

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

中 国 真 菌 志

第三十三卷

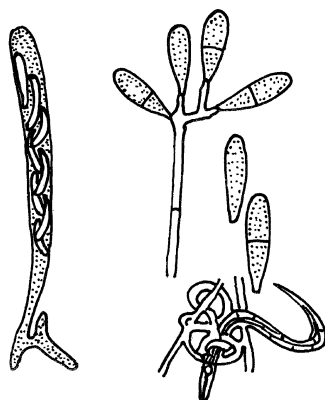
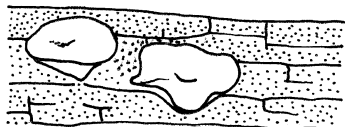
节丛孢及相关属

张克勤 莫明和 主编

中国科学院知识创新工程重大项目

国家自然科学基金重大项目

(国家自然科学基金委员会 中国科学院 国家科学技术部 资助)



科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本卷是作者在生物系统学原理与方法指导下对中国节丛孢及相关属真菌进行系统分类的研究成果,是作者长期的研究积累。本卷记录的不少种类对植物病原线虫的生物防治具有重要意义,为食线虫真菌资源的合理利用奠定了基础。

本卷记录了节丛孢及相关属真菌 3 属 80 种,提供了每个种的形态描述、图示和必要的讨论,以及中国已知种的分种检索表。

本书可供大专院校生物系师生、科研院所及林业、农业、环保、园艺等部门的科研人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

中国真菌志.第 33 卷.节丛孢及相关属/张克勤,莫明和主编.—北京:科学出版社,2006

ISBN 7-03-016163-7

I. 中… II. ①张…②莫… III. ①真菌志-中国②丛梗孢目-真菌志-中国 IV. ①Q949.32②Q949.331

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 094596 号

责任编辑:韩学哲 范淑琴/责任校对:刘小梅

责任印制:钱玉芬/封面设计:槐寿明

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006 年 1 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2006 年 1 月第一次印刷 印张:11 1/2

印数:1—1 000 字数:234 000

ISBN 7-03-016163-7

定价:50.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(科印))

CONSILIO FLORARUM CRYPTOGRAMMARUM SINICARUM
ACADEMIAE SINICAE EDITA

FLORA FUNGORUM SINICORUM

VOL. 33

ARTHROBOTRYIS ET GENERA CETERA COGNATA

REDACTORES PRINCIPALES

Zhang Keqin and Mo Minghe

**A Major Project of the Knowledge Innovation Program
of the Chinese Academy of Sciences**

A Major Project of the National Natural Science Foundation of China

(Supported by the National Natural Science Foundation of China,
the Chinese Academy of Sciences, and the Ministry of Science and Technology of China)

Science Press
Beijing

节丛孢及相关属

本卷著者

张克勤 莫明和

(云南大学)

刘雪峰

(东北林业大学)

ARTHROBOTRYIS ET GENERA CETERA COGNATA

AUCTORES

Zhang Keqin Mo Minghe

(*Universitas Yunnanica*)

Liu Xuefeng

(*Universitas Sylvae Boreo-orientalis*)

中国孢子植物志第四届编委名单

(1998年4月)

(右上角有*者为常委)

主 编 曾呈奎*

常务副主编 魏江春*

副 主 编 余永年* 吴鹏程* 毕列爵*

编 委 (以姓氏笔画为序)

王全喜 白金铠 田金秀* 刘 波 庄文颖*

庄剑云* 齐雨藻 齐祖同* 朱浩然 应建浙*

吴继农 邵力平 陈灼华 陈健斌* 陆保仁

林永水 郑柏林 郑儒永* 姜广正 赵震宇

施之新 胡人亮 胡征宇 胡鸿钧 高 谦

夏邦美 谢树莲 臧 穆 黎兴江

序

中国孢子植物志是非维管束孢子植物志，分《中国海藻志》、《中国淡水藻志》、《中国真菌志》、《中国地衣志》及《中国苔藓志》五部分。中国孢子植物志是在系统生物学原理与方法的指导下对中国孢子植物进行考察、收集和分类的研究成果；是生物多样性研究的主要内容；是物种保护的重要依据，对人类活动与环境甚至全球变化都有不可分割的联系。

中国孢子植物志是我国孢子植物物种数量、形态特征、生理生化性状、地理分布及其与人类关系等方面的综合信息库；是我国生物资源开发利用、科学研究与教学的重要参考文献。

我国气候条件复杂，山河纵横，湖泊星布，海域辽阔，陆生和水生孢子植物资源极其丰富。中国孢子植物分类工作的发展和中国孢子植物志的陆续出版，必将为我国开发利用孢子植物资源和促进学科发展发挥积极作用。

随着科学技术的进步，我国孢子植物分类工作在广度和深度方面将有更大的发展，对于这部著作也将不断补充、修订和提高。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会

1984年10月·北京

中国孢子植物志总序

中国孢子植物志是由《中国海藻志》、《中国淡水藻志》、《中国真菌志》、《中国地衣志》及《中国苔藓志》所组成。至于维管束孢子植物蕨类未被包括在中国孢子植物志之内，是因为它早先已被纳入《中国植物志》计划之内。为了将上述未被纳入《中国植物志》计划之内的藻类、真菌、地衣及苔藓植物纳入中国生物志计划之内，出席 1972 年中国科学院计划工作会议的孢子植物学工作者提出筹建“中国孢子植物志编辑委员会”的倡议。该倡议经中国科学院领导批准后，“中国孢子植物志编辑委员会”的筹建工作随之启动，并于 1973 年在广州召开的《中国植物志》、《中国动物志》和中国孢子植物志工作会议上正式成立。自那时起，中国孢子植物志一直在“中国孢子植物志编辑委员会”统一主持下编辑出版。

孢子植物在系统演化上虽然并非单一的自然类群，但是，这并不妨碍在全国统一组织和协调下进行孢子植物志的编写和出版。

随着科学技术的飞速发展，人们关于真菌的知识日益深入的今天，黏菌与卵菌已被从真菌界中分出，分别归隶于原生动物界和管毛生物界。但是，长期以来，由于它们一直被当作真菌由国内外真菌学家进行研究；而且，在“中国孢子植物志编辑委员会”成立时已将黏菌与卵菌纳入中国孢子植物志之一的《中国真菌志》计划之内并陆续出版，因此，沿用包括黏菌与卵菌在内的《中国真菌志》广义名称是必要的。

自“中国孢子植物志编辑委员会”于 1973 年成立以后，作为“三志”的组成部分，中国孢子植物志的编研工作由中国科学院资助；自 1982 年起，国家自然科学基金委员会参与部分资助；自 1993 年以来，作为国家自然科学基金委员会重大项目，在国家基金委资助下，中国科学院及科技部参与部分资助，中国孢子植物志的编辑出版工作不断取得重要进展。

中国孢子植物志是记述我国孢子植物物种的形态、解剖、生态、地理分布及其与人类关系等方面的大型系列著作，是我国孢子植物物种多样性的重要研究成果，是我国孢子植物资源的综合信息库，是我国生物资源开发利用、科学研究与教学的重要参考文献。

我国气候条件复杂，山河纵横，湖泊星布，海域辽阔，陆生与水生孢子植物物种多样性极其丰富。中国孢子植物志的陆续出版，必将为我国孢子植物资源的开发利用，为我国孢子植物科学的发展发挥积极作用。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会

主编 曾呈奎

2000 年 3 月 北京

Foreword of the Cryptogamic Flora of China

Cryptogamic Flora of China is composed of *Flora Algarum Marinarum Sinicarum*, *Flora Algarum Sinicarum Aquae Dulcis*, *Flora Fungorum Sinicorum*, *Flora Lichenum Sinicorum*, and *Flora Bryophytorum Sinicorum*, edited and published under the direction of the Editorial Committee of the Cryptogamic Flora of China, Chinese Academy of Sciences (CAS). It also serves as a comprehensive information bank of Chinese cryptogamic resources.

Cryptogams are not a single natural group from a phylogenetic point of view which, however, does not present an obstacle to the editing and publication of the Cryptogamic Flora of China by a coordinated, nationwide organization. The Cryptogamic Flora of China is restricted to non-vascular cryptogams including the bryophytes, algae, fungi, and lichens. The ferns, a group of vascular cryptogams, were earlier included in the plan of *Flora of China*, and are not taken into consideration here. In order to bring the above groups into the plan of Fauna and Flora of China, some leading scientists on cryptogams, who were attending a working meeting of CAS in Beijing in July 1972, proposed to establish the Editorial Committee of the Cryptogamic Flora of China. The proposal was approved later by the CAS. The committee was formally established in the working conference of Fauna and Flora of China, including cryptogams, held by CAS in Guangzhou in March 1973.

Although myxomycetes and oomycetes do not belong to the Kingdom of Fungi in modern treatments, they have long been studied by mycologists. *Flora Fungorum Sinicorum* volumes including myxomycetes and oomycetes have been published, retaining for *Flora Fungorum Sinicorum* the traditional meaning of the term fungi.

Since the establishment of the editorial committee in 1973, compilation of Cryptogamic Flora of China and related studies have been supported financially by the CAS. The National Natural Science Foundation of China has taken an important part of the financial support since 1982. Under the direction of the committee, progress has been made in compilation and study of Cryptogamic Flora of China by organizing and coordinating the main research institutions and universities all over the country. Since 1993, study and compilation of the Chinese fauna, flora, and cryptogamic flora have become one of the key state projects of the National Natural Science Foundation with the combined support of the CAS and the National Science and Technology Ministry.

Cryptogamic Flora of China derives its results from the investigations, collections, and classification of Chinese cryptogams by using theories and methods of systematic and evolutionary biology as its guide. It is the summary of study on species diversity of cryptogams

and provides important data for species protection. It is closely connected with human activities, environmental changes and even global changes. Cryptogamic Flora of China is a comprehensive information bank concerning morphology, anatomy, physiology, biochemistry, ecology, and phytogeographical distribution. It includes a series of special monographs for using the biological resources in China, for scientific research, and for teaching.

China has complicated weather conditions, with a crisscross network of mountains and rivers, lakes of all sizes, and an extensive sea area. China is rich in terrestrial and aquatic cryptogamic resources. The development of taxonomic studies of cryptogams and the publication of Cryptogamic Flora of China in concert will play an active role in exploration and utilization of the cryptogamic resources of China and in promoting the development of cryptogamic studies in China.

C. K. Tseng

Editor-in-Chief

The Editorial Committee of the Cryptogamic Flora of China

Chinese Academy of Sciences

March, 2000 in Beijing

《中国真菌志》序

《中国真菌志》是在系统生物学原理和方法指导下，对中国真菌，即真菌界的子囊菌、担子菌、壶菌及接合菌四个门以及不属于真菌界的卵菌等三个门和黏菌及其类似的菌类生物进行搜集、考察和研究的成果。本志所谓“真菌”系广义概念，涵盖上述三大菌类生物（地衣型真菌除外），即当今所称“菌物”。

中国先民认识并利用真菌作为生活、生产资料，历史悠久，经验丰富，诸如酒、醋、酱、红曲、豆豉、豆腐乳、豆瓣酱等的酿制，蘑菇、木耳、茭白作食用，茯苓、虫草、灵芝等作药用，在制革、纺织、造纸工业中应用真菌进行发酵，以及利用具有抗癌作用和促进碳素循环的真菌，充分显示其经济价值和生态效益。此外，真菌又是多种植物和人畜病害的病原菌，危害甚大。因此，对真菌物种的形态特征、多样性、生理生化、亲缘关系、区系组成、地理分布、生态环境以及经济价值等进行研究和描述，非常必要。这是一项重要的基础科学研究，也是利用益菌、控制害菌、化害为利、变废为宝的应用科学的源泉和先导。

中国是具有悠久历史的文明古国，从远古到明代的4500年间，科学技术一直处于世界前沿，真菌学也不例外。酒是真菌的代谢产物，中国酒文化博大精深、源远流长，有六七千年历史。约在公元300年的晋代，江统在其《酒诰》诗中说：“酒之所兴，肇自上皇。或云仪狄，又曰杜康。有饭不尽，委之空桑。郁结成味，久蓄气芳。本出于此，不由奇方。”作者精辟地总结了我国酿酒历史和自然发酵方法，比之意大利学者雷蒂（Radi, 1860）提出微生物自然发酵法的学说约早1500年。在仰韶文化时期（5000~3000 B. C.），我国先民已懂得采食蘑菇。中国历代古籍中均有食用菇蕈的记载，如宋代陈仁玉在其《菌谱》（1245年）中记述浙江台州产鹅膏菌、松蕈等11种，并对其形态、生态、品级和食用方法等作了论述和分类，是中国第一部地方性食用蕈菌志。先民用真菌作药材也是一大创造，中国最早的药典《神农本草经》（成书于102~200 A. D.）所载365种药物中，有茯苓、雷丸、桑耳等10余种药用真菌的形态、色泽、性味和疗效的叙述。明代李时珍在《本草纲目》（1578）中，记载“三菌”、“五蕈”、“六芝”、“七耳”以及羊肚菜、桑黄、鸡、雪蚕等30多种药用真菌。李氏将菌、蕈、芝、耳集为一类论述，在当时尚无显微镜帮助的情况下，其认识颇为精深。该籍的真菌学知识，足可代表中国古代真菌学水平，堪与同时代欧洲人（如C. Clusius, 1529~1609）的水平比拟而无逊色。

15世纪以后，居世界领先地位的中国科学技术，逐渐落后。从18世纪中叶到20世纪40年代，外国传教士、旅行家、科学工作者、外交官、军官、教师以及负有特殊任务者，纷纷来华考察，搜集资料，采集标本，研究鉴定，发表论文或专辑。如法国传教士西博特（P. M. Cibot）1759年首先来到中国，一住就是25年，对中国的植物（含真菌）写过不少文章，1775年他发表的五棱散尾菌（*Lysurus mokusin*），是用现代科学方法研究发表的第一个中国真菌。继而，俄国的波塔宁（G. N. Potanin, 1876）、意大利的吉拉迪（P. Giraldii, 1890）、奥地利的汉德尔-马泽蒂（H. Handel-Mazzetti,

1913)、美国的梅里尔 (E. D. Merrill, 1916)、瑞典的史密斯 (H. Smith, 1921) 等共 27 人次来我国采集标本。研究发表中国真菌论著 114 篇册, 作者多达 60 余人次, 报道中国真菌 2040 种, 其中含 10 新属、361 新种。东邻日本自 1894 年以来, 特别是 1937 年以后, 大批人员涌到中国, 调查真菌资源及植物病害, 采集标本, 鉴定发表。据初步统计, 发表论著 172 篇册, 作者 67 人次以上, 共报道中国真菌约 6000 种 (有重复), 其中含 17 新属、1130 新种。其代表人物在华北有三宅市郎 (1908), 东北有三浦道哉 (1918), 台湾有泽田兼吉 (1912); 此外, 还有斋藤贤道、伊藤诚哉、平冢直秀、山本和太郎、逸见武雄等数十人。

国人用现代科学方法研究中国真菌始于 20 世纪初, 最初工作多侧重于植物病害和工业发酵, 纯真菌学研究较少。在一二十年代便有不少研究报告和学术论文发表在中外各种刊物上, 如胡先恂 1915 年的“菌类鉴别法”, 章祖纯 1916 年的“北京附近发生最盛之植物病害调查表”以及钱穉孙 (1918)、邹钟琳 (1919)、戴芳澜 (1920)、李寅恭 (1921)、朱凤美 (1924)、孙豫寿 (1925)、俞大绂 (1926)、魏岳寿 (1928) 等的论文。三四十年代有陈鸿康、邓叔群、魏景超、凌立、周宗璜、欧世璜、方心芳、王云章、裘维蕃等发表的论文, 为数甚多。他们中有的人终生或大半生都从事中国真菌学的科教工作, 如戴芳澜 (1893~1973) 著“江苏真菌名录” (1927)、“中国真菌杂记” (1932~1946)、《中国已知真菌名录》 (1936, 1937)、《中国真菌总汇》 (1979) 和《真菌的形态和分类》 (1987) 等, 他发表的“三角枫上白粉菌一新种” (1930), 是国人用现代科学方法研究、发表的第一个中国真菌新种。邓叔群 (1902~1970) 著“南京真菌记载” (1932~1933)、“中国真菌续志” (1936~1938)、《中国高等真菌志》 (1939) 和《中国的真菌》 (1963, 1996) 等, 堪称《中国真菌志》的先导。上述学者以及其他许多真菌学工作者, 为《中国真菌志》研编的起步奠定了基础。

在 20 世纪后半叶, 特别是改革开放以来的 20 多年, 中国真菌学有了迅猛的发展, 如各类真菌学课程的开设, 各级学位研究生的招收和培养, 专业机构和学会的建立, 专业刊物的创办和出版, 地区真菌志的问世等, 使真菌学人才辈出, 为《中国真菌志》的研编输送了新鲜血液。1973 年中国科学院广州“三志”会议决定, 《中国真菌志》的研编正式启动, 1987 年由郑儒永、余永年等编辑出版了《中国真菌志》第 1 卷《白粉菌目》, 至 2000 年已出版 14 卷。自第 2 卷开始实行主编负责制, 2. 《银耳目和花耳目》 (刘波主编, 1992); 3. 《多孔菌科》 (赵继鼎, 1998); 4. 《小煤炱目 I》 (胡炎兴, 1996); 5. 《曲霉属及其相关有性型》 (齐祖同, 1997); 6. 《霜霉目》 (余永年, 1998); 7. 《层腹菌目》 (刘波, 1998); 8. 《核盘菌科和地舌菌科》 (庄文颖, 1998); 9. 《假尾孢属》 (刘锡?、郭英兰, 1998); 10. 《锈菌目 I》 (王云章、庄剑云, 1998); 11. 《小煤炱目 II》 (胡炎兴, 1999); 12. 《黑粉菌科》 (郭林, 2000); 13. 《虫霉目》 (李增智, 2000); 14. 《灵芝科》 (赵继鼎、张小青, 2000)。盛世出巨著, 在国家“科教兴国”英明政策的指引下, 《中国真菌志》的研编和出版, 定将为中华灿烂文化做出新贡献。

余永年 谨识
庄文颖

中国科学院微生物研究所
中国·北京·中关村
公元 2002 年 09 月 15 日

Foreword of Flora Fungorum Sinicorum

Flora Fungorum Sinicorum summarizes the achievements of Chinese mycologists based on principles and methods of systematic biology in intensive studies on the organisms studied by mycologists, which include non-lichenized fungi of the Kingdom Fungi, some organisms of the Chromista, such as oomycetes etc., and some of the Protozoa, such as slime molds. In this series of volumes, results from extensive collections, field investigations, and taxonomic treatments reveal the fungal diversity of China.

Our Chinese ancestors were very experienced in the application of fungi in their daily life and production. Fungi have long been used in China as food, such as edible mushrooms, including jelly fungi, and the hypertrophic stems of water bamboo infected with *Ustilago esculenta*; as medicines, like *Cordyceps sinensis* (caterpillar fungus), *Poria cocos* (China root), and *Ganoderma* spp. (lingzhi); and in the fermentation industry, for example, manufacturing liquors, vinegar, soy-sauce, *Monascus*, fermented soya beans, fermented bean curd, and thick broad-bean sauce. Fungal fermentation is also applied in the tannery, papermaking, and textile industries. The anti-cancer compounds produced by fungi and functions of saprophytic fungi in accelerating the carbon-cycle in nature are of economic value and ecological benefits to human beings. On the other hand, fungal pathogens of plants, animals and human cause a huge amount of damage each year. In order to utilize the beneficial fungi and to control the harmful ones, to turn the harmfulness into advantage, and to convert wastes into valuables, it is necessary to understand the morphology, diversity, physiology, biochemistry, relationship, geographical distribution, ecological environment, and economic value of different groups of fungi. *Flora Fungorum Sinicorum* plays an important role from precursor to fountainhead for the applied sciences.

China is a country with an ancient civilization of long standing. In the 4500 years from remote antiquity to the Ming Dynasty, her science and technology as well as knowledge of fungi stood in the leading position of the world. Wine is a metabolite of fungi. The Wine Culture history in China goes back 6000 to 7000 years ago, which has a distant source and a long stream of extensive knowledge and profound scholarship. In the Jin Dynasty (ca. 300 A. D.), JIANG Tong, the famous writer, gave a vivid account of the Chinese fermentation history and methods of wine processing in one of his poems entitled *Drinking Games* (Jiu Gao), 1500 years earlier than the theory of microbial fermentation in natural conditions raised by the Italian scholar, Radi (1860). During the period of the Yangshao Culture (5000—3000 B. C.), our Chinese ancestors knew how to eat mushrooms. There were a great number of records of edible mushrooms in Chinese ancient books. For example, back to

the Song Dynasty, CHEN Ren-Yu (1245) published the *Mushroom Menu* (Jun Pu) in which he listed 11 species of edible fungi including *Amanita* sp. and *Tricholoma matsutake* from Taizhou, Zhejiang Province, and described in detail their morphology, habitats, taxonomy, taste, and way of cooking. This was the first local flora of the Chinese edible mushrooms. Fungi used as medicines originated in ancient China. The earliest Chinese pharmacopoeia, *Shen-Nong Materia Medica* (Shen Nong Ben Cao Jing), was published in 102—200 A. D. Among the 365 medicines recorded, more than 10 fungi, such as *Poria cocos* and *Polyporus mylittae*, were included. Their fruitbody shape, color, taste, and medical functions were provided. The great pharmacist of Ming Dynasty, LI Shi-Zhen (1578) published his eminent work *Compendium Materia Medica* (Ben Cao Gang Mu) in which more than thirty fungal species were accepted as medicines, including *Aecidium mori*, *Cordyceps sinensis*, *Morchella* spp., *Termitomyces* sp., etc. Before the invention of microscope, he managed to bring fungi of different classes together, which demonstrated his intelligence and profound knowledge of biology.

After the 15th century, development of science and technology in China slowed down. From middle of the 18th century to the 1940's, foreign missionaries, tourists, scientists, diplomats, officers, and other professional workers visited China. They collected specimens of plants and fungi, carried out taxonomic studies, and published papers, exsiccatae, and monographs based on Chinese materials. The French missionary, P. M. Cibot, came to China in 1759 and stayed for 25 years to investigate plants including fungi in different regions of China. Many papers were written by him. *Lysurus mokusin*, identified with modern techniques and published in 1775, was probably the first Chinese fungal record by these visitors. Subsequently, around 27 man-times of foreigners attended field excursions in China, such as G. N. Potanin from Russia in 1876, P. Giraldui from Italy in 1890, H. Handel-Mazzetti from Austria in 1913, E. D. Merrill from the United States in 1916, and H. Smith from Sweden in 1921. Based on examinations of the Chinese collections obtained, 2040 species including 10 new genera and 361 new species were reported or described in 114 papers and books. Since 1894, especially after 1937, many Japanese entered China. They investigated the fungal resources and plant diseases, collected specimens, and published their identification results. According to incomplete information, some 6000 fungal names (with synonyms) including 17 new genera and 1130 new species appeared in 172 publications. The main workers were I. Miyake in the Northern China, M. Miura in the Northeast, K. Sawada in Taiwan, as well as K. Saito, S. Ito, N. Hiratsuka, W. Yamamoto, T. Hemmi, etc.

Research by Chinese mycologists started at the turn of the 20th century when plant diseases and fungal fermentation were emphasized with very little systematic work. Scientific papers or experimental reports were published in domestic and international journals during the 1910's to 1920's. The best-known are "Identification of the fungi" by H. H. Hu in 1915, "Plant disease report from Peking and the adjacent regions" by C. S. Chang in 1916,

and papers by S. S. Chian (1918), C. L. Chou (1919), F. L. Tai (1920), Y. G. Li (1921), V. M. Chu (1924), Y. S. Sun (1925), T. F. Yu (1926), and N. S. Wei (1928). Mycologists who were active at the 1930's to 1940's are H. K. Chen, S. C. Teng, C. T. Wei, L. Ling, C. H. Chow, S. H. Ou, S. F. Fang, Y. C. Wang, W. F. Chiu, and others. Some of them dedicated their lifetime to research and teaching in mycology. Prof. F. L. Tai (1893—1973) is one of them, whose representative works were “List of fungi from Jiangsu” (1927), “Notes on Chinese fungi” (1932—1946), *A List of Fungi Hitherto Known from China* (1936, 1937), *Sylloge Fungorum Sinicorum* (1979), *Morphology and Taxonomy of the Fungi* (1987), etc. His paper entitled “A new species of *Uncinula* on *Acer trifidum* Hook. & Arn.” was the first new species described by a Chinese mycologist. Prof. S. C. Teng (1902—1970) is also an eminent teacher. He published “Notes on fungi from Nanking” in 1932—1933, “Notes on Chinese fungi” in 1936—1938, *A Contribution to Our Knowledge of the Higher Fungi of China* in 1939, and *Fungi of China* in 1963 and 1996. Work done by the above-mentioned scholars lays a foundation for our current project on *Flora Fungorum Sinicorum*.

In 1973, an important meeting organized by the Chinese Academy of Sciences was held in Guangzhou (Canton) and a decision was made, uniting the related scientists from all over China to initiate the long term project “Fauna, Flora, and Cryptogamic Flora of China”. Work on *Flora Fungorum Sinicorum* thus started. Significant progress has been made in development of Chinese mycology since 1978. Many mycological institutions were founded in different areas of the country. The Mycological Society of China was established, the journals *Acta Mycological Sinica* and *Mycosystema* were published as well as local floras of the economically important fungi. A young generation in field of mycology grew up through post-graduate training programs in the graduate schools. The first volume of Chinese Mycoflora on the Erysiphales (edited by R. Y. Zheng & Y. N. Yu, 1987) appeared. Up to now, 14 volumes have been published; Tremellales and Dacrymycetales edited by B. Liu (1992), Polyporaceae by J. D. Zhao (1998), Meliolales Part I (Y. X. Hu, 1996), *Aspergillus* and its related teleomorphs (Z. T. Qi, 1997), Peronosporales (Y. N. Yu, 1998), Sclerotiniaceae and Geoglossaceae (W. Y. Zhuang, 1998), *Pseudocercospora* (X. J. Liu & Y. L. Guo, 1998), Uredinales Part I (Y. C. Wang & J. Y. Zhuang, 1998), Meliolales Part II (Y. X. Hu, 1999), Ustilaginaceae (L. Guo, 2000), Entomophthorales (Z. Z. Li, 2000), and Ganodermataceae (J. D. Zhao & X. Q. Zhang, 2000). We eagerly await the coming volumes and expect the completion of *Flora Fungorum Sinicorum* which will reflect the flourishing of Chinese culture.

Y. N. Yu and W. Y. Zhuang
Institute of Microbiology, CAS, Beijing
September 15, 2002

致 谢

本卷是在中国科学院中国孢子植物志编辑委员会的组织和关怀下完成的。先后得到国家自然科学基金面上项目“捕食线虫真菌资源调查、分离培养及高效捕食菌株筛选”、“食线虫丝孢菌无性型与有性型的关系及其系统学研究”、“西南野生生物种质资源收集保存的前期研究”和国家自然科学基金重大项目“中国孢子植物志的编研”的资助，使本卷得以面世，在此谨致以深切的谢意。

中国科学院微生物研究所刘杏忠研究员和云南红塔集团李天飞副研究员曾参加过部分研究工作，提供部分菌株，对本卷做出过贡献；在编研中，荷兰 W. Gams 教授、英国 B. R. Kerry 教授、美国 D. H. Pfister 教授、德国 H. O. Baral 教授、贵州大学梁宗琦教授、贵州安顺地区疾病控制中心刘美华研究员、中国科学院微生物研究所孙漫红女士、中国农业科学院李世东博士及缪作清先生、中国科学院昆明动物研究所杨大荣研究员、贵州农业科学院刘作易教授等曾向我们慷慨提供菌株、标本、照片或文献；云南思茅师范专科学校章靖老师在本单位攻读硕士学位期间直接参与本卷的编研工作，拍摄了部分照片；云南大学肖春杰教授、赵之伟教授、李文均博士、乔敏助理研究员、纪开芳女士以及贵州大学陈祥盛教授为我们采集了大量土壤标本；邓敬石博士，研究生罗宏、蔡磊、祝明亮、奚家勤、郝玉娥、毕廷菊、李萱、苏莹珍、胡殿明、罗晶以及福建漳州农业技术学校曹蕾副教授等参加了部分研究工作；云南大学周薇副研究员、余泽芬博士、李国红博士、黄晓玮博士、许传坤和李艳硕士为本卷的参考文献、索引、校稿和清稿等付出了辛勤的劳动；中国科学院昆明植物研究所杨祝良研究员修改了部分新种的拉丁文描述、云南大学曹露女士为本卷菌株的分离和初步鉴定、黄英女士为本卷菌株的保藏均付出了辛勤的劳动，在此一并致以诚挚的谢意！

说 明

1. 本书是对中国节丛孢及相关属的研究总结。全书包括五大部分：一、通论，二、专论，三、附录，四、参考文献，五、索引。
2. 通论共分六个部分，概括地叙述了植物寄生线虫危害的经济重要性及生物防治、分类依据的生物学和形态学特征、无性型与有性型的关系、捕食线虫真菌的研究历史与进展、分类和演变，向读者较全面地介绍这类真菌的全貌和研究进展，并阐述本书的分类观点及采用的分类系统。
3. 专论部分共报道中国节丛孢及相关属的捕食线虫真菌共 3 属 80 种。对物种进行了形态描述、讨论。属下和种下有正名、异名及其文献引证。属下有分种检索表，种名按学名字母顺序排列。
4. 有 4 个种未见标本，描述参照原始文献。
5. 附录为“中国节丛孢及相关属种类名录”。
6. 英文参考文献按作者姓氏字母顺序排列，中国作者按汉语拼音字母顺序排列，其他非英语国家作者按拉丁化的字母顺序排列。中国及其他各国作者的姓名、题目或书名、期刊名称或出版处（社）除在括号内附汉语拼音或拉丁化的姓名外，均按发表时所用语种列出。
7. 索引部分包括：真菌汉名索引和真菌学名索引，真菌汉名索引按汉字拼音字母顺序排列，真菌学名索引按学名字母顺序排列。
8. 节丛孢及相关属的学名全部按 1981 年在悉尼通过的《国际植物命名法规》订正。
9. 专论部分各级分类单位的形态描述和数据，除另有说明外，均系根据我国材料的直接研究和测量所得。
10. 本书共有插图 83 幅，除 12 幅系转绘外，其余主要为本书作者根据自己保存的标本拍摄所得。
11. 本书所引证的标本和菌株除特殊说明外，其余均保存在云南大学生物资源保护与利用重点实验室菌种保藏中心（YMF）。
12. 世界分布系根据文献整理而成。
13. 国内分布、世界分布中地名按拼音字母顺序排列。

目 录

序	
中国孢子植物志总序	
《中国真菌志》序	
致谢	
说明	
通论	1
一、绪言	1
二、植物寄生线虫危害的经济重要性及生物防治	1
三、节丛孢及相关属真菌的生物学和形态学特征	2
(一) 菌丝及菌丝变态形成捕食器	2
(二) 分生孢子梗	13
(三) 分生孢子	15
(四) 功能多样性	17
四、节丛孢及相关属真菌无性型与有性型的关系	17
五、节丛孢及相关属真菌的研究历史与进展	20
六、节丛孢及相关属的分类	23
专论	26
一、节丛孢属 <i>Arthrobotrys</i> Corda	26
葡萄串状节丛孢 <i>A. arthrobotryoides</i> (Berl.) Lindau	28
葡萄孢节丛孢 <i>A. botryospora</i> Barron	29
环捕节丛孢原变种 <i>A. brochopaga</i> (Drechsler) Schenck Kendrick & Pramer var. <i>brochopaga</i>	30
环捕节丛孢小孢变种 <i>A. brochopaga</i> (Drechsler) Schenck var. <i>microbrochopaga</i> X.F.Liu & K.Q.Zhang	33
叶状枝节丛孢原变种 <i>A. cladodes</i> Drechsler var. <i>cladodes</i>	33
叶状枝节丛孢大孢变种 <i>A. cladodes</i> Drechsler var. <i>macroides</i> Drechsler	35
圆锥节丛孢 <i>A. conoides</i> Drechsler	35
指状节丛孢 <i>A. dactyloides</i> Drechsler	37
树状节丛孢 <i>A. dendroides</i> Kuthubutheen & Webster	39
贵州节丛孢 <i>A. guizhouensis</i> K.Q.Zhang	41
爪哇节丛孢 <i>A. javanica</i> (Rifai & Cooke) Jarowaja	41
弯孢节丛孢 <i>A. musiformis</i> Drechsler	44
倒卵形节丛孢 <i>A. obovata</i> K.Q.Zhang & X.Z.Liu	45
少孢节丛孢 <i>A. oligospora</i> Fres.	47
卵形节丛孢 <i>A. oviformis</i> Soprunov	50

多头节丛孢 <i>A. polycephala</i> (Drechsler) Rifai	51
梨形节丛孢 <i>A. pyriformis</i> (Juniper) Schenck, Kendrick & Pramer	53
强力节丛孢 <i>A. robusta</i> Duddington	53
蒿秆节丛孢 <i>A. straminicola</i> Pidoplichko	53
多孢节丛孢 <i>A. superba</i> Corda	56
秀丽节丛孢 <i>A. venusta</i> K. Q. Zhang	56
蠕虫状节丛孢 <i>A. vermicola</i> (Cooke & Satchuthanathavale) Rifai	59
云南节丛孢 <i>A. yunnanensis</i> M. H. Mo & K. Q. Zhang	60
二、隔指孢属 <i>Dactylella</i> Grove	62
箭孢隔指孢 <i>D. atractoides</i> Drechsler	64
细隔指孢 <i>D. attenuata</i> X. Z. Liu, K. Q. Zhang & R. H. Gao	64
北京隔指孢 <i>D. beijingensis</i> X. Z. Liu, C. Y. Shen & W. F. Qiu	66
棒孢隔指孢 <i>D. clavata</i> R. H. Gao, M. H. Sun & X. Z. Liu	67
粗壮隔指孢 <i>D. crassa</i> Z. Q. Miao, L. P. Lei & X. Z. Liu	67
滇池隔指孢 <i>D. dianchiensis</i> Y. E. Hao & K. Q. Zhang	69
台湾隔指孢 <i>D. formosana</i> J. Y. Liou, G. Y. Liou & S. S. Tzean	69
附胞隔指孢 <i>D. haptospora</i> (Drechsler) K. Q. Zhang, X. Z. Liu & L. Cao	71
回笋隔指孢 <i>D. huisuniana</i> J. L. Chen, T. L. Huang & S. S. Tzean	73
中间隔指孢 <i>D. intermedia</i> T. F. Li & X. Z. Liu	75
长孢隔指孢 <i>D. leptospora</i> Drechsler	76
多型隔指孢 <i>D. multiformis</i> Dowsett, Reid & Kalkat	76
诺日朗隔指孢 <i>D. nuorilangana</i> X. F. Liu & K. Q. Zhang sp. nov.	79
盘龙隔指孢 <i>D. panlongana</i> X. F. Liu & K. Q. Zhang sp. nov.	81
拟棒状隔指孢 <i>D. pseudoclavata</i> Z. Q. Miao & X. Z. Liu	82
菱形隔指孢 <i>D. rhombospora</i> Grove	84
狮子山隔指孢 <i>D. shizishana</i> X. F. Liu & K. Q. Zhang	84
丝孢隔指孢 <i>D. stenomeces</i> Drechsler	87
细鞭孢隔指孢 <i>D. tenuifusaria</i> X. Z. Liu, R. H. Gao, K. Q. Zhang & L. Cao	88
云南隔指孢 <i>D. yunnanensis</i> K. Q. Zhang, X. Z. Liu & L. Cao	89
中甸隔指孢 <i>D. zhongdianensis</i> J. Zhang & K. Q. Zhang	90
三、单顶孢属 <i>Monacrosporium</i> Oudemans	92
顶毛单顶孢 <i>M. acrochaetum</i> (Drechsler) Cooke	95
泡环单顶孢 <i>M. aphrobrochum</i> (Drechsler) Subram.	96
陀螺单顶孢 <i>M. bembicodes</i> (Drechsler) Subram.	96
白色单顶孢 <i>M. candidum</i> (Nees; Fr.) X. Z. Liu & K. Q. Zhang	99
裘氏单顶孢 <i>M. chiuanum</i> X. Z. Liu & K. Q. Zhang	99
柱捕单顶孢 <i>M. cionopagum</i> (Drechsler) Subram.	102
空环单顶孢 <i>M. coelobrochum</i> (Drechsler) Subram.	103
囊孢单顶孢 <i>M. cystosporium</i> Cooke & Dickinson	104
匙状单顶孢 <i>M. doedycoides</i> (Drechsler) Cooke & Dickinson	106
掘氏单顶孢 <i>M. drechleri</i> (Tarjan) Cooke & Dickinson	108
平展单顶孢 <i>M. effusum</i> (Jarow.) X. Z. Liu & K. Q. Zhang	109
秀丽单顶孢 <i>M. elegans</i> Oudem	111

椭圆单顶孢 <i>M. ellipsosporum</i> (Preuss) Cooke & Dickinson	112
厚皮单顶孢 <i>M. eudermatum</i> (Drechsler) Subram	112
纺锤形单顶孢 <i>M. fusiformis</i> Cooke & Dickinson	115
哺噬单顶孢 <i>M. gephyrophagum</i> (Drechsler) Subram	115
球状单顶孢 <i>M. globosporum</i> R.C. Cooke	118
贵州单顶孢 <i>M. guizhouense</i> K.Q.Zhang, X.Z.Liu & L.Cao	118
坚黏孢单顶孢 <i>M. haptotylum</i> (Drechsler) X.Z.Liu & K.Q.Zhang	120
异孢单顶孢 <i>M. heterosporum</i> (Drechsler) Subram	122
印度单顶孢 <i>M. indicum</i> (Chowdhry & Bahl) X.Z.Liu & K.Q.Zhang	123
原生单顶孢 <i>M. inquisitor</i> (Jarow.) X.Z.Liu & K.Q.Zhang	125
两栖单顶孢 <i>M. janus</i> S.D.Li & X.Z.Liu	125
长梗单顶孢 <i>M. longiphorum</i> X.Z.Liu & B.S.Lu	127
宽松环单顶孢 <i>M. lysipagum</i> (Drechsler) Subram	129
小舟单顶孢 <i>M. microsaphoides</i> X.Z.Liu & B.S.Lu	129
细颈单顶孢 <i>M. parvicolle</i> (Drechsler) Cooke & Dickinson	132
瘤捕单顶孢 <i>M. phymatopagum</i> (Drechsler) Subram	132
网捕单顶孢 <i>M. reticulatum</i> (Pesch) Cooke & Dickinson	134
狂带单顶孢 <i>M. rutgeriense</i> Cooke & Pramer	134
树正单顶孢 <i>M. shuzhengsum</i> X.F.Liu & K.Q.Zhang	136
中华单顶孢 <i>M. sinense</i> X.Z.Liu & K.Q.Zhang	137
球形单顶孢 <i>M. sphaeroides</i> Castaner	139
直索单顶孢 <i>M. stenobrochum</i> (Drechsler) Cooke & Dickinson	139
奇妙单顶孢 <i>M. thaumasium</i> (Drechsler) de Hoog & van Oorschot	141
云南单顶孢 <i>M. yunnanense</i> K.Q.Zhang, X.Z.Liu & L.Cao	142
附录 中国节丛孢及相关属种类名录	144
参考文献	147
真菌汉名索引	155
真菌学名索引	157

通 论

一、绪 言

食线虫真菌 (nematophagous fungi) 是指寄生、捕捉、定殖和毒害线虫的一类微生物。主要包括捕食线虫真菌 (nematode-trapping fungi)、内寄生线虫真菌 (endoparasitic fungi)、机会真菌 (opportunistic fungi) 和产毒真菌 (toxic fungi) 4 大类。捕食线虫真菌是指菌丝特化形成捕食器的真菌类群, 本卷的节丛孢及相关属所涉及的种类属于该类群真菌。包括节丛孢属 (*Arthrobotrys* Corda)、隔指孢属 (*Dactylella* Grove) 和单顶孢属 (*Monacrosporium* Oudemans), 是一类包括水生和陆生的, 广布的无性型真菌 (anamorphic fungi), 其有性型为子囊菌的圆盘菌科 (Orbiliaceae Nannfeldt)。这类真菌是自然界中线虫种群自然控制的重要因子, 也是一些真菌的寄生菌, 是线虫生物防治工作者的重要研究材料。

二、植物寄生线虫危害的经济重要性及生物防治

植物寄生线虫病是一类世界范围内普遍发生的植物病害, 仅根结线虫已知种类就达 70 多种, 危害 3000 多种植物, 全球每年因线虫造成的损失高达 1000 多亿美元 (Sasser & Freekman 1987)。在我国, 线虫危害烟草、花卉、蔬菜、棉花、大豆、花生、小麦、水稻、林木、中药材等几乎所有作物, 成为农业生产中的重要限制因子之一。据不完全统计, 2001 年全国仅烟草根结线虫发病面积就达 55 万公顷, 直接经济损失 5 亿多元。黑龙江省仅大豆胞囊线虫每年造成的损失就高达 8 亿元之多。松材线虫更是被称为无烟森林火灾, 在江苏、浙江、广东、山东、安徽、湖北、上海、台湾、香港等部分地区严重发生, 有向全国蔓延的趋势。在山东、广东、海南和云南等蔬菜主产区, 蔬菜根结线虫呈上升趋势。同时, 由于线虫侵染造成伤口, 致使根腐病严重发生, 形成复合侵染, 引起更严重的损失 (李天飞等 2000)。

长期以来, 线虫防治主要依赖高毒化学农药。随着科学技术的进步, 发现许多化学杀线虫剂虽然在保障农业生产、防治线虫病中发挥了重要作用, 但许多化学杀线虫剂均有副作用, 影响人体健康, 污染环境。相继有不少被禁用或即将禁用。美国已经禁用溴甲烷, 规定二溴甲烷只能使用到 2005 年。目前生产上大量使用的铁灭克、涕灭威等虽然对线虫有较好的防效, 但毒性高, 残留期长, 破坏土壤生物区系, 使其应用受到限制。对于发生于作物根部的线虫, 由于土壤生态的特殊性, 必须大剂量施用才能保证其防治效果, 而大量化学农药对地下水又会造成严重污染。化学防治与保护生态环境、保障人民健康形成了尖锐的矛盾, 开发生物杀线虫剂和高效低毒化学农药已经迫在眉睫。

在采用化学农药防治线虫的同时，人们一直没有停止过探索其他的防治方法。寄主植物与非寄主植物轮作是一种传统的防治方法，可以在一定程度上调节线虫的种群密度，但这一方法很难在我国推广，因为我国的耕地面积极为有限。其他的一些防治方法，如土壤曝晒、土壤浸泡、土壤改良等在局部地区虽有成功的报道（Whitehead 1997），但目前仍未能实现规模化。

在所有的防治方法中，生物防治是最有希望的一种。目前已经证实在线虫衰退土中，线虫危害减轻的主要原因是线虫被某种特定的微生物寄生，如 *Pasteuria penetrans* (Thorne) Sayre & Starr 寄生根结线虫 (Chen & Dickson 1998)，*Pochonia chlamydosporia* (Goddard) Zare & W. Gamas 寄生胞囊线虫 (Kerry et al. 1982)。而商品化的线虫生防制剂在 20 世纪 70 年代就已问世，目前国内外开发的线虫生防制剂已达 6 个，主要有法国的 Royal 300、Royal 350，菲律宾的 Biocon，美国的 DiTea、Deny 和中国的线虫必克。其中 Royal 300、Royal 350 均是利用节丛孢属真菌开发的生防产品，展现了节丛孢及相关属在线虫生防产品开发中的重要性。

三、节丛孢及相关属真菌的生物学和形态学特征

节丛孢及相关属真菌为了适应复杂的捕食和寄生线虫过程而获得其最佳的营养，通过长期的进化适应，从菌丝到孢子的形态发生了一系列的变化，最终形成丰富多彩、形态多姿、功能多样的一类特殊类群。

（一）菌丝及菌丝变态形成捕食器

与其他真菌的菌丝体所不同的是，节丛孢及相关属真菌为了捕食线虫，其菌丝体要发生一系列形态变化，形成不同类型结构精巧的捕食器，包括：黏性分枝（adhesive branches）、黏性网（adhesive nets）、黏性球（adhesive knobs）、非收缩环（non-constricting rings）、收缩环（constricting rings）和菌丝圈（coils）等 6 大类（图 1）。捕食器形态结构十分稳定，不但在捕食线虫功能方面有重要意义，而且也是鉴定和分类的重要依据之一。

1. 黏性分枝（adhesive branches）

黏性分枝是营养菌丝上产生的多细胞分枝，分枝有的较长，有的较短，整个分枝表面覆盖黏性物质，而营养菌丝无黏性物质。黏性分枝发现于半知菌中，是高等真菌中产生的最初级、有结构的捕食器，这种捕食器结构就是几个细胞长度的一段分枝。黏性分枝可分为两种类型，一类是 *Triposporina aphanopaga* Drechsler 和 *Tridentaria implicans* Drechsler 形成的黏性分枝。这类黏性分枝比较长，和营养菌丝无显著差别，它实质是一段具黏性的菌丝，这类黏性分枝不会相互融合成二维黏性网。另一类是 *Monacrosporium cionopagum* Subram. 和 *M. gephyrophagum* Subram. 形成的黏性分枝。黏性分枝从营养菌丝上长出，直立，1 至多个分隔，比营养菌丝稍粗壮，表面覆盖黏性物质，在 *M. cionopagum* 中，两个着生很近的分枝可在顶端形成一个桥而将两者联合

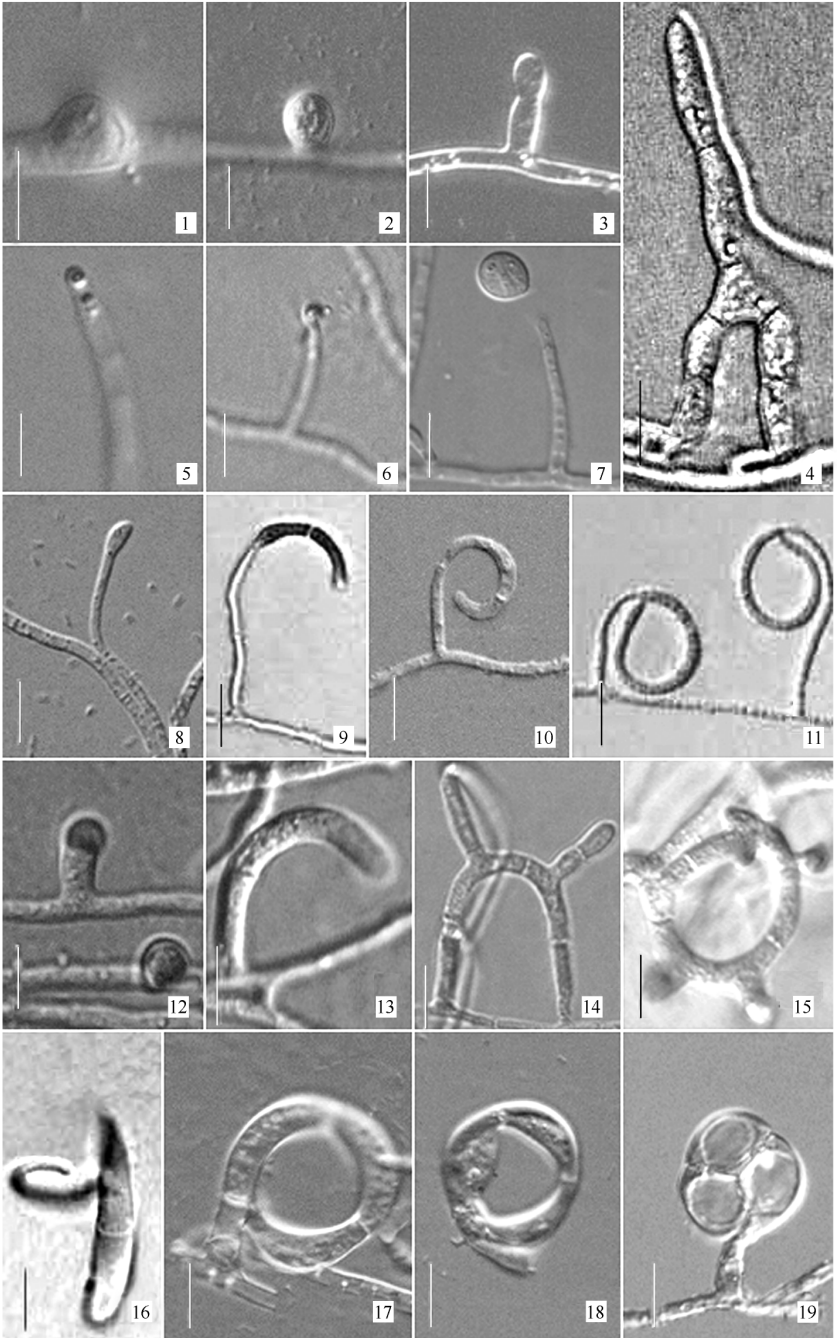


图1 捕食器的形态

1~4. 黏性分枝；5~7. 黏性球；8~11. 非收缩环；12~15. 黏性网；16~19. 收缩环。标尺=10 μm 。

起来,通过融合而形成简单的二维空间网状结构(two-dimensional nets)。在 *M. gephyrophagum* 中,黏性分枝在大小和形状上都较一致,常常是沿营养菌丝很规则地形成较一致的柱状分枝,柱状分枝顶端延伸弯曲与另一柱状顶端融合,继而邻近的柱状顶端相互融合而形成栅栏状的二维黏性网。线虫与黏性分枝接触就能很快被粘住,往往是多个分枝在一段菌丝体上相对聚集形成,线虫一旦被一个分枝粘住,在其挣扎过程中又接触到另外的黏性分枝,使线虫体多个部位被分枝所粘住而失去活动性,线虫被黏性分枝粘住后一般很难逃掉。但个体较大的线虫力量大,有时被粘住后还能逃掉。黏性分枝的形成过程(图2):在营养菌丝上先形成一个小突起,这个突起处细胞质浓缩,在突起基部形成隔膜,完成一个黏性分枝的原始细胞的发育;原始细胞向上生长,形成一个小短分枝,然后在其基部形成一个隔膜,最终形成单细胞的黏性分枝。多细胞的黏性分枝形成始于短分枝顶端全壁芽殖式生长,其顶部形成一个近等粗的或比较细的一段新菌丝,交接处缢缩,这段新菌丝继续生长,在新菌丝基部形成一个隔膜,至此2个细胞的黏性分枝形成;3、4个细胞以上的黏性分枝也以同样的方式形成。

2. 黏性网(adhesive nets)

黏性网也称三维黏性网(three-dimensional nets),是最常见的捕食器。该捕食器是由营养菌丝上产生直立的分枝,该分枝弯曲向下与原来的营养菌丝融合,形成第一个环,再从该环上或从营养菌丝的其他部位产生分枝,分枝再次与第一个环发生融合,如此从各个不同方向分枝融合,最终构成复杂的三维黏性网。网的内外表面均覆盖黏性物质,扫描电镜可清楚地观察到,未捕线虫的网,其整个网的内外表面就已经有了一薄层黏性物质(Nordbring-Hertz 1972)。运动中的线虫与黏性网擦肩而过时,往往不被捕捉,当线虫与黏性网接触时,只要稍作停留就会被捕捉。线虫的一个部位被粘住后,在挣扎过程中,接触到另外的黏性网,又再次被粘住,粘住部位的黏性网细胞膨大形成附着胞,牢牢固定线虫。从附着胞上产生侵入丝(peg),穿破线虫体壁,在线虫体内侵入丝顶端膨大形成球状体(bulb),从球状体上产生吸收菌丝吸取线虫的营养,线虫不断被消解,最后只剩一个空壁,体内全被菌丝体充满(张克勤等 1991)。

Heintz 和 Pramer (1972)进行了捕食线虫孢菌的超微结构研究,发现营养菌丝的超微结构与其他真菌的相似,但捕食黏性网的超微结构却不相同,他们发现 *M. rutgeriensis* Cooke & Frammer 的黏性网细胞含有大量的电子密体囊(electron-dense vesicles),他们认为这种电子密体囊可能是为了储存分泌黏性物质的前体物,还发现膜限制的电子密体囊的积累,认为可能起着黏性物质形成和运输的功能。Nordbring-Hertz 和 Stahlhammar-Carlemale (1978)在研究 *Arthrobotrys oligospora* Fres 的超微结构时,发现黏性网中存在着大量电子密体囊,这些电子密体囊占据了细胞质膜内含物的空间,当线虫被侵染后,这种电子密体囊逐渐消失。这种现象在营养菌丝和侵染菌丝中都没有出现,因而认为它们是捕食线虫的黏性物质前体的储存地,厚细胞壁可能是允许分泌的黏性物质通过的特殊结构。

黏性网的形成过程(图3):在营养菌丝上形成1个顶端膨大的突起,继续向上生长形成短菌丝,其顶端细胞质浓密(生长点),菌丝略弯曲。在菌丝直立与弯曲处形成1个隔膜,顶端菌丝继续弯曲生长,弯曲生长的菌丝顶端与弯曲菌丝的下端接触、融合

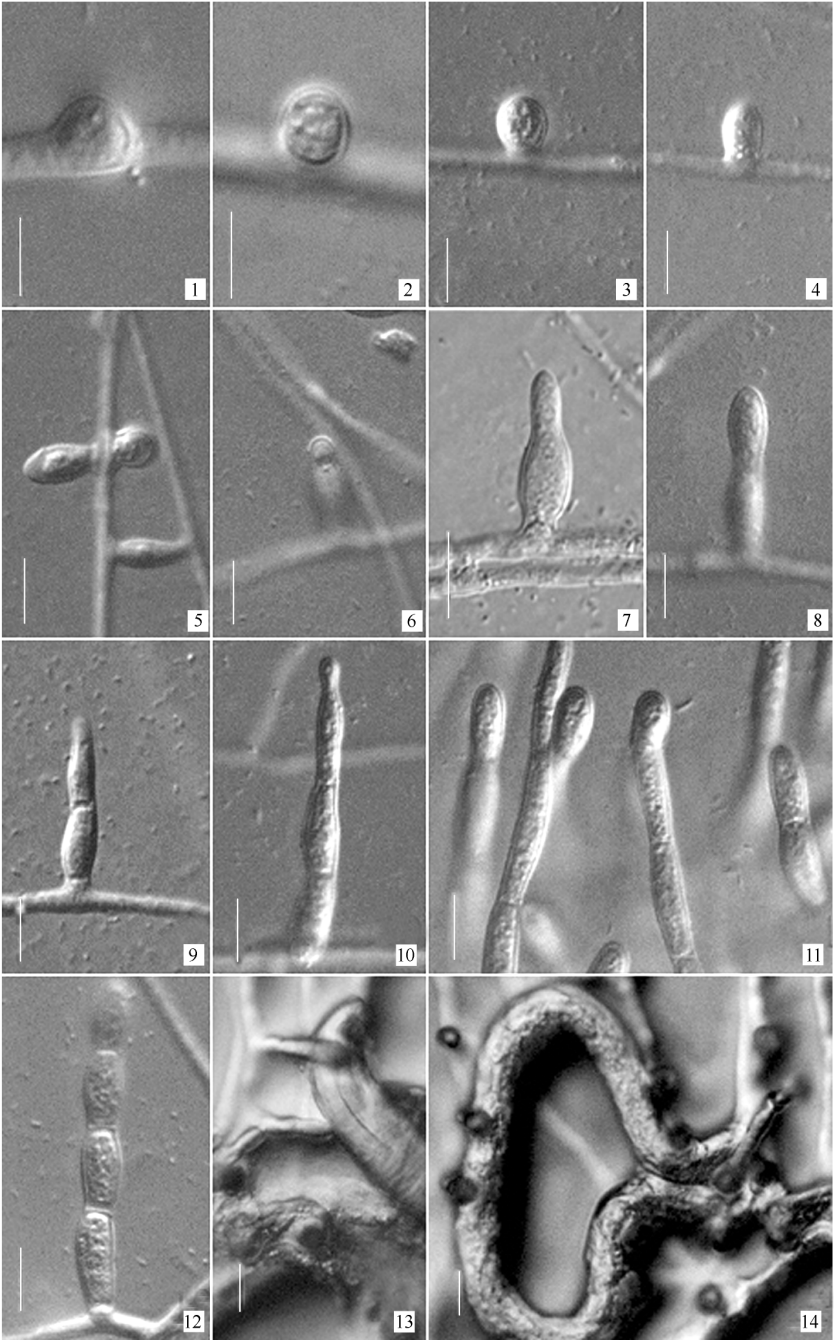


图 2 柱捕单顶孢 *Monacrosporium cionopagum* 黏性分枝形成过程

1~5. 单细胞黏性分枝的形成过程；6~12. 多细胞黏性分枝的形成过程；13~14. 黏性分枝捕食线虫。

标尺 = 10 μm ；菌株号：YMF1.00569；标本号：DQ6-6。

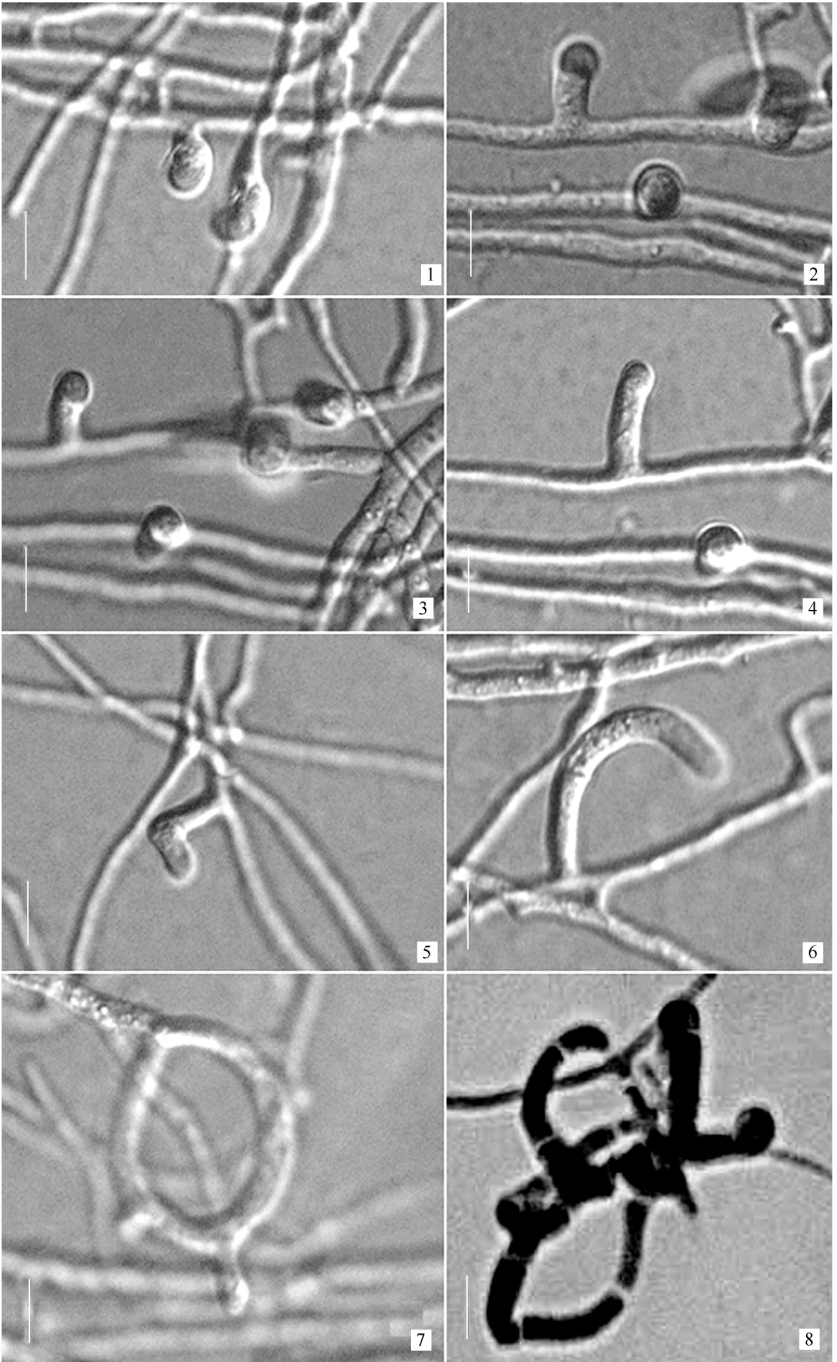


图3 少孢节丛孢 *Arthrobotrys oligospora* 黏性网的形成过程

1~2. 菌丝上侧生出瘤突；3~6. 瘤突延伸、弯曲；7~8. 瘤突间互相融合，三维黏性网形成。标尺=10 μm；菌株号：YMF1.00051，标本号：A0713。

形成环状的一维黏性网，在环上又形成新的生长点，这些生长点继续弯曲生长相互融合形成第 2、3 个菌环等，最后形成三维黏性网。

3. 黏性球 (adhesive knobs)

黏性球有三种截然不同的类型，一种是接合菌形成的黏性球，另一种是节丛孢及其相关属真菌的黏性球，第三种是担子菌的黏性球。在接合菌中，目前发现形成黏性球并证实捕食线虫的真菌是 *Zoophagus pectosporus* (Drechsler) Dick 和 *Z. tylopage* X.Z. Liu & K.Q.Zhang。前者是研究得较多的、以黏性球捕食线虫的接合菌。这种黏性球比较特殊，它是在营养菌丝上直立或侧生的小分枝（黏性球柄），菌丝与分枝均无隔膜，老熟后偶尔产生隔膜，分枝短，在 *Z. pectosporus* 中是 15~25 μm 长，2.5~3.0 μm 宽，与营养菌丝垂直，每个分枝中形成大量的由膜包围的嗜饿电子密体囊，当黏性物质从顶端分泌出去形成黏性球后，电子密体囊就消失 (Saikawa 1986)，在 *Z. tylopage* 中，形成黏性球的柄还能产生分枝，从而使从营养菌丝分枝出来的一个短分枝上形成几个黏性球，接合菌的这种黏性球实质是短分枝顶端分泌出的一团较牢固的黏性物质，形状球形、亚球形甚至不规则形，顶端的这种黏性球无真正的细胞结构，当线虫接触到这种黏性球时，线虫可被牢牢地粘住。

在节丛孢及相关属真菌中，黏性球是由形态独特的黏性细胞构成，有的种类形成的黏性球无柄，如 *M. phymatopagum* (Drechsler) Subram.，这种黏性球就是由菌丝上产生的一突起物，球形或亚球形，其上覆盖黏性物质。大部分具黏性球的节丛孢及相关属真菌，其黏性球具柄，柄由 2~3 个细胞构成，如 *M. candidum* (Nees; Fr) X.Z. Liu & K.Q.Zhang，在其黏性球上覆盖一层黏性物质，而柄细胞却无黏性物质。黏性物质是由黏性球所分泌。有 5 个种既产生有柄黏性球，同时也伴随产生非收缩环。*M. parvicolle* (Drechsler) Cooke 是一个比较特殊的种，它的黏性球形成后，可在黏性球上连续形成第 2 个黏性球，如此重复而形成短的串生黏性球，每一黏性球均具有黏性，有时这种串生黏性球顶端弯曲而形成十分简单的环状网。

Drechsler (1937) 指出，很难观察到 *M. candidum* 的具柄黏性球捕食线虫，即使偶尔捕食到线虫，也只能是捕食到那些活性弱且又最小的线虫，而认为捕食线虫主要是靠非收缩环，黏性球不起多大作用。Duddington 等 (1961) 肯定了 Drechsler 的观察，他分离到的该种在捕食线虫中，对于非收缩环而言，黏性球只起次要作用，有时完全无作用。Barron (1975) 从加拿大分离的同一种，其黏性球能较好地捕食线虫，在以后更仔细的观察中，发现线虫被黏性球粘住后，由于挣扎而常使黏性球从柄上脱离下来，粘附在线虫体上，这些离柄黏性球牢固地粘在线虫体上，然后从粘住部位产生侵入丝侵入线虫，类似的情况在 *M. haptotylum* (Drechsler) X.Z. Liu & K.Q.Zhang 中也观察到 (Drechsler 1950)。

Heintz 和 Pramer (1972) 用 *M. drechleri* (Taijan) Cooke & Dickinson, Dowsett 和 Reid (1977) 用 *M. candidum* 所作的超微结构研究表明，黏性球通常是多核的，并含有大量的嗜电子密体囊，特别是黏性球细胞的四周含量更高。正如前面指出，黏性球上覆盖的黏性物质，一般认为是在这种密体囊中所分泌，通过细胞壁而到达黏性球外表。

在担子菌中，产生黏性球捕食线虫的真菌主要属于 *Nematoctonus* 属中的成员 (Drechsler 1941)。在这个属中，捕食器是一类非常特别的黏性球，它是由滴漏状 (hour glass) 分泌细胞发育成熟后形成，其分泌细胞被一个大的球形类囊体的黏性物质所包围。此种特殊黏性球捕食线虫的方式与节丛孢及相关属真菌的黏性球相似，但黏性球不会因线虫的挣扎而从小柄上断裂脱落，这种黏性球一个最突出的特性是黏性球上的黏性物质具有特别强的黏性，它能使线虫的表皮 (cuticle) 牢固地粘在黏性球上而使线虫完全不能移动，甚至在黏性物的接触处，由于线虫的挣扎使其皮下组织 (hypodermis) 与表皮撕裂，但线虫不会从粘住部位脱离。Barron (1977) 甚至观察到线虫的皮下组织完全与表皮撕裂，表皮被牢固粘在黏性球上，线虫像蛇脱皮一样丢下一个空的表皮而逃离。仔细观察还发现许多这种黏性球粘住的线虫空表皮，可见其黏性物质黏性之牢固。

节丛孢及相关属真菌形成黏性球的过程 (图 4, 图 6 中的 6~11): 在营养菌丝上形成质地致密的小点，由此发育成一段菌丝，随之菌丝顶端细胞质浓厚，细胞核向顶端移动，同时细胞壁开始膨大，随之细胞质、细胞核移入，在膨大的顶端下部形成一个隔膜，顶部形成一个球形、近球形的细胞，至此黏性球形成。当黏性球接触到线虫时一个黏性球将虫体粘住，线虫拼命挣扎，但始终摆脱不了黏性球的粘着；当线虫碰到其他黏性球时，线虫又被其他黏性球粘住，最后线虫被侵入的菌丝降解，偶尔线虫也可以挣脱。

4. 非收缩环 (non-constricting rings)

迄今为止发现有 5 种捕食线虫真菌以非收缩环捕食线虫。非收缩环是由营养菌丝上产生一纤细的短分枝，分枝直立于营养菌丝，称非收缩环的柄，柄顶端的 3~4 个细胞膨大、延伸、弯曲，与柄的膨大起始处融合而形成具柄的圆形的非收缩环。一般由 3 个细胞构成，偶尔也有 4 个细胞构成的。环细胞比柄稍粗，当环老熟时，与柄接触处变得纤细，使环在线虫挣扎过程中易与柄断开 (Barron 1977)。

非收缩环捕食线虫往往是被动的，线虫进入环后可退出而不被捕食。然而，大多数情况下，线虫进入环后，常常是向前运动，在这一过程中，环能套在线虫体最适宜环粗细的部位，线虫体像带上戒指一样，被环套住的部位微微收缩，线虫愈挣扎，环套得愈紧，继而从套住部位发生侵入。通常情况下由于被套住线虫的挣扎，使环从柄上脱离而套在线虫体上，一条线虫甚至可套上几个离柄环，这些套在线虫上的离柄环能产生侵入丝侵染线虫。离柄环像离柄黏性球一样，是一种进化特性，在未套线虫时，环与柄连接处就发生缢缩，就像是为了让线虫带走，便于传播而作好的准备。非收缩环中，研究最多又最常分离到的种是 *M. candidum*。

Saikawa (1985) 在研究 *D. leptospora* Drechsler 的非收缩环的超微结构时发现，这种捕食器并非像以前认为是被动的，在环内同样存在明显可见的密体囊，密体囊与黏性网、黏性球中发现的一样。Dowsett 和 Reid (1977) 发现环内具有一层黏性物质。

非收缩环的形成过程 (图 5): 首先是形成膨大弯曲菌丝，在菌丝中部或端部先形成一个与营养菌丝相同的一段菌丝 (柄菌丝)，长 15~45 μm ；接着菌丝顶端膨大并开始弯曲，在膨大菌丝下端形成一个横隔；然后膨大弯曲菌丝继续生长，形成第二个分

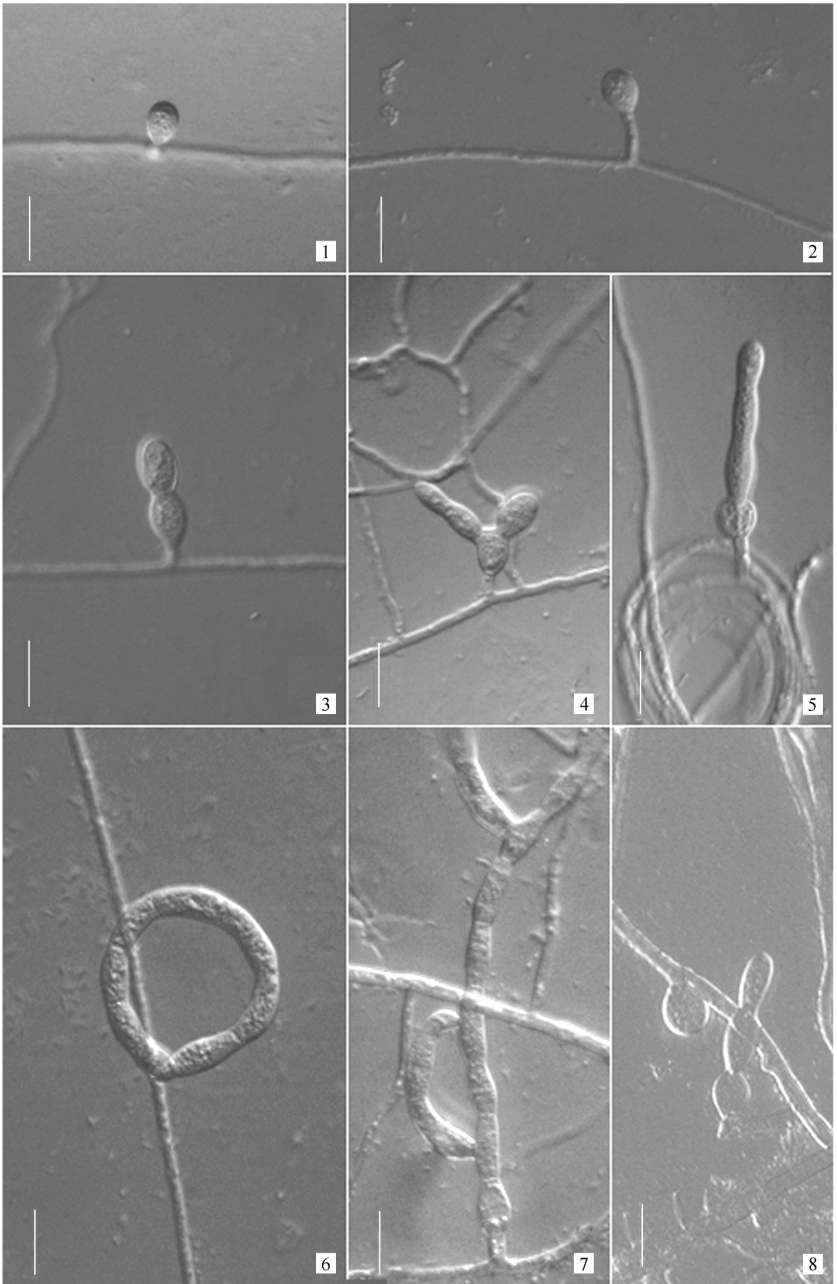


图4 树正单顶孢 *Monacrosporium shuzhengsum* 黏性球的形成过程
 1~2. 黏性球；3~5、7~8. 在黏性球上产生的黏性分枝；6. 黏性分枝呈环形。标尺 = 10 μm ；菌株号：YMF1.00584；标本号：N15-11。

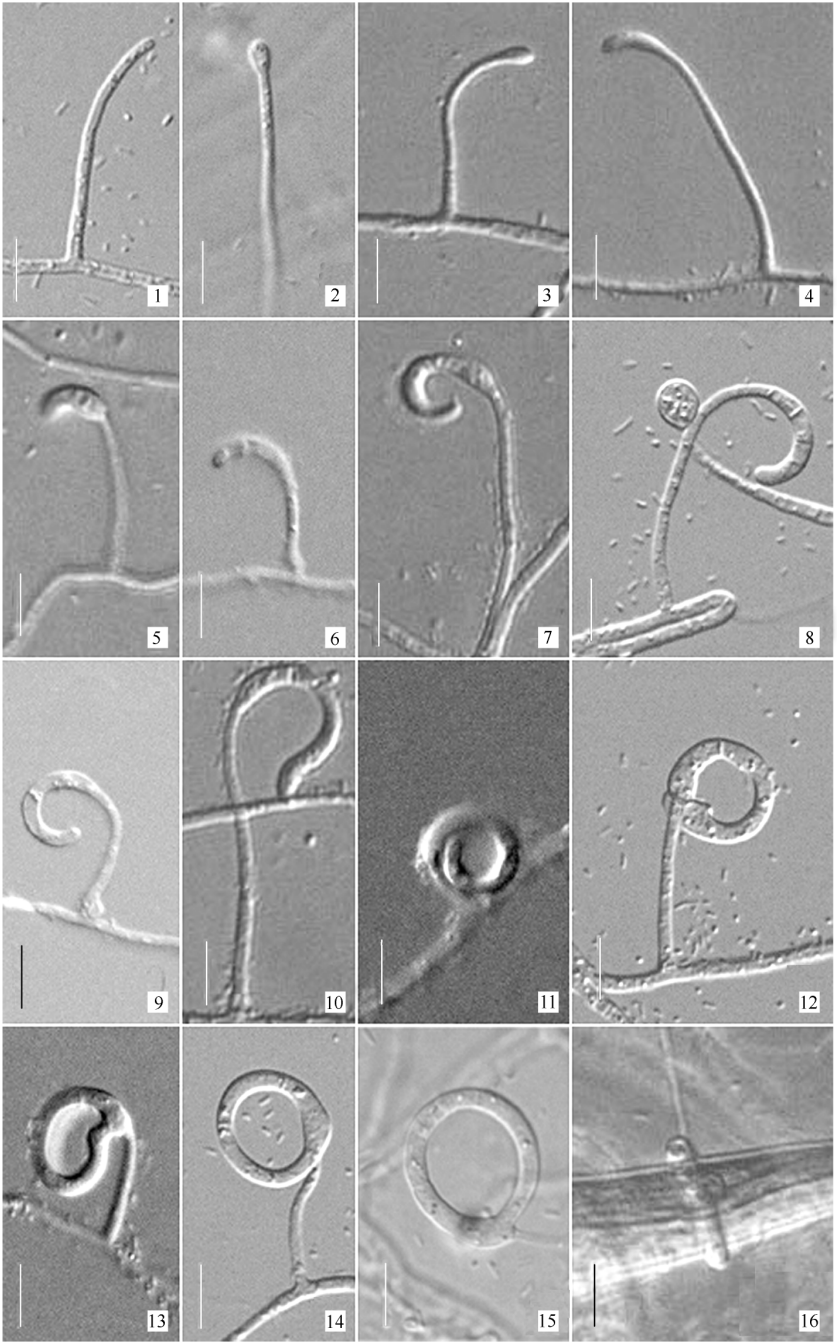


图5 长孢隔指孢 *Dactylella leptospora* 非收缩环的形成过程

1~4. 菌丝上侧生出分枝；5~8. 分枝逐渐伸长，弯曲；9~15. 分枝与基部融合形成环；16. 线虫被环捕食。标尺=10 μm；菌株号：YMF1.00114；标本号：SJ13.9.69。

隔,这时膨大弯曲菌丝和柄菌丝成大的半圆形。膨大菌丝继续弯曲生长,环形结构外形已经形成,膨大菌丝顶端与膨大菌丝下端在第一个分隔上方接触,接触处菌丝开始融合,非收缩环雏形形成。菌丝融合结束以后,在此处形成第三个隔膜,成熟的非收缩环形成。当线虫进入非收缩环时,非收缩环卡在线虫体上;当线虫拼命想挣脱逃走时,非收缩环从着生点处断裂,环从柄上脱落;当有外力作用时非收缩环也会脱落;当线虫活力较差时,线虫挣脱力较小时,非收缩环不会脱落。

5. 收缩环 (constricting rings)

收缩环的形成与非收缩环相似,只是支撑环的柄通常比非收缩环的短而粗。在基质菌丝上产生直立分枝,顶端弯曲,以环状途径与原初分枝相遇并融合而形成了3个细胞的环和支撑柄。正常情况下不同种的环大小有些差异,但一般外径约30 μm ,内径约20 μm 。环细胞壁厚,内壁薄,环内外均无黏性物。当线虫运动进入环内时,就能立即刺激环作出反应,构成环的3个细胞能迅速膨大,由于外壁厚,内壁薄而向内膨大,牢牢地卡住线虫。线虫一旦卡住则无任何逃离机会;环的力量之大,可将线虫圆筒形的身体勒陷进去,线虫越挣扎,勒陷越深。线虫刺激环膨大,仅约1/10秒环细胞就能膨大到它的最大体积(Barron 1977)。收缩环在无线虫时也能受其他刺激而关闭,3个细胞在环中央相遇,使环完全封闭。有时关闭的环还能够再打开,因而可重复捕食。线虫通常是头部先进入环而被捕食,有时是尾部进入环而被捕食。因此,环可以捕食到直径比环大的线虫。在产生环的条件下,线虫能否被捕食,完全取决于机会,有时线虫反复从环边上经过但不进入环而不被捕食,体积很大和很小的线虫被捕食的概率更小。

在培养能产生收缩环的菌株时,往往需要加入线虫或其他诱导捕食器形态建成的物质,才能产生收缩环。但 *A. dactyloides* Drechsler 的许多菌株在 CMA 或 PDA 上能自发地形成收缩环,甚至在试管培养中都能大量形成。

我国台湾 Tsai 等(1975)报道,从台湾分离的 *A. brochopaga* Drechsler, Kendrick & Pramer 产生巨大收缩环(giant rings),直径可达90 μm 。巨大环由3个细胞构成,能够膨大捕捉线虫,但未确定捕到线虫后是否能侵染。Barron(1977)在加拿大安大略(Ontario)分离到的 *A. brochopaga* 在 PDA 上加线虫培养7天也产生巨大环。产生巨大环是否仅是为了捕食大线虫,其结构与功能的关系目前还不清楚。

收缩环的超微结构与营养菌丝显著不同(Heintz & Pramer 1972; Tzean & Estey 1979)。在打开的环中,细胞内含有具膜的密体囊,在原生质与细胞之间存在迷路状网(labyrinthine matrix)和电子光亮区域。这些结构全部集中在收缩环的发亮一面。当环关闭时,迷路状网拉紧而变得光滑,电子亮区和其他特征便消失。

收缩环的形成过程(图6:1~5):在匍匐生长的菌丝或孢子上先形成顶部弯曲的菌丝,在弯曲的菌丝下部形成一个分隔;顶部细胞向基部柄细胞环状生长,柄细胞顶端产生一个顶芽,当环细胞的端部与柄细胞的顶芽接触后,相互融合,形成收缩环的雏形;同时环内继续生长产生横隔膜,菌丝顶端与柄细胞融合后继续生长,最后形成成熟的收缩环。当线虫的头或尾进入收缩环或外界刺激时收缩环的3个细胞瞬间开始向内膨大,线虫被收缩环卡住,随之被侵入丝消化分解。