

ZHIWUBINGYUANZHENJUNXUE

陆家云 主编

植物病原
真菌学

中国农业出版社



植物病原真菌学

陆家云 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物病原真菌学/陆家云主编. —北京: 中国农业出版社, 2001.11

ISBN 7-109-06963-X

I. 植... II. 陆... III. 植物真菌病 IV. S432.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2001) 第 039802 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 沈镇昭

责任编辑 胡志江

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2001 年 11 月第 1 版 2001 年 11 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 34.25

字数: 806 千字 印数: 1~1 000 册

定价: 68.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

主 编 陆家云

副主编 白金铠

编写人

陆家云

郑小波

曹以勤

丁国云

白金铠

吕国忠

梁景颐

总论

鞭毛菌亚门

接合菌亚门 担子菌亚门

子囊菌亚门

半知菌亚门

前言

受中国农业出版社的委托,我们组织编写了《植物病原真菌学》。此书与《植物病毒学》、《植物病原细菌学》和《植物线虫学》一并供我国高等农业院校植物病理专业、植保专业硕士研究生作为教学参考书使用。

全书共分两篇:第一篇为总论,介绍真菌学的研究历史、真菌在生物中的界级地位、真菌一般性状、真菌分类系统等;第二篇为各论,分别介绍真菌各亚门的形态特征、分类体系,重点描述与农业植物病害关系密切的“属”和“种”及其分类检索表。

为了突出本书的实用特点,我们尽量收集和介绍了重要植物病原真菌的分离、培养、诱捕与子实体获得等分类、鉴定方法及有关实验技术,以增强学习真菌学的实际工作能力。与此同时,我们为从事植物病理学、真菌学教学与研究工作以及植保、植检部门工作的人员提供了各分类单元的分类检索表,以便于进行真菌“属”、“种”的鉴定时参考。因此,本书也可作为一本重要的工具书使用。

需要说明的是,“Fungi”译作真菌,长期来被广泛采用。自真菌从植物界、藻菌植物亚门中分出独立为“界”后,“Fungi”被译作菌物,与动物、植物并列为生物的三个界。1995年出版的《真菌词典》(第8版)又将真菌分别归入真核生物超界(Domain Eukaryota)中的三个界:原生动物界(Kingdom Protozoa)、假菌(类藻菌)界(Kingdom Chromista)和真菌(菌物)界(Kingdom Fungi)。由此可以看出,Fungi一词具有双重意义:广义的真菌,包含原生动物界、假菌界及真菌界;狭义的真菌则不包括原生动物界和假菌界。本书中所指的真菌仍为广义的真菌。

书中青霉属、曲霉属及镰孢属蒙齐祖同先生审校。全文主要由袁春霞同志打印,其中半知菌亚门由白伟同志打印。本书最后的编排、整理、校正、目录的编排等工作由丁国云同志协助完成,在此向各位谨致衷心谢意。

由于水平有限,时间仓促,书中难免存在错误和遗漏,敬希读者不吝指正。

陆家云

2000年5月

目 录

前 言

第一篇 总 论

第一章 真菌学研究历史	3
第二章 真菌在生物中的界级地位	6
第三章 真菌一般性状	10
一、真菌的营养体	10
二、真菌细胞结构	20
三、真菌的无性繁殖	25
四、真菌的有性生殖	28
五、真菌的单性生殖 (孤雌生殖 parthenogenesis)	32
六、真菌的准性生殖 (fungal parasexuality)	32
七、真菌的生活史	34
八、真菌的遗传变异	36
第四章 真菌分类系统	39
一、Bessey 1950 年采用的真菌分类体系 (《真菌词典》, 8 版)	40
二、G. W. Martin 1950 年采用的真菌分类体系	40
三、Alexopoulos 1952 年采用的真菌分类体系	41
四、Alexopoulos 1962 年采用的分类体系	43
五、Ainsworth 1966 年采用的分类体系 (Webster 1970 年选用)	44
六、Ainsworth 1971 年采用的分类体系 (引自《The Fungi》4A, 4B 1973, Ainsworth 等编)	45
七、Edwards 1976 年采用的分类体系	46
八、Alexopoulos 1979 年采用的真菌分类体系	47
九、Margulis (马古利斯) 和 Schwartz (施瓦茨) 1982 年采用的分类系统	50

十、真菌词典(1983)第7版中的分类体系	51
十一、卡瓦尼和史密斯(Cavalier-Smith)1991年采用的分类系统	51
十二、Donald J. S. Barr. 1992年的分类体系[引自Mycologia 84(1)]	52
十三、真菌词典(1995)第8版的分类体系	52
第五章 植物病原真菌鉴定	55
一、病原物的分离、培养及菌种保存	55
二、病原物形态观察	56

第二篇 各 论

第六章 鞭毛菌亚门(Mastigomycotina)(一)	61
一、营养体	61
二、无性繁殖	61
三、有性生殖	63
四、分类	65
(一)根肿菌纲(Plasmodiophromycetes)	66
(二)壶菌纲(Chytridiomycetes)	68
第七章 鞭毛菌亚门(二)	74
卵菌纲(Oomycetes)	74
(一)水霉目(Saprolegniales)	75
(二)霜霉目(Peronosporales)	80
第八章 接合菌亚门(Zygomycotina)	117
一、营养体	117
二、无性繁殖	117
三、有性生殖	118
四、分类	119
(一)接合菌纲(Zygomycetes)	119
(二)毛菌纲(Trichomycetes)	129
第九章 子囊菌亚门(Ascomycotina)(一)	130
一、营养体	130
二、无性繁殖	130
三、有性生殖	131
(一)子囊菌有性生殖的配合方式	131

(二) 子囊菌的性亲和性	132
(三) 子囊和子囊孢子的形成	132
(四) 子囊果	134
(五) 不育性丝状体	135
四、分类	136
(一) 半子囊菌纲 (Hemiascomycetes)	136
(二) 不整囊菌纲 (Plectomycetes)	140
(三) 核菌纲 (Pyrenomycetes)	141
第十章 子囊菌亚门 (二)	192
(四) 腔菌纲 (Loculoascomycetes)	192
(五) 盘菌纲 (Discomycetes)	210
(六) 虫囊菌纲 (Laboulbeniomyces)	228
第十一章 担子菌亚门 (Basidiomycotina) (一)	230
一、营养体	231
(一) 初生菌丝体 (primary mycelium)	231
(二) 次生菌丝体 (secondary mycelium)	232
(三) 三生菌丝体 (tertiary mycelium)	232
二、无性繁殖	233
三、有性生殖	234
(一) 担子 (basidia)	234
(二) 担孢子 (basidiospore)	235
(三) 子实层 (hymenium)	236
(四) 担子果 (basidiocarp)	236
四、分类	237
(一) 冬孢菌纲 (Teliomycetes)	238
(二) 层菌纲 (Hymenomycetes)	239
(三) 腹菌纲 (Gasteromycetes)	239
第十二章 担子菌亚门 (二) 冬孢菌纲 锈菌目 (Uredinales)	240
一、菌丝体	242
二、五种孢子形态	242
(一) 性子器 (spermagonia) 及性孢子 (spermatia)	242
(二) 锈子器 (aecia) 及锈孢子 (aeciospores)	243
(三) 夏孢子堆 (uredia) 及夏孢子 (urediospores)	243
(四) 冬孢子堆 (telia) 及冬孢子 (teliospores)	243
(五) 担子 (basidia) 及担孢子 (basidiospores)	244

三、生活史	244
(一) 长(循环)生活史型 (macrocyclic)	245
(二) 缺夏孢(循环)生活史型 (demicyclic)	245
(三) 短(循环)生活史型 (microcyclic)	246
四、分类	247
第十三章 担子菌亚门(三) 冬孢菌纲 黑粉菌目 (Ustilaginales)	282
一、菌丝体	283
二、无性繁殖	284
三、有性生殖	284
(一) 冬孢子	284
(二) 孢子球	284
(三) 不育细胞 (sterile cells)	285
四、生活史	285
五、分类	287
第十四章 担子菌亚门(四) 层菌纲 (Hymenomycetes)	303
一、形态特征	303
二、分类	304
(一) 银耳目 (Tremellales)	304
(二) 木耳目 (Auriculariales)	305
(三) 隔担菌目 (Septobasidiales)	305
(四) 外担菌目 (Exobasidiales)	307
(五) 座担菌目 (Brachybasidiales)	308
(六) 花耳目 (Dacrymycetales)	308
(七) 胶膜菌目 (Tulasnellales)	309
(八) 非褶菌目 (Aphyllophorales)	309
(九) 伞菌目 (Agaricales)	321
第十五章 担子菌亚门(五) 腹菌纲 (Gasteromycetes)	327
一、形态特征	327
二、分类	327
(一) 轴灰包目 (Podaxales)	328
(二) 鬼笔目 (Phallales)	328
(三) 马勃目 (Lycoperdales)	329
(四) 高腹菌目 (Gautieriales)	329
(五) 腹菌目 (Hymenogastrales)	329
(六) 黑腹菌目 (Melanogastrales)	330

(七) 鸟巢菌目 (Nidulariales)	330
(八) 硬皮马勃目 (Sclerodermatales)	331
(九) 柄灰包目 (Tulostomatales)	331
第十六章 半知菌亚门 (Deuteromycotina) (一)	332
一、无性繁殖	333
二、分生孢子的个体发育和形成方式	335
(一) 体生型 (thallic)	335
(二) 芽生型 (blastic)	335
三、无性态与有性态的关系	341
四、分类	344
丝孢纲 (Hyphomycetes)	360
第十七章 半知菌亚门 (二)	449
腔孢纲 (Coelomycetes)	449
主要参考文献	534

第一篇 总 论

第一章

真菌学研究历史

真菌学 (Mycology) 的研究究竟从什么时候开始, 尚无法做出精确的估计。早在数千年前人们已经知道蘑菇可以食用, 灵芝可以治病, 但并不知道蘑菇、灵芝属于真菌 (Fungi)。贯穿国内外许多真菌学者的工作, 不难看出这就是一部生动、形象的真菌学发展史。

米奇里 (P. A. Micheli, 1679—1737), 意大利植物学家, 自显微镜发明后, 首次借助显微镜对伞菌的菌褶及菌褶边缘存在隔胞 (cystidium) 进行了观察, 与此同时, 他在伞菌科 (Agaricaceae) 中还观察到 4 个担孢子的排列以及在鸡皮衣属 (*Pertusaria*) 中子囊孢子在于囊内的排列; 米奇里最先将葡萄孢属 *Botrytis*、曲霉属 *Aspergillus* 和毛霉属 *Mucor* 的孢子置于新鲜的甜瓜 (melon)、榲桲 (quince) 和梨 (pear) 薄片上进行培养, 创建了真菌孢子生长发育的实验。1719 年米奇里完成了《植物新属》(Nova plantarum genera), 1729 年才得以出版。该书记载了他大量的工作。他所命名的 *Mucor*、*Tuber*、*Polyporus*、*Clathrus*、*Aspergillus* 以及其他一些真菌属名一直沿用至今。米奇里的工作为后来的真菌分类学以及真菌形态学奠定了基础, 被认为是真菌学建立的起点。

林奈 (Carl Linnacus, 1707—1778), 瑞典植物学家, 因建立双命名制 (binomial system of nomenclature) 而著名于世, 同时也为真菌的命名奠定了基础。他的名著《植物种志》[Species plantarum (1753)] 记载了被视为植物的真菌 10 个属, 从此, 开始对真菌以正式的命名。

J. G. Gleditsch (1725—1786), 德国植物学家, 1753 年发表了《真菌方法》(Methodus Fungorum), 该书对 11 个大型真菌属进行了描述。他最早利用子实体外部形态作为真菌分类依据。

柏松 (Christinan Hendrik Persoon 1761—1836) 来自南非, 1775 年到德国学习并从事真菌学研究直到 1801 年, 后去巴黎度过余生。自林奈之后, 他对真菌分类学的发展做出了一定的贡献。他的第一本著作 (1795—1799) 是《真菌观察》(Observations mycologicae), 最著名的著作是《真菌纲要》(Synopsis methodica Fungorum) 1801 年出版, 1952 年经 G. H. Lünemann 加索引后重印。该书对 Ustilaginales, Uredinales 和 “gasteromycetes” 的命名受到认可, 成为后来许多真菌学家如佛里斯 (Elias Magnus Fries) 等从事真菌分类学研究的基础。柏松在巴黎工作的条件非常艰苦, 除上述著作外, 《欧洲真菌》(Mycologia Europaea 1822—1828) 一书正好与佛里斯的《真菌系统》(Systema Mycologicum) 几乎同时问世, 因此前者未能受到重视。

佛里斯 (Elias Magnus Fries 1794—1878), 瑞典人, 被比作是“真菌学的林奈”。他

的三卷头巨著《真菌系统》(Systema Mycologicum 1821—1832, 1952 年重印)对真菌分类学的发展具有重大的贡献。他幼年随父学习显花植物, 12 岁时开始注意到真菌, 在 5 年中他认识了 300 多种真菌, 并对其命名。之后, 他了解到柏松和其他真菌学家的工作, 在无组合显微镜的条件下写出了《真菌系统》, 这是真菌系统学重要著作, 尤其关于层菌(hymenomycetes)。同时, 收入了所有类群的真菌, 例如, 对 500 多种核菌(Pyrenomycetes)进行了分类学研究; 在大型真菌——伞菌和多孔菌的分类同样做出了贡献。在他之后 100 多年中均具有重要的参考作用。

Joseph-Henri Leveillé (1796—1870) 是巴黎一名医生, 但对真菌学研究有兴趣。主要著作是有关子实层(hymenium)的研究(1837)。担子(basidium)和隔胞(cystidium)首先被他引用。他从事白粉菌(Erysiphe)的分类研究, 认为粉孢子(oidium)和闭囊壳(cleistothecium)是一种真菌的两个发育阶段。曾发表《宝雷真菌志》(Iconographie des Champignons de Paulet 1855)和《葡萄白粉病的观察》。他对“担孢子菌纲”(Basidiomycetes)和“子囊孢子菌纲”(Ascomycetes)的定义与当今人们对担子菌纲(Basidiomycetes)和子囊菌纲(Ascomycetes)的认识是完全不同的。

狄巴利(Heinrich Anton de Bary, 1831—1888)德国人, 起初是医生, 后来成为植物学教授, 但他发表了许多有关真菌学的专著, 如《黑粉菌》(Die Brandpilze, 1853), 《菌形动物》(Die Mycetozoen, 1859)以及《真菌形态学和生理学》(Morphologie and Physiologie der Pilze 1866, 1884 再版, 1887 年英文版)。狄巴利对真菌生物学及生理学的兴趣远远超出真菌分类学。他将进化论的概念首次引入真菌分类, 提出按进化顺序排列的真菌分类系统, 为后来的真菌分类奠定了基础。对真菌的生活史、寄生性和腐生性、粘菌(Myxomycetes)以及对地衣的本质等多方面做出了创造性的发现。他通过实验澄清了锈菌的转主寄生现象, 提出许多有关藻状菌(Phycomycetes)和子囊菌(Ascomycetes)发育和有性行为的见解。他的教学和著作对真菌学的发展起着非常卓越的贡献, 他被称为近代真菌学奠基人是当之无愧的。此外, 证明了马铃薯晚疫病是由 *Phytophthora infestans* 寄生引起, 导致了植物病理学的诞生。

Louis René Tulasne (1815—1885) 和 Charles Tulasne (1816—1884) 兄弟是法国科学家。L. R. Tulasne 被誉为真菌学的重建者, 自 1842 年在法国巴黎自然历史博物馆工作后, 在黑粉菌、锈菌、麦角菌、地下生真菌、核菌、地衣和高等植物等方面发表 50 多篇论文。C. Tulasne 对其兄的工作给予大力支持, 并发表《真菌子实体图谱》(Selecta Fungorum Carpologia; 3 卷, 1861—1865; Grove 1931 年译成英文), 他最大的贡献是提出真菌的多型现象(Pleomorphism)。

萨卡度(Pier Andrea Saccardo, 1845—1920)意大利植物学家和真菌学家。他的一生大部分时间在 Padua 度过, 长期担任植物学教授。萨卡度在真菌学方面最大的贡献是完成了《真菌汇编》[Sylloge Fungorum Omnium hucusque cognitorum, 1882—1925 (1972)], 当时, 真菌系统学的著作已大量发行, 但有些著作却很难获得; 因此, 萨卡度将所有已知的真菌“属”和“种”经过整理用拉丁文进行描述, 并对已往的真菌类群加以整理, 重新分类, 订正了大量的属和种。他按照孢子类群进行分类, 为后来的真菌分类奠定了基础。该书第一卷 1882 年由 P. Sydow, Berlese, de Poni, Mussat 和 D. Saccardo (萨卡度之子)

和 Traverso 等人协助完成,第 24~26 卷完成于 1926—1972 年。这一巨著无疑为后来的真菌分类学工作者做出了无法估量的贡献。

伏罗宁 (Michael Stepanovitch Woronin, 1838—1903) 俄国真菌学家。主要著作有关于 *Puccinia helianthi* (1872)、*Plasmodiophora brassicae* (1877) 以及 *Monoblepharis* (1901) 的论文。他曾随狄巴利工作,共同发表有关 *Sclerotinia* 的文章 (1888, 1895, 1900)。

进入 20 世纪后,许多真菌学家为推进真菌学的发展做出了更多的贡献。法国著名真菌学家、原生动物学家、藻类学家、细胞学家和形态学家 Pierre Clement Dangeard (1862—1947) 提供了大量有关真菌分类的依据,特别是对真菌与藻类和原生动物之间的亲缘关系提出新的观点。Ernst Athern Bessy (1877—1957, 美国)、George Willard Martin (1886—1971, 美国)、Ernst Albert Gäumann (1893—1963, 瑞士)、Ferdrick Kroeber Sparrow (1903—1977, 美国)、Joseph Adolf Arx (1922—1988, 瑞士) 等一大批真菌学家对真菌分类系统提出各自不同的看法和建议,特别是当今英国真菌学家 Geoffrey C. Ainsworth 对发展真菌学建立了突出的功勋和出色的贡献。他长期工作在英联邦真菌研究所 (CMI) 现改为国际真菌研究所 (IMI), 他和 Guy Richard Bisby (1889—1958) 共同编辑出版的《真菌词典》(Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi) 自 1943 年第一版面世,直到 1983 年第 7 版,均由 Ainsworth 主编,1995 年第 8 版由 D. L. Hawksworth (IMI 现任所长)、P. M. Kirk 和 B. C. Sutton 主编,并作为对 Ainsworth 90 寿辰的纪念。《真菌词典》收集并介绍了真菌学各个领域的重要词汇及其简明的最新涵义,是当今真菌学工作者一本非常重要的工具书。Ainsworth 在真菌学上的渊博知识,还可从其他著作中反映出来:《真菌学发展史概论》(Introduction to the History of Mycology, 1976)、《植物病理学发展史概论》[Introduction to the History of Plant Pathology (1981)] 以及《医学兽医学真菌学发展史概论》(Introduction to the History of Medical and Veterinary Mycology 1986)。Ainsworth 还与 A. S. Sussman、F. K. Sparrow 共同编写《真菌研究进展论文集》(The Fungi: An Advanced Treatise, 1965—1973)。该套著作内容的深度也是无与伦比的,他所建立的真菌分类系统(也是本书所采用的)长期被世界各国真菌学家广泛引用。

中国是古老文明的国家,古人早有酿酒、制酱油等利用真菌发酵的生活习惯,也有食用、医用真菌的传统。但长期以来只停留在朴素的对真菌的应用水平阶段,并不知道这些被利用的对象是真菌。第一位将西方真菌学引入中国的植物分类学家胡先骕,发表了《浙江菌类杂记》(1921)之后,真菌学家戴芳澜发表了《江苏真菌名录》(1927),并首先在高等院校开设真菌学课程。在近 80 年的历程中,中国的真菌学的发展已初步与国际真菌学水平相当。可以这样认为,从全球来看,真菌学的建立和发展,伴之而来的是植物病理学。就中国而言,真菌学是随植物病理学的发展而成长起来的。

目前,真菌学不但在系统分类学方面蓬勃发展,真菌生理学、生态学、遗传学、食用真菌学、虫生真菌学及分子真菌学等也一日千里,突飞猛进。

第二章

真菌在生物中的界级地位

自林奈 (Linnaeus 1753) 开始, 将生物划分为植物界 (Plantae) 和动物界 (Animalia)。真菌 (fungi) 属于植物界的藻菌植物门 (Thallophyta) 中的菌类植物亚门 (Eumycotina)。林奈的分类系统一直沿用到 20 世纪 50 年代。其间霍格 (Hogg, 1861)、黑克尔 (Haeckel, 1866 年) 提出生物划分三界: 动物、植物和原生生物界 (Protista), 真菌归入植物界。科纳德 (Conard, 1931, 1939) 首次提出真菌归入菌界 (Mycetalia), 为真菌自植物界分出独立成界奠定了基础。科普兰 (Copeland 1938、1956) 认为, 生物可划分为动物、植物、原生生物和菌界, 真菌归入菌界。直到 1959 年惠特克 (Whittaker) 首次提出生物划分四界, 真菌独立成真菌界 (Myceteae), 与动物界、植物界和原生生物界并列。之后 (1969) 他进一步完善生物的五级分类系统, 提出生物五界系统, 即除上述四界外, 增加原核生物界 (Monera)。惠特克的生物五界系统, 贯串了生物进化的观点。从图 2-1 可以反映出惠特克关于生物系统发育过程, 并可看出各类生物的演化与营养方式的相互联系。这一分类系统为真菌独立成界提供了充分的理论依据。因此, 近 30 年来惠特克关于生物五界分类系统在世界各国被广泛采纳和应用, 《真菌词典》第 7 版 (1983) 也做了详细介绍。卡瓦尼—史密斯 (Cavalier-Smith, 1981, 1988) 将细胞生物分为八界, 近 10 年来该分类体系逐渐被承认。不难看出真菌 (菌物) 已分别列入原生动物界、真菌界和假菌界。

细菌总界 (Empire Bacteria):

1. 真细菌界 (Kingdom Eubacteria)
2. 古细菌界 (Kingdom Archaeobacteria)

真核总界 (Empire Eukaryota):

3. 原始动物界 (Kingdom Archezoa)
4. 原生动物界 (Kingdom Protozoa)
5. 植物界 (Kingdom Plantae)
6. 动物界 (Kingdom Animalia)
7. 真菌界 (Kingdom Fungi)
8. 假菌界 (Kingdom chromista)

由于对超微结构、生物化学, 尤其是分子生物学研究的迅速发展, 真菌被视为生物五界系统之一的看法愈来愈站不住脚。真菌学家研究的这类生物已被证明是多元起源和演化的, 具有不同的系统发育途径 (表 2-1)。

按《真菌词典》第 8 版三界菌物所包含的“门”、“纲”分别介绍如下, 以便与以往各

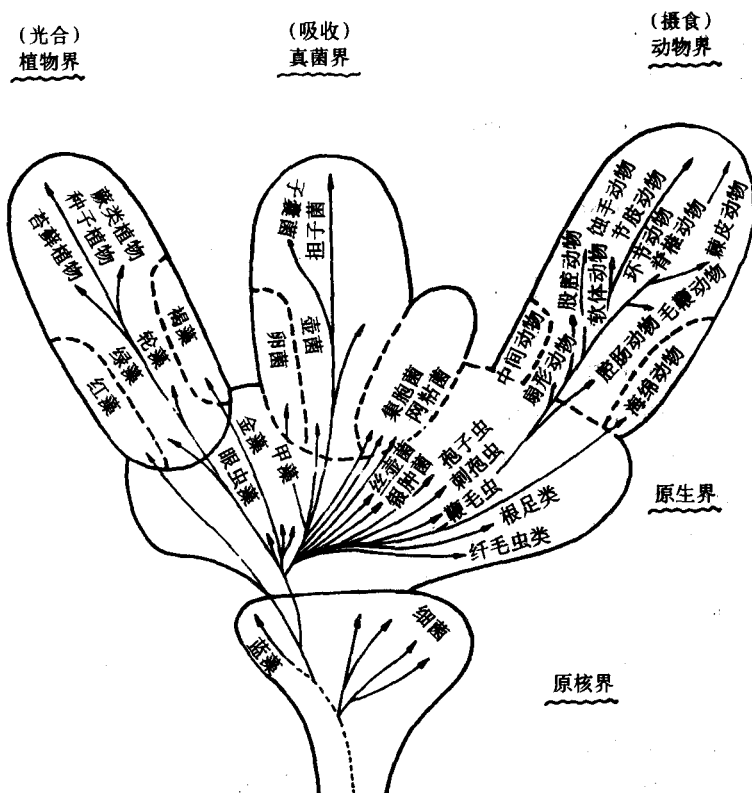


图 2-1 惠特克五界系统示意图
(仿中国农业大百科·植物病理学卷, 1996)

真菌分类系统中相对应的“纲”比较。由于原生动动物界和假菌界的变动较大，因此所属的“目”一并列出。

表 2-1 真核生物 Eukaryota 各界特征的区别

特 征	动物界 Animalia	假菌界 Chromista	真菌界 Fungi	植物界 Plantae	原生动物界 Protozoa
营养方式	异养的(吞噬或渗透)	自养的(光合作用, 吸收)	异养的(吸收, 渗透)	自养的(光合作用)	异养的(吞噬或自养的光合作用)
细胞壁	无, 不形成纤维素	通常为纤维素; 无几丁质或β葡聚糖	几丁质和β葡聚糖	纤维素和其他多糖	营养阶段无细胞壁, 如有, 则为多种多样
线粒体网壁	平坦(很少管状)	管状	平坦	平坦	管状
茸鞭状鞭毛	无	管状	无	无	不呈管状

(引自《真菌词典》第8版 P. 228)

原生动物界 (Protozoa)

集胞粘菌门 (Acrasiomycota)