

是敵？是友？植物與真菌

文／黃俞菱·圖／黃俞菱、陳哲志

摘要

植物和真菌在生態系中分別扮演生產者與分解者的角色，從生態系平衡的角度來看，兩者缺一不可，而植物與真菌之間有著非常緊密的共生關係，這樣的關係與植物登陸的演化史有關，也影響植物在乾旱等逆境時的生存能力。然而，並非所有真菌對植物都有所助益。本文介紹在植物登陸演化史中提供協助的真菌，以及其他共生真菌，包括：內生菌根菌、外生菌根菌、植物內生真菌及植物病原真菌。內生菌根菌與外生菌根菌對植物生長有利，野外常見的大型菇類就有許多屬於外生菌根菌；植物內生真菌生長在植物體內，可合成對植物或人類有用的次級代謝物；植物病原真菌則會對農作物造成相當大的損失。透過各種真菌的簡單介紹，藉此使讀者了解真菌多樣性以及與植物的共生關係。

關鍵詞：內生菌根菌、外生菌根菌、植物內生真菌、病原真菌、共生

植物在生態系中扮演著生產者的角色，大多數的人都知道這是因為植物能行光合作用，進而成爲各種生物重要的食物來源。從人類的角度來看，蔬菜水果等是不可或缺的營養來源，園藝植栽則具有美化環境的效果，森林更是地球之肺，但您可曾想過，如此龐大又美麗的生態背後，又有哪些與植物共生卻常被忽略的生物呢？（註：此處「共生」爲英文中的“symbiosis”，指兩種以上的生物，在其全部或部分生活史中，生活在一起的情形，並非一般認爲的對雙方有利的共生關係）。

幫助植物佔領陸地的真菌

從植物的演化開始說起吧！植物的祖先最早可以追溯到前寒武紀時期就出現的藍綠菌(Cyanobacteria)，是一種可行光合作用的細菌，生活在遠古時代的海水中，生物學家提出內共生學說(endosymbiotic theory)，推論藍綠菌被其他細菌吞噬後，漸漸演化成帶有細胞核且能行光合作用的真核生物—綠藻，後來演化成現今陸生植物的共同祖先，然而，這一切都發生在水中。最近的研究指出，苔蘚類的陸生植物，約在寒武紀中期至奧陶紀早期（約 5.1 億~4.7 億年前）之間出現，而維管束植物則約出現在奧陶紀早期至志留紀晚期（約 4.7 億~4.2 億年前）時出現（Morris 等人, 2018）。而陸生植物登陸的過程中，最大的阻礙就是陸生環境比水生還乾燥許多，缺乏水分的植物是無法在陸地上生存的。儘管植物自身慢慢演化出了各種抗旱的機制，如何增加水分與養分的吸收也是有效的解決辦法之一。事實上，真菌比植物更早出現在地球上（約 15 億年前），現生的植物中，有超過 90% 以上都與內生菌根菌(endomycorrhiza)有共生關係，此類真菌在分類上屬於球囊菌門，在植物的根部細胞內形成叢枝狀的構造，故又可稱爲叢枝菌根菌(arbuscular mycorrhiza)，透過此構造，植物提供醣類等有機養分給這些真菌；而真菌微細的菌絲，則可延伸至土壤中，協助植物對土壤中氮、磷等養分的交換以及促進水分的吸收。在美國伊利諾州，一處約 4.6 億年前的地層中，曾發現類似球囊菌的孢子和菌絲的化石（Redecker 等人，2000），而在英國蘇格蘭地區，約 4 億年前的地層中，則發現在植物化石的組織內有與現生的叢枝菌根菌相似的真菌（Taylor 等人，1995），這些真菌化石所生長的時間帶與陸生植物大量出現的時間相近，故目前學界普遍相信陸生植物是藉著和這些真菌共生而拓展其在陸地上的勢力範圍。

地質年代		生物事件	
		植物	真菌
中生代以後至現代			
古生代	二疊紀 (約2.8億~ 2.5億年前)	植物的起源 (綠藻約12億年前)	真菌的起源 (約15億年前)
	石炭紀 (約 3.6億~ 2.8億年前)	苔蘚類	球囊菌門化石
	泥盆紀 (約4.1億~ 3.6億年前)	維管束植物	內生菌根菌化石
	志留紀 (約4.4億~ 4.1億年前)		
	奧陶紀 (約4.7億~ 4.4億年前)		
	寒武紀 (約5.4億~4.7億年前)		
前寒武紀			

圖 1. 植物與真菌的演化事件與地質年代表

包圍植物根部的真菌

植物的根部，除了前面談到的內生菌根菌，還有另一類較容易被發現的真菌—外生菌根菌(ectomycorrhiza)，此類真菌和內生菌根菌不同，並非皆源自同一個分類群，擔子菌門和子囊菌門都有外生菌根菌的成員。外生菌根菌的菌絲生長於植物根部的細胞之間，並不會穿入細胞之中，這些菌絲相連在根的內部形成哈氏網(Hartig net)的構造，在根的外圍則形成像是保護罩的菌絲鞘(mantle)，這些菌絲形成的構造能夠幫助植物吸收土壤中的水分與養分。由於此類真菌會產生大型的子實體，我們在森林中也比較容易發現它們的蹤跡，尤其在溫帶的森林中，松科和殼斗科樹木所組成的森林中最容易發現。在臺灣，紅菇屬(*Russula*)、乳菇屬(*Lactarius*)、鵝膏菌屬(*Amanita*)以及牛肝菌類(*boletes*)等大型擔子菌都是常見的外生菌根菌。歐美國家的知名食材松露與其同屬的真菌，則屬於子囊菌的外生菌根菌，另外可做為食材的羊肚菌也被認為有類似外生菌根菌的生態，這些真菌目前尚無技術可將其單獨培養或栽種成本高，所以市售價格特別昂貴。



圖 2. 乳菇屬真菌，為臺灣冷杉之外生菌根菌。(陳哲志 攝於合歡山)



圖 3. 鵝膏菌屬真菌，為殼斗科植物之外生菌根菌。(陳哲志 攝於蓮華池)



圖 4. 乳牛肝菌屬(*Suillus* sp.)真菌，為松科植物之外生菌根菌。(陳哲志 攝於南投)

長在植物體內的真菌

除了生長在植物根部，可以幫助植物吸收水分與養分的菌根菌外，實際上，在植物體內還有一類常常被忽略的真菌，他們長在健康的植物體內，所以從外觀上看不出來，這一類真菌統稱為植物內生真菌(endophytic fungi)。目前研究顯示，植物內生真菌廣泛存在於所有植物中，一般可歸類為麥角菌類內生真菌（或稱第一類植物內生真菌）與非麥角菌類內生真菌，前者在分類上皆屬於麥角菌科(Clavicipitaceae)，且寄主範圍狹窄，多生長於草類等禾本科植物中，傳播方式以垂直傳遞為主（即經由植物種子傳遞至下一代的植物內）；而後者在分類上並沒有特別集中於特定的科，因此生物多樣性很高，依其傳遞方式與寄宿植物部位又可再分為 3 類（Rodriguez 等人，2009；第二至第四類植物內生真菌）。這些植物內生真菌，對植物而言，可以是幫助它們適應乾旱或高溫等不良環境的好夥伴，也可以是幫助它們避免受到草食動物與病蟲害威脅的武器。有些植物內生真

菌與植物共生時會產生一些對動物或昆蟲有害的次級代謝物，當牠們吃到含有這些物質的植物時，就會感到不適，因而避免共生的植物被當作食物；有些內生真菌則是會抑制致病真菌的生長，故能降低植物受感染的機會。有趣的是，並不是所有的次級代謝物都是有害的，人類可以算是間接的受益者，用於癌症治療的紫杉醇(Taxol)，起初是從紅豆杉的樹皮中萃取出來的，但後來研究發現，其實紫杉醇是由生長在紅豆杉樹皮中的一種植物內生真菌所合成的產物。此外，在農業上，植物內生真菌也有發展成生物農藥的潛力。

植物內生真菌	第一類	第二類	第三類	第四類
共生植物種類	多為禾本科草類	普遍	普遍	普遍
真菌多樣性	較低	較低	較高	尚未確認
生長植物部位	莖部與根部，多為系統性共生	根莖葉部皆有，多為系統性共生	莖葉部，多為局部性共生	根部，多為系統性共生
傳遞方式	垂直與水平	垂直與水平	水平	水平

圖 5. 植物內生真菌特徵說明簡表(參考 Rodriguez 等人，2009 製成)。



圖 6. 由歐洲大葉楊葉片所分離培養出來的植物內生真菌，由此圖可見其具有高度的多樣性。

造成植物生病的真菌

可惜的是，仍然有些真菌會造成植物生病。植物病理學家曾票選重要的致病真菌排行榜前十名 (Dean 等人，2012)，由於篇幅的關係，這裡就簡單介紹前 3 名：第一名是對於水稻產量造成嚴重影響的稻熱病菌(*Magnaporthe oryzae*)，此種

真菌會感染稻穗，造成水稻無法結穗，因而降低稻米的產量，由於它是人類最重要的主食的破壞者，所以名列第一；第二名是灰色葡萄孢菌(*Botrytis cinera*)，可以感染 200 種以上的植物，主要以雙子葉植物為寄主，草莓上常見的灰黴病，便是被灰色葡萄孢菌感染的例子；第三名是柄銹菌屬的真菌 (*Puccinia spp.*)，在植物的莖葉上常見有黑色、黃色或棕色的粉狀物排列於其上，這些都是銹病的特徵，這是植物被柄銹菌屬真菌感染所造成的，此類真菌的感染初期並不會造成植物死亡，但會慢慢吸收植物的養分導致植物狀況不佳，且葉片上浮現的孢子堆外觀也不良，對農作物造成很大的損害。由於這些致病真菌對農業帶來巨大的損失，所以成為植物病理學家們密集研究的對象。

參考文獻：

Dean R et al., 2012. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology* 13: 414–430.

Morris JL et al., 2018. The timescale of early land plant evolution. *PNAS* 115: E2274–E2283.

Redecker D et al., 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920–1921.

Rodriguez RJ et al., 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist* 182: 314–330.

Taylor TN et al., 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the early Devonian. *Mycologia* 87: 560–573.