

真菌異營性植物—水晶蘭

林宛柔^{1*}

真菌異營性植物

陸域生態系中，維管束植物大多為綠色，它們具有葉綠素，透過光合作用產生有機碳源、獲取能量。然而，一些植物失去以光合作用獲取能量的能力，需依賴外界之食物，獲取能量，為「異營性植物」。異營性植物獲取碳水化合物方式主要可分成兩種，一是透過特殊的吸器(haustorium)，直接從寄主植物中獲取營養，例如菟絲子和蛇菰；另一類則是透過寄主植物根或莖中的真菌，來獲取碳水化合物。1994年，Leake將這類透過真菌獲取營養的非自營性植物，稱為「真菌異營性植物」(Myco-heterotrophic plant, MHP)。許多植物類別中，都有真菌異營性植物的存在，例如被子植物中，水玉簪科(Burmanniaceae)、霉草科(Triuridaceae)、杜鵑花科(Ericaceae)等等。

真菌異營性植物分布全球，水玉簪科(Burmanniaceae)、絲玉簪科(Thismiaceae)、白玉簪科(Corsiaceae)、霉草科(Triuridaceae)、無葉蓮科(Petrosaviaceae)、鳶尾科(Iridaceae)、遠志科(Polygalaceae)和龍膽科(Gentianaceae)與叢枝菌根真菌共生，大多生長於熱帶和亞熱帶森林。蘭科植物出現在熱帶和亞熱帶森林中，他們的共生夥伴可能是外生菌根菌或腐生真菌。在物種多樣性方面，亞洲熱帶地區擁有最多樣的真菌異營性植物物種，其次是熱帶南美

洲。在熱帶以外，蘭科和杜鵑花科的完全真菌異營性植物物種遍布北半球的溫帶和北方森林，它們主要與外生菌根真菌共生。

真菌異營性植物透過自身根部與周圍真菌形成連結，藉由菌絲網絡，與同一棲地之自營性植物群落相連，介入自營性植物與共生真菌之共生關係網，藉此獲取所需養分。真菌異營植物對菌根真菌的依賴性，視其生命週期有所差異，可分為初始(initial)、兼性(facultative)和完全(full)真菌異營性植物三個類型。例如某些蘭花、蕨類在發芽階段或配子體等生活週期之初始時期，依賴菌根真菌獲取養分，為初始真菌異營性；某些植物，其部份生命週期，可依賴真菌提供養分，也可行光合作用，為兼性真菌異營性。完全真菌異營性則是指植物的整個生命週期都需要共生真菌提供營養，這類植物與菌根真菌有緊密的共生關係。目前已知的完全真菌異營性植物中，約468種為單子葉植物，只有47種是真雙子葉植物。臺灣森林中可見的水晶蘭，就是完全真菌異營性植物。

水晶蘭

水晶蘭屬原歸於鹿蹄草科，現在被併到杜鵑花科中，水晶蘭分布於東亞，從喜馬拉雅山到日本和東南亞越南。臺灣有紀錄的水晶蘭有兩種，水晶蘭和阿里山水晶蘭，兩者的外觀十分相似，它們的莖單一不分枝，直立，高

¹食品工業發展研究所·生物資源保存及研究中心
*通訊作者(wrl@firidi.org.tw)

約7–20公分。花單生於莖頂，白色或粉紅色。葉大多退化成鱗片狀，互生或螺旋排列。許再文博士於1997年的研究指出，兩種水晶蘭植物可藉由下列特徵來區辨，水晶蘭植株(圖1)為白色略帶淡粉紅，花瓣內側及花絲生有細毛，柱頭呈現淡紫色；阿里山水晶蘭植株則為純白色，柱頭呈白色至鵝黃色，花瓣內側光滑無細毛，柱頭呈現淡黃色。根據我們在臺灣的調查紀錄，水晶蘭分布於海拔1,000公尺至3,000公尺的闊葉林、針闊葉混合林與針葉林。兩種水晶蘭在2月開始零星出現，3至5月為旺季，8月後少有紀錄。例如苗栗的觀霧、加里山、臺中的大雪山森林遊樂區和橫嶺山、南投的合歡山、小奇萊和杉林溪、屏東的浸水營古道等地，都可以看到他們的蹤影。如果夠幸運的話，在春夏季，走入臺灣的森林中，可在林內的小徑旁或落葉堆中，觀察到一株或一叢晶瑩剔透的水晶蘭或阿里山水晶蘭。

水晶蘭植株通體白色，要如何吸引傳粉者呢？少數觀察報告指出，水晶蘭主要的訪花昆蟲為螞蟻和熊蜂。螞蟻訪花時，會先在花萼外徘徊，爬上柱頭時，會在柱頭上停留，碰觸雄蕊，再從花中爬出。熊蜂訪花時，不會在花萼上停留，會直撲柱頭和雄蕊。水晶蘭的花具有香味，其化學成分包括芳樟醇(linalool)、香葉醇(geraniol)和松油醇(α -terpineol)，可吸引熊蜂前往訪花與傳粉。

水晶蘭具有漿果，種子藏於漿果內，種子長度約0.3–0.5毫米。結果期，水晶蘭漿果掉落在地上，可能吸引在表土層活動的昆蟲。有報導指出，蟑螂和灶馬會取食水晶蘭漿果；亦有研究者觀察到螞蟻，例如 *Nylanderia flavipes* Smith (Formicidae: Formicinae)，經常訪問水



圖1 水晶蘭植株

晶蘭的果實。我們也在阿里山水晶蘭的柱頭上，觀察到許多螞蟻。水晶蘭的種子外層具有一層非常稀薄但黏稠的液體，具有揮發性香氣，吸引螞蟻取食。昆蟲可能被掉落地面的漿果的香氣吸引並取食，昆蟲吃掉種子周圍的果肉，將水晶蘭種子傳播出去。這些種子非常小，需要真菌才能發芽。而它的共生真菌，大多棲息在森林土壤的淺層區域。這些種子傳播到合適、有共生真菌的棲地，才可成功拓殖。

水晶蘭的共生真菌

目前已知繡球菌門(Glomeromycota)、子囊菌門(Ascomycota)和擔子菌門(Blasidiomycota)等真菌類群中，都有成員和真菌異營性植物共生，外生菌根真菌和叢枝菌根真菌均

可參與真菌異營性植物之菌根網絡與交互關係。水晶蘭與鄰近木本植物的「外生菌根真菌」有共生關係。水晶蘭具有整體外形呈褐色短叢枝狀的根團。根部橫剖面可見到共生真菌菌絲包覆在根的表皮細胞周圍，形成緻密的菌氈(mantle)；哈替氏網(Hartig net)則均勻分布於表皮細胞間隙。

與水晶蘭共生的外生菌根菌，大多屬於紅菇科(Russulaceae)的真菌，亦有少量革菌科真菌。紅菇科真菌屬擔子菌類，其中大多數的種類與高等植物有互利共生關係，包含了紅菇屬及乳菇屬這兩個類群，於臺灣目前共計62種。根據我們的研究，水晶蘭、阿里山水晶蘭的伴生植物，包括鐵杉、冷杉、杜鵑等。這些伴生植物，也與許多外生菌根真菌共生，例如鐵杉、冷杉皆與皮氏紅菇(*Russula peckii*)、緻密紅菇(*R. compacta*)、正紅菇(*R. vinosa*)共生；鐵杉亦和革菌科真菌共生，藉由菌絲網絡在土壤顆粒間的延伸生長，擴大樹根根系的生理活動範圍，增加宿主植物對土壤中養分的吸收。水晶蘭與紅菇科、革菌科真菌共生，藉由菌絲網絡，竊取伴生自營植物的資源。不同森林下的水晶蘭，可能有不同的宿主植物。徐昇圓基於菌根外部形態與內部切面構造，推測闊葉林樣區內水晶蘭屬植物的營養來源為三斗石櫟(*Pasania hancei* f. *ternaticupula*)與杏葉石櫟(*Lithocarpus amygdalifolius*)。

真菌異營性植物與共生真菌的共生關係

有些真菌異營性植物對共生的真菌具有高度專一性，例如，珊瑚蘭屬蘭花(*Corallorhiza maculata*與*C. mertensiana*)與紅菇科真菌共生，而*Hexaletrix spicata*蘭花和*Sebacina* Group

A真菌共生；同屬於珊瑚蘭屬的另一種蘭花*Corallorhiza trifida*則是與革菌科真菌共生。這些研究表明真菌異營性植物具有多樣但專一性高的共生真菌群落。然而，有些真菌異營性植物卻顯示出可與不同真菌類群結合的能力，例如霉草科(Triuridaceae)的*Sciaphila ledermannii*與叢枝菌根菌的無柄孢子科(Acaulosporaceae)、大孢子科(Gigasporaceae)、繡球菌科(Glomeraceae)共生；水玉簪科(Burmanniaceae)的*Campaosiphon congestus*和*Gymnosiphon capitatus*兩種植物與無柄孢子科、繡球菌科共生；龍膽科(Gentianaceae)的*Voyria*屬物種則與大孢子科、繡球菌科共生。

真菌異營性植物依賴共生真菌提供碳源或養分，當環境缺乏提供碳源或養分的共生真菌，這類植物無法於自然環境中存活。共生真菌的地理分布可能影響真菌異營性植物的種子萌發和植物生長、存活等關鍵過程，限定了他們可拓殖、生長的棲地，也限制了局域下真菌異營性植物之族群大小。

現有資料顯示，水晶蘭皆與紅菇科真菌(圖2)共生。紅菇科真菌屬於擔子菌類，具有擔子(basidium)和擔孢子(basidiospore)(圖3)。紅菇科包含了紅菇屬及乳菇屬這兩個類群，其中大多數的種類為廣宿主的外生菌根真菌，與高等植物有互利共生的關係。水晶蘭對共生真菌的專一性似乎不低，然而，現有的共生真菌名錄共生，多基於少量樣本，可能忽略了共生關係的複雜度。因此，未來需要來自更寬廣地理分布之真菌異營性植物樣本，才可釐清水晶蘭與其共生真菌之關係。



圖2 與水晶蘭共生的紅菇科真菌

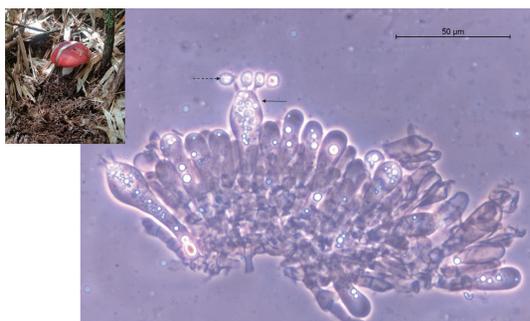


圖3 紅菇科真菌與其顯微構造。實線箭頭為擔子；虛線箭頭為擔孢子

水晶蘭研究的緣起與困難

水晶蘭大概是最晶瑩剔透的植物之一，由於不進行光合作用，它們往往出現在鬱閉森林林下的陰暗角落裡。筆者在研究森林內的大型真菌多樣性時，被樹根絆倒，一眼看到了水晶蘭植株。閱讀相關文獻時，發現在植物與真菌原本應該互相傳遞養分的互利共生關係中，這類植物發展出了另一種策略，由菌絲網絡中獲取養分，卻沒有回饋相對的報酬，而被稱為“真菌騙子”(mycorrhizal

cheaters)。由於它的美麗與特殊性，讓筆者著迷於它們的生活史、共生真菌夥伴與演化，從此就開始追尋水晶蘭的足跡。

水晶蘭的開花期短，且要在適當的時機與地點，才有緣與它相見。因此，一開始在追尋水晶蘭的時候，花費了許多的精力與時間，常常上山一趟，什麼都沒找到，無功而返；也常常在聽到山友說，哪裡有出現水晶蘭的隔天就跑到他們提供的地點調查與研究。在幾年的摸索與田野調查後，我們總算掌握到臺灣可以觀察到水晶蘭或阿里山水晶蘭的地點與時機，才能進一步，研究他們的共生真菌多樣性與生態。這些田野調查紀錄與樣本有助於釐清水晶蘭與其共生真菌關係的未解之謎。(參考文獻請逕洽作者)⊕