

中華民國第 59 屆中小學科學展覽會 作品說明書

高級中等學校組 植物學科

第三名

052104

點線面-探討毛氈苔的捕食運動機制

學校名稱：國立中山大學附屬國光高級中學

作者： 高一 謝謹暄	指導老師： 黃翠瑩 謝宜和
-------------------	-----------------------------

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。我們以點線面的方式分別探討黏液、腺毛與形成消化區的各项特性。**首先**，點的觀察是1. 毛氈苔能立即偵測獵物是否為營養物質，2. 黏液的分泌量對溫度會進行調節作用(溫度升高黏珠變小、溫度下降則變大)，3. 利用黏液表面張力說明當黏液進行串接現象時，會增大捕食成功的機會。**再則**從線的角度提出“腺毛彎曲模型”，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。**最後**用“腺毛彎曲訊息分類圖”與“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。綜合上述，設計皿狀容器假昆蟲協助未來探索黏液酵素特性並推論出彎曲訊息應與動作電位的關聯性。

壹、研究動機

從國二那年四月中的春假開始接觸並種植毛氈苔^[一,二]，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，到目前聚焦在黏珠的相關特性。由於我們查閱文獻所提及黏珠的訊息已不足以解答在飼養與觀察過程中得到的經驗^[三]，於是得提出假設、設計相關實驗以求證文獻上付之闕如的黏珠、腺毛、捕食與消化等訊息，期對於毛氈苔的捕食運動機制有進一步的了解。

貳、研究目的

- 一、試說明毛氈苔珠狀黏液的特性(辨別養分、對熱的調節作用)。
- 二、試提出與驗證使毛氈苔腺毛彎曲的構造及其原理模型。
- 三、試探討腺毛間傳遞彎曲訊息的種類與特性。
- 四、試探討營養訊息傳遞的應用性與特殊性。

參、研究設備及儀器

一、硬體：

(一) 觀測杯蓋與 1600 倍 USB 數位顯微鏡：

市售數位顯微鏡、3D 支架與座盤的整合。



- (二) 藥品與器材：碳粉(取自雷射印表機)、粉狀魚飼料、保麗龍、解剖刀、細銅線、線寬規格表、3D 列印設備、100Ω 電阻數個、數位溫度計、鱷魚夾、手機充電器。

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。

肆、研究過程與方法

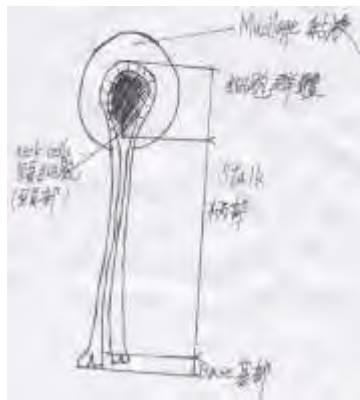
一、文獻探討：

- (一) 洛弗麗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>			
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>			
別名	洛弗麗茅膏菜			
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。			
圖片 (圖三)				
	全株	葉	根	花

- (二) 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^[四,五]，如氮與磷，會藉由演化而來的特殊運動，捕食昆蟲。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分泌的物質引誘昆蟲，再透過觸發運動捕捉昆蟲，最後分解消化吸收所需的養份。

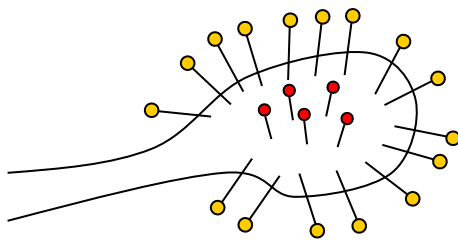
(三) 腺毛(觸手)的細部說明：^[10]



1. 黏珠 = 黏液 + 細胞群體
2. 黏珠與柄部之間 是 頸部

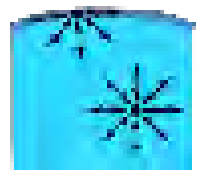
圖四：腺毛(觸手)的細部圖

(四) 根據植物學者研究，將外側較長的腺毛細分為三種^[5]，在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，也有很多層且不等長，內外側僅是方便實驗對照稱說。



圖五 內、外側腺毛的示意圖與實照圖

(五) 表面張力：用分子力解釋，液體的內聚力是形成表面張力的原因。在液體內部，每個分子都在每個方向都受到鄰近分子的吸引力，因此，液體內部分子受到的分子力合力為零。然而，在液體與氣體的分界面上的液體分子在各個方向受到的引力是不均衡的(圖六)，造成表面層中的分子受到指向液體內部的吸引力，並且有一些分子被拉到液體內部^[六]。因此，液體會有縮小液面面積的趨勢，在宏觀上的表現即為“表面張力”現象。



圖六 表面張力

二、研究方法：

(一) 資料取得方式：

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，最後移入毛氈苔碰針尖上的飼料。



圖七 軟體執行畫面

3. 取得照片，先置入已知長度後再輸入 ImageJ 軟體，分析後得到數據資料。

(二)測距方法：

1. 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：

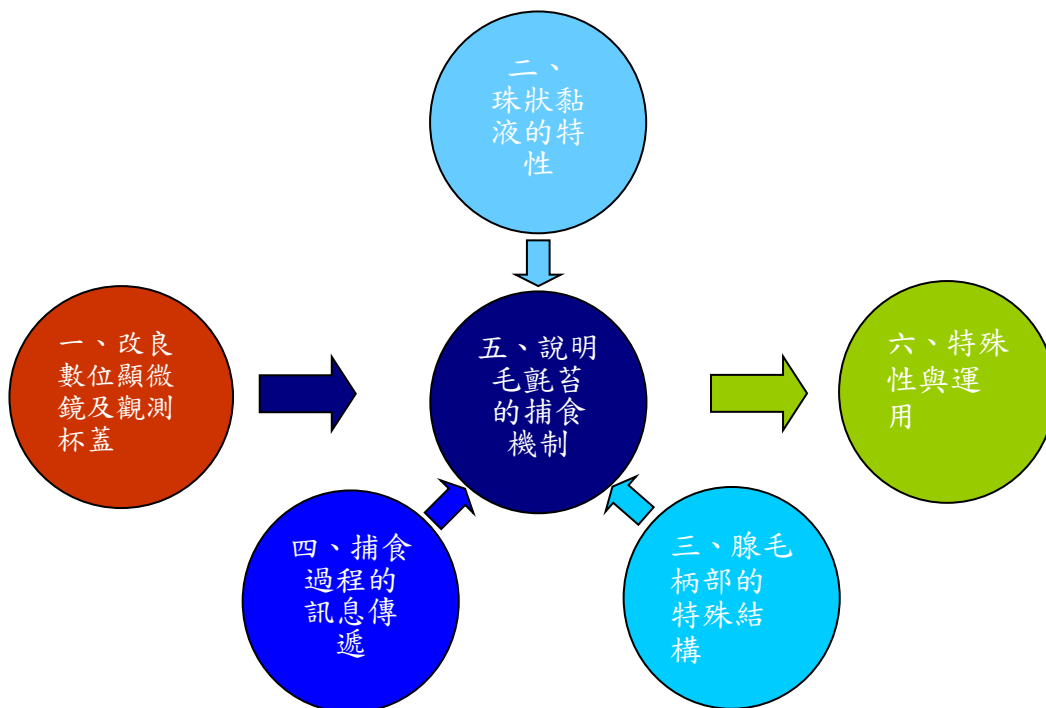
$$\frac{\text{待測距離}(x)}{\text{已知長度}(h = 0.20 \text{ mm})} = \frac{\text{待測距離的照片pixel數}(a)}{\text{已知長度的照片pixel數}(b)}, \text{則 } x = 0.20 \times \frac{a}{b} \text{ mm}$$

2. 待測距離(x)及已知長度(h) 須用繪圖軟體合併在同一張圖中。利用 ImageJ 軟體的功能，就可以得到待測距離(x)。

(三) 毛氈苔的栽培：

去年(2018)3、4月間收集的洛弗麗毛氈苔種子，置於水苔上使其發芽。約在同年6、7月間，將長出的小苗分盆，並以腰水法種植。

三、實驗流程及步驟：



圖八 本實驗流程圖

伍、研究結果

實驗 1-1：黏珠能感應出獵物是否為營養物質

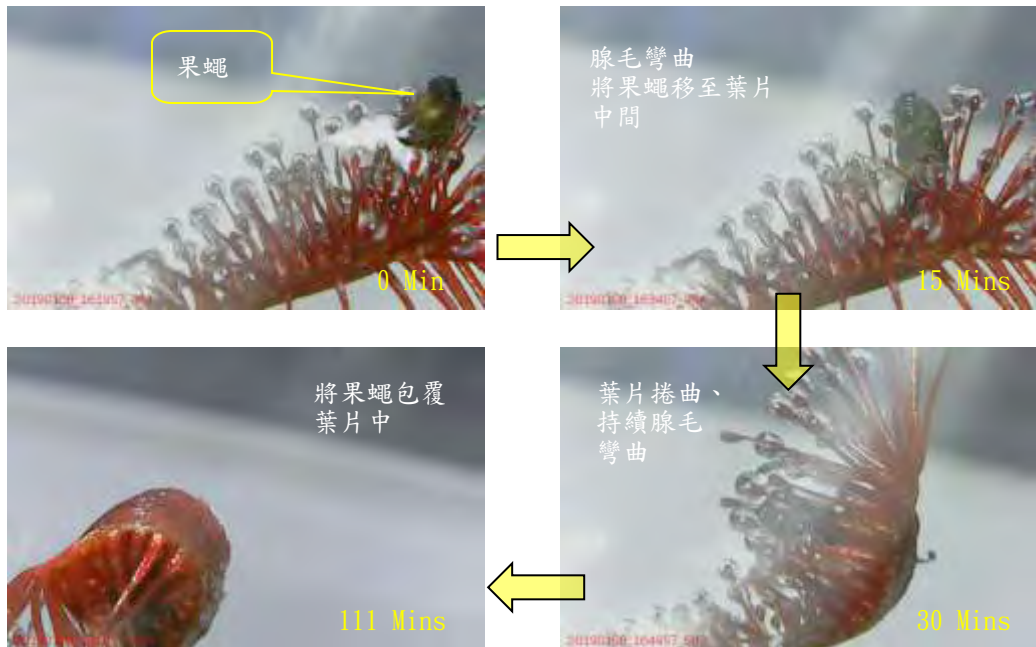
說明：腺毛上的黏液可以牽制獵物的行動，黏珠能即時感應出否為營養物質嗎？

步驟：

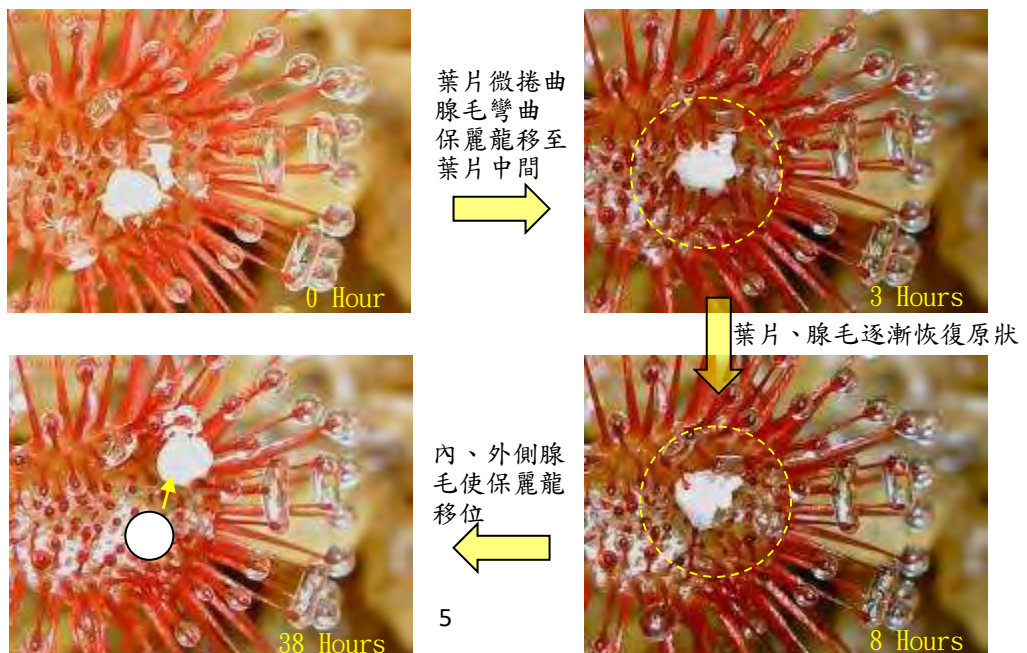
1. 將洛弗麗毛氈苔置於觀測台上；調整顯微鏡後並啟動縮時攝影軟體。
2. 將死掉的果蠅放置在毛氈苔內外側腺毛之間，觀察記錄捕食運動。
3. 將保麗龍切成如果蠅般大小，重複步驟 1、2。
4. 比較兩者差異，並討論。

結果：

1. 果蠅(營養物質)：



2. 保麗龍(非營養物質)：



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

2. 從步驟 1 的比較得知，腺毛將營養物質與非營養物質移至葉片中間的速率相差很大(15mins : 180mins)。
3. 在步驟 2 中，當獵物是“營養物質”時，葉片持續捲曲、腺毛彎曲數量增多；非“營養物質”時，則腺毛逐漸恢復原狀。可見在 15 分鐘內已能感應出是否為營養物質，甚至感應時間可能更短。
4. 在步驟 3 中，我們思考“毛氈苔使保麗龍移位”是刻意的嗎?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：

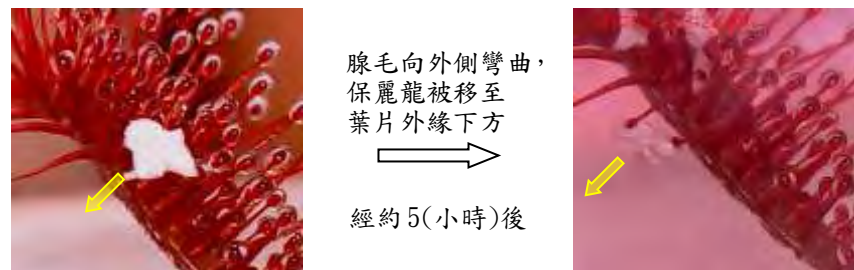


圖 1-1.1 外側腺毛捕食保麗龍

腺毛不僅沒有內彎將保麗龍送至葉片中間，而是外彎將保麗龍移至葉片外緣的下方。保麗龍比果蠅輕，較無可能利用重力將腺毛下壓而彎曲。所以毛氈苔應是會刻意外移“非營養物質”。

5. 因此，毛氈苔對“非營養物質”雖會先產生腺毛彎曲、葉片捲曲等觸發運動，但不會產生進一步的捕捉動作及消化作用。故黏珠上的細胞群體可以分辨獵物是營養物質後，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。我們思考：若能在消化作用進行時取得黏液，就能對其中的分解酵素進行分析及研究。
6. 實驗後檢查保麗龍表面，無均損壞及溶解的現象。

實驗1-2：有日照下，毛氈苔分泌黏液具規律性嗎？

說明：黏液分泌量在一天中會有規律性嗎？

步驟：

1. 選擇一處一天約有 4~6 小時日照的地點做實驗。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，夜間給予適量光便於拍攝。
2. 每隔一小時記錄黏珠的大小一次；重複記錄數日。
3. 繪製黏珠大小與時間的關係圖，並討論。

結果：

1. 比較同一顆黏珠在下午 4 點與隔日早上 2 點的大小。發現兩時段黏珠大小有明顯差異。



pm 16:00 時



am 02:00 時

圖 1-2.1 比較兩時段的黏珠大小

2. 黏珠大小與時間的關係圖(連續四天)，如下：

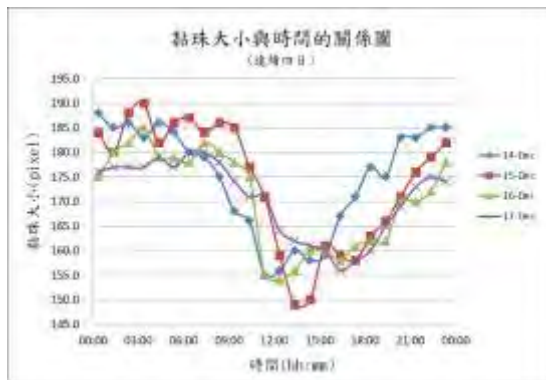


圖 1-2.2 分泌黏珠的週期(1)

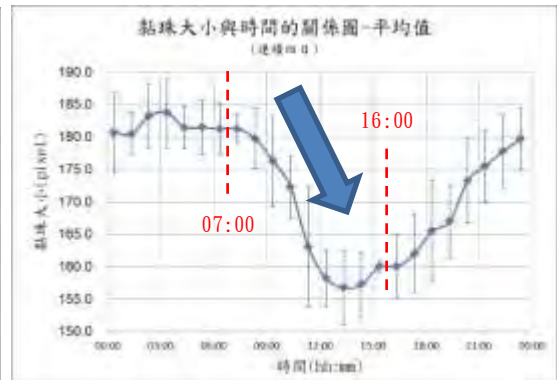


圖 1-2.3 分泌黏珠的週期(2)

討論：

1. 黏珠約從上午 7 點至下午 2 點逐漸變小，約當正午時段變小最明顯。又約從下午 4 點至隔日清晨 4 點逐漸變大。這說明“毛氈苔可能具規律性地分泌黏液量”。推測此現象是與環境的溫度、光波長有關。入夜後黏液分泌量變多，正與昆蟲出沒的時間相符，有利於捕食成功。

2. 多次觀察到黏液與柄部接觸部分有兩條線形的亮光(光通道)，如右圖。若黏液與柄部是緊密相黏，光是無法進入且反射出來的。因此推論：柄部表面有某種特殊構造使黏液無法黏緊。



圖 1-2.4 黏液與柄部的接合處

實驗1-3：無日照下，毛氈苔分泌黏液具規律性嗎？

說明：無日照下，毛氈苔分泌黏液具規律性嗎？，結合實驗 1-2 結果，將作為日後設計實驗參考。

步驟：

1. 選一無陽光的地方，將洛弗麗毛氈苔放置在自製顯微鏡下，啟動縮時攝影軟體。調整倍率與鏡距，對準珠狀黏液（黏珠）、設定每 2 分鐘拍攝一張照片，連續測量 72 小時。
2. 利用 ImageJ 軟體，每間隔 2 小時選取一張照片，分析黏珠大小，並繪製黏珠大小與時間的關係圖。

結果：將所得的數據繪製如下圖。

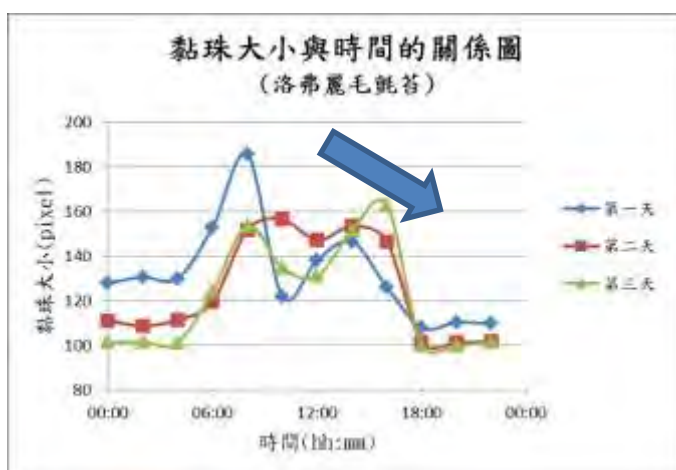


圖 1-3.1：黏珠大小與時間的關係圖

討論：

1. 從圖 1-2.3 與圖 1-3.1 中，可歸納出大約早上(07:00)至下午(14:00)黏珠都有變小的趨勢。
2. 白天沒有經過 4-6 小時日照的毛氈苔，其夜間的黏珠大小較無變化。
3. 實驗 1-2 的變因至少有“氣溫及日照”，實驗 1-3 的變因仍有氣溫，但無日照。我們提出假設：“黏珠大小可能與氣溫變化有關”。為了排除日照因素，規劃在黏珠變化較小的夜間時期進行實驗(即在夜間加熱使溫度升高後，測量黏珠的變化)。
4. 為了僅對觀察中的黏珠加熱，著手設計製作微型加熱器，預定在短時間內(2—3 小時)完成加熱實驗，目的是在不傷害腺毛組織前提下，以實驗組與對照組的方式比對結果，驗證假設。

實驗1-4：利用電流熱效應，自製微型加熱器。

步驟：

1. 用舊手機充電器 (Nokia 5V/350 mA)、 100Ω 電阻數個、數位溫度計、鱷魚夾數個依左圖的電路圖組裝。然後用數位溫度計先測量一個電阻時上升的溫度。
2. 通電加熱三分鐘，若溫度上升未達 $50-60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之間，冷卻後，再並聯另一個 100Ω 電阻。重複步驟 2。
3. 當上升溫度可達到 $50\text{ }^{\circ}\text{C}-60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之間後，持續通電 30 分鐘，記錄 30 分鐘內的最高溫度。重複此步驟數次。

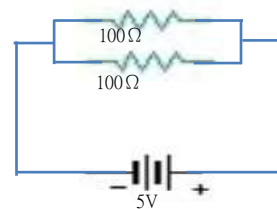


圖 1-4.1：微型控溫的電路圖

結果：

1. 當並聯兩個 100Ω 電阻時，自製微型加熱器可加熱至 $55^{\circ}\text{C}-60^{\circ}\text{C}$ 。
2. 測得五次最高溫度 (如表 1-4)，確定最高溫度都在 $55^{\circ}\text{C}-60^{\circ}\text{C}$ 之間。

次數	1	2	3	4	5	平均	標準差
溫度($^{\circ}\text{C}$)	57.6	58.2	56.7	58.6	56.2	57.5	1.0

表 1-4：微型加熱器的最高溫度

討論：

1. 若將此裝置放在與毛氈苔腺毛同一水平時僅能以輻射方式加熱。當兩者相距約 $0.5-1\text{cm}$ ，就能局部加熱黏珠 (溫度約在 40°C 附近)。
2. 因為微型加熱器能恆溫在 60°C 以下，所以短時間內的加熱，黏珠與腺毛不會被燒傷 (圖 1-4.2)。
3. 如右圖裝置，就可以觀測逐步加熱過程中的黏珠變化。



圖 1-4.2：加熱黏液分泌的裝置圖

實驗 1-5：測定溫度變化對毛氈苔黏液分泌量的關係

說明：此實驗的目的在驗證之前所提的假設 (黏珠大小應與溫度變化有關)。在此更進一步指出毛氈苔的黏珠會對溫度變化進行調節作用^[7]，即“溫度升高時，黏珠會縮小；溫度下降時，黏珠會變大”。

步驟：

1. 在夜間，準備兩組自製顯微鏡，分別將洛弗麗毛氈苔放在自製顯微鏡下 (如圖 1-5.1)，啟動縮時攝影軟體。調整倍率，鏡頭對準珠狀黏液 (黏珠)、設定縮時時距為每 1 分鐘拍攝一張照片。

2. 實驗組是安裝自製微型加熱裝置，在鏡頭所對準黏珠 0.5—1cm 旁（同一水平高度）。對照組是未安裝自製微型加熱裝置。
3. 啟動自製顯微鏡觀測 20 分鐘後，再開啟自製微型加熱裝置電源，約加熱 15 分鐘後關閉電源，再持續觀測 2 小時。
4. 利用 ImageJ 軟體分析兩組黏珠大小，繪製黏珠大小變化與時間關係圖。



圖 1-5.1：測定熱對毛氈苔黏液的儀器裝置

結果：

將兩組數據繪製如下圖。

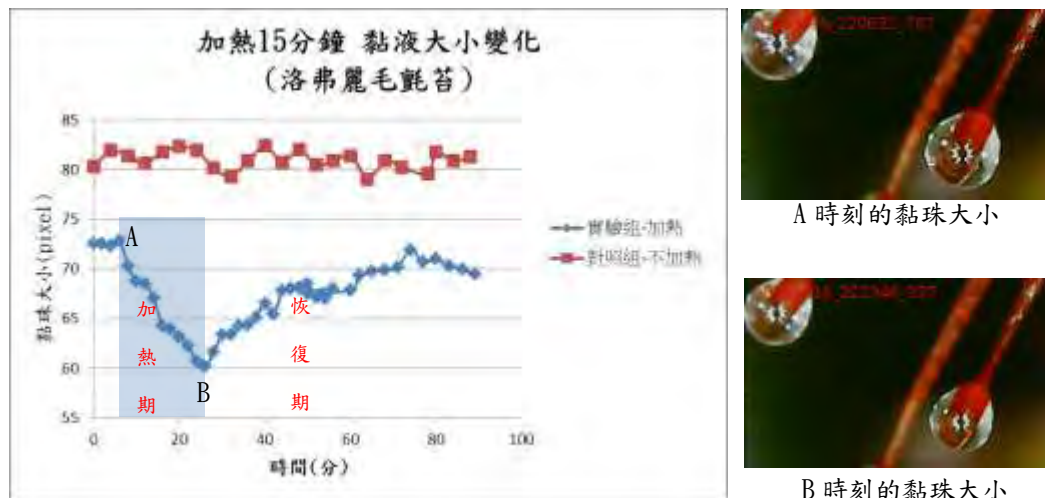


圖 1-5.2：加熱 15 分鐘黏液大小的變化

討論：

1. 洛弗麗毛氈苔的黏液量在實驗過程中，當受熱時會減少亦即黏珠變小（圖 1-5.2 中加熱期）；當不再受熱後，黏液又慢慢增多，黏珠變大，漸漸恢復原狀（圖 1-5.2 中恢復期）。而對照組的黏珠幾乎無明顯變化。所以我們的假設是成立的。

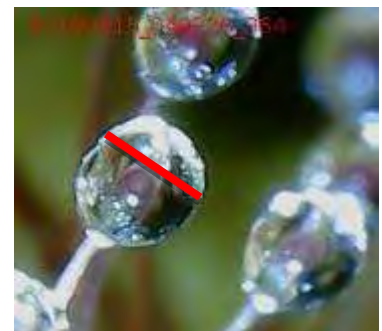


圖 1-5.3：測量黏珠大小

- 黏珠大小的測定是以黏珠外圍的某一固定點作經過細胞群體（中央的紫色部位）的紅色切線長短來表示，而非真正測量出黏珠的實際體積大小。因為在 ImageJ 軟體中操作，就可以取得直線長短的數據。（如圖 1-5.3）
- 在實驗組中，黏液體積減小時，其表面均無皺褶出現，說明“溫度上升過程中，黏液水分被蒸發”的因素並非很明顯；又黏液變化對溫度反應很快，故推論：加熱期黏液的減少主要作用應是“利用腺毛吸回黏液”。停止加熱後，黏珠隨後變大，可見在細胞群體、腺毛不受傷害之下會使黏液增加。即“毛氈苔會利用黏液分泌量的多寡對溫度變化進行調節作用”。

實驗 1-6：毛氈苔利用表面張力原理形成黏珠串接

說明：毛氈苔腺毛上黏液分泌越多，越能牽制獵物。我們觀察到黏珠常有串接的現象。如下圖(1234 處)，我們試著以表面張力原理來說明形成這種現象的合理性及功能性。

步驟：

- 觀察黏珠串接現象的常見形狀。
- 試以表面積及體積公式，推論兩個球體轉成膠囊狀時，表面積與體積的關係。

結果：

- 常見形狀是膠囊狀，如圖標記 1、2 處。
(膠囊體 = 兩個半球體 + 一個圓柱體)。
- 球體的表面積公式： $4\pi R^2$ ，球體的體積公式： $4\pi R^3/3$ 。
設每個珠狀黏液(黏珠)為各別球體時(半徑皆為 r)，則兩個黏珠的表面積為 $4\pi r^2 \times 2$ ，體積為 $4\pi r^3/3 \times 2$ 。當兩球體中間是以同半徑的一個圓柱體相連時，則變成兩個半球體 + 一個圓柱體(高為 h)。此時的表面積為 $(4\pi r^2 \div 2) \times 2 + 2\pi rh$ ，體積為 $(4\pi r^3/3 \div 2) \times 2 + \pi r^2 h$ 。
- 表列黏珠串接過程與對應的公式：



圖 1-6.1 黏珠串接現象

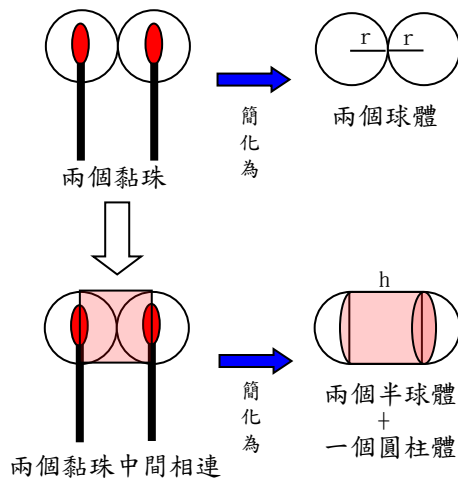


圖 1-6.2 兩個球體與膠囊體的體積示意圖

表 1-6.1 表面積與體積比較

	表面積	體積
兩個球體	$4\pi r^2 \times 2$	$4\pi r^3/3 \times 2$
膠囊體	$4\pi r^2 + 2\pi rh$	$4\pi r^3/3 + \pi r^2 h$
相差	$4\pi r^2 - 2\pi rh$	$4\pi r^3/3 - \pi r^2 h$
當兩黏珠相鄰 ($h=2r$)時，則	0	小於零(後者體積較大)

討論：

1. 當兩個黏珠相鄰($h=2r$)時，若能形成串接狀態，則表面積在不增加的原則下，黏液體積會增大。換句話說，利用黏珠串接狀態，可使用的黏液增多，就能增強牽制獵物的能力並加大捕食成功的機會。
2. 從實驗 1-2 的結果觀察，在有日照時，早上約 07:00 後黏液會漸少，每天下午約 16:00 的黃昏左右，黏液會增加，也就是黏液會自行調節。當黏液增加而使兩相鄰的黏珠形成串接時，這個狀態就會保持著。
3. 事實上形成串接狀態的膠囊狀黏珠，整個外觀會變形(兩個半球體縮小、圓柱體中間加寬)，並且最初兩個黏珠的半徑會有大小差異，須用更詳盡的數學公式來證明。本實驗我們只是用簡易數學公式，再加上之前所提出“毛氈苔會規律性分泌黏液”的規則，來說明觀察到的“串接現象”。
4. 並非所有黏液都會形成串接狀態，會受限於高度差、相鄰距離與黏液表面張力強度等。

實驗 2-1：腺毛柄部的特殊構造

說明：當有獵物而產生觸發運動時，腺毛柄部如何由膨壓作用產生彎曲呢？

步驟：

1. 將毛氈苔置於一天中至少有 4 小時約 30% 陽光照射之處，3-4 星期，直到長出有紅色腺毛的新葉。
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. 測量其大小。

結果：

1. 正面與背面的結構：

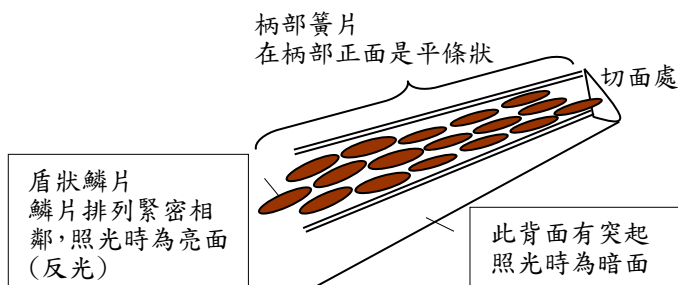


圖 2-1.2 腺毛柄部 示意圖



圖 2-1.1 腺毛柄部顏色

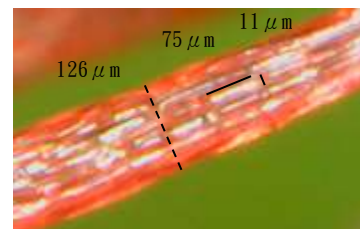


圖 2-1.3 腺毛柄部 正面實照圖

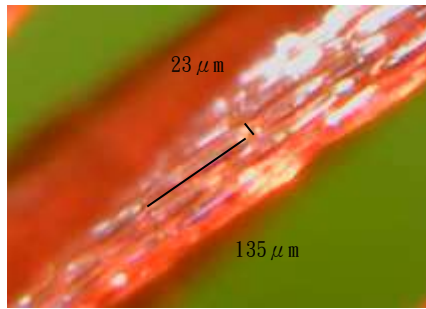


圖 2-1.4 腺毛正面的柄部簧片紋路

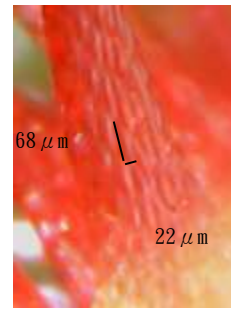


圖 2-1.5 腺毛背面柄部紋路

2. 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)	圓突狀 無光澤	-	約與正面 寬度相同	緊密排列 突起狀

討論：

1. 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。
2. 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。當此平面照光時，鱗片有光澤，寬度約 $10-25 \mu\text{m}$ 。經查閱文獻，此為“盾狀鱗片” (*peltate scales*)^[4,6]，在本實驗中將此長條狀平面的構造命名為“柄部簧片”。
3. 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。盾狀鱗片的功能在於可防止當平面彎曲時，發生強度不足而斷裂。

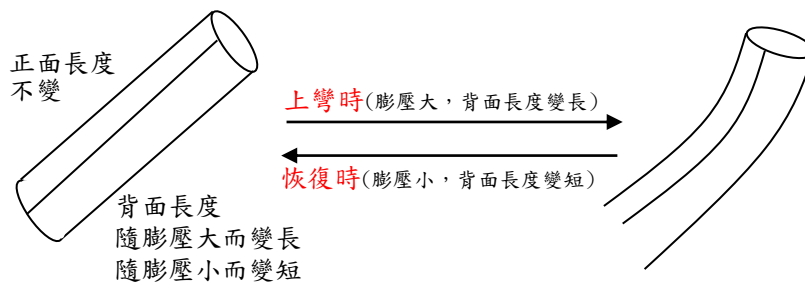


圖 2-1.6 柄部彎曲原理圖

- 承上推論出：毛氈苔腺毛絞鏈區(*hinge zone*)^[7,9]，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，其與黏液的附著力較小。柄部簧片為平面狀而簧片上有盾狀鱗片的分布。
- 因解析度不足，無法測出盾狀鱗片的厚度。

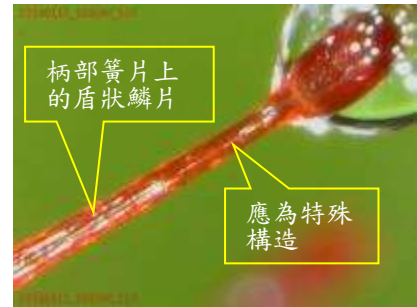


圖 2-1.7 毛氈苔腺毛柄部圖

實驗 2-2：柄部簧片模型證明實驗(一)

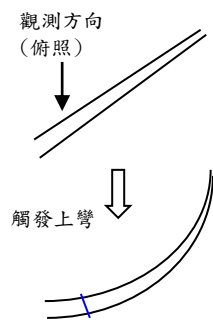
說明：如何證明柄部簧片具有協助腺毛彎曲的功能。設計實驗利用觸發外側腺毛運動來證明。

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，並啟動縮時攝影軟體。
- 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.



量測腺毛寬度(上彎過程)



腺毛未上彎



腺毛已上彎

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	65	95	110	121	155	215
寬度(μm)	388	381	381	377	388	385	388

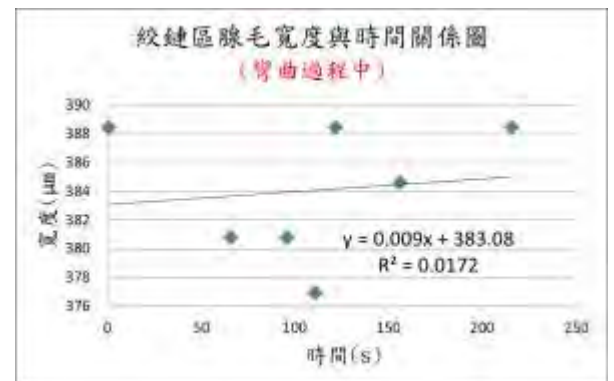


圖 2-2.2 絞鏈區腺毛寬度與時間的關係圖

討論：

1. 在腺毛彎曲過程中，俯照下的柄部寬度幾乎無變化。
2. 並觀察到盾狀鱗片呈交錯分佈，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。
4. 為了進行捕食運動彎曲的腺毛依然可以分泌黏液，故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：

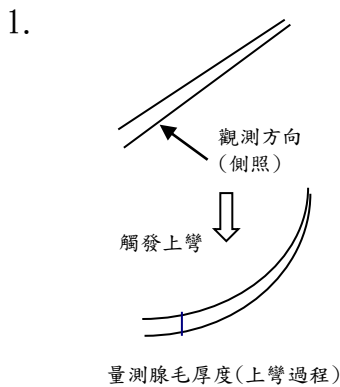


圖 2-3.1 側照腺毛厚度的示意圖 及 實際拍照圖

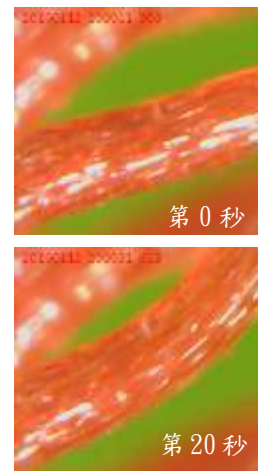
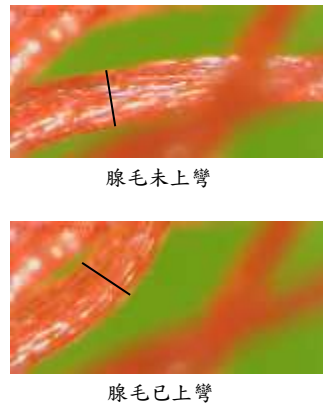


圖 2-3.2 側照快速彎曲

2. 數據與處理

表 2-3.1 腺毛寬度與時間的資料

時間 (秒)	0	1	5	6	10	15	18	20
寬度 (μm)	212	214	218	218	215	217	218	217

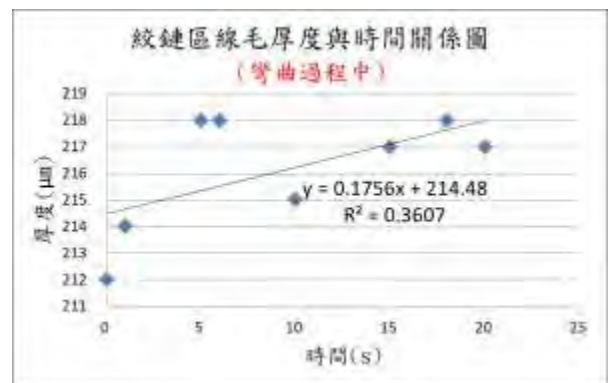


圖 2-3.3 紋鏈區腺毛厚度與時間的關係圖

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，傳導組織也不會受阻斷，依然可以繼續分泌黏液。
5. 由實驗 1-1 中，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 變大則腺毛內蜷、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^[7,9]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，用來觸發腺毛使其下彎。
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，用來觸發腺毛使其下彎。
6. 測量柄部簧片在彎曲過程中，厚度是否有變化。

結果：

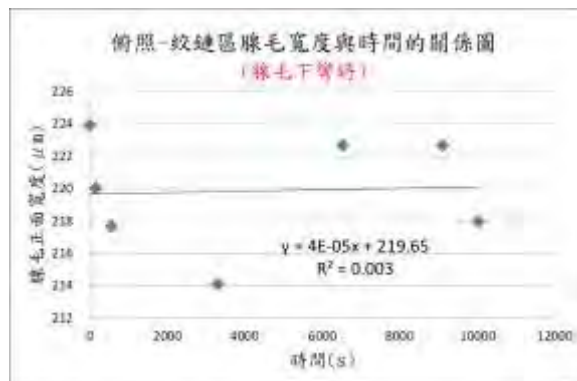


圖 2-4.1 俯照-絞鏈區腺毛寬度與時間的關係圖

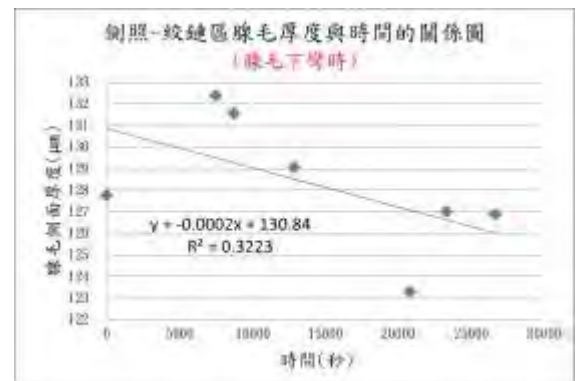


圖 2-4.2 側照-絞鏈區腺毛厚度與時間的關係圖

討論：

1. 從圖形得知：下彎腺毛的寬度幾乎不變，厚度略變小。結合上述實驗，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。

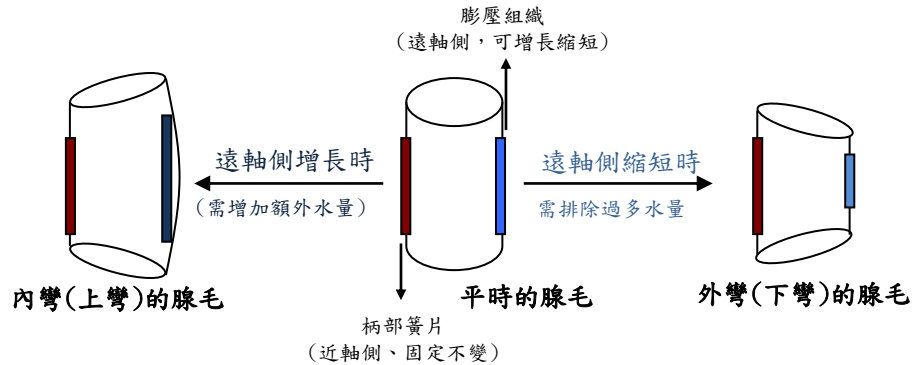


圖 2-4.3 毛氈苔的絞鏈區腺毛彎曲原理示意圖

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，更無重力的干擾。
6. 此理論模型可以適當解釋文獻^[7,9]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* 毛氈苔特殊的腺毛(觸手)，正是比一般毛氈苔長很多，如下圖 A、B)，或許彎曲至 180° 的所須的時間會再縮短。

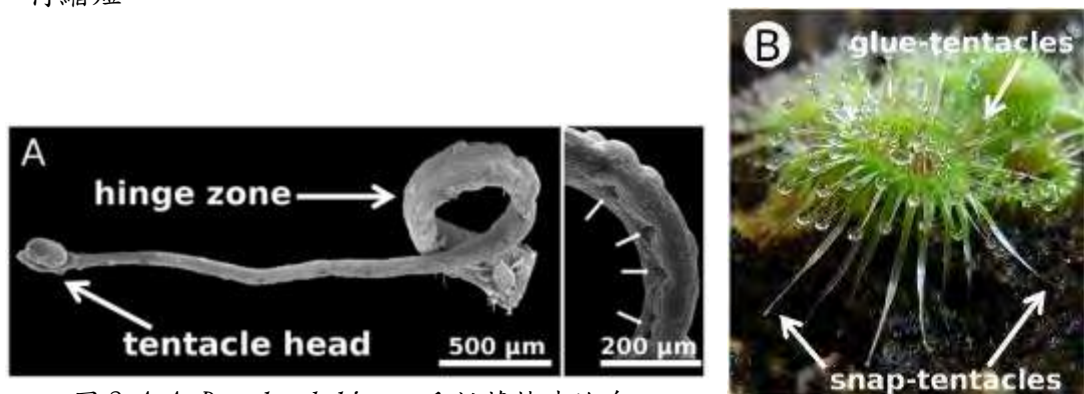


圖 2-4.4 *D. glanduligera* 毛氈苔特殊的腺

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

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：

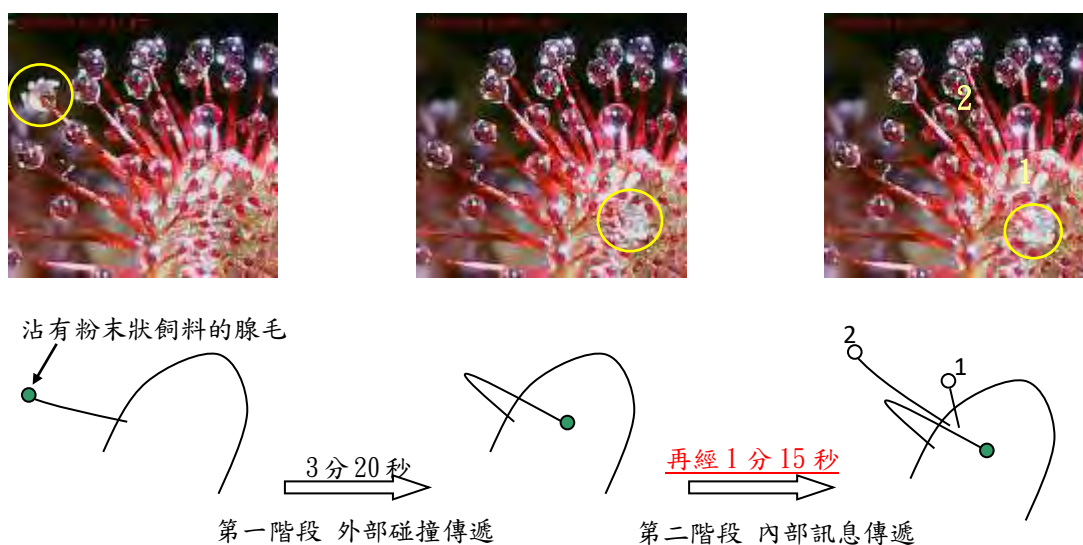


圖 3-1.1 彎曲訊息內、外部傳遞的說明

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)。位置1與位置2的腺毛在第一階段中皆未有物理碰撞，值得注意的是：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葉子內部訊息傳遞有關(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：多處彎曲訊息容易形成捲葉消化區

說明：當多處單根腺毛產生彎曲訊息時，會使附近腺毛產生集體彎曲的現象嗎？

步驟：

1. 先使葉片進行捕食運動，觀察葉片捲曲過程並定義出捲葉的三種程度。
2. 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。
3. 以粉末狀飼料僅接觸一根外側腺毛使其彎曲。
4. 觀察是否發生捕食運動的捲葉現象。
5. 又以粉末狀飼料接觸二根外側腺毛(左側、右側)，重複步驟 3、4。
6. 步驟 2~5 各重複 5 次，共 10 次。紀錄在下表中。
7. 討論單點觸發彎曲與兩點觸發彎曲的捲葉程度與訊息傳遞差異。

結果：

1. 我們觀察毛氈苔對營養物質的反應，將分成三種捲葉程度：



圖 3-2.1 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。
- 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，無法復原筆直狀。

2. 比較單根觸發與兩根觸發的捲葉程度：

表 3-2.1 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 (多個區域)	-	-	100%(5次)

3. 僅使一根外側腺毛彎曲，較不會發生程度三的捲葉現象。
4. 若使二根或二根以上外側腺毛彎曲時，較容易發生程度三的捲葉現象。

討論：

1. 當多處腺毛產生彎曲訊息時，會促使鄰近更多腺毛彎曲，甚至葉片捲曲。

2. 在這種情形下，實驗 3-1 所提出的內部訊息傳遞現象更為明顯。
3. 程度二與三的捲葉現象，都將營養物質移動到葉片中心。可能都引發了下一個動作，即“消化作用”。
4. 程度二的捲葉現象，再經一段時間後，腺毛仍可恢復至原狀。因葉片未全部捲起，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。
5. 程度三的捲葉現象，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。
6. 下圖是推導出的兩個“內部訊息傳遞模型”和三種訊息傳遞分類：

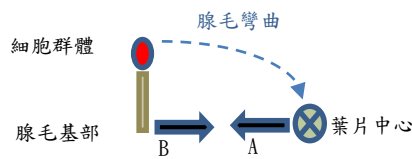


圖 3-2.1 單一區域訊息傳遞模型

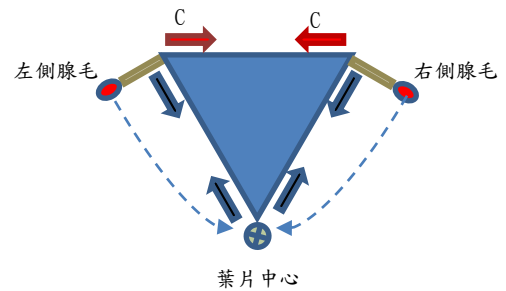


圖 3-2.2 兩個區域訊息傳遞模型

- (1) 單一區域訊息傳遞：(如圖 3-2.1)
當腺毛彎向葉片中心時，先由葉片中心發出 A 訊息，再經腺毛基部發出確認 B 訊息後。此區域的腺毛接受訊息並彎向葉片中心(實驗 3-1)。
- (2) 兩個(多個)區域訊息傳遞：(如圖 3-2.2)
會有至少兩次單一區域訊息傳遞，而且葉片中心會接受至少發生兩次訊息傳遞(實驗 3-2)。然而兩腺毛基部間是否會進行訊息傳遞還未能證明(C 訊息)。不過可以確定的是彼此的訊息傳遞更為效率。
- (3) 經模型推導後訊息傳遞初步分為三類：A 類彎曲訊息(由葉片中心發出)、B 類彎曲訊息(由腺毛基部向葉片中心發出)、C 類彎曲訊息(由腺毛基部間發出)。

實驗 3-3：如何產生 A 類彎曲訊息？

說明：要如何使 A 類彎曲訊息發生？方能說明訊息傳遞模型的推導是有助於理解毛氈苔的捕食運動的協調機制。於是設計假昆蟲 A 來進行探討。

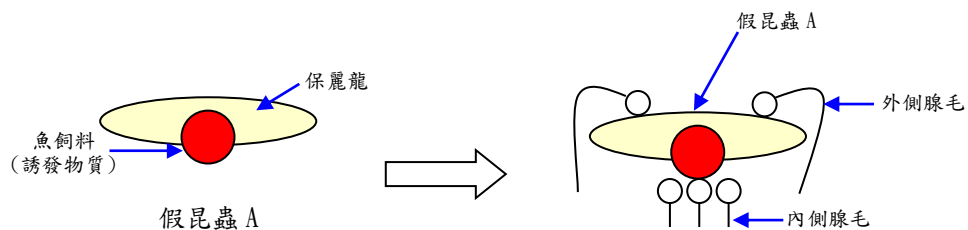


圖 3.3.1 假想圖：內側腺毛會將營養訊息傳至外側腺毛

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 $1.5 \times 1.5 \times 0.5 \text{mm}$ ，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)。
3. 將假昆蟲 A 放入葉片中間，如下圖。
4. 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。

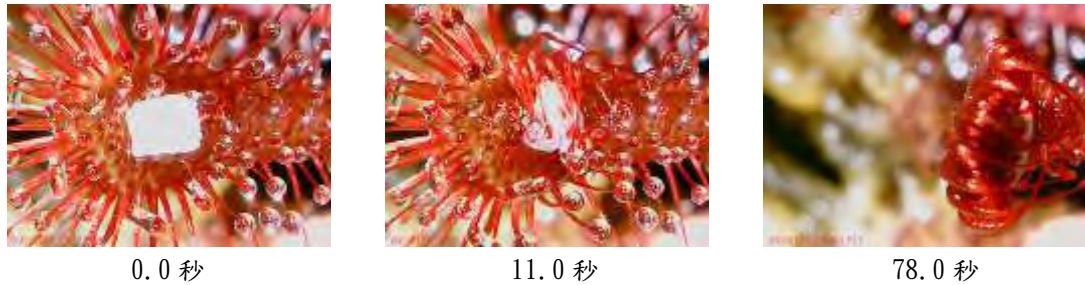


圖 3-3.2 內側腺毛會將營養訊息傳至外側腺毛的時間圖

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，(1)外側腺毛依然接受到彎曲訊息，(2)11 秒內已有數根腺毛彎曲，所以 A 類彎曲訊息傳遞速率比 B 類彎曲訊息快。故內側腺毛是可以將訊息傳至外側腺毛的。換句話說：**就是產生 A 類彎曲訊息**。
3. 綜合實驗結果，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**。
4. 訊息是以何種方式傳遞，經查閱有關文獻^[11]提到毛氈苔**單一腺毛**彎曲(頸部 a 至基部 b)的過程中會產生“動作電位”(action potentials)；但未提到**內、外側腺毛間**傳遞訊息是由化學激素或動作電位來傳遞彎曲訊息，我們的研究也許可補足這方面的不足。

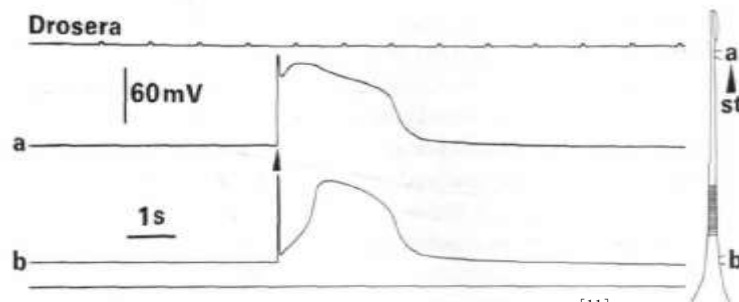


圖 3-3.3 腺毛動作電位與時間的關係圖^[11]

實驗3-4：B類彎曲訊息何時發生？

說明：當阻斷葉片中心區域接受營養物質，會觀察到B類彎曲訊息嗎？

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B類彎曲訊息而彎曲並討論之。

結果：

1. 實驗約1hr後，葉片上的腺毛運動很緩慢，如實驗1-1的結果。
2. 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-外部碰撞傳遞）。
3. 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。
4. 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)進行彎曲動作(第二階段-內部訊息傳遞)。

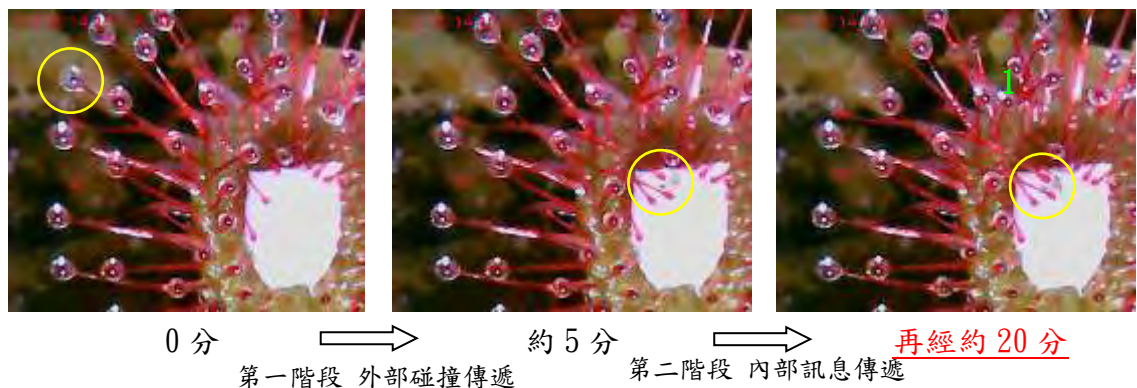


圖 3-4.1 阻斷葉面中心接受營養物質

討論：

1. 由實驗結果知，在葉片中心無營養物質下，“鄰近腺毛仍會彎曲”。我們推論：是由已彎曲腺毛的基部傳遞給附近腺毛，而觸發產生彎曲運動。這時產生的應是B類彎曲訊息(由腺毛基部向葉片中心發出)。
2. 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，一是時間較長的B類彎曲訊息(由腺毛基部向葉片中心發出)，另一是時間較短的A類彎曲訊息(由葉片中心發出)。

表 3-4.1 實驗3-1 與 3-4 的階段時間比較

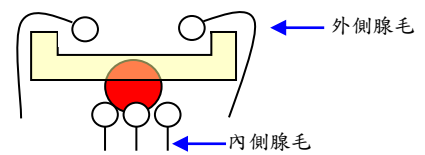
	第一階段時間(分)	第二階段時間(分)	時間比
實驗3-1	3分20秒	1分15秒(可能A類)	2.8
實驗3-4	約5分	約20分(B類)	0.25

陸、綜合實驗討論

1. 國中時期自製的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 1600 倍 USB 接頭的數位顯微鏡，再加上自製 3D 列印的“同軸萬用夾”提高拍攝穩定的效果。觀測儀器的進步，使我可以更深入地了解毛氈苔。
2. 原來上杯蓋觀察窗的材質是透明壓克力，經過度曝曬後容易變成白色混濁，本實驗改進為透明薄玻璃材質。
3. 一般測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是我們一直關注的問題，但目前尚未發現有分解保麗龍的現象。不過，我們恰好可以利用保麗龍質量輕、易切割、白色易觀察及阻隔黏液的特性來設計相關實驗。
5. 我們是以黏珠上某一固定點的切線長度來代表黏液的多寡，也就是實驗中所測得的黏珠大小。例如圖九中以細胞群體上紅點的黃色水平切線長度，並非測得黏液的實際體積。
6. “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，葉面雖可恢復至原狀，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。
7. 有關黏珠大小的調節作用可能還有特定光波長、風速、濕度……等等因素，惟本研究中只證實了黏珠對熱有靈敏的調節作用。
8. 從細胞壁的觀點來假設，腺毛的正面(柄部簧片)可能較厚，腺毛的側面可能是一邊較厚另一邊較薄。較薄的一邊有利於膨壓作用使細胞體積變大。
9. 捕食運動後會進行的消化作用，在消化過程中會釋出多種酵素及具有醫療價值的物質^[1, 2, 3, 8]。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^[^]。未來我們可以把假昆蟲 A 改良成皿狀容器假昆蟲(如圖十)，將誘導物質放在下方紅色處，用此上方皿狀容器來收集誘導外側腺毛的所分泌黏液。如此可以避免誘導物質與黏液混合，再則也可以瞭解何時才會分泌出特定酵素。
10. 有關 C 類彎曲訊息仍在設法驗證中。不過如何取得與分析動作電位的訊號可能是分類彎曲訊息的大門，也可能是確立毛氈苔捕食運動各階段的重要方法。
11. 動作電位(*action potentials*)的原理可能與心電圖原理相近，即是動作與



圖九 測量黏珠大小

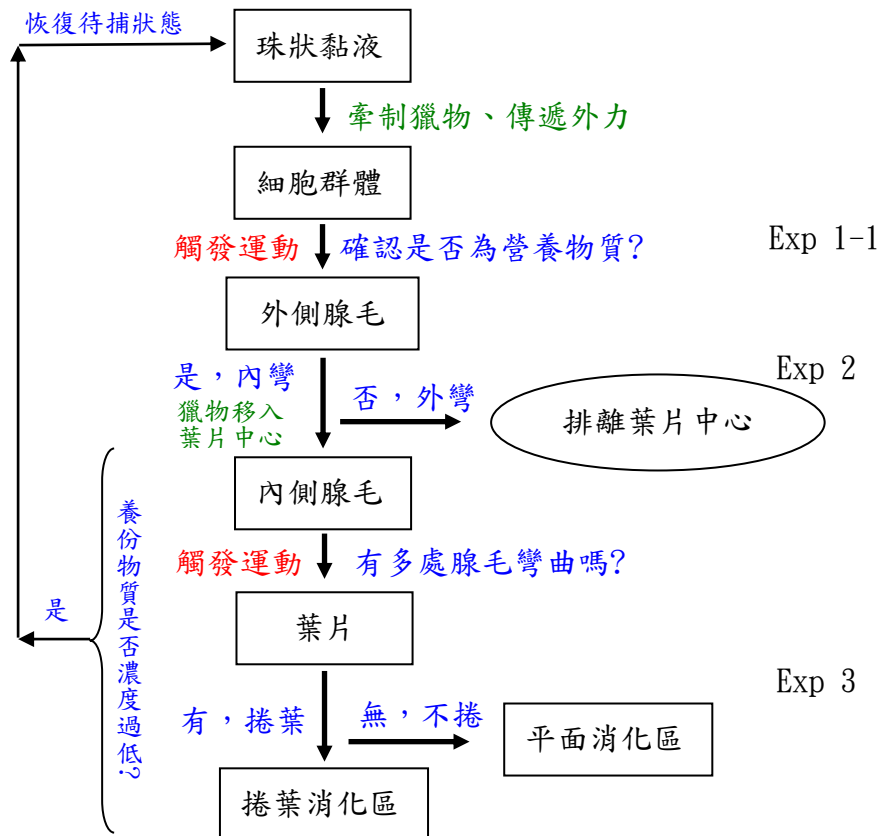


圖十 皿狀容器假昆蟲的示意

電位的相互協調。反過來說，也許未來可以利用改變電位變化來控制毛氈苔的捕食運動及消化作用。

柒、結論

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(黏珠)、腺毛、消化區、葉片與觸發運動間的相互協調作用關係。



圖十一 傳遞營養物質訊息模型

2. 綜合實驗 1 的結果，腺毛上“細胞群體能即時感應出是否為營養物質”為捕食運動的發出訊息。而分泌黏液的多寡應有一套適應環境變化的調節機制，例如：溫度升高，黏珠變小；溫度降低，黏珠變大。在調節過程中更運用表面張力的作用形成黏液串接現象，讓更多黏液在腺毛頂端，用以增加牽制與捕獲獵物的效果。
3. 在實驗 2 中，以正面的“柄部簧片”構造及背面的“膨壓作用”來解釋腺毛的彎曲動作的原理。柄部簧片是堅硬不易形變的平板構造，而背面利用膨壓變化改變柄部厚度使腺毛彎曲，使得腺毛中的輸導組織仍然能傳送黏液與水份。腺毛可以自行向外彎曲（即是柄部絞鏈區的體積減少）以及腺毛向內彎曲（柄部絞鏈區的體積增加）的現象，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。而柄部絞鍊區的增長是可以加速腺毛彎曲速度。

4. 腺毛彎曲訊息分類繪成右圖。我們利用保麗龍阻隔效果來探討彎曲訊息的傳遞。先以內部訊息傳遞模型推導出彎曲訊息的分類，再以實驗證明 A 類彎曲訊息(由葉片中心發出)與 B 類彎曲訊息(由腺毛基部向葉片中心發出)的特性。推論出捕食運動的內部訊息傳遞應與



圖十二 腺毛彎曲訊息分類圖

“動作電位(*action potentials*)”有很大的關聯性，這方面仍有許多未知。

5. 毛氈苔為了獲得來自外來的營養物質而具有特殊的消化作用，在消化過程中會產生特有的酵素。為了瞭解誘發物質與酵素的關係，我們設計出皿狀容器假昆蟲來協助未來做進一步的探討。

捌、參考資料

中文：

- 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，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、小鴨王 ducking(陳英佐)，食蟲植物新手指南：地表上最有個性的植物栽培方法&養護技巧完全解析，遠足文化，2015年11月，ISBN: 9789869235129
- 三、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。
- 四、以蜜露為致命誘餌的肉食植物—小毛氈苔 國家地理雜誌中文網。2019年1月15，取自 <https://www.natgeomedia.com/news/external/48886>
- 五、食蟲植物怎麼捕蟲？2019年1月15，取自 <http://web2.nmns.edu.tw/PubLib/NewsLetter/88/143/06.htm>
- 六、圖解表面張力。2019年1月15，取自 <https://zh.wikipedia.org/wiki/表面張力>
- 七、探討毛氈苔腺毛上黏珠的忽大忽小現象。2019年2月15，取自 <https://www.shs.edu.tw/works/essay/2018/11/2018111100334573.pdf>
- 八、毛氈苔具有分解昆蟲外殼的能力。2019年1月15，取自 http://cp-toxin.blogspot.tw/2007/07/blog-post_20.html

English：

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. Gowda, D. C., Reuter, G., & Schauer, R. (1983). Structural studies of an acidic polysaccharide from the mucin secreted by *Drosera capensis*. *Carbohydrate Research*, 113(1), 113-124.
 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. Ragetli, H. W. J., Weintraub, M., & Lo, E. (1972). Characteristics of *Drosera tentacles*. I. Anatomical and cytological detail. *Canadian Journal of Botany*, 50(1), 159-168.
 10. 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.
 11. 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.

後記：

原本研究方向是利用毛氈苔捕食機制中的消化作用，往分解保麗龍的可能性發展。但目前獲得的初步結果是無法分解保麗龍。從另一個方向思考，卻獲得國中時期的完美假昆蟲(保麗龍屑)。可以藉由“保麗龍假昆蟲”將毛氈苔捕食行為做一次徹底的釐清。毛氈苔可以快速將昆蟲的蛋白質轉為植物性含氮物質。此轉化過程及這類植物性含氮物質對人類有何幫助，一直是研究努力的目標。

【評語】 052104

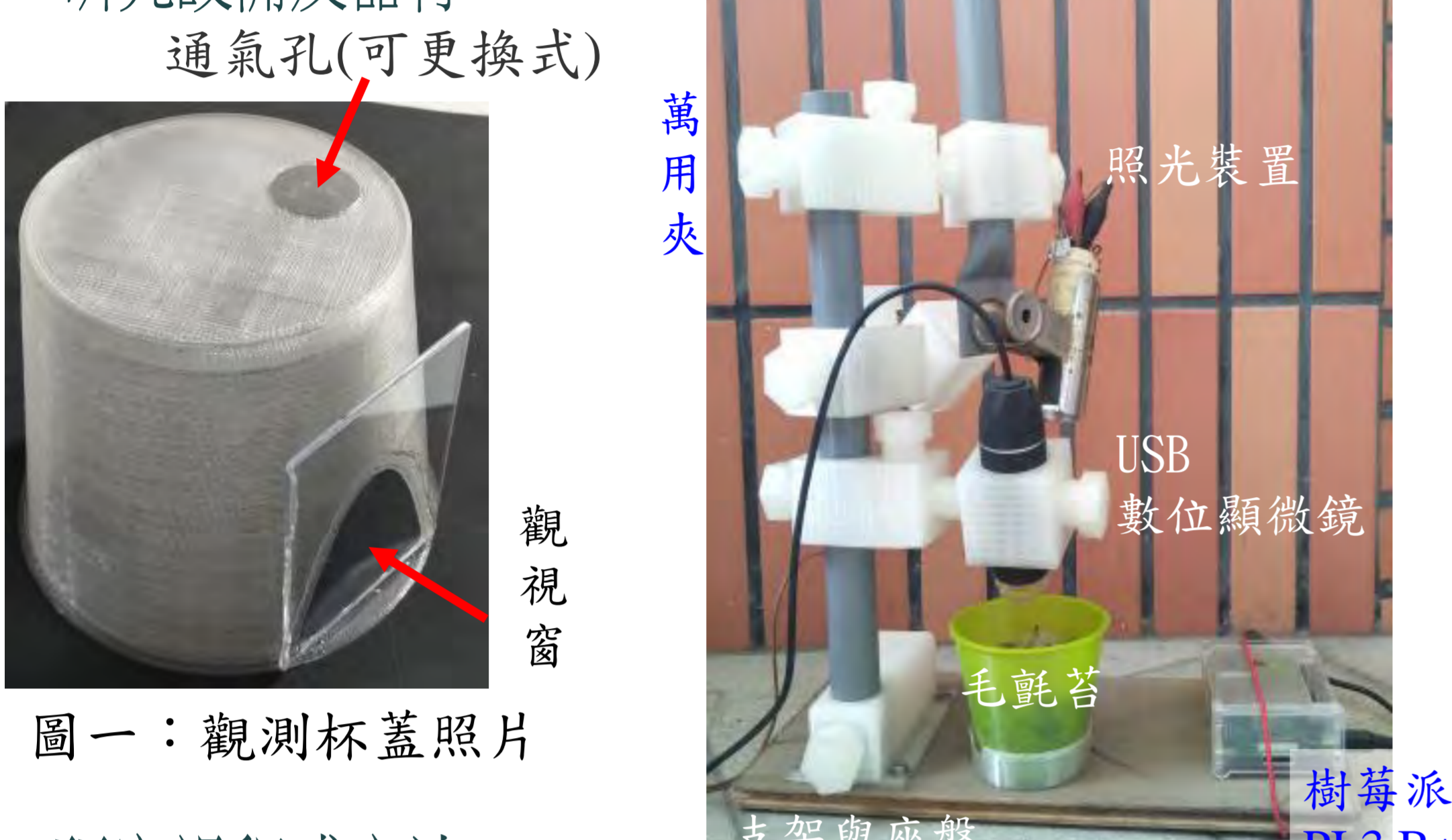
1. 本研究主要目的在探討毛氈苔的捕食運動機制。本研究以點線面的方式分別探討黏液、腺毛與形成消化區的各项特性，研究結果提出“腺毛彎曲訊息分類圖”與“傳遞營養物質訊息模型”，進一步解釋黏液、腺毛、葉片與形成消化區各部位間的協調性。
2. 提出有趣的問題，設計可行的實驗方法證實，結果之分析具新意。
3. 在國際上最近對補蠅草(Venus flytrap)有很有趣的新發現，本研究若能參考並做比較，應能讓作品更上一層樓。

壹、摘要 毛氈苔的捕食運動是黏液、腺毛與葉片之間的協調動作。我們以點線面的方式分別探討黏液、腺毛與形成消化區各項特性。首先，點的觀察是1.毛氈苔能立即偵測獵物是否為營養物質；2.黏液的分泌量對溫度會進行調節作用(溫度升高黏珠變小、溫度下降則變大)；3.利用黏液表面張力說明當黏液進行串接現象時，會增大捕食成功的機會。再則從線的角度提出「腺毛彎曲模型」，說明腺毛柄部正面柄部簧片的功能與背面膨脹變化的作用。最後用「腺毛彎曲訊息分類圖」與「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。綜合上述，設計皿狀容器假昆蟲協助未來探索黏液中酵素特性並推論出彎曲訊息應與動作電位的關聯性。

貳、研究目的

- 一、試說明毛氈苔珠狀黏液的特性(辨別養分、對熱的調節作用)。
- 二、試提出與驗證使毛氈苔腺毛彎曲的構造及其原理模型。
- 三、試探討腺毛間傳遞彎曲訊息的種類與特性。
- 四、試探討營養訊息傳遞的應用性與特殊性。

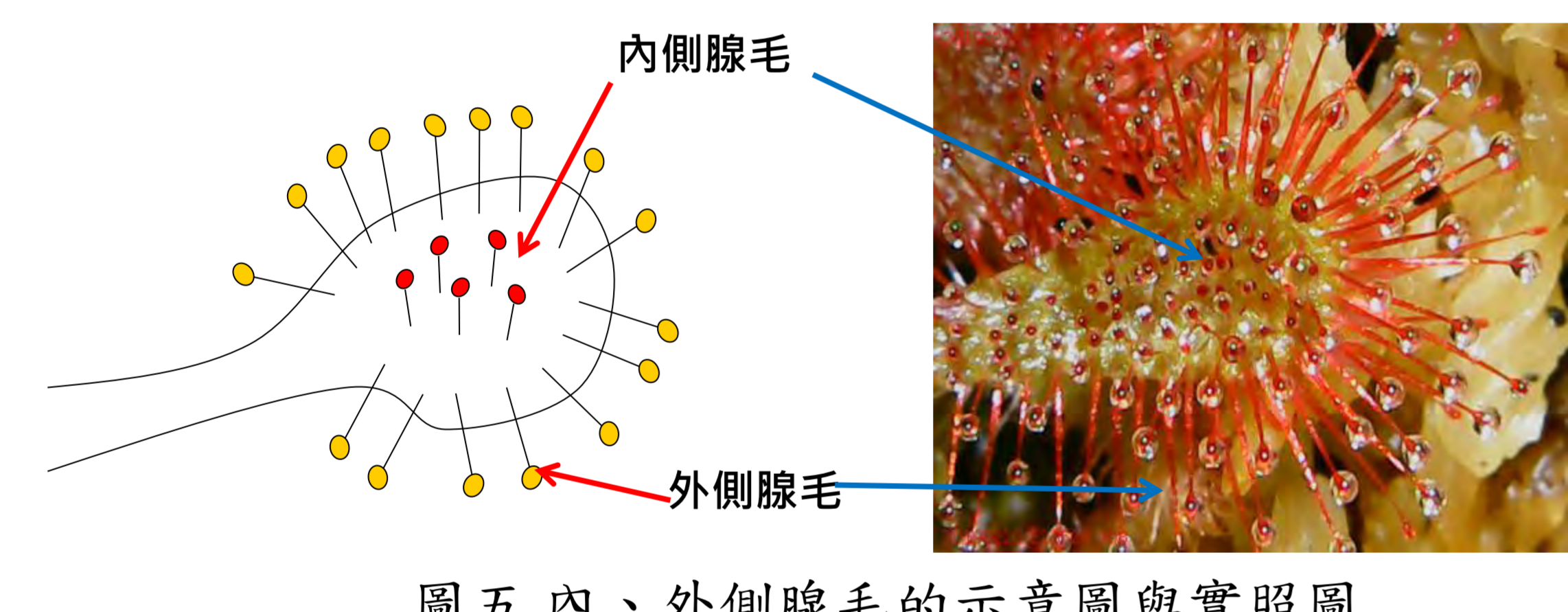
參、研究設備及器材



肆、研究過程或方法

一、文獻探討：

- (一) **捕食運動：**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。
- (二) **腺毛(觸手)的細部說明：** 1.黏珠 = 黏液 + 細胞群體
- (三) **內、外側腺毛：** 2.黏珠與柄部之間是頸部

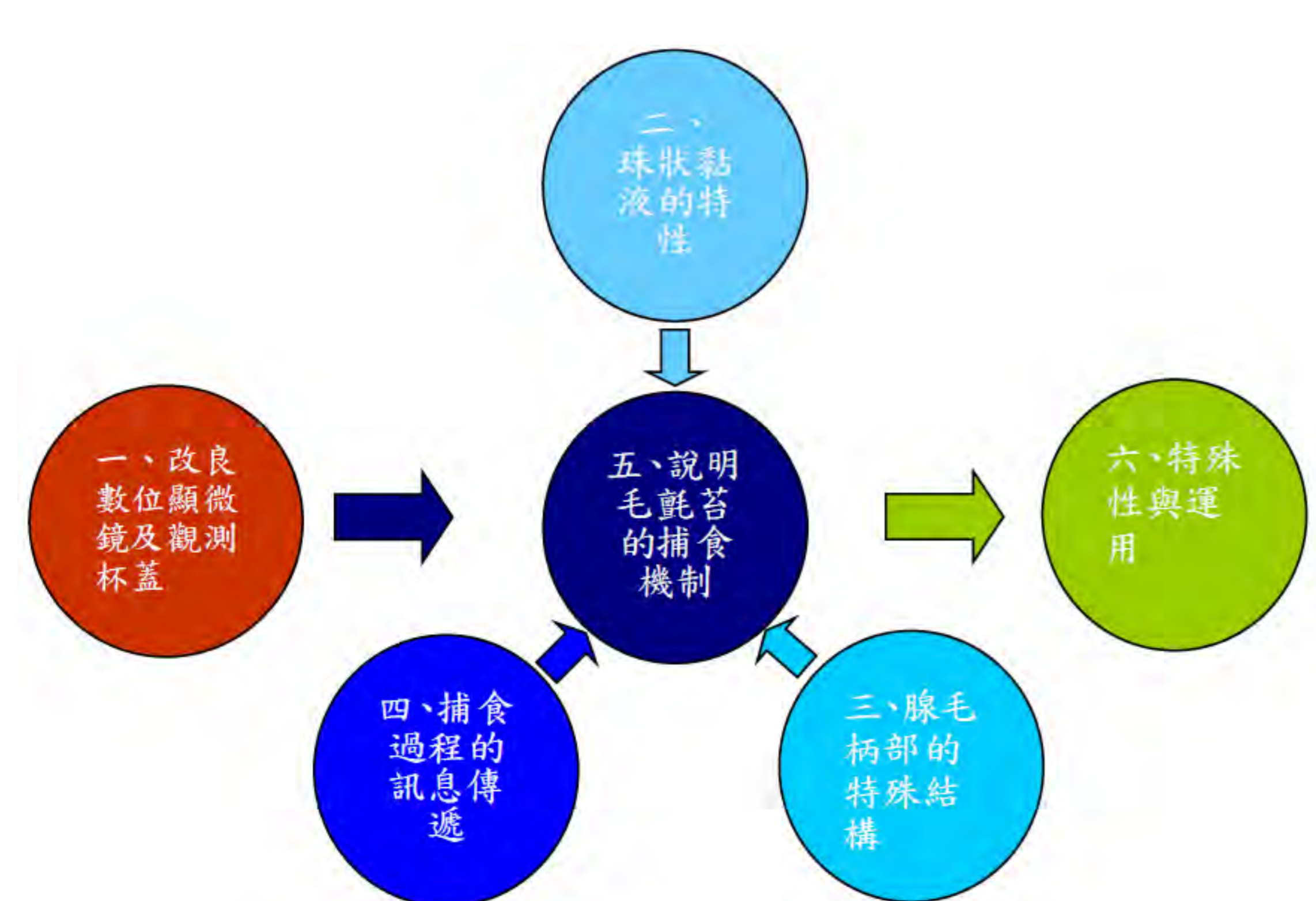


二、研究方法：

- (一) **資料取得方式：**
 - 1.將毛氈苔放入觀測杯內，調整顯微鏡後，設定每2分鐘拍攝一次照片，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，最後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。
- (二) **測距方法：**
待測距離(x)及已知長度(h) 須用繪圖軟體合併在同一張圖中。利用ImageJ軟體的功能，就可以得到待測距離(x)。

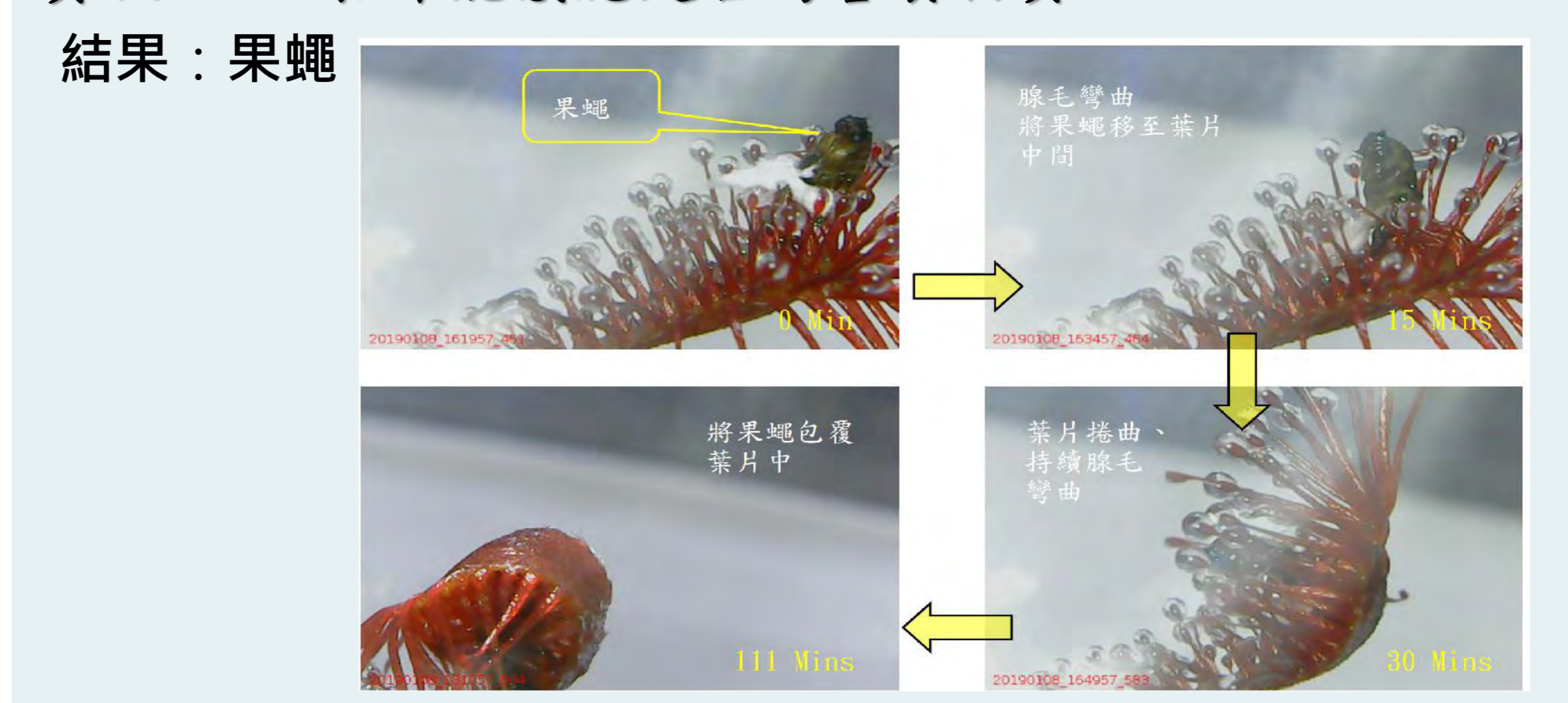
$$\frac{\text{待測距離}(x)}{\text{已知長度}(h = 0.20 \text{ mm})} = \frac{\text{待測距離的照片 pixel 數}(a)}{\text{已知長度的照片 pixel 數}(b)}$$
- (三) **毛氈苔的栽培：**
去年(2018)3、4月間收集毛氈苔種子，置於水苔上使其發芽。約在同年6、7月間小苗分盆，並以腰水法種植。

三、實驗流程及步驟：

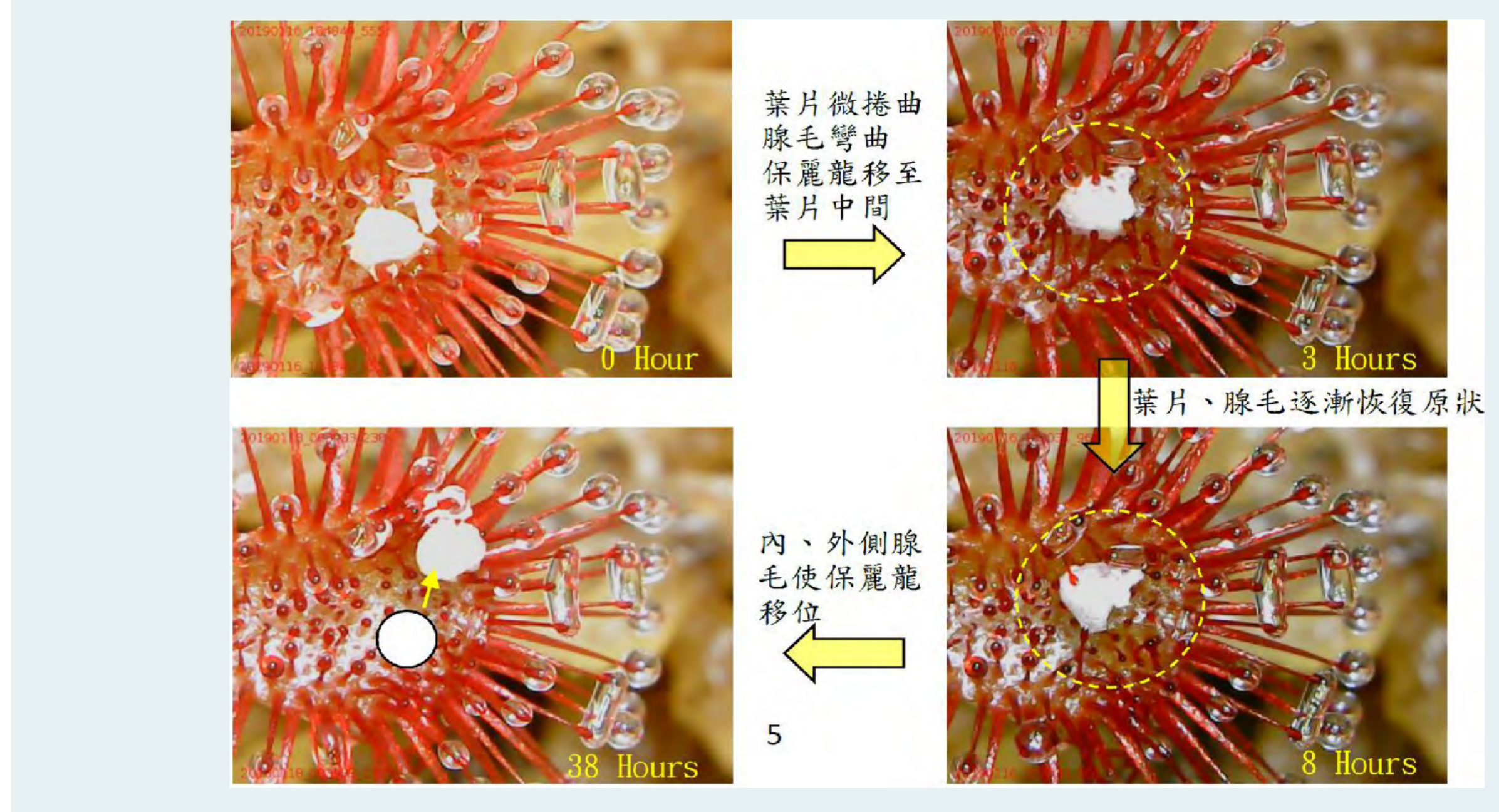


伍、研究結果與討論

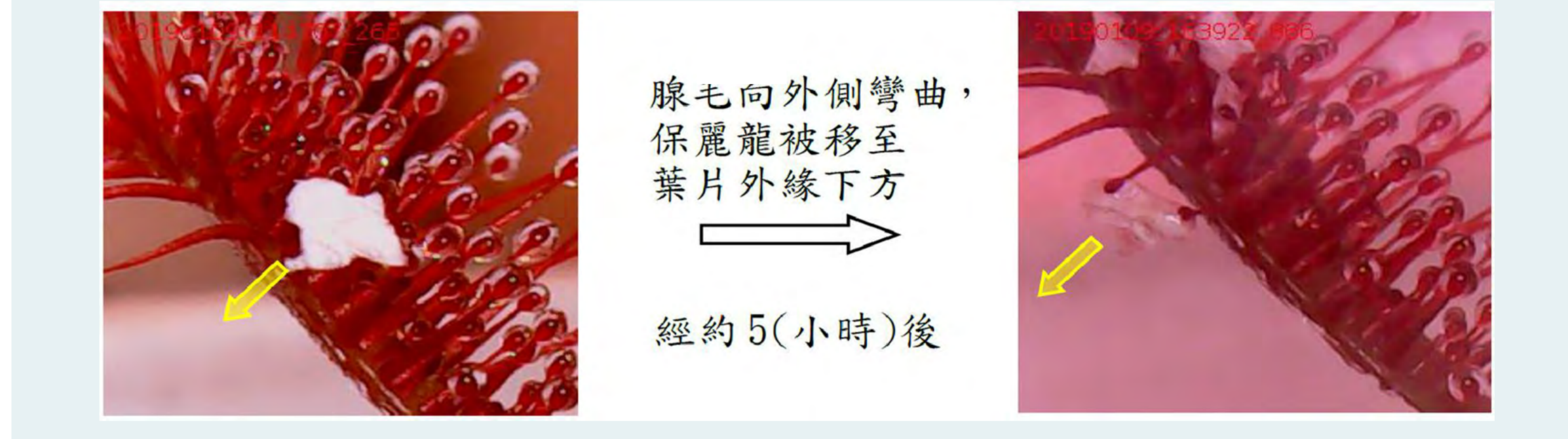
實驗1-1：黏珠能感應是否為營養物質



結果：保麗龍

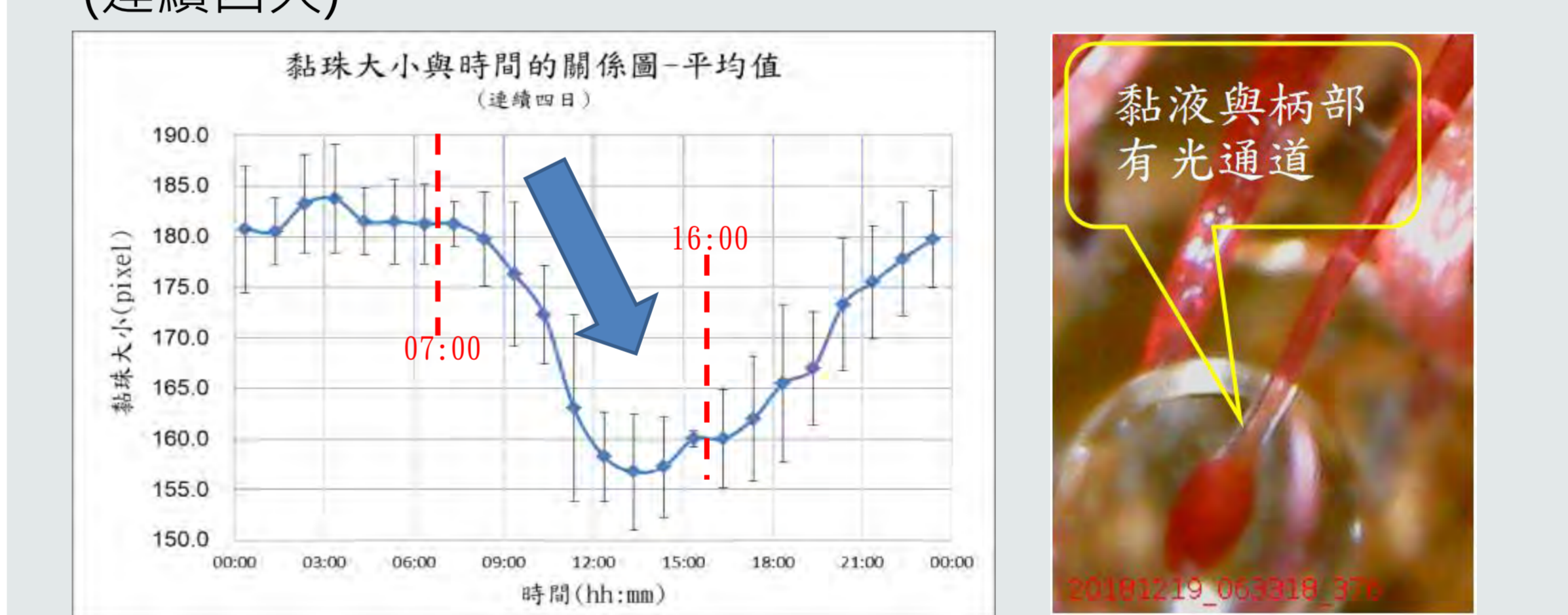


毛氈苔對非養分物質，會先產生觸發運動，但不會進一步產生捕食動作及消化作用，並會刻意外移非營養物質(如下圖)，黏珠上的細胞群體可以分辨獵物是營養物質後，再產生捕捉動作及消化作用。



實驗1-2：有日照下，毛氈苔分泌黏液具規律性嗎？

- 結果：
- 1.兩時段 (pm 16:00 · am 02:00)：黏珠大小有明顯差異。
 - 2.黏珠大小與時間的關係圖(連續四日)



討論：(請參考左上圖)
1.毛氈苔是有規律性地分泌黏液量。
2.柄部表面有某特殊構造使黏液無法黏緊。

實驗1-3：無日照下，毛氈苔分泌黏液具規律性嗎？

- 結果：將所得的數據繪製如下圖
-
- 黏珠大小與時間的關係圖(洛弗麗毛氈苔)
- | 時間(hh:mm) | 第一天 | 第二天 | 第三天 |
|-----------|-----|-----|-----|
| 00:00 | 110 | 110 | 110 |
| 06:00 | 150 | 150 | 150 |
| 12:00 | 180 | 180 | 180 |
| 18:00 | 110 | 110 | 110 |
| 00:00 | 110 | 110 | 110 |
- 討論：
- 1. 可歸納出大約早上(07:00)至下午(14:00)黏珠都有變小的趨勢。
 - 2. 其夜間的黏珠大小較無變化。
 - 3. 我們提出假設「黏珠大小可能與氣溫變化有關。」
 - 4. 設計**微型加熱器**

實驗1-4：利用電流熱效應，自製微型加熱器。

結果：確定最高溫度都 55°C—60°C 之間。

圖1-4.1：微型控溫的電路圖
圖1-4.2：加熱黏液分泌的裝置圖

次數	1	2	3	4	5	平均	標準差
溫度(°C)	57.6	58.2	56.7	58.6	56.2	57.5	1.0

討論：因為微型加熱器能恆溫在60°C以下，黏珠腺毛不會被燒傷。

實驗 1-5：測定溫度變化對毛氈苔黏液分泌量的關係

結果：將兩組數據繪製如下圖。

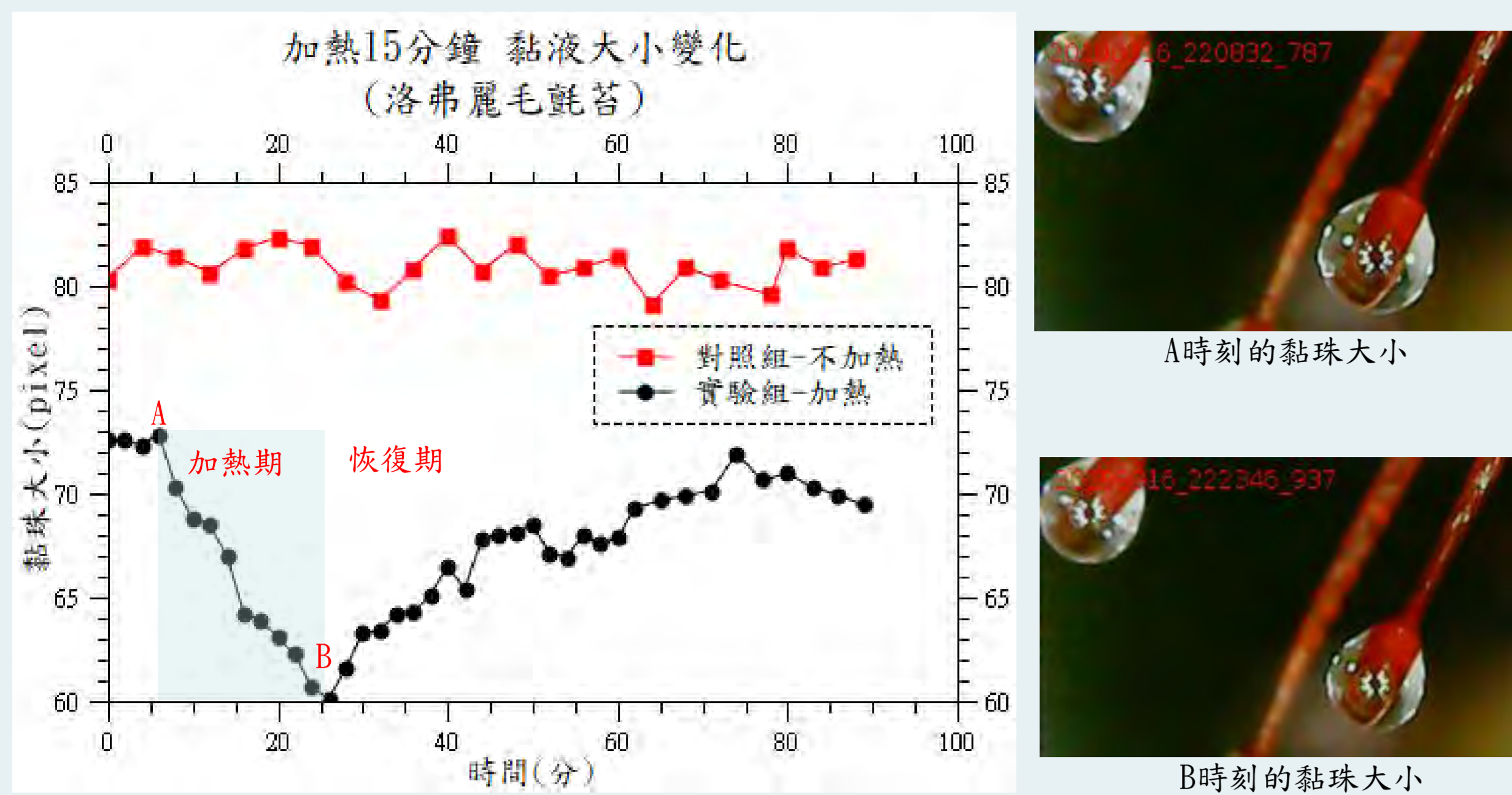
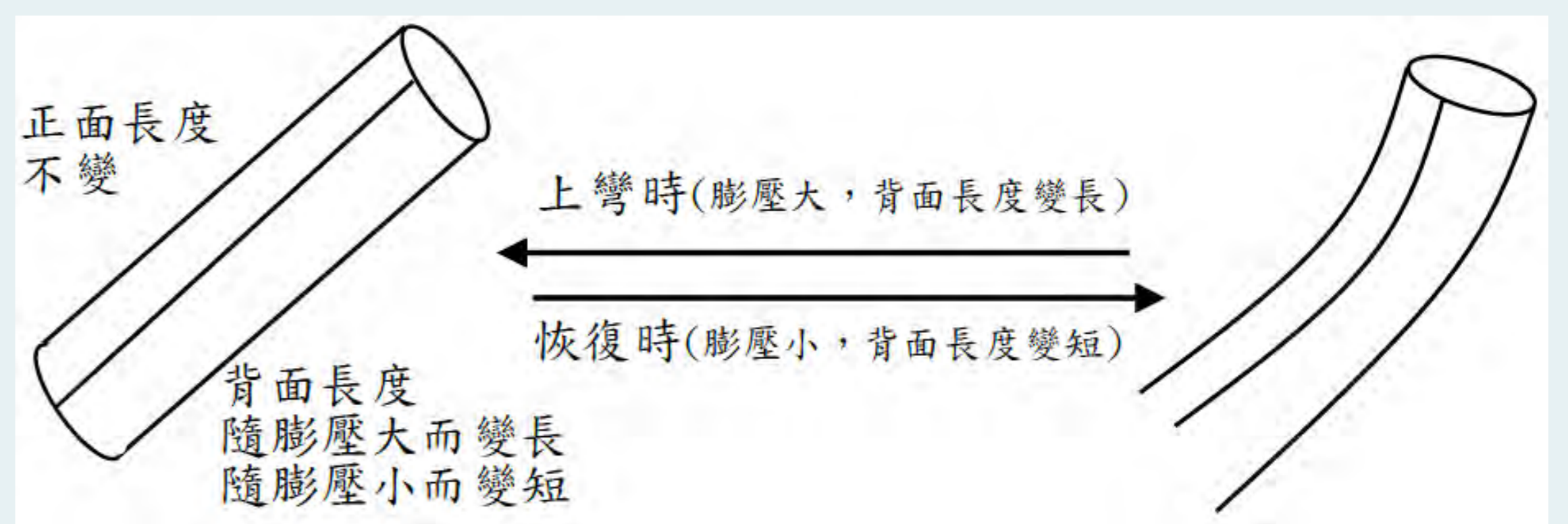


圖1-5.2：加熱15分鐘黏液大小的變化

討論：

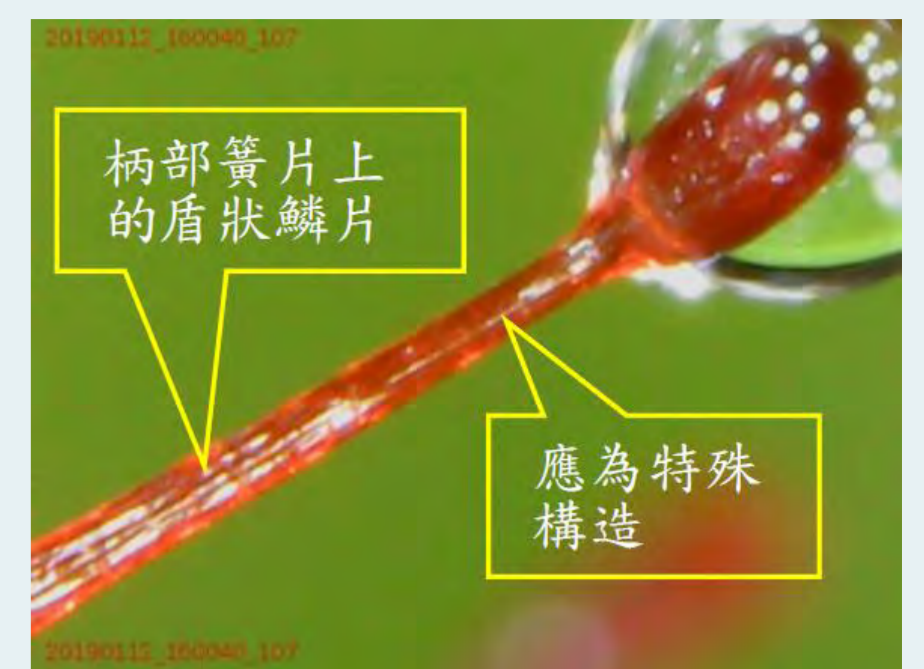
洛弗麗毛氈苔的黏液量在實驗過程中，當受熱時會減少亦即黏珠變小（圖1-5.2中加熱期）；當不再受熱後，黏液又慢慢增多，黏珠變大，漸漸恢復原狀（圖1-5.2中恢復期）。而對照組的黏珠幾乎無明顯變化。所以我們的假設是成立的。

即「毛氈苔會利用黏液分泌量的多寡對溫度變化進行調節作用」。

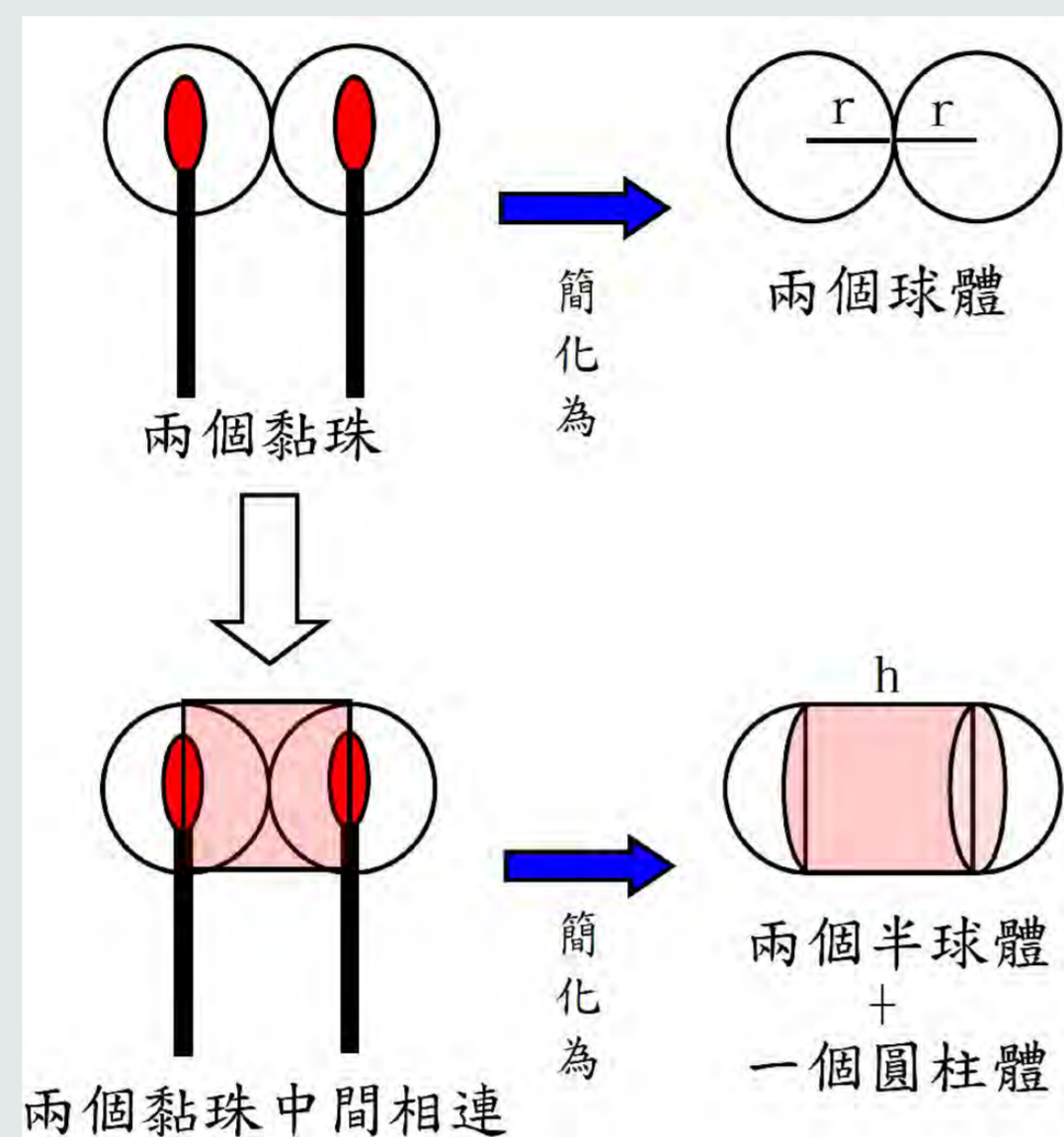


2.毛氈苔腺毛絞鏈區，也就是腺毛彎曲處，背面是「產生膨壓較大」或說是「可以改變膨壓」的地方。

3.柄部正面構造圖(如右圖)：柄部與黏液相接處應是特殊構造與黏液的附着力較小。柄部簧片為平面狀而簧片上有盾狀鱗片的分佈



實驗 1-6：毛氈苔利用表面張力原理形成黏珠串接



	表面積	體積
兩個球體	$4\pi r^2 \times 2$	$4\pi r^3 / 3 \times 2$
膠囊體	$4\pi r^2 + 2\pi rh$	$4\pi r^3 / 3 + \pi r^2 h$
相差	$4\pi r^2 - 2\pi rh$	$4\pi r^3 / 3 - \pi r^2 h$
當兩黏珠相鄰 (h=2r)時，則	0	小於零(後者體積較大)

討論：

- 當兩個黏珠相鄰(h=2r)時，若形成串接狀態，則表面積在不增加的原則下，黏液體積會增大。利用黏珠串接狀態，毛氈苔可使用的黏液增多，就能增強牽制獵物的能力並加大捕食成功的機會。
- 從實驗1-3的結果觀察，黏液會自行規律調節。當黏液變多而使兩相鄰的黏珠形成串接時，這個狀態就會保持著。

實驗 2-1：線方式一腺毛柄部的特殊構造

結果：1.正面柄部簧片的結構：



2.正、背面的結構圖：

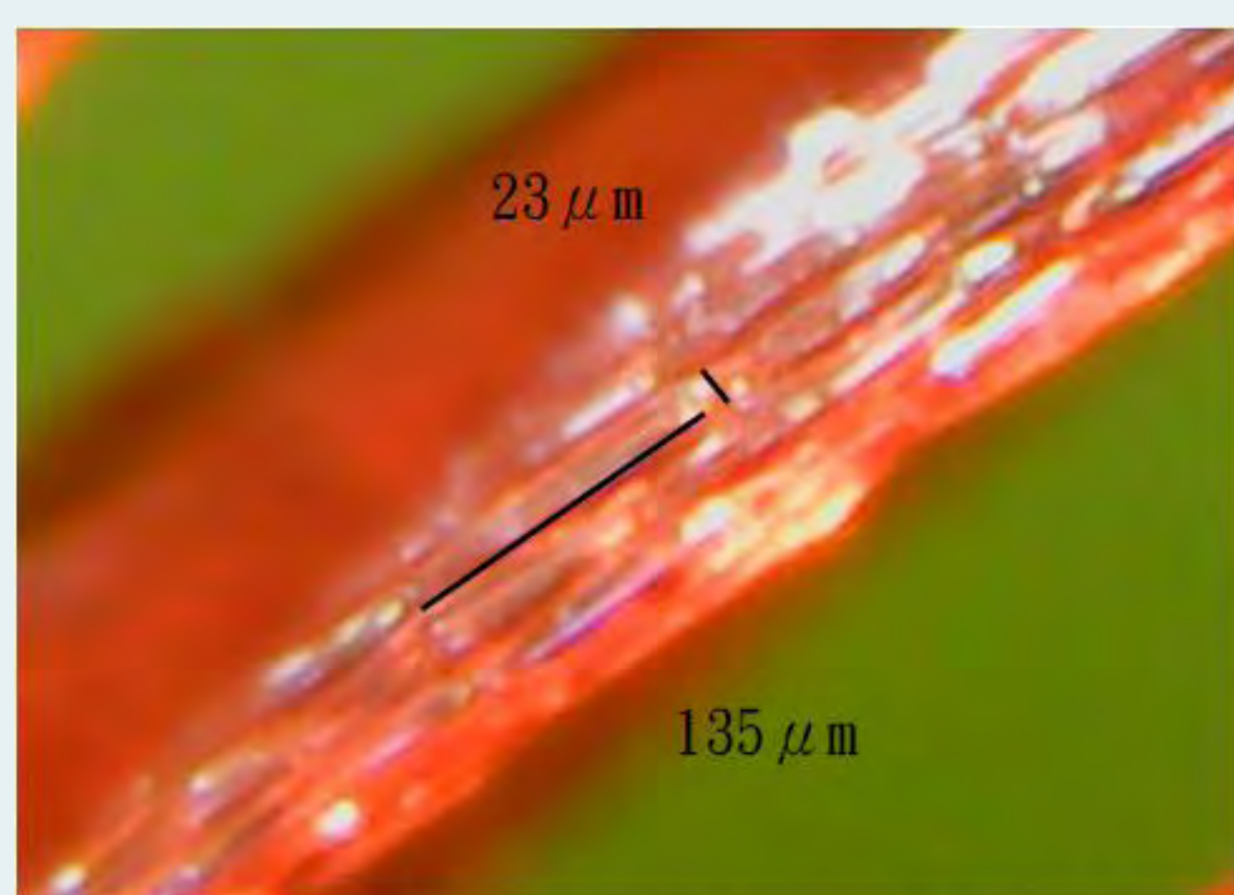


圖 2-1.4 腺毛正面的柄部簧片紋路

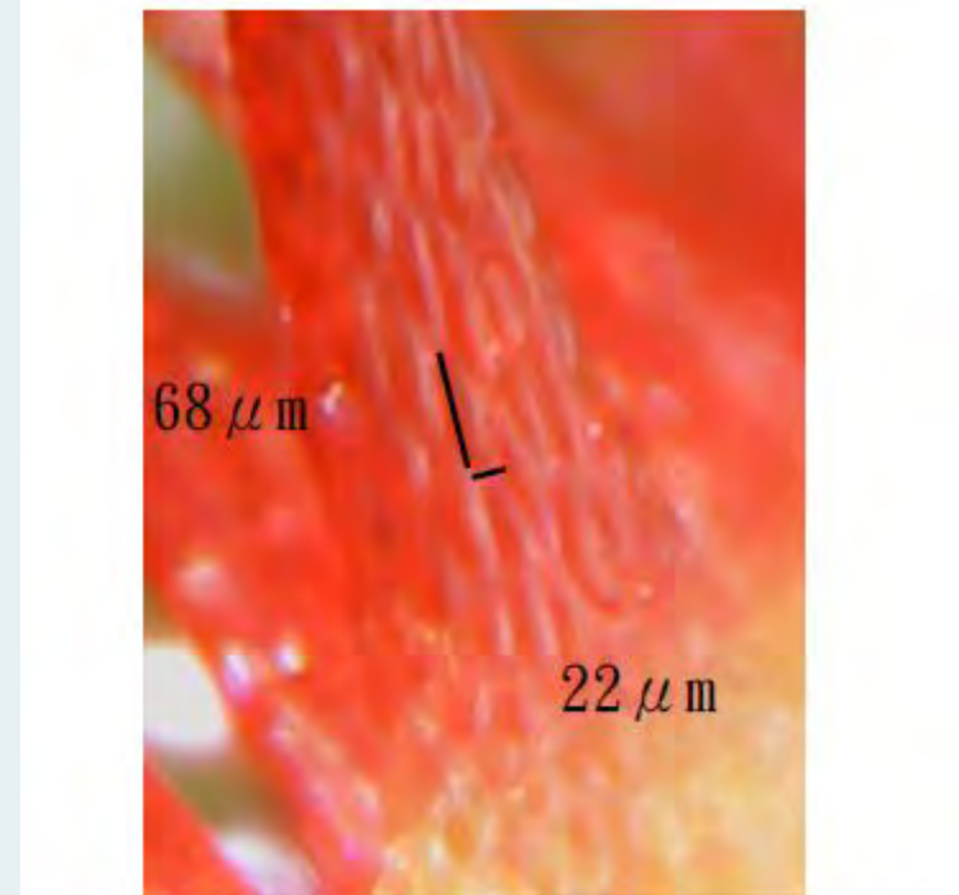


圖 2-1.5 腺毛背面柄部紋路

3.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	-	約與正面寬度相同	緊密排列 突起狀

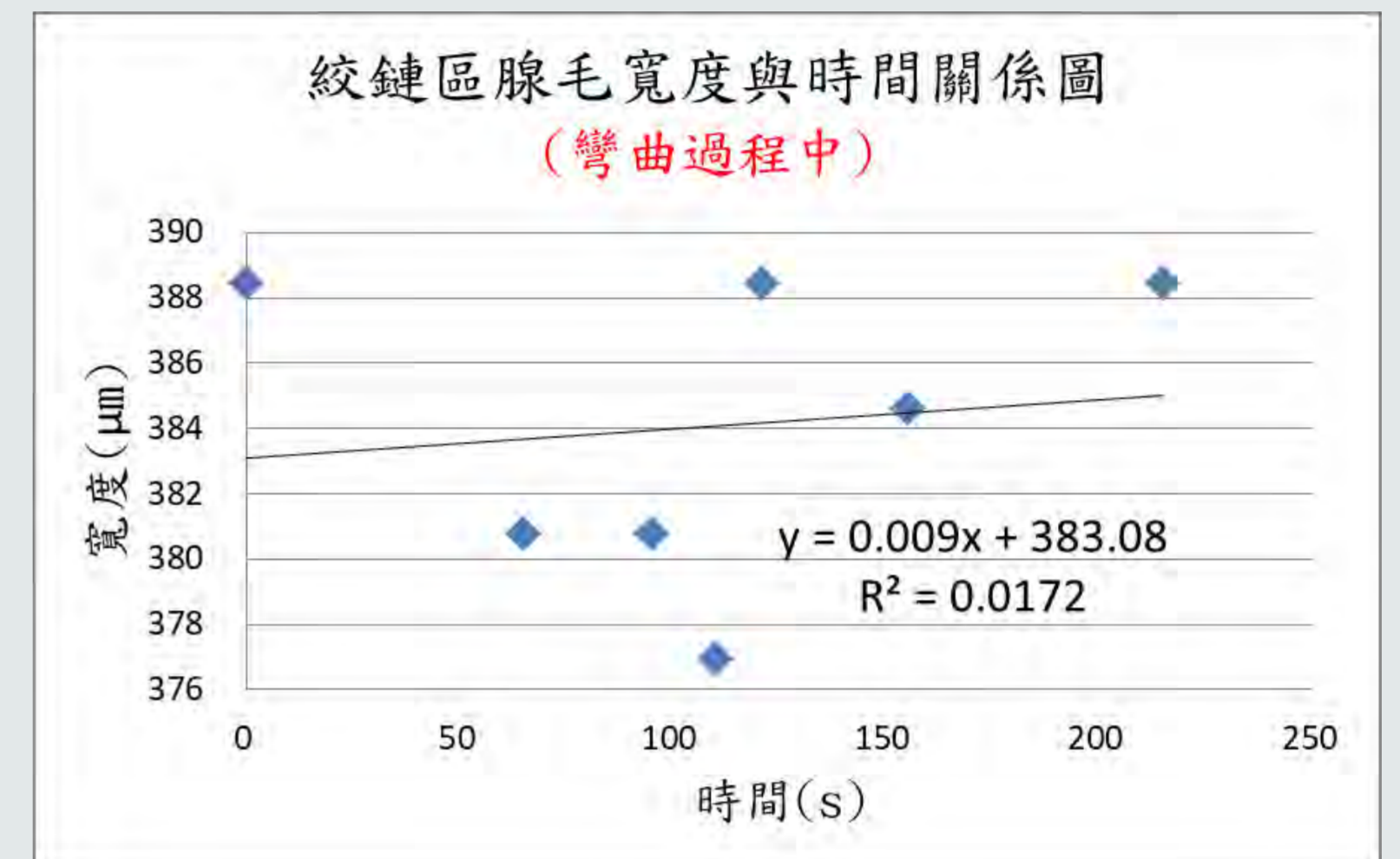
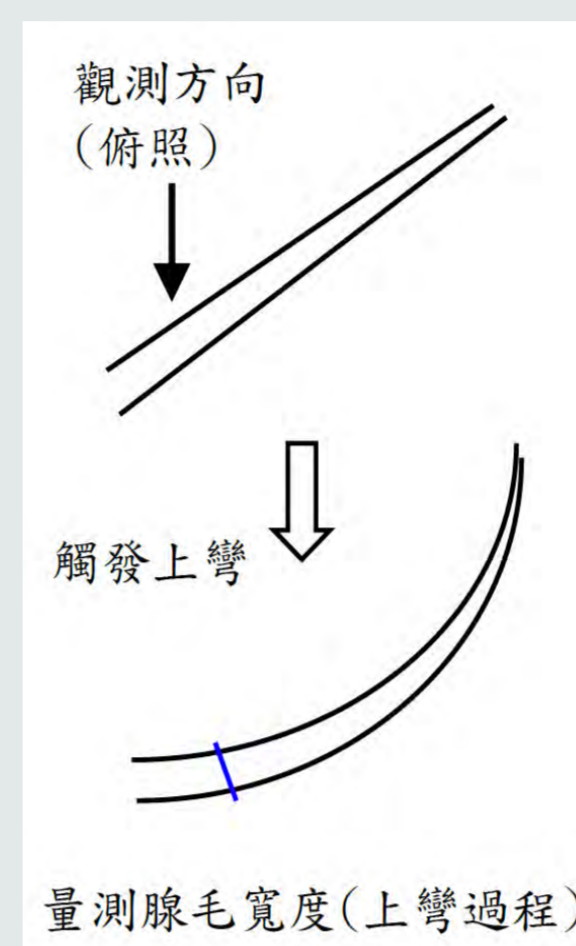
討論：

1.盾狀鱗片位於的長條狀平面，本實驗命名為「柄部簧片」，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。

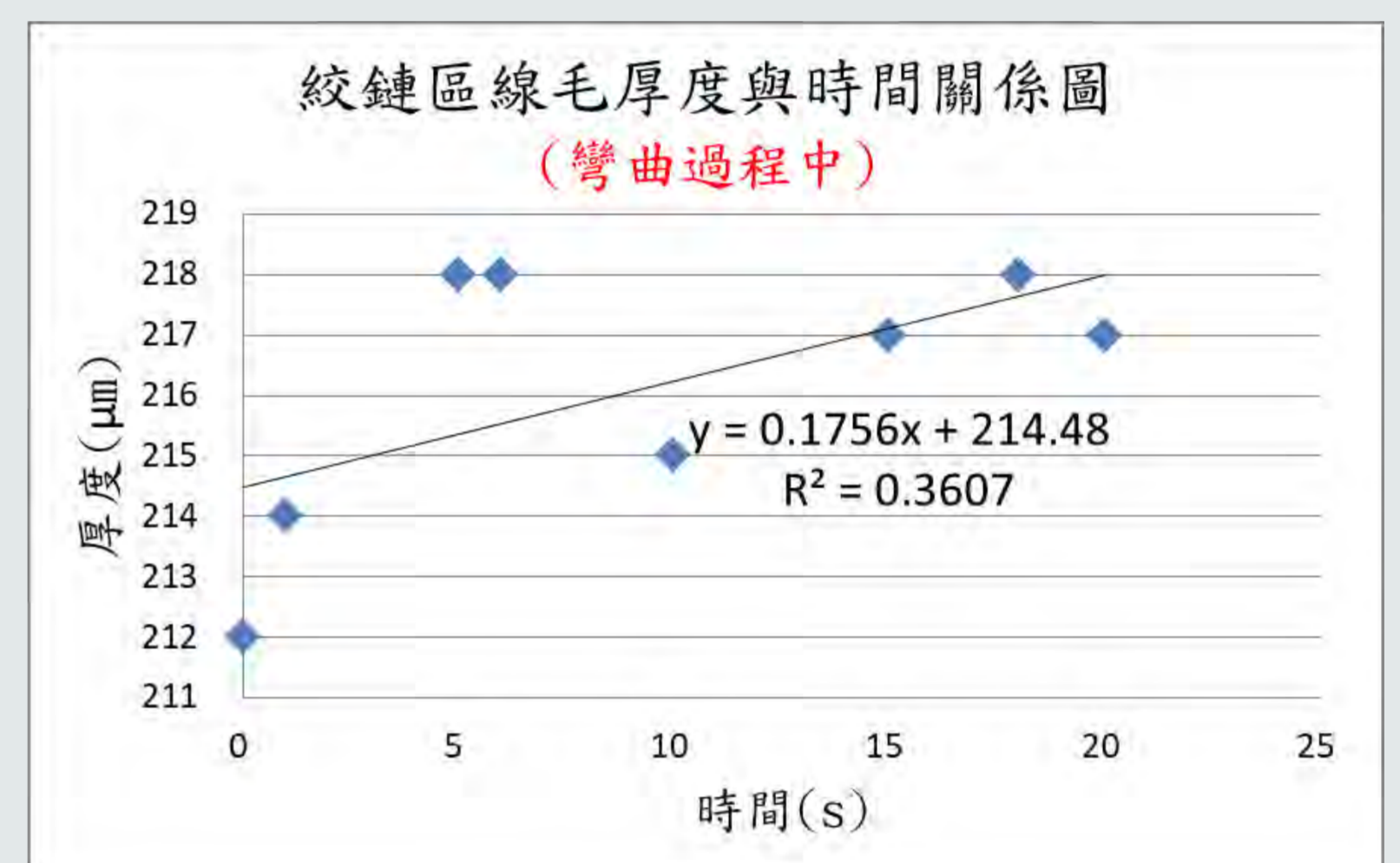
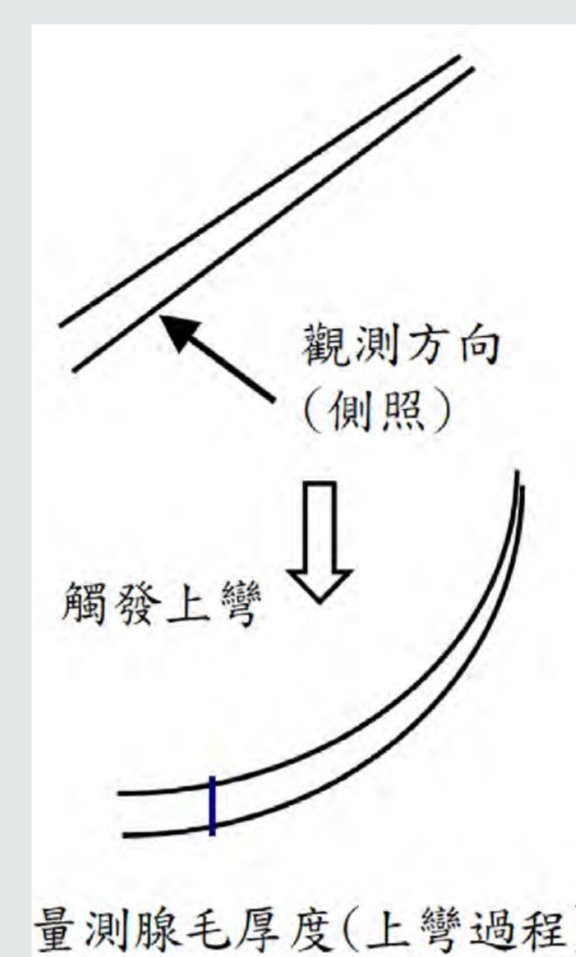
實驗2-2、2-3：線方式一柄部簧片模型證明實驗(一) (二)

說明：如何證明柄部簧片具有協助腺毛彎曲的功能。

結果：2-2



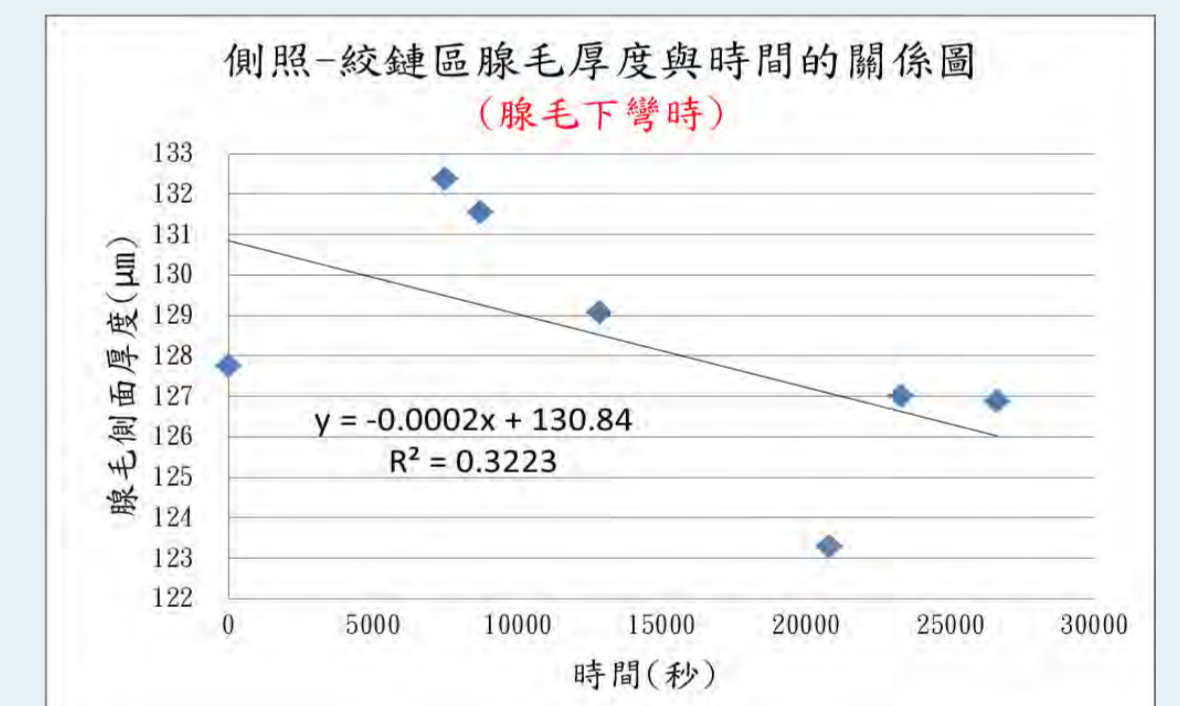
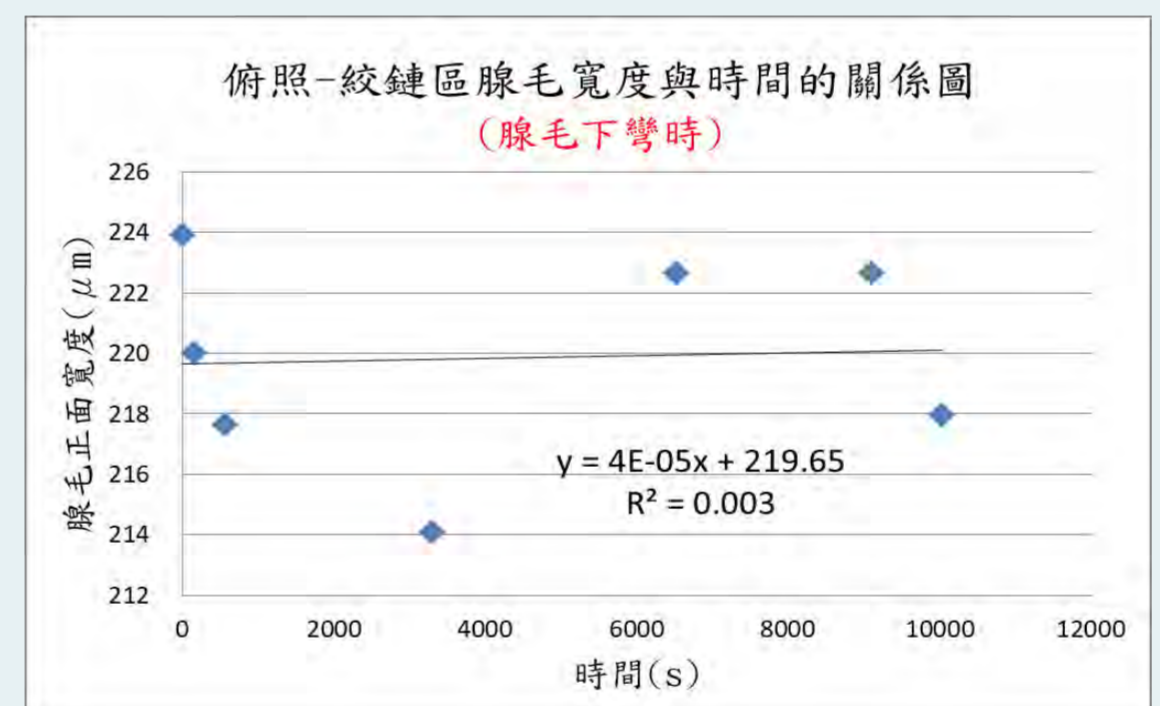
結果：2-3



「正面柄部簧片不變」與「柄部背面膨壓變大」相互作用說明「腺毛彎曲效果」：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

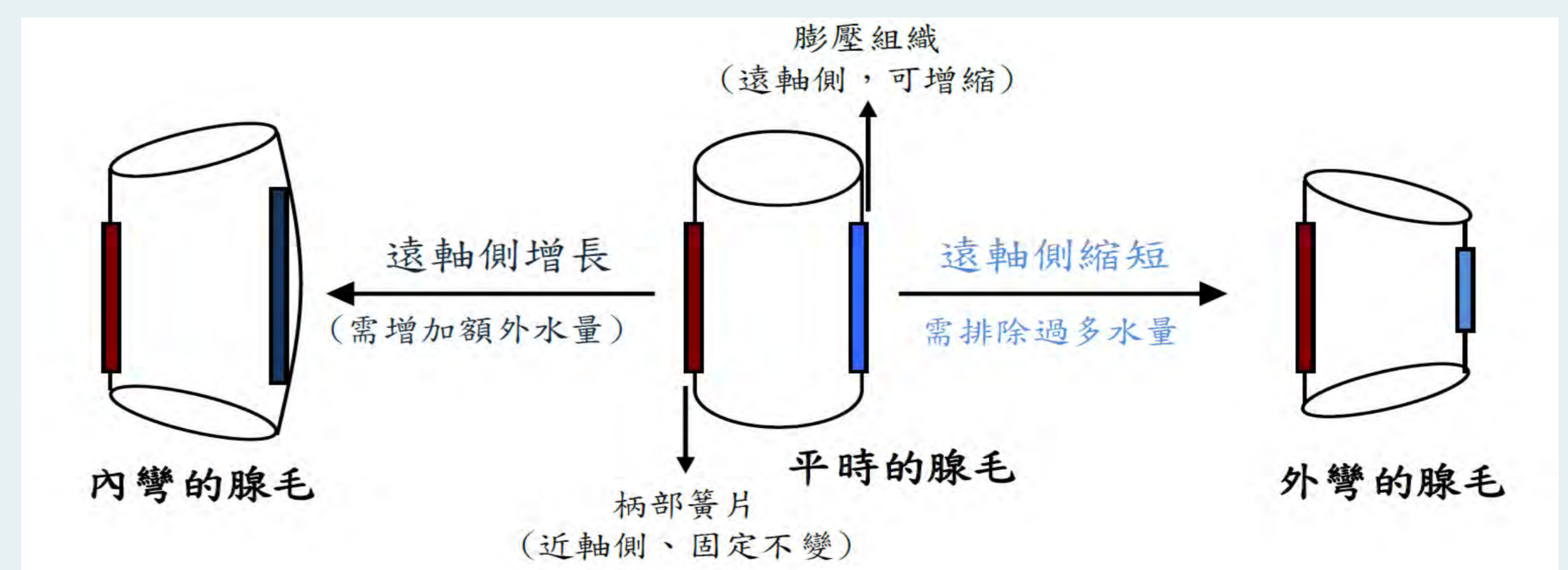
實驗2-4：當腺毛彎曲時，膨壓作用所須的水份來自何處？

結果：

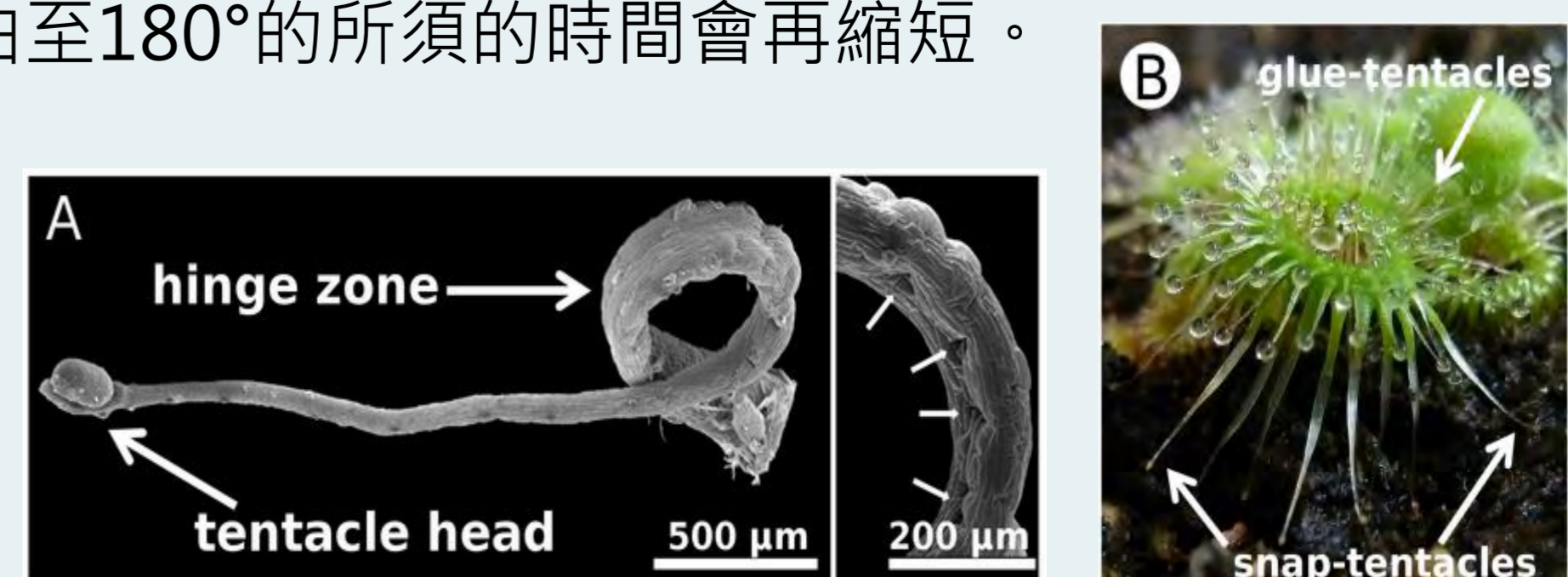


討論：

- 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。

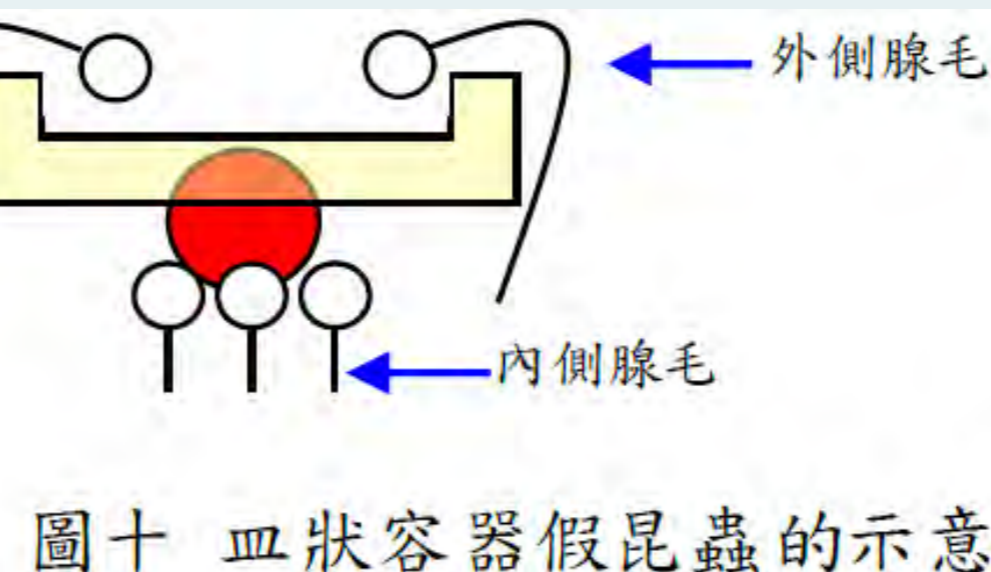
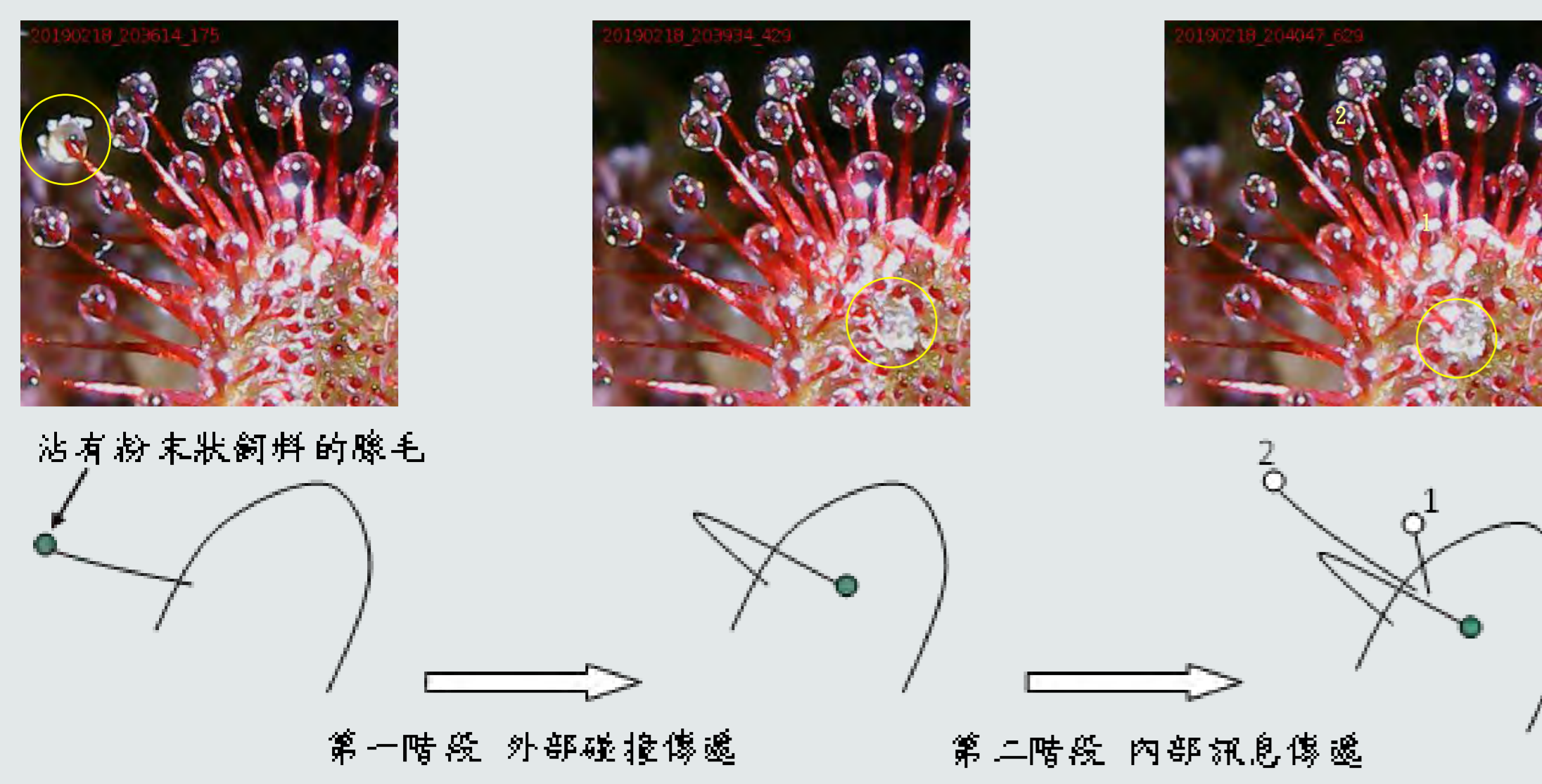


- 腺毛可以向內蜷曲、向外彎曲，就須要轉動支點。以我們的觀點：較堅硬的盾狀鱗片就是這轉動支點(固定不變)。
- 推論腺毛彎曲所須調節的水量(增加額外水量或排除過多水量)，應是透過腺毛基部與相連葉片一起作用。
- 此理論模型可以適當解釋文獻^[7,9]上所紀錄：腺毛彎曲處的正面其寬度不變。並與我們實驗結果一致。我們假設洛弗麗毛氈苔腺毛彎曲處的長度若再加大、加長一些(例如：D. glanduligera毛氈苔特殊的腺毛(觸手)，正是比一般毛氈苔長很多，如下圖A、B)，或許彎曲至180°的所須的時間會再縮短。



https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0045735
圖2-4.4 D. glanduligera毛氈苔特殊的腺毛

實驗3-1：面方式一腺毛彎曲的訊息傳遞流程



圖十 皿狀容器假昆蟲的示意

圖十二 腺毛彎曲訊息分類圖

2. 假設並嘗試把假昆蟲A改良成假昆蟲B(就是上圖用保麗龍製成的一個皿狀容器)，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的黏液。如此可以避免誘導物質與黏液混合，再則可以瞭解何時才會分泌出特定酵素

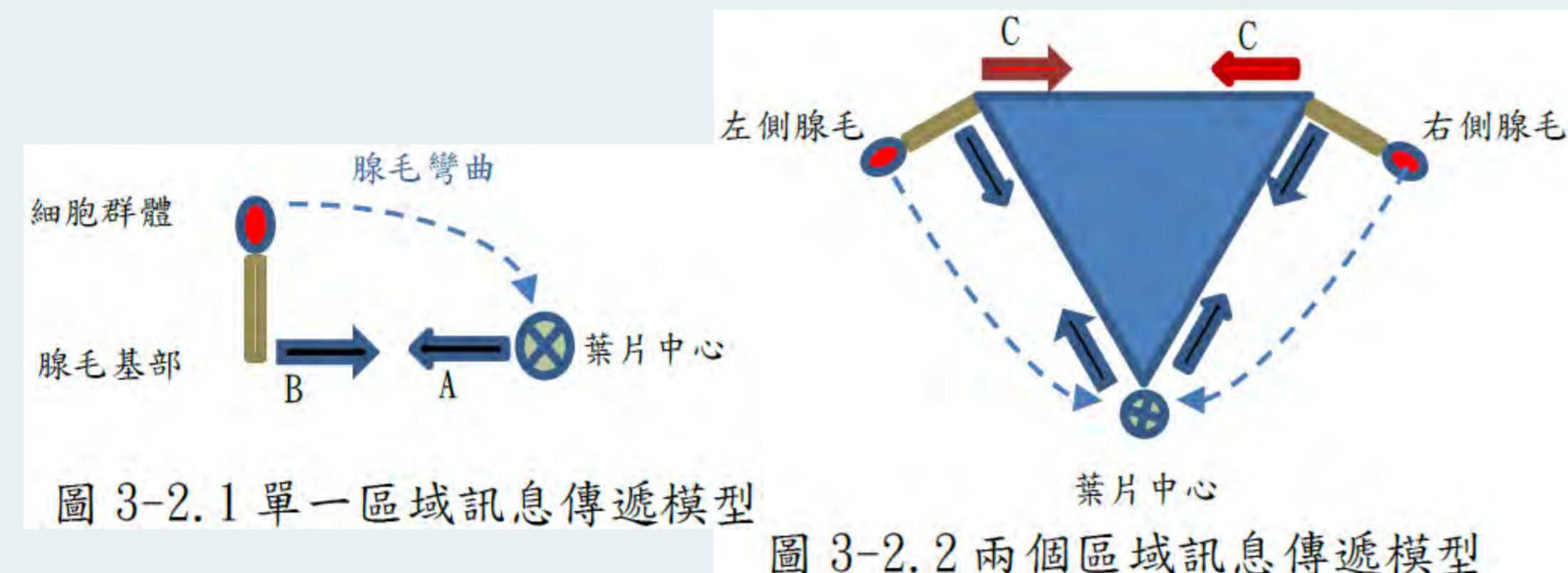
實驗3-2：多處彎曲訊息容易形成捲葉消化區



表3-2.1 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 (多個區域)	-	-	100%(5次)

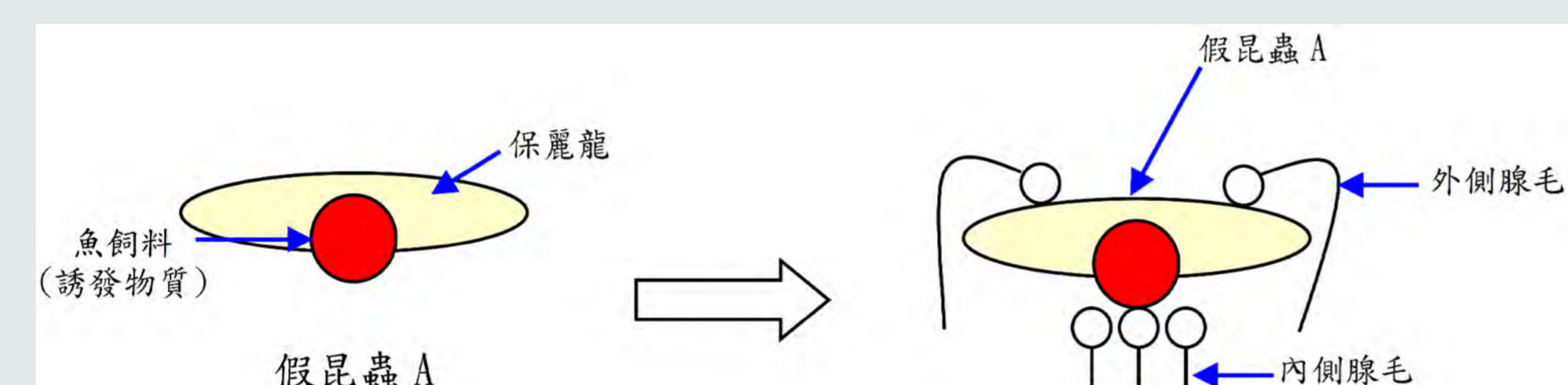
推導出的兩個「內部訊息傳遞模型」和三種訊息傳遞分類：



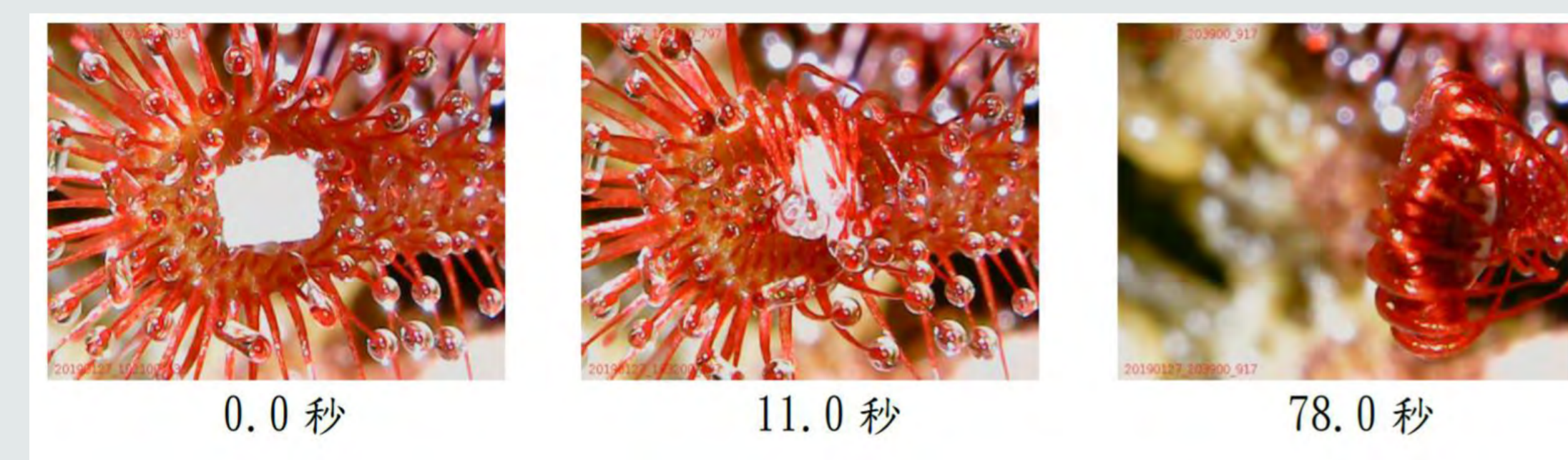
初步分為三類：A類彎曲訊息(由葉片中心發出)、B類彎曲訊息(由腺毛基部向葉片中心發出)、C類彎曲訊息(由腺毛基部間發出)。

實驗3-3：如何產生A類彎曲訊息？

說明：說明訊息傳遞模型的推導是有助於理解毛氈苔的捕食運動的協調機制。於是設計假昆蟲A來進行探討。



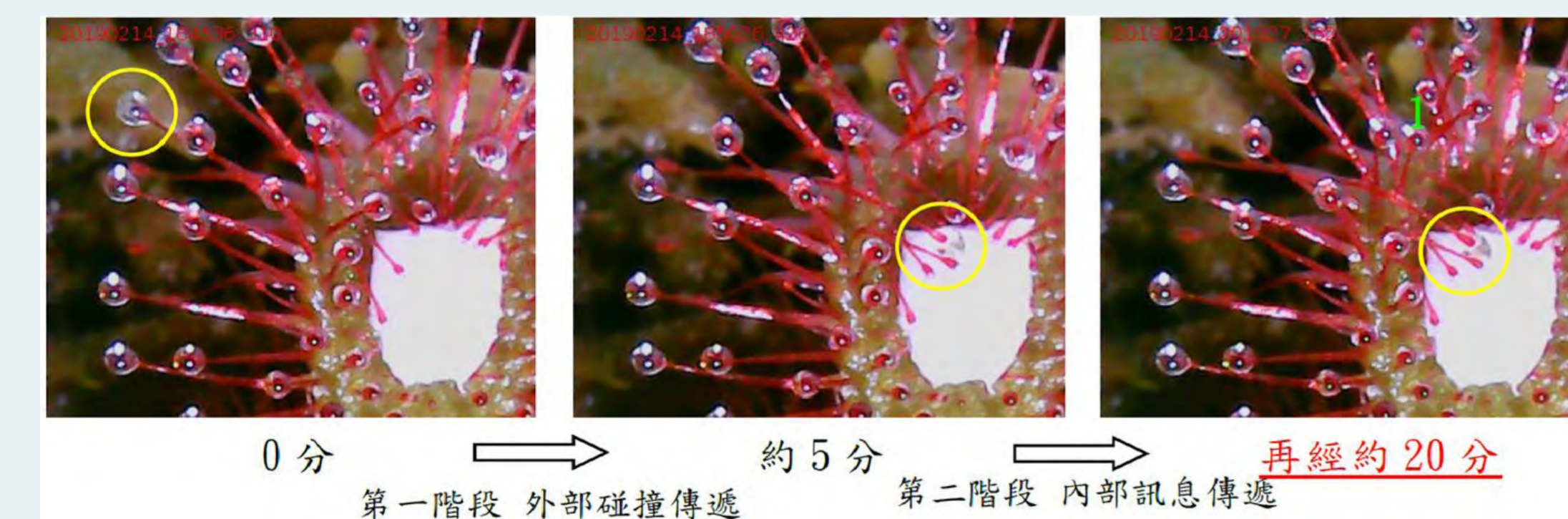
結果：外側腺毛會彎曲，並會有捲葉現象。



從實驗得知，(1)外側腺毛依然接受到彎曲訊息，(2)11秒內已有數根腺毛彎曲。故內側腺毛是可以將訊息傳至外側腺毛的。換句話說：**就是產生A類彎曲訊息(所以A類彎曲訊息傳遞速率比B類彎曲訊息快)**。

實驗3-4：B類彎曲訊息何時發生？

說明：當阻斷葉片中心接受營養物質，會產生B類彎曲訊息嗎？



討論：

是由已彎曲腺毛的基部傳遞給附近腺毛，而觸發產生彎曲運動。**這時產生的應是B類彎曲訊息(由腺毛基部向葉片中心發出)**。

表 3-4.1 實驗 3-1 與 3-4 的階段時間比較

	第一階段時間(分)	第二階段時間(分)	時間比
實驗 3-1	3分 20秒	1分 15秒(可能A類)	2.8
實驗 3-4	約 5分	約 20分(B類)	0.25

1. 綜合實驗3-4的結果，外側腺毛可由腺毛基部傳遞訊息給附近的外側腺毛，用意在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。

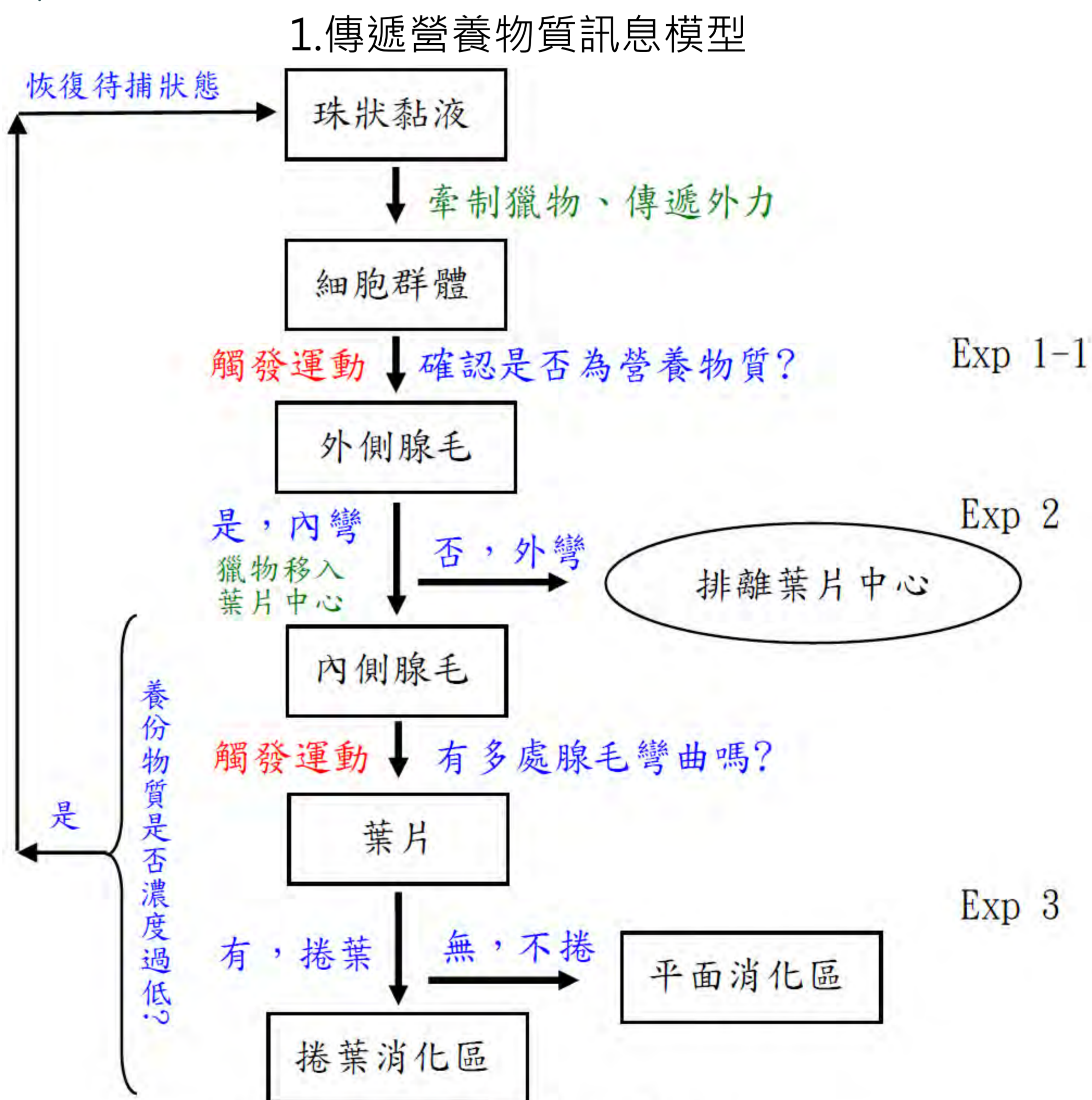
陸、綜合實驗討論

- 一般測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。
- 毛氈苔的消化是否會對保麗龍產生分解作用是我們一直關注的，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。
- 在實驗1-3中，我們是以黏珠上某一固定點的切線長度來代表黏液的多寡。例如圖中以細胞群體上紅點的黃色水平切線長度，並非測得黏液的實際含量
- “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。希望未來對此區域繼續研究發展。
- 有關黏珠大小的調節作用可能還有特定光波長、風速、濕度.....等等因素，惟本研究中只證實了黏珠對熱有靈敏的調節作用。
- 從細胞壁的觀點來假設，腺毛的正面(柄部簧片)可能較厚，腺毛的側面可能是一邊較厚另一邊較薄。較薄的一邊有利於膨壓作用使細胞體積變大。



圖九 測量黏珠大小

柒、結論



圖十一 傳遞營養物質訊息模型

- 腺毛上「細胞群體能即時感應出是否為營養物質」為捕食運動的發出訊息。而分泌黏液的多寡應有一套適應環境變化的調節機制，例如：溫度升高，黏珠變小；溫度降低，黏珠變大。在調節過程中更運用表面張力的作用形成黏液串接現象，讓更多黏液在腺毛頂端，用以增加牽制與捕獲獵物的效果。
- 在實驗2中，腺毛可以自行向外彎曲(即是柄部絞鏈區的體積減少)以及腺毛向內彎曲(柄部絞鏈區的體積增加)的現象，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。而柄部絞鏈區的增長是可以加速腺毛彎曲速度。
- 先以內部訊息傳遞模型推導出彎曲訊息的分類，再以實驗證明A類彎曲訊息(由葉片中心發出)與B類彎曲訊息(由腺毛基部向葉片中心發出)的特性。推論出捕食運動的內部訊息傳遞應與“動作電位(action potentials)”有關聯性。

捌、參考資料

- 七、探討毛氈苔腺毛上黏珠的忽大忽小現象。2019年2月15，取自 <https://www.shs.edu.tw/works/essay/2018/11/2018111100334573.pdf>
- 八、毛氈苔具有分解昆蟲外殼的能力。2019年1月15，取自 http://cp-toxin.blogspot.tw/2007/07/blog-post_20.html
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.