

管窺生態劇場幕後的神秘要角：菌根

李俊佑¹、林子超²

它是誰？它在哪？

當你漫步在雨霧森林裡，舉目所見的樹木，伸長著鬱蔥樹冠爭先恐後地企求更多的日光，地被層的灌木及蕨類也在信步走過時迎面而來，運氣好時，還可以看到一些鮮豔菇影，偌大的生態劇場現正開播，可別只是注意地上的生意盎然，留意囉！腳下輕踩的土壤中，那總是被忽略的要角——菌根(mycorrhiza)，正默默地在左右戲裡乾坤。

菌根是真菌與植物根系形成的共生聯合體(association)，這些真菌與植物寄主建立的共生關係(symbiosis)，憑藉特殊的構造傳遞有機物質、無機養分及訊號(Smith and Read, 2008)。根據古生物學及系統發生學等證據，菌根極可能在陸域植物演化之初即出現，為陸域植物成功克服陸域環境的一大助力。菌根或菌根菌等詞彙，一般民眾或許顯少聞見，或從園藝及農業資材商裡聽聞過菌根菌生物肥料，而誤以為菌根是稀少而珍貴的現象。事實上，菌根普遍出現在大部分的陸域環境。Wang與Qiu 2006年的報告回顧了1987年至2005年間的菌根文獻，囊括3,617種有胚植物(Embryophyta or land plant)，該報告顯示80%的種、92%的科的植物會產生菌根構造，如以傳統植物分類分別觀之，則苔蘚植物(bryophyte)、蕨類植物(Pteridophyta)、裸子植物及被子植物可產生菌根的物種各占有46%、

52%、100%及85%，顯示菌根確實普遍存在。

菌根依根部特化構造特徵、植物寄主世系(lineage)及真菌寄主種類等原則，區分為四型(types)，分別為叢枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)、外生菌根(ectomycorrhiza, EcM)、杜鵑菌根(ericoid mycorrhiza, ErM)及蘭花菌根(orchid mycorrhiza, OM)(Brundrett and Tedersoo, 2017)。目前，研究推估全球維管束植物之菌根型約71%為AM、2.2%為EcM、1.4%為ErM、10%為OM。另有8%植物為非菌根植物(nonmycorrhizal)，此類植物通常具特殊的營養獲取方法，如：食蟲植物、寄生植物及叢集根植物(cluster roots)等，或其他生長於特殊生育環境的植物，如：北極高山群植物(Artic-alpine)及附生植物(epiphytes)。上述四型菌根的形態特徵、植物效益及種系發生群(phylogenetic group)等，簡述如表1^a。

那麼，菌根又是怎麼樣暗中介入生態劇場呢？且讓我們看下去^b。

一切都是因為那些與植物的孽緣

(一)多面向的共生關係：水、養分及抵抗病原

菌根能夠成為生態劇場的幕後要角，這一切還得從菌根菌與植物的「孽緣」說起。菌根菌的遠祖與陸域植物的遠祖在4.6億年前陸域植物登陸之初相遇，幫助植物克服全新的陸域環境。

¹ 林業試驗所·福山研究中心

² 特有生物研究保育中心

表1 主要菌根型的形態特徵、對植物的效益及種系發生群(本表彙整並翻繪自Brundrett及 Tedersoo(2017)、Tedersoo等人(2020)發表之表格)

	叢枝菌根	外生菌根	杜鵑菌根	蘭花菌根
形態特徵	真菌菌絲進入植物皮層細胞及皮層細胞間，產生叢枝(Arbuscule)，有時會產生囊泡(vesicle)	產生哈替氏網(hartig net)及菌毯(hyphal mantle)	於根系細胞內產生菌絲卷(hyphal coil)，無菌毯	於根系細胞內產生菌絲團(peloton)
真菌共生體	繡球菌門(Glomeromycota)，為絕對共生真菌	大於80個世系的擔子菌，部分為子囊菌	多個子囊菌世系及部分擔子菌，可為腐生真菌或根部內生菌	Ceratobasidiaceae、Serendipitaceae、Tulasnellaceae，部分也可形成EcM；可為腐生真菌
植物共生體	71%-78%維管束植物	30個世系的被子植物及裸子植物，大部分為林木	杜鵑科及岩梅科植物	蘭科植物
典型生育地	普遍存在，尤其於草原、耕地、溫帶及熱帶生物群系	缺氮土壤、溫帶及北方針葉林、地中海生物群系，零星分佈於熱帶森林	強酸性及土壤有機質含量高的土壤，通常出現在凍原、北方針葉林、石楠原	普遍存在，但皆不為優勢型



圖1 常見的菌根真菌，自左上至右下分別為鵝膏屬、硬皮馬勃屬、紅菇屬、盾孢子屬，其中前三者為外生菌根菌子實體，後者為叢枝菌根菌孢子。(李俊佑 攝)

植物遭遇的第一大難題便是水。陸域環境的水不似水生環境隨處可得，土壤水分隨著降水及蒸發劇烈變化，如何有效及時使用可利用的水分，甚至抵抗暫時的乾旱逆境，便是植物攸關生死的課題，好在有菌根菌及時出現。菌根菌憑藉其直徑極小的菌絲(直徑約 $2\sim 5\ \mu\text{m}$)，可穿越植物根毛(直徑約 $10\sim 20\ \mu\text{m}$)無法觸及的土壤孔隙，從中吸收水分傳輸予

植物(Auge, 2001)；另一方面，深入土壤孔隙的菌絲纏繞礦質顆粒，並分泌膠狀物質(如：Glomalin-related soil protein, GRSP[®])，穩定土壤團粒而使土壤有較佳的保水力，給予植物較好的水分吸收條件，因而使植物更能抗旱(Rillig and Mummey, 2006)。此外，菌根菌也能促進植物的滲透壓調節機制，使植物的根系能呈現更低的水勢能，以持續吸收水分，如：接種叢枝菌根菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)的大豆，其根系在面臨乾旱時累積更多的脯胺酸，藉此持續吸收土壤水(Pocell and Ruiz-Lozano, 2004)。

養分則是植物在陸域環境遇到的第二大難題。在水域環境裡，植物養分可以直接自周圍的水域擴散至植物。在陸域環境中，多數植物必須自土壤溶液取得大部分的養分，然而許多重要養分移動能力較差(如：磷)，或主要以無法直接使用的有機形式存在(如：氮)，使植物無法獲得足夠養分，菌根此時便扮演了重要角色。以磷而言，菌根菌

的根外菌絲可以超出植物的養分缺乏圈，探索更多的無機磷，並分泌酸性磷酸分解酶及有機酸，自有機物質中溶解出更多的磷。另一方面，菌根菌吸收後的磷將轉化為聚合磷(polyphosphate)的形式，藉此降低體內的無機磷濃度，以維持根外菌絲和根內菌絲的養分梯度(Buking *et al.*, 2012)。在氮的吸收效益部分，AM跟EcM的效果則有不同。EcM可以有效地分泌酵素分解有機氮，並將氮傳輸給植物。然而，AM的氮養分效益目前仍眾說紛紜，但總體來說，AM本身分泌酵素的能力較弱，故其對植物氮養分的貢獻應有限。此外，菌根亦有幫助植物抵抗病原的功能，如：EcM的菌毯可物理性隔絕植物病原菌的入侵(Tedersoo and Bahram, 2009)；AM根內菌絲與病原菌競爭感染位點亦有助於抵抗外來病原(Azcon-Aguilar and Barea, 1996)。

從以上諸點看來，菌根菌跟寄主植物兩者互通有無、眉來眼去好不快樂？可惜，案情並不單純。

(二) 眉頭一皺，案情並不單純：互利共生——寄生的動態共生關係

菌根確實會從許多方面提供植物幫助，然而，學者們很快便發現案情並不單純。許多研究都顯示菌根並不總是促進植物生長，面對如此衝擊，學界不久便揚棄傳統菌根互利共生定義，提出互利共生—寄生連續帶(mutualism-parasitism continuum)理論(Johnson *et al.*, 1997)。此理論認為，菌根的效應是一自互利共生、偏利共生到寄生連續變化的關係，受環境、植物基因型及真菌基因型影響(圖2)。以環境而言，最常被討論的因子便是磷及

氮。菌根的互利共生關係，建立在植物受養分因子限制的前提，當環境的養分充足時，植物不再如此依賴菌根菌提供養分，但菌根菌仍自植物吸取碳源，反而不利植物生長，菌根共生關係便轉為寄生的關係，研究即顯示植物在高磷的環境，其生長反受菌根抑制(Peng *et al.*, 1993)。Johnson(2009)進一步提出Trade balance model，藉此解決氮源對AM影響試驗的矛盾結果。她指出氮及磷的交互作用對植物碳源及真菌碳匯影響，決定了AM的共生關係，在此模型下，當植物受磷限制卻不受氮限制時，光合作用不再受限於氮，故植物傾向投資更多光合產物(即碳)給AMF，以獲得更多的磷，此時AM為互利共生關係。反之，當土壤氮磷都不受限時，植物雖然提供碳，但並沒有從中獲益，故AM反為寄生關係。

但讓案情更複雜的是，各種植物對菌根依賴程度大有不同。Klironomos(2003)即以原生的11種AMF分離株分別接種於原生的10種植物，並比較接種與未接种植株的生物量差異。結果顯示接種AM的效益差異極大，AM可能增加、不影響或減少植物的生物量，且各種植物效益最佳的AMF皆不同，這樣的結果暗示AM有益於植物種間的共存(coexistence)，並影響植物群落組成。

影響植物族群及群落的重要因子

在瞭解菌根上述不同方面的影響、動態的共生關係及多變的菌根依賴度後，我們不難推測，菌根是植物族群及群落重要影響因子。van der Heijden等人於1998年進行了大量的microcosm及macrocosm實驗，研究結果顯示AMF物種多樣性與植物群落多樣性及初

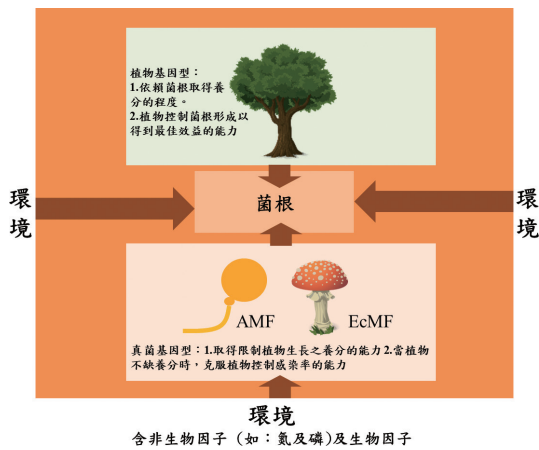


圖2 菌根效益是環境、植物基因型及真菌基因型三者交互作用的結果。(本圖改繪自Johnson等人(1997)的圖片，本圖所用之美工圖符合公眾領域貢獻宣告(CCO Creative Common)規定。

級生產力呈正相關，AMF對植物物種不同程度的助益，拉近各物種競爭力的差異，減輕植物的種間競爭，進而使不同植物能共存在同一個生育地。相較於AM，EcM對於植物族群及群落的影響則完全不同，在EcM優勢的生育地中，常形成EcM植物的單一優勢植群。Tedersoo等人(2020)歸納過往研究，指出EcM植物可能是透過獲取有機養分、有機物累積、毒他作用及土壤-植物回饋(Plant-soil feedbacks)等四個機制維持自身的優勢。此外，研究亦證實，EcM植物能透過共同菌絲網絡(common mycelial network, CMN)將自身光合產物傳遞給其他個體，而使族群更有優勢。如：花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)的母樹會將光合產物傳遞給其他幼苗，尤其傳遞較多的光合產物給自己的親屬幼苗(kin seedling)，使其在遮蔭時仍能維持生長(Pickle *et al.*, 2017)。

我們現在要做的是？

菌根廣泛出現在陸域環境，自各方面影響植物群落及生態系功能，實為永續經營的重要元素，然而我們對於菌根的認識還十分有限。目前，臺灣菌根研究多關注菌根菌接種對植物的生長效益，僅少數研究觀察不同土地利用型或不同演替階段的菌根菌菌相。此外，菌根菌接種的效益及風險尚待更仔細的評估(Hart *et al.*, 2017)，目前僅極少證據顯示接種AMF能促進田間的作物生長，且考量前述AMF對植物群落的影響，未經評估直接在野外栽植接種AMF的苗木，可能造成難以預測的影響。對於臺灣而言，或許在致力培育接種苗木出栽時，我們也應著手調查植物的菌根型、自然生育地的菌根菌群落及植物的菌根依賴度，以瞭解菌根在臺灣的生態功能。隨著對菌根菌資源現況與作用機制的逐步釐清，讓我們有更充分的知識去任用這幕後的操盤手，更讓我們朝永續林業經營的方向再邁一步。⚡

- ^a 本表對菌根型的分類採Brundrett及Tedersoo(2017)的論點，該文將內外生菌根(ectendomycorrhiza)、楊梅菌根(arbutoid)、水晶蘭菌根(monotropoid)三型併入外生菌根，與Smith及Read(2008)的分類方式不同。
- ^b 考量到OM的共生關係與其他三型不同，且ErM優勢的生育地較少，本文後續論述內容以在生態系中最普遍的AM及EcM為主。此兩型菌根常見的真菌可見圖1。
- ^c GRSP是藉由一連串嚴苛萃取條件萃取出含有AMF部分蛋白質的有機混合物，為目前研究結果顯示GRSP含有腐植質，其是否確為AMF直接產物及其結構，仍待進一步研究。