

基因组学时代的真菌分类学：机遇与挑战

杨祝良*

中国科学院昆明植物研究所 中国科学院生物多样性与生物地理学重点实验室 云南 昆明 650201

摘要：真菌物种的形态特征有限，加之形态滞后和形态可塑性，仅靠外部形态、内部结构及生理生化指标，很难把握真菌的系统亲缘。应用 DNA 测序、基因组测序、比较基因组学及生物信息学等技术，研究人员可以快速识别真菌演化中出现的数量众多的单系支系，为建立各分类等级的新分类单元提供有力证据，为真菌分类学研究带来了新的希望和活力。自 2000 年以来，在真菌界至少发表了 1 新亚界、4 新门、7 新亚门、19 新纲、9 新亚纲、40 余新目等高级分类单元。近 3 年来，我国发表了 20 余个真菌新属，其中绝大多数属的建立都有分子证据支持。可以预见，大量的新种、新属、新科乃至更高级分类单元将会在今后 10 年内持续发现和建立。这必将大大促进真菌分类学的发展，完善现有的真菌分类系统。我们应该顺势而上，利用我国丰富的真菌资源，为真菌分类学的发展做出应有贡献。与此同时，真菌分类学也面临着十分严峻的挑战。挑战主要来自 3 个方面，一是研究变得越来越综合，不但需要有相应的研究经费支持，而且要求从事该领域的研究人员技术更全面、知识更广博及知识更新速度更快捷；二是新物种描述进度偏慢，远远不能满足人们对物种认识和利用的日益增长的需要；三是研究人员亟需创新研究模式，以新技术、新思路、新机制来构建新的真菌分类学，加速新物种的发现和描述进度，最终为社会进步和科学发展服务。

关键词：DNA，分类学，物种起源与演化，系统发育，生物地理

Fungal taxonomy in the genomics era: opportunities and challenges

YANG Zhu-Liang*

Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650201, China

Abstract: Due to morphological paucity and stasis, and phenotypic plasticity, phylogenetic relationships of fungi cannot easily be grasped based on merely morphological characters, cellular and subcellular structures, and biochemical and

基金项目：中国科学院百人计划

*Corresponding author. E-mail: fungi@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2012-09-17, 接受日期: 2012-11-18

physiological features. New techniques, such as DNA and genome sequencing, comparative genomics and bioinformatics, have revolutionized the study of fungal taxonomy, and a large number of lineages in fungal evolution can be recognized this way, which, consequently, provides strong support for establishing new taxa at different taxonomic levels. Since 2000, at least one new subkingdom, four new phyla, seven new subphyla, nineteen new classes, nine new subclasses, and over forty new orders have been created. In the last three years, over 20 new fungal genera were published by Chinese mycologists, most of which are supported with molecular evidence. It is anticipated that a large number of new species, new genera, new families and even new higher taxa are going to be discovered and erected in the next ten years. We could take advantage of the highly rich fungal resources in China and make due contributions to the taxonomy of fungi. Meanwhile, fungal taxonomy is confronted with serious challenges. The challenges are mainly as follows: 1) studies are becoming more and more comprehensive and multi-technique based, which needs not only corresponding financial supports but also, for researchers, more all-round skills, broader background knowledge, and faster speed of renewal of knowledge; 2) the speed of description and documentation of new taxa is slow and needs to be accelerated in order to serve the increasing needs of people for recognition and utilization of species; 3) it is urgent to innovate our research schemes, and to adopt new techniques, new ideas and new strategies in order to advance taxonomy of fungi, to speed up the discovery and documentation of new taxa, and last but not least to serve the social progress and science development.

Key words: DNA, taxonomy, species origin and evolution, phylogeny, biogeography

引言

真菌分类研究至少可以追溯到 18 世纪后期 (Persoon 1797; Fries 1821; de Bary 1853, 1866; Brefeld 1877, 1888)。两百余年来, 人们开展了大量以广义形态学为基础的物种分类和物种描述工作, 为世界真菌分类学的发展做出了重要贡献 (余永年 1982)。但是, 由于真菌的形态特征有限, 加之物种演化进程复杂, 仅靠外部形态、内部结构、超微特征及生理和生化指标, 很难把握真菌进化中的系统亲缘关系。因此, 无论是在真菌的分类研究中, 还是在真菌的系统学探索中, 因为视角不同, 不同的研究人员往往会得出结论迥异的观点。例如, 过去真菌科级概念因人而异, 变化较大, 没有多少可供遵循的基本原则, 因此从事真菌分类

的研究者们曾一度很少谈及哪个属隶属哪个科的问题。又如, 人们在物种的理解上, 有“大种概念”和“小种概念”之说, 一个“大种”可能包括了若干“小种”, 这在病原真菌中是相当普遍的。但是, 有的“小种”可能并非就是一个“好种”, 有的“小种”可能仍然是个大杂烩。此类现况比比皆是。

在我国, 一个典型的例子, 可能要数中国传统文化中的“仙草”——“灵芝”的分类命名问题了。过去, 人们或使用“大种概念”, 或对我国传统文化中的“灵芝”认识深度不够, 长期以来一直使用“*Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst.”作为“灵芝”的学名 (Teng 1934; 邓叔群 1963; 戴芳澜 1979; 赵继鼎和张小青 2000)。新近, 分子系统学与形态分类学相结合的研究结果表明, 中国的“灵芝”与

最初描述于欧洲的“*G. lucidum*”并不相同，它是一个至今在科学上尚未描述的新种，故命名为“灵芝 *G. lingzhi* Sheng H. Wu, Y. Cao & Y.C. Dai” (Cao *et al.* 2012)，尽管还有其他观点 (Wang, Xi *et al.* 2012)。显而易见，应用分子生物学及生物信息学的技术和方法，可为我们解决真菌分类问题提供新的途径和新方案 (王征和戴玉成 2009; 余知和和曾昭清 2013)。

在基因组学、后基因组学时代，传统的分类学与新兴的分子生物学、生物信息学、基因组学和比较基因组学的有机融合，已经为真菌分类学与系统进化研究带来了新的希望和强大的生命力。真菌分类学正面临千载难逢的发展机遇，尽管也不得不面对十分严峻的挑战。

1 分子生物学对真菌分类学和系统学的深刻影响

1.1 快速发现单系支系

真菌分类工作者的一个主要任务就是研究物种划分及物种间的亲缘关系。但是，由于物种在地球上的演化历史往往久远而复杂，趋同演化、平行进化、逆向演化、种间杂交、不完全谱系分选 (incomplete lineage sorting)、基因重组 (gene recombination) 并存，人们很难把握哪些性状是共衍征 (synapomorphy)，哪些性状为同塑性状 (homoplasy)，仅凭形态解剖特征、超微结构及生理生化指标，不易准确界定系统发育中的单系支系 (monophyletic clade)。利用分子生物学数据特别是 DNA 核苷酸序列，结合生物信息学分析方法，可以快速发现大量单系支系，为建立各分类等级的新分类单元 (taxon) 提供有力证据。据作者的不完全统计，自 2000 年以来，仅在真菌界中，就发表了 1 新亚界、4 新门、7 新亚门、19 新纲、9 新亚纲、

40 余新目等高级分类单元，这是前所未有的 (Binder *et al.* 2010; Boonyuen *et al.* 2011; Jones *et al.* 2011; Rosling *et al.* 2011; Schell *et al.* 2011)。通过各国科学家的数年合作研究，Hibbett *et al.* (2007) 提出了真菌界的一个新的分类系统，它是当今真菌分类系统的代表。

在真菌演化中，一个非常突出的现象是趋同演化 (Oberwinkler 2012)，其中担子菌的腹菌化 (gasteromycetation) 和子囊菌的块菌化 (truffle syndrome) 就是十分典型的例证。真菌在适应特殊气候 (如干旱) 和传媒 (如啮齿类动物) 等因子的演化中，大量没有亲缘关系的类群出现了相似的结构，这在物种进化中具有十分重要的意义，但对分类工作者来说，却带来了预想不到的困难。形态上的趋同演化，使得以形态特征为基础的分类研究常常出现误判。因此，有必要从遗传本质即分子遗传学的角度去探索，以便为确立可靠的亲缘关系提供充分证据。

分子系统学研究表明，真菌在适应环境选择压力 (如干旱)、传播媒介等过程中，曾独立发生过多次数腹菌化事件 (Oberwinkler 1977, 1985; Thiers 1984; Bruns *et al.* 1989; Hibbett *et al.* 1997; Peintner *et al.* 2001; Binder & Bresinsky 2002; Henkel *et al.* 2010)。在腹菌化类群中，既有古老的腹菌化的事件，也有较新近的腹菌化事例。而且，腹菌化后的真菌不会再逆转为具有弹力孢子的真菌 (Hibbett 2004)。

一般说来，在非腹菌的支系中，出现个别腹菌，则表明这是近期发生的腹菌化事件 (Lebel & Catcheside 2009; Justo *et al.* 2010)，而若整个大的支系都是腹菌，则表明那是早期发生的腹菌化事件所导致的结果 (Binder & Hibbett 2007; Hosaka *et al.* 2007; Wilson *et al.*

2011)。如地星目 Geastrales、幅片包目 Hysterangiales 和鬼笔目 Phallales 等就是古老的腹菌化例证 (Hosaka *et al.* 2007)。而钉菇目 Gomphales、蘑菇目 Agaricales、牛肝菌目 Boletales 中的腹菌, 应该就是近期发生的。高腹菌 *Gautieria* 与枝瑚菌属 *Ramaria* 间密切的亲缘关系, 已被证实 (Hosaka *et al.* 2007; Giachini *et al.* 2010)。*Secotium albipes* Zeller 实际上是色钉菇属 *Chroogomphus* 成员腹菌化的结果 (Li *et al.* 2009)。在鹅膏科中, “*Torrendia*” 和 “*Amarrendia*” 曾作为独立的属处理 (Bougher 1999; Bougher & Lebel 2002), 但新近分子系统学研究发现, 它们都是鹅膏属 *Amanita* 成员腹菌化的结果 (Justo *et al.* 2010; Yang 2011)。在牛肝菌科 Boletaceae 中, 杜瑞菌属 *Durianella*、腹牛肝菌属 *Gastroboletus*、紫孢腹菌属 *Rhodactina*、海绵菌属 *Spongiforma* 都是腹菌化所致 (Bruns *et al.* 1989; Binder & Bresinsky 2002; Yang *et al.* 2006; Desjardin *et al.* 2008, 2009)。其中, 迄今置于腹牛肝菌属的物种很可能并不构成一个单系。在广义蘑菇科 Agaricaceae *s.l.* 中, 曾发生了大量的腹菌化事件, 如“马勃目 Lycoperdales”、“鸟巢菌目 Nidulariales”及“柄灰包目 Tulostomatales”都是腹菌化引起的 (Vellinga 2004)。

在果囊菌亚门 Pezizomycotina 中, 地上生盘菌产生具有强力弹射的子囊孢子, 而地下生子囊果则产生非弹射子囊孢子。研究发现, 在盘菌目 Pezizales 中, 至少独立发生过 15 次块菌化事件 (Laessøe & Hansen 2007), 如有沙漠块菌之称的地菇属 *Terfezia* 就是适应干热环境的产物 (Diez *et al.* 2002)。块菌科 Tuberaceae 与马鞍菌科 Helvellaceae 相比虽然形态迥异, 但它们却有较为密切的亲缘关系, 属系统发育

中的同一支系 (O'Donnell *et al.* 1997)。

1.2 准确划分和识别物种

物种是分类等级中最基本的单元。在物种概念 (species concepts) 上, 人们提出了诸如形态种、生物种、生态种、系统发育种等 20 余种概念 (Mayden 1997)。但是, de Queiroz (1998, 2007) 曾指出, 这些所谓的物种概念实际上是物种标准 (species criteria), 而不是物种定义 (species definition)。物种定义是一个什么样的统一体或综合体是一个物种, 而物种标准则是实际工作中判断或识别哪些个体属于同一物种的具体标准或办法。目前, 一般认为一个物种代表的是一个独立进化中的谱系枝 (lineage segment), 是进化长河中一个谱系 (lineage) 的某个分支或片段, 而非该谱系的全部 (de Queiroz 1998, 2007, 2011)。从本质上讲, 形态种、生物种、生态种及系统发育种等各种标准各自分别强调了形态分异、生殖隔离、特殊生态位的适应性及核苷酸差异等。这些物种标准反映了种系分异中发生的不同事件 (de Queiroz 1998, 2007; Giraud *et al.* 2008)。

理论上讲, 两个或多个有亲缘关系的生物种, 可能有明显的形态差异, 它们可以从形态上清楚区分。但是, 也可能它们之间没有任何可资区别的形态特征或只有细微的形态差异, 这就是隐形种复合群 (cryptic species complex)。平行进化也会导致隐形种, 但这些隐形种间没有太近的亲缘关系 (故不构成同一复合群)。在真菌中, 隐形种复合群或隐形种十分常见, 若仅仅依靠形态特征, 多个独立的物种会被当成同一物种处理, 这是今后相当长的一段时间内值得关注和重视的问题。

系统发育种标准就是将 DNA 测序与生物信息学技术相结合的分种标准, 它对于没有有

性阶段的真菌和既有无性型又有有性型的真菌来说, 有其明显优势 (Guarro *et al.* 1999; Harrington & Rizzo 1999; Taylor *et al.* 2000; Moncalvo 2005)。Taylor *et al.* (2000) 提出的多基因系谱一致性系统发育种识别法 (GCPSR), 被真菌学界不少人认为是行之有效的物种界定的方法。这种标准可能是今后一定时期内研究真菌物种多样性的一种不可忽视的重要方法 (Kroken & Taylor 2001; Dettman *et al.* 2003; Douhan & Rizzo 2005; Kausserud *et al.* 2006; Sato *et al.* 2007; Murillo *et al.* 2009; Jargeat *et al.* 2010; Van de Putte *et al.* 2010; Li *et al.* 2011; O'Donnell *et al.* 2011; Du *et al.* 2012)。

1.3 精细研究种内遗传差异及群体遗传结构

在真菌中, 一个物种内在的遗传多样性是形态表征或生理生化多样性难于体现的。相反, 分子标记对于认识物种的遗传多样性和演化具有较高的解析度 (Harrison 1991; Burnett 2003; Xu 2006a, 2006b)。如对人体重要病原真菌新型隐球酵母 *Cryptococcus neoformans* 的研究发现, 其菌株的遗传谱系多样, 几个主要的支系早在一千万年前就已分化出来, 但近来有所扩展和杂交, 血清 AD 型菌株是由血清 A 型菌株和血清 D 型菌株经过多次新近的杂交完成的 (Xu *et al.* 2000; Xu, Luo *et al.* 2002; Xu & Mitchell 2003; Sun & Xu 2007)。对新型隐球酵母格鲁比变种 *C. neoformans* var. *grubii* 的研究发现, 东南亚的居群可能是过去 7,000 年以来从非洲引入的 (Simwami *et al.* 2011)。对我国皮肤病菌秕糠状鳞斑霉 *Malassezia furfur* 的研究也发现其遗传多样性是相当丰富的 (Zhang, Zhang, Ran *et al.* 2010)。在植物病原菌方面, 对稻瘟病菌 *Magnaporthe grisea* 和 *M. oryzae* 及禾谷镰刀菌 *Fusarium graminearum* 的研究发

现, 寄主专一性与该菌区域性的多样化及基因突变密切相关 (Couch *et al.* 2005; Chen *et al.* 2006a, 2006b, 2007; Cuomo *et al.* 2007)。对玉米黑粉菌 *Ustilago maydis* 的研究发现, 其演化深受人类对玉米驯化的影响, 黑粉菌不同居群中存在的大量遗传分化是在玉米驯化之后才出现的 (Munkacsı *et al.* 2008)。在酿酒酵母 *Sarcccharomyces cerevisiae* 的群体遗传中, Wang, Liu *et al.* (2012) 发现酿酒酵母在多种生态环境中都有分布, 我国菌株遗传多样性十分丰富并具有独特的进化谱系, 野生自然菌株大都是早先分化出来的基部支系, 东亚可能是该物种的起源地。

在大型野生食药食用菌方面, 研究较为深入的是双孢蘑菇 *Agaricus bisporus*、香菇 *Lentinula edodes*、松茸 *Tricholoma matsutake* 及冬虫夏草 *Ophiocordyceps sinensis* 的遗传多样性 (Xu, Desmerger *et al.* 2002; 徐学锋等 2005; Zhang *et al.* 2007; Xu *et al.* 2008; Zhang *et al.* 2009; Zhang, Zhang, Wang *et al.* 2010)。如利用单核苷酸多态性 (SNPs) 研究松茸群体遗传发现, 在松茸菌株间有丰富的遗传差异, 这种差异与地理距离呈正相关关系, 松茸的有性繁殖和基因重组对维持松茸居群间的基因交流有重要作用 (Xu *et al.* 2008)。对冬虫夏草的遗传多样性研究发现, 青藏高原南部居群的遗传多样性要比北部居群的高得多, 该种可能是从南部的林芝地区先向南、后向北扩散的 (Zhang *et al.* 2009)。这些研究对认识真菌物种的起源与演化, 对物种资源有效保护和持续利用都有重要意义。

1.4 深度探究属种演化历程

物种形成 (speciation) 是指一个物种分化为两个物种的产生过程。在真菌成种进程中,

生态、空间及时间等隔离与生殖隔离有异曲同工之效。也就是说，在自然界中，一些真菌是通过交配型基因（mating-type genes）限制种间基因交流的，但许多真菌可能不是通过内在的生殖隔离而是借助外在的生态、时空等隔离来阻止种间基因交流的（Giraud *et al.* 2008）。

生态多样性是物种形成的基础，生态成种是物种形成的重要方面（Giraud *et al.* 2008），生态适应选择是成种的动力。如麦角菌 *Claviceps purpurea* 是禾草的病原菌，但可产生一些有价值的活性化合物。根据野外观察，按麦角菌的寄主环境、菌核和分生孢子以及生物碱的产量不同，可以将其分为 3 个生态类型（G1、G2 和 G3），利用多基因分子标记方法研究表明，“麦角菌”作为物种复合群看待和处理可能较妥。G1 是个与 G2 和 G3 明显不同的支系，G2 和 G3 间的形态分化不大，似乎不便分开。但是，群体遗传学研究表明，由于生态选择压力所致，生于陆生禾草上的 G1、见于潮湿或阴湿环境中的 G2 和分布于盐碱滩上的 G3，很少或没有基因交流（Douhan *et al.* 2008）。

在食线虫真菌捕食器的演化研究中，利用多基因序列分析方法，研究人员提出了食线虫真菌捕食器收缩环、黏性菌网及粘球和黏性分枝的可能演化途径和适应性进化方式，并论证了这类真菌的起源时间和物种分化与重大地质历史事件的关系（Li *et al.* 2005；Yang *et al.* 2007；Yang *et al.* 2012）。上述研究对于深入理解食线虫真菌的适应性进化、分类和系统学有重要意义。

协同成种和宿主转换可以看作生态成种的一种特殊案例。最好的例子就是培菌蚁（fungus-growing ants）、由培菌蚁培植的蘑菇科和口蘑科真菌、菌圃上的寄生真菌无性肉座

菌 *Escovopsis* 三者间的协同成种模式。研究发现，在协同进化的 5,000 万年间，无论在培菌蚁与蘑菇科和口蘑科真菌间，还是在蘑菇科和口蘑科真菌与无性肉座菌间，都具有高度的协同成种一致性，特别是在基部类群中，蚁、真菌与寄生菌三者的协同成种完全一致；而在现代的派生支系中，这种协同进化偶然会被寄生菌的宿主转换所打破，故此也加剧了三者间持续的协同适应（Currie *et al.* 2003）。在色钉菇属 *Chroogomphus* 及臧氏牛肝菌属 *Zangia* 中，宿主转换和地理隔离可能对成种都有影响（Li *et al.* 2009, 2011）。

在研究狭义牛肝菌属 *Boletus s.s.* 的进化生物学方面，Dentinger *et al.*（2010）采用 DNA 测序方法，对多个片段进行了测序，综合分析发现该属包括 20 余个物种，结合松散分子钟分析（relaxed molecular clock analysis），认为该属真菌是在气候温暖潮湿的条件下，在早第三纪的晚始新世（42–54 Mya）古热带起源的。Feng *et al.*（2012）进一步研究发现，在古热带，狭义牛肝菌属可能早在晚白垩纪（ 76.8 ± 0.61 Mya）就已经分化出来了，在其早期的分化中，东亚、东南亚及南亚热带地区起着重要作用，该属现有 36 个物种，东亚既是该属的现代物种多样性中心，也是美味牛肝菌复合群 *B. edulis complex* 的起源地。在中晚始新世（ 38.23 ± 0.35 Mya），美味牛肝菌复合群在东亚演化出来，在中中新世至早上新世期间，传播到亚洲、欧洲及美洲，并产生后续的异域成种，白令陆桥（Bering land bridge）对于古北区和新北区的真菌交流起着通道作用。

从基因组学角度，探索物种的适应性进化机理具有广阔的前景。Gao *et al.*（2011）对寄主广谱的金龟子绿僵菌 *Metarhizium anisopliae*

ARSEF23 与蝗虫专化的蝗绿僵菌 *M. acridum* CQMa 102 菌株的基因组进行了测序和分析, 推测绿僵菌是由植物内生真菌或病原真菌进化而来, 并发现绿僵菌基因组中的蛋白酶、几丁质酶及脂酶等用于昆虫体壁降解的基因家族存在显著的扩张现象。这两种菌的基因组约有 16% 的编码基因决定昆虫-宿主的相互作用, 即影响绿僵菌的杀虫毒力。RNA-seq 高通量转录组分析表明, 广谱的金龟子绿僵菌与专性的蝗绿僵菌在不同寄主体壁信号诱导下, 表达不同信号识别蛋白, 引起下游的 MAPK 和 PKA 的信号强度不同, 从而精确调控侵染结构——附着胞的分化, 并由此决定了病原真菌的寄主范围。

2 真菌分类学面临的机遇

分子生物学、生物信息学、基因组学及比较基因组学技术和方法在真菌分类研究中的广泛应用, 使得真菌分类和系统发育研究取得了革命性突破 (Yang 2011)。在此基础上, Hibbett *et al.* (2007) 提出了一个复杂的却较为完善的分类系统。但是, 其中仍有 4 个系统位置未定的亚门, 2 个系统位置未定的“纲”(根肿黑粉菌纲 Entorrhizomycetes 和节担菌纲 Wallemiomycetes) 和 10 余个系统位置未定的目, 这恰恰是今后值得深入研究的方向之一。值得一提的是“根肿黑粉菌纲”和“节担菌纲”, 它们可能是担子菌中系统位置较为孤立的、古老孑遗的类群, 按现有形态、超微结构、生物化学及分子系统发育研究结果, 尚不能确定其具体分类地位, 故暂时以“纲”的等级处理。在有的研究分析结果中, 这两个“纲”与担子菌门中现有的 3 个亚门组成的单系互为姐妹群 (Matheny *et al.* 2007)。因此, 它们代表的也许并非两个“纲”, 可能是两个独立的“亚门”。

这从一个侧面充分体现了真菌类群的丰富和系统关系的复杂, 同时也指明了今后研究的方向。利用全基因组和比较基因组信息, 不久的将来有望解决这些系统位置不定的问题。

我国是世界级的物种多样性国家, 估计我国的真菌远远超过 30 万种, 这是我国极为宝贵的物质财富之一 (魏江春 2010)。戴玉成和庄剑云 (2010) 对我国的菌物进行了较为详细地统计, 表明我国已知菌物种数仅占估算总种数的 8.2%。近 3 年, 利用我国的真菌资源, 人们就发表了一批新属 (表 1) 和大量新种, 这从一个侧面表明我国的大量真菌物种资源有待挖掘和认识。

可以预见, 在基因组学甚至“后基因组学”时代, 大量的新种、新属、新科乃至更高级分类单元将会在今后 10 年内发现和发表。这必将大大促进真菌分类学的发展, 完善现有的真菌系统。

3 真菌分类学面临的挑战

应当承认, 由于受到许多新兴学科的冲击, 传统的真菌分类学与其他生物的分类学一样面临着十分严峻的、前所未有的挑战 (Godfray 2002; Agnarsson & Kuntner 2007)。挑战主要来自 3 个方面。一是研究变得越来越综合: 一方面, 不但需要有相应的研究经费支持, 而且还要求从事该领域的研究人员技术更全面、知识更渊博及知识更新速度更快捷; 另一方面, 需要具有不同知识背景的研究人员通力协作, 开展实验室间、单位间甚至国际间的合作研究。二是研究效率有待提高: 根据保守估计, 地球上的真菌有 150 万种, 迄今已描述的真菌种数仅约 10 万种。近年来每年描述的真菌新种约为 1,200 种。若按这种速度, 使用当今通用的形态

表 1 2010–2012 年我国真菌学者（和其国外合作者）发表的真菌新属及使用的分子标记

Table 1 New fungal genera published by Chinese mycologists (and their foreign co-authors) in 2010–2012 and molecular markers used to characterize them

属名 Generic name	分子标记 Molecular markers			参考文献 Reference
	核糖体大 亚基 LSU	内转录间 隔区 ITS	其他 Others	
	<i>Aquapeziza</i> D.M. Hu, L. Cai & K.D. Hyde	+	+	
<i>Chaetopsinectria</i> J. Luo & W.Y. Zhuang	+	+	-	Luo & Zhuang 2010
<i>Cladosporiopsis</i> Sh.C. Ren & X.G. Zhang	-	-	-	Ren <i>et al.</i> 2012
<i>Corneroboletus</i> N.K. Zeng & Zhu L. Yang	+	-	+	Zeng <i>et al.</i> 2012
<i>Conlarium</i> F. Liu & L. Cai	+	-	-	Liu <i>et al.</i> 2012
<i>Cyanotrampa</i> Ghob.-Nejh. & Y.C. Dai	+	+	-	Ghobad-Nejhad & Dai 2010
<i>Echinochlamydosporium</i> X.Z. Jiang, X.Y. Liu & Xing Z. Liu	+	+	+	Jiang <i>et al.</i> 2011
<i>Houjia</i> G.Y. Sun & Crous	+	+	-	Yang <i>et al.</i> 2010
<i>Inflatipora</i> Y. Zhang ter, J. Fourn. & K.D. Hyde	+	-	+	Zhang <i>et al.</i> 2011
<i>Leucocalocybe</i> X.D. Yu & Y.J. Yao	+	-	-	Yu, Deng <i>et al.</i> 2011
<i>Melanoderma</i> B.K. Cui & Y.C. Dai	+	-	-	Cui <i>et al.</i> 2011
<i>Micronematobotrys</i> Xiang Sun & L.D. Guo	+	+	-	Sun & Guo 2010
<i>Mingxiaea</i> F.Y. Bai, Q.M. Wang, Boekhout & Nakase	+	+	+	Wang, Bai <i>et al.</i> 2011
<i>Occultocarpon</i> L.C. Mejia & Zhu L. Yang	+	-	+	Mejia <i>et al.</i> 2012
<i>Ovipoculum</i> Zhu L. Yang & R. Kirschner	+	-	-	Kirschner <i>et al.</i> 2010
<i>Parablastocatena</i> Y.D. Zhang & X.G. Zhang	-	-	-	Zhang <i>et al.</i> 2012
<i>Phellinopsis</i> Y.C. Dai	+	-	-	Dai 2010
<i>Pseudotriporiconidium</i> Z.F. Yu & K.Q. Zhang	-	+	-	Yu, Qiao <i>et al.</i> 2011
<i>Sativumoides</i> Sh.C. Ren, Jian Ma & X.G. Zhang	-	-	-	Ren <i>et al.</i> 2012
<i>Sinomyces</i> Yong Wang bis & X.G. Zhang	-	-	+	Wang, Geng <i>et al.</i> 2011
<i>Volutellonectria</i> J. Luo & W.Y. Zhuang	+	+	-	Luo & Zhuang 2012
<i>Zangia</i> Y.C. Li & Zhu L. Yang	+	-	+	Li <i>et al.</i> 2011

分类方法，描述地球上的 150 万种真菌，那需要 1,200 多年的时间。与此同时，每年还有些物种由于各种原因而灭绝，在没有被科学界认识时就从地球上彻底消失了。可见，以这样慢的速度来研究、发表新物种，远远不能满足人们对物种认识和利用的日益增长的需要。三是研究模式亟待不断更新：近年来，在研究环境中的菌物时，每年有大批形态特征并不明了的

环境菌物被测序和研究。但是，由于没有提供在科学上可以使用的分类学上的合法名称，人们不得不暂时使用“分子识别分类单元”（molecular operational taxonomical units, MOTUs）方法或在一个属名下编上若干号码以示不同的物种，以此来探讨环境中的菌物物种多样性及其他科学问题。迄今，基因库（GenBank）中 33% 的 ITS 序列来自于环境菌

物。事实上, 在 2008 和 2009 年, 向基因库提交的环境菌物物种 (MOTUs) 数量已经超过了基于标本和形态特征描述的物种数, 而且高通量测序的大量未命名的物种还没算在内。因此, 真菌分类学工作者需要主动使用或适应新的研究模式, 以便加速新物种的发现和描述速度, 为社会进步和科学发展服务 (Hibbett *et al.* 2011)。2011 年 7 月在澳大利亚墨尔本举行的第 18 届国际植物学大会上, 专家们废除了发表新分类单元必须有拉丁文特征描述的强制要求, 这在一定程度上有利于提升物种的描述和发表速度。

4 结语

在基因组学时代, 真菌分类学大有可为, 面临难得的历史机遇, 抓住并用好这一机遇, 可以以新技术、新思路和新机制来构建新的真菌分类学。如利用 rRNA 的二级结构研究子囊菌的系统发育, 对于深入认识各大子囊类型的演化进程具有重要意义 (Zhuang & Liu 2012)。从事真菌分类研究的人员应主动将形态分类与分子生物学方法相结合。可以预料, 提供物种的 DNA 测序图可能会成为今后命名新物种的一个前提或指标, 其重要性可能与现行的模式标本相当。事实上, 有些学术刊物就有明确的要求, 发表新分类单元时需要提供相应的分子系统发育证据, 这对真菌物种 DNA 条形码建设和发展也是一种贡献。主动使用或适应新的研究模式, 有利于提高研究效率。

分类学工作者应该意识到, 仅基于干标本进行真菌分类已经不能满足科学发展的需求 (Redecker *et al.* 2013), 应注意收集活菌株或保藏可用于 DNA 测序的样品 (如硅胶干燥样品), 在描述新分类单元特别是新物种时, 应主

动提供该分类单元的有关 DNA 片段的信息, 因为这既有助于人们对该物种的识别和鉴定, 也有利于提高人们对分类学家工作的认可度。

如同其他学科一样, 分类学也是一个综合性的学科, 也有必要利用分子生物学、基因组学或其他学科的方法, 不断拓宽研究领域 (Agnarsson & Kuntner 2007), 既深入认识所选类群的物种划分、系统发育进程、演变迁移历史、菌根生态、多样性保护等科学问题, 也注重真菌的实际应用研究, 为我国真菌学和菌蕈产业发展做出贡献。

致谢: 感谢美国密歇根州立大学能源部植物研究室 (DOE-Plant Research Laboratory, Michigan State University, USA) 罗宏博士对英文摘要的润色。

[REFERENCES]

- Agnarsson I, Kuntner M, 2007. Taxonomy in a changing world: seeking solutions for a science in crisis. *Systematic Biology*, 56: 531-539
- Binder M, Bresinsky A, 2002. Derivation of a polymorphic lineage of gasteromycetes from boletoid ancestors. *Mycologia*, 94: 85-98
- Binder M, Hibbett DS, 2007. Molecular systematics and biological diversification of Boletales. *Mycologia*, 98: 971-981
- Binder M, Larsson KH, Matheny PB, Hibbett DS, 2010. Amylocorticiales ord. nov. and Jaapiales ord. nov.: early diverging clades of Agaricomycetidae dominated by corticioid forms. *Mycologia*, 102: 865-880
- Boonyuen N, Chuasecharonnachai C, Suetrong S, Sri-indrasutdhi V, Sivichai S, Jones EBG, Pang KL, 2011. Savoryellales (Hypocreomycetidae, Sordariomycetes): a novel lineage of aquatic ascomycetes inferred from multiple-gene phylogenies of the genera *Ascotaiwania*, *Ascothailandia*, and *Savoryella*. *Mycologia*, 103: 1351-1371

- Bougher NL, 1999. New species of *Torrendia* (Fungi, Agaricales) from remnant woodlands in the wheatbelt region of Western Australia. *Australian Systematic Botany*, 12: 145-156
- Bougher NL, Lebel T, 2002. Australasian sequestrate (truffle-like) fungi. XII. *Amarrendia* gen. nov.: an astipate, sequestrate relative of *Torrendia* and *Amanita* (Amanitaceae) from Australia. *Australian Systematic Botany*, 15: 513-525
- Brefeld O, 1877. Botanische Untersuchungen ueber Schimmelpilze. III Heft: Basidiomyceten I. Arthur Felix Verlag, Leipzig. 1-226
- Brefeld O, 1888. Basidiomyceten. II. Protobasidiomyceten. *Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie*, 7: 1-178
- Bruns TD, Fogel R, White TJ, Palmer JD, 1989. Accelerated evolution of a false truffle from a mushroom ancestor. *Nature*, 339: 140-142
- Burnett J, 2003. Fungal populations and species. Oxford University Press, Oxford. 1-368
- Cao Y, Wu SH, Dai YC, 2012. Species clarification of the prize medicinal *Ganoderma* mushroom "Lingzhi". *Fungal Diversity*, 56: 49-62
- Chen QH, Wang YC, Li AN, Zhang ZG, Zheng XB, 2007. Molecular mapping of two cultivar-specific avirulence genes in the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Molecular Genetics and Genomics*, 277: 139-148
- Chen QH, Wang YC, Zheng XB, 2006a. Genetic analysis and molecular mapping of the avirulence gene PRE1, a gene for host-species specificity in the blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Genome*, 49: 873-881
- Chen QH, Wang YC, Zheng XB, 2006b. Genetic diversity of *Magnaporthe grisea* in China as revealed by DNA fingerprint haplotypes and pathotypes. *Journal of Phytopathology*, 154: 361-369
- Couch BC, Fudal I, Lebrun MH, Tharreau D, Valent B, van Kim P, Notteghem JL, Kohn LM, 2005. Origins of host-specific populations of the blast pathogen *Magnaporthe oryzae* in crop domestication with subsequent expansion of pandemic clones on rice and weeds of rice. *Genetics*, 170: 613-630
- Cui BK, Zhao CL, Dai YC, 2011. *Melanoderma microcarpum* gen. et sp. nov. (Basidiomycota) from China. *Mycotaxon*, 116: 295-302
- Cuomo CA, Gueldener U, Xu JR, Trail F, Turgeon BG, Di Pietro A, Walton JD, Ma LJ, Baker SE, Rep M, Adam G, Antoniw J, Baldwin T, Calvo S, Chang YL, DeCaprio D, Gale LR, Gnerre S, Goswami RS, Hammond-Kosack K, Harris LJ, Hilburn K, Kennell JC, Kroken S, Magnuson JK, Mannhaupt G, Mauceli E, Mewes HW, Mitterbauer R, Muehlbauer G, Muensterkoetter M, Nelson D, O'Donnell K, Ouellet T, Qi WH, Quesneville H, Roncero MIG, Seong KY, Tetko IV, Urban M, Waalwijk C, Ward TJ, Yao JQ, Birren BW, Kistler HC, 2007. The *Fusarium graminearum* genome reveals a link between localized polymorphism and pathogen specialization. *Science*, 317: 1400-1402
- Currie CR, Wong B, Stuart AE, Schultz TR, Rehner SA, Mueller UG, Sung GH, Spatafora JW, Straus NA, 2003. Ancient tripartite coevolution in the attine ant-microbe symbiosis. *Science*, 299: 386-388
- Dai YC, 2010. Hymenochaetaceae (Basidiomycota) in China. *Fungal Diversity*, 45: 131-343
- Dai YC, Zhuang JY, 2010. Numbers of fungal species hitherto known in China. *Mycosystema*, 29: 625-628 (in Chinese)
- de Bary HA, 1853. Untersuchungen ueber die Brandpilze und die durch sie verursachten Krankheiten der Pflanzen mit Rucksicht auf das Getreide und andere Nutzpflanzen. Habilitationsschrift. Müller, Berlin. 1-144
- de Bary HA, 1866. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Engelmann, Leipzig. 1-316
- de Queiroz K, 1998. The general lineage concept of species, and the process of speciation. In: Howard DJ, Belocher SH (eds.) *Endless forms: species and speciation*. Oxford University

- Press, Oxford. 57-75
- de Queiroz K, 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56: 879-886
- de Queiroz K, 2011. Branches in the lines of descent: Charles Darwin and the evolution of the species concept. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 19-35
- Dentinger BTM, Ammirati JF, Both EE, Desjardin DE, Halling RE, Henkel TW, Moreau PA, Nagasawa E, Soyong K, Taylor AF, Watling R, Moncalvo JM, McLaughlin DJ, 2010. Molecular phylogenetics of porcini mushrooms (*Boletus* section *Boletus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 1276-1292
- Desjardin DE, Binder M, Roekring S, Flegel T, 2009. *Spongiforma*, a new genus of gasteroid boletes from Thailand. *Fungal Diversity*, 37: 1-8
- Desjardin DE, Wilson AW, Binder M, 2008. *Durianella*, a gasteroid genus of boletes from Malaysia. *Mycologia*, 100: 956-961
- Dettman JR, Jacobson DJ, Turner E, Pringle A, Taylor JW, 2003. Reproductive isolation and phylogenetic divergence in *Neurospora*: comparing methods of species recognition in a model eukaryote. *Evolution*, 57: 2721-2741
- Diez J, Manjon JL, Martin F, 2002. Molecular phylogeny of the mycorrhizal desert truffles (*Terfezia* and *Tirmania*), host specificity and edaphic tolerance. *Mycologia*, 94: 247-259
- Douhan GW, Rizzo DM, 2005. Phylogenetic divergence in a local population of the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum*. *New Phytologist*, 166: 263-271
- Douhan GW, Smith E, Huynh KL, Westbrook A, Beerli P, Fisher AJ, 2008. Multigene analysis suggests ecological speciation in the fungal pathogen *Claviceps purpurea*. *Molecular Ecology*, 17: 2276-2286
- Du XH, Zhao Q, O'Donnell K, Rooney AP, Yang ZL, 2012. Multigene molecular phylogenetics reveals true morels (*Morchella*) are especially species-rich in China. *Fungal Genetics and Biology*, 49: 455-469
- Feng B, Xu J, Wu G, Hosen MI, Zeng NK, Li YC, Tolgor B, Kost GW, Yang ZL, 2012. DNA sequence analyses reveal abundant diversity, endemism and evidence for Asian origin of the Porcini Mushrooms. *PLoS ONE*, 7(5): e37567
- Fries EM, 1821. *Systema mycologicum I. Sumtibus Ernesti Mauriti, Gryphiswaldiae*. 1-520
- Gao Q, Jin K, Ying SH, Zhang YJ, Xiao GH, Shang YF, Duan ZB, Hu X, Xie XQ, Zhou G, Peng GX, Luo ZB, Huang W, Wang B, Fang WG, Wang SB, Zhong Y, Ma LJ, St Leger RJ, Zhao GP, Pei Y, Feng MG, Xia YX, Wang CS, 2011. Genome sequencing and comparative transcriptomics of the model entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* and *M. acridum*. *PLoS Genetics*, 7(1): e1001264
- Giachini AJ, Hosaka K, Nohra E, Spatafora J, Trappe JM, 2010. Phylogenetic relationships of the Gomphales based on nuc-25S-rDNA, mit-12S-rDNA, and mit-atp6-DNA combined sequences. *Fungal Biology*, 114: 224-234
- Giraud T, Refregier G, Le Gac M, de Vienne DM, Hood ME, 2008. Speciation in fungi. *Fungal Genetics and Biology*, 45: 791-802
- Ghobad-Nejhad M, Dai YC, 2010. *Diplomitoporus rimosus* is found in Asia and belongs to the Hymenochaetales. *Mycologia*, 102: 1510-1517
- Godfray HCJ, 2002. Challenges for taxonomy, the discipline will have to reinvent itself if it is to survive and flourish. *Nature*, 417: 17-19
- Guarro J, Gene J, Stchigel AM, 1999. Developments in fungal taxonomy. *Clinical Microbiology Reviews*, 12: 454-500
- Harrington TC, Rizzo DM, 1999. *Defining species in the fungi*. Academic Press, London. 1-238
- Harrison RG, 1991. Molecular changes at speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 281-308
- Henkel TW, Smith ME, Aime MC, 2010. *Guyanagaster*, a new wood-decaying sequestrate fungal genus related to

- Armillaria* (Physalacriaceae, Agaricales, Basidiomycota). *American Journal of Botany*, 97: 1-11
- Hibbett DS, 2004. Trends in morphological evolution in homobasidiomycetes inferred using maximum likelihood: a comparison of binary and multistate approaches. *Systematic Biology*, 53: 889-903
- Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF, Blackwell M, Cannon PF, Eriksson OE, Huhndorf S, James T, Kirk PM, Lücking R, Lumbsh HT, Lutzoni F, Matheny PB, Mclaughlin DJ, Powell MJ, Redhead S, Schoch CL, Spatafora JW, Stalpers JA, Vilgalys R, Aime MC, Aptroot A, Bauer R, Begerow D, Benny GL, Castlebury LA, Crous PW, Dai YC, Gams W, Geiser DM, Griffith GW, Gueidan C, Hawksworth DL, Hestmark G, Hosaka K, Humber RA, Hyde KD, Ironside JE, Kõljalg U, Kurtzman CP, Larsson KH, Lichtwardt R, Longcore J, Miadlikowska J, Miller A, Moncalvo JM, Mozley-Standridge S, Oberwinkler F, Parmasto E, Reeb V, Rogers JD, Roux C, Ryvarden L, Sampaio JP, Schüßler A, Sugiyama J, Thorn RG, Tibell L, Untereiner WA, Walker C, Wang Z, Weir A, Weiss M, White MM, Winka K, Yao YJ, Zhang N, 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research*, 111: 509-547
- Hibbett DS, Ohman A, Glotzer D, Nuhn M, Kirk P, Nilsson RH, 2011. Progress in molecular and morphological taxon discovery in Fungi and options for formal classification of environmental sequences. *Fungal Biology Reviews*, 25: 38-47
- Hibbett DS, Pine EM, Langer E, Langer G, Donoghue M, 1997. Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94: 12002-12006
- Hosaka K, Bates ST, Beever RE, Castellano MA, Colgan III W, Domínguez LS, Nouhra ER, Geml J, Giachini AJ, Kenney SR, Simpson NB, Spatafora JW, Trappe JM, 2007. Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. *Mycologia*, 98: 949-959
- Hu DM, Chen H, Cai L, Bahkali AH, Hyde K, 2012. *Aquapeziza*: a new genus from freshwater and its morphological and phylogenetic relationships to Pezizaceae. *Mycologia*, 104: 540-546
- Jargeat P, Martos F, Carriconde F, Gryta H, Moreau PA, Gardes M, 2010. Phylogenetic species delimitation in ectomycorrhizal fungi and implications for barcoding: the case of the *Tricholoma scalpturatum* complex (Basidiomycota). *Molecular Ecology*, 19: 5216-5230
- Jiang XZ, Yu HY, Xiang MC, Liu XY, Liu XZ, 2011. *Echinochlamydosporium variabile*, a new genus and species of Zygomycota from soil nematodes. *Fungal Diversity*, 46: 43-51
- Jones MDM, Forn I, Gadelha C, Egan MJ, Bass D, Massana R, Richards TA, 2011. Discovery of novel intermediate forms redefines the fungal tree of life. *Nature*, 474: 200-203
- Justo A, Morgenstern I, Hallen-Adams HE, Egan MJ, Bass D, Massana R, Richards TA, 2010. Convergent evolution of sequestrate forms in *Amanita* under Mediterranean climate conditions. *Mycologia*, 102: 675-688
- Kausserud H, Stensrud O, Decock C, Shalchian-Tabrizi K, Schumacher T, 2006. Multiple gene genealogies and AFLPs suggest cryptic speciation and long-distance dispersal in the basidiomycete *Serpula himantioides* (Boletales). *Molecular Ecology*, 15: 421-431
- Kirschner R, Yang ZL, Zhao Q, Feng B, 2010. *Ovipoculum album*, a new anamorph with gelatinous cupulate bulbiferous conidiomata from China and with affinities to the Auriculariales (Basidiomycota). *Fungal Diversity*, 43: 55-65
- Kroken S, Taylor JW, 2001. A gene genealogical approach to recognize phylogenetic species boundaries in the lichenized fungus *Letharia*. *Mycologia*, 93: 38-53

- Laessøe T, Hansen K, 2007. Truffle trouble: what happened to the Tuberales? *Mycological Research*, 111: 1075-1099
- Lebel T, Catchside PS, 2009. The truffle genus *Cribbea* (Physalacriaceae, Agaricales) in Australia. *Australian Systematic Botany*, 22: 39-55
- Li Y, Hyde KD, Jeewon R, Cai L, Vijaykrishna D, Zhang KQ, 2005. Phylogenetics and evolution of nematode-trapping fungi (Orbiliaceae) estimated from nuclear and protein coding genes. *Mycologia*, 97: 1034-1046
- Li YC, Feng B, Yang ZL, 2011. *Zangia*, a new genus of Boletaceae supported by molecular and morphological evidence. *Fungal Diversity*, 49: 125-143
- Li YC, Yang ZL, Tolgor B, 2009. Phylogenetic and biogeographic relationships of *Chroogomphus* species as inferred from molecular and morphological data. *Fungal Diversity*, 38: 85-104
- Liu F, Hu DM, Cai L, 2012. *Conlarium duplumascospora* gen. et sp. nov. and *Jobellisia guangdongensis* sp. nov. from freshwater habitats in China. *Mycologia*, 104: 1178-1186
- Luo J, Zhuang WY, 2010. *Chaetopsinectria* (Nectriaceae, Hypocreales), a new genus with *Chaetopsina* anamorphs. *Mycologia*, 102: 976-984
- Luo J, Zhuang WY, 2012. *Volutellonectria* (Ascomycota, Fungi), a new genus with *Volutella* anamorphs. *Phytotaxa*, 44: 1-10
- Matheny PB, Gossman JA, Zalar P, Kumar TKA, Hibbett DS, 2007. Resolving the phylogenetic position of the Wallemiomycetes: an enigmatic major lineage of Basidiomycota. *Canadian Journal Botany*, 84: 1794-1805
- Mayden RL, 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge MF, Dawah HA, Wilson MR (eds.) *Species: the units of diversity*. Chapman and Hall, London. 381-423
- Mejía LC, Rossman AY, Castlebury LA, Yang ZL, White JF Jr, 2012. *Occultocarpon*, a new monotypic genus on *Alnus nepalensis* from China. *Fungal Diversity*, 52: 99-105
- Moncalvo JM, 2005. Molecular systematics: major fungal phylogenetic groups and fungal species concepts. In: Xu J (ed.) *Evolutionary genetics of fungi*. Horizon Bioscience, Norfolk. 1-33
- Munkacsí AB, Stoxen S, May G, 2008. *Ustilago maydis* populations tracked maize through domestication and cultivation in the Americas. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275: 1037-1046
- Murillo C, Albertazzi FJ, Carranza J, Lumbsch HT, Tamayo G, 2009. Molecular data indicate that *Rhytidhysterium rufulum* (Ascomycetes, Patellariales) in Costa Rica consists of four distinct lineages corroborated by morphological and chemical characters. *Mycological Research*, 113: 405-416
- Oberwinkler F, 1977. Das neue System der Basidiomyceten. In: Frey W, Hurka H, Oberwinkler F (eds.) *Beiträge zur Biologie der niedrigen Pflanzen*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 59-105
- Oberwinkler F, 1985. Anmerkungen zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 107: 541-580
- Oberwinkler F, 2012. Evolutionary trends in Basidiomycota. *Stappia*, 96: 45-104
- O'Donnell K, Cigelnik E, Weber NS, Trappe JM, 1997. Phylogenetic relationships among ascomycetous truffles and the true and false morels inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequence analysis. *Mycologia*, 89: 48-65
- O'Donnell K, Rooney AP, Mills GL, Kuo M, Weber NS, Rehner SA, 2011. Phylogeny and historical biogeography of true morels (*Morchella*) reveals an early Cretaceous origin and high continental endemism and provincialism in the Holarctic. *Fungal Genetics and Biology*, 48: 252-265
- Peintner U, Bougher NL, Castellano MA, Moncalvo JM, Moser MM, Trappe JM, Vilgalys R, 2001. Multiple origins of

- sequestrate fungi related to *Cortinarius* (Cortinariaceae). *American Journal of Botany*, 88: 2168-2179
- Persoon CH, 1797. Tentamen dispositionis methodicae fungorum. PP Wolfe, Lipsiae. 1-76
- Redecker D, Schüßler A, Stockinger H, Stürmer SL, Morton JB, Walker C, 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*, 23: 515-531
- Ren SC, Ma J, Ma LG, Zhang YD, Zhang XG, 2012. *Sativunoides* and *Cladosporiopsis*, two new genera of hyphomycetes from China. *Mycological Progress*, 11: 443-448
- Rosling A, Cox F, Cruz-Martinez K, Ihrmark K, Grelet GA, Lindahl BD, Menkis A, James TY, 2011. Archaeorhizomycetes: unearthing an ancient class of ubiquitous soil fungi. *Science*, 876-879
- Sato H, Yumoto T, Murakami N, 2007. Cryptic species and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Strobilomyces* (Strobilomycetaceae). *American Journal of Botany*, 94: 1630-1641
- Schell WA, Lee AG, Aime MC, 2011. A new lineage in Pucciniomycotina: class Tritirachiomycetes, order Tritirachiales, family Tritirachiaceae. *Mycologia*, 103: 1331-1340
- Simwami SP, Khayhan K, Henk DA, Aanensen DM, Boekhout T, Hagen F, Brouwer AE, Harrison TS, Donnelly CA, Fisher MC, 2011. Low diversity *Cryptococcus neoformans* variety *grubii* multilocus sequence types from Thailand are consistent with an ancestral African origin. *PLoS Pathogens*, 7(4): e1001343
- Sun S, Xu J, 2007. Genetic analyses of a hybrid cross between serotypes A and D strains of the human pathogenic fungus *Cryptococcus neoformans*. *Genetics*, 177: 1475-1486
- Sun X, Guo LD, 2010. *Micronematobotrys*, a new genus and its phylogenetic placement based on rDNA sequence analyses. *Mycological Progress*, 9: 567-574
- Tai FL, 1979. *Sylloge fungorum sinicorum*. Science Press, Beijing. 1-1527 (in Chinese)
- Taylor JW, Jacobson D, Kroken S, Kasuga T, Geiser DM, Hibbett DS, Fisher MC, 2000. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal Genetics and Biology*, 31: 21-32
- Teng SC, 1934. Notes on Polyporaceae from China. *Sinensia*, 5: 198-200
- Teng SC, 1963. *Fungi of China*. Science Press, Beijing. 1-808 (in Chinese)
- Thiers HD, 1984. The secotioid syndrome. *Mycologia*, 76: 1-8
- Van de Putte K, Nuytinck J, Stubbe D, Huyen TL, Verbeken A, 2010. *Lactarius volemus sensu lato* (Russulales) from northern Thailand: morphological and phylogenetic species concepts explored. *Fungal Diversity*, 45: 99-130
- Vellinga EC, 2004. Genera in the family *Agaricaceae*: evidence from nrITS and nrLSU sequences. *Mycological Research*, 108: 354-377
- Wang QM, Bai FY, Fungsin B, Boekhout T, Nakase T, 2011. Proposal of *Mingxiaea* gen. nov. for the anamorphic basidiomycetous yeast species in the *Bulleribasidium* clade (Tremellales) based on molecular phylogenetic analysis, with six new combinations and four novel species. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 61: 210-219
- Wang QM, Liu WQ, Liti G, Wang SA, Bai FY, 2012. Surprisingly diverged populations of *Saccharomyces cerevisiae* in natural environments remote from human activity. *Molecular Ecology*, 21: 5404-5417
- Wang XC, Xi RJ, Li Y, Wang DM, Yao YJ, 2012. The species identity of the widely cultivated *Ganoderma*, '*G. lucidum*' (Ling-zhi), in China. *PLoS ONE*, 7(7): e40857
- Wang Y, Geng Y, Ma J, Wang Q, Zhang XG, 2011. *Sinomyces*: a new genus of anamorphic Pleosporaceae. *Fungal Biology*, 115: 188-195
- Wang Z, Dai YC, 2009. *Asembling the fungal tree of life and*

- current phylogenetic mycology in the USA. *Mycosystema*, 28: 878-887 (in Chinese)
- Wei JC, 2010. The biodiversity of Pan-fungi and the sustainable development of human beings. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 25: 645-650 (in Chinese)
- Wilson AW, Binder M, Hibbett DS, 2011. Effects of gasteroid fruiting body morphology on diversification rates in three independent clades of fungi estimated using binary state speciation and extinct analysis. *Evolution*, 65: 1305-1322
- Xu J, 2006a. Microbial ecology in the age of genomics and metagenomics: concepts, tools, and recent advances. *Molecular Ecology*, 15: 1713-1731
- Xu J, 2006b. Fundamentals of fungal molecular population genetic analyses. *Current Issues in Molecular Biology*, 8: 75-89
- Xu J, Desmerger C, Callac P, 2002. Fine-scale genetic analyses reveal unexpected spatial-temporal heterogeneity in two natural populations of the commercial mushroom *Agaricus bisporus*. *Microbiology-SGM*, 148: 1253-1262
- Xu J, Luo G, Vilgalys R, Brandt ME, Mitchell TG, 2002. Multiple origins of hybrid strains of *Cryptococcus neoformans* with serotype AD. *Microbiology-SGM*, 148: 203-212
- Xu J, Mitchell TG, 2003. Comparative gene genealogical analyses of strains of serotype AD identify recombination in populations of serotypes A and D in the human pathogenic yeast *Cryptococcus neoformans*. *Microbiology-SGM*, 149: 2147-2154
- Xu J, Sha T, Li YC, Zhao ZW, Yang ZL, 2008. Recombination and genetic differentiation among natural populations of the ectomycorrhizal mushroom *Tricholoma matsutake* from southwestern China. *Molecular Ecology*, 17: 1238-1247
- Xu J, Vilgalys R, Mitchell TG, 2000. Multiple gene genealogies reveal recent dispersion and hybridization in the human pathogenic fungus *Cryptococcus neoformans*. *Molecular Ecology*, 9: 1471-1481
- Xu XF, Lin FX, Cheng SM, LI AZ, Lin FC, 2005. Genetic diversity of natural germplasm of *Lentinula edodes* in China inferred from rDNA sequences. *Mycosystema*, 24: 29-35 (in Chinese)
- Yang EC, Xu LL, Yang Y, Zhang XY, Xiang MC, Wang CS, An ZQ, Liu XZ, 2012. Origin and evolution of carnivorism in the Ascomycota (Fungi). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 10960-10965
- Yang HL, Sun GY, Batzer JC, Crous PW, Groenewald JZ, Gleason ML, 2010. Novel fungal genera and species associated with the sooty blotch and flyspeck complex on apple in China and the USA. *Persoonia*, 24: 29-37
- Yang Y, Yang E, An ZQ, Liu XZ, 2007. Evolution of nematode-trapping cells of predatory fungi of the *Orbilia* ceae based on evidence from rRNA-encoding DNA and multiprotein sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 8379-8384
- Yang ZL, 2011. Molecular techniques revolutionize knowledge of basidiomycete evolution. *Fungal Diversity*, 50: 47-58
- Yang ZL, Trappe JM, Binder M, Sanmee R, Lumyong P, Lumyong S, 2006. The sequestrate genus *Rhodactina* (Basidiomycota, Boletales) in northern Thailand. *Mycotaxon*, 96: 133-140
- Yu XD, Deng H, Yao YJ, 2011. *Leucocalocybe*, a new genus for *Tricholoma mongolicum* (Agaricales, Basidiomycota). *African Journal of Microbiology Research*, 5: 5750-5756
- Yu YN, 1982. Mycology over 250 years. *Acta Mycologia Sinica*, 1: 48-60 (in Chinese)
- Yu ZF, Qiao M, Zhang Y, Qin L, Zhang KQ, 2011. *Pseudotriporiconidium*, a new anamorph genus connected to *Orbilia*. *Mycologia*, 103: 164-173
- Yu ZH, Zeng ZQ, 2013. DNA molecular marker techniques: application to and influence on fungal systematics. *Mycosystema*, 32: 1-14 (in Chinese)

- Zeng NK, Cai Q, Yang ZL, 2012. *Corneroboletus*, a new genus to accommodate the southeastern Asian *Boletus indecorus*. *Mycologia*, 104: 1420-1432
- Zhang H, Zhang RF, Ran YP, Dai YL, Lu Y, Wang P, 2010. Genetic polymorphism of *Malassezia furfur* isolates from Han and Tibetan ethnic groups in China using DNA fingerprinting. *Medical Mycology*, 48: 1034-1038
- Zhang RY, Huang CY, Zheng SY, Zhang JX, Ng TB, Jiang RB, Zuo XM, Wang HX, 2007. Strain-typing of *Lentinula edodes* in China with inter simple sequence repeat markers. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 74: 140-145
- Zhang Y, Fournier J, Bakhali AH, Hyde KD, 2011. *Inflatipora*, a novel lignicolous genus of Pleosporales from France. *Sydowia*, 63: 287-295
- Zhang YD, Ma J, Ma LG, Zhang XG, 2012. *Parablastocatena tetracerae* gen. et sp. nov. and *Corynesporella licualae* sp. nov. from Hainan, China. *Mycoscience*, 53: 381-385
- Zhang YJ, Xu LL, Zhang S, Liu XZ, An ZQ, Wang M, Guo YL, 2009. Genetic diversity of *Ophiocordyceps sinensis*, a medicinal fungus endemic to the Tibetan Plateau: implications for its evolution and conservation. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 290
- Zhang YJ, Zhang S, Wang M, Bai FY, Liu XZ, 2010. High diversity of the fungal community structure in naturally-occurring *Ophiocordyceps sinensis*. *PLoS ONE*, 5(12): e15570
- Zhao JD, Zhang XQ, 2000. Flora fungorum sinicorum. Vol. 18. Ganodermataceae. Science Press, Beijing. 1-204 (in Chinese)
- Zhuang WY, Liu CY, 2012. What an rRNA secondary structure tells about phylogeny of fungi in Ascomycota with emphasis on evolution of major types of ascus. *PLoS ONE*, 7(10): e47546

[附中文参考文献]

- 戴芳澜, 1979. 中国真菌总汇. 北京: 科学出版社. 1-1527
- 戴玉成, 庄剑云, 2010. 中国菌物已知种数. 菌物学报, 29: 625-628
- 邓叔群, 1963. 中国的真菌. 北京: 科学出版社. 1-808
- 魏江春, 2010. 菌物生物多样性与人类可持续发展. 中国科学院院刊, 25: 645-650
- 徐学锋, 林范学, 程水明, 李安政, 林芳灿, 2005. 中国香菇自然种质的 rDNA 遗传多样性分析. 菌物学报, 24: 29-35
- 余永年, 1982. 真菌学的二百五十年. 真菌学报, 1: 48-60
- 余知和, 曾昭清, 2013. DNA 分子标记技术在真菌系统学研究中的应用及影响. 菌物学报, 32: 1-14
- 赵继鼎, 张小青, 2000. 中国真菌志·第十八卷·灵芝科. 北京: 科学出版社. 1-204
- 王征, 戴玉成, 2009. 真菌生命之树项目 (assembling the fungal tree of life) 和美国真菌系统学研究现状. 菌物学报, 28: 878-887