

植物

病原真菌学

张中义

冷怀琼

曹若彬

张志铭

张天宇

四川科学技术出版社

植物病原真菌学

张中义 冷怀琼 张志铭

曹若彬 张天宇

四川科学技术出版社

责任编辑: 黄灼章

技术设计: 李明德

植物病原真菌学

四川科学技术出版社版

(成都盐道街三号)

四川省新华书店发行

七二三四工厂印刷

统一书号: 13 298 · 132

1988年3月第一版 开本787×1092毫米 1/16

1988年3月第一次印刷 字数 748 千

印 数 1—4140册 印张 32.625 插 页 4

定 价: 8.40元

1 SBN 7—5364—0293—7 / Q · 10

序 言

真菌学在国内外的进展极为迅速，以往真菌分类的三纲一类系统早已陈旧，比较新颖又较切合实际的真菌形态和分类亟待增加和介绍；与此同时，为植物病理硕士研究生编写一本真菌学教材或主要参考书，并兼供农技工作者鉴定真菌病害的工具书及自学丛书也有必要。为此，我们编写了《植物病原真菌学》，并报农牧渔业部教育司备案。本书将为大学生、研究生、真菌和植病工作者提供真菌分类知识和比较新的分类系统，以期使真菌的分类日益接近于自然。

本书选用Ainsworth (1973) 和Hawksworth (1983) 的真菌分类系统，按真菌为一界生物的理论，结合编著者多年的真菌教学和科研工作，尽量反映当代国内外新概念、新成就，理论结合应用。分类系统按真菌界 (FUNGI)、真菌门 (EUMYCOTA) 下分鞭毛菌、接合菌、子囊菌、担子菌、半知菌五个亚门及其纲、目、科、属排列，属下有常用常见种的描述与附图。病原真菌则以农作物、果树蔬菜、园林花卉病害为主，辅以林业和牧草等真菌病害，照顾分类系统适当选用一般真菌为例。

本书编者分工：云南农业大学张中义主编，并写概论、鞭毛菌亚门（由刘云龙绘图）；四川农业大学冷怀琼写接合菌亚门（并绘图）；河北农业大学张志铭写子囊菌亚门（并绘图）；浙江农业大学曹若彬写担子菌亚门（并绘图）；西北农业大学张天宇写半知菌亚门（徐芳玲绘图）。据此，本书署名以编写顺序排列。

本书稿特请云南农业大学段永嘉、中国科学院微生物研究所余永年、浙江农业大学葛启新三位先生审阅，他们对编者热情支持，细致指正文稿，提供宝贵意见，特此向审稿先生和热情支持关心本书编写工作的同志们，致诚挚的谢意。

由于知识有限，错漏不足之处难免，敬请读者指教。

张中义

一九八六年七月于昆明

目 录

第一篇 概 论

一、绪论.....	1
二、真菌的形态.....	7

第二篇 鞭毛菌亚门 MASTIGOMYCOTINA

概述.....	27
第一章 壶菌纲 Chytridiomycetes	32
丝壶菌纲 Hyphochytridiomycetes	42
根肿菌纲 Plasmodiophoromycetes	44
第二章 卵菌纲 Oomycetes	48
水霉目 Saprolegniales	49
水节霉目 Leptomitales	60
链壶菌目 Lagenidiales	63
第三章 卵菌纲 Oomycetes	66
霜霉目 Peronosporales	66

第三篇 接合菌亚门 ZYGOMYCOTINA

第四章 接合菌纲 Zygomycetes	109
毛菌纲 Trichomycetes	140

第四篇 子囊菌亚门 ASCOMYCOTINA

概述.....	145
第五章 半子囊菌纲 Hemiascomycetes	153
不整囊菌纲 Plectomycetes	159
第六章 核菌纲 Pyrenomycetes	161
白粉菌目 Erysiphales	162
小煤炱目 Meliolales	170
第七章 核菌纲 Pyrenomycetes	173
球壳菌目 Sphaeriales	173
冠囊菌目 Coronophorales	204
第八章 腔菌纲 Loculoascomycetes	207
盘菌纲 Discomycetes	228
第九章 虫囊菌纲 Laboulbeniomycetes	239

第五篇 担子菌亚门 BASIDIOMYCOTINA

概述	243
第十章 冬孢菌纲 Teliomycetes	252
锈菌目 Uredinales	253
第十一章 冬孢菌纲 Teliomycetes	282
黑粉菌目 Ustilaginales	282
第十二章 层菌纲 Hymenomycetes	293
银耳目 Tremellales	294
木耳目 Auriculariales	295
隔担菌目 Septobasidiales	297
外担菌目 Exobasidiales	298
缢担菌目 Brachybasidiales	300
花耳目 Dacrymycetales	300
胶膜菌目 Tulasnellales	300
第十三章 层菌纲 Hymenomycetes	303
非褶菌目 Aphylllophorales	303
第十四章 层菌纲 Hymenomycetes	318
伞菌目 Agaricales	318
第十五章 腹菌纲 Gasteromycetes	331

第六篇 半知菌亚门 DEUTEROMYCOTINA

概述	337
第十六章 丝孢纲 Hyphomycetes	347
无孢目 Agonomycetales	347
丝孢目 Hyphomycetales	349
第十七章 丝孢纲 Hyphomycetes	379
束梗孢目 Stilbellales	379
瘤座孢目 Tuborculariales	380
第十八章 腔孢纲 Coelomycetes	389
黑盘孢目 Melanconiales	389
第十九章 腔孢纲 Coelomycetes	424
球壳孢目 Sphaeropsidales	424

本书主要分类系统	453
学名中文索引 (附病名)	463
学名外文索引	482
参考文献	513

第一篇 概 论

— * * * —

一、绪 论

(一) 真菌与人类的关系

研究真菌的科学称真菌学Mycology。植物病原真菌学是真菌学中研究引致植物病害的病原真菌的分支学科。

真菌的定义：具有真正细胞核、能产生孢子、无叶绿素以吸收为营养方式的有机体，它们一般进行有性和无性繁殖，并常有分枝的丝状营养体，其细胞壁含有多糖或纤维素或两者兼具的有机体称真菌 Fungi。

真菌是古老的谱系，种类丰富、分布广泛、繁殖快速。已知真菌11255属10万种，距今4亿多年前的泥盆纪时期，第一批陆地植物上就有腐生和寄生真菌；在地球上只要有空气的地方均有真菌，从田野到森林，沙漠到绿洲，峡谷到海底，高空3万m到深海4千m，皆有其分布，在动植物活体与死体，空气、土壤、河水、大海、沙漠、食品、皮革、酱油、油漆及玻璃等上都可发现真菌。繁殖量大又快，一克肥土中有真菌孢子和菌丝节段1~1万（~100万）个。一个大马勃可释放7亿个孢子，紫芝每个释放2.5亿个孢子，且连续释放3~6个月，小麦锈菌一个夏孢子堆有1000个夏孢子，一个季节一般繁殖4~5代，则夏孢子可达1万亿个。真菌与人类关系密切，常区分为有益和有害两类。

1. 有益真菌

许多真菌可直接或间接用以制造化学、食品、医药、纺织、造纸、饲料、发酵等工农医上重要的产品。不少真菌本身就是著名的食用菌，有些真菌因生长繁殖快、变异较大，正被遗传学家利用进行遗传变异规律的研究，一些真菌被用作生物防治，如白僵菌，捕食线虫的真菌及重寄生的白粉寄生菌*Ampelomyces*、锈菌寄生菌*Darluca*等，用以防治植物病虫害。医学上真菌用作药材为我国首创，如灵芝*Ganoderma lucidum*、茯苓*Poria cocos*、猪苓*Polyporus umbellatus*、虫草*Cordyceps sinensis*、猴头*Hericium erinace-*

us、雷丸*Polyporus mylittae*、麦角*Claviceps purpurea*、银耳*Tremella fuciformis*、金耳*T. mesenterica*、木耳*Auricularia auricula*以及稻曲*Ustilaginoidea virens*、粟白发*Sclerospora graminicola*、玉米黑粉*Ustilago maydis*、小麦散黑粉*U. nuda*等直接药用；现代药物不只青霉素Penicillin为青霉菌*Penicillium*的代谢产物，又发现猪苓、云芝、雷丸、灵芝等具有抗肿瘤的物质。真菌代谢产物如酒精、柠檬酸、甘油、酶制剂、甾醇、脂肪、促生素等化合物，是工业生产资源。真菌与植物根部共生形成菌根，促进植物从土壤中吸收营养物质。此外，还用于生物学测定，鉴定抗癌物质，净化污水，测量土壤中氮磷钾等元素含量等。

2. 有害真菌

(1) 植物病害：真菌引起的植物病害已达3万种，占植物病害的70~80%，为害严重又具毁灭性的作物病害如小麦锈病、黑粉病、白粉病，油菜霜霉病，稻瘟病，棉枯、黄萎病，玉米大小斑病、丝黑穗病，甘薯黑斑病，马铃薯晚疫病等。葡萄霜霉病曾造成法国葡萄近于毁灭并使酿酒业停产。马铃薯晚疫病在欧洲大流行，“1847年爱尔兰因马铃薯受病害的缘故发生了大饥荒，饿死了100万专吃或差不多专吃马铃薯的爱尔兰人，另外有200万人逃亡到海外，瘰癧症和这个饥荒比较起来又算得了什么呢？”。近代1970年美国玉米小斑病大流行损失玉米165亿公斤合10亿美元以上。我国1949年东北辽南一带苹果腐烂病死树达140万株。1950年小麦锈病损失产量60亿公斤。1974年稻瘟病损失稻谷60亿公斤。1980年玉米大小斑病流行，发病一亿亩损失17亿公斤。

(2) 人和家畜病害：人类皮霉病主要由发癣菌属*Trichophyton*及小孢霉属*Microsporon*引起。白色假丝酵母*Candida albicans*和新生隐球酵母*Cryptococcus neoformans*分别引起假丝酵母病Condidiosis和隐球酵母病Cryptococcosis，均造成脑膜炎。壶菌Chytridiales引致深部病害使胰脏坏死。一般称藻状菌病Phycomycosis系指高等藻状菌所致的病害，如无根根霉*Rhizopus arrhizus*，米根霉*R. oryzae*及毛霉*Mucor*，犁头霉*Absidia*的某些种，侵入脑部神经系统或内脏器官，呈扩散性的毛霉病等深层病害。此外，芹菜叶枯病菌*Cercospora apii*引起人体脸、胸、大腿生皮下脓肿；玉米黑粉病菌*Ustilago zeae*和稻恶苗病菌*Gibberella fujikuroi*引起角膜炎。真菌对家禽家畜、鱼类亦引起疾病，如寄生水霉*Saprolegnia parasitica*在鱼苗和鱼卵寄生引起水霉病。

(3) 农副产品及食品发霉变质：真菌引起霉腐，贮粮仓窖烂窖，坑木、矿架、枕木等木材腐朽。电工器材，电线外部纤维和橡皮受损毁，纺织品、亚麻制品、军用物资及布匹、皮革成批损坏，食品、物品大量霉烂，以至显微镜镜头遭腐蚀。另外，不少真菌被证明含有毒素，造成人畜中毒，有的致癌。

(二) 真菌学研究简史

人类认识和利用真菌的历史悠久，但系统研究真菌仅约250年。余永年将真菌学发展史分为四个阶段。

1. 前真菌学阶段（公元前5000～公元1700）

真菌学尚未形成，特点如下。

（1）神道观念和迷信色彩：古埃及人认为发酵品是地狱判官神给人类的礼物，古罗马人将Ru-Bigus奉为锈病神。古希腊和古罗马人崇拜Dionysos和Bacchus为酒神。

（2）真菌应用的记载：我国古籍记载有黄帝与歧伯讨论醪醴（即酒），夏代仪狄酿酒，周代杜康制酒等传说。龙山文化出土的陶器中有樽、盃、罍等酒器，证明七、八千年前我国确有酒。西方认识蘑菇最早为3500年前，我国《礼记》记载有吃蘑菇，郭沫若《中国史稿》认为仰韶文化时期我们祖先已大量采食蘑菇，浙江余姚挖掘遗存物中有菌类，均表明我国食用真菌的历史至少有六千年。真菌直接作药为我国创举，2500年前已知用“神曲”治疗饮食停滞，用豆腐上的霉治疗疮痛。《神农本草经》（公元100～200年）及历代其他“本草”均记载有茯苓、猪苓、芝类、雷丸、马勃、蝉花、虫草和木耳等入药，这些药用真菌至今仍广为应用。

2. 古真菌学阶段（公元1701～1850年）

真菌学形成和发展时期，主要进行真菌分类和形态结构研究。重要人物如：

（1）米奇里P. A. Micheli：第一位用显微镜研究真菌，首先观察到囊状体和4个担孢子着生状态，首次培养真菌并接种证明*Botrytis*的孢子由空气传播，他命名的属名*Aspergillus*, *Clathrus*, *Geaster*, *Mucor*, *Polyporus*, *Tuber*等至今采用，他是真菌学的第一个里程碑。Micheli 1729年的《植物新种属》是真菌学的形成时期。

（2）林奈C. von Linnaeus：对真菌学没有重大贡献，但“双名法”对整个生物学发展起巨大推动作用。1981年第十三届国际植物学会议，规定真菌的命名起点以《植物的种》1753年为根据。

（3）帕松D. C. H. Persoon：著有4部著作，被誉为真菌学家。这四部著作是《真菌观察》、《真菌属、科、目、纲的分类》、《真菌纲要》和《欧洲真菌》。

（4）费里斯E. M. Fries：他著有《真菌系统》，对大型真菌分类具有重大意义，被誉为“真菌学的林奈”。

3. 近代真菌学阶段（公元1851～1950）

真菌学全面发展阶段，巴斯德的乳酸和丁酸发酵粉碎生物的自生论，为真菌学发展奠定了基础。

（1）真菌个体发育、多态性和生活史：Tulasne兄弟的《真菌子实体图谱集》，将同一真菌不同阶段有机联系研究，子囊菌产生两种孢子类型为多态性生物。狄巴利de Bary的《黑粉菌》与论证马铃薯晚疫病*Phytophthora infestans*的致病性，小麦秆锈菌*Puccinia graminis*的多态性和转主寄生现象，《真菌的形态学和生理学》提出藻状菌通过锈菌、黑粉菌到担子菌，最后演化为子囊菌的分类系统，成为以后真菌分类系统的基础。他是第一个将进化论引入真菌分类，创立“单元论”假说等工作有划时代贡献的人。狄巴利被称为近代真菌学的奠基人。

(2) 真菌生理、性和遗传: Raulin指出微量Zn为黑曲霉生长所必需元素。Wildiers提出真菌生长需要生物素、硫胺素、肌醇等物质; 他们为真菌营养生理奠定基础。Pringsheim等对卵菌和子囊菌性器官的观察; Trow看到卵孢子的核配; Dangeard描述幼子囊中核结合; Wager发现幼担子中核配和锈菌, 黑粉菌质配后, 核配延迟, 出现双核期。Blakeslee在毛霉目中发现异宗配合; Kniep发现黑粉菌的异宗配合并指出毛霉目和某些子囊菌的异宗配合有十、一菌系, 而有些担子菌为四极性, Pontecorvo报道半知菌出现异核体和准性生殖。Fincham和Day对细胞遗传研究, 如伴性遗传、致死因子、染色体交换等; Beadle和Tatum用人工方法诱变产生突变体, 尤其营养缺陷型, 提出“一个基因一种酶”的假说, 开辟了生化遗传学的新领域。

(3) 真菌与植物病理学、真菌分类学: 现知真菌引起的植物病害约3万种, 造成巨大经济损失。狄巴利de Bary (1861) 第一次证明马铃薯晚疫病是由 *Phytophthora infestans* 寄生引起, 导致植物病理学的诞生, 他被誉为植物病理学之父。真菌分类学无较大突破, 但大量描述了新种。Saccardo将世界已发表的真菌用拉丁文汇编成《真菌汇刊》共出版26卷, 为真菌学的发展作出了贡献。

4. 现代真菌学的发展 (1951年至今)

各学科发展迅速, 相互渗透, 促进真菌学发展。

(1) 细微结构、生化与分子真菌学: 应用电镜获得真菌超显微结构, 如9+2鞭毛, 须边体 lomasome, 壳质体 chitosome, 脉孢菌的4层胞壁, 担子菌桶孔隔膜 dolipore septum, 细胞核细微结构, 孢子纹饰, 吸器与寄主的关系等。对染色体DNA研究认为真菌进化系由GC含量递增而表现, 各类真菌的GC值: 接合菌42.6, 子囊菌53.4, 担子菌55.0, 半知菌52.1, 卵菌53。据生化研究, 从生物合成途径, 比较酶学, 胞壁组分及DNA的GC%, 试图建立进化线。卵菌和丝壶菌的赖氨酸合成途径为二氨基庚二酸 (DAP), 而其他真菌为氨基己二酸 (AAA), 因此Leedale 1974年主张将卵菌和丝壶菌排除在真菌以外。

(2) 医学真菌、真菌毒素的进展: 医学真菌进展, 如: ①多种重要真菌性系统病的发现; 对病原真菌的地理分布、传染途径和致病性的深入了解; ②澄清过去大量皮肤真菌的同名和异名; ③一些真菌性病害提出了有效治疗方法和改进研究方法。真菌毒素在1960年发现黄曲霉毒素的高度毒性和致癌作用后, 现知200多种真菌毒素中有10多种使实验动物致癌, 如杂色曲霉毒素、黄米毒素、圆弧偶氮酸、草酸青霉毒素和镰孢烯酮等。

(3) 药用真菌、食用真菌的兴起: 现知约40属的真菌具抗癌活性, 它们大多为担子菌, 抗癌物质主要是多糖及萜烯类化合物。食用真菌, 大面积栽培蘑菇的国家超过70个, 1979年全球产菇量达121万吨, 其中双孢菇占72%, 香菇14%, 草菇4%, 其余为平菇、金针菇、木耳、银耳等。

(三) 真菌分类学的新进展与评价

1 真菌分类学的进展

主要表现在两方面，真菌独立成界与动、植物鼎足而立和真菌分类系统出现百家争鸣的局面。目前多数学者认为真菌有细胞器、有核膜、行有丝分裂是真核生物；近代分子生物学和超微结构显示，大多数真菌的细胞壁为几丁质及半纤维素，而植物为纤维素；真菌的核糖核蛋白分布在细胞内，植物则与内质网相连；生物大分子分析，蛋白质呼吸酶、细胞色素C和氨基酸系统排列等，表明真菌接近动物而与植物相距较远。原核与真核代表细胞生物进化史的两个不同阶段，从营养方式探讨系统发育是当前界级分类的标志。鉴于真菌为真核生物，营养方式为吸收营养，与植物光合自养和动物摄食异养有本质的区别，因此现代分类学家主张真菌脱离长期附属于植物界的观点，而将真菌独立成一界生物称真菌界，并得到世界公认。在细胞生物中，Jahn(1949)、胡先骕(1965)、Whittaker (1969)、Margulis (1974) 和陈世骧等 (1979) 都提出了五界系统，虽然内容各异但界级数目相同，即植物界、动物界、真菌界、原生界、原核界等的五界中真菌都独立成界。

2. 现代真菌分类系统的评价

目前世界上广泛使用两个真菌分类系统。

(1) Ainsworth的分类系 (1971、1973)；G.C.Ainsworth等在“真菌字典”第6版和“真菌”4 A和4 B中，将真菌列为一界，真菌界下分粘菌门和真菌门，真菌门下为鞭毛菌、接合菌、子囊菌、担子菌、半知菌五个亚门。特点是：①根肿菌纲在粘菌门，取消藻状菌纲成立鞭毛菌亚门，根据鞭毛数目和位置分成3纲，接合菌独立出来成立亚门，按生活习性和生态特点分成2纲。②子囊菌亚门根据子囊果有无和形态与性质，子囊排列情况及子囊壁层数分为6纲，将形成子囊腔和子囊双层壁的子囊菌成立腔菌纲。③担子菌亚门，按担子果有无和开裂与否分为3纲，将锈菌、黑粉菌合并成立冬孢菌纲。半知菌亚门分3纲。此系统赞同者多，被世界广泛采用。

D.L.Hawksworth等1983年在“真菌字典”第7版中所列的分类系统，是在Ainsworth十年前提出的分类系统基础上有三点改进：①子囊菌亚门下未分纲而分为37目，似乎太细太琐碎。②担子菌亚门中取消冬孢菌纲，将锈菌、黑粉菌、层菌、腹菌并列为4纲。③半知菌亚门中取消芽孢纲，根据其有性世代归入酵母目等中，只留腔孢纲和丝孢纲。

(2) Alexopoulos的分类系统 (1952、1962、1979)；C. J. Alexopoulos《真菌学概论》的特点是：①真菌界下分裸菌、鞭毛菌、无鞭毛菌3门，根肿菌纲放在鞭毛菌门单鞭毛菌亚门中，低等真菌仍分6纲。接合菌纲、毛菌纲属于接合菌亚门隶属无鞭毛门。接合菌与子囊菌、担子菌关系较近而与壶菌、卵菌关系较远。②子囊菌更强调中心体的形成，核菌和腔菌根据中心体型分目，但只承认子囊菌1纲又不够细致，根据子实

层构造、子囊发育和侧丝相似，将核菌和盘菌合并成立层囊菌亚纲。⑤担子菌亦只成立 1 纲，将层菌群放在无隔担子菌亚纲之下。半知菌也只成立 1 纲，下设芽孢、腔孢、丝孢 3 亚纲。这一系统在低等真菌部分是较先进的，利用中心体进行子囊菌分类亦符合客观实际，但在高等真菌分类方面比较保守，因此和Ainsworth的分类系统各有所长，故附现代真菌分类系统比较表。

书本采用的系统是以Ainsworth的真菌分类系统为主,适当补充或部分采用Hawks-worth新提的系统.由于Ainsworth系统既反映进展概况,又照顾传统习惯,加之各国广泛采用,我们选此分类系统以适应当今国内外的进展。

现代真菌分类系统比较

Ainsworth (1971、1973)	Hawksworth等 (1983)	Alexopoulos & Mims (1979)
真菌界	真菌界	真菌界
粘菌门 根肿菌纲	粘菌门 根肿菌纲	裸菌门 集孢裸菌亚门 原质体裸菌亚门
真菌门 鞭毛菌亚门 壶菌纲 丝壶菌纲 卵菌纲	真菌门 鞭毛菌亚门 壶菌纲 丝壶菌纲 卵菌纲	鞭毛菌门 单鞭毛菌亚门 根肿菌纲 壶菌纲 丝壶菌纲 双鞭毛菌亚门 卵菌纲
接合菌亚门 接合菌纲 毛菌纲	接合菌亚门 接合菌纲 毛菌纲	无鞭毛菌门 接合菌亚门 接合菌纲 毛菌纲
子囊菌亚门 半子囊菌纲 不整囊菌纲 核菌纲 盘菌纲 虫囊菌纲 腔囊菌纲	子囊菌亚门 没有公认的纲	子囊菌亚门 子囊菌纲 半子囊菌亚纲 不整囊菌亚纲 层囊菌亚纲 核菌群 盘菌群 虫囊菌亚纲 腔囊菌亚纲
担子菌亚门 冬孢菌纲	担子菌亚门	担子菌亚门 担子菌纲

续表

	锈菌纲	冬孢菌亚纲
	黑粉菌纲	无隔担子菌亚纲
层菌纲	层菌纲	层菌群
无隔担子菌亚纲		腹菌群
隔担子菌亚纲		隔担子菌亚纲
腹菌纲	腹菌纲	
半知菌亚门	半知菌亚门	半知菌亚门
		半知菌纲
芽孢纲		芽孢亚纲
腔孢纲	腔孢纲	腔孢亚纲
丝孢纲	丝孢纲	丝孢亚纲

二、真菌的形态

真菌是多型性的生物，在其生长和发育过程中，表现出多种形态特征。一般分两类：一为功能上没有分工的菌丝以维持生存的营养体，二为形态复杂的各式孢子以传宗接代的繁殖体。

(一) 真菌的营养体

真菌营养生长阶段的结构，用来吸收水分和养料，进行营养增殖的菌体称为营养体soma。营养体由简单到复杂，可分五种类型。

(1) 原生质团 plasmodium；菌体thallus简单原始，没有细胞壁只有一层原生质膜包围着多核的原生质，形状不固定似变形虫，随原生质流动而运动，以变形体移动和摄取养料。如根肿菌*Plasmodiophora*和雕蚀菌*Coelomomyces*的营养体。

(2) 单细胞 uniocell；营养体简单，仅为一个有细胞壁和原生质膜的单细胞，或者单细胞上长有假根rhizoid。如酵母菌*Saccharomyces*和壶菌*Chytridium*。

(3) 假菌丝 pseudomycelium；某些酵母一个个细胞芽殖成一串的芽孢，细胞互相连接成链状类似菌丝体故称假菌丝。如毕赤酵母*Pichia*和假丝酵母*Candida*。

(4) 两型菌丝 amphoteric hyphae；有些菌体在寄主体内和培养基上，表现出两种不同的菌丝类型称为两型菌丝。如外囊菌*Taphrina*和多种黑粉菌*Ustilaginales*在寄主植物体内为菌丝体，在人工培养基上则为酵母状菌体。引起人类和动物疾病的巴西准酷球孢菌*Paracoccidioides brasiliensis*在寄主体内为酵母状或单细胞，在培养基上为菌丝体。

(5) 菌丝体 mycelium；营养体呈丝状或管状的菌体，自由分枝、有隔或无隔。这些每一根丝状物称菌丝hypha，组成真菌菌体的一团菌丝称菌丝体 mycelium。绝大多

数真菌典型的营养体为菌丝体。

1. 菌丝体

真菌典型的营养体是由分枝的菌丝构成的菌丝体。一条管状菌丝或菌丝体的一截片段菌丝为大多数真菌营养体单位，它在基物上或基物内向各方分枝延伸吸取养料。菌丝

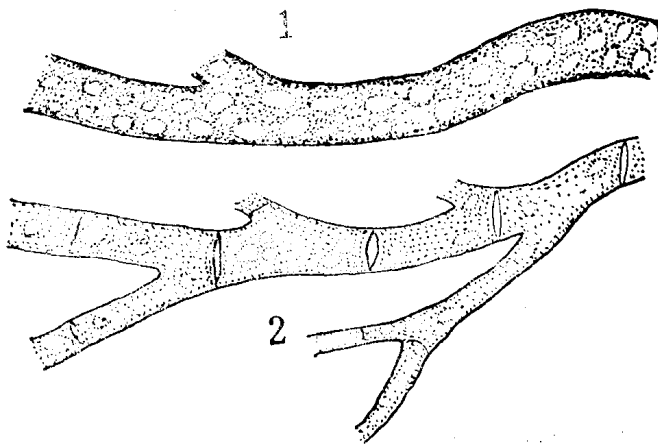


图1 营养菌丝

1. 无隔菌丝 2. 有隔菌丝

一般由孢子萌发后延长形成，或由一段菌丝细胞增长而成。菌丝为顶端生长，但其各部分均有潜在的生长能力，任何一段微小碎片或片断都能产生一个新的生长点并发展成新的个体。菌丝生长长度是无限的，但粗细直径是有限的，一般粗细为 $(0.5) \sim 5 \sim 6$ (~ 100) μm 。无隔的菌丝呈细管状，有隔的菌丝外表似竹节状。幼龄菌丝一般无色透明，老龄菌丝常呈现各种色泽，如黄色、褐色、棕色、黑色、紫色及

红色等颜色。(图1)

2. 隔膜

隔膜septum是由菌丝内壁向内作环状突起而形成，一般6~25分钟内完成，如杯盘菌*Cibria* 6分钟形成，丝核菌*Rhizoctonia*需10分钟，根霉*Rhizopus*需20~25分钟。隔膜主要起加固菌丝的作用，分三层，中央一层透明，上下二层为不透明的颗粒状结构，隔膜的中央都有孔。隔膜类型可归纳为四型：

(1) 封闭隔：多数鞭毛菌和部分接合菌的无隔菌丝，当菌丝形成繁殖器官或衰老或受伤时，常形成一完整的隔片为完全封闭的隔膜。

(2) 单孔隔：子囊菌菌丝的隔膜为中央具一个孔的简单盘形，小孔直径一般为100~200nm(毫微米)。脉孢菌*Neurospora*的孔径较大，为0.4~1.2 μm 。有的膜孔向一边突出伸长呈漏斗状，膜孔向两边突出呈阀门状，前者如接合菌的头珠霉*Piptoc eph- alis*，后者如双卷霉*Dispira*。(图2)

(3) 多孔隔：隔膜上具有两个以上的很多微孔micropore，如地霉属*Geotrichum*；异水霉*Albmyces*的隔膜上孔隙不等大，形状不规则，有人称它为假隔膜pseudoeptum。但现在半知菌的假隔膜是指细胞膜形成的隔而不是细胞壁形成的隔膜，如蠕孢属*Drechslera*。

(4) 复式隔：孔径较小，一般为0.09~0.18 μm ，即桶孔隔膜dolipore septum，其特征是在隔膜壁的中部围绕着中心膜孔，有一个炸面圈形或琵琶形的膨大。桶孔隔膜的两边都有圆顶形的膜状结构覆盖称隔孔帽。这一结构是由内质网膜变化而来，并且是隔膜结构的一个有功能的组成部分。不同菌体隔孔帽可略有不同；孔帽似乎起一种选择

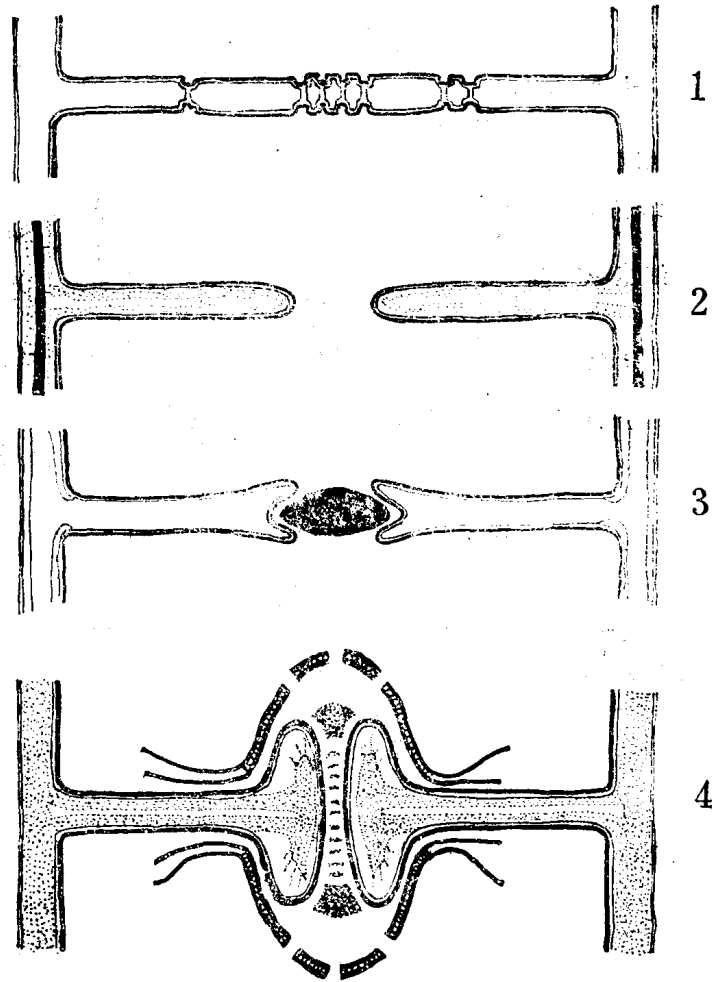


图2 真菌有孔隔膜的基本构造

1.微孔型（多孔隔） 2.简单型（单孔隔） 3.有塞型（单孔隔） 4.有盖型（复式隔） （仿Burnett）

或筛子的作用，它可能让某些细胞内细胞从一个细胞进入另一细胞而阻止另一些细胞内结构的通过。多数担子菌的次级菌丝上形成这种结构复杂的复式隔。

真菌的大多数菌丝有隔膜，少数菌丝无隔膜。多数鞭毛菌和部分接合菌形成封闭隔，多数子囊菌形成单孔隔，担子菌的锈菌、黑粉菌亦是单孔隔，多数担子菌形成复式隔；半知菌中单孔隔的有性世代多为子囊菌，复式隔的有性世代为担子菌，其余半知菌形成多孔隔。

3. 细胞结构

真菌细胞的结构一般包括细胞壁、原生质膜、边体及细胞核、线粒体、内质网、高尔基体、液泡等细胞器。在具体结构上与动植物细胞结构有重大差别。（图3）

（1）细胞壁 cell wall：菌丝细胞的最外层结构为细胞壁。大多数真菌细胞壁的化学成份主要是几丁质（甲壳质），少数是纤维素。两者都是多糖并含有蛋白质、类脂、无机盐和其他物质。

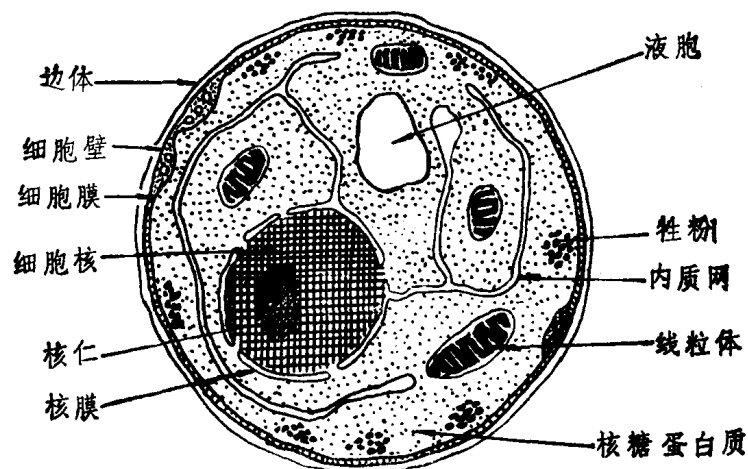


图 3 真菌菌丝细胞结构示意图

真菌细胞壁成份

细胞壁类别	分类群	代表属
纤维素——性粉	巢孢菌纲	<i>Polysphondylium</i>
		<i>Dictyostelium</i> 网柄菌属
纤维素— β —葡聚糖	卵菌纲*	<i>Phytophthora</i> 疫霉属
		<i>Pythium</i> 腐霉属
		<i>Saprolegnia</i> 水霉属
纤维素—甲壳质	丝壶菌纲	<i>Rhizidiomyces</i> 根前毛菌属
几丁质—壳聚糖	接合菌纲	<i>Mucor</i> 毛霉属
		<i>Phycomyces</i> 须霉属
		<i>Zygorhynchus</i> 接霉属
几丁质— β —葡聚糖	壶菌纲	<i>Allomyces</i> 异水霉属
		<i>Blastocladiella</i> 小芽枝霉属
	子囊菌纲及半知菌纲	<i>Neurospora</i> 脉孢菌属
		<i>Ajiellomyces</i>
		<i>Aspergillus</i> 曲霉属
	担子菌纲	<i>Schizophyllum</i> 裂褶菌属
		<i>Pomes</i> 层孔菌属
		<i>Polyporus</i> 多孔菌属
甘露聚糖— β —葡聚糖	子囊菌纲	<i>Saccharomyces</i> 酵母属**

续表

几丁质—甘露聚糖	担子菌纲	<i>Candida</i> 地霉属 <i>Sporobolomyces</i> 掷孢酵母属 <i>Rhodotorula</i> 红酵母属
半乳糖胺—半乳糖聚合物	毛菌纲	<i>Amoebidium</i> 变形毛菌属

* 卵菌 *Apodachlya* 细胞壁中存在几丁质。

** 酿酒酵母 *Saccharomyces cerevisiae* 的芽细胞初生壁中含有几丁质。

电镜下真菌细胞壁层次,一般2~3层或更多层结构。如酿酒酵母 *Saccharomyces cerevisiae* 有明显的两层壁,内层由葡聚糖和甘露聚糖组成,外层由几丁质、甘露聚糖和蛋白质组成。黑曲霉 *Aspergillus niger* 的细胞壁有好几层。脉胞菌 *Neurospora* 的细胞壁

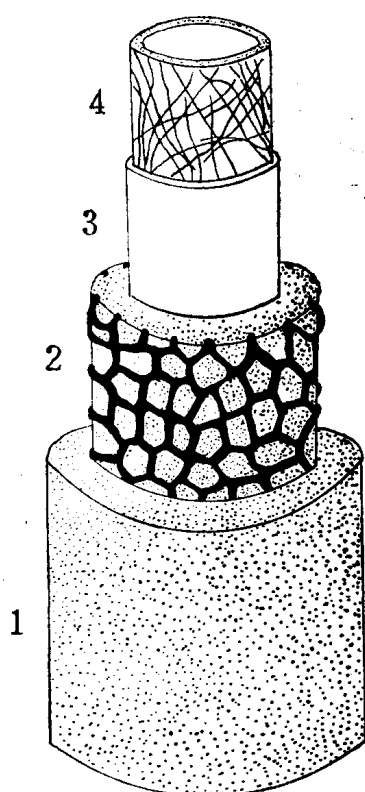


图4 粗糙脉孢菌 *Neurospora crassa* 细胞壁模式图 (由外向内)

1.外层为葡聚糖混合物 2.第二层糖肽粗糙网纹层,葡聚糖+蛋白质 3.第三蛋白质层 4.里层为几丁质、微纤维和蛋白质混合层 (仿Burnott)

分四层:外层葡聚糖组成,二层网状结构由葡聚糖和蛋白质结合构成,三层蛋白质,四层为最内层由蛋白质中杂有几丁质纤维组成,壳质是几丁质二甲壳素。不同菌落区菌丝细胞壁的厚度各不相同,菌落外区伸展菌丝的壁厚约0.1 μ m,产孢区菌丝壁厚为0.15~0.25 μ m。一般随菌种年龄而较厚,直径愈粗的壁也愈厚。细胞壁的作用有选择性的让某些物质通过而进入体内,同时坚固的壁保持细胞的形状。生长菌丝的壁均匀光滑,而厚垣孢子、卵孢子、接合孢子等厚壁的休眠孢子壁具有明显的纹饰。(图4)

(2) 原生质膜 plasmolemma: 由蛋白质和脂类组成的连续结构称为膜。真菌的原生质膜一般分三层,内层为蛋白质,外层为碳水化合物,中层为磷脂。内外层着色深,中层色浅。形状一般波状,厚度8~10nm(毫微米)。如终极腐霉 *Pythium ultimum* 7.3 nm、酿酒酵母 8 nm、大刀镰刀菌 *Fusarium oulmorem* 9.1 nm。原生质膜具有多种重要功能,如物质转运,能量转换,激素合成,核酸复制及生物进化等各方面都具有重大意义。

(3) 边体 lomasome: 边体是位于细胞壁和细胞膜之间的膜聚集物,又称质膜外泡。由于位于细胞的周围而得名。边体迄今尚未在真菌以外的其他生物细胞中发现,而是某些真菌菌丝细胞中的一种

特殊细微结构,在真菌孢子中也尚未发现。当原生质膜与细胞壁分开时,原生质膜有时形成折叠、旋回小袋,袋内含有泡状物或颗粒状物质,这种小袋由质膜与胞壁之间排