

學術論述

菌根菌與土壤細菌間之交互作用

宋英平¹ 吳羽婷^{1*}

【摘要】菌根菌是普遍存在於土壤內的真菌，能與植物產生互利共生，在自然生態系統中扮演著重要的角色。植物根系受到菌根菌感染時，會對植物型態及生理產生改變，植物根部的分泌物也會影響根域的土壤物理化學性質及微生物群落結構。菌根菌與特定的土壤細菌會產生交互作用，直接或間接的促進植物生長並影響根域的細菌群落結構。這些有益的根域土壤細菌更是主導自然界中主要的元素循環過程，幫助維持生態系統的功能及穩定。目前，國內外關於菌根菌與根域微生物交互作用的研究仍處於探索階段。隨著分子生物技術的發展，有助於微生物生態學者更深入的研究菌根菌與根域微生物之間的交互作用。

【關鍵詞】菌根菌、根域土壤細菌、交互作用。

Review article

Interaction between mycorrhizal fungi and soil bacteria

Ying-Ping Song¹ Yu-Ting Wu^{1*}

【Abstract】Mycorrhizal fungi are one of the fungi that are ubiquitous in soil that can form a symbiotic relationship with plants and therefore, play an important role in the natural ecosystem. When mycorrhizal fungi associated with plant roots, the plant appearance and physiology would change. The root exudates of the mycorrhizae affect the soil physicochemical properties and influence microbial community structure. Interaction between mycorrhizal fungi and specific soil bacteria can directly or indirectly enhance plant growth, and affect the rhizosphere bacterial community structure. These beneficial rhizosphere soil bacteria also involved in the main cycles of mineral nutrients in the nature, and help maintain the function and stability of the ecosystem. Currently, the research on the interaction between mycorrhizal and rhizosphere microorganisms is still in the exploration stage, microbial ecologists can further understand the interaction with the development of advance molecular technologies.

【Key words】mycorrhizal fungi; rhizosphere soil bacteria; interaction.

1. 國立屏東科技大學森林系研究生。

Graduate Student, Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology.

* 國立屏東科技大學森林系助理教授。通訊作者。91201 屏東縣內埔鄉學府路1號。

Assistant Professor, Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology. Corresponding author. 1 Shuefu Rd., Neipu, Pingtung County 91201, Taiwan. Email: yutingwu@mail.npust.edu.tw.

一、前言

菌根菌為一類獨特存在於陸地生態系扮演重要角色的土壤真菌，功能包括增進植物吸收土壤內的水分和養分特別是磷、氮和無機化合物、分解有機物質和天然礦物、促進宿主植物的營養攝取能力，同時可幫助植物抵抗重金屬毒害及病蟲害等逆境 (Courty et al. 2010; Smith & Read 2010; 胡弘道 1990)。宿主植物則透過與菌根菌所形成的共生器官，提供光合作用產物給予菌根菌利用。

當植物根部被菌根菌感染時，對植物的根部型態、根部生理甚至全株生理發生改變，例如植物感染菌根菌後，植株內荷爾蒙如生長素 (auxin) 及激勃素 (gibberellin) 濃度會有所改變，其他生理現象如光合作用速率、光合作用產物分布、根部對土壤內養分的吸收能力、細胞膜滲透力以及根分泌物質量變化等現象亦會產生變化 (呂斯文&張喜寧 1998)。植物根部的分泌物會影響根域的土壤物理化學性質及土壤微生物群落結構 (soil microbial community structure)，形成了獨特的微環境 (Linderman 1988)。目前學者已稱這種感染菌根後的根域為菌根根域 (mycorrhizosphere) (Deveau et al. 2016)。

以往國內外的研究皆著重於菌根菌單方面對植物產生的助益。例如陳潔音&顏江河 (2004) 將臺灣二葉松 (*Pinus taiwanensis*) 與青剛櫟 (*Cyclobalanopsis glauca*) 接種彩色豆馬勃 (*Pisolithus tinctorius*) 並種植於含有重金屬鎘和鋅汙染之土壤，或是Barua et al. (2010) 將叢枝菌根菌接種於雲南石梓 (*Gmelina arborea*) 苗木，並移入含不同濃度之砷土壤，結果都顯示接種菌根菌有助於植物在逆境下的生長。20世紀初已有研究指出，根域土壤細菌可能在這種共生關係中扮演重要的角色。菌根根域的細菌群落會與菌根菌的菌絲網或菌毯直接接觸，並與菌根根尖分泌物產生物理及化學代謝的交互作用 (interaction)，透過獲取營養物質、生長激素或維生素來改善菌根菌和植物生長來達

到協同作用 (synergism) (Frey-Klett et al. 2005; Uroz et al. 2007; Deveau et al. 2010; Uroz et al. 2013)。

過去研究環境中微生物的群落結構組成大多針對分離培養單一物種並探究其特性，但土壤內絕大部分的微生物是無法人工培養的，也因此菌根根域的微生物多樣性，和那些與菌根菌有良好交互作用的細菌群落仍未被了解。為了解決此種問題，隨後陸續發展出非培養方式 (culture-independent method)，例如1980年代的變性梯度電泳 (denaturing gradient gel electrophoresis, DGGE) 及2006年發展至現在的次世代定序 (next generation sequencing, NGS)，利用目標基因進行高通量定序以獲得大量的序列資訊，此種方式具高輸出量及高精度的特性，更能完整地呈現微生物的群落結構 (Nocker 2007)。隨著分子技術的進步，為菌根圈微生物生態研究提供了更精準的方法，將有利於更深入研究菌根菌與土壤微生物之間的交互作用。

二、菌根菌與土壤細菌在森林生態系中扮演的角色

陸域生態系的地上部與地下部是相互關聯的，以往的研究大多專注於地上部的生物群落，而忽略地下部的微生物群落在生態系中所扮演的重要角色，甚至是決定生態系平衡的重要因子，其中參與了自然界的養分循環，包括碳循環 (carbon cycle)、氮循環 (nitrogen cycle) 及硫循環 (sulfur cycle) 等 (Leake et al. 2004)。

在生態系中，對植物有益的微生物種類很多，菌根菌即為一大範疇，是普遍存在於土壤內的有益真菌。菌根菌能與大部分陸生植物共生並產生菌根的構造，最常見的菌根類型為叢枝菌根 (arbuscular mycorrhiza) 及外生菌根 (ectomycorrhiza) (Schüßler et al. 2001)。根據研究顯示，形成外生菌根的真菌絕大多數都是屬於擔子菌門 (Basidiomycota) 和子囊菌門 (Ascomycota)，而形成叢枝菌根的真菌在分

類上屬於球囊菌門 (Glomeromycota) (Smith & Read 2010)。

菌根菌感染植物根部細胞所產生的菌絲可以大幅拓展植物根系，幫助植物吸收無機營養、水分、礦物質及抵抗病蟲害，並與根域中的土壤微生物建立一種密切的關係 (Smith & Read 2010)。菌根菌參與了植物和土壤微生物的交互作用，將土壤中的礦物營養提供給植物，而宿主植物則將碳水化合物提供給菌根菌及其他土壤微生物。Högberg & Read (2006) 與 van der Heijden et al. (2008) 研究指出釋放到大氣中的碳有一半是源自於植物根系、菌根菌及其他根域土壤微生物。植物行光合作用吸收二氧化碳、儲存碳素的同時，也會從土壤內吸收可利用氮形成生物有機體，使土壤和有機體間維持一定的比例，即C/N比 (Luo et al. 2004)。碳氮比大部分控制著植物的碳生產以及碳、氮循環的關鍵過程，並影響植物體內養分的儲存和分配。另外，植物的凋落物經分解後形成有機碳，經植物根分泌物轉化為可溶性有機碳，供土壤微生物及植物循環利用，以維持生態系的平衡。

除了菌根菌之外，土壤內的細菌在生態系中具有重要的功能。土壤內的細菌能分解許多難溶性的礦物，轉化為可溶性的礦質化合物，進而幫助植物吸收各種礦質元素 (Han & Lee 2006)。鉀細菌 (potassium bacteria)，又稱解鉀菌，是土壤中一種能分化鋁矽酸鹽和磷灰石類礦物的細菌，能夠分解鉀長石，磷灰石等不溶的矽鋁酸鹽的無機礦物，促進難溶性的鉀、磷、鎂等養分元素轉化為可溶性養分，增加土壤中的養分含量並促進植物生長發育 (Epstein 2003; Han & Lee 2006)。還有磷細菌，又稱溶磷細菌 (phosphorus-solubilizing bacteria)，是一種在土壤內對於溶解磷酸化合物能力較強的菌種，能夠透過溶解以有機和無機形式存在的磷，以促進叢枝菌根菌和植物吸收 (Zabihi et al. 2011)。土壤中磷素存在的形態，包括無機態及有機態，無機態的磷常與

土壤中的鈣、鐵、鋁結合沉積，呈不易溶解型，如磷酸鈣、磷酸鐵、磷酸鋁等，而溶磷細菌可以藉由釋放小分子量有機酸以提升土壤可溶性磷含量，並幫助植物吸收利用。常見的溶磷細菌種類有 *Bacillus*、*Burkholderia*、*Enterobacter*、*Pantoea*、*Pseudomonas*、*Rahnella* 及 *Thiobacillus* 等 (Vazquez et al. 2000; Khan et al. 2007; Khan et al. 2016)。

還有一些細菌，他們主要參與了自然界中的氮循環 (nitrogen cycle)。氮是構成生物蛋白質和核酸的重要物質，動物亦會將含氮的廢物以尿素、尿酸或氨的形式排出，而氮是以氮氣 (N_2) 的形式存在大氣之中。氮循環主要由固氮作用 (nitrogen fixation)、氨化作用 (ammonification)、硝化作用 (nitrification) 以及脫氮作用 (denitrification)、氨氧化 (anammox) 等數個不同反應所構成 (Francis et al. 2007)。固氮作用為具有固氮能力的細菌，將空氣中的氮 (N_2) 轉換為銨 (NH_4^+)。另外動物的屍體或排泄物具有含氮物質，土壤中的真菌或腐生菌經由氨化作用將這些含氮有機物分解，而反應過程所產生的銨可經由硝化細菌行硝化作用，將銨轉變為亞硝酸鹽 (NO_2^-) 及硝酸鹽 (NO_3^-)，一部分供植物或其他土壤微生物吸收利用，另一部分則會經脫氮細菌轉化成氮氣，釋放回到空中。由上述可得知細菌在循環中的重要性以及扮演著循環中的關鍵角色，提供不同形式的氮化合物供高等生物吸收 (Reed et al. 2010)。

三、菌根菌與土壤細菌交互作用之關係

菌根菌在生態系統上扮演重要的角色，在陸域生態系統中，約有90%以上的植物種類能與菌根菌共生，是維持陸地生態系統平衡中最重要的功能菌群之一 (Wang & Qiu 2006)。菌根菌除了可以幫助植物生長及吸收土壤內更多的養分外，與土壤細菌在生態系統營養及物質循環的過程中扮演著關鍵的角色。因此，菌根菌與植物及土壤細菌三者間的交互作用也是不可

忽略的 (Smith & Read 2010)。

(一) 植物與菌根菌及土壤細菌之交互作用

菌根菌與大多數的陸生植物都能形成有益的共生關係 (Miransari 2011)，菌根菌可透過菌絲拓展根系範圍，提高植物吸收土壤養分的攝取量，而植物則提供光合作用所產生的碳水化合物供菌根菌生長。當菌根菌與植物根部形成共生時，會於根內皮層及根外形成菌根構造 (呂斯文&張喜寧 1998)。除了菌根菌與植物雙方的交互作用外，在菌根的形成過程中，菌根菌會改變根域土壤的pH值及養分等，間接影響根域土壤微生物的種類和數量 (Marschner & Baumann 2003)。根域微生物又能透過自身的分泌物提高菌根菌對植物的感染率，促進菌根的形成和生長 (呂斯文&張喜寧 1998)。

然而，在生態系中，還有許多對植物有益的微生物種類及功能尚未被發掘。在土壤內的細菌與真菌及其他土壤微生物間有許多肉眼看不見且複雜的交互作用，這些物理及化學的交互作用，造就了植物與土壤微生物生長和維持活性的獨特環境 (Bonfante & Anca 2009)。Garbaye (1994) 研究植物、菌根和細菌三者間的關係，證實了細菌能夠幫助菌根的建立，且對於菌根組成的鬆散或緊密有相關。而現今也有越來越多的研究指出，真菌與細菌之間的交互作用比預期中的更加廣泛且複雜，對於生態系統的穩定也有重要的關係 (Boer et al. 2005; Artursson et al. 2006; Leveau & Preston 2008)。

(二) 菌根菌與功能性細菌的交互作用

雖然菌根菌作為植物的共生體可以顯著增強宿主植物的生長，但與土壤內不同的細菌群產生交互作用，包括：植物生長促進根域菌 (plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)、菌根輔助菌 (mycorrhizal helper bacteria, MHB)、固氮菌 (nitrogen fixing bacteria, NFB)、或是有害細菌 (deleterious bacteria, DB)，他們之間的交互作用對於農業生產具有重要的影響 (Requena et al. 1997; Linderman 1988; Miransari 2011)。

根域 (rhizosphere) 的概念最早是由德國微生物學家Lorenz Hiltner所提出，一般是指環繞植物根表面直徑40mm的區域，根域的物理、化學和微生物的種類與周圍土壤環境相比皆有很大的差異 (Hartmann et al. 2008)。菌根菌共生的宿主根系的分泌物不但會影響根域微生物群落結構的變化 (Johansson et al. 2004)，甚至研究指出，細菌群落結構在根域中比周圍土壤更豐富，顯示根系分泌物可以增加根域細菌種類的豐富度 (Artursson et al. 2006)。菌根菌與細菌間的交互作用受到各種因素而影響，包括菌根菌種類和細菌種類、宿主植物種類、根域環境和氣候特性 (Sanon et al. 2009)。不同的菌根菌會與不同的細菌群產生交互作用，這些交互作用對菌根可能產生正面或負面的影響，甚至可以影響菌根菌的基因表現，進而影響植物和土壤生產力。因此，了解這些交互作用具有重要意義 (Fitter & Garbaye 1994; Sanon et al. 2009)。以下介紹這些常見的特定菌群與菌根菌的交互作用。

1. 植物生長促進根域菌

根域微生物中，能夠促進植物生長、防治病害的細菌被稱為植物生長促進根域菌。其促進機制包括：生產鐵載體 (siderophore)、植物生長調節劑和有機酸，例如：ACC脫氨酶 (deaminase)，幾丁質酶 (chitinase) 和葡聚糖酶 (glucanase) (Hayat et al. 2010; Glick 2014)。植物生長促進根域細菌與菌根之間有密不可分的關係，有研究顯示，植物生長促進根域細菌能夠增強叢枝菌根的生長增加菌根感染率以及促進植物吸收土壤內的氮和磷 (Artursson et al. 2006; Richardson et al. 2009)。另外也有研究顯示，植物生長促進根域細菌 *Methylobacterium oryzae* 和不同種類叢枝菌根菌的協同作用會顯著增加植物生長和葉綠素含量 (Kim et al. 2010)。此外，同時接種植物生長促進根域菌及叢枝菌根菌，菌根感染率、孢子大小和數量以及植物攝取的微量營養素也顯著提高。這樣的結果表示兩種微生物之間存在合作的關係，

這對開發微生物接種物以及菌根菌應用的技術都具有重要意義。另外，在環境逆境下，兩者的交互作用可以透過各種機制間接或直接地改善植物的生長，並發揮重要的作用 (Nadeem et al. 2014)。雖然許多研究表明，PGPR和真菌的聯合應用可能可作為永續農業的方法，兩者間的交互作用關係仍有許多層面需要進一步的研究 (Ordooghani et al. 2010)。

2. 菌根輔助菌

在研究菌根與根域有益細菌的交互作用過程中，除了植物生長促進根域菌能與菌根菌產生協同作用並促進宿主植物生長之外，根域內還有一類細菌稱為菌根輔助細菌 (mycorrhiza helper bacteria, MHB) (Frey-Klett et al. 2007)。菌根輔助菌與植物生長促進根域菌不同的地方在於，植物生長促進根域菌可單獨與宿主植物發生作用，而菌根輔助菌則需透過與特定菌根菌產生交互作用，幫助菌根菌感染植物根系並促進菌根菌的生長和活性，間接地促進植物生長 (Rillig et al. 2005)。菌根輔助菌對不同菌根菌具有不同的效果，某些菌根輔助菌能與不同的菌根菌產生協同作用，而某些菌根輔助菌可能具專一性，只與單一真菌產生交互作用 (Garbaye 1994; Duponnois & Plenchette 2003)。

早期關於菌根輔助細菌對於外生菌根的作用研究較多，但近幾年也有研究發現，在某些環境條件下，菌根輔助細菌也可提高內生菌根對宿主植物的感染率。目前關於菌根輔助細菌的作用包括：促進菌根菌孢子的發芽、促進菌根菌的生長、減緩土壤逆境對植物造成的危害、減輕病原體對菌根菌及宿主植物的損害、提高土壤可利用的養分 (Barea et al. 2005; Rillig et al. 2005; Frey-Klett et al. 2007; Pivato et al. 2009; Richardson et al. 2009)。雖然有不少關於菌根輔助細菌、菌根菌及宿主植物三者的交互作用關係的研究，但關於三者在菌根共生體中交互作用的機制以及在土壤內菌根輔助細菌的作用仍有待進一步的研究。

3. 固氮菌

菌根菌與細菌的交互作用還有另一個重要的部分，是有關於菌根菌與固氮根瘤細菌和植物間形成的三方共生，以豆科植物最容易觀察到此現象。有研究指出，菌根菌與根瘤菌同時接種可以增加植物的生長、根瘤的形成和固氮的速率 (Aryal et al. 2003)。兩者間的交互作用可能會受到植物品種、菌根菌種、根瘤細菌種類及土壤物理化學性質不同而有不同影響。內生菌根菌可以透過幫助植物吸收土壤內水分及養分來增加豆科植物的生長，也可以透過促進植物吸收土壤內的磷，進而正面影響根瘤菌的固氮能力 (Mortimer et al. 2008)。

內生菌根菌與根瘤菌的交互作用不只對植物生長產生正面的影響，對環境和經濟也有重要的助益。氮和磷是植物生長和產量生產必要的兩大營養元素。但只有當土壤微生物執行礦化作用後，才能將其轉化為無機的形式給植物利用。而現代很多農業為提高作物產量，大量施用化學肥料，可能會對環境生態造成負擔。因此，通過菌根菌和根瘤菌提供氮和磷可以有助於作物提高產量，促進有機農業發展和維持環境生態的平衡 (Miransari & Mackenzie 2010)。另外也有研究對內生菌根菌、根瘤細菌和植物共生時，對環境逆境的忍耐力進行測試。由於內生菌根菌和根瘤菌在外觀型態和生理上有所不同，對於逆境的反應也有差異。在逆境下，內生菌根菌具有較高的抵抗性，可以幫助其宿主植物生長，而根瘤細菌對於逆境較不具抵抗性，導致固氮效率下降 (Miransari et al. 2007; Miransari & Smith 2009)。幫助植物抵抗逆境與促進生長都是重要的，因此，同時接種菌根菌與根瘤細菌可以幫助宿主植物適應不同的環境條件，也可以達到共生的最大效益。

4. 有害細菌

在根域中的土壤微生物相互間的作用是非常複雜的，菌根菌除了能與有益細菌產生良好的交互作用外，根域內也可能存在著一些有害細菌，它們透過其他病原體的敏感性間接影響植物健康，也有部分少有直接的作用，對植物

產生不利的影響 (Francis et al. 2010)。這些不利的影響包括：細菌產生含有植物毒素的化合物、與其他土壤微生物的養分競爭以及抑制菌根菌的活性。而環境條件、植物種類及菌根菌的生長和發育情形，都是決定細菌是否可能為有害的因子 (Miransari 2011)。

四、外生及內生菌根菌與土壤細菌交互作用的例子

礙於技術的限制，以往的研究多著重於單方面探討菌根菌對植物產生的助益而忽略土壤內細菌的協同作用。由於分子生物技術的進步，使調查土壤微生物群落結構有了很大的突破，比以往的培養分離方式得到更大量的資訊，越來越多研究開始關注於地上及地下部間交互的作用。近來陸續有研究顯示，菌根菌不但能夠影響植物根域的細菌群落結構和改變土壤性質，而且特定細菌群還能與菌根菌產生交互作用提高植物的抗逆性，以下將列舉三篇研究為例。

Li et al. (2017) 採用盆栽試驗，將印度塊菌 (*Tuber indicum*) 接種於華山松 (*Pinus armandii*)，探討接種與未接種處理間，對植物根尖 (即植物根系頂端分生組織，包含成熟區、延長區、分生區及根冠) 和根域周圍土壤微生物群落結構的影響。土壤物理化學分析結果顯示，外生菌根菌可以改善土壤性質，有接種外生菌根菌的處理，其土壤孔隙度、有機質、有效氮、磷、鉀及其他礦物元素皆高於未接種之對照組。透過熱點圖分析顯示 (heatmap analysis)，接種印度塊菌處理下的根域土壤，其細菌與真菌的多樣性指數明顯低於對照組，作者推測接種印度塊菌可以減少致病菌 (如：*Fusarium*, *Monographella*, *Ustilago* 和 *Rhizopus*) 以及其他競爭菌根菌 (如：*Amanita*, *Lactarius* 和 *Boletus*) 的多樣性。這些結果顯示了兩種現象：(1) 外生菌根菌對植物生長具有保護作用，透過抑制病原菌對植物造成的影響 (2) 不同菌根菌彼此間具有互相競爭的現象。

雖然接種印度塊菌的根域土和根尖，其細菌、真菌多樣性比未接種對照組少。但可以發現一些特定的細菌 (*Reyranena*, *Rhizomicrobium*, *Nordella*, *Pseudomonas*) 及真菌 (*Cuphophyllus*, *Leucangium*, *Histoplasma*) 在接種印度塊菌處理下的根域土及根尖樣本中有較高的相對豐富度 (relative abundance) (屬的分類層級)，而這些特定存在的菌群，其功能則有待進一步研究。另外使用PCoA分析 (principal coordinate analysis, PCoA) 結果顯示接種印度塊菌處理下的根域土及根尖之細菌群落結構與未接種對照組相比顯著不同，表示接種外生菌根菌能影響宿主植物及根域土壤內的細菌群落結構。

Rodríguez-Caballero et al. (2017) 採現地栽植試驗，以內生菌根菌 *Rhizophagus intraradices* 接種於四種當地原生種灌木，探討菌根菌對根域細菌群落結構及對植物生長的影響。並以變異分析 (analysis of variance, ANOVA) 確認這些影響是否取決於宿主植物物種。結果顯示，與未接種處理的植物相比，有接種的處理顯著增加了植物莖和根的生物量，植體莖的部位也含有較高的氮、磷含量，而菌根感染率 (colonization) 隨著宿主植物種類不同而有差異。這些結果表示在半乾旱環境的條件下，接種菌根菌可以顯著改善植物的生長。然而不同試驗處理下，所有樣本的真菌與細菌的多樣性指數 (OTUs、Chao1、Shannon-Weaver 和 Pielou 均勻度指數) 皆無顯著差異。進一步了解根域細菌群落結構，結果顯示，未接種處理和接種處理分別測到7屬 (*Sandaracinus*、*Nistrospira*、*Nonomuraea*、*Arenimonas*、*Mizugakiibacter*、*Thermincola*、*Agromyces*) 和9屬 (*Azoarcus*、*Catellatospora*、*Skermanella*、*Legionella*、*Coxiella*、*Microbacterium*、*Pseudoxanthomonas*、*Algoriphagus*) 及3門 (Nitrospirae、SHA.109、Gemmatimonadetes) 和2門 (Chloroflexi、Deinococcus-Thermus) 特有的細菌群落。雖然接種菌根菌沒有影響物種豐富度和多樣性指數的變化，但菌根菌能改變根

域的細菌群落組成，即促進或抑制根域中特定細菌群。作者推測這些特定的細菌群為菌根輔助細菌，且與菌根菌產生協同作用，促進菌根感染率且改善宿主植物的生長。另外，透過三維多重變異分析 (non-metric multidimensional scaling, NMDS) 結果顯示，根域細菌群落組成隨試驗處理及宿主植物種類不同而聚集分佈，表示宿主植物物種及是否有接種菌根菌是影響根域細菌群落組成的關鍵因素。

為了瞭解不同外生菌根菌在不同時間點，對根尖細菌群落結構造成的影響，Marupakula et al. (2016) 在不同時間點採集野外歐洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 幼苗之根系，以Sanger測序鑑定了感染根系的優勢外生菌根菌，並透過高通量定序技術了解不同時間點外生菌根菌對根尖細菌群落結構之影響。結果顯示，不同外生菌根根尖之細菌群落結構組成是動態變化的。在苗木生長第16週時的根尖細菌群落顯著不同於第8週和第24週。而影響細菌群落結構的主要因子為外生菌根菌之菌種。不同的外生菌根根尖細菌群落也具有差異，某些細菌群在特定的外生菌根根尖樣本中具有較高的豐富度。

五、結論

菌根菌能與地球上大部分的陸地植物形成共生關係，菌根菌對宿主植物產生的助益已在許多研究中得到證實。當菌根菌感染植物根系時，除了能改變宿主植物的生理，同時根部的分泌物也會影響根域的土壤化學物理性質及微生物群落結構，且菌根菌會與根域附近的細菌群落產生交互作用，幫助菌根菌與植物生長達到協同作用。在陸地生態系中，菌根菌與土壤細菌，也扮演著重要的角色，參與了自然界的養分循環，包括硫循環、碳循環及氮循環等作用甚至是維持陸地生態系穩定的重要因子。

菌根菌除了能顯著幫助宿主植物生長也與特定土壤細菌產生交互作用，像是：植物生長促進根域菌、菌根輔助菌、固氮菌或是有害細菌，這些交互作用大部分對宿主植物都能產

生正面的影響，甚至可以影響菌根菌的基因表現，進而宿主植物和土壤生產力。以往國內外的研究著重於菌根菌單方面對植物產生的助益，但是根域細菌群其實也在這種共生關係中發揮重要的作用。

以往研究因為受限於技術的限制而無法深入探討菌根菌與根域土壤細菌的交互關係。隨著分子技術的進步，近年來有越來越多研究探討菌根菌與土壤微生物間的交互作用關係，菌根菌能夠顯著的改善植物根域的細菌群落結構和土壤性質，並與特定細菌群產生協同作用，顯著提高植物的抗逆性及促進植物生長。菌根菌與土壤細菌間的交互作用也會受到宿主植物種類不同或菌根菌的菌種不同而影響。分子技術的進步將有助於微生物生態學家更深入探討菌根菌與土壤細菌之間的交互關係。

六、引用文獻

- Artursson V, Finlay RD, Jansson JK (2006) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental Microbiology* 8(1): 1-10.
- Aryal UK, Xu HL, Fujita M (2003) Rhizobia and AM fungal inoculation improve growth and nutrient uptake of bean plants under organic fertilization. *Journal of Sustainable Agriculture* 21(3): 27-39.
- Barea JM, Pozo MJ, Azcon R, Aguilar CA (2005) Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany* 56(417): 1761-1778.
- Barua A, Gupta SD, Mridha MAU, Bhuiyan MK (2010) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Gmelina arborea* in arsenic-contaminated soil. *Journal of Forestry Research* 21(4): 423-432.
- Boer W, Folman LB, Summerbell RC, Boddy L (2005) Living in a fungal world: impact of

- fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews* 29(4): 795-811.
- Bonfante P, Anca IA (2009) Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. *Annual Review of Microbiology* 63: 363-383.
- Courty PE, Buée M, Diedhiou AG, Frey-Klett P, Tacon FL, Rineau F, Turpault MP, Uroz S, Garbaye J (2010) The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry* 42(5): 679-698.
- Deveau A, Antony-Babu S, Tacon FL, Robin C, Frey-Klett P and Uroz S (2016) Temporal changes of bacterial communities in the *Tuber melanosporum* ectomycorrhizosphere during ascocarp development. *Mycorrhiza* 26(5): 389-399.
- Deveau A, Brulé C, Palin B, Champmartin D, Rubini P, Garbaye J, Sarniguet A, Frey-Klett P (2010) Role of fungal trehalose and bacterial thiamine in the improved survival and growth of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N and the helper bacterium *Pseudomonas fluorescens* BBc6R8. *Environmental Microbiology Reports* 2(4): 560-568.
- Duponnois R, Plenchette C (2003) A mycorrhiza helper bacterium enhances ectomycorrhizal and endomycorrhizal symbiosis of Australian *Acacia* species. *Mycorrhiza* 13(2): 85-91.
- Epstein W (2003) The roles and regulation of potassium in bacteria. *Progress in Nucleic Acid Research and Molecular Biology* 75: 293-320.
- Fitter AH, and Garbaye J (1994) Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil* 159(1): 123-132.
- Francis CA, Beman JM, Kuypers MM (2007) New processes and players in the nitrogen cycle: the microbial ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation. *The ISME Journal* 1(1): 19-27.
- Francis I, Holsters M, Vereecke D (2010) The Gram-positive side of plant-microbe interactions. *Environmental Microbiology* 12(1): 1-12.
- Frey-Klett P, Chavatte M, Clause ML, Courier S, Roux CL, Raaijmakers J, Martinotti MG, Pierrat JC, Garbaye J (2005) Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads. *New Phytologist* 165(1): 317-328.
- Frey-Klett P, Garbaye J, Tarkka M (2007) The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytologist* 176(1): 22-36.
- Garbaye J (1994) Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 128(2): 197-210.
- Glick BR (2014) Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research* 169(1): 30-39.
- Högberg P, Read DJ (2006) Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 21(10): 548-554.
- Han HS, Lee KD (2006) Effect of co-inoculation with phosphate and potassium solubilizing bacteria on mineral uptake and growth of pepper and cucumber. *Plant Soil and Environment* 52(3): 130-136.
- Hartmann A, Rothballer M, Schmid M (2008) Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant and Soil* 312(1-2): 7-14.

- Hayat R, Ali S, Amara U, Khalid R, Ahmed I (2010) Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. *Annals of Microbiology* 60(4): 579-598.
- Johansson JF, Paul LR, Finlay RD (2004) Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology* 48(1): 1-13.
- Khan MS, Zaidi A, Musarrat J (2016) *Phosphate Solubilizing Microorganisms: Principles and Application of Microphos Technology*. Springer, New York.
- Khan MS, Zaidi A, Wani PA (2007) Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture-A review. *Agronomy for Sustainable Development* 27(1): 29-43.
- Kim K, Yim W, Trivedi P, Madhaiyan M, Boruah HPB, Islam MR, Lee G, Sa T (2010) Synergistic effects of inoculating arbuscular mycorrhizal fungi and *Methylobacterium oryzae* strains on growth and nutrient uptake of red pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant and Soil* 327(1-2): 429-440.
- Leake J, Johnson D, Donnelly D, Muckle G, Boddy L, Read D (2004) Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany* 82(8): 1016-1045.
- Leveau JH and Preston GM (2008) Bacterial mycophagy: definition and diagnosis of a unique bacterial-fungal interaction. *New Phytologist* 177(4): 859-876.
- Li Q, Zhao J, Xiong C, Li X, Chen Z, Li P, Huang W (2017) *Tuber indicum* shapes the microbial communities of ectomycorrhizosphere soil and ectomycorrhizae of an indigenous tree (*Pinus armandii*). *PLoS one* 12(4): e0175720. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175720>
- Linderman RG (1988) Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: the mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78(3): 366-371.
- Luo Y, Su B, Currie WS, Dukes JS, Finzi A, Hartwig U, Hungate B, McMurtrie RE, Oren R, Parton WJ, Pataki DE, Parton WJ, Pataki DE, Shaw MR, Zak DR, Field CB (2004) Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *BioScience* 54(8): 731-739.
- Marschner P, Baumann K (2003) Changes in bacterial community structure induced by mycorrhizal colonization in split-root maize. *Plant and Soil* 251(2): 279-289.
- Marupakula S, Mahmood S, Finlay RD (2016) Analysis of single root tip microbiomes suggests that distinctive bacterial communities are selected by *Pinus sylvestris* roots colonized by different ectomycorrhizal fungi. *Environmental Microbiology* 18(5):1470-1483.
- Miransari M (2011) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology* 89(4): 917-930.
- Miransari M, Bahrami HA, Rejali F, Malakouti MJ, Torabi H (2007) Using arbuscular mycorrhiza to reduce the stressful effects of soil compaction on corn (*Zea mays* L.) growth. *Soil Biology and Biochemistry* 39(8): 2014-2026.
- Miransari M, Mackenzie AF (2010) Wheat grain nitrogen uptake, as affected by soil total and mineral nitrogen, for the determination of optimum nitrogen fertilizer rates for wheat production. *Communications in Soil Science*

- and Plant Analysis 41(13): 1644-1653.
- Miransari M, Smith DL (2009) Alleviating salt stress on soybean (*Glycine max* (L.) Merr.)-Bradyrhizobium japonicum symbiosis, using signal molecule genistein. European Journal of Soil Biology 45(2): 146-152.
- Mortimer PE, Pérez-Fernández MA, Valentine AJ (2008) The role of arbuscular mycorrhizal colonization in the carbon and nutrient economy of the tripartite symbiosis with nodulated *Phaseolus vulgaris*. Soil Biology and Biochemistry 40(5): 1019-1027.
- Nadeem SM, Ahmad M, Zahir ZA, Javaid A, Ashraf M (2014) The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. Biotechnology Advances 32(2): 429-448.
- Nocker A, Burr M, Camper AK (2007) Genotypic microbial community profiling: a critical technical review. Microbial ecology 54(2): 276-289.
- Ordookhani K, Khavazi K, Moezzi A, Rejali F (2010) Influence of PGPR and AMF on antioxidant activity, lycopene and potassium contents in tomato. African Journal of Agricultural Research 5(10): 1108-1116.
- Pivato B, Offre P, Marchelli S, Barbonaglia B, Mougél C, Lemanceau P, Berta G (2009) Bacterial effects on arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhiza development as influenced by the bacteria, fungi, and host plant. Mycorrhiza 19(2): 81.
- Reed SC, Townsend AR, Cleveland CC, Nemergut DR (2010) Microbial community shifts influence patterns in tropical forest nitrogen fixation. Oecologia 164(2): 521-531.
- Requena N, Jimenez I, Toro M, Barea JM (1997) Interactions between plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR), arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium* spp. in the rhizosphere of *Anthyllis cytisoides*, a model legume for revegetation in mediterranean semi-arid ecosystems. The New Phytologist 136(4): 667-677.
- Richardson AE, Barea JM, McNeill AM, Prigent-Combaret C (2009) Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. Plant and Soil 321(1-2): 305-339.
- Rillig MC, Lutgen ER, Ramsey PW, Klironomos JN, Gannon JE (2005) Microbiota accompanying different arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence soil aggregation. Pedobiologia 49(3): 251-259.
- Rodríguez-Caballero G, Caravaca F, Fernández-González AJ, Alguacil MM, Fernández-López M, Roldán A (2017) Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation mediated changes in rhizosphere bacterial community structure while promoting revegetation in a semiarid ecosystem. Science of the Total Environment 584: 838-848.
- Sanon A, Andrianjaka ZN, Prin Y, Bally R, Thioulouse J, Comte G, Duponnois R (2009) Rhizosphere microbiota interferes with plant-plant interactions. Plant and Soil 321(1-2): 259-278.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. Mycological Research 105(12): 1413-1421.
- Smith SE, Read DJ (2010) Mycorrhizal symbiosis. 3rd ed. Academic Press, United Kingdom.
- Uroz S, Calvaruso C, Turpault MP, Pierrat JC, Mustin C, Frey-Klett P (2007) Effect of the mycorrhizosphere on the genotypic

- and metabolic diversity of the bacterial communities involved in mineral weathering in a forest soil. *Applied and Environmental Microbiology* 73(9): 3019-3027.
- Uroz S, Courty PE, Pierrat JC, Peter M, Buee M, Turpault MP, Garbaye J, Frey-Klett P (2013) Functional profiling and distribution of the forest soil bacterial communities along the soil mycorrhizosphere continuum. *Microbial Ecology* 66(2): 404-415.
- Van Der Heijden MGA, Bardgett RD, Van Straalen NM (2008) The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11(3): 296-310.
- Vazquez P, Holguin G, Puente ME, Lopez-Cortes A, Bashan Y (2000) Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon. *Biology and Fertility of Soils* 30(5-6): 460-468.
- Wang B, Qiu YL (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299-363.
- Zabihi HR, Savaghebi GR, Khavazi K, Ganjali A, and Miransari M (2011) *Pseudomonas* bacteria and phosphorous fertilization, affecting wheat (*Triticumaestivum* L.) yield and P uptake under greenhouse and field conditions. *Acta Physiologiae Plantarum* 33(1): 145-152.
- 呂斯文、張喜寧 (1998) 菌根菌與土壤微生物間之交互作用。科學農業 46(5, 6) : 217-225。
- 胡弘道 (1990) 林木菌根。千華出版公司。
- 陳潔音、顏江河 (2004) 菌根於重金屬污染土壤之復育效應。臺灣大學生物資源暨農學院實驗林研究報告 18(2) : 101-113。

