

第十屆旺宏科學獎

成果報告書

參賽編號：SA10-582

作品名稱：我要彈得又高又遠

—蕨類孢子傳播機制之探討

姓名：陳紀如

關鍵字：蕨類孢子、環帶、唇細胞

摘要

我們針對孢子囊開啓及環帶形狀的改變探討孢子囊構造與孢子傳播機制。結果顯示孢子囊上唇細胞與環帶的設計是傳播機制的關鍵構造。唇細胞是啓動孢子彈射的指揮。成熟度已足夠，唇細胞也可等待時機，直到含水量降低才釋放孢子。具備環帶且附加唇細胞開關的孢子囊是優秀的投石機裝置，當唇細胞開啓，不僅讓環帶蓄積因膨壓改變所造成的彈性張力，也啓動精巧的環帶通道閘門。此時孢子就像上了威力滿載的投石機，在環帶協助下被彈射得又高又遠。沒有環帶構造的孢子囊沒有彈射的機制；僅有環帶沒有唇細胞的孢子囊不具環帶通道，無法將環帶的拋射動作做最大的發揮，拋射孢子效果居次。位於環帶內能加強彈射效果的環帶通道是第一次被提出，值得進一步探討。

壹、 研究動機

在基礎生物第二章生物多樣性的第七節「植物」裡，我們認識了蕨類植物。生物課進行蕨類觀察實驗時，有一組同學帶來的孢子囊好像吃了開心果，像國慶煙火般漫天發射，我們這組蕨類的孢子囊卻一點動靜都沒有，根本觀察不到孢子。我們試了幾種辦法希望能夠讓「孢子囊開門」，沒想到居然找到咒語了——拿出吹風機，對著孢子囊沐浴著微熱的風，口中默念三次「孢子開門」……然後孢子就像上了威力滿載的投石機，在咒語的指示下彈射得又高又遠，讓人驚奇不已。在解剖顯微鏡下，有些蕨類能大量的彈出孢子，有些卻無動於衷，究竟蕨類何時將孢子彈出？有辦法控制孢子的彈出嗎？孢子囊是否有特殊的設計有效幫助孢子的傳播呢？而幫助孢子囊傳播的特殊設計，是不是也是演化上一項重要的分類依據呢？

貳、 研究目的

- 一、比較不同蕨類的孢子傳播現象
- 二、探討啓動孢子彈射的因素
- 三、探討不同孢子囊的設計如何影響孢子彈射的現象
- 四、推論蕨類孢子彈射的機制

參、 研究設備及器材

- 一、器材
照相解剖顯微鏡、照相複式顯微鏡、凹槽載玻片、昆蟲針、手錶、烘箱、冷光儀、培養皿、燒杯、滴管、針筒、吹風機、丙酮、氫氧化鈉、丙三醇、蔗糖水溶液、氯化鈉水溶液
- 二、校園及近郊生長的蕨類植物
觀音座蓮、筆筒樹、鳥巢蕨、海金沙、過溝菜蕨、密毛小毛蕨、雙蓋蕨

解剖顯微鏡下密毛小毛蕨的孢子囊堆（圖 1）：倍率—目鏡 15x、物鏡 4x

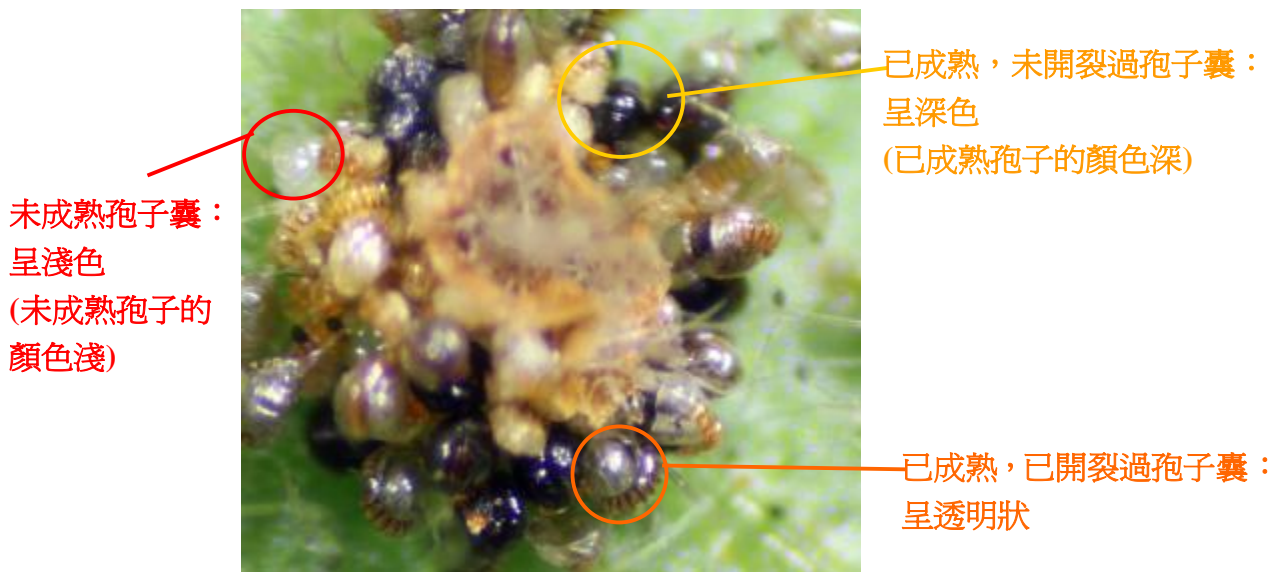


圖 1、解剖顯微鏡下密毛小毛蕨的孢子囊堆

複式顯微鏡下過溝菜蕨的單離已開裂孢子囊（圖 2-1、圖 2-2）：

倍率—目鏡 15x、物鏡 40x

下圖為孢子囊張開角度很小時。

孢子囊環帶間隔數目（細胞交接與細胞交接處的數目）約為 15 格，每一隔間大小均勻。

孢子囊內的孢子數目約為 64 個。

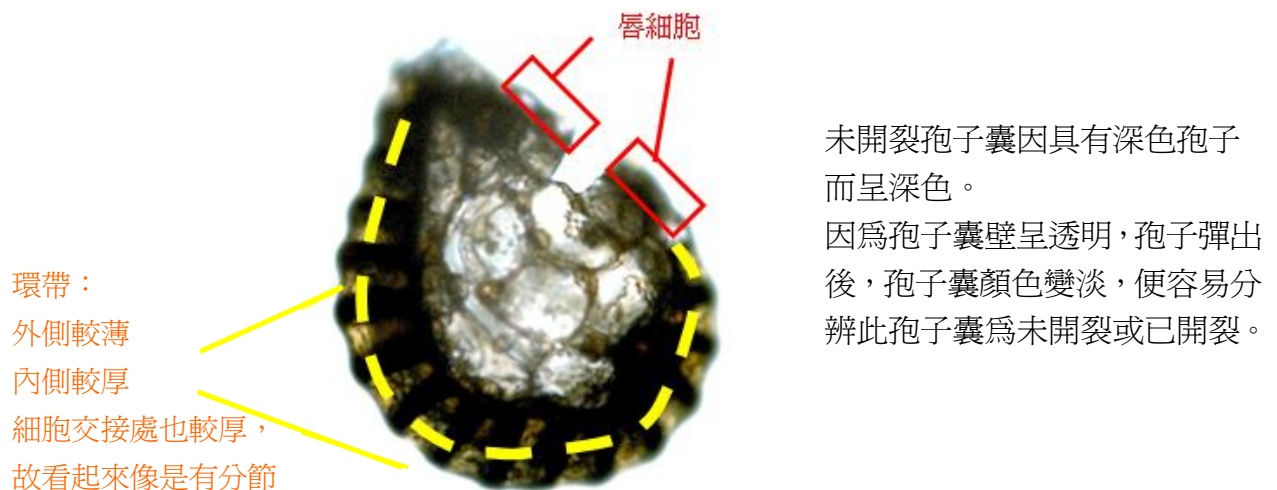


圖 2-1、複式顯微鏡下過溝菜蕨的單離已開裂孢子囊（小角度）

下圖為孢子囊張開角度很大時。

唇細胞與環帶細胞形狀不同，其無加厚。

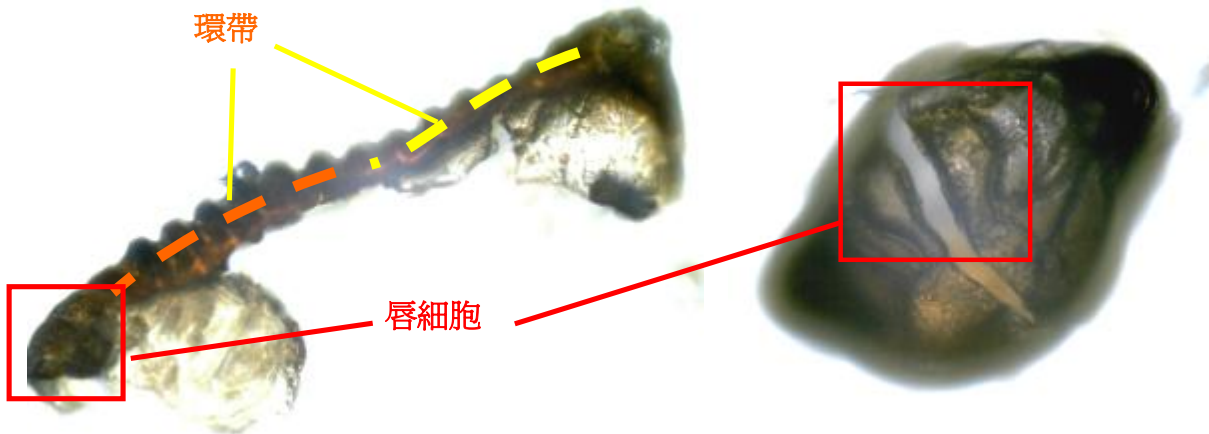


圖 2-2、複式顯微鏡下過溝菜蕨的單離已開裂孢子囊（大角度）

肆、 研究過程或方法

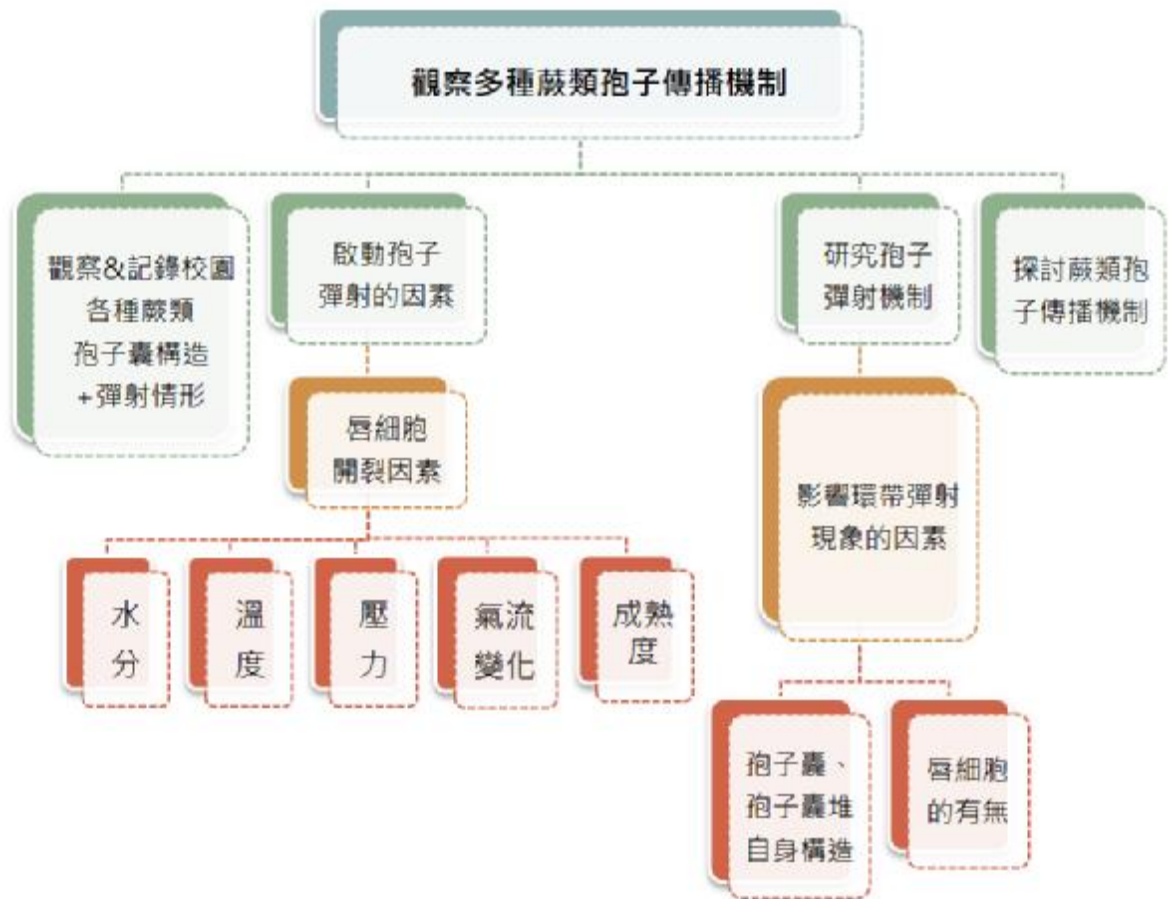


表 1、思考流程表

一、比較各蕨類孢子囊開裂與彈射現象

以顯微攝影機與顯微照相機觀察紀錄各種不同蕨類的孢子囊及環帶，並比較其孢子彈射現象。

二、啓動孢子彈射的因素

我們想了解什麼因素能啓動孢子囊開裂，彈射孢子。我們分有唇細胞與沒有唇細胞兩類討論。

(一) 成熟度是否影響孢子開裂

孢子囊堆外側的孢子囊已轉爲黑色，爲較成熟的孢子，內側孢子囊顏色淺，較不成熟。我們取不同成熟度之蕨類孢子囊，以吹風機吹之，觀察其現象。我們發現吹風機可以有效啓動唇細胞開裂，我們對吹風機可能帶來的變因進行以下實驗：

(二) 改變孢子囊周圍水分（以成熟孢子囊進行實驗）

1. 脫水劑與保水劑

使用丙酮作爲脫水劑，可脫去孢子囊周圍水分，以甘油作爲保水劑以改變孢子囊周圍水分

- (1) 取一顆孢子囊置於解剖顯微鏡下。
- (2) 滴加丙酮使之覆蓋孢子囊，觀察其唇細胞是否開裂。
- (3) 計算其已啓動數量並記錄。
- (4) 將丙酮改爲甘油，重複步驟 2。
- (5) 重複步驟 2 至 3。

(三) 改變孢子囊周圍溫度（以成熟孢子囊進行實驗）

使用烘箱改變孢子囊周圍溫度，觀察溫度是否對啓動唇細胞開裂產生影響。

1. 在培養皿底部鋪 3~4 層溼濾紙，使實驗過程溼度保持一定。
2. 將蕨類的一小段含孢子囊堆的複葉置於培養皿中，並加蓋。
3. 重複步驟二，分別將培養皿置於 4°C、30°C、75°C 的烘箱中十分鐘。
4. 從烘箱中取出，利用解剖顯微鏡及冷光儀觀察。
5. 計算其已啓動數量並記錄。

(四) 除吹風機外的孢子彈射咒語－微波爐

我們在孢子囊上加了可保水的甘油，再放於微波爐中，觀察水分是否對啓動唇細胞開裂產生影響。

1. 放在室溫下與放在微波爐中

(1) 室溫下

- a. 取蕨類的一小段含孢子囊堆的複葉，置於室溫下。
- b. 一分鐘後計算其已啓動數量並紀錄。

(2) 微波爐中

- a. 取蕨類的一小段含孢子囊堆的複葉置於微波爐中。

- b. 微波一分鐘後計算其已啓動數量並紀錄。
 - (3) 比較兩者差異
2. 放在微波爐中並加甘油與放在微波爐中但不加甘油
 - (1) 加甘油
 - a. 取蕨類的一小段含孢子囊堆的複葉，滴加甘油並置於微波爐中。
 - b. 微波一分鐘後計算其已啓動數量並紀錄。
 - (2) 不加甘油
 - a. 取蕨類的一小段含孢子囊堆的複葉置於微波爐中。
 - b. 微波一分鐘後計算其已啓動數量並紀錄。
 - c. 比較兩者差異

(五) 氣流變化

使用無熱度吹風機對孢子囊吹風，觀察風吹是否對啓動唇細胞開裂產生影響。

1. 取蕨類的一小段含孢子囊堆的複葉置於解剖顯微鏡下。
2. 以人工方式改變無熱度吹風機的口徑（不改變其功率）對孢子囊吹氣一分鐘。
3. 計算其啓動唇細胞開裂數量並記錄。

(六) 壓力（以成熟孢子囊進行實驗）

將孢子囊置於封口的針筒中，改變針筒內壓力，觀察壓力是否對啓動唇細胞開裂產生影響。

1. 將針頭封住，並注意不使針筒漏氣。
2. 取蕨類的一小段含孢子囊堆的複葉置於針筒內。
3. 下壓或上拉針筒，固定刻度及壓力，靜置 20 分鐘。
4. 計算其已啓動數量並記錄。

三、可能影響環帶現象時的動作的因素

觀察不同蕨類，發現其彈射速度有差異。推論彈射速度不同可能與其孢子囊堆、孢子囊構造與唇細胞有關，因此進行以下實驗：

(一) 孢子囊堆、孢子囊本身構造

1. 孢子柄的存在與否
觀察單顆孢子囊於解剖顯微鏡下的彈射現象(孢子柄無固定作用)與孢子囊被完整孢子柄固定於複葉上時的彈射現象，其彈射現象有無明顯不同。
2. 孢子囊的大小
比較不同蕨類孢子囊的大小不同時，其彈射現象有無明顯不同。
3. 孢膜的有無
比較投石機式蕨類孢子囊處於有孢膜或無孢膜的孢子囊堆中，其彈射現象

有無明顯不同。

4. 環帶本身的構造

(1) 環帶的細胞數目

觀察不同環帶間細胞隔數目是否會影響其彈射現象。

(2) 將環帶放置許久

觀察環帶脫離孢子囊的時間長短是否會影響其彈射現象。

a. 取下一顆孢子囊，將其放置一個月。

b. 滴加丙酮使其覆蓋孢子囊，觀察其環帶形狀是否改變。

c. 滴加水使其覆蓋孢子囊 25 分鐘再吸乾，觀察其環帶形狀是否改變。

d. 重複步驟 b~c。

(3) 環帶的形狀

比較不同蕨類環帶之形狀有無不同，而其彈射現象有無明顯不同。

(4) 環帶復原後的形狀

比較不同蕨類環帶在彈射結束後的不同形狀，而其彈射現象有無明顯不同。

(二) 唇細胞的有無

比較破壞唇細胞與否，對投石機式蕨類的彈射現象是否有影響。

四、探討投石機式蕨類環帶細部設計

(一) 探討環帶有何構造可加強彈射效果

1. 分析環帶切片。

2. 於複式顯微鏡下觀察環帶構造。

3. 以石蠟切片法自製切片

(1) 固定：將蕨類複葉切成約一平方公分大小，放入加有 FAA 固定液的有蓋試管固定後過夜。

(2) 脫水：

蕨類複葉進行序列式酒精脫水

30%酒精 30 分鐘→40%酒精 30 分鐘→50%酒精 30 分鐘→60%酒精 30 分鐘

→70%酒精 30 分鐘→85%酒精 30 分鐘→90%酒精 30 分鐘→95%酒精 overnight

(3) 滲蠟

組織依序經 100%酒精、二甲苯、石蠟滲透（所需時間：2~4 天）

a. 100%酒精 60 分鐘

b. 100%酒精 30 分鐘，重覆一次

c. 二甲苯：100%酒精=1：3 60 分鐘

d. 二甲苯：100%酒精=1：1 60 分鐘

e. 二甲苯：100%酒精=3：1 60 分鐘

f. 二甲苯 60 分鐘

g. 二甲苯 30 分鐘，重覆一次

h. 倒出一半體積的二甲苯，加入石蠟補回原體積 overnight

- i. 置換純石蠟，一天換兩次蠟，每次間隔 4-6 小時
 - j. 依照組織的特性，增減滲蠟的天數
- (4) 組織包埋成石蠟塊
- (5) 切片
- a. 修整蠟塊，以切片機切出約 10 μ m 厚之完整蠟片
 - b. 在載玻片上塗上少許黏附劑，將在水中鋪展完的石蠟薄片黏貼於載玻片上，烘乾載玻片。
- (6) 切片經二甲苯脫蠟
- a. 二甲苯 10 min，2 次，shaking
 - b. 100%酒精 30 分鐘，重覆一次
 - c. 100% 酒精 10 min，2 次
 - d. 95% 酒精 2 min
 - e. 70% 酒精 2 min
 - f. 50% 酒精 2 min
 - g. 30% 酒精 2 min
 - h. H₂O 2 min
- (7) 染色
- 使用 Safranin O 及 Fast green 染色法

(1) . 1% Safranin O in dist H ₂ O	>1 小時
(2) . 50% Ethanol	10 分鐘
(3) . 75% Ethanol	10 分鐘
(4) . 95% Ethanol	5 分鐘
(5) . 0.1% Fast green in 95% Ethanol	1 分鐘
(6) . 95% Ethanol	1 分鐘
95% Ethanol	1 分鐘
95% Ethanol	3 分鐘
(7) . 100% Ethanol	5 分鐘
100% Ethanol	5 分鐘
(8) . 100% Ethanol : xylene	5 分鐘
(9) . Xylene	>5 分鐘

(8) 封片

上巴爾森膠、蓋上蓋玻片

烘乾玻片，約 2-7 天

伍、 研究結果

一、比較各種蕨類彈射現象，發現「孢子開門」咒語只對特定的蕨類有效。

(一) 種類：觀音座蓮、筆筒樹、鳥巢蕨、海金沙、過溝菜蕨、密毛小毛蕨、雙蓋蕨

(二) 觀察內容：蕨類彈射現象

1. 觀音座蓮蕨：(圖 3)



圖 3、觀音座蓮蕨

- A. 孢子囊壁厚，觀察到的狀態不是未成熟就是已裂開。
- B. 沒有環帶
- C. 沒有唇細胞。
- D. 使用吹風機吹它也不會改變其孢子囊壁形狀，且並無彈射現象。

2. 海金沙：(圖 4-1、4-2、4-3)



圖 4-1、海金沙未開裂



圖 4-2、海金沙已開裂

環帶：
頂生型
似拉門



圖 4-3、海金沙的環帶 8

- A. 孢子囊壁薄
- B. 有環帶
- C. 沒有唇細胞
- D. 使用吹風機吹它，可使其頂生型環帶似拉門般左右張開，但無彈射孢子的效果，孢子直接落地。

2. 筆筒樹、鳥巢蕨：(圖 5-1、5-2、5-3、圖 6-1)



圖 5-1、筆筒樹未開裂



圖 5-2、筆筒樹已開裂

環帶：

可透光，分很多節
變形程度不大、
彈射後形狀不規則



圖 5-3、筆筒樹環帶



圖 6-1、鳥巢蕨已開裂

A.孢子囊壁薄

B.有環帶

C.沒有唇細胞

D.不具孢子囊柄

E.使用吹風機吹它時，其環帶可張開而發生彈射。不過彈射時環帶變形程度不大，且張開速度緩慢，彈射後的環帶形狀也較不規則。

筆筒樹與鳥巢蕨構造相似，我們將其歸為同一類。

5. 密毛小毛蕨／雙蓋蕨／過溝菜蕨：

(圖 7-1、7-2、圖 8-1、8-2、圖 9-1、9-2、9-3)



圖 7-1、密毛小毛蕨未開裂



圖 7-2、密毛小毛蕨已開裂



圖 8-1、雙蓋蕨未開裂



圖 8-2、雙蓋蕨已開裂

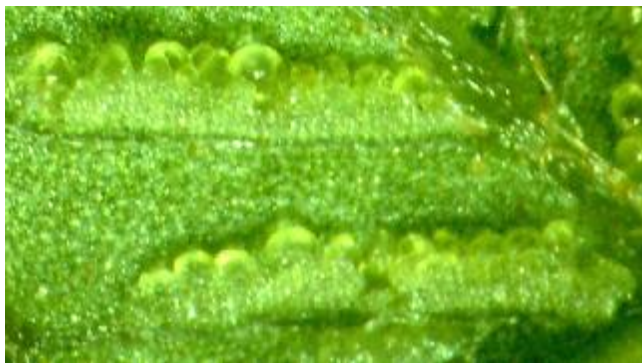


圖 9-1、過溝菜蕨未開裂



圖 9-2、過溝菜蕨已開裂

環帶：
內圈(側)較厚，
外圈(側)較薄



圖 9-3、過溝菜蕨環帶

- A.孢子囊壁薄
- B. 有孢膜覆蓋，成熟時孢膜萎縮，不影響啟動或彈射。
- C.有環帶
- D.有唇細胞
- E.使用吹風機吹它時環帶會張開並產生彈射現象，且彈射時環帶變形程度大，彈射速度亦較筆筒樹快許多(似投石機)。

以下稱密毛小毛蕨、雙蓋蕨、過溝菜蕨為投石機式蕨類，他們彈射構造似投石機，使其孢子彈的又高又遠。

只有觀音座蓮對「孢子開門咒語」—吹風機，無反應。

二、啟動孢子彈射的因素：使用蕨類為密毛小毛蕨、雙蓋蕨

以下的計算，定義彈射率等於孢子囊堆中開裂孢子囊數除上總孢子囊數的百分比。

孢子囊彈射率＝

(實驗後孢子囊開裂數－實驗前孢子囊開裂數) / 孢子囊堆孢子囊數目

(一) 成熟度會影響孢子開始彈射的時機

孢子囊堆外側的孢子囊已轉為黑色，為較成熟的孢子，內側孢子囊顏色淺，較不成熟。

吹風機可以有效啟動已成熟孢子囊的唇細胞開裂。

結果：

具唇細胞之孢子囊

1.未成熟孢子囊：0%啟動孢子彈射

2.成熟孢子囊：96.4%啟動孢子彈射

不具唇細胞之孢子囊

1.未成熟孢子囊：0%啟動孢子彈射

2.成熟孢子囊：98.7%啟動孢子彈射

由以上實驗得知，成熟度為啟動孢子彈射的因素

對有唇細胞與沒有唇細胞的蕨類而言，成熟度均為啟動孢子彈射的因素。而唇細胞主掌的啟動機制較無唇細胞複雜，成熟度還需搭配其他條件啟動孢子彈射。

故以下啟動孢子彈射的實驗均討論有唇細胞的蕨類孢子囊，且均取孢子囊堆外層的成熟孢子囊。

(二) 水分—降低孢子囊周圍水分会啟動唇細胞開裂

1. 以脫水劑處理單離孢子囊可以快速啟動孢子彈射



圖 10-1、丙酮實驗前

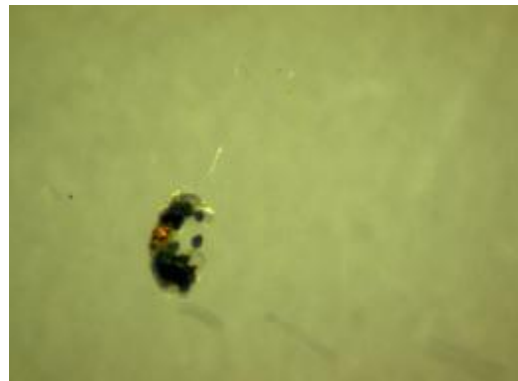


圖 10-2、實驗後

結果：

以脫水劑處理的單離孢子囊 100% 啟動孢子開裂。

以濃度 50% 的脫水劑處理的單離孢子囊 100% 啟動孢子開裂，但其開裂後環帶形狀改變速度較慢。

以保水劑處理的單離孢子囊 100% 不啟動孢子開裂。

以保水劑處理完再以脫水劑處理的單離孢子囊 100% 啟動孢子開裂。

(三) 微波爐中以保水劑的處理完整孢子囊堆幾乎無法啟動孢子彈射

1. 微波爐

(1) 控制因素：室溫 20℃(圖 11-1、11-2)、微波爐(圖 12-1、12-2)

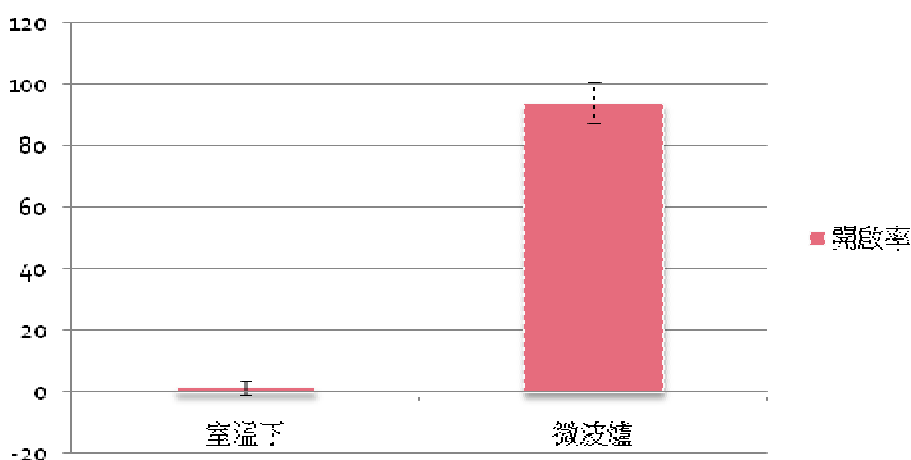
對照組

將孢子囊堆 放在室溫下	開啓率%
實驗 1	0
實驗 2	0
實驗 3	5.48
實驗 4	1.37
實驗 5	0

微波爐

將孢子囊堆 放在微波爐中	開啓率%
實驗 1	84.51
實驗 2	89.20
實驗 3	98.86
實驗 4	98.86
實驗 5	98.86

室溫 vs. 微波爐



(2) 控制因素：甘油(圖 13-1、13-2)、不加甘油(圖 14-1、14-2)

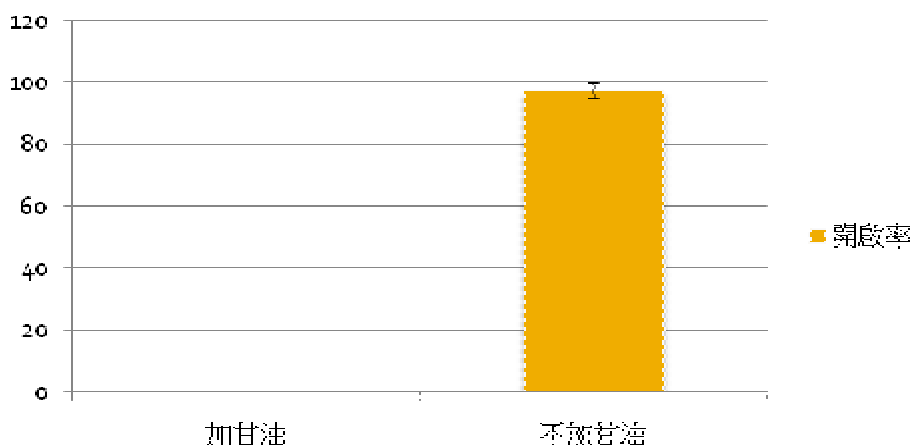
甘油

將孢子囊堆 放在微波爐 中加上甘油	開啓率 %
實驗 1	0
實驗 2	0
實驗 3	0

不加甘油

將孢子囊堆 放在微波爐 中不加甘油	開啓率 %
實驗 1	100
實驗 2	96.96
實驗 3	95.06

加 vs. 不加甘油



微波爐可能改變溫度和水份。

實驗中，蕨類的葉子在放進微波爐後會明顯脫水且捲曲，溫度應也略微上升。加了保水劑的蕨類幾乎沒有啟動其彈射，也沒有脫水現象。我們推測水分為其啟動彈射的因素。

(四) 溫度

1.控制因素：4°C、30°C、75°C

(1) 4°C

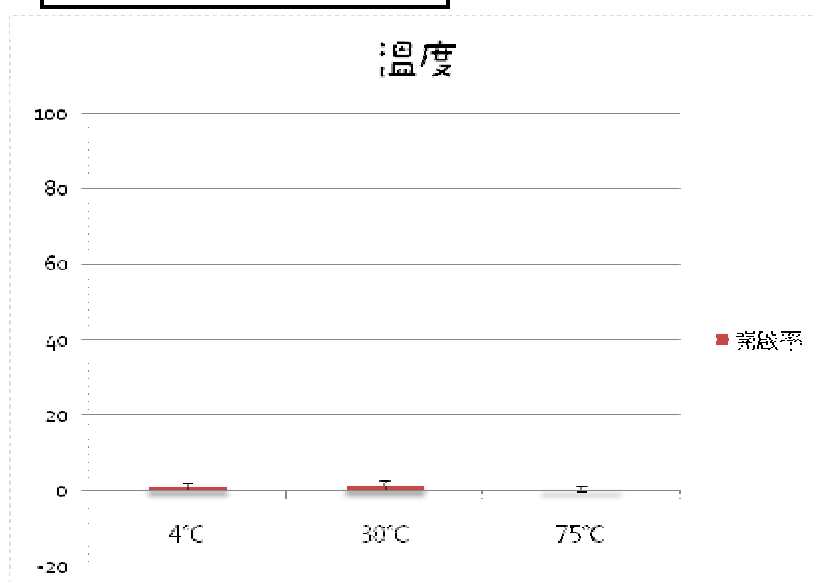
將孢子囊堆 置於 4°C 下	開啓率%
實驗 1	0
實驗 2	1.37
實驗 3	1.90

(2) 30°C

將孢子囊堆 置於 30°C 下	開啓率%
實驗 1	1.37
實驗 2	2.74
實驗 3	0

(3) 75°C

將孢子囊堆 置於 75°C 下	開啓率%
實驗 1	1.37
實驗 2	0
實驗 3	0



由以上溫度的實驗推測溫度對啟動孢子彈射影響不大。

(五) 氣流變化

1.控制因素：不同風速

(1) 風速 1

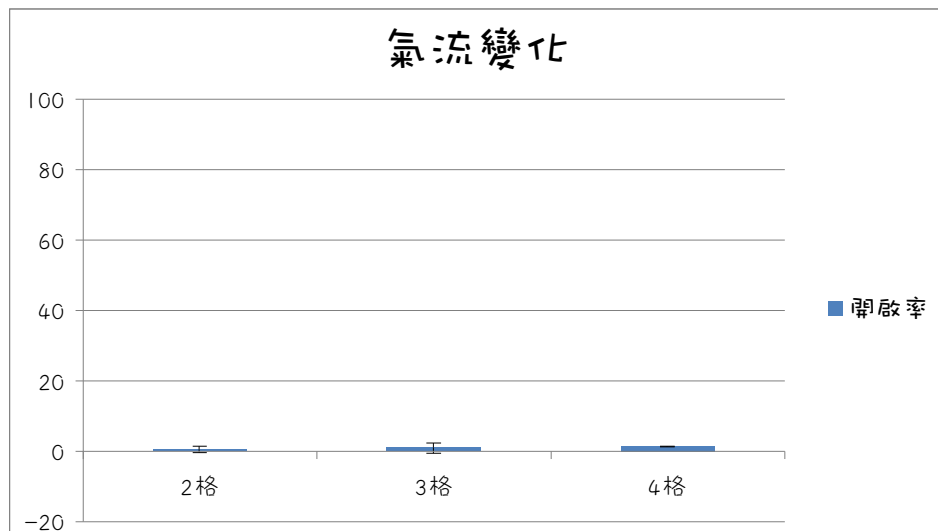
風速 1	開啓率%
實驗 1	0
實驗 2	1.21
實驗 3	0

(2) 風速 2

風速 2	開啓率%
實驗 1	0
實驗 2	2.01
實驗 3	0

(3) 風速 3

風速 3	開啓率%
實驗 1	1.45
實驗 2	1.56
實驗 3	0



由以上氣流變化的實驗，推測氣流變化對啓動孢子彈射影響不大。

(六)壓力〔針筒一格為 1mL〕

1.控制因素：

下壓兩格針筒、三格針筒、四格針筒

(1)兩格針筒

將孢子囊堆 置於 2 格針筒中	開啓率%
實驗 1	0
實驗 2	0

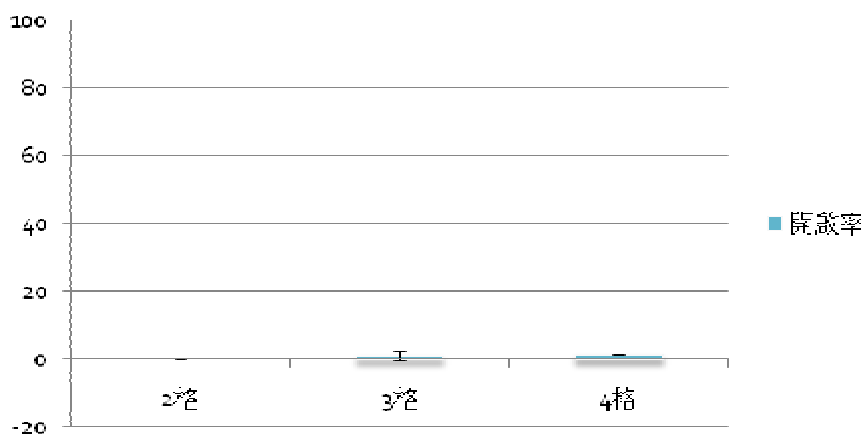
(2)三格針筒

將孢子囊堆 置於 3 格針筒中	開啓率%
實驗 1	0
實驗 2	1.90

(3)四格針筒

將孢子囊堆 置於 4 格針筒中	開啓率 %
實驗 1	1.37
實驗 2	1.37

針筒壓力



上拉兩格針筒、三格針筒、四格針筒

(1)兩格針筒

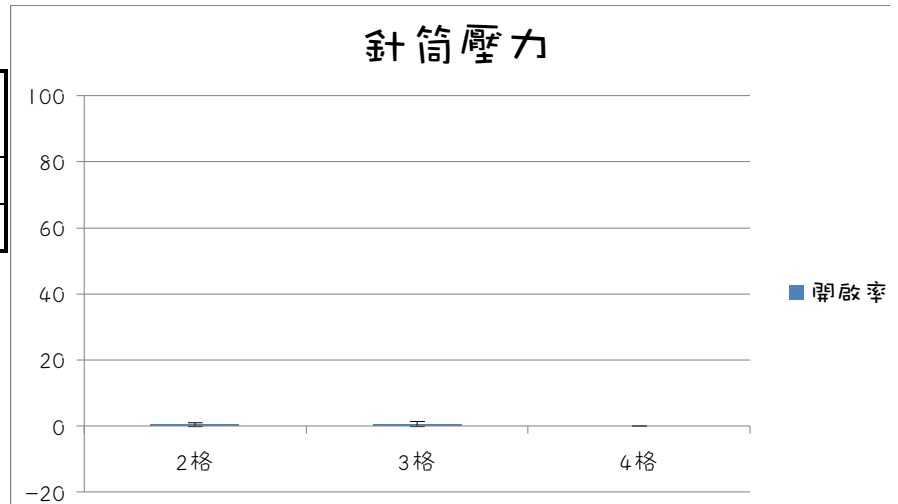
將孢子囊堆 置於 2 格針筒中	開啓率%
實驗 1	0.86
實驗 2	0

(2)三格針筒

將孢子囊堆 置於 3 格針筒中	開啓率%
實驗 1	0
實驗 2	1.13

(3)四格針筒

將孢子囊堆 置於 4 格針筒中	開啓率 %
實驗 1	0
實驗 2	0



由以上壓力的實驗，推測壓力對啓動孢子彈射影響不大。

綜合以上實驗，我們有辦法用人為因素控制孢子，啓動其彈射，其中，到達一定成熟度之孢子，水分為影響其啓動的關鍵因素，溫度、氣流變化、壓力對於啓動較無影響。

故當我們使用「孢子開門」咒語—吹風機，啓動孢子囊開裂時，主要影響因素為水分，氣流變化、壓力、溫度的影響較輕微。

而另一「孢子開門」咒語—微波爐，啓動孢子囊開裂時，影響因素為水分。

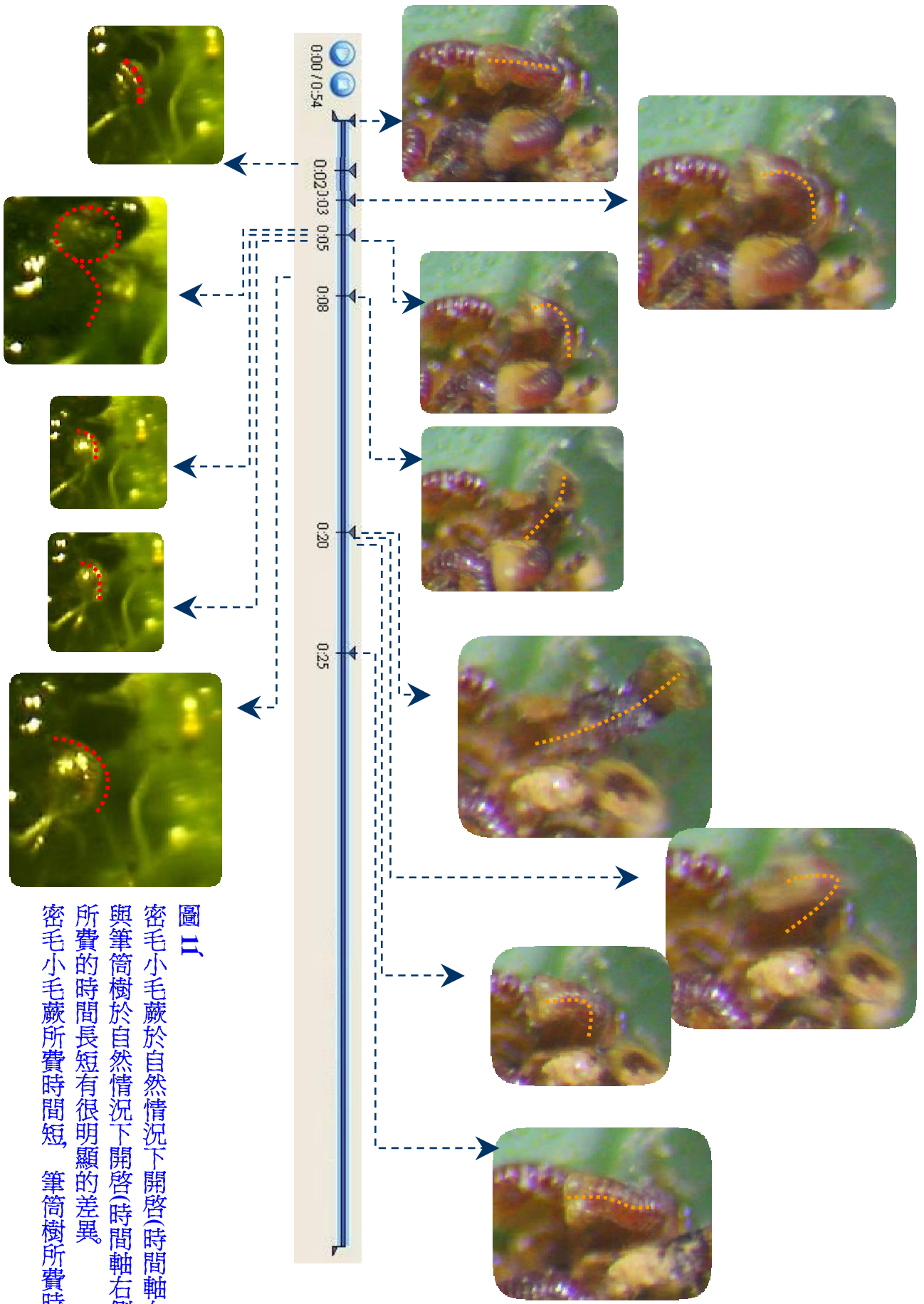
三、可能影響環帶彈射現象的因素

這裡我們只討論具彈射現象的蕨類，而我們觀察的蕨類中可以彈射的蕨類分兩類：筆筒樹與投石機式蕨類。

在實驗過程中，我們發現筆筒樹的環帶彈射速度較投石機式蕨類慢。

以下為筆筒樹與投石機式蕨類孢子囊彈射的影片截圖：(圖 11)

投石機式蕨類使用的是密毛小毛蕨

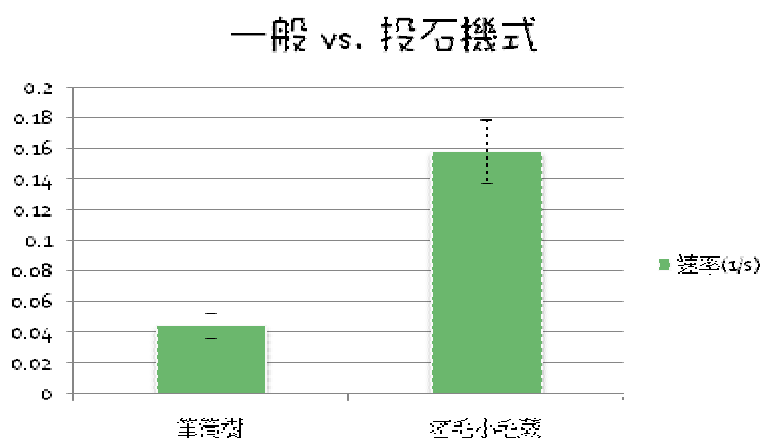


圖二

密毛小毛蕨於自然情況下開啓(時間軸左側)
 與筆筒樹於自然情況下開啓(時間軸右側)
 所費的時間長短有很明顯的差異
 密毛小毛蕨所費時間短, 筆筒樹所費時間長。

比較筆筒樹和投石機式蕨類自然情況下彈射速度：

彈射時間狀態	筆筒樹(s)	密毛小毛蕨(s)
1	21.47	5.43
2	19.12	6.78
3	27.33	6.72
平均	22.64	6.31
速率(1/s)	0.044	0.158



多次觀察，兩種蕨類各取三次的數據比較其環帶開闔速度。

可以明顯看出，筆筒樹的環帶開闔速度遠不及投石機式蕨類，足足多花了近三倍的時間。

我們推測，其彈射速度不同與他們兩者的孢子囊堆、孢子囊構造和唇細胞有關。以下變進一步就其孢子囊堆、孢子囊構造進行實驗。

(一)孢子囊堆、孢子囊本身構造

1. 孢子柄的存在與否

筆筒樹不具孢子柄，投石機式蕨類具孢子柄。

我們以吹風機處理的投石機式蕨類的單顆孢子囊於解剖顯微鏡下的彈射現象，與孢子囊被孢子柄固定於蕨葉上時的彈射現象，彈射速度並無明顯不同。顯示孢子柄對蕨類彈射現象並無幫助。

1. 孢子囊的大小

同種蕨類孢子囊大小不因成熟度而改變，有唇細胞的蕨類孢子囊平均大小為**0.044mm**，不同種蕨類孢子囊大小不同，但其彈射現象不受孢子囊大小影響。

2. 孢膜的有無

將孢子囊堆孢膜去除前後孢子囊的彈射現象並無明顯不同。

4. 環帶本身的構造

(1) 環帶的間隔數目

環帶間隔數目多寡，其彈射現象並無明顯不同。

(2) 將環帶放置許久

環帶脫離孢子囊的時間長短不會明顯影響其彈射動作，環帶彈射應是物理機制。不過孢子囊脫水的越久，就需越長時間將環帶重新填滿水分進行下一步動作。

(3) 環帶的形狀

筆筒樹與鳥巢蕨環帶看似較薄，似乎為單一層構造；投石機式蕨類的環帶較厚，推測其不只單一層結構。這種差異可能跟環帶內的細胞排列方式有關。投石機式蕨類的環帶構造可能較複雜。



圖 12、鳥巢蕨環帶較薄



圖 13、過溝菜蕨環帶較厚

(4)環帶復原後的形狀

筆筒樹的環帶在彈射完畢時，其形狀扭曲，不像投石機式蕨類的環帶依然維持原來的形狀。



圖 14、筆筒樹的環帶彈射完畢後常出現扭曲形狀



圖 15、過溝菜蕨的環帶彈射完畢後大多維持原本形狀

就本身構造而言，環帶的厚薄及環帶彈射完後的形狀對孢子彈射動作較有影響。

(二)唇細胞的有無

筆筒樹和投石機式蕨類還有一的差別在於投石機蕨類具唇細胞，而筆筒樹不具唇細胞。故我們想討論，投石機式蕨類唇細胞的破壞與否對環帶彈射動作的影響。我們比較了投石機式蕨類在自然情況下與人為操作下孢子囊的彈射速度。

以下為投石機式蕨類於自然情況下與人為操作下孢子囊彈射的影片截圖：(圖 16)人為操作定義為：已破壞孢子囊的唇細胞。

自然狀況定義為：完整環帶經由唇細胞啟動彈射。

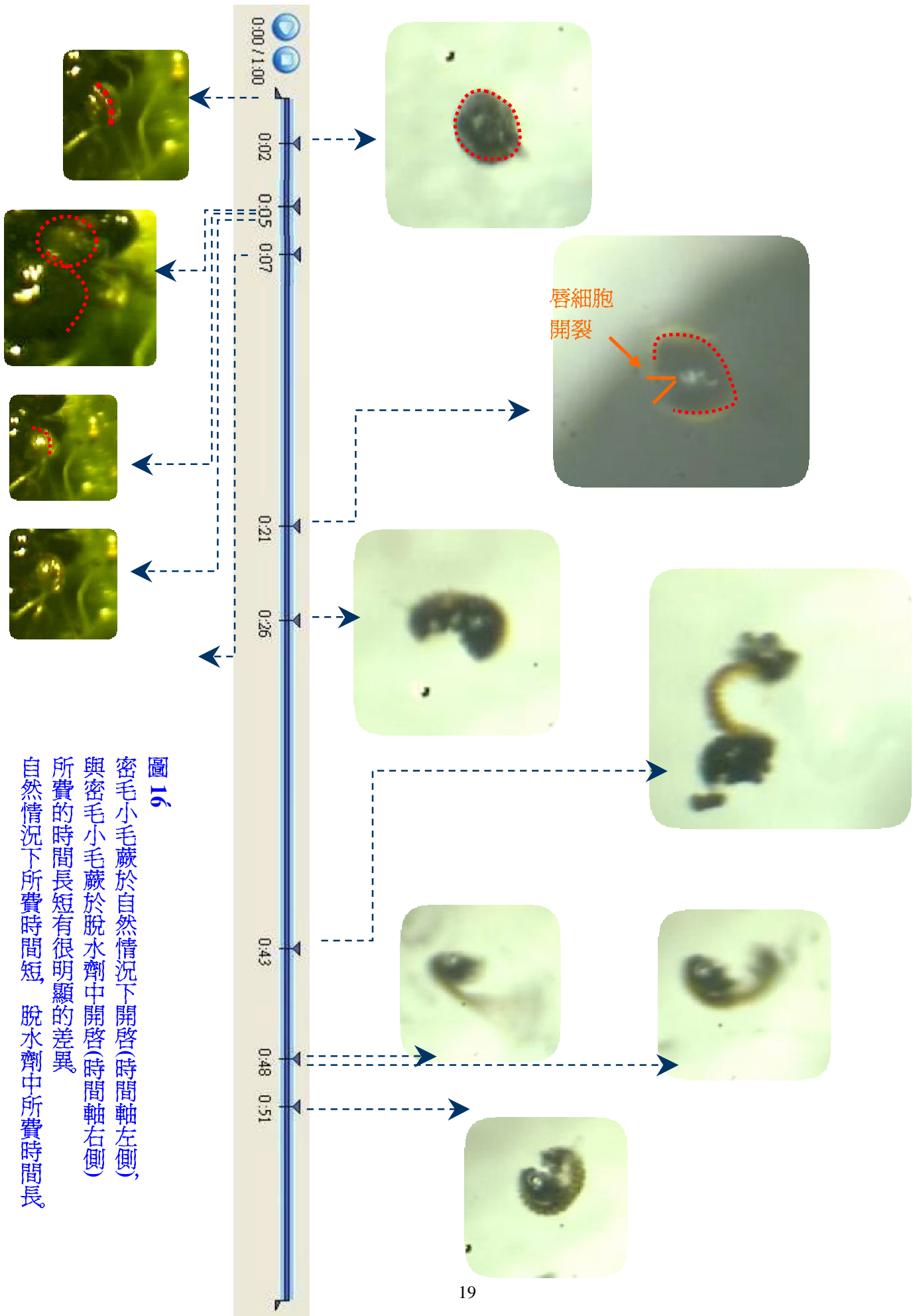
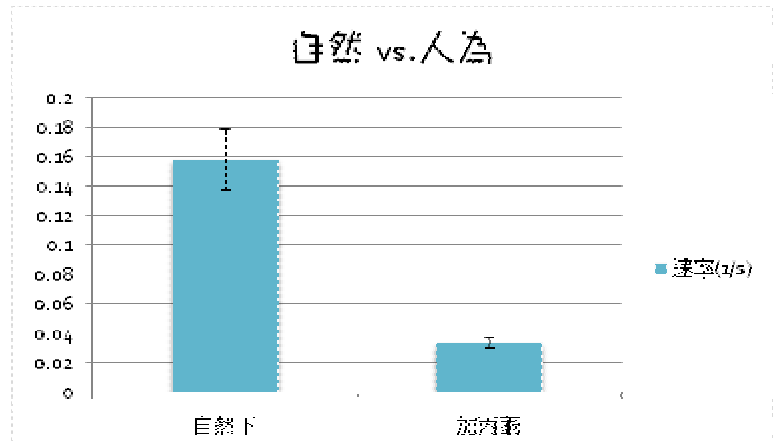


圖 16

密毛小毛藏於自然情況下開啓(時間軸左側),
與密毛小毛藏於脫水劑中開啓(時間軸右側)
所費的時間長短有很明顯的差異。
自然情況下所費時間短, 脫水劑中所費時間長。

彈射時間 狀態	自然下(s)	加丙酮(s)
1	5.43	26.13
2	6.78	31.69
3	6.72	30.91
平均	6.31	29.58
速率(1/s)	0.158	0.034



投石機式蕨類在脫水劑（丙酮）中的環帶開闔速度遠不及自然情況下的開闔速度。推測人為情況下，唇細胞已經裂開過而無法完整再啟動它在自然情形下的彈射機制。而自然情形下的彈射機制，似乎會使環帶打開速度增加。

就本身構造而言，環帶的**厚薄**及環帶彈射完後的**形狀**對孢子彈射動作較有影響。就唇細胞破壞與否而言，投石機式蕨類人為的彈射速度必<自然狀況。推測此一原因可能與其環帶細部設計有關，以下進一步探討環帶細部設計。

四、探討投石機式蕨類環帶細部設計

(一) 環帶有何構造可加強彈射效果

我們想知道，環帶有何構造設計可以維持其形狀及增加其彈射速度。於是我們觀察實驗室裡有唇細胞的蕨類環帶切片，觀察到下面的構造：
(圖 21、圖 22)。



圖 17、孢子囊標本—通道

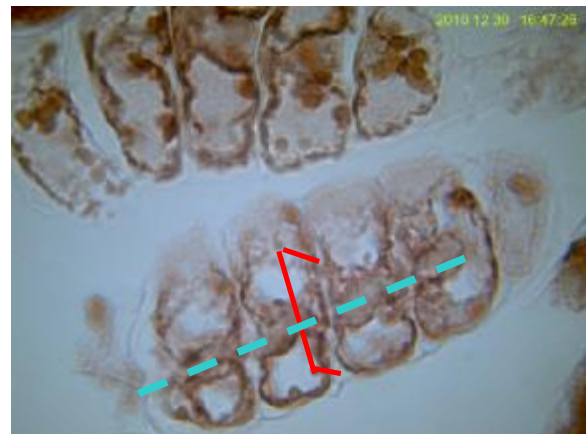


圖 18、孢子囊標本—通道

由環帶切片，我們發現環帶內部似乎有一像通道的構造。我們推測此通道對維持及改變環帶形狀可能有一定的幫助。

我們也於複式顯微鏡下拍到以下似有通道的圖：(圖 19、圖 20)。



圖 19、投石機式蕨類孢子囊照片
—環帶中存在一通道



圖 20、筆筒樹孢子囊照片
—環帶中無通道

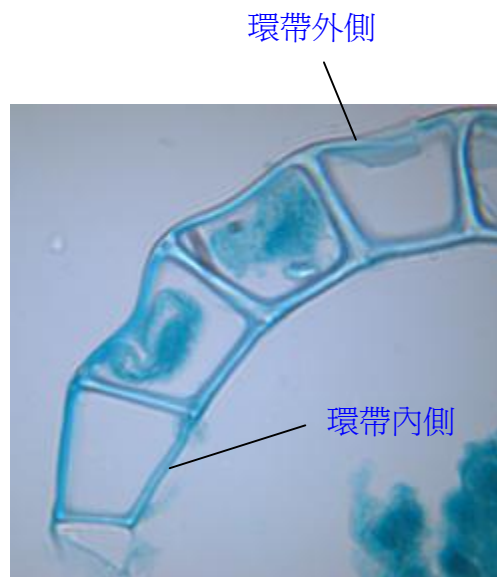
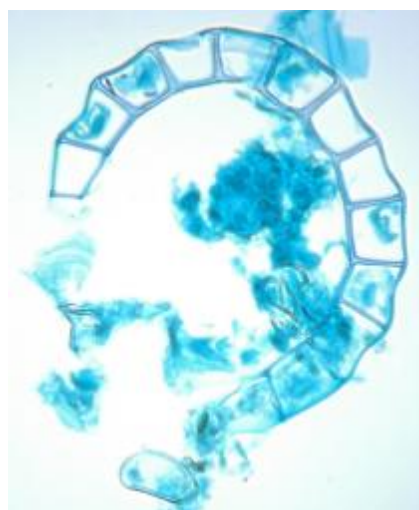
我們推測，投石機式蕨類環帶內存在一環帶通道，而此環帶通道可以維持其環帶形狀、使細胞一致性動作增加其彈測速度。筆筒樹環帶中不具此通道，故彈射完畢後其環帶會變形，且環帶彈射速度亦較慢。

以下則為我們進一步以石蠟切片法自己製作的蕨類孢子囊切片。

圖 21、過溝菜蕨



圖 22、23、鳥巢蕨



從我們的切片結果發現，鳥巢蕨的環帶內外側厚薄差異較小，而過溝菜蕨則明顯的環帶內側較外側厚。推翻了我們先前的假設，「環帶皆為內厚外薄」。也符合先前「投石機式蕨類的環帶構造較複雜」的推測。

陸、 討論

一、a. 比較各種蕨類彈射現象，發現「孢子開門」咒語只對特定的蕨類有效。

對「孢子開門」咒語沒有反應的蕨類：

觀音座蓮蕨：

由於沒有環帶及唇細胞的構造，因此當孢子成熟度一到，孢子囊便裂開，使其中孢子掉落，沒有環帶構造使它不能發生彈射現象，所以其孢子囊堆都置於葉背，孢子就可因重力掉出而傳播。

對「孢子開門」咒語有反應的蕨類：

海金沙、筆筒樹、鳥巢蕨、投石機式蕨類（過溝菜蕨、密毛小毛蕨、雙蓋蕨）：這些蕨類因為擁有環帶，因此可產生彈射現象，因此看的出對「孢子開門」咒語有反應，但各類蕨類對「孢子開門」咒語的反應有所不同。其中筆筒樹與投石機式蕨類都可拋射孢子，使其傳播。但筆筒樹的彈射速度較小，且彈射後環帶會變形。彈射的機制似乎有待改進。投石機式蕨類環帶在彈射上效果最好，能又高又遠。

b. 孢子囊構造的設計是蕨類演化上的重要特徵。

我們與臺灣大學生態學與演化生物學研究所蕨類研究室討論的結果發現，我們推論的孢子彈射機制的演化方向與孢子囊構造演化方向相關。

對「孢子開門」咒語無反應的為較原始的厚壁孢子囊蕨類，無環帶存在；而後出現海金沙的頂生不可彈射環帶；再更近期的筆筒樹為環繞的完整斜生環帶，無唇細胞存在；最後出現最近期的投石機式蕨類孢子囊—垂直不完整環帶。

依演化順序看來，投石機式蕨類環帶屬最先進的一群，其彈射效果最佳。

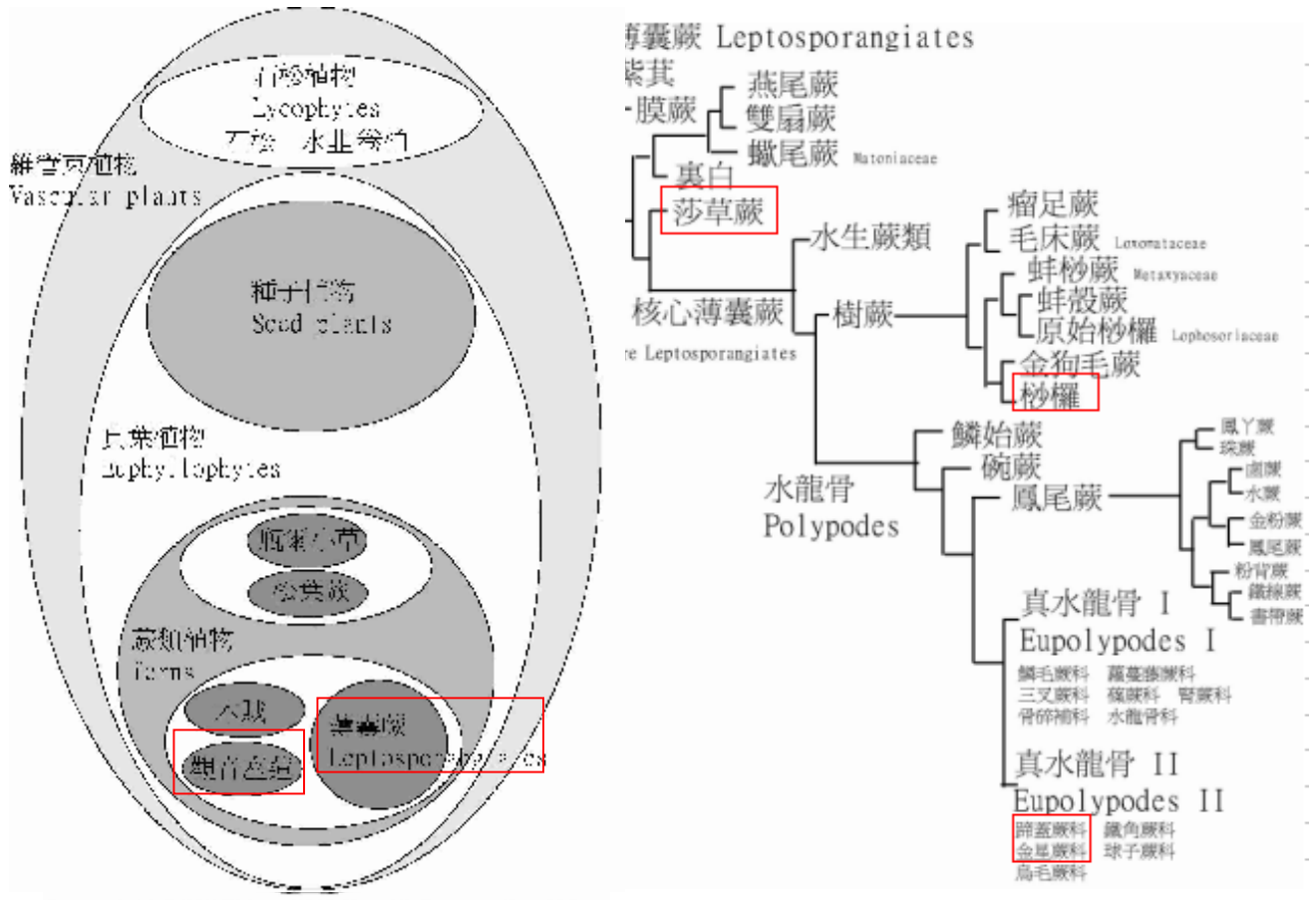


圖 24、植物分類圖

我們觀察的觀音座蓮蕨屬於圖中的觀音座蓮，其餘具環帶的蕨類皆歸屬於薄囊蕨。

莎草蕨科—海金沙
 杪樞科—筆筒樹
 蹄蓋蕨科—過溝菜蕨、雙蓋蕨
 金星蕨科—密毛小毛蕨

二、啟動孢子彈射的因素，為成熟度及水分

對於沒有唇細胞的蕨類，在孢子囊在到達一定成熟度後，不能決定其何時要開啓彈射機制。對於有唇細胞的蕨類，在孢子囊在到達一定成熟度後，則可決定其何時要開啓彈射機制，在孢子囊周圍水分降低時會啟動其唇細胞開裂，使其產生孢子傳播。

三、可能影響環帶彈射現象的因素，為環帶內的構造設計

環帶為影響環帶彈射時的動作的關鍵，沒有環帶的蕨類，沒有彈射現象，有環帶的蕨類，則有彈射現象，且其動作都可反覆進行。但具環帶的蕨類又有不同的彈射現象。

我們於實驗中發現筆筒樹和投石機式蕨類在彈射速度，和彈射完畢後的形狀回復上有很大的差別，筆筒樹這類，其環帶在孢子囊周圍水分減少時會如拋球般彈射，但其速度不大。投石機式蕨類，在孢子囊周圍水分減少時會如投石機一般彈射，其彈射速度快，在彈射後不會變形。我們因此推測投石機式蕨類在其環帶構造應上有異於其他蕨類的設計，使它做出如此完美的彈射。

比對實驗室拍到的切片，發現投石機式蕨類的環帶中，有一環帶通道存在。

在複式顯微鏡下我們亦拍到投石機式蕨類環帶內如通道般的構造，而在筆筒樹環帶中則未發現此構造。

一般而言，環帶張開是由於一個個細胞水分蒸散，因膨壓改變而產生形變，其速度必然緩慢。然而，若水由一通道離去，可加速其環帶張開。實驗數據顯示，投石機式蕨類的環帶張開時間只有 6 秒左右，假如是膨壓作用，一般的捕蟲植物速度也不達如此快，因此推測投石機式蕨類彈射時，環帶內具一環帶通道使環帶細胞產生整體一制性形變的動作，使彈射完美。此環帶通道亦可固定環帶形狀，使環帶在彈射後不會改變其形狀。而筆筒樹則不具此構造。

在比較自然及人為狀況下環帶開闔速度的實驗中，我們發現人為使環帶形狀改變之速度不及自然情況。應是人為的脫水未啓動其環帶通道機制，其環帶形變是由一個個環帶細胞形變所累積，而速度較自然情況下慢。這項實驗，又可再次證明應有一環帶通道機制的存在。當通道閥門開啓時，便啓動此環帶通道機制。

環帶內外側的厚薄差異應也為一個因素。從我們的切片結果發現鳥巢蕨的環帶內外側厚薄差異較小，而過溝菜蕨則明顯的環帶內側較外側厚。這應可幫助過溝菜蕨的彈射動作。由於切片技術及時間緊迫等因素，我們切片的樣本還不夠多。我們還需進一步調整我們的切片及染色方式，以製作出更為完美的切片，得出更清楚的結果。

四、投石機式蕨類環帶彈射機制的說明。

(一) 投石機式蕨類的環帶彈射機制分為啓動及彈射兩階段。

人為操作下，當孢子囊到達一定成熟度且孢子囊周圍的局部水分減少時，環帶內外因厚薄不均產生不同程度的收縮，環帶向後開展。當其環帶外側收縮到一定程度，環帶內側張力到達一定值，環帶便會再度彈回闔起。

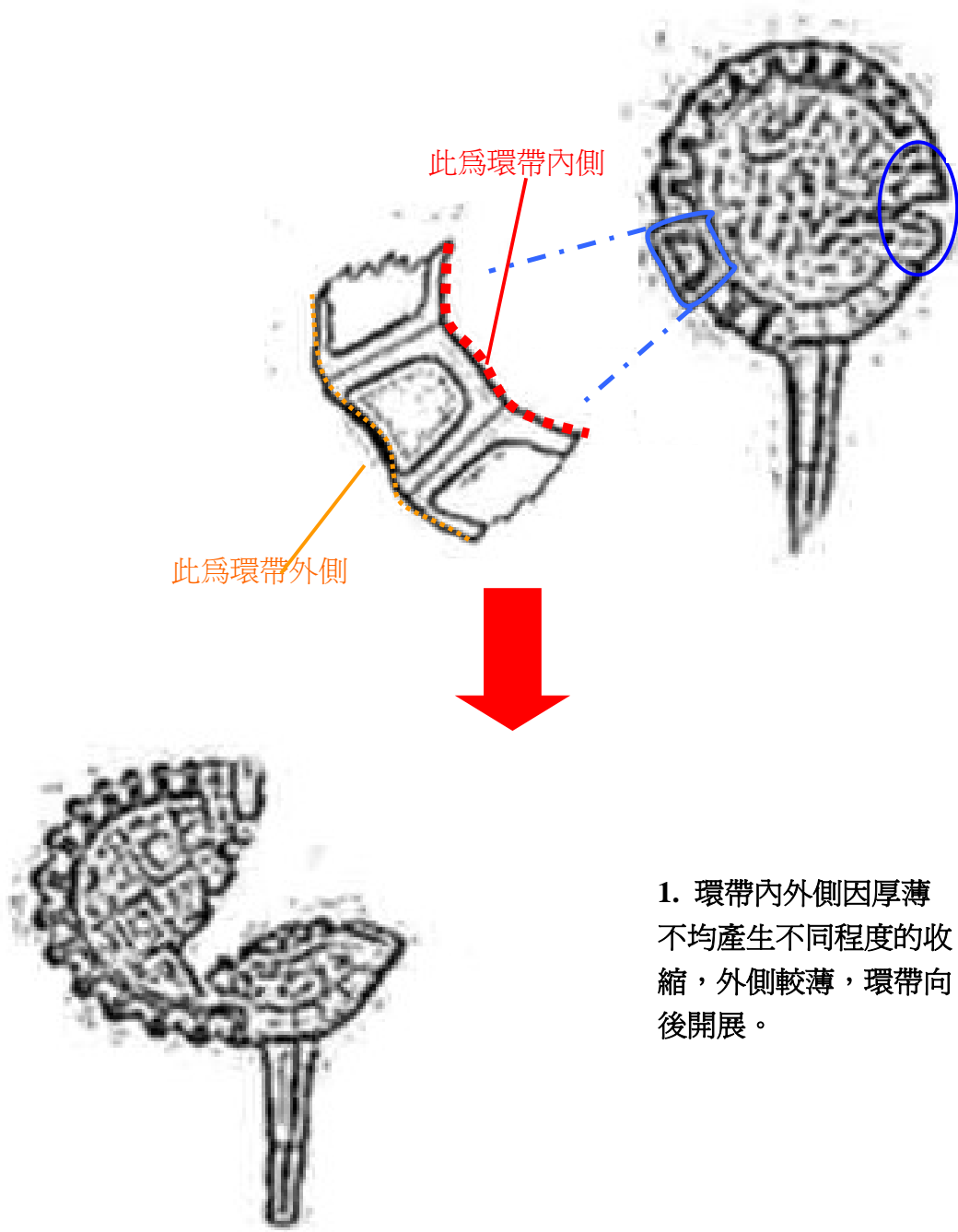
自然情況下，當孢子囊到達一定成熟度且孢子囊周圍的局部水分減少時，唇細胞開裂，啓動彈射機制，環帶通道閥門開啓，通道壓改變（水灌進通道產生水壓，或水抽離通道產生的氣壓），環帶向後開展。到達開展極限後，通道壓再度改變（水抽離通道，或水灌進通道），環帶便會再度彈回闔起。

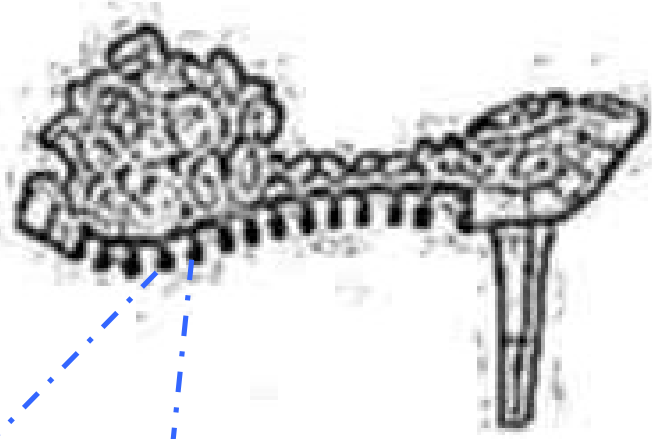
以下為彈射機制的說明圖（圖 25）：

人為操作下：

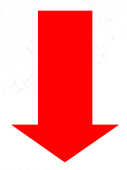
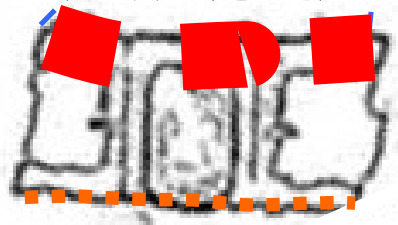
圖例：

- 代表環帶外側，線條粗細為其形變量值
- 代表環帶內側，線條粗細代表其所形變量值





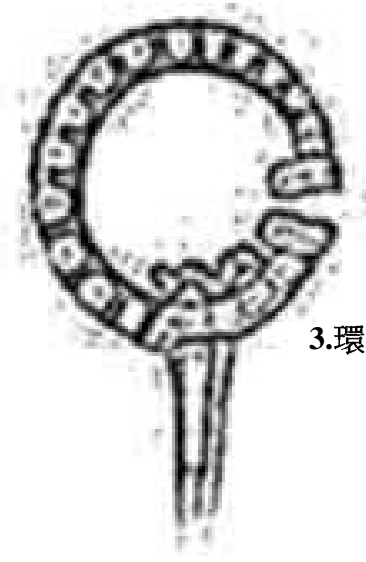
2-1.環帶內側
張力到達一定值



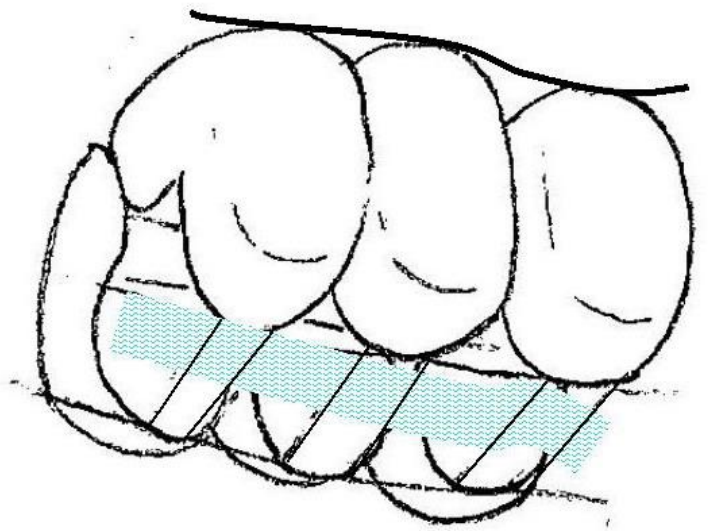
2-2.環帶彈回，
動作於 0.5 秒內完成



0.5 second

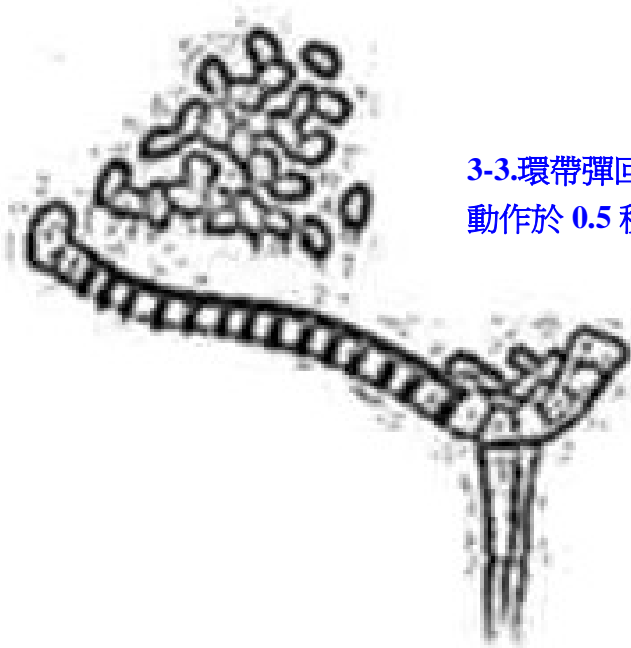


3.環帶再度闔起。



3-1. 通道內通道壓最大，環帶開展角度最大

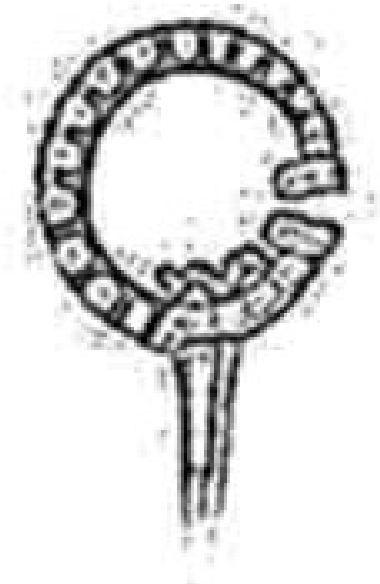
3-2. 通道壓再度改變。



3-3. 環帶彈回，動作於 0.5 秒內完成

4. 環帶再度闔起。

0.5 second



(二)環帶內的氣泡存在於細胞之間，而非細胞內。

資料(參考資料 2)提及一次彈射動作完成後，環帶細胞內會充填空氣，出現氣泡。我們仔細觀察，認為其氣泡應出現於環帶細胞之間，而非細胞內。

下圖為我們所拍到的環帶內氣泡。(圖 26-1、圖 26-2)



圖 26-1、環帶內氣泡



圖 26-2、環帶內氣泡

環帶內部的環帶通道改變壓力時，可能為調節氣體量或水量，此兩者皆可能造成氣泡的生成。但因為水分減少時孢子囊才啟動，且速度極快，調節氣體量是較有可能的選擇。

不論環帶通道內機制為調節氣體量或水量，此構造為除了傳統所說的累積細胞形變量之外，我們新提出的環帶彈射機制。

(三) 環帶通道對於環帶的幫助：增強彈射流暢度、速度；維持孢子囊形狀。

通道可使環帶細胞一致動作，增強彈射流暢度、速度，同時扮演維持孢子囊形狀的功能。故筆筒樹環帶無通道，其彈射速度較慢、流暢度較不佳，其孢子囊於彈射前後也常出現扭曲變形的形狀。

五、綜合以上實驗結果

孢子囊上唇細胞與環帶的設計是孢子傳播機制的關鍵構造。唇細胞擔任啟動拋射孢子的指揮官，就算成熟度已足夠唇細胞也可以等待時機；直到含水量降低才會釋放孢子。具備環帶通道的孢子囊就是優秀的投石機裝置，當唇細胞裂開時，不僅讓環帶蓄積因膨壓改變所造成的彈性張力，也啟動精巧的環帶通道閘門，此時孢子就像上了威力滿載的投石機，在雙拋射的孢子囊協助下被彈射得又高又遠。沒有環帶構造的孢子囊沒有彈射的機制；僅有環帶沒有唇細胞的孢子囊無法啟動環帶通道，不能將環帶的拋射動作做最大的發揮，所以拋射孢子效果居次。

柒、 附錄

結論

- 一、水分是影響環帶動作的關鍵因素。
- 二、脣細胞的功能有二：控制孢子囊開裂、啓動環帶通道機制。
- 三、孢子囊構造的設計是蕨類演化上的重要特徵。

孢子彈射機制的演化方向與孢子囊構造演化方向相關。

- 四、不同蕨類具不同孢子傳播機制，其中最先進者為投石機式蕨類，其環帶內部的特殊構造設計具加速環帶開闢及固定環帶形狀的功能。

投石機式的彈射機制於自然及人爲下有兩種途徑（圖 24）



圖 27、投石機式的彈射機制

未來展望

位於環帶內能加強彈射效果的環帶通道是第一次被提出，希望未來可改善切片的方式，提出不同的機制假設，並製作模型模擬。

參考資料及其他

- 一、郭城孟(民90)。蕨類入門。臺北市：遠流。
- 二、郭城孟(民90)。蕨類圖鑑。臺北市：遠流。
- 三、馮蕙卿、高美芳(民84)。蕨—尖石地區常見的蕨類植物。臺北市：新竹縣政府/教育部。
- 四、國立台灣大學植物學系(民82~民92。)台灣植物誌 (Flora of Taiwan I~VI)。臺北市：國立台灣大學植物學系。
- 五、周善滋(民84)。引起鱗毛蕨孢子囊環帶形變和復原的物質。湖南師範大學自然科學學報，04，17。
- 六、Adam Summers. Nature History Magazine. Spore Launchers.
<http://www.naturalhistorymag.com/biomechanics/172095/spore-launchers>
- 七、Phylogeny and Evolution of Ferns (Monilophytes) With a focus on The early Leptosporangiate Divergences. Kathleen M. Pryer, Eric Schuettpelz, Paul G. Wolf, Haralds Chneider, Alan R. Smith, Raymond Cranfill. American Journal of Botany 91(10): 1582–1598. 2004.