*毛癣菌*的分子特征揭示了它与古真核生物的系统亲缘关系

功能和分类错误的遗传证据

作者：Ashley Gjovik, B.S., J.D. (ashleymgjovik@protonmail.com)| **日期**：2025 年 6 月 22 日

Translated to Chinese with DeepL Translate

摘要

150 多年来，*毛癣菌*一直被归类为导致头皮感染的 "人类真菌病原体"。这种分类方法推动了数十年的抗真菌治疗和研究方法，其依据是假定毛癣菌是为寄生于人类宿主而进化而来的专科真菌。

全面的遗传分析表明，这种分类方法从根本上说是不正确的。高分辨率测序表明，*T. schoenleinii* 与地球上最古老的真核生物系--包括藻鞭毛虫、基底元古宙、粘菌、迟变菌和早期分化的原生生物--具有系统的分子特征，序列同一性大于 85%，E 值为 0，而与现代真菌类群的系统发育整合性很差。核核糖体 RNA 和线粒体 DNA 与这些古老类群的匹配度都很高，表明它们之间存在真正的进化关系。

*T.schoenleinii*是真核生物大分化之前的一个基因组遗迹，保存着原始的海洋生物结构。它复杂的硫代谢、角蛋白降解机制以及类似生物膜的定殖策略反映了海洋微生物垫和嗜极端环境中的生化系统，而不是肤浅的病原体。该生物表面上的 "致病性 "反映了与人类基质的机会性生化兼容性，而不是进化的寄生性。

这些发现表明，以人类为中心的解释框架将与人类相关的观察结果置于深层进化关系之上，从而导致了系统的分类错误。*T.schoenleinii*不是真菌病原体，而是一种 "化学化石"--一种存在了数亿年的古老海洋生物。这对有关古代和现代生命之间界限的基本假设以及对人类生物群落的理解提出了挑战。

关键词

毛癣菌, 进化生物学, 皮癣菌进化, REBLAST, 硫代谢, 人类中心主义分类, 分类错误, 基底真核生物, 栉水母纲, 多孔动物, 栉水母纲, 臭角菌, 原始基因组结构, 化学遗传整合, 海洋起源, 远古生物, 系统发育错误分类, 生物膜结构, 海洋生物化学, 埃迪卡拉纪, 活化石。

引文

Gjøvik, Ashley M. "*毛癣菌*的分子特征显示其与古真核生物的系统亲缘关系：功能和分类错误的遗传学证据》，《*非殖民化生态学与进化杂志*》第 1 期（2025 年 6 月 22 日）。DOI 10.5281/zenodo.15717921

项目数据

期刊：https://osf.io/ur79d/ DOI 10.17605/OSF.IO/UR79D

第一期数据：https://osf.io/69whf/ DOI 10.17605/OSF.IO/69WHF

目录

引言

将*毛癣菌*归类为专门的人类真菌病原体是医学真菌学中最严重的分类错误之一。一个多世纪以来，人们一直从人类中心主义医学的角度来研究、治疗和理解这种生物，将其视为一种进化出复杂机制来寄生于人类宿主的衍生专科真菌。这种解释框架掩盖了它真正的生物学意义。

*T.schoenleinii*表现出的一系列特征是传统病原体模型无法解释的。这种生物产生独特的显微镜下的 "法维克吊灯"--复杂的分枝状芽胞结构在其他皮癣菌中并不常见，但却与深海微生物垫、生物矿化海洋结构和软珊瑚群中的分形分支模式惊人地相似。这些三维分支网络类似于海洋滤食者和无柄生物的生长模式，它们在流体环境中最大限度地利用表面积捕捉养分，而不是人类病原体所期望的形态。

除了类似于海洋的形态外，*T. schoenleinii* 还表现出极少的分生孢子生产、缓慢的生长速度，以及复杂的硫代谢，其中涉及半胱氨酸二氧酶（CDO1）和亚硫酸盐外排系统（SSU1），这些通常出现在嗜极端生物而非浅表病原体中。该生物的生长策略优先考虑结构的复杂性和新陈代谢的复杂性，而不是快速繁殖--这又类似于适应稳定、资源有限环境的海洋生物，而不是机会主义陆生真菌。

最重要的是，*T. schoenleinii* 对人类具有严格的特异性，尽管它拥有代谢昂贵的角蛋白降解机制，而这种机制对于简单的寄生来说似乎能量效率很低。它的硫处理策略--包括分泌亚硫酸盐还原二硫键和协调半胱氨酸解毒--类似于海洋微生物垫和硫循环极端嗜硫菌中的生化系统，而不是典型的真菌生物学。

这些反常现象表明，*T. schoenleinii* 并不是适应人类的衍生专科，而是一个古老的菌系，它与人类的联系反映了机会性生化兼容性，而不是进化的寄生性。人体提供了一个与远古海洋条件极其相似的环境--富含硫化合物、盐和复杂的结构蛋白--这可能使远古生物利用其原有的生化工具包而不是需要进化适应才能存活下来。

本研究假设，对*T. schoenleinii*的全面分子分析将揭示其与古代真核生物系而非现代陆生真菌的系统亲缘关系，而且该生物的非同寻常的生化能力代表了保留下来的祖先功能，而非最近的致病适应性。

根据不同的分类数据库对*T. schoenleinii*序列进行的BLAST分析证实了这一预测，发现它与多个主要真核生物系中进化古老的代表物种存在系统性的高置信度匹配，而在其假定的真菌亲缘关系中却显示出较低的整合度。

这些研究结果表明，以人类为中心的分类系统会系统性地掩盖深层次的进化关系，将古老的生物持久性误认为是衍生的病原体特化。与其说 *T. schoenleinii* 代表了一种适应人类的复杂病原体，不如说它似乎是一种进化遗物--在大多数其他种系经历重大进化转变的同时，这种生物仍保持着其原有的生物结构。这些结果使得有必要从根本上重新考虑该生物的分类定位，并对有关进化年龄与生态位之间关系的基本假设提出了挑战。

毛癣菌

当前分类与人类关联

鞘氨醇毛癣菌是皮癣菌系中的一个独特成员，表现出独特的形态、生理和分子特征，从根本上区别于皮癣菌属中的其他物种（Iwasa 等，2019 年；Gao 等，2019 年）。*T. schoenleinii* 属于 *T. megninii 复合物*，被归入节肢动物科。目前的分类框架承认*毛癣*菌属有 16 个种（de Hoog 等人，2017 年；Zhan 等人，2018 年）。

目前发现的毛癣菌与人类慢性头皮感染有关，以独特的炎症为特征。*T.schoenleinii*表现出严格的宿主特异性，是一种必须与人类相关的生物，环境生存能力有限（Gao等人，2019年）。这种嗜人类的生活方式与许多其他皮癣菌物种中观察到的更广泛的宿主范围和环境持久性形成了鲜明对比，从而引发了关于该群体中不

同生态策略之间进化关系的重要问题。

该生物能够建立慢性、轻微的炎症感染，这使其有别于许多引发急性炎症反应的皮癣菌（Iwasa 等，2019 年）。这种模式表明，宿主相互作用的独特机制可能反映了不同的进化方法。

基因组结构与基因内容

*T.schoenleinii*菌株T2s的首个基因组序列草案于2021年完成，由11个支架组成，包含7474个预测基因，基因组总大小与其他皮癣菌基因组一致（Ge等人，2021年；Zhan等人，2018年）。

基因组和转录组分析表明，*毛癣菌*拥有大量分泌蛋白酶，尤其是 M36 金属蛋白酶和枯草蛋白酶，其中许多蛋白酶在角蛋白丰富的条件下特异性上调（Qiu 等，2022 年；Xu 等，2017 年）。有趣的是，*T. mentagrophytes* 还编码半胱氨酸蛋白酶抑制剂（CPI），可阻断内源性蛋白酶活性（Bajuk 等，2011 年）。这种调控的复杂性（包括反馈抑制和阶段特异性表达）更像环境适应，而不是简单的宿主利用。

转录组分析表明，与标准蛋白质来源相比，*T. schoenleinii* 在含角蛋白的培养基中培养时表现出不同的基因表达（Ge 等，2021 年）。值得注意的是，编码蛋白酶、半胱氨酸二氧酶和乙酰胺酶的基因在角蛋白利用过程中的表达水平明显升高，这表明角蛋白降解的代谢适应性得到了协调。

形态发生特征

*T.schoenleinii*产生独特的 "favic chandeliers"--枝状、鹿角状的头状花序结构，代表了皮癣菌中一种独特的形态发生程序（阿德莱德大学，未注明日期；Grumbt等人，2013年）。这些复杂的三维结构虽然在形态上引人注目，但在功能上仍是一个谜，尽管它们可能在组织定殖或营养获取策略中发挥重要作用。

与其他皮癣菌相比，*T. schoenleinii* 的分生孢子产量极低（阿德莱德大学，注）。这一特征使它有别于主要依靠无性分生孢子传播的物种，并表明它有其他的繁殖和传播策略。

即使在最理想的实验室条件下，该物种的生长速度也非常缓慢，这表明与生长速度较快的皮癣菌相比，该物种具有独特的新陈代谢特性（阿德莱德大学，未注明出处）。这种生长模式可能反映了中央代谢和能量分配策略的潜在差异。

*鞘氨醇毛癣菌*的培养物和显微镜下的蘑菇状吊灯。(阿德莱德大学，未注明日期)

硫代谢和角蛋白降解机制

半胱氨酸-亚硫酸盐途径

该生物通过半胱氨酸二氧酶（Cdo1）的作用从环境半胱氨酸中产生亚硫酸盐，亚硫酸盐外排泵 Ssu1 促进了亚硫酸盐的分泌。 这一生化途径具有双重功能：对半胱氨酸进行解毒（半胱氨酸在角蛋白分解过程中浓度升高时会产生毒性），以及产生角蛋白结构修饰所必需的还原剂。(Grumbt 等人，2013 年）。

半胱氨酸二氧酶催化半胱氨酸氧化为半胱氨酸亚硫酸，最终产生亚硫酸盐、硫酸盐和牛磺酸作为末端代谢产物。重要的是，*T. schoenleinii* 中 CDO1 基因的表达在接触角蛋白后显著上调，这表明它们对底物的可用性做出了协调的代谢反应（Kasperova 等人，2013 年；Ge 等人，2021 年）。

也许最引人注目的反常现象是毛霉菌广泛的硫代谢，包括

- 分泌亚硫酸盐还原二硫键（Grumbt 等人，2013 年）
- 表达半胱氨酸二氧酶（CDO1）以解毒游离半胱氨酸（Grumbt 等人，2013 年）
- 利用亚硫酸盐外排转运体（SSU1）调节细胞外氧化还原（Silva-Rocha 等人，2021 年）

这些途径受到严格调控，能量成本很高，但在人类身上发现的其他表层生物中却没有明显的先例。它们通常与沉积物、嗜极生物或深海微生物生态系统中的硫循环系统有关，而不是 与人类有关的真菌。这有力地表明，这种新陈代谢在生态转变过程中一直存在。

角蛋白降解策略

在分子水平上，*毛癣菌*表现出显著的角蛋白降解特化。皮癣菌的比较基因组学揭示了用于水解宿主结构蛋白的分泌蛋白酶（尤其是丝氨酸蛋白酶和 M36 金属蛋白酶）的扩增（Qiu 等，2022 年）。这些酶通常与涉及应激反应、pH 值调节和运输系统的基因共同表达，反映了一种紧密结合的组织定殖和营养获取策略（Silva-Rocha 等，2021 年）。

*T.schoenleinii*对角蛋白的降解遵循一个协调的两阶段机制（Grumbt等人，2013年）：

- **第 1 阶段：结构削弱**--分泌的亚硫酸盐可作为还原剂，裂解维持角蛋白紧密交联结构的二硫键（胱氨酸键）。这种亚硫酸盐分解过程可使通常难以抵抗的角蛋白基质受到酶的攻击。
- **第二阶段：蛋白水解**--结构松弛后，分泌的蛋白酶将松弛的角蛋白基质系统地降解为适合吸收和代谢的寡肽和氨基酸（莫诺，2008 年）。

代谢整合

角蛋白降解途径具有显著的代谢整合作用，蛋白水解过程中释放的半胱氨酸可通过 Cdo1-Ssu1 系统迅速转化，防止细胞毒性积累，同时产生还原当量以继续攻击角蛋白（Grumbt 等人，2013 年）。这就形成了一个自我维持的循环，能有效利用角蛋白作为碳源和氮源。

与许多依赖单糖或表面生物膜的表层生物不同，*毛癣菌*采用一种代谢密集型过程来降解角蛋白。这包括分泌亚硫酸盐以减少二硫键、释放和解毒半胱氨酸以及协调一系列蛋白酶和肽酶（Grumbt 等人，2013 年；Ciesielska 等人，2021 年）。鉴于角蛋白的能量产量相对于其分解所需的酶成本较低，问题仍然是，除非生物体在更基本的生态层面上适应了这种底物，否则为什么会进化出这种策略。

硫代谢是另一个决定性特征。*T. rubrum*通过SSU1转运体分泌亚硫酸盐，使其能够裂解角蛋白中的二硫键，并暴露蛋白质供酶消化（Grumbt等人，2013年）。真菌还表达半胱氨酸二氧酶（CDO1），以控制角蛋白降解过程中的半胱氨酸毒性（Grumbt 等人，2013 年；Ciesielska 等人，2021 年）。这些系统表明，这是一种高度进化的硫处理策略，在相关的子囊菌或人类身上发现的表层生物中并不常见。

它们对角蛋白和富含硫的基质的高度底物特异性可能反映了古老的生态特化，而不是与脊椎动物宿主的共同进化。

蛋白质组学研究表明，角蛋白接触会引发*毛癣菌*体内广泛的代谢重编程，包括上调 TCA 循环、谷胱甘肽代谢和氨基酸合成--尤其是含硫氨基酸。

尽管对与人类头皮状况相关的毛癣*菌*进行了广泛研究（NIH MedGEN UIDs 697784 和 547545），但在传统的宿主相关模式下，毛癣菌生物学的几个方面仍未得到很好的解释。这些特征表明它的新陈代谢和生态历史异常复杂，与它作为角蛋白定植者的表面角色并不完全一致。

进化关系和生态学

在生态学上，*毛癣菌*传统上被分为嗜地（适应土壤）、嗜动物（与动物相关）和嗜人类（受人类限制）三类。嗜土和嗜动物物种经常从土壤和动物皮毛中发现，而嗜人类菌株的宿主范围很窄，很少在外部环境中发现（Junior 等人，2022 年；Orlandi 等人，2021 年）。

生长速度慢、分生孢子产量极少、人类宿主特异性，这些因素的结合代表了一种连贯的生态策略，与其他皮癣菌特有的快速生长、高度分散的方法有着本质区别（阿德莱德大学，未注明出处）。

转录组分析显示，在角蛋白利用过程中，pH 值响应信号转导通路和转录因子上调，这表明角蛋白具有复杂的环境感应能力（Ge 等，2021 年）。这些调控网络可能协调了成功定殖角蛋白所需的复杂代谢转换，并可能成为了解皮癣菌致病机制的目标。

*毛癣菌*的孢子表现出应激耐受性和基因表达谱，表明其代谢 "启动 "而非真正的休眠。*红癣毛癣菌（T. rubrum*）分生孢子的转录组分析显示，即使在休眠期，氧化应激酶、信号调节因子和膜转运体 的表达量也很高（Zaugg 等，2009 年）。这些特征类似于在波动环境中形成孢子或垫状的生物，而不是局限于稳定宿主表面的强制性寄生虫。

众所周知，这种生物很难培养，包括塌陷、羽绒化、无反色素沉着，常规培养中看不到大锥体和小锥体。据报道，菌落生长缓慢，具有蜡质或绒面质地，组织呈深褶皱的蜂巢状。(阿德莱德大学，未注明日期）。

这种组织通常呈奶油色、黄褐色到橙褐色。在较老的培养物中可能会出现大量衣壳孢子，呈现出特征性的菌丝。一些分离物在碾过的米粒上生长时，可能会形成一些扭曲的棍棒状小分生孢子（阿德莱德大学，注）。

虽然*毛癣菌*不会形成传统的细菌生物膜，但其组织定殖策略却与之极为相似。菌丝网络形成紧密的底物结合，调节细胞外 pH 值，并分泌一系列氧化还原活性酶和转运体来操纵局部微环境（Silva-Rocha 等人，2021 年）。这与生物膜逻辑（顽固基质的持久定殖）一致，可能与海洋微生物垫的行为相似。

需要解释的生物反常现象

*T.schoenleinii*表现出的一系列特征--*复杂的*硫循环、代谢昂贵的角蛋白降解、类似生物膜的定殖策略、压力耐受机制以及明显的生态不灵活性--呈现出一种连贯但极不寻常的生物特征。这些特征表明，这种生物适应的环境条件和新陈代谢策略远远超出了与人类宿主的简单机会性关联。

该生物对富含硫磺、结构复杂的基质的明显依赖，加上其复杂的环境感应和压力耐受机制，表明其进化史可能与其目前的分类学分类所暗示的生态环境有着根本的不同。这些生物学反常现象促使我们进行全面的遗传分析，以确定 *T. schoenleinii* 是否代表了已确立的真菌谱系中的一种不寻常的适应性，还是表明了有关其进化起源和系统定位的更基本的问题。

研究方法

复杂进化关系的调查框架

这项调查采用了一种系统递归分析方法，专门用于揭示可能挑战传统分类界限的复杂进化关系。调查过程本身呈现出分形结构，可在多个分析尺度上正确追踪深层次的进化联系。(格约维克，2025 年 6 月 10 日）。

有效的进化发展研究需要递归、分支的分析方法，每一个意想不到的发现都会开辟新的研究途径，需要系统的探索。*T.schoenleinii的*远古海洋亲缘关系正是通过这种分形方法发现的。

最初针对标准数据库进行的 BLAST 搜索发现了异常匹配，这促使我们针对出现意外关系的特定利基领域构建专门的数据库。当这些定制数据库证实了系统模式时，通过 NIH Web BLAST 进行的验证提供了一个独立的分析分支。随后，对匹配生物的对齐序列进行 REBLAST（递归 BLAST）分析，产生了更多的研究分支，每个分支都促使进行系统分析，并可能进行更多的 NIH 和 REBLAST 验证。(格约维克，2025 年 6 月 10 日）。

这代表了四个递归调查层--每一层都建立在前一层产生的线索之上，并开辟了新的分析途径。适当的进化基因组学方法的分形性质意味着，真正的生物关系通常需要多个分支层的验证，其重要性才会显现出来。单

次分析方法无论多么复杂，都缺乏必要的递归深度，无法揭示跨越深层时间的复杂进化关系。

研究方法本身应表现出与所研究的生物系统相同的递归、自相似结构。

数据集构建和原始序列分析

数据库组装和序列选择

为了评估基础真核生物的进化状况，我们建立了一个 DNA 基因序列数据集。序列来自高通量相似性搜索结果，每次命中的比对指标包括比对长度（bp）、比特分数、同一性百分比和 E 值。鉴于目前序列数据库的空白，尤其是早期分化的真核生物，未观察到的类群被解释为未取样或无法解决，而不是不存在。

为研究*毛霉菌*的遗传关系，从 NCBI GenBank 和欧洲核苷酸档案 (ENA) 中获得了代表性核苷酸序列。分析为每个分类群编制了单独的多FASTA参考文件，参考序列的选择代表了每个相关分类群中特征良好的分类群。序列包括完整或部分 18S rRNA 基因、内部转录间隔区（ITS1/ITS2）、5.8S 和 28S/25S rRNA 区以及线粒体 DNA。

BLAST 分析参数

该分析使用 BLASTn 进行核苷酸配对比较，以评估毛癣菌与不同生物体序列之间的潜在同源性。每次比较采用两种搜索策略：

1. **标准 BLASTn：**使用高严格参数（-值 1e-10）
2. **不连续 MegaBLAST：**针对跨物种比较进行了优化（-task dc-megablast，-evalue 1e-5）

所有搜索都以表格格式（-outfmt 6）生成输出，其中包括以下字段：查询和主题 ID、配准长度、同一性百分比、比特分数、e 值、错配计数、查询和主题覆盖率、配准坐标和缺口开口。

为防止假阳性自比对，使用 PowerShell 通过逻辑条件排除自命中，对输出进行了事后过滤。

```
PowerShell
Where-Object { ($_ -split "`t")[0]
-ne ($_ -split "`t")[1] }
```

使用两个主要阈值对所得到的对齐结果进行生物学意义评估：同一性百分比≥ 70% 和对齐长度≥ 100 bp。未达到这两个标准的配对被认为不足以说明功能或进化同源性。

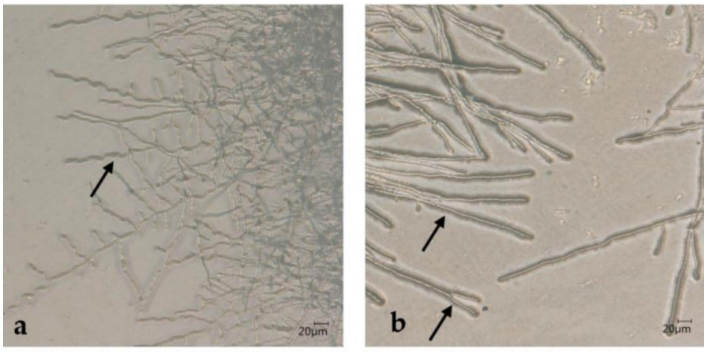
REBLAST 协议和递归验证

用于分析的序列选择

在发表文章时，NIH 和 ENA 列出了 167 条*毛癣菌*序列，但只有 5 条超过 1800 bp。我们选择了以下序列进行系统递归分析：

- **EF631620.1**：5.8S 18S ITS1 ITS2 rRNA（2316 bp，中国北京国家病毒病预防控制研究所，2016 年），用作主要的 REBLAST 查询。
- **MT916930.1**：mtDNA 完整基因组（24,260 bp，中国医学科学院和中国协和医科大学，2024 年）。
- **NC_082837.1 / OR361330.1**：mtDNA 完整基因组（24,260 bp，Universidade federal de Goias，2023 年）。
- **AJ430626.1**：mtDNA TRIS4 基因特异性（2525 bp，柏林 Charité - Universitätsmedizin Berlin，2006 年）。

其余四个最大的序列（1509-1722 bp）也被包括在内，它们代表了与甾醇-14 alpha 去甲基化酶（ERG11B）基因相关的基因特异性序列。这些基因序列只与 *Neurospora crassa*、*Serpula lacrymans*、*Fusarium solani* 和 *Fonticula alba* 黏菌有较弱的匹配度。



T. schoenleinii 样本（Winter, P, et al 2023 年）。

匹配的 ERG 序列是 1966 年和 1972 年采集的

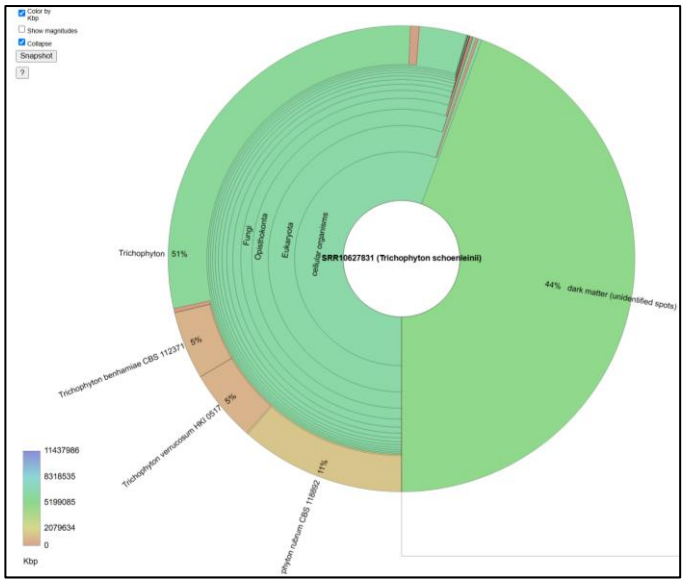
OQ536547.1 和 OQ536548.1，然后于 2023 年提交。(Winter, P, et al 2023）。

美国国立卫生研究院网络 BLAST 验证

主要序列（EF631620.1）在 core_nt、nt_euk、nt_others、nt_virus 和 nt_prok 数据库中进行了分析。在病毒数据库中找到了 77 条信息，包括与白斑综合症病毒的强比对。nt_prok 数据库返回了与古细菌（*Hyperthermus*）和细菌（如*假单胞菌*、*芽孢杆菌*、*蓝细菌*）的匹配结果。

基因组运行分析

分析包括中国医学科学院和中国协和医科大学于2020-2021年发布的15个*毛癣菌*SRA数据集。基因组测序采用 Illumina HiSeq X 10 4.4GB，11.4G 碱基（SRX7319875）和 PacBio Sequel 1.4GB 序列，6.1G 碱基（SRX7319876）。(Ge 等人，2021 年）。



毛癣菌 SRA 运行 SRR10627831。

这些序列的运行返回了自匹配、"暗物质"、与人类的匹配，以及与各种病毒、其他真菌（*曲霉*）、细菌、变形虫（*Dictyostelia*、*Acytostelium*）不到 1%的匹配、古细菌（*Methanomicrobia* 和 *Thermoplasmata*）、担子菌（*Sargassaceae*）、*鞭毛藻*（*Salpingoeca*）、肺泡虫（*Eimeria*、*Plasmodium*、*Babesia*、*Ichthyophthirius*）、植物（*Magnoliopsida*）和隐球藻（*Guillardia*）。基因组运行结果显示，"暗物质 "比例高达 44.4%。

分析框架和局限性

采用脚手架逻辑方法的理由

虽然 BLASTn 擅长于检测局部序列的相似性，但它缺乏进化模型，不适合定位分类异常的生物。基于树状结构的方法（如 NCBI BLAST 树状结构查看器）无法解决整个数据集的拓扑结构问题，原因如下：

1. **序列长度限制**：~1800 bp 信息量大，但不足以建立深度分支模型。
2. **跨领域匹配概况**：点击跨越了原生动物、基底动物和全生动物--超出了邻接工具的范围。
3. **中间产物缺失**：许多相关谱系已经灭绝或测序不全，影响了稳定节点的解析。

这些局限性证明了采用支架逻辑方法的合理性。高置信度的排列（E = 0，比特分数大于 1800，大于 1750 bp）被解释为结构亲和事件，而不是分类学上的定位。即使没有更广泛的系统发育综合，每一个这样的匹配也代表了一个需要研究的独特进化线索。(格约维克，2025 年 6 月 16 日）。

核序列与线粒体序列的比较分析

核糖体 DNA-ITS 位点分析

分析的焦点序列包括线粒体 DNA 和一段连续的核糖体 DNA，包括部分 18S rRNA 基因、完整的内部转录间隔 1 (ITS1)、完整的 5.8S rRNA 基因和部分内部转录间隔 2 (ITS2)。该基因座由高度保守区（18S、5.8S）和快速进化区（ITS1、ITS2）组成，可提供深层和精细尺度的系统发生学信号，因此被广泛用于真核生物系统学研究。

对该 rDNA-ITS 序列的 BLAST 分析表明，在早期分化的真核生物系中，该序列具有出乎意料的高度相似性（同一性≥84%；比特分数≥1800）。在基底蛋白藻类（*Capsaspora owczarzaki*、*Monosiga ovata*、*Aphelidiaceae spp.*）、包括底栖生物（*Geodia barretti*、*Axinella polypoides*）在内的早期分支元虫类、刺丝胞动物（*Hydra magnipapillata*、*Turritopsis spp.*）和栉水母（*Beroe ovata*）中发现了最多的相似点。此外，点击率

还扩展到了深层原生动物谱系，包括 *Trimastix*、*Jakoba* 和 *Oxnerella micra*。

这些观察结果支持这样的假设，即焦点生物保留了祖先的、模块化程度较低的基因组系统元素--类似于基因组 "运行环境"--这可能早于衍生动物中出现的现代基因调控组织。事实证明，这种分形研究方法对于揭示系统的古代海洋特征至关重要，而传统的线性分析工作流程可能会完全忽略这一点。

研究结果

T. schoenleinii 与古代海洋生物具有系统的亲缘关系

对 *T. schoenleinii* 序列的 BLAST 分析发现了一种意想不到的模式，这种模式对该生物进化关系的基本假设提出了挑战。*T.schoenleinii*并不像其目前的分类学分类所预测的那样与现代陆生真菌相匹配，而是与地球上一些最古老的海洋生物系显示出系统性的高置信度遗传相似性。

古代海洋特征

最惊人的发现是，*T. schoenleinii* 在多个独立的基因序列中始终与进化上最古老的生物群相吻合。该生物在与古海绵的超过1700个碱基对的比对中表现出超过85%的遗传同一性，其中既包括*Axinella polypoides*、*Geodia barretti*和*Parahigginsia*物种等脱壳海绵，也包括 *Clathrinida* 目钙质海绵。这些匹配的特征是比特分数超过 1900，E 值为零，表明统计置信度极高。

遗传亲缘关系较强的还有早期的刺胞动物，包括梳水母（*Beroe ovata*）、不死水母（*Turritopsis* species）、海葵和各种珊瑚物种。类鞭毛藻（与动物关系最密切的单细胞原生动物）与*T. schoenleinii*的序列呈现出高置信度的排列，迟发型生物和粘菌也是如此。

最重要的是，这些关系在线粒体 DNA 分析中得到了证实，与迟发型动物线粒体序列的广泛匹配可达 720 个碱基对。在核核糖体 RNA 和线粒体 DNA 中系统地出现这种古老的组合，表明它们之间存在真正的进化关系，而不是技术上的人工痕迹或随机的序列相似性。

现代真菌与 *T. schoenleinii* 的融合度很低

与它与远古海洋生物的亲缘关系形成鲜明对比的是，*T. schoenleinii*与其假定的真菌近亲的融合度极低。在研究表面真菌匹配的来源和质量时，这种模式变得非常明显。最明显的真菌相似性始终来自于具有复杂生物背景的环境样本，而不是具有良好特征的纯培养物。

环境污染解释了表面真菌匹配的原因

得分最高的表观真菌匹配揭示了环境污染或混合生物样本的系统模式。*Emydomyces testavorans* 与 *T. schoenleinii* 的序列相似度很高，它是从含有微生物、真菌和环境 DNA 的海龟病变组织中分离出来的。*柑橘曲霉*从人类肺部粘液中测序，该粘液本身受到多种生物源的污染。*Talaromyces rugulosus*是从空气样本中分离出的未知共分离物质，随后的基因组分析显示87.49%为 "暗物质"，只有2.04%符合假定的生物特征。

在对基因组运行数据进行系统检查时，这些明显与真菌匹配的序列始终显示出高比例的未识别序列（44.4%-92.9%为 "暗物质"）、严重的细菌污染以及古细菌序列的频繁出现，尤其是热原生动物。这种模式强烈表明，表面上的真菌相似性反映的是 *T. schoenleinii* 真正相似的古代生物的污染，而不是合法的真菌关系。

与特征真菌系的弱亲缘关系

根据真菌数据库进行的标准 BLAST+ 分析发现，T. schoenleinii 与其他分类学上有问题的生物的匹配度很低。*T.schoenleinii*与特征明显的皮真菌序列相似性很低，与陆生子囊菌科的整合性也很弱。该生物在真菌世系中的所谓分类似乎反映了表面的形态相似性，而不是基本的遗传关系。

针对古老菌系代表的系统模式

*T.schoenleinii*与古生物之间的基因匹配遵循一种独特的系统模式，表明两者之间存在深层次的进化关系，而不是随机的相似性。这些匹配始终针对每个主要分类

群中进化最古老的代表，而不是衍生的或特化的现代形式。

在海绵类中，与代表最古老动物结构的基底底栖海绵和早期钙质海绵出现了匹配。在刺胞动物中，亲缘关系最密切的是栉水母和原始水螅等早期分化形式，而不是衍生的珊瑚或水母物种。鹅鞭毛虫的亲缘关系跨越了代表动物树基部的多个属，而原生动物的亲缘关系则延伸到真核生物的深枝系，包括 *Trimastix*、*Jakoba* 和 *Oxnerella micra*。

传统的垂直遗传或水平基因转移无法解释这种系统发育上遥远世系间的系统性保护。这种模式表明，*T. schoenleinii* 保留了真核生物重大分化之前的分子结构，这与保留现代遗传组织之前的古老化学系统是一致的。

跨真核生物界的分子结构保留表明古老系统的遗传性

也许最重要的是，在远古海洋生物群中，分类学上相距遥远的生物出现了相同的分子特征。与*T. schoenleinii* 相匹配的核糖体RNA序列也出现在海绵、刺丝胞动物、软鞭毛虫和古原生动物中，其特征值和排列特征非常相似。这种跨领域的保护不能通过最近的进化过程来解释，它表明分子系统的共同遗传早于现代分类学的界限。

线粒体 DNA 关系为这些模式提供了独立的验证。*T.schoenleinii*与迟发型动物、刺丝胞动物和基底真核生物之间广泛的线粒体相似性证实了所观察到的 关系反映了真正的系统亲缘关系，而不是核糖体保护的伪装。核和线粒体分子特征都指向同一个古老的集合体，这为超越当前分类学分类的深层进化关系提供了令人信服的证据。

这些结果表明，*T. schoenleinii* 从根本上代表了一种被错误分类的生物，其真正的进化亲缘关系在于古代海洋菌系而非现代陆生真菌，因此有必要重新考虑其生物学身份和进化意义。

通过独立的 REBLAST 分析进行验证

为了证实这些意想不到的关系并验证所观察到的系统模式，我们还使用递归 BLAST 方法与美国国立卫生研究院（NIH）数据库中的关键代表性序列进行了验证。

REBLAST：毛霉菌

利用 NIH Web BLAST 对来自毛癣*菌*的最高匹配 RNA 序列（EF631620.1）与专门数据库进行了 REBLAST 分析。在对 core_nt 和 nt_euk 数据库进行查询时，该序列主要与节肢动物科（Arthrodermataceae）相匹配，与其他子囊菌科（Ascomycota）的 Onygenales 和 Aspergillaceae 之间的匹配有限。值得注意的是，这些结果并不包括初级分析中出现的顶级真菌线粒体匹配结果。

如果将相同的 *T. schoenleinii* 序列查询更广泛的数据库，则会发现更多的模式。与 nt_other 数据库比对的结果返回了与硅质单细胞生物 *Mallomonas* 的高置信度匹配结果（1560 位得分，E 值为 0，82.3% 的同一性）。在 nt_virus 数据库中，该序列与白斑综合症细小病毒（White Spot Syndrome Whispovirus）有很大的相似性（877 比特，E 值为 0，同一性为 78.8%）。

原核生物数据库（nt_prok）显示了与海洋相关微生物的大量匹配结果，包括从太平洋 120 米和 790 米深处捕获的未培养古细菌，以及各种细菌，包括*爱德华氏菌（Edwardsiella）*、*林格贝氏菌（Lyngbya）*、*微球菌（Micrococcus）*、*弧菌（Vibrio）*、*嗜热菌（Hyperthermus）*、*克雷伯氏菌（Klebsiella）*、*梭状芽孢杆菌（Clostridium）*、*葡萄球菌（Staphylococcus）*、*氮杆菌（Azotobacter）*和*嗜氢菌（Hydrogenophaga）*。这种原核生物特征与深海环境而非陆地真菌栖息地相吻合。

REBLAST：*Beroe* 和 *Parahigginsia*

利用与*T. schoenleinii*高度相似的古海洋生物序列进行了相互验证。对最匹配的 *Beroe ovata* 序列（OR921247.1，RNA 和 ITS1）进行的 REBLAST 大体上再现了在 *T. schoenleinii 中*观察到的模式。在 core_nt 和 nt_euk 数据

库中，结果只返回了与真菌不匹配的其他梳水母，这证实了在这一古老的组合中不存在真菌关系。

nt_other 数据库返回的结果是 *Mallomonas* 和真菌 *Conlarium*，而原核生物匹配结果（nt_prok）显示与 *T. schoenleinii* 分析中发现的相同细菌属非常相似：*克雷伯氏菌（Klebsiella）*、*嗜氢杆菌（Hydrogenophaga）*和*梭状芽孢杆菌（Clostridium）*，另外还与*嗜热菌（Hyperthermus）*、*微囊藻（Microcystis）*、*微球菌（Micrococcus）*、*Lyngbya*、*Caldora*、*葡萄球菌（Staphylococcus）*、*埃利希氏菌（Ehrlichia）*、*弧菌（Vibrio）*、*卤单胞菌（Halomonas）*、*氮杆菌（Azotobacter）*和*柠檬酸杆菌（Citrobacter）*中度匹配。

对具有代表性的 *Parahigginsia* 序列（PP266643.1，RNA 和 ITS1）进行 REBLAST 分析的结果与 *T. schoenleinii* 和 *Beroe* 的分析结果相似，所有 nt_euk 和 core_nt 结果都返回了 Demospongiae 分类群，包括 *Suberites*、*Spheciospongia*、*Halichondria*、*Tethya*、*Axos* 和 *Spirastrella*。这三种生物的原核特征保持一致。

与臭角类的遗传亲缘关系

BLAST+ 分析显示，*T. schoenleinii 的* rRNA 和 mtDNA 序列与多个 Stinkhorn 分类群（包括 Pseudocolus/*Tribchia*--先前被重新归类为海洋底栖生物的分类群）之间存在高置信度匹配（Gjøvik，2025 年 6 月 16 日）。*T.schoenleinii*和*Pseudocolus/Tribchia*共享高达1704 bp的排列，比特分数达到2086，同一性为88%，e值为0。

T. schoenleinii 与多个 Stinkhorn 物种有很强的匹配性，其排列超过 1600 bp，比特分数超过 1900，e 值为 0，同一性百分比为 87% 或更高。这些物种包括 *Phallus impudicus*、*Mutinus caninus 和 Aseroe coccinea*，以及燕窝真菌 *Crucibulum laeve*、*Nidula niveotomentosa* 和 *Mycocalia denudata*。线粒体 DNA 相似性已得到证实，包括*咽喉*真菌 *Phallus indusiatus*、*咽喉真菌 Phallus dongsun* 和燕窝真菌 *Cyathus jiayuguanensis*。

*T.schoenleinii*和*Pseudocolus/Tribchia*都表现出相同的分子特征，其特点是与非元古宙的opisthokonts、基底元古宙、 Holozoa、Choanoflagellates、Tardigrada和早期分化的真菌支系有很强的匹配性。值得注意的是，这些生物与两栖动物之间并不存在很强的匹配关系，这表明这些生物并不参与构成现代模块化身体结构特征的基因调控网络。

在这两种生物中系统性地出现这种古老的海洋组合（栉水母、鞘膜虫、脱膜海绵、钙质海绵、藻鞭毛虫和相关原生动物）证实了最初在*假小球藻/三叠纪*分析中发现的诊断性基因组特征。尽管在它们假定的分类家族中系统发育整合性很差，但这种模式还是出现了。

扩展 BLAST 分析证实，*T. schoenleinii* 在以下四个关键类别中表现出与*假小球藻/三叠纪*非常相似的基因组排列：(1) Stinkhorn 亲缘关系与 Phallaceae 的高置信度匹配，(2) 古海洋集合排列，(3) 包括藻鞭毛虫和 Tunicaraptor 在内的原生生物联系，以及 (4) 包括嗜极生物和通风口相关生物在内的深海指标。

交叉验证证实了系统性的古海洋特征

这些 REBLAST 分析提供了重要的验证，即 *T.schoenleinii*、*Beroe* 和 *Parahigginsia* 具有真正的分子相似性，这种相似性超出了表面的序列匹配。所有这三种生物都具有一致的原核生物组合，再加上与 *Mallomonas*（一种硅质装饰的原生动物）的共同匹配以及不存在合法的现代真菌关系，证实了这些生物代表了一个远古生物系统的组成部分，该系统早于现代分类学的界限。

讨论

分子分析揭示的基本分类错误

对*毛癣菌*的分子分析表明，其基因组特征与其作为人类真菌病原体的分类根本不符。*毛癣*菌并没有像预期的那样与陆生真菌相匹配，而是显示出与地球上最古老的海洋生物--海绵、水母、鞭毛虫、迟发型生物和早期原生生物--的系统性高置信度遗传相似性。

这种模式不能被视为巧合。这些匹配包括跨越多个独

立遗传系统的高置信度排列（>1800 位得分，E 值为 0，>1700 个碱基对中的一致性>85%）。重要的是，核核糖体 RNA 和线粒体 DNA 显示出相同的远古海洋特征。由于线粒体 DNA 进化迅速，在没有真正进化关系的情况下很少出现跨门类的相似性，这就为真正的古代亲缘关系提供了独立的确认。

一个重要的验证来自于对假定的 "真菌 "匹配的研究。最明显的真菌相似性始终来自环境样本、受污染的培养物或与宿主相关的分离物，而不是纯真菌培养物。如果排除这些受污染的来源，*T. schoenleinii* 在真菌谱系中的整合性很差，同时与远古海洋生物保持着很强的亲缘关系。这表明这种生物被系统地错误分类了，分类的依据是人类遇到它的地方，而不是它的真实面目。

古海洋遗产与生化特化

古海洋亲缘关系的系统模式解释了 *T. schoenleinii* 不同寻常的生物学特性。这种生物表现出复杂的硫代谢、类似生物膜的生长策略和复杂的分支形态--所有这些都是海洋环境而非陆地真菌的典型特征。其代谢昂贵的角蛋白降解机制与处理富含硫的海洋基质的生物体内的生化系统如出一辙。

这些关系的发生时间提供了决定性的证据。与*T. schoenleinii*遗传相似性最强的生物是在陆地环境基本不适合人类居住的时期进化而来的。因此，海洋起源是对这些分子亲缘关系最合理的解释，而不是假设相同生化系统的独立进化。

化学化石模式识别

*T.schoenleinii*与臭角真菌，尤其是*假小珠*菌（*Pseudocolus*）具有显著的遗传相似性，最近的分析表明*假小珠*菌是一种被错误分类的海洋海绵，而不是陆生真菌（Gjøvik，2025 年 6 月 16 日）。这两种生物的分子特征几乎完全相同：与古代海洋生物集合的吻合度高，在其假定的分类学家族中的整合度低，与相同的古代世系代表具有系统的亲缘关系。

这种相似性表明，这两种生物都代表着 "化学化石"--在大多数生物系经历重大进化转变的同时，仍保留着古老生物组织的生命系统。这些生物似乎并没有通过基因重组来适应新的环境，而是保持了原有的生化工具包，找到了与其古老能力相匹配的新生态位。

认识到早期生命在进化出现代基因组织之前就发展出了全面的化学管理系统，从而产生了这一概念。大多数生物系后来精简了这些系统，但有些生物系保留了原始结构。这些化学化石保留了编译生物所丧失的古代生化能力，从而解释了它们通常非凡但令人费解的能力。

对生物进化和分类的影响

这些发现揭示了以观察为基础的分类框架的根本局限性，这种框架优先考虑与人类相关的特征，而不是深层次的生物关系。*T.schoenleinii*与人类头皮感染的关联导致其被解释为一种 "病原体"，，推测其起源于现代，从而掩盖了对其古老特征和进化意义的认识。

这种系统性的错误分类说明了以人类为中心的科学存在更广泛的问题。臭角菌以人体解剖学命名（*Phallaceae*），并根据人类发现臭角菌的地点将其归类为陆生真菌，数百年来，人们一直无法认识到臭角菌的海洋支架结构。同样，许多目前被归类为 "人类病原体 "的生物可能代表着古老的菌系，它们的生化能力恰好与人类的生物系统相容。

*T.schoenleinii*表面上的 "致病性 "可能反映了机会性生化兼容性，而不是进化的寄生性。人体提供的环境与古代海洋条件极为相似--富含硫化合物、盐和复杂结构的蛋白质--这使得古代生物能够利用其原有的生化工具包持续生存，而无需进行进化适应。

实现基于化学的分类学

要超越以人类为中心的分类法，就必须优先考虑生化能力、代谢途径和基因组结构，而不是生态关联或人类互动。以化学为基础的分类框架可以揭示更多的古老类群，这些类群目前是基于表面的相似性而不是基本的生物学关系被错误分类的。

化学化石在宏观（海洋海绵被误认为陆生真菌）和微观（*T. schoenleinii*）尺度上的发现表明，这种古老结构的保存跨越了多种环境和尺度。系统地应用化学化石诊断标准--形态异常、行为不一致和分类学隔离--可以发现更多保存下来的古代生物组织的例子。

将*T. schoenleinii*鉴定为化学化石还为了解早期真核生物进化开辟了新的途径。如果这种生物真的保留了古老的生物组织结构，那么它就代表了一个分子窗口，让人们可以了解现代生物模块化之前的进化状态，从而有可能为重建早期真核生物的生物化学和发育能力提供信息。

对生物学的革命性影响

这项研究表明，利用分子方法而不是观察方法对熟悉的生物进行仔细的重新研究，可以产生革命性的生物学发现。几十年来，人们一直把 *T. schoenleinii* 作为医学奇观来研究，但它真正的进化意义却一直被掩盖，直到通过全面的遗传分析而不是以病原体为重点的框架来研究它。

化学化石的系统发现和特征描述有望改变我们对早期生命的认识，揭示出从化学复杂性到生物复杂性的过渡可能不仅保存在地质记录中，而且保存在从未完全从古代化学系统过渡到现代生物模块化的生物基因组中。

海洋起源与古系统遗传

尽管*毛癣菌*被归类为表面病原体并被当作病原体处理，但它表现出的一系列分子和生态行为与古代海洋生态系统相一致，而不是与宿主适应性寄生有关。本节提出，*毛癣菌*代表了一种最初适应于在海洋环境中代谢富含二硫化物的生物基质的传统菌系，其表面的 "致病性 "反映了机会主义的生化兼容性，而不是进化的寄生性。

角蛋白作为古代底物的现代替代物

角蛋白是*毛癣菌*的主要靶标，在生物大分子中具有不同寻常的结构。它的特点是密集的二硫化物交联、高半胱氨酸含量和对酶消化的极强机械抵抗力。这些特性使其不太可能成为陆生真菌的底物，除非它们专门处理氧化硫化学反应（Grumbt 等人，2013 年；Ciesielska 等人，2021 年）。

海洋生物产生的蛋白胞外基质表现出极为相似的生化特征。富半胱氨酸结构域、二硫键结构肽和硫修饰分泌物在海洋 ECM 和粘液鞘中很常见（Agarwal 等，2024 年；Liu 等，2022 年）。某些海洋肽，如融合的双环半胱氨酸结毒素，可模仿角蛋白的抗折叠性和氧化还原电位（Agarwal 等，2024 年）。古角蛋白酶很可能是在海洋环境中进化而来的，其目标是化学性质与现代角蛋白相同的结构蛋白。

硫处理是海洋生态遗产

*毛霉菌*角蛋白降解的显著特点是其高度整合的硫代谢--这是一个复杂的系统，在典型的陆生真菌中几乎没有类似的系统。这包括通过 SSU1 分泌亚硫酸盐以断开二硫桥，通过 CDO1 进行半胱氨酸解毒，以及严格调控的氧化还原应激反应（Grumbt 等人，2013 年；Ciesielska 等人，2021 年）。

海洋微生物垫经常在类似的氧化还原约束下运行，其中硫物种被用于能量 新陈代谢和结构修饰（Wasmund 等人，2017 年；Vliet 等人，2020 年）。硫酸盐还原菌和硫氧化菌栖息在富含二硫化物的环境中，其基质降解行为与*毛霉菌*极为相似。表面病原体具有这些能力表明毛癣菌并不是在创新，而是在重演由角蛋白与祖先基质结构相似性引发的古老海洋生物化学。

海洋生物的形态和生化回声

除了硫代谢之外，还有多种证据支持海洋生物的起源。该生物的菌丝分支反映了垫状生物和无柄生物膜行为（Silva-Rocha 等，2021 年）。它在静止期的应激反应基因表达类似于在氧化还原可变表面进行瞬时定殖而非稳定寄生的生物（Zaugg 等，2009 年）。最重要的是，独特的 "法维克枝形吊灯 "显示出与深海微生物垫、生物矿化海洋结构和软珊瑚群极为相似的分形分支模式--这种形态是为在流体环境中最大化表面积而设

计的，而不是为陆地皮肤定殖而设计的。

进化的重新解释：化学化石与系统遗传

*T.schoenleinii*与远古海洋生物系之间的系统分子亲缘关系代表了一种模式，这种模式与大多数生物系在经历重大进化转变的同时仍保留其原始生物结构的生物相一致。这一概念--作为 "化学化石 "的生物保留了古老的生化系统--在配套的理论框架中进行了详细阐述（格约维克，2025 年 6 月 23 日）。

*T.schoenleinii*被鉴定为化学化石，验证了此类生物将表现出特征性分子特征的预测：尽管在其假定的现代分类学家族中整合度较低，但仍与古代海洋集合体进行了系统性的高置信度比对。同样的模式最近也在*假珠菌（Pseudocolus fusiformis*）中得到了证实，分子分析表明它是海洋底层海绵*Tribrachia fusiformis*，而不是陆生真菌（格约维克，2025年6月16日）。

从寄生到生化庇护所

*T.schoenleinii*明显的宿主特异性可能是结构上的兼容性，而不是共同进化。人类的皮肤和指甲提供了一个化学上熟悉的生态位：角蛋白、巯基暴露和轻度还原的微环境，在生物化学上类似于远古的海洋条件。与其说*T. schoenleinii*是一种传统意义上的病原体，倒不如说它是一种生态避难所--一种适应硫的海洋生物，其生化生态位恰好与人类生物学重叠。

从 *T. schoenleinii* 真正的进化特性的角度来看，它对标准抗真菌疗法的持久抗药性就不难理解了。抗真菌剂针对的是真正真菌特有的细胞过程--麦角甾醇合成、几丁质形成和真菌特有的代谢途径。

鉴于*T. schoenleinii在*基因上与迟发型生物和远古海洋生物而非陆生真菌有亲缘关系，因此它对特比萘芬和伊曲康唑等以麦角固醇为靶标的抗真菌药物的耐药性是可预见的生化不相容性，而非获得性耐药性。迟发型生物以通过隐生物状态和强大的应激反应系统在极端的化学暴露、辐射和干燥环境中生存而闻名。具有大量沙丁鱼遗传基因的生物预计也会对化学干预表现出类似的适应能力。

目前的治疗方案可能会通过生化拮抗而非治疗效果无意中加剧炎症。标准治疗方法包括硫化硒和吡啶硫酮锌洗发水，这些化合物会破坏硫的新陈代谢，而这恰恰是本分析确定的 *T. schoenleinii 古老*海洋遗产的核心生化途径。这些扰乱硫代谢的物质非但没有消灭这种生物，反而很可能会引发这种生物的防御性代谢反应，而这种生物的基本生物学特性正是围绕着硫化学展开的。

因此，慢性炎症的特征可能反映了人类免疫反应与生物体之间正在进行的生化战争，生物体正在抵御化学攻击，以保护其新陈代谢的完整性，而不是病原体的主动攻击。临床观察一致表明，在治疗期间，病变部位会变得更加炎症和疼痛，这种模式更符合防御性应激反应，而非治疗进展。

这种区别至关重要：用广谱代谢干扰物治疗一种古老的化学专家，可能会将一种相对稳定的生化难民转变为一种积极的受困生物，产生炎症化合物作为应激代谢产物。

海洋起源假说将*T. schoenleinii*从一个令人费解的医学奇观变成了一个早期真核生物进化的分子窗口--一个保留了海洋环境中生化能力的生命系统，而海洋环境中的生化能力早于复杂的陆地生命。

超越以人类为中心的分类

以人为本的生物学根本问题

目前的分类框架存在系统性偏差，优先考虑与人类相关的观察结果，而不是基本的生物关系。这种以人类为中心的方法造成了对远古生物的广泛错误分类，掩盖了它们真正的进化意义，阻碍了对深层生物学原理的认识。

*T.schoenleinii*的案例就很好地说明了这个问题。由于人类会在头皮组织上遇到这种生物，因此它被自动归类为 "人类病原体"，并且只在医学框架内进行研究。尽

管有明确的分子和生化证据，但 150 多年来，这种以人为中心的解释视角阻碍了人们对其古老海洋遗产的认识。

斯汀霍恩的先例：数百年隐藏的海洋建筑

这种以人类为中心的错误分类模式远远超出了微观生物的范围。臭角真菌提供了一个显著的宏观例子，说明人类的偏见如何深刻地扭曲了对生物的理解。林奈在 1753 年将这些生物正式归类为陆生真菌，其依据完全是人类发现它们的地点及其与人体解剖结构的表面相似性。*Phallus* "这个名称本身就反映了这种拟人化的偏见，立即将科学解释限制在陆生生物和人类性行为的框架内。

然而，最近的分子分析表明，像*蘑菇假珠菌*（*Pseudocolus fusiformis*）这样的生物实际上是基本的海洋底栖生物（*Tribrachia fusiformis*），而不是陆生真菌。它们复杂的三维结构代表了古老的海洋支架工程，几个世纪以来一直隐藏在人们的视线之中。几十年来，臭角菌一直出现在真菌学出版物的封面上--海洋生物被伪装成典型的真菌，因为我们对它们的分类是基于人类的观察而不是生物现实。

当我们考虑到臭角菌代表了现存的埃迪卡拉生物群--地球上最古老的复杂多细胞生物--而达尔文自己的家人却在黑暗的掩护下销毁了这些标本，因为他们认为这些标本在形态上与人类的生殖解剖结构相似（Raverat, G., 1952），这种历史的讽刺意味达到了极致。

这个非同寻常的案例说明，人类中心主义的解释框架是如何基于肤浅的解剖学关联，导致对地球上最重要的进化遗产的系统性破坏和科学忽视的。这些并不是需要摧毁的性畸变--它们是古老的海洋工程师，而我们几个世纪以来都没有认识到它们复杂的生物结构。

从病原体到化学难民

*T. schoenleinii 的*案例研究展示了这种偏见如何在分子水平上发挥作用，揭示了基于病原体分类的哲学贫乏。传统方法遵循一种简单的人类中心主义逻辑：在人类身上发现的生物一定是人类病原体，而人类病原体一定是现代寄生虫专家。这一框架立即限制了医学而非进化背景下的解释。

基于化学的方法提出了根本不同的问题，优先考虑生物过程而非人类关联。这种视角不是假设寄生虫的专一性，而是研究生物体代谢哪些特定底物、利用哪些生化途径、有哪些其他生物采用相同的代谢策略，以及支持其生长的化学环境。这种重构揭示了*T. schoenleinii*表面上的 "致病性 "反映了它处理人体组织中恰好存在的生化底物的能力，而不是对人类宿主的进化适应。

我们深刻地认识到，人体提供的环境与古代海洋条件极为相似：富含硫化合物、盐和复杂的结构蛋白。与其说*T. schoenleinii*是传统意义上的病原体，倒不如说它是化学难民--一种古老的海洋生物，其生化生态位恰好与人类生物学重叠。它古老的基因组特征表明，早在人类出现之前，它就在处理类似的化学底物，这使得人类成为这种生化关系中的新来者，而不是进化目标。

哲学革命：化学重于生态学

要超越以人类为中心的分类，需要从根本上转变哲学观念，从生态关联转向分子能力。这种 "化学优先 "的框架将基因组结构和系统发育位置与生化途径特征、代谢底物特异性和化学环境要求放在了一起。形态特征将通过化学制约因素而非表面相似性来解释，而生态关联必须证明真正的化学兼容性，而不仅仅是空间上的巧合。

这种哲学上的重新定位将假定的反常现象转化为了解古老生物过程的窗口。目前被归类为 "与人类相关 "的许多生物 ，可能代表了早在复杂的多细胞生命出现之前就已存在的前遗传化学组织的档案。与其将与人类相关的生物视为现代生物或寄生生物，基于化学的分析揭示了保存在生物体中的古老生化能力，这些生物在人类生物系统中找到了兼容的底物。

这些发现表明，许多被认为是 "病原体 "的生物实际上代表着保存着前遗传代谢途径的古老化学系统、来自海洋或地下环境的环境难民，它们伺机在化学性质熟悉的人类栖息地定居，或者是保留着大多数现代生物丧失的古老生化能力的代谢化石。人体不再是寄生特化的目标，而是古老生命寻求熟悉的生化条件的化学避难所。

摆脱观测限制

对宏观的臭角菌和微观的*T. schoenleinii*的系统性错误分类，反映了在分子工具出现之前，基于观察的分类法所存在的根本局限性。这些以人类为中心的框架造成了概念上的障碍，阻碍了对深层进化关系和古老生化能力的认识，迫使古老生物进入现代分类学类别，从而掩盖了其真正的生物学意义。

从 "这与人类有什么关系？"到 "这种生物体进行了什么基本化学反应，还有谁进行了同样的化学反应？"这一哲学转变改变了我们对生命多样性的理解。这一视角揭示了许多被归类为现代人类相关物种的生物实际上代表了古代生物组织的保存窗口，挑战了我们对进化年龄和生态位之间关系的基本假设。

证据表明，系统地应用基于化学的分类标准，可以发现化学化石在现有的分类框架中被系统地错误分类。对早期生命认识的根本性重组将不是来自于新发现，而是来自于认识到远古生物的复杂性一直存在于既有的分类系统中，但却被以人类为中心的观察偏差所掩盖。

这种认识对我们理解生命的连续性有着深远的影响。在我们的科学视野中，祖先的形态一直持续存在，其隐藏的原因不是稀有或灭绝，而是人类中心主义分类法的哲学局限性。进化生物学的革命可能来自于认识到什么一直与我们同在，等待着从以人类为中心的分类法的概念限制中解放出来。

未来方向

将 T. schoenleinii 鉴定为化学化石需要从根本上改变研究方法，并开辟多种重要的研究途径，从而改变我们对早期真核生物进化和生物分类的理解。

立即验证和表征

当务之急是通过比较酶分析对海洋起源假说进行生化验证。如果*T. schoenleinii*真正保留了古老的海洋生物化学，那么它的角蛋白酶与海洋细胞外基质降解酶的相似性应高于陆生真菌角蛋白酶，从而揭示出保守的活性位点和底物识别域。通过对海洋细胞外基质类似物（包括海绵胶原、刺胞动物中囊成分和合成的富含二硫化物的海洋肽）进行生长试验进行功能验证，可为保留海洋生物化学能力提供直接证据。

CDO1-SSU1 硫处理途径的详细特征，包括酶动力学和调控网络，将揭示这是否代表了优化的海洋化学，而不是衍生的陆地适应。与嗜硫海洋极端生物进行比较可以揭示这些复杂代谢系统的深层进化起源。

环境生态学调查是另一个至关重要的优先事项。认为 *T. schoenleinii* 是 "人类特异性 "的假设很可能反映了观察上的偏差，而不是生物学上的现实。全面的环境采样，尤其是在海洋和过渡性环境中的采样，可以揭示自然贮存库，并阐明医学框架所掩盖的生态关系的全部范围。

方法革命

化学化石的发现要求对生物学方法进行根本性的革新。以化学为先的分类数据库必须优先考虑生化途径分析、代谢底物特异性和化学环境要求，而不是观察特征。这一框架将整合蛋白质组学、代谢组学和环境化学数据，以揭示传统的基于形态学的方法系统性地遗漏的功能关系。

可感知来源的数据库架构

本研究揭示的一个关键基础设施挑战是，序列搜索结果系统性地排除了宿主和环境 元数据。目前的方法将序列特征和分类学分类视为离散的权威标签，而它们应该被理解为复杂来源链的端点，这些来源链承载着重要的生物背景。

稳健的解决方案将实施分级来源追踪，每个序列条目都保留完整的衍生历史：目标生物、从中分离出来的宿主或环境、分离方法、达到的纯化程度以及任何已知的共污染物或共生体。序列不是单一的分类分配，而是带有结构化的元数据，表明其归属身份和生物背景--例如，区分 "X 生物的纯培养物 "和 "用 Z 方法从 Y 宿主中分离出来的 X 生物"。

搜索界面必须将这些出处数据作为一流的结果组件，而不是埋藏在可选的元数据字段中。BLAST 结果不仅应显著显示 "85% 与 *Emydomyces testavorans* 相同"，还应显示 "85% 与 *Emydomyces testavorans* 相同[分离自 *Actinemys marmorata*，基于培养，2016 年]"。这种上下文信息与序列相似性本身一样具有科学相关性，研究人员在做出解释性决定时应该同样清楚地了解这些信息。

此外，相似性评分算法应纳入出处加权相关性指标。具有相似生态或宿主背景的序列之间的匹配可获得经过调整的置信度分数，而来自截然不同生物背景（如海洋环境样本与脊椎动物相关培养物）的序列之间的匹配可被标记为需要额外审查，而不是直接作为分类分配处理。这种方法有助于区分不同环境中真正的序列保护和潜在的交叉污染或错误归属。

这样一个框架将把序列数据库从静态的非上下文化分子数据储存库转变为动态资源，以保存和传播基因组多样性背后的生物关系。这种转变对于推动那些依赖于准确的宿主-微生物、环境-有机体和跨生物界关系推断的领域至关重要，也是在复杂、混合来源和特征描述不足的数据集上进行可信的比较基因组学研究的重要基础。

先进的分子考古学工具可以识别现代基因组中的古代分子特征，将保留下来的祖先特征与最近的进化变化区分开来。这些计算方法可能会揭示表面上看似衍生生物体内的隐秘化学化石成分，从而扩大我们对古代生物组织如何在进化过程中持续存在的理解。

系统发现化学化石

化学化石在宏观（*假小球藻/三叠纪*）和微观（*T. schoenleinii*）尺度上的鉴定表明，这种现象发生在多个生物层次上。系统地应用诊断标准--形态异常、生态不相容性、古海洋基因组特征和来源分析--可以揭示化学化石保存在现有分类系统中的真正范围。

使用类似的分子方法对其他假定的 "皮癣菌 "进行比较分析，可能会发现这个医学定义的类群中更多的分类错误。鉴于这些发现在生物学上的重要意义，研究应该超越皮肤学框架，让更广泛的科学界参与到系统的化学化石特征研究中来。

这种模式表明，许多目前被归类为 "人类病原体 "的生物可能代表着古老的生物系，它们的生化能力恰好与人类的生物系统相容。对与人类相关的微生物进行系统筛选，可以发现在分类上存在问题的物种中保存着大量的前遗传化学组织档案。

更广泛的进化意义

化学化石提供了一个前所未有的窗口，可以让我们了解前王国的进化状态，从而彻底改变我们对早期生命的认识。对化石进行系统的特征描述，可以重建现代生物模块化之前的早期真核生物的生物化学、细胞组织和发育能力。这项研究可以揭示生命最早进化过程中从化学复杂性到生物复杂性的过渡。

对化学化石的研究可能会揭示海洋向陆地进化转变过程中以前未知的方面。保存着古代海洋生物化学成分，同时又表现出与陆地的关联的生物，可以阐明传统化石无法保存的过渡进化状态和环境适应机制。

其生物技术潜力值得认真考虑。保存在化学化石中的古代生化系统可能蕴藏着新的酶能力、新陈代谢途径和调控机制，在生物修复、材料科学和可持续化学领域具有重要应用价值。这些远古系统可能拥有现代生物在进化过程中丧失的特殊能力。

革命性的研究计划

这项工作提出了几个革命性的研究方向。化学成分化

石分布分析可揭示 全球古代生命保存模式，从而有可能确定存在前遗传生物组织的生物地理避难所。这将改变我们对生命连续性和保存古代生物复杂性的机制的认识。

深时生物化学重建是另一个前沿领域。如果化学化石确实保存了远古代谢系统，那么通过对多个物种进行比较分析，就可以重建现代细胞组织进化之前的原始生化网络。这可以弥补前生物化学和细胞生物学之间的差距。

其影响还将扩展到天体生物学和生命起源研究。如果古老的化学系统能在现代生物环境中持续存在数亿年，那么类似的保存机制也可能在其他世界或极端的陆地环境中运行。化学化石可以为生命如何在宇宙时间尺度上持续存在提供模型。

临床和治疗重构

分类学的重新分类要求重新认识人类与生物的相互作用。有证据表明，与其将*T. schoenleinii*视为一种需要消灭的 "病原体"，不如将其视为一种跨越进化时间尺度而持续存在的古老共生关系。治疗策略应侧重于调节硫代谢、重新平衡局部化学或提供替代性生化底物，而不是试图消灭一个在进化过程中持续存在了数亿年的生物体。

这种重构对医学微生物学有着更广泛的影响。许多所谓的 "病原体 "可能是寻找熟悉生化环境的古代化学难民，而不是进化的寄生虫。了解这些关系可以将人类与微生物之间的相互作用从对立关系转变为生态关系。

范式转变

化学化石的系统发现和特征描述有望将进化生物学从一门专注于基因组关系的学科转变为一门涵盖全方位生物组织策略的学科。这项研究计划需要进化生物学、生物化学、海洋生物学、环境微生物学和计算生物学等多个学科的专业知识。

利用新的理论框架对熟悉的生物体进行仔细的重新研究，可以产生革命性的生物学发现，这一基本洞察力表明，许多其他 "众所周知 "的物种可能隐藏着对生命最深层历史的基本洞察力。系统地应用化学第一的分析方法可以揭示，古老的生物复杂性不仅可以通过地质记录获得，而且可以通过从未放弃化学遗产的生命系统获得。

这项研究表明，从化学复杂性到生物复杂性的过渡可能保存在生物基因组中，而这些生物从未完全完成从古代化学系统到现代生物模块化的进化过渡。从真正意义上说，这些祖先仍然存在于我们中间--不是岩石中的化石，而是生命最深层组织原则的活档案，等待着我们通过足够复杂的框架来认识它们，以超越人类中心主义的观察限制。

结论

这项研究表明，*毛癣菌*从根本上说是一种被错误分类的生物，其真实的进化关系被数十年来人类中心主义的分类解释所掩盖。分子证据表明，*T. schoenleinii* 并非人类病原体的衍生物，而是保留了早期真核生物进化的基因组结构，与多个王国的古代菌系代表有系统的亲缘关系，但在现代真菌群中的整合性较差。

该生物与粘菌、迟缓类、鞭毛虫、基元类和古原生动物的系统匹配（通过核DNA和线粒体DNA的相似性得到证实）揭示了一种与近期进化起源不一致的基因组停滞模式。这些发现，再加上*T. schoenleinii*独特的形态特征和复杂的硫代谢，使其成为 "化学化石 "的典型代表：当大多数生物系经历基因组编译和特化时，这种生物仍保留着古老的生物组织。

这一发现验证了 "化学-遗传整合模式 "的核心预测，并使 *T. schoenleinii* 成为继最近将 *Pseudocolus fusiformis* 重新归类为基本的海洋底栖海绵 *Tribrachia fusiformis* 之后，第二个被证实的这种分子模式的例子。这一不断扩大的证据基础表明，系统地应用 CGIM 诊断标准可以鉴定出更多的化学化石，揭示出在分类上存在问题的生物体中保存的、以前未曾认识到的早期生物复杂性档案。

除了对皮癣菌进化的具体影响之外，这项研究还说明了以观察为基础的分类框架的根本局限性，这种框架优先考虑与人类相关的特征，而不是深层次的生物关系。系统性地将*T. schoenleinii*错误地归类为 "人类病原体"，体现了人类中心主义偏见是如何掩盖古老的进化关系，并阻碍人们认识生物真正的 生物学意义的。

这项研究的广泛影响还包括分类方法本身。在假定的真菌亲缘种中不断发现环境样本和受污染的分离物，这表明序列数据库中普遍存在错误归属的现象，突出表明迫切需要建立具有出处意识的数据库架构，在分子数据的同时保留生物背景。目前将序列同一性视为离散分类分配的方法忽略了基因组多样性背后复杂的衍生历史。

展望未来，以化学为基础的分类框架将优先考虑生化能力、代谢途径和基因组结构，而不是生态关联，是传统形态学驱动方法的一种有前途的替代方法。这种方法可能会揭示出更多目前基于表面相似性或人类互动而非基本生物学关系进行分类的古老种系。

将 T. schoenleinii 鉴定为化学化石还为了解早期真核生物进化开辟了新的途径。如果这种生物真的保留了古老的生物组织结构，那么它就代表了一个分子窗口，让我们可以了解前王国的进化状态，从而有可能为重建早期真核生物的生物化学、细胞组织和发育能力提供信息。

最后，这项研究表明，利用新的理论框架对熟悉的生物体进行仔细的重新研究，可以产生革命性的生物学发现。一个多世纪以来，人们一直把 *T. schoenleinii* 作为医学奇观来研究，但它真正的进化意义却一直被掩盖，直到通过化学-遗传整合理论的视角来研究它。这表明，许多其他 "众所周知 "的生物可能同样隐藏着对生命最深层历史的基本洞察，等待着通过化学先行的分析方法，超越传统生物分类的观察限制而被认识。

化学化石的系统发现和特征描述有望彻底改变我们对早期生命的认识，揭示从化学复杂性到生物复杂性的过渡可能不仅保存在地质记录中，而且保存在从未完全完成从远古化学系统到现代生物模块化进化过渡的生物基因组中。

数据提供

所有参考序列均可通过 NIH/NCBI 和 ENA 数据库公开获取。定制数据库 FASTA 文件和完整序列列表以及方法文档作为补充材料提供在 OSF 数据库中。这些数据集可通过开放科学框架（OSF）免费获取，网址为 DOI 10.17605/OSF.IO/69WHF。

注：由于缺乏相关性，作者有意不在本文中包含医学图像，但也因为这些图像会让人看了心烦意乱，而且它们会阻止非医生阅读这些主题的文章。

作者提醒皮肤科医生考虑停止不必要的做法，即在有关该生物体的文章中直接加入人体感染的图片。作者还鼓励皮肤科医生尝试收集和发表更多生物体本身的照片，并尝试制作高分辨率的图片，以便他们的科学家同事能够详细审阅。目前，大多数发表的生物体照片都来自皮肤科医生，光线不足、模糊、失焦。这对科学家毫无帮助。

致谢

作者构思了本研究，制定了理论框架，并进行了所有分析。本研究没有获得任何外部资助，是利用个人获得的资源进行的。

作者感谢分子生物学家 GPT、学者 GPT 和 Claude AI 在稿件准备、数据解释讨论和研究发展过程中提供的帮助。

版权所有 (C) Ashley Gjovik。本作品采用知识共享署名 4.0 国际许可协议（CC BY 4.0）免费发布。

参考文献

Apodaca, G., and J. H. McKerrow.1989.*"红癣毛癣菌*蛋白质分解活性受硫供应量的调节"。*Journal of Investigative Dermatology* 93 (4)：489-93.

Agarwal, Amit, et al."来自海洋海绵 *Geodia cydonium* 的融合双环半胱氨酸结十一肽的发现与折叠动力学"。*天*

然产品杂志 87 (1)：12-27.

ATCC，*Trichophyton schoenleinii* (Lebert) Langeron et Milochevitch 22775，最后访问日期 2025 年 6 月 22 日，https://www.atcc.org/products/22775。

Bajuk, B. 等人，2011 年。"来自皮癣*毛癣*菌的半胱氨酸蛋白酶抑制剂"。*Acta Veterinaria Brno* 80: 275-79。

Chaturvedi, V., DeFiglio, H., & Chaturvedi, S. (2018)。白鼻综合征病原体*Pseudogymnoascus destructans*和密切相关的*Pseudogymnoascus pannorum*的表型分析揭示了真菌生活方式背后的代谢差异。*F1000Research*, *7*、

Ciesielska, Aleksandra, et al.*"红毛癣菌*的综合代谢组学分析揭示了对角蛋白反应的硫途径激活"。*真菌杂志》* 7 (2)：231.

Costa-Orlandi, C. B., Martinez, L. R., Bila, N. M., Friedman, J. M., Friedman, A. J., Mendes-Giannini, M. J. S., & Nosanchuk, J. D. (2021).释放一氧化氮的纳米粒子在根除*红癣毛囊*菌生物膜的能力上与依芬康唑相似。*细胞与感染微生物学前沿》*，*第 11 期*。

Costa-Orlandi, Caroline & Sardi, Janaina & Santos, Claudia & Almeida, Ana & Mendes Giannini, Maria Jose.(2014).红癣毛癣菌（Trichophyton rubrum）和颚癣毛癣菌（T. mentagrophytes）生物膜的体外表征。*生物污损*。30.1-9.

de Hoog, G. S., J. Dukik, M. Monod, T. Packeu, D. Stubbe, M. Hendrickx, K. Kupsch, et al. "Toward a Novel Multilocus Phylogenetic Taxonomy for the Dermatophytes." Mycopathologia 182, no.*Mycopathologia* 182, no：5-31.

Deng S, Ansari S, Ilkit M, et al. In Vitro Antifungal Susceptibility Profiles of 12 Antifungal Drugs against 55 Trichophyton schoenleinii Isolates from Tinea Capitis Favosa Patients in Iran, Turkey, and China.*Antimicrob Agents Chemother*.2017;61(2):e01753-16.发表于 2017 年 1 月 24 日。

Feng, J., Liu, F., Wu, F., De Deng, Q., Zeng, H. M., Kong, T. Q., Chen, J., & Sang, H. (2013).一名系统性红斑狼疮患者由小孢子菌（Microsporum gypseum）引起的伴有鳞屑样皮损的癣菌感染：病例报告与文献综述。*真菌病理学》*，*176*（3-4），255-258。

Gao, Y., P. Zhan, F. Hagen, J. Menken, W. Liao, A. M. S. van den Ende, and S. de Hoog."毛癣菌的分子流行病学和体外抗真菌敏感性"。*Mycoses* 62, no.5 (2019):466-474.

Ge L. Y. et al., "Comprehensive genome and transcriptome analysis of the dermatophyte Trichophyton schoenleinii reveals the candidate pathogenic genes.", *Mycoses*, 2021 Jun;64(6):624-633.

Ghadgepatil, Shruti & Sharma, Yugal & Misra, Rabindranath & Dash, Kedar & Patvekar, Milind & Deo, Kirti. (2015)。一名老年女性由毛癣菌引起的不寻常头癣病例。*印度皮肤病学在线期刊》*。6.49-50.

Gjøvik, Ashley M. "Compiled Chemistry：结构遗传与生物功能的深层起源》，《*非殖民化生态学与进化杂志*》第 1 期（2025 年 6 月 23 日）。DOI 10.5281/zenodo.15717955

Gjøvik, Ashley, M. "珊瑚蘑菇和蘑菇珊瑚是同一种生物：遗传学证实真菌科珊瑚与 "珊瑚 "担子菌属真菌关系密切"。1 (June 20, 2025). https://doi.org/10.5281/zenodo.15707211.

Gjøvik, Ashley M. "The Pseudocolus Stinkhorn and the Survival of Ediacaran Architecture：一个被错误分类的原生动物的基因组与结构再评估》。1 (June 16 2025). https://doi.org/10.5281/zenodo.15675088.

Gjøvik, Ashley M. "High-confidence Genetic Alignment Between Sphaerobolus (the "cannonball" Fungi) & Turritopsis (the "immortal Jellyfish")".*非殖民化生态学与进化杂志》*第 1 期（2025 年 6 月 11 日）。https://doi.org/10.5281/zenodo.15639701。

Gjøvik, Ashley M. "A Recursive Strategy for Deep Homology Discovery in Genetic Sequence Alignment".1 (June 10, 2025). https://doi.org/10.5281/zenodo.15628144.

Gjøvik, Ashley M. "The Multiple Multicellular Prototype Framework：硅基生物矿化和早期真核生物的多样化》。*The Journal of Decolonized Ecology and Evolution* 1, no. 1 (June 9, 2025). https://doi.org/10.5281/zenodo.15622349.

Gjøvik, Ashley M. "Extensive Human/siphonophore Genetic Sequence Overlap：简短交流》。1 (June 4, 2025). https://doi.org/10.5281/zenodo.15596204.

Grappel, S. F., Fethière, A., & Blank, F. (1971).毛癣菌的大孢子器。*Sabouraudia*，*9*（2），144-145。

Grin, E. I., & Nadazdin, M. (1965).Grin, E. I., & Nadazdin, M. (1965).*世界卫生组织公报》*，*33*（2），183-192。

Grumbt, Maike, et al."半胱氨酸二氧化酶 CDO1 和亚硫酸盐外排泵 SSU1 是*红色毛癣菌*耐受半胱氨酸所必需的"。*微生物学前沿* 4: 210.

Handler, M.Z. 等人，"头癣"，Medscape.https://emedicine.medscape.com/article/1091351-overview

Houbraken J *等人*，"曲霉、青霉、担子菌及相关菌属（欧洲曲霉属）的分类：科、属、亚属、科、系列和种概述"，《*Stud Mycol*》，2020 年 3 月；95:5-169。

Hoyer, L. L., Hogan, E. K., Adamovicz, L., Allender, M. C., Terio, K. A., & Hernandez, A. G. (2023).*Emydomyces testavorans* 型菌株 16-2883 （ATCC TSD-145）的基因组序列，一种与淡水水龟壳病变有关的真菌。*微生物资源公告》*，*12*（9）。

Hubka, Vit & Nissen, Christoffer & Hare, Rasmus & Arendrup, Maiken Cavling & Wennrich, Adéla & Kubátová, Alena & Skořepová, Magdalena & Kolarik, Miroslav.(2015).从有红癣菌病史的患者脚趾甲中分离出的假定嗜地皮癣菌--巧克力毛癣菌的有性阶段的发现。*医学真菌学*》。53.798-809.

Iwasa, K., Ogawa, K., Azukizawa, H., Tanabe, H., Iwanaga, T., Anzawa, K., Mochizuki, T., & Asada, H. (2019).由毛癣菌（Trichophyton schoenleinii）引起的日本法氏囊病复发。*皮肤病学杂志》*，*46*（4），347-350。

Ibrahim-Granet, O., F.H. Hernandez, G. Chevrier, and B. Dupont.1996."几种致病真菌培养基中 PZ 肽酶的表达。*毛癣*菌胶原酶的纯化与特性"。*医学和兽医真菌学杂志*》34（2）：83-90.

Ishii M, Matsumoto Y, Yamada T, Uga H, Katada T, Ohata S. Targeting dermatophyte Cdc42 and Rac GTPase signaling to hinder hyphal elongation and virulence. *iScience*.2024;27(6):110139.May 28 2024.

Ishii, M., & Ohata, S. (2024).Small GTPase Rac promotes hyphal formation and microconidiogenesis in *Trichophyton rubrum*.*小 GTPases*，*15*（1），1-8。

Junius, Hadrianus (1564).*荷兰的阴茎*。

Junior, M. D. A. S., et al."皮癣菌微生物学的新发现"。*真菌杂志*》8 (6)：642.

Kasperova, A., J. Kunert, and M. Raska."皮癣菌半胱氨酸二加氧酶在角蛋白降解中的可能作用》。*Medical Mycology* 51, no.5 (2013):449-454.

Khan, M. S., et al."治疗无效皮癣病例的临床真菌学特征》。*印度皮肤病学、性病学和皮肤病学杂志*》。

Khaled A, Ben Mbarek L, Kharfi M, Zeglaoui F, Bouratbine A, Fazaa B, Kamoun Barek MR.毛癣菌引起的头癣。Acta Dermatovenerol Alp Pannonica Adriat.2007年3月；16（1）：34-6。

King N, Westbrook MJ, Young SL, et al. The genome of the choanoflagellate Monosiga brevicollis and the origin of metazoans.*自然*》。2008;451(7180):783-788.

Klinger, E. G., James, R. R., Youssef, N. N., & Welker, D. L. (2013).多基因系统发育为了解 Ascosphaera 几个物种之间的关系提供了新的视角。*无脊椎动物病理学杂志*》，*112*（1），41-48。

Lang, B. F., O'Kelly, C., Nerad, T., Gray, M. W., & Burger, G. (2002).The closest unicellular relatives of animals.*Current biology : CB*, *12*(20), 1773-1778.

Li, H., Wu, S., Mao, L., Lei, G., Zhang, L., Lu, A., An, L., Yang, G., Abliz, P., & Meng, G. (2013).人类致病真菌毛癣菌激活 NLRP3 炎症小体。*蛋白质与细胞*》，*4*（7），529-538。

林奈（1753 年）。*Species Plantarum*.斯德哥尔摩：第 1178 页。

Liu, Zhen, et al."Marine-Derived Fungi and Their Natural Products：从分离到生态功能"。*Marine Drugs* 20 (11): 765.

Macura, Anna & Krzyściak, Paweł & Skóra, Magdalena & Gniadek, Agnieszka.(2011).病例报告：毛癣菌引起的真菌病。*Mycoses*.55. e18-9.

Mansouri, P., Farshi, S., Khosravi, A. R., Naraghi, Z. S., & Chalangari, R. (2012)。由 Schoenleini 毛癣菌诱发的模仿副银屑病的广泛体癣。*Journal de mycologie medicale*, *22*(2), 201-205.

Marchisio, Valeria.(2000).嗜角蛋白真菌：它们在自然界中的作用以及角质基质的降解。*皮癣菌和其他嗜角质真菌生物学》*。

Mareş, M., Năstasă, V., Apetrei, I. C., & Suditu, G. C. (2012).毛癣菌引起的牛皮癣：病例报告。*Mycopathologia*，*174*（4），319-322。

Mohammad, A., Al-Rajhi, A., & Wagoner, M. D. (2006)。毛癣菌角膜炎。*角膜》*，*25*（1），118-122。

Monod, M. "皮癣菌分泌的蛋白酶"。*Mycopathologia* 166, no.5-6 (2008):285-294.

Niczyporuk, W., Krajewska-Kułak, E., & Łukaszuk, C. (2004).波兰的头癣。*Mycoses*, *47*(5-6), 257-260.

Olson JM, Troxell T. Griseofulvin.[Updated 2023 Jul 31].In. StatPearls [Internet]：StatPearls [Internet].Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2025 Jan-.Available from: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK537323/

Orlandi, E., et al."Comparative Analysis of Dermatophyte Ecology and Host Tropism." 微生物 12 (1).*微生物* 12 (1)：191.

Poppe, H., Kolb-Mäurer, A., Wobser, M., & Trautmann, A. (2013)。陷阱疤痕性脱发：与扁平苔藓相似的癣菌。*霉菌病*，*56*（3），382-384。

Qiu, Yihan, et al."角质溶解真菌 M36 金属蛋白酶家族的基因组和功能特征"。*真菌学报* 9 (6)：563.

Raverat, Gwen (1952).*Period Piece：剑桥童年》*，第 135-36 页。

Rippon J. W. (1968).来自毛癣菌的细胞外胶原酶。*细菌学杂志》*，*95*（1），43-46。

Roos, T. C., Bordeaux, A., Gentzen-Luebbs, U., & Tietz, H. J. (2004).病例报告：一名 13 岁 德国女孩因毛癣菌引起的体癣。*Mycoses*，*47*（11-12），514-517。

Silva-Rocha, Wellington P. 等人，2021 年。*"红毛癣菌*的致病策略：聚焦硫代谢和宿主组织定殖"。*真菌杂志》* 7 (9)：228.

Silva-Rocha, Wellington P., et al."*rubrum* 的比较基因组学揭示了环境能力的适应性丧失"。*微生物* 12 (1)：191.

Takiuchi I, Yguchi D, Sei I, Koga M. Isolation of an extracellular proteinase (keratinase) from Microsporum canis.Sabouraudia 1982; 20: 291-298

阿德莱德大学，生物科学学院，"真菌学：毛癣菌"。最后访问日期：6/21/25。https://www.adelaide.edu.au/mycology/fungal-descriptions-and-antifungal-susceptibility/dermatophytes/trichophyton

Vliet, Danielle M. van, et al."The Bacterial Sulfur Cycle in Expanding Dysoxic and Euxinic Marine Waters." 环境微生物学 22 (1).*环境微生物学* 22 (1)：8-23.

Wasmund, Kenneth, et al."生命硫化：海洋沉积物中硫循环的微生物生态学"。*环境微生物学报告* 9 (4)：323-44.

Winter, P., Burmester, A., Tittelbach, J., & Wiegand, C. (2023).编码甾醇 14-α 去甲基化酶的 *Erg11A* 发生点突变的 *quinckeanum 毛癣*菌新基因型表现出更强的伊曲康唑抗性。*真菌学报》（瑞士巴塞尔）*，*9*（10），1006。

Xu, Yong, et al.*"红毛癣菌*的琥珀酰体揭示了角蛋白消化过程中的代谢重编程"。*科学报告* 7: 9716.

Yue, X., Li, Q., Wang, H., Sun, Y., Wang, A., Zhang, Q., & Zhang, C. (2015).红色毛癣菌诱发的甲癣的超微结构研究。*BMC infectious diseases*, *15*, 532.

Zaugg, Christian, et al.*"红癣毛癣菌*分生孢子和菌丝体的转录组分析：压力引物和氧化还原激活"。*BMC Genomics* 10: 255.

Zhan, P., K. Dukik, D. Li, J. Sun, J. B. Stielow, B. Gerrits van den Ende, S. Brankovics, et al. "Phylogeny of Dermatophytes with Genomic Character Evaluation of Clinically Distinct *Trichophyton rubrum* and *T. violaceum*."《真菌学研究》第 89 期（2018 年）。*真菌学研究* 89 (2018)：153-175.

附录 A：BLAST 结果摘要

物种	Tax.	Seq.Id.	长度	位得分	Id.	E 值
Emydomyces testavorans（全基因组 - 环境样本）	真菌 - 烯菌纲，欧洲真菌纲，子囊菌目	CP120628.1	1705	2841	96.774	0
枸橼酸曲霉（全基因组 - 环境样本）	真菌 - 曲霉科，欧洲真菌纲，子囊菌目	CP155514.1	1703	2815	96.536	0
塔拉酵母菌(全基因组 - 环境样本）	真菌 - 毛霉科，欧洲真菌纲，子囊菌目	CP055901.1	1703	2789	96.242	0
Ascosphaera apis	真菌 - Onygenales, Eurotiomycetes, Ascomycota	GQ867785.1	1636	2754	97.127	0
青霉(全基因组 - 环境样本）	真菌 - 曲霉科，欧洲真菌纲，子囊菌目	CP130313.1	1703	2730	95.713	0
紫云英	真菌 - 曲霉科，欧洲真菌纲，子囊菌目	AP025353.1	1706	2721	95.545	0
Xanthoria parietina	真菌 - 子囊菌目，子囊菌科	OZ210035.1	1725	2673	94.667	0
保加利亚inquinans	真菌 - 真菌纲，子囊菌目	EU107260.1	1694	2643	94.864	0
Encoelia furfuracea	真菌 - Helotiales, Ascomycota	MT508552.1	1704	2628	94.542	0
蝙蝠蛾	真菌 - 真菌纲，子囊菌目	EU107180.1	1694	2571	94.097	0
粘菌	粘菌 - Myxogastria, 变形虫 | RNA	AY187084.1	1340	2163	95.821	0
穴居龙	Holozoa | RNA	MT611055.1	1717	1997	86.43	0
Salpingoeca kvevrii	藻类 | RNA	EU011930.1	1723	1976	86.361	0
Leucettidae sp.	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera | RNA	KY670632.1	1718	1955	85.856	0
大疣藻	藻类 | RNA	AF084234.1	1716	1947	85.956	0
Pericharax heteroraphis	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	AM180967.1	1702	1939	85.958	0
Leucetta sp.	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	AF182190.1	1709	1934	85.723	0
Leucetta villosa	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	AM180966.1	1702	1930	85.781	0
Salpingoeca kvevrii	藻类	KT757494.1	1694	1925	86.187	0
香鱼	类鞭毛藻	MW843498.1	1683	1925	86.215	0
Parahigginsia sp.	海绵 - Axinellida, Demospongiae, Porifera	PP266643.1	1731	1924	85.384	0
Samsoniella hepiali	Cordycipitaceae, Hypocreales, Sordariomycetes | mtDNA（mtDNA 的最高位点）	OM117588.1	2255	1924	79.29	0

物种	Tax.	Seq.Id.	长度	位得分	Id.	E 值
Axinella polypoides	海绵 - 半海绵目，多孔动物	OZ178451.1	1726	1923	85.284	0
Beroe ovata	梳水母 - 栉水母纲，栉水母目，栉水母科	OR921247.1	1726	1923	85.284	0
Soleneiscus stolonifer	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	AM180955.1	1706	1921	85.639	0
卵单胞藻	藻鞭毛虫 | RNA	AF084230.1	1724	1921	85.557	0
Axinella polypoides	海绵 - 多孔目，多孔动物	OZ178462 .1	1725	1920	85.159	0
Clathrina cerebrum	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	U42452.1	1712	1920	85.631	0
Clathrina luteoculcitella	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	AM180959.1	1703	1920	85.672	0
Axinella polypoides	海绵 - 多孔纲，多孔动物	OZ178451.1	1726	1919	85.226	0
Pompholyxophrys	藻类	MK547175.1	1694	1917	85.596	0
Axinella damicornis	海绵 - Axinellida, Demospongiae, Porifera	OZ007506.1	1734	1911	85.006	0
	海葵 - 腹足纲，六孔目，无脊椎动物，刺丝胞动物	OX459095.1	1728	1911	85.243	0
檀香树	真菌科 珊瑚 - 硬骨鱼纲, 六孔目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	LT631174.1	1720	1909	85.349	0
Podabacia crustacea	真菌科 珊瑚 - 硬骨鱼纲, 六孔目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	LT631170.1	1720	1909	85.349	0
Lobactis scutaria	真菌科 珊瑚 - 硬骨鱼纲, 六孔目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	LT631164.1	1720	1909	85.349	0
Herpolitha limax	真菌科 珊瑚 - 硬骨鱼纲, 六孔目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	LT631156.1	1720	1909	85.349	0
Halomitra pileus	真菌科 珊瑚 - 硬骨鱼纲, 六孔目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	LT631155.1	1720	1909	85.349	0
真菌纲	真菌科 珊瑚 - 硬骨鱼纲, 六孔目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	LT631154.1	1720	1909	85.349	0
Danafungia horrida	真菌科 珊瑚 - 硬骨鱼纲, 六孔目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	LT631153.1	1720	1909	85.349	0
Diaphanoeca undulata	藻类	KU587848.1	1690	1909	85.68	0
Cycloseris explanulata	真菌科 珊瑚 - 硬骨鱼纲, 六孔目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	LT631152.1	1721	1908	85.474	0
藻类	藻类	MH490946.2	1683	1907	85.977	0
Geodia barretti	海绵 - 有尾目, 无尾目, 多孔动物	cashth 010003473.1	1733	1906	85.228	0
Axinella damicornis	海绵 - 多孔纲，多孔动物	OZ007509.1	1735	1905	84.957	0

物种	Tax.	Seq.Id.	长度	位得分	Id.	E 值
Salpingoeca urceolata	类鞭毛藻	EU011931.1	1718	1904	85.623	0
藻类	藻类	MH490946.2	1718	1904	85.623	0
Eurypon cf.	海绵 - Axinellida, Demospongiae, Porifera	AJ621547.1	1733	1903	84.882	0
叶海棉属	海绵 - 角藻纲，半海绵目，多孔菌科	OZ156448.1	1727	1901	85.292	0
Corallochytrium limacisporum	藻类	L42528.1	1711	1900	85.622	0
Salpingoeca urceolata	类鞭毛藻	EU011931.1	1711	1900	85.622	0
Madrepora sp.	石珊瑚 - 硬骨鱼纲，六孔珊瑚目，无脊椎动物门，刺丝胞纲	LT631286.1	1719	1896	85.224	0
独角龙	鲨	MT611055.1	1723	1895	86.941	0
Tethya californiana	海绵 - 门海绵纲，多孔动物	OZ123596.1	1730	1894	84.971	0
扩张珊瑚	Black Coral - Antipathidae, Hexacorallia, Anthozoa, Cnidaria, 无脊椎动物门	MT318871.1	1730	1893	84.971	0
Leiopathes glaberrima	Black Coral - Antipathidae, Hexacorallia, Anthozoa, Cnidaria, 黑珊瑚纲	MT318870.1	1730	1893	84.971	0
Tethya sp.	海绵 - 多孔纲，多孔动物	EF654532.1	1724	1893	85.035	0
Axinella polypoides	海绵 - 多孔纲，多孔动物	EF092266.1	1717	1893	85.032	0
黑珊瑚	Black Coral - Antipathidae, Hexacorallia, Anthozoa, Cnidaria, 黑珊瑚科	PP411001.1	1727	1892	85.003	0
Stichopathes sp.	Black Coral - Antipathidae, Hexacorallia, Anthozoa, Cnidaria, 黑珊瑚科	PP410995.1	1727	1892	85.003	0
Calliacantha sp.	藻类	AF272000.1	1715	1889	85.248	0
Tethya californiana	海绵 - 门海绵纲，多孔动物	OZ123596.1	1730	1886	84.913	0
Pseudoperkinsus (Sphaeroforma) tapetis	鱼类，全息动物	AF192386.1	1712	1878	84.93	0
褐藻纲	类鞭毛藻	L10823.1	1710	1876	85.029	0
多形单胞菌	单细胞鞭毛原生动物 - 全生类	MF190551.1	1691	1875	85.275	0
小孔藻	藻类	EU011928.1	1712	1872	85.105	0
马蹄莲	藻鞭毛虫	KU587842.1	1699	1872	85.168	0
Salpingoeca kvevrii	藻类	EU011930.1	1729	1871	86.698	0
Halcurias hiroomii	海葵 -	LC768583.1	1711	1860	84.921	0

物种	Tax.	Seq.Id.	长度	位得分	Id.	E 值
	六孔目，无脊椎动物，刺丝胞动物					
Synhalcurias elegans	海葵 - 六孔目，无脊椎动物，刺丝胞动物	LC768574.1	1710	1857	84.971	0
Stephanoeca diplocostata	藻类	AY149899.1	1722	1856	84.669	0
Pigoraptor chileana	蝎子	MF190553.1	1714	1855	86.523	0
Urnula craterium	Sarcosomataceae, Pezizomycetes | mtDNA	NC_067992.1	2229	1855	81.92	0
helianthica	藻类	EU011929.1	1715	1854	85.015	0
藻科	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	KY670632.1	1727	1853	86.508	0
Isohalcurias carlgreni	海葵 - 六孔目，无脊椎动物，刺丝胞动物	LC768589.1	1712	1853	84.871	0
Pseudostephanoeca paucicostata	藻类	OP038903.1	1595	1852	86.332	0
Turritopsis sp.	水母 - 海洋鱼科, 水螅虫, 刺丝胞动物	IAAF01053955.1	1739	1851	84.301	0
Chrysaora pacifica	水母 - 半口水母纲，栉水母目，腔肠动物科	KY212123.1	1733	1850	84.478	0
Salpingoeca urceolata	类鞭毛藻	KT757514.1	1689	1848	85.376	0
Atolla vanhoeffeni	水母 - Coronatae, Scyphozoa, Cnidaria	AF100942.1	1732	1834	84.527	0
Clathrina helveola	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	AM180958.1	1713	1834	86.457	0
Capsaspora owczarzaki	Filasterea	AY363957.1	1719	1834	84.351	0
Leucetta sp.	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	AF182190.1	1718	1831	86.321	0
水螅虫	水螅 - 水螅, 刺丝胞动物	NW_026633886.1	1733	1830	84.189	0
水螅	水螅 - 水螅, 刺丝胞动物	GL030695.1	1738	1829	84.12	0
Aurelia sp.	水母 - 半口水母纲，鞘形目，腔肠动物纲	EU276014.1	1737	1829	84.226	0
Leucetta villosa	海綿 - 海綿科, 殼目, 鈣質, 多孔動物	AM180966.1	1711	1829	86.382	0
水螅虫	水螅 - 水螅, 刺丝胞动物	NW_026633886.1	1733	1826	84.132	0
Aurelia solida	水母 -	MZ788653.1	1737	1825	84.168	0

物种	Tax.	Seq.Id.	长度	位得分	Id.	E 值
	半口水母纲，栉水母目，腔肠动物纲					
Aurelia sp.	水母 - 半口水母纲, 鞘翅目, 刺丝胞动物	IADZ01000102.1	1737	1825	84.053	0
Bebryce sp.	珊瑚 - Octocorallia, Anthozoa, Cnidaria	PP410839.1	1741	1823	84.262	0
Soleneiscus stolonifer	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	AM180955.1	1714	1821	86.289	0
Salpingoeca kvevrii	藻类	KT757494.1	1700	1821	86.529	0
越南猪	全息动物	MF190552.1	1720	1818	86.163	0
Pseudogymnoascus pannorum	Ascomycota incertae sedis | mtDNA	KR055655.1	2182	1818	81.943	0
大型褐藻	藻类	DQ059033.1	1717	1814	86.08	0
	海绵 - Clathrinida, Calcarea, Porifera	U42452.1	1719	1810	86.097	0
Vallicula multiformis	栉水母 - 栉水母纲	PQ362855.1	1733	1809	83.728	0
软珊瑚	软珊瑚 - 八带目，无脊椎动物门，刺丝胞纲	AF052922.1	1740	1808	84.023	0
viridissima 水螅	水螅 - 水螅, 刺丝胞动物	OZ173726.1	1736	1808	83.986	0
Pukia falcata	栉水母	PQ362460.1	1733	1808	83.958	0
藻类	藻类	MH490946.2	1685	1808	86.35	0
栉水母	水母 - Rhizostomeae, Scyphozoa, Cnidaria	PQ647263.1	1744	1806	83.773	0
栉水母	藻类	KT757460.1	1686	1806	84.816	0
海蜇	水母 - Rhizostomeae, Scyphozoa, Cnidaria	PQ647264.1	1751	1805	83.724	0
水螅	水螅 - 水螅, 刺丝胞动物	OZ173726.1	1737	1805	83.938	0
Cyanea nozakii	水母 - 半口水母纲, 鞘翅目, 刺丝胞动物	MT813455.1	1745	1802	83.782	0
viridissima 水螅	水螅 - 水螅, 刺丝胞动物	OZ173726.1	1740	1801	83.793	0
Coeloplana meteoris	栉水母	PQ573581.1	1733	1800	83.612	0
Favia fragum	石珊瑚 - 硬骨鱼纲，六孔珊瑚目	LT631269.1	1758	1788	83.333	0
七鳃鳗	虹吸器 - 虹吸纲，水螅目，刺丝胞动物	CM107577.1	1736	1773	83.583	0
北极水母	水母 - 蝶形目，水螅虫科，刺丝胞动物	KY077283.1	1737	1757	83.189	0
Stephanoeca diplocostata	藻类	AY149899.1	1733	1744	85.459	0

物种	Tax.	Seq.Id.	长度	位得分	Id.	E 值
Sycon ciliatum	海绵 - 褐藻纲，钙质纲，多孔动物纲	NC_088643.1	1733	1738	85.228	0
珊瑚	珊瑚 - 八带目, 无脊椎动物, 刺丝胞动物	OL741701.1	1732	1735	85.277	0
Sycon ciliatum	海绵 - 褐藻纲，钙钛矿，多孔动物	NC_088643.1	1733	1731	85.17	0
Chrysaora pacifica	水母 - 半口水母纲，栉水母目，腔肠动物纲	KY249594.1	1736	1724	85.138	0
Chrysaora pacifica	水母 - 半口水母纲，栉水母目，腔肠动物科	KY212123.1	1736	1724	85.138	0
七鳃鳗	虹吸器 - 虹吸纲，水螅目，刺丝胞动物	CM107577.1	1767	1717	82.456	0
Ptilella inflata	海笔 - 八带目，无脊椎动物，刺丝胞动物	OL741703.1	1736	1705	84.965	0
石珊瑚	石珊瑚 - 硬骨鱼纲，六孔珊瑚目	LT631261.1	1792	1688	81.25	0
Paulinella micropora	阿米巴原虫 - 表生，纤毛虫，根瘤纲	BJOX01003760.1	1753	1673	82	0
Euglypha tuberculata	鞘翅目，蕨类，根瘤纲	AJ418787.2	1737	1657	82.038	0
Lycogala flavofuscum	粘菌 - 黏菌纲，变形虫纲	AY187083.1	1357	1648	87.767	0
Samsoniella hepiali	Cordycipitaceae, Hypocreales, Sordariomycetes | mtDNA	OM117588.1	2179	1615	80.358	0
Phaeodactylum tricornutum	硅藻，爬虫类	NC_011681.1	1723	1587	81.602	0
Lycogala flavofuscum	粘菌 - 黏菌纲，变形虫纲	AY145525.1	1055	1541	92.607	0
Fonticula alba	粘菌 - Cristidiscoidea, Opisthokonta	FJ816018.1	1744	1549	80.677	0
栉水母科	螺旋藻原生动物	OP101620.1	1764	1507	79.422	0
Ramazzottius varieornatus	水熊	BDGG01000017.1	1744	1457	79.8	0
Phaeodactylum tricornutum	硅藻，爬虫类	NC_011681.1	1735	1421	82.133	0
Acutuncus antarcticus	水熊 - Tardigrada	AB753790.1	1735	1420	79.4	0
纤毛虫	鞭毛纲线粒体微真核细胞	KT380017.1	1753	1416	79.122	0
Lycogala flavofuscum	粘菌--粘菌纲，变形虫纲	JQ277925.1	1012	1405	91.7	0
Oxnerella micra	日光原生动物	JQ245079.1	1754	1375	81.528	0
石灰藻	变形虫	KT023596.1	1804	1305	77.106	0
Milnesium tardigradum	水熊 - Tardigrada	U49909.1	1760	1291	77.2	0

物种	Tax.	Seq.Id.	长度	位得分	Id.	E 值
纤毛虫	鞭毛纲线粒体微真核细胞	AF244905.1	1773	1284	76.819	0
	水熊	BDGG01000017.1	1750	1279	80.5	0
Jakoba libera	Jakobid 真核生物	AY117418.1	1766	1244	76.954	0
Jakoba libera	Jakobid 真核生物	AF411288.1	1766	1232	76.954	0
Acutuncus antarcticus	水熊 - Tardigrada	AB753790.1	1740	1227	80	0
Chaetomium globosum	壳斗科，脊索动物门	CH408037.1	2298	1190	72.498	0
北极熊	水熊 - Tardigrada	EU266943.1	1625	1158	80.1	0
美国雷克林单胞菌	真核细胞	AY117417.1	1797	1056	74.124	0
Fonticula alba	粘液贻贝 - Cristidiscoidea, Opisthokonta	FJ816018.1	1075	1048	84.651	0
Blastocystis	Stramenopiles	JBBPEB010000010.1	1878	565	67.945	2.36E-158
美国雷克林单胞菌	真核细胞	KC353357.1	1839	409	65.144	8.74E-111
马拉维莫纳斯	异养鞭毛虫	KP165391.1	1907	379	65.915	1.48E-101

National Library of Medicine
National Center for Biotechnology Information

Nucleotide | Nucleotide | Advanced

Graphics | Send to:

Trichophyton schoenleinii strain ATCC 22775 18S ribosomal RNA gene, partial sequence; internal transcribed spacer 1 and 5.8S ribosomal RNA gene, complete sequence; and internal transcribed spacer 2, partial sequence

GenBank: EF631620.1

GenBank FASTA

Link To This View | Feedback

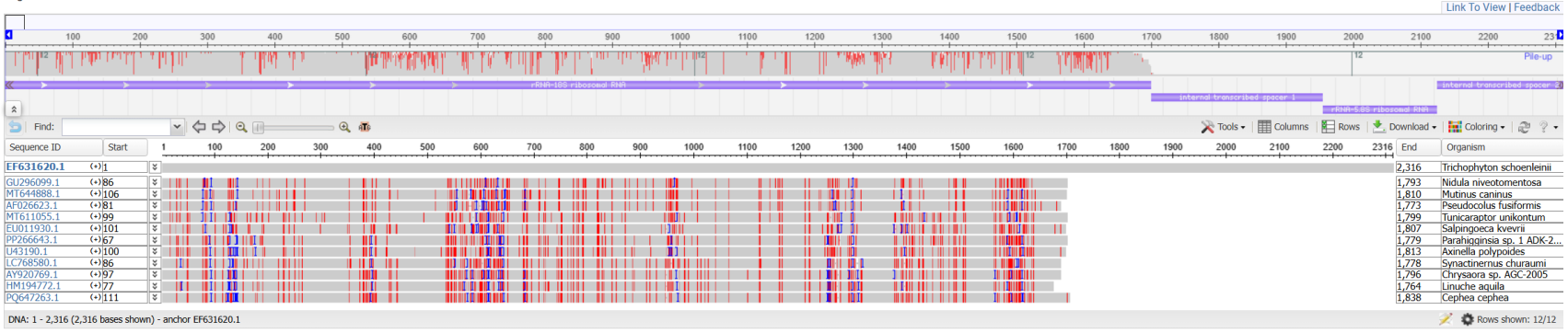
National Library of Medicine
National Center for Biotechnology Information

Log in

NCBI MSA Viewer 1.26.0 | Help | Release Notes

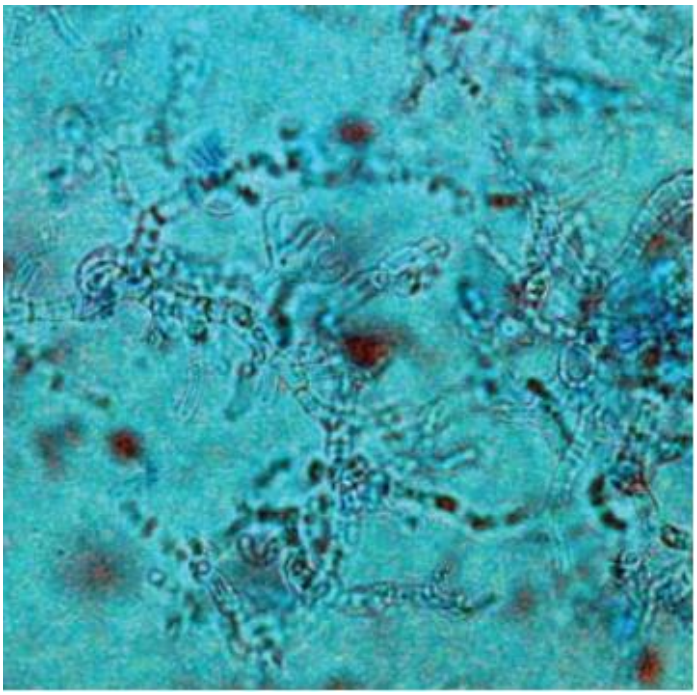
Alignment

Link To View | Feedback

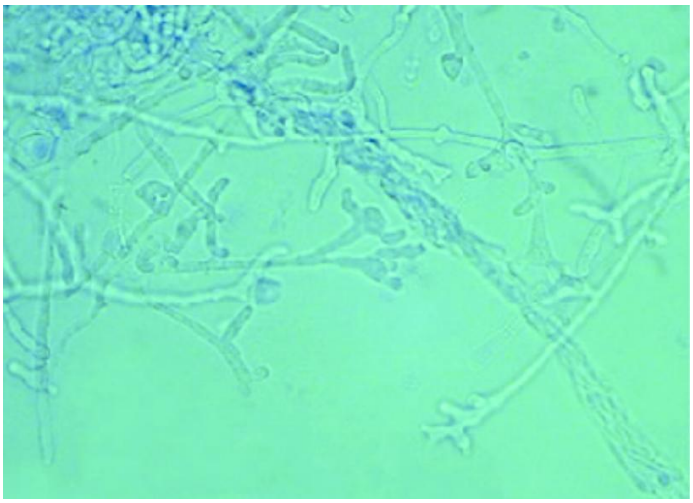


附录 B：形态图像

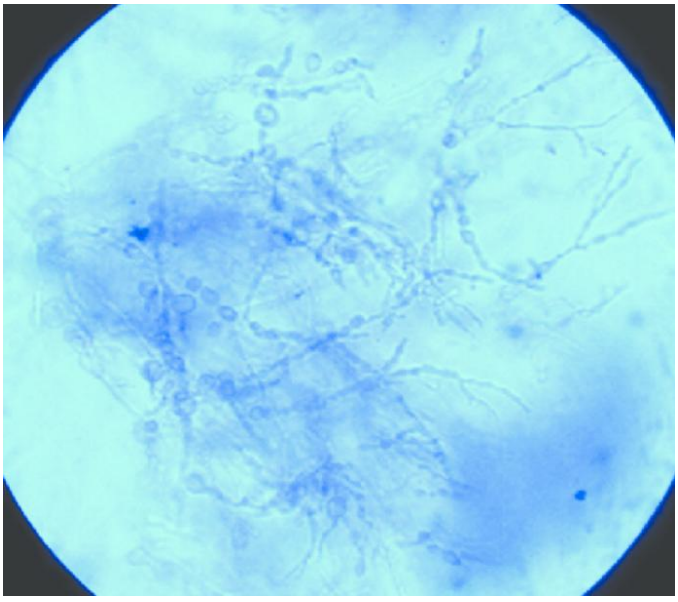
*毛癣*菌，菌落。沙保露葡萄糖琼脂，25℃，62 天。千叶大学病原真菌和微生物毒物研究中心版权所有，1999 年，日本。



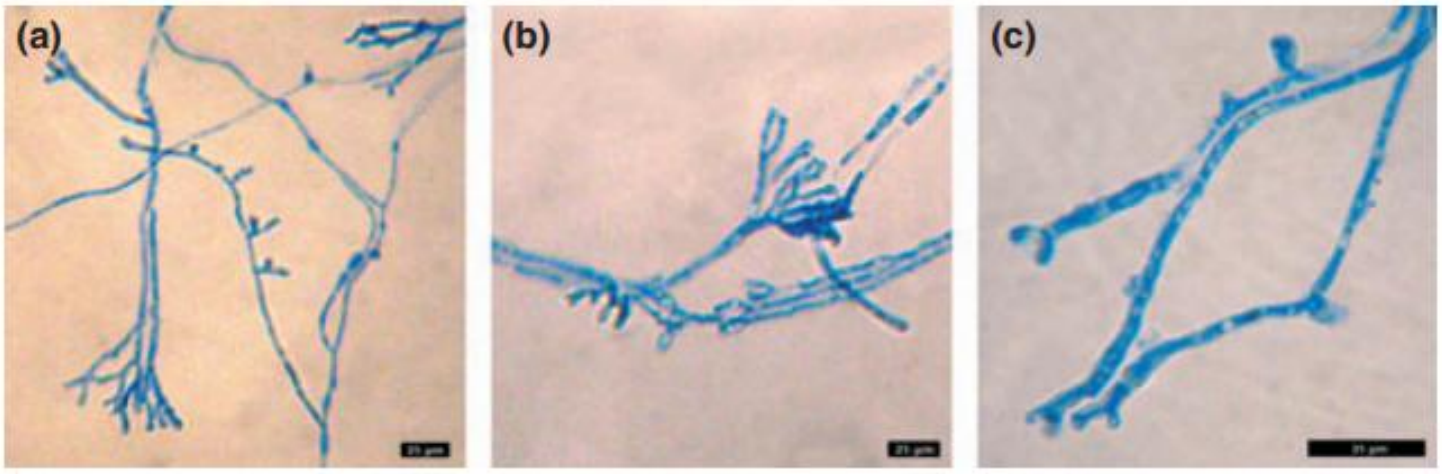
Trichophyton schoenleinii，（Khaled 等人，2007 年）。



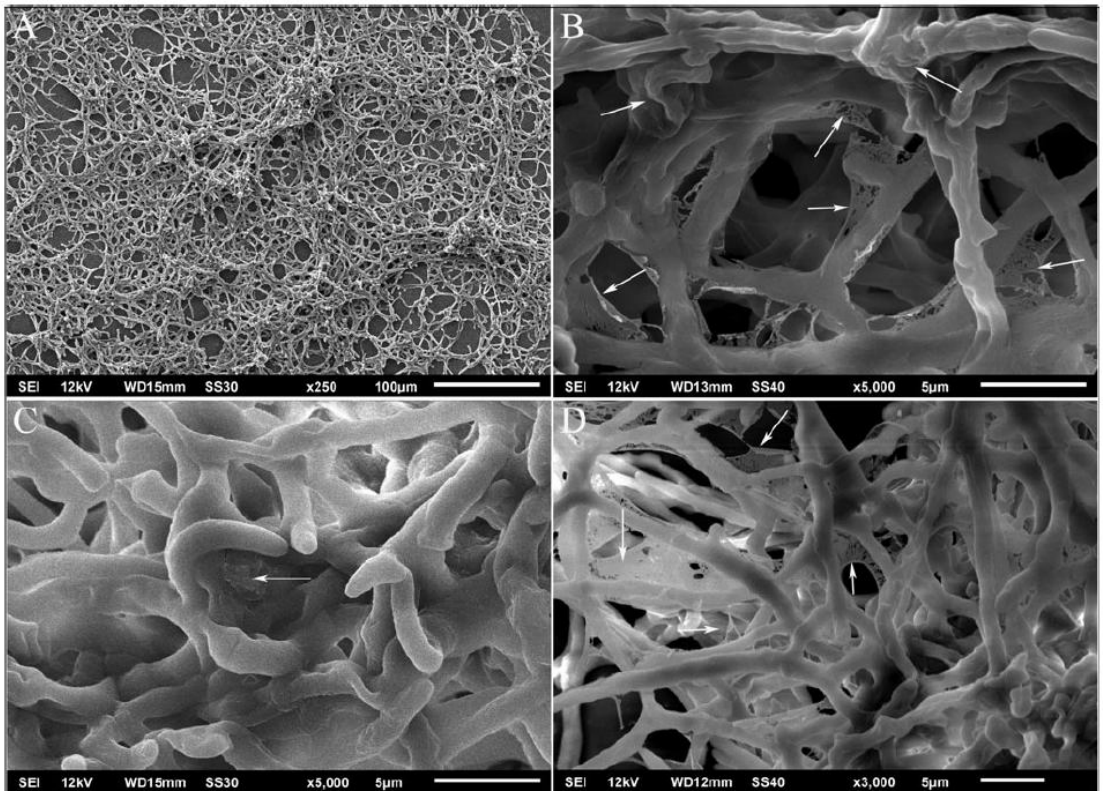
毛癣菌，（Mareş，M. et al 2012）。



Trichophyton schoenleinii，（Ghadgepatil，S.S.等人，2015年）。



毛癣菌，Macura, A. 等人，2011 年）。



带有外聚基质的成熟 *T. mentagrophytes* 生物膜的扫描电镜图像（Costa-Orlandi, C. B., 2014 年）。

[请注意，这是 *T. mentagrophytes*，而不是 *T. schoenleinii*]。