



山东农业大学微生物学课程



微生物学教程

(第二版)

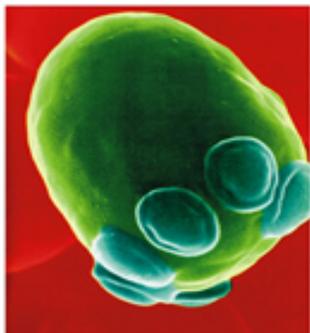
周德庆

 高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

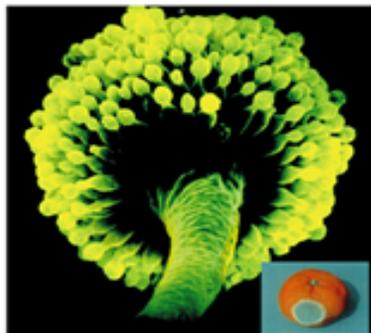
山东农业大学生命科学学院



第二章 真核微生物的 形态、构造和功能



酵母菌



霉菌



微藻类



蘑菇



第一节 真核微生物概述





一、真核细胞与原核细胞的比较

- ◆ 细胞膜系统的分化与演变
- ◆ 遗传信息量与遗传装置的扩增与复杂变化
- ◆ 遗传信息重复序列与染色体多倍性的出现
- ◆ 复制、转录、翻译的装置和程序也相应复杂化
- ◆ 出现骨架系统
- ◆ “高度自动化的工厂”与“多面手的作坊”
- ◆ 原核生物对真核生物的起源生存准备了条件



原核细胞结构的功能

质膜	选择性透过的屏障; 细胞的机械界面; 营养物质和废物的运输; 许多代谢过程的场所
气泡	在水环境中漂浮的浮力
核糖体	蛋白质合成
内含体	碳、磷及其他物质的贮藏
拟核	遗传物质 DNA 的定位
细胞壁	赋予细胞形状, 并保护其在低渗溶液中不会裂解
荚膜	抵抗噬菌体的裂解; 使细胞吸附于某些表面
菌毛和性毛	表面粘附作用; 细菌间交配
鞭毛	运动
芽孢	在不良环境条件下存活



真核细胞器的功能

质膜	细胞的机械边界；运输系统的选择性渗透屏障；调控细胞与细胞之间的相互作用、细胞的表面吸附及分泌
细胞质基质	其他细胞器存在的环境；许多代谢过程发生的场所
内质网	物质运输，蛋白和脂类合成
核糖体	蛋白质合成
高尔基体	用于不同目的的物质的包装和分泌，溶酶体形成
线粒体	通过利用三羧酸循环，电子运输，氧化磷酸化和其他途径产生能量
叶绿体	光合作用——捕获光能，并由二氧化碳和水合成碳氢化合物
细胞核	遗传信息的储存场所，为细胞的调控中心
核仁	核糖体 RNA 合成，核糖体组装
细胞壁	加固并保持细胞形状
纤毛和鞭毛	细胞运动
液泡	短期储存和运输，消化，水分平衡

真核生物与原核生物的比较

比较项目		原核生物	真核生物
细胞大小		较小(通常直径小于 2um)	较大(通常直径大于 2um)
细胞壁主要成分		多数为肽聚糖	纤维素、几丁质等
细胞器		无	有
鞭毛结构		如有, 则细而简单	如有, 则粗而复杂
鞭毛运动方式		旋转马达式	挥鞭式
繁殖方式		无性繁殖	有性、无性等多种
细胞核	核膜	无	有
	组蛋白	无	有
	DNA 含量	高(约 10%)	低(约 5%)
	核仁	无	有
	有丝分裂	无	有
细胞质	线粒体	无	有
	叶绿体	无	光合自养生物中有
	高尔基体	无	有
	核糖体	70S	80S(指细胞质核糖体)
	贮藏物	PHB 等	
	间体	部分有	无



二、真核微生物的主要类群

真核微生物：是细胞核具有核膜、核仁，能进行有丝分裂，细胞质中存在线粒体或同时存在叶绿体等多种细胞器的一类微生物。



真 菌

{ 酵母菌（单细胞真菌）
霉菌（丝状真菌）
蕈菌（大型真菌）



显微藻类



原生动物



真菌是一类低等真核生物的通称。真菌具有细胞壁，无根茎叶分化，大多为丝状体，不含叶绿素，靠寄生或腐生方式生活。

真菌的菌体除少数为单细胞外，多数由不分隔或分隔的菌丝体组成。真菌的繁殖方式，除了小段菌丝的再生外，主要是形成多种形式的无性孢子和有性孢子，繁殖特征是真菌分类的主要依据。

真菌在分类上分为三纲一类：

藻状菌纲、子囊菌纲、担子菌纲、半知菌类。

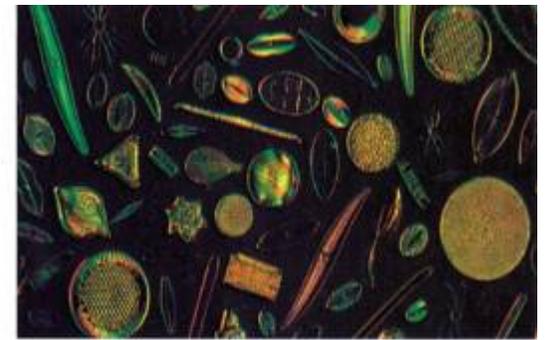


真菌的特点：

- ① 无叶绿体，不能进行光合作用；
- ② 营养方式为异养吸收型；
- ③ 细胞壁多含几丁质；
- ④ 一般具有发达的菌丝体，呈顶端生长；
- ⑤ 有性或无性繁殖；
- ⑥ 陆生性较强，最适温度为20-30℃。



(a)



(b)



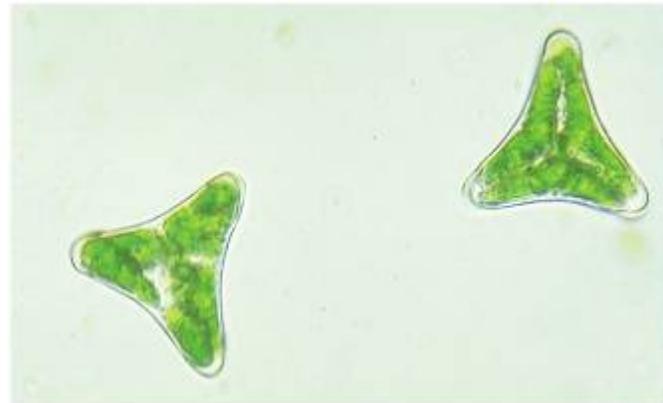
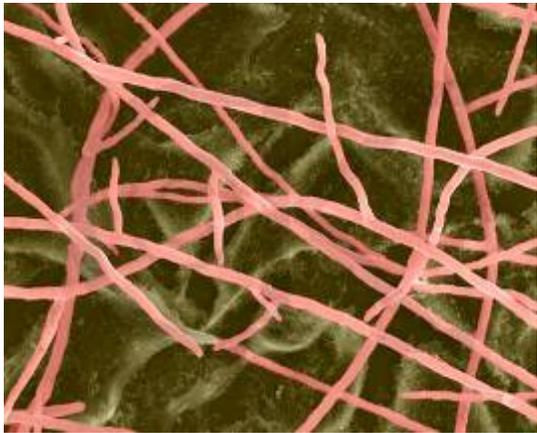
(c)



(d)



(e)



(f)



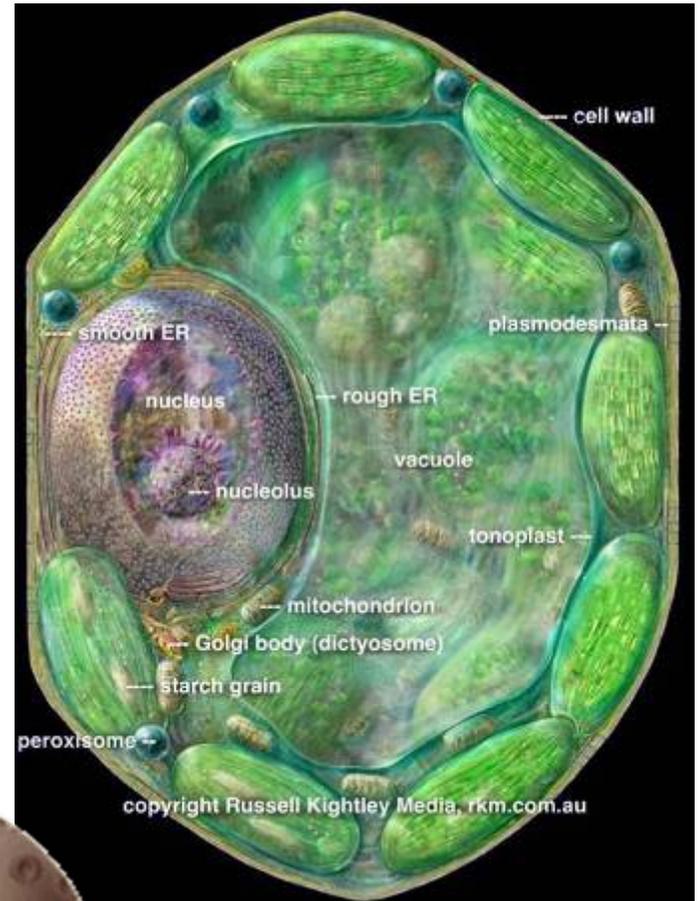
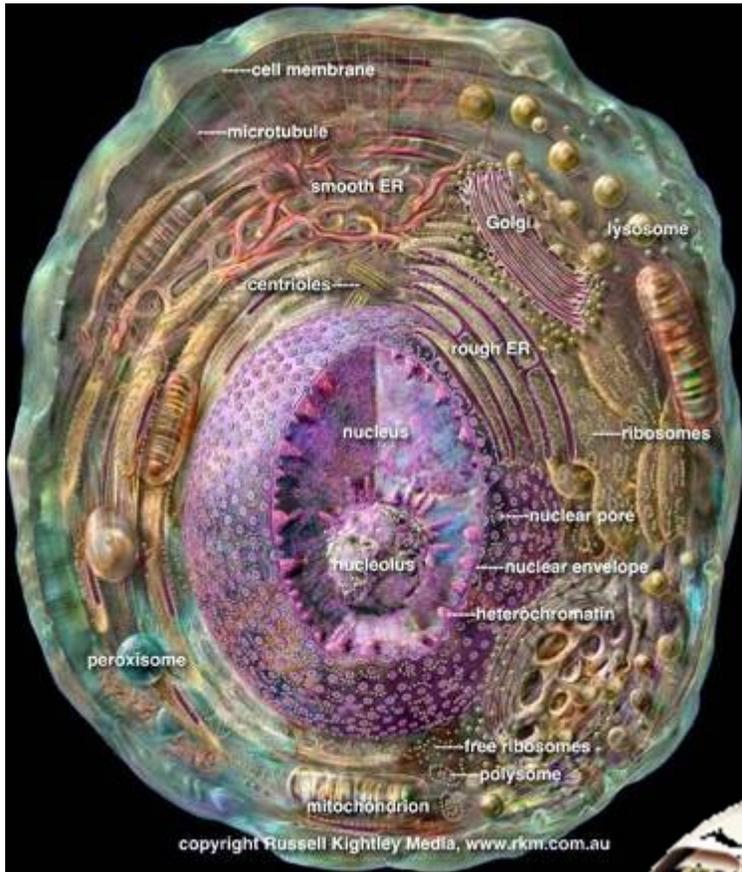


三、真核微生物的细胞构造

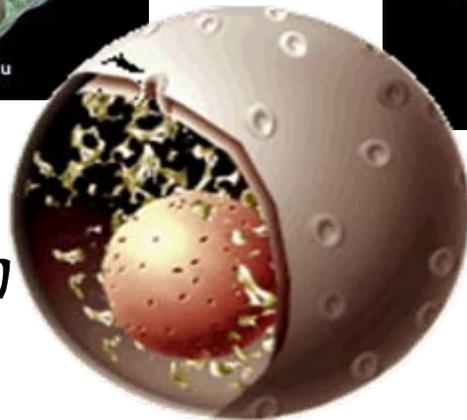
真核微生物的种类约占微生物总数的95%以上。从个体形态、群体形态、营养吸收、代谢类型、代谢产物、遗传特性和生态分布诸方面，真核微生物都展现出一幅多样化的画面。



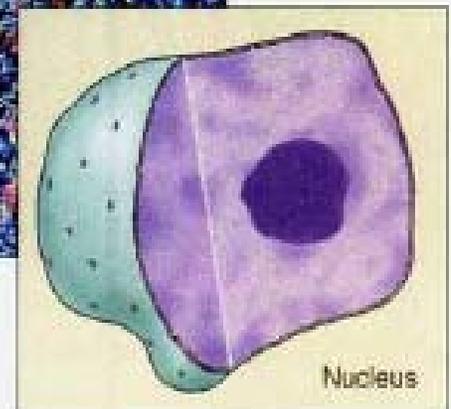
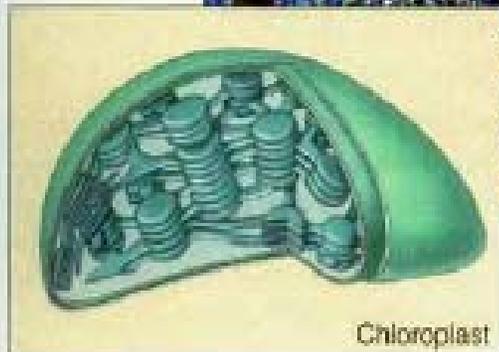
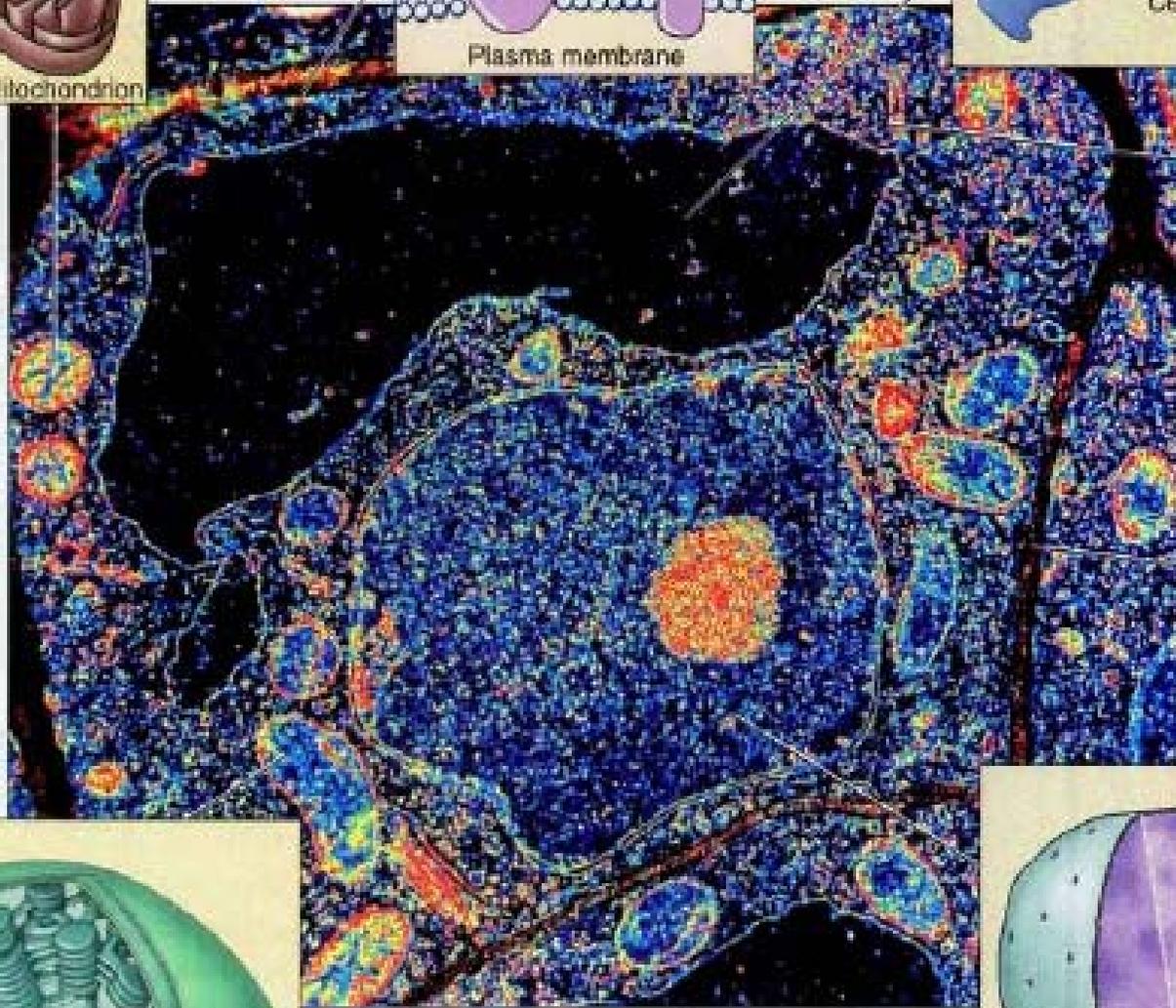
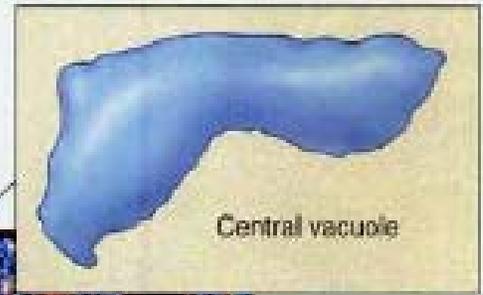
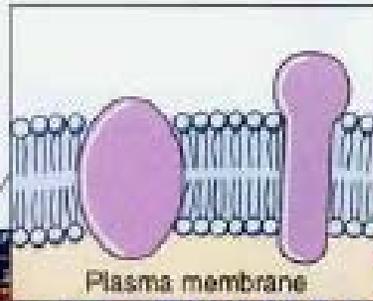
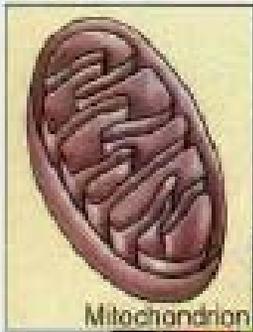
真核细胞构造



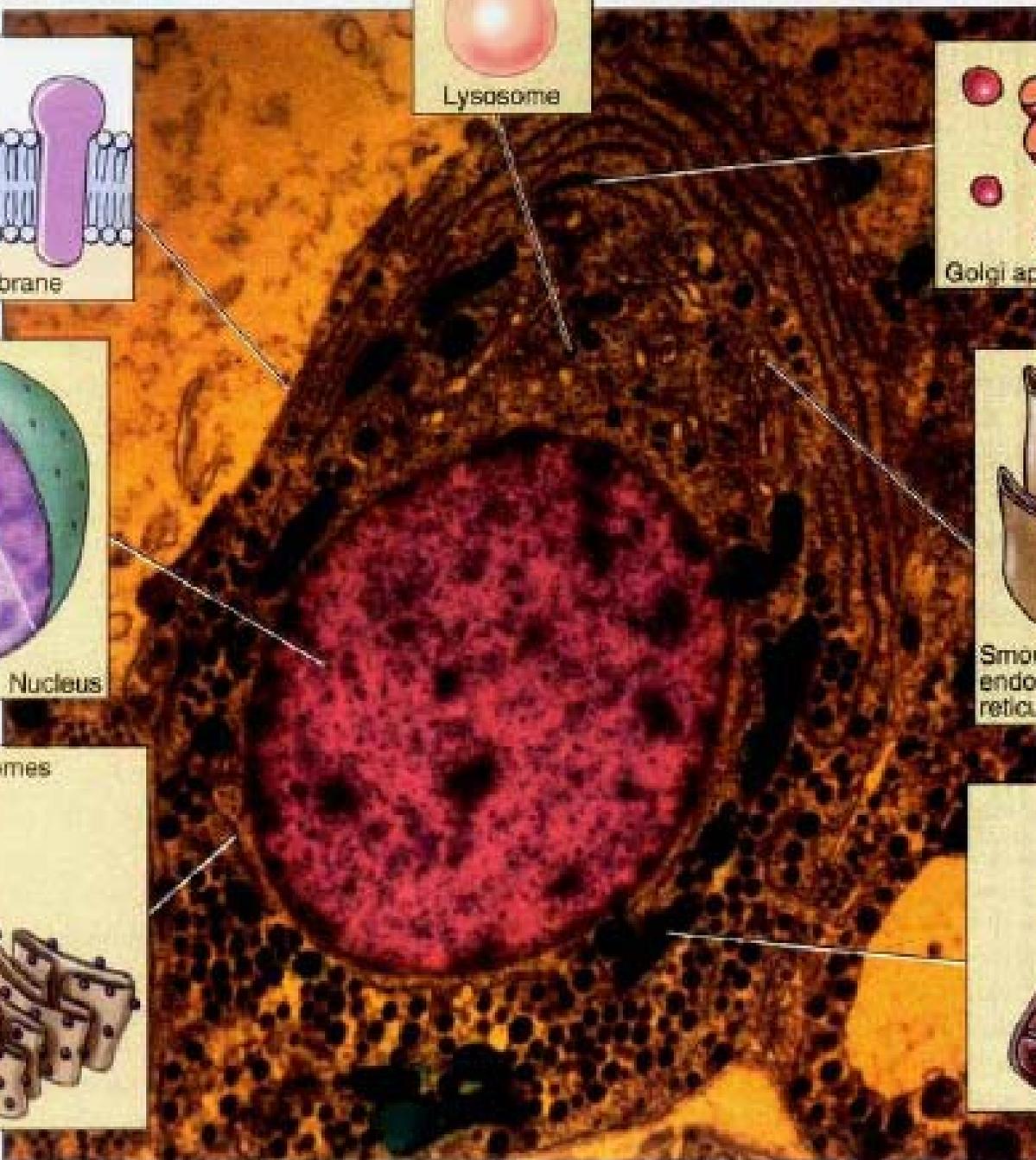
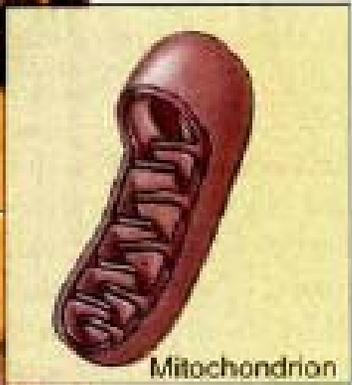
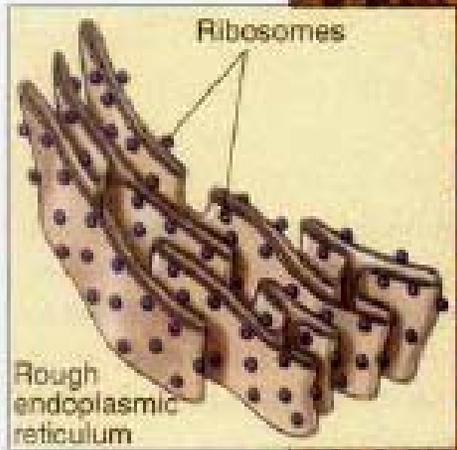
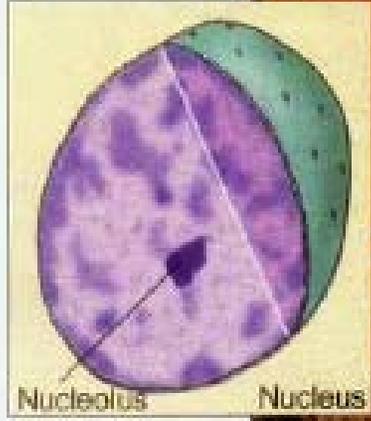
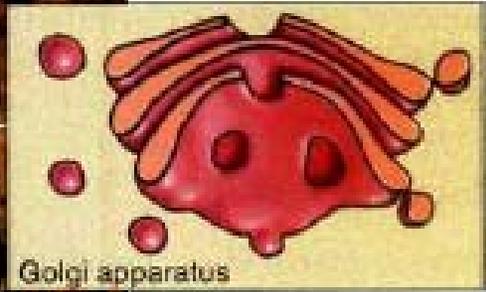
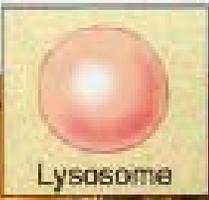
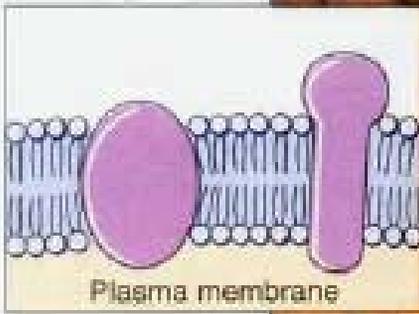
动物细胞的结构



植物细胞的结构



Micrograph of a rat pancreas cell with labels detailing organelles.





第二节 酵母菌





一、分布与人类的关系

酵母菌 (yeast) 是一群单细胞的真核微生物。这个术语是无分类学意义的普通名称，通常用于以芽殖或裂殖来进行无性繁殖单细胞真菌，以与霉菌区分开。有些可产生子囊孢子进行有性繁殖。





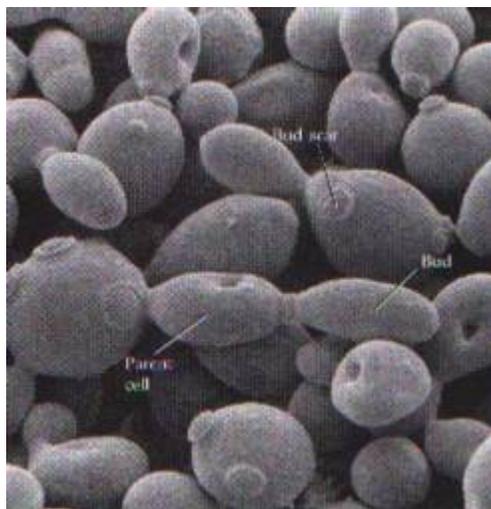
酵母菌在自然界分布很广，主要生长在偏酸性的含糖环境中，也称“**糖菌**”。分属于子囊菌纲、担子菌纲及半知菌类。





共性

- ① 个体一般以单细胞状态存在；
- ② 多数营出芽繁殖，也有的裂殖；
- ③ 能发酵糖类产能；
- ④ 细胞壁常含甘露聚糖；
- ⑤ 喜在含糖量较高、酸度较大的水生环境中生长。





酵母菌与人类

- ◇ 酵母菌是人类的第一种“家养微生物”
- ◇ 乙醇和有关饮料的生产
- ◇ 面包的制造
- ◇ 甘油的发酵
- ◇ 石油及油品的脱蜡
- ◇ 饲用、药用或SCP的生产
- ◇ 生化药物(核酸、麦角甾醇、辅酶A、细胞色素C、凝血质和维生素等)
- ◇ 作为遗传工程中模式菌(酿酒酵母)



面包酵母





谷类食品发酵

从罗马时代以来，面包就是主要的食品。在欧洲，小麦和黑麦是主要的谷类面粉，常与水或牛奶、盐、脂肪、糖和其他成分一起混合，再加入酵母菌，在发酵时酸面团随着 CO_2 生成而产生，酸面团的膨胀是由于存在一种具伸展和弹性的蛋白面筋。

面包质地受脂肪、乳化剂和氧化剂的影响，而面包发酵速度由酵母、脂肪、氧化剂、减弱剂等决定。

有些国家，酸面团面包是用酵母菌和细菌一起发酵，在印度次大陆是用链球菌 *Streptococcus* 和小球菌 *Pediogoggus* 来发酵谷类和豆粉的混合物，在亚洲广泛用玉米作为发酵原料。在南美洲主要以玉米来发酵面包，并以此为主食。



酒精发酵

原材料主要包括两种：糖类物质和淀粉物质，后者需要在发酵前水解成单糖。

当这些底物与适当的微生物一起酝酿，提供发酵条件，最终会得到一种液体，它含有很多成分，酒精含量从百分之几到百分之几十，由于酸性的pH值可以抑制微生物的生长，使得产品更加稳定和安全，这类酒可以直接饮用。

但人们更习惯存放一段时间，使得他们口感更好，进一步蒸馏可提高酒精浓度，得到各种类型的酒。

最常用的发酵微生物是酵母菌，这种微生物可以吸收和利用单糖，如葡萄糖和果糖，将他们代谢成乙醇，可以使乙醇达到高浓度。

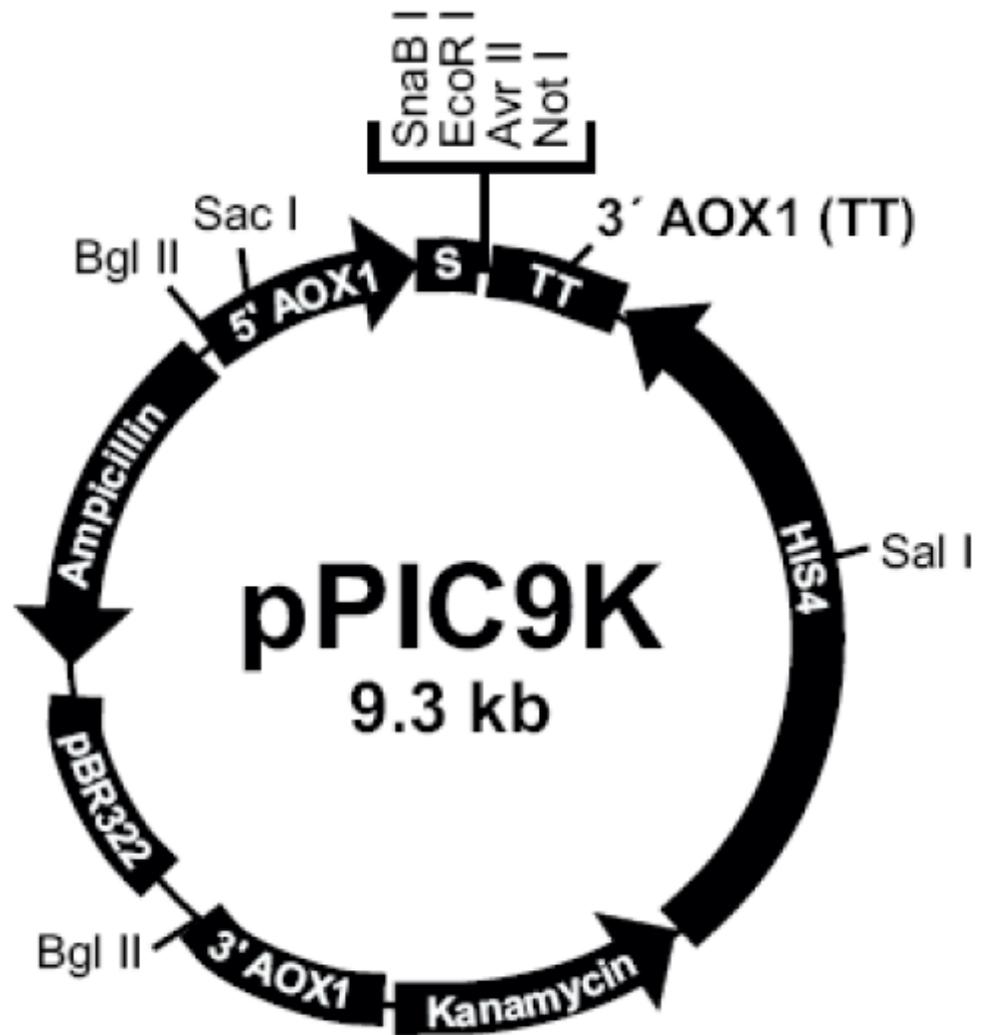


产 品	生产的微生物	主要原料
黄 酒	青霉、毛霉、根霉、酵母	糯米、黍米、粳米
葡萄酒	酵母、纤细杆菌(<i>Bacterium gracile</i>)	葡萄
白 酒	根霉、曲霉、毛霉、酵母、乳酸菌、醋酸菌	高粱、米、玉米、薯、豆
啤 酒	酿酒酵母	大麦、酒花
豆腐乳	毛霉、曲霉、根霉	大豆、冷榨豆粕
酱 油	曲霉、酵母、乳酸菌	小麦、蚕豆、薯、米
干 酪	乳链球菌(<i>Streptococcus</i>)、曲霉	干酪素
酸 奶	乳酸杆菌	牛奶、羊奶
食 醋	醋酸杆菌、曲霉、酵母	米、麦、薯等
泡 菜	乳酸菌、明串珠菌(<i>Leuconostoc</i>)	蔬菜、瓜果
面包发酵	酿酒酵母	小麦粉
味 精	谷氨酸棒杆菌	糖蜜、淀粉、葡萄糖、玉米浆

微生物生产的一些食品和饮料

Comments for pPIC9K:
9276 nucleotides

5' AOX1 promoter fragment: bases 1-948
5' AOX1 primer site: bases 855-875
 α -Factor secretion signal(s): bases 949-1218
 α -Factor primer site: bases 1152-1172
Multiple Cloning Site: bases 1216-1241
3' AOX1 primer site: bases 1327-1347
3' AOX1 transcription termination (TT):
bases 1253-1586
HIS4 ORF: bases 4514-1980
Kanamycin resistance gene: bases 5743-4928
3' AOX1 fragment: bases 6122-6879
pBR322 origin: bases 7961-7288
Ampicillin resistance gene: bases 8966-8106



毕赤酵母多拷贝表达载体具有高等真核表达系统的诸多优点，如蛋白加工、折叠、翻译后修饰等。它比杆状病毒或哺乳动物组织培养等其它真核表达系统更快捷、简单、廉价，且表达水平更高。同为酵母，毕赤酵母具有与酿酒酵母相似的分子及遗传操作优点，且它的外源蛋白表达水平是后者的十倍以至百倍。



酵母菌也常给人类带来危害

腐生型酵母菌能使食物、纺织品和其他原料腐败变质。少数嗜高渗透压酵母菌如鲁氏酵母、蜂蜜酵母可使蜂蜜、果酱败坏；有的是发酵工业的污染菌，它们消耗酒精，降低产量或产生不良气味，影响产品质量。

某些酵母菌可引起人和植物的病害。例如白假丝酵母（白色念珠菌）可引起皮肤、粘膜、呼吸道、消化道以及泌尿系统等到多种疾病。新型隐球酵母可引起慢性脑膜炎、肺炎等。



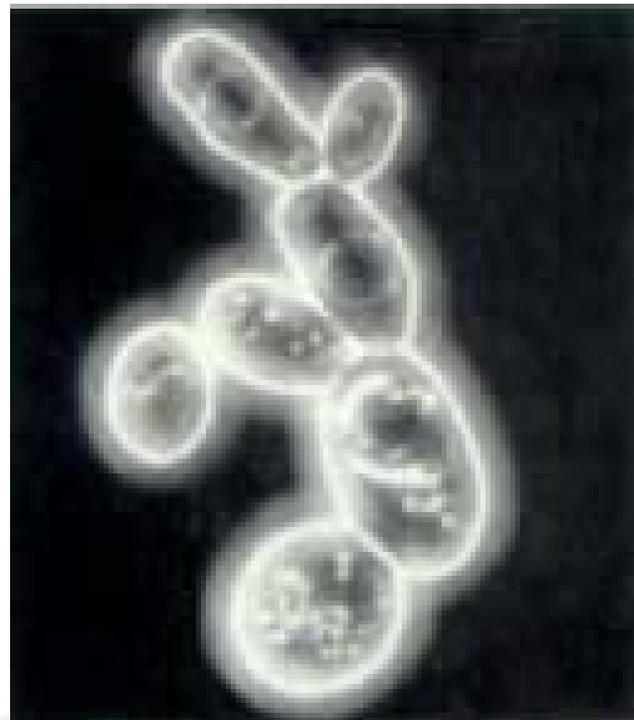
二、细胞的形态和构造

大小和形状

宽 $2.5\sim 10\mu\text{m}$ ，长 $4.5\sim 21\mu\text{m}$

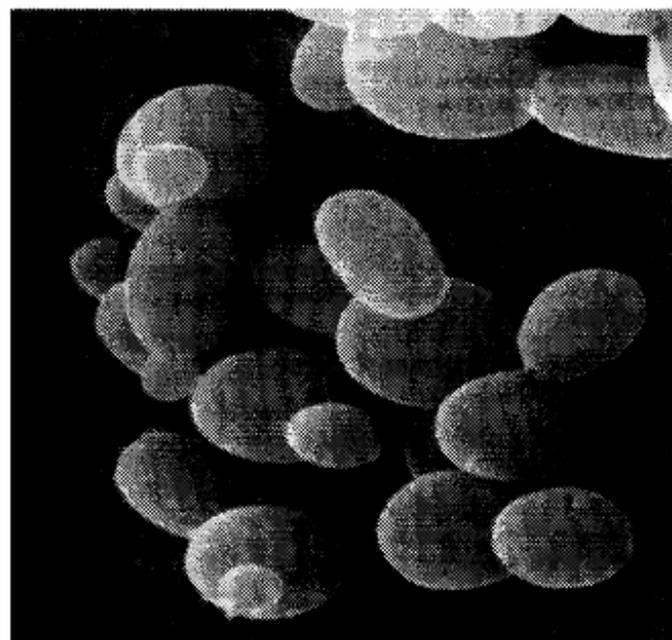
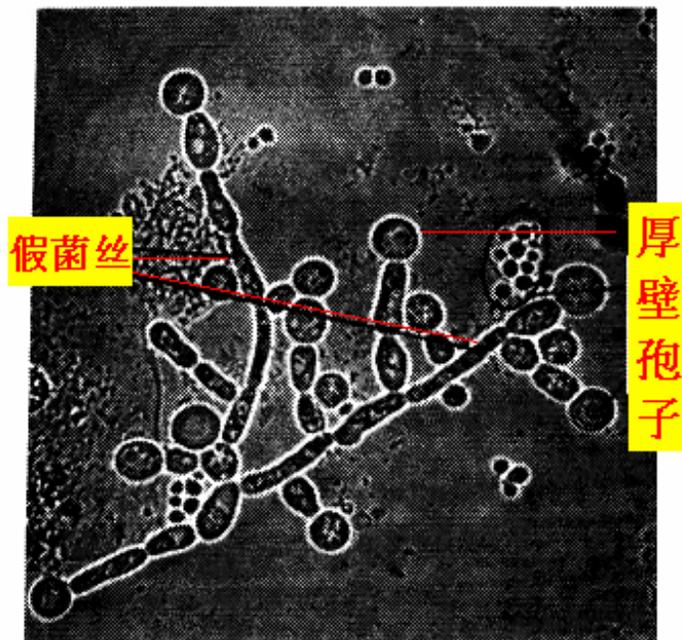
形态：有球状、卵圆状、椭圆状、柱状或香肠状等多种。

假菌丝：进行一连串的芽殖后，如果长大的子细胞与母细胞并不立即分离，其间仅以极狭小的面积相连，这种藕节状的细胞串就称假菌丝。

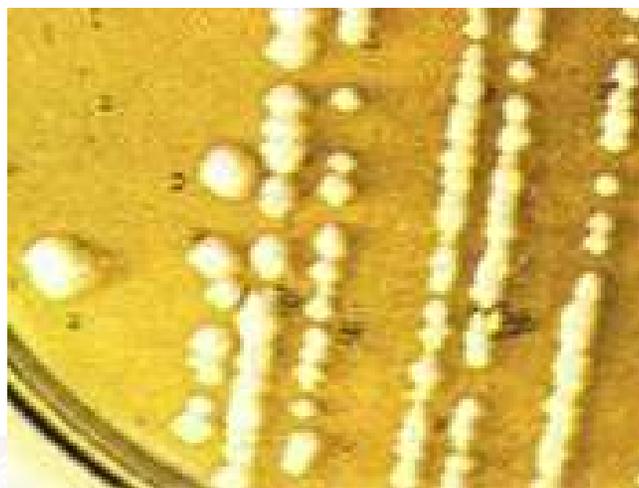
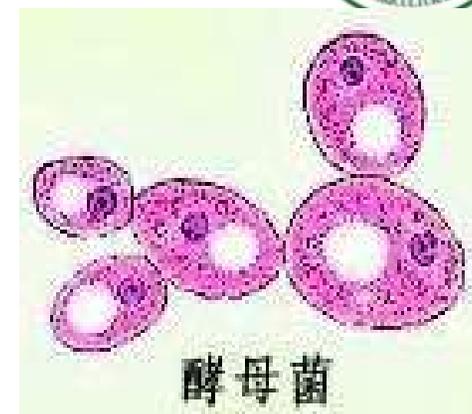
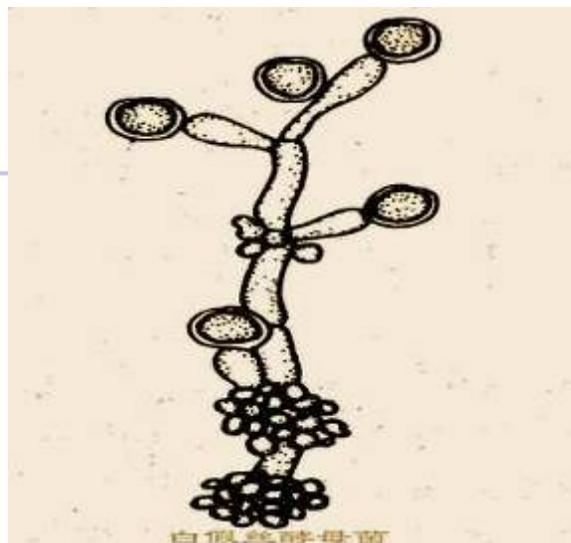
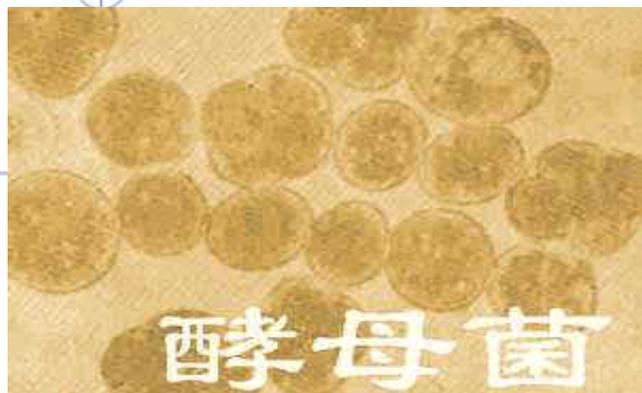




假丝酵母菌 (*Candida albican*)



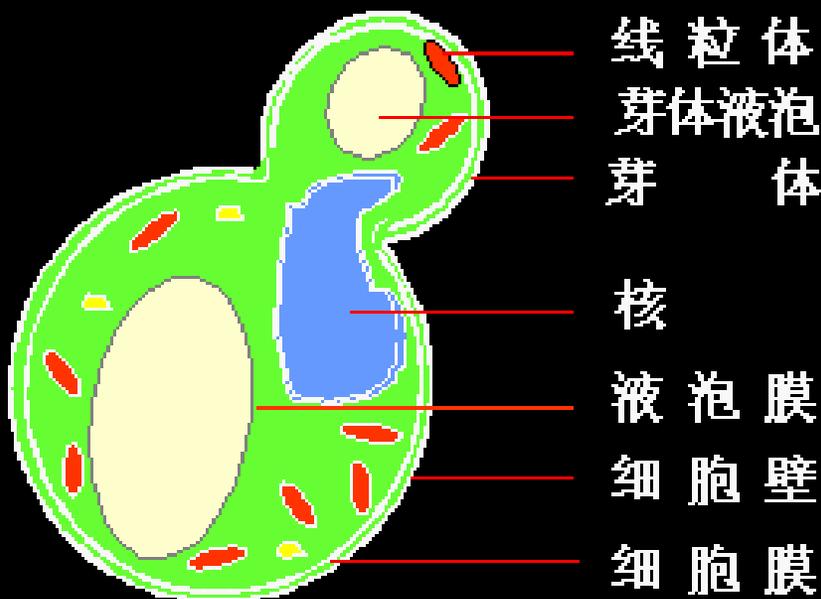
在人体组织中呈假菌丝态 在普通培养基中呈球状



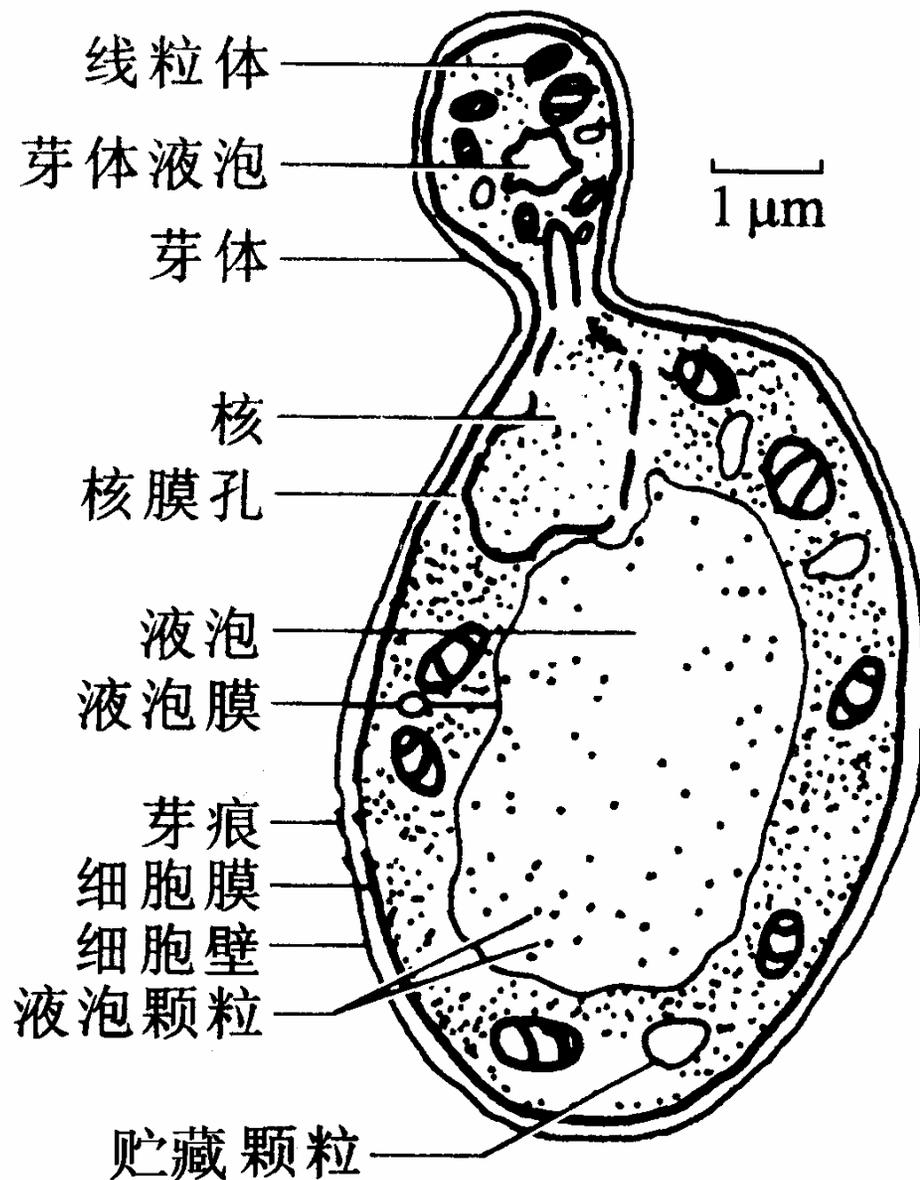


细胞的结构

酵母菌的形态构造

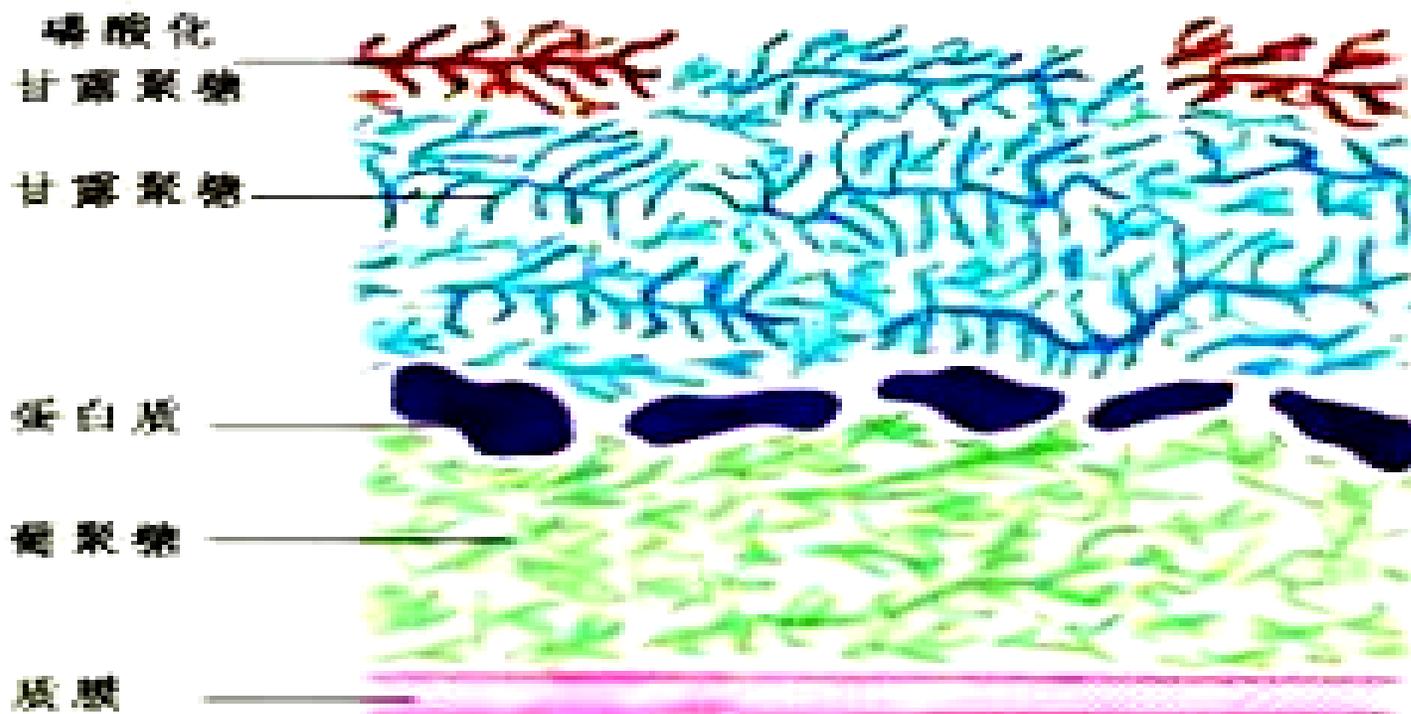


细胞壁、细胞膜、细胞核、细胞质、液泡、线粒体、内质网、类脂颗粒、异染粒等，有的还有荚膜、菌毛等。



1. 细胞壁

细胞壁



“三明治”

酵母细胞壁结构图



细胞壁上还含有少量类脂和以环状形式分布在芽痕周围的几丁质。

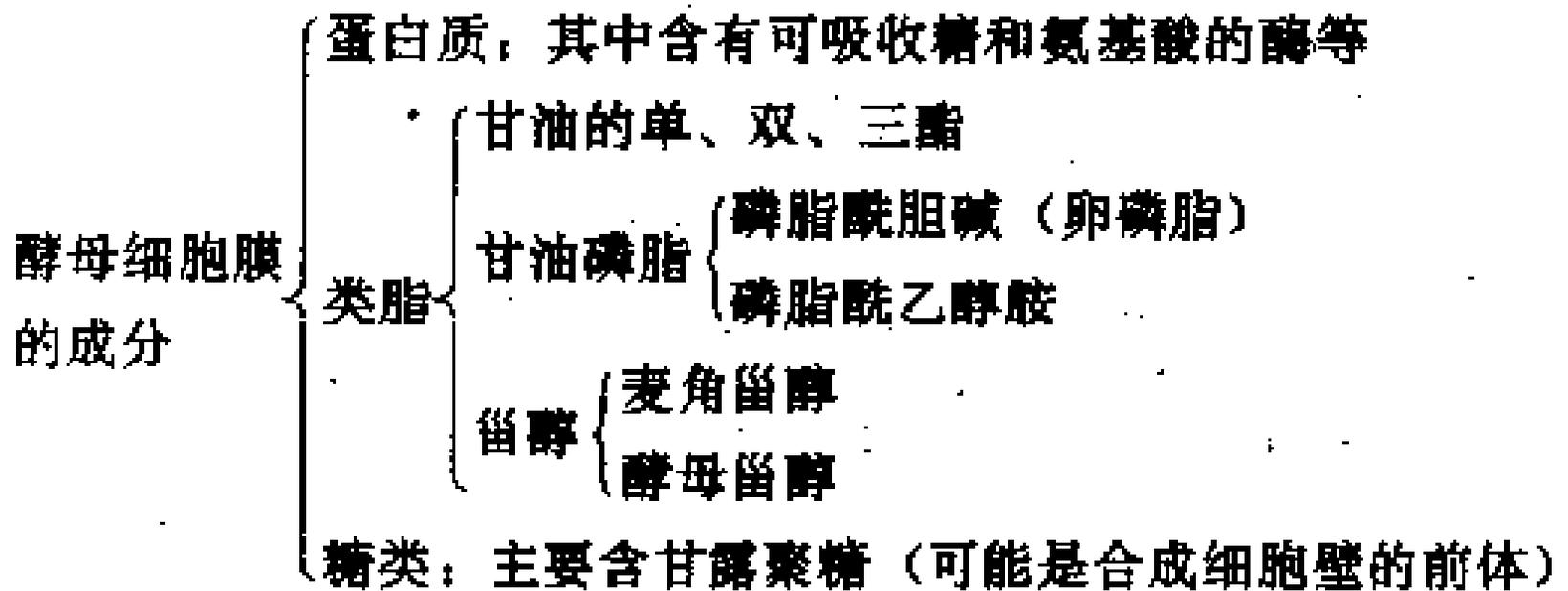
用玛瑙螺的胃液制得的蜗牛消化酶对酵母菌的细胞壁具有良好的水解作用，可用来制备酵母菌的原生质体，也可用来水解酵母菌的子囊壁，把能抗一般酶水解的子囊孢子分离出来。

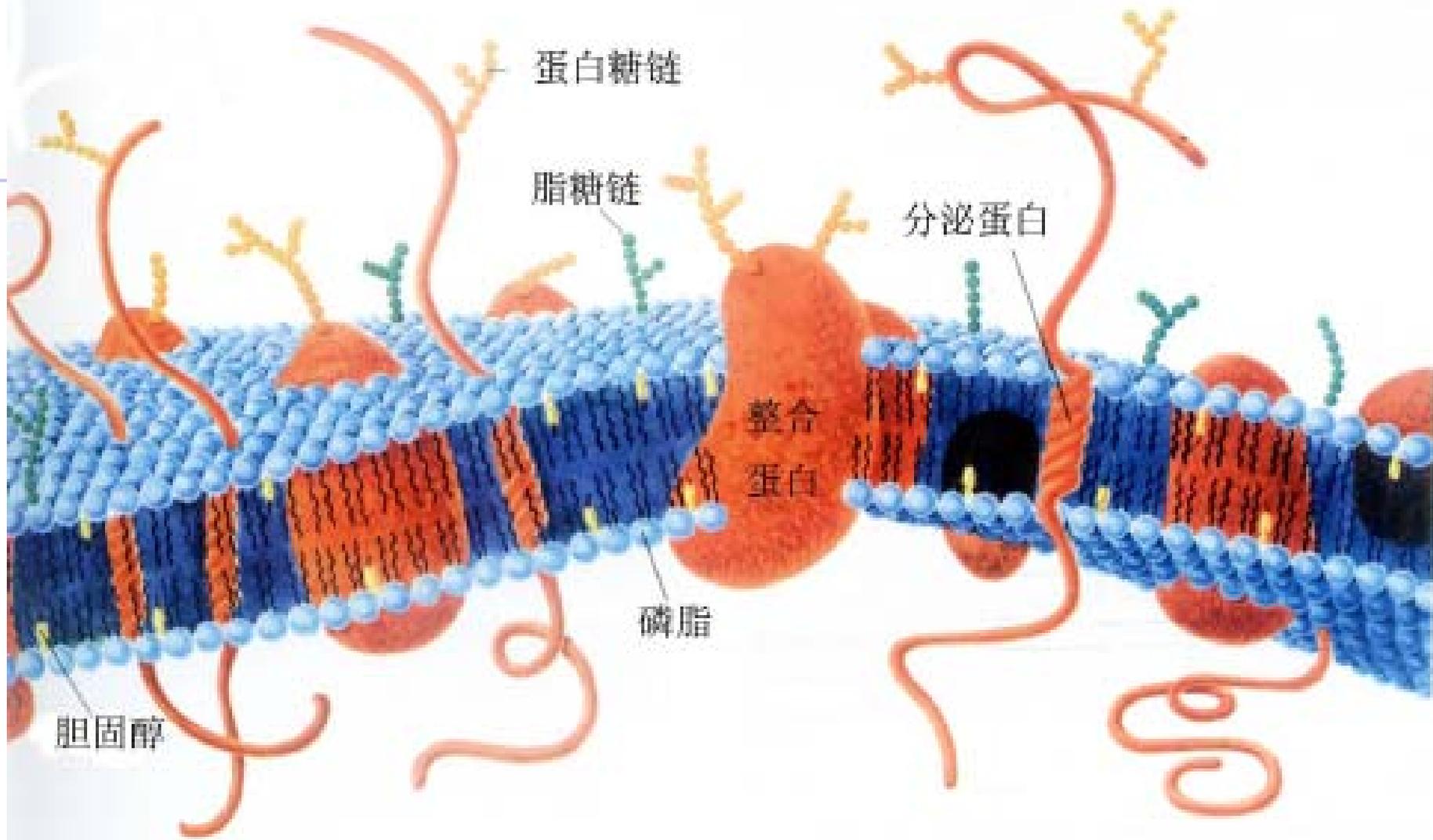




2. 细胞膜

主要成分是蛋白质(约占干重50%)、类脂(约占40%)和少量糖类。





真菌的细胞膜含有胆固醇



酵母细胞膜上所含的各种甾醇中，尤以**麦角甾醇**居多。它经紫外线照射后，可形成维生素D。据报道，发酵酵母所含总甾醇量可达细胞干重的22%，其中的麦角甾醇达细胞干重的9.66%。

季氏毕赤氏酵母、酿酒酵母、卡尔斯伯酵母、小红酵母、戴氏酵母等也含有较多的麦角甾醇。



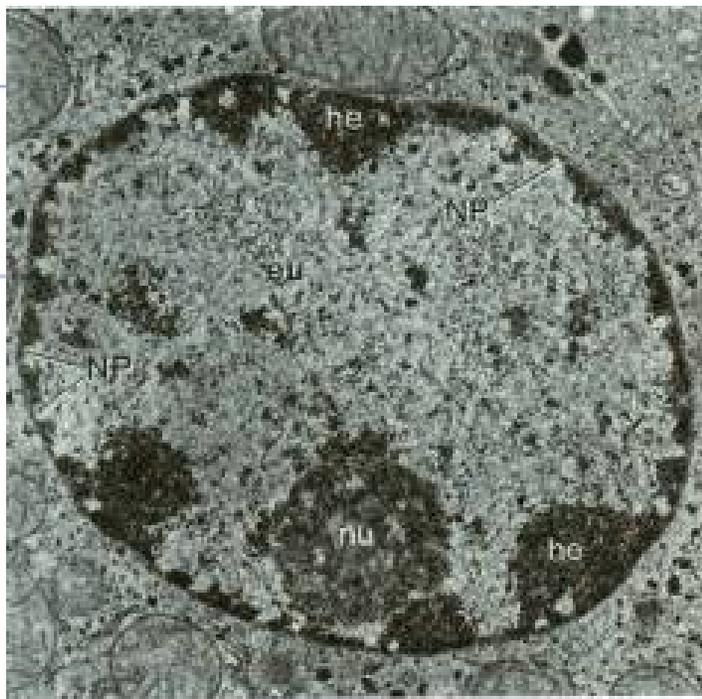


3. 细胞核

酵母菌具有真核，由多孔核膜包裹。

相差显微镜加碱性品红或姬姆萨染色法对固定的酵母细胞进行染色，可观察到核内的染色体(其数目因种而不同)。

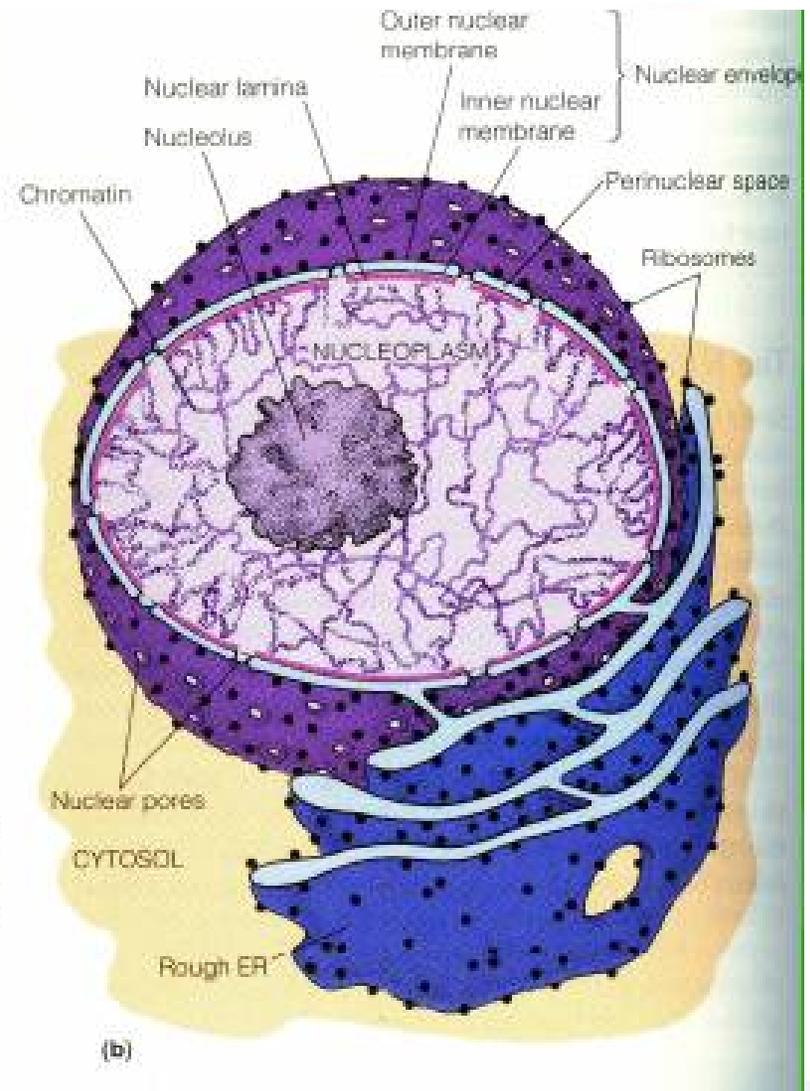
在电镜下,核膜是一种双层单位膜,其上存在着大量直径为40~70nm的核孔，以增大核内外的物质交换。



(a)

1 μm

Figure 16-26 The Structural Organization of the Nucleus and Nuclear Envelope. (a) An electron micrograph of the nucleus from a mouse liver cell, with prominent structural features labeled (TEM). The nuclear envelope is a double membrane perforated by nuclear pores (NP). Internal structures include the nucleolus (nu), euchromatin (eu), and heterochromatin (he). (b) A drawing of a typical nucleus. Structural features included here but not visible in the micrograph include the nuclear lamina, ribosomes on the outer nuclear membrane, and the continuity between the outer nuclear membrane and the rough ER.



遗传物质DNA储存、复制、转录和转录后加工的场所；细胞代谢的调控中心

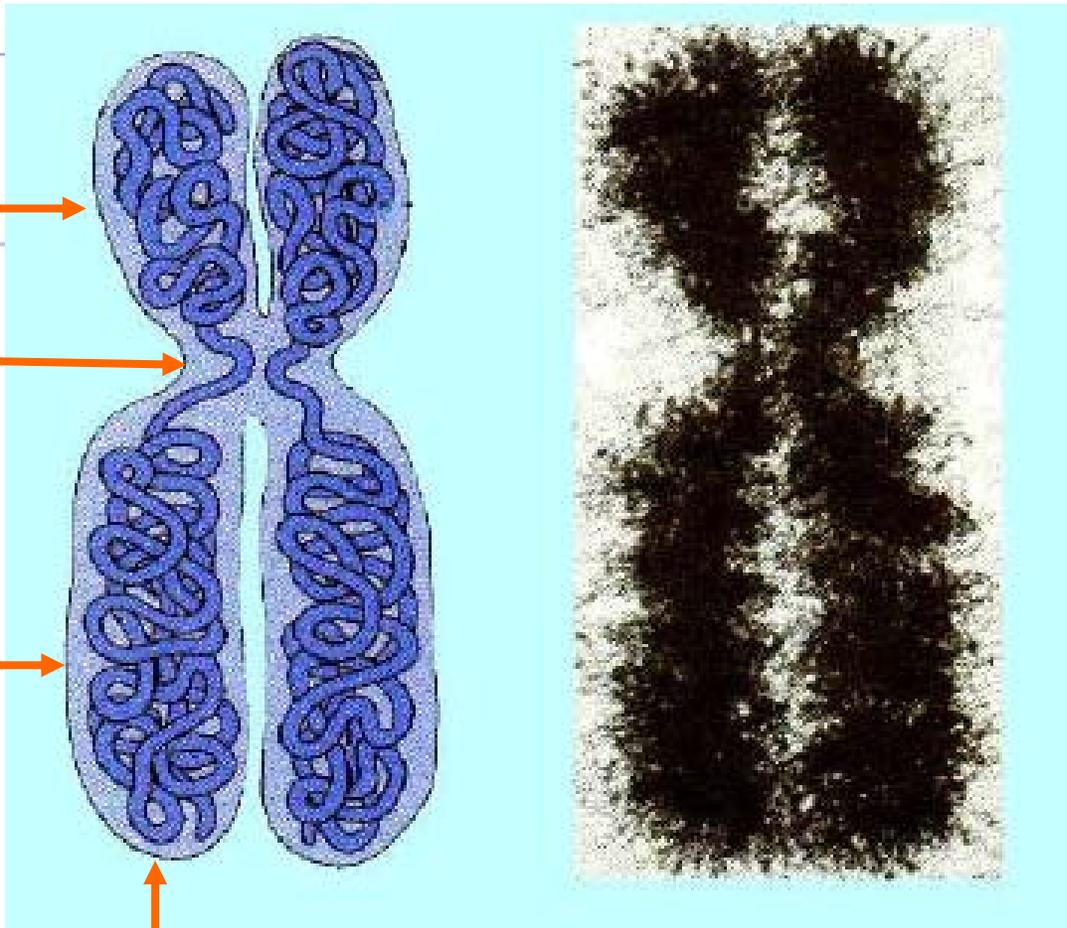


短 臂

着丝粒

长 臂

染色单体





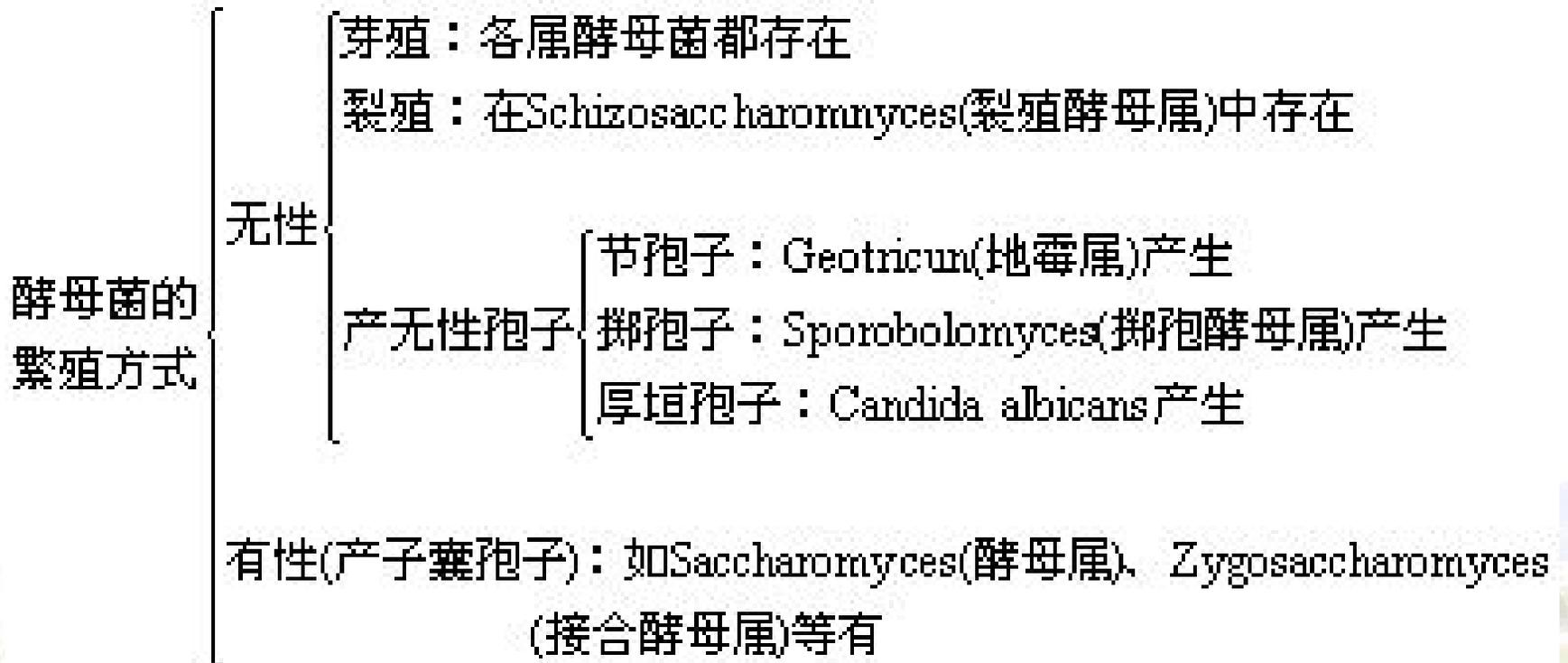
酵母细胞核是其遗传信息的主要贮存库。在酿酒酵母的核中存在着17条染色体。其基因序列已测出（1996），大小为12.052Mb，有6500个基因，是第一个测出的真核生物基因组序列。

单倍体酵母细胞中DNA的分子量为 1×10^{10} Da。比人细胞中DNA的分子量低100倍，只比*Escherichia coli*大10倍，因此很难在显微镜下加以观察。



三、酵母菌的繁殖方式和生活史

酵母的繁殖方式多样，在酵母菌鉴定中极为重要。只进行无性繁殖的酵母菌称作“假酵母”；具有有性繁殖的酵母称作“真酵母”。

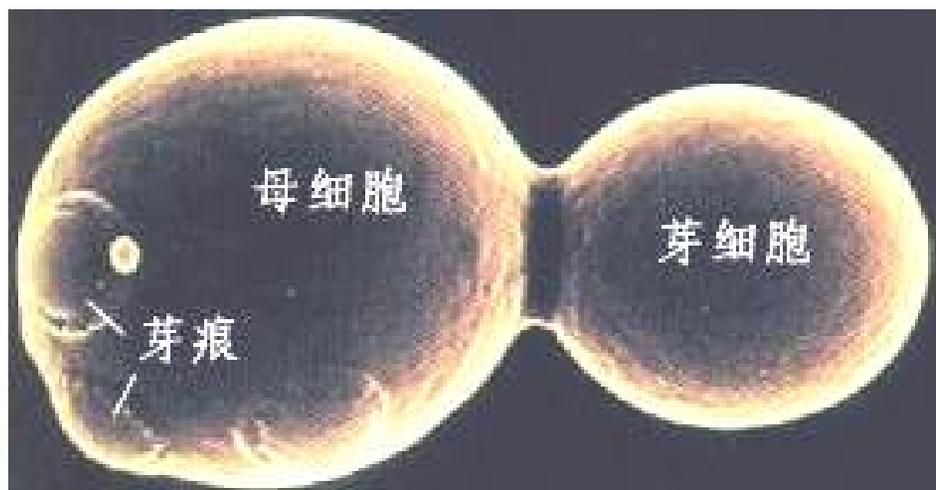




(一) 无性繁殖

1. 芽殖(budding)

酵母菌最常见的繁殖方式。在适宜营养和环境条件下,酵母菌生长迅速。在细胞上长有芽体,而且在芽体上还可形成新的芽体,形成呈簇状的细胞团。

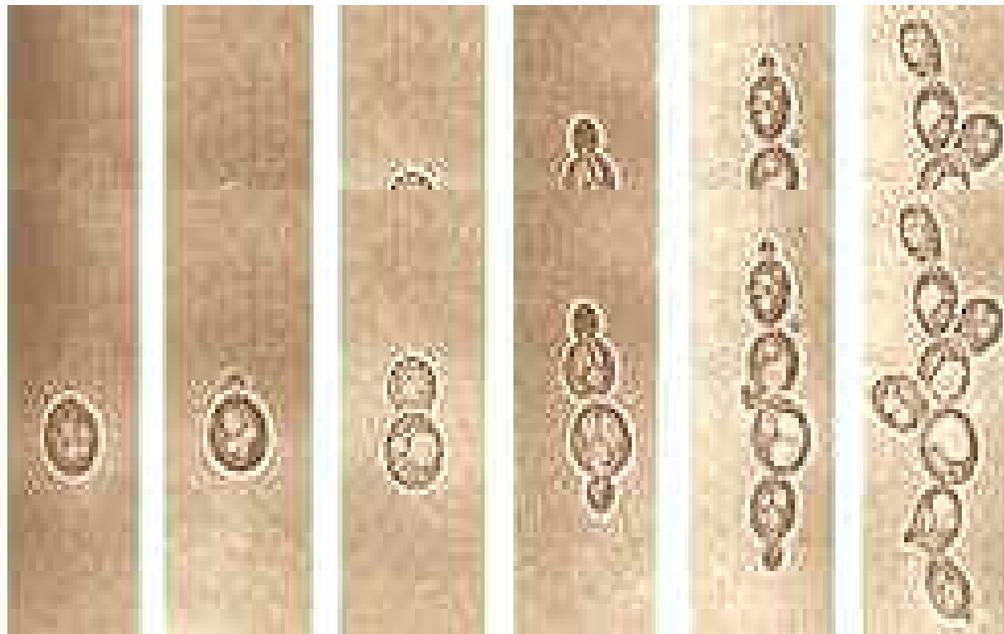
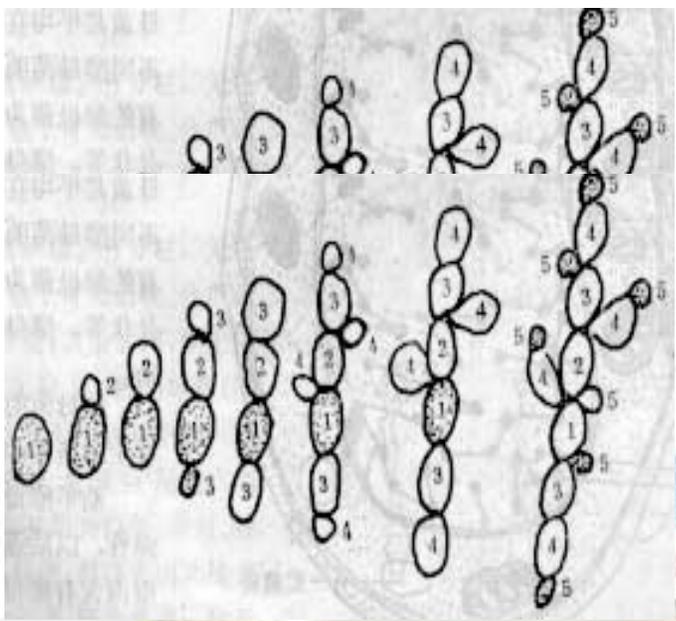




芽体的形成过程：

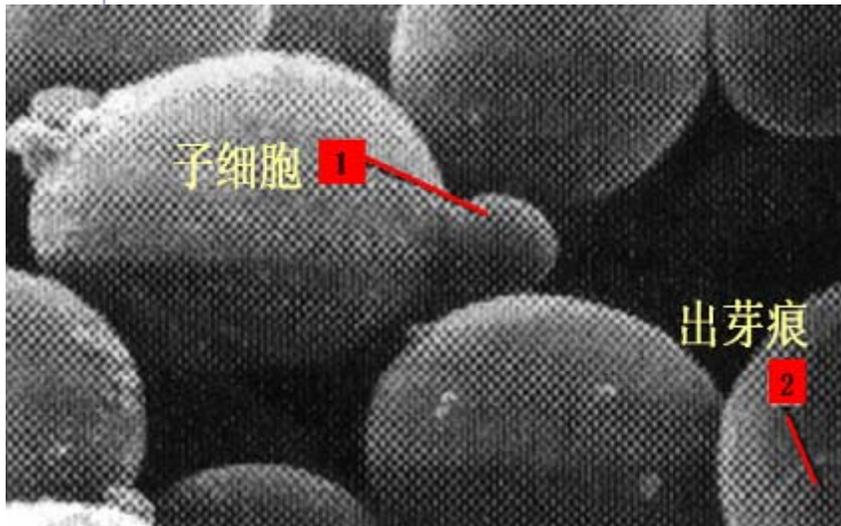
在母细胞形成芽体的部位，水解酶的作用使细胞壁变薄。大量新细胞物质——核物质(染色体)和细胞质等在芽体起始部位上堆积，使芽体逐步长大。

当芽体达到最大体积时，它与母细胞相连部位形成了一块隔壁。隔壁的成分是由葡聚糖、甘露聚糖和几丁质构成的复合物。最后，母细胞与子细胞分离；母细胞上就留下芽痕(bud scar)，子细胞上留下蒂痕(birth scar)。





根据母细胞表面芽痕数目，可确定某细胞曾产生过的芽体数，因而也可用于测定该细胞的年龄。

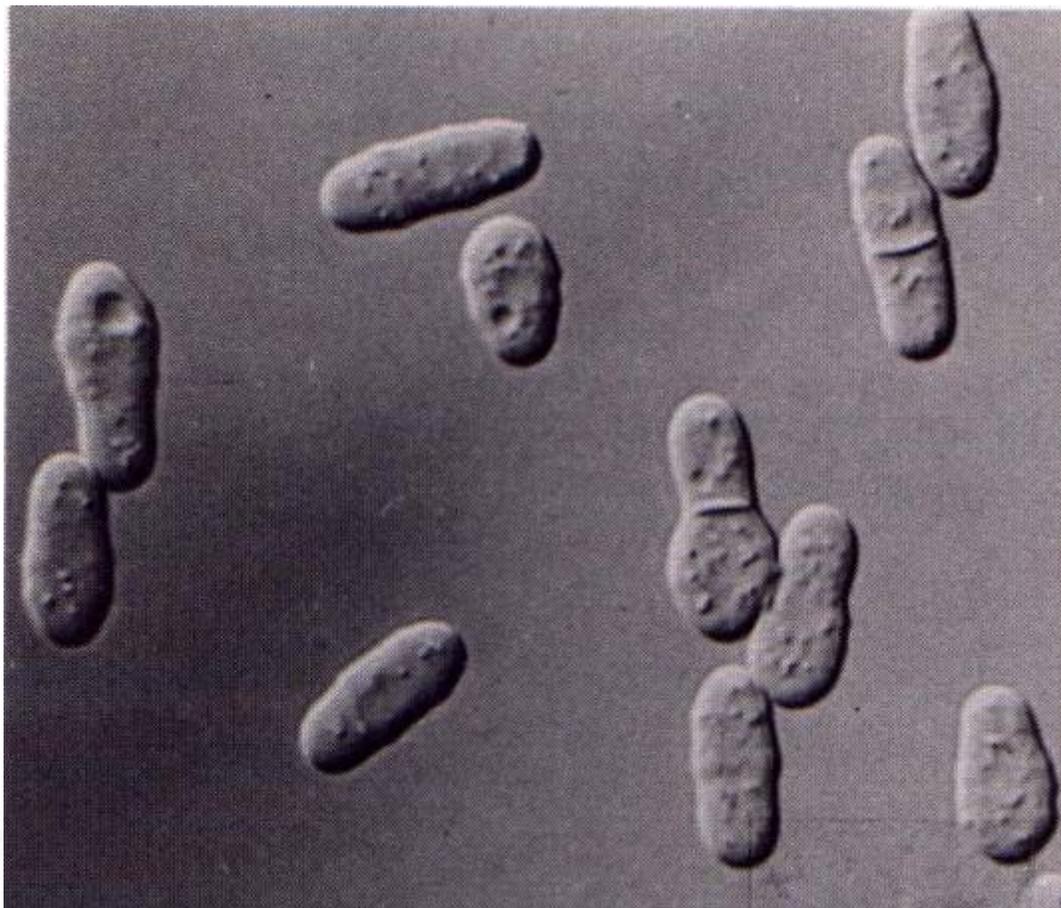




2. 裂殖(fission)

酵母菌的裂殖与细菌的相似。

进行裂殖的酵母菌种类很少，如裂殖酵母属的八孢裂殖酵母等。





3. 产生无性孢子

掷孢子 (ballistospore): 掷孢酵母属等少数酵母菌产生, 外形呈肾状。形成于卵圆形营养细胞上生出的小梗。孢子成熟后, 通过一种特有的喷射机制将孢子射出。因此可用倒置培养皿培养掷孢酵母, 射出的掷孢子在皿盖上形成模糊的菌落镜像。

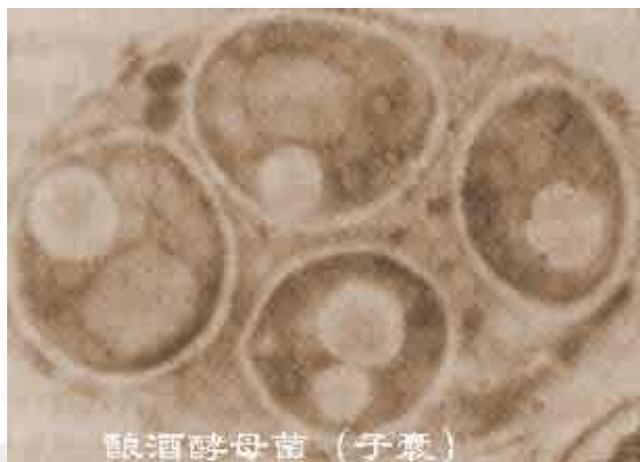
有的酵母如 *Candida albicans* 等还能在假菌丝的顶端产生厚垣孢子 (chlamydospore)。



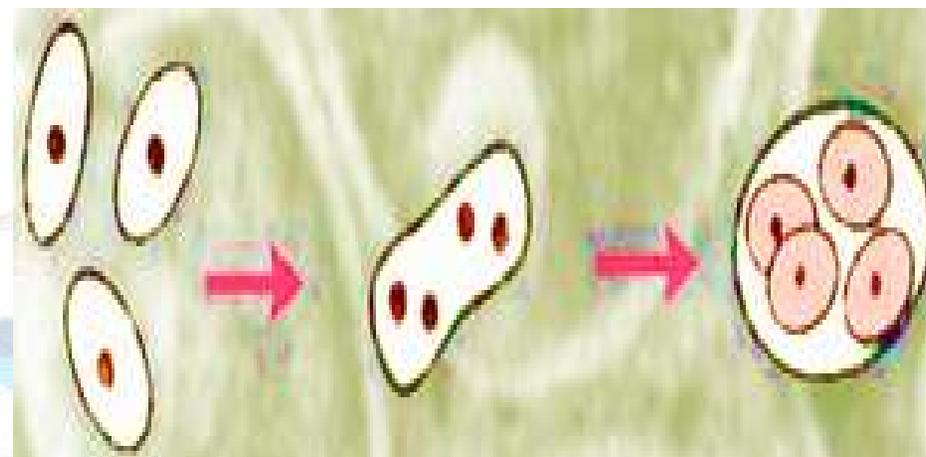


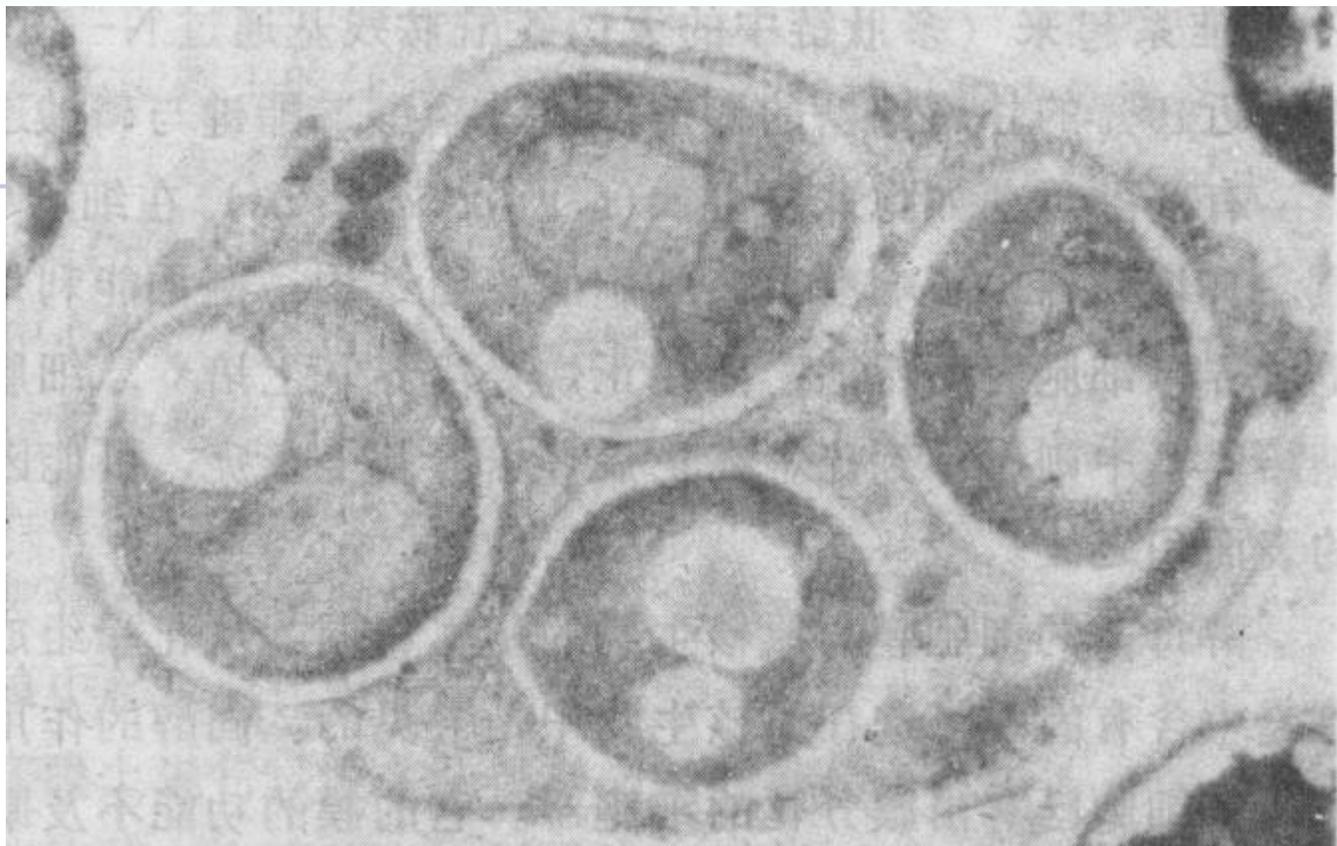
(二) 有性繁殖

通过形成**子囊**和**子囊孢子**的方式进行有性繁殖。一般通过邻近的两个性别不同的细胞各自伸出一根管状的原生质突起，随即相互接触、局部融合并形成通道，再通过质配、核配和减数分裂，形成4个或8个子核，每一子核与其附近的原生质一起，在其表面形成一层孢子壁后，就形成了一个子囊孢子，而原有营养细胞就成了子囊。



酿酒酵母菌（子囊）





酵母菌 (*Saccharomyces cerevisiae*) 的子囊和子囊孢子





(三) 酵母菌的生活史

1. 营养体既可以单倍体(n)也可以二倍体($2n$)形式存在
酿酒酵母为代表。

特点:

- ① 一般情况下都以营养体状态进行出芽繁殖;
- ② 营养体既可以单倍体形式存在, 也能以二倍体形式存在;
- ③ 在特定条件下进行有性繁殖。



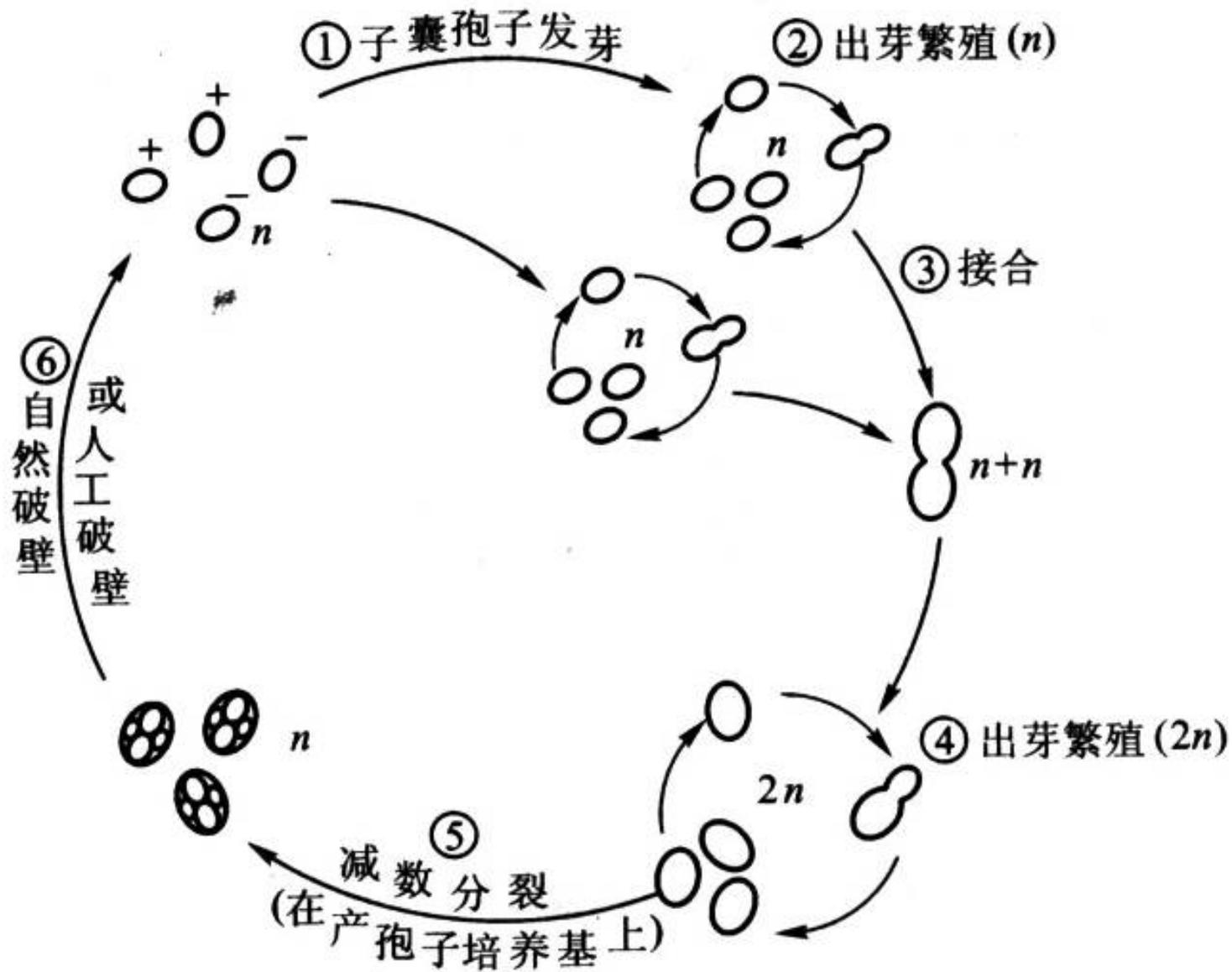
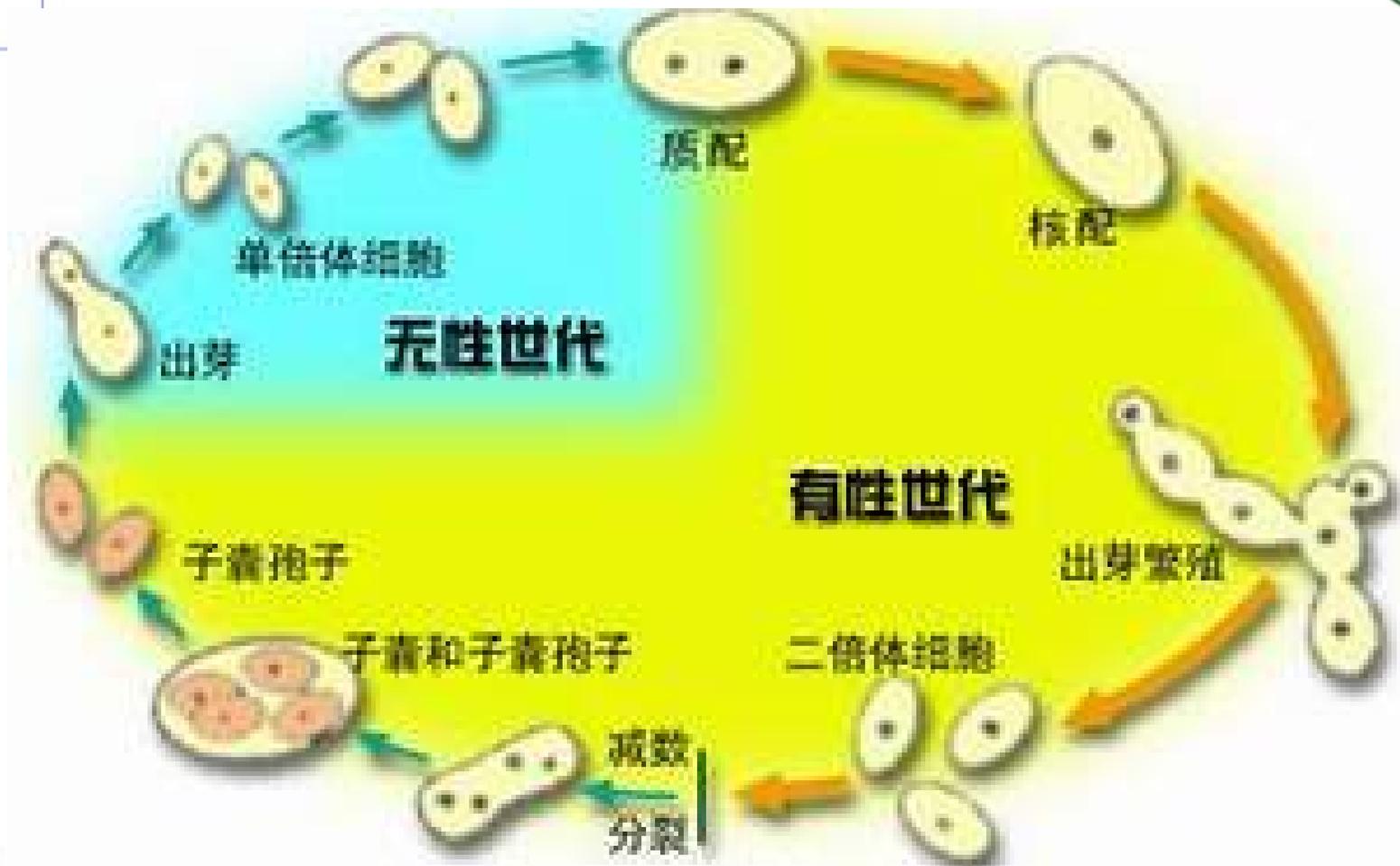


图 2-7 *S. cerevisiae* (酿酒酵母) 的生活史



2. 营养体只能以单倍体(n)形式存在

以八孢裂殖酵母为代表

主要特点:

- ① 营养细胞为单倍体;
- ② 无性繁殖以裂殖方式进行;
- ③ 二倍体细胞不能独立生活, 此阶段很短。

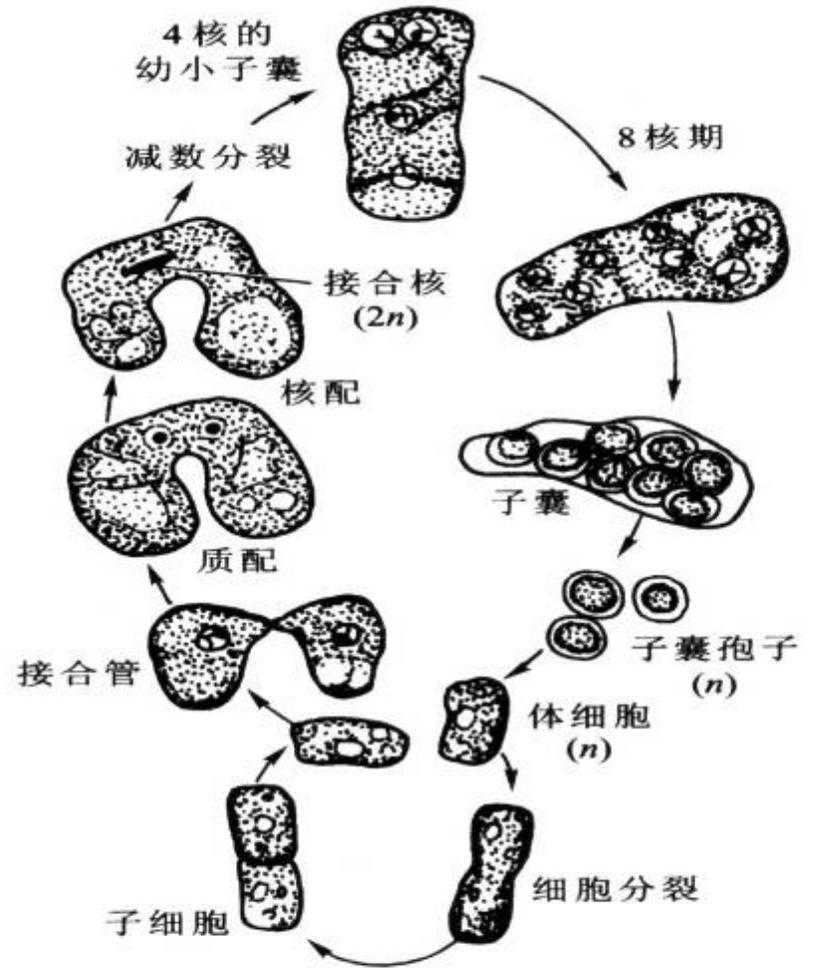


图 2-8 *Schizosaccharomyces octosporus* (八孢裂殖酵母)的生活史

3. 营养体只能以二倍体(2n)形式存在

以路德类酵母为代表

主要特点:

- ① 营养体为二倍体，不断进行芽殖，此阶段较长；
- ② 单倍体的子囊孢子在子囊内发生接合；
- ③ 单倍体阶段仅以子囊孢子形式存在，不能独立生活。

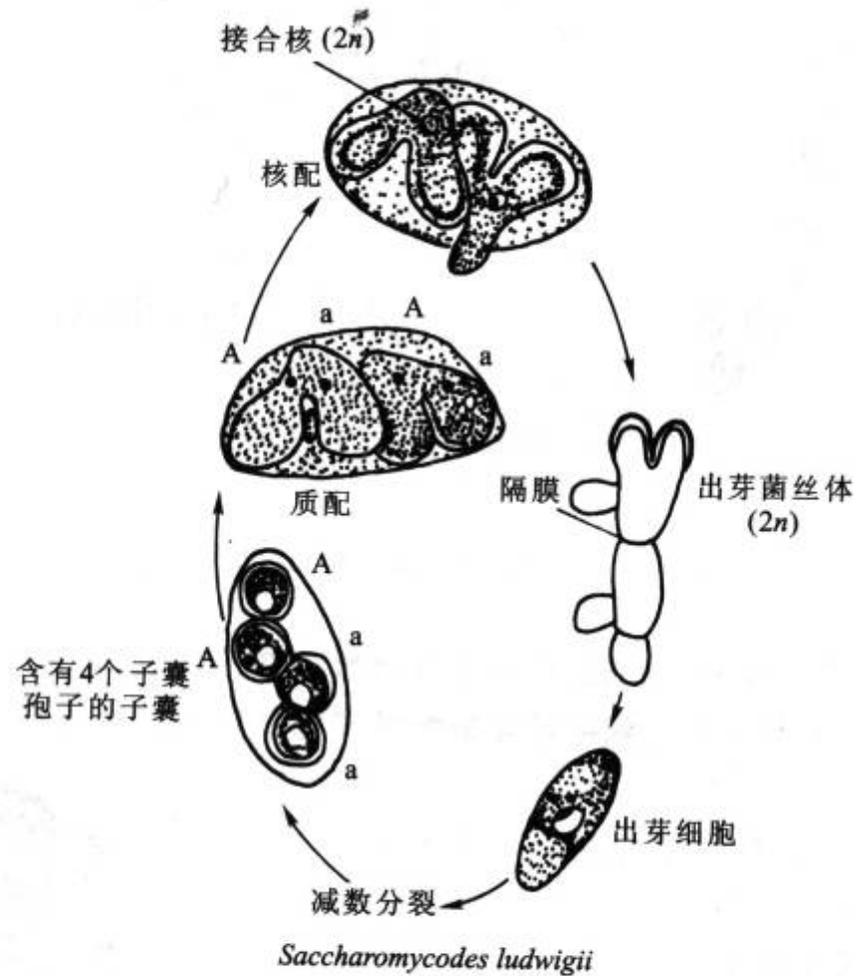


图 2-9 *Saccharomyces ludwigii* (路德类酵母) 的生活史



四、酵母菌的菌落

酵母菌为单细胞微生物，细胞较粗短，细胞间充满着毛细管水，故它们在固体培养基表面形成的菌落也与细菌相仿：一般都有湿润、较光滑、有一定的透明度、容易挑起、菌落质地均匀以及正反面和边缘、中央部位的颜色都很均一等。

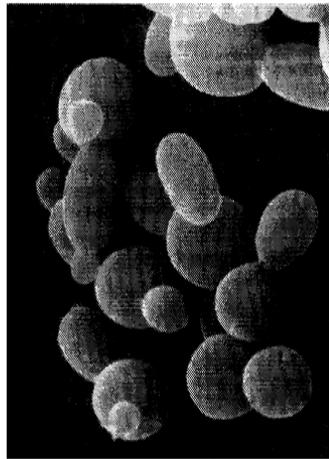
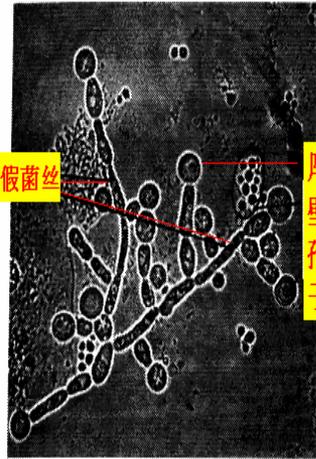
但由于酵母的细胞比细菌的大，细胞内颗粒较明显、细胞间隙含水量相对较少以及不能运动等特点，故反映在宏观上就产生了较大、较厚、外观较稠和较不透明的菌落。酵母菌菌落的颜色比较单调，多数都呈乳白色或矿烛色，少数为红色，个别为黑色。



与细菌菌落类似,但一般较细菌菌落大且厚,表面湿润,粘稠,易被挑起,多为乳白色,少数呈红色。



假丝酵母菌 (Candida albican)



假丝酵母在固体培养基中呈球状

在人体组织中呈假菌丝态 在普通培养基中呈球状

凡不产生假菌丝的酵母菌，菌落更为隆起，边缘十分圆整。而产大量假菌丝的酵母，菌落较平坦，表面和边缘较粗糙。

酵母菌的菌落一般还会散发出一股悦人的酒香味。

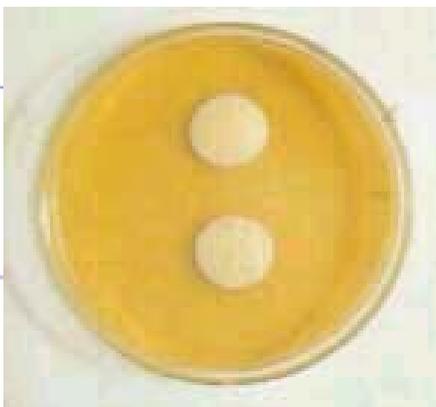


图 10 (Rhodospirillum rubrum)

1000x



红酵母

酵母菌菌落



细菌菌落

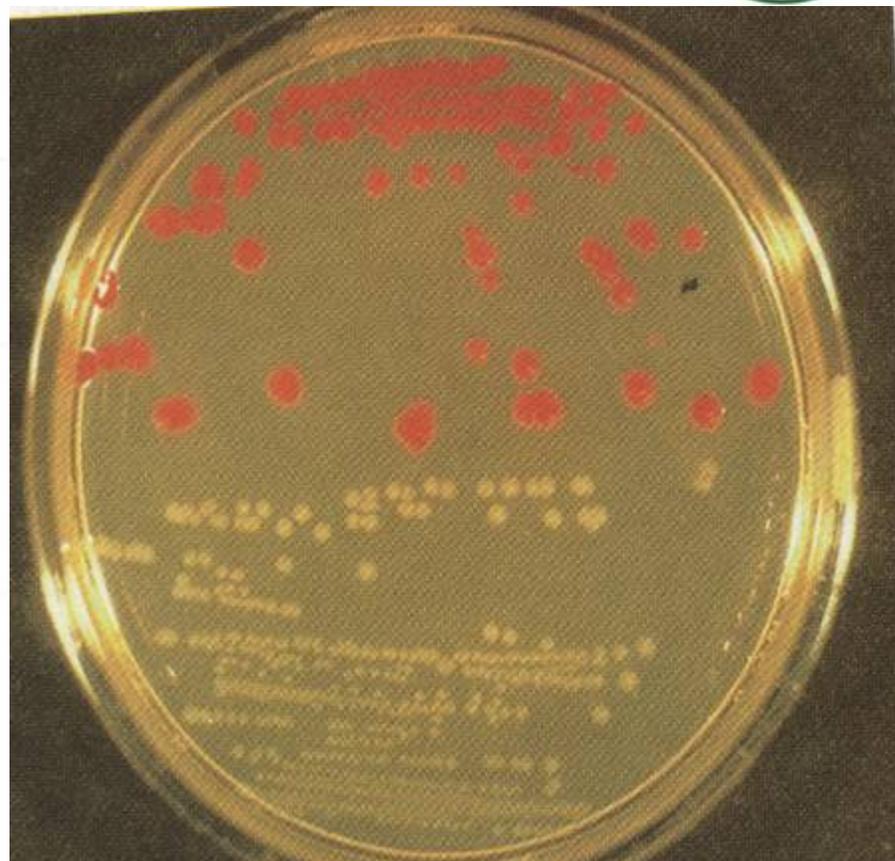


表 2.41 酵母菌和细菌的异同

特征	酵母菌	细菌
细胞形态	多为单细胞，球形、椭圆形等，有的有假菌丝	单细胞，呈球状、杆状等
细胞大小	细胞直径或宽度 2-5 μm ，长度 5-30 μm	细胞直径或宽度为 0.3-0.6 μm
菌落形态	较大、厚，光滑、粘稠，易挑起，乳白色，少数红色	一般为易挑起的单细胞集落，有各种颜色，表面特征各异
繁殖方式	一般为芽殖，少数为裂殖，有的产子囊孢子	一般为裂殖
细胞结构	具完整的细胞核、线粒体和内质网等；核糖体为 80S；细胞壁组成主要是葡聚糖和甘露聚糖等	只有拟核，无线粒体、内质网等；核糖体为 70S；细胞壁主要成分是肽聚糖和脂多糖等
生长 pH	偏酸性	中性偏碱





第三节 丝状真菌—霉菌





霉菌 (mould, mold)

丝状真菌 (filamentous fungi) 的一个通俗名称，意即“发霉的真菌”，通常指那些菌丝体比较发达而又不产生大型子实体的真菌。

霉菌分布

往往在潮湿气候下大量生长繁殖，长出肉眼可见的丝状、绒状或蛛网状的菌丝体，有较强的陆生性，在自然条件下，常引起食物、工农业产品的霉变和植物的真菌病害。





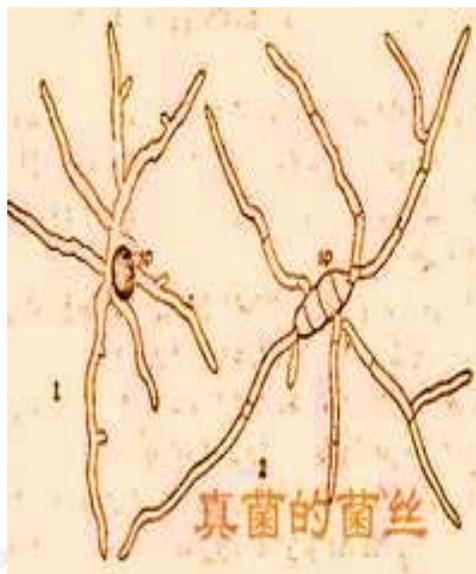
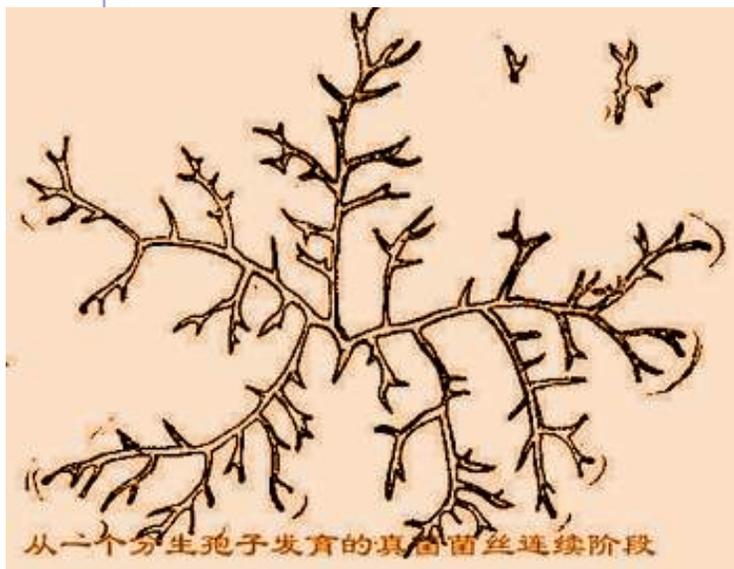
霉菌与人类关系

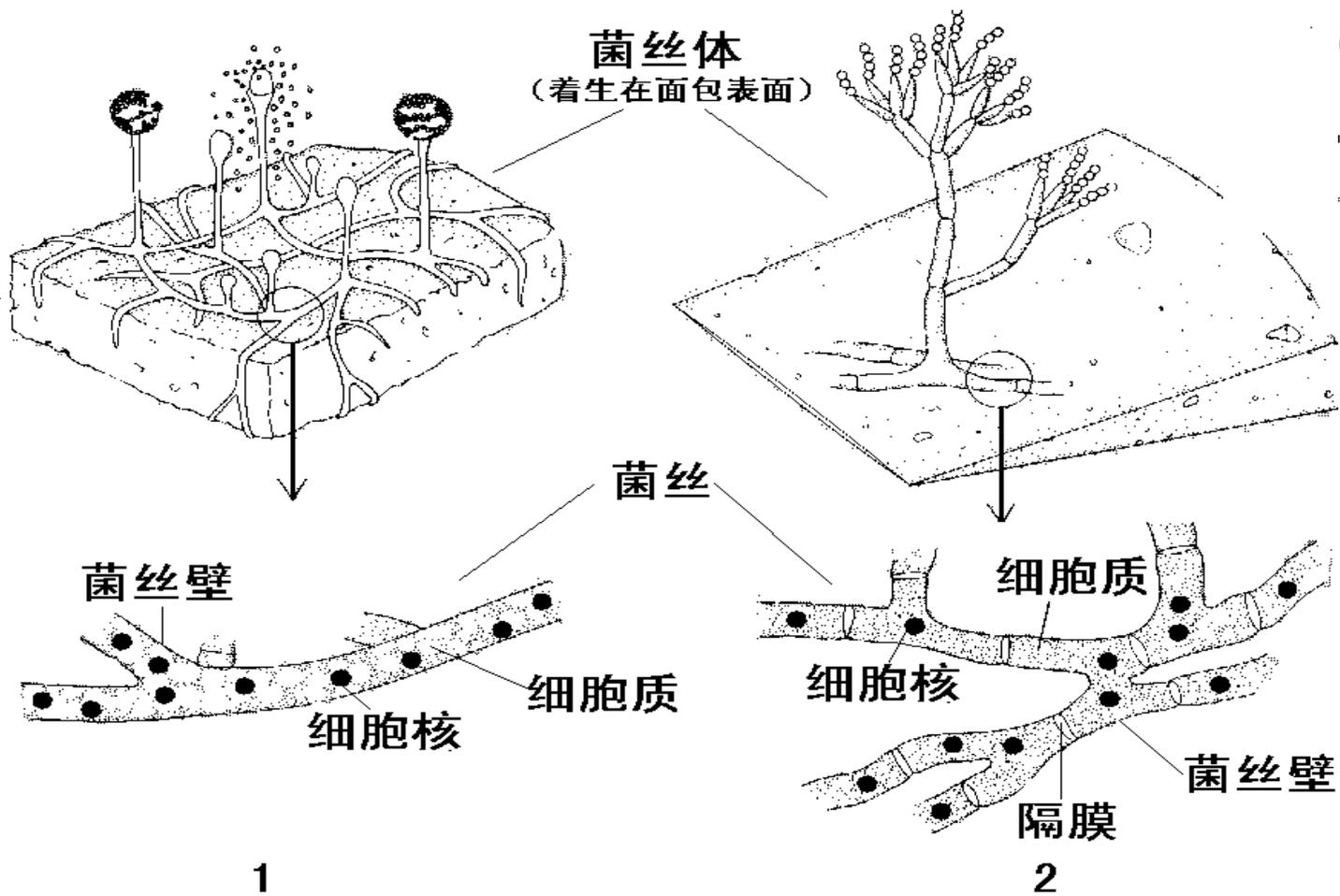
- ① 工业应用：有机酸、酶制剂、抗生素、维生素、生物碱、生物防治、污水处理、生物测定等方面。
- ② 生产各种传统食品：酱油、干酪
- ③ 基本理论研究
- ④ 工农业产品的霉变
- ⑤ 引起植物病害：植物最主要的病原菌
- ⑥ 引起动物疾病：皮肤癣症、黄曲霉毒素



一、细胞的形态和构造

菌丝：营养体的基本单位，直径 $3\sim 10\ \mu m$ ，与酵母细胞类似，比细菌或放线菌的约粗10倍。

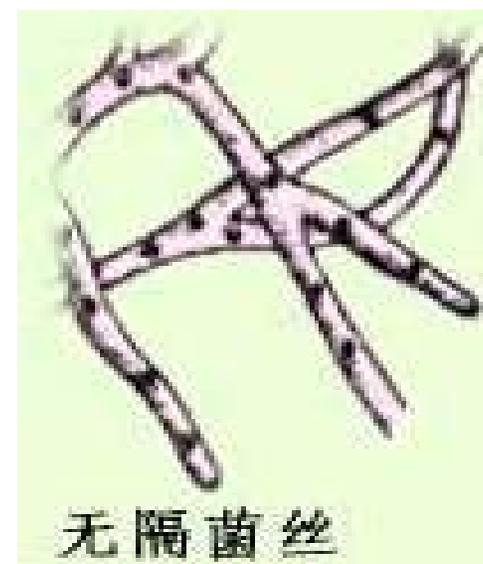






菌丝分成**无隔菌丝**和**有隔菌丝**两大类。

有隔菌丝又分为：单核有隔菌丝、多核有隔菌丝。





真菌菌丝细胞的构造

细胞壁、细胞膜、细胞质、细胞核。在细胞质中存在着液泡、线粒体、内质网、核糖体、泡囊和膜边体等。

膜边体：是一种特殊的膜结构，位于壁和膜之间，由单层膜包围而成，形状变化很大，有管状、囊状、球状、卵圆状或为多层折叠状等，类似于细菌的间体。功能可能与壁形成有关。



细胞成熟过程中，细胞壁的成分会发生明显变化。

Neurospora crassa 菌丝顶端有延伸区和硬化区，内层是几丁质层，外层为蛋白质层。亚顶端部位（次生壁形成区），由内至外是几丁质层、蛋白质层、葡聚糖蛋白层和葡聚糖层，最后是隔膜区。

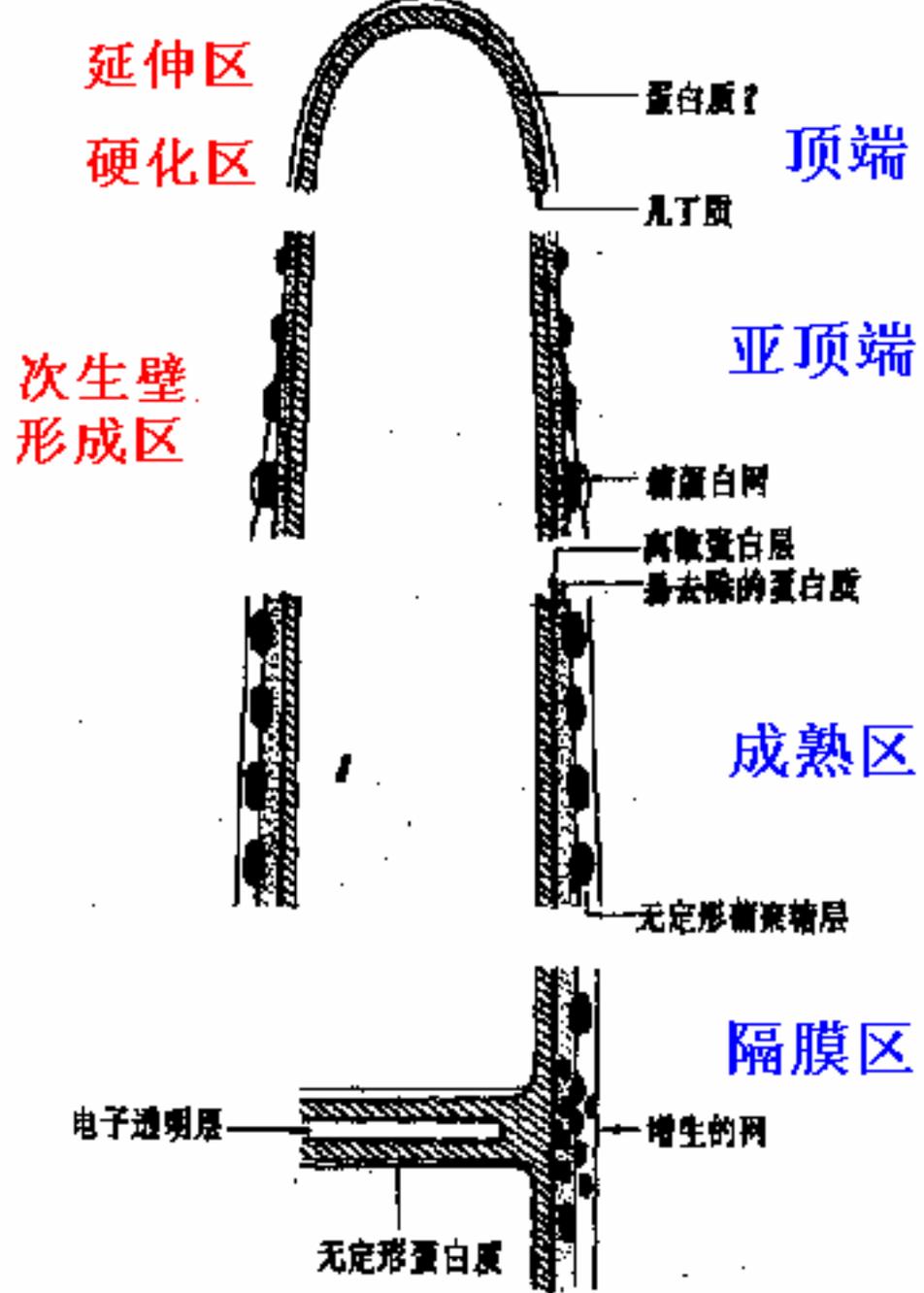


图 3-7 *Neurospora crassa* 的菌丝分化及其细胞壁的成分



从进化角度看： 越是低等的、水生的真菌，细胞壁成分就越与藻类接近，含有较多的纤维素，较高等的、陆生的真菌，则主要含有几丁质成分。

从物理形态看： 真菌细胞壁的成分有两大类：

(1) 纤维状物质 即由 $\beta(1\rightarrow4)$ 多聚物所构成的微纤维(包括纤维素和几丁质)，它使细胞壁具有坚韧的机械性能；

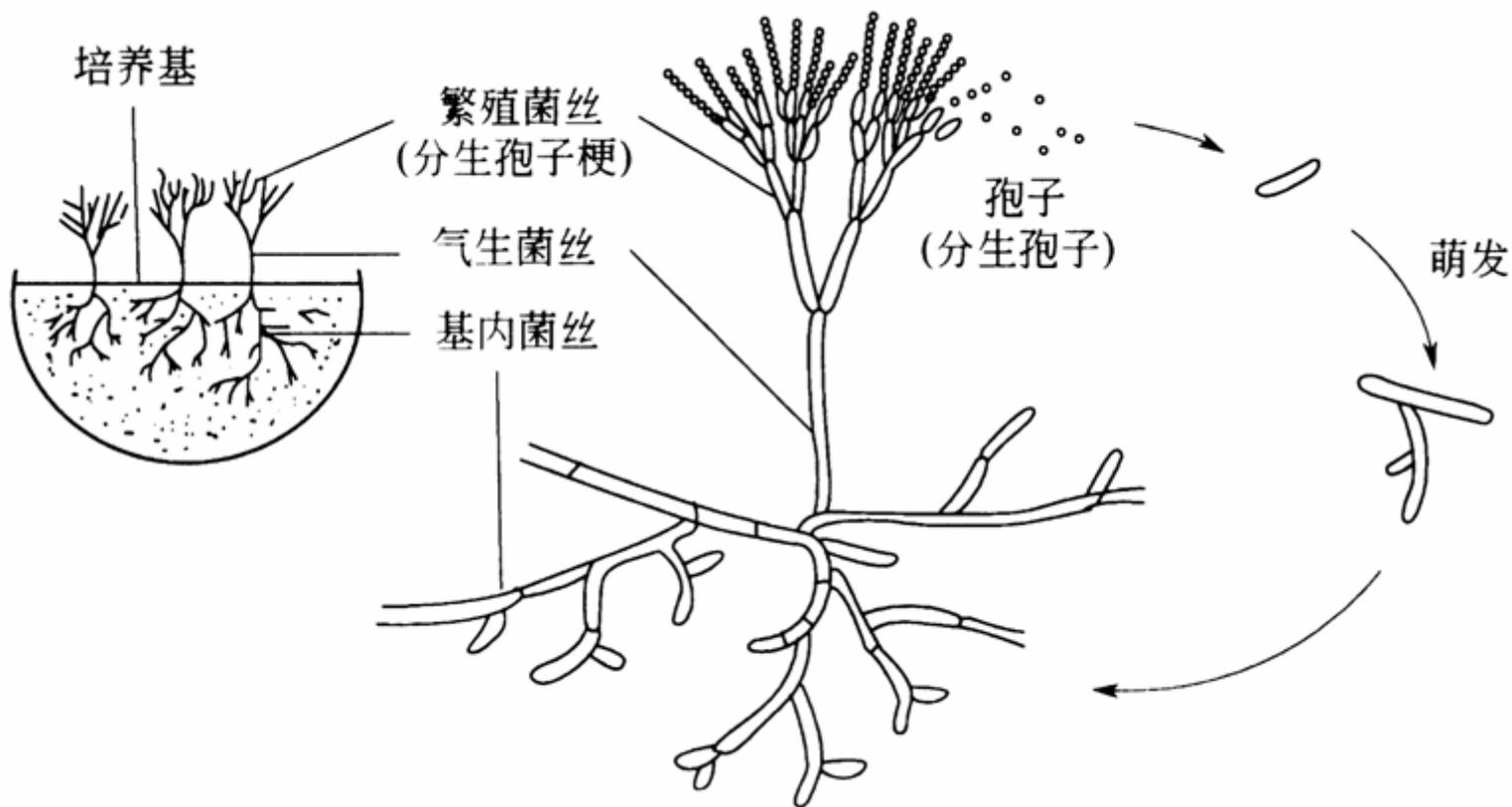
(2) 无定型物质 如蛋白质、甘露聚糖和葡聚糖,包括 $\beta(1\rightarrow3)$ 、 $\beta(1\rightarrow6)$ 或 $\alpha(1\rightarrow3)$ 葡聚糖，它们混在上述纤维状物质构成的网内或网外，以充实细胞壁结构。



二、菌丝体及其各种分化形式

真菌孢子在适宜固体培养基质上发芽生长，产生菌丝和由许多分枝菌丝相互交织而成的一个菌丝集团即**菌丝体**（mycelium）。





菌丝体基本类型：营养菌丝体 (vegetative mycelium)

气生菌丝体 (aerial mycelium)



菌丝体

特化的营养菌丝

- 吸取养料 { 假根
吸器
- 附着 { 附着胞
附着枝
- 休眠(或休眠及蔓延) { 菌核
菌索
- 延伸: 匍匐枝
- 捕食线虫 { 菌环
菌网

特化的气生菌丝(子实体)

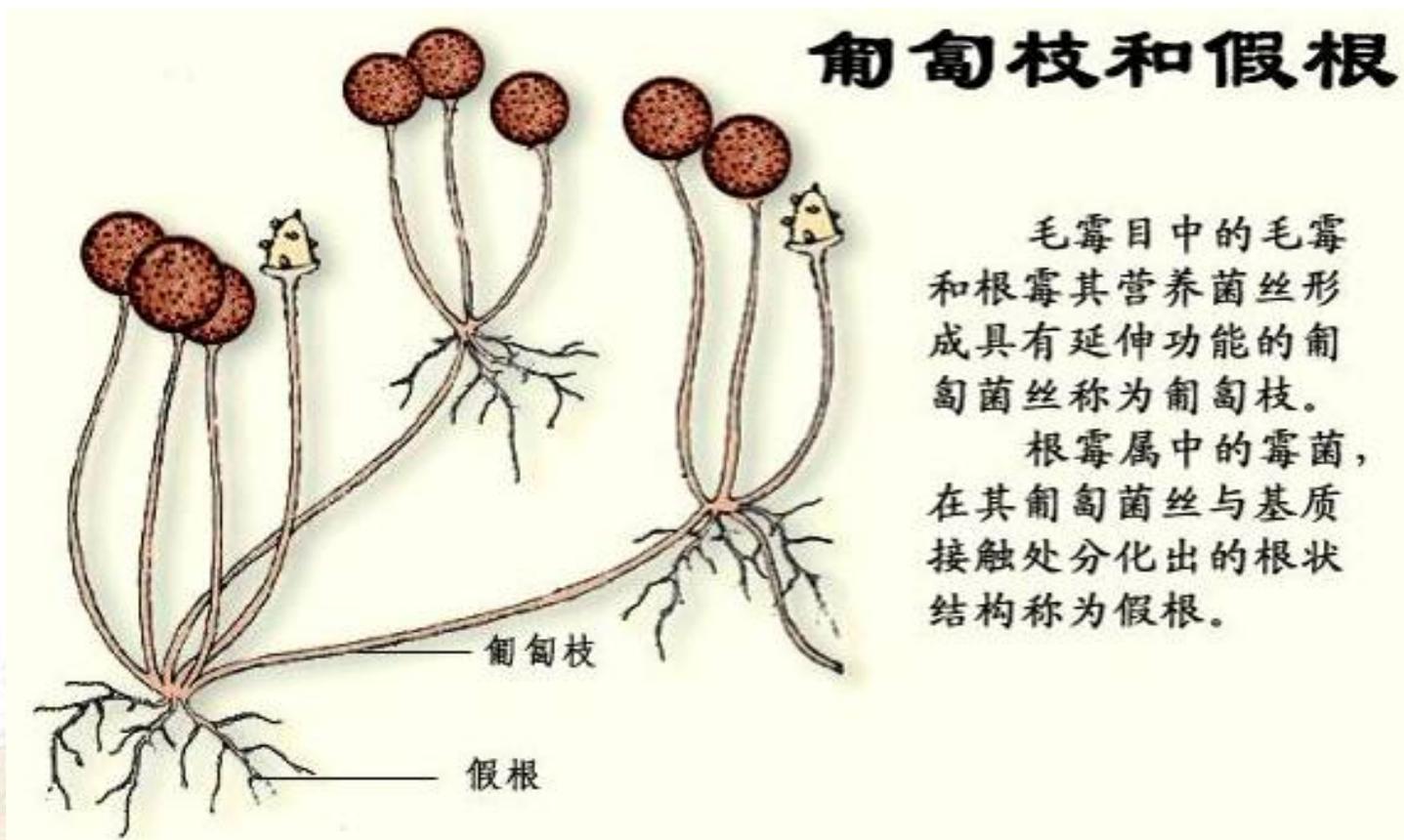
- 简单 { 无性 { 分生孢子头
孢子囊
有性: 担子
- 复杂 { 无性 { 分生孢子器
分生孢子座
有性(子囊果) { 闭囊壳
子囊壳
子囊盘



(一) 营养菌丝体的特化形态

1. 假根(rhizoid)

假根固着和吸取养料，是根霉属霉菌匍匐枝与基质接触处分化出来的根状结构。





2. 匍匐菌丝(stolon)

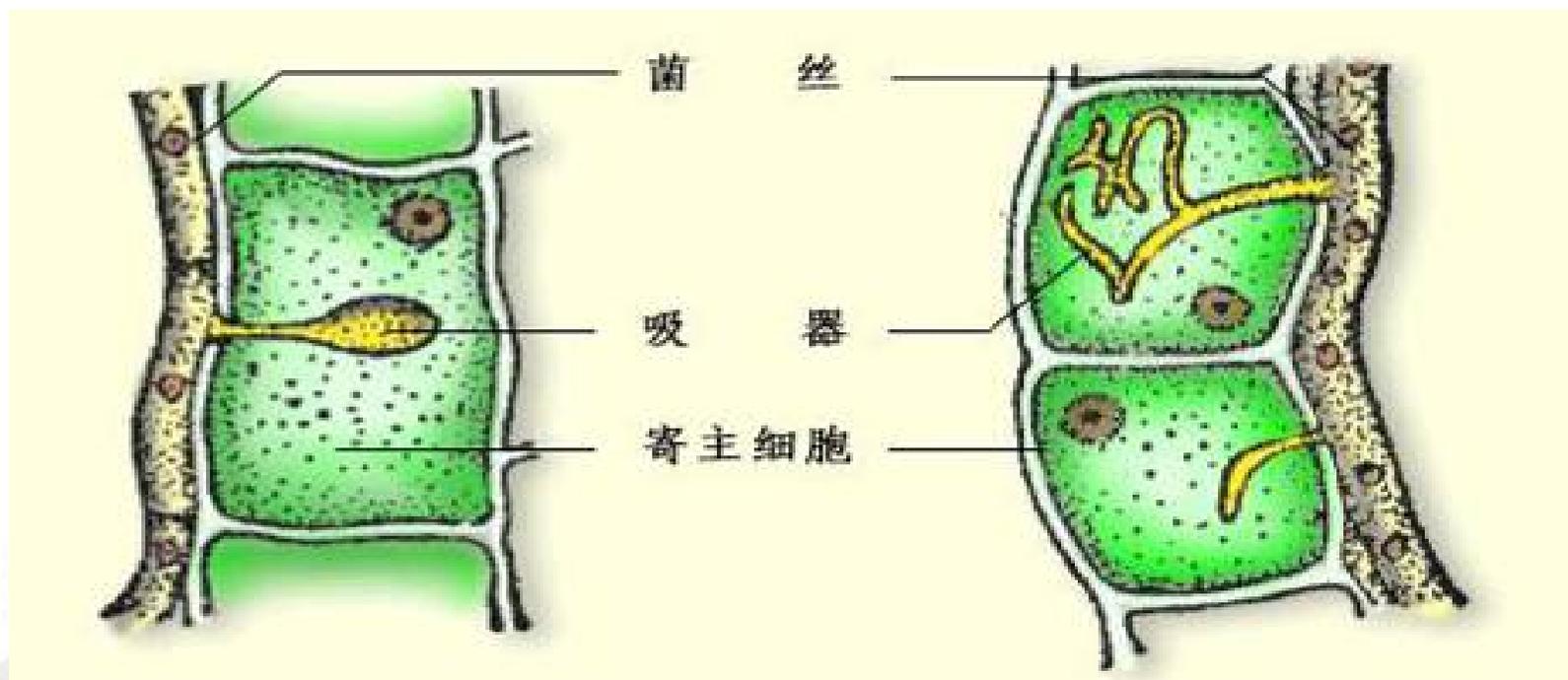
毛霉目的真菌常形成具有延伸功能的匍匐状菌丝，称匍匐菌丝。其中根霉属更为典型：在固体基质表面上的营养菌丝，分化成匍匐菌丝，隔一段距离在其上长出假根(伸入基质)和孢囊梗，而新的匍匐菌丝再不断向前延伸，以形成不断扩展的、大小没有限制的菌苔。





3. 吸器(haustorium)

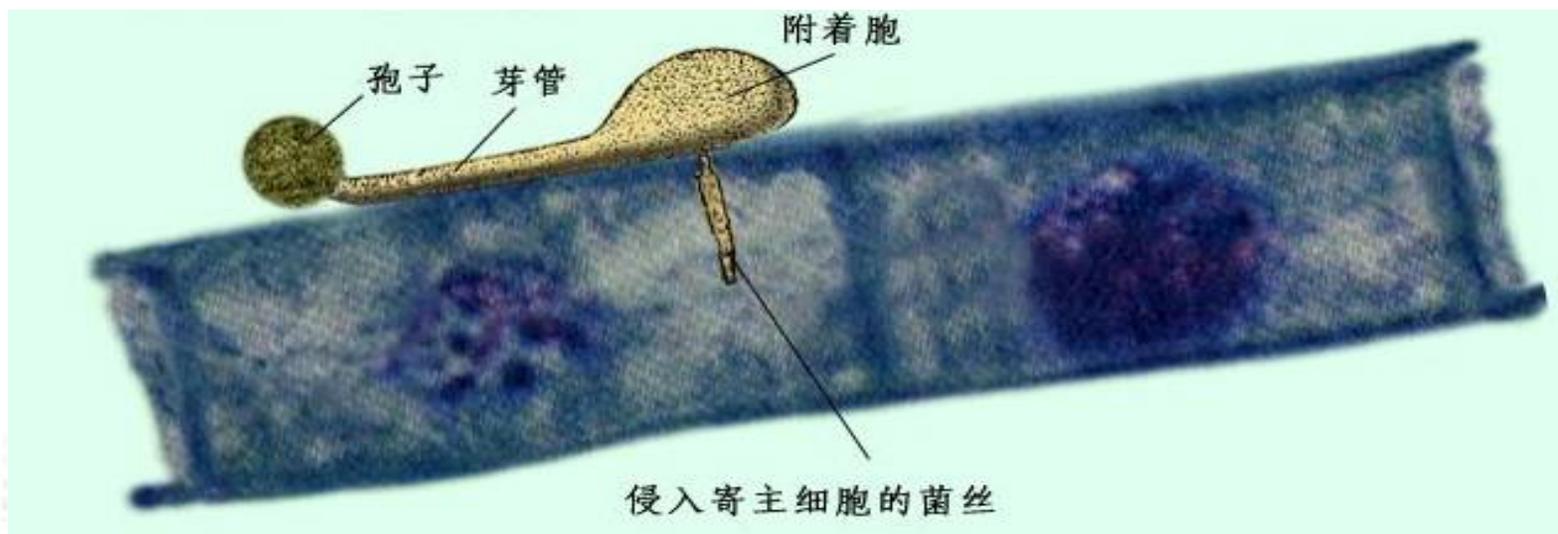
由专性寄生真菌如锈菌、霜霉菌和白粉菌等产生，是从菌丝上产生出来的旁枝，侵入细胞内分化成指状、球状或丝状，用以吸收细胞内养料。





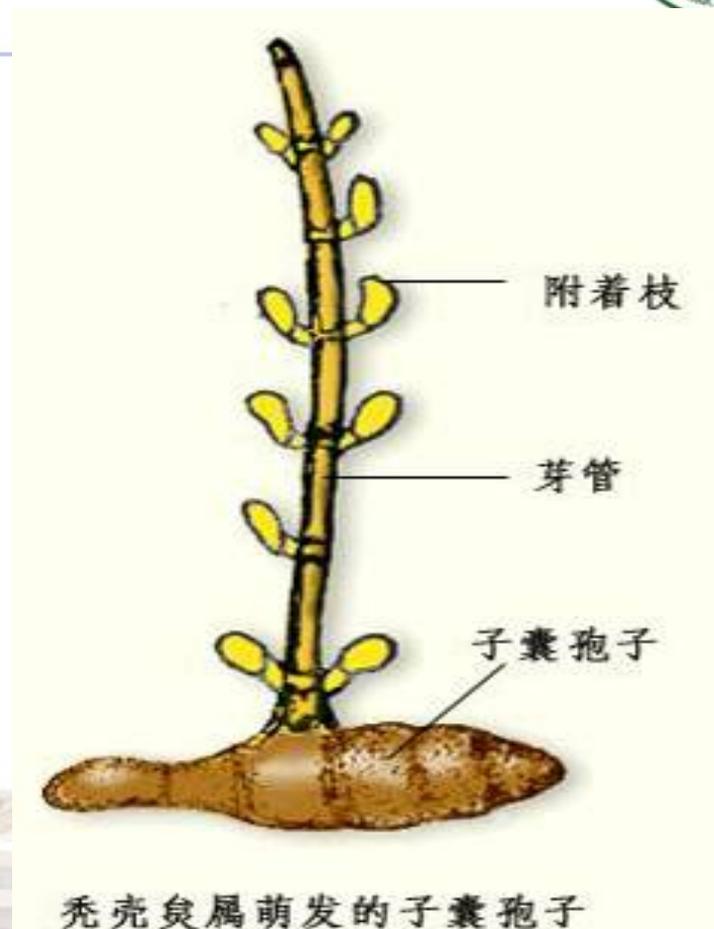
4. 附着胞(adhesive cell)

许多植物寄生真菌在其芽管或老菌丝顶端发生膨大，并分泌粘状物，借以牢固地粘附在宿主的表面，称附着胞。附着胞上可形成纤细的针状感染菌丝，以侵入宿主的角质层而吸取养料。



5. 附着枝 (adhesive branch)

寄生真菌如小光壳炱和秃壳炱属等，由菌丝细胞生出1~2个细胞的短枝，使菌丝附着于宿主上，即附着枝。





6. 菌核(sclerotium)

一种休眠的菌丝组织。其外层较坚硬、色深，内层疏松，大多呈白色。菌核的形状有大有小，大的如茯苓(大如小孩头)，小的如油菜菌核(形如鼠粪)。





D.C. Erwin, U.C. Riverside



D.C. Erwin, U.C. Riverside



D.C. Erwin, U.C. Riverside



D.C. Erwin, U.C. Riverside



D.C. Erwin, U.C. Riverside

菌核形成过程

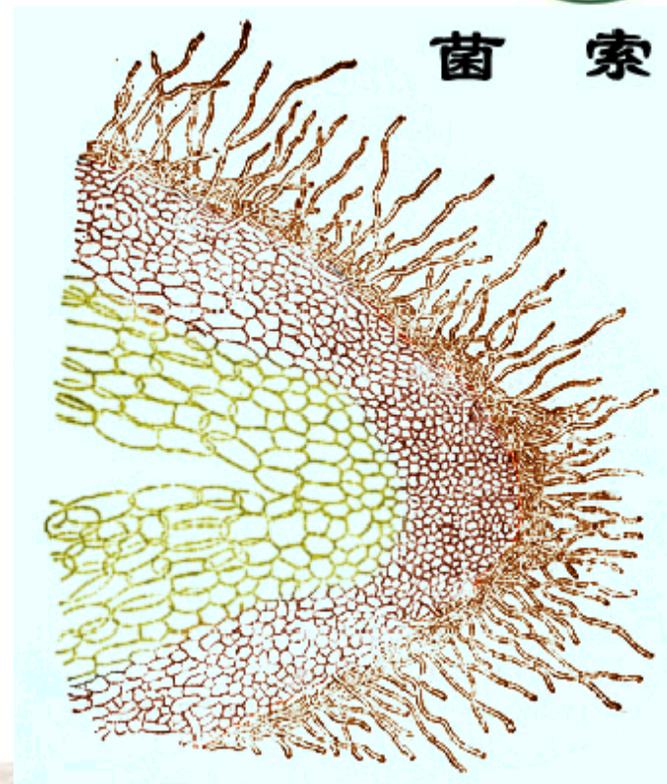
Sclerotium Formation in
Sclerotium rolfsii sp.





7. 菌索(rhizomorph)

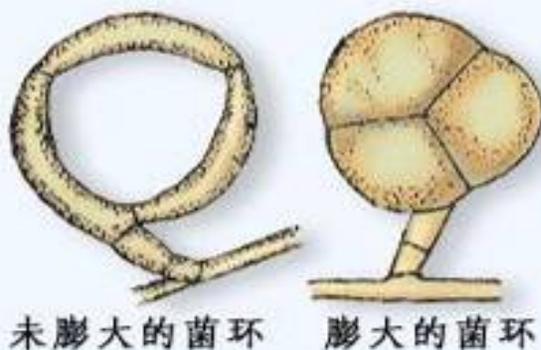
在树皮或地下常可
找到白色的根状菌丝组织，
即为蜜环菌等。多种伞菌，如假蜜环菌等都有根状菌体蔓延和
抵御不良环境。



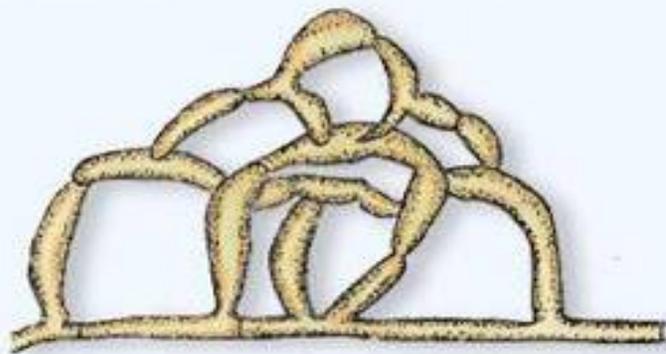


8. 菌环(ring)和菌网(net)

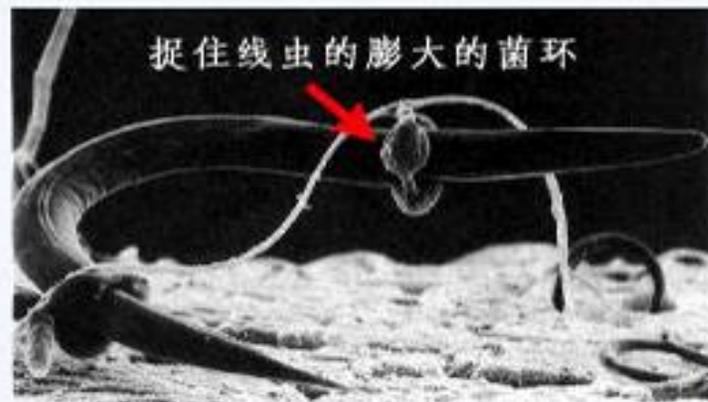
捕虫菌目的真菌和一些半知菌会产生菌环和菌网等特化菌丝，其功能是捕捉线虫，然后再从环或网上生出菌丝侵入线虫体内吸收养料。



未膨大的菌环 膨大的菌环



菌网



捕虫真菌由菌丝分枝形成圈环结构，用于捕捉线虫。

由菌环构成的网状组织叫做菌网。



(二) 气生菌丝体的特化形态

气生菌丝体主要特化成各种形态的子实体。

子实体是指在其里面或上面可产生孢子的、有一定形状的任何构造。



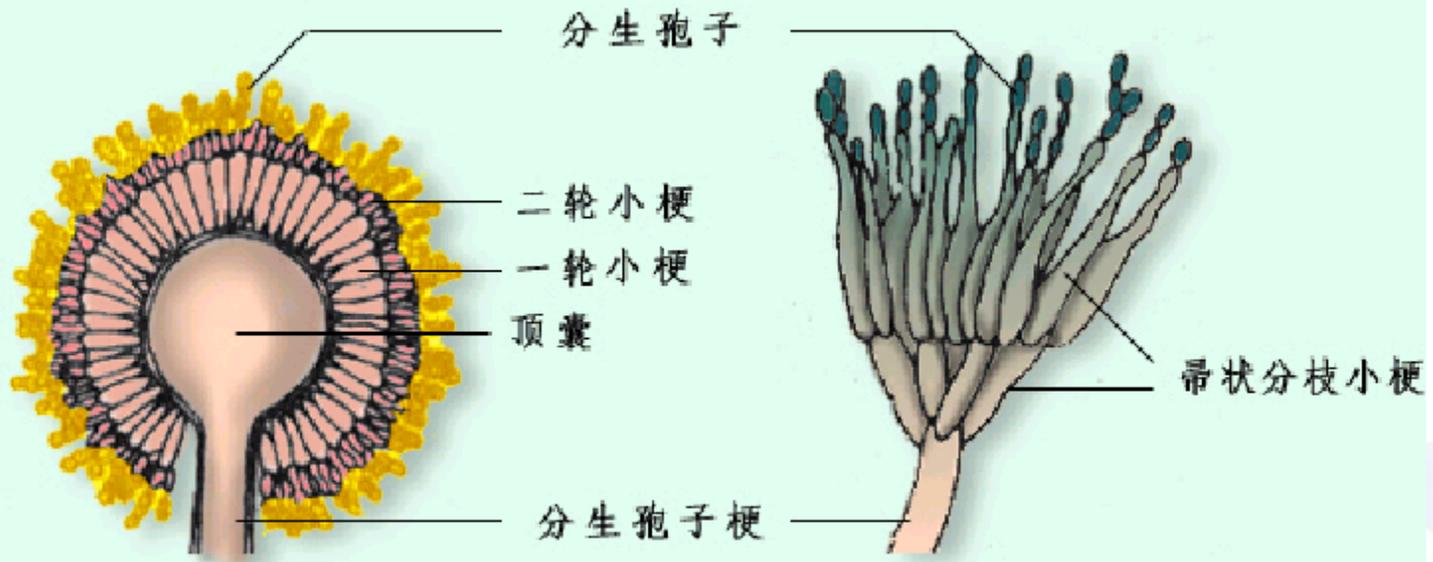


1. 结构简单的子实体

(1) 产生无性孢子的子实体

曲霉属或青霉属等的分生孢子头 (conidial head); 根霉属和毛霉属等的孢子囊。

分生孢子头

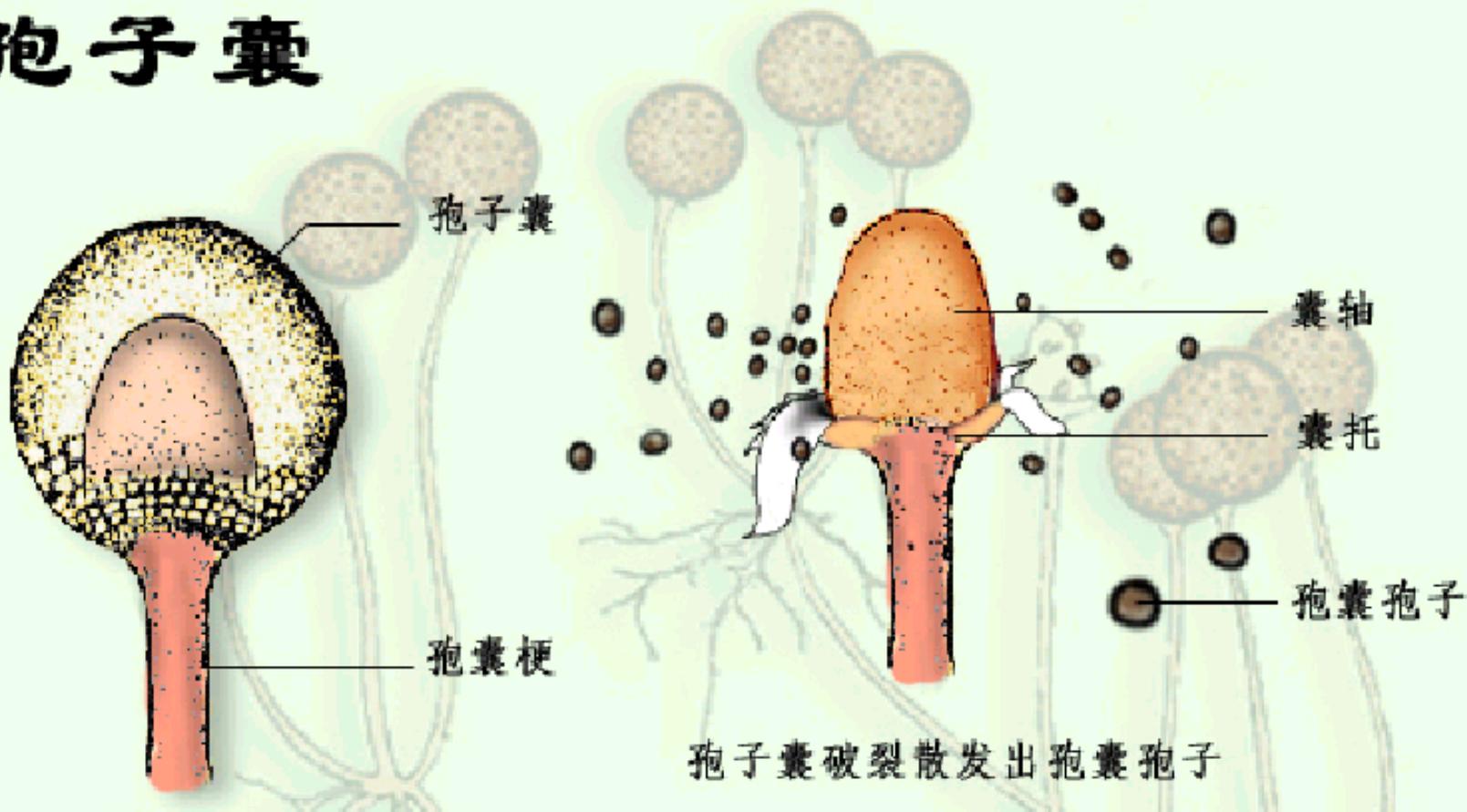


曲霉的分生孢子头

青霉的分生孢子头

根霉属和毛霉属等的**孢子囊**。

孢子囊





(2) 产生有性孢子的子实体

担孢子：担子菌的担子，是由双核菌丝的顶端细胞膨大后而形成的。

担子内的两性细胞经过核配后形成一个双倍体的细胞核，再经过减数分裂便产生4个单倍体的核。这时，在担子顶端长出4个小梗，小梗顶端稍微膨大，最后4个单倍体核就分别进入小梗的膨大部位，从而形成4个外生的单倍体担孢子。

担子

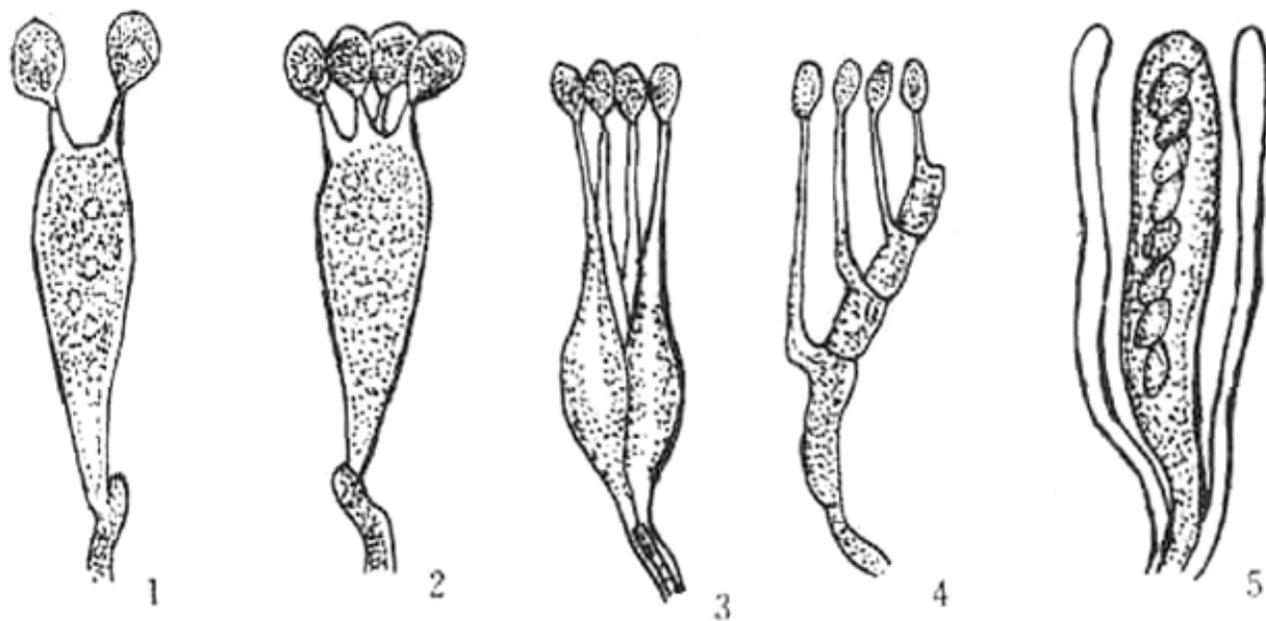


图 2-8 担子及子囊

- 1、2. 无隔担子 3. 具纵隔的担子 4. 具横隔的担子
5. 子囊及子囊孢子和隔丝



2. 结构复杂的子实体

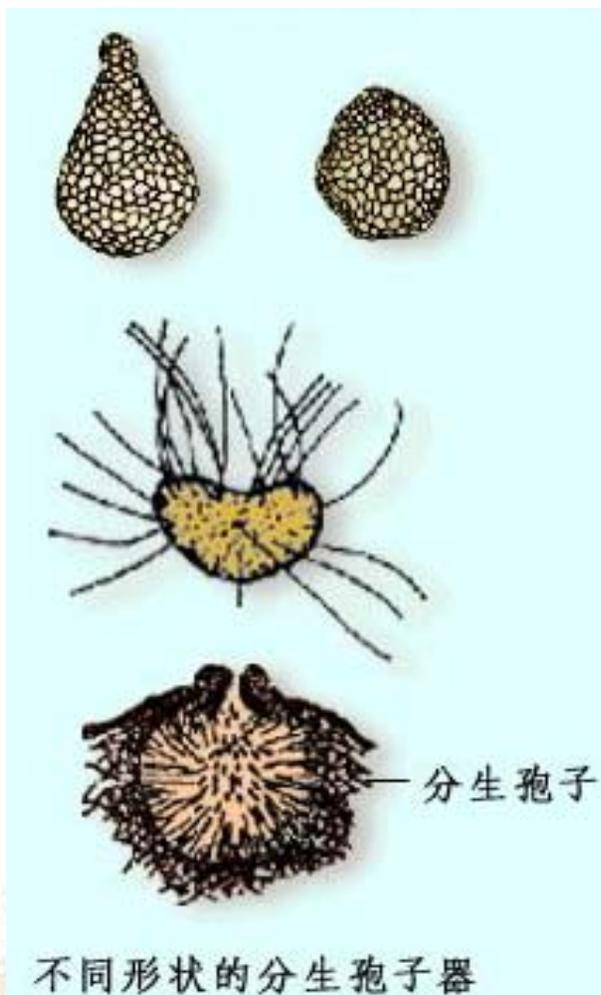
(1) 产无性孢子的子实体

有分生孢子器、分生孢子座和分生孢子盘等几种结构。





分生孢子器

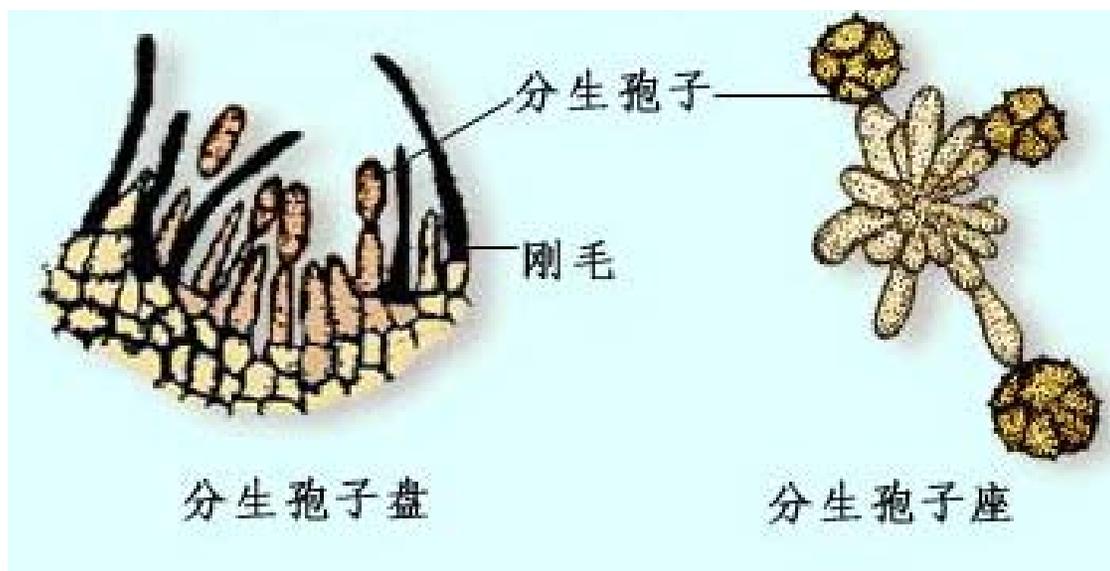


球形或瓶形结构，内壁四周表面或底部长有极短的分生孢子梗，在梗上产生分生孢子。



分生孢子盘 在寄主角质层或表皮下，由分生孢子梗簇生在一起而形成的盘状结构，有时其中还夹杂着刚毛。

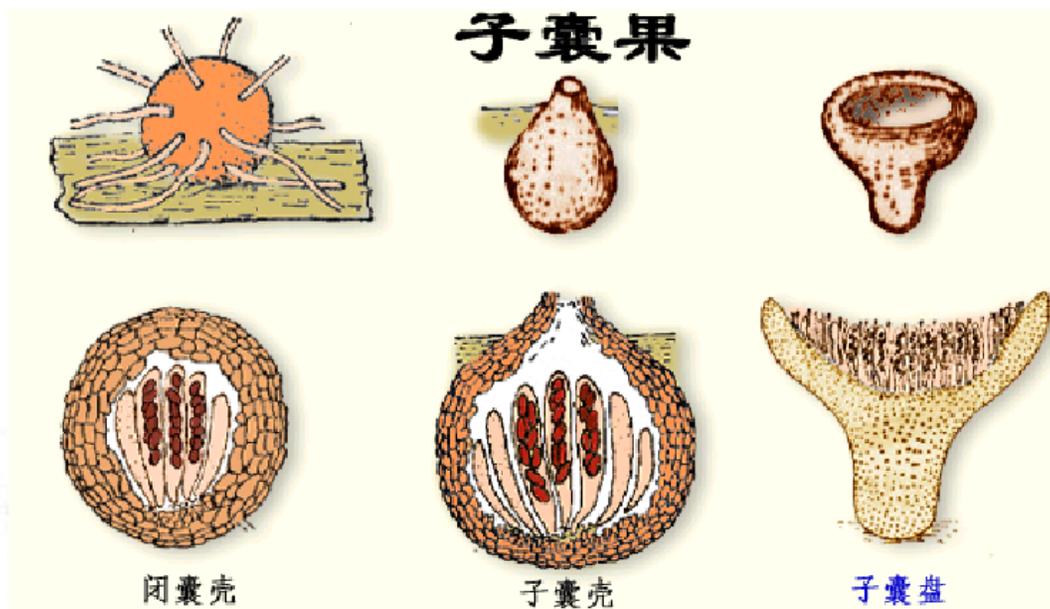
分生孢子座 分生孢子梗紧密聚集成簇，分生孢子长在梗的顶端，形成垫状构，是瘤座孢科真菌的共同特征。





(2) 产有性孢子的子实体：子囊果

在子囊和子囊孢子发育过程中,从原来的雌器与雄器下面的细胞上生出许多菌丝,它们有规律地将产囊菌丝包围,形成了有一定结构的子囊果。

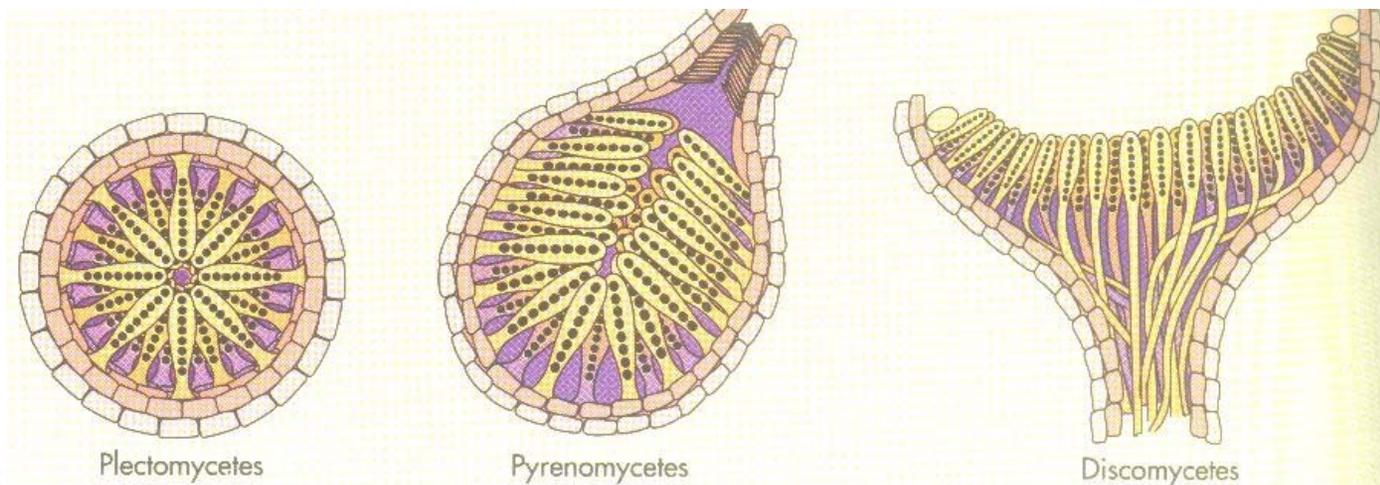




① 闭囊壳：完全封闭，呈圆球形，是不整囊菌纲如部分青霉、曲霉所具有的特征；

② 子囊壳：子囊果多少有点封闭，但留有孔口，似烧瓶形，它是核菌纲真菌的典型构造；

③ 子囊盘：开口的、盘状的子囊果，盘菌纲真菌的特有结构。





三、真菌的孢子

真菌繁殖能力极强，可通过无性或两性繁殖的方式产生大量新个体。

虽然真菌菌丝体上任一部分的菌丝碎片都能进行繁殖，但在正常自然条件下，真菌主要还是通过各种无性或两性孢子来进行繁殖。





真菌的孢子具有小、轻、干、多以及形态色泽各异、休眠期长和抗逆性强等特点，但与细菌的芽孢却有很大的差别。

真菌孢子形态：球形、卵形、椭圆形、土星形、肾形、线形、针形、镰刀形等。





真菌孢子与人类的关系

对人类的实践来说，孢子的特点有利于接种、扩大培养、菌种选育、保藏和鉴定等工作。

不利之处：

易于造成污染、霉变和易于传播动、植物的真菌病害。

其分生孢子或子囊孢子都耐热。

在实验室中，真菌也常造成接种室污染。

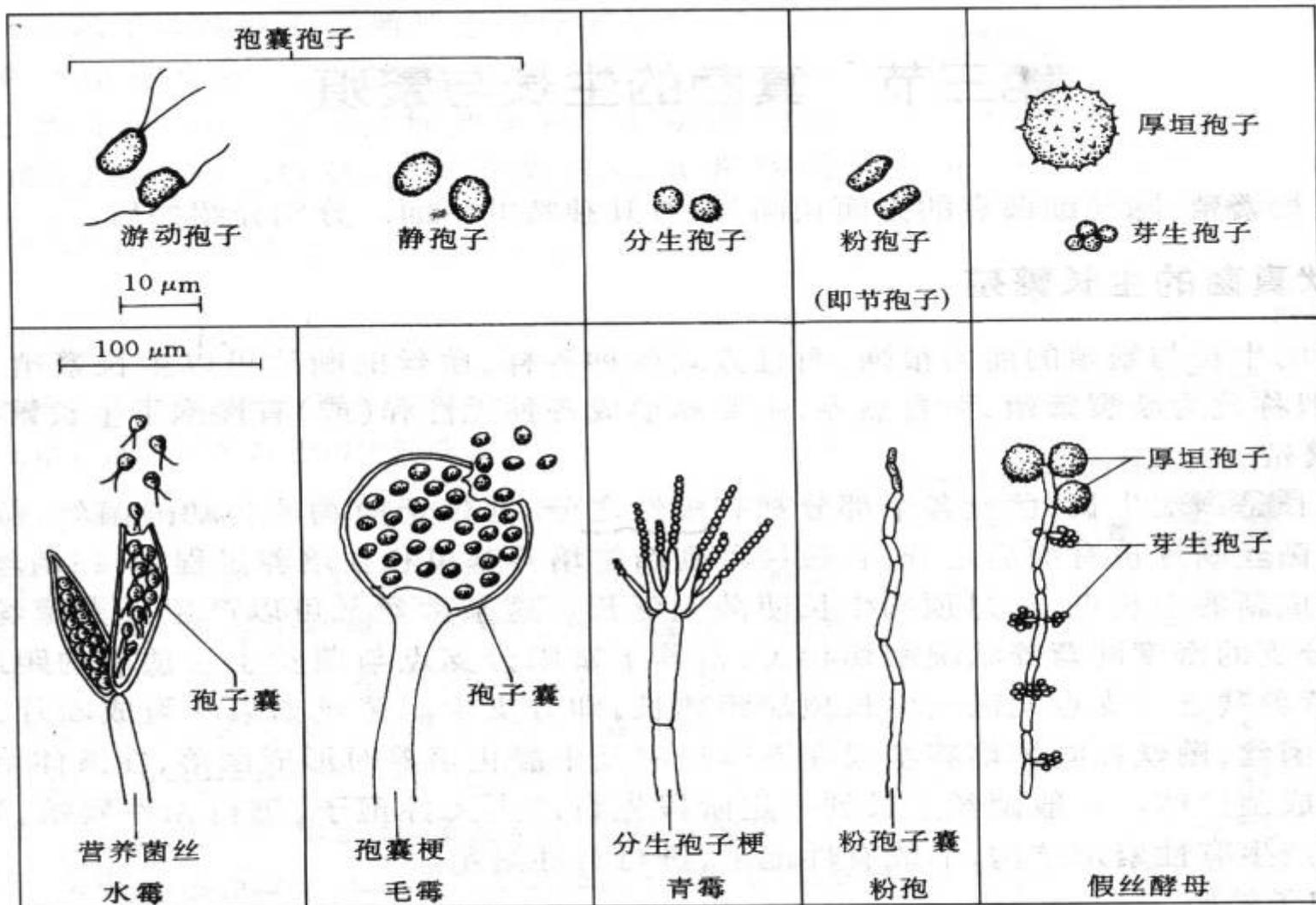


图 6-6 真菌无性孢子的类型



1. 无性孢子类型

孢囊孢子

分生孢子

节孢子

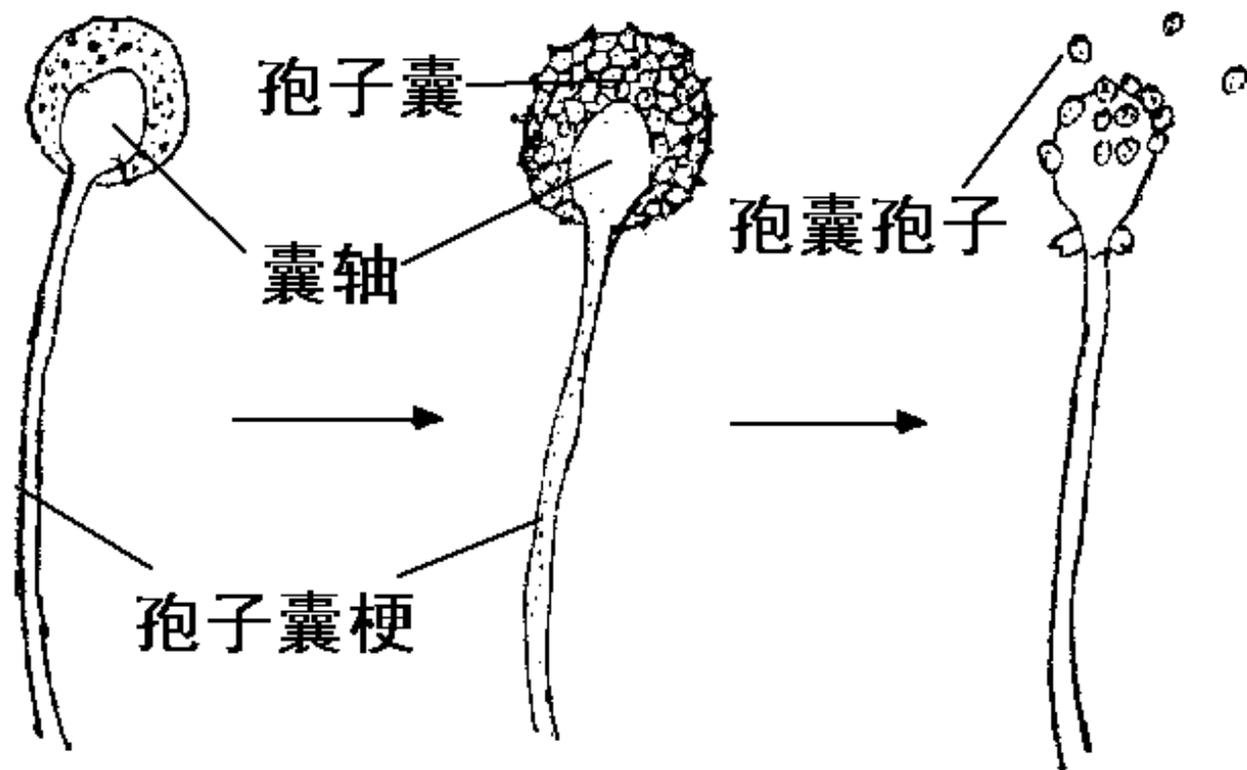
厚垣孢子

游动孢子

芽孢子

掷孢子



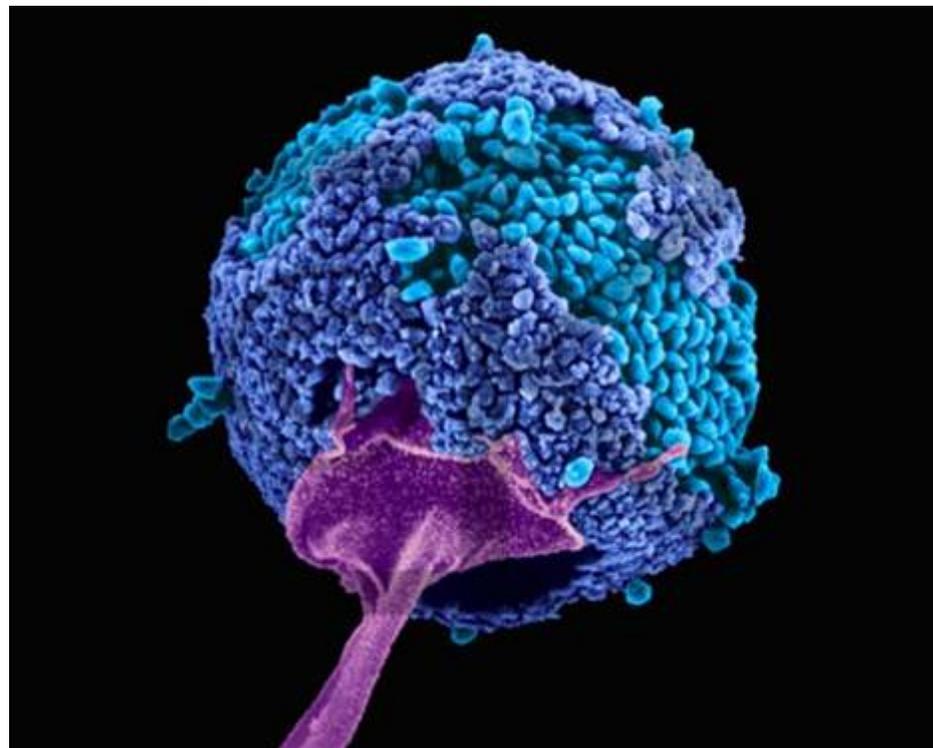
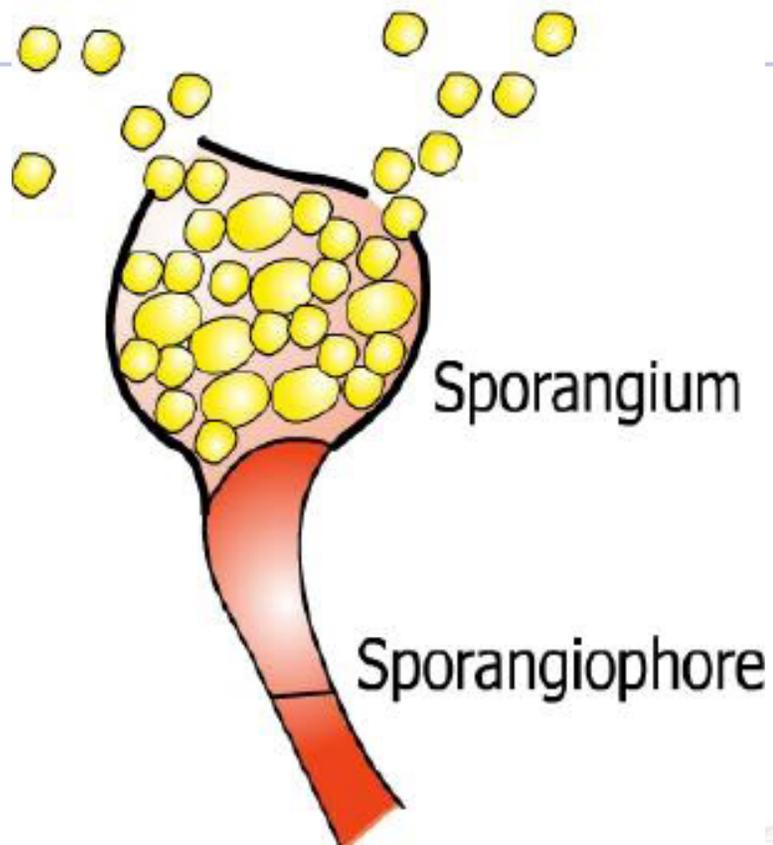


孢囊孢子形成过程



Sporangiospores

孢囊孢子



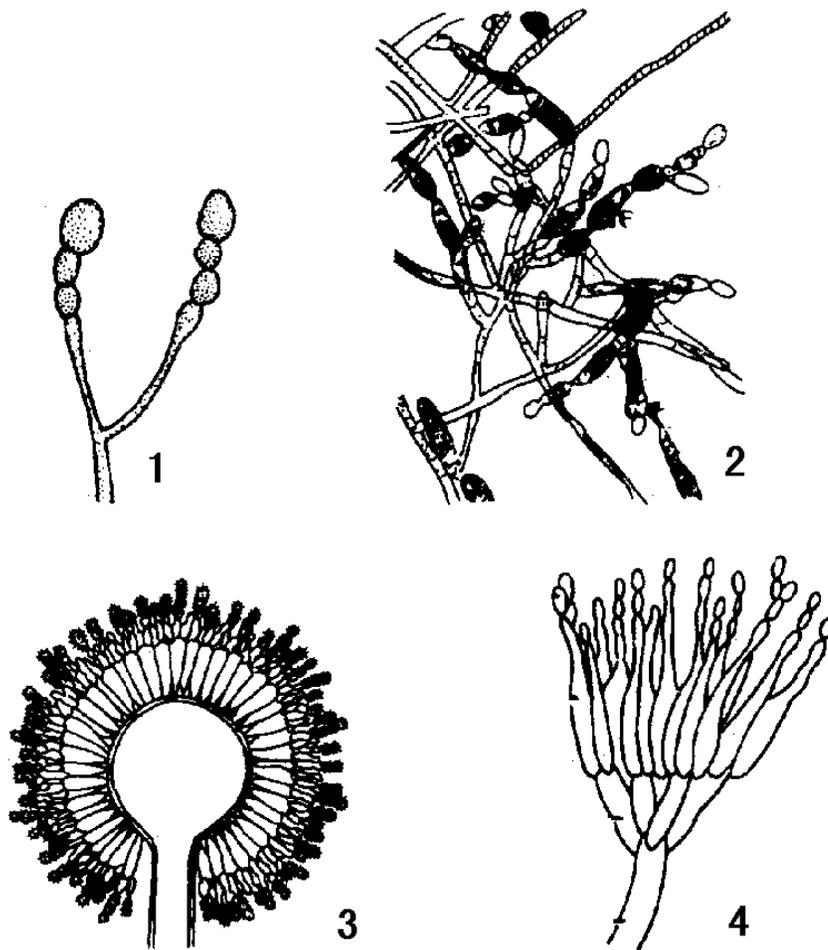
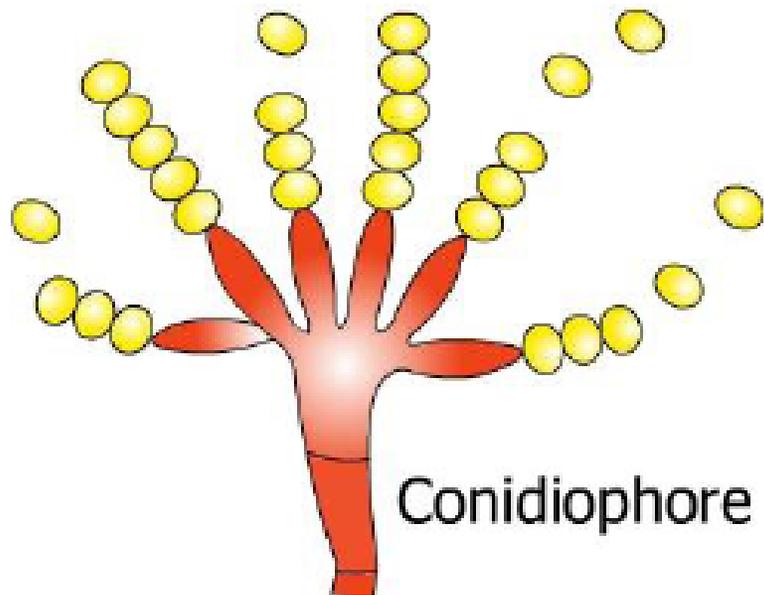
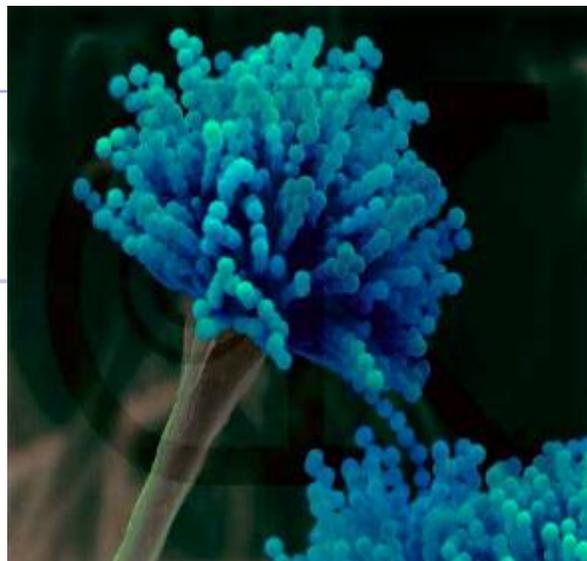


图2.4.29 分生孢子梗和分生孢子的类型
1.红曲霉； 2.交链孢霉； 3.曲霉； 4.青霉

Conidiospores



Conidiophore



分生孢子

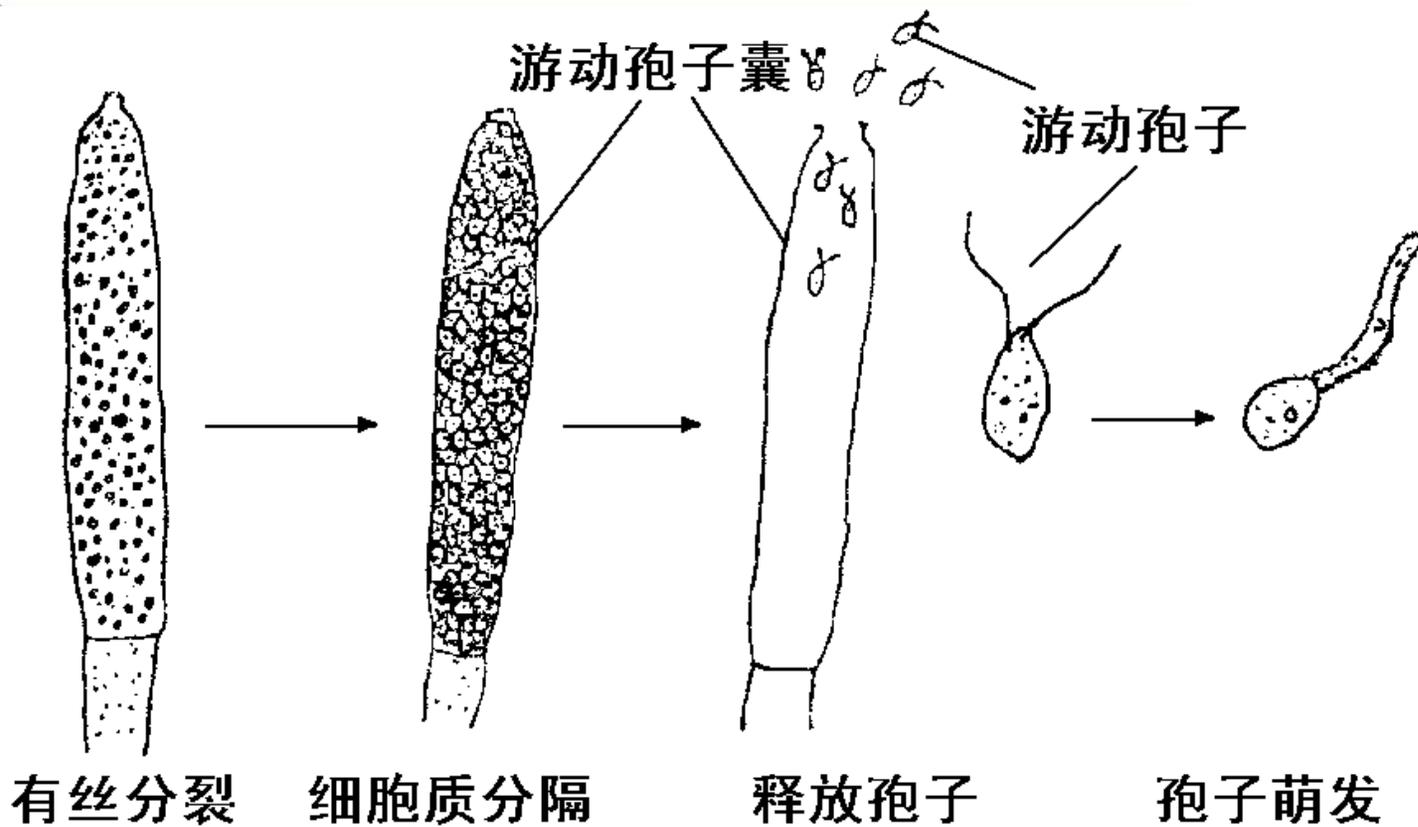
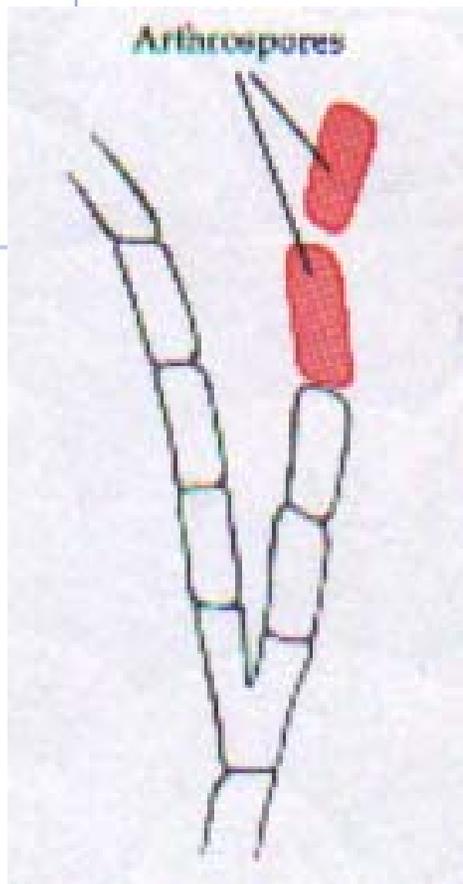
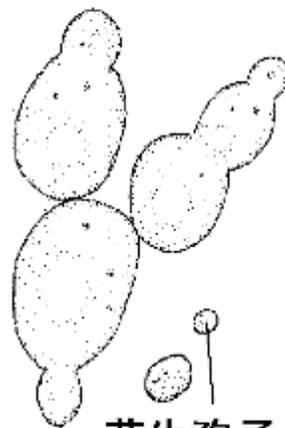


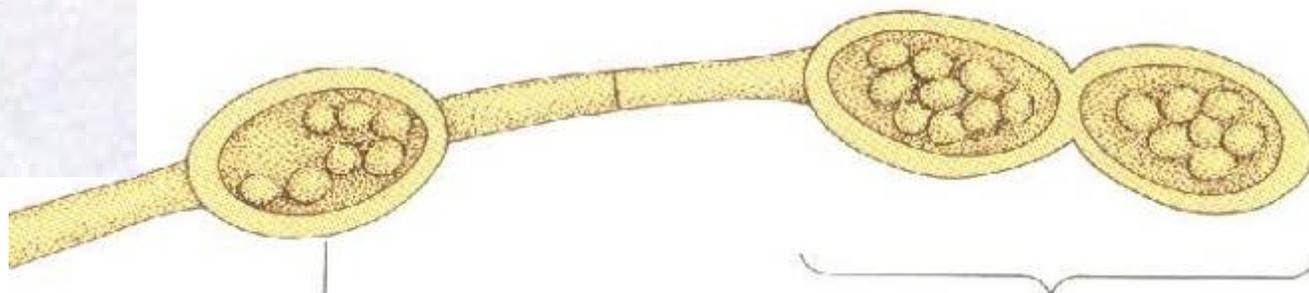
图2.4.28 游动孢子的产生及其发芽



节孢子



芽生孢子



厚垣孢子





Geotrichum candidum,
MMRC-UTMB 1996

白地霉 *Geotrichum candidum* 的节孢子



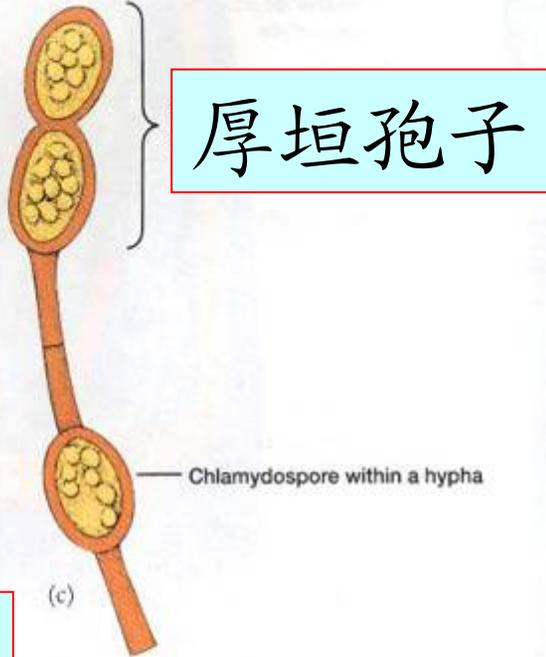
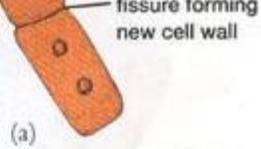


Image Courtesy of M. McGinnis
Copyright © 2000 Doctorfungus Corporation

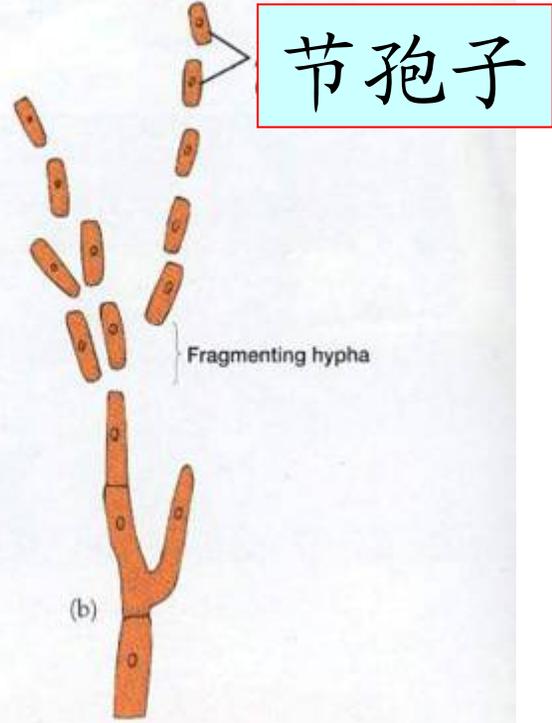
酵母 *Candida albicans* 的厚垣孢子 400X



霉菌的无性孢子

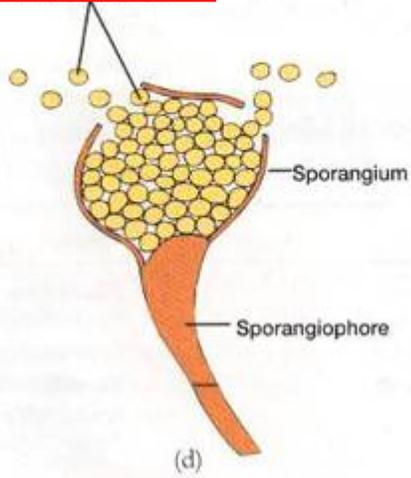


厚垣孢子

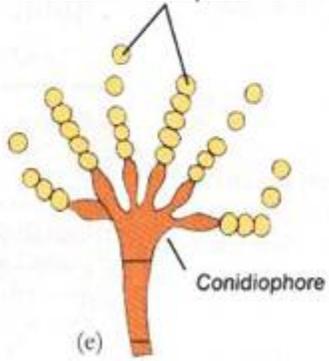


节孢子

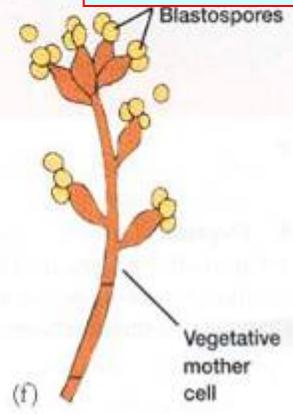
孢囊孢子



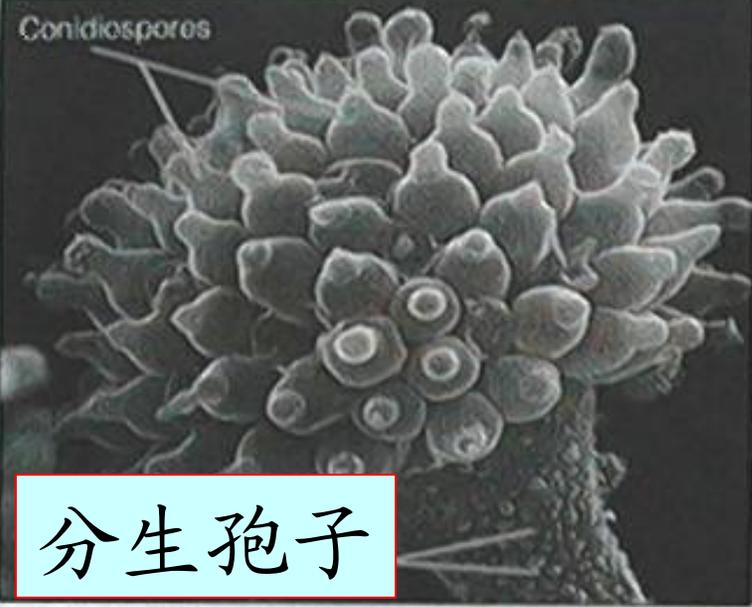
分生孢子



芽生孢子



Conidiospores



分生孢子

SEM 10 μm

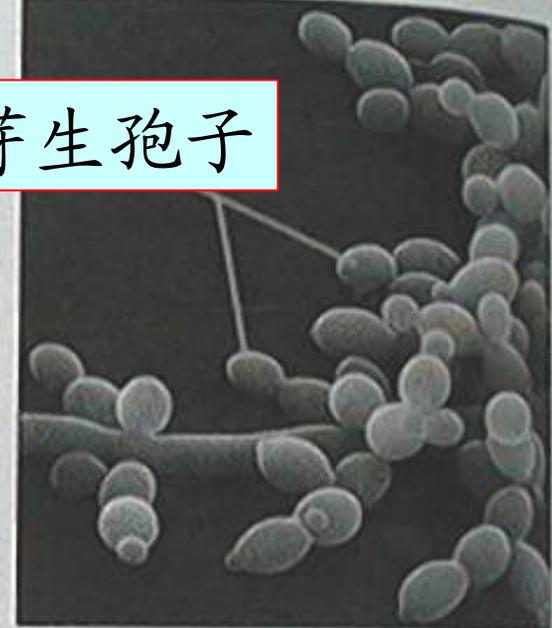
节孢子



(b) Arthrospores

LM 10 μm

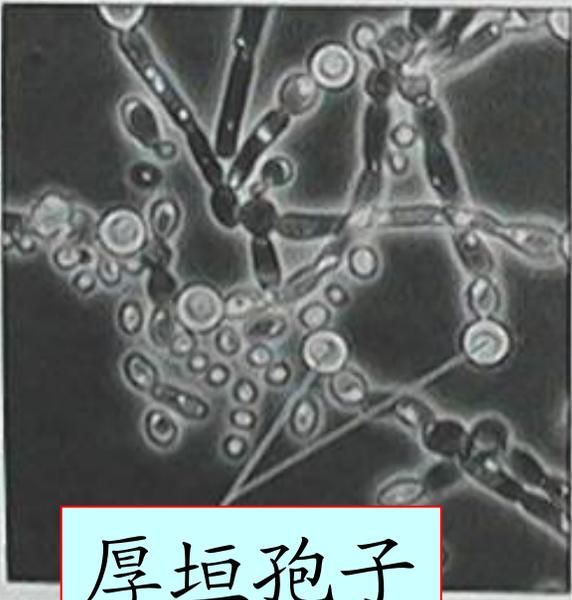
芽生孢子



(c) Blastospores

SEM 10 μm

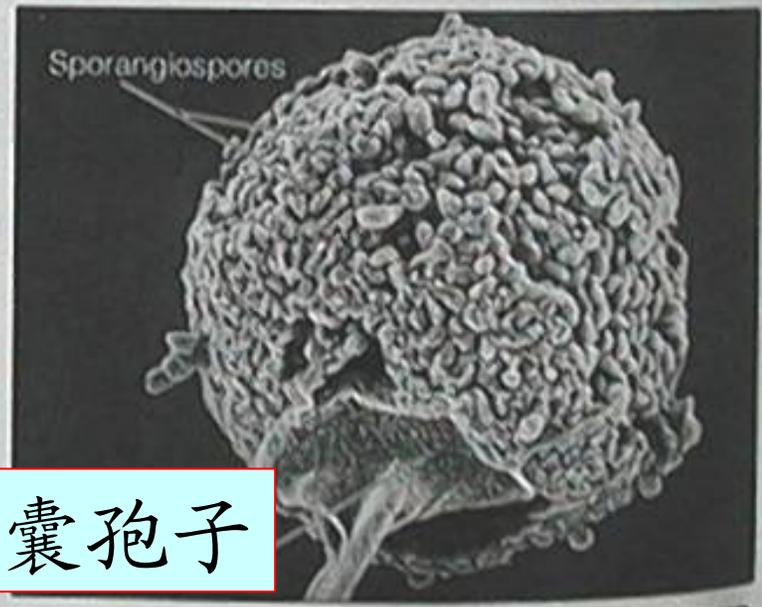
霉菌的天性孢子



厚垣孢子

(d) Thick-walled spores LM 50 μm

孢囊孢子



(e) Sporangiospores

SEM



(2) 有性孢子类型

两性细胞的结合（或两性菌丝）而成。

三个阶段：质配、核配、减数分裂

卵孢子

子囊孢子

接合孢子

担孢子



卵孢子

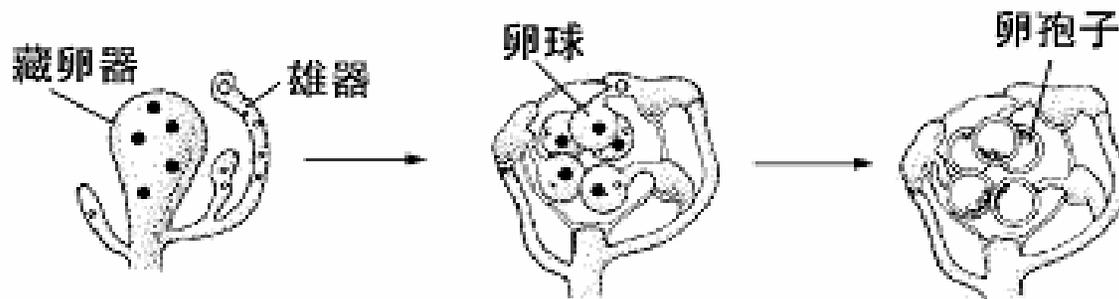
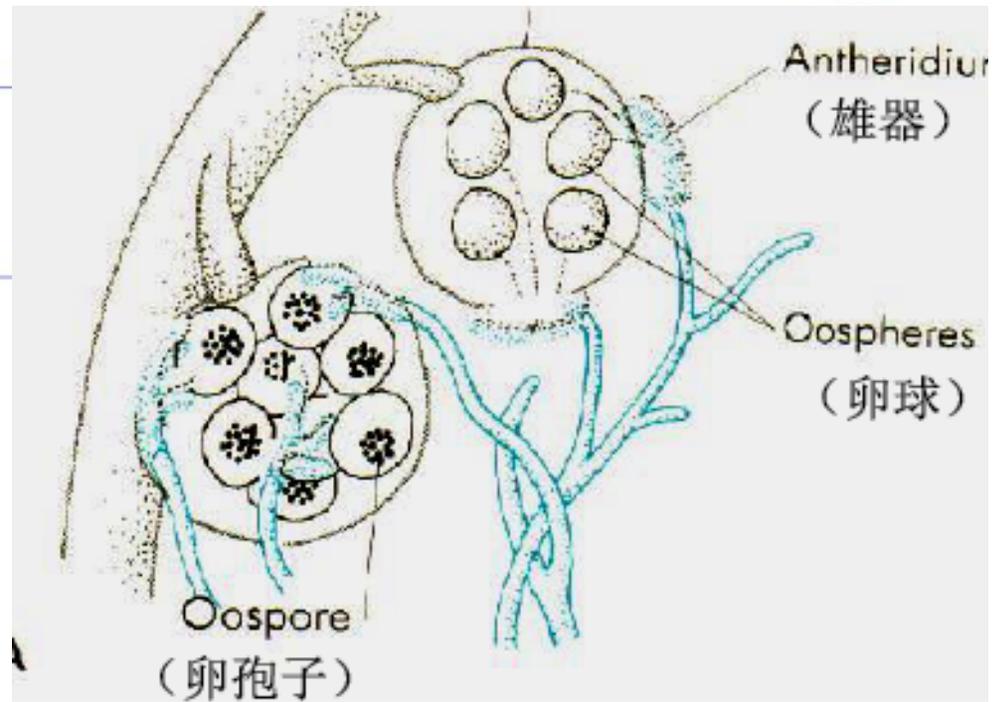
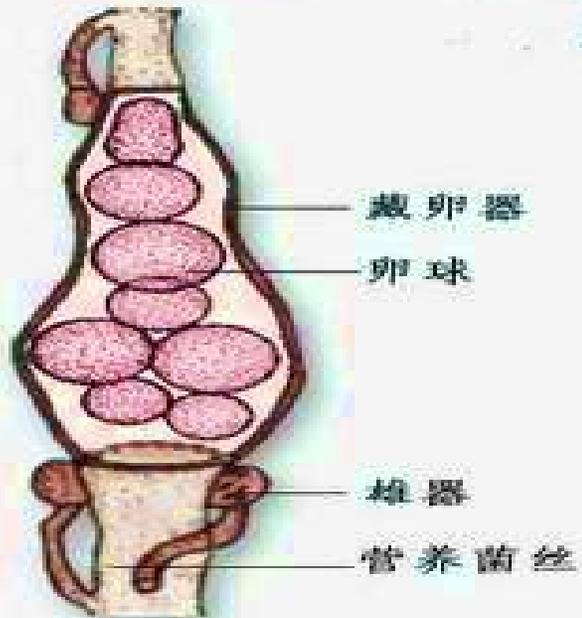
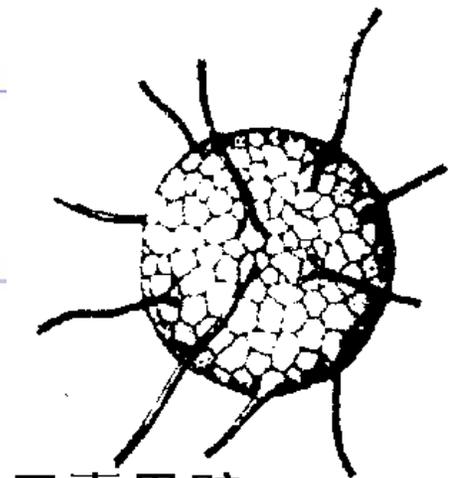


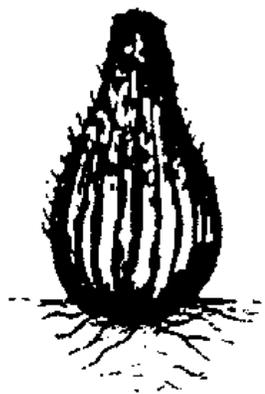
图 2.4.31 卵孢子的形成过程



子囊孢子



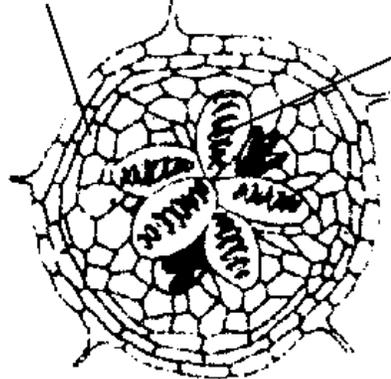
子囊果壁



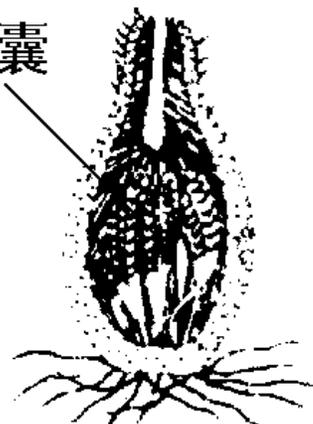
子囊



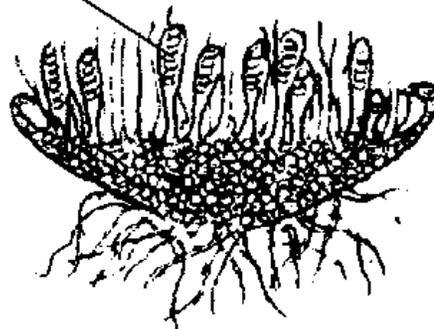
子囊



闭囊壳

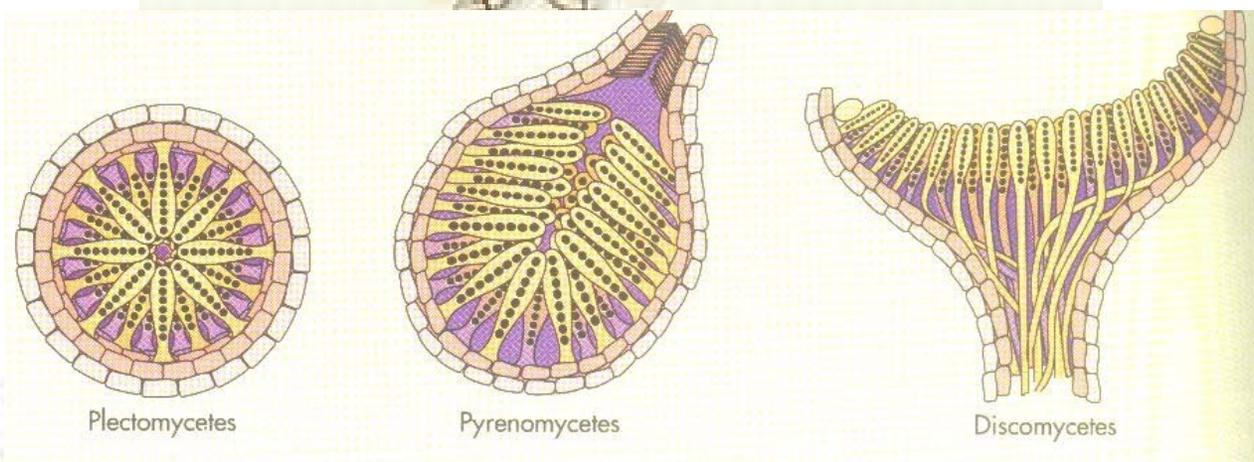
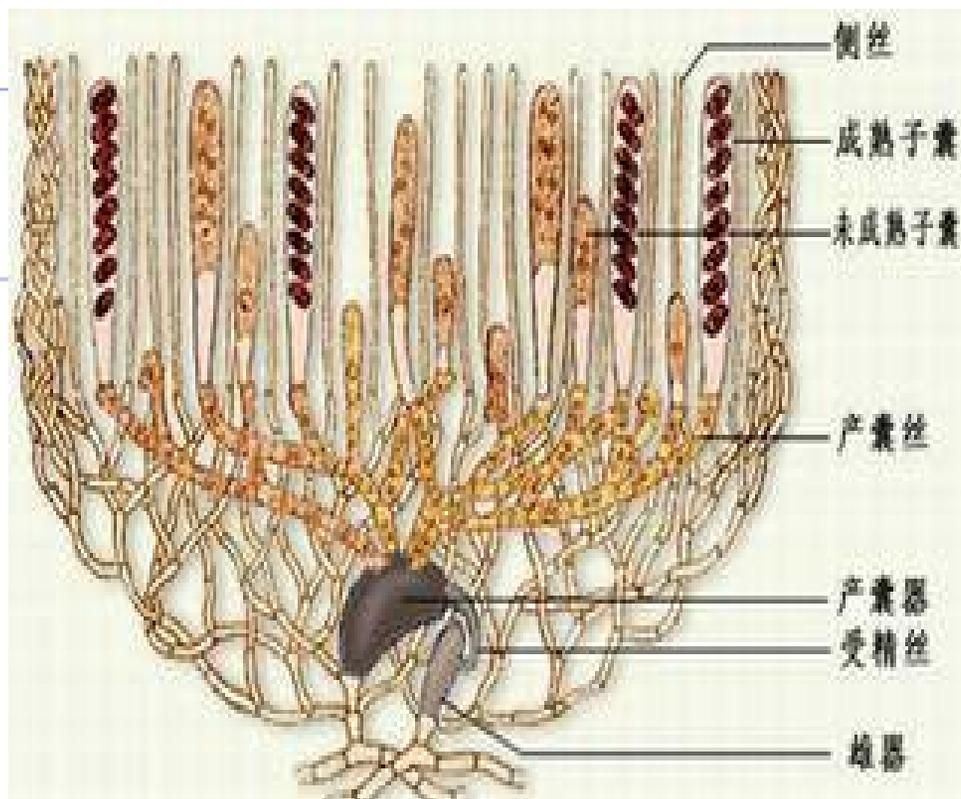


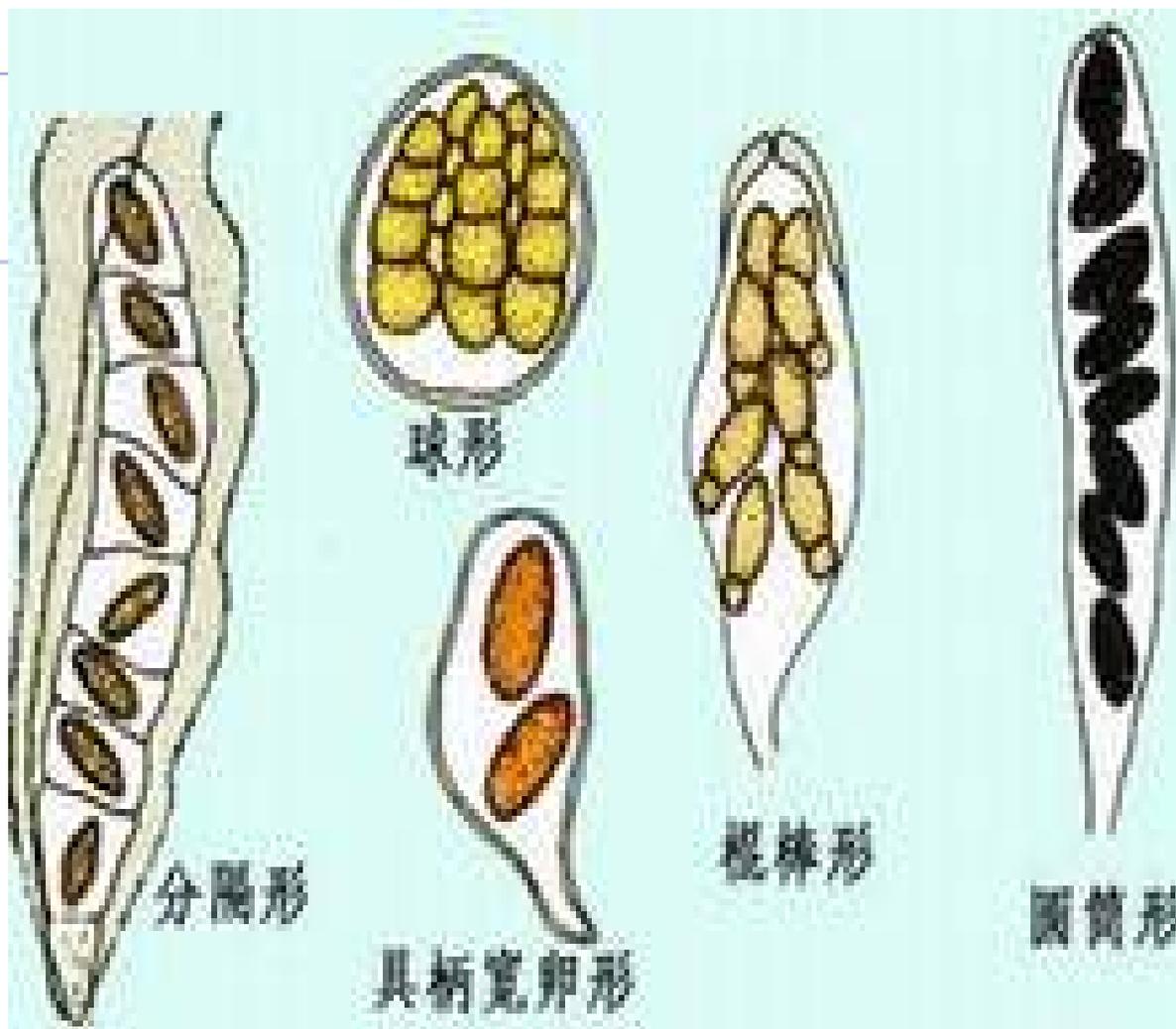
子囊壳



子囊盘

三种类型的子囊果





各种类型的子囊

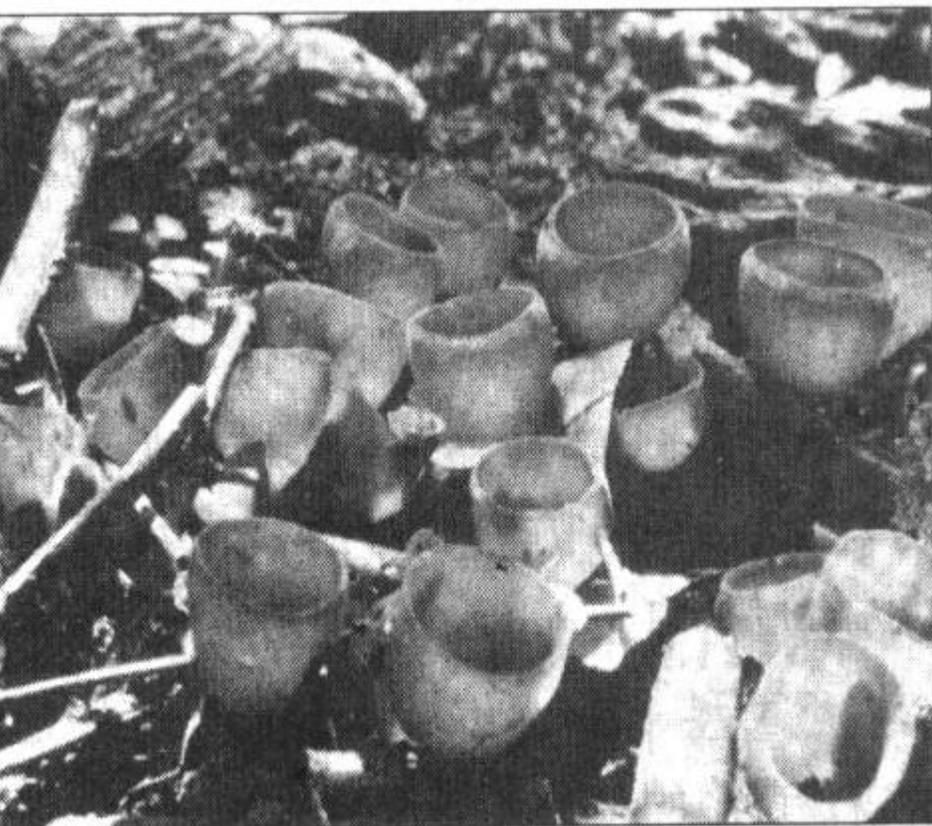


图 13-17 一种核盘菌 (*Sclerotinia* sp.)
的杯状子囊盘 ($\times 2$)
[S. L. Flegler 拍摄]

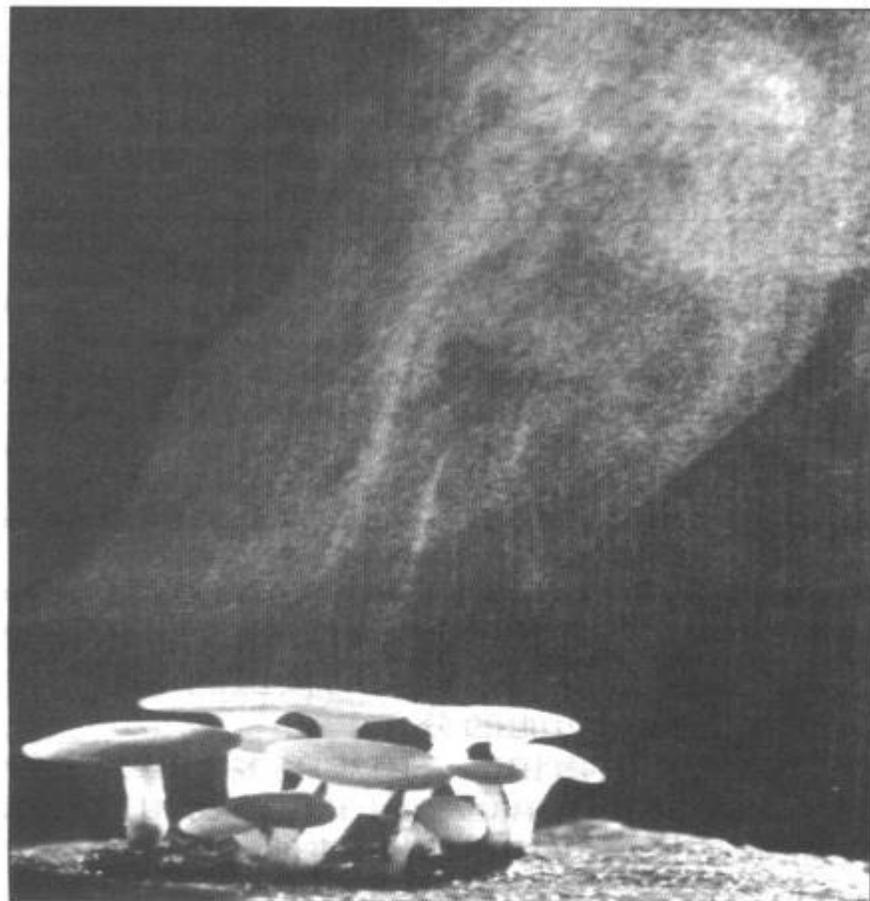


图 2-1 用特殊光线拍摄的核盘菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 子实体释放孢子的照片
成千上万个孢子在子实体上方的空气中呈烟雾状
(活的子实体, 大小为 $2-10\mu\text{m}$)
[由 Jack Kelly Clark 拍摄, 承蒙
加利福尼亚州大学 IPM 课题组 E. E. Bulter 提供]

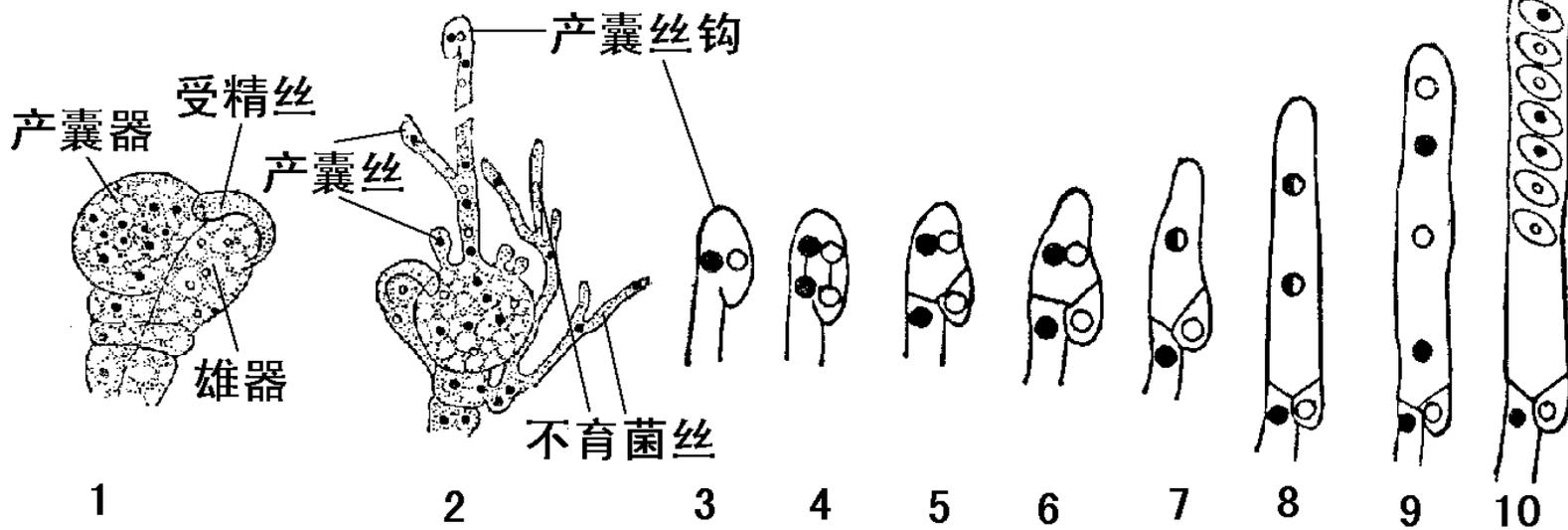
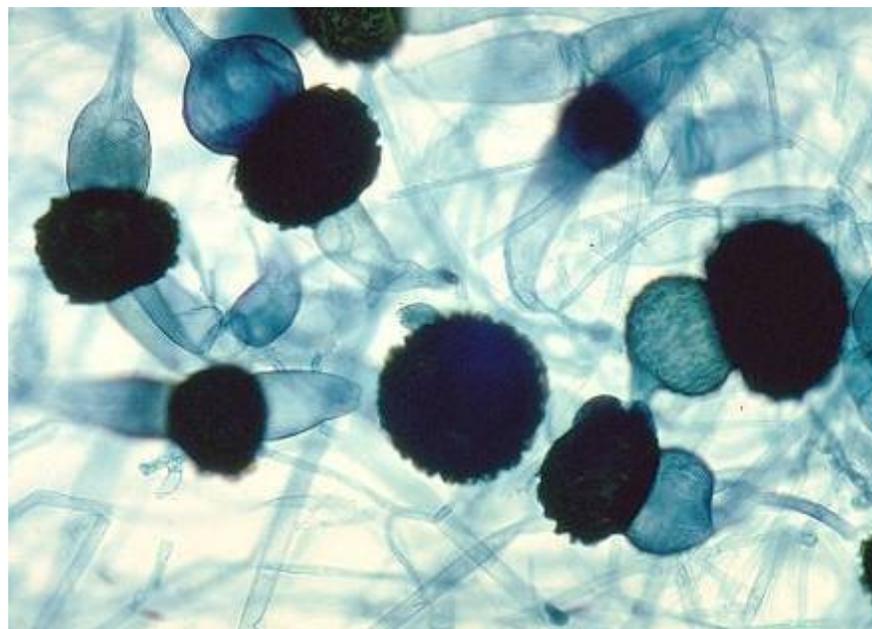
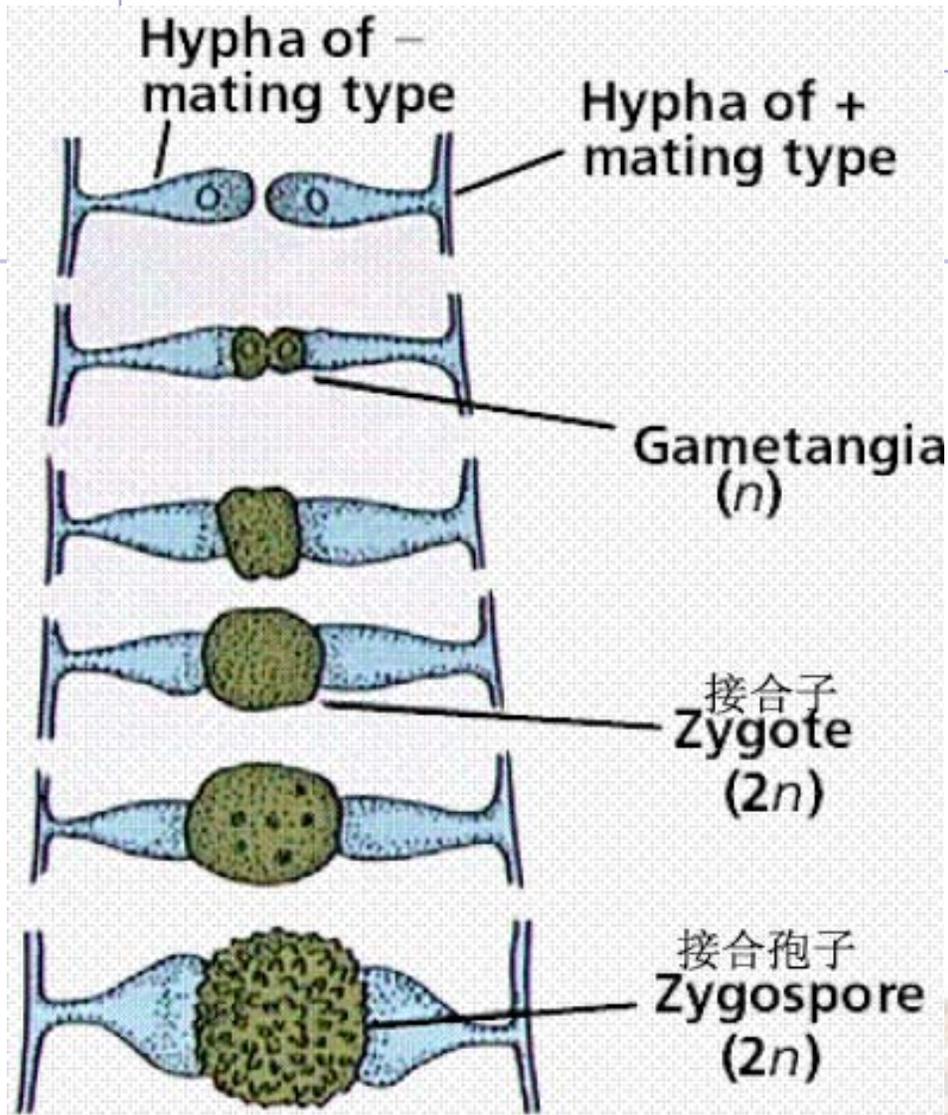
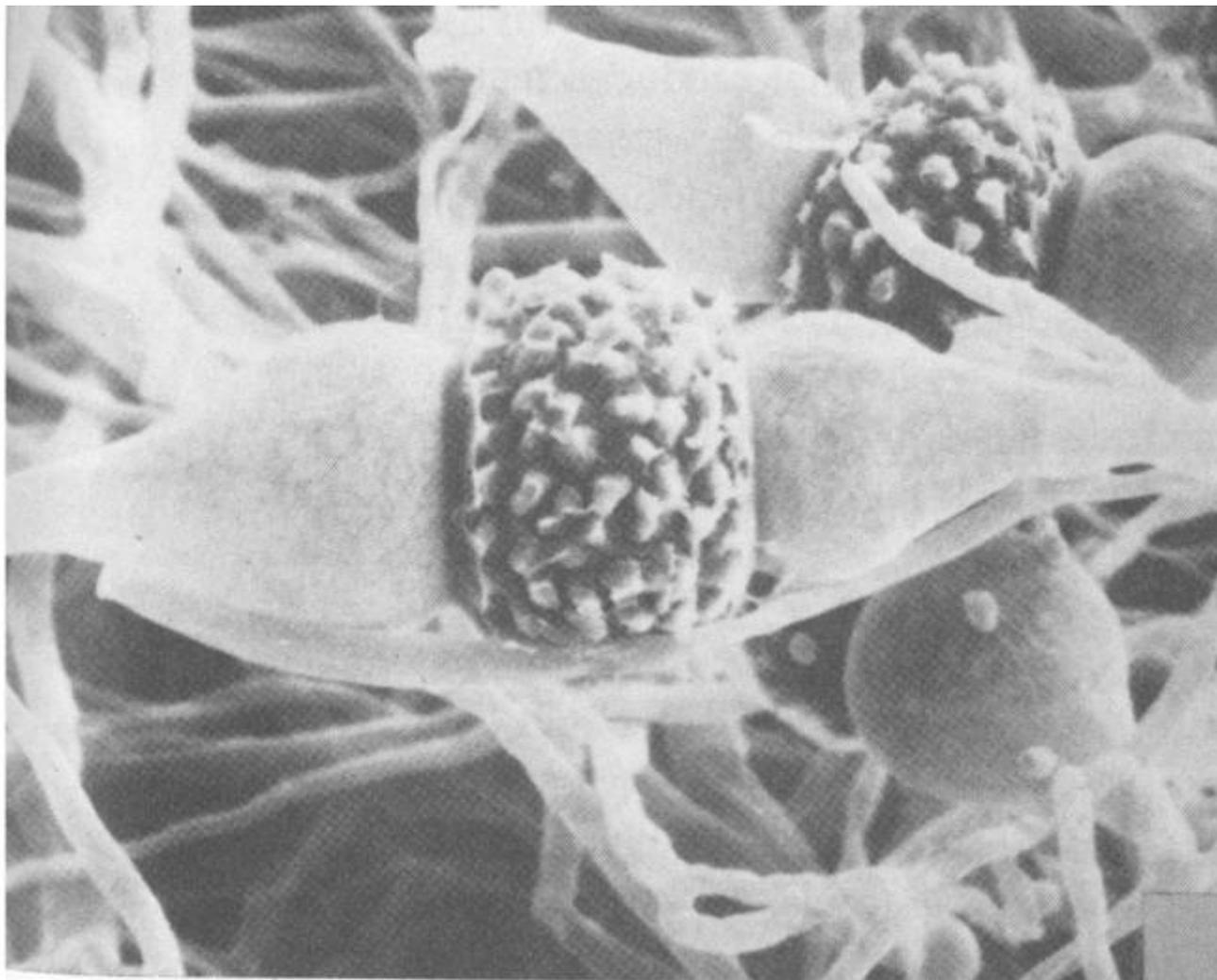


图2.4.36 子囊孢子的形成过程



接合孢子





霉菌 (*Gilbertella persicaria*) 成熟
接合孢子的扫描电镜图片

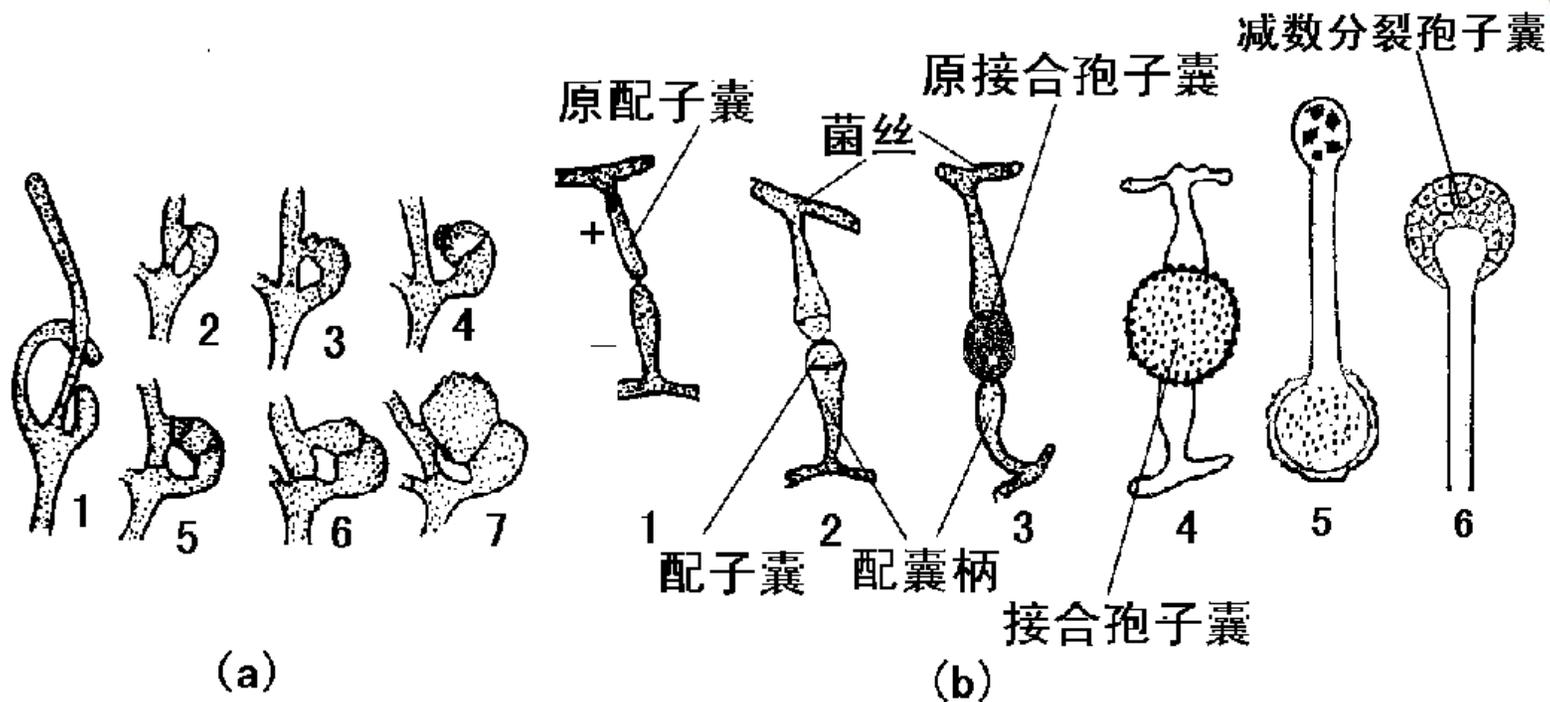
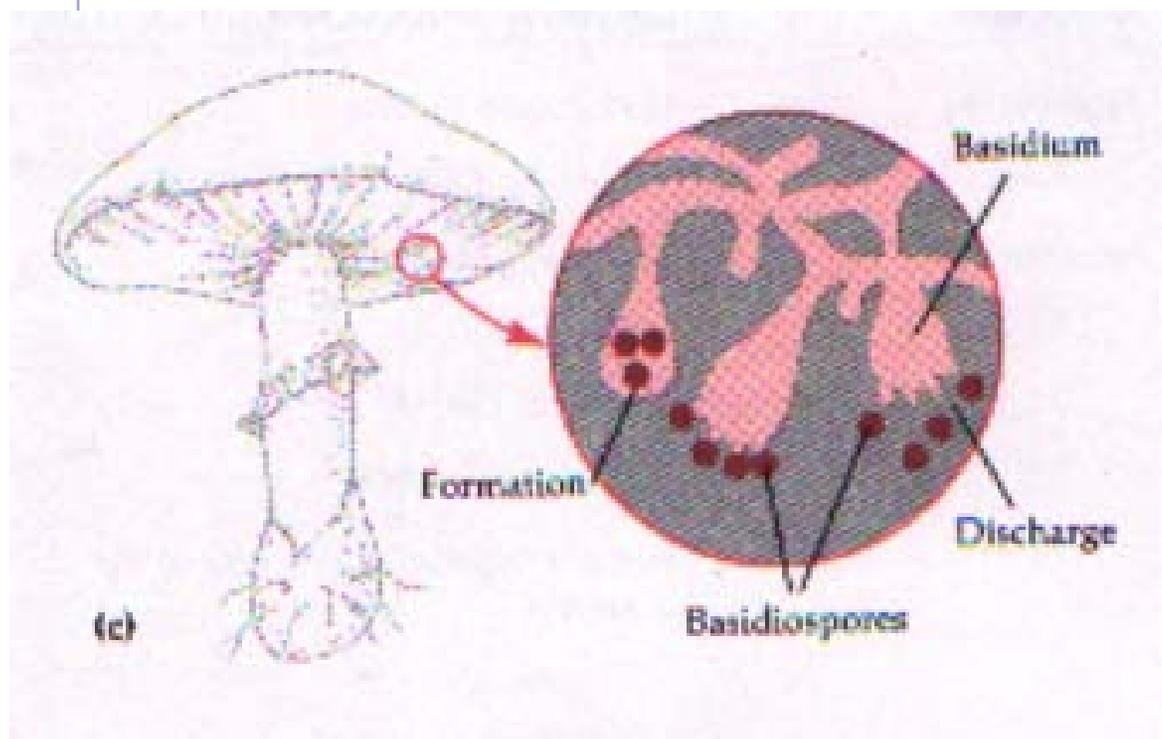


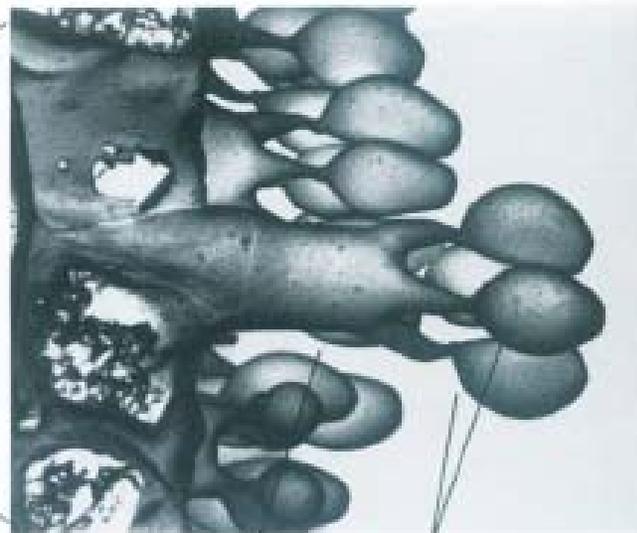
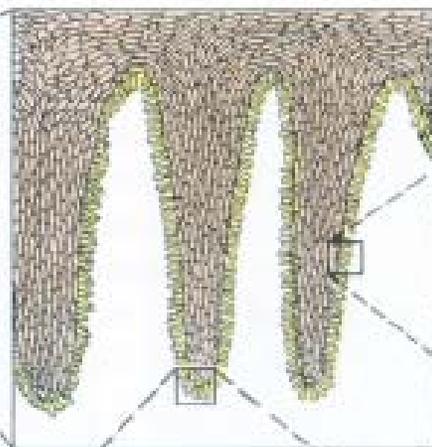
图2.4.32 接合孢子的形成过程 (a) 同宗配合; (b) 异宗配合



担孢子

菌帽

菌褶



担子

担孢子



担孢子

担子

电镜下的担子结构





霉菌的生活史

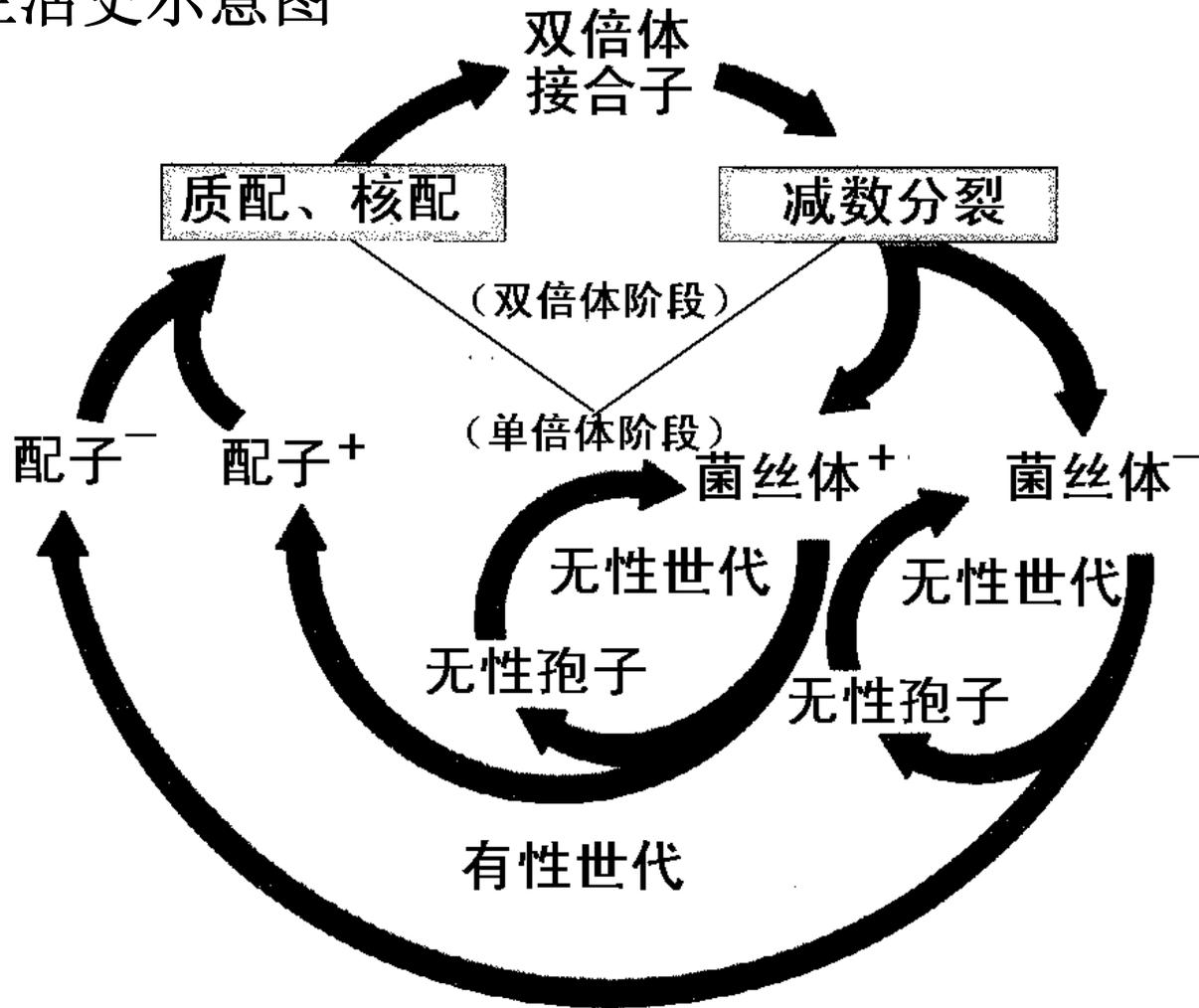
指霉菌从一种孢子开始经过一定的生长发育，到最后又产生一种孢子为止的过程。它既包括霉菌的无性世代又包括霉菌的有性世代。无性世代是指霉菌的菌丝体在适宜条件下产生无性孢子（孢子囊孢子和分生孢子等），无性孢子又萌发成菌丝体的整个过程；有性世代是指在霉菌生长的后期，菌丝形成配子囊，从而发生质配、核配形成双倍体的接合子细胞，接着发生减数分裂，形成单倍体孢子（子囊孢子等）的整个过程。

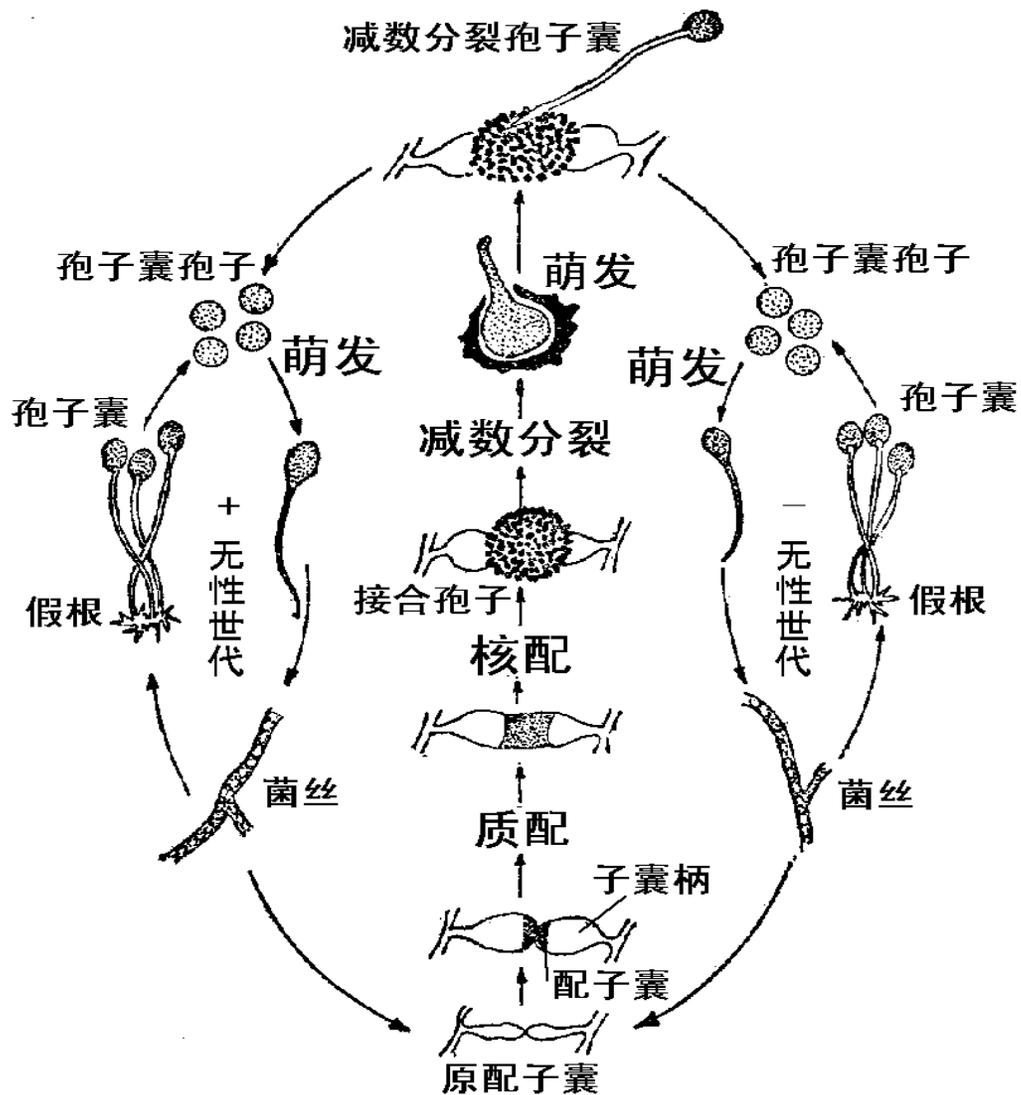
霉菌的双倍体仅出现在接合子阶段。

工业发酵中主要是利用霉菌的无性世代。

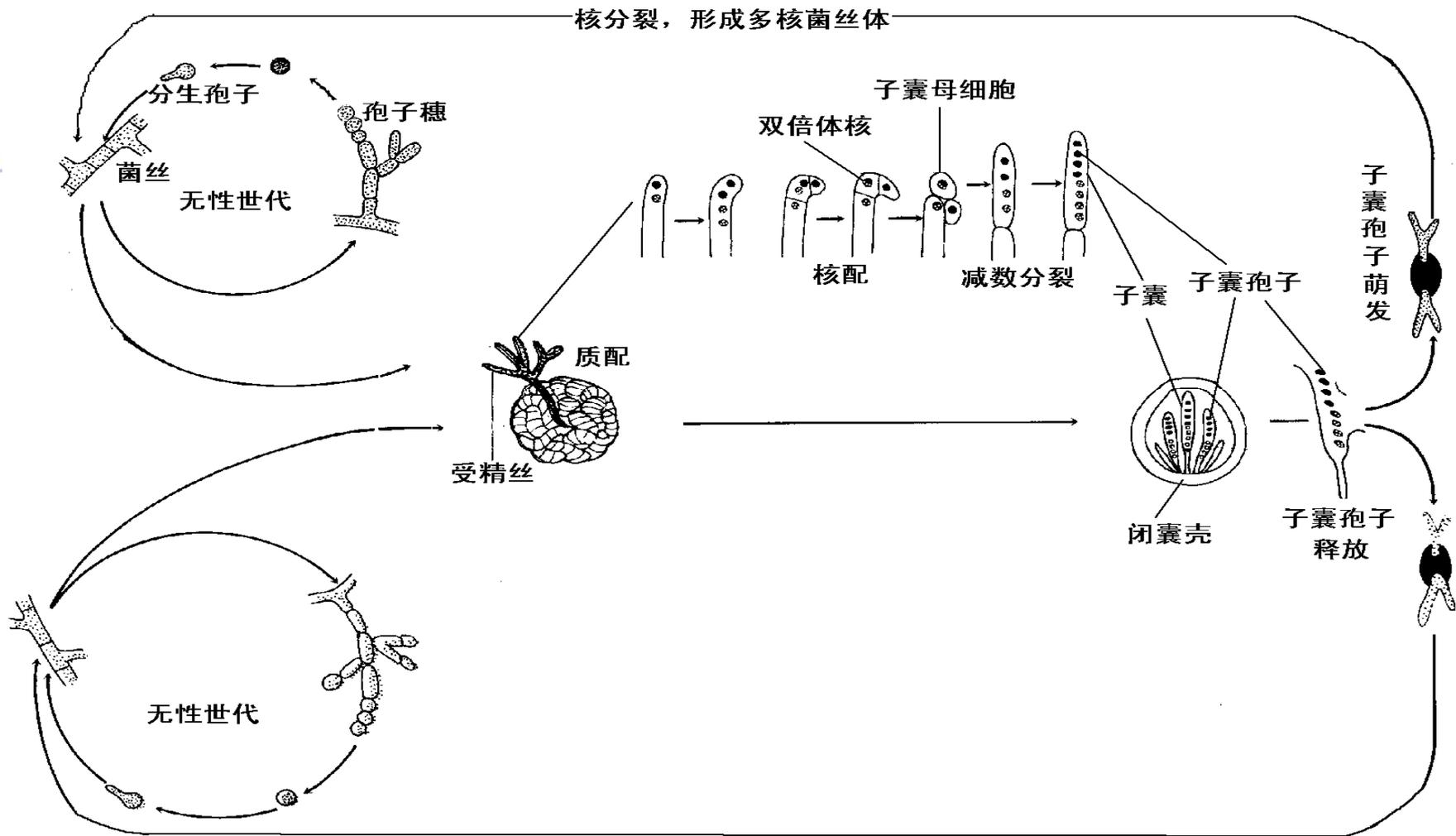


霉菌生活史示意图





根霉 (*Rhizopus stolonifer*) 的生活史



烟色红曲霉 (*Monascus purpureus*) 的生活史



四、霉菌的菌落

霉菌的菌落特征

霉菌的菌落形态较大，质地一般比放线菌疏松，外观干燥，不透明，呈现或紧或松的蛛网状、绒毛状或棉絮状；菌落与培养基的连接紧密，不易挑取，菌落正反面的颜色和边缘与中心的颜色常不一致等。





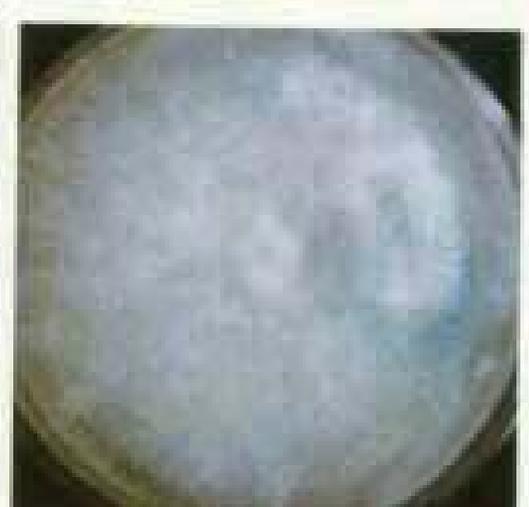
1. *Fusarium solani*
PDA, 27°C, 7日間培養

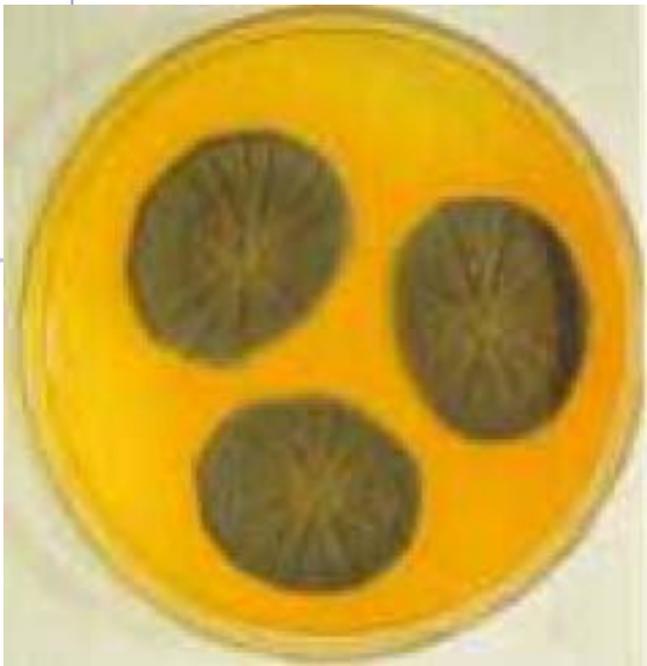


2. *Fusarium oxysporum*
PDA, 27°C, 7日間培養



3. *Alternaria alternata*
SDA, 27°C, 7日間培養





青霉

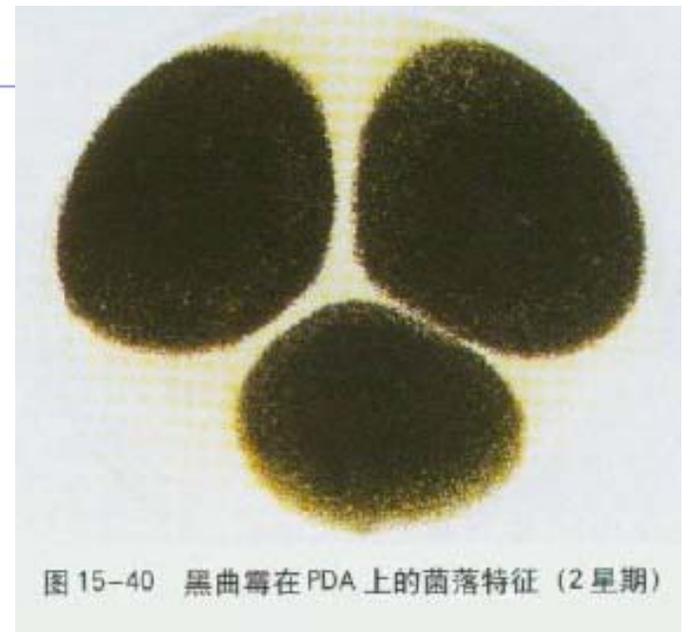


图 15-40 黑曲霉在 PDA 上的菌落特征 (2 星期)



图 15-50 总状毛霉在 PDA 上的菌落特征



表 2.4.4 霉菌与放线菌比较

特征	放线菌	霉菌
菌体形态	呈菌丝体；有气生菌丝和营养菌丝分化；菌丝宽度为 0.3~1.0 微米	呈菌丝体；有气生菌丝和营养菌丝分化；菌丝宽度为 3~10 微米
细胞器	原核；无线粒体	真核；有线粒体
细胞壁组成	肽聚糖，革兰氏阳性	一般为几丁质，有的含纤维素
菌落形态	表面呈绒毛状、粉状或颗粒状；菌落紧密，有皱褶，不易挑起	一般为绒状、毡状或网状，孢子和菌丝易沾起，
繁殖方式	只有无性繁殖，如菌丝断裂、孢子和孢囊孢子等	有的无性繁殖（分生孢子、孢子囊孢子等），有的有性繁殖（子囊孢子、卵孢子、接合孢子等）



表 2.4.5 酵母菌与霉菌的比较

特征	酵母菌	霉菌
细胞形态	一般为单细胞，呈球形、卵形、椭圆形、腊肠形等；有的有假菌丝或真菌丝	呈菌丝体，有气生菌丝和营养菌丝分化；体积比酵母大，但菌丝宽度与酵母直径相近
菌落形态	一般为奶油状的单细胞集落，有光泽、光滑，粘稠状，易挑起	一般为绒状、毡状或网状，集落不光滑、不粘稠，孢子易挑起
繁殖方式	主要为芽殖，少数裂殖；部分进行有性繁殖，如产子囊孢子	有的无性繁殖（分生孢子、孢子囊孢子等），有的有性繁殖（子囊孢子、卵孢子、接合孢子等）
细胞壁组成	主要为甘露聚糖和葡聚糖，有的含少量几丁质	一般为几丁质，有的含纤维素
对氧的需求	好氧或兼性好氧	专性好氧



第四节

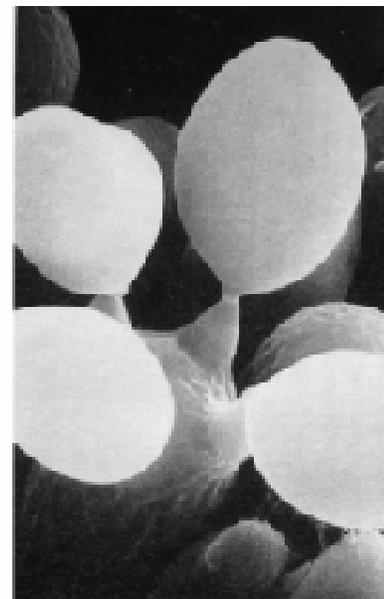
产大型子实体的真菌——蕈菌



担子菌纲是真菌中最高级的一个纲，包括蘑菇、木耳、马勃和鬼笔等。形成特殊的产孢器“担子”，产生“担孢子”。



(a)



(b)

图 2.4.41 担子菌及其担孢子形态

(a) 一种担子菌的子实体，背部有菌褶；

(b) 担孢子的电镜图片，担孢子的基部为担子



1. 担子菌的一般形态构造

担子菌的菌丝发育良好，且有分隔。往往扩展生成扇形。通常为白色、鲜黄色或橙黄色。

菌丝体具三个明显的发育阶段：初生菌丝(**Primary mycelium**)、二生菌丝(**secondary mycelium**)和三生菌丝(**tertiary mycelium**)。





初生菌丝：初生菌丝为单倍体（ n ），是由单核的担孢子萌发而成。

初期为多核，而后即产生分隔，把菌丝体分成单倍体（单核）。

二生菌丝：二生菌丝为双核体（ $n+n$ ），从初生菌丝发育而成。两个单核细胞进行异宗配合，发生质配后，并不马上核配，成为双核细胞的次生菌丝。二生菌丝以锁状联合方式增殖细胞。两个核同时分裂，由“锁状联合机制”控制形成两个子细胞。每个子细胞具两个不同的子核。二生菌丝可独立营养并占据生活史的大部分。

三生菌丝：三生菌丝也是双核体（ $n+n$ ），由二生菌丝特化形成。

特化菌丝形成各种子实体（Fruit body）。



担子菌没有明显的生殖器官。两性的接合是由未经分化的菌丝接合，或孢子接合，而且接合时，只行质配，并不立即发生核配，以**锁状联合（Clamp connection）**的方式形成新的双核细胞。两性细胞核在形成担孢子之前才发生核配，随即进行减数分裂，产生单倍体的担孢子。



锁状联合过程

(1) 菌丝的双核细胞开始分裂前，两核间生出一钩状分枝。

(2) 细胞内一个核进入钩中。

(3) 两核同时分裂成4个核。

(4) 新分裂的两个核移入到细胞一端，一个核仍留在钩中。

(5) 钩向下弯曲与原细胞壁接触，接触处的壁溶解而沟通，同时钩的基部产生隔膜。

(6) 钩中的核向下移，在钩的垂直方向产生一隔膜，一个细胞分成二个细胞，**每个细胞具两个不同的子核**。锁状联合完成。

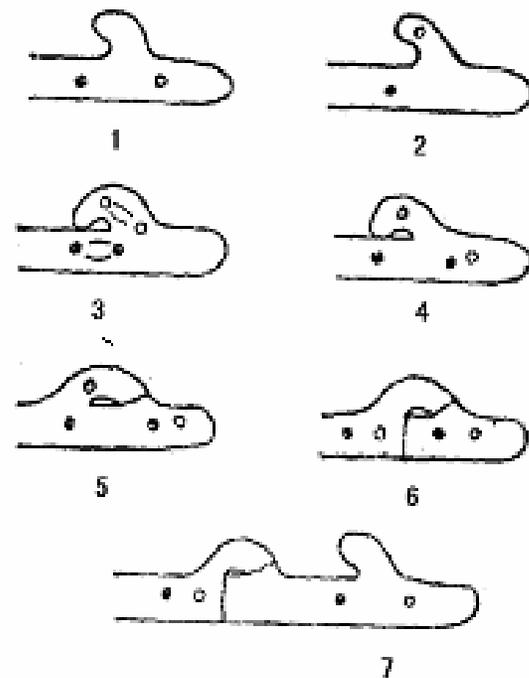


图 2.4.42 锁状联合的形成过程

子实体

子实体是真菌产生孢子的构造。由繁殖菌丝和营养菌丝组成。其形态因种而异。如蘑菇，香菇等子实体呈伞状，由菌盖，菌柄和菌褶等组成。菌褶处着生担子和担孢子。

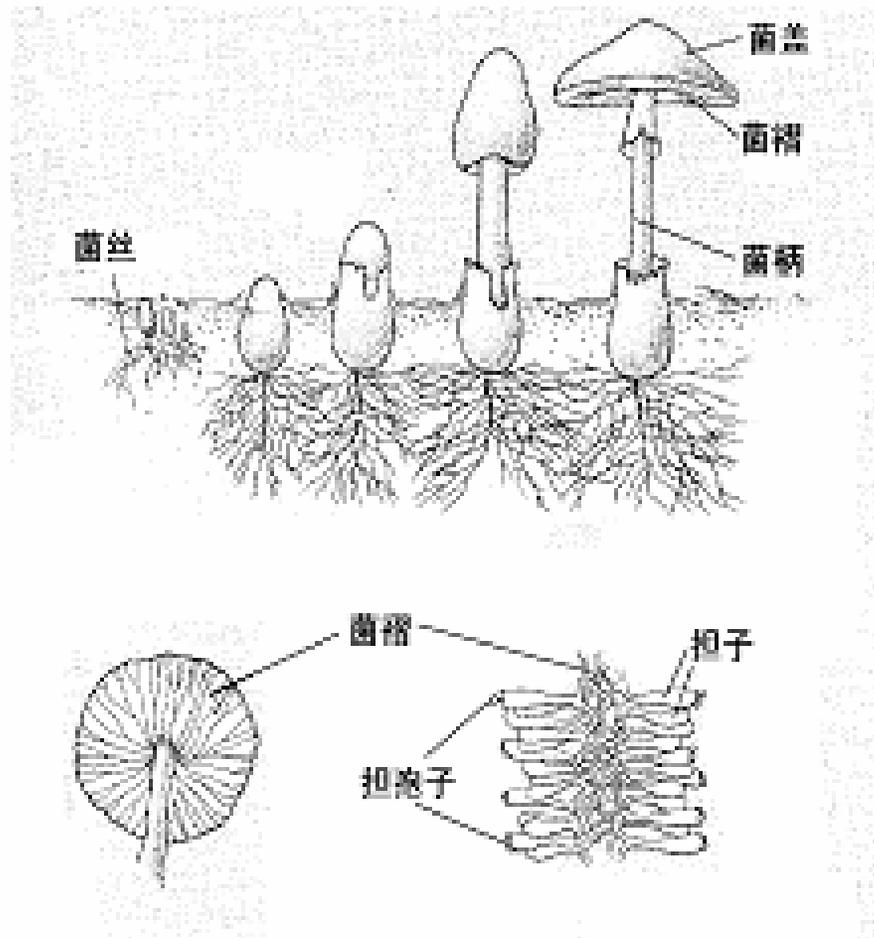


图 2.4.43 担子菌的子实体结构及其形成过程



2. 担子菌的繁殖方式

担子菌的繁殖采取无性生殖和有性生殖两种方式。

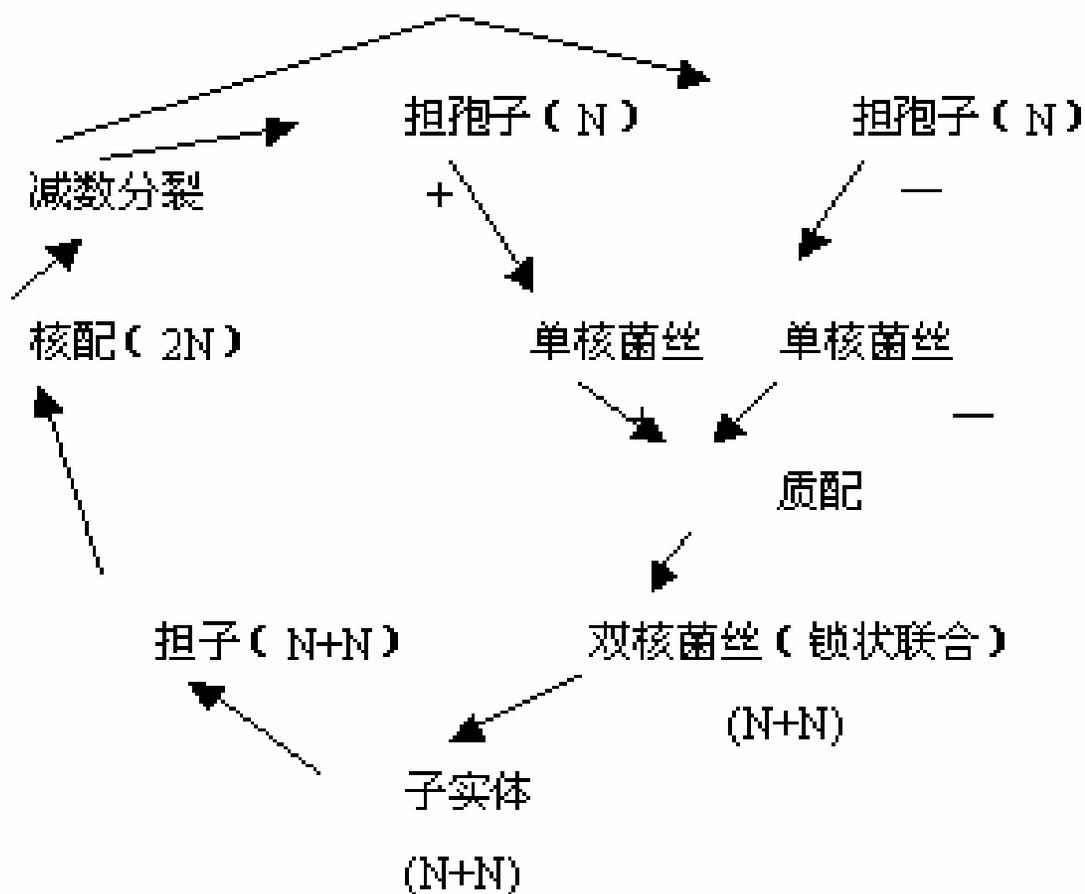
(1) 无性繁殖

担子菌的无性繁殖是通过芽殖、裂殖及产生分生孢子或粉孢子完成的。





(2) 有性繁殖



担子是担子菌中产生担孢子的构造，是完成核配和减数分裂的细胞。

图 2.4.44 担子菌有性生殖的过程



担子产担孢子的过程

双核菌丝的顶细胞逐渐增大，形成幼担子。其中二核发生核配，而后减数分裂，产生4个单倍体核。同时，担子顶端长出4个小梗，头部膨大，4个核进入小梗，到达膨大处，发育形成4个单倍体的担孢子。

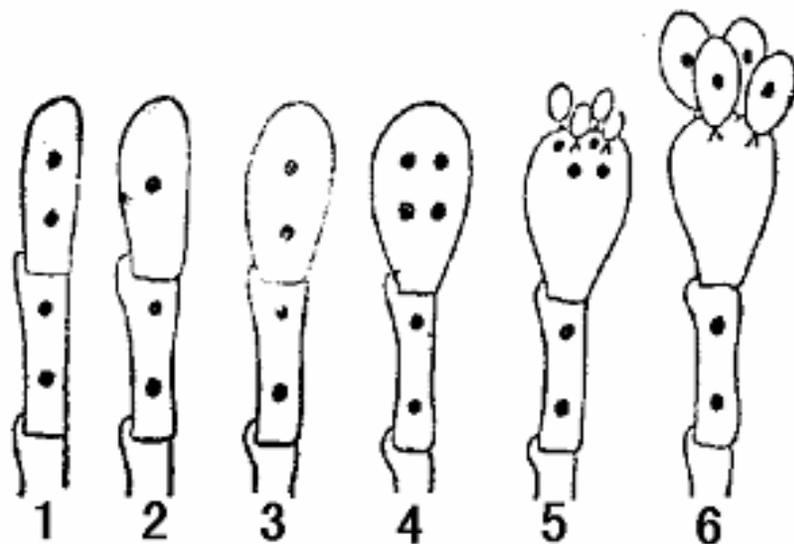
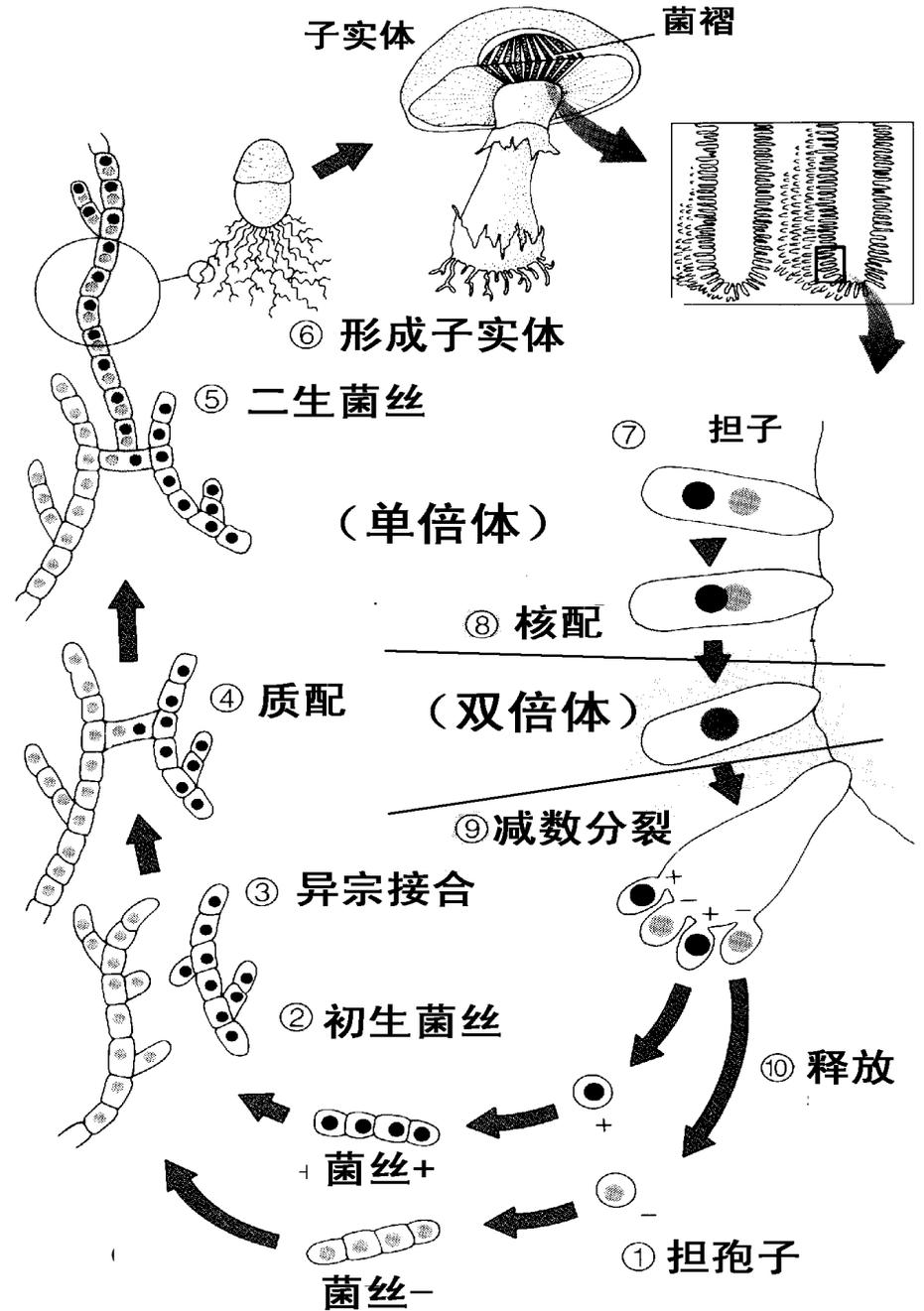


图 2.4.45 担子及担孢子的形成过程

(1) 双核菌丝的顶端；2.核配；3.减数分裂第一阶段；4.减数分裂第二阶段；
5.幼担孢子在小梗上发育；6 带有四个单核担孢子的担子

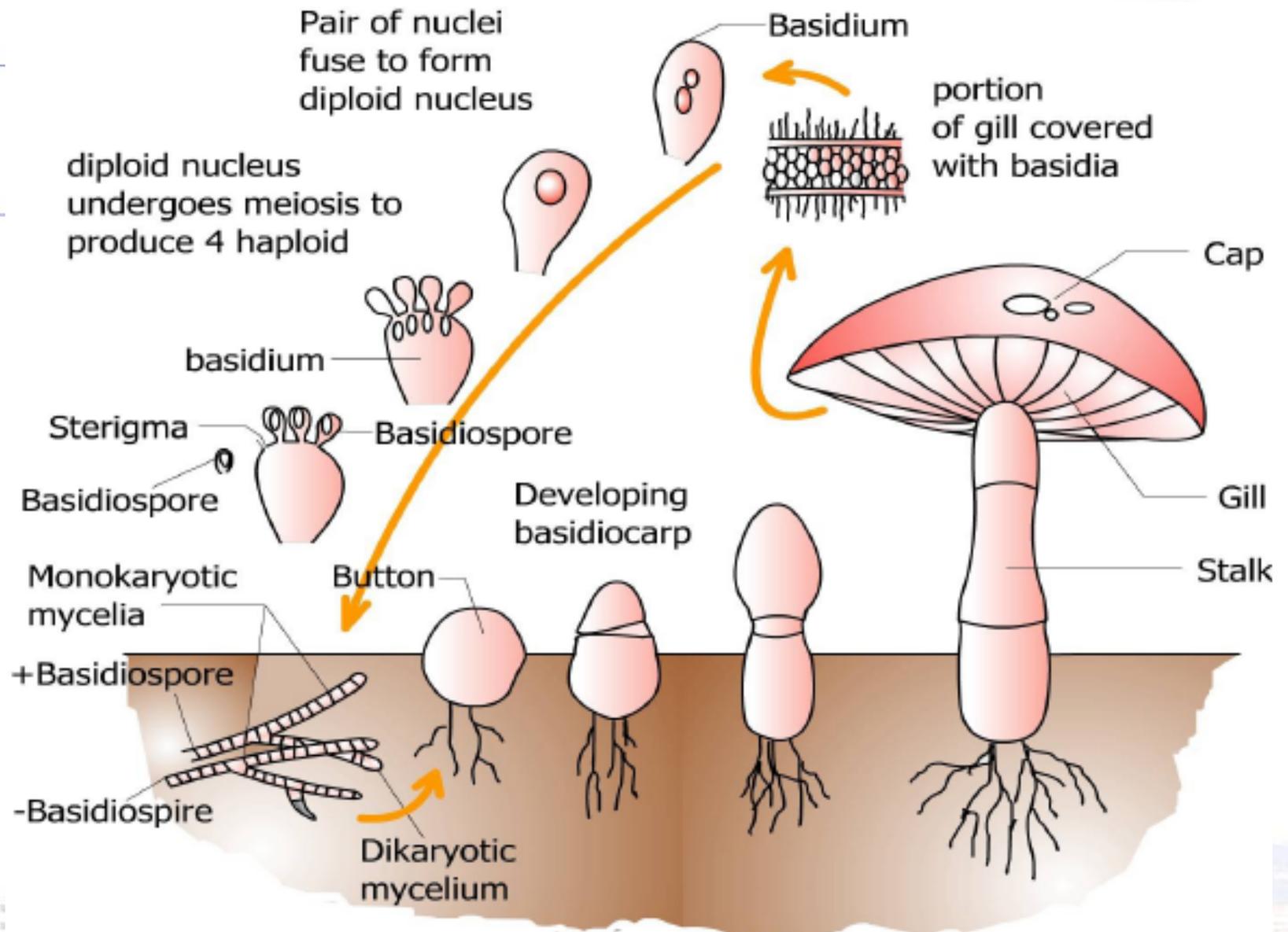
3. 担子菌的生活史

典型担子菌的生活史就是它的有性世代。





担孢子由空中或地上传播，在适宜的地方长成线状的菌丝，即初生菌丝（第②步）；如果两个不同宗系的初生菌丝相遇（第③步），两个宗系的菌丝各伸出一个细胞发生质配，形成一个双核细胞（第④步）；通过锁状联合机制形成新的双核细胞，即二生菌丝（第⑤步）；二生菌丝特化形成子实体（第⑥步）；从子实体的菌褶处形成棒状细胞，即担子（第⑦步）；每个担子由两个单倍体的核，经过短暂的双倍体接合子（第⑧步），紧接着减数分裂形成新的单倍体的担孢子（第⑨步），担孢子释放（第⑩步），开始新的生命周期（第①步）。

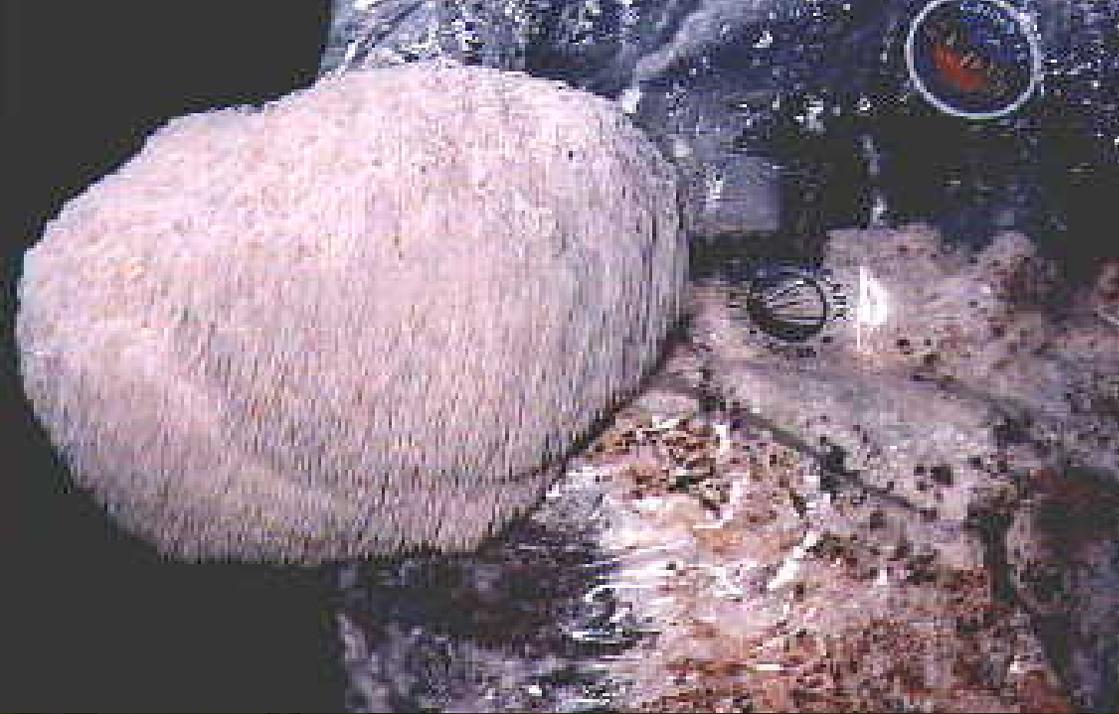




多彩的蘑菇属于担子菌纲











羊肚菌属 (Morchella)

子实体由菌盖和菌柄组成，菌盖圆锥形，表面凹凸不平，形如羊肚，子实层分布在菌盖的凹陷处，滋味鲜美的食用菌。

美味羊肚菌 (*Morchella esculenta*)





银耳 (*Tremella fuciformis*)

银耳目 (Tremellales)

几乎全是木材上的腐生菌。担子果平伏状、扁平、带状、棒状、匙状、珊瑚状或花瓣状等，通常胶质纯白色，两面平滑，食用菌，药用。





木耳目

(Auriculariales)

大部分为木材腐生菌，担子果胶质，干后呈坚硬的壳状、耳状或垫状，食用，药用。

木耳(*Auricularia aurucula*)



伞菌目 (Agaricales)



现已知约有3250种，担子果多肉质。

菌盖(Pileus): 在担子果顶端形成的伞状或帽状结构，腹面或表面具子实层；

菌褶(gills): 菌盖腹面的辐射式片状结构，子实层生于片状体的两面；

菌柄(stipe)

菌环(annulus): 菌盖发育，内菌幕破裂，在菌柄上残留的环状物；

菌托(volva): 菌柄伸长时，外菌幕破裂后在菌柄基部的残留物。



蘑菇属 (Agaricus)



蘑菇 (*A. campestris*)

伞菌目常见的蘑菇属，生于园地、旷野、林缘或粪土上，为最常见种，是滋味鲜美的食用菌之一。



毒伞属 (鹅膏属, *Amanita*)

毒蝇伞
(*Amanita muscaria*)

鹅膏菌科，鹅膏属，别名蛤蟆菌、捕蝇菌、毒蝇菌。菌盖红色或桔红色，菌肉白色，靠近表皮处红色。夏秋季生于林中地上，往往群生，与树木形成菌根。著名毒菌。



香菇属 (*Lerntinus*)

为木材腐生菌。



香菇(*Lentinus edodos*)
食用。菌肉薄，白色，生于阔叶树上。我国西南、华东、华南各省均产，可大量培养。含多糖类，具很强的抗癌效力。浙江庆元是著名的香菇之乡。





非褶菌目

(Aphyllophorales)

(又称多孔菌目,

Polyporales)



担子果无菌褶。该目种类繁多，常生于活立木、枯立木，导致木材腐朽。

灵芝(*G.lucidum*)

著名中药，用于健脑，治神经衰弱、慢性肝炎等。





复习思考题

1. 真菌的特征有哪些？
2. 什么是酵母菌？它有哪些特征？
3. 简述酵母菌的细胞结构特点和菌落特征。
4. 简述酵母菌的繁殖及其生活史特点。
5. 什么是霉菌，霉菌有何特点？
6. 能形成哪些有性和无性孢子？
7. 真菌营养菌丝和气生菌丝有哪些特化结构？
8. 简述霉菌与人类的关系。

