

## 核三核四不能說的秘密－菇的本性

文·圖／周文能

### 摘要

本文簡述擔子菌類的有性世代的生活史，從單核擔孢子(n)萌發開始。單核擔孢子萌發後變成單核菌絲(n)，兩條單核菌絲相結合，細胞質融合形成質配，菌絲成爲雙核菌絲(n+n)，雙核的菌絲在顯微鏡下觀察，大部分可看到有鎖狀聯合的構造，子實體形成時，會發育成擔子，這時，雙核細胞中的兩個正負核才融合形成核配(caryogamy)，即完成受精，如此，出現一個短暫的單核雙倍體階段(2n)。接著，此核經過兩次分裂，其中一次爲減數分裂，產生 4 個單倍體的子核(n)。然後 4 個子核各發育成一個擔孢子，又完成了一次單核菌絲生命循環的預備工作，這就是菇類正常的生活史。本文另討論菇類不正常的生長方式，及如何從孢子分離成菌種的方法。

關鍵詞：擔子菌、菌種、菌絲、細胞、生活史

要不要續建核四電廠的議題，最近鬧得沸沸揚揚，讓我想起菇類也有三核與四核的困擾，這裡就來探討一下這個問題。

剛開始接觸菇類是在一間香菇菌種栽培場工作，菌種的繁殖技術是老闆不能說的秘密。菌種的好壞強弱全靠他的經驗判斷，產量跟著時好時壞，照慣例，每批生產的菌種賣出去，要等到香菇長出來，才能跟菇農收錢。有一次，賣出的菌種全軍覆沒，沒長出半朵香菇，當然是血本無歸。老闆欲哭無淚說：「那 A 安捏，好不容易用新技術分離出菌種，明明菌絲長得很勇健，怎麼生不出菇？」當時我也不知緣由，直到離開栽培場，投入菇類研究領域後，才漸漸明白。

一般來說，大部分栽培菇類屬於擔子菌類，目前以香菇、鮑魚菇、木耳等為大宗，它們的正常生活史是從單核擔孢子(n)萌發開始。單核擔孢子萌發後變成單核菌絲(n)，或稱為初生菌絲（或一次菌絲）。兩條單核菌絲相結合，細胞質融合形成質配，菌絲成為雙核菌絲(n+n)或稱為次生菌絲（或二次菌絲）。一般習慣稱將細胞核傳出者為雄，而接受的一方則為雌。根據這個定義，從孢子發芽而出的菇類菌絲可說是雌雄難辨，因無明顯性器官，無法區別「公、母」或「雌、雄」，所以通常用正負(+、-)來表示。

菌絲在接觸及融合後細胞核的施與受是相互平等的，只要彼此適合，不排斥對方，在融合完成之後，繼續進行細胞核分裂，這就代表兩條完成融合的單核菌絲是異性“+”、“-”。但是，若是核與核之間並不適合配對，在細胞內無法合而為一，且排斥對方，結果就會無法融合。如前所述，這代表兩條無法融合的單核菌絲是同性“+”、“+”或“-”、“-”。

初生菌絲在擔子菌的生活史中，僅是一個很短暫的階段。初生菌絲因為只有單核，通常並不具備形成子實體的能力，必須經過如上面所描述，不同性別的菌絲交配才會產生子實體。

雙核的菌絲在顯微鏡下觀察，可看到有鎖狀聯合（圖 1）又稱扣子體(clamp connection)的構造，這是許多擔子菌類菌絲的重要特徵；菌絲藉助鎖狀聯合進行細胞分裂，不斷增加細胞數目並保證雙核細胞分裂時所產生的正負核能分別進入子細胞。子實體形成時，構成菌褶菌絲的頂細胞會發育成擔子，這時，雙核細胞中的兩個正負核才融合形成核配(caryogamy)，即完成受精，如此出現一個短暫的單核雙倍體階段(2n)。接著，此核經過兩次分裂，其中一次為減數分裂，產生四個單倍體的子核(n)。然後，擔子膨大並在頂端生出 4 個小梗，4 個子核分別進入 4 個小梗內，每個子核各發育成一個擔孢子（圖 2），又完成了一次單核菌絲生命循環的預備工作，這就是菇類的有性世代的生活史（圖 3）。

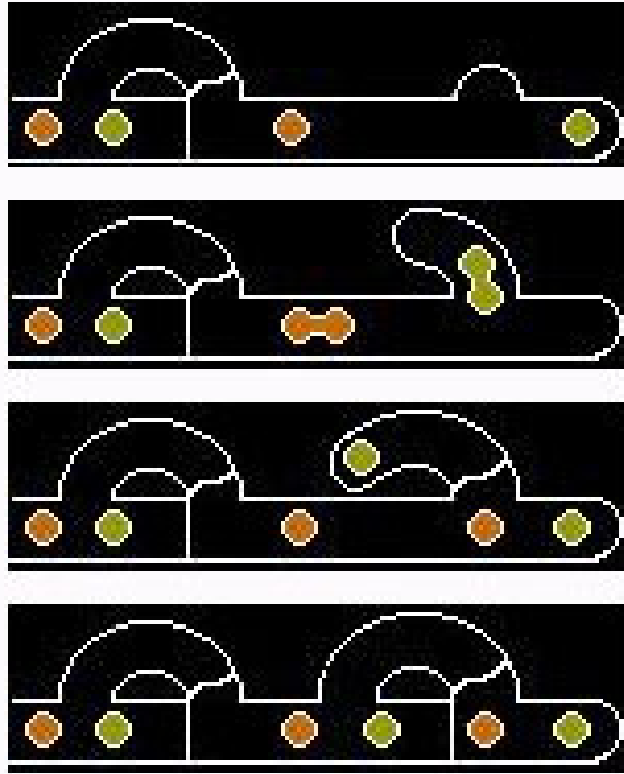


圖 1. 擔子菌鎖狀聯合形成過程

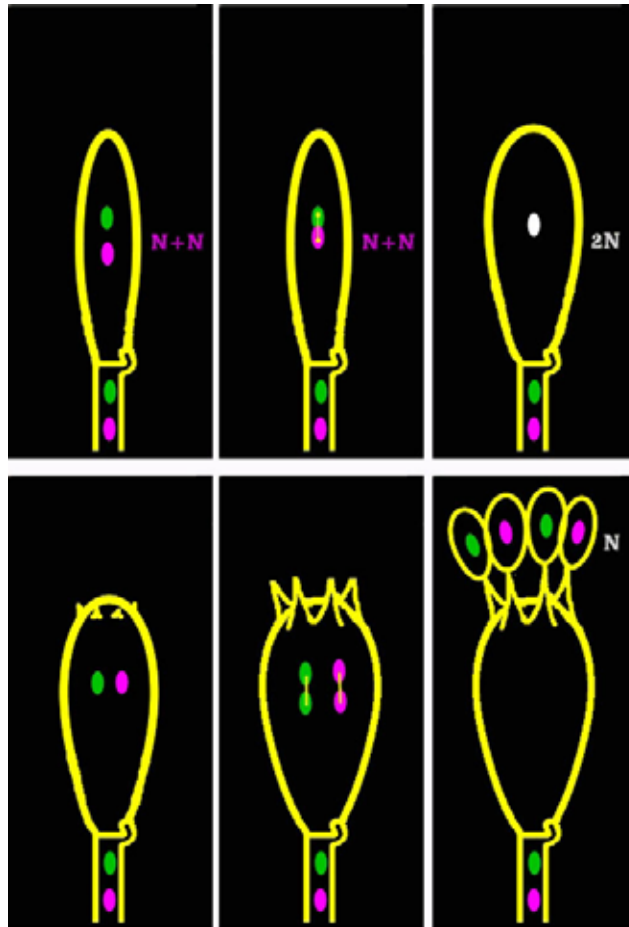


圖 2. 擔子菌擔子核配過程

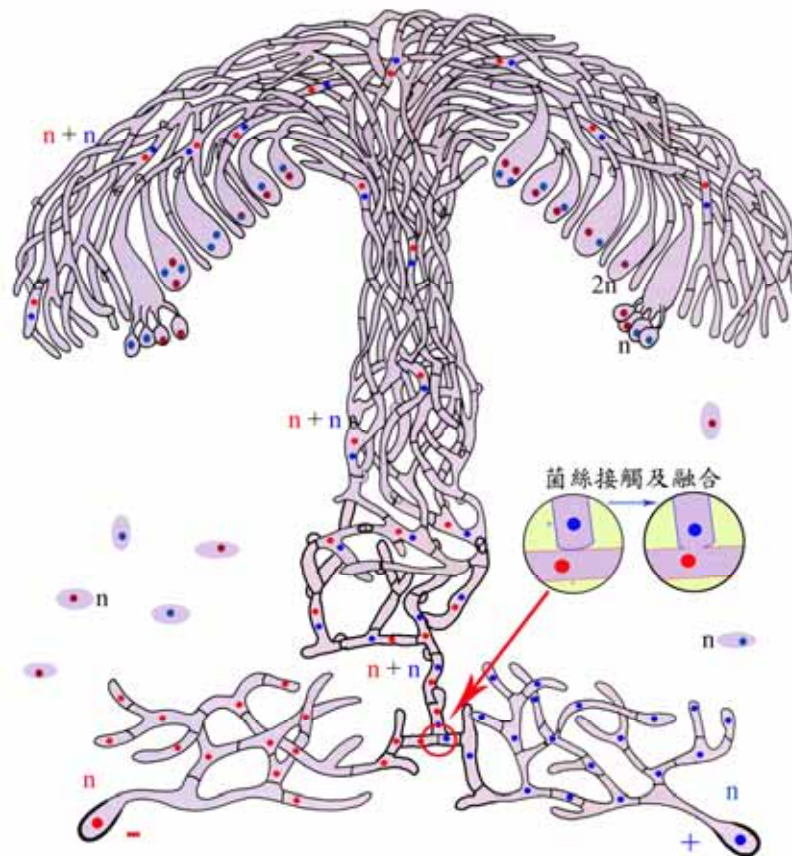


圖 3. 擔子菌菇類有性世代的生活史

上述是菇類的理想繁殖過程，然而，在自然界中並非都是單核菌絲碰上單核菌絲，有時單核菌絲和雙核菌絲，雙核菌絲和雙核菌絲間也有可能相遇融合、互相交換彼此的細胞質體與細胞核。在這樣的情況下，多個細胞核混合在一起然後分裂，最後會選擇一對最速配的兩個核留下，其他核只好消失不見，所以最後還是形成雙核菌絲。

絕大多數菇類的交配融合是在性別不同的兩條初生菌絲之間進行，稱作異宗配合 (heterothalium)。但草菇、蘑菇的初生菌絲則是自交可育的，如高等植物的雌雄同體，稱作同宗配合(homothalium)。在條件適宜時，雙核菌絲可年復一年地增殖並產生子實體。

有報告指出，某些菇類如鬼傘屬(*Coprinus*)成熟的孢子中含有 2 個細胞核；另外的報告也指出，鵝膏菌科 Amanitaceae、糞銹傘科 Bolitaceae、絲膜菌科 Cortinaceae、球蓋菇科 Strophariaceae 和蘑菇科 Agaricaceae 中的多數種類，孢子在彈射前和彈射之後都是雙核的。其原因可以用減數分裂之後，在孢子中又發生第 3 次核分裂來解釋。而這種核分裂不是發生在擔子梗或擔子中，所以必定形成雙核的孢子。換句話說，有第 3 次核分裂的菇類，就有四極性的擔子，沒有第三次核分裂的，只有二極性的擔子。無論二極性或四極性的菇類，在芽管和菌絲體

初期階段，通常是多核的，其後（直到交配之前）產生橫隔膜之後才變成單核的，不論它是來自一個雙核的或一個單核的孢子。在多數情況下，孢子萌發後的菌絲體立刻會變成雙核，即單核階段不存在了。這些菇類的生活史是從雙核菌絲開始的，因為菌絲體沒有任何世代改變之表現。

另有研究報導，黑木耳(*Auricularia auricula*)的擔孢子中單核擔孢子占 74.5 %，雙核擔孢子占 18.1 %，三核擔孢子占 3.7 %，多核擔孢子占 3.7 %；毛木耳(*A. polytricha*)的擔孢子中單核擔孢子和雙核擔孢子的比例分別為 97.9 % 和 2.1 %。柱狀田頭菇的擔子梗數為 4 的品種，其擔孢子大多數為 2 個細胞核，部分為 1 個；擔子梗數為 2 的品種，其擔孢子大多數為 4 個細胞核，部分為 2 個，偶爾可見 6 核或 8 核的孢子。與擔孢子的多核性相對應，每個擔子萌發芽管並著生擔孢子的個數也具多樣性。成熟的乾巴菌(*Thelephora ganbajun*)的擔孢子有單核、雙核、三核、四核和七核等現象，在孢子萌發過程中，也對應地出現 1 個芽管、2 個芽管、3 個芽管、4 個芽管和 7 個芽管等多芽管現象。雙孢蘑菇(*Agaricus bisporus*)每個擔子上多數是 2 個擔孢子，但也有 4 個擔孢子、3 個擔孢子及 1 個擔孢子。

以上基因遺傳的理論真的很難懂。當然那間香菇菌種栽培場早已關閉了，有次遇到老闆的兒子，聊起當年所謂的新技術分離菌種，其實就是用孢子來分離菌種。一般菌種分離大都是直接從菇體取菌肉培養，這樣就可取得具有結實能力的雙核菌絲( $n+n$ )。但新技術是從單孢子分離出來，取得的是單核菌絲( $n$ )，除非經過交配，否則不會有結實能力。而且因技術太好，將菌種分離到單顆孢子，反而沒機會與其他同種的菌絲交配。多數菌類的單核菌絲沒有鎖狀聯合現象，而雙核菌絲才具有鎖狀聯合，在顯微鏡下觀察很容易判別出這兩種菌絲的差異，一般菇農很少會用顯微鏡來檢查菌絲構造，因此沒察覺出這個區別。然而並不是所有的擔子菌的菌絲都具有鎖狀聯合，如草菇、雙孢蘑菇、巴西蘑菇、紅菇、乳菇等就沒有鎖狀聯合，此時只能藉用菌絲染色來觀察細胞核數目，那就比較複雜費事了。

菇類的孢子分離菌種方法，一般先是取部分菌褶在滅菌水中攪動，再把水均勻塗抹在培養基上，或者讓孢子掉落在培養基內培養，待發現培養基有小菌落形成時，再移到個別培養基上培養。此方法的缺點是：不知單個菌落是否是由單個孢子形成，或是由多個孢子形成，但它是簡便的方法。不然就要有神來巧手，在顯微鏡下，將一堆孢子，用細尖玻璃管一個一個撥離分開，再逐個挑到試管內培養，這樣保證是單孢菌絲。但要在 600 倍的立體顯微鏡下作業，找到大小  $10\ \mu\text{m}$  以下的無色孢子，加上要撥離開孢子，真的不容易。至今我只遇到一個人有此能耐，他是專門研究子囊菌類，面對的是  $20\ \mu\text{m}$  左右，黑褐色的孢子，就令我佩服得五體投地了。隨便一朵成熟的菇類至少就有上億個孢子，表示菇類是以多求勝為其生存之道。孢子的發芽率很低，一次需挑幾百個單孢子才有幾個發芽形成單孢菌絲，是吃力不好討的工作，只有純研究者才會用此方法分離菌種。但單孢子分離可以做菌種雜交的試驗，藉此來培育新品種。

另外，菇類的菌絲在環境不適宜時，有的會像孫悟空的分身術一般，將菌絲的一部份分段形成分生孢子、厚垣孢等無性孢子或集中成菌核狀態，到條件適宜時，再恢復生機，這叫無性世代繁殖法。一般菌絲即使斷了也不會死亡，絕大部分可以再繼續成長，因此我們可以說，斷裂後的菌絲片具有增殖複製的機能，可一再繼代培養。菇類的營養成長和生殖成長通常都是雙管齊下，其繁殖能力是非常強大的。

說了這麼多，似乎和核電廠並無關連，只能說菇的細胞核故事和核電廠的事故一樣是剪不斷理還亂吧！硬要說有關連是當核電廠爆炸時，會產生大大的菇狀雲沖上天，那才是人類浩劫的開始。