

真菌，地球演化史的重要驅動者

- 真菌起源之謎
- 陸地生態系統之促成
- 哺乳類動物崛起的關鍵
- 完成物質的循環迴路



原杉藻

1 <https://prehistoricearth.fandom.com/wiki/Prototaxites>

● 真菌起源之謎

既然說到真菌那麼厲害又重要，那麼，究竟真菌是何時出現的？早期的生存方式是什麼？在 45 億年的地球歷史上，真菌早期扮演了什麼角色？

別以為隨著科技發展，人類已經鉅細無遺地把大自然掌握到手裡。事實上，人類是來到近年，靠著技術的改善，才稍為揭開到地球生命源頭的面貌，且還在新線索中持續累積新知。

通常要考察一種生物何時在地球出現，追溯牠們在地球的歷史，除了基因研究，最重要的證據還是化石；地質研究是重建所有生物譜系的重要一環。可是，化石通常是在偶然及極端情況下才被保存下來的，本身就難以完整地呈現過去的面貌；而且真菌的身體構造，包括其菌絲、孢子、子實體（即我們看到的菇菌）大多都無比幼細脆弱，亦很容易分解掉，這是為什麼要在地下掘到真菌的化石證據非常困難，真菌譜系研究在地質考察裡近乎長期空白。

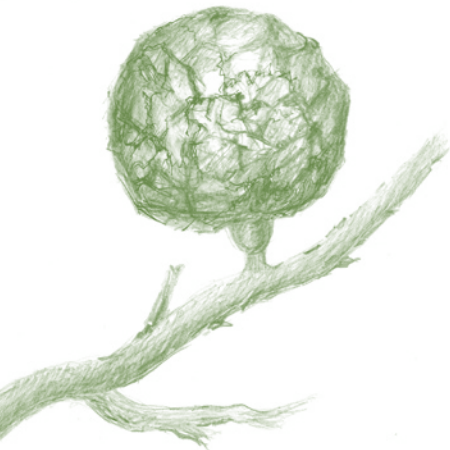
幸好也不是連一塊化石都找不著。

一塊 1843 年發現、保存得相當好的原杉藻 (*Prototaxites*) 化石讓我們得知，早在四億年前的地球上，即泥盆紀晚期，便存在著這一種大型陸生真菌。它是盤菌、蟲草、炭角菌的「親戚」，其子實體相當粗壯，形成類似樹幹的結構，直徑達 1 米，高度更可達 8.8 米，相當於兩層半大廈。而當時，地球最高的植物為頂囊蕨，高度也僅僅得 1 米，其他陸地生物也只是一些小型的無脊椎動物。這原杉藻之巨大，無論是相比起當時的其他動植物，還是今日我們常見的細小蘑菇，都神秘得如同科幻情景，難以想像。¹

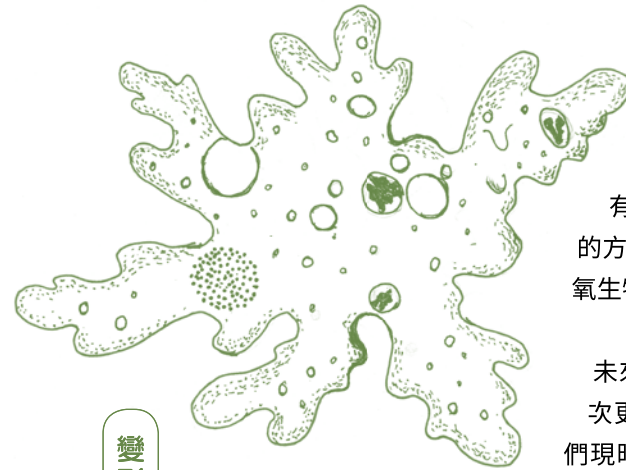
這也解釋了為什麼原杉藻曾經被誤以為是樹木。1857年，加拿大地質學家約翰·威廉·道森（John William Dawson）便曾以為這化石樣本是屬於部分腐爛的松柏門植物組織，而上面則附生了正在分解組織的真菌。直至1872年時，蘇格蘭植物學家威廉·卡魯瑟斯（William C. Carruthers）才對這理論提出質疑，認為原杉藻是藻類，而根本不是植物，其學名「第一個紫杉」（*Prototaxites*）應該要更名為「絲狀的藻類」（*Nematophycus*）。再直到2001年，美國國立自然史博物館的弗朗西斯·休伯（Francis Hueber）終於提出證據，表明原杉藻實屬一種真菌，他的理論後來再獲其他科學家提出證據支持。²

按這發現，真菌在地球上至少有四億年歷史，跟原始魚類、原始植物、貝類和珊瑚同期出現在地球之上。

去到2019年，科學界又有了新的發現。來自比利時列日大學的古生物學家科倫丁·洛倫（Corentin Loron）及其團隊，在加拿大西北北極地區考察時，在附近的頁岩發現了類似孢子的球體；又利用紅外光譜測量到常見於真菌細胞壁的一種甲殼素——幾丁質；他們還利用電子顯微鏡觀察到真菌的多種細胞結構，包括T字型分支、隔膜絲狀體與雙層細胞壁結構，推論出該化石為真菌，並確認那化石來自9至10億年前。這是科學界近年重大的生命史發現，將真菌年齡推遠了接近一倍。³



類似孢子的球體



變形蟲類動物

另外還有個疑似真菌化石值得一提。其中一個是在南非翁格萊爾（Ongeluk）玄武岩裂隙中發現的一些絲狀物，形成於大約24億年前的海底。然而，這個化石樣本仍有很多疑團，包括不大清楚這種生物攝取營養的方式和來源，而且有別於一般真菌，它是一種厭氧生物。⁴

未來，還會否有其他考古發現和研究證據，再一次更新真菌的年齡？我相信是有的。但至少，我們現時知道的是，在9至10億年之前，真菌已經在地球上出現了。

那麼，它們是經什麼演變而來，在遠古時期又是怎樣生存的呢？

2020年，加拿大英屬哥倫比亞大學植物系教授瑪麗·伯比（Mary Berbee），一位研究真菌演化的世界級頂尖學者，結合化石證據、分子系統學和分子鐘的方法，交出了她的估算。據這團隊的理解，十幾億年前的古代真菌是一種可自由游動的、單細胞變形蟲類動物，在那個時候以「吞噬」的方式進食比它體型較小的生物。然後這種最原始的變形蟲類古真菌，花了幾億年時間，由單細胞「吞噬性」演化成為單細胞「滲透性」來攝取營養，即是以分泌細胞外酶，在體外分解營養。

讓我解釋一下這演化的好處：吞噬性的細胞要進食，需要揀選體形比自己細小的食物，才能把對方吞噬到體內然後消化掉。但後者則脫離了以往的限制，可以在體外分解食物營養，而這也成為真菌與植物及其他生物後來建立共生關係的基礎。

其後，單細胞滲透性的古代真菌又再花了幾億年，從淡水生境演化至陸地，漸漸演化成多細胞生物。⁵

- 2 Hueber, F.M. (2001). Rotted wood-alga-fungus: the history and life of *Prototaxites* Dawson 1859. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 116 (1), 123-158. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00058-6](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00058-6)
- 3 Loron, C. C. et al. (2019). Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada. *Nature*, 570, 232-235.

- 4 Bengtson, S. et al. (2017). Fungus-like mycelial fossils in 2.4-billion-year-old vesicular basalt. *Nat. Ecol. Evol.*, 1,141.
- 5 Berbee, M.L. et al. (2020). Genomic and fossil windows into the secret lives of the most ancient fungi. *Nat. Rev. Microbiol.*, 18, 717-730. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0426-8>

● 陸地生態系統之促成

那真菌出現了又怎樣？它們在早期的地球扮演了什麼角色呢，和其他生物的關係是怎樣的？植物和動物，是人類較熟悉的生物，亦是生物的其中兩界 (Kingdom)，而原來真菌對於這兩界的形成，亦有著重要的形塑角色。

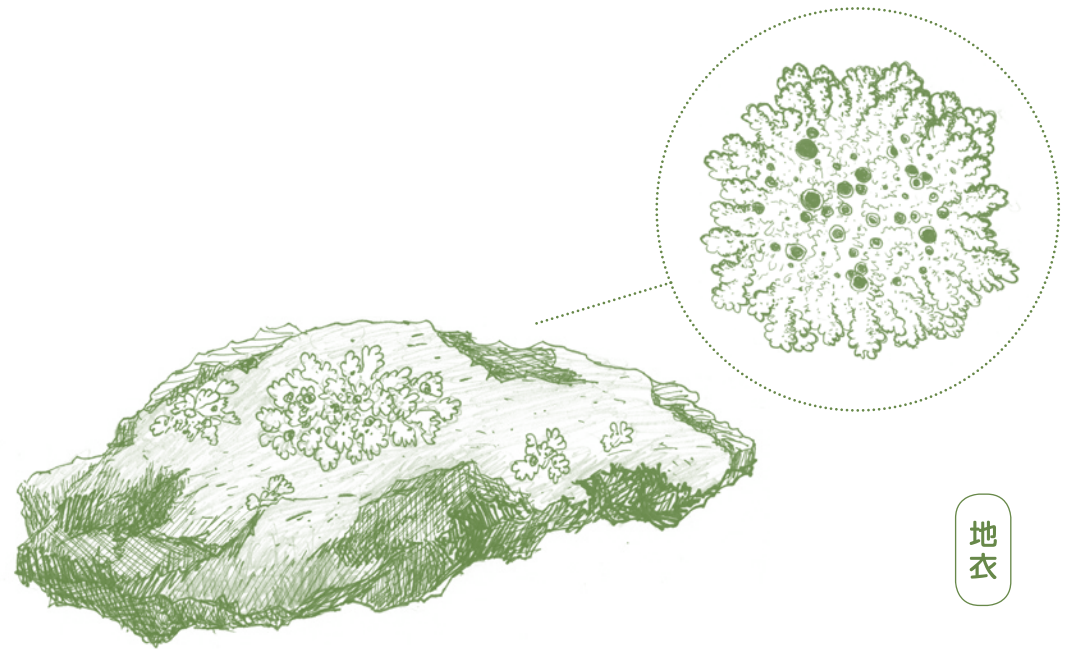
先來說真菌對植物的影響。

在五億年前的古生代奧陶紀下，史上第一棵陸地植物出現了，那是地球的生命史上其中一個重要的轉折點。從此之後，隨著植物呼吸而進行光合作用，地球氧氣增加、二氧化碳減少，古生代的氣候明顯改變，植物簡直是重新設定了地球的恆溫器。亦由於植物儲存了碳、把岩石磨碎生成更多土壤，加速岩石風化，更帶動了多方面地球元素的調節。在陸地植物的影響下，地球成為了一個更宜居的地方，各種爬行動物、哺乳動物在往後幾億年得以相繼在陸地上生存與擴展起來，整個陸地的生態系統開始成形。

而值得注意的是，是什麼驅動植物登陸陸地，使荒涼乾枯的陸地漸漸變成青蔥多樣的色彩？這故事中還有個常被人忽略的關鍵角色：真菌。

地衣：真菌與藻類的結合

據估計，還沒有地衣和陸上植物的早期陸地上，到處沙塵滾滾，土壤生態系統非常乾燥，養分被鎖住於岩石之中。而當時地球空氣中的二氧化碳含量亦高（當時是 >1,000ppm；現時大約是 420ppm），氣溫變動較大。可以想像，植物要移居至陸地，



有點像現在要移民去火星一樣困難。至於原始生命，包括藻類、貝類、珊瑚，和其他水生無脊椎動物，在水中生活接近 30 億年，亦習慣了在水中攝取所需的氣體和化學物質。若要離開注滿水的環境，就必須發展出一種新的機制，支撐身體，也須防止身體乾涸，並且發展出一種能夠交換氣體的能力，才能在陸地活得下去。

那是什麼最先改變了陸地的嚴酷環境，驅動古生代氣候的變化？是地衣還是植物先登陸陸地，幫助創造了稍為宜居的條件？這是科學界持續的爭辯。這問題的意義，在於不同論述均會影響我們理解兩種生物在地球發展史的地位，拼湊出不同的地球起源故事。但最有趣的是，其實兩個論述，都跟真菌相關。

其中一個觀點，說的是陸上很引人注目的古老生命——地衣。地衣出現於大約六億年前，廣泛分佈於陸上自然棲息地，從地球的南北兩極到沙漠中心、從熱帶到高山，都有其分佈。它們

通常生長在荒蕪甚至極端的環境，比如是裸露的岩石上。由於它們的體內含有酸性物質，當岩石上的地衣一路新陳代謝，岩石隨之而被化學性風化，然後也經歷物理性風化。當這些被分解的岩石物質，與腐朽了的地衣或其他腐植質混合一起，便逐漸形成土壤，其他生命得以在其上成長。作為創造土壤的重要生命之一，地衣也因此被譽為「拓荒者」。其重要功能在於一直影響全球大約佔 5-7% 的碳循環。



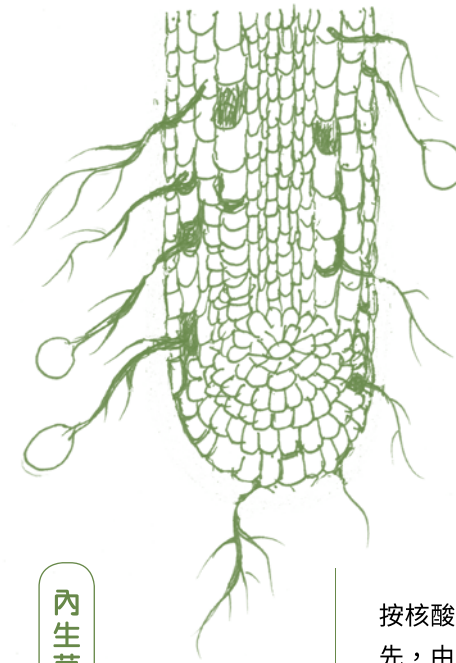
而地衣是一種怎樣的生物呢？與其說它們是個體，其實更是由一種真菌和藻類合成的生物複合體。真菌提供高濃度的可溶性礦物鹽，給藻類細胞存活；而共生藻則通過光合作用，向真菌提供碳素營養。這種互惠共生現象，使每個地衣體都形成了一個獨立的生態系統。

2014 年，兩位哈佛大學學者埃里克·霍姆 (Erik Hom) 及安德魯·默里 (Andrew Murray) 便嘗試把兩種生活史截然不同的生物——酵母和藻類放在一起，發現在特定條件下，環境變化會誘導自由生活的物種成為專性共生者，最後結合起來，並彼此依賴。幾天之後，他們得出了一個柔軟的綠色圓球。在這之前，這兩種生物可不曾共處一起。⁶

那為什麼它們會突然發展出這樣緊密的關係？聯合共生的好處，就是有能力適應陸上嚴酷的環境，利用僅有的資源生存。於是地衣也可以理解為與藻類形成自給自足的生命形式的真菌。在現時人類已知的真菌當中，約 16% 會進行地衣化，以地衣的形態生存。

外生菌根菌

⁶ Hom, E.F.Y., Murray, A.W. (2014). Plant-fungal ecology. Niche engineering demonstrates a latent capacity for fungal-algal mutualism. *Science*, 345(6192), 94-98.



內生菌根菌

⁷ Nelsen, M.P., Lücking, R., Boyce, C.K., Lumbsch, H.T., Ree, R.H. (2019). No support for the emergence of lichens prior to the evolution of vascular plants. *Geobiology*, 18(1), 3-13. <https://doi.org/10.1111/gbi.12369>

菌根真菌：植物的必選伙伴

直至 2019 年，這起源故事又有了新的說法。幾位美國演化生物學及地衣專家，利用分子系統學和分子鐘的校準，估計出幾個演化支的年齡，顯示地衣的起源相比最早出現的植物——維管植物較晚。這個論述暫時否決了一直廣泛流傳「地衣在維管植物之前已經登陸地」的假說，在這新定義下，以前一直被低估的初期陸上植物，成為新的故事「主角」。

可是，無論演化次序如何，現時學術界普遍認可的共識是，植物還有個必選的生存伙伴：菌根真菌。菌根真菌，可謂所有陸地生命的根源。⁷

按核酸序列分析的證據顯示，當這些初期陸地植物群的共同祖先，由淺水淡水湖向陸地過渡時，開始與其中一種古老真菌發展出「共生」關係。這種古老真菌便是「菌根真菌」，而由它們與植物根系形成的共生關係，便叫作「菌根」關係。

要詳細闡明菌根關係的話，有些菌根真菌會纏裹植物的根部外圍（屬於外生菌根菌），與寄主植物的根際土壤形成關聯；有些甚至會走進根部的細胞生長，在根部裡面形成稱為叢枝的分枝菌絲（屬於內生菌根菌）。在這緊密的關係之中，植物會透過光合作用合成葡萄糖，提供葡萄糖中的碳給真菌，餵養它們；真菌則會吸收泥土裡面，植物無法自行吸收到的氮和磷等養分，輸送給植物，以幫助植物生長。正如人缺乏了腸胃裡的微生物便無法消化食物一樣，假若沒有真菌，植物對著土壤裡面的各種礦物，其實也是無計可施，吸收不到的。

而且真菌也不只是替植物傳送基本的生存資源，還有重要的抗壓調節作用。真菌作為信號傳導者，可以快速回應外界的刺激，

刺激植物分泌化學物質，使植物迅速防禦入侵的病菌。可以想像，這功能有如擔當起大廈的保安員，配備先進的通訊設備，和大廈的住客緊密溝通。這樣下來，真菌便有助植物適應環境壓力，繼而有助穩定整個植物群落了。⁸

托比·基爾斯 (Toby Kiers) 等科學家在 2011 年更闡明了，植物可以醒目地識別出最好的真菌伙伴，並以更多的碳水化合物獎勵對方，而真菌伙伴亦會反過來通過轉移養分，只跟那些提供更多碳水化合物的宿主植物根部合作。他們得出的結論是，在這種共生關係裡，植物絕對不會「奴役」真菌。相反，為了尋求穩定的互惠關係，植物與真菌會互相提供最佳的合作模式，讓彼此都能得到最佳回報，成為最佳拍檔。⁹

可補充的是，這菌根關係，跟構成地衣的藻類和真菌又有些不同。地衣中的兩種生物結合在一起時，會構成一個全新的身體，形體並不像藻類或真菌任何一方。但在菌根關係之中，植物和菌根真菌都還保留了各自的身體形態，好處是雙方能各不影響，互展所長：一方面植物有木質素，有利於在陸地支撐身體，向高空發展，吸收光能，進行光合作用，製造真菌需要的碳水化合物；另一方面真菌最擅長的是發展絲狀網絡，吸收植物所需的營養元素。所謂天作之合，就是如此。

返回遠古時期，在水生植物首度登陸陸地之時，菌根真菌是否已經跟隨左右？我們還未完全掌握。由於早期化石記錄存在重大的時間差距，科學家還未能完整解釋這些化石線索。僅知的是，2000 年，有科學家於美國威斯康辛州發現了來自奧陶紀古騰堡地層的化石菌絲和孢子。這種真菌的定年大約是 4.6 億年，是球囊菌門家族的成員——可與陸生植物形成菌根關係的類別，且屬於內生菌根真菌。因此，我們知道最早期的真菌屬於內生菌根真菌，後期才演化出外生菌根及其他類型。¹⁰

8 Parniske, M. (2008). Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbiosis. *Nat. Rev. Microbiol.*, 6, 763–775. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1987>

9 Kiers, E.T. et al. (2011). Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333(6044), 880–802. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1208473>

10 Redecker, D., Kodner, R., Graham, L.E. (2000). Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*, 289(5486), 1920–1921.

11 Mills, B.J.W., Batterman, S.A., Field, K.J. (2017). Nutrient acquisition by symbiotic fungi governs Palaeozoic climate transition. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 373(1739), 20160503. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0503>

12 Brundrett, M.C., Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>

13 Beerling, D.J. (2019). Can plants help us avoid seeding a human-made climate catastrophe? *Plants, People, Planet.*, 1(4), 310–314. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10066>

說到這裡，應該大致上明白真菌對植物的重要性了。2017 年，英國列斯大學的科學家米爾斯 (Benjamin J. W. Mills) 及菲爾德 (Katie J. Field) 更用了電腦模擬的方式來重組當年這個變化。他們的研究進一步確認了植物和真菌之間的共生關係，證明真菌在古生代時期的確有重要的角色，促進了地球的碳與磷的吸收與循環，驅動了古生代向高氧氣、低二氧化碳及溫和氣候的長期轉變。¹¹ 返回 21 世紀，今日地球上 92% 的陸生植物都是與菌根共生的 (當中 72% 為內生菌根，2% 為外生菌根，1.5% 為杜鵑花菌根，10% 為蘭花菌根)。除非那種植物是另類營養專家，例如是肉食性或寄生性的，又或者是棲息地專家，例如是水生植物和附生植物，否則基本上都需要依賴真菌才能生存下去。¹² 我們平日想起一棵植物時，或者不會留意這些低調的真菌對它們的重要性，但真菌是植物的生存伙伴，毋庸置疑。

對筆者來說，這種研究不但有助於理解古代的氣候，更對地球面對的氣候危機有著更深的意義：如何以真菌逆轉二氧化碳上升及氣候暖化的宿命？這部分我會在其後的第十章詳細談及。¹³



附錄

香港菇菌圖鑑

擔子菌	199-218
黏菌	219-220
子囊菌	221

毒 = 已確認為有毒品種

慎 = 科學上並未一致確認是否有毒，屬毒性不明，須審慎使用



木生條孢牛肝菌 *Boletellus emodensis* 慎





二年殘孔菌
Abortiporus biennis



小托柄鵝膏 毒
Amanita farinosa



格紋鵝膏 毒
Amanita fritillaria



褐頂黃綠鵝膏 慎
Amanita fuscolava



擬卵蓋鵝膏 毒
Amanita neovoidea



歐氏鵝膏 毒
Amanita oberwinklerana



假褐雲斑鵝膏 毒
Amanita pseudoporphyria



毛木耳
Auricularia cornea



寬鱗多孔菌
Bresadolia uda



紫色禿馬勃
Calvatia lilacina



小雞油菌
Cantharellus minor



金赤擬鎖瑚菌
Clavulinopsis aurantiocinnabarina



三硫色蘑菇 *Agaricus trisulphuratus* 慎



褐紅炭褶菌 *Anthracophyllum nigrum*

