

真菌

发展史及其形态学的基础

[瑞士] E. 高又曼 著

科学出版社

内 容 简 介

本书是瑞士著名真菌学家 E. 高又曼著的《真菌》的第二版。书中按分类系统叙述各类的形态特征和发育史,同时试图展示各分类单元之间的间断性和连续性;并根据有性发育过程中核相的变化规律来追溯真菌的演化关系。

作者仍将真菌分为四大纲,即古生菌纲,藻菌纲,子囊菌纲和担子菌纲,而将半知菌类作为附录予以叙述。新版本对古生菌纲和藻菌纲变动较小,对子囊菌纲则根据子囊的结构和子囊孢子的掷射方式而予以刷新,对担子菌纲也赋予了较多的新的内容。全书有精选插图 610 幅,书末又附有新近的参考文献目录,于读者理解内容和进一步的探索很有帮助。

本书对真菌学、微生物学工作者及农林院校和综合性大学生物系的师生均有参考价值,而且对真菌学的研究来说是很具有启发性的。

Ernst Gäumann

DIE PILZE

GRUNDZÜGE IHRER ENTWICKLUNGSGESCHICHTE UND MORPHOLOGIE

Zweite Auflage

Birkhäuser Verlag Basel

Und Stuttgart

1964

真 菌

发展史及其形态学的基础

〔瑞士〕 E. 高又曼 著

刘锡璣 译

裘维蕃 校

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1979 年 3 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1979 年 3 月第一次印刷 印张: 27 3/4

印数: 0001—8,450 字数: 646,000

统一书号: 13031·913

本社书号: 1294·13—9

定价: 2.85 元

校者小引

高又曼(1893—1963年)瑞士人,是国际最知名的真菌和植物病理学家之一。早年从事真菌形态学的研究,中年涉及植物病理学的范畴,晚年对真菌生理学亦有贡献。他对待研究真菌和植病的态度都有其特点。在真菌方面,他从比较形态学的角度去研究其亲缘及系统史的关系。早在1926年,他就写出了《真菌的比较形态学》(Vergleichende Morphologie der Pilze)一书,当时震动了以形态分类为研究对象的真菌学界,因此此书在1928年就由美国的C. W. 道奇(Dodge)译成英语本,而高又曼的原文在1937年又修订再版。他对植物病理学的研究则侧重于综合及分析病原物的侵染及流行规律,在1946年写出了《植物侵染性病害原理》(Pflanzliche Infektionslehre)一书,并在1951年修订再版。此书风行一时,有许多种文字的译本,我国亦于1958年译出,因此读者对高又曼可能并不生疏。

高又曼从他的《真菌的比较形态学》一书发展成为1949年出版的《真菌: 发展史及其形态学的基础》(Die Pilze: Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie)一书;我国曾根据1952年英语本在1960年有过译本,即《真菌: 形态特征和演化》一书。但由于高又曼在1963年辞世之前,又作了大量改写和增订,于1964年出版,因而这一版本是高又曼的遗著。目前这一书尚无英译本。由于其收集材料的丰富,例论的有独到之处,对于我国研究真菌以及研究生物进化的同志,都有参考的价值。

虽然这一本书的材料都是极其微小的或不为人们目力可以常见的生物,而且变异特别多样,而作者能通过形态学的和解剖学的两方面来寻找它们之间的异同,亲缘关系以及发展过程中的渊源,工作确实是非常艰巨的。作者对此的贡献定能影响今后的真菌分类工作。

事物都要一分为二。高又曼的论著都有其共同的优点及缺点。作者虽然努力以辩证的观点来对待真菌的进化,但在一些论据中有时却带有唯心的不可知论,例如在许多真菌的发展过程中,过分强调了退化的作用,这也许就是他的这种思想的表现。由于如此,有一些被视为初级发展阶段类型却视为高级类型的退化型,那就不足怪了。因此读者对高又曼此书的某些结论有时要加以再判断。尽管有此缺点,也不能掩盖此书的主要方面的启发性作用。

刘锡璣同志有志于译出此书,孜孜地译完了全书。这是一个很艰巨的工作。原作者文笔精练,辞汇丰富而且多所创造,思路广而笔触又极灵活,因此要把原文译得“毫毫不走样”,确实是困难的,特别是德文中有些用语没有对等而恰到好处的中文。译者完稿之后,嘱我来校,我的校对能力是有限的,只能努力从文法、句法及术语上加以帮助,以减少谬误。至于语气之传神则非校者能力之所及。于此深以为歉。校毕后聊写数语,以为读者小引。

校者 裘维蕃

一九七五年一月 北京

前 言

本书试图给真菌的发展史和形态学的重要事实予以简短地阐述。它有可能使读者对真菌的千头万绪更为一目了然。从而不致迷失其发展史上的导线。

本书为了力求精简,便不得不加以压缩。有许多相互关系将予以简化,有许多错综复杂的情况只是加以提示。新的概念有时将只在一些场合,即在系统中首次出现时予以介绍和说明。因此,对于某一组群有兴趣的读者,必须查阅索引中的专门术语。最后,照例只援引新的著作,从这些著作的资料目录中也可以找到古老的研究资料。

近年来,真菌的进一步的研究对许多已经获得的概念进行了革新;因此相应的是,本书的大部分也得改写和增订,为此,我的同事、大学讲师 Emil Müller 博士给予了我顾疲劳的协助。为了叙述更加明晰,将插图数目从 440 个增加到 610 个。

E. 高又曼 (E. Gäumann)

1963 瑞士

目 录

绪论	1
第一纲 古生菌纲 (Archimycetes)	3
第二纲 藻菌纲 (Phycomycetes)	14
第一支 壶菌目 (Chytridiales)	15
第二支 芽枝菌目 (Blastocladales)	26
第三支 单毛菌目 (Monoblepharidales)	31
第四支 前毛壶菌目 (Hyphochytriales)	34
第五支 卵菌目 (Oomycetes)	36
第六支 接合菌目 (Zygomycetes)	55
第三纲 子囊菌纲 (Ascomycetes)	69
第一亚纲 原囊壁子囊菌亚纲 (Prototunicatae)	71
第一支 内孢霉目 (Endomycetales)	72
第二支 曲霉目 (Aspergillales)	85
第三支 小囊菌目 (Microascales)	102
第四支 冠囊菌目 (Coronophorales)	106
第五支 爪甲团囊目 (Onygenales)	107
第六支 小煤炱目 (Meliolales)	109
第七支 虫囊菌目 (Laboulbeniales)	110
第八支 内孢囊目 (Ascosphaerales)	117
第九支 原囊菌目 (Protomycetales)	118
第二亚纲 真囊壁子囊菌亚纲 (Eutunicatae)	119
第一组群 单囊壁子囊菌组群 (Unitunicatae)	120
第十支 白粉菌目 (Erysiphales)	121
第十一支 外囊菌目 (Taphrinales)	129
第十二支 盘菌目 (Pezizales)	135
第十三支 块菌目 (Tuberales)	151
第十四支 柔膜菌目 (Helotiales)	157
第十五支 星裂壳目 (Phacidiales)	170
第十六支 球壳目 (Sphaeriales)	174
第十七支 鹿角菌目 (Xylariales)	195
第十八支 腐皮壳目 (Diaporthales)	200
第十九支 麦角菌目 (Clavicipitales)	204
第二组群 双囊壁子囊菌组群 (Bitunicatae)	211
第二十支 多腔菌目 (Myriangiales)	212
第二十一支 隐囊菌目 (Dothiorales)	216
第二十二支 假球壳目 (Pseudosphaeriales)	230
第四纲 担子菌纲 (Basidiomycetes)	251

• v •

第一亚纲 无隔担子菌亚纲 (Holobasidiomycetes)	261
第一支 非褶菌目 (Aphyllophorales)	261
第二支 伞菌目 (Agaricales)	275
第三支 伞腹菌目 (Agaricogastreales)	284
第四支 腹菌目 (Gastreales)	291
第五支 鬼笔目 (Phallales)	303
第二亚纲 有隔担子菌亚纲 (Phragmobasidiomycetes)	310
第六支 银耳目 (Tremellales)	311
第七支 木耳目 (Auriculariales)	316
第八支 锈菌目 (Uredinales)	323
第九支 黑粉菌目 (Ustilaginales)	351
附 录 半知菌类 (Fungi Imperfecti)	362
参考文献	363
菌名索引	375
内容索引	401

绪 论

作为真菌 (Pilze, Fungi 或 Mycetes), 其特点是除了细菌和粘菌以外的不含叶绿素的原植体植物。真菌和细菌的区别在于其具有真正的细胞核(也即是具有染色体和核仁的胞核);其与粘菌的区别则由于它们在典型的情况下具有永久性的纤维素的或几丁质的细胞壁。

真菌的繁殖通常不仅由无性的,而且还由有性的方式完成。这两种生殖周期一般完成了生物学上的不同的功能: 无性生殖主要用于繁殖(增殖和散布),而有性生殖主要用于保种(休眠孢子)。由于在高等类型中,有性子实体总是占优势,故把它们称为完全世代,而把无性子实体称为不完全世代。

真菌在系统发育上没有形成一个统一的类群,不过根据它们的营养体的结构,把古生菌划为一个方面,把真正的真菌(图 1)划为另一个方面。

古生菌的营养体是裸露(见图 14, 1)而不呈菌丝体状的。它们还停留在低级的发展阶段上,并且大部分相当于已成为寄生性的鞭毛生物或粘菌。只是出于实用上的理由,并照顾到植物病理学的需要,才把它们和真菌联系起来讨论。

在真菌中,营养体通常由围有细胞壁的菌丝所组成。真菌可能起源于多元的自养藻类。这些藻类由于突变,已经失掉了同化色素,从而失掉了碳水化合物自养生活方式的能力。此外,其中许多还丧失合成生长素的能力,因而对生长素也是异养的。由于这种对碳水化合物及生长素的异养性,所以联想到真菌在营养生理方面与动物界相类似。

真菌之从藻类分枝出来是由于营养生理的干扰而实现的。在这些干扰被克服和真菌已经成为独立之后,它们在系统发育史上和形态上又走着自己的路线。其系统发育史上的特点是在于将有性过程分成两个步骤,即细胞质融合(质配)和细胞核结合(核配)。而形态上的特点则在于,由独立的菌丝特殊融合成为复杂的组织和子实体(见图 466)。

根据真正真菌的发育过程和它们的有性繁殖方式,把它们划分成为三个互相重叠的发展阶段(图 1): 藻菌、子囊菌和担子菌。

在藻菌阶段中,其接合过程常常象在动植物界所普遍的一样,立即导致完成,而且两个单元体性细胞核进行结合直接形成二倍体核,即结合核 (Synkaryon)。

可是,在子囊菌阶段中,有性过程分成上述的细胞质结合(质配)和核的结合(核配): 前者其雌雄细胞质和性细胞核交互进到一起,而在时间上和场所上和它歧离的核结合(核配)愈来愈扩大。在核配中首先产生结合核并完成细胞学上真正的受精作用。在这两个接合步骤间插入了一段真菌所特有的构制: 核偶期 (Paarkernphase) 或双核期 (Dikaryophase)。在此期中,作为可以长达几月之久的“核偶” (Kern “Paar”) 或双核体 (Dikaryon) 的雌雄细胞核在形态上还是各自独立的,但在生活旋律上和对外的作用上,却具有生理上的统一性。子囊菌的核偶菌丝通常在营养生理上是不能独立的,而由单元营养体提供养分。当核偶期终止时,产生子囊(见图 95)。子囊是子囊菌的特殊孢子囊,在其中发生减

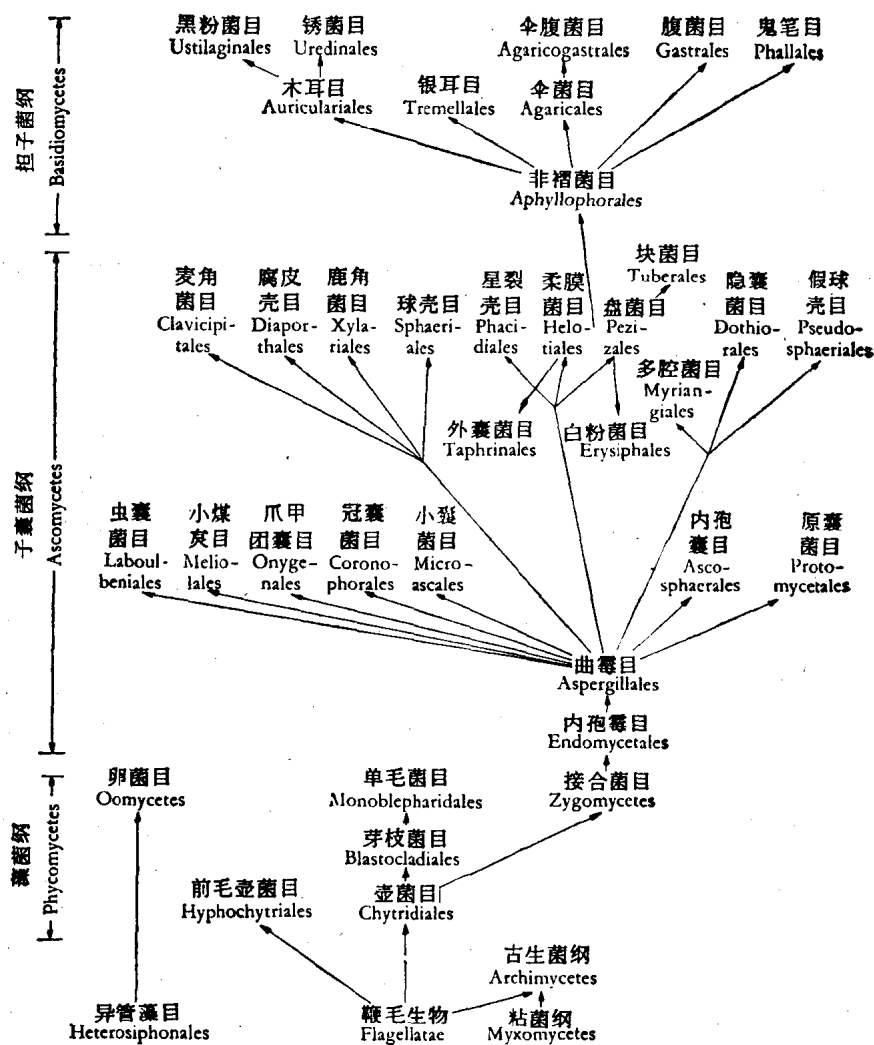


图1 真菌系统一览表

数分裂形成子囊孢子，所以子囊孢子是内生的。子囊常常埋藏于由普通单元体营养菌丝所组成的子实体内(见图 156)。

在担子菌阶段中，消失了有性器官。不过性作用仍然存在，其有性生殖借助于替代功能而继续进行。担子菌的核偶菌丝在营养生理上已能独立，而且它们总是占优势的，因而从此成为真正的营养性“真菌菌丝体”(Pilzmyzel)，再由它们绞结成子实体(见图 466)。当核偶期终止时产生担子(见图 419)。担子是担子菌的专门产孢结构，减数分裂在其中发生后，担孢子(与子囊孢子相反)在担子外面割裂形成。

综上所述，真菌可以分成四个发育阶段(即分成四大纲)：一、古生菌纲；二、藻菌纲；三、子囊菌纲；四、担子菌纲。

第一纲 古生菌纲 (Archimycetes)

古生菌或粘壶菌 (Myxochytridiales) 由下列四点特征识别:

1. 营养体只是由一个裸露的、而不是由一个细胞壁包围的原生质体而成。
2. 营养体在繁殖作用中整个地转变成生殖器官(这是整体产果式的, Holokarp)。
3. 古生菌纲所有各科中游动孢子的鞭毛都具有同样的细微结构: 它们总是长成光鞭式的鞭毛 (Peitschengeißel; 如图 17 的式样; 例如 Miller, 1958), 即光滑的鞭毛具有一段长而粗状的基部和一段略为尖细的尾梢(图 17, 1—7)。鞭毛的基部在电子显微镜下可以看出有一个鞘(如图 36 式样), 这个鞘包住 11 根细纤的长丝(与 51 图相类似)。其中有两根是中轴丝, 其周缘由 9 根双股纤丝所包围[如芸苔油壶菌 (*Olpidium brassicae*), Manton, Clarke, Greenwood 和 Flint, 1952; 内生集壶菌 (*Synchytrium endobioticum*), Kole, 1957; 十字花科根肿菌 (*Plasmodiophora brassicae*) 及马铃薯粉痂菌 (*Spongospora subterranea*), Kole 和 Gielink, 1961, 1962]。另外在某些代表中, 如在某些集壶菌属 (*Synchytrium*) 的种中(图 7), 这种尾鞭不明显或根本没有 (Ellison, 1945)。
4. 古生菌在其他植物的细胞内部营寄生生活[因此它们的生活是“内寄生式的”(Endobiontisch)]。

根据游动孢子鞭毛的数目和排列, 可以将这里讨论的古生菌区别成两大类群:

1) 游动孢子具有一根尾生的鞭毛 (Opisthokont), 即是鞭毛着生在游动孢子的尾部, 一根拖在后面起推进作用的鞭毛(图 3, 4)。这种类型的游动孢子发现于油壶菌科 (Olpidiaceen) 和集壶菌科 (Synchytriaceen)。

2) 游动孢子具有顶生长短不一的鞭毛 (Hererokont, 图 13, 2), 即是游动孢子头部着生两根长度不等的鞭毛[根肿菌科 (Plasmodiophoraceae) 的游动孢子]。一根鞭毛常常是短的, 几乎不易识别。它常向运动的前方摆动, 而长的一根则向后方摆动。

古生菌在系统发育上是一个异质的、多元的类群。它们的成员差不多都达到了相同高度的发展。其共同之点在于它们都是裸露的、有时呈变形虫状的菌体。作者感觉到在这里讨论的几个科中, 这些特征是原始的; 因而作者把古生菌看作是由鞭毛生物及粘菌营寄生生活而来的后代(图 2)。

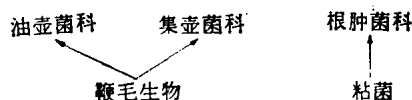


图 2 古生菌可能的进化关系

然而在某些退化的、营寄生生活藻菌的成员中, 如前毛壶菌目 (Hyphochytriales) 的异前毛壶科 (Anisopidiaceae, 图 46) 和卵菌目 (Oomyceten) 的链壶霉科 (Lagenidiaceae, 图 68) 中, 也显然发生了退化类型。在某几段生活中, 它们的细胞壁已经丧失, 因而在这些阶段中看起来与真正的古生菌相类似。许多作者, 例如 Sparrow (1960) 不赞同我们这个趋同

性的解释,他们认为这里所描述的全部古生菌是转化出来的,从而把它们置于相应的鞭毛壶菌科等等之中。

第一科 油壶菌科 (Olpidiaceae)

油壶菌科是一个极其简单地组成的科。在这个科中营养体整个地转变成为一个游动孢子囊。可以用在日本引致歪头菜 (*Vicia unijuga* A. Br.) 的一种病害的歪头菜油壶菌 (*Olpidium viciae* Kus.) 为例证 (Kusano, 1912)。

无性发育过程: 单鞭毛的游动孢子游动并有一个短暂的静止时期。在此时期内,它们在基物上作变形虫状爬行(图 3, 1)。在寄主植物叶片上可以来回爬行长达 24 小时之久,才静止下来,收缩了它们的鞭毛,并形成一层细胞壁,穿透表皮细胞壁并将它们的裸露原生质侵入表皮细胞内。在寄主细胞内通常是作为变形虫状的原生质体紧贴于寄主细胞核旁(图 3, 2—3)。其空细胞壁则残留在寄主表面。在其后的几天中,这团原生质体又形成细胞壁并发育成为游动孢子囊。然后游动孢子囊在开始成熟时(约 5—10 天后),由一个喙状突起物穿透寄主的细胞壁,游动孢子即经此喙状突起物释出外面(图 3, 4—5)。

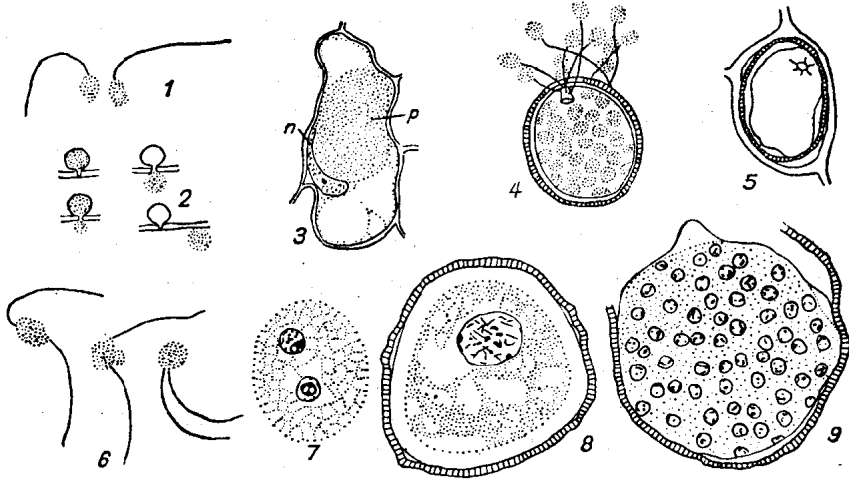


图 3 歪头菜油壶菌 (*Olpidium viciae* Kus.)

1. 正在爬行的游动孢子。2. 游动孢子的空细胞壁和正在穿透寄主细胞壁的游动孢子。3. 在寄主细胞内寄生菌的裸露营养体, n 寄主细胞的细胞核, p 寄生菌的原生质体。4. 正在萌发的游动孢子囊。5. 在寄主细胞内的空游动孢子囊。6. 一对游动配子的配合。7. 核配前的幼小合子。8. 成熟的休眠孢子。9. 正在开始萌发的多核休眠孢子。1—6×535; 7×600; 8—9×1200。(自 Kusano, 1912)。

有性发育过程: 在某些情况下,游动孢子,特别是过度成熟的游动孢子囊中排出的游动孢子,有如游动配子的功能,它们没有性别上的分化,而在一个变形虫状的休止期中能够成双接合[即质配(Plasmogamic),图 3, 6]。这个双鞭毛的合子也游动,同样有间歇期,而达到静止形成细胞壁,并将它的裸露的双核原生质注入寄主细胞内(图 3, 7)。在寄主细胞内又形成细胞壁。这种细胞壁有时分化成一层坚实的外孢壁(Exospor),一层纤薄的中孢壁(Mesospor)及一层膜质的内孢壁(Endospor)。因此这个合子成为休眠孢子(Dauser-spore)。核的结合,即核配(Karyogamic),直到来年春季休眠孢子萌发前几天才进行(图 3,

8)。这个二倍体细胞核接着发生多次有丝分裂,其中第一次显然是减数分裂。外孢壁破裂,中孢壁膨胀,由此而内孢壁穿过寄主细胞壁而形成出管(图3,9),使许多游动孢子散发于外。

歪头菜油壶菌的发育过程由下列特点识别: 1. 游动孢子囊可由游动孢子或由营养体产生。2. 这些接合的游动孢子并不是特定的有性细胞,而是普通的营养性繁殖细胞;它们的接合倾向是受外界条件支配的。3. 接合是在自由活动的游动孢子之间侵染寄主之前完成。4. 最初合子与单元体游动孢子一样是一个可以自由生活和运动的个体[“游动合子”(Planozygote)]。

寄生在水霉科(Saprolegniaceae)上的异宗网壶菌[*Dictyomorpha dioica* (Couch) Mull. = *Pringsheimiella dioica* Couch] (Mullins, 1961), 还有芸苔油壶菌, 有一个类似的发育过程。在不良条件下, 如碳元素等诸如此类不足时, 即导致合子产生。这个幼小的原生质体也是单核的, 但有可能在细胞核多到32个的时期这个合子还是裸露的, 然后才形成细胞壁并发育成为游动孢子囊(Nemeč, 1912)。相反, 寄生在欧洲婆婆纳(*Veronica beccaburga* L.) 根内的根油壶菌(*Olpidium radicale* Schwartz et Cook) (1928), 其游动孢子的接合在侵入寄主之后才发生: 两个游动孢子的裸露原生质体在寄主细胞内融合成一个合子, 然后发育成为一个厚壁的休眠孢子。

还不大知名的罗氏壶菌属(*Rozella*)的代表是在水霉(*Saprolegnieen*)等的菌丝内营寄生生活的。其游动孢子象油壶菌属的一样, 把裸露的原生质体注入寄主细胞内(图4,1)。不同的是在某些条件下, 此原生质体在寄主细胞内又可分割成若干部分, 或能消解寄主菌丝的横壁。这些割裂的部分成为相应的许多游动孢子囊的前体(图4,2)。因为休眠孢子只有在一定菌系组合时才能形成, 或许有两性现象的存在。象在根油壶菌中一样, 可能只有在侵入寄主内后, 质配才在其中发生(Sörgel, 1952a)。

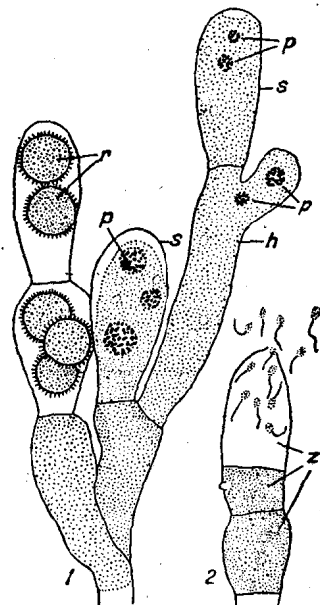


图4 异水霉罗氏壶菌(*Rozella allomycis* Foust)

1. 树状异水霉(*Allomyces arbuscula* Butl.) 的菌丝细胞h及两个游动孢子囊s, 内含寄生菌幼小而裸露的原生质体p。图左有两个被寄生菌消耗尽了的异水霉属(*Allomyces*)的游动孢子囊, 其中含有寄生菌的有刺的休眠孢子r。
2. 寄生菌在异水霉属的一个游动孢子内产生了三个它自己的游动孢子囊z, 最上面的一个正在排出它的游动孢子。X约650。(自Foust, 见Sparrow, 1960)。

第二科 集壶菌科(Synchytriaceae)

与油壶菌科的情况相反, 集壶菌科的营养体不是只转变成一个孢子囊, 而是发育成为一个孢子囊堆。还有不同于油壶菌科的地方, 在于集壶菌科直至生殖期开始, 营养体一直还保持着单核状态, 而且细胞核直径可以增大到25微米(见图7,5)。我们将讨论两个属, 一个是本科模式属, 集壶菌属(*Synchytrium*), 和一个地位还未肯定的属, 小壶菌属(*Micromyces*)。

种较多的集壶菌属的成员在高等植物上营寄生生活。各个种在它们的发育史上是有

不同的周期的。根据图 5 和表 1 的方式,我们理解为一种退化系列的分枝。

集壶菌属可能的起点阶段是长周期的发育史。其较重要的代表种,反光集壶菌(*Synchytrium fulgens* Schroet.), 是寄生在柳叶菜科 (*Oenotheraceae*) 植物的叶上并引起小橙红色瘤状物的形成 (Kusano, 1930; Karling, 1958a; B. T. Lingappa, 1958), 可惜还没有详细的研究。因此,我们另外举两个知道较详的例证讨论。

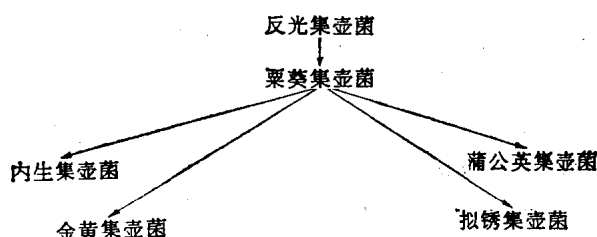


图 5 集壶菌属内可能的退化阶段

表 1 集壶菌属内的孢子萌发类型

菌 种	夏 孢 子 萌 发	休眠孢子萌发
反光集壶菌 (<i>S. fulgens</i> Schroet.)	外生性,有孢子堆	外生性,有孢子堆
栗葵集壶菌 (<i>S. callirrhoeae</i> Karl.)	内生性,有孢子堆	外生性,有孢子堆
内生集壶菌 [<i>S. endobioticum</i> (Schilb.) Perc.]	外生性,有孢子堆	内生性,无孢子堆阶段
蒲公英集壶菌 (<i>S. taraxaci</i> de By. et Wor.)	内生性,有孢子堆	内生性,无孢子堆阶段
金黄集壶菌 (<i>S. aureum</i> Schroet.)	——	外生性,有孢子堆
拟锈集壶菌 (<i>S. decipiens</i> Farl.)	内生性,有孢子堆	——
葛藤集壶菌 (<i>S. puerariae</i> Miy.)		

无性发育过程: 如内生集壶菌 [*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc.] 经历的无性发育过程那样(图 7 和 8): 游动孢子达到它的适宜组织上静止,收缩其鞭毛,形成一层纤薄的细胞壁,然后在表皮的外壁上溶解一个小孔,将裸露的原生质体输入寄主细胞内。其空细胞壁壳象油壶菌属的一样留在寄主表面(图 3, 2)。寄主细胞因寄生物注入而膨大;其周围的基础组织的重复分裂而形成一个如图 10 式样的小肿瘤。裸露的原生质逐渐发育成内含物呈橙红色的夏孢子(图 7, 5)。因为夏孢子萌发长成孢子堆,故又称夏孢子为原孢子堆(Prosorus)或细胞原(Intialzelle)。它们有立即萌发的能力。孢子内壁穿过孢子外壁伸出一个短的凸起,使全部内含物溢流到寄主细胞内的空隙部分[即“迁移作用”(Migration)];图 8, 1—3]。在细胞核发生重复分裂之后,与细胞核位置无关的细胞质聚集成浓稠的细胞质线,将原生质分割成若干部分。每一部分的原生质外面都包有一层薄壁。这是将来的游动孢子囊(图 8, 4—5);它们受到各方面的挤压,从孢子堆脱离出来(图 8, 6),并放出许多游动孢子。

有性发育过程: 我们以(较有名的)栗葵集壶菌(*Synchytrium callirrhoeae* Karl.) 为例证说明(图 6)。某些游动孢子(可能是从过分成熟游动孢子囊释出的?)可以具有象游动配子样的功能。这种游动孢子游到与另一个已经静止的游动孢子接触时,即同它接合(图 6, 6—7)。幼小合子收缩它的鞭毛,分泌出一层薄的细胞壁。它们的内含物以游动孢子方式注入表皮细胞内。二倍体的原生质体为双层的细胞壁包围,然后逐渐发育成休眠孢子(图 6, 9)。由于寄主细胞质的参加,一层厚的细胞壁,即孢子外壁,淀着在休眠孢子上。通过

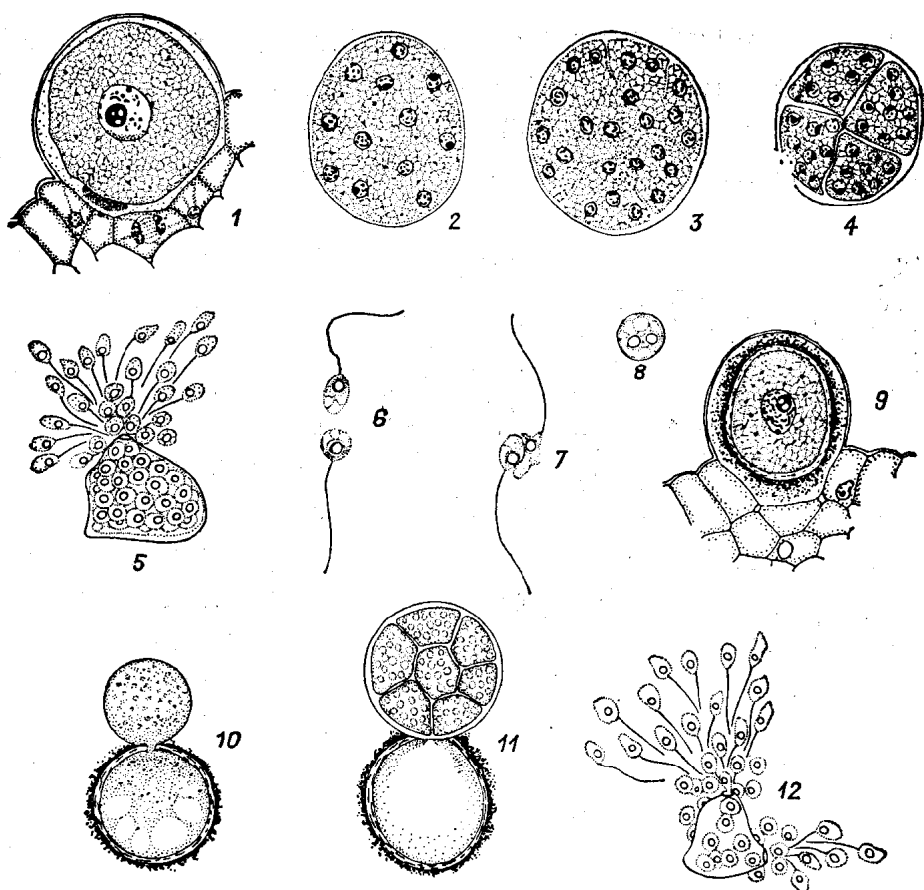


图6 粟葵集壶菌 (*Synchronium callirrhoeae* Karl.)

无性发育过程: 1. 侵入表皮细胞的游动孢子的原生质体形成一层薄壁并逐渐发育成夏孢子。2—4. 夏孢子内含物在孢子内部已经分化形成一个游动孢子囊堆(内生孢子堆的形成)。5. 一个脱离出来的游动孢子囊和它的游动孢子正在游动。有性发育过程: 6—7. 两个游动孢子的配合。8. 年幼的、外围细胞壁的合子。9. 表皮细胞内的厚壁的休眠孢子。10—11. 休眠孢子的萌发, 内孢子逸出于休眠孢子外, 并在那里割裂形成一个游动孢子囊堆(外生孢子堆的形成)。12. 从孢子内壁某处脱离出来的一个游动孢子囊并正在放出游动孢子。1×800; 2—5, 9—12×670; 6—8×860。(自 Karling, 1958b)。

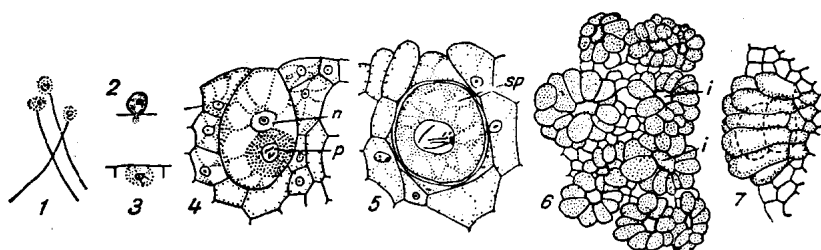


图7 内生集壶菌 [*Synchronium endobioticum* (Schilb.) Perc.] 的夏季发育史(无性发育过程, 感染寄主及夏孢子的形成)

1. 游动孢子。2—3. 感染过程。4. 在过度生长表皮细胞内寄生物的幼小原生质体 P 及寄主细胞核 n。5. 成熟的夏孢子 sp。6. 感染中心, 在簇瘤内的一些厚壁干瘪的细胞 i 是受了感染的表皮细胞。7. 簇瘤的侧面观。1×520; 2—3×1,270; 4—5×270; 6—7×100。(自 Curtis, 1921)。

较长的休眠期后,大多到次年春季才萌发。象夏孢子萌发的方式一样,孢子内壁连同它的内含物溢出外面并分割成几个孢子囊(图 6, 11)。最后这些孢子囊被挤压而各自脱离,每一孢子囊(可能经过一次减数分裂)释放出许多游动孢子(图 6, 12)。

反光集壶菌的发育阶段的特点是,不论无性生殖的夏孢子,或有性阶段的休眠孢子,

都不象油壶菌属,萌发时不直接放出游动孢子,而都要经过上述的游动孢子囊堆的阶段(间接的游动孢子形成)。这里孢子堆在萌发开始时,从母细胞释放到外面,因此,这个菌的发育是在母细胞的外部进行的(即外生孢子堆的形成)。

集壶菌属的一些其他种的发育史,可能是从这种长发育史的基础类型,由其发育过程的逐步减短而导致的等级。

退化发展的第一阶段,可以用寄生在锦葵科(Malvaceae)植物上的栗葵集壶菌(Karling, 1958b)为代表。萌发的夏孢子的内含物虽然仍旧分化成游动孢子囊堆,但是这种孢子堆不再溢出于胞外,而是始终都包闭在薄壁的夏孢子内(内生孢子堆的形成),直到各游动孢子囊通过整个孢壁的开

裂才获得释出的机会(图 6, 1—5)。与之相反,萌发的休眠孢子还是象反光集壶菌的一样,仍旧按外生孢子堆方式进行(图 6, 10—12)。

关于进一步的退化阶段(图 5),可用马铃薯癌肿病原菌,内生集壶菌(图 9, 7)及寄

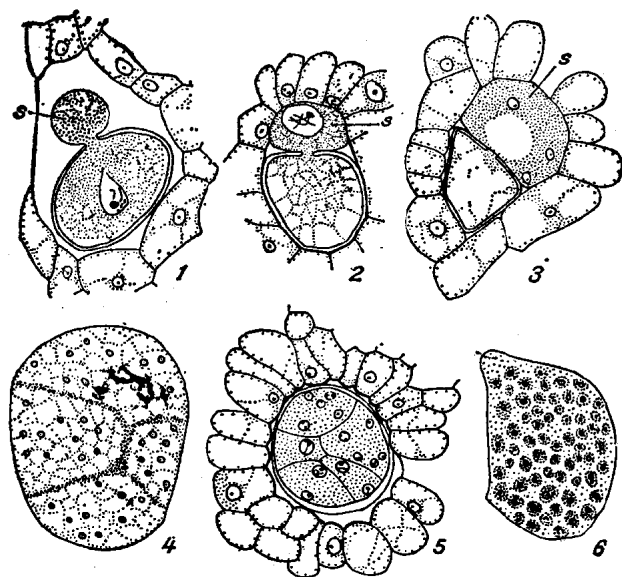


图 8 内生集壶菌 [*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc.] 的夏季发育史(无性发育过程)

1—3. 夏孢子的萌发, s 表示未成熟的孢子堆。4. 排出的孢子堆,即将形成的细胞壁可以从浓厚的细胞质线显示出来。5. 包含 5 个未成熟、每个具有几个核的游动孢子囊堆,而且刚形成了它的细胞壁。6. 一个成熟的游动孢子囊脱离出来,并正在开始形成芽管。1—3, 5×270; 4, 6×530。(自 Curtis, 1921)。

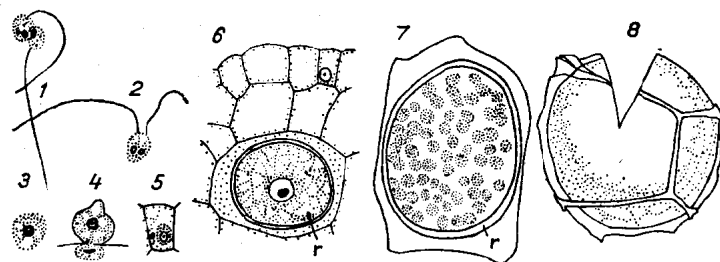


图 9 内生集壶菌 [*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc.] 的冬季发育史(有性发育过程)

1—3. 一对游动配子的配合。4—5. 幼小的合子的入侵。6. 未成熟的休眠孢子 r。7. 寄主细胞内的休眠孢子,其中游动孢子原基正在成熟。8. 已释放完毕的休眠孢子。1×1100; 2—5×1270; 6×270; 7—8×520。(自 Curtis, 1921)。

生在蒲公英属 (*Taraxacum*) 植物上的蒲公英集壶菌 (*Synchytrium taraxaci* de By et Wor.) 作代表。当休眠孢子萌发时,形成孢子堆的阶段受到抑制,象油壶菌属一样,休眠孢子直接发育成游动孢子囊并直接萌发产生游动孢子。所不同的是在夏孢子萌发时,还有孢子堆的形成。只是在蒲公英集壶菌中,游动孢子囊堆的迁移活动已经停止。

寄生在许多科的百余种以上显花植物的金黄集壶菌 (*Synchytrium aureum* Schroet.) (图 10), 以及寄生在豆科 (Leguminosae) 植物上的北美的拟锈集壶菌 (*Synchytrium decipiens* Parl.) 和日本的葛藤集壶菌 (*Synchytrium puerariae* Miy.) 属于另外一种退化类型。两种孢子类型的形成之一受到抑制,在金黄集壶菌中夏孢子世代被抑制,而在拟锈集壶菌和葛藤集壶菌中,却不发生休眠孢子阶段。由于两种孢子世代之一被抑制,因而上述集壶菌属的各个种成为短发育史类型了。还有在金黄集壶菌中,内孢子的迁移活动仍然发生 (图 11), 可是在拟锈集壶菌及葛藤集壶菌中,这种迁移活动却受到抑制。

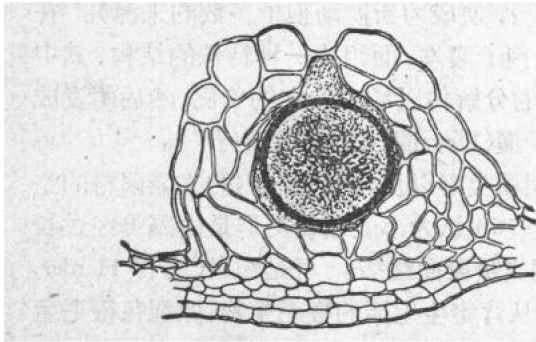


图 10 金黄集壶菌 (*Synchytrium aureum* Schroet.) 在过度生长的表皮细胞内的休眠孢子,周围有一小瘤状物的增生组织
×93。(自 Rytz, 1907)。

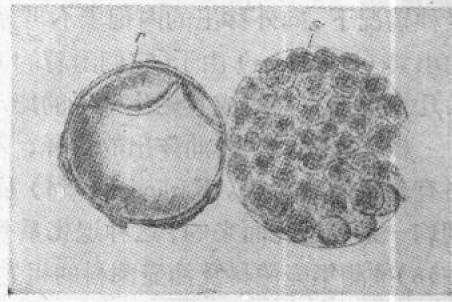


图 11 金黄集壶菌 (*Synchytrium aureum* Schroet.) 的休眠孢子 r 及溢出的孢子堆 s, 后者已割裂成许多单位的游动孢子囊。
×255。(自 Rytz, 1907)。

生活于藻类但对其研究还不完整的小壶菌属及其近似的菌类可能有类似退化阶段的存在 (Canter, 1949; Karling 1954; Riehl, 1956)。就现在所知,其休眠孢子完全按粟菱集壶菌方式 (图 6, 10—12) 萌发形成外生游动孢子囊堆。对藻细胞的侵染象集壶菌属的一样 (图 7, 2—3) 通过游动孢子进行。泄入细胞内的裸露的原生质体分泌一层坚固的细胞壁,然后成为夏孢子 (即“原孢子堆”;见图 12, 1)。当夏孢子萌发时,发生前述的内孢子的

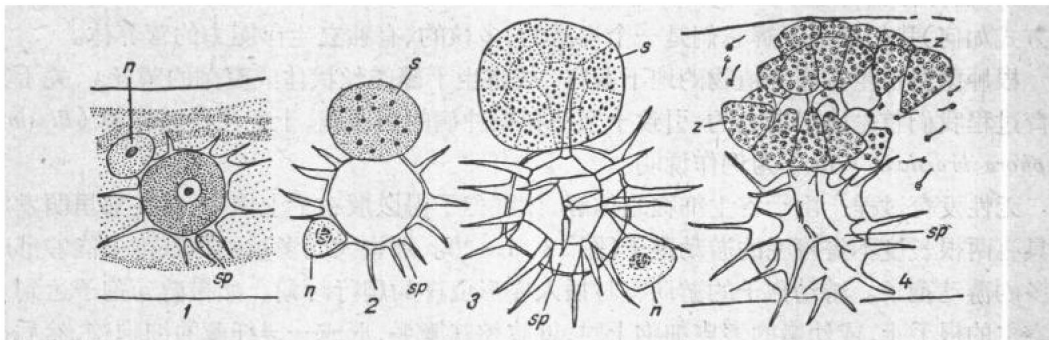


图 12 接合藻小壶菌 (*Micromyces zygogoni* Dang.) 的无性发育

1. 在水绵 (*Spirogyra*) 丝状体内寄生菌的原生质体正在发育形成一个有刺的夏孢子 sp。2 及
3. 夏孢子的萌发,内孢子已经逸出并正在分割成一个游动孢子囊 (z) 堆 s。4. 在水绵丝状体内正在萌发的游动孢子囊。n 寄主细胞核。×560。(自 Couch, 1931)。

迁移活动,孢子堆中的内含物按小室分割成许多扇状的游动孢子囊(见图 12, 2—4)。游动孢子囊由于孢子堆壁的破裂而独立出来,并通过原有的芽孔散发出活动的或变形虫样的游动孢子。

在接合藻小壶菌(*Micromyces zygonii* Dang.)(图 12)的典型中,游动孢子有直接重复侵染的能力。可是在费希尔小壶菌[*Micromyces Fischeri* (Scherff.) Sparr]的典型中,游动孢子的活力很差,大多数不具有鞭毛。游动孢子很快达到静止,形成细胞壁,然后通过小孔释放出 2—6 个活泼而群集能动的、具有一根拖曳在后面的鞭毛的“次生游动孢子”(Canter, 1949)。

对这种两游现象(Diplane)的解说是具有困难的。人们可能认为普通游动孢子的脱去细胞壁与分裂有联系。在这种情况下,费希尔小壶菌的夏孢子在萌发时是按外生孢子堆集壶菌普通方式完成的。这种脱去细胞壁的游动孢子也可以认为是能动游动孢子囊的改装了的遗迹(因为这种游动孢子在它们形成壁膜后,便成为新游动孢子多数的来源)。在这种情况下,向外移出的内孢子不再分割成游动孢子囊堆,而组成一种特殊的结构,其中的小囊(Kammern)由于(它们附着的)内孢子壁的分解得以成为独立的单位,然后萌发成为几个变形虫样的或具尾生鞭毛的能动游动孢子囊(即所谓“初生游动孢子”)。

根据人们的判断而作出的解释,对于小壶菌属类群以及包括它在内的集壶菌科的整科有着不同的看法。Karling (1954) 及 Rieth (1956) 认为小壶菌属类群是由藻类经过长期的一系列退化而来的,这种退化系列到集壶菌属阶段而终结。可是作者(还有 Harder, 1958)推测集壶菌科及油壶菌科的祖先应当直接从营寄生生活的鞭毛生物,原绿色鞭毛生物(Protochlorinae)类型中去探索,因为它们的游动孢子同样具有一根起推进作用的鞭毛。

第三科 根肿菌科(Plasmodiophoraceae)

根肿菌科(Karling, 1942a)在古生菌纲内,由下列两个特征识别:

1) 游动孢子有两根长短不一的鞭毛(Heterokont),即是游动孢子在它们的头部(即顶生)着生两根长度不等的光鞭式的鞭毛(Peitschengeißeln)而没有粗壮的基段(图 13, 2; Kole 及 Gielink, 1962)。由于游动孢子鞭毛的不同,因而根肿菌科同前两科之间可能没有直接的亲缘关系。

2) 营养体在寄主细胞内形成真正的变形体(Plasmodium)。这种变形体(不管其形成的方式如何)我们很易了解它们是一个裸露的、多核的、有独立生存能力的营养体。

根肿菌科寄生在高等植物的地下器官,或寄生于藻类丝状体或真菌的菌丝。关于其发育过程我们首先以最著名的、引致十字花科根肿病的病原菌,十字花科根肿菌(*Plasmodiophora brassicae* Wor.)为例作说明。

无性发育过程:由于寄主细胞的体解,休眠孢子得以散布于土壤中,并在那里萌发产生具有两根长度不等鞭毛的游动孢子(图 13, 1—2)。那些大得多核的休眠孢子能够形成较多的游动孢子。游动孢子的游动有时插入变形虫样的爬行时期。如果游动孢子达到合适寄主的根毛上,或幼嫩的表皮细胞上时,就收缩其鞭毛,形成一层纤薄的细胞壁,然后把裸露的原生质体注入细胞内(图 13, 3)。倘若一个休眠孢子直接与根毛相接触,其裸露的原生质体能够直接侵入寄主细胞内而不再有游动孢子的形成。

原生质体在寄主细胞内发育成为一个多核的变形体(核的数量可达 2—300 个之多;

图 13, 5)。多核的变形体本身分裂或通过芽殖能形成幼小的子变形体。借助于这种原生生物式的子变形体进行的这种无性增殖过程有时称为直接增殖 (Schizogonie)。其母变形体称为裂殖母体 (Schizont), 而子变形体称为裂殖子体 (Meront)。幼小的变形体在将寄主细胞壁部分溶解后以变形虫式的运动从寄主的一个细胞移至另一个细胞 (图 13, 4)。在这种运动过程中, 它们伸出一条无色原生质的带状物 (即伪足, Pseudopodium), 其余原生质随之流入。当不良条件开始时, 变形虫本身或其分割部分分泌出一层细胞壁样物将它们包围住 (即“壁膜形成”) (图 13, 10)。而在正常条件恢复时, 细胞壁被溶解, 变形体又恢复它的正常功能。

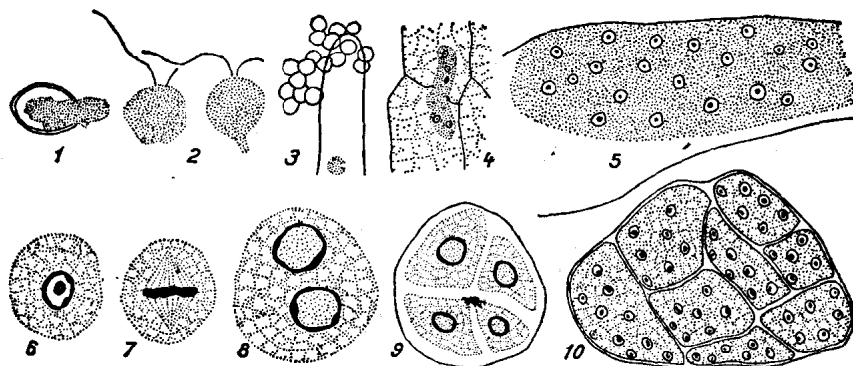


图 13 十字花科根肿菌 (*Plasmodiophora brassicae* Wor.) 的无性发育史

1. 一个萌发的休眠孢子正在散发出游动孢子。2. 具有两根长度不等鞭毛的游动孢子。3. 留在田芥菜 (*Sinapis arvensis* L.) 根毛上的空游动孢子的细胞壁; 根毛内部有一个侵入的原生质体。4. 在形成层中通过细胞壁蠕动的变形体。5. 根毛中部分的多核变形体。6. 变形体割裂后产生的一个单核的变形体, 它将进一步发育成一个夏孢子囊。7—8. 夏孢子囊的发育各个时期。9. 包含有四团裸露原生质球的未成熟的夏孢子囊, 这些原生质团割裂变圆成游动孢子。10. 大的已经分割了的变形体, 每一割裂部分形成了壁膜。1×约 1100; 2×约 2000; 3×约 670; 4×约 130; 5 及 10×730; 6—9×3000。(1 自 Honig, 1931; 2 自 Ledingham, 1934; 3 自 Rochlin, 1933; 4 自 Kunkel, 1918; 5—10 自 Cook 及 Schwartz, 1930)。

当繁殖成熟时, 变形体分割成一些单核的单位, 这些单位变为圆形 (图 13, 6), 其中的细胞核分裂二次或三次, 于是为了一层纤薄无色的细胞壁所包围 (即夏孢子囊)。夏孢子囊的内含物又分割成 4 或 8 个单核的单位 (图 13, 9), 每一单位发育变圆, 呈梨形, 具有长短不一双鞭毛的游动孢子而发散出来, 从此又继续其侵染链。

有性发育过程: 游动的游动孢子在一定的必要的条件下有如游动配子的功能。两个或更多的游动孢子配合, 形成的合子侵入寄主细胞内, 在其中两性核发生核配。结果产生一个多核的二倍体的变形体。它们的细胞核在无性阶段终结的同时, 也进行了减数分裂 (P. Heim, 1955; Kole, 1955)。变形体分割成一些单核的单位, 每一单位变圆, 最后为了一层相对较薄的壁所包围 (图 14, 5—7), 形成直径约 4 微米大的单元体的休眠孢子。经过一段休眠期后, 休眠孢子又萌发产生具有鞭毛的或变形虫样的游动孢子 (图 13, 1)。

寄生在矮小大叶藻 (*Zoostera nana* Roth.) 根茎上的双尾根肿菌 (*Plasmodiophora bi-caudata* J. Feldm.) 大体上与十字花科根肿菌的发育过程相类似。可是在这个种中核配的完成并不发生于寄生期中寄主细胞内, 可能仍旧象古生菌一样, 一般在侵染期前在游动孢子交配终止时紧接着就完成了 (G. Feldmann, 1956)。