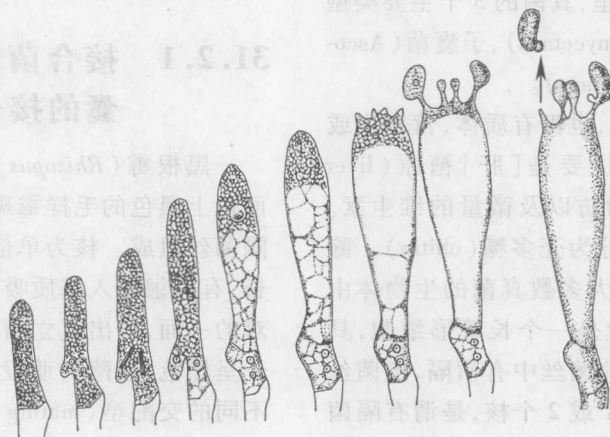


31

真菌多样性的进化

31.1 真菌是重要的分解者

31.2 真菌多样性的进化



担子的发育过程

真菌是营吸收异养的多细胞真核生物。在二界系统中,真菌被看作是一种植物,列入植物界。到了五界系统,真菌有了自己的界:真菌界(Fungi)。为什么人们不再把真菌看作植物呢?总的来说,真菌不具有植物的一般特征,而且在一些重要的性状上有着不同于植物的特点。

第一,植物最重要的特征在于它是光合自养的生物,然而没有一种真菌有叶绿素,能进行光合作用。真菌能分泌分解酶到体外基质中,使那里的较大的有机分子分解为较小的分子,真菌把后者吸收到体内作为食物。真菌是一种吸收异养的生物。

第二,植物有多种类型的细胞,并按细胞-组织-器官的层次构建植物体。真菌由长丝状的菌丝组成,菌丝反复分支形成菌丝体。有些菌丝体呈松散的网状,有些呈现为紧密的结构,如蘑菇。

第三,植物和真菌都有细胞壁,但是其主要成分不同,植物是纤维素,真菌是壳多糖。

第四,在真菌的有丝分裂过程中,没有核膜的破碎和重建。有丝分裂是在核内进行的。在核内形成纺锤体,染色体移向核的两端,最后形成两个核。而在植物以及其他真核生物的有丝分裂中,到中期核膜解体,以后的过程是在细胞质中进行的,直到末期重新形成核膜,最后形成两个细胞。

第五,植物的有性生殖是比较典型的卵式生殖,真菌则通过不同交配型的菌丝相互接近、融合而实现有性过程。

对真菌和植物在多个基本性状上进行比较研究,可以得出结论:真菌不是植物。

31.1 真菌是重要的分解者

在生物界的系统树上,从原生生物中演化出3个多细胞真核生物的谱系和类群。一是植物界,它是营光合自养的生物,在生态系统中是生产者;一是动物界,它是营吞噬式异养的,是消费者;还有一种就是真菌界,营吸收式异养,是分解者。根据化石纪录,真菌出现于9亿年前的元古宙晚期。在4.3亿年前,某些真菌伴随着植物来到陆地。在以后的1亿年里,真菌的3个主要类型已经确立,它们是接合菌(*Zygomycetales*)、子囊菌(*Ascomycetales*)和担子菌(*Basidiomycetales*)。

真菌的细胞内不含叶绿素,也没有质体,营寄生或腐生生活。真菌贮存的养分主要是[肝]糖原(liver starch),还有少量的蛋白质、脂肪以及微量的维生素。多数真菌有细胞壁,其主要成分为壳多糖(chitin)。除少数单细胞真菌(酵母)外,绝大多数真菌的生物体由菌丝(hyphae)构成。有些菌丝是一个长管形细胞,具有许多核,是谓无隔菌丝。有些菌丝中有横隔,把菌丝隔成许多细胞,每个细胞内含1或2个核,是谓有隔菌丝。菌丝经反复分枝形成网络,称为菌丝体(mycelium)(图31.1)。

菌体以菌丝作为基本构造是和它的营养方式相适应的。真菌是吸收式异养的,它分泌多种水解酶到体外,把食物中的大分子分解成可溶的小分子,然后借助菌丝内较高的渗透压予以吸收。组成真菌细胞壁的壳多糖,是一种由含氮糖组成的柔韧的多聚物。长而细的菌丝,可以发育出巨大的表面积,有利于分泌水解酶到食物中并吸收养料。菌丝的顶端可侵入到植物细胞中或者生长在细胞之间。无论是营腐生生活,渗入到

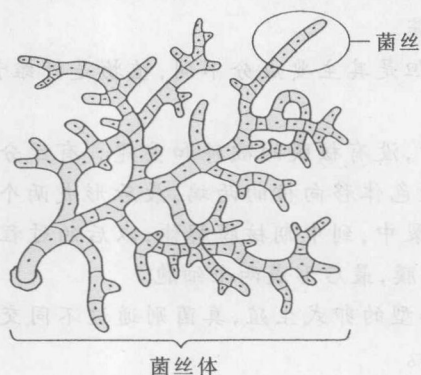


图 31.1 真菌的菌丝体

死去的植物体中,还是作为寄生者去感染生活的植物,或者作为共栖者参与菌根的组成,菌丝都能分泌水解酶消化掉植物的细胞壁,并生长到细胞中去。真菌能集中自身的资源用于菌丝的生长,以极快的速率延伸到食物源。在一天内,一个菌丝体可以生长出长达1 000 m的菌丝。一个蘑菇可以一夜长到它的最大体积。

31.2 真菌多样性的进化

31.2.1 接合菌的有性过程是通过配子囊的接合而完成的

黑根霉(*Rhizopus*)是一种常见的接合菌。馒头、面包上黑色的毛样霉斑就是黑根霉。它的菌丝体由无隔菌丝组成。核为单倍性的。菌丝在基质表面匍匐生长,有假根伸入基质吸收营养。无性生殖时,与假根相对的一面,长出直立菌丝,顶端膨胀成孢子囊。成熟孢子呈黑色,散落后萌发出新的菌丝体。黑根霉有两种不同的交配型(mating type),在书中常常分别用“+”和“-”来表示。当环境条件恶劣时,黑根霉进行有性生殖。邻近具有不同交配型的菌丝体各长出一短枝。短枝顶端膨大,用横隔壁隔离出若干单倍性的核,成为配子囊。不同交配型的配子囊相互接触,它们连接处的细胞壁消失,两个配子囊成为一个细胞,原生质融合称为胞质融合(plasmogamy)。然后不同交配型的核两两融合,形成二倍体的接合孢子(zygospore),称为核融合(karyogamy)。成熟的接合孢子囊具有厚壁,壁上有疣状突起。此时接合孢子囊进入休眠,借以抵抗干旱气候及其他严峻的环境条件。在条件适宜时,中止休眠,厚壁破裂,生出一菌丝,在其顶端生一孢子囊。其内二倍体的核经减数分裂产生多个单倍的“+”、“-”孢子。孢子囊壁破裂,孢子散出,萌发成新的菌丝体(图31.2)。

31.2.2 子囊是子囊菌的有性生殖器官

火丝菌(*Pyronema*)是常见的子囊菌。它的菌丝为有隔菌丝,多分枝。无性生殖以分支菌丝的顶端产生分生孢子(conidia)来完成。有性生殖时,一些菌丝的顶端膨大,分别产生出多核的精子囊和产囊体。产囊体上有一条弯管状的受精丝。当受精丝和精子囊接触时,细胞壁融解形成一小孔,精子囊中的细胞质和核流

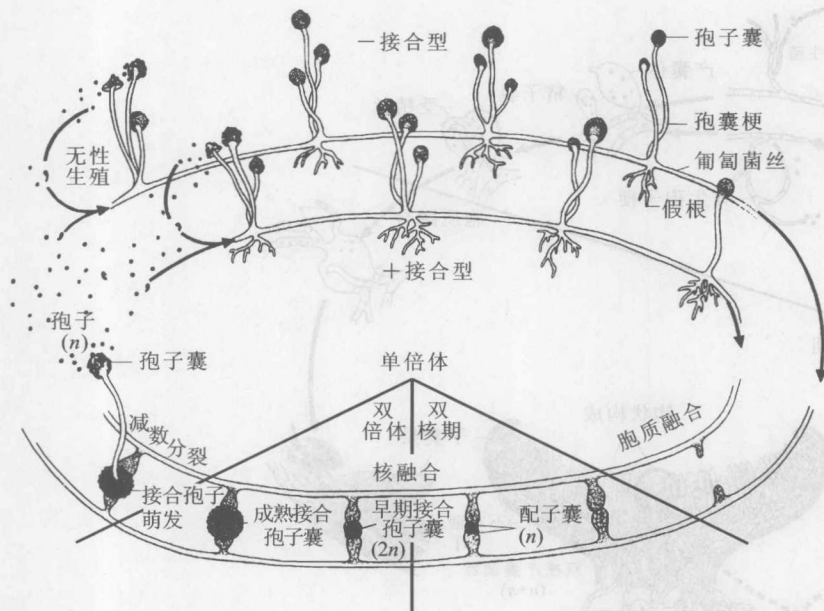


图 31.2 黑根霉生活史

入产囊体。这时,产囊体中有分别来自精子囊和产囊体的 2 种核,但没有发生核融合。由产囊体产生出产囊菌丝。产囊菌丝分枝并产生横壁,形成许多细胞,每个细胞具一对核。产囊菌丝和单核的营养菌丝共同形成子囊果(ascocarp)。在子囊果中,产囊菌丝分枝的顶端不断产生出子囊母细胞。在此细胞中,雌雄核融合成为二倍体的合子,随即进行一次减数分裂和一次有丝分裂,形成 8 个子核。以后,每核周围的细胞质彼此分离并分泌一壁,成为孢子。子囊母细胞因此而变成含有 8 个子囊孢子(ascospore)的子囊(ascus)。在产囊菌丝形成子囊果时,单核的营养菌丝也在其中生长成网,并有菌丝渗入到子囊之间,形成细长的隔丝,二者共同组成子囊果。子囊和隔丝排为子实层。子囊成熟时,囊内发生很大压力,将子囊孢子射出(图 31.3)。

子囊菌是真菌中物种数量最多的一类。许多物种是我们熟知的,并同人类生活有密切的关系。如在酿酒和食品发酵中广泛应用的酵母菌(yeast),遗传学中作为研究材料的链孢霉(*Neurospora crassa*),提取青霉素用的青霉(*Penicillium*)、著名的中药材冬虫夏草(*Cordyceps sinensis*),以及危害禾谷类作物的白粉菌(*Erysiphe*),麦角菌(*Claviceps*)。来自麦角的毒物能引起坏疽、神经性痉挛、灼痛、幻觉及暂时性神经错乱乃至死亡。从麦角中提取出数种毒素,有些成分剂量很

小时可作为药物,例如,一种麦角化合物可用来治疗高血压。

31.2.3 担子菌的担孢子生在担子的外面

蘑菇(*Agaricus campestris*)是常见的可食用的担子菌。菌丝有横隔。单倍体的担孢子(basidiospore)萌发生成单倍体的单核菌丝。两条不同交配型的菌丝生长到一起,彼此结合,细胞质即行融合,但细胞核只相互靠近而不融合,形成双核菌丝体。双核菌丝的分枝末端形成担子(basidium)。担子菌中的担子和子囊菌中的子囊相当。环境中的信号,如下雨、温度变化、季节变化等,能使双核菌丝连同一些单核菌丝紧密结合,组成子实体,或称担子果(basidiocarp)。这就是我们习见被称之为蘑菇的部分。担子果上部为伞状的菌盖,菌盖下为菌柄。在菌盖下侧的表面为子实层,由棒状的担子和不育的侧丝组成。有性生殖中,担子中的双核融合,形成二倍体的合子核,随即经过减数分裂形成 4 个单倍性的核。此时,担子的顶端产生 4 个突起,每一个核分别流入一个突起中,发育成一个担孢子。担子菌和子囊菌的一个主要区别是:子囊菌的子囊孢子在子囊内形成,担子菌的担孢子却生在担子的外边(图 31.4)。

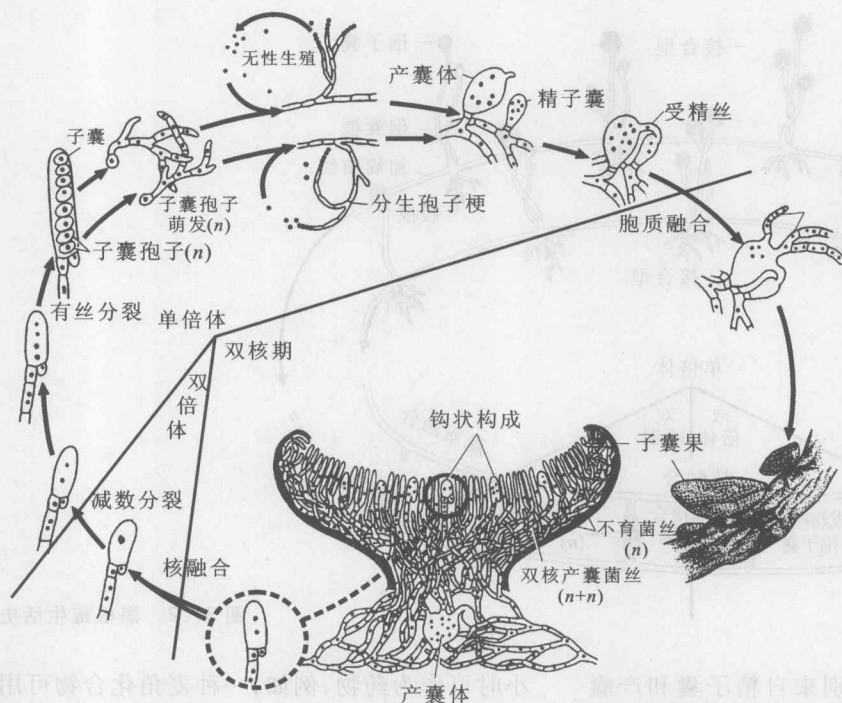


图 31.3 火丝菌生活史

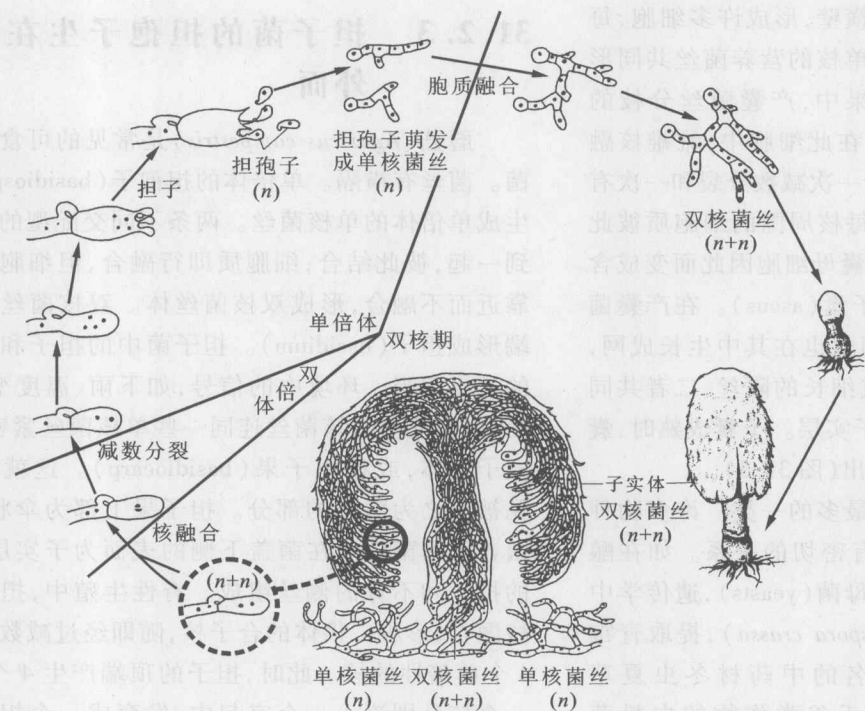


图 31.4 蘑菇生活史

纵观接合菌、子囊菌、担子菌的生活史,大多数真菌生活史有 3 个不同的时期。在单倍体时期和双倍体时期之间,还有一个独特的第三期,称为双核期,细胞中含有 2 种不同的核。当不同交配型的核(如火丝菌

和蘑菇)或雌雄核融合成合子后,随即进行减数分裂。所以它们的双倍体时期就是合子期,不存在一个双倍体的多细胞菌丝体的阶段。

很多担子菌寄生在植物体内,引起作物病害。如

玉蜀黍黑粉菌(*Ustilago maydis*),菌丝寄生在玉米植株上,玉米组织受刺激,长大成瘤,其中充满黑色孢子。小麦秆锈病菌(*Puccinia graminis*)寄生于小麦、大麦上。而木耳(*Auricularia*)、银耳(*Tremella*)是著名的食用菌。灵芝(*Fomes japonicus*)是著名中药和制造保健食品的一种珍贵的基础材料。

31.2.4 地衣是生物扩展生存领域的先驱

在干燥的岩石或树皮上,常有灰白、暗绿、淡黄、鲜红等多种颜色的生物,看起来干枯而无生气,其实生命力极强,这就是地衣(Lichens)。

地衣是真菌和绿藻(或蓝细菌)的共生体(图31.5)。参与组成地衣的真菌大多是子囊菌,也有担子菌。真菌从它的光合自养的伙伴那里得到营养物质,而绿藻(或蓝细菌)从真菌那里得到水和矿物质,并受到保护,防止水分的过度蒸发。这种互惠共生的关系,使它们能在很严峻的环境条件下生长。在没有土壤的环境中,植物很难生存,地衣可生长在极小的岩石裂缝中,并能促使岩石风化而成为土壤。地衣常常是生物占领新陆地的先锋。

在极度干燥的条件下,地衣可以脱去水分,停止光合作用,进入休眠状态,这时仅仅有极微的呼吸作用。下雨了,或条件好转,地衣会很快地吸收水分,以很高的速率进行光合作用并生长。地衣可长期保持生命,

有些地衣已生活了1000年,比得上最古老的植物。

地衣可以进行无性生殖。一块从地衣上脱落的碎片,如果含有真菌和绿藻(或蓝细菌)二者,则可以在空气中散布到其他地方,生长出新的地衣。它们也可以单独进行生殖,包括有性和无性的生殖。地衣中的真菌有性或无性生殖的后代,必须同有关绿藻(或蓝细菌)重新组合起来,才能生存。

北极地区的地衣是北极驯鹿的主要食物。有些地衣,如石蕊(*Cladonia*),可用作酸碱指示剂。

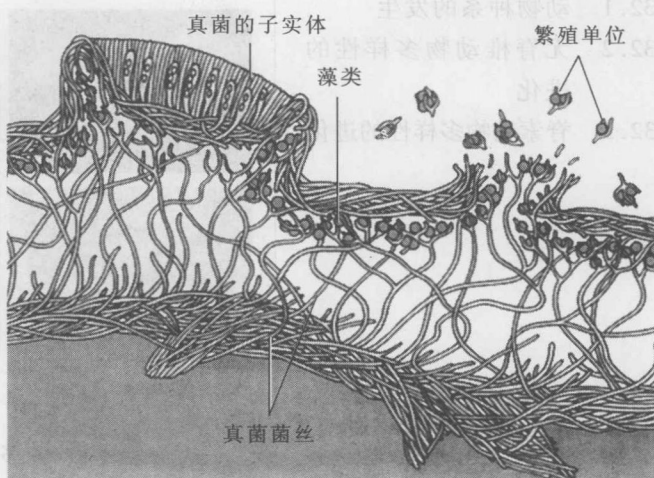


图31.5 地衣——真菌和绿藻的共生体
(引自 Campbell 等,2000)

思考题

1. 为什么说真菌不是植物?
2. 试说明真菌生物体的菌丝结构对吸收营养的适应。
3. 真菌的生活史有哪些不同于陆生植物的特点?
4. 子囊菌的子孢子的形成和担子菌的担孢子的形成有什么不同?
5. 各举两例真菌中的常见食用菌、著名药用菌、农作物的病原菌。