

叢枝菌根菌在森林中所扮演之角色

◎國立中興大學植物病理學系·林瑋倫

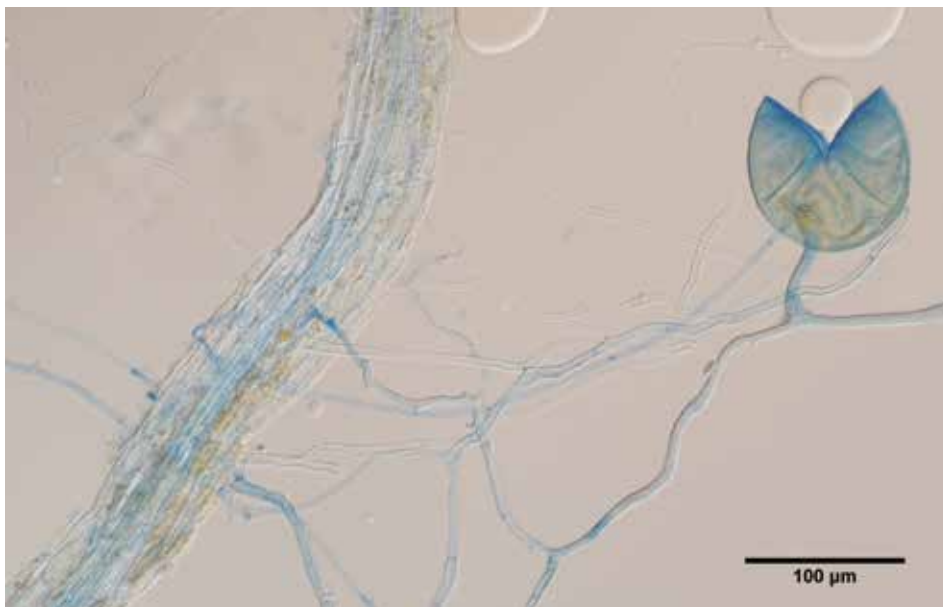
◎國立中興大學植物病理學系·陳啟予 (chiyu86@dragon.nchu.edu.tw)

森林中存在有形形色色的真菌，除了扮演分解者角色的土棲或木棲之腐生種類外，亦有許多種類真菌的菌絲在土壤中與植物之根系形成互利共生的「菌根(mycorrhiza)」關係，藉由蔓延於土壤中之菌絲吸收營養提供給植物使用，而植物有時也會提供光合作用的產物給真菌。菌根即為真菌與植物根系所形成之共生體，我們所最熟知的為紅菇、乳菇、鵝膏、牛肝菌等菇類與殼斗科、松科等特定樹種的根系形成之「外生菌根」(ectomycorrhiza)，除此之外還有叢枝(內生)菌根(arbuscular mycorrhiza)、蘭花菌根(orchid mycorrhiza)與杜鵑菌根(ericoid mycorrhiza)等類別。各種菌根菌都與植物維持著緊密依存的共生關係，使植物在特定的環境中更具生存優勢，其中最古

老、分布最廣泛的，就是叢枝菌根，而此類菌根之真菌種類即為「叢枝菌根菌」。

叢枝菌根菌之形態

叢枝菌根菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 又稱為內生菌根菌(endomycorrhizal fungi)，在分類上屬於真菌界的囊菌門(Glomeromycota)，其在2001年才被界定為“門”的分類群(與子囊菌門、擔子菌同等地位)，目前僅包含約200個物種。此類真菌在植物根之內部形成叢枝狀體(arbuscules)，其穿刺細胞壁而進入細胞內，卻不會破壞細胞膜，在植物細胞內形成小樹叢狀的分枝結構，藉由此介面與植物進行養分之交換；此外，許多種類(但非全部)的叢枝菌根菌還可在植物細胞內或

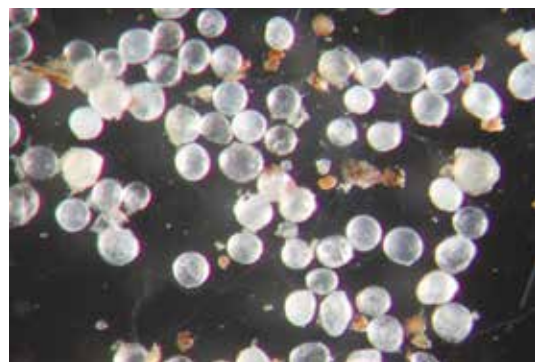


叢枝菌根菌的根外菌絲與厚膜孢子(左方為宿主植物的根部)(林瑋倫 攝)

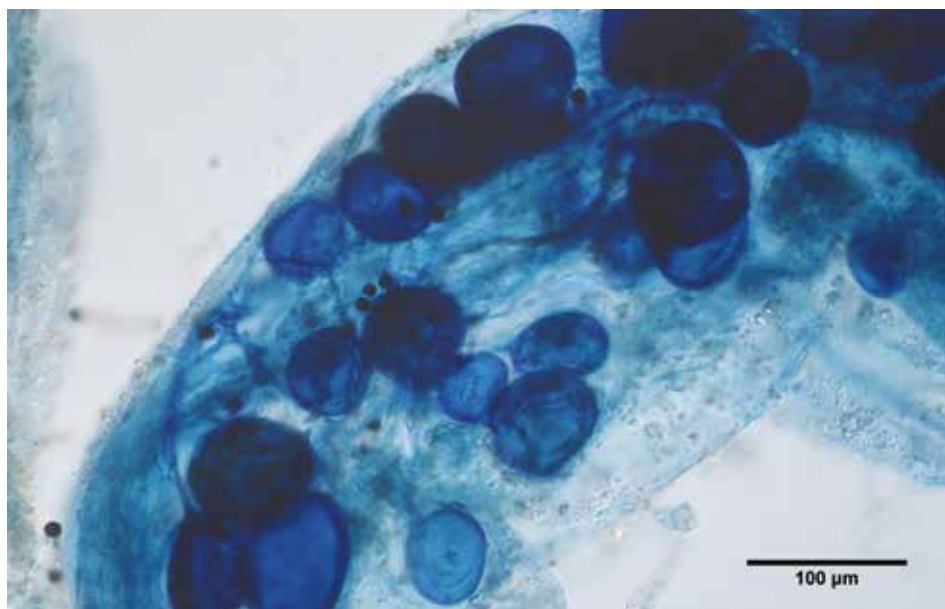
細胞間產生圓球狀的泡囊體(vesicles)，作為儲存養分的構造。雖然叢枝菌根菌進入根之內部形成特殊構造，但並不會改變植物根的外觀形態，所以我們無法用肉眼從根的外觀判斷其是否具叢枝菌根菌共生。早在4億年前的雷尼蕨化石中，就可發現類似叢枝狀體與泡囊體之構造，推測就存在有叢枝菌根菌；且80%的現今陸生植物根部中都可發現叢枝菌根菌之存在，所以此類真菌被視為最古老之真菌，及古代植物能成功登陸之因子之一。

目前已知叢枝菌根菌的繁殖方式主要依賴無性繁殖的厚膜孢子(chlamydospores)，而其有性繁殖尚未被證實，厚膜孢子皆為圓形，直徑大小依不同種類從 $20\ \mu\text{m}$ ~ $1,000\ \mu\text{m}$ 不等，但最常見為 $100\ \mu\text{m}$ ~ $300\ \mu\text{m}$ ，是所有真菌中具有最大型孢子的類群，幾乎肉眼即可以觀察的到。厚膜孢子產生於菌根之外的

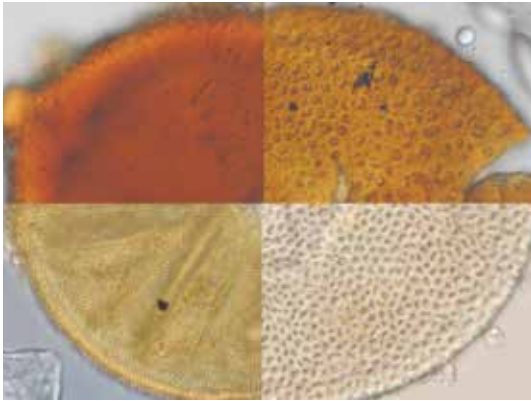
土壤中，由菌絲的末端膨大分化所形成，不同屬的種類各有其獨特的孢子形態與發育過程，構造上可分為孢子壁(spore wall)與發芽壁(germinal wall)兩個主壁層，而孢子壁表面大多為光滑狀，但也有許多種類具有各種細緻的紋飾，主壁層又可再細分為數層，而不同菌種的壁層又各有其形態、數目甚至染色反應的



解剖顯微鏡下觀察的厚膜孢子(林瑋倫 攝)



玉米根部中的泡囊體，使用trypan blue染色(林瑋倫 攝)

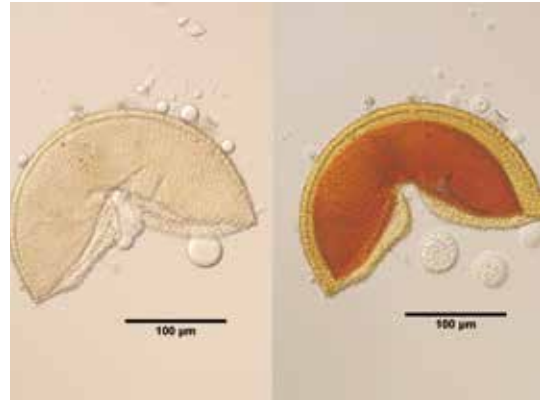


各種厚膜孢子的表面紋飾(林瑋倫 攝)

差異，傳統形態分類便以厚膜孢子之不同發育及外觀形態作為叢枝菌根菌的鑑定依據。一般其他真菌孢子之產生主要以空氣、水、或昆蟲為傳播機制，所以孢子之形成都需曝露於環境之中，然而叢枝菌根菌之厚膜孢子卻十分特殊，皆形成於土壤之中，因而其傳播能力有限，少數厚膜孢子雖可藉由強風捲起之沙塵而進行較遠距離的傳播，但大多仍是在土壤中被動的等待周遭出現新的宿主植物根系，再發芽感染；某些研究指出，特定齧齒類動物的排遺中可發現大量且仍有高發芽率的厚膜孢子，顯示動物的取食也可幫助叢枝菌根菌進行較遠距離的傳播。

叢枝菌根菌之分離及繁殖

在學術研究上，由於厚膜孢子為叢枝菌根菌主要之分類依據與繁殖方式，科學家很早就建立了從土壤中分離出厚膜孢子的有效方法，包括濕篩傾倒法與糖液離心法，其原理為以網篩過濾出特定大小的土壤物質(內含厚膜孢子)後，以孢子比重大約與50%蔗糖液相同的特性，使孢子懸浮於糖液之中而與砂土分離。不



使用Melzer's reagent染色前(左)與染色後(右)的*Acaulospora scrobiculata*之厚膜孢子(林瑋倫 攝)

同於大多數有腐生能力的真菌可人工培養，叢枝菌根菌與植物的絕對共生關係，人工合成的培養基完全無法培養其菌絲體，最多只能觀察到孢子發芽。於是最常用的繁殖方法便是利用活體宿主植物接種厚膜孢子，常用的宿主植物多為根系茂盛、且可以與廣泛菌種形成叢枝菌根關係的植物，如：玉米、苜蓿、高粱、百喜草等。而接種源可以是純化之孢子、菌根或帶有孢子的土壤，但即使是生長快速的植物，也要種植至少3個月後才有較高的孢子產量。

叢枝菌根菌扮演的生態角色

不同於大多數真菌扮演生態系中的分解者，促進森林中物質的循環之角色，叢枝菌根菌可直接幫助植物生長，其菌絲吸收土壤中的氮(N)、磷(P)、銅(Cu)、鋅(Zn)等礦物元素供植物利用，植物則產生有機碳化合物回饋給真菌；其菌絲蔓延於土壤中，可深入植物最細的根毛也無法穿入的土壤孔隙中，擴展到根系無法利用的營養範圍，提升水分與礦物元素的利用率，密佈的菌絲也有助於土壤團粒化，穩

定根圈；也有研究發現，菌根菌有助於幫助建立根圈的有益微生物相，甚至可藉由占據侵染點、促進植物生長、競爭養分、誘發植物抗病反應等，提升植物的抗病性；由於菌根可幫助吸收水分，故也提升了植物的抗旱與耐鹽性，這個能力對於生長於惡劣貧瘠環境與植群演替中的先驅植物特別重要。

生態調查顯示，在植物種類多樣的成熟林相中，叢枝菌根菌的種類也較多，但孢子數未必較高；而在惡劣貧瘠環境中，菌種的多樣性較低，但該環境中的優勢種常具有大量的孢子存在土壤中。其差異性之原因可能在於植物所產生的光合作用產物，高達20%供應為叢枝菌根菌所利用，此消耗對植物的生長亦可視為負擔，而在惡劣環境中，為了從叢枝菌根菌獲取足夠的必需元素以及提高存活率，這樣的負擔是划算的，因此其叢枝菌根菌的纏據與厚膜孢子數都很高；但當森林已發展成熟，植物存在之環境穩定、養分充足時，若還需要額外提供20%之養分給叢枝菌根菌，則不符效益，所以在此環境中，叢枝菌根菌的厚膜孢子數量會有較低的趨勢。至於森林土壤比貧瘠環境具有較多樣之叢枝菌根菌菌種，可能是因具有較高的植物多樣性有關。雖然生理上一種叢枝菌根菌可與多種植物共生，也因此被認為不具有寄主專一性，但研究發現特定菌種在共生植物的選擇上仍具有所謂偏好性，而在自然中長期演化下，多樣的植物也可能因而維繫了多樣的菌根菌。而針對不同的土壤理化性質，如：pH值、有機質含量、陽離子交換容量、有效性氮、有效性磷等進行分析，其與叢枝菌根菌族群量或種類間並沒有明確的相關性。然而特定菌種可適應極端酸

性(pH值1.9)環境或偏好特定酸鹼性的土壤。

叢枝菌根菌的應用

由於叢枝菌根菌可幫助植物生長的特性，在農業上很早就開發出作為微生物肥料的商品化菌根菌孢子砂，應用在茄科、葫蘆科、經濟果樹等都有不錯的效果；在林業應用上，將苗木接種菌根菌後可明顯提升存活率，該研究在臺灣檫、臺灣肖楠苗木上接種後，發現苗高與存活率皆較未接種者為高；在崩塌地常見的先驅樹種如白匏仔與羅氏鹽膚木等苗木接種叢枝菌根菌，也都被證實具有促進植物生長的效果；在做為海岸防風林的木麻黃幼苗上接種叢枝菌根菌，也有助於提升其抵抗乾旱及維持固氮活性的能力。已知叢枝菌根菌在林業育苗與復育森林上皆有潛力，開發其運用價值將有助於林業之發展。

結語

臺灣許多特殊環境的叢枝菌根菌相已被充分研究，大多是貧瘠惡劣，不適合一般植物生長的地區，如：陽明山火山噴氣口鄰近土壤、臺灣西部海岸林、玉山箭竹林、九二一地震後九九峰地區…等。臺灣的叢枝菌根菌至今已記錄有78種，以臺灣狹小的土地面積而言，菌種多樣性相當高，除了地理上先天的環境多樣性外，也要歸功於許多的叢枝菌根菌研究學者，在生態調查上筆路藍縷的貢獻。雖然叢枝菌根菌的存在如此不顯著，但其在生態上之貢獻是卓越的，卻默默陪伴著地球上的植物走過4億年的滄海桑田，維持共存共榮的關係。我們人類自詡為最進化的物種，卻還有許多地方必須向這群古老的前輩們學習。☸