

## 什麼是「地衣」？

臺灣省立博物館植物學組

賴明洲

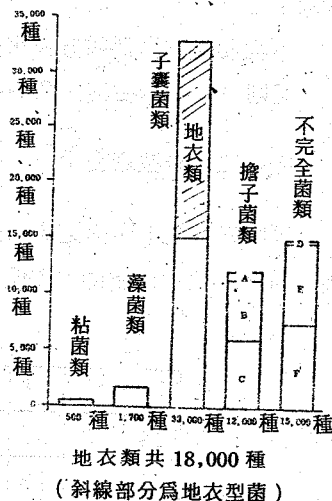
地衣是一個特殊而奇妙的低等植物類群。它並不是一個單一的植物體，而是兩種不同門類的低等植物——真菌與藻類高度結合的共生複合體。由於菌、藻之間的生物學結合而反映在地衣形態上的，既不同於一般真菌類，又有別於一般藻類的獨有特徵，使人們長期以來一直把地衣誤認為是一類單獨的綠色植物。

雖然地衣是菌、藻類共生的一種生物複合體，但是，實際上，參與地衣共生的真菌類（叫做「地衣型真菌」( lichenized fungi )）是它的主要成分。地衣的有性生殖過程及有性生殖器官都和真菌類相同。地衣原葉體的形態幾乎完全是由地衣型真菌所決定，甚至有的地衣型真菌能夠和不同的藻類共生而形成同樣的地衣原葉體形態。因此，從本質上看，地衣是一定的菌類與一定的藻類共生的特殊真菌類，即地衣型真菌。但是，並不是任何自然界中的真菌類都可以同藻類共生而形成地衣，而是只有那些在生物長期演化過程中與一定的藻類共生而生存下來的地衣型真菌才能與藻類共生而形成地衣。實際上，不與一定藻類共生的地衣型真菌類在自然界是不存在的。而且許多地衣型真菌類與自然界中的非地衣型真菌類之間並沒有親緣關係密切的種類存在。（圖一）

至於地衣的藻類成分，雖然基本上和在自然界中自由生活的藻類相同，但是，作為與絕大多數地衣共生藻的單細胞“翠柏氏球藻 ( Trebouxia ) ”在地衣體外却從未發現過。因此，高度結合的菌、藻共生體在長期演化過程中所形成的地衣種類具有高度的遺傳穩定性。

全世界已經為人發現的地衣約有 500 餘屬，18,000 餘種。它們廣泛地分布在地球表面，不論是森林，草原，岩石，海洋都有它們的踪跡。很多地衣可以在相當極端的環境中不屈不撓地生長，如終年積雪的山巔露岩，南北極的凍原及沙漠上的裸岩等，其他植物都無法生存，而地衣類却可繁茂地生長。然而，在熱帶地區裏，與其他的草木種類一樣，它們依然可以興盛地生長著。

因為地衣是一種複合生物體，它的原葉體內菌、藻的生理活動有著高度的平衡關係，所以對環境條件的變化十分敏感。當空氣中有燃煤的硫煙、汽車廢氣產生的臭



(圖一) 真菌類各分類群之種數  
(包括地衣型真菌)

氧化的碳氫化合物以及其他污染成分時，就會破壞了地衣體內的生理平衡，出現受害症狀以至崩解死亡。在工業區和大城市中心地帶很難找到地衣類生長。根據這一個特性，人們把地衣作為監測大氣污染的靈敏指標植物加以利用。

由於地衣與苔蘚的生長環境比較相似，而苔蘚植物中的一些種類如地錢、浮蘚、條狀蘚等仍然保存著低等植物所特有的原葉體外形，因而有時人們就誤把地衣同苔蘚混為一談，統稱之為“青苔”。儘管地衣與苔蘚在某些方面易被混淆，但它們之間却有著本質上的差異。因為苔蘚植物為比較高等的孢子植物，在植物界中隸屬於「苔蘚植物門（Bryophyta）」這一類植物，它們已具有莖、葉的形態，已經包括於莖葉植物類（Cormophyta）了。而地衣是一類特殊的低等植物，即菌、藻共生在一起形成。它們並沒有真正的莖葉形態。

地衣中的菌、藻成員之間可以實行協調一致的共生關係，使地衣類與單獨一類的生物似乎沒有什麼差異。藻類行光合作用製造有機養分供應菌類利用，而菌類可將地衣原葉體固著於生長基質上，並供給藻類水分及礦物質，形成一種互惠的共生關係。但亦有人說，地衣中的藻類乃是菌類的寄主，菌類捕捉藻類細胞而加以奴役利用。在一些殼狀地衣類的原葉體中，可以見到菌絲特化形成「吸足」而穿入藻類細胞內的原生質中，已具有寄生的特點。以標有放射性之碳十四（ $C^{14}$ ）碳酸鈉的狀態作為光合作用二氧化碳的來源，以之供應地衣，此 $C^{14}$ 合成二氧化碳， $C^{14}$ 立即出現在各種有機物中，首先是在地衣的藻層，十五分鐘之後，出現在髓層的菌絲中，物質之移動是先由藻類擴散，其次才為菌類所吸收。

實際上，地衣的共生系統中，菌類獲得的利益較大，而藻類較少，因為藻類並不太依賴菌類。在實驗室中，將地衣中的藻類和真菌分離，各自以人工方法培養，藻類可如大自然中的藻類一般地生長繁衍下來。而菌類則生長極其緩慢而未能產生有性生殖的子實體。

有些科學家認為已有證據顯示火星上有生命的存在。有人便大膽地推測火星上的生物便是地衣。而且據美國的威廉辛頓博士測試火星表面所吸收的波長，竟與地衣的光譜相當吻合。植物學家至今雖尚未能證實此一可能性，但如說地衣是唯一可移植至火星上，而能夠適應其環境的生物，則並非憑空臆說的。

地衣的分類，一般依其共生菌的不同而分為三個綱：

- 一、藻菌地衣綱：藻菌類真菌與藻類共生形成的地衣類。
- 二、子囊菌地衣綱：子囊菌類真菌與藻類共生形成的地衣類。
  1. 被果地衣亞綱：子實體為藏於原葉體內部的子囊腔。
  2. 裸果地衣亞綱：子實體為裸露的圓盤狀或線形的子囊盤。
- 三、擔子菌地衣綱：共生藻為擔子菌類真菌。

依照國際植物命名法規的明文規定，地衣植物的“學名”是指定給它的菌類成員。否則，由山石蕊屬（Cladonia）地衣分離出來，而於實驗室中培養的單獨共生菌，莫不是還得再另外命名為山石蕊菌屬（Cladoniomyces）嗎？有趣的是，有些地衣和菌類並不容易區分，所以真菌學家將之命名後，地衣學家再另外予以命名，這是因為少數地衣與菌類之間尚有中間型態存在的緣故。

藻類與菌類於何時開始共生及如何共生形成地衣共生體，至今並未確知。因為地衣極不易形成化

石埋藏於地層中，以供推算地質年數。

但據間接的證據顯示，這是一群並非原始的生物，它的形成及演化是於相當晚近的時期。地衣的生長速度極緩慢，一些地衣群體據估計已生存了幾千年，甚至比一些紅檜—神木還要老。極地生長的地衣，據估測，每生長一英寸，竟然需要一千年的時間。

地衣的起源是在藻、菌各自起源後一大段時間之後才開始的。藻類和真菌都經過長時期的變異。根據植物學家的推測，最早的地衣化石可能是從中生代開始，那時候距藻、菌開始出現在地球上已有很久的時間了。無數種陸地植物已出現並開始變異。美國克拉克大學教授阿梅奈 ( Vernon Ahmadjian ) 從事長期性的地衣藻、菌分離組合的深度研究。他的研究成果證明了地衣並非是藻和真菌的簡單混合物。地衣不但代表了藻、菌之間在生理上的交互影響，而且此一複合體產生了在形態本質上與單獨的藻類或真菌差異之特色。這一個複合體和其組成分子之任何一個成員都不相同。

阿梅奈教授猜測，地衣羣體最早發生於菌類和藻類緊隣而生，並開始成為藻類寄生物的時候。在實驗室內的觀察指出，真菌菌絲有纏繞並包圍其他物體之趨向，此種物體可能是單細胞的藻類，而且菌絲殆可穿過藻類細胞。許多被穿過的藻類就被殺死，但是未被穿過的藻類細胞的個體分裂使藻類個體數不致減少。阿梅奈假定最原始的地衣在同一形式下誕生。若此種早期地衣的小片被風雨帶至岩石的表面，而那是藻類或真菌都不能單獨生存的地方。「自然淘汰」將把真菌的只會寄生於藻類，且會殺死藻類的形態去除掉。在此情況下，最初的寄生形態會逐漸發展為共生狀態。而且二者將變成互相依存，任何遺傳上的轉變對二者均有利 ( 例如失去製造一些維生素的能力 )，且將使二者更加強韌。對於菌類較低生長率之因素也將被選擇下來，因為一個生長太快的菌類，在平衡點未達到之前，能殺死所有的藻類細胞。

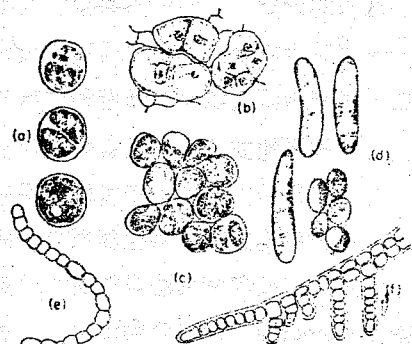
地衣對地球環境的適應獲得了高度的成功，每一種類均展現出變化多端而有趣的對於陸地生活的適應性，成為陸地上二次性的侵佔者。

地衣類的共生真菌類大多為子囊菌類，僅極少數的地衣由藻菌類或擔子菌類的真菌和藻類共生形成。然而，地衣的共生藻 ( 圖四 ) 種類並不太多，全世界 18,000 多種地衣中，僅可找到 17 個屬的綠藻類，8 個屬的藍綠藻類及 1 個屬的黃綠藻類，可以和菌類結合形成地衣。大多數的地衣原葉體中，僅含有一種的共生藻類，但少數種類的地衣却含有兩種不同的藻類，而甚多不同種類的地衣可以見到完全相同的藻類。

就外形而言，地衣一般可以分為三大類 ( 圖二 )：

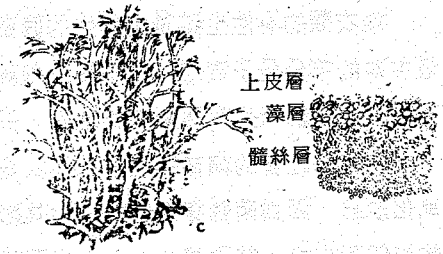
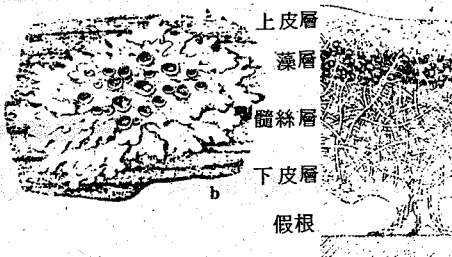
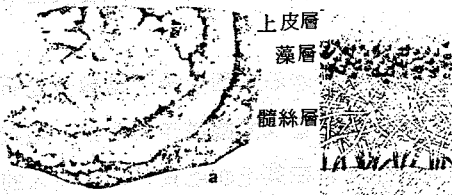
- 1 殼狀地衣：在岩石表面或樹皮上結成一層薄殼狀，緊密的附著在它底下的生長基質上，緊得就像是漆上去的一般。
- 2 葉狀地衣：原葉體平鋪於基質上，只以一部分固著於樹皮或岩石的表面。
- 3 莖狀地衣：原葉體呈分枝狀態，儼如小灌木狀，具有扁平或圓筒狀的分枝。

葉狀及莖狀地衣的原葉體，通常具有相當複雜的構造 ( 圖三 )。上皮層厚約 10~15  $\mu$ ，表面常覆有角質層；以抵擋乾燥

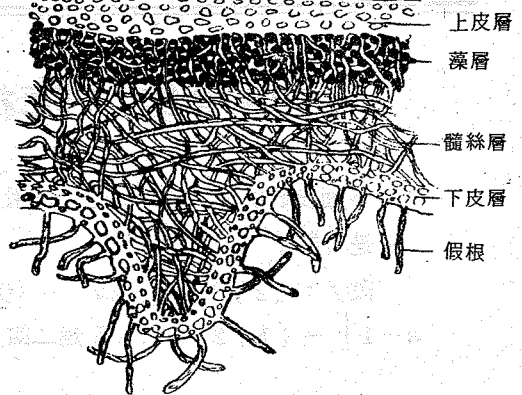


( 圖四 ) 地衣中常見的共生藻類：  
(a)翠柏氏球藻 ( Trebouxia ) ；  
(b) Coccobotrys ；(c)綠胞藻 ( Chlorella ) ；(d) Coccomyxa ；  
(e)葛仙米 ( Nostoc ) ；(f)多列藻 ( Stigonema ) 。

(圖二) 三種不同生長型的地衣類 其原葉體構造。(a)殼狀地衣；(b)葉狀地衣；(c)莖狀地衣。



(圖二) 莖狀地衣原葉體之剖面



及體外強光的照射。有些種類具有下皮層，這些都是原葉體的保護組織。皮層之內為「髓絲層」，占據了原葉體的大部分，由共生真菌的菌絲不規則地交結在一起組成。

地衣的共生藻類則侷限於上皮層與髓絲層的中間的一層，稱為「藻層」。在有一些由藍綠藻類共生形成的地衣種類，藻類細胞可以被徹頭徹尾地分開散布於髓絲層中。因為藻類需要日光以進行光合作用，所以都位居於靠近上表面的層次。

葉狀地衣的原葉體下表面，常生有「假根」，用為行吸收作用或附著基質的構造。莖狀地衣原葉體的中心部分為中空或為密實的中索。殼狀地衣一般皆緊密地生長於基質內，原葉體直接以髓絲層的菌絲連接於樹皮或岩石上，甚至有的上皮層完全缺如，藻類散生於最外面的石粒結晶，或樹皮的木栓細胞之間，只由樹皮外面或岩石表面的子實體得知有地衣的存在。

地衣原葉體上常有種種在菌類中所沒有的特殊附屬構造，如針芽、杯點、假杯點及頭狀體等，都可以用來做為地衣分類的根據。

地衣大部分均行無性生殖。「粉芽」即是原葉體上最為常見的無性繁殖器官。它是藻類細胞被真菌的菌絲纏繞形成的構造，極易自原葉體表面分離脫落。可以藉著風或水的力量脫離母體，至環境條件適合的地方，則再發育成為新的原葉體。

大多數的地衣原葉體均是由真菌的菌絲包圍藻類，形成固定形狀的菌絲體，以致地衣一般都以真菌為主體，其外形殆由真菌來決定。但是也有一些地衣是以藻類為主體，例如熱帶地區特產的絲衣屬（*Coenogonium*），菌類的部分僅是以疏鬆的菌絲呈網狀圍繞於絲狀的莖青藻屬（*Trentepohlia*）多細胞藻類表面，因而其外觀與原來絲狀的藻類植物體差不多。成熟時，肉眼乍看之下，以為子實體直

接長在黃綠色的絲狀植物體上呢。

地衣類的有性生殖是由共生的真菌產生囊孢子或擔孢子繁殖。一般的子實體為子囊盤，其內部最主要的部分是子實層，由子囊及副絲垂直排列形成。孢子散出後萌發而生成菌絲，必須尋到適合的藻類，才能繼續生存而結合為地衣，否則即行死亡。

在植物社會的演替過程中，地衣是一種先驅植物。殼狀地衣生長於岩石表面之後，常導至岩石的風化崩解。因為菌絲穿入岩內，由其膨脹及收縮而發生的應力及拉力，造成的機械作用所致。地衣植物崩解死亡後，其軀體及岩石碎屑聚積而逐漸形成土壤。其他植物便可在其上面生長。首先侵入的植物大都是苔蘚植物，其後始有草本樹木逐一進入生長。

□

## 奇數階魔方陣構建方法之四

● 勇清 ●

下面我們所要介紹的方法，可用以構建  $(n-1)! \times (n-1)!$  個不相同的  $n$  階魔方陣，此處， $n$  是奇數。

設  $f: \{2, 3, \dots, 2n\} \rightarrow \{0, 1, \dots, n-1\}$  與  $g: \{-(n-1), \dots, 0, \dots, n-1\} \rightarrow \{1, 2, \dots, n\}$  為二函數，使得

$$(1) \quad f(n+1) = \frac{n-1}{2}; \quad (2) \quad g(0) = \frac{n+1}{2};$$

$$(3) \quad f(n+2) = f(2), f(n+3) = f(3), \dots, f(2n) = f(n);$$

$$(4) \quad g(-n+1) = g(1), g(-n+2) = g(2), \dots, g(-1) = g(n-1)$$

$$(5) \quad \{f(2), f(3), \dots, f(n)\} = \{0, 1, \dots, \frac{n-3}{2}, \frac{n+1}{2}, \dots, n-1\};$$

$$(6) \quad \{g(1), g(2), \dots, g(n-1)\} = \{1, 2, \dots, \frac{n-1}{2}, \frac{n+3}{2}, \dots, n\};$$

對每個  $i = 1, 2, \dots, n$  及  $j = 1, 2, \dots, n$ ，令  $a_{ij} = n \cdot f(i+j) + g(i-j)$ ，則方陣  $[a_{ij}]$  是一個  $n$  階魔方陣。

這種函數  $f$  與  $g$  都有  $(n-1)!$  個，所以，這種魔方陣共有  $(n-1)! \times (n-1)!$  個。

例如：令

$$f(2) = 4, f(3) = 3, f(4) = 0, f(5) = 1, f(6) = 2, g(0) = 3, g(1) = 1,$$

$$g(2) = 4, g(3) = 2, g(4) = 5,$$

則所得的五階魔方陣為

|    |    |    |    |    |
|----|----|----|----|----|
| 23 | 20 | 2  | 9  | 11 |
| 16 | 3  | 10 | 12 | 24 |
| 4  | 6  | 13 | 25 | 17 |
| 7  | 14 | 21 | 18 | 5  |
| 15 | 22 | 19 | 1  | 8  |

因為，在第一列第一行中， $5 \cdot f(1+1) + g(1-1) = 5 \cdot 4 + 3 = 23$ ，其餘可仿此求得。