臺灣地區植物和共生微生物之研究現況

- ⊙林業試驗所森林保護組・傅春旭 (fch@tfri.gov.tw)
- ⊙林業試驗所森林保護組 陳韻婷
- ○林業試驗所中埔研究中心・蔡景株
- ○桃園區農業改良場・姚瑞禎

地球生態圈上形形色色的生物都是經 過長時間演化的結果,生物間為了生存及繁 衍也發展出各種關係,包含有食物網的取食 與被取食的關係,為了空間或食物的競爭關 係。但是最美麗及細緻的莫過於兩種以上生 物所發展出的共生關係(symbiosis)。在大千 世界中發現許多共生的關係,例如:我們熟 知的地衣是藻類及菌類所形成的共生體,美 麗的珊瑚與其共生藻演化出密切的共生關 係,兩方都鮮豔的海葵與小丑魚發展出共生 關係,白蟻與其腸道微生物共生關係,鯊魚 與鮣魚的共生關係。如果仔細觀察或細心思 考,我們周圍的生物、微生物或是細胞內的 胞器,在漫長的演化時間下發展出許多微妙 及精巧的共生關係,一起為彼此的生存而共 同努力。有趣的是共生現象和理論研究最早 是從生物學家開始,陸續這種概念及理論也 被社會學家或是經濟學家廣泛引用。

植物與共生微生物之研究現況

臺灣是個生物多樣性豐富的島嶼,各種生物間的共生現象吸引了許多研究人員的注意,研究共生方面的課題非常多,包含有本土牛屎鯽仔與河蚌、白蟻與真菌、蘭科植物與蘭菌的共生關係…等。然而臺灣植物和微生物方面研究比較多的共生現象,大致跟經濟生產及農林應用方面有關。主要以固氮細菌、菌根菌、內寄生菌、蘭菌及根圈微生物為主,其中,固氮細菌屬細菌類,菌根菌、

內寄生菌及蘭菌屬真菌類。各方面的研究成果,分別概述如下:

1. 固氮細菌及固氮放線菌:

固氮細菌的經濟潛力是非常顯著易懂 的,所以早在日據時代學者就開始進行菌株 收集,收集的範圍涵蓋臺灣及南洋一帶。這 些固氮細菌除了與宿主根部形成固氮根瘤, 增加宿主作物的產量外,也提供氮肥以改良 土壤,大大增益了農業生產。現今的試驗研 究除了以單一菌株進行接種試驗,以釐清這 些固氮微生物對作物的生長益處外,也研究 接種與施肥間的關係,例如:試驗研究發現, 利用豆科固氮細菌接種菜豆,在施肥或不施 肥情形下,接種根瘤菌處理都較不接種(對照) 者產量增加,但菜豆根部著生之根瘤數隨氮 肥用量增加而遞減。豆科固氮細菌在林木上 的研究上也很普遍,以臺灣各地低海拔之重 要造林樹種相思樹(Acacia confuse)為例,由於 其苗木根系易與根瘤菌(Rhizobium spp.)共生, 產生根瘤而具有固氮作用,故適合生長在貧 瘠林地。研究發現施用硝酸銨對相思樹根瘤 形成有抑制作用。接種根瘤菌處理者具有較 大的固氮貢獻,而施用硝酸銨則抑制根瘤固 氮能力。利用這個特性在偏遠的貧瘠地區進 行造林時,以固氮細菌對宿主可提供營養的 需求,增加林木的生長及造林存活率。

在非豆科固氮放線菌的研究發展主要以 造林木為主。在臺灣赤楊天然林及本土恆春



大豆根系中固氮根瘤(姚瑞禎攝)

楊梅與放線菌類(Frankia sp.)的研究中發現, 這些樹木除了能與放線菌類形成具有固氮作 用之根瘤外,不同品系的樹木與不同分離株 間的放線菌具不同的親和力,且各菌株與原 分離之樹木種子有高專一性。高親和性之固 氮放線菌與宿主樹木幼苗形成較多之有效根 瘤,且其固氮及淨光合作用之速率較高。 因此,接種高親和性之固氮放線菌於宿主幼 苗,可以增進苗木之生長、根瘤固氮作用、 生物量及提高造林成活率。

2. 內生菌根(Ectomycorrhiza)

內生菌根為真菌菌絲進入植物根系細胞 內,以菌絲形成叢枝狀體的構造與根系緊密相 連,形成的共生現象。內生菌根的施用除了增 加宿主作物產量外,亦可增加對逆境的抵抗能 力,例如:以叢枝菌根菌披衣處理種子之北蔥種苗對淹水逆境處理之試驗顯示,菌根菌處理者可減少葉片黃化率9.3~9.9%,增加11.0~14.5%植株生長速率。在番茄接種內生菌根菌之研究顯示,有接種處理之番茄幼苗生長勢較佳,且可增強番茄對抗水份的逆境。此外,內生菌根亦可應用在洋香瓜、紅豆、西瓜、大豆及木瓜的生產上,並同時延伸到花卉的生產,例如:接種菌根菌具有提早及集中滿天星切花產期之功效,同時可以降低磷肥用量。

由於內生菌根菌協助宿主植物抗旱及增 產的機制在於接菌植株吸水量增加,使葉片 水分潛勢恢復能力較快速,氣孔導度因而增 加,且菌根植物具較高之葉綠素含量,以上 因素促使菌根植物光合成能力增加,生長及 產量亦受促進。臺灣在內生菌根的研究上, 在各單位的努力下發展非常迅速, 菌根的肥料製劑已經進入商業生產並應用於田間了。

內生菌根研究方面除了生產技術的精進 及菌根種類的增加外,也探討內生菌根與根 瘤細菌對宿主植物的影響是否能發揮一加一 大於二的協助作用,以落花生接種內生菌根菌 (Vascular Arbuscular Mycorrhizal Fungus, VAM) 與根瘤細菌(Rhizobium sp.)的實驗結果顯示, 同時接種內生菌根菌與根瘤細菌的處理,其 植株的生長、根瘤數目、內生菌根菌纏據情 形,均比單獨接種的處理顯著為佳。而且, 內生菌根菌+根瘤菌處理的植株體內的磷含 量,以及酸性與鹼性磷酸酵素(acid-, alkalinephosphatases)的活性亦增加,且顯著較單獨接 種者與對照組為高。另外以木賊葉木麻黃幼 苗接種固氮放線菌(Frankia sp.)與叢枝菌根菌 (Acaulospora scrobiculata · Glomus etunicatum · 與Glomus mosseae)的試驗結果亦發現同時接種 固氮放射菌與叢枝菌根菌,對根瘤形成與固氮 活性表現最佳,證實兩者同時接種,能促進木 賊葉木麻黃根瘤的形成與固氮活性。雙重接種 固氮放線菌及G. etunicatum或G. mosseae者,大 幅提高木賊葉木麻黃對鹽分濃度的耐受性。

3. 外生菌根(Endomycorrhiza)

外生菌根為木本植物與菌根真菌共生形成,其菌絲不進入植物細胞,只佔據根皮層之間隙,並在表皮與皮層細胞間形成哈氏網(Hartig net),或在根外形成掌狀或瘤狀物,松茸與松露極為典型之外生菌根。外生菌根可促進植物對於養分及水分之吸收,增加植物抵抗環境逆境的能力。研究顯示,青剛櫟苗以彩色豆馬勃(Pisolithus tinctorius)及大環柄菇

(Macrolepiota procera)進行接種後,栽植於貧瘠造林地,發現接種處理之苗木生長量較對照組高1.5~3倍。未接種苗之養分吸收嚴重受阻,且葉部缺乏氮(N)、磷(P)、鉀(K)、鎂(Mg),並呈現黃化及生長遲滯等現象。接種組之高度生長、根徑及根系重量皆比未接種組為佳。

除了在貧瘠土壤可以幫助宿主樹木生長外,在受污染的土地運用上,外生菌根亦顯示出相當的潛力。不同的外生菌根菌對鎘有不同的忍受力,例如:當鎘濃度達40 ppm以上時,完全抑制美味牛肝菌(Boletus edulis)及漆蠟蘑(Laccaria laccata)之生長。點柄乳牛肝菌(Suilus granulatus)雖在80 ppm鎘濃度中,仍然生長良好,但其吸收鎘量,隨培養液中鎘濃度增加,亦近乎成正比增加。臺灣有些遭受重金屬汙染的土地或許可以透過外生菌根菌對這些重金屬的忍受力或吸收力加以運用,以此作為移除重金屬的媒介。

更有趣的是一些外生菌根菌本身就是高經濟價值的菌類,例如:松茸(Tricholoma matsutake),是一種高經濟價值的食用及藥用真菌,由於能與松茸形成共生狀態的宿主有限,且松茸對於生育地環境因子要求嚴格,因此人工栽培不易。研究顯示濕地松(Pinus elliottii)組織培養苗及無菌實生苗接種松茸菌絲,接種苗因為有菌根存在,其生長顯著優於未接種苗,證實濕地松亦能被松茸感染形成外生菌根。臺灣自1987年首次發表發現臺灣松露(Tuber formosanum)開始,連同2007年在臺灣松露的試驗區意外發現屑松露(Tuber furfuraceum),目前僅有兩個發現的紀錄。1996年臺大森林系胡弘道教授成功地以人工

1996年臺大森林系胡弘道教授成功地以人工 方式栽培松露。就臺灣本島生長環境而言, 許多的殼斗科及松科的樹木皆可能與松露形成菌根關係,經試驗過的松露種類包含:黑孢塊菌(Tuber melanosporum)、義大利白松露(Tuber magnatum)等高經濟價值的松露。以經濟價值觀的角度來看,松露可能是最具經濟價值的外生菌根菌。

4. 蘭菌、根圈微生物與內寄生菌

臺灣是蘭花王國,蘭菌與蘭科植物有著密切的共生關係。蘭花種子因胚乳發育不甚完全,故需仰賴與蘭花根部共生真菌的幫助,才能夠使蘭花得以生長、發芽與吸收養分,每種蘭花各自擁有與之共存的真菌,只要各方面條件適合,這些共生真菌便會開始作用提供蘭花所需水分。選用5種品系之臺灣金線蓮(Anoectochilus formosanus)進行種子發芽試驗。未接種蘭菌(Rhizoctonia spp.)則種子發芽率為0,而接種蘭菌於60天後,發芽率為80~86%,且小苗生長勢較無菌播種者佳。進一步實驗發現接種蘭菌可使臺灣金線蓮植株獲得最佳生長,鮮重亦較未接種者高,此



松露為經濟價值最高的外生菌根菌(傅春旭攝)

外,接種植株有較高的總酚類、保肝活性成 分AFEE 之含量及較高的抗氧化能力。

此外,實驗結果發現,不同蘭科植物之 根圈真菌族群具差異性,優勢菌株隨寄主有 所變化。而真菌Trichoderma spp.和Cladosporium spp.皆普遍存在於蘭科植物根部中;細菌 族群則是以Pseudomonas spp.、Bacillus spp.為 主。而內寄生菌的真菌研究方面,以基礎的 調查研究為主,例如:紅豆杉的無病徵葉片 之內寄生真菌的分離研究。而內寄生細菌的 研究主要運用在防治維管束萎凋的病害上, 例如:田間葉用甘藷莖蔓中含有大量內生細 菌,篩選具拮抗青枯病菌的內生細菌,並將 部分內生細菌菌株導入甘藷後,可有效延緩 青枯病發生並降低罹病度。

未來研究發展方向

在農林及經濟發展上,共生系統的研究 及運用是非常有潛力的。未來仍有需要加強 及努力的地方,分述如下:

1. 精準的肥培管理與共生微生物的利用

共生微生物(包含菌根菌及固氮細菌)在作物育苗期接種是最經濟,最有效率的,特別是在農業生產上合理土壤肥培管理再配合微生物肥料使用,可以提昇蔬菜及瓜果類產量與品質,以達到永續農業利用及降低肥料栽培生產成本。在粗放的林業經營方面,很少有機會進行林地施肥或是引水灌溉,特別是在偏僻貧瘠或惡劣的山區,根本沒有辦法做到農業或園藝上的精緻及勞力密集,因此共生微生物的利用就更顯得有價值。例如:在育苗期間,利用菌根或固氮菌細菌先行將苗木進行有效感染,可



以大面積刨挖方式進行松露的收集(傅春旭攝)

以提高日後出栽造林苗木生長及存活率,此技 術應在林業苗圃加以推廣使用。

2. 增加造林的附加價值

外生菌根除了可以增進林木的生長及幫助樹木克服惡劣的環境外,許多外生菌根真菌具有高度的經濟價值,例如:松露、美味牛肝菌及松茸,可以大大的提高造林保林的經濟誘因。在義大利約有20萬名採集松露的農民會用小狗尋覓長在橡樹和山毛櫸根部的松露子實體。而中國大陸雲南則以刨挖式攫取天然的松露資源,雖然當下可以收獲大量的松露,但是會導致松露的品質不一,價格不高同時大幅降低明年的收獲。近年來大陸松露的價格已經飆高許多,臺灣仍可以此作為借鏡,日後發展松露菌根造林時,應該配合松露偵測犬的運用,以維持松露品質及產量。

3. 發展特殊的觀光及生態旅遊

發展共生的菌根產業,除了直接的造林 經濟收入外,維護森林的健康更可帶來間接的



雲南形形色色樣式多變而味道鮮美的野生菌(傅春旭攝)



中國雲南野生菌交易市場(傅春旭攝)

收益,例如:環境教育及生態旅遊。歐洲國家每年限定時間的採菇季節就吸引了許多民眾參與。每年的8~10月間,正是中國雲南野生菌的生產季節,這些形形色色樣式多變而味道鮮美的野生菌絕大部分都是林木的外生菌根菌,各地野生食用菌交易會所也吸引了許多人潮,帶動了地區的經濟繁榮。