

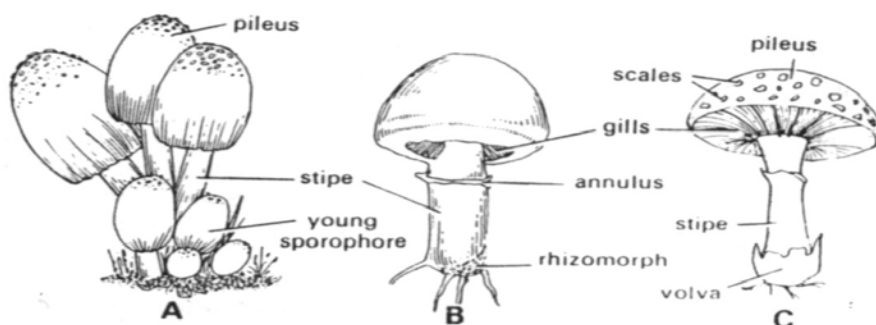
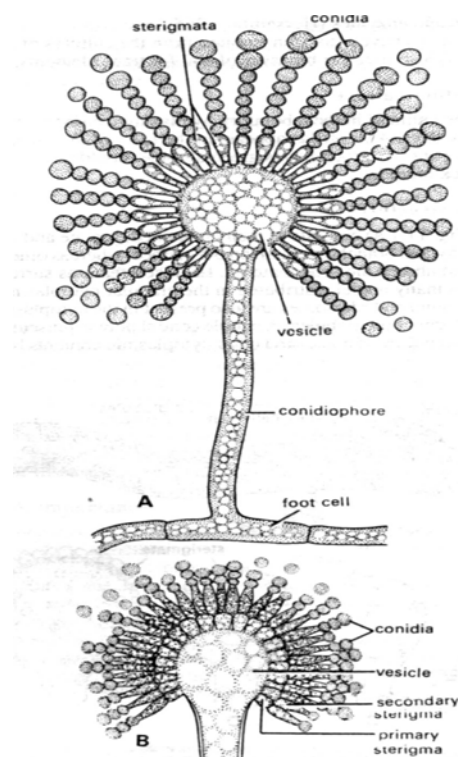
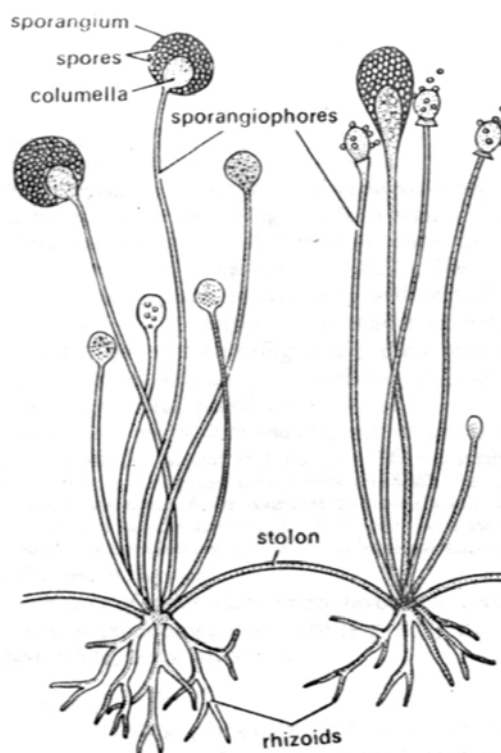
CHỦ BIÊN: NGUYỄN VĂN BÁ

GIÁO TRÌNH

NĂM HỌC

Ebook.moet.gov.vn, 2008

GIÁO TRÌNH Môn NẤM HỌC



Biên soạn: PGs. Ts. NGUYỄN VĂN BÁ
PGs. Ts. CAO NGỌC DIỆP
Ts. NGUYỄN VĂN THÀNH

2005

Lời nói đầu

Nhằm mục đích cung cấp thêm những kiến thức cơ bản để sinh viên học tập tốt môn Lý thuyết NẤM HỌC, Giáo trình được soạn theo thứ tự phân loại của ngành NẤM và có những ví dụ cụ thể những loài nấm tiêu biểu của từng ngành phụ (hay lớp) trong đó mô tả tương đối đầy đủ những đặc điểm sinh học của mỗi nhóm nấm thông qua những dạng khuẩn ty, cộng mang túi (bọc) bào tử, các loại bào tử, tóm tắt những vòng đời với những đặc tính sinh sản hữu tính.... tiêu biểu và nêu lên những khác biệt rõ rệt giữa các ngành phụ (lớp) để sinh viên có thể so sánh và nhận biết sự khác nhau giữa các giống trong một họ hay giữa các lớp trong ngành. Giáo trình NẤM HỌC được soạn tương đối chi tiết để sinh viên Đại học và cả học viên Cao học các ngành học liên quan tham khảo những thông tin cần thiết đến ngành học.

Chúng tôi mong rằng giáo trình sẽ đóng góp được những thông tin cụ thể về môn học này và chắc chắn giáo trình sẽ còn những thiếu sót, chúng tôi hy vọng các đồng nghiệp góp ý để cho giáo trình ngày càng hoàn thiện hơn. Ngoài ra, có những từ được dịch từ các từ điển Sinh học Anh - Việt sẽ gây sự ngộ nhận, chúng tôi đã chú thích phần tiếng Anh.

TM. Nhóm biên soạn



PGs. Ts. Cao Ngọc Điệp

Chương 1

ĐẠI CƯƠNG VỀ NẤM MỐC

Nấm mốc (fungus, mushroom) là vi sinh vật chân hạch, ở thể tản (thalophyte), tế bào không có diệp lục tố, sống dị dưỡng (hoại sinh, ký sinh, cộng sinh), vách tế bào cấu tạo chủ yếu là chitin, có hay không có celuloz và một số thành phần khác có hàm lượng thấp.

Nấm học (Mycology) được khai sinh bởi nhà thực vật học người Ý tên là Pier Antonio Micheli (1729) qua tài liệu công bố “giống cây lạ” (Nova Plantarum Genera) nhưng theo Giáo sư Ekriksson Gunnar (1978) thì người có công nghiên cứu sâu về nấm mốc lại là Elias Fries (1794 - 1874).

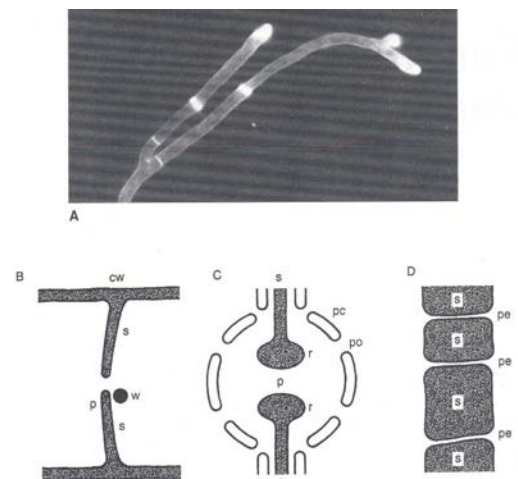
Theo Elizabeth Tootyll (1984) nấm mốc có khoảng 5.100 giống và 50.000 loài được mô tả, tuy nhiên, ước tính có trên 100.000 đến 250.000 loài nấm hiện diện trên trái đất.

Nhiều loài nấm mốc có khả năng ký sinh trên nhiều ký chủ như động vật, thực vật, đặc biệt trên con người, cây trồng, vật nuôi, sản phẩm sau thu hoạch chưa hoặc đã qua chế biến, bảo quản. Một số là tác nhân gây bệnh, làm hư các thiết bị thủy tinh bảo quản không tốt nhưng cũng có nhiều loài có ích như tổng hợp ra axit hữu cơ, thuốc kháng sinh, vitamin, kích thích tố tăng trưởng thực vật đã được đưa vào sản xuất công nghiệp và có một số nấm được dùng làm đối tượng nghiên cứu về di truyền học.

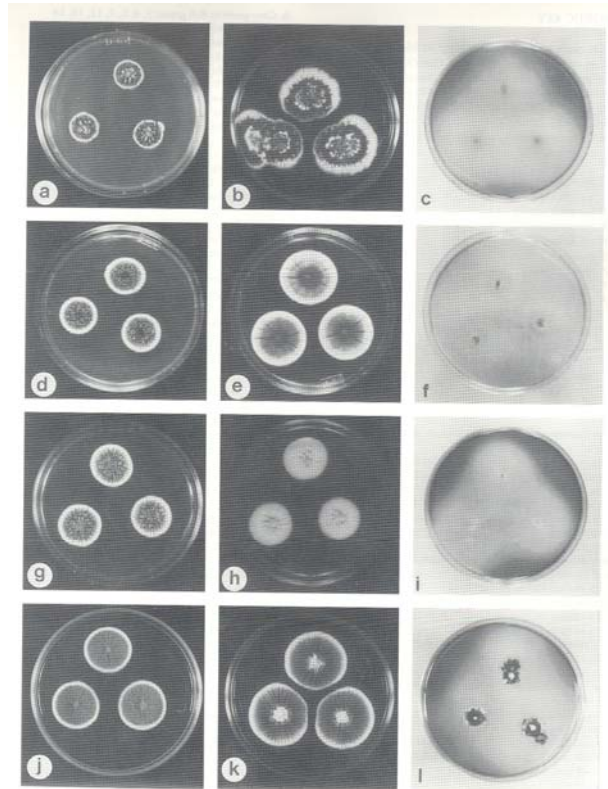
1. Hình dạng, kích thước, cấu tạo của nấm mốc

1.1 Hình dạng và kích thước

Một số ít nấm ở thể đơn bào có hình trứng (yeast=nấm men), đa số có hình sợi (filamentous fungi=nấm sợi), sợi có ngăn vách (đa bào) hay không có ngăn vách (đơn bào). Sợi nấm thường là một ống hình trụ dài có kích thước lớn nhỏ khác nhau tùy loài. Đường kính của sợi nấm thường từ 3-5 μ m, có khi đến 10 μ m, thậm chí đến 1mm. Chiều dài của sợi nấm có thể tới vài chục centimet. Các sợi nấm phát triển chiều dài theo kiểu tăng trưởng ở ngọn (**Hình 1.1**). Các sợi nấm có thể phân nhánh và các nhánh có thể lại phân nhánh liên tiếp tạo thành hệ sợi nấm (mycelium) khí sinh xù xì như bông. Trên môi trường đặc và trên một số cơ chất trong tự nhiên, bào tử nấm, tế bào nấm hoặc một đoạn sợi nấm có thể phát triển thành một hệ sợi nấm có hình dạng nhất định gọi là khuẩn lạc nấm (**Hình 1.2**)



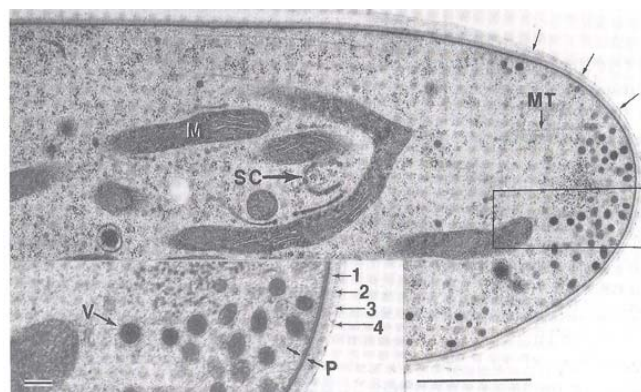
Hình 1.1 Sợi nấm và cấu tạo vách tế bào sợi nấm (theo Samson và ctv., 1995)



Hình 1.2. Một số dạng sợi nấm và cấu tạo vách tế bào sợi nấm (theo Samson và ctv., 1995)

1.2 Cấu tạo

Tế bào nấm có cấu trúc tương tự như những tế bào vi sinh vật chân hạch khác được mô tả và trình bày như ở **Hình 1.3**

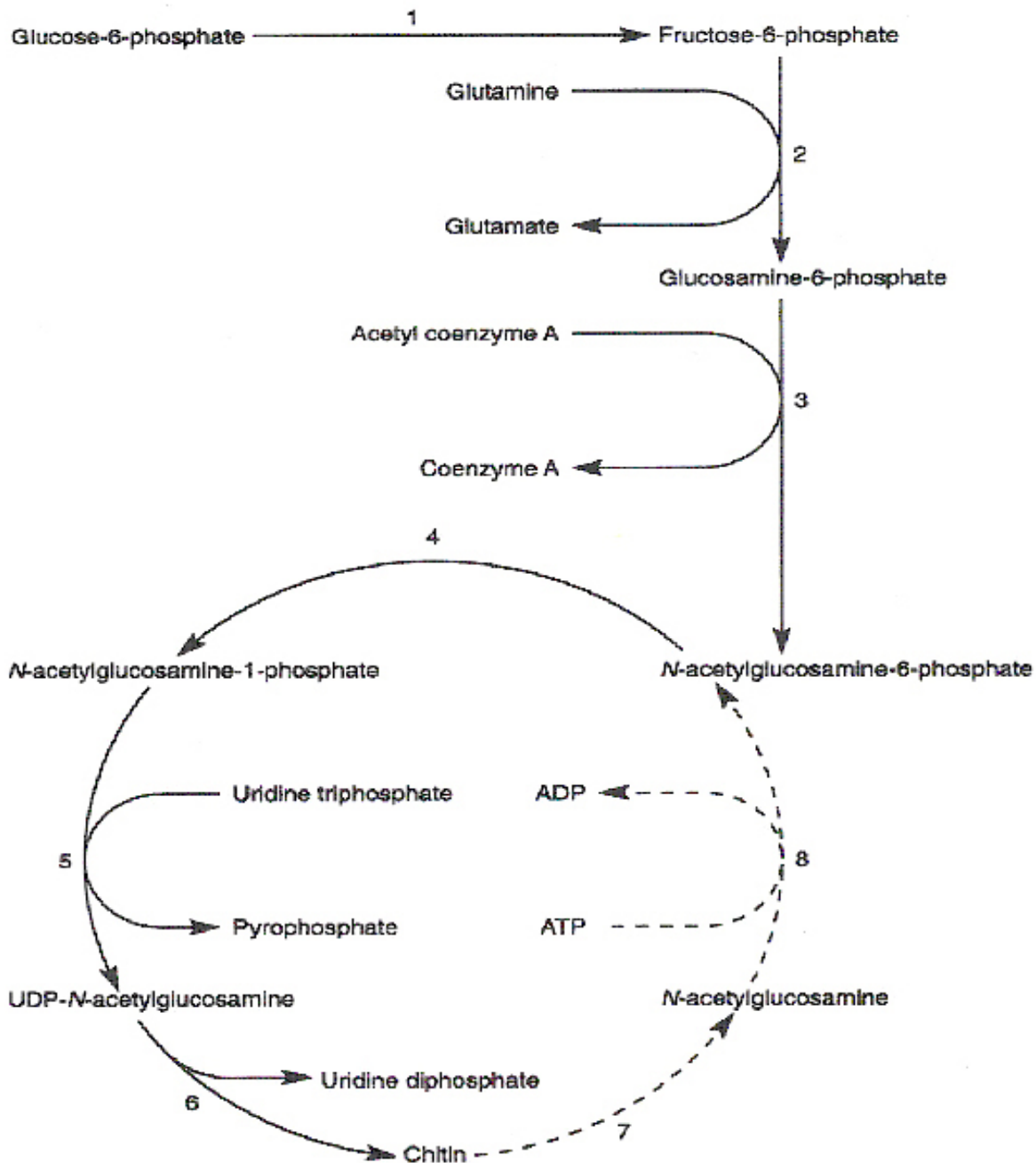
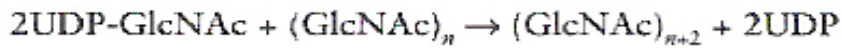


Hình 1.3 Cấu tạo

& Heist J R., 1979)

(Chú thích: MT: vi ống, M: ty thể, SC: bộ Golgi, V: bong(tu) dinh, P: màng sinh chất 4 lớp)

Vách tế bào nấm cấu tạo bởi vi sợi **chitin** và có hoặc không có celluloz. Chitin là thành phần chính của vách tế bào ở hầu hết các loài nấm trừ nhóm Oomycetina. Những vi sợi chitin được hình thành nhờ vào enzym chitin syntaz (**Hình 1.4**).



Hình 1.4. Con đường tổng hợp chitin

Tế bào chất của tế bào nấm chứa mạng nội mạc (endoplasmic reticulum), không bào (vacuoles), ty thể (mitochondria) và hạt dự trữ (glycogen và lipid), đặc biệt cấu trúc ty thể ở tế bào nấm tương tự như cấu trúc ty thể ở tế bào thực vật. Ngoài ra, tế bào nấm còn có ribô thể (ribosomes) và những thể khác chưa rõ chức năng.

Tế bào nấm không có diệp lục tố, một vài loài nấm có rải rác trong tế bào một loại sắc tố đặc trưng mà Matsueda và ctv. (1978) đầu tiên ly trích được và gọi là **neocercosporin** ($\text{C}_{29}\text{H}_{26}\text{O}_{10}$) có màu tím đỏ ở nấm *Cercosporina kikuchi*.

Tế bào nấm không nhất thiết có một nhân mà thường có nhiều nhân. Nhân của tế bào nấm có hình cầu hay bầu dục với màng đôi phospholipid và protein dày 0,02 μm , bên trong màng nhân chứa ARN và ADN.

2. Dinh dưỡng và tăng trưởng của nấm mốc

Hầu hết các loài nấm mốc không cần ánh sáng trong quá trình sinh trưởng. Tuy nhiên, có một số loài lại cần ánh sáng trong quá trình tạo bào tử (Buller, 1950). Nhiệt độ tối thiểu cần cho sự phát triển là từ 2°C đến 5°C , tối hảo từ 22°C đến 27°C và nhiệt độ tối đa mà chúng có thể chịu đựng được là 35°C đến 40°C , cá biệt có một số ít loài có thể sống sót ở 0°C và ở 60°C . Nói chung, nấm mốc có thể phát triển tốt ở môi trường acid ($\text{pH}=6$) nhưng pH tối hảo là 5 - 6,5, một số loài phát triển tốt ở $\text{pH} < 3$ và một số ít phát triển ở $\text{pH} > 9$ (Ingold, 1967).

Oxi cũng cần cho sự phát triển của nấm mốc vì chúng là nhóm hiếu khí bắt buộc và sự phát triển sẽ ngưng khi không có oxi và dĩ nhiên nước là yếu tố cần thiết cho sự phát triển.

Theo Alexopoulos và Minns (1979) cho biết nấm mốc có thể phát triển liên tục trong 400 năm hay hơn nếu các điều kiện môi trường đều thích hợp cho sự phát triển của chúng.

Nấm mốc không có diệp lục tố nên chúng cần được cung cấp dinh dưỡng từ bên ngoài (nhóm dị dưỡng), một số sống sót và phát triển nhờ khả năng **ký sinh** (sống ký sinh trong cơ thể động vật hay thực vật) hay **hoại sinh** (saprophytes) trên xác bã hữu cơ, cũng có nhóm nấm rễ hay địa y sống **cộng sinh** với nhóm thực vật nhất định.

Theo Alexopoulos và Mims (1979) cho biết nguồn dưỡng chất cần thiết cho nấm được xếp theo thứ tự sau: C, O, H, N P, K, Mg, S, B, Mn, Cu, Zn, Fe, Mo và Ca. Các nguyên tố này hiện diện trong các nguồn thức ăn vô cơ đơn giản như glucoz, muối ammonium... sẽ được nấm hấp thu dễ dàng, nếu từ nguồn thức ăn hữu cơ phức tạp nấm sẽ sản sinh và tiết ra bên ngoài các loại enzym thích hợp để cắt các đại phân tử này thành những phân tử nhỏ để dễ hấp thu vào trong tế bào.

3. Sinh sản của nấm mốc

Nói chung, nấm mốc sinh sản dưới 2 hình thức: **vô tính** và **hữu tính**. Trong sinh sản vô tính, nấm hình thành bào tử mà không qua việc giảm phân, trái lại trong sinh sản hữu tính nấm hình thành 2 loại giao tử đực và cái.

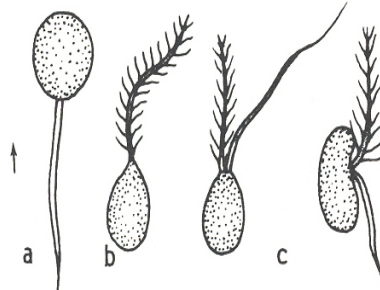
3.1 Sinh sản vô tính

The Alexopoulos và Mims (1979), nấm mốc sinh sản vô tính thể hiện qua 2 dạng: sinh sản dinh dưỡng bằng đoạn sợi nấm phát triển dài ra hoặc phân nhánh và sinh sản bằng các loại bào tử.

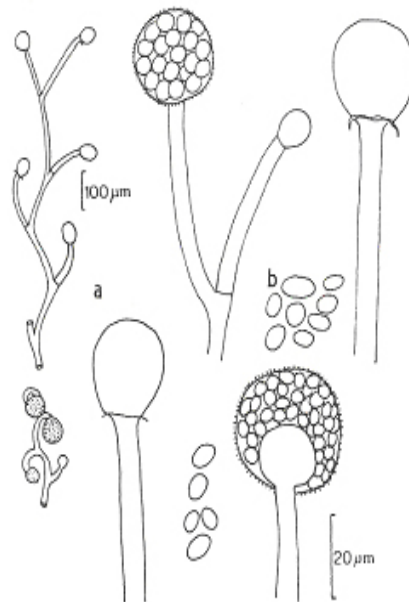
Một số loài nấm có những bào tử đặc trưng như sau:

a. Bào tử túi (bào tử bọc)(sporangiospores): các **bào tử động (zoospores)** (Hình 1.5 a, b, c) có ở nấm *Saprolegnia* và **bào tử túi (sporangiospores)** ở nấm

Mucor, *Rhizopus* (**Hình 1.6**) chứa trong túi bào tử động (zoosporangium) và túi bào tử (sporangium) được mang bởi cuống túi bào tử (sporangiophores).



Hình 1.5 Bào tử động (theo Samson và ctv., 1995)



Hình 1.6. Bào tử túi (b) ở *Mucor circinelloides*, a. cuống bào tử túi
(theo Samson và ctv., 1995)

b. Bào tử đỉnh (conidium): các bào tử đỉnh không có túi bao bọc ở giống nấm *Aspergillus*, *Penicillium*, ... Hình dạng, kích thước, màu sắc, trang trí và cách sắp xếp của bào tử đỉnh thay đổi từ giống này sang giống khác và được dùng làm tiêu chuẩn để phân loại nấm.

Cuống bào tử đỉnh dạng bình có thể không phân nhánh như ở *Aspergillus* (**Hình 1.7**) hay dạng thẻ phân nhánh như ở *Penicillium* (**Hình 1.8**). Bào tử đỉnh hình thành từ những cụm (cluster) trên những cuống bào tử đỉnh ở *Trichoderma* (**Hình 1.9**).



Bào tử đỉnh

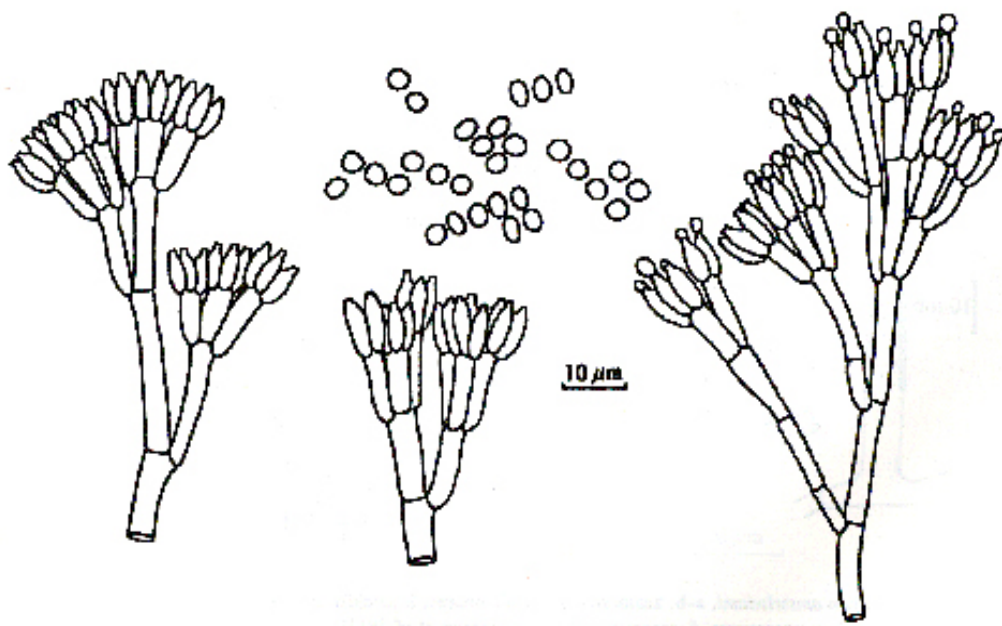
thể bình

a thể bình (1)

bọng

cuống

Hình 3.3. Các kiểu cuống bào tử đỉnh của *Aspergillus*. a. 1 lớp, b. 2 lớp, c. phiến, d. tia, e. tế (theo Samson và ctv., 1995)



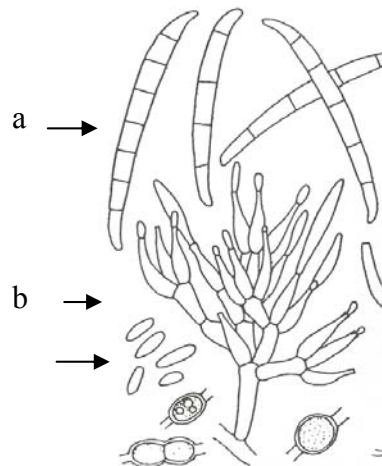


Hình 1.9. Cuống bào tử phân nhánh ở *Trichoderma*. a. *T. viride*, b. *T. koningii*, c. *T. polysporum*, d. *T. citrinoviride* (theo Samson và ctv. 1995)

Ở giống *Microsporum* và *Fusarium*, có hai loại bào tử đính: loại nhỏ, đồng nhất gọi là **tiểu bào tử đính** (microconidia) (**Hình 1.10 a**) , loại lớn, đa dạng gọi là **đại bào tử đính** (macroconidia) (**Hình 1.11 b**)

Hình 1.10 Đính bào tử của *Fusarium eumartii* (theo Von Arx., 1995)

- a. đại bào tử đính
- b. tiểu bào tử đính
- c. bào tử vách dày



c

c. Bào tử tản (Thallospores): trong nhiều loài nấm men và nấm mốc có hình thức sinh sản đặc biệt gọi là bào tử tản. Bào tử tản có thể có những loại sau:

1. Chồi hình thành từ tế bào nấm men: *Cryptococcus* và *Candida* là những loại bào tử tản đơn giản nhất, gọi là **bào tử chồi** (blastospores)
2. Giống *Ustilago* có những sợi nấm có xuất hiện tế bào có vách dày gọi là **bào tử vách dày** còn gọi là bào tử áo (chlamydospores) (**Hình 1. 11 c**). Vị trí của bào tử vách dày ở sợi nấm có thể khác nhau tùy loài.
3. Giống *Geotrichum* và *Oospora* có sợi nấm kéo thẳng, vuông hay chữ nhật và tế bào vách dày gọi là **bào tử đốt** (arthrospores) (**Hình 1.12**)



Hình 1.12 Bào tử đốt (theo Samson và ctv. 1995)

3. 2. Sinh sản hữu tính

Sinh sản hữu tính xảy ra khi có sự kết hợp giữa hai giao tử đực và cái (gametes) có trải qua giai đoạn giảm phân. Quá trình sinh sản hữu tính trải qua 3 giai đoạn:

- 1) Tiếp hợp tế bào chất (plasmogamy) với sự hòa hợp 2 tế bào trần (protoplast) của 2 giao tử
- 2) Tiếp hợp nhân (karyogamy) với sự hòa hợp 2 nhân của 2 tế bào giao tử để tạo một nhân nhị bội (diploid)
- 3) Giảm phân (meiosis) giai đoạn này hình thành 4 bào tử đơn bội (haploid) qua sự giảm phân từ $2n$ NST (nhị bội) thành n NST (đơn bội).

Theo Machlis (1966) tất cả các giai đoạn trên kể cả giai đoạn tạo cơ quan sinh dục được điều khiển bởi một số **kích thích tố sinh dục** (sexual hormones).

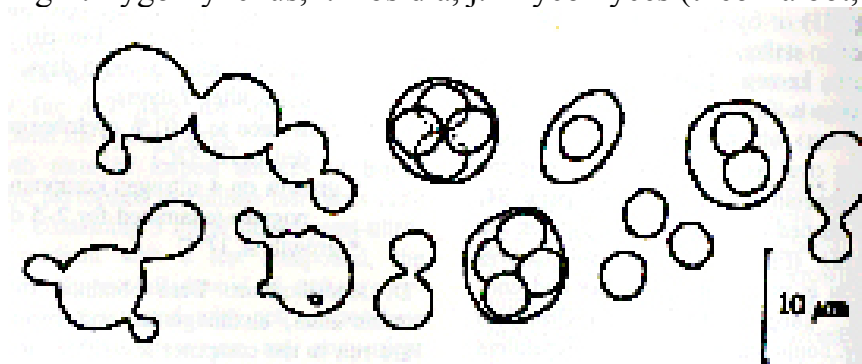
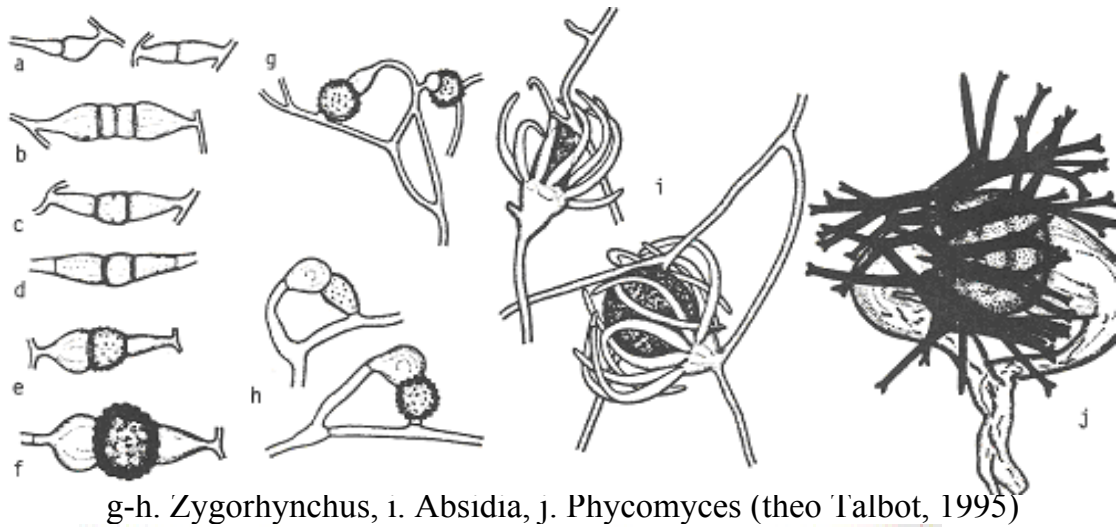
Cơ quan sinh dục của nấm mốc có tên là túi giao tử (gametangia) có 2 loại: cơ quan sinh dục đực gọi là túi đực (antheridium) chứa các giao tử đực (antherozoids), còn cơ quan sinh dục cái gọi là túi noãn (oogonium) chứa giao tử cái hay noãn, khi có sự kết hợp giữa giao tử đực và noãn sẽ tạo thành bào tử, bào tử di động được gọi là **bào tử động** (zoospores).

Kiểu hai sợi nấm có giới tính đực và cái tiếp hợp nhau sinh ra bào tử có tên là **tiếp hợp tử** (myxospores), tiếp hợp tử là đặc trưng của nhóm nấm Myxomycetes (**Hình 1.13**).

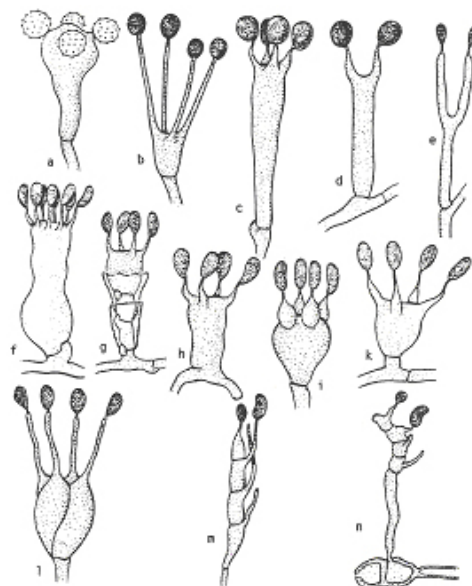
Bào tử sinh dục khi hình thành có dạng túi gọi là nang (ascus) và túi này chứa những bào tử gọi là **bào tử nang** (ascospores). Nang và bào tử nang là đặc trưng của nhóm Ascomycetes (**Hình 1.14**).

Trong nhóm Basidiomycetes, 4 bào tử phát triển ở phần tận cùng của cấu trúc thể quả gọi là dãi (basidium) và bào tử được gọi là **bào tử dãi** (basidiospores) (**Hình 1.15**).

Nhóm Nấm bất toàn (Deuteromycetes=Deuteromycotina)) gồm những nấm cho đến nay chưa biết rõ kiểu sinh sản hữu tính của chúng.



Hình 1.13. Bào tử nang ở *Saccharomyces cerevisiae* (theo Samson và ctv. 1995)



Hình 1.14. Các kiểu bào tử nấm. a. *Astrea*, b. *Bovista*, c. *Agaricales*, d. *Clavulina*, e. *Dacrymyces*, f. *Sistotrema*, g. *Repetobasidium*, h. *Xenasma*, i-n. bào tử nấm có vách, n. *Puccinia*. (theo Kreisel, 1995)

4. Vị trí và vai trò của nấm mốc

Nấm mốc có ảnh hưởng xấu đến cuộc sống con người một cách trực tiếp bằng cách làm hư hỏng, giảm phẩm chất lương thực, thực phẩm trước và sau thu hoạch, trong chế biến, bảo quản. Nấm mốc còn gây hư hại vật dụng, quần áo... hay gây bệnh cho người, động vật khác và cây trồng. Tuy nhiên, các quá trình chế biến thực phẩm có liên quan đến lên men đều cần đến sự có mặt của vi sinh vật trong đó có nấm mốc. Nấm mốc cũng giúp tổng hợp những loại kháng sinh (penicillin, griseofulvin), axit hữu cơ (axit oxalic, citric, gluconic...), vitamin (nhóm B, riboflavin), kích thích tố (gibberellin, auxin, cytokinin), một số enzym và các hoạt chất khác dùng trong công nghiệp thực phẩm và y, dược ... đã được sử dụng rộng rãi trên thế giới. Ngoài ra, nấm còn giữ vai trò quan trọng trong việc phân giải chất hữu cơ trả lại độ màu mỡ cho đất trồng.

Một số loài thuộc giống *Rhizopus*, *Mucor*, *Candida* gây bệnh trên người, *Microsporium* gây bệnh trên chó, *Aspergillus fumigatus* gây bệnh trên chim; *Saprolegnia* và *Achlya* gây bệnh nấm ký sinh trên cá. Những loài nấm gây bệnh trên cây trồng như *Phytophthora*, *Fusarium*, *Cercospora*.... đặc biệt nấm *Aspergillus flavus* và *Aspergillus fumigatus* phát triển trên ngũ cốc trong điều kiện thuận lợi sinh ra độc tố aflatoxin.

Bên cạnh tác động gây hại, một số loài nấm mốc rất hữu ích trong sản xuất và đời sống như nấm ăn, nấm dược phẩm (nấm linh chi, *Penicillium notatum* tổng hợp nên penicillin, *Penicillium griseofulvum* tổng hợp nên griseofulvin...), nấm *Aspergillus niger* tổng hợp các axit hữu cơ như axit citric, axit gluconic, nấm *Gibberella fujikuroi* tổng hợp kích thích tố gibberellin và một số loài nấm thuộc nhóm Phycomycetina hay Deuteromycetina có thể ký sinh trên côn trùng gây hại qua đó có thể dùng làm thiên địch diệt côn trùng. Ngoài ra, những loài nấm sống cộng sinh với thực vật như Nấm rễ (Mycorrhizae), giúp cho rễ cây hút được nhiều hơn lượng phân vô cơ khó tan và cung cấp cho nhu cầu phát triển của cây trồng.

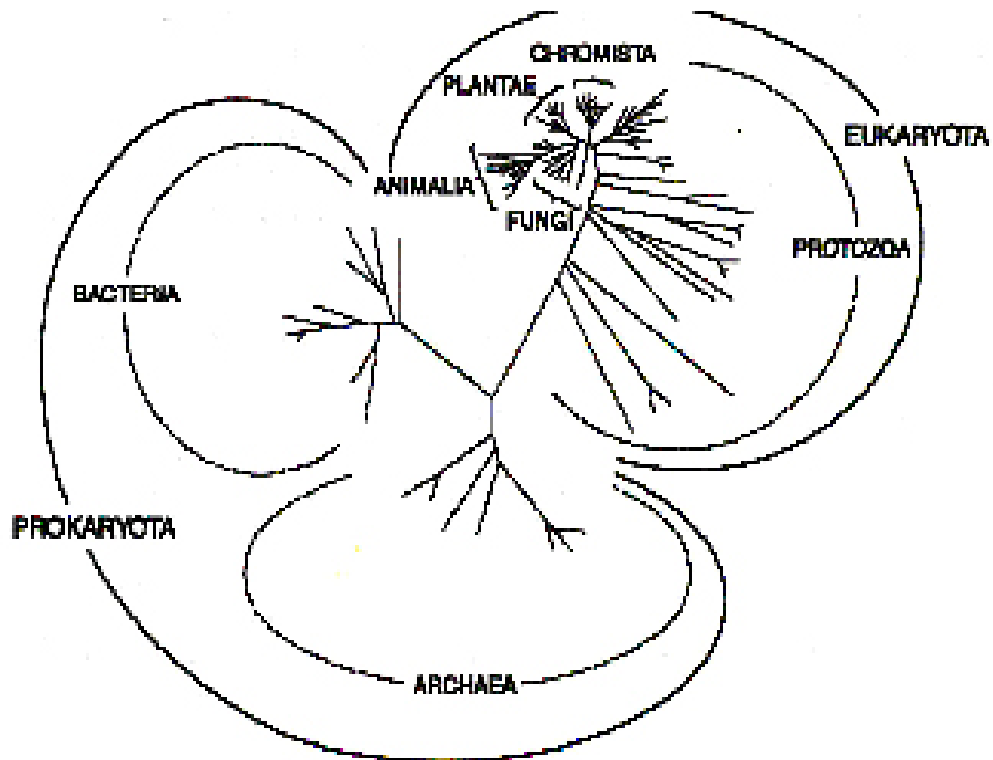
Nấm còn là đối tượng nghiên cứu về di truyền học như nấm *Neurospora crassa*, nấm *Physarum polycephalum* dùng để tổng hợp ADN và những nghiên cứu khác.

5. Phân loại nấm mốc

Đầu tiên, nấm được sắp xếp theo tiến hóa như mô hình dưới đây: **(Hình 1.15)**

Dayal (1975) liệt kê 7 đặc tính để phân loại nấm mốc như sau:

- 1) đặc điểm hình thái
- 2) ký chủ đặc thù
- 3) đặc điểm sinh lý
- 4) đặc điểm tế bào học và di truyền học
- 5) đặc điểm kháng huyết thanh
- 6) đặc tính sinh hóa chung
- 7) phân loại số học



Hình 1.15 Cây di truyền phát sinh ngành cho thấy nấm mốc có mối liên hệ gần với thực vật (PLANTAE) và động vật (ANIMALIA) (theo Hawkswort và ctv., 1995)

Theo Gwynne-Vaughan và Barnes (1937) chia nấm thành 3 lớp chính: Phycomycetes, Ascomycetes và Basidiomycetes dựa trên khuẩn ty có vách ngăn ngang hay không và đặc điểm của bào tử. Theo Stevenson (1970) đã phân loại nấm trong ngành Mycota gồm 6 lớp: Chytridiomycetes, Oomycetes, Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes, và Deuteromycetes. Gần đây, Kurashi (1985) nhấn mạnh đến tầm quan trọng của hệ thống ubiquinon trong phân loại nấm mốc cũng như ứng dụng kỹ thuật sinh học phân tử để khảo sát đa dạng di truyền và qua mối liên hệ di truyền phân loại lại cho chính xác hơn.

Chương 2:

NẤM ROI - NẤM TRÙNG (ngành phụ Chytridiomycotina)

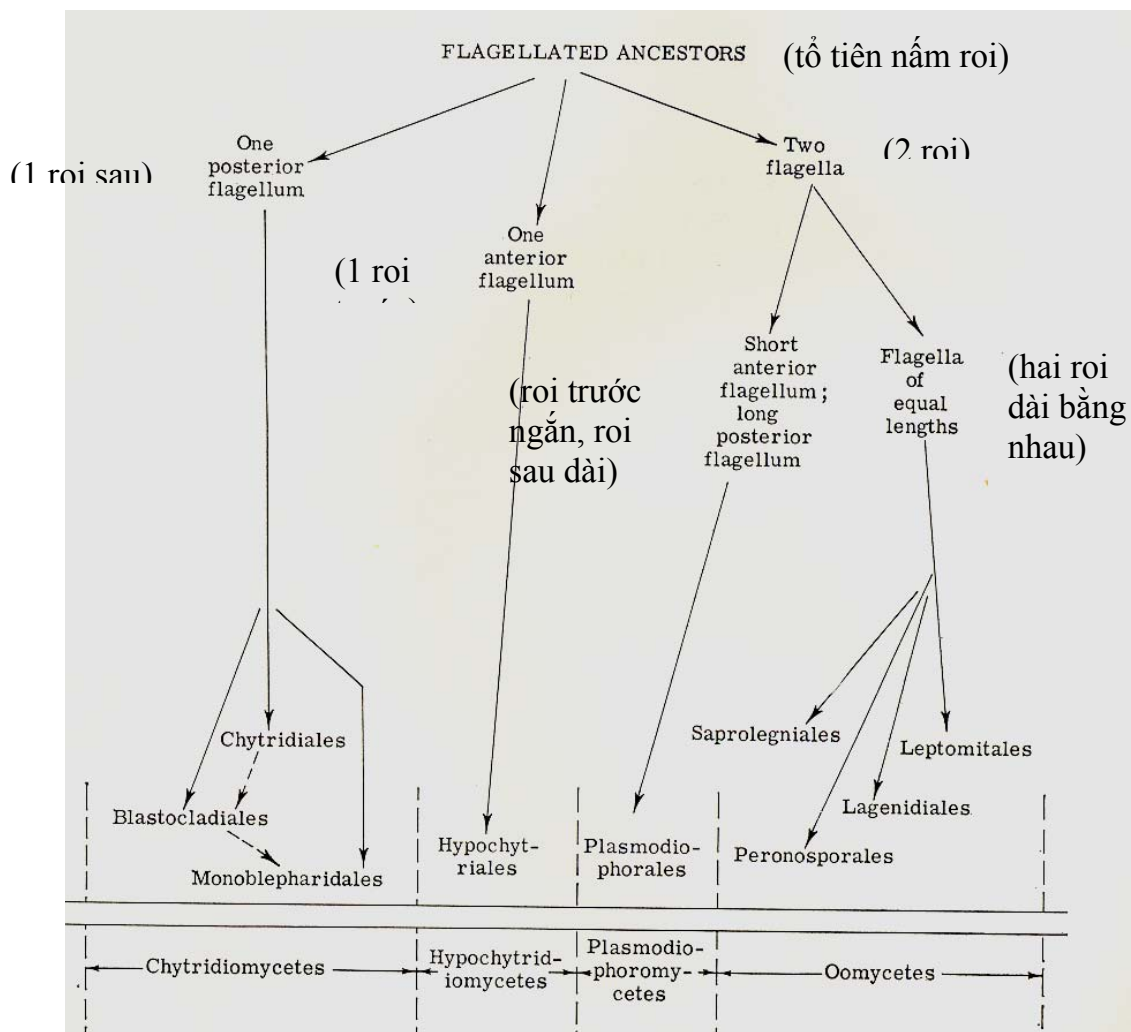
I. Lớp Nấm Roi

1.Đại cương

Ngoài ngành Mycetozoa, nhóm nấm roi là một trong hai nhóm thuộc ngành giả nấm (Pseudofungi), nấm roi có động bào tử nguyên thủy với vách bằng chitin. Có thuyết cho rằng nấm roi xuất phát từ rong (algal fungi) và đã mất lục lạp?, tản thoái hóa thành túi bào tử có rễ giả (chytridium) giống như ở tổ tiên động vật nguyên sinh?

1.1Lớp Chytridiomycetes

- *Đặc điểm:* Nấm roi chỉ có một lớp, tản đơn bào không màu với vách chitin, động bào tử một roi phía sau. Nấm roi được xem như tách khỏi các nhóm nấm khác và là nhóm nấm cổ xưa (early paleozoic time).
- *Sinh thái và đa dạng sinh học:* Đa số sống trong nước, có mối liên hệ di truyền thể hình với một số nhóm nấm khác (Hình 2.1)



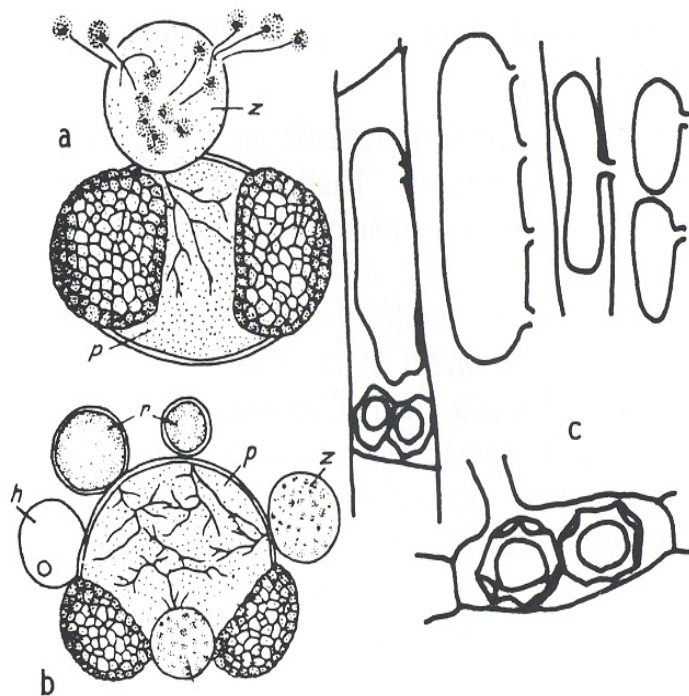
Hình 2.1. Con đường tiến hóa giả định trong các nhóm chính của nấm nước

* Tảo và tính đa dạng: Lớp nhỏ, thường đơn bào, hoặc sợi, tản cộng bào (coenocytic thalli), tản cổ có giá thể là hệ thống rễ giả phân nhánh hoặc tế bào đáy. Thể quả hoàn toàn (holocarpic), hoặc thể quả thật (chỉ một phần tản chuyển thành cấu tạo sinh sản).

**** Chu kỳ sinh sản**

Giao tử và bào tử sinh sản vô tính chuyển động bằng một chiên mao phía sau. Tùy theo cơ chế mở của túi bào tử có thể phân biệt túi bào tử không nắp (inoperculate sporangia) và túi bào tử có nắp (operculate sporangia) (Hình 2.2.).

- Sinh sản vô phôi: động bào tử, túi bào tử không nắp.
- Sinh sản hữu phôi: rất khác biệt và ở nhiều loài chưa biết rõ. Động giao tử (planogamete) có roi phía sau, trong hầu hết nhóm động giao tử hoặc động giao tử dị giao (anisogamous planogametes) tiếp hợp, động giao tử đực hoà với giao tử cái bất động, bào tử vách dày được hình thành.



Hình 2.2. a.b. *Rhizophyidium sphaerotheca* a. túi động bào tử (z) với bào tử động b. túi bào tử động rộng (h), túi bào tử (r), túi bào tử động trưởng thành (z) ở hạt phấn thông. c. *Pleotrachelus brassicae*, túi bào tử động với 1-4 ống ra và túi bào tử (theo Sparrow, 1975).

3. Phân loại

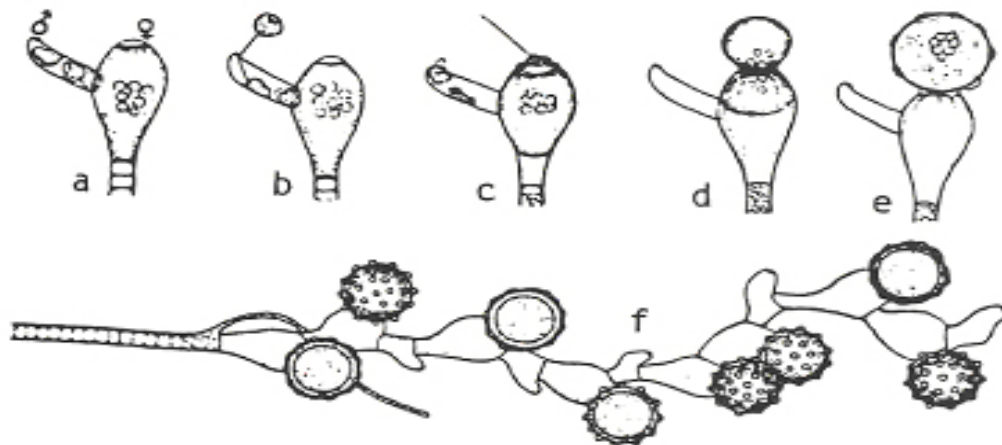
3.1 Bộ Chytridiales:

Hầu hết có tản nhỏ, sống trong nước, có rễ giả, giao tử di động, đẳng giao, bào tử động hình cầu nhưng khi lặn thì dài ra. Có trên 500 loài đã được biết xếp lại trong Bộ lớn nhất này theo cấu tạo chi tiết của bào tử động. Đại diện *Chytridium* thuộc họ Chytridiaceae có túi bào tử động có nắp, ở *Rhizophyidium* túi bào tử động không có nắp

(Hình 2.2b). Hầu hết các họ có túi bào tử động không nắp là nấm ký sinh thường gặp trong đất ngập nước. Các chủng thuộc Bộ này nuôi cấy dễ dàng trên môi trường aga có ít pepton, yeast extract và glucos.

3.2. Bộ Monoblepharidales:

Đại diện *Monoblepharis polymorpha*, nấm hoại sinh trên thực vật và động vật, đặc biệt ở trái cây, sợi nấm phát triển nhưng không có vách ngăn ngang, túi động bào tử ở chót hình bình hẹp. Sinh sản hữu tính bằng trứng, thụ tinh với giao tử đực hình thành từ túi thành lập bên cạnh ẽ



Hình 2.3 *Monoblepharis polymorpha*, a-e. Các giai đoạn sinh sản hữu tính
f. tản mang nhiều bào tử trứng dạng nang (cyst) (theo Sparrow, 1975)

3.3. Bộ Blastocladales:

Allomyces, cấp cao của nấm roi, hợp tử hình dài thành lập từ việc bắt cặp giữa hai giao tử động được phóng thích từ hai túi giao tử đực và cái riêng, Hợp tử mọc và sản sinh bào tử động, bào tử động mọc sinh ra giao tử động, cứ thế tiếp tục (Hình 2.4)

Hình 2.4 Chu trình sống của *Allomyces arbuscula*, a. túi bào tử, b. phóng thích động bào tử, c-e. thể giao tử từ khi bào tử mọc đến mang giao tử, f. phóng thích giao tử, g-i. thành lập hợp tử động, j-k.¹⁴ thành lập thể bào tử, z-r túi động bào tử l



II. Lớp Nấm Trứng hay Nấm Noãn (Oomycetes)

Aisworth (1973) đã đặt tất cả Ngành phụ Mastigomycotina vào lớp Nấm trứng, chứa những bào tử động có hai chiên mao (roi), một nằm ở đằng sau và một ở phía trước. Lớp Nấm trứng không có chitin trong vách tế bào của chúng. Sinh sản hữu tính là noãn giao.

1. Những đặc tính chung

- Lớp Nấm trứng hiện diện nhiều nơi cư trú, phần lớn chúng là những nấm sống trong môi trường nước và sống ký sinh trên tảo, nấm mốc ở nước, những côn trùng sống trong nước và những động vật khác cũng như thực vật. Một số ở dạng cao hơn sinh trưởng trong đất, ví dụ một số trong bộ Saprolegniales và Peronosporales

- Hệ sợi khuẩn ty hay khuẩn ty [mycelium] phân nhánh, sợi nhỏ, có chung tế bào và sinh trưởng nhiều trong chất nền. Tuy nhiên một số nấm trong lớp Nấm trứng là đơn bào

- Vách tế bào có cellulose, điều này rất hiếm thấy ở hầu hết các nấm khác. Theo Bartnicki-Garcia (1970), thì vách tế bào của Lớp Nấm trứng chủ yếu gồm cellulose β -glucan, không có chitin. Tuy nhiên, Lin và ctv (1976) đã báo cáo có chitin trong *Apodochlya*.

- Phần lớn lớp Nấm trứng có hình quả thật (*ecarpic*), phát triển những thể sinh sản trong một số phần của **tân** (thallus) và tân tiếp tục chức năng như một thể bào chất (soma)

- Hầu hết lớp Nấm trứng tạo bào tử động (zoospore); Bào tử động là những thể hai roi. Một roi mao ở dạng buộc theo hướng lùi về phía sau và roi khi ở dạng kim tuyến theo hướng về phía trước; Roi được gắn ở phía trước hay phía sau. Bào tử động là những thể hình quả lê hay thể hình thận và không có vách tế bào. Theo Lange và Olson (1983) thì những bào tử động hai chiên mao của lớp Nấm trứng lớn hơn những bào tử động một chiên mao của lớp Chytridiomycetes.

- Nhiều nấm trong lớp này tạo những bào tử vô tính không di động thông thường ở đầu mút hay ở bên của một khuẩn ty phân nhánh hay không phân nhánh. Những bào tử không di động như thể được gọi là bào tử đỉnh hay còn gọi là bào tử (*conidia*) và nhánh sinh bào

tứ mang những bào tử đỉnh này được gọi là cộng mang bào tử hay túi bào tử (*conidiophore*).

- Sinh sản giới tính là noãn giao, xảy ra bằng cách tiếp xúc túi giao tử, và kết quả là thành lập bào tử noãn (oospore). Trong Lagenidiales, sự dung hợp xảy ra giữa hai tản thể quả hoàn chỉnh có kích cỡ khác nhau. nhưng phần lớn những thành viên của bộ Saprolegniales, Peronosporales và Leptomitales sự dung hợp xảy ra giữa một túi đực (hùng cơ) và một túi noãn (noãn phòng) dạng cầu có một trứng ; Những tế bào sinh dục có lông roi không được tạo thành trong lớp Nấm trứng.

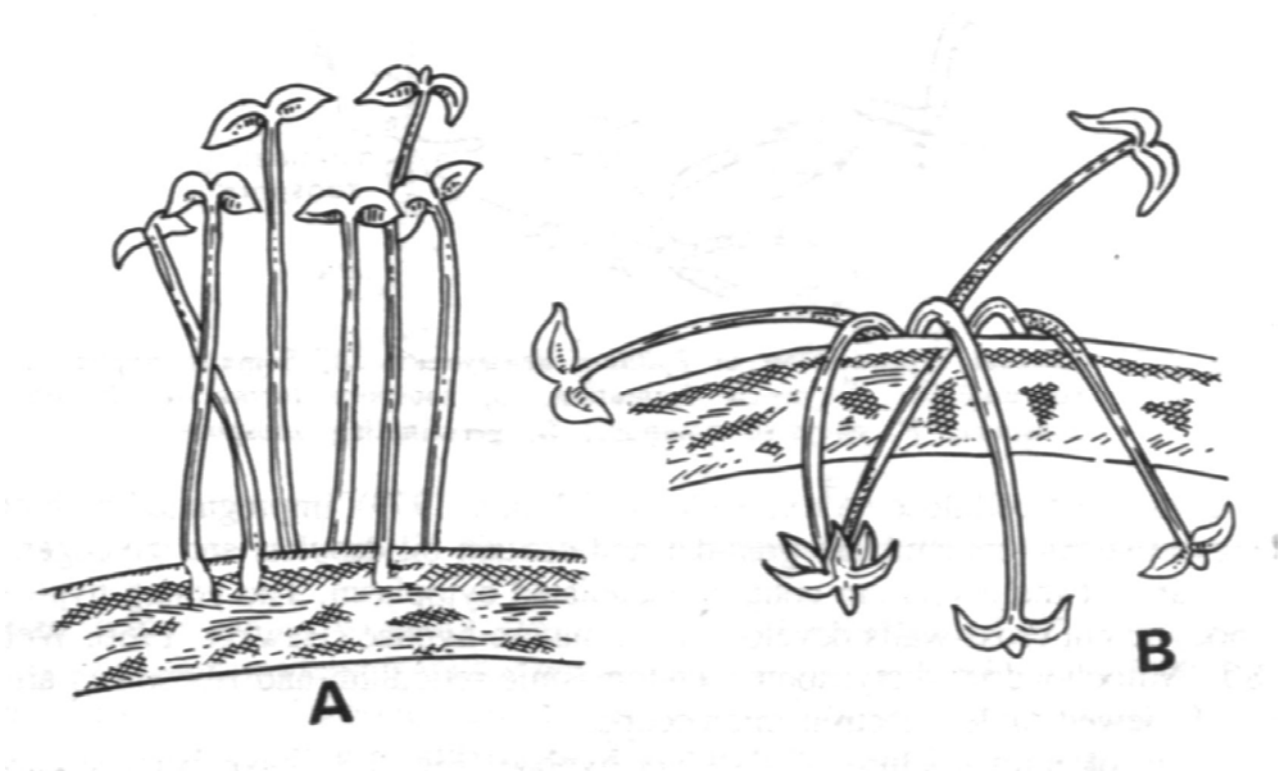
2. Phân loại lớp Nấm trứng

Ainsworth (1966) chia lớp này thành bốn bộ (order) như sau: Lagenidiales, Leptomitales, Peronosporales, Saprolegniales. Tuy nhiên, Sparrow (1976) chia lớp này thành sáu bộ như sau: Eurychasmales, Saprolegniales, Lagenidiales, Peronosporales, Thraustochytriales và Labyrinthulales

Lớp Oomycetes
Bộ Peronosporales
Họ Pythiaceae

2.1. Giống [Chi] *Pythium*

Đây là giống lớn nhất của họ Pythiaceae, được đại diện bởi 92 loài (Waterlouse, 1968) nhưng theo Waterhouse (1973) nhiều loài chỉ hiện diện trong môi trường nước như những thực vật hoại sinh trong khi đó một số có thể sống ký sinh yếu trên thực vật hay động vật sống trong nước, phần lớn loài sống trong đất, một vài loài liên quan nấm rễ, *Pythium* là những loài hiếm có vật chủ đặc hiệu (Rangaswamy, 1962).



Hình 2.5. A, những cây con bình thường; B, những cây con bị ngập úng (Sharma, 1998)

Một số bệnh nghiêm trọng ở những cây giống con, như bị ngập úng, thối rễ, thối cành hoa ở cây con ở đồng bằng sông Cửu Long là do những loài của *Pythium* gây ra (hình 2.5). Theo Webster (1980), *Pythium* hiện diện thông thường trong đất canh tác hơn là ở đất tự nhiên nhất là cây con trong vườn ươm mát hay vườn rau.

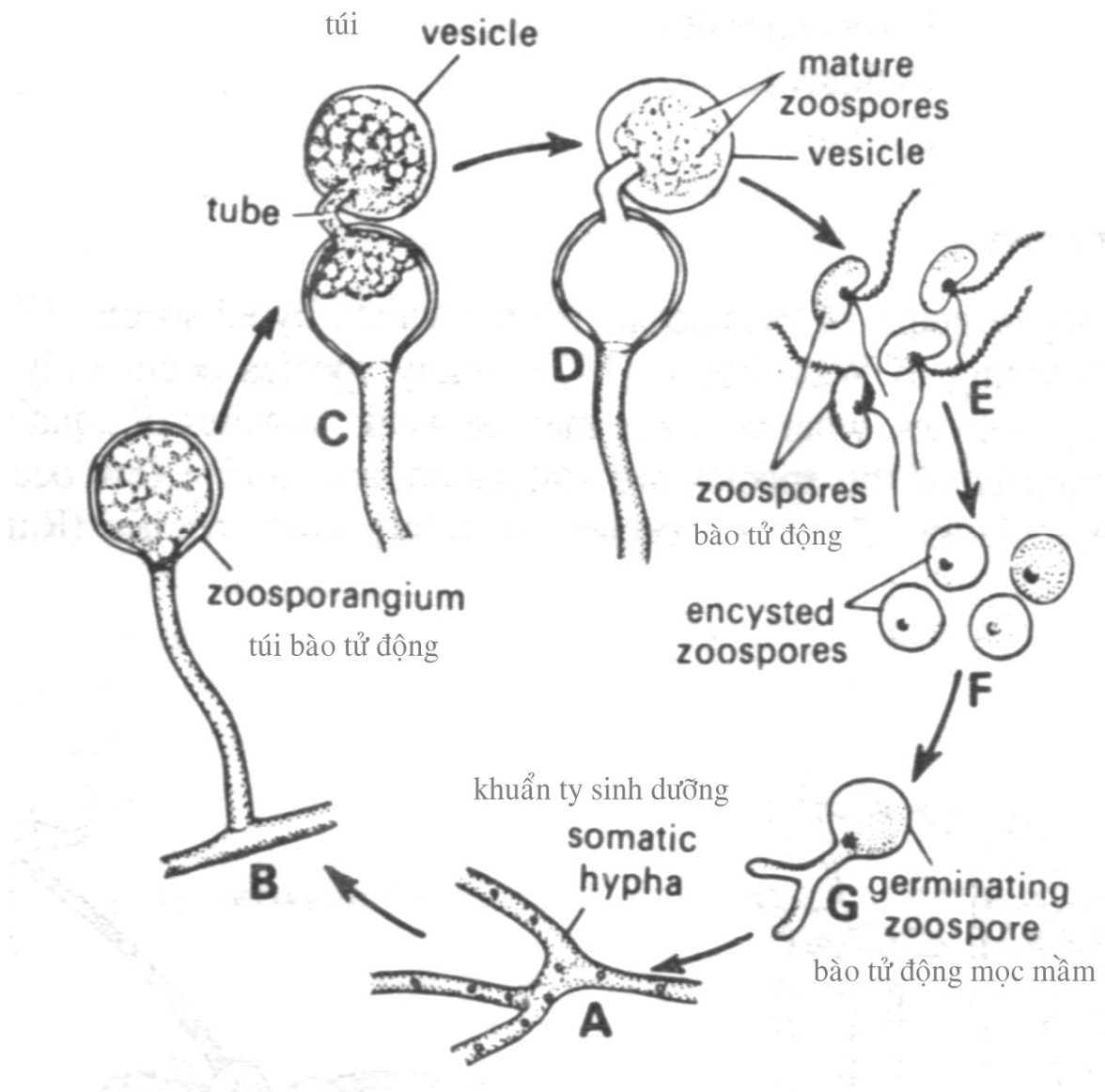
2.1.1. Cấu trúc dinh dưỡng

Hệ sợi khuẩn ty phát triển tốt và gồm khuẩn ty mịn, phân nhánh tốt, và không tạo giác mút [giác bào] nào (haustorium); Vách khuẩn ty gồm cellulose (Alexopoulos và Mims, 1979), vật chất bên trong tế bào chất là dạng hạt và chứa những giọt dầu nhỏ và glycogen, những phần cũ hơn của hệ sợi chứa tế bào chất có hốc nhỏ, những khuẩn ty còn non là cộng bào nhưng những vách chéo phát triển trong khuẩn ty trưởng thành (Hawker; 1966; Webster, 1980). Ty thể, thể lưới, mạng lưới nội chất và các ribô-thể cũng được thấy ở dưới kính hiển vi điện tử.

2.1.2. Sinh sản vô tính

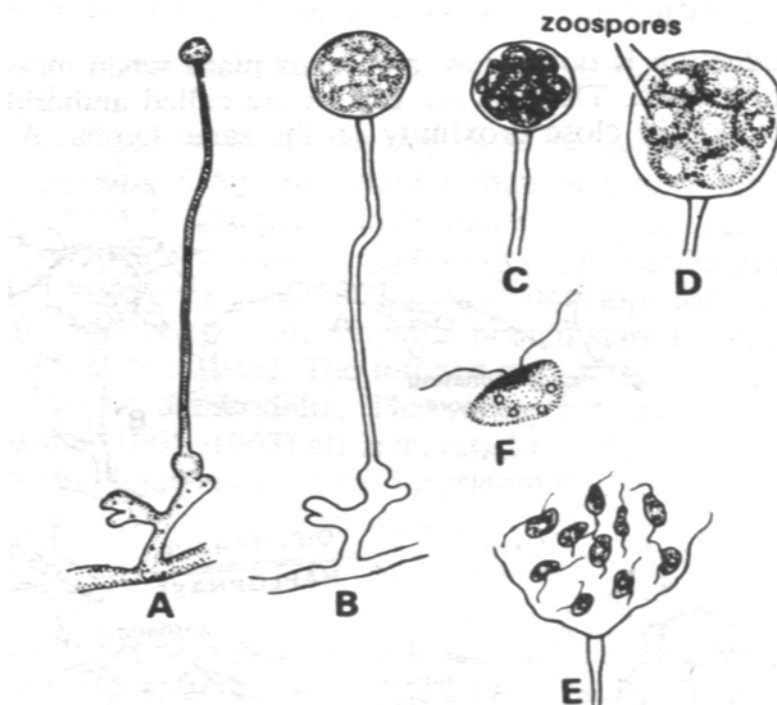
Giai đoạn vô tính được thành lập bởi túi bào tử và chúng có thể ở chót hay xen giữa và có hình dạng biến đổi, chúng có thể là hình cầu, có nhiều sợi nhỏ hay phồng lên. Túi bào tử chứa nhũ trong suốt, ở thời điểm phát triển của túi bào tử, phần xen giữa hay ở chót của khuẩn ty phình to ra, trở thành hình cầu và khởi đầu chức năng như túi bào tử đầu tiên (hình 2.6); Những bào tử động mới được thành lập tiếp tục di chuyển rất nhanh bên trong túi, sự di chuyển này tiếp tục trong một vài phút. Vách của túi vỡ ra nhanh như bọt khí xà phòng và các bào tử động được phóng thích theo mọi hướng.

Những bào tử động có hình quả thận và là những thể hai tiên mao và hai tiên mao được gắn ở mặt bên của chúng (hình 2.6). Sau một số lần, những bào tử động bị mất chiên mao và được bao vào nang và mỗi bào tử động trong số chúng nảy chồi bằng một ống phôi trong khuẩn ty dinh dưỡng mới và khuẩn ty mới này nhiễm vào hạt giống.



Hình
vô tính

2.6. Sinh sản
ở nấm *Pythium*
(Sharma, 1998)



Zoospore = bào tử động

Hình 2.7. Thành lập và phóng thích động bào tử ở nấm *Pythium* (Sharma, 1998)

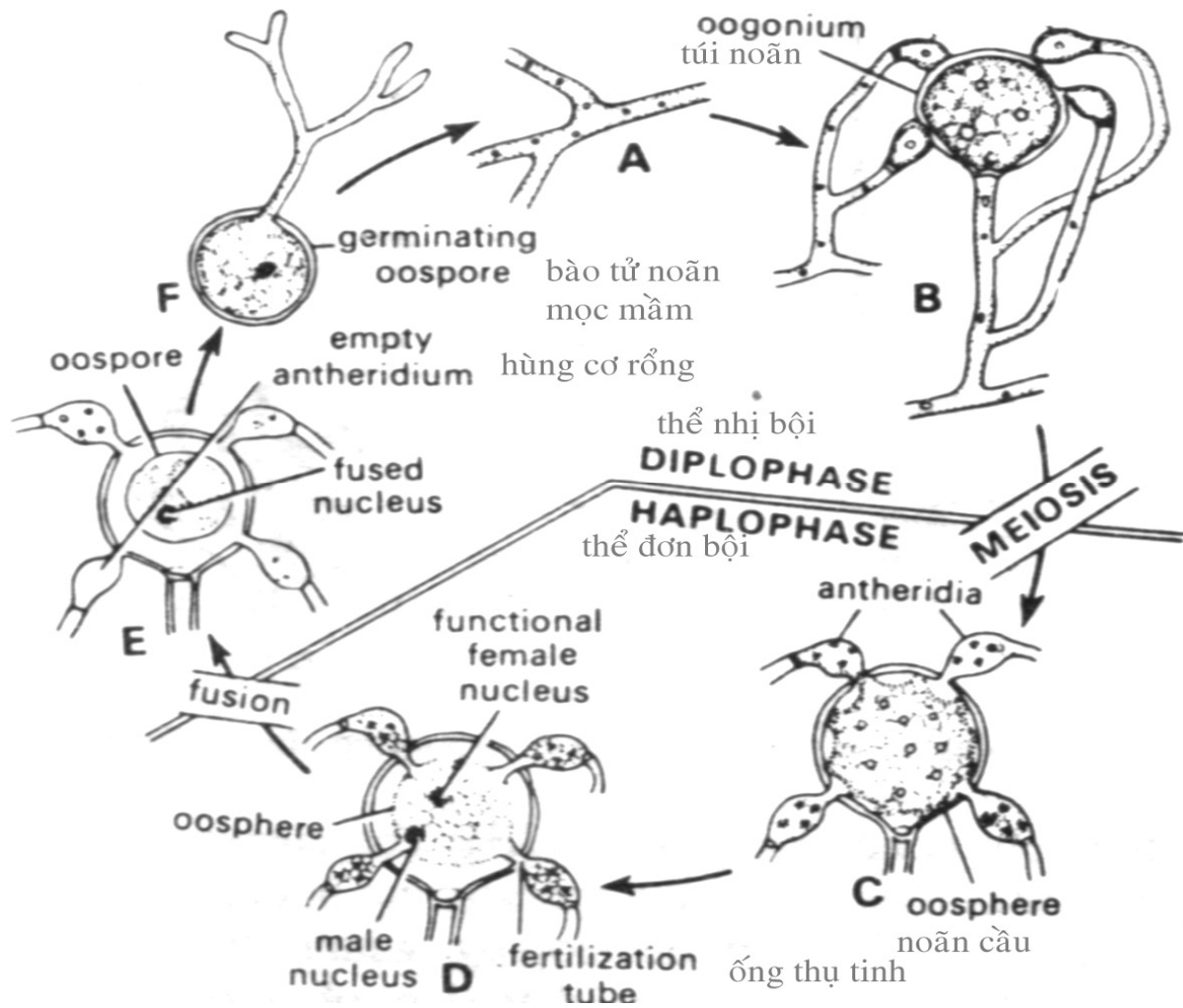
Tuy nhiên, ở *P. aphanidernatum*, một ống dài phát triển từ túi bào tử (hình 2.7) và tế bào chất của túi bào tử di chuyển vào trong túi, để tế bào chất trước vào trong tình trạng trống; Sự phân cắt tế bào chất trong những phần đơn nhân bắt đầu trong túi bào tử nhưng hoàn tất trong túi. Chiên mao (roi) bắt đầu phát triển trong túi; túi bị vỡ dẫn đến phóng thích những bào tử động; Những bào tử động lần lần rụng roi và hình thành nang hay bào tử nang (encysted zoospore). Mỗi bào tử động nảy chồi bằng một ống phôi như ở *P. debaryanum*, trong một số loài *Pythium*, khuẩn ty xen giữa có những bào tử hình cầu, vách dày được gọi là bào tử vách dày (chlamydospore), chúng nảy chồi bằng cách tạo khuẩn ty hình ống dài.

2.1.3. Sự tiến hóa của bào tử (conidia)

Pythium có những loài tạo túi bào tử và tạo bào tử và cho thấy chúng có sự chuyển tiếp rõ ràng để hình thành túi bào tử và chứa bào tử bên trong và dĩ nhiên sẽ không tạo bào tử động.

2.1.4. Sinh sản hữu tính

Sinh sản hữu tính là sự noãn giao, và xảy ra khi độ ẩm không đủ cho sinh trưởng thông thường, hai cơ quan sinh dục được gọi là túi giao tử đực hay hùng cơ và túi noãn hay noãn phòng và thông thường phát triển rất gần trên cùng khuẩn ty; Phần lớn các loài là **đồng tản**, thường thì hùng cơ phát triển dưới noãn phòng (hình 2.8). Tuy nhiên, một số loài là **dị tản** như *P. heterothallicum* và *P. sylvaticum*, đôi khi trong nuôi cấy những dạng dị tản, những dạng đồng tản cũng phát triển (Pratt và Green, 1973).



Hình 2. 8. Sinh sản hữu tính ở nấm *Pythium debarvanum* (Sharma, 1998)

Noãn phòng ở *P. debaryanum* thông thường phát triển ở tại chóp của nhánh khuẩn ty, nhưng đôi khi nó cũng xen giữa, noãn phòng có dạng hình cầu, vách trơn láng (hình 2.8) nhưng ở *P. mamilatum*, vách noãn phòng vẫn gấp khúc trong những nơi nhô ra dài (Drechsler, 1960).

2.1.5. Thụ tinh

Giống *Pythium* là một ví dụ điển hình của sự tiếp xúc giao tử, hùng cơ được gắn vào vách của noãn phòng và trở nên bằng phẳng, từ mỗi hùng cơ phát triển một ống thụ tinh mịn, ống này thâm nhập vào vách túi noãn và chu chất và tiếp xúc với trứng (hình 2.8). Sự giảm phân xảy ra trong hùng cơ cũng như trong noãn phòng trong thời gian trung bình, và tất cả các nhân đơn bội. Thông qua ống thụ tinh, nhân đực chức năng đi vào trong noãn cầu, tiếp xúc với nhân cái chức năng và tiếp hợp với nhau và tạo thành nhân hợp tử nhị bội, noãn cầu đơn bội thay đổi thành bào tử noãn nhị bội có cấu trúc vách dày, trơn, đơn nhân. Trong quá trình này, toàn bộ vật liệu của hùng cơ đi vào noãn phòng, và do đó hùng cơ trở nên trống rỗng sau quá trình thụ tinh.

2.1.6. Sự mọc mầm của bào tử noãn

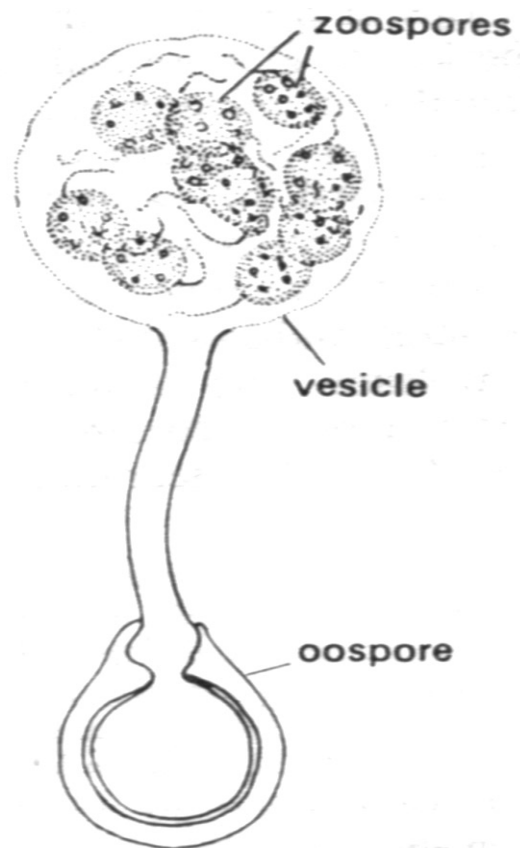
Ở *P. debaryanum* và nhiều loài khác, các bào tử noãn cần thời gian tiềm sinh nhiều tuần trước khi mọc mầm, nhiệt độ tương đối cao khoảng 28°C, bào tử noãn nảy chồi bằng cách tạo ra một ống phôi phát triển nhanh thành một hệ sợi sinh dưỡng (hình 2.9) nhưng ở nhiệt độ thấp hơn (10 - 17°C) một ống phôi ngắn (5 - 20 µm) được đưa ra ngoài ở chóp của bào tử noãn và phát triển thành một cái túi. Theo Drechsler (1952, 1960) vật liệu của bào tử động ở *P. ultimum* đi vào túi này thông qua ống nhỏ và được khu biệt thành nhiều bào tử động (hình 2.9); Webster (1980) đã đề cập loại thứ ba, trong đó bào tử noãn trong một số loài phát triển một ống phôi ngắn chứa túi bào tử ở tại chóp của nó. Như đã đề cập ở trên, chu trình sống chỉ ra rằng hệ sợi sinh dưỡng ở *P. debaryanum* là nhị bội và sự phân chia giảm đi, xảy ra trong hai loại giao tử (Sansome, 1961, 1963).

Hình 2.9. Bào tử noãn của *Pythium* mọc mầm

zoospore = bào tử động

vesicle = túi

oospore = bào tử



2.1.7. Những bệnh khác do giống *Pythium*

a. *Thối trái do bầu, bí*: Cùng với *Fusarium* và *Phytophthora*, nấm *Pythium* gây ra bệnh trên của bầu, dưa chuột, dưa hấu.... làm do rễ bị mềm đi do nước ngấm vô quá nhiều

b. *Thối trái hay thối cuống đu đủ*: Nấm *Pythium* sẽ làm cuống trái đu đủ thối rữa; triệu chứng chính của nó là xuất hiện những phần xốp, ngấm nước trên cuống trực tiếp tại lớp đất. Phần đáy của cuống bị bóc ra do thối rữa và xâm nhễm và có thể dẫn đến cây ngã toàn bộ; Thối cuống có thể được kiểm soát bằng cách cho cây sinh trưởng trong đất đã rút hết nước, những cây bị nhiễm phải được loại bỏ và đốt; Phun hỗn hợp Bordeaux có hiệu quả nhất định.

c. *Thối thân rễ ở củ gừng*: Thối thân rễ ở củ gừng là do *Pythium myriotylum*, *P. aphanidermatum*. Phần đáy của cây trở nên bị sũng nước và mềm và lá có màu vàng lợt, cuối cùng thân rễ bắt đầu thối và thay đổi khối thịt bên trong; Nó có thể được kiểm soát bằng cách xử lý, thân rễ và đất bằng thuốc hoá học có gốc đồng diệt nấm nên chọn những hạt giống khoẻ mạnh là một trong những biện pháp có hiệu quả.

2.2. Giống [Chi] *Phytophthora*

Giống *Phytophthora* được đại diện bởi 40 loài (Waterloltse, 1973), nhưng chỉ khoảng 40 loài được biết, theo Webster (1980), Singh (1982) thì *Phytophthora* chứa gần 70 loài đã được mô tả trong đó những loài thông thường nhất là *P. infestans*, là nguyên nhân gây cháy lá (late blight) ở khoai tây trong đó một số loài là ký sinh có hại, trong khi đó số khác sống hoại sinh. *Phytophthora arecae*, *P. cactorum* tấn công vào cây ngập nước và làm trái cây hư. Gần đây, Drenth và Guest (ACIAR, 2004) xác định *Phytophthora* chỉ có 60 loài.

2.2.1. Cấu trúc dinh dưỡng

Hệ sợi khuẩn ty hình ống, gồ ghề, trong suốt, phân nhánh và cùng tán (hình 2.10), tuy nhiên vách ngăn có thể phát triển ở giống già (Webster, 1980), khuẩn ty nói chung là gian bào nhưng giác mút được thành lập và thâm nhập vào tế bào chủ. Nhánh khuẩn ty thông thường cho thấy thắt eo tại điểm gốc của nó, khuẩn ty có bề rộng là 3 - 8 μm .

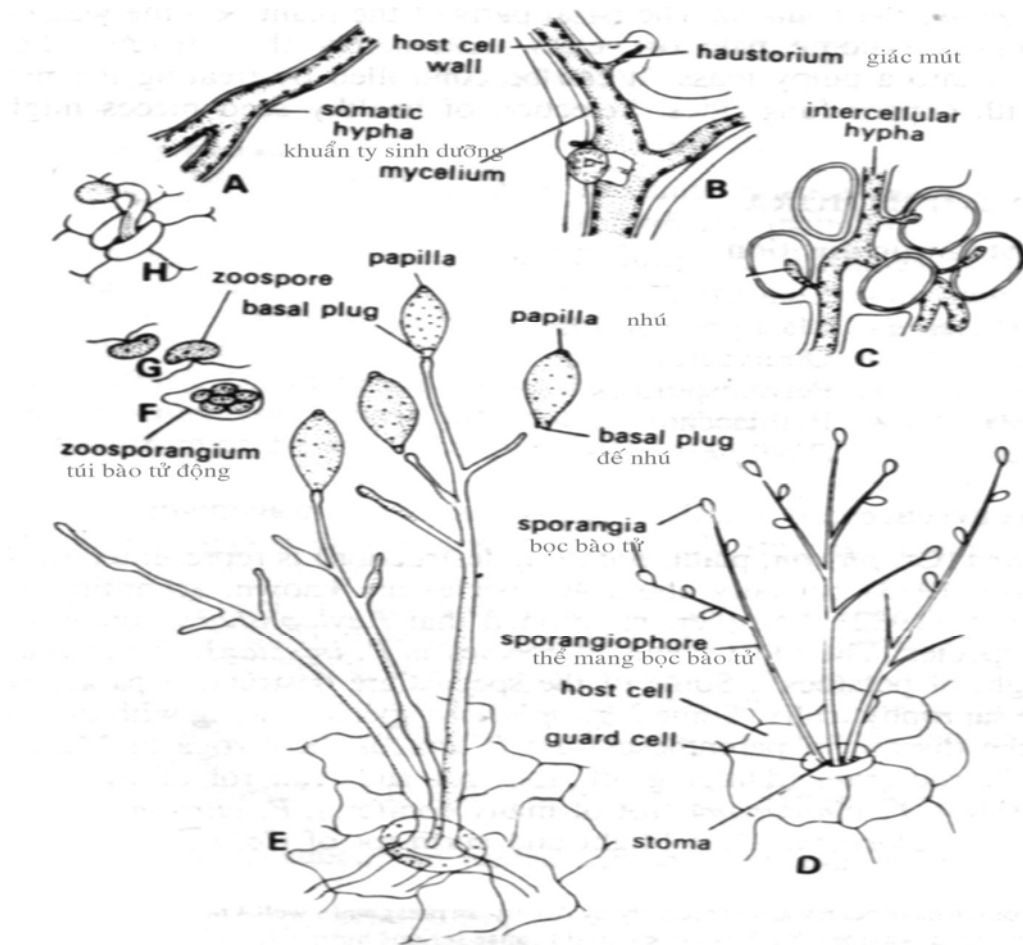
Vách khuẩn ty chủ yếu cấu tạo bởi glucan và cellulose có ít hoặc không có, tế bào chất của khuẩn ty chứa ty thể, mạng lưới nội chất, ribô thể, nhiều hạt dầu, không bào lớn và nhân; Một phần khuẩn ty có gian bào phình ra trong vách tế bào chủ trong dạng mảnh, chồi bên phát triển trong một giác mút (hình 2.11), chỗ phình ra trước tiên mở to ra trong đầu có hình gậy chứa vùng eo hẹp, gọi là cuống; Nơi phình ra của khuẩn ty hoặc giác mút non cho vào ống bao màng tế bào chất của vật chủ; Giác mút vẫn được bao quanh bởi bao do một màng bên ngoài của giác mút và tế bào chất của tế bào vật chủ. Ở *P. infestans* (Webster, 1980) giác mút có những nơi phồng lên giống ngón tay.

2.2.2. Sinh sản vô tính

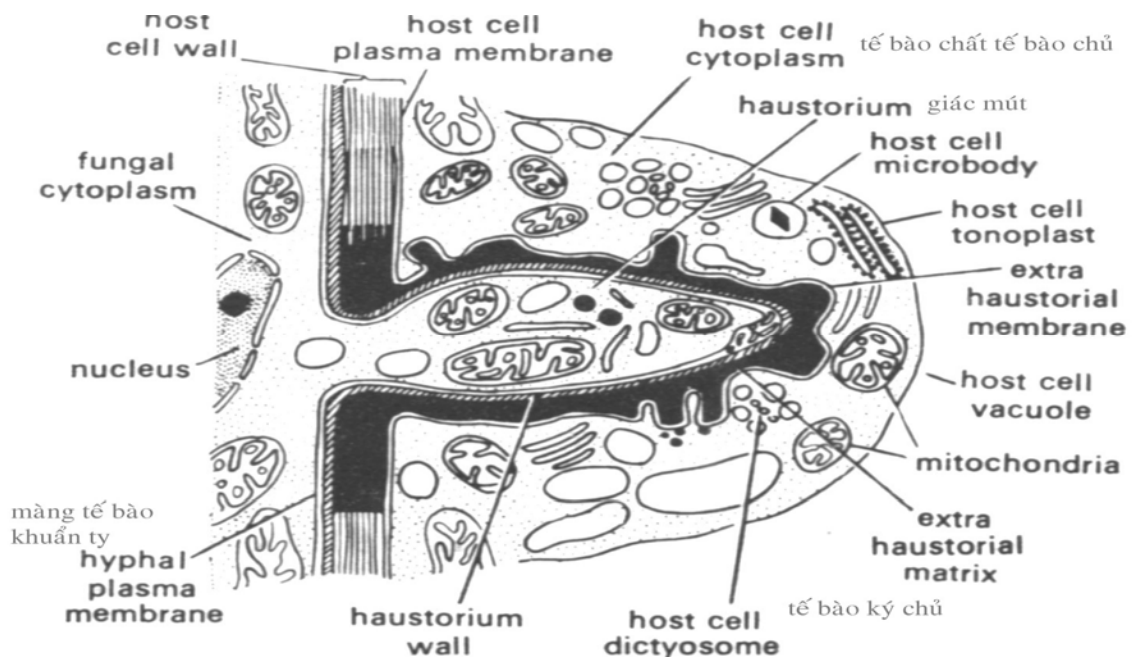
Hệ khuẩn ty bên trong thông thường đi ra ngoài qua khí khổng ở dạng chùm (hình 2.10); Cọng mang túi bào tử (sporangiophore) cũng có thể đi ra ngoài bằng cách chọc thủng lớp biểu bì lá, củ, thân hay chỗ có thương tích và cọng bào tử trong suốt, phân nhánh tự do và không giới hạn, sự sinh sản tùy thuộc vào độ ẩm cao hay thấp, túi bào tử (sporangium) phát triển ở đầu chóp của mỗi nhánh thể mang bọc bào tử, bọc bào tử có vách dày, trong suốt, đa nhân có hình hạt đậu hay quả lê và chứa **nhũ** (papilla) ở giai đoạn cuối, nhũ là lớp tế bào nối liền túi bào tử với cọng bào tử và khi mưa hay gió lớn thì lớp nhũ này phân tán để cho túi bào tử phát tán theo gió vào không khí...nếu không gặp ký chủ thì chúng sẽ chết sau vài giờ tồn tại trong không khí.

Sự nảy chồi của **túi bào tử** hay bọc bào tử bị ảnh hưởng bởi nhiệt độ và độ ẩm; túi bào tử cho thấy sự mọc mầm gián tiếp ở nhiệt độ thấp và điều kiện ẩm ướt do những bào tử động tạo ra đầu tiên, chúng được phóng thích nhanh và nhiễm vào vật chủ. Nhưng ở nhiệt độ cao và điều kiện khô ráo, bọc bào tử cho thấy sự mọc mầm trực tiếp ở điều kiện

này, bào tử bắt đầu hoạt động như bào tử riêng lẻ và nảy chồi nhanh bằng cách tạo ra ống phôi thâm nhập vào vật chủ.



Hình 2. 10. Khuẩn ty dinh dưỡng và sinh sản vô tính ở nấm *Phytophthora* (Sharma, 1998)



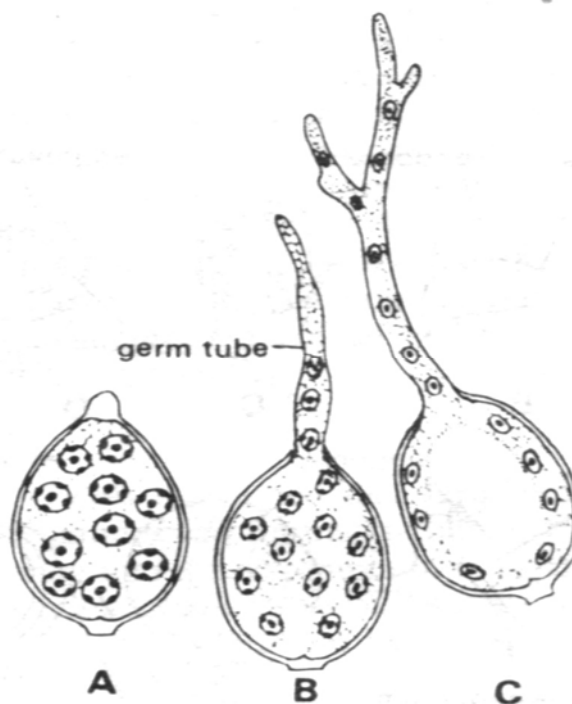
Hình 2.11. Cấu trúc của một giác mút ăn sâu vào tế bào thực vật của *Phytophthora infestans* (Sharma, 1998)

a. Sự nảy chồi gián tiếp của bọc bào tử: Khi điều kiện ở nhiệt độ thấp ($< 15^{\circ}\text{C}$) và độ ẩm cao, bọc bào tử trở thành một túi bào tử động và việc phân cắt nhân bên trong thành những bào tử động đơn nhân đầu tiên sau đó phát triển thêm hai tiên mao, bào tử động và trong nhú (papilla) và nhú được phóng thích.

b. Nảy chồi trực tiếp của bọc bào tử: Ở nhiệt độ cao và điều kiện khô ráo, bọc bào tử bắt đầu hoạt động như bào tử riêng lẻ và nảy chồi trực tiếp bằng cách tạo ống phôi đa nhân và những bào tử động không được thành lập. Ở *P. infestans*, mỗi bọc bào tử cho thấy sự mọc mầm trực tiếp trong ống phôi đa nhân (hình 2.12) trên 20°C tuy nhiên nhiệt độ tối ưu để nảy mầm trực tiếp là 24°C (Alexopoulos và Mims, 1979); Sự tái hút thấm bề mặt của tiên mao xảy ra trước sự mọc mầm trực tiếp, vách trong mới (vách nảy chồi) phát triển giữa màng tế bào chất và vách ống phôi, ống phôi đi ra ngoài bằng khí khổng hoặc chỗ phình lên và phát triển thành nhánh khuẩn ty tốt, gần đây, Alizadeh. và Thao (1985) báo cáo rằng sự thành lập bào tử vách dày trong một loài của của nấm *Phytophthora palmivora*.

Hình 2.12. Sự mọc mầm trực tiếp của *Phytophthora infestans*

Germ tube = ống mầm



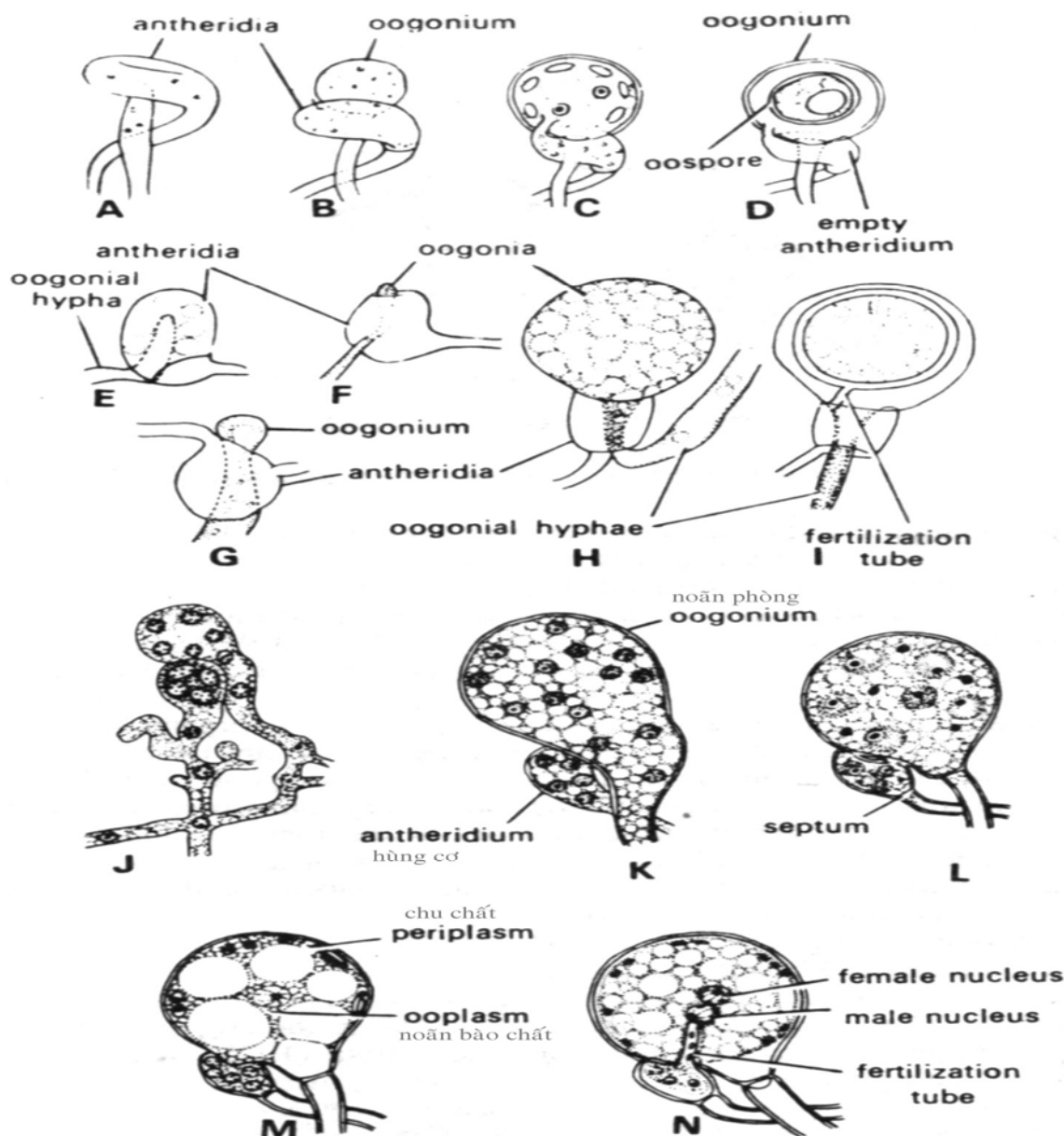
3. Sinh sản hữu tính

Sinh sản hữu tính ở nấm *Phytophthora* đều có cả hai trường hợp đồng tán và dị tán. Sự sinh sản hữu tính là sự noãn giao, Hai cơ quan sinh dục (sinh dục đực và sinh dục cái) phát triển như những chỗ phình lên được tách ra bởi vách ngăn, từ phần còn lại của khuẩn ty tương ứng của những dòng khác nhau.

Ở *P. infestans* (hình 2.13) túi noãn hay noãn phòng đâm thủng túi giao tử đực hay hùng cơ và đi xuyên qua sau đó ra ngoài trong dạng cầu trúc hình cầu trên hùng cơ. Xung quanh chân đế của noãn phòng chín, hùng cơ hiện diện ở dạng cổ hình phễu; Sự sắp xếp hùng cơ như thế được gọi là có nhụy kép (amphigynous). *P. erythroseptica* và *P. capsici* cũng cho thấy điều kiện có nhụy kép như *P. infestans* ở đây khuẩn ty của noãn phòng cũng thâm nhập vào hùng cơ sinh trưởng thông qua nó và đi ra ngoài ở dạng noãn phòng hình cầu.

Ở *P. cactorum* (hình 2.13) hùng cơ không bị đâm thủng hay bị xâm nhập bởi noãn phòng, ở đây hùng cơ vẫn được gắn kết ở bên với noãn phòng.

Sự sắp xếp hùng cơ được gọi là cạnh túi noãn (*paragynous*), ở đây những giao tử đực và cái đầu tiên (hình 2.13) được phình lên và giao tử đực được gắn ở bên với túi noãn. Theo Blackwell (1943) hùng cơ có khoảng 9 nhân và noãn phòng có khoảng 24 nhân. Vách ngăn phát triển ở tại đế của mỗi cơ quan sinh dục, một số nhân của cả hai cơ quan sinh dục bị thoái biến và chỉ để lại 4 - 5 trong hùng cơ và 8 - 9 trong noãn phòng, những nhân không bị thoái hóa cũng cho thấy một số phân cắt trong đó những không bào lớn phát triển trong nguyên sinh chất.



Hình 2.13. Sinh sản hữu tính ở nấm *Phytophthora* (Sharma, 1998)

4. Sự thụ tinh

Alexopoulos và Mims (1979) đã đề cập rằng sự thụ tinh không được quan sát ở *P. infestans* trong khi Hemmes và Bartnicki-Garcia (1975) đã quan sát ống thụ tinh đi vào trong noãn phòng ở *P. capsici* nhưng không quan sát được sự kiện thụ tinh trên thực tế tuy nhiên nó không cho rằng sự thụ tinh không xảy ra; Trứng thụ tinh gọi là bào tử noãn hay bào tử tiềm sinh.

5. Sự nảy chồi chứa bào tử noãn

Bào tử noãn cần thời gian trưởng thành (nhiều tuần hay nhiều tháng), mỗi bào tử noãn mọc mầm bằng cách tạo ống phôi và từ ống phôi phát triển thành một túi bào tử; Túi bào tử đa nhân tạo ra nhiều bào tử động có 2 roi đơn nhân giống như sinh sản vô tính, những bào tử động này được cho vào nang và mọc mầm sẽ cho khuẩn ty sinh dưỡng mới.

6. Những điểm khác biệt giữa giống *Pythium* và giống *Phytophthora*

<i>Đặc tính</i>	giống <i>Pythium</i>	giống <i>Phytophthora</i>
Chiều rộng khuẩn ty	5 đến 10 μm	6 đến 14 μm
Cấu tạo vách khuẩn ty	Có nhiều protein	có ít protein
Giác müt	Không có	Luôn luôn có
Cộng bào tử	rất khó phân biệt với khuẩn ty	Túi bào tử phát triển trên cộng bào tử
Túi bào tử	Hình cầu (ít khi có hình trứng)	Hình trứng
Vị trí túi bào tử	Phân cuối hoặc xen giữa	Luôn luôn ở phần cuối
Vị trí của động bào tử	Không ở trong túi bào tử	Luôn ở túi bào tử
Vách túi noãn	Trong suốt, trơn láng, có nhiều gai	Màu nâu, gồ ghề, có bướu

Ghi chú: Tất cả hình trong chương này đều được trích từ Textbook of Fungi do Sharma (1998) biên soạn

Chương 3:

Ngành phụ Nấm tiếp hợp (Zygomycotina = lớp Zygomycetes)

Các loài nấm thuộc ngành phụ này không có bào tử động, bào tử có vách dày, chắc chắn nên gọi là bào tử tiếp hợp (zygospores).

1. Đặc tính chung của ngành phụ Nấm tiếp hợp

- Đây là nhóm nấm ký sinh trên động vật, thực vật và cả trên nấm khác
- Hầu hết nấm cho khuẩn ty phát triển và phân nhánh; có màu nâu, xám, trắng
- Tế bào nấm chứa đầy đủ các thành phần như ti thể, nhân, ribô thể, hạt lipid, mạng nội mạc
- Màng tế bào chủ yếu là chitosan – chitin. Chitosan có nhiều ở bộ Mucorales và Entomophthorales nhưng không có bộ Zoophagales
- Nấm không có trung thể (centrioles)
- Sinh sản vô tính với bào tử trong túi hay bọc (sporangiospore) còn gọi là **bào tử bất động** (aplanospores), chứa rất nhiều bọc hay túi bào tử (sporangia). Số ít loài nấm sinh sản với bào tử vách dày (chlamydospore), bào tử đỉnh (conidia)
- Sinh sản hữu tính với sự phân chia giao tử (2 giao tử phát triển từ khuẩn ty khác nhau). Hai giao tử hợp nhau thành bào tử có vách dày gọi là bào tử tiếp hợp (zygospore) nên gọi là lớp nấm tiếp hợp (lớp Zygomycetes). Bào tử tiếp hợp chống chịu sự khô hạn và những yếu tố bất lợi của môi trường; vỏ bào tử có màu đặc trưng ở nhiều loài nấm nhất định.

2. Phân loại

Webster (1980) phân loại ngành phụ hay lớp nấm tiếp hợp chỉ có 2 bộ Mucorales và Entomophthorales

Bộ Mucorales

Bộ Mucorales bao gồm những loài phổ biến trong tự nhiên như đất, không khí, xác bã thực vật... trong đó có nhiều loài cũng có ích cho con người. Khuẩn ty phân nhánh và có vách ngăn ngang, trong tế bào chất với thành phần đã nêu ở đặc tính chung của lớp này, tế bào chất có thêm túi chứa dịch (cisternae) có nhiệm vụ giống như bộ Golgi; Sinh sản hữu tính với tiếp hợp tử (zygotes)(giao tử đa nhân hay nhiều nhân nhị bội [diploid]).

Theo Martin (1961) phân chia bộ này gồm có 9 họ nhưng Hesseltine và Ellis (1973) chia bộ này thành 14 họ khác nhau trong đó họ Mucoraceae quan trọng nhất.

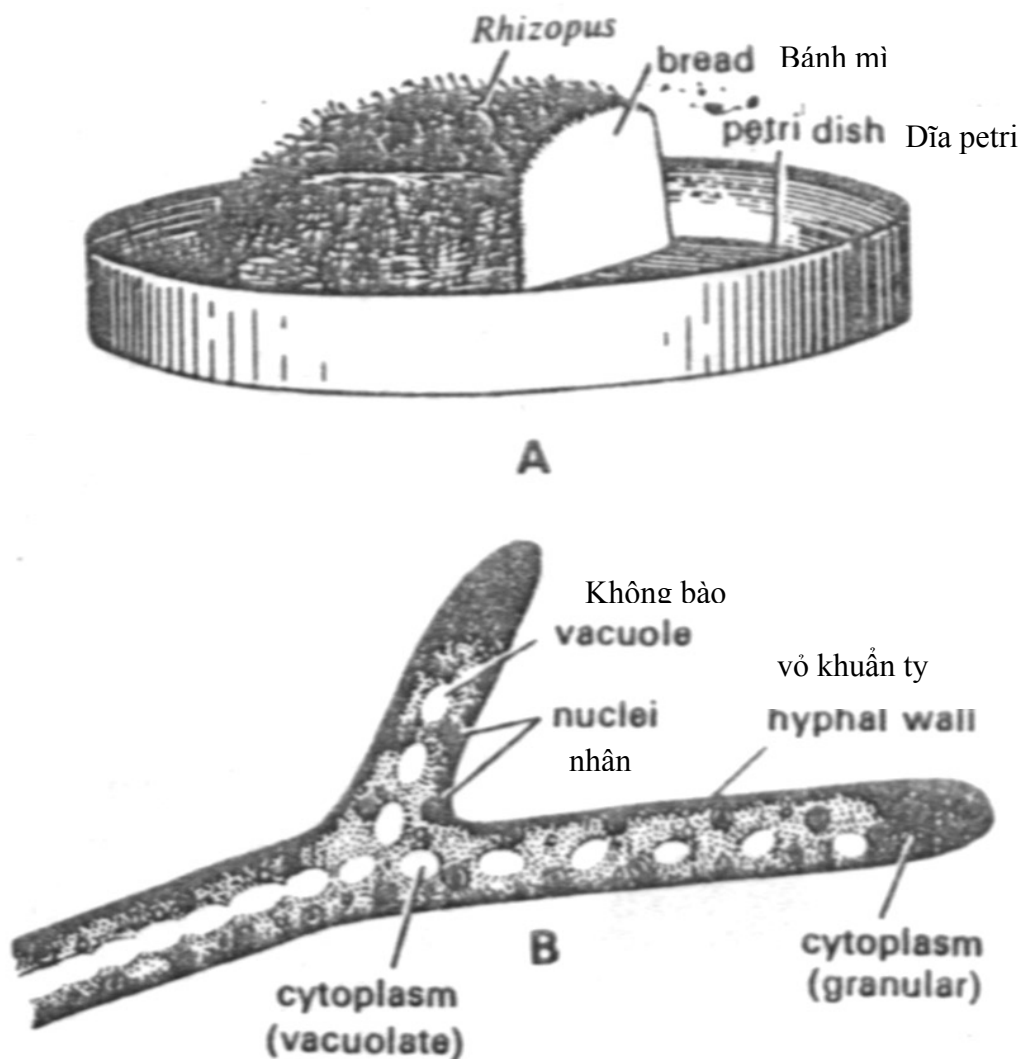
Họ Mucoraceae

Những loài nấm thuộc họ này có những đặc tính chung là vỏ tế bào chứa chitin, chitosan; nấm có túi bào tử lớn (sporangia) chứa cuống hay lõi (columella) và bào tử tiếp hợp hiện diện hầu hết các loài trong họ; Hesseltine và Ellis (1973) chia họ Mucoraceae thành 20 giống trong đó chi *Rhizopus* và chi *Mucor* là quan trọng nhất.

2.1. Giống [Chi] *Rhizopus*

Giống này có ít nhất 120 loài và thứ được mô tả trong đó *Rhizopus stolonifer* (*R. nigricans*) là loài phổ biến trong thiên nhiên và được mô tả tương đối kỹ; *Rhizopus stolonifer* thường hiện diện ở bánh mì củ nên thường được gọi là mốc bánh mì, nó còn hiện diện trong đất, trong trái cây hư, củ.... nó còn ký sinh trong rễ khoai tây, táo, dâu, cà chua nhiều khi chúng còn gây ra bệnh trên động vật nuôi.

Hầu hết những loài *Rhizopus* là những loài thực vật hoại sinh (saprophytes), chúng phát triển khuẩn ty bao phủ phần bên ngoài của cơ chất (ví dụ như bánh mì), khuẩn ty của *Rhizopus stolonifer* có màu trắng, phân nhánh, đa nhân và không có vách ngăn ngang. Hầu hết các sợi khuẩn ty có dạng như sợi bông vải khi còn non (hình 3.1), sau đó phát triển sâu vào cơ chất thì phân chia thành 3 dạng khuẩn ty



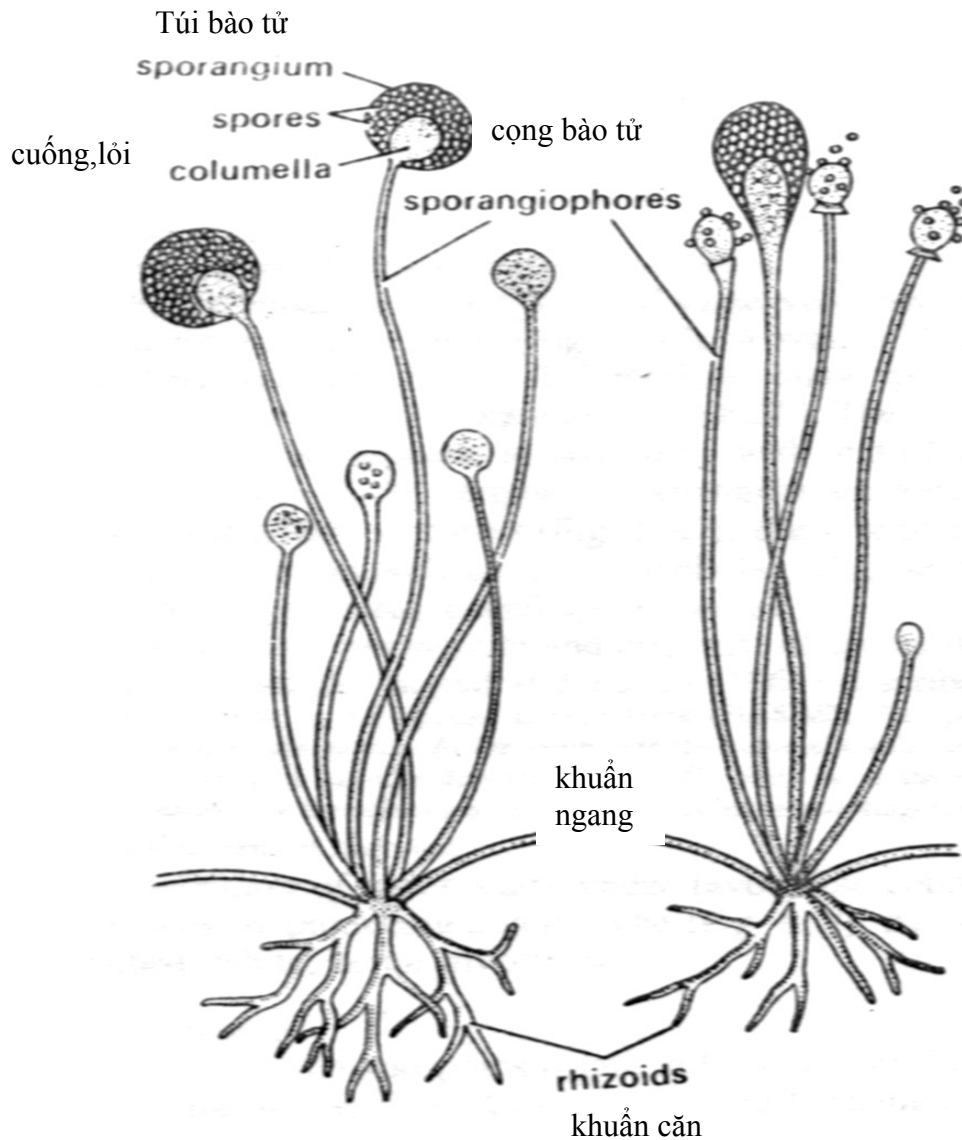
Hình 3.1. Nấm *Rhizopus* phát triển bánh mì củ (a), sợi khuẩn ty nấm với nhiều nhân cùng định tăng trưởng (b) (Sharma, 1998)

: khuẩn căn (rhizoids), khuẩn ngang (stolon) và cộng mang túi (bọc) bào tử (sporangiophores)(hình 3.2).

- khuẩn căn là khuẩn ty ăn sâu vào cơ chất tương tự như rễ cây ăn sâu vào đất nhưng chúng phát triển cạn hơn.
- khuẩn ngang là khuẩn ty nhưng phát triển chiều ngang, bên trên mặt cơ chất, chúng nối từng nhóm nấm với nhau.
- Cộng mang túi bào tử là khuẩn ty mọc thẳng lên không, chúng phát triển từ trung tâm điểm xuất phát của khuẩn ngang và khuẩn căn, mỗi cộng mang túi bào tử phát triển tận cùng là túi bào tử (sporangium), đây là giai đoạn sinh sản vô tính.

2.1.1 Cấu trúc bên trong của khuẩn ty

Khuẩn ty có cấu trúc hình ống (hình 3.1b) với vách khuẩn ty cấu tạo bằng chitin, siêu cấu trúc của vách khuẩn ty cho thấy chúng cấu tạo bằng vi sợi (microfibrillar), chạy song song bên bề mặt nối với nhau bằng màng plasma mỏng; Hạt nguyên sinh (protoplast) là những hạt bao gồm nhân, hạt dự trữ, ti thể, ribô thể, mạng nội mạc và những không bào (vacuole) và những hạt này tập trung nhiều ở định tăng trưởng hay đầu khuẩn ty.



Hình 3.2. Ba loại khuẩn ty của nấm *Rhizopus* là khuẩn căn (rhizoid), khuẩn ngang (stolon) và cộng bào tử (sporangium)(Sharma, 1998)

2.1.2. Dinh dưỡng

Khuẩn căn tổng hợp và phóng thích nhiều enzym trong đó có những enzym phân hủy tinh bột thành đường đơn; môi trường với nhiều nitơ hữu cơ và vô cơ sẽ giúp *Rhizopus* tổng hợp nhiều protein hơn.

2.1.3 Sinh sản vô tính (Asexual reproduction)

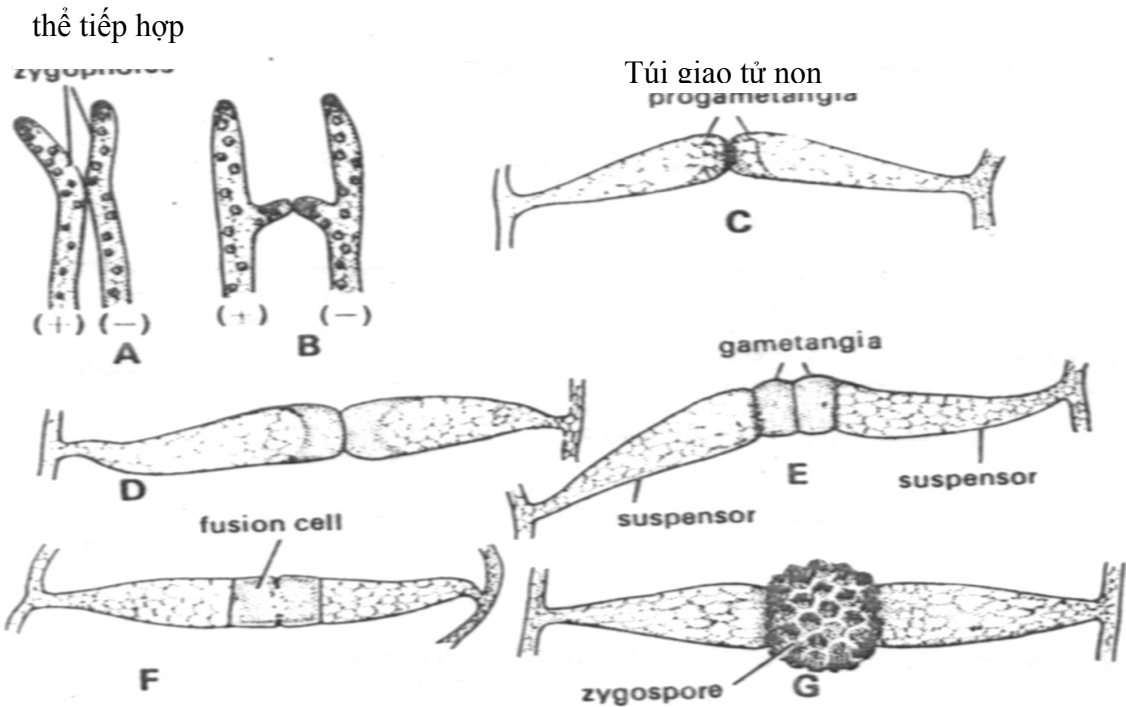
Đặc tính của giống này là hình thành những **cộng mang bọc bào tử** (sporangiohores) và **túi (bọc) bào tử** (sporangium). Bào tử không có roi, gần như tròn, đồng nhất, đa nhân nằm trong túi màu đen gọi là túi bào tử, một túi bào tử phát triển đơn độc và tận cùng của cộng mang bọc bào tử (hình 3.2) và bọc bào tử có màu đen nên còn gọi là **mốc đen**.

2.1.4 Sinh sản hữu tính (Sexual reproduction)

Bắt đầu giai đoạn sinh sản hữu tính bằng sự tiếp hợp (conjugation) và kết quả tạo nên bào tử tiếp hợp (zygospore), quá trình sinh sản hữu tính chia ra 2 trường hợp như sau:

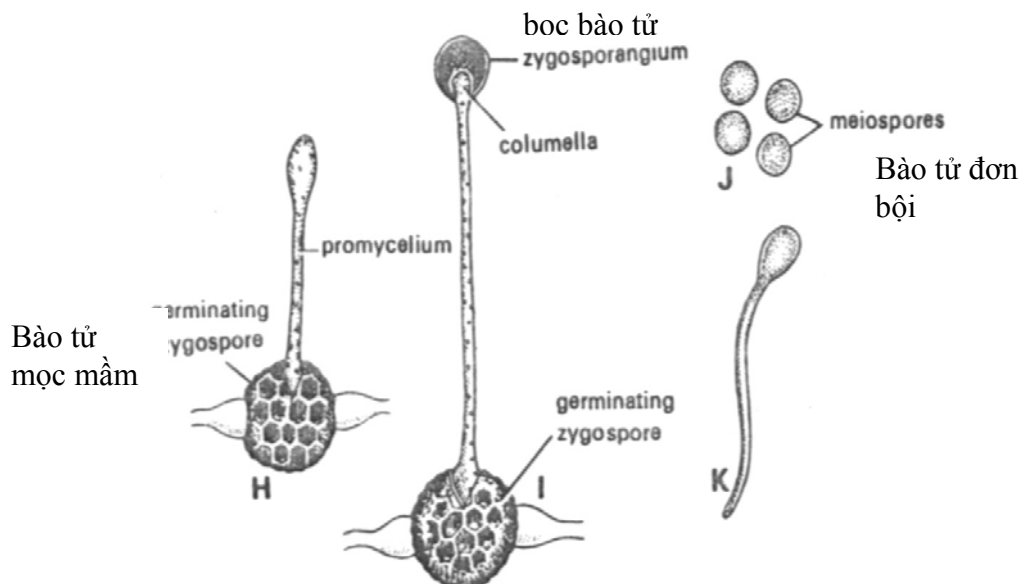
- **Dị tán** (heterothallic) trong đó 2 nòi khác nhau từ 2 sợi nấm khác (tạm gọi là + và -) kết hợp với nhau
- **Đồng tán** (Homothallic) trong đó 2 nòi kết hợp từ một sợi nấm như trường hợp *Rhizopus sexualis*.

Trong những loài dị tán, hai khuẩn ty khác nhau cho ra 2 bào tử khác nhau + và - sẽ kết hợp lại với nhau thành thể nhị bội (diploid) và phát triển thành túi giao tử non (progametangia) gọi là thể tiếp hợp (zygophores)(hình 3.3).



gametangia = túi giao tử

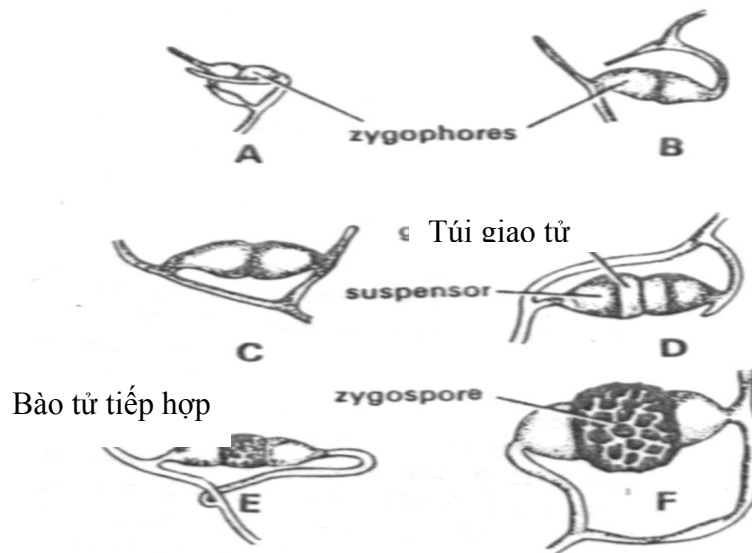
Hình 3.3. Sinh sản hữu tính với trường hợp dị tán trong đó 2 bào tử + và - kết hợp với nhau từ 2 khuẩn ty nấm khác nhau tạo nên bào tử tiếp hợp (Sharma, 1998)



Columella = lõi, promycelium = tiền khuẩn ty

Hình 3.4. Bào tử nảy mầm cho ra các tiền khuẩn ty và tạo ra các bào tử có nhân đơn bội (Sharma, 1998)

Bào tử tiếp hợp (zygospore) mọc mầm bằng cách phá vỡ vỏ bào tử (hình 3.4) phát triển thành một khuẩn ty hình ống mọc thẳng lên không gọi là tiền khuẩn ty (promycelium); Tiền khuẩn ty bắt đầu giảm phân để cho các nhân đơn bội (n nhiễm sắc thể [NST]) và hình thành túi bào tử ở tận ngọn và túi bào tử này chứa bào tử cả hai loại + và -. Trong trường hợp đồng tán (như *Rhizopus sexualis*) thể thụ tinh xuất phát từ một khuẩn ty (hình 4.5) và tạo nên bào tử tiếp hợp riêng biệt kết hợp với nhau. Sự phát triển tiền khuẩn ty nấm *R. sexualis* tương tự như nấm *R. stolonifer*.



Hình 3.5. Sinh sản hữu tính với trường hợp đồng tán ở nấm *Rhizopus sexualis* (Sharma, 1998)

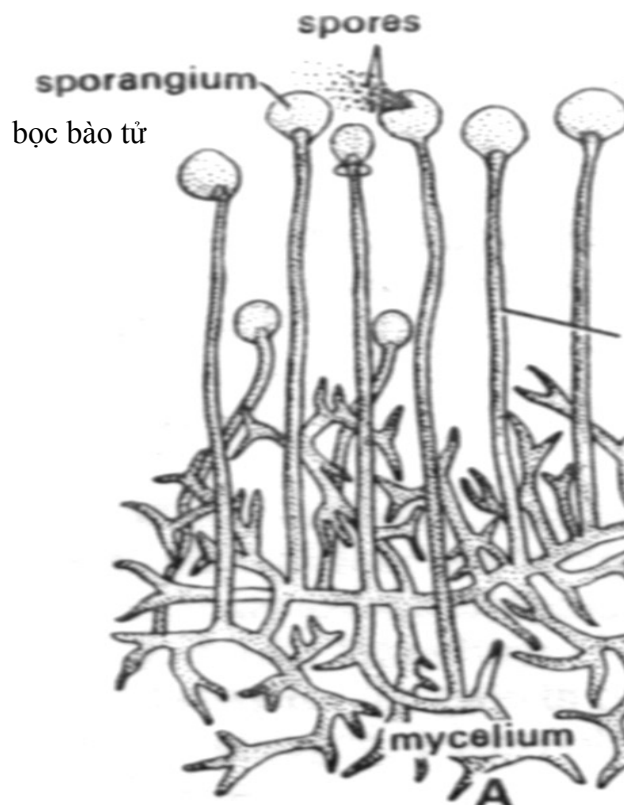
2.2 Chi Mucor

Mucor là nhóm nấm hoại sinh trên xác bã hữu cơ đặc biệt trong dạ dày của ngựa và trâu bò (*Mucor mucedo*), nhiều loài phát tán trong đất như *Mucor racemosus* và *Mucor spinosus*, nấm này cũng có mặt trên bánh mì củ, thịt, phó mát, nước trái cây... nhiều loài gây ra bệnh mycormycosis trên người và gia súc; Tuy nhiên nhiều loài nấm cũng có ích như *Mucor rouxii* phân hủy tinh bột thành đường; Đặc tính phát triển của *Mucor* giống như *Rhizopus*, ví dụ như chúng phát triển khuẩn ty trên bánh mì củ trong 24 giờ.

2.2.1 Sinh sản vô tính (Asexual reproduction)

Nấm *Mucor* sinh sản vô tính như nấm *Rhizopus* bằng cách thành lập cộng mang bọc bào tử và bào tử vách dày (chlamydospore).

- **Cộng mang bọc bào tử** với những bào tử bất động hình thành trong cái bao hay bọc bào tử (sporangia); mỗi bọc bào tử phát triển tận ngọn, không phân nhánh và cộng mang bọc bào tử phát triển riêng biệt, không cùng nhóm (hình 3.6) nhiều khi có nhiều loài cá biệt có thể mang bọc bào tử phân nhánh như *Mucor racemosus* (hình 3.7) và *Mucor plumbeus*.



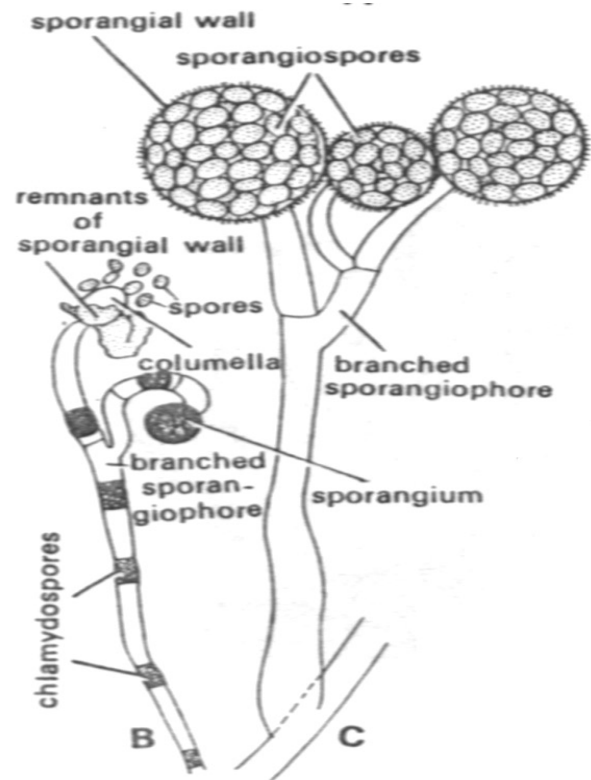
Hình 3.6. Cộng mang bọc bào tử với 1 bọc bào tử (Sharma, 1998)

Trong tế bào chất chứa nhiều nhân nhưng ở bào tử chỉ có 1 nhân, túi bào tử đổi sang màu nâu khi bào tử trưởng thành và dễ dàng vỡ ra để phóng thích bào tử theo gió, nhiều khi bào tử dính vào chân côn trùng để phát tán tới những nguồn thức ăn khác và khi có điều kiện thuận tiện, bào tử nảy mầm cho ra một khuẩn ty mới.

Không giống như những loài khác trong giống *Mucor*, *Mucor rouxii* có bào tử nảy mầm như nấm men trong điều kiện kỵ khí, đặc biệt khi có sự hiện diện của khí CO_2 ; tuy nhiên, khi có đủ oxy thì bào tử nảy mầm cho ra một khuẩn ty bình thường.

Hình 3.7. Thể mang bọc bào tử với nhiều bọc bào tử

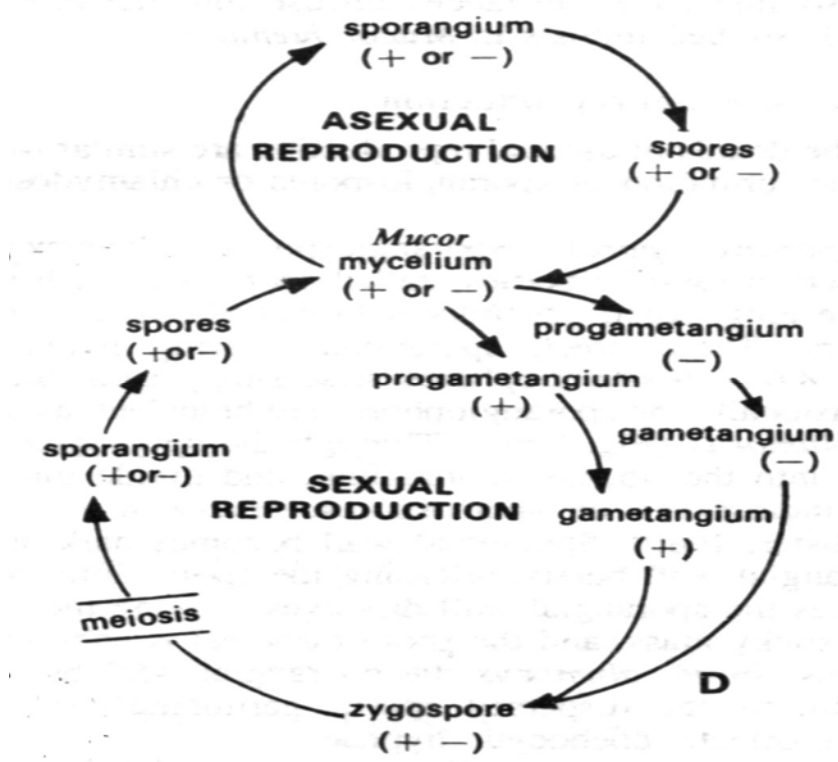
sporangial wall = vỏ túi bào tử
 sporangiospores = bào tử
 branched sporangiophore = cộng mang bọc bào tử phân nhánh
 chlamydospore = bào tử vách dày
 sporangium = bọc bào tử



- **Bào tử nang** chỉ thành lập khi khuẩn ty tạo ra những tế bào có thành dày như trường hợp *Mucor racemosus* (hình 3.7).

Hình 3.8. Sơ đồ sinh sản hữu tính (đồng tán) ở *Mucor*

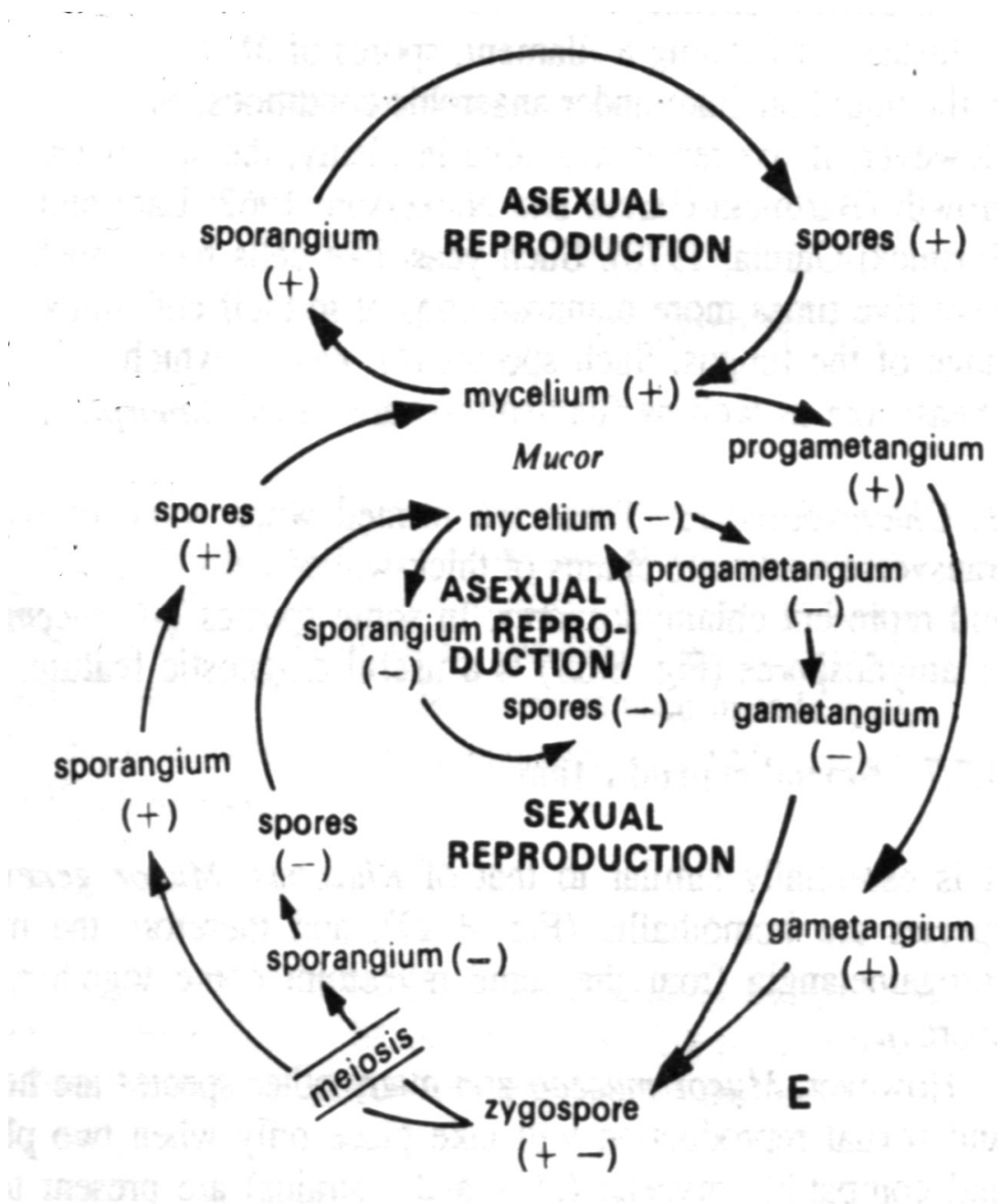
Progametangium = tiền giao tử
 Gametangium = giao tử
 Zygosporangium = bào tử tiếp hợp



2.2.2. Sinh sản hữu tính (Sexual reproduction)

Trong sinh sản hữu tính, *Mucor* có những đặc điểm chung với *Rhizopus*, *M. genevensis* và nhiều loài khác là những loài đồng tán (tất cả sinh ra từ một khuẩn ty và

thành lập bào tử tiếp hợp)(Hình 3.8), tuy nhiên, *M. mucedo* và những loài khác lại là dị tán (hình 3.9)



Hình 3.9. Sơ đồ sinh sản hữu tính (dị tán) nấm *Mucor* (Sharma, 1998)

Hai giống *Rhizopus* và *Mucor* trong họ Mucoraceae có những điểm khác biệt cơ bản sau:

giống <i>Rhizopus</i>	giống <i>Mucor</i>
Có khuẩn căn	Không có khuẩn căn
Có khuẩn ngang	Không có khuẩn ngang
Thức ăn được hấp thu từ khuẩn căn	Thức ăn được hấp thu từ bề mặt khuẩn ty
Cộng bào tử phát triển riêng biệt với khuẩn căn	Cộng bào tử phát triển riêng biệt và không cùng tập hợp thành nhóm
Bào tử dính trên cuống bào tử và khó phân tán	Bào tử dễ phát tán theo gió

Tầm quan trọng của bộ Mucorales

1. Các giống trong bộ này gây ra một số bệnh trên khoai tây, dâu, táo, và nhiều loại trái cây khác
2. Hột giống luôn nhiễm các bào tử của các giống trong bộ này
3. *Rhizopus* là tác nhân nhiễm mốc trên bánh mì
4. Các giống nấm còn gây ra một số bệnh trên người và gia súc
5. Nhiều loài trong giống *Rhizopus* tổng hợp acit lactic và acit fumaric như *Rhizopus oryzae* và *R. stolonifer*
6. Nhiều loài trong giống *Rhizopus* và *Mucor* dùng để sản xuất rượu
7. Nhiều loài trong giống *Actinomucor* và *Mucor* dùng để sản xuất Tempeh và Sufu
8. Nhiều loài của giống *Blakeslea* tổng hợp nhiều β -carotene
9. Nhiều loài trong bộ này có khả năng ký sinh trên nhiều loài nấm khác
10. *Rhizopus stolonifer* được dùng sản xuất corticoid

Chương 4:

Ngành phụ Nấm Nang (Ascomycotina = lớp Ascomycetes)

Ngành phụ Nấm Nang chỉ gồm có những nhóm nấm có bào tử là **bào tử nang** (ascospore), nhóm nấm này là nhóm bậc cao hay nhóm nấm tiến hoá hơn; Webster (1980) cho rằng ngành phụ này là nhóm nấm lớn nhất với hơn 15.000 loài. Bào tử nang là bào tử nằm trong một cái túi hay còn gọi là **nang** (ascus) hoặc là **nấm túi**.

1. Đặc tính tổng quát

1. Nhóm nấm xuất hiện ở hầu hết các vùng có khí hậu khác nhau và phát triển phổ biến trong đất, trong vùng nước mặn hay nước ngọt, hoại sinh trên xác bã động thực vật và ký sinh trên thực vật và động vật.
2. Khuẩn ty phát triển và phân nhánh, có vách ngăn ngang; mỗi đoạn nấm chứa nhiều nhân. Tuy nhiên, nấm men là sinh vật đơn bào.
3. Trong mỗi vách ngăn có một lỗ nhỏ để ty thể, nhân và những phần tử khác có thể di chuyển từ tế bào này sang tế bào khác.
4. Mỗi tế bào chứa chitin trong các vi sợi, ngoài ra còn có mannose, glucose, amino đường và protein cùng với một enzym trong thành phần vỏ tế bào.
5. Đặc tính quan trọng để phân biệt với các nhóm nấm khác là nang (ascus) chứa các bào tử sinh sản.
6. Bào tử nang được tạo ra sau giai đoạn hợp nhân (caryogamy) và giảm phân, trong mỗi nang thường chứa 8 bào tử. Tuy nhiên, có một số loài có số lượng thay đổi từ 1 đến hơn 1000 bào tử trong nang.
7. Bào tử nang được xem là bào tử hoàn chỉnh
8. Nang hợp thành nhóm gọi là **bào nang** (ascocarp), thể quả bào tử hay thể quả túi.
9. Thể quả bào tử có dạng ly (cúp) hay dạng bình (flask)
10. Bào tử không có roi trong tất cả các chu kỳ sinh trưởng.
11. Sinh sản vô tính với bào tử đỉnh (conidia), bào tử đỉnh ở trong một cái bọc gọi là cuống bào tử đỉnh (conidiophore). Trong một số loài, sinh sản vô tính với bào tử phân (pycniospore), bào tử vách mỏng (oidia) hay bào tử vách dày (chlamydospore)

2. Tầm quan trọng về kinh tế

Nhiều nhóm nấm trong ngành phụ này có những tác hại như sau:

1. Nhiều loài *Aspergillus* và *Penicillium* gây ra sự hư hại thực phẩm cũng như vật dụng khác như da, nhiều loài thực vật chứa cellulose bị nấm *Chaetium* hủy hoại

2. Nhiều loài nấm còn tấn công cây trồng gây ra bệnh đốm phần, thối trái, hư rễ..
3. Chúng còn gây bệnh trên gia súc, người như trường hợp bệnh **Aspergillosis** do nấm *Aspergillus fumigatus* gây ra, *Aspergillus flavus* và *A. luteus* tạo aflatoxin và *Aspergillus niger* gây ra triệu chứng giống như bệnh lao.
4. Đặc biệt *Claviceps purpurea* chứa nhiều alkaloid có thể gây chết ở động vật và cả con người nhưng nó cũng được sử dụng làm thuốc.

Tuy nhiên, ngành nấm này cũng có lợi ích quan trọng khác như sau:

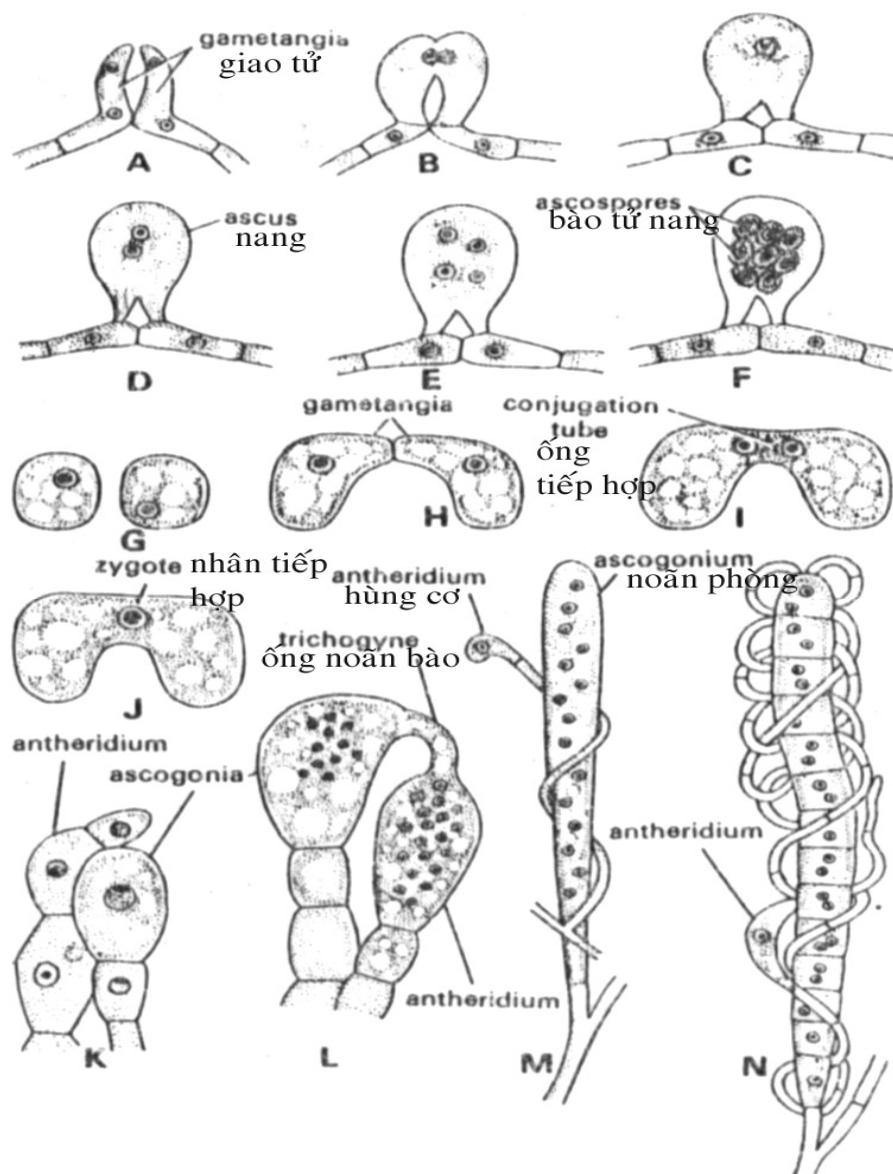
1. Nhiều loài nấm men được biết có khả năng lên men bia và sản xuất men bánh nổi
2. *Penicillium notatum* tổng hợp ra kháng sinh penicillin
3. Nhiều loài nấm sản xuất ra acid hữu cơ như acid citric, acid oxalic, acid gluconic, vitamin và glycerol
4. *Aspergillus wentii* được dùng để lên men đậu nành ở Nhật bản

3. Hợp nhân

Đây là một trường hợp đặc biệt ở nhóm Nấm Nang gồm có những trường hợp đặc thù sau:

3.1 Hợp giao tử (gametangial copulation)

Hai giao tử tương đồng hợp nhau từ 2 đầu hay 2 tế bào để trở thành tế bào nhị bội và hình thành một nang (hình 4.1: A – F)



Hình 4.1. Quá trình hợp giao tử (A – F) ; Toàn giao (Hologamy)(G – J); Tiếp xúc giữa 2 giao tử (K– L); Tự giao (autogamy)(M – N)(Sharma, 1998)

3.2. Tính toàn giao (Hologamy)

Ở nấm *Schizosaccharomyces octosporus*, hai tế bào dinh dưỡng trưởng thành sẽ trở thành hai giao tử và quá trình hợp nhân trải qua giai đoạn hợp nhân và hợp tế bào chất (hình 4.1: G – L).

3.3. Tiếp xúc giữa hai giao tử (Gametangial contact hay gametancy)

Về mặt hình thái, các giao tử của ngành nấm rất khác nhau có thể do đơn nhân (uninucleate) như giống *Sphaerotheca* hay đa nhân (multinecleate) như giống *Pyronema*. Giao tử đực được gọi là hùng khí (antheridium) và giao tử cái hay trứng (noãn) thông qua lỗ tiếp xúc giữa 2 giao tử, nhân của hùng khí di chuyển vào trứng,

đặc biệt một vài loại nấm chứa một ống chuyên biệt gọi là ống noãn bào (trichogyne) để tiếp nhận nhân của hùng khí (hình 4.1: K – L).

3.4. Tự giao (Autogamy)

Ở nấm *Penicillium vermicullatum*, một đầu của hùng khí tiếp xúc với noãn bào rồi tự động hai nhân bắt cặp gọi là nhân kép (dikaryon)(hình 4.1 : M – N); Như vậy, hùng khí chỉ thụ động chờ sự kết hợp của hai nhân gọi là tự giao, tuy nhiên không phải loài nào trong nấm Ascomycetes thành lập hùng khí.

3.5. Hiện tượng hợp giao tử (Spermatization)

Ở nấm *Neurospora sitophylla*, *Mycosphaerella tulipiferae* và một số loài nấm khác không tạo thành hùng cơ, tế bào giao tử đực có hình bầu dục, đơn nhân gọi là tinh tử (spermatia); trong một số loài, tinh tử phát triển thành cuống sinh tinh tử (spermatiophares) nhưng trong các loài nấm phát triển hoàn chỉnh, tinh tử di chuyển từ khuẩn ty cha mẹ tới ống noãn bào, hay nhiều khi tinh tử di chuyển nhờ gió, nước hay côn trùng; Sự hợp giao giữa tinh tử và cơ quan noãn bào gọi là hiện tượng hợp giao.

Nhiều khi bào tử đỉnh (conidia) và bào tử vách mỏng (oidia) cũng trở thành tinh tử và chúng tiến vào cơ quan noãn bào để tiến hành sự hợp giao.

3.6. Sự giao phối giả hay sự tiếp hợp sinh trưởng (somatogamy)

Trong một nấm tiến hoá hơn, sự hợp nhân xảy ra giữa hai khuẩn ty dinh dưỡng, nhân của khuẩn ty này tiến vào khuẩn ty kia và hợp nhân.

4. Sự tương hợp (compatibility)

Đây là trường hợp kết hợp hai khuẩn ty có tính dục khác nhau, ngành phụ này chia làm hai nhóm:

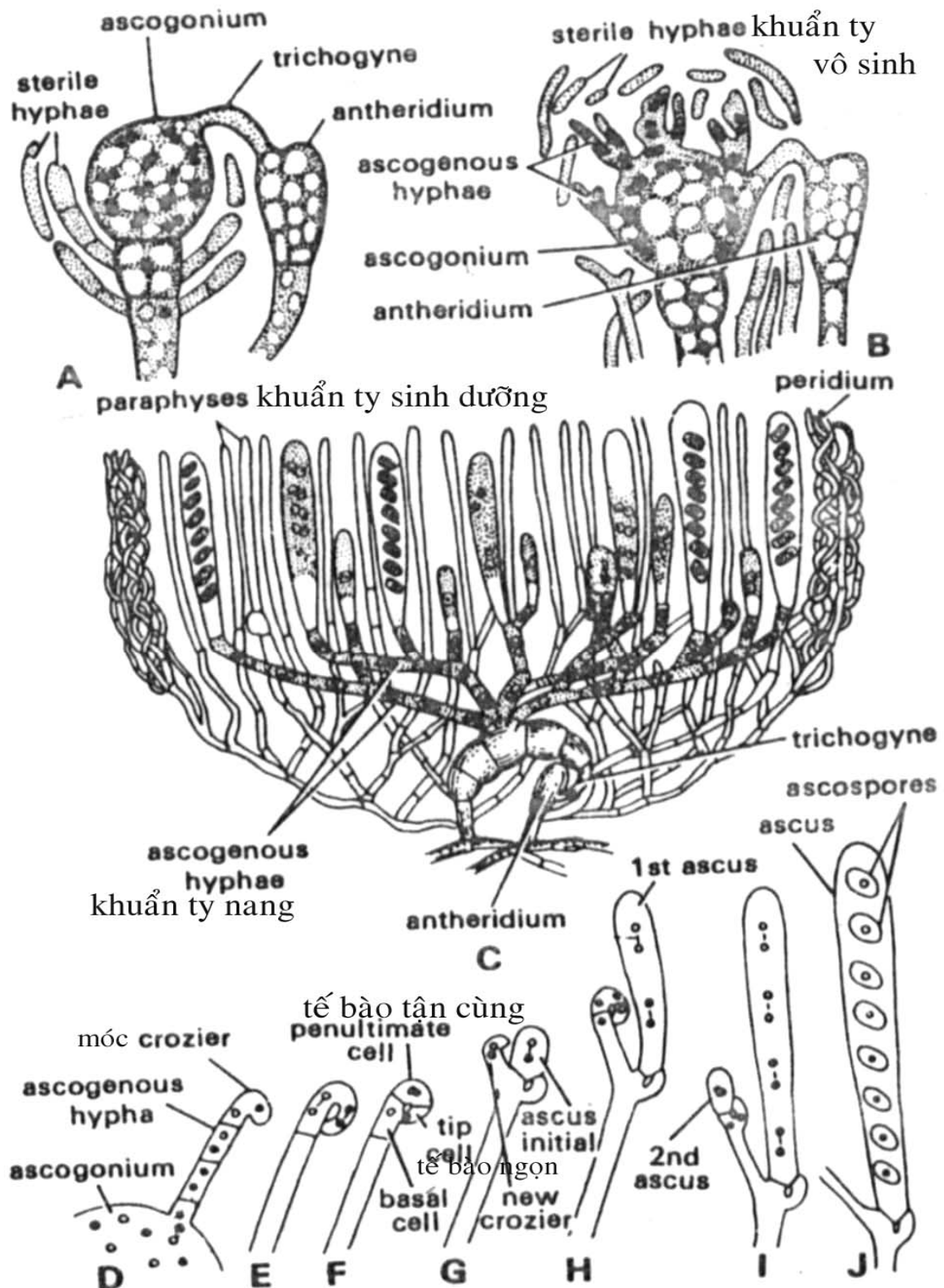
1. Loài **đồng tản** (homothallic) là những loài nấm có thể tự thành lập nang (asci) mà không cần có sự kết hợp của tính dục của một loài khác, chúng tự kết hợp với nhau để thành thể nhị bội.
2. Loài **dị tản** (heterothallic) là những loài nấm kết hợp hai tính dục từ hai khuẩn ty khác nhau để thành nang và dĩ nhiên mỗi khuẩn ty chứa n NST (đơn bội).

5. Thành lập NANG

Sau khi thụ tinh, nang sẽ thành lập và phát triển bằng cách trực tiếp hay gián tiếp

5.1 Sự phát triển gián tiếp

Hai giao tử tiếp xúc với nhau, nhân đực Ω từ hũm khí thông qua ống dẫn tới túi noãn (ascogonium) và kết hợp với nhân cái E ở đây nhưng không có sự hoà lẫn nhân Ω và nhân E , sự bắt cặp hai nhân gọi là nhân kép (dikaryons) (hình 4.2A).



Hình 4.2. Sự phát triển gián tiếp với A: hình thành nhân kép (dikaryon) và noãn phòng (ascogonium), B: phát triển của khuẩn nang (ascogenous hyphae), C: bao nang (ascocarp) trong bọc, D - J: các giai đoạn phát triển của của một nang (ascus) (Sharma, 1998)

Đồng thời có nhiều nhân kép trong một túi noãn và vách của túi noãn ngày càng phát triển chiều dài và chiều đứng gọi là khuẩn nang (ascogenous hyphae)(hình 4.2B) và những kép di chuyển vào các khuẩn nang này, các khuẩn nang phát triển dần dần (hình 4.2C) trong đó những tế bào mang $2n$ NST (một từ hừng khí và một từ noãn bào), phát triển thành cuống, từ đây các nang bắt đầu tạo thành ở đầu cuống với các tế bào mang n NST hình thành từ sự tách đôi của nhân kép (hình 4.2D – J) để tạo ra các bào tử nang (ascospore) chứa trong các nang (ascus).

5.2. Sự phát triển trực tiếp

Trong những nấm hạ đẳng, sự kết hợp tế bào chất (plastogamy) xảy ra ngay sau sự kết hợp nhân (karyogamy) và những tế bào nhị bội sẽ phát triển trực tiếp thành các nang, sau đó nhân sẽ giảm phân cho ra 4 hay 8 nhân đơn bội và tạo thành bào tử nang, trường hợp này thường gặp ở *Schizosaccharomyces*, *Saccharomyces*, *Dipodascus*, *Eramascus*....

6. Bao nang (Ascocarp)

Ngoại trừ nấm men và một số loài nấm thuộc Endomycetales, bao nang hình thành để chứa các túi noãn, nang, bào tử nang, hừng khí.... liên kết với nhau thành một thể quả hay bao nang.

Có bốn loại bao nang thường gặp trong ngành phụ này là:

6.1 Thể quả kín (Cleistothecium)

Bao nang hình cầu hoặc gần tròn và mở ra bên ngoài như trường hợp trong bộ Erysiphales, Eurotiales (hình 4.3A và hình 4.3B)

6.2 Thể quả mở (Apothecium)

Bao nang có dạng hình tách, ly.... thường gặp ở bộ Helotiales và Periales (hình 4.3C)

6.3 Thể quả dạng chai (Perithecium)

Bao nang có dạng như hình tam giác, mở ra ở miệng hay lỗ thường gặp ở lớp Pyrenomycetes (hình 4.3D)

6.4 Thể quả giả (Pseudothecium)

Bao nang giống như thể quả dạng chai nhưng có bầu chứa nhỏ và miệng lớn (hình 4.3E)

7.. Phân loại

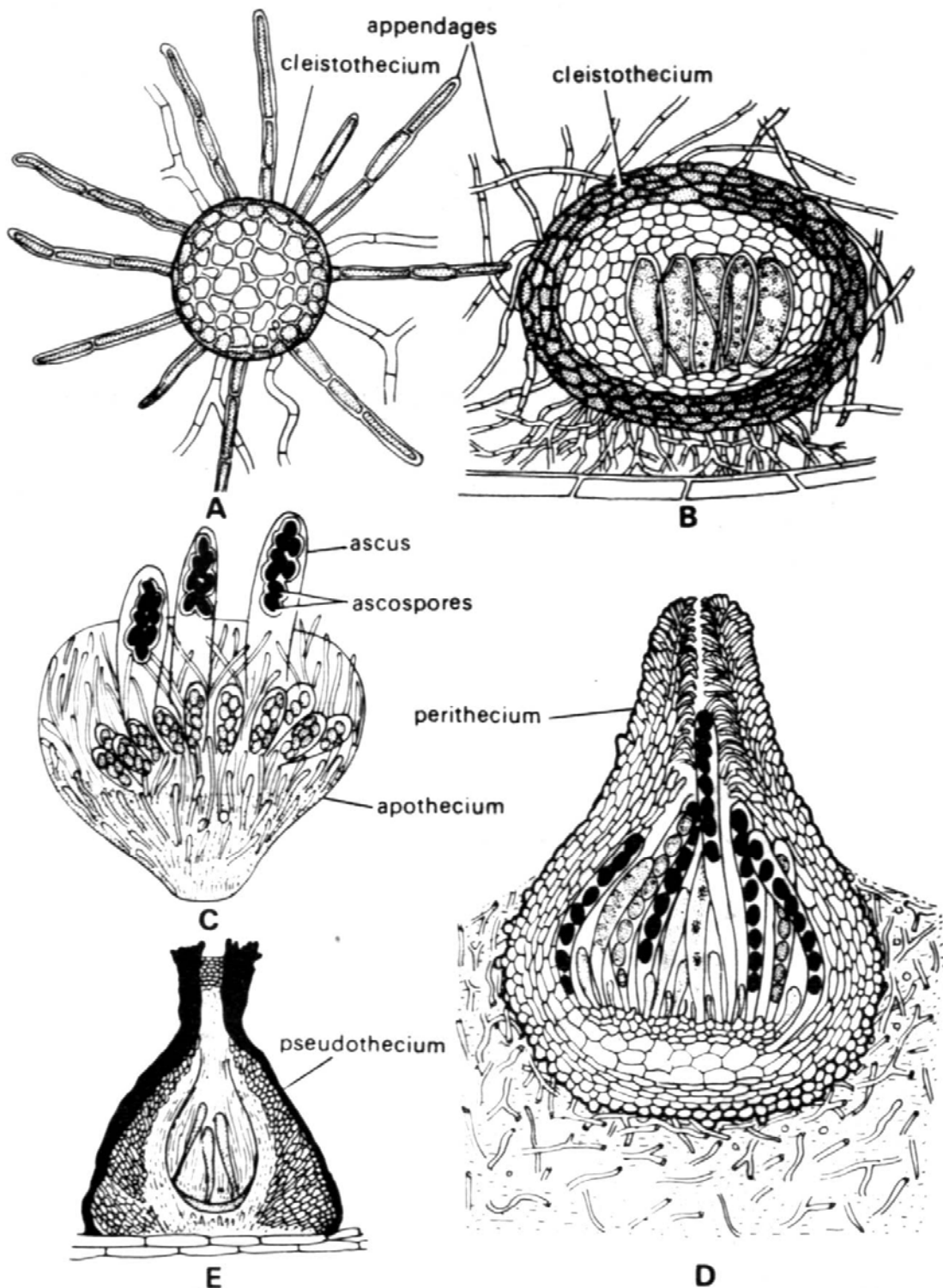
Ainsworth (1973) phân chia ngành phụ Ascomycotina thành 6 lớp: Hemiascomycetes, Loculoascomycetes, Plectomycetes, Laboulbeniomycetes, Pyrenomycetes và Discomycetes

7.1. Lớp Hemiascomycetes

Lớp ngành gồm những loài nấm có dạng đơn giản (đơn bào), tiêu biểu là nhóm NẤM MEN

Từ “YEAST” là từ để chỉ dạng đơn bào, phần này nảy chồi hay phân đôi (fission), cho nên Kregar van Riz (1973) nhiều nấm men thuộc ngành phụ Ascomycotina, có khi thuộc Basidiomycotina hay nấm bất toàn như:

- Ascomycetous yeasts
- Basidiomycetous yeasts
- Deuteromycetous yeasts



Hình 4.3. Các dạng bao nang: Thể quả kín [Cleistothecium](A và B), thể quả mở [Apothecium](C), thể quả dạng chai [Perithecium](D), thể quả giả [Pseudothecium](E) (Sharma, 1998)

Trong phần này, chỉ thảo luận về phần Ascomycetous Yeast.

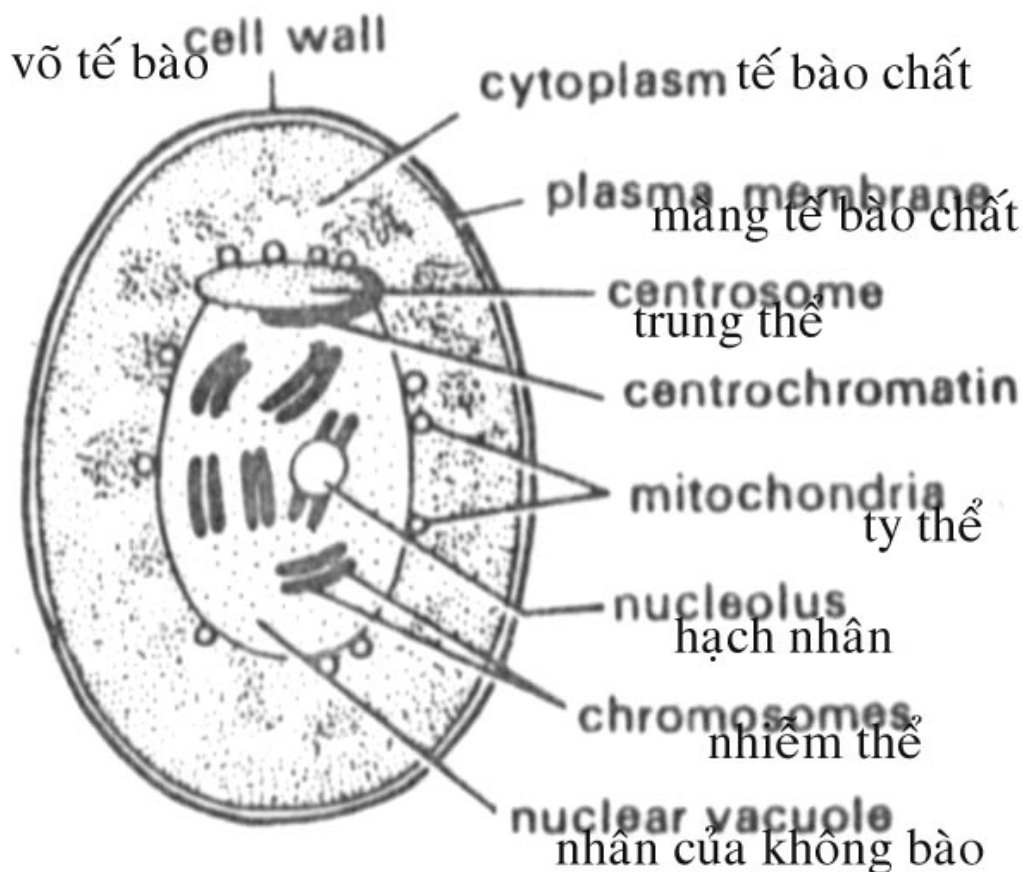
Bộ Endomycetales

Họ Saccharomycetaceae

Saccharomyces cerevisiae

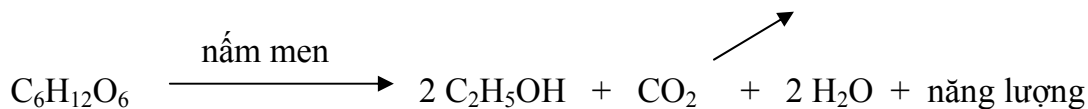
Giống [Chi] *Saccharomyces* có khoảng 40 loài (van der Walt, 1970) và các loài trong giống này được biết nhiều do chúng được ứng dụng trong làm nổi bánh, bia, rượu..., chúng hiện diện nhiều trong sản phẩm có đường, đất, trái cây chín, phần hoa.... Nấm men có hình bầu dục, gần tròn, kích thước khoảng 6 - 8 μm x 5 - 6 μm , vỏ tế bào cấu tạo bởi carbohydrat, lipid, protein dày khoảng 0,5 μm , màng tế bào chất, tế bào chất và nhân đã được trình bày chung ở phần “Tế bào vi sinh vật chân hạch”.

Nhân nấm men (hình 4.4) có phần trên là trung thể (centrosome) và centrochromatin và phần đáy của nhân có thêm không bào (vacuole), bên trong chứa 6 cặp nhiễm sắc thể (NST) và bên ngoài màng nhân có nhiều ti thể bám quanh.

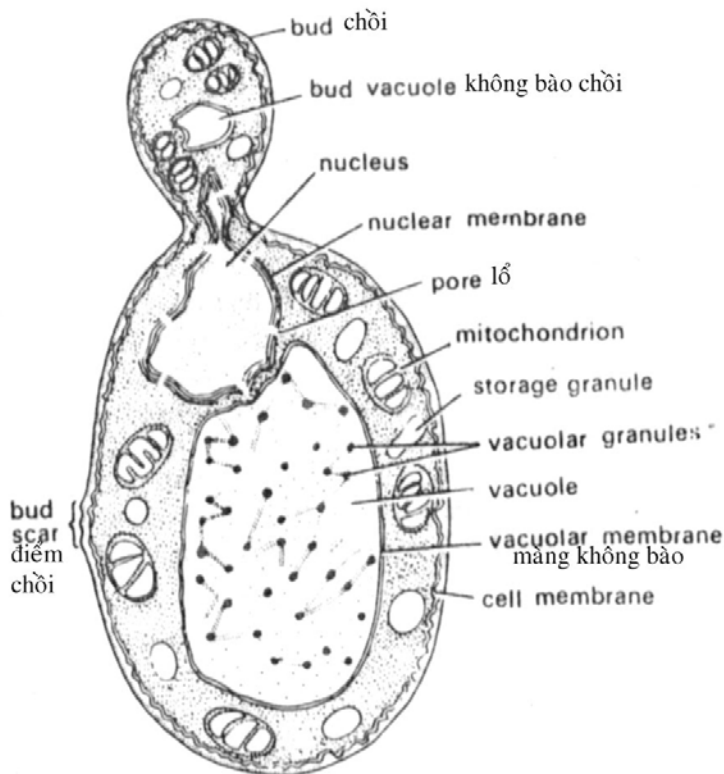


Hình 4.4. Nhân của nấm men với những thành phần đặc biệt (Sharma, 1998)

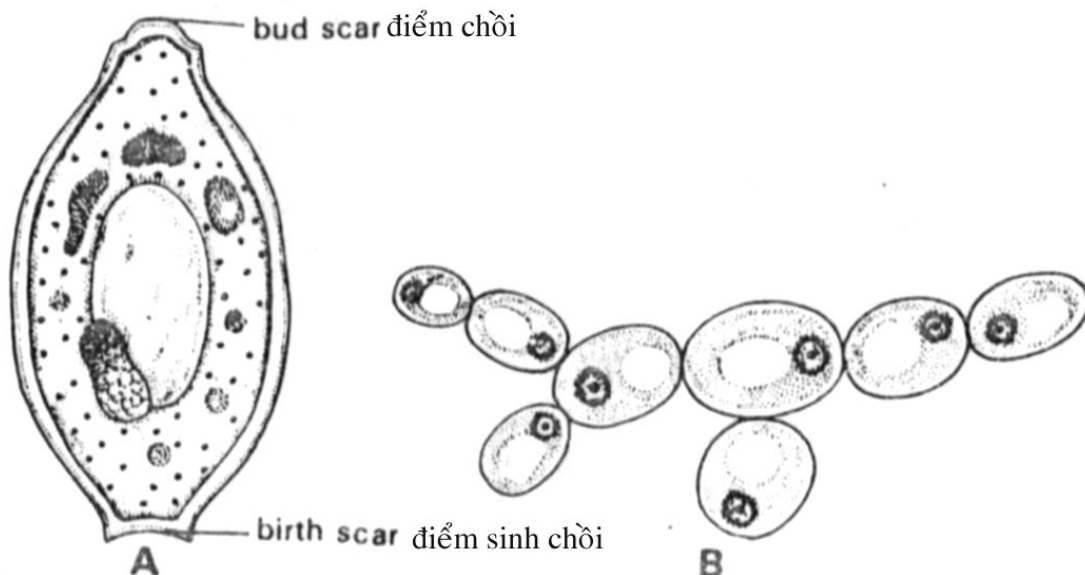
Nấm men là nhóm dị dưỡng, nguồn thức ăn chính là đường (sucroz, glucoz, fructoz....) và các nguyên tố khác, nhiều loài đặc biệt có thể sử dụng được tinh bột. Nói chung nấm men tổng hợp một số enzym cần thiết để có thể sử dụng các nguồn carbon trên và cuối cùng là sản phẩm rượu và khí carbonic



Sinh sản vô tính ở nấm men thường gặp nhất là nảy chồi (hình 4.5), theo Hartwell (1974) khi một chồi hoàn chỉnh sẽ phát triển ngay nơi ở đó chồi sẽ nối liền với tế bào mẹ (bud scar) và khi chồi rời ra tế bào mẹ gọi là điểm sinh sản (birth scar)(hình 4.6).



Hình 4.5. Nảy chồi ở nấm men (Sharma, 1998)

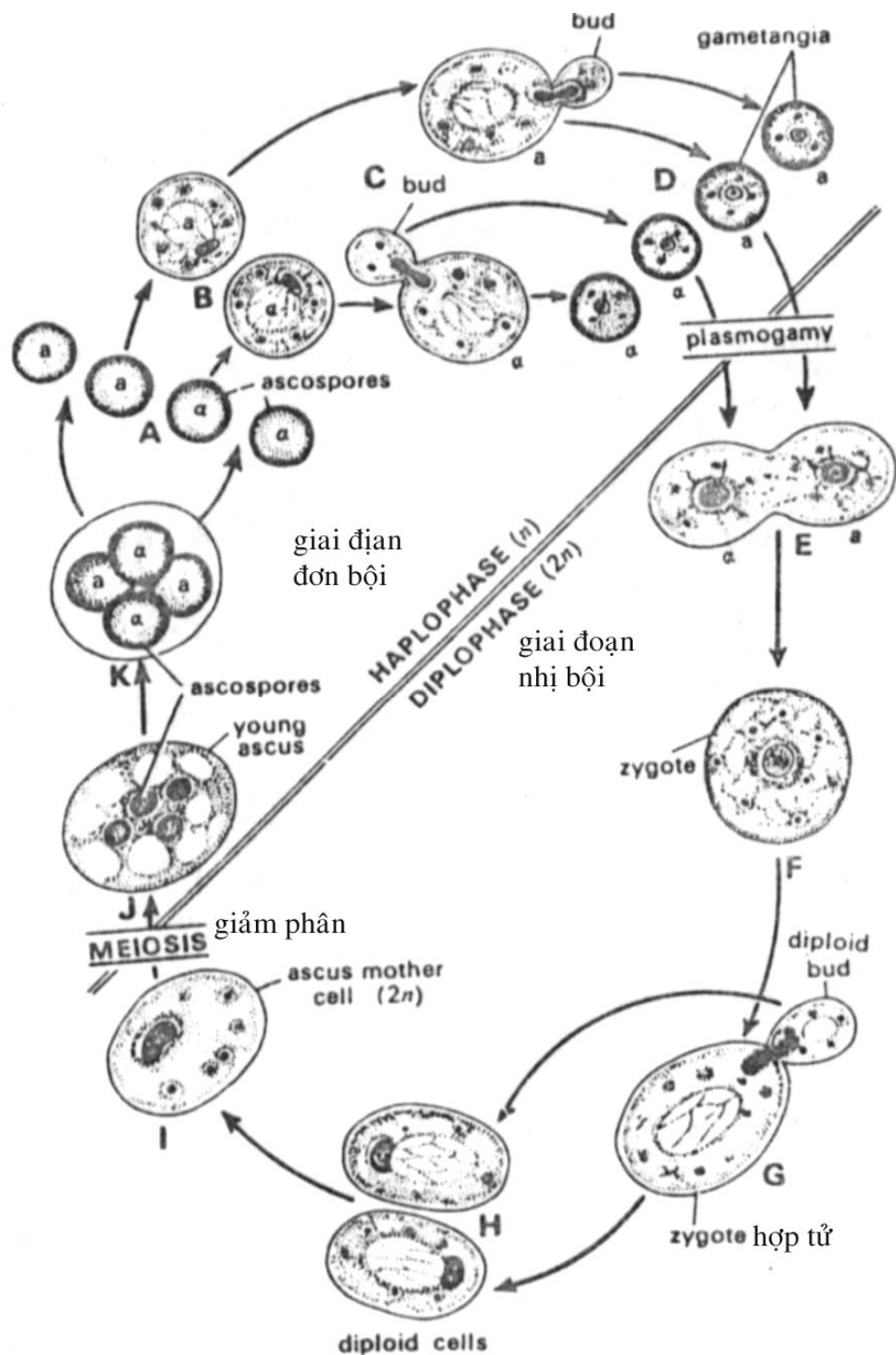


Hình 4.6. Các giai đoạn phát triển chồi và chồi tách ra khỏi tế bào mẹ (Sharma, 1998)

Sự phân đôi (fission) không nhận thấy ở *Saccharomyces cerevisiae* nhưng thường gặp ở *Schizosaccharomyces*.

* Sinh sản hữu tính

Nấm men không sinh ra các cơ quan sinh dục mà chúng sinh ra hai tế bào dinh dưỡng mà nhiệm vụ giống như các giao tử; Quá trình hợp tế bào chất (plasmogamy) và hợp nhân (karyogamy) xảy ra và thành lập tế bào nhị bội, nang và cuối cùng là bào tử nang thành lập trong nang (hình 4.7).



Hình 4.7. Giai đoạn sinh sản hữu tính ở nấm men *Saccharomyces cerevisiae* (Sharma, 1998)

Số bào tử nang tùy thuộc vào số lần phân chia nhân nhưng thường là 8, bào tử nang được giải phóng, nảy mầm để hình thành tế bào dinh dưỡng mới từ đây chúng sinh sản vô tính bằng sự nảy chồi hay phân đôi.

Tuy nhiên, sinh sản hữu tính không phải đơn giản như mô tả ở phần trên; theo Guilliermond (1949), nấm men có 3 loại chu kỳ sinh trưởng hay vòng đời khác nhau được mô tả ở 3 loại nấm men: *Saccharomyces cerevisiae*, *Saccharomyces ludwigii* và *Schizosaccharomyces octosporus*.

7.1.1. *Saccharomyces cerevisiae*

Đây là loài đị tản với 4 bào tử nang hình thành trong 1 nang với 2 bào tử nang mang gen α và 2 bào tử nang mang gen a, cả hai loại gen phát triển độc lập. Khi tiến hành tiếp hợp, mỗi loài α hay a sẽ tạo ra một chồi mang tính giao tử rồi hai giao tử tế bào α và a sẽ tiếp hợp thành tiếp hợp tử (zygote), sau đó tế bào tiếp hợp nảy chồi cho ra một tế bào giống hệt như tế bào tiếp hợp nhưng mang $2n$ NST, tế bào tiếp hợp phát triển thành nang (tế bào tiếp hợp to hơn tế bào dinh dưỡng và có hình bầu dục) và trong điều kiện môi trường bất lợi, tế bào tiếp hợp giảm phân để hình thành tế bào 4 tế bào đơn bội với 2 tế bào đơn bội mang gen α và 2 tế bào đơn bội mang gen a.

7.1.2. *Saccharomyces ludwigii*

Nấm men này bắt đầu với 4 bào tử nang A_1 , A_2 , A_1 , và A_2 trong một nang mỏng vỏ; 4 bào tử nang này sẽ hoạt động như các giao tử.

Sự tiếp hợp với A_1 và A_2 và cuối cùng thành lập 2 tế bào tiếp hợp nhị bội (hình 5.8) trong 1 nang, mỗi tế bào tiếp hợp nảy mầm với một ống mầm (germ tube) thò ra ngoài, ống mầm là một loại tế bào đa nhân và hoạt động như một sợi khuẩn ty nhị bội và cuối cùng phát triển thành 1 tế bào nhị bội và được xem như một nang. Nhân của tế bào nhị bội với hai là A_1 và hai là A_2 ; Như vậy, *Saccharomyces ludwigii* có vòng đời hoàn toàn là nhị bội và tế bào đơn bội chỉ ở giai đoạn bào tử nang để hình thành một nang và tiếp hợp để tạo tế bào tiếp hợp.

7.1.3. *Schizosaccharomyces octosporus*

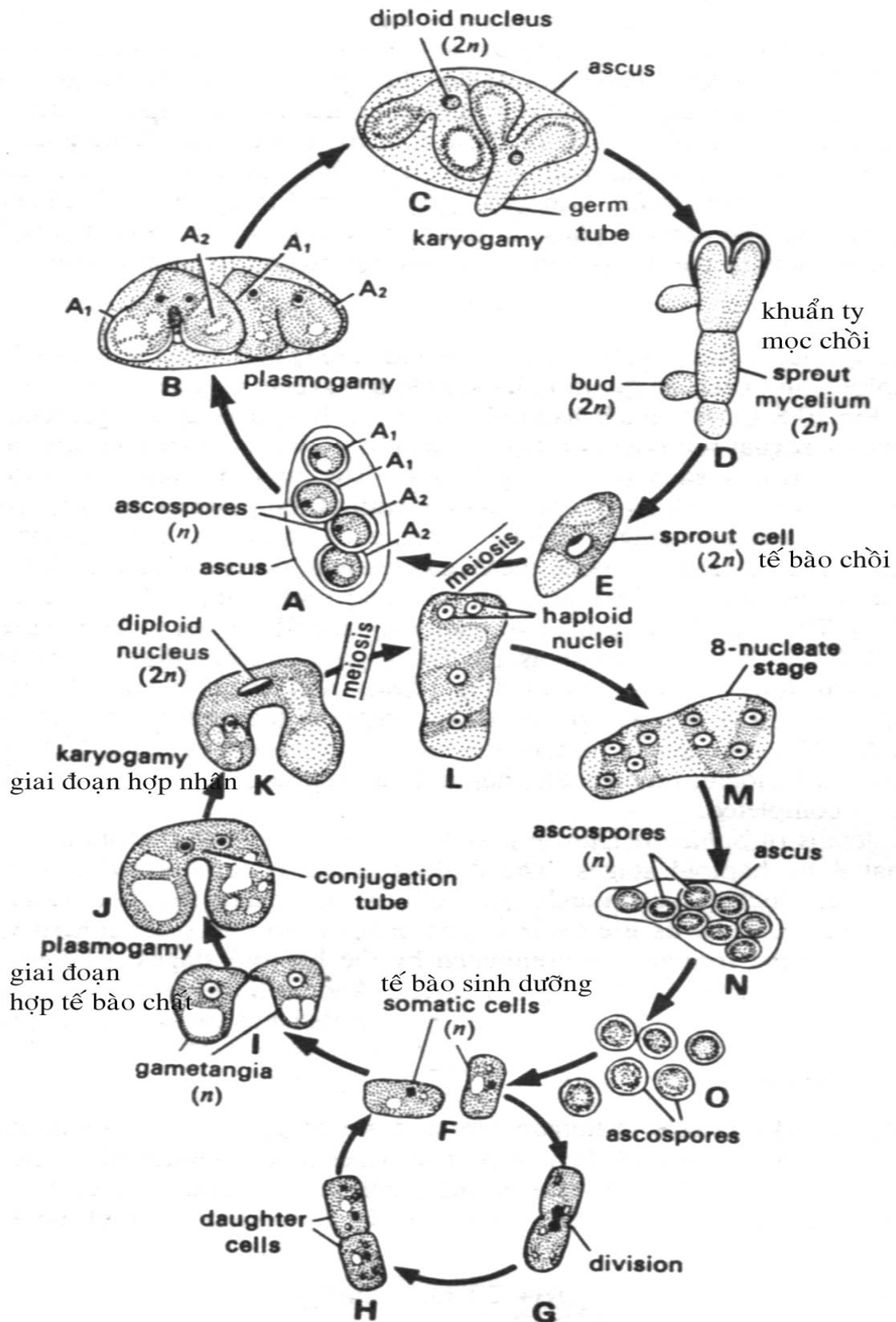
Đây là loài nấm đồng tán, tế bào dinh dưỡng là đơn bội và phân đôi thành 2 tế bào con (hình 4.8), mỗi tế bào đơn bội là tế bào giao tử và sinh sản hữu tính xảy ra với hai tế bào tiến gần lại nhau và mọc ra một chồi (prothallium) và tiếp xúc với nhau tạo thành một đường hay một ống thông với nhau gọi là ống tiếp hợp (conjugation tube) hay kênh tiếp hợp (conjugation canal), nhân của hai tế bào giao tử di chuyển vào trong ống này và tiến hành tiếp hợp tại đây rồi hình thành nhân nhị bội, tế bào chất của hai giao tử này hợp nhau thành tế bào tiếp hợp sau đó tạo thành một nang. Nhân tế bào

hợp tử phân chia lần đầu là giảm phân để thành 4 nhân đơn bội rồi tiếp đến là phân chia thành 8 nhân và 8 nhân này thành 8 bào tử nang và chu kỳ sinh trưởng hoàn tất.

Như vậy, nấm men *Schizosaccharomyces octosporus* có chu kỳ sinh trưởng đối xứng với *Saccharomyces ludwigii* chủ yếu là giai đoạn đơn bội.

Tầm quan trọng kinh tế của nấm men

Nấm men giữ vai trò quan trọng trong đời sống con người và đặc biệt trong những lĩnh vực sau:



Hình 4.8. Chu kỳ sinh trưởng của *Saccharomyces ludwigii* (A - E), chu kỳ sinh trưởng của *Schizosaccharomyces octosporus* (F - O) (Sharma, 1998)

1. Nấm men có khả năng lên men rượu trong điều kiện kỵ khí để tạo thành rượu và khí carbonic nhờ có một hệ thống các enzym. Ngoài ra, chúng còn làm men bánh nổi, rượu nho, bia.
2. Chúng còn tạo ra những sản phẩm phụ như glycerol, acit béo, acit hữu cơ...
3. Nấm men trộn với tinh bột để tạo thành bánh men và được sử dụng rộng rãi trên thế giới
4. Nấm men có thành phần vitamin cao và protein tương đương với thịt
5. Một số loài nấm men được dùng để sản xuất xirô và những sản phẩm tương tự.
6. Một số loài nấm men như *Ashbya*, *Nematospora*, *Spermophthora*, *Eramothecium* ký sinh trên da người, gia súc và những hoa màu khác.

7.2 Lớp Plectomycetes

7.2.1 Đặc tính tổng quát

1. Nấm trong lớp này có khuẩn ty phát triển, phân nhánh và có vách ngăn ngang
2. Khuẩn ty phát triển cộng bào tử (conidiophore) và tạo đính bào tử (conidia)
3. Nhiều loài trong lớp này có cơ quan sinh dục phát triển nhất là cơ quan sinh dục Γ
4. Khuẩn ty tạo nên quả thể hay bào nang
5. Nang phát triển từ khuẩn ty với 8 bào tử nang
6. Bào tử nang tạo thành túi hay bong
7. Bào nang chủ yếu là Tử nang cầu (thể quả dạng cầu)

7.2.2 Phân loại

Alexopoulos và Mim (1979) chia lớp này thành 4 lớp phụ trong đó lớp phụ Plectomycetidae có 5 bộ trong đó 2 bộ Eurotiales và bộ Erysiphales

Bộ Eurotiales

1. Chủ yếu gồm các họ sống hoại sinh, nhiều khi ký sinh trên động vật, thực vật và gây ra bệnh trên da, lông, tóc, cây trồng...
2. Nhiều loài chịu được nhiệt độ cao hay kháng nhiệt
3. Sinh sản chủ yếu là đồng tán, chỉ có một ít là dị tán
4. Nang không có lỗ (pore) hay cửa miệng
5. Bào tử nang thường là dạng đơn bào

Họ Eurotiaceae

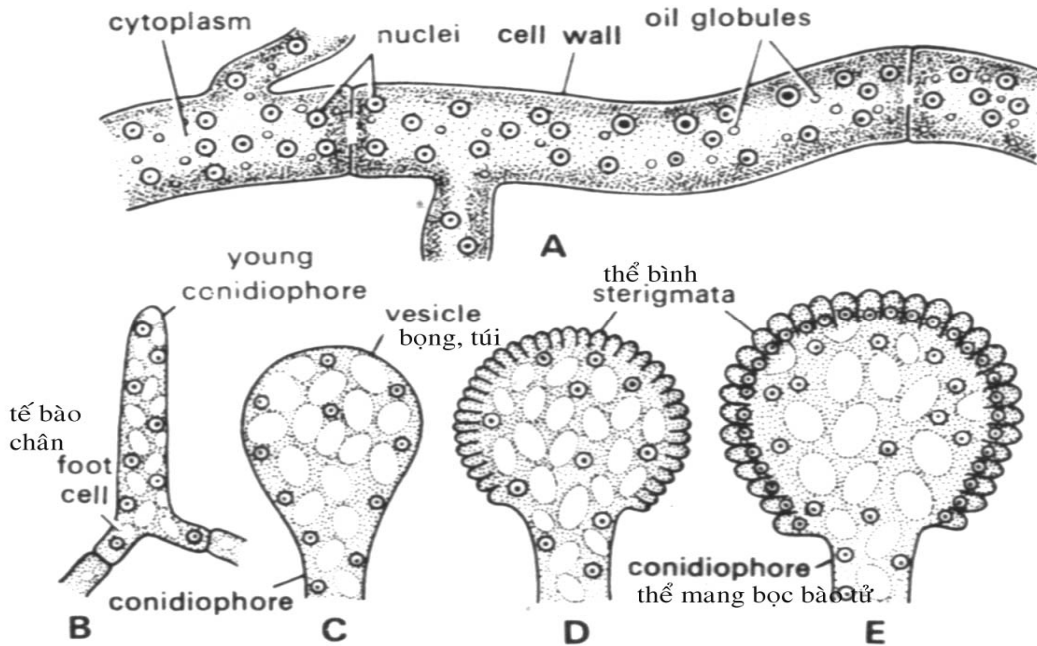
Điểm chính trong họ này là Tử nang cầu của bào nang và bào tử đính là một tế bào đặc biệt gọi là thể bình (phialide)

* Giống [*Chi*] *Aspergillus*

Chi này có khoảng 200 loài và phát tán khắp mọi nơi trong tự nhiên; giống này có nhiều tạo ra độc tố aflatoxin (*Aspergillus flavus*), gây bệnh trên da, lông, cây trồng nhưng cũng nhiều loài tổng hợp acit citric, acit gluconic, enzym, kháng sinh....

Khuẩn ty phân nhánh, có vách ngăn ngang hoàn chỉnh (hình 4.9), nhiều khuẩn ty phát triển trên bề mặt cơ chất để hấp thu chất dinh dưỡng; đặc biệt ở vách ngăn

ngang có một lỗ nhỏ để cho tế bào chất thông thương qua lại giữa hai tế bào; Khuẩn ty đứt thành khúc và mỗi khúc hay đoạn có thể phát triển cho ra một khuẩn ty mới.



Hình 4.9. Nấm *Aspergillus* với khuẩn ty, cộng bào tử, túi và thể bình (Sharma, 1998)

**** Sinh sản vô tính**

Khuẩn ty hình thành một cộng mang túi bào tử (conidiophore) và bào tử đính (conidia) (hình 4.10) với cộng mang túi bào tử không vách ngăn và không xuất phát từ tế bào chân (foot cell). Túi hay bong (vesicle) là tế bào đa nhân và phát triển bề mặt gắn liền với thể bình (phialide hay sterigmata). Thể bình với bậc 1 hay bậc 2, mỗi thể bình là cấu trúc đa nhân và trên đầu thể bình tạo thành một chuỗi bào tử đính, những bào tử non ở trong và càng xa càng già; bào tử trưởng thành sẽ phóng thích vào không khí và nảy mầm.

**** Sinh sản hữu tính**

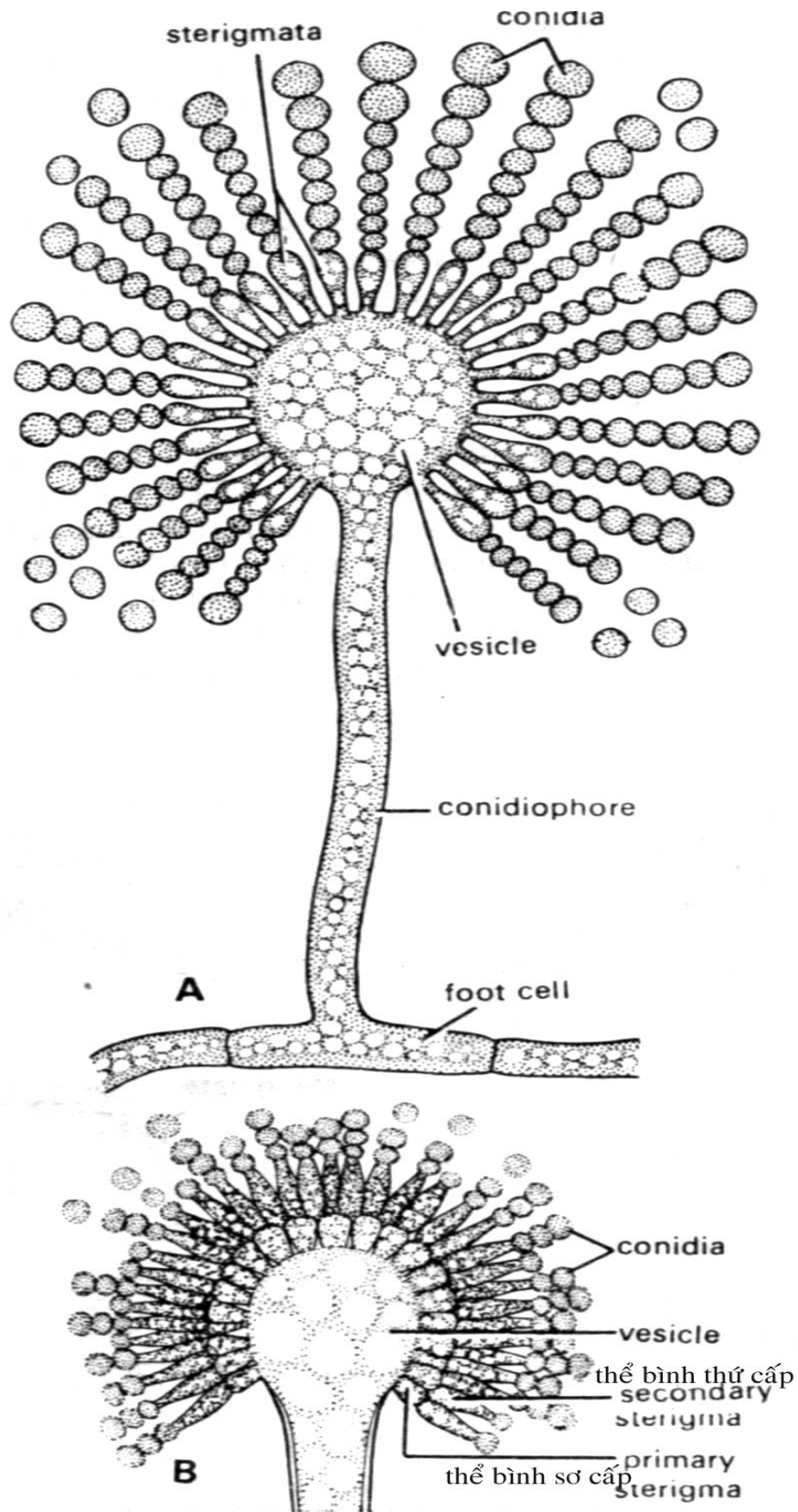
Sinh sản hữu tính chỉ được phát hiện ở một vài loài, chúng thành lập những bộ phận sinh dục là túi đực (hùng khí) (antheridia) và túi noãn (ascogonia).

a. Noãn phòng:

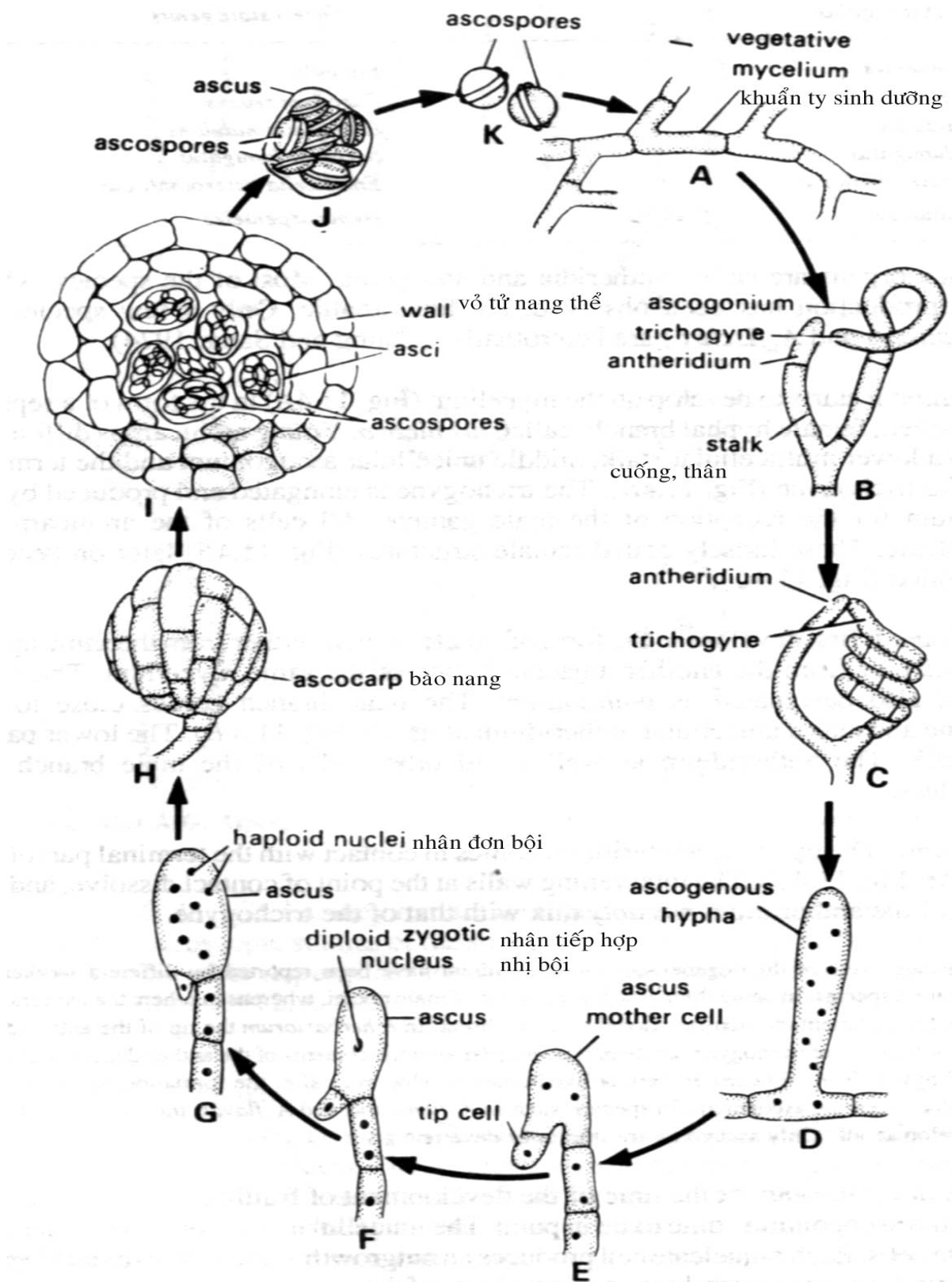
Phát triển từ khuẩn ty (hình 4.11) ở thể có vách ngăn đồng thời tách ra một bộ phận E gọi là **cuống túi noãn** (archicarp), **ống noãn bào** (trichogyne) kéo dài và tạo thành noãn phòng để kết hợp với giao tử, tất cả tế bào của cuống túi noãn là đa nhân và cuống lại giống như đồng tiền hay vòng xoắn.

b. Hùng cơ:

Hùng cơ phát triển trong nhánh chung với túi noãn, sau đó nhánh này phát triển thành giao tử Γ (pollinodium), nhánh này tiến tới ống noãn bào và cắt phần ra gọi là hùng cơ, phần còn lại gọi là cuống hay thân (stalk), hùng cơ cũng là những tế bào đa nhân.



Hình 4.10. Nấm *Aspergillus* với tế bào chân tạo cộng bào tử, túi và bào tử đỉnh (Sharma, 1998)



Hình 4.11. Chu kỳ sinh sản hữu tính ở nấm *Aspergillus* (Sharma, 1998)

c. Phối hợp tế bào chất (plasmogamy)

Đầu của hừng cơ tiếp xúc với ống noãn bào và vách tế bào của hai đầu này tan ra để hai tế bào chất này trộn với nhau

d. Phát triển bào nang :

Khi bắt đầu hợp nhân, nhân đơn bào trong túi noãn sẽ nhân đôi, mỗi tế bào nhị bội tạo ra sợi noãn (ascogenous hyphae), hai nhân của mỗi sợi noãn tiếp tục phân chia và tạo thành sợi noãn đa nhân, có vách ngăn ngang, cuối cùng tế bào cuống lại thành tế bào đơn nhân, như vậy trong mỗi tế bào có vách ngăn của sợi noãn có hai nhân và sẽ phát triển thành tế bào nang sau này (gồm một Γ và một E). Hai nhân trong nang sẽ tạo thành nhân tiếp hợp nhị bội; Nhân nhị bội trong nang giảm phân thành 4 nhân đơn bội và mỗi nhân đơn bội sẽ đẳng phân để cho 8 nhân đơn bội, mỗi nhân sẽ hình thành màng bao và phát triển thành một nang bào tử.

Như vậy nang và bào tử nang phát triển từ sợi noãn và nhiều sợi noãn phát triển tạo ra một bao nang vách dày chứa nhiều nang bên trong và nhiều bao nang nằm trong một túi lớn có vách gồm nhiều lớp tế bào gọi là túi bào tử (peridium) trông giống như một trái banh tiêu quả cho thể quả của bao nang gọi là **Tử nang thể** (Cleistothecium). Nang chứa 8 bào tử nang và khi bào tử nang trưởng thành thì vỏ nang vỡ ra và bào tử nang nằm trong Tử nang thể và khi nào Tử nang thể vỡ ra thì bào tử phóng thích ra bên ngoài.

e. Bào tử nang:

Mỗi bào tử có đường kính khoảng 5 μm , vỏ bào tử có một đai mỏng bên ngoài và mỗi bào tử nang nảy mầm cho một khuẩn ty mới.

** Giống [Chi] *Penicillium*

Có hơn 100 loài được mô tả trong giống này, *Penicillium* có những đặc điểm chung với *Aspergillus* nhưng chúng có những đặc thù đã khiến cho nhiều nhà phân loại xếp chúng riêng hay đặt tên khác như *Talaromyces*, *Carpenteles*.

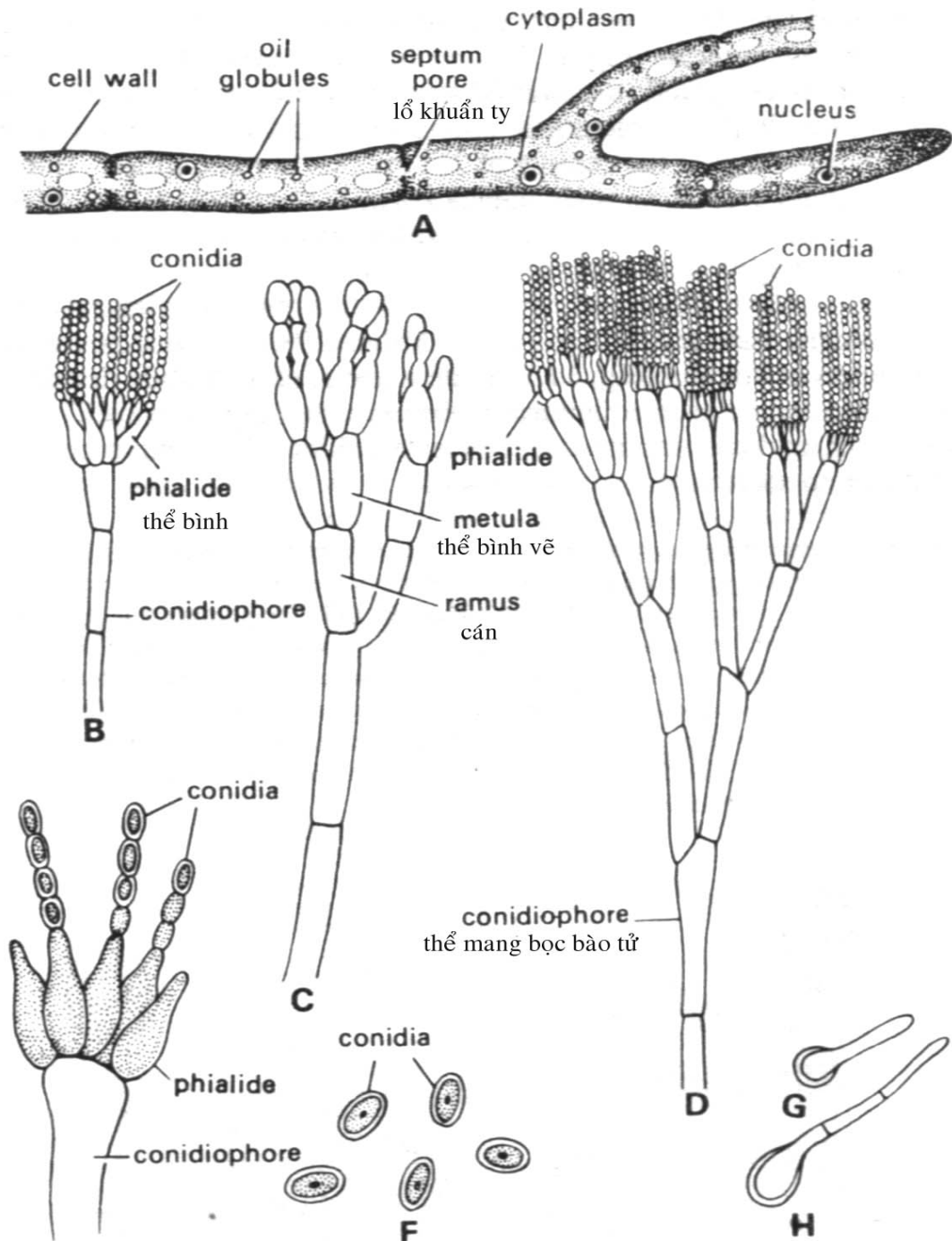
Penicillium đặc trưng cho giống mốc xanh, chúng thường ở trên vỏ cây có mùi, phô mai và nhiều loại trái cây khác, da và nhiều loại thức ăn khác. *Penicillium notatum* là loài tổng hợp penicillin giúp ích cho con người, *Penicillium griseofulvum* tổng hợp griseofulvin là một loại thuốc trị nấm; nhiều loại phô-mai lên men từ *Penicillium camenberi* và *Penicillium roqueforti* nhưng cũng có những loài làm hư hỏng trái cây như *Penicillium digitatum*, *P. italicum* và *P. expansum*. Trái cây có mùi và phô-mai là 2 sản phẩm rất thu hút bào tử *Penicillium* trong không khí.

Khuẩn ty của *Penicillium* phân nhánh, nhiều khuẩn ty có vách ngăn ngang và ngay chính khuẩn ty này có khả năng hấp thu chất dinh dưỡng để tạo ra cộng bào tử và đính bào tử; Mỗi tế bào thường có một nhân nhưng nhiều khi có những tế bào có nhiều nhân, mỗi đoạn khuẩn ty có thể phát triển thành sợi khuẩn ty mới (hình 4.12).

Sinh sản vô tính

Penicillium sinh sản vô tính với cộng bào tử và đính bào tử, cộng bào tử có thể không phân nhánh, phân nhánh bậc 1, 2 hay 3.... và tận cùng của cộng bào tử là các thể bình, nếu cộng bào tử không phân nhánh thì tận cùng là các thể bình và các chuỗi đính bào tử giống như cây cọ vẽ của các họa sĩ nên còn gọi là **thể bình vẽ** (metulae), **cán** (ramus) và **cọ vẽ** (penicillus). Đính bào tử có dạng tròn có vách láng hay xăn xù

Giáo trình Nấm học - Biên soạn: PGs. Ts. Cao Ngọc Diệp
 nhưng chỉ có đơn nhân nhưng cũng có khi chúng có đa nhân. *Penicillium* có đỉnh bào tử mang màu xanh đặc trưng và phát tán dễ dàng bởi gió và không khí.

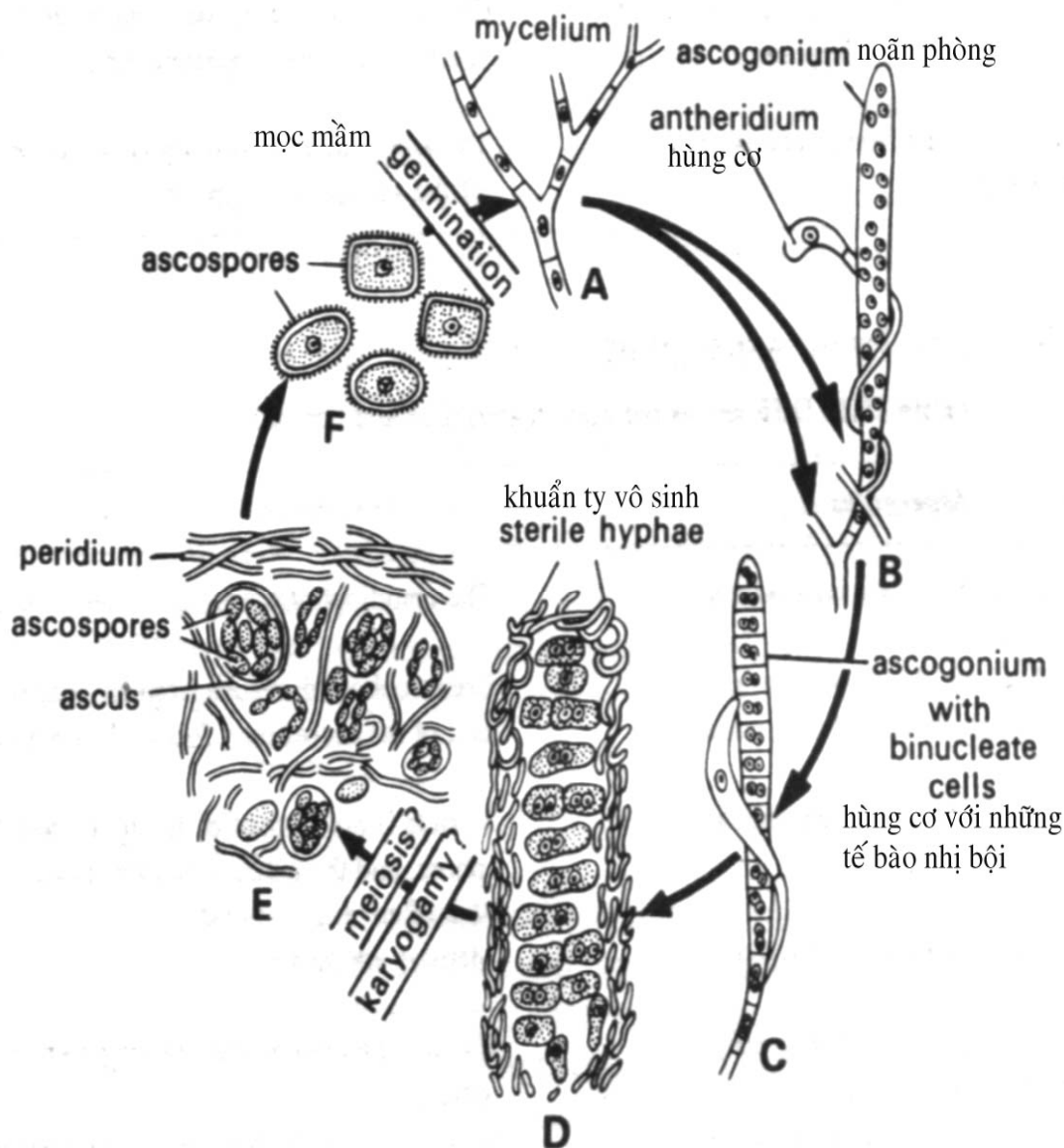


Hình 4. 12. Nấm *Penicillium* với cộng bào tử, đỉnh bào tử, cán, thể bình vẽ, thể bình (Sharma, 1998)

Sinh sản hữu tính

Chỉ có một vài loài trong giống này có sinh sản hữu tính như *Penicillium vermiculatum*, *Penicillium stipitatum*

Khuẩn ty chứa những tế bào đơn nhân phát triển thành túi noãn đơn nhân, túi noãn kéo dài và phân chia nhiều lần để cho ra khoảng 64 nhân, đồng thời, một túi đực cũng phát triển và quần lấy túi noãn đa nhân đó (hình 4.13).



Hình 4.13. Sinh sản hữu tính ở nấm *Penicillium vermiculatus* (Sharma, 1998)

Đầu của hùng cơ đâm xuyên vào noãn phòng, cùng lúc noãn phòng thành lập vách ngăn để chia ra từng tế bào chứa hai nhân, nhân của noãn phòng sinh sản nhiều trong hùng cơ (điều này cho thấy hùng cơ phát triển nhiều nhưng vẫn không có tác dụng); Từ những tế bào nhị bội của noãn phòng phát triển thành sợi noãn, nhân trong sợi noãn phân cắt và hình thành nhiều nang bên trong. Nhiều tác giả không quan sát quá trình thực sự hợp nhân và giảm phân nhưng hai nhân của mỗi noãn phòng phải hợp lại thành tế bào nhị bội trong các nang và nhân tiếp hợp này phải trải qua giai đoạn giảm phân

để tạo thành 8 nang bào tử trong mỗi nang; Nang có hình gần tròn và vách nang sẽ vỡ để phóng bào tử nang nằm trong Tử nang cầu, mỗi bào tử nang nảy mầm cho ra một khuẩn ty mới.

Bảng 4.1. Sự điểm khác biệt chính giữa nấm *Aspergillus* và *Penicillium*

TT	Giống <i>Aspergillus</i>	Giống <i>Penicillium</i>
1	Cộng bào tử không phân chia và không có vách ngăn ngang	Cộng bào tử phân chia và có vách ngăn ngang
2	Cộng bào tử phát triển từ một tế bào gọi là tế bào chân	Cộng bào tử phát triển từ một vài tế bào của khuẩn ty, không có tế bào chân
3	Mỗi cộng bào tử mở rộng trong một túi tận đầu	Túi không hình thành ở đầu cộng bào tử và phát triển thành cọ vẽ
4	Cán không hiện diện bên dưới thể bình	Cán hiện diện bên dưới thể bình
5	Đỉnh bào tử trưởng thành có màu vàng, nâu, đen	Đỉnh bào tử có màu xanh lục
6	Vách của Tử nang cầu dày	Vách của tử nang cầu mỏng hơn

7.3. Lớp Pyrenomycetes

Lớp này có 4 bộ Erysiphales, Meliicales, Coronophorales và Sphaeriales, trong đó 2 bộ Erysiphales và Sphaeriales quan trọng sẽ được mô tả dưới đây:

Bộ Erysiphales

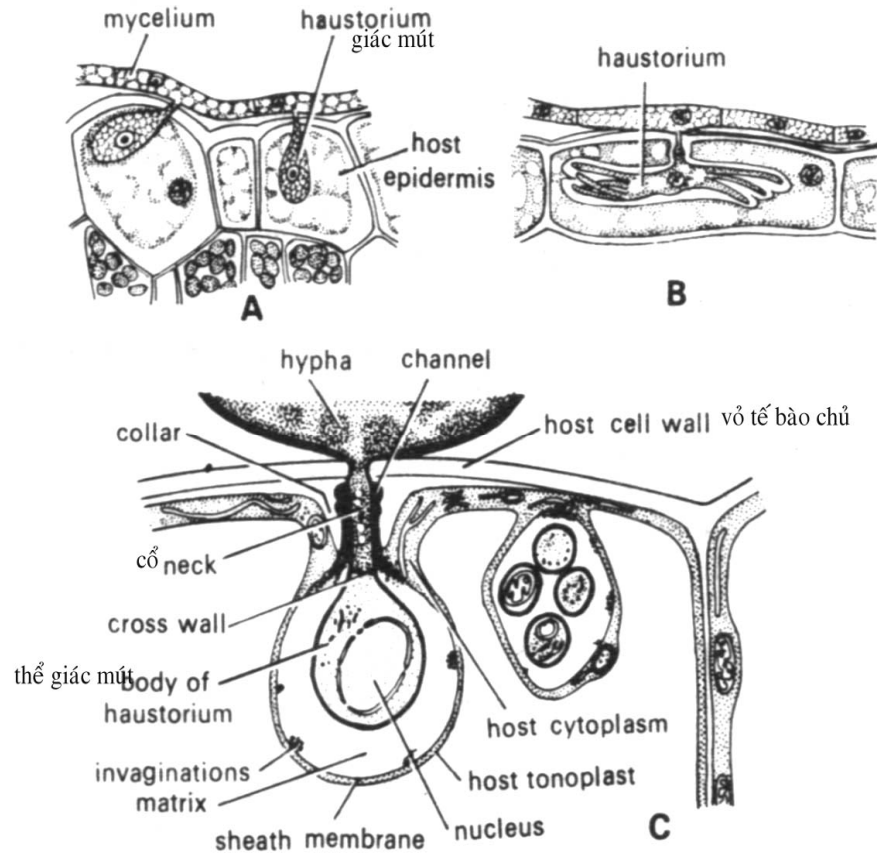
Họ Erysiphaceae

* Giống [chi] *Erysiphe*

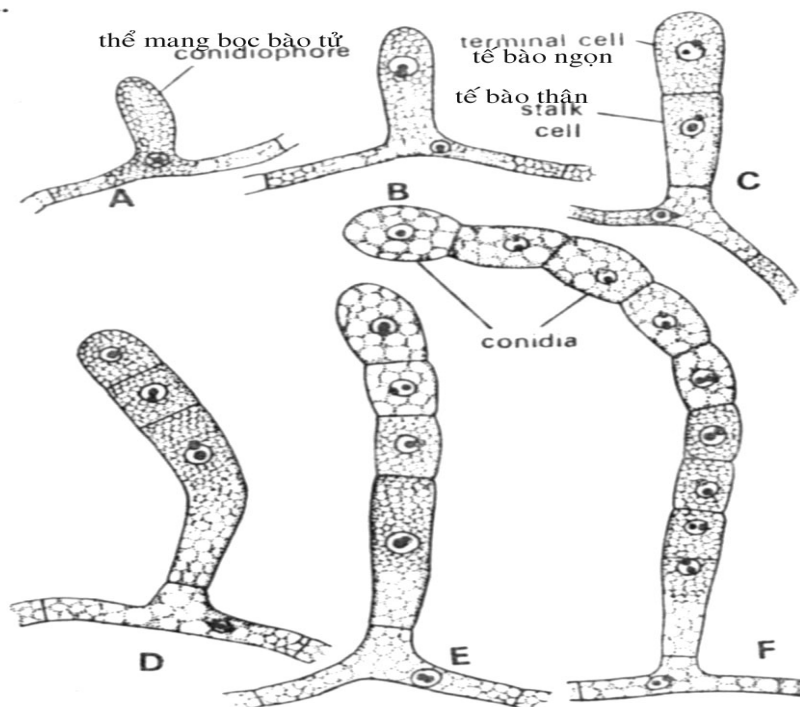
Giống này gây ra bệnh đốm phấn (powdery mildews) trên nhiều loại cây trồng đặc biệt là lúa mì (*Erysiphe graminis*), đậu pea (*Erysiphe polygoni*) và dưa (*Erysiphe cichoracearum*); giống này có khuẩn ty phát triển trên tế bào biểu bì của cây chủ, khuẩn ty gồm những đoạn ngắn, đơn nhân (hình 4.14), từ đây chúng ăn sâu, phân nhánh vào trong nhu mô để lấy chất dinh dưỡng. Từ đây, nhiều cộng bào tử phát triển trong 2 - 3 ngày để hình thành các đỉnh bào tử nên trông giống một lớp bụi phấn dễ phát tán theo gió. Đỉnh bào tử là sự phân đoạn khuẩn ty và đơn nhân, có hình dạng gần tròn và chứa đến > 70% lượng nước nhưng khi gặp ký chủ thích hợp thì chúng nảy mầm dễ dàng ngay trong điều kiện ẩm độ rất thấp (hình 4.15).

@. Sinh sản hữu tính

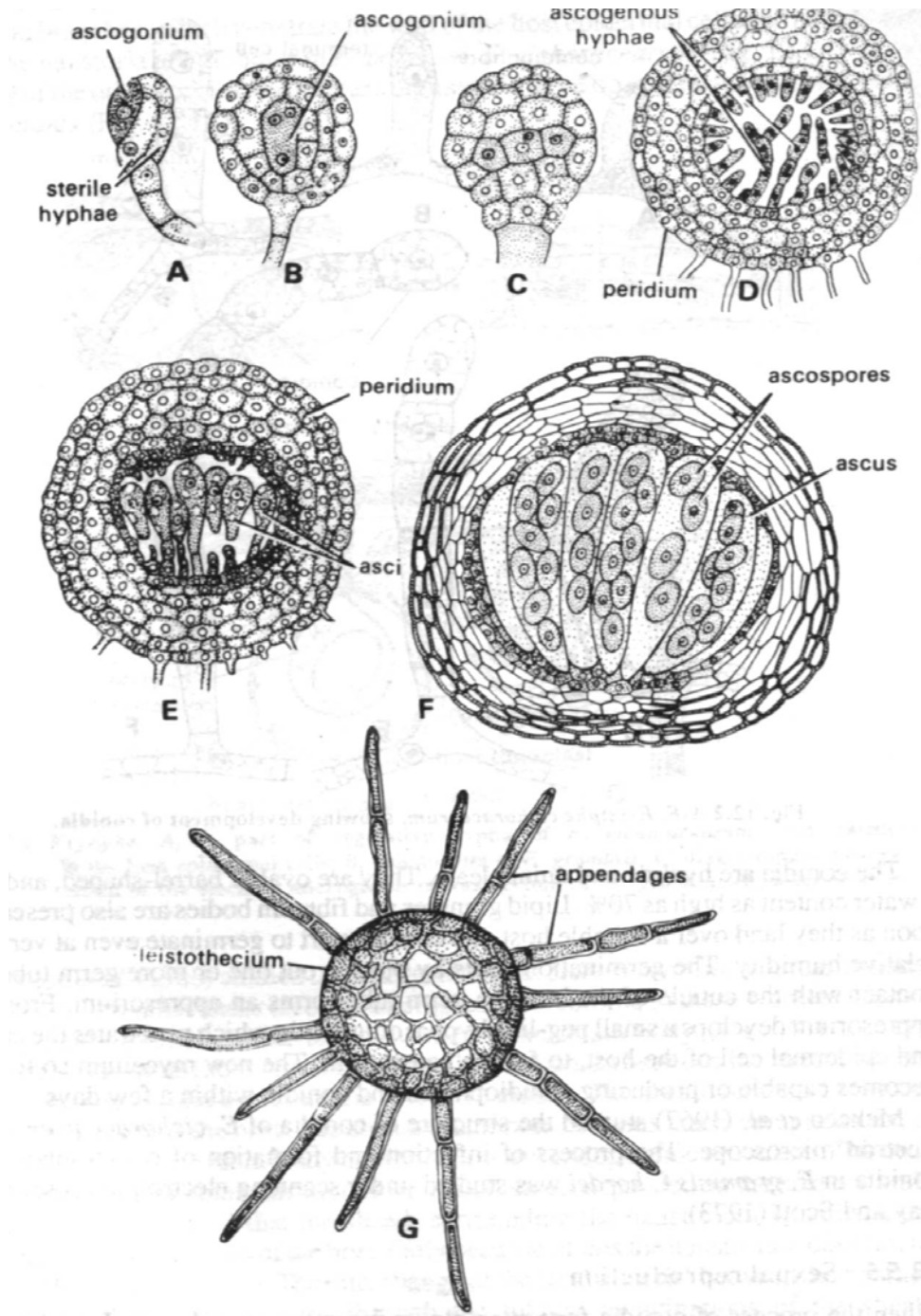
Hình thức sinh sản hữu tính của nấm này thường xảy ra vào cuối mùa lũ; hầu hết các loài là đồng tản, chỉ có vài loài là dị tản. Khuẩn ty phát triển thành nhánh đặc biệt và cơ quan sinh dục (hình 4.16); Cơ quan sinh dục Γ và E gần như phát triển song song hay trước sau một chút nhưng luôn luôn đi đôi với nhau; hai phần đầu của cơ quan sinh dục Γ và E tiếp xúc với nhau thông qua một lỗ, nhân và một số tế bào chất của túi đực chuyển sang túi noãn và sự tiếp hợp 2 bộ phận này xảy ra.



Hình 4. 14. Sự phát triển của nấm *Erysiphe* trên tế bào biểu bì lá (Sharma, 1998)



Hình 4.15. Sự sinh sản vô tính của nấm *Erysiphe* tạo ra đỉnh bào tử như bụi phấn (Sharma, 1998)



Ascogonium = noãn phòng, peridium = vỏ túi bào tử, leistotheций = tử nang thể

Hình 4.16. Sinh sản hữu tính ở nấm *Erysiphe aggregata* (A - F); Tử nang cầu của *Erysiphe polygona* (Sharma, 1998)

Sau đó các nang gia tăng kích thước và sự hoà hợp nhân để hình thành nhân hợp tử ($2n$ NST)(synkaryon), nhân hợp tử giảm phân rồi đẳng phân để cuối cùng cho ra 8 nang bào tử chứa n NST. Số lượng bào tử thay đổi từ 2 đến 8 tùy mỗi loài; Các thể sinh dục phát triển lớn dần thành một túi, bong đầy gọi là Túi nang cầu với 6 đến 10 lớp tế bào có màu nâu xậm đặc thù như *Erysiphe graminis*, nhờ đó lớp vỏ dày Túi nang cầu có thể chịu đựng qua suốt mùa đông và khi gặp ký chủ thích hợp thì mỗi bào tử

nang phóng thích từ nang cầu sẽ tạo ra một ống mầm và nhanh chóng phát triển thành một khuẩn ty non, theo Moseman và Powers (1957) bào tử nang của *Erysiphe graminis* có thể sống sót đến 13 năm.

Bộ Sphaeriales

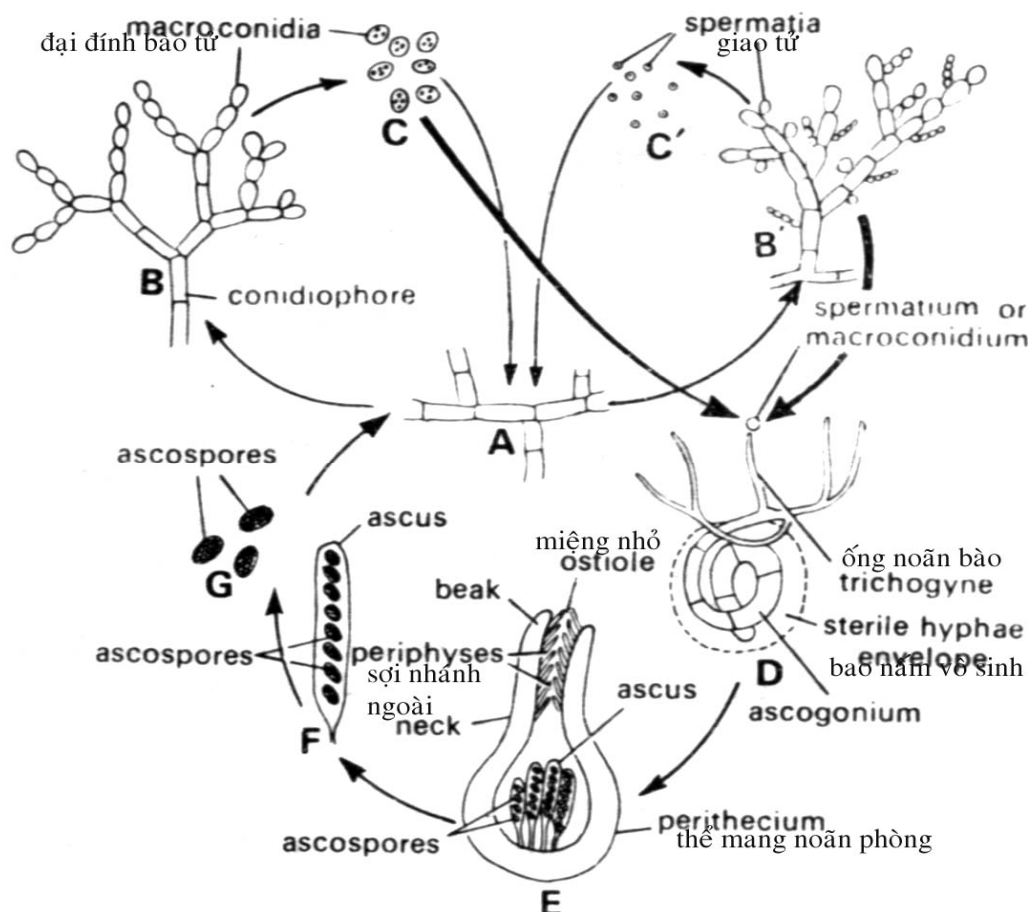
Đặc điểm của bộ là thành lập nang bào có lỗ nhỏ (ostiolate)

Họ Sordariaceae

Bào nang dạng chai có màu nâu sậm, lỗ nhỏ ở bào nang được nối liền bởi một sợi (periphyse), bào tử nang có màu nâu xậm khi chín, có chất nhầy, trong họ này có giống *Neurospora* là điển hình cho họ.

* Giống [Chi] *Neurospora*

Giống này không lạ gì với các nhà Nấm học, di truyền học và sinh hoá học, và nó được dùng để nghiên cứu về các qui luật di truyền rất phổ biến nay còn gọi là “Drosophila” của Thực vật, nhờ có nó mà các di truyền học tìm ra một nhánh gọi là KHOA HỌC ĐƠN BỘI (Haploid Science); Từ *Neurospora* mà người ta đề ra thuyết “One gene - one enzyme”.



Hình 4.17. Sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính ở nấm *Neurospora crassa* (Sharma, 1998)

Neurospora là loài nấm hoại sinh, chúng có mặt khắp mọi nơi (rễ, lá, da, lông, đất), đặc biệt là trên bánh mì như *Neurospora crassa* tạo ra loại mốc xám, đỏ (*N. sitophila*), khuẩn ty phân nhánh, đa bào (hình 4.17), chúng tạo ra cộng bào tử phân nhánh với một số lớn đỉnh bào tử có màu xám, hình bầu dục, đa nhân có kích thước lớn nên gọi là **đại bào tử đỉnh** (macroconidia); Loại **đỉnh bào tử tiểu** (microconidia) còn gọi là giao tử Γ (spermatia), cả hai đại và tiểu đỉnh bào tử nảy mầm dễ dàng trên cơ chất để cho ra một số khuẩn ty mới.

@. Sinh sản vô tính

Nấm này sinh sản vô tính với những đoạn khuẩn ty và đỉnh bào tử (hình 4.17)

#. Sinh sản hữu tính

Sinh sản hữu tính với giao tử Γ còn có cơ quan sinh dục E tiêu biểu với **tiền bào nang** (protoperithecium) hay **hành** (bulbil); Trong tiền bào nang, các khuẩn ty liên kết với một **túi noãn đa nhân** (multinucleate ascogonium) tạo ra một cộng dài gọi là **ống noãn bào** (trichogyne), các giao tử Γ bám dính vào ống noãn bào và chỉ một giao tử Γ vào ống noãn bào ngay lập tức vách tế bào giữa giao tử Γ và ống noãn bào tan ra và nhân của giao tử Γ di chuyển vào ống noãn bào, sau đó thành lập noãn bào nhị bội và từ đây phát triển thành nang. Trong trường hợp của *Neurospora crassa* không hình thành thể dị nhân (heterokaryon) bởi vì hiện tượng hợp nhân giữa một ống noãn bào của một dòng này với một thể vô sinh (đỉnh bào tử không mang gen) của dòng thứ 2, nên gọi là hiện tượng dị nhân giới hạn (restricted heterokaryosis), ngược lại ở *Neurospora tetrasperma*, thể dị nhân hình thành giữa hai đỉnh bào tử và ống noãn bào của hai dòng mang gen đối xứng gọi là **hiện tượng dị nhân vô hạn** (unrestricted heterokaryosis). Túi noãn chứa những noãn bào và hình thành một nang dạng chai non, to dần, đổi sang màu xám với một bào nang như dạng chai có một lỗ nhỏ ở trên, bên trong chứa những nang và mỗi nang chứa 8 bào tử nang với 4 bào tử nang tiêu biểu cho 1 gen của 1 dòng và những nang bào tử dễ dàng bung ra khỏi nang nhưng chúng còn tập trung bên trong bào nang và khi nào lỗ miệng chai mở ra sẽ phóng thích nang bào tử này ra ngoài không khí, rồi nảy mầm nhanh chóng trong cơ chất.

Tất cả hình ảnh trong chương này đều được trích từ cuốn sách “Textbook of Fungi” do O. P. Sharma, 1989 biên soạn

Chương 5:

Ngành phụ NẤM ĐẼM (Basidiomycotina = Lớp Basidiomycetes)

Đặc trưng của ngành phụ này là thành lập bào tử đấm (basiospore) là bào tử giảm phân và thành lập bên ngoài cơ quan tạo bào tử gọi là ĐẼM (basidium)

1. Đặc tính tổng quát

1. Các loài nấm thuộc ngành phụ này sống trong đất, hoại sinh hay ký sinh. Nhóm hoại sinh gây ra triệu chứng làm mục cây..., nhóm ký sinh gây bệnh rỉ, cháy lá, mục nhà cửa....

2. Nhóm này chỉ sống trên ký chủ thực vật trong tự nhiên

3. Khuẩn ty phân nhánh, phát triển và có vách ngăn ngang, cắm sâu vào trong ký chủ để hút chất dinh dưỡng, chúng có màu cam, vàng.... khuẩn ty có sơ cấp, thứ cấp....

4. Vách tế bào cấu tạo bởi các sợi chitin và glucans với mỗi liên kết 1,3 và 1,6 β -D-glucosyl

5. Các sợi khuẩn ty quấn chặt vào nhau tạo như một hình dáng của rễ cây (rhizomorph)

6. Sinh sản vô tính với đỉnh bào tử, bào tử chia đốt (arthrospore), bào tử vách mỏng (oidia), đoạn khuẩn ty và mọc mầm

7. Không có cơ quan sinh dục đặc biệt, hợp nhân chỉ là sự tiếp hợp dinh dưỡng (somatogamy) hay sự tiếp tinh (spermatization)

8. Đặc tính bào tử là những đấm bào tử, chúng phát triển một ĐẼM, đấm có thể không có vách ngăn ngang (holobasidia) hay có vách ngăn ngang (phragmobasidia), luôn luôn có 4 bào tử đấm trong một đấm, mỗi đấm bào tử có một nhân và nảy mầm ngay trong khuẩn ty đầu tiên.

9. Về mặt kinh tế, ngành phụ NẤM ĐẼM vừa gây hại vừa hữu ích với hàng triệu tấn hoa màu bị hại bị bệnh rỉ và đốm lá, chúng tấn công cả cây lương thực lẫn cây rừng nhưng có nhóm có ích như các loại nấm ăn như nấm trắng *Agaricus bisporus*, *Volvariella volvaria* với trên 300.000 tấn cung cấp cho con người nhưng cũng có loại nấm có độc tố.

2. Khuẩn ty và hợp nhân (nhân kép)

Có 3 loại khuẩn ty bậc 1, bậc 2 và bậc 3

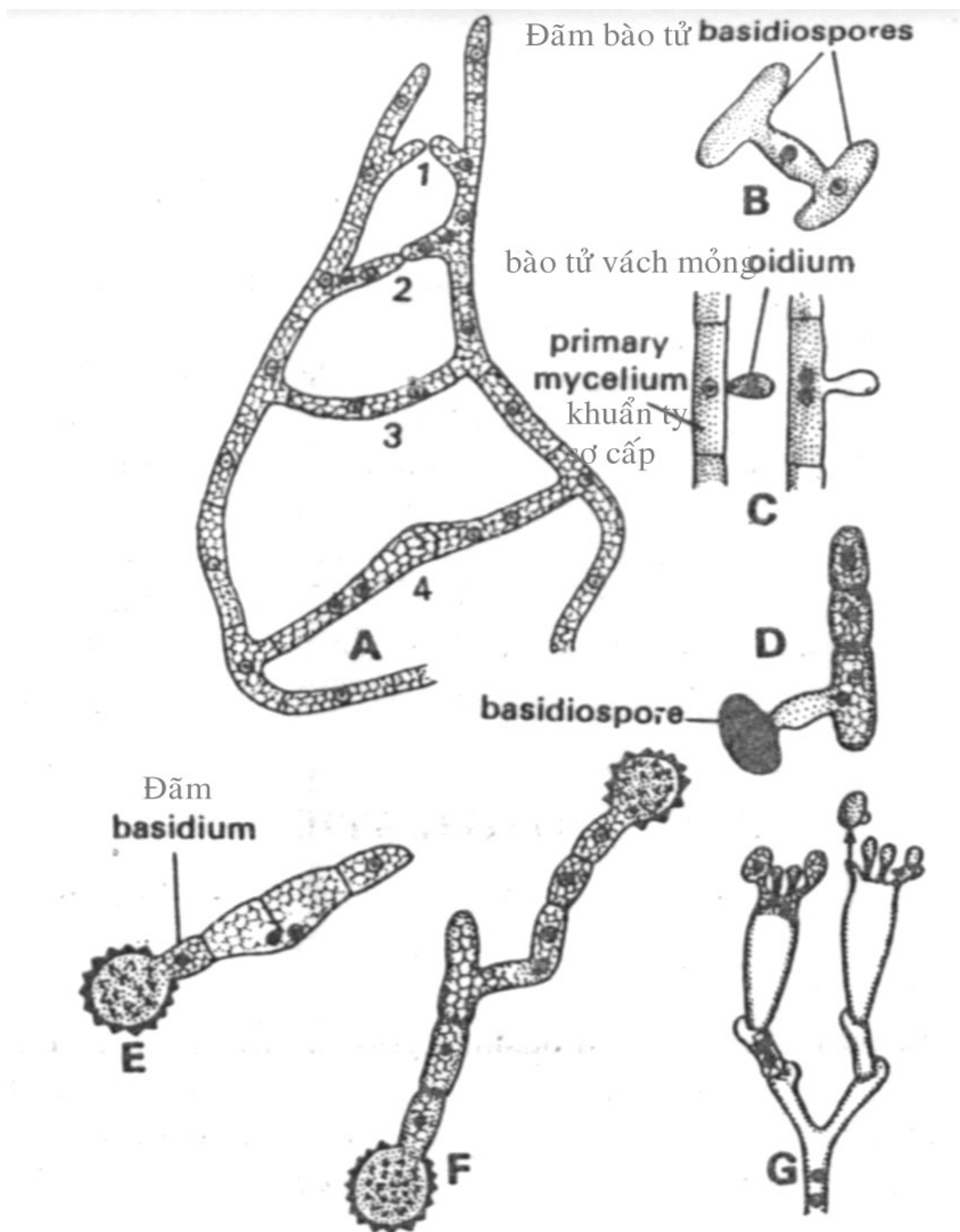
2.1. Khuẩn ty bậc 1

Chúng phát triển từ sự nảy mầm của một đấm bào tử, gồm những tế bào đơn nhân còn gọi là đồng nhân (homokaryon), tuy nhiên trong giai đoạn khuẩn ty đa nhân sau đó phân chia các vách ngăn ngang để thành tế bào đơn nhân; Đấm không bao giờ phát triển trên khuẩn ty bậc 1.

2.2. Khuẩn ty bậc 2 và nhân kép

Khuẩn ty bậc 2 gồm những tế bào nhân kép và phát triển bởi sự hợp nhân của 2 tế bào đơn nhân. Trong những loài dị tán, tế bào hợp nhân khi những khuẩn ty bậc 1 của những loài khác nhau nhưng ở trường hợp đồng tản (homothallic) thì sự hợp nhân xảy ra giữa hai khuẩn ty của hai khuẩn ty bậc 1. Quá trình phối hợp của khuẩn ty bậc 1

để thành khuẩn ty bậc 2 hay nhân kép gọi là nhân kép hoá (dikaryotization) hay nhị bội hoá (diploidization).



Hình 5.1. Quá trình nhân kép ở nấm Đấm (A - F), khuẩn ty thứ cấp tạo ra ĐẤM và BÀO TỬ ĐẤM (Sharma, 1998)

Nhân kép hoá trong ngành phụ Basidiomycotina có thể xảy ra từ sự hợp nhân của:

1. tế bào dinh dưỡng của hai khuẩn ty xuất phát từ khuẩn ty bậc 1 của hai dòng khác nhau (hình 5.1)
2. Hai đấm bào tử của hai dòng khác nhau
3. Một bào tử vách mỏng của dòng A và một tế bào của khuẩn ty bậc 1 của dòng B
4. Một bào tử đấm nảy mầm và một tế bào đơn bội của một đấm
5. Hai tế bào đơn bội của một đấm
6. Hai đấm hình thành từ sự nảy mầm của bào tử than (smut spore) của dòng A và dòng B

Tế bào nhân kép của khuẩn ty bậc hai phân chia để tạo ra những tế bào nhân kép từ sự phân cắt đồng thời của hai nhân; Đấm phát triển từ những tế bào nhân kép của khuẩn ty nhân kép.

2.3. Khuẩn ty bậc 3

Khuẩn ty bậc 2 của một số nấm Đấm tiến hoá sẽ tạo ra đấm nang (basidiocarps) gọi là khuẩn ty bậc 3.

3. Tạo mấu (Clamp connection)

Mấu được hình thành trong hầu hết các loài của ngành này, nó hình thành trong suốt sự phân chia tế bào khuẩn của khuẩn ty bậc hai, thông thường một tế bào phân chia trong khuẩn ty bị giới hạn để thành tế bào hoàn chỉnh. Sự hình thành mấu trải qua các bước sau (hình 5.2):

1. Cùng lúc với phân chia tế bào nhân kép sẽ xuất hiện một đoạn dài giữa hai nhân X và Y, đoạn hình thành như một cái MẤU
2. Nhân Y di chuyển ra ngoài và tạo thành một MẤU
3. Nhân X và Y đồng thời phân chia
4. Nhân Y vừa phân chia trong mấu và nhân X' vừa được phân chia tiến về phía nhân Y', nhân Y trong mấu tiếp hợp với nhân X.
5. Sự hình thành vách tế bào để ngăn chia giữa hai nhân X và Y với nhân X' và Y', phân chia tế bào mẹ và tế bào con.
6. Tế bào con với hai nhân X' và Y' tiến ra phía trước.

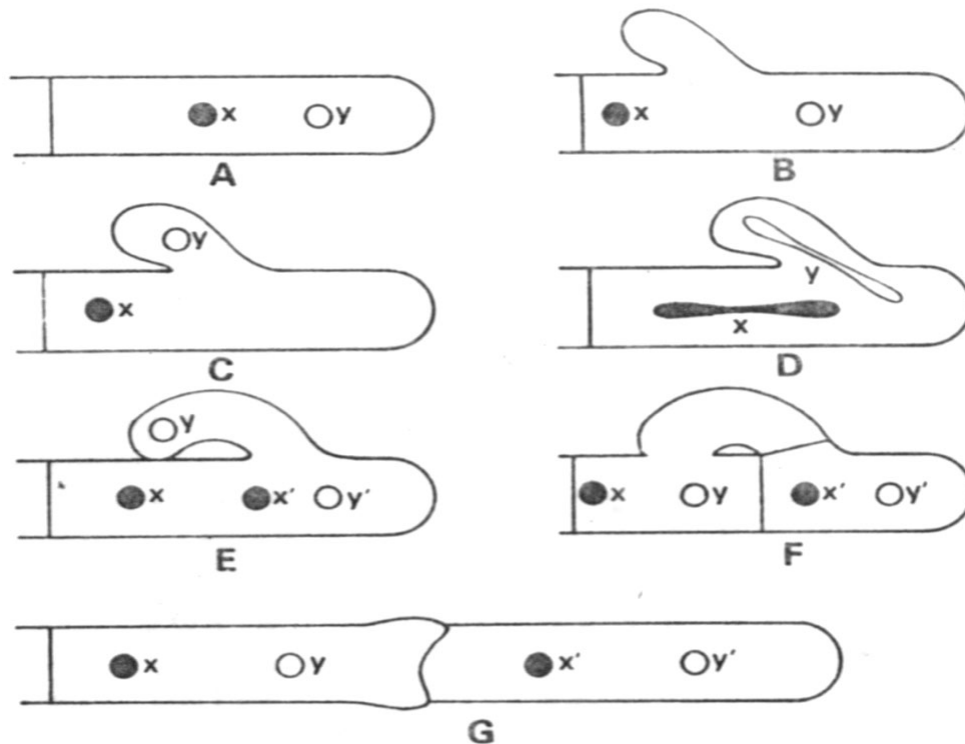
4. ĐẤM (Basidia)

4.1. Cấu trúc

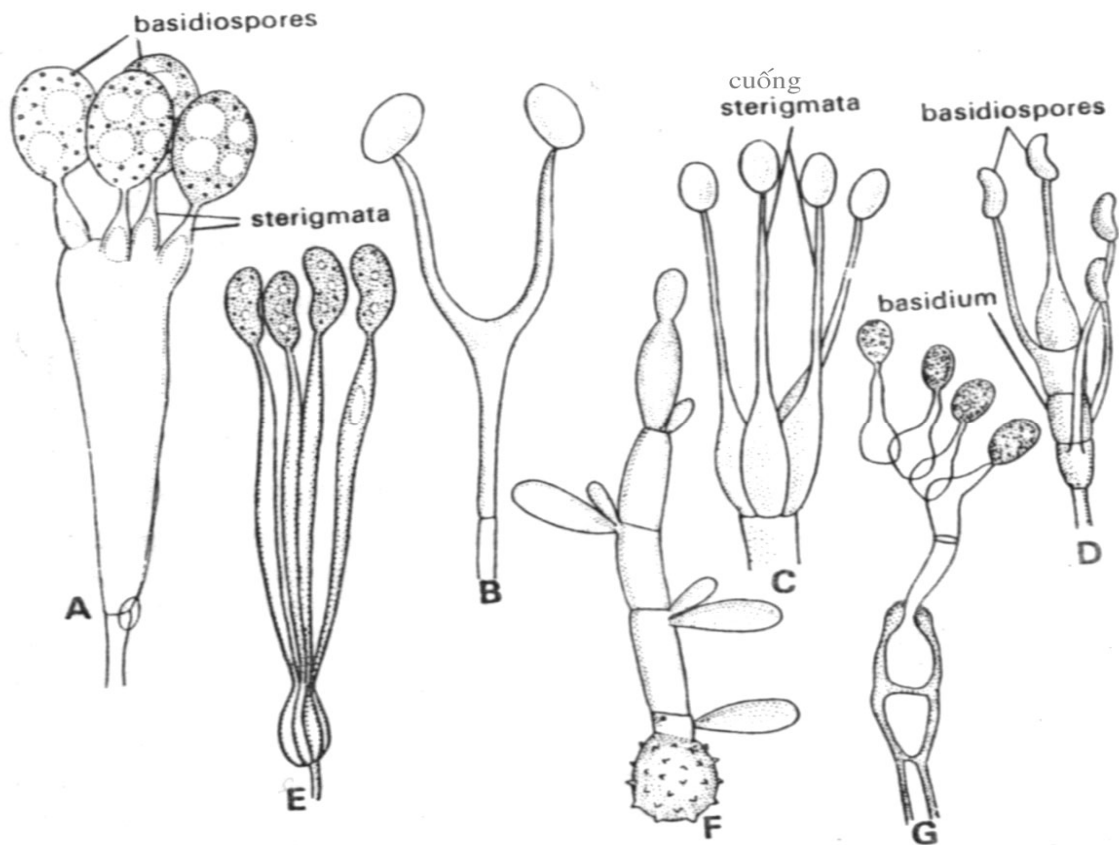
Đầm là một bộ phận, cơ quan hay một tế bào nấm; mang một số bào tử đầm trên bề mặt của nó. Số bào tử đầm này được hình thành các bước sau: hợp tế bào chất và hợp nhân (karyogamy) rồi giảm phân và số bào tử đầm là 4. Tuy nhiên, chi *Dacrymyces* và *Calocera* có mỗi đầm chỉ chứa 2 bào tử đầm. Theo Talbort (1954), mỗi đầm có thể chia làm 3 phần:

- TIỀN ĐẦM (Probasidium), nơi nhân sẽ phân chia
- TÂM ĐẦM (Metabasidium), nơi nhân sẽ giảm phân
- CUỐNG (Sterigma), phần trung gian giữa hai trên

Thông thường ĐẦM có dạng bầu dục hay hình thận (hình 5.3)



Hình 5.2. Quá trình thành lập một MẤU trong một khuẩn ty (Sharma, 1998)



Hình 5.3. Các loại ĐẤM (Sharma, 1998)

4.2. Các loại Đấm

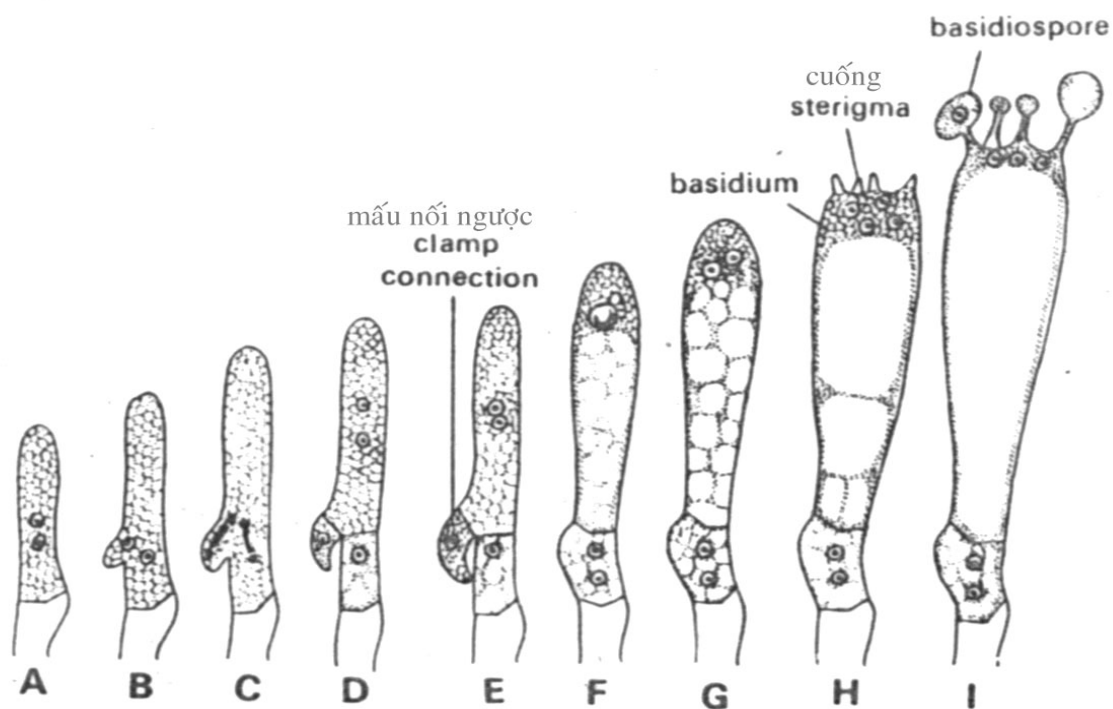
Có hai loại đấm được các nhà khoa học công nhận, đó là:

- TOÀN ĐẤM (Holobasidium) : đấm không có vách, chỉ là một tế bào đơn độc
- VÁCH ĐẤM (Phragmobasidium) là một đấm có nhiều tế bào kéo dài, không có vách ngăn

Mỗi vách đấm chứa một 1 vị trí đầu tiên phân chia gọi là SINH ĐẤM (Hypobasidium) và sau này là NGOẠI ĐẤM (Epibasidium)

4.3. Phát triển của một TOÀN ĐẤM

Đãm hình thành và phát triển trong thể có một lớp bao bên ngoài gọi là BÀO TẦNG (Hymenium) (hình 5.4)



Hình 5.4. Các giai đoạn phát triển của một TOÀN ĐẤM (Sharma, 1998)

Một số tế bào của bào tầng phát triển thành một ĐẤM, thông thường tế bào sẽ tạo nên một mấu rồi kéo dài ra sau đó nhân tiếp hợp sẽ tiến hành giảm phân cho ra 4 nhân đơn bội và phát triển thành 4 đãm bào tử.

4.4. Sự phát triển của VÁCH ĐẤM

Rỉ và muội than (smut) chứa những vách đãm, một vách đãm trong than phát triển với sự nảy mầm của một bào tử nhị bội có vách dày, chung quanh có một lớp tế bào nhị bội của một khuẩn ty (nhị bội); Hai nhân trong một bào tử phối hợp thành một nhân hợp tử nhị bội. Bào tử nảy mầm với một ống mầm hay một ngoại đãm (epibasidium). Trong giai đoạn này, vị trí hình thành đầu tiên của bào tử được gọi là NỘI ĐẤM (Hypobasidium); nhân nhị bội tiến hành giảm phân thành 4 nhân đơn bội

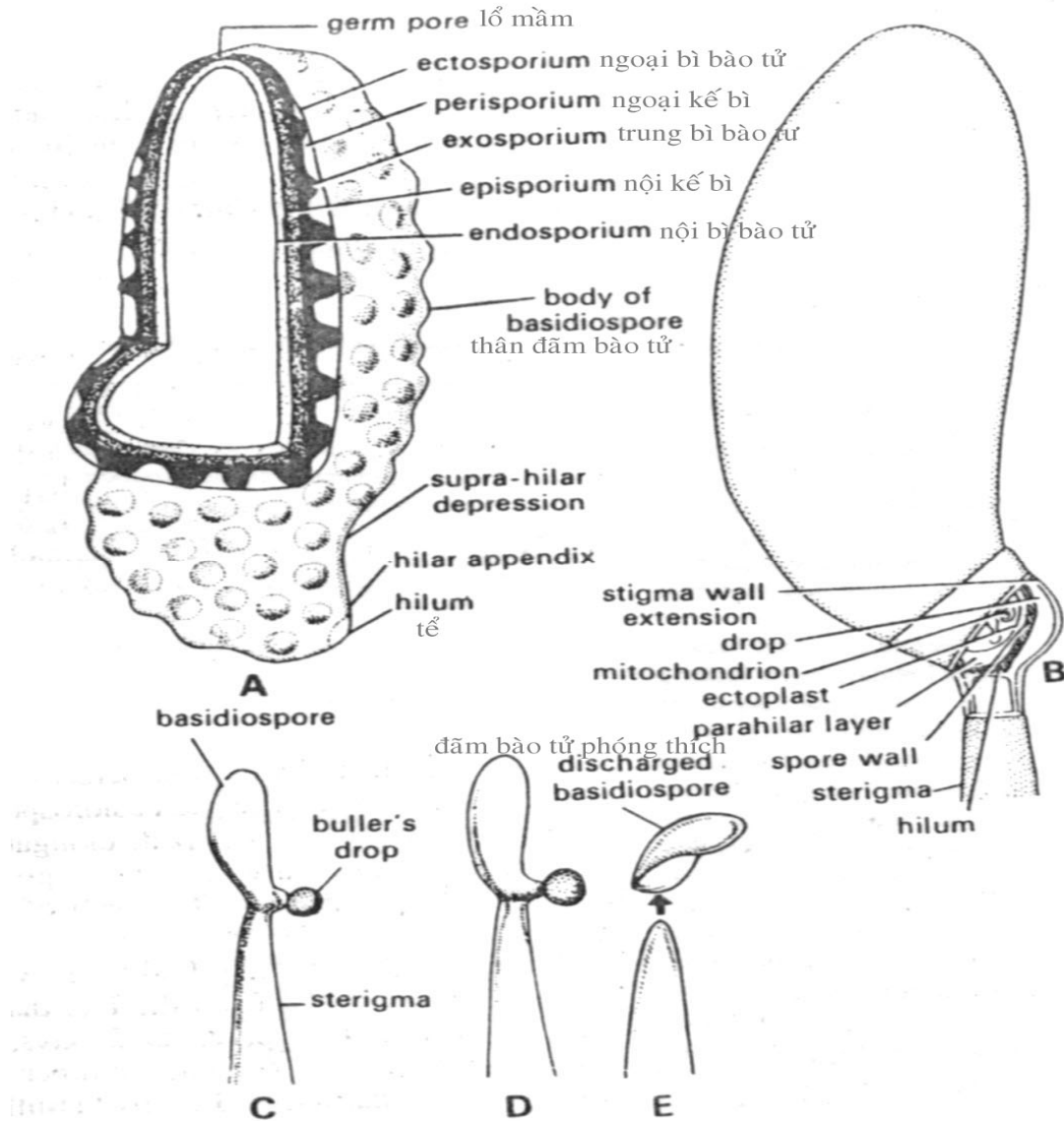
rồi di chuyển vào trong một ngoại đãm, sau đó phân đoạn thành 4 tế bào đơn bội, từ mỗi tế bào của ngoại đãm phát triển một cuống (sterigma) và tại đầu mỗi cuống sẽ phát triển một đãm bào tử.

5. BÀO TỬ ĐẤM (Basiospore)

5.1. Hình thái

Bào tử đấm có cấu trúc đơn bội nhưng có một số giống lại chứa đến 2 nhân và trong họ Dacrymytaceae, bào tử đấm không có vách ngăn (Reil, 1974).

Bào tử đấm có hình cầu, bầu dục, chai... với nhiều màu sắc khác nhau như vàng, xanh, tím, nâu, hay không màu và vách trơn láng. Số lượng bào tử đấm được tạo ra từ một quả thể rất lớn ví dụ như ở nấm *Agaricus campestris* có đến 1,8 tỉ bào tử đấm trong 2 ngày hay trung bình 40 triệu bào tử/giờ.



Hình 5.5. Mô hình tiêu biểu của một BÀO TỬ ĐẤM cắt ngang (Sharma, 1998)

Phần góc đáy của một bào tử đấm gọi là TẾ (hilum)(hình 5.5), kế bên trên là PHỤ TẾ (hilar appendix). Theo Pegler và Young (1975) vách bào tử đấm gồm có 5 lớp: NGOẠI BÌ BÀO TỬ (ectosporium), NGOẠI KẾ BÌ BÀO TỬ (perisporium), TRUNG BÌ BÀO TỬ (exosporium), NỘI KẾ BÌ BÀO TỬ (episporium), và NỘI BÌ BÀO TỬ (endosporium).

Lớp ngoài thì sần sùi, lớp giữa không màu và bào tử đâm non chỉ có 2 lớp: NGOÀI BỈ và NỘI BỈ đến khi trưởng thành thì phát triển 5 lớp.

5.2. Cơ chế phóng thích của bào tử đâm

Nhiều cơ chế được đề nghị nhưng nhiều nhà khoa học đồng ý cơ chế BONG BÓNG hay BỌT bắt nguồn từ phụ rốn. Theo Buller (1909, 1922), bong bóng ban đầu là dung dịch (hình 5.5) và tăng kích thước lần lần cho đến khi đâm bào tử đột ngột rời khỏi cọng nên còn gọi là BONG BÓNG BULLER.

Những nghiên cứu của Wells (1965) dưới kính hiển vi điện tử cho thấy bao bên ngoài giọt dung dịch đó là một lớp màng của cuống và chính những áp lực của cuống bao này sẽ làm bào tử đâm phóng thích thể nhưng theo Olive (1964) và Ingold và Dunn (1968) cho rằng những giọt này thay vì là dung dịch lại là khí CO₂ và nhờ đó bung ra dễ dàng mang theo các bào tử đâm, cơ chế này có tên PHÓNG THÍCH NỔ (explosive discharge). Theo van Niel và ctv (1972), giọt bong bóng này có thể là khí có thể là dung dịch và cả hai đều rất dễ dàng giúp cho bào tử phóng thích ra ngoài.

6. Phân loại

Ainsworth (1973) chia ngành phụ này thành 3 lớp sau:

1. Lớp Teliomycetes : không có bào đâm và thay thế bằng bào tử vách dày (chlamydospore) tiêu biểu là giống *Puccinia* và *Ustilago*
2. Lớp Hymenomycetes : có bào đâm và tiêu biểu là giống *Agaricus* và *Volvariella*
3. Lớp Gasteromycetes : có bào đâm

Lớp Teliomycetes

Tiêu biểu cho lớp này là nấm Rỉ sắt (rust) và muội than (smuts) ký sinh trên thực vật

Bộ Uredinales

Họ Puccinaceae (bào tử đông [teliospore])

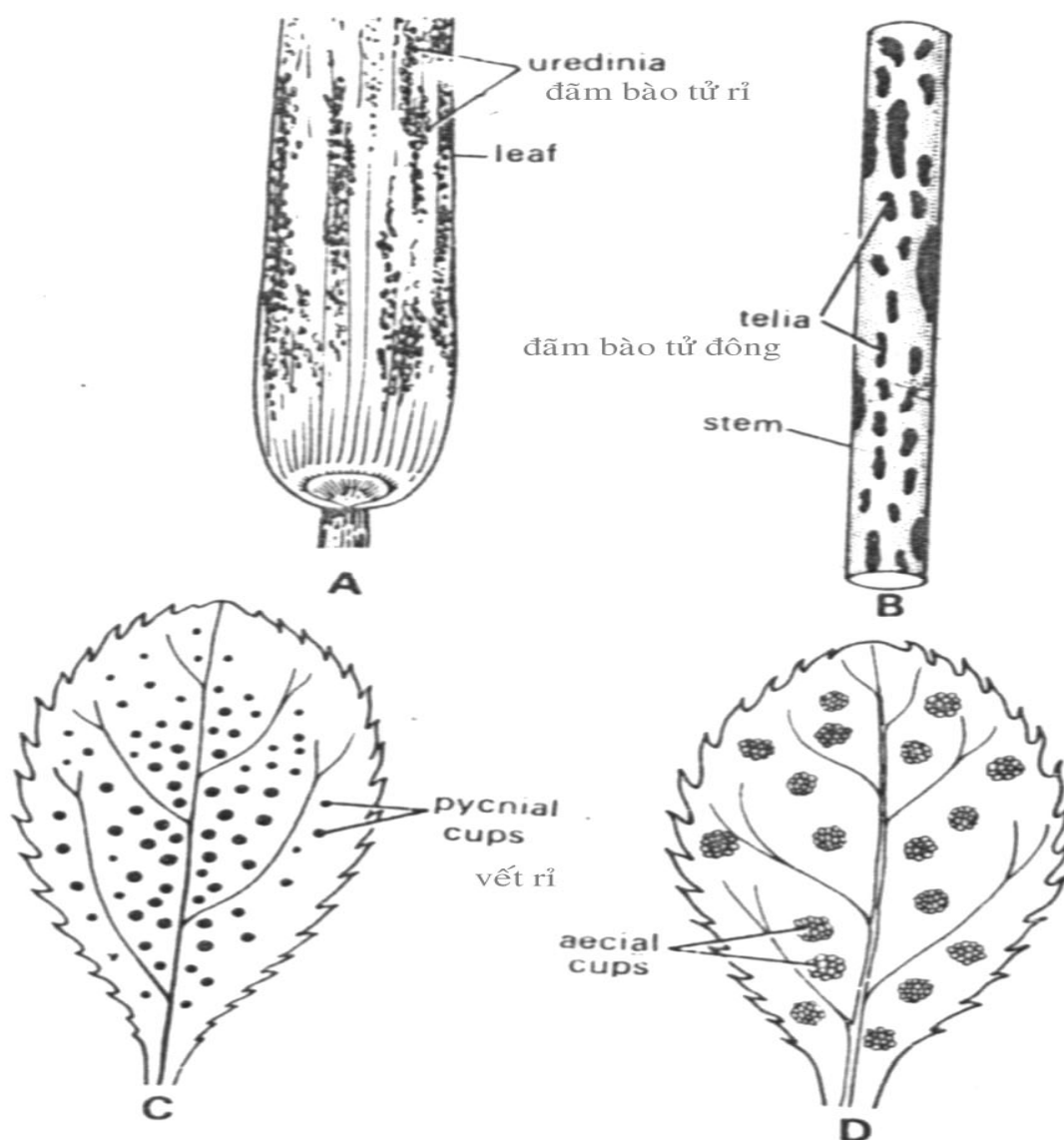
6.1 Giống [Chi] *Puccinia*

* *Puccinia graminis*

Nấm này thuộc nấm ký sinh bắt buộc trên cây lương thực với hơn 700 loài. Nấm *Puccinia graminis* có chu kỳ sinh trưởng trên 2 ký chủ khác nhau (lúa mì và đậu [Berberis vulgaris]), chúng sẽ tạo ra vết gỉ sắt trên lá (hình 5.6) nhưng giai đoạn nhị bội của vòng đời nấm này trên lúa mì (hình 5.7).

Bào tử rỉ (urediniospore) là là một cấu trúc cuống phát triển thành thể hình bầu dục, cầu tròn, mỗi bào tử chứa 2 nhân và bao bằng một lớp vỏ dày, từ 50.000 đến 60.000 bào tử trong **đâm bào tử rỉ** (uredinium). Các đâm bào tử rỉ được tìm thấy trên thân, lá lúa mì có màu rỉ đỏ, đen.

Từ một bào tử rỉ nảy mầm và cho ta một bào tử đâm, mỗi bào tử đâm có cấu trúc nhỏ, đơn nhân đơn bội và chúng dễ dàng bay vào trong không khí.



Hình 5.6. Các đốm rỉ sắt trên lá và thân lúa mì (A và B) trên lá dâu (C và D)(Sharma, 1998)

**** Chu kỳ sinh trưởng của nấm *Puccinia graminis***

Puccinia graminis gây ra rỉ sắt trên lá và thân lúa mì chỉ là ký chủ 1 và cây dâu tằm (*Berberis vulgaris*) là ký chủ 2. Chu kỳ sinh trưởng có 5 giai đoạn trong đó 3 giai đoạn ở trên lúa mì và 2 giai đoạn sau ở cây dâu tằm.

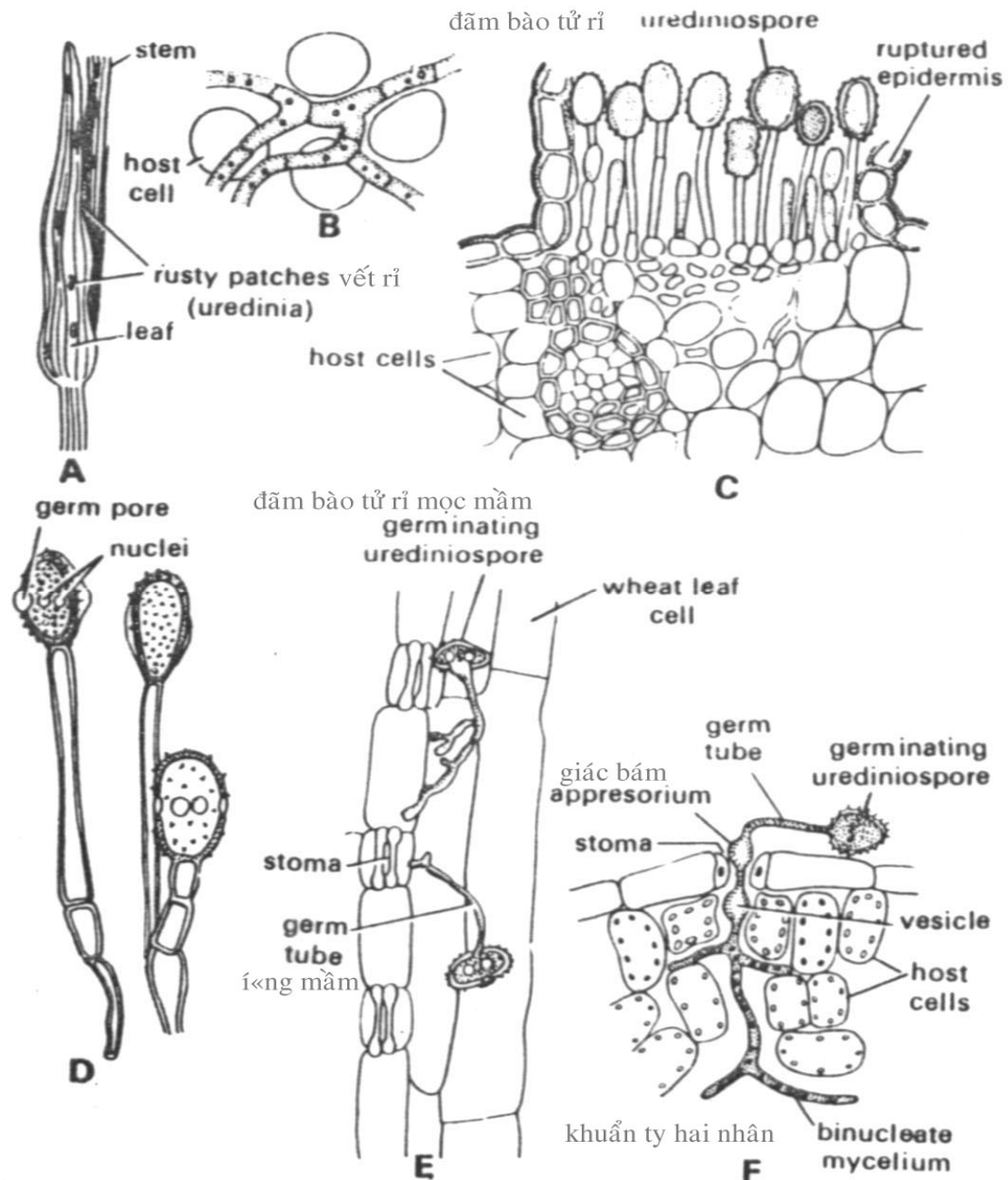
Ở trên lúa mì chỉ gồm khuẩn ty nhị bội, khuẩn ty phát triển trên lá và thân lúa mì sẽ tạo ra các bào tử đông (teliospore), có vách dày và láng thường có dạng gần tròn và phát tán trong không khí cũng như sống sót khá lâu. Khi bào tử đông nảy mầm cho ra các đám bào tử xuất phát từ đoạn sinh dâm (hypobasidia) rồi tạo ra hình ống dài gọi là NGOẠI ĐẼM (epibasidia), nhân nhị bội di chuyển vào ngoại đấm rồi phân chia thành 4 nhân đơn bội trong đám bào tử và phát tán trong không khí nhưng nó không thể nảy mầm trên lúa mì và chỉ nảy mầm trên cây dâu tằm vì trên lá của cây dâu có chất dinh dưỡng cần thiết cho bào tử đấm nảy mầm và phát triển.

Ở trên cây dâu tằm, bào tử đấm tạo thành cái túi bào tử phấn (spermaforium).

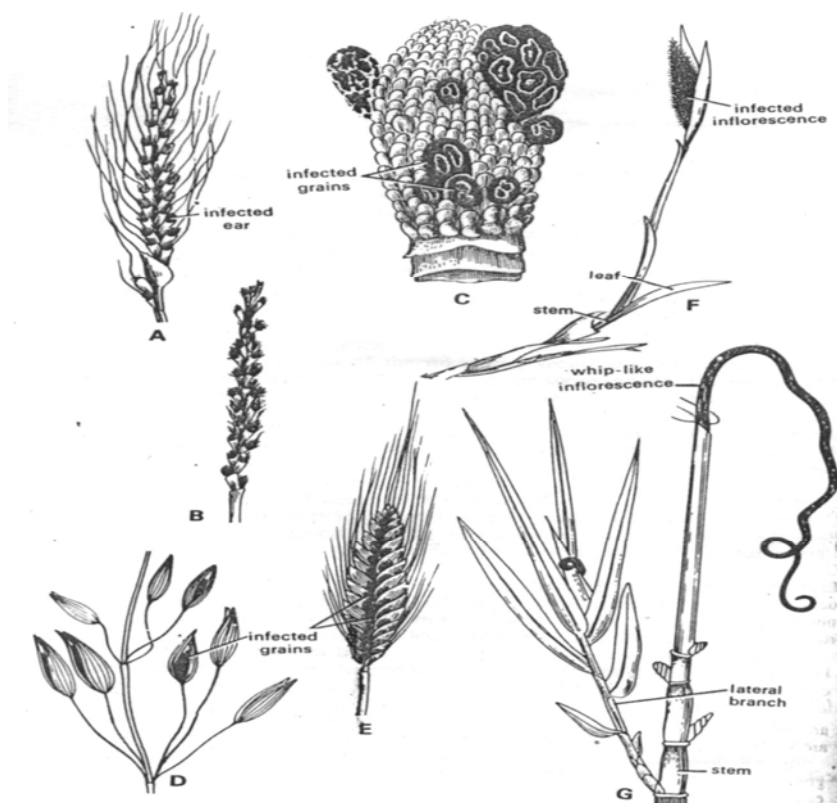
Họ Ustilaginaceae

6.2 Giống [Chi] *Ustilago*

Giống này có hơn 400 loài ký sinh trên thực vật và hầu hết thuộc họ *Graminae* và *Cyperaceae* trong đó có nhiều cây lương thực quan trọng; Triệu chứng thể hiện rất rõ là chúng gây ra bệnh MUỖI THAN trên hạt với những bào tử than trong một cái bọc có vỏ mỏng và khi gió thổi mạnh thì bọc vỡ ra phóng thích bào tử vào trong không khí (hình 5.8).



Hình 5.7. Lá và thân lúa mì nhiễm nấm *Puccinia graminis* với các đốm bào tử đông (A-C), một vài đốm bào tử đông (urediniospore) nảy mầm với một ống mầm xuyên vào nhu mô lá lúa mì (D - F)(Sharma, 1998)

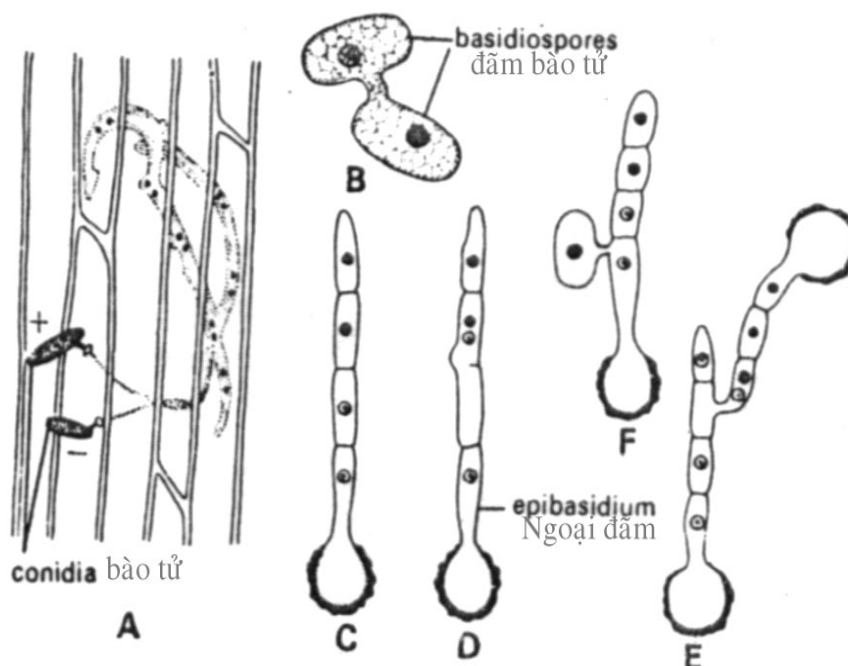


Hình 5.8. Triệu chứng nhiễm bệnh muội than do *Ustilago* gây ra trên lúa mì (A - B), trên bắp (C), trên lúa kiều mạch [oat](D), trên lúa mạch (E), trên cỏ chỉ [*Cynodon dactylon*](F), trên mía đường (F)(Sharma, 1998)

Khuẩn ty phân nhánh, có vách ngăn ngang, có 2 loại khuẩn ty: **khuẩn ty sơ cấp** là những khuẩn ty hình thành từ sự nảy mầm của đám bào tử với những tế bào chỉ chứa một nhân đơn bội vì vậy khuẩn ty này còn gọi là **khuẩn ty đơn bội** (monokaryotic mycelium), chúng chuyển sang khuẩn ty thứ cấp hay là chết, **khuẩn ty thứ cấp** chứa nhân nhị bội và thường gặp ở ký chủ, khuẩn ty này còn gọi là **khuẩn ty nhị bội** (dikaryotic mycelium).

Quá trình chuyển từ khuẩn ty đơn bội sang khuẩn ty nhị bội còn gọi là **hiện tượng nhị bội hoá** (diploidization = dikaryotization) trong đó 2 nhân của 2 dòng khác nhau trong tế bào đơn bội bắt cặp để thành tế bào nhị bội, quá trình này xảy ra dưới nhiều hình thức sau:

1. Phôi hợp giữa 2 khuẩn ty sơ cấp của 2 dòng khác nhau (hình 5.9) như trường hợp *Ustilago maydis*
2. Phôi hợp giữa 2 ống từ 2 đám bào tử nảy mầm như trường hợp *U. anthearum*
3. Phôi hợp giữa 2 tế bào đơn bội
4. Phôi hợp của một đám bào tử của 1 dòng và 1 ống mầm từ 1 dòng khác như trường hợp *U. hordei*
5. Phôi hợp 2 đám bào tử từ túi đám bào tử phấn như trường hợp *U. nuda*
6. Phôi hợp giữa 1 đám bào tử và 1 tế bào đám bào tử từ dòng khác như trường hợp *U. violacea*



Hình 5.9. Những trường hợp nhị bội hoá của *Ustilago* như ở *U. maydis* [A], ở *U. anthearum* [B], ở *U. hordei* [C-D], ở *U. nuda* [E], ở *U. violacea* [F] (Sharma, 1998)

**** Sinh sản ở *Ustilago maydis* (gây bệnh than bắp)**

Khuẩn ty nhị bội ở trên bắp tiếp tục nảy chồi trên trái bắp tạo thành các khối u (hình 5.10), khi các khuẩn ty thứ cấp phát triển các đấm bào tử đông hình thành với các dạng cầu, tròn vách dày, hai nhân đơn bội hợp thành một nhân nhị bội sau đó các bào tử này nảy mầm cho ra một ống dài gọi là TIỀN KHUẨN TY (promycelium), nhân nhị bội di chuyển vào trong tiền khuẩn ty và phân chia thành 4 nhân đơn bội, nhân của mỗi tế bào tiền khuẩn ty phân chia thành 2 nhân con, một đi vào chồi bên cạnh và một vẫn còn ở lại tế bào chủ, chồi sẽ phát triển thành đấm bào tử, còn nhân trong tế bào chủ tiếp tục phân chia cho chồi thứ hai, thứ ba..... Đấm bào tử tròn, bầu dục, vỏ mỏng chứa một nhân đơn bội và khi nảy mầm cho một khuẩn ty đơn bội.

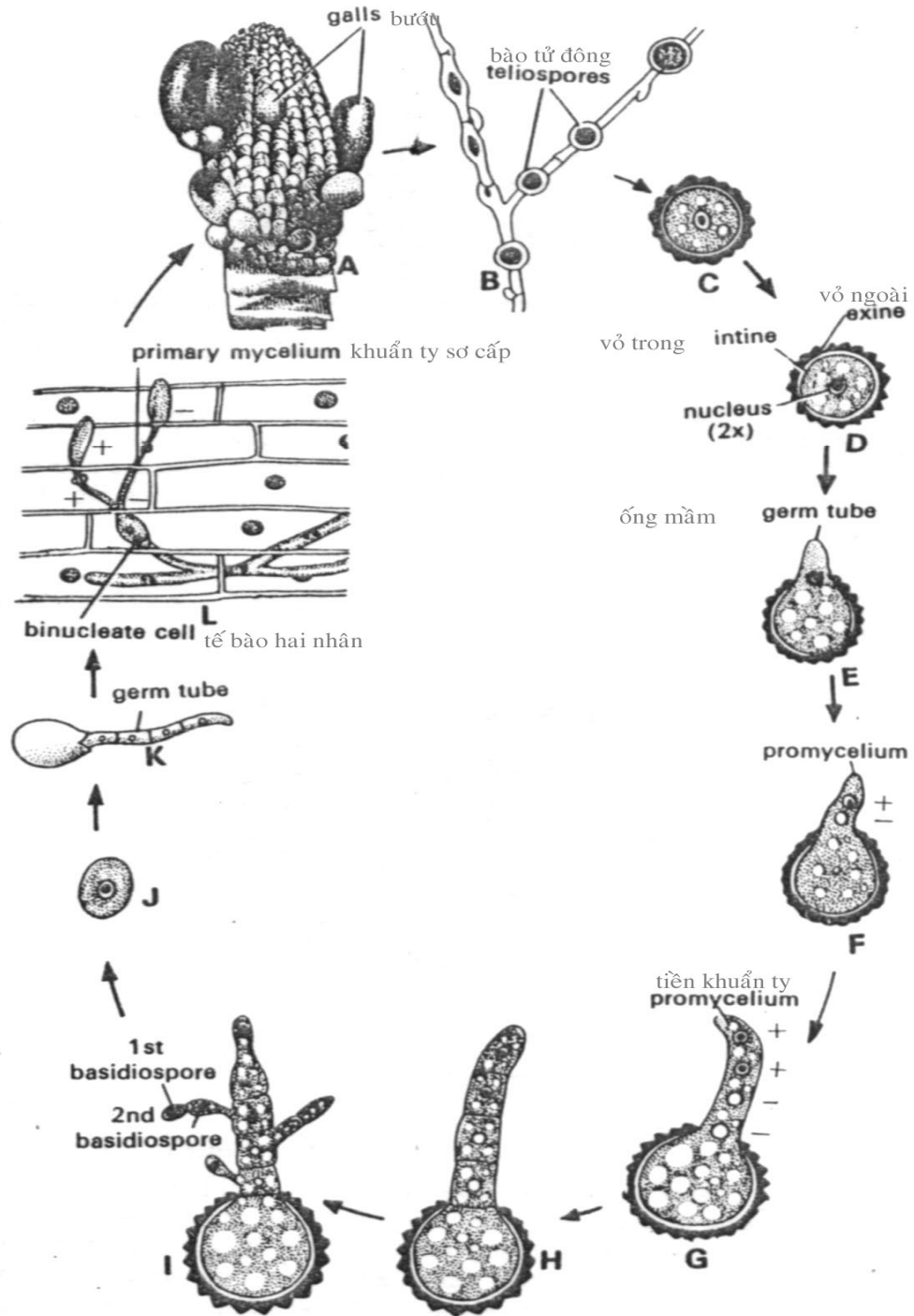
Các than bào tử dễ bị nước nóng làm hư, chỉ cần nước ấm 26°C đến 30°C trong 4 - 5 giờ hay 54°C trong 10 phút sẽ làm các bào tử mất độ nảy mầm (chết) vì vậy cần ngâm hạt giống trong nước ấm, sạch để phòng ngừa các loại nấm này. Ngoài ra còn thể dùng biện pháp kỹ khí để các bào tử không thể hô hấp và mất khả năng nảy mầm.

Lớp Hyphomycetes

Đây là lớp lớn nhất trong ngành này, bào đấm phát triển tốt nhất. Đa số các loài trong lớp này là hoại sinh, một số rất ít là ký sinh. Bào tử đấm chính là **bào tử banh** (ballstopore)

Lớp này chia làm 2 lớp phụ sau:

1. Lớp phụ Holobasidiomycetidae
2. Lớp phụ Phegmabasidiomycetidae

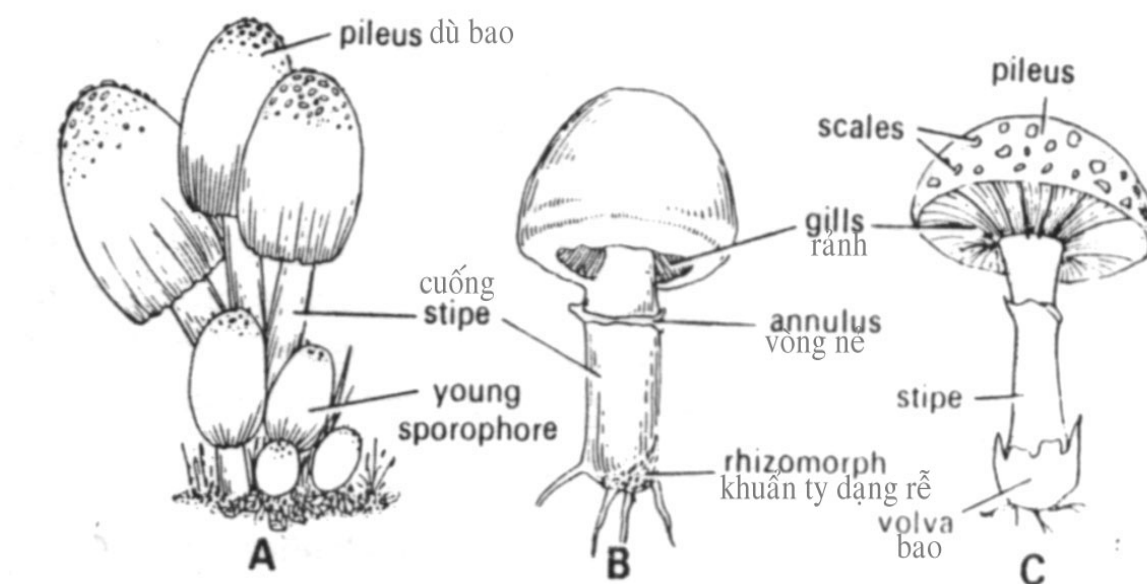


Hình 5.10. Chu kỳ sinh trưởng của nấm *Ustilago maydis* (Sharma, 1998)

Lớp phụ Holobasidiomycetidae có 6 bộ trong đó bộ Agaricales là quan trọng nhất.

Bộ Agaricales

Bộ này có những đặc điểm như có vôi dài (pileus) khác nhau (hình 5.11); trong đó sinh sản vô tính với những đám và bào tử đám hiện diện trong một quả thể gọi là bào đám (basidiocarp), tuy nhiên sự phân nhánh với những rãnh (gill) và cộng có những vòng (ring) và nối với phần cuối của cộng có một bao (volva).



Hình 5.11. Cấu trúc của bào đảm của một số loài thuộc bộ này như *Coprinus atramentarius* (A), *Agaricus campestris* (B), mô hình tiêu biểu của một bào đảm với bao được mở (Sharma, 1998)

Nấm có 2 loại ăn được và không ăn được; loại nấm ăn được có nhiều chất dinh dưỡng với nhiều protein và vitamin cộng thêm những hương vị đặc trưng.

Họ Agaricaceae

6.3 Giống [Chi] *Agaricus campestris*

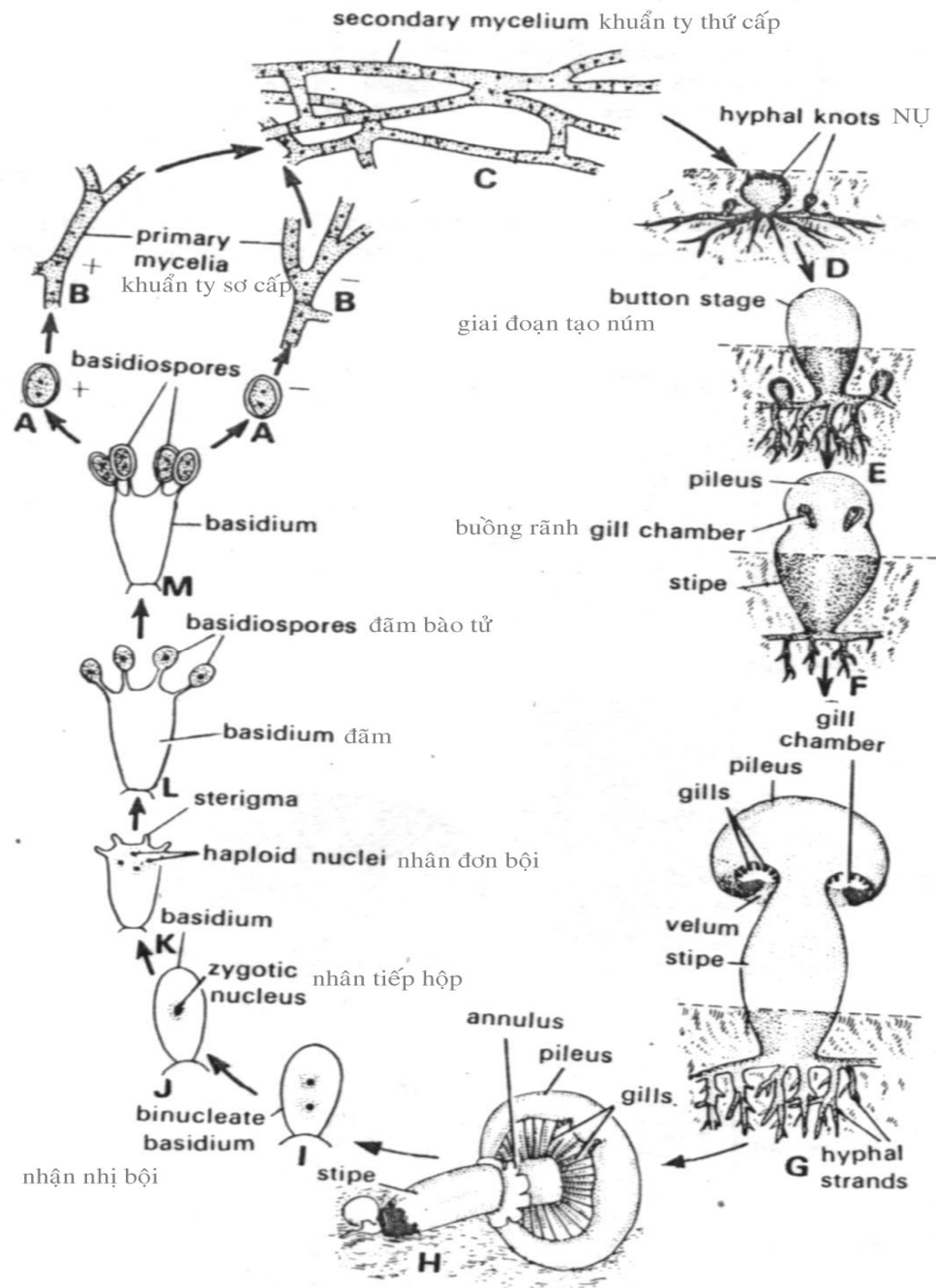
Khuẩn ty sơ cấp là khuẩn ty ngắn, không vách ngăn, bào tử đâm đơn bội nảy mầm cho ra những khuẩn ty nhiều nhân. Sự phối hợp 2 khuẩn ty sơ cấp của 2 dòng khác nhau để tạo ra khuẩn ty thứ cấp (hình 5.12), chúng phát triển thành NỤ (knots) với những khuẩn ty dạng rễ (rhizomorph) bên dưới và từ đây chúng phát triển thành quả thể. Khuẩn ty thứ cấp bậc 1 có thể thành khuẩn ty thứ cấp bậc 2 và tiềm sinh trong đất rất lâu.

*** Sinh sản vô tính:** rất hiếm

**** Sinh sản hữu tính**

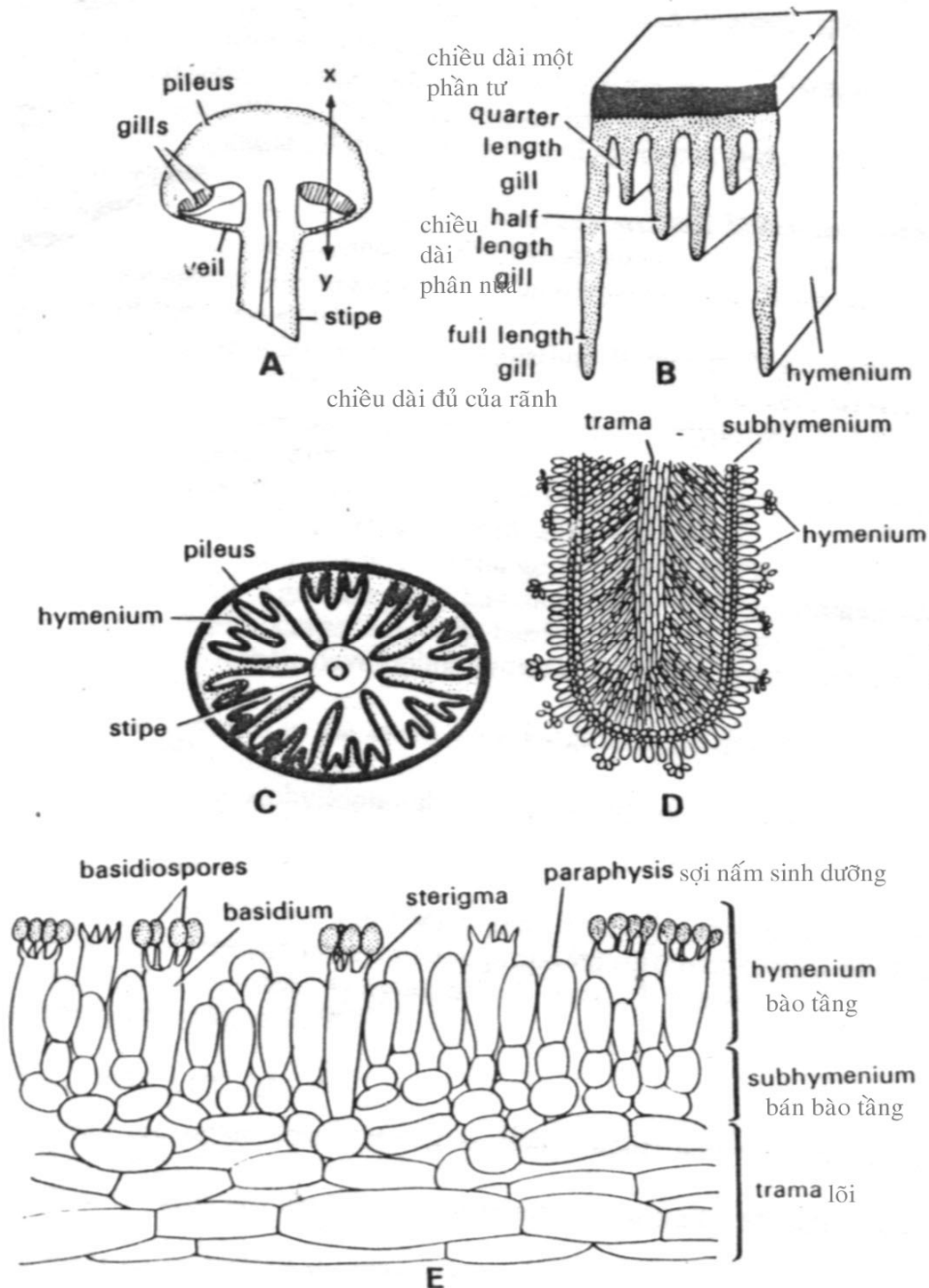
Trong nhóm này không có cơ quan sinh dục, điểm chính của giống này là DI TÁN, sự tiếp hợp của 2 khuẩn ty của 2 dòng khác nhau để hình thành khuẩn ty thứ cấp; từ đây phát triển thành nụ với những khuẩn ty rễ bên dưới và phát triển thành những quả thể với những rãnh bên dưới (gill) và khi quả thể bung dù khi các rãnh dần ra và có một vòng bên dưới cọng.

Khi quả thể bung dù lúc đó bào đảm đã chín, nếu cắt quả thể ra, chúng ta sẽ thấy sự tập hợp và bó chặt của những khuẩn ty và các rãnh có 3 vòng khác nhau.



Hình 5. 12. Vòng đời của nấm *Agaricus campestris* (Sharma, 1998)

- Vùng trụ (trama) gồm những khuẩn ty bó chặt theo một chiều nhất định và tận cùng là phân dù (pileus)
- Vùng giữa (subhymesium) của rãnh, ở đây khuẩn ty có nhiều nhân nhị bội
- Vùng ngoài (hymenium) của rãnh, chứa một hay nhiều lớp tế bào có nhân nhị bội và tận cùng gồm những tế bào sinh sản gọi là ĐẤM (hình 5.13)



Hình 5.13. Cấu tạo bên trong của bào đảm của *Agaricus campestris* (Sharma, 1998)

ĐÃM là những tế bào đơn nhân nhị bội do sự kết hợp từ nhân đơn bội sau đó giảm phân thành 4 nhân đơn bội và sự phân chia 2 giới khác nhau ở giai đoạn này với 2 bào tử đực là dòng + và 2 là dòng - , tận cùng của đảm là sự phát triển thành 4 cộng (sterigmata) và nhân đơn bội di chuyển vào 4 cộng này và cuối cùng cộng sẽ phát triển thành 4 bào tử đảm theo nguyên tắc PHÓNG THÍCH NỔ và bào tử đảm nảy mầm cho ra 1 khuẩn ty sơ cấp của dòng + hay dòng - .

Chương 6:

Ngành phụ Nấm Bất Toàn (Deuteromycotina = lớp Deuteromycetes)

1. Giới thiệu chung

Ngành phụ Deuteromycotina gồm một hệ thống các nhóm nấm bị thiếu hoặc không phát hiện được những đặc điểm của nấm hoàn chỉnh (tiếp hợp, nang hoặc đảm); những nấm này không mang bào tử tiếp hợp (zygospore), bào tử nang (ascospore), hoặc bào tử đảm (bào tử đính thứ sinh - basidiospore). Nấm này thiếu giai đoạn sinh sản hữu tính trong vòng đời nên người ta gọi chung là nấm không hoàn chỉnh hay “Nấm bất toàn” (Imperfect fungi). Các cá thể chỉ sinh sản bằng hình thức vô tính, chủ yếu là bằng bào tử đính (conidia) phát triển trên cuống bào tử đính (conidiophores).

Sutton (1973) đề nghị Deuteromycotina như "là một tập hợp các kiểu nấm sinh sản bằng bào tử với dạng không hợp nhân bởi sự giảm nhiễm"

1.1. Đặc điểm chung

- Deuteromycotina được mô tả bởi trên 15.000 loài (Ainsworth, 1973) phân lớn sống trên cạn; Một số lớn nấm bất toàn thủy sinh (*Alatospora*, *Tricladium*, *Pyricularia*) tìm thấy trong cả môi trường biển và nước ngọt, đa số các cá thể hoại sinh hoặc ký sinh, là nguyên nhân gây một số bệnh trên thực vật và động vật.

- Ngoại trừ dạng đơn bào giống như nấm men của Blastomycetes, hầu hết tất cả Deuteromycotina còn lại đều có hệ khuẩn ty (mycelium) thật, gồm có sự phát triển sợi, phân nhánh và vách ngăn sợi nấm (hypha)

- Hệ sợi nấm thường có gian bào hoặc nội bào và mỗi tế bào chứa nhiều nhân.

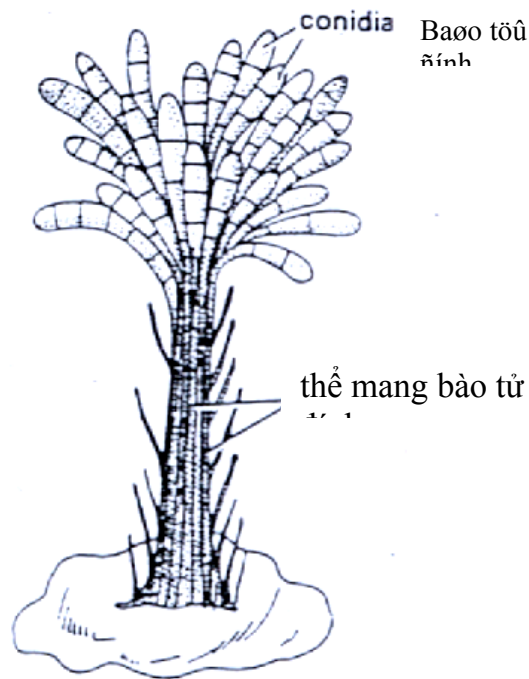
- Vách ngăn trên tất cả các loài được khảo sát hầu như giống với Ascomycotina, có một lỗ thông giữa mỗi vách.

- Hoàn toàn không có sinh sản hữu tính, sinh sản chủ yếu bằng dạng bào tử đặc biệt là bào tử đính (conidia); Bào tử là bào tử đính bất động, phát triển bên ngoài cuống bào tử đính, về phần này thì Deuteromycotina giống như Ascomycotina. Bào tử đính có hình dạng, kích thước, màu sắc thay đổi... nó có thể trong suốt hoặc có màu sắc thay đổi, đơn nhân hoặc đa nhân, có vách ngăn ngang, dọc hoặc không; Nó có thể có hình trứng (oval), thuôn dài, hình cầu, dạng sao, dạng hơi cong, dạng sợi, hình đĩa, dạng cuộn xoắn hay những dạng khác.

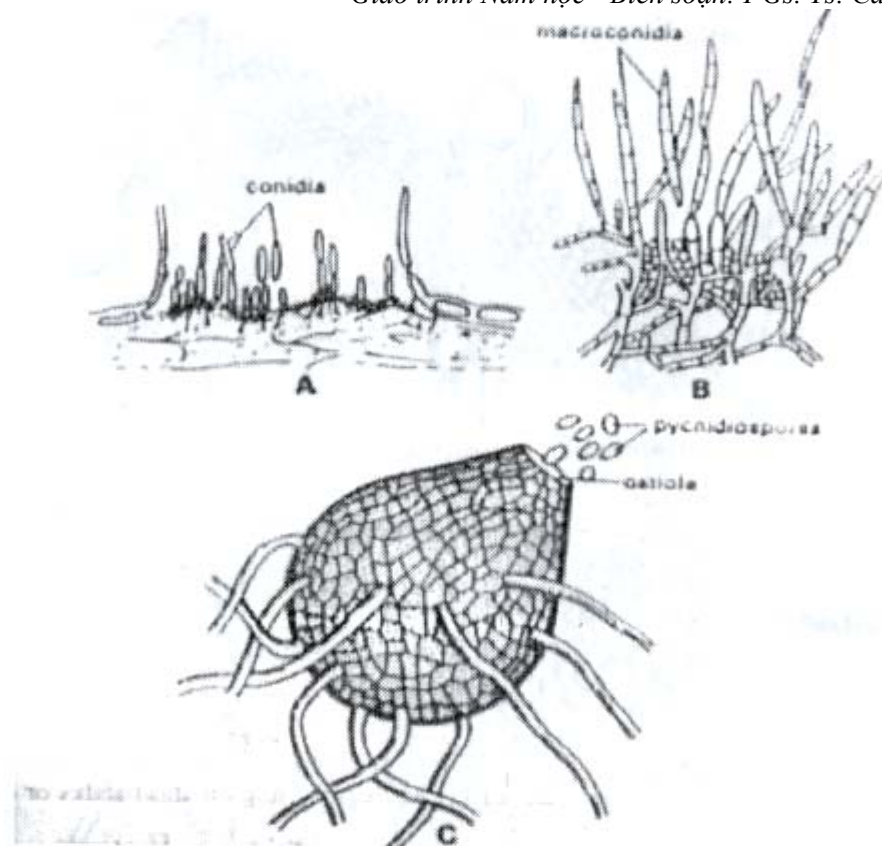
- Bào tử đính được sinh trực tiếp từ cuống bào tử hoặc từ một vài kiểu thể quả như: bó sợi bào tử (synnema) (hình 6.1), cụm cuống bào tử (arcevalus) (hình 6.2), gốc cụm bào tử đính (sporodochium) hoặc túi bào tử phần (pycnidium). Những thể quả này là các mô mềm giả trong phạm vi nơi bào tử được sinh ra. Sutton (1973) phát hiện chỉ có 3 kiểu thể quả là túi bào tử phần, cụm cuống bào tử và lớp chất đệm (stroma)

- Giới tính đối ứng (Parasexuality) (dị tính) được mô tả trên một số Deuteromycotina; dưới hiện tượng này, có sự hình thành các u tích hợp chất nguyên sinh, tiếp hợp nhân và đơn bội hoá tại một thời điểm đặc biệt hoặc một vị trí đặc biệt trong vòng đời của nấm. Hiện tượng này được đề cập một cách gián tiếp bởi Pontecorvo và Roper (1952) và những nghiên cứu bổ sung của Pontecorvo

Giáo trình Nấm học - Biên soạn: PGS. Ts. Cao Ngọc Diệp (1956,1958), Davis (1966). Một vài cơ sở bên ngoài của hiện tượng này bao gồm sự thành lập của hai kiểu nhân (heterokaryotic) (dị hạch), sợi nấm; có sự tiếp hợp nhân và nhân lên của nhân lưỡng bội, có sự xảy ra phân bào gián phân (mitosis), sự "tuyển chọn" của nhân lưỡng bội và cuối cùng là sự đơn bội hoá một vài nhân lưỡng bội trong khuẩn ty.



Hình 6.1. Một bó sợi bào tử (synnema) của *Arthrobotryum* (Sharma, 1998)



Hình 5.9 Nấm *Colletotrichum* (A), nấm *Fusarium* (B) và nấm *Endothia*

Hình 6.2. Nấm *Collectrichum* [A], *Fusarium* [B], *Endothia* [C](Sharma, 1998)

1.2. Tầm quan trọng

Phần lớn các nấm trong ngành Deuteromycotina đều có tác động trực tiếp hoặc gián tiếp đến cuộc sống hàng ngày của con người. Một số nấm thuộc lớp Hypomycetes như một số loài thuộc giống *Alternaria* gây bệnh gỉ sét ở khoai tây, cà chua và một số cây trồng họ Solanaceae; *Pyricularia* gây bệnh đạo ôn ở lúa; *Cercospora* gây bệnh đốm lá ở bông vải, thuốc lá, *C. apii* gây lở loét ngoài da ở người. Giống *Fusarium* gây bệnh thối đỏ ở mía, thối quả cà chua (*Fusarium solani*), thối khô khoai tây, hư hành tỏi; Các cá thể thuộc chi *Colletotrichum* gây bệnh loét cây, *C. lagenarium* gây bệnh thối hồng ở bầu bí (Sharma, 1989; Lương Đức Phẩm, 2002). Độc tố nấm *Fusarium*, *Alternaria* gây xuất huyết nội quan (dạ dày, ruột, gan,...), rối loạn thần kinh.

2. Phân loại

Hình dạng, kích thước, vách ngăn, màu sắc và sự trang trí của bào tử là tiêu chuẩn chính để phân loại Deuteromycotina; Song song với việc dựa vào hình thái của bào tử thì sự phát triển của chúng (tán và kiểu phát triển phôi nguyên bào, Kendrick, 1971), hình dạng và sự phát sinh của cuống bào tử đính cũng như sự tụ hợp của chúng trong dạng thể quả xác định (bó sợi bào tử (synnema), cụm cuống bào tử (arceculus),

gốc cụm bào tử đỉnh (sporodochium) hoặc túi bào tử phần (pycnidium) cũng là những đặc điểm phân loại quan trọng.

Ainsworth (1973) chia ngành phụ Deuteromycotina theo 3 lớp:

- Khuẩn ty không phát triển hoặc phát triển yếu; dạng cơ thể giống như nấm men và có sự nảy chồi: *Blastomycetes*
- Khuẩn ty thật; không nảy chồi; sợi nấm bất dục hoặc sinh bào tử trên cuống, không có sự tập trung thành túi bào tử hay cụm cuống bào tử: *Hypomycetes*
- Khuẩn ty thật; bào tử tập trung trong túi bào tử hoặc trên cụm cuống bào tử: *Coelomycetes*

Alexopoulos và Mims (1979) đã đưa ra 3 lớp phụ hình thức là Blastomycetidae, Hypomycetidae và Coelomycetidae.

2.1 Lớp Hypomycetes

2.1.1. Đặc tính chung

1. Phần lớn các cá thể sống hoại sinh trên thực vật hoặc ký sinh.
2. Sợi nấm phát triển mạnh, có vách ngăn và phân nhánh.
3. Chủ yếu sinh sản bằng bào tử (Moniliales) nhưng một số chỉ sinh sản bằng phân đoạn (fragmentation) như *Rhizoctonia* và *Sclerotium*.
4. Bào tử của chúng khô hoặc nhầy nhớt.
5. Cả túi bào tử lẫn cụm cuống bào tử đều không có trong sự sinh sản của bất kỳ cá thể nào.

2.1.2. Phân loại

Alexopoulos và Mims (1979) đã công nhận 2 bộ hình thức (Moniliales và Agromycetales) dưới phân lớp hình thức Hyphomycetidae, các cá thể của Hyphomycetes sinh ra bào tử được đặt trong bộ hình thức Moniliales nhưng những dạng thiếu bào tử và sinh sản bằng phân đoạn sợi nấm thì được đặt vào bộ hình thức Agromycetales.

Đặc điểm của bộ Moniliales

Phần lớn cá thể hoại sinh hoặc ký sinh và bào tử của chúng phát triển trên những sợi nhánh chuyên biệt là cuống bào tử (sporophore) hoặc cuống bào tử đỉnh (conidiospore), chúng được đề nghị thành 4 họ hình thức (form-class) sau:

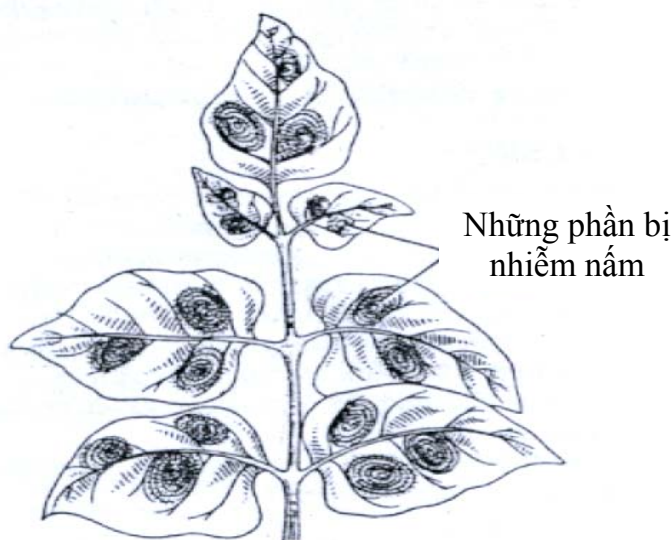
1. *Moniliaceae*: cuống bào tử tách ra từ một sợi nào đó hoặc không có; bào tử và hệ sợi nấm trong suốt hoặc có màu sáng, đại diện *Monilia*.
2. *Dematiaceae*: bào tử và hệ sợi nấm màu sậm. Đại diện *Alternaria*, *Curvularia*, *Cercospora*, *Helminthosporium*, *Drechslera*.
3. *Tuberculariaceae*: bào tử và cuống bào tử đỉnh được sinh ra từ cụm cuống bào tử. Đại diện *Fusarium*.
4. *Stilbellaceae*: bào tử và cuống bào tử đỉnh phát triển trong bó cuống bào tử đỉnh. Đại diện *Graphium*.

a. Giống ALTERNARIA

* Đặc điểm

Nhóm nấm này khá phổ biến, có nhiều loài hoại sinh và gây chết từng phần cây trồng. *Alternaria* là tác nhân gây nhiễm chính trong nuôi cấy trong phòng thí nghiệm.

Bào tử của chúng rất phổ biến trong bụi bặm trong nhà, trong không khí và là tác nhân chính gây dị ứng (Hyde và Williams, 1946), một số bệnh về da và vài rối loạn nghiêm trọng ở cơ thể người. Nhiều loài *Alternaria* ký sinh trên thực vật. Trên các cá thể thuộc họ Solanaceae (khoai tây), *Alternaria* cho triệu chứng bệnh rỉ sét sớm hơn là *Phytophthora infestans* (thuộc lớp Oomycetes, tác nhân gây bệnh rỉ sét muộn (late-blight) ở khoai tây), chỉ riêng *Alternaria* được gọi là “bệnh rỉ sét sớm”. Triệu chứng sớm của bệnh là những đốm nhỏ màu vàng nâu trên lá, sau đó lan rộng tạo những vết hình nhẫn đồng tâm; Toàn bộ phiến lá, cuống lá, gân lá và thậm chí cả hệ thống mạch dẫn cũng tổn thương đứt gãy do bị nhiễm. Phần còn lại của ống mạch có màu nâu.



Hình 6.3. *Alternaria solani* trên khoai tây (*Solanum tuberosum*)(Sharma, 1998)

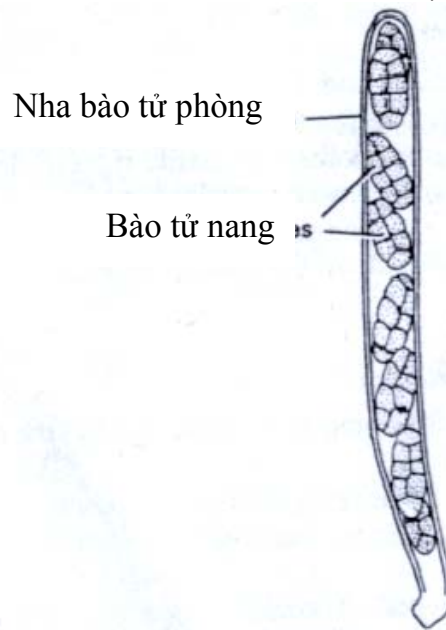
Alternaria alternata (= *A. tenuis*) là nguyên nhân gây bệnh “đốm đen” trên lúa mì trong khi *A. triticina* gây bệnh rỉ sét (thối khô lá) (Bhownik, 1969). *A. brassicae* và *A. brassicicola* tấn công trên hạt *Brassica* (họ cải bắp) còn *A. solani* (hình 6.3) gây bệnh rỉ sét sớm trên khoai tây và các loài khác thuộc họ Solanaceae; Một vài loài *Alternaria* khác (với ký chủ của chúng trong ngoặc đơn) là *A. citri* (trên lá họ cam quýt *Citrus sp.*), *A. helianthi* (trên hướng dương *Helianthus annuus*) và *A. palandui* và *A. porri* gây cháy lá trên hành tây, tỏi.

✓ **Hệ sợi nấm**

Màu nâu sáng, mảnh, phân nhánh mảnh, sợi nấm có vách ngăn trước hết là gian bào, sau đó có thể trở thành nội bào.; Mỗi tế bào thường có nhiều nhân. Theo Knox-Davis (1979) thì những tế bào sinh dưỡng của *A. brassicicola* chứa từ một tới nhiều nhân, đầu mút tế bào sợi nấm có 27 nhân và những tế bào già có đến 33 nhân.

✓ **Sinh sản**

Giống *Alternaria* chủ yếu sinh sản bằng cách tạo bào tử đính; Giai đoạn hoàn chỉnh của *Alternaria* là *Pleospora infectoria* (hình 6.4) – một loại nấm *Loculoascomycetous* (Webster, 1980).

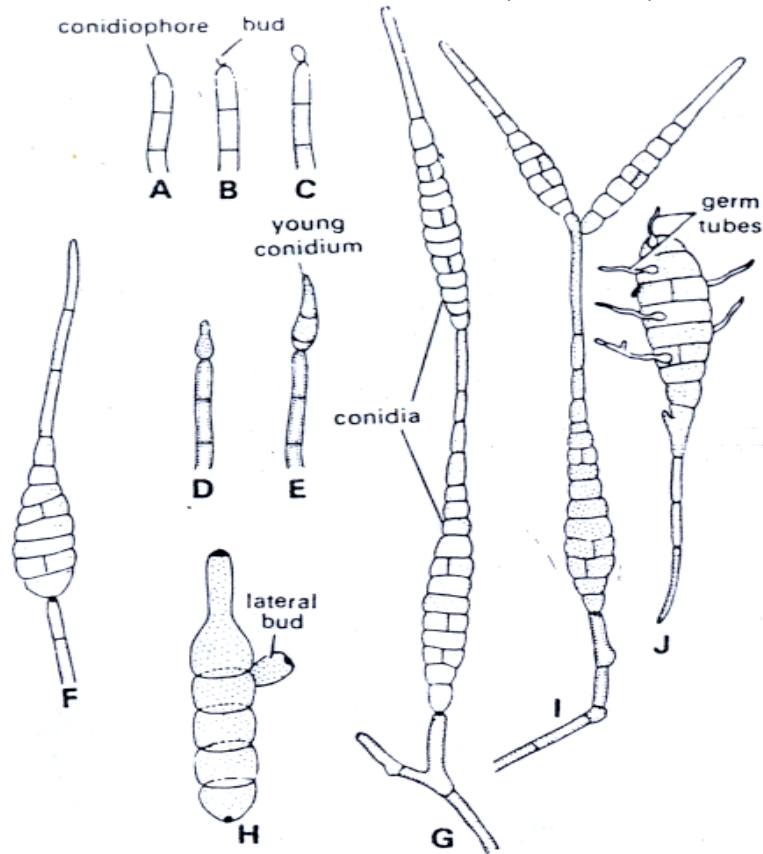


Hình 6.4. Một nha bào tử phòng (ascus) của *Pleospora infectoria* – một loại nấm *Loculoascomycetous* – giai đoạn hoàn chỉnh của *Alternaria* (Sharma, 1998)

Bào tử đỉnh phát triển trên cuống bào tử đỉnh ngắn, sậm màu và thường vô định hình; Một bào tử phát triển như là chồi ngọn của tế bào đỉnh trên cuống bào tử đỉnh (hình 6.5. A-D); Nó không phát triển bằng cách thắt eo và mở rộng phần chót tế bào của cuống bào tử. Những bào tử non được phân cách bằng vách ngăn ngang (hình 6.5. E) với sự phát triển của vành hình khuyên vào bên trong (Campbell, 1970); Trung tâm mỗi vách ngăn có một lỗ thông nội chất giữa các tế bào của bào tử, sau đó một số tế bào phân cách bởi vách ngăn dọc (hình 6.5. F). Nhóm bào tử với vách ngăn và dọc như thế được gọi là dạng quả dâu (muriform) hoặc bào tử lưới (dictyospore), thường thì phần chóp bào tử nảy chồi và cuối cùng tạo thành sợi của bào tử (hình 6.5. G).

Đôi khi chồi có thể phát triển từ tế bào thấp hơn hay gắn vào bào tử tạo nên nhánh của sợi bào tử (hình 6.5. H-I). Sự mở rộng thêm của sợi bào tử sẽ ngưng khi có sự bịt kín lỗ nền bào tử; Bào tử chín là một quả thể nhiều nhân có vách ngang và dọc; Nó được bao quanh bởi 2 lớp vách, tầng ngoài có sắc tố của tế bào, tầng trong trong suốt (Campbell, 1969, 1970).

Theo Knok-Davies (1979) cuống bào tử chín chứa vài nhân (0-3) trong khi bào tử chứa 1-2 nhân, Purkayastha và cộng sự (1980) đã nghiên cứu siêu cấu trúc bề mặt của 5 loài *Alternaria* gây bệnh (*A. longissima*, *A. cassiae*, *A. tenuissima*, *A. raphani* và *A. sonchi*); Các hạt bào tử được phát tán nhờ gió, gặp điều kiện nhiệt độ và độ ẩm thích hợp bào tử nảy mầm tạo từ 5 đến 10 ống (hình thành sợi nấm) (hình 6.5. J).



Conidiophore = cộng mang tụi bào tử, bud = chồi, conidia = bào tử đính, germ tube = ống mầm, lateral bud = chồi hông, young conidium = bào tử đính non

Hình 6.5. A-F sự phát triển bào tử đính của *Alternaria solani*; G, 2 bào tử đính thành chuỗi của *A. brassicae*; H, bào tử nảy chồi của *A. brassicicola*; I, chuỗi bào tử phân nhánh của *A. brassicae*; J, bào tử nảy chồi của *A. brassicicola* (Sharma, 1998)

Kiểm soát bệnh thối lụi

Sự luân phiên mùa vụ là có lợi vì bệnh chủ yếu từ đất trồng; Thuốc phun trừ nấm tốt nhất là loại có chứa đồng hoặc kẽm, cách khoảng 15 ngày trong phạm vi kiểm soát dự phòng. Azariah và cộng sự (1962) chủ trương sử dụng hỗn hợp Bordeaux trong khi đó Mathur và cộng sự (1971) thì giới thiệu phun Zineb và Dithane M-45.

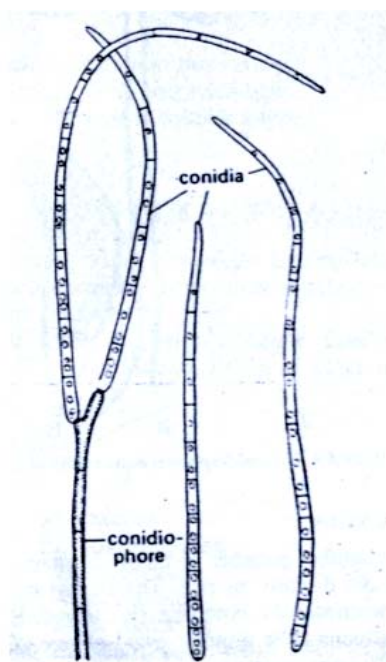
b. Giống *CERCOSPORA*

Đặc điểm

Giống như *Alternaria*, *Cercospora* cũng là một chi lớn trong họ Dematiaceae, được đại diện bởi trên 2000 loài (Ellis, 1971) nhưng số lớn xuất hiện rất nhiều và hầu như đồng dạng (Webster, 1980). *Cercospora* là nguyên nhân gây bệnh đốm lá trên cà chua, rau diếp, khoai tây, bông vải, lúa, đậu phộng, ớt, đậu trứng cút (pigeon pea - arhar), củ cải đường, thuốc lá... và nhiều cây trồng kinh tế quan trọng khác; *C. personata* là tác nhân gây bệnh đốm gạch nâu ở đậu phộng (*Arachis hypogaea*), *C. gossypina* gây bệnh đốm lá trên bông vải (*Gossypium herbaceum*) và *C. oryzae* gây bệnh gạch nâu trên lúa, *C. apii* gây bệnh trên người và có thể là nguyên nhân gây

những vết lở loét trầm trọng trên mặt trông rất kinh khủng. (Emmons và ctv, 1975). Hệ sợi nấm phát triển mạnh, phân nhánh và có vách ngăn mỏng, sợi nấm nội bào, giác mút phân nhánh tìm thấy ở *C. personata*; Hệ sợi nấm cả bên trong và bên ngoài tìm thấy ở *C. arachidicola*.

Vào thời điểm hình thành bào tử đỉnh, sợi nấm tập trung thành khối dày đặc dạng quả cầu gọi là chất nền (stroma), chất nền phát triển bên dưới lớp biểu bì trong những lỗ hổng dưới khí khẩu của lá; Bào tử đỉnh phát triển trên vách ngăn những cuống bào tử màu sậm, có những biến đổi rất lớn về kích thước của bào tử và cuống bào tử; Bào tử dài, mảnh, hẹp, thon nhọn và chứa rất nhiều vách ngăn ngang (hình 6.6). Sự phát triển của những cuống bào tử ghép thành cụm sậm màu, cong gập như đầu gối, thường chúng thò ra ngoài chất nền của tế bào lá cây chủ, sự phóng thích bào tử khỏi cuống bào tử đỉnh tạo vết sẹo nhỏ nơi nó gắn vào, bào tử phát tán hiệu quả nhờ các giọt mưa, gặp điều kiện nhiệt độ và ẩm độ thích hợp, mỗi bào tử nảy mầm và tạo nên hệ sợi nấm mới.



Conidiophore = cọng mang túi bào tử

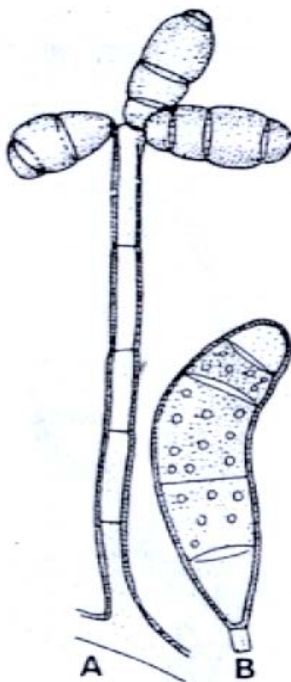
Hình 6.6. Cuống bào tử và bào tử của *Cercospora beticola* (Sharma, 1998)

3. Giống *CURCULARIA*

Đặc điểm

Nó cũng là một thành viên của họ Dematiaceae của bộ Moniliales, nó được giới thiệu trên 30 loài; *Curvularia* tìm thấy trên lúa (Benoit và Mathur, 1970) và nhiều cây trồng khác. Là tác nhân gây bệnh đốm lá, bệnh rì sét (thối khô), biến dạng hạt, biến màu (bạc màu) hạt và thậm chí thối rễ; Giai đoạn hoàn chỉnh đã được biết là dạng loài của *Cochliobolus*, một thành viên của Loculoascomycetes. Cuống bào tử đứng thẳng, sợi lớn (marconematous) và sợi đơn (mononematous). Bào tử xoắn thành vòng trên cuống bào tử. Bào tử thường cong. Có 3 bào tử trên một đế là nhiều nhất (hình 6.7);

Sự lồi lên của rốn hạt bào tử trên đế gập ở một vài loài như *C.combopogonis*, đôi khi cuống bào tử phát triển trên chất nền.



Hình 6.7. Cuống bào tử và bào tử của *Curvularia lunata* (Sharma, 1998)

4. Giống PYRICULARIA

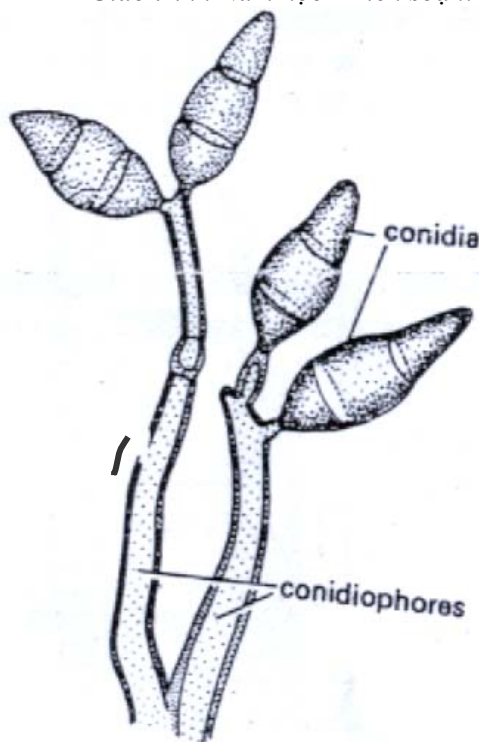
Đặc điểm

Pyricularia là một thành viên của họ Dematiaceae, bộ Moniliales; *P. oryzae* là nguyên nhân chính gây bệnh đạo ôn (nổ lép) ở lúa; Nấm bệnh thường giết chết hoàn toàn cây con, đôi khi trên lúa trưởng thành, nó cũng nhiễm trên nhiều thực vật như cỏ màn trâu voi (*Eulalia coracana*) và kê (*Setaria italica*).

Hệ sợi nấm phát triển và phân nhánh, có vách ngăn, sợi nấm nội bào hoặc gian bào, tế bào thường nhiều nhân, cuống bào tử thường đơn, dài, mảnh, có hoặc không có vách ngăn, và thường không phân nhánh. Một nhóm cuống bào tử mọc trên chất nền, bào tử màu nâu nhạt, dạng quả lê ngược và có 2 vách ngăn (tạo 3 ngăn) (hình 6.8); Mỗi bào tử gắn với cuống bào tử bởi rốn hạt (hilum) như nhú lồi.

Bào tử được phóng thích khi ẩm độ rất cao đặc biệt vào ban đêm, có thể sự vỡ ra của rốn hạt gây phóng thích bào tử.

Massarina, một nấm Loculascmycetes được giới thiệu như giai đoạn hoàn chỉnh của *Pyricularia aquatica*, trong khi đó giai đoạn hoàn chỉnh của *P.grisea* là *Magnaporthe grisea* lại là nấm Pyrenomyceteous.



Conidia = bào tử đỉnh, conidiophore = cộng mang túi bào tử

Hình 6.8. Cuống bào tử và bào tử của *Pyricularia oryzae* (Sharma, 1998)

5. Giống *FUSARIUM*

Đặc điểm

Fusarium là chi lớn nhất trong Tuberculariaceae, chúng hoại sinh hoặc ký sinh trên nhiều cây trồng, cây ăn trái và rau. Nó là nguyên nhân chính làm héo rũ cây chủ. Hệ sợi nấm lan toả khắp mô mạch và lấp kín mạch gỗ. Sự lấp mạch gỗ sẽ cản trở quá trình chuyển vận nước làm héo cây (hình 6.9 A), *Fusarium* cũng sản xuất một số chất độc tiết vào mạch dẫn cây chủ cũng có thể gây héo rũ, nhiều loài thực vật bị *Fusarium* tấn công (hình 6.9. A). Sau đây là vài loài *Fusarium* gây bệnh héo lá và cây chủ (trong ngoặc đơn): *F. udum* (trên đậu sắn *Cajanus cajan*), *F. oxysporum* bv. *licopersici* (trên cà chua *Lycopersicon esculentum*), *F. lini* (trên cây lanh *Linum usitatissimum*) *F. solani* (trên khoai tây *Solanum tuberosum*) và *F. orthoceras* (trên đậu mợ-đậu Thổ Nhĩ Kỳ *Cicer arietium*).

Hệ sợi nấm phân nhánh, có vách ngăn, sợi nấm thường không màu, chuyển màu nâu khi già. Hệ sợi nấm sản sinh độc tố tiết vào hệ mạch gây héo cây chủ.

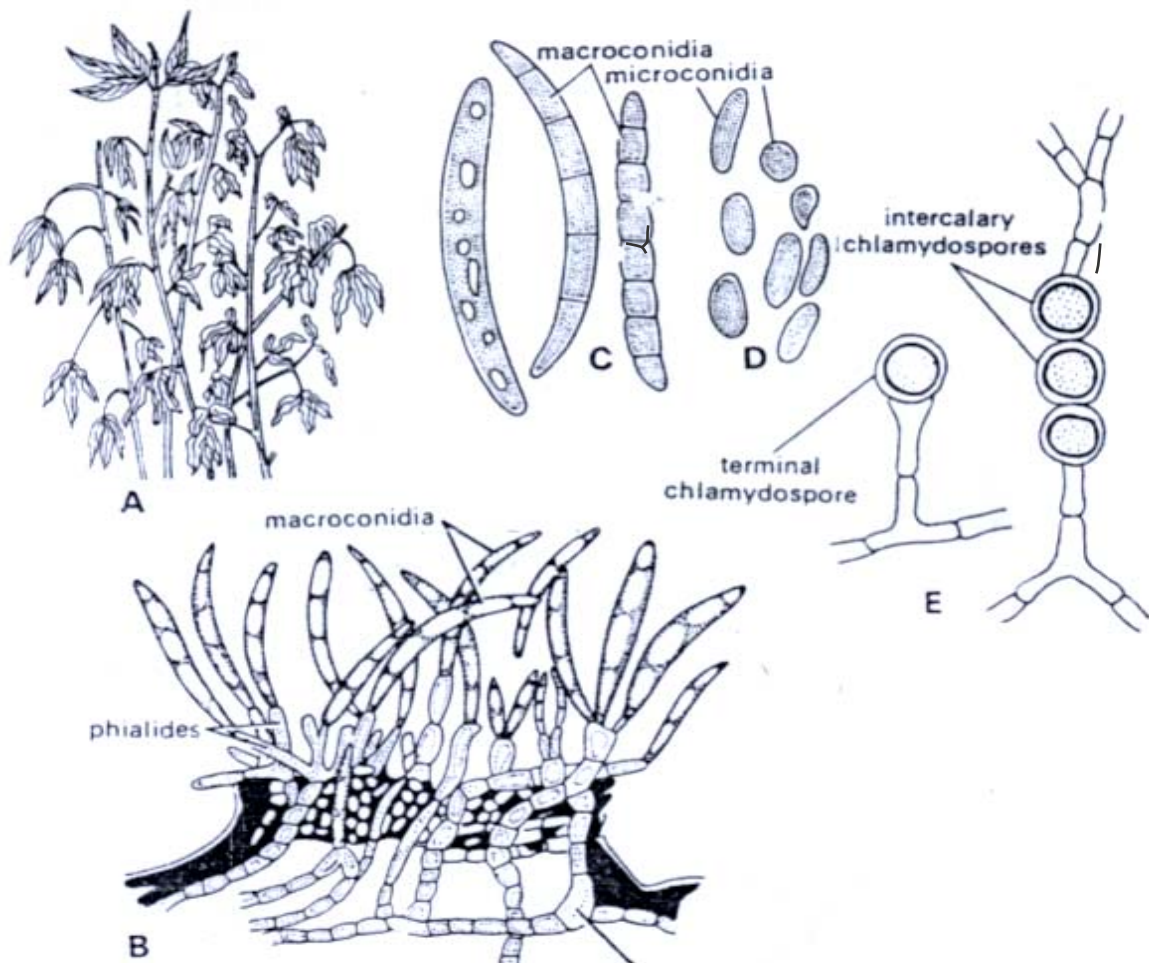
Sinh sản

Fusarium sinh sản vô tính trung bình giữa 3 kiểu bào tử vô tính là bào tử đỉnh lớn (*Macroconidia*), bào tử đỉnh nhỏ (*Microconidia*) và bào tử vách dày (hậu bào tử - *Chlamydospores*). *Macroconidia* dài, nhiều nhân, hình liềm hoặc thân cong sinh ra từ cuống bào tử. Đầu và cuối bào tử lớn thuôn nhọn (hình 6.9 C); Một vài loài bào tử lớn

tách rời và không gắn trên cuống bào tử, những tế bào sinh bào tử lớn gọi là thể bình (phialide) (hình 6.9.B).

Tiểu bào tử đính thường đơn nhân đôi khi 2 ngăn, hình cầu hoặc hình trứng được sinh ra từ một thể bình hay những cuống bào tử phân nhánh hoặc không phân nhánh (hình 6.9 D); Tiểu bào tử đính thường được giữ trong một nhóm nhỏ và tiểu bào tử đính của *Fusarium* rất giống bào tử của *Cephalosporium* vì thế giai đoạn này thường được quy vào nấm *Cephalosporium*.

Bào tử vách dày (hình 6.9 E) hình tròn hoặc hình trứng, vách dày, nằm tận cùng hoặc chen giữa các sợi nấm giả. Chúng có thể phát triển đơn hoặc thành chuỗi, chúng tách ra và mọc các ống mầm nếu bào tử gặp điều kiện thuận lợi, Hậu bào tử hay bào tử vách dày rất bền và tồn tại độc lập trong thời gian dài.



Hình 6.9. A, *Fusarium udum* gây bệnh héo lá (trên đậu sắn *Cajanus cajan*); B, cuống sinh bào tử và bào tử đính lớn; C, đại bào tử đính (macroconidia); D, tiểu bào tử đính (microconidia); E, bào tử vách dày (hậu bào tử)(Chlamydospore)(Sharma, 1998)

Lớp Coelomycetes

Đặc tính chung

1. Nhóm này ký sinh và hoại sinh trên thực vật có mạch trên cạn. Một số ký sinh bậc hai trên nấm khác.
2. Tán là thể quả thật, hệ sợi nấm có vách ngăn.
3. Không có tế bào chồi.

4. Bào tử và cuống bào tử sắp xếp trên túi bào tử hoặc cụm cuống bào tử.
5. Túi bào tử bề mặt hay nằm sâu bên trong, hình cầu, trái phẳng hoặc hình đĩa, một vách tạo những tế bào cùng đường kính.
6. Cụm cuống bào tử nằm bên trong chất nền thiếu phân bên và trên vách (Sutton, 1973)
7. Bào tử đơn bào, rụng sớm, trong suốt hoặc có sắc tố tế bào.

Phân loại

Sutton (1973) đề nghị Coelomycetes vào 2 bộ:

1. **Melanconiales:** thể quả kiểu cụm cuống bào tử.
2. **Sphaeropsidales:** thể quả kiểu túi bào tử phân.

Đặc điểm bộ Melanconiales

1. Các cá thể ký sinh hoặc hoại sinh trên thực vật
2. Thể quả kiểu cụm cuống bào tử.
3. Mô chất nền giới hạn cơ sở của thể quả.
4. Thể quả dưới lớp cutin, dưới biểu bì, hoặc dưới chu bì và vỡ ra bởi sự rạn nứt của mô vật chủ.

Melanconiales có một họ Melaconiaceae (Sutton, 1973) với giống *Colletotrichum* được mô tả ở đây.

Đặc điểm bộ Sphaeropsidales

1. Tính chất chủ yếu là thể quả dạng túi bào tử phân.
2. Cá thể có kích thước hiển vi ký sinh hoặc hoại sinh.
3. Màng bao quanh thể quả là nhu mô giả.
4. Bào tử định dạng từ các vách ngăn.

6. Giống COLLETOTRICHUM

Đặc điểm

Nó được mô tả có 11 loài (von Arx, 1957; Sutton, 1973). Nhưng Alexopoulos và Mims (1979) thì đề xuất trên 1000 loài hình thức trong giống này đã được mô tả trước đây, phần lớn chúng trùng tên. Theo ý kiến gần nhất của Baxter và cộng sự (1985), *Colletotrichum* được giới thiệu có 21 loài: *C. coccodes*, *C. dematium*, *C. gloeosporioides*, *C. graminicola*, *C. falcatum* và *C. capsici*... là những loài thường gây bệnh thán thư (anthracnose).

✓ Bệnh thối đỏ ở mía

Đây là bệnh thường gặp ở mía do *C. falcatum*, nấm tấn công chính vào thân và lá (hình 6.10), phiến lá trở nên nhạt hoặc đỏ sậm và rũ xuống, thân có nhiều vết nứt và

lớp màng sợi đỏ phát triển dọc thân; Sự hoá đỏ chủ yếu ở bó mạch, đôi khi vào tận trong ruột và thân bị thối, rút ngắn tại các đốt.

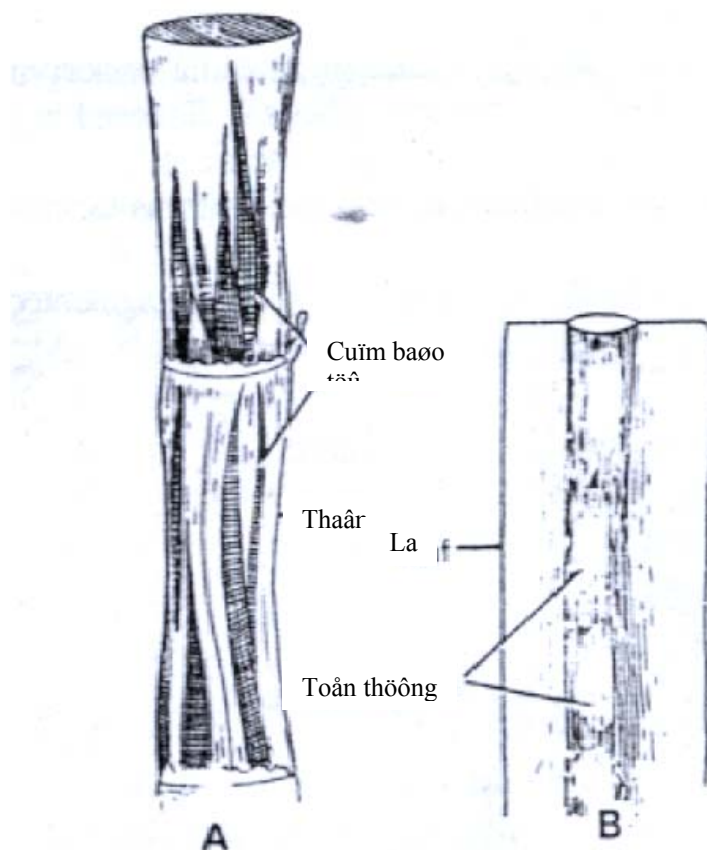
✓ Sợi nấm

Nội sinh, sợi nấm mảnh, phân nhánh, không màu, có vách ngăn, sợi nấm có nội bào và gian bào; Nhiều hạt dầu được sản xuất trong mỗi tế bào của hệ sợi nấm; Khi

chín sợi nấm trở nên sậm màu và bện xoắn lại thành dạng chất nền nhỏ dưới lớp ngoài cùng.

✓ Sinh sản

Colletotrichum chỉ sinh sản vô tính bằng bào tử đỉnh, bào tử đỉnh phát triển trên cuống bào tử trong dạng thể quả là cụm cuống bào tử (hình 6.11 A-C); Cụm cuống bào tử có dạng đĩa phẳng, mặt sau có cấu trúc phân mịn, mỗi cụm cuống bào tử gồm lớp chất nền, bề mặt sản sinh cuống bào tử trong suốt (hình 6.11.C). Cuống bào tử không có vách ngăn kéo dài đơn bào, dạng liềm, cong, bào tử trong suốt. Cùng với bào tử và cuống bào tử là các lông cứng trên mỗi cụm cuống bào tử, lông dài cứng, thuôn nhọn, không phân nhánh và đa bào cấu trúc như tơ cứng (hình 6.11.A-B) và Frost (1964) mô tả một vài loài của *Colletotrichum* có hoặc không có lông cứng có thể được kiểm soát bởi sự thay đổi độ ẩm.

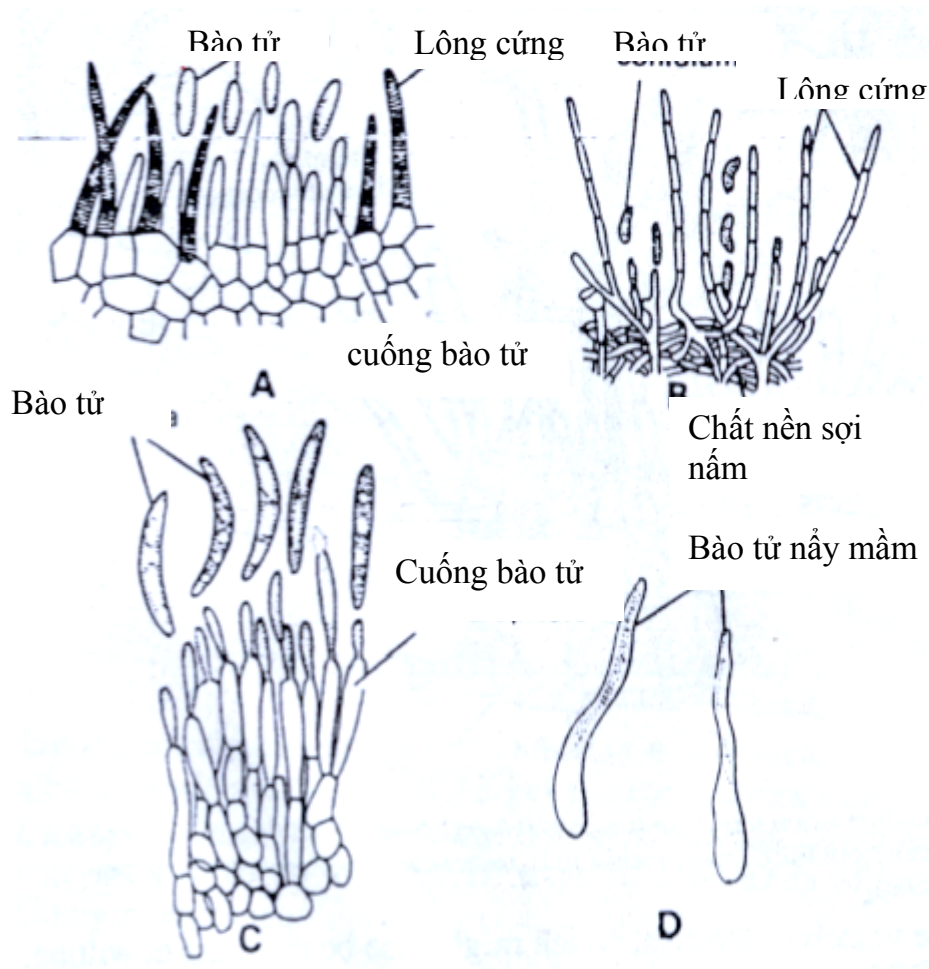


Hình 6.10. *Colletotrichum falcatum*. A, cụm bào tử trong thân; B, cụm bào tử trên lá (Sharma, 1998)

Sự hình thành một số lớn của bào tử gây nứt gãy trên biểu bì vật chủ, gặp điều kiện thuận lợi, mỗi bào tử mọc từ một đến nhiều ống mầm để hình thành hệ sợi nấm (Hình 6.11.D); Đĩa bám là dạng của *Colletotrichum* trong nuôi cấy (Sutton, 1962, 1968)

Sợi nấm già đôi khi hình thành vách dày, màu nâu sậm, hình cầu hoặc không đều gọi là hậu bào tử (*Chlamydospores*). Nó có thể ở tận cùng hoặc chen giữa sợi nấm và tồn tại trong thời gian dài và khi tách ra chúng cũng mọc mầm để hình thành sợi nấm mới.

Theo von Arx (1957) '*Sclerotia*' cũng là một dạng đặc biệt của *Colletotrichum*, *Glomerella tucumanensis* là một nấm túi (Ascomyceteous) được coi như giai đoạn hoàn chỉnh của *Colletotrichum falcatum*.



Hình 6.11. Cụm bào tử của *Colletotrichum lindemuthianum*; B, cụm bào tử của *C. falcatum*; C, cuống bào tử và bào tử đính của *C. graminicola*; D, bào tử nảy mầm (Sharma, 1998)

Chương 7

VAI TRÒ HỮU DỤNG CỦA NẤM TRONG CHẾ BIẾN THỰC PHẨM

1. GIỚI THIỆU

Sự phát triển và hoạt động trao đổi chất của nấm (nấm men và nấm mốc) trong thực phẩm có thể có những ảnh hưởng khác nhau. Mặt khác hoạt động của nấm đã được khai thác bởi con người cho mục đích sản xuất và chế biến thực phẩm. Thực tiễn thu được quả thể nấm rom cũng như sự ứng dụng nấm mốc để chuẩn bị thực phẩm lên men đã trải qua nhiều thế kỷ. Gần đây là nấm sợi cũng như nấm men đã được nuôi cấy để thu được thực phẩm dinh dưỡng giàu đạm cho con người và vật nuôi. Nấm đóng vai trò quan trọng trong sự lên men công nghiệp để tạo ra nhiều loại phân hoá tố (enzim) và các chất hữu cơ khác. Nhiều trong số này được ứng dụng như thành phần của thức ăn. Gần đây nhất, kỹ thuật tái tổ hợp DNA đã trở nên phổ biến để bổ sung những đặc tính của nấm. Một vài ứng dụng cho công nghệ thực phẩm sẽ được đề cập.

2. thực phẩm lên men bởi nấm

Lên men là một trong những kỹ thuật lâu đời nhất của sự chế biến thực phẩm và mang tầm quan trọng kinh tế to lớn. Sự xuất hiện, qui trình chế biến, và sử dụng của thực phẩm lên men đã được viết nhiều (Campbell-platt 1987, Steinkraus 1997). Một vài sản phẩm lên men (phó-mat, bia, rượu, nước tương) đã có kinh nghiệm sản xuất một lượng lớn, với việc sử dụng giống chủng ưu việt, mặt khác nhiều thực phẩm lên men hãy còn được sản xuất sử dụng kỹ thuật truyền thống lâu đời dưới những điều kiện đơn giản hoặc ngay cả nguyên sơ.

Do nhiều nguyên nhân, của nền kinh tế và tính chất yêu cầu của sản phẩm, hầu hết việc lên men thực phẩm không thể tiến hành một cách lợi nhuận dưới điều kiện vô trùng. Thực phẩm lên men vì thế có thể chứa đựng nhiều vi khuẩn, nấm men và nấm mốc, xuất xứ từ vật liệu thô, giống chủng, sự nhiễm trong tiến trình.

Bảng 7.1. Thực phẩm (chọn lọc) lên men bởi giống hỗn hợp (nấm mốc, nấm men, vi khuẩn)

Nấm mốc	Nấm men	Vi khuẩn	Cơ chất	sản phẩm	sử dụng	nguồn gốc
<i>Actinomucor elegans</i>			Đậu hũ	chao	thực phẩm đậm	Trung Quốc, VN
<i>Amylomyces rouxii</i>	<i>Endomyces</i> spp. <i>Hyphopichia</i>	<i>Pediococcus</i> spp. <i>Enterococcus</i>	gạo (không nấu)	Ragi	giống chủng làm	Phương Đông

	spp.	spp.			rượu	
<i>Aspergillus oryzae</i> <i>A. soyae</i>	<i>Zyg. rouxii</i> <i>Torulopsis</i> spp.	<i>Tetragenococcus halophila</i> ; <i>Ent. faecalis</i>	đậu nành + gạo/lúa mạch	Miso	đồ gia vị	Phương Đông
<i>A. oryzae</i> <i>A. soyae</i> group	<i>Zyg. rouxii</i> , <i>Zyg. soyae</i> , <i>Hansenula</i> spp., <i>Torulopsis</i> spp., <i>Candida</i> spp.	<i>Lactobacillus delbrueckii</i> , <i>Tet. halophila</i> <i>Ped. damnosus</i>	đậu nành + lúa mì + muối	Nước tương	đồ gia vị	Phương Đông
<i>A. oryzae</i>	<i>Hans. anomala</i> , <i>Sacch. Cerevisae</i> (saké)	<i>Leuc. mesenteroides</i> var <i>saké</i> , <i>Lb. saké</i>	gạo nấu	Saké	rượu	Nhật
<i>Monascus purpureus</i> <i>M. ruber</i> , <i>M. pilosius</i>			gạo nấu	Ang-kak (gạo lên men với mốc đỏ)	chất tạo màu, đồ gia vị, thành phần bổ dưỡng	Trung Quốc, Nhật
<i>Penicillium roqueforti</i>	<i>Yarrowia lipolytica</i>	<i>Leuconostoc</i> spp.	Bánh sữa (hoa sữa ép)	Phó-mát kiểu roquefort	thực phẩm đậm, đồ gia vị	Pháp
<i>P. camemberti</i>	<i>Candida</i> spp. <i>Khuyveromyces</i> spp. <i>Torulopsis</i> spp	<i>Brevibacterium linens</i> <i>Lc. lactis</i> ssp <i>cremoris</i>	Bánh sữa (hoa sữa ép)	Phó-mát kiểu Camembert	thực phẩm đậm, đồ gia vị	Pháp
<i>P. nalgiovense</i> <i>P. chrysogenum</i>		<i>Mirococcus</i> spp. <i>Staphylococcus</i> spp. <i>Pediococcus</i> spp. <i>Lactobacillus</i> spp.	thịt (xúc xích)	Salani	thực phẩm đậm	Châu Âu
<i>Rh. oligoporus</i> <i>Rh. chinensis</i> , <i>Rh. oryzae</i> , <i>Mucor indicus</i>	<i>Trichosporon beigelii</i> , <i>Clavisporalutitans</i> , <i>Yar. lipolytica</i>	<i>Klebsiella pneumoniae</i> <i>Enterobacter cloacae</i> , <i>Lactobacillus</i> spp.	đậu nành	Tempeh	thực phẩm đậm, thức ăn nhanh	Indonesisa

Ở thực phẩm lên men nấm đa giống chủng, sự kích thích từ chất chuyển hoá bởi sự phân giải tương hỗ của cơ chất hoặc bởi sự phóng thích của các sản phẩm phân giải; hoặc sự ức chế bởi sự cạnh tranh sự tạo thành của chất kháng sinh hoặc chất trao đổi kháng vi sinh là các yếu tố quan trọng của sự cân bằng của các quần thể vi sinh vật (Nout, 1995). Theo tính tự nhiên vật lý của cơ chất, sự lên men có thể được phân biệt thành lên men bề sâu hay lên men chìm (liquid fermentation) và lên men bề mặt (solid-state fermentation). Trong lên men bề sâu, chất lỏng phục vụ như một môi trường cho sự phân bố đồng nhất của vi sinh vật và cho sự truyền nhiệt và truyền khối. Lên men bề sâu được sử dụng cho việc chế biến nước giải khát và nước sốt (sauces).

Bảng 1 liệt kê vài thực phẩm lên men trong đó nấm đóng một vai trò thiết yếu. Thêm vào đó, vật liệu thô của chúng, vi sinh vật lên men đại diện, kiểu của hệ thống lên men (bề sâu hoặc bề mặt) và liên hệ đến nhóm hệ vi sinh vật cho sự lên men thành công cũng được liệt kê. Ở vùng ôn đới, thịt làm chín bởi nấm mốc và pho-mát là chiếm ưu thế bởi *Aspergillus* và *Penicillium* spp. Nấm men đóng vai trò trong các sản phẩm nướng và nước giải khát có cồn. Ở những vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, thực phẩm lên men nấm chiếm ưu thế ở đông và đông nam châu Á. *Rhizopus*, *Amylomyces*, *Mucor*, *Neurospora*, and *Monascus* spp. thường được tìm thấy như hệ vi sinh vật chức năng. Các sản phẩm lên men bởi nấm men từ vùng nhiệt đới bao gồm thức ăn nhanh và nước giải khát có cồn. Sau đây là một vài thực phẩm lên men chọn lọc.

2. 1. Rượu

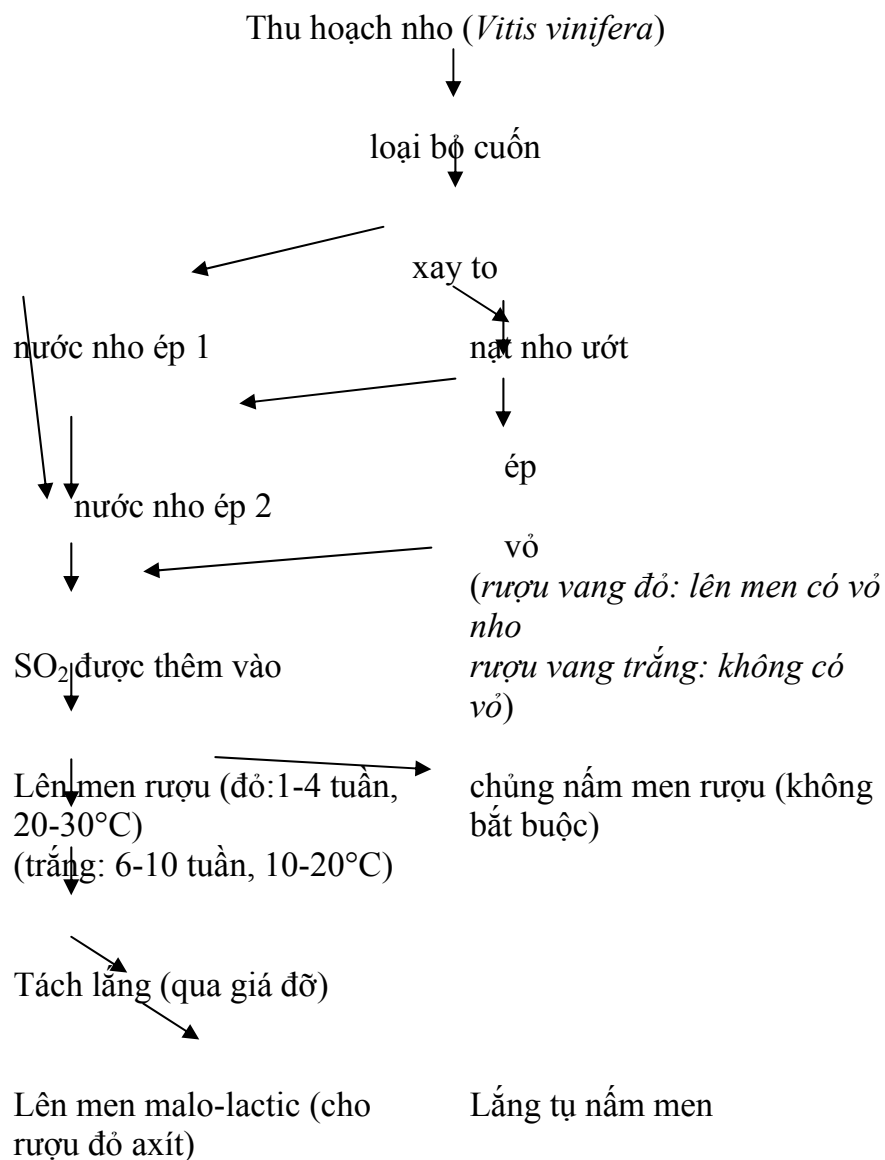
Sự đa dạng của rượu không chỉ vì nhiều hơn 5.000 loại nho (*Vitis vinifera*) mà còn đặc biệt đến điều kiện trồng trọt (địa điểm, đất, khí hậu) và điều kiện lên men. Nguyên tắc cơ bản của làm rượu được tóm tắt ở hình 7.1

Nho phải là không bị lên mốc, trừ phi sự chế biến của rượu ngọt “Sauterne” loại này đòi hỏi mốc *Botrytis cinerea*. Rượu đỏ thì thông thường lên men “trên lớp vỏ”. Thường thì SO₂ được thêm vào 100-150mg/lít để ức chế sự phát triển của nấm men biểu sinh (*Candida*, *Hanseniaspora*, *Kloeckera*, *Pichia*, *Rhodotorula*, *Saccharomyces*, *Torulopsis* spp.) Điều này sẽ thúc đẩy sự chiếm ưu thế tốt của nấm men rượu chọn lọc (*Saccharomyces cerevisiae* thường đồng hành với *Torulopsis stellata*) (cho vào sấp xỉ 10⁶/ml dịch nho. Lưu ý rằng nấm men tạo mùi (hương vị) là cân bằng với nấm men chức năng cho sự lên men rượu. Khi tất cả đường lên men đã cạn kiệt thì sự lên men rượu dừng lại và nấm men được lấy ra để ngăn cản sự mất mùi từ sự tự phân giải của nấm men. Ở rượu axit cao, vi khuẩn axit lactic (*Oenococcus oeni*) được chủng để biến đổi axit malic thành axit lactic, vì thế cho ra rượu vị ngọt hơn.

2.2. Phó-mát Camembert

Đây là một của nhiều phó-mát bề mặt chín. Có nguồn gốc từ Normandy, Pháp lần đầu tiên nó được làm bởi Marie Harel vào năm 1791. Năm 1890, M. Ridet phát triển hộp gỗ nổi tiếng tạo điều kiện xuất khẩu với lượng lớn.

Nguyên tắc cơ bản của sản xuất phó-mát Camembert được viết ra như ở hình 7.2. Sau khi sữa đông còn rất non (ép thành bánh sữa), nó được chủng giống bởi bào tử của *Penicillium camemberti* bằng cách phun như sương mù. Sau khi ngâm trong nước muối và đưa vào điều kiện thích hợp, sự phát triển của mốc bắt đầu tại bề mặt phó-mát trong suốt giai đoạn ủ. Vỏ cứng của phó-mát Camembert thì mỏng và trắng. Các dòng mốc chủng khác nhau có màu sắc trong khoảng từ xám lục nhạt tới trắng tinh. Bên trong của phó-mát phải là vàng nhạt với trung tâm màu trắng rắn chắc. Trong quá trình chín, các phân hoá tố (enzim) thuỷ phân đạm và chất béo của *P. camemberti* khuếch tán vào trong phó-mát.



làm trong

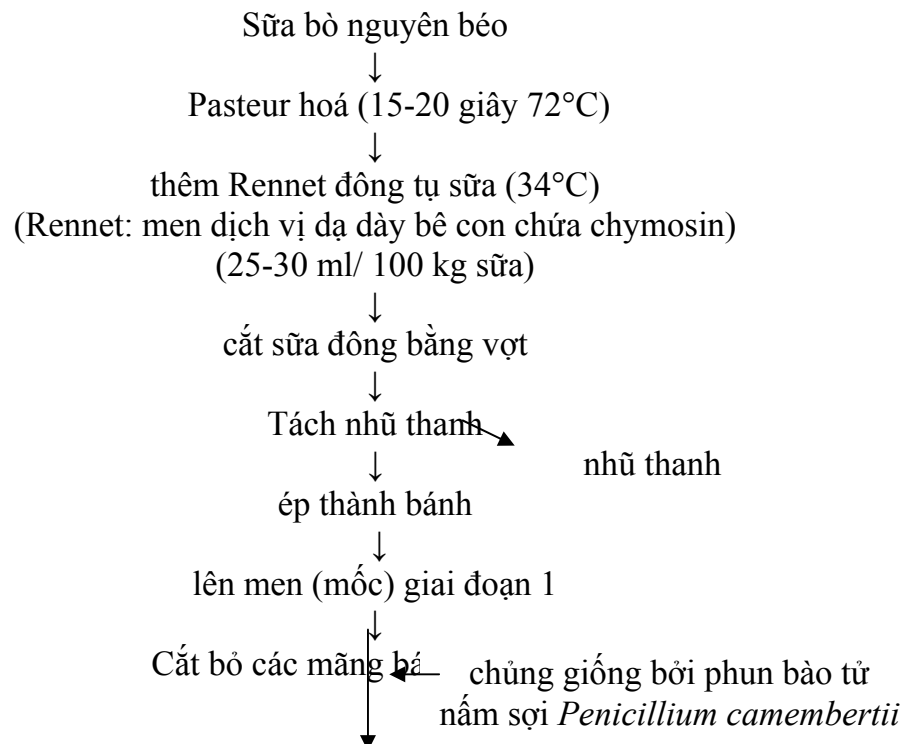
lão hoá, phối trộn

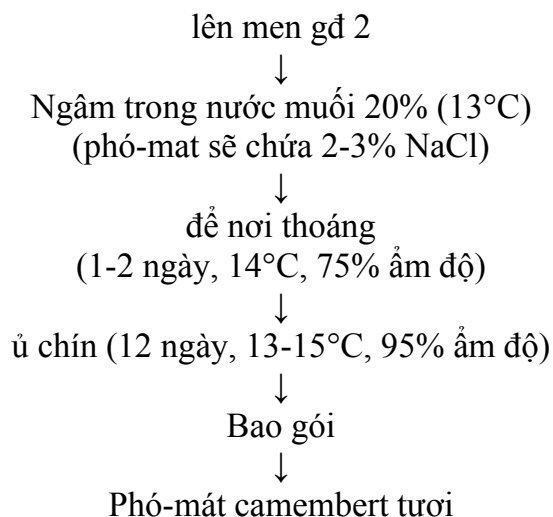
lọc, đóng

chai

Hình 7.1. Qui trình làm rượu nho

Nhưng tính xốp mềm là vì pH tăng lên gây ra bởi sự phóng thích của NH_3 , nấm men, đặc biệt là *Debaryomyces hansenii*, thường hiện diện trong phó-mát và cũng góp phần làm tăng pH bởi vì sự tiêu thụ của axit lactic. Các phản ứng thủy phân đậm và hoạt động của enzym aminotransferase đóng góp phần lớn vào sự phát triển hương vị. Thông thường sản phẩm được tiêu thụ sau 3-5 tuần. Kiểm định giống thuần chủng, tất cả các dòng *P. camemberti* được biết là có khả năng sản xuất ra độc tố nấm (mycotoxin) axit cyclopiazonic (CPA). Chất này xem ra mang đặc tính bền bởi vì các dòng thu thập nuôi cấy lâu đã không mất đi khả năng tạo ra CPA. Nhiều nỗ lực đã tiến hành để đạt được các dòng đột biến CPA âm tính và các giống chủng đã được tuyển chọn theo tiêu chuẩn này. Cơ hội rủi ro của việc ngộ độc là rất nhỏ. Chỉ mức độ rất thấp của CPA có thể được phát hiện ra ở phó-mát Camembert. Điều này được giải thích bởi sự không ổn định về hoá học của nó trong sự hiện diện của chất amines và sự khuếch tán nghèo nàn từ vỏ cứng vào bên trong. Hơn nữa, CPA thì khó được tạo ra tại nhiệt độ bảo quản $<15^\circ\text{C}$.





Hình 7.2. Quy trình chế biến phó-mát Camembert

2.3. Chao (sufu)

Chao (sufu) cũng được viết như fu-ru, là do hoa sữa đậu nành lên men mốc có mùi khá nặng (Su, 1986). Chao được sản xuất chủ yếu ở Trung Quốc cho tiêu thụ nội địa và xuất khẩu, sản lượng hàng năm ước tính ít nhất 300 triệu tấn. Chao được tiêu thụ như một chất gia vị, ví dụ với cơm điểm tâm sáng hoặc bánh mì hấp.

Chao được làm từ khối đậu hũ (thu được từ kết tủa sữa đậu nành). Đậu hũ được dùng làm chao cứng hơn bởi ép hoặc được xử lý hơi nóng nhanh, và tuần tự được chùng giống trên bề mặt và ủ ở ẩm độ cao tại nhiệt độ 20-35°C, tùy thuộc vào địa điểm và mùa (trong năm). Các loại nấm mốc tham gia chủ yếu là *Actinomucor* và *Mucor* spp. Những nhà máy sản xuất lớn có sử dụng giống thuần chủng, chẳng hạn như *Actinomucor elegans*, ngược lại tại các cơ sở sản xuất nhỏ, sử dụng rom lên mốc để chùng lên khối đậu hũ với một hệ vi sinh vật hỗn hợp của nấm mốc và vi khuẩn. *Actinomucor elegans* không phát triển tốt ở nhiệt độ vượt quá 25°C, các mốc khác ví dụ như *Mucor hiemalis* hoặc *Rhizopus chinensis* được sử dụng ở nhiệt độ cao hơn. Sau vài ngày khối đậu hũ được bao phủ với một lớp dày của sợi nấm như bông gòn. Sản phẩm trung gian được gọi là pehtze-đậu hũ lên mốc. Pehtze đã trở thành một nguồn enzym thủy phân đạm, và đạm đậu nành phần lớn đã được phân cắt.

Bước kế tiếp muối và ngâm nước muối với mục đích bảo quản sản phẩm trong khi đó cho phép sự trưởng thành về mặt enzym mà cuối cùng sẽ cho ra cấu trúc mềm, mùi và vị nặng theo yêu cầu. Xử lý đầu tiên với muối (hạt, bột) với mục đích là làm tăng lên nhanh chóng hàm lượng muối khoảng 15%. Bước kế tiếp các pehtze muối được đặt vào các keo/lọ và bơm đầy với nước muối hoặc hỗn hợp nước chan để chao chín. Thành phần của nước muối để chao chín ảnh hưởng mạnh mẽ đến tính chất của sản phẩm cuối cùng. Nó luôn chứa 10-12% NaCl, và rượu gạo 10% hàm lượng ethanol. Sản phẩm rất nổi tiếng là chao đỏ, trong nước ngâm chao này có chứa ang-kak (xem Bảng 8.1). Ang-kak không chỉ cho sắc tố cam và đỏ mà còn chứa đựng nhiều phân hoá tố (enzim) tích cực góp phần vào sự phân cắt và tạo hương vị của chao. Chao có thể có

Giáo trình Nấm học: Biên soạn Ts. Nguyễn Văn Thành
sự hiện diện của vi khuẩn *Tetragenococcus halophila*. Sau nhiều tháng để chín, các
keo được làm sạch bên ngoài, dán nhãn và phân phối cho việc tiêu thụ.

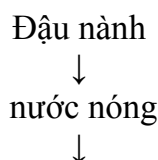
2.4. Tempeh

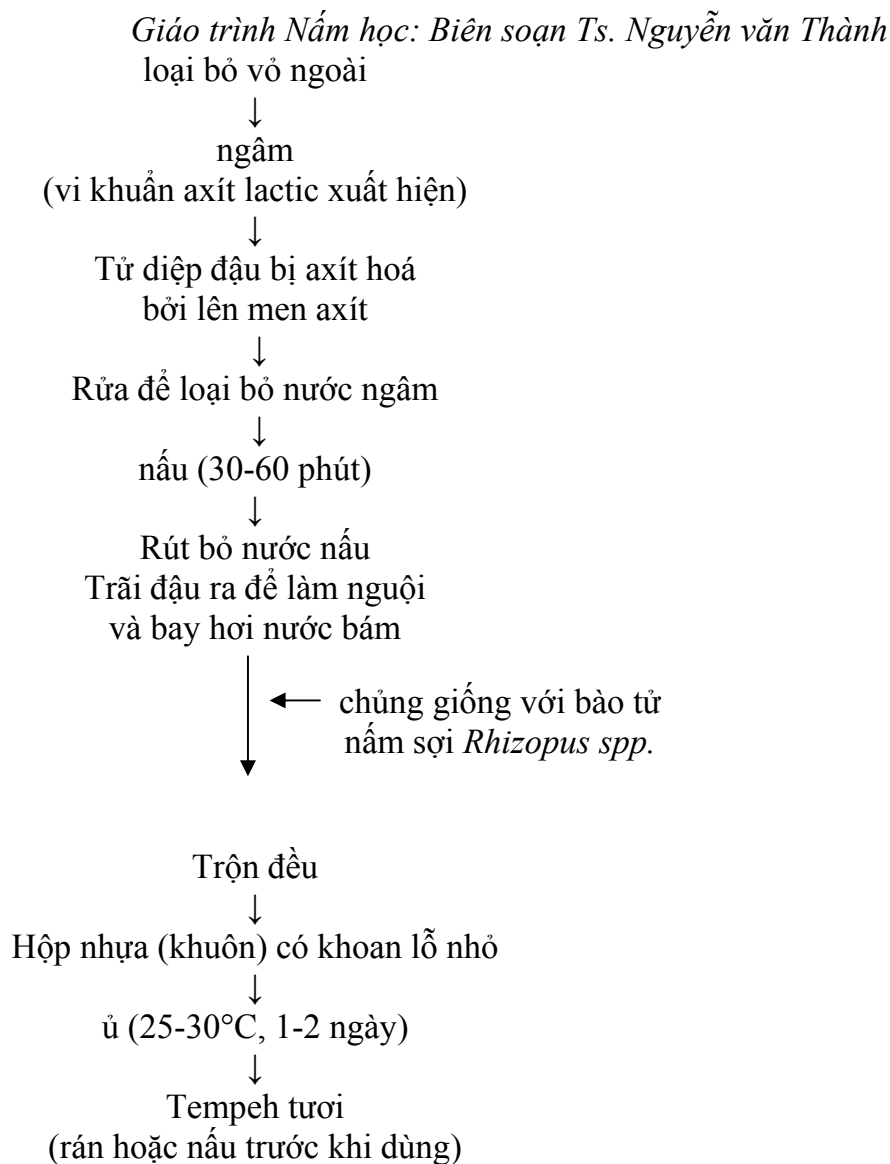
Tempeh có nguồn gốc từ Java, Indonesia nhưng cũng được phổ biến ở Hà Lan và nó đã đạt được thị trường tiêu thụ đáng kể ở Mỹ, châu Âu và Úc. Tempeh là một bánh có thể thái (cắt) được, thu được bởi phương pháp lên men bề mặt với nấm của những hạt đậu, ngũ cốc hoặc vật liệu phù hợp khác sau khi đã ngâm rồi nấu. Cơ chất được dùng nhiều và phổ biến nhất là đậu nành (Nout and Rombouts, 1990; Wood, 1998). Tempeh cung cấp một nguồn đạm thực vật rẻ tiền giàu dinh dưỡng dễ tiêu hoá và an toàn. Nó thường được ăn chỉ khi sau khi nấu hoặc rán/chiên trong dầu. Quy trình chế biến truyền thống được trình bày ở Hình 7.3. Đậu nành được ngâm và tách vỏ, hoặc tách vỏ khô trước rồi ngâm (cơ giới hoá như ở Hà Lan). Trong quá trình ngâm sự lên men lactic tự nhiên diễn ra làm hạ thấp pH của đậu, làm cho chúng phù hợp hơn cho sự phát triển của nấm mốc và chống lại vi khuẩn gây hư hỏng và các mầm bệnh.

Sau khi nấu sôi và làm nguội, đậu được chủng giống truyền thống “usar” (*Rhizopus* spp. hiện diện trên lá cây *Hibiscus*, hoặc giống thuần chủng trong bột gạo hoặc bột khoai mì. Mốc chức năng chính yếu là *Rhizopus oligosporus* và *R.oryzae*, chúng nảy mầm nhanh ở 37°C và sự phát triển sợi nấm nhanh của chúng đảm bảo sự chiếm ưu thế và lấn át các dòng tạp nhiễm khác như *Aspergillus* spp. trong vòng 30 giờ các đậu rời rạc đã được kết chặt lại nhau tạo thành khối rắn. *R. oligosporus* được khảo sát là thâm nhập khoảng 2mm vào sâu bên trong đậu nấu.

Hoạt động enzym của *Rhizopus* spp. bao gồm enzym thủy phân protein, enzym thủy phân chất béo, enzym thủy phân các hợp chất các-bon và phosphatase. Nhờ hoạt động của các enzym này, một phần các cơ chất mạch dài bị thủy phân thúc đẩy cho sự tiêu hoá dễ dàng.

Quy trình mới cải tiến đã được báo cáo bao gồm tiến trình bán liên tục cho lên men tempeh với nhiệt độ được điều khiển trong thùng lên men xoay vòng.



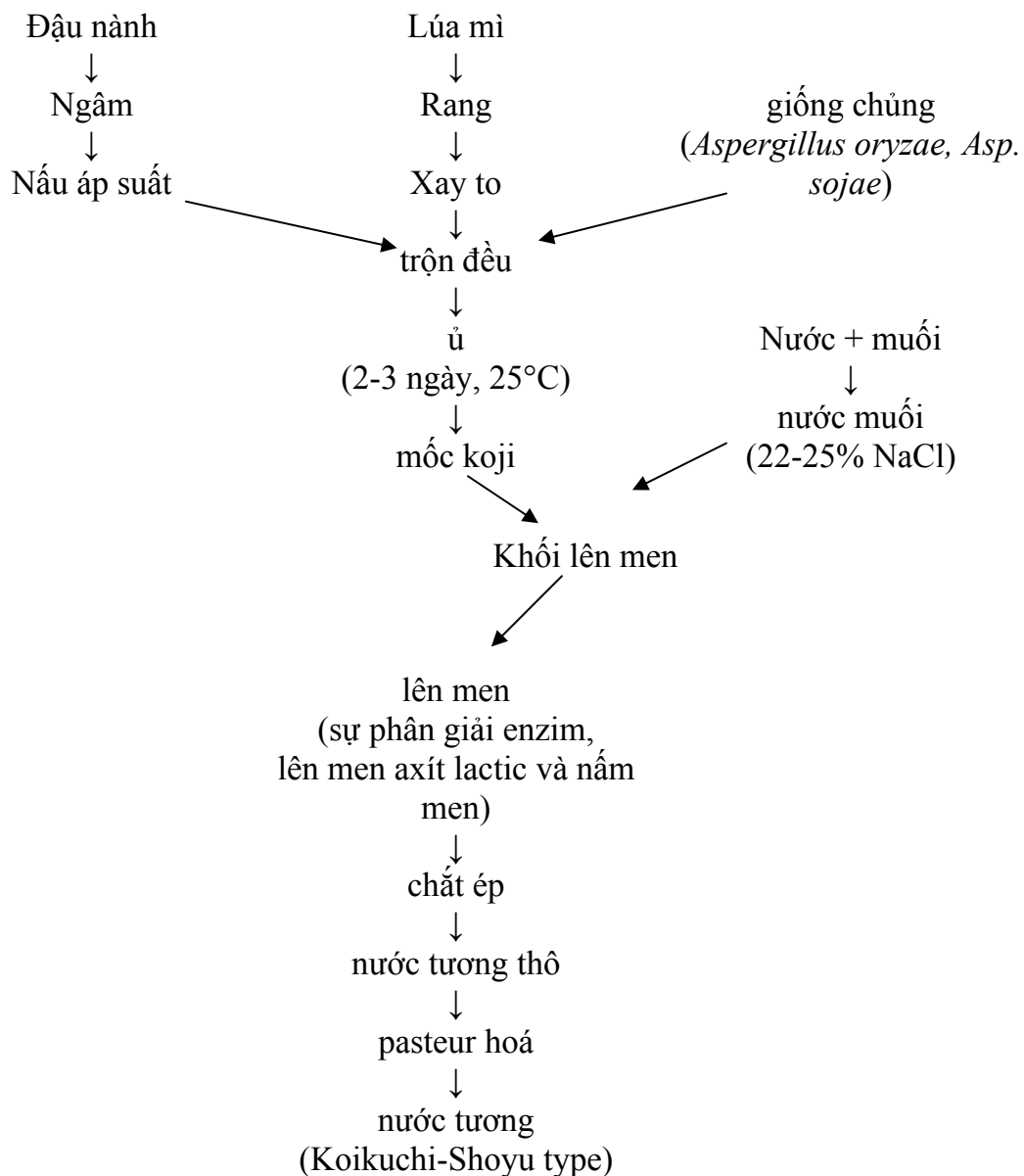


Hình 7.3. Quy trình chế biến tempeh

2.5. Nước tương đậu nành

Nước tương đậu nành lên men có nguồn gốc từ Trung Quốc. Ở Nhật có khoảng 3600 công ty, trong đó có 5 công ty lớn nhất sản xuất 1,2 triệu tấn chiếm khoảng 1/2 sản lượng hàng năm. Nước tương có nhiều dạng khác nhau, nhưng Koikuchi-Shoyu là đại diện tốt nhất của nước tương lên men (Yokotsuka and Sasaki 1998). Nó là một chất lỏng nâu xậm trong với thành phần xấp xỉ: 22°Bé, 17% NaCl, 1,6% đạm tổng số, 1% đạm formol, 3% đường khử, 2,3% rượu alcohol và pH 4.7. Về cơ bản của quá trình chế biến (Hình 7.4) bao gồm 3 giai đoạn: làm koji (đậu nành lên mốc), lên men trong nước muối và lọc trong. Làm koji là quá trình lên men bề mặt của hỗn hợp đậu nành nấu/hấp và bột mì rang. Nó được chủng giống với bào tử *Aspergillus oryzae* hoặc *A.sojae* và được ủ ở 25°C trong 2-3 ngày để thu được sự phát triển dày đặc và sự tạo bào tử xanh vàng chỉ ra rằng mức độ cao của enzym đã được tạo ra. Những enzym này bao gồm peptidases, proteinases, glutaminase, amylase, pectinases và cellulases cần thiết cho sự thủy phân từng phần của đạm và các hợp chất carbon của vật liệu thô. Giai đoạn 2 lên men trong nước muối diễn ra trong mẻ nước muối 22-25% NaCl để vi sinh vật gây hư hỏng không thể phát triển nhưng sự phân cắt enzym vẫn diễn ra. Tuy

Giáo trình Nấm học: Biên soạn Ts. Nguyễn văn Thành
 nhiên, trong 2 tháng đầu ở 15-20°C, vi khuẩn axit lactic (*Tetragenococcus halophila*)
 và những tháng tiếp theo ở 30°C, nấm men ư muối (*Zygosaccharomyces rouxii*) sẽ
 phát triển, vào khoảng thời gian chín, những sản phẩm trao đổi chất của chúng thêm
 vào thành phần hương vị thực chất thơm ngon của nước tương.



Hình 7.4. Quy trình làm Nước tương đậu nành lên men

3. Sinh khối nấm và sự chuyển hoá sinh học

3.1. Nấm rơm

Nấm rơm (ăn được) rất phong phú và đa dạng, nhưng chỉ một vài loài được phát triển và thương mại hoá. Việc sản xuất nấm rơm thương mại được ước tính 1-2 triệu tấn. *Agaricus* spp. chiếm phần lớn trong tổng số nấm sản xuất. *A. bisporus* trắng là được biết nhiều nhất, nhưng *A. bitorquis* chống chịu vi-rút và *A. bisporus* mũ nâu đang được tăng lên sự chú ý. Sau khi sợi nấm chiếm đóng cơ chất, sự tạo trái được khởi động bởi sự thay đổi điều kiện môi trường (thoáng khí, ẩm độ, nhiệt độ). Quả thể được tạo thành trong số của sự nảy mầm vượt quá khoảng 1-2 tuần. Sau 4-5 đợt thu hoạch, sản lượng giảm xuống và vòng đời bắt đầu lại với cơ chất tươi mới. Cơ chất cũ được sử dụng như thành phần thức ăn gia súc giàu protein. Quả thể lớn kỳ lạ của *Basidiomycete*, *Ustilago maydis* được thu thập và tiêu thụ như nấm rơm, và phổ biến ở châu Mỹ Latinh.

3.2. Đạm đơn bào (nấm men, protein nấm)

Nhiều dòng nấm men (*Candida utilis*, *C. tropicalis*, *Yarrowia lipolytica*, *Kluyveromyces lactis*) có thể phát triển với sản lượng tế bào cao trên cơ chất là sản phẩm phụ công nghiệp, ví dụ như nước nhũ thanh (whey) từ làm phó-mat, nước thải từ công nghiệp tinh bột khoai tây, rượu sulfite gỗ, và cặn bã của hợp chất cac-bon. Mặc

dù nhiều qui trình công nghiệp đã được cấp bằng, thế nhưng đạm đơn bào thu được hiện tại là không thể cạnh tranh với các đạm khác (ví dụ như đậu nành).

Sợi nấm của *Penicillium chrysogenum* và *Aspergillus niger* được tạo ra ở một lượng lớn như một sản phẩm phụ của sự lên men sản xuất kháng sinh, phân hoá tố (enzim) axit hữu cơ... khuẩn ty của nấm không độc là một thành phần thức ăn lý tưởng bởi vì nó có hàm lượng đạm thô cao (xấp xỉ 12% trên trọng lượng tươi). Khuẩn ty được sử dụng như thành phần thức ăn gia súc. Giống như vậy, sợi nấm của dòng *Fusarium venenatum* được sử dụng cho sản xuất công nghiệp protein cho ngành dệt may (Wiebe et al., 1996).

Sản phẩm tìm thấy cho sự ứng dụng như thịt thay thế trong bánh nhân táo thơm, súp... Sử dụng đạm vi sinh cho sự tiêu thụ của con người và vật nuôi là bị giới hạn bởi hàm lượng axit nucleic của nó. Tổ chức WHO khuyến cáo mức độ tối đa của axit nucleic là 2% trong thực phẩm. Trong khi đạm vi khuẩn chứa mức độ khá cao axit nucleic, đạm nấm (*F. venenatum*) chứa khoảng 6-13%.

3.3. Làm giàu thêm đạm cho thực phẩm tinh bột và thức ăn gia súc

Do có khả năng phân cắt vật chất cac-bon, nấm là hữu dụng trong việc nâng cao giá trị dinh dưỡng của các sản phẩm phụ nông-công nghiệp sau chế biến, chẳng hạn như tinh bột chứa trong chất cặn bã khoai lang (Yang et al., 1993) hoặc bã mía đường cellulose (Moo-Young et al., 1992). Cho mục đích thêm vào các nguồn đạm rẻ tiền như $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ và urea có thể biến đổi thành đạm vì thế làm giàu dinh dưỡng thêm cho thức ăn. Sản phẩm cuối cùng (sau vài ngày lên men) có thể chứa đựng xấp xỉ 30% đạm thô trên trọng lượng khô, khi sử dụng nấm *Aspergillus niger*, *Rhizopus* spp. và *Neurospora sitophila*.

3.4. Thành phần thức ăn và gia vị có nguồn gốc từ nấm mốc

a. Axít hữu cơ

Axít hữu cơ được tạo ra bởi sự lên men có thể phân thành hai nhóm: (i) được tạo ra thông qua lộ trình axít carboxylic, (ii) được tạo ra trực tiếp từ đường glucose.

Ở nhóm (i), axít citric là axít hữu cơ quan trọng nhất được tạo ra bởi sự lên men. Sản lượng hàng năm ước tính khoảng 400.000 tấn được làm chủ yếu với *Aspergillus niger* nhưng *Yarrowia lipolytica* cũng được sử dụng. Hệ thống nuôi cấy bề mặt cũng như bề sâu (chìm) được sử dụng cho sự biến đổi những nguồn carbon rẻ tiền (mật đường) và n-alkanes. Axít citric được sử dụng rộng rãi trong công nghiệp thực phẩm, chất hương vị...

Trong nhóm (ii) axít gluconic (50.000 tấn/năm) được làm ra chủ yếu với vi khuẩn, nhưng *A. niger* và *A. foetidus* được sử dụng trong các qui trình nuôi cấy bề mặt và nuôi cấy chìm. Axít lactic (30.000 tấn/năm) được làm ra chủ yếu với vi khuẩn lactic, nhưng cũng với *Rhizopus oryzae* và có những ứng dụng rộng rãi trong công nghiệp thực phẩm như chất axít, nhân tố bảo quản, bột nướng ... (Mattey, 1992).

b. Chất béo (lipids)

Hàm lượng chất béo của nấm đôi khi có thể cao đến 60-80% sinh khối khô. Tuy nhiên, chất dầu và chất béo động và thực vật là rẻ tiền hơn để sản xuất, vì thế chỉ những sản phẩm đặc sản thì việc lên men là sự quan tâm về mặt kinh tế. Nói riêng, khả năng tích lũy axít béo không no từ nấm là lý thú về quan điểm dinh dưỡng. Nhiều nấm mốc được sử dụng thương mại để tạo ra axít γ -linolenic, trên nguồn đạm và cac-bon rẻ tiền (bã nho, tinh bột, mật ri đường), *Mucor javanicus* và *M. rouxii* có thể phát triển trong môi trường nuôi cấy chìm ở sản lượng axít γ -linolenic 0,33g/l. Những trường

hợp như thế hàm lượng lipid là 7-11% của sinh khối khô và axít γ -linolenic chiếm 17-37% trọng lượng lipid (Lindberg and Hansson, 1991).

c. Phân hoá tố (enzim)

Trong số những phân hoá tố enzym được tạo ra bởi sự lên men, chiếm đa số là enzym thuỷ phân đạm (proteases) và enzym thuỷ phân hợp chất cac-bon (carbonhydrases). Enzyme thuỷ phân đạm thu được từ *Aspergillus oryzae*, *Penicillium roquefortii* và *Mucor* spp. được ứng dụng trong chất tẩy rửa, và trong chế biến thực phẩm như làm nhanh chín phó-mat, làm bánh mì, sự làm mềm thịt. Enzim thuỷ phân hợp chất carbon bao gồm enzym thuỷ phân tinh bột (α -amylase, glucoamylase) được tạo ra bởi *Aspergillus oryzae* và *A. niger* và được ứng dụng trong làm bánh mì, ủ bia rượu, và bánh kẹo. Những carbonhydrases khác là cellulase được tiết ra bởi *A. niger*, *Penicillium* spp. và *Trichoderma reesei*; enzym thuỷ phân pectin (pectinases) được tạo ra bởi *Aspergillus* spp.; và β -glucanase được tạo ra bởi *A. niger*, *Penicillium* spp. những enzym này được ứng dụng để thúc đẩy sự tiêu hoá của thực phẩm có sợi, sự tinh lọc nước trái cây và bia... Những enzym quan trọng khác bao gồm enzym thuỷ phân chất béo (lipases) được tạo ra bởi *Mucor* spp. và *A. niger* ứng dụng cho sự phát triển hương vị các sản phẩm từ sữa. Glucose oxidase được tạo ra bởi *A. niger* đã có nhiều ứng dụng trong thực phẩm và y học...

Mặt khác, có sự phong phú của những cơ chất có thể được tạo ra bởi nấm, bao gồm axit amin, các hợp chất đường, các sinh tố vitamins, phẩm màu và các thành phần hương vị...

Tài liệu tham khảo

Campbell-Platt, G. 1987. Fermented foods of the world. A dictionary and a guide. Guildford, Surrey, UK, Butterworth Scientific Ltd.

Lâm Xuân Thanh, 2004. Giáo trình công nghệ các sản phẩm Sữa. Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật, Hà nội.

Nguyễn Thị Hiền, 2004. Công nghệ sản xuất mì chín và các sản phẩm lên men cổ truyền. Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật, Hà nội.

Nout, M.J.R. 1995. Fungal interactions in food fermentations. Can. J. Botany 73 (Suppl.1) S1291-S1300.

Nout, M.J.R., Rombouts, F.M. 1990. Recent developments in tempe research. Journal of Applied Bacteriology 69 (5), 609-633.

Sharma, O.P. 1998. Textbook of Fungi. McGraw Hill Company, New Delhi

Steinkraus, K.H. 1997. Classification of fermented foods: worldwide review of household fermentation techniques. Food Control 8, 311-318.

Wood, B.J.B. 1998. Protein-rich foods based on fermented vegetables. P. 484-504 in: B.J.B.Wood (Ed.) Microbiology of Fermented Foods. Second Edition. Volume 2. Blackie Academic & Professional, London.

Yokotsuka, T., Sasaki, M. 1998. Fermented protein foods in the Orient: shoyu and miso in Japan. P. 351-415 in: B.J.B.Wood (Ed.) Microbiology of Fermented Foods. Second Edition. Volume 1. Blackie Academic & Professional, London.

MỤC LỤC

* * * *

	trang
CHƯƠNG 1	
ĐẠI CƯƠNG VỀ NẤM MỐC	
1. Hình dạng, kích thước, cấu tạo của nấm mốc	
1.1 Hình dạng và kích thước	01
1.2 Cấu tạo	02
2. Dinh dưỡng và tăng trưởng của nấm mốc	04
3. Sinh sản của nấm mốc	04
3.1 Sinh sản vô tính	04
3. 2. Sinh sản hữu tính	
4. Vị trí và vai trò của nấm mốc	10
5. Phân loại nấm mốc	10
 CHƯƠNG 2	
NẤM ROI - NẤM TRỨNG (ngành phụ Chytridiomycotina)	
I. Lớp Nấm Roi	
1. Đại cương	
2. Lớp Chytridiomycetes	12
3. Phân loại	13
II. Lớp Nấm Trứng hay Nấm Noãn (Oomycetes)	15
1. Những đặc tính chung	
2. Phân loại lớp Nấm trứng	
2.1. Giống [Chi] <i>Pythium</i>	15
2.1.1. Cấu trúc dinh dưỡng	
2.1.2. Sinh sản vô tính	16
2.1.3. Sự tiến hóa của bào tử (conidia)	
18	
2.1.4. Sinh sản hữu tính	
2.1.5. Thụ tinh	19
2.1.6. Sự mọc mầm của bào tử noãn	20
2.1.7. Những bệnh khác do giống <i>Pythium</i>	
2.2. Giống [Chi] <i>Phytophthora</i>	21
2.2.1. Cấu trúc dinh dưỡng	
2.2.2. Sinh sản vô tính	
3. Sinh sản hữu tính	23
4. Sự thụ tinh	25
5. Sự nảy chồi chứa bào tử noãn	
6. Những điểm khác biệt giữa giống <i>Pythium</i> và giống <i>Phytophthora</i>	25

CHƯƠNG 3

NGÀNH PHỤ NẤM TIẾP HỢP (ZYGOMYCOTINA = LỚP ZYGOMYCETES)

1. Đặc tính chung của ngành phụ Nấm tiếp hợp	26
2. Phân loại	
2.1. Giống [Chi] <i>Rhizopus</i>	26
2.1.1 Cấu trúc bên trong của khuẩn ty	28
2.1.2 Dinh dưỡng	29
2.1.3 Sinh sản vô tính (<i>Asexual reproduction</i>)	
2.1.4 Sinh sản hữu tính (<i>Sexual reproduction</i>)	29
2.2 Chi <i>Mucor</i>	31
2.1.2 Sinh sản vô tính	
2.2.2. Sinh sản hữu tính	33

CHƯƠNG 4

NGÀNH PHỤ NẤM NANG (ASCOMYCOTINA = LỚP ASCOMYCETES)

1. Đặc tính tổng quát	35
2. Tầm quan trọng về kinh tế	35
3. Hợp nhân	36
3.1 Hợp giao tử	
3.2. Tính toàn giao	37
3.3. Tiếp xúc giữa hai giao tử	
3.4. Tự giao	
3.5. Hiện tượng hợp giao tử	
3.6. Sự giao phối giả hay sự tiếp hợp sinh trưởng	
4. Sự tương hợp	
5. Thành lập NANG	
5.1. Sự phát triển gián tiếp	37
5.2. Sự phát triển trực tiếp	39
6. Bao nang	39
6.1 Thể quả kín	
6.2 Thể quả mở	
6.3 Thể quả dạng chai	
6.4 Thể quả giả	39
7. Phân loại	
7.1. Lớp <i>Hemiascomycetes</i>	39
7.1.1. <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	44
7.1.2. <i>Saccharomyces ludwigii</i>	
7.1.3. <i>Schizosaccharomyces octosporus</i>	44
7.2. Lớp <i>Plectomycetes</i>	46
7.2.1 Đặc tính tổng quát	
7.2.2 Phân loại	46
7.3. Lớp <i>Pyrenomycetes</i>	53

CHƯƠNG 5

NGÀNH PHỤ NẤM ĐẼM (BASIDIOMYCOTINA = LỚP BASIDIOMYCETES)

1. Đặc tính tổng quát	58
2. Khuẩn ty và hợp nhân (nhân kép)	
2.1. Khuẩn ty bậc 1	
2.2. Khuẩn ty bậc 2 và nhân kép	58
2.3. Khuẩn ty bậc 3	60
3. Tạo mấu (Clamp connection)	
4. ĐẼM (Basidia)	
4.1. Cấu trúc	60
4.2. Các loại Đẻm	62
4.3. Phát triển của một TOÀN ĐẼM	
4.4. Sự phát triển của VÁCH ĐẼM	62
5. BÀO TỬ ĐẼM (Basiospore)	63
5.1. Hình thái	63
5.2. Cơ chế phóng thích của bào tử đẻm	64
6. Phân loại	
6.1 Giống [Chi] <i>Puccinia</i>	64
6.2 Giống [Chi] <i>Ustilago</i>	66
6.3 Giống [Chi] <i>Agaricus campestris</i>	70

CHƯƠNG 6:

NGÀNH PHỤ NẤM BẤT TOÀN (DEUTEROMYCOTINA = LỚP DEUTEROMYCETES)

1. Giới thiệu chung	
1.1. Đặc điểm chung	73
1.2. Tầm quan trọng	75
2. Phân loại	
2.1 Lớp <i>Hypomycetes</i>	
2.1.1. Đặc tính chung	
2.1.2. Phân loại	75
3. Giống <i>CURCULARIA</i>	80
4. Giống <i>PYRICULARIA</i>	80
5. Giống <i>FUSARIUM</i>	81
6. Giống <i>COLLETOTRICHUM</i>	83

CHƯƠNG 7

VAI TRÒ HỮU DỤNG CỦA NẤM TRONG CHẾ BIẾN THỰC PHẨM

1. Giới thiệu	
2. Thực phẩm lên men bởi nấm	86
2.1. Rượu	88
2.2. Pho-mát Camembert	88
2.3. Chao (sufu)	90
2.4. Tempeh	91
2.5. Nước tương đậu nành	92

3. Sinh khối nấm và sự chuyển hoá sinh học	93
3.1. Nấm rơm	
3.2. Đạm đơn bào (nấm men, protein nấm)	93
3.3. Làm giàu thêm đạm cho thực phẩm tinh bột và thức ăn gia súc	94
3.4. Thành phần thức ăn và gia vị có nguồn gốc từ nấm mốc	
a. Axít hữu cơ	
b. Chất béo (lipids)	94
c. Phân hoá tố (enzim)	95

Tài liệu tham khảo