

褐根病菌空降部隊的威脅——擔孢子傳播

廖庭芝¹、巫宗錡²、鍾嘉綾^{2*}

都市林是環境綠化重要之一環，樹木在都市中具備許多重要功能，包括增加生態多樣性、為動植物提供棲息地、提升人類生活品質、減少熱島效應以及降低空氣中懸浮微粒含量等。然而，都市中的樹木常面臨過度修剪、樹木結構不良、植穴過小、排水不良、土壤養分不足及土壤夯實等問題，不當的樹木種植與管理可能造成樹勢衰弱，使樹木更容易遭受各種病蟲害之威脅。根據林木疫情鑑定與資訊中心2012–2022年的樹木危害統計，病害問題約佔總通報案件62%，褐根病就佔了總案件的43%，靈芝莖基腐病2%，其他腐朽病則為14%，顯示褐根病於臺灣普遍發生且極受民眾關注。罹患褐根病之樹木，不僅樹勢會逐漸衰弱直至死亡，也因根部組織受褐根病菌分解破壞，使其無法支持樹體的龐大重量，容易有倒伏之風險，因此常造成潛在的公共安全問題。日常生活中，是否曾發現社區裡的樹木原本茂密盎然，卻突然有某棵大樹因褐根病而衰弱枯死，究竟感染源從何而來？我們又該如何阻斷病害傳播呢？

褐根病小檔案

褐根病的病原菌為有害木層孔菌*Phellinus noxius* (Corner) G. H. Cunningham(俗稱褐根病菌)，屬於木材白腐真菌的一種，通常感染樹木根部及莖基部。褐根病菌寄主範圍廣泛，涵蓋

各類木本植物，有記錄者就超過200種以上。木本植物的細胞壁由木質素、纖維素、半纖維素與果膠等組成，褐根病菌的基因體中帶有比其他刺革菌科真菌更大量且多樣之碳水化合物活性酶(carbohydrate-active enzymes, CAZymes) (Chung et al. 2017)，能分泌許多分解酵素破壞組織結構，因而造成受感染組織白腐且變得脆弱，常可於樹皮及木質部之間產生深褐色網紋狀之菌絲索，為褐根病重要鑑定特徵之一(圖1C)；而地上部則會產生慢性立枯或急性立枯之病徵，慢性立枯之病徵包括葉片黃化、小葉化、樹冠稀疏及樹木生長勢衰弱，如榕樹(圖1A)；急性立枯之病徵為樹木在受感染後數個月內樹冠急速萎凋，如樟樹、鳳凰木及枇杷等(圖1B)。偶爾在罹病嚴重的樹木根部或莖基部表面，褐根病菌可產生淡黃褐色至深褐色之菌絲面(圖1D)，因而稱之為「褐根病」。

褐根病菌之分布與傳播

褐根病菌喜愛高溫之環境，在12–36°C之馬鈴薯葡萄糖培養基上菌絲皆可生長，最適生長溫度約為30°C，因此主要發生在熱帶與亞熱帶地區，包括東南亞、大洋洲、中美洲、澳洲以及非洲等地。褐根病的傳播有許多形式，除了可透過帶有病根的病土移動、帶病樹苗移植的人為傳播之外，近距離傳播主要為病樹受感染根與鄰近健康樹木根系的

¹ 國立臺灣大學植物醫學與碩士學位學程

² 國立臺灣大學植物病理與微生物學系

* 通訊作者(clchung@ntu.edu.tw)

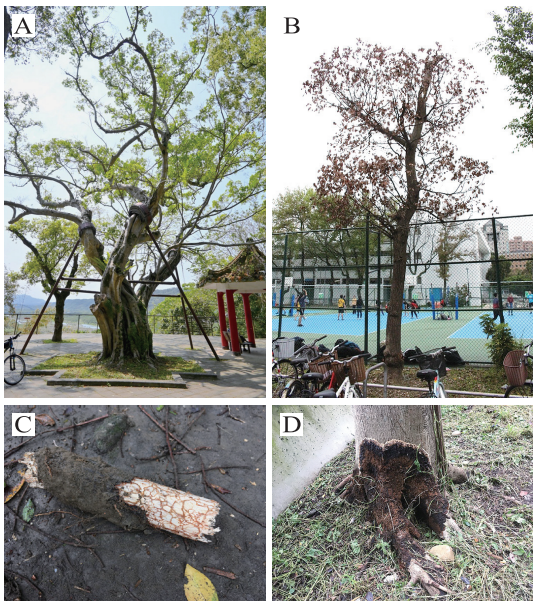


圖1 褐根病病樹的病徵及病兆。(A) 榕樹的慢性立枯病徵；(B) 樟樹的急性立枯病徵；(C) 白腐根部組織上的深褐色網紋狀菌絲索；(D) 病樹基部產生的褐色菌絲面(陳佳好、廖庭芝及彭婉兒 攝)

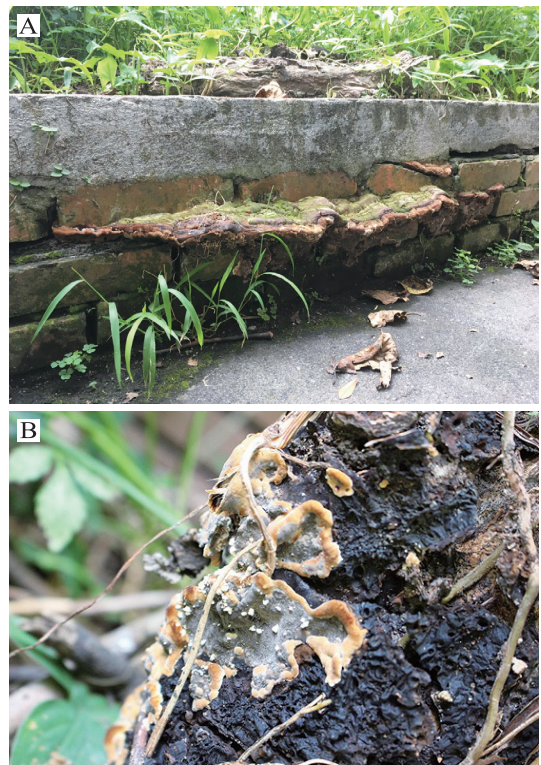


圖2 褐根病菌之子實體。(A) 托狀子實體；(B) 平伏狀子實體(廖庭芝 攝)

接觸，藉由屬於無性繁殖的菌絲生長進行傳播，就如同地面部隊一般逐漸往前推進。此外，褐根病菌也有屬於自己的空降部隊，它能形成平伏狀(Flat type)及托狀(bracket type)的子實體(圖2AB)，褐根病菌子實體為多年生，剖面可觀察到層疊狀的構造(圖3)，為過去不同時間生成的子實層，最外層的灰色子實層為新鮮形成，可產生有性繁殖的產孢構造—擔子(basidium)，進一步產生可被風力傳播之擔孢子(basidiospore)，擔孢子就如同傘兵一般，可由子實體下方多孔狀的孔洞構造(圖4)傾瀉而出，進行遠距離的病害傳播(Ann et al. 2002)，擔孢子形態為無色透明、單室、橢圓形至卵形，大小 $3.8-6.3 \times 1.5-5.0 \mu\text{m}$ (平均 $5.4 \times 3.3 \mu\text{m}$)(Ann and Ko 1992)。

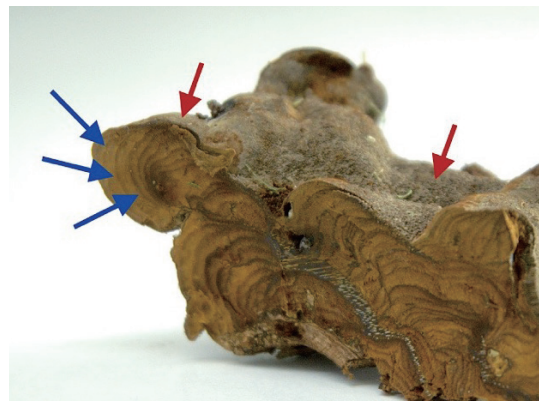


圖3 褐根病菌子實體剖面。表面的新生子實層(紅色箭頭)呈灰色，剖面層疊狀構造為過去不同時間生成的子實層(藍色箭頭)(廖庭芝 攝)



圖4 褐根病菌新生子實層上的多孔狀構造(廖庭芝 攝)

擔孢子在褐根病傳播中扮演的角色

早期文獻因為鮮少於自然界中發現褐根病菌的子實體，而認為其較少透過擔孢子進行傳播。不過根據Hsiao等(2019a)於臺灣2007–2018年的2,287件田間調查中，共發現164件(7.2%)於不同樹種產生子實體之案件，指出褐根病菌子實體主要為平伏狀，且通常生長在陰暗潮濕的位置而較不顯眼，因此子實體不易被發現，而非在自然界中較少產生；作者也發現13件枝條或樹幹受褐根病菌感染的案例，顯示可能源自於擔孢子飄散感染地上部。Hsiao等(2019b)指出，褐根病菌擔孢子於雨水或自來水中有超過50%的發芽率，此外透過擔孢子懸浮液接種臺灣欖邊材之木片，再將木片創傷接種於臺灣欖樹苗，發現擔孢子具有間接感染之能力。Bolland(1984)曾以擔孢子懸浮液接種於肯氏南洋杉的新鮮樹頭切面上，發現擔孢子具直接感染之能力，但其接種成功率僅3.3%。以上種種調查與研究皆指出，褐根病菌擔孢子確實具有病原性，尤其當樹木存在開放性傷口時感染機會更高。

生物在長期演化的過程中，可能因為突變、基因重組等原因造成個體間的遺傳多樣性(genetic diversity)，近年來隨著分子流行病學(molecular epidemiology)的發展，可以利用基因序列的相似度追溯病原菌的起源、傳播模式及演化歷史。一般而言，個體間基因型若高度相似，可推測他們來自同一無性繁殖系群(clonal lineage)，而個體間基因型若存在高度變異，則可能源自有性繁殖後代。Chung等(2015)利用簡單重複序列(simple sequence repeats, SSRs)分子標誌，分析1989–2012年間，由臺灣14個縣市的市區或田間罹病樹木(74個樹種)上所分離之329株褐根病菌菌株，發現全臺褐根病菌族群存在高度基因多樣性，不同地理區域間並無顯著族群分化現象，即使在國立臺灣大學校總區及鄰近區域約3.6平方公里的範圍中，所採集之85株褐根病菌仍存在高度變異，除了部分相鄰病樹的菌株基因型相似、可能來自病根與健康根的接觸傳播外，其他病樹上分離的菌株皆屬於不同無性繁殖系，推測可能由擔孢子飛散、罹病樹木或種苗移動、人員活動等綜合因素所造成。Akiba等(2015)同樣透過SSR分子標誌分析日本琉球群島(128菌株)及小笠原群島(3菌株)之褐根病菌族群，發現兩群島間褐根病菌的基因型存在相當大之差異，且小笠原群島屬於海洋島嶼，許多物種是由風力、鳥或洋流引入，作者推測小笠原群島上之褐根病菌族群可能也是透過擔孢子的飛散，由馬里亞納群島(為密克羅尼西亞島群的一部分，主要島嶼包括關島、塞班島、羅塔島及天寧島等)所引進；Chung等(2017)也發現褐根病菌族群於臺灣及琉球群島較為相近，而小笠

原群島則是較為獨立之一群。Kozhar等(2022)則以restriction site-associated DNA sequencing (RADseq)技術分析107株褐根病菌在東亞、澳洲及太平洋群島的起源與傳入歷史，推論褐根病菌起初可能由一來源不明的族群傳入馬來西亞及太平洋群島中的關島及美屬薩摩亞，隨後傳入臺灣及澳洲，而作者認為太平洋群島間的褐根病菌傳播模式，與島嶼間人類遷徙及風媒植物傳播部分相符(Ito 1998; Matisso-Smith 2015)，此外，作者也指出日本小笠原群島的族群可能是由塞班島傳入，而琉球群島上的族群則來自波納佩島。

Chung等(2017)進一步針對臺灣及日本琉球及小笠原群島之褐根病60株菌株進行全基因體定序(whole-genome sequencing)及比較基因體學分析(comparative genomics analysis)，發現臺灣及琉球群島之菌株中，47%為同核型(homokaryotic)，而同核型菌株為擔孢子萌發所產生，證明擔孢子感染情形普遍發生於自然界。此外作者也發現，褐根病菌的生殖模式為二級異宗交配型(bipolar heterothallism)，即不同菌株之間，只有在A交配型基因座(mating type locus)的基因型具有差異時，菌絲才能相互融合形成異核型(heterokaryotic)菌絲，並於環境適合下行有性生殖，產生具遺傳變異之擔孢子。褐根病菌的A交配型基因座存在高度變異，且該基因座橫跨約60 kb，兩對HD1-HD2基因相距約50 kb(一般真菌的HD1-HD2基因對彼此相鄰)，此種異常高度擴展的情形，可能增加HD基因重組之機率，從而衍生更多樣化的交配型，使得族群內不同個體間的菌絲融合及有性生殖更易發生。

在褐根病感染的案例中，常觀察到病

樹鄰近樹木接連受害，或是原先病地土壤中的殘根未清除乾淨便移植新樹苗而感染的案例，但種種證據顯示，擔孢子飛散在褐根病散播流行上，其實扮演著主要角色。

如何防堵褐根病的擴散

臺灣高溫期長，是適合褐根病菌迅速增殖擴散的地區，尤其全球暖化的危機日益嚴重，2022年全球風險報告指出，2021年全球均溫上升1.2°C，在高溫氣候下，受感染之樹木病程發展快速，同時樹木蒸散量大，病樹易在幾個月內急速萎凋死亡，若不妥善處理，除了可能造成公安威脅外，因褐根病菌可在樹頭殘存長達十年以上(Chang 1996)，且在感染嚴重的樹木或樹頭上，低碳氮源可能誘發子實體的產生，而單一子實體即可生成大量擔孢子，並容易於氣候潮濕時飛散，成為褐根病長距離傳播的一大隱憂。褐根病地的復育有許多方式，包括清除殘根、客土、淹水及土壤燻蒸等方式，但不論採用何種方式，最重要的是必須儘早移除罹病樹頭，才能避免褐根病菌產生子實體及擔孢子，防範褐根病菌空降部隊佔領新據點。(參考文獻請逕洽作者)⊗