

早期描述物种的模式标定及基因组解析：以中国第一个被描述的真菌新种五棱散尾鬼笔为例

梁俊敏^{1#}, 王科^{2#}, 杜卓², 赵明君², 蔡磊^{1,2*}, 戴玉成^{3*}

1 中国科学院微生物研究所微生物多样性与资源创新利用全国重点实验室, 北京 100101

2 中国科学院微生物研究所菌物标本馆, 北京 100101

3 北京林业大学生态与自然保护学院林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083

摘要: 五棱散尾鬼笔 *Lysurus mokusin* (L.f.) Fr., 又名中华散尾鬼笔, 于 1774 年由法国传教士西博特(Cibot PM)描述与发表, 是首个被科学描述的中国真菌新物种, 为稳定该名称的准确使用, 本研究依照现用命名法规对该物种开展了模式标定和分类学研究, 指定了后选模式和附加模式。利用 HiFi 测序技术组装了附加模式的双核基因组和线粒体基因组。五棱散尾鬼笔环状线粒体总长 101.1 kb, 含有 26 个 tRNA 和 16 个蛋白编码基因。每个单倍体大小为 35 Mb, 含有 11 条染色体, 总长度达 33 Mb, 另含有片段 contig 1.4 Mb。BUSCO 评估核基因组完整度达 88.5%, 代表了一个染色体水平的较高质量基因组, 这也是该属报道的第一个基因组。五棱散尾鬼笔重复序列占比较高, 约占 16%, 2 个单倍体分别预测获得 8 637 和 8 572 个蛋白编码基因, 具有典型“双速基因组”特征。此外, 共预测获得 27 个非冗余的生物合成基因簇(BGCs), 以 NRPS/NRPS-like 为主, 主要分布于 Chr01、Chr04 和 Chr06 染色体, 其中 2 个 BGCs 与合成具有杀虫抑菌功效的 xenotetrapeptide 和 rhizomide 基因簇 100%同源。本研究为大量缺乏模式的早期描述物种的分类学和资源利用研究提供了参考与示范, 稳定了名称的使用并提供了重要的模式材料和数据。

关键词: 附加模式; DNA 条形码; HiFi 测序; 双速基因组; 生物合成基因簇

[引用本文]

梁俊敏, 王科, 杜卓, 赵明君, 蔡磊, 戴玉成, 2025. 早期描述物种的模式标定及基因组解析: 以中国第一个被描述的真菌新种五棱散尾鬼笔为例. 菌物学报, 44(4): 240296

Liang JM, Wang K, Du Z, Zhao MJ, Cai L, Dai YC, 2025. Typification and genome analyses of early described fungal species: a case study of *Lysurus mokusin*, the first new fungal species described in China. Mycosystema, 44(4): 240296

资助项目: 中华人民共和国科学技术部基础资源调查专项(2021FY100900)

This work was supported by the National Science and Technology Fundamental Resources Investigation Program of China (2021FY100900).

*Corresponding authors. E-mail: CAI Lei, cail@im.ac.cn; DAI Yucheng, yuchengdai@bjfu.edu.cn

#Co-first author

ORCID: LIANG Junmin (0000-0002-9473-2039), WANG Ke (0000-0002-5153-8498), CAI Lei (0000-0003-4084-1202), DAI Yucheng (0000-0002-6523-0320)

Received: 2024-11-03; Accepted: 2024-11-14

Typification and genome analyses of early described fungal species: a case study of *Lysurus mokusin*, the first new fungal species described in China

LIANG Junmin^{1#}, WANG Ke^{2#}, DU Zhuo², ZHAO Mingjun², CAI Lei^{1,2*}, DAI Yucheng^{3*}

1 State Key Laboratory of Microbial Diversity and Innovative Utilization, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 Fungarium, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

3 State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: *Lysurus mokusin* (L.f.) Fr., initially described and named ‘mo-ku-sin’ after pronunciation of Chinese ‘蘑菰蕈’ by the French missionary Cibot in 1774, is the first scientifically described fungus from China. To facilitate the correct application of its name, its typification and taxonomic study according to the current nomenclature code were carried out. The lectotype and epitype were designated, and mitochondrial genome and nuclear genome of the epitype specimen were assembled. The circulated mitochondria of *L. mokusin* totaled 101.1 kb, containing 26 tRNA and 16 protein-coding genes. Each nuclear haplotype contains 11 chromosomes with a total length of 33 Mb and 8/11 fragment contigs of 1.4 Mb. The BUSCO analysis suggested that the genome is 88.5% completed. This is the first genome reported for *Lysurus*. A high proportion of repeat sequences (ca. 16%) was detected and, after masking, 8 637 and 8 572 protein-coding genes were predicted for two haplotypes, respectively. The gene distribution shows a typical pattern of a “two-speed genome”. In addition, 27 non-redundant biosynthetic gene clusters (BGCs) were predicted, mainly distributed in Chr01, Chr04 and Chr06. Two BGCs are 100% homologous to known insecticidal and antimicrobial BGCs producing xenotetrapeptide and rhizomide. Our study provides a model for the typification of numerous early-described species lacking types in China.

Keywords: epitype; DNA barcoding; HiFi sequencing; two-speed genome; biosynthetic gene cluster

模式标本作为一个物种或种下单元发表时所依据的凭证材料，是物种名称所永久依附的实体成分，它指明了该学名所指代物种的核心特征。模式标定作为目前合格发表新分类单元的要求之一，最早于 1958 年被写入命名法规中 (Lücking *et al.* 2021)。而在此之前，由于缺乏命名法规的约束，很多早期发表的名称没有指定模式或者指定了不正确的模式，为这些名称的使用和相关物种鉴定带来了极大困难。为此，《国际藻类、菌物和植物命名法规》提出了后选模式 (lectotype)、附加模式 (epitype) 和新模式

(neotype) 等模式概念。当名称发表时无主模式、或主模式遗失或损毁、或主模式被发现属于多个分类群时，可从原始材料中指定一份标本或一幅图示作为后选模式；当主模式、后选模式或之前指定的新模式、或与名称相关联的所有原始材料证明模棱两可、不足以佐证准确鉴定时，可以指定一份新的材料为附加模式；而当原始材料不存在时，可从新材料中指定一份标本或一幅图示作为新模式 (Turland *et al.* 2018)。

菌物分类学作为一门研究和认识菌物的学

科,起源于18世纪的欧洲。彼时,东方国家吸引了许多传教士、军人、官吏、学者等来访,其中一些自然学者在我国采集了各类生物标本并开展研究,例如西博特(Cibot PM)、普德拉瓦(Delavay JM)、吉拉迪(Giraldii P)等(戴芳澜 1979)。到1930年中国学者开创自己的菌物学科之前,已有约330种采自中国的菌物物种被描述和定名,全部由外国学者完成(王科和蔡磊 2023)。由于当时还处于生物分类学早期发展阶段,这些发表的菌物名称大多缺乏模式标定,其中最具有代表性的即是五棱散尾鬼笔 *Lysurus mokusin*,它最早于1774年被西博特描述并发表(Cibot 1774),所依据的标本采自北京,是中国最早被科学描述的真菌(戴芳澜 1979)。为保证该名称的准确应用,本研究依照现用命名法规对该物种开展了模式标定和分类学研究,以期为其他大量早期名称的分类研究提供参考与示范。

五棱散尾鬼笔隶属于担子菌门、蘑菇纲、鬼笔目、鬼笔科,子实体形态特殊,为五边形,顶端组织在内侧产生深棕色的黏液,其产生的恶臭被认为具有吸引昆虫传播真菌孢子的作用(Chen *et al.* 2014)。有研究表明这些黏液对动物有毒,可造成呕吐(Cortez & Rossoni 2014)。我国菌物学家在对大型毒菌资源调查中,也将五棱散尾鬼笔列为产毒真菌(卯晓岚 2006;王振 2014)。有研究表明五棱散尾鬼笔的培养液或提取物对 *Fusarium oxysporum*、*Botrytis cinerea* 和 *Pestilopsis* sp.等病原真菌具有很好的抑制作用(王瑞琦等 2017;张晓波等 2019)。Lin *et al.* (2021)用气相液相色谱对五棱散尾鬼笔的单体化合物进行了抗菌活性评估及作用机制初探,表明五棱散尾鬼笔提取物可作为杀菌剂用于植物病害的防控。此外还有研究表明五棱散尾鬼笔可分泌抗虫化合物(LMIC),对舞毒蛾幼虫致死率达到59.77%,是优良的候选生物杀虫剂(Lin *et al.* 2020)。本研究提供了附加模式的高质量基因组,并描述了五棱散尾鬼笔的基因组

特征及次生代谢合成基因簇,这是该属报道的首个基因组,为未来研究该属系统演化和从组学角度探究活性次生代谢产物作用机理提供了基础。

1 材料与方法

1.1 标本采集及制作

研究标本采集自北京市奥林匹克森林公园北园,标本采集时注意保证子实体的完整,并进行原生境拍照和信息记录。样品经低温冷冻杀虫处理后,使用冷冻干燥机在-50℃条件下烘干,保存于中国科学院微生物研究所菌物标本馆(HMAS)。

1.2 标本鉴定

依据标本野外照片和采集记录信息,对标本的宏观特征进行观察和描述,主要包括子实体各组成结构的大小、形状、颜色、表面状况和质地等性状。利用光学显微镜观察干标本的孢子、菌盖表皮等重要的显微特征。用刀片切取各部分组织,浸没在5%的KOH溶液中,置于400–1 000倍光学显微镜下观察。对照该物种原始发表的描述,对标本进行形态分类鉴定。

提取标本DNA,利用ITS1F和ITS4B(Martin & Rygiewicz 2005)扩增其ITS序列。PCR反应体系:DNA 1 μL (>20 ng/μL), 2×Rapid Taq master mix 10 μL (南京诺唯赞科技股份有限公司),正反引物各1 μL, ddH₂O补足至20 μL。PCR扩增条件:94℃ 5 min; 94℃ 30 s, 52℃ 30 s, 72℃ 20 s, 30个循环; 72℃ 5 min。扩增产物送北京诺赛基因组研究中心有限公司进行一代测序。序列提交NCBI GenBank。并将ITS序列与NCBI nt库比对。

选取散尾鬼笔属 *Lysurus* 及近缘属鬼笔属 *Phallus* 序列集中的基因条形码,联合标本目标序列进行系统发育分析,利用IQ-tree v1.6.12(Nguyen *et al.* 2015)构建最大似然树,判断所测

标本系统发育地位。

1.3 基因组 DNA 提取及测序

选取未成熟的子实体，在超净工作台中利用 75%乙醇进行表面消毒，切取未暴露在环境中的内部组织，利用 CTAB 法(Conlon *et al.* 2022)提取基因组 DNA，使用 1%琼脂糖凝胶电泳检测所提取 DNA 完整度，分别使用 NanoDrop 8000 微量分光光度计(Thermo Fisher)和 Qubit 荧光光度计检测 DNA 纯度和浓度。本次测序使用 illumina 和 HiFi 测序平台，DNA 样品送安诺优达基因科技(北京)有限公司建库测序，illumina 平台构建 PE150 短片段文库用于基因组大小估计，HiFi 平台构建 15 kb 长片段文库用于基因组组装。

1.4 基因组组装及注释

利用 Jellyfish v2.3.1 (Marcais & Kingsford 2011)和 GenomeScope v2.0 (Vurture *et al.* 2017)对 illumina 数据进行基因组倍型和大小评估。将 HiFi 平台下机的 bam 文件经 bam2fasta 工具转换为 fasta 格式后，利用 Hifiasm v0.16 (Cheng *et al.* 2021)默认参数对五棱散尾鬼笔基因组进行拆分组装。参考 Liang *et al.* (2023)的方法剔除低深度(<2×)和污染序列，同时筛选比对到线粒体的 contig 进行线粒体组装，并利用 MISO2 (<http://mitos.bioinf.uni-leipzig.de/index.py>)和 MitoHiFi v3.2.2 (Uliano-Silva *et al.* 2023)进行注释，线粒体草图通过 Chlorobox (<https://chlorobox.mpimp-golm.mpg.de/OGDraw.html>)进行可视化。剩余核基因组 contig 依据 Mummer v4 (Marcais *et al.* 2018)检测获得共线性，结合端粒检测(TTAGG/CCTAA)，将 contig 调整为 scaffold 水平。利用 BUSCO v5 (Manni *et al.* 2021)进行基因组完整度评估，参考数据库为 Agaricomycetes_odb10；重复序列经 RepeatMasker v4.0.8 (<http://www.repeatmasker.org/>) 和 RepeatModler v1.0.11 (<http://www.repeatmasker.org/>)进行屏蔽后，利用 Funannotate v1.8.9 (<https://github.com/nextgenusfs/>

funannotate/releases/tag/v1.8.9)进行基因结构预测，并将获得的基因蛋白序列比对 UniProtKB、Pfam、InterPro、dbCAN、MEROPS 等数据库进行功能注释。

1.5 生物合成基因簇预测

利用 antiSMASH v6.0 (Blin *et al.* 2021)进行基因簇编码基因预测。从注释结果中提取次级代谢产物合成基因簇核心基因蛋白质序列，使用比对搜索工具 BLAST v2.10.1 将基因簇中的核心基因蛋白质序列与 MiBIG v3.0 (Terlouw *et al.* 2023)中的非冗余蛋白序列数据库进行相似性比对分析，以序列一致性为依据对对比结果的序列信息进行分类和筛选。

2 结果与分析

2.1 五棱散尾鬼笔溯源

1759 年，法国传教士西博特(Cibot PM)来到中国澳门，辗转多地后来到北京，在此后的 25 年里，他在北京采集植物和菌物标本，并基于对这些标本的研究写了多篇文章(Lu 2022)。Cibot (1974)在沙俄科学院的院报中发表了题为“Fungus sinensium mo-ku-sin descriptus”的文章，也是历史上第一篇关于中国菌物的科学论文，文中描述了其在北京采集到的一种真菌，并附有黑白的标本插图，西博特为其定名为“mo-ku-sin”，本意为中国古籍中的“蘑菇蕈”，通过该物种的描述及配图，这个真菌就是现在的五棱散尾鬼笔。而实际上，《本草纲目》所记载的“蘑菇蕈”：“俗名鸡腿蘑菇，谓其味如鸡也。一种状如羊肚，有蜂巢眼者，名羊肚菜”，是指可以食用的毛头鬼伞或者羊肚菌。西博特显然误用了这一概念，不可食用的五棱散尾鬼笔并不是真正的“蘑菇蕈”。

1781 年，小林奈(Carl Linnaeus)基于西博特对“mo-ku-sin”的描述和插图，为其拟定了符合双名法的科学名称，即 *Phallus mokusin* L.f.。而“mo-ku-sin”这个误用的名称成为了该物种

的种加词(Linné 1781)。1823 年，真菌学家弗里
斯(Fries)将这个物种组合为 *Lysurus mokusin*
(L.f.) Fr.，这一名称也一直沿用至今。

2.2 附加模式鉴定及标定

经扩增测序获得 527 bp 的 ITS 序列
(PQ282963)，并在组装的基因组中获得 100%序
列一致性片段。ITS序列在NCBI中利用BLAST
比对，根据E值筛选序列相似度最高的前50条，
目前公共数据库中缺少五棱散尾鬼笔 ITS 参考
序列，前 20 条中有 16 条比对到 uncultured
root-associated fungus，其余比对结果包含散尾
鬼笔属 *Lysurus*、鬼笔属 *Phallus*、星头鬼笔属

Aseroe、笼头菌属 *Clathrus*、拱门菌属 *Laternea*
和块腹菌属 *Protuberia* 物种，这些属与五棱散尾
鬼笔同属于鬼笔目 Phallales，代表性比对结果
见表 1。尽管 ITS 序列最相近物种包含散尾鬼笔
属物种，但序列相似性低于 90%。说明散尾鬼
笔属种之间 ITS 分化较大。进一步选取该属内
参考序列集中的 LSU、RPB2 以及 ATP6 进行多
基因系统发育分析(表 2，图 1)，结果显示所测
序物种与 *Lysurus mokusin* 聚为一支，结合传统
形态学和原始产地描述，判定测序标本为五棱
散尾鬼笔 *Lysurus mokusin*，依据分类学规则指
定为附加模式。

表 1 基于 ITS 序列的 NCBI 比对结果

Table 1 Blast result of ITS based on NCBI nucleotide database

比对结果	GenBank 登录号	序列覆盖度	E 值	序列一致性	碱基缺失
Blast result	GenBank accession number	Query cover (%)	E-value	Identity (%)	Gaps
Uncultured fungus	OU496306	61	1e-167	100	0/326
Uncultured Agaricomycetes	OW843550	61	5e-161	98.78	2/327
<i>Lysurus fossatii</i>	OM039464 ^T	80	2e-84	84.68	22/346
<i>Protuberia sabulonensis</i>	OQ025166	33	3e-78	98.28	0/174
<i>Lysurus sphaerocephalum</i>	KY494897	42	3e-77	98.00	0/175
<i>Lysurus cruciatus</i>	OP806015	50	4e-77	97.71	0/175
<i>Phallus indusiatus</i>	MG678513	33	4e-77	97.73	1/175
<i>Aseroe coccinea</i>	MK541642	40	2e-80	93.52	9/216
<i>Clathrus ruber</i>	GQ981500	57	7e-80	85.81	11/303
<i>Laternea pusilla</i>	OM677260	57	7e-80	85.71	15/308

^T 模式菌株，下同

^T Type. The same below.

表 2 用于多基因系统发育分析的相关序列

Table 2 Sequence information of species used for multilocus phylogenetic analysis

Species	Strain	Origin	LSU	RPB2	ATP6
<i>Lysurus sphaerocephalum</i>	MLHC-442 ^T	Argentina	KY494903	KY494867	KY494878
<i>Lysurus sphaerocephalum</i>	MLHC-232	Argentina	KY494900	KY494865	KY494875
<i>Lysurus sphaerocephalum</i>	TNS-F-13132	Japan	KY494909	KY494872	KY494885
<i>Lysurus cruciatus</i>	MLHC-296	Argentina	KY494902	KY494866	KY494877
<i>Lysurus mokusin</i>	HMAS 287859	China	PQ465261	PQ496839	PQ496840
<i>Lysurus mokusin</i>	KH-TBG12-060	Japan	KF783245	KF783225	KF783261
<i>Lysurus mokusin</i>	KH-TBG12-053	Japan	KF783244	KF783224	KF783260
<i>Lysurus mokusin</i>	MB02012	China	DQ218507	DQ219101	DQ218791
<i>Lysurus periphragmoides</i>	TKG-PH80501	Japan	KF783246	KF783226	KF783269
<i>Lysurus periphragmoides</i>	MB02016	China	DQ218521	DQ219115	DQ218806
<i>Lysurus borealis</i>	OSC39531 ^T	USA	DQ218641	DQ219100	DQ218929
<i>Phallus dongsun</i>	GDGM 75402 ^T	China	MN264679	NA	NA

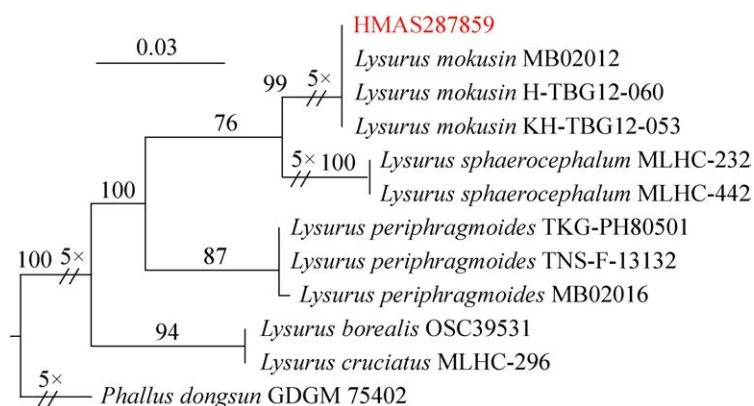


图 1 基于 LSU、RPB2 以及 ATP6 的散尾鬼笔属及近缘属系统发育树

Fig. 1 Phylogenetic tree based on LSU, RPB2 and ATP6 sequences from species in *Lysurus* and *Phallus*.

2.3 分类学 Taxonomy

五棱散尾鬼笔 *Lysurus mokusin* (L.f.) Fr., Syst. Mycol. (Lundae) 2(2): 288 (1823) 图 2, 图 3

≡*Phallus mokusin* L.f., Suppl. Pl.: 452 (1781)

≡*Clathrus mokusin* (L.f.) Spreng., Syst. veg., Edn 16 4(1): 499 (1827)

=*Colus pentagonus* (F.M. Bailey) Sawada, Rep. Dept Agric., Govern. Res. Inst. Formosa, Spec. Bull. Agric. Exp. Station Formosa 61: 64 (1933)

=*Lloydia quadrangularis* C.H. Chow [as 'quadangularis'], Bull. Fan. Memor. Instit. Biol., Bot. 6: 27 (1935)

=*Lysurus beauvaisii* Molliard [as 'beauvaisi'], Rev. gén. Bot. 12: [61] (1900)

=*Lysurus brevipes* Lloyd, Mycol. Writ. (Cincinnati) (Letter 25): 4 (1909)

=*Lysurus kawamurensis* Liou & Y.C. Wang, Contr. Inst. Bot. Natl. Acad. Peiping 3: 401 (1935)

=*Lysurus mokusin* f. *sinensis* (Lloyd) Kobayasi, Nov. fl. jap. 2: 53 (1938)

=*Lysurus pentagonus* (F.M. Bailey) C.T. White, Qd Nat. 2: 80 (1920)

=*Lysurus sinensis* Lloyd, Mycol. Writ. (Cincinnati) 5(Letter 51): 718 (1917)

=*Mutinus hardyi* (F.M. Bailey) F.M. Bailey, Compr. Cat. Queensland Pl.: 746 (1913)

=*Mutinus pentagonus* F.M. Bailey, Bot. Bull. Dept. Agric., Queensland 10: 35 (1895)

=*Mutinus pentagonus* var. *hardyi* F.M. Bailey, Queensland Agric. J. 16: 494 (1906)

=*Sinolloydia quadrangularis* (C.H. Chow) C.H. Chow [as 'quadangularis'], Bull. Fan. Memor.

Instit. Biol., Bot. 7: 165 (1936)

=*Sinolloydia sinensis* (Lloyd) C.H. Chow, Bull. Fan. Memor. Instit. Biol., Bot. 7: 166 (1936)

Description: Immature basidiomata subglobose, 1.5–3.0 × 1.0–2.0 cm, white, smooth; mature basidiomata 8–18 × 1.5–3.0 cm, consisting of a pseudostipe arising from the egg-shaped base and a fertile head. Pseudostipe pinkish red to red, sometimes whitish; 4- to 6-prismatic, with longitudinal ribs; equal, spongy, soft, hollow; encased in a white volva, attached to white rhizoids under soil. Fertile head up to 3.0 cm long, fusiform to lantern-shaped; with 4–6 arms joined together at the tips, occasionally becoming separated in old age; covered with dark brown to near black spore slime, smell fetid. Basidiospores 4–6 × 2–2.5 μm, Q=2.0–3.4; cylindrical, thin-walled, smooth; hyaline in 5% KOH.

Habitat: saprobic; solitary or gregarious, on ground usually in urban environment.

Type: holotype not indicated; China, Beijing, in Mori radicibus putridis & ipfis in foliis femiputridis, Cibot, 1774 (Nov. Comment. Acad. Petrop. XIX. Tab. V., lectotype designated here, Fungal Names: FN572119); China, Beijing, North Olympic Forest Park, on ground of forest plantation dominated by *Pinus tabuliformis*, 8 Aug. 2023, Ke Wang, Zhuo Du & Qiu-Xia Yang, Wang Ke-3388 (epitype designated here, HMAS 287859, Fungal Names: FN572118).

Note: This is a pre-nomenclature name, the type was not indicated by the initial author. The lectotype material was selected from the line

drawing of Cibot (1774) (Fig. 2). However, the features shown in this illustration cannot cover the complete morphological characteristics of the species, such as color, shape of immature basidiomata, etc., so an additional material is needed to supplement it. The specimen collected from Beijing, the same locality as Cibot (1774), was selected as epitype based on the similarity of morphological characters to that of the original description.

描述：幼嫩时菌蕾近球形，直径1.0–3.0 cm，白色。成熟后由菌蕾中长出具有可育头部的菌柄，高8–18 cm，直径1.5–3.0 cm。菌柄海绵状，粉红色至红色，有时白色；4–6棱(常为5棱)，具明显纵行凹槽，圆柱状，中空。可育头部3 cm长，有4–6枚托臂，托臂顶端常连生，有时末端

分开，红色。孢子液生于托臂内侧，黏稠，有臭味。担孢子圆柱状， $4-6 \times 2-2.5 \mu\text{m}$ ，光滑，无色透明。

生境：散生或群生于混交林、竹林、草地、灌木丛等植被地上或庭院前后等荫蔽潮湿处。

模式：主模式未指定；后选模式(在此处指定，Fungal Names: FN572119)，中国北京，原始文献图版 Cibot 1774 (Nov. Comment. Acad. Petrop. XIX. Tab. V.)；附加模式(在此处指定，Fungal Names: FN572118)，中国北京市奥林匹克森林公园，生长于人工混交林(油松为主)的林地上，2023年8月8日，王科、杜卓和杨秋霞，Wang Ke-3388, HMAS 287859。

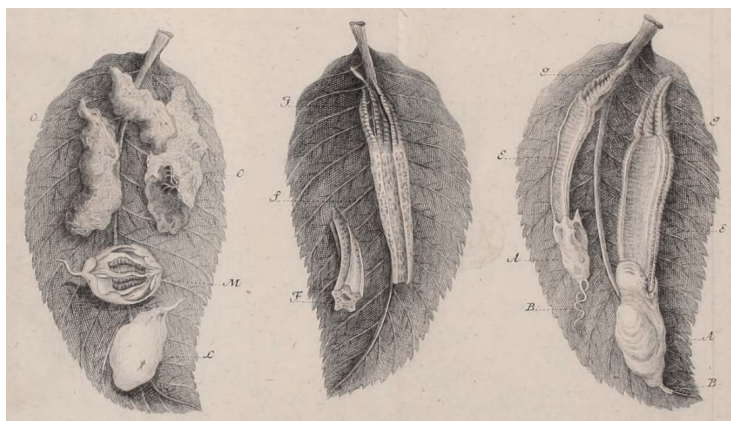


图2 五棱散尾鬼笔的后选模式[Cibot (1774)的原始材料中的图示]

Fig. 2 Lectotype of *Lysurus mokusini* [the illustration of original material in Cibot (1774)].

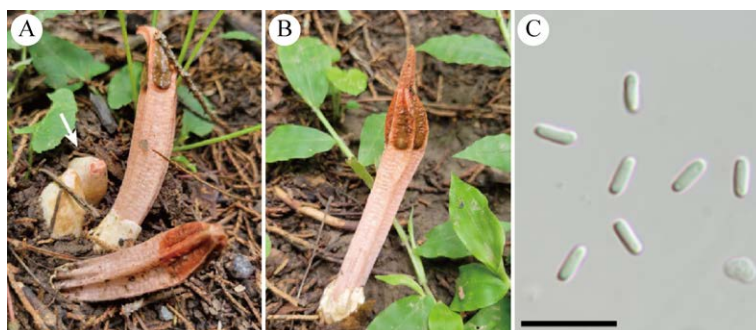


图3 五棱散尾鬼笔的附加模式(HMAS 287859) A: 未成熟子实体(箭头所示)，用于基因组DNA提取；B: 成熟子实体，孢子黏稠，液生于托臂内侧；C: 担孢子形态，标尺10 μm

Fig. 3 Epitype of *Lysurus mokusini* (HMAS 287859). A: Immature basidiomata (indicated by the arrow). Its internal tissues were used for genomic DNA extraction; B: Mature basidiomata covered with dark brown to near black spore slime; C: Basidiospores. Bar=10 μm .

讨论：该物种的发表早于命名法规的建立，所以作者没有在其原始描述中指定模式标本。本研究从 Cibot (1774)发表的原始材料中选取线条图(图 2)作为后选模式。但是，该图示所绘制的特征无法覆盖该物种完整的形态特征，如颜色、菌蕾形状等，所以需要额外的材料对其予以补充。Cibot (1774)记录了该物种采集自北京，本研究从模式产地采集到一份标本作为附加模式，其形态特征与原始材料的形态描述

相符，并基于这份标本完成了基因组测序，作为对该物种进行分子系统发育研究的补充。

2.4 基因组特征

Illumina 平台下机共获得 11.7 Gb 短片段数据，基因组 survey 显示子实体组织为双核体，单倍体基因组大小约 35 Mb (图 4A)。HiFi 平台下机获得 7.2 Gb 长片段一致序列(circular consensus sequencing, CCS)，经组装后，分别获得大小为 35.1 Mb 和 35 Mb 2 个单倍体基因组(hapA 和

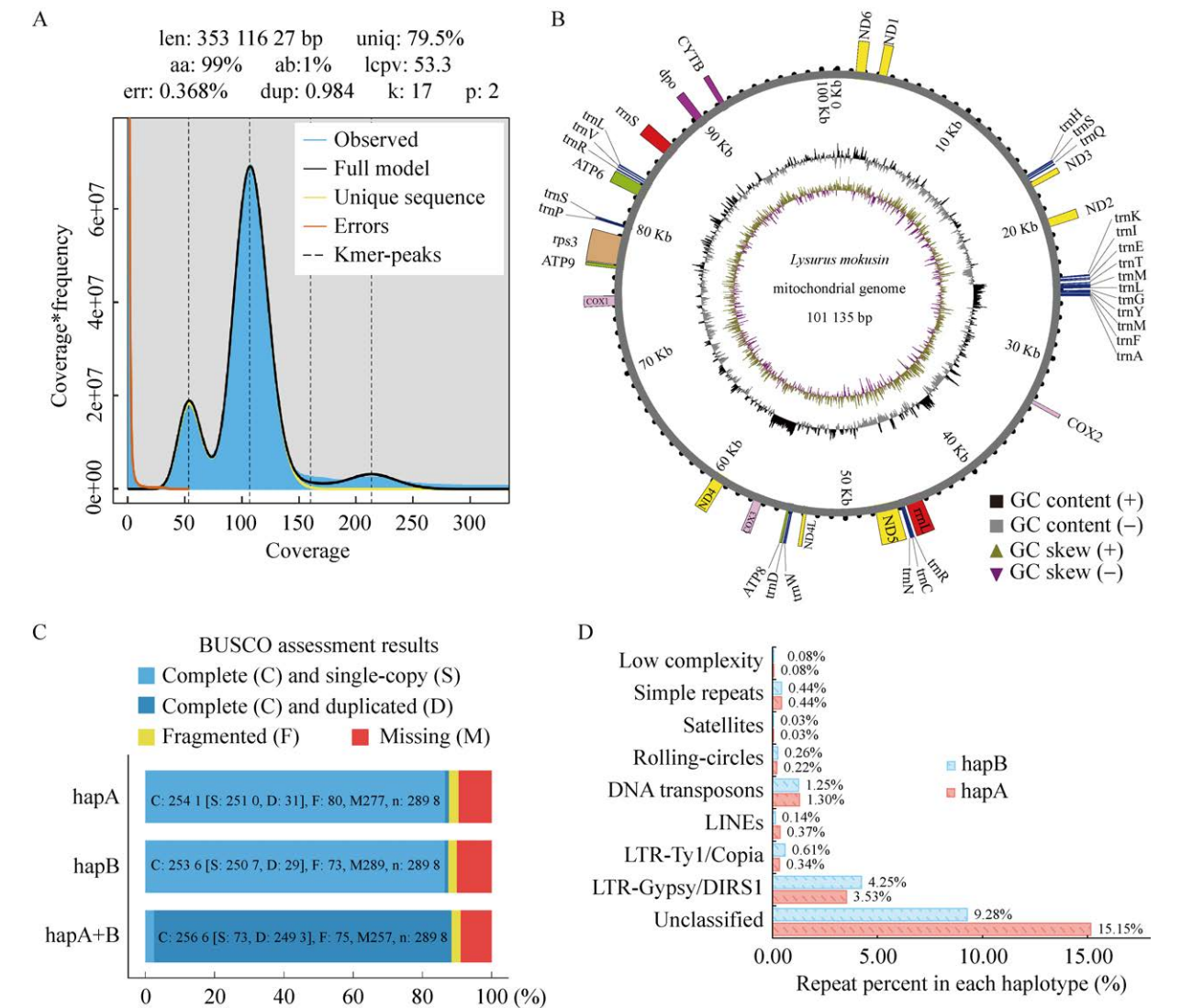


图 4 五棱散尾鬼笔附加模式(HMAS 287859)线粒体基因组及核基因组完整度和重复序列分析
Fig. 4 Mitochondrial genome, nuclear genome completeness and repeat analysis of *Lysurus mokusin*, HMAS 287859. A: K-mer analysis suggested two peaks of the dicaryotic genome. B: Mitochondrial map of *L. mokusin* HMAS 287859. C: Genome completeness of two haplotypes evaluated by BUSCO v5.0. D: Genome percentage of each repeat type in two haplotypes.

hapB), 各含有 35 条和 33 条 contigs, 最长 contig 达 3.5 Mb, N50 分别为 2.48 Mb 和 2.34 Mb (表 3)。比对到线粒体的 contig 分别为 5 条和 4 条(表 3), 其中匹配 AB 核的 h1tg000027c 与 h2tg000028c 序列完全一致, 经 MISO2 注释包含 26 个 tRNA 以及 16 个蛋白编码基因, 获得 101.1 kb 环状线粒体(图 4B)。剩余核 contig 用于完整度评估, 显示双核体基因组完整度达 88.5%, 各单倍体分别含有 25 和 30 个特有的单拷贝同源蛋白基因(图 4C)。原始数据及基因组序列存放于国家微生物数据中心(NMDC, <https://nmnc.cn/>), 项目号为 NMDC10019380, 基因组序列登录号为 NMDC60197951。重复序列分析表明 2 个单倍体各含有 15.93%和 16.39%重复序列, 在已知分类中以长末端转座子 Gypsy 居多, 但各单倍体仍有 15.15%和 9.28%的未知重复序列(图 4D)。

经共线性调整, 2 个核基因组最终组装分别获得 11 条染色体, 其中 Chr03、Chr09、Chr10 和 Chr11 获得双端端粒或近端粒组装, 大小为 2.0–4.0 Mb 不等。此外, 各单倍体还包含 1.39 Mb 和 1.45 Mb 的非染色体水平 contig (表 3, 图 5)。基因组表现出明显的分区特征, 即存在

重复序列密集区, 相应的该区域为基因稀疏区(图 5)。屏蔽重复序列后 2 个单倍体分别预测获得 8 637 和 8 572 个蛋白编码基因, 以及 115 和 112 个 tRNA。

2.5 次级代谢生物合成基因簇分析

使用 antiSMASH 在 2 个单倍体中分别检测到 22 个和 21 个生物合成基因簇(BGCs), 包含非核糖体多肽合成基因簇(NRPS/NRPS-like)、萜类产物合成基因簇(TSs)、聚酮合成基因簇(PKS)、核糖体合成和翻译后修饰肽合成基因簇(RiPP)以及其他类型基因簇(betalactone)或上述不同组合, 其中 NRPS 最多, TSs 次之。经过双核同源比对, HMAS 287859 共获得 27 个非冗余生物合成基因簇(图 6A), 以 NRPS/NRPS-like 为主, 主要分布于 Chr01、Chr04 和 Chr06, 而 Chr07、Chr08 和 Chr10 染色体上未检测到 BGCs。与 MIBiG 比对, 其中位于 Chr02B:16196-142386 的 BGC 与嗜线虫致病杆菌 *Xenorhabdus nematophila* 合成 xenotetrapeptide 的基因簇 100%同源(图 6B)。位于 Chr06A:46975-106226 的 BGC 与伯克霍尔德菌 *Paraburkholderia* sp. 合成 rhizomide 的基因簇 100%同源(图 6C), 这

表 3 五棱散尾鬼笔附加模式(HMAS 287859)基因组组装

Table 3 Genomic information of HMAS 287859, the epitype of *Lysurus mokusin*

	hapA	hapB
Contig 个数 No. of contigs	35	33
Contig N50 N50 of contigs (bp)	2 479 978	2 339 862
线粒体 contig 个数 No. of mitochondrial contigs	5	4
环状线粒体大小 Size of circulated mitochondria (bp)	43 000	
Scaffold 个数 No. of scaffolds	22	19
Scaffold N50 N50 of scaffolds (bp)	3 143 618	3 079 516
染色体个数 No. of chromosomes	11	11
染色体总长 Size of chromosomes (bp)	32 964 274	32 889 113
片段化 contig 个数 No. of fragmented contigs	11	8
片段化 contig 大小 Size of fragmented contigs (bp)	1 389 275	1 453 356
编码基因个数 No. of coding genes	8 637	8 572
tRNA 个数 No. of tRNA	115	112
GC 含量 GC levels (%)	43.90	43.89
重复序列占比 Percentage of repeats (%)	15.93	16.39

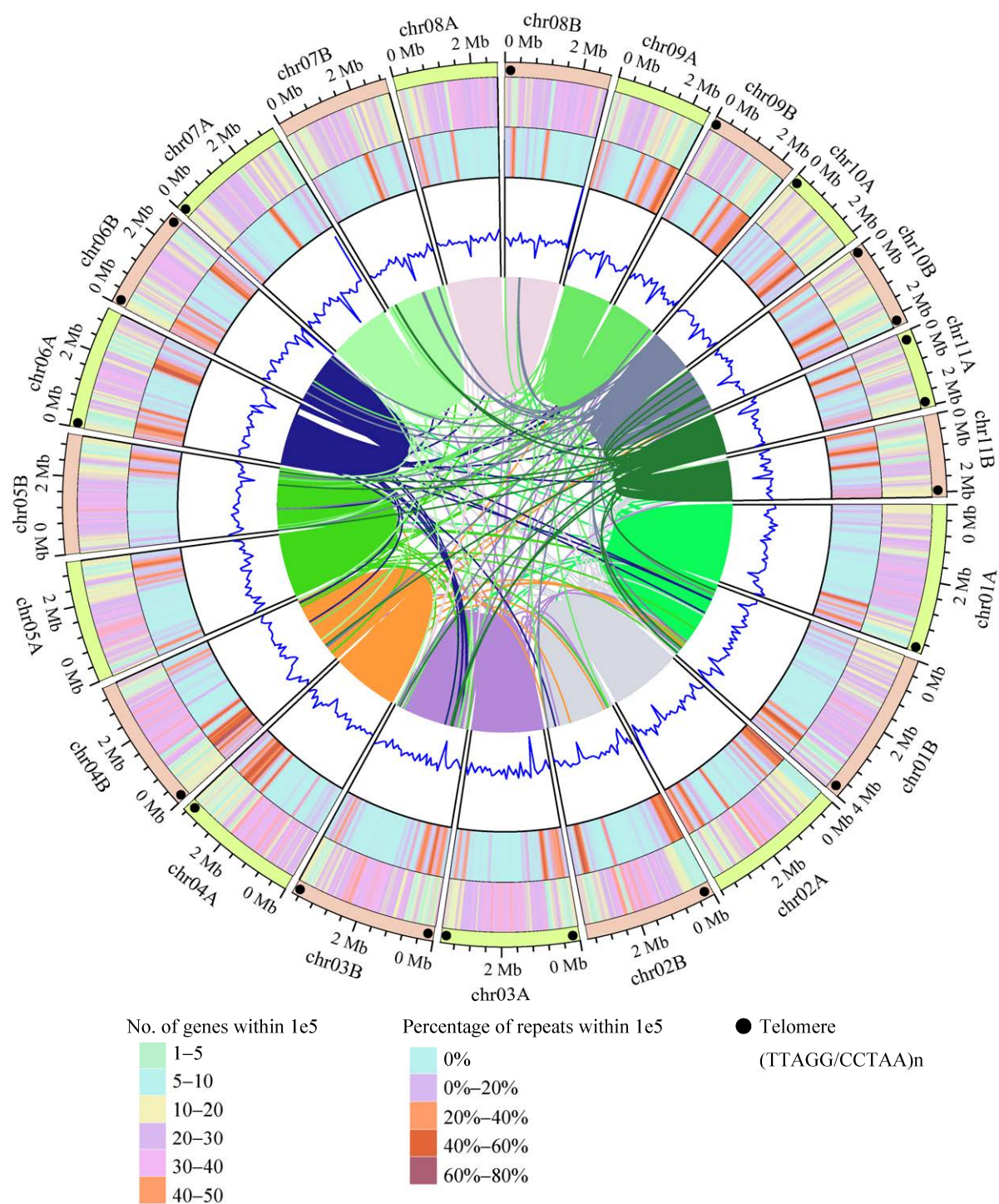


图 5 五棱散尾鬼笔附加模式(HMAS 287859)核基因组 从外至内依次为：染色体长度，仅展示 22 条染色体水平 scaffolds，黑点表示存在端粒序列(CCTAA/TTAGG)n；基因密度；重复序列密度；GC 含量 (数值范围 0.4–0.7)；染色体共线性；所有滑窗间隔为 100 000 bp

Fig. 5 Nuclear genome of *Lysurus mokusin* (HMAS 287859). From outer to inner: Chromosome length, only 22 chromosome-level scaffolds presented and black dots represent telomere sequences (CCTAA/TTAGG)n detected at the end; Gene density with a sliding window of 1e5; Repeat density with a sliding window of 1e5; GC percent with a sliding window of 1e5 (0.4–0.7 range); Orthology between two haplotypes.

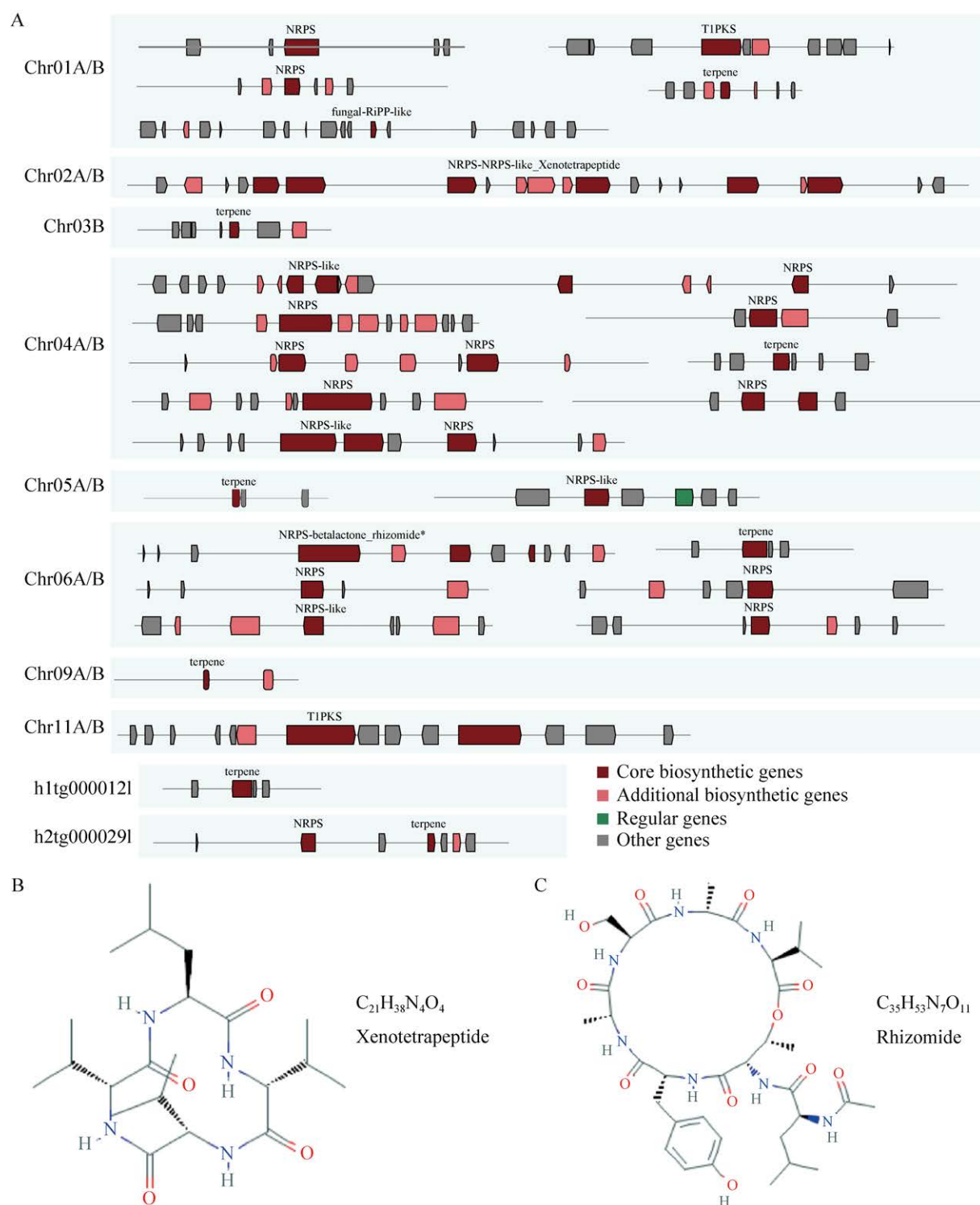


图 6 基于 antiSMASH 预测的五棱散尾鬼笔附加模式(HMAS 287859)的次生代谢生物合成基因簇
A: 双核非冗余次生代谢生物合成基因簇基因结构; B: Xenotetrapeptide 化学结构; C: Rhizomide 化学结构

Fig. 6 Biosynthetic gene clusters of *Lysurus mokusin* HMAS 287859 predicted by antiSMASH. A: Gene structure of biosynthetic gene clusters of *L. mokusin* HMAS287859; B: Chemical structure of xenotetrapeptide; C: Chemical structure of rhizomide.

些化合物被报道具有杀虫抑菌活性(Wang *et al.* 2018; Cimen *et al.* 2022)。其他 BGC 与已知 BGCs 相似度低于 30%，可能代表了五棱散尾鬼笔特有的次生代谢生物合成基因簇。

3 讨论

3.1 附加模式的意义

模式标本是“标定”菌物物种表型和基因型等基本特征的重要参考基准，而模式标本作为合格发表新分类单元的要求之一，在 1958 年被写入命名法规中(Lücking *et al.* 2021)。许多早期发表的新分类单元，由于缺乏模式，需要从原始材料指定后选模式或者从新材料指定新模式，而当已有模式标本或图解难以显示该分类单元的全部特征而造成物种鉴定的混淆时，需要对其补充指定附加模式。

菌物多样性丰富、分类繁复，分子序列由于相对客观及普适性等特点，逐渐成为物种鉴定和系统发育分析的重要参考(Schoch *et al.* 2012; Vu *et al.* 2019)，越来越多的基于 DNA 系统发育学分析显示，仅依靠形态学数据常常低估了真菌多样性(Schoch *et al.* 2014)，而大量以图片或干标本形式命名的物种由于难以获得相关序列，限制了基于系统发育分析的真菌多样性全局研究。一些早期发表的分类单元，若已有的模式材料无法全面覆盖其形态特征或者存在混淆，由于其年代久远，绝大多数已无法获取分子序列等分子鉴定的依据。在此类情况下，从原始采集地或寄主上获得新鲜标本以建立附加模式，对稳定物种名称的使用以及应用现代菌物分类学体系充分认识真菌多样性具有重要意义。本研究所指定的五棱散尾鬼笔附加模式，不仅补充了其选模式形态特征的不足，还提供了该物种 ITS、RPB2、LSU、ATP6 等多个片段的分子序列及基因组，为该物种的准确鉴定提供标准参考。

3.2 散尾鬼笔属分类学研究

五棱散尾鬼笔作为第一个被科学描述的中国产地真菌，在中国真菌分类历史上具有重要意义。该种隶属于担子菌门蘑菇纲鬼笔目，目前该目共有 3 科、40 属、197 个物种(Wang *et al.* 2023)。Melanda *et al.* (2021)对该目过去 24 年研究进展进行了详细综述，显示约有 20% 的物种拥有至少一条 DNA 分子序列，但仍然存在很多分类学问题，特别是属水平上。比如散尾鬼笔科 Lysuraceae 中包含散尾鬼笔属 *Lysurus* 和星头鬼笔属 *Aseroe* 序列，尽管星头鬼笔属已被正式归入笼头菌科 Clathraceae。本研究 *L. borealis* 与 *L. cruciatus* 位于支持率高的同一个分支，支持 *L. borealis* 是 *L. cruciatus* 的同物异名(Dring 1980)。目前散尾鬼笔属系统发育分析主要以 LSU、RPB2 以及 ATP6 为主，而 ITS 作为真菌通用 DNA 条形码(Schoch *et al.* 2012)在散尾鬼笔属物种鉴定中较少应用。此外，真菌生态研究中通常将 ITS 97% 相似性作为划分物种的阈值(Vu *et al.* 2020)，而散尾鬼笔属不同物种间 ITS 相似度低至 85%，表明现已发现的散尾鬼笔属物种多样性远低于其该属种类自然存在的情况。

3.3 产毒五棱散尾鬼笔的生防潜能

依据 NCBI 公共数据库，散尾鬼笔属所在的鬼笔目目前仅有 4 个参考基因组，分别是竹荪属的 *Phallus rubrovolvata* (M. Zang, D.G. Ji & X.X. Liu) Kreisel (Ma *et al.* 2023)和 *P. indusiata* Vent. (Duan *et al.* 2023)，鬼笔属的 *Phallus impudicus* 以及笼头菌属的 *Clathrus columnatus*，本研究提供了该目第四个属散尾鬼笔属的参考基因组，也是散尾鬼笔属的第一个参考基因组。与竹荪属和鬼笔属为食用蕈菌不同，散尾鬼笔属被认为是毒蕈菌(卯晓岚 2006; 王振 2014)。本研究通过基因组组装，解析了五棱散尾鬼笔次生代谢生物合成基因簇，其中 2 个 NRPS 基因簇与合成 xenotetrapeptide 和 rhizomide 的基因簇

100%同源。Xenotetrapeptide 是一类环肽，首次发现于嗜线虫致病杆菌 *Xenorhabdus nematophila* (Cimen *et al.* 2022)，可显著抑制昆虫体内的免疫相关因子(Jin *et al.* 2024)。Rhizomide 是一类由 NRPS 合成的缩酚肽大环内酯家族(Lepetit *et al.* 2023)，最早发现于伯克霍尔德菌 *Paraburkholderia* spp.，研究表明 *P. rhizoxinica* HKI454 产生的 rhizomide A 对黄瓜霜霉病病原菌 *Pseudoperonospora cubensis* 以及对 *Staphylococcus aureus* 和 *Bacillus subtilis* 具有一定抑制作用(Wang *et al.* 2018)。这些结果为五棱散尾鬼笔具有产毒功能提供了佐证，同时为进一步开发五棱散尾鬼笔作为生物源农药提供了理论基础。

模式菌株是描述不同物种特征的重要参考凭证，是分类学的基础，也是开展相关功能研究的重要材料。大量的基因组研究提高了人类对现有物种生态功能及种间进化关系的理解(Han *et al.* 2023; Martin *et al.* 2024)。2021 年，中国学者发起了中国模式微生物基因组测序计划(Chinese Microbial Type-strain Genome Project, CMTG) (Liang *et al.* 2023)，将完成至少 1 200 种真菌及 3 000 种原核微生物模式菌株的基因组，大量的基因组数据将为科学家提供新的研究机会，比如各种微生物生命形式的起源及生态功能研究，并促进微生物在医疗、农业、工业等不同领域的应用。本研究提供的五棱散尾鬼笔基因组，作为中国最早描述真菌的代表基因组将收录在 CMTG 测序计划中。

作者贡献

梁俊敏：基因组测序、数据分析、基因组相关内容撰写；王科：模式指定，分类学相关内容撰写；杜卓：模式标本采集、制作与保藏；赵明君：标本采集与图片拍摄；蔡磊：基因组分析指导、稿件审核与修改；戴玉成：论文构思、提供分类学指导、稿件审核与修改。

利益冲突

作者声明，该研究不存在任何潜在利益冲突的商业或财务关系。

[REFERENCES]

- Blin K, Shaw S, Kloosterman AM, Charlop-Powers Z, van Wezel GP, Medema MH, Weber T, 2021. antiSMASH 6.0: improving cluster detection and comparison capabilities. *Nucleic Acids Research*, 49: W29-W35
- Chen G, Zhang RR, Liu Y, Sun WB, 2014. Spore dispersal of fetid *Lysurus mokusini* by feces of mycophagous insects. *Journal of Chemical Ecology*, 40: 893-899
- Cheng H, Concepcion GT, Feng X, Zhang HW, Li H, 2021. Haplotype-resolved de novo assembly using phased assembly graphs with hifiasm. *Nature Methods*, 18: 170-175
- Cibot PM, 1774. *Fungus sinensium mo-ku-sin descriptus*. *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*, 19: 373-378, 661
- Cimen H, Touray M, Gulsen SH, Hazir S, 2022. Natural products from *Photorhabdus* and *Xenorhabdus*: mechanisms and impacts. *Applied Microbiology Biotechnology*, 106: 4387-4399
- Conlon BH, Schmidt S, Poulsen M, Shik JZ, 2022. Orthogonal protocols for DNA extraction from filamentous fungi. *Star Protocols*, 3: 101126
- Cortez VG, Rossoni MG, 2014. Dog intoxication by lizard's claw mushroom, *Lysurus cruciatus* (higher Basidiomycetes) in southern Brazil. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 16: 269-271
- Dring DM, 1980. Contributions towards a rational arrangement of the Clathraceae. *Kew Bull*, 35: 1-96
- Duan M, Long S, Wu X, Feng B, Qin S, Li Y, Li X, Li C, Zhao C, Wang L, Yan Y, Wu J, Zhao F, Chen Z, Wang Z, 2023. Genome, transcriptome, and metabolome analyses provide new insights into the resource development in an edible fungus *Dictyophora indusiata*. *Frontiers in Microbiology*, 14: 1137159
- Han SL, Wang MM, Ma ZY, Raza M, Zhao P, Liang JM, Gao M, Li YJ, Wang JW, Hu DM, Cai L, 2023. *Fusarium* diversity associated with diseased cereals in China, with an updated phylogenomic assessment of the genus. *Studies in Mycology*, 104: 87-148
- Jin G, Khan F, Kim YA, 2024. Comparative analysis of different *Xenorhabdus* strains reveals a virulent factor, cyclic Pro-Phe, using a differential expression profile analysis of non-ribosomal peptide synthetases. *Insects*, 15: 710

- Lepetit CA, Raquette AR, Brazeau-Henrie JT, Boddy CN, 2023. Total and chemoenzymatic synthesis of the lipopeptide rhizomide A. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, 96: 129506
- Liang J, Huang J, Wu LH, Cai L, 2023. The Chinese microbial type-strain genome project. *The Innovation Life*, 1: 100045
- Lin L, Yang J, Zhang G, Zhang X, Wang T, Wu D, 2021. Evaluation of the antifungal activity of *Lysurus mokusin* extract against *Pestalotiopsis neglecta* and GC-MS analysis of the active components. *Journal of Plant Pathology*, 103: 1295-1305
- Lin L, Yang J, Zhang G, Zhang Z, Zou C, Wang T, Zeng J, 2020. Extraction optimization of insecticidal compounds from *Lysurus mokusin* by response surface methodology. *Journal of Forestry Research*, 31: 1985-1993
- Linné C, 1781. *Supplementum plantarum systematis vegetabilium, editionis decimae tertiae, generum plantarum editionis sextae, et specierum plantarum editionis secundae*. Impensis Orphanotrophi, Brunsvigae. 452-453
- Lu D, 2022. Rediscovering a jesuit legacy of natural history: Pierre-Martial Cibot and Sino-European exchange of fungus knowledge in the late 18th and 19th centuries. *Journal of Modern European History*, 20: 84-110
- Lücking R, Aime MC, Robbertse B, *et al.* (more than 20 authors), 2021. Fungal taxonomy and sequence-based nomenclature. *Nature Microbiology*, 6: 540-548
- Ma L, Yang C, Xiao DL, Liu X, Jiang X, Lin H, Ying Z, Lin Y, 2023. Chromosome-level assembly of *Dictyophora rubrovolvata* genome using third-generation DNA sequencing and Hi-C analysis. *G3 Genes Genomes Genetics*, 13: jkad102
- Manni M, Berkeley MR, Seppey M, Simão FA, Zdobnov EM, 2021. BUSCO update: novel and streamlined workflows along with broader and deeper phylogenetic coverage for scoring of eukaryotic, prokaryotic, and viral genomes. *Molecular Biology and Evolution*, 38: 4647-4654
- Mao XL, 2006. Poisonous mushrooms and their toxins in China. *Mycosystema*, 25: 345-363 (in Chinese)
- Marçais G, Delcher AL, Phillippy AM, Coston R, Salzberg SL, Zimin A, 2018. MUMmer4: a fast and versatile genome alignment system. *PLoS Computational Biology*, 14: e1005944
- Marçais G, Kingsford C, 2011. A fast, lock-free approach for efficient parallel counting of occurrences of k-mers. *Bioinformatics*, 27: 764-770
- Martin FM, van der Heijden MGA, 2024. The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. *New Phytologist*, 242: 1486-1506
- Martin KJ, Rygiewicz PT, 2005. Fungal-specific PCR primers developed for analysis of the ITS region of environmental DNA extracts. *BMC Microbiology*, 5: 28
- Melanda GCS, Silva-Filho AGS, Lenz AR, Menolli N Jr, Lima AA, Ferreira RJ, Assis NM, Cabral TS, Martín MP, Baseia IG, 2021. An overview of 24 years of molecular phylogenetic studies in Phallales (Basidiomycota) with notes on systematics, geographic distribution, lifestyle, and edibility. *Frontiers in Microbiology*, 9: 689374
- Nguyen L, Schmidt HA, Haeseler A, Minh BQ, 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32: 268-274
- Schoch CL, Robbertse B, Robert V, Vu D, *et al.* (more than 20 authors), 2014. Finding needles in haystacks: linking scientific names, reference specimens and molecular data for fungi. *Database (Oxford)*, 30: 2014
- Schoch CL, Seifert KA, Huhndorf S, Robert V, Spouge JL, Levesque CA, Chen W, 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 6241-6246
- Tai FL, 1979. Collection of fungi in China by foreign explorers. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1: 7-11 (in Chinese)
- Terlouw BR, Blin K, Navarro-Muñoz JC, *et al.* (more than 20 authors), 2023. MIBiG 3.0: a community-driven effort to annotate experimentally validated biosynthetic gene clusters. *Nucleic Acids Research*, 51: D603-D610
- Turland NJ, Wiersema JH, Barrie FR, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Kusber WH, Li DZ, Marhold K, May TW, McNeill J, Monro AM, Prado J, Price MJ, Smith GF, 2018. International code of nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code). Koeltz Botanical Books, Glashütten, Germany. 1-254
- Uliano-Silva M, Ferreira JGRN, Krashennikov K, Formenti G, Abueg L, Torrance J, Myers EW, Durbin R, Blaxter M, McCarthy SA, 2023. MitoHiFi: a python pipeline for mitochondrial genome assembly from PacBio high fidelity reads. *BMC Bioinformatics*, 24: 288
- Vu D, Groenewald M, de Vries M, Gehrman T, Stielow B, Eberhardt U, Al-Hatmi A, Groenewald JZ, Cardinali G, Houbraken J, Boekhout T, Crous PW, Robert V, Verkley GJM, 2019. Large-scale generation and analysis of filamentous fungal DNA barcodes boosts coverage for kingdom fungi and reveals thresholds for fungal species and higher taxon delimitation. *Studies in Mycology*, 92: 135-154

- Vu D, Groenewald M, Verkley G, 2020. Convolutional neural networks improve fungal classification. *Scientific Reports*, 10: 12628
- Vurtture GW, Sedlazeck FJ, Nattestad M, Underwood CJ, Fang H, Gurtowski J, Schatz MC, 2017. GenomeScope: fast reference-free genome profiling from short reads. *Bioinformatics*, 33: 2202-2204
- Wang F, Wang K, Cai L, Zhao MJ, Kirk PM, Fan GM, Sun QL, Li B, Wang S, Yu ZF, Han D, Ma JC, Wu LH, Yao YJ, 2023. Fungal names: a comprehensive nomenclatural repository and knowledge base for fungal taxonomy. *Nucleic Acids Research*, 51(D1): D708-D716
- Wang K, Cai L, 2023. Overview of the historical and current status of fungal taxonomy and diversity in China. *Mycosystema*, 42(1): 50-62 (in Chinese)
- Wang RQ, Zhang GC, Lin LN, Yang J, Zou CS, 2017. Systematics based on ITS sequence and antifungal activity of *Lysurus mokusin*. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 12: 178-181, 299 (in Chinese)
- Wang X, Zhou H, Chen H, Jing X, Zheng W, Li R, Sun T, Liu J, Fu J, Huo L, Li YZ, Shen Y, Ding X, Müller R, Bian X, Zhang Y, 2018. Discovery of recombisases enables genome mining of cryptic biosynthetic gene clusters in Burkholderiales species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 115: E4255-E4263
- Wang Z, 2014. Research on the species resources of poisonous mushroom in Mount Tai. MS Thesis, Shandong Agricultural University, Tai'an. 1-65 (in Chinese)
- Zhang XB, Lin LN, Zhang GC, Yang J, Cheng HG, Zhang TT, 2019. Inhibitory effect and antimicrobial mechanism of *Lysurus mokusin* extracts on *Botrytis cinerea*. *Journal of Jilin Agricultural University*, 41: 161-167 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 戴芳澜, 1979. 外人在华采集真菌考. *植物病理学报*, 1: 7-11
- 卯晓岚, 2006. 中国毒菌物种多样性及其毒素. *菌物学报*, 25: 345-363
- 王科, 蔡磊, 2023. 中国菌物分类学和多样性研究的历史与现状概况. *菌物学报*, 42(1): 50-62
- 王瑞琦, 张国财, 林连男, 杨璟, 邹传山, 2017. 基于 ITS 中华散尾鬼笔的分类及抑菌活性研究. *黑龙江畜牧兽医*, 12: 178-181, 299
- 王振, 2014. 泰山区系大型病毒物种资源调查研究. 山东农业大学硕士论文, 泰安. 1-65
- 张晓波, 林连男, 张国财, 杨璟, 程红刚, 张婷婷, 2019. 中华散尾鬼笔提取物对灰葡萄孢霉菌的作用机制. *吉林农业大学学报*, 41: 161-167