

# 秋海棠 (*Begonia coccinea*) 在逆境生長 條件下氣孔簇數量的變化關係

邱相齡<sup>1</sup> 董美慈<sup>1</sup> 房達文<sup>2</sup> 劉水德<sup>1</sup> 房樹生<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> 國立臺南家齊女子高級中學

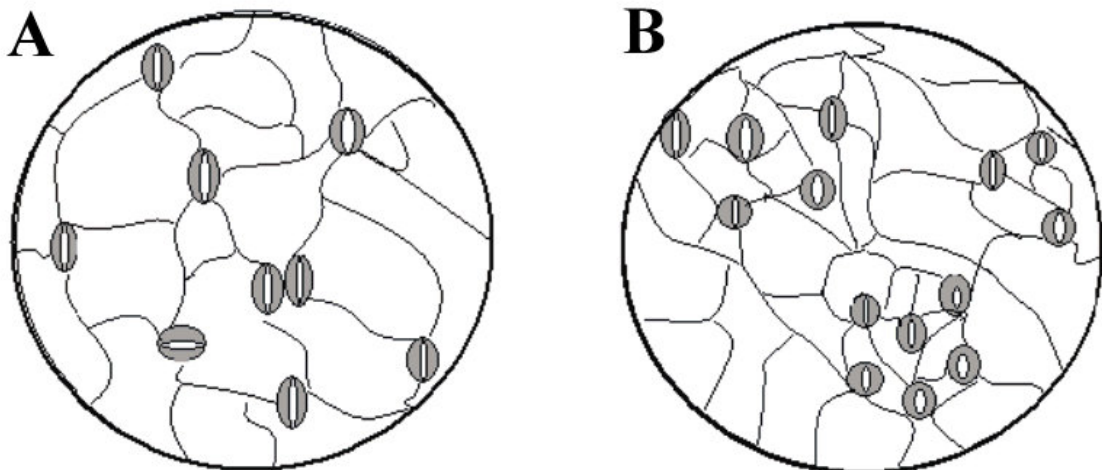
<sup>2</sup> 國立臺南第一高級中學

## 壹、前言

氣孔位於植物葉片表面，由一對保衛細胞圍繞而成，是植物體和外界環境進行氣體交換的重要通道，光合作用所需的 CO<sub>2</sub> 由氣孔進入植物體的葉肉細胞，水分藉由氣孔從植物體散出。當偵測到外界環境因子改變時，可以利用保衛細胞的膨壓變化而開啟或關閉氣孔，快速地調節 CO<sub>2</sub> 進入與維持植物體內水分的恆定(施河等

人，2010)。

有些植物的氣孔會聚在一起，形成所謂「氣孔簇 (stomatal cluster)」，這是一種由兩到多個氣孔組成的非正常氣孔分佈，目前已在 60 多種陸生植物上發現此種氣孔型態。根據它們的形態特徵和分佈氣孔簇可分為兩種類型：「接觸型氣孔簇」和「非接觸型氣孔簇」(圖一)(Yi Gan et al.，2010)。



圖一 A. 接觸型氣孔簇：兩個氣孔直接接觸，成簇排列。  
B. 非接觸型氣孔簇：兩兩氣孔未直接接觸，但成簇排列，本文的秋海棠即是屬於此類型。(圖片來源：Yi Gan et al.，2010)

\*為本文通訊作者

在 Yi Gan 等人 (2010) 的實驗結果中，發現蠶豆幼苗在乾旱和鹽分脅迫 (stress) 下，接觸型氣孔簇的出現頻率明顯增加。暗示著氣孔簇的出現可能與外界環境因素改變有關，從另一個角度看，氣孔簇可以作為陸生植物感受和適應環境因素改變的新標誌。

高中生物課本指出影響氣孔開啟與關閉的因素主要是光、CO<sub>2</sub> 濃度、溫度、水分以及植物激素 (施河等人, 2010)，並未論及氣孔簇，我們想以甘毅等人 (2006) 有關氣孔簇的概念，也就是氣孔簇與環境脅迫之間的關係為基礎，探討秋海棠在乾旱、高鹽、和乙炔的逆境下，氣孔簇的出現頻率變化；並探討在逆境回復正常後，氣孔簇數量是否會減少；在 Hoover (1986) 的文章中曾初步證實氣孔簇數量的增加，是為減少水分蒸散，我們也針對此點設計了新的蒸散量的量化方法，以進一步證實氣孔簇形成的生物意義。

## 貳、研究目的

觀察植物的氣孔簇並不困難，只需利用顯微鏡就可以進行，這在高中階段是很容易進行的實驗，但是要精準量測土壤的含水分與鹽度，在高中階段並不容易，為此，我們在本研究想出一些簡單的方式，也可以進行這樣的實驗，或許可供高中教學之用。我們選用秋海棠是因為這種植物在台灣非常方便就可以得到，且秋海棠的氣孔、表皮細胞較大、適合製作玻片觀察。我們以灌溉不同體積水量的方式使秋海棠

生活在不同程度的乾旱逆境，並計算秋海棠的氣孔密度 (stomatal density; SD)、氣孔係數 (stomatal index; SI)、氣孔簇發生率 (clustering index; CI) 及水分蒸散量在不同天數的變化趨勢。而在鹽分逆境方面是以不同濃度的鹽水灌溉秋海棠，以造成秋海棠處在不同鹽度的逆境，並計算其 SD、SI、CI 及水分蒸散量在不同天數的變化趨勢。在老化激素 (乙炔) 處理下，我們在不同天數灌入不同體積的乙炔氣體，並探討其 SD、SI、CI 及水分蒸散量在不同天數的變化趨勢。此外，我們也探討秋海棠在水分逆境解除後，其 SD、SI、CI 及水分蒸散量的變化趨勢。

## 參、研究設備及器材

一、生物材料 (以 3 吋塑膠盆培養；圖二)



圖二 法國秋海棠 (*Begonia coccinea*)

## 二、儀器設備

桌上型電腦 (K40IJ)、恆溫培養箱、照度計、溫濕度計、抽氣櫃、顯微鏡 (NIKON E100)。

## 三、其他器材及藥品

玻片製作設備 (透明膠帶、蓋玻片、載玻片、指甲油)、蒸散係數測量設備 (吹風機、碼表、氯化亞鈷試紙、鏢子)、排水玻片製作設備 (透明膠帶、蓋玻片、載玻片、指甲油)、蒸散係數測量設備 (吹風機、碼表、氯化亞鈷試紙、鏢子)、排水集氣法設備、透明昆蟲箱、電石、針筒、計數器。

## 肆、研究步驟與方法

### 一、利用指甲油印模法觀察秋海棠的氣孔簇

在預備實驗中，由數據可得知葉片的葉基部分氣孔簇總數量最高，故本文所有的實驗皆選取秋海棠的下表皮葉基作為測定部位。

1. 將下表皮葉基部分邊緣塗一層指甲油。
2. 待指甲油自然風乾後，黏上透明膠帶並撕下。
3. 將膠帶黏於玻片上，直接以顯微鏡觀察並拍照。
4. 辨認秋海棠氣孔簇型態為何。

### 二、植物的馴養及篩選

將秋海棠三吋盆栽在實驗室馴養一周以上，期間以 12 小時光照/12 小時黑暗

處理，每天於固定時間澆水 30 毫升，室溫約 25°C，照度約 600Lux。

## 三、植物體的處理方式

### (一) 高鹽度逆境處理

1. 選定三盆高低、大小相似的秋海棠，分別置於 25°C 恆溫光照培養箱中，在各以每天澆灌 30 毫升的 0%、0.5%、1% (W/V) NaCl 水溶液處理，以引起植物體適應於不同鹽度的環境。
2. 取處理後不同天數 (0, 2, 4, 6, 8 天) 的各組秋海棠植物新葉 (上方第一片幼葉)、老葉 (較為成熟的葉子)，先製成葉的印膜，然後測量氣孔密度 (SD)、氣孔係數 (SI) 以及氣孔簇發生率 (CI)。
3. 計算並觀察各組 SD、SI 及 CI 的變化趨勢 (詳述於步驟四)。
4. 分別於上述實驗天數下，隨機取各組三葉片貼上無水氯化亞鈷試紙，先經吹風機乾燥處理 40 秒。以碼表計算葉片上，各氯化亞鈷試紙由藍轉紅所需時間，變紅代表乾燥氯化亞鈷試紙潮濕，表示水分蒸散量足以使氯化亞鈷試紙潮濕所需時間。

### (二) 乾旱逆境處理

1. 選定四盆高低、大小相同的秋海棠置於 25°C 恆溫光照培養箱中，每天分別澆以不同體積的水量，以引起植物體處在不同程度的乾旱環境。每天澆蒸餾水 30 毫升作為對照組，每兩天澆水 30 毫升引起低度乾旱，又以每兩天澆

- 蒸餾水 15 毫升作為中度乾旱，另以每兩天澆蒸餾水 5 毫升引起嚴重乾旱。
2. 取處理後不同天數 (0, 2, 4, 6, 8 天) 的各組秋海棠植物老葉，先製成葉的印膜，然後測量 SD、SI、CI。
  3. 計算並觀察各組 SD、SI 及 CI 的變化趨勢。
  4. 測量蒸散所需時間步驟同上。

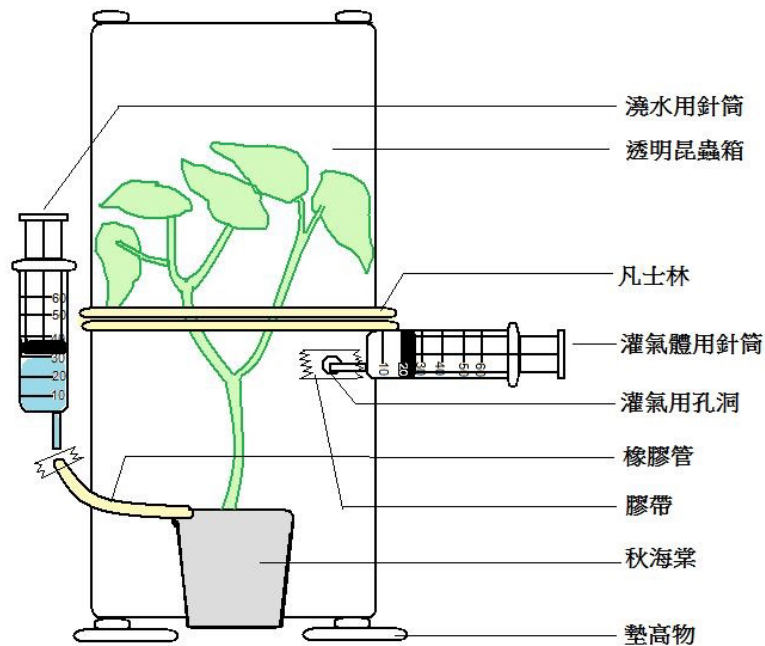
### (三) 水分逆境解除處理

1. 將秋海棠處以中度乾旱條件 (15 毫升 / 兩天一次) 八天，並於第 0 天、第 8 天取一固定葉片並計算其 SD、SI 及 CI (意義為乾旱逆境起始與結束)。
2. 乾旱處理第 8 天後開始正常澆水 (水分逆境解除)，並以第 8 天做為回歸起

- 始 (每天固定時間澆水 30 毫升)，並取處理後不同天數 (3 天一次；即第 8, 11, 14, 17, 20, 23 天) 的各組秋海棠植物老葉，先製成葉的印膜，然後測量 SD、SI、CI。
3. 計算並觀察各組 SD、SI 及 CI 的變化趨勢。
  4. 測量蒸散所需時間步驟同上。

### (四) 老化逆境處理(乙炔)

1. 選定四盆秋海棠置於光照抽氣櫃中，外圍以透明昆蟲箱罩住，並以凡士林補滿空隙 (見圖三)，各組每天澆水 30 毫升，對照組無乙炔氣體，低劑量組於實驗週期第 0 天注入 5 毫升，中劑量組於第 3 天注入 10 毫升，高劑量組於第 6 天注入 20 毫升。

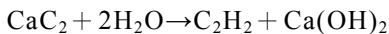


圖三 乙炔組自製設備示意圖，凡士林與膠帶防止氣體逸漏，墊高物防止水分聚積

## 2. 乙炔意義及其製備方式

(1) 已知乙烯會對植物造成老化現象（水解養分並產生離層），且乙炔與乙烯同為不飽和碳鏈結構，乙炔影響植物老化現象的效力約為乙烯的六千分之一，故以乙炔替代之。

## (2) 電石法製備



碳化鈣+蒸餾水→乙炔+氫氧化鈣(熟石灰)

## 3. 測量 SD、SI、CI

測量天數第 0、3、6、9 天的 SD、SI、CI 變化，步驟同上。

## 4. 測量蒸散所需時間步驟同上。

## 四、氣孔密度 (SD)、氣孔係數 (SI) 以及氣孔簇發生率 (CI) 的測量與計算

1. 氣孔密度 (stomatal density; SD)：在顯微鏡下放大 400 倍之後，每平方公釐的氣孔數目，而實際在實驗時，是在顯微鏡放大下，計算在長寬各為 0.04 mm 的面積內的保衛細胞數目 (Ns)，然後，乘以 2（因為一個氣孔是由兩個保衛細胞圍繞而成），再除以 0.04，換算成每平方 mm 有多少個氣孔。

2. 氣孔係數(stomatal index; SI)：是指在每平方 mm 內的保衛細胞數目與表皮

細胞數目(Ne)總和中有多少個氣孔，所以是  $2Ns$  除以  $(2Ns+Ne)$ 。

3. 氣孔簇發生率 (clustering index; CI)：是計算植物指甲油印膜上隨機取 30 個視野，計算共出現多少次氣孔簇，再除以 30 做為平均一個視野出現幾次氣孔簇。最後篩選出 SD、SI、CI 數值相似的秋海棠做為實驗植株，藉此去除個體差異因素。

## 伍、研究結果

### 一、秋海棠氣孔簇的型態觀察

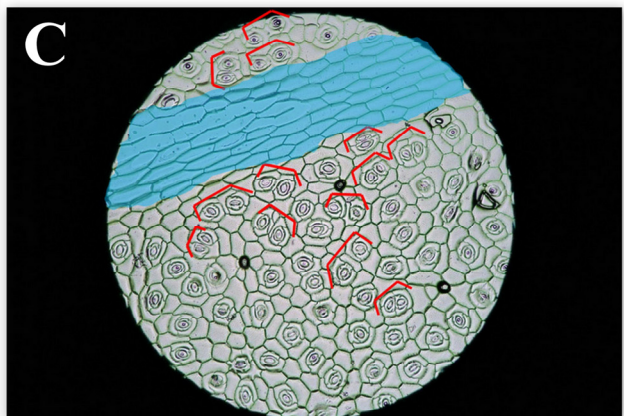
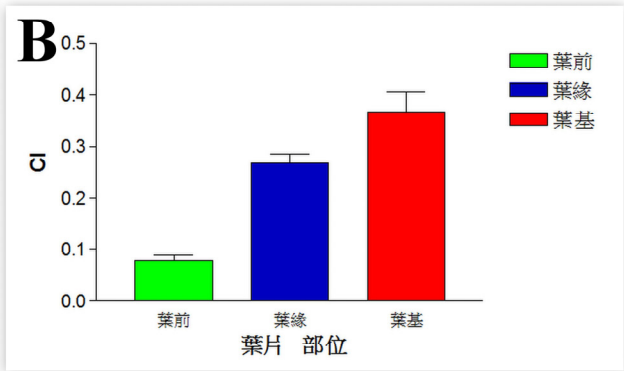
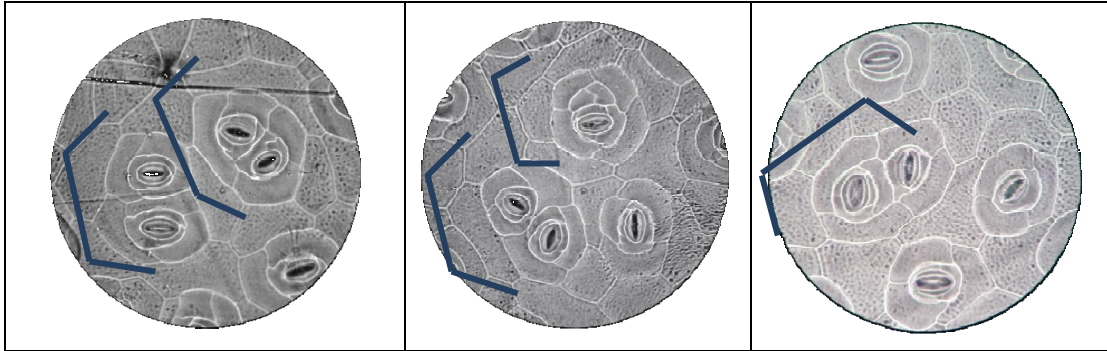
經由多次觀察及文獻探討後，可將表一的氣孔型態定義為氣孔簇，並列入計算，由表一可知秋海棠氣孔簇型態屬於非接觸型氣孔簇 (Yi Gan et al., 2010)。

### 二、氣孔簇在秋海棠葉片的分布

經多次採樣，可發現氣孔簇在葉下表皮不同位置會有不同數量的差距。在將葉片分為葉前、葉緣、葉基 (圖四 A) 後，可發現在靠近葉柄的葉基部分，相較起來會有明顯較多的氣孔簇 (圖四 B)，其次葉緣，最末為葉前。而另一個比較維管束附近氣孔簇數量的實驗，也可以發現一樣的結果——距離維管束愈近，氣孔簇數量愈多 (圖四 C)，因此本實驗各種逆境條件皆採秋海棠葉片下表皮葉基部作為觀測部位。



表一 秋海棠氣孔簇型態辨認 (400X)

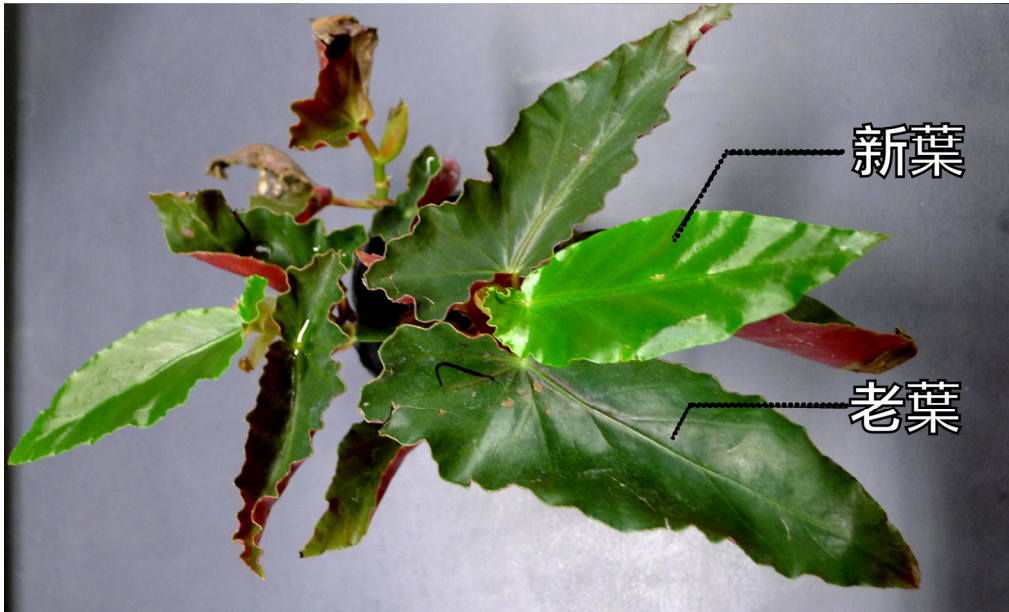


圖四 葉片取樣位置氣孔簇發生率對照鄰近維管束的氣孔簇數量

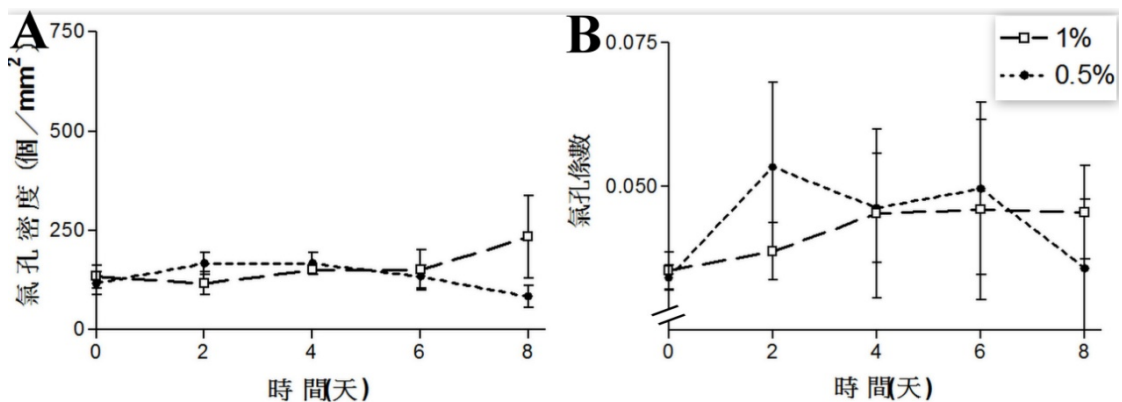
### 三、秋海棠新葉、老葉各參數比較 (以高鹽組為例)

我們發現秋海棠在同一種高鹽逆境下，新、老葉片不管在 SD、SI、CI 都有很大的差別。由數據可以得知(圖六、七)，

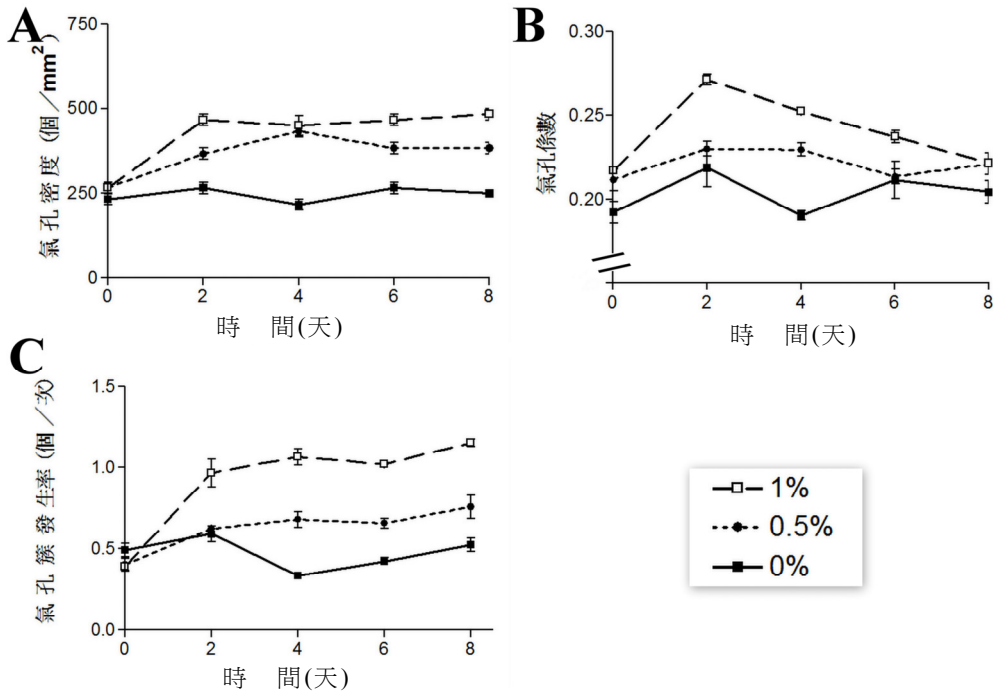
新葉在各數值皆遠低於老葉，且變化幅度皆沒有老葉那麼明顯，而新葉的氣孔簇發生率則是零，與老葉(圖七 C)的數值相差極大，因此在後續的各種逆境條件皆以老葉為實驗對象。



圖五 秋海棠新葉、老葉外觀差異。



圖六 秋海棠新葉在高鹽逆境下氣孔密度(A)、氣孔係數(B)的變化(氣孔簇發生率近趨於零)(各點誤差值經由五次計算取得，以下皆同)



圖七 秋海棠老葉在高鹽逆境下氣孔密度(A)、氣孔係數(B)的變化、氣孔簇發生率(C)的變化

#### 四、高鹽度逆境處理

秋海棠在不同程度的高鹽逆境下，其氣孔密度趨勢各有不同幅度的上升（圖八 A）。對照組（0%）的趨勢大致沒有變動，輕度鹽分（0.5%）及高度鹽分（1%）的趨勢皆隨著鹽分梯度的增加而逐日上升，上升幅度又以高度鹽分最大，其次是輕度鹽分。且比較第 8 天的數據可知，高度鹽分（1%）的 SD 比對照組（0%）多了 93%。

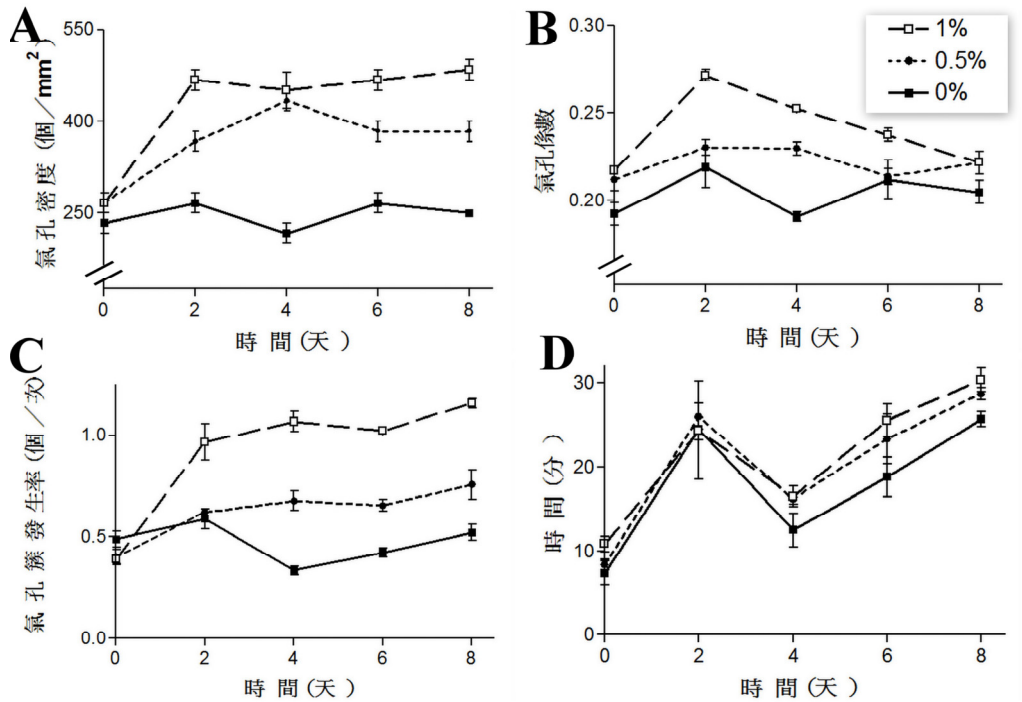
在氣孔係數趨勢圖中（圖八 B），可得知：高度鹽分的 SI 在第二天顯著上升，而在第二天後逐日下降；低度鹽分的 SI 亦在第二、四天微幅上升，在第四天後微幅下降。低度鹽分的葉片萎縮則出現在第四天後（因鹽分梯度不同），故其 SI 數值在第六天出現下降。對照組（0%）因維持正常

生理狀態，故 SI 趨勢無明顯上升。比較第 8 天的數據可知，高鹽分（1%）的 SI 比對照組（0%）多了 8%。

在氣孔簇發生率趨勢圖中（圖八 C），可見高度鹽分與低度鹽分的氣孔簇數量皆隨鹽分梯度的增加而逐日上升，高度鹽分上升幅度又明顯高於低度鹽分，對照組則無明顯上升趨勢。且比較第 8 天的數據可知，高鹽分（1%）的 CI 比對照組（0%）多了 121%。

在蒸散時間的圖表中（圖八 D），我們發現蒸散所需時間會隨著氣孔簇發生率的增加而變久，而隨實驗天數增加，三種鹽分梯度的蒸散所需總時間差距變化不大。比較第 8 天的數據可知，高鹽分（1%）的蒸散時間比對照組（0%）只多了 18%。





圖八 高鹽逆境對秋海棠氣孔密度(A)、氣孔係數(B)、氣孔簇發生率(C)以及試紙變色時間(D)的影響

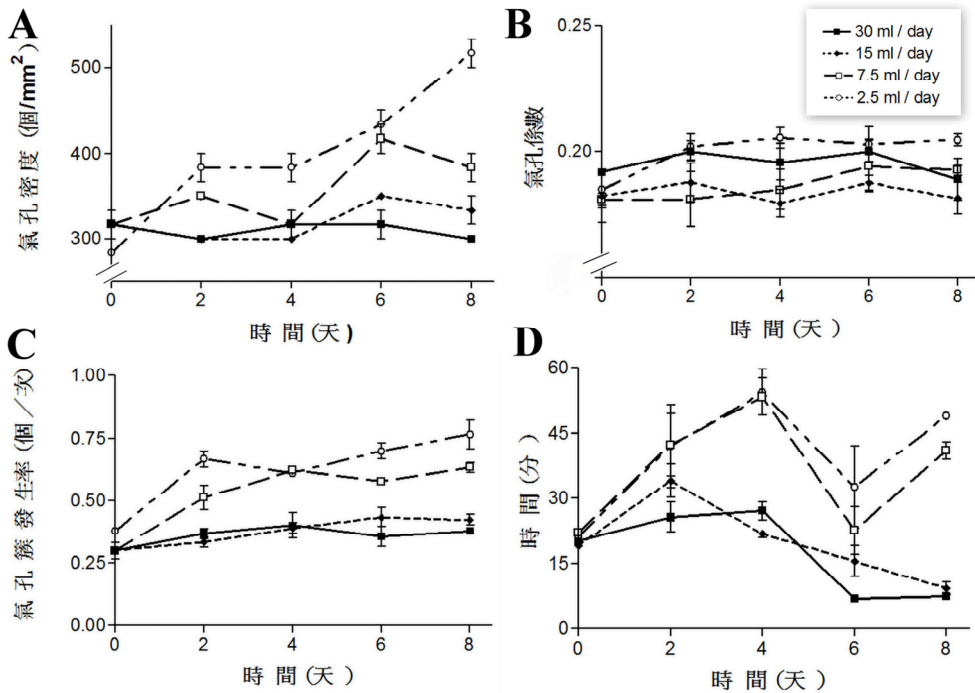
### 五、乾旱逆境處理

秋海棠在正常水分充足狀態下，氣孔簇的SD約320(個/mm<sup>2</sup>)，當處於乾旱逆境下，其氣孔密度，隨乾旱程度有明顯上升趨勢(圖九 A)。其中以嚴重乾旱(2.5 毫升/天一次)與中度乾旱(7.5 毫升/天一次)的上升幅度最為明顯，輕度乾旱(15 毫升/兩天一次)變化與對照組相比較，沒有明顯變化。比較處理後第 8 天的結果，嚴重乾旱的SD比對照組(30 毫升/天)增加了 57%。

在氣孔簇發生率趨勢圖中(圖九 C)，氣孔簇發生率隨著乾旱梯度和天數而有不同幅度的成長：其中嚴重乾旱所增加幅度最大；中度乾旱其次；而輕度乾旱由於與對照組條件相差不多，雖有變化但不如其

他乾旱條件明顯；對照組幾乎不變。比較第 8 天的數據可知，嚴重乾旱的 CI 比對照組多了 103%。

在水分蒸散量的實驗中，我們發現對照組與輕度乾旱組，在處理 2 至 4 天，平均約 22-24 分鐘氯化亞鈷試紙就會變色，但嚴重乾燥與中度乾燥組，在相同時間內，氯化亞鈷試紙變色所需時間明顯延長(圖九 D)，處理 6 至 8 天，各組間氯化亞鈷試紙變色所需時間差距逐漸變大，也就是說蒸散所需時間會隨著氣孔簇密度與發生率的增加而變久，且隨乾旱梯度及實驗天數增加，其蒸散所需總時間差距愈大(延長)。比較第 8 天的的所需時間，嚴重乾旱的蒸散時間比對照組延長了 553%之多。



圖九 乾旱逆境對秋海棠氣孔密度(A)、氣孔係數(B)、氣孔簇發生率(C)以及試紙變色時間(D) 的影響

## 六、水分逆境解除處理

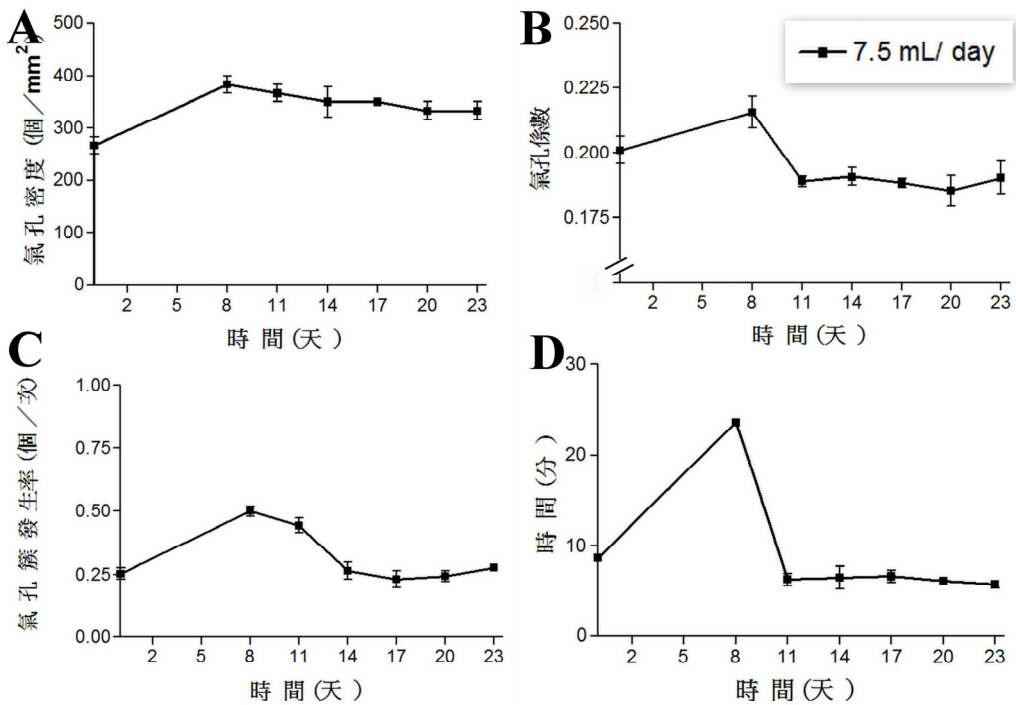
在逆境回歸的氣孔密度趨勢圖中(圖十 A), 第八天後開始恢復正常水分供應(30 毫升/天), 氣孔密度(SD)逐漸下降, 第 23 天的 SD 比第 8 天下降 15%。

而在氣孔係數趨勢圖中(圖十 B), 第八天後開始恢復正常水分供應(30 毫升/天), SI 逐漸下降然後維持穩定, 第 23 天的 SI 比第 8 天下降 14%。

而在氣孔簇發生率趨勢圖中(圖十 C), 可以見到其氣孔簇發生率, 隨乾旱程

度變高; 也隨著逆境恢復便逐步減少。第八天後開始恢復正常水分供應(30 毫升/天), CI 逐漸下降然後維持穩定, 第 23 天的 CI 比第 8 天下降 80%。

在蒸散時間測定的實驗中(圖十 D), 則可以見到其使試紙變色時間在逆境回復後便有下降趨勢, 第 23 天的蒸散時間比第 8 天下降 306%。此可證明當水分逆境解除後, SD、SI、及 CI 皆會隨之降低, 而其生物意義即是蒸散量增加, 恢復原來的水準。



圖十 回歸處理下對秋海棠氣孔密度(A)、氣孔係數(B)、氣孔簇發生率(C)以及試紙變色時間(D)的影響

### 七、老化逆境處理 (乙炔)

由於乙烯不容易在高中實驗室中製備，我們利用老化激素效果只有 1/6000 的乙炔，來造成秋海棠的老化逆境，實驗組分別為低劑量（第 0 天灌入 5 毫升乙炔）、中劑量（第 3 天灌入 10 毫升乙炔）、高劑量（第 6 天灌入 20 毫升乙炔）及對照組（不處理）。

在氣孔密度趨勢圖中（圖十一 A），可得知在實驗第三天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過三天）的 SD 略微上升，其餘實驗組及對照組無明顯上升。實驗第六天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過六天）SD 大幅上升，中劑量組（10 毫升乙炔處理經過三天）上升的 SD 數值與低劑量組

接近，其餘實驗組及對照組則無明顯上升。實驗第九天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過九天）SD 數值幾乎不變，中劑量組（10 毫升乙炔處理經過六天）SD 數值下降幅度稍大，高劑量組（20 毫升乙炔處理經過三天）SD 大幅度上升，對照組無明顯變化。比較第 9 天的數據可知，高劑量（第 6 天灌入 20 毫升乙炔）的 SD 比對照組多了 83%。

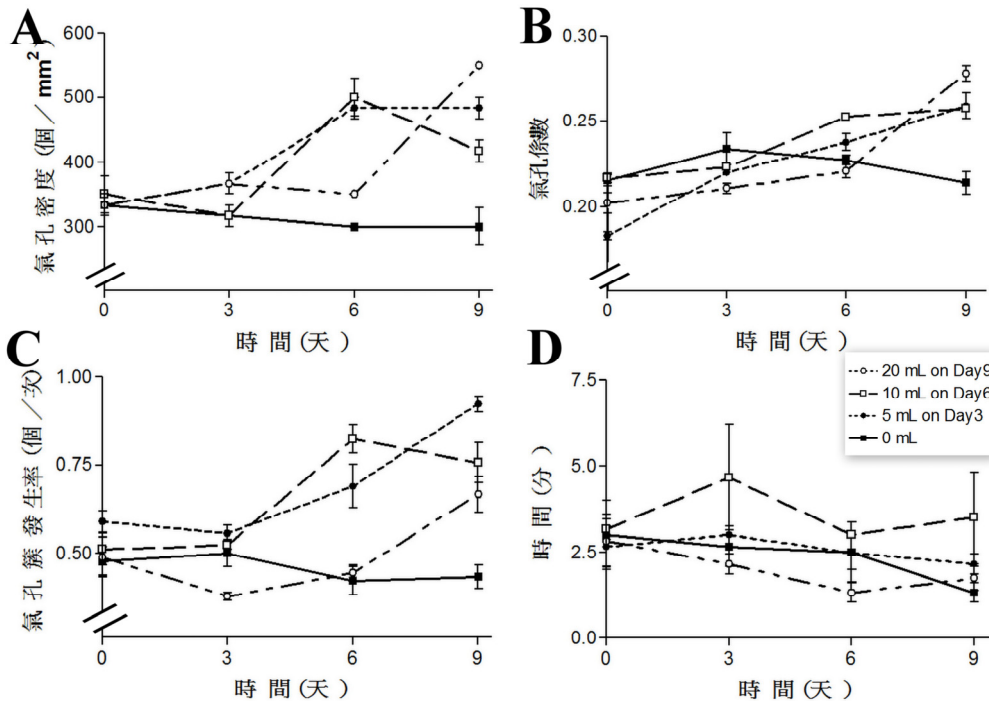
在氣孔係數趨勢圖中（圖十一 B）實驗第三天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過三天）SI 微幅上升，其餘實驗組及對照組則無明顯變化。實驗第六天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過六天）SI 微幅上升，中劑量組（10 毫升乙炔處理經過三天）

略上升，其餘實驗組及對照組則無明顯變化。實驗第九天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過九天）SI 數值持續微幅上升，中劑量組（10 毫升乙炔處理經過六天）數值幾乎不變，高劑量組（20 毫升乙炔處理經過三天）SI 大幅度上升，對照組無明顯變化。比較第 9 天的數據可知，高劑量組的 SI 比對照組多了 30%。

在氣孔簇發生率趨勢圖中（圖十一 C），實驗第三天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過三天）CI 無明顯上升，其餘實驗組及對照組亦無。實驗第六天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過六天）CI 微幅上

升，中劑量組（10 毫升乙炔處理經過三天）大幅上升，其餘實驗組及對照組則無明顯上升。實驗第九天，低劑量組（5 毫升乙炔處理經過九天）持續大幅上升，中劑量組（10 毫升乙炔處理經過六天）微幅下降，高劑量組（20 毫升乙炔處理經過三天）大幅上升，對照組則無明顯上升。比較第 9 天的數據可知，高劑量（第 6 天灌入 20 毫升乙炔）的 CI 比對照組多了 54%。

而在蒸散時間趨勢圖中（圖十一 D），比較第 9 天的數據可知，高劑量（第 6 天灌入 20 毫升乙炔）的蒸散時間比對照組多了 31%。



圖十一 乙炔條件下對秋海棠氣孔密度(A)、氣孔係數(B)、氣孔簇發生率(C)以及試紙變色時間(D) 的影響

## 陸、討論

### 一、秋海棠氣孔簇分布

在比較過葉片各部位 CI 數值後 (圖四), 我們可以從葉基部分氣孔簇較多、而維管束附近氣孔簇數量又更多, 推測氣孔簇的形成是植物抑制水分蒸散過多的方法之一, 故葉基 (鄰近輸水的葉柄) 的氣孔簇總數量最多, 此機制可減少水分輸送至葉片其他部位前的蒸散量, 以提高利用效率。因葉基氣孔簇數量較多, 我們推論其數值較有意義, 故本實驗都是採秋海棠葉片下表皮葉基部作為觀測。

而在預備實驗中, 由數據可得知新葉的 SD、SI、CI 皆較老葉低 (表二), 推論是因為新葉的氣孔尚未分化完全, 且單位面積下的總細胞數量高 (細胞面積小且密集), 而氣孔簇的形成又與氣孔分化相關, 故三項數值皆較老葉低 (圖六、七)。故本實驗皆以老葉做為觀測對象。

表二 新、老葉參數值比較

比較項目	新葉	老葉
外表	葉表面顏色較為嫩綠、光澤	葉表面顏色較為黯綠無光澤
SD	低	高
SI	低	高
CI	趨近於零	高

### 二、高鹽逆境推論及生理意義

在氣孔密度 (圖八 A) 與氣孔簇發生率 (圖八 C) 趨勢圖中, 經高鹽逆境處理後的植株, 其氣孔與氣孔簇數量隨著鹽分

梯度的增加而逐日上升, 上升幅度又因逆境程度不同而有所差異。且氣孔簇形成與氣孔分化有關, 而兩者的數量上升幅度又與鹽分梯度呈正相關, 因此我們推論, 秋海棠在面對高鹽逆境時, 其存活策略之一即為增加氣孔簇數量, 讓氣孔間的蒸散空間彼此重疊以減少水分蒸散量。

在氣孔係數趨勢圖中 (圖八 B), 可發現高度鹽分的 SI 在第二天顯著上升, 而在第二天後逐日下降; 低度鹽分的 SI 亦在第二、四天微幅上升, 在第四天後微幅下降。此因第二天時, 高度與低度鹽分處理的秋海棠葉片都尚未明顯萎縮, 故單位面積下的總細胞數量不變, 但 SI 數值上升, 此代表保衛細胞數量 (即氣孔) 上升 (可分別對應到 SD 圖的數值上升, 而上升幅度又因逆境程度的不同而有所差異)。實驗第二天後, 高度鹽分的秋海棠葉片開始出現萎縮, 此即壓縮了葉片總細胞的體積, 故單位面積下所能看到的總細胞數量變多, 而氣孔數量雖也有同步增多趨勢 (對應到 SD 圖), 但因單位面積下的總細胞增加數量 (分母) 大於氣孔增加數量 (分子), 故 SI 數值在第四天以後逐日下降。低度鹽分的葉片萎縮則出現在第四天後 (因鹽分梯度不同), 故其 SI 數值在第六天出現下降。

與乾旱條件相比, 培養至第 8 天後, 嚴重乾旱 (5 毫升/兩天一次) 的蒸散時間比對照組 (30 毫升/天) 多了 553%; 高鹽分 (1%) 的蒸散時間比對照組 (0%) 只多了 18%, 我們認為高鹽分比較會造成保衛細胞的膨壓降低, 造成氣孔簇減低蒸



散作用的效應不如乾旱逆境明顯。

### 三、乾旱逆境推論及生理意義

在氣孔係數趨勢圖中(圖九 B)，呈現嚴重乾旱與中度乾旱上升較為明顯之現象，但不如氣孔密度(圖九 A)般明顯，推測乃因氣孔增加(分子)且葉面因缺水萎縮而導致單位面積下可見細胞總數(分母)增加所致。而輕度乾旱組與對照組 SI 一樣未呈現明顯變化，推測是由於輕度乾旱所增加之氣孔數量並未上升許多，故其值無法有如重度、中度乾旱般明顯變化。比較第 8 天的數據可知嚴重乾旱的 SI 比對照組多了 8%。

在缺水的逆境條件下，SD 及 SI 皆增加，我們認為增加的氣孔會轉變成氣孔簇，這點可以從 CI 增加獲得證實，且第 8 天的 CI 增加率為 103%，遠大於 SD 的 57% 及 SI 的 8%。氣孔簇的增加對植物的生物意義為何呢？這點可由嚴重乾旱的蒸散時間比對照組多了 553% 得到解答，缺水逆境所誘發氣孔簇增加的目的是為了減少水分蒸散，以增加植物生存的機率，應付經常缺水的陸生環境。

由實驗結果可得知，經乾旱逆境處理後的植株，在氣孔密度與氣孔簇發生率趨勢圖中，其氣孔與氣孔簇數量隨著鹽分梯度的增加而逐日上升，上升幅度又因逆境程度高低而有所差異。且氣孔簇的形成與氣孔分化有關，而兩者的數量上升幅度又與乾旱程度呈正相關，因此我們推論，秋海棠在面對乾旱逆境時，為使蒸散減少，

便分化出較多的氣孔簇以減少蒸散度過逆境。

### 四、老化逆境推論及生理意義

#### (一) 實驗設計

實驗組共三組，為低劑量、中劑量及高劑量組，又分別於第 0 天加入 5 毫升、第 3 天加入 10 毫升、第 6 天加入 20 毫升乙炔，且加入乙炔後不再做任何處理。而各組的乙炔處理時間點不同，其設計目的為探討秋海棠的三項參數是否隨老化逆境的程度不同，而出現不同程度的差異，又另外探討劑量多寡(即逆境程度)是否與秋海棠對逆境的反應速度呈正相關。以實驗週期第六天舉例說明：低劑量組反應六天、中劑量組反應三天，以三項參數作為判定標準，中劑量組是否有追上或超越低劑量組的趨勢。

#### (二) 實驗結果

在氣孔簇發生率趨勢圖(圖十一 C)中，可得知：實驗第六天，中劑量組(反應三天)CI 遠高於低劑量組(反應六天)，符合逆境程度與反應速度呈正相關的預期。

實驗第九天：低劑量組(反應九天)持續升高，猜測是因為此劑量下離層現象較輕微，故對老化逆境的壓力反應多出現在氣孔簇的產生上，而中劑量組(反應六天)的 CI 微幅下降，猜測由於離層現象稍明顯，故壓

力反應較少出現在氣孔簇上，高劑量組（反應三天）離層現象非常明顯，推測壓力反應幾乎出現在此，故氣孔簇數量並未如預期地顯著上升。

老化逆境下的植物並無出現高鹽逆境的葉片萎縮現象，因此確定單位面積下總細胞數量（分母）應不變，故是保衛細胞數量（分子）改變導致 SI 數值改變。

透由實驗結果，我們猜測植物面對乙炔造成的老化逆境時，有輕微與劇烈的反應，相較之下氣孔簇的增生是輕微反應，離層現象（即掉葉）是劇烈反應。

## 五、各種逆境下秋海棠植株巨觀變化

### （一）土壤變化

在乾旱與高鹽逆境中，可觀察到植株的土壤隨著實驗天數進行而有逐漸緊實現象，此因根部抓緊土壤吸收水分，故土壤量亦是我們篩選植物的條件之一。

### （二）離層產生部位與順序

在老化逆境中，隨著實驗天數進行，可觀察到葉片掉落部位從植株下層葉片開始，實驗結束只剩頂端葉片未掉落；而掉落順序則先老葉後幼葉。推測是因為植物本身有投資（保護）新葉的機制。即離層先於下層老葉開始產生，最後為頂端幼葉。

## 六、與氣孔簇相關之未來展望

實驗可得知，秋海棠在面對逆境時會增生氣孔簇，其生理意義為抑制水分蒸散以度過逆境。所以希望未來能從分子生物的角度，去尋找調控此機制的關鍵基因，透由基因轉殖技術改良其他植物物種，使其能在面對相似逆境時，同樣增生氣孔簇以度過逆境。

## 柒、結論

- 一、秋海棠的氣孔簇數量在老葉最多，可推論新葉尚無能力分化氣孔簇。而更進一步看可以發現在靠近葉柄的葉基維管束部分氣孔簇發生率相當高，可推斷氣孔簇的形成是為了減少水分在輸送時的耗損，以提供利用效率。
- 二、秋海棠在乾旱逆境下，其氣孔密度、氣孔係數、氣孔簇發生率及蒸散所需時間皆隨著乾旱梯度上升而增加。我們認為氣孔簇數目增加的生物意義即為抑制水分蒸散，在缺水逆境下，氣孔簇數目增加可以協助植物度過乾旱逆境。
- 三、秋海棠在高鹽逆境下，其氣孔密度及氣孔簇發生率皆隨著鹽分梯度上升而增加。也同步對應到蒸散耗時增加，即氣孔簇的產生為抑制水分蒸散。
- 四、秋海棠在乙炔造成的老化逆境中，會以兩種機制應對：產生氣孔簇及離層。且氣孔簇的增加與老化逆境相關。

五、秋海棠在水分逆境解除後，其氣孔密度、係數及氣孔簇發生率皆有下降回正常生理的趨勢。其生理意義為回復為正常蒸散量。故我們推論氣孔簇的特徵是可逆的，需要時氣孔簇數目會增加，不需要時則會減少。

### 參考文獻

施河等人 (2010)。高中基礎生物上第四章植物的構造，南一書局

甘毅、王根軒、沈竹夏(2006)。植物氣孔聚集分佈現象及機理探討。中國科技論文在線，<http://www.paper.edu.cn>

Hoover (1986). Stomata and stomatal clusters in *Begonia*: ecological response in two Mexican species. *Biotropica* 18:16-21

Yi GAN, Lei ZHOU, Zhong-Ji SHEN, Zhu-Xia SHEN, Yi-Qiong ZHANG, and Gen-Xuan WANG (2010). Stomatal clustering, a new marker for environmental perception and adaptation in terrestrial plants. *Botanical Studies* 51: 325-336