

不可不知的莖狀地衣－石蕊地衣類(Cladoniform Lichens)

文・圖／林仲剛

摘要

長久以來，就十分好奇著，那些布置在模型屋四周的假樹與灌木叢，究竟是用甚麼材料製作的呢？

這個答案，終於在我接觸了地衣的領域後找到了，原來，這些模型樹的樹冠與其他的灌木叢，都是利用石蕊地衣類的地衣原葉體染色得來的。還有一樣是應用在檢測酸鹼值，而且也是大家耳熟能詳的石蕊試紙，顧名思義，其檢測酸鹼值的主要成分，也是從石蕊地衣類身上萃煉得到的。

石蕊類地衣是莖狀地衣的一群，廣泛分布於世界各地，尤其是在極地與寒原地區，經常會大面積的成片生長，進而構成軟墊狀的美麗景觀。此外，許多的物種還成為野生馴鹿的冬季主要食糧，諸如軟鹿蕊(*Cladina mitis*)、鹿蕊(*Cladina rangiferina*)等。這一些可供馴鹿取食之石蕊地衣類的地衣，統稱為馴鹿地衣，也有人稱之為馴鹿苔。

在臺灣，石蕊類地衣也普遍存在自然環境裏，由低海拔地區乃至玉山的山頂，都不難發現其零星個體與大片的族群。它們或生長在被覆著土壤的岩石上或岩縫間；或生長在林緣處覆蓋有腐植質之草被叢生的土坡上；或生長在開放之林地或森林內的腐木上或樹幹基部；或混生在高山草原之草叢植被之間；而那些著生在陽光充足地方的石蕊類地衣，它們抵抗乾旱的能力則特別強。

於 20 世紀中期至晚期，除了基本的形態觀察，再加上化學方法的分析，時至今日，臺灣產石蕊地衣類的地衣，統計記錄共有 40 種、2 亞種、6 變種，以及 4 型，它們分別隸屬於穿孔石蕊屬(*Cladia*)、鹿蕊屬(*Cladina*)，以及石蕊屬(*Cladonia*)。

關鍵字：莖狀地衣、石蕊地衣類、穿孔石蕊屬(*Cladia*)、鹿蕊屬(*Cladina*)、石蕊屬(*Cladonia*)、子器柄(*Podetium*)

認識石蕊地衣類

石蕊地衣類(Cladoniform lichens)的地衣，是莖狀地衣中種類最多的一群，隸屬於子囊菌綱(Ascomycetes)，茶漬地衣目(Lecanorales)，石蕊地衣科(Cladoniaceae)(Hale, 1983; Dobson, 1992)。其形態甚為複雜，不易區分。地衣原葉體依其發生學的關係，一般可分成兩大部分，即初生原葉體與次生原葉體。

由石蕊地衣類的孢子萌芽所產生出來之菌絲體，叫做原始菌體，亦即原始原葉體(protothallus)(Vainio, 1897)。當增生的原始菌體遇到了合適的藻類，便會與之共生而一同發育成為石蕊地衣類的初生原葉體(primary thallus or vegetative thallus)；此時，由初生原葉體的下表面會長出帶著褐色的下生菌絲體(hypothallus)，這些下生菌絲體會彼此癒合形成吸器，將石蕊地衣類的初生原葉體固著於所生長的基質上(林函西，1980)。

石蕊地衣類的初生原葉體為殼狀(crustose)或鱗葉狀(squamulose or foliose)，做水平或斜上生長，具有上、下表面之分，邊緣全緣或常具有波狀或齒牙狀的缺刻。通常是由上皮層(upper cortex)、藻層(algal layer)，以及髓層(medullary layer)所構成：上皮層的菌絲表面膠質化，相互密接或癒合成透明狀；藻層是由藻類聚集在髓層上部，構成不規則的綠色團塊狀層次；髓層則由疏鬆的菌絲所構成，厚度比藻層厚許多，由其下會生出多數假根狀菌絲，以利原葉體附著於基質上。

石蕊地衣類的次生原葉體(secondary thallus)，也稱之為子器柄(podetium)，是由初生原葉體表面或邊緣長出，為中空的莖狀物形態。子器柄上常著生有鱗葉(圖1)，直立或斜上，呈單一的錐狀或具分枝，先端鈍或擴大成杯狀(圖2)，枝端或杯緣則會著生子囊盤(apothecia)或粉子腔(pycnidia)等繁殖的構造。



圖 1. 某些石蕊屬之子器柄上具有鱗葉
(白色的片狀體)



圖 2. 某些石蕊屬之子器柄上具有杯
狀分枝

典型的子器柄，由外向內，其構造依次為皮層(cortex)、外髓層(outer medullary layer)、內髓層(inner medullary layer)，以及中央的空腔，皮層的構造與初生原葉體者相似(林函西，1980)。子器柄的功能主要是著生子囊盤，以利孢子的散布；

至於那些沒有著生子囊盤的子器柄，其主要的功能可能是在擴大共生藻進行光合作用之表面積（林函西，1980）。

至於分布的情形，石蕊地衣類幾乎遍生於世界各地，在東亞與北美洲，更是具有豐富的種類。其生長基質以土壤或被覆著土壤的岩石為主，也可以在開放的林地間或是森林內的腐木與樹幹基部發現（林仲剛，2002），具抗旱的能力，也經常會與苔蘚植物混生。生長速度則因種類、環境條件、子器柄的年齡，以及生活時期而異。在潮濕而生長季節長的生育地如林地與沼澤，生長較為快速；暴露在乾冷的生育地（如高山與寒原地區），則成長緩慢(Andreev, 1954；Ahti, 1959)。石蕊類地衣對於基質的固著性很高，地衣原葉體內的地衣物質對於地衣所在之基質，特別是岩石，具有加速其風化的能力。因此，很容易因為雨水的沖刷而與已風化的基質一起剝落（林仲剛，2002）；於是，每當大雨過後，特別是颱風所帶來的豪雨過後，在一些山徑的兩旁，就可以輕易地看到許許多多剝落在路旁的石蕊類地衣殘骸。

臺灣的石蕊地衣

有關石蕊地衣的命名，是早在西元 1751 年，便有 Hill 氏於其所著的“History of plants”一書中，提出了 *Cladonia* 的名稱（林函西，1980）。直到 19 世紀晚期，芬蘭植物學家 Vainio 氏才將 *Cladonia* 屬確立，並首先完成其系統分類處理，其中已經包含許多與現在石蕊地衣類相似的種類(Vainio, 1897)。到了 20 世紀，石蕊地衣類的分類研究有了更多的探索，不同的分類系統也被提出與討論(Evans, 1930, 1952; Asahina, 1940, 1950; Thomson, 1967; Yoshimura, 1967, 1968a, 1968b; Nuno, 1972.)。

臺灣的石蕊地衣類之調查，當可追溯至 20 世紀早期的日治時代。於西元 1919 年，日本學者便在當時的「臺灣博物學會會報」發表了「臺灣產地衣類」一文，其中記載了 15 種的臺灣地衣，有 2 種屬於石蕊地衣類（林函西，1980）。至西元 1933 年，日本學者又發表「臺灣之地衣類」一文，收錄地衣有 260 種，其中包含了石蕊地衣類 15 種、2 變種，以及 1 型(Zahlbruckner, 1933)。

時至今日，應用形態比較與化學分析的結果，臺灣產石蕊地衣類的地衣共記錄有 40 種、2 亞種、6 變種，以及 4 型（林函西，1980；Wei, 1991），這些石蕊類地衣分別隸屬於穿孔石蕊屬(*Cladia* Nyl.)、鹿蕊屬(*Cladina* (Nyl.) Nyl.)，以及石蕊屬(*Cladonia* Wigg.)。

穿孔石蕊屬之初生原葉體小，鱗片狀，屬早衰型，在次生原葉體（子器柄）發生的早期就消失了。子器柄的顏色會因光照強弱而不同，生長於向陽區域者多為綠色至灰綠色；生長於背陽區域者則多為白色或淡綠色，表面不具鱗葉卻具有多數的分枝。分枝密且側面具有多數的穿孔，則是本屬地衣最大的特徵（圖 3）。子器柄的內部不具內髓層，基部會漸次地轉呈褐色並腐朽之，頂端則會持續增長。子囊盤著生於子器柄的枝端，為黑褐色的顆粒狀（圖 4）。粉子腔或長在子器柄的枝端，或長在子囊盤的中央處。臺灣產有 1 種，即穿孔石蕊(*Cladia aggregata* (Sw.) Nyl.)。



圖 3. 穿孔石蕊因為子器柄側面具有多數穿孔而得名



圖 4. 穿孔石蕊之子囊盤為黑褐色的顆粒狀

鹿蕊（圖 5）屬之初生原葉體小，殼狀，形態為痂狀或顆粒狀，亦屬早衰型，在子器柄發生的早期就消失了。子器柄顏色多樣，灰白色、灰綠色、灰黃色，灰色至灰褐色等等，發達且呈現細長而錯縱複雜的分枝系統（圖 6），表面不具鱗葉。子器柄不具皮層的構造，表面因外髓層裸露而具有分散或連續的網眼，或形成內含有藻類細胞的痂凸。如穿孔石蕊般，子器柄基部也會漸次腐朽（圖 7），頂端亦能夠持續地增長。子囊盤小形，褐色至淡褐色。粉子腔通常多數群集於子器柄的先端，黑至褐色。臺灣記錄有 4 種、1 亞種、1 變種。



圖 5. 鹿蕊屬因為子器柄末稍作鹿角狀而得名



圖 6. 鹿蕊屬子器柄細長且呈現錯綜複雜的分枝系統



圖 7. 同穿孔石蕊，鹿蕊屬子器柄基部也會漸次腐朽，圖示其基部已為苔蘚所取代。

石蕊屬之初生原葉體略大形，鱗片狀或葉狀，通常是宿存的，且會自下表面或子器柄的基部產生下生菌絲；下生菌絲會癒合形成假根，藉以讓地衣原葉體附著於基質上。子器柄形態多樣且複雜，單一或具有各種型式的分枝，表面著生有鱗葉或缺如，頂端具有杯狀構造或無。皮層通常發達，表面的局部或全部常會龜裂作網眼狀、粉芽狀或突起。本屬地衣的子器柄基部通常是宿存的，頂端生長則有限，增長至一定高度便會停止。子囊盤小形至大形，紅色（圖 8）、褐色，或淡黃色，單一或多數聚集成團塊狀（圖 9），著生於子器柄頂端或杯狀構造的邊緣。粉子腔著生於子器柄的先端或杯狀構造的邊緣，黑至褐色。臺灣記錄有 35 種、1 亞種、5 變種，以及 4 型。



圖 8. 紅果石蕊的子囊盤為紅色的，十分顯眼。



圖 9. 子器柄叢集成大團塊狀的粗皮石蕊

參考文獻

林仲剛，2002。大自然的彩妝—地衣。臺北：稻田出版有限公司出版。

林函西，1980。臺灣產石蕊地衣類的研究。臺灣大學植物研究所碩士論文。

Ahti, T., 1959. Studies on the caribou lichen stands of Newfoundland. *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo* , 30:1-44.

- Andreev V. N., 1954. Growth of forage lichens and methods of improving it. *Geobotania*, 9:11-74.
- Asahina, Y., 1940. *Cladonia verticillata* Hoffm. und *C. calycantha* (Del.) Nyl. aus Japan.. *Journ. Jap. Bot.* 16: 462-470.
- Asahina, Y., 1950. *Lichens of Japan*. pp 255. Tokyo: I. Genus *Cladonia*.
- Dobson, F. S., 1992. *Lichens*, 3rd ed. UK: Richmond Publishing ,.
- Evans, A. W., 1930. The *Cladoniae* of Connecticut. *Tran. Conn. Acad. Arts & Sco.*, 30: 357-510.
- Evans, A. W. 1952. The *Cladoniae* of Florida. *Tran. Conn. Acad. Arts & Sco.* 38: 249-336.
- Hale, M. E., Jr. 1983. *The biology of lichens*, 3rd ed. London: Edward Arnold.
- Nuno, M. 1972. Four new species of *Cladonia* from South-eastern Asia. *Journ. Jap. Bot.*, 47: 161-167.
- Thomson, J. W., 1968. *The Lichen Genus Cladonia in North America*, pp 200. Toronto.
- Vainio, E., 1897. Monographia Cladoniarum Universalis(II). *Acta Soc. F. Fl. Fenn.*, 4:1-510
- Yoshimura, I., 1967. *Relationships between the Japanese and North American species of Cladonia*, 237pp. Unpubl. M. sc. Thesis, Dept. Bot., Univ. Tenn. Knoxville.
- Yoshimura, I., 1968a. Lichenological notes. 1. Some species of *Cladonia* with taxonomic problems. *J. Hattori Bot. Lab.*, 31:198-204.
- Yoshimura, I., 1968b. The phytogeographical relationships between the Japanese and North American species of *Cladonia*. *J. Hattori Bot. Lab.*, 31:227-246.
- Zahlbruckner, A. 1933. Flechten der Insel Formosa II. *Fedd. Rep.*, 33: 22-68.
- Wei, J.C., 1991. *An enumeration of lichens in China* . Beijing: International Academic Publishers.