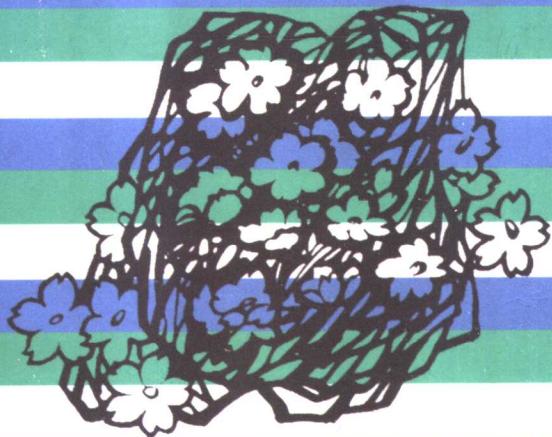


• 华夏英才博士论文文库 •

丛枝菌根生态生理

李晓林 冯 固 / 等著



华文出版社

·华夏英才博士论文文库·

丛枝菌根生态生理

李晓林 冯固 等著

华文出版社

图书在版编目(CIP)数据

丛枝菌根生态生理/李晓林等著. - 北京:华文出版社,
2001.9

ISBN 7-5075-1178-2

I. 丛… II. 李… III. ①丛枝菌属 - 菌根 - 植物生态学
②丛枝菌属 - 菌根 - 植物生理学 IV. Q949.329

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 033039 号

华文出版社出版

(邮编 100800 北京市西城区府右街 135 号)

网址:<http://www.hwcbs.com>

电子信箱:webmaster @ hwcbs.com

电话 (010)63096781 (010)66063891

新华书店经销

北京市通县大中印刷厂印刷

850×1168 32 开本 11.5 印张 300 千字

2001 年 9 月第 1 版 2001 年 9 月第 1 次印刷

*

定价:25.00 元

前　　言

严格地来讲，自然界中的多数植物没有根系，只有菌根。因此，有关植物的研究如果不考虑菌根或者对菌根的影响就不能全面反映植物生长的真实情况。

菌根，英文名 Mycorrhiza 来自希腊语 mycor (真菌) 和 rhiza (根系)。其字面含义是由真菌和植物根系所构成的共生的“根”。菌根的菌丝一端侵入植物根系，另一端延伸在土壤中，从而使得寄主植物的根系不再是传统意义上单纯的根本身，而成为根系与真菌的复合体。

自然界有多种类型的菌根，丛枝菌根是其中最重要的一类。丛枝菌根真菌是非常古老的真菌，化石证据表明最早的丛枝菌根真菌起源于 4.62~3.53 亿年以前，几乎与陆生植物同时出现在地球上。自 Frank 1894 年第一次发现菌根后的一百余年以来，人们逐渐认识到地球上 80% 以上的陆生植物都能够与丛枝菌根真菌形成共生体。然而，在很长的一段时间里丛枝菌根并没有引起人们特别的重视。近 30 年来，随着科学技术的进展，对丛枝菌根的研究已日益广泛和深入。人们从菌根的基本结构、生理生化、生态等不同角度对丛枝菌根进行了广泛深入的研究。现已认识到丛枝菌根真菌能够显著地增加植物对磷、锌、铜等营养元素的吸收，从而促进植物生长，提高植物在逆境中的生存能力。表现在农林业生产上，菌根能提高磷肥利用率，减少施肥量；提高植物耐旱、耐盐碱和重金属污染等的能力；减轻某些土传病害，加快矿区废弃地的复垦速度；它在自然生态系统中同样发挥着重要的作用，它可增加植物对土壤养分的吸收，提高豆科植物根瘤的固氮活性，提高生态系统的稳定性。

丛枝菌根真菌是一类特殊的真菌。一方面它对寄主植物的选择专一性不高，同一种丛枝菌根真菌可以同时侵染多种不同的植物；另一方面它与植物是共生关系，它的生存依赖活体高等植物。

目前尚不能在培养基上对其进行纯培养,因此极大限制了对它的深入研究及其在生产实践中的大规模应用。一旦纯培养的问题得到突破,将为菌根的研究和应用带来重大进展。

与国外同行的工作相比,我国丛枝菌根的研究虽然起步较晚,但经过 30 余年的努力,在许多方面已形成独具特色的研究体系,并取得了诸多研究成果。著者于 1986 年开始从事丛枝菌根真菌研究工作,先后多次承担了国家自然科学基金课题面上项目,杰出青年基金项目和国家自然科学重大基金项目,在菌根的生态、生理以及应用等方面开展了广泛深入的研究,取得了明显的进展,积累了大量的资料。本书以我们十余年积累的研究结果为主要资料来源,总结了丛枝菌根真菌与植物共生关系的生态生理学研究进展,包括丛枝菌根真菌的基本原理、菌根研究和应用方法与技术,菌根真菌生物学特性、菌根真菌与植物相互作用的机理,菌根真菌活化土壤养分的机理,菌根真菌与解磷细菌、固氮菌的耦合机理,菌根真菌提高植物抗逆性机理等,并希望藉此能够推动我国的菌根研究与应用事业的发展。书中第 2 章和第 8 章的部分内容由张美庆研究员和王幼珊副研究员执笔撰写,其余章节由李晓林、冯固负责撰写,姚青、宋勇春、毕银丽、陈保东等同学也参与了材料准备和部分写作工作。

最后,对国家自然科学基金委员会长期以来为我们的研究工作提供经费资助(项目编号:重大基金 39790100,杰出青年基金 39525019,面上项目 40071050 和 49961005)表示衷心的感谢。同时我们还要感谢华夏人才出版基金、华文出版社为著作的出版提供的经费支持。

由于作者知识水平有限,难免有错误与不妥之处,敬希读者指正。

著者

2001 年 3 月 30 日于北京

目 录

第 1 章 丛枝菌根的结构与功能	(1)
1.1 菌根概述	(1)
1.2 丛枝菌根的结构与功能	(4)
1.2.1 菌丝	(5)
1.2.2 丛枝(arbuscule)	(7)
1.2.3 泡囊(vesicle)	(10)
1.2.4 辅助细胞(Auxiliary)	(11)
1.2.5 孢子和孢子果(spore and sporocarp)	(11)
第 2 章 丛枝菌根真菌的分类与资源	(13)
2.1 丛枝菌根真菌的系统分类地位.....	(13)
2.2 丛枝菌根真菌的系统分类研究.....	(14)
2.3 丛枝菌根真菌属的特征.....	(17)
2.4 丛枝菌根真菌种的鉴定.....	(20)
2.5 丛枝菌根真菌分类鉴定中存在的问题与对策.....	(45)
2.6 我国丛枝菌根真菌分类及资源研究状况.....	(47)
第 3 章 丛枝菌根与植物矿质营养	(49)
3.1 丛枝菌根与植物磷营养.....	(49)
3.1.1 菌根效应.....	(51)
3.1.2 丛枝菌根真菌侵染与植物磷营养状况.....	(59)
3.1.3 磷的贮存和利用.....	(61)
3.1.4 丛枝菌根真菌与植物磷效率.....	(61)
3.1.5 丛枝菌根对土壤磷的吸收.....	(63)

3.1.6	菌根菌丝对植物生长及其磷营养状况的贡献	(64)
3.1.7	丛枝菌根对石灰性土壤不同形态无机磷源的活化利用	(66)
3.1.8	丛枝菌根真菌对石灰性土壤不同形态有机磷源的活化利用	(71)
3.1.9	菌根植物与非菌根植物可利用的磷源的差异性问题	(79)
3.1.10	丛枝菌根真菌改善植物磷营养状况的机理	(83)
3.2	丛枝菌根与植物氮素营养	(99)
3.2.1	丛枝菌根真菌对氮素的吸收	(100)
3.2.2	丛枝菌根真菌提高氮肥利用率的效应	(102)
3.2.3	不同形态氮肥对植物生长的影响	(103)
3.3	丛枝菌根与植物钾素营养	(104)
3.4	丛枝菌根真菌与植物的微量元素营养	(107)
3.4.1	丛枝菌根真菌改善植物微量元素营养的作用	(107)
3.4.2	根外菌丝对土壤锌、铜养分的吸收和运输	(112)
3.4.3	石灰诱导失绿与丛枝菌根真菌对铁的吸收	(117)
3.4.4	丛枝菌根真菌与植物锰营养	(120)
3.5	菌丝际和菌丝际效应	(121)
3.5.1	“菌丝际”和“菌丝际效应”概念的提出	(121)
3.5.2	“双隔网盆栽技术”是研究“菌丝际效应”的可行方法	(122)
3.5.3	菌丝际效应	(124)
第4章	植物根间菌丝桥及其物质传递	(132)
4.1	菌丝桥的检测	(133)
4.2	菌丝桥与物质传递	(136)

4.2.1	碳水化合物的传递	(136)
4.2.2	矿质养分的传递	(138)
4.3	菌丝桥的生态意义	(143)
4.3.1	菌丝桥的建立有利于幼苗的成活和早发	(143)
4.3.2	在植物群落中的作用	(143)
4.3.3	减少养分的淋失,加快养分的循环,提高 养分的利用率	(144)
4.3.4	提高生态系统自然资源的利用效率	(145)
第 5 章 丛枝菌根真菌与植物抗逆性		(147)
5.1	丛枝菌根真菌与耐盐性	(147)
5.1.1	盐渍环境中丛枝菌根真菌的分布及其影响响 因素	(147)
5.1.2	盐胁迫对丛枝菌根真菌生长的影响	(148)
5.1.3	盐害对菌根形成的影响	(149)
5.1.4	盐渍土壤上植物与丛枝菌根真菌的共生关系 ..	(150)
5.1.5	丛枝菌根提高植物耐盐性的机理	(160)
5.2	丛枝菌根真菌与植物水分状况	(168)
5.2.1	丛枝菌根真菌对植物水分代谢的影响	(169)
5.2.2	丛枝菌根真菌增强植物耐旱能力的作用机制 ..	(172)
5.3	丛枝菌根真菌与重金属污染	(178)
5.3.1	重金属污染土壤上丛枝菌根的形成和发育	(180)
5.3.2	污染土壤中的丛枝菌根真菌 - 植物 共生体	(184)
5.3.3	丛枝菌根真菌提高植物耐重金属毒害能力 的机理	(193)
5.3.4	丛枝菌根在重金属污染土壤生物修复中 的应用	(199)

第6章 丛枝菌根真菌与土壤微生物之间的相互作用	(204)
6.1 菌根真菌与固氮菌间的相互作用	(204)
6.1.1 丛枝菌根真菌与根瘤菌的相互作用	(204)
6.1.2 丛枝菌根真菌与放线菌和兰细菌的相互作用	(206)
6.1.3 丛枝菌根真菌与自生或联合固氮菌间的相互作用	(207)
6.2 丛枝菌根真菌与解磷细菌间的相互作用	(209)
6.2.1 丛枝菌根真菌对解磷微生物在根际定殖的影响	(209)
6.2.2 解磷细菌对丛枝菌根菌形成和功能发挥的影响	(211)
6.2.3 丛枝菌根菌和解磷细菌双接种对植物的效应	(211)
6.3 丛枝菌根真菌与植物的抗病性	(215)
6.3.1 丛枝菌根真菌对植物病害的影响	(216)
6.3.2 丛枝菌根真菌影响抗病性的机理	(218)
6.3.3 管理措施与植物的抗病性	(222)
第7章 丛枝菌根真菌的生物学特性	(224)
7.1 丛枝菌根真菌侵染植物的一般过程	(224)
7.1.1 孢子萌发	(225)
7.1.2 侵染前真菌菌丝的生长与形态特征变化	(227)
7.1.3 附着胞的形成	(228)
7.1.4 菌丝的侵入与侵染单元的发育	(231)
7.1.5 丛枝的形成与发育	(232)
7.1.6 泡囊的形成与发育	(233)
7.1.7 根外菌丝的生长和孢子的产生	(233)
7.1.8 丛枝菌根中物质运输的过程	(236)
7.2 <i>Gigaspora margarita</i> 生活史的观察	(237)

7.2.1	孢子萌发的特性	(237)
7.2.2	菌丝的伸长特性	(238)
7.2.3	菌丝内原生质的流动	(239)
7.2.4	萌发孢子的菌丝伸长速率	(240)
7.2.5	菌丝的伤愈现象	(240)
7.2.6	辅助细胞的产生	(241)
7.2.7	<i>Gi. margarita</i> 对转移 Ri T-DNA 胡萝卜根的侵染...	(243)
7.2.8	菌丝在根内的分布	(245)
7.2.9	共生联合体的根外菌丝内原生质的双向流动 ...	(246)
7.2.10	侵染后形成的辅助细胞.....	(247)
7.2.11	新生 <i>Gi. margarita</i> 孢子的形成及其再 萌发与侵染的能力.....	(247)
7.3	<i>Sclerotystis sinuosa</i> 生活史的观察	(249)
7.3.1	<i>S. sinuosa</i> 与转移 Ri T-DNA 胡萝卜根器官 双重培养的方法	(251)
7.3.2	孢子果的萌发	(251)
7.3.3	萌发菌丝的特性	(252)
7.3.4	<i>S. sinuosa</i> 对转移 Ri T-DNA 胡萝卜根器官 的侵染	(253)
7.3.5	新孢子果的形成及其再萌发	(255)
第 8 章 丛枝菌根与生态系统.....		(257)
8.1	丛枝菌根的起源	(257)
8.1.1	丛枝菌根真菌的起源与进化	(257)
8.1.2	寄主植物的进化	(259)
8.1.3	土壤肥力的进化	(260)
8.2	丛枝菌根的生态分布	(261)
8.2.1	寄主植物	(261)

8.2.2	影响丛枝菌根真菌分布的因素	(262)
8.3	丛枝菌根真菌在生态系统中的作用	(269)
8.3.1	丛枝菌根真菌与植物群落结构	(270)
8.3.2	丛枝菌根与植物群落的资源利用和分配	(270)
8.3.3	丛枝菌根真菌的多样性与植物的多样性	(272)
8.3.4	丛枝菌根根际微生态系统养分循环	(274)
8.3.5	其它	(275)
第9章 丛枝菌根真菌的应用		(279)
9.1	接种剂生产技术	(280)
9.1.1	接种剂生产系统	(281)
9.1.2	菌种-宿主植物的选择	(282)
9.1.3	接种剂的评价	(285)
9.2	接种方式与接种时间	(286)
9.2.1	接种方式	(286)
9.2.2	接种时间	(288)
9.3	应用的作物类型	(288)
9.3.1	蔬菜	(289)
9.3.2	果树	(293)
9.3.3	大田作物	(296)
9.3.4	其它	(297)
9.4	丛枝菌根真菌应用中的管理	(298)
9.4.1	种植制度	(298)
9.4.2	农药、化肥的使用	(299)
9.4.3	生草栽培	(300)
9.5	丛枝菌根真菌的应用展望	(300)
参考文献		(302)

第1章 丛枝菌根的结构与功能

1.1 菌根概述

自然界普遍存在着植物与真菌的共生现象,即真菌菌丝的一端着生在植物根系内部,另一端延伸到土壤中。真菌需要从植物根部获得自身生长所需要的碳水化合物和一些生长物质,同时真菌的菌丝可以从土壤中吸收矿质营养元素和水分等,并通过菌丝内部的原生质环流快速地将它们运转到根内部供植物生长需要。从解剖学和生理学的观点来看,这种由真菌与植物根系形成的共生体已经不再是真正意义上的“根系”了,故称之为菌根(Mycorrhizas 或 Mycorrhizae)。能够形成菌根的真菌叫菌根真菌(Mycorrhizal fungus),形成菌根的植物被称为菌根植物(Mycorrhizal plant)或寄(宿)主植物(Host plant),不能形成菌根的植物被称作非菌根植物(non-mycorrhizal plant)或非寄主植物(non-host plant)。习惯上常将菌根真菌也称为菌根,但这种称谓缺乏严密性。

根据菌根的解剖学特征或寄主植物的特征可以将其划分为几种不同的类型。按照菌根真菌在植物体内的着生部位和形态特征分为内生菌根(Endomycorrhizas 或 Endotrophic mycorrhiza)、外生菌根(Ectomycorrhizas 或 Ectotrophic mycorrhiza)和内外生菌根(Ectendomycorrhizas);按照寄主类型划分有兰科菌根(Oncid mycorrhizas)、杜鹃花科菌根(Ericoid mycorrhizas)、水晶兰类菌根(Monotropoid mycorrhizas)和浆果莓类菌根(Arbutoid mycorrhizas)等。

外生菌根的显著特点是：其一，菌根真菌侵入幼嫩根的皮层，在皮层细胞的间隙中形成密质的网状结构，由于这一结构特征首先为德国学者 Harteg 所发现，故后人称之为哈蒂氏网 (Hartig net)；其二，大量的菌根菌丝缠绕在植物幼根的外面形成一个菌套 (mantle)；其三，根外菌丝延伸到土壤中形成菌丝网和子实体；其四，植物根系形态发生一些变化，如变短、变粗、无根毛等。能够与外生菌根真菌建立共生关系的植物几乎全是森林中的木本植物。

内生菌根的特点是菌根菌丝不仅能够着生在植物根系皮层细胞间隙之中，而且还能够侵入皮层细胞的细胞壁，与细胞原生质膜直接接触，进行信息和物质交换。与此同时，植物根系的形态、表面颜色等特征不发生明显的变化，或者有细微的变化但用肉眼很难加以区分。内生菌根包括丛枝菌根和杜鹃花科植物菌根、兰科植物菌根。丛枝菌根真菌的菌丝无横隔膜，在根皮层细胞内能够形成丛枝 (arbuscule) 结构，有的还能够在皮层细胞间或胞内形成泡囊 (vesicle) 结构。因此这类真菌形成的菌根过去也被称作泡囊-丛枝菌根 (Vesicular-arbuscular Mycorrhiza, 简称 VA 菌根)。能够形成丛枝菌根的植物主要是一年生草本植物和多年生的灌木或一些果树。杜鹃花科植物菌根和兰科植物菌根的真菌菌丝有横隔膜，它们分别主要与杜鹃花科或兰科植物共生。这些菌根真菌具有腐生性，可以分解土壤有机残体并获得碳水化合物，供给植物生长需要，因而主要分布在有机质含量丰富的土壤中。

内外生菌根是一类同时具备内生菌根和外生菌根的主要形态学和生理学特征的菌根。内外生菌根真菌的菌丝既可以在植物根系表面和皮层细胞间隙中形成稀疏的菌套和哈蒂氏网结构，也能够进入皮层细胞内部形成形状各异的菌丝团。这类真菌也属于有横隔膜的。形成内外生菌根的植物主要有松科 (Pinaceae)、桦木属 (Betula)、杜鹃花科的浆果莓属 (Arbutus) 和熊果属 (Arctostaphylos)、水晶兰科 (Monotropaceae)、鹿蹄草科 (Pyrolaceae) 等木本和

草本植物。通常将浆果莓属和熊果属灌木上形成的菌根称作浆果莓类菌根,把水晶兰科植物上形成的菌根称作水晶兰类菌根。

混合菌根是指一些与菌根真菌的共生关系的专性较弱的植物(主要是树木),它同时被外生菌根真菌和内生菌根真菌(如丛枝菌根真菌)所侵染,从而在同一宿主植物根系上,甚至在同一条根上形成两种不同结构的菌根真菌与植物共生的现象。如桉树属(*Eucalyptus*)、杨树属(*Populus*)、相思属(*Acacia*)、木麻黄属(*Casuarina*)、柏木属(*Cupressus*)、刺柏属(*Juniperus*)、椴材属(*Tilia*)、榆属(*Ulmus*)等林木植物都能形成同时包含有外生菌根和丛枝菌根解剖特征的结构(Smith and Read 1997)。例如 Chilvers(1968)用灌木桉(*Eucalyptus dumosa*)进行的接种试验发现,在接种初期丛枝菌根真菌的侵染力高,形成丛枝菌的优势明显优于外生菌根,而随着树木年龄的增长,丛枝菌根真菌逐步被外生菌根真菌所取代。

不同类型菌根的特征归纳为表 1-1。需要强调的是:与其他内生或外生菌根真菌相比,丛枝菌根真菌是绝对专一的活营养体真菌,它不具有腐生性,只能通过与具有生命力的植物建立共生关系才能够获得碳水化合物、完成生命历程。

表 1-1 不同类型菌根的特征

真菌特点	菌根类型						
	丛枝 菌根	外生 菌根	内外生 菌根	浆果莓 类菌根	水晶兰 类菌根	杜鹃花 科菌根	兰科 菌根
菌丝有隔膜	-	+	+	+	+	+	+
菌丝无隔膜	+	-	-	-	-	-	-
侵入细胞内	+	-	+	+	+	+	+
菌套	-	+	+ 或 -	+ 或 -	+	-	-
哈蒂氏网	-	+	+	+	+	-	-
泡囊	+ 或 -	-	-	-	-	-	-
植物无叶绿素	- (? +)	-	-	-	+	-	+ *
真菌分类	结合菌纲	担子菌纲	担子菌纲	担子 菌纲	担子 菌纲	子囊 菌纲	担子 菌纲
	子囊菌纲	子囊菌纲	(结合菌纲)				

丛枝菌根生态生理

续表

真菌特点	菌根类型						
	丛枝 菌根	外生 菌根	内外生 菌根	浆果霉 类菌根	水晶兰 类菌根	杜鹃花 科菌根	兰科 菌根
寄主植物	苔藓植物 蕨类植物 裸子植物 被子植物	裸子植物 被子植物 被子植物 被子植物	裸子植物 被子植物 被子植物	杜鹃花目 杜鹃花目	水晶兰科 水晶兰科	杜鹃花目 苔藓植物	兰科

注：“-”和“+”分别表示“无”和“有”

* 所有兰科植物在苗期都是不含叶绿素的，大部分兰科植物种在生长中期含叶绿素。真菌的结构都是按成熟期的特征来描述的

引自 Smith and Read(1997)

Janse(1897)检查过 56 个科(包括苔藓、蕨类以及裸子和被子植物)的 75 种植物, 观察到 69 种植物有丛枝菌根存在。据估计, 地球上的有花植物, 具有外生菌根和内外生菌根的约占 3%, 绝大部分都是乔灌木树种; 具有丛枝菌根的植物占 90%, 大部分是草本植物及一部分木本植物, 其它内生菌根的植物占 4%, 不能形成菌根的植物约占 3% (Meyer, 1973)。因此我们完全有理由认为对于自然界中的绝大多数植物来说它们根本没有根系, 只有菌根。因此有关植物的研究如果不考虑菌根或者对菌根的影响就不能全面反映植物生长的真实情况。

1.2 丛枝菌根的结构与功能

丛枝菌根是内生菌根最主要的类型, 它得名于其菌丝在根细胞内的特殊变态结构——泡囊和丛枝状吸胞, 因此在过去一直被称为泡囊—丛枝状菌根(或 VA 菌根)。但是, 近些年的研究发现, 丛枝结构是这一类菌根真菌所具备的典型的和普遍性的特征, 而泡囊结构只在一部分菌根真菌种类上出现 (Morton and Benny, 1990a; Cazares and Smith, 1996)。因此, 研究者多趋向于将其称为

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungus, AMF)(Berch, 1987; Walker, 1992)。丛枝菌根真菌在自然界的分布极为普遍和广泛,绝大多数显花植物都形成丛枝菌根,它们的发生远比外生菌根多(Meyer, 1973)。重要的栽培植物如小麦、玉米、棉花、烟草、大豆、菜豆、甘蔗、马铃薯、番茄、苹果、柑桔、葡萄、草莓、咖啡、可可、橡胶树等都能形成丛枝菌根。不能形成或很少形成丛枝菌根的只有十字花科、黍科、石竹科、莎草科、蓼科、灯心草科、蕁麻科等十余科的全部或部分植物。形成丛枝菌根最普遍最广泛的是豆科和禾本科植物(Gerdemann, 1968)。

判断植物根是否为丛枝菌根,通常将根段用酸性品红(acid fuchsin)或锥虫蓝(trypen blue)进行染色处理,经显微镜检查,确认皮层细胞内存在无隔膜的菌丝和丛枝、泡囊等结构后,即可予以肯定(图 1-1)。

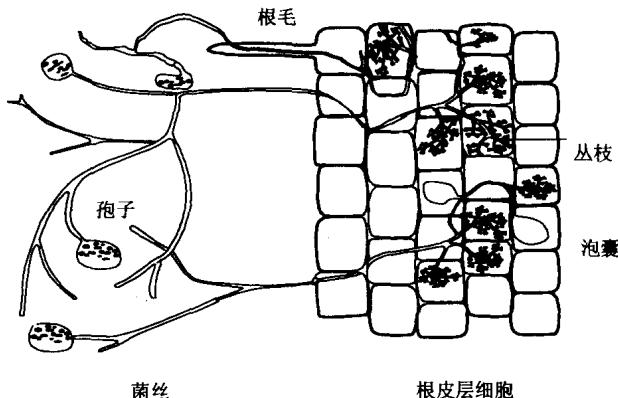


图 1-1 丛枝菌根结构示意图

1.2.1 菌丝

任何一种菌根都是由三部分构成,即:根系和两个相关的菌丝系统——一个是分布在根系内的,另一个是分布在土壤中的(见图

1-2)。对丛枝菌根真菌而言,分布在根内的菌丝称作内生菌丝或根内菌丝(Internal hyphae),分布在土壤中的菌丝称作外生菌丝或根外菌丝(External hyphae)。内生菌丝又可分为胞间菌丝(intercellular hyphae)和胞内菌丝(intracellular hyphae)(图 1-3)。根外菌丝是指根外生长的菌丝,菌丝体在根外分枝伸展,发达时可在根的外围形成一松散的菌丝网,甚至将根遮掩,但它并不会象外生菌根那样形成菌套图 1-2。

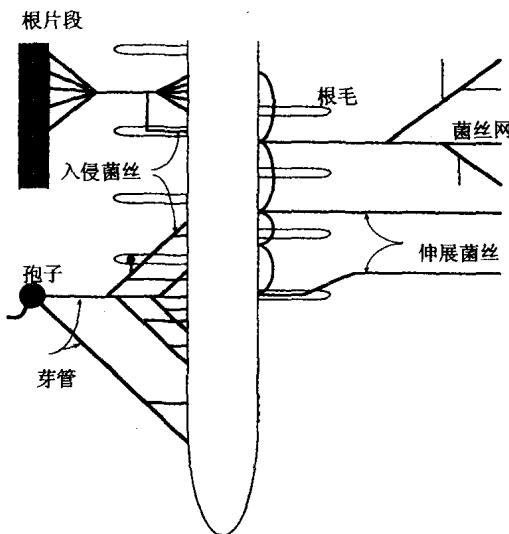


图 1-2 根外菌丝示意图(根据 Friese and Allen, 1991)

根外菌丝从形态上主要可分为两种类型(其中也可能有中间过渡类型)。一种是厚壁菌丝,它粗糙、壁厚、细胞质稠密、菌丝直径可达 $20\sim30\mu\text{m}$,有双叉分枝,菌丝无横隔,多核,菌丝壁上具有三角形突起,起着生长点的作用。当遇到适宜的条件就从该处长出细的、易消逝的薄壁菌丝;另一种是薄壁菌丝,起源于粗大的厚壁菌丝。这类菌丝比较细、壁薄、透明,直径为 $2\sim7\mu\text{m}$,穿透力