

樹木和真菌的共生現象—森林菌根菌

◎林業試驗所森林保護組·張東柱 (ttchang@tfri.gov.tw)

菌根的簡介

菌根是自然界中一種普遍的植物共生現象。它是土壤中的菌根真菌與高等植物營養根系形成的一種聯合體。共生真菌從植物體內獲取必要的碳水化合物及其他營養物質，而植物也可以因菌根菌在根部的共生，從形成特殊構造的「菌根」而獲得較完整的營養及充足水分，因而達到一種互利互助，互通有無的聯合。菌根是植物在長期生存過程中，與菌根真菌共同演化的結果，有些菌種只能與單一樹種形成菌根，有些則不具有宿主專一性，而能與多種樹種形成菌根。通常一種樹種會有多種菌根真菌共生，然而，何種真菌為優勢種？一般而言，是取決於當時的氣候條件與土壤的物理化學性質。目前菌根結合方式已確定之種類至少有7種，而其中最主要的菌根結合為以下3項：

1. 內生菌根(endomycorrhiza)：

其菌絲體可以侵入細胞內部，而宿主植物的根一般無形態及顏色之變化。在植物根的表面並不產生菌毯(mantle)，僅有稀疏的外生菌絲，根毛仍可保留，雖然菌絲體仍可在根部皮層組織的細胞間延伸，但並不產生哈替氏網。內生菌根於根部皮層細胞(cortex cells)內大多會產生叢枝體(arbuscules)、菌絲囊(vesicles)，故又稱之為叢枝菌根(vesicles-arbuscular mycorrhiza)。會形成這類型菌根的真菌屬於較低等真菌，通常不會形成大型菇體，因此不具食用價值。

2. 外生菌根(ectomycorrhiza)：

是真菌菌絲體包圍宿主植物尚未木栓化的營養根所形成的，其菌絲體不穿透細胞組織內部，而僅在細胞壁之間延伸生長而形成。具有以下3特徵：(1)於植物營養根表面，形成一層由菌根菌的菌絲體緊密交織而成的菌毯。(2)在根部皮層細胞間隙，由於菌根菌絲體生長而形成類似網格狀之結構，稱之為「哈替氏網」(Hartig net)。(3)由於菌根菌之作用，植物根部通常變短、變粗、變脆，且有顏色之變化，無根冠或不完整之根冠，也不具有根毛，在菌毯表面可見許多延伸菌絲。會產生這類型菌根的真菌大多屬於擔子菌與子囊菌，他們通常會在地上或地下形成大型菇體，有很多為可食美味的菇類，如：松茸、松露等。因這些菇類都必須生存在活樹的根部，菇體無法在人工培養基質生成，市場上不易獲得穩定充足的菇體，因此價格相對昂貴。也有很多有毒的菇類屬於外生菌根菌，如：鵝膏、紅菇等。

3. 外內生菌根(ectendomycorrhiza)：

兼具有外生菌根及內生菌根的某些形態學特徵或生理學特性。其可在宿主根表形成不典型之稀疏菌毯，又可在根部皮層細胞間隙形成哈替氏網，但菌絲卻也侵入皮層細胞內。會形成這類形菌根的真菌也大多屬於擔子菌和子囊菌，他們一樣會形成大型菇體。

樹木菌根苗之功能

樹木根部形成菌根對樹木的功能可歸納以下4項：

1. 擴大宿主植物根域的吸收面積

無論外生菌根或是內生菌根，其根部表面均有許多體外菌絲，都是菌根的主要吸收器官，且可穿越根際範圍的「貧磷區」，深達貧磷區以外的土壤中吸收磷等養分，以供植物利用。也有研究指出在高山草地土壤，使用菌根苗栽植時，可增加二葉松苗磷的吸收。

2. 提高宿主植物的抗逆性

許多研究證實，植物在感染菌根後可以提高本身的抗旱性、抗鹽鹼性、抗極端溫度、濕度及pH值、抗金屬毒害等能力，提高其在這些不利環境下之生存能力。

有研究指出，生長於貧脊酸性土壤之青剛櫟菌根苗，其生長狀況與養分之吸收均較未接種的青剛櫟苗佳，未接種者養分吸收嚴重受阻，且葉部缺乏N、P、K、Mg，並呈現黃化的病徵及生長遲緩等現象。菌根除了能影響植物養分吸收利用外，尚具有堆積或排除重金屬之功能，故一般菌根植物較能忍受重金屬污染而生存。土壤中含鎘的濃度高時，能對植物產生毒害，而苗木接種外生菌根菌形成菌根後，可以增加種子苗對於重金屬的忍受性。

3. 改善植物之根域環境

菌根能分泌磷酸酶、草酸鹽，改變土壤之養分狀態，尤其在貧瘠的土壤為顯著。另外，菌根侵染會影響植物的生理代謝活動，對根系分泌物產生影響，並導致植物

吸收陽離子比例的變化，進而造成土壤pH值的變化，而pH值的變化又影響著吸附態磷的有效性。這種作用在酸性土壤中對植物生長十分有利。

4. 增強植物之抗病性

外生菌根具有抑制病原菌之作用，已有相當多的研究證實。外生菌根的真菌菌毯形成一種機械結構的隔閡，使栗樹(*Castanea sativa*)的根能夠不受樟疫病菌(*Phytophthora cinnamomi*)或栗黑水疫病菌(*P. cambivora*)的侵染。另外，哈替氏網的機械屏障亦是導致抑制疾病的另一因子。此外，亦有報告指出囊叢枝菌根菌可以減少植物根疾病之嚴重性，囊叢枝菌根菌枝感染亦可減少由樟疫病菌所引起之根腐病的嚴重性，美國紅檜接種一種內生菌根菌 *Glomus mosseae* 可以大大降低樟疫病菌的危害與侵染。

臺灣幾種具有經濟價值或有毒的菌根菌

◎ 臺灣塊菇(松露)(*Tuber formosanum* H. T. Hu)

根據菇體的外觀顏色，松露可分為黑松露與白松露兩類，臺灣塊菇則屬於黑松露。臺灣塊菇的共生宿主目前僅知為青剛櫟，生長於中、高海拔樹林內。由於臺灣塊菇的菇體生長在地下，不易進行全面性的調查，因此，到目前為止，我們仍然不瞭解是否有其他宿主及其在臺灣的生長分布情形。

一般而言，宿主樹木生長在鹼性土壤上，松露較易與宿主成功形成共生菌根，或許我們可以對臺灣鹼性土壤的森林進行臺灣塊菇普查，以瞭解其分布地理及生態環境，

可做為將來臺灣塊菇栽培之參考。由於全球環境惡化與人類的濫採，松露的天然產量快速減少，加上人工培育緩不濟急，因此價格飛漲，也提供我們從事人工培育的好理由。

◎ 美味的牛肝菌

牛肝菌的種類很多且大多為可食性，只有少數具有毒性。在歐洲的美食中，牛肝菌是不可或缺的食材，但在臺灣的料理中很少用到牛肝菌，主要可能因臺灣民眾對牛肝菌不熟悉，不知那些種類可食好吃，也不知道他們生長在哪裡，且牛肝菌均為共生的菌根菌，無法以人工培養基栽培，如果要用牛肝菌當素材必須採自野外。其實臺灣森林中有很多美味牛肝菌，可惜我們對他們的生態習性不盡瞭解，有待普遍性的野外調查。這裡僅介紹兩種常見可食牛肝菌。

1. 兄弟牛肝菌(*Boletus fraternus* Peck)

喜與生長在低海拔的殼斗科樹木根部共生，春至秋間連續下雨後數日，常可在山林地上發現成群菇體。其菇體鮮紅菌蓋的美麗網紋，淡黃菌柄表面的紅色綜紋，搭



臺灣塊菇(張東柱 攝)

配著黃色菌孔的顏色是主要外觀特徵。日本人放入味噌湯烹煮食用，滋味不錯。

2. 網狀牛肝菌(*Boletus reticulatus* Schaeff.)

夏季高山的冷杉林地上，偶爾可以發現這種牛肝菌散生其中，可見他是與冷杉的根部共生。碩大的菇體，加上菌柄有著明顯白色細網稜，是這種牛肝菌的明顯外表。其英名為Summer King Boletes(夏季牛肝菌王)。屬於歐洲著名食用菇之一，肥厚的菌肉，帶點堅果香味，廣受好評。



兄弟牛肝菌(張東柱 攝)



網狀牛肝菌(張東柱 攝)

◎ 有毒的鵝膏

教科書上描述有毒的菇類時常以鵝膏為代表，如菌蓋外觀鮮豔及有鱗片，菌柄常有菌環與菌托。但還是有民眾誤食有毒的鵝膏。並不是所有的鵝膏都有毒，也有些鵝膏可食美味，但如果不認識還是不要輕易採集，因大部分的鵝膏種類都有毒，且有些可能具有致死性。以下介紹兩種常見鵝膏。



鱗柄白毒鵝膏(張東柱 攝)



紅托鵝膏(張東柱 攝)

1. 鱗柄白毒鵝膏(*Amanita virosa*(Fr) Bertillon)

這種中大型鵝膏，全株純白美麗，不過卻是帶有劇毒的毒菇，因而西方別稱「招魂天使」或「致命天使」，臺灣也有中毒案例，有誤食者嚴重到肝、腎衰竭，還好最後有救回來。在溫暖潮濕的季節，偶爾可以在低海拔的闊葉林地上出現，從單生到群生的菇體。菌蓋稍黏、平滑，而棉絮狀的菌柄上方有時可見明顯菌環，基部有花苞狀菌托包著，加上有時聞起來氣味不佳，可當野外辨識的要訣。

2. 紅托鵝膏(*Amanita rubrovolvata* Imai)

這種鵝膏菌個體不大，但其鮮紅色菌蓋與菌托在野外相當吸引人。此外，其菌柄為乳黃色，常被覆近白色粉粉的菌絲膜。在春至秋間潮濕的天氣，常在低、中海拔林地上，發現單生或散生的菇體。會引起神經性或腸胃型的中毒症狀。

結語

菌根菌普遍存在森林土壤中，在自然狀態下，森林中的幼苗感染菌根菌是一種天經地義的現象，但如為人工介質或該土壤長久沒有樹木的生長，菌根菌已不存在這些基質，吾人如要利用這些基質培養樹苗，則需加入菌根菌的來源，加入的方式如：直接添加菌根菌孢子或添加天然林的土壤。此外，很多外生菌根菌具有經濟價值，可利用人工栽培宿主並接種菌根菌的方式生產，人工栽培菌根菌的菇類，除了要考慮宿主的生育地條件外，也要瞭解最有利於菌根菌共生與出菇的環境條件，因一種宿主可能有多種菌根菌的共生競爭，我們需要提供給標的菌根菌最有利的生長與出菇條件，以協助其成為最優勢菌種，將有助於產量的提升。⚠