



2015

# 林木根部菌根菌資源應用 研討會專刊

主辦單位： 行政院農委會林務局

國立臺灣大學植物病理與微生物學系

日期： 104年6月4日

## 2015 林木根部菌根菌資源應用研討會

時間：104 年 6 月 4 日

地點：行政院農委會林務局二樓大禮堂 (台北市杭州南路 1 段 2 號)

主辦單位：國立臺灣大學植物病理與微生物學系、行政院農委會林務局

時間	講題	主講人	主持人
08:30-09:00	來賓報到		
09:00-09:20	開幕式暨貴賓致詞		張雅君教授兼主任 臺灣大學植微系
09:20-10:10	整合學術與經驗導引育林作業永續發展	郭幸榮 名譽教授 臺灣大學森林系	
10:10-10:30	茶敘		
10:30-11:20	應用菌根菌於育林作業的技術、挑戰及建議	李明仁 講座教授 嘉義大學森林暨自然資源系	劉瑞芬 教授 臺灣大學植微系
11:20-12:10	外生菌根菌的多樣性與功能	汪碧涵 教授 東海大學生命科學系	
12:10-13:30	午餐		
13:30-14:20	菌根在林業逆境造林之應用	顏江河 博士 (兼任教師) 中興大學森林學系	洪挺軒 教授 臺灣大學植微系
14:20-15:10	造林苗木品質與培育	許原瑞 研究員兼主任 林業試驗所蓮華池研究中心	
15:10-15:30	茶敘		
15:30-16:20	內生真菌促進植物生長與適應逆境	邱順慶 / 曾顯雄 名譽教授 臺灣大學植微系	洪挺軒 教授 臺灣大學植微系
16:20-17:00	綜合討論		張雅君教授兼主任 曾顯雄 名譽教授

研習資訊	: 本研討會適用於公務人員終身學習認證 7 小時
報名費用	: 免費，中午由主辦單位提供便當
報名人數	: 額滿為止(含林務局暨所屬林管處參加研習人員)
報名方式	: 林務局請團體造冊，學界請以網路報名。
報名網址	: <a href="http://ppt.cc/ouOmq">http://ppt.cc/ouOmq</a>
報名日期	: 即日起至 104 年 6 月 1 日截止
注意事項	: 因名額有限，請確認能出席才報名
聯絡人員	: 賴巧娟(臺大植微系) (02-3366-4597; lovecharity1022@gmail.com)
	: 邱順慶(臺大植微系) (02-3366-4093; cobble.chiu@gmail.com)

## 目錄

整合學術與經驗導引育林作業永續發展.....	1
應用菌根菌於育林作業的技術、挑戰及建議.....	22
外生菌根菌的多樣性與功能.....	38
菌根在林業逆境造林之應用.....	40
造林苗木品質與培育.....	53
內生真菌促進植物生長與適應逆境.....	57

## 訊息公告：

1. 會議當天提供午餐，請憑餐券領取。
2. 欲登錄公務人員學習認證 7 小時者，請提供身分證字號，並於上午報到時及下午茶點期間簽名。
3. 本研討會手冊彩色版 pdf 檔請自行於 6/11 至 6/30 期間，於臺大植微系網站「最新消息」所示之連結下載，引用時敬請注意版權。

# 整合學理與經驗導引

## 育林作業永續發展

國立臺灣大學森林環境暨資源學系  
名譽教授 郭幸榮

2015/06/04 於林務局

- 育林作業法及所採用樹種必須依照國有林地分區所設定之經營目標及林地微環境條件來規劃、施行，若有失當，輕者造林成果不佳，重者陷於失敗，造林將失去正當性。
- 緣於森林必須維護當地或區域性環境資源，以及考量全球對生物多樣性保育之重視、氣候變遷愈為明顯之趨勢及極端氣象事件之頻繁，育林作業及所用樹種，除了確保傳統之木材生產外，尚須重視在逆境之耐力，也要兼具環境維護、生物資源保育及固碳功能，以維護森林經營之永續發展。

## 一、依林地分區來規劃育林作業及樹種

### 1. 自然保護區

經營目標以生物多樣性保育為主，保水固土為輔，現有森林禁止人為干擾。因此，目前育林作業應施行者僅限於自然因素或人為破壞森林所造成之無林地或林內各類型孔隙。

在本分區之育林作業以創造適宜當地樹種天然更新之微環境為首要任務，惟所需期程長或重建的新植群可能不符合預期目標，而且過去的成功案例少，僅有棲蘭山檜木天然更新、崩塌地或火燒跡地先驅性樹種之重建可供參考。因此，採用栽植苗木方式來補充天然更新之不足為較可行之方案，樹種以原來或鄰近的森林生態系樹種為限，且採用多樹種(群狀)混植，使新林朝向天然林之林況發育，外來種則絕對禁止採用。



圖1、森林生態復育與栽植苗木之保護。



圖2、崩塌地要先穩定坡面且採用合宜樹種以重建森林。

## 2. 國土保安區

本分區以國土保安為重，水源涵養為輔。森林在這方面的功能與其樹種組成、冠層垂直結構、根系強弱及複雜度、林齡等因素有關。森林若由針、闊葉樹種組成，除了樹冠形態的差異而構成不整齊的冠層外，根的粗細、深度及分生樣式也有所不同而構成較針或闊葉樹種純林更複雜的根系，固持土壤的能力較佳。

另外，針、闊葉樹種混生林其枯枝落葉分解較針葉樹種純林快、養分循環較佳、林木較健康，土壤粒團化較好而兼具大小孔隙，致雨水滲入土壤內的速度較快。若樹種中有落葉性者，在冬天乾早期因落葉而大幅度降低水分的耗損，因此，河川在枯水期的流量將會大於常綠林，值此乾雨季可能日趨明顯的變化情境下，應為較佳的育林作業法及樹種選擇。

在冠層的垂直結構方面，森林若由冠形不同、大小互異的樹種所組成，或同一林分內林木的高矮或年齡存有差距，則林內將有較高機會構成大小、形狀不同的孔隙，尤其當上冠層覆蓋度在30%至70%之林況下，冠層孔隙將擴大而增加林內的陽光入射量，致利於下層林木及地表植群的發生及生長，土壤可獲得較完善的覆蓋而減少降雨的沖蝕，提高河川的潔淨度。因此，林地新植時採用1,500-2,000株/ha較2,500株/ha以上為宜。



圖3、林況會影響水土保育功能。



目前若擬改善現有的人工針葉樹種同齡純林，除了輪伐期應考量延長至60年以上，以降低對林地之干擾頻度外，藉疏伐或擇伐更新法建造複層林或異齡林為較理想的育林作業策略。惟施作時，在溪流二旁及臨陡坡地要保留20至50m的不施業帶以減輕更新作業的衝擊。

### 3. 森林育樂區

本分區的經營目標以具優良景觀及生態旅遊價值為優先，並提供環境維護功能及生態教育之場所。現有人工林若要改造時，也以複層林或異齡林為合宜的作業法，惟應保留一部分優形林木以育成巨木，提昇景觀價值。林內孔隙或面積較大的無林地補強時，以樹形優美或葉、花具景觀價值者優先考量。因此，臺灣原生之殼斗科落葉性樹種兼具落葉景觀及生產動物喜食之種實，為未來值得採用的樹種。

#### 4. 林木經營區

延續傳統之木材生產為本分區之目標，故建立針葉樹種同齡純林通常可發揮林地最大的產能，惟森林的其他功能減弱且較易受嚴重逆境如颱風或長期乾旱之害而較不穩定。因此，將這些林分藉疏伐降低林分密度、增植樹種使林分間呈現異質化，進一步結合數個林班作地景配置為可規劃的方向。複層林或異齡林為未來較可被接受的林分更新法，超過0.5ha之小面積皆伐僅適用於需光性樹種之保育。



圖4、林內孔隙或跡地要盡速栽植且慎選樹種。

緣於皆伐更新法在山地受到限制，故非需光性之材質優良樹種較適用於本分區，而且闊葉樹種的比例要提昇，尤其殼斗科及樟科樹種應予採用，以提昇木材生產林之環境維護及生態保育功能。惟闊葉樹種的樹冠通常較大，樹幹的通直度及長度也遜於針葉樹種，故木材產能下降為不可避免之結果，但因材質異於針葉樹種而可擴大木材的用途。

## 二、評估林地的微環境條件為規劃育林作業及樹種之另一基礎

不論在何種經營分區，育林工作人員必須整合林地之地理因子以評估在其微環境條件下可能適宜的作業法及樹種。如南向坡面的日照較北坡充足，但也較乾燥；西向的日照近似東向，但日夜溫差較大，也較乾燥，惟在午後易起霧的地帶則較為近似或相反。

造林地所在坡段及坡度則顯著影響土壤條件。在陡坡或近嶺線的林地，土壤通常較緩坡或山腰、山麓的林地淺薄、貧瘠。平均日照量及土壤條件會影響森林生態系的樹種組成、生長表現及功能。因此，與造林地海拔高度、坡向及坡段相近似的天然林或人工林之生長表現為常用於樹種選擇之依據。

此種樹種篩選原則也可能造成偏誤，因鄰近的天然林若演替的機制或期程不同，環境相近似的森林可能出現不同的樹種及林況。另一原因為造林地的面積若為 0.5 ha 以上之無林地，與森林目前耐陰性優勢種出現及生長的微環境不同，致鄰近天然林生態系的優勢種在造林地的初期表現可能會不如預期理想。

另一偏誤的原因為天然林的優勢樹種係緣於其種子有機會傳播到達該林地且與其他樹種競爭處於優勢的結果。因此，未成為鄰近天然林的優勢樹種並不表示不適宜造林，致若鄰近有造林地或造林試驗地，觀察各樹種之生長表現且參酌建造過程或試驗所設定的條件可能較觀察鄰近天然林的優勢樹種更為可靠。



圖5、適地適木：以烏心石為例。

目前需造林之林地依面積的大小大致可分為2種，一為面積在0.5ha以上之無林地，另一為天然因素或疏伐作業在林內所造成之孔隙。若為前者，其微環境條件適於需光性樹種之建造，惟實務上卻選用臺灣扁柏、紅檜、臺灣杉、肖楠、烏心石、樟科及殼斗科等不需光的樹種，將因林地光度過強、溫度過高且變化過大而使苗木在栽植後數年內生長較為遲緩，枯死率較高，需行補植及較長的刈草年數。

若為孔隙，其微環境條件將較近似於誘導不需光性樹種於天然林內之生長及競爭之狀況，致採用這些樹種來進行孔隙栽植，成功的機率較高，惟若孔隙的平均直徑大於周邊林木高度2倍以上時，則微環境條件將近似於開闊地。反之，孔隙太小，其平均直徑只有周邊林木高度1半以下時，因入射光度太弱，大多數木材具經濟價值的樹種生長不佳，故不宜人工栽植，任由天然發生之耐陰樹種來填補即可。



圖6、樟科及殼斗科樹種隨著孔隙的擴大生長愈佳。

在一些造林地可能因微環境因素特殊而不利於苗木生長，常見者如造林地在形成風口的地形帶而遭受強風之害，或位於長坡面的中、下坡段，當上坡段沒有森林時，在夜晚由於冷空氣的沈降而使氣溫大幅度下降，在秋天苗木霜健化未完全或春天新芽綻放之後易遭受早(秋)霜或晚(春)霜之害。

其他特殊微環境如收回之違規種植蔬菜之林地，因施用大量化學肥料及雞屎，土壤轉變為鹼性而且某些養分元素濃度過高、元素間不平衡而導致林木生長不佳。由於雨水會淋溶養分而降低濃度，為害程度可望逐年減輕。違規長期經營茶園之林地，也因土壤酸、劣化而影響林木生長。栽植果樹之林地，經觀察數個案例推測對林木的影響較菜園及茶園為小。



圖7、菜園復建森林的技術尚待建立。





圖8、茶園與幼木共存對產量及品質的影響應與評估。

至於檳榔園欲改植林木時則應砍除一半以上的檳榔以減弱影響的程度；麻竹林於砍除後在竹叢中間的隙地栽植受影響甚小；孟宗竹則因地下莖密布、複雜，影響苗木初期生長較顯著，且再生的新竹稈生長迅速而壓抑栽植的苗木，故除了砍除的竹稈要橫坡堆置外，至少要連續刈除新竹稈3年以上才可有效控制。



圖9、檳榔園復建森林要先降低檳榔密度至50%以下。



圖10、孟宗竹林復建森林要連續刈除新生竹至少3年。

### 三、改善造林材料的遺傳性狀

林務局在過去以生產木材為經營目標的年代，曾在學者、專家的協助下建立種子園及母樹林，期盼生產較為優質的種子，也建立了牛樟採穗園供採穗育苗。近來來擴大採用闊葉樹種之後，林木主幹分叉或枝條叢生現象甚為嚴重，有待緩解，最基本方案為在種子園未能有效生產種子之前，宜自優形母樹採集種子或自採穗園採取插穗來培育苗木。

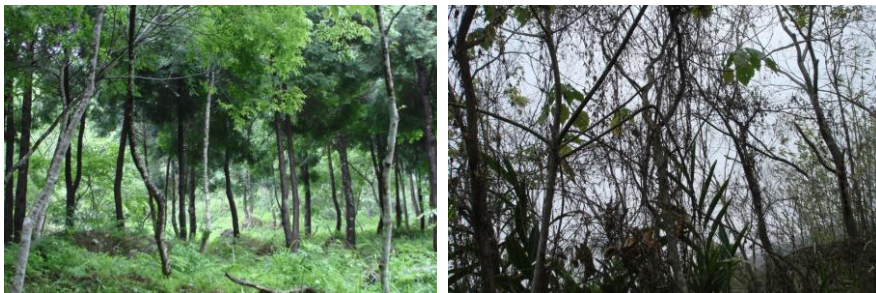


圖11、樹幹分叉或枝條太多影響成林或成材。

因此，各林管處宜自鄰近或海拔落差500m以內之天然林或已屆開花結實之人工林，篩選目標樹種之優形母樹，且觀察結實量及豐歉年，以規劃採種、育苗及造林作業。若由廠商承包採種作業，應規範採種母樹且派員監工。



圖12、採種母樹要樹幹通直以改善造林木幹形及產量。

#### 四、提昇育苗技術生產優質苗木

出栽苗生機旺盛、形態優良為必備之條件。以往的造林樹種少且以針葉樹種為主，裸根苗的培育技術代代相傳，遭遇的問題少。近年來擴大採用闊葉樹種，其種子的採集、處理及休眠性較針葉樹種複雜，種子發芽不整齊或延遲發芽而導致苗木大小參差不齊，為亟待解決的問題。



圖13、闊葉樹種播種及移植流程有待依樹種分別建立。

目前林務局所轄苗圃所培育的苗木幾乎全部為容器苗，雖然有提高栽植成活率及展延出栽期之利，然因苗木根系生長受容器的限制，易於盤旋變形，在出栽當年由於新根少，致生長幾近於停滯，尤以闊葉樹種2年生以上苗木較為嚴重，必須在栽植後第2或3年俟新根擴展開來之後才会有較明顯的生長表現，也較能忍受乾旱的衝擊。



圖14、苗木品質不佳影響造林成果。

影響苗木在林地耐旱的能力及生長表現尚與根系的菌根是否形成有關。緣於臺灣的原生樹種以及各永久苗圃過去所培育的苗木以形成內生菌根的樹種為多，只有松科、殼斗科及其他少數樹種為外生菌根樹種，致苗圃或農地土壤所存在的菌種可能以內生菌根菌為優勢。

今後如要擴大栽植樹種時因殼斗科樹種多且自然分布廣而最具潛力。惟培育本科樹種苗木時若依照傳統的容器育苗流程且以農地土壤為生長介質，除了根系易於變形外，是否足以形成菌根因尚未經廣泛取樣檢測，不得而知。

為了提高苗木根系形成菌根的機率，在未有商品可供接種前最有可能採用的接種材料為以殼斗科樹種生長的林地土壤進行接種，但接種效果尚無資料可資佐證。因此，林務局若能委請學者、專家進行苗圃或採購土壤的菌種調查以及開發苗圃實用性的接種材料和接種技術，為擴大採用殼斗科樹種的必備要件。

其他育苗技術也尚有提升的空間，建議各林管處苗圃管理相關人員參酌各育苗手冊及去年(2014)苗圃考評的建議書，或請學者、專家及有經驗的苗圃管理人員協助來提昇育苗技術、改善苗木品質為另一應予重視的方案。



# 應用菌根菌於育林作業的技術、挑戰及建議

李明仁(國立嘉義大學森林暨自然資源學系講座教授)

李嶸泰(國立嘉義大學森林暨自然資源學系助理教授)

## 一、前言

臺灣氣候溫暖潮溼，年平均降雨量高達2500 mm以上，高山和丘陵面積佔2/3，地形複雜山陵陡峭，蘊藏豐富的森林及自然資源。臺灣大多數溪流、河川、湖泊、水庫上游的集水區都以森林形成良好的覆蓋，是生物資源保育及國土保安的重要屏障。臺灣森林面積約210萬公頃(佔全島土地面積的58.5%)，是甚具潛力的可再生資源。森林的公益性功能有生產資源(各種林產物、物資資源)、環境資源(國土保安(包含保土護坡、減少沖蝕)、水源涵養(包括淨水、理水))、文化資源(含森林遊樂、動植物保育、自然教育、藝術、宗教)。森林對臺灣的永續發展具有相當重要的價值。為了實現循環型森林資源經營理想，達到森林資源的保育性利用目標，造林復育、撫育更新、保育利用是新世紀林業的重要課題。

一般而言，林木生長於較農作物貧瘠的林地土壤，也因此林木相對需要依賴其共生的微生物。森林造林復育成功的先決條件是必需先有優良品質的苗木，方可確保造林成活率。尤其，近年來氣候變遷加劇，颱風暴雨導致嚴重的山崩土石流災害，災後之瘠劣地復舊造林相當困難，尤需應用生物技術以培育優質苗木，提高復舊造林的成功率。

在森林土壤生態系中，對林木有益的微生物很多，菌根菌(mycorrhizal fungi)即為其中的一大範疇。菌根菌為土壤中的特殊真菌(包含子囊菌、擔子菌及接合菌類)，能與多數維管束植物根部形成非病原性的共生組合(non-pathogenic symbiotic association)。菌根菌感染拓殖苗木的根部形成菌根後，可以促進苗木對養分和水分吸收，而菌根菌也從苗木獲得所需的碳水化合物。在自然界，大多數的高等植物會與內生菌根菌(endomycorrhizal fungi)或外生菌根菌(ectomycorrhiza)形成菌根結合(Smith and Reed, 1997)。在熱帶林中，約95%的樹種會與內生菌根菌結合(Redhead, 1980)。自十九世紀初，外生菌根(ectomycorrhiza)已被證實為引種松類造林成功的必要條件(Kessell, 1927; Mikola, 1973)。在過去五十年，許多研究結果證明，接種外生菌根菌可以提高苗木在瘠劣地的造林成活率及生長表現(Bowen, 1965; Trappe, 1977)，且已被廣泛應用於林業苗圃的育苗作業中，以培育優質的裸根苗及容器苗(Molina and Trappe, 1984)。

傳統的森林苗圃育苗作業，多以苗圃土壤培育裸根苗，所以培育的苗木大多具有菌根。然而，近年來育苗方式大都採用容器育苗，因其所採用的人工介質或土壤常缺乏菌根菌，致使苗木無法形成有效的菌根；又育苗作業中常為防治病蟲害，而大量噴施農藥於苗圃，間接消滅土壤中的菌根菌，使苗木更難形成

菌根，導致造林苗木品質劣化、造林成活率低且生長緩慢，甚至造林淪為失敗。所以，應用菌根技術於森林苗圃的育苗及人工林的復舊造林作業，已成為國際育林作業的重要趨勢。

## 二、林木菌根菌的種類

森林中常見林木菌根菌的種類有下列幾種：

- (一) 外生菌根菌(ectomycorrhizal fungi)：此類真菌包括擔子菌類及子囊菌類(菇類、馬勃菌及塊菌等)，能與櫟木類、松類、柳樹類、桉樹類及木本豆科植物形成外生菌根。外生菌根菌會在苗木營養根的表面形成菌毯(mantle) (圖 1)，其菌絲會進入根部，在皮層細胞間形成哈替氏網(Hartig net)，並在此一菌絲與根的接觸區進行養分的交換。真菌並能產生植物荷爾蒙促進根 2k7 的分支及伸長，進而增進苗木根的吸收面積。根的分支形態隨苗木的種類而異，有結瘤狀、二分叉、單根狀等(圖 2, 3)。外生菌根菌的孢子可隨風傳播。

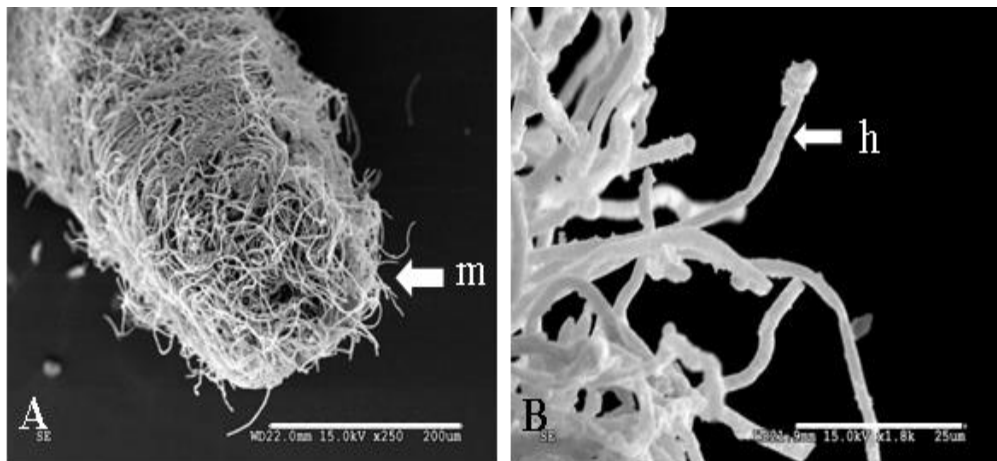


圖 1 濕地松外生菌根之微細構造(王靖茹攝)

A：m=菌毯，(橫線=200 µm)；B：h=菌絲，(橫線=25 µm)



圖 2 歐洲赤松外生菌根之形態(Burenjargal  
Otgonsuren 攝)

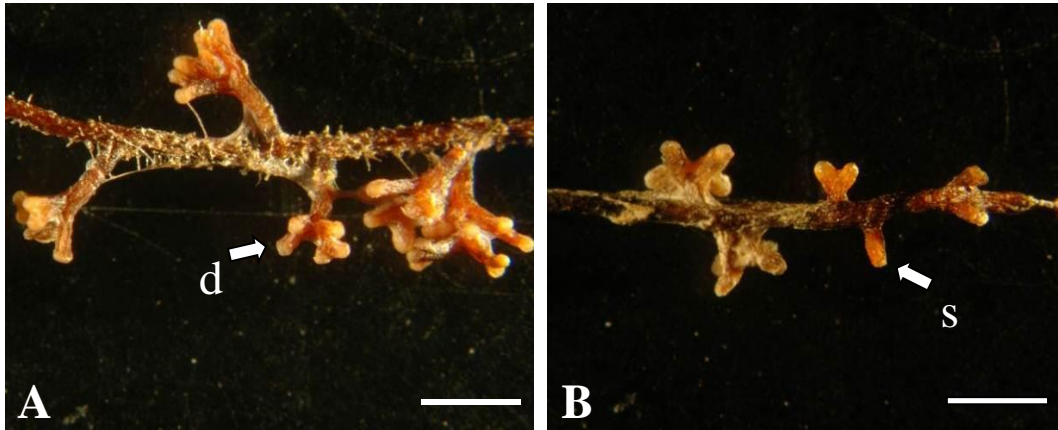


圖 3 濕地松外生菌根之外觀形態(王靖茹攝)

A：d=分叉型，(橫線=1 mm)；B：s=單根型，(橫線=1 mm)

(二) 內生菌根菌(endomycorrhizal fungi)：此類真菌也稱叢枝菌根菌(arbuscular mycorrhizal fungi)，其菌絲會進入苗木根部細胞內，形成交換養分的叢枝體(arbuscules)及儲存養分的囊泡(vesicles)，而其根外菌絲會將根圈土壤的養分轉移到根部。叢枝菌根菌不會產生大形的菇蕈子實體，而只產生土棲性的球形孢子，且無法隨空氣長距離傳播，只限於機械的土壤移動。在育苗作業上，通常以叢枝菌根菌的孢子(圖4, 5)接種苗木的根部，使之形成叢枝菌根(arbuscular mycorrhiza)。

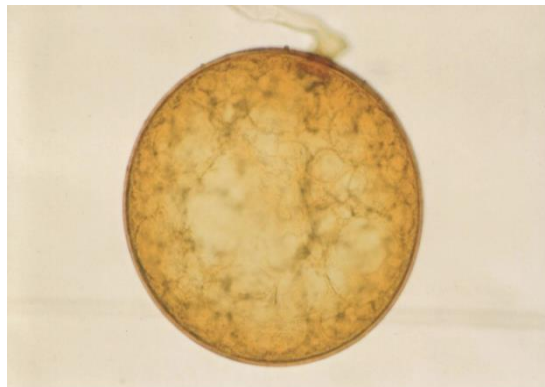


圖 4 叢枝菌根菌 *Glomus mosseae* 孢子之  
形態 (許崑衍攝)

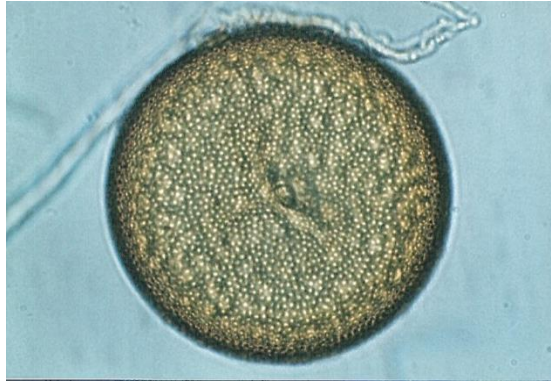


圖5 叢枝菌根菌 *Acaulospora scrobiculata*  
孢子之形態 (許崑衍攝)

- (三) 外內生菌根菌(ectendomycorrhizal fungi)：此類真菌在苗木根部形成薄而且透明的菌毯。外內生菌根的分枝像外生菌根，但沒有根毛。其菌絲也會在苗木根部皮層形成哈替式網，並穿透皮層細胞。一些子囊菌類會與苗木根部形成外內生菌根菌。
- (四) 放線菌根細菌(actinorhizal bacteria)：此類絲狀細菌 *Frankia* 會與許多樹種的苗木根部形成具有固氮作用的放線菌根瘤(actinorhizal nodules)。例如，赤楊、臺灣馬桑、臺灣胡頹子、蘇鐵、及木麻黃等均能與 *Frankia* 共生形成放線菌根(actinorrhizae) (圖 6, 7)。



圖 6 臺灣赤楊之放線菌  
根瘤形態 (李嶸泰攝)



圖 7 臺灣馬桑之放線菌根瘤形態  
(陳右農攝)

- (五) 固氮根瘤菌(nitrogen fixing rhizobium)：此類細菌能與許多豆科樹種及植物的根部形成具有固氮作用的固氮根瘤(nitrogen-fixing nodules)。固氮根瘤

菌已被分離者約有 100 多種，在作物生產上應用的種類約佔 1/5。例如，相思樹、銀合歡、盾柱木、及羊蹄甲等均能與根瘤菌共生形成固氮根瘤(圖 8)。在分類學上有 5 個屬分別為：根瘤菌屬(*Rhizobium*)、慢生根瘤菌屬(*Bradyrhizobium*)(圖 9)、中華根瘤菌屬(*Sinorhizobium*)、固氮根瘤菌屬(*Azorhizobium*)及中慢生根瘤菌屬(*Mesorhizobium*)，每個根瘤菌屬至少包含 1 個種。



圖 8 相思樹之根瘤菌根瘤  
(李嶸泰攝)

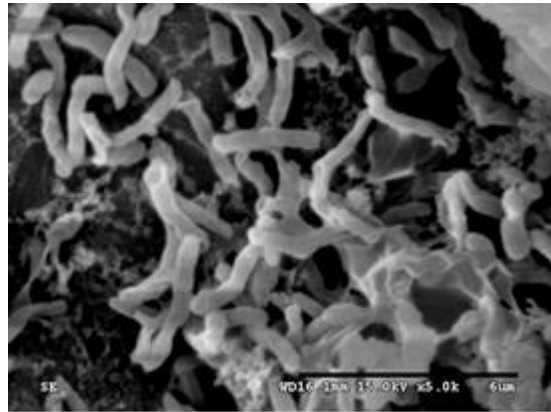


圖 9 慢生根瘤菌 *Bradyrhizobium elkanii*  
之微細構造(橫線=6 $\mu$ m)(葉怡君攝)

(六) 杜鵑類菌根菌(ericoid mycorrhizal fungi)：此類菌根菌主要與杜鵑花科的杜鵑屬(*Rhododendron* sp.)及馬醉木屬(*Pieris* sp.)等植物共生，其菌絲會感染根的表面形成根外菌絲，並入侵皮層細胞形成許多菌絲圈(hyphal coils) (Read, 1996) (圖 10)。

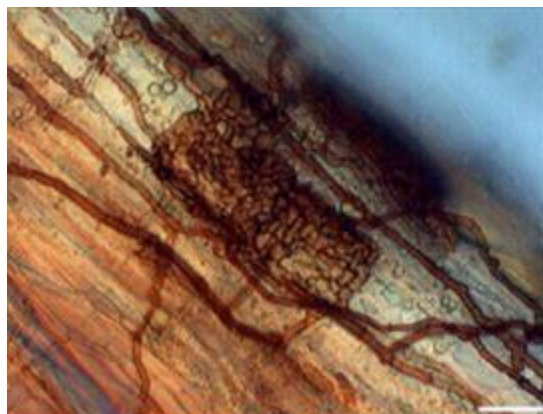


圖 10 西施花杜鵑類菌根之菌絲圈形態  
(橫線=20 $\mu$ m)(謝宛倫攝)

### 三、應用林木菌根菌於育苗作業的技術

林木菌根菌在林業的應用首要在森林苗圃的育苗作業。由於各森林苗圃的土壤性質互異，所以林木菌根菌的應用技術也隨苗圃的條件而有所不同。一般而言，苗圃管理者必須依前人實驗及經驗的技術，來應用林木菌根菌，才能獲得良好的效果。林木菌根菌在林業的主要應用技術包括下列幾種：

#### (一) 菌根菌接種原的種類與接種技術

茲將林業上常用的菌根菌分為外生菌根菌與內生菌根菌(叢枝菌根菌)，敘述如下：

1. 外生菌根菌:外生菌根菌的生產及應用技術已被廣泛應用於世界各國(Le Tacon et al., 1983; Marx et al., 1984; Molina and Trappe, 1984; Castellano and Molina, 1989; Brundrett et al., 1996)。外生菌根菌接種原的生產及應用技術如下:
  - (1) 森林土壤或腐植質:從鄰近之同樹種森林採集土壤或腐植質，拌入苗圃中作為接種原，以培育裸根菌根苗(Marx, 1991)。然而，客土過程必須慎防引進病原菌，以免導致苗圃病害。
  - (2) 孢子:從附近同樹種森林採集外生菌根菌的子實體(carpophores)，乾燥後收集孢子，貯藏於4°C的密閉容器中供作接種原，使用時可(a)與砂土、或蛭石等介質混合，(b)攪拌於水中澆灌，(c)粉沾或噴灑於種子表面，(d)做成孢子丸撒播於苗圃，或(e)以滅菌基質混合包裹種子進行接種。在美國，林業界已廣泛應用豆馬勃(*Pisolithus* sp.)的孢子接種松樹苗以生產大量的菌根苗，供造林作業之用(Marx et al., 1989)。
  - (3) 菌絲體:純培養的外生菌根菌菌絲體是生物學上最可靠的接種原，但是大量培養具活力且經濟的接種原並不容易(Marx et al., 1992, 2002)。另外，也可將外生菌根菌菌絲體包裹於水膠粒(hydrogel bead)中，製成直徑2.5 mm的粒劑作為接種原。此一類型接種原的優點是其貯藏期可達7個月之久(Kuek et al., 1992)。
2. 內生菌根菌(叢枝菌根菌):叢枝菌根菌可與許多樹種形成內生菌根。叢枝菌根菌的接種，一般採用孢子砂，其生產及應用技術如下:
  - (1) 孢子砂:先以濕篩傾倒法及密度梯度離心法分離土壤中之叢枝菌根菌孢子(Daniels and Skipper, 1982)。利用百喜草、玉米、或高粱等之種子播種於孢子與砂之介質中，以繁殖孢子，再以孢子砂作為接種原。接種時，可先混合菌種與育苗介質後，將種子置於介質上，再稍加介質覆蓋，待種子發芽即可接種形成叢枝菌根。孢子砂可貯藏於4°C冷藏櫃中，貯藏期可達6個月。
  - (2) 菌根宿主:將已接種叢枝菌根菌之宿主植物(如百喜草、玉米、高粱等)移植於苗圃中，產生的孢子即可接種苗木形成叢枝菌根(吳繼光、林素禎，1998)。

(3) 砂床苗圃:將叢枝菌根菌的孢子接種於砂床苗木之根域中,以形成菌根苗(鍾旭和等,1992)。

(4) 砂床間作玉米:於砂床苗圃間作玉米,以繁殖大量孢子作為接種原,提高接種效率(鍾旭和等,1992)。

## (二) 苗圃育苗作業的菌根應用技術

林業苗圃育苗方式分為裸根苗與容器苗,茲將其菌根菌應用技術分述如下:

(1) 裸根菌根苗:應用培養的菌根菌孢子或菌絲體,針對林木種子或苗圃土壤進行接種,以培育菌根苗。其實施方法是先以3% 甲醛溶液消毒土壤一週後鬆土,以1% 氯水消毒種子,並以無菌水沖洗乾淨後,再將菌根菌孢子或菌絲體接種至種子或土壤。種子接種法有(a)浸泡法:將消毒的種子浸泡於配製的菌根菌孢子或菌絲懸浮液中,使菌根菌沾染種子後播種;(b)包覆法:將消毒的種子置入於菌根菌孢子配成的粉劑或菌絲體配成的膠質劑中,使菌根菌包覆於種子表面後播種。土壤接種法是在播種前或播種時,將菌根菌的孢子或菌絲體製劑拌入苗床土壤中,可採用條狀撒佈於苗床下10 cm處,種子發芽即可接種上菌根菌。

(2) 容器菌根苗:將培養的菌根菌孢子或菌絲體,接種於種子或育苗介質,以培育菌根苗。其實施方法是先將育苗介質消毒備用,菌根菌的接種技術常採用介質接種法、種子接種法或移植苗接種法。介質接種法與種子接種法的作法與裸根菌根苗的方法相似。移植苗接種法是將種子發芽長出的小苗割傷部分細根後,浸泡於配製的菌根菌孢子或菌絲懸浮液中,使菌根菌沾染苗根後移植於容器中,以培育菌根苗。

## 四、林木菌根菌應用於森林苗圃育苗的成效

林木菌根菌與苗木根部形成菌根後,對苗木的功效有下列幾項:

(一) 促進苗木的生長:菌根可以促進苗木的新根增生根毛,因而增加根部的表面積,增進苗木對土壤中養分和水分吸收能力,進而促進苗木的生長。鍾旭和等(1991, 1992, 1994)的研究證實,接種叢枝菌根菌 *Glomus mosseae* 於杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook) 及臺灣杉 (*Taiwania cryptomerioides* Hay.) 苗木,可以有效形成菌根並促進苗木的生長。接種叢枝菌根菌 *Glomus mosseae* 的櫟木 (*Zelkova serrata* Hay.) 苗木根部的根毛數量顯著高於未接種者(圖 11, 12)。以叢枝菌根菌 *Acaulospora scrobiculata* 接種草海桐 (*Scaevola sericea* Vahl.) 7個月後,接種苗的高生長、地際直徑生長及乾重分別為未接種者的4.8倍、2.8倍及10倍(盧廷璋、李明仁, 2002)。黃秀緞(2005)以叢枝菌根菌 *A. scrobiculata* 接種烏桕 (*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.) 苗木8個月後,接種苗木的高生長、地際直徑生長及

乾重分別為未接種者的1.8倍、1.5倍及2倍。以叢枝菌根菌 *Glomus etunicatum* 及慢生根瘤菌 (*Bradyrhizobium elkanii*) 雙重接種相思樹 (*Acacia confusa* Merr.) 苗木10個月後，接種苗木高生長、地際直徑生長及乾重分別為未接種者的16.6倍、2.8倍及9.8倍(葉怡君，2007) (圖13)。臺灣胡頹子 (*Elaeagnus formosana* Nakai) 苗木接種放線菌根菌 *Frankia* 9個月後，其高生長、地際直徑生長及乾重分別為未接種者的2.4倍、2.5倍及2.9倍(余旻儒，2010)。王靖茹(2012)接種外生菌根菌乳牛肝菌 *Suillus bovinus* 於溼地松 (*Pinus elliotti* Engelm.) 及臺灣二葉松 (*Pinus taiwanensis* Hay.) 苗木皆可形成外生菌根，並對苗木的生長有顯著的促進作用。接種暗色隔膜內生菌 *Phialocephala fortinii* 於歐洲赤松 (*Pinus sylvestris* L.) 苗木根部可形成菌根，並顯著增進苗木的生長(Otgonsuren and Lee, 2013)。

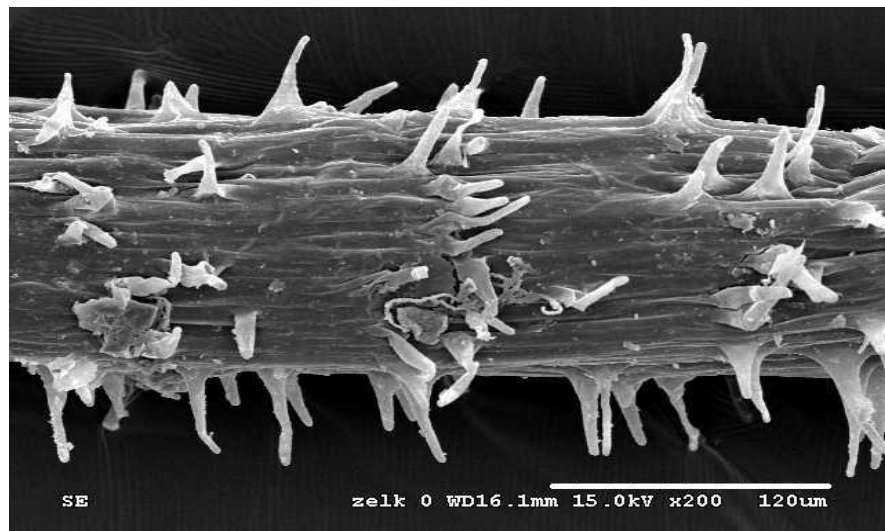


圖11 未接種叢枝菌根菌 *Glomus mosseae* 的檫木苗木根部表面形態 (李明仁攝)

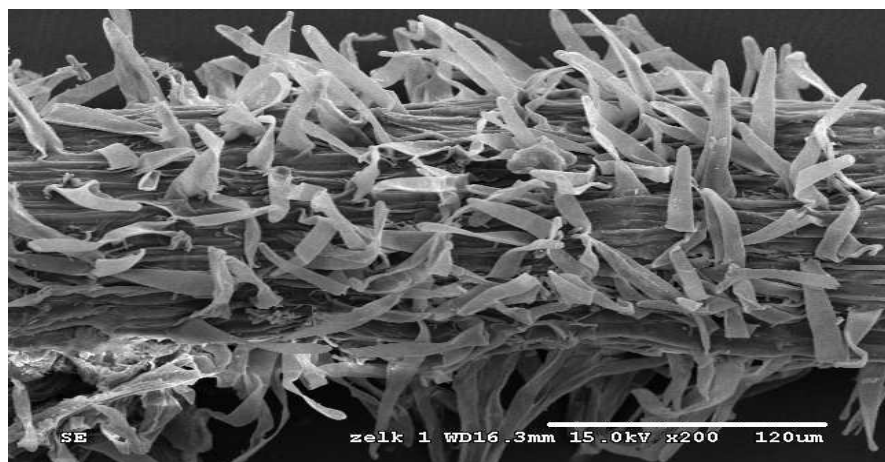


圖12 接種叢枝菌根菌 *Glomus mosseae* 的檫木苗木根部表面形態 (李明仁攝)



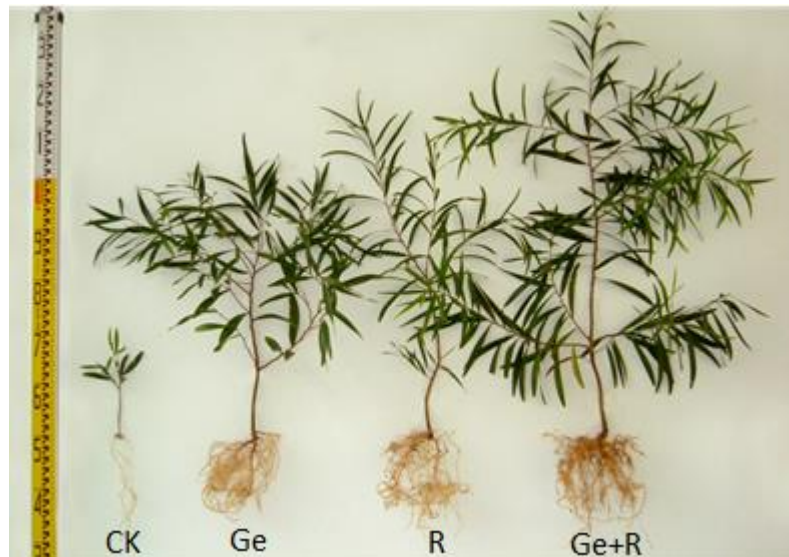


圖13 相思樹苗木接種叢枝菌根菌與慢生根瘤菌10個月後的生長情形(葉怡君攝)  
 CK：對照組；Ge：接種*G. etunicatum*；R：接種*B. elkanii*；接種*G. etunicatum*及*B. elkanii*

- (二)提高苗木對環境逆境的抵抗力：苗木接種菌根菌形成菌根後，可以提高苗木對環境逆境如乾旱、鹽害、寒害等的耐性。研究證實，歐洲赤松苗木接種暗色隔膜內生菌*Phialocephala fortinii*形成菌根後，可以提高苗木的耐凍性(freeze tolerance) (Otgonsuren and Lee, 2013)。
- (三)增加苗木對根部病害的抗性：菌根菌與苗木共生形成菌根後，會提高苗木對土棲性病原生物的抗性。接種外生菌根菌彩色豆馬勃(*Pisolithus tinctorius*, *P.t.*)於臺灣二葉松及相思樹苗木的根部，顯著降低幼苗猝倒病的危害(李明仁，1996)。李明仁等(1998)的研究顯示，接種叢枝菌根菌*G. mosseae*於臺灣泡桐(*Paulownia x taiwaniana* Hu and Cheng)苗木，可以降低南方根瘤線蟲(*Meloidogyne incognita* Chitwood)的危害。程永雄等(2001)的研究也證明，內生(叢枝)菌根的形成，能減輕植物根瘤線蟲的危害，使根部產生根瘤數減少。
- (四)增強苗木的生理活性：菌根菌與苗木的共生，可以提高苗木體內植物荷爾蒙的含量，並促進其生理作用。許崑衍(2005)的研究結果顯示，血桐

(*Macaranga tanarius* L.)接種叢枝菌根菌*Glomus mosseae* 12個月後，其淨光合作用速率顯著高於未接種者；另外，白匏子(*Mallotus paniculatus* Larmk.)接種叢枝菌根菌*A. scrobiculata* 12個月後，其葉部脯胺酸(proline)的濃度及淨光合作用速率均顯著高於未接種者。

## 五、林木菌根菌應用於人工林造林的技術與成效

1989年胡弘道教授於臺北縣平溪鄉菁桐煤礦棄土場，栽植接種彩色豆馬勃(*P.t.*)的琉球松(*Pinus luchuensis*)菌根苗及未接種者的試驗結果顯示，經6個月後，所有未接種苗皆生長緩慢甚至死亡，而具*P.t.*菌根者則生長旺盛。顏江河等(1997)指出，琉球松菌根造林木在煤礦棄土地對硫的吸收，主要是累積在根部皮層細胞。2006年李明仁教授於嘉義縣番路鄉公田村嘉義欣欣水泥礦區進行復舊造林試驗發現，具有放線菌根之臺灣赤楊(*Alnus formosana* (Burk.) Makino)、及木麻黃(*Casuarina equisetifolia* L.)較其他非菌根樹種為優良。蕭育志等(2014)於臺南南化集水區崩塌地復舊造林的研究結果證實，接種叢枝菌根菌*G. mosseae*的臺灣檉、光蠟樹及苦楝苗木的苗高及地際直徑生長量均顯著高於未接種者。蕭育志等(2014)的崩塌地造林研究證實，接種叢枝菌根菌*Glomus mosseae*的檉木、光蠟樹(*Fraxinus griffithii* Clarke)及苦楝(*Melia azedarach* L.)苗木的苗高量及基徑生長量均顯著高於未接種者。

國外許多研究證實，許多林木有賴外生菌根菌才能得到良好的生長發育。Marx與Artman (1979)的研究發現，接種外生菌根菌彩色豆馬勃於德達松(*Pinus taeda* L.)樹苗使其形成外生菌根，可以提高煤礦棄土區的復舊造林成活率及造林後苗木的生長表現。在美國東部、法國及加拿大的造林試驗皆證明，接種外生菌根菌的苗木在一般造林地及劇烈擾動林地的成活率及生長表現都顯著優於未接種者(Harley and Smith, 1983; Marx and Cordell, 1988; Le Tacon et al., 1988; Lalonde and Piche, 1988)。

美國農部林務署菌根研究發展中心(US Department of Agriculture, Forest Service, Institute for Mycorrhizal Research and Development (IMRD))致力於研發彩色豆馬勃的商業化配方及接種技術。彩色豆馬勃具有分布及寄主範圍廣、對逆境之耐性大、及純化培養及繁殖接種容易等優點(Schramm, 1966; Marx et al., 1984)。Marx (1980)以蛭石與泥炭土之混合介質(pH 4.8-5.5)，加入液態培養基培養*P.t.*的菌絲體作為接種原，使菌絲體生長於蛭石顆粒中，以保持活力避免逆境及森林土壤中腐生菌的競爭。商業化的接種原是以10 L的太空包生產，內含蛭石-泥炭土(pH 4.5-5.0)，C:N=55的生長介質，接種培養5-7週即可使用(Marx et al., 1989)。

在國外，林木菌根菌應用於人工林造林的歷史相當悠久，技術也相當成熟，而成效亦甚卓著。在我國，林木菌根菌在育林上的應用仍相當有限，有待加強推

廣。

## 六、應用林木菌根菌於育林作業的挑戰

近年來，氣候變遷加劇，導致山崩土石流環境劣化，聯合國亦積極倡導造林減碳，所以全世界的人工林造林面積大幅增加。在人工林造林實務上，由於林木輪伐期頗長，立地貧瘠且施肥困難，所以，應用林木菌根技術於育林作業不僅可增進森林的永續生產力，亦可促進林地養分的循環。然而，在複雜的森林立地環境中，林木菌根技術的應用事實上面臨許多挑戰。茲分述如下：

- (一)有效菌根菌的篩選:天然生育地的土壤中有各種不同的菌根菌，在應用菌根菌之前，必需先從天然林地中分離篩選出能與造林樹種有效結合的菌根菌。然而，重要造林樹種菌根菌的調查、篩選、建檔及保存費時費工，必須有專業單位負責，始能完成。
- (二)接種原的繁殖技術:篩選出有效的林木菌根菌菌株後，應研發出實用的菌株繁殖技術，以提供無雜菌之優良孢子或菌絲體接種原。
- (三)接種原的量產:農業用菌根菌之經濟效益頗高，所以商業化量產相對容易。但是，森林因收穫期長，經濟誘因低。因此，林業用菌根菌接種原的量產有賴林業主管機關-林務局的經費支援。
- (四)接種技術:在育林作業上，可靠的菌根菌接種技術甚為重要。裸根苗苗床或容器苗容器的準備、介質的處理、種子的消毒、菌根菌的接種量及接種方法、水分管理、施肥量、病蟲害管理等均須注意，以提高菌根之形成率。
- (五)接種原的種類及應用:接種原的種類頗多且應用方式互異。除了天然土壤或腐植質客土之外，其他種類接種原有孢子、壓碎的孢子果、及菌絲體。在應用上，孢子接種較被廣泛採用，但必須注意孢子的活力。有些菌根菌生產很多孢子果，但其發芽率甚低，如此接種時就必須增加孢子的數量。菌絲接種原通常較孢子為有效，而且可以大量生產單一有效菌株。一般將菌絲體包裹於蛭石-泥炭土之混合介質、液態培養基、或藻酸鹽珠(alginate bead)中。菌絲體封入藻酸鹽珠的接種原比較受青睞，因為其單位體積接種原的效力較高、貯藏期長、可保護活菌絲體、且適合機械化栽植系統。但是，有些菌根菌的菌絲體不容易製作成小珠狀。
- (六)農用藥劑(agrochemicals):一般而言，由於森林苗圃的病蟲害防治常使用薰蒸劑及農藥，以致減少或消滅表土層15-30 cm的菌根菌，其影響可能達數週或數月之久。有些殺菌劑，特別是系統性殺菌劑(如免賴得(Benlate)、三泰芬(Triadimefon)等)，會抑制菌根的發育。施肥也會抑制菌根的發育，特別是含磷量高(大於150 ppm)的肥料。若使用殺草劑(herbicide)於森林撫育作業(如除草、除蔓)，也會影響林地中菌根菌的生存與發育。
- (七)苗圃及林地的環境:菌根菌施用於苗圃或林地後，受到許多環境因素，諸

如溫度、土壤濕度、生長介質、土壤組成、養分、環境逆境(如鹽分、乾旱)、病蟲害防治、毒害植物的因素(phytotoxic factors)、及微生物交互作用等的影響(Grove and Malajczuk, 1994)。例如，在崩塌地的復舊造林尤需注意乾旱的挑戰。

(八)造林作業:菌根菌接種的最大效應，即在於增進造林初期苗木根部水分及養分的吸收，以促進苗木的早期生長與發育。大規模的人工造林地整治會破壞表土造成沖蝕，降低原生菌根菌的數量。尤其是放火整地對菌根菌的危害最大，應避免之。對次生林之林地整治亦應設法保留原生菌根菌並維護森林生態系的生物多樣性。在集約經營的人工林，可引進比原生菌根菌有效的競爭型菌根菌，以提高森林的生產力。

## 七、應用林木菌根菌於育林作業的建議

菌根菌在苗圃育苗作業中，可以促進苗木的生長發育、增強對逆境的耐性和抗病性。菌根菌在造林作業中，可以提高造林成活率並促進林木的生長，對育林作業有相當大的應用價值。我國林業在林木菌根菌的應用仍在起步階段，企盼林務局給予更多的支持和鼓勵，以改善育苗及造林技術，提高造林成效。茲提出下列幾點建議:

- (一)採集調查及鑑定臺灣重要造林樹種之外生菌根菌及內生菌根菌:自天然林地採集調查重要造林樹種之外生菌根菌及內生菌根菌，並鑑定其菌種。
- (二)篩選有效之菌根菌菌株:進行苗木接種菌根菌試驗，以篩選各重要造林樹種有效菌根菌之優勢菌株，並建立菌種庫。
- (三)研發菌根菌菌株之繁殖及量產技術:研發各種林木菌根菌菌株之繁殖及量產技術，並開發商品化菌根菌製劑，以應用於育苗及造林作業。
- (四)建立林木菌根菌接種技術:建立苗圃育苗作業接種林木菌根菌之技術規範，以推廣林木菌根之應用。
- (五)組織林木菌根技術服務團:邀請學者專家組成服務團隊，協助各林區管理處之菌根菌育苗工作，提供必要的技術協助。

## 八、結語

在森林生態系中，菌根菌及有益細菌對林木有很大的效益，其中最重要的是增進養分的移動和吸收。菌根菌與林木透過根的介面分配碳水化合物，形成共生組合，提供許多生態系功能，例如，碳循環、土壤有機質的養分移動、土壤礦物質的養分移動、及經由菌根網路連結許多林木(Courty et al., 2010; Cairney, 2012)。林木菌根菌為普遍存在於大自然中的重要生物資源，也是植物天然的生物肥料(biofertilizer)。由於林木的生長期長，需要從土壤吸收許多養分，而淋溶作用常

使林地土壤肥力貧瘠，缺乏氮、磷、鉀等元素，致影響林木的生長發育。森林苗圃的育苗作業是林業的重要工作，苗木的品質直接影響造林的成敗。在苗木的品質指標中，我們常以苗高、基徑、苗重、色澤、莖根比、纖弱指數及Dickson指數等，來衡量苗木的品質。事實上，我們常常忽略了菌根的重要性。雖然，菌根菌存在於大自然土壤中，但是由於各地的土壤物理、化學性質及其他土中生物的種類差異甚大，有些地方無菌根菌甚或很少菌根菌，無法有效地培育菌根苗。所以，先進國家的苗圃育苗作業都會依樹種別，選擇優良的菌根菌接種於苗圃的種子或苗木，使苗木於幼苗期就形成良好的菌根。自然地，這些形質優良的菌根苗於栽植造林後的成活率和生長表現都會相對地優良。林木菌根一旦形成，其效益是永續的，且對森林健康及生物多樣性有著深遠的影響。

我國林業在林木菌根的應用上仍有待積極推廣。我們可從選拔幾種臺灣重要造林樹種的菌根菌開始，採集調查及鑑定其外生菌根菌及內生菌根菌，進而篩選有效之菌根菌菌株建立菌種庫，研發各菌根菌菌株之繁殖及量產技術，開發商品化菌根菌製劑，建立林業苗圃接種林木菌根菌之技術規範，並成立林木菌根技術服務團隊，以協助林務局推廣林木菌根之應用技術，使臺灣的菌根育林技術和世界先進國家接軌。

## 九、引用文獻

- 王靖茹 (2012) 乳牛肝菌對濕地松及臺灣二葉松苗木生長及生理特性之效應。碩士論文，國立嘉義大學森林暨自然資源研究所，嘉義市。
- 吳繼光、林素禎 (1998) 叢枝內生菌根菌應用技術手冊。臺灣省農業試驗所。232 頁。
- 余旻儒 (2010) *Frankia* 對臺灣胡頹子苗木生長及生理特性之效應。碩士論文，國立嘉義大學林業暨自然資源研究所，嘉義市。
- 李明仁 (1996) 彩色豆馬勃對松樹及相思樹生長及抗猝倒病之效應。嘉義農專學報 49: 1-23。
- 李明仁、蘇碧華、王露儀 (1998) 囊叢枝菌根菌對臺灣泡桐根瘤線蟲之效應。中華林學會 87 年會特刊。p. 63。
- 許崑衍 (2005) 叢枝菌根菌對羅氏鹽膚木、白匏仔及血桐苗木生長及生理特性之效應。碩士論文，國立嘉義大學林業暨自然資源研究所，嘉義市。
- 程永雄、莊明富、蔡東纂 (2001) 洋香瓜囊叢枝內生菌根菌與根瘤線蟲之相互關係。植病會刊 10(1): 19-26。
- 黃秀緞 (2005) 叢枝菌根菌與土壤鹽分對棟樹、烏柏及欖仁苗木生長及生理特性之效應。碩士論文，國立嘉義大學林業暨自然資源研究所，嘉義市。
- 葉怡君 (2007) 叢枝菌根菌 *Glomus etunicatum* 及根瘤菌 *Bradyrhizobium elkanii* 對不同介質培育相思樹苗木之生長及生理特性效應。碩士論文，國立嘉義大學林業暨自然資源研究所，嘉義市。

- 蕭育志、李嶸泰、李明仁 (2014) 叢枝菌根菌 *Glomus mosseae* 對三種樹種苗木生長及生理特性的效應。中華林學季刊 47(3): 259-274。
- 盧廷璋、李明仁 (2002) 叢枝菌根菌 *Acaulospora scrobiculata* 對繖楊苗木生長之效應。中華林學季刊 35(4):331-339。
- 鍾旭和、顏江河、簡光文 (1991) 砂床培育帶菌根杉木苗之研究-優良菌種之篩選與繁殖(一)。林業試驗所研究報告季刊 6(2): 147-154。
- 鍾旭和、顏江河、簡光文 (1992) 砂床培育帶菌根杉木苗之研究-砂床苗圃接種菌根試驗(二)。林業試驗所研究報告季刊 7(1): 27-37。
- 鍾旭和、顏江河 (1994) 菌根接種與土壤含水量對臺灣杉幼苗生長之影響。林業試驗所研究報告季刊 9(4): 291-298。
- 顏江河、胡弘道、鍾旭和 (1997) 琉球松菌根造林木在煤礦棄土地對硫的吸收。臺灣林業科學 12(4): 475-480。
- Bowen, G. D. (1965) Mycorrhiza inoculation in forestry practice. Australian Forestry 29(4): 231-237.
- Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove and N. Malajczuk (1996) Working with Myconhizas in Forestry and Agriculture. Australian Centre for International Agcultural Research, Canberra, Australia. ACIAR Monogr. 32.
- Cairney, J. W. G. (2012) Extramatrical mycelia of ectomycorrhizal fungi as moderators of carbon dynamics in forest soil. Biology and Biochemistry 47: 198-208.
- Castellano, M. A. and R. Molina (1989) Mycorrhizae. In: T. D. Landis, R.W. Tinus, S.E. McDonald, and J.P. Barnett, eds. The Container Tree Nursery Manual. Vol. 5. US Dep. Agric. Agric. Handbook. 674. pp. 101-167.
- Courty P. E., M. Buee, A. Diedhiou, P. Frey-Kletta, F. Le Tacon, F. Rineau, M. P. Turpault, S. Uroz, J. Garbaye. (2010) The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. Soil Biology and Biochemistry 42: 679-698.
- Daniels, B. A. and H. D. Skipper (1982) Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In: N. C. Schenck, ed. Methods and Principle of Mycorrhizal Research. American Phytopathology Society. pp. 29-35.
- Grove, T. S. and N. Malajczuk (1994) The potential for management of ectomycorrhiza in forestry. In: A. D. Robson, L. K. Abbott and N. Malajczuk, eds. Management of Mycorrhizas in Agriculture and Forestry. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. pp. 201-210.
- Harley, J. L. and S. E. Smith (1983) Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London.
- Kessell, S. L. (1927) Soil organisms: The dependence of certain pine species on a biological soil factor. Emp. For. J. 6: 70-74.

- Kuek, C., E. C. Tommerup, and N. Malajczuk (1992) Hydrogel bead inocula for the production of ectomycorrhizal eucalypts for plantations. *Mycol. Res.* 96(4): 272-277.
- Lalonde, M. and Y. Piche (1988) Canadian Workshop on Mycorrhizae in Forestry. Centre de Recherche en Biologie Forestiere, Faculte de Foresterie et de Geodesie, Universite Laval, Quebec.
- Le Tacon, F., J. Garbaye, D. Bouchard, G. Chevalier, J. M. Olivier, J. Giumberteau, N. Poitou, and H. Frochot (1988). Field results from ectomycorrhizal inoculation in France. *In: Canadian Workshop on Mycorrhizae in Forestry.* M. Lalonde, and Y. Piche, eds., pp. 51-74.
- Le Tacon, F., G. Jung, P. Michelot, and M. Mugnier (1983) Efficacite en pepiniere forestiere d'un inoculum de champignon ectomycorhizien produit en fermenteur et inclus dans une matrice de polymeres. *Ann. For. Sci.* 40: 165-176.
- Marx, D. H. (1980) Ectomycorrhizal fungus inoculation: a tool for improving forestation practices. *In: Tropical Mycorrhizal Research.* P. Mikola, ed. Clarendon Press, Oxford, UK. pp. 13-71.
- Marx, D. H. (1991) The practical significance of ectomycorrhizae in forest establishment. *In: Ecophysiology of Ectomycorrhizae of Forest Trees.* The Marcus Wallenberg Foundation Symposia Proc. 7, Stockholm, Sweden. pp. 54-90.
- Marx, D. H. and J. D. Artman (1979) *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae improve survival and growth of pine seedlings on acid coal spoils in Kentucky and Virginia. *Reclamation Review* 2: 23-31.
- Marx, D.H. and C. E. Cordell (1988) Specific ectomycorrhizae improve reforestation and reclamation in the eastern United States. *In: Canadian Workshop on Mycorrhizae in Forestry.* M.Lalonde and Y. Piche, eds. Centre de recherche biologie forestiere, Faculte de Foresterie et de Geodesie, Universite Laval, Quebec. pp. 75-86.
- Max, D. H., C. E. Cordell, D. S. Kenny, J. G. Mexal, J. D. Arthan, J.W. Riffle and R. J. Molina (1984) Commercial vegetative inoculum of *Pisolithus tinctorius* and inoculation techniques for development of ectomycorrhizae on bareroot tree seedlings. *For. Sci. Monogr.* 25: 1-101.
- Marx, D.H., C. E. Cordell, S. B. Maul and J. L. Ruehle (1989) Ectomycorrhizal development on pine by *Pisolithus tinctorius* in bare-root and container seedling nurseries. II. Efficacy of various vegetative and spore inocula. *New Forests* 3: 57-66.
- Marx, D. H., L. F. Marrs and C. E. Cordell (2002) Practical use of the mycorrhizal fungal technology in forestry, reclamation, arboriculture, agriculture, and horticulture. *Dendrobiology* 47: 27-40.

- Marx, D. H., S. B. Maul, C.E. Cordell (1992) Application of specific ectomycorrhizal fungi in world forestry. *In: Frontiers in Industrial Mycology*. G. F. Leatham, ed. Chapman and Hall, New York. pp 78-98.
- Mikola, P (1973) Application of mycorrhizal symbiosis in forestry practice. *In: Ectomycorrhizae-Their Ecology and Physiology*. G C Marks and T T Kozlowski, eds. Academic Press, New York. pp. 13-411.
- Molina, R. and J. M. Trappe (1984) Mycorrhiza management in bareroot nurseries. *In: Forest Nursery Manual: production of bareroot seedlings*. M. Duryea and T.D. Landis eds. Nijhoff/Junk, The Hague. pp. 211-223.
- Otgonsuren, B. and M. J. Lee (2013) Ectomycorrhiza enhanced the cold-acclimation growth and freeze tolerance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Taiwan J. For. Sci.* 28(2): 97-111.
- Read, A. J. (1996) The structure and function of the ericoid mycorrhizal root. *Annals of Botany* 77: 365-374.
- Redhead, J. F. (1980) Mycorrhiza in natural tropical forest. *In: Tropical Mycorrhiza Research*. P. Mikola, ed. Clarendon Press, Oxford. pp. 127-142.
- Schramm, J. R. (1966) Plant colonization studies on black wastes from anthracite mining in Pennsylvania. *Trans. Am. Philos. Soc.* 56:1-194.
- Smith, S. E. and D. J. Reed (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*, 2<sup>nd</sup> ed., Academic Press, New York.
- Trappe, J. M. (1977) Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nursery. *Annu. Rev. Phytopathol.* 15: 203- 222.



## 外生菌根菌的多樣性與功能

汪碧涵

東海大學 生命科學系

生物體需要氮源，構成蛋白質、核酸等體內必備的大分子。動物與植物都不能引用空氣中 78% 的氮氣為氮源，動物靠攝入植物體，取得植物蛋白質；植物由土壤中吸收硝態氮，是植物生長所需最大營養成分。植物是地球生態圈碳源的主要供給者，所有植物所需大量硝態氮從哪裡來？由微生物所提供。如果與微生物建立直銷關係，可以保障植物所需此巨量元素的穩定供應，這就是菌根。外生菌根菌與植物建立特化的結構與養分供需功能，形成巨大的地下網絡，增進植物生存與競爭能力，外生菌根菌有其群聚與生活史擇汰策略，關乎林木的健康，其子實體出沒如同森林中的彩色精靈。

以台灣亞高山生態系的台灣冷杉與台灣鐵杉菌根之外生菌根真菌多樣性為例，鐵杉林發現 41 種外生菌根菌子實體佔 67.2%，冷杉林發現 28 種佔 45.9%，其中八種出現在二種林木，鐵杉多樣性指數(Shanno-weaver index、Simposon、Evenness)高於冷杉，且鐵杉林之紅菇科、鵝膏屬以及牛肝菌科之多樣性指數皆高於冷杉林。分析外生菌根菌出菇與降雨量、濕度、林內溫度、土壤溫度以及光照等環境因子的關係，Pearson 相關性分析顯示，13 種紅菇出菇與降雨量相關，其中六種與七日內累積量顯著相關；有 15 種紅菇出菇與光照相關，歧異度指數與林內溫度和土壤溫度相關(高明脩，2012)。

子實體調查受出菇物候限制，未必能如實呈現宿主的外生菌根真菌多樣性。以變性梯度凝膠電泳 (DGGE) 與核酸序列分析，四個胸徑林木的外生菌根真菌遺傳多樣性差異不大，主要 DGGE 條帶定序，共獲得 6 科 26 種外生菌根真菌；台灣鐵杉和台灣冷杉各有 25 種和 24 種外生菌根真菌，且有 23 種菌跨這兩種宿主共生，根據相似度分析 (ANOSIM)，二樹種的真菌群落組成沒有顯著差異，顯示在混合林中，沒有宿主偏好 (host preference) 的真菌佔優勢(陳盈誼，2012)。

由菌根的角度來看，六種形態菌根 36 個單一根尖樣本，共比對出 13 種外生菌根真菌核酸序列，各菌根形態有 1~6 種外生菌根真菌，多數真菌僅在一種菌根形態測得，皮氏紅菇 (*Russula peckii*) 和蠟蘑 (*Laccaria* sp.1) 分別由 3 種和 2 種菌根形態測得，而部分單一菌根尖端可測得兩種以上菌種，顯示僅以菌根形態分類可能低估共生菌多樣性。與 DGGE 主要條帶定序結果合併，本研究共獲得 33 種外生菌根真菌，一棵樹有 16~22 種外生菌根真菌，與溫帶森林相似。樣區測得的 33 種中，30 種外生菌根真菌沒有子實體記錄，只有李達鵝膏 (*Amanita liquii*)、正紅菇 (*Russula vinosa*) 和皮氏紅菇的子實體記錄 (高明脩, 2012)，而有子實體的辣乳菇 (*Lactarius piperatus*)、松塔牛肝菌 (*Strobilomyces strobilaceus*) 和蠟傘 (*Hygrophorus* sp.) 未在菌根樣本中測得，顯示以兩種調查方法研究更能呈現外生菌根真菌多樣性(陳盈誼, 2012)。台灣位處亞熱帶，擁有類似溫帶林相的亞高山生態系，在 2000 平方公尺的範圍內，子實體調查和菌根分析共獲得 36 種外生菌根真菌，顯示台灣亞高山生態系南界，林木擁有高多樣性的外生菌根真菌共生。

台灣現存人工林由於部份林分未能進行中後期撫育疏伐作業調整林分密度，使林木因密度競爭而致生長受限(邱志明, 2012)。在人工林經營的撫育作業中，疏伐為重要措施(謝等人, 2005)，對林地內樹木進行部分的砍伐，有效控制林分密度、增加林木生長空間，促進其生長、改善林分組成與結構、健全林分結構及發揮森林環境等功能。相對而言，疏伐對於森林結構、物理化學環境造成立即的變化，影響人工林生物多樣性的結構。疏伐對大型真菌多樣性有甚麼樣的影響呢？根據 2007 年至 2013 年 5 月柳杉人工林之研究結果，在沒外生菌根菌的柳杉林疏伐後，外生菌根菌開始出現，應與其他樹種成長與數量增加有關，有利其他原生樹種的生長遷入 (Lin et al., 2014)。在面對全球變遷的挑戰時，應加強對多樣性的監測與評估，保護棲地，增加避難所區域和連通廊道，改進管理與恢復的措施，提高生態系統的恢復力。

## 菌根在林業逆境造林之應用

顏江河

中興大學森林系退休教師

菌根(mycorrhiza)為自然界植物根系與真菌的共生關係，早在四億年的化石中就發現有菌根構造的存在，更有學者認為植物能夠由水生演化成陸生，菌根的共生是關鍵因子。植物根系所吸收的養分，必須是水溶液狀態，水生植物根系被水所環繞，對於養分與水分的吸收，就如水到汨成，從不虞匱乏；當植物演化登陸後，根域環境的乾旱狀態，不是根毛吸收功能可以克服的逆境，此時菌根就扮演植物能否生存的重要角色。菌根的主要功能在於幫助植物吸收水分跟養分。

所謂逆境(stress site)包含乾旱、貧瘠、高鹽分、極端酸鹼值等等，這些生育地的造林苗木，若能在栽植前接種適宜的菌根菌，對於苗木的生長與存活具有絕對的關係。舉例而言，木麻黃接種菌根對於苗木在海岸生育地的耐鹽性與增加固氮效率都有顯著的提升；海岸植被接種菌根能增加苗木的耐鹽性，只有根系具有菌根的植株才能生長在高溫高鹽的海岸沙地；紅檜接種菌根的苗木能在高山菜園回收地的生長良好；琉球松接種菌根在極酸與貧瘠的煤礦棄土地能快速生長成林；菌根共生是白背芒能分佈在陽明山硫磺噴氣口的關鍵因子；高山防火林帶因為經常清除地上枯枝落物，加上雨量淋洗，土壤呈現強酸性與

養分貧瘠，實驗室證明菌根可以幫助防火樹種的建造。此外，對菌根依賴度高的植物，若無菌根共生，既使生長在肥沃的生育地環境，仍然會生長遲滯，甚至死亡的現象。

- 根部有菌根感染的根才是正常的根
- 沒有菌根感染的根是不正常的根

- 菌根在農業上的利用----錦上添花
- 菌根在林業上的利用----雪中送炭

目前苗圃育苗作業，自然感染菌根的機會只有不到5%，

欲培育優良苗木，菌根接種作業有其必要。

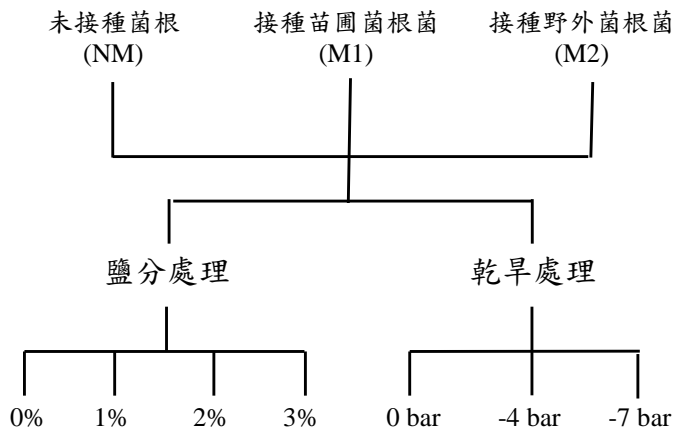
樹種	烏心石		台灣肖楠	
	優勢苗	劣勢苗	優勢苗	劣勢苗
高生長(cm)	85.4	17.6	68.03	9.52
地上部乾重(g)	25.8	3.8	8.27	0.15
地下部乾重(g)	6.5	1.4	3.23	0.17
菌根感染率(%)	27.14	1.05	49.19	1.43



## 海岸林菌根菌種調查

	草海桐	白水木
墾丁	<i>Acaulospora mellea</i> <i>Gigaspora albida</i> <i>Glomus mosseae</i> <i>Scutellospora calospora</i>	<i>Acaulospora scrobiculata</i> <i>Acaulospora spinosa</i> <i>Glomus geosporum</i> <i>Glomus</i> sp1. <i>Gigaspora margarita</i>
彰化王功	<i>Glomus mosseae</i> <i>Scutellospora calospora</i> <i>Acaulospora</i> sp1.	<i>Glomus geosporum</i> <i>Glomus intraradices</i> <i>Glomus</i> sp2. <i>Entrophospora</i> sp.
台東苗圃	<i>Gigaspora albida</i> <i>Glomus mosseae</i> <i>Acaulospora</i> sp2.	<i>Acaulospora scrobiculata</i> <i>Acaulospora spinosa</i> <i>Acaulospora</i> sp3. <i>Glomus geosporum</i> <i>Glomus</i> sp2. <i>Entrophospora</i> sp.
崎頂苗圃	<i>Gigaspora albida</i> <i>Glomus mosseae</i> <i>Scutellospora calospora</i>	<i>Acaulospora scrobiculata</i> <i>Gigaspora margarita</i> <i>Glomus geosporum</i>

## 三、苗木逆境處理









# 丹大菜園回收地



## 溫室試驗紅檜苗木不接種與接種生長差異



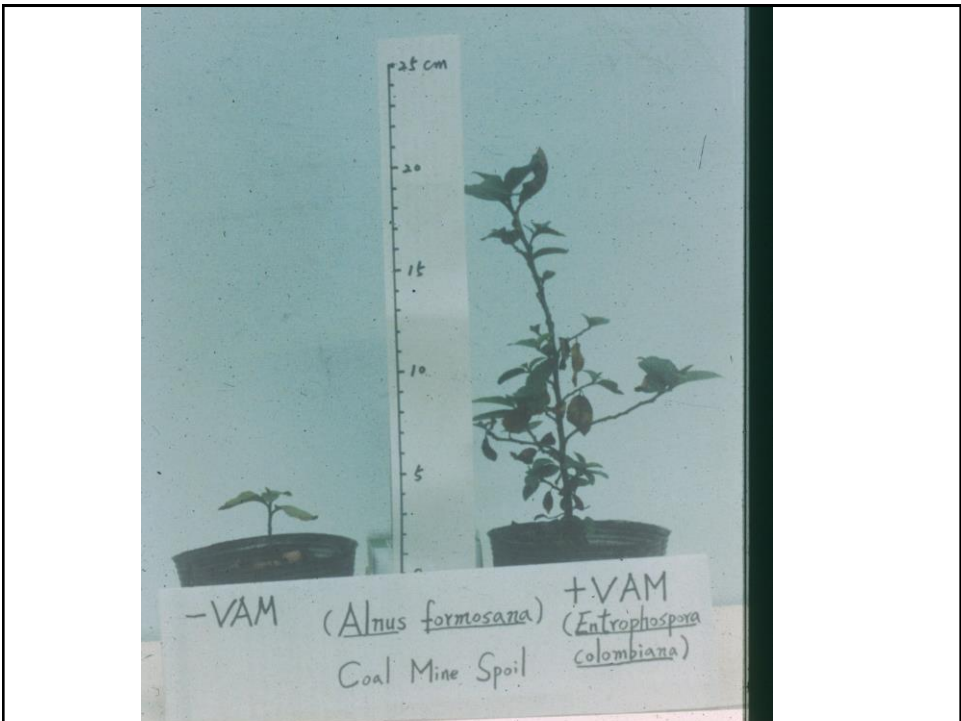
- 防火線的土壤 pH 值低 ( $\text{pH} < 5$ )，屬極強酸性土壤。
- 有效磷含量 (1.47 ~ 5.86 ppm) 皆小於 7 ppm 的植物缺磷範圍。
- 防火線土壤的可置換性鋁濃度 (287.02 ~ 438.74 ppm)，高於一般植物根部可耐受之 0.27 ppm。





圖 22. 苗木移植至防火線之作業情況。

- 菌根在苗圃培育時期就已促使苗木生長良好，將苗木移植到防火線現地栽植，其共生效益仍持續表現。
- 菌根可減緩惡劣環境對苗木造成的生長遲滯或死亡，使苗木能迅速生長，進而造林成功。



菌根依賴度高的樹種  
(絕對菌根植物)

若無菌根共生，即使生育地條件  
優渥，植株仍舊無法正常生長

菌根

幫助植物克服不利的生育地，  
維持林木正常生長

-----瘠劣地造林-----

- 人工栽植與造林的目的：建立景觀、恢復植被、木材生產  
人工造林過程中，首先追求的是造林苗木的高成活率與快速生長，最直接的效益就是避免補植及降低除草撫育次數，降低造林成本。林木生長過程中達成造林的間接效益，如環境綠美化、水土保持，野生動物棲息等。最終的目標在於最大的材積生長，生產形質良好高品質的優良木材，提高林農造林收益。
- 苗木生產的前提  
需要培育苗木係依據造林地的條件決定，首先須符合適地適木原則；其次依顧客的需求決定。並訂定數量化與質量化的苗木品質規格，透過育苗技術來達成苗木品質規格目標。
- 影響苗木栽植初期成活的因子
  - (1) 苗木出栽後首先面對的是生育地環境狀況，如：栽植時的土壤水含量、溫度、降雨、土壤質地、深度，栽植後的雜草競爭、昆蟲數量、動物取食等皆影響造林成活。
  - (2) 出栽苗木品質則受育苗技術的影響，如：移植、換床、水分、養分管理、健化、切根、包裝、運輸等。
  - (3) 苗木培育過程除受人為技術控制外，苗圃環境亦影響苗木品質表現，主要呈現在型態上的苗高、地徑、根量、芽苞，和生理上苗木對逆境的耐受能力。
- 影響苗木品質的因素  
人員：決定苗木品質與規格的業主、育苗人員、造林人員。  
設備：足以進行生長、水分、養分、日照、雜草、病蟲害等控制各類育苗設施。  
儀器：監測苗木外部型態的量測儀器。  
程序：苗木培育期間之操作作業準則。  
操作控制：育苗作業的苗圃操作與控制。  
保持記錄：苗圃日記與作業紀錄。  
測試控制：育苗期間各階段，苗木型態生長、環境、介質的測試與控制  
品質監測：苗木出栽前品質檢定。



- 苗木品質與規格的數量化與質量化
  - (1) 針葉樹苗木各部形態特性與林地表現之潛能優勢關係
  - (2) 發育良好的頂芽：苗木休眠；較佳的莖生長。
  - (3) 大的根徑：較高的成活率及材積生長；可抵抗動物危害和熱害。
  - (4) 苗高：與雜草灌木競爭。
  - (5) 苗高/根徑比宜小：抗風抗旱力強成活與生長較佳。
  - (6) 次生針葉數量：調節水分損失之功能較強；提高光的截留量。
  - (7) 鬚根系：增加根系於土壤中之延伸；根的萌生點較多。
  - (8) 高根再生潛能：新根增生快速；成活率較高。
  - (9) 低溫健化：抵抗低溫及其他逆境的能力較強。
  
- 德達松(*Pinus taeda* L.)苗木規格 (Weyerhaeuser Co. Ltd.)
 

苗高 20-25cm、地徑>4mm、多半為次生針葉、單一優勢苗莖，發育良好的頂芽及芽鱗、最少有 6 條一次側根，具鬚根及菌根、根量>3.5ml、根再生潛能高。
  
- 透過育苗技術可達成苗木的規格目標與品質，苗圃育苗技術中可控制因子包括土壤(培育介質)、養分(肥料)與水分(灌水)管理。
  
- 土壤(培育介質)
  - (1) 造林苗木一般以土壤作為培育介質，培育介質需具有優良的物理及化學性質，一般以中質地土類(如：壤土、黏質壤土、粉質黏壤土、粉質壤土、砂質黏壤土、砂質壤土、坩土)土壤保肥力、保水力都好，植物根系容易發展，為優良土壤質地。
  - (2) 土壤中的腐植質、礦物組成、真菌菌絲、生物分泌物等都會影響土壤顆粒的粒團化，因此對土壤結構同樣扮演重要角色。
  
- 土壤反應
 

常稱為土壤 pH 值，表示土壤的酸性、中性、鹼性等性質。

  - (1) 針葉樹適合生長於 pH 5-6，
  - (2) 闊葉樹適合生長於 pH 6-7；
  - (3) 濱海植物植可耐鹼。
  - (4) 一般植物生長以偏酸為宜，以 5.5-6.5 為佳。
  
- 土壤有機物為土壤肥力的來源，具有土壤保溫、增加土壤保水力、改善土壤構造、增加養分吸附能力、提供植物所需微量元素緩衝能力等特性。

- 養分
  - 苗木生長所需養分包括巨量元素與微量元素
  - 養分巨量元素包括氮磷鉀鈣鎂硫等，一般市售肥料皆有不同的配方。微量元素包括鐵、錳、鋅、銅、硼、鋁、氯等，各有不同功能。一般土壤不易缺乏。
  
- 氮(N)
  - 不足：生長緩慢、矮小，莖幹細長，葉小呈黃色或帶紅綠色，老葉早落，S/R 比常因缺氮而降低。
  - 足量：苗木生長較速、苗株較大、葉呈深綠色，且能維持較長期間之生理作用。
  - 常用商品化肥料：尿素( $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ )、硫酸銨( $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ )、硝酸銨( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ )、磷酸銨( $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ )等。
  
- 磷(P)
  - 不足：苗木生長不良，根系發育不全，老葉顯現青紅色、暗綠色、紫紅色或紫色。
  - 商品化肥料以過磷酸鈣為主
  
- 鉀(K)
  - 不足：生長慢，褪綠和壞死，從老葉開始出現症狀。軟弱，抗旱能力弱，易受霜害與真菌為害。苗木健化過程中鉀為關鍵養分元素。
  - 鉀肥的來源：草木灰、硝酸鉀、硫酸鉀、氯化鉀
  
- 水分
  - 植物體內水分約佔鮮重的 85-90%，參與各種生理機能所需之水分只佔土壤水分中的 5%，
  
- 苗木灌水管理原則：
  - (1) 土壤完全濕透
  - (2) 苗木快速生長期，於土壤有效水量剩下 40-50%時開始灌溉
  - (3) 健化階段於苗木顯出缺水凋萎時灌水。
  - (4) 陰雨天持續灌水或不必要之經常性噴水。
  - (5) 水滴及水量大小適中
  - (6) 苗床周邊因微環境變化大，須特別注意補充供水。

- 苗木生長的三個階段
  - (1) 生長初期(establishment phase)：由種子發芽開始至初生葉發育，根伸長並進入介質中，及進入快速生長之前的幼齡期間。
  - (2) 快速生長期(rapid growth phase)：苗高及重量生長成指數性的快速增加。
  - (3) 健化期(hardening phase)：在芽形成後，苗徑及根仍續生長，苗木在經低溫健化後出栽。

依據苗木生長的三個階段訂定育苗作業曆
  
- 苗圃工作的簡化：苗圃的主要工作
  - 澆水：動力輔助、定時開關，人工巡視。
  - 除草：降低土壤種子庫，藥劑消毒、人工介質。
  - 施肥：土壤調理、肥料混合於介質中。
  - 切根：容器苗高架苗床、穴植管苗。
  - 光環境管理：溫網室的應用。
  
- 容器苗的根系問題
  - 未確實切根、切根時期不當、盤根、老化
  
- 簡單的造林試驗
  - 由苗木在造林地的生長表現與成活反應來檢定所生產的苗木品質
  
- 影響造林成敗的因子
  - 苗木品質
  - 樹種決定(適地適木)
  - 造林季節
  - 氣象條件：風、雨、日照、溫度
  - 出苗作業管理
  - 栽植技術

## 內生真菌促進植物生長與適應逆境

邱順慶 (國立台灣大學植物病理與微生物學系 博士班學生)

曾顯雄 (國立台灣大學植物病理與微生物學系 名譽教授)

### 摘要

「植物內生真菌」意指其生活史中之一部分或全部存在於植物體內，但不會引起植物顯現病徵之真菌。目前為止所有自然界的植物均被證實有共生真菌存在，化石及分子演化證據顯示真菌在植物陸棲的過程中扮演重要之角色，意味著真菌的共生現象是植物適應乾旱、高溫、鹽化等環境變化不可或缺的因子。乾旱、土地鹽化和溫度變化是作物生產質量的重大影響因子，尤其是全球氣候變遷速度遽增之後其影響效應更大。近10年來的研究顯示，內生真菌能增強植物對極端環境(非生物性逆境)的適應力，一些例子如：(1)內生真菌 *Epichloe* spp.能透過增加寄主根部生長、改變氣孔反應行為及調整滲透壓來增強草類抗乾旱逆境的能力；(2)殖據於植物根部的印度梨形孢菌(*Piriformospora indica*)則以系統性地激化阿拉伯芥葉部之抗乾旱相關基因之表現；(3)生長於美國黃石公園溫泉旁之單子葉植物 (*Dichanthelium lanuginosum*)之所以能耐熱，乃是因一種內生真菌(*Curvularia protuberata*)共生之關係，在未共生的情況下，植物與內生真菌均無法在高溫存活，有趣的是，此種真菌必需在菌絲內含有病毒(mycovirus)的情況下才有如此功能。另外一個正面的現象，此等具有提供或強化植物抗逆境能力的內生真菌並未有寄主專一性，例如 *Piriformospora indica*及 *Curvularia protuberata*均可同時共生在單子葉及雙子葉植物上。以極度工業化的現今情況而言，植物自身演化的能力可能無法趕上氣候環境快速變遷的速度，此時就須依賴共生真菌才可能於極端環境下存活。分離並鑑別出能夠協助植物適應極端環境的內生真菌，以及研發出最佳之「植物/真菌」組合，可以應用在永續林業、農業及生態保護及復育環境上。

## Abstract

The term "fungal endophytes (endophytic fungi)" represents a group of fungi that grow in living plant tissue during their partial or entire life cycle, without causing disease symptoms. Almost all plants in natural ecosystems are considered symbiotic with mycorrhizal and/or endophytic fungi. Evidence from fossil and genetic study indicates that fungi played a key role and facilitate land-colonization by plants. Since land colonization, plants evolved versatile mechanisms to adapt the changing extreme environments as drought, heat, cold and salinity. Drought, heat or cold stress influence crops production and quality, and along with the recent global climate change making the situation even worse. Recent studies show that endophytic fungi empower plant to tolerate abiotic stresses. Exemplified by: (1) the noticeable endophyte *Epichloe* spp. (*Neotyphodium* spp.) enhance grass drought tolerance by increasing root growth, altering stomatal behavior and osmotic adjustments; (2) the root-colonizing endophyte *Piriformospora indica* confers drought tolerance in *Arabidopsis* by up-regulating the expression of drought stress-related genes in leaves; (3) thermotolerance generated by plant (*Dichanthelium lanuginosum*)/fungus (*Curvularia protuberata* )/virus symbiosis. Such kinds of stress-tolerance-enhanced endophytes can infect plants nonspecifically. The host range of both *Piriformospora indica* and *Curvularia protuberata* are broad including monocotyledon or dicotyledon plant. Many plants might lack the capability to quickly response to abiotic stresses by themselves, and should depend on their association with certain fungal endophytes to survive under extreme climate conditions. Perspectives, bioprospecting of the beneficial endophytic fungi, are compulsory optimized their beneficial function to comply the sustainable forest, agriculture and bioremediation.

## 壹、前言

植物生長於自然棲地時，隨時受到生物性與非生物性因子正面或負面的影響。以地下部為例，在非生物因子中，土壤的正常溫度，以及適當的肥料元素含量、酸鹼值與水分會促進植物生長，而土壤溫度過高、礦物元素濃度失衡、鹽化、過酸或過鹼、重金屬含量過高或含水量不適當(淹水或乾旱)均會抑制植物之生長甚至造成死亡。在生物因子中，除了少數相剋植物與昆蟲外，影響最顯著的因子就是細菌、藻菌、真菌以及線蟲等微生物，其中有的是扮演負面的角色，例如各種病原菌；但有的則是扮演促進植物生長或保護植物的角色，例如根瘤菌、根圈細菌、菌根菌以及內生真菌。

存在於土壤中的真菌可概分為三大類，其一為腐生菌，其二為植物病原真菌，其三為根部共生真菌。根部共生真菌又可區分為四類，其特性如表一所列。

表一、四種類型的根部共生真菌

根部共生真菌種類	胞內菌絲 (intracellular mycelia)	胞間菌絲 (intercellular mycelia)	叢枝狀體 (arbuscular mycelia)	菌鞘 (mantle)
內生菌根菌 (endomycorrhizal fungi)	+++	+	+++	-
外生菌根菌 (ectomycorrhizal fungi)	-	+++	-	+++
外內生菌根菌 (ectendomycorrhizal fungi)	++	++	-	++
內生真菌 (endophytic fungi)	++	++	-	-

+:越多表示存在越普遍；-:表示不存在

### 一、內生菌根菌(endomycorrhizal fungi)

內生菌根菌原意指屬於結合菌中之 Glomeromycota，會產生直徑超過 100um 的孢子(圖一)，其菌絲會在寄主根部細胞內特化成囊叢枝狀(vesicular arbuscular mycorrhiza)(圖二)。陸生植物中約有 80% 與內生菌根菌建立互利共生的關係，內生菌根菌可能已與植物共同演化超過 4 億 5 千萬年，在自然界中幾乎已成為共生植物根部吸收養分(特別是磷)及水分的重要"擬器官"。除了像 *Glomus*, *Gigaspora* 這類結合菌外，現在 orchid mycorrhizal fungi (蘭花菌根菌)或 ericoid mycorrhizal fungi 等之子囊菌或擔子菌，在其生活史中會進入細胞內部，雖不具囊叢枝菌體，亦被認為是內生菌根菌(Bonfante and Genre, 2010)。

## 二、外生菌根菌(ectomycorrhizal fungi)

外生菌根菌意指其菌絲會在寄主側根形成菌鞘(mantle)緊緊包覆根尖(圖三)，而且會在根部細胞間生長(稱之為哈氏網)的真菌(圖四)，大部份歸屬於擔子菌，少數為子囊菌，是木本植物最重要的共生菌。與內生菌根菌(圖五)一樣，外生菌根菌能促進寄主植物對養分及水分的吸收，以及協助寄主抵抗生物性或非生物性的逆境(Bonfante and Genre, 2010)。除此之外，外生菌根菌扮演了森林中樹木與樹木互相溝通的角色，讓樹與樹之間的養分或其他化學訊息透過菌絲彼此互相交換，形成了所謂的「wood-wide web」(Helgason, et al, 1998)，顯然，外生菌根菌與植物之關係遠超乎吾人過去之認知。

## 三、內生真菌(endophytic fungi, fungal endophyte)

「植物內生真菌」意指其生活史中之一部分或全部存在於植物體內，但不會引起植物顯現病徵之真菌(圖六及圖七顯示根部之內生真菌)。在自然環境中，內生真菌幾乎存在於所有裸子植物及被子植物之組織內，扮演著增加植物適應生物性或非生物性逆境能力的角色，因而能被用來增加作物的產量、或減少耗水量、或擴大貧瘠與鹽化土地的利用。根部內生真菌不同於外生菌根或內生菌根之處在於其不會由寄主根部延伸至根圈，亦鮮少於植物根內形成特化組織。

依據類緣關係、生活史、寄主體內殖聚及傳播的屬性與多樣性，以及其對寄主益生的性質，內生真菌可分成四大類(Rodriguez, et al. 2009)，如表二所示。

表二、四種類型的內生真菌

內生真菌特徵	麥角菌科 Clavicipitaceous		非麥角菌科 Nonclavicipitaceous	
	第一類 (Class I)	第二類 (Class II)	第三類 (Class III)	第四類 (Class IV)
寄主範圍	狹窄(限草類)	廣泛	廣泛	廣泛
殖據之組織	莖葉、地下莖	全株	莖葉	根
殖據密度	密集	密集	疏點	密集
植體內之多樣性	低	低	高	未知
傳播	垂直、水平	垂直、水平	水平	水平
棲地適應益生性	非棲地型	非棲地型、棲地型	非棲地型	非棲地型

\* 棲地適應型益生性(habitat-adapted benefits)：意指內生真菌能協助植物適應其自然棲地之氣候或土壤因子，例如溫度、土壤酸鹼值、鹽化土壤、沙漠土壤等等。

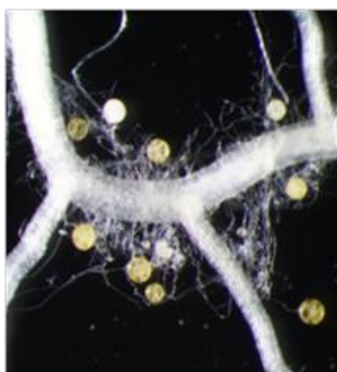
\* 非棲地適應型益生性(nonhabitat-adapted benefits)：意指內生真菌能協助植物抵抗乾旱或促進生長等，不管植物是生長於任何一種自然棲地。

第一類內生真菌(Class I)專指屬於麥角菌科的草生內生真菌，這一類的真菌是被研究的歷史最久也最深入的內生真菌，主要為麥角菌科(Clavicipitaceae)中之 *Epichloë* spp. (無性世代為 *Neotyphodium* spp.)，少數為 *Balansia* spp.，只存在於 *Lolium* spp. 或 *Festuca* spp. 等草類的莖葉或走莖內部。對其寄主草類而言，這一類內生真菌所生合成的次級代謝產物會抑制其他病原菌的感染或昆蟲的取食(例如 *loline*)，所以可以說是互利共生；相對的，由於牛羊取食此種帶菌的草類卻會發生震顫病，因此對畜牧業而言是有害的。

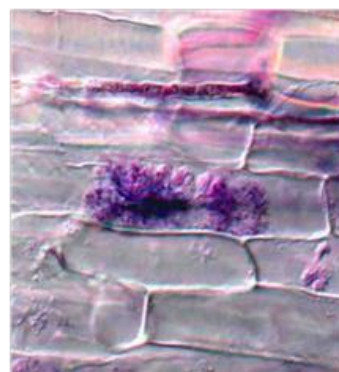
第二類內生真菌(Class II)指一群系統性地存在於植物根、莖或葉部的真菌，此等內生真菌能增強寄主植物對棲地恆存自然因子(例如高鹽土地)或非棲地性恆存自然因子(例如乾旱、寒流)適應力，大部分屬於子囊菌(全部是 *Pezizomycotina* 的真菌)，少部分為擔子菌(*Agaricomycotina* 或 *Pucciniomycotina*)。歸屬於擔子菌 *Sebacinales* 的內生真菌就是這一類的，其對植物生長的促進作用最明顯，但因大部分無法產孢，因此其分類地位常以分子鑑定為主(Weiß, et al. 2011)。

第三類內生真菌(Class III)泛指自植物莖、葉逢機分離得到的局部性分佈的真菌，這一類內生真菌在近20年被密集地分離保存，其主要目的是為了尋找生理活性物質，鮮少針對其生物特性進行研究，因此與植物之關係未明，甚至於有些被宣稱是內生真菌的即有可能只是分離過程中汙染而得，有些則可能是潛伏性感染的病原菌。

第四類內生真菌(Class IV)專指存在於植物根部的子囊菌，此等子囊菌具有黑色素化的菌絲及隔膜，因此被稱作「深色隔膜內生真菌」，例如 *Acephala*, *Cadophora*, *Phialocephala* 等屬的真菌(圖八)，其中最為人所熟知的是寄主範圍(含括裸子植物及被子植物)及地理分布均非常廣的 *Phialocephala fortinii* (圖九)。此類內生真菌生長速度很慢，大部分不產孢，少部分置於低溫(例如4°C)半年後才產孢，以分子生物學的方法可自根部檢測到此類真菌的存在，但有些無法人工培養。這類內生真菌有些對植物的病原真菌具拮抗作用，有些則呈現弱病原性。



圖一、根部表面的叢枝內生菌根菌之菌絲及厚膜孢子(內含數以千計的細胞核)

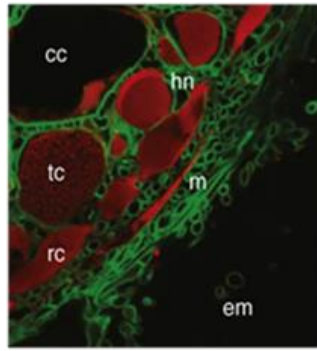


圖二、根部細胞內部的內生菌根菌之叢枝狀特化菌絲，其在後期會裂解釋放出養分供植物細胞使用

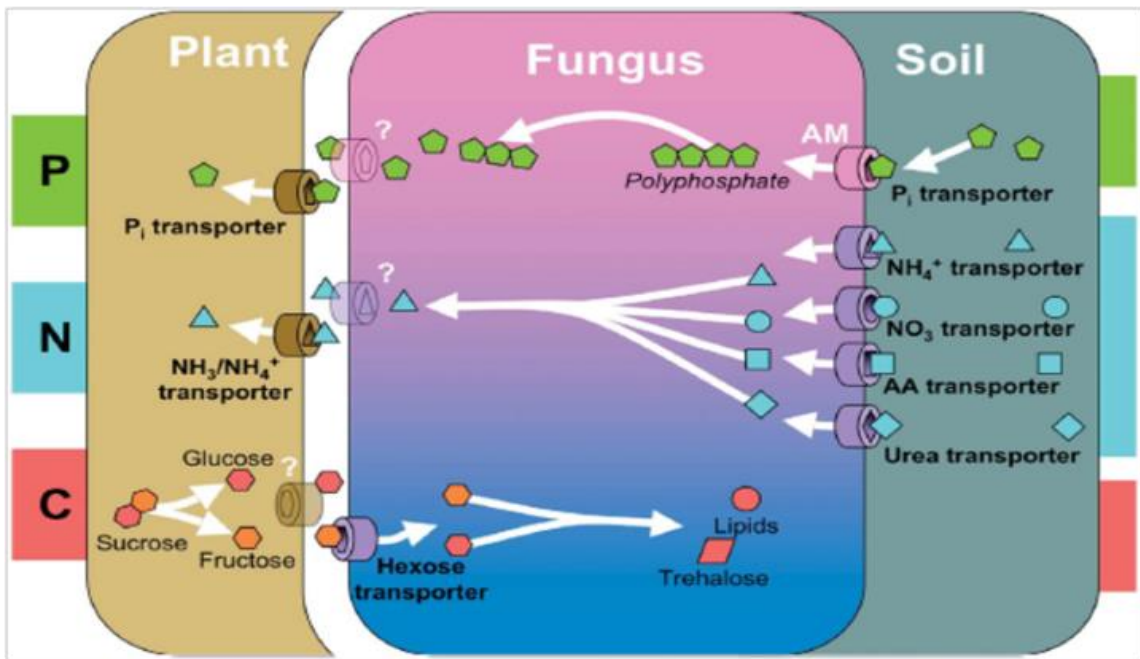




圖三、根部表面的外生菌根菌之菌絲及側根之菌鞘(完全被菌絲緊密包覆)



圖四、根部裡面的外生菌根菌之胞間菌絲(hn: 哈氏網)及根表菌鞘(m: mantle)



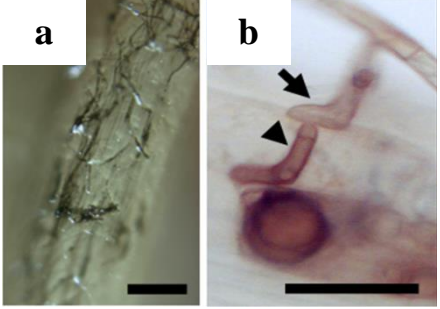
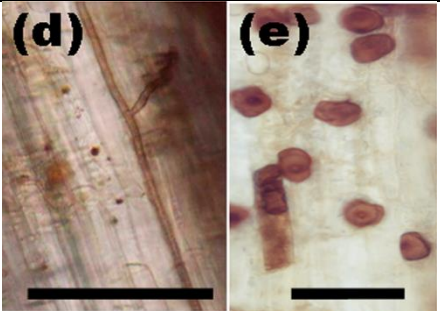
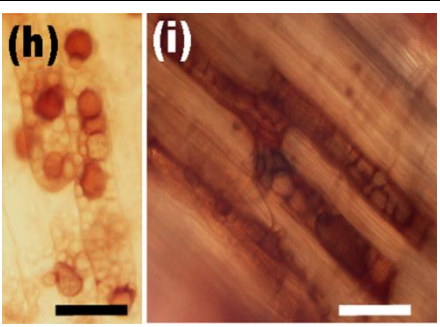
圖五、內生菌根菌與植物互利共生之關係(a)真菌扮演可以不斷再生的根毛，將土壤中的磷及氮元素吸收、轉化及傳輸入植物根部細胞中(b)植物根部產生的醣類傳輸入真菌體內提供碳源(c)碳源的提供是否由植物同時扮演提供者及運輸者(hexoses transporter)的角色，因而建立絕對共生的關係尚待釐清。

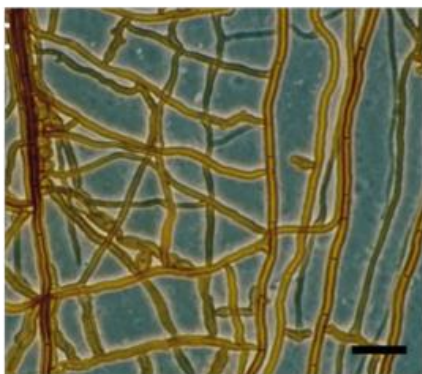


圖六、內生真菌一般不會造成根部表面特徵明顯之變化，有些會促進側根量增加

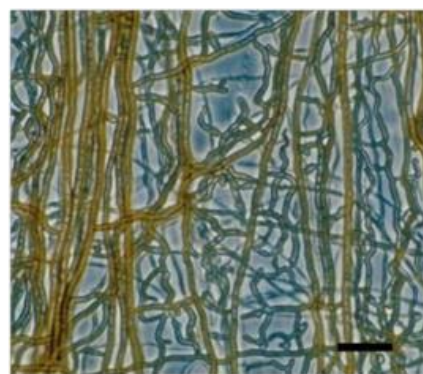


圖七、根部裡面的內生真菌之胞內菌絲不會特化形成叢枝狀

 <p><b>a</b></p> <p><b>b</b></p>	<p>(a)根部表面的菌絲 Bar = 100 um</p> <p>(b)侵染的構造 hyphopodia Bar = 20 um</p>
 <p><b>(d)</b></p> <p><b>(e)</b></p>	<p>(c)菌絲於皮層細胞間隙生長延伸並分枝 Bar = 50 um</p> <p>(d)於細胞間隙形成深色的厚膜孢子 Bar = 20 um</p>
 <p><b>(h)</b></p> <p><b>(i)</b></p>	<p>(e)於皮層細胞內部形成球狀的厚壁菌絲體 Bar = 20 um</p> <p>(f)上述之厚壁菌絲體聚集成為微菌核 Bars = 50 um</p>
<p>圖八、水稻根部殖據之內生真菌 <i>Harpophora oryzae</i></p>	



*Phialocephala fortinii*



*Acephala applanata*

圖九、深色隔膜内生真菌(dark septate endophytes)之菌絲極其類似，均呈現棕色並具有深棕色隔膜。Bar: 25 um

## 貳、內生真菌增強寄主植物對逆境的適應力

內生真菌與寄主植物之互利(mutualistic symbiose)或片利(commensal symbioses)關係以第一類的草生內生真菌(*Epichloe* spp.，無性世代 *Neotyphodium* spp.)被研究得最多(表三)(Kuldau and Bacon 2008)。這類的共生現象發生在 Poaceae 科中特定屬的寄主，而且幾乎只限於地上部。本報告著重於根部的內生真菌，在此不加詳述。

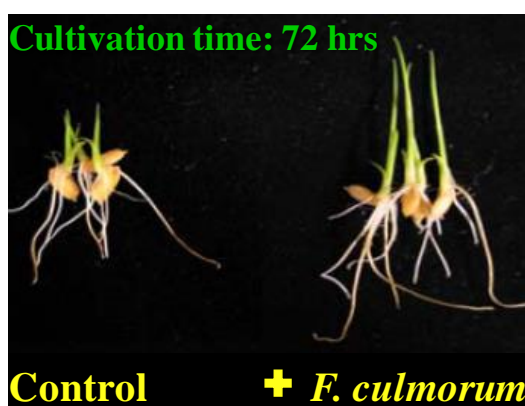
表三、第一類型的內生真菌增強植物對生物性或非生物性的耐受度

Summary of endophyte mediated resistances to multiple biotic and abiotic stresses

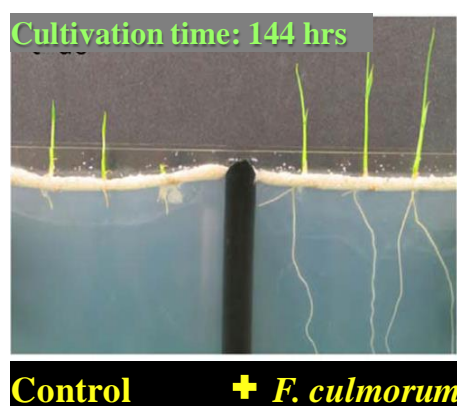
Stress	Endophyte-mediated response	Endophyte
Drought tolerance	Increased root growth; altered stomatal behavior and osmotic adjustments, altered stomatal behavior	<i>Epichloë</i> spp. and <i>Neotyphodium</i> spp.
Nematode resistance	Unknown	<i>Neotyphodium</i> spp.
Growth responses	Phytohormones and synthetic growth hormones, increased phosphorus and mineral uptake on, growth tolerance to low soil pH or high aluminum concentration, nitrogen efficiency	<i>Epichloë</i> spp. and <i>Neotyphodium</i> spp.
Interspecific competition	Increased clonal growth and lateral spread; production of alleochemicals; increased seedling vigor and seed yield	<i>Epichloë</i> spp. and <i>Neotyphodium</i> spp.
Disease resistance	Unknown	<i>Epichloë</i> spp. and <i>Neotyphodium</i> spp.
Insect resistance	Peramine, lolines, ergot alkaloids	<i>Epichloë</i> spp. <i>Neotyphodium</i> spp.
Anti-herbivory of mammals	Ergot alkaloids; and lolitrem	<i>Epichloë</i> spp. and <i>Neotyphodium</i> spp.
Tolerances to heat and low light intensity	Unknown	<i>Neotyphodium</i>

### 一、根部內生真菌增強植物水稻對高鹽逆境的耐受度

研究指出，分離自海濱植物 *Leymus mollis* 根部的內生真菌，可以促進水稻的生長量增加，第三天之乾重量即增加了68% (圖十一及圖十二、表四)。也可以增強水稻對高鹽逆境的耐受度，(圖十三) (Redman, et al., 2011)



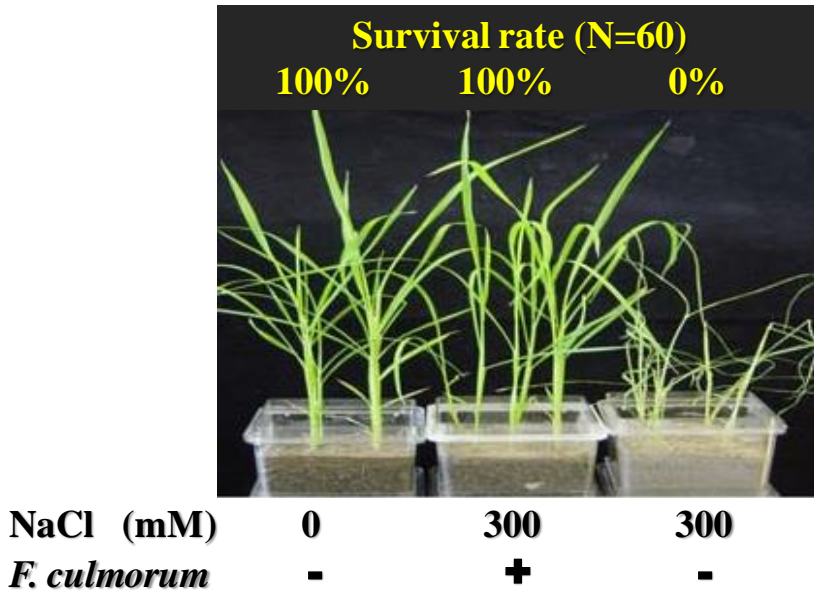
圖十一、接種 *F. culmorum* 三天後，稻苗生長明顯受到促進(圖右處理)



圖十二、接種 *F. culmorum* 六天後，稻苗生長及根系發展明顯受到促進(圖右處理)

表四、接種*F. culmorum*三天後，稻苗的乾重

Treatment	Biomass (mg ± SD)
Mock (Control)	0.062 ± 0.007 <sup>c</sup>
with <i>F. culmorum</i>	0.105 ± 0.004 <sup>a</sup>

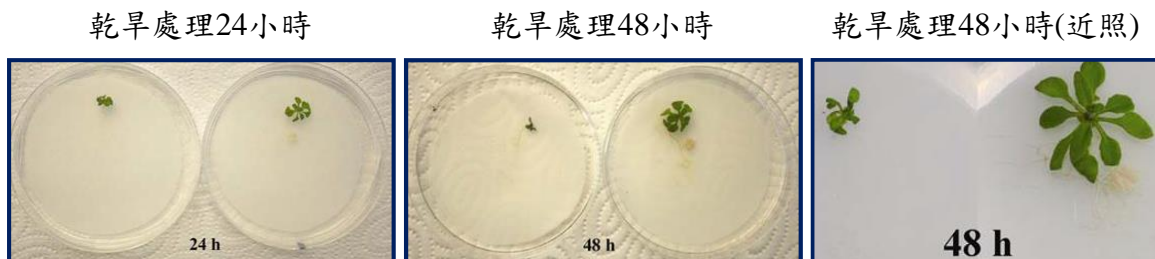


圖十三、以300 mM NaCl處理經接種或未經接種內生真菌之稻苗

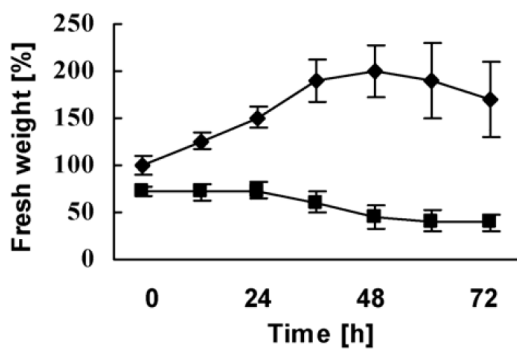
直接以300 mM的鹽度處理60株的稻苗，經過21天之後，所有稻苗均呈現萎凋狀態，其存活率為零(圖右)。而有接種內生真菌的稻苗(圖中)，即使培養於300 mM NaCl的營養溶液中，其生長勢維持與未經NaCl處理的對照組一樣(圖左)，60株稻苗的存活率均為100%。

## 二、根部內生真菌*Piriformospora indica*增強植物對乾旱逆境的耐受度

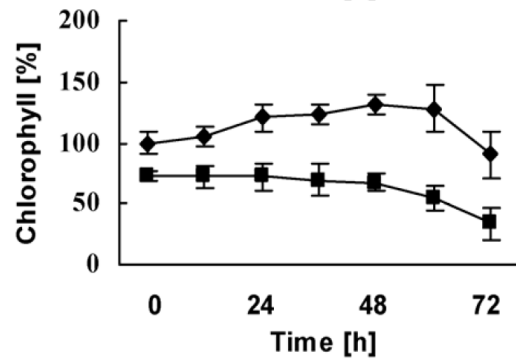
*Piriformospora indica*是分離自印度沙漠植物根部內生真菌，此菌寄主範圍廣泛，已被證實能促進寄主植物之生長。圖十四及圖十五顯示，接種內生真菌*P. indica*的阿拉伯芥對乾旱的耐受度明顯提高。在移開培養皿蓋子之後，未接種*P. indica*的阿拉伯芥即停止生長(圖十六)，其單位葉綠體的含量亦逐漸下降(圖十七)(Sherameti, et al. 2008)。



圖十四、接種*P. indica*對阿拉伯芥於乾旱環境生長之影響



圖十五、接種*P. indica*(◆)對阿拉伯芥於乾旱環境生長之影響



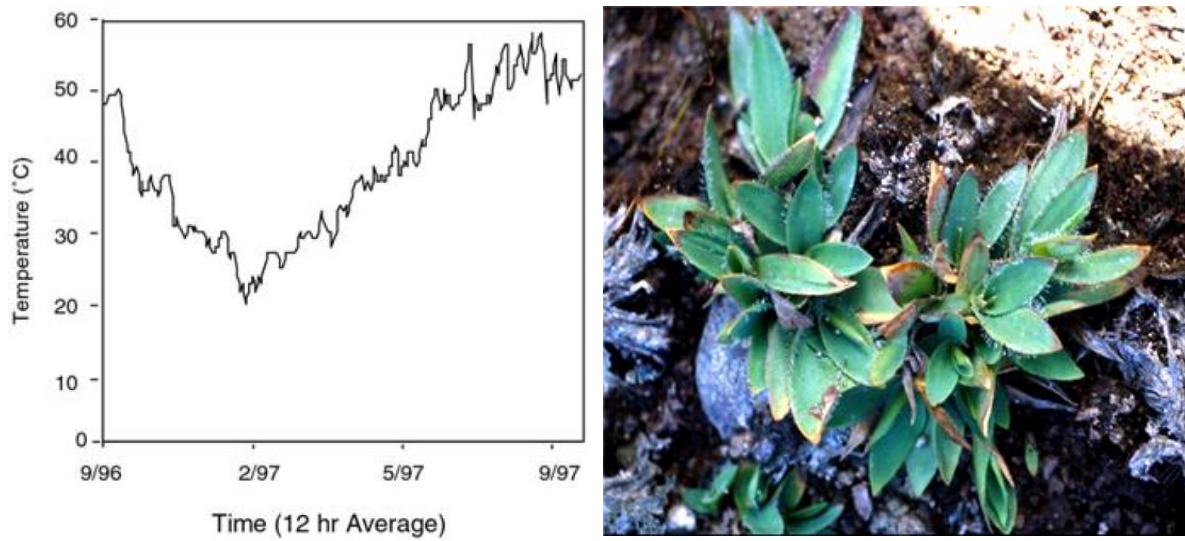
圖十六、接種*P. indica*(◆)影響阿拉伯芥乾旱環境中葉綠體含量



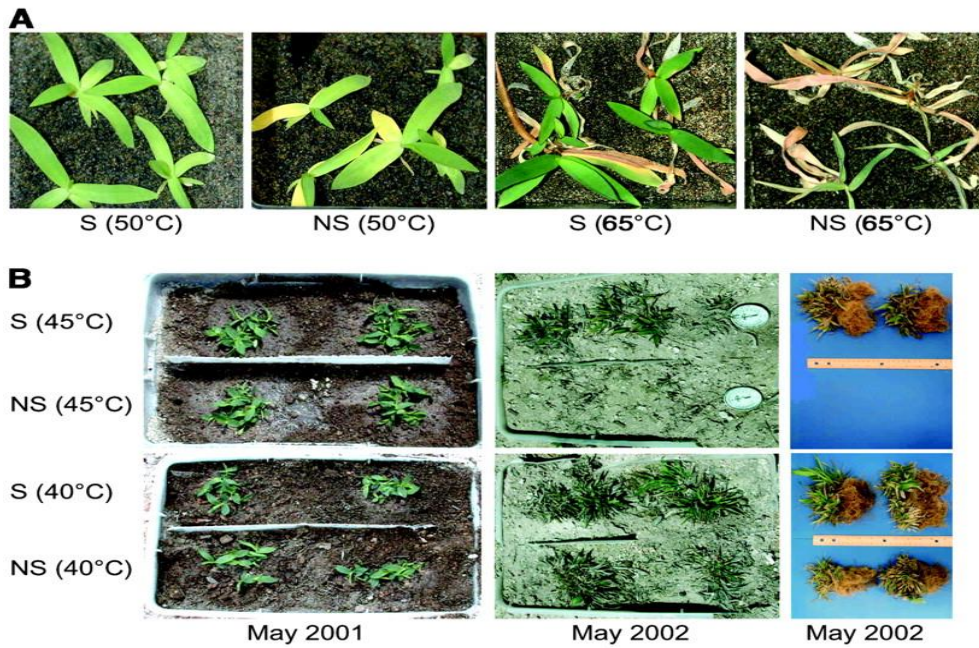
圖十七、接種*P. indica*對阿拉伯芥於乾旱環境生長之影響。圖左為未接種內生真菌*P. indica*者，圖右為9天大的阿拉伯芥接種*P. indica* 9天後，施以乾旱處理48或72小時，再移至土壤介質種植者。

### 三、根部內生真菌*Curvularia protuberata*增強植物對熱逆境的耐受度

*Curvularia protuberata*為分離自美國黃石公園溫泉旁之耐熱性草 (panic grass, *Dichanthelium lanuginosum*)根部的內生真菌。此區域之土壤溫度即使在冬季亦在20C以上，在夏季7至9月約有三個月則達到50C以上(圖十八)。圖十九顯示，在連續於50C培養3天的情況下，植物接種內生真菌(植菌共生)可以正常生長，而未接種者則生長勢衰弱；若是每天將植物置於65C 8小時連續於培養10天，則接種內生真菌者可以存活，而未接種者則萎凋死亡(圖A)。若是將植物種植於原棲地1年，在45C的根圈溫度下，未接種內生真菌的植物死亡；在30, 35, 40度C的情況下，有接種內生真菌的植物分蘗數與生長量均明顯高於未接種者，溫度越高，內生真菌的正面效應越大(圖B)。(Redman, et al. 2002)



圖十八、美國黃石公園Amphitheater溫泉旁生長之*D. lanuginosum*(右圖)根圈土壤(15公分深)溫度(每4小時記錄一次，共記錄一年



圖十九、植物耐熱性試驗

圖A：於實驗室中進行。植物根圈溫度維持50C連續3天或每天有8小時維持65C連續10天。

圖B：於植物原棲地進行。植物根圈溫度維持40C或45C連續1年。

S：植物接種 *C. protuberata*

NS：植物未接種*C. protuberata*

## 參、結論與討論

### 一、內生真菌可增強寄主植物耐受鹽分的能力

水稻接種內生真菌*Fusarium culmorum*，不僅能增加其在正常種植情況下的生長勢及稻穀產量，也可以使水稻能耐受至少300mM濃度的NaCl。同時，植菌共生可以減少水分消耗約20–30% (Redman, et al. 2011)。另一種內生真菌*Piriformospora indica*亦被證實能提升寄主植物耐鹽能力的現象(Waller, et al. 2011)。

據估計目前全世界約有3億2千3百萬公頃的土地遭受到鹽化的威脅，而且面積持續增加，以巴基斯坦為例，每年約增加4萬公頃的鹽化土地。應用內生真菌似可成為解決林木於鹽化土地生長的方案之一。

### 二、內生真菌可增強寄主植物耐受乾旱的能力

以模式植物阿拉伯芥為寄主進行實驗，證實內生真菌*Piriformospora indica*不僅能增加其在正常種植情況下的生長勢，也可以維持寄主植物在輕度乾旱的情況下之生長，與對照組相較達三倍之多，單位體基之葉綠體的含量達兩倍之多；若是以重度乾旱處理，則植菌共生者能存活至產生種子，而對照組則無法存活。阿拉伯芥在根部有*P. indica*共生的情況下，當面臨乾旱的環境時，與對照組相較，植菌共生者其與植物耐乾旱相關的基因啟動時程提早甚多，而且表現量較對照組高，有些達10倍以上(Sherameti, et al. 2008)。

內生真菌提升寄主植物耐乾旱的能力似乎是普遍的現象(Gibert, et al. 2012; Knapp, et al. 2012; Redman, et al. 2011; Shukla, et al. 2012; Worchel, et al. 2013)，而目前氣候變化越來越劇烈，雖然年平均降雨量似乎變化不大，但因下雨天數集中，使得乾旱時間變長，因此對台灣地區林木栽培而言，研發出能提升林木耐乾旱能力的內生真菌是值得進行的。

### 三、內生真菌可增強寄主植物耐受高溫的能力

內生真菌*Curvularia protuberata*與寄主植物*Dichantheium lanuginosum* 共生使得*D. lanuginosum*能在根圍高溫的環境存活。當*C. protuberata*單獨存在時無法在40C生長，因此Redman等人認為植菌共生亦可提升*C. protuberata*的耐熱度(Redman, et al. 2002)。Marquez等人則證實了*C. protuberata*菌體內的病毒(mycovirus)是此菌能提升寄主植物耐熱的重要因子(Marquez, et al. 2007)。Isenor等人分析*C. protuberata*菌絲中的mannitol含量，發現分離自熱土植物共生的菌株比一般菌株高，因此認為mannitol在菌植共生的過程扮演重要的功能(Isenor, et al. 2010)。

由於工業化累積的後續效應，植物自身演化的能力可能無法趕上氣候環境快速變遷的速度，此時就須依賴共生真菌才可能於極端環境下存活。分離並鑑別出能夠協助植物適應極端環境的內生真菌，以及研發出最佳之「植物/真菌」組合，可以應用在永續林業及生態保護及復育環境上。

## 伍、參考文獻

1. Bell, A. A. and Wheeler, M. H. 1986. Biosynthesis and functions of fungal melanins. *Annual Review of Phytopathology* 24: 411 - 451
2. Bonfante, P. and Genre, A.. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications* 1:48|DOI:10.1038/ncomms1046
3. Gibert, A., Volaire, F., Barre, P. and Hazard, L.. 2012. A fungal endophyte reinforces population adaptive differentiation in its host grass species. *New Phytologist* 194: 561-571.
4. Helgason, T., Daniell, T. J., Husband, R., Fitter, A. H. and Young, J. P. W.. 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394:431
5. Isenor, M., Kaminskyj, S. G. W., Rodriguez, R. J., Redman, R. S. and Gough, K. M.. 2010. Characterization of mannitol in *Curvularia protuberata* hyphae by FTIR and Raman spectromicroscopy. *Analyst* 135: 3249 - 3254.
6. Knapp, D. G., Pintye, A. and Kovacs, G. M.. 2012. The dark side is not fastidious - dark septate endophytic fungi of native and invasive plants of semiarid sandy areas. *PLoS ONE* 7(2): e32570.
7. Kuldau G. and Bacon, C.. 2008. Clavicipitaceous endophytes: their ability to enhance resistance of grasses to multiple stresses. *Biological Control* 46: 57-71.
8. Marquez, L. M., Redman, R. S., Rodriguez, R. J. and Roossinck, M. J. 2007. A virus in a fungus in a plant: three-way symbiosis required for thermal tolerance. *Science* 315: 513-515.
9. Redman, R. S., Kim, Y. O., Woodward, C. J. D. A., Greer, C., Espino, L., Doty, S. L., Rodriguez, R. J.. 2011. Increased fitness of rice plants to abiotic stress via habitat adapted symbiosis: a strategy for mitigating impacts of climate change. *PLoS ONE* 6(7): e14823
10. Redman, R. S., Sheehan, K. B., Stout, R. G., Rodriguez, R. J. and Henson, J. M.. 2002. Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis. *Science* 298: 1581
11. Rodriguez, R. J., Redman, R. S. and Henson, J. M., 2004. The role of fungal symbioses in the adaptation of plants to high stress environments. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 9: 261 - 272.



12. Rodriguez, R. J., White Jr, J. F., Arnold, A. E. and Redman, R. S. 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist* 182:314-330.
13. Sherameti, I., Tripathi, S., Varma, A. and Oelmüller, R.. 2008. The root-colonizing endophyte *Piriformospora indica* confers drought tolerance in *Arabidopsis* by stimulating the expression of drought stress-related genes in leaves. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 21: 799-807.
14. Shukla, N., Awasthi, R. P., Rawat, L. and Kumar, J.. 2012. Biochemical and physiological responses of rice (*Oryza sativa* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 54:78e88
15. Waller, F., Achatz, B., Baltruschat, H., Fodor, J., Becker, K., Fischer, M., Heier, T., Huckelhoven, R., Neumann, C., von Wettstein, D., Franken, P., and Kogel, K. H.. 2005. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 13386-13391.
16. Worchel, E. R., Giaque, H. E. and Kivlin, S. N. 2013. Fungal symbionts alter plant drought response. *Microbial Ecology* 65: 671-678