

自然科學小叢書

植物與環境

吉田義次著
周建侯譯

王雲五周昌壽主編



商務印書館發行



自然科學小叢書

植 物 與 環 境

吉田義次著
周建侯譯

王雲五 周昌壽 主編

商務印書館發

中華民國二十四年六月初版

(54272.6)

自然科學
小叢書
植物與環境一冊

每冊定價大洋叁角伍分
外埠酌加運費匯費

原著者 吉田義次

譯述者 周建侯

主編者 周王雲五

上海河南路

發行人 王雲五

上海河南路

印刷所 商務印書館

上海及各埠

發行所 商務印書館

華

目次

第一章 環境

環境——環境要素——生態學與植物地理學——環境與植物——環境之特性——植物之反應能——
環境要素之作用與植物之反應

第二章 適生

適生——體制形質與適應形質——形體的輻合——適應之形式——生態型與變異——生態學所講之
適應——非拉馬克主義——適生之意義——生活形——羣落相與植物地理學——生態植物地理學——
——生活形之種類

第三章 環境要素——光……………四一

太陽之輻射勢能——太陽分光景——光——直射光與散光——雲與光——光與植物——光與形態構

造——葉之內部變化——葉之構造——葉及莖之形態——光與炭素同化作用——炭素同化作用與光

之部分——森林內光之性質——日之長短與開花結實——光與植物之生育——光之測定法——最小

受光量——森林內之最小受光量

第四章 環境要素——熱……………八〇

熱——氣溫——溫度之生理的意義——溫度與植物——生活作用與溫度——呼吸作用與溫度——同

化作用與溫度——同化平衡與溫度——生長與溫度——養分吸收與溫度——植物之生存與極限溫度

——植物對於溫度之適應——高溫與植物枯死——低溫與植物枯死——植物分布與溫度——植物生

育與溫度積算論——小區域內之溫度

第五章 環境要素——水……………一〇三

- 水——根之吸水力——土壤之留水力——凋萎係數——無效水分與有效水分——植物凋萎之實際——
- 凋萎——水分吸收與環境要素——發散與環境要素——水分之平衡——氣孔之作用——氣孔之生
- 態的意義——氣孔開閉運動與外圍要素——滲透壓之變化——乾生植物論

附 錄

- 參考文獻……………一三六

植物與環境

第一章 環境

環境 何謂生命，此問題尙爲永久之謎。吾人茲不欲就生命之內觀而有所言，惟見吾人周圍之草木，待春暖而發芽，忽焉而開花，忽焉而結實。及至秋末，或殘留種子而枯死，或變易爲冬眠姿態而生存。知植物之生活作用皆常與其外圍保持有何種交涉而進行者也。發芽也，成長也，開花也，結實也，冬眠也，凡此等生活作用之中，無不有光熱水空氣等外圍要素之關係。無論其直接間接，或強或弱，其作用斷未有須臾息者。吾人稱包含此等有關生活作用之一切外圍要素者，曰環境(Standort)。研究環境與植物有如何關係之學，曰植物生態學 (Pflanzenökologie)。

Standort 此者，指關係植物生活之外界各條件之總和。簡言之，關於生活體之外圍要素

(Umweltfaktoren) 之總和也。與中土環境一辭相近，故吾人於生態學及地理學上，凡表示上述之意義者以環境一辭爲之。〔1〕

環境要素 環境要素云者，環境構成要素之略辭也。德文爲 Standortfaktoren。環境既爲關係植物生活之一切外圍要素所構成，則其數自非常之多，其性質亦種種不一。隨環境不同，而此等要素在量上或質上俱各有變更。故環境與植物之關係極其複雜也。其帶最重要性之環境要素，普通分類如次：

環境要素

氣候要素 (klimatische Faktoren)

光，熱，水，風，空氣中之碳酸氣等。

土性要素 (edaphische Faktoren)

土壤之物理的性質 (土壤構造，土壤水分，土壤溫度，土壤空氣等)。

土壤之化學的性質 (土壤中植物養分含量，土壤酸性度等)。

土壤之微生物

地位要素 (orographische Faktoren)

高度，方位，傾斜等。

生物要素 (biotische Faktoren)

人，動物，植物等。

此種分類，乃便宜行之者，自不俟言。蓋因凡要素皆與他要素互有關聯，以獨立要素而作用者幾乎無有。故如水要素者，既可列為氣候要素（降水量，大氣濕度等），又得列為土性要素（土壤濕分）。寧以水要素而汎論空中土中之水分較為合理也。

生態學與植物地理學 德文 Ökologie 之本義為生計學 (Haushaltlehre) 一八六

六年赫克爾 (Häckel) 氏始用以稱「討論生物與外界之關係之學」。演繹之，則為「植物或植物羣落，處外圍之影響中，而其形態，生計，分佈，應當如何」者，頗與赫氏所欲使用之意義相當。生態學可云為廣義的討論植物與外界一切關係之學，而為植物學一分科之植物地理學亦得認為此

中一部門也。不過今日一般稱生態學者乃狹義的解爲「攻究生物如何適應外界之學」而已。

此狹義的討論環境與植物關係之生態學，成立尙新。其能以植物學之一分科存在者爲最近二三十年來之事。但記載的敘述地球上植物分佈狀態之植物地理學，則淵源自古，在希臘時代，已經發達。從^以種意義言，生態學亦得解作濫觴於植物地理學。故今日尙有一部學者廣義的解釋植物地理學，而將生態學包含於其中也。

本來所謂植物地理學者，并非限於認識地球上植物分佈之事實而止，其何以如此分佈之原因，亦在討究之列。此種見解，杜康德爾 (de Candolle, 1855) 格利瑟巴 (Grisebach, 1872) 等學者已早具有之。雖其見解有深淺之不同，然能如此認識，則與今不殊。不過後之植物地理學，事實上僅如希臘以來所採旅行記或觀察記之斷片形式，單敘述地球上植物分佈狀況而止，致使記載學以上之發達不克實現而已。卽關於何以如此分佈之科學上重要問題，非抽象的稍加說明，卽主觀的略事敷衍，至具體的解釋，客觀的觀察則無之也。雖然，其植物地理學之所以限於如此發達程度者亦有不得已之原因在。凡與此相關聯之基礎科學，甚爲廣汎，且此等科學皆屬實驗科學，勢非

待其發達進步後不可。故植物地理學歷史雖古，而以科學之一分科嶄然露頭角，在基礎科學未發達之前，勢有所不能，不得不限於記載學之域耳。近時則不然，物理學化學等已有顯著之進步，因以促進氣候學土壤學之異常發達，一方又有植物生理學之長足進展，是植物地理學所能以科學一分科立足之基礎已得。即先有實驗植物生態學 (experimentelle Ökologie) 之一新興科學成立，俾生理學的實驗有所立腳，而開拓新研究方面，次又有植物社會學 (Pflanzen soziologie) 發生，將生態學所確認之環境與植物關係考慮，而用統計的分析探討之研究法以解剖植物羣落。如此得實驗植物生態學與植物社會學 (植物羣落學) 互相提攜，所以植物地理學在今日能脫其舊態而以新裝躍進於實驗科學之一隅中也。二千年來僅以一記載學存在之植物地理學，至此面目一新，而上解決杜康德爾等所懷想植物何以如此分佈之要謎之機運矣。

是故今日之植物地理學，非如昔日之羣落植物地理學 (植物誌的地理學) 僅記載地球上植物之分佈狀況而已。其何以如此分佈之原因，亦實驗的探討，或統計的分析，藉以求得複雜外圍要素所及於植物界之結果，而統一其處所存在之法則也。

然則如此廣義的植物地理學，應如何分類？其與植物生態學之關係又如何？呂伯爾（Rübel, 1922）氏爲區別從來之植物地理學與此新興之廣義的植物地理學，而特別命以地植物學（Geobotanik）之名，將從來之狹義的植物地理學與植物生態學俱包括其中。即

〔關於土地者（分佈）……植物地理學

地植物學〕關於環境者（生態）……植物生態學

〔關於起原者（由來）……植物由來學

地植物學（廣義的植物地理學）如右所列隨其研究範圍而分類，頗稱得當。在今日則一般採用此呂伯爾氏之分類法式也。但更從學問之體系上言之，則或以植物本身爲研學之對象，或以植物羣爲研學之對象，似又可隨之而將上列三部門各分爲二。其關於植物生態學部門者可分爲植物環境學（Autökologie）與植物羣落環境學（Synökologie）。其任務皆爲討論植物與環境之關係者，則無何等變更也。

植物生態學如上所述新興之日尙淺，其站在植物生理學上作爲實驗科學以研究適應現象

者今則初就端緒，而作為環境學以研究者亦尙多未知之荒野，須待墾闢，至於不可不先了解個體適應之羣落環境學，則數年來亦不過云稍有可觀者而已。其有待於斯學之士努力研究者大也。〔三〕

環境與植物 所謂植物生活於或種環境之下者，指其植物隨應環境之作用而變化以進行生活之意也。植物生態學則以此種調和環境進行生活之狀況為研究之對象，故一方考究如何之環境要素對於此植物之生活上起作用，他方更精查植物對此環境要素之作用起如何之反應。其法則先將生活條件以生理學之研究法分析，然後考究此箇箇現象與影響生活之一切環境要素有如何關係。但此不過為達目的而行之手段方法，至於終局之目標，則非為了解此多數要素箇箇獨立之作用，而在了解各要素全體之合作用也。即非環境之分析，乃環境之合成。不過為探討合成環境要素之作用而行分析耳。非就各箇材料而詳細玩味，乃欲知構成物之強弱者。因之就箇箇環境要素之效果研究時，亦非求其絕對的價值，乃以求得其相對的價值為主眼。縱然知其箇箇要素之作用，而於其全體之合作用中有如何之用處如不能尋得，則作為生態學上之環境要素

仍全無意義。是以最重要者為探求數多環境要素之中在某作用上何種要素比他種要素於此種時候作用為優，更進而追求何種要素為決定的要素也。

生態學上解釋或種生活作用，亦可同樣為之。即就一生活現象以研究時，亦須常以觀察其經濟關係為主眼。對於某作用與他作用之均衡，非常留意觀察不可也。非探求生活現象之部分的大小，乃欲知其相關的大小者。例如植物之吸收水分，僅知其吸收之絕對量則毫無意義，同時尚須求得如何程度之發散水分量。又因起炭素同化作用而使用多少以構造植物體物質，因呼吸而消耗若干水分，凡此等關係，皆當作為研究之重點者。所謂分析箇箇作用與環境要素之關係而研究者，要亦不過欲明瞭此綜合的相關關係而已。

其次就環境之特性，與對此而植物所起之反應，一敘述之。

環境之特性

一、環境要素之變化性 構成環境之要素中，有普遍的要素，有局限的要素。例如氣候要素中之空氣氧素含量，碳酸氣含量，或氣壓等，除特別場所而外，皆屬最普遍者，故作為要素之重要性

甚少。反之，而溫度、濕度、光等，頗部分的有所變化，故極爲重要。一般言之，土性要素皆爲局限的要素。例如土壤內水分及養分之分佈，頗多隨土壤之性質而成爲局限的要素者。因之知使植物羣落生部分的差異者，其因於土性要素者較原因於氣候要素者爲多也。如沿池沼之地，隨地形之增高，地下水之距離漸遠，則土壤之水分供給度，自然次第有所變化。而在如此地方生育之植物羣落種類，水要素可決定的支配。故能顯見有數段之植物帶也。

更有克勞斯 (Kraus, 1911) 氏之名研究，謂雖一般外貌相同之小區域內，其環境要素亦往往部分的有顯著之差異。彼於德國某石灰地地方，部分的精密比較研究其環境要素，發見其間大有差異。於是主張關係植物生育之環境要素不能用從來氣象學及土壤學上所使用之方法測定，在植物生態學上，須就各植物之生育地方，部分的分別測之。最近瓦爾特爾 (Walter, 1928) 氏又就一小區域內之數多羣落地特別比較調查其水分蒸發量，見其確因各地之狀況不同而顯有差異，且其蒸發量在陽地與陰地之間，比較乾地與濕地之間差異尤大。因而力說此爲使小區域內植物羣落不同之原因者。至於在廣地域內之一般環境條件，對於植物之生育，意義尙少云。

又環境要素之變化，乃隨時隨地而得獨立以起者，吾人亦不可不知。例如土性要素之中，土壤養分，水分等，為主因地而起變化者，而氣候要素中之大氣濕度，溫度，風等，則主因時間而變。至於光之變化則場所或時間俱得隨之以起也。

二、環境要素之連關性 環境要素非獨立的作用者，必須與他要素相關聯而起作用，吾人不可不知。縱令其要素為決定的要素時，而其作用亦有相關的關係。故吾人須常將對於他要素如何關係一點，置諸念頭也。

例如為植物生活作用根元之太陽輻射線，因其常伴隨有光線與熱線（化學線暫且不提），故對於或種現象而判其要素作用果孰為主孰為副，則甚為困難。此即實驗生態學所以必須分析環境要素而研究之也。普通吾人認單為光之影響者，其實亦有主為熱之作用之事。例如將日照量測定，以之與植物之或種生活現象相對照，大都簡單判定為光之影響，但其實此種時候熱之作用常有在光作用以上者，吾人須當記憶。是以知近時克烈門慈（Clements, 1927）氏等極注重太陽輻射熱者亦不無理由也。總之熱要素常間接以水要素而於植物之重要作用上有大影響者。例如

因太陽光線而起之氣溫高低，即可使濕度之飽差起變化。其結果於植物之水分發散量上大有影響。溫度之些微上昇，與其謂為直接於植物之內部的作用上有所影響，毋寧謂為問題在間接作用之發散量促進方面。又夜間之氣溫下降，亦以同樣理由，而認為能使大氣中之水蒸氣凝縮於地表（植物生長處），在水要素上有重要之變化。此在水分供給充分之地方，固不大成為問題，如在沙漠地方，或在高山之岩石上，則因其處生長之植物需水最為重要，而水實為決定要素。在此種時候，溫度結局間接的作用而成為決定要素矣。所謂光線者，則變化為對於熱之作用，更進而變化為對於水之作用，以行作用之事，在自然界中極為普通。不過決定在如何過程中何種要素為主作用，在生態學之研究上實為重要之點而已。

茲舉擇伐森林一事為例而說之。擇伐之後第一為光之影響起變化，林內之幼樹及陰地植物，受光之影響，甚為顯著，固不俟言，但同時吾人又須想及迄今被密閉之林內，突受太陽光線，溫度因之增高，濕度遽爾變小（亦有風之影響）等等。對於或種植物之生活條件上，往往因而惹起重大之變化。赫瑟爾曼（Hesselman, 1917）氏謂此種時候，先影響於土壤內細菌之發育，結局使土

壤之酸性度及氮素含量大起變化。托墨 (Toumey, 1928) 氏等又謂此時以土壤內所起之水分變化最爲重要。要之無論如何主張，其爲因光影響之變化而關聯及於他要素之變化，則甚爲明瞭。或種環境要素之變化，皆與其他要素縱橫相關聯而行者，在此等例中，頗能明白表示。卽吾人每每忽視之些微要素變化，亦必二次的惹起他重要要素之變化，致使植物之生育上蒙極大之影響。足以知環境要素之連關，非常複雜，且爲動的性質而非靜的性質者矣。

三、環境要素之補完性 或種環境要素有補足他不完要素之性。例如沙漠樣乾燥地方，因溫度之下降而凝結爲露爲霜，又近於河海之地，則成爲雲爲霧，皆以增高大氣之濕度而使植物之水分發散量減少，俾與降雨同效果者。近於河海之沙漠地方往往發見植物被覆現象者，其原因在此也。美國加爾佛尼亞地方能生育最好高濕地之美杉大樹 (*Sequoia* 松柏類) 亦原因其地多霧。英國之降雨量每年平均不過六百乃至一千公毫 (cm)，而能生長北歐高雨量地方之森林，呂伯爾 (Rübel, 1930) 氏亦以爲受霧之影響。又威斯納爾 (Wiener, 1907) 氏之名研究，謂隨向高山或極地前進，則需要受光量愈多。原因在低地或暖地雖光弱然得因溫度以補完之，而高山

或極地之溫度低，所以以溫度補完之受光量較少，故需要受光量多也。云云。赫瑟爾曼（Hesselman, 1904）氏亦實證土壤之養分能補受光量之不足，雖在弱光之下亦能生葉。凡此皆自然之妙也。

但在自然界中非唯氣候要素間或土性要素間，得以互補不足，而或種生物，尤其人類，尚能人工的以某種要素補足他要素。其例甚多。農林業等之有利的管理植物者，要亦不過欲以恰好之要素適當的補完自然界之他要素而已。

植物之反應能

一、植物之可塑性 植物因種類不同，而對於同一之環境要素亦反應程度大異。例如陰地植物固不能如陽地植物之堪耐強光，但耐陰性則比陽地植物強甚。此理就乾地濕地生長之植物言之，亦然。

如是，植物當生育時，對於或種環境要素之變化，在一定程度內能堪耐之性質，謂之可塑性（Plastizität）。吾人研究植物能在如何程度之範圍內堪耐或種要素之變化，甚為重要。即研究其

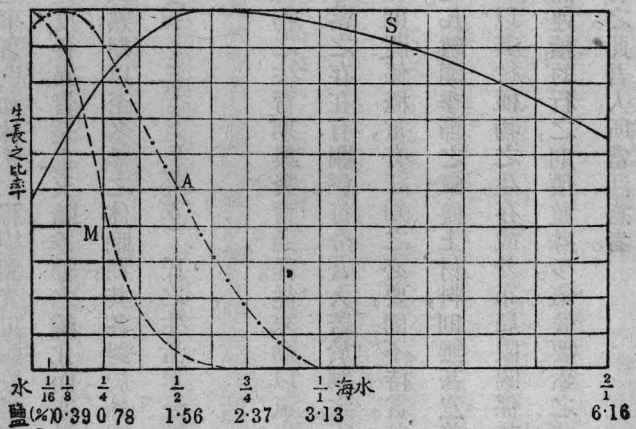
植物有無可塑性乃最重要之事也。大凡植物所具之此種性質，因植物種類不同，而對於各各環境要素，俱各有顯差。能耐溫度之廣汎變化者，自能亘寒溫帶而廣爲分佈，反之而溫度之僅少變化亦不能隨應之植物，則其分佈區域，自然限於一局部矣。高山而有低地之某種植物分佈者其原因在此。又對於養分之可塑性，亦因植物種類而有大小之不同。一般言之，所謂雜草者具此種可塑性大，農作物等則具此性小也。易言之，農作物等非有特殊之養分給與，則生育困難。近來研究野生植物對於土壤酸性度所具之可塑性，亦明瞭其大有差異矣。

蒙佛爾 (Montfort, 1927) 氏研究植物對於鹽水之可塑性因植物種類而異，卽其一例。如第一圖所示，在海岸海水浸潤地方生育之澤珊瑚草，縱以海水所含鹽類量之二倍卽六·二六% (蒙氏此實驗使用之海水含鹽分三·一三%) 作培養液培養，其根猶能生育。至最適生育，則在其培養液含鹽量一至四%之時，似此種鹽生植物，尙能隨應其含鹽量六·二六%以上之廣大變化，而以大可塑性進行生長者。但中生植物之菊科泥鱒菜，則雖海水二分之一濃度 (含鹽量一·五六%) 時亦不能良好生育。至在海水中則生育全然停止。其他中生植物之玉蜀黍，對於鹽分感

應更爲銳敏，在海水四分之一濃度時，固可勉強生長，達海水四分之三濃度（即含鹽量二·三七%）時，則全不能生育。觀此實驗例，則鹽生植物澤珊瑚草與中生植物玉蜀黍，對於食鹽所具有之可塑性，有顯著之差異也明矣。

要之，所謂植物可塑性大者，即後述之適應能力大，因之其生育地範圍甚廣。反之而可塑性小者，其得生育僅限於特殊環境，若外圍狀況稍有變化，即不能適應而必至於消滅。此所以生態學之研究，必先就各植物而考察其對環境要素所具可塑性大小如何也。

二、植物之生育期 植物因生育之程度



S——澤珊瑚草
A——泥鰌菜
M——玉蜀黍

第一圖
種種幼植物根對於鹽分之可塑性之差異狀況

如何，而對於或種環境要素反應各異，此為既知之事實。例如林木之稚樹對光則耐陰性强，農作物隨發育期生育期成熟期而對水分養分則要求程度各異，皆是也。又隨季節之變化而亦得見此同樣之關係。即在春夏之生育期與季夏之孟秋之成熟期，以至冬季之休眠期，其各對於外圍之反應完全有別。（請參閱後節熱要素一項。）郎克爾（Raukkaer, 1908）氏之生活形分類，即欲於此處尋得植物之適應性者，容後述之。

欲討論環境與植物之關係，必須特別顧及植物之生育期與發育過程。從來動以氣象年報所記載之材料轉抄為環境要素，至其何點於植物羣落之存在有關係，每令吾人苦於判定。所謂年平均價者，比較的關係尚薄，而生育期內之氣候變化，則關係極重，有詳知之必要，固不待言。其他各要素亦須隨其所關係之作用而一一就季節考慮之。凡離開季節之氣候上材料，則無甚意義也。茲有當附言者，生態學每多重視極量（最大與最小），以其於植物之生存或分布局限關係甚大。而環境要素之材料，則不重斷片的記載，非通其全期而連續的行之，則價值殊少。氣候要素之起變化也週期的行之。植物之營生活作用也亦多週期的行之。此吾人所當注意者。

環境要素之作用與植物之反應 自然界中，凡植物之生活作用，皆於其外圍狀況（即環境要素）複雜支配之下經營者，故生活作用與環境要素間所存在之法則，亦應極其複雜。李璧熙（Liebig, 1857）氏曾發見養分與農作物之發育程度及收穫量間有一簡單之關係，即收穫量為所供給之養分中以最少量存在之養分量所支配，名此關係為最少養分律（law of minimum nutrient）。其後經米澤爾利希（Mitscherlich, 1920）以簡單之數學式表示之後，更為一部分學者認作一般的法則。數理上之議論固不少趣味矣，但其實用價值則不能不較李璧熙氏所倡導者稍減，此吾人所易於想見者。植物生活作用之結果，似難以如此簡單數式表示，將來實驗材料愈增多，則欲強以一式包括時其使用之數式當愈見複雜，吾人亦可豫料。實用價值更當隨之而減。羅墨爾（Rommel, 1924）氏曰，欲以靜的法式表動的現象者愚甚。旨哉斯言。吾人於此似不能再為李璧熙氏之最少養分律究竟可使用至何種程度，并其缺點何在也。

又柏拉克曼（Blackman, 1905）氏自炭素同化作用之研究而提出一類似李璧熙氏最少養分律之法則。謂為多數要素所影響之作用速度，常為其中最少量之要素所制限。但後經許多學

者研究之結果，知或種生活作用非必僅爲一種要素所支配，其最少量之要素乃與他要素相關聯作用者。特於龍德果爾 (Lundegårdh, 1924) 氏之研究，在實驗生態學上甚爲重要。彼就炭素同化作用與環境要素之關係，深加研究，將最少養分律更爲闡明。其言曰：

要素之相關的效果，於其要素比他要素愈以最少量存在時則愈大。但隨要素之強度增加而效果減少。在要素之最大域 (Maximungebiet) 時殆等於無。

卽將最少律之法則，如右所述，改稱爲相關律 (Relativitätsgesetz) 而生態學上多數之重要現象，得於此求得說明之理論的根據矣。

要素之強度與其效果之關係，乃與對數曲線相似者。但此對數曲線所表之關係，限於簡單之生活作用時（例如炭素同化作用與光之強度，或與碳酸氣之濃度。）至實際自然界中所起之生活作用，則反以普通周知之好適曲線 (Optimumkurve) 表之爲最宜。龍氏就此要素強度與其效果之關係，曾舉有明快之實驗例以論列者。其論生育與養分之關係曰，培養液在稀薄時，頗能表現上述相關律所支配之結果，但培養液達一定濃度以上時，其生長則不問其養分如何，而爲濃度

之增加所阻止。卽此時不惟不能助長生育而反阻害生育，表現與前者相反之要素影響。蓋因培養濃度所具有之滲透壓對於養分吸收上起制止之作用，又電離子之膠質化學的影響，有週期的動作，是以生長作用與培養液之濃度間，現出複雜之曲線也。云云。

要之，其他生活作用時，亦有幾多環境要素相關聯。照相關律言，其作用初時最盛，次則順次減少，其後現出制止此作用之要素。此結果可以一般周知之好適曲線表示，如同化作用之溫度曲線（請參閱溫度之項），卽表示幾箇之週期的變化者，可解作有未知之要素，內部的作用於其間。此最少量之要素起相關的作用時，有有效果之範圍，有無效果之範圍。有效果之範圍，龍氏稱爲此要素之最小城（Minimumgebiet），其後之無效果範圍，稱爲此要素之最大域（Maximumgebiet）。在生態學上或種要素在最小域中表現效果之狀況，可云已充分明瞭。易言之，在最小域中，此要素雖僅少變化，亦效果甚大。但一至最大域，則要素之強度雖變化甚大，亦幾無效果，已得完全明瞭矣。故吾人欲論某作用與環境之關係時，必先尋出關係此作用之環境要素，其次如將此等箇要素作用時所現之曲線求得，則要素所能決定的表現之效果最小域，及與此作用無關係之最

大域，均可明瞭。然後將此等綜合的考量，則對於此作用之重要要素有何作用，始得真正明白也。

吾人觀察或種要素對於或種植物羣落之存在，上有何關係時，往往見其似無何等關係。其實爲此要素在效果之最大域，即其強度在某範圍內之增減，於羣落之存在上殆不現影響也。生長吾人周圍之植物，在普通時光熱水分均在最大域中，獨養分在最小域。故土壤中之或種養分，多以決定的要素起作用。但在海岸砂地生長之植物，以水分爲決定的要素，在高山頂者溫度又爲決定要素。如其爲各因最小域內存在之特殊要素而支配生活也，大抵如斯。但生長於分布限界之植物及羣落，其限定分布之要素皆在最小域。故此要素之強度雖因外圍狀況而有僅少之變化，在生活上也即行現重大之影響。例如熱帶性植物分布於北方寒帶時，或低地植物分布於高山上時，皆溫度要素在最小域，故溫度之僅少低降，於此等植物之生存上亦成重大之威嚇。又如日本暖地海岸點點分布之榕樹、蒲葵等，亦僅於此等分布限界地方向南之好適地見之。高山樹木之限界線，南北高度顯然不同，更爲吾人周知之事實。某種南方因子之植物，在其分布限界地，吾人有發見於森林之內部者。其原因吾人雖不可率爾斷定，但森林內部冬期常比林外暖約二三度，可認爲其存在之

大原因。日本春日山原始林內得以發見南方分子之植物，如弔藤、粗蕨草等者，亦爲此原因之好例也。

【一】但德文 Standort 之本義與英之 habitat 相同，爲生育地或立在地之意。實際以此本義使用者已有之，而現今恒宜使用者仍有。不過在植物生態學上使用時則非本義也。

【二】從來慣用之生態學一辭，乃對於 Biologie 而使用者，以之表示此新興科學之內外觀雖不無不得當之感，但既已用慣，故此處仍將植物生態學一辭解作植物環境學（實驗生態學）之意而用之也。

第二章 適生

適生 植物調和其環境而生活之狀態，稱爲適生（Anpassung）。故適生得以認爲植物自然生活狀態之反映，適合環境之一生活作用之表現也。植物生活作用既爲適應環境而行，則其構造形態亦應爲適合其環境者，自可豫期。適應事實不同之環境者，各各具有特殊之構造形態，此足以證明此種事實者。惟在氣候溫和地味豐腴地方居住之吾人周圍，大都適於植物之生育。環境要素皆在最大域內。易言之，其環境皆飽和之狀態中，有所求即能有所與。既植物各能享有所欲求之生活，其環境所及於植物之構造形態以及其生活作用上者，有如何程度之作用，自然不容易目擊。但一從吾人日常相親之周圍，轉視特殊環境中之植物，則當知環境與植物之關係何等密切也。或遊海岸，或登高山，均可見其處有特殊植物生長，以特殊形態構造生育。海岸植物之葉，一般多肉，表皮甚厚，地下器官亦極發達，細胞液之滲透壓最高。凡此特性皆爲適應海岸砂地之環境而具有

者。高山植物之爲矮性多年生，根大葉小者，亦爲適於其地氣候之形質也。

體制形質與適應形質 植物體所保持之形質，亦非皆隨其生長地之環境而變化者。涅格利 (Nägeli, 1884) 氏曾分植物體之形質爲二種，曰體制形質 (Organisationsmerkmale)，曰適應形質 (Anpassungsmerkmale)。前者爲無關環境而固定於其種屬之形質，後者爲隨環境而變化之形質也。一般言之，營養器官爲適應形質，生殖器官多爲體制形質。葉莖根等營養器官，爲與外圍狀況相關聯而作用之器官，故隨應外圍而變化。例如參與炭素同化作用之葉，其形態與構造皆隨應光之強度而變化，又關係發散作用者，則得隨水分之供給及大氣之濕度而變化之也。

植物體中有如此相異之形質一事，自昔卽爲學者所注意。分類學者名其一爲緊要特徵 (wesentliche Merkmale)，其他爲不緊要之特徵 (unwesentliche Merkmale)。在植物之分類上頗視爲重要者。卽花果實等之構造，在種別上認爲重要，但葉莖根等之形態構造，在分類識別上則認作第三段物。此從大綱言，不失爲正當之考察。生殖器官常無關環境而原狀遺傳者，故在其種屬固定之系統上可云甚爲重要。但營養器官則隨外圍之狀況如何而一時的亦得變化其形態構

造者，故非遺傳的固定之形質。因之不能作為種屬固有之特徵。不過營養器官雖云為適應形質，然非謂任何營養器官皆不得為體制形質。或種營養器官之一部（葉之形狀與毛之有無等）亦為重要之體制形質者。體制形質中之或種（花之色香等）能隨外界之狀況而變為適應形質，亦同樣有之也。

又同一器官，在此種植物為體制形質，在彼種植物又得為適應形質。苦分類學者之頭腦者在此，使生態學者感興趣者亦在此。針葉樹葉所示現之乾生態（Xeromorphie），在今日雖一般認作體制形質，在昔日則因其構造為適於乾燥地而生者，一般以為適應形質。不過或種針葉樹雖具有乾生態之葉，然極喜生於濕地，以此點論之，似此種屬之葉乾生態以認作共通之體制形質為適當。又從來以為適應形質，且事實上亦明為隨應外界而變化之形質，而猶有可使人認作體制形質為主之著例。柏拉戈威真斯基（Blagowetschenski, 1928）氏就中部俄國地方生長之數多植物而精細研究其滲透壓，結果發見細胞液之濃度大都各植物中有一定者，可為種屬固有之形質，僅在或種程度之範圍內有隨環境而變化之事。故主張與花及果實之特性相同，可作為各科特徵之

體制形質。著者等就日本八甲田山之高山植物百數十種而調查其細胞液之滲透壓，其結果亦認此說有真理也。

自然界中又有認爲適應形質者同時又得爲其種屬之體制形質之事。最近在日本鹿兒島縣各河川發見之河苔草科植物，卽其適例。蓋因此科植物所具有之特殊形態與構造，爲適應生育地之急流者，固不失爲適應形質，但同時此等形態與構造又爲此科植物之特徵，而爲種屬之體制形質。又屬於水蓮科之植物，亦舉族生長環境同一之池沼而示現同樣之適應形質也。

形體的輻合 生態學上有興味者，又有所謂形態的輻合 (morphologische Konvergenz)。卽在分類學上無何等親緣關係之植物，在某特殊環境時示現完全相似之形態。最顯著之例，爲生長沙漠之仙人掌科植物與大戟科植物，外觀上則成爲完全相似之多肉莖大草本以適應生存。又熱帶半鹹水地方生長之紅樹 (mangrove) 爲含有分類學上全然相異之數科植物者，但皆爲適當地之環境而同樣表示奇觀之形態。黑藻 (水鼈科)，薔薇藻 (薔薇藻科)，葡萄藻 (牙齒草科) 等水生植物，屬科雖異而形態則相似，亦其一例焉。如此類緣遠隔之植物，在同一環境之下，

而生活上呈現同樣之形態者，正所以適應特殊環境也。

適應之形式 植物之適應或種特殊環境而進行生長也，其適應形態非必一定相同。以種種不同之形態而收得同樣之結果者，其例甚多也。試觀生長乾燥地之植物，有葉上具有特殊形態者，如葉表層厚，或全面有毛，或氣孔構造特殊等；亦有莖爲多肉莖而貯水組織特別發育者；又有根異常發達者；凡此皆爲適應乾燥地之特殊環境而具備之形態。其更有趣味者，爲沙漠地方雨期後極短期間出現之一年生草本，真所謂應運而生之種屬也。如是，居同一環境之種種植物，或具特殊形態構造，或營特殊生活作用，或變更其生育期間，無一而不可云爲適應其環境而起。其收效同，其形式又何須同耶。

生態型與變異 近時屠雷菴 (Turesson, 1922) 氏就多數野生植物而以繼續的培養法精查其變化，結果將適應之意義作廣義的解釋，分爲變異 (Variation) 與生態型 (Ökotypen) 二形。前者限於外圍狀況持續不變時可以保持，如環境變則隨同失去；後者雖亦爲適應環境而造成之形，但業經固定而可遺傳。此二者皆爲適應形，在外觀上究應屬於何方，不能區別。惟培養之始

知其一爲隨外圍之變化而變，一爲固定不變者而已。關於生態型之出現，屠氏謂爲天然淘汰之結果。卽幾百年間處同一環境之下，行適當之生活，自然其適於環境者殘留。斯說也，當否暫不置問，如果此樣適應型在天然界中有多數出現，則就此等以研究適應環境之狀況，實爲有興趣之事。但果能如屠氏所說，能於野外（自然爲環境對於其種在最不適條件之場所，易言之，卽最多變異者能存在之場所）發見此種生態型與否，似不能無疑。如瓦爾特爾（Walter, 1928）氏者卽對此生疑之一人也。雖然，最近一九三〇年屠氏又舉示多數例證以明其說之確矣。

生態學所講之適應 植物之適應形質與體制形質，雖如上述有劃然之區別，然其性質之判別，實亦困難。其研究也，須先從適生之見地以窮探其是否爲遺傳的性質，然後更就其適應形質以觀察其與環境之關係。本來所謂適應形質者，無論其爲限於一代之變異，或（如屠氏所說之生態型樣）爲固定而得以遺傳之適應，如果爲隨環境而變化或已變化者，則從所謂環境與適應之見地觀之，自屬相等。至對造成原因爲何之尋求，則別爲一問題也。更進一步而言體制形質（與環境之變化無關者），如果確爲或種植物具有此形質而適生於或種環境者，亦應在生態學之研究

範圍廣義之適生，此亦爲重要之問題耳。故論環境與適應者，須立腳於現在，以廣究兩者之關係。至於推論其適應之起原如何，寧以間接之問題視之也。

非拉馬克主義 在昔講植物生態學 (Pflanzenbiologie) 者，每隨同生理解剖學而就其或種現象及或種構造尋求其所具目的爲何。以爲所有形態與構造，皆具有對於其植物有利益之目的。但在今日一一實驗的檢查其形態或構造之作用始知其未必盡然。反而不以從前所解說之目的而作用者甚多。如乾生態卽其一例。而蟻植物更爲顯著。卽蟻植物之形態，決非爲欲因蟻以受取利益而形成者，已經證明。或種特殊形態及構造，固然在或種情形時確於生活上有便宜之處，但在他種情形時亦見有反爲不利者。故吾人不能不認對於如此形態構造而必欲一一求其有何意義與目的者爲愚。卽講實驗生態學者不能不首將拉馬克主義 (Lamarckism) 之目的解釋放棄之也。吾人將鹽生植物適生於海岸之事實認定，已首先滿足。更進而就此適生狀態以窮究其與環境之因果關係，卽爲斯學之主目的。至入適生之狀態中以觀其於生存上有何目的，殊非必要也。

適生之意義 或種植物既能適生於或種環境之下，則環境要素能影響及之而於其構造形

態上使現何等之變化，吾人亦不可不認定者。同時吾人又不能不想及其體制形質在此環境之下，稱得其所而極力發揮其天賦之作用與能力。易言之，不問適應形質與體制形質之如何，而各器官在其作用之好適狀態（Optimum）者，此應認為適生。凡植物能以其適生狀態而與他植物競爭生存者，皆能居優越地位，可以言也。

故植物而欲得適生於某地者，其不必以或種形質適應於其環境而固定，則甚為明瞭。縱令為僅限一代而變更之形質，亦只要對於其不同環境得隨機變異已足。就多數時候而觀察其實際之適生現象，毋寧認定以其形質之變異而適於生存之時為最普通（請參看植物可塑性項。）至因或種特殊形質而適生者，僅不過如生於特殊環境下之特別情形時而已。

生態學之主眼，即在分析此廣義的適生現象與環境之關係而期其明白也。

生活形 凡自然界中存在之植物，皆可廣義的解作已適生於環境者。環境既為動的狀態，而適生狀態亦自不免常有變化。因之而能有種種適生過程出現，則不俟言。要之，不得調和於某地之環境而生存之種屬，必次第從其地消滅。其最能調和而適生者，自然繁殖滋生。所謂天然淘汰者，行

之於其間，結果能在某環境之下僅見能營適合此環境之生活作用者繁生而已。一經成爲適生於某環境之種屬，則其生活作用，并生存期以至形態構造，均可認定有或種之適應存在。適應之形式，雖已如前述而不一樣，且其中尚有爲吾人今日所未能洞悉之微妙者存在，但不問其適應形式方法如何，而凡與環境調和以生活之植物形，吾人均得名之爲生活形（*Lebensform*）。故生活形者實爲韋馱（*Vesque*, 1882）氏所說之適應形（*l'état de la plante adaptée*），亦即適合生育地環境之生活之反映也。凡植物界皆常具有如此之幾種生活形，各適應其環境而經營生活作用者。

羣落相與植物地理學 一植物而有如上述之生活形，固也。此等植物而以類相從，合而爲植物羣落時，亦有適應於其他之環境所表現之形。此謂之植物羣落相（*Physiognomie*）。羣落植物地理學（*floristische Pflanzen-geographie*）之研究，主在各地存在植物之系統的分類，固不以此爲重要，但生態植物地理學（*ökologische Pflanzen-geographie*）則以適生環境之羣落相爲研究之對象者，故其立腳點則在此處。在兩地環境略同之植物羣落相，因其構成此相之生活

形相同，故亦大體相同。惟構成此相之植物種類，則隨植物地理的相隔之遠而有差異。是羣落地理學與生態地理學之研究立場應有所不同也明矣。

生態植物地理學 生態地理學非以生活形為基礎不可。易言之，如將環境與植物適應之狀況蔑視，則不能成立也。生態地理學家必先努力合理的區別各植物之生活形者原因在此。因之所謂生態地理學者非於植物環境學 (Autökologie) 十分發達之後不能合理的講究。但其實吾人在觸接自然之最初時代，已認識有因外圍狀況而自然一定之羣落相。今日生態學發達之原因，在昔已構成之矣。

生活形之種類 關於生活形種類之詳述，既非本著之目的，惟有俟諸異日。此處唯將各學者對於生活形之見解如何隨時代而不同一點簡單說之而已。其生活形之為吾人今日作為研究目的之適應形者，在分類上應注重何點，亦欲一言及之。

洪波爾 A. v. Humbolt, 1806) 氏始說述對於外景表觀上之羣落相意義。彼將生活形區別為十九型，但此等型皆不過單為隨羣落相之異而認識之相異生活形，對於環境與適應如何則

殆未觸及。

格利瑟已哈 (Griesebach, 1872) 氏分生活形爲五十四型。彼已將植物外形與生活條件 (主爲氣條件) 之關係認定，故此分類頗有插入羣落相與生活形之觀。但將植物構造上之事實全然蔑視，是以仍不能謂爲顧及真正適應者。

瓦爾敏 (Warming, 1902) 氏主以所研究之北歐植物爲基本，隨此等植物之形態與生態特性分而爲十四羣，且顧慮及植物之分布能力者，固有相當之特長。但將地理上之關係全然蔑視，不過特欲從生態上區別生活形而已。

杜魯德 (Drude, 1913)¹⁹¹³ 氏能從生態地理的見地，注目到各器官之持續上，此自適應方面言頗爲有興味之點。卽氏之注重點，在觀察植物當不適期 (休眠期) 時以如何之機構自處。於一八九六年分成三十五類發表。但其後又注重根據分類學之生活形而改分爲五十五類，自適應方面言，此改分爲非也。

郎克爾 (Raunkiaer, 1910) 氏大體與杜魯德氏見解相同，曾以植物，不適期之狀態爲基礎

而分類者。此法式最能與氣候之關係相一致，是其特色。且有興趣。但其他適應，均未顧及，不無缺陷。由上所述觀之，則知定生活形者初單注重外形，其後始次第加入與環境之關係。因之吾人就分類生活形時所置之基礎而言，大體可得次述三段相異之見解。

一、僅觀察植物體之外形（即昔時所謂基本形 Grundform 者）而於適應幾全未顧及者。原來僅以外形區別植物之形，不過一種記載學，於植物地理學及生態學全不相干。杜里慈（du Riets, 1921）等論植物羣落學時，似將適應置諸第二，形態置諸第一。但吾人相信，縱令所謂基本形者可完全離開環境而存在，然如植物地理學與植物羣落學樣，以或種環境之下經自然淘汰結果所存在之植物或植物羣落為研究對象者，已不能蔑視此環境而謂別有基本形或分布得以存在；況如植物生態地理學與植物生態學之研究，在植物形之動的方面者乎。即此等植物形皆先將其與生活有關係之點認定而始出發研究者，故基本形同時又為適應於環境之生活形，於生活形以外決不能說有所謂靜的基本形。於是考慮第二段適應之生活形者，始成為問題。

二、以植物體之適應形態為基本而顧慮與生育地之關係以研究生活形者。此種注重適應

形態之觀察，乃欲以研究者各自之頭腦將形態上之特性，全行以豫定目的強為說明。此種傾向，似亦不能無誤。例如關於乾生植物之重要問題，雖今日尚在議論之中，但至少亦須從實驗生態學之結果將乾生態 (Xeromorphie) 與乾生形 (Xerophytismus) 分別考慮。易言之，乾生植物之或種形態，未必一定表現適應環境之生活形，似此點任何人亦無異議者。其他就葉言之亦然，如葉面之毛是否於水分之發散上有關係？葉表層是否於反射光線上有意義？柵狀組織之排列法又於光與水有如何程度之關係？凡此等問題無一而能單自形態解剖學上憑吾人之先主觀念以豫定目的而加以說明者。關於此等之適生形 (Anpassungsformen) 在今日實宜以生理的說明為之。是即實驗生態學 (experimentelle Ökologie 或稱 vergleichende Physiologie) 之所以存在也。

今日之生態地理學乃以相異之生育地所見之相異生活形及羣落相為根據者。因認此種現象為植物適應環境之結果，故先尋得各生育地之環境要素，然後就其地生長之植物生活形而探討其適應形態。以此研究方法，構成斯學。試就瓦爾敏 (Warming) 氏之生態學為例而言之，先將

環境相異之種種特殊生育地（如乾地、濕地、高山等）區別，次就其地生長各特殊植物（如乾地植物、泥炭地植物、高山植物等）之生活形而主敘述其適應形態，然後從此構造形態作推論的說明適應現象。

雖然，此方法亦僅能謂爲生態地理學研究法之第一步。吾人尙須將或種生育地之環境，就其要素分析、實驗的檢查此等要素在適生其地之植物生活作用間有如何因果關係，并須綜合此等關係而論及其適生於此環境之生活形，適應形態因之亦當論述。要之此研究方法須以生理學爲基礎而解剖觀察適應現象後始討論生活形也。第三段之生活形觀察法，於是乎出現。

三、凡生活形之所據者皆在其生理作用。故考究各器官之作用與環境要素之關係，藉以闡明適生，爲此段之方法。例如水分在植物體內之平衡關係如何，養分攝取上所受環境要素之影響如何，凡此等問題皆欲實驗的考察，以說明適應現象也。在此時毋寧以生活形爲第二義之問題，不過單以爲一種適生於環境之形，作爲解剖上之材料而已。非可自始即認定生活形之適應形態而推論的論述適應現象者。

以如此論據作適應現象之對象以觀察生活形，實為今日實驗生態學者之理想。即欲以其因果關係而說明一切之適生形者，又實際言之，必在此種見解之下，始可將生活現象與對於其環境之適應現象間有如何關係，作學理的說明。今日之生態學，尚在幼稚之域。對於複襍之適應現象，雖未到明確解答之程度，但吾人確信由此點以進行研究，將來必可解決環境與適應間之複襍問題。且相信只此一道，別無他途也。

茲將會考慮適應現象以適生為基本而分類生活形者，舉龍德果爾 (Lundegårdh, 1930) 氏之方式為一例而記之於次：

I 水要素

A 適生於乾燥之植物生活形

- a. 生於常乾燥地者
- b. 生於週期的乾燥地者
- a. 其乾燥因季節而起者

1. 生於乾燥原者

2. 生於夏期之乾燥地者

3. 生於極地之寒地乾燥原者

β. 僅短期起乾燥者

4. 生於岩石上者

B 適生於濕潤之植物生活形

a. 常生於水中者

b. 一時的爲水所浸者

c. 生於沼澤地者

II 溫度要素

a. 生於溫度不變之地者

1. 溫泉中之植物

2. 極地之海藻與雪中之藻類

b. 生於週期的變更溫度之地者

3. 寒地及暖地之植物

4. 高山植物

5. 極地植物

III 光要素

1. 生於暗所之植物

2. 生於微暗地方之植物

3. 陰地植物

4. 陰地亦能生長之植物

5. 陽地植物

IV 養分要素

a. 自養植物

1. 生於養分少之地方者
2. 生於養分多之地方者

b. 他養植物

V 物理化學要素

1. 鹽生植物
2. 鹼性植物

VI 土性要素

1. 生於堅硬土地者
2. 生於岩石裂縫間者
3. 生於不固之土地者

VII 風要素

第二章 適生

VIII

生態的特殊植物

1. 蔓植物
2. 着生植物
3. 食蟲植物
4. 半寄生植物
5. 寄生植物
6. 共生植物

龍氏此分類法雖不無勉強之處，但能以實驗生態學爲本，而實驗的解剖適生現象以分別植物生活形之種類，此點尙優。吾人無論何時何地，均當尊重龍氏之主意而進行研究者也。

本著卽本斯意而於紙面所容許之範圍內，將環境要素與植物生活之關係分章略述於後。

第三章 環境要素——光

太陽之輻射勢能 地球上之一切生物，所以能享有生命者，其本原實皆在太陽之勢能 (Energie)。自太陽射來地球之輻射勢能，在地上為熱為光，或為化學線，而與植物之一切生活作用皆直接間接有密切關係。故在論植物與環境關係之生態學，首先須知太陽輻射之性質，及在地上變化之概略也。

太陽之輻射勢能，可因熱電體而比較的容易測定。現今多數學者依據從種種太陽高度 (Sonnen höhe) 所實測之價而推測之。在大氣之限界中，其對此限界成直角之面，每一平方公分每一分間所受之太陽輻射熱量，據一九一九年杜爾諾 (Dorn) 氏所測為一·九二五格蘭姆克羅利 (Gram-calorie)。此稱為太陽常數 (Solarkonstante)，但此價因太陽黑點之多寡等而有多少變化者。但太陽輻射通過地球上之大氣層時，次第被吸收，故實際吾人在地上所受之熱

量，比比甚少。雖夏季晴天正午，亦不過一格蘭姆克羅利前後。如是輻射線既為大氣所吸收者，則地上所受之日射量（太陽輻射量），大體隨輻射通過大氣層之距離長短而有變化可知。即低緯度之地方比高緯度之地方日射量大，高山比低地亦然。縱在同一場所，其日射量亦因季節及一日中之太陽高度而有所變更。又因大氣之透明度（雲量、塵埃等）而有不同也。地球上各地所受之一日射量既如是因其地之位置季節及一日中之時刻等而顯現差異，則起因於日射之熱與光等必隨此而變更，以大影響於各地植物之發育，又何待言哉。

地球上各地隨緯度而異其日射量一事，實為地球上植物分布不同之一大原因。茲將北半球二三地方之日射量分季節列表示之，以為一例。

第一表 一日中之平均全熱量（單位基羅格蘭姆克羅利）

場 所	緯 度	春 季	夏 季	秋 季	冬 季	全 年
華盛頓	三八度五三	二四·五九	三一·一二	一七·五一	一〇·〇一	八三·二三
斯托克合爾姆	五九度二〇	一七·七三	三〇·三九	五·九五	一·二〇	五五·三五
斯皮慈柏爾根	七九度五五	六·六〇	九·一〇	一·二〇	〇·〇〇	一六·九五

右表乃根據杜爾諾氏者。觀此則見冬期與一年間之日射量總和，各地雖大有差異，但在夏季植物之生育期間，雖北緯約六十度（瑞典斯托克合爾姆）與約九十度（美國華盛頓）之地亦不大相懸殊。其原因為高緯度地方，夏季晝長，得將弱日射量補給。北地之所以得生育植物者此亦其一因也。此例又可作為生態學必須注重季節氣候之一例觀。

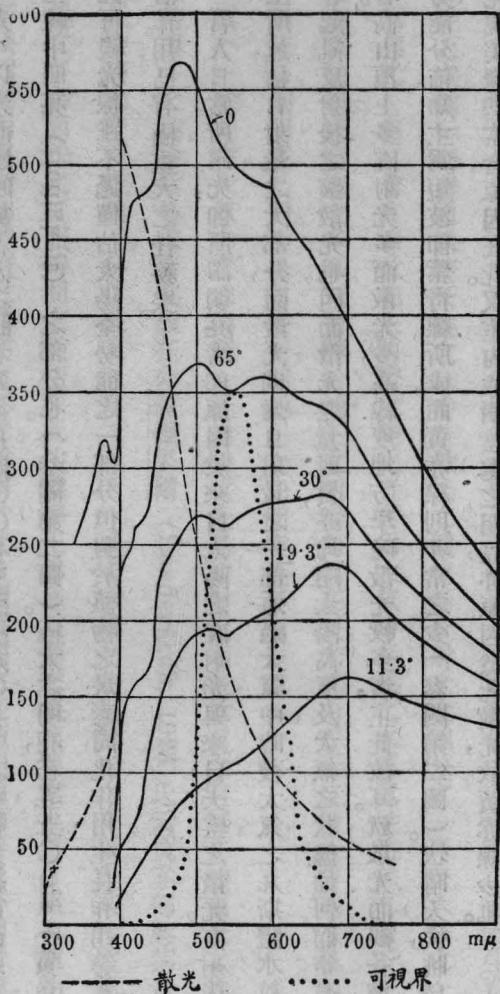
其次又將高山比低地多受日射量之例，根據杜爾諾（Dornó, 1918）氏之實測結果，舉之於下。即快晴天日，其全日射量之五〇%達於低地海面上時，在一千八百公尺之高地（瑞士達波斯，即有名高山療養所在地）則受全日射量之七五%；又在曇天時，低地海面上僅受二五%者，達波斯高地則受五二%。其所以高山與低地之日射量生如是之顯著差異者，全因愈接近地上則塵埃愈多，太陽輻射多被塵埃吸收也。其次必要者為輻射線之性質。

太陽分光景 太陽光線為連續分光景 (Spectrum) 包含有波長二五〇 μ 以至二五〇〇 μ 者。其中能映於吾人之目者稱為可視光線，波長為四〇〇 μ 至七六〇 μ 者。其比此波長長者為紫外線，長者為熱線。可視光線中波長四〇〇至四九〇 μ 者為紫青色部，四九〇至七

六〇H₇者爲綠赤色部。前者之作用爲對於植物之生長及刺戟，後者則關係植物之炭素同化作用。紫外線於植物之生育有害，而熱線（赤外線）則作爲熱要素而於植物有重要之作用者。此種區別，不過示其大體而已，其實炭素同化作用紫青色亦得行之，謂黃赤色於生長與刺戟現象毫無關係者亦無是理也。

茲就太陽輻射線不同波長之勢力分布狀況而觀之，在大氣之不吸收處，即在大氣層之限外時，則如第二圖之零曲線所示。但在地上時則因就各波長而行選擇吸收之結果，其分布曲線頗隨光線在大氣中通過經路之長短而異。易言之，主因太陽之高度如何而吾人受波長之比率不同。即受性質相異之光線也。第二圖乃表示太陽高度六五度，三〇度，一九・三度，一一・三度等時各波長勢能（Energie）之分布狀況者也。由此圖觀之，則短波之紫青線，較長波之黃赤線多爲大氣層所吸收也。明甚。是以知極大勢能，在大氣圈外時，爲四七〇H₇（青色）之部；隨太陽高度之降低而次第移於波長之部。至達吾人之地地上時，大體爲六〇〇H₇至七〇〇H₇處所也。因早晚太陽近於地平線之故，短波長部已被吸收，而通過者主爲黃赤部（參閱二圖一一・三度曲線），故光

亦其波長不同各部既對於植物之作用各異，故研究隨場所與時刻而起之各波長分布變化，亦極



第二圖 太陽分光景之分布曲線與散光
(一九二四年，肯波爾氏所測)

重要焉。

光 以光而感映於吾人之眼者，爲波長 $4000\text{m}\mu$ 至 $7600\text{m}\mu$ 之可視光線，前已述之。此即光線中明亮 (Helligkeit) 之部分也。(參閱第二圖)。極大之明亮，在五 $500\text{m}\mu$ (黃色) 處。此可視光線雖不過僅佔太陽全勢能之一部分，但對於植物之炭素同化作用生長作用等重要生活作用，已有極重大之任務矣。

吾人日常所謂光，即所謂明亮者，即原因於來自太陽之直射光與來自天空之散光。直射光已如上所述，佔日射量之大部分，而散光則爲日射量之一部。通過大氣中時被大氣之瓦斯體水粒塵埃等起亂反射後之擴散光也。因而散光之量與質，亦均隨太陽高度及大氣之狀態如何而常有變化者。高山頂上多直射光多而散光少，高緯度地方早晚散光較多者，正此故耳。就散光而觀各波長之勢能分佈，知主爲短波即紫青線所成，而黃赤線則非常之少。(參閱第二圖)。快晴天候，眺望天際，見現美麗碧空者，原因在此。又室內或樹陰處之明亮，亦原因於此散光，故黃赤線少也。

直射光與散光 直射光與散光皆隨場所及時刻而異其量與質，已如上所述。故爲此二者所

構成之全日光，其量與質亦時時刻刻因二者之構成比率如何而起極複雜之變化，不難想像。而就各地各時刻以測定此二者之構成比率，極爲必要，又不待言。已有許多學者就種種之植物生育地而測定之矣。據云在普通快晴天候之日中時，散光之強度爲直射光之四分之一乃至六分之一云。

雲與光 但日常直接致地上明暗之變化者實爲大氣中存在之水蒸氣量。簡言之，隨天候變化而起之晴曇或雲影之多寡，頗影響於地上之明暗。白雲在天，光爲白雲所反射，此時地上最明亮。有薄曇掩日，則明度已弱。至黑雲蔽天，則地上之光明度更小而昏黑矣。

雲（一般言之，大氣中之水蒸氣）最能吸收太陽輻射之短波，故雲之有無，亦變更光之性質。在熱帶雨多之地，少紫外線者其故在此。龍德果爾（Lundegårdh, 1923）氏以黃赤部與紫青部之比，在快晴之青天時爲一，而在曇天則爲二乃至三。又雲不僅如此影響光之全量與其性質，且可因雲量之多寡而決定日照時間之長短。在此生態學上爲極重要之氣候要素也。但日照與植物之關係，不僅爲光，而與光相伴隨之熱亦有影響。故關於此日照時間之長短問題，應與光分別討論。要之地上各地之光，隨季節時刻天候等而異其量與質，又因日日之作用時間而有不同，吾人觀察植

物之重要作用於此有如何程度之關係時，至少須從光量光質及作用時間長短等三方面爲之也。

光與植物 因太陽輻射而起之光，既隨時地而異其量與質矣，植物之各作用又各隨其種類而異其反應程度，則光與植物之關係，極其複雜，自不待言。日光線又特別常與熱線相伴隨，故欲在自然界單將光線與植物之關係分開研究，最爲困難。在生態學上將光與熱分開處理所得之結果，且往往有反無意義者。更因日光線介熱線而對於水要素之作用上有密切關係，則自然界中光要素之對植物生活作用，益見關係複雜，更不易簡單尋得此光要素之作用。茲不過僅就與有直接關係之二三生理作用略述於次而已。

光對於植物之影響，從來所已認定者爲炭素同化作用，對於形態上之影響（Photomorphose）及作爲刺戟作用之向日現象（Phototropismus）等三者。其中作爲刺戟作用之向日現象一點，自生態學觀之，毋寧以爲特殊情形，或作爲間接問題。故此處略而不述。又形態變化一節，雖屬重要，於本著之外，尙有專述，茲亦僅述及二三最著之點而止。至此處所主述者則爲炭素同化作用與光之關係也。

光與形態構造 光既主爲參與植物之炭素同化作用者，則因光而起之形態變化自亦以司炭素同化作用之葉爲最著。

葉之內部變化 葉綠素之生成，原因於光，此不待言者。但不必定要強光，而極弱之光已足，故雖在森林內部之薄暗場所，植物亦得造成葉綠素也。又細胞內葉綠體之數量與位置均關係於光。葉之表皮，享受強光，故一般接近表皮之細胞內，葉綠體與光之方向平行羅列；而在內部之細胞內者，爲欲充分吸收日光，則與光之方向成直角。但在陰葉時，亦有葉綠體與光平行列之者。一見似爲同化作用之減少，其實爲避免吸光過多水分發散增加之不利益。此可從一般葉綠體少者陰葉陽葉皆與光成直角排列一點推知之者也。

葉之構造 因光之強弱而起之葉構造變化，甚爲顯著。其原因在細胞膜爲粘性，及葉綠體容易於細胞內變更位置。卽葉綠體向光之方向排列時，則成爲柵狀組織。如弱光時之直角排列者，則海綿組織甚爲發育。其將光變強而使海綿組織轉化爲柵狀組織者亦頗可能。但柵狀組織之發達，於光之關係外，尙有水分供給如何之影響。高山植物或沙漠植物等之葉，柵狀組織甚爲發達者，亦

此等關係也。最著之例，為同一樹木中，柵狀組織之發達，因內部者與外部者而各有別。惟如單子葉植物葉之海綿組織，可認為體制形質，不隨環境如何而變者耳。

同一樹內，因陽葉（外部）陰葉（內部）而形態上亦生出顯然之差異。觀第二表所列粟蘭（Schlamm）氏就樺樹之研究成績，自易了然。

第二表 陽葉與陰葉之比較（白樺樹 *Fagus silvatica*）

	葉厚 (μ)		表皮細胞數 (一平方公釐 mm ²)		氣孔數 (一平方公釐內)	葉脈長 (一平方公釐)
	上	下	面	面		
陽葉	一六〇	一七二五	三〇〇〇	四一三	一一·二	
陰葉	七三	九三八	一一二五	一一三	八·八	

葉及莖之形態 柵狀組織發達之葉甚厚，海綿組織發達之葉甚寬。即生於光強之乾地植物，

其葉因柵狀組織發達，形小而厚。（此時土壤水分之關係亦大，自不俟言）。莖在日陰中則高長而多開張之枝，務期各葉俱得沐浴日光。威斯納爾（Wiesner, 1907）氏曾報告謂同一樹木，愈進於

高緯度之地（或愈到高山），則分枝愈減少，樹冠如被梳者然。此亦因光弱所致云。

要之，光一變弱，則葉即變薄而大，且無邊緣，節間延長，而枝多開張，葉之着生法亦變；此自然皆爲期各葉俱得充分當日光之樹形也。至於攀纏莖之植物，則葉之排列爲配嵌細工模樣，其數對於莖則比較的多。莖之作用，主爲導水。凡此等構造及形態上之影響，皆起於光之一定期間作用時；至於對於同化作用及氣孔運動等之影響則不同，爲光之瞬時的作用也。於是知光之生態的意義，在此兩方面各自有別。

光與炭素同化作用 光於炭素同化作用雖有最密切之關係，但與同化作用有關係者，尙不僅光要素一種，其他多數要素，亦直接間接有影響。即於光之強度外，尙有空氣中（或水中）之碳酸氣濃度，溫度（尤其葉綠體之溫度），葉綠素之量及其性質等。其他植物體之內部的要素：如葉之含水量，發散作用之速度，氣孔之開閉，酵素之多寡等，皆與同化作用有關係者。既如有與光要素直接間接共同影響於同化作用者，則實際之同化作用，極其複雜，不其瞭然哉。

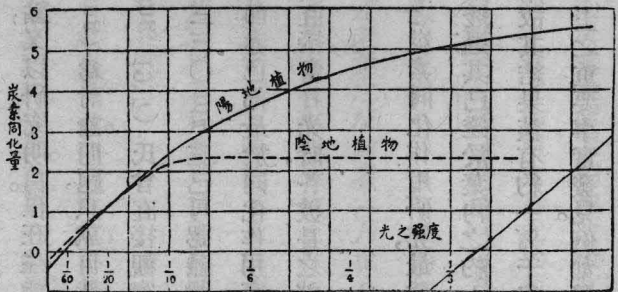
關於光與同化作用之數量的關係，至柏拉克曼（F. F. Blackmann, 1905）氏始研究

明白，且同時發見有一重要法則。即植物所起之炭素同化量，為參與此同化作用之各要素中最小量之要素所制限。而光即為此中之最小量要素，即光在不充分之狀態時，炭素同化量僅與光強度之變化成正比例而增加，至達一定之光強度後，則縱然再增加光之強度，而炭素同化亦無所增云。其後哈爾德爾 (Harder, 1923) 氏更將光與同化作用之關係詳為研究，其結果知同化量決非僅為最小量存在之光之強度所制限，同時尚因他要素（如碳酸氣之濃度）之影響而變化。龍德果爾 (Lundegårdh, 1922) 瓦爾勃 (Warburg, 1923) 等學者相繼研究，其結果亦與哈氏相一致。即同化作用在光以最小量存在時，亦為光與他關係要素相關的作用，決非僅以光一種決定同化量者。又因光之強度而起之同化量增加，大體為與對數曲線相似之曲線，亦已明瞭。

生態學上重要之點，如龍德果爾氏所闡明者樣，陰葉與陽葉之於光，有相異之同化曲線。即如第三圖所示，在陰葉中，光強達全日光之約十分一時，其效果已到最大域（參照第一章末段）；在陽葉必光強達全日光之三分一時始到此域。易言之，陰地植物較陽地植物尤容易於弱光中達最大同化速度也。此事實乃所以實證陰地植物最能適於環境而生育者。又隨植物之種類如何而同

化作用之曲線有所不同。既各於光之一定強度以上時，現光作用之最大域，則如從來普通所行，單將光之全量作數學的總和，更由此總和以推定同化量者，其為全無意義，不難明瞭。蓋因光在一定強度以上時已達作用之最大域，此後縱將光強增加，而同化量決不隨之而比例增加也。（參閱熱部之植物生育與溫度積算論節）。

炭素同化作用與光之部分 炭素同化作用應因太陽分光之部分而有差異，此為自古學者之懷疑點。自塞勒壁爾 (Senebier, 1782) 氏案出二重瓶，盛種種色素液，使光通過，檢其所通過之光，唯赤色線關係同化作用最深，以來，有用分光三稜鏡以研究同化生理上之重要點者，有用單光色者，又有從葉綠素溶液吸收線之研究以研究者其闡明頗不少。而瓦爾勃 (Warburg, 1923) 氏更用單



第三圖 陽地植物與陰地植物之炭素同化作用對於光之強度所現之差異 (Lunde gårdh, 1924)

細胞藻之綠藻苦羅列拉而精細研究，見因各波長而起之同化作用差異，非關係其質，乃關係其量。易言之，各波長之勢能強弱，乃最有關聯者。此種生理上重要之點，又以研究明白。但在生態學上觀察各波長與植物之關係時，則不以各波長之效果（Ausnützung）為討論問題，只就自然界中實在範圍之光線量為基礎以考案之即足。烏爾思勃隆（Ursprung, 1917）氏會直接觀察葉中生成之澱粉者，見在赤外線中無澱粉生成；但在短波長方面者，則三三〇 $\text{m}\mu$ 處已可認識澱粉。又在六八七 $\text{m}\mu$ 以至六五六 $\text{m}\mu$ 之間者，澱粉之生成澱粉量最大，即赤色部最於同化作用有影響也。誠然，在此種時候，參與澱粉之形成者尚有光以外之要素，但葉直接當日光時，各波長之部分，對於同化作用所影響之實際狀況，總得因此而知之矣。

柏老翁與葉思孔（Brown and Escombe, 1905）二氏之炭素同化作用研究，最為有名。謂太陽輻射勢能之達於葉面者，有約三〇%在葉面反射，或從葉透過；其已達於葉內之約七〇%中，亦有約二〇%在葉內輻射放散，又有約五〇%參與發散作用；故其結果僅有約一%干與同化作用云。但近來關於射到綠葉之光與葉之關係，又有種種生態學上之重要事實發見。例如發見進入

葉內之光線中其波長六六〇至七〇〇 $\text{m}\mu$ 之赤色部，首先爲近於葉表面之細胞所吸收；而達於內部葉肉之葉綠體者主爲黃色部之作用，愈進入葉之內部者，則主要之作用愈爲近於短波部分。因之知隨葉之構造如何，雖在同一狀態之下，而同化作用亦自有別。據霞爾 (Shull, 1930) 氏最近之研究，通過葉之光線極其微少；其在葉表面反射者，以自五四〇至五八〇 $\text{m}\mu$ 之部分（綠色部）爲最大；又此被反射之光量亦隨葉之種類及季節而有大差，老葉之反射者六乃至八%，嫩葉則有二〇至二五%之光反射。暗綠色之葉雖吸收光多，但新綠之葉則反射特著，故在森林內部適生之植物，爲葉帶暗綠色而多吸收光線者也。如是，因葉之構造及老嫩而有吸收光量與質之差異，故雖在同一地點生長，光要素亦在同一條件之植物，其對於光起反應之程度則自不相同。實不能不謂葉爲各有頗複雜而且微妙之作用者也。

森林內光之性質 自然界中日光分光景之分佈狀況，非一成不易者。如前所述，不惟隨一日中之時刻或晴曇而瞬息萬變，且亦因高山低地或森林內外而有場所的差異。茲舉一例以述森林內光之性質於次：

森林內之光，從來已有多數學者作有興味的研究。其調查森林內光之性質者，實以捷德爾寶雅 (Zederbauer, 1907) 氏之報告為權輿。謂森林內之光為自葉反射之光線，與通過葉之光線，與林外之光相較，性質自異。故對於森林內之植物，於光弱以外，尚有別種作用云。其後克紐謝爾 (Knuchel, 1914) 氏會就樺樹林中，詳細分析光線，并其他多數學者相繼研究，結果多不一致。此固然一方因測定之方法不同，但一方又因樹種之性質不同，而射入森林內之光亦變。又況同一樹林內，尚有因場所而大有差異者耶。原來森林內部之光，如威斯納爾氏所說，為天光 (Oberlicht) 側光 (Vorderlicht) 下光 (Unterlicht) 所成者；天光為直光，其他皆為散光。樹冠主受直光，而樹內則除有直光之一部分射入者 (此射入部分稱為 *Sonnenflecke*) 外，皆為缺乏黃赤線之散光也。由此觀之，則森林內比林外少黃赤部，且因從葉面反射之故，而多綠色。可以知矣。雖然，森林內之光性質固如此大異於天光，但果為如一部學者所述，此即為對於森林內部植物之生育有重大之關係者耶，抑或森林內之弱光，乃為對植物生育之主要原因也，尚不能不仍屬疑問。

森林內既於光以外，尚有其他要素同時干與，則對此困難問題，直接解決，頗不可能。勢非從有

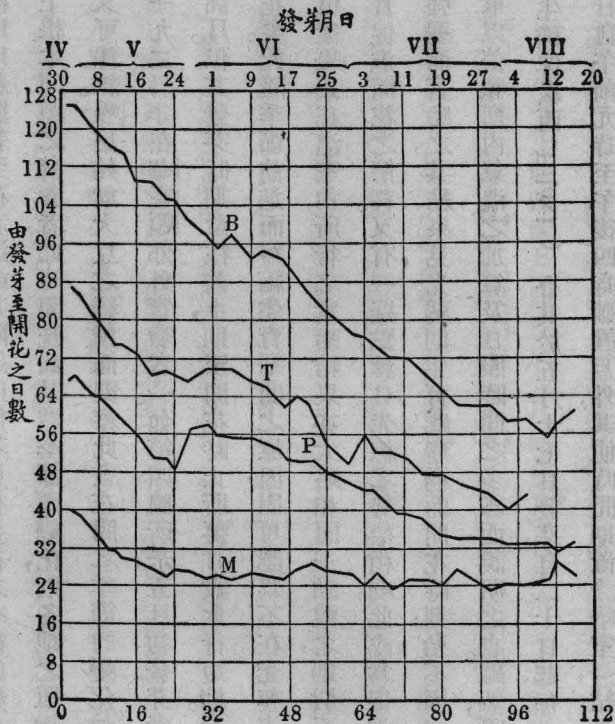
相當設備之實驗室內所研究之結果以推定不可。幸而最近美國有波易斯湯姆孫研究所，以鉅費設置定溫定濕實驗室，於懂許通過種種相異波長者之設備下，實測出有相當結果，貢作此問題之解決者不少。據其中坡勃 (Popp, 1926) 氏之研究結果，謂從全日光中將紫外線除去者，對於植物之生育殆無若何影響；惟缺五二九 $\text{m}\mu$ 以下之短波者（即除去紫青綠後之黃赤部）於生育上不良，且其植物所含之乾物質量亦輕云。又有錫爾類 (Shirley, 1928) 氏，於此研究所，用人工光線，使通過區別分光景吸收部分之玻璃，其光之強度則作成一樣，以之培養植物，其結果更顯然表明波長與植物生育之關係（參閱後節）。其中有青色部較赤色部效果大一點，頗與前述瓦爾勃氏用綠藻苦羅列拉所發見之事實相一致。由此錫氏之結果以推論，則知光線比較多紫青色部且甚強度亦大如森林內部者，與其謂光之性質為決定要素，毋寧以光量為決定要素，即光弱乃為問題也。

由上所述，則知光隨其量與質之變化而對於植物之生活作用上大有影響矣，但其光之作用時間。長短與植物之生活作用上有如何之關係，則又有探討之必要。更分述於次：

日之長短與開花結實 晝夜之長短，於植物之生長及開花結實上，有顯著之影響。此為嘎爾

納 (Varner, 1920) 氏所初發表者。自此以來，則關於光要素上從前全然未知之一重要作用，於以發見。一方固然在應用上獲得有重要效果，一方從來所苦於說明之生態學的現象，亦可因此而多所解決。不能不謂為植物學上之一大貢獻也。如上所述，關於光要素之論議，從前主在光量與光質方面。而對於日照時間之長短，或此日照時間之加算入他關係事項，與植物之生長開花結實等，有如何關係一節，雖亦有時依據經驗上之事實而說述之，但學理上之根據則完全缺如。嘎氏此研究發表後，浴光時間之長短與植物開花結實之關係始明瞭者也。

地球上各處之季節的變化，乃所以決定植物之生育期者，此為極明顯之事實。而嘎氏則因此變化以發見對於植物開花結實之影響。即各地隨季節而起變化之晝夜長短，簡言之晝間時之變化，對於植物之開花結實上，有如何之顯著影響，至嘎氏始發見也。原來地球上各地晝夜長短之比，因緯度上之差而有大小之不同，且隨季節而大有變化者。例如日本東京附近，在夏至時（六月二十三日前後）晝間自日出以至日沒雖有十四時間以上，但在冬至（十二月二十三日左右）晝間時尚不足十時間。即將晝間時比較觀之，冬季最短時不過夏季最長時之約三分二而已。此關係



第四圖 大豆各品種自發芽至開花所要日數之差

大豆品種：——

- B——Biloxi 種
- P——Peking種
- T——Tokyo 種
- M——Mandarin種

愈近於極地則愈顯著，至在赤道或其附近，則幾不見有晝夜之季節的變化也。日照時間乃關係植物生育上根本問題之營養者，此時間既如是隨季節而變化，則各地之植物亦受其影響而有何等之變化，又可豫料。嘎氏始就大豆之變種而觀察此晝夜間之季節的變化如何影響其生長開花結實者，（一九二〇年在華盛頓郊外實驗者）。如第四圖所示，五月初發芽者（B），到開花爲止，須經過四箇月。但其發芽時期愈往前進，則至開花時止所要日數愈行短縮。七月末發芽者，不到兩箇月則開花矣。此隨季節前進而短縮生育期間之原因，固可認爲不在光要素之影響，而主在因溫度之降低，但從嘎氏在溫室內所行之實驗結果亦大略相同一點觀之，則似不能單以溫度變化之影響，作秋日促進開花之解釋。又有一疑點，秋日光線之勢能稍弱，此或爲促進開花之因。但以布孔調節光之強弱而實驗之，其結果見光弱則生育雖變弱而開花時期，殆不因之而變早。是以知開花現象，不能單以營養期內氣溫之加算及日照時間之多寡而說明之也。雖然，嘎氏又曾將一種大豆（即晚生種俾羅西 *Billoki*）令其於五月十七日發芽，自二十日起，每日令其沐浴日光七時間（即每日自午前九時至午後四時擱置戶外，其他時間則置諸暗室），結果僅以二十七日間而見

此大豆之開花。同時作比較試驗而完全置諸戶外者（此期間晝長十二時半乃至十五時），則經百一十日始見開花（第四圖B）。即應於九月開花者，每日沐浴日光之時間縮短為七時，結果六月即開花矣。其他科斯摩斯菊，秋菊，洋菊，白雲豆等，皆得因其浴光時間之縮短而早開花者。特於老來嬌一種，普通唯在冬日運於溫室後始可見花者，但將其每日之浴光時間縮少，雖盛夏亦得賞觀其鮮紅美麗之花也。秋日開花之植物既如是影響顯然，則似乎不能不謂為最有興趣之點。凡在自然時，將秋末之晝間時縮短得使其開花者，人工使浴光時間縮短亦可收同一之效果。人工之模擬自然，此其著例耳。著者（Yoshi, 1925）亦曾行此實驗。其就稻以實驗者最有興趣。晚生種（品種為神力）與早生種（品種為龜尾）對於日長之短縮，各呈相異之反應。即早生種與晚生種同樣處置（每日浴光八時間）而早生種之開花期不受日長縮短之影響。晚生種則大提早。與實驗時之比較種（八月二十七日開花）相比，約提早一月（七月三十日開花）云。凡此等結果，皆能與自然現象相一致者，其足以表示秋日晝間時之縮短，於溫度以外，有關植物之開花也明矣。嘎氏稱此種植物為短日植物（short day plants）。反之而於秋間將此等短日植物放諸溫室用電燈照射

使其晝間時延長，則此時無論經過何時，皆不著花而僅見莖葉之發育。即與夏日呈同樣之發育狀態也。

雖然，又有他種植物，不因浴光時間之短縮而開花，反因晝間時之延長（用人工光線）而開花者。蘿蔔，菠菜，赤珍珠草，紅眼蘭等即其例也。而菠菜尤為顯著。普通在夏間開花結實，不能以之供食用（從來解作溫度之影響者）。但將此植物日僅浴以日光八時乃至十時，則雖夏間亦與冬期同樣發生根出葉而不著花。又紅眼蘭乃於初夏晝間時變長始開花者，而秋間放入電光室內將晝間時以人工延長亦



第五圖 因日長縮短而起之稻開花期提早（著者原圖，一九二六年）
右為浴光八時間者，左為置諸戶外而作為比較者

見其約於實驗開始後二箇月開花。但未沐浴電光之比較種，則非越年至六月不見開花也。凡屬於此部類之植物，在普通所謂二年生植物中最多。此種植物稱爲長日植物 (long day plants) 如菠菜之隨浴光時間如何而自出生以變爲根出葉形者，在生態學上實爲最有興趣最重要之事。又於樹木之張枝上起變化，俾其生活形不同者，亦得因浴光時間之長短而見之也。

如上所述，植物以每日沐浴日光之時間長短而有短日植物與長日植物之分。又於自然界中隨因季節而起之晝間長短以異其開花時期。此種事實，自生態學或分布地理學觀之，極爲有趣。而吾人從來僅以生活期區別一年生植物、二年生植物或多年生植物之問題，能自此實驗結果以明白解決，尤爲痛快之至。例如上述之大豆試驗，其將浴光時間縮短而使其於六月間一度開花者，再擱置戶外放任於晝長之夏日中，則又盛發枝葉成爲蒼鬱青葱之豆株。一到秋間，又隨其自然之晝短日縮而開花結實。是一年間而能周行二次生活期也。一方又如越年生植物之蘿蔔（蘿蔔非春播者不能於當年開花結實，夏秋播種者越年至翌春始開花），於秋冬放置溫室內沐浴電光，俾延長晝日，不待翌春之日長，即能開花。此又越年生植物可變爲一年生草本者。蘿蔔在熱帶地方不開

花，蓋因其地之晝間常不到十二時間以上，此亦因浴光時間之關係而變更其生活期者。又一年生之科斯摩斯菊（*Cosmos*）而於晝間延長時不著花，與多年生之紅眼蘭在晝間延長時雖秋冬亦有花開者，皆可謂為因浴光時間而影響於生活期之例也。要之各地既有因季節而起之晝夜時間差異，則在自然界中此晝夜時間長短能於其地植物之生活期間有相當程度之支配，實無可疑者。吾人從前僅認為溫度之影響者，自此以後，則知至少亦有一部分為春秋晝間時之長短所影響矣。對於植物之分布上最有關係之開花結實，既如是得因晝間時之長短而起，則研究地球上植物之分布者不能不視此季節的晝夜變化為重要要素，實甚明顯。而於此有關聯者尚有地下貯藏器官之發達一點。據嘎氏之實驗成績，其就馬鈴薯之薯生成而變更浴光時間以培養時，將晝間時短縮至某種程度（例如十時間）者薯之發達最大。又薯之發育與莖葉之發育間，常有或種相互之關係。在某北地栽培之品種，最能適於其地之夏間晝長，故莖葉在夏期極為繁茂。一至秋日，則晝間時短縮遂忽急遽而增大薯部。其他多數有地下莖之植物，亦如是隨各地之季節而適應晝間時之長短以變化地下莖之發達者。或種樹木之落葉，因浴光時間之變化而停止，或變更翌春葉之發舒時期。

凡此等等，皆為自然界之季節的生活現象，為日之長短所左右之事實。由此等多數事實以觀，則知地球上隨伴季節變化而起之晝夜時間變化，實為對於植物生活期上所與之重要作用。因之對於植物之分布上亦有重要影響及之，較然明瞭。研究植物生態學者皆應對此等因日之長短所及於生活期之影響，及前述之使生活形起變化之事實，特別注意者也。

此外尚有晝夜時之長短緣何而如此影響於開花結實之一有趣問題，在生態學上亦為必要。且已有種種分析研究之成績及推論，茲因篇幅有限，暫行割愛。唯將光要素總體作用時所及於植物之影響如何一述之而已。

光與植物之生育 論植物與光之關係時，須先論植物在如何程度之強光內得以生育。此不獨學理上有趣，而實際之農林業上更特為重要。但此問題，本應分為二方面者，即一為植物之生存究竟能耐如何程度之光，一為植物之正常發育究需要如何程度之光，是也。不過從來對於此點，似有錯誤。故吾人於此惟有先述測定之方法及其結果，然後稍述吾人對此之見解。

植物因種類不同而生育上需要光量各異。此可從自然界中各植物得適生於光強相異之所，

及各種植物之炭素同化作用因光之強弱而大有差異，而知之者也。然則決定植物所得生育之光強最小限度，當用如何之方法，大體得如次之區別：

- 一、測定自然生育地之最小受光量，
- 二、設分別光強之適當方法，而於其中培養種種之植物，
- 三、就同一植物而測定其體物質之合成（同化作用）與分解（呼吸作用）相等時，光之強度如何。

光之測定法 在本論之先，須將生態學實習上所得應用之測光法，一簡單敘述。如前所說，光為太陽輻射勢能之一部，又其作用因波長之各部分而有不同，故測定之方法亦不能不隨其目的而加以考慮。

一、使用光度計 (Photometer) 之方法 此法為測定可視光線之明度而使用者，即以吾人之肉眼而判斷其光之明暗者也。原為準據本生 (Bunsen) 氏之光度計原理而對於標準明度以行比較之方法。在現今已有多種改良之器械製出，如美國實用之馬克柏思氏光度計，即其一種。

不過在野外使用，則覺困難耳。

二、使用熱光度計 (Thermophotometer) 之方法 此法乃用熱電體而主將輻射線之長波 (熱線) 吸收，因而讀取其起變化之電流，以求得輻射量者。氣象學上從來使用之測微熱計 (Bolometer) 卽是。但近來有以太陽計 (Solarimeter) 之名稱製造販賣者，攜帶使用，均極便利。此時之測定者，自然主爲於炭素同化作用無直接關係之熱要素部。但知得此輻射量，確於研究與植物生育有何關係時，極其重要。著者卽如此主張之一人也。又使用微電流而測定之方法中，有光電瓶 (Photozelle) 一種，在今日爲分析各波長而行測定之唯一理論的正當方法。卽使用種種之光電瓶，得易將各地各時之光線分析爲種種之波長而知其分量者也。其缺點在不適於野外之實習使用，并需要相當之技術及經費。是以僅特別研究時使用之而已。

三、使用照像用光度計 (photographisches Photometer) 之方法 此爲主測定短波長之化學線者，與前種之主測熱線者相對。所測者既非與炭素同化作用有直接關係之黃赤線及熱線，則就不同性質之光而比較其量時，自無意義。但就同性質之光而言，雖黃赤線之部亦可認爲

與所測定之化學線大體相並行而增減者。況此測定法簡單，而器械又攜帶便利。故實用生態學上普通用之也。至應用此種光度計於植物學者，則以威斯納爾氏為創始（一九〇七年）。氏之根據原理，為能使照像用紙變為一定之色（標準黑）時之光量，與時間為逆比例。故由此理而將其時間測定，則可知其光之強度。更於必要時，以此與本生氏光度計之標準單位相比較而表示其光之絕對量。（但理論上不正）。威斯納爾氏將任意地點所測定之光量而與其時之全日光量相比較示之者，命名為比較受光量（relativer Lichtgenuss）。在測定之便宜上，將全日光量常作為一則變為標準黑時止所要之時間一經測定，而比較受光量即可以簡單分數表之。其後葉德爾（Eder）與赫希圖（Hecht）兩氏又以同一原理而案出更正確之測定比較受光量法。即使用楔形光度計（Graukeilphotometer），以墨塗膠質膜，俾暈光之通過速度上作成段階。照此方法，可於任意之露出時間，正確測得其比較受光量也。近來製出種種之照像用光度計（例如英國之 imperial exposuremeter，德國之 Hacke-Photo meter），使用此等器械，能容易測定生態學上必要程度之比較受光量者，故用之甚廣。但所謂比較受光量者，固非必須採用同時與全日

光量相比較者，而與其地最明亮時期之光量相比較，尤爲有意義。又有時採用春分秋分前後三日午前十時至午後二時之晴天所測者爲標準亦可。因爲在此時期白晝數時間之光量大體同一（用照像光度計得簡單測定之程度）也。

以上三種方法，用途各異。當使用時，斟酌自己之目的而取捨之可也。又所謂光要素者，其瞬時的各箇時刻分別之值，從植物與光之關係上言，知之頗無甚意義。如屬可能，總以適當之時間繼續的求得其光量爲最重要。上述之太陽計或照像光度計，皆附有自記光度計者，對於此連續記載光量之目的頗合，使用最便。至關於此自記光度計之說明，則從略焉。

最小受光量 植物得以生活之最小比較受光量，稱爲最小受光量（*Lichtminimum*）。即比較受光量之最小限也。此最小限值，亦因植物之種類而大有差異。一般言之，如隱花植物類之下等植物，雖僅少之光量亦多能生育。如綠藻類等，雖在僅有外界全光量數千分之一之弱光洞窟中猶能生活。此種極端之例，縱置不論，而一般蘚苔類羊齒類等在比較受光量僅數百分之一之場所，亦得生育，則極普通也。反之而顯花植物，則生育上需光量極多。縱爲陰地植物，受光量普通亦不能

在百分之一以下。最初數量的研究此受光量與植物之關係者爲威斯納爾氏，渠使用上述之光度計，將爲或種樹木枝葉所封閉之內部，或森林內，或種植物所僅能生育之場所，所有之光量測定，而命名爲最小受光量。更就各地多數植物而如是廣爲測之。於是根據其所得之多數成績，而區別植物之受光量爲三種。一爲隱花植物之最小受光量，如上述；一爲顯花植物之陰地植物，必須受光量在一以下，即在不曝曬於全日光之場所始能生育；一爲草原地及陽地之顯花植物，最小受光量爲一，即非沐浴全日光不能生活者。其更有趣者爲同一植物中營養器官在頗弱之光下猶能發育成長；而繁殖器官非享極強之光，不能成熟。例如常春藤（爬山虎）雖在受光量四十八分之一時猶能生長。但爲使其開花，則非享以大受光量四·五分之一不可。至於此常春藤之培養實驗，在六十分之一之小受光量時猶能生長，亦已明白。此可作營養良好時雖較普通尤弱之光中亦能生活之例觀也。凡此事實，雖爲威氏就多數植物調查，成爲普徧周知者，但托墨（Towney, 1928）氏又謂此種現象未必一定爲光之關係。反而水之供給如何，始爲主因云。又威氏之觀察成績中，於植物之分布上有關重要者爲同一植物隨其自春入夏之季節的前進而受光量漸次變小。易言之，在弱光中

亦能生長。又隨高緯度（北地）或高山之地點的昇進而同一植物亦漸次受光量變大。易言之，非更爲明亮之場所不能生活。此原因固然於光要素以外尙有熱要素，但此事實則明明表示植物分布與環境要素間有密切之關係。故認爲極關重要。威氏又曾以此理說明樹木之限界，謂此限界爲關係光要素者云。

森林內之最小受光量 繼威氏之後而廣爲徹底研究光與植物之關係者雖無，但研究森林內之光量者則甚多。此多數研究之結果中，各箇點雖因森林之種類測定法之相異而未必一致，但重要之點則大體相同。威氏之實測成績中，亦載有森林植物之最小受光量大略爲二%內外，至一%以下時則不能生育。涅墨克(Nemec, 1900)氏又報告奧國之森林，其林內之光爲二至一五%；薩利斯布禮 (Salisbury, 1918) 氏在英國之橡樹林柳樹林所測者，最暗處爲〇・一六至一・三%；其他多數場所亦不出十%；美國方面，錫爾類 (Shirley, 1928) 氏就七十年生之橡樹林而測定太陽輻射量之結果，其最暗處亦有〇・五%；瑞典龍德果爾氏所測定者，在深山酸漿草及山蕎菜所生長之日陰地，亦有約一・五%之受光量，而一・一%（即1/90）之場所已無植物之

存在云。由此等結果觀之，則見各國各人所用之測光器械雖不同，而如前述之主要點則大略一致。即森林內部光之強度，比全日光約爲其十%內外。林內而僅有一%程度之光量時，其處已不生長植物。此等數值，亦與前述威斯納爾氏之實驗所認定者同樣，因緯度之高低及季節而有變更。又於水要素及其他環境要素之補足（參閱第一章環境要素之補完性）如何，或構成森林之植物種類如何，均有關係。固不俟言。但大體總可云一致，此可爲注意者。著者在日本仙臺地方所實測之結果，亦足以證明此點之確實，茲鈔錄於左，以供參考。

器械使用太陽計（Kipp and Zohnen 公司製造者），日期爲快晴之十月一日午前十一時至十二時，場所爲仙臺營林署內之四十年生杉樹林與七葉樹林。此實驗中之全日光爲五十七至五十九（一單位約當 $0 \cdot 0$ — $1 \cdot 8$ 克羅利熱量）間之變化。散光爲九。杉樹林之日陰地，受光量爲一至三，平均爲二，但七葉樹林內特別地方爲一（黃莓之下，即受二重覆被之所），普通日陰地方（樹陰）爲二·五至四·五，平均約爲三，即日陰地之受光量，與全日光相比，在杉樹林爲三·五%，在七葉樹林爲約五%也。兩樹林內皆尙有下草之繁茂者。

表：

右述兩森林內自樹葉間射入之直射光，雖因其樹枝葉間之大小而不一樣，但大凡得如第三

第三表 直射光之強度

	大(樹枝間開有半公尺者)	中(樹枝間得望太陽)	小(僅從葉間漏入)
杉樹林	二七——二九	一一——一五	五——六
七葉樹林	三四——四八	二一——二七	四——六

由此表觀之，則從樹葉間射入之直射光 (Sonnenflecke)，頗為輻射熱大者，可以知矣。因太陽每日間之位置變化，而森林內各處之植物，得交相沐浴其光之恩惠。此其對於陰地植物所與之重要影響乎。

其次置植物於光弱之處而實驗的探討其生育與光之關係者，主為農業上實驗農作物之方法，會行之自古者。為適當調節弱光普通用織孔粗密相異之布，將供試植物掩覆之，而放諸戶外。向

茲 (Shantz, 1913) 氏曾就數十種植物 (主爲農作物) 歷數年間而對於此點作有精密之實驗。其結果謂光量大體在五至十五%之範圍內時，其量減少而其生產量反增加。但在十五%以下時，其生產量則急遽減少，六%以下之光量時，雖芽亦不發生云。其後嘎爾納 (Garner, 1920) 氏又使用與向氏同樣之方法而行有實驗，其結果亦大體相同。是以知大概之植物，在五%以下之光量時，生育始不良。但生產量則於或種程度內反因光弱而增加。至於生產物之乾物質，則以沐浴全日光者含量最多也。就林木而實驗者則有粟米圖 (Schmidt) 氏。

此種掩覆植物遮蔽日光之實驗，在掩覆之內部，溫度濕度頗有變化，而濕度尤甚。故就此點言，對於覆內植物之發散作用上有大影響，乃吾人所不能否認者。因之吾人對於僅以光之影響解釋此結果者，不能無疑點。關於此點，最近波易斯湯姆孫研究所錫爾類 (Shirley, 1922) 氏於完善設備之下，施行種種實驗，頗有價值。其一施加覆蓋而放置戶外，其一放置溫室，又其一放於定溫室內以電光補足光線，又其一放置於僅許通過一定光波長之室內。如此分別四組行之，以比較其結果。茲舉其結果中之二三顯著點言之：除向日葵外，大凡植物之生存僅有四十燭光之光強已足在

光強爲全日光之二十%時止，植物生產物之乾物量大體隨光爲比例而增加，更於此二十%之光強時，葉與莖亦俱大，葉綠素之量隨光弱而增加，及至生存困難時始忽然減少，光弱則開花結實極遲，在全日光之八%以下時已不結實，合日光中可視線之全部與紫外線而試驗者較他任何波長之部對於植物生長上效果均大，在森林內普通雖以光爲決定要素，但爲光量問題，而光質不足爲問題，濕度在不使植物起凋萎之程度內，縱有變化亦於植物生長無碍。

綠色植物在晝間行炭素同化作用，分解空中之炭酸氣而排出氧素，此吾人所知者。若將光次第減弱，則同化作用亦隨之而減少，結局因呼吸作用而排出之炭酸氣量與被分解之炭酸氣量至於相等。故使用適當之方法，將光減弱，隨而測定其炭酸氣之分量，則容易發見完全與大氣中之炭酸氣量無增減之點也。此時之光強，謂之在補整點（Kompensationspunkt）云。易言之，如更將光減弱到此程度以上，則因呼吸作用而起之體物質分解量，當較因炭素同化作用而起之體物質構成量大。理論上在此種程度之光量以下時，植物不能生存也。因之，如將此補整點測定，則各種植物在如何程度之弱光內能生存一問題，自可實驗的決定。舉瑞典龍德果爾氏之測定中數例言

之，儉草之補整點爲一·七%，水芹爲一·七%，蕨爲三%，蘋果爲二·二%；但陰地植物之補整點一般較低，如深山酸漿草者僅〇·七%之弱光而已。更有小者，不過〇·三%，即約全日光之百分一也。

一般言之，陰地植物在僅全日光之一%乃至〇·三%範圍內猶能生存，而陽地植物則反是，至少亦非一·四%程度之光（即全日光七十分之一）不能令其生育也。又同一植物而陽葉陰葉又各不同。例如接骨木陰葉之補整點爲〇·八%，而陽葉則爲一·八%；其後哈爾德爾（Har-der, 1924）氏豫將培養狀態變更，以綠藻及蘚苔類實驗此補整點，知得因培養如何而變者。植物對於光之適應，可謂已實驗的證明。巴倫思（Burns, 1923）氏又就種種樹木而調查此點。由此等結果觀之，亦知從來實地家所謂陽樹陰樹對於光有如何相異之補整點者爲實在也。

最後著者對於此植物生育需要如何程度之光一問題，略述已見，以爲本章之結論。觀上述諸大家之研究，見其對於如何程度之光，爲止植物得以生存，與如何程度之光植物必須需要，無劃然的區分，不無遺憾。既如是，則重要應用上之問題與實驗室內所得之貴重材料，無論何時，皆不能

一致，卒至使爲實驗生態學所可獲得。一重要效果之實用學，其建立基礎之使命，亦被阻得。茲就森林內之光關係而述之。

夫森林內部之光量，乃因森林之性質，森林之老幼，及森林之密閉度等不同而有差異者也。試就數層完備之範型的森林而觀之，則從上面之敘述已明知大體之林內受有全日光量之五至十%者矣，縱幾不見有植物生育之場所，亦受有約一%之光。又一方從掩覆日光之實驗成績觀之，知一般植物（陽地植物）欲正常發育至少亦非有二十至三十%之光量不可。雖陰地植物（雖無詳細掩覆日光實驗，但可從龍德果爾氏之同化曲線推定；又吾人從大體之實驗結果亦可觀察）亦必需光約十%。易言之，植物在全日光量之二十乃至三十%（陰地植物則爲約十%，以下準此）以下之光時，謂爲在生育之最小域（見第一章末節）中。即光可作爲決定要素，而以其量之增加支配植物之發育者也。從此等事實推論之，森林內光之強度（五乃至十%）實可云對於大概之植物，皆在最小域中者。故林內之植物，雖光量之僅少增加，亦得遂其最良好之生育，可以知矣。至植物究竟能生活於何種程度爲止之光中一問題，則可用補整點之測定與威斯納爾氏之

最小受光量判斷。此兩者之結果大體頗相一致，前已述之。即陽地植物爲全日光量之二%，陰地植物約〇・五%也。在森林內，普通雖暗處亦以約二%爲極限，一般受有三乃至四%之光，乃諸家學說所一致主張者。故自此點論之，而植物在大概之森林內皆得生存也甚明。易言之，森林內之光明度，對於植物之生存，實不成問題。托墨（Tourney, 1928）氏等之主張點，即在於此。即托墨氏等採用補整點之測定而見其最小量之光雖屬過小，但一將森林內部普通沐浴有三乃至四%之恩惠一種事實，合併思之，則即可斷定林內之光於植物之生育上無問題。易言之，托墨氏等主張在森林內不必以光要素爲植物生育之決定要素，須以他要素如水要素者爲決定要素也。但此處吾人所以不能不一度考慮者，爲此植物生存之最小限光量，與光尙在最小域，二點。光之最小受光量，乃所以表示植物之耐陰性者，確於或種植物之分布或更新上有重要性。但於植物在某地優勢的繁殖，或有利的增大等問題，似不相關，應分別視之。詳言之，此最小受光量乃單表示植物在如何程度爲止時得以生存者，決不能云此程度之光量即可爲其植物之良好生育，反可云此量祇爲植物生育之極小限量。如同時而較此極小限量有僅少的增加，則生育即得顯著的促進。

雖然所謂光在最小域中者，其意義爲在此域內光爲決定要素，與他要素相比較，此爲決定的支配植物生育之最必要要素也。故對於決定光之最小域，與研求森林內之耐陰性，其目的相異。應勿混同。例如選伐林木以引光入林時，不應顧慮耐陰性以速斷其選伐效果。當研究光之最小域而依其樹種以行處置。著者對於托墨氏等所主張之森林內水要素最重一點，不惟首肯，且亦常評論專重視光要素者爲非正當。不過此處之目的，不在比較討論此兩要素，而在相信如將耐陰性與要光度分別考慮，同時并將光在最小域之程度就各樹種而加以學理的研究，則於選伐等上必更得合理的效果也。

第四章 環境要素——熱

熱 太陽輻射勢能有約五十%爲赤外線，而以熱線作用者。地上之熱源，主在太陽，其熱量則隨各地因緯度高度而起之太陽高度差，與晝間時之長短等而異者也。

植物所享受之熱，卽爲此日射熱與大氣之氣溫。氣溫間接受地溫之影響，而地溫之決定又有許多要項，如日射之外尚有因土地自然體之物理的性質而起之熱容量，比熱，傳導或夜間之放熱等。故知地上植物之受熱，必直接間接爲種種環境要素所支配也。吾人單知植物所受之熱量，則不能明瞭干與植物之生活作用者究爲如何之勢能形。似至少亦須將日射熱與氣溫分別測定，以其相異之生理作用爲基礎而討論適生現象，始爲正當。惜從來講環境者多爲僅測定許多作用與氣溫之關係而行之，不能謂非缺點。而太陽輻射熱與諸種生活作用之關係上，留以待將來研究之事項特多也。

氣溫 氣溫爲以受熱量與放熱量之關係而定者。故縱在同一地點，亦隨日射量而有季節及時刻上之變化。具其大小變化，往往稍遲於定時。卽一年間之最高溫度不在夏至而遲至七八月間，一日之最高溫度不在正午而遲至午後二時左右。高山之上，受熱量大，但因輻射而起之放熱量亦大，故氣溫甚低。特於夜間下降尤甚。

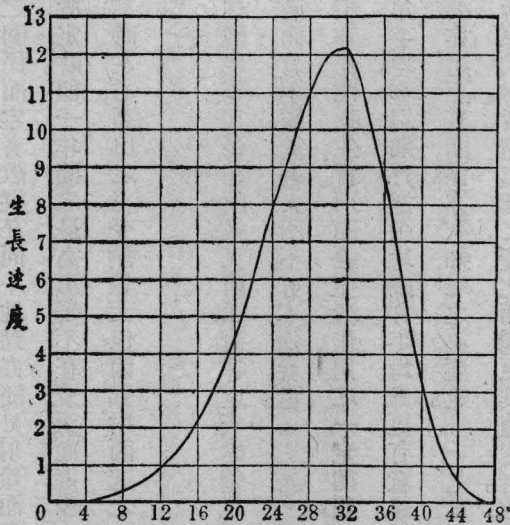
氣溫又因地形，土地性質，及湖海森林砂地等之存在而異。又因風雨等之天候變化而大受影響。故雖在兩相近接之土地，其氣溫亦隨時而有不同，此吾人所不可不知者也。

作爲生態學之熱要素以論氣溫時，須知在植物生育期間或生活作用之一定期間，氣溫有如何連續的變化。一般言之，與其知氣溫之年平均，寧以知月週平均或日平均爲更有意義。又其最大最小溫度及其振幅之大小，皆於許多重要作用上有關係。亦有知之之必要也。

溫度之生理的意義 凡生物體之新陳代謝，皆隨溫度之變化而變，更其速度者。故植物之一切生活作用，均與溫度有密切關係，自不俟言。生態學上認爲最重要者，爲生長，同化，呼吸，吸收，開花，結實等與溫度之關係也。而關於此等作用之溫度曲線皆爲好適曲線（見第一章末節），各各相

異之最小溫度最大溫度最適溫度均表示之。又一種植物其一生涯中每隨其發育過程而異其適溫。例如發芽要稍高之溫度，生長更要高溫，開花則要稍低之溫度，結實更要低溫，是也。如是或就各生活作用言，或就發育期言，皆有相異之好適溫度矣。但就總括此等生活作用與發育期而作為一有機體表現之植物體全生活言，則各植物又各具有一定之一好適溫度，而各自生育於其適溫之地也。

就地球上自熱帶以至寒帶有各不同之植物生育一點觀之，亦足以明瞭植物對於溫度要求各異，各自在其最適之一定溫度範圍內最能適生



第六圖 玉蜀黍芽生之生長溫度曲線（好適曲線之例，一九一四年列亨寶雅氏所測）

者。

溫度與植物 生態學上討論溫度與植物之關係時，大體能了解次之二點即足。即

一 生活作用於溫度要素之關係，

二 對於植物生存之極限溫度，

是也。茲分述之於後：

生活作用與溫度 關於溫度之生理的影響，今日雖尚多不明之點，但吾人所普通周知者，任何作用皆先於一定之溫度（最小溫度）時開始活動，其次隨溫度增高而急遽增加作用速度，達活動最盛之溫度（最適溫度）後又復減少作用速度而至於活動完全停止（最大溫度）。上述之好適曲線所表示者（第六圖）即此也。其次更就生態學上最必要之生長呼吸同化養分吸收等作用與溫度之關係而簡單述之。

呼吸作用與溫度 植物常因呼吸作用而消耗其體物質。即碳水化合物脂肪皆為因呼吸而氧化分解者。就農作物等言，在正常時每於夜間分解消費其晝間生成物之約半分云。但此呼吸作用

乃隨溫度而增盛者（自然盛至好適溫度爲止），故夜間之溫度如何，實爲生態學上之重要問題。特於生長光線不足之場所而晝間行同化作用僅少之陰地植物，夜間如溫度過高而呼吸作用旺盛，則必至使其陷於饑餓狀態。生於高山及草原或大陸氣候之地方者，一般夜間在低溫度之下，故比生於森林內及海岸之植物尤少因夜間呼吸而消失其體物質也。概言之，自然界之生活問題，常得其平。卽夜間溫度縱然高，而晝間溫度亦高，同化作用，頗爲盛行，足以令體物質之消費與生成，取得平衡。如海岸植物樣陽地植物，卽其例耳。因之吾人認爲有考慮之價值者，無過於各生育地之晝夜溫度差。又就各地之氣候言之，亦以一年間溫度振幅之大小爲對於體物質之經濟有關。著眼此點，方足重也。

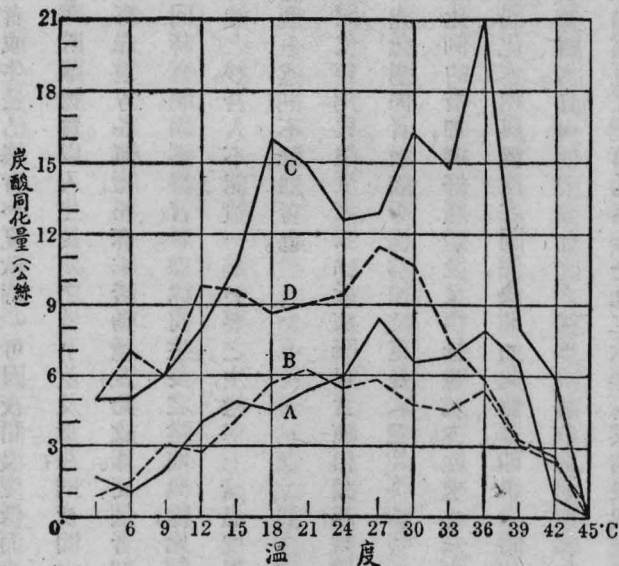
海岸地方，不降霜之期間長，故海岸植物得於其生育期內，盡量製造同化物質，以補充冬期之消費。又就多年生植物之地下莖及樹木之冬芽而觀之，則冬期氣溫高而有徒多耗體內物質之情事者，決不能認爲於翌春之活動上有利也。

尙有與此相關聯而爲吾人所不可不知者，溫度之高低得隨植物之發育期而起完全相反之

影響一事是也。即在生長正旺者，或生長已終者（夏秋時），可因夜間溫度低而少消耗體物質，固甚為有益；但因呼吸而分解春季貯藏物質以入生長期之地下莖及葉芽，則夜間溫度低下，又極為不利。生長於春溫增高較遲之海岸地方各植物，在春季活動遲者，此故耳。反是者則為初夏之高山植物。至於此種時候，降霜遲早，同時有關，固不待言者。森林內生長之陰地植物，比較陽地植物行呼吸作用甚微，此種調節，實為自然之妙，吾人不能贊一辭矣。要之，生態學上論溫度與呼吸之關係，必常共溫度與同化之關係並論，觀上述則不難知者也。

同化作用與溫度 關於同化作用與溫度之關係，近來研究者踵相繼起，對於植物生理學頗多重要貢獻。其首先數量的研究此關係者，如前所述，為柏拉克曼（Blackman, 1905）氏。謂炭素同化作用殆隨溫度上昇而正比例的增加，達好適點後又復急遽減少。近來（一九二四年）龍德果爾氏更詳就此點研究，始知同化作用與溫度之關係，決非如此簡單。即炭素同化作用之溫度曲線，為表示有二三極大之極其複雜者。且與他要素如光之強度、炭酸氣之濃度等相連帶的變化。著者亦曾於龍氏之實驗室內以白雲豆之葉實驗者（一九二六年）。其結果與龍氏之同化曲線大

體一致（第七圖）。即光強（全日光之四分一強）而炭酸氣之濃度亦大（一萬分之十二）者，則好適溫度為三十六度（圖C）；光強而炭酸氣之濃度普通（大氣一萬分之三）者，則好適溫度為二十七度（圖A）；光弱（全日光之十六分一）而炭酸氣之濃度大者好適溫度為二十七度（圖D）；光弱而炭酸氣之濃度普通



第七圖 白雲豆葉炭素同化作用之溫度曲線(吉井氏)

- A——光1/16, 炭酸氣0.03%
- B——光1/16, 炭酸氣0.12%
- C——光1/4, 炭酸氣0.12%
- D——光1/4, 炭酸氣0.03%

者好適溫度則爲二十一度（圖B）也。由此等結果觀之，則知大氣所含之碳酸氣濃度，如比此更大，則植物之炭素同化作用當可愈高，而同時所需要之光亦必須更強，無庸疑矣。

最近波易斯湯姆孫研究所在溫室內將碳酸氣之濃度增高以培養種種植物，亦得有與此同樣之多數結果，已經阿莎（Arthur, 1929）氏發表。其最顯著者，爲光弱而碳酸氣之濃度高時，同化作用得以比較低溫（十二至十五度）盛爲進行一點是也。此種事實，爲植物在日陰中，而與地接，得受較高濃度之碳酸氣時，所常起者。正可爲植物在自然界中如何適生於其環境之一好例。同時又可爲表示光弱時碳酸氣之濃度得以補救者。又從龍德果爾氏就他植物所比較研究同化作用好適溫度之結果觀之，則明見暖帶植物之適溫比較溫帶植物者高。而一般植物之以二十度乃至三十度爲好適溫度者，最可爲說明此等植物所以能適生於溫暖帶地方之實驗的根據。陰地植物之能適生於高山與寒地，亦得於光之關係以外，而以此處所述之光弱時（或散光之下）同化作用適溫僅十度前後一事實，而說明之也。

近時亨利西（Henrici, 1921）氏報告高山植物之好適溫度爲七至十四度；哈爾德爾

(Harder, 1924) 氏以溫度四至六度及二十度而分別長久培養水草，然後檢查其同化作用，其結果見豫先曾以低溫度培養之者，在低溫度時行同化作用頗盛。此即植物適應溫度之一實驗例。即好適溫度與好適曲線雖各植物大體作為一體制形質而固定，但仍以認植物在一定範圍內得隨應環境而變化者為妥善。凡從來所簡單以豫定目的而說明之各現象，近亦隨實驗生態學之發達而得一步一步逐漸明瞭其適應之因果關係，吾人實不勝欣幸者也。

同化平衡與溫度 溫度對於為植物生育材料之體物質合成（同化作用）與分解（呼吸作用）上影響各異。即此二作用相反，而所具之好適曲線，亦決非同一，乃為植物生育上所最不可思議者。詳言之，此二作用各隨植物之種類而對於生育地之環境，交雜以起。對於溫度之影響而常相異的反應，於以保持生活之平衡。否則植物早遲必自其生育地而絕跡矣。此實驗生理學之所以常將同化與呼吸之比率作為研究之對象者也。此比率稱為同化平衡 (Kohlenhydratbilanz)。

茲舉馬鈴薯為例而說述兩作用對於溫度之變化。即呼吸曲線在溫度五十度之範圍內隨溫度增高而上昇。同化曲線則異是，其好適溫度在約二十度，至四十度為最大點，往往有於此時見作用停

止者。由此例觀之，則兩者相較，至少到四十度之高溫時，體物質之經濟平衡已破，而植物必至於枯死，可以豫料。至於此種時候，須將作用時間之長短，加入考慮，又不待言者矣。

同化平衡乃隨植物之種類而異者，特於陽樹陰樹，尤各不相同。為表示其各能適生於其生育地而舉一例言之（第四表，溫度為二十五度，同化量呼吸量皆每一時間就五十平方糶之葉而測之者，其量為公絲）。在同一狀況之下，陰樹比陽樹最能以小經濟的行同化平衡。且此二樹之任何方面，皆能於其合成與分解之間保持一定之平衡也。

第四表 陽樹陰樹同化平衡之差異（吉井）

	同化量	呼吸量	比
松楊	四·八八	〇·四八	一〇·二
青木	一·六七	〇·一六	六·三

生長與溫度 同化呼吸行，而植物於以生長。夫生長者實為此等新陳代謝進行順利之左證也。但在正常之生長，而同化作用務須優於呼吸作用。吾人又將此二作用皆僅限於一定之溫度範

圍內始克圓滑進行一點思之，則生長亦須起於溫度之，或種限度內，不難想像。溫度低而新陳代謝之器官不活動，高又將此等器官破壞，卒至使同化呼吸之平衡不能成立，而生長因以停頓矣。

從來供生長實驗者，雖多為根莖或絲狀菌等，但皆有好適曲線明白表現。不過此等好適曲線決不一樣而已。植物生長時，不能見如化學反應之簡單溫度係數 (Temperaturkoeffizient)。一般言之，在溫度低之區域時係數在三以上，溫度漸昇則係數順次減少，至好適溫度附近，係數亦不一定，到更比此更高之溫度則減成一以下而曲線急轉直下。但此亦因植物各器官而有差別，又隨其生育過程而大有變化者。特隨作用溫度之繼續時間長短，而所受影響之程度有顯著之差。更有吾人所不可不加思索者，各植物之生長上，無論為溫度曲線，或為好適曲線，要皆隨他環境要素之變化而相連帶變化者也。光也，水也，氧素也，養分也，非皆於生長有直接關係之要素乎。凡此等要素或共溫度要素而互相補濟，或於溫度作用上更加勢力，彼此相關而起生長也甚明。至對於生長尙有他應歸作內因之要素干與，則更不待言矣。雖然，吾人為研究便利，縱不觸及此等複雜相關之要素，而僅知溫度與同化作用及呼吸作用，亦得以分析研究生長現象與溫度之關係。例如上述，在春

夏因同化作用而新構成體物質時，此生長即主為隨支配同化作用之溫度而增大；又初春分解消費貯藏養分時，生長又為隨呼吸作用而起之溫度上下所促進。大體言之，此關係應無誤也。

養分吸收與溫度 為植物生長材料之養分，主為碳酸氣與土壤之無機物質。其吸收也，碳酸氣由葉，而土壤無機物質由根。吸收碳酸氣時與溫度之關係，即同化作用與溫度之關係，已如上述矣；而根之吸收養分，則取自水中溶解之物，要以水要素為歸，請俟後述。

植物之生存與極限溫度 夫溫度之對於植物生活上諸重要作用也，如在得行其作用之範圍內時，植物當然能生育於其地，固無庸言。縱有時溫度對於或種作用而有超過其限度時，而植物亦能以其適應能力對於此不適溫度耐至或種程度為止，此又實驗所證明者。更有時反得因此不適溫度而與他植物之生存競爭相隔離。故如此溫度之對於或種植物，有時反稱好適溫度。即自植物之分布上言，對於溫度之適應能力大小，與對於溫度之各作用振幅廣狹，頗具重要性云。

植物何以於或種極限之溫度時枯死？此問題似簡單而實複雜。蓋因自然界中所謂熱要素者，亦幾無單以熱而作用於植物之時，多與關係植物生活最密切之水要素有影響，因此而直接間接

成爲植物致死之因也。於是而吾人得將溫度與生存之關係區分爲直接間接二種矣。其因熱而起之原形質凝固或細胞膜破壞等，稱爲熱之直接影響；反之而如同化作用呼吸及作用之平衡被溫度破壞者，則爲熱之間接影響也。自生理的見解言之，溫度如達一定度以上，則細胞原形質固可因而凝固，但降在一定度以下時，原形質亦凝固而致細胞以死。故自然界中生活之植物體，其因地球上寒暑程度之溫度而致死者，果爲其植物之分布或生存上主要之原因與否，尙有別行研究之必要也。據吾人所知者，植物不僅隨其發育過程而大異其抵抗溫度之能力，且各器官亦一般有各隨應時地而顯現適應之能力也。

植物對於溫度之適應 植物對於寒熱皆有適應生育之能力。其適應方法，亦種種不一。茲舉其一二例於次：

太陽輻射熱之達於葉面者，其量甚大。在夏季強日射之下，以無氣寒暑表測之，可見其頃刻昇高數十度。不過此達於植物葉面之日射熱量雖大，而大半爲葉內水分發散所消費。因之氣孔開張而發散盛行時，葉內之溫度殆與氣溫無異。是即發散作用對於強輻射之影響所現之適應現象也。

如水分之發散停止，例如葉之凋萎時，或將植物放諸飽和水蒸氣內時，則葉內之溫度常比氣溫高過數度。此乃密勒爾及尙達爾斯 (Miller and Saunders, 1923) 氏之實驗例，及其他多數研究成績所證明者。故自然界中植物葉之表面，有種種之形態上變化，以對強輻射熱行自爲保護之作用，而便於適應其環境也，不基明乎。

植物體內之貯藏物質，於冬期變化爲脂肪與糖，以防細胞液及原形質之凝固，爲自昔各學者所研究之事實。而近來喀爾烈爾 (Karper, 1923) 氏就繁縷等越年常綠草所研究之冬期間葉內澱粉與糖含量比，尤有興趣。謂其比在冬期間爲一以下（糖多澱粉少），至五月始達一以上（澱粉增加），糖之存在，所以保護葉之凍結者云。亨利西 (Henrici, 1921) 氏又將或種植物放置於寒冷場所數時間後，而驗其滲透壓，謂以零下十度，零度，十五度，各種溫度處理兔兒尾苗屬植物 (Veronica) 三時間者，其各隨應溫度而增高之滲透壓爲硝酸鉀之二分一規定濃度，三分之一規定濃度，四分之一規定濃度云。此皆爲對於低溫度之適應上之實驗例也。

凡植物之冬眠現象，例如溫寒帶地方樹木之落葉，冬期隨地上部枯死而起之地下貯藏器官

之存在，或果實種子之殘存，以及其他多數之形態的變化，或生理的細胞液內濃度之增高，皆不外對於年年週期的冬季寒冷所行之適應現象也。又有對於高溫度上有生理的興味之適應例，如普通植物葉在溫度五十度之中二三分間，即因細胞原形質之凝固而枯死，而喀和(Kahho, 1921)氏實驗此因熱而起之原形質凝固點大為其細胞內所含有之鹽類所左右。如紫萬年青之細胞液中有硫酸離子或氯酸離子存在時，其細胞雖七十度至七十六度之溫度猶能耐。在自然界中，雖沙漠之地溫，亦少有達八十度者。若將此沙漠地方之土壤中多含鹽類，及此原形質凝固點有變化，合而思之，則此自然之妙味當可領得矣。

高溫與植物枯死 植物為極溫所直接破壞細胞而致死之現象，其說明姑讓植物生理學研究之範圍，此處僅就生態的原因而論之。吾人所謂植物因極溫而死者，毋寧認為自然界中特殊之現象。在普通時僅主觀其生態的原因而已。

氣溫高而植物枯死，其一因當為植物體內水分平衡之被破壞。蓋因氣溫升高時而水分發散量較水分吸收量多，故植物萎凋。此狀態如更繼續進行，則必至於枯死。是此枯死之原因未必限於

高溫，即比較溫度低時亦起。如後所述，雖冬期亦有以爲原因而枯死者。又在夏日之沙漠中，太陽輻射熱強，而自乾沙土來之反射熱亦強，其地生長之植物則居於乾燥大氣與乾燥土壤二者之中，故間接受水要素之影響甚著也。

又其一因爲溫度升高而同化呼吸二作用之平衡被破壞。故在此時亦未必以溫度高爲枯死之主因也。如陰地植物及海藻等之同化作用少者，當高溫時呼吸作用盛，則易陷入難於生存之危機。是以知此種時候，成爲問題者乃體內貯藏物質之消費。即消費過多而枯死。但在普通時，植物體內有相當量之貯藏物質，非此不適溫度長久繼續不至被害也。寒地植物受海洋的稍高溫度長久繼續之影響尤較大陸的一時高溫爲大者，正此故耳。

低溫與植物枯死 低溫度之影響，在地上亦頗有極顯著之例。其最有名者，爲克耳曼 (Kiel-Iman, 1885) 氏之報告，謂北極地方之或種植物能在零下六十度之處開花。又極地及高山所生長之植物多能耐低溫，以此等地方有特殊之植物存在證之自明。種子之在乾燥狀態者，雖零下二百度以上亦能耐，乃吾人所周知之事實也。

植物之因低溫結冰而致細胞以死者，在生理學上研究成績甚多。其原因固為細胞間隙間結冰，使細胞中水分脫出，致原形質凝固，但細胞為結冰所機械的損傷，亦不能不加入考究。馬克西摩夫（Maximov, 1914）氏曾倡凍死與乾死為同一影響之說。摩禮錫（Molisch, 1896）氏又報告謂秋海棠屬植物（*begonia*）等，雖在零度以上，亦已枯死。是以知結冰未必為植物枯死之原因也。即吾人普通所謂凍死者，其時之實際細胞內結冰，固然為事實，但寧認為因此結冰而植物體內之生理的平衡被破壞，所以致死。例如因土壤之凍結而根之水分吸收作用停止，植物體內水之平衡關係因而破壞，植物卒以致死。凡此現象，皆自然界中所常起者也。又高山及極地之植物，其露出雪上之部度，每因暴露於冬期乾燥強風中之故，而至於乾燥死，其不應徒以為直接之凍死也甚明。惟因暮春之降霜而死者，以此時植物體內之活動既經開始，細胞液亦已變化，故可認為直接凍結之影響而已。將上述喀爾烈爾氏所研究之自冬至春澱粉與糖之含量比變化，一併思之，則此點自明矣。

植物分布與溫度 地球上由赤道而南而北，各地之植物帶，顯有變化。此主為溫度之差異所

致，殆無可疑者。其欲於此植物帶與溫度之間尋得或種關係者，肯爲植物地理學鼻祖杜康德爾 (de Candolle, 1874) 氏。彼以各地之年平均溫度爲基本，并參加植物生育期之溫度，而分地球上之植物帶爲五。其後又有對此杜氏之區分法而準據氣候帶以區別植物之分布者。即認因年等溫線而分別之氣候帶，於表示植物在地球上之分布上甚爲重要者也。不過在年等溫線與植物生育之間有何種關係，說明尙屬困難。因之更有僅求植物生育期間之年等溫線而論此等溫線與植物分布之關係者。對此又有根據最高最低之月等溫線而分類者，蓋認此月等溫線於生物之生育及分布上最有影響也。例如氣候學者克彭 (Käppen, 1923) 氏之分類法，即是以最高最低之月等溫線爲根據。亦有將此方式加以變更而僅以不降霜期間之等溫線爲根據以分類者其法甚多。吾人此處固無就此等分類法而各舉例說明之餘暇，然大體論之，無論其根據爲年平均溫度，或年等溫線，或某期間之等溫線，要之所欲以決定植物分布之方法，皆爲曾經認定植物帶之分布，而從氣象上之材料以探索適應於此植物帶分布之平均溫度或等溫線。不問其植物帶與平均溫度或等溫線間學理上有如何之關係，僅憑其結果以觀察合否。故各人有就各地自爲計算而得之方式。

縱然其結果完全能與實際相一致吻合，亦僅能用於其或種特定之時。殆與欲探索氣象上之材料，總合而為數式以表櫻花開花之時期者，似不大相逕庭也。

論植物帶與溫度之關係，尙有將各地之一年間溫度或一季間溫度積算，以定地球上植物帶分布之方法。此法從溫度與植物生育之關係言，尙不失為有根據者，在今日猶有一部分之氣象學者農學者採用。最初曾就植物帶而積算其一年間之溫度，其後思及此積算無有意義，遂改而僅積算植物生育期之溫度，或僅選擇不降霜期之溫度而積算之，更有僅積算一定平均溫度以上之日者（例如僅積算五度以上之日）。其法種種，但吾人則於次述理由之下，認此溫度積算與植物帶之分布，亦不能遽爾相關。

植物生育與溫度積算論 溫度對於植物之一切生活作用均有影響，故植物之生育與溫度有密切關係，已如上述。自昔學者即主張植物在其一生涯中須要一定量之熱量，或更進一步而主張給與一定總熱量之處必有或種植物分布，或因此熱量而不問時與地如何，其植物皆能正常生育或正常成熟者。是故有多數農學者以為各就農作物而求出其必要之一定熱量，然後就有此適

當熱量之地而栽培之。應最有效果。於是將各農作物生育期間內之每日溫度積算而定爲其所要之總熱量。初不過單就或種農作物之發芽以至成熟時每日之平均溫度在零度以上者積算而已。其後則實驗的就各種農作物而先求其最低之生育溫度，然後將此最低溫度以上之溫度相加積算。例如克列門慈及威佛爾 (Clements and Weaver, 1929) 氏所測，春麥之最低生育溫度爲三度，玉蜀黍爲十三度，棉花爲二十二度（一般以五度乃至六度爲最低溫度），而謂植物生育與溫度之關係，遂得以如是之溫度表示。

但吾人則認爲如此事實不可一般適用。否則不能不以爲奇異。何以言之，植物生長與溫度之關係，既已如上述，得以一好適曲線表示之矣。易言之，如達一定之好適溫度以上時，反於植物之生長有害。故將好適溫度以上之高溫積算而作爲尙有大效率者看視，於理論上有不當，甚爲明瞭（參照光章）。又有一部學者，變更此形式，而將隨溫度上昇而起之有效率更切實表示。即取方托夫 (Van'toff) 氏之溫度係數，而以 t 表溫度， G 爲最低溫度， I 爲有效指數，定

$$I = 2^{10 \frac{t-G}{10}}$$

之數式，而積算每日之平均溫度。此種方法，其誤亦與前同，為蔑視好適曲線之積算論。縱令其積算之溫度與植物之生育得相一致，然亦不過一種之偶合，不能一般適用，無待言也。

此種積算法之最有根據最可信憑者，吾人以爲僅有一法。即將或種植物之好適曲線，豫爲精查，就此曲線以計算各溫度之有效係數，然後將此係數與實際氣象上所得之每日平均溫度相乘，而求其總和。但此法亦恐未必能期得名實相符之結果。蓋因植物之生長異常複雜，在生育之各過程，開花，結實等時，均有相異之適溫，欲以一簡單之實驗曲線，一般應用，實不可能。況溫度要素尚有與他要素相關的作用，而如前述次所論述者乎。

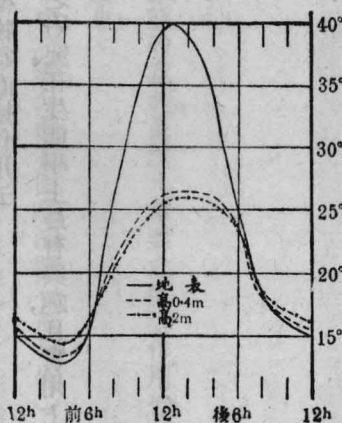
小區域內之溫度 溫度之作爲環境要素時，尚有不可不注意者，溫度雖爲表示地球上氣候帶之廣汎要素，然同時在小區域內亦有差異。普通氣象上，雖以地上一公尺半處之氣溫爲標準而表示之，但作爲植物環境要素之溫度，此猶嫌不充分。就生態學言，植物羣之葉層部溫度與根層部溫度乃最爲必要者。蓋因前者直接影響葉之發散作用與同化作用，後者支配根之吸收作用。而在根淺之草原等時，此種溫度尤爲必要。特於近地表處之溫度與其溫度之晝夜變化，一般更有最精

確知之之必要也。(第八圖)

地表溫度，如上所述，爲因太陽輻射熱而起之受熱，與因土質之物理的性質而起之放熱所決定者。特於夜間因地表放熱而使近地表之大氣層冷卻，對於其處生長之莖葉草本植物所行之呼吸作用，及地表之水分上，均影響甚大。此爲使用氣象上之氣溫，所不能想像及之者也。試舉

奧國維也納地方所測定者爲例而述之，在地表有結縷草叢生之處，與地上一公尺半處之氣溫相比較，四月平均爲三度半，五月四度，夏間平均二度半。其他各國所測定者亦大略與此相同。即氣溫尚未達零度時，而地表普通早已結冰。此種差異，對於草本植物之生育，大有溫度上之影響者也。

小區域內之溫度差，最顯著者無如森林。晝間涼，夜間暖。即林內晝夜溫度之放散，較林外爲少，乃屬顯然之事實。又此同樣關係，在夏冬之溫度上亦得言之。其直接間接影響於林內植物之生活



第八圖 一日間地表溫度與氣溫之比較(費威克氏所測)

作用甚大，固不待言。因之而林內自然有適此之陰地植物生長，以特別之生理作用而生活之也。

又高山地方之溫度，晝間因受強烈之輻射熱，故地溫較氣溫甚高。而接近地表之地內亦受此影響。夜間則因放熱甚多，而地表之溫度與近於地表之植物層（即高山植物之存在層）溫度，皆急遽降下。高山又有日陰地方與日陽地方溫度之大差。至因南北向位置而起之溫度差異尤為顯著，更不待言。此所以謂高山之森林在南側者較北側者高有百公尺也。在此等時，溫度要素毋寧謂為間接之作用。多為水要素受溫度之影響而對於植物行直接作用云。

要之，關於此等部分的溫度要素與植物生育之研究，在生態學上最有興趣，且實用上亦屬重要事項，本章雖不詳盡，其梗概亦略具矣。

第五章 環境要素——水

水 一切環境要素之中，以水為最有重要之生態的意義。蓋因凡重要之生活作用皆因水之存在而行。植物之分布又常視能適生於水與否而定也。

水對於生活作用上之意義，非單以為植物體構成之養分而實因生活體（原形質）必於水之存在時始可由靜的狀態變而為動的狀態。凡植物之生活作用，皆僅於原形質之膨潤狀態（Quellungszustand）時可行。此狀態乃隨含水量之多寡而常變者，生活之根本動力實原於此狀態之變化也。因之植物體之一切生活現象，皆為隨此變化而起者可以言矣。於是而知植物體內之水分與生活作用之關係，非靜的水分有無多量之問題，乃動的水分如何流動之問題。易言之，植物因根而吸收水分，其次移行於植物體內，然後由葉而發散，凡生活現象皆因此三段而起。必此三段之施行無阻，植物始得生存。即植物體內得適當保持其水分之平衡狀態（Wasserbilanz）時，植

物始可云能生存也。

關於植物與水之生理的意義，本著恕不詳述。惟就水之作爲環境要素，有如何之必要程度，一爲論列而已。關於植物分布上水之意義，上述數言似已明瞭。水既不失爲決定生活現象之根本要素，則植物生育地之外圍，水分之存在如何，當然關係其生育，而可支配其分布，此不難推知者。辛培爾 (Schimper, 1898) 氏之名著植物地理學中，論植物之生態分布時，謂多數之環境要素中，水實首爲分類之要諦。蓋因辛氏認植物對於乾濕之適應能力爲生存分布之第一義也。

地球上水之分布，因海陸而起之差甚大，固不待言。卽在一小區域內分布亦不相等。植物因其種類而生活上所要之水分量有多少，因水之供給量如何而生育地自有區分，又因適應其環境之乾濕而形態構造自有差別也。

論環境要素之水時，固有探討其降水量土壤乾濕大氣燥濕等之必要。但關於此等事項茲不說述，直就水與植物之生活作用叙其關係如次耳。

根之吸水力。細胞之吸水現象，如從生理方面觀察，則細胞之膨壓 (Turgescenz) 最大時，

因細胞內容物而起之滲透壓與因膜壁之機械的張力而起之壁壓彼此相等，因而細胞之吸水力 (Saugkraft) 全無，至不能吸取水分。但細胞一失水，則一方滲透壓增加，他方壁壓減少，故細胞之吸水力次第增高，而至於減小細胞之大。凡細胞皆如是於其膜壁達得縮小之最小限度為止而縮小之也。細胞在縮小之時，即為細胞在凋萎狀態之時。壁壓（即膨壓）全無，故細胞之吸水力與滲透壓相等。此時之吸水力為細胞之最大吸水力。此種吸水力之變化，乃各細胞所如是常起者。根毛與根之表皮細胞，即因此細胞吸水力而從外部相接之土壤中吸取水分也。

土壤之留水力 當多量降雨或灌溉之後，水之一部作為重力水 (Sinkwasser) 而向地下流去，其大部則被保留於土粒之間。此被保留之水量，稱為土壤之容水量 (Wasserkapazität)。土壤之容水量，隨土壤之性質而不一樣。但無論何種土壤，其保持於土粒間之水分，皆有一部分為被吸着於土粒之吸著水 (hygroskopisches Wasser)。雖長將土壤放置於氣乾狀態中，此吸著水亦不能蒸發以去者。因之吸著水為植物所不能利用之水也。其他土粒間保持之大部分為土粒間之毛管力所保持者，稱為毛管水 (Kapillarwasser)。供植物利用者，主為此種水。夫根以其

細胞之吸水力而自土壤吸收水分也，則隨此吸水而成爲土壤被膜之水分，卽次第爲土粒之吸著力所強爲保持，結局到達土粒之留水力（wasserhaltende Kraft）較根之吸水力尤大之時。至此時以後，則根卽不能從土中吸取水分，植物必至於凋萎。此留水力乃隨土壤失水至某種程度爲止而突然增加者，霞爾（Shull, 1916）氏首實驗的證明此種事實。其測定法爲利用種子之膨潤性質。例如氣乾之粘質壤土，其含水量爲五至六%，其留水力實達一千氣壓。如將此含水量增加二倍，則留水力（吸水力）卽減少爲一百三十氣壓。更增含三倍之水量，則留水力僅餘十五氣壓而已。

土壤之含水量與留水力間之指數曲線型關係，近時又別有學者以別種方法證明。例如巴哈曼（Bachmann, 1927）氏測定土粒自由水面蒸氣張力之減少，格拉德曼（Gradmann, 1928）氏懸浸有種種濃度之砂糖水或食鹽水之濾紙小片於盛有土壤之小瓶中而觀測其重量之變化以定任意土壤之吸水力（留水力）。最近施托克爾（Stocker, 1930）氏以格氏法測匈牙利乾燥原之土壤吸水力而得有關於植物之有趣結果。李溫格斯敦（Livingston, 1920）氏之土壤點

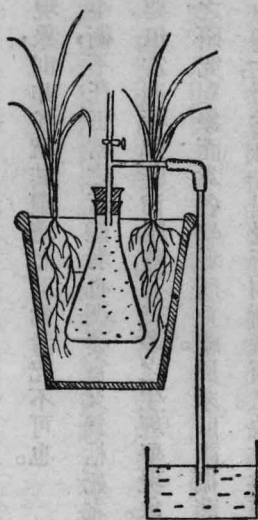
(Soil point) 亦爲實用上測定土壤吸水力之一法也。

凋萎係數 植物凋萎時之土壤水分含量，隨土質而大有差異，乃自古早知之事實。但作實驗的證明者以薩克思 (Sachs, 1865) 氏爲始。彼將菸草分別栽培於加腐植土之砂土，壤土，粗石英砂等中，而測其凋萎時各土壤中之含水量，則發見各土百克中含水爲一二·三克，八克，一·五克云。其後就此點而詳加研究者爲白里格斯與向茲 (Briggs and Shantz, 1911) 二氏。彼等曾就種種土壤栽培多數植物。其實驗結果，將對於植物而斷其給水時呈現之凋萎，命名爲一時的凋萎 (temporary wilting)；其較此凋萎更進而放諸飽和之濕室內，猶非灌水不能回復者，命名爲永續的凋萎 (permanent wilting)。以凋萎至此度時爲標準而測定其土壤之含水量，以土壤乾量之百分率表示者，命名爲土壤之凋萎係數 (wilting coefficient)。粗砂之凋萎係數爲〇·九，細砂爲二·六至三·六，砂質壤土爲四·八至六·三，壤土爲一〇·三至一三·九，粘質壤土爲一六·三云。隨土質而大有差異，於此可見矣。但此處又當有注意者，凋萎係數雖隨各土壤而異，但於植物之種類則幾無關係一事是也。

無效水分與有效水分 植物之從土壤吸收可利用之水分，因土壤而大異，觀上述可知矣。即植物可從砂土利用其含水量之幾近全部，而粘土與腐植土中之水分尚有多量不能利用而殘留於土中也。此殘留土中而植物所不能吸收者稱爲無效水分 (unavailable water)。對此而其他得以吸收利用者稱爲有效水分 (available water)。講植物生態學者就各土質而檢知其有效水分之多寡，最爲必要焉。決定或種土壤之凋萎係數，乃野外工作，頗爲繁襍。但吾人將土壤之吸着係數 (hygroscopischer Koeffizient) 簡單測定，而視爲無效水分，亦可云無大差（即將任意之土壤放置大氣之飽和中而測其被吸收之水分，以乾量百分率表示者）。又白里格斯氏謂凋萎係數與乘約一·四於吸著係數中者相當云。

植物凋萎之實際 土壤之留水力一般爲土粒之大小，性質，及土壤構造，有機物含量等所左右。又或種土壤之留水力常隨其含水量而變化。故生態學上頗期望根之吸水力（普通時測定最大吸收力即可，即測定滲透壓已足）與土壤之留水力同時測定。蓋因必如是始可明瞭植物吸收水分之實際情狀也。否則吾人單知某土壤之無效水分而即速斷爲實際之凋萎，則不免錯誤。夫土

壤之凋萎係數，既一般於濕度飽和之狀態下決定，則與野外實際起凋萎之環境當然完全不同。據吾人所知者，植物在野外起凋萎時，大抵爲太陽輻射強，空氣乾燥，風強等外圍狀態之時。而土壤之含水量尙未達其凋萎係數以前，植物已早起凋萎矣。例如喀爾德威爾（Caldwell, 1913）氏在亞利索那沙漠所測者，土壤之含水量，尙比其凋萎係數多三十乃至四十%時，而凋萎已起。研究此生態學上之重要點者，實爲李溫格斯敦（Livingston, 1915）氏，彼使用其自己發明之自動給水器（autoirrigator）而闡明此關係即根之吸水與土壤之給水，在發散尙未盛行時，能圓滑進行。但吸水一旺，則從接近根部之土壤中吸收多量水分以去，而他土壤部分之水分不及來補，故植物至於凋萎。卽此時實際土壤之含水量，尙未到有效水分之最低極限量也。實際野外植物所起之凋萎，不能與土壤之凋萎係數相一致，乃吾人所



第九圖 李溫格斯敦氏之自動給水器（一九一五年）

不可不知者。易言之，凋萎係數不過表示起凋萎之土壤含水最小限度而已。此係數之重要點，在因土壤而異其最小限。至於實際凋萎之動的現象，則非各就其環境而別為考究不可也。

凋萎 凋萎者表示植物體內之水分平衡，不在正常之狀態者也。凋萎實又為枯死之前提。故研究凋萎之實體，在植物生態學上，固為必要，但當凋萎起時尙附隨有幾多之生理學現象，而令學者注意。在今日實以凋萎為生理生態學上之研究對象而為各學者所重視。原來所謂凋萎現象者，不過植物體之外觀上所呈現之一種連續的變化，而為吾人視覺所判斷者而已。決非將植物體內之含水量變化程度，實際表示者。至欲即以此而表現水分不飽和之某一點，則更屬不可能也。

實際水分不飽和 (Wasserdefizit) 之程度，雖屬同一，而外觀上所表現之凋萎程度亦因植物之種類而不一樣。況同一植物尙有因上葉下葉而反其凋萎之外觀與實際之水分不飽和程度乎。易言之，植物體之下葉雖常比上葉在水分不飽和之狀態中，但凋萎則上葉為甚。即凋萎程度之大小，因其器官之機械的組織發達如何而定，決非水分不飽和之程度所可表現者。凋萎又每因陰葉陽葉而有之差，其故不在陰葉之發散水分較陽葉大，且實際反常較陽葉發散水分為少，但陰葉

失其全含水量之三至五%時已起凋萎，而陽葉則非失去其二十至三十%之水分後不起凋萎也。因陰葉稍失水分，則膨壓驟減，陽葉則凋萎起之甚靜緩，非進至或種程度不表現於外觀。李溫格斯敦氏所云之初頭凋萎 (incipient wilting) 亦即此過程中者。前述白里格斯氏及向慈氏研究土壤之水分含量與植物凋萎之關係，而區別為永續凋萎與一時凋萎，固曾以此為凋萎程度之一標準而進行研究者，但此二者亦不過僅指某一連續現象之二點。至於從外觀上言則當然不能有此區別。且從生態學上言，亦無強為分別此二者之必要。惟理論上應有此區分而已。即一時凋萎時，如發散一時變弱（如起霧時或夜間等）則凋萎頗容易回復而再續行植物之正常發育。永續凋萎為土壤中失去有效水分之時，故雨水或灌溉不行，則凋萎必繼續，結局至於枯死。此二段在自然界中本為一聯貫，即凋萎乃至枯死之現象為一聯貫而起，殊無二段之分也。吾人茲所欲知者，為植物體內如何保持水分之平衡狀態？又此平衡狀態被破壞時植物如何堪耐？又當此時得現如何之生理生態上現象？

欲知植物體內水分平衡 (Wasserbilanz) 之實情，須先就水分之吸收與發散而觀察其環

境要素如何影響。又當知植物體保持水分平衡以後，得行如何之調節。

水分吸收與環境要素 關於水分之吸收，而溫度之影響最著。因土壤溫度之下降，而水分吸收力變遲鈍，已早爲薩克斯 (Sachs, 1860) 氏所研究明白。其後又經多數學者間接測定原形質分離與溫度之關係，或直接使用發散計以證明溫度之顯著影響。近時施臺爾與喬更生 (Stiles and Jorgensen, 1917) 氏又檢定細胞之吸收速度與溫度之關係而見其比物理的彌散速度甚大。認此爲因溫度而起之原形質凝聚力變化所致也。

在生態學上。此因溫度下降而起之吸收力減退，頗屬重要之事。特於秋季在晝間尙保有相當氣溫而葉盛行發散作用時，每因夜間之氣溫冷卻而使接地之淺層溫度大爲低降，致吸收減少而不能補充發散。落葉之主因亦可認爲在此也。但或種植物雖冬期地溫殆近於零度，氣溫已降至零度以下，而發散猶能暢行。故就溫度與吸收之關係言，亦因植物之種類而各有顯著之特性表示，又可知矣。

其次重要之點爲泥炭地之水分吸收。辛培爾 (Schimper, 1898) 氏初爲生理的乾燥說，謂

泥炭地植物之所以成爲乾生態者在因腐植酸而起之水分吸收困難。自此說出後，多數生態學者對此問題，均注意研究。或謂爲溫度之關係，或謂爲氧素之缺乏，或謂爲有毒素之發生。近年蒙佛爾（Montfort, 1921）氏始研究知其爲因泥炭留水力所起之物理的原因。

地中或水中因氧素缺乏，或碳酸氣堆積，一般固足以阻害根之水分吸收作用，但對於或種特殊植物如柳蘭等，則無關係。此等植物雖在空氣流通極惡之處，生長亦無妨礙。此種植物之所以能生於濕地者此其一因也。

最後關於鹽生植物之水分吸收問題，亦極重要。據多數生態學者之研究，如後所述，植物根之滲透壓隨外界之滲透壓而變，但其適應能力，則因植物之種類而異。海岸砂地等處之土壤中，含鹽分之濃度，隨天候而頗有變化（普通一至六%上下），但鹽生植物之細胞液則有容易適應而變更其濃度之特性。關於海岸沙地等處之鹽分測定，從來多以砂地之乾量百分率表示鹽分，但此於生態學上無甚意義，必用其時之含水量百分率表示始可。

發散與環境要素 發散與環境之關係上最重要之問題，爲一日中發散有如何之變化。此雖

實驗的研究自古有之，而近時始將其與環境要素之關係特爲闡明。白里格思與向慈 (Briggs and Shantz, 1916) 兩氏對於此點，曾經歷十餘年間就種種植物詳細觀察研究，其結果知其發散在夜間少，隨太陽之出現於地平線而急行增加，氣溫增高而飽差漸大，則發散益多，過正午左右，已達極量，自此時以後，又漸次減少，至日沒時則急減，殆近於停止發散。

夜間之發散量一般不過僅晝間之三至五%，故實際蔑視之亦可。此點爲發散與蒸發之大相懸殊處。例如玉蜀黍之晝夜發散比不過二五對一，而蒸發比（蒸發計上）則爲二·二對一，足以見太陽輻射熱實爲發散之主動力也。此夜間不發散一點，爲植物體內得保水平衡之原因所在。在植物頗爲生理的重要之事。輻射熱既可直接使氣溫濕度起變化，則發散之能隨此而增減，誠屬當然。不過隨伴太陽輻射之光究於發散有如何之直接關係，尙多不明之點而已。與輻射熱相分開之光（即可視光線）固與物理的蒸發無關係，但於發散作用頗有生理的影響。蓋因發散作用與氣孔之開閉有密切之關係，而對此氣孔開閉上有生理的影響之光當然於發散有生理的影響及之也。從來實驗對此關係所未能明者，因此外尙有環境要素與內部要素之複雜關係故耳。據近來之

研究光於原形質膜之透過性有所影響更於幾多生理作用有所關係，則光與發散間之因果解剖，其能明瞭當亦不遠矣。

又白里格思氏等之研究結果，謂影響蒸發之風，於發散殆無影響。但此結果為水分供給充足之狀態下在實驗室所得，至在野外則與他要素相關係而起，故動搖枝葉之風的機械影響及同時熱與光所起之作用，均不可不列入考慮之中。最近塞波爾德 (Seibold, 1929) 氏關於發散與蒸發施行精密生理的實驗之結果，謂風於自氣孔之發散殆無關係。故如乾生植物樣之主行氣孔發散者，其發散量上風無影響。惟中生植物等之有幾分行表皮 (cuticle) 發散者不無多少關係。至於主為表皮發散之濕生植物，則風能支配其發散量，更不待言也。

塞氏此研究，較從前不注意「植物生活形不同，發散機構有差」之研究，可謂已進一步。茲尙有就上述白里格思等之研究結果而應加注意之點，即彼等之實驗皆常於水分供給充足之狀態下行之者是也。在自然界中，植物生育當發散盛時大抵多同時起土壤內水分之不足，因之影響於植物之吸水作用，自然起氣孔調節及凋萎等之現象，致使發散成為與環境要素有複雜之關係而

難於簡單表示。是即李溫格斯敦 (Livingston, 1915) 氏之蒸發計所以能知發散也。因此種蒸發計以表示影響發散之環境要素總和為目的，故愈能與植物之發散相一致，則其實用價值愈大。其因蒸發計而得之蒸發曲線，大體能與發散曲線相一致。僅發散量之最大者普通在正午至午後二時，而蒸發計所得之最大蒸發量在午後二時至四時，為不同而已。其不同之原因奈特 (Knight, 1917) 氏以為植物之葉特關係太陽輻射，而蒸發計則受風之影響也。

水分之平衡 如上所述，水之吸收量與發散量乃隨環境要素而變化者，且或種環境要素之影響，對此二者並不相等，因之有一方被促進而他方反被抑制者。此砂地等處之植物，所以能於夏日強日射之下生長也。又雖同環境下生育之植物，亦因種類不同而受相異之影響。不過無論何種植物，苟能生活，則任何環境之下亦必常有水分運行體內，而出水與入水之間，不能不保持一定範圍內之水分平衡 (Wasserbilanz)。如超越此平衡範圍而失却水分，則植物即當開始凋萎。更甚，則遂至於枯死也。

在植物之正常發育上，如只就有關水分者言，則水分之平衡實不能不謂為最重要。亦不必定

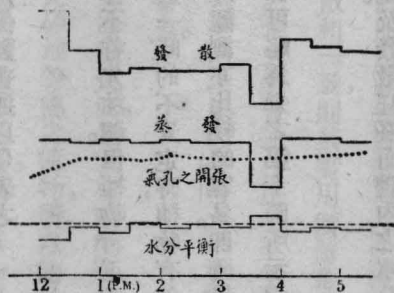
要吸收水分大，惟隨應吸收而發散亦小即可。實際陽地植物吸收與發散皆大，而陰地植物則二者皆小。又植物體內貯水組織之發達者，在或種程度內縱然發散超過吸收，亦能以體內保持之水分補充其不足量而得保生命。如仙人掌類植物之能生育於乾燥沙地者正此故也。據馬克都額爾 (MacDougal, 1910) 氏之研究，仙人掌縱數箇月不得一滴水亦不至枯死云。究環境與植物之關係之生態學，最重視此水分平衡，將發散與吸收之比命名為平衡係數，普通以 Q 表之。

$$Q = \frac{T}{A}$$

此 Q 在何種時候比一大，而使植物成爲不安定狀態，吾人不可不首先注視。但植物行正常發育時，亦未必一日二十四時間內皆不能有 Q 小於一時，不過只限於一時的不安定時，植物有即行回復，保持水分平衡之可能而已。關於此水分平衡關係，如作實驗的觀測，亦比較的容易。即發散量以重量測知，更以蒸發計測定吸收量，則各小時間內之平衡關係，即可略爲知之。第十圖所示之例，即奈特 (Knight, 1917) 氏在實驗室所測定者也。

即將植物保持一定之狀態時，則蒸發與氣孔之開張殆無變化。及發散旺盛而體內之水分平

衡成爲負數之後，則發散始應此而減少。但自午後三時起人工的作成蒸發減少約四十%之狀態，則發散亦同時減少。是時吸收優於發散，故植物體內之水分平衡又從負數以成爲正數，於是發散又因而漸次增加。即表示發散爲應體內水分之變化者之一種重要事實也。但此種實驗，爲用切枝而行者，若自然生長於土壤中之植物，則狀態不無多少差異（例如羅夫特費爾氏 Lottfeld 氏切株則氣孔立閉）。關於此點，著者以爲李溫格斯敦氏使用其自己發明之自動給水器，直接就土壤中栽植之植物而實測其水分平衡關係，頗有意義。雖李氏之實驗，應有將自給水器經土壤而達根之流速，即土壤之抵抗，加以考慮之必要，但表示大體之水平衡關係，亦無須顧慮至此。據李氏實驗之結果，則知在午前中葉表現最大發散量時，因自根之水分吸收，不隨應此而增加，故植物體內之水分關係，暫時之間爲負數。午後葉即凋萎。但至夜間則發散停止，吸收仍持續，故體內已成爲負數之水量又復回復。至次晨爲止，



第十圖 植物體內之水分平衡關係

植物體在膨壓之狀態中也。

要之無論奈特或李溫格斯敦之實驗，皆表示植物體內不斷有水分平衡之顯著的變動，并因此變動而吸收與發散皆有變化者。又體內水分平衡之狀態，亦可直接測定植物體內之水分含量而知。在自然之狀態時，測量植物體內水分關係之方法，似以直接測定葉內含水量之變化為最能正確表示體內水分之不飽和 Wasserdefizit 者。此種實驗所得之結果，大體能與奈李等之實驗結果相一致。即早晨吸收勝於發散時之狀態，植物體內常為膨壓之狀態。隨發散進行，始致水分之不足。至午後而葉內之含水量則達極小也。據李溫格斯敦氏在亞利索那沙漠地方就種種植物所研究之成績，葉內水分之增減，實有一日中達全含水量之三十%者。暑日較涼日增減尤甚。此增減之程度大因植物之種類而異。一般革質之乾生葉，變動甚少。有貯水組織之多肉葉則最大也。

氣孔之作用 植物體內，於發散與吸收之間，自有調節作用，以常保水分平衡於一定範圍，已如上述。但當發散時氣孔有如何之作用，知之甚為必要。

夫蒸發與發散之根本差異，在一為純然之物理的現象，一為植物之生理的作用。凡植物之生

活作用，皆爲水之存在所起。如認此重要之水分爲因發散而失去者，則爲其主要門戶之氣孔開閉與發散量之關係如何？又氣孔能調節發散與否，當然爲首先提出之問題。

氣孔閉則發散量減，此爲自古以不甚完全之實驗的方法證明者，且又爲多數學者所深信。然果如所說，氣孔爲調節植物體之水分發散者，則與此發散量相關係之外界要素（濕度，溫度，風等），或大或小，或強或弱，實於氣孔之開閉運動上直接有所影響，不能不與以證明。但據種種之事實，似未便與以承認。例如洛伊德（Lloyd, 1908）氏就沙漠植物而詳細研究一日中氣孔之開閉運動，則其結果見氣孔之開閉與水分之發散量，不相一致。即氣孔之最大開孔在最大發散量後約二時間，至午後而氣孔殆全閉之後，發散猶然繼續，且有時當氣孔閉時發散量反大增加。又將葉急遽曝諸明暗處所，氣孔尙未起開閉運動，而發散量已顯著的變化，亦爲事實。理論上照達爾敦氏式從氣孔之大小以計算所應彌散之蒸氣量者，與實際之發散量相比則大有出入。於是洛氏決定發散與氣孔之開閉無關係，而爲他重要要素所左右者云。自洛氏此說出，而歐洲方面有冷納爾（Renner, 1915）等學者之反對，謂發散爲種種之內外要素所左右，故不必與氣孔之大小常相一

致。如單以此點事實，即斷定爲氣孔全然不調節水分之發散，尙嫌過早。但在美國則有爲斯學重鎮之李溫格斯敦氏於一九一二年以他種實驗根據支持洛氏之學說。是以氣孔無關發散作用之思想，在美國則普遍有之也。李氏特就水分供給不充分之亞利索那沙漠生長各植物而詳細研究其如何調節水之發散以適應生長者。彼以爲能用何種形式作數量的表現植物調節發散之狀況。其結果遂案出比較發散量 (relative transpiration) 之表示法。即將一定時間從單位面積之葉面所發散之量 (T)，與從蒸發計之單位面積所同時蒸發之量 (E) 相比較，

$$r.t. = T/E$$

此價實所以表示植物因生理作用而起之發散者。易言之，此乃認作葉調節水分發散狀況之反映，(即如無調節，則 T/E 之價應爲常數) 者。但因蒸發計而起之蒸發與因葉而起之發散，對於外圍要素 (特於熱與風) 各自不同，其謂應爲常數之結論，非屬正當，自爲明顯。不過李氏以此表示法，一方比較種種植物之發散量，一方更就各植物以比較其發散量之極大值與極小值。而名之曰調節係數。各植物對於沙漠地之適應能力曾以此示之。又一日間之發散量，午前中大，午後則比蒸發

量早爲減少，故比較發散量在午前中爲極量，在午後則急成爲僅小值。李氏以爲發散在午後被調節。又比較發散量晝間有極大，而夜間則起極小，實因夜間殆無發散。但李氏則認此樣植物之調節，非因氣孔而起者，乃因發散旺盛之結果，而氣腔 (Luttraum) 之水蒸氣成爲不飽和，於彌散上起有變化所致。又此時葉肉之細胞，失却水分，自然增高其滲透壓，氣孔開放如故，發散已自爲顯著的減少，內部的細胞之膨壓亦在減少之狀態，唯葉尚在未呈凋萎之程度者。李氏名此時爲初頭凋萎 (incipient wilting) 認此爲發散調節上主要之作用 (Livingston, 1912) 云。其後栗禮夫 (Shreve, 1917) 氏等亦就沙漠植物研究，見夏日發散盛時，氣孔雖至午後亦尙開放。遂因此事實而贊成李氏之說。至羅夫特費爾 (Löffel, 1921) 氏精細研究氣孔開閉與外圍要素之關係，始對於此問題，有所解決。彼曾就數多植物，通晝夜以觀察氣孔之開閉運動，知其有次之三型。

- 一、在普通狀態時，夜間閉孔，晝間開孔，其開閉程度與時間，則隨大氣之濕度，溫度，土壤水分等而有差異。水分不足，則開孔之時間僅限於午前，屬此者主爲穀類之植物。

- 二、環境如好適，則氣孔全晝間開放，僅夜間關閉。如狀況不良，則氣孔僅於晝日之中間開放。

如更不適時，則氣孔關閉之時間更益加長，至夜間開放。特於乾旱之時，全與平常相反而晝間閉僅夜間開而已。凡葉薄之中生植物屬此。如向日葵，珍珠草，豌豆，苜蓿等是也。

三、環境好適，特於土壤水分多時，氣孔通晝夜開放，惟發散盛時一時的閉之而已。如土壤乾旱則氣孔終日鎖閉而成爲半凋萎狀況。至此種時候，則夜間全開放也。凡葉稍厚之植物屬此。如馬鈴薯，鬱金香，白菜等是。

要之，氣孔之開閉，因植物之種類而大有變異者。環境要素之光與土壤內水分供給如何，爲氣孔開閉之決定的條件也甚明。

由羅氏之實驗結果觀之，則知氣孔當十分開放時不得調節發散，而在稍稍鎖閉之狀態時，則頗有此作用。因氣孔十分開時，發散隨葉肉細胞之含水量如何而變，不能爲氣孔所調節。即李溫格斯敦氏之所謂初頭凋萎者於發散調節上，乃有重要意義。易言之，氣孔十分開放時，發散之多寡，全爲環境要素所支配也。

氣孔之生態的意義 氣孔關於發散有如是重要調節作用之事實，誠如上述矣。但謂氣孔之

作用僅在乎此，自非正論。夏日光強發散盛時氣孔開，而發散殆無之夜間則氣孔閉，此究屬何種意義？原來同化作用與發散作用所受氣孔開閉之利益，完全相反。此二作用俱經同一門戶之氣孔而行，頗有趣味。氣孔在如何環境之下，對於兩作用如何行調節，此為生態學上重要之問題。在今日雖尚未將此複雜關係，完全研究明白，但氣孔閉時發散方面較瓦斯交換尤早減少，及上述沙漠植物一般以氣孔開放原狀居強日光下自動的抑制發散而起初頭凋萎，凡此種種，皆表示氣孔之微妙作用者也。又如格拉德曼(Gradmann, 1923)氏所云因氣孔而起之發散，對於風不受大影響，故得於比較的開孔狀態，不見顯著的發散，而能充分行瓦斯交換，亦足以見氣孔之妙用也。

與此相關聯而稱爲有趣之事實者，爲沙漠地方生長之仙人掌類所起之同化作用。此不與普通綠色植物之同化作用相同，即不於夜間呼吸將有機物養化爲碳酸氣，僅養化爲有機酸之形而止。至次之晝間，始由有機酸更變爲碳酸氣，此碳酸不排出於體外，以其原狀再用爲同化作用之材料。此種植物如此在晝間不開放氣孔而得行同化作用，故不犯因氣孔開放而起發散過多之危險，於適生沙漠之環境上頗相宜也。

以上主爲就發散旺盛之陽地植物而述之者，至在比較發散量少之陰地植物，應當如何，亦不可不一言。大凡陰地植物，多爲氣孔常閉，或僅微開者，與其謂於發散作用有關，毋寧謂爲於同化作用有關也。

由上所述，則知氣孔之開閉，於同化作用及發散作用上有重要之關係，而且受外圍要素之影響甚著，在生態學上極爲有興味之事項。近時從各方面以研究此氣孔開閉問題者似逐漸加多矣。

氣孔開閉運動與外圍要素 氣孔之開閉，由光而起，此爲已知之事實。但對此現象之說明，從來僅謂爲由於葉綠體內生成有使滲透壓起變化之物質。而此時之酵素活動與光之關係，能否如此簡單說明，似不無疑問。雖光要素之作用，亦不敢謂爲第一作用，而爲隨光之熱，對於葉之含水量上所起影響之二次的作用。又氣孔感光之明暗而起開閉運動時，其運動之起，亦決非瞬時者。凡氣孔開閉時，孔邊細胞內澱粉之變化，得於種種之外圍狀況下起之，已經諸學者之觀察或實驗所證明。例如摩禮錫 (Molisch, 1921) 氏之報告，謂夜間發散盛時，孔邊細胞內有糖分增加。龍德果爾 (Lundegård, 1914) 氏實驗原形質分離時亦曾見與此同樣之事實。其解釋皆以爲原因於細胞

失水所致。法柏爾 (Faber, 1915) 氏之觀察熱帶雨量林內，夜間澱粉不從孔邊細胞消失，亦可視作同一原因。近時伊爾井 (Ijima, 1922) 氏與威柏爾 (Weber, 1923) 氏各獨立實驗而證明或種鹽類（特於 Na_2K 等陽離子，醋酸等陰離子）入孔邊細胞內時，氣孔爲之開放。此亦當認爲原因於澱粉之加水分解。

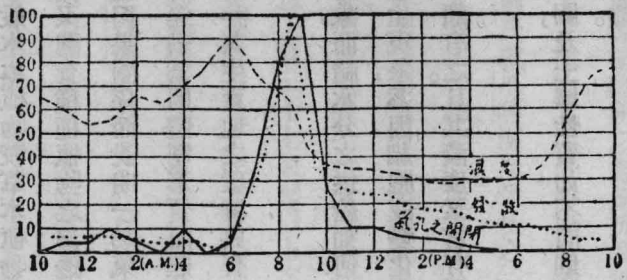
溫度亦於氣孔之開閉運動上有補助的作用，但達某一定限度（四十度前後）以上，則氣孔急遽張開而遂至於不閉，此或者爲因熱而促進酵素之活動，使滲透壓增高所致耶。

濕度之關係氣孔開閉，殆與光之作用同樣顯著。其對外圍要素與氣孔開閉之關係而最詳細研究者爲上述之羅夫特費爾氏。所得成績記入第十一圖。茲轉載之於次：

觀此則氣孔之開閉一日間有如何之變化，又與大氣之濕度有如何之關係，可以知矣。此圖之最堪注意者，發散能與氣孔之開閉相一致。又土壤內濕度低時，特別能左右氣孔開閉之事實，亦足以表示與植物體或葉內水之運動作用有關係者。但其原因，殆與氣孔在未閉前何以發散起一時的增加，同爲今日所未能十分說明者也。

近時就氣孔開閉問題而實驗的闡明幾多重要事實之施托爾費爾特 (Stalfelt, 1927) 氏報告謂大抵之植物氣孔，在午前中開，午後即閉，其間有一種週期的運動。而著者之實驗室，鈴木氏亦曾就蠶豆之葉於定溫室內一定濕度及光度之下，精細觀察氣孔之開閉運動，其結果發見氣孔在或種程度內而與外圍要素無關係的作週期的運動之事實。又威柏爾氏照羅夫特費爾氏從性質上分各植物氣孔為三型之法，而大體分為晴天型與曇天型，仍然對於外圍要素之變化而別有表示開閉運動之二類云。

與此等相關聯而必須注意者，一九一二年摩禮錫氏就三十八種植物而調查其凋萎與氣孔之閉鎖，所得結果，有十五種植物雖葉至殆近乾燥之狀態而氣孔猶不閉。布爾格爾史泰因



第十一圖 氣孔開閉與發散及濕度之關係

(Burgerstein, 1914) 氏更就此事實而反復實驗，見凋萎之際，一般木本植物較草本植物氣孔閉者多。近時柏拉戈威真斯基 (Blagowestschenski, 1928) 氏又調查種種植物之滲透壓，而主張如滲透壓者寧可認為植物之體制形質。凡欲單以外圍要素之因果關係而說明一切氣孔之開閉運動者，實已為一種錯誤。吾人至少亦當認一部分之氣孔開閉運動為因體制形質而起之運動。須以此為前提，然後進而研究此等運動調節發散有如何之不同，并其生育地之環境與有特殊體制形質之植物間有如何之關係。

植物既如是為或因內部的調節，或因氣孔之調節，或因凋萎現象，而隨水分之供給如何以調節發散，務保持體內水分之平衡而適應生存者矣，但尚有其他之適生現象，為因細胞液變化而起之吸收作用調節。如上所述，自然界中土壤內水分之鹽類濃度高者頗有之，且其濃度又常有變化者也。

滲透壓之變化 根之吸收力與根毛及表皮細胞之滲透壓有關，及土壤性質如不同則其留水力亦異，并同一土壤亦因含水量之變化而變異其留水力，皆已前述。

夫植物之適生於其地，如爲僅關於水分者，則吾人不能不注意此等植物所以能反抗其地土壤之留水力而從其中吸收必要水分以保持水分平衡之道。凡地球上之植物，其生於海岸及沙漠者一般能伸根於濃稠之土壤水中。最著之例，厥惟一九一二年法柏爾氏就爪哇海岸生長之一種海茄藤所觀察之成績。凡有此樹之處，長潮時爲含八至十二%鹽類之海水所浸，其樹葉呈現一六三·二氣壓之滲透壓，其樹根則呈現九十六氣壓之滲透壓云。一般言之，海岸植物之滲透壓高，乃既知之事實。又就沙漠植物言，亦有費挺 (Fitting, 1911) 氏之名研究。據彼就薩哈拉沙漠植物研究之成績，四十六種岩地生植物之中，有二十一%爲滲透壓百氣壓以上者；三十七氣壓以上之滲透壓者佔三十二%；其與普通中生植物相近而爲十六乃至二十四氣壓者不過十一%而已（此等皆就葉而測定者，至於根之滲透壓，則當較此數爲低）。又同一植物亦隨所生長場所之乾濕而大異其滲透壓，此乃表示隨土壤濕度如何而有變異者。特於最近施托克爾 (Stocker, 1930) 氏就匈牙利之鹼土乾燥原所測驗者爲最顯然。即其地之某處土壤吸水力呈示四十氣壓者，一到雨後則降下至七氣壓。其處生長之植物滲透壓，亦能隨應而變化云。伊爾井氏於一九二三年更證明

同一植物栽培於砂地與壤土時其滲透壓現兩不相同之事實。其他類似之實驗，在鹽生植物尚有特別顯著之例證也。要之，隨滲透壓之變化而能適生於其地方環境之能力，亦因植物之種類而有異也明矣。

最後舉烏爾思勃隆 (Ursprung, 1912) 氏就根吸水力之適應而實驗者之一例言之，將在木屑中發芽之蠶豆根所具之吸水力檢之，初為一·一氣壓，次將其放入水中，則早者一晝夜後吸水力已變為零。又放入蔗糖液 ○·○二克分子 (○·五氣壓) 中，則根之吸水力於翌日即成爲 ○·五氣壓。唯放入 ○·○四克分子之蔗糖液中者不變原來之一·一氣壓而已。其別以更濃之蔗糖液實驗者，結果頗為複雜。放入 ○·二克分子 (五·三氣壓) 之液中者根之吸收部細胞皆死，別於二三日內生出新吸收部。此新生吸收部之細胞至五日後則呈現吸水力五·七氣壓云。由其實驗觀之，則根之吸收力非明示隨外圍液之滲透壓而變化者乎。而於外圍液有不適時，則別生出適於其液之新生吸收部，尤為有趣。如是隨應各地土壤水之相異高滲透壓而植物之細胞滲透壓亦高，及隨應土壤之留水力增高而植物之根細胞吸水力亦增上，皆為植物隨應外圍狀況而圖

適生之好例也。

簡言之，植物一方變更吸收力而自根吸收水分，他方又因氣孔之調節或起凋萎以制限水分之自葉發散，如是常將體內之水分關係保持一定之平衡範圍，俾得適生於其生育之環境者也。

乾生植物論 關於乾生植物之性質及界說，近隨實驗生態學之發展，而頗有議論。所謂乾生

植物者原為與中生植物及濕生植物相對之名辭。自為關於其生育地者，如蕭 (Shouy, 1922)

氏所說，凡生於砂地岩礫地及其他水供給不充分之乾燥地者，不問其植物之形態構造如何，均可包括於乾生植物之中。但從生長乾燥地而不需多量水分之意義，轉而至指具有不失水分之特殊構造形態者為乾生植物，則辭意即欠明瞭。蓋因今日之研究結果，凡生育於乾地之植物未必皆呈現乾生態 (Xeromorphie) 之形態構造。而呈現乾生態之植物又未必盡限於生長乾地者也。又就生理作用言之，所謂乾生植物者，亦未必水分之發散比他種植物少。詳言之，凡乾地生長之植物一般具有特別之形態構造而能適生於其特殊環境之下，其事實不惟不能否認，而在同一樹內亦有乾地 (陽地) 濕地 (陰地) 生長之葉構造顯著之差。又實驗的將或種植物移植於乾燥地，

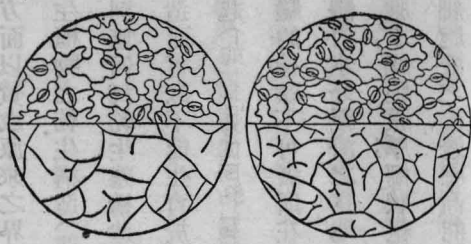
亦可證明其一部之形態構造有所變化。不過凡此特殊構造形態，皆可認為與生育地水分供給不充分之事實相合，至能解釋為制限水分之發散者與否，在今日則議論頗不一致也。

辛培爾 (Schimper, 1898) 氏所下乾生植物之界說，謂乾生植物者生於乾燥地能制限水分發散作用之植物也。但彼之所謂乾燥，亦為廣義。生理的乾燥 (physiologische Trockenheit) 亦包含之。且彼意特殊之形態構造，於制限水分之發散作用上頗與有力。至最近時期止，對此界說，尚無懷疑者。但據近來多數生態學者實驗之結果，或種乾生植物之發散量，反比中生植物者為大 (如 Maximov, Kamerling, Huber, Storer, Montfort 等之實驗)。至於從來所謂之乾燥植物中凡生於砂地及岩石上而具有多肉植物 (Sukkulente) 樣貯水組織者，似已認為有分別考慮之必要矣。

多肉植物不獨形態特殊，而生理上之性質亦不相同。其具有制限發散之構造一點，頗與辛培爾氏之界說相合。除此多肉植物外，其餘乾生植物雖皆為陽地之乾燥地生育之植物，但發散作用則不必定比中生植物小，因之所謂特殊形態構造者，自不能認為制限發散之物也。於是施托克爾

氏主張仍將乾生植物之界說反諸蕭氏之原定，而置特殊形態構造於不問，單云適於其水分供給不充分之生育地即可。

冷納爾 (Renner, 1915) 氏定乾生植物為得於水分供給不充分之下生長之植物者，其原
 因亦在此。胡柏爾 (Huber, 1924) 氏等更注重能耐乾燥一點
 以下界說，而馬克思摩夫 (Maximov, 1923) 氏則直主張耐
 乾性 (Dürresitanz) 植物即為乾生植物，是對於認定乾生
 植物之特性一點，在各學者尚多異見，甚為顯然。不過今日之生
 態學者間，對於辛培爾氏所重視之水分發散少，主張應當修正，
 似意見完全一致。但在生理學者中則未嘗無論理的是認辛培
 爾氏之界說者也。例如白涅克與岳思圖 (Benecke und Jost,
 1924) 二氏所下之界說即是。其說曰，乾生植物為實際發散少
 之乾地植物。此種界說，已將辛培爾氏之界說，稍加縮小，不問形



第十二圖 因土壤水分之供給如何而蠶
 豆葉所起之構造變化
 上半表示氣孔 下半表示葉脈

態構造。亦有如塞波爾德 (Seibold, Maxim 氏者，從發散之理論方面，以贊成原來之界說者矣。

要之乾生植物之發散作用，經實驗的測定之後，從來所謂乾生植物之乾生構造（即乾生態）有何作用者，已漸次變為渾沌。一方有如亞爾德米西亞類植物等，別無何種乾生態構造而明明能適生於乾燥地，他方又有如針葉樹及濕地植物等，雖有乾生態構造而實際不能生育於乾燥地。即乾生態不能與乾生植物相提並論，應分別視之之議論，已次第興起（如 Kamerling, 1914; Montfort, 1918）。於是而主張乾生植物之形態構造及生理，非新加實驗的檢驗不可者所在有之矣。例如馬克思摩夫 (Maximov, 1916) 氏及其門弟子等特從植物體內水分經濟之見地以廣研究乾生植物之性質及作用。其結果，謂乾生植物構造上之特性，為細胞小，細胞膜厚，柵狀組織發達，葉脈多，氣孔數亦多。又生理上之特性，為同化作用與發散作用皆大，細胞液之滲透壓高，能耐凋萎云。凡此等形態及生理上之特性，皆隨環境之影響而變化者。即主因太陽射強而葉肉之幼細胞內水不能飽和，故細胞不能增大，細胞膜遂寬而厚，葉脈發育，氣孔增多。又因葉綠體之位置變化而柵狀組織增加，其結果致發散作用與同化作用俱增。細胞之水分減少而滲透壓增高，因凋萎而

原形質之抵抗增加。諸如此類，對於形態與作用間之關係，亦得於或種程度內說明之矣。又謂凋萎者原爲因水平衡破裂而起，未必一定關係土壤水分之多寡。凡根之發育不良，或導水管之發達如何，均可爲起凋萎之原因。馬氏等之此等研究結果及議論，誠大可翫味者也。

要之，對乾生植物而從其生育地以下界說者，現以次第注重其形態構造與生理的作用間之脈絡特性矣。更因實驗的研究之結果，而漸次多主張乾生態不必定爲乾生植物（陽地植物）之特性。一般指爲乾生植物者，爲其全生活作用上有能耐因乾燥而起之凋萎之性質者也。如顧烈布納爾（Graebner, 1930）氏者，當最近改出瓦爾敏氏著生態學書第四版時，特於乾生植物之界說中，追加有能耐乾燥者一項。觀此則乾生植物之界說，在今日之學界上推移如何，可見一斑矣。

參考文獻

關於第一第二兩章之主要參考文獻如次：

- Humbolt, A. v.: Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. (1806).
de Candolle, A.: Geographie botanique raisonnée. (1855).
Griesebach, A.: Die Vegetation der Erde. (1872).
Rannkiär, C.: Übersetzung von G. Tobler, Beih. z. bot. Zentrabl, 27 (1910).
du Rietz, E.: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. (1921).
Schröter, C.: Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. (1923).
Geiger, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht (1927).
Kraus, G.: Boden und Klima auf kleinstem Raum. (1911).

Fitting, H.: Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. (1922)

Fitting, H.: Die ökologische Morphologie der Pflanzen. (1926).

Mitscherlich, A.: Bodenkunde. 3 Aufl. (1920).

Ramann, E.: Bodenkunde. (1911).

Stocker, O.: Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald- und Heidepflanzen. Ber.

d. d. bot. Ges., 4 (1923).

Walter, H.: Verdunstungen auf kleinstem Raumen in verschiedenen Pfl.-gesellschaften. Jahrb.

f. w. Bot., 63 (1928).

Hann, von J.: Lehrb. d. Meteorologie. 2 Aufl. (1926).

Köppen, W.: Klimate der Erde. (1923).

關於第三章(光)及第四章(熱)之主要參考文獻如左:

- Blackman, F. F., u. Matthaei, G. L. C.: Experimental researches in vegetative assimilation and respiration. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B. 76 (1905).
- Dorno, C.: Physik der Sonnen- und Himmelsstrahlung. (1919).
- Garner, W. W., and Allard, H. A.: Effect of the Relative Length of Day and Night and other Factors of the environment on Growth and Reproduction in Plants. Journ. Agr. Res., 18 (1920).
- Harder, R.: Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes bei Gaswechsel der Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges., 41 (1923).
- Harder, R.: Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspezies. Jahrb. f. w. Bot., 64 (1924).
- Lundegårdh, H.: Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Bioch. Zeits. 154 (1924).
- Lundegårdh, H.: Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. (1924).

Popp, A. W.: A Physiological Study of the Effect of Light of various Ranges of Wave Length on the Growth of Plants. Amer. Journ. Bot. 13 (1926).

Shirley: Influence of Light Intensity and Light Quality upon the Growth of Plants. Amer. Journ. Bot., 16 (1929).

Shull, C. A.: Reflection of Light from the Surface of Leaves. Bot. Gaz., 87 (1929).

Wiesner, J.: Der Lichtgenuss der Pflanzen. (1907).

關於第五章（水）之主要參考文獻如次：

Bachmann, Fr.: Über die Beziehungen zwischen dem Wassergehalte des Bodens und seinem Wasserdampfdrucke Planta, 4 (1927).

Briggs, L. J., and Shantz, H. L.: The Wilting Coefficient and its Indirect Determination. U. S. Dept. Agr., Bur. Pl. Ind. Bull., 230 (1912).

Gradmann, H.: Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des

- Pflanzenwachstums. Jahrb. f. w. Bot., 69 (1928).
- Littig, H.: Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeits. f. w. Bot., 3 (1911).
- Huber, B.: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanzen. Jahrb. f. w. Bot., 64 (1924).
- Ijin, 影響 des Welkens auf die Atmung der Pflanzen. Flora, 116 (1923).
- Knight, R. C.: Relative Transpiration as a Measure of the Intrinsic Transpiring Power of the Plant. Ann. Bot., 31 (1917).
- Livingston, B. E., and Hawkins, L. A.: The Water Relation between Plants and Soil. Carnegie Inst., Washington, Publ., 204 (1915).
- Lloyd, F. E.: The Physiology of Stomata. Ibid., 82 (1908).
- Lottfield, T. V.: The Behaviour of Stomata. Ibid., 314 (1921).
- Maximow, N. A.: Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürre-resistenz der

- Xerophyten. Jahrb. f. w. Bot., 62 (1923).
- Maximow, N. A.: The Plant in Relation to Water. (1928).
- Montfort, C.: Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Zeits. f. Bot., 14 (1922).
- Seybold, A.: Die physikalische Komponente der Pflanzentranspiration. (1929).
- Stocker, O.: Über die Messung von Bodensaugkräften und ihrem Verhältnis zu den Wurzel-
augkräften. Zeits. f. Bot., 23 (1930).
- Ursprung, A., und Blum, G.: Einige Resultate der neuesten Saugkraftstudien. Flora, 118/119
(1925).
- Walter, H.: Die Anpassung der Pflanzen an Wassermangel. (1926).