溶磷眞菌的溶磷機制

簡宣裕　吳繼光
臺灣省農業試驗所農化系

摘　要

磷是所有生物重要的營養成分之一，目前爲止磷最常被植物吸收利用的化合物是以自由態無機磷酸鹽(例如HPO_4^{-2}、$H_2PO_4^-$)爲主。土壤溶磷眞菌(菌根菌等)可分泌磷酸酵素(Phosphatase)，將含磷有機化合物(Phosphoesters、Nucleic acid等)及含磷無機化合物(Pyrophosphate、metaphosphate等)加以解離，釋出自由態無機磷酸鹽。或者在生長過程中釋出具有嵌合基之代謝有機酸如糖膠酸(Glycollic acid)、琥珀酸(Succinic acid)等可與土壤中鈣、鐵等金屬離子嵌合成複合物，增加釋出自由態無機磷酸鹽，此外亦可降低土壤pH，使磷礦石、磷灰石等含磷化合物之溶解度增加。不同氮、碳源及鉀濃度也會影響溶磷眞菌的溶磷能力。玉米粒和溶磷眞菌一起施入土壤，可以顯著增進土壤有效磷濃度。一般而言土壤中溶磷眞菌以*Aspergillus*、*Penicillium*爲主。溶磷眞菌比溶磷細菌較能使土壤中沉澱之磷酸鈣、磷礦石溶解而釋出自由態無機磷酸鹽，眞菌溶磷能力可以達到細菌溶磷能力的十倍左右。溶磷眞菌比溶磷細菌較能保持溶磷特性，有的溶磷細菌在實驗室中經繼代培養(Subculture)後，便失去溶解磷化合物的能力。

關鍵字：磷肥、眞菌、溶磷機制

前　言

磷是生物生長必要的巨量元素，它與細胞脂質、蛋白質、核酸、磷酸糖的形成有密切關係。一般而言它在細胞中所佔的重量百分率大約是0.2%[36]，磷是種子重要的貯存物且與根的伸長、植物體的生長與成熟，息息相關。土壤磷主要是以$H_2PO_4^-$、HPO_4^{-2}形態經由植物根部根毛吸取而進入植物的體內[39]。土壤對磷肥的固定能力非常強，當磷肥施用後大約僅有5-20%能被栽培作物吸收利用，其餘的絕大部份是被土壤固定住，或被微生物吸收利用於合成細胞體成分，這些被固定住的磷，只有少部份可以緩慢釋放出來供作物吸收利用[10]。耕地土壤中雖然已累積相當量的磷，但是大部份對作物而言爲無效性磷源，所以每年還須添加多量的化學磷肥，才能滿足作物生長的需要。因此如何有效的利用這些累積在土壤中的磷肥，是值得加以重視，而對溶磷菌溶磷機制的瞭解，則是有效利用土壤中累積磷肥的基本課題。

土壤中磷含量及溶磷菌分佈

Kucey[30] 在加拿大南方，採取土壤樣品進行試驗，發現土壤中平均有效磷濃度只有 6.8 ppm。Hayman [22]評估土壤中有效磷濃度爲全磷濃度的1%。台灣耕地土壤之全磷加權平均濃度是1073 ppm[2] (表一)，大約69%耕地土壤的有效磷濃度低於20 ppm[1] (表二)。依此估算，臺灣土壤有效磷濃度大約是土壤全磷加權平均濃度的3.3%，還有96.7%的磷尙待開發利用。

表一、臺灣耕地土壤鹽酸可溶性磷含量[2]

土　　類	熱鹽酸可溶P_2O_5(%)	樣本數
紅、黃壤	0.10	48
砂、頁岩沖積土(北　部)	0.08	99
砂、頁岩沖積土(南　部)	0.11	61
粘板岩沖積土	0.15	28
鹽漬沖積土	0.15	27
片岩沖積土	0.12	8
片岩、石灰岩混合沖積土	0.18	6
加權平均濃度	0.1073	277

表二、臺灣耕地土壤的有效磷[1]

有效磷(ppm P)	分佈 (%)
0-4　(極低)	7
5-10（低）	30
11-20（中）	32
>20	31

土壤有效磷除了可來自肥料添加外，土壤中原有含磷有機化合物及含磷無機化合物的解離，亦可以增加土壤有效磷濃度，而土壤磷的解離、釋放出有效磷與溶磷菌有密切的關係[25]。土壤中溶磷菌可以大略的分成3大類，即溶磷細菌和溶磷眞菌和溶磷放線菌[44]。溶磷細菌最常見的有*Bacillus*、*Pseudomonas*、*Escherichia*、*Xanthomonas*、*Flavobacterium*、*Brevibacterium*、*Serratia*、*Alcaligenes*、*Achromobacter*、*Aerobacter*、*Erwinia*、*Nitrosomonas*、*Thiobacillus*、*Micrococcus* 14種。溶磷眞菌最常見的有*Aspergillus*、*Penicillium*、*Fusarium*、*Curvularia*、*Humicola*、*Sclerotium*、*Pythium*、*Acrothecium*、*Phoma*、*Mortierella*、*Paecilomyes*、*Cladosporium*、*Rhizoctonia*、*Cunnirghumella*、*Rhodotorula*、*Candida*、*Schwanniomyces*、*Oideodendron*、*Pseudogymnoascus* 20種。溶磷放線菌有*Streptomyces*、*Mycobacterium* 2種[3]。

溶磷菌在土壤中的族群數目和土類、耕作方式有密切關係[29,52]。Yin[52]調查中國大陸旱地土壤中溶磷菌族群，得知以黑鈣土(Chernozems)的$48.9X10^6$最多，依次爲黃棕壤(Yellow brown earth)的$20.4X10^6$、灰白型土壤(Albic soils)的$16.8X10^6$、磚紅壤(Latosols)、紅棕壤(Red earths)，而以鹼土(Al-kaline soils)的$20X10^3$及鹽土(Salt soils)的5.59最少(表三),他認爲有機質的含量以黑

表三、中國大陸旱田土壤溶磷菌族群數[52]

土　　壤	個/克乾土
Alkaline soils	20 x10^3
Salt soils	5.59
Chernozems	48.9 x10^6
Yellow brown earth	20.4 x10^6
Albic soils	16.8 x10^6
Red earths	1.0 x10^6
Latosols	0.98x10^6

鈣土、黃棕壤最多，紅棕壤有機質含量較少且pH較低，鹼土pH太高，鹽土滲透壓太高，溶磷菌不易在這些土壤中生長，因此這些土壤的溶磷菌族群數目較少。溶磷眞菌與土壤性質有密切關係，在不同土質之椰子樹田之族群數目，以粘土(Clayey) 6.27X10^{3}最多，其次爲沖積土(Alluvial) 5.59X10^3、赤紅壤(Lateritic) 5.26X10^3，而以砂質土的2.23X10^{3}最少[47]，可見溶磷眞菌在土壤中的族群數量，或許與土壤粒子的表面積及保水能力大小有關係。

只將溶磷菌施入土壤中，不能有效地建立起大量溶磷菌族群，若將有機物同時和溶磷菌施入土壤，則可以有效地建立起溶磷菌族群和增加土壤有效磷的濃度[18]。將玉米碎粒和本所分離、純化得到的溶磷菌同時施入土壤中，一星期後測定0-5cm及5-10cm土壤的溶磷菌數目，SM-1、SM-5溶磷菌+玉米粒處理0-5cm土壤的溶磷菌數可達1X10^7、6X10^7，遠比土壤背景的溶磷菌3X10^{2}數多，施加玉米粒處理0-5cm土壤的溶磷菌數爲6X10^6，亦遠多於土壤背景的溶磷菌數目(表四)，由此試驗結果再次印証了欲促進土壤溶磷菌數目增加，有機物添加是必要的。

溶磷眞菌與溶磷細菌比較

土壤中溶磷眞菌與溶磷細菌分別佔土壤中全部眞菌、全部細菌的0.5% 、1%，溶磷微生物中60%是眞菌，以*Aspergillus*、*Penicillium*爲主，40%是細菌[30]。溶磷眞菌的溶解磷礦石的能力比細菌強[4,6,15,45]，且在培養基中溶磷眞菌較早表現出溶磷能力，且維持至整個生長期，大多數溶磷眞菌的溶磷能力在繼代培養時能保持較久，許多溶磷細菌在培養基中，菌落的生長較慢，且第1次繼代培養後便失去了溶磷能力(表五)，一般而言眞菌只有1.5%失去溶磷能力，但細菌則47.4%失去溶磷能力[30,45]。

表四、玉米碎粒及溶磷菌添加於土壤對溶磷菌數目之影響

處　　理	溶磷菌數目(個/克土壤)	
	0-5cm	5-10cm
SM-1 +玉米	$1x10^7$	$4x10^2$
SM-5 +玉米	$6x10^7$	$2x10^2$
SM-35+玉米	$6x10^6$	$1x10^5$
SM-47+玉米	$3x10^6$	$8x10^2$
+玉米	$6x10^6$	$1x10^5$

SM-1、SM-5、SM-35、SM-47：本所分離、純化之溶磷菌。
土壤背景溶磷菌菌數$3X10^2$。

表五、Summary of phosphate-solubilizing ability of bacterial and fungal groups isolated from southern Alberta soils(31)

Solubilized P (μgP)+	Number of isolates	
	Bacteria	Fungi
0	21++	0
1-100	10	1++
101-500	7	2
501-1000	4	1
1001-2000	1	10
2001-5000	1	43
5001-10000	0	7
10001-13000	0	4
	44	68
Average	401 μg P	3716 μg P
Range	7-2653 μg P	373-12839 μg P

+ In an 8-day growth period.
++ Colonies losing PS ability when subculture.

溶磷眞菌增進土壤有效磷之機制

一、 分泌磷酸酵素解離含磷有機化合物及含磷無機化合物

森林土壤表土中，大部份的磷是以有機態存在，有機磷有時可以達到全磷的50-60%(16)。土壤中含磷有機化合物超過30種，但大多爲磷脂質(Phospholipid)、Phosphoglycerides、核酸、Phytin、核酸胺化合物等(9,18)，眞菌可分泌4種磷酸酵素:Phosphomonoesterase、phosphodiesterase、phosphotriesterase、phosphoamidase(28,42,46)及phytase(20)，分解土壤中含磷有機化合物。

外生菌根菌可以顯著地增加寄主作物根部對磷酸鹽的吸取[13]。Woolhouse[51]證明在山毛櫸菌根(Beech mycorrhizae)有一種活性磷酸酵素存在；在4年之後，Bartlett及Lewis[8]指出山毛櫸菌根的酸性磷酸酵素可以催化p-nitrophenyl phosphate、Glucose-6-phosphate、β-Glycerophosphate、Inositol hexaphosphate、Inositol triphosphate等含磷有機化合物，及Pyrophosphate等含磷無機化合物的解離，釋放出磷酸鹽(phosphate)，此種酸性磷酸酵素存在於山毛櫸菌根的菌絲鞘(Fungal sheath)中[50]。不同外生菌根眞菌所分泌的酸性磷酸酵素就不同(表六)，促進寄主作物對土壤磷的吸取效果亦有差異[5,24]。

表六、Comparative levels of pNPPase activity in mycorrhizal tissue[5]

Tissue	Assay temp. ℃	Subtrate conc. mM	μ moles hydrolyzed /g fresh wt. min	Reference
Excised Picea mycorrhizas	25	1.0	0.06—0.75	Alexander and Hardy 1981[5]
Excised Fagus mycorrhizas	20	1.0	0.51±0.05[a]	Woolhouse 1969[52]
Excised Fagus mycorrhizas	20	1.0	0.45—0.66[a]	Williamson and Alexander 1975[51]
Ectomycorrhizal fungi	35	23.0	0.01—0.48[b]	Ho and Zak 1979[24]
Calluna endophyte	20	3.6	0.62—4.17[b]	Pearson and Read 1975[36]

[a] Assumed mm^2 surface area to fresh wt ratio of 7000.
[b] Assumed dry wt/fresh wt ratio of 0.05.

內生菌根也可能分泌磷酸酵素。以往學者認爲內生菌根菌可與主作物形成菌根，促進作物對土壤磷吸取的機制，主要是內生菌根菌菌絲的伸展，增加了植物對土壤磷的吸收面積及範圍[20,34]，雖然在1980年代之後有學者陸續發現具有內生菌根的植物，其根圈磷酸酵素含量會增加，因而提出內生菌根菌亦可能分泌磷酸酵素，分解土壤中含磷有機化合物的論點[23,48,49]，但一直未能獲得實驗上的證明。直到Jayachandran等人[27]，在人工生長介質(growth medium)添加幾種含磷有機化合物，比較菌根植物和非菌根植物的生長及對磷的吸取，試驗結果顯示添加phytic acid、RNA、ATP或cMP 於生長介質中並不能增進非菌根植物的生長及對磷的吸取，但是能增加菌根植物的生長及對磷的吸取。殺過菌的

草原土壤加入含P^{32}有機化合物(Cystine 3'- and 5'-diphosphate)，比較菌根植物和非菌根植物對的吸取量，試驗結果爲內生菌根植物吸取P^{32}量是非菌根植物的500至6000倍(表七)。由上述Jayachandran的2個試驗結果，證明內生菌根菌可以直接或間接以磷酸酵素解離土壤中含磷有機化合物以供寄主作物吸取利用。

非菌根菌之眞菌亦具有分泌磷酸酵素分解含磷有機化合物的能力，Molla等人[33]從根圈及非根圈分離、純化出溶磷眞菌，然後回接於含磷有機化合物的土壤中，發現在第45天內含磷有機化合物被礦化的速率最快，多種眞菌混合後，接種於土壤中，可使含磷有機化合物在45天內礦化釋放出29%磷，使其變爲有效磷。

表七、Plant growth and P uptake in a native prairie soil amended with organic ^{32}P and the mycorrhizal fungus, *Glomus etunicatum*[27]

Treatments	Total dry matter (mg)	Total P uptake (μg)	Shoot ^{32}P count (count min^{-1})
Non-myc			
0 mg P Kg^{-1}			
No sievings	39c	11d	57c
Sievings	38c	13d	74c
25 mg P Kg^{-1}			
No sievings	149b	47d	117c
Sievings	138b	41d	110c
0 mg P Kg^{-1}			
No sievings	186b	88c	252c
Sievings	188b	89c	210c
Myc			
0 mg P Kg^{-1}			
No sievings	313a	323b	136,136b
Sievings	373a	379a	368,164a

Mean values in the same column followed by the same letter not significantly different (P>0.05) as determined by the LSD test.

二、 非酵素性解離含磷無機化合物

許多學者比較菌根植物與非菌根植物對各種不同溶解度含磷無機化合物的反應，發現當土壤施用低溶解度磷化合物時，菌根植物比非菌根植物生長良好且磷的吸取量多[41]，當氫氧化鐵加入土壤後，非菌根植物生長及磷的吸取就會減少，但菌根植物沒有受到影響。將膠性磷酸鐵(Colloidal iron phosphate)、結晶型磷酸鐵(Strengite)、磷酸二氫鉀加入土壤後，接種內生菌根菌*Glomus fasciculatum*之毒麥(Ryegrass)比不接種菌根菌之毒麥，生長較好且對磷吸取量較多，尤其當土壤加入低溶解度之結晶型磷酸鐵時，接菌根菌毒麥的生長及磷吸取量遠大於不接種菌根菌者[11]，一般而言菌根可以較非菌根能伸展

、擴大養分吸收的面積，且內生菌根能分泌出，外生菌根菌能分泌Hydroxamate siderophores和低pH土壤中的鐵或和石灰質土壤中之鈣嵌合，而使土壤中磷的有效性增加，促進作物的生長及對磷的吸取[12,17,26,32,43]。

溶磷眞菌將細胞質內產生之H^+送至細胞外表面，在此H^+和細胞周圍陽離子，特別是NH_4^+交換，於是H^+被釋出至微生物體外，因此低溶解度含磷無機化合物，便在微生物細胞表面或細胞週圍被H^+溶解，釋出$H_2PO_4^-$或HPO_4^{-2}[10]。由表八的資料[25]可以知道，雖然眞菌在培養基中，生長6天後之pH只有6.44，遠比0.1M HCl加入培養基中的3.80高，但接種眞菌培養基中的有效磷濃度爲46.7ppm，仍大於純鹽酸溶液溶解出的有效磷濃度33.5ppm，故眞菌解離低溶解度含磷無機化合物的機制，除了因分泌H^+，降低環境中pH，促使低溶解度磷酸鈣解離外，還有另外可能的機制存在。

表八、Solubilization of inorganic phosphates by microorganisms and HCl in medium after 6 days. All results are different (P<0.01) for next column;amounts of P are given in ppm[25]

	Isolate 18	Isolate 29	HCl	Control
pH	3.45	6.44	3.80	6.79
P	51.7	46.7	33.5	24.2

溶磷眞菌另外一種溶磷機制是這些溶磷眞菌藉由生長、活動過程中分泌出有機酸，如乳酸、檸檬酸、琥珀酸、2-酮基葡萄糖酸、糖膠酸、草酸等嵌合基和土壤中的鈣、鐵等金屬離子嵌合生成複合物(complex compound)，減少這些金屬離子和磷酸鹽形成不溶性磷化合物，因而使得土壤中有效磷的濃度增加[19,21,30,37,38,45]。不同微生物則有機酸釋放的種類就不一樣，糖膠酸(Glycollic acid)、乳酸爲溶磷眞菌和細菌最常見的具有嵌合作用之有機酸(表九)。此外眞菌菌絲內部會分泌草酸鹽及其他有機酸來和鈣離子結合，可以累聚鈣離子(Ca^{++})在菌絲內，故使得有效磷濃度增加[10]。

表九、Influence of organisms and incubation upon release of phosphate by organic acids[46]

Organism	Incubation days	Apatite solubilized (%)	Total titratable acidity (μ.equiv./ml)	Principal nonvolatile acids produced
A. niger	3	100	55	Citric,Glycollic,Succinic, Oxalic
Penicillium spp.	4	16	3	Nil
	12	74	25	Lactic,Glycollic
Nocardia spp.	6	52	5	Succinic,Glycollic
	10	57	6	Succinic,Glycollic
Bacterium $S_4$70	7	54	8	Lactic
	14	71	8	Lactic,Glycollic
E. freundii	3	100	25	Lactic

表十、Minimum solution pH and maximum P in solution caused by two *Penicillium* isolates with and without NH_4^+[7]

penicillium isolate	Min. soln pH	Max. P conc. (μ ml^{-1})	P in soln (mg)	P in soln by 0.1 N HCl at same (mg)[1]	P(fungi) P(acid)
			Medium A[2]		
P. bilaji	3.7^{a}	298^{a}	14.2^{aA}	4.5^{bB}	3.2
P. fuscum	4.1^{b}	203^{b}	10.2^{bB}	1.6^{bB}	6.4
			Medium B[3]		
P. bilaji	4.0^{b}	46^{b}	2.5^{cA}	2.1^{cA}	1.2
P. fuscum	6.2^{a}	7^{d}	0.4^{cA}	0.1^{dB}	6.7

[1] After 10 days exposure to acid.
[2] Medium A-equimolar NH_4^+ and NO_3^--N.
[3] Medium B-NO_3^--N only.

a-d: In either medium, means with the same subscript letter are not statistically different($P<0.01$).
A,B: Comparison of P in solution(due to fungal action and to added HCl), means with the same subscript letter are not statistically different($P<0.01$).

三、 影響溶磷眞菌溶磷機制的因子

以往學者對於含磷無機化合物被溶磷眞菌解離釋出磷酸鹽的現象，只注意到酸化作用(acidification)、嵌合作用(chelation)及和作物生長的環境[39,40,43]。其實溶磷眞菌解離含磷無機化合物，釋放出磷酸鹽的能力，亦與下列因子有關：

1. 不同氮源及濃度的影響

銨態氮比硝酸態氮較有利於溶磷眞菌的溶磷能力[7]。以*Penicillium bilaji*及*P. fuscum*爲例，於含銨態氮培養基中，此2菌株溶解磷灰石釋而放出磷的濃度分別爲、，但上述2眞菌於只含硝酸態氮培養基中，對磷灰石的溶解而釋放出來磷的濃度分別只有46 ppm、7 ppm(表十)，由表十的p(fungi)/p(acid)分別爲3.2、6.4數值，可以推論出在含銨態氮時，此2種眞菌對低溶解度含磷無機化合物的溶解機制，並非主要由於溶磷眞菌生長過程，釋出+離子造成週圍環境pH下降的結果，而是溶磷眞菌產生較多量的嵌合基。嵌合基可與Ca^{++}離子、Fe^{+++}離子、Al^{+3}離子嵌合，使得磷酸鹽被沈澱的機會減少，因此培養液中磷的濃度會較高[19,26,45]，而在只含硝酸態氮情況下，*P.bilaji*及*P. fuscum*溶解磷灰石的機制，則與眞菌生長使環境pH下降有密切關係，*P. fuscum*不能產生足夠的酸去中和磷灰石的鹼性，因此溶解磷灰石的能力遠小於*P. bilaji*(表十)。氮濃度亦會影響微生物解離含磷無機化合物的能力，當溶液中氮源濃度爲65 ppm時，培養液中被溶出的磷濃度最低，可能原因是雖然溶磷菌可以解離含磷無機化合物，增加有效磷的濃度，但在這種氮濃度下，因爲很合適溶磷微生物細胞的增殖生長，微生物由周圍吸取較多量的磷酸鹽($H_2PO_4^-$、HPO_4^{-2})用來合成細胞體質，故在此氮源濃度下被溶出的磷濃度最低[7,14,25]。

2. 有效性磷存在的影響

例如*Aspergillus niger*在有或沒有可溶性磷酸鹽時，皆能夠有同樣的解離低溶解度磷化合物的能力，但*Penicillium lilacinum*、*A. flavus*、*A. terreus*及*A. nidulans*解離低溶解度含磷無機化合物的能力，則受到可溶性磷酸鹽抑制的影響[15]。

3. 碳源、鉀源濃度之影響

玉米粒施入0-5cm土壤中，經1星期後，測定不同深度有效磷濃度(表十一)。得知溶磷菌SM-1、SM-5、SM-35、SM-47分別和玉米粒同時加入土壤，可以顯著地增加有效磷濃度，其濃度分別爲129 ppm、139 ppm、100 ppm、100 ppm，遠大於土壤背景濃度17 ppm。測定5-10cm處土壤有效磷濃度亦有增加的情形，但各試驗處理15 cm以下土壤有效磷濃度和背景濃度沒有差別，因此可見溶磷菌必須有充足的碳源做爲能源，才能發揮出溶磷的能力。

表十一、玉米粒及溶磷菌添加於土壤對有效磷濃度之影響(ppm)

處　　理	有效磷濃度 (ppm)			
	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	15-20 cm
SM-1 +玉米	129a	33a	18a	18a
SM-5 +玉米	139a	35a	18a	17a
SM-35+玉米	100b	34a	17a	17a
SM-47+玉米	100b	37a	15a	15a
+玉米	68c	30a	16a	18a

SM-1、SM-5、SM-35、SM-47：本所分離、純化之溶磷眞菌。
同行數字若後面英文字母相同者，表示在5%水準差異不顯著。

本研究室曾進行溶磷眞菌(TARI 318)、溶磷細菌(TARI 338)在不同碳源(。溶磷眞菌的溶磷能力在含蔗糖培養基中與在米糠者相似，皆遠大於在玉米粉培養基。溶磷細菌(TARI 338)只在含蔗糖培養基中有較好的溶磷效果，可能與玉米粉、米糠所含的碳源大部份是澱粉，TARI 338溶磷細菌不能利用這些碳源在培養基中繁衍生長，所以溶磷能力低(表十二)。故溶磷菌在土壤中之存活及溶磷能力與碳源種類有密切關係，易被分解之碳源如葡萄糖、蔗糖等，一般而言有利於溶磷菌的生長與溶磷能力的表現。

表十二、不同碳源對溶磷眞菌、細菌解離磷酸鈣釋出有效磷的影響

時　間	有效磷濃度 (ppm)					
	蔗　糖		玉 米 粉		米　糠	
	TARI[1] 318	TARI[2] 338	TARI 318	TARI 338	TARI 318	TARI 338
0 天	6.0	5.9	25	24	30	30
3 天	345	366	59	67	308	20
6 天	432	272	131	60	572	32
9 天	501	148	112	71	681	29

TARI[1]　　TARI[2]
318 ：眞菌　338 ：細菌

溶磷眞菌解離低溶解度含磷無機化合物和碳源濃度也有密切關係。將培養基中之蔗糖濃度調爲2、4、8、16、32 g/l，然後接種溶磷菌，試驗結果以4g sugar/l最適合溶磷菌解離含磷無機化合物，而不是較高濃度8、16、32g sugar/l，此種原因可以解釋爲通常微生物生質生長的次適合條件下之碳源濃度，是微生物生產代謝產物(Metabolite)的最好濃度[25]。

鉀離子對細胞的吸取磷扮演重要的角色，因鉀可以維持細胞電荷的穩定[10]。當培養液中鉀濃鉀濃度爲300 ppm時，溶液中有效磷的濃度最低，此或許在300 ppm鉀時，微生物生長繁衍時會自培養基吸取大量有效磷的緣故有關[7,14]。

參考文獻

1. 林家棻 1967 臺灣省農田肥力測定。臺灣省農試所報告28號。
2. 張守敬 1951 臺灣省土壤肥力概述。臺灣省農試所報告7號。
3. 江晃榮 1993 農業生物技術。華香園出版設印行。333-338頁。臺北，臺灣。
4. Ahamed, N. and Jha, K. K. 1968. Solubilization of rock phosphate by microorganisms isolated from Bihar soils. J. Gen. Appl. Microbiol. 14:89-94.
5. Alexander, I. J. and Hardy, K. 1981. Surface phosphatase activi-ty of sitka spruce mycorrhizas from a serpentine site. Soil Bio-chem. 13:301-305.
6. Arora, D. and Gaur, A. C. 1979. Microbial solubilization of different inorganic phosphates. Indian J. Exptl. Biol. 17:1258-1261.
7. Asea, P. E. A., Kucey, R. M. N. and Stewart, J. W. B. 1988. Inorganic phosphate solubilization by two *Penicillium* species in solution culture and soil. Soil Biology & Biochemistry 20:459-464.
8. Bartlett, E. M., and Lewis, D. H. 1973. Surface phosphatase activity of mycorrhizal roots of beech. Soil Biol. Biochem. 5:249-257.
9. Barrow, N. J. 1961. Phosphorus in soil organic matter. Soil Fertility 24:169-173.
10. Beever, R. E. and Burns, D. J. W. 1980. Phosphorus uptake, storage and utilization by fungi. Advances in Botanical Research 8:127-219.
11. Bolan, N. S., Robson, A. D., Barrow, N. J. and Aylmore, L. A. G.1983. Specific activity of phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal plants in relation to the availability of phosphorus to plants. Soil Biol. Biochem. 16:299-304.
12. Bolan, N. S., Robson, A. D. and Barrow, N. J. 1987. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plants. Plant Soil 99:401-410.
13. Bowen, G. D. 1973. Mineral nutrition of ectomycorrhizae. In : Ectomycorrhizae-their ecology and physiology, pp.151-205. Edited by Marks, G. C. and Kozowski, T. T. Academic press. New York.
14. Cabala-Rosand, P. and Wild, A. 1982. Direct use of low grade phosphate rock from Brazil as fertilizer II. Effects of mycorrhizal inoculation and nitrogen source. Plant and Soil 65:363-373.

15. Chhonkar, P. K. 1979. Soil microorganisms in relation to availability of soil phosphorus to plants. In:Phosphorus in soils, crops and fertilizers. Bull. No. 12 Indian Society of Soil Science, New Delhi.

16. Cosgrove, D. J. 1967. Metabolism of organic phosphate in soil. In: Soil Biochemistry. Vol, 1, pp.216-228. Edited by McLaren, A. D. and Peterson, G. H. Dekker, New York.

17. Cromack, K., Soillins, Jr. P., Graustein, W. C., Speidel, K., Todd, W. A., Spycher, G., Li, C. Y. and Todd, R. Ld. 1979. Calcium oxalate accumulation and soil weathering in mats of the hypoeous fungus *Hysterangium cassum*. Soil Biol. Biochem. 11:463-468.

18. Dalal, R. C. 1982. Effect of plant growth and addition of plant residues on the phosphatase activity in soil. Plant and Soil 66 :265-269.

19. Dissing, N. J. and Eiland, F. 1980. Investigation on the relationship between P-fertility, phosphotase activity and ATP content in soil. Plant and soil 57:95-103.

20. Duff, R. B., WEBLEY, D. M. and SCOTT, R. O. 1963. Solubilization of minerals and related materials by 2-ketogluconic acid producing bacteria. Soil Sci. 95:105-114.

21. Gerdemann, J. W. 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. Annual Review of Phytopathology 6:397-418.

22. Hayman, D. S. 1975. Soil Microbiology. Butterworth, London.

23. Hepper, C. and Warner, A. 1983. Role of organic matter in growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in soil. Transactions of the British Mycological Society 81:155-156.

24. Ho, I. and Zak, B. 1979. Acid phosphatase activity of six ectomycorrhizal fungi. Canadian Journal of Botany 57:1203-1205.

25. Illmer, P. and Schinner, F. 1992. Solubilization of inorganic phosphates by microorganisms isolated from forest soils. Soil Biol. Biochem. 24(4):389-395.

26. Jayachandran, K., Schwab, A. P. and Hetrik, B. A. D. 1989. Mycorrhizal mediation of phosphorus availability: Synthetic iron chelate effects on phosphorus solubilization. Soil Sci. Soc. Am. J. 53:1701-1706.

27. Jayachandran, K., Schwab, A. P. and Hetrik, B. A. D. 1992. Mineralization of organic phosphorus by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Biol. Biochem. 24(9):897-903.

28. Kiss, S., Bularda, M. D. and Radulescu, D. 1975. Biological significance of enzymes accumulated in soil. Advances in Agronomy 27:25-87.

29. Kobus, J. 1962. The role of microorganisms in the transfromation of phosphoric compounds in the soil. Acta Microbiol. 11:255-262.

30. Kucey, R. M. N. 1983. Phosphate-solubilizing bacteria and fungi in various cultivated and virgin Alberta soils. Canadian Journal of Soil Science 63:671-678.

31. Kucey, R. M. N. 1987. Increased phosphorus uptake by wheat and field beans inoculated with a phosphorus-solubilizing *Penicillium bilaji* strain and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Applied Environmental Microbiology 53:2699-2703.

32. Lapeyrie, F. 1988. Oxalate Synthesis from soil bicarbonate by the mycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. Plant Soil 110:3-8.

33. Molla, M. A. Z. and Chowdhury, A. A. 1984. Microbial mineralization or organic phosphate in soil. Plant and Soil 78:393-399.

34. Mosse, B., Hayman, D. S. and Arnold, D. J. 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. V. Phosphate uptake from 32P labelled soil solution by three plant species.New Phytologist 72:809-815.

35. Pearson, V. and Read, D. J. 1975. The physiology of the mycorrhizal endophyte of *Calluna culgaris*. Transactions of the British Mycological Society 64:1-7.

36. Phillip, S. and Donald, E. B. 1987. Cell and molecular biology. third edition. John Wiley and Sons,Inc. pp.78.

37. Pikovskaya, R. I. 1949. Microbiology, Moscow. Soils & Fert. 12:347.

38. Raper, A. and Thom, W. 1968. Topic bibliography of acid production. In:Manual of Penicillia, pp.709-713. Edited by Raper, A. and Thom, W. Hafner, New York.

39. Rendig, V. V. and Taylor, H. M. 1989. Principles of Soil-Plant Interrelationships, pp.20. McGraw-Hill, New York.

40. Roos, W. and Luckner, M. 1984. Relationship between proton extrusion and fluxes of ammonium ions and organic acids in *Penicillium cyclopium*. Journal of General Microbiology 130:1007-1014.

41. Ross, J. P. and Gilliam, J. W. 1973. Effect of *Endogone* mycorrhiza on phosphorus uptake by soybeans from inorganic sources. Soi Sci. Soc. Am. J. 37:237-239.

42. Skujin, J. 1976. Extracellular enzymes in soil. CRC critical Reviews in Microbiology 4:383-421.

43. Szaniszlo, P. J., Powell, P. E., Reid, C. P. P. and Cline, G. R. 1981. Production of hydroxamate siderophore iron chelators by ectomycorrhizal fungi. Mycologia 6:1158-1174.

44. Sperber, J. I. 1958. The incidence of apatite-solubilizing organisms in the rhizosphere and soil. Aust. J. of Agric. Res. 9:778-781.

45. Sperber, J. I. 1958. Solution of apatite by soil microorganisms producing organic acids. Aust. J. Agric. Res. 9:782-787.

46. Tabatabai, M. A. 1982. Soil enzymes. In method of soil analysis, Part 2, Chemical and microbiological properties (Page, A. L., Miller, R. H. and Keeney, D. R., Eds), 2nd Edn, pp.903-948. American Society of Agronomy, Madison.

47. Thomas, G. V. 1985. Occurrence and ability of phosphate solubilizing fungi from coconut plant soils. Plant and Soil 87:357-364.

48. Warner, A. 1984. Colonization of organic matter by vesicular-arbuscular mycorrhizal fung in soil. Transactions of the British Mycological Society 82:352-354.

49. Warner, A. and Mosse, B. 1980. Independent spread of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. Transactions of the British Mycological Society 74:407-410.

50. Williamson, B. and Alexander, I. J. 1975. Acid phosphatase localized in the sheath of beech mycorrhiza. Soil Biol. Biochem. 7:195-198.

51. Woolhouse, H. W. 1969. Differences in the properties of the acid phosphatase of plant roots and their signifcance in the evolution of edaphic ecotypes. pp.357-380. In Ecological aspects of the mineral nutrition of plants. Edited by Rorison, I. H.

52. Yin, R. L. 1988. Phosphate dissolving microorganisms in up land soils in China. Soils(Turang). Published by Chinese Acad. Sci. 20(5):243-246.

討　　論

台大農化系賴朝明問:

1. 溶磷菌的定義?

2. 如果溶磷菌之機制包括溶磷有機磷之磷酸酵素,那麼在進行此類接種溶磷菌入土壤之研究時,如何去區分其釋出之無機磷是來自於接種入土壤之溶磷菌或是來自於植物根或是原存在於土壤中之磷酸酵素?

3. 請問溶磷菌接種入土壤之效果與土壤之之關係?

省農試所簡宣裕答:

一般認爲溶磷菌的定義狹義的是指溶磷細菌與眞菌。最近幾年一些學者陸續也像我剛剛介紹那些證明,溶磷眞菌也應該把菌根菌納入,的確菌根菌也具有這種效果,以前大家對它的了解比較沒有那麼透澈,現在慢慢了解菌根菌也是屬於溶磷眞菌的一個。再來說提到溶解酵素在不同的有不同的表現,溶解酵素大致可分成兩種,鹼性磷酸酵素和酸性磷酸酵素,做土壤酵素的人在這一方面有一些資料,我看過它們確實有很大的影響。

Mechanisms of Phosphate-dissolving by Fungi

Chien, S. Y. and Wu, C. G.

Soil Microbiology Lab, Department of Agricultural Chemistry, Taiwan Agricultural Research Institute, Wu-feng, Taichung, Taiwan, R.O.C.

Abstract

Phosphorus is an important element of living things. Usually, phosphorus is taken up by plants in free forms of inorganic phosphate, such as $H_2PO_4^-$, HPO_4^{-2}. Some soil-borne phosphate-dissolving fungi (including mycorrhizal fungi) can release phosphatase to dissolve organic and inorganic phospho-compounds. These fungi may also produce some metabolites such as glycollic acid, succinic acid, which can act as chelators binding calcium or irons in the soil, and then increase indirectly the concentration of available phosphate. Additionally, the organic acid may decrease the pH of the soil, and enhance the solubility of rock phosphate or apatite. The variety of nitrogen and carbon sources, and potassium concentration in culture medium may also influence the phosphate-dissolving ablility of fungi.

Corn grains and phosphate-dissolving fungi incorporated into soil at the depth of 0-5 cm, can increase the concentration of available phosphate at the depth of 0-10 cm. Normally, *Aspergillus* and *Penicillium* are the major genera of phosphate-dissolving fungi in soil. Phosphate-dissolving fungi show 10 times better phosphate-releasing effect on rock phosphate and calcium phosphate, if compared with phosphate-dissolving bacteria. Besides, fungi can maintain the phosphate-dissolving ability longer than bacteria.

Key words : Phosphorus, Fungi, Mechanisms of phosphate dissolving