

第十八屆旺宏科學獎

成果報告書

參賽編號：SA18-077

作品名稱：探討毛氈苔腺毛的彎曲機制與捕食訊
息傳遞

姓 名：謝謹暄

關 鍵 詞：黏液、腺毛、協調訊息

摘要

毛氈苔的捕食運動是黏液、腺毛(觸手)與葉片之間的協調動作。本研究歷經多年馴化毛氈苔的過程，並利用 3D 列印自造工具，整合高倍 USB 顯微鏡與樹莓派資訊系統後，得以觀察分析毛氈苔捕食運動的微細動作。結合先前對黏液特性研究的結果，從探討單根腺毛彎曲的機制，進一步多根腺毛捕食訊息的傳遞及與葉片形成消化區的各项特性。研究結果中關於黏液的特性有：1. 毛氈苔能立即偵測獵物是否為營養物質，2. 珠狀黏液會進行有絲與無絲斷裂。提出“腺毛彎曲機制模型”，說明腺毛柄部正面柄部簧片的功能與背面膨壓變化的作用。建立“傳遞營養物質訊息模型”解釋黏液、腺毛、葉片與形成消化區各部位間的協調性。利用創新方法(細鈎線塗抹法)可以全程觀測毛氈苔消化營養物質的過程，並將消化過程定義成四個階段的“毛氈苔腺毛的消化吸收過程”，最後利用食用色素更深入探討腺毛消化吸收的特性與葉面下傳導黏液的組織。

壹、研究動機

從國二暑假開始接觸並種植馴化毛氈苔^[-]，目前已進入第三個年頭。從調查毛氈苔在台灣分布的現況，觀察比較各種類的毛氈苔外型、種子形狀與捕食運動機制，隨後聚焦在黏珠的相關特性。由於我們查閱文獻中所提及毛氈苔的相關訊息已不足以解答在飼養與觀察過程中所得到的經驗，於是嘗試提出假設、設計相關實驗以求證文獻上付之闕如的黏珠性質、腺毛彎曲、捕食與消化等訊息，期對於毛氈苔腺毛彎曲機制與捕食訊息傳遞有更深入的了解。

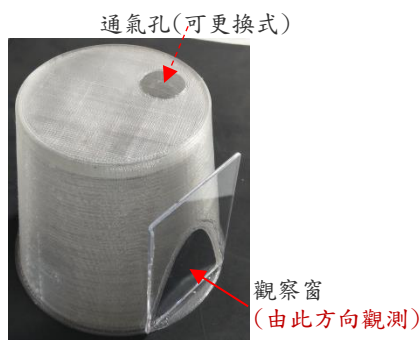
貳、研究目的

- 一、試證明毛氈苔珠狀黏液的特性(辨別養分、無絲斷裂)。
- 二、試提出與驗證毛氈苔腺毛彎曲的原理模型。
- 三、分析腺毛間傳遞捕食訊息的種類。
- 四、試探討營養訊息傳遞模型的應用性與特殊性。
- 五、試利用色素探討腺毛消化吸收的特性與葉面下傳導黏液的組織。

參、研究過程

一、研究設備及儀器

- (一)硬體:3D 列印出的觀測杯與蓋、1600 倍 USB 數位顯微鏡(市售數位顯微鏡、3D 支架與座盤的整合)、複式顯微鏡。



圖一：觀測杯蓋照片



圖二：USB 數位顯微鏡的實際圖

藥品與器材：碳粉(取自雷射印表機)、粉狀魚飼料、各類色素、保麗龍、解剖刀具、細銅線、線寬規格表、3D 列印線材與設備。

- (二)軟體：TakeSnapshot 軟體(縮時攝影)、ImageJ 軟體(分析照片軟體)、FSViewer 軟體(瀏覽、編輯圖片)、小畫家、NetBeans(Java 開發工具)、VSFTP Server、FileZilla(傳送檔案)、VNC Server、VNC View。

二、研究方法

(一)文獻查閱：

1. 洛弗麗毛氈苔與寬葉毛氈苔在植物學的分類地位與特性如下：

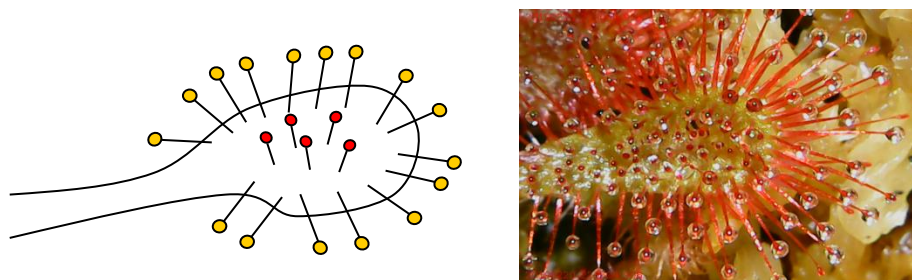
| | | |
|------|--|--|
| 名稱 | 中文名：洛弗麗(白花) 學名： <i>Drosera lovellae</i> | 中文名：寬葉毛氈苔 學名： <i>Drosera burmannii</i> |
| 分類地位 | 植物界/被子植物門/雙子葉植物綱/ 瓶子草目/茅膏菜科/茅膏菜屬 <i>/Drosera lovellae</i> | 植物界/被子植物門/雙子葉植物綱/ 石竹目/茅膏菜科/茅膏菜屬 <i>/Drosera burmannii</i> |
| 別名 | 洛弗麗茅膏菜 | 錦地羅、金錢草 |
| 外貌特徵 | 多年生草本，葉聚生成蓮座狀，葉片較長，上有明顯的紅色腺毛，頂端有黏珠，開花時，花序頂生或腋生，花瓣5裂，花期4-5月，會開白色小花。蒴果，種子多且小，外種皮具網狀脈紋。根狀莖短，具不定根。 | 一年生草本，容易開花及自花授粉，通常在早晨開花，約2-3小時授粉後，花就謝了，種子掉落會再長出小苗。葉聚生呈蓮座狀，直徑約1-3公分。捕蟲反應很快。陽光充足下，葉片和腺毛呈現紅色，不足時則呈綠色。 |
| 圖片 |  <p>全株</p>  <p>葉</p>  <p>根</p> <p>花</p>  | <p>全株</p>  <p>花</p>  |

2. 捕食運動：

食蟲植物生長在養份比較貧瘠的溼地，為了補充不足的養份，如氮與磷，會藉由演化而來的特殊運動，捕食昆蟲^[二]。一般會經過：引誘、捕捉、分解和吸收。毛氈苔是利用腺毛上黏珠所分泌物質引誘昆蟲，再用觸發運動捕捉昆蟲，最後分解吸收所需的養份。

3. 腺毛：

根據植物學者研究，將外側較長的腺毛細分為三種^[五]，本實驗中僅簡化成外側腺毛(橙色標明)與內側腺毛(紅色標明)。事實上外側腺毛有3到4層且不等長。內側腺毛分佈在葉片中間，有很多層且不等長，內、外側僅是方便實驗對照稱說。



圖三 內、外側腺毛的示意圖與實照圖

4. 消化：

消化(Digestion)^[三]是機體通過消化管的運動和消化腺分泌物的酶解作用，使大塊的、分子結構複雜的食物，分解為能被吸收的分子結構簡單的小分子化學物質的過程。消化可以分為細胞內消化和細胞外消化，前者如單細胞生物草履蟲，後者則藉由消化管與消化腺進行。

但如本文中毛氈苔或捕蠅草、豬籠草之類的食蟲植物，可以利用光合作用來產生自體所需食物的。其捕捉獵物並加以消化的原因並不像一般動物為了生長所需能量及碳元素，而是為了攝取必要的營養素(特別是氮和磷)，這些營養素在其原生酸性沼澤地是很不容易取得的。

這裡我們論及「毛氈苔消化作用」就是指「分子結構較複雜的獵物被毛氈苔的黏液分解為能被其吸收的分子結構簡單的小分子化學物質」

5. 吸收：

植物的吸收作用指根系對水分和無機鹽(氮、磷、鉀)的吸收^[四]。

6. 先前的研究成果概述：

- (1)當照射陽光時，黏液(黏珠)的大小具規律性變化^[五]，上午7點至下午2點逐漸變小，且約中午時段變小最明顯。約從下午4點至隔日清晨4點逐漸變大。此黏珠大小變化主要是受熱的影響後效果較為明顯。
- (2)吸附獵物的黏液經固化後有利於傳導外力以進行腺毛彎曲。
- (3)已用數學公式證明黏珠間會利用表面張力進行串接現象，使在最小表面積下有較多的黏液分布，提高捕食成功的機會。

(二)資料取得方式：(設計 Java 程式放入樹莓派中，整合後可以從筆電觀測)

1. 將毛氈苔放入觀測杯內，調整顯微鏡後，設定每 2 分鐘(或適當間隔)拍攝一次照片，並啟動縮時攝影軟體。
2. 先將針尖置入觀測拍攝鏡頭內並固定。再將飼料沾到針尖，移入毛氈苔碰針尖上的飼料。
3. 取得照片，輸入 ImageJ 軟體，分析後得到數據資料。



圖四 TakeSnapshot 軟體執行畫面

(三)測距方法：

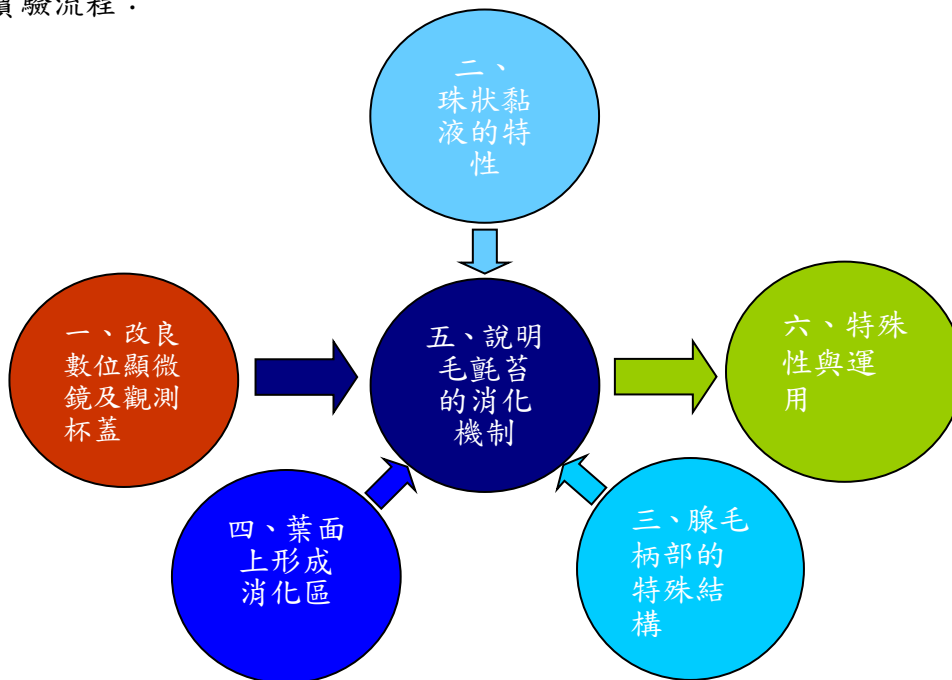
保持“待測距離(x)及已知長度(h)”均需與“拍照方向”垂直，並在顯微鏡放大率不變下，公式如下：

$$\frac{\text{待測距離}(x)}{\text{已知長度}(h = 0.20 \text{ mm})} = \frac{\text{待測距離的照片pixel數}(a)}{\text{已知長度的照片pixel數}(b)}, \text{ 則 } x = 0.20 \times \frac{a}{b} \text{ mm}$$

待測距離(x)及已知長度(h)須用繪圖軟體合併在同一張圖後。再利用 ImageJ 軟體的功能，測得 a/b，就可以得到待測距離(x)。

(四)毛氈苔的栽培：2018 年 3、4 月間收集的洛弗麗毛氈苔種子，置於水苔上使其發芽。同年 6、7 月間，將長出的小苗分盆，並以腰水法種植。寬葉毛氈苔則移植母盆旁邊的新生小苗，同樣以腰水法種植。

三、實驗流程：



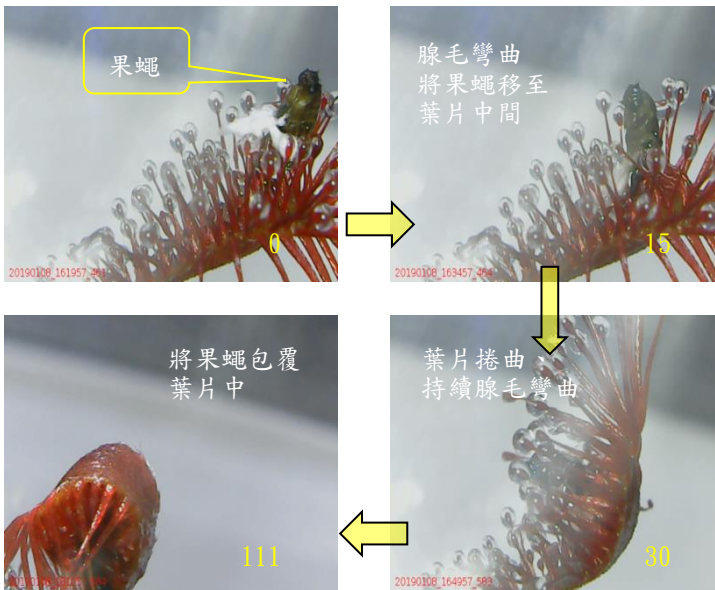
實驗 1-1：黏珠能出感應是否為營養物質

說明：腺毛上的黏液可以牽制獵物的行動，黏珠能即時感應出否為營養物質嗎？

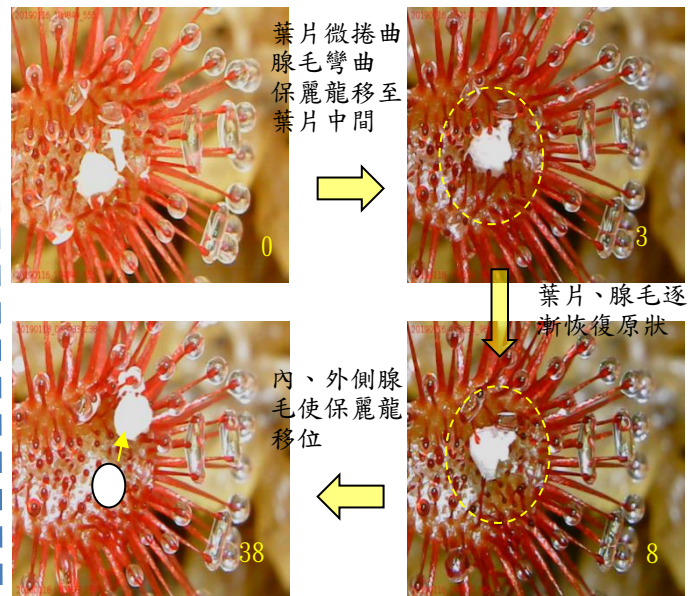
步驟：

1. 將洛弗麗毛氈苔置於觀測台上；調整顯微鏡後並啟動縮時攝影軟體。
2. 將死掉的果蠅放置在內外側腺毛之間，觀察記錄捕食運動。
3. 將保麗龍切成如果蠅大小，重複步驟 1、2，比較差異，並討論。

結果：1. 果蠅：



2. 保麗龍：



討論：

1. 將兩種情況列表比較，如下：

表 1-1 毛氈苔捕食果蠅與保麗龍的比較表

| | 步驟 1 | 步驟 2 | 步驟 3 |
|----------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------|
| 果蠅 (營養物質) | 腺毛彎曲 將果蠅移至葉片中間 | 葉片捲曲 腺毛持續彎曲 彎曲腺毛數量增加 | 將果蠅包覆葉片中 開始進行消化作用 |
| 時間 | (15 mins) | (30 mins) | (111 mins) |
| 保麗龍 (非營養物質) | 葉片微捲曲 腺毛彎曲 將保麗龍移至葉片中間 | 葉片、腺毛逐漸恢復 原狀 | 內、外側腺毛使 保麗龍移位 |
| 時間 | (3 hours) | (8 hours) | (38 hours) |

2. 在步驟 1 中，將兩者物質移至葉片中間的速率差很大(15mins : 180mins)。在步驟 2 中，是“營養物質”時，葉片持續捲曲、腺毛彎曲數量增多。是“非營養物質”時，則腺毛逐漸恢復原狀。可見在 15 分鐘內已經能感應出是否為營養物質，甚至感應時間有可能有更短。在步驟 3 中，我們一直在推測“毛氈苔使保麗龍移位”是刻意的嗎？

3. 因此又設計另一個實驗。將保麗龍放置在外側腺毛上。結果如下：

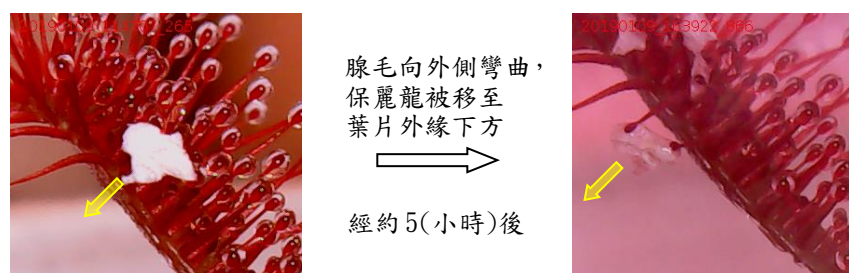


圖 1-1.1 外側腺毛捕食保麗龍

腺毛不僅沒有內彎將保麗龍送至葉片中間，而且是外彎將保麗龍移至葉片外緣的下方。保麗龍與果蠅重量相當，不可能利用重力將腺毛下壓而彎曲的。所以毛氈苔是會刻意外移“非營養物質”。

4. 因此，毛氈苔對“非營養物質”會先產生腺毛彎曲、葉片捲曲的觸發運動，但不會產生更進一步的捕捉動作及消化作用。所以黏珠上的細胞群體可以分辨獵物是為營養物質後，再產生捕捉動作及消化作用。那何時才會分泌大量的分解酵素呢?推論是當毛氈苔產生消化作用時。若能在消化作用中取得黏液，就能對其中的分解酵素進行分析及研究。
5. 實驗後檢查保麗龍表面無均損壞及溶解的現象。

實驗 1-2：黏液進行有絲斷裂與無絲斷裂

說明：在捕食運動的過程中，毛氈苔演化出怎樣的管理與運用這些黏液呢?一般談到對毛氈苔黏液^[8]的印象就是很“黏”、可以拉出很長的細絲^[5]，本實驗稱為“有絲斷裂”。但經我們觀察發現，有時黏液會行無法拉出細絲的斷裂，實驗中稱為“無絲斷裂”，為此現象設計實驗，比較這兩者的差異。

步驟：

1. 將洛弗麗毛氈苔置於觀測台上；調整顯微鏡後並啟動縮時攝影軟體。把銅線一端彎曲，使銅線容易接近單顆黏珠，如右圖 1-2.1。
2. 使彎曲處輕觸黏珠，觀察記錄黏液的吸附過程及何時產生觸發運動。
3. 彎曲處沾上粉狀魚飼料後，再輕觸黏珠，觀察記錄黏液的吸附過程及何時發生觸發運動，並討論之。



圖 1-2.1 黏液與銅絲

結果：

1. 無絲斷裂

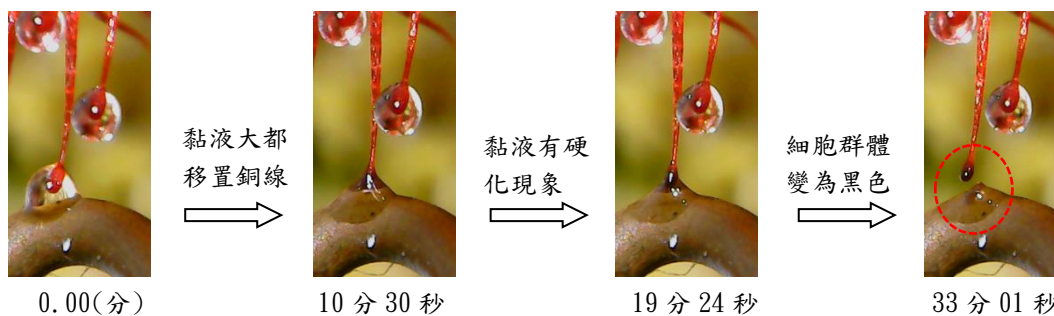
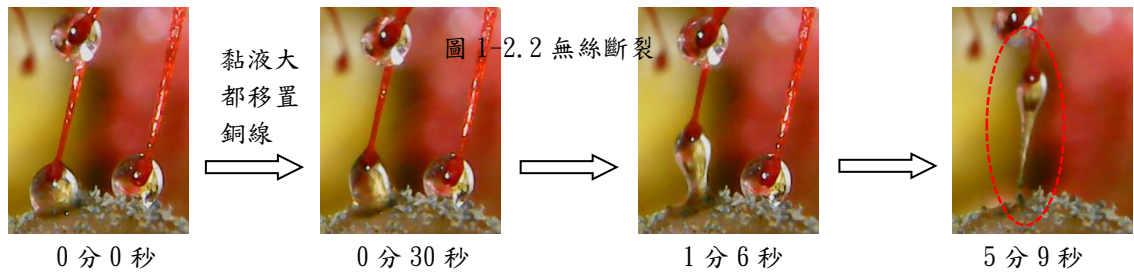


圖 1-2.2 無絲斷裂

2. 有絲斷裂



討論：

圖 1-2.3 有絲斷裂

1. 無絲斷裂與有絲斷裂的比較如下：

表 1-2.1 無絲斷裂與有絲斷裂的比較表

| | 接觸面 | 黏液 | 細胞群體 | 時間 | 發生時機 | 腺毛彎曲 |
|------|-------------|------------------|----------|---------------|-------------|------|
| 無絲斷裂 | 光滑 無養份物質 | 有硬化現象 大部份移置物體 | 變成 黑色 | 較長 約 33 分鐘 | 兩黏液 發生碰撞 | 發生較慢 |
| 有絲斷裂 | 粗糙 有養份物質 | 無硬化現象 大部份留置腺毛 | 未變 黑色 | 較短 約 5 分鐘內 | 獵物 碰到黏液 | 發生較快 |

2. 在多次觀察中，在腺毛彎曲前，細胞群體下方明顯變亮。推論有兩種可能：

(1) 腺毛又分泌新的黏液

(2) 產生酵素活化黏液之後，再行無絲斷裂，斷裂後依然可以產生黏珠。

由此現象推論“黏液中的水份是可以被毛氈苔自己管控的”。

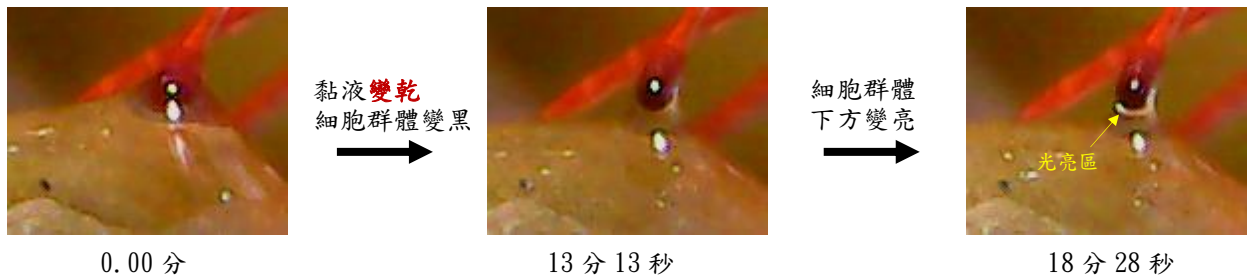


圖 1-2.4 無絲斷裂的斷裂面

3. 分布在腺毛前端的黏液，除了捕食用途之外，毛氈苔應該有一套管理機制來控制黏液的分配與使用，而“無絲斷裂”只是其中的一種方式，用於碰到“無養分”的物質或兩珠狀黏液相碰必須分開時。

實驗 2-1：腺毛柄部的特殊構造

說明：出現營養物質而產生觸發運動時，腺毛柄部如何由膨壓作用^[4]產生彎曲呢？

步驟：

1. 將毛氈苔置於一天中至少有 4 小時陽光照射之處，約 3-4 星期，直到長出有紅色腺毛的新葉^[3]。
2. 調整顯微鏡放大倍率，觀察記錄葉片上腺毛正面與背面外觀。
3. 拍照與紀錄測量大小。

每日照射約
4hr 陽光，腺
毛柄部會呈
紅色



未照射陽光
腺毛柄部呈
透明色

圖 2-1.1 腺毛柄部顏色

結果：

1. 腺毛正面與背面的結構：

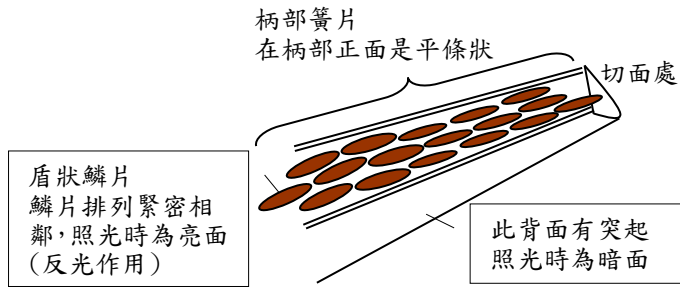


圖 2-1.2 腺毛柄部 示意圖

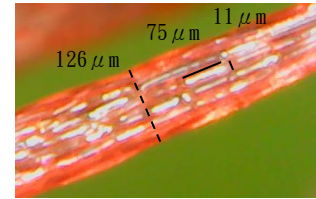


圖 2-1.3 腺毛柄部 正面實照圖

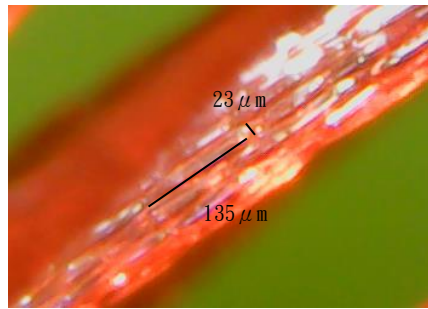


圖 2-1.4 腺毛正面的柄部簧片紋路

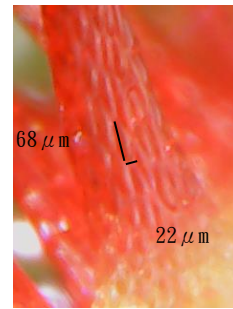


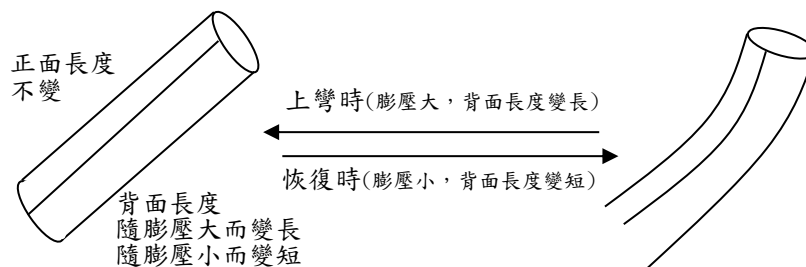
圖 2-1.5 腺毛背面柄部紋路

2. 表 2-1 腺毛正面與背面的結構比較：

| | 紋路的表面 | 長度 | 寬度 | 分部情況 |
|--------------------|------------|-------------|---------------|-------------|
| 正面的柄部紋路 (柄部簧片) | 平面狀 有光澤 | 約是背面 的兩倍 | - | 緊密排列 鱗片狀 |
| 背面的柄部紋路 (有膨壓變化) | 圓弧狀 無光澤 | - | 約與正面 寬度約相同 | 緊密排列 突起狀 |

討論：

- 當腺毛呈紅色時，有如被染色一般，才能較清楚觀測到上述構造。
- 毛氈苔的外側腺毛正面，呈長條平面狀部分，上有鱗片狀構造分佈。當平面照光時，鱗片有光澤，寬度約 10-25 μm。經查閱文獻，此為“盾狀鱗片” (peltate scales)^[6]，在本實驗中將此長條狀平面的構造命名為“柄部簧片”。
- 為何提出此結構稱為“柄部簧片”？我們假設其功能可能類似彈簧片，當發生形變時，它的長度、寬度卻不變；而另一側(背面、朝下面)是可產生膨壓而變長。當膨壓變大時，彈簧片開始向上彎曲，整個腺毛就向上彎曲。反之，整個腺毛也可以回復原來的直線狀態。盾狀鱗片的功能是可防止當平面彎曲時，發生強度不足而斷裂。



8 圖 2-1.6 柄部彎曲原理圖

- 承上推論出：毛氈苔腺毛絞鏈區(hinge zone)^[7]，也就是腺毛彎曲處，它的背面是“產生膨壓較大”或說是“可以改變膨壓”的地方。
- 柄部正面構造圖(如右圖)：柄部與黏液相接處應是特殊構造，其黏液的附著力較小。柄部簧片為平面狀而簧片上有盾狀鱗片的分布。

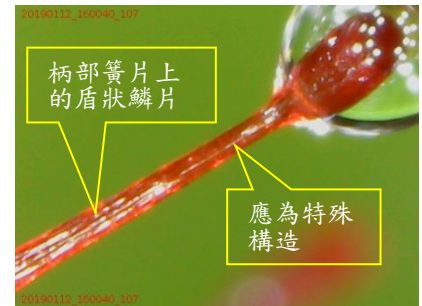


圖 2-1.7 毛氈苔線毛柄部圖

實驗 2-2：柄部簧片模型證明實驗(一)

說明：如何證明柄部簧片具有協助腺毛彎曲的功能。
設計實驗利用觸發外側腺毛運動來證明。

步驟：

- 將洛弗麗毛氈苔置於觀測台上；調整鏡頭對準最外層腺毛基部的正上方(俯照)後，啟動縮時攝影軟體。
- 用粉狀魚飼料來觸發最外層腺毛使其彎曲。
- 測量柄部簧片在彎曲過程中，其絞鏈區(彎曲處)的寬度是否有變化。

結果：

1.

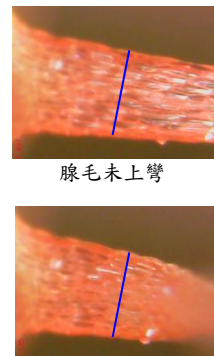
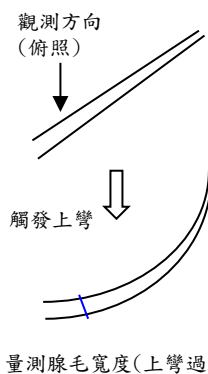


圖 2-2.1 俯照腺毛寬度的示意圖 及 實際拍照圖

2. 數據與處理

表 2-2.1 腺毛寬度與時間的資料

| 時間(秒) | 0.0 | 65.0 | 95.0 | 110.0 | 121.0 | 155.0 | 215.0 |
|--------|-----|------|------|-------|-------|-------|-------|
| 寬度(μm) | 388 | 381 | 381 | 377 | 388 | 385 | 388 |

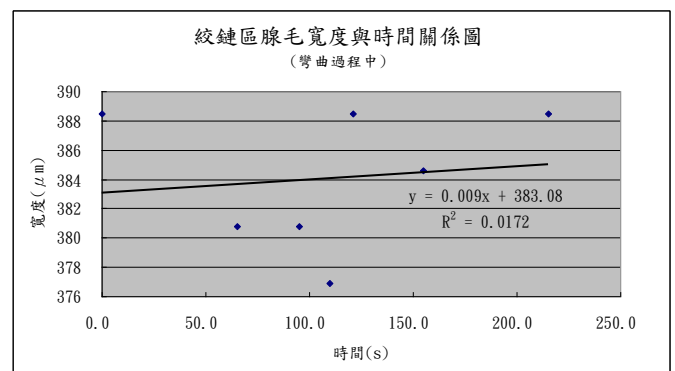


圖 2-2.2 絞鏈區腺毛寬度與時間的關係圖

討論：

- 在彎曲過程中，俯照下的柄部寬度幾乎無變化。
- 並觀察到盾狀鱗片呈交錯分布，在彎曲過程中盾狀鱗片相互卡住，這樣的

彎曲正面，可避免任何一處發生過度彎曲而斷裂。

3. 腺毛彎曲情形與我們推論的模型“柄部簧片在彎曲過程中的寬度不變”相吻合。但因解析度不足，無法測出盾狀鱗片的厚度(高度)。
5. 彎曲的腺毛依然可以分泌黏液，須進一步觀測彎曲過程中腺毛的厚度是否增大。

實驗 2-3：柄部簧片模型證明實驗(二)

步驟：

1. 將洛弗麗毛氈苔置於觀測台上；調整鏡頭對準最外層腺毛基部的側面後(側照)，並啟動縮時攝影軟體。
2. 用粉狀魚飼料來觸發最外層腺毛使其彎曲。
3. 測量柄部在彎曲過程中其厚度是否有變化。

結果：

- 1.
- 1

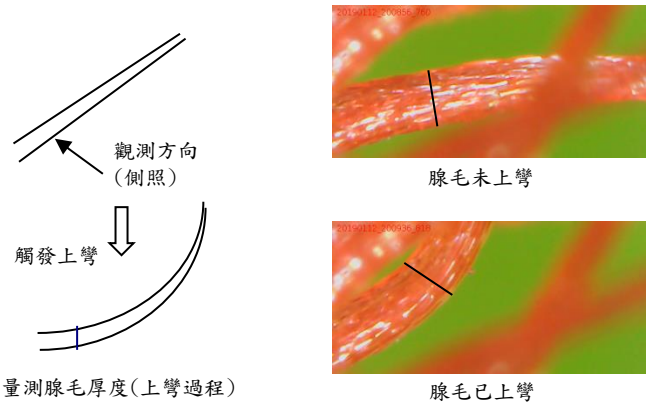


圖 2-3.1 側照腺毛厚度的示意圖 及 實際拍照圖

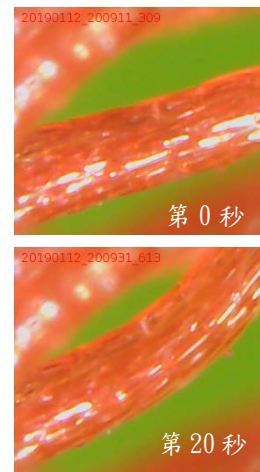


圖 2-3.2 側照快速彎曲

2. 數據與處理

表 2-3.1 腺毛寬度與時間的資料

| 時間 (秒) | 0.0 | 1.0 | 5.0 | 6.0 | 10.0 | 15.0 | 18.0 | 20.0 |
|---------|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|
| 寬度 (μm) | 212 | 214 | 218 | 218 | 215 | 217 | 218 | 217 |

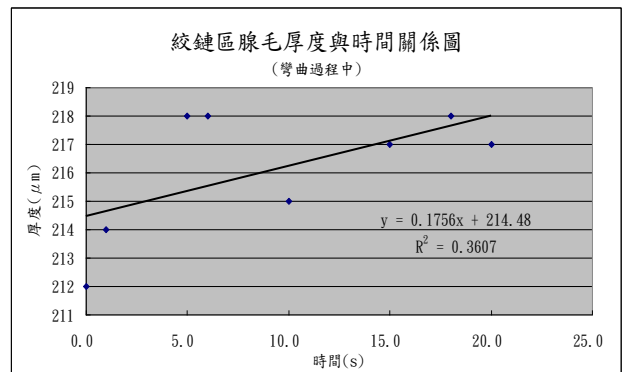


圖 2-3.3 絞鏈區腺毛厚度與時間的關係圖

討論：

1. 在彎曲最快的 20 秒內，腺毛厚度增加了 2-3%。
2. 拿塑膠軟管與腺毛相比，前者彎曲過程中彎曲處的正、背面均會凹陷。從實驗觀測得知，腺毛彎曲處的正、背面均未凹陷，且腺毛厚度還明顯變大。
3. 我們用“正面柄部簧片不變”與“柄部背面膨壓變大”兩者的相互作用說明“毛氈苔腺毛彎曲的效果”：若膨壓變大僅集中在柄部的背面時，更

可產生較快彎曲的效果。

4. 彎曲腺毛均未凹陷，輸導組織也不會受阻斷，依然可以繼續輸導黏液。
5. 進一步推論“腺毛彎向葉片外側，只要背面柄部膨壓變小，就可以造成向下(或另一側)彎曲”。(設平時靜止時膨壓為P，當P變大則腺毛內卷、當P變小則外彎)

實驗2-4：腺毛彎曲時，膨壓作用所須的水份來自何處？

說明：從一份文獻^[5,7]上得知：腺毛彎曲的作用是由腺毛內的水份移動所引起的。這份期刊為了解釋D. glanduligera毛氈苔中的snap-tentacles(彈射觸手，就是我們稱的腺毛)能在1秒內快速彎曲，是由於其特殊的“彈射觸手”中的水份的移動。然而洛弗麗毛氈苔雖無“彈射觸手”的構造，那麼腺毛彎曲所須水份是來自何處？

步驟：

1. 將洛弗麗毛氈苔置於觀測台上；調整鏡頭對準最外層腺毛基部的正上方後(俯照)，並啟動縮時攝影軟體。
2. 將少許碳粉灑在黏液上，用來觸發腺毛使其彎曲。
3. 測量柄部簧片在彎曲過程中，寬度是否有變化。
4. 調整鏡頭對準最外層腺毛基部的側面後(側照)，並啟動縮時攝影軟體。
5. 將少許碳粉灑在黏液上，用來觸發腺毛使其彎曲。
6. 測量柄部簧片在彎曲過程中，厚度是否有變化。

結果：

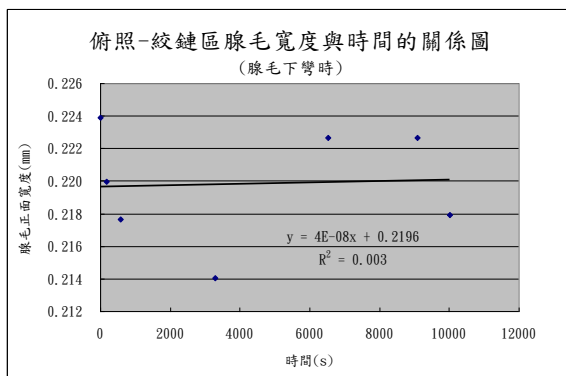


圖 2-4.1 俯照-鉸鏈區腺毛寬度與時間的關係圖

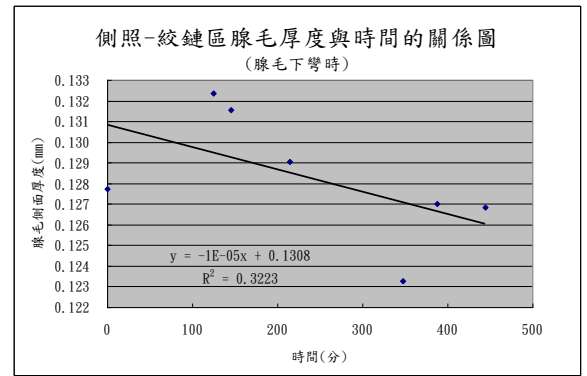


圖 2-4.2 側照-鉸鏈區腺毛厚度與時間的關係圖

討論：

1. 從圖形得知下彎腺毛的寬度幾乎不變，厚度略變小。結合實驗 2-3 後，可得的結論是：腺毛是可以內外彎曲的。內彎曲時近軸側(正面)長度保持不變，遠軸側(背面)長度變長；外彎曲時近軸側(正面)長度保持不變，遠軸側(背面)長度變短，如下圖 2-4.3。

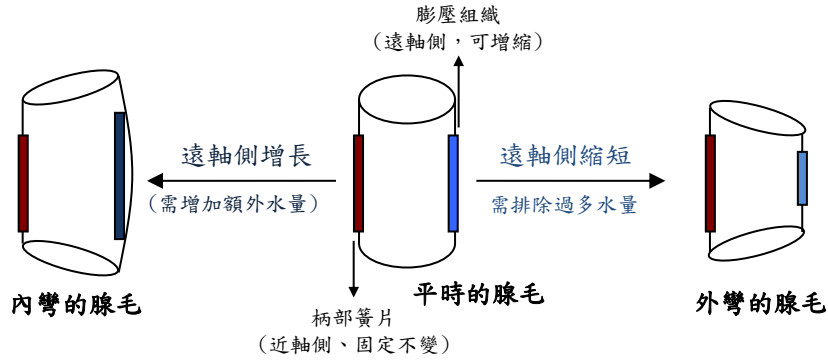
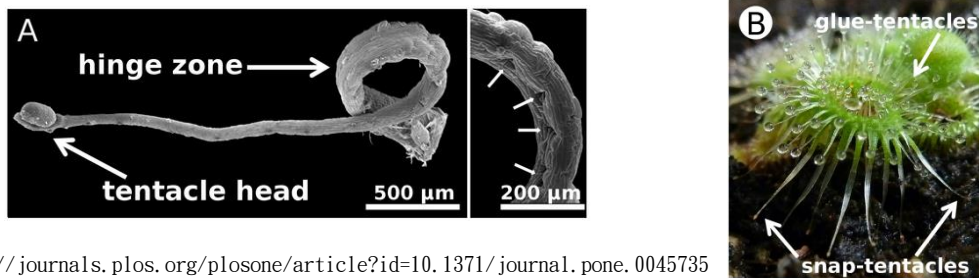


圖 2-4.3 毛氈苔的鉸鏈區腺毛彎曲原理示意圖

2. 腺毛可以向內蜷曲、向外彎曲，就須要“轉動支點”。以我們的觀點：較堅硬的盾狀鱗片就是這轉動支點(固定不變)。
3. 以平時腺毛的單位體積來看，向內彎曲時須要額外的水量增加體積，向外彎曲時須要排出水份才能減少體積。
4. 依此推論腺毛彎曲所須調節的水量(增加額外水量或排除過多水量)，應是透過腺毛基部與相連葉片一起作用。
5. 當灑下碳粉粉末的用意是模擬粉塵掉落在黏珠上的狀態。根據觀察，碳粉既不會使腺毛枯萎，也不是營養物質。可排除保麗龍的重量因素。
6. 此理論模型可以適當解釋文獻^[5,7]上所紀錄：腺毛彎曲處的正面其寬度不變。並與我們實驗結果一致。我們假設洛弗麗毛氈苔腺毛彎曲處的長度若再加大、加長一些(例如：*D. glanduligera* 毛氈苔特殊的觸手，正是比一般毛氈苔長很多，如圖 A、B)，或許彎曲至 180° 的所須的時間會再縮短。



<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0045735>

圖 2-4.4 *D. glanduligera* 毛氈苔的腺毛鉸鏈區

實驗3-1：腺毛彎曲的訊息傳遞流程

說明：捕食運動是許多腺毛協力彎曲動作的組合。腺毛之間如何傳遞觸發訊息呢？

步驟：

1. 將毛氈苔置於觀測台上；調整顯微鏡後並啟動縮時攝影軟體。
2. 以粉末狀飼料(營養物質)接觸一處外側腺毛使外側腺毛彎曲。
3. 觀察彎曲過程是否會碰撞到內側腺毛，並記錄其他腺毛何時彎曲。
4. 討論腺毛彎曲的訊息傳遞流程為何？

結果： 1. 照片與示意圖如下：

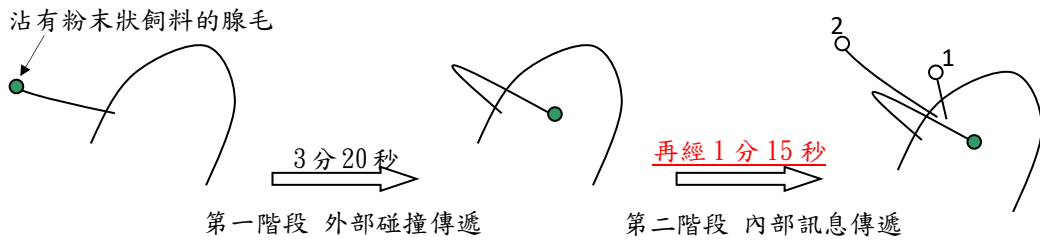
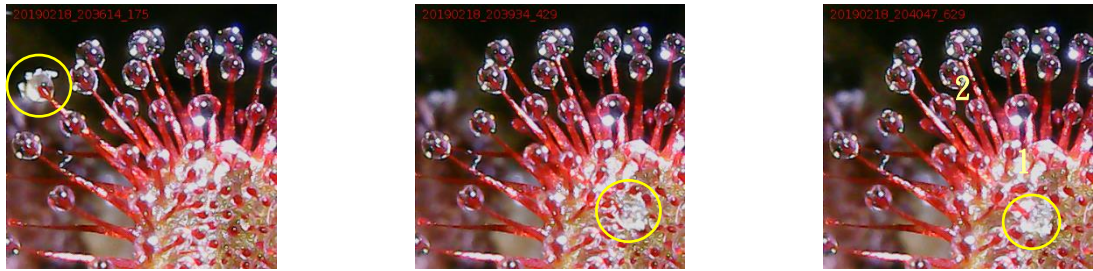


圖 3-1.1 彎曲訊息內、外部傳遞的說明圖

2. 根據實驗觀察，我們將彎曲訊息傳遞分成兩個階段。第一階段是沾有粉末狀飼料的腺毛在彎曲過程中，其柄部會碰撞到其他腺毛的黏珠(外部碰撞傳遞)。第二階段是粉末狀飼料到達葉片中間後，位置1的腺毛先彎曲，位置2的腺毛再彎曲(內部訊息傳遞)。且位置1與位置2的腺毛在第一階段中皆未有物理碰撞。並且沾有粉末狀飼料的彎曲腺毛、位置1與位置2的腺毛皆是在同一側。

討論：

1. 在第一階段中，因腺毛間呈交錯排列，當外側腺毛彎曲時柄部可以碰撞較內層腺毛的黏珠，在碰撞中把此訊息傳遞出去(外部碰撞傳遞)。
2. 在第二階段中，未碰撞的腺毛是由較內側(位置1)的腺毛先彎曲，較外側(位置2)的腺毛再彎曲。因為無任何碰撞所以推論是由毛氈苔內部訊息傳遞有關(內部訊息傳遞)。
3. 假設此訊息的產生與在葉片中間的營養物質有關，因而設計下列實驗。

實驗3-2：由葉片中心發送彎曲訊息嗎？

說明：若阻斷葉片中間區域接受營養物質，仍會有第二階段的訊息傳遞嗎？

步驟：

1. 將毛氈苔置於觀測台上；調整顯微鏡後並啟動縮時攝影軟體。
2. 取適當大小的保麗龍覆蓋葉片中間的內側腺毛。
3. 待靜置約1小時後，以粉末狀飼料來觸發一根外側腺毛使其彎曲。
4. 當阻隔葉片中心接受營養物質，觀察是否有外側腺毛接受到訊息而彎曲。
5. 討論彎曲訊息是葉片中心產生的嗎？

結果：

1. 實驗約1hr後，葉片上的腺毛運動已很緩慢，如實驗1-1的結果。

- 沾有粉末狀飼料的彎曲腺毛經物理碰撞到另一根腺毛並傳遞彎曲的訊息（第一階段）。
- 因葉片上有保麗龍阻擋，第一階段的腺毛無法達葉面中間，時間約 5 分鐘。
- 再經 20 分鐘後，在已彎曲腺毛基部附近的兩根腺毛(同側腺毛)依然進行彎曲動作(第二階段)。

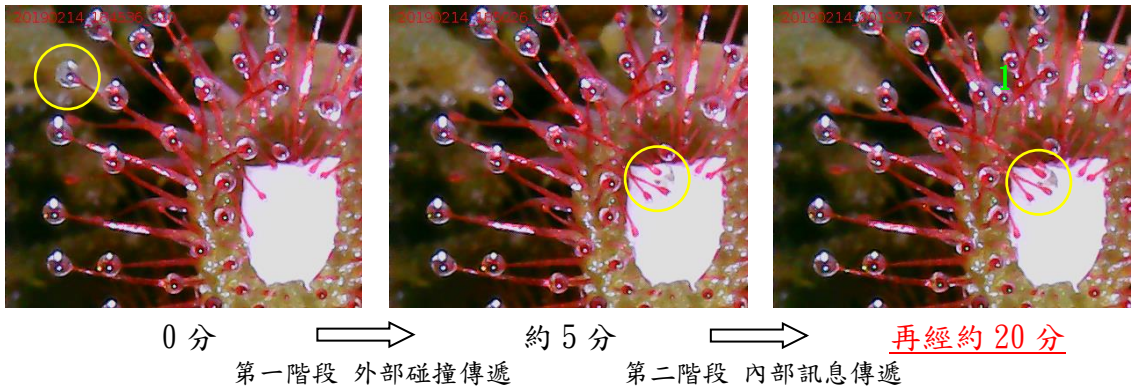


圖 3-2.1 阻斷葉面中心接受營養物質

討論：

- “鄰近線毛仍會彎曲”。推論：訊息可由已彎曲腺毛的基部傳遞給附近腺毛，而產生觸發運動。但與實驗 3-1 比較，第二階段內部訊息的傳遞時間較久，可能是兩種傳遞訊息模式分別作用，一是“彎曲腺毛傳遞給基部附近的腺毛”，另一是“由葉片中心傳遞彎曲訊息”，而後者需另外設計實驗驗證。

表 3-2.1 : 實驗 3-1 與 3-2 的階段時間比較

| | 第一階段時間(分) | 第二階段時間(分) | 時間比值 |
|--------|-----------|-----------|------|
| 實驗 3-1 | 3 分 20 秒 | 1 分 15 秒 | 2.8 |
| 實驗 3-2 | 約 5 分 | 約 20 分 | 0.25 |

實驗 3-3：形成捲葉消化區

說明：先前我們實驗歸納出“當葉片中心上的物體被彎曲的外側腺毛下壓或營養物質本身的重力下壓，產生垂直葉片的正向力時，葉片上的感應區會接受觸發訊息，葉片就發生捕食運動的捲葉現象”。也就是說，捕到大蟲時，就會發生“捲葉現象”（如實驗 1-1）；捕到蟲太小時(如粉狀魚飼料)，不能產生足夠正向力，就沒有捲葉現象。但此實驗將對上述結果做修正。

步驟：

- 將毛氈苔置於觀測台上；調整顯微鏡後並啟動縮時攝影軟體。
- 以粉末狀飼料僅接觸一根外側腺毛使其彎曲。
- 觀察是否發生捕食運動的捲葉現象。
- 又以粉末狀飼料接觸二根及多根外側腺毛(左、右側)，重複步驟 2、3。

5. 步驟 1~4 各重複 5 次，共 10 次。
6. 討論何種情況下才會產生捕食運動的捲葉現象。

結果：

1. 依觀察毛氈苔對營養物質的反應，我們分成三種程度：



原狀態 程度一：僅腺毛彎曲 程度二：部份葉片捲曲 程度三：葉片全部捲曲

圖 3-3.1 定義捲葉的三種程度

程度一：僅一根或數根腺毛彎曲，之後恢復原狀態，不會有葉面捲曲的現象。

程度二：腺毛彎曲後，仍有部份葉面捲曲，之後恢復原狀態。

程度三：葉面捲曲。葉面恢復後，腺毛已折彎，無法復原呈筆直狀。

表 3-3.1 接觸點與捲葉三種程度的比率

| | 程度一 | 程度二 | 程度三 |
|-------------------|----------|----------|-----------|
| 僅接觸一根 (單一區域) | 60%(3 次) | 40%(2 次) | - |
| 接觸二根及多根 (多個區域) | - | - | 100%(5 次) |

2. 僅使一根外側腺毛彎曲，較不會發生捲葉現象。
3. 若使二根或二根以上外側腺毛彎曲時，較容易發生捲葉現象。

討論：

1. 從實驗得知，在無外來正向力作用在葉片中心上時，依然會產生捕食運動的捲葉現象。先前“正向力的觀點”就無法說明本實驗的現象。
2. 葉片中心有黏液團且有較高濃度的營養物質時，勢必有很多腺毛參與彎曲活動。
3. 僅一處外側腺毛彎曲，較不會發生捲葉現象。並且經一段時間後，腺毛仍可恢復至原狀。因葉片未或部份捲起，我們稱為形成“平面消化區”。可以用來觀察毛氈苔消化過程的細部作用及取樣的工作。
4. 當發生捲葉現象時，我們就稱為形成“捲葉消化區”。經一段時間後葉面可恢復至原狀，但許多腺毛已被折彎，觀察它們都不會再進行觸發運動。
5. 我們推測可能是柄部簧片上的盾狀鱗片在捲葉時形變太大而被破壞了。

實驗3-4：消化過程中營養物質的訊息傳遞

說明：針對實驗 3-2 的疑點(內側腺毛是否會將營養訊息傳至外側腺毛而觸發彎曲運動)，我們設計扁形的假昆蟲來進行探討。

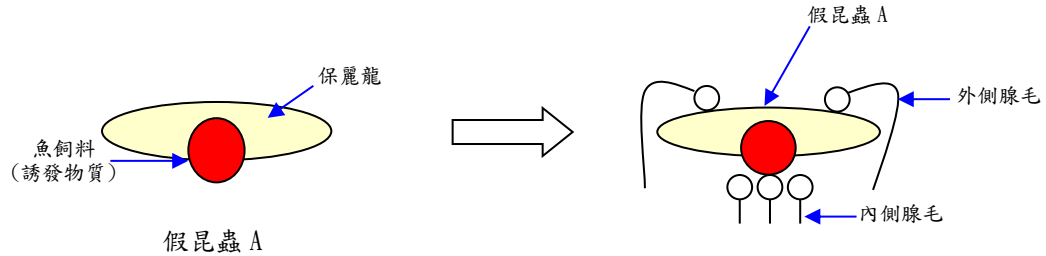


圖 3-4.1 假設圖：內側腺毛會將營養訊息傳至外側腺毛

步驟：

1. 將洛弗麗毛氈苔置於觀測台上，調整顯微鏡後並啟動縮時攝影軟體。
2. 將保麗龍切成約 $1.5 \times 1.5 \times 0.5$ mm，將小顆粒魚飼料用飯米膠黏在保麗龍下方中央處(如假昆蟲 A)。將假昆蟲 A 放入葉片中間，如下圖。
3. 觀察內側腺毛與外側腺毛的觸發運動，並討論。

結果：外側腺毛會彎曲，並會有捲葉現象。

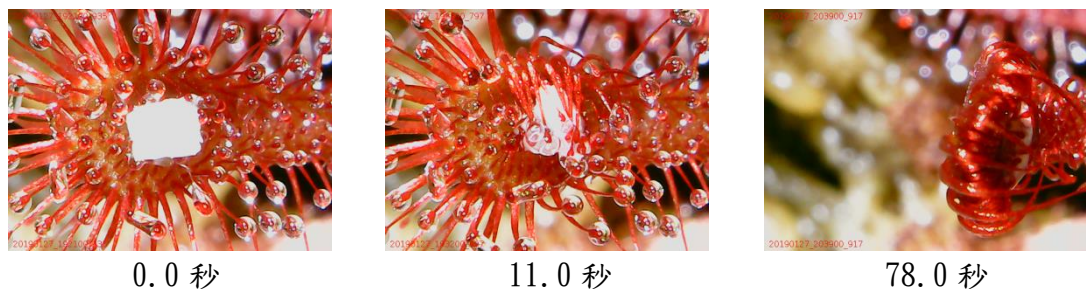


圖 3-4.2 內側腺毛會將營養訊息傳至外側腺毛的時間圖

討論：

1. 當假昆蟲 A 直接放在葉片中間時，最外側腺毛無物理接觸，也無營養物質的訊息；而內側腺毛有物理接觸，也有營養物質的訊息。
2. 從實驗得知，外側腺毛依然接受到彎曲訊息。所以內側腺毛是可以將訊息傳至外側腺毛的。
3. 綜合實驗 3-2 的結果，外側腺毛可以由腺毛基部傳遞訊息給附近的外側腺毛，用意是腺毛間互助捕抓獵物。當獵物被彎曲腺毛的移至葉片中間時，內側腺毛可以傳遞訊息給外側腺毛，目的在困住獵物後進入消化作用。

實驗 4-1：打開毛氈苔的消化過程

說明：毛氈苔的捕食運動是為了從變形葉中消化吸收來自外界昆蟲的營養物質。

消化過程往往被捲曲的葉面包覆，其過程總是神秘地進行。消化結束後葉面才會再張開。如何打開最神秘的地方，方能獲得更多有用的知識加以解密。查閱文獻得知達爾文曾餵食蛋白，又有學者曾以食用色素探討狸藻的消化途徑^[8]。而我們要面臨難處有 1. 消化時腺毛彎曲，葉面捲曲時，顯微鏡的鏡頭不易對焦 2. 需避免過多腺毛產生訊息傳遞 3. 如何使色素進入毛氈苔消化過程。首先，為了觀察染色結果，將紅色腺毛的洛弗麗毛氈苔改用半透明腺毛的寬葉毛氈苔。檢視之前的實驗結果，發現平面消化區的內腺毛可能是我們解密的入口。再則開始逐步縮小魚飼料的大小(約 2mm、約 0.5mm、配製成溶液)，又想出了用細釣魚線沾物質(熟雞蛋白、熟雞蛋黃、色素……)，直接塗在內腺毛的方法即可控制觸發運動的範圍。

步驟：

1. 調整數位顯微鏡對準葉片中的內腺毛。
2. 以約 2 公分長的細釣魚線一端，沾取魚飼料粉末放在數位顯微鏡視野內。
3. 啟動縮時攝影軟體，紀錄實驗結果。
4. 依序沾取自製魚飼料液體(0.2g/3ml 水)、純水、熟蛋白、熟蛋黃，重複步驟 1-3。並討論之。

結果：

表 4-1.1 魚飼料的大小與消化過程的關係

| 魚飼料的大小 | 說明 | 黏液 | 圖片 1(開始) | 圖片 2(過程中) |
|---------|----------------------------|----|--|---|
| 約 2mm | 產生觸發運動(約 20 根左右)，清楚記錄消化過程。 | 變多 |  |  |
| 約 0.5mm | 同上(約 20 根左右內腺毛)。 | 變多 |  |  |

| | | | | |
|------------|------------------------|----|---|--|
| 配溶液， 塗抹 | 同上(約 5 根左右內 腺毛)。 | 變多 |  |  |
| 塗抹純水 | 同上(約 2 根內腺 毛)。 | 變少 |  |  |
| 熟蛋白 | 同上。 | 變多 |  |  |
| 熟蛋黃 | 同上。 | 變多 |  |  |

討論：

1. 隨著食物體積變小，所觸發的腺毛數目變少。僅內腺毛接觸食物亦是消化分解食物。
2. 如何在平面消化區上引發“外腺毛”參與消化過程，只需要用細鈎線塗在“多處”葉片中央的內腺毛就可以使外腺毛參與活動。
3. 細鈎線塗抹餵食法可以觀測到平面消化區腺毛的活動情形，如此，我們等於打開毛氈苔消化過程的神祕處，而且控制了消化過程的干擾因素——觸發運動(exp 1-1)。因為內腺毛的彎曲明顯，運動距離卻不大，因此選為探索的入口，但體積比外腺毛小很多。
4. 文獻中指出達爾文曾以蛋白餵食，因此用此方法餵食細小的熟雞蛋蛋白(簡稱熟蛋白)與熟雞蛋蛋黃(簡稱熟蛋黃)，皆可以清楚記錄整個消化過程。
5. 蛋白中約含有 40 種不同的蛋白質^[9]，蛋黃含有脂肪酸與蛋白質等多種營養物質^[+]。蛋白與蛋黃皆是在黏液的串接區分解成小分子後，再吸收進入細胞群體。依消化酶的專一性來看，就可以用此方法誘發產生不同的消化酶，且在黏液串接區至黏液層(A-C 區)中取得。
6. 觀察營養物質被吸收的過程，將其分成四個階段：(1)腺毛釋出黏液(含消化酶)、(2)營養物質乳化漸成透明、(3)黏液表面張力減小而破裂、(4)腺毛

進行吸收養分(整體黏液常會有增減,即變大或變小的週期變化)。實驗定義為:“毛氈苔腺毛的消化吸收過程”,如下圖所示。

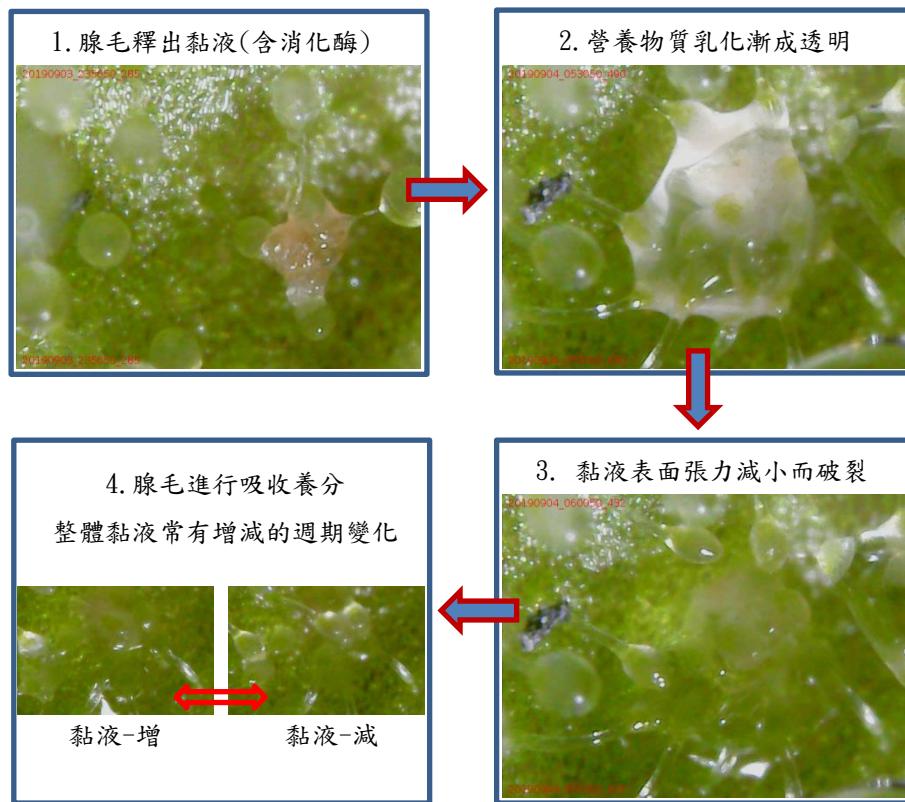


圖 4-1.1 腺毛的消化吸收四階段過程

7. 當以更微觀的角度來討論腺毛的“判斷外來物質是否為營養物質”與“觸發其他腺毛運動”的關係是:先判斷後觸發。根據下圖說明接觸的腺毛會先行吸回黏液,此時鄰近腺毛“未偏移”,之後黏液再度增加與鄰近腺毛“向右偏移”幾乎是同時發生。所以是先判斷是否為營養物質之後再傳遞訊息給鄰近腺毛,觸發其他腺毛進行捕食運動。

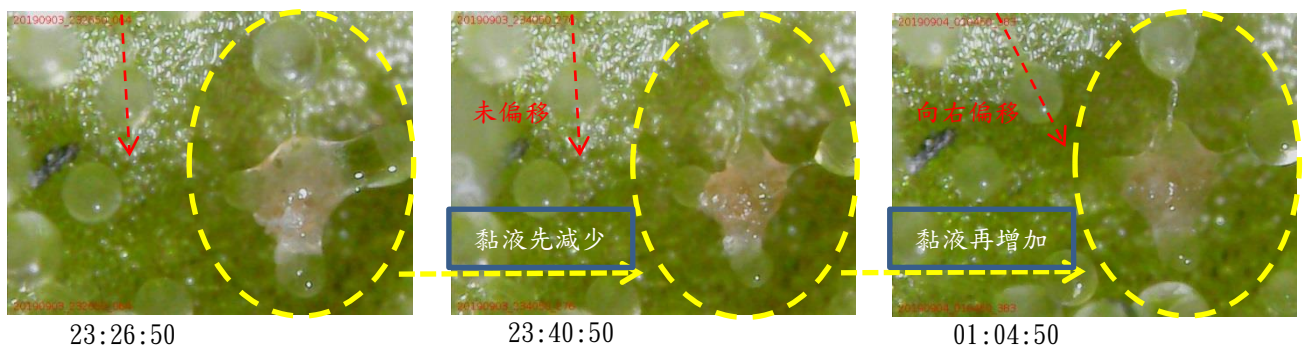
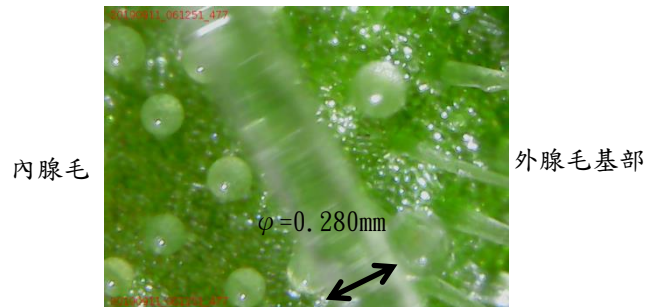


圖 4-1.2 腺毛的先判斷後觸發順序

8. 細釣魚線(直徑 $\varphi=0.280\text{mm}$)與寬葉毛氈苔的內腺毛(左側)，其右側為外腺毛的基部。



4-1.3 細釣魚線與寬葉毛氈苔的內、外腺毛大小比較

9. 將黏液增加記為正，黏液減少記為負；紀錄黏液增加至最大量及減少至最少量時間。繪製黏液增減週期變化如下：

| 時間 | 事件 |
|-------|-----------------|
| 23:26 | 魚飼料被三個黏珠黏住 |
| 00:28 | 附近腺毛內彎 |
| 01:10 | 內彎時回伴隨串接 |
| 01:42 | 內彎腺毛多數接觸到魚飼料 |
| 04:08 | 形成巨大串接黏液(浮空葉面) |
| 05:46 | 巨大黏液破裂掉落至葉面 |
| 09:16 | 葉面上黏液減少至最少量(0分) |
| 11:02 | 黏液增加至最大量(108分) |
| 12:46 | 黏液減少至最少量(-104分) |
| 14:12 | 黏液增加至最大量(76分) |
| 15:30 | 黏液減少至最少量(-78分) |
| 16:52 | 黏液增加至最大量(82分) |
| 18:34 | 黏液減少至最少量(-102分) |
| 19:14 | 黏液增加至最大量(40分) |
| 20:50 | 黏液減少至最少量(-96分) |

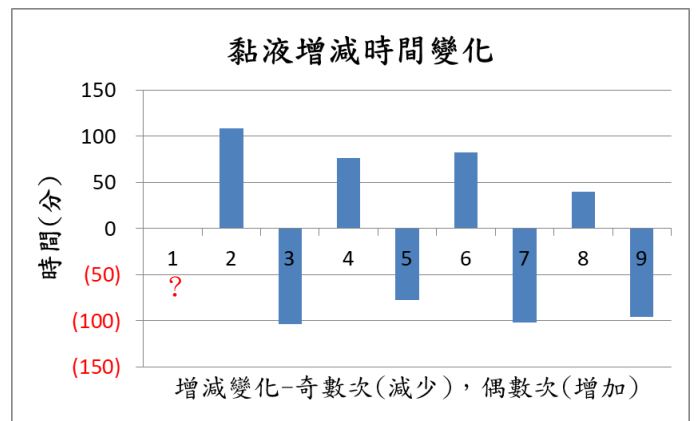


圖 4-1.4 比較黏液增減時間變化

- 黏液增加的時間有越來越短的趨勢。黏液增加的時間總和會小於黏液減少的时间總和，因為須吸回所有的黏液。
- 可以利用有黏液週期變化來確立毛氈苔正進行“消化吸收”。
- 目前尚未探討週黏液週期變化的原因。

實驗4-2：利用色素探索毛氈苔消化特性

說明：為了探討毛氈苔消化特性，將餵食不同色素，再歸納其特性。先以固體及液體為分類項目，再逐步擴大探討範圍。依下列實驗步驟餵食不同物質並觀察、記錄物質被消化的過程及填入餵食紀錄表中。

步驟：

- 配製適當溶液濃度或選擇適當顆粒大小的色素。
- 調整數位顯微鏡對準葉片中的內腺毛。
- 以約 2 公分長的細釣魚線一端，沾取餵食物質放在數位顯微鏡視野內。

4. 啟動縮時攝影軟體，紀錄實驗結果於餵食紀錄表中。
5. 討論並歸納消化吸收物質的特性。

結果：

1. 餵食紀錄表內容，如附件。
2. 各類消化說明如下(在此僅列出甲基藍、紅麴色素)：
 - a. 甲基藍的消化退色

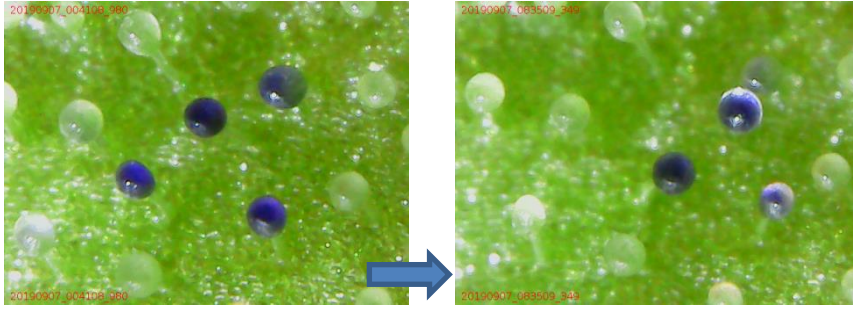


圖 4-2.1 使用甲基藍的消化退色

- b. 紅麴色素的消化退色

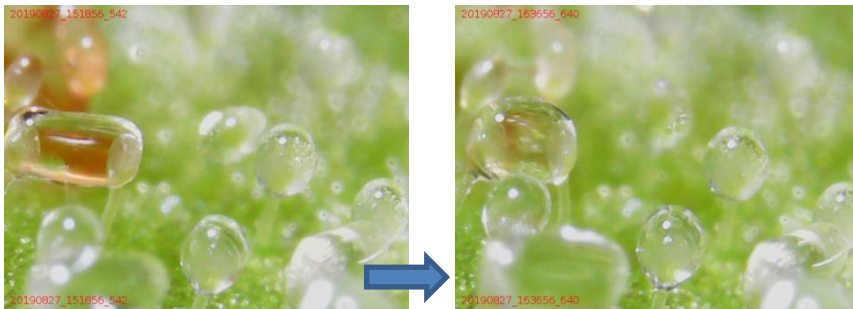


圖 4-2.2 使用紅麴色素的消化退色

討論：

1. 依據外界物質的顏色在毛氈苔黏珠周圍被消失狀況，初步分成四區(A區-黏珠串接區、B區-黏液表面、C區-黏液層、D區-細胞群體表面)。

A區-黏珠串接區：黏珠之間可以利用黏液表面張力來增加黏液分泌量。

B區-黏液表面：黏液表面上。

C區-黏液層：黏液表面至細胞群體表面之間的透明黏液區。

D區-細胞群體表面：黏液中央不透明處，可以分泌與吸回黏液。

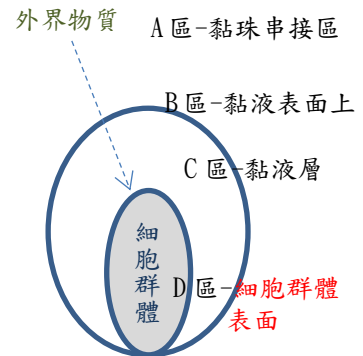


圖 4-2.3 外界物質與黏珠消化途徑

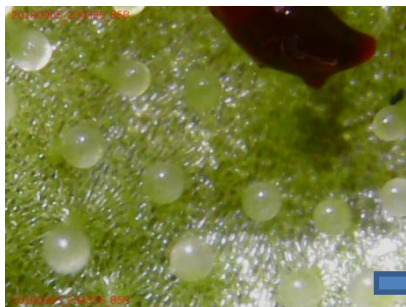
2. 依據實驗結果四區，再加入可進入D區共五個分類項，將歸類各物質，如下：

表 4-2.1

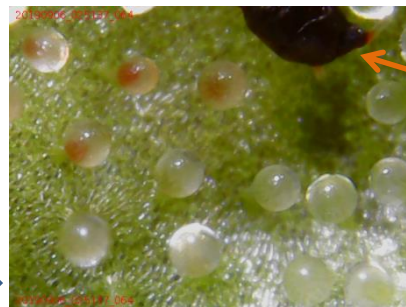
| | A 區 | B 區 | C 區 | D 區 | 進入 D 區 |
|----|-------------|------------|------------------------------|--|---------------------------|
| 固體 | 蛋白、蛋黃、魚飼料粉末 | 碳粉 二氧化鈦 | 梔子藍色素+糊精 紅麴色素+糊精 | 甲基藍(缺) | 食用紅色 6 號 甲基紅(未操作) |
| 液體 | | | 火龍果色素 梔子藍色素+糊精 紅麴色素+糊精 | 洛神花色素 桑葚色素 櫻桃色素 甲基紅(低濃度) 甲基藍(低濃度) 食用紅色 6 號(低) 食用紅色 6 號+糊精(低) | 食用紅色 6 號(高濃度) 甲基紅(高濃度) |

- PS:
1. 許多市售的食用色素都會加入麥芽糊精，故標示 色素+糊精
 2. 高濃度：0.2g/5ml 水；低濃度：1 滴高濃度色素/5ml 水
 3. 固體色素：直接放入顆粒狀色素
 4. 火龍果、洛神花、桑葚、櫻桃色素是用原汁測試。
 5. 碳粉、二氧化鈦未被食用。
 6. 填在 D 區表示此色素可由 A 區且最深到達 D 區域。

3. 依表 4-2 的歸納出一個結果：色素能進入最深的 D 區域應與色素的分子構造差異有關。其中使用食用紅色 6 號與甲基紅時，均無發生“腺毛的消化吸收過程”；使用高濃度溶液實驗時，柄部及葉面下也出現紅色(滲透作用)。



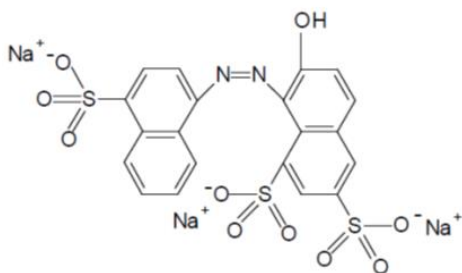
4-2.4 食用紅色 6 號(1)



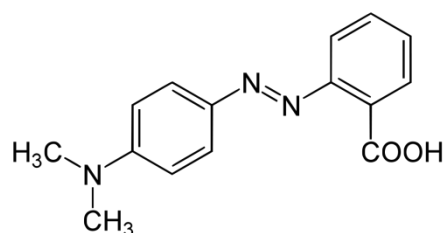
固體(被溶解)
食用紅色 6 號

4-2.5 食用紅色 6 號(2)

4. 食用紅色 6 號與甲基紅分子構造皆屬於偶氮染劑(如下)；因此，提出假設：



4-2.6 食用色素 6 號 分子結構



4-2.7 甲基紅 分子結構

毛氈苔對偶氮染料分子的消化能力不佳，偶氮染料分子會溶於黏液中，再藉由滲透作用而進入液面下的輸導組織。

實驗 4-3：呈現毛氈苔葉面下的輸導組織

說明：消化作用是將大分子分解成小分子而原本物質會消失；滲透作用(溶解作用)下原本物質不會消失。若先讓色素進入葉面內，之後再發生“腺毛的消化吸收過程”，迫使葉面下的黏液再度分泌出來，就能推測此色素是被消化還是被溶解。甚至在色素一進一出的過程會發現更多的意外。

步驟：

1. 調整數位顯微鏡對準葉片中的內腺毛。
2. 以約 2 公分長的細釣魚線一端，沾取一顆色素(食用紅色 6 號-粉狀)放在數位顯微鏡視野內。
3. 啟動縮時攝影軟體，紀錄實驗結果。
4. 1-2 天後，使用真昆蟲產生“腺毛的消化吸收過程”，觀察記錄黏液變化。
5. 觀察記錄葉面內、外腺毛的變化。並討論之。

結果：

1. 吸收紅色素(食用紅色 6 號)後，黏珠、柄部、葉面的顏色變化：



4-3.1 黏珠顏色變化

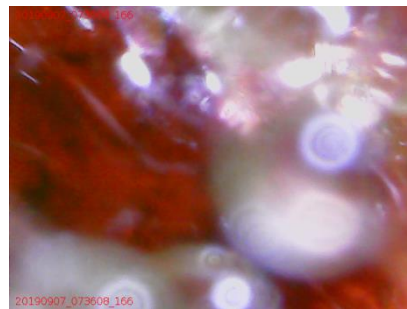


4-3.2 柄部顏色變化

2. 產生捲葉消化區的腺毛消化吸收過程：

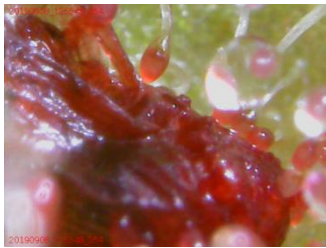


4-3.3 引發產生黏液



4-3.4 黏液顏色變紅

3. 觀察腺毛的消化吸收過程後的色素分布：



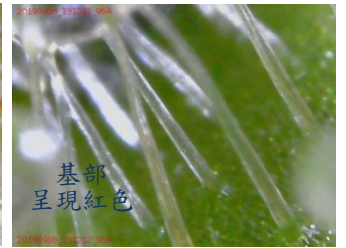
4-3.5 紅色素主要分布(A)



4-3.6 紅色素分布(B)



4-3.7 紅色素分布(C)



4-3.8 紅色素分布(D)

討論：

1. 如下圖 4-3.9 中，清楚地看見葉面下逐漸變黑，經旁邊內腺毛(對照組)比對後得知非影子。這是紅色素進入葉面下的輸導組織所呈現出來的結果。
2. 比對內腺毛上紅色的變化都是“先變少再變多”，推論葉面下的輸導組織是相通的，輸導組織的流動方向與物質在黏液內的擴散作用會使腺毛的捕食運動能夠定位營養物質並與其他腺毛具有協調性，這應是先前所提的“訊息傳遞”的通道之一。

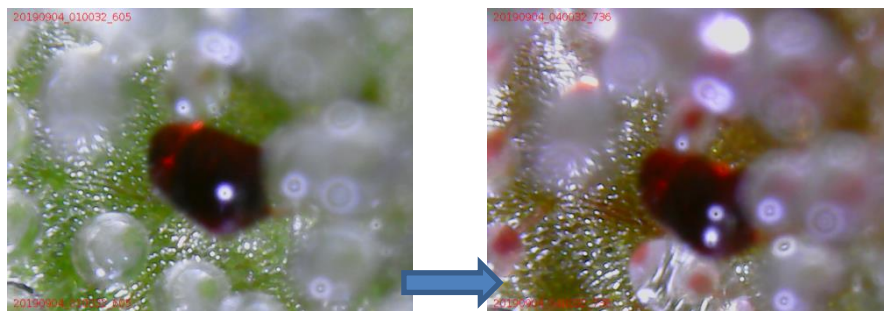


圖 4-3.9 使用紅色素進入葉面下的輸導組織

3. 引發分泌黏液顏色的是紅色，說明此時的黏液內仍有原色素分子存在。故是溶解作用才對，這是其他色素所看不到的現象。但未排除是將紅色素先吸入再行消化分解的可能性。
4. 從另一觀點來看，此時所引發的捕食運動使葉內的紅色黏液開始重新分布，我們可以藉由紅色黏液的著色處來推論消化過程中各處腺毛參與的任務及相關功能。如下示意圖 4-3-10(葉片的切面-未按實際比例繪製)。

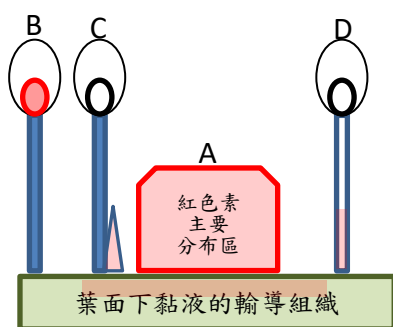


圖 4-3.10 紅色素著色區

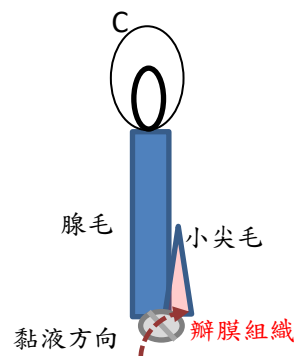


圖 4-3.11 腺毛下的瓣膜組織

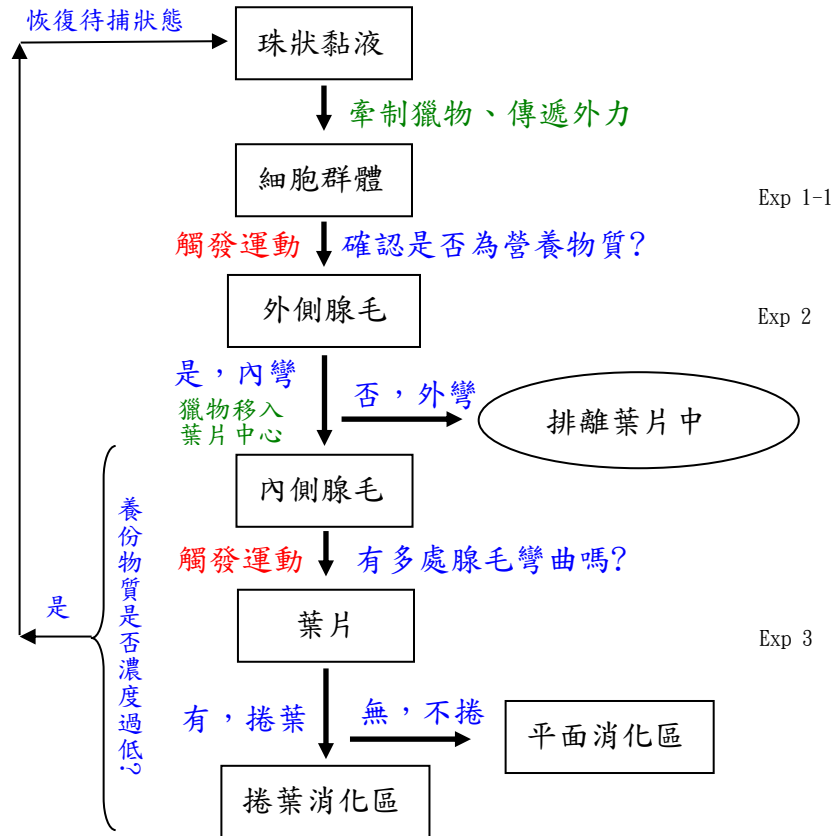
- A 處：原放置粉狀紅色素的葉片中心，分泌出的紅色黏液大部分仍在原處。
- B 處：腺毛僅細胞群體染成紅色，大部是分部在葉片外圍較長的腺毛-外腺毛。在消化吸收過程中(消化後期)，這些腺毛因吸收了養分，所以吸收處被染成紅色
- C 處：僅腺毛旁邊的小尖毛被染成紅色，較粗外腺毛未被染色。以圖 4-3.10 推論小尖毛與腺毛連通處應有瓣膜組織，管控黏液的進入方向。當有營養物質需消化時(消化初期)，應是把葉片內部的黏液儘速排出並覆蓋；若無瓣膜組織管控黏液，就會從其他腺毛排出。當管控指向小尖毛時，黏液就無法由此腺毛排出黏液。但在吸取養分時(消化後期)，此處腺毛也可以擔任 B 處腺毛的工作。
- D 處：仍找到從基部被紅色黏液逆流的腺毛，不過這類腺毛是離葉片中心較遠的外腺毛。
5. 若能更有系統的收集與分析消化後腺毛的著色處，那麼葉面下黏液的輸導組織及相關消化吸收機制會更清楚的呈現出來。

肆、研究討論

1. 因為國中時期的自製水管顯微鏡放大倍率不高，無法看見毛氈苔捕食運動中的細微過程與構造，其後購得 USB 接頭的數位顯微鏡後，再加上自製 3D 輔具以提高拍攝效果，還有配合實驗所需的“同軸萬用夾”。
2. 由於透明壓克力經過度曝曬容易變成白色混濁，故將上杯蓋的觀察窗的材質改為透明薄玻璃。
3. 一般測量距離是將標準尺放入圖中與實物拍攝後再行計算。但本研究的實物太小，所以先拍實物後，在未改變放大比例下，接著拍標準尺。利用繪圖軟體將兩張圖片合併後，依測距公式換算真實距離。
4. 毛氈苔的消化過程是否會對保麗龍產生分解作用一直是我們關注的問題，但目前尚未發現有分解現象。因此，我們才會用保麗龍的質輕、易切割、白色易觀察及阻隔黏液的特性來設計相關實驗。
5. “平面消化區”可以用來直接觀察毛氈苔消化過程的細部作用及黏液取樣的工作。“捲葉消化區”經一段時間後，葉面可恢復至原狀，但許多腺毛被折彎了，無法重複使用。我們目前尚未對此區域研究發展。
6. 從文獻^[9,10]中提到**單一腺毛**彎曲(頸部至基部)的過程中會產生“生物電”(植物電)，但未提到**腺毛間**傳遞訊息是由化學激素或生物電來傳遞彎曲訊息。
7. 目前針對內腺毛的塗抹染色劑量仍無法精確定量處理，仍以概估的方式操作。希望未來能有思考出更具創意的實驗方式解決此瓶頸。

伍、研究結論與應用

1. 綜合以上各項實驗的結果，提出毛氈苔“傳遞營養物質訊息模型”來說明毛氈苔捕食運動中，珠狀黏液、腺毛、消化區、葉片與觸發運動間的相互協調作用關係。

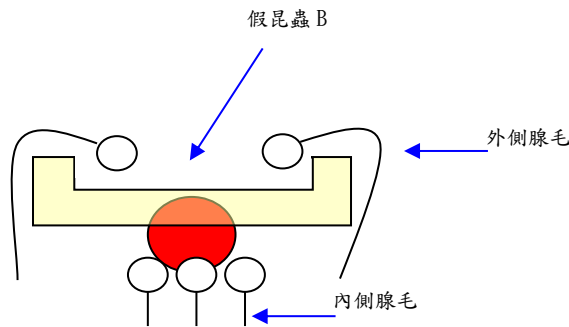


圖伍-1 傳遞營養物質訊息模型

2. 在實驗 1 中，提到毛氈苔對黏液應有一套管控機制，例如進行無絲斷裂，目的是為增加捕食成功的機會。而“細胞群體能即時感應出是否為營養物質”更是捕食運動的先發訊息。
3. 在實驗 2 中，以正面“柄部簧片“構造及背面“膨壓作用”來解釋腺毛的彎曲動作。柄部簧片是堅硬不易形變的平面構造，而背面利用膨壓變化改變柄部厚度使腺毛彎曲。使腺毛中的纖維管仍能傳送黏液與水份。
4. 綜合實驗 3 的結果，捕食運動是由許多腺毛及葉片協調動作所完成的。我們利用保麗龍阻隔效果研究動作訊息的傳遞。感應出營養物質的腺毛先行彎曲，在彎曲過程中可以直接碰觸到的腺毛，就隨之彎曲；也可以利用腺毛基部將訊息傳遞給鄰近腺毛而彎曲，不需要直接碰觸。當營養物質移至葉片中心時，內側腺毛可以將訊息傳遞給外側腺毛。如此協調方式形成捕食運動的腺毛彎曲與捲葉動作。
5. 在實驗 2-2 中，利用腺毛也可以自行向外彎曲的現象(即是柄部絞鏈區

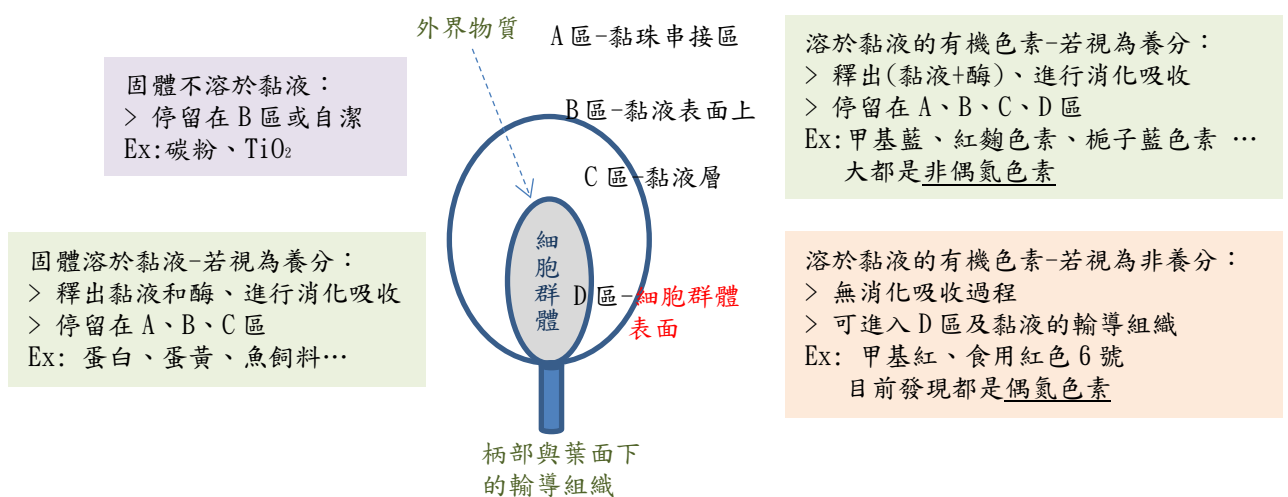
的體積減少)，結合實驗 2-3 的結果(腺毛向內彎曲是柄部絞鏈區的體積增加)，說明增減絞鏈區的額外體積都需要補注或排除水份，因此需要腺毛基部與葉片間傳輸水份來達成。

6. 在毛氈苔黏液中有許多具有醫療價值的物質與酵素(酸性磷酸分解酵素、蛋白質分解酵素、酯類分解酵素、過氧化酵素、幾丁質分解酵素)^[五.1.2]，但目前使用何種物質誘導毛氈苔產生特定酵素的機制仍不是很清楚。我們可以把假昆蟲 A 改良成假昆蟲 B(如下圖伍-1)，上方的保麗龍製成一個皿狀容器)，將誘導物質放在下方紅色處，用上方皿狀容器來收集誘導外側腺毛的所分泌黏液。如此一則可以避免誘導物質與黏液混合，再則可以瞭解何時才會分出特定酵素。這是我們未來要繼續往下探究的工作。



圖伍-2 皿狀假昆蟲的示意圖

7. 黏液的輸導組織可承受高濃度的外界物質，此濃度差很可能產生“濃差電流”的現象。
8. 將目前餵食的物質與色素用下列簡圖(圖伍-2)表示：



圖伍-3 有機色素與黏液的關係圖

9. 毛氈苔可將蛋白質消化成小分子，這小分子是寡肽、無機硝酸鹽或是其他形式粒子？其消化過程與動物型消化蛋白質有何差異？在醫藥及商業實用為何？這些部分尚待努力探究。
10. 從在土壤取得的硝酸鹽可由硝酸鹽轉運蛋白(CHL1)轉運硝酸鹽進入細胞內進行運用^[+-]，那從在葉片上取得的含氮小分子，需藉由何種物質轉運方能進入細胞內進行運用？
11. 毛氈苔黏液內所含的消化酶種類是否會隨著誘發物質的不同而會改變。這項關係是值得進一討論的。
12. 梔子藍色素分子不含氮元素，紅麴色素分子有六種，其中四種不含氮元素，理當不被毛氈苔消化吸收或速度很慢，但實驗中皆可正常消化吸收。毛氈苔的消化不僅吸收氮元素，也很可能吸收其他必要的物質。
13. 與之前狸藻染色研究來比較，毛氈苔的染劑使用更為多樣化，可使用濃度範圍較廣且會有相對應的反應(黏液多寡、黏液濁度、表面張力變小、腺毛的彎曲與內部訊息傳遞)。毛氈苔(食蟲植物)可以用消化吸收的方式來增加生存所需的養分，明顯地有動物般的消化功能及植物生長的需求，期待這方面的研究可以做為這兩者的橋樑。

陸、參考資料

中文參考資料：

- 一、這不是我的菜_試種植毛氈苔與比較捕食特性，2019年1月15日，取自 http://class.kh.edu.tw/sites/12821/upload_file02_第2名_這不是我的菜_試種植毛氈苔與比較捕食特性.pdf
- 二、劉藍玉，國立自然科學博物館館訊第270期。
- 三、消化。2019年9月5日，取自 <https://baike.baidu.com/item/消化>
- 四、吸收作用。2019年9月5日，取自 <https://baike.baidu.com/item/吸收作用>。
- 五、探討毛氈苔腺毛上黏珠的忽大忽小現象。2019年2月15日，取自 <https://www.shs.edu.tw/works/essay/2018/11/2018111100334573.pdf>
- 六、何杰儒、劉盈纖、黃瑄、賴怡蓁，中華民國第三十七屆全國中小學科展國中組 生物科：擋不住的誘惑——毛氈苔的致命陷阱。
- 七、毛氈苔具有分解昆蟲外殼的能力。2019年1月15日，取自 http://cp-toxin.blogspot.tw/2007/07/blog-post_20.html
- 八、莊迪喬、莊淳喬，2006年臺灣國際科展植物學：水生開花食蟲植物絲葉狸藻捕蟲囊構造及共質體輸送。
- 九、蛋白。2019年9月5日，取自 <https://zh.wikipedia.org/wiki/蛋白>
- 十、蛋黃。2019年9月5日，取自 <https://zh.wikipedia.org/wiki/蛋黃>
- 十一、找到植物吸收養分的關鍵——專訪蔡宜芳。2019年9月5日，取自 <http://research.sinica.edu.tw/tsay-yi-fang-nitrate-transport-sensing-plants/>

英文參考資料：

1. Clancy, F. G., & Coffey, M. D. (1977). Acid phosphatase and protease release by the insectivorous plant *Drosera rotundifolia*. *Canadian Journal of Botany*, 55(4), 480-488.
2. Egan, P. A., & van der Kooy, F. (2013). Phytochemistry of the carnivorous sundew genus *Drosera* (Droseraceae) - future perspectives and ethnopharmacological relevance. *Chemistry & biodiversity*, 10(10), 1774-1790.
3. Foot, G., Rice, S. P., & Millett, J. (2014). Red trap colour of the carnivorous plant *Drosera rotundifolia* does not serve a prey attraction or camouflage function. *Biology letters*, 10(4), 20131024.
4. Henry D. Hooker, Jr. (Jan., 1916). Physiological Observations on *Drosera rotundifolia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, Vol. 43(1), pp. 1-27.
5. Hartmeyer, I., & Hartmeyer, S. R. H. (2010). Snap-tentacles and runway lights. *Carnivorous Plant Newsletter*, 39, 101-113.
6. Länger, R., Pein, I., & Kopp, B. (1995). Glandular hairs in the genus *Drosera* (Droseraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 194(3-4), 163-172.
7. Poppinga, S., Hartmeyer, S. R. H., Seidel, R., Masselter, T., Hartmeyer, I., & Speck, T. (2012). Catapulting tentacles in a sticky carnivorous plant. *PLoS One*, 7(9), e45735.
8. Rost, K., & Schauer, R. (1977). Physical and chemical properties of the mucin secreted by *Drosera capensis*. *Phytochemistry*, 16(9), 1365-1368.
9. Williams, S. E., & Pickard, B. G. (1974). Connections and barriers between cells of *Drosera* tentacles in relation to their electrophysiology. *Planta*, 116(1), 1-16.
10. Williams, S. E., & Pickard, B. G. (1980). The role of action potentials in the control of capture movements of *Drosera* and *Dionaea*. In *Plant Growth Substances 1979* (pp. 470-480). Springer, Berlin, Heidelberg.

附件：

1. 餵食紀錄表

餵食紀錄表

| 外界物質 | 黏液 | 顏色變化 | 消化途徑 | 是否有消化行為 | 紀錄時間 | 說明 |
|------------|------------------|------|---------|---------|------|-----------------------------------|
| 純水 | 不變(變化不明顯) | 無 | | 無法判斷 | | |
| 碳粉 | 先變少再變多 | 不 | 停留在 B處 | x | | 可能產生自潔現象 |
| TiO2 | 變少 | 不 | 停留在 B處 | x | | 可能產生自潔現象 |
| 熟蛋黃(粉狀) | 先變少再變多 變多後再糊化 | 黃白變無 | 在 A處被分解 | o | | 引文獻 顆粒被糊化後逐漸消失 |
| 熟蛋白屑 | | 白色變無 | 在 A處被分解 | o | | |
| 食用紅色六號粉狀 | 不變(變化不明顯) | 紅色變無 | | x | | 滲入細胞群體中，在另一個細胞群體中(黏液未接觸)呈現紅色(研究中) |
| 梔子藍色素(粉狀) | 先變少再變多 | 藍色變無 | 在 C處被分解 | o | | 胞群體中(黏液未接觸)呈現紅色(研究中) |
| 紅麴色素(粉狀) | 變多 | 紅色變無 | 在 C處被分解 | o | | |
| 魚料粉末(約3mm) | 先變少再變多 | 糊狀變無 | 在 A處被分解 | o | | 引起觸發運動 |
| 魚料粉末(約1mm) | 先變少再變多 | 糊狀變無 | 在 A處被分解 | o | | 部分次數會引起觸發運動 |
| 配製魚料液體 | 變多 | 無法判斷 | ? | o | | 不引起觸發運動 |
| 洛神花汁-色素 | 變多 | 變淡 | 在 D處被分解 | o | | 花青素(Anthocyanins) |
| 桑葚汁-色素 | 變多 | 變淡 | 在 D處被分解 | o | | 花青素(Anthocyanins) |
| 櫻桃-色素 | 變多 | 變淡 | 在 D處被分解 | o | | 花青素(Anthocyanins) |
| 茄子-色素 | 變多 | 無法判斷 | | | | 花青素(Anthocyanins) |
| 紫蘇-色素 | 變少 | 無法判斷 | | | | 先減少後增加 |
| 火龍果-色素 | 變多 | 變淡 | 在 C處被分解 | o | | 甜菜苷(Betainin) |
| 甜菜根 | ??(未實驗) | | | | | 甜菜苷(Betainin) |
| 紅番茄汁-色素 | 變多 | 無法判斷 | | o | | |
| 甲基紅 | 變多 | 變淡 | 在 D處被分解 | ? | | 消化型代謝(很慢) |
| 甲基藍 | 變少 | 變淡 | 在 D處被分解 | o | | 非消化性代謝(很快) 利用無絲斷裂 |
| 咖啡 | 變少 | 無法判斷 | | | | 利用無絲斷裂，排開 |
| 食用紅色六號+糊精 | 變少 變淡(無色)再變多 | 變淡 | 在 D處被分解 | ? | | |
| 梔子藍色素 | 先變少再變多 | 變淡 | 在 C處被分解 | o | | 腺毛無損壞、無脫水、生長良好 |
| 紅麴色素 | 變多 | 變淡 | 在 C處被分解 | o | | 腺毛無損壞、無脫水、生長良好 |

| | | | |
|--|----------------------|--------|--|
| 20190905_eggwhite | 蛋白 | A | 白色變無，乳化 引發大量分泌黏液及外腺毛參與 太早收了，沒看到黏液 釋出與吸收週期 |
| 20190904_fish-失敗 20190903-foodred_solid | 食用紅色6號-粉 整個(BCD) | | 葉面下，其他無碰觸黏珠也變紅 柄部、細胞群體下方-紅色，細胞群體上方-粉紅 紅色持續很久 |
| 20190903-fish1mm_b | 約1mm2魚飼 | A | 黏液 釋出，乳化，變透明 黏液 釋出與吸收有週期？(量出來) |
| 20190903-eggwhite-2 | 蛋白 | A | 黏液 釋出與吸收有週期？(不明顯) |
| 20190903_fish-1mm | 約1mm2魚飼 | A | 黏液 釋出，乳化，變透明 黏液 釋出與吸收有週期？(量出來) |
| 20190830-redoooo-solid 20190902-redoooo-solid | 紅麴-粉+糊 紅麴-粉+糊 | A A | 引發大量分泌黏液及外腺毛參與，週期分析不 |
| 20190901-fish_solid | 約1mm2魚飼 | | 可以監測，分析不出 |
| 20190901_redoow | 紅麴+糊 | B、C | 紅色變無 |
| 20190901_fishline-solidstamp | 甲基藍 | A、B | 黏珠傾倒，黏液 釋出與吸收有週期？(不量出) 藍色消失(比較甲基紅快) |
| 20190830-flowerblue-solid | 梔子藍色素+糊 | A、B | 黏液 釋出與吸收有週期？(不量出) 藍色持續很久 |
| 20190830_flowerblue-solid_t | 梔子藍色素+糊 | B、C | 黏液 釋出與吸收有週期？(不量出) 藍色持續很久 又抓到蟲 |
| 20190827_redooo | 紅麴+糊 | B、C | 紅色變無，約2hr(很快) |
| 20190826-eggwhite_B | | | |
| 20190826_flowerblue | 梔子藍色素+糊 | | 藍色變無 |
| 20190826_eggwhite-d | 蛋白 | | 鐵鏽會暫停黏液分泌 |
| 20190826_eggwhite | 蛋白 | | 分析不出 |
| 20190825_ch3Red 20190822_ch3-red-a3 | 甲基紅 甲基紅 | D D | 紅色持續很久 紅色持續很久 可以引發外腺毛彎曲 |
| 20190825_food-red 20190823_food-red | 食用紅色6號+糊 食用紅色6號+糊 | D D | 紅色持續很久 紅色持續很久 濃度高會枯萎 |
| 20190823_eggcenter | 蛋黃 | | 黏液 釋出，乳化，變透明() 黏液 釋出與吸收有週期？(不量出) |
| 20190824_eggcenter-B | 蛋黃 | | 黏液 釋出，乳化，變透明 黏液 釋出與吸收有週期？(量出) |
| 20190822-ch3_blue-g | 甲基藍 | B、C | 藍色消失 |

2. 縮時攝影主程式(Java)

```
public WebCap() {

    JOptionPane joptionpane = new JOptionPane();

    // 自訂按鈕
    String option[] = {"OK", "Cancel"};

    Object message[] = new Object[2];
    message[0] = "<html><P><font color=black><br>請選擇<font color=red><b>Webcam 鏡頭</b></font>...</P></html>";
    JComboBox cboWebcam = new JComboBox();
    for (int i = 0; i < Webcam.getWebcams().size(); i++)
    {
        cboWebcam.addItem(Webcam.getWebcams().get(i).getName());
    }

    cboWebcam.setPreferredSize(new Dimension(150, 36));
    cboWebcam.setMaximumSize(new Dimension(150, 36));
    cboWebcam.setToolTipText("Webcam 鏡頭");

    // 選取第 Index 個選項項目
    cboWebcam.setSelectedIndex(0);
    // 設定下拉 JComboBox 類別時，最多可顯示的項目列數
    cboWebcam.setMaximumRowCount(5);

    message[1] = cboWebcam;
    int result = JOptionPane.showOptionDialog(
        null, message, "Option Dialog",
        JOptionPane.DEFAULT_OPTION, JOptionPane.QUESTION_MESSAGE,
        null, option, option[1]);

    if (result > 0) { // 未按 OK 鍵
        String infoMessage = "使用者未選擇 Webcam 或 未安裝 ...";
        System.out.println(infoMessage);
        JOptionPane.showMessageDialog(null, infoMessage, "InfoBox: " + "程式結束說明 ...",
        JOptionPane.INFORMATION_MESSAGE);
        System.exit(0);
    }

    initComponents();

    webcam = Webcam.getWebcams().get(cboWebcam.getSelectedIndex());
    webcam.setViewSize(new Dimension(640, 480));
    WebcamPanel panel = new WebcamPanel(webcam );

    setTitle("縮時攝影程式 V2.00 - " + webcam.getName() );

    panel1.add(panel);

    // Center in the screen
    Dimension screenSize = Toolkit.getDefaultToolkit().getScreenSize();
    Dimension frameSize = getSize();
    setLocation(new Point((screenSize.width - frameSize.width) / 2,
        (screenSize.height - frameSize.height) / 2));

    String SQLite_file = sqliteBasic.Get_DefaultSQLiteFile("webcam.db");
    sqliteBasic.Open_SQLite( SQLite_file );
    sqliteBasic.read_Record();
    sqliteBasic.setMainPath(SQLite_file);
    kitData.Morning_times = Integer.parseInt( sqliteBasic.getTrackTime() );
    kitData.Night_times = Integer.parseInt( sqliteBasic.getTrackEndtime() );

    jTextField3.setText( sqliteBasic.getGapScale());
    if (sqliteBasic.getTrackModel().equals("是")) { //夜間拍照
        ntake_jCheckBox.setSelected(true);
    } else {
        ntake_jCheckBox.setSelected(true);
    }
}
```

使用者可選擇 Webcam 鏡頭

設定程式操作介面

讀取資料庫資料

```

if (sqliteBasic.getTrackEndtime().equals("是")) { //特殊拍照時間
    spac_jCheckBox.setSelected(true);
} else {
    spac_jCheckBox.setSelected(false);
}

messangeBar_jLabel.setText("存檔路徑 > " + sqliteBasic.getPicturePath());

String temp_str = sqliteBasic.getGapScale();
sqliteBasic.setGapScale(temp_str);

    if (temp_str.equals("2 秒")) {
        picture_delay = 1000 * 2;
    } else if (temp_str.equals("3 秒")) {
        picture_delay = 1000 * 3;
    } else if (temp_str.equals("5 秒")) {
        picture_delay = 1000 * 5;
    } else if (temp_str.equals("10 秒")) {
        picture_delay = 1000 * 10;
    } else if (temp_str.equals("15 秒")) {
        picture_delay = 1000 * 15;
    } else if (temp_str.equals("20 秒")) {
        picture_delay = 1000 * 20;
    } else if (temp_str.equals("30 秒")) {
        picture_delay = 1000 * 30;
    } else if (temp_str.equals("1 分")) {
        picture_delay = 1000 * 60;
    } else if (temp_str.equals("2 分")) {
        picture_delay = 1000 * 120;
    } else if (temp_str.equals("3 分")) {
        picture_delay = 1000 * 180;
    } else if (temp_str.equals("4 分")) {
        picture_delay = 1000 * 240;
    } else if (temp_str.equals("5 分")) {
        picture_delay = 1000 * 300;
    } else if (temp_str.equals("10 分")) {
        picture_delay = 1000 * 600;
    } else if (temp_str.equals("15 分")) {
        picture_delay = 1000 * 900;
    } else if (temp_str.equals("20 分")) {
        picture_delay = 1000 * 1200;
    } else if (temp_str.equals("30 分")) {
        picture_delay = 1000 * 1800;
    }
}

timer_picture.stop();
timer_picture = null;
timer_picture = new javax.swing.Timer(picture_delay,Takepicture_Performer);

timer_x.schedule(showtime, 00, 500);
}

```

設定
起始值

設定
拍照執行緒

呈現
時間