22 November 2021, 40(11): 2894-2905 Mycosystema ISSN1672-6472 CN11-5180/Q DOI: 10.13346/j.mycosystema.210164

梁宗琦

贵州大学教授、博士生导师。曾任贵州农学院（后与贵州大学合并）院长，中科院微生物研究所真菌地衣系统学开放实验室学术委员，中国菌物学会副理事长、工业真菌专业委员会主任委员等职。主要从事昆虫病原真菌研究，尤其在虫草及其相关真菌资源分类、遗传育种、生态及应用价值评估等方面。已在《Fungal Diversity》《Mycotaxon》《微生物学报》《菌物学报》和《生物多样性》等期刊上发表学术论著近 100 篇。主编出版《中国真菌志》第三十二卷《虫草属》，第四十三卷《拟青霉属、棒束孢属、戴氏霉属》，第六十一卷《被毛孢属及其近缘束梗孢类虫生真菌》（印刷中），以及《中国虫草图谱》和《虫草的人工培养》等专著。

纵观虫草（真菌）的来世今生

陈万浩[1,2] 梁建东[1] 韩燕峰[3] 邹晓[3] 张永军[2] 梁宗琦[3]✉

❶贵州中医药大学基础医学院 菌物药研究中心 贵州 贵阳 550025
❷西南大学农业科学研究院 重庆 400715
❸贵州大学生命科学学院真菌资源研究所 贵州 贵阳 550025

摘　要：虫草为一类具有悠久利用历史的真菌。随着研究的逐渐深入，虫草的概念也随之改变，同时也带来了机遇和挑战。虫草已由独处深闺变得与人们生活密切相关。本文从概念出发，对虫草的研究历史、物种界定、分类研究，以及开发应用前景进行了综述和展望。

关键词：虫草，表观形态，系统发育，研究历史，机遇与挑战

[引用本文] 陈万浩，梁建东，韩燕峰，邹晓，张永军，梁宗琦，2021. 纵观虫草（真菌）的来世今生. 菌物学报，40(11): 2894-2905
Chen WH, Liang JD, Han YF, Zou X, Zhang YJ, Liang ZQ, 2021. Research overviews of *Cordyceps*: past, present and future. Mycosystema, 40(11): 2894-2905

基金项目：国家自然科学基金（31860002，32060011）；贵州省百层次创新型人才培养项目（[2020]6005）；贵州省自然科学基金（黔科合基础[2020]1Y060）；全国中药资源调查（财社[2017]66，216）
Supported by the National Natural Science Foundation of China (31860002, 32060011), "Hundred" Talent Projects of Guizhou Province (Qian Ke He[2020]6005), Natural Science Foundation of Guizhou Province (Qiankehejichu [2020]1Y060), and National Survey of Traditional Chinese Medicine Resources (Caishe [2017]66, 216).
✉ Corresponding author. E-mail: zqliang472@126.com
ORCID: CHEN Wan-Hao (0000-0001-7240-6841)
Received: 2021-04-27, accepted: 2021-05-19

Research overviews of *Cordyceps*: past, present and future

CHEN Wan-Hao[1, 2] LIANG Jian-Dong[1] HAN Yan-Feng[3] ZOU Xiao[3] ZHANG Yong-Jun[2] LIANG Zong-Qi[3]✉

❶Basic Medical School/Center for Mycomedicine Research, Guizhou University of Traditional Chinese Medicine, Guiyang, Guizhou 550025, China

❷Academy of Agricultural Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

❸Institute of Fungus Resources, College of Life Sciences, Guizhou University, Guiyang, Guizhou 550025, China

Abstract: *Cordyceps* has been medicinally utilized for a long history in China. The concept of *Cordyceps* constantly change with deepening study, bringing opportunities and challenges in scientific research and utilization. *Cordyceps* previously originated from remote mountains and dense forest has become closely related to people's life nowadays. In this paper, the research history, species definition, classification, development and application of *Cordyceps* are reviewed and the future prospects are predicted.

Key words: *Cordyceps*, morphological characteristics, phylogeny, research history, opportunity and challenge

一直以来，虫草对公众来说是耳熟能详，但由于概念不明晰，导致使用“虫草”时，存在诸多误区。生活中“虫草”的概念，公众一般认为是冬虫夏草，或形态特征与冬虫夏草相似的一类真菌。在这种情况下，“虫草”不具有特定的分类学含义，而是一种俗称。对初识分类学的人来说，“虫草”概念也需要厘清。在传统表观形态特征（宏观和微观）分类系统中，“虫草”是指隶属于真菌界 Fungi、子囊菌门 Ascomycota、子囊菌纲 Ascomycetes、粪壳菌亚纲 Sordariomycetidae、肉座菌目 Hypocreales、麦角菌科 Clavicipitaceae（Kirk *et al*. 2001）中的虫草属 *Cordyceps* (Fr.) Link。在此分类系统中，虫草属 *Cordyceps* 包含有 3 个亚属，即线虫草亚属 Subgenus *Ophiocordyeps* (Pech) Kobayasi、虫草亚属 Subgenus *Eucordyceps* Kobayasi 和新虫草亚属 Subgenus *Neocordyceps* Kobayasi（Kobayasi 1983）。

随着分子生物学及测序技术的发展，系统发育分析广泛应用于分类学研究。“虫草”的概念也随之发生了变化。在基于靶向序列相似性的基础上，传统的虫草属 *Cordyceps* 已分别隶属于虫草菌科 Cordycipitaceae 的虫草属 *Cordyceps* (Fr.) Link、麦角菌科 Clavicipitaceae 的泛虫草菌属 *Metacordyceps* G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora、线形虫草菌科 Ophiocordycipitaceae 的线形虫草属 *Ophiocordyceps* Petch 和大团囊虫草属 *Elaphocordyceps* G.H. Sung & Spatafora（Sung *et al*. 2007）。同时，在上述 3 个科与虫草名称相关的分类单元中，尚有大量在表观形态特征上与传统虫草相似的真菌。随着新分类单元不断出现及分子分析方法的深度应用，

虫草的概念还将发生变化。本文就虫草的研究历史、物种界定、分类研究及开发利用的机遇与挑战进行了综述与展望。

1 初识虫草

最早关于虫草类真菌的记录可以追溯到公元前 1 000–200 年，在安葬死者的口中，放置蝉形或蚕形的物件（小林义雄和黄年来 1983）。这些物件可能是模仿被虫草菌感染的蝉以及蚕后长期保持原来虫体僵硬的形状。我国最早记录见于《证类本草》（公元 1082 年）和《重修证类本草》（公元 1249 年）中记载染菌的蝉（蝉花）和蚕（白僵蚕）（小林义雄和黄年来 1983）。1578 年，《本草纲目》已将冬虫夏草以雪蚕之名，作为中药。1694 年的《本草备要》中已有关于冬虫夏草的描述："冬虫夏草，冬在土中形如老蚕，有毛能动，至夏则毛出土上，连身俱化为草"（董洪新和吕作舟 2002）。随后的古籍中对冬虫夏草形态的描述基本沿用"冬为虫，夏为草，一物竟能兼动植"的说法（李皓翔等 2020）。

2 初次命名虫草

虫草用于描述能感染昆虫，并从其头部或体表长出子座体而构成的虫、菌复合体（梁宗琦等 2007）。它的科学描述大致可以分为 3 个时期：第 1 个时期（18 世纪前半期–19 世纪中叶），Réaumur 于 1726 年将冬虫夏草标本从中国送至巴黎，以冬虫夏草 *Cordyceps sinensis* (Berk.) Sacc.学名在一次学术会议上介绍给听众。Fries（1818）将虫草属最早作为核菌纲中的成员而命名，其模式种蛹虫草 *Cordyceps militaris* (L.: Fr.) Fr.在 17 世纪和 18 世纪被记载描述的特征为：棍棒状，向上逐渐变得纤细，形状类似于手指或脚趾（Micheli 1729；Buxbaum 1733；Gleditsh 1753；Schmidel 1762；Holmskjold 1796）。而现在广泛使用的属名虫草属 *Cordyceps* 则是 Link 于 1833 年发表的。第 2 个时期（19 世纪后半叶），主要是整理和记载别人采集的标本，期间出现了较为特色的专著《冬虫夏草志》。第 3 个时期（20 世纪）出现了专攻某一地区虫生菌的研究者，诸如柏林的 Henning、巴西南部的 Möller、爪哇的 Penzig 和 Saccardo、新西兰的 Cunningham、中国的邓叔群、美国的 Lloyd 和 Mains，以及英国的 Petch（小林义雄和黄年来 1983）。上述关于虫草的记载描述皆是基于肉眼可见、直观的表观特征。

3 基于表观形态特征的虫草

虫草首次在分类学上的定义采用的是基于表观形态特征，即表型种（Mayr 1942）的概念。19 世纪初期，虫草描述主要基于宏观形态特征，如寄主昆虫或真菌的种类、子座的形状以及子囊壳在子实体可孕部的着生位置等。Schroeter（1894）将虫草属中子囊壳部分埋生的种归于 *Racemella* Ces.亚属，而将子囊壳全埋生的种归于 *Cordylia* Tul.亚属，继后，又将 *Cordylia* 亚属依据寄主种类，将寄主为昆虫的种归为真虫草亚属 *Eucordyceps* Sacc.。

19 世纪中叶，根据微观形态特征，如子囊中子囊孢子的数量、排列方式、形状、颜色、长度及断裂后的状态等，将虫草作了进一步划分。基于宏观和微观表型特征的综合差异，Kobayasi 将虫草属分为 3 个亚属：线虫草亚属 *Ophiocordyceps* (Petch) Kobayasi、真虫草亚属 *Eucordyceps* Kobayasi 和新虫草亚属 *Neocordyceps* Kobayasi（Kobayasi 1941）。Moureau（1961）几乎以相似的方式将出现在非洲地区的虫草分为 3 个亚属：虫壳亚属 *Torrubiella* Boud.、真虫草亚属 *Eucordyceps*

Lindau 和线虫草亚属 *Ophiocordyceps* Petch。Koval（1974）将虫草划分成 4 个亚属：线虫草亚属 *Ophiocordyceps* Petch、虫草亚属 *Cordyceps* Kobayasi、梭形虫草亚属 *Fusicordyceps* Koval 和新虫草亚属 *Neocordyceps* (Kobayasi) Koval。

Kobayasi（1983）建立的虫草的分类系统，在后续实际鉴定工作中得到了广泛应用（梁宗琦等 2013）。该分类系统将广义虫草属细分为 3 个亚属、7 个组和若干个亚组和群：（1）线虫草亚属 Subgenus *Ophiocodyceps*：特征为子囊孢子梭形，分隔，不断裂成次生子囊孢子。该亚属分为 3 个组，分别为：①表生组 Section *Epicarposoma* Kobayasi：可孕部顶生，子囊壳表生；②新虫草组 Section *Neocarposoma* Kobayasi：可孕部侧生，子囊壳埋生；③头状组 Section *Capitate* Kobayasi：可孕部顶生，子囊壳埋生。（2）虫草亚属 Subgenus *Eucordyceps* Kobayasi：子囊孢子柱状，分隔，断裂成两端平截的次生子囊孢子。该亚属分为 4 个组，分别为：④侧生组 Section *Laterales*：可孕部侧生，子囊壳埋生；⑤表生组 Section *Racemella* Cesati.：可孕部非侧生，子座肉质或纤维质，子囊壳表生或半埋生，该组分为 3 个亚组，即Ⅰ散生型亚组 Subsection *Sparsae* Kobayasi：子座瘤状、丝状或柱状，子囊壳表生；嗜麦角菌群 Group *Clavicipiticola* Kobayasi，生于麦角菌 *Claviceps* 的菌核上；Ⅱ.致密型亚组 Subsection *Conferte* Kobayasi：可孕部明显，子囊壳表生或半埋生，当多数子囊壳聚集时看似埋生；Ⅲ.假埋生亚组 Subsection *Pseudoimmersae* Kobayasi：可孕部明显或模糊，子囊壳密集着生，半埋生；⑥垂直埋生组 Section *Cystocarpon* Kobayasi：真垂直埋生亚组 Subsection *Eucystocarpon* Kobayasi：可孕部顶生或间生，子座虫生或菌生，肉质，拟纤维质或小皮伞质，子囊壳埋生；虫生类群 Series *Entomogenae* Tul.：虫生（包括蜘蛛）；无附枝群 Group without apical appendage.：可孕部皮层拟薄壁组织，菌丝，栅栏状或未知；拟球形或拟盘状群；有顶生附枝群 Group with apical appendage.；菌生类群 Series *Mycogenae* Tul.；⑦倾斜埋生组 Section *Cremastocarpon* Kobayasi：子座肉质或小皮伞状，子囊壳倾斜埋生，该组分为 2 个亚组，即Ⅰ.肉质亚组 Subsect. *Carnose* Kobayasi：子座肉质；Ⅱ.拟小皮伞质亚组 Subsect. *Marasmoioideae* Kobayasi：子座拟小皮伞质。（3）新虫草亚属 Subgenus *Neocordyceps* Kobayasi：子囊壳倾斜埋生，子囊孢子梭形，分隔。

4 基于系统发育分析的虫草

随着测序技术的发展及成本的降低，虫草在分类学上已不是一个单系的系统发育型（Cracraft 1983）。起初采用 ITS 序列解析时（Chen *et al*. 2002；Liu *et al*. 2002；Stensrud *et al*. 2005），其变异水平无法区分近缘种。当利用其他基因，尤其是蛋白编码基因，如核糖体小亚基（SSU）、大亚基（LSU）、延伸因子（TEF）、RNA 多聚酶Ⅱ大亚基（RPB1）、次大亚基（RPB2）、β 微管蛋白（TUB）等，进行联合分析，可提供更多的系统发育信息。继后，以多基因“谱系一致的系统发育学种识别法（genealogical concordance phylogenetic species recognition，GCPSR）”作为物种分析在虫草中得到广泛应用（Sung *et al*. 2007；Khonsanit *et al*. 2020；Mongkolsamrit *et al*. 2020a）。

目前广泛使用的虫草系统发育的分类系统（Sung *et al*. 2007）将原属于虫草属的成员重新归于 3 个科的 4 个属，即（1）麦角菌科 Clavicipitaceae：包含了禾草共生物和一些昆

虫病原真菌；①泛虫草菌属 *Metacordycep*，此属包括那些麦角菌科中与禾草共生体密切相关的真菌，也包括那些绿僵菌的有性型和其他相关无性型。此属中的虫草具有鲜艳或暗色、肉质或坚韧的子座；（2）虫草菌科 Cordycipitaceae：以经典的虫草属 *Cordyceps* 为模式属，子座具鲜明色彩，肉质；②虫草属 *Cordyceps*，包含了原虫草属种的大部分种；（3）线形虫草菌科 Ophiocordycipitaceae：以线形虫草属 *Ophiocordyceps* 为模式属，子座或多或少暗色，柔韧，子囊壳通常表生；③线形虫草属 *Ophiocordyceps*，包含了原虫草属的部分成员；④大团囊虫草属 *Elaphocordyceps*，该属包含全部寄生大团囊菌属真菌的虫草和一些紧密相关的寄生节肢动物的虫草。近年来随着测序成本的进一步降低，基因组测序的虫草物种数量不断增加，线粒体基因组和核基因组数据也开始用于虫草的系统发育分析（Gao *et al*. 2011；Wang *et al*. 2016；Li *et al*. 2020a；Shu *et al*. 2020），未来虫草的概念将还会进一步发生变化。

5 虫草面临的机遇与挑战

5.1 虫草成员范围扩大

随着系统发育分析的应用及“一种真菌一个名称（1 F 1 N）”命名法规的实施，虫草的成员范围逐渐扩大，例如：Kepler *et al*.（2014）基于 4 个蛋白编码基因序列，将原泛虫草菌属成员重新划分，而使绿僵菌属 *Metarhizium* Sorokīn 包含原绿僵菌属 *Metarhizium*、泛虫草菌属 *Metacordycep*、拟青霉属 *Paecilomyces* Bainier、野村菌属 *Nomuraea* Maubl.及变色龙霉属 *Chamaeleomyces* Sigler 等全部或部分成员。Quandt *et al*.（2014）基于 5 个基因序列系统发育分析及一个真菌一个名字的法则，将线虫草菌科分成 6 个属，即线形虫草菌属 *Ophiocordyceps*、弯颈霉属 *Tolypocladium* W. Gams、淡紫紫霉属 *Purpureocillium* Luangsa-ard, Hywel-Jones, Houbraken & Samson、镰孢霉属 *Harposporium* Lohde、德雷克霉属 *Drechmeria* W. Gams & H.-B. Jansson 和多头霉属 *Polycephalomyces* Kobayasi。据报道，全球已有超过 800 余种虫草（梁宗琦等 2007，2012；陈万浩等 2020），新的虫草分类单元还在陆续报道中（Kuephadungphan *et al*. 2019；Chen *et al*. 2020a，2020b，2020c，2021；Khonsanit *et al*. 2020；Li *et al*. 2020b；Mongkolsamrit *et al*. 2020a，2020b，2021；Wang *et al*. 2020，2021；Khao-ngam *et al*. 2021；Zha *et al*. 2021）。随着不断增多的成员，虫草已与更多真菌类群有密切的亲缘关系。

5.2 虫草与寄主

虫草主要寄生于昆虫、螨、蜘蛛和大团囊菌属 *Elaphomyces* Nees & Fr. 的地下子实体（梁宗琦等 2013）。随着虫草成员的扩大，其与寄主的关系也在发生变化。例如：变色龙霉属 *Chamaeleomyces* 真菌可感染变色龙出现肉芽肿状病变（Sigler *et al*. 2010）。淡紫紫霉属 *Purpureocillium* 中淡紫紫孢菌 *Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-ard, Houbraken, Hywel-Jones & Samson 能引起免疫低下哺乳动物和病人的感染（Luangsa-ard *et al*. 2011）。多头霉属中云南多头霉 *Polycephalomyces yunnanensis* Hong Yu bis, Y.B. Wang & Y.D. Dai 可重寄生于下垂虫草 *Ophiocordyceps nutans* (Pat.) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora（Wang *et al*. 2015），而绒多头霉 *Polycephalomyces tomentosus* (Schrad.) Seifert 可寄生黏菌（Kepler *et al*. 2013）。此外，虫草也可栖息于土壤，内生于植物和昆虫（Ownley *et al*. 2010；王瑶 2014；Niu *et al*. 2019；王旭 2019）。目前，虫草涉

及的宿主范围包括土壤、植物、黏菌、真菌、线虫、蜘蛛、昆虫、变色龙以及人类。随着虫草成员及宿主范围的扩大，使它们与生态环境，包括与人类的生活与生产关系变得更为复杂。

5.3 虫草的应用与开发

虫草作为传统意义上的药用真菌与保健食品，由于其成员及宿主范围的扩大，已涉及人类机会病原，以及在生物材料、生物色素及新生物活性物质发现等多领域。虫草中所包含的活性物质通常包括甘露醇、核苷、氨基酸、麦角甾醇、虫草酸、虫草素和胞外多糖（Yang *et al*. 2020）。其中胞外多糖因具有降血糖、保护肝肾、抗菌、抗炎、抗肿瘤、抗心律失常、提高免疫力、减轻机体疲劳等多种功能而备受关注（Yu *et al*. 2004；Li *et al*. 2006；Leung *et al*. 2009；Wan *et al*. 2017；Wu *et al*. 2019）。而胞外多糖在生物材料方面的开发同样引人关注。一些虫草所产生的胞外多糖具有生物亲和性，同时刺激 IL-8 细胞因子促进伤口愈合，而另一些胞外多糖对猴肾细胞和人的皮肤成纤维细胞不具毒性，具有较好的生物相容性且其培养液还含有糖醛酸（透明质酸）（Madla *et al*. 2005）。此外，有一些胞外多糖对嗜酸乳杆菌和双歧杆菌的生长有促进作用，具作为益菌素的潜在应用前景（Prathumpai *et al*. 2012），还有一些胞外多糖与硒形成的纳米颗粒具有成为富硒补充剂的潜力（Xiao *et al*. 2021）。

生物色素广泛用于饮料、酒类、糕点等食品，日用化工产品如洗涤剂、牙膏和化妆品以及医药等领域，但在应用过程中，寻找可持续利用且对人类健康和环境相对安全的生物色素一直是人们不懈追求的目标（Kalra *et al*. 2020）。虫草作为传统药用真菌和保健食品，一直被人们所使用，因而在生物色素领域具有得天独厚的优势。研究发现蛹虫草 *Cordyceps militaris* 中的黄色素可明显诱导 PC-12 细胞类轴突（Axonal-like）的旺盛生长（Schmidt *et al*. 2003）。单侧生虫草 *Cordyceps unilateralis* (Tul. & C. Tul.) Sacc.产生 6 种孢外红色萘醌且有广谱抗菌和抗疟原虫活性（Kittakoop *et al*. 1999）。双梭孢虫草 *Cordyceps bifusispora* O.E. Erikss.经碱处理并与甲基纤维素混合成一种敷料敷于伤口，可防细菌感染，并刺激伤口组织分泌生长因子及进入增生重整期（赖建达 2005）。拟细虫草 *Cordyceps gracilioides* Kobayasi 产生的 3 种新色素，对蛋白质酪氨酸磷酸酶具有较高的抑制活性（Wei *et al*. 2015）。

目前，随着抗生素的广泛使用，病原微生物对抗生素的耐药性成为一个全球性的公共卫生问题，因而寻找不同来源的新生物活性物质备受关注。虫草被视为新生物活性物质来源中非常有前景的一类生物（Helaly *et al*. 2017；Kuephadungphan *et al*. 2017，2019）。前人研究发现虫草如拟青霉 *Paecilomyces*、束梗孢 *Stilbella* Lindau 和弯颈霉 *Tolypocladium* 均可产生哌伯霉素类活性肽（peptaibiotics），而该物质为一类含 5–20 个氨基酸残基的独特抗菌肽，具有抗菌、抗病毒、诱导肿瘤细胞凋亡、诱导植物抗性等多种生物学活性（Zeilinger 2015）。近年来发现，此前报道的绿僵菌素（destruxins）、白僵菌环四肽（bassianolide）、卵孢菌素（oosporein）均具有抑菌、抗菌活性（Litwin *et al*. 2020）。研究发现来源于球束梗孢属 *Gibellula* 真菌生物碱和 pigmentosin 展现出抑制金黄色酿脓葡萄球菌 *Staphylococcus aureus* Rosenbach 生物膜形成的活性（Helaly *et al*. 2019；Kuephadungphan *et al*. 2019），而来源于 *Cordyceps morakotii* Tasan., Thanakitp. &

Luangsa-ard 的蒽酮等活性物质则具有多种抗真菌、细菌活性（Wang *et al*. 2019）。总之，虫草作为一类具有丰富生物活性物质的资源库，其潜力还有待人们进一步挖掘（Das *et al*. 2020）。

随着学科间的交叉融合逐步深入，虫草除了上述方面的应用外，还在环境、纳米材料及生物转化等领域展现出广阔的应用前景。研究发现，绿僵菌可用于在家居用品中广泛使用的壬基酚 Nonylphenols、作为酯化催化剂 Dibutyltin、碳氢化合物等对环境有害的物质的降解，且在培养条件下可完全降解为二氧化碳和水（Różalska *et al*. 2013；Huarte-Bonnet *et al*. 2018；Szewczyk *et al*. 2018；Nowak *et al*. 2019；Stolarek *et al*. 2019）。虫草产生的银离子纳米颗粒（AgNPs）及钛纳米颗粒（TiNPs）不仅对细菌、真菌具有抑菌活性，还对有害昆虫具有致死作用（Banu & Balasubramanian 2014；Amerasan *et al*. 2016；Różalska *et al*. 2016，2018；Yosri *et al*. 2018；Wang *et al*. 2019）。此外，虫草还可对甾类化合物（steroid）、类黄酮类化合物（flavonoid）等进行生物转化，产生更高活性的衍生物且更利于吸收（Yang *et al*. 2018；Dou *et al*. 2019；Kozłowska *et al*. 2019）。

总之，随着人们对虫草认识的不断深入，其概念也将逐渐发生变化。虫草不再是独处深闺，而是以多种身份融入人类的生产和生活！

[REFERENCES]

Amerasan D, Nataraj T, Murugan K, Panneerselvam C, Madhiyazhagan P, Nicoletti M, Benelli G, 2016. Myco-synthesis of silver nanoparticles using *Metarhizium anisopliae* against the rural malaria vector *Anopheles culicifacies* Giles (Diptera: Culicidae). Journal of Pest Science, 89(1): 249-256

Banu AN, Balasubramanian C, 2014. Optimization and synthesis of silver nanoparticles using *Isaria fumosorosea* against human vector mosquitoes. Parasitology Research, 113: 3843-3851

Buxbaum JC, 1733. Plantarum minus cognitarum centuria. Vol. 4. Ex typographia Academiae, St. Petersburg

Chen WH, Han YF, Liang JD, Liang ZQ, 2020a. *Akanthomyces lepidopterorum*, a new lecanicillium-like species. Phytotaxa, 459(2): 117-123

Chen WH, Han YF, Liang JD, Liang ZQ, 2020b. *Akanthomyces neocoleopterorum*, a new verticillium-like species. Phytotaxa, 432(2): 119-124

Chen WH, Han YF, Liang JD, Tian WY, Liang ZQ, 2020c. Morphological and phylogenetic characterizations reveal three new species of *Samsoniella* (Cordycipitaceae, Hypocreales) from Guizhou, China. MycoKeys, 74: 1-15

Chen WH, Han YF, Liang JD, Tian WY, Liang ZQ, 2021. Multi-gene phylogenetic evidence indicates that *Pleurodesmospora* belongs in Cordycipitaceae (Hypocreales, Hypocreomycetidae) and *Pleurodesmospora lepidopterorum* sp. nov. on pupa from China. MycoKeys, 80: 45-55

Chen WH, Liu C, Han YF, Liang JD, Tian WY, Liang ZQ, 2020. Two new recorded species in *Cordyceps* sensu lato. Microbiology China, 47(3): 710-717 (in Chinese)

Chen YQ, Wang N, Zhou H, Qu LH, 2002. Differentiation of medicinal *Cordyceps* species by rDNA ITS sequence analysis. Planta Medica, 68(7): 635-639

Cracraft J, 1983. Species concepts and speciation analysis. In: Johnston RF (ed.) Current ornithology, 1. Plenum Press, New York. 159-187

Das G, Shin HS, Leyva-Gómez G, Del Prado-Audelo ML, Cortes H, Singh YD, Panda MK, Mishra AP, Nigam M, Saklani S, Chaturi PK, Martorell M, Cruz-Maryins N, Sharma V, Garg N, Sharma R, Patra JK, 2020. *Cordyceps* spp.: a review on its immune-stimulatory and other biological potentials. Frontiers in Pharmacology, 11: 602364

Dong HX, Lü ZZ, 2002. A survey of *Cordyceps sinesis* research. Edible Fungi of China, 21(2): 5-7 (in Chinese)

Dou F, Wang Z, Li G, Dun B, 2019. Microbial transformation of flavonoids by *Isaria fumosorosea* ACCC 37814. Molecules, 24: 1028

Fries EM, 1818. Observationes mycologicae praecipue ad illustrandam Floram Suecicam. Pars secunda (Cancellans issue). G. Bonnieri, Copenhagen. 1-230

Gao Q, Jin K, Ying SH, Zhang Y, Xiao G, 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

Gleditsch JG, 1753. Methodus fungorum: exhibens genera, species et varietates cum charactere, differentia specifica, synonomis, solo, loco et observationibus. Sumtibus Scholae Realis, Berlin. 1-162

Helaly SE, Kuephadungphan W, Phainuphong P, Ibrahim MA, Tasanathai K, Mongkolsamrit S, Luangsa-ard JJ, Phongpaichit S, Rukachaisirikul V, Stadler M, 2019. Pigmentosins from *Gibellula* sp. as antibiofilm agents and a new glycosylated asperfuran from *Cordyceps javanica*. Beilstein Journal of Organic Chemistry, 15(1): 2968-2981

Helaly SE, Kuephadungphan W, Phongpaichit S, Luangsa-ard JJ, Rukachaisirikul V, Stadler M, 2017. Five unprecedented secondary metabolites from the spider parasitic fungus *Akanthomyces novoguineensis*. Molecules, 22(6): 991

Holmskjold T, 1796. Coryphaei clavarias ramariasque complectentes cum brevi structurae interioris expositione. Neue Annalen der Botanik, 11: 30-149

Huarte-Bonnet C, Kumar S, Saparrat MCN, Girotti JR, Santana M, Hallsworth JE, Pedrini N, 2018. Insights into hydrocarbon assimilation by eurotialean and hypocrealean fungi: roles for CYP52 and CYP53 Clans of Cytochrome P450 Genes. Applied Biochemistry and Biotechnology, 184: 1047-1060

Kalra R, Conlan XA, Goel M, 2020. Fungi as a potential source of pigments: harnessing filamentous fungi. Frontiers in Chemistry, 8: 369

Kepler R, Ban S, Nakagiri A, Bischoff J, Hywel-Jones N, Owensby CA, Spatafora JW, 2013. The phylogenetic placement of hypocrealean insect pathogens in the genus *Polycephalomyces*: an application of One Fungus One Name. Fungal Biology, 117(9): 611-622

Kepler RM, Humber RA, Bischoff JF, Rehner SA, 2014. Clarification of generic and species boundaries for *Metarhizium* and related fungi through multigene phylogenetics. Mycologia, 106(4): 811-829

Khao-ngam S, Mongkolsamrit S, Rungjindamai N, Noisripoom W, Pooissarakul W, Duangthisan J, Himaman W, Luangsa-ard JJ, 2021. *Ophiocordyceps asiana* and *Ophiocordyceps tessaratomidarum* (Ophiocordycipitaceae, Hypocreales), two new species on stink bugs from Thailand. Mycological Progress, 20(3): 341-353.

Khonsanit A, Luangsa-ard JJ, Thanakitpipattana D, Noisripoom W, Chaitika T, Kobmoo N, 2020. Cryptic diversity of the genus *Beauveria* with a new species from Thailand. Mycological Progress, 19(4): 291-315

Kirk PM, Cannon PF, David JC, Stalpers JA, 2001. Dictionary of the Fungi. 9th ed. CAB International, Wallingford. 1-655

Kittakoop P, Punya J, Kongsaeree P, Lertwerawat Y, Jintasirikul A, Tanticharoen M, Thebtaranonth Y, 1999. Bioactive naphthoquinones from

Cordyceps unilateralis. Phytochemistry, 52(3): 453-457

Kobayasi Y, 1941. The genus *Cordyceps* and its allies. Bulletin of the National Science Museum Tokyo, series, B7, 84: 53-260

Kobayasi Y, 1983. *Cordyceps* species from Japan 6. Bulletin of the National Science Museum Tokyo, series, B, 9: 1-21

Kobayashi Y, Huang NL, 1984. *Cordyceps sinensis*. Edible Fungi, 2: 48 (in Chinese)

Koval EZ, 1974. Opredelitel entomofilnych gribov SSSR. Naukova Dumka, Kiev. 1-258

Kozłowska E, Dymarska M, Kostrzewa-Susłow E, Janeczko T, 2019. Cascade biotransformation of estrogens by *Isaria fumosorosea* KCh J2. Scientific Reports, 9: 1-8

Kuephadungphan W, Helaly SE, Daengrot C, Phongpaichit S, Luangsa-ard JJ, Rukachaisirikul V, Stadler M, 2017. Akanthopyrones A–D, α-pyrones bearing a 4-O-methyl-β-D-glucopyranose moiety from the spider-associated ascomycete *Akanthomyces novoguineensis*. Molecules, 22(7): 1202

Kuephadungphan W, Macabeo APG, Luangsa-ard JJ, Tasanathai K, Thanakitpipattana D, Phongpaichit S, Yuyama K, Stadler M, 2019. Studies on the biologically active secondary metabolites of the new spider parasitic fungus *Gibellula gamsii*. Mycological Progress, 18(1): 135-146

Lai JD, 2005. the cell wall composition of *Cordyceps bifusispora* as a wound healing mechanism. Master Thesis, Taipei Medical University, Taipei. 1-115 (in Chinese)

Leung PH, Zhao SN, Ho KP, Wu JY, 2009. Chemical properties and antioxidant activity of exopolysaccharides from mycelial culture of *Cordyceps sinensis* fungus Cs-HK1. Food Chemistry, 114(4): 1251-1256

Li HX, Chen L, Li WJ, Jin LL, Qian ZM, Mei QX, 2020. Textural research on Chinese *Cordyceps*. Journal of Fungal Research, 18(2): 68-73 (in Chinese)

Li J, Zhang G, Yu H, Huang L, Zeng W, Wang Y, 2020. Complete mitochondrial genome of the important bio-control fungus *Purpureocillium lilacinum* (Ophiocordycipitaceae, Hypocreales) and its phylogenetic analysis. Mitochondrial DNA Part B, 5(1): 240-242

Li SP, Zhang GH, Zeng Q, Huang ZG, Wang YT, Dong TTX, Tsim K, 2006. Hypoglycemic activity of polysaccharide, with antioxidation, isolated from cultured *Cordyceps* mycelia. Phytomedicine, 13(6): 428-433

Li YP, Chen WH, Han YF, Liang JD, Liang ZQ, 2020. *Cordyceps yinjiangensis*, a new ant-pathogenic fungus. Phytotaxa, 453(3): 284-292

Liang ZQ, Han YF, Chu HL, 2012. Flora fungorum sinicorum Vol. 43. *Paecilomyces*, *Isaria*, *Taifanglania*. Science Press, Beijing. 1-181 (in Chinese)

Liang ZQ, Han YF, Liang JD, Zou X, 2013. Artificial culture of *Cordyceps*. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. 1-150 (in Chinese)

Liang ZQ, Liu AY, Liu ZY, 2007. Flora fungorum sinicorum Vol. 32. *Cordyceps*. Science Press, Beijing. 1-192 (in Chinese)

Litwin A, Nowak M, Różalska S, 2020. Entomopathogenic fungi: unconventional applications. Reviews in Environmental Science and Bio/Technology, 19(1): 23-42

Liu ZY, Liang ZQ, Liu AY, Yao YJ, Hyde KD, Yu ZN, 2002. Molecular evidence for teleomorph-anamorph connections in *Cordyceps* based on ITS-5.8S rDNA sequences. Mycological Research, 106(9): 1100-1108

Luangsa-ard JJ, Houbraken J, van Doorn T, Hong SB, Borman AM, Hywel-Jones NL, Samson RA, 2011. *Purpureocillium*, a new genus for the medically important *Paecilomyces lilacinus*. FEMS Microbiology Letters, 321(2): 141-149

Madla S, Methacanon P, Prasitsil M, Kirtikara K, 2005. Characterization of biocompatible fungi-derived polymers that induce IL-8 production. Carbohydrate Polymers, 59(3): 275-280

Mayr E, 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York. 1-333

Micheli PA, 1729. Nova plantarum genera juxta Tournefortianam methodum disposita. Florence, Italy. 1-234

Mongkolsamrit S, Khonsanit A, Thanakitpipattana D, Tasanathai K, Noisripoom W, Lamlertthon S, Himaman W, Houbraken J, Samson RA, Luangsa-ard JJ, 2020a. Revisiting *Metarhizium* and the description of new species from Thailand. Studies in Mycology, 95: 171-251

Mongkolsamrit S, Noisripoom W, Pumiputikul S, Boonlarppradab C, Samson RA, Stadler M, Becker K, Luangsa-ard JJ, 2021. *Ophiocordyceps flavida* sp. nov. (Ophiocordycipitaceae), a new species from Thailand associated with *Pseudogibellula formicarum* (Cordycipitaceae), and their bioactive secondary metabolites. Mycological Progress, 20(4): 477-492

Mongkolsamrit S, Noisripoom W, Tasanathai K, Khonsanit A, Thanakitpipattana D, Himaman W, Kobmoo N, Luangsa-ard JJ. 2020b. Molecular phylogeny and morphology reveal cryptic species in *Blackwellomyces* and *Cordyceps* (Cordycipitaceae) from Thailand. Mycological Progress, 19(9): 957-983

Moureau J, 1961. Nouveaux *Cordyceps* du Congo. Lejeunia, 15: 1-38

Niu X, Xie W, Zhang J, Hu Q, 2019. Biodiversity of entomopathogenic fungi in the soils of South China. Microorganisms, 7(9): 311

Nowak M, Soboń A, Litwin A, Różalska S, 2019. 4-n-nonylphenol degradation by the genus *Metarhizium* with cytochrome P450 involvement. Chemosphere, 220: 324-334

Ownley BH, Gwinn KD, Vega FE, 2010. Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution. BioControl, 55(1): 113-128

Prathumpai W, Rachathewee P, Khajeeram S, Tanjak P, Methacanon P, 2012. Exobiopolymer application of three enthomopathogenic fungal strains as prebiotic used. Asia-Pacific Journal of Science and Technology, 17(5): 743-753

Quandt CA, Kepler RM, Gams W, Araújo JP, Ban S, Evans HC, Hughes D, Humber R, Hywel-Jones N, Li ZZ, Luangsa-ard JJ, Rehner SA, Sanjuan T, Sato H, Shrestha B, Sung GH, Yao YJ, Zare R, Spatafora JW, 2014. Phylogenetic-based nomenclatural proposals for Ophiocordycipitaceae (Hypocreales) with new combinations in *Tolypocladium*. IMA Fungus, 5(1): 121-134

Różalska B, Sadowska B, Budzyńska A, Bernat P, Różalska S, 2018. Biogenic nanosilver synthesized in *Metarhizium robertsii* waste mycelium extract-as a modulator of *Candida albicans* morphogenesis, membrane lipidome and biofilm. PLoS One, 13: 1-21

Różalska S, Pawłowska J, Wrzosek M, Tkaczul C, Długoński J, 2013. Utilization of 4-n-nonylphenol by *Metarhizium* sp. isolates. Acta Biochimica Polonica, 60: 677-682

Różalska S, Soliwoda K, Długoński J, 2016. Synthesis of silver nanoparticles from *Metarhizium robertsii* waste biomass extract after nonylphenol degradation, and their antimicrobial and catalytic potential. RSC Advances, 6: 21475-21485

Schmidel CC, 1762. Icones plantarum I et analyses Partium, currant et edente Joannes Chr. Keller, Pictore Norimbergensi Typis Christiani de Lavnoy, Manip, Secto 1, 45

Schmidt K, Li Z, Schubert B, Huang B, Stoyanova S, Hamburger M, 2003. Screening of entomopathogenic Deuteromycetes for activities on targets involved in degenerative diseases of the central nervous system. Journal of Ethnopharmacology, 89(2-3): 251-260

Schroeter J, 1894. Kryptogamen-Flora von Schlesien Halfte. Kryptogamen-Flora von Schlesien, 3(2): 1-597

Shu R, Zhang J, Meng Q, Zhang H, Zhou G, Li MM, Wu PP, Zhao YN, Chen C, Qin QL, 2020. A new high-quality draft genome assembly of the Chinese cordyceps *Ophiocordyceps sinensis*. Genome

Biology and Evolution, 12(7): 1074-1079

Sigler L, Gibas CFC, Kokotovic B, Bertelsen MF, 2010. Disseminated mycosis in veiled chameleons (*Chamaeleo calyptratus*) caused by *Chamaeleomyces granulomatis*, a new fungus related to *Paecilomyces viridis*. Journal of Clinical Microbiology, 48(9): 3182-3192

Stensrud Ø, Hywel-Jones NL, Schumacher T, 2005. Towards a phylogenetic classification of *Cordyceps*: ITS nrDNA sequence data confirm divergent lineages and paraphyly. Mycological Research, 109(1): 41-56

Stolarek P, Różalska S, Bernat P, 2019. Lipidomic adaptations of the *Metarhizium robertsii* strain in response to the presence of butyltin compounds. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes, 1861: 316-326

Sung GH, Hywel-Jones NL, Sung JM, Luangsa-ard JJ, Shrestha B, Spatafora JW, 2007. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. Studies in Mycology, 57: 5-59

Szewczyk R, Kuśmierska A, Bernat P, 2018. Ametryn removal by *Metarhizium brunneum*: biodegradation pathway proposal and metabolic background revealed. Chemosphere, 190: 174-183

Wan RL, Sun J, He T, Hu YD, Zhao Y, Wu Y, Chun Z, 2017. Cloning cDNA and functional characterization of UDP-glucose pyrophosphorylase in *Dendrobium officinale*. Biologia Plant, 61(1): 147-154

Wang JB, Leger RS, Wang C, 2016. Advances in genomics of entomopathogenic fungi. Advances in Genetics, 94: 67-105

Wang M, Kornsakulkarn J, Srichomthong K, Feng T, Liu JK, Isaka M, Thongpanchang C, 2019. Antimicrobial anthraquinones from cultures of the ant pathogenic fungus *Cordyceps morakotii* BCC 56811. The Journal of Antibiotics, 72(3): 141-147

Wang X, 2019. Symbiotic microbial diversity of representative Coccidae scale insects (Hemiptera: Coccoidea). Master Thesis, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. 1-74 (in Chinese)

Wang X, Xu J, Wang X, Qiu B, Cuthbertson AG, Du C, Wu JH, Ali S, 2019. *Isaria fumosorosea*-based zero-valent iron nanoparticles affect the growth and survival of sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius). Pest Management Science, 75(8): 2174-2181

Wang Y, 2014. Studies on phylogenetic positions of *Cordyceps*-like symbiotes and the diversity of endosymbionts in planthoppers. Master Thesis, Anhui Agricultural University, Hefei. 1-57 (in Chinese)

Wang Y, Wu HJ, Tran NL, Zhang GD, Souvanhnachit S, Wang YB, Yu H, 2021. *Ophiocordyceps furcatosubulata*, a new entomopathogenic fungus parasitizing beetle larva (Coleoptera: Elateridae). Phytotaxa, 482(3): 268-278

Wang YB, Wang Y, Fan Q, Duan DE, Zhang GD, Dai RQ, Dai YD, Zeng WB, Chen ZH, Li DD, Tang DX, Xu ZH, Sun T, Nguyen TT, Tran NL, Dao VM, Zhang CM, Huang LD, Liu YJ, Zhang XM, Yang DR, Sanjuan T, Liu XZ, Yang ZL, Yu H, 2020. Multigene phylogeny of the family Cordycipitaceae (Hypocreales): new taxa and the new systematic position of the Chinese cordycipitoid fungus *Paecilomyces hepiali*. Fungal Diversity, 103(1): 1-46

Wang YB, Yu H, Dai YD, Chen ZH, Zeng WB, Yuan F, Liang ZQ, 2015. *Polycephalomyces yunnanensis* (Hypocreales), a new species of *Polycephalomyces* parasitizing *Ophiocordyceps nutans* and stink bugs (hemipteran adults). Phytotaxa, 208(1): 34-44

Wei PY, Liu LX, Liu T, Chen C, Luo DQ, Shi BZ, 2015. Three new pigment protein tyrosine phosphatases inhibitors from the insect parasite fungus *Cordyceps gracilioides*: terreusinone A, pinophilin C and cryptosporioptide A. Molecules, 20(4): 5825-5834

Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC, 2019. Resource diversity of Chinese macrofungi:

edible, medicinal and poisonous species. Fungal Diversity, 98: 1-76

Xiao Y, Huang Q, Zheng Z, Ma H, 2021. Selenium release kinetics and mechanism from *Cordyceps sinensis* exopolysaccharide-selenium composite nanoparticles in simulated gastrointestinal conditions. Food Chemistry, 350: 129223

Yang B, Liu H, Yang J, Gupta VK, Jiang Y, 2018. New insights on bioactivities and biosynthesis of flavonoid glycosides. Trends in Food Science & Technology, 79: 116-124

Yang S, Yang X, Zhang H, 2020. Extracellular polysaccharide biosynthesis in *Cordyceps*. Critical Reviews in Microbiology, 46(4): 359-380

Yosri M, Abdel-Aziz MM, Sayed RM, 2018. Larvicidal potential of irradiated myco-insecticide from *Metarhizium anisopliae* and larvicidal synergistic effect with its mycosynthesized titanium nanoparticles (TiNPs). Journal of Radiation Research and Applied Sciences, 11: 328-334

Yu R, Song L, Zhao Y, Bin W, Wang L, Zhang H, Wu Y, Ye W, Yao X, 2004. Isolation and biological properties of polysaccharide CPS-1 from cultured *Cordyceps militaris*. Fitoterapia, 75(5): 465-472

Zeilinger S, 2015. Peptaibiotics and peptaibols from fungi. In: Gupta VK, Mach RL, Sreenivasaprasad S (ed.) Fungal Biomolecules: Sources, Applications and Recent Developments. Wiley-Blackwell, Hoboken. 101-113

Zha LS, Kryukov VY, Ding JH, Jeewon R, Chomnunti P, 2021. Novel taxa and species diversity of *Cordyceps* sensu lato (Hypocreales, Ascomycota) developing on wireworms (Elateroidea and Tenebrionoidea, Coleoptera). MycoKeys, 78: 79-117

[附中文参考文献]

陈万浩，刘畅，韩燕峰，梁建东，田维毅，梁宗琦，2020. 广义虫草属二新记录种. 微生物学通报，47(3): 710-717

董洪新，吕作舟，2002. 冬虫夏草的研究概况. 中国食用菌，21(2): 5-7

赖建达，2005. 利用双纺锤孢子虫草之细胞壁组成做为伤口愈合机转之研究. 台北医学大学硕士论文，台北. 1-115

李皓翔，陈铃，李文佳，金李玲，钱正明，梅全喜，2020. 冬虫夏草的本草考证. 菌物研究，2020(2): 68-73

梁宗琦，韩燕峰，初华丽，2012. 中国真菌志. 第43卷. 拟青霉属，棒束孢属，戴氏霉属. 北京：科学出版社. 1-181

梁宗琦，韩燕峰，梁建东，邹晓，2013. 虫草的人工培养. 贵阳：贵州科技出版社. 1-150

梁宗琦，刘爱英，刘作易，2007. 中国真菌志. 第32卷. 虫草志. 北京：科学出版社. 1-192

王旭，2019. 蚧科代表性物种的共生微生物多样性. 福建农林大学硕士论文，福州. 1-74

王瑶，2014. 飞虱类虫草共生菌分类地位及共生真菌多样性研究. 安徽农业大学硕士论文，合肥. 1-57

小林义雄，黄年来，1984. 冬虫夏草. 食用菌，1984(2): 48

（本文责编：韩丽）