fungi)、藻物界(Chromista)(也称假菌, 或茸鞭生物界 Stramenopila)和原生动物界(Protozoa)。在随后的第九版(2001 年)、第十版(2008 年)中进一步确定了这一分类体系的合理性, 从而使菌物进入一个多界化的时代。尽管这些有机体没有共同的进化历史, 但又的确在形态学、营养方式、生态学上形成了密切的相互关联, 而且一直由菌物学家们来进行研究。

这一时期的菌物学研究, 已经从传统的分类学、生物学等领域扩展到基因组学、蛋白质组

学等全新的领域。1996年酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)的基因组测序完成,为随后的人类基因组计划的完成提供了重要的参考数据。随着DNA测序技术的不断发展和完善,更多的菌物基因组测序完成,如2002年粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)基因测序完成,2010年黑孢块菌(*Tuber melanosporum*)测序完成,2012年双孢蘑菇(*Agaricus bisporus*)和灵芝(*Ganoderma lucidum*)测序完成(详见第五章第六节)。为了更好地利用菌物,由多国科学家组成的国际研究小组与美国能源部基因组研究所合作,着手实施一项为期5年的测定1000种菌物基因组序列的项目,该项目以菌物的生命之树为版本,对500个科(每科至少2个种)的菌物进行基因组测序,目的在于填补菌物生命之树上有些类群没有基因组序列的空白,从而为深入研究菌物的起源和演化以及进一步的开发和利用提供理论依据。

这一时期另一个明显的变化是关于真菌界下高级分类阶元的变更。2007年,Hibbett等67位菌物学家共同发表文章对真菌界下高级分类阶元进行了划分,根据形态学及分子系统学研究结果将真菌界下分为7个门,即壶菌门、新丽鞭毛菌门、芽枝霉菌门、球囊菌门、子囊菌门、担子菌门和微孢子菌门。Jones等2011年根据DNA序列分析及TSA-FISH(酪胺信号放大的荧光原位杂交)实验结果重新建立了一个新的门,即隐菌门(Cryptomycota)。这是菌物学中第一个根据分子数据而不是形态特征建立的分类群体。

在经历了从最基础的基因复制、表达和调控的阐明到重组DNA技术的创立、分子杂交的简单易行、DNA序列快速测定、基因库的构建、单一基因的分离技术、全基因组序列的测定和注释、功能基因的分离鉴定等的发展,菌物分子生物学的成果不断推陈出新,使得自达尔文时代以来生物学家共同的梦想,即重建地球上所有生物的进化史并以系统树的形式表述成为现实。

纵观菌物学的发展史,不难看出人类对菌物的认识是由迷信到科学,由简单到复杂,由片面到全面,由局部到系统不断探索和不断深入认知的过程。尤其进入21世纪,学科交叉现象日益普遍。随着先进的科学理论和技术的不断应用,菌物学一定能焕发勃勃生机,不断诠释生命的奥秘,不断为人类经济发展与社会文明的进步创造财富。

■ 第三节 菌物与人类的关系

菌物的种类繁多,数量巨大,繁殖速度快,适应能力强,分布范围广,与人类关系密切,是一类丰富的生物资源。早在远古时代人们就开始认识和利用菌物,如用菌物发酵酿酒,创造了中国酒文化六七千年的历史,博大精深、源远流长。现在人们利用菌物酿制各种食品,如酱油、醋、酒、豆豉、豆腐乳、豆瓣酱等;在农业上把平菇、香菇、木耳等作为菌类作物广泛栽培;在医药上广泛开发虫草、灵芝、猴头菌、茯苓等的药用价值;此外,在制革、造纸、纺织、环境治理等领域也被广泛应用,这些充分显示了菌物的生态效益和经济价值。同时,菌物也可引起人、畜和植物的多种病害,造成重大危害。

一、菌物对人类的益处

(一) 菌物是物质循环中的分解者

在自然界物质循环中菌物是重要的分解者。菌物具有很强的分解木质素、纤维素、半纤维