



# 森林的地下盟友： 臺灣殼斗科樹木與 外生菌根真菌之共生網絡—— 從東南櫟林的地下世界 重新思考森林保育



文／謝孟哲<sup>1</sup>、楊智凱<sup>1</sup>、吳羽婷<sup>1\*</sup>

圖／謝孟哲、楊智凱

**當**人們談論臺灣的原生森林，往往聚焦於高聳的樹木、珍稀的動物或壯麗的地形景觀，然而支撐森林長期穩定運作的關鍵力量，實則深埋於土壤之中，是由樹木與真菌共同構築的地下共生系統。殼斗科植物（Fagaceae）作為臺灣中低至中高海拔闊葉林的主要優勢類群，不僅在森林結構中占有關鍵地位，更是歷史的見證者。在生物地理學上，臺灣被視為第四紀冰河時期許多溫帶與亞熱帶植物的「避難所」（refugia），當北方氣候劇烈震盪、多數闊葉森林消失時，臺灣複雜的地形

與多樣的微氣候，讓殼斗科植物得以在此保存族群，並在冰河期結束後重新輻射擴散，這段演化史使臺灣擁有了密度極高且種類多元的殼斗科基因庫。近年森林保育與復育逐漸強調自然經營與生態系完整性，但地下生態系，特別是植物與真菌的共生關係仍相對缺乏整合性討論，因此本文以臺灣殼斗科植物為核心，介紹其與外生菌根真菌（ectomycorrhizal fungi）之間緊密的共生特性，並結合東南氣候區櫟林的保育與治理現況，探討地下菌根系統在森林經營與復育實務上的重要意涵。

<sup>1</sup> 國立屏東科技大學森林學系

\* 通訊作者（yutingwu@mail.npust.edu.tw）



圖 1 臺灣東南區櫟林帶中的土壤中，殼斗科樹種的菌根與外生菌根真菌形成的高度複雜的共生網絡。地下菌根系統不僅促進植物營養吸收與生長，也構成多樣土壤微生物與動物的重要棲地。植物藉由菌根網絡進行資源傳遞與訊息交換，支持櫟林的天然更新與森林土壤碳循環。保育菌根多樣性，不僅攸關單一樹種之永續，更是維護整體生態系統穩定性與森林韌性的關鍵基礎。（攝影／謝孟哲）

## 從冰河時期避難所 到撐起臺灣森林的骨幹家族

全世界的殼斗科或稱山毛櫸科植物包括 9 個屬，約有 1,000 個種，主要分布於北半球的溫帶森林（歐洲、東亞、北美）往往是連綿幾里的典型落葉型森林，物種相對單一，但在熱帶與亞熱帶地區的殼斗科多以常綠型為主，物種更多樣與豐富。在臺灣殼斗科植物為中低至中高海拔闊葉林的主要優勢類群，而臺灣雖為島嶼，仍孕育了四十餘種原生殼斗科植物，其中 11 種為特有種，列為稀有植物種也有 14 種，特有種比例高，也間接凸顯臺灣殼

斗科植物的高度演化獨特性與重要性。從海拔高度來看臺灣殼斗科樹種的分布，生長於低海拔（< 1,500 m）的有臺灣石櫸、大武石櫸、灰背櫸等共 42 種，為最多樹種分布的植群帶；生長於中海拔（1,500 ~ 2,500 m）的則有火燒栲、臺灣苦槠、烏來柯、柳葉石櫸等共 25 個樹種；有少數樹種可於高海拔（> 2,500 m）環境生存，為三斗石櫸、狹葉櫸、長尾栲、森氏櫸及高山櫸（圖 2）。



圖 2 臺灣殼斗科植物的多樣性（攝影／楊智凱）



圖 3 在可遠眺太平洋的臺灣東南區森林(臺東縣達仁與大武鄉)，分布著多種珍稀殼斗科植物，包括波緣葉櫟、灰背櫟、浸水營石櫟與大武石櫟等。此區域為其少數的且關鍵的天然棲地之一，維護東南區森林生態系的完整性，對於保育這些殼斗科植物的族群延續與棲地穩定至關重要。(攝影／謝孟哲)

少部分如錐果櫟、森氏櫟、狹葉櫟和大葉石櫟等，為廣泛分布的特有種之外，其他特有種大部分都屬於分布狹隘的稀有種。以地理分布而言，臺灣特、稀有殼斗科植物的主要分布區域，大抵以中部和東南部兩個區塊為主，南投石櫟、槲樹和思茅櫟分布于臺中谷關至南投蓮華池附近低至中海拔山區。柳葉石櫟、臺灣石櫟、波緣葉櫟、灰背櫟、南投石櫟、浸水營石櫟、大武石櫟、槲樹等，則是分布于大武山以南的南部和東南部中低海拔山區(圖3)，若以特有或稀有植物保育重點而言，這兩個區域

應視為區外保育的熱點(hotspot)。因氣候、天災、地權與人為等多層因素，東南區森林的保育工作並不容易，長期以來當地的行政單位農業部林業及自然保育署臺東分署積極投入殼斗科植物保育工作。而除了常綠性的殼斗科植物之外，臺灣也保有少數溫帶成份的落葉性殼斗科樹種，如臺灣山毛櫟、栓皮櫟、槲樹、槲櫟和思茅櫟。這一群植物共同呈現的特色就是族群小、分布侷限，在臺灣是屬於衰退、子遺分布的物種。

## 看不見的關係：

### 外生菌根如何支撐森林

近年來，森林生態學逐漸從單株樹木生理的研究框架，轉向群落互動與網絡結構的整合視角。其中加拿大科學家，現任英屬哥倫比亞大學森林與保育科學系蘇珊娜·西馬德 (Suzanne Simard) 教授所提出之菌根網絡 (mycorrhizal networks, MNs) 理論，對森林生

態系運作機制的理解產生深遠影響。其核心觀點指出，森林中的樹木並非彼此孤立競爭，而是透過外生菌根真菌所構築之地下網絡形成高度連結的複雜適應系統 (complex adaptive system)，此觀點挑戰傳統個體競爭框架，轉而將森林視為一種複雜適應系統。

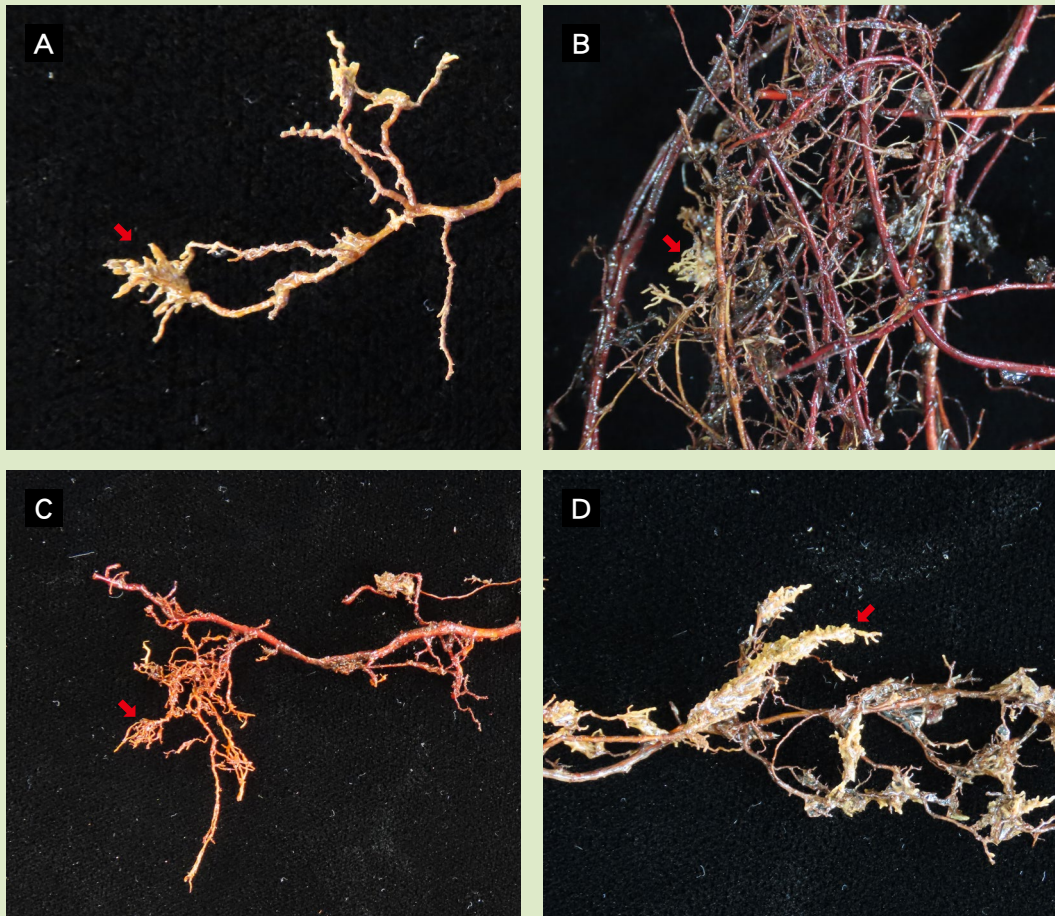


圖 4 殼斗科植物與外生菌根真菌形成共生關係後特化出細根系外觀膨大、短縮、分枝增多、形狀多呈二叉分枝、珊瑚狀或小瘤狀。(A) 星刺柃，(B) 塔塔加櫟，(C) 子彈石櫟，(D) 反刺苦櫟。(攝影／謝孟哲)

在自然環境中，殼斗科植物幾乎必然與外生菌根真菌形成穩定且長期的共生關係。產生共生關係後植物細根外觀會發生顯著變化，主要外觀表現為根尖膨大、短縮、分枝增多，其典型顏色為白色、黃色或暗褐色，形狀多呈二叉分枝、珊瑚狀或小瘤狀，且根毛通常會消失，細根根尖會被一層由外生菌根真菌形成的菌絲鞘 (fungal mantle, 又稱菌氈) 包裹 (圖 4)，並在外皮細胞與皮層細胞之間形成哈替氏網 (Hartig net)，作為養分交換之界面。在此介面進行雙向養分交換，宿主植物提供光合作用產生之碳源 (糖類與脂質) 給真菌，真菌則協助宿主吸收與運輸土壤中的養分，這是一種歷經數百萬年演化、彼此無法輕易分離的互利關係。在某些情況下菌絲也會穿透植物細胞，這種情況下的菌根叫做內外生菌根 (ectendomycorrhiza)。同時在根外，外生菌根真菌會向土壤中延伸出大量外生菌絲 (extraradical mycelium)，其直徑遠小於根毛，能深入微孔隙空間，形成比植物根系本身更為細密且廣泛的吸收網絡。

此一菌絲系統具有幾項關鍵生理功能，擴大吸收表面積與在土壤中的分布範圍，菌絲可延伸至根際以外數十公分甚至數百公分之距離，有效提高水分與氮 (N)、磷 (P)、鋅 (Zn)、鐵 (Fe) 及其他礦物元素的取得機率。在有機態養分的利用能力上外生菌根真菌可分

泌多種分解酵素 (如蛋白酶、幾丁質酶、磷酸酶等)，協助分解植物根系本身通常難以直接利用的有機型態的養分 (有機氮與磷)，真菌將其礦化或轉化為可吸收形式後，再傳遞給宿主，以上特性都大幅度提高宿主植物對環境逆境 (乾旱、重金屬與養分限制) 的適應性。作者進行殼斗科菌根採集時，也發現殼斗科與外生菌根真菌共生後，能讓殼斗科植物生長在土壤環境相對貧瘠、地形多變且生育環境相對惡劣的臺灣南端與東南區森林 (如屏東春日、獅子、牡丹與滿洲及臺東達仁、大武等地)，時常深有所感，常常想「你怎麼能長在這種環境，不是含石率極高就是正在風化中的母岩與剛風化的土壤」(圖 5)。

除了真菌與植物之間的雙向互利關係外，近年研究顯示，外生菌根真菌亦與菌根周圍的細菌群落形成複雜交互作用，進一步影響養分循環與宿主營養狀態。早期研究已指出，土壤細菌可對外生菌根真菌產生促進或抑制作用，部分細菌被歸類為菌根促進細菌 (mycorrhiza helper bacteria, MHB)，可促進菌根形成率、菌絲延伸與宿主植物生長。外生菌根真菌菌絲可改變周圍土壤微環境，包括分泌有機酸與代謝物，進而影響細菌群落結構與功能，它們就像協助真菌發展的幫手，讓整個共生系統運作得更有效率。研究發現，不同的外生菌根真菌會塑造不同的細菌社群。換句話說，每一種真



圖 5 臺灣殼斗科的植物生育環境經常為含石率極高或是長在風化中的母岩與剛風化的土壤中。  
 (A) 錐果櫟，(B) 太魯閣櫟，(C) 栓皮櫟。(攝影/謝孟哲)

菌可能都有自己偏好的微生物朋友圈。在功能上，這種關係已不只是兩方互動，而是形成三方合作系統宿主植物提供能量，真菌延伸吸收網絡並運輸養分，細菌協助分解有機物與溶解磷，例如有些 *Bacillus* 屬的細菌可以幫助溶解土壤中不易利用的磷，再透過真菌的菌絲網絡傳輸給宿主植物，這種合作讓宿主植物在貧瘠土壤中仍能獲得足夠養分。此結果支持外生菌根真菌不僅為單一功能單元，而是作為微生物交互網絡中的關鍵節點。隨著 DNA 定序技術進步，科學家現在可以分析菌絲周圍的細菌種類、不同真菌會吸引哪些細菌與真菌是否透過

分泌物質改變周圍微生物環境。然而，目前仍有若干未解議題，包括不同外生菌根真菌物種對細菌群落選擇性機制、細菌在有機氮與有機磷動員中的功能分工，以及在環境變遷情境下共生系之穩定性。因此，整合分子生物學、穩定同位素追蹤與宏基因體分析，將有助於深入釐清宿主植物、外生菌根真菌與細菌之功能網絡與生態意義。



## 臺灣殼斗科森林之菌根情境

對於臺灣殼斗科森林而言，此一互利共生關係並非附屬現象，而是結構性特徵。許多殼斗科物種在缺乏適當菌根共生時，幼苗生長顯著受限，顯示其對外生菌根依賴程度極高。換言之，殼斗科森林的地下菌絲網絡，實質上構成了支持地上林分結構的「隱形基礎建設」。筆者應用第三代長片段定序技術，分析 29 種殼斗科之共生外生菌根菌群落組成，共獲得超過 200 萬條高品質序列。在優勢菌種方面，以乳菇屬 (*Lactarius*) 為最優勢類群，其次為絨革菌屬 (*Tomentella*) 與紅菇屬 (*Russula*)。此結果與東亞溫帶至亞熱帶櫟林之外生菌根真菌優勢類群相符，顯示紅菇科與絨革菌類群為臺灣殼斗科森林之核心菌根成員。以非度量多維尺度分析 (non-metric multidimensional scaling, NMDS) 檢視不同殼斗科樹種之共生外生菌根菌群落組成，結果顯示菌相結構在樹種間具有顯著差異。此結果明確指出不同殼斗科樹種對優勢外生菌根真菌具有選擇性依賴，而非共享單一通用菌相。此種樹種特異性 (host-associated differentiation) 支持宿主偏好性與生態分化假說，亦說明菌根網絡並非完全均質的連結結構，而是具有一定程度之功能分區。如同一種殼斗科樹種生長在東南區森林具有較多樣性的共生外生菌根真菌種類，反觀在中部森林卻只有一種共生的外生菌根真菌，不同地區、不同優勢殼斗科樹種所對應的菌根真菌組成存在明顯差異，顯示地下菌根系統具有高度

在地性，換言之，每一片櫟林，皆伴隨其獨特的地下生態結構。

## 為何復育不能只「種樹」？

近年森林保育策略已逐步導入近自然造林、物種適生分析與生態廊道等概念，但在實務上，一個關鍵問題往往被忽略：地下的菌根系統是否同步被保留或恢復？我們的研究結果發現缺乏原生外生菌根真菌的苗木，其存活率與生長表現明顯較低，殼斗科樹木是臺灣森林的脊梁，而外生菌根真菌則是支撐這條脊梁的地下網絡。當森林保育的視野能從地表延伸至地下，當復育行動將不再只是「多種幾棵樹」，而是將臺灣森林保育政策與實務操作架構納入菌根網絡保育，建立一個真正符合自然運作機制的生態系，將有助於提升復育成功率與長期生態穩定性。森林治理的前瞻方向，或許應從看不見的菌絲開始。⊕



### 謝誌

感謝農業部林業及自然保育署臺東分署  
的經費支持與大武工作站林素夷主任與同仁  
在採樣時的協助