

# 森林地基主—— 微觀世界的共生遺傳密碼， 如何決定樹木的宿命與傳承？



文／林冠穎<sup>1\*</sup>、李俊佑<sup>1</sup>、劉則言<sup>2</sup>

圖／林冠穎



圖 1 研究人員對母樹進行套袋，排除外界基因的干擾，確保後代能精準繼承雙親的優良性狀，藉此釐清菌相特徵是由母系、父系或特定雜交組合所遺傳，這種對遺傳底層的嚴格掌控，是實現「植物—微生物組」聯合選拔的第一步（圖為加拿大弗農地區（Vernon）進行的花旗松（Douglas-fir）人工控制授粉）。（攝影／林冠穎）

<sup>1</sup> 林業試驗所育林組

<sup>2</sup> 林業試驗所森林保護組

\* 通訊作者（[louisess@tfri.gov.tw](mailto:louisess@tfri.gov.tw)）

## 森林生態系的隱形推手

森林生態系是地球上極其龐大的生物量儲存庫，而作為其中核心主角的木本植物，並非孤立存在的生物個體；單棵樹木細微的木質部組織中，可能就棲息著高達一兆個細菌。這些與植物共生的微生物不僅存在於根圈土壤，更廣泛分布於葉片表面及組織內部，形成一個複雜且動態變化的微生物群落。這種在特定環境中由多種微生物交織而成的群落組成被稱為「菌相」(microbiota)，它如同微生物的人口普查報告，詳實記錄了群落中物種的種類、豐富度及其分布比例。

由於木本植物具備壽命長與生殖成熟較晚的生物特性，比起生長期短暫的一年生作物，更容易長時間暴露於各種突發病原體與多變的環境逆境之下。為了在嚴酷的自然界中生存，樹木進化出一種強大的生存策略：對穩定共生微生物群落 (symbiotic microbiome) 的強烈依賴。這種依賴本質上源於遺傳補償機制，由於樹木自身的演化速度難以追趕環境變遷，透過與微生物共生，樹木得以借用微生物多樣且快速迭代的基因庫，作為應對逆境的生理緩衝與代謝擴展。此種現象促使「合生體」(holobiont) 概念的出現，主張植物不應被視為獨立生物，而是與微生物在漫長的自然選擇中協同演化、命運交織的整體。兩者協同作用維持生理穩定與生態功能，而這些微小的守護者，正是守護森林底層與內在的隱形「地基主」。

## 菌相也能遺傳：

### 跨代傳遞與宿主的選擇權

共生微生物群落中，在特定的植物群體中，能穩定存在、不隨外部環境輕易改變，且對宿主健康與生存發揮關鍵支撐功能的微生物組合，被稱為核心菌群 (core microbiota)。這群核心菌群的組成並非隨機定殖的結果，而是受到植物宿主遺傳基因的精準控制。研究發現，植物共生微生物群落組成能透過種子、花粉或營養繁殖 (如扦插、組織培養等方式) 進行「垂直傳遞」，這樣的遺傳機制也確保了苗木在萌芽初期的脆弱階段，便能獲得祖傳的核心菌群。

以挪威雲杉 (*Picea abies* (L.) H.Karst.) 的研究為例，科學家證實宿主的基因型是塑造針葉樹共生菌相結構的主要驅動因素，且高遺傳相似性的無性系 (clones) 群體，往往擁有更為相似的菌群特徵。這種由遺傳主導的控制力，通常透過精密的化學分子對話來實現，例如，當實驗模式植物阿拉伯芥的葉片遭受病原菌攻擊時，根部會分泌蘋果酸 (L-malic acid)，主動在地下世界發出訊號，招募益生菌 *Bacillus subtilis* FB17 來到根表面建立具保護功能的生物膜 (biofilm)，強化整體防禦體系。此外，類黃酮 (flavonoids) 與酚酸等次生代謝產物，則是啟動植物與菌根真菌、根瘤菌共生過程中不可或缺的導引信號，而這類分泌物的種類與多寡同樣受到宿主遺傳調控。上述現象顯示，核心菌群的傳承與運作，本質上即是木本植物基因組功能的延伸。



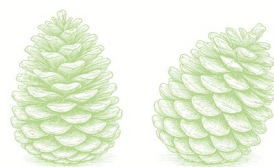
圖 2 在受控環境下生長的雜交種子苗。透過不同家系間的雜交試驗，育種家得以鑑定出哪些遺傳組合具備最強的生長動能與菌群招募能力，為後續導入共生微生物組選拔提供高品質的試驗材料。（攝影／林冠穎）



## 森林的地下饗宴： 菌相如何幫樹木「加菜」

由祖輩傳承及自行招募所形成的共生微生物群落，對於木本植物而言，猶如一套位於體外的代謝器官，在其生長動能與生物量的累積上扮演重要角色。它們是森林養分循環的加速器，不僅能執行固氮作用，還能透過釋放有機酸與多種酶，活化土壤中難以被植物直接利用的磷、鉀及鐵等微量元素，將其轉化為可吸收的營養。

除了礦物營養的補給，微生物還會主動分泌多種關鍵的植物激素，例如生長素（auxin）、細胞分裂素（cytokinins）與吉貝素（gibberellins）等，並透過這些分子影響樹木根系的縱向發育與木質部的形成及根部增粗。相關研究指出，某些特定的根瘤菌品系具備同時產生多種激素的能力，能促進宿主植物的根系結構優化並提升植株生物量。這種由菌相驅動的生長動能，不僅強化了個別林木的生存競爭力，更在宏觀尺度上對森林碳匯（carbon sink）提升與氣候暖化緩解作出貢獻。當林木變得健壯並加速木質化進行，森林的碳固定效率便能得到提升。整體生態系統繁榮的背後，實也仰賴共生菌在植體內外提供的養分支持。



## 抗病避邪的屏障： 微生物築起的免疫防護網

除了協助宿主林木的營養吸收與發育，當森林面臨逆境挑戰時，共生微生物群落還會轉化為林木的物理與化學緩衝帶，以增進宿主植物的適應能力。特定益生菌能誘發樹木產生「誘導性系統抗性」(induced systemic resistance, ISR)，預先啟動植物體內的防禦基因，以抵禦各種病蟲害的侵襲。針對土壤鹽化導致的鹽逆境，菌根真菌能有效調節植物體內的離子平衡(如提高  $K^+/Na^+$  的比例)，並透過調控如 SKOR (鉀離子通道) 與 SOS1 等關鍵基因的表達，進一步優化光合作用系統的效率。

在物理防禦方面，微生物能分泌胞外多醣(exopolysaccharides, EPS)，在根表形成一道物理屏障以捕捉  $Na^+$  離子並維持根圈水分；同時微生物也促進脯氨酸等滲透調節物質累積，確保林木在極端乾旱或鹽鹼環境中仍能維持生理水分平衡。

當宿主植物面臨土壤重金屬逆境時，植物共生微生物參與植生復育(phytoremediation)作用，透過分泌螯合劑與誘導金屬硫蛋白(metallothionein, MTs)的合成，將重金屬封鎖於液胞或真菌組織中；同時藉由促進林木快速生長產生「生物量稀釋效應」(biomass dilution effect)，有效降低有毒離子對林木生理機能的衝擊。此外，共生微生物還參與了多種複雜代謝產物的合成過程，從內部增強木質部的防腐能力，為林木穿上一層看不見的生物防護衣。

## 邁向「植物—微生物組」聯合選拔

鑑於林木具備合生體的本質，以及共生微生物中核心菌群的可遺傳性，未來林木育種的策略可望將從單純的植物基因改良，轉向「植物—微生物組」的雙向聯合選拔。將植物的菌群招募(recruitment)與篩選能力視為一項關鍵的遺傳性狀，而非僅是開發外源菌劑進行事後接種。

研究者可透過「微生物組關聯分析」(microbiome-wide association studies, MWAS)，整合植物基因組與微生物組資料進行交叉比對，鑑定出控制菌相組成的關鍵遺傳位點，並進一步篩選出那些天生具備優異招募能力、且能穩定維持高生理功能核心菌群的優良無性系或家系。相較於易受環境干擾的人工接種，這種基於遺傳底層的選拔，能確保林木在長達數十年的生長週期中，始終擁有一套具備自我修復與優化能力的內源性微生物生態系統。

這些具備優異招募能力的品系，可與「策略性接種」技術結合。策略性接種指在苗圃階段(nursery stage)利用人工建構的合成菌群(synthetic microbial communities, SynComs)——在實驗室中挑選具特定功能的已知純培養菌株，依照比例人工組裝而成的微生物群落——為樹苗建立穩定且功能齊全的初始菌落，可作加速森林生態復育的手段。此外，如 CRISPR/Cas9 等基因編輯技術也被應用於精準改良植物或微生物的特定基因，可用於培育出能抵禦氣候變遷劇烈波動的潛力共生

體。若利用這些工程化手段，將菌相遺傳指標納入森林改良計畫中，可期建立具備高度韌性的森林，達成兼具生產力及氣候適應力的林業願景。

在臺灣，相關研究聚焦於開發本土化的功能性合成菌群。針對作物，農業部臺中區農業改良場開發木黴菌 (*Trichoderma* spp.) 結合枯草桿菌 (*Bacillus* spp.) 及根圈促生細菌的複合功能性微生物製劑。在田間試驗中，該製劑對

防治甘藍黑腐病、番茄青枯病及水稻稻熱病展現了顯著的多重病害控制效果。在木本植物應用方面，茶樹與臺灣赤楊亦有相關研究成果。透過特定芽孢桿菌群的輔助，能提升茶樹產量並強化其對極端氣候的耐受力，進而降低對化學肥藥的依賴；而臺灣赤楊與放線菌 (*Frankia* spp.) 的共生機制，則被應用於優化苗木根系發育，成為未來劣化地造林與國土保安的潛在輔助工具。



圖 3 大規模培育經過選拔的優良品系，確保每一棵出圃的苗木都具備優異的遺傳潛能，使其在進入野外環境後，能更有效地利用在地的微生物資源，提升整體的抗性與生長量，圖為加拿大弗農地區的花旗松量產苗圃。(攝影／林冠穎)



圖 4 位於臺東的牛樟種源區。此區域藉由遷地保育 (ex-situ conservation) 方式，蒐集並栽植來自不同地理區的優良家系。在相同的場域環境下，這些具備不同基因型的個體是研究林木遺傳性狀及其與微生物生態交互作用的重要基礎。  
(攝影／林冠穎)

國外的研究結果展現出合成菌群在病害防治應用上的特異性，並指出以合成菌群進行樹木微生物工程，是應對突發性病害的重要解決途徑。來自英國的研究成果指出，透過大規模

培養夏櫟 (*Quercus robur* L.) 的核心菌群，人工建構出的合成菌群能有效抑制惡名昭彰的急性橡樹衰退 (acute oak decline, AOD) 致病菌 (如 *Brenneria goodwinii* 與 *Gibbsiella quercinecans*)，

在幼苗與離體木段試驗 (log assays) 中展現出高達 56 ~ 95% 的減菌率 (reduction rate)。此外，針對環境逆境的調節，中國研究團隊在棗樹 (*Ziziphus jujuba* Mill.) 的研究中，利用具備合成 ACC 脫氨酶 (ACC deaminase) 能力的 *Pseudomonas lini* DT6 與 *Serratia plymuthica* DT8 建構 SynComs；該菌群能透過調節植物體內的離層酸 (abscisic acid, ABA) 與生長素含量，緩解乾旱逆境對植株的損傷並促進生長。

上述國內外研究結果，顯示合成菌群在提升林木逆境耐受力與病害防治上的巨大潛力。然而，要將這些實驗室或短期田間試驗的成果，轉化為大規模森林經營的常態，仍需克服從短期介入到長期共生的技術瓶頸。核心菌群工程化所面臨考驗中，首先是林木極長的生命週期，如何確保人工接種的菌群在樹木長達數十年的生長過程中，依然能保持穩定結構而不被外界菌種取代？其次則是跨地區的環境適應性差異，單一菌群往往難以應對多變的林地微氣候。

為了突破這些限制，未來的研究可將人工智慧 (artificial intelligence, AI) 預測模型結合高通量培養技術，針對特定地理區域量身設計客製化菌群。同時透過 CRISPR/Cas9 技術精準修飾植物篩選菌群的相關基因，並配合對應合成菌群的接種，從遺傳基礎強化宿主與益生菌的連結。此種結合分子生物學與生態工程的手段，有助增強核心菌群的穩定性及環境適應性。

## 結論與展望：

### 當 AI 遇見森林守護靈

儘管林木生長週期漫長且野外環境變幻莫測，但 AI 與大數據分析技術的介入，仍為掌握這群隱形地基主的動態帶來轉機。現有的技術案例顯示，如 Google Earth Engine (GEE) 等平臺已能結合隨機森林 (random forest) 與卷積神經網路 (convolution neural network, CNN) 等演算法，在大範圍的雨林監測中實現精準的林相變化偵測。

展望未來，若能進一步將 AI 深度結合物聯網 (Internet of Things, IoT) 感測技術，即時監控森林中的微氣候波動、土壤水分或根圈氣體濃度，將有助於建立高精確度的環境關聯預測模型。這類模型能實現從宏觀生理特徵到微觀菌相組成的尺度推衍，使研究者得以預測並引導共生微生物在森林演替中的關鍵作用，達成從被動監測轉向主動生態經營的願景。

林木與其共生菌群的關係，像是一部智慧型手機：林木本身的基因型如同機身硬體，決定了性能的物理極限；而共生微生物則像是運行其上的各種應用程式，負責即時掃毒 (免疫防禦)、優化電力 (養分吸收) 並應對多變的操作環境 (環境壓力)。林木菌相遺傳研究的目標，正是為了確保每一棵新生的小樹苗在萌芽之際，便已預裝強大、全面且具備高度韌性的防禦與加速軟體。讓我們在依循自然演化脈絡的基礎下，運用現代科技手段，共同茁壯這群地底下的隱形守護靈。☸