

放線菌在永續農業中的應用

石信德

行政院農業委員會農業試驗所

前言

放線菌是一群形態特殊、分布廣泛的微生物，在各種土壤、淡水、海水、堆肥、動物及植物等天然或人爲的環境中均可發現其蹤跡。一般而言，中性富含有機質的土壤，放線菌的數量可達 10^6 - 10^7 cfu/g。土壤中的放線菌則以鏈黴菌屬(*Streptomyces* spp.)爲主(佔 90%以上)。由於探討放線菌的生理、生化及細胞特性，發現其不具有核膜，所以將放線菌歸類至原核生物(prokaryote)，在現今的分類上，放線菌屬於革蘭氏陽性菌。雖然有少數放線菌會感染動物、植物，導致人、家畜及作物的病害，但是絕大多數放線菌均可以產生多種次級代謝物，最廣爲人知的是可以產生多種抗生素，是醫藥工業中最主要的抗生素生產菌。抗生素不僅可做爲化學治療劑，也可應用於動物飼料的添加及作物病害防治。此外放線菌還可產生多種酵素，分解一些在自然界不易被其他微生物分解的物質，例如：木質素、幾丁質、纖維素等，除了應用於事業、農業廢棄物的分解及堆肥的製造外，並可促進自然界碳素的循環。另有一類放線菌(*Frankia*)可與非豆科的木本植物形成共生根瘤(actinorhizae)，有助於植物的固氮作用，在農業上具有很大的應用潛力，本文主要介紹放線菌與堆肥之關係與應用、放線菌與固氮作用、放線菌與植物病害防治及其他的應用。

放線菌與堆肥的關係

在堆肥製作過程中，醱酵的目的在利用高溫消滅堆肥中有害的病蟲、病原體，並改變堆肥的理化性。醱酵過程可以分爲兩個階段，第一階段可自行產熱，最高溫可達 80°C ，除了表面外並不適合微生物生

長；第二階段又稱後醱酵，此時的溫度非常適宜高溫菌生長。

根據 Waksman 等人的調查，在醱酵第一階段末期可發現少數放線菌，例如：*Thermoactinomyces vulgaris*, *Nocardia* sp., *Thermomonospora* sp., *Streptomyces albus*, *S. griseus* 等高溫性放線菌。第二階段溫度降至 60°C 左右，非常適合高溫性微生物的生長，因此表面常有白化的現象，多是高溫放線菌所致。研究發現堆肥中的放線菌對許多細菌、真菌均有抗生作用。Balla 氏由堆肥中分離到可分解纖維素(cellulose)的高溫放線菌 *Streptomyces thermovulgaris*。Ginnivan 等人發現利用豬糞與稻草行高溫發酵時可分離到具分解纖維素及蛋白質的放線菌 *Thermomonospora* sp. 及 *Pseudonocardia thermophila*。這些放線菌不僅可促進廢棄物的分解，解決環境污染問題，堆肥可做為作物肥料，提高廢棄物的價值，達到資源化的目的；另一方面，這些酵素及抗生素，尤其高溫放線菌所產生的酵素，在工業上具有很大的應用潛力。

固氮作用與放線菌的關係

一般植物對於大氣中的氮無法直接利用，必須經由微生物固定轉化後才能利用。豆科植物的根部有根瘤，共生的根瘤菌(*Rhizobium*)可將空氣中的氮素固定以供植物利用。其實在亞新紀的化石中就曾發現根瘤，西元 1866 年 Woronin 氏發現在赤楊的根瘤中有微生物存在，但一直無法分離、培養，直到 1978 年才利用酵素法從香蕨木的根瘤成功地將之單離及培養，從此拓展了共生放線菌研究及應用的領域，不斷有新的共生菌株及共生現象被發現，也受到廣泛的重視。但由於 *Frankia* 在人工培養基中生長十分緩慢且對營養有特殊的需求，因此相關的研究進展很慢，最近發現在培養基中加入長鏈脂肪酸(long-chain fatty acids)例如: palmitic acid (C16:0) 及 phosphatidylcholine，可以有效地促進 *Frankia* 生長，因此推測細胞膜的生成是限制其生長的主因。

Frankia 的分類一直存在相當多的問題，無法用其表現特徵做為分類的依據，因此早期只能按寄主的不同將之區分為 4 群，(1)感染赤楊及楊梅，(2)感染木麻黃及楊梅，(3)感染胡頹子及楊梅，(4)只能感染胡

類子。如果利用生化、生理及化學特性，只能區分 *Frankia alni* 及 *Frankia elaeagni* 兩個種(species)，亦有人用脂肪酸組成將之分成三群，目前嘗試用分子生物學的方法探討其分類與類緣關係。由分子生物學的證據顯示，以往的分類依然有問題，因此暫時不區分到種(species)，而以 *Frankia sp.*表示。

共生放線菌與非豆科植物共生的現象稱為”actinorrhizae”。一般只與木本雙子葉植物共生，例如赤楊屬(*Alnus*)、木麻黃屬(*Casuarina*)、美洲茶屬(*Ceanothus*)、馬桑屬(*Coriaria*)、臘質果屬(*Cercocarpus*)、楊梅屬(*Myrica*)、胡頹子屬(*Elaeagnus*)、沙棘屬(*Hippophae*)。在造林上 actinorrhizae 除了改善貧瘠的土壤，使林木生長加速外，還可提高苗木的存活性，對珍貴樹種尤其重要。在自然環境下，並非所有的寄主植物均會形成根瘤，根瘤的形成受到寄主植物種類、菌株種類、酸鹼值、礦物鹽、土壤溫度、土中氧氣、溼度。*Frankia* 可以兩種方式進入植株根部，經由根毛或直接由表皮進入皮層組織，穿過層層細胞，最後形成球狀囊胞(vesicles)，在此進行固氮作用，到後期會形成孢子囊。根瘤雖是多年生，但固氮能力卻會隨著菌株的老化而衰減，孢子會被釋放至根圈周圍，再去感染新的根毛。

全世界具有固氮能力的非豆科植物超過 200 種，這些樹種多為多年生木本植物，具有分布廣（溫帶~熱帶）及環境適應力強等特性。例如耐乾旱的沙棘(*Hippophae sp.*)，耐溼、耐鹽性的木麻黃(*Casuarina sp.*)，耐酸性的楊梅(*Myrica sp.*)，即俗稱的貧瘠土壤上的先鋒樹種，這些樹種不僅可利用大氣中的氮素，而且在綠化造林、防風、肥化土壤、改善土質、保護環境都具有特別的意義。加拿大及中國是目前在造林上應用 *Frankia* 最成功的國家。在加拿大利用人為方式接種 *Frankia* 於赤楊根部，栽種於水庫及高速公路；中國大陸則在南方海邊廣植木麻黃，當成防風林及造林。

放線菌在植物病害防治應用

發展有益微生物或利用其代謝產物，以研製低毒性、殘效短且具

低環境污染性的生物性農藥或植物保護製劑是病害綜合管理的一環。由於多數放線菌具有分泌抗生物質或細胞外酵素的能力，因此具有應用在生物防治的潛力，其拮抗植物病原菌的原理可分為抗生、競爭和寄生作用。抗生作用(antibiotosis)是指拮抗菌所分泌的代謝物質如抗生素或酵素可以抑制病原菌的生長。競爭作用(competition)係拮抗菌與植物病原競爭養分、生存空間，尤其在作物的根圈部位建立族群優勢而達到抑制病原的生長及存活，間接保護作物免於被病原危害。超寄生作用(hyperparasitism)則是拮抗微生物寄生於病原上，而使其菌絲或生殖構造被破壞甚至死亡。

1937年蘇俄學者 Nakhimovskaia 發現在土壤中分離的 80 個菌株中有 47 株放線菌分離株具有拮抗革蘭氏陽性細菌的能力，而 27 個菌株產生有效的活性物質。Waksman 氏於 1943 年由 *Streptomyces griseus* 分離出鏈黴素(streptomycin)，開創了放線菌工業化生產抗生素的先驅，除了大量被應用在醫藥用途上，也被使用在果樹及蔬菜的細菌性病害防治。1948 年 Arnstein 等人發現放線菌所產生的抗生素 musarin 可以抑制立枯絲核病菌(*Rhizoctonia solani*)的生長。1950 年代自 *S. aureofaciens* 分離出四環黴素(Tetracycline)，曾用於柑桔立枯病的防治。1958 年日本住木論介自 *S. griseochromogenes* 分離出保米黴素(Blasticidin-S)，用於水稻稻熱病(*Pyricularia oryzae*)的防治。鈴木三郎及磯野清氏(1963)由 *S. cacaoi* subsp. *asoensis* 分離生產的保粒黴素(polyoxin)用於水稻紋枯病(*Rhizoctonia solani*)、煙草白星病(*Cercospora nicotianae*)及蘆筍莖枯病(*Phoma asparagi*)的防治。日本北興化學公司(1965)由 *S. kasugaensis* 分離出嘉賜黴素(Kasugamycin)用於水稻稻熱病的防治。隨後日本武田製藥公司(1966)自 *S. hygroscopicus* subsp. *limoneus* 分離出維利黴素(Validamycin)，用來防治水稻紋枯病。

近年來有關放線菌應用在生物防治的例子偏重在土壤傳播性病害的研究。Chattopadhyay 和 Nandi 氏(1982)利用 *S. longisporus* 防治 *Helminthosporium oryzae* 和 *Alternaria solani*。O'Brien 等人(1984)利用 *S. griseus* 產生的 candicidin 防治荷蘭榆樹萎凋病(*Ceratocystis ulmi*)。Rothrock 氏及 Gtottlieb 氏(1984)以 *S. hygroscopicus* subsp. *geldanus* 產

生 geldanamycin 防治 *R. solani* 引起的豌豆根腐病。Filonow 等人(1985) 利用 *Actinoplanes missouriensis*、*A. utahensis*、*Amorphosporangium aurantiicolor* 及 *Micromonospora* sp. 粉衣處理大豆種子，發現可以有效降低由 *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea* 所造成的根腐病。Bochow 氏(1989)利用 *S. graminofaciens* 醱酵液於溫室中防治 *Pyrenochaeta lycopersici* 引起的番茄木栓根化病(corky root)及 *Phomopsis sclerotioides* 造成的胡瓜根腐病。

Smith 等人(1990)以 *S. griseus* subsp. *autotrophicus* 防治 *Fusarium oxysporum* f. sp. *asparagi* 及 *F. moniliformae* 引起的蘆筍根腐病及莖腐病，並純化出其有效的抗生物質 Faeriefungin。El-abyad 等人(1993)利用拮抗菌防治番茄病害，結果發現 *S. pulcher* 及 *S. caescens* 80%濃度的培養濾液即可有效抑制萎凋病菌 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*)、*Verticillium albo-atrum* 及 *Alternaria solani* 的孢子發芽、菌絲生長和產孢能力，而相同培養濾液濃度的 *S. pulcher* 或 *S. citreofluorescens* 則可完全抑制潰瘍病菌 (*Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*) 及青枯病菌 (*Ralstonia solanacearum*) 的生長。Houglas 等人(1993)發現 *S. hygroscopicus* 可以有效地防止 *Bipolaris sorokiniana* 及 *Sclerotinia homoeocarpa* 感染藍綠莖木草 (*Poa pratensis*)。 *S. violaceoniger* 分泌一種 Tubercidin 的抗生物質可抑制 *Phytophthora capsici*、*Magnaporthe grisea* 及 *Rhizoctonia solani* 的菌絲生長(Hwang 等人，1993)。

利用 *S. lydicus* WYEC108 菌株做種子粉衣處理，可使豌豆種子免於受腐霉病菌 (*Pythium ultimum*) 的威脅，其保護率達 60%以上。若將 WYEC108 的孢子先以泥炭苔及砂調配過再混入含有 *P. ultimum* 的導病土或消毒土中，試驗結果顯示豌豆及棉花的存活率、株高和鮮重均比對照組為高。研究發現 WYEC108 除了可阻擾 *P. ultimum* 的卵孢子發芽外，亦可破壞其菌絲的細胞壁(Yuan 等人，1995)。Mahadevan 等人(1997)則發現 WYEC108 具有高度分泌幾丁質分解酵素的能力，可能也是其具有拮抗真菌的原因。El-Raheem 等人(1995)發現 *S. corchorusii* 及 *S. mutabilis* 混用 pendimethalin 及 metribuzin 兩種藥劑，可以防治番茄萎

凋病菌和青枯病菌。El-Tarabily 等人(1997)分離數種放線菌用來防治 *P. coloratum* 胡蘿蔔孔斑病 (cavity-spot)，其中 *Actinoplanes philippinensis* 及 *Micromonospora carbonacea* 可以超寄生在病原菌的菌絲及卵孢子，隨後卵孢子的細胞質產生崩解而死亡。Khan 等人(1997)也利用超寄生菌 *Actinoplanes brasiliensis* 防治 *P. ultimum* 引起的甜菜苗立枯病。*S. griseovirides* 所製成的微生物製劑，是應用放線菌防治植物病害的商品化例子，此菌可產生一種芳香族 heptaene 結構的抗生素，應用種子粉衣或澆灌方式對於 *Alternaria brassicicola*、*Rhizoctonia solani*、*F. oxysporum* f. sp. *dianthi*、*F. oxysporum* f. sp. *basilici*、*F. oxysporum* f. sp. *narcissi*、*F. culmorum* 及 *Botrytis cinerea* 均有不錯的防治效果。

放線菌的其他應用

有關放線菌在農業上的應用，越來越多的研究是針對放線菌所產生的代謝產物，例如有許多從植物根圈所分離到的放線菌均可產生維生素 B，是菌根菌(mycorrhizae)生長所必需，因此間接促進植物生長，例如在被落花生黑腐病菌(*Cylindrocladium crotalariae*)感染的花生田裡，添加放線菌雖然無法控制黑腐病的發生，卻可增加發生的產量。

放線菌所產生的抗生素絕大部份應用於人體健康醫療工作。自 1950 年代開始，有些重要的抗生素亦使用於動物的飼料添加，如 ivermectin、lasalocid、maduramicin、monensin 及 salinomycin 等由於放線菌所產生的抗生素，被應用在畜牧獸醫上抗原蟲等寄生蟲，除了減少動物疾病的發生外，並可促進家畜新陳代謝而增加體重，但為了避免抗藥性的產生，因此其使用量必須受限。由 *Streptomyces avermitilis* 分離純化的 Avermectin B1，又稱為阿巴汀(ivermectin)也被商品化用於殺蟲劑(如防治番茄斑潛蠅及銀葉粉蝨等害蟲)。此外由 *S. viridochromogenes* 分離純化的 Vulgamycin 則被研究用來防除雙子葉中莧屬等雜草。

結 論

生物多樣化或歧異度(diversity)在生物圈的重要性愈來愈被人們所重視，相對地微生物在農業環境中亦扮演著重要的角色。放線菌廣泛存在於不同的自然生態體系，其具有複雜的生活史、種類繁多及高度特異性的代謝功能等性質，這些資源正可被應用在永續農業中的不同領域裡，為人類謀求更多的福利。

