

藻菌共生的生物—臺灣的膠衣科地衣研究

◎林業試驗所植物園組·陳科廷 (ktingchen@gmail.com)

特殊的共生體

地衣是一類極為特殊的共生體，由藻類及真菌兩相異的生物所組成。當中的共生藻(photobiont)多為綠藻或藍綠菌，有些地衣種類同時包含兩者，供給光合作用製造的碳水化合物給共生真菌，而藍綠菌還會另行固氮作用提供氮源；共生真菌(mycobiont)則提供潮濕且較穩定的環境，使共生藻免於外在環境的變動威脅。地衣的共生真菌主要為子囊菌，另還包括少數擔子菌和不完全菌，這些真菌無法獨立於共生藻外存活。相較於共生真菌，僅有極少數的藻類被發現在地衣體內，此即是說同一種藻類可與不同種的真菌共生。此外地衣的形態主要是受共生真菌的遺傳物質所控制，因此地衣的分類主要根據共生真菌。

地衣的分布極為廣泛，從熱帶到極地、潮間帶到山頂、炙熱的沙漠、潮濕的雨林，甚至是寒帶凍原都可以發現它的蹤跡。地衣也

可生長在多種基質上，如植物樹幹和葉片、岩石、土表，甚是人材質，如塑膠、玻璃，或是活體昆蟲的甲殼。依外觀型態地衣可區分為殼狀(crustose)、枝狀(fruticose)及葉狀(foliose)3種主要的生長形式。殼狀地衣缺乏下皮層，緊密地附著或嵌於基質上，難將之分離，如文字衣屬(*Graphis*)；枝狀地衣呈現向下垂懸或向上生長枝狀的型態，如下垂如髮的松蘿衣屬(*Usnea*)、向上叢枝如珊瑚的石蕊屬(*Cladonia*)、樹花屬(*Ramalina*)；而葉狀地衣呈葉片狀，常以假根或絨毛緊密或疏鬆地附著於基質上，如梅衣科(Parmeliaceae)、肺衣屬(*Lobaria*)及本篇大部分的膠衣科種類。

臺灣的地衣研究

臺灣的地衣研究相較於其他物種來的少很多，始於日治時期(1895~1945)的日本學者，笹岡久彥於1919年發表的「臺灣產地衣類」為最早的文獻，當中記載了15種地



地衣三種主要的生長形式，左至右依序為殼狀的文字衣屬(*Graphis*)，枝狀的樹花屬(*Ramalina*)，及葉狀的梅衣屬(*Parmelia*) (陳科廷 攝)

衣。之後陸續有許多學者跟進，如安田篤、朝比奈泰彥、鈴木時夫、中村泰造及島田彌市等人。近年來，王楊貞容及賴明洲老師整理早期的文獻，及其於臺灣各地所採集的大量標本，共同發表臺灣地衣類目錄，而後進行補充再發表臺灣地衣類補遺。其後臺灣僅有少數有系統的地衣研究，如石蕊科(Cladoniaceae)、肺衣屬(*Lobaria*)、梅衣科(Parmeliaceae)、松蘿屬(*Usnea*)等。至2000年賴明洲於「臺灣地衣類彩色圖鑑」中記錄有144屬，521種，10亞種，31變種及18變型。

果凍般的膠衣

膠衣科的地衣(jelly lichens)，顧名思義在潮濕環境下其地衣體膨脹呈膠質狀，如同果凍。地衣體有殼狀、葉狀或枝狀等多種型態。其共生藻皆為可行固氮作用的藍綠菌，屬於念珠藻屬(*Nostoc*)，也因此可以用來增加

環境中氮源的循環利用。

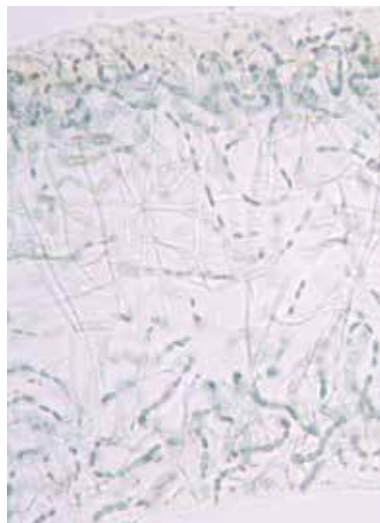
膠衣科的分類地位屬於子囊菌綱(Ascomycetes)、茶漬衣目(Lecanorales)。包含8個屬：*Collema* F.H. Wigg.、*Homothecium* A. Massal.、*Leciophysma* Th. Fr.、*Leightoniella*、*Leptogium* (Ach.) Gray、*Physma* A. Massal.、*Ramalodium* Nyl.及*Staurolemma* Körb.。其中以*Collema*及*Leptogium*兩屬最常見且種類最多，是世界性廣泛分布的種類，不論是從熱帶到極地，或從潮間帶到山嶺都可以發現它們，但主要以熱帶地區最多。其常伴隨蘚苔或其他地衣生長於多種不同的基質上，如樹皮、岩石或土壤並生活在光照充足到陰暗的潮濕環境，但也有種類可以生長在極乾燥的沙漠。此兩個屬具有多格至磚格狀的子囊孢子，可輕易地與孢子為單室的其餘屬做區分。在臺灣的調查紀錄也以此兩屬為主。

許多的膠衣科地衣生長在土壤或是岩



Collema japonicum 乾燥時皺縮扁平與潮濕時呈現半透明膠質狀的地衣體(陳科廷 攝)

石上，使之可以形成土壤生物殼層(biological soil crust)。所謂的土壤生物殼層是指由多種地衣、蘚苔、藍綠菌、藻類和真菌等，這些環境演替初期的生物群，以附著的方式生長在乾旱或半乾燥貧瘠的土壤或岩石上，或鑲嵌在表面，形成一層像外殼的構造。這些生物能夠促使並穩定岩石風化，並產生具營養提供維管束植物生長的土壤，使所在的貧瘠地逐漸演替出其他生物，此外也可以增加水分的滲透及減少土壤的淋洗和侵蝕。尤其是膠衣科地衣在乾溼環境下體積變化劇烈，進而拉扯岩石的表面使之崩裂，為物理性的風化作用，此外當中一些殼狀的*Collema*屬能緊密嵌附在裸露的岩石或土壤外表，加上其具



膠衣科*Collema*屬的地衣體上下表面皆缺少皮層，只由疏鬆的菌絲及鏈狀的共生藍綠菌*Nostoc*細胞所排列(圖中藍綠色處)(陳科廷 攝)



臺灣新紀錄的*Leptogium burgessii*喜歡與苔蘚及其他地衣生長在樹皮上，其最大特色為子囊盤邊緣排列如皇冠般的裂芽(isidia)(陳科廷 攝)

表1 臺灣膠衣科地衣名錄

Collema	<i>C. complanatum</i> Hue
	<i>C. idzuense</i> subsp. <i>raishanum</i> (Zahlbr.) Asah.
	<i>C. japonicum</i> (Müll. Arg.) Hue
	<i>C. leptaleum</i> Tuck.
	<i>C. peregrinum</i> Degel.
	<i>C. pulcellum</i> var. <i>subnigrescens</i> (Müll. Arg.) Degel.
	<i>C. rugosum</i> Kremp.
	<i>C. substipitatum</i> Zahlbruckner
	<i>C. tenax</i> var. <i>ogatae</i> (Zahlbruckner) Degel.
	<i>C. vespertilio</i> (Lightf.) Vain.
	Leptogium
<i>L. austroamericanum</i> (Malme) Dodge	
<i>L. azureum</i> (Sw.) Mont. ex Webb	
<i>L. burgessii</i> (L.) Mont.	
<i>L. burnetiae</i> Dodge	
<i>L. caesium</i> (Ach.) Vain.	
<i>L. chloromelum</i> (Ach.) Nyl.	
<i>L. cochleatum</i> (Dicks.) P.M. Jørg. & P. James	
<i>L. corticola</i> (Taylor) Tuck.	
<i>L. cyanescens</i> (Rabh.) Korb.	
<i>L. denticulatum</i> Malme	
<i>L. laceroideus</i> de Lesd.	
<i>L. marginellum</i> (Sw.) Mont.	
<i>L. menziesii</i> (Sm.) Mont.	
<i>L. moluccanum</i> (Pers.) Vain.	
<i>L. moluccanum</i> var. <i>myriophyllum</i> (Müll. Arg.) Asahina	
<i>L. phyllocaepum</i> (Pers.) Mont.	
<i>L. pichneum</i> (Ach.) Nyl.	
<i>L. pseudopapillosum</i> P.M. Jørg.	
<i>L. rugosum</i> Sierk	
<i>L. sessile</i> Vain	
<i>L. splendens</i> Asahina	
<i>L. tenuissimum</i> (Hoffm.) Körb.	
<i>L. trichophorum</i> f. <i>microsporum</i> Zahlbr.	
<i>L. trichophorides</i> P.M. Jørg. & Wallace	
Physma	<i>P. callicarpum</i> Hue.
	<i>P. brysinum</i> (Ach.) Müll. Arg.
	<i>P. radians</i> Vain.
	<i>P. hondoanum</i> Asahina

有可行固氮作用的藍綠菌*Nostoc*的特性，且分布廣泛等優勢，使之成為理想的土壤生物殼層。Scutari, N.C.等學者就曾提過許多的地生地衣，如國外常見的種類*Collema coccophorum* Tuck.，就具有此特性，能夠減緩過度放牧對於土壤的危害，也是種可以用來判斷放牧對於土壤造成危害程度的指標生物。

臺灣的膠衣研究

臺灣膠衣科地衣的研究依照作者整理共39種，現今臺灣膠衣科地衣名錄如表1。

從採集資料中顯示膠衣科地衣分布十分廣泛，不論是地理位置或是海拔高度，從海拔12 m的北海岸到3,237 m的合歡山皆可以發現它們的蹤跡，但分布的區域及海拔位置也因種類而異。

其主要的棲息環境多為潮濕至半乾燥的森林邊緣或道路兩旁，為開闊或半遮蔽的空間，在密閉的森林當中反而較難發現它們的存在，可見其對於光線還是有一定的需求。而在生長基質上，多數的膠衣科地衣喜好生長於活體植物表面，如樹幹、枝條或裸露的根上，且生長在較靠近地面基部處，以維持較潮濕的環境。附著的植物包含多種針葉及闊葉樹，以松科、杉科、柏科、薔薇科、殼斗科、樟科、樺木科及楊柳科最常見，卻未見於草本植物上。其對附著植物的種類沒有特殊專一性，只要此類木本植物具有粗糙的表面，可以聚集水分，維持適合其生長的潮濕環境。而膠衣科地衣同其他地衣種類，常伴隨許多的蘚苔植物、蕨類或其他種類的地衣一起生長。另外有些種類則喜好生長於岩石上，甚至是水泥表面。



臺灣新紀錄的*Leptogium tenuissimum*地衣體極小，直徑僅約0.9~1 cm，喜愛在中高海拔的水泥護欄(陳科廷 攝)

分類難題

早期臺灣的膠衣科地衣名錄主要根據日治時期文獻匯整而來，但卻無法確切得知增加的種類是從何而得，尤其是數個*Collema*及*Physma*種類。而且多數的種類都缺乏當時鑑定的標本比對，無法確定分類鑑定的正確性；此外，許多相近似的種類因沒有發現有性繁殖構造而被區分為別種，因此在分類上仍存有諸多疑慮。

相較於其他地衣種類的鑑定方法，除形態鑑定外，最常使用的方式是地衣特殊成分的化學分析，如地衣體髓部與試劑接觸後的顏色變化，及以TLC或HPLC的方法進行成分分析比對。但這些方式皆不適用於膠衣科地衣，故其在鑑定上主要仍依表面形態特徵及解剖學特徵進行分類。

而膠衣科地衣的分離培養具有相當的難度，因為其生長的速度不論是當中的共生真菌或是藍綠菌都極為緩慢，至今也無培養膠衣科地衣之相關文獻可供遵循，因此尋求適合的培養條件可為未來研究的目標。此也影響到後續的序列分析實驗，共生真菌的孢子在固態和液態培養基進行純化培養時，生長情形不佳、速度極慢，難準確地抽取DNA進行分析。而直接研磨地衣體碎片，雖成功抽到遺傳物質，但後進行PCR步驟時，失敗比例很高，最後得到的常是不正確的遺傳訊號。此方面的前人研究極為缺乏，故NCBI也欠缺此科地衣序列資料。因此分子生物學在此科的研究上仍有很大的發展空間，例如找到專一性更高的引子對。⊗