



面向 21 世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

普通真菌学

邢来君 李明春 编著



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

面向 21 世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

普通真菌学

邢来君 李明春 编著



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

(京) 112 号

内 容 简 介

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。本书以真菌生物学为主体的教材，根据学科特点，加大了生化、生理部分的比重，更适于教学的需要。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、腐生真菌、寄生真菌、共生真菌以及真菌分类等 18 章。

本书可作为高等学校生物专业 and 农林院校的教科书，也可作为相关专业硕士生的参考教材，亦可供从事工、农、医方面的生物工作者阅读。

图书在版编目 (CIP) 数据

普通真菌学/邢来君, 李明春编著. —北京: 高等教育出版社, 1999

ISBN 7-04-007579-2

I. 普… II. ①邢… ②李… III. 真菌学 IV. Q939.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (1999) 第 17665 号

普通真菌学

邢来君 李明春 编著

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

电 话 010-64054588

传 真 010-64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

经 销 新华书店北京发行所

排 版 高等教育出版社照排中心

印 刷 北京民族印刷厂

纸张供应 山东高唐纸业集团总公司

开 本 850×1168 1/16

版 次 1999 年 9 月第 1 版

印 张 28.25

印 次 1999 年 9 月第 1 次印刷

字 数 570 000

定 价 35.50 元

凡购买高等教育出版社图书，如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请在所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

序

通过 16S 类 rRNA 碱基序列的比较分析，整个生物被划分为细菌(Bacteria)、古菌(Archaea)及真核生物(Eukaryotes)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？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，真菌及裸菌曾被当作植物界的组成部分进行了广泛的研究。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与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(Dicteosteliomycota)、集胞菌门(Acrasiomycota)及黏菌门(Myxomycota)四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，它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于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在 150 万种以上。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, 它的问世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

前 言

近二十年来，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。尤其近十年来，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汇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。《普通真菌学》一书花费了将近四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进行了试用。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占有大量资料的基础上，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而又与国际教材接轨的真菌学新教材，使该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、中科院真菌地衣重点开放实验室主任魏江春教授，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二位同志为此书的出版付出了辛勤的劳动，在该书出版之际，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

1998.10

于南开大学



面向 21 世纪课程教材



普通高等教育“九五”
国家教委重点教材

目 录

第一章 绪 论

第一节 真菌学的发展史 (2)	一、真菌的工业利用 (5)
一、古代真菌学时期(1860) (2)	二、真菌与农业生产 (6)
二、近代真菌学时期(1860—1950) ... (3)	三、真菌与医疗卫生 (7)
三、现代真菌学时期(1951—) ... (4)	第三节 我国真菌学的发展概况 (8)
第二节 真菌与人类的关系 (5)	

第二章 真菌的营养体

第一节 丝状真菌的营养体 (11)	第二节 单细胞真菌——酵母 (22)
一、菌丝的一般结构 (12)	一、酵母的一般结构 (22)
二、菌丝的变态 (16)	二、酵母的出芽现象 (23)
三、菌丝的特殊结构 (20)	三、酵母的细胞循环 (24)

第三章 真菌的细胞结构

第一节 细胞壁 (26)	一、内质网 (42)
一、细胞壁的主要成分 (27)	二、高尔基体 (43)
二、粗糙脉孢菌的细胞壁结构 (29)	三、液泡和泡囊 (44)
三、胞壁组分与真菌分类的关系 (29)	四、膜边体 (44)
第二节 原生质膜 (30)	第六节 细胞骨架和细胞质的移动 (45)
一、膜的结构 (30)	一、微管、鞭毛和微丝 (45)
二、物质的穿膜运输 (31)	二、细胞质的移动 (46)
第三节 细胞核 (36)	第七节 其他内含体 (46)
第四节 线粒体和核糖体 (40)	一、微体 (46)
一、线粒体 (40)	二、伏鲁宁体 (47)
二、核糖体 (42)	三、壳质体 (47)
第五节 内膜系统 (42)	

第四章 真菌的营养

第一节 消化和吸收 (48)	五、尿素 (63)
一、消化 (49)	六、有机氮 (64)
二、吸收 (49)	第四节 无机营养 (64)
三、酶诱导和抑制 (50)	一、镁 (65)
第二节 碳素营养 (50)	二、磷 (66)
一、单糖和双糖 (51)	三、钾 (68)
二、大分子糖类 (54)	四、硫 (69)
三、醇类 (56)	五、钙 (70)
四、脂肪酸和碳氢化合物 (57)	六、铁 (71)
五、固定 CO ₂ (58)	七、铜 (74)
第三节 氮素营养 (59)	八、锌 (74)
一、氮源利用的一般途径 (59)	九、锰 (77)
二、硝酸盐 (61)	第五节 维生素和生长因子 (78)
三、亚硝酸盐 (62)	一、维生素 (78)
四、铵 (62)	二、生长调节剂 (81)

第五章 真菌的生长

第一节 丝状真菌的生长 (83)	第四节 真菌生长的测定 (97)
一、丝状真菌的生长 (83)	一、直线生长的测定 (97)
二、真菌的分枝生长 (87)	二、测定菌丝干重法 (98)
三、生长的动力学 (89)	第五节 环境因子对生长的影响与 极端环境的耐受性 (98)
第二节 单细胞真菌的生长 (90)	一、水 (98)
一、酵母的生长方式 (91)	二、温度 (99)
二、酵母的生活史 (93)	三、氢离子浓度 (100)
第三节 丝状真菌的两型生长 (94)	四、光照 (100)
一、温度依赖型两型现象 (95)	五、通气 (101)
二、温度和营养依赖型两型现象 (95)	
三、营养依赖型两型现象 (96)	

第六章 真菌的生殖

第一节 无性繁殖和孢子类型 (102)	二、孢囊孢子 (105)
一、游动孢子 (103)	三、分生孢子 (106)

第二节 有性生殖和孢子类型	(111)	三、毛霉目	(122)
一、性的亲和性	(111)	四、酵母	(124)
二、性细胞结合的方式	(115)	第四节 影响真菌生殖的营养条件和	
三、有性孢子类型	(116)	物理因素	(124)
第三节 生殖器官的形态建成	(119)	一、营养条件	(125)
一、绵霉属	(119)	二、物理因素	(127)
二、异水霉属	(121)		

第七章 真菌的代谢

第一节 碳代谢	(130)	第三节 脂代谢	(151)
一、发酵和呼吸的概念	(130)	一、脂类的分解代谢	(152)
二、糖酵解	(131)	二、脂肪酸的生物合成	(153)
三、真菌的发酵	(135)	三、真菌产生的脂类	(154)
四、有氧呼吸	(137)	第四节 次生代谢产物	(155)
五、真菌碳水化合物的合成	(141)	一、类胡萝卜素	(155)
第二节 氨基酸代谢	(145)	二、赤霉素	(157)
一、脱氨和转氨反应	(145)	三、青霉素和头孢霉素	(158)
二、谷氨酸的交叉途径	(146)	四、黄曲霉毒素	(160)
三、氨基酸的生物合成	(147)	五、甾体转化	(162)

第八章 真菌的遗传

第一节 真菌遗传学的特点	(165)	三、标记基因的选择	(174)
第二节 脉孢菌及其遗传分析	(167)	第四节 异核现象和准性生殖	(174)
一、脉孢菌的生活史	(167)	一、异核现象	(174)
二、四分体分析	(169)	二、准性生殖	(177)
第三节 利用标记基因研究染色		第五节 细胞质遗传	(181)
体交换	(170)	第六节 丝状真菌的 DNA 转化	(182)
一、染色体交换	(170)	一、转化的方法	(183)
二、着丝粒距离	(172)	二、转化的应用	(184)

第九章 孢子的释放、休眠和萌发

第一节 孢子的释放	(187)	第二节 孢子的传播	(192)
一、真菌孢子的被动释放	(187)	一、空气传播	(193)
二、真菌孢子的主动释放	(189)	二、水传播	(193)

三、动物传播	(194)	一、温度处理	(199)
第三节 孢子的休眠	(195)	二、化学试剂处理	(200)
一、外源性休眠	(195)	三、后熟	(201)
二、内源性休眠	(197)	四、复合处理	(201)
第四节 孢子的激活	(199)	第五节 孢子的萌发	(201)

第十章 腐生真菌和真菌毒素

第一节 分解作用	(204)	二、纸	(215)
一、物质分解的过程	(204)	三、纺织品	(215)
二、腐生真菌在自然界物质 循环中的作用	(206)	四、食品腐败	(216)
第二节 土壤腐生真菌	(207)	第四节 真菌毒素	(216)
一、土壤真菌的分离方法	(207)	一、真菌在粮食和饲料中的 带染	(217)
二、土壤真菌	(208)	二、真菌产毒的条件	(218)
第三节 真菌引起的物质腐败	(214)	三、真菌毒素中毒症	(221)
一、木材和木材制品	(214)		

第十一章 寄生真菌和捕食真菌

第一节 人体真菌病	(226)	四、对正常生长和生理过程 的干扰	(240)
一、皮肤真菌病	(226)	五、环境因素对致病菌的影响	(241)
二、系统性真菌病	(228)	第四节 捕食真菌	(242)
第二节 动物体寄生真菌	(230)	一、捕虫霉目的捕食真菌	(242)
一、节肢动物寄生真菌	(231)	二、丛梗孢科的捕食真菌	(242)
二、动物和鸟类寄生真菌	(233)	第五节 真菌上的寄生真菌	(244)
第三节 植物体寄生真菌	(234)	一、活体营养的寄生真菌	(245)
一、植物感染的起始期	(235)	二、死体营养的寄生真菌	(246)
二、识别现象	(236)	三、噬孢子菌	(247)
三、感染	(238)		

第十二章 共生真菌和真菌病毒

第一节 地衣	(248)	三、地衣的分类	(254)
一、地衣的生物学	(249)	第二节 菌根	(255)
二、地衣共生体相互作用 的本质	(253)	一、外生菌根	(255)
		二、VA 菌根	(257)

三、兰科菌根	(259)	第四节 真菌病毒	(261)
四、蜜环菌与天麻	(259)	一、真菌病毒的结构	(261)
第三节 昆虫共生真菌	(260)	二、真菌病毒的复制	(262)
一、昆虫内共生真菌	(260)	三、病毒对寄主真菌的影响	(263)
二、昆虫外共生真菌	(261)	四、传布	(265)

第十三章 真菌在生物界的地位及其分类

第一节 真菌在自然界中的地位	(267)	三、真菌核型的脉冲电泳分析	(274)
第二节 真菌的分子生物学鉴定		第三节 真菌的起源与演化	(275)
方法	(270)	第四节 真菌的命名和分类	(276)
一、真菌 DNA 碱基组成的分类		一、真菌的命名	(276)
鉴定方法	(271)	二、真菌的分类系统	(277)
二、核酸分析技术	(272)		

第十四章 壶菌门(Chytridiomycota)

(附：丝壶菌纲、根肿菌纲和卵菌纲)

第一节 概述	(281)	四、肋壶菌目(Harpochytriales)	(290)
一、生活习性	(281)	第三节 附：丝壶菌纲	
二、营养体	(282)	(Hyphochytridiomycetes)	(290)
三、无性繁殖	(282)	第四节 附：根肿菌纲	
四、有性生殖	(283)	(Plasmodiophoromycetes)	(291)
五、分类	(283)	第五节 附：卵菌纲(Oomycetes)	(292)
第二节 壶菌纲(Chytridiomycetes)	(284)	一、主要识别特征	(292)
一、壶菌目(Chytridiales)	(284)	二、水霉目(Saprolegniales)	(293)
二、芽枝霉目(Blastocladales)	(287)	三、霜霉目(Peronosporales)	(296)
三、单毛菌目			
(Monoblepharidales)	(289)		

第十五章 接合菌门(Zygomycota)

第一节 概述	(304)	第三节 毛菌纲(Trichomycetes)	(324)
第二节 接合菌纲(Zygomycetes)	(304)	一、营养体	(325)
一、毛霉目(Mucorales)	(305)	二、无性繁殖	(325)
二、虫霉目(Entomophthorales)	(322)	三、有性生殖	(325)
三、捕虫霉目(Zoopagales)	(323)	四、分类	(325)

五、本纲代表属 (326)

第十六章 子囊菌门(Ascomycota)

第一节 形态特征和分类 (327)	三、格孢腔菌目(Pleosporales) (358)
一、概述 (327)	四、缝裂菌目(Hysteriales) (359)
二、形态特征 (327)	五、半球腔菌目
第二节 半子囊菌纲	(Hemisphaeriales) (360)
(Hemiascomycetes) (333)	第六节 盘菌纲(Discosmycetes) (360)
一、内孢霉目(Endomycetales) (333)	一、梭绒盘菌目(Medeolariales) ... (363)
二、外囊菌目(Taphrinales) (337)	二、瘦果盘菌目(Cyttariales) (363)
第三节 不整囊菌纲(Plectomycetes) ... (338)	三、块菌目(Tuberales) (364)
散囊菌目(Eurotiales) (338)	四、盘菌目(Pezizales) (364)
第四节 核菌纲(Pyrenomycetes) (340)	五、星裂盘菌目(Phacidiales) (367)
一、白粉菌目(Erysiphales) (342)	六、厚顶盘菌目(Ostropales) (368)
二、小煤炱目(Meliolales) (343)	七、柔膜菌目(Helotiales) (368)
三、冠囊菌目(Coronophorales) ... (344)	第七节 虫囊菌纲
四、球壳目(Sphaeriales) (344)	(Laboulbeniomyces) (370)
第五节 腔菌纲(Leculoascomycetes) ... (355)	一、营养体 (370)
一、多腔菌目(Myriangiales) (356)	二、有性生殖 (370)
二、座囊菌目(Dothideales) (357)	三、分类 (371)

第十七章 担子菌门(Basidiomycota)

第一节 概述 (372)	一、银耳目(Tremellales) (388)
一、营养体 (372)	二、木耳目(Auriculariales) (388)
二、无性繁殖 (374)	三、隔担菌目(Septobasidiales) (389)
三、有性生殖 (374)	四、外担菌目(Exobasidiales) (390)
四、担子果(子实体) (374)	五、座担菌目(Brachybasidiales) ... (391)
五、担子 (375)	六、花耳目(Dacrymycetales) (391)
六、担孢子 (376)	七、胶膜菌目(Tulasnellales) (391)
七、担子菌的起源 (377)	八、非褶菌目(Aphyllorphorales) ... (391)
八、分类 (377)	九、伞菌目(Agaricales) (394)
第二节 冬孢菌纲(Teliomycetes) (378)	第四节 腹菌纲(Gasteromycetes) (402)
一、锈菌目(Uredinales) (378)	一、腹菌目(Hymenogastrales) (403)
二、黑粉菌目(Ustilaginales) (384)	二、鬼笔目(Phallales) (404)
第三节 层菌纲(Hymenomycetes) (387)	三、马勃目(Lycoperdales) (405)

四、鸟巢菌目(Nidulariales)	(406)	七、高腹菌目(Gautieriales)	(407)
五、硬皮马勃目(Sclerodermatales) (406)		八、柄灰包目(Tulostomatales)	(407)
六、轴灰包目(Podaxales)	(407)	九、黑腹菌目(Melanogastrales) ...	(407)

第十八章 半知菌类(Fungi Imperfecti)

第一节 概述	(408)	(Sporobolomycetales)	(415)
一、营养体	(408)	第三节 丝孢纲(Hyphomycetes)	(416)
二、无性繁殖	(408)	一、无孢目(Agonomycetales)	(416)
三、准性生殖	(409)	二、丝孢目(Hyphomycetales)	(417)
四、用途及危害	(409)	三、束梗孢目(Stilbellales)	(426)
五、半知菌分类的研究现状	(409)	四、瘤座孢目(Tuberculariales)	(426)
六、分类	(414)	第四节 腔孢纲(Coelomycetes)	(428)
第二节 芽孢纲(Blastomycetes)	(414)	一、黑盘孢目(Melanconiales)	(428)
一、隐球酵母目(Cryptococcales) (414)		二、球壳孢目	
二、掷孢酵母目		(Sphaeropsidales)	(430)
主要参考文献			(433)

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。真菌虽然不在空气中生长繁殖，但是它的孢子却成群地漂浮在空中，只要稍微注意，你会发现人类原来是生活在真菌的汪洋大海中。然而，正像 C.J.Alexopoulos 在《Introductory Mycology》(1979)一书的绪论中所说的：在今天这样一个科学的世界，在原子核已经成为家喻户晓的世界里，却很少有人认识到我们的生活与真菌的关系如此密切！老实说，我们没有一天不直接或间接地在受到这些微观世界中的居民们的益处和损害。真菌学家确实是很蹩脚的宣传员。

当今世界，生物技术已迈入世界经济支柱产业的行列，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，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本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。真菌已不再只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地步入了分子生物学领域。

真菌学发展到今天，已成为包括分类学、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。

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，在其所著的《真菌总汇》中仅记载了 7 千余种。Hawksworth 在 1991 年估计自然界实际存在的真菌，从广义的角度约 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著名论文《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),古真菌阶段(1701—1850)、近代真菌学阶段(1851—1950)和现代真菌学阶段(1951—现在)。在周与良和邢来君编著的《真菌学》(1986)一书中,依据余永年教授的历史划分而修改为 3 个时期。

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 2 550 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》(公元 100—200 年)及历代其他本草书中已记载有茯苓、猪苓、灵芝、紫芝、雷丸、马勃、蝉花、虫草、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,并且根据形态、颜色、功能等把芝类分为 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》,以及清代黄宫秀的《本草求真》等。

在这一时期,西方较早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,荷兰人吕文虎克(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)对大型真菌的分类做出了贡献,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。

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,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(1860—1950)

1859年达尔文的巨著《物种起源》的发表,开创了生物学研究的新纪元。巴斯德的乳酸发酵(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,在这一百多年里,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。

第一个把进化论概念引入真菌分类的是德国人 H.A.De Bary(1831—1888)。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 二人分不开的。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(*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对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)将全世界已发表的真菌描述进行了收集整理,用拉丁文汇编成25卷的巨著《真菌汇刊》。这一巨著的问世