

中華民國第 52 屆中小學科學展覽會
作品說明書

高中組 生物（生命科學）科

佳作

040718

蕨紋密碼－蕨類氣孔系之形態研究

學校名稱：國立科學工業園區實驗高級中學

作者： 高二 李貞儀 高二 陳妤箴 高二 孫健育	指導老師： 揭維邦 馮蕙卿
-----------------------------------	---------------------

關鍵詞：氣孔系、副細胞

摘要

蕨類植物葉面下表皮的表皮細胞形態以及氣孔系的形態有豐富多元的變化，比起其他類群植物，蕨類的氣孔偏小，幾乎呈線型，保衛細胞週遭幾乎都存在數目不等的副細胞，且其表皮細胞呈拼圖狀的波浪型。我們分析多種蕨類氣孔與周遭表皮細胞的形態關係，發現同科蕨類植物之氣孔系形態相似，可作為分類的依據；而不同科蕨類之間氣孔形態的關係與孢子囊親緣關係樹不甚符合，並依此繪出依氣孔系安排的親緣關係樹。而蕨類植物與其他類群植物的演化及形態關係則有待我們進一步研究。

壹、 研究動機：

在課本第二章觀察植物葉表皮形態時我們發現我們這組選的蕨類植物表皮呈現美麗的拼圖型，比起其他組的單子葉或雙子葉植物規則的表皮細胞，不僅比較多變化，而且在保衛細胞旁，似乎還有額外的細胞在保護保衛細胞。在翻閱文獻的過程中，我們看到了有別於一般表皮細胞，圍繞於保衛細胞週遭的細胞，稱作「副細胞」(subsidiary cell / accessory cell)，和氣孔及保衛細胞形成一氣孔系。文獻上描述其具有較為強健的纖維質細胞壁，而造成「緩衝」的作用，使表皮細胞不因氣孔開合造成的過度伸縮而遭到破壞。這引起我們的興趣，動手翻查副細胞的資料，希望對副細胞的各種類型有進一步的認識。然而我們找到的資料多數僅提及被子植物的副細胞形態差異，這勾起了我們的好奇心，猜測是否蕨類的表皮細胞也存在著差異。於是我們著手進行研究，希望能藉由廣泛樣本的觀察，歸納出蕨類副細胞的形態，且和其親緣關係的遺傳，亦或是與棲息環境的關聯性。

貳、 研究目的：

- 一、研究蕨類氣孔長及保衛細胞面積與蕨類生存棲地之關係
- 二、研究同科蕨類氣孔週遭之表皮細胞(副細胞)既氣孔系形態
- 三、研究不同科蕨類親緣關係所對應之氣孔系差異
- 四、探討其他類植物之氣孔系差異

參、 研究器材及材料：

- 一、 實驗器材：
 - (一) 攝影用複式顯微鏡：EspaD34
 - (二) 鑷子
 - (三) 滴管
 - (四) 文書用具
 - (五) Microcap 3.0
- 二、 實驗材料：

透明指甲油、新鮮植物葉片

肆、 研究過程與方法

我們分析多種蕨類氣孔與周遭表皮細胞的形態關係，逐步推斷同科蕨類植物氣孔系形態關係、不同科之間氣孔系形態相似度與親緣關係樹的比較，進而發展至不同植物類群如裸子植物、被子植物等，其形態與蕨類之關係。

一、 文獻探討

(一) 目的

參考及探討前人文獻關於植物氣孔系之研究結果。

(二) 結果

1. 蕨類表皮細胞分類上的意義(參考資料四、七)

根據資料指出，葉片表皮細胞的形態、排列圖示與氣孔相互關係有著系統發育上的意義，此形態特徵首先為古植物學家所用來鑒定化石標本。而近年來也被現代蕨類植物學注意。葉表皮細胞的形態和氣孔器的結構是蕨類植物分類的基本原則之一，它對於蕨類植物的鑒別及其分類地位的確定具有重要價值。在國外，對於蕨類植物葉表皮的結構和氣孔器的類型及發育的研究已有一些報導，但在亞洲較少見。

2. 蕨類氣孔器的發育過程(以腎蕨為例)(參考資料七)

大致可以歸納為以下 3 個階段：

(1) 早期：

保衛細胞母細胞的形成及其同源和非同源的副細胞的早期階段在蜷捲的幼嫩羽片尖端的某些原表皮層細胞進行不等分裂，產生大小不等的細胞，其中較大的細胞呈不規則多角形，即為第一個與保衛細胞同源的早期階段的副細胞；另一個較小的細胞呈三角形或扇形，這二個細胞都含明顯的細胞核，但未見葉綠體。

隨後，較小的細胞逐漸增大，並變為橢圓形，接著又進行不等分裂，分裂面與第一次的分裂方向大致平行，產生之較長並呈彎月狀的細胞為第二個與保衛細胞同源的副細胞；呈橢圓形的細胞即為保衛細胞母細胞

保衛細胞母細胞逐漸增大變圓，二個同源的副細胞也隨之加長，並呈明顯彎月形，同時，圍繞在保衛細胞母細胞外面的原表皮細胞也逐漸增大變長，大多也呈彎形，但也有的仍為多個不規則形，這些細胞即為和保衛細胞不同源的早期階段的副細胞。此時，保衛細胞母細胞和所有的副細胞內均已出現橢圓形的葉綠體。掃描電鏡下觀察，保衛細胞母細胞和副細胞的形成早期已明顯地有波紋狀的角質膜脊，但原表皮層的細胞尚未見角質膜。

(2) 中期：

氣孔器幼期增大變圓的保衛細胞母細胞進行 1 次均等分裂，分裂面常與其鄰接的同源副細胞的長軸垂直，即和前 2 次分裂的方向相垂直，

產生 2 個半圓形的幼齡保衛細胞，各含有一大的細胞核，並且都靠近 2 個幼保衛細胞相鄰的胞壁處。隨後，細胞核漸向保衛細胞的中部移動。剛形成的幼齡保衛細胞的細胞壁未見增厚，但細胞中的葉綠體已明顯增大、變圓。此時圍繞幼保衛細胞外的副細胞在體積和長度上也有一定增加。

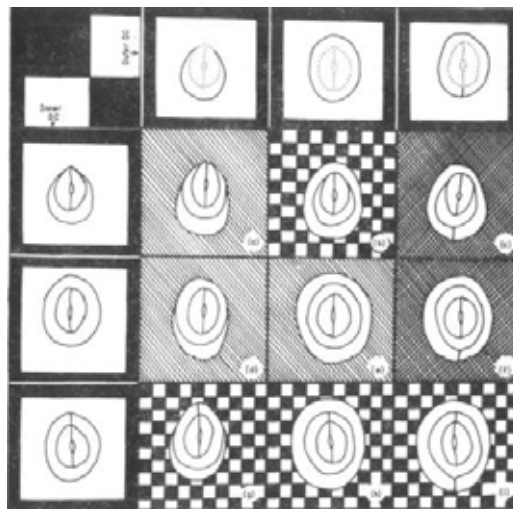
(3) 氣孔系成熟期：

二個幼保衛細胞的體積不斷增大，細胞壁逐漸增厚，2 個保衛細胞相鄰的壁更為明顯，胞間物質逐漸溶解，在二個保衛細胞間形成氣孔的開口。同時二個保衛細胞的外側壁向外膨大並彎曲，細胞形狀漸變為腎形，細胞中的葉綠體變大，呈圓球形；與此同時，圍繞在保衛細胞外的副細胞大多變為彎月形或狹長形，2 個同源的副衛細胞的長軸通常保持與 2 個保衛細胞的分裂面相垂直的位置。

		ONTOGENETIC MODES OF ANOMOCYtic STOMA FORMATION								
		ANOMOCYtic	FIRST DIVISION	SECOND DIVISION	THIRD DIVISION	FOURTH DIVISION	FIFTH DIVISION	FORMED IN NEW GROWING CELLS	MATURE STOMA	
1-1	PERI GENOUS									
1-2	MESOGENOUS	a								
		b								
1-3	MODIFIED FROM MESOGENOUS	a								
		b								
		c								
		d								

上表顯示形態類似的氣孔系可能由不同分裂過程而來，而保衛細胞、部分副細胞、氣孔，三者為同一母細胞分裂而成。

3. 現有蕨類植物氣孔系形態分類（參考資料九）



上表為 J.D. Patel 等人歸類出之蕨類氣孔系形態，其中 b,g,h,i 圖為推論出之可能氣孔系形態。

4. 現有被子植物副細胞的排列與形態分類(參考資料三)

Stebbins 和 Khush(1961)將單子葉植物之葉片之副細胞形態分為下列四種：

- (1) 保衛細胞為四至六個大小相近的副細胞所包圍：
天星南科、曇花科、鴨跖草科、芭蕉科、旅人草科、薑科。
- (2) 四至六個副細胞中，位於保衛細胞末端之二個副細胞個呈圓形且較其他細胞小：
棕櫚科、露兜樹科、巴拿馬草科。
- (3) 副細胞只有兩個，平行於保衛細胞的排列，且各包圍一個保衛細胞：
莎草目、禾本目、燈心草目、眼子葉目、蔥草目。
- (4) 保衛細胞周圍沒有副細胞：
兩久花科、鳶尾科、百合目、薯蕷目、石蒜目、蘭花目。

Metcalf 和 Chalk(1950)提出雙子葉植物副細胞的排列分為下列四種：

- (1) 不定型—此類植物無副細胞：
毛茛科、香葉草科、白花菜科、瓜科、錦葵科、玄參科、檉柳科、罌粟科。
- (2) 不等型—保衛細胞為一大二小共三個副細胞環繞：
十字花科、煙草、茄科、生長草。
- (3) 平行型—此一類型之植物副細胞長軸與保衛細胞之長軸平行：
茜草科、木蘭科、旋花科、含羞草科、蝶形花科。
- (4) 交叉型—其兩個副細胞與保衛細胞長軸垂直：
石竹科、爵牀科。

二、實驗一 蕨類保衛細胞觀察

(一) 目的

研究蕨類氣孔長及保衛細胞面積與其生長棲地之關係

(二) 器材

1. 攝影用複式顯微鏡：EspaD34
2. 鑷子
3. 滴管
4. 文書用具
5. Microcap 3.0

(三) 材料

1. 透明指甲油
2. 蕨類葉片

(四) 步驟

1. 取無損壞之成熟植物葉片，以清水洗淨後擦乾
2. 在植物葉被塗上厚度適當之透明指甲油，待指甲油乾燥後，以鑷子輕輕撕起，製成玻片後置於複式顯微鏡下觀察

3. 將步驟 2.之觀察結果拍照及紀錄
4. 測量並計算氣孔長及保衛細胞面積(橢圓形面積=長徑×短徑× $\pi/4$)

(五) 結果

表一、單位視野中之氣孔數

名稱	平均(個/20X視野)	名稱	平均(個/20X視野)
大金星蕨	15.5	伏石蕨	2.00
松葉蕨	3.00	芒萁	61.0
海金沙營養葉	24.5	扇葉鐵線蕨	8.00
筆筒樹	31.5	藤蕨	3.00
腎蕨	3.30	箭葉鳳尾蕨孢子葉	8.00
碗蕨	9.00	箭葉鳳尾蕨營養葉	12.0
過溝葉蕨	20.0	杯狀蓋母碎補	3.00
槲蕨	9.67	長葉腎蕨	7.00
鱗鐵蕨	18.0	圓葉鱗始蕨	4.50
觀音座蓮蕨	8.50	槲蕨	6.50
全緣貫眾蕨	7.00	鐵線蕨	16.0
天草鳳尾蕨	12.5	鱗蓋鳳尾蕨	6.50
水蕨	6.00	鱈魚皮星蕨	6.00
半邊羽裂鳳尾蕨	15.5	大葉鳳尾蕨	8.00
三叉腎蕨	5.00	傅氏鳳尾蕨	7.50
全緣鳳丫蕨	8.00	菱葉鐵線蕨	6.50
東方狗脊蕨	16.50	黃脈鳳尾蕨	10.5
南海鱗毛蕨	6.00	台灣金狗毛蕨	43.0
粗齒紫萁	6.00	霧社雙蓋蕨	4.00
細葉複葉耳蕨	6.00	扇葉鐵線蕨	15.0
鹵蕨	35.5	羅漢藤蕨	14.0
鹿角蕨	2.00	粗毛鱗蓋蕨	17.0
小毛蕨	26.5	日本金粉蕨	10.0
南洋巢蕨	4.50	海岸擬蕨蕨	9.50
小葉複葉耳蕨	5.50	早田氏鱗毛蕨	8.00
肋毛蕨	10.00	尾葉實蕨	8.00
南投三叉蕨	3.50	南海鐵角蕨	3.50
翅柄三叉蕨	3.50	革葉鐵角蕨	7.00
韓氏耳蕨	9.00	姬書帶蕨	1.00
葛蕨	6.00	鈍頭瓶爾小草	2.50
燕尾蕨	2.00	華中瘤足蕨	5.50

表二、氣孔及保衛細胞大小(單位：mm)(完整數據詳見附錄)

a=平行氣孔方向之保衛細胞長度

b=垂直氣孔方向之保衛細胞長度

	a	b	面積	氣孔長	視野下面積
大金星蕨	0.028	0.020	0.00043	0.016	0.00670
松葉蕨	0.095	0.032	0.00235	0.003	0.00706
海金沙營養葉	0.032	0.022	0.00056	0.015	0.01375
筆筒樹	0.033	0.019	0.00051	0.002	0.01594
腎蕨	0.048	0.028	0.00104	0.030	0.00344
碗蕨	0.036	0.022	0.00063	0.009	0.00568
過溝菜蕨	0.037	0.022	0.00064	0.023	0.01286
崖薑蕨	0.041	0.031	0.00098	0.003	0.00947
蘇鐵蕨	0.042	0.023	0.00076	0.028	0.01374
觀音座蓮蕨	0.034	0.029	0.00077	0.028	0.00658
全緣貫眾蕨	0.052	0.024	0.00097	0.002	0.00677
天草鳳尾蕨	0.035	0.022	0.00059	0.032	0.00737
水蕨	0.048	0.028	0.00105	0.003	0.00630
半邊羽裂鳳尾蕨	0.042	0.025	0.00084	0.029	0.01295
伏石蕨	0.049	0.036	0.00139	0.007	0.00277
芒萁	0.021	0.017	0.00028	0.013	0.01703
扇葉鐵線蕨	0.036	0.032	0.00090	0.002	0.00716
粗毛鱗蓋蕨	0.038	0.020	0.00059	0.021	0.01006
箭葉鳳尾蕨孢子葉	0.049	0.025	0.00098	0.002	0.00785
箭葉鳳尾蕨營養葉	0.045	0.024	0.00085	0.030	0.01018
杯狀基母碎補	0.051	0.035	0.00139	0.004	0.00417
長葉腎蕨	0.047	0.030	0.00110	0.030	0.00772
圓葉鱗始蕨	0.064	0.037	0.00185	0.004	0.00833
槲蕨	0.052	0.031	0.00126	0.028	0.00818
鐵線蕨	0.026	0.023	0.00048	0.004	0.00762
鱗蓋鳳尾蕨	0.050	0.028	0.00110	0.030	0.00715
鯉魚皮星蕨	0.065	0.045	0.00229	0.004	0.01375
大葉鳳尾蕨	0.039	0.026	0.00078	0.024	0.00624
三叉腎蕨	0.045	0.031	0.00110	0.035	0.00553
全緣鳳丫蕨	0.055	0.031	0.00133	0.035	0.01065
東方狗脊蕨	0.046	0.029	0.00105	0.027	0.01729
南海鱗毛蕨	0.061	0.036	0.00170	0.037	0.01020
粗齒紫萁	0.064	0.038	0.00188	0.037	0.01130
細葉複葉耳蕨	0.057	0.028	0.00127	0.027	0.00761
鹵蕨	0.044	0.031	0.00107	0.030	0.03803
傅氏鳳尾蕨	0.046	0.029	0.00104	0.023	0.00777
菱葉鐵線蕨	0.039	0.031	0.00095	0.016	0.00617
黃脈鳳尾蕨	0.041	0.027	0.00086	0.026	0.00902
台灣金狗毛蕨	0.043	0.036	0.00123	0.025	0.05268
藤蕨	0.062	0.036	0.00177	0.047	0.00531
早田氏鱗毛蕨	0.058	0.034	0.041	0.00155	0.058
尾葉實蕨	0.047	0.031	0.034	0.00112	0.047
肋毛蕨	0.035	0.023	0.023	0.00063	0.035
南投三叉蕨	0.048	0.033	0.040	0.00124	0.048
南海鐵角蕨	0.056	0.042	0.040	0.00187	0.056
革葉鐵角蕨	0.050	0.034	0.026	0.00134	0.050
姬書帶蕨	0.031	0.015	0.022	0.00037	0.031
翅柄三叉蕨	0.057	0.035	0.045	0.00155	0.057
瓶爾小草	0.036	0.017	0.024	0.00048	0.036
華中瘤足蕨	0.028	0.021	0.019	0.00045	0.028
葛蕨	0.060	0.053	0.033	0.00250	0.060
燕尾蕨	0.060	0.038	0.042	0.00180	0.060
韓氏耳蕨	0.056	0.033	0.027	0.00145	0.056

三、實驗二 蕨類氣孔系觀察

(一) 目的

研究同科蕨類氣孔週遭之表皮細胞形態

(二) 材料

1. 蕨類下表皮玻片標本

(三) 步驟

1. 將拍攝之照片同一科相互比較，觀察其相似與相異程度

(四) 結果

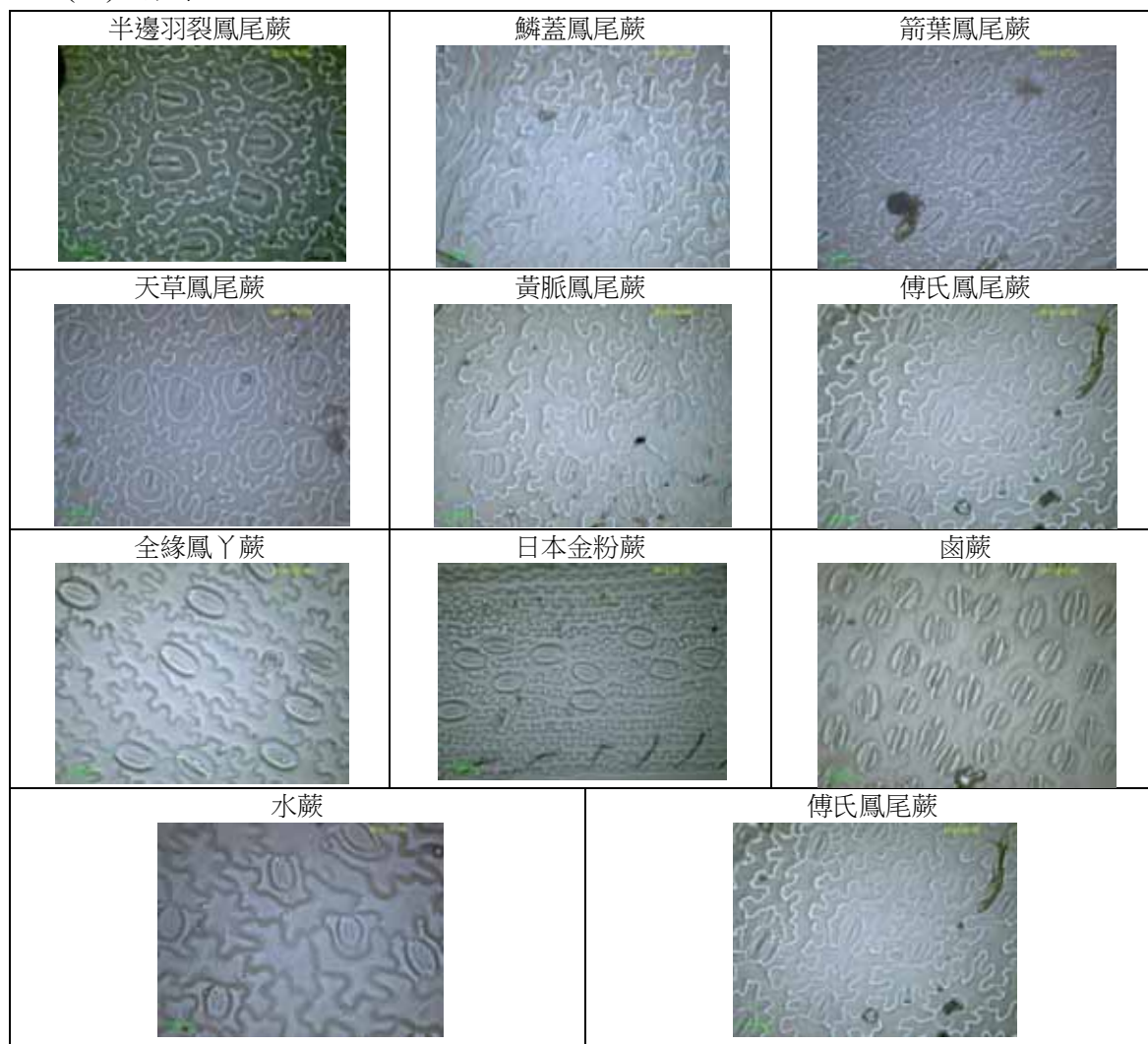


圖 4-3-1 鳳尾蕨科表皮細胞形態

由上圖可看出，鳳尾蕨科蕨類植物的氣孔系形態大致相似，均為由一個邊緣鋸齒狀之副細胞包圍保衛細胞三面，並與一面切齊。(如圖 4-3-1.1)

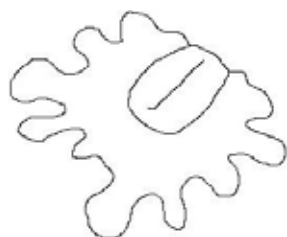


圖 4-3-1.1 鳳尾蕨科單位氣孔系

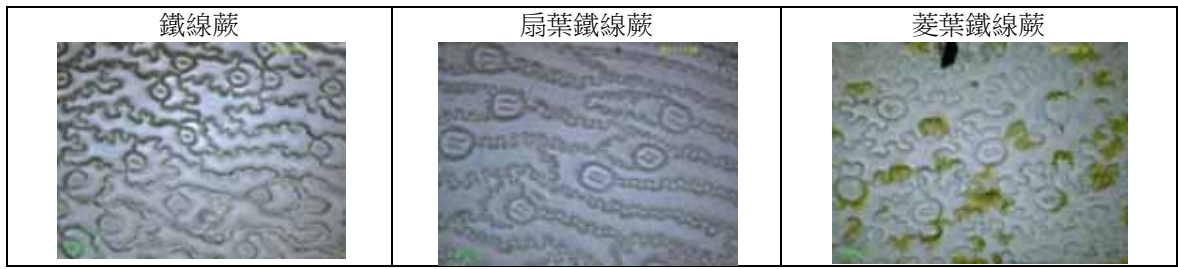


圖 4-3-2 鐵線蕨科表皮細胞形態

鐵線蕨科植物氣孔系形態多為保衛細胞被副細胞包圍一半，並連接鋸齒狀的表皮細胞邊緣。



圖 4-3-2.1 鐵線蕨科單位氣孔系

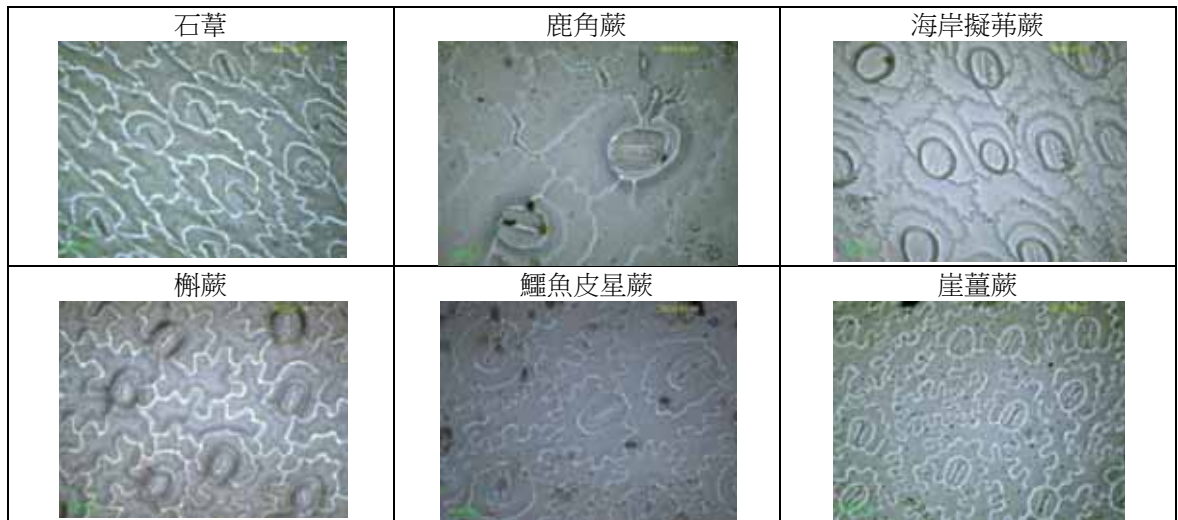


圖 4-3-3 水龍骨科表皮細胞形態

水龍骨科的副細胞垂直圍繞約一半的保衛細胞，雖然保衛細胞形狀不完全相近，但其氣孔系的形態是成一定規則的。



圖 4-3-3.1 水龍骨科單位氣孔系

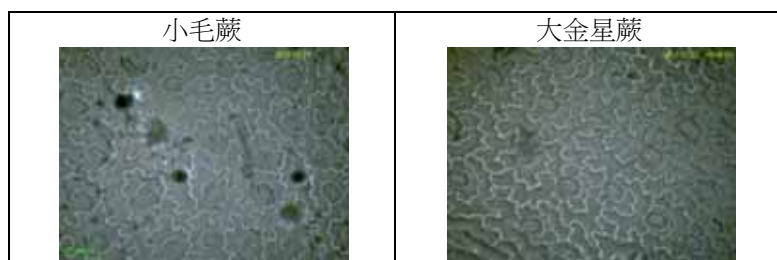


圖 4-3-4 金星蕨科表皮細胞形態

金星蕨科植物由一副細胞圍繞保衛細胞之三面，並大致與其切齊。



圖 4-3-4.1 大金星蕨科單位氣孔系

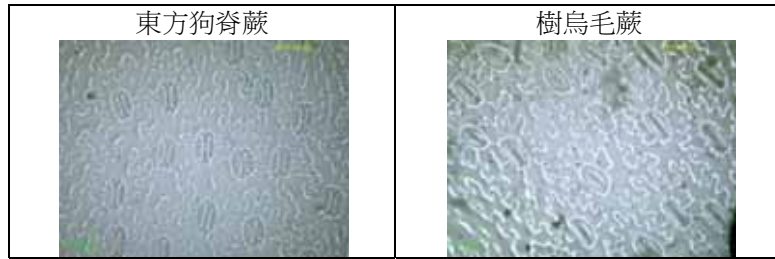


圖 4-3-5 烏毛蕨科表皮細胞形態

烏毛蕨科植物的氣孔排列較有方向性，但包圍的副細胞形狀較不規則，主要由一個副細胞包圍一半的保衛細胞。

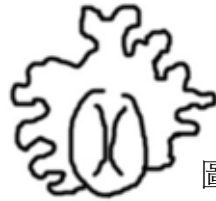


圖 4-3-5.1 烏毛蕨科單位氣孔系

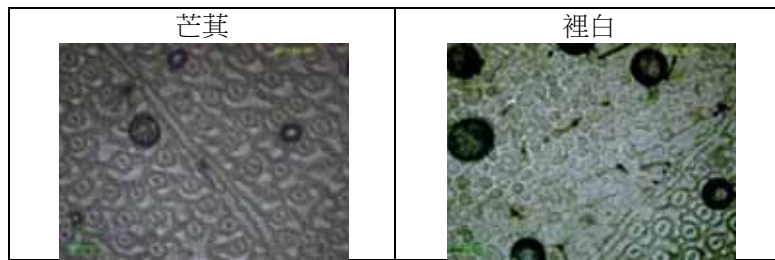


圖 4-3-6 裡白科表皮細胞形態

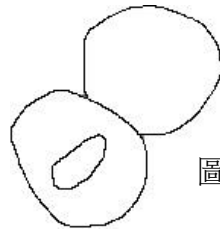


圖 4-3-6.1 裡白科單位氣孔系

由上圖可看出，裡白科之蕨類氣孔系形態多為排列密布且整齊，氣孔深色而明顯，有如眼狀。

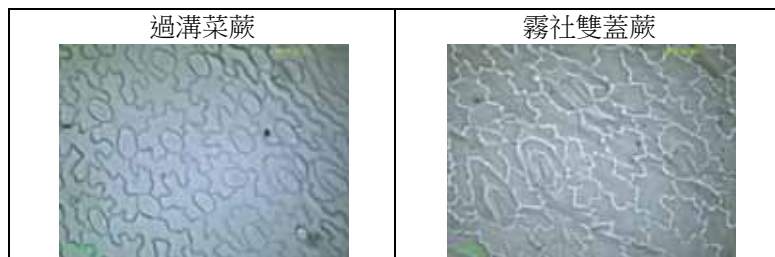


圖 4-3-7 蹄蓋蕨科表皮細胞形態

蹄蓋蕨科植物的保衛細胞排列較無方向性，副細胞圍繞略留一端保衛細胞。



圖 4-3-7.1 蹄蓋蕨科單位氣孔系

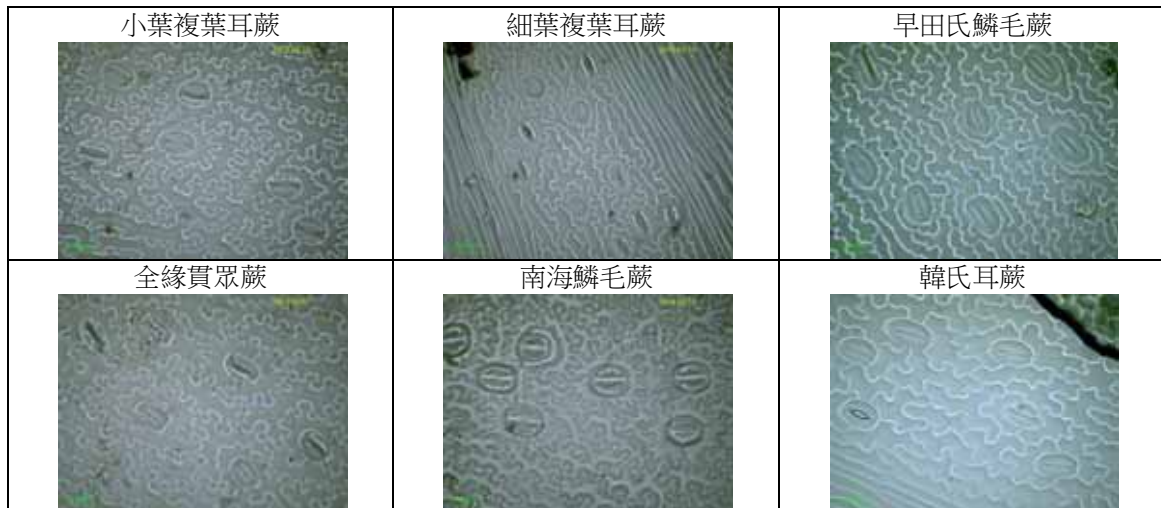


圖 4-3-8 鱗毛蕨科表皮細胞形態

鱗毛蕨科植物的保衛細胞主要由兩個副細胞所垂直圍繞。



圖 4-3-8.1 鱗毛蕨科單位氣孔系

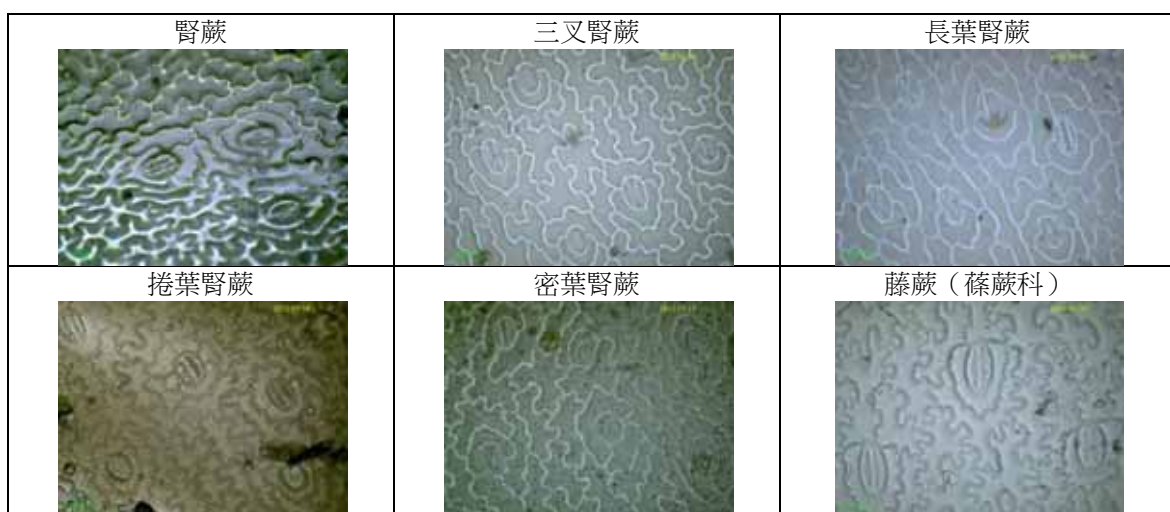


圖 4-3-9 腎蕨科、藤蕨科表皮細胞形態

由上圖可看出，藤蕨科植物(下排左 1)氣孔系形態與鳳尾蕨科植物較為類似，反而和親緣關係近的腎蕨科植物不太一樣(詳見實驗三)。而腎蕨科植物氣孔系形態

則類似多為兩至三個副細胞連接一氣孔(如圖 4-3-9-1.1,1.2)。

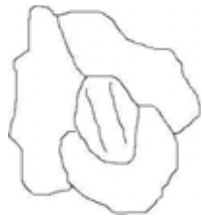


圖 4-3-9-1.1 腎蕨科單位氣孔系 a



圖 4-3-9-1.2 腎蕨科單位氣孔系 b

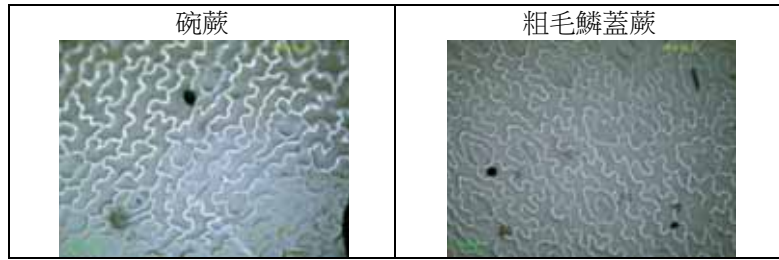


圖 4-3-10 碗蕨科表皮細胞形態

碗蕨科植物氣孔排列具方向性，並由一主要的副細胞圍繞保衛細胞三面，但不與其切齊。



圖 4-3-10.1 碗蕨科單位氣孔系

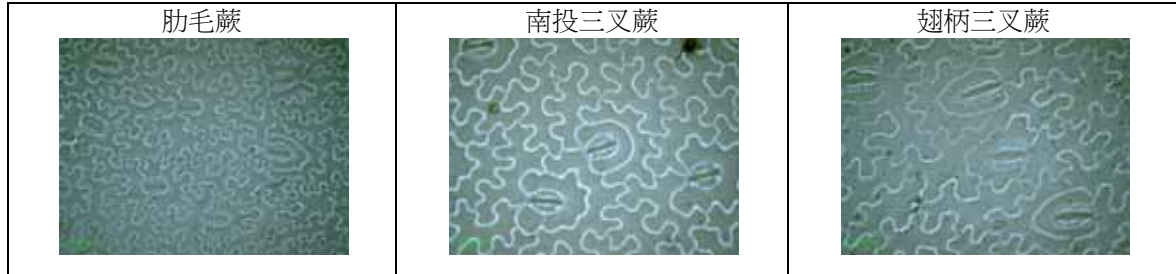


圖 4-3-11 三叉蕨科表皮細胞形態

三叉蕨科植物副細胞多包圍住氣孔，外層還可能有再一層副細胞包圍。

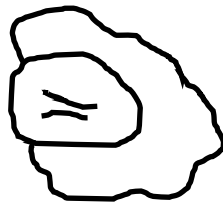


圖 4-3-11.1 三叉蕨科單位氣孔系

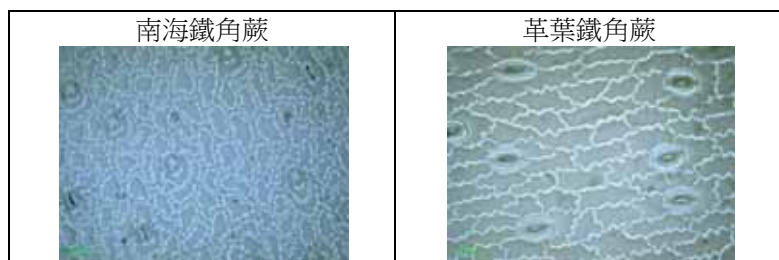


圖 4-3-12 鐵角蕨科表皮細胞形態

鐵角蕨科植物副細胞排列多為兩個長形細胞對稱於氣孔兩端排列。

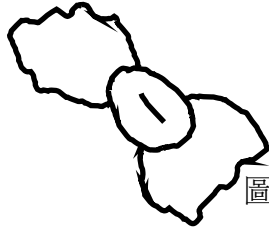


圖 4-3-12.1 鐵角蕨科單位氣孔系

由以上的比較，可觀察出同一科的蕨類副細胞相似度極高，因此我們以科做為形態比較的單位。

四、實驗三 蕨類親緣關係研究

(一) 目的

研究不同科蕨類間氣孔系形態關係

(二) 材料

- 蕨類下表皮玻片標本

(三) 步驟

- 將拍攝之照片不同科相互比較，觀察其相似與相異程度，並配上由孢子囊堆形態繪出之親緣關係樹圖及自行繪出一由氣孔系形態區別的形態關係圖

(四) 結果

1. 實驗 3-1 繪製氣孔系形態關係樹

由照片及親緣關係樹相互比對，發現氣孔系之形態區別與孢子囊關係樹不甚相同，但若依照氣孔系來繪製親緣關係樹，則仍能發現有些科別不但孢子囊親緣相近，氣孔系形態也相近。

表 4-4-1.1 蕨類植物單位氣孔系中副細胞數

科	名稱	樣本	平均	標準差	科	名稱	樣本	平均	標準差
合囊蕨	觀音座蓮蕨	5	7.8	1.79	裡白科	芒萁	18	1.1	0.32
鳳尾蕨科	水蕨	8	1.3	0.46	腎蕨科	捲葉腎蕨	4	1.8	0.50
	半邊羽裂鳳尾蕨	45	1.6	0.66		密葉腎蕨	5	1.2	0.45
	全緣鳳丫蕨	11	1.4	0.67		長葉腎蕨	11	2.4	0.81
	傅氏鳳尾蕨	7	1.3	0.49		三叉腎蕨	10	1.3	0.67
	箭葉鳳尾蕨	20	1.0	0.00		腎蕨	32	2.3	0.77
	鱗蓋鳳尾蕨	6	1.2	0.41	水龍骨科	海岸擬蹄蕨	7	1.1	0.38
	黃脈鳳尾蕨	12	1.1	0.29		鯉魚皮星蕨	6	1.0	0.00
	鐵線蕨	13	1.0	0.58		槲蕨	8	1.0	0.53
	菱葉鐵線蕨	8	1.1	0.64	崖薑蕨科	崖薑蕨	12	1.1	0.29
	扇葉鐵線蕨	6	1.0	0.00		全緣貫眾蕨	10	1.6	0.52
日本金粉蕨	11	1.0	0.45	鱗毛蕨科	小葉複葉耳蕨	6	1.7	0.52	
霧社雙蓋蕨	6	1.0	0.00		南海鱗毛蕨	5	1.4	0.55	
蹄蓋蕨科	過溝菜蕨	35	1.1	0.66	細葉複葉耳蕨	細葉複葉耳蕨	7	1.3	0.49
	大金星蕨	34	1.2	0.90		烏毛蕨科	樹烏毛蕨	10	1.0
金星蕨科	小毛蕨	40	1.0	0.28	東方狗脊蕨		8	0.9	0.35
	母碎補科	杯狀蓋母碎補	5	3.0	0.71	蚌殼蕨科	臺灣金狗毛蕨	22	2.4
碗蕨		20	1.1	0.39	襍蕨科		藤蕨	4	1.8
碗蕨科	粗毛鱗蓋蕨	31	1.0	0.48					

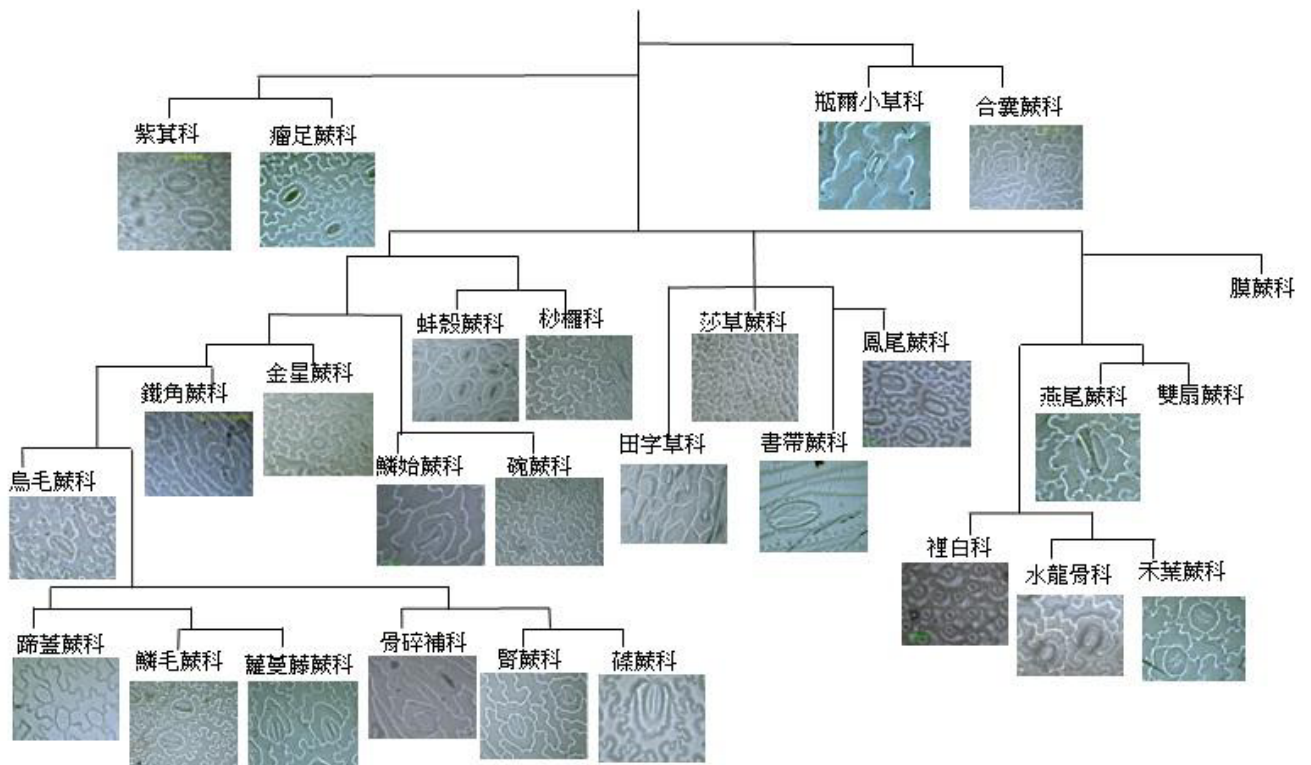


圖 4-4-1.1 蕨類親緣關係樹(依孢子囊形態分類)

於是我們猜測蕨類植物副細胞的演化是自成一系統的，與一般以孢子囊所分類的演化關係相異，於是我們繪出以副細胞形態為分類依據的形態關係樹。

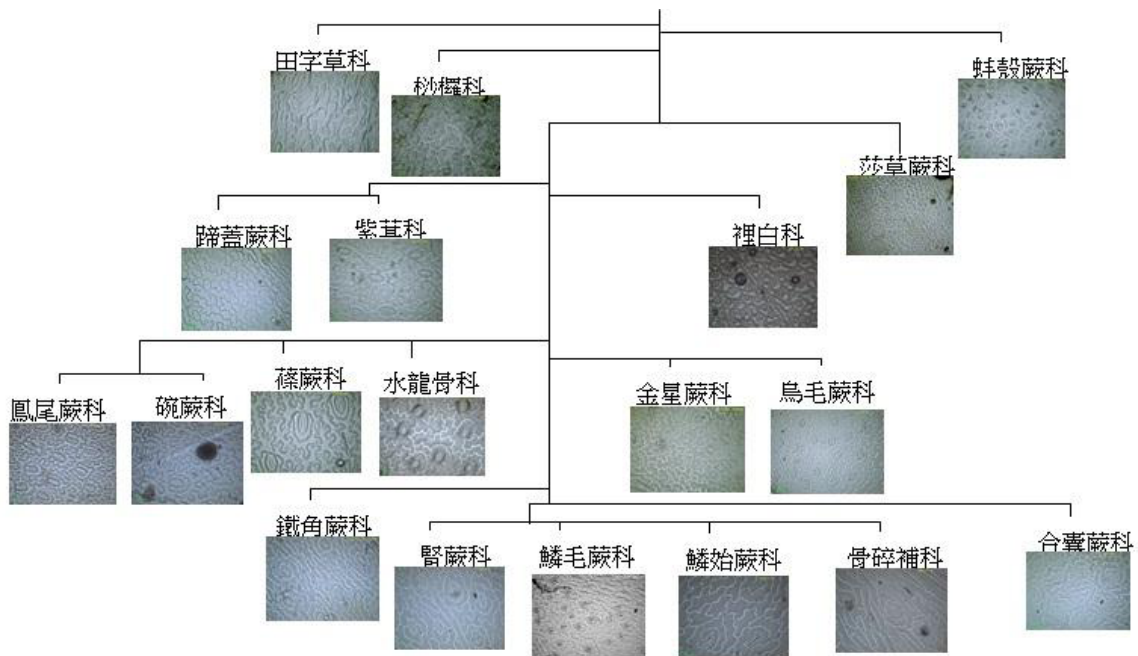


圖 4-4-1.2 蕨類形態關係樹(依副細胞形態分類)

起初，我們單純以觀察氣孔系型態做粗略的分類，但這種分類樹無法說明各科分布的理由，於是我們標明出特徵，希望能做出更詳細的分類。

表 4-4-1.2 分類依據 a

	副細胞數量	邊緣平整	切實保衛細胞	副細胞排列	保衛細胞排列平行
紫萁科	0				
水龍骨科	1				
杉櫨科	1				
蹄蓋蕨科	1				
金星蕨科	1		0		
烏毛蕨科	1				0
裡白科	1	0			0
鳳尾蕨科	1		0		0
碗蕨科	1		0		0
蚌殼蕨科	2	0		平行	
鱗毛蕨科	2				0
鐵角蕨科	2	0			0
腎蕨科	2	0			0
襍蕨科	2		0		0
鱗始蕨科	3	0			0
骨碎補科	3	0			
合囊蕨科	8			包圍	

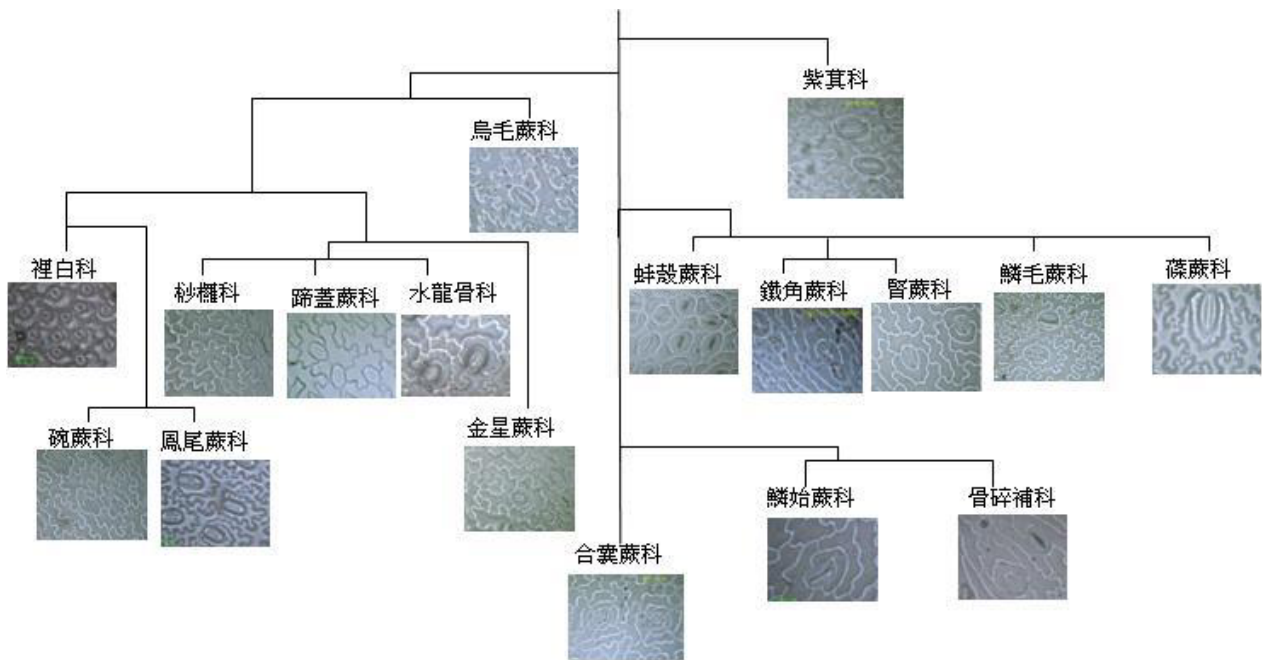


圖 4-4-1.3 蕨類形態關係樹(依氣孔系形態分)

我們研究了較完備的科別後，我們將各類形態編碼，做了更細的分類，期望能得到更精確的結果。

表 4-4-1.3 分類依據

	副細胞數量	副細胞邊緣平整	表皮細胞邊緣平整	副細胞排列	氣孔排列	氣孔形狀
紫萁科	0	3	3	0	1	2
瓶爾小草科	0	2	2	0	1	2
水龍骨科	1	3	3	1	2	2
杉櫨科	1	3	3	1	1	2
蹄蓋蕨科	1	3	2	1	2	2
金星蕨科	1	3	3	2	2	0
烏毛蕨科	1	3	3	1	2	2
裡白科	1	1	1	1	1	1
鳳尾蕨科	1	3	3	2	2	2
碗蕨科	1	3	3	2	1	2
羅漢蕨科	1	1	3	1	2	2
書帶蕨科	1	1	1	1	1	2
瘤足蕨科	1	3	3	3	2	0
蚌殼蕨科	2	1	1	4	2	1
鱗毛蕨科	2	3	3	5	2	2
鐵角蕨科	2	2	2	5	1	2
腎蕨科	2	2	3	5	1	2
襍蕨科	2	2	3	6	1	2
燕尾蕨科	2	3	3	4	2	2
禾葉蕨科	2	3	3	5	2	1
鱗始蕨科	3	1	2	7	1	2
骨碎補科	3	1	3	7	1	2
合囊蕨科	8	2	3	8	2	1

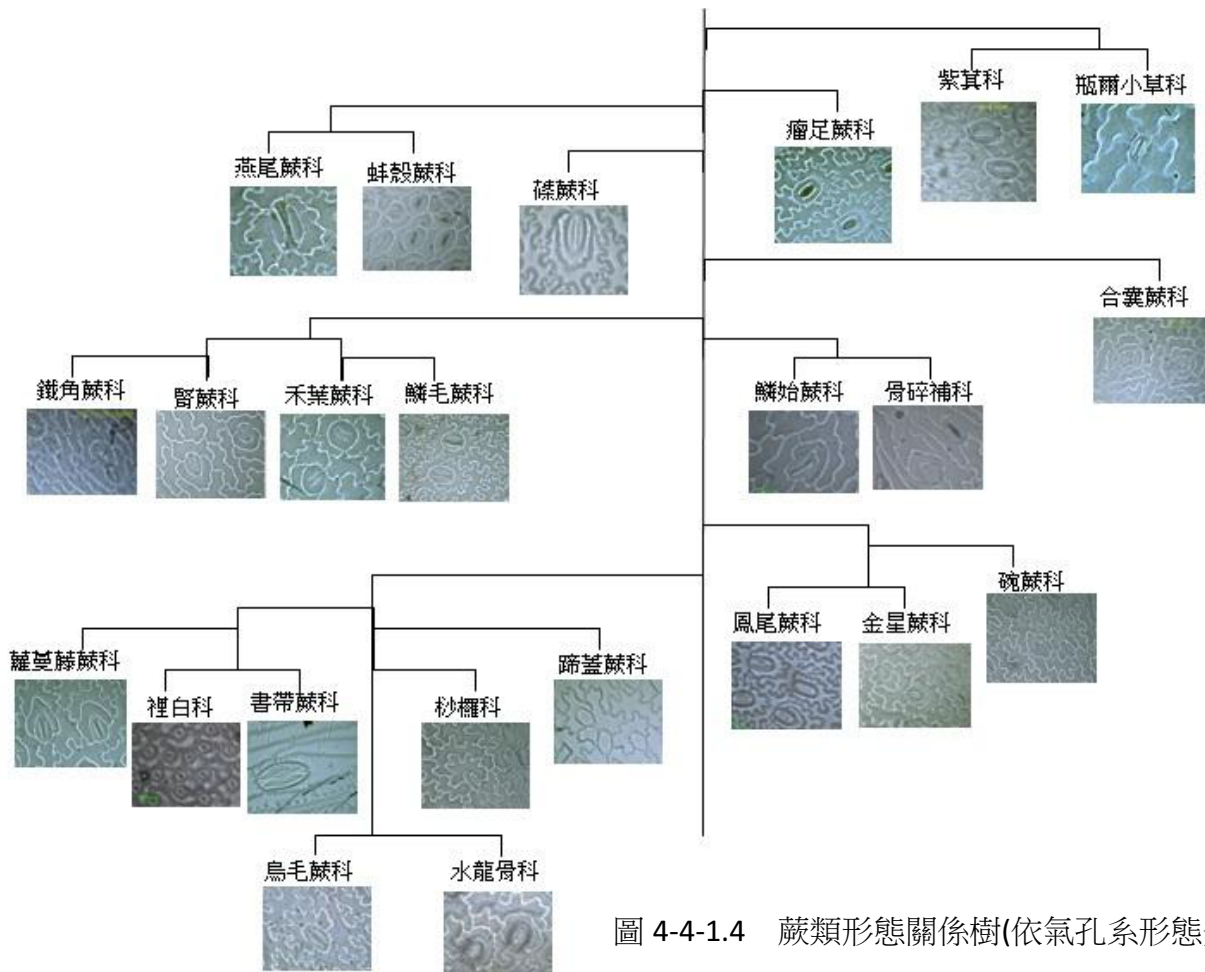


圖 4-4-1.4 蕨類形態關係樹(依氣孔系形態分)

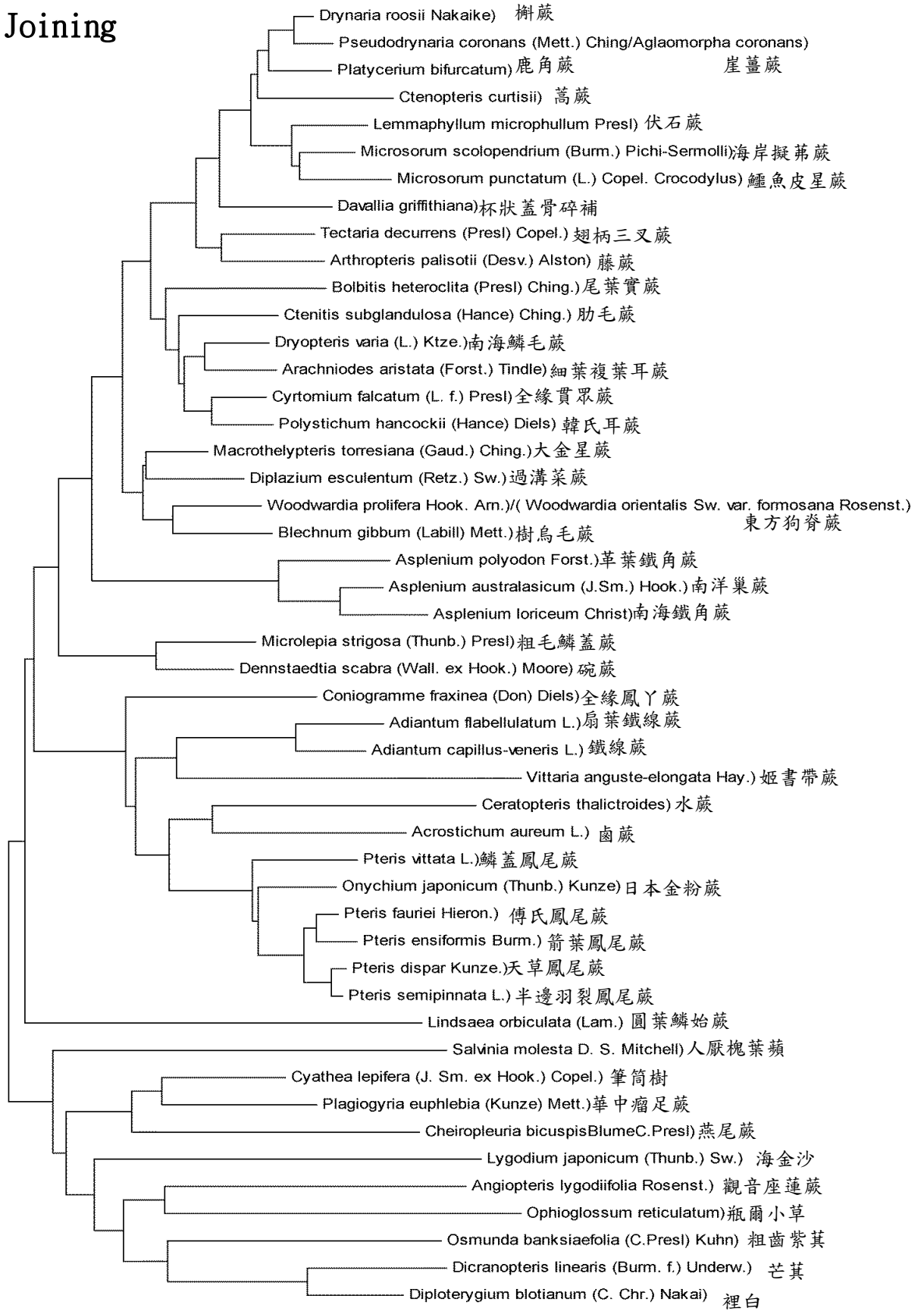
- (1)我們期待在一次次修改的分類樹中，能更接近真實的演化關係。在前幾次的分類過程中，方法較為粗略而不準確，我們增加比較項目並取演化分支最少的方向，以使更符合變異狀況，希望能增加精確度並降低主觀誤差且更接近於實際狀況。但此方法可能會受到趨同演化影響而與真實狀況有誤差。
- (2)氣孔系型態分類樹前端較原始的蕨類如紫萁科、瘤足蕨科、瓶爾小草科及合囊蕨科，與一般常見的分類樹無異，都與其他科差異較大而先分歧出去，由此可知厚囊蕨和原始薄囊蕨在整體構造上都與較進化的蕨類相差極遠。
- (3)進化的薄囊蕨型態歧異度不如厚囊蕨等明顯，較難歸類，推測氣孔系演化到後期即停止不再進化而僅受到環境影響而出現略微的不同，因此後期蕨類氣孔系型態不具有大幅度的差異。

2. 核酸親緣關係

將蕨類植物核酸依相似度繪製成親緣關係樹 (Neighbor-Joining Tree) (如下頁圖)，經比對後發現其結果和氣孔系形態關係樹不甚相符，推測原因於六、討論中探討。

Neighbor Joining

Tree

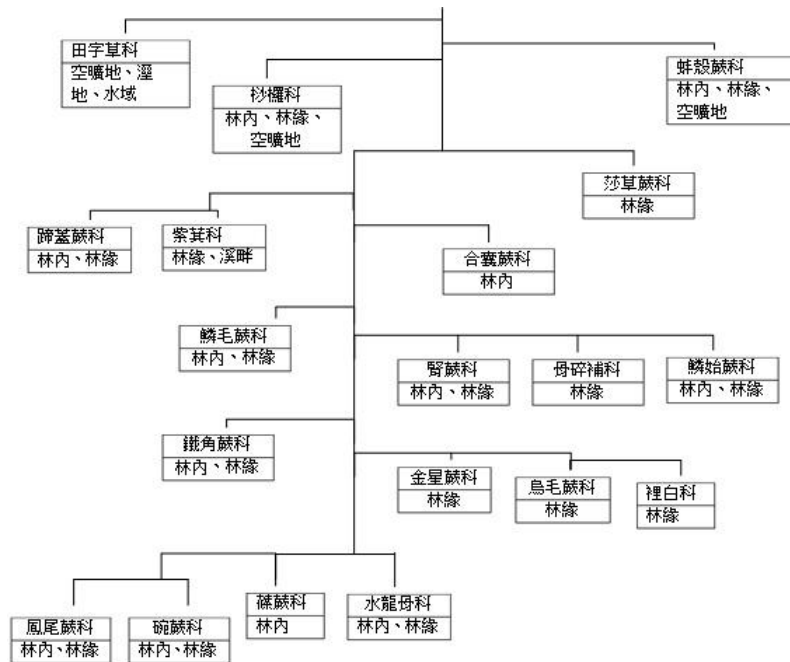


0.02

3. 棲地與氣孔系形態比較

而後我們又想到，是否蕨類的副細胞演化也會受到其生長環境所影響而有趨同演化的現象，於是我們將各科的形態與其棲地做排列比較。

科別	棲地	科別	棲地	科別	棲地
松葉蕨科	林內	碗蕨科	林內、林緣	鱗始蕨科	林內、林緣
合囊蕨科	林內	金星蕨科	林緣	骨碎補科	林緣
莎草蕨科	林緣	鐵角蕨科	林內、林緣	蹄蓋蕨科	林內、林緣
鳳尾蕨科	林內、林緣	烏毛蕨科	林緣	蘆蕨科	林內
水龍骨科	林內、林緣	腎蕨科	林內、林緣	槐葉蘋科	空曠地、水域
裡白科	林緣	鱗毛蕨科	林內、林緣	紫萁科	林緣、溪畔
梭羅科	林內、林緣、空曠地	田字草科	空曠地、溼地、水域	蚌殼蕨科	林內、林緣、空曠地



各蕨類的棲地十分相近，趨同演化在此一假設中無法明顯觀察出來，但可約略看出生長在水域的田字草科和處於陽光下空曠地的梭羅科、蚌殼蕨科副細胞形態就明顯異於其他。

五、實驗四 植物氣孔系形態關係研究

(一) 目的

研究不同植物類群之氣孔系形態差異

(二) 材料





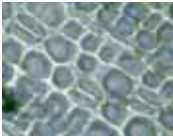

1. 蕨類下表皮玻片標本
2. 被子植物、裸子植物下表皮玻片標本

(三) 步驟

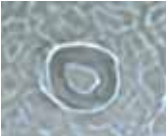




1. 將拍攝之照片不同植物相互比較，觀察其相似與相異程度，並歸納出其中較為相似的植物種類。

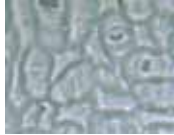





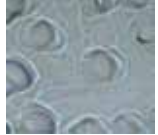
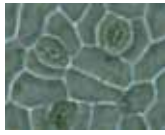



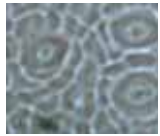

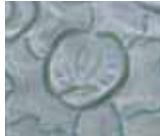


(四) 結果

1. 單子葉植物葉片之副細胞形態：

(1) 保衛細胞為四至六個大小相近的副細胞所包圍			
			
布袋蓮(雨久花科) 浮水性植物，不耐寒	鴨跖草(鴨跖草科) 山坡及林緣陰濕處	香蕉(芭蕉科) 喜溫暖濕潤地	月桃(薑科) 陽性，喜高溫潮濕
(2) 副細胞只有兩個，平行於保衛細胞的排列，且各包圍一個保衛細胞			
			
五節芒(禾本科) 陽性、火山植物群			
(3) 保衛細胞周圍沒有副細胞			
			
台灣百合(百合科) 草生空曠地			

2. 雙子葉植物葉片之副細胞形態：

(1) 不定型：此類植物無副細胞		
		
正榕(薔薇目桑科) 低海拔，日照足高溫濕處	黃金榕(薔薇目桑科) 溫濕度高處	桂花(唇形目木犀科) 溫暖濕潤、微酸砂質壤土
(2) 不等型：不等型植物保衛細胞為一大二小共三個副細胞環繞		
		
落地生根(景天科) 濕潤的草地	大花咸豐草(菊科) 光照強、水分缺乏處	

(3) 平行型：此一類型之植物副細胞長軸與保衛細胞之長軸平行			
			
楓香(金縷梅科) 好陽光、生於濕潤的 酸中性壤土	茄冬(大戟科) 山地潮濕溝谷林	銅錢草(報春花科) 溫暖潮濕、半日照處	大葉山欖(山欖科) 濱海地區
			
天胡荽(傘形科) 濕潤地	大仙丹(茜草科) 耐旱喜高溫	番石榴(桃金娘科) 隨種隨活	樟樹(樟科) 喜光、暖濕氣候
(4)交叉型：其兩個副細胞與保衛細胞長軸垂直			
			
馬纓丹(馬鞭草科) 喜光、溫暖濕潤氣候	小葉欖仁(使君子科) 溫濕度高、日照佳處	車前草(車前科) 山野、路旁、池塘、河邊	
(5)無法編排入文獻分類者，其皆由四個以上大小相似的扁長形副細胞所包圍			
			
白千層(桃金娘目) 水或沼澤邊緣	蔓綠絨(天南星科) 日照、溫暖、潮溼、通風	牽牛花(旋花科) 氣候溫和、光照充足、深厚 土壤	
			
相思樹(豆科) 喜光、喜溫暖	橄欖(橄欖科) 強陰性樹、耐寒		

將前面的分類與其棲地做比較之後，我們做出一個粗略的棲地歸納：

第一類型的單子葉植物多不耐寒，處在溼度高的環境，而不定型植物偏好在高溫濕潤的氣候環境下生長；交叉形植物多在溫濕度皆高的陽光下。可以說被子植物的副細胞形態略有趨同演化的趨勢。而最後在分類外的一群，棲地歧異性較大，推測應有更細微的分類方式。

伍、 研究結果

一、 實驗一

名稱	科別	棲息地	習性	氣孔 長 mm	保衛細 胞面積 mm ²	視野下面積 mm ² /20X視 野
天草鳳尾蕨	鳳尾蕨科	林下空曠 處、林緣半 遮蔭	地生	0.032	0.00059	0.00737
水蕨	鳳尾蕨科 水蕨亞科	淺水處	水生	0.036	0.00105	0.00630
半邊羽裂鳳尾 蕨	鳳尾蕨科	林下空曠 處、林緣半 遮蔭	地生	0.029	0.00084	0.01295
大葉鳳尾蕨	鳳尾蕨科	林內	地生	0.024	0.00078	0.00624
全緣鳳丫蕨	鳳尾蕨科	林內	地生	0.035	0.00133	0.01065
鹵蕨	鳳尾蕨科	空曠地、溪 畔、溼地	地生、水 生	0.030	0.00107	0.03803
傅氏鳳尾蕨	鳳尾蕨科	林內、灌叢 下、林緣、 空曠地	地生	0.023	0.00104	0.00777
菱葉鐵線蕨	鳳尾蕨科	林緣	地生	0.016	0.00095	0.00617
黃脈鳳尾蕨	鳳尾蕨科	林內、林緣	地生	0.026	0.00086	0.00902
日本金粉蕨	鳳尾蕨科	林內、林緣	地生	0.027	0.00076	0.00760
鱗蓋鳳尾蕨	鳳尾蕨科	林緣、空曠 地、路邊、 建物	岩生、地 生	0.030	0.00110	0.00715
箭葉鳳尾蕨孢 子葉	鳳尾蕨科	林下潮濕遮 蔭處	地生	0.040	0.00098	0.00785
箭葉鳳尾蕨管 養葉	鳳尾蕨科			0.030	0.00085	0.01018
粗毛鱗蓋蕨	碗蕨科	林下空曠 處、林緣半 遮蔭	地生	0.021	0.00059	0.01006
碗蕨	碗蕨科	林內、林緣 (半開闊處 山坡)	地生	0.019	0.00063	0.00568
扇葉鐵線蕨	鐵線蕨科	林內、林緣 (遮蔭)	地生	0.015	0.00090	0.00716
鐵線蕨	鐵線蕨科	林緣、建物	岩生	0.012	0.00048	0.00762
伏石蕨	水龍骨科	林內、林 緣、空曠地	岩生、岩 生	0.029	0.00156	0.06309

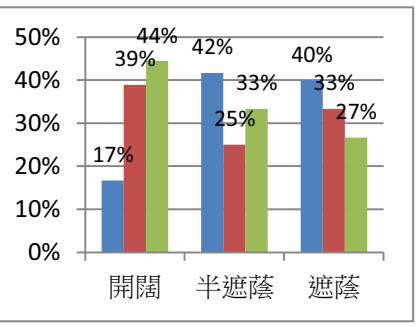
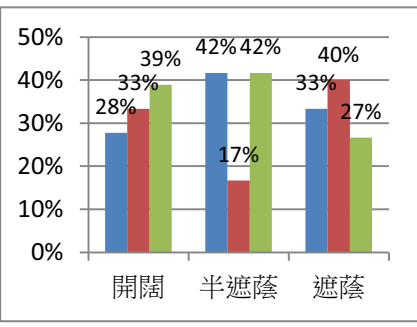
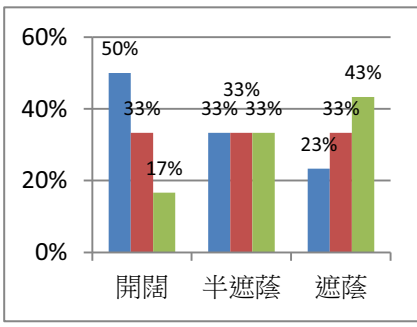
槲蕨	水龍骨科	林緣、建物	著生、岩生	0.028	0.00126	0.00818
鹿角蕨	水龍骨科	林緣	著生	0.039	0.00340	0.00680
海岸擬蕨蕨	水龍骨科	海岸、空曠地	岩生、地生	0.029	0.00156	0.01483
崖蕨	水龍骨科	林內、林緣	著生、岩生	0.024	0.00098	0.00947
大金星蕨	金星蕨科	林緣半遮蔭處、路邊	地生	0.016	0.00043	0.00670
小毛蕨	金星蕨科	林緣、空曠地、溪畔	地生	0.018	0.00063	0.01679
松葉蕨	松葉蕨科	成熟林內樹幹上	著生、岩生	0.048	0.00235	0.00706
海金沙	莎草蕨科	林緣遮蔭處	藤本、地生	0.012	0.00056	0.01375
腎蕨	腎蕨科	向陽開闊地、林下空曠處	岩生、地生	0.030	0.00104	0.00344
長葉腎蕨	腎蕨科	林內、林緣	著生、岩生	0.029	0.00110	0.00772
三叉腎蕨	腎蕨科	林內、林緣	著生、岩生	0.035	0.00110	0.00552
藤蕨	蕨蕨科	林內	藤本、著生	0.047	0.00177	0.00531
細葉複葉耳蕨	鱗毛蕨科	林內、林緣	地生	0.027	0.00127	0.00761
小葉複葉耳蕨	鱗毛蕨科	林內、林緣	地生	0.027	0.00111	0.00608
南海鱗毛蕨	鱗毛蕨科 鱗毛蕨亞科	林內、林緣	地生	0.037	0.00170	0.01020
全緣貫眾蕨	鱗毛蕨科 鱗毛蕨亞科	海邊林緣、空曠地	岩生、地生	0.025	0.00097	0.00677
早田氏鱗毛蕨	鱗毛蕨科	稍遮蔭、極潮溼	地生	0.041	0.00155	0.01239
韓氏耳蕨	鱗毛蕨科	林下潮溼	地生	0.027	0.00145	0.01306
蘇鐵蕨	烏毛蕨科	林下空曠處	地生	0.028	0.00076	0.01374
東方狗脊蕨	烏毛蕨科	林緣、溪畔	岩生、地生	0.027	0.00105	0.01729
過溝菜蕨	蹄蓋蕨科	空曠濕地	地生	0.023	0.00064	0.01286
霧社雙蓋蕨	蹄蓋蕨科	林內	地生	0.031	0.00101	0.00406
觀音座蓮蕨	合囊蕨科	成熟闊葉林下	地生	0.028	0.00077	0.00658
南洋巢蕨	鐵角蕨科	林內、林緣	著生、岩生	0.031	0.00171	0.00770
南海鐵角蕨	鐵角蕨科	林下潮溼	岩生	0.040	0.00187	0.00656
革葉鐵角蕨	鐵角蕨科	林緣潮溼	岩生、地生	0.026	0.00134	0.00935
圓葉鱗始蕨	鱗始蕨科	林內、林緣	地生	0.051	0.00185	0.00833
筆筒樹	秒櫛科	向陽開闊潮溼地	地生	0.013	0.00051	0.01594

芒萁	裡白科	向陽開闊地、森林邊緣	地生	0.013	0.00028	0.01703
杯狀蓋骨碎補	骨碎補科	林緣	著生、岩生	0.029	0.00139	0.00417
粗齒紫萁	紫萁科	林緣、溪畔	地生	0.037	0.00188	0.01130
臺灣金狗毛蕨	蚌殼蕨科	邊坡、林下	岩生、地生	0.025	0.00123	0.05269
羅莫藤蕨	羅莫藤蕨科實蕨屬	林內、溪畔	岩生、地生	0.021	0.00068	0.00954
尾葉實蕨	羅莫藤蕨科	林下、潮濕	地生	0.034	0.00112	0.00899
南投三叉蕨	三叉蕨科	林下	地生	0.040	0.00124	0.00435
肋毛蕨	三叉蕨科	林下乾燥	地生	0.023	0.00063	0.00632
翅柄三叉蕨	三叉蕨科	林下潮濕	地生	0.045	0.00155	0.00543
姬書帶蕨	書帶蕨科	林緣、林下	著生	0.022	0.00037	0.00037
鈍頭瓶爾小草	瓶爾小草科	向陽開闊	地生	0.024	0.00048	0.00119
華中瘤足蕨	瘤足蕨科	林下腐質豐富處	地生	0.019	0.00045	0.00250
蒿蕨	禾葉蕨科	林下遮蔭	地生	0.033	0.00250	0.01499
燕尾蕨	燕尾蕨科	林下遮蔭	地生	0.042	0.00180	0.00360

我們將所整理出的數據由大到小排列，並將觀察的 60 種蕨類依棲地不同大致分類成生長於遮蔭處、開闊處、半遮蔭處三類。再計算較大、中等、較小數值(每類數值 20 種蕨類)中各棲地所佔之比例，結果分布以圖表方式呈現，如下頁圖表(表 5-1)

表 5-1

視野下面積mm ² /20X視野			保衛細胞面積mm ²			氣孔長mm		
伏石蕨	開闊	0.06309	鹿角蕨	半遮蔭	0.00340	圓葉豬兜蕨	開闊	0.051
臺灣金狗毛蕨	遮蔭	0.05269	荷蕨	遮蔭	0.00250	松葉蕨	半遮蔭	0.048
蘭蕨	開闊	0.03803	松葉蕨	半遮蔭	0.00235	蕨蕨	遮蔭	0.047
東方狗脊蕨	半遮蔭	0.01729	粗齒紫萁	開闊	0.00188	翅柄三叉蕨	遮蔭	0.045
芒萁	開闊	0.01703	高海線角蕨	遮蔭	0.00187	蕨蕨	遮蔭	0.042
小毛蕨	開闊	0.01679	圓葉豬兜蕨	開闊	0.00185	早田氏豬毛蕨	半遮蔭	0.041
蕨荷樹	開闊	0.01594	蕨蕨	遮蔭	0.0018	箭葉鳳凰葉孢子蕨	開闊	0.040
荷蕨	遮蔭	0.01499	蕨蕨	遮蔭	0.00177	高海線角蕨	遮蔭	0.040
海岸線蕨	開闊	0.01483	南洋蕨	半遮蔭	0.00171	高投三叉蕨	遮蔭	0.040
澤金沙	遮蔭	0.01375	高海線毛蕨	遮蔭	0.00170	鹿角蕨	半遮蔭	0.039
蕨蕨	開闊	0.01374	伏石蕨	開闊	0.00156	高海線毛蕨	遮蔭	0.037
維氏耳蕨	遮蔭	0.01306	海岸線蕨	開闊	0.00156	粗齒紫萁	開闊	0.037
半透羽裂鳳凰蕨	半遮蔭	0.01295	早田氏豬毛蕨	半遮蔭	0.00155	水蕨	開闊	0.036
邊溝菜蕨	開闊	0.01286	翅柄三叉蕨	遮蔭	0.00155	金線鳳丫蕨	遮蔭	0.035
早田氏豬毛蕨	半遮蔭	0.01239	維氏耳蕨	遮蔭	0.00145	三叉蕨	遮蔭	0.035
粗齒紫萁	開闊	0.01130	杯狀當骨碎補	半遮蔭	0.00139	鳳蕨	遮蔭	0.034
金線鳳丫蕨	遮蔭	0.01065	蕨蕨	遮蔭	0.00134	荷蕨	遮蔭	0.033
高海線毛蕨	遮蔭	0.01020	金線鳳丫蕨	遮蔭	0.00133	天草鳳凰蕨	半遮蔭	0.032
箭葉鳳凰葉蕨	遮蔭	0.01018	粗齒紫萁耳蕨	遮蔭	0.00127	霧社雙蓋蕨	遮蔭	0.031
粗毛聯蓋蕨	半遮蔭	0.01006	樹蕨	開闊	0.00126	南洋蕨	半遮蔭	0.031
蕨蕨	遮蔭	0.00954	高投三叉蕨	遮蔭	0.00124	蘭蕨	開闊	0.030
蕨蕨	遮蔭	0.00947	臺灣金狗毛蕨	遮蔭	0.00123	箭葉鳳凰蕨	開闊	0.030
蕨蕨	遮蔭	0.00935	鳳蕨	遮蔭	0.00112	箭葉鳳凰葉蕨	遮蔭	0.030
高海線角蕨	遮蔭	0.00902	小葉復葉耳蕨	遮蔭	0.00111	荷蕨	開闊	0.030
蕨蕨	遮蔭	0.00899	蕨蕨	開闊	0.00110	半透羽裂鳳凰蕨	半遮蔭	0.029
圓葉豬兜蕨	開闊	0.00833	長葉蕨	遮蔭	0.00110	伏石蕨	開闊	0.029
樹蕨	開闊	0.00818	三叉蕨	遮蔭	0.00110	海岸線蕨	開闊	0.029
箭葉鳳凰葉孢子蕨	遮蔭	0.00785	蘭蕨	開闊	0.00107	長葉蕨	遮蔭	0.029
傅氏鳳凰蕨	開闊	0.00777	水蕨	開闊	0.00105	杯狀當骨碎補	半遮蔭	0.029
長葉蕨	遮蔭	0.00772	東方狗脊蕨	半遮蔭	0.00105	樹蕨	開闊	0.028
南洋蕨	半遮蔭	0.00770	傅氏鳳凰蕨	開闊	0.00104	蕨蕨	開闊	0.028
蕨蕨	開闊	0.00762	荷蕨	開闊	0.00104	觀音座蓮蕨	遮蔭	0.028
粗齒紫萁耳蕨	遮蔭	0.00761	霧社雙蓋蕨	遮蔭	0.00101	日本金粉蕨	遮蔭	0.027
日本金粉蕨	遮蔭	0.00760	箭葉鳳凰葉孢子蕨	遮蔭	0.00098	粗齒紫萁耳蕨	遮蔭	0.027
天草鳳凰蕨	半遮蔭	0.00737	蕨蕨	遮蔭	0.00098	小葉復葉耳蕨	遮蔭	0.027
蕨蕨	開闊	0.00716	金線鳳凰蕨	開闊	0.00097	維氏耳蕨	遮蔭	0.027
蕨蕨	開闊	0.00715	蕨蕨	半遮蔭	0.00095	東方狗脊蕨	半遮蔭	0.027
松葉蕨	半遮蔭	0.00706	蕨蕨	遮蔭	0.00090	高海線角蕨	遮蔭	0.026
鹿角蕨	半遮蔭	0.00680	高海線角蕨	遮蔭	0.00086	蕨蕨	遮蔭	0.026
金線鳳凰蕨	開闊	0.00677	箭葉鳳凰葉蕨	遮蔭	0.00085	臺灣金狗毛蕨	遮蔭	0.025
大金星蕨	半遮蔭	0.00670	半透羽裂鳳凰蕨	半遮蔭	0.00084	金線鳳凰蕨	開闊	0.025
觀音座蓮蕨	遮蔭	0.00658	大葉鳳凰蕨	遮蔭	0.00078	大葉鳳凰蕨	遮蔭	0.024
高海線角蕨	遮蔭	0.00656	觀音座蓮蕨	遮蔭	0.00077	蕨蕨	遮蔭	0.024
肋毛蕨	遮蔭	0.00632	日本金粉蕨	遮蔭	0.00076	鈍頭瓶爾小草	開闊	0.024
水蕨	開闊	0.00630	蕨蕨	開闊	0.00076	傅氏鳳凰蕨	開闊	0.023
大葉鳳凰蕨	遮蔭	0.00624	蕨蕨	遮蔭	0.00068	邊溝菜蕨	開闊	0.023
蕨蕨	半遮蔭	0.00617	邊溝菜蕨	開闊	0.00064	肋毛蕨	遮蔭	0.023
小葉復葉耳蕨	遮蔭	0.00608	碗蕨	半遮蔭	0.00063	翅骨帶蕨	遮蔭	0.022
碗蕨	半遮蔭	0.00568	小毛蕨	開闊	0.00063	粗毛聯蓋蕨	半遮蔭	0.021
三叉蕨	遮蔭	0.00552	肋毛蕨	遮蔭	0.00063	蕨蕨	遮蔭	0.021
翅柄三叉蕨	遮蔭	0.00543	天草鳳凰蕨	半遮蔭	0.00059	碗蕨	半遮蔭	0.019
蕨蕨	遮蔭	0.00531	粗毛聯蓋蕨	半遮蔭	0.00059	蕨中瘤足蕨	遮蔭	0.019
高投三叉蕨	遮蔭	0.00435	澤金沙	遮蔭	0.00056	小毛蕨	開闊	0.018
杯狀當骨碎補	半遮蔭	0.00417	蕨荷樹	開闊	0.00051	蕨蕨	半遮蔭	0.016
霧社雙蓋蕨	遮蔭	0.00406	蕨蕨	開闊	0.00048	大金星蕨	半遮蔭	0.016
蕨蕨	遮蔭	0.00360	鈍頭瓶爾小草	開闊	0.00048	蕨蕨	遮蔭	0.015
荷蕨	開闊	0.00344	蕨中瘤足蕨	遮蔭	0.00045	蕨荷樹	開闊	0.013
蕨中瘤足蕨	遮蔭	0.00250	大金星蕨	半遮蔭	0.00043	芒萁	開闊	0.013
鈍頭瓶爾小草	開闊	0.00119	翅骨帶蕨	遮蔭	0.00037	蕨蕨	開闊	0.012
翅骨帶蕨	遮蔭	0.00037	芒萁	開闊	0.00028	澤金沙	遮蔭	0.012



二、 實驗二

我們取了數種同一科的蕨類，觀察其細胞形態，發現同一科的蕨類表皮細胞相似度極高，可以做為比較的單位。

三、 實驗三

將各科蕨類之氣孔系照片與依孢子囊堆形態繪出的親緣關係樹相互比對，結果發現氣孔系形態相似度與蕨類演化關係樹不盡相同。

將我們所拍的蕨類氣孔周遭表皮細胞照片依照形態相似度繪成氣孔形態關係樹，可發現雖與依孢子囊堆形態繪出的親緣關係樹不甚相似，但仍有部分親緣關係相近，例如骨碎補科與腎蕨科之蕨類。

四、 實驗四

我們發現表皮細胞形狀會趨向複雜，從單純的幾何圖形衍生成不規則、變化性高的圖形；而氣孔大小發展為不定，顯示出氣孔大小的發展與演化沒有絕對關係，與前面我們所探討蕨類的情形相符。

另外，在單子葉植物中，由於為平行脈的關係，表皮細胞排列整齊且方向單一，氣孔都是依葉脈方向排列，氣孔系也依循表皮細胞排列規則，方向及大小都具一致性，甚至有些完全不存在副細胞，如台灣百合。(見圖 5-4-1)



月桃(薑目)

台灣百合(百合目)

圖 5-4-1 單子葉植物的氣孔系形態

然而雙子葉植物卻不成規則排列。我們將我們所採樣的植物依氣孔系的形態粗略的分類，並在每一分類中按照植物各目的演化順序排列，假定我們在第一節實驗所探討—以「科」為基本分類單位—也適用於非蕨類植物，則此排列結果顯示，就如同我們在蕨類的觀察，同一目的植物氣孔系形態不見得相近。此外，我們發現表皮細胞形狀會趨向複雜，從單純的幾何圖形衍生成不規則、變化性高的圖形；而氣孔大小發展為不定，顯示出氣孔大小的發展與演化沒有絕對關係，與前面我們所探討蕨類的情形相符。

陸、 討論

一、 文獻探討

參考其他文獻的結果顯示，以蕨類表皮細胞形態作為親緣分類依據雖目前仍無確立，但為一可行想法，表示表皮細胞形態在分類學上具有一定意義。

而他人研究發現氣孔系中保衛細胞與部分副細胞為由同一母細胞分化而成，代表氣孔系的確為一獨立構造，而非只是因巧合而有相似形態。

從文獻也可發現，被子植物之氣孔系形態分類已有研究者完成，但蕨類的氣孔系形態歸納則無，表示蕨類氣孔系形態分類為一值得研究之方向。

二、 研究蕨類氣孔長及保衛細胞面積與環境之關係

將所得的數據由大而小排列，並計算每三分之一中棲地屬於開闊地、半遮蔭地、遮蔭地的比例，可發現以氣孔長為排序依據的統計最能觀察到趨勢變化，即生活在越開闊處的蕨類，氣孔長越短，推測原因為生活在較陽光處的蕨類其陽光充足，故不需太大的氣孔便能維持一定蒸散量。此結果表示棲息環境的不同會對氣孔系形態造成一定影響。

而至於保衛細胞面積較難歸納出結論，推測原因應為蕨類在植物界演化史中較原始，氣孔大小及保衛細胞之調節可能不慎發達以達到明顯差異。未來若有機會可在比較生於不同環境不同種之被子植物(例如：陰生植物與陽生植物之差異)，因其較為演化較為成熟，可能才會發展出此種差別。

三、 研究同科蕨類氣孔週遭之表皮細胞形態

將所拍攝之蕨類下表皮表皮細胞形態同科相互比較，可發現同科之中的細胞形態大致相似，雖然不全然相同，但仍足可當作分類的依據。由此可知，科別之分類不僅適用於孢子囊形態關係，亦適用於氣孔系之形態關係。根據參考資料顯示，葉片表皮細胞的形態，排列圖示與氣孔的相互關係有著系統發育上的意義，推測表皮細胞的形態也應是隨著植物的演化而發展，可從表皮細胞之形狀來判定在演化上的先後順序。另外，根據《植物解剖學》一書，副細胞(保衛細胞周圍與普通表皮細胞不同的細胞)越多的植物，在演化上較為原始。根據我們的觀察結果，一般蕨類皆有以一定形式環繞在保衛細胞周遭的副細胞，而其與其他類別植物之形態暨演化關係我們將在討論四、中探討。

根據文獻指出，植物氣孔系(保衛細胞、氣孔、副細胞)的發育為相輔相成，均由一原始表皮細胞開始，經過同一細胞內不同方向的多次分裂，逐步形成一氣孔系，表示氣孔系的發育在細胞分裂初期便與一般表皮細胞不同，為獨立分裂的單位，表示氣孔系在演化上具有特殊意義，其形態和排列方式並非隨機分布，而是有系統的分化。顯示可能可以氣孔系作為蕨類親緣關係界定的標準。

四、 研究不同科蕨類親緣關係所對應之氣孔系差異

我們將所觀察到各科的副細胞形態依蕨類親緣關係樹做了排列，發現副細胞的

形態相似度與蕨類的親緣遠近沒有直接相關，例如蓀蕨科蕨類與鳳尾蕨科的保衛細胞皆由一個副細胞包圍於外，但親緣卻相距甚遠。

將所拍之蕨類氣孔系照片與依照孢子囊形態劃分之親緣關係樹相互比較，發現親緣關係近的蕨類科別，其氣孔系形態不全然相近；相反的，親緣關係較遠的科別，其氣孔系形態可能類似。推測氣孔系及副細胞演化與孢子囊演化不盡然相同的原因如下：一，氣孔系的演化可能沒有與孢子囊形態演化同步，而是獨立演化、分支的一項特徵，故其形態變化與孢子囊演化關係樹不同；二，氣孔系特徵可能於植物體上並非一重要結構，故其發展與演化並無相關性，僅僅是單純隨機變化；三，氣孔系可能跟隨植物葉片上某一重要結構而一同改變，因此不能僅由觀察氣孔系來判定演化順序遠近。由以上推論可猜想，比較不同科蕨類氣孔系之差異，可使我們發現一新劃分蕨類類別的方法，未來若再加以深入研究，可能可以由此發展出另一套完整的親緣關係樹，值得探討。

五、 探討蕨類與其他類植物的氣孔系差異

比較蕨類植物氣孔系照片及裸子植物、被子植物之葉片下表皮照片，可發現蕨類植物之副細胞較明顯，一氣孔及保衛細胞外之緊鄰表皮細胞大多有一定排列模式，但被子植物則大多觀察不到此現象，而是保衛細胞外之表皮細胞與一般表皮細胞形狀無異，此觀察結果符合參考文獻之推論，可能越是演化後期先進的植物，其副細胞越明顯。推測原因為副細胞之形態可能牽涉保衛細胞控制氣孔開關，而越是演化後期的植物，其氣孔發育機制越成熟完備，故不再需要副細胞的輔助。

從實驗照片中也可發現，蕨類植物之表皮細胞許多為鋸齒狀、波浪狀邊緣，而被子植物表皮細胞的邊緣則較為平整圓滑，可能平整圓滑的表皮細胞壁較利於物質的輸送，可減少耗費的能源，加快交換效率。鋸齒不平整的邊緣則使細胞之間接觸面積較大，但卻使胞質液迴路較為曲折，減慢了流動速率。其詳細內部機制有待未來再加以深入研究。

另外，比對其他類植物與蕨類植物的氣孔系照片，可發現有些表皮細胞形態相似，可能其背後有相近之親緣關係，或是演化之先後關係，可深入探討後進而推導其背後相關因素。

我們將實驗觀察的被子植物依文獻(參考資料三)中的分類方式進行統整，與先前實驗所觀察之蕨類副細胞形態做比較，並嘗試找出其棲地的共通性。單子葉植物的氣孔排列與葉脈方向平行，副細胞形態因而單一，多為簡單的幾何圖形；而雙子葉植物氣孔排列則顯得較不規則，副細胞的形態也較多樣。

柒、 結論

- 一、 由實驗數據結果可知，氣孔長越短，其生存棲地越開闊，原因應為為了控制蒸散量以免蒸散過盛，顯示棲地之不同會對氣孔系形態造成影響。
- 二、 觀察實驗照片及研究文獻可發現，同一科蕨類植物之氣孔系照片同質性高，可依據氣孔系形態及科別大致劃分為十二種形態，而同一氣孔系為獨立分化而成，不同於

一般表皮細胞之分化，故氣孔系形態可作為蕨類分類依據。

- 三、比較不同科蕨類植物之氣孔系照片，會發現其形態變化與孢子囊演化關係樹不盡相符，推測原因為一、氣孔系演化可能沒有和孢子囊此生殖構造的演化同步，而是獨立演化、分支的一項特徵；二、氣孔系特徵可能並非為植物體上一重要結構，故其發展與演化並無直接相關性，而僅為隨機演變；三、氣孔系可能跟隨植物體上一重要結構一同變化，因此僅觀察氣孔系形態無法直接得出結論。另外，我們依照其形態另外繪出親緣形態關係樹，可作為親緣界定之參考。
- 四、觀察不同植物氣孔系形態發現，氣孔系普遍存在於不同類植物中，顯示氣孔系為一共有之結構，而非特定特徵。另外，將裸子植物、被子植物拍攝出的葉片下表皮氣孔系照片與蕨類植物相互比對，可發現其有些形態類似，推測其在親緣關係和結構需求上有相似關係。

捌、 未來展望

- 一、由實驗一可發現蕨類植物棲地環境與保衛細胞面積的關係不慎明顯，未來可利用此點再比較裸子、被子植物是否結果類似或是較關係較明顯，可研究演化上之變化。
- 二、可研究氣孔系週遭之立體構造來確立氣孔系演化關係，而非單從表皮印模觀察。
- 三、未來可找出演化上具代表性之被子植物來與蕨類氣孔系形態比對，觀察其相關性。
- 四、若有機會可將被子植物之氣孔系與演化關係樹相互比對，觀察是否相符。
- 五、未來可將此研究方法及結果推及植物界其他類群植物，尋找其相互關係。
- 六、可將我們歸納出的形態關係樹與核酸親緣關係做詳細比對，觀察是否有因環境而變動的趨同演化現象。

玖、 參考資料

- 一、郭城孟。《蕨類圖鑑》。遠流出版事業股份有限公司。民 90
- 二、郭城孟。《蕨類入門》。遠流出版事業股份有限公司。民 92
- 三、蔡淑華。《植物解剖學》。世界書局。pp.151-159。民 82
- 四、吳兆洪、蔡仁昌。《中國蕨類植物科屬誌》。科學出版社。民 80
- 五、陳希煌。《賞蕨—梅峰地區賞蕨手冊》。行政院農業委員會。民 89
- 六、陳應欽。《山林蕨響》。人人出版事業股份有限公司。民 90
- 七、周雲龍、吳承軍(1993)。腎蕨葉表皮結構和氣孔器發育的研究。北京師範大學學報: 自然科學版.1993,29(3).-404-408
- 八、Parveen Farooqui(1981); Ontogeny of the Anomocytic stoma – variations and modification; Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.), Vol. 90, Number 3, June 1981, pp.245-252
- 九、J. D. Patel, E.C. Raju, R. L. Fotedar, I. L. Kothari, J. J. Shah; Structure and Histochemistry of Stomata and Epidermal Cells in Five Species of Polypodiaceae; Ann. Bot. 38, 611-19, 1975

【評語】 040718

1. 此作品欲分析不同蕨類氣孔與周遭表皮細胞的形態關係，以作為分類的依據。其結果顯示蕨類氣孔系形態可作為分類的依據。作者觀察入微，也下了很多苦功。
2. 建議分類依據可數值化呈現於圖上，並規範分類的標準。例如：以氣孔系型態來分類時，採用哪些數據作為標準。
3. 建議比較氣孔系型態、孢子囊形態及核酸親源等三種分類法結果的相似及相異處，並討論其優劣。