

叢枝菌根菌分類學：繡球菌門之最新定義

吳繼光¹ 林素禎^{2,*}

摘要

吳繼光、林素禎。2016。叢枝菌根菌分類學：繡球菌門之最新定義。台灣農業研究 65(3):238–260。

本文主要就目前叢枝菌根菌歸屬於繡球菌門之最新分類觀念與各屬之最新定義提出說明，並就目前台灣工業界已生產之叢枝菌根菌或田間試驗所使用之菌種名稱，各按新屬之定義重新調整。本文也提供了繡球菌門以下，各科各目及各屬間的檢索表供研究者參考。

關鍵詞：叢枝菌根、繡球菌門、檢索表。

前言

叢枝菌根菌 (arbuscular mycorrhizal fungi) 的研究，若從 1976 年 Dr. James Trappe 訪台引進菌根觀念與技術迄今，已逾 30 年。這期間我國的菌根研究在國立台灣大學森林系胡弘道教授、植物系陳瑞青教授、園藝系張喜寧教授、植物病理系曾顯雄教授等人及其弟子們的積極推動下，我國在菌根方面的研究曾有過蓬勃發展的階段。但近年來許多與菌根相關的教授們紛紛退休或年紀老邁，再加上欠缺政府的研究經費支持下，我國在菌根方面的研究可能因動能不足而逐漸式微。

由於分子生物學技術在生物領域的研究扮演著舉足輕重的腳色，藉由核醣體 DNA 序列 (rDNA sequence) 來判定親緣關係的技術，已廣泛應用在叢枝菌根菌的分類上。近 10 年來，隨著叢枝菌根菌培養技術的進步以及 rDNA 資料庫 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) 的建立與序列 (圖 1) 的比對，叢枝菌根菌的分類觀念與過去相較，已有顯著的差異。為此，筆者擬將目前叢枝菌根菌在分類上的觀念重新整理，冀望能拋磚引玉來引起台灣菌根學界的注意，重新點燃菌根研究的火苗。

過去叢枝菌根菌的分類常受制於繁殖技術等諸多門檻，沒有機會充分瞭解該類真菌的特徵，因此大多僅從土壤中所篩取的孢子或孢子果 (sporocarp) 等野外材料，進行形態特徵的描述。由於無法瞭解孢子的形成過程，常有瞎子摸象的情形發生。過去就曾發生同一菌種，以 2 種新種命名，甚至同時出現在同一期刊的尷尬 (例如：*Glomus leptotichum*, *Glomus fecundisporum*) (Schenck & Smith 1982)。*Acaulospora gerdemannii* 在 1979 年首度被命名之後 (Nicolson & Schenck 1979)，在 1984 年又被以 *Acaulospora appendicula* 重新命名 (Schenck *et al.* 1984)。更有趣的是，經由盆栽培養後，發現先前發表過的菌種 *A. gerdemannii* 竟然與 *G. leptotichum* 是同一菌種，也就是說同一種菌根菌卻可以形成 2 種不同的孢子型態。目前這種可產生 2 種類型孢子的叢枝菌根菌，已被重新歸類在 *Ambispora* 屬中 (Walker *et al.* 2007)。另外，Wu *et al.* (1995) 以新種發表 *Glomus chimonobambusae* 時，曾在論文中指出本菌種的內壁可與梅澤試劑 (Melzer's reagent) 反應 (染成粉紅色) 且沒有固定厚度 (amorphous)；以及發芽時，發芽管是自泡

投稿日期：2015 年 7 月 13 日；接受日期：2015 年 12 月 8 日。

* 通訊作者：linmay@tari.gov.tw

¹ 農委會農業試驗所農業化學組前副研究員。台灣 台中市。

² 農委會農業試驗所農業化學組助理研究員。台灣 台中市。

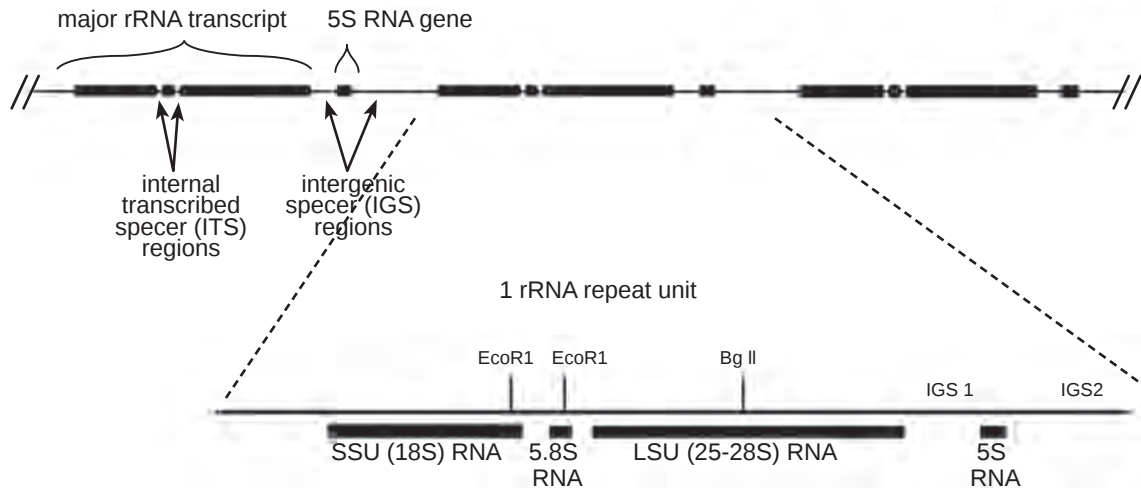


圖 1. 小次元體 (SSU)、大次元體 (LSU)、ITS (內部轉錄間隔)、IGS (間隔基因) 在 rDNA 的相對位置。

Fig. 1. The nuclear-encoded ribosomal RNA genes (rDNA) of fungi exist as a multiple-copy gene family comprised of small subunit (SSU), 5.8 S, large subunit (LSU) ribosomal DNA, intergenic spacer (IGS), and 5S ribosomal DNA arranged in a head-to-tail manner (<http://sites.biology.duke.edu/fungi/mycolab/primers.htm>).

子壁直接穿出，這種特殊發芽方式與傳統的 *Glomus* 屬不同。一般 *Glomus* 屬的真菌發芽時，發芽管是自接著菌絲 (attached hypha) 的管道中長出。後續的研究才發現 *G. chimonobambusae* 雖然形態像 *Glomus*，但是孢子內壁卻與無柄孢子屬 (*Acaulospora*)、盾蓋孢子屬 (*Scutellospora*) 類似，於孢子發芽時，與無柄孢子屬、盾蓋孢子屬一樣，會形成發芽包 (germination orb) 或發芽盾 (germ shield)。目前這類真菌因具有繡球孢子的外型，但卻擁有與無柄孢子屬、盾蓋孢子屬等類似的孢壁與發芽特徵，因此已被重新分類在 *Pacispora* 屬之下 (Oehl & Sieverding 2004)。

在過去的分類觀念，較強調以形態特徵作為屬的分類依據，例如：孢子有無菌絲柄 (attached hypha)、孢子發芽有無形成發芽盾、產孢的方式、孢子在產孢菌絲的相對位置等，但隨著時間與菌根知識的累積，科學家們已經瞭解到，過去作為屬的主要分類特徵，如今已不再適用。目前的 rDNA 序列的比對，解釋了許多叢枝菌根菌分類上的矛盾，同時也提供我們對叢枝菌根菌分類一個更合乎自然演化法則與親緣關係的瞭解。雖然現在叢枝菌根菌的分類是以分子生物學為基礎進行研究，但仍然脫離

不了對該菌的培養與形態的充分認識，這也是筆者寫下這篇文章的最大動機所在。本文將提供繡球菌門分類項下的所有各子單元之說明與雙叉檢索表 (附錄)，以利讀者檢索參考。

繡球菌門 (Glomeromycota) (Schüßler *et al.* 2001)

繡球菌門 (Schüßler *et al.* 2001) 這類真菌普遍被認為是絕對共生的；但也有例外，根據 Hildebrandt *et al.* (2002) 的報導，*Glomus intraradices* 可以在沒有宿主植物的情形下完成產孢。截至目前為止，只有一屬的叢枝菌根菌 (*Geosiphon*) 與藍綠藻 (*Nostoc*) 共生 (Schüßler 2002)，其餘皆與一般有胚植物 (embryophyte) 共生。除了陸地的維管束植物外，苔蘚類植物也可形成叢枝菌根。許多本門的真菌已確定可形成叢枝菌根，但也有許多只是從野外採集的材料中分離出孢子而已，其是否可形成叢枝菌根，則尚未可知。有些種迄今仍可培養在盆栽內，因此可提供活材料進行 DNA 分析；但有些則因研究人員的異動或其他原因而失去活性，無法提供 DNA 材料。若是來自野外的材料很多，則有機會採到足量的 DNA 材料進行分析；但仍有許多的種，因無法採得

DNA 材料，以致於真正的演化親緣關係，至今仍無法確定。

本門的真菌在過去，大多數是根據產自土壤或宿主 (host) 根內的孢子之形態來進行描述與命名。本門的真菌菌絲大多沒有隔板。形成孢子的方式，大多是在菌絲的末端膨大後，孢壁逐漸加厚累積而形成。孢子有時以隔板，孢壁直接加厚，或直接在孢子柄的空腔中沉積阻塞物來分隔孢子與其產孢菌絲。有些較複雜的孢子則是形成於膨大的囊袋 (saccul) 內或是形成於囊袋的柄內或柄的外側等。厚壁孢子產生於土壤中或偶而在地面上，可能是單一孢子，疏鬆的孢子堆或是緊密沒有包被 (peridium) 的孢子堆，也可能是具有包被包裹的孢子果。這些孢子果產生在土壤表層上，或接近土壤表層的土壤中或在植物根內。大小在 40–800 μm ，具有多層孢壁，含有上百個至上千個細胞核。本門含 1 個繡球菌綱 (Glomeromycetes) (Cavalier-Smith 1998)，4 個目：古生孢子菌目 (Archaeosporales)、類繡球菌目 (Paraglomerales)、繡球菌目 (Glomerales) 與多型孢子菌目 (Diversisporales) (圖 2) (Schüßler *et al.* 2001)。古生孢子菌目下分

3 個科 (Geosiphonaceae、Ambisporaceae、Archaeosporaceae)。類繡球菌目下有 1 個科 (Paraglomeraceae)。繡球菌目下則有 2 個科 (Glomeraceae 與 Claroideoglomeraceae)。多型孢子菌目下有 4 個科 (Gigasporaceae、Acaulosporaceae、Pacisporaceae 與 Diversisporaceae) (表 1)。

就整個演化樹 (圖 2) 來看，類繡球孢子目與古生孢子目應是較為原始的群體。它們都具有孢子無色，菌根染色不易等共同特徵。所產生的孢子以繡球型 (glomoid) 為主，但在 *Archaeospora* 和 *Ambispora* 兩者皆可產生類無柄孢子 (acaulosporoid)。只是這些類無柄孢子的內壁並不與梅澤試劑起反應 (無法染上顏色)。*Archaeospora* 的孢子似乎為演化成無柄孢子屬與內柄生孢子屬的過渡階段，目前本屬有 2 個種 (*Archaeospora trappei*, *Archaeospora schenckii*)，依其形態特徵曾分別被命名為 *Acaulospora trappei* 和 *Entrophospora schenckii*。內柄生孢子屬雖然目前暫時與無柄孢子屬合併，但 *Entrophospora infrequens* 的定位尚未明確，有待後續更多的菌種材料加入分析後方能確定。

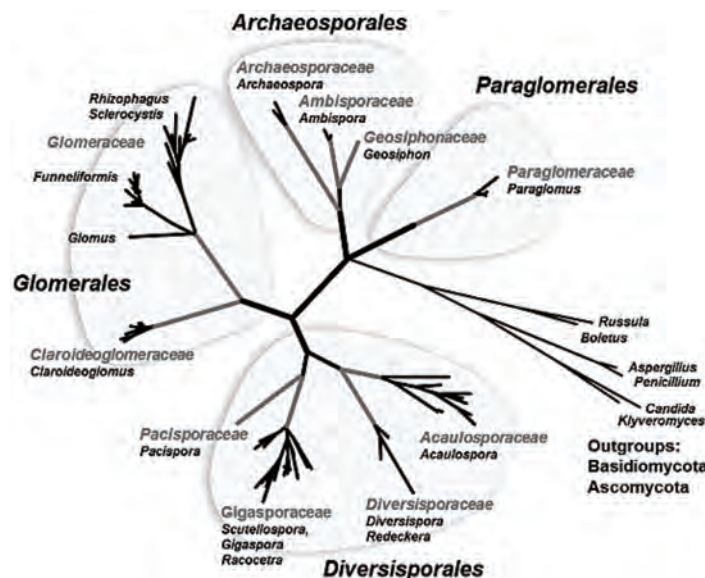


圖 2. 繡球菌門所屬 4 個目及各科間的關係。

Fig. 2. Four orders of Glomeromycota and their inter-relationships (<http://schuessler.userweb.mwn.de/geosiphon/geosiphon.html>).

表 1. 目前普遍被接受的繡球菌門 (Glomeromycota) 分類單元。

Table 1. The most recent classification of Glomeromycota and its taxa^z.

Phylum <i>Glomeromycota</i>		
Class <i>Glomeromycetes</i>		
Order (4)	Family (10)	Genus (17)
<i>Glomerales</i>	<i>Glomeraceae</i>	<i>Glomus</i> <i>Funneliformis</i> <i>Rhizophagus</i> <i>Sclerocystis</i> <i>Septoglomus</i>
	<i>Claroideoglomeraceae</i>	<i>Claroideoglomus</i>
<i>Diversisporales</i>	<i>Gigasporaceae</i>	<i>Gigaspora</i> <i>Racocetra</i> <i>Cetraspora</i> <i>Dentiscutata</i> <i>Scutellospora</i>
	<i>Acaulosporaceae</i>	<i>Acaulospora</i>
	<i>Pacisporaceae</i>	<i>Pacispora</i>
	<i>Diversisporaceae</i>	<i>Diversispora</i> <i>Redeckera</i>
	<i>Geosiphonaceae</i>	<i>Geosiphon</i>
<i>Archaeosporales</i>	<i>Ambisporaceae</i>	<i>Ambispora</i>
	<i>Archaeosporaceae</i>	<i>Archaeospora</i>
<i>Paraglomerales</i>	<i>Paraglomeraceae</i>	<i>Paraglomus</i>

^z Redecker *et al.* (2013); INVAM (<http://invam.wvu.edu/the-fungi/classification>).

繡球菌目 (Glomerales) (Morton & Benny 1990)

本目之菌種大多數產孢於地下，有時在土壤表層；可與植物形成內生菌根或類共生菌根，產生孢子、囊泡 (vesicle) 或叢枝體 (arbuscule)；營養菌絲大多沒有隔板，但在菌絲受傷為避免細胞質流失或產生休眠孢子時會形成隔板；無性生殖於菌絲末端或有時在菌絲間形成孢子；孢子單一或形成孢子堆或孢子果；本目與其他形成叢枝菌根的真菌鑑別，主要是根據其 rRNA 的小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 YTRRY/2-5/RYYARGTYGN-CARCTTCTTAGAGGGACTATCGGTIGTYTA-ACCGRTGG。

本序列與酵母菌的同源位置 (homologous position) 1353 相當 (*Saccharomyces cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353)。下標線所示核苷酸序列為繡球菌目特有。上述標誌序列中的數字/(2-5)/代表鹼基有缺失的數目。

繡球菌科 (Glomeraceae) (Pirozynski & Dalpé 1989; Walker & Schüßler 2004)

本科孢子繡球形，產生於地表或接近地表的土壤中；產生單一孢子、或形成孢子堆、或產生於具有包被或沒有包被的孢子果中；其 rRNA 小次元體 (SSU) 基因的標誌序列為 TGTYADGGCAYYRCACYGG。菌根的特徵為胞內叢枝體一般可被酸性染劑如錐蟲藍 (trypan blue) 染成深藍色。根內囊泡是否會形成，取決於叢枝菌根真菌的種類與形成菌根時土壤環境的變化等因素。當大量形成囊泡時，囊泡可能集中於侵入點附近，但也可能廣泛分散於菌根內。這些囊泡大多呈長橢圓形，且被染劑染成深色。在菌根發育階段的後期，或是當田間的根部失去養分吸收能力且逐漸老化的時候，根內會有較多的囊泡出現。根內菌絲在侵入點附近會有菌絲捲或分叉的現象。當菌絲在根內拓殖的時候，常呈互相平行或與根軸平行的方式前進，1.5–4 μm 寬。菌絲與菌絲間

常呈「H」型相互連結，且可被酸性染劑（如錐蟲藍）深深著色。根外菌絲常因不同菌種而有不同的數量、分布與形態的差異。無性孢子或單獨產生，或聚集成堆，或產生於雜亂的菌絲團中，或形成於高度秩序化的菌絲團中。孢子壁層層加厚且常與接著菌絲壁（subtending hypha）相連。孢子也可形成於根內，可能是由根內囊泡壁加厚後轉化為孢子。大多數的孢子是形成於菌絲的末端，但也有孢子形成於菌絲間的少數特例。例如：*Glomus multicaulis*，*Glomus formosanum*（圖 3）（Wu & Chen 1986）孢子的兩端各有 1 到 2 條接著菌絲。孢子的內含物與接著菌絲的隔離可經由不同的機制來完成，例如：不定型的塞子（plug），隔板，層壁（孢壁的組成之一）的內層，或直接由層壁逐漸加厚後將接著菌絲的內腔封住等。大多數本科菌種的孢壁多具有黏質的外層，是年輕菌絲壁與年輕孢壁的主要成分，可被梅澤試劑染成粉紅色或紅紫色（圖 4）。此外，在孢子黏質外壁的下方還有 1 個較堅硬的內層（或層壁），這內層與接著菌絲壁相連。在這堅硬的孢壁的內層下方可能還有 1 層具有彈性的薄膜層，當孢子被壓破時，會與堅硬的內層分離。本科的孢子發芽時，其發芽管會自接著菌絲的內腔向外延伸長出（圖 5）。

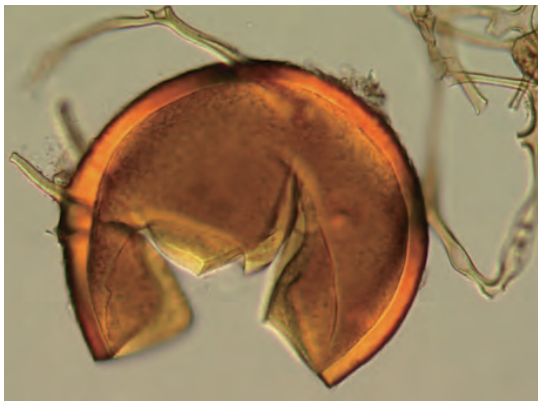


圖 3. 發現於台灣的繡球菌屬新種 *Glomus formosanum*，孢子具有 1-4 枝的接著菌絲。

Fig. 3. *Glomus formosanum*, a new species originally recovered in Taiwan. Note its spore with 1-4 attached hyphae (Scale bar = 15 μ m).

繡球孢子屬 (*Glomus*) (Tulasne & C. Tulasne 1845; Walker & Schüßler 2004)

孢子繡球狀；產生於地表或接近於地表的土壤中；可能產生於具有包被或被部分菌絲包裹的孢子果中，也可能單獨，或聚集成堆於土壤或其他基質上（圖 6、圖 7）。其 rRNA



圖 4. *Glomus hoi* 孢子的黏質外層與接著菌絲可被梅澤試劑染成紅紫色。

Fig. 4. The spores of *Glomus hoi*. Note the outer mucilaginous layer of spores and their subtending hyphae stained reddish purple in Melzer's reagent (Scale bar = 40 μ m).



圖 5. *Funnelliformis mosseae* 孢子發芽時，雙叉分枝的發芽管自接著菌絲長出。

Fig. 5. The spore germination of *Funnelliformis mosseae*. Note the dichotomous branches of germ tube extending out of attached hypha (Scale bar = 150 μ m).



圖 6. 繡球菌屬的產孢過程。

Fig. 6. The spore ontogeny of *Glomus* (<http://invam.wvu.edu/the-fungi/classification/glomaceae/glomus>).

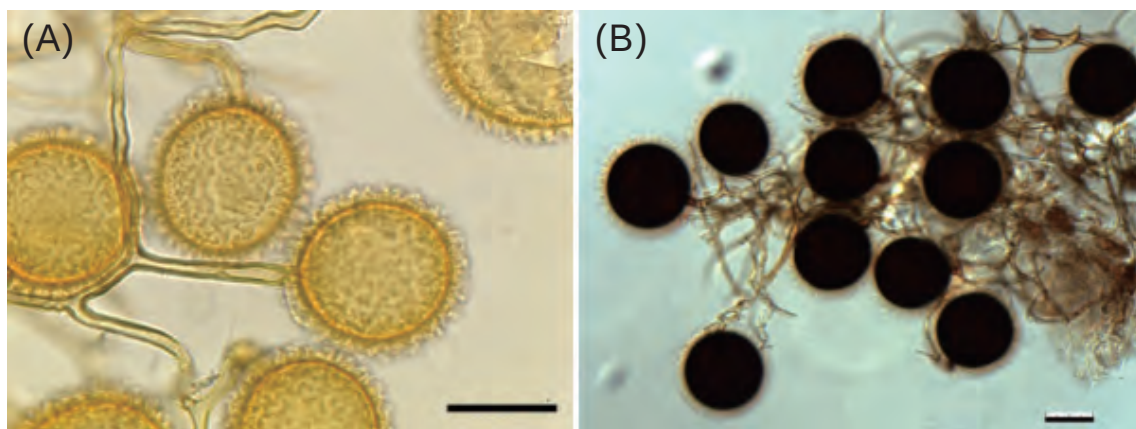


圖 7. *Glomus pansihalos* 常見於花蓮海邊植被的根圈土壤 (A) 及老鼠的腸道 (B) 中。

Fig. 7. *Glomus pansihalos* was frequently found in the (A) rhizosphere of beach plants and in the (B) intestinal tracts of mouse in Hualien area, Taiwan (Scale bar = 100 μ m).

次元體 (SSU) 基因的標誌序列為 GGTAC-GYACTGGTATCATTGG 和 TCGGCTGTA-AAAGGCYYTTG。該兩段序列為本屬所特有。

漏斗狀孢子屬 (*Funneliformis*) (Walker & Schüßler 2004)

本屬產生有顏色的孢子；孢子單獨產生於土壤中，或聚集成堆 (1–20 個孢子)，四周有粗菌絲網包裹；孢子基部如漏斗狀，孢壁 2–3 層，外壁透明且隨著孢子的成熟而逐漸脫離，孢子通常在孢子基部的下緣有一隔板；孢子形

成的方式與繡球孢子屬同 (圖 8)；其 rRNA 小次元體 (SSU) 基因的標誌序列為 CGGTCAT-GCCGTTGGTATGY。該段序列為本屬所特有。

根生孢子屬 (*Rhizophagus*) (Walker & Schüßler 2004)

繡球狀孢子單獨產生於土壤中，或成團聚集於土壤或根內；除了囊泡形成 (在侵入點時) 較其他叢枝菌根菌早之外，也形成典型叢枝菌根。孢子形成的方式與繡球孢子屬同。在台灣常見的 *Glomus intraradices*、*Glomus clarum*

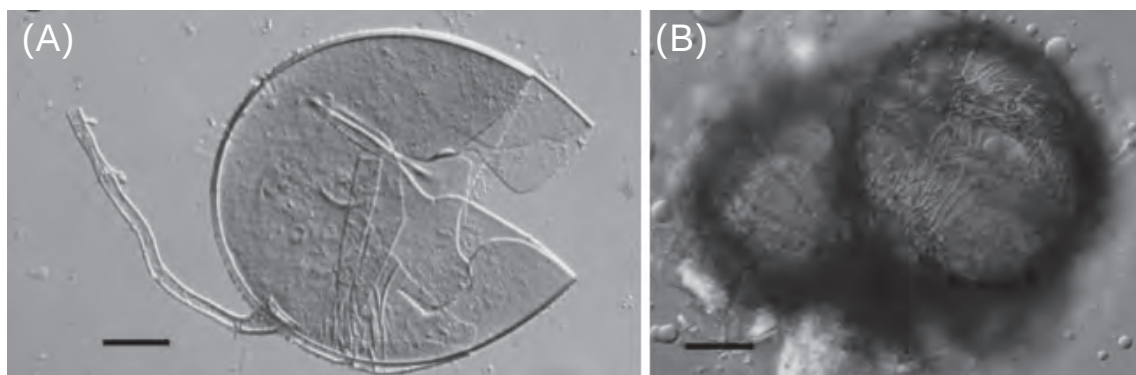


圖 8. (A) 在台灣常見的 *Glomus mosseae* 如今已更名為 *Funneliformis mosseae*。(B) *Funneliformis mosseae* 的孢子果，孢被菌絲可被梅澤試劑染成紅褐色。

Fig. 8. (A) *Glomus mosseae* is very common in Taiwan, and now renamed as *Funneliformis mosseae*. (B) The sporocarp of *F. mosseae*. Note the peridial hyphae stained reddish brown in Melzer's reagent (Scale bar = 50 μ m).

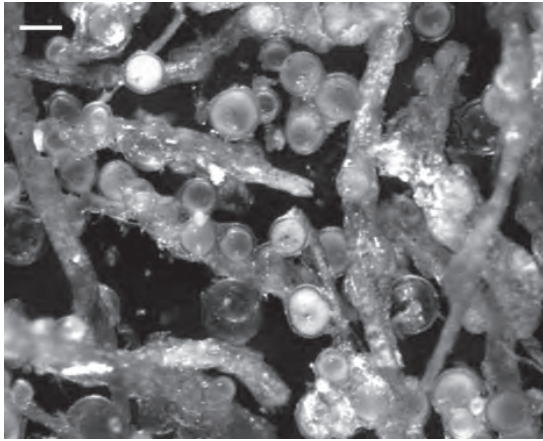


圖 9. 產孢於根內的 *Rhizophagus clarus*。

Fig. 9. The spores of *Rhizophagus clarus* produced within plant roots (Scale bar = 150 μm).

(圖 9) 及 *Glomus manihotis* 如今已分別更名為 *Rhizophagus intraradices*、*Rhizophagus clarus* (圖 9) 及 *Rhizophagus manihotis*。

硬囊孢子屬 (*Sclerocystis*) (Berkeley & Broome 1873)

本屬皆產生孢子果 (圖 10、圖 11)；孢子果為球形、亞球形或半球形；具包被或裸露，具 1 或多枝菌絲柄；厚壁孢子自孢子果中心叢向外形成；孢子與孢子緊緊相鄰成 1 層；中心

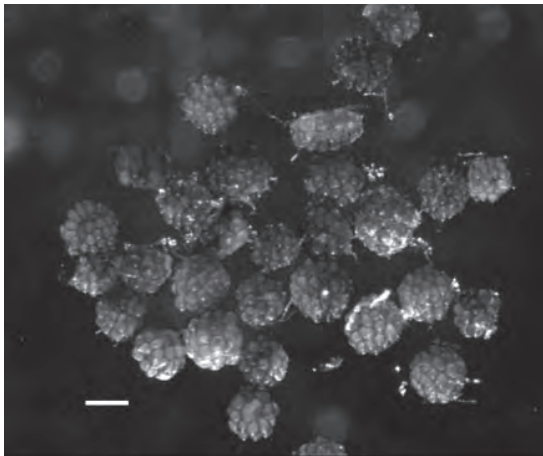


圖 10. *Sclerocystis sinuosa* 的孢子果。

Fig. 10. Sporocarps of *Sclerocystis sinuosa* (Scale bar = 300 μm).

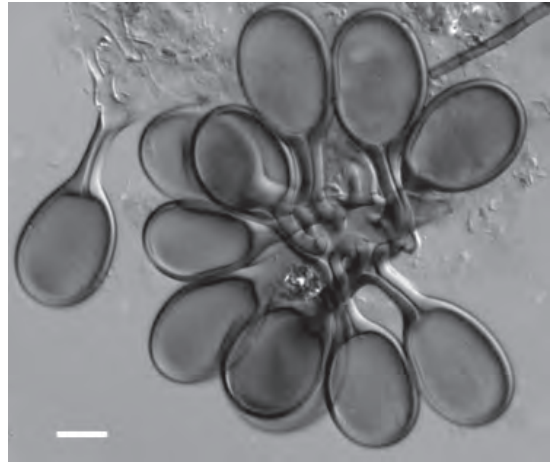


圖 11. *Sclerocystis rubiformis* 的孢子果。

Fig. 11. Sporocarp of *Sclerocystis rubiformis* (Scale bar = 20 μm).

叢菌絲由寬及厚壁星狀菌絲交錯組成；厚壁孢子自孢子果內同步或不同步形成；側枝常形成於孢子的底部，可轉化成孢子或孢間菌絲 (paraphysis-like structure)。本屬形成典型叢枝菌根 (Wu 1993)。

隔膜繡球孢子屬 (*Septoglomus*) (Oehl *et al.* 2011)

本屬產生有顏色的孢子，單獨或疏鬆成堆，產生於土壤中；接著菌絲與孢子的層壁 (lamine layer) 顏色相同，呈管狀，在孢子基部略為窄縮或放寬如漏斗型；隔板 (但有時無) 經常形成近孢子基部處。形成典型叢枝菌根。在台灣常見的 *Glomus constrictum* (圖 12) 與 *Glomus deserticola* 如今已分別更名為 *Septoglomus constrictum* (圖 12) 與 *Septoglomus deserticola*。

進化繡球孢子科 (Claroideoglomeraceae) (Walker & Schüßler 2004)

本科含 1 個屬，(*Claroideoglomus* 進化孢子屬)；形成典型的繡球型孢子；孢壁通常有 3 層；外層會脫離且可與梅澤試劑反應呈粉紅或紫色；中層為半柔軟的層壁 (laminated layer)；內層較薄緊貼著層壁，在接著菌絲內形成隔板；孢子成熟後似「內孢子」；本科的菌種

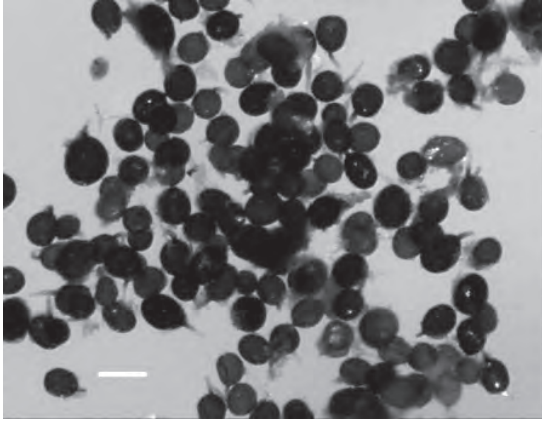


圖 12. 台灣常見的 *Septoglomus constrictum* (= *Glomus constrictum*)。

Fig. 12. *Septoglomus constrictum* (= *Glomus constrictum*), one of the common species in Taiwan (Scale bar = 200 μ m).

主要依據孢子大小與中間層壁的顏色來區分；形成典型叢枝菌根；本科的菌種以前皆歸類在繡球孢子屬內，但因本科菌種的 rRNA 小次元體 (SSU) 基因的序列 (CAGYYGGGRAAC-CRACTAAA; ATTKRCACATCGGTCTGTC-CYTAAGGGGYATGAACYRGTGTAGTSA; TAAAYRGGACGGCATGATTCTATT) 分析結果將其與繡球孢子屬分離並獨立成一進化枝 (clade)。

進化繡球孢子屬 (*Claroideoglomus*) (Walker & Schüßler 2004)

本屬的產孢方式與繡球孢子屬相似，經由菌絲末端膨大後，孢壁再逐漸加厚形成孢子；孢子的外壁常因孢子老化後脫落；在形態上，黏質外壁是孢子最初成形時的第 1 層孢壁，常有有機物質會堆積其上；接著菌絲壁與孢子壁的形成是同步的，孢子壁的形成物質在接著菌絲壁上也可看到；有些菌種其成熟孢子的接著菌絲壁因為太薄了，以致於無法分辨或區隔；本屬特有的 rRNA 小次元體 (SSU) 基因的序列為 CAGYTGGGRAACCRCTAAA; ATTKRCACATCGGTCTGTC。在台灣常見的 *Glomus claroideum* 與 *Glomus etunicatum* (圖 13) 如今已分別更名為 *Claroideoglomus*

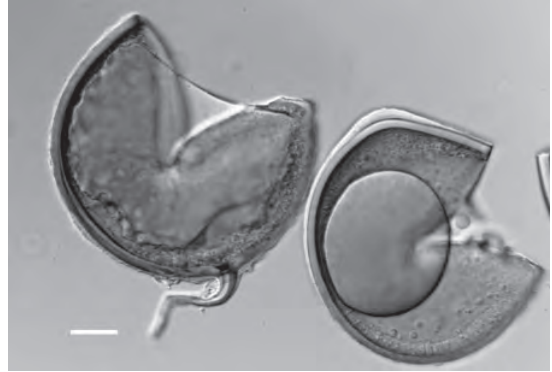


圖 13. 台灣常見菌種 *Claroideoglomus etunicatum* (= *Glomus etunicatum*)。

Fig. 13. *Claroideoglomus etunicatum* (= *Glomus etunicatum*), one of the common species in Taiwan (Scale bar = 20 μ m).

claroideum 與 *Claroideoglomus etunicatum* (圖 13)。

多型孢子菌目 (Diversisporales) (Schüßler *et al.* 2001)

本目為地下生真菌；內生菌根具叢枝體，但通常無囊泡；有或無地下生輔助細胞 (auxiliary cell)；於產孢囊泡 (sporiferous saccule) 內產生類似無柄孢子屬的孢子 (acaulosporoid spore) (Morton & Redecker 2001)，或於產孢菌絲 (sporiferous hypha) 的囊狀基座產生類似巨大孢子屬的孢子 (gigasporoid spore)，或於菌絲末端的囊泡壁逐漸加厚後產生似繡球孢子屬的孢子 (glomoid spore)；與其他叢枝菌根菌不同之處在於擁有 (1) rRNA 小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 YVRRYW/1-5/NGYYGB，本序列與酵母菌的同源位置 658 相當 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353)。(2) rRNA 小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 GTYARDYHMHYY/2-4/GRADRKKGWC-RAC，本序列與酵母菌的同源位置 1346 相當 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353)。下標線所示核苷酸序列為多型孢子目所特有。

巨大孢子科 (Gigasporaceae) (Morton & Benny 1990)

孢子單獨形成於土壤中或少數種可形成

於根內；孢子自接著菌絲末端膨大的產孢細胞 (sporogenous cell) 發育而成 (圖 14)；所有本科真菌的孢壁 (spore wall)，由 1 個堅硬或半堅硬的層壁 (laminated wall)，1 個永久外壁及 1 個薄內壁組成；孢子可能只具有 1 個孢壁 (*Gigaspora* 屬)；或除孢壁外，還有 1 到 2 個雙層 (bilayered) 的發芽壁 (germinal wall) (圖 15)；孢子發芽時，若無發芽壁，發芽管可以直接自孢壁穿出；或是在發芽壁的最內層所形成的發芽盾，長出發芽管後，穿出孢壁；發芽壁的發育完全獨立，與孢壁的形成無關；輔助細胞 (auxiliary cell) 可自發芽管長出，或是自菌根的根外菌絲長出；輔助細胞會形成疏鬆的聚集；輔助細胞為球形或不規則形，其表面可能平滑或有刺狀突起；輔助細胞在拓殖菌根初期很多，但隨著產孢之後而數量逐漸減少；菌根內菌絲網由管狀菌絲組成，在酸性染劑中著



圖 14. 巨大孢子屬的產孢過程。

Fig. 14. The spore ontogeny of *Gigaspora* (<http://invam.wvu.edu/the-fungi/classification/gigasporaceae/gigaspora>).

色深；根內菌絲在盆栽植物根內分布廣且多，特別是在宿主植物老化時；菌絲生長不規則，菌絲卷常在感染點 (infection point) 附近形成，但也可能出現在所有拓殖區域 (colonization area)；叢枝體常有較粗的主幹，在透氣良好的土壤中，於草本植物的根內形成 Arum 型的叢枝體多於 Paris 型的叢枝體。根外菌絲透明到暗褐色，常有些區域的菌絲呈不規則或膨大；菌絲壁薄且短暫的菌絲也常出現在土壤或根器官培養中。本科目前有 5 個屬 (*Gigaspora*, *Scutellospora*, *Racocetra*, *Cetraspora*, and *Dentiscutata*) (Oehl *et al.* 2008; Redecker *et al.* 2013)。除 *Gigaspora* 屬之外，其餘的 4 個屬皆具有 1 到 2 個雙層的發芽壁 (圖 15)，本科各屬的定義由於形態特徵與 rDNA 序列差異尚未得到滿意的支撐，雖然仍有些意見分歧 (Morton & Msiska 2010)，但仍維持這 5 個屬的分類 (<http://invam.wvu.edu/the-fungi/classification/gigasporaceae>)。有關詳細的各屬分類與檢索表可參考 Oehl *et al.* (2008) 的論文。

巨大孢子屬 (*Gigaspora*) (Gerdemann & Trappe 1974)

孢子表面平滑沒有突起；孢子含有 1 個雙層孢壁 (spore wall)，內層的孢壁會隨著孢子的成熟而逐漸加厚成層壁 (圖 16)。在孢子發

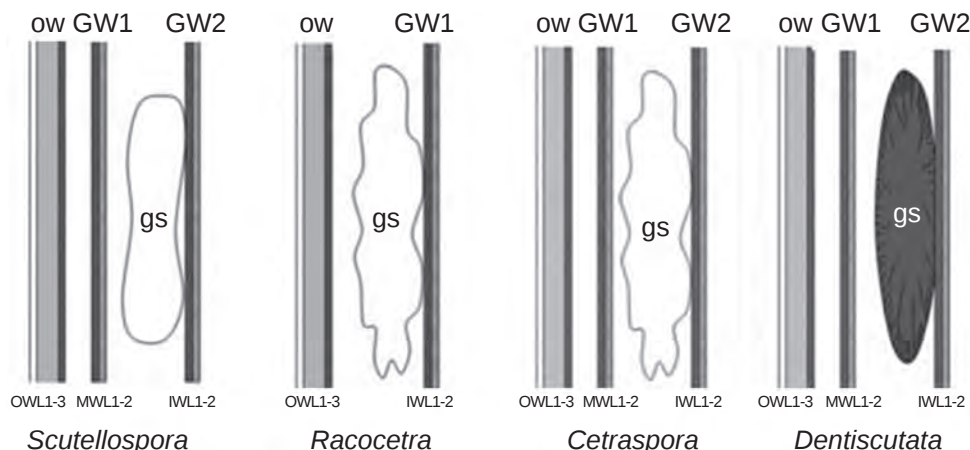


圖 15. *Scutellospora*、*Racocetra*、*Cetraspora* 和 *Dentiscutata* 屬的孢壁構造比較 (Oehl *et al.* 2008)。

Fig. 15. Wall structure comparison among the genera of *Scutellospora*, *Racocetra*, *Cetraspora*, and *Dentiscutata* (Oehl *et al.* 2008).

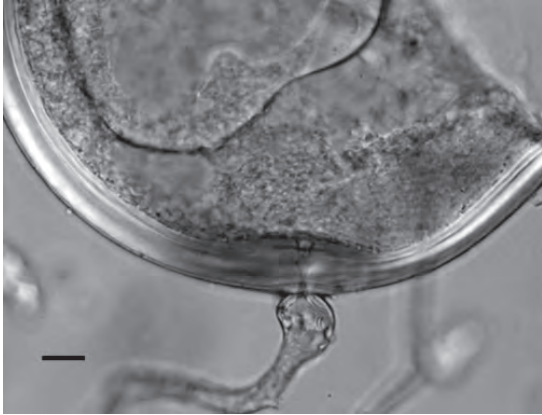


圖 16. 巨大孢子屬 (*Gigaspora margarita*) 的孢壁構造。

Fig. 16. The spore wall of *Gigaspora margarita* (Scale bar = 20 μ m).

芽時，會在層壁靠近細胞質端，再形成另一細薄的內壁，內壁靠細胞質端有瘤狀物出現；發芽管一至多枝，自層壁 (laminated wall) 最內層的疣狀層長出；薄壁的輔助細胞常長在接近根表面的土壤中，其表面具刺狀突起 (圖 17)。

曲折盾孢子屬 (*Racocetra*) (Oehl *et al.* 2008)

本屬孢子從平面上觀其發芽盾呈波浪狀曲折紋路而得名。孢子含有 1 個孢壁及 1 個

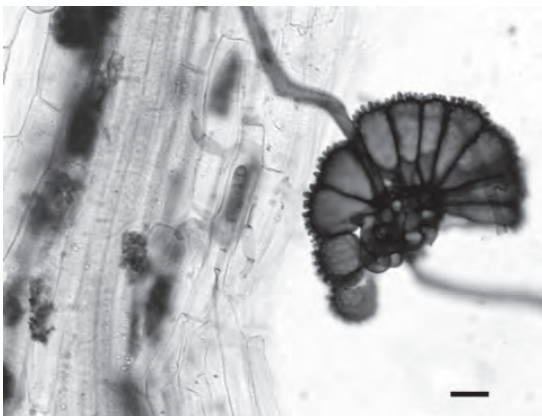


圖 17. 巨大孢子屬的輔助細胞具有刺狀突起。

Fig. 17. The auxiliary cells of *Gigaspora*. Notes its surface with narrow projections (Scale bar = 20 μ m).

雙層的發芽壁 (圖 15、圖 18)；孢壁含有 2 個到 3 個堅硬的壁層，其中最外層可能平滑或有紋飾；孢子顏色廣泛，從白色到暗紅黑色；二或更多的發芽管自發芽盾中產生；發芽盾形成於發芽壁之上 (非靠近細胞質的那一面) (圖 18)；輔助細胞自發芽管的分支或根外菌絲長出；輔助細胞的表面凹凸波浪型或鈍狀突起。在台灣常見的 *Scutellospora fulgida* (圖 18)，*Scutellospora gregaria*、*Scutellospora persica* 及 *Scutellospora verrucosa*，如今已分別更名為 *Racocetra fulgida* (圖 18)，*Racocetra gregaria*、*Racocetra persica* 及 *Racocetra verrucosa*。

淡盾孢子屬 (*Cetraspora*) (Oehl *et al.* 2008)

孢子表面平滑或具有紋飾；孢子具有 1 個雙層的孢壁 (SW) 及 2 個雙層的發芽壁 (GW) (圖 15、圖 19)；發芽管形成於 1 個永固的扁形發芽盾，發芽盾總是與最內層的發芽壁相連；發芽盾無色，或淡黃色；薄壁的輔助細胞，平滑或具有波浪狀突起；輔助細胞常形成於接近根表面的菌絲。

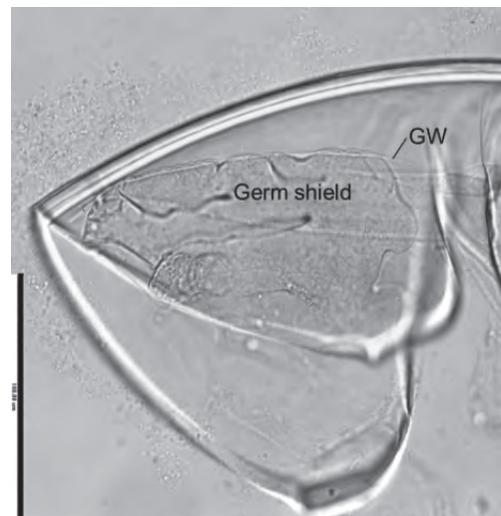


圖 18. *Racocetra fulgida* 的發芽盾 (germ shield) 形成於孢壁與內發芽壁 (GW) 之間。

Fig. 18. Germ shield of *Racocetra fulgida*, formed between spore wall and a germinal wall (GW) (Scale bar = 100 μ m).

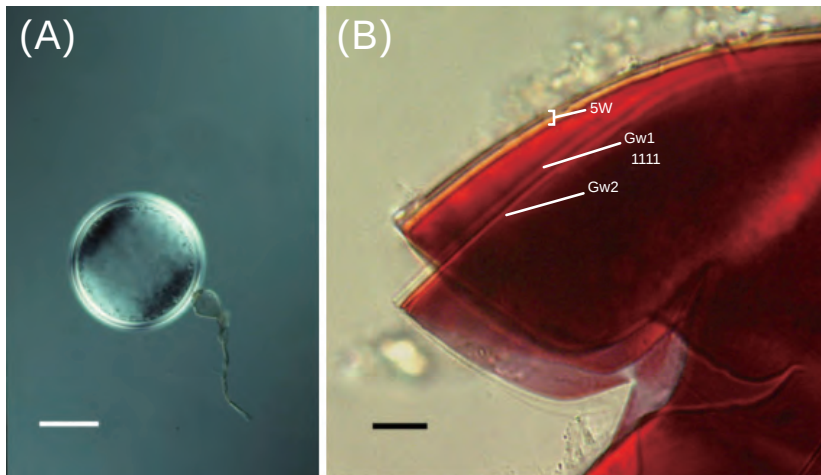


圖 19. (A) 台灣常見的 *Cetraspora pellucida*。(B) 孢壁內層可被梅澤試劑染成紅紫色，第 2 個發芽壁 (Gw2) 也可被梅澤試劑染成紅紫色。

Fig. 19. (A) The spore of *Cetraspora pellucid* (Scale bar = 100 μ m). (B) Note the inner layer of spore wall (SW) stained reddish purple in Melzer's reagent, and the inner germinal wall (GW2) stained reddish purple in Melzer's reagent too (Scale bar = 30 μ m).

裂緣盾蓋孢子屬 (*Dentiscutata*) (Oehl *et al.* 2011)

孢子表面平滑或具有紋飾；孢子具有 1 個雙層的孢壁 (SW) 及 2 個雙層的發芽壁 (GW) (圖 15、圖 20)；發芽管形成於 1 個永固的扁形發芽盾，發芽盾總是與最內層的發芽壁相連；發芽盾的外緣常有鋸齒狀的裂紋；薄壁的輔助細胞，平滑或具有波浪狀突起；輔助細胞常形成於接近根表面的菌絲。形成典型的叢枝菌根。本屬在台灣常見的菌種有 *Dentiscutata heterogama* (圖 20) 及 *Dentiscutata nigra*。這些菌種常見於海邊的植物根圈土壤中。

盾蓋孢子屬 (*Scutellospora*) (Walker & Sanders 1986)

孢子具有 1 個孢壁及 2 個雙層發芽壁；孢壁由 2 個到 3 個永久層組成，孢壁的外層和 (或) 層壁可能平滑或具有突起等紋飾；孢子的顏色範圍廣，從白色到暗紅黑色；具有 1 到多枝來自發芽盾的發芽管；發芽盾形成於最接近孢子細胞質的內層發芽壁的表面；在可形成發芽盾的發芽壁與孢壁之間仍存在 1 個到 2 個柔軟的發芽壁。輔助細胞來自於孢子的發芽管和

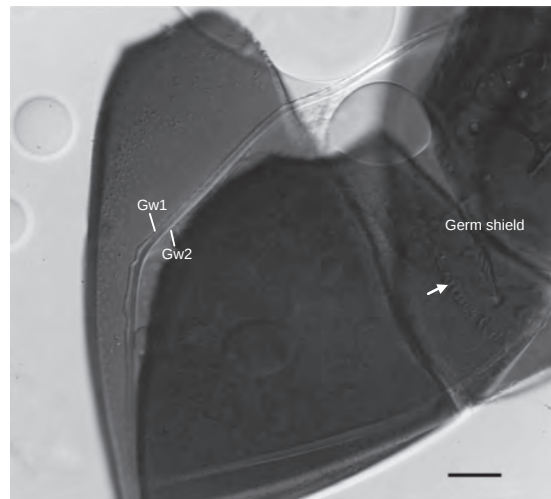


圖 20. 台灣海邊植物根圈土壤中常見的 *Dentiscutata heterogama*。箭頭所示為裂紋狀發芽盾 (Germ shield)。Gw1、Gw2 為兩個雙層的發芽壁。

Fig. 20. One of the common species in the rhizosphere of beach plants, *Dentiscutata heterogama*. Note the dentate germ shield (arrow) and two bi-layered germinal walls (Gw1, Gw2) (Scale bar = 10 μ m).

根外菌絲，會糾結成堆；輔助細胞的表面幾乎平滑，或有微波浪狀的突起。台灣常見的菌種有 *Scutellospora calospora*。

無柄孢子科 (Acaulosporaceae) (Morton & Benny 1990)

本科的孢子均產生在產孢囊泡 (sporiferous saccule) 的柄 (接著菌絲) 內或柄上，其孢子形成的過程均是一致的 (圖 21)；一開始先形成產孢囊泡，最後產生完整分化的孢子；孢子具有 1 個雙層的孢壁，1 個透明雙層的外柔軟壁 (發芽壁 1) 及 1 個透明雙層的柔軟內壁 (發芽壁 2)；孢子發育完成後，發芽包 (germination orb) 總在這內壁 (發芽壁 2) 上形成；孢子壁的外層是來自於產孢囊泡的壁，該壁隨著時間會逐漸分解脫落，所以最終孢子形成之後，沒有任何接著菌絲；整個孢子是無柄的；孢子的內含物與產孢囊泡柄分隔是由於孢壁的第 2 層 (層壁) 向內堆積後形成；產孢囊泡柄與孢子接觸的區域，因為留有一道圓形或卵圓形脊狀痕跡，稱之為產孢疤痕 (cicatrix)；孢壁的第 2 層是層壁，該壁因菌種的不同而有不同的顏色與紋飾；有些種可能有第 3 層緊貼著層壁，可以利用梅澤試劑來進一步區分出來；發芽管是自圓形發芽包長出，源自於孢子內的發芽壁，透明且常被孢子內的油滴所掩蓋，但在老孢子則因內含物清澈而容易被觀察到。

無柄孢子屬 (*Acaulospora*) (Gerdemann & Trappe 1974)

本屬早期定義為可將孢子產生在產孢囊泡

柄的側面的菌種，但現在分類已將內柄生孢子屬 (*Entrophospora*) 與無柄生孢子屬 (*Acaulospora*) 合併，因為內柄生孢子 'entrophosporoid spore' 被視為趨同演化的性狀。在過去 *Entrophospora*、*Acaulospora* 兩屬的差異僅在於孢子在產孢囊泡上的位置不同而已。事實上，在產孢囊泡柄內產孢的特性在演化上出現多次，並不能定義為單源演化的結果，這種產孢特性應是一種趨同演化的產物。因為在 SSU 及 LSU 的 rDNA 序列分析指出 *Entrophospora kentiensis* (圖 22)、*Entrophospora Columbiana* 等與其他的 *Acaulospora* 屬類似；另 *Entrophospora schenckii* 則與 *Archaeospora* 屬近似。在台灣酸性森林土壤中常見的 *Entrophospora infrequens* (圖 23)，目前因 rDNA 序列的分析與其他的 *Entrophospora* 與 *Acaulospora* 屬不同，暫時保留在 *Entrophospora* 屬中。

和平孢子科 (Pacisporaceae) (Walker *et al.* 2004)

本科唯一的屬，和平孢子屬 (*Pacispora*) 在 2004 年由 Oehl 和 Sieverding 兩人所命名。Walker & Schüßler (2004) 稍後也發表了類似的分系觀念，將本屬歸類於 Gerdemanniaceae 科和 *Gerdemannia* 屬 (Walker *et al.* 2004)。但根據命名法這一新的科名與屬名均屬無效的命名。可是當時 Oehl & Sieverding (2004) 並未

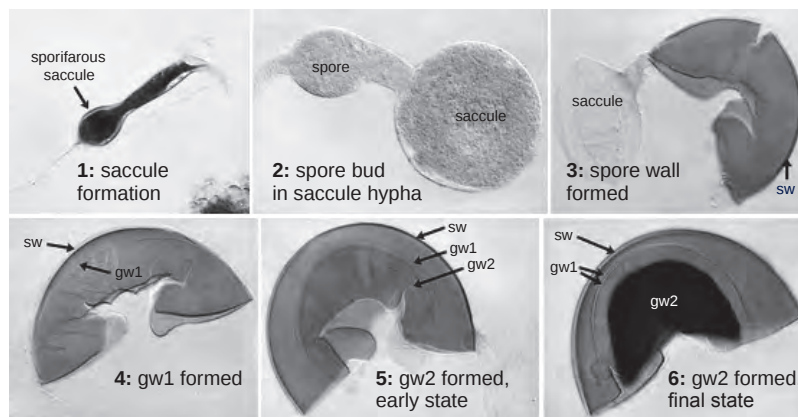


圖 21. *Acaulospora colombiana* 產孢與各層壁的發育過程。

Fig. 21. The spore ontogeny and wall development of *Acaulospora colombiana* (<http://invam.wvu.edu/the-fungi/classification/acaulosporaceae>).

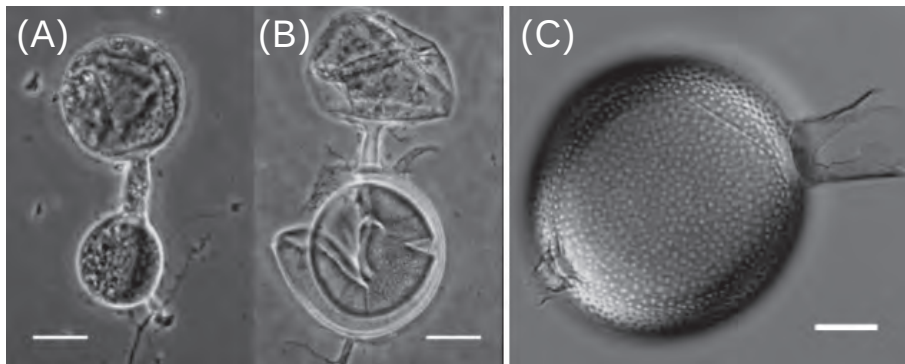


圖 22. 在台灣所發現的 *Entrophospora kentinensis*，如今已更名為 *Acaulospora kentinensis*。(A) 產孢囊泡的細胞質向下移動，菌絲柄膨大。(B) 成熟的孢子(已壓破)形成於產孢囊泡柄內。(C) 成熟未壓破的孢子，尚可見到左右各一個產孢疤痕。

Fig. 22. *Entrophospora kentinensis*, originally described from Taiwan, now renamed as *Acaulospora kentinensis*. (A) The cytoplasm contents of sporiferous saccule was empty, and the saccule stalk getting swollen (Scale bar = 50 μ m). (B) A mature spore (broken one) formed within the stalk of sporiferous saccule (Scale bar = 50 μ m). (C) A mature spore showing two cicatrices (Scale bar = 25 μ m).

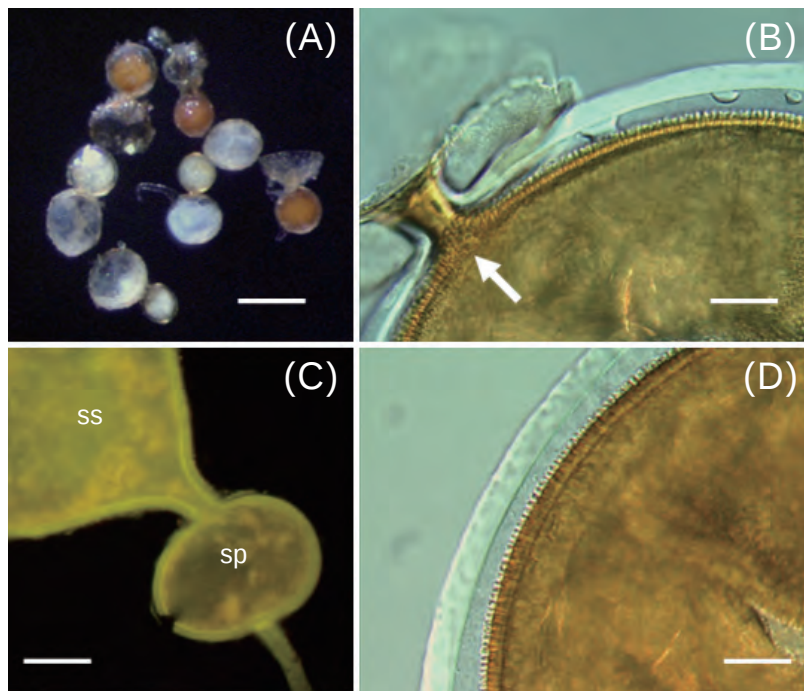


圖 23. 台灣酸性森林土壤中常見的 *Entrophospora infrequens*。(A) 產孢囊泡(白色)與孢子(褐色)。(B) 孢子壁褐色物質仍部分停留在產孢囊泡的頸部，形成「瓶塞」(arrow)。(C) 在紫外線螢光顯微鏡下觀察可見產孢囊泡(SS)壁與孢子(SP)壁(下部圓形)相連。孢子形成於囊泡柄內。(D) 產孢囊泡壁透明無色，孢子壁褐色表面具鈍刺狀突起。

Fig. 23. *Entrophospora infrequens*, one of the common species in Taiwan forest soil. (A) Sporiferous saccule (white) and spore (brown) (Scale bar = 250 μ m). (B) Brown wall material accumulated in the neck of sporiferous saccule (SS) forming a 'plug' (arrow) (Scale bar = 20 μ m). (C) Under ultraviolet fluorescent microscope, showing that spore (SP) was formed inside the neck of SS. Outer spore wall interconnected with SS wall (Scale bar = 50 μ m). (D) Wall of SS, hyaline, and spore wall brown, with projections (Scale bar = 20 μ m).

主張新的科名來安置和平孢子屬，於是 Walker & Schüßler 在同一年，根據合法命名的和平孢子屬 (*Pacispora*) 的特徵，再提出和平孢子科 (*Pacisporaceae*) 的命名。本科產生似繡球孢子 (glomoid spores)，但孢子有 2 個壁群，其中至少有 1 個彈性的發芽壁；發芽時在發芽壁上形成發芽包 (圖 24)。

和平孢子屬 (*Pacispora*) (Oehl & Sieverding 2004)

本屬不產生孢子果；孢子具有獨特的型態特徵；孢子具有 1 個多層的孢壁以及 1 個厚而半柔軟的內發芽壁；本發芽壁上可形成發芽包；形成典型的囊叢枝菌根 (圖 24、圖 25)。本屬目前有 6 個種，原先是歸類在繡球孢子屬 (*Glomus*)，因為這些菌種均有繡球孢子屬的特徵；可是除此之外，這 6 個種卻擁有半柔軟的發芽壁以及與無柄孢子科 (*Acaulosporaceae*) 和巨大孢子科 (*Gigasporaceae*) (除 *Gigaspora* 屬外) 相同的發芽方式 (Oehl & Sieverding 2004)。

多型孢子菌科 (*Diversisporaceae*) (Walker & Schüßler 2004)

孢子類似繡球孢子；有些種的孢子會被長自接著菌絲 (subtending hypha) 的包被包裹，包被內可能含 2–3 個孢子；本科的命名

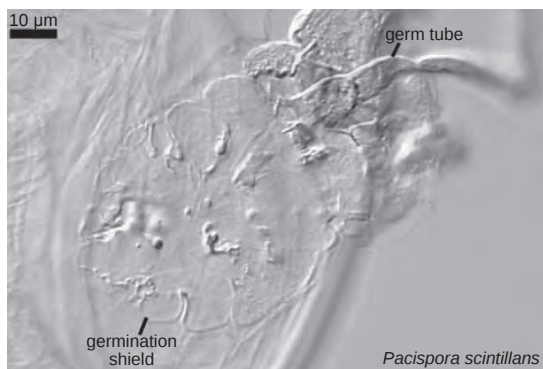


圖 24. *Pacispora scintillans* 的發芽盾 (germination shield) 與發芽管 (germ tube)。

Fig. 24. Germination shield and germ tube of *Pacispora scintillans* (http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/pages/Pac_-scintillans-124-9-PV-_jpg.htm).



圖 25. 在台灣所發現的 *Glomus chimonobambusae* 如今已更名為 *Pacispora chimonobambusae*。

Fig. 25. *Glomus chimonobambusae*, originally described from Taiwan and found in bamboo forest, is now renamed as *Pacispora chimonobambusae* (Scale bar = 30 μm).

主要依據其特有的 rRNA 小次元體的基因序列 GGCTCATTYGRRTYTS、ACYCATTRY-CAGGCTTAAT 及 TTGGCATTAGYCA，這些序列分別與酵母菌 (*Saccharomyces cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 487、648、1389 相當。

多型孢子屬 (*Diversispora*) (Walker & Schüßler 2004)

本屬的孢子繡球型，其孢壁皆具有非堅硬的層壁；這些層壁在壓力下會約略膨脹而改變厚度；本屬擁有 rRNA 小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 CYCATTRGYCAGGCTTAATTGTC、TATTGGCATTAGYCA 及 CTTTGGAT-TRGGGTTTAGGGRTC，這些序列與酵母菌 (*Saccharomyces cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 6459、1387、1673 相當。在台灣所發現的 *Glomus tortuosum* 如今已更名為 *Diversispora tortuosa* (圖 26)。

瑞德克氏菌屬 (*Redeckera*) (Walker & Schüßler 2004)

產孢方式與繡球菌屬及其他產生類繡球孢

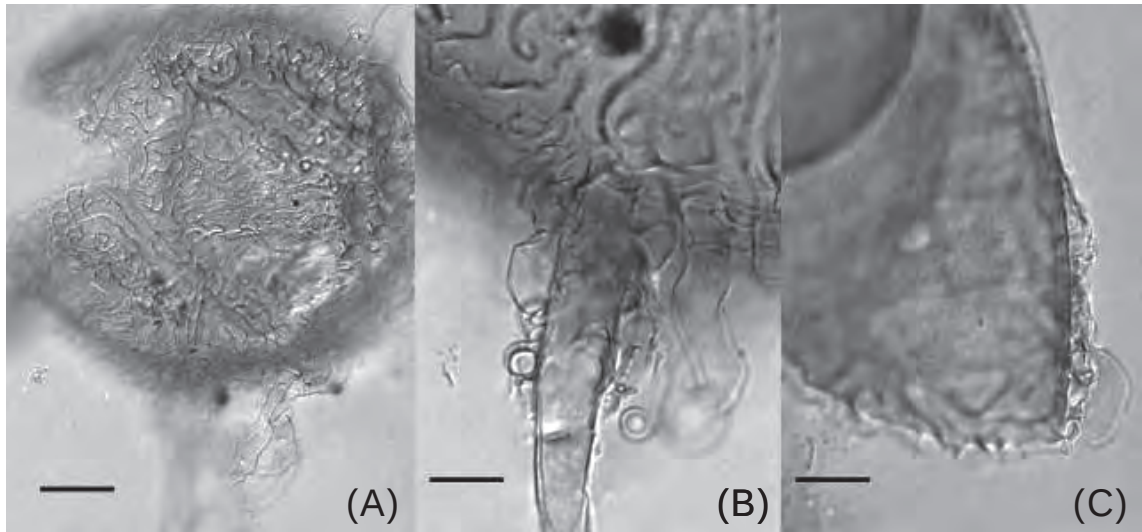


圖 26. 在台灣所發現的 *Glomus tortuosum* 如今已更名為 *Diversispora tortuosa*。(A) 孢子被菌絲胞被包裹。(B) 菌絲胞被係由孢子接著菌絲壁長出後向孢子延伸所形成。(C) 孢壁外有菌絲包裹。

Fig. 26. *Glomus tortuosum*, recovered from the rhizosphere of peanut in Taiwan, is now renamed as *Diversispora tortuosa*. (A) Spore surrounded by peridial hyphae (Scale bar = 30 μ m). (B) Peridial hyphae branching from attached hypha and growing toward spore surface (Scale bar = 10 μ m). (C) Spore wall covered by peridial hyphae (Scale bar = 10 μ m).

子的分類單元類似；截至目前為止，所有本屬的菌種皆產生相當大的孢子果且有包被包裹；常出現在嚙齒類動物的腸道內；本屬菌種均擁有 rRNA 小次元體 (SSU) 的標誌序列 ARK-TYTGGKMGCGGYAACGTRA。在台灣鼠類腸道內常發現的 *Glomus fulvum* 與 *Glomus pulvinatum* 如今已分別更名為 *Redeckera fulvum* 與 *Redeckera pulvinatum* (圖 27、圖 28)。

古生孢子菌目 (Archaeosporales) (Schüßler *et al.* 2001)

本目為地下生真菌；可與光自營原核生物形成胞內 (endocytosymbioses) 共生或形成具有叢枝體的菌根；有或無囊泡，孢子透明無色或不與梅澤試劑 (Melzer's reagent) 產生反應；似繡球孢子屬的孢子 (glomoid spore) 單獨或疏鬆成團地產生於土壤中或土壤表層；似無柄孢子屬的孢子 (acaulosporoid spore) 單獨形成於土壤中，有無產生密集的孢子堆則尚未可知；與其他叢枝菌根菌不同之處在於擁有 rRNA 小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 YCTATCYKYCTGGTGA KRCG，本序列與酵



圖 27. 在台灣鼠類腸道內常發現的 *Glomus fulvum* 如今已分別更名為 *Redeckera fulvum*。

Fig. 27. *Glomus fulvum*, one of the common species found inside the intestine tract of mouse in Taiwan, is now renamed as *Redeckera fulvum* (Scale bar = 20 μ m).

母菌的同源位置 691 相當 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353)。下標線所示核苷酸序列為古生孢子目所特有。

土管菌科 (Geosiphonaceae) (Engler & Gilg 1924)

這真菌只分布在德國思沛莎山區及奧地利



圖 28. 在台灣鼠類腸道內常發現的 *Glomus pulvinatum*，如今已分別更名為 *Redeckera pulvinatum*。

Fig. 28. *Glomus pulvinatum*, one of the common species found inside the intestine tract of mouse in Taiwan, is now renamed as *Redeckera pulvinatum* (Scale bar = 20 μ m).

等地，極為稀少；與之共生的藍綠藻 (*Nostoc*) 長在土管菌 (*Geosiphon pyriformis*) 的管袋內；這種共生真菌與共生植物間的大小與位置，與一般的叢枝菌根相反；本科真菌並沒有跡象顯示會與其他高等植物共生，所以本項共生組合與其他繡球菌門的各科間在生態上有明顯的區隔。

土管菌屬 (*Geosiphon*) (Wettstein 1915)

土管菌屬是土管菌科唯一的屬；該屬含單一種 *Geosiphon pyriformis*，1849 首次由 Kützing 命名，當時的種名為 *Botrydium pyriforme*。Wettstein (1915) 已發現本菌含有幾丁質，而且幾丁質為真菌細胞壁的重要成分。但他認為本生物為多細胞核藻類，且細胞內有藍綠藻共生，所以重新定名為 *Geosiphon pyriforme*。Knapp (1933) 首次認為本生物應屬於真菌並將之描述為地衣，有藍綠藻與之共生。本屬為繡球菌門唯一不與陸地植物形成共生叢枝菌根的成員。*Geosiphon pyriformis* 是念珠藻 (*Nostoc*) 的共生體。*Geosiphon-Nostoc* 的共生並不符合地衣的定義，因為它們是細胞內的結合。就功能與演化上的意義來看，*Geosiphon-Nostoc* 的共生更接近於叢

枝菌根的共生，而非地衣藻類與真菌間的共生。*Geosiphon-Nostoc* 的共生是目前所知唯一真菌與藍綠藻內共生的例子。*Geosiphon* 的膨大菌絲，單細胞，多核，如管狀的囊泡，0.5–2 mm，長在土壤的表面。真菌管狀囊泡，約 2/3 的地上部內有藍綠藻的絲狀細胞與異形細胞 (heterocyst)，其餘的 1/3 充滿油脂顆粒。*Geosiphon pyriformis* 的孢子約 250 μ m，形成於菌絲的末端或菌絲中段，與繡球菌門的其他成員一樣。*Geosiphon* 細胞內有一特化的袋狀共生體構造 (symbiosome) 可供藍綠藻，特別是念珠藻 (*Nostoc punctiforme*) 棲息之用。*Geosiphon* 的袋狀共生體光合作用旺盛，同時也具有固定大氣中的氮的作用。共生體是由真菌的細胞膜為捕捉藍綠藻而向細胞質內摺後形成，內含藍綠藻。共生體內的藍綠藻較一般外面環境中自由生活的營養細胞大 6–8 倍。針對藻菌間界面的厚度，幾丁質含量，以及壁的超微結構等而言，真菌 (*Geosiphon pyriformis*) 與念珠藻 (*Nostoc*) 之間的共生介面就如同高等植物與真菌的菌根介面一般。但 *Geosiphon pyriformis* 並不會形成叢枝菌根。

雙型孢子科 (Ambisporaceae) (Walker et al. 2007)

本科叢枝菌根菌可同時產生類繡球孢子與類無柄孢子；這兩種不同型的孢子未必同時產生於盆栽培養之中；類繡球孢子，透明，具有雙層孢壁，單獨產孢或形成孢子堆；類無柄孢子可從產孢囊泡 (sporiferous saccule) 的頸部向外延伸所形成的短柄 (pedicel) 中形成；所有類無柄孢子具有 1 個多層的孢壁與 1 個半柔軟的內壁；孢壁外層，有龜裂表面，迷宮型的皺褶，或兩者兼有，但厚度不穩定或容易分解；孢壁的中層與內層是本科各菌種的鑑定依據；本科與古生孢子菌目 (Archaeosporales) 的其他科之間的差異在於產生雙型孢子，特殊的孢子形態及 rDNA 序列；菌根主要有叢枝體，少有囊泡產生，菌根染色很淡，不易觀察。

雙型孢子屬 (*Ambispora*) (Walker et al. 2007)

類無柄孢子型：孢子源自於產孢囊泡頸部

的側生短柄 (pedicel)；產孢囊泡是由生殖菌絲的末端膨大後形成；菌絲膨大的現象似乎在孢子開始形成的時候停止。孢子脫離產孢囊泡後，可能還會保留原短柄；但假如短柄斷裂處是在與孢子底部接著部位的話，那孢子會看起來是無柄的；孢子有 1 個 3 層的孢壁；外層會有不同程度的分解或完全脫落；中間層與產孢囊泡頸部的短柄內層壁相連；內層則具有特殊的性質；中層壁與內層壁的性狀對於本屬的種的鑑定非常關鍵；孢子不具有薄而彈性「發芽壁」。

類繡球孢子型：本型孢子為典型的繡球狀，大小範圍廣 (即使在單一族群內)；顏色從透明到乳白色；具有 1 個雙層的孢壁，孢壁與接著菌絲的雙層壁相連續；類繡球孢子的形態特徵在各種之間不具有鑑別價值。在台灣酸性土壤中，特別是在陽明山國家公園常見的 *Glomus leptotichum*，如今更名為 *Ambispora leptotica* (圖 29、圖 30)。

古生孢子菌科 (Archaeosporaceae) (Morton & Redecker 2001)

在本科的兩個屬，其與其他繡球孢子科



圖 29. 在台灣酸性土壤中，特別是在陽明山國家公園常見的 *Glomus leptotichum* 如今更名為 *Ambispora leptotica*。類無柄孢子 (acaulosporoid spore) 可被梅澤試劑染成紅褐色。

Fig. 29. *Glomus leptotichum*, one of the common species in acidic soil, especially in National Yangmingsan Park, is renamed as *Ambispora leptotica*. Note the acaulosporoid spore is stained reddish brown in Melzer's reagent (Scale bar = 20 μ m).

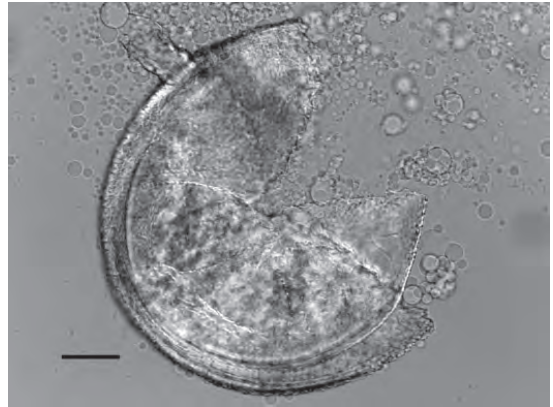


圖 30. *Ambispora leptotica* 透明無色的類無柄孢子。

Fig. 30. Hyaline, acaulosporoid spore of *Ambispora leptotica* (Scale bar = 50 μ m).

相關的科 (含類繡球菌科) 的菌種，主要區別在於 rRNA 小次元體基因的標誌序列 TCTCK-KYTTCCGGYSGAGTCC；本序列與酵母菌 (*Saccharomyces cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 227 相當。

古生孢子屬 (Archaeospora) (Morton & Redecker 2001)

本屬皆產生孢子於產孢囊泡 (sporiferous saccule) 的接著菌絲 (subtending hypha) 的側面或接著菌絲內；雖然產孢模式與無柄孢子科的菌種相似 (趨同演化的性狀)，但孢子內部構造卻非常獨特。孢子不具有彈性的內壁。本屬目前有兩個種，因其形態特徵曾分別被命名為 *Acaulospora trappei* 和 *Entrophospora schenckii*。但在當時的報告即已指出這 2 種並不具有 *Acaulospora* 和 *Entrophospora* 屬專有的「雙層發芽壁」的特徵。根據 rDNA 的小次元體 (SSU) 的序列數據顯示 *Ar. trappei* 應較為原始 (Redecker *et al.* 2000)。Sieverding & Oehl (2006) 根據孢子產生在產孢囊泡的接著菌絲柄內，而將 *E. schenckii* 歸類在 *Intraspora* 屬，但由於產孢位置的特徵是一趨同演化的結果，因此無法支持其歸類在新屬的主張。Schüßler & Walker (2010) 根據其 rDNA 的小次元體序列與 *Archaeospora* 的相關性，將本菌種更名為 *Ar. schenckii*。

類繡球菌目 (Paraglomerales) (Schüßler *et al.* 2001)

本目為地下生真菌；所形成的菌根含有叢枝體，根內菌絲體 (intraradical mycelium)，但少有囊泡；可產生透明無色的繡球狀孢子；與其他叢枝菌根菌不同之處在於擁有 rRNA 小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 GCGAAGCGT-CATGGCCTTAACCGGCCGT，本序列與酵母菌的同源位置 703 相當 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353)。下標線所示核苷酸序列為類繡球菌目所特有；本標誌序列係來自目前該目兩個種的數據，若將來發現更多本目的菌種，本序列有可能再次修正。

類繡球菌科 (Paraglomaceae) (Morton & Redecker 2001)

分子特徵是用來鑑定本科真菌的主要依據：(1) 擁有特殊的單株抗體 B5，F8；(2) 5.8 S 核糖體 3' 端的標誌序列 GGCATGTCT-GTTTGAGGGCACCA，將本科與其他繡球菌科的菌種區隔；(3) 引子序列 TGCTA-AATAGCCAGGCTGY (ARCH 1311) 可選擇性地將本科真菌的核糖體 DNA 進行增幅。本科菌種所形成的菌根中，其叢枝體無法被酸性染料染色，或是不易著色；叢枝體的主幹小於 44 μm 寬，在末端有細的分支；囊泡不易觀察到；根內菌絲染色較叢枝體淺；細胞內菌絲有些呈緊密纏繞 3–10 μm 寬；菌絲若沒有捲曲纏繞的部分，有不規則分叉 2–8 μm 寬；根外菌絲則染色深 2–6 μm 寬，常沿根表面大量生長並且產孢。本科菌種大多產生單一孢子，很少有 2–3 個孢子聚集成堆的；孢壁構造與繡球菌屬相同，孢壁的層次構造延伸到接著菌絲；孢子與接著菌絲隔絕，主要是因孢壁的最內層加厚所致；本科孢子發芽並未觀察到，但認為應與其他繡球菌科的所有菌種一樣，發芽管是自接著菌絲的內腔長出，很少是穿過孢壁的。

類繡球菌屬 (*Paraglomus*) (Morton & Redecker 2001)

目前本屬只有 2 個種，之前因孢子的型態皆歸類在繡球菌屬 (*Glomus*)；本屬菌根構造不

易染色等形態特徵是鑑定本屬的重要線索。在台灣溫室中常見的污染菌種 *Glomus occultum* 如今更名為 *Paraglomus occultum* (圖 31)。

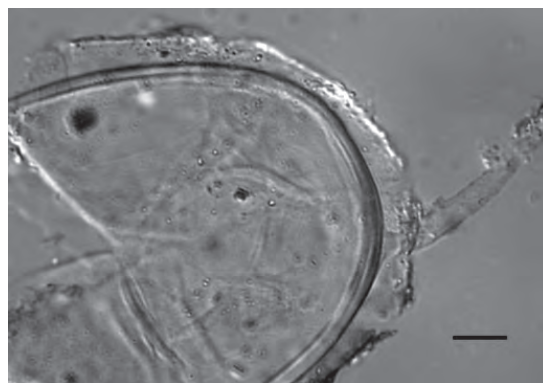


圖 31. 在溫室培養菌根菌的過程中常見的污染菌種 *Glomus occultum*，如今更名為 *Paraglomus occultum*。

Fig. 31. *Glomus occultum*, one of the common species, causing contamination in greenhouse cultures, is renamed as *Paraglomus occultum* (Scale bar = 10 μm).

引用文獻

- Berkeley, M. J. and C. E. Broome. 1873. Enumeration of the fungi of Ceylon. Part II. J. Linn. Soc. London Bot. 14:137.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. Biol. Rev. 73:203–266.
- Engler, A. and E. Gilg. 1924. Syllabus der Pflanzenfamilien. Verlag von Gebrüder Borntraeger. Berlin. 420 pp.
- Gerdemann, J. W. and J. M. Trappe. 1974. The *Endogonaceae* in the Pacific Northwest. Mycol. Mem. 5:1–76.
- Hildebrandt, U., K. Janetta, and H. Bothe. 2002. Towards growth of arbuscular mycorrhizal fungi independent of a plant host. Appl. Environ. Microbiol. 68:1919–1924.
- Knapp, E. 1933. Über *Geosiphon pyriforme* Fr. Wettst., eine intrazelluläre Pilz-Algen-Symbiose. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 51:210–217.
- Morton, J. B. and D. Redecker. 2001. Two families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. Mycologia 93:181–195.
- Morton, J. B. and G. L. Benny. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, Glomales, two new suborders, Glo-

- mineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37:471–491.
- Morton, J. B. and Z. Msiska. 2010. Phylogenies from genetic and morphological characters do not support a revision of Gigasporaceae (Glomeromycota) into four families and five genera. *Mycorrhiza* 20:483–496.
- Nicolson, T. H. and N. C. Schenck. 1979. Endogonaceous mycorrhizal endophytes in Florida. *Mycologia* 71:178–198.
- Oehl, F. and E. Sieverding. 2004. *Pacispora*, a new vesicular arbuscular mycorrhizal fungal genus in the Glomeromycetes. *J. Appl. Bot.* 78:72–82.
- Oehl, F., F. A. de Souza, and E. Sieverding. 2008. Revision of *Scutellospora* and description of five new genera and three new families in the arbuscular mycorrhiza-forming Glomeromycetes. *Mycotaxon* 106:311–360.
- Oehl, F., G. A. da Silva, B. T. Goto, and E. Sieverding. 2011. *Glomeromycota*: Three new genera and glomoid species reorganized. *Mycotaxon* 116:75–120.
- Pirozynski, K. A. and Y. Dalpé. 1989. Geological history of the Glomaceae, with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis Rehovot* 7:1–35.
- Redecker, D., A. Schüßler, H. Stockinger, S. L. Stürmer, J. B. Morton, and C. Walker. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* 23:515–531.
- Redecker, D., J. B. Morton, and T. D. Bruns. 2000. Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales). *Mol. Phylogenet. Evol.* 14:297–301.
- Schenck, N. C. and G. S. Smith. 1982. Additional new and unreported species of mycorrhizal fungi (*Endogonaceae*) from Florida. *Mycologia* 74:77–92.
- Schenck, N. C., J. L. Spain, E. Sieverding, and R. H. Howeler. 1984. Several new and unreported vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (Endogonaceae) from Colombia. *Mycologia* 76:685–699.
- Schüßler, A. 2002. Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of *Geosiphon pyriformis* and arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 244:75–83.
- Schüßler, A. and C. Walker. 2010. The *Glomeromycota*. A species list with new families and new genera. http://www.arbuscular-mycorrhiza.net/Schuessler&Walker2010_Glomeromycota.pdf (visit on 6/30/2015)
- Schüßler, A., D. Schwarzott, and C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: Phylogeny and evolution. *Micol. Res.* 105:1413–1421.
- Tulasne, L. R. and C. Tulasne. 1845. Fungi nonnulli hypogaei, novi. v. minus cogniti act. *G. Bot. Ital.* 2:35–63.
- Walker, C. and A. Schüßler. 2004. Nomenclatural clarifications and new taxa in the Glomeromycota. *Micol. Res.* 108:981–982.
- Walker, C. and F. E. Sanders. 1986. Taxonomic concepts in the Endogonaceae: III. The separation of *Scutellospora* gen. nov. from *Gigaspora* Gerd. & Trappe. *Mycotaxon* 27:169–182.
- Walker, C., J. Blaszkowski, D. Schwarzott, and A. Schüßler. 2004. *Gerdemannia* gen. nov., a genus separated from *Glomus*, and Gerdemanniaceae fam. nov., a new family in the Glomeromycota. *Micol. Res.* 108:707–718.
- Walker, C., M. Vestberg, F. Demircik, H. Stockinger, M. Saito, H. Sawaki, I. Nishimura, and A. Schüßler. 2007. Molecular phylogeny and new taxa in the *Archaeosporales* (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., *Ambisporaceae* fam. nov., and emendation of *Archaeosporaceae*. *Micol. Res.* 111:137–153.
- Wettstein, F. V. 1915. *Geosiphon* Fr. Wettst, eine neue, interessante Siphonee. *Österr. Bot. Z.* 65:145–156.
- Wu, C. G. 1993. Glomales of Taiwan: IV. A monograph of *Sclerocystis* (Glomaceae). *Mycotaxon* 49:327–349.
- Wu, C. G., Y. S. Liu, Y. L. Hwuang, Y. P. Wang, and C. C. Chao. 1995. Glomales of Taiwan V. *Glomus chimonobambusae* and *Entrophospora kentinensis*, spp. nov. *Mycotaxon* 53:283–294.
- Wu, C. G. and Z. C. Chen. 1986. The Endogonaceae of Taiwan I. A preliminary investigation on Endogonaceae of bamboo vegetation at Chi-tou areas, central Taiwan. *Taiwania* 31:65–87.

附錄 繡球菌門雙叉檢索表

Appendix A dichotomous key for Glomeromycota

1. 菌根染色不易或顏色淡；孢子透明或顏色淡 2
- 1'. 菌根染色深；孢子顏色多樣 3
2. 孢子似繡球狀，無色；擁有核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 GCGAAGCGTCATG-GCCTTAACGGGCCGT，本序列與酵母菌 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 703 相當 Paraglomerales (Paraglomeraceae, *Paraglomus*)
- 2'. 可與光自營原核生物形成胞內共生 (endocytosymbioses) 或形成具有叢枝體的菌根；孢子形狀多樣，或似繡球狀，或似無柄孢子；擁有核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 YCTATCYKYCTGGTGAKRCG，本序列與酵母菌 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 691 相當 Archaeosporales (4)
3. 孢子繡球狀，單一或孢子果；與其他叢枝菌根真菌的區隔，主要在於其核醣體的小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 YTRRY/2-5/RYYARGTYGNCARCTTCTTAGAGGGACTATCGGTG-TYTAACCGRTGG，本序列與酵母菌 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 1353 相當 Glomerales (6)
- 3'. 孢子繡球狀，無柄孢子狀，或巨大孢子狀；有或無土生輔助細胞；擁有核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 YVRRYW/1-5/NGYYYGB 及 GTYARDYHMHYY/2-4/GRADRKKYGWC-RAC，本序列分別與酵母菌 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 658 及 1346 相當 Diversisporales (11)
4. 形成叢枝菌根 5
- 4'. 不形成叢枝菌根，與藍綠藻產生胞內共生 Geosiphonaceae (*Geosiphone*)
5. 可產生類繡球孢子與類無柄孢子；但類無柄孢子內不具有彈性發芽壁 Ambisporaceae (*Ambispora*)
- 5'. 產生孢子於產孢囊泡的接著菌絲的側面或接著菌絲柄內；主要區別在於核醣體的小次元體 (SSU) 基因之標誌序列 TCTCKKYTTCCGGYSGAGTCC，本序列與酵母菌 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 227 相當 Archaeosporaceae (*Archaeospora*)
6. 孢子繡球型，產生於地表或接近地表的土壤中；孢子單獨、孢子堆、或產生於具有包被或沒有包被的孢子果中；其核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列為 TGTADGGCAYYRCA-CYGG Glomeraceae (7)
- 6'. 形成典型的繡球型孢子；孢壁通常有 3 層；外層會脫離可與梅澤試劑反應呈粉紅或紫色；中層為層壁；內層較薄，在接著菌絲內形成隔板；孢子成熟後似「內孢子」；具有特殊核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 (CAGYGGGGAACCRCTAAA；ATTKRCACATCG-GTCGTGCCYTAAGGGGYATGAACYRGTGTAGTSA；TAAAAYRGGACGGCATGATTC-TATT) Claroideoglomeraceae (*Claroideoglomus*)

7. 孢子繡球狀；其核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列為 GGTACGYACTGGTATCATTGG 和 TCGGCTGTAAAAGGCYYTTG *Glomus*
7. 孢子繡球狀，但不符合 7 的描述 8
8. 孢子非透明無色，單獨產生於土壤中或孢子聚集成堆 (1- 約 20 個孢子)，四周有粗菌絲網包裹；孢子基部如漏斗狀；孢壁 2-3 層，外壁透明且隨著孢子的成熟而逐漸脫離；孢子通常在孢子基部的下緣有一隔板；孢子形成的方式與繡球孢子屬同；其核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列為 CGGTCATGCCGTTGGTATGY *Funneliformis*
8. 孢子產孢於根內；或有色孢子的層壁與接著菌絲顏色相同；或形成球型、卵形、半圓形孢子果等 9
9. 繡球狀孢子單獨產生於土壤中，或成團聚集於土壤或根內 *Rhizophagus*
9. 有色孢子的層壁與接著菌絲顏色相同；或形成球型、卵形、半圓形孢子果等 10
10. 本屬皆產生孢子果；球形、亞球形或半球形；孢子果具包被或裸露；孢子果具一或多枝菌絲柄；厚壁孢子自孢子果中心叢向外形成；孢子與孢子緊緊相鄰成 1 層；中心叢菌絲由寬而厚壁星狀菌絲交錯組成；厚壁孢子在孢子果內同步或不同步形成；側枝常形成於孢子的底部，可轉化成孢子或孢間菌絲 *Sclerocystis*
10. 有色孢子的接著菌絲與孢子的層壁 (laminate layer) 顏色相同，管狀；在孢子基部略為窄縮或放寬如漏斗型；隔板 (但有時無) 經常形成近孢子基部處 *Septoglomus*
11. 孢子單獨形成於土壤中或少數種可形成於根內；孢子自接著菌絲末端的產孢細胞發育而成；所有本科真菌的孢壁由 1 個堅硬或半堅硬的層壁，1 個永久外壁及 1 個薄內壁組成；孢子可能具有 1 個孢壁；或除孢壁外，還有 1-3 個雙層的發芽壁；孢子發芽時，若無發芽壁，發芽管可以直接自孢壁上的疣穿出；或是自發芽壁的最內層所形成的發芽盾長出發芽管後，穿出孢壁；發芽壁的發育完全獨立與孢壁無關；輔助細胞可自發芽管長出或是自菌根的根外菌絲長出；輔助細胞會形成疏鬆的聚集；輔助細胞球形或不規則形，其表面可能平滑也可能刺狀突起 *Gigasporaceae* (14)
11. 孢子不是自產孢細胞發育而成；孢子產生在產孢囊泡的柄 (接著菌絲) 內或柄上；或產生類繡球孢子並具有柔軟內發芽壁；或類繡球孢子會被長自接著菌絲的包被包裹 12
12. 孢子產生在產孢囊泡的柄 (接著菌絲) 內或柄上；一開始先形成產孢囊泡，最後產生完整分化的孢子；孢子具有 1 個雙層的孢壁，1 個透明雙層的外柔軟壁 (發芽壁 1) 及 1 個透明雙層的柔軟內壁 (發芽壁 2)；孢子發育完成後，發芽包總在這內壁上形成；孢子壁的外層是來自於產孢囊泡的壁，該壁隨著時間會逐漸分解脫落，所以最終孢子形成之後，沒有任何接著菌絲，整個孢子是無柄的 *Acaulosporaceae* (*Acaulospora*)
12. 產生類繡球孢子並具有柔軟內發芽壁；或類繡球孢子會被長自接著菌絲的包被包裹 13
13. 產生類繡球孢子，除孢壁外，還有具彈性的內發芽壁；發芽時，會在發芽壁上形成發芽包並產生發芽管 *Pacisporaceae* (*Pacispora*)
13. 產生類繡球孢子，有些種的孢子會被長自接著菌絲的包被包裹；本科的命名主要依據其特有的核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 GGCTCATTYGRRTYTS、ACYCATTRYCAG-GCTTAAT 和 TTGGCATTAGYCA，這些序列分別與酵母菌 (*S. cerevisiae* SSU rRNA sequence J01353) 的同源位置 487、648、1389 相當 *Diversisporaceae* (18)

14. 孢子表面平滑沒有突起；孢子含有 1 個雙層孢壁；發芽管 1 至多枝，自層壁最內層的疣狀層長出；薄壁的輔助細胞常長在接近根表面的土壤中，其表面具刺狀突起 *Gigaspora*
- 14'. 孢子發芽時會形成發芽盾 15
15. 孢子除孢壁外，還有 2 個以上的雙層發芽壁 16
- 15'. 孢子除孢壁外，只有 1 個雙層的發芽壁 *Racocetra*
16. 發芽盾顏色深且外緣有齒狀裂紋者 *Denticutata*
- 16'. 發芽盾無色或顏色較淺 17
17. 發芽盾構造簡單，1 到 2 個裂瓣 (lob) *Scutellospora*
- 17'. 發芽盾構造複雜，具有多個裂瓣，每個裂瓣又具有 4 個或更多的區隔，因此可形成多條發芽管 *Cetraspora*
18. 孢子繡球型，其孢壁皆具有非堅硬的層壁；這些層壁在壓力下會約略膨脹而改變厚度；本屬擁有核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 CYCATTRGYCAGGCTTAATTGTC、TATTG-GCATTTAGYCA 和 CTTTGGATTRGGGTTTAGGGRTC..... *Diversispora*
- 18'. 孢子繡球型，產生大型孢子果且有包被包裹；本屬菌種均擁有核醣體小次元體 (SSU) 基因的標誌序列 ARKTYTGGKMGCGGYAACGTRA *Redeckera*

A New Definition for Glomeromycota

Chi-Guang Wu¹ and Su-Chen Lin^{2,*}

Abstract

Wu, C. G. and S. C. Lin. 2016. A new definition for Glomeromycota. J. Taiwan Agric. Res. 65(3):238–260.

In this paper, new definitions for Glomeromycota and its related orders, families, and genera were introduced. Meanwhile, species names for arbuscular mycorrhizal fungi mass produced by industries or used in field tests were reclassified based on these new definitions. A new dichotomous key for Glomeromycota was provided.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, Glomeromycota, Dichotomous key.

Received: July 13, 2015; Accepted: December 8, 2015.

* Corresponding author, e-mail: linmay@tari.gov.tw

¹ Former Associate Research Fellow, Agricultural Chemistry Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung, Taiwan, ROC.

² Assistant Research Fellow, Agricultural Chemistry Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung, Taiwan, ROC.