

菌根菌

於受脅植物保育之重要性

The importance of mycorrhizal fungi
in the conservation of threatened plants

前言

生態系的穩定與功能的維持取決於物種多樣性與組成，然而由於原生棲地的開發與破壞、外來物種入侵抑或是人為採摘等種種因素，使地球上許多植物正面臨族群數量持續下降，甚至可能有滅絕的危機。因此，規劃出可行的策略以確保這些物種免於滅絕是非常迫切的任務。

根系為植物的重要組織器官，對植物的生長發育、抗病及抗逆境脅迫能力有重要的影響，即根系的健康狀況直接決定了植物整體的健康狀況。利

用植物激素、肥料、菌根菌和其他土壤有益微生物等，可促進植物根系的生長發育，充分發揮根系的功能；植物激素可以刺激根系的生長並提高根系的活力；肥料和保水劑可以在短期內改善土壤的營養和水分狀況，提高植物的成活率。而菌根菌與植物根系形成共生關係，可以提供植物多種效益，諸如促進植物生長、改善植物養分狀態、提高病蟲害抵禦能力、舒緩逆境對植物造成的危害、改善土壤養分供給狀態及穩定性等。

受脅植物的菌根菌共生狀態應被視為是復育計畫中不可或缺的重要資訊，因為植物與菌根菌兩者間有著密不可分且至關重要的關係。如何應用菌根菌的共生利益去改善受脅植物的生長狀況使其免於滅絕危機，最基本的是要建立這些受脅植物的共生真菌名錄，進而藉由接種試驗瞭解其對菌根菌依賴程度及共生的機制，建立完整的共生試驗數據，將有助於後續將菌根接種技術，納入瀕危植物育種、原生地復育甚至是移地復育等流程中。

林子超 Tzu-Choa Lin

行政院農業委員會特有生物研究保育中心副研究員
super@tesri.gov.tw
圖片攝影

陳建宏 Chien-Min Chen

行政院農業委員會特有生物研究保育中心研究員兼組長

受脅植物共生狀況

陸域生態系約有80%以上的植物與菌根菌形成共生關係，其中當然也包含了這些受脅植物。許多稀有植物常生長於特殊且受脅的棲地甚至與某些特殊的菌根菌形成特定的共生關係。然而，有關這些受脅植物的共生菌根菌資訊卻是相當缺乏，進一步將菌根菌應用於瀕危植物復育策略的相關研究更是少之又少。針對區域內的植物進行大規模共生真菌調查的研究，早期僅有Harley和Harley (1987)在英國進行植物共生菌根菌清單調查，2006年Wang和Qiu做了全面性的文章回顧，他們審視了從苔蘚到維管束植物263科3,617種植物的菌根共生狀態，發現其中有242科(占全部的92%)、2,469種(占全部的68%)植物形成叢枝菌根。Hermann等人(2010)以Wang和Qiu (2006)的研究結果檢視了國際自然保育聯盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)植物資料庫中植物菌根共生狀態，其中僅有分屬於44科中的139種植物有資料可供比對，而在這139種植物中，屬於易危(VU)的有30種、瀕危(EN)的有6種、極危(CR)的有11種，凸顯了這些受脅植物共生菌根菌的重要性與資訊的缺乏，需要更多研究人員投注心力。



受脅植物阿里山十大功勞。



受脅植物阿里山十大功勞優勢共生菌
Sclerocystis rubiformis。

神秘卻無所不在的生物—菌根菌

土壤是生物多樣性的寶庫，裡面充滿了各種微生物，而菌根是土壤真菌與植物根系形成的互惠共生體，廣泛分布於自然生態系統中，不同的氣候、土壤性質及植群組成伴生著不同的菌根。例如：杜鵑科(Ericaceae)植物在亞高山地區酸性多腐植質之土壤形成優勢，部分原因是某些特定的子囊菌與其形成杜鵑菌根，這類菌根會產生細胞無法形成的酵素來分解有機物質，使植物根系周圍形成的膠狀有機化合物進一步礦化，終被植物體吸收(Read and Perez-Moreno 2003)。松科(Pinaceae)及殼斗科(Fagaceae)植物則是伴生著多種外生菌根菌，這些菌根菌多屬於擔子菌，它們可在根內及根圈土壤中形成大量菌絲，除增加無機養分及水分的吸收與輸送外，同時亦藉著產生酵素使枯枝落葉中之養分釋放出來，外生菌根真菌宿主專一性高，其群落構建以確定性的生態區位機制為主(Gao et al. 2015)。另外，在所有植物中，除了一些非菌根植物外，從苔



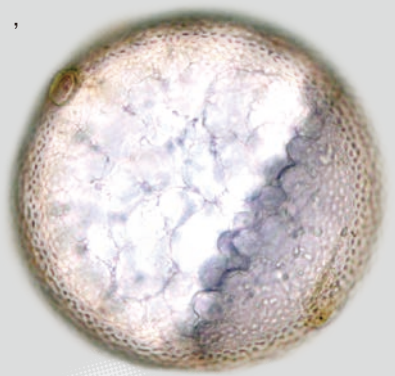
受脅植物濱當歸僅分布於臺灣北部濱海。

蘚植物、蕨類植物到裸子植物、被子植物常伴隨著一種古老的菌根菌與其共生，這類的菌根菌會在植物根部的皮層細胞內形成囊泡及叢狀分枝，因此被稱為叢枝菌根菌，其菌絲會延伸出植物的根部，可顯著地提升宿主植物對磷的吸收率。在所有的菌根類型中，又以叢枝菌根菌的分布最為廣泛，研究指出，叢枝菌根菌可在三分之二以上的陸域植物類群中發現(Hodge 2000)，並且能在各種不同的環境條件下形成，從熱帶雨林、極地高山、鹽鹼地或者是沙漠均可發現它的踪跡，近三十年來相關的研究皆證實菌根菌可改善不同宿主植物的養分吸收狀態，緩和逆境對宿主的傷害，讓宿主能生存於各種不同的生育環境。儘管如此，有關應用菌根菌對受脅植物的保育工作的相關研究卻是相當缺乏，受脅植物與菌根菌的共生相關資訊更是稀少。

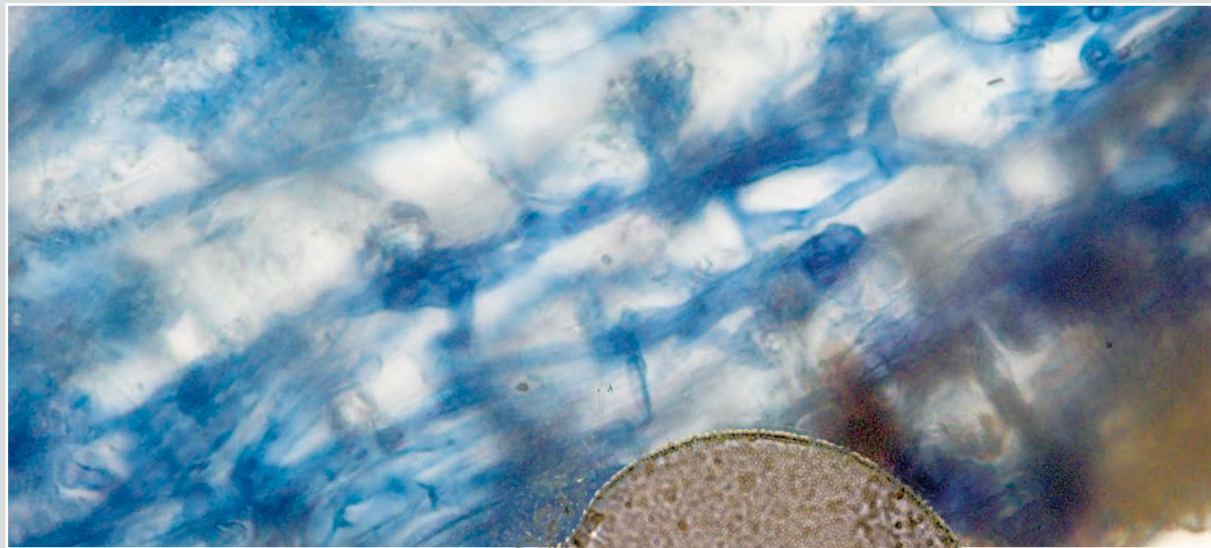
他山之石

夏威夷群島擁有全世界最高特有種比例(89%)的植物相，全美國有44%的瀕危植物生長於此。這些瀕危物種中，有超過200種的數量僅剩50株或更少。這些物種面臨的主要威脅之一就是生育地的喪失及破壞，目前保育的重點工作之一即是針對瀕危物種進行溫室培育與日後的再引回。然而這些原本生長於溫室的苗木由於缺乏菌根，當移植於野外時通常不容易存活(Gemma et al. 2002)，研究人員在野外調查發現超過90%的夏威夷原生植物與叢枝菌根菌形成共生關係，因此培育的苗木有無形成菌根就成為它們能否於野外順利存活的關鍵因素，尤其當現地土壤中的菌根菌族群量不足的情況下更是明顯。當然，菌根菌並非移植失敗的唯一原因，其他也包括了嚙齒動物與草食動物掠食、外來植物的競爭與缺水等因素。Zobel (1997) 提出的微生物引導假說(Microbial mediation hypothesis)認為，植物對營養資源的需求有特化性，而與植物共生的微生物(如菌根)更能促進植物使用特化的營養資源，使得植物產生不一樣的生態區位。夏威夷火成岩化育的土壤中植物可利用的有效磷含量極低，在這樣的土壤中叢枝菌根菌對於植物的生長格外重要。林子超等人(2020)研究中亦發現

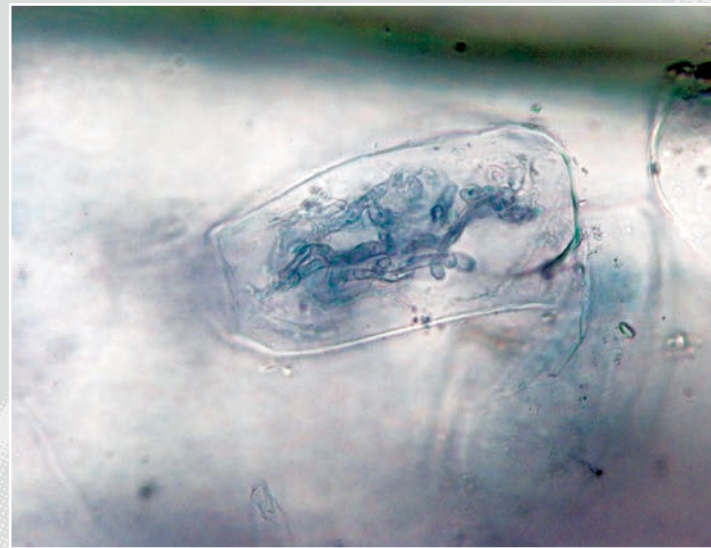
在一些特殊生育地中，常伴生特定的共生真菌，而這些特化適應於特殊生育地的真菌，常有助於植物生存於此特殊的生育環境。



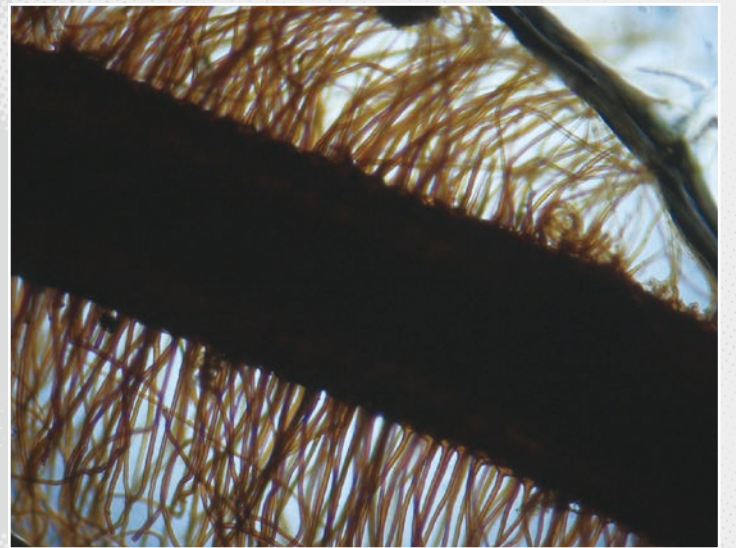
受脅植物濱當歸優勢共生真菌 *Acaulospora scrobiculata*。



受脅植物錫蘭七指蕨根內密布菌絲及叢枝體。



受脅植物葦草蘭根內菌絲捲。



附生蕨類根部常特化成細如菌絲的根毛，且多不形成菌根。

受脅植物錫蘭七指蕨優勢共生真菌
Entrophospora infrequens。

受脅植物接種菌根菌試驗

90年代末期開始有學者關注到叢枝菌根菌對瀕危植物保育的重要性，在一篇研究報告中，Barroetavena等人(1998)將一種產於美國奧瑞岡州的瀕危植物蘋果蓋特黃耆(*Astragalus applegatei*)種植於原生地的帶菌土時可以順利生長，相反地將其種植於無菌土中則無法存活，經檢查發現存活的植株根系與叢枝菌根菌共生，也證實了叢枝菌根菌於此物種保育之關鍵角色。Panwar與Vyas(2002)測試將8種叢枝菌根菌接種於瀕危植物康坎辣木(*Moringa concanensis*)，以瞭解其促進生長與改善營養狀況效益，研究發現接種菌根菌的康坎辣木，因同化酶、硝酸還原酶與酸性磷酸酶的活性提高，使植物體內有較高的氮與磷，8種菌根菌中又

以*Gigaspora margarita*接種效益最高。Sharma等人(2007)在瀕危植物仙茅(*Curculigo orchoides*)組織培養試驗中，顯示組織培養苗接種生育地分離出的叢枝菌根菌有助於提升其出栽後的存活率，經檢驗後發現接種菌根菌植株內光合色素濃度提高且不論在地上部或地下部，磷、鎂、銅、鋅、錳及鐵的含量均提高。

特殊棲地與絕對共生物種

菌根菌幫助宿主改善營養與水分的供給狀態，決定了植物種子萌芽後的生存與競爭能力，而對於有些植物更是不可或缺的因素，蘭花即是一個例子。蘭花的種子非常地小且輕，以利其四處飄散傳播，但由於缺乏胚乳來支持其萌芽期的需求，必須

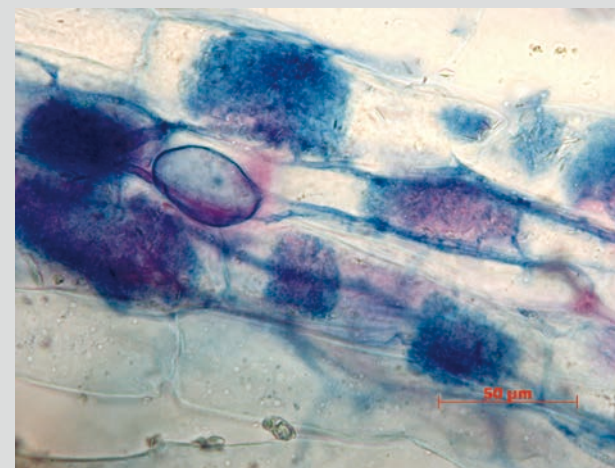
哈斯絲膜菌常與中海拔松科及殼斗科植物形成外生菌根。

與真菌共生來獲得碳水化合物和其他營養物質。蘭花的種子在營養貧瘠的地方很難發芽存活，所以蘭花選擇了與森林裡的真菌合作。在自然環境中，有些蘭花的種子需要真菌的幫助才可以萌發，真菌侵入蘭花種子，除了刺激其發芽，真菌也可從周圍腐植質和其他植物裡吸收到的養分供給蘭花利用，所以對於很多蘭花來說，真菌陪伴了它們整個生命週期，蘭花成株後真菌依然以共生的方式幫助蘭花吸收營養，這一類群的蘭花也稱為真菌異營(Mycoheterotrophic)植物，由此可知蘭菌根(Orchid mycorrhiza)於一些受脅蘭花復育的重要性。也因為真菌對異營蘭科植物的種子萌芽及幼苗生長發育扮演了非常重要的角色，這些與異營蘭花共生的真菌族群歧異度對於異營蘭花的生存、競爭及分布就有非常重要的影響。

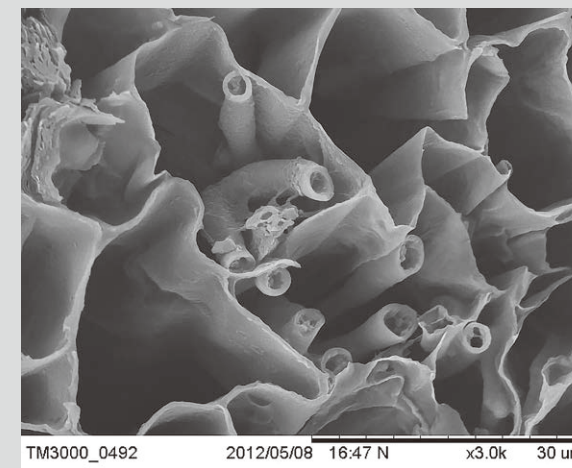




蘭科(Orchidaceae)赤箭屬(*Gastrodia*)的天麻(*G. elata*)又名赤箭或定風草，為多年生草本異營植物，其塊莖為珍貴中藥材，具有鎮痛和鎮靜的療效，亦有抗氧化、清除自由基和抑制真菌等功效，是一種具高經濟價值的植物。臺灣有23種赤箭屬植物，其中10種為臺灣特有種，屬於極危(CR)等級的有3種，瀕危(EN)等級的有2種，它們主要分布於低海拔至2,000公尺的山區。研究發現小菇屬(*Mycena*)的真菌是主要構成夏赤箭(*G. flabilabella*)植物塊莖中菌相的真菌；且在塊莖中真菌相的組成和土壤中的菌相不同。藉由研究共生真菌的族群結構與赤箭屬植物的生長發育，甚至是生存、競爭及分布之間的關係，如環境真菌族群的組成是否影響臺灣赤箭屬植物的地理分布，將為未來物種保育或進一步人工培育臺灣赤箭屬植物奠定良好基礎。



臺灣原始觀音座蓮根內密布叢枝體與囊泡。



電子顯微鏡下可觀察到菌根形成後植物細胞內充滿菌絲。

Murata等人(2017)研究中也指出日本瀕危植物日本油杉(*Pseudotsuga japonica*)與生育地土壤中一種須腹菌屬的外生菌根菌*Rhizopogon togasawariana*有超過3億年共同演化形成的共生關係，影響了日本油杉族群的存活與更新。Winther和Friedman (2007)的研究指出石松科(Lycopodiaceae)植物在配子體階段是絕對需要菌根提供養分供其生長與形成配子，也就是說缺乏菌根，它們就無法完成生活史。根據2017臺灣維管束植物紅皮書名錄紀載，臺灣的石松科植物列入極危(CR)等級的物種有2種，瀕危(EN)等級的物種高達6種，因此規劃這些物種的保育策略時忽略菌根菌這個關鍵因子，就如同緣木求魚一般。

結語

菌根菌可以幫助植物改善生長及營養狀況，當生育地出現貧瘠或乾旱等逆境時，植物與菌根菌形成共生，將改善宿主養分及生長狀態，提高共生物種的成活率與競爭力，影響了生態系植物組成的多樣性(van der Heijden *et al.* 1998)，並維持了土壤的養分循環及生態系統的動態恆定性，面對全球生物

多樣性因人類活動及過度開發造成物種的消失，菌根菌諸多的益處讓我們不得不將其視為推動生物多樣性保育行動時的利器之一。

如何成功地應用菌根技術在物種保育行動中，我們必須瞭解叢枝菌根菌多基因組共存於單一菌種的生物學特性，分離自不同生育地或不同宿主的相同菌種可能有完全不同的生物學特性，因此叢枝菌根菌品系的特異性與適應性應該要仔細評估。同樣地，瀕危植物與其共生真菌間的共生特性也要一併評估。

菌根菌接種於農園藝作物的效益已經在大量的研究中被證實，然而針對受脅植物接種菌根菌的影響卻很少被討論。近期的研究均指出叢枝菌根菌存在著功能性上的多樣性，不同的宿主與叢枝菌根菌共生後形成了不同的菌根形態、不同的養分吸收狀態、不同的共生效益，以及不同的基因表達方式。各種菌根菌不同共生關聯性基因的表達是真菌與不同基因型植物及不同生育地因子所產生的表現，功能性的差異影響了共生的表現，因此在應用上須通盤考量。