

一窺高赤箭的神秘面紗

文·圖／李勇毅

摘要

赤箭屬(*Gastrodia*)在臺灣有 20 多原生種，其中高赤箭又稱天麻，為著名的傳統中藥材。高赤箭為無葉綠素蘭花，終其一生都需要仰賴菌根真菌提供養分方可完成其生活史，屬於真菌異營蘭花。高赤箭的生活史須仰賴兩種菌根真菌才能夠完成。在種子萌芽時需要與小菇屬共生，而後續地下塊莖的生長與發育則需要蜜環菌。在實驗室裡我們建立高赤箭-蜜環菌共生培養系統，並利用分子生物技術來了解當面對蜜環菌（腐朽病原菌），高赤箭會啟動哪些基因來建構兩者間之共生關係。目前我們觀察到高赤箭細胞會啟動防禦的相關基因，亦會啟動互利共生的相關基因，似乎是一種對抗與合作需同時進行的共生關係。

關鍵詞：高赤箭、天麻、真菌異營蘭花、菌根真菌、蜜環菌

蘭科植物種子細微且為數眾多(Arditti and Ghani, 2000)。成熟種子的胚僅發育至球形階段，且不具有胚乳（圖 1）。在自然環境中，蘭科植物種子需要遇見適合的菌根真菌(mycorrhizal fungi)感染，方能順利萌芽，發育成原球莖(protocorm)。多數蘭科植物的原球莖會繼續發育，分化出葉片。此時即可進行光合作用，製造碳水化合物，為自營蘭花(autotrophic orchids)。另外有一類蘭科植物由於葉綠體基因變異缺失，而無葉綠素合成，終其一生都需要仰賴菌根真菌提供養分方可完成其生活史，為真菌異營蘭花(fully mycoheterotrophic orchids) (Leake, 2004; Rasmussen and Rasmussen, 2009)。這次所要介紹的蘭花即為真菌異營蘭花中相當有名氣的高赤箭(*Gastrodia elata* Blume)。高赤箭又稱天麻，為著名的傳統中藥材（圖 2）。兩千年多年前的《神農本草經》即有記載；《本草綱目》更提到天麻久服益氣，輕身長年，可醫治語多恍惚，善驚失忘等症狀，為治療神經系統疾病的重要藥材。近來的藥理學研究亦顯示天麻所含化合物可保護神經系統，抗老化以及增進學習記憶（徐，1993）。

赤箭屬(*Gastrodia*)在臺灣有 20 多原生種，為臺灣原生的真菌異營蘭花的最大屬（許，2008）。依種類不同，遍及臺灣全島以及綠島、蘭嶼等地，從中高海拔山區至平地均有分布。在臺灣，高赤箭主要生長在中高海拔冷涼的山區；在中國，高赤箭主要分布於四川、雲南、貴州、湖北、東北等地區；此外，日本的本州、北海道，以及韓國均可見其蹤影。高赤箭分布雖然廣泛，但卻非常罕見。除了其為珍貴藥材所面臨的採集壓力外，一年之中只有在開花季節（主要為夏季）方能見到其伸長的花序露出土表（圖 3），大多時候只以地下塊莖狀態生長於土壤中由菌根真菌提供生長所需之養分。根據文獻記載與最近的研究均指出，赤箭屬的菌根真菌為分解木材或枯枝落葉的腐朽菌，例如 *Armillaria*、*Gymnopus*、*Hydropus*、*Marasmius*、與 *Mycena* 等(Martos et al., 2009; Ogura-Tsujita et al., 2009; Yang et al., 2015)。這有別於多數綠色自營蘭花的共生菌根真菌為絲核菌(Rhizoctonia)類群(依其有性世代可分成 Ceratobasidiaceae、Tulasnellaceae 與 Sebacinaceae 三科)。運用穩定同位素(stable isotope)分析 C¹³ 與 N¹⁵ 更進一步確認，赤箭屬植物體透過這些菌根真菌分解木材與枯枝落葉獲得生長所需之碳骨架與氮原素(Gebauer and Meyer, 2003; Lee et al., 2015)。

由於高赤箭為珍貴藥材，科學家很早就對其菌根真菌有詳細的觀察與研究(Kusano, 1911)。相當有趣的是，高赤箭須仰賴兩種菌根真菌才能夠完成其生活史。在種子萌芽時需要與 *Mycena*（小菇屬，例如 *M. osmundicola*、*M. dendrobii*）共生（圖 4），而後續地下塊莖的生長與發育則需要 *Armillaria mellea*（蜜環菌）。高赤箭種子萌芽後形成的原球莖（俗稱「米麻」）單靠小菇屬所提供的養分無法繼續生長膨大，而會逐漸衰退。蜜環菌為造成森林樹木根腐病之病原菌，當高赤箭種子與蜜環菌共培養時，則會呈現病原態之侵染而無法發芽。因此高赤箭在發

育至米麻階段後，方可控制蜜環菌使其成爲菌根真菌提供養分促進地下球莖的生長與發育。也由於釐清了高赤箭與小菇屬、蜜環菌的共生關係，人工栽培高赤箭（天麻）才能普及（周等，1987；徐，1993）。在實驗室裡，將米麻接種至與蜜環菌共培養的木塊上後（圖 5），能清楚的觀察到蜜環菌侵入感染米麻的表皮與皮層。約莫兩個月後，米麻的莖頂會快速膨大形成小塊莖（俗稱「白麻」）。靠著蜜環菌分解木塊所提供的養分，白麻更進一步肥大，形成接近馬鈴薯大小般的塊莖。此時頂芽突起分化出花芽，成爲俗稱的「箭麻」（圖 6）。高赤箭能與森林木材的強勢腐朽病原菌－蜜環菌形成菌根真菌共生關係十分特殊，一直令科學家相當著迷。通常蜜環菌侵入感染高赤箭小塊莖時會被侷限在塊莖內部約 3 至 4 層的皮層細胞，而無法再越雷池更深入的感染。被感染後的皮層細胞會開始出現變化，體積膨大而細胞質染色濃厚，有許多深色的儲存物質，而細胞核也會進行分裂、融合的循環（圖 7）。顯示著這些巨大的皮層細胞有許多代謝作用正旺盛的進行中。曾有學者將這些巨大的皮層細胞稱之爲「消化細胞」（圖 7 細胞中有許多深色染色顆粒），認爲此處爲高赤箭細胞可分解蜜環菌的菌絲，再將其養分轉化利用（周等，1987；Guo and Xu, 1990）。在致病性與共生關係之間，高赤箭如何與蜜環菌進行抵抗、拉鋸、控制與馴服等交互作用？最近義大利科學家利用原生於地中海的自營生長地生蘭(*Serapias vomeracea*)與絲核菌類群共生培養，觀察到這種地生蘭對於絲核菌不太會啓動防禦的相關基因來對抗絲核菌的感染；另一方面此地生蘭會表達許多建立互利共生的相關基因，例如細胞轉運蛋白類群，顯示地生蘭與絲核菌的共生系統呈現較不具有對抗性的友好關係(Perotto et al., 2014)。在實驗室裡我們建立高赤箭－蜜環菌共生培養系統，以及利用分子生物技術來了解面對強勢腐朽病原菌時，高赤箭會啓動哪些基因來建構兩者間之共生關係。目前我們觀察到高赤箭細胞會啓動防禦的相關基因，亦會啓動互利共生的相關基因，似乎是一種對抗與合作需同時進行的共生關係。利用共生培養系統與分子生物技術後續將協助我們更深入了解這些隱藏在地底下真菌異營蘭花的神秘面紗。

參考文獻

- 周弦、楊興華、梁漢興、劉成遠，1987。天麻形態學。科學出版社。中國：北京。
- 徐錦堂，1993。中國天麻栽培學。北京醫科大學/中國協和醫科大學聯合出版社。中國：北京。
- 許天銓，2008。臺灣赤箭屬植物分類研究。碩士論文。國立臺灣大學生態及演化生物學研究所。臺灣：臺北。
- Arditti J, Ghani AKA., 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytol* 146: 569-569.
- Gebauer G, Meyer M., 2003. N^{15} and C^{13} natural abundance of autotrophic and myco-heterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. *New Phytol* 160:209-223.

- Guo SX, Xu JT., 1990. Studies on the cell ultrastructure in the course of *Gastrodia elata* digesting *Mycena osmundicola* Lange and *Armillaria mellea* Fr. Acta Mycol Sin 9:218-225.
- Kusano S. 1911., *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea*. J Coll Agric Imp Univ Tokyo 4:1-65.
- Leake JR., 2004. Myco-heterotroph/epiparasitic plant interactions with ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. Curr Opin Plant Biol 7:422-428.
- Lee YI, Yang CK, Gebauer G., 2015. The importance of associations with saprotrophic non-Rhizoctonia fungi among fully mycoheterotrophic orchids is currently under-estimated: novel evidence from sub-tropical Asia. Ann Bot 116:423-435.
- Martos F, Dulormne M, Pailler T, Bonfante P, Faccio A, Fournel J, Dubois M-P, Selosse M-A., 2009. Independent recruitment of saprotrophic fungi as mycorrhizal partners by tropical achlorophyllous orchids. New Phytol 184: 668 – 681.
- Ogura-Tsujita Y, Gebauer G, Hashimoto T, Umata H, Yukawa T., 2009. Evidence for novel and specialized mycorrhizal parasitism: the orchid *Gastrodia confusa* gains carbon from saprotrophic *Mycena*. Proc R Soc Lon B 276:761 – 767.
- Perotto S, Rodda M, Benetti A, Sillo F, Ercole E, Rodda M, Girlanda M, Murat C, Balestrini R., 2014. Gene expression in mycorrhizal orchid protocorms suggests a friendly plant – fungus relationship. Planta 239:1337-1349.
- Rasmussen HN, Rasmussen FN., 2009. Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style. Oikos 118:334-345.

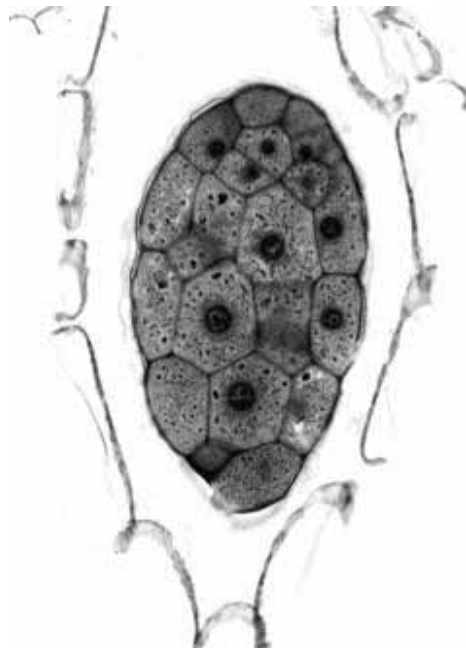


圖 1. 高赤箭成熟種子的胚發育至球形階段，且不具胚乳。



圖 2. 高赤箭又稱天麻，為著名的傳統中藥材。



圖 3. 高赤箭的花朵



圖 4. 高赤箭種子萌芽需要與小菇屬共生以形成原球莖



圖 5. 將米麻接種至與蜜環菌共培養的木塊上，蜜環菌侵入感染後米麻的莖頂會快速膨大形成小塊莖。



圖 6. 靠著蜜環菌分解木塊所提供的養分，白麻更進一步肥大，形成接近馬鈴薯大小般的塊莖，俗稱「箭麻」。

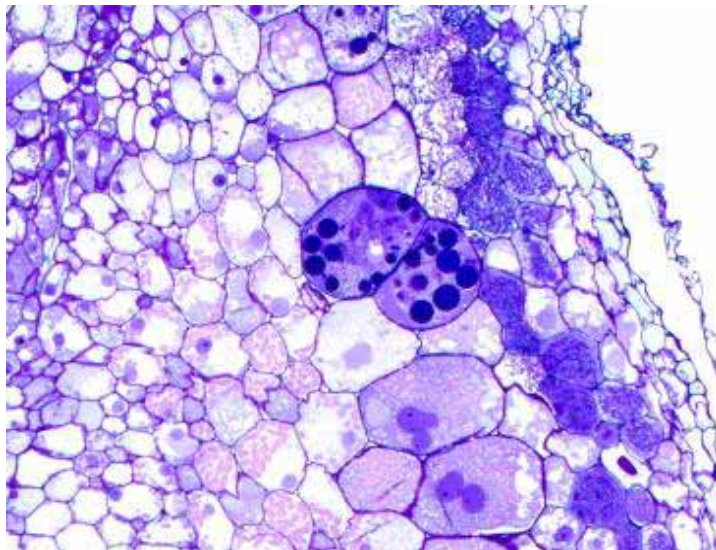


圖 7. 蜜環菌侵入感染高赤箭小塊莖時會被侷限在塊莖內部約 3 至 4 層の皮層細胞。感染後的皮層細胞會開始出現變化，顯示著皮層巨大細胞有許多代謝作用正旺盛的進行中。