

探討地錢氣孔運動之生理 及環境因子對其氣孔之影響

高中組生物科第一名

省立新竹女子高級中學

作 者：何承穎、張君薇、郭慧真、曾好馨

指導教師：劉月梅

一、研究動機

我們經由高中生物第一冊第八章「蘚苔類與低等維管束植物」之內容介紹，了解蘚苔類植物，為了適應陸生環境，而衍生出「氣孔」的構造。仔細觀察「地錢葉狀體之切面圖」，並與「種子植物」保衛細胞的形態圖作比較，發現地錢的孔邊細胞與種子植物的保衛細胞有形態及構造上的差異。究竟地錢氣孔是如何開合，又外界的因素是否會影響其氣孔的開合或大小之變化？我們欲藉此實驗，一探地錢氣孔之奧祕。

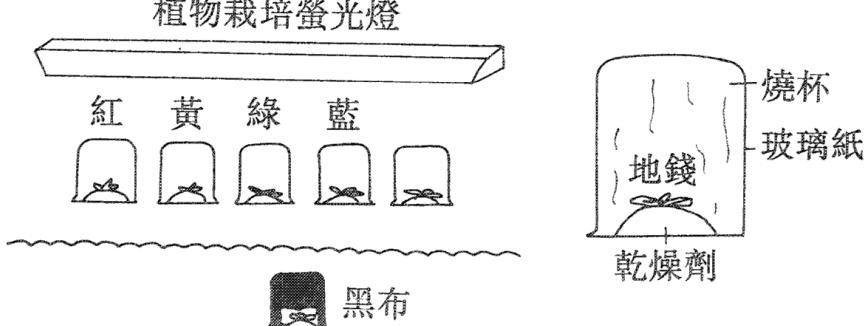
二、研究目的

- (一) 1. 觀察並研究地錢氣孔周圍細胞之構造，並探討其對氣孔開啟程度之影響。
2. 改變地錢氣孔周圍細胞之滲透壓，藉其漲縮的改變，探討其對氣孔開啟程度之影響。
- (二) 探討pH值對地錢的孔邊細胞及其氣孔開啟程度之影響。
- (三) 1. 觀察地錢氣孔在光照及黑暗中的開閉情形。
2. 探討色光對地錢氣孔開啟程度的影響。
- (四) 觀察地錢氣孔在不同污染物1. 高濃度CO₂；2. 高濃度SO₂；3. 高濃度NO₂之下氣孔或植株的變化情形。
- (五) 以滴定pH值變化測定地錢的二氧化碳補償點。
- (六) 觀察色光對地錢葉綠體光反應還原作用的影響。

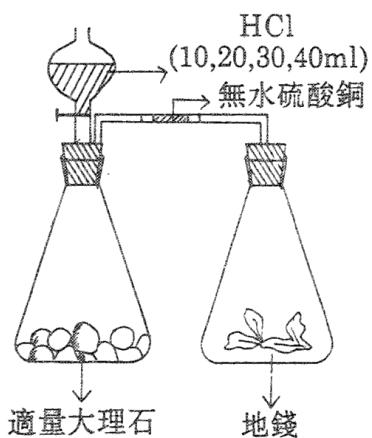
三、研究設備

實驗三裝置：

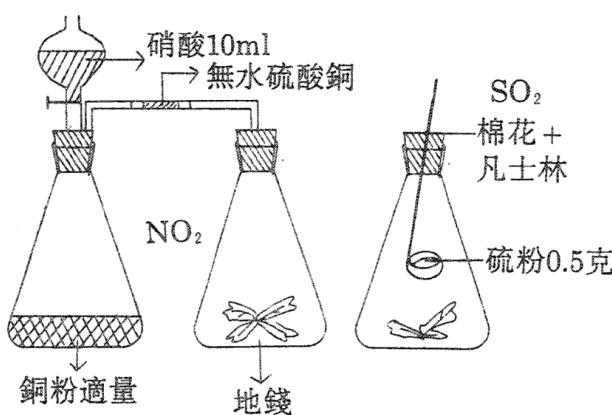
(照光處理4小時)



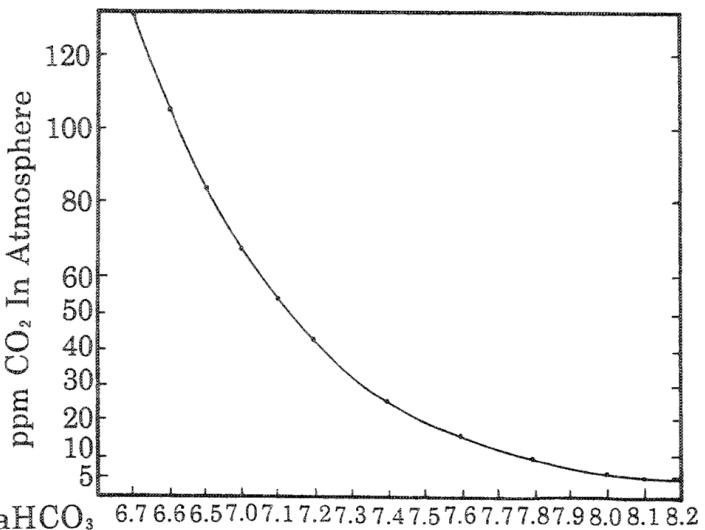
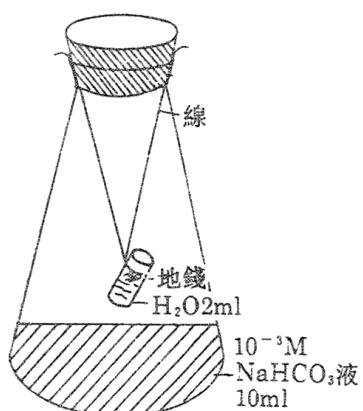
實驗四之一裝置：



實驗四之二裝置：



實驗五裝置：



不同pH值CO₂濃度 (ppm/體積)，在30°C，一大氣壓下

1. 測量錐形瓶中溶液的pH值。
2. 將實驗裝置置於光源下30公分處照光3小時。
3. 將地錢取出，測量錐形瓶中溶液的pH值。
4. 對照附圖，找出地錢的二氧化碳補償點。

五、實驗結果

* 附圖均為400X視野下以指甲油印模法所得之地錢孔邊細胞及氣孔之手繪圖

(一) 實驗一之二「觀察並研究地錢氣孔周圍細胞之構造，並探討其對氣孔開啟程度之影響」結果如下：

溶液性質	高 張	等 張	低 張
溶液種類	0.5M蔗糖溶液	0.1M蔗糖溶液	蒸餾水
表皮細胞 原生質 形 狀			
孔邊細胞 及通氣孔 印 模			
俯 視 圖			
孔邊細胞 變化情形	厚度增加很多，腹面胞壁向孔內靠攏	厚度不變，腹面胞壁微微彎曲	厚度變很薄，腹面胞壁向外彎曲，細胞呈拱形
通 氣 孔 開放情形	氣孔有閉合跡象	氣孔呈圓形，張開	氣孔呈橢圓形，孔口開得更大

(二) 實驗二「探討pH值對地錢的孔邊細胞及其氣孔開啟程度之影響」結果如下：

溶 液 酸 鹼 值	pH=5	pH=6	pH7	pH=8	pH=9	對 照 組 0.1M蔗糖溶液
孔邊細胞 及通氣孔 印 模						
俯 視 圖						
孔邊細胞 變化情形	厚度變薄，腹面胞壁向外緣彎曲，細胞呈拱形	厚度稍薄，腹面胞壁有的向外緣彎曲，有的平直	厚度漸增，腹面胞壁平直	厚度增厚，腹面胞壁向孔內靠近，細胞呈腎形	厚度增厚明顯，腹面胞壁向孔內聚攏貼近	厚度不變，腹面胞壁微微彎曲
通 氣 孔 開放情形	氣孔近似圓形明顯張開	氣孔有略縮跡象，但仍張開	氣孔呈菱形，略開	氣孔呈星芒狀微閉	氣孔孔隙變很小，有關閉跡象	氣孔呈圓形張開

(三) 實驗三「觀察地錢氣孔在不同色光下及黑暗中的開閉情形」結果如下：

光源種類 植物栽培 螢光燈	紅光	黃光	綠光	藍光	黑暗 (不給光)
孔邊細胞 及通氣孔 印模 俯視圖	 	 	 	 	
孔邊細胞 變化情形	厚度增厚 腹面胞壁向孔內靠近	厚度稍薄，腹面胞壁平直	厚度變薄，腹面胞壁平直，呈長條狀	厚度略厚，腹面胞壁向孔內靠緊了一些	厚度最厚，腹面胞壁向孔內聚攏，細胞呈腎形
通氣孔 開放情形	氣孔為星芒狀有縮小	氣孔為多角形開啟	氣孔有四邊形五邊形及圓形開啟	氣孔為菱形有縮小跡象	氣孔為星芒狀明顯縮小但並未全閉
					厚度最薄，腹面胞壁貼近背面胞壁，細胞界線不明顯

(四) 實驗四之一「觀察地錢氣孔在高濃度CO₂中氣孔的變化情形」結果如下：

加入鹽酸 量 (ml)	10	20	30	40	對照組
* 瓶內CO ₂ 分壓 (atm)	2.9	5.7	8.6	11.4	
孔邊細胞 及通氣孔 印模 俯視圖	 	 	 	 	
孔邊細胞 變化情形	孔邊細胞無明顯變化，腹面胞壁平直	厚度變薄一些，腹面胞壁微微彎曲	厚度變更薄，胞壁向孔外緣彎曲，細胞呈拱形	厚度變非常薄，腹面胞壁貼近背面胞壁，細胞界線不明顯	厚度不變，腹面胞壁微微彎曲
通氣孔 開放情形	氣孔呈四邊形或五邊形，微開	氣孔呈橢圓形，開張	氣孔開得更明顯	氣孔大開	氣孔呈圓形，張開
					* 約略值

實驗四之二「觀察地錢植株在高濃度SO₂及NO₂中變化情形」結果如右：

氣體種類	SO ₂	NO ₂
* 瓶內氣體分壓 (atm)	1.5	5.2
植株 對氣體的 反應情形	植株在數分鐘之內顏色由綠轉黑，呈乾枯死亡狀	植株在數十秒後，顏色由綠轉黃，呈死亡狀，但並未乾枯

(五) 實驗五「以滴定pH值變化測定地錢的二氧化碳補償點」結果如下：

實驗組別	原pH值	最後pH值	原溶液溫度(°C)	最後溶液溫度(°C)	最後瓶中飽和水氣壓(mb)	換算水汽量(10^{-3} ml)	CO_2 濃度(ppm)
甲	8.50	8.42	16.5	19.0	21.1	3.97	÷0
乙	8.61	8.55	16.5	19.2	21.2	3.98	÷0

(六) 實驗六「觀察色光對地錢葉綠體光反應還原作用的影響」結果如下：

照光處理：40min

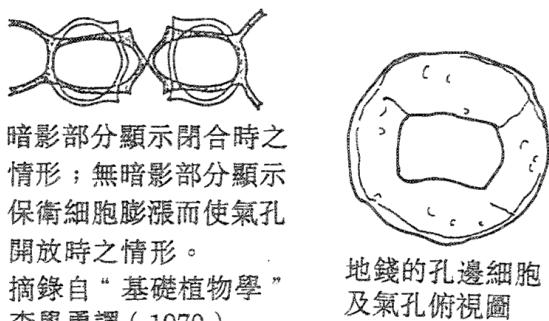
光源種類	紅光	黃光	綠光	藍光
滴加DCPIP葉綠體溶液透光率(percent)	3.0%	2.3%	1.5%	1.0%

六、討 論

(一) 地錢氣孔構造及開閉之機制

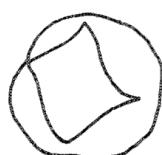
地錢氣孔由4層細胞所構成，每層有3~5個梭形或腎形細胞，一般以4個比較常見。此數個細胞分別圍繞在氣孔四周，狀似有孔之古錢。4層細胞則逐層堆疊成塔狀，孔口的開閉，就主由這些孔邊細胞控制。細胞中含有少量葉綠體，可行光合作用。

根據氣孔構造的三大類，地錢的氣孔，應屬最原始之氣孔型式——燈籠蘚型(Mnium-type)，孔邊細胞的胞壁運動方向與表面成垂直(如圖一)。它的孔邊細胞，腹面(向孔的一面)細胞壁甚薄，內面及外面可能沒有加厚，而背面



地錢的孔邊細胞及氣孔俯視圖

圖一



開張

(呈菱形或圓形)



閉合

(呈星芒狀)

的細胞壁較厚，以致細胞的膨脹增加，水分由外界滲入細胞時，內外兩壁因細胞膨脹而擰離，進而張引腹面細胞壁，使腹面細胞壁曲度減小，而露出孔隙（aperture），因此氣孔開啟。而孔邊細胞背面的胞壁部份，因壁厚而不易受細胞脹縮的影響而改變曲度，所以孔邊細胞及氣孔所組成之整個構造，不因膨脹變化而改變外形。

將地錢的孔邊細胞與高等植物的保衛細胞（Guard cell）作比較，發現兩者因部份構造（細胞壁厚薄部份）的不同，導致不同的氣孔開閉體制。亦因同具有某些構造（如葉綠體），而產生相同的反應或作用，使氣孔具有開閉之能力，因此兩者可謂同功（Analogous），卻非同源（Homologous）。

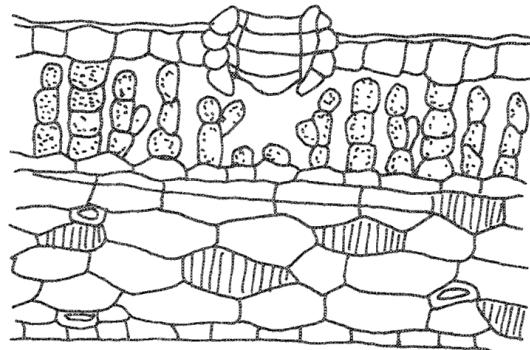
由上述可知，只要與孔邊細胞內外水分移轉有關的環境因子，都可能影響孔邊細胞的膨脹，進而改變氣孔的開閉。

(二)高張溶液處理過的地錢細胞，因試液濃度高於其原生質濃度，則原生質會因脫水而和細胞壁發生分離現象。孔邊細胞以其特殊構造，背面因胞壁較厚而不易改變形狀，內、外面的胞壁因較薄而受細胞萎縮影響，彼此間距離縮小而壓擠腹面胞壁，使其向孔內彎曲，故氣孔有閉合跡象。低張溶液處理過的地錢細胞，則因試液濃度低於原生質濃度，原生質吸水膨脹，內外胞壁距離加大，撐開腹面胞壁，故氣孔張開。

雖然地錢的氣孔會利用孔邊細胞滲透壓的不同而改變開放的大小，但據觀察發現，僅有孔邊細胞滲透壓的改變卻很難讓氣孔完全閉合。

根據實驗結果推論，地錢植株若缺乏水分時，會利用其特殊之構造關閉氣孔，減少水分蒸散，這也是蘇苔植物為何能脫離水面，適應陸地生活的一個重要原因。

- (三)
1. 在本實驗所使用的5種酸鹼值pH=5、6、7、8、9中，以pH=6溶液處理之地錢，其氣孔開放程度及孔邊細胞形狀大小，最近似於對照（經地錢等張溶液處理）的地錢。由此推論可能適合其生長的酸鹼值為pH \div 6的土壤或是其細胞中的pH \div 6。
 2. 在酸鹼值低於pH=5的環境中，地錢有可能會因氣孔大張而過分失水，造成植株枯死現象，故地錢不適合生活於酸性的空氣或水中。由此應可解釋



地錢葉狀體的縱剖面圖

摘錄自“基礎植物學”

李學勇譯（1970）

在工業區或都會區中，雖然可以找到較為陰溼的環境，例如溝渠邊，卻很少發現地錢的踪跡。原因應為都市中因空氣污染所降下的酸雨（pH值低於5.6），很可能不利地錢的生長。

(四)1. 在黑暗中，氣孔明顯張開。

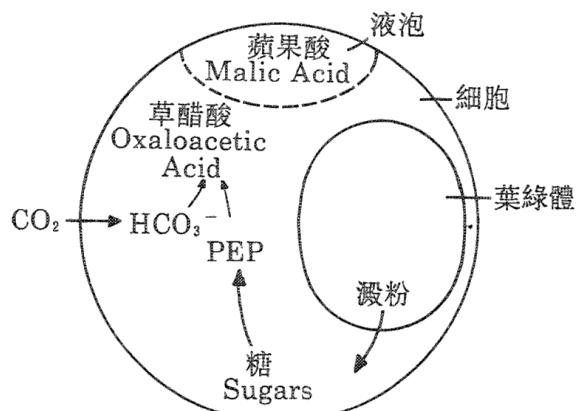
2. 在不同顏色光源照射下，地錢的氣孔會有三種不同的情形：

- (1) 在紅色光源照射下，氣孔略開。
- (2) 在黃色光源照射下，氣孔微微開啟，但與對照組氣孔相較，反倒覺得不如對照組開啟得明顯。
- (3) 在綠色、藍色光源及植物栽培螢光燈（銀白色）下，氣孔開啟得不明顯，有閉合的現象產生，但並未完全關閉。其中，以受藍光照射的氣孔關閉現象較為明顯，其次為螢光燈（銀白色）照射下的氣孔，而綠色光源下氣孔為半閉合。

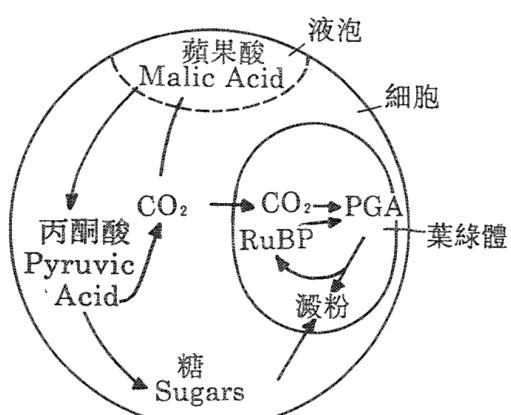
比較本實驗給光及黑暗兩組，再與大多數種子植物相互對照，發現地錢的通氣孔（pores）與大部份種子植物，尤其為雙子葉植物的氣孔（stomata）在光照與黑暗下表現兩種完全相反的行為。地錢的氣孔在黑暗中開啟程度較有光時明顯。

拿前一個實驗結果：不同酸鹼值之下地錢的氣孔情形，與大部分種子植物相較，則再一次發現兩者的不同：地錢的氣孔，在pH值升高時有閉合跡象，在pH值降低時開放。

由以上兩個實驗結果及與大部份種子植物氣孔行為的比較，可知以大部份種子植物（雙子葉植物）的氣孔調節機構，來解釋地錢氣孔的開閉現象，無法成立。反倒是某些多汁植物（C₄植物）本身所進行的一些特殊反應，可以給地錢氣孔開閉的現象，作一個合理的解釋。這些多汁植物與大多數植物的不同點，在於大多數植物



夜間 氣孔開啟



白天 氣孔閉合

C A M(crassulacean acid metabolism)簡化過程圖摘錄自“Plant Physiology”
R. G. S. Bidwell (1974)

在進行光合作用時，是以RU1.5p2羧化酶（Ru-1.5 dip Carboxylase）固定CO₂，其初產物為三碳的甘油酸（PGA），但C₄植物則是以PEP羧化酶（PEP-carboxylase）固定CO₂，而產生蘋果酸（Malic Acid）及天門冬氨酸（Aspartic Acid）等四碳酸的初產物。這些四碳酸濃度的增加，會使行光合作用的細胞滲透壓變得更大，故氣孔開啟。此反應在夜晚發生。在白天，此有機酸則再經由蘋果酸脫羧作用（Decarboxylation），轉化為丙酮酸（Pyruvic Acid），再由一連串作用合成葡萄糖，合成大分子之澱粉，這些化學反應則會造成行光合作用的細胞中，有機酸量的減少，使細胞的滲透壓下降，氣孔關閉。而這些多汁植物（如仙人掌），在白天關閉氣孔可避免水分過度蒸散，造成植株失水現象。若考慮地錢的情況，事實上，根據我們採集時的觀察，地錢雖須生活在「潮溼」的環境中，卻不一定生長在「陰暗」之中。我們發現有部份地錢的群落，即密密鋪滿山壁，直接暴露在弱光照環境中。雖然其附著於受山泉滋潤的潮溼山壁上，但長期暴露於弱光下的背面，應相當容易失水。儘管地錢的表皮最上層為角質層，但與一般植物相較，似乎過薄。因此，苔蘚植物這種既須要適當光量以進行光合作用，又缺乏特殊構造來防止過度失水的植物，的確有必要經由類似多汁植物體內進行的反應，作最有利於適應環境的生活方式。

(五)以多汁植物（C₄植物）的特殊反應，來解釋地錢氣孔在不同酸鹼值之下的行為，可以了解它為何在pH值升高時關閉，而在pH值降低時開放。當高pH值溶液進入孔邊細胞時，細胞中的HCO₃⁻量因為被中和而減少，減緩二氧化碳暗固定反應的進行，使細胞中有機酸含量減少，滲透壓下降，故氣孔關閉。

當地錢被置於酸性環境中時，則因溶液中的氫離子，中和了細胞中氫氧根離子，降低了氫氧根離子的濃度，故細胞中碳酸根離子量增加，進而促進二氧化碳固定反應的進行，使細胞內有機酸含量增加，滲透壓升高，故氣孔開放。

(六)在實驗四之一「觀察地錢氣孔在高濃度的CO₂中的變化情形」結果發現：在高濃度的CO₂中，地錢的氣孔開張。且CO₂濃度愈高，氣孔開張程度愈明顯。

因為暴露在高濃度的CO₂中，會導致孔邊細胞中溶入的碳酸量增加，細胞的酸鹼值降低，滲透壓升高，故氣孔開放。〔詳細解釋參見討論(五)〕。

由此可推論，在CO₂含量愈高的環境中地錢可能會因氣孔的過度開張而導致失水的現象。因此，在CO₂含量極高的污染空氣中，不適於地錢的生存。

(七)在實驗六「觀察色光對地錢葉綠體光反應還原作用的影響」結果發現：

1. 在長波長可見光（紅、黃光系）照射下，地錢葉綠體溶液的透光率較高，顯示光反應作用比較旺盛。
2. 在短波長可見光（藍、綠光系）照射下，地錢葉綠體溶液的透光率較低，顯示光反應作用較不旺盛。

由以上兩點可知地錢葉綠體的主要吸收峰為波長較長的可見光（紅、黃光系）。以地錢所生存的環境而言，紅、黃光系因折射率較小，不容易產生偏折而散射，能直射入較陰暗的環境中；地錢長期處於此種環境下，為適應環境，因而調適為對紅、黃光系有較高的接受度。

再將本實驗與實驗三之二「探討色光對地錢氣孔開啟程度的影響」作比較。在紅、黃光系照射下的地錢孔邊細胞（含葉綠體），因光反應作用比較旺盛，吸收較多的能量，進而推動CO₂固定反應的進行，使細胞中有機酸的含量增加，滲透壓升高，故氣孔開啟。相對的，在藍、綠光系照射下的地錢孔邊細胞，則因CO₂固定反應較不旺盛，滲透壓升高值有限，故氣孔開啟得不明顯，甚至有關閉的跡象。

(八) 在SO₂及NO₂中的地錢，在短短數分鐘之內迅速枯萎，顏色轉黃，可知地錢對於空氣污染毒素的防禦力很低。因此，在高度污染的環境中，如工業區，地錢便無法生存。

七、結論

- (一) 地錢的孔邊細胞背面胞壁較厚，腹面胞壁則較薄，是屬於原始型的氣孔構造：孔邊細胞具有葉綠體，可行光合作用，以其內部反應所導致的形態變化，改變氣孔的開閉。
- (二) 地錢的氣孔受制於氣孔周圍細胞的脹縮，且孔邊細胞的胞壁運動方向與表面成垂直：細胞滲透壓增高，細胞膨脹，氣孔開張；細胞滲透壓降低，細胞萎縮，氣孔便有閉合的現象，但無法完全關閉。
- (三) 地錢可利用其氣孔構造，在失水時略為關閉氣孔，減少水分蒸散，以適應陸上生活。
- (四) 地錢氣孔在pH值升高時產生閉合現象，在pH值降低時開啟。
- (五) 地錢氣孔在黑暗時開啟程度較給予光照時明顯。
- (六) 地錢氣孔在紅、黃光譜系中開啟；在藍、綠光譜系中則有閉合的情形產生。
- (七) 地錢葉綠體進行的光反應在紅、黃光譜系中較在藍、綠光譜系中旺盛。
- (八) 地錢氣孔在高濃度的CO₂中會開啟，且濃度愈高，開張程度愈明顯。
- (九) 地錢對空氣污染物(SO₂, NO₂)極為敏感，無法在高度污染環境中生存。

(+)地錢屬於C₄植物，在黑暗中會以PEP羧化酶（PEP carboxylase）進行CO₂暗固定反應，產生四碳有機酸；在光照下進行脫羧作用（Decarboxylation）將有機酸轉化為糖，另一方面並進行光合作用，合成澱粉。

以蘚苔植物此種低等植物而言，在歷經數千萬年環境的變遷後，卻還能存活至今，且在其演化過程中，幾無形態上的演變，一定須憑藉其特殊的構造，如氣孔及孔邊細胞，或進行特殊的反應，如C₄植物的CO₂暗固定反應，以適應瞬息萬變的環境。我們以地錢氣孔的機制，來應證推衍地錢適應環境的途徑，進而解釋生物並不是一定只能利用由低等至高等的進化過程，還可經由「適應」來克服環境的事實。

八、參考資料

- 1.高級中學，生物，第一冊，國立編譯館
- 2.高級中學，化學，第一冊，國立編譯館
- 3.環華百科全書Vol.4，環華出版事業股份有限公司，民國71年6月，P.331。
- 4.中山自然科學大辭典Vol.8，植物學，台灣商務印書館，民國61年10月，P83～P85，P529～P532。
- 5.植物分類學，卷參，苔蘚與蕨類篇，劉棠瑞，國立編譯館，民國78年7月，P.152。
- 6.基礎植物學，李學勇譯，國立編譯館，民國76年8月，P169～P171，P675～P676，P1034。
- 7.普通植物學，李學勇，文苑出版社，民國59年，P209～P211。
- 8.植物生理學，易希道，國立編譯館，民國55年4月，P108～P121。
- 9.植物生理學，高清譯，華岡出版有限公司，民國65年3月，P114～P117，P363～P367。
- 10.植物生理學，劉賢祥譯，徐氏基金會，民國64年1月，P58～P74，P217～P219。
- 11.植物生長與分化，高景輝，國立編譯館，民國68年7月，P493～P497。
- 12.植物生理學實驗，王月雲，陳是瑩，童武夫，師大出版組，P86～P88。
- 13.科學教育月刊66，苔蘚植物概述（上）賴明洲，師大科教中心，P70。
14. Plant Physiology R.G.S. Bidwell Macmillan Publishing Co., Inc. 1974 P.334～P337, P366～P368.

評 語

本作品主題清晰明確，按步就班，依其所使用之正確方法完成一完整之研究。對所得結果之討論部分更是本研究作品的長處，詳盡合理，根據事實，推理之印證令人易於接受是其難得的地方。

以地錢為生物研究材料，不需昂貴的經費，而其由孔邊細胞研究所得資料能由高等植物的氣孔保衛細胞及乾燥地區C₄植物的模式來推論，誠屬不易。