

植物生理學

蔣 芸 生 著
鄭 廣 華



大學教本
植物生理學

蔣芸生著
鄭廣華

新農叢書

新農企業股份有限公司出版

植物生理學

著 作

權 證

編 著 者 蔣 芸 生 鄭 廣 華

發行委員會 鄭曼倩 余松烈 邵霖生
高順濤 林子琦

發 行 所 上海虎丘路14號41A室
新農企業股份有限公司

印 刷 者 上海微寧路717弄12號
新農企業股份有限公司
印 部

定 價 三·五折實單位

中華民國三十八年八月出版

自序

自序

原植物生理學一科，為農業植物學之最基本科學，其目的在企圖以簡單之理化原則解釋繁複之生活現象，俾能澈底明瞭左右植物生活之因子，使進而得以人為控制植物之生長者。故作物栽培技術之改進莫不惟此是賴，其與農業關係之切蓋可知矣。目下農業上之重要改進，如生長素之利用，花期之調節，生長促短法之實施，以及最近蘇聯學者所創菌環境改變而育成新品種之方法，均無一而非植物生理學之引申與應用也。故植物生理學一科，習純粹植物學者固屬必修，而隸於應用植物學之農業尤不可不三注意焉。顧國內坊間一般作物學書籍每多善本，而獨對此最基本之科學則尚乏專書，殊堪驚訝。良以植物生理學範圍甚廣，關係至切，而研究者尤多，以此近年來進步頗速，大有一日千里之勢，學理實用，日新月異，每有今日之定論明日即成陳說者，因之欲編纂一較完善而新穎之專書實非易事。編者等雖早具此心，然終遲遲未敢率爾操觚，亦以此也。近受友好敦促，以為如此重要科目，豈容久懸虛席，雖未能盡如理想，終亦可聊勝於無，藉拋磚以引玉，猶登高之自卑，此正治學者之責職也。編者然之，爰本昔時講稿，幾經修改，補以新說，乃成是冊。惟以近年來海運時阻，參攷資料極難獲得，編者等更因種種關係而未能廣為搜集，想必多掛一漏百之譏，且以匆促修改，乖誤亦所難免。尚希海內方家，惠予指正，俾得於再版時詳加增訂，則不但編者等之幸，諒亦讀者所企盼者也。

編者等原習農學，故本書中對於有關農學應用各項敘述較詳，尤以生長生殖二章，為作物栽培之目的，關係更切，故比例上似較一般植物生理學書為多，是非得失，亦希惠示高見。

Maximov 氏所著 *Textbook of Plant Physiology* 一書，材料豐富而切於實用，頗適於作農學院教本，本書取材於此者特多，惟次第多有變更，使系統更為分明。不敢忘源，特此附及。

編者 1949 年 7 月序於上海

目 次

植物生理學目次

緒 論(1)

- 一、植物生理學之定義目的及範圍(1) 二、植物生理學在植物學中之地位(1)
三、植物生理學與其他科學之關係(2) 四、植物生理學之應用(3)

第一編 營 養(5)

第一章 水與植物.....	6
一、水與植物之關係.....	6
1. 水之重要性(6), 2. 植物體之水分含量(6), 3. 水分吸收之器官(7), 4. 土中水分之吸收(9)	
二、水分吸收之原理.....	10
I. 擴散與滲透 1. 擴散與滲透之意義(10), 2. 滲透作用之發現(11), 3. Pfeffer 氏之功績(11), 4. 溶液之滲透壓(14), 5. 等滲透係數(14), 6. 滲透壓之測定(14), 7. 滲透作用之原理(16)	
II. 浸潤作用 1. 浸潤作用之定義(17), 2. 毛細管現象(17), 3. 溶液現象(18), 4. 浸潤作用(18)	
三、水之上昇或轉移.....	19
1. 水之上昇之途徑(19), 2. 根毛中水分如何移入葉中(19)	
四、水分之消失.....	26
I. 蒸散作用 1. 蒸散作用之定義(26), 2. 蒸散作用在生理上之意義(27), 3. 蒸散作用之測定(27), 4. 植物之蒸散量(30), 5. 蒸散之器官(32), 6. 影響蒸散作用之因子(35), 7. 植物體中水分之平衡(38)	
II. 溢泌.....	39
III. 點泌.....	39
第二章 植物之養分及其吸收.....	40
一、植物體之組成.....	40
二、灰分之分析.....	40
三、植物之必要元素.....	42
四、植物之人工培養.....	42

目 次

1. 培養液之配合(42), 2. 培養之步驟(44), 3. 植物人工培養時之注意事項(45)	
五、各種要素對於植物之功用	47
六、鹽類之毒作用及相殺作用	49
1. 毒作用(49), 2. 相殺作用(50)	
七、植物對於各種物質之吸收情形	53
1. 原形質膜之異透性(53), 2. 物質吸收之比例(54), 3. 物質吸收之狀態(56)	
第三章 同化作用	58
I. 碳素同化作用——光合作用	58
一、光合作用之重要	58
二、光合作用之發現	59
三、光合作用之實驗	61
1. 乾燥量之增加(61), 2. 二氧化碳之分解及氧氣之放散(62), 3. 二氧化碳之必要(62), 4. 葉綠素之必要(63), 5. 日光之必要(64)	
四、影響光合作用之因子	64
1. 葉綠素與光合作用(66), 2. 二氧化碳與光合作用(74), 3. 光與光合作用(80), 4. 溫度與光合作用(86), 5. 影響光合作用之其他因子(87), 6. 結論(88)	
五、光合作用之過程	88
1. Von Baeyer 氏蟻醛說(88), 2. Stoklasa 氏說(91), 3. Willstätter 及 Stoll 氏說(91), 4. 柴田桂太氏說(92), 6. Baly 氏說(93)	
II. 氮素同化作用	93
一、氮素同化作用之重要	93
二、植物需用氮素之來源	94
1. 高等植物氮之給源(94), 2. 固氮細菌(95)	
三、土中氮素之變化	97
1. 氨化作用(97), 2. 硝化作用(97), 3. 硝酸還原作用(98)	
四、氮之吸收與同化	98
五、氮之循環	99
III. 同化作用之生成物	100

目 次

一、碳水化物	100
1. 單糖類(101), 2. 雙糖類(101), 3. 三糖類及四糖類(102), 4. 多糖類(102)	
二、脂肪及類脂體	104
1. 脂肪(104) 2. 蠟質(105), 類脂體(106)	
三、蛋白質	106
1. 蛋白質對於植物之關係(106), 2. 蛋白質之性質(106), 3. 蛋白質之分類(108), 4. 蛋白質之功用(108)	
四、其他產物	108
1. 配糖體(108), 2. 有機酸(108), 3. 氮素鹽基(108), 4. 芳香族酚醇羧酸(109), 5. 香精與樹脂(109), 6. 單寧(110), 7. 色素(110), 酵素維他命及內分泌(110)	
第四章 植物體內物質之轉移與貯藏	111
一、植物之轉移	111
1. 物質轉移之重要(111), 2. 物質轉移之途徑(111), 3. 植物體中有機物轉移之情形(115), 4. 植物體中養分轉移之時期(116)	
二、養料之貯藏	117
1. 養料貯藏之重要(117), 2. 養料聚積之時期(118), 3. 貯藏養料之器官(118), 4. 植物體內之貯藏物質(119)	
第五章 異化作用	120
I. 酵素	120
一、酵素之定義及其重要	120
二、酵素之種類	121
三、酵素之性質	122
四、酵素之作用	123
II. 消化作用	124
一、消化作用之意義及其重要	124
二、消化作用之種類	124
三、各種物質之消化	125
1. 碳水化物之消化(125), 2. 配糖體之消化(125), 3. 脂肪之消化(126), 4. 蛋白質之消化(126)	

III. 呼吸作用.....	127
一、概說.....	127
1.呼吸作用之意義(127), 2.呼吸作用之重要(128), 3.呼吸作用之種類(128), 4.醱酵作用(128)	
二、正常呼吸作用.....	129
1.呼吸作用之測定(129), 2.隨呼吸作用而起之現象(130), 3.呼吸作用中消耗之物質(132), 4.呼吸率(133), 5.影響呼吸作用之因子(134), 6.呼吸作用之化學過程(138), 7.有關呼吸作用之酵素(141)	
三、分解呼吸及醱酵作用.....	141
1.分解呼吸之意義(141), 2.分解呼吸之缺點(142), 3.有關分解呼吸之酵素(143), 4.分解呼吸之化學變化(144), 5.其他醱酵作用(145)	
第二編 生長與運動(147)	
第六章 植物之生長.....	148
一、生長之意義.....	148
二、植物生長之測定.....	148
三、植物生長之情形.....	149
1.細胞之生長(150), 2.器官之生長(150), 3.生長區域(151), 4.植物之生長週期(152), 5.植物各部生長之相關(152), 6.植物之極性(153)	
四、影響植物生長之因子.....	154
I. 內在因子 1.遺傳性質(154), 2.年齡與生活力(154), 3.細胞中之膨壓(154), 4.聚積之養分(154), 5.內分泌(155)	
II. 外在因子 1.溫度(155), 2.光(157), 3.水分(160), 4.創傷(161), 5.電(162), 6.化學物質(164), 7.物理刺激(167), 8.植物間之相互關係(169)	
五、內分泌與生長之關係.....	171
I. 生長素 1.生長素之發現(171), 2.生長素之性質(173), 3.生長素之提取及其測定(174), 4.生長素對於植物生長之關係(175), 5.生長素之利用(177)	
II. 維他命及其他.....	183
六、植物之休眠.....	185

目 次

1. 休眠之意義(185), 2. 休眠之原因(186), 3. 休眠之剋制(187), 4. 後熟作用(192)	
第七章 植物之感應與運動	195
一、植物之感應	195
二、植物之運動	196
1. 植物運動之意義及種類(196), 2. 內部運動(197), 3. 外部運動(198)	
第三編 生殖(207)	
第八章 植物之生殖	208
一、生殖之意義	208
二、植物生殖之種類	208
1. 植物之無性生殖(208), 2. 植物之有性生殖(209)	
三、植物性器官之演化	210
四、植物生殖作用之過程	211
1. 性器官之形成(211), 2. 受精作用(212), 3. 胚之發育及種子之形成(216), 4. 種子之成熟(217)	
五、開花與結實	219
1. 植物之開花(219), 2. 植物之結實(221)	
六、影響植物生殖作用之因子	224
1. 影響植物生殖作用之內因(224), 2. 影響植物生殖作用之外因(226)	
第九章 植物之生活史及其發育之控制	229
一、植物之生活史	229
二、植物之光期感應	230
1. 光期之意義及其重要(230), 2. 植物對於光期之反應(231), 3. 光期對於植物生理之作用(232), 4. 光期處理之方法及其與效果之關係(234), 5. 光期感應之原因(237), 6. 光期感應之利用(238)	
三、生長促短法	238
1. 生長促短法之意義及其發現(238), 2. 生長促短法之理論根據(239), 3. 生長促短處理之方法(241), 4. 生長促短法之應用(241)	

緒論

一、植物生理學之定義目的及範圍

植物生理學(Plant physiology)乃植物學之一分科,專事究研植物之生活現象(Vital phenomena)者也。

植物生理學之目的,據俄國著名生理學家 Palladin 氏稱:“在對於植物之一切現象獲得一澈底而完整之知識,更進而分析其複雜之生活作用(Life process),俾能用簡單之言辭以解釋之,使最後能適合於理化之原則”。Maximov 氏亦云:“植物生理學之目的,第一在將極複雜之植物生命活動分成簡單各別之機能(Function);第二,證實此種機能在植物習性上.所任之任務;最後則對每一作用詳為分析,俾能明瞭其組成之因子”。要而言之,植物生理學乃一種科學,其目的在企圖以簡單之理化原則解釋繁複之植物生活現象,俾能澈底明瞭左右植物生活之因子,使進而得以人力控制植物之生育者也。

植物生理學既為研究植物生活現象之科學,則其範圍自以植物生活現象為限。所謂生活現象,大別之可分為營養(Nutrition)、生長(Growth)、運動(Movement)、生殖(Reproduction)四種,故植物生理學之範圍普通亦均不外此四者。

二、植物生理學在植物學中之地位

植物學之範圍甚廣,然大別之可分為純正植物學(Pure botany)與應用植物學(Applied botany)二大部門。純正植物學僅研究植物之本身,而不及其與人類之關係;應用植物學則適相反,後者如農業中之作物學等均是。

純正植物學之內容亦甚繁複,又可分為二大類:其一研究植物體之組織構造(Structure),其另一則論述植物之機能(Function)。前者又分為二大別,一述植物構造之本質,稱為植物形態學(Morphology),一述植物形態與進化之關係,稱為系統植物學(Systematic botany)。植物形態學之與時間有關者,有胚胎學(Embryology),其與空間有關係者,有細胞學(Cytology)、組織學(Histology)或解剖學(Anatomy)及一般形態學(Gross morphology)。系統植物學中述及現存植物者,稱植物分類學(Taxonomy),述已往植物者,稱為古植物學(Paleobotany)。

研究植物之機能者，又可分為生理學(Physiology)及生態學(Ecology)二者，前者研究植物在人力控制情形下(Controlled conditions)之作用，效果與習性，而後者則研究植物在自然環境下之習性者也。

茲更列表於下以明之：

I. 純正植物學——僅研究植物之本身

1. 研究植物之構造者

A. 研究植物構造之本質——形態學

a. 與時間有關者——胚胎學

b. 與空間有關者

(1) 研究細胞(Cell)者——細胞學

(2) 研究組織(Tissue)者——組織學或解剖學

(3) 研究器官(Organ)者——一般形態學

B. 研究植物形態與進化上關係者

a. 關於現存植物者——分類學

b. 關於已往植物者——古植物學

2. 研究植物之機能者

A. 研究植物在人為環境下之情形者——生理學

B. 研究植物在自然環境下之情形者——生態學

II. 應用植物學——研究植物之與人類有關者，如農藝、園藝、森林、植物病理、作物育種等是也。

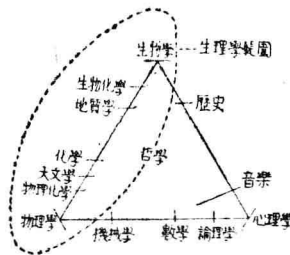
由上表可知植物生理學為純正植物學中一分枝，專事研述植物在人為環境下之情形者也。然各種應用科學，均以純正科學為基礎，植物學亦然，尤以植物生理學與應用植物學之關係最大，如何改良植物之品種，如何獲得最高之產量，以及如何改進作物之栽培技能，莫不惟植物生理學是依，其重要蓋可知矣。

三、 植物生理學與其他科學之關係

各種科學，彼此間均有密切之聯繫，性質上雖有極大之區別，然細察之，則其間頗難判然劃分，故 Raber 氏稱之曰知識之光帶(Knowledge spectrum)，言其

互有關聯不可區別也。

目今一切科學，依其性質，可歸納為三大類：即生物科學(Biological science)、物理科學(Physical science)及心理科學(Psychological science)是也，而此三者又同以哲學(Philosophy)為中心。生理學雖屬於生物學，但非單純而係各種有關科學之綜合。Newton 及 Whetham 二氏曾用三角圖示如下：



生理學之範圍

於此可知生理學之關係至廣，而以理化關係尤密，一切複雜之植物生活現象以前無法明瞭者，今得藉理化原則以解釋之。且也，因理化技術上之進步，而植物生理學藉以獲益者亦不少，例如因生物化學之進步，對植物之營養研究便利甚多，而最近物理學之驚人發明，若人造放射性元素之成功，電子顯微鏡之創製，使對植物之生理上以及構造上得更進一步之了解，故此後植物生理學之發展，勢將隨理化而益昌也。

四、植物生理學之應用

Duggar 曾云：“植物生理學乃科學化植物生產之最緊要部分也”，故植物生理學可稱為農業之理論(Theory)，而農業則為植物生理學之實施(Practice)。以作物之栽培而言，何以播種時須覆土而又不可失之過厚？何以移植時須剪去一部枝葉？何以葉菜類多施氮肥而果菜、根菜多施磷鉀？凡此種種，莫不根據植物之生理而善為應用，庶能得滿意之收穫。雖老農不明植物生理，亦能憑經驗而得豐收，然欲進而求栽培技術之改良，則非研究植物生理不為功。近數十年來，因植物生理學之進步而發明新奇方法者，已不乏先例，如作物生長期之促短，無子瓜果之養成，利用生長素以促進發根，採取刺激法以打破休眠，應用染色以測定種子之發芽率，

控制光照以左右植物開花期，均其著者也。在此第二次大戰中，美軍已使水液培養法見之實用，在硫磺島不毛之地，栽植蔬菜以供士兵，使農業日益迫近工業化之途，蓋亦植物生理學之應用也。此後植物生理學必繼續發展，則農業技術自必能隨而愈益改進，預計不久之將來，植物之生長、發育、營養、生殖，必將盡受吾人之控制，而使農業能充分達工業化之目的，似可斷言。然此固非一蹴可就，尙有待於植物生理學家之努力，與夫農學家之善爲應用也。

第一編 營養 Nutrition

植物是生物 (Living thing), 惟其是生物, 故有生活作用 (Life processes)。生活作用者, 生長、運動、生殖等是也。生活作用必有其原動力, 而後能行使作用; 支配生活作用之原動力曰生活力 (Vital energy), 而吸收外界物質以組成自體或取得其生活力之作用謂之營養 (Nutrition)。植物生活力之由來, 乃植物體所備有之養分如碳水化合物 (Carbohydrate)、脂肪 (Fat)、蛋白質 (Protein) 等氧化而生成能力 (即呼吸作用)。碳水化合物之轉變為能力, 是由消費作用, 消費作用旺盛, 則養分容易消耗, 於是生活作用逐漸減低, 但同時另有構成作用, 即吸收外界之碳酸氣、水而製成葡萄糖 (Glucose) 等以供消耗, 是為新陳代謝作用 (Metabolism)。故新陳代謝作用實包含破壞作用 (Catabolism, 或稱 Destructive metabolism) 及構成作用 (Anabolism, 或稱 Constructive metabolism) 二部分; 前者亦稱異化作用 (Dissimilation), 後者亦稱同化作用 (Assimilation), 營養中所討論者即此二者。

第一章 水與植物

一、水與植物之關係

1. 水之重要性

植植是生物，故水對於植物之重要猶對動物。人類無水，則不能生存，如世之著名絕食家 **Kuntsler** 能 31 日不食，但不能不飲水。植物亦然，無營養料可以暫時生存，無水分則須處即死，如園藝上之插花 (**Cutting flower**)，既不在土壤中，亦無營養料供給，僅插於水中，仍能開花；反之，插於乾土中，則立即枯死，是植物需水之明證也。植物需水之原因，可分下列說明之：

A. 植物生活作用，是一種化學反應，此種反應，各物質須在液體狀態方能發生作用；反之，物質不溶化，則植物不能吸收，而化學反應亦無由起。且原形質為生物生命之基礎，為組成生物之單位（細胞）之內含物，成一半固體、半液體之膠體 (**Colloid**) 狀態，若無水分，則植物之諸種作用，均將停止矣。

B. 植物最重要之一種作用曰碳素同化作用 (**Carbon assimilation**)，此作用為一切生活作用之初步，其原料為水及碳酸氣；故又可知水分之重要矣。

C. 水分可使植物保持相當膨壓 (**Turgidity**)，植物組織須有相當緊張方可支持上部體軀，否則容易倒坍，而組織緊張之狀態，又與水分之多少有關也。

2. 植物體之水分含量

植物體含水量之多少，依植物種類而不同，如水生植物 (**Aquatic plant**) 含水量特多，沙漠植物 (**Desert plant**) 則含水少；其次依植物部分而不同，如種子含水量少，莖葉則較多；又依生長時期而不同，如植物幼時水分較多，衰老時則少。又生長情況亦與水分含量有關，生於乾燥之地者水分少，生於濕潤之地者水分多。茲引 **Maximov** 氏所引證之各種植物之含量如下：

植物名稱	含水量	植物名稱	含水量
蘋果 Apple	83.2%	洋葱 Onion	87.0%
甜菜 Sugar beet	86.5	馬鈴薯 Potato	78.9
甘藍 Cabbage	90.5	甘藷 Sweet potato	71.1
胡瓜 Cucumber (果實)	96.0	小麥 Wheat (種子)	14.3
茄子 Egg plant (果實)	93.4	稻 Rice (種子)	12.6
翹搖 Clover	78.2	玉蜀黍 Indian corn (種子)	10.9

此表乃就一般植物而言，若海藻(Algae)則含水量多至 98% 以上。

3. 水分吸收之器官

水分含量既多，且又重要，其吸收水分之器官如何，固應討論者也。

A. 葉 Leaf 葉是否能吸收水分，此為昔時學者所爭持之一問題，如 17 世紀 Mariotte 氏本其實驗，謂葉可吸收水分，但無一具體證明，故不足置論。至 18 世紀 Hales 氏亦試驗證明葉可吸收水分，氏將櫻桃及蘋果二枝條（有葉者），將下部（有葉）插於水中，上部露出水外；櫻桃經八日後，上部葉子枯落，而蘋果經十一日始枯葉。於是謂上部葉所以不能立即枯死者，由於下部葉之吸收水分，以補償上部葉之蒸散，故結論謂葉能吸收水分。但以今之學說以證明，則知葉不能吸收水分，因葉之表面有一層角皮(Cuticle)保護，雖葉上有氣孔(Stomata)，水亦可進入，但氣孔有空氣在內，依物質不可入性(Impenetrability)，則知水分不能進入，但何以 Hales 氏證明似為能吸收水分，是則因葉上之角皮分子有空隙，水分得由浸潤作用(Imbibition)而入；及上部葉少蒸散量小之故(下部浸於水中，蒸散更小)。今吾人知葉非但不能吸收水分，而且有許多附着物如臘質、毛茸等專為防止水分之蒸散者。惟水生植物以其根退化之關係，於是其葉變成能吸收水分，一如根焉；如槐葉萍(*Salvinia natans*)是，此為例外耳。

B. 莖 Stem 莖能吸收水分，如插在花瓶中能生活數日，是為莖能吸收水分之至簡證明。又如將白牡丹花摘下，插於紅墨水中，經相當時間後，白牡丹花變成紅色，亦是明證也。莖能吸收水分之原因，因莖含有導管(Vessel)，導管為一細管狀物，莖插於水中，因毛細管引力(Capillary attraction)、大氣壓力(Atmosphere pressure)、黏着力(Adhesion)、凝結力(Cohesion)等之故而水得上昇，但插花終不免枯死者，其原因有：(a)由於物理學上之不可入性之關係；當吾人用剪剪花時，空氣即進入導管，導管中有空氣，於是水分被隔斷，不能上升；故吾人須將花剪斷略長，浸入水中，然後再在水中剪短，則可免此弊而多支持時日；(b)由於切口有細菌繁殖，而使導管封閉；(c)由於切口發生有黏液(Mucilage)，而使導管口封閉；(d)由於養料之缺乏，插花於水中，水含養分少，故容易枯死。

C. 根 Root 葉不能吸收水分，莖雖能吸收，但無吸收機會；故植物唯一之吸收器官為根。茲就根吸收水分之作用申言之。

(1) 根羣在土壤中之分佈 植物根之分佈情形，其分佈之廣大異乎分佈之深淺，常在吾人想像之下。Nobbe 氏謂小麥(Wheat)充分發育者，其根羣之長度，總合之有 500—600 呎，又玉蜀黍(Indian corn)之根充分發育者，連接之可達 25 公里之長。Weaver 氏取旋花科之一種植物名 *Ipomoea leptophylla* 者觀察之，其地上枝莖之高僅 75 呎，而在地下之根，深可達 3 呎，闊可至 16 呎。上述諸例，均屬草本植物，體軀不大，已有如此長大根羣；至於木本植物，其根羣之分佈更可想見矣。

小麥甘藷吸收水分之深度祇能在 20 呎左右；但依 Weaver 氏調查，此二者不止此數，可深至 75 呎，而玉蜀黍吸收之深度可至 1—2 呎。根羣在土中分佈之廣，已如上述，而吸收水分之深度又復如此，其所吸收水分之量，可以概見矣！

雖然，根羣分佈甚廣，根羣吸水能及於低深，則其所吸收之水量實甚巨大；但事實往往不然，是由於環境條件左右之也。茲列論其條件如下：

(a) 土壤構造 土壤結構疏鬆者，根羣分佈廣大；反之，結構緊密者，根羣分佈較小。

(b) 土壤水分之多少 土壤水分之多少亦可左右根羣之分佈。如 Weaver 氏調查十一種植物，生長濕潤地中者，其根羣分佈較生長於乾燥地中者為大。

(c) 土中養分之多寡 據 Weaver 及 Nobbe 二氏調查，根羣生長於養分少之土壤中，分佈小；反之分佈大。又 Frank 氏以豌豆為材料，凡施有硝酸鹽者，根羣分佈大；因硝酸鹽為豌豆之一至好養料也。

(d) 土壤中之酸度 土壤之酸度 (pH value) 之大小，亦可左右根羣之發長。Tottingham 及 Rankin 二氏以小麥作材料，依酸度之不同，而觀察小麥之根羣。結果酸度在 7.5 者，根羣發育最佳。過於此數或小於此數則發生影響。又 Hoagland 氏謂酸度在 6.16—7.07 時，大麥根部發育最佳。

(e) 土壤中氧氣之多寡 一般言之，土壤中氧氣少至 1—2 % 時(空氣中含氧約 1/5)，則有損於根羣之生長。Balle 氏曾將棉之根完全浸入水中，使不與氧氣接觸，閱十日後，根全死亡。Bergman 氏浸鳳仙花於水中，則根羣漸趨死亡而減少，但取出水外，則又生長如初。

(2) 根毛之作用 植物之根分羣主根(Main root)及側根(Lateral root)；

生於側根上之根曰細根 (Rootlet)，生於細根尖端末梢之物曰根毛 (Root hair)。吸收水分之部分，並非一根羣 (Root system) 之全體，而為根毛。根毛為表皮細胞發生之分枝 (或稱突起)，結構細小，從土中拔起時易於損傷；但如用種子發芽器中發芽，則明顯可見矣。Schwarz 氏謂根毛僅有 0.5—3 耗之長，而分佈多在細根尖端稍後 3—4 耗處。根毛發生之多少，氏謂每平方耗約有 200—400。根毛之壽命，最長者僅數日，最長者亦不過二月；故新根毛不絕增生，以代替老根毛。根毛吸收量，較其他部分為大，玉蜀黍之根毛可大至 5—7 倍，大麥可至 12 倍，故根毛為吸收水分之重要器官。

4. 土中水分之吸收

植物根在土中吸收水分時，有二種相反之力；一為根部吸水力，一為土壤保水力。當土壤保水力大於根之吸水力時，植物即不能吸取水分而呈凋萎 (Wilting)，此時土中水分含量與其乾土重量之百分比稱為凋萎係數 (Wilting coefficient)。凋萎係數大於土中吸着水量 (Percentage of hygroscopic water) 而小於飽和時水量，其關係如下：

$$\text{凋萎係數} = \frac{\text{吸着水量}(\%)}{0.68} = \frac{\text{飽和水量}(\%) - 21}{2.9}$$

又據土壤機械分析之結果，得知凋萎係數與各種土粒之比例有關，故亦可計算如下：

凋萎係數 = 砂 (Sand) % × 0.001 + 埴土 (Silt) % × 0.12 + 黏土 (Clay) % × 0.57
故各種土壤之凋萎係數亦不同，據稱粗砂 (Coarse sand) 為 1%，細砂 (Fine sand) 2—3%，壤土 (Loam) 5—10%，重黏土 (Heavy clay soil) 為 14—16% 云。

因植物種類之不同，其凋萎係數亦略有差異，因其吸水力各有強弱也。下表為 Briggs 及 Shantz 二氏測定各種植物在砂質壤土 (Sandy loam) 中之結果：

植 物	凋萎係數	植 物	凋萎係數
大 麥	6.3	高 粱	5.9
玉蜀黍	6.5	番 茄	6.9
燕 麥	5.9	野豌豆	6.1
豌 豆	6.9	小 麥	6.3
黑 麥	5.9		

二、水分吸收之原理

植物吸收水之器官爲根，而以根毛爲主，但根毛何以吸收水分，此吾人所欲研究者也。一般學者以爲根毛吸收水分乃由於滲透作用(Osmosis)之故，試申述之。

I. 擴散與滲透

1. 擴散與滲透之意義

A. 擴散 Diffusion 擴散是指兩種物體相遇而起之互相混合現象。盛醚(Ether)於杯中，置於室內僻處，不久，全室內皆可嗅得醚之氣味，此即擴散作用所致。按物質爲由分子(Molecule)所組成，每一分子皆具活動能力，醚置於瓶中，爲瓶所限制，分子組織緊密，活動力微，故仍成液體狀態；但置少量於杯中，於是分子活動力活躍，入於空氣中，佈滿於室內，而與空氣中原有氣體之各種分子相混合。

液體與液體相遇時亦有同樣情形。醚與酒精(Alcohol)同置一器，不久即自相混合，此液體與液體之擴散也。化學中“氧溶於水”之說法，即液體與氣體之擴散也。用鹽置於水中，結果失却本形，此因鹽之分子侵入水中，水之分子侵入鹽中，於是成爲食鹽溶液，此溶液之成因，爲鹽及水之擴散所致也。

B. 滲透 Osmosis 簡言之，滲透作用乃擴散作用之一種，但滲透作用是兩種氣體或兩種液體通過一層薄膜(Membrane)而互相混合之作用。故滲透是隔有一層薄膜之擴散作用。

滲透作用依薄膜之種類及物質而不同。如膜爲一粗布，以之間隔糖液及水，則水可通過粗布而入於糖液中，糖液亦可通過之而入於水中，諸如此類之膜曰通透性膜(Permeable membrane)。如將粗布換一橡皮膜，則水不能通過橡皮膜而入於糖液，糖液亦不能通過入於水中；即二者皆不行滲透作用，此種膜稱曰不透性膜(Impermeable membrane)。如另換一種腸膜(Sausage skin)或膀胱(Animal bladder)或羊皮紙(Parchment paper)，則水甚易通過而入於糖液，但糖液不易通過而入於水中；故結果糖液之一端升高，此種膜稱曰異透性膜(Differentially permeable membrane)。如再換一種膜(理想的)，祇水能通入糖液，而糖液絕對不能入於水，則結果僅水入於糖液中，凡類此者稱曰半透性膜(Semi-permeable membrane)。

滲透現象之發生與否，恆依膜之種類而不同。試以 U 形管一端盛水，一端盛糖液，中間以膜分隔之，如此膜為通透性膜，結果 U 形管兩端之液可以互相混和，但容積不生變化；而在異通透性膜或半透性膜則液體雖能互相混和，但容積則生變化。

其次依液體之性質亦有不同，假定一為純粹之溶媒(Solvent)，即水，一為不純粹之溶液(Solution)，中隔以異透性膜，則結果溶媒水入於溶液之一端者多。再假定兩種相同之水溶液(Aqueous solution)，僅濃度不同(Different strength)，隔以異透性膜，則結果，以水分言，由濃度淡者向濃者移動；以糖言，則濃者向淡者移動。但水之滲透易，而糖不易，故結果仍是濃者一端容積加大。今再假定同為水溶液，而物質不同(Different substance)，則結果依物質濃度及物質種類而定。

故滲透作用之發生與否，及其滲透方向，與乎速度之大小，依膜之種類及液體之性質而不同。

以上種種定論，皆係指 U 形管而言，今設以球形之膜而言，如膀胱等，其現象亦復如此。如以膀胱內盛糖液，浸於水中，則結果，水滲透入內，而糖亦滲透外出，但水進入速，現象特顯，故膀胱內容積增大，諸如此類者曰內滲透(Endosmosis)；反之，膀胱內盛水，外器盛糖液，(或內盛稀糖液，外盛濃糖液。)則結果起與上相反之現象，是曰外滲透(Exosmosis)。

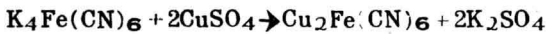
2. 滲透作用之發現

首先發現滲透作用者，為 1827 年法人 Dutrochet 氏。氏發現海藻(Algae)之孢子囊(Sporangium)將成熟時，孢子囊自然裂開，放出游走孢子(Zoospores)而入於水中，於是氏謂孢子囊自然裂開，乃因孢子囊內發生有一種吸水物質(Water attracting substance)，此物質能吸收水分，於是使孢子囊體積加大，而使子囊壁(Wall)緊張，於是而裂開，游走孢子得以外出；此猶膀胱內盛食鹽水，浸入水中，而使水入內，膀胱緊張，結果破裂也。此即滲透作用所使然也。

3. Pfeffer 氏之功績

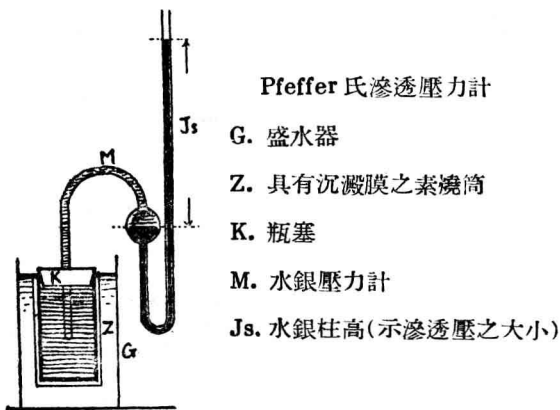
氏為德有名之植物生理學家，當滲透作用發現後，許多學者皆欲藉此以解釋根之吸收作用。結果 1877 年以 Pfeffer 氏苦心研究之結果為最著。氏用素燒黏土圓筒(Porous clay cylinder)，內盛硫酸銅溶液(Copper sulfate solution)，浸入一大器具中，器中盛黃血鹽溶液(Potassium ferrocyanide solution)，素燒黏土

筒有許多孔隙，於是內外溶液皆可互相進出，但當黃血鹽與硫酸銅出入相遇時，起化學變化，生成紅色沉澱（(Red precipitate)，此紅色沉澱集於筒之內外，成一鐵氰化銅(Copper ferrocyanide)膜。



此種沉澱膜(Precipitate membrane)為一異透性膜，或一近於理想的半透性膜。

將硫酸銅及黃血鹽液均傾去，將筒外面之一層沉澱膜亦洗去，僅留筒內壁之一層，素燒筒內換以糖液，大器中盛純水，則結果大器內水向筒內滲透，糖亦向外滲透，惟水之速度大，於是結果水向內滲透特別顯著。如將素燒筒口塞住，塞中套一玻管，接上一壓力計；則水向筒內滲透，迨筒滿時，入玻管中，壓水銀上昇，於是可測定其壓力之大小，此種壓力計曰滲透壓力計(Osmometer)；此種壓水銀上升之力曰滲透壓(Osmotic pressure)。故滲透壓之大小，可以滲透壓力計測定之。



滲透壓力之大小，依溶液濃度、外界溫度、溶液種類及膜之種類等而定。

茲將 Pfeffer 氏與其學生所實驗之結果，介紹如下：

A. 濃度之大小 溫度為 15°C.

糖液濃度(%)	壓力(水銀上昇種數)
1	53.2
2	101.6
4	208.2
6	287.7

B. 溫度 濃度為1%。

溫度(C)	壓力(種)
6.8	50.5
13.7	52.5
22.0	56.7

C. 膜之種類 濃度為6%,溫度為15°C。

膜之種類	壓力(種)
膀胱	14.5
羊皮紙	29.0
鐵氰化銅	287.7

D. 物質種類 溫度為15°C。

物 質 (6%)	膜 鐵氰化銅	之 羊皮紙	種 類 膀 胱
阿拉伯膠(Arabia gum)	25.9種	17.7種	14.2種
動物膠(Gelatine)	23.8	21.3	15.4
蔗糖(Cane sugar)	287.7	29.0	14.5
硝酸鉀(KNO ₃)	700.0	20.0	8.7

但 Pfeffer 氏此種實驗之結果,與植物之細胞不同,故對於植物之如何吸收,仍未能說明也。

原形質為一膠體(Colloid),細胞膜則一如 Pfeffer 氏實驗用之素燒黏土筒,為一通透性膜,水液入出無阻;原形質膜(Plasma membrane)為異透性膜,水可入內,液則不易外出。設土壤中為水或一稀薄溶液時,此水可通過細胞膜及原形質膜而入液胞(液胞內之細胞液為一複雜混合物),故當細胞液濃度大時,外部水分進入,是為內滲透,若水入過多,則液胞加大,隨之壓力加大,於是使原形質膜接近細胞膜,細胞緊張,此種現象曰膨壓(Turgid, or turgor, or turgidity);反之,外界濃度大,則細胞內之水分外出,呈外滲透現象,若水外出過多,液胞縮小,壓力變小,原形質膜向內收縮,與細胞膜脫離,縮小之結果,細胞膜間,有許多空隙,此種收縮現象曰原形質分離(Plasmolysis)。

4. 溶液之滲透壓

任何一種溶液就有一種壓力，惟於普通狀態下，不獲顯著耳。若隔以半透性或異透性膜，而與水相遇，則其滲透壓便顯現矣。今假設用一玻璃圓筒，其底端密套一半透性膜，筒內盛蔗糖液(Sucrose solution)置水槽中，筒之上端裝一活塞。則因玻璃筒內蔗糖液濃度大，故水向內滲透，而發生壓力，將活塞推上，蔗糖在1%濃度時(15°C)能有0.69氣壓之壓力(每氣壓=1033克/平方厘米)。今設圓筒底面積為10平方厘米，則其壓力等於：

$$10 \times 0.69 \times 1033 = 7127.7 \text{ 克}$$

故其滲透結果所發生之力量有7127.7克之大，即有如許之力將活塞上推。換言之，如使活塞不上昇，須加7127.7克之重物於活塞上也。

如兩種溶液之壓力相同，稱曰等滲透壓(Isotonic pressure)，如兩種溶液因滲透而發生之壓力不相等時，則低者稱曰低滲透壓(Hypotonic pressure)；高者稱曰高滲透壓(Hypertonic pressure)。

要之，滲透壓之表現，須變為水壓(Hydrostatic pressure)後，方可顯示也。

5. 等滲透係數 Isotonic coefficient

等滲透係數為各種不同之糖，或不同之鹽類在等分子溶液(Molar solution)內，所表現之滲透壓力不同，其不同互相之比例曰等滲透係數。例如下列各物質同為0.1等分子溶液，其所發現之壓力各不同。

葡萄糖 (Glucose)	0.066 氣壓
硝酸鉀 (Potassium nitrate)	0.100 氣壓
硫酸鉀 (Potassium sulfate)	0.133 氣壓
檸檬酸鉀 (Potassium citrate)	0.166 氣壓

其所表現壓力之大小，以同一數約之，所得整數之比，即為等滲透係數。如上述例中，0.066、0.100、0.133、0.166可以0.033約之，所得整數為2、3、4、5；此等數目即代表等滲透係數。

6. 滲透壓之測定

植物體內所發生之滲透壓，其測定方法，歸納之有三：

A. 原形質分離法 Plasmolytic method 法為荷蘭植物學家 De Vries

所創。氏根據滲透作用關係，當細胞液濃度大於外界濃度，則行內滲透；反之，細胞液濃度小於外界濃度，則行外滲透，外滲透之結果發生原形質分離現象。利用此點，於外界以一種已知濃度之溶液，非但可測定細胞液之濃度，且間接可測定其滲透壓。法以植物某一組織細胞，分別加各種不同濃度之糖液，於顯微鏡下觀察之，如當加至 5% 濃度糖液時，原形質稍起分離現象，即可知細胞液濃度與 5% 之糖液相等。已知 1% 濃度糖液有 0.69 氣壓，即可測定其滲透壓等於：

$$0.69 \times 5 = 3.45 \text{ 氣壓}$$

但此法僅可測定一個細胞，或一部分組織 (Tissue) 而不能測定植物全部；欲觀察植物全體，則宜應用下列各法。

B. 沸點法 Boiling point method 一種溶液含有溶質愈多，則其沸點亦愈高；換言之，即溶液濃度愈大，沸點亦愈高也。利用此理，可測定植物全體或某一部之滲透壓。法將植物全部或某一分壓榨，取其汁液 (Juice)，煮沸之，比較其沸點之高低，而求得其濃度，然後由此可測得其滲透壓。

此法今亦不大實用，應用最多者，當推下法。

C. 冰點法 Freezing point method 一種溶液，溶質愈多，則愈不易結冰；換言之，即濃度愈大，結冰愈難。法將植物壓榨，取其汁液，用人工法使其結冰，冰點每低下 $1/1000^{\circ}\text{C}$ ，則其壓力增大 0.012 氣壓。今設測得植物全部或某一部分汁液之冰點為 -3°C ，則其滲透壓等於：

$$3 + 1/1000 \times 0.012 = 36 \text{ 氣壓}$$

植物滲透壓之高低，依植物種類及植物生長、植物部分、植物生長期而不同。

據 De Vries 氏云：

馬鈴薯葉 (Potato leaf)	5.5 氣壓
Mountain ash berries	9 氣壓
甜菜根 (Root beet)	21 氣壓

據 Maximov 氏稱：

淡水生植物 (Submerged fresh water plants)	1—3 氣壓
普通植物 (Common plants)	5—10 氣壓
鹽生植物 (Plants of saline soil)	60—80 氣壓
沙漠植物 (Desert plants)	100 氣壓
黴菌 (Molds)	150 氣壓

以上所論，係植物之滲透壓及其測定法，今更進而論滲透壓與吸水之關係。

滲透壓愈大，滲透亦大，即吸收亦多；換言之，即吸水力(Suction tension)大也。1926年 Ursprung 氏謂測定吸水力之大小，可以下式推算之：

$$P - T = S; \quad P = T + S$$

S = 吸水力(Suction tension)

P = 滲透壓(Osmotic pressure)

T = 膨壓(Turgor pressure)

此即謂當滲透壓大，而膨壓小時，吸水力大；反之，滲透壓小，而膨壓大，則吸水力減小。如膨壓等於零時，滲透壓與吸水力相等，即二者同時增大，此係植物凋萎(Wilting)時之現象也；若吸水力等於零時，滲透壓與膨壓相等，此植物水分飽和(Saturated with water)時之現象也。

7. 滲透作用之原理

植物根所以能吸收水分，由於滲透作用，但滲透作用如何發生，其理由如何，根據如何，此本節所討論者也。為易於明瞭起見，特分為數問題以解答之。

A. 水為何能入於溶液 關於此問題，解答學說很多，舉之如下：

(1) 由於表面張力(Surface tension)之關係 溶液之表面張力與水之表面張力各不相同，蓋組成分子不同也，因為要平衡此表面張力，故水入內。此種說法今已不大實用。

(2) 由於水壓(Hydrostatic pressure)之關係 如一滲透壓計，內部溶液有其滲透壓，外部水則有氣壓；此二種壓力不平均，滲透壓小於氣壓，為平衡起見，於是變成水壓而入內。此說理由亦僅可解釋一部分，尚嫌不甚充足。

(3) 由於擴散(Diffusion)之關係 假定一滲透壓力計(或一細胞)，內為一40%之糖液，置於水中；就水分言，內部為60%之水，外部則全為純水，即內部濃度小於外部也，依擴散原則，外部水分為平衡其濃度而擴散入內，直至內外濃度相等時為止；就糖言之，內部較外部為濃，則糖應向外擴散，但糖因其分子受原形質膜之孔穴甚小之限制，故僅水可入內，而糖分子則不能外出。

B. 水如何通過膜而入內 此問題解說亦有多種。

(1) 膜與水相遇，膜即溶解於水；迨後，膜自己再接合，仍成膜而水已進入矣。

(2) 由於可逆性化合物(Reversible compound)之關係。原形質膜有一種可逆性化合物,此化合物在外部與水結合,結合之後,進入內部,則又放出水分,故水分因此種之作用而入內也。此二學說,均係一部分理由,不能具體解釋也。

(3) 原形質膜並非一整個的,乃由許多分子構成,分子間有許多小孔(Pore),謂之分子篩(Molecular seive),此孔甚小,水可經過而入內,而糖不能外出,因糖之分子較水之分子為大也。此種解說較為普遍通俗,今多引用之。

C. 水入內後為何不能再出而仍停留其內 解釋亦多:

(1) 細胞液為複雜物,含有許多不同之粒子(Particles),水入後,此許多不同之粒子吸住之而互相結合,不許其再出。

(2) 細胞內有許多具滲透作用之物質(Osmotically active substance)如糖等,此等物質之作用猶之風箱之活塞(Trap),水可進入,而不能外出,因為此物質所阻住也。

此二說皆有成立可能性,且可進而解釋細胞內溶液濃度大吸水多之理由,蓋細胞液濃度大是因溶質多,故與水吸合力大,水入內遂多也。又細胞液濃度大,滲透作用之物質亦愈多,愈能阻止水分外出,吸水遂亦愈多也。

II. 浸潤作用 Imbibition

滲透作用解釋水分通過原形質膜而至細胞內液胞之現象,原形質為一有生命部分(Living part),而細胞膜則為一種無生命部分(Dead part),水分如何能通過細胞膜而入液胞,此吾人所欲知者。又種子種於土內,水分如何能通過無生命之種皮(Seed coat);木本植物之髓(Pith)水分又如何能進入,凡此皆本節所探求之範圍也。

1. 浸潤作用之定義

浸潤作用為黏着力(Adhesion)及凝結力(Cohesion)二者平衡時所起之現象。但由黏着力及凝結力所起現象,不僅浸潤作用一種,尚有毛細管現象(Capillarity)及溶液現象(Solution)二種亦均由此二種力量所引起者,為易於明瞭浸潤作用之原理及其特性起見,茲將此三種現象同時說明於下。

2. 毛細管現象

以杯盛水，中置粗細不同之玻管數枝於水中，則見水上昇入玻管；其昇高程度據物理學謂與其直徑成反比例，即玻管之直徑大者，水之上昇不高，反之，管徑細小者，水柱則高，此種現象稱曰毛細管現象。考此種現象，乃水之分子與玻管分子發生黏着力，同時水之分子自身有凝結力，黏着力大於水之重力(Gravity)，故水得上昇，同時因凝結力大於黏着力，故二者能保持原有形象。

3. 溶液現象

將糖(或鹽)放入水內，則糖分子與水分子生黏着力，糖分子與水分子各自生凝結力，但黏着力大於凝結力，故結果失其原有形象，糖溶於水，水溶於糖而成爲溶液。

4. 浸潤作用

細胞膜與水相遇，則水之分子與構成細胞膜之纖維(Cellulose)之分子發生黏着力，水分子附着於纖維間，同時纖維分子有凝結力，故水可侵入，但二者仍能保持其原有狀態，蓋黏着力與凝結力相等故也。若凝結力大於黏着力，則水僅能附着於細胞膜外。

故結論得：毛細管現象是凝結力大於黏着力；溶液現象是黏着力大於凝結力；浸潤作用則凝結力與黏着力相等。

浸潤作用可產生熱量，因細胞浸潤後膨脹，體積常小於水進入之體積與原細胞體積之和，故知有收縮作用，熱量即由此而產生。

細胞膜被水浸潤之單位，有人謂爲纖維之分子，Nagell氏則謂爲纖維分子所組成之 Micellae。

滲透作用與浸潤作用不同，可比較如下：

滲透作用	浸潤作用
(1) 水分浸入有生命部分	水分浸入無生命部分
(2) 擴散作用之一種現象	黏着力與凝結力平衡之現象
(3) 一種液體通過薄膜而與其他液體混合之現象	一種液體浸入他種物體分子間之現象

總結上論，可知水之能進入細胞液胞內，乃由滲透及浸潤作用之結果，非僅由滲透作用一種之關係也。

三、水之上升或轉移

1. 水分上升之途徑

植物吸收水分者為根毛，發散水分者為葉，故根為水分之入口，而葉為水分之出口。矮小之草本植物，其入口與出口相距甚近，若喬木植物，其出入口有相距至 100 呎以上者。

水分由入口以至於出口之過程為：根毛吸收之水分→根之皮層(Cortex)→內鞘(Pericycle)→中心柱(Central cylinder)→導管(Vessel)或假導管(Tracheid)→幹(Stem)→枝(Branch)→葉柄(Petiole)主脈(Midrib)→側脈(Lateral vein)→支脈(Veinlet)→葉肉(Mesophyll)→細胞間隙(Intercellular space)→氣孔(Stomata)→空氣中。

水在植物體內上升之速度，據 Ewart 氏謂一小時在 10 哩以上。據 Sachs 氏謂則依植物種類而不同：向日葵每小時 70 哩，葡萄每小時 78 哩，合歡每小時 206 哩。

2. 根毛中水分如何移入葉中

水分上升之途徑及上升之高度，與乎上升之速度，已於上節中略述之；本節中則討論水分如何移動之一問題。解釋此問題之學說甚多，幾不勝舉，今就其最主要者分別言之。

A. 土壤中水分如何進入根毛 根毛為一有生命細胞，內含原形質，故有原形質膜，亦有細胞膜。原形質膜屬於異透性及半透性，細胞膜則為通透性。細胞膜與外界接觸，設土壤中為純粹水分或含有少量鹽類，而其濃度小於細胞液時，則根據滲透作用原理，起內滲透現象，於是水分經細胞膜入於根毛細胞內矣。

B. 根毛所吸收之水分如何入根之柔軀組織(Parenchyma) 此亦可以滲透原理解釋之。當根毛吸收土壤中水分，則細胞液濃度減低，膨壓增大，其滲透壓遂較其內側相隣細胞為小，於是水即流至內側細胞，如此互相傳遞，終於進入根之柔軀組織中。

C. 根柔軀組織之水分如何進入導管或假導管 此種原因較難解釋，因導管為死細胞，無生活力量，不能吸收水分，故以滲透作用之原理似難解釋之。據一般學者之立論有二：

(1) 由於根壓 (Root pressure) 之關係 由滲透作用之結果，柔韌組織細胞之胞液濃度減低，於是發生膨壓，由此膨壓而生之壓力，壓隣近導管細胞之水分入導管。如 Maximov 氏云：“根之柔韌組織能壓水分入導管，其力達 2—3 氣壓”；例如在春天，當葡萄發葉時，自其莖基切斷，則可見有液體自切口流出，此為溢泌 (Bleeding) 現象，乃由於根壓關係也。

(2) 由於吸引力 (Suction tension) 之關係 此說較為重要，蓋根壓為自下而上之力，而吸引力則自上而下之力也。吸引力之發生，乃由於蒸散作用將葉中之水分散入空中，於是葉中水分不足，而吸收導管中之水分，如是一步步，自下吸上，發生一種吸引力，其大小亦可及數氣壓之大，於是根部柔韌組織中水分被吸入導管中。試觀插花於水中，因上部葉蒸散水分，水入導管繼續供給，即因吸引力故也。Molisch 氏曾作一實驗，氏將一枝條插入一漏斗中，漏斗盛水，下置於水銀槽中；則因枝上部(葉)蒸散之結果，漏斗中之水入枝中，於是水銀上昇入漏斗管中，此亦吸引力所致也。

由此可得結論：由根部柔韌組織滲透所生之根壓，壓水向上，又由蒸散作用所引起之吸引力將水吸上；二重關係，水遂由柔韌組織而入導管中。

D. 導管之水如何上昇 此問題尤難解釋，學者立論亦多；因莖甚高，導管隨以增長，殊難解釋也。

(1) Hales 氏毛管引力說 Capillary theory 氏於 1870 年左右發表學說，謂植物內水分上昇，由於導管，而養分之流動則與水分開，另藉篩管也，此說今仍為公認者。同時其解釋導管水分上昇為毛細管引力關係。導管為許多長細胞連合而成，導管兩端之薄膜消失，於是形成一甚細之長管，猶毛細管然，故水分得以昇入導管中。此種解說，缺點甚多：(a) 毛細管引力有限制，據物理學上精密之結論，在 0.1 耗直徑之管，水僅能昇高 30 釐，今就假設導管之直徑在 0.1 耗以下，則最大限度亦祇能昇高至 1 呎為止；植物之高度在 1 呎以下者，此說固可適用，但對於多數喬木性植物，則不易解釋矣。(b) 毛細管引力在毛細管下面必有一自由表面 (Free surface)，在管之上面必有一新月形凹面 (Concavity of meniscus)，但植物之導管則無此二種情形，因所謂自由表面者為水與空氣之接觸表面，而在導管之下為一根部細胞；又新月形表面者為水與玻管分子發生之黏着力受重力關係而成者，

在導管則無此種情形，而完全充滿水分。(c) 導管為許多死細胞連合而成，每二細胞相接合之部分，細胞膜消失，僅留極少部分存在，因此導管內部，不如毛管之光滑，故應有磨擦力；此種磨擦力可以妨害水分之上升，雖然據 Hales 氏之解釋，謂有水分之浸潤，可以連絡，不致因此殘留物而隔斷毛細管之引力，且可加強之，因有此殘留物，毛管因之變小，更可加強也，但經今之學者證明，此種解釋亦難成立，如春材(Spring wood)含水多，而秋材(Summer wood)含水少；春材之導管大而粗，秋材則細小，依毛管現象，秋材水分應多，此與實際情形正相反，故證明其非正確也。(d) 導管中常有氣泡(Air bubble)發現，毛管現象當為氣泡隔斷，而失連絡，此亦一缺點也。故 Hales 氏之學說昔曾風行一時，而今已難能成立矣。

(2) Dutrochet 氏滲透說 Osmosis theory 氏認植物枝幹內之水分之上升，乃由於滲透作用。蓋葉部因蒸散作用，水分減少，於是細胞液濃度變大，同時又因同化作用(Assimilation)之結果，產生碳水化合物，亦促使細胞液濃度加大，因此二重關係，故葉部細胞常較其他部分細胞濃度為大，因此滲透壓亦大，故向隣近之細胞吸取水分；其隣近之細胞經滲透之結果，濃度亦漸增，於是又再向其隣近者吸取水分，如此逐步吸收直傳至根部，而根則又吸收外界水分，故水分因細胞液之濃淡而上升也。此學說之缺點：(a) 若水分上升是由滲透之關係，則植物上部細胞液應較濃而有一定之順序；但仔細檢查之，根葉二部之細胞似保持相當之順序，但枝幹部分，則並非上部較下部濃，有時下部反較上部為濃，依理應發生與上相反之現象，故以氏之學說解釋葉根部分尚可，解釋枝幹部分則發生問題也。(b) 設水分上升乃循滲透作用，則滲透之速度甚慢，此簡而易明者，但 Ewart 氏之試驗結果，水分上升之速度普通為每小時 10 種(合歡達 206 種)，此斷非滲透作用所可及。(c) 設水分上升乃循滲透作用，則導管與水分，可不發生關係，導管直屬無用矣，但檢視導管中確有水分，例如將導管下部塞住，則上部得不着水分，亦可證明其錯語。有此諸缺點，故氏之說亦不充分也。

(3) Bolum 氏氣壓說 Atmospheric pressure theory 氏解釋導管水分之上升，是由於大氣壓力之關係，導管下部因受大氣壓力將水分壓上。據其實驗，將植物枝條(有葉)插於水銀中，然後在水銀中剪斷枝條，則可檢出導管中有水銀，蓋大氣壓力壓上水銀也。此說公佈後，人多附會之，但亦有不少缺點：(a) 空氣之壓力

可使水上昇，其上昇之高度僅限 10 呎，故以大氣壓力來解釋矮小樹木及草本植物，則可成立，而對於如椴樹(150 呎高)、威林頓樹(100 呎高)等高大樹木，則生問題。(b)如唧筒等之利用大氣壓力上昇者，其下面必有一自由表面(即水與空面之接觸面)，而植物導管其下部為根部之柔韌組織，無自由表面之存在，故似不可能也。(c)德人 Strasburger 氏對於此說曾有極力之反對，氏之實驗，將櫟樹(*Quercus deutata*)之枝條一段，放在曙紅溶液(Eosin solution)中，再用一大玻璃鐘罩住，然後用抽氣機將玻璃鐘內空氣抽出，使成真空，則照理此時無大氣壓力，此紅色液不能上昇，但事實上檢查枝條下部有曙紅液上昇，此可證明無須有大氣壓力，水液亦可上昇也。(d)依據 Bolum 氏創此說之實驗，其水銀所以上昇是由於負壓(Negative pressure)之關係，此因上部蒸散作用，導管水分減少，稍成真空現象，於是壓力亦小，故由外部大氣壓之關係，稍壓向上也。但如植物發生正壓(Positive pressure)時，如春天，根已開始活動，而葉未發芽，無蒸散作用，故導管中充滿水分，此時將莖基部切斷，則上下二段均有水分流出(如置水銀中，水銀不能入內)，此種狀況謂之正壓；在此種情形下，氏之學說似不能成立。

(4) Sachs 氏浸潤說 Imbibition theory 氏謂植物枝幹水分上昇，乃由於導管周圍之壁(Wall)，而非由於導管中之空隙。蓋導管壁非整個的，而由許多小分子名 Micell 者組成；此小分子因浸潤之原理，有水分子存在，假定因蒸散作用，上部之 Micell 間之水分子被消失，於是其下部者上昇補充，水遂逐步由下而上。氏並用實驗證明，將植物枝條浸入曙紅液中，使其充分吸收，然後取出，製成切片，於顯微鏡下觀之，則見導管周圍有色，於是證明其為浸潤作用所致。氏又取樅(Fir)枝條切成二三尺，浸入水中，經數日，充分吸水後，再取出，用吸水紙將枝條兩端水分吸盡；則於其一端滴以水，於他端可見導管周圍有水分滲出。然此說亦有缺點：(a) Palladin 氏用 100 份水，加 20 份動物膠(Gelatine)，在 33°C 下，使水與膠完全化解，再冷至 28°C，將枝條插入，於是導管吸膠入內，再將溫度降低，則膠凝固，將枝條切斷，於是有一新吸收面(Absorbing surface)，再與一未經此手續處理之枝條，同時插入水中，則結果經處理者，容易死亡，而未經處理者仍能生長；此因經處理者導管為膠塞住，水分不能上昇也，由此可證明氏之學說之誤。(b)設係如氏之解釋，則速度甚慢，絕無有每小時上昇 10 呎之速度。

(5) Westermaier 及 Godlewski 二氏之生活細胞說 Living cell theory

二氏在 1889、1890 年各發表學說，謂枝幹水分之上升，乃因導管之周圍有許多生活細胞 (Living cell, 今稱為柔膜細胞 Perenchymatous cells 者)，此種細胞能吸收水分。因為新陳代謝之結果，吸收新的水分，將老水分排入導管中，如是反復經此作用，水分遂以上升。依此種說法，則導管不過為生活細胞之排水溝耳。此說發表後，贊成者有之，反對者亦有之。反對者如 1911 年 J. B. Overton 氏用方法將莎草 (Cyperus) 莖當中之一段細胞殺死，然見水分仍可上升；又 1891 年 Strasburger 氏亦反對此說，氏將各種木本植物之枝條，插入於毒質 (Toxin) 中，迨其吸收毒質後，再移入曙紅液中，依然可見流液上升，且能達 10 呎以上；按理，此生活細胞當為毒質殺斃，水液不能上升也。然 Schwendener 氏贊成 W. G. 二氏之說，而反駁 Strasburger 氏之說，氏謂 Strasburger 之實驗不精確，浸於毒質中為時不久，並未將全部之生活細胞殺死，實際植物上部之細胞仍能生活故也。Strasburger 氏又作實驗，以反駁 Schwendener 氏之論，氏將櫟 (Quercus glauca) 之枝條浸入苦味酸 (Picric acid, 性最毒) 中，閱三月之久，檢查枝條各部均有此液，可證所有生活細胞全被殺死，然後插入品紅 (Fuchsin) 液中，仍能上升，且有 3 呎之高；氏又將紫藤 (Wistaria sp.) 置水中煮之，以殺死其生活細胞，然後浸入曙紅液中，亦仍能上升。有此二實驗，W. 及 G. 二氏之生活細胞說，不攻自破矣。

(6) 根壓說 Root-pressure theory Hales 氏於 1700 年發表毛細管說，已見於前；其後氏繼續研究，又於 1735 年發表根壓說。氏謂枝幹內水分之上升乃由於根壓。早春時，將葡萄之枝條於未發芽前切斷，則切口有液體流出，如在切口上套一膀胱，則液流出，膀胱脹大，終至破裂。又將膀胱換以一壓力計 (Manometer)，則水分排出甚多，壓水銀上升，由壓力計之刻度，其大可至 1.5 氣壓，此種現象植物上稱為溢泌 (Bleeding)，而所生之壓力則稱為根壓 (Root-pressure)。其故因根部吸收水分，膨壓加大，於是水分壓上。植物莖內之水分，即因此種根壓，能使水分上升也。但此說亦有缺點：(a) 早春時，葉未發生，無蒸散作用 (Transpiration)，故有此根壓現象；但在夏季時，蒸散作用旺盛，非但無溢泌之現象，且有相反之吸收現象；如在切口滴以水，水可吸入；故根壓之說僅限於早春葉未開發之時，尙有其可能也。

(b) 溢泌現象，須將枝條切斷，方能表現，而植物全部存在時，不見其表現；此上蓋

部枝條除去，蒸散部分減少，而根之吸收依舊，故有水液溢出也。有此二點證明，根壓之說不能稱為水分上昇之理由，僅可說明在某時期內，可幫助水分之上昇而已。

今更有學者稱根壓非但不能使水上昇，亦不能幫助水分之上昇，且反有妨礙於水分之上昇者。如 1910 年 Barnes 氏比喻謂根壓之於水分上昇，若小孩戲推馬車，如馬車行動甚慢，則小孩似有助力能推車進行；如馬車行動甚速，則小孩非特毫無助力，且有妨礙，尚須馬車曳小孩也。故謂當水分上昇甚速時，根壓反有害。

(7) Askenasy, Dixon 及 Joty 氏之凝結力說 Cohesion theory 上述之各種關於水分上昇之解釋，各有缺點，殊難確立。近之植物學家所公認者，惟有凝結力之說；此說為 1896 年 Askenasy, 1909 年 Dixon 及 Joty 諸氏相繼發表。簡言之，水分之上昇，乃由於蒸散作用而發生一種吸引力 (Attraction)，同時水分子亦有其凝結力；故導管內之水柱 (Water column) 上有蒸散作用之向上牽引，且有凝着力互相牽張，故水因此上昇也。

此說同時所引用者，除凝結力外，尚有黏着力 (Adhesion) 及吸引力 (Suction tension) 等。

在發表之前，1895 年 Askenasy 氏曾有一實驗：玻管上套一漏斗，漏斗中敷灰壤 (Plaster of paris, 或者放石膏 Gypsum)，使灰壤稍乾燥而稍硬；在管中則盛冷開水，管下放一杯，杯內盛水銀，(實驗開始時，如灰壤十分乾燥，可稍濕潤之。) 裝置完畢，置放於太陽光下 (或光線充足之室內)，則見灰壤不停蒸發，因此水銀漸昇入玻管中。從此實驗可得二結論：(a) 灰壤所以能繼續不斷蒸發，乃因分子間之空隙構成毛細管，於是吸引下部水分，使之上昇；毛細管現象乃由黏着力之關係，前已言之，因在灰壤中，可看出有新月形凹面也。(b) 水分由於上面蒸發，下部水分為毛細管作用被吸引而上，於是水銀亦隨之而上；但水銀又何以能隨之上昇，是因水與水銀之黏着力故。此種實驗雖為一種物理上之理論工作，但其原理與植物同；灰壤如葉，玻管如導管，細胞膜 (Cell wall) 有微小之毛細管，亦可吸收水分補充之。關於此種學說，有二疑問：第一、上部之蒸發對下部可否發生吸引能力，及其吸引之力究有幾何？關於此點，有下列諸氏之實驗可證明之。

1893 年 Bolum 氏之實驗結果，水銀上昇有 85—90 種之高；1896 年 Askenasy 氏之實驗結果，水銀上昇有 80—85 種之高；1903 年 Hüllet 氏之報告由沉澱膜之

蒸發，結果水銀上昇 111.1 釐。又 Ursprung 氏用 Liana 之莖直接插於水銀中，因上部蒸散之結果，水銀昇入導管中，其昇高度有氣壓高度(76 釐)之二倍，即 152 釐。從上諸氏之證明，故知上部之蒸發能生一種吸引力，且此吸引力比氣壓尤大。

第二、凝結力之大小究有若干？此點測定殊屬不易；蓋水為液體，液體與固體之分子運動 (Mobility of molecules) 不同，因液體之分子運動較烈，故無永久之外形 (Constant external form)，因之測定其凝結力不如固體之易。如測一鋼條，可由牽引力 (Tensile strength) 而測定之；設 1 平方耗需 80 公斤之力方可拉斷，則知其有 8000 氣壓之凝結力。水之凝結力，據物理學上用精密儀器測得之結果，有 10—150 氣壓；又據 Dixon 氏之結果有 100 氣壓；Ursprung 氏之結果約 300—350 氣壓。於此可見如梭樹、威林登樹等高達 100 呎以上之大樹，其導管之距離亦均在 100 呎以上，欲維持如許高度之水柱不致崩落，據物理學上之測定需 10 氣壓；但此為在光滑之鐵管或玻管等光滑之狀態下所需之力量；而導管則凹凸不平，並不光滑，尚有磨擦力，如抵消此磨擦力，約需 10 氣壓之力，故 100 呎高之大樹由根使水上昇至頂約需 20 氣壓之力，此與 Dixon 氏等之實驗結果均在 20 氣壓以上者吻合。

此凝結力之學說雖成為近代之中心學說，但亦有人反對之。反對者謂導管內常有氣泡 (Air bubble)，假設水分之上昇乃凝結力之關係，則有此氣泡，當被隔斷為無數段，故失其凝結力，似不能解釋也；與此相對之學者則謂根據植物解剖學，知導管為三角形或多角形者，內壁亦非光滑而有紋 (如網紋、螺紋、階紋)，氣泡為圓形，圓形體置於多角形或三角形之容器中，多少有空隙，不能完全被塞住，故水柱不致隔斷也。又縱使為氣泡隔斷，由水之浸潤作用，導管壁常有水分，故仍能保持相當水分，不為氣泡所阻礙。更有學者謂氣泡非但不足阻止水分之上昇，且有助於水分之上昇；如 Votchal 氏謂氣泡類似彈簧，當水分多時，氣泡受壓而短縮，水分少時氣泡伸張，由此種因伸縮而生之彈力，可助水分上昇也。

總凝結力之學說，雖亦有其疑點，但在未有較良好學說創立之前，其可成為中心之學說者，固捨此無他也。

E. 導管內之水分如何入於葉中 依 Maximov 氏之解釋：假定葉為直立，又設周圍之薄膜為不透性，僅上下之薄膜為通透性，則水分在飽和狀態時上下當無變動。但因上部蒸散之結果，上部細胞之水分減少，於是膨壓降低，依 Ursprung

氏之 $P-T=S$ 公式，膨壓變小，吸水力變大，下部細胞之水分遂以滲入，由此逐漸遠及於導管，於是水分昇入葉中矣。但此為理論，其實際如何，據 Ursprung 氏實驗結果謂與實際相合，氏取長春藤葉 (Ivy leaves) 為材料，測得距導管第 3 細胞之滲透壓為 12.1 氣壓，距離導管第 210 個細胞其滲透壓有 32.6 氣壓，故距導管第 3 與第 210 個細胞其滲透壓相差 20.5 氣壓，平均每一個細胞，其滲透壓相差約 0.1 氣壓，距導管愈遠之細胞其滲透壓既愈大，故其吸水力亦愈大也。

四、水分之消失

植物吸收水分，除供給製造碳水化合物消耗外，同時亦消失一部，其消失方法約有三種：

1. 蒸散 Transpiration
2. 點泌 Guttation
3. 溢泌 Bleeding

此三種中，又以蒸散為最巨，至點泌、溢泌二現象，僅限於某種情形下始有之。

I. 蒸散作用

1. 蒸散作用之定義

何謂蒸散？簡言之，植物暴露之部分，發散其體內水分，是謂蒸散。即體內液體狀態之水變成氣體狀態之水蒸氣而蒸散是也。

植物葉面氣孔 (Stomata) 後之呼吸腔 (Respiratory cavity) 或細胞間隙，其周圍之細胞有水浸潤其細胞膜，設外界空氣之濕度 (Humidity) 較小或溫度高時，則細胞間隙之水分由擴散作用變成氣體而放入空氣中。蒸散為物理變化，與物理學上之蒸發 (Evaporation) 相類似；蓋蒸發作用亦為由液體變成氣體之現象也。但蒸散與蒸發二作用亦有不同，可分三點言之：

a. 蒸散為水分通過一層薄膜而變成氣體，但蒸發之水分由自由水面直接入空氣中。

b. 蒸發為無生物東西發散水分之作用，而蒸散則為有生命之植物發散其水分之作用。

c. 蒸散比蒸發之能力小，有下諸實驗可以證明之。Sachs 氏用白楊之葉，在一平方厘米面積內，蒸散失 1.8 耗之水柱（即 0.18cc 之水），另在同地同時同面積自由水面所蒸發之水有 5 耗之多。氏又以向日葵葉為材料，測得其蒸散 2.23 耗水柱，同時自由水面之蒸發有 5.3 耗。Hartig 氏用山毛櫸 (Beech) 葉實驗之結果，一平方厘米在 24 小時內蒸散 210cc，而在同時同地同面積，水之表面蒸發有 2000cc。從此數實驗證明蒸發比蒸散為大。惟實際上蒸散能力較此更大，因在實驗中蒸發面 (Evaporating surface) 與蒸散面 (Transpiring surface) 雖相等；但植物之真正面積常較測量之面積為大。又從呼吸腔經氣孔之蒸散比由葉面蒸散者為大。蒸散與蒸發之比，白楊為 1/28，向日葵為 1/23。

2. 蒸散作用在生理上之意義

蒸散作用在生理上之意義，依學者意見不一：有謂為具有甚大意義者，有謂無甚意義者。

主張蒸散作用有重大意義者如 Raber 氏，謂蒸散對生理之作用有三種：(a) 幫助水分在植物體內之循環，(b) 幫助鹽類之分佈，(c) 減低植物之體溫。Maximov 氏則謂除上三種外，更可以促進水分之吸收。

主張無意義者如 Timiriazev 氏、Schwendener 氏，則謂蒸散作用乃植物不可避免之惡魔 (Evil)，並無意義可言。設遇外界空氣濕度低、溫度高時，蒸散作用特別加快，此時根部吸收之水分，不足抵償蒸散之損失，於是結果植物凋萎 (Wilting)。

另外有學者主張折衷論調者，如 Daniel 氏以 CA 代表植物之吸收作用，CV 代表植物之蒸散作用，於是結論謂：

當 $\frac{CV}{CA} = 1$ 時，植物無損害；

當 $\frac{CV}{CA} > 1$ 時，蒸散對植物有害，結果植物凋萎；

當 $\frac{CV}{CA} < 1$ 時，蒸散對植物有益，結果植物發育滋長。

3. 蒸散作用之測定

如何測定蒸散作用，方法甚多，歸納之有直接間接二類。直接法係將植物表面所發散之水分量定量之；間接法係以植物體重在一定時間內減輕量為測定植物蒸散作用之標準。

直接方法，不易觀察，Freeman 氏將植物之葉或連枝條一部分，套於大玻璃鐘中（枝條依然與植物連），玻璃鐘中置易吸水分之物如氯化鈣，先秤氯化鈣之量，經過一定時間，再秤其量，先後重量之差，即其蒸散之量。此種測定，不甚精確，因玻璃鐘內空氣不流通，溫濕度亦與外界不同也。

今通用之法為間接測定法，法分為二類：

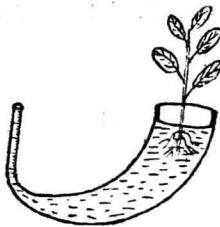
a. 重量測定法 Measured by weight 如 Palladin 氏法。氏置植物於花盆中，套以金屬器，器有三洞，中洞通以植物枝幹，側洞一備加水之用，一插細管，為調節氣壓之用；植物枝幹之孔，應緊塞密不與外界接觸。裝置完畢後，先秤其量，經一定時間後再秤其量，先後重量之差，即代表在此時間內之蒸散量。

另有 Vesque 氏法 氏用 U 形管測定。管一臂大，一臂小，小端刻度，大端插以植物，管內盛水，小端滴以油滴，以防止蒸發。先秤其量，經相當時間後再秤其量，先後之差即蒸散量。此法之優點非但可測定其容量，且由刻度可知其消耗水分之量。

b. 容量測定法 Measured by volume 即以蒸散計 (Potometer) 測定之者。用一圓筒蒸散計，上插枝條，中盛水，旁連一小管，上有刻度，在小管面加以油滴以防止蒸發，經一定時間後，從小管水面之降低，可知蒸散之容量。



Palladin 氏重量測定裝置法



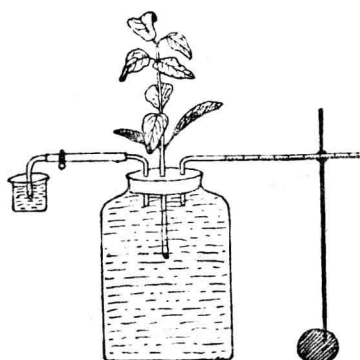
Vesque 氏重量測定裝置法



容量測定裝置法

c. 細管蒸散計 Capillary tubic potometer 細管蒸散計測定蒸散較其他方法為精確可靠，細管蒸散計有製成出售者。其裝製為一盛水備插植物之圓筒，另連以一水平而有刻度之細玻璃管，二者均實以水；當植物蒸散時，細管中有氣泡進

入，觀氣泡行進之遲速，即可測知蒸散之盛衰。



細管蒸散計



蒸發計

以上不過略舉數例而已，其他尚有 Kohl 氏法、Stahl 氏法、Burgerstein 氏法等，難以枚舉，要不外容量測定與重量測定二大原理耳。

測定蒸散，同時需測定蒸發與之比較。蒸發之測定有蒸發計 (Atmometer)，為 Livingston 氏所創用。此計為一水瓶連以一素燒圓筒上，由筒之蒸發而測定其蒸發量。

已經求得某植物之蒸散，必須求得植物蒸散面之大小，然後兩相比較，始可決定其蒸散量。

測定蒸散面之方法亦分直接間接二法：直接法即直接用測面計 (Planimeter) 量得之；間接法可取厚薄均勻之圖畫紙一張，塗以重鉻酸鉀 (Potassium bichromate) 之 10% 溶液，於室內陰乾之，乾後紙變為黃色，此黃色遇日光則成褐色，即利用此性質而測定蒸散面。先量得紙之面積 (設為 100 平方寸)，再稱得其重量 (設為 10 克)，將已測定蒸散之植物葉子摘下，平鋪且用針固着於紙上，置太陽下曬約十分鐘，於是葉遮住之處仍為黃色，而無葉處則變為褐色，用剪將黃色葉形之紙仔細剪下，於天平上秤其重量 (設為 5 克)，於是可由比例而求得其面積：

$$100:10 = x:5 \quad x = 50 \text{ 平方寸}$$

此種測定蒸散面之方法，不能直接將葉鋪於重鉻酸紙上，隨即照葉之大小剪之，蓋葉有缺口不平，不若上述法之精確也。

此種測定蒸散面法，究竟計算葉之一面，抑計算二面，頗為學者所議論。於是
 有者以結果二倍之，是主張葉之二面均有蒸散者；有者單祇計算一次，是認為葉之
 蒸散僅為背面一面，而非二面者。如係單計算葉之蒸散面，則於測定蒸散作用時，當
 以錫箔包住枝條及柄，或以凡士林敷佈，以免枝梗增加蒸散，而致結果不精確。

4. 植物之蒸散量

未討論此問題之前，先解釋有關諸名詞：

a. 蒸散量 Intensity of transpiration 植物在一定面積一定時間內，由
 蒸散作用而損失水分之分量，是為蒸散量。其表示單位，普通面積用平方呎，時間
 用小時，蒸散量用克；蒸散量即一平方呎之葉面在一小時內所蒸散水分之克數。

b. 蒸散效率 Transpiration efficiency 植物在一定時間內由蒸散作用
 而損失水分之分量與同時時間內生成之乾物質 (Dry matter) 量之比，謂之蒸散效
 率。通常水量以公斤示之，乾物質量以克示之。

$$\text{蒸散效率} = \frac{\text{乾物質量(克)}}{\text{蒸散水量(公斤)}}$$

c. 蒸散係數 Transpiration coefficient 蒸散係數與蒸散效率正相反。
 植物在一定時間內所生長之乾物質，與同時時間內植物蒸散所損失之水分量之比，
 是為蒸散係數。

$$\text{蒸散係數} = \frac{\text{蒸散水量(克)}}{\text{乾物質量(克)}}$$

俄、德、法諸國學者稱為蒸散係數；而美國學者則稱為需水量 (Water require-
 ment)。

d. 相對蒸散量 Relative transpiration 植物葉子一定面積在一定時間
 內所蒸散之水分，與同一面積同一時間從水面蒸發之水量之比，謂之相對蒸散量。

$$\text{相對蒸散量} = \frac{\text{葉面蒸散量}}{\text{水面蒸發量}}$$

e. 水分消費量 Water expenditure 植物在某時間內所蒸散之水分量
 與其本身含水量 (Water content) 之比，以百分率示之，為水分消費量。

$$\text{水分消費量} = \frac{\text{蒸散水量}}{\text{水分含量}} \times 100$$

植物蒸散量依植物種類、植物生長情形與植物生長環境而不同；故欲得一確定不移之數字，頗為難事。據 Maximov 氏稱：以大部植物而言，每平方積葉面積在一小時內之蒸散量，日間為 15—250 克；夜間 1—20 克；水分消費量為 10—80%；蒸散效率為 1—8，普通在有相當濕度之氣候下為 3；蒸散係數為 1000—125，普通為 300；相對蒸散量普通為 0.1—0.5，最大為 1，最小為 0.01。

又據 Haberland 氏稱：一株玉蜀黍在其一生活期中（由發芽至收穫）蒸散水分可達 16 公斤，一英畝達 1700 噸，又需 4.5 噸之水供同化作用之用；向日葵在一生活期中蒸散 66 公斤；紅花荷蘭翹搖 (Red clover) 一英畝在生長期中蒸散水分 500—750 噸；三十年生蘋果一英畝（四十株），在一年生長週期需消耗水分 600 噸。氏又估計溫室植物，在日間平均 1 平方積葉面每小時所蒸散之水分為 250 克，在夜間則為 10 克，總計 24 小時內蒸散 720 克。

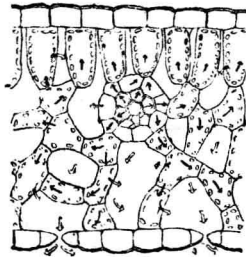
Lawes, Gilbert, Hellreigel, King, Wolly 諸氏測定各種植物造成一份乾物質所需之水量如下：

作物	Lawes 及 Gilbert (英)	Hellreigel (德)	Wolly (德)	King (美)
豆 (Beans)	214	262	—	—
豌豆 (Peas)	235	330	479	447
小麥 (Wheat)	225	359	—	—
大麥 (Barley)	262	310	774	393
燕麥 (Oat)	—	402	665	557
黑麥 (Rye)	—	377	—	—
蕎麥 (Buck wheat)	—	371	664	—
玉蜀黍 (Maize)	—	—	233	272
粟 (Millet)	—	—	416	—
馬鈴薯 (Potato)	—	—	—	423
紅花荷蘭翹搖 (Red clover)	249	330	—	453
羽扇豆 (Lupins)	—	373	—	—
油菜 (Rape)	—	—	912	—
芥菜 (Mustard)	—	—	843	—
向日葵 (Sunflower)	—	—	490	—
平均	237	341	608	424

5. 蒸散之器官

司蒸散作用之器官爲何?在植物幼小時,植物全表面之暴露於空氣中者,均能蒸散.至老時,枝幹有栓皮(Cork)生長,葉面亦生角皮(Cuticle),此二者均難透過水分,故植物老大時,蒸散之器官爲枝幹上之皮孔(Lenticel)及葉上之氣孔(Stomata).凡水分之由角皮發散者稱爲角皮蒸散(Cuticular transpiration),由氣孔發散者謂之氣孔蒸散(Stomatal transpiration).角皮蒸散通常較氣孔蒸散爲小,在完全長成之葉,後者常爲前者之10-20倍,但在幼嫩植物或生於陰濕處者,則二者可相等.至皮孔與氣孔二者蒸散之大小,亦以後者較大,故蒸散最重要之器官爲氣孔也。

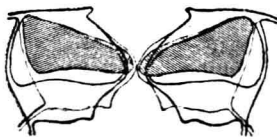
氣孔之分佈因各種植物而不同,通常陸生植物之氣孔,大都分佈於葉之下表面,如圖所示:



葉之橫斷面
示氣孔及水分蒸散情形
(Smith)

但於葉之上面有氣孔者亦有,在禾本科之直立葉,其氣孔之分佈兩面大致相近;在水生植物之一部分,因其葉之下表面有水,故其氣孔均在上表面.氣孔之數目亦因各種植物而不同;旱地植物氣孔較少,生於潮濕之地者氣孔較多.今將普通植物葉上氣孔之分佈及其數目列表於下:(見次頁)

A. 氣孔之構造 氣孔由二保護細胞(Guard cell)而成.保護細胞爲半月形(Meniscus)之細胞.保護細胞有數特點:(1)與表皮細胞(Epidermal cell)不同,表皮細胞無葉綠體而保護細胞則有葉綠體,故能行光合作用,產生碳水化合物.(2)保護細胞內裏外三面有甚厚之角皮(Cuticle),獨有與其他表皮細胞相連之處無角皮,故保護細胞三面厚一面薄.當其吸收水分多時,由於細胞膜薄一面之膨脹,反使膜厚一側起收縮,遂使氣孔張開;反之,當水分少時,保護細胞恢復原狀,氣孔遂又閉合。



氣孔模式圖
粗線為開放時保護細胞之
位置，細線為閉合時情形。
(Schwendener)

氣孔分佈	植 物 種 類	每平方耗下表面	上氣孔數上表面
上表面無氣孔者	<i>Abies balsamea</i> (拔爾撒謨樹)	228	0
	<i>Acer pseudoplatanus</i> (那威楓)	400	0
	<i>Anemonene morosa</i> (Wind anemone)	67	0
	<i>Begonia coccinea</i> (Red begonia)	40	0
	<i>Berberis vulgaris</i> (伏牛花)	229	0
	<i>Betula alba</i> (白樺)	237	0
	<i>Ficus elastica</i> (印度護膜樹)	145	0
	<i>Juglans nigra</i> (黑胡桃)	461	0
	<i>Lilium bulbiferum</i> (百合)	62	0
	<i>Morus alba</i> (桑)	480	0
	<i>Olea europaea</i> (西洋橄欖)	626	0
	<i>Ribes aureum</i> (Red currant)	145	0
	<i>Syringa vulgaris</i> (紫丁香)	330	0
	<i>Tropaeolum majus</i> (金蓮花)	130	0
上表面氣孔較多者	<i>Nymphaea alba</i> (睡蓮)	0	460
	<i>Pinus strobus</i> (白松)	0	142
	<i>Triticum sativum</i> (小麥)	14	33
上表面氣孔較少者	<i>Asclepias incarnata</i> (milk weed)	191	67
	<i>Cucurbita pepo</i> (南瓜)	269	28
	<i>Lycopersicum esculentum</i> (番茄)	130	12
	<i>Phaseolus vulgaris</i> (菜豆)	281	40
	<i>Populus dilatata</i> (白楊)	270	55
	<i>Solanum dulcamara</i>	263	60
上下面氣孔數近似者	<i>Avena sativa</i> (燕麥)	23(27)	25(48)
	<i>Brassica oleracea</i> (甘藍)	301	219
	<i>Helianthus annuus</i> (向日葵)	325	175
	<i>Pinus sylvestris</i> (松)	71	50
	<i>Pisum sativum</i> (豌豆)	216	101
	<i>Zea mays</i> (玉蜀黍)	68(158)	52(94)

B. 氣孔開閉之理由 氣孔開閉之理由，至今雖不十分明瞭，大抵與碳水化合物之變換(Transformation of carbohydrate)有關，乃今日所公認者。

氣孔之開放 氣孔開放乃在於保護細胞吸收水分多時，此於前節業已言及之。但氣孔開放須：(1)保護細胞具有充分之吸水能力，及(2)保護細胞周圍有充分水分存在。於此不能不仔細分析之。

(1) 保護細胞具有充分之吸水能力 保護細胞有葉綠體，能行光合作用，因之糖分(Glucose)增加。在普通情形下，其他細胞內糖分可立變為澱粉，因澱粉不溶於水，故濃度增加甚小；但依 Lloyd 及 Iljin 二氏謂保護細胞製成之糖分不變成澱粉。根據此說，故知保護細胞因光合作用製成糖分之結果，細胞液濃度加大，於是吸水力亦大，結果弧形(Curvature)變更，向薄之一方面膨脹，細胞乃向兩邊推動，中縫(Central slit)離開，成氣孔開放之狀態。

(2) 氣孔周圍有充分水分存在 氣孔周圍有表皮細胞，表皮細胞無葉綠體，不行光合作用，故無碳水化合物產生，細胞液濃度稀薄，而保護細胞之細胞液則較濃厚，故表皮細胞為低滲透壓，而保護細胞為高滲透壓，二者相遇時，滲透壓高者向低者吸收水分。但須周圍表皮細胞有充分水分存在，方能供其吸收。

氣孔之閉合 大抵在夜間或外界乾燥，蒸發過於旺盛時，氣孔便行閉合。此因夜間無太陽光，光合作用停止，不能產生新糖分，而舊糖分在夜間又轉移他處，結果細胞濃度降低，水分減少，向兩邊膨脹之力亦變小，於是氣孔閉合。至於外界乾燥，則水分少，表皮細胞所含水分甚少，葉內各組織亦感缺乏，外界蒸發仍然旺盛，因之其他細胞液濃度亦增大，依滲透原理，保護細胞遂不能由周圍表皮細胞吸收充分之水分而自然收縮。

外界溫度在 40°C 以上，土內含 Na^+ 、 K^+ 多時；可促進澱粉加水分解而變為葡萄糖。葡萄糖既多，保護細胞吸水力大，極度張開不復閉合，足致植物死亡。

C. 氣孔開閉之測定 測定方法甚多，最簡者，取植物葉置顯微鏡下觀察其是否開放，及其開放之程度。但此法弊病太多：(1)葉肉甚厚難以測出，(2)日光中之葉移至室中再置於顯微鏡下，已經過相當時間，故開閉程度已變更。故此法今已不大適用，較佳之法有：

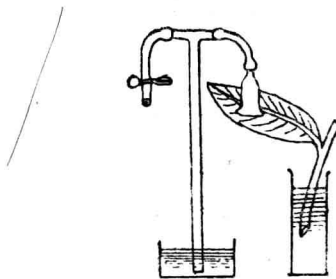
(1) Lloyd 氏法 將已測過蒸散量之植物，用鑷子取下一塊表皮，速置無水

酒精(Absolute alcohol)中，脫去水分，如是可免去氣孔改變之弊。應用時可隨時取出檢查之。

(2) Molisch 氏法，或稱浸入法 Infiltration method 將已測過蒸散量之植物，取下葉子，滴以苯(Benzol)，如氣孔閉合則苯不能入內；反之，氣孔開張，則苯入內，結果葉綠素被苯溶解，葉成透明狀態。由葉綠素溶解之速度及透明之程度，可測知氣孔之開張度。

苯亦可以石油精(Benzine)、酒精(Alcohol)等代替，僅作用稍緩而已。

(3) Darwin 氏法 前二法僅能測知氣孔之開閉，而不能測知開閉之程度及隨時間開閉之變遷；Darwin 氏法則用氣孔測定計(Porometer)可以測知之。此計由一 T 形玻璃管及一口徑 1 吋之玻璃鐘組成；玻璃鐘底有一小開口，似漏斗狀，用橡皮管連結於 T 形玻璃管平臂之一端，平臂之另一端亦連以橡皮管而用鉗夾之。T 管之垂直一端則插於一水器中，測定時，將玻璃鐘密覆於葉面上，而於 T 管平臂之另一端抽出空氣，水遂由下端升入玻璃管中，乃將鉗夾住，如氣孔開張，則有氣體自氣孔擴入玻璃鐘中而使水柱下降，其下降之遲速，可知氣孔開張之程度；如氣孔完全閉合，則水柱維持原狀而不下降。



氣孔測定計

6. 影響蒸散作用之因子

關於影響蒸散作用之因子，可分為內在因子與外在因子二類，茲分述之。

A. 內在因子 Internal factors 所謂內在因子，即植物體本身之因子也。

內在因子與蒸散作用有關者，有下列各種：

(1) 葉之構造 葉之構造，可以影響於蒸散作用。普通言之，葉大而柔弱者蒸散大；反之，葉小而堅硬者蒸散小。如豌豆之葉較大而柔弱，其蒸散即較葉小而

堅硬之大麻爲大，即因此也。Sachs 氏之試驗謂在 24 小時內豌豆蒸散 251 克，而大麻僅 9.3 克。

葉之構造與植物之生態 (Ecology) 有關，凡生於吸收水分困難處之植物爲要調節其蒸散，故葉小而堅硬，以減少蒸散；反之，生長於易得水分之處者，則葉大而薄，所以促進蒸散也。如高山植物 (Alpine plants)、沙漠植物 (Desert plants) 生長於水分少之處所，海濱植物 (Seashore plants) 雖生長於水分多之處，但因海水濃度過大，不易吸收，故此諸種植物多半因吸收水分困難，生態上之關係遂均不同。高山植物如岩高蘭 (Empetrum nigrum) 之葉變小；沙漠植物如仙人掌 (Opuntia ficus) 之葉收縮，莖肥大而肉；海濱植物如岡羊栖菜 (Salsola sola) 葉少且堅硬，均係減少蒸散之用。關於水生植物 (Aquatic plants) 及蔭生植物 (Shade plants)，因水分不缺乏，故葉多大而柔輓。水生植物如荷花 (Indian lotus)、慈菇 (Arrow head) 之葉大而柔；蔭生植物如蕎麥葉貝母 (Lilium cordifolium) 之葉亦大，均係爲增加蒸散作用也。

(2) 植物之年齡 植物幼小時，全體皆可蒸散，因角皮與栓皮均未長成，此時稱爲全體蒸散 (Whole transpiration)；迨植物老大後，角皮栓皮發達，阻止蒸散，除仍有角皮栓皮之少量蒸散外，主要爲氣孔蒸散。故植物幼小時蒸散較大，長成後則較小。

(3) 蒸散調節器官之有無 植物有調節蒸散之器官，則其蒸散小，反之則大。防止蒸散作用之器官有；

(a) 蒸散面積之減少 前言之高山、沙漠、海濱植物之葉變小，即屬此類。

(b) 氣孔數目之減少 禾本科植物如稻麥等之氣孔數目較其他植物爲少，蒸散作用自然可以減小。

(c) 氣孔之陷落 氣孔之着生普通與表皮細胞平，如氣孔着生低於表皮細胞，如香石竹 (Carnation)、絲蘭 (Yucca) 等可減少蒸散，因由氣孔外出之氣體不易爲風吹散，是以蒸散較緩慢也。

(d) 角皮發達 角皮能使水分不易透過；如松 (Pine) 有甚厚之角皮，故能防止水分之蒸散。

(e) 蠟質發達 角皮之上再長出粉狀之蠟質 (Wax)，可以防止蒸散，如甘

藍、小麥(幼小時)有之。

(f) 毛茸發達 依 Weigand 氏謂毛茸(Hair)可以防止蒸散，因由氣孔外出之水氣，藏於在毛茸中，不易為風吹散。高山植物多有之。

(g) 貯水組織 葉中有貯水組織(Water storage tissue)，可以減少蒸散，如秋海棠(Begonia)有之。

B. 外在因子 External factors 外在因子可以影響於蒸散作用者有：

(1) 溫度 Temperature

(a) 氣溫 Air temperature 氣溫之高低與蒸散成正比例；氣溫高時蒸散快，氣溫低時蒸散慢。又夏天之氣溫在四季中為最高，故以夏天之蒸散為最速。

(b) 地溫 Under ground temperature 地溫之高低與蒸散成正比；因地溫高則植物吸收水分大，於是蒸散亦大也。

(c) 植物體溫 Plant temperature 體溫高於外界氣溫時，蒸散作用小；反之，體溫低於氣溫時，則蒸散作用大。據 1926 年 Clum 氏研究結果，謂體溫常高於氣溫；但 Miller 氏則謂體溫亦有時低於氣溫。

(2) 日光 Sun-light 可分二部言之：

(a) 日光之有無與氣溫有關，有日光時氣溫高，是日光為間接因子。

(b) 日光之有無能影響於氣孔之開閉。如 Von Mohl 氏之主張，謂當黎明時氣孔稍有開放，日中時氣孔開張至最高度，而在日落後，氣孔又復關閉，此係一般之情形也。但當土壤乾燥含水少時，則雖有日光，亦少開張，故氣孔開閉之大小與水分有關。

光度之強弱(Intensity of light)與蒸散亦有關，據 Palladin 氏之實驗，謂同一植物同一重量而在不同光度之下，蒸散亦大小不同。氏以玉蜀黍幼苗三株各重 1.6 克，分別置於三種情形下 24 小時，結果放在完全日光(Sunlight)下者蒸散 198 毫克，放於散光(Diffuse light)下者蒸散 68 毫克，而放於暗處(Darkness)下者則僅蒸散 27 毫克之水分。

Brown 氏及 Escombe 氏之結論謂植物吸收太陽所發生之輻射熱，大部分用在蒸散作用。向日葵每小時每一平方呎吸收 600,000 Calories 之熱量，而蒸散 275cc 之水分，此 275cc 之水蒸散所需之熱為 166,800 Calories。故太陽之輻射熱有 27.5%

用於蒸散作用，至於用於光合作用之消耗者僅 0.5% 而已，其餘部分則為擴散及反射而失去。

(3) 濕度 Humidity 空氣內濕度之高低與蒸散大有關係，尤與相對濕度 (Relative humidity) 關係更密；如濕度成飽和狀態即 100% 時，蒸散作用幾無，故濕度與蒸散成反比例。

(4) 氣壓 Barometric pressure 大氣壓力之高低與蒸散亦有關係；氣壓高時空中濕度小，故蒸散大；氣壓低時則蒸散小。

(5) 空氣之變動 Air movement 所謂空氣之變動即風是也，故風之有無能影響蒸散作用之大小。有風時能將蒸散出之水蒸氣吹走，於是蒸散繼續加速進行。又有風時可以給原形質以刺激，增加原形質之通透性，內部水分容易外出，故此與內在因子亦有關係也。依 Hondaille 氏之實驗結果，謂在每秒 0.5 呎之風速時（最小風速），植物之蒸散較無風時增大三倍。

(6) 土壤之性質 Chemical properties of soil 此處所指之土壤性質非廣之義土壤化性，乃係指狹義的僅包括土壤酸度及土液濃度二者。

土壤之酸度 Sachs 氏根據其水液培養 (Water culture) 之結果，土壤在微酸性時蒸散作用比在微鹼性情形下為弱，換言之，即在微鹼性土壤中者蒸散作用大；但 Raber 氏則謂在微酸性者蒸散作用大，正與 Sabhs 氏之說相反。

土液之濃度 濃度大時蒸散小，濃度小時蒸散大；因濃度大時根吸收水分較困難也。

7. 植物體中水分之平衡

植物體中水分，一方由根吸收，一方由葉蒸散，通常成一平衡狀態，此為最適於植物之生長者。然在烈日之下，蒸散特盛，此平衡遂致破壞，即在土中水分充足時，亦呈缺水達 5—10%，如土中水分不足，則可達 25% 或以上。雖植物本身具有調節之能力，然亦有其限度，超過此限度，即無法維持其正常現象而呈現凋萎 (Wilting)。

凋萎為植物失去其膨壓之現象，然並非失去生活力之謂；如在適當期內給予水分，則即恢復其膨壓，而重行正常生活，是為暫時凋萎 (Temporary wilting)，然如凋萎過烈，則失去其恢復能力，是為永久凋萎 (Permanent wilting)。前者大多

在土中水分充足而蒸散特盛時見之，因吸水較慢，致臨時失去平衡而現凋萎現象，然此僅現於蒸散特盛部分如葉等，當蒸散漸緩時（如傍晚時）即行恢復；至於後者，則多於土中水分不足時見之，全部器官均失去膨壓，以致根毛枯萎，故其後雖給以水分，亦難恢復矣。

當植物凋萎時，蒸散作用即大為減弱，通常僅及正常時 $1/5-1/10$ ，故凋萎實為植物防止蒸散主要之法也。

II. 溢泌 Bleeding

溢泌亦為水分消失之一種原因，但不甚重要而已。如在春天，當葡萄發葉時，自其莖基切斷，則可見有液體自切口流出，此溢泌之現象，乃由於根壓之結果也。但溢泌並非自然，而係人為，須加以人為處置後方有此現象，利用此種現象如取漆等是。

III. 點泌 Guttation

點泌亦為水分消失原因之一，以其消失之分量微小，故不詳論之。大抵當雨後初晴，濕度甚大，蒸散作用幾停止，但土壤之水分多，因之吸收作用旺盛，故此吸收之多量水分自葉尖之水孔（Water pore）成液體狀態排出，此種現象謂之點泌。

第二章 植物之養分及其吸收

一、植物體之組成

植物體之組成甚為複雜，且依植物之種類而異，但歸納之可分為三部分：

1. 水分(Watery portion)；
2. 可燃燒部分(Combustible portion)；
3. 不可燃燒之殘餘(Incombustible residue)。

水分之含量普通約 40—95%，可燃燒部分普通為 1—55%；不可燃燒之部分為 1—5%。

水分之測定法，可將植物置於乾燥箱(Dry oven)，加溫至 105°C，則植物所含水分即變水汽而消失；迨得一恆量(Constant weight)時，水分已完全消失，所餘者為乾物質或乾燥物(Dry matter or dried substance)；乾物質之重量是為乾燥量(Dry weight)。

乾物質包括可燃燒部分與不可燃燒部分二者，故乾燥量之大小，亦依植物而異。大抵木本植物(Wood)之乾燥量為最大，有 50—60%，草本(Herb)約 20—30%，多肉植物(Succulent plant) 5—15%，最少者為藻類(Algae)，僅 2—5%。

再將此乾物質燃燒之，則可燃燒之部分(碳水化合物、脂肪、蛋白質等)又行化氣(Volatilize)與氧化合成氮(NH₃)、水(H₂O)、碳酸氣(CO₂)等而逸散，所餘者為不可燃燒之殘餘，即灰分(Ash)是也。

灰分之重量依植物部分而不同，木質莖最少僅 1%，種子為 3%，根及營養部分為 4—5%，葉最多有 10—15%。惟葉亦依其生活力之大小而不同，生活力大者灰分亦較多，如馬鈴薯之葉有 5—13%。

二、灰分之分析

依分析灰分之結果，化學上普通之元素(Element)灰分中多含有之；另外稀有元素(Rare elements)在土壤分析中尚未發現者，而灰分中亦含有之，如溴、碘等在土壤中尚未發現，而植物中有之，多存於海藻中。

灰分分析之結果，Raber 氏謂含有 31 種元素，即：鋁(Al)、氯(Cl)、鉛(Pb)、鉀

(K)、銀 (Ag)、鈣 (Ca)、鐵 (Fe)、鎂 (Mg)、錫 (Sn)、汞 (Hg)、錳 (Mn)、鉀 (Rb)、銣 (Sr)、砷 (As)、鈷 (Co)、碘 (I)、鈉 (Na)、硫 (S)、鈦 (Ti)、硼 (B)、銅 (Cu)、鎳 (Ni)、硒 (Se)、銻 (Tl)、鋇 (Ba)、氟 (F)、鋰 (Li)、磷 (P)、矽 (Si)、鋅 (Zn)、溴 (Br)。此 31 種元素並非每一植物均含有之，而係集合所有植物之含有而言。

普通植物灰分中能發現者，據 Raber 氏謂為 11 種：即硫、磷、鉀、鎂、鐵、鈉、鋁、矽、氯、錳、鈣。Maximov 氏謂 13 種，除上 11 種外，再加硼、鋅二種。

此許多礦物之成分，在十八世紀以前，學者皆不知其對於植物之重要，以為此種元素僅是存於水中隨植物之吸收而入體內，在生理上無多大意義。直至 1792 年 Lavoisier 氏始謂：“植物自空氣、水及礦物界三處吸取養分”。1804 De Saussure 氏又謂：“植物之吸收礦物質，並非偶然，而係對於植物所必需者”。自此始知礦物質在植物生理上之重要。

上列各種元素並非每種植物灰分中均含有之，亦不必盡含有之。其最重要而對於生理有極重要關係，缺一則不能生長者，有下六種：

硫、磷、鉀、鈣、鎂、鐵。

此六種元素可分為二大類：

(1) 假金屬 (Metalloid)：硫、磷。

(2) 金屬 (Metal)：鈣、鉀、鎂、鐵。

假金屬之元素硫、磷對於植物營養有直接之關係，恆成有機化合物 (Organic compound) 存於植物體中。硫如硫酸鹽 (Sulphate) 成游子 SO_4 為植物吸收，構成蛋白質 (Protien) 及複雜之核蛋白質 (Nucleo-protien)。磷與硫相似，簡單之蛋白質含有硫，而複雜之蛋白質必含有磷，如核蛋白質即含有之。故謂假金屬對於植物有重要之關係，特稱為營養物質 (Nutrient substance)。

至於金屬諸元素，對於生理關係尚不十分明瞭，僅認主要為生活作用之調節 (Regulator of vital processes)，如鉀對於光合作用有調節之能力，鈣對於養分之運輸、物質之轉換作用有調節之機能，鐵對於葉綠素之生成有調節之作用；惟鎂則為葉綠素組成中之要素。

此諸元素在植物體中大多成化合物 (Compound) 而存在，惟鉀係成游子 (Ion) 狀態，如將植物乾燥後浸於水中，則可分離出鉀，是證明其為游子狀態也。磷亦有

時成游子狀態，如葉中可有 50% 之磷游子，種子中亦有成游子存在。

三、 植 物 之 必 要 元 素

前言灰分中發現植物必要之元素有硫、磷、鉀、鈣、鎂、鐵等六種，除此之外，另加入植物燃燒時成氣體揮發之碳酸氣、水、氮等之四元素碳 (C)、氫 (H)、氧 (O)、氮 (N)，合成十大元素。植物苟缺此一項，則發育不良，終至死亡。

此十項元素名稱之記憶法，Illinois 大學教授 Cyrus Hopkins 氏會想得一妙法，使初學者易於記憶此十種元素之名詞。彼假設其本人開一咖啡店，作一廣告牌曰：“C. Hopkin's cafe mighty good”(C. Hopkins 之咖啡甚好)縮減之即為 C. Hopk'ns' cafe Mg. 包含植物所需要之十種元素矣。

依化學之進步及研究之益深，植物所必要之元素仍在增進中，此處所稱之十種元素已為過去學者所公認者，今有數元素亦漸有列入必要元素之趨勢者如菌類 (Fungi) 中鋅 (Zn) 為必要之元素；Rhode island 上種菠菜 (Spinach) 則又必需要錳 (Mn)；Holland 種 Heather (染色植物) 則又需要銅 (Cu)；美國之 Western 及 New york 種洋葱 (Onion)、萵苣 (Lettuce) 亦必需銅。至於硼 (B) 及錳 (Mn) 二元素已有人列入為必需要元素，故近日已有稱植物必需元素為十二種者。

四、 植 物 之 人 工 培 養

上面乃以化學分析方法而求得在灰分中之元素；但此法所得之結果，並未表示其與植物之關係，此中尚有許多元素乃無意義隨水分上昇而入於植物者，故欲得精確之結果，必須用人工培養之。由人工所製成之培養液 (Nutrient solution)，可隨意變其成分，然後觀營養液所左右之植物之生長及其結果，乃可確定其功用。

1. 培養液之配合

培養液之配合法甚多，各生物學者各有其特有之配合法。茲錄各著名學者之配合法如下：

a. Knop 氏液：

蒸溜水	1000cc	硝酸鈣	1.00克
磷酸一鉀	0.25克	硝酸鉀	0.25克
硫酸鎂	0.25克	磷酸鐵	微量

b. Detmer 氏液:

蒸溜水	1000cc	硝酸鈣	1 克
氯化鉀	0.25克	硫酸鎂	0.25克
磷酸一鉀	0.25克	氯化鐵	微量

c. Pfeffer 氏液:

蒸溜水	3000—7000cc	硝酸鈣	4 克
硝酸鉀	1 克	硫酸鎂	1 克
磷酸一鉀	1 克	氯化鉀	0.5克
氯化鐵或氯化亞鐵	微量		

d. Crone 氏液:

蒸溜水	1000—2000cc	硝酸鉀	0.5 克
磷酸鐵	0.5 克	硫酸鈣	0.25克
磷酸鎂	0.25克		

e. Sach 氏液:

硝酸鉀	1 克	氯化鈉	0.5克
硫酸鈣	0.5克	硫酸鎂	0.5克
硫酸三鈣	0.5克	氯化鐵	微量
蒸溜水	1000cc		

f. Hausteen 及 Cranner 氏液:

硝酸鈣	1.18克	氯化鈣	0.56克
磷酸一鉀	0.45克	硫酸鎂	0.65克
氯化鈉	0.15克	氯化鐵	微量
蒸溜水	1000cc		

g. Prianischnikov 氏液:

硝酸鈹	0.240克	磷酸一鈣	0.172克
氯化鉀	0.150克	硫酸鎂	0.060克
硫酸鈣	0.334克	氯化鐵	0.025克
蒸溜水	1000cc		

h. 麻生氏液：

蒸溜水	1000cc	硫酸銨	4—40克
磷酸二鈉	2—20克	氯化鉀	0.3—3克
氯化鈣	0.4—4克	氯化鎂	0.6—6克
氯化鐵	0.1—1克		

i. 神田氏改良的 Knop 氏液：

硝酸鈣	4 克	硝酸鉀	1 克
磷酸一鉀	1 克	硫酸鎂	1 克
氯化鐵	微量	蒸溜水	7000cc

j. 日本普通配合法：

硝酸鉀	1 克	硫酸鈣	0.5 克
硫酸鎂	0.5 克	磷酸一鉀	0.5 克
硫酸亞鐵	微量	蒸溜水	1000cc

以上諸種配合營養液均包含有植物所必需十種元素中 H、O、N、S、P、K、Ca、Mg、Fe 九種，僅少 C 一種。蓋 C 乃植物自空氣中吸收 CO₂ 而來，液中無須加入也。

上列各種培養液之處方，茲以神田改良 Knop 氏液為例，述其配合法於下：

取三個大小不同之玻璃瓶，大者容量 7000cc 以上，其他二個則約 50cc，將 Ca(NO₃)₂、KNO₃、KH₂PO₄ 三項置於 A 瓶(小瓶)中，加 35cc 之水；將 MgSO₄ 放於 B 瓶(小瓶)中，亦加 35cc 之水溶解之。如此二液有沉澱，可加極少量之鹽酸或硫酸以澄清之，然後將此二液同傾注於 C 瓶(大瓶)中，再將所餘之水完全傾入，最後將 FeCl₃ 用少量水溶解後併入大瓶中，液於是配成。

2. 培養之步驟

人工培養之方法有數種：

A. 高等植物培養法

(1) 水培法或水液培養法 Water culture 實行人工培養時，先須準備植物，普通多用蠶豆、豌豆、玉蜀黍、蕎麥等；先取一木箱，箱中放石英砂(Quartz sand)，此砂先用水洗之，再用稀硫酸以溶解砂粒表面物質，續用水洗淨之。(有亦用潔淨鋸屑代替者。)然後將種子放入，用蒸溜水澆之，待發芽出根，長達 10 厘米後，

然後移植之。栽植用容積 1000cc 之廣口玻璃瓶，外用厚黑紙筒蔽之，使根不見日光；瓶內壁塗以石蠟 (Paraffin)，以防其溶解於液中，瓶口塞以木栓塞 (Cork)，塞中開一圓洞，以便插植幼植物，洞宜比幼植物大，以便植物發長。為免開始時植物脫落，可以脫脂棉塞緊之，然後傾入培養液，即可培養矣。

培養時為便利比較研究，可以配製各種不同之營養液以試驗植物缺某種元素時之影響，以決定該種元素對於植物生理上之關係。

(2) 砂培法或細砂培養法 Sand culture 水液培養法有種種缺點：(1) 細小植物不易培養；(2) 不像真自然，因植物係生於土壤中，與固體物接觸；(3) 根生於水中缺乏氧氣，呼吸困難。細砂培養可補救此數缺點。

細砂培養多用石英砂 (Quartz sand)，惟亦有用細浮石 (Ground pumice) 或河沙 (River sand) 者，然無石英砂之良耳。其法先將砂洗淨，再浸入稀硫酸中 24 小時，使其表面可溶解物盡溶去之，再用蒸溜水洗之，洗淨後置於盤中，將所欲培養之植物 (已依前法培出幼芽者) 置於各種不同人工配合之培養液中比較觀察之。

B. 菌類培養法 Culture of Fungi 用 Knop 氏液分別置於三個三角瓶中 (Ehlemeyer's flask)。

菌類需要之碳不能由呼吸作用從空氣中得來，僅可於有機物中吸收之，故宜加有機物。法如下：

A 瓶除 Knop 氏液外再加蔗糖 (Cane sugar)，B 瓶除 Knop 氏液外再加甘油 (Glycerine)，C 瓶為 Knop 氏液之無 Ca (即去 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$) 而加有蔗糖者。

將消毒之白金絲取青黴 (Blue mold) 或綠黴 (Green mold) 分別置於三瓶中，瓶口用消毒棉花塞住。

由此觀察比較結果，可見 A 瓶中黴菌生長比在 B 瓶中者良好，C 亦比 B 為佳而幾與在 A 瓶中者相同。故知黴菌生育不需 Ca，但有機物 (碳素) 則不能缺乏也。

3. 植物人工培養時之注意事項

A. 鹽類之配合 應妥為配合，以免發生毒作用，其詳當於後述之。

B. 溶液之酸度 所謂溶液之酸度，即指溶液中氫游子之濃度而言也。培養液之酸度依植物種類及生態而不同，如松適於帶酸性之液，而禾本科植物則適於帶微鹼性者；又水生植物 (Hydrophytes) 喜微鹼性，而陸生植物 (Mesophytes)

則喜微酸性。一般言之，植物適宜之 pH 值為 5—6。

pH 值等於 7 時為中性，在 7 以上者為鹼性，7 以內者呈酸性。測定 pH 值之儀器有氫游子測定器(H ion comparator)。

如果配合液之 pH 值不與規定者同，則當呈酸性時宜加少量之鹼，呈鹼性時宜加少量之酸以調和之。

大抵溶液之呈酸性及鹼性，大多由於生理鹼性(Physiological alkaline)與乎生理酸性(Physiological acid)之關係。所謂生理鹼性者如 NaNO_3 、 KNO_3 等鹽類，在溶液中， NO_3^- 容易為植物吸收，於是留下 Na^+ 、 K^+ 等，此等金屬之陽游子與水作用成 KOH 、 NaOH ，而使溶液呈鹼性。又如 NH_4Cl 、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 等，在溶液中 NH_4^+ 容易為植物吸收，於是留下 Cl^- 、 SO_4^{--} ，此等與水作用生成 HCl 、 H_2SO_4 而使溶液呈酸性，謂之生理酸性。

C. 水分之性質 水為一絕好之溶媒，故配合培養液時當注意所用之水。配合培養液忌用河水(River water)、井水(Well water)、雨水(Rain water)，因河水等已溶有各種植物所必須之元素，如用之，結果難得精確也。故配合培養液普通多用蒸溜水，但一般製造之蒸溜水，其蒸溜器為銅質，水蒸溜時不免有微量溶解於水中，結果將影響研究之不確，補救此弊，可以玻璃質蒸溜器代替之，但玻璃仍不精密，仍不免有矽溶於水中。故至佳之蒸溜水莫過於用電離法，將水分子析為游子後再合而為水，則純潔無比也。

D. 藥品之性質 配合培養液時，藥品之性質亦宜注意。所用藥品最好須用絕對純粹者，但絕對純粹之藥品不易得之，總以近純者為上。如硝酸鉀普通多含有極少量之鐵，如欲試驗植物缺鐵之表徵，即不易精確。

此外許多藥品容易潮解，一露於空氣中即潮解而增重，故由秤取藥品時，不易精確，應先乾燥之。

E. 溶液之濃度 溶液須有適當之濃度，培養植物方可得良好結果，如液太濃，容易使細胞起原形質分離；太淡則使植物不能得到其所需要之養分，發育難得良好。普通以所用藥品之總量與蒸溜水量之比在 0.1—0.5% 為適，過此則太濃，不及此則又太淡也。

如硝酸鉀以 1—1.5% 為度，硫酸銨、硝酸鈉如超過 1.0% 則對植物有害；硫酸

鎂為植物必需，但在0.8%時則能毒死植物。Stechr氏試驗，在禾本科植物，硫酸鎂之量不能超過0.15%，過此則致植物死亡也。

F. 溶液之更換 溶液不更換容易使植物得不着其需要之養分，因溶液中所含養分被植物吸收而逐漸減少也。且溶液不更換，容易發生菌類，此菌類奪取養分，溶液不更換亦易生出藻類，致影響植物之生長。為免除上述諸弊端，宜常更換之。以一週換一次為最佳也。

G. 子葉之剪除 豆科植物有較大之子葉(Cotyledon)，子葉中含有多量之養分，種子發芽所需養分即完全取給於此；故在試驗比較時，難得精密之結果。故當發芽時不妨保存之，迨芽出一週後即應將子葉剪去。

H. 日光之照射 植物無日光，則不能行光合作用，同時無日光亦即不能生成葉綠素。植物莖、葉諸部有向日性，而根則有避日性；故上部宜使受強光，而下部則宜蔽以黑紙也。

I. 位置之轉換 植物莖、葉有向日性，常傾向於日光之處，故宜時時轉換其位置，以糾正其姿勢。

J. 氧氣之添加 根生於培養液中，不易得到氧氣，呼吸困難；較之生長於土壤中者相差太大，故宜補救之。補救之法，可每週中用吸筒打二次空氣於水中。

五、各種要素對於植物之功用

所謂植物養分，總其效用，不外三種：

- a. 營養 可供植物體之組成或供以生活必需之能(Energy)者。
- b. 刺激 雖本身無營養功用，但可刺激植物以促進其生理作用之進行者。
- c. 平衡 可以中和其他元素之毒性者。

茲將各種重要元素對於植物之功用略述於後：

1. 碳 碳為組成有機物之主要成分，故為植物體組成中之最主要者。其來源多取自空氣中之 CO_2 ，亦有一部來自土壤溶液中之碳酸及碳酸鹽類。

2. 氫與氧 氫氧合成為水，其於植物生理上之重要性前已言之，同時亦為有機物組成中之主要成分，與碳三者合佔植物體組成中95%左右，其重要可知。氫氧二元素大部以水之狀態由根部吸入，氧亦有一部分以元素狀態而被吸收者。

3. 氮 大部成硝酸鹽狀態自土中吸收，為蛋白質之主要成分，亦為原形質之基礎，故極重要。植物缺氮，則生長受阻，葉帶紅黃色，顯呈病態；但過多則莖葉徒長，而生殖作用則受阻礙，故能延遲成熟，並使抵抗力減弱。

4. 磷 為核蛋白質 (Nucleo-protein) 之重要成分，且有刺激之功；植物幼小時能促進根羣之發育，成長後能促其成熟，增進風味。磷並能助酵素之活動，且使不溶性之碳水化合物變成可溶性而利於運輸。磷多成磷酸鹽狀態由根部吸收。

5. 鉀 鉀有促進代謝作用之功，對於蛋白質之合成尤屬必要，故能影響細胞之分裂。鉀於碳水化合物之製造與運輸亦屬必需。少鉀能使植物莖中之機械組織不發達，而使組織柔弱易罹疾病。

6. 鈣 大多以硝酸鈣或硫酸鈣狀態自土中取得之，為高等綠色植物所必需者。鈣能助澱粉之消化及運輸，並為細胞膜中某種成分 (Calcium pectate) 中主要成分之一。無鈣則細胞柔弱，易受傷害，細胞分裂反常，根毛不發達，故鈣為根及葉正常發育所不可缺少者。鈣並能調節土壤之反應，間接亦有助於植物之生長發育。

7. 鎂 為葉綠素中成分之一，同時亦為核蛋白質組成所必需者。缺少鎂則葉綠素無由造成，致現黃化病 (Chlorosis)。鎂對於脂肪之製造及磷之運輸亦極重要。

8. 鐵 雖需量極少，但甚重要。鐵對於葉綠素之形成顯具有接觸作用，蓋無此葉綠素即無法形成。據 Warburg 氏稱鐵為氧之攜帶者 (Oxygen carrier)，故與呼吸作用亦有關係。

9. 硫 以可溶性硫酸鹽狀態自土中吸收，為蛋白質組成中之重要成分。缺硫則細胞分裂受阻礙，與缺鉀相似，結果作用亦受妨礙，甚或阻止。硫與呼吸作用似亦有關係。

10. 硼 似與鈣之利用有關，缺少此素則細胞不能正常分裂，根部不能正常生長，豆科植物之根瘤亦難正常形成，枝葉變脆，葉柄中韌皮部 (Phloem) 破壞，致葉中之糖類無法運出，而使葉帶紫色。據最近 Struckmeyer 及 MacVicar 二氏 (1948) 之研究，得知缺硼之主要病徵為形成層 (Cambium) 之反常活動，使細胞延長，並反常增殖而形成壞傷 (Necrosis)。故對於形成層甚早即停止活動之植物如

大豆、蕎麥等，或用光照處理(Photoperiodism)以促形成層之提早成熟者，缺硼現象多不著，甚或無之。至植物對硼之需量極微，超過 5—20 ppm 則對植物有毒性。

11. 錳 植物體各部分中均含有之，尤多見於生理作用旺盛處，如種子及生長點等均富含之，但為量極微，故學者以為其作用當類似維他命 (Vitamin) 或酵素 (Enzyme)。於高等植物之氧化作用 (Oxidation) 及酵母 (Yeast) 之發酵作用 (Fermentation) 似有助力。植物缺錳則葉綠素不能形成，但量如過 1 ppm 即現毒性。

12. 其他 除以上十二種要素外，他如鋅、銅、鋁、氯、矽等，或對某數種植物為必需；或對於一般植物之生理作用亦有裨益。如最近 Skoog 氏 (1940) 發現番茄在溫室下生長於缺鋅培養液中者不能伸長，生長素 (Auxin) 含量極低，如加入微量之鋅，則生長素於 24 小時內即行增加，生長不久亦行增進。Bean 氏 (1942) 指出在缺鋅之植物，其蛋白質之合成亦大受阻礙。Cheng Tsui 氏 (1948) 亦證明鋅與番茄之生長素含量有關，並謂缺鋅之植物含水量大為減少，生長受阻，而先端之滲透壓則加大。然此類元素迄今仍未能證實其為一般植物所必需，故其確實功用亦尚有待於今後之繼續研究也。

六、 鹽類之毒作用及相殺作用

人工培養時所用之培養液，乃由許多鹽類配合而成，如此種鹽類單獨應用或用法不當時則發生毒性，能使植物中毒至於死亡，是為毒作用 (Toxicity)。但兩種以上之鹽類同時應用時，則此種毒性中和而相消，是謂之相殺作用 (Antagonism)。依前節中，完全培養液因配合適當，無毒性作用，但在不完全液中則須注意之，常有毒性作用之發生。

1. 毒作用 Toxicity

對此研究者有 Kahlenberg、True、Coupin 諸氏。氏等謂單獨用某種鹽類培養植物，結果能使植物死亡，因有毒性故也。Coupin 氏又研究小麥對於毒性之反應，結果發表鹽類之等量毒作用 (Equivalent toxicity of salts)。氏將各種鹽類如 KCl、NaCl、MgSO₄ 等，以各種重量分別溶於 100cc 之水中，然後將小麥浸入培養之，觀察其死亡狀態。此種不同之鹽類溶液，雖其分量不相同，但其毒死植物則一，

故稱爲等量毒作用。

毒作用之大小依鹽類種類而不同，據氏之結果如下：

KH_2PO_4	6.0 克	MnSO_4	1.9 克	MgSO_4	0.8 克
NH_4NO_3	3.9	CaCl_2	1.85	ZnSO_4	0.12
KNO_3	3.0	KCl	1.9	KBr	0.10
NaCl	1.8	LiCl	0.04		

此即謂 100cc 水中溶有 6 克之 KH_2PO_4 ，1.9 克之 MnSO_4 ……等，小麥必被毒死也。

在上表中可知在常用之鹽類中，以 MgSO_4 之毒性最大， KH_2PO_4 之毒作用最小。雖據數字得 LiCl 之毒作用大於 MgSO_4 甚多，但 LiCl 不常用，故影響較小。毒作用之大小普通謂依原子量 (Atomic weight) 而不同，與原子量成正比例；但亦有例外，如 LiCl 之 Li ，其原子量比 K 、 Na 爲小，但毒作用則反大。又碘化物之毒性大於相同之溴化物，後者又大於氯化物。

2. 相殺作用 Antagonism

所謂相殺作用，簡言之，即兩種鹽類單獨用之則有害，混合用之則此種毒性相消而不呈毒作用，是謂之相殺作用。

Loeb 氏以一種鱖魚 (Minnow) 之卵，置於與海水同濃度之 NaCl 液中則不能孵化，但加入少許 CaCl_2 或 ZnCl_2 則能孵化；又以此卵單獨置於 CaCl_2 或 ZnCl_2 之溶液則亦不能孵化。故氏稱此乃由於鹽類之相殺作用。此係就動物而言者。

Osterhout 氏對植物亦曾加以研究，氏以海產植物 (Marine plants) 之昆布 (Lunularia) 及陸生植物 (Terrestrial plants) 之小麥爲材料而研究之，亦得如是之結果：

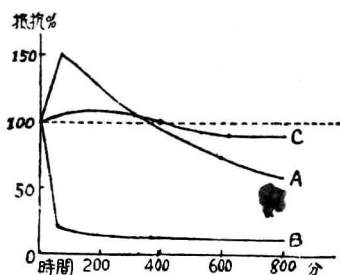
植物	溶 液 種 類	致死時間	植物	溶 液 種 類	根之生長
昆布	稀海水	200 日	小麥	NaCl	59 厘
	蒸溜水	200		CaCl_2	70
	NaCl 液	4		NaCl 1000 份加	254
	NaCl 1000 份加	100		CaCl_2 10 份	
	CaCl_2 10 份				

從上二結果，得知無論海產植物或陸生植物，單獨放於某種液中則生命不長或發育不良，但放於混合液中則能生長，且發育良好，是由於毒作用之相殺也。

此外又知兩種單獨應用有毒作用之溶液，如果混合比例良好，則能使植物生育更佳，有下示之證明(Osterhout 氏之結果)：

0.12 M NaCl	0.164 M CaCl ₂	小麥根生長長度
0 cc	100 cc	55 耗
25	75	105
50	50	180
75	25	289
85	15	370
95	5	435
99	1	300
100	0	55

Osterhout 氏又研究為何鹽類溶液單獨用時有毒，而混合用時則無毒；結果氏謂乃因鹽類溶液使原形質膜(Plasma membrane)之透性(Permeability)起變化之故。大抵二價鹽類(Bivalent salts)及三價鹽類(Trivalent salts)之氯化物及硝酸鹽，如 CaCl₂、Ca(NO₃)₂、MgCl₂、Mg(NO₃)₂ 等之溶液初時能使原形質膜之抵抗力(Resistance)增加，但以後則抵抗力漸小，因而起受毒作用。至於一價鹽類(Monovalent salts)如 KCl、KNO₃、NaCl、NaNO₃ 等與原形質相遇時，則不能增加其抵抗力而立即受害。酸類(Acids)則與二價及三價鹽類相似；鹼類(Alkalies)則與一價鹽類相似，能立即使植物受毒。氏曾以昆布對於各種鹽類之情形，以曲線(Curve)示之於下：



昆布對各種鹽類之抵抗力

A 為在二價及三價鹽類中情形。

B 為在一價鹽類中情形。

C 為在 97.5% 之三價鹽類及 2.5% 之一價鹽類時情形。

虛線示昆布在海水內之生長情形。

關於此種情形，可假設為下列諸問題：

(a) NaCl 、 CaCl_2 單獨用時為何能受害？

(b) 在此二種之混合液中為何能起相殺作用？

(c) CaCl_2 、 NaCl 為何對於細胞原形質膜起不同之作用？

(d) CaCl_2 為何最初使原形質膜抵抗力增加而以後則減少。換言之，即起初能不使植物受害，以後則使植物受害？

(e) 為何在平衡溶液(Balanced solution)中則不受害？

對此 Raber 氏曾創電性說(Electrostatic theory)以解釋之。氏根據膠體化學(Colloid chemistry)、電荷(Electric charge)及電離(Dissociation)而立論。膠體之粒子(Particle)有電荷；原形質為一種膠體，微鹼性，其表面上亦有電荷，且證明為陰電荷(Negative charge)；而細胞液(Cell sap)呈微酸性，帶有陽電荷(Positive charge)。故一細胞帶有二重電氣(Electric double layer)，鹽類在化學上言之為中性物(Neutral)，但在生理上對植物之關係言之，必先得電離後方能為植物所應用，故不能認為中性，如 CaCl_2 ，Ca 為陽游子(Cation)，Cl 為陰游子(Anion)；Ca 且為二價陽游子(Bivalent cation)，Cl 為一價陰游子(Univalent anion)。此即謂 Ca 具有二個陽電荷集中在一個游子上，而 Cl 為二個陰電荷分佈在二個游子上，故同在一個游子上陽盛陰衰；諸如此類之鹽類謂之陽性鹽類(Positive salts)。又如 Na_2SO_4 ，Na 為一價之陽游子， SO_4 為二價之陰游子，二個陽電荷分配在二個陽游子上，而二個陰電荷則集中在一個陰游子上，故呈陰重陽弱；諸如此類稱之為陰性鹽類(Negative salts)。 NaCl 表面觀之似為中性鹽類，因同為一價也，但與陰性之膠體相接觸時，則顯陰性鹽類之性質。酸類具有活動力強之 H^+ ，故可歸入於陽性鹽類，而鹼類則具有 HO^- ，故屬陰性鹽類內。此外，游子之大小亦略有關係，因在較小游子上，電荷集中於小面積上，故電性似較強也。

將植物細胞置於陽性鹽類溶液中時，便起一種異性相吸之現象，因此原形質向外擴張，因緊張而透性減少，至陽電荷漸漸傳遞於原形質，使原形質之表面亦帶有陽電荷，此時便發生同性相拒現象，因而原形質收縮，細胞膜之透性變大，溶液進入細胞內，因此細胞受害。至於陰性鹽類，則開始即因同性相拒之故，增進原形質膜之透性，故受害較速。如將二液混合，乃成生理中性，與植物細胞接觸時不起

緊張及收縮作用，故無害。

植物自土壤中吸收之元素有 N、S、P、Ca、K、Mg 六種 (Fe 有少量)，其中三種為陽游子，三種為陰游子，各帶有五個陰電荷 (NO_3^- 、 SO_4^{--} 、 HPO_4^{--} 、 Ca^{++} 、 K^+ 、 Mg^{++})。Fe 通常用磷酸鐵 (Fe^{+++} 、 PO_4^{---})，而最近新加入之二要素錳與硼多成爲 Mn^{++} 及 B O_7^{--} 態吸收，故電性均平衡也。

七、植物對於各種物質之吸收情形

在一成長細胞中，液胞甚大而將原形質迫近細胞膜內側成一薄層，有似一膜，稱爲 *Protoplasmic membrane*。此膜亦爲異透性，故對於各種物質之吸收有異於單純之擴散而具有選擇性 (*Selective absorption*)：對於各種物質，有能通過者，有不能通過者；對於能通過之物質，或吸收較多，或則較少；即同爲一種鹽類，對其二游子之吸收量亦不相等。此種情形，頗爲複雜，茲分述之。

1. 原形質膜之異透性

原形質對於可溶性物質大多能通過，但亦有不能透過者，例如濃糖液能使細胞起原形質分離，即可證糖之不能滲入；又以細胞液含有色素者如紅色甜菜根，將其細胞浸入濃糖液中，則見雖起原形質分離而色素並不外出。類此之事，不勝枚舉。關於物質有能通過有不能通過原因，說者不一，大別之可歸納爲四種學說：

A. 濾過說 *Ultrafiltration theory* 此說爲 Traube 氏所創，而爲 Küster 及 Ruhland 等氏所主張。其說以爲原形質膜狀如一微小濾器，物質之能否通過，乃視此物質之分子 (*Molecule*) 或分子團 (*Molecular aggregates*) 之大小而定。此說對於染料 (*Dyes*) 甚爲確實，但對某數種膜，能通過較大分子之生物鹼 (*Alkaloid*) 而不能通過較小分子之氨基酸 (*Amino acid*)，殊未能解釋之。

B. 溶解說 *Solution theory* 此說爲 Overton 氏所主張，氏觀察原形質對於某數種染料及其他有機物之透性後，以爲物質之能否通過原形質，乃依於其能否溶解入油樣體 (*Lipoid*) 而定。此說能適用之處極少，且各種無機鹽類 (*Inorganic salts*) 絕大多數均不溶於油樣體，但能自由大量進入細胞中，則殊難以此說解釋之。雖其後 MacDougal 氏曾由實驗證明原形質中某數種油樣體確對有機物及無機物之游子通過有影響，但其故現仍未明也。

C. 化合說 Chemical theory 此說以爲物質所以能通過膜者，乃因其能與膜化合成某種可逆性化合物 (Reversible compound)，而於膜之內側重行釋放之故。此說頗受一般生物學家所稱許。但據各學者根據溫度係數 (Temperature coefficient, 即每增加 10°C 對於透性之增進程度。一般言之，化學反應係數大，爲 2—3；物理反應係數小，爲 1—1.5) 測定植物對於水及各種物質之透性，結果頗不一致，故物質之能通過原形質膜，究係化學作用，抑係物理作用，目下仍難斷言也。

D. 膠體說 Colloidal theory 原形質爲一種膠體 (Colloid)，故有許多學說根據膠體之“滯性變更 (Changes in viscosity)”、“相轉變 (Phase inversion)”、或“電性反應 (Electrical reaction)”等現象以解釋原形質膜之透性。如 Spaeth 氏以爲物質通過之難易視原形質之滯性而異；而 Free 氏及 Lloyd 氏則以爲此依水分在連續相 (Continuous phase) 與不連續相 (Discontinuous phase) 間之分佈情形而定，如不連續相之粒子較小，則其間之距離較大，故物質之經由連續相而擴散入內時即較便利。Kaho 氏則以爲中性鹽類 (Neutral salts) 之通過原形質乃視其對於原形質膜之作用而不同；陽游子 (Cation) 具有凝集作用 (Coagulating effect)，減弱透性，而陰游子 (Anion) 則具有分散作用 (Dissolving action)，增強透性。一種中性鹽之作用，即爲其陰陽二游子作用之代數和 (Algebraic sum)。惟用膠體說以解釋原形質之透性，亦甚多與事實不符，蓋其中某數種假設在植物上絕無此種情形發現，而更有理論上能影響透性之現象實際上對於物質之通過甚少作用也。

總之，原形質膜之透性甚爲複雜，目下尚無一種適當之學說可以適合於一切現象者。

2. 物質吸收之比例

植物對於物質之吸收，過去認作純由擴散，以爲鹽類隨水分吸入植物體內，因葉之不斷蒸散而逐漸濃縮，故蒸散爲植物吸收養分之主要原因。但據 Hasselbring 氏測定，菸草之用布幕遮光者，需水量大爲減少，而礦物質之吸收量反形增加。又據許多學者研究結果，得知培養液中之水與鹽類，其被吸收量並不一致；在極稀溶液中，鹽類之吸收多於水，致使溶液濃度減低，而在較濃溶液中則反之，水之吸收多於鹽類，致濃度逐漸增高。由此可見植物對於鹽類之吸收，並非全由蒸散而於水

分中帶入者。

不但水與鹽類之吸收量不同，即同一溶液中各種鹽類之吸收量亦復有差異。據 Hoagland 及 Davis 二氏分析一種輪藻 (*Nitella clavata*) 細胞液及其生長之池水之結果，有如下表：

項 目	K	Na	Ca	Mg	Cl	SO ₄	PO ₄	NO ₃
池水中含量(ppm)	微量	5	31	41	32	31	0.4	34
細胞液中含量(ppm)	2,120	230	410	430	3,220	800	350	0
細胞液濃度對池水之比例	2,000	46	13	20	100	26	870	

可見除 NO₃ 外，各種成分在細胞液中之濃度均遠大於池水，而其被吸收量則又彼此不同。

植物對各種鹽類之吸收量固不同，即對同一鹽類之陰陽二游子亦非等量吸收。例如生理酸性鹽 (Physiologically acid salt) 之陽游子被吸收較多，以致殘留酸根而使溶液呈酸性，即為明例；而生理鹼性鹽 (Physiologically alkaline salt) 則陰游子被吸收較多，致殘留陽游子而呈鹼性。

由上列各種事實證明，植物之吸收作用實甚複雜，初非僅藉單純之擴散所得解釋者。依擴散原理，物質之入細胞也，待內外濃度相等時即當停止，今則知其不然，細胞液中鹽類之濃度遠大於土壤溶液，則此種物質之聚積 (Accumulation) 似非擴散所能致。關於此點之解釋，說者頗多。有一部分學者以為物質進入細胞後，化性發生變化，或則沉澱，或則與他物結合而成不活動性，致此物質在細胞液中之濃度仍較外液為低，故仍得依擴散原理而繼續滲入。例如用膠棉 (Collodion) 或羊皮紙盛單寧 (Tannin) 溶液而浸於氯化鐵 (FeCl₃) 液中，前者不能通過此膜而後者則能通過，當氯化鐵進入單寧液後，即結合成單寧酸鐵 (Iron tannate) 而沉澱，故以氯化鐵言，其濃度始終低於外側，因此繼續不斷滲入，直至全部與單寧結合而後止。在植物體中，此種情形亦屬常見，如光合作用製成之糖類，當運入貯藏部分後，即變成不溶性之澱粉，使糖分得以繼續輸入，即為一例。他如鹽類之吸收，亦每如此，普通 Ca、Mg、S、Si、Fe 及 Al 多結合成不溶性。但以 K 而言，依 Hoagland 及 Davis 二氏分析結果，植物之吸收最多，如前所述，而均仍為可溶性，且測定細胞液之導電性 (Conductivity) 微大於 N/10 之 KCl 溶液，可知其細胞液中大部無機

成分均為游離狀態者。此則非擴散作用所能解釋矣。

關於此種現象之解釋，目下常應用 Donnan 氏之膜平衡說 (Membrane equilibrium theory)。設有一膠體不能通過之膜，內貯一易於水解之鹽類，而此鹽類之一游子具有膠體性質，如 Sodium proteinate，則當其浸於水中時，鈉游子因受蛋白質粒子 (Protein micelles) 之吸住而亦不能外出。此時如再加入一種易於通過此膜之鹽類，如氯化鉀，則不久此四種游子間便成立一種平衡狀態；凡與膠體游子 (Colloidal ion) 具有不同電性者 (此處為陽游子) 在內部濃度較高，而具相同電性者 (此處為陰游子) 則較低。據 Donnan 氏之研究，此易通過隔膜之鹽類，其在膜內外二側之陰陽二種游子之乘積 (Product) 必相等。設在膜之內側已有大量之膠體游子，則其陽游子 (此處為鉀) 均將由外入內，而同時有相當量之鈉游子由內放出；但陰游子 (此處為氯) 則幾全留外液中。故在此種情形下，雖二種游子對膜均極易通過，其一仍能不變其化性而聚積於內部。

植物細胞具有蛋白質，與上述之膠體游子相當，因其可能具有陽電荷或陰電荷，故能聚積陰游子或陽游子。且原形質膜除膠體外，對於許多電解質 (Electrolytes) 如有機酸 (Organic acids) 等亦不能通過，故能成立 Donnan 氏之膜平衡狀態而有利於陽游子之聚積，使其濃度遠高於土液。惟以植物之膠體組成，不論在質或量上常在不斷變化中，故其平衡狀態亦甚為複雜，欲加徹底明瞭，目下尚屬難能也。據 Hoagland 氏最近之研究，指出物質對細胞之透性及聚積，與呼吸作用 (Respiration) 有密切之關係，惟呼吸究對吸收具有何種作用，現亦尚未明也。

3. 物質吸收之狀態

高等綠色植物養分之吸收，除碳及一部分氧係自空氣中攝取外，餘均取給於土壤，而各種元素被吸收之形態，除氧有一部仍成元素狀態外，其餘均成可溶性化合物，但氧亦須先溶於水方能吸收。

高等植物能同化簡單之無機成分以完成其營養，故其吸收之養分以無機化合物為主。然土中含可溶性有機物亦甚多，此等物質可否供植物直接利用，亦為一值得注意之問題。遠在 1889 年，Acton 氏已發現植物能在黑暗中利用糖類以製成澱粉，其後 Laurent、Perrier、Knudson、Molliard、Robbins、Brannon、Loach 諸氏亦均證明植物能由根吸收糖類而加以利用，惟各種植物對於能利用之糖類互有不

同。Knudson 及 Lindstorm 二氏更用白化之玉蜀黍幼苗 (Albino corn seedling) 爲材料，以便能在正常光照下測定碳水化合物對植物之作用而不受光合作用之影響，結果亦證明蔗糖 (Sucrose) 確能增加體重，且生活較久；惟以糖類滲入甚慢，故不能吸入充足之量以維持其生命。至 1942 年 Spoehr 氏發現用 10% 濃度之糖液施於葉上，則吸收優良，能使玉蜀黍之白化苗繼續生存直至開花，惟根則吸收不良。其後 Went 及 Carter 二氏 (1948) 亦證明蔗糖液對於番茄亦有良好影響，在黑暗中者可增進其生長，但在光照下則結果較不一致，惟在溫度高而光度弱時，施用糖液確能促進生長及開花數。關於施用方法，以施於葉者最易吸收，不論將葉浸入糖液或噴於葉上，效果均極顯著。Robbins 氏割豌豆、棉、玉蜀黍之根尖而培養之，如於培養液中加入葡萄糖 (Glucose) 及果糖 (Fructose)，則能在黑暗中作優良之生長，但如無糖類加入，則生長甚少。Hidelbrandt 及 Riker 二氏 (1948) 以向日葵、菸草等行組織培養 (Tissue culture) 而測各種糖類、醇類、有機酸及其鹽類對其生長之影響，結果亦證明糖類有助於組織之生長，惟植物種類不同，其適用之物質亦異，至醇類及有機酸類則與糖類合用時亦有優良作用，可見植物組織均能吸收利用也。

關於有機氮化合物之吸收，亦已有實驗證明。植物之經殺菌培養 (Sterile culture) 者，能對多種含氮有機物如氨基酸 (Amino acid) 卵磷脂 (Lecithin) 等直接同化，惟以利用較緩，故較諸給予硝酸鹽或銨鹽者，生長大受阻礙。一部分學者證明施用微量之有機含氮化合物後能促進植物之生長，以爲乃因其作用類似生長素或維他命之故，Bottomley 氏見施用部分腐敗之泥炭 (Peat) 及植物質中之抽出物於培養液中，能使某種水生植物 (Lemna minor) 之生長重於單用無機鹽者達 62 倍。最近關於生長促進物質研究甚多，確已證明其對植物具有甚大之作用，惟其需量極少而已。

要之，植物對於各種有機物質確能吸收利用，惟較爲困難，且需量極微，故以正常之營養而言，仍以吸收無機物爲主也。

第三章 同化作用

同化作用(Assimilation)乃植物將其吸收所得之簡單無機物質變成複雜有機物質之謂也。

植物之必要元素有 C、H、O、N、S、P、K、Cu、Mg、Fe、B、Mn 等，已於前章言之。此等元素由植物根部自土壤中吸收之，或由葉自空氣中吸收而來；但此等元素為植物吸入時成無機鹽類狀態，並不能立即利用，必經過一度同化作用，製成有機物後，方可應用之，以為生活能力之源。

同化作用有碳同化與氮同化二者，茲分述之。

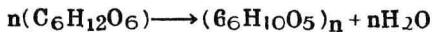
I. 碳素同化作用——光合作用

同化作用中最重要者為碳素同化作用(Carbon assimilation)，係藉光之能力而將碳與水化合為有機物之作用也，故普通亦稱光合作用(Photosynthesis)。植物乾物質中有 45% 為碳(Carbon)，故碳之重要可知。碳係葉自空中吸收而來，與根自土中吸得之水分，經太陽光之作用後，製成碳水化合物(Carbonhydrates)。

光合作用初製成之碳水化合物為葡萄糖(Glucose)：



少數植物，其光合作用所產生之葡萄糖不再轉變，但大部植物產生之葡萄糖必再轉變而成澱粉(Starch)。



光合作用在植物生理上甚為重要，其過程亦甚複雜，茲更詳述之。

一、 光合作用之重要

(1) 食物之給源 光合作用產生之物質，最簡單者為葡萄糖與澱粉，由此簡單之物經作用後再生成脂肪(Fat)、蛋白質(Protien)等之複雜化合物。此等物質除供給植物自身營養外，並能供給動物、人類之食物。總之，吾人所食之各種植物性食物，係直接取之於光合作用；而豬、羊等肉類則係間接受取之於光合作用者。故 Raber 氏有言曰：“綠色植物為各種食物之根源”；Palladin 氏亦曰：“綠色植物

為連繫動物界與礦物界之關鍵”。果如是也。

(2) 能力之給源 宇宙間一切之能力 (Energy), 均發源於太陽。太陽之能力雖大, 但若無植物, 則不能將太陽之能力給吾人以利用。植物光合作用產生之有機物中含有碳, 此係自空氣中之 CO_2 而來, 利用太陽之動能 (Kinetic energy) 將 CO_2 分解, 同時並將太陽之動能儲藏於碳水化合物、脂肪、蛋白質中而變成靜能 (Potential energy), 此類物質除供植物本身利用外, 並供動物食用, 使在體內氧化後, 此靜能又變為動能, 而得利用之以作人類應作之工作。

(3) 空氣之淨化 光合作用能將不潔之空氣變成淨化 (Purifying)。依光合作用之公式觀之, 可減少 CO_2 而增加 O_2 , 故光合作用能淨化空氣也。

吾人知如空氣中 CO_2 之量達 0.05% 以上 (普通為 0.02—0.03%) 則人類呼吸困難; 大抵一成人體重 75 公斤者, 每日須吸入氧 750 克, 而呼出 CO_2 200 克, 若無光合作用, 則空氣中 CO_2 日漸增加, 而 O_2 則日趨減少矣。

光合作用製成之葡萄糖與放出之 O_2 之比可由下式算得之:

$$\frac{6\text{O}_2}{\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6} = \frac{32 \times 6}{12 \times 6 + 1 \times 12 + 16 \times 6} = \frac{192}{180}$$

故光合作用製 180 份之葡萄糖必生出 192 份之 O_2 。今知一平方呎之葉每小時能產生葡萄糖 2 克 (Müller 氏) 或 1 克 (Sachs 氏), 則在一日中, 每一平方呎之葉能產生 24 克或 12 克之葡萄糖, 亦即能放出 25.6 或 12.8 之 O_2 也。

二、光合作之發現

光合作用發現最早之人為 1769 年 Bonnet 氏。氏於偶然間將新鮮葡萄葉浸入水中, 在日光下見葉面上有氣泡發生; 氏再置於一度煮沸之水中而置在日光下, 則無氣泡發生。但當時 Bonnet 氏無法解釋之, 今知其乃由於光合作用也。 CO_2 能溶於冷水中, 故葡萄葉在冷水中能吸收 CO_2 行光合作用, 放出之氣泡乃氧也; 而在沸水中則因 CO_2 已被驅出, 故葉不能行光合作用, 而無氧氣放出也。

1771 年 Priestley 氏認空氣中有所謂養氣 (Dephlogiticated air), 動物可利用之以呼吸, 但在一定空氣中長久生活後, 則養氣用完, 其結果所餘之氣即為濁氣 (Vitiated air), 此種空氣不宜於動物及人類之吸吸。氏乃設法以淨化之。氏以一

鼠置玻璃鐘下而密閉之，經數時間後，則其空氣皆為惡化而不適於鼠之生活；但如與植物置於一處，結果可延長此動物之生命。惜氏對此法未能多作實驗，故對於有時可淨化空氣，而有時則不能之現象未能解釋之。

1779年 Ingen-Housz (本為荷蘭一醫生) 氏將 Priestley 氏不能解釋者解釋之。氏謂植物之淨化空氣僅限於植物之綠色部分，且須於日光之下始有之；但氏並不徹底明瞭其中之變化及其經過，亦不明瞭其與植物本身營養之關係。氏之結論謂：植物之呼吸可分為日間呼吸 (Diurnal respiration) 及夜間呼吸 (Nocturnal respiration) 二種；日間呼吸可以淨化空氣，其目的乃在於裨益人類。

1782年 Senebier 氏對光合作用有更進一步之發現。氏謂植物所以能淨化空氣，乃由於其吸收 CO_2 並謂 CO_2 之吸收與植物之營養有關係。故自 Bonnet 氏以至於 Ingen-Housz 氏以來對於植物之淨化所不知者，乃得作具體之解釋。

至 1804 年，De Saussure 氏更進而謂植物吸收 CO_2 後能放出同量之氧氣，二者之比 (Ratio) 近於 1:1。氏並謂由於 CO_2 之吸收與分解，植物之體重得以增加，若在無 CO_2 之空氣中則植物不能生活。

De Saussure 氏與其門徒以為 CO_2 乃由葉吸收而並非由根所吸收。但 1927 年 Stoklasa 氏發現植物根部亦能以碳酸鹽 (Carbonates) 形態而吸收大量之碳，此種碳酸鹽之來源乃由土中之細菌分解而產生者。氏並發現有時植物在吸收 100 份之碳時，同時吸收 154 份之氮及 106 分之鉀。Livingston 及 Beall 二氏亦謂 CO_2 亦能溶解於水而為根所吸收，其量相當大。Bergamaschi 氏亦證明植物生長於富於 CO_2 之培養液者，其光合作用大為增進。可見根部確能吸收碳素也。

Boussingault 氏 (1860—1890) 以精細之化學定量方法測定植物吸入之 CO_2 與放出之 O_2 之比，是否確實相等；並證明植物在日光下是否立刻可分解 CO_2 而放出 O_2 。氏以一玻璃鐘，其中裝有氮、氫及定量之 CO_2 ，在此玻璃鐘中培養一小植物，旁置一塊磷及一瓶水。移此鐘罩於日光之下，則因光合作用而放出氧，此氧與磷化合而成為 P_2O_5 ，故立有白煙發生；然後移之於暗處，則其磷停止氧化而無白煙生出，以前生出之白煙亦消散為水所吸收。但此實驗中所含之 CO_2 數量甚大，故植物能否利用空氣中 0.03% 之 CO_2 以行作用，仍為一疑問。Boussingault 氏對此乃再作一實驗證之，亦以一鐘罩，中置一植物，並使空氣通過，乃置日光下曬

之，而分析流入與流出之空氣，結果證明植物確能利用此微量之 CO_2 。

三、光合作用之實驗

此種實驗能證明光合作用之要素，今分述之。

1. 乾燥量之增加

因光合作用為利用 CO_2 及 H_2O 造成葡萄糖及澱粉等之有機物，均為固體 (Solid)，故其結果乾燥量必增加。有實驗證明之：

A. Sachs氏法 氏選擇對稱之葉片於早晨日未出之前沿其主脈之邊切取半片烘乾，於分析天秤上秤之，定其乾燥量。另一半置於日光下一日，至黃昏時再取下烘乾秤之，二者乾物質之差，即此一半之葉在日光下若干小時之光合作用之結果所增加之分量也。依氏所得之結果，計算在每一平方呎於一小時內增加之乾燥量乃依各種植物而不同，其結果如下：

向日葵 (Sunflower)	0.914克
南瓜 (Pumpkin)	0.680克
大黃 (Rhubarb)	0.652克

實際上因光合作用所增加之乾燥量當更大，因有同化物質之轉移 (Translocation of assimilated substance) 故使乾燥量減少。故吾人欲測定其真正因光合作用而增加之乾燥量，除依照上法外，更當將此二作用所消失者亦一併算入，方稱準確。

Sachs 氏用一相同之方法以試驗之。氏在晚間光合作用停止以後取一對稱葉之半烘乾後定量之，於次晨光合作用未開始之前再取其一半烘乾定其量，因在夜間無光合作用，僅有呼吸作用及運輸作用，故前者較重。由此二者重量之差，可計算每小時每平方呎因此二種作用所減少之乾燥量，以此乾燥量加之於前法測得之重，始為真正之乾燥量。其結果如下：

向日葵	1.7—1.9克
南瓜	1.5 克

大抵植物之葉平均每小時每平方呎造成 1 克之乾燥量。但 Müller 氏則謂有 2 克。

B. 較簡單之方法 較不精確，其法取一厚薄相等之葉（普通用者為橡皮樹 *Rubber tree*），在未行光合作用時用打孔器取下 100 個之小圓片，乾燥之得其乾燥量，另於傍晚同樣取 100 個之小圓片乾燥之，則其乾燥量較大，即光合作用之結果也。

2. 二氧化碳氣之分解及氧氣之放散

試驗之方法甚多，歷史上著名者有：

A. Boussingault 氏法 已見前述。

B. Kostychev 氏法 氏用 *Eudiometer*（一種測定氣體之儀器），其構造為一玻璃之管，上有刻度，每一度之容積為一定，在其中置一植物之一部或一整個之小植物，以人工通入氮及氫，然後以此瓶倒置於水銀槽中，後以玻管吸收一部分之氮及氫，於是水銀上昇，記其昇高度，再設法引入 CO_2 於其中，因之使水銀壓下，由是知其中之 CO_2 之量。

以此器置於日光之下，因此植物行光合作用後吸收二氧化碳而放出氧，然其水銀面之高低不變，因其吸入之氣與呼出者其量相等。經一定時間後，乃以 KOH 或 NaOH 之濃溶液加入水銀之上，所有光合作用所餘之 CO_2 均為之吸收，因之水銀面上昇，由此可知 CO_2 之量，另外加焦性沒食子酸 (*Pyrogallol*) 以吸收氧，於是水銀面更上昇，便知氧氣量。

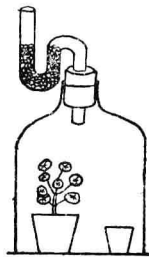
C. Shutzenberger 氏法 氏用試藥 (*Reagent*) 以測之，所用藥品為靛紅 (*Indigo carmine*) 或 *Ingrisine* 5—10% 之溶液（鮮紅色），有色者用硫化鈉脫色成為淡黃色，加水稀釋此溶液後，若遇氧則成藍色。此溶液置一器中，加以一水生植物 (*Aquatic plant*)，氏用者為 *Elodea canadenses*，置於日光下行光合作用，因而於葉之周圍成藍色。

其他之方法甚多，如 *Winhler* 氏用滴定法 (*Titration*)，先定其水中之 CO_2 ，後定其氧之量。

3. 二氧化碳之必要

將植物密置於玻璃鐘下，並置入 NaOH 或 KOH 液一杯，進入空氣使先經過鹼石灰 (*Soda lime*) 而被淨化；空氣進入玻璃鐘後，其中之 CO_2 又為 NaOH 液吸去。再將此裝置放入黑暗中，經過 12 小時，使葉中所有之澱粉、葡萄糖等完全移至其他部

分，然後再移置太陽光下，經 2—3 小時後折葉作試驗。同時，另一裝置中無 KOH 溶液，流入空氣亦不經鹼石灰淨化，故 CO_2 不能吸去，照樣置暗處 12 小時然後再置太陽光下，經 2—3 小時，折葉作實驗。測驗之法：將折下之葉用酒精脫色，然後試以碘酒，則前一裝置中之葉不變色，而後一裝置中之葉變紫或藍色。由此證明無 CO_2 者不能行光合作用，故無澱粉之產生，不呈藍色反應；後一裝置中因有 CO_2 ，能行光合作用，有澱粉生成，故遇碘酒呈藍色反應。於此可見 CO_2 實為光合作用所必需者。

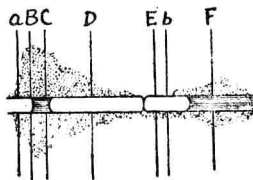


測定 CO_2 對於光合作用關係之裝置

4. 葉綠素之必要

光合作用須在綠色植物之綠色部分方能行之，故知葉綠素之重要。實驗之法如下：

A. Engelmann 氏細菌法 Bacterial method 先在顯微鏡載玻片上置水綿 (Spirogyra)，加以蒸溜水，然後取少許好氣細菌 (Aerobic bacteria) 加入，用蓋玻片蓋上，以凡士林 (Vaseline) 塗封之，使不與外界接觸。乃以日光射於其上，則見此種細菌皆集中於有葉綠體處周圍，而無葉綠體處則無此菌，因葉綠體為葉綠素之所在處，能行光合作用，有氧放出，故此菌附於其周圍，由此可證明葉綠素實為光合作用所必需者。



Engelmann 氏細菌法

B. Sachs 氏測驗法 取斑葉天竺葵 (Fancy leaved geranium, 有葉綠素處呈綠色，無葉綠素處呈白色) 之葉用酒精脫色，然後浸於碘酒中，其中有葉綠素

之部分呈藍色反應，而無葉綠素部分則呈褐色，是由於澱粉之有無，間接證明葉綠素之重要也。

5. 日光之必要

測驗法亦有多種：

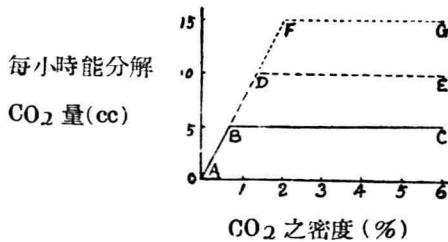
A. 遮光法 Shading method 在未出太陽之前，將葉片用不透光紙(Opaque paper, 或用錫箔)遮住一部分，置太陽光下曬之，約 3—5 分鐘，或置於 100 燭光之煤油燈(Kerosene lamp)下，然後取下用酒精脫色，以碘液試之，則見被紙遮處不變色，其他未遮部則變色；故知葉無光照則不行光合作用。

B. Molisch 氏法 用照像底片(Negative)覆於葉片上，在日光下照射之後，取下葉片放入酒精中脫色，再試以碘酒，則底片濃處不變色，而淡處則變色，可以成人像，故又名之為葉上畫像(Leaf portrait)。

四、 影 響 光 合 作 用 之 因 子

影響光合作用之因子主要為：二氧化碳、日光、葉綠素、溫度及水分五種。昔學者以為此五種因子對於光合作用之重要性各自獨立，而無相互之關係。但其後 Pfeffer 氏(1897)在其所著“The physiology of plant”一書中則謂光合作用之各因子互有關係；一個因子之變動可以影響其他因子之作用。惟仍無具體之確切證明。後 1905 年 Blackman 氏在實驗中觀察二氧化碳之密度對於光合作用之影響，有時以 10% 為最良，而有時以 4% 為最良，頗不一致，結果知其乃因其他因子變動之關係，於是創立限制因子說(Limiting factor theory)曰：“一種過程之進行受許多獨立因子所支配時，則其進行之速度將受最慢因子之限制”。如以日光與二氧化碳二因子為例，設太陽供葉以每小時分解 5cc 二氧化碳之能，而其周圍之空氣僅可在一小時內供給不足 5cc 之二氧化碳時，則日光之能力足以分解全數吸收之二氧化碳，此時光合作用之大小全視二氧化碳之供給量為轉移，故是時二氧化碳為限制因子。但若此時二氧化碳之密度增至每小時可供給 5cc 以上，則因日光能力之不足，將不能分解，故是時日光為限制因子。

氏並用曲線以表示限制因子之相互關係：



在圖中, AB 之一段示二氧化碳之百分率為限制因子, 即 AB 部光合作用之大小依二氧化碳分量之多少為轉移, 二氧化碳量愈多, 則光合作用愈大, 若光合作用祇二氧化碳一因子, 則 AB 應為直線上昇(如 AF 線), 但當達到 B 時, 日光之能已盡, 故 B 以上雖二氧化碳之量繼續增多, 其分解之能力仍為 5cc, 如 BC, 此時光合作用之大小依日光之強弱為轉移, 假定光度強一倍, 則每小時即可分解 10cc 之二氧化碳(DE 線)。

Blackman 氏之結論曰:“光合作用之大小受與光合作用有關係之各因子之支配, 而其實際上所表現之作用之大小, 常以最小之因子為轉移”。此正與肥料學上 Liebig 氏之最少養分定律(Law of minimum nutrients)相似。

自此學說公佈後, 引起多數學者之注意與批評。1918 年 Brown 氏對此學說加以研究且批評之, 氏謂 Blackman 氏曲線在實際上並非成銳角, 即限制因子之相互關係不若 Blackman 氏曲線之激進, 乃為緩進之影響。Bogson 及 Jensen 二氏亦謂曲線不應如是之積極, 而為一種對數曲線(Logarithmic curve), 但無實驗以證明之。1921—1922 年 Harder 氏作一具體之實驗, 就水生植物作試驗光度與二氧化碳對光合作用之互相關係; 結果證明限制因子之變動為緩進而為對數曲線。氏且證明其曲線之形態因植物種類之不同而異。其後 Lundegardh 氏及 Beneche 氏實驗之結果亦同。

總之, 根據 Blackman 氏之學說, 以為因子之限制為絕對者, 而其他學者則以為乃相對者, 其理由乃為植物之體相當大, 而器官之構成亦相當複雜, 故對光合作用之影響亦甚複雜。在一條件限制之下, 雖某一部分達到其限度, 而其他部分則尚未至限度, 故其限制能力之表現自當為緩進也。

茲更就各種因子分述之。

1. 葉綠素與光合作用

葉綠素為支配光合作用因子之一，根據實驗，證為必要，已如前述，茲再論之：

A. 葉綠體及葉綠素 光合作用並非所有植物均能行之，僅限於綠色植物。綠色植物亦並非全體能行光合作用，亦限於綠色部分，如葉與嫩枝等，而以葉為主。更進而言之，綠色部分亦並非全葉均能行光合作用，實僅限於有綠色體(Green plastids)之部分。此綠色體特稱為葉綠體(Chloroplast)。

葉綠體之形狀依植物而不同，一般為圓形及橢圓形，但特殊之植物則有其特殊之形狀，如水綿為螺旋帶狀(Spiral)，海藻中有呈星芒狀(Stellate)，亦有呈杯狀(Cup-shaped)者。

葉綠體之構造依 Maximov 氏謂由二部分構成，即基質(Stroma)及基質內所含之綠色素(Green pigment)，即葉綠素(Chlorophyll)是也。基質為構成葉綠體之基礎，如將葉用苯(Benzene)脫去色素後，所留下之葉綠體構造即為基質。1926年 Girkle 氏之研究謂基質為一膠體(Colloid)；氏又謂此二種部分對於光合作用之效能各不同。基質之特點有四：(1)為葉綠素分佈之基礎，(2)可以幫助葉綠素對光合作用化學變化之進行，(3)基質中含有各種之酵素(Enzyme)，此酵素直接或間接幫助光合作用之進行；換言之，能助二氧化碳之分解與碳水化合物之產生，(4)基質可以將光合作用所產生之可溶性之葡萄糖變成不可溶性之澱粉。

葉綠體中含有之綠色色素，Pelletier 及 Caventou 氏稱之為葉綠素。此種葉綠素為一種酯(Ester)，能溶於酒精(Alcohol)、苯(Benzene)、醚(Ether)等溶媒中，故可以浸出之。但依此等方法浸出之物，並不純粹，因含有其他色素，如胡蘿蔔素(Carotin)、葉黃素(Xanthophyll)等。其分離法有 Fremy 氏法、Kraus 氏法等。

(1) Fremy 氏法 先將色素溶於酒精中，乃加入 $\text{Ba}(\text{OH})_2$ 使生沉澱，過濾，於沉澱物中再加酒精使溶，則成黃色，因葉黃素及胡蘿蔔素溶解也。更於殘餘之沉澱物中加 KOH 使溶解，更加醚而振蕩之，並加稀醋酸中和之，則呈綠色，更加酒精拌攪之，待分離後，上層為醚呈綠色，是為葉綠素，下層為酒精呈黃色，是為葉黃素及胡蘿蔔素。

(2) Kraus 氏法 先使色素溶於酒精中，加水至 85%，乃加入苯而振蕩之，則上層之苯呈綠色，是為葉綠素，下層酒精呈黃色，乃葉黃素及胡蘿蔔素。復更加

入酒精而拌攪之，使分離完全。依此法分離後之結果，苯中仍有一部之胡蘿蔔素，故仍不純粹也。

據 Willstätter 氏之研究，謂照 Fremy 氏法分析出之葉綠素亦非純者，其中含有葉綠素 A 及葉綠素 B 二種，普通此二者均在一起，惟其構造不同：葉綠素 A 分子式為 $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ ，葉綠素 B 為 $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ 。二者之性質亦不相同。葉綠素 A 甚易溶解於醚及純酒精 (Absolute alcohol) 中；於冷甲醇 (Methyl alcohol) 中溶解較難，但加溫後則易溶解；對於 95% 乙醇 (Ethyl alcohol) 極易溶解，但對 80% 者則難溶解；對 90% 之甲醇雖加溫後仍難溶解，而對 80% 者則幾全不溶解；於丙酮 (Acetone)、氯仿 (Chloroform)、二硫化碳 (CS_2) 及苯均易溶解，但於石油醚 (Petroleum ether) 則雖加溫仍難溶解。葉綠素 B 之溶解度較 A 為低，而於室溫下則對石油醚全不溶解，即沸騰後溶媒仍無色。A 在透射光 (Transmitted light) 之下呈藍綠色 (Blue green)，在反射光 (Reflected light) 下則呈血紅色 (Blood red)；B 在透射光之下呈黃綠色 (Yellow green)，在反射光下則呈褐紅色 (Brown red)；二者均有螢光 (Fluorescence)。普通二者混合在一處，但 A 多而 B 少，A 對 B 之比例，依 Palladin 氏謂 A 佔 72%，而 B 祇佔 28%，Maximov 氏則謂普通高等植物約成 3:1 之比，然此又依植物種類而不同，一般陸生植物為 31:11 之比，褐藻 (Brown algae) 為 16:1，綠藻 (Green algae) 為 31:22。

至於葉綠素在生理學上之功能，一為理學者，一為化學者；理學方面能吸收太陽光，以供光合作用所需要之能；化學方面可分解二氧化碳，以促進碳水化合物之產生。

B. 葉綠素生成上必備之條件 葉綠素生成上之必備條件甚多，舉其重要者言之：

(1) 日光 Sunlight 最重要者為日光，一般之植物尤其一般被子植物，使其生長於無光之處，則葉子綠色完全退去，此種退色之植物稱為黃化植物 (Etiolated plants)，將此黃化植物復置於日光下，則又變為綠色。由此可證明日光對葉綠素之生成之重要也。但依 Lubimenko 氏謂亦有許多例外，如裸子植物中某數種松柏科 (Conifer) 之幼苗 (Seedling)，幼小蕨類之葉狀體 (Fronde of young fern) 及某種單細胞藻類 (One celled algae) 可以無須日光而生葉綠素。

茲更依 Palladin 氏之說進而論日光對於葉綠素生成之重要。氏分數節詳細討論之。

(a) 光度 Intensity of light 氏分光為弱光(Weak light)、强光(Strong light)及中等光(Light of medium intensity)。葉綠素之生成，強弱二光並無益處，强光反且有害，而以中等光為最有利。Famintzin 氏曾作實驗證明之。氏將一黃化植物置日光下，將一部分葉用紙遮住，另一部分則不遮；結果光暗部分之葉，葉綠素先生，而未遮日光之葉則或不生葉綠素。又吾人可於森林中見蔭葉(Shade leaf)較陽葉(Light leaf)之顏色為深，即由於日光之強弱而影響其葉綠素之生成也。

何以强光對於葉綠素之生成有害，有 Wiesner 氏解釋之。氏謂日光對於葉綠素之生存有二作用同時發生，即構成作用(Formation)及分解作用(Decomposition)是也。在强光下，光度愈強其構成作用固然強，但分解作用亦強，故結果等於無葉綠素產生；在中等光線下，構成作用雖無在强光下之強，而其分解作用則甚小，故有葉綠素可以產生。

(b) 光帶 Spectrum 太陽光經三稜鏡後，可以分析成一光帶，其中有七種可見光線(Visible ray)。此七種可見之光線對於葉綠素之生成各有不同。

依 Wiesner 氏分光帶為二部分，即屈折小之部分(Less refrangible part)及屈折力大之部分(Refrangible part)是也。此外之不見光帶氏稱之為無光熱線(Non-luminous heatray)。

氏以有色液體(Colored liquid)盛於二重壁玻璃鐘中作為光簾(Light screen)而使陽光經過之，將一部分光線吸收去，僅留一部分光線得以通過，以資試驗。氏用三種液體作為比較：一為重鉻酸鉀($K_2Cr_2O_7$)液，黃色，此祇許屈折力小之部分之光線如紅、橙、黃及一部之綠通過；一為藍色之氧化銅銨液(Ammoniacal copper oxide solution, 加 NH_4OH 於 $CuSO_4$ 溶液中即成)，此液祇許屈折力大之光線如綠、青、藍、紫通過而入內；一為紫色之 Tyndall 氏液(用碘溶於 CS_2 中)，此液祇許無光熱線通過。於每一玻璃鐘中放一黃化植物置於太陽光下而觀察比較之。結果，在强光下，用藍色者葉綠素先生成，用黃色者後生成；在弱光下則相反，用黃色者先生成；至在無光熱線之下者，則無論强光或弱光，葉綠素終不生成。非但如此，葉綠素

之酒精浸出液放於黃色液體下，則葉綠素容易分解，而於藍色液體下，則不易分解。故知光帶中屈折力小之光線構成葉綠素之力大，而分解之力亦大；屈折力大之光帶則對於葉綠素構成之力小，而分解之力更小；無光熱線對葉綠素無效用。至於紫外光線 (Ultra violet ray) 對於葉綠素之生成，經學者之研究，亦無多大關係。故日光對於葉綠素生成之多少乃與其質有關。

(2) 溫度 亦為葉綠素生成之必要條件。依 Wiesner 氏之研究，太高與太低者對於葉綠素之生成均無益，而適度 (Optimum) 者最有利。氏用黃化大麥幼苗作試驗。結果在 $2-4^{\circ}\text{C}$ 以下或在 40°C 以上均不能變為綠色；而最易變成綠色之溫度為 $18-30^{\circ}\text{C}$ 左右，此為葉綠素生成之最適溫度。

由此更可推知秋葉之變色，乃因秋天太陽光強，分解葉綠素，但因溫度低，故不能再構成之，於是存在於葉中者僅胡蘿蔔素及葉黃素而呈黃色也。紅葉之產生，除上述原因外，再產生花青素 (Anthocyan)，故成紅色。褐色之葉固然一部分與花青素是關，惟單毒亦有關也。

(3) 碳水化合物 Carbonhydrates 依 Palladin 氏之研究，碳水化合物為葉綠素生成之必要條件。葉中無碳水化合物，則葉綠素即不能產生。氏認為黃化葉有二種：一種含有碳水化合物者，如大麥、小麥；另一種為不含碳水化合物者，如大豆、羽扇豆 (Lupins)。氏以二種不同之黃化葉置於純水 (Pure water) 中曝於日光下，則前者不久即產生葉綠素；而後者則仍為黃色，但如將其置於蔗糖或葡萄糖液中，則亦甚速變為綠色。故可證明碳水化合物對葉綠素之生成實為必要也。

碳水化合物之濃度對於葉綠素之生成亦有關係，大概以葉中含碳水化合物之濃度在 5—10% 時，葉綠素生成最有效。

(4) 鐵 Iron 葉綠素生成之另一必要條件為鐵；遠在 1844 年 Gris 氏已注意植物生於無鐵之土壤或培養之於無鐵之溶液中，則植物始終無綠色產生，成黃化現象 (Chlorosis)，終至於死亡。Knop 氏於其水液培養中亦證明之。雖葉綠素之成分中並無鐵，但無鐵葉綠素即不能生成，且其需量極微，其中之關係殊難明瞭。Wolff 氏及其他學者以為鐵或為一種觸媒 (Catalyzer)，必須有鐵，葉綠素方能生成也。

(5) 氧 Oxygen 依 Palladin 氏之研究，若將黃化之植物，用玻璃罩之，玻

鐘中不放氧，則此黃化植物不能變為綠色。有人以為無氧則不能呼吸，生活作用停止，故不能產生葉綠素；但 Palladin 氏再試驗，稍放少量之氧於玻璃鐘內，使够其呼吸用，結果依然無葉綠素產生。故知氧氣對於葉綠素之生成甚重要，且其需要之量亦多。大氣中有五分之一為氧，故葉綠素能充分生成也。

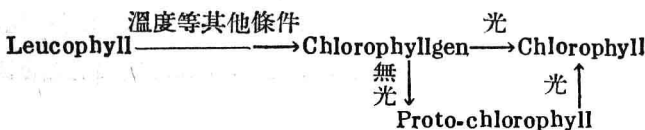
(6) 礦物鹽類 Mineral salts 依 Ville 氏之研究，若植物生長於含有礦物鹽類豐富之土壤中，則葉綠素生成既速且多；反之，生長於礦物鹽類少之土壤中，則葉綠素生成既慢且少，或竟不能生成。葉綠素之分子中有鎂，故知鎂甚為重要，尤其鎂之鹽類更能影響葉綠素之多寡。Fernald 氏謂礦物鹽類，尤其鎂之鹽類多，則葉綠素產生亦多。但 Lesage 氏及 Schimper 氏則謂礦物鹽類固然對於葉綠素之生成甚重要，但過多則有害；在土壤中如此，在培養液中亦如此。

C. 葉綠素生成之過程 關於葉綠素生成之過程，迄今猶未十分明瞭。依 Lubimenko 氏及 Monteverde 氏之研究，葉綠素構成之第一步由葉中產生無色素 (Leucophyll)，此物之性質尚未明瞭，但知其為一種之色素原 (Chromogen)，存於色素體 (Chromatophore) 中，在適當條件下即變為葉綠素原 (Chlorophylligen)；此為葉綠素產生之一種中間化合物，不安定，迨得到相當之日光，即變成葉綠素。

依 Liro 氏及 Isachenko 氏之研究，由葉綠素原變成葉綠素祇需要日光，葉綠素生成時其他之必要條件實為利於無色素及葉綠素原之生成。

Monteverde 氏謂除葉綠素外，更有一種準葉綠素 (Protochlorophyll)。氏將葉綠素設法除去，得到一種變性產物 (Transformation product)，仍為綠色，故稱之為準葉綠素。準葉綠素與葉綠素不同者，顏色為深綠色，其吸收光帶 (Absorption spectrum) 之能力亦稍與葉綠素不同。據 Eyster 氏之研究，此物之生成無須光線為之助，當受光照後即轉變成葉綠素。植物內種皮 (Inner seed coat) 之含綠色者，多即為準葉綠素；如葫蘆科植物絲瓜等均富含之。

故葉綠素之生成可簡示如下：

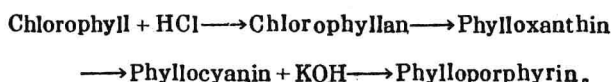


D. 葉綠素與血色素 葉綠素為植物界之一種重要色素，血色素 (Hemo-

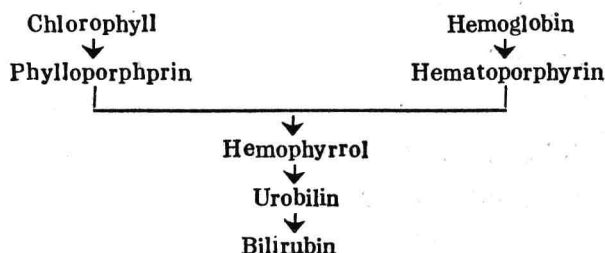
globin) 爲動物界之一種重要色素, 二者對於動植物之生理上, 均極重要。

依 Darwin 氏進化論 (Theory of evolution) 及種原說 (Theory of origin of species) 謂動植物之種原屬相同, 證之葉綠素及血色素性質近似, 更可知其確實也。

依 Schunck 氏及 Marchlewski 氏之研究。將葉綠素之酒精溶液, 加以濃鹽酸 (或其他酸類), 則得到 Chlorophyllan; 此物不安定, 自動變爲 Phylloxanthin; 亦不安定, 再變爲 Phyllocyanin; 於此 Phyllocyanin 中加以鹼類 (如 KOH), 則得到 Phylloporphyrin; (其分子式爲 $C_{16}H_{18}N_2O$, 乃一種美麗之深紅紫色之結晶體 (Dark red violet crystal); 稍溶於酒精中及醚中, 易溶於氯仿。其變化過程可簡示如下:



Nentski 氏及 Sceber 氏並依照 Schunck 氏處理葉綠素之法處理血色素, 結果得 Hematoporphyrin。Hematoporphyrin 與 Phylloporphyrin 相近, 其分子式爲 $C_{16}H_{18}N_2O_3$, 二者之性質亦復相似, 在各種溶媒 Solvent 內對於吸收光帶之能力亦同。將 Hematoporphyrin 及 Phylloporphyrin 分別置於二試管中, 加熱, 則發生同一臭味, 此種發生之氣體能將用酸浸過之松樹鋸屑變成紅色。此因其同具一氮烯五環 (Pyrrol ring, C_4H_5N) 也。且用化學方法, 此二者同可分解得 Hemophyrrol ($C_{13}H_8N$), 更由此而變爲 Urobilin 及 Bilirubin。可簡示如下:



故由葉綠素與血色素用化學方法逐步分解, 可得 Bilirubin; 換言之, 由 Bilirubin 可使之變成葉綠素與血色素, 故可證明動物之色素與植物之色素在化學上有相同關係。

上面從化學方面證明血色素與葉綠素相近似, 在生理上亦相類。Palladin 氏

以爲二者均與傳遞氧素有關。Manoilov 氏謂動物上用以區別雌雄血液之方法，亦可用以鑑別雌雄異株植物之葉綠素。Raber 氏則稱用於治療貧血病之肝臟抽出液 (Liver extract)，亦能多少阻止植物在黑暗中之黃化。惟二者在代謝作用上功用不同，血色素能攜帶氧氣以助體內養分之分解，而葉綠素則助養分之合成。

E. 葉綠素以外之色素 葉綠素爲植物最重要之一種色素，在葉綠素以外，依植物之種類及部分之不同，尚有各種之色素。

(1) 胡蘿蔔素 Carotin 最初發現者爲 1893 年 Borodin 氏。氏在葉之酒精浸出液中發現除葉綠素外尚有黃色素；當時氏名爲 Erythrophyll；氏雖發現且命名之，但對其化學性質仍不明瞭。及後經 Willstätter、Mieg 及 Arnand 等氏對其化學性加以研究，證明其在胡蘿蔔 (Carot) 中含有最多，故改名爲 Carotin。其分子式爲 $C_{40}H_{56}$ ，在空氣中極易氧化，通常其結晶體爲一菱形 (Rhombhedron)，在反射光下呈藍綠色 (Greenish blue)；而在透射光下呈橙紅色 (Orange red)。胡蘿蔔素易溶解於醚、氯仿及二硫化碳中，稍溶於硫酸 (濃) 中；但不易溶於苯中，熱酒精中稍能溶解，冷酒精中則不溶，且絕不溶於水中。其在植物體中之分佈，並不限於葉綠體中，他如黃玉蜀黍、黃番茄及橙或黃色之花瓣中均富含之，而以胡蘿蔔之根中含有最多。

胡蘿蔔素之生成，乃由植物體中之 Isoprene 而來；Isoprene 產生胡蘿蔔素需有充分之日光。據 Palladin 氏以大巢菜 (Vetch) 同一分量之葉，其在日光下者，含胡蘿蔔素達 178.8 毫克，而於無日光下者則僅含有 34 毫克。故胡蘿蔔素雖不似葉綠素之非在日光下不能產生，但亦以有日光爲良也。

胡蘿蔔素在植物生理上之功效，學者稱與呼吸作用有關，或謂助氧之釋放而有利於光合作用，亦有謂具濾色作用以防止葉綠素之爲光所分解。

胡蘿蔔素之化學構造與維他命 A 相近，如將其分解爲二半而加入氧，即成二維他命 A，故富胡蘿蔔素之蔬菜營養價值高。

(2) 葉黃素 Xanthophyll 葉黃素之分子與胡蘿蔔素相似，爲 $C_{40}H_{56}O_2$ ，僅多二氧原子，學者以爲乃胡蘿蔔素氧化而成，惟目下在實驗室中尙未能將後者直接氧化而成前者。顏色較胡蘿蔔素爲濃而帶橙色，其結晶具藍色金屬光，於透射光中呈黃色，二三交叉時則成紅色。葉黃素易溶於氯仿及酒精，不溶於石油醚。因

較胡蘿蔔素易溶於丙酮而難溶於二硫化碳，故可依此分離之。

葉黃素之功用與胡蘿蔔素相似，或謂與呼吸作用有關，與血色素之對於呼吸作用同。

(3) 花青素 *Anthocyan or Anthocyanin* 花青素亦為植物中極普通之色素，遇酸性呈紅色，遇鹼性時呈綠、黃或藍色，中性時呈紫色；除花外，果實種子中均含有之。

(4) 茄紅素 *Lycopin or Lycopersicin* 為存在於番茄、番椒中之一種紅色色素。茄紅素與胡蘿蔔素為同分異性體 (*Isomer*)，紅色之番茄在 30°C 以上成熟後成為黃色，乃以其生成胡蘿蔔素故也。

(5) 藻紅素 *Phycocerythrin* 為存在於紅藻 (*Red algae*) 中之色素，為膠質之含氮化合物，與蛋白質類似；可溶於水，但不溶於酒精、醚及二硫化碳中，其水溶液呈藍紅色 (*Bluish red*)，易於結晶，成六角形紅色晶體。

(6) 藻青素 *Phycocyanin* 為存在於藍綠藻 (*Blue green algae*) 中之色素，有類似蛋白質之性質；可溶於水，又可溶於甘油，但不溶於酒精、醚及二硫化碳中，溶液呈藍色，亦能結晶，成靛青 (*Indigo*) 顏色。

(7) 藻褐素 *Phycophaein* 為存在於褐藻 (*Brown algae*) 中之色素；此種色素可溶於水中，初溶於水時無色，漸氧化變為黃色，再氧化變為褐色。褐藻中大部為藻褐素，與藻褐素同存在褐藻中者，另有一種色素，名 *Fucoxanthin*，亦呈黃色；故褐藻所以成褐色，乃由於此二種黃色素之故。但 *Hooka* 氏則謂褐藻中祇有 *Fucoxanthin* 一種。

一般植物中所含之色素，以上列七種為普遍，茲再一論色素在生理上之意義。

F. 色素在生理上之意義 色素在植物生理上有無作用，各學者意見不同。有謂除葉綠素外，其他色素僅為受環境影響而自然發生者，對於其生理上無重大意義；有謂此許多色素並非偶然發生，而係有生理作用者。

茲將色素之作用，列述於下：

(1) 輔助呼吸作用 血色素為動物中之紅色色素，與呼吸作用有關，為氧之傳遞者。植物亦復如此，胡蘿蔔素氧化後變成葉黃素，此與血色素 (*Hemoglobin*) 及氧化血色素 (*Oxyhemoglobin*) 之關係相似。

花青素亦與呼吸有關。花青素氧化後變為青紫色，亦可放出活性之氧(Active oxygen)，而與組織起作用。

(2) 協助光合作用 光合作用最重要之因子為葉綠素，然吾人知一種之顏色祇能吸收一種光線，故葉綠素不能吸收全部之太陽光，於是需其他色素之協助，將葉綠素所不能吸收之光線吸收之。如花青素對葉綠素即有一種補助作用(Complementary action)，即能輔助葉綠素進行光合作用也。

(3) 吸收熱線 植物有許多色素可以吸收太陽光之熱線而增高其體溫。如 Keeble 氏謂如植物之葉或其他部分含有花青素，則此部分之溫度可增高 2°C ，因花青素能吸收太陽之熱線也。

花青素能吸收熱線，故在早春晚秋時，葉呈紅色，以吸收熱線，增加體溫，而資保護。高山植物及寒帶植物之葉多帶紅色，亦因花青素對其本身具有一種保護作用也。

Ewart 氏更謂花青素等對葉綠素有保護作用，使葉綠素不致為太陽所分解。

(4) 引誘動物或避免動物 大概紅色果實與紅花可以引誘動物，以達到其生存之目的，故在生理上頗有意義。蟲媒花常有鮮麗之顏色，即藉以引誘昆蟲而達到傳粉之目的者。紅色枝葉則使動物不敢侵害，具有避害作用，在生理上亦有重大之意義。

(5) 調節細胞之滲透作用 有許多色素在細胞中溶於細胞液中，故能增加胞液濃度，而使滲透力增大。

2. 二氧化碳與光合作用

二氧化碳為光合作用之原料，其與光合作用之重要不下於葉綠素。

A. 二氧化碳之消費量 植物消耗之二氧化碳總量究有多少，難得確數，茲就生理學家之估計言之。

Raber 氏謂空氣中含二氧化碳為 $0.033-0.035\%$ ；即一萬呎中有 $3.3-3.5$ 呎之二氧化碳，此量約重 7 克。普通二氧化碳中有 $3/11$ 之碳，則 7 克之二氧化碳中含碳 2 克。故一平均大小之槲櫟(Oak)，生長至體積，須吸收一千二百萬立方呎之空氣以取得其所需之二氧化碳；馬鈴薯一英畝收穫 300 英斛(Bushel)者，連其上面枝葉，乾燥量約為 2500 公斤，則其吸收之二氧化碳約需八千萬立方呎之空氣。

據 Lundegardh 氏之估計，一公頃 (Hectare) 之燕麥行光合作用，每小時所消費之二氧化碳量為 15 公斤，其中有 10 公斤取之於空氣中，另 5 公斤則得自土壤。如可行 8 小時之光合作用，則一公頃所消耗之二氧化碳為 120 公斤；依前述之比例，則由空氣中供給之二氧化碳為 80 公斤，由土壤供給者為 40 公斤。在正常狀態下，一公頃面積高 100 呎之空氣中所含之二氧化碳有 550 公斤，為燕麥吸收者達七分之一，則空氣中之二氧化碳有消耗殆盡之虞，但因土壤中有機物之分解等能生出二氧化碳以補充之，故可無虞匱乏也。

又據 Sachs 氏之估計，南瓜行光合作用，每一平方呎之葉在 15 小時內可造成 25 克之澱粉，即每小時可造 1.6 克之澱粉。黃金樹 (Catalpa) 同化之效更大，每小時每平方呎之葉可造成 3 克之澱粉。將二者平均之，一成年人日間每 10 小時呼吸所放出之二氧化碳，足夠南瓜或黃金樹 25 平方呎之葉面在一小時內之利用；而人於 24 小時內呼出之二氧化碳則可供 60 平方呎之葉面一小時之利用。反之，每 25 平方呎之葉面於夏季白晝所放出之氧，足可供一人於是時間呼吸之用。

B. 二氧化碳之給源 植物因光合作用消耗之二氧化碳量甚大，前已言之；設無補充來源，則空氣中之二氧化碳將完全用盡，植物不能營其生活矣。二氧化碳之給源有數種如下：

(1) 燃燒 Combustion 全世界中無時無刻不有燃料在燃燒，當燃燒時，外界之氧與其內含之碳化合成二氧化碳，放散於空中。每年或每一時間，全世界上因燃燒而生之二氧化碳有多少，固無法統計，然就煤一項而論，全世界年用約五萬萬噸，燃燒時與氧化合成二氧化碳約增加一倍，其他之燃料尚未計入，其量之大，當可想見也。

(2) 有機物之分解 動植物之遺體歸入土壤中，受腐爛細菌 (Decay bacteria) 之作用，有機物分解，生出水、氮及多量之二氧化碳，此種分解放出之二氧化碳亦甚可觀。據 Lundegardh 氏估計，謂每一公頃面積之土壤因有機物之分解生出二氧化碳之多少，依其肥沃程度即含有機物之多寡而不同，大抵砂土分解最少，每公頃每小時因有機物分解生出之二氧化碳僅 2 公斤；而壤土、黏土含有機物較多，分解生出之二氧化碳亦多，可高至 4 公斤；森林土含有機物最多，每公頃每小時能生 10—25 公斤；一般中等肥沃之土壤可生 5 公斤之二氧化碳。依此比例推算，則全

世界土地所發生之二氧化碳，其量甚大也。

(3) 動植物之呼吸 依 Raber 氏之說，一成人每天因呼吸而排出 900 克之二氧化碳。以此為根據，則全世界人口每日因呼吸而生之二氧化碳已甚可觀，更加其他動物，其呼出之二氧化碳量當更大矣。

植物亦行呼吸作用，亦有二氧化碳呼出；故動植物總排出之二氧化碳量實甚巨大，而成爲二氧化碳之重要給源也。

(4) 岩石之風化 岩石風化亦可發生二氧化碳，尤其石灰岩 (Limestone) 風化生出之二氧化碳更多。每年內岩石風化而增加之二氧化碳亦數不在少。

(5) 火山之作用 火山之處，由噴火口所生之二氧化碳之量亦大。

總之，一方面植物行光合作用消耗二氧化碳甚多，而另一方面則又有甚多生成二氧化碳之物質放散二氧化碳，故宇宙中二氧化碳之量能保持一定。

二氧化碳之給源多在地球之表面，故生出之二氧化碳亦多集於地面近層；雖因擴散及風力之關係，能在空中環流，但以其比重大，故愈近地球表面者二氧化碳愈多，愈上則愈少，此對於物物甚爲有利。

二氧化碳又能溶於水，故地球上之海、湖、川流等對於二氧化碳之分量有調節機能。空氣中二氧化碳多時，則水吸收之成碳酸物而存於水中；當空氣中二氧化碳少時，則水又放出二氧化碳，藉擴散還於空中。

C. 二氧化碳之吸收機能 植物如何吸收二氧化碳，以何部吸收二氧化碳，此本節所討論者。

植物光合作用之場所在葉綠體部分，而葉綠體存在於葉肉中，即葉之柔軟組織部，故二氧化碳行光合作用必須入葉肉中與葉綠體接觸。但葉肉之外有表皮，表皮之上再有角皮，表皮與角皮依 Wiesner 及 Molisch 二氏之試驗，對於氣體不能透入，則二氧化碳何如入植物，殊值得研究。在水生植物，二氧化碳係溶於水，由滲透作用而入內；但高等植物，其接觸之二氧化碳爲氣體，同時其表皮非常發達，不能由滲透作用而進入，故多爲經過氣孔而入內。二氧化碳由氣孔而入葉中，有數好處：(1) 氣孔多在葉之背面，通連於細胞間隙，細胞間隙周圍爲海棉組織 (Spongy parenchyma)，其中亦有葉綠素，故不須經過無關作用之表皮；(2) 二氧化碳由氣孔入內，可以增加吸收面積，因細胞間隙接觸其周圍之海棉組織，故面積增大也；

(3) 依氣體擴散定律，經過小孔之擴散量大，故其吸收之二氧化碳量亦較多也。

欲證明二氧化碳係由氣孔而入，可先在黑暗地方，使植物葉中碳水化合物消失，然後塗上凡士林置太陽光下，相當時間後，取下葉，用酒精脫色，加碘酒試之不變藍色，可證明其不能吸收二氧化碳，故無澱粉之生成。

Blackman 氏作更具體之試驗，氏以夾竹桃 (*Nerium oleander*) 二株，一株塗以凡士林，他株則否，各置於一已知二氧化碳含量之空氣中，如空氣中二氧化碳之含量為 14% 以下時，則不塗凡士林者吸收二氧化碳多，故光合作用大，而塗者吸收之二氧化碳少；又如空氣中二氧化碳之含量為 55% 時，則結果却相反，塗有凡士林者吸收多，而不塗者吸收反少。此因二氧化碳之量多時，對於植物之原形質有一種麻醉作用，使原形質失去機能，同時氣孔閉塞，於是不能吸收二氧化碳，不行光合作用，而塗有凡士林者，因其多少存有空隙，二氧化碳亦能進入，因進入不多，不被麻醉；但二氧化碳之含量在 14% 以下時，因未達麻醉作用之程度，故未塗凡士林者吸收二氧化碳較多。據 Darwin 氏研究，亦謂二氧化碳過多時可使氣孔閉塞。

二氧化碳進葉中，先入於細胞間隙，然後溶於其周圍細胞膜之水分中，再由滲透作用入細胞內，或更由此入於其他細胞中。Wiesner 及 Molisch 二氏謂二氧化碳不能直接入於細胞，必須溶解成溶液狀態後，方能進入細胞。

前於蒸散作用中曾言及，當天氣乾燥時，保護細胞之膨壓減低，氣孔關閉；故在旱天或缺乏水分時，植物生長不良，其一部分原因固基於水分缺乏，而大原因乃由於氣孔關閉，二氧化碳之吸收少，光合作用進行慢，因而影響於作物之生長不良也。

關於氣孔吸收二氧化碳之分量，據 Brown 及 Escombe 二氏之實驗，黃金樹 (*Catalpa bignonioids*) 行光合作用時，平均 1 平方呎之葉每小時可吸收 0.0777cc 之二氧化碳，而氏調查黃金樹之氣孔與葉面積之比例為 0.9%，則每 1 平方呎之氣孔能吸收二氧化碳之量約為 7.0 cc。

在化學方面，吸收二氧化碳最強之物為鹼 (Alkali) 如 NaOH 等，NaOH 之當量溶液 (Normal solution) 在普通氣壓及溫度之下，每一平方呎每小時可吸收二氧化碳 0.12 cc，故在同一情形下，氣孔吸收二氧化碳之量大於 NaOH 之當量溶液 60 倍以上。何以氣孔能吸收如此之多，乃因其孔小之關係。氏曾作試驗以證明之。

取一玻璃燒杯，內盛 NaOH 當量溶液約 200 cc，使其表面直徑為 10 種，頸上套一無底之玻杯，與燒瓶接觸處以膠膠住，使不透氣，再用水銀填滿杯與瓶之間處；然後取數錄製坩堝，底開小孔，孔之大小各個不同，套於燒瓶口上，使坩堝口埋入水銀中，如此與外界交通者僅底部之小孔。

試驗結果，依照孔之大小之不同，吸收二氧化碳之量亦異，孔愈小者吸收二氧化碳之量愈多，孔大者則反較少。有如下表：

孔之直徑 (耗)	擴散入內之 CO ₂ 量 (cc) 每小時	每平方厘米 每小時	孔面積 之比	孔直徑 之比	CO ₂ 量 之比
22.70	0.2380	0.0588	1.000	1.000	1.00
6.03	0.0625	0.2186	0.070	0.260	0.26
3.23	0.0399	0.4855	0.023	0.140	0.16
2.12	0.0261	0.8253	0.008	0.093	0.10

可見其吸收二氧化碳之量不與其面積為正比，而與直徑成爲正比也。

根據物理化學上之 Stephan 氏定律：“凡擴散之須經過孔隙者，當孔甚大時，其擴散之程度與孔之面積成比例，但孔甚小時，則與其直徑成比例”。空氣中二氧化碳之分子成均等狀態分佈，設其下有一吸收面 (Absorbing surface)，則最初吸收者爲直射面上之分子，於是直射面上之分子減少，乃由其旁之分子補充之，故除吸收直射面上之二氧化碳外，在直射面側之二氧化碳亦可吸收一部分。如吸收面大，則自直射面吸收者比自兩側吸收者大，故可以單計直射面上之二氧化碳，而可不計自側面吸入者；但如吸收面小，則來自兩側者亦不少，故應加入計算。此所以小孔吸收大，且係與其直徑成比例也。

D. 二氧化碳之肥料價值 在光合作用各種因子中，於普通情形下二氧化碳實爲限制因子。在生長季節中之晴朗天氣，溫度與光照等均甚充足，即使再行增高，亦無裨於食料之製造。惟二氧化碳之量普通空氣中僅含 0.03% 左右，此實遠低於植物光合作用之最適量。據 Raber 氏之意，以爲二氧化碳量可提高至 10% 仍對植物有益，因據 Godlewsky 實驗，當二氧化碳量增至 1% 時，光合作用即大爲增進；由 1—10% 則促進較爲緩慢，須同時增強溫度與光照，始得充分利用；待超過 10%，則光合作用反形減低。故 10% 實爲最高極限。因普通空氣中二氧化碳量遠

低於植物需要量，故增加二氧化碳自可促進其生長，增加產量。此即所謂空中肥料 (Aerial fertilizer) 是也。

最初研究增加外氣中二氧化碳量以促進植物生長者為 Demoussy 氏。氏作一 1 立方呎之溫室，中充以人工配合之空氣，使增加二氧化碳含量至 0.15—0.18%，較普通空氣中大五倍左右。在此溫室中栽植作物，二月後，其乾燥量較普通栽於外界者增加 122—262%，平均為 157.6%。

後 Lundegardh 氏在瑞典作同樣之試驗，氏用溫室二，一用人工增加二氧化碳量，一則不加；同時栽培番茄、胡瓜、豆等。在人工配合空氣之溫室中，二氧化碳之含量 10 週間平均為 0.065%，較對照室多 51%，而其收量比例雖隨各種作物及部分而不同，但均能增加，計胡瓜莖葉增加 103%，果實增加 74%；番茄莖葉增加 124%，果實增加 8%，豆實增加 112%；總數增加 77%。惟據 Brown、Escombe 二氏及 Cummings、Jones 二氏之試驗，均得相反之結果，蓋因植物栽植於密閉之器內，致濕度增高，不利於植物之生育；而二氧化碳之純淨與否亦有關係。故施用二氧化碳作為肥料時，植物必須栽於開口器內，使除二氧化碳量增多外，餘均與正態情形相近似。其後學者實驗均在溫室內舉行，並栽於開口之器中，結果均甚良好。此外更有直接將二氧化碳氣通至田間放散者。

在德國 Rein 地方，曾有大規模之試驗，將大工廠冒出之煙，濾去渣屑等不潔物，再用若干小管導至田間，使分佈於作物之周圍。結果洋蔥、馬鈴薯、小麥三者平均收量比未用此法者增加 20—30%。Lundegardh 氏亦曾大規模利用工廠之煙，結果亦能增加產量。

園藝上常利用溫床 (Hot-bed) 以厩肥作發酵材料而栽培作物，普通較外界栽培者成熟早而茂盛；此種結果，溫度高固為一因，但另一原因即溫床中厩肥發酵，二氧化碳供給多，故光合作用進行盛也。

故欲求農作物之增加，一方面須增加土壤中之肥料，但自報酬漸減定律觀之，肥料之增加亦有一定之限度，故另一方面似可由增加二氧化碳着手。惟田間作物欲控制二氧化碳量相當困難，故此法能否切於實用，尚須繼續研究也。且此種增加二氧化碳之方法，如能合理實現，對植物固有利，但對動物則有害，因二氧化碳過多，將不適於動物之呼吸矣。

3. 光與光合作用

A. 光對光合作用之重要 植物之同化碳素也，必須藉光之能力，方能進行，可知其關係之密切。遠在 1779 年 Ingen-Housz 氏曾云：“在日光下方有光合作用”，可見光於光合作用之重要性發現實甚早也。

據學者研究，光對光合作用之重要性約有數點：

(1) 幫助二氧化碳之分解，因二氧化碳之 C 與 O 結合甚固，無光之助，植物不克利用之。

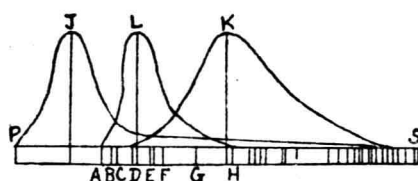
(2) 將分解後之碳與水化合成碳水化合物。

(3) 產生同化作用必要之葉綠素。

(4) 光為能力之給源，1 克之葡萄糖發生 3.76 卡 (Caloric) 之熱力，1 克之澱粉則能生 4.1 卡，而 1 克之蛋白質則生 5.7 卡。平均植物中每一克之乾物質，含有 4.4—5.2 卡；換言之，即製造此 1 克之乾物質，需 4.4—5.2 卡之熱能，此熱能即得自日光中者。

B. 光與光合作用之關係

(1) 光之性質 所謂光之性質，乃指其波長 (Wave length) 而言。將陽光通過三稜鏡 (Prism)，則屈折而成光帶 (Spectrum)，有如下圖：



日光經三稜鏡分析後之光帶

其中波長 760—390 $\mu\mu$ 部分，即 A—H 部分，為可見光線 (Visible ray)，計分七色；而 P—A 為紅外線 (Infra red ray)，H—S 為紫外線 (Ultra violet ray)，則均為不可見光線 (Invisible ray)。在可見光線中，以 D 處最為明亮，漸向二側則漸弱，如 ALH 線，稱為光度曲線 (Curve of light intensity)。但以溫度而言，以 A—B 間之紅色部分為最強，漸向紫端則漸弱，而以 A 外至 P 之間最為尤強，而成 PJS 之溫度曲線 (Temperature curve)。至其對於硝酸銀之分解力，則以紫色部

分爲最強，故此部亦稱化學光線(Chemical ray)，如DKS曲線。

至以光之性質對於光合作用之關係而言，研究者頗多。

Daubeny氏用各種顏色之紙或玻璃作光簾，僅許一種光線通過，而後於其下置植物，分別觀察其對二氧化碳分解力之強弱。結果，以在紅、黃色下者，二氧化碳之分解最強。

Draper氏用三稜鏡將太陽光屈折成光帶，而後將植物置於各種光線下，觀察其對二氧化碳分解能力之強弱。結果亦以在紅色下者爲最強。

Sachs氏用二重壁玻璃鐘，內貯有色液體，而於其下罩入植物，一盛重鉻酸鉀液，另一盛氧化銅銨液；前者爲黃色，後者爲藍色。於是觀察植物在此二者之下，何者光合作用進行較快。結果以在黃色下者較速而製成澱粉較多。氏又用氣泡計算法(Bubble calculating method)測定各種光線對二氧化碳分解力之強弱及其程度。氏用一木箱，箱之一邊裝玻璃，可活動，以便調換各種顏色之玻璃，另一邊開一圓孔；另取一玻璃管，盛金魚藻及水，置箱中，移太陽光下，使行光合作用，放出氧氣，而計算其發生氣泡數。結果，在紅色或黃色玻璃下者，氣泡發生多，即二氧化碳分解多；而在藍、綠、紫色下者則少。

Rekhter氏用種種不同顏色之溶液，作成一濾光器(Light filter)，各測定其光度之強弱。再測定其對二氧化碳分解能力之大小。氏所用之材料爲：(a)氧化銅銨液(藍色)，(b)重鉻酸鉀液(黃色)，(c)過錳酸鉀液(紫色)，並以水爲對照。測定結果如下表：

	水	重鉻酸鉀液	過錳酸鉀液	氧化銅銨液
光度大小之比	1000	491	233	177
分解二氧化碳能力之比	1000	494	249	168

由此結果，可得二結論：

- (a) 二氧化碳分解能力之大小與光度之大小成正比例。
- (b) 光帶中以紅黃色分解二氧化碳能力最強，藍綠色分解能力最弱。

Timirizef氏之實驗與Draper氏相同，惟較精確嚴密耳。氏用反光鏡將太陽光反射經一小孔而入一暗室，再將此光線經過三稜鏡屈折而爲光帶；另用新鮮之竹

葉封於含 5% 二氧化碳之試管內，而後置於光帶中不同之處，經一定時間後，分析瓶內之氣體，結果知 B—C 橙黃色部分分解力最大。

Engelmann 氏於載玻片上置一條綠藻(如水棉等)，再放好氣性細菌，用蓋玻片蓋住，移置屈光顯微鏡(Refraction microscope)下，於是光線經反射鏡反射於玻片上，綠藻乃受光分解二氧化碳而放出氧。由於細菌集聚於氧氣較多處，故可測知何種光線分解二氧化碳力較強。結果見細菌自 D—F 部分移至 B—D 處，而一小部分則集於 F—G 處。(參閱 63 頁附圖)

Lubimenko 氏曾用八種植物用 76J—600 $\mu\mu$ 之紅光及 480—400 $\mu\mu$ 之藍光處理，使後者之強度為前者之 85%，並增加二氧化碳量至 9—11%，於 20°C 晴朗天氣下處理 6 小時，結果紅光下之光合作用大於藍光下者約一倍。惟對適於生長於微弱散光(Diffuse light of low intensity)下者，則藍光之作用等於或大於紅光。其後 Wurmser 氏亦曾發現石莖(Ulva)及其他海藻在綠光(490—590 $\mu\mu$)下者，其放出之氧氣多於在紅光(590—700 $\mu\mu$)下者。

要而言之，普通一般綠色植物之光合作用以 B—C 之橙紅色部分為最有效，但其他植物具有葉綠素以外之色素者，則其有效之光線或有不同。在藍綠藻(Blue-green algae)以 D 處之橙黃色最有效，褐藻(Brown algae)以 D—E 之黃綠色及 B—C 部分為最宜，而紅藻(Red algae)則以 D—E 部分為最佳。故 Engelmann 氏以為植物光合作用中吸收最多之光線當為與該植物體色成補色(Complementary Color)者，如下表所示：

藻類體色	吸收光線
藍綠色	橙黃色
綠色	紅橙色
褐(黃)色	紅及黃綠色
紅色	黃綠色

此種理論已由顛藻(Oscillatoria, 一種藍綠藻)得以證明。此種藻類能隨環境而變其體色，但其所變之色並非與所受之色相同，而為互成補色；當其在藍光中時成棕黃色，遇綠光則成紅色矣。此種能吸收紅黃以外光線之能力對藻類甚為重要，因紅光透入水中之能力最弱，故綠藻僅能生於淺水處，而黃及綠光可透入較深，褐

藻、紅藻能利用此種光線，故能生於深海也。

(2) 光之強度 光合作用所需光之強度(Intensity)，依植物種類而不同；有需較高之光度，始能達到光合作用最高點者，而有則需較弱之光度，即可達最高點者。前者適於生長於陽光充足之處，故稱陽性植物(Light plant)或好光性植物(Heliophilous plant)，如松樹、樺木、白楊等是；後者適生蔭蔽之處，故稱陰性植物(Shade Plant)或嫌光性植物(Heliophobous plant)，如蕨類、山毛櫸等是。

據 Blackman 及 Matthaei 二氏曾加試驗。氏用櫻屬之一種(*Prunus laurocerasus*)及菊芋(*Hetianthus tuberosus*)為材料，將此二植物分別置於有孔簾(Perforated screen)下，使陽光被遮蔽一部分，由簾孔之大小，可以知陽光之強弱。時在八月中旬，溫度為 29.5°C。結果櫻祇需日光 36% 之光度，即達光合作用最高點，而菊芋則須有 69% 始達最高點。故櫻需光少，屬於陰性植物，而菊芋需光多，屬於陽性植物。

關於各種植物所需之光度，較精確者可用燭光(Candle-meter)表示之。下表為 Harvey 氏測定之結果，在此種光度下植物可正常開花結實。

植物種類	光度(燭光)
豌豆	1,100
菜豆	2,400
大麥及小麥	1,800—2,200
蘿蔔	4,000
菸草	2,200—2,800
玉蜀黍	1,400—8,000
蕎麥	850—1,100

而正午直射之日光為 30,000—40,000 燭光。

不但植物生長最適之光度各不同，即其所需之最低限度(Minimum)亦有極大之差異。如酢漿草(*Oxalis*)能在光照充足之處生長良好，但亦能生存於微弱光線下。松需有日光之 2—6%，鐵線草(*Adiantum capillus*，一種蕨類)僅需 1/1700，而生長於洞穴中之藻類則有日光之 1/2500 即可生存。

陰性植物之最顯著例子莫如光蕨(*Schistostega osmundacea*)。光蕨為一種生於黑暗山洞中之下等植物，能在黑暗中行光合作用而生長，且能發光，因稱之為光蕨。據 Palladin 氏之研究，此種植物有一種原絲體(Protonema)，乃由許多圓形

細胞構成一薄片，與光之進入方向成直角。此種圓形細胞一如物理學上之凸透鏡 (Convex lens)，有集中光線之能力，能將山洞中之微光集中之而使葉綠體行光合作用。同時又能將光反射出去，故又能發光也。

許多之海藻，可以利用月光而行光合作用，此亦係僅需要微弱之光而行光合作用之變象也。當月黑時海水中二氧化碳多，而在月圓時則海水中之二氧化碳少；即因月光之多少，而影響光合作用程度之結果也。

陽性植物及陰性植物在構造上亦有不同。陽性植物之葉比陰性者厚，柵狀組織 (Palisade parenchyma) 特別發達，常有二三層之細胞，有時底面亦有之；細胞較小，而氣孔較多，此外導管束 (Conductive bundle) 亦較多，故葉脈之分佈較陰性者為密。此種特點，對於陽性植物本身皆為有利者，因可增進光合作用也。惟同一種植物，生長於不同之光照環境下，則其構造亦呈差異；即同一樹之葉，因受光照不同，亦能改變其構造也。

光暗之交替對於光合作用亦有甚大之影響。Warburg 氏發現如每分鐘變化 8000 次，對於 *Chlorella* 之光合作用可較繼續光照者增進 100%，如一分鐘變化 4 次，則僅增進 10%。此種現象，殊富興趣。據 Spoehr 氏之意，以為當黑暗時，二氧化碳為葉綠體所同化而被運出，故當重曝於光下時，光合作用需用物質之濃度增高，因而促進其光合作用。惟此種現象僅在光度甚強時始有之；於弱光下則不顯著。

植物行光合作用時，分解二氧化碳而放出氧，但植物細胞同時亦行呼吸作用，吸收氧氣放出二氧化碳，此作用正與光合作用相反。惟在日間，光合作用進行快，故呼吸作用不顯著；如將光度減小，使光合作用減低，則吸收二氧化碳亦少，待至某一程度時，光合作用所吸收之二氧化碳量，等於呼吸作用所放出之量，而呼吸作用所需要之氧又正與光合作用所放出者相等，則二氧化碳與氧既不吸入，亦不放出，此時之光度稱為補償點 (Compensation point)。補償點之大小依植物種類而不同，據 Plaetzer 及 Boysen-Jensen 諸氏之實驗，陽性植物之補償點高，而陰性植物之補償點則低。惟溫度亦有影響。

C. 人工光下之植物生長 植物之生長發育，需要一定量之光能 (Light energy)，此可以光之強度乘時間得之。在某種限度內，如二氧化碳之供給充分，則用較強光度作用一較短時間，其效可與弱光長時間作用同。但據 Davis 及 Hoag-

land 二氏用小麥實驗結果，發現如以較弱光度而作用較長時間，其所生效率大於較強光度而作用較短時間者。故用人工光線增長光照時間，可促進植物之生長與成熟。美國加州中部之柑橘能較南部早上市一月，即以其地日照較長故也。

Siemens 氏曾用 1400 燭光之燈懸於 2 呎高處，各種植物均能生長，且生長較外界者良好，葉綠素生成多，收量亦多。Harvey 氏用 1000 燭光之電燈以種蕎麥、豌豆、蠶豆、萵苣等，亦能開花結實，收量亦多；馬鈴薯則較外界生長者相差尤大。Tjebbes 及 Uphoff 二氏亦有試驗，在夜間用 200 燭光之電燈放於離開植物 20—30 呎處，以補日光之不足，結果收量比未用燈光者增加甚多。日人麻生及松井氏用豌豆為材料，於夜間用 100 燭光電燈照之，經相當時間，調查其生長狀態，則照電燈光者高 1.98 呎，而未經燈光照者僅 0.78 呎高。

但用人工光照者，其光之性質與天然陽光不同，例如白熱電燈 (Incandescent electric lamp) 光中缺乏 400—580 μ 部分之青紫色光而富於 580—760 μ 部分之紅黃色光，故肉眼視之帶有黃色。因其缺乏青紫光線，致植物畸形伸長，而葉則發育不良。惟植物種類不同，其對於光之組織感應亦異。許多作物，如小麥及其他穀類、亞麻、胡瓜、番茄、草莓、豆類、蕎麥等在人工光照下生長甚良，而其他作物如蘿蔔、甘藍、結球萵苣、菠菜等，對於缺乏青紫光線感應極為靈敏，以致過度纖長，而以向日葵為尤甚。為補救此缺點，常有用水銀弧光燈 (Mercury arc lamp) 以補充之，此種燈光富於綠色及藍色，並有相當量之紫外光。因為後者對於植物有害，故常有另加裝置以吸去之者。

近年來有用霓虹光 (Neon light) 以栽培植物者。此種光線富於橙紅部分，植物能充分利用之於光合作用。據稱霓虹光有 80% 可為植物利用，而白熱電燈光能供利用者僅 15% 而已。德國會有人用以栽培胡瓜、番茄，成績良好。惟此光亦少青紫色光，故亦須設法補充之。

植物之完全利用人工光照栽培者，費用甚昂，故除用於研究工作或栽培高貴作物外，尚難普遍實用，較經濟之法為用人工光照以補助日光之不足；如在冬季日短光弱，用燈光補充，尚屬有利。此外，亦有於正常日照外用燈光加長光照者，則可使花卉、蔬菜在冬季即可栽於溫室中而使在一年中栽培三至四次，亦甚有利也。

D. 葉之光合效率 依 Brown 氏之研究，在有日光時向日葵 (Sunflower)

每平方呎之葉每小時可吸收太陽能(Solar energy) 60 萬卡(Gram-calories), 而同時同面積之葉可以造成 0.8 克之碳水化合物, 其所需之能僅 3200 卡, 僅佔全量之 0.5%。是葉吸收太陽能變成化能(Chemical energy)而貯於體內者僅 0.5%耳, 其效率(Efficiency)似甚小。但實際上不盡然, 自太陽射至葉面之光有 30—60% 因反射(Reflection)及透射(Transmission)而散失, 實際為葉吸收者僅 40—70%。即以 70% 而論, 其中有 60—65% 為無葉綠素部分所吸收, 而為含有葉綠素之細胞所吸收者僅 5—10% 而已; 但真正為葉綠素吸收者約 3—4%。設假定為 3.5%, 則其與 0.5% 之比例約等於 15%。即葉之光合效率實為 15% 也。

為葉吸收 70% 之太陽能約有 66% 因增高其葉溫及其周圍之氣溫而損失, 約可增高 10—15°C。但因蒸散作用消耗熱能, 蒸散 1 克之水須耗 536 卡, 故事實上植物體溫並不比外界溫度高出許多也。

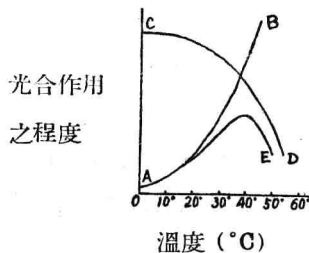
4. 溫度與光合作用

溫度為影響光合作用最重要之外在因子。據 Matthaei 氏研究, 一般植物能起光合作用之最低溫度為 -6°C, 最高約 45°C, 最適為 37°C。

普通純粹之化學變化, 速度之快慢常受溫度高低之支配, 溫度高時化學作用進行快, 溫度低則作用慢, 此即所謂 Van't Hoff 氏定律是也。據此定律謂溫度增高 10°C, 化學作用增快一倍。但光合作用乃一種生活作用, 故不與普通之化學變化完全相同, 僅在 6 至 30—35°C 之限度內受 Van't Hoff 氏定律之支配, 超過 30°C 或 35°C, 則溫度雖增高, 而作用增加甚慢; 溫度再增, 光合作用反急劇下降, 至 40—50°C, 作用完全停止, 其所成之曲線為一銳角。

關於此種現象之解釋, 以 Blackman 氏最為簡明合理。氏謂光合作用中受溫度影響者至少有二, 此二者多少同受 Van't Hoff 氏定律之支配, 但其對於光合作用之影響則適相反。其一當為二氧化碳之分解, 而另一則為葉綠體之破壞或呆化(Inactivation)。當溫度甚低時, 葉綠體之呆化作用不顯著, 而二氧化碳之分解則隨溫度而增進, 故其光合之進行受 Van't Hoff 氏定律之支配; 至溫度增高至 20—25°C 時, 呆化作用漸形顯著, 待至 30—35°C 時, 呆化作用促進之程度大於二氧化碳之分解, 故其曲線遂急劇下降矣。

氏更將其關係圖示如下:



AB 為理論上光合作用受溫度影響之情形, CD 為葉綠體隨溫度之增高而呆化之情形, AE 為光合作用之實際情形, 乃受 AB 及 CD 二種影響之結果。

Blackman 氏之解釋因 Matthaei 氏之實驗而更得確實之證明。Matthaei 氏曾研究同化作用之最適溫度, 結果發現如處理時間愈長, 則其最適溫度愈低。在一實驗中處理時間 1 小時, 測得最適溫度為 37.5°C , 但在另一實驗中, 處理時間延長至 4 小時, 其最適溫度即降為 30.5°C 。此蓋因處理時間長, 則葉綠體之呆化愈益顯著故也。

研究溫度對於反應之關係, 普通常用溫度係數 (Temperature coefficient), 即溫度增高 10°C 時對於反應增進之程度也。一般言之, 物理作用係數低, 為 1—1.5, 而化學作用係數高, 為 2—3。關於光合作用之溫度係數, 據 Matthaei 氏及其他學者測定結果, 在 $10-30^{\circ}\text{C}$ 間為 2, 故證明光合作用為一種化學反應。但 Brown 及 Heise 二氏測得之係數僅為 1, 故以為僅屬一種物理作用——光化反應 (Photochemical reaction)。對此二種不同之結果, Raber 氏以為可以認為光合作用至少含有二種階段 (Stage), 一屬於物理, 一屬於化學, 前述二種不同之結果, 或因其測定之階段各異故也。

5. 影響光合作用之其他因子

影響光合作用之其他因子甚多, 茲分別論之於下:

A. 水分 光合作用乃以氣孔吸收之二氧化碳及根吸收之水作原料而製造碳水化合物之作用, 故水分為原料之一, 水分之多少自可以影響光合作用之大小。惟在一般情形下, 水分並非限制因子, 故增加葉中水量對光合作用增進極微。植物在凋萎時, 不但水分不敷, 且因氣孔閉塞, 二氧化碳吸收少, 故生長不良也。

B. 土壤中之鹽類 土壤中鹽類之多少亦可左右光合作用之大小; 鹽類多

時光合作用小，鹽類少時作用大。此或由於滲透作用之關係，因土液過濃時，致植物吸收水分困難也。但鹽生植物 (Halophytes) 雖在鹽水中仍能徐徐生長者，乃因其氣孔仍開而二氧化碳仍能進入故也。

C. 氣壓 依 Friedl 氏之研究，氣壓之變動可以左右光合作用之大小；一般在氣壓高時作用大，氣壓低時作用小，由於二氧化碳吸收難易之關係也。

D. 氧氣 光合作用為植物之一種生理作用，因植物具有生命，則必須呼吸，故氧氣當與光合作用亦有關，Briggs 氏曾證明之；但據 Harvey 氏報告，海藻能在完全無氧之處進行光合作用。故氧究竟是否與光合有關，尚待進一步之研究也。

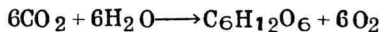
E. 葉之構造 葉具氣孔較多或上下面均有氣孔者，對於光合作用亦有利。

6. 結論

因影響光合作用之因子甚為複雜，欲使植物生育良好，必須各種條件俱備。故 Raber 氏稱：欲使一玉蜀黍在一定時間內製造最高量之碳水化合物，須備下列各條件：(a)植物保持健康之鮮綠狀態，(b)土壤水分充足，(c)用人工保持溫度在 35°C 左右，(d)用人工補足二氧化碳使達於 1%，(e)用適當光度繼續光照，(f)氣孔始終保持開放狀態，(g)氣壓保持相當之高氣壓，(h)土壤中鹽類含量適度。植物能在上述八個條件之下生長，則其光合作用必能順利進行，自能有良好之收穫也。

五、 光 合 作 用 之 過 程

光合作用乃葉綠素藉日光之能，以土壤中吸收所得之水，與自空氣中吸收之二氧化碳為原料而化合為碳水化合物之作用也。普通用下式表示其過程：



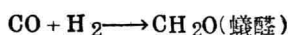
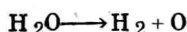
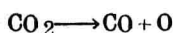
在上列方程式中，僅能表示光合作用所用之原料及最後之產物，而不能表示其中所經過之過程或化學變化。至目下為止，雖尚未徹底明瞭其確實過程，但其間必經過數步驟則當可斷言。

關於光合作用之化學變化，各植物生理學家主張不同，茲略介紹於後：

1. Von Baeyer 氏 (1870) 蟻醛說 Formaldehyde hypothesis

氏謂在光合作用過程中，有一種中間產物，即蟻醛 (Formaldehyde) 是也。

植物將自氣孔吸得之二氧化碳分解為 CO 與 O，又將自根吸收所得之水分解為 H 與 O；此 H 與 CO 化合成蟻醛，更由 6 個分子之蟻醛聚合 (Polymerized) 而成葡萄糖。其反應如下：



依此說，光合作用可分為二步驟：第一步為產生蟻醛，第二步方合成糖類。光僅對第一步有影響。

關於此說有數問題：

(a) CO 為有毒物質，植物體內起光合作用後有無 CO，或 CO 對植物有無毒害，均為值得討論者。

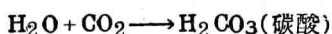
(b) 有無蟻醛之產生，或其中間產物是否為蟻醛，亦屬疑問。

(c) 蟻醛又能否聚合而成葡萄糖。

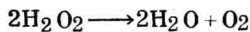
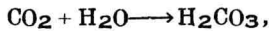
關於第一點，依 Kraschennikov 及 Sulander 二氏之研究，植物體中除呼吸不完全時有少量之 CO 存在外，其他時期並無 CO 之發現。將植物置於 CO 中則植物受害而不能生長，如羽扇豆在有 0.5% 之 CO 時即不能生長，似可證明 Baeyer 氏之誤。雖據 Bottomley 及 Jackson 二氏之研究，謂因 CO 瞬即變成 CO₂，故對植物無毒害；氏將金蓮花 (Tropaeolum) 置於 CO 中，見其能進行光合作用。但大多數學者之實驗結果，均證明 CO 對植物有毒害，故 Bottomley 及 Jackson 二氏之實驗是否精確，或其他植物又是否盡與金蓮花同，固尚成疑問也。

關於分解成 CO 一點，後曾經多數學者之修正：

Erlenmeyer 氏以為水與二氧化碳化合成碳酸 (Carbonic acid)，再分解為蟻酸 (Formic acid) 及氧，由蟻酸再還原為蟻醛，或則直接由碳酸還原為蟻醛及氧，其反應如下：



Bach 氏則以爲碳酸還原爲蟻酸及過氧化氫(H_2O_2)，後者又還原爲水。此說其後學者多採用之，其反應如下：



關於第二問題，依 Baker 女士之研究，植物放於二氧化碳中，曝露在日光下，當其進行光合作用時，用化學方法測定其變化，證明並無蟻醛產生，但在蒸溜綠色新鮮植物及綠色之乾草時則有蟻醛之產生；故蟻醛爲葉綠素分解時而產生，抑爲光合作用進行時而產生者尙難斷言。

Schryver 氏亦反對之。氏將植物置於無二氧化碳之空氣中，移日光下，然後分析植物亦有蟻醛，既無二氧化碳，則不行光合作用，因之此蟻醛當非光合作用所產生。

Usher 及 Priestley 二氏將植物葉綠素榨出，放於膠質薄膜 (Gelatine film) 中，置日光下一小時後，見有蟻醛之產生；但同時葉綠素亦分解而褪色，故此蟻醛爲葉綠素分解而來抑或自光合作用而來，殊難決定。氏又將羊肝中提出之接觸酵素 (Catalase) 與葉綠素混於一處，則葉綠素不變色。因在光合作用進行時有過氧化氫產生，此物能分解葉綠素，在正常植物細胞中具有接觸酵素，能將過氧化氫分解爲水與氧，故葉綠素不致破壞，但如蟻醛過多，則對此酵素有毒，故阻礙其作用，而致葉綠素爲過氧化氫所破壞。

但 Klein 及 Werner 二氏之實驗證明光合作用確能產生蟻醛。氏用一種試藥名 Dimedon 者測之。此物可以檢定蟻醛，如有蟻醛則與之化成黃色結晶之 Formaldimedon 而沉澱。氏將褐藻放日光下，使行光合作用，然後加此試藥於水中，則見有此結晶沉於水底，故可證明光合作用確有蟻醛之產生。但此結晶體僅限於褐藻在日光下而水中有二氧化碳時始有之。又若將有毒之藥品如氫氰酸 (Hydrocyanic acid) 放於水中，則褐藻被麻醉而不行光合作用，故無蟻醛之生成。

關於第三問題，在 Van Baeyer 氏學說發表之前，Butlerow 氏將蟻醛入石灰水中，使生觸媒作用，結果能產生一種糖漿 (Syrup)，證之乃葡萄糖；其後 Loew

4. 柴田桂太氏說

氏根據其多年之試驗，並參照 Willstätter 及 Stoll 氏之說，發表此說。氏謂凡金屬化合物(Metal compound)有一特殊性質，能使水電離而活性化(Active)。葉綠素乃以鎂為中心之錯鹽(Complex salt)，Mg 為金屬，故有使水電離及水分子活性化之性質。Mg在葉綠素中為二價(Bivalent)，而作用猶如六價，因附有四分子之水也。

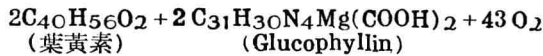
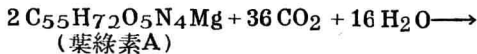
氏根據上述之理論，而論光合作用之過程如下：

- a. 水與二氧化碳化合成碳酸。
- b. 葉綠素與碳酸化合成重碳酸葉綠素。
- c. 重碳酸葉綠素受光之作用，將光之能力傳至其中之 Mg，再由鎂傳至其周圍之四個分子之水，使水解離而活性化，成爲一種不安定化合物，後者隨即變成葉綠素、過氧化氫、水及蟻醛。
- d. 過氧化氫受酵素之作用還原爲水與氧氣。
- e. 六分子蟻醛聚合而成葡萄糖。

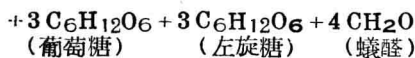
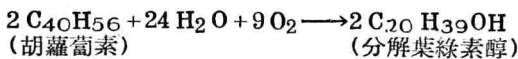
5. Ewart 氏(1918)說

氏爲化學家，於 1918 年亦發表光合作用過程之說。氏謂光合作用之過程如下：

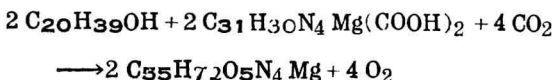
- a. 葉綠素與二氧化碳及水產生葉黃素及 Glucophyllin。



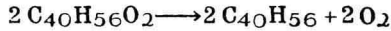
- b. 葉中之胡蘿蔔素與水及氧化合而產生分解葉綠素醇(Phytol)、葡萄糖、左旋糖(Levulose)及蟻醛。



- c. 分解葉綠素醇及 Glucophyllin 與二氧化碳化合而重行產生葉綠素。



d. 葉黃素受接觸酵素之作用而還原為胡蘿蔔素。



普通簡單表示光合作用之方程中僅有六分子二氧化碳及六分子水，但依氏之學說，則應改為 40 分子而成下式：



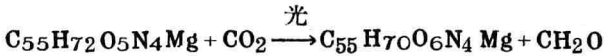
以前之各種學說雖然不同，然皆承認蟻醛為一中間產物；但此學說則謂蟻醛乃為與葡萄糖同時產生之副產物(By-product)，故葡萄糖之產生無須經過蟻醛也。此與現今一般植物生理學家與生理化學家所公認蟻醛為中間產物之說相背，是其缺點，且此學說亦未論及葉綠素 B。而 Glucophyllin 與分解葉綠素醇等是否有產生亦尚係疑問也。

因氏為一有機化學家，故學者皆以為先有成見而配合成者。

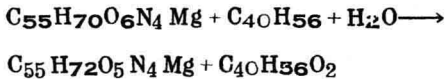
6. Baly 氏(1927)說

氏參照過去所發表之諸學說並其個人之實驗而公佈其說，乃近日最健全有力之中心學說也。氏假定其步驟如下：

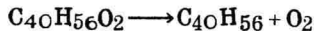
a. 葉綠素 A 與二氧化碳化合而產生葉綠素 B 及蟻醛。



b. 葉綠素 B 與胡蘿蔔素及水化合生成葉綠素 A 與葉黃素。



c. 葉黃素藉酵素之作用還原為胡蘿蔔素。



d. 六分子蟻醛聚合為葡萄糖。

此學說對於葉綠素 A、葉綠素 B，及光、酵素等之關係完全說出；且簡而易明，又能充分表示出其循環之變化，無怪其成為今日之中心學說也。

II. 氮素同化作用

一、氮素同化作用之重要

所謂氮素同化作用，乃植物吸收外界簡單之氮而同化為體內需用之複雜氮化

合物之謂也。氮必須經同化作用後方能變為植物體之組成或養料，猶碳之必須經同化後始成碳水化合物也。

氮在植物體中之含量雖不大，普通僅佔其乾物質量之 1—5%，但對於植物生理上則極為重要。氮為蛋白質組成中之重要成分，而蛋白質則為原形質之基礎，其重要可知。

關於氮對植物之關係，Raber 氏曾歸納如下：

1. 為造成原形質之主要成分，故為正常代謝作用所必需者。
2. 能增加植物之莖葉，故對需葉作物(Leaf crop)尤為重要。
3. 妨礙植物之開花與成熟。
4. 使植物呈健強之綠色。
5. 使植物莖葉柔嫩多汁，故能增進需葉作物之品質。
6. 減弱植物對病蟲寒冷之抵抗力。

因氮對植物關係密切，可知氮同化作用在植物生理上之重要矣。

二、植物需用氮素之來源

在植物周圍之氮共分二種形態：一為游離狀態之氮氣，約佔空氣中 80%；一則化合成各種有機或無機態之化合物。在氮之化合物中，一部為氣體，如氮及氮之氧化物，但為量均極微，而最大多數則存在於土壤中，或成有機態，主要為動植物之遺體及其分解物，或成無機態，主要為硝酸鹽或銨鹽。

關於此種種形態之氮，何者能為植物所利用，頗值研究。

1. 高等植物氮之給源

據試驗結果，高等植物對於空中之游離氮素均不能利用，至於空氣中之氮化合物植物雖能同化，惟為量至微，不敷其營養之用，故植物同化作用所需之氮大部均自土壤中得之。

土壤中含有有機態氮甚多，雖經試驗證明植物確能利用(參閱 57 頁)，但吸收較為困難，故以有機氮化合物為氮源者，生長遠較用無機鹽者為慢，由此可證植物生活所利用之大量氮素當以無機態吸收者。

土壤中無機氮化合物以銨鹽及硝酸鹽最為普通。在水液培養中，以用硝酸鹽

者生長較佳，故過去以爲植物僅能利用硝酸態氮，普通用土壤栽培之作物，施用銨鹽（如硫酸銨、Ammonium sulphate）所以亦能得極佳效果者，以其先經細菌氧化成硝酸態後始被利用也。但經試驗結果，知此說實不確。植物之經殺菌培養者，雖細菌已盡殺滅，但對銨鹽仍能直接利用。當其濃度甚低時，效果實不下於硝酸態氮，惟濃度較高時則對植物有毒，常使根部生長不規則而纖弱，致影響植株之發育。

一般言之，當環境適於植物之生長時，銨鹽之效果與硝酸鹽同一優良，但外圍因子如溫度、光照、土壤反應等不十分適合時，銨鹽之毒性即形顯著。此外，銨鹽之陽游子較易吸收，致殘留陰游子於外液中而增強其酸性，即所謂生理酸性鹽是也，此亦爲其有害作用之一。惟此種酸性之增強似可同時施用石灰石（Limestone）於土中以避免之。據 Prianshnikov 氏試驗，如硫酸銨與石灰石同時施用，則其肥效並不下於硝酸鹽云。惟如能用硝酸銨則最佳，因其二種游子均能同被利用也。

2. 固氮細菌 Nitrogen Fixation Bacteria

空氣中之游離氮氣雖不能爲高等植物所直接吸收，但在下等植物中確有能加利用者。

甚久以前即知休閒地氮素較富，而此種氮素之聚積以爲乃一種生物作用，故如於土壤中加入殺菌劑，則此種聚積現象即行中止。最早自土壤中分離出此種細菌者爲 Vinogradsky 氏（1893），證明其爲一種能產生孢子之桿菌（Sporogenous bacillus），而命名爲 *Clostridium pastorianum*，爲一種嫌氣性細菌（Anaerobic bacterium），常與普通之死物寄生菌（Saprophytic bacteria）共同存在於土中，使碳水化合物起酪酸發酵作用（Butyric acid fermentation）以獲其生活所需之能，同時並固定游離氮素。據 Vinogradsky 氏測定，此種細菌在每克碳水化合物發酵中可固定氮素 2—3 毫克。

其後荷蘭細菌學家 Beijerinck 氏（1901）發現另一種在土中分佈極廣之細菌，氏稱之爲 *Azotobacter*，爲一種好氣性細菌（Aerobic bacterium），呼吸作用極盛，而固氮能力亦較強，每消耗碳水化合物 1 克可固定氮素 15 毫克。

除上述二重要固氮細菌外，在土壤中之曾發現多種細菌能固定空中游離氮素。甚有少數學者以爲某種黴菌（Molds）及藍綠藻亦有此種能力，但尙未能確切證明。

關於此種細菌如何同化游離氮素，其詳迄今猶未明瞭，但大約可推知氮當與

水分子之氫相結合，而其最初產物當為氨，更由氨而製成雜之複化合物，如氨基酸 (Amino acid) 及蛋白質 (Protein) 等。

因此種細菌須有無氮有機物以取得其活動所需之能，故於土中加入植物性物質如綠肥等大可促進其固氮之作用。在熱帶地區，此類細菌尤形活躍，故即在缺氮土壤中並未施用氮肥者仍可得大量之收穫。但在較冷地帶，由於此類細菌之活動，每公頃之土壤僅可年增氮素 10—20 公斤，而由作物吸收損失者年約 50 公斤，故不足以補償地力，而有另施氮肥之必要。

除上述細菌外，另一類亦能固定空中游離氮氣，但其所需之碳水化合物則自生活之高等植物得之，而其同化之氮則可供高等植物之利用，故成共生 (Symbiosis) 狀態，與前述者不同。其中最著者為豆科植物之根瘤細菌 (Nodular bacteria)。

在農業上甚早即知豆科植物能增加土壤之肥沃度 (Fertility)，而使穀類作物增加產量，並知此類作物之所以有此效果，乃因其能增進土中氮之含量也，故有稱之為氮之固定者 (Nitrogen fixer)。但後經 Boussingault 氏精密實驗，在人工培養下，高等植物均不能同化游離之氮氣，即豆科植物亦不能例外。其後 1886 年經 Hellriegel 氏發現豆科植物之生長於土壤中者，根部具有小瘤 (Nodules)，而人工水液培養者則無之，此種小瘤中充滿細菌，始知豆科植物之所以能固定氮素，實由於此種細菌所致。故細砂培養之豆科植物，如加入少量曾栽豆科之土壤以行接種 (Inoculation) 者，能生大量根瘤，而其產物中氮之含量且較施用硝酸鈉者為多，但未接種者則證明不能同化空中氮素。

此種細菌由豆科植物之根毛侵入，先由多數細菌聯合成一線狀體，乃經根毛而入皮層 (Cortex) 之柔軟組織中，因而刺激其周圍之細胞使迅速增殖而形成癭瘤，細胞內部則充滿細菌。在細菌侵入之初，自其寄主吸取養分，故多少阻止植物之生長；但當根瘤組織迅速生長葉中養分大量流入後，細菌之同化能力大為增進，故能合成大量之氮化合物，不但足敷本身之需，且可充分供應寄主之取給，而反促進其生長。同時尚是一部分之氮化合物由根釋放入土中而為其他植物所利用。據試驗，如穀類作物與豆科混植，則前者能較單植者獲得較多之氮化合物。當至近生長末期時，細胞中之細菌數減少，且變成不規則形態，稱為變形細菌 (Bacteroid)，其後細菌大部死亡而為根瘤細胞之原形質所消化。最後根瘤腐敗，與根脫離，其未

死細菌乃重入土中繼續增殖，但其速度遠較在根瘤中者為慢。待次年豆科植再行種下時又重復其共生生活。

此種根瘤細菌曾經分離(Isolated)而得其純粹培養(Pure culture)，命名為 *Bacterium radicolica*。並已分離得數族(Races)，而知各種豆科植物其適合之根瘤菌各有不同，故當引進一新種豆類時，實有接種以適於該種之根瘤細菌之必要。麻生氏曾用血清反應測定各種不同種屬豆科植物之根瘤菌，謂其反應與其寄主相同。至於根瘤細菌之適應範圍何以如此狹小現尚未明。目下已發現者，除豆科之根瘤菌外，尚有木本植物之赤楊屬(*Alnus*)及胡頹子屬(*Elaeagnus*)，其根部亦有根瘤，但為多年生；而熱帶植物之茜草科(*Rubiaceae*)中某種植物，其葉上亦有類似之疣產生。惟其共生之菌則均異於豆科植物者。

三、土中氮素之變化

土中氮素之來源大部得之於動植物之遺體及糞尿，然此等複雜之有機物不能立即供植物之利用，必須經分解成簡單之無機物後方能吸收。據學者研究，其過程大概為先將有機物分解為氨，而由氨氧化為亞硝酸，更由亞硝酸氧化為硝酸。此最後之硝酸態氮為植物主要養料，然一部分則更受硝酸還原作用而成游離氮重散空中。茲分述之。

1. 氨化作用 Ammonification

此為分解有機物為氨之作用，主持此項工作者為 *Bacillus* 屬中數種細菌，已知者有 *B. mycoides*、*B. ramosus* 及 *B. vulgaris* 等數種。此類細菌均為死物寄生，分解結果產生氨及其他副產品。

2. 硝化作用 Nitrification

遠在 1877 年，Schlösing 及 Müntz 二氏發現如將含氮之水液，使徐徐通過砂而過濾之，則其濾液中硝酸鹽之含量較過濾前為多；但如用氨仿蒸氣使通過此砂，則此增加硝酸鹽之現象即行停止。已知氨仿對此無化學反應，而對於生物具有作用，故推測硝化作用當為一種微生物之作用。其後 Vinogradsky 氏於 1890 年會分離得此種硝化細菌。後氏更進而指出硝化作用分為二個不同之步驟；第一步係將氨氧化為亞硝酸鹽；第二步方將亞硝酸鹽氧化為硝酸鹽，其過程如下：



而主持此二步驟之細菌亦不同，前者為 *Nitrosomonas* 及 *Nitrosococcus*，後者為 *Nitrobacter*。*Nitrosomonas* 細小卵形，產於歐亞二洲；*Nitrosococcus* 為圓形之球菌，產於美洲；而 *Nitrobacter* 為一種短桿菌。此三種細菌均不能利用有機物，故不能直接自有機物使變為硝酸酸，而其間必須經化氮細菌之合作也。

最適於硝化作用之環境為土壤空氣流通，水量適中，土溫 30°C 左右，最高不得過 40°C ，須有適量之鹽基性化合物 (Basic compound) 如碳酸鈣等，而有機物僅含少量。此種情形正與一般作物之良好耕作條件相同也。

3. 硝酸還原作用 Denitrification

在土壤中另有許多微生物能還原硝酸及亞硝酸而使成為游離氮，此對土壤中氮素之損失甚大。此種菌類在正常狀態下，其所需之氮取自空氣中，但在嫌氣狀態下，則分解氮化合物而取其氧。故使土壤空氣流通，亦為防止硝酸還原之良策。

四、 氮 之 吸 收 與 同 化

植物需氮以合成 (Synthesis) 蛋白質，此為原形質之主要基礎。蛋白質為氮同化作用之生成物，但其分子過於複雜，故其同化之過程尚難明瞭，僅知其最初形成較簡單之氨基酸而已。

關於植物對於硝酸鹽之利用，可因顏色反應 (Color reaction) 以測之。例如二苯胺 (Diphenylamine) 之濃硫酸溶液對於微量之硝酸鹽即可呈明藍色而測知之。由於此種反應，吾人得知硝酸鹽由根毛而入導管，隨水液經莖上升入葉，此時仍不變其形態。當在黑暗中時，硝酸鹽聚積於葉中，但當露於光中時，硝酸鹽即消失而同時產生蛋白質。故硝酸鹽之同化似與光合作用有密切之連繫。蓋氮在硝酸態時與氧結合，但在蛋白質中則成為氨基 (Amino, NH_2) 態，而與氫結合，因此必須經還原作用。當在光照下時，此種作用與光合作用之二氧化碳還原同時進行。

因氮之同化作用與光合作用關係密切，故過去以為硝酸鹽之還原時直接耗費日光中之能，而必須在光照下始能進行者。但近來已知如有足量之碳水化合物存在，則雖在黑暗之中，蛋白質仍能合成。由此可知還原硝酸鹽時所需之能，非直接取諸

III. 同化作用之生成物

植物經光合作用後產生簡單之單糖類，更由此轉變成較複雜之碳水化合物與脂肪，而其中一部則與氮同化作用所吸收氮合成蛋白質。簡言之，即由簡單之無機物同化為複雜之有機物是也。

同化作用所生成之有機物種類甚多，何止千百，然主要為碳水化合物、脂肪及蛋白質三者，茲分述之。

一、 碳水化合物 Carbohydrates

碳水化合物乃由碳、氫、氧三元素合成，其氫、氧之比例與水相同（僅一二例外），故名。

碳水化合物佔植物體中最大部分，同時亦為同化作用之最初生成物，其重要可知。Raber 氏曾歸納其對於植物之功用為五點：

- a. 組成細胞膜之纖維素(Cellulose)，為植物體中之最大部分。
- b. 供給植物生活之能。糖類及澱粉為植物體中主要養料，同時亦為組成脂肪蛋白質之基礎，後二者亦為植物體之構成材料及能之給源。
- c. 能保持水分，故對沙漠植物(Desert plant)尤為重要。
- d. 增加細胞滲透壓；使保持一定之膨壓而維持體形，同時並調節水之含量。
- e. 有助於色素之組成。

碳水化合物可分為二大類——糖類(Sugars)及非糖類(Nonsugars)或多糖類(Polysaccharides)；前者具有甜味，茲更將 Raber 分類法列示於下：

(I) 糖類(Sugars)

- (1) 單糖類(Monosaccharides)
 - (a) 五碳糖類(Pentoses)
 - (b) 六碳糖類(Hexoses)
- (2) 雙糖類(Disaccharides)
- (3) 三糖類(Trisaccharides)
- (4) 四糖類(Tetrasaccharides)

(II) 非糖類(Nonsugars)

(1) 營養物質(Food materials)——六碳多糖類(Hexosans)

(2) 構成材料(Structure materials)

(a) 樹膠(Gum)

(i) 天然膠(Natural gum)及五碳多糖類(Pentosans)

(ii) 黏液(Mucilages)及果膠(Pectin)

(b) 纖維素(Celluloses)

茲更分述之：

1. 單糖類 Monosaccharides

此為最簡之糖類而不能再將其分解為更簡之糖類者。其中具有五個碳原子者稱為五碳糖，其分子或為 $C_5H_{10}O_5$ ；而具六個碳原子者稱為六碳糖，其分子或為 $C_6H_{12}O_6$ 。在實驗室中雖能製成四碳及三碳之單糖，但植物中尚未發現。

A. 五碳糖類 Pentoses 存在於植物中者較少，在玉蜀黍、蕪菁(Turnip)、竹及其他植物中含有少量游離態者，但大多則成連合狀態(Combined state)。當膠及黏液加水分解(Hydrolyzed)時能產生五碳糖，與澱粉加水分解時生成葡萄糖相似。在植物中最普通之五碳糖為樹膠糖(Arabinose)及木質糖(Xylose)二者。

B. 六碳糖類 Hexosans 此為植物體中重要糖類，葡萄糖即屬此類中。但因其分子構造之不同，而有多種同分異性體(Isomers)，如葡萄糖(Glucose)、果糖(Fructose)、甘露糖(Mannose)、分解乳糖(Galactose)等均屬之，而以前二者最為普通。

葡萄糖亦稱右旋糖(Dextrose)，植物體中各部分均含有之，當其他碳水化合物起加水分解時多能產生之，而光合作用之最初產生者即為此物。為一種白色結晶體，易溶於水，其甜味僅及蔗糖60%。因其對於人類能直接吸收利用，故其營養價值甚高。

果糖亦稱左旋糖(Levulose)，果實及其他部分均含有之。常與葡萄糖同時存在，蔗糖加水分解時亦能產此物。能溶於酒精，其甜味大於蔗糖23%，故為一般糖中最甜者。

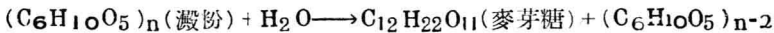
2. 雙糖類 Disaccharides

雙糖類乃由二單糖分子結合，並減去一水分子而成，其分子式為 $C_{12}H_{22}O_{11}$ 。

當用稀酸、特種酵素或其他水解促進劑作用之，則重又分裂為二單糖。

雙糖類中主要者有麥芽糖 (Maltose) 及蔗糖 (Sucrose) 二種。動物中之乳糖 (Lactose) 亦屬此類。

麥芽糖為一種白色細針形結晶，易溶於水及酒精。植物組織中大多有之，但量甚微耳。澱粉加水分解時能產生此物，大麥發芽時產生麥芽糖甚，多其變化如下：



當麥芽糖起加水分解時產生二分子之葡萄糖。

蔗糖為糖類中最普通者，在甘蔗、蜀黍、甜菜根、楓液中含有甚多。甜菜中含有 15—20%，最高有達 25—30% 者。在糖類中，除果糖外，以此為最甜。當其加水分解時產生一分子之葡萄糖及一分子之果糖。

3. 三糖類 Trisaccharides 及四糖類 Tetrasaccharides

三糖類由三個單糖分子合成 (減去二水分子)；其分子或為 $C_{18}H_{32}O_{16}$ 。當其加水分解時，能產三單糖分子或單糖雙糖各一。屬此者有鼠李糖 (Xanthorhamnose)、棉子糖 (Raffinose)、龍胆根三糖 (Gentianose) 等。

水蘇糖 (Stachyose) 為產於一種水蘇屬植物 (*Stachys tuberifera*) 根中之糖類，分解時能產生二分子之分解乳糖及果糖、葡萄糖各一分子，故認為四糖類。

4. 多糖類 Polysaccharides

多糖類乃由多數單糖分子合成者，其分子或可作為 $(C_6H_{10}O_5)_n$ ，或將六碳多糖類作為 $(C_6)_n(H_2O)_{5n+1}$ 而五碳多糖類作為 $(C_5)_n(H_2O)_{4n+1}$ 則更為準確。其 n 數約在 30—200 之間，但因其有微溶性 (Slight solubility)，故其確實分子量甚難確定也。

A. 六碳多糖類 Hexosans 乃由六碳糖所組成。因其組成之不同，可分為 Dextrosans、Levulosans、Mannosans 及 Galactosans 四大類，其中最普通者為第一類中之澱粉 (Starch)。

澱粉為植物體中之重要貯藏物質，在穀類子實中澱粉佔乾燥量之 60%，在馬鈴薯中達 80%。澱粉粒之形狀各種植物不同，不溶於水，但煮沸之則成一膠體溶液 (Colloidal solution)。澱粉遇碘呈藍色反應。當其受糖化酵素 (Diastase) 作用時，即分解而為麥芽糖，再受麥芽酵素 (Maltase) 作用即分解為葡萄糖。

澱粉加水煮之則成糊精(Dextrin),故爲澱粉與麥芽糖變化過程中之產物,然亦有植物以之作爲貯藏養料者。

肝糖(Glycogen)之分子與澱粉相似,常貯於動物之肝中,故一稱動物澱粉(Animal starch)。植物中僅菌類細胞中有之,而以酵母(Yeast)細胞中含量最多。

菊糖(Inulin)爲Levulosans類中之一,乃由果糖所組成,許多植物含有之,作爲貯藏之養料,而菊科植物中如朝鮮薊(Artichoke)、芫荽(Chicory)、大理花(Dahlia)等更富含之。可溶於水,但在酒精中則生沉澱。

B. 五碳多糖類Pentosans 多含於植物之莖及種皮中,據稱能防止水分蒸散及抵抗低溫。Hooker及Rosa二氏發現果樹及蔬菜之含五碳多糖類多者,其抵抗力亦強。玉蜀黍果皮中含有40%,小麥稈中亦有25%。五碳多糖類爲白色固體,僅微溶於水,故不易起加水分解。當分解時,最後產生樹膠糖、木質糖等五碳糖。其中主要者有樹膠等多種。

樹膠(Gum)爲無定形之透明物質,植物中普遍有之,而以溫暖地帶之樹木爲最多。其中有能溶於水者,有則僅能吸水而膨脹成一膠質之塊。因其極難水解,故對動物毫無營養價值。

C. 黏液Mucilages 黏液不能溶於水,故與樹膠不同,亦不能凝結成膠(Gelatinize),故亦與果膠有別。在水中成爲一種黏滑之膠狀物。在植物中亦甚爲普遍,如錦葵之根及花、洋葱之鱗莖及龍舌蘭、仙人掌之莖葉、香蕉之果實、藻類之細胞膜等均富含之。其化學組成尙未確切明瞭,當其加水分解後產生五碳糖及六碳糖。其對於植物之功用有多種:在水生植物中能阻止細胞中物質之逸出,其在表皮細胞中者能限制水分之蒸散,在沙漠植物中具有保水作用,而在塊根及果實中者則作爲貯藏養料。此外並有利用其黏性以傳佈種實者。

D. 果膠Pectins 在酸性多汁果實之細胞膜中含有一種碳水化合物稱爲原膠質(Protopectin or pectose),當果實漸趨成熟時,原膠質經許多變化而變成果膠酸(Pectic acid),而果膠爲其中間產物之主要者。果膠不溶於水,尤其有酸存在時更甚,其與鈣鹽相遇時則成凝膠(Gels)。至其組成現尙未明。

E. 纖維素Celluloses 纖維素在植物中分佈最廣,然普通所指者乃包括與纖維素共同存在於細胞膜中之物質而言,故可分數類:

- (1) 正常纖維素 Normal cellulose
- (2) 化合纖維素 Compound cellulose
 - (a) 木質纖維素 Lignocellulose
 - (b) 膠質纖維素 Pectocellulose
 - (c) 角質纖維素 Cutocellulose
- (3) 貯藏纖維素 Reserve cellulose (亦稱半纖維素 Hemicellulose 或假纖維素 Pseudocellulose)

所謂正常纖維素乃即真纖維素，而化合纖維素則為與木質(Lignin)、果膠酸(Pectic acid)及角質(Cuticle)相連合者。至於貯藏纖維素者則作用類於貯藏養料，較易水解而變成甘露蜜糖、分解乳糖及五碳糖；據 Murneek 氏稱，此種纖維素質為木本植物(尤其果樹)之重要貯藏物云。

二、 脂 肪 臘 質 及 類 脂 體

1. 脂肪 Fats

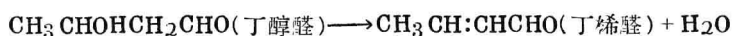
A. 脂肪與植物之關係 脂肪亦由碳氫氧三種元素組成，故與碳水化合物甚相類似，惟其中氧之比例較少而氫則較多。在植物體中為一種重要貯藏物質，尤其子實中含量更豐。據 Raber 氏所示各種子實之脂肪含量有如下表：

植物種類	脂肪含量(%)	植物種類	脂肪含量(%)
杏仁 Almonds	42	大麻子 Hempseed	33
巴西果 Brazil nuts	68	芥菜子 Mustard seed	25
蓖麻子 Castor beans	51	西洋橄欖 Olive	50
可可 Cocoa	54	桃核 Peach pits	35
椰子 Coconut	65	罌粟子 Poppy seed	47
咖啡 Coffee	12	南瓜子 Pumpkin seed	41
玉蜀黍 Corn	4	油菜子 Rapeseed	42
棉子 Cottenseed	24	向日葵子 Sunflower seed	38
亞麻子 Flaxseed	30	胡桃 Walnuts	52
榛子 Hazel nuts	55		

B. 脂肪之性質 脂肪質甚輕，不溶於水而易溶於醚，氯仿及二硫化碳中。與鹼相遇則能起皂化作用(Saponification)。其本身為一種酯(Ester)，乃由甘油

(Glycerin)及脂肪酸(Fatty acid)合成。在此種脂肪酸中,可分為三大類,一類稱為飽和脂肪酸(Saturated fatty acids),其分子式可用 $C_nH_{2n-1}COOH$ 代表之,最常見者為蟻酸(Formic acid, $HCOOH$)、醋酸(Acetic acid, CH_3COOH)、酪酸(Butyric acid, C_3H_7COOH)、棕櫚酸(Palmitic acid, $C_{15}H_{31}COOH$)、硬脂酸(Stearic acid, $C_{17}H_{35}COOH$)等。另一類為不飽和脂肪酸(Unsaturated fatty acids),在植物中常見者有橄欖油中之油酸(Oleic acid, $C_{17}H_{33}COOH$)及菜子油中之 Brassic acid ($C_{21}H_{41}COOH$),此類之分子式可用 $C_nH_{2n-1}COOH$ 代表之;以及亞麻仁油中之乾性油酸(Linoleic acid, $C_{17}H_{32}COOH$),其分子式可用 $C_nH_{2n-2}COOH$ 代表之,後者當曝於空氣中時,極易吸收氧而硬化,故稱為乾燥性油,而愈近飽和者則愈不易乾燥。

C. 脂肪之合成 在動植物體中之脂肪,其組成中之脂肪酸有80%為具有18碳原子者,其數適為6之倍數,與主要碳水化合物如澱粉等之碳原子數同為6之倍數,頗值注意。據學者研究,得知脂肪實即由碳水化合物轉變而成。當富含脂肪之植物漸近成熟時,種子中貯存之脂肪逐漸增加,但同時碳水化合物則逐漸減少,可見其必為互相轉變也。至其變化之過程,則一分子之葡萄糖可經發酵而變成二分子之甘油,而脂肪酸之生成,據 Raper 氏及 Euler 氏研究,可先將糖分解為乙醛(Acetaldehyde),二乙醛合成一丁醇醛(Aldol),後者更轉變而成丁烯醛(Crotonic aldehyde):



丁烯醛更與一乙醛連合失去一水而成一 Sorbic aldehyde,後者可連結成一不飽和之醛,而後即極易變成脂肪酸矣。

D. 脂肪對於植物之功用 因脂肪較碳水化合物含氧較少,故在氧化時能吸收較多之氧而釋放較多之能。據學者研究,1克之澱粉氧化時平均僅能生4.1卡之熱,而1克之脂肪則平均能生9.3卡,故以脂肪之形態貯積能,地位可較經濟。約有75%之植物種子,其能之貯積主為脂肪,約為其乾燥量三分之一,即以此也。

2. 蠟質 Waxes

蠟質與脂肪之組成相似,亦為一種酯,但其分子中與脂肪酸結合者非甘油而

爲一種分子量較重之一元醇類 (Monohydric alcohol)。蠟一般較脂肪爲硬，且較不易溶解及加水分解。因其有不透水性，故能阻止水分之蒸散，並能抵抗病菌之侵襲。據稱草莓之於清晨採收者，其蠟質較固，故可較遲採者少腐敗之虞。

3. 類脂體 Lipoids

類脂體 (或稱油樣體) 爲一種類似脂肪之物質，其溶解性與脂肪同，但當其加水分解時則產生一脂肪酸及一含氮化合物，更有能產生磷酸者。此物在動植物中均甚普遍，而以神經、腦、卵黃及植物種子中較多。因其多存在於生活作用旺盛處，故推測必與原形質之活動有關。惟以不易分離及純化，對其作用尙未能確實證明。據各學者之推測；或謂與原形質膜之透性有關，有謂於脂肪代謝有作用，有謂能促進細胞中各種反應之進行，有謂爲植物呼吸作用所必需，更有謂其能助酵素之形成，究屬如何，尙待今後繼續研究也。

三、 蛋 白 質 Proteins

1. 蛋白質對於植物之關係

蛋白質爲植物體內最重要之有機物，爲原形質之基礎，植物生殖細胞內幾全部爲此質，而貯藏於種子中者亦多，尤以豆類種實含量最富。

2. 蛋白質之性質

蛋白質爲碳、氫、氧、氮、硫五種元素合成之有機物，此五者之比例，在植物中較爲一致，據稱分析 20 種不同蛋白質之結果，平均爲碳 52%，氫 7%，氮 17%，氧 22%，硫 1%。

關於蛋白質之性質，可分物理、化學二方面言之。

A. 蛋白質之化學性質

蛋白質爲由氨基酸組成之物質。所謂氨基酸乃有機酸中一 H 爲 NH_2 所代而成，因其同時具 COOH 及 NH_2 ，成爲一種兩性體 (Amphoteric)，即 COOH 作用爲一種酸 (Acid)，而 NH_2 作用爲一種鹽基 (Base)，故可與其他鹽基化合，亦能與其他酸類作用。蛋白質由氨基酸組成，是以亦具此種性質。

氨基酸在一個分子上同時具有酸及鹽基二種性質，故其本身可無限制互相連合，不但可直線連結，且亦能成爲環狀。因氨基酸種類甚多 (目下已由蛋白質中分

離而得者約 25 種),而連合方式又可各不相同,致蛋白質之種類遂亦千變萬化,幾於每種動植物均有其特殊之蛋白質,此可用沉澱素反應 (Precipitin reaction) 以證之。

據學者研究,發現如將馬之血清 (Serum) 注射於兔體中而逐漸增加其量,則在兔血中能形成一種物質,稱為沉澱素 (Precipitin)。如將此素加入盛於試管之馬血中,則與血中之卵白素 (Albumin) 化合而生沉澱;然此沉澱素僅能與馬及其近緣如騾、驢等起作用。故用此法可以鑑定親緣 (Relationship) 之遠近,在動物學上應用甚廣。其後 Korinek、Raeder、Saltzmann、Mez 諸氏應用於植物方面,發現植物蛋白質亦能起同樣作用。將酵母抽出液 (Yeast extract) 注射於兔體而取其血清,則見其對酵母及另一同隸子囊菌之松露 (Truffles) 之抽出液生沉澱,但對於屬擔子菌之傘蕈 (Mushroom) 則不生作用。由於此種方法,亦可斷植物親緣之遠近,並可見各種生物蛋白質之互有不同也。

此外,蛋白質能與重金屬之鹽類如醋酸鐵 (Iron acetate)、硫酸銅 (Copper sulphate) 等起作用,變成不溶性鹽而生沉澱 (Precipitate)。其分子中某種原子團則能與各種試藥 (Reagents) 化合而生成有色物質,呈現特殊之顏色。此種顏色反應之能否發生全視此種特殊原子團之有無而定,故可用此種方法以測定某種氨基酸之存在與否。

B. 物理性質 蛋白質為一種膠體物質,其分子極大,為目下各種分子中之最大者,故對於羊皮紙或動物質膜等均不能通過。當其遇熱、酒精或受凝固酵素 (Coagulase) 之作用時,則起不可逆之凝固作用 (Coagulation) 而成半固體之凝膠 (Semisolid gel)。在鹼土金屬鹽如氯化鈉、氯化鈣、硫酸鈉等之濃液中起沉澱,但此並非化學反應,因其並不與鹽類結合也,故特稱之為不變性沉澱 (Unchanged precipitation); 且當鹽液稀釋時即復擴散成溶液,故亦異於凝固作用。此種不變性沉澱作用於植物生理上甚為重要,對其抗寒力有關;當溫度降至冰點以下時,細胞液中水分結晶成冰,使內含鹽分達於飽和,此時蛋白質即起沉澱,如為時不久,氣溫即復回高,則冰融液稀,蛋白質便可恢復原狀而無損其生活力。各種植物蛋白質起不變性沉澱作用之溫度各不同,此或因其所含可溶性鹽及糖類之量或有不同也。一般耐寒耐旱力強之植物,其細胞液中鹽類之濃度常較低。

3. 蛋白質之分類

蛋白質之分類法頗多，依美國分類法可分為三大類：

A. 單純蛋白質 Simple proteins 加水分解後僅能產生氨基酸。

B. 複合蛋白質 Conjugated proteins 當加水分解後，產生一眞眞蛋白質及另一性質各異之物質。

C. 衍生蛋白質 Derived proteins 此爲前二類之分解產生物，常爲運輸途中之臨時產物。

4. 蛋白質之功用

蛋白質爲構成原形質之基本物質，故一切生命現象與蛋白質之關係最密。同時蛋白質亦爲主要之養料，除供植物體之組成外，並可作爲貯藏物質而貯存之。對於動物更具有莫大之營養價值。

四、 其 他 產 物

在植物同化作用之生成物中，除前述之碳水化合物，脂肪及蛋白質三類外，尚有其他多種具有密切關係之零星產物，主要者有下列各種：

1. 配糖體 Glucosides

配糖體乃是糖類與其他物質之化合物，後者主要爲芳香族化合物 (Aromatic compounds)，而糖類中以葡萄糖爲主。

配糖體目下已從植物組織分離而得者不下數百種，可分爲多類，其對於植物生理上之作用亦殊不一律：或可作爲養料，或可消除毒物，或能促進生長，或能防止病害，更謂有助蜜腺之分泌，防氧化之過速等作用。

2. 有機酸 Organic Acids

在植物細胞中，常因碳水化合物之不完全氧化而產生各種有機酸，除前已述及者外，尚有醋酸 (Acetic acid)、蘋果酸 (Malic acid)、草酸 (Oxalic acid)、酒石酸 (Tartaric acid) 及檸檬酸 (Citric acid) 等。

有機酸對於植物之關係亦有種種，或以調節細胞液之酸度，或作植物本身之養料，或助配子 (Gametes) 結合，或增果實風味。

3. 氮素鹽基 Nitrogen Bases

植物性鹽基均含有氮素，為一種氮之衍生物(Derivatives)，能與酸結合而成鹽。

氮素鹽基可分為三類：

A. 自然鹽基 Natural bases 即為胺類(Amines)，乃一種開鏈(Open-chain)化合物，如毒蕈中之毒菌鹼(Muscarine)及胆汁鹼(Choline)即屬此類。屍毒鹼(Ptomaine)亦屬此，其中有甚毒者。一般認為係不正常情形下產物，其作用未明。

B. 生物鹼 Alkaloids 碳原子成環形構造，在植物界中不甚普遍，但某種特殊植物如茄科及罌粟科植物常具有之。其最著名者有菸草之菸鹼(Nicotine)、龍葵之顛茄鹼(Atropine)、Coca之古柯鹼(Cocaine)及罌粟之嗎啡(Morphine)、金雞納樹之金雞納鹼(Quinine)等。據學者研究，生物鹼當為植物產生之廢物，故對植物生理上似無作用。據 Longo 及 Paderi 二氏謂：微量之生物鹼可刺激種子之發芽與幼苗之生長，故可作為代謝作用之調節物或刺激物；但據其他學者研究，菸鹼對於草種子之發芽有毒害。故對於植物究竟有無作用，現仍未明也。

C. 嘌呤鹽基 Purine bases 此為 Purine 之衍生物，植物中著名者有小麥、甜菜、茶等之腺鹼(Adenine)，茶及咖啡之咖啡鹼(Coffeine)，及可可之可可鹼(Theobromine)等。一般學者亦以其為植物之廢物，然 Weevers 氏以為亦能供植物重組蛋白質之用。

4. 芳香族酚、醇、醛、酸 Aromatic Phenols, Alcohois, Aldehydes and Acids

此類物質之碳原子均成環形構造。屬此者有鷄納酚(Quinol)、藤黃酚(Phloroglucinol)、水楊醇(Saligenin)、桂皮醛(Cinnamic aldehyde)、水楊酸(Salicylic acid)等。

5. 香精與樹脂 Essential Oils and Resins

此二者亦屬芳香族。香精類為能發散香氣之揮發油，化學性質頗不一致，花果之香味即源於此。他如萜類(Terpenes)及薄荷腦(Menthol)、樟腦(Camphor)、大蒜油(Garlic oil)等均屬之。

樹脂為萜類之氧化生成物，或為液體，如加拿大樹脂(Canada balsam)、松節

油(Turpentine)等;或為固體,如琥珀(Amber)等。

關於此類物質對於植物之關係多屬臆測。香氣能引誘動物助其傳佈,而臭味似有保護作用,至如桉樹油(Eucalytus oil)及松節油具有防腐能力,故在樹木受傷後分泌特多。然對於植物生理上是否有作用則仍未明也。

6. 單鞣 Tannins

單鞣乃是一類具有收斂性之無定形膠體物質,為單兒茶酸(Protocatechuic acid)及沒食子酸(Gallic acid)二類之化合物。在植物中分佈甚廣,而以溫帶之多年生木本植物含有特豐,如櫟、栗、柿、鹽膚木(Sumac)等之葉及樹皮中均富含之,而在各種未熟果實及因病蟲而生之癭瘤(Gall)中亦含單鞣甚多。青柿、劣酒、次茶中之澀味,即因有單鞣之故。雖在植物體中各部均有之,而以死亡部分如樹皮外側處貯積更多。

關於單鞣在植物生理上之作用,說者不一:或謂可作植物之養料,或則謂為實屬植物之廢物,或謂係形成樹脂之中間產物,或謂能由其產生糖、酯及色素,然均未成定論;惟其有助於栓皮(Cork)之形成則似可置信,有時單鞣亦能助膨壓之維持。蓋單鞣之種類頗多,故作用亦雜,頗難一概而論也。

7. 色素 Pigments

各部色素亦為同化作用之生成物,種類頗多,其化學組成亦至不一律。對於植物生理上具有極大之關係,已見前述(參閱 73 頁),茲不贅。

8. 酵素 Euzymes 維他命 Vitamins 及內分泌 Hormones

此類物對植物均具有重大關係,當於後詳述之。

第四章 植物體內物質之轉移與貯藏

一、物質之轉移

1. 物質轉移之重要

高等綠色植物業經高度之分化，因而具有各種不同之器官，各具不同之機能。故每一器官必須自其他器官攝取其作用時所需之物質，而其本身則復供應其他器官以彼等所必需者。根部自土中吸收各種養料，但此種養料為根部本身所耗費者，實僅一小部分，餘均轉輸至其他需用器官以完成各種生活機能。例如水雖由根部吸收，然根部所耗水分極微，大部則經莖入葉以補充蒸散之損失。葉部製造之糖類，必須輸至其他每一生活細胞以供其營養，而貯藏物質亦必須轉運至需用部分方能發生作用。凡此種種，均證明植物體內物質之轉移(Translocation)實為高等植物所必需者。

2. 物質轉移之途徑

植物體中物質大部可分為二類：一類為自外界吸入之原料，大多為簡單之無機物，主由根吸收；一類為經同化作用後之生成物，均為較複雜之有機物，主由葉產生。此二者因來源及形態之不同，地位之各異，故其轉移情形自有差別。一般言之，自根吸入之無機物自下而上，直至於葉，以供同化之用；而葉中同化生成物則主要為自上而下，輸至各部以供營養或貯藏之用，間有一部則輸至先端，如生長點及花、果等處。至於貯藏物質之轉移則較不一致。茲更分論之。

A. 無機物轉移之途徑 關於無機物轉移之途徑，一般學者均以為木質部(Xylem)，蓋基於下列數點理由：

a. 無機鹽類均須溶於土壤水液中，方能被吸收，因水分經由木質部而上昇，則無機物當亦隨之經同一途徑而轉移。

b. 在導水組織及由導水組織吸收水液之細胞液中均有無機鹽類之蹤跡。

c. 將切斷之枝條插於染料或鹽類之溶液中，則見其能由木質部上昇至相當距離。

d. 用帶根不受傷害之植物作試驗，結果見染料或鹽類經木質部而上昇。

但據 Curtis之研究，證明無機鹽類之吸收與水分並無直接關係(參閱 54 頁)。

並以爲木質部中含有無機鹽不能即作爲由此部轉移之證明。據氏用桃(Peach)、紫丁香(Lilac)等爲材料而作環狀剝皮(Ringing)試驗,傷口用石蠟(Paraffin)塗布以防乾燥或腐敗。處理分爲數種:或剝去樹皮一圈,或僅剝去一部,或則僅去木質部之一部分,以測定此種處理對於氮素移動、灰分及碳水化合物之影響。結果桃樹未剝皮枝條氮之上昇遠較剝皮者爲多,蓋前者之葉數多於後者約10—20倍,而葉亦大30—70%。紫丁香之不行剝皮者,其葉中氮素含量大於剝皮者1.8—2.2倍。灰分分析亦證明環狀剝皮能阻止無機鹽之上昇,蓋不處理者其葉中灰分量大於處理者1.5—2.0倍。氏更作試驗,將莖部劈開之後,而將其一半之木質部完全切斷,韌皮部(Phloem)則完全無缺;在另一組中,則將一半之韌皮部行環狀剝皮而木質部不使受傷。結果見僅連木質部者氮之上昇者極少,而連以韌皮部者則上昇量多。氏並證明若有正常1/10—1/4之韌皮部未除去,則鹽類之轉移,即可與正常狀態無異,而有一小部分之木質部未切斷,亦可通過足量之水分以維持葉之正常作用。由此一連串之實驗,Curtis氏結論謂:水分之上昇主要經由木質部,而鹽類之轉移則以韌皮部爲主。

惟據多數學者研究結果,植物之行環狀剝皮者,雖有石蠟等保護,仍對木質部有影響,常常能產生樹膠或填充體(Tyloses)阻塞導管,使水液通過較爲困難。故Curtis氏之實驗似尙不能作爲無機鹽不由木質部通過之明證。其後Anderson氏證明梨樹導管水液中無機物之濃度,由早冬至早春而漸增,至五月初旬,其濃度已大於土液;而Maskell及Mason二氏亦謂木棉(Cotton plant)莖下端木質部中之氮量與樹皮部相等,但其受供應關係而變動之反應則倍於皮部。凡此均以足證明無機物之轉移木質部當亦有作用也。

關於無機物之橫向轉移情形,據Blake, Knowlton, Auchter氏等之研究,結果見木本植物由一側根部吸收之礦物質養料,大多即供同一側之莖、幹、枝、葉所利用,與水之能向四周擴散者不同,於此亦可見無機鹽類與水之吸收及轉移顯有互異也。

B. 同化物質轉移之途徑 關於同化物質轉移之途徑,學者意見頗不一致;或謂主要由木質部運輸,或則稱由韌皮部主其事。

主張由木質部轉移者之根據有二:一爲韌皮部在構造上不適合於有機物之移

運，一為導管液中含有此類有機物。

據 Dixon 及 Ball 二氏之研究，韌皮部細胞多短小，故多隔膜，且大部地位均為粘滯之原形質所佔據，此對於有機物之通過必多阻礙。氏等計算馬鈴薯塊莖中之碳水化合物量，發現其轉移速度當在每小時 50—100 種左右，而韌皮部中可供物質通過之橫斷面積則極小，僅憑擴散作用必無若是之速，韌皮部似難完成此繁重之工作，故有機物之向上或向下移動，均當為由木質部之輸運組織 (Conducting elements) 中通行者。至於韌皮部，氏等以為僅負向四圍傳遞之責而已。

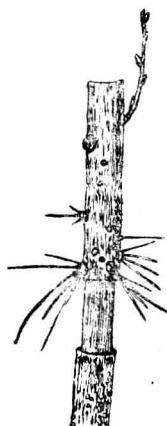
惟據 Curtis 氏研究，發現馬鈴薯根莖 (Rhizomes) 中木質部之橫斷面積小於韌皮部，故韌皮部橫斷面積之微小不能即作為有機物由木質部通過之反證。且據 Curtis 氏稱，在馬鈴薯木質部之運輸組織中並無糖類之蹤跡，則 Dixon 氏之說似更難成立矣。

關於木質部運輸組織之水液中含有同化物質者，例證甚多，最著者莫如糖楓 (Sugar maple)，在其由木質部流出之樹液中含糖達 2—3% 之多。多數結果均證明在早春時導管中糖分最多，而以夏秋時為最低。可見在植物恢復生長而貯藏養料轉移至需用部分時，木質部實負有重大責任也。

主張同化物質由韌皮部轉移者，大多根據環狀剝皮試驗。經剝皮處理之枝條，仍能正常生活，但因上部之同化物質不能下輸，致聚積於剝皮處上側，形成膨大之癒合組織 (Callus)；如柳 (Willow) 等易於發根之植物，行環狀剝皮後插於水中，即能自剝皮上側發出不定根。在果樹栽培上更有用環狀剝皮以增進果實之質量者。



環狀剝皮
後養分聚
積而致膨
大情形



柳莖輪切
後上部養
料聚積發
根情形

雖據學者研究，植物行環狀剝皮後常能影響木質部之作用，故過去早期之試驗結果是否可靠，尙成疑問。然據近年來學者之精密實驗，仍證明韌皮部確爲轉移有機物之重要通路。其中尤以 Mason 及 Maskell 二氏之研究最爲詳盡。

據 Mason 及 Maskell 二氏就木棉行精密之環狀剝皮而研究糖類之轉移情形，結果見：

- a. 環狀剝皮不但使處理部直上之樹皮及木質中碳水化合物聚積，亦且使二呎以上處之葉中同有糖類之增加。
- b. 環狀剝皮能阻止碳水化合物之下降，但染料仍能自木質部向下移動，可見韌皮木質二部中之移動情形根本不同。
- c. 當將皮部與內側木材部完全分離時，糖分經皮部而移動之情形一如正常，而木質部中則不見有糖類之通過。

由此可證植物體內有機物之轉移當爲經由韌皮部者。並知皮部之全糖量與篩管 (Sieve tubes) 中糖量有極大之正相關，可見糖類之縱向轉移主要當爲通過篩管者。

除環狀剝皮試驗可直接證明有機物自韌皮運輸外，Raber 氏以爲尙可由間接推斷之：

- a. 植物之髓部 (Pith) 均爲死細胞而充滿氣體，不能作爲通路，而木質部則爲上昇之水液所佔據，樹皮外側部分大部爲死細胞，並未發現物質之縱向移動。除此數部外，所餘者祇有韌皮部而已。則有機物之向下移動當非韌皮部莫屬。
- b. 韌皮部在有機物轉移需要繁重處特別發達。如藤本 (Vines) 之瓜類及葡萄，莖細而葉多，故瓜類不但具有特大之篩管，且在木質部內側亦有韌皮部之存在。麵包果 (Breadfruit) 在其巨大果實之果梗中含有大而且多之篩管；而花束或果房之需要養分特多者，其枝梗中韌皮部亦特大，常較平常同大之莖多至 50%。此亦可證有機物轉移之通路當爲韌皮，同時亦可推知有機養料之向先端移動者固亦經過韌皮部也。

學者亦有就蟲類之加害情形而推測植物體中有機物之經過途徑者。Davidson 氏曾發現蚜蟲 (Aphids) 均取食於韌皮部；Schneider-Orelli 氏發現葉之經潛葉蟲 (Leaf miner) 爲害者，如韌皮部被破壞，則有澱粉之聚積，但如破壞木質部則無

此現象。此亦可旁證同化物質之通路當爲韌皮部也。

有機物質之橫向轉移主要以髓線(Medullary ray)爲通路,但其作用極微,故不顯著。Auchter氏發現果樹一側所製造之養料大多消耗或貯藏於同一側面,可見同化物質向四周分佈之能力遠較上下移運爲弱也。

要之,植物體中物質之轉移途徑問題相當複雜,因植物種類之不同,其轉移情形容或略異。然大體言之,無機物之上昇途徑主要似爲木質部,但韌皮部當亦同具作用;而同化物質之下降,大部當由韌皮部任之,惟在其由貯藏處所而上昇入需用部分時,則必有一部混同水液通過木質部。至於物質之橫向移動,則不論有機物或無機物,似均由生活細胞任之,而以髓線爲主,然此種作用極爲微弱,故並不顯著也。

3. 植物體中有機物轉移之情形

韌皮部中之篩管及其他細胞,均具有濃厚之原形質,故會有許多學者以爲能妨礙同化物質之通過。惟亦有學者則以爲原形質實有助於物質之轉移。蓋原形質在細胞中能起運動,故似可助物質之移動。雖Curtis氏見多數植物篩管中之原形質不起運動,但氏以爲此或由於作切片時受傷所致,如在正常狀態下當亦能運動也。

關於原形質運動能協助物質之轉移一點,亦曾有實驗證明之。Czapek氏及Deleano氏曾先後發現用氯仿麻醉葉柄(Petiole)之細胞能妨礙葉中澱粉之輸出。Curtis氏使葉柄受 $2-3^{\circ}\text{C}$ 之冷凍,見葉中碳水化合物含量高於無處理者37%。氏更用同樣方法處理莖部,則見無機物之上昇亦受阻礙,灰分量大爲減少。麻醉及冷凍之所以能妨礙物質之轉移顯然爲原形質運動停止之故,蓋對於水分之移動並無影響也。是則生活細胞對於物質之上昇或下降均有重大作用,而此種作用之產生當由於原形質運動所致明矣。

上述各試驗雖已證明有機物之運輸與生活細胞有關,然仍未能確切說明何以能有若是之速度,對於物質移動之經過情形亦仍多不明。直至1929年德國樹木學家(Dendrologist)Münch氏完成其多年之研究後,始得一種較爲完善之假說。此說以爲製造養料之細胞中具濃度較高之有機物,故有較大之滲透壓而能吸收多量之水分,因此壓使一部有機物經篩管而流至需用部分。在後者之細胞中,因養分之

用去或轉變而濃度變小，於是水分過多而被擠入木質部運輸組織中，如此便成一定方向之水流，物質即隨之而轉移。茲更詳釋之。

吾人已知當一滲透壓力計(Osmometer)盛入一種溶液而浸入水中時，即吸收水分，直至增加水柱之壓力與其滲透壓相等時始止。設此時再注入水分，則其水壓超過滲透壓，遂有一部水分被迫滲出。今假設有 A、B 二滲透壓力計，A 盛濃溶液，B 盛較稀溶液，二者連以一玻璃管，而同浸入一水槽中，則見不久二者中之溶液即起流動。蓋 A 因吸水而增加之水壓大於 B 之滲透壓，遂迫 B 中之水滲出而還諸水槽中，而 A 中之溶液流向 B 中以補足滲出之水量。如此繼續流動，直至 A、B 二者之濃度相等而後止。此種由壓力之不等而迫使流動以平衡溶液濃度之作用，雖亦能由普通之擴散作用完成之，但其速度則大為減低；前者數小時能完成之工作，後者非數年不可。據 Münch 氏之計算，如二滲透壓力計中之滲透壓相差為 1 氣壓，則由壓力而生流動之速度大於擴散者約一千萬倍。

以植物而論，葉細胞猶如滲透壓力計 A，具有滲透壓較高之糖液；篩管猶如玻璃管，作為通路；而需用同化物質之細胞則猶如滲透壓力計 B，其所含有機物或消耗於生長及呼吸，或已轉變或不溶性物質，故其滲透壓較低；至水槽則可以導管代表之。如此成爲一系統，有機物即由此水流而流轉。雖篩管具有許多橫隔膜(Septa)，但其篩板(Sieve plate)上具有相當大之孔，足使原形質及細胞液通過，故雖增阻力，尚非甚大之障礙。至生活細胞雖對於大多數物質不能通過，故能有較大之滲透壓，對於糖類通過尤難；但糖於植物體中實際上極易移運，此中原因，Münch 氏以爲乃由於原形質線(Plasmodesma)之故。原形質線爲細小之線，通過細胞膜之小孔中而將各細胞之原形質彼此連繫。溶液受壓力時即由於此種原形質線而得濾過。至原形質表層之不透性膜雖亦包圍於此種細線之周圍，僅能阻止其向四周擴散，反能使有機物經由篩管而流至需用部分，不至旁逸他處。

Münch 氏此說，與 Dixon 氏等之凝結力說(參閱 24 頁)相配合，對於有機物在植物體內之移動情形已可作適當之解釋。雖此說仍未能稱爲完善，如有有機物經由原形質線通過一點尚未能確實證明，然在尚未有其他更明確之解釋前，仍不失爲一較佳之假說也。

4. 植物體中養分轉移之時期

植物葉中在日間藉光合作用所製成之養料，大部於夜間輸至其他部分。此可用 Sachs 氏之乾燥量測定法以證之。取一對稱之葉，截為二半，其一於晚間乾燥而稱其重量，另一半則於翌晨同樣乾燥而稱之，二者之差即為同化生成物於夜間輸出之量。據 Sachs 氏測定，一平方公寸之向日葵葉，於傍晚時稱得為 0.8 克，而清晨時僅重 0.7 克，即於一夜間，一平方公寸之葉中輸出有機物 0.1 克。然植物體中養分之運輸，日間亦在進行，惟其速度或較低耳，且因一面大量製造，故葉中有多量有機物之聚積，如能阻止其輸出，則其聚積量當可更多。試切取葉片一半而置於有充足水分之處，使能繼續進行光合作用，則結果其增加之乾燥量必大於着生枝上者，有時可增加至一倍以上。一般轉移最速時當在日落後至半夜之間。

以一年間而論，在秋季將落葉前，葉中養分大部移至莖或其他部分，以免損失。據 Combes 及 Köhler 二氏計算，當葉至秋季死亡時，其中之碳水化合物有 20% 輸至莖中；而氮素化合物之得保存者更多，據稱山毛櫸在其葉漸變黃色時由葉輸回至莖者有 40%，栗 50%，而馬栗 (Horse-chestnut) 則達 65%。許多磷及鉀鹽亦於此時回入莖中，但鈣鹽則仍留葉中而隨之脫落損失。

一般一年生植物 (Annual plants)，當其種子漸趨成熟時，其他部分如根、莖、葉等，均將其養料輸入種實中而死亡。例如水液培養之玉蜀黍，於開花後移植於蒸溜水中，雖無養料之供給，但其子實仍能繼續發育，可見子實中貯積之養料乃即取自其自身之營養部分者。生長於田間之小麥，在其自開花以迄成熟之期間，雖其子實發育甚速，最後其乾物質可達全體 1/3，但其全株之平均乾燥量則並不增加，可見其餘部分必相對減輕，其養料均集積於子實中矣。至植物之能繼續不斷發育者，如番茄、胡瓜等，則能自其下部之較老枝葉中源源供給有機物，故能維持一較長之生長時期。

二、 養料之貯藏

1. 養料貯藏之重要

植物製成之養料，除一部分立即供消耗利用外，餘均暫行貯存以備日後之取給。蓋植物之生長常受環境之限制，而以天時之影響為最大，設不於適當時期貯積養料，則遇環境不適時即將無法維持其生命。如落葉樹木在春季發芽時，在一短時

間內不能製造養料，若無預蓄，即難生存。當其繁殖時，若不於子實中預貯養料，則幼植物亦難獨立營生。蘭之種子極難發芽育成幼苗，即以其過於細小而貯養料少也。於此可見養料貯藏之重要矣。

2. 養料聚積之時期

植物體內養料聚積之時期，依植物種類及季節情形而不同。在正常情形下，楓於五月即開始製造貯藏養料，而櫟則七月始聚積，蘇格蘭松則更遲至八九月。至於停止聚積之時期，一般落葉樹木(Deciduous trees)約在夏末，而常綠植物(Evergreens)則直至深秋。如季節較遲，則其開始聚積之時期亦等量延遲；但如季節甚為適合而利於生長，則至落葉時在髓、髓線、皮層及木質部柔軟組織中已充滿養料，主要為脂肪及澱粉。

3. 貯藏養料之器官

在高等植物中，因其各有特殊生長之方法，故大量之養料多貯於特殊之貯藏器官，以備在不能製造養料或繁殖時之用。如馬鈴薯之塊莖(Tubers)，鳶尾、蕨類之根莖(Rhizomes)，洋葱、水仙之鱗莖(Bulbs)，芋、唐菖蒲之球莖(Corms)，及甘藷、甜菜、蘿蔔、大理花等肥大之根部，均特別發達以貯藏養料。他如種子及果實貯積亦多，而木本植物根與莖部之髓線、皮層、髓、柔軟組織等亦為養料聚積之所。

在上述各種器官中，根、莖、種子中所貯養料均直接供植物本身之用，或備下季生長開始時之取給，或供幼胚之營養；但果實中之養分對植物本身並無直接利益，然以其能引誘動物以助其種子之傳佈，故僅間接有用而已。

植物性質不同者，其貯藏養料之器官亦顯然有別。一般一年生植物(Annuals)如穀類、豆類等，養料大多貯於種子中。當在生長期中，儘量將其養分輸入種子，故植物死亡後，種子中貯有大量之營養物質，供其於次年重行生長之用。二年生植物(Biennials)須經過二生長季節始產生種子，故在其第一生長期中，聚積養料於肥大之根部，使地上部莖葉於冬季枯萎後，翌春仍得重行生長，而終於產生種子。至於多年生之木本植物，除果實有畸形之發展外，並無特殊之貯藏器官，一般多散貯於莖中各處，並無某一處所貯積特多者。根部及種子中雖亦貯有養料，但量較少。

木本植物莖中貯積之養料，必須足供其冬季微弱呼吸作用之消耗及翌春發生新葉之用，其在早春葉未展開前開花者，如桃、杏等，其開花所需之養料亦取給於

上年之貯蓄，故上年生長不良養料貯量不豐者，次年之開花必少。

果實中所蓄之養料亦大部取給於母體中之貯藏物質。許多品種之蘋果，須待至落葉或葉停止作用後方始成熟，可見其養分之一部必取諸母體所貯積者。故當一年豐產後，其翌年之果實即難得優良發育，而致形成所謂隔年結果 (Alternate bearing)。植物中更有須經數年之積蓄始能供開花結實一次者，如龍舌蘭 (*Agave americana*) 常須經 20—30 年之時間，在其肥厚之葉中貯積養料及水分，始行開花，花後植株即行死亡。一種產於沙漠地之灌木 *Olneya*，須每隔 3—4 年始產生種子一次，其種子之能否產生，似與其貯積養料之多少有關。

4. 植物體內之貯藏物質

植物體中之主要貯藏物質為澱粉、糖類、蛋白質、脂肪、菊糖及貯藏纖維。

澱粉為植物貯藏物質中之最普通者。當可溶性碳水化合物輸至貯藏處所後，由白色體 (*Leucoplast*) 之作用，將其轉變為澱粉。植物體中之澱粉成為粒狀，然其形狀則各不同。富含澱粉之植物，如穀類、蕎麥、豆、馬鈴薯、甘藷、燕菁、香蕉等，大多供給人類作為食料；馬鈴薯含澱粉達其乾燥量之 70—80%，穀類達 60—80%，尤為吾人之重要食糧。

糖類在果實中含有甚豐，而以甜菜、甘蔗、糖楓為尤多。

蛋白質在豆類種子及核果 (*Nuts*) 中特多，小麥中之麩質 (*Gluten*) 亦為蛋白質。果實中雖一般含蛋白質甚少，但如香蕉等則含量亦相當多。

脂肪及油在某類子實中聚積甚多，如大豆、菜子、花生、油桐、蓖麻子、亞麻仁、椰子、茶子、棉子、西洋橄欖等均為油類之主要來源。

菊糖為大理花、朝鮮薊、苜蓿及許多菊科植物中之貯藏物質，而堇菜科 (*Violaceae*)、鳶尾科 (*Iridaceae*)、百合科 (*Liliaceae*) 及石蒜科 (*Amaryllidaceae*) 等植物中亦含有之。

貯藏纖維在棗棕、咖啡、豌豆、菜豆等種子及其他貯藏器官中均含有之，一般視為較次要之貯藏物質，但 *Murneck* 氏以為在果樹中亦為重要貯藏養料之一，雖不若糖類及澱粉之易於利用，然較諸其他纖維素則較易起加水分解，故在種子發芽及果樹之形成花、葉時或能利用之。

第五章 異化作用

同化作用在植物生理上為一種構成作用，其結果將簡單之無機物變成複雜之有機物，以貯積能力，並增加乾燥量。然同化作用僅能供給植物體之構造材料，而於養料之另一重要作用——供給生活之能力，則僅屬準備工作，蓋此種同化作用生成物必須經過破壞作用，將其重行分解氧化後，始能將貯積之能力釋放以完成其生活作用。此種破壞作用稱為異化作用(Dissimilation)。

植物之異化作用包括消化作用及呼吸作用二者。養料必須先經消化後始能再經呼吸作用之氧化而得其生活必需之能力，故消化作用實為呼吸作用之初步工作，二者實相輔以成者。

在普通之化學反應中，吾人常用加熱方法以促進反應之速度，但在生物體中，各種作用必須在常溫下進行，故必須有特種之觸媒(Catalyzers)以為之助，此種特殊之觸媒即酵素是也。植物體中各種物質之消化，以及呼吸作用中各種物質之氧化，莫不藉酵素以竟其功，故謂酵素為植物異化作用中之主持者亦無不可。

茲更分段詳述之。

I. 酵 素 Enzymes

一、 酵 素 之 定 義 及 其 重 要

酵素為原形質之分泌物(Secretion)，其性質頗為複雜，然均具有接觸作用(Catalysis)，故 Bayliss 氏稱之為“一種生物產生之觸媒”。

生物體中發生之化學變化，必須在常溫下進行，不能如實驗室中之用加熱法以促進之；且其作用均屬複雜之有機化學變化，常需有較長之時間始能完成。在此二種情形下，若無適當之觸媒以為之助，則其作用即能進行，速度亦必極緩，絕難維持其正常之生活，且生物體中所含物質種類繁多，其分解、氧化時所生之變化亦種種不一，故須有各種不同之觸媒始能完成此種千變萬化之作用。酵素即為生物體中之有機觸媒(Organic catalyzer)，種類甚多，故能適合生物之需要而負此艱巨之重任，其重要蓋可知矣。

二、 酵素之種類

酵素一般均根據其作用而分類，然各學者之分類法每多不同，據 Raber 氏以爲可分爲下列數類：

1. 加水分解酵素 **Hydrolases**
 - a. 脂肪分解酵素 **Esterases or Lipases**
 - b. 碳水化合物分解酵素 **Carbohydrases**
 - c. 配糖體分解酵素 **Glucosidases**
 - d. 蛋白質分解酵素 **Proteases**
 - e. 尿素分解酵素 **Urease**
2. 氧化酵素 **Oxidases**
 - a. 眞氧化酵素 **Oxidases proper**
 - b. 過氧化酵素 **Peroxidases**
 - c. 接觸酵素 **Catalases**
 - d. 還原酵素 **Reductases**
3. 醱酵酵素 **Fermentases**
4. 解酸基酵素 **Carboxylases**
5. 凝固酵素 **Coagulases**

加水分解酵素有關於消化作用，氧化及醱酵二種酵素有關於呼吸作用，當待後詳述。解酸基酵素能分解有機酸爲二氧化碳而殘留醛、酮或氨基。至凝固酵素能使各種物質起凝固作用，如 **Renin** 能使牛乳凝固，**Pectase** 能使溶解之果膠凝固爲膠塊，菌類分泌之 **Vitellase** 能使蛋黃(**Egg yolk**)凝固。

酵素中尚有所謂輔助酵素(**Coezymes**)及抵抗酵素(**Antienzymes**)者。學者曾發現許多酵素必須有某種物質同時存在時始能發生作用，是即所謂輔助酵素是也。此種物質亦爲原形質所產生，在正常情形下均含有之，故與酵素同時存在，然可用透析法(**Dialysis**)以分離之，因其能通過羊皮紙膜也。抵抗酵素自然產生於生物體中，或注以酵素時亦能產生，其功用能防止酵素對於自身之組織發生作用，使不致生自己消化(**Autodigestion**)之現象。此種物質在動物中甚爲普通，消化系統

中即具有之，但植物中則較少例證，僅 Czapek 氏曾報告發現抗氧化酵素 (Anti-oxidase)，而 Raber 氏亦以為植物體中當有此類物質以保護自身不致受酵素之侵害。惟植物是否確有抵抗酵素，目下尚為一疑問也。

三、 酵 素 之 性 質

酵素為一種有機觸媒，故具有一般觸媒應具之特性，即：

- a. 僅能協助反應之進行，而其本身最後並不起變化。故在反應完成後，除偶有絕小部分為副作用所破壞外，其質與量仍與反應前同。
- b. 僅能促進反應之速度而並不能創造反應。其所協助之反應在無此觸媒時亦能進行，惟其速度較慢而已；至於原本不能起反應者，雖有觸媒仍難發生作用。
- c. 雖量極微即能起極大之作用。1 克之轉化酵素 (Invertase) 可使百萬倍之蔗糖於相當短暫之期間起加水分解。
- d. 如反應物質 (Reacting substance) 有多量存在時，則其作用與觸媒之量成正比例。觸媒之量較少時，亦能與多量時同樣完成其作用，惟反應之速度較緩，故需有較長之時間。

酵素除具有上列一般觸媒之特性外，Raber 氏以為尚有下列各特點：

- a. 酵素為一種膠體，故具有電荷，吸收力甚強。且不能通過羊皮紙，惟能通過陶磁濾器 (Porcelain filter)，故能用此法使酵素與細胞分離。
- b. 酵素過去曾被視為具有蛋白質之性質，但今則以為蛋白質或僅為酵素中之夾雜物 (Impurity)。雖最初分離所得之尿素分解酵素 (Urease) 為一種蛋白質，然酵素之分離愈純者，其蛋白之性質愈少。據 Willstätter 氏研究，脂肪分解酵素 (Lipase)、轉化酵素 (Invertase) 及過氧化酵素 (Peroxidase) 均非蛋白質。
- c. 酵素對於熱及光之感應甚為靈敏。雖各種酵素之最適溫度各不同，然大多數均以 40—55°C 為最適，最高不能超過 70°C，熱至 100°C 時則其所含之膠體蛋白質起凝固而失去作用。一般言之，每增高 10°C，酵素之活動力即可加倍，但因其受高溫之破壞，故至一限度後作用反形減弱。酵素在低溫下不活動，但於溫度回高後即恢復其能力。

酵素亦受光之破壞，而紫外線及波長較短者破壞力尤大。太陽光對酵素之破

壤力因氫之存在而大增。

d. 酵素對於酸、鹼、鹽等均甚敏感。各種酵素之最適 pH 值各不同，稍有不合即能影響其活動力。此亦因其為膠體之故，蓋膠體對於具有電荷之物質感應甚敏也。然對於有害原形質之防腐劑(Antiseptics)如甲苯(Toluene)等反應反小。

e. 多數酵素均具有各種不同之特殊作用，其能作用之物質範圍甚小。

酵素在水溶液中，能為各種脫水劑(Dehydrating agents)如酒精、丙酮等之作用而起沉澱，但仍能重行溶解。

酵素頗難分離而得其純淨物質，常吸着於膠體粒子(Colloidal particles)上，故 Maximov 氏以為普通所稱酵素之性質，其中不少實為膠體粒子所表現者，致有相反之結果產生。

四、 酵素之作用

酵素之作用範圍常較一般無機觸媒為狹小，如酸類能使澱粉起加水分解而成葡萄糖，但糖化酵素(Diastase)則僅能使分解為麥芽糖，更需麥芽酵素(Maltase)之助，始能變成葡萄糖。又如轉化酵素僅能分解蔗糖；乳糖酵素(Lactase)僅能分解乳糖，其作用均甚專一。然 Maximov 氏以為實際上酵素之作用範圍，並不如一般所稱之狹小，如各種不同之蛋白質即為同一種之酵素所分解，蓋每種酵素具有分解某一類結構之能力，凡其結構相似者均能受其作用。但如有二同分異性體，則因其構造不同，故不能由同一酵素所分解。

至於酵素如何完成其接觸作用，目下尚未十分明瞭，一般假說可分為二種。

一說以為酵素僅在創造一種適宜之環境，使反應得以順利進行，猶如機械中之潤滑油，而其本身則並不參加變化。至其所以能造成適宜之環境，乃因酵素將反應物質吸着於膠體之表面而使其彼此易於接觸之故。

近來為一般學者所採用之假說則以為酵素最初實與反應物質起化合，但最後則重又恢復原狀，故在最後生成物中並無此種中間產物之存在。此說之根據有下列三點：(1)設某種酵素及其所作用之物質原來均能通過某種濾器者，如將其混合後則不能通過；(2)由酵素作用時速度之曲線，亦得說明其參加變化；(3)酵素對某種物質能否發生作用，全視此物質之分子中結構情形(Configuration)而定。據此，

均可證明其在反應中確會與反應物質結合也。

一般經酵素所促進之作用不能完全，故至最後仍有一部物質保持原來形態。蓋酵素之作用為一種可逆反應，能促某種物質之分解，亦能助其合成(Synthesis)，全視環境之情形而異。據學者研究，脂肪分解酵素(Lipase)能助脂肪酸及甘油之合成脂肪，而麥芽酵素亦能使葡萄糖產生異性麥芽糖(Isomaltose)，即為此類分解酵素亦能助其合成之明證。故各種植物體中物質之合成似均由於酵素之作用，惟目下尚未有充分之實驗證明耳。

酵素之作用常因其他物質之存在而被促進或抑制；前一類物質稱之為促進劑(Accelerator or activator)，後一類稱為抑制劑(Inhibitor or paralyzer)。促進劑大多為無機酸、鹼及鹽類，惟各種酵素對於各種物質之反應並不一律。最普通之抑制劑為硫化氫、蟻醛、氫氰酸、氰仿及汞、銀、銅等之鹽類。

II、 消化作用 Digestion

一、 消化作用之意義及其重要

植物體中積存之養料，當其在轉移或氧化之前，必須將巨大而複雜之分子或不溶性之物質變成可溶性之較小而較簡單者，使能通過原形質膜而便於運輸及利用。此種作用，稱為消化。

植物產生之同化物質，除一部立即消耗外，餘均貯藏體內以供日後之需用，而此類貯藏物質，大部均成不溶性者。植物細胞中之貯存物成爲不溶性有數項利益：第一，成不溶性後體積可縮小，地位經濟，可於小面積內貯存較多之物質；第二，不溶性物質性質較爲穩定，故不易遭腐敗而損失；第三，將可溶性物質變成不溶性後，可使細胞液維持一適當之滲透壓，而不致遭受損害。然不溶性物質不利於運輸，且亦不能立即利用以供生長時所需之能，有時即使已爲可溶性，然須使其分解爲較簡單者，始能供原形質之營養。此種分解作用，均有賴於消化以完成之，其重要可知。

二、 消化作用之種類

消化作用實爲一種加水分解作用(Hydrolysis)，但必須有酵素以爲之助。酵素有生於細胞內者，則能使細胞中之養料起加水分解而利運輸，是爲細胞內消化

(Intracellular digestion); 然亦有酵素分泌於細胞外側,而使外液之養料變成簡單以利吸收,是為細胞外消化(Extracellular digestion)。在高等植物中,其養料於體內製成,故大多均行細胞內消化;惟動物及寄生性、腐生性之植物,則自他物攝取已製成之養料,故多為細胞外消化。此二者雖因養料來源之不同而異其方式,然考其作用則實相同也。

三、各種物質之消化

1. 碳水化合物之消化

碳水化合物之消化,由各種不同之碳水化合物分解酵素(Carbohydrases)助之。

據 Maquenne 氏及其他學者之研究,植物體中之澱粉並非一單純物質,而係由 80—85% 之不化糊澱粉(Amylose)及 15—20% 之澱粉果膠(Amylopectin)所組成。前者能溶於沸水中,遇碘呈藍色反應;後者不溶於沸水,遇碘不呈藍色。此二者於消化時分別受澱粉酵素(Amylase)及澱粉果膠酵素(Amylopectinase)之作用而分解為糊精。糊精又被糊精酵素(Dextrinase)分解為麥芽糖,而麥芽酵素(Maltase)又將麥芽糖變成葡萄糖。

糖化酵素(Diastase)為多種碳水化合物分解酵素之混合物,能將澱粉分解成糖。其存在於根、葉及休眠種子中者稱為移動糖化酵素(Translocation diastase),其產生於發芽種子中者稱為分泌糖化酵素(Secretion diastase)。此二者之作用同,但其最適溫度則略有差異;前者為 45—55°C,後者為 50—55°C,均適於中性反應。作為商品之糖化酵素係取自發芽大麥中者。因糖化酵素能將澱粉分解為六碳糖,故 Raber 氏以為乃澱粉酵素、澱粉果膠酵素、糊精酵素及麥芽酵素之混合物。

蔗糖雖為可溶性物質,但為便利運輸計,似有將其分解為較小分子之必要,以便通過原形質膜。分解蔗糖之酵素稱為轉化酵素(Invertase),因其能將蔗糖變成葡萄糖及果糖,後二者均為轉化糖(Invert sugars),故名。轉化酵素適宜於中性或微酸性反應。

其他如菊糖、果膠、纖維素等須經菊糖酵素(Inulase)、果膠酵素(Pectinase)及纖維酵素(Cytase)等之分解,始能變成糖類而供利用。

2. 配糖體之消化

配糖體由配糖體分解酵素(Glucosidases)之作用而將其分解。其中最著者為含於杏、桃、梅、櫻桃等中之苦杏仁酵素(Emulsin)，能將苦杏仁精(Amygdalin)分解為葡萄糖、氫氰酸及苯甲醛(Benzaldehyde)。因氫氰酸具有劇毒，故家畜之食野櫻桃葉者常致中毒。

3. 脂肪之消化

脂肪不能移動，必須受脂肪分解酵素(Esterases or lipases)之作用將其分解為脂肪酸及甘油後始可轉移及利用。Green氏發現富於脂肪及油之種子，當其發芽時需有酸性反應，蓋酸對酵素之作用具有接觸作用，故氏以為此種酸可視為一種輔助酵素。惟Rhine氏以為脂肪當轉移時須變為糖類，而非脂肪酸及甘油。

4. 蛋白質之消化

消化蛋白質之酵素稱為蛋白質分解酵素(Proteases)，在植物體中分佈甚廣，而於富含蛋白質之貯藏部分中含量更多。惟以植物體中貯積之蛋白質量不及碳水化合物及脂肪之多，故此種酵素之量普通均未至足供充分研究之程度。

蛋白質之消化普通可分為二步驟，第一步由蛋白質變為消化蛋白質(Peptones)，第二步為由消化蛋白質變為氨基酸。由於作用之不同，蛋白質分解酵素可分為三大類：

a. Pepsins or Peptases 此類酵素能將蛋白質分解為消化蛋白質或蛋白糖類(Proteoses)。

b. Trypsins or Tryptases 此類酵素不但能將蛋白質分解為消化蛋白質及蛋白糖類，且能更進而將其分解為氨基酸。但其作用有時不完全，而有多縮氨基酸(Polypeptides)之殘留。

c. Erepsins or Ereptases 能將消化蛋白質、多縮氨基酸等分解為氨基酸，但不能對蛋白質起作用。

蛋白質分解酵素在動物中甚為普通，但在植物方面研究較少，良以其含量少，且不溶於水，故抽出甚難也。植物中最著名之蛋白質分解酵素為Papain，產於番瓜樹(Carica papaya)之果汁中，常用以治人類之酵素分泌不足者。而食蟲植物(Insectivorous plants)亦能分泌蛋白質分解酵素以消化捕獲之蟲類。一般植物之蛋白質分解酵素均在細胞內而不能滲出，故有異於動物者。

III. 呼吸作用 Respiration

一、概說

1. 呼吸作用之意義

呼吸作用爲生物菌酵素之協助，使體內之有機物氧化以獲得其生活必需之能之作用也。呼吸作用實爲一種緩慢之燃燒 (Combustion)，惟因有酵素之助，故能在常溫下進行，不如燃燒之必需高溫也。但其結果則均使有機物氧化成水及二氧化碳而放出熱能。

呼吸作用實爲一種釋放能力之作用，然常易與一般動物所行之呼吸 (Breathing) 相混，後者實僅一種附帶現象而非主要作用，故 Barnes 氏曾提議改稱爲放能作用 (Energesis)，惟未爲一般學者所採用。

植物之呼吸作用並無特殊之呼吸器官以任之，又無循環系統以助之，故古時學者多以爲植物並無呼吸作用。在 1774 年，Housz 氏發現綠色植物在黑暗中亦能使空氣污濁，猶如動物然，但氏莫明其故。直至 1804 年 De Saussure 氏始謂此種吸收氧而放出二氧化碳之現象，實爲植物呼吸之故，其作用亦與動物相似。但 1840 年 Liebig 氏發表植物有呼吸作用，惟與動物相反，即吸入二氧化碳而放出氧。蓋氏誤與光合作用相混，因日中光合作用較呼吸作用爲旺盛，致有此誤解。後經多數學者之研究，證明植物之呼吸作用實與動物同，均爲氧化有機物而放出能力之作用也。

呼吸作用吸收氧而放出二氧化碳與水，此正與光合作用相反。茲比較如下：

- | | |
|----------------------|------------------------|
| a. 光合作用僅於植物之綠色細胞中行之。 | a. 呼吸作用在動植物之各生活細胞中均行之。 |
| b. 光合作用僅在日光或人工光照下有之。 | b. 呼吸作用則不論光之有無隨時均行之。 |
| c. 光合作用需用水與二氧化碳。 | c. 呼吸作用放出水與二氧化碳。 |
| d. 在光合作用過程中放出氧氣。 | d. 在呼吸作用中吸收氧氣。 |
| e. 光合作用製造養料。 | e. 呼吸作用破壞養料。 |
| f. 光合作用增加植物體重。 | f. 呼吸作用減輕植物體重。 |
| g. 光合作用中貯積能力。 | g. 呼吸作用中放出能力。 |

2. 呼吸作用之重要

植物雖能藉同化作用製成許多養料而貯積能力，然此種貯積之能力並不能直接供植物利用，必須經呼吸作用將其氧化後，始能使其重行釋放以供生活作用之進行。植物之一切生命現象，如生長、生殖及其他等，無一不需能力，而此種能力之來源即自呼吸作用以得之者。

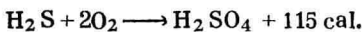
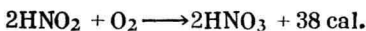
根據熱學定律(Laws of thermodynamics)，化學反應中產生之熱量與其中間之過程無關。故有機物在生物體中因呼吸作用而放出之能當與在測熱計(Calorimeter)中燃燒時所得之熱相等。據實驗，一克分子之葡萄糖(180克)燃燒可得674 尅卡(Kilogram-calories)，而蛋白質及脂肪所生之熱更大。平均燃燒1克碳水化合物可得4卡，1克蛋白質5.7卡，而1克脂肪則達9.2卡。

3. 呼吸作用之種類

植物之呼吸作用一般可以分爲正常呼吸(Normal respiration)與反常呼吸(Abnormal respiration)二種。

正常呼吸在普通氧氣充足情形下行之，其所需之氧由空氣中攝取之，故亦稱好氣性呼吸(Aerobic respiration)。反常呼吸則在缺乏氧氣時行之，其所需之氧乃由分解體內有機物而得之者，故亦稱嫌氣性呼吸或分子間呼吸(Anaerobic or intramolecular respiration)，普通則稱之爲分解呼吸。

普通植物之呼吸作用，均氧化自身中之有機物以得其能，但在菌類中有能藉氧化無機物以獲其生活所需之能力者，如前述之亞硝酸細菌氧化氫爲亞硝酸，硝酸細菌之氧化亞硝酸爲硝酸，以及硫黃細菌(Sulphur bacteria)之氧化硫化氫爲硫酸均是。此種作用，可稱爲特殊呼吸作用。



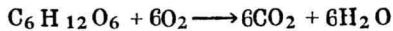
4. 醱酵作用 Fermentation

所謂醱酵作用，乃生物或酵素將有機物氧化或還原而使其變爲另一種有機物之作用也。凡植物能利用醱酵時所發生之能力以進行其生活作用者，如酒精醱酵及乳酸醱酵，則可稱之爲分解呼吸；但如植物不能利用其能力以進行生活者，則祇

能稱為醱酵作用，而為隨呼吸作用發生之化學變化或與呼吸無直接關係之生理現象而已。

二、 正常呼吸作用

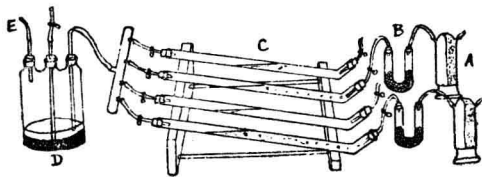
正常呼吸乃植物在正常狀態下吸收外界空氣中之氧以氧化體內之有機物，利用其發生之能力以營生活者。正常呼吸能將碳水化合物完全氧化，而其最後產生物為二氧化碳與水，有如下式：



1. 呼吸作用之測定

在呼吸作用過程中，吸收氧而放出二氧化碳，故測定呼吸作用即利用此點：或測定其吸入之氧，或測定其放出之二氧化碳，或同時測定二者。

A. Pettenkoffer 氏法 此法之原理為測定因呼吸作用所放出之二氧化碳之多少。裝置如圖。



- A 為裝鹼石灰之瓶 B 為放植物或種子之U形玻管
 C 為 Pettenkoffer 氏管，為直徑 1.5 厘米長 1 呎之玻管
 D 為壓力調節器 (Pressure regulator)
 E 為吸引器 (Aspirator)

將植物或種子置於 U 形玻管中，一端連於裝鹼石灰 (Soda lime, 為 NaOH 及 Ca(OH)₂ 之混合物) 之瓶，一端則連以 Pettenkoffer 氏管。由吸引器徐徐吸入空氣，使先經鹼石灰瓶，於是二氧化碳被吸去，迨此無二氧化碳之空氣進入 U 形管中，植物行呼吸作用有二氧化碳放出，於是空氣中又有二氧化碳，再入於 Pettenkoffer 氏管，因管中盛有重土水 (Baryta-water, 為 Ba(OH)₂ 溶於 BaCl₂ 之溶液)，故二氧化碳又與 Ba(OH)₂ 等化合成 BaCO₃ 而沉澱。如此經相當時間後，取出此沉澱定量之，即知呼吸作用之大小。

B. Pfeffer 氏法 與上法相似。先使空氣經過 KOH 以吸收二氧化碳，再通過 $\text{Ca}(\text{OH})_2$ ，則有剩餘之二氧化碳又化合成 CaCO_3 而沉澱，乃使此無二氧化碳之空氣進入玻璃鐘內。鐘內因植物之呼吸而放出二氧化碳，隨氣流而入於另一有 $\text{Ca}(\text{OH})_2$ 之瓶中，於是又化生沉澱而析出。定量此中之白色沉澱 (CaCO_3) 之多少，即可知植物因呼吸所發生之二氧化碳量。

C. Wolkoff 氏法 此法係定量呼吸作用中所消耗氧之多少以測定呼吸作用。其法取一倒 U 字形玻璃管，一臂大，一臂小，小臂上有刻度。大臂中放植物及一盛 KOH 液之杯，下置毛玻璃，並以凡士林封口；小臂下安置一杯，內盛水銀。當植物呼吸時，放出二氧化碳而吸收氧，因二氧化碳為 KOH 吸去，於是管中氣體稀薄，壓力減小，水銀上昇，由此可知其吸收氧之多少，而定其呼吸作用之大小。

D. Noll 氏法 此法與 Wolkoff 氏法同理，惟裝置較為簡單。氏將花朵裝入一燒瓶中，而後倒插於水銀槽中，水銀面上盛 KOH 液。當花行呼吸時，吸收氧而放出二氧化碳，因二氧化碳為 KOH 吸去，於是氣體減少，水銀面昇高，由此即可測知其呼吸作用矣。

上述各法，無論何者均為測定某植物在某時間內之呼吸作用之大小；但同時尚應測定植物行呼吸之生活細胞量，此猶測定蒸散作用時須測蒸散面之大小也。普通以 1 毫克之乾燥量與其每小時內所排出之二氧化碳立方耗數之比，稱為此植物之呼吸能 (Respiratory capacity)，通常以 QO_2 示之，藉以示呼吸作用之大小。

呼吸能之大小依植物種類及植物部分而不同；一般下等植物之呼吸能多大於高等植物，而以製造麵包用之酵母菌為最大，可達 78—96。以部分言，生長旺盛之處呼吸能較大。

2. 隨呼吸作用而起之現象

隨呼吸作用而發生之現象有數種：

A. 熱之發生 呼吸作用即緩慢之燃燒作用，故當有熱之發生。但植物之呼吸作用微弱，而發散面積則甚大，故難維持一較高之體溫，致吾人每忽略之。如將植物放置於絕緣之測熱計 (Isolated calorimeter) 中，則即可測定其有熱發生也。

發生熱量之多少，依植物之種類、部分及生長期而不同，一般生活作用旺盛之處發熱較高。普通枝、莖因呼吸作用所生之熱，僅可增加體溫比外界高 0.3°C ，而發

芽之種子可高 7—20°C，花芽 (Flower bud) 將開放時可高 5—10°C。天南星科 (Araceae) 植物，其肉穗花序 (Spadix) 之呼吸作用特盛，據 Palladin 氏之實驗結果為 49°C，而當時外界溫度為 19°C，故證明增高 30°C。Bonnier 氏試驗豌豆發芽期中之發熱量，結果以根長至 5 耗時發熱最大。

Palladin 氏謂呼吸作用旺盛，發熱固多；但不可謂熱之發生均由於呼吸作用所致，因尚有其他關係。如碳水化物之加水分解及浸潤作用等物理現象，亦均有熱產生也。

B. 水分之發生 呼吸作用發生之同時，有水分發生。此可自呼吸作用之方程式中見之。由呼吸作用發生之水謂之呼吸水 (Respiratory water)。惟植物體中大半為水，且多自根部吸收而來，欲區別何者為呼吸水實甚困難。但 Liaskovskii 氏曾精密測定發芽之種子，證明確有呼吸水之產生；以後 Babcock 氏更以動物證明呼吸時有水發生，氏謂一種侵食乾羊毛之蛾類並不飲水，但在呼吸作用中有水產生，即藉此以生活。植物之生長於沙漠中者，得水不易，亦多利用此種水分以供生活之需。

C. 二氧化碳之放出 自呼吸作用方程式中可知有二氧化碳之發生；但因同時有相反之光合作用吸收二氧化碳，且其需要量大，故呼吸作用不顯。據 Raber 氏稱馬栗 (Horse chestnut) 之芽在 24 小時內由呼吸所發生之二氧化碳佔其全體乾燥量之 3%，虞美人 (Poppy) 幼苗佔 2%，下等植物如黴菌則可達 6%。普通中等人任輕微工作者，24 小時內呼出之二氧化碳約佔其體重之 1.2%，故植物因呼吸作用所放出之二氧化碳量不少於動物。然因植物之體重較輕，普通一般家庭栽培之植物，須有 300 平方呎之葉面積，其放出之二氧化碳量始與一人相當。

Maximov 氏亦謂發芽種子在 37°C 時其呼吸作用之程度約與人相等。氏更示各種植物器官每克乾燥量在 24 小時所生之二氧化碳量如下：

植物器官	24 小時內放出之二氧化碳量 cc
長成之葉	12—24
生長中之細根	40—80
樹木之芽	35—70
發芽之種子	60—120
生長中之菌絲	270—1800

D. 氧之吸收 植物呼吸作用中所吸收之氧量亦不小，依 Raber 氏謂小麥幼葉因呼吸而吸收之氧，每 100 克即與一人相當，開放之花芽則每 100 克約抵人之四倍，而細菌更強，有多於人 200 倍者。

E. 乾燥量之減少 自呼吸作用之方程式觀之，呼吸作用將碳水化合物變成水與二氧化碳，二氧化碳發散於空中，水亦化氣而逸去，故呼吸作用中乾燥量之減少實為當然之結果。幸有光合作用能增加乾燥量，且光合作用製造之量較大，故事實上不見減少也。如設法停止其光合作用，則可見其乾燥量因呼吸作用而減少。例如將種子先定其乾燥量，然後以同樣種子置於暗處，使其生長而成黃化植物 (Etiolated plant)，亦定其乾燥量，與種子之乾燥量比較，證明少去甚多。雖黃化植物之體積加大，但多為水分，並不增加乾燥量也。其減少之量可至 50%。Boussingault 氏研究豌豆等之結果，謂可減少 52—57%。

種子之富含脂肪或油質者，在發芽時其乾燥量之減少不如富含碳水化合物者之甚。過去曾有人謂亞麻種子發芽時能增加乾燥量，今已知其不確。然此種種子發芽時，其脂肪在消耗之前須先變成碳水化合物，因而吸收大量之氧而增加重量。此增加之重或能近於因呼吸而失去之重量，故其整個乾燥量或並無損失也。

3. 呼吸作用中消耗之物質

過去學者因見植物幼嫩生長部分之呼吸作用最盛，而此等部分富於蛋白質，故以為呼吸作用中所消耗者即為原形質，雖碳水化合物及脂肪為能之主要來源，然必須先合成蛋白質後方能供呼吸之用。然據後來之研究，得知呼吸作用所需之物質主要即碳水化合物及脂肪而非蛋白質，尤以六碳糖類關係最切。經多數學者之實驗證明，植物之呼吸作用與其糖類含量成正比，Hasselbring 及 Hawkins 二氏更指證呼吸作用與全糖量並無相關，而與還原糖量則同進退；當還原糖減少時，呼吸作用亦隨之減弱，可見呼吸中直接取用者即此也。至於脂肪一物，雖於呼吸作用中確被消耗，然據學者研究，以為或須先經轉變為糖類後方能供利用。

蛋白質在普通情形下並不直接被利用。Raber 氏以為在呼吸作用中，蛋白質猶如機器，碳水化合物猶如燃料，在工作進行時，機器雖不免略有損耗，但為量必極微；蛋白質之消耗亦如此。至種子發芽時失去其貯存蛋白質，乃因其迅速變成原形質之故，而非消耗於呼吸也。然在缺乏碳水化合物時則蛋白質亦能供利用。Palladin

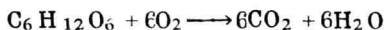
氏證明小麥在黑暗中，用盡其積存之碳水化合物後，即失去一部分蛋白質。Deleano 氏發現割下之葡萄葉，在最初 100 小時內，呼吸時僅利用碳水化合物，蛋白質則存而不用；但當碳水化合物用盡後，其呼吸作用即大為改變，蛋白質即被分解成可溶狀態。Meyer 氏更進而證明蛋白質能供呼吸之利用者僅其碳鏈 (Carbon chains)，而其中之氮則並無損失。據 Spoehr 及 McGee 二氏之意，以為當蛋白質分解為氨基酸後，植物能將其重行合成蛋白質，故其所得之能力極為有限。除非蛋白質能產生某種能力而對生活作用有特殊價值外，殊未見分解蛋白質有何利益。

蛋白質雖對呼吸不能直接利用，然 Spoehr 及 McGee 二氏以為當其分解時所產生某種氨基酸能促進呼吸作用之進行。二氏謂切下向日葵之葉，於葡萄糖外更給予石刁柏精 (Asparagin) 或 Glycocoll，則其呼吸作用能較不予此種氨基酸者大為增進。惟其後 Hafenrichter 氏對大豆研究，則謂未見氨基酸有何刺激作用。

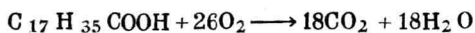
4. 呼吸率 Respiratory Quotient

呼吸率亦稱呼吸係數 (Respiratory coefficient)，為二氧化碳與氧二者容量之比率 (CO_2/O_2)，易言之，即植物呼吸時呼出之 CO_2 量與吸入之 O_2 量之比也，普通以 RQ 代表之。呼吸率之大小依各種情形而異：

A. 呼吸物質 因呼吸時消耗物質之不同，其呼吸率亦異。一般植物以葡萄糖為原料而完全氧化時則 $\text{CO}_2/\text{O}_2 = 1$ 。

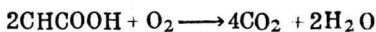


但如呼吸物質為脂肪或蛋白質時，則吸入之 O_2 不但用於氧化 C，且須用於氧化 H，故其放出之 CO_2 必少於吸入之 O_2 ，即 $\text{CO}_2/\text{O}_2 < 1$ 。如以氧化硬脂酸為例：



$\text{CO}_2/\text{O}_2 = 18/26 = 0.69$ ，即呼吸率為 0.69。

如用含氧較多之物質時，如酒石酸、草酸等，則其呼出之 CO_2 將多於吸入之 O_2 ，而 $\text{CO}_2/\text{O}_2 > 1$ 。如以草酸為例：



$\text{CO}_2/\text{O}_2 = 4/1 = 4$ 。

B. 溫度 據 Purievich 氏將馬蹄紋天竺葵 (Pelargonium zonale) 試驗之結果，謂在 12—14°C 時呼吸率最小，為 0.54；4—5°C 時為 0.75，34—35°C 時

為 0.95。Harrington 氏亦發現蘋果之休眠種子，其呼吸率隨溫度之增高而增大。

C. 養分濃度 此亦隨植物種類而不同，麴菌 (*Aspergillus*) 在 10% 之糖液中呼吸率最大。

D. 氧氣 在缺少氧氣之環境下，植物能行分子間呼吸，雖無 O_2 之吸收，仍有 CO_2 之放出，故其呼吸率甚大。

E. 氧化情形 植物吸收之 O_2 有時常用以氧化成有機酸而仍存於植物體內，故其氧化作用不完全，致其產生之 CO_2 量較少而使呼吸率降低。在成熟果實及多汁植物中常有有機酸之聚積，故其呼吸率常小於 1。

當油料種子成熟時，碳水化合物轉變為油脂，遂有一部分氧氣放出，可供呼吸之用，而使向空氣中吸收之氧得以減少，故其呼吸率常較大。

5. 影響呼吸作用之因之

呼吸作用之大小常隨種種因子而轉移，主要者有下列數項：

A. 溫度 溫度之高低，能直接影響呼吸作用之大小；其限度，一般言之，約在 $0^{\circ}C$ 至 $60-70^{\circ}C$ 之間。雖休眠之種子可置於 $-250^{\circ}C$ 下尚不損其生命，可見其尚有微量之呼吸作用；而在 $80^{\circ}C$ 之溫泉中亦仍有細菌之存在，然此均屬例外耳。

Matthaei 氏以月桂樹 (*Cherry laurel*) 為材料，研究溫度與呼吸之關係，結果以在 $37-38^{\circ}C$ 時呼吸作用最大，放出之二氧化碳最多。在 $0-38^{\circ}C$ 間，呼吸作用隨溫度之增加而增進；過此則呼吸作用又減弱，在 $0^{\circ}C$ 以下及 $40^{\circ}C$ 以上則完全停止。一般植物呼吸作用之最適溫度據 Maximov 氏稱為 $35-40^{\circ}C$ 。

變溫亦能促進呼吸作用。如將植物先置於高溫處若干時，而後移於低溫處，則開始數小時內呼吸作用較盛。

B. 營養物 呼吸作用所用物質之多少，可以影響於呼吸作用之大小。據 Palladin 氏之研究，黃化豆葉 (*Etiolated bean leaves*) 之含碳水化合物量甚少者，每 100 克於一小時內放出 90 毫克之二氧化碳，如將同一分量之黃化豆葉浸於糖液中二日，則每小時放出之二氧化碳為 148 毫克。但達此限度後，呼吸作用即不再增加。

養料之性質亦與呼吸作用有關，一般以六碳糖類最有利於呼吸之利用。

C. 光 依 Borodin 氏之研究，光之有無可以影響呼吸作用之大小；有光

時呼吸強，無光時則弱。此蓋因有光照時能起光合作用而有養料之產生，且有光時溫度亦常較高也。

Bonnier、Mangin 及 Spoehr 諸氏則更謂日光可使氣體游子化(Ionization)，能刺激呼吸。故呼吸作用日間大，夜間小，二者之比為 1.042。

據 Maximov 氏稱，各種透射力強之射線如 X 光等亦能刺激呼吸作用。

D. 氧氣 氧雖為呼吸所必需，但在普通情形下其量已足供取給，再行增加氧量，對呼吸並無多大作用。據 Miller 氏稱，普通空氣中之氧氣量增加至 5—10 倍，或減少一半，對一般植物之呼吸均無大影響。Stich 氏謂大部植物在空氣中氧氣量減少至 5—8% 時方感不足。

植物依其對於外界中氧之關係可分為二大類：一類之呼吸作用隨外圍氧之多少而轉移，如黴菌；一類則不受外圍氧量之影響，如酵母菌及細菌。據 Klein 氏研究，植物體中常有一種色素，稱為 Cytochrom。此種色素與動物之血色素相似，極易與氧相結合，而又極易分離，故有調節氧之功能。酵母及細菌含有此種色素，故能不受外界氧量之影響，而黴菌則無之。

植物呼吸作用對於氧之需要量常隨其膜對於氧通過之難易而異。例如種子之具有對氧通過較難之種皮 (Seed coat) 者，則其呼吸或生長時需要之氧較除去種皮者為多。Shull 氏曾發現蕁耳 (Xanthium) 種子如增加其氧之供給量，則有時能促進其氧之吸收而使發芽迅速。

植物根部亦需氧氣以供呼吸，故對通氣 (Aeration) 極為重要。Clark 及 Shive 二氏發現在培養液中繼續通氣，能增加番茄根、莖、葉之大小及重量達 1.5—2.75 倍。然此一部雖由於氧之增加，一部乃由於減少二氧化碳聚積之故。

E. 二氧化碳 二氧化碳之聚積能減弱或阻止呼吸作用，因而連帶影響於生長。具有堅硬種皮之種子，因其產生之二氧化碳無法放出，故雖遇水分仍不能發芽，必待種皮破損後始能生長。因二氧化碳具有此種作用，故近來已有應用於果蔬之貯藏，將其置於含有定量二氧化碳之密封容器中，以阻止病菌之生長而加害，同時亦能防止果蔬本身之過熟與破壞，因而增加其貯藏性能。

F. 養液之濃度 據 Palladin 氏研究，培養液之濃度對於呼吸作用之強弱大有關係；濃度愈高，呼吸愈弱，有如下表：

培養液 濃度(%)	每小時產生 CO ₂ 量(毫克)
1	154.0
15	122.7
25	79.4
50	69.7

但濃度之變化對生長於滲透壓較高處之海藻影響較陸生植物為小。生長於有潮汐處之 *Fucus vesiculosus*, 因其所處環境中滲透壓之變化甚大, 故其呼吸作用對滲透壓之感應極弱, 而生於深水中之 *F. serratus*, 則對周圍之滲透壓感應甚敏。

G. 水分 水分之多少與呼吸作用有關; 一般言之, 水分多時呼吸大, 水分少時呼吸小。蓋一切作用均須於細胞適當膨脹時方能進行, 故種子含水量少, 其呼吸作用亦小; 葉含水量多, 其呼吸作用亦大。Kolkwitz 氏曾觀察大麥乾燥種子之含水量 10—12% 者幾無生命現象, 每公斤 24 小時內僅產生二氧化碳 0.3—0.4 毫克, 含水量微增至 14—15%, 則二氧化碳可增 3—4 倍, 即 1.3—1.5 毫克。水分愈增, 呼吸作用愈大, 至含水 33% 時, 能於 24 小時內產生二氧化碳 2 克, 增加萬倍以上。關於呼吸需水之原因, 約有下列數端: (1) 水分多時養液之濃度小, 故呼吸大; (2) 呼吸酵素之生存與活動均須有適當之水分; (3) 生理化學家如 Traube、Engler 氏等主張呼吸物質之氧化須有水分。

空中濕度大時, 能增加乾燥穀實之含水量, 故亦能增進其呼吸作用。

H. 鹽類 鹽類之種類不同亦能左右呼吸作用之大小, 如 Knop 氏培養液中各鹽類對植物呼吸有益, 而其毒作用之各鹽類, 如 NaCl 等, 則對植物呼吸有害。又鹽類之濃度亦有關係, 尤其有毒作用者關係更大, 如 NaCl 在 1.8% 能致植物死亡。至於對植物無害之鹽類, 若其濃度過大, 亦能使植物吸收困難, 而影響其呼吸作用也。據 Lyon 氏觀察, 磷酸鹽對水生植物 *Elodea* 之呼吸始則減弱, 繼而增強, 而含氮化合物, 尤其氨基酸, 則有促進呼吸作用之功。

I. 酸度 呼吸作用適當之酸度, 依植物之種類而不同, 如硝化細菌中之 *Nitrosomonas* 於微鹼性時呼吸最盛, 而青黴菌 (*Penicillium*) 則在微酸性時呼吸作用最大。Hoffmann 氏謂昆布於 pH 值自 7.9 減為 6.9 時呼吸作用減弱, 而自 7.9 增為 8.75 時則呼吸增強, 普通以在 pH 6.5—8.5 時呼吸作用最大。一班植物之細

胞液大多為酸性，原形質則為微鹼性。

J. 毒素及麻醉劑 各種毒素 (Toxins) 及麻醉劑 (Anesthetics) 少量存在時，有刺激呼吸作用之功，但多量時則能抑制或阻止呼吸作用；用量中等時最初能刺激增進之，但不久即受害而減弱。Irving、Thomas、Haas、Smith 等氏對氯仿、醚、酒精、蟻醛等均曾得相似之結果。

目下常用於促熟果實之乙烯 (Ethylene) 亦具有促進呼吸之功用。據 Denny 氏研究，乙烯氣之 1/1,000、1/10,000、1/100,000、甚或 1/1,000,000 能促進青檸檬之呼吸作用，其產生之二氧化碳可增 100—250%。但繼續給予時則最後呼吸又形減弱。其後 Regeimbal、Vacha 及 Harvey 三氏用 1/1,000 之乙烯氣處理香蕉果實 15—20 分鐘，結果處理後數分鐘內其呼出之二氧化碳可增加至 2—3 倍，其後則反形減低。處理之香蕉糖分含量多於不處理者 1/4 至 1/5，而澱粉量則較少。據稱糖化酵素及呼吸酵素之活動力均受乙烯之促進。

氰化鉀 (Potassium cyanide) 1/10,000 Mol. 時，能使酵母菌之呼吸完全停止，此由於有害於氧化酵素之作用，並使 Cytochrom 色素失去作用，致不能與氧結合。但藻類則例外，雖量稍多，亦無大影響，或係由於另一種之酵素及無 Cytochrom 之故。一氧化碳亦有類似之作用。

K. 創傷 依 Richard 氏試驗，馬鈴薯、洋蔥及胡蘿蔔等，於受傷後 24 小時呼吸作用特大，且能繼續四日之久，而後逐漸減弱至正常情形。氏又以馬鈴薯 200 克作試驗，在未受傷時每小時放出之二氧化碳為 2 毫克；用小刀割傷後，則每小時因呼吸而放出之二氧化碳有 16 毫克，故受傷後可較大至 8 倍以上。蓋受傷後與氧接觸容易，氧化機會較大，故 Lutman 氏謂僅將馬鈴薯壓碎而不破壞其表皮，並不能促進呼吸，Hoffmann 氏亦證明小薯之呼吸作用大於大薯，其理同也。

L. 刺激 植物受刺激後，呼吸作用可以加大。White 氏以馬蹄紋天竺葵試驗，見授粉 (Pollination) 之後，心皮 (Carpel) 因授粉之刺激而呼吸作用大增，可大至 5—8 倍。Schley 氏謂根部之受向地性 (Geotropism) 之刺激後呼吸亦加大，其突出部分呼吸作用大，凹入部分呼吸作用小。

M. 生長之程度 植物之呼吸實為隨生長而起之作用，二者具有平行之關係，故呼吸作用所示之曲線當與生長曲線相類似，Raber 氏謂二者均呈 S 形。

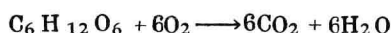
至以植物體中各部分而言，大多幼小時生長最盛，其呼吸作用亦最強。Nicolas 氏謂幼嫩莖葉之呼吸作用大於長成者 3—7 倍。據 Kibb, West 及 Briggs 氏等之觀察，向日葵葉之生長 22 日者，每克乾燥量每小時能產生二氧化碳 3 毫克，36 日者為 0.81 毫克，50 日者 0.46 毫克，64 日者 0.34 毫克，99 日者 0.25 毫克，而 136 日者則僅 0.08 毫克，生長末期之呼吸作用僅及最初時 1/40 云。Bonazzi 氏研究甘蔗，Hee 氏研究其他多種植物，均謂當組織漸起成熟時，呼吸作用即漸弱。

N. 酵素之分量 呼吸作用須有酵素協助，則酵素之量自與呼吸作用有密切關係。凡有利於酵素之形成以及能助其活動者，均亦能促進呼吸作用。故水分之含量、酸度之適合等之所以有關於呼吸作用，至少亦有一部分有關於酵素之形成與活動也。

要之，凡生長較盛之處，或有利於生長時，需能較多，故呼吸作用亦較大也。

6. 呼吸作用之化學過程

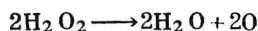
呼吸作用為一種氧化作用，亦即一種緩慢之燃燒作用，主要為碳水化合物之氧化。故其反應一般表示如下：



然此式僅能表示其作用之開始與結果，而其中間之過程則仍未明示也。且葡萄糖之性質頗為穩定，不易與空氣中之氧起氧化，而植物體中又無高溫以為之助，則此種物質究如何能起氧化作用？至於氧化作用在化學上之意義，可為與氧之結合，亦可為氫之失去，呼吸作用中之氧化固屬何者？凡此種種，均為問題。

關於呼吸作用之過程說者頗多，或基於氧之活動，或基於氫之活動，茲分述之。

A. Schonbien, Lesser 及 Warker 氏說 此說以為植物細胞中有過氧化氫 (H_2O_2)，受接觸酵素 (Catalase) 而分解為水與活性氧 (Active Oxygen)，

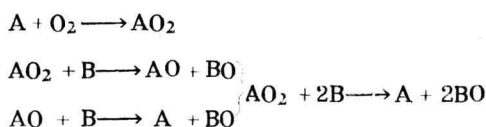


此活性氧之活動力甚強，故能使碳水化合物起氧化而生二氧化碳及水。

惟過氧化氫為同化作用中之副產物，僅綠色細胞有之，故殊未能解釋其他部分之如何呼吸。

B. Bach 及 Chodat 氏說 氏謂植物體之生活細胞中有一種自動氧化物 (Autoxydator)，在普通空氣中能行自動氧化 (Autoxydation)，結果產生過氧化

物 (Peroxide), 稱為 Moloxyd 或 Peroxygenase, 再受過氧化酵素 (Peroxidase) 之作用, 將其中之氧分離變成活性氧, 此活性氧乃與呼吸物質化合。如以 A 代自動氧化物, AO_2 代過氧化物, B 代呼吸物質, 則其其過程如下:



惟此說中所稱之自動氧化物及過氧化物究為何物, 二氏未說明之。

C. Warburg 氏說 氏反對 Bach 及 Chodat 二氏之說, 不承認有自動氧化物、過氧化物及過氧化酵素等。氏謂植物體中有一種鐵化合物 (Iron compound), 能行接觸作用而將空氣中之氧與呼吸物質化合。

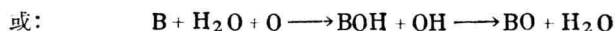
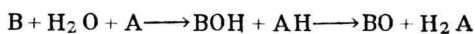
氏並用實驗證明之。用骨炭 (Bone charcoal, 此中稍含有鐵化合物) 滴以氨基酸, 則受鐵化合物之接觸作用, 氨基酸即氧化而生出氨、水及二氧化碳。其氧化速度與植物細胞中葡萄糖因呼吸而氧化之速率同。

植物受毒素及麻醉劑之作用時, 呼吸作用即停止; 而此骨炭遇毒素或麻醉劑亦停止其氧化作用, 氏謂此乃因鐵化合物中之鐵素與毒素及麻醉劑化合而失去接觸作用, 致不能發生活性氧之故。

惟植物生活細胞中亦有無鐵化合物存在者, 而細胞中確有過氧化酵素, 氏則反對之, 且植物呼吸物質為葡萄糖而非氨基酸。後經 Meyerhof 氏試驗, 用葡萄糖加於骨炭並不能生出二氧化碳及水。故氏此說仍不能認為完善也。

D. Traube 及 Engler 氏說 氏謂植物呼吸物質之氧化係與溶媒 (Solvent) 中之氧化合。呼吸物質之溶媒為水, 水先解離成 H^+ 及 OH^- , OH^- 與溶質結合, 而 H^+ 由受納體 (Acceptor) 收容之。若在空氣中氧化時, 則此 H 受納體即為氧。其後 OH^- 更自呼吸物質中奪取氫而成水。

氏設 A 代表氫之受納體, B 代表呼吸物質, 則其進行情形如下:

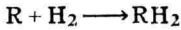


此說之缺點在細胞中水之解離尚未有確定之證實。

E. Palladin 氏說 與前述者不同。氏謂呼吸作用之所以能進行, 乃由於

生活細胞中有一種準呼吸色素原(Respiratory prochromogen)在適當環境之下，容易變成呼吸色素原(Respiratory chromogen)，此物不安定，無色，容易與氧化合成呼吸色素(Respiratory pigment)，有色，成紅、紫、黑等。若以生活細胞中之色素在水中煮之，則在此無色濾液中有呼吸色素原，再加入過氧化氫及過氧化酵素，則此濾液成紅色，稍久則變為紫色或黑色。此乃由於呼吸色素原變或呼吸色素之故。

氏以 RH_2 代表呼吸色素原， R 代表呼吸色素。則：



故證明呼吸色素為 H 之受納體。上式中之 H 非由空氣分離而來，乃由呼吸作用中呼吸物質分解而得。

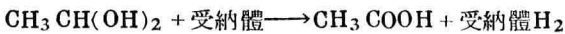
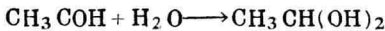
惟呼吸色素非各部均能發現者，花葉有之，而根莖則無之，且呼吸物質何以能放出 H_2 亦一疑問也。

F. Wieland 氏說 氏稱在氧化過程中，某種物質失去氫而某種物質則接受之，後者稱為氫之受納體(Hydrogen acceptor)如以 X 代表氧化之物質，則其變化如下式：

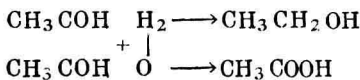


至過程之終了時，與受納體連合之氫又與氧結合而成水，使受納體恢復其氧化能力。

氏更推廣其說於氧化還原作用(Oxidation-reduction reaction)。氏謂當醛類(Aldehydes)氧化時，最初先與水結合而成水化物(Hydrate)，然後二氫原子轉授於受納體：



氫之受納體常為另一醛分子，與氫結合後成為酒精。如此醛在水溶液中能同時完成氧化與還原二作用而形成酒精與酸。



是為有名之 Cannizzaro 氏反應，而為一般學者解釋醱酵作用時所常用者，同時亦為生物體中發生之最重要氧化還原作用。

至於氫之所以能分離乃受觸媒之助。此分離之氫活動力甚強，故能與空氣中之氧分子結合，最初形成過氧化氫，而後又受接觸酵素之作用，將其分解為水而放出氧。在呼吸作用中，此放出之氧又與活性氫相結合。

總之，關於呼吸作用之過程目下尚未完全明瞭，對於氧化之方式亦說者不一，惟由各學者之實驗與解釋中，可知呼吸作用之進行必須有酵素以為之助，則當可斷言也。

7. 有關呼吸作用之酵素

A. 氧化酵素 Oxidases 此類酵素能在常溫下使某種物質發生氧化之作用。

B. 過氧化酵素 Peroxidases 此類酵素能使過氧化物中之氧分離而成活性氧，使能與某種物質起氧化。

C. 接觸酵素 Catalases 此種酵素能使過氧化氫分解為水及分子態氧，故其產生之氧活動力不大。

此外更有所謂 Oxygenase 者，此種酵素能助有機過氧化物之形成。但其意義頗不一致；或指為因自動氧化而造成之有機過氧化物，或以為其本身吸收氧而成為一種過氧化物，或則視為僅是一種助成過氧化物之酵素。目下尚難下一準確定義也。

三、 分解呼吸及醱酵作用

1. 分解呼吸之意義

植物在無氧氣時，能利用體內有機物之分解以發生能力而維持其生活之方法稱為分解呼吸。

分解呼吸最初發現者為 Meyer 氏。氏於 1871 年發現酵母菌能在無氧之處生活。後 Pflüger 氏將蛙放於無氧氣之玻璃鐘中，見可暫時不死，仍然生活，並可放出二氧化碳。其後 Pasteur、Brefeld 等氏將植物置於無氧氣或真空中，亦能照常生活。氏等實驗之結果，蘋果之果實置不含氧氣之空氣中能五個月不喪失其生命，葡萄

能 3—4 週不死，豌豆幼苗亦能維持三個月之久，故證明植物維持之時間較動物為長。試驗植物是否尚活之法，可檢定其有無二氧化碳之放出；但腐敗亦同樣能放出二氧化碳，故可用愈瘡木樹脂(Guaiac resin)試驗其氧化酵素及過氧化酵素之有無，即可知其有無生活作用，此法較為精確。

分解作用中所生之能係由有機物分解而來。Berthelot 氏曾取蟻酸(HCOOH)以鉑黑(Platinum black)為接觸劑，則可分解成 CO_2 及 H_2 ，同時放出熱能。由此可證明植物在缺氧時由分解有機物以放出能力而營生活作用，實屬可能。

植物能利用有機物分解以供其生活作用之能力，依植物不同，可分為二類：

a. 強嫌氣性 Obligate anaerobic 如破傷風菌(Tetanus bacillus)專營分解呼吸，在有氧氣之處反不能生活。

b. 弱嫌氣性 Facultative anaerobic 在缺氧氣時，短時間內可行分解呼吸，但放出能力甚少。

分解呼吸為生物利用有機物之分解，以取得生活所需之能力，其作用與醱酵同，故實為醱酵作用之一，普通為酒精醱酵及乳酸醱酵。

2. 分解呼吸之缺點

植物在無氧氣時，雖能將體中有機物分解而生能力，則植物似可永久行分解呼吸以營其生活，但事實上又不可能，因分解呼吸有其缺點在也。

A. 能力低 依 Maximov 氏云：一克分子之葡萄糖(18)克)行分解呼吸作用時所發生之能力為 25 卡，若以同一分量行正常呼吸則可得 674 卡。依 Palladin 氏之研究，1 Mol.(即一克分子)之葡萄糖行分解呼吸時發生 57 卡，而行正常呼吸則能發生 709 卡之能力。故消費同一分量之物質，而所得之能力相差甚多。因分解呼吸所得之能力較少，故活作用不能充分進行。

B. 自身中毒 依植物普通分解呼吸之方程式觀之，生出二氧化碳及酒精，酒精對植物自身有刺激性及麻醉性，若分解呼吸小，生成之酒精不多時，尚不致有何影響，若呼吸大，則酒精集積多，能使植物自身中毒(Self-poisoning)。

據 Nabenich 氏實驗，將豌豆等之幼苗，一置於水中且放於無氧氣之處，一置於普通之土壤中，亦放於無氧氣之處，令其行分解呼吸，則前者能繼續較長期間，而後者則僅三四日，此即因前者生成之酒精能溶入水中，故時間能長，而後者則否。

C. 乾燥物質之減少 依 Maximov 及 Palladin 氏實驗結果，同一分量之物質行分解呼吸生成之能力少。植物為維持其一切之生活作用，需有一定分量之能力，因之分解呼吸時必須有多量之有機物以供其需要，故體內乾燥量之減少極為顯著，久之則致植物於死亡。

D. 葉綠素之生成及同化作用之關係 葉綠素生成之必要因子，氧為其一，故設將植物置無氧氣之處令行分解呼吸，則葉綠素即不能生成，同化作用因亦不能進行。一方面因分解呼吸乾燥量減少，而又不能製造抵償之，植物當然死亡也。

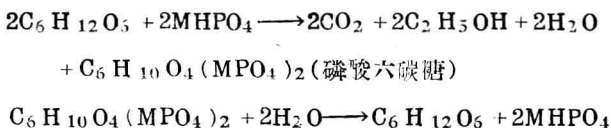
3. 有關分解呼吸之酵素

植物之分解呼吸亦必須有各種發酵酵素(Fermentases)為之助。

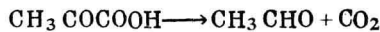
主持酒精發酵之酵素稱為酒精酵素(Zymase, 或稱酵母素)在酵母菌及毛黴屬(Mucor)、青黴屬(Penicillium)之植物體中均含有之，惟其量之多寡有不同耳。壓榨酵母菌，或在其水或甘油浸出液中均可得之。酒精酵素為帶蛋白質性質之物質，適宜溫度為 30°C，而最高溫度在有水分時為 50°C，乾燥時則能耐 80°C，過此則失去作用。

酒精酵素為一總名詞，非一單純之酵素，蓋酒精發酵亦非如方程式所示變化之簡單也。依 Harden 及 Young 氏之研究，酒精酵素用膠膜(Gelatin film)濾過之，則能分為二部，一部分能通過此膜，而有一部分不能通過，單取一部均不行發酵作用，前者稱為輔助酵素，後者方為真正酵素。輔助酵素與普通酵素性質稍有不同；普通酵素帶蛋白質性質，補酵素則否，乃含氮基酸與碳水化合物二者之性質，對熱之抵抗力亦強，體內亦常含有磷之成分。

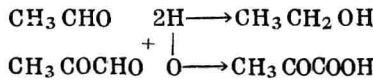
在酒精發酵中尚須有磷酸鹽之協助。設單用極純之葡萄糖及酒精酵素，則不行酒精發酵，縱或行之，其作用亦緩慢，必須有磷酸鹽類存於其中，方能充分進行也。加磷酸鹽類於發酵液中時，如作用緩慢者尚可見磷酸鹽之存在，如作用快者則不能見之，但在作用終了，又可檢出之，故證明其在作用進行中，一度曾與他物化合，Harde 及 Young 二氏以方程式表示之：



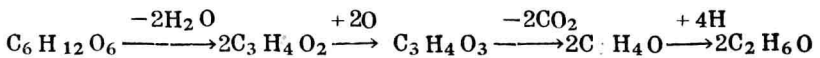
(c) 焦性葡萄酸再受解酸基酵素(Carboxylase)之作用分解為乙醛(Acetaldehyde, CH₃CHO)與CO₂：



(d) 乙醛再與甲基乙二醛起 Cannizzaro 氏反應而產生乙醇及丙酮酸：

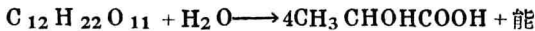


綜合之如下：



依氏之說，則酒精醱酵必經過 Glycolase 及 Carboxylase 二種酵素之作用，故知酒精酵素至少當包含有此二種酵素也。

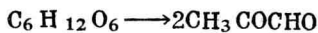
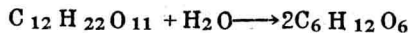
B. 乳酸醱酵 動物在無氧氣時，行乳酸醱酵，利用所放出之能力，以行生活作用；少數之植物亦能行之。一般之化變為：



依照 Neuberg 氏之研究，乳酸醱酵亦非如是之簡單，可分為下列各步驟：

- (a) 乳糖行加水分解變成葡萄糖。
- (b) 葡萄糖受 Glycolase 酵素之作用生成甲基乙二醛。
- (c) 甲基乙二醛加水變成氫氧化甲基乙二醛(Methyl glyoxal hydroxide)。
- (d) 氫氧化甲基乙二醛行分子間之轉變而成乳酸(Lactic acid)。

其方程式如下：



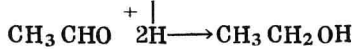
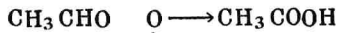
5. 其他醱酵作用

A. 好氣性醱酵 Aerobic fermentation

(1) 醋酸醱酵 因其最後之產物為醋酸(Acetic acid)故名。此種醱酵有時以糖作基體，但最普通者為將酒精氧化成醋酸。醋酸醱酵由於醋酸菌(Bacterium aceticum)之作用，如酒經久即生酸味，且有白膜發生，此白膜即為醋酸菌之羣落

(Colonies)。該菌能利用空中之氧與酒精氧化，且利用其所生之能而生活，在該菌本身言，亦為一種呼吸作用，可謂醋酸菌之氧氣呼吸。

此化學變化依 **Neuberg** 氏之研究，第一步因該菌中含有一種醋酸酵素 (**Acetosydase**) 利用空中之氧使酒精氧化而產生乙醛，後乙醛受水而起 **Cannizzaro** 氏反應，一部分氧化而為醋酸，同時另一部分產生乙醇，其反應式如下：

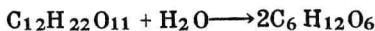


(2) 檸檬酸醱酵 檸檬酸 (**Citric acid**) 大概在高等植物如柑橘蘋果中皆含之，但因一般細菌及黴菌醱酵而生成者亦不少。主由糖類醱酵氧化而成，然亦有人主張以蛋白質為基體者。其生理上之意義及其化學變化今尚未明。

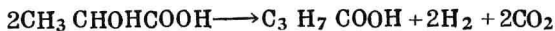
(3) 草酸醱酵 草酸 (**Oxalic acid**) 在植物細胞中含之甚多，成為草酸鈣 (**Calcium oxalate**) 或草酸鉀 (**Potassium oxalate**) 之結晶體而存在。如青黴菌、麴菌醱酵時能產生之，又細菌及酵母菌之醱酵液中有時亦產生之。大概為糖類起不完全氧化之結果，蛋白質及脂肪分解時亦能產生之。其生理之意義今尚未明。

B. 嫌氣性醱酵 Anaerobic fermentation 除酒精及乳酸醱酵外，尚有：

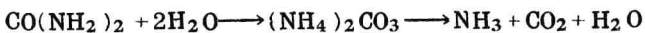
(1) 酪酸醱酵 由酪酸菌 (**Clostridium butyricum**) 寄生於乳酸或乳糖中而成，其最後產物為酪酸 (**Butyric acid**)。如以乳糖為原料時，則先起加水分解變為六碳糖後，再醱酵而成酪酸。



如以乳酸為原料時，則可直接產生酪酸：



(2) 氨醱酵 由尿素細菌 (**Urea bacteria**) 分解尿素 (**Urea**) 為氨之作用，其變化如下：



其他如將蛋白質分解之腐敗作用 (**Putrefaction**)、及丁醇 (**Butyl alcohol**) 醱酵、丙酮 (**Acetone**) 醱酵等，均能由菌類促成之，因與植物生理關係較少，茲從略。

第二篇

生長與運動

Growth and Movement

植物之營養作用存於內而不形於外，其形於外者厥惟生長。生長雖亦受外界環境因子之影響，然此種因子大部為間接作用，其關係最切者則為營養，蓋生長與營養二者實為表裏而不可或分者。

運動實為生長現象之一，蓋一般植物雖不如動物之能自由活動，然固亦能感應而起運動，至其內部亦無時不在活動中也。

第六章 物 植 之 生 長

一、 生 長 之 意 義

生長 (Growth) 爲生物之特徵，然頗難下一確切之定義，蓋生長之情形頗爲複雜，細胞之生長有異於其器官，而整個植物之生長又與其各部分不同，故討論時之立場不同，其意義卽有差異。

過去學者最初以爲生長僅是體積之增大，如 Garger 氏卽主張如此，而以爲生長之原動力爲滲透壓，使吸收水分而增大其體積。此種純從外表上看法實頗不精確。如凋萎之細胞置於水中卽行膨大，而乾木材遇濕時亦起膨脹，然均不得視爲生長也。且許多植物當其發育時其根有反形縮短者，致將植物拉向土中。如酢漿草 (Oxalis) 之根可縮短 4—6 種，蒲公英 (Dandelion) 之根可縮短 20%。是生長時反形縮小矣。

學者亦有視生長爲乾物質之增加者，一般固如此，但在種子發芽時，在最初數星期內，其整個乾燥量反輕於種子中原有者；薯類發芽時亦有類似情形，是生長有時未必增加乾重也。

由於單純之體積增大非必爲生長，而生長有時亦未必增加乾重，故有學者重視其內部之變化而以生長定義爲新器官之形成與分化。

一般言之，生長之第一步爲新原形質之形成，此可稱爲生長之基本階段 (Fundamental stage of growth)。隨原形質之形成，無生命物質亦顯著增加，因物質之聚積及水分之增加，植物體亦顯著增大及增重。此種增加爲永久性質，而非可逆者。因此時植物體之增大顯而易見，故稱之爲生長之顯著階段 (Evident stage of growth)。根據此種事實，學者有稱“生長爲隨原形質之增加而起之永久增重與永久變形之現象”者。故所謂生長者，至少包括三點：卽體積之增大，乾燥量之增加，與乎新器官之形成是也。

二、 植 物 生 長 之 測 定

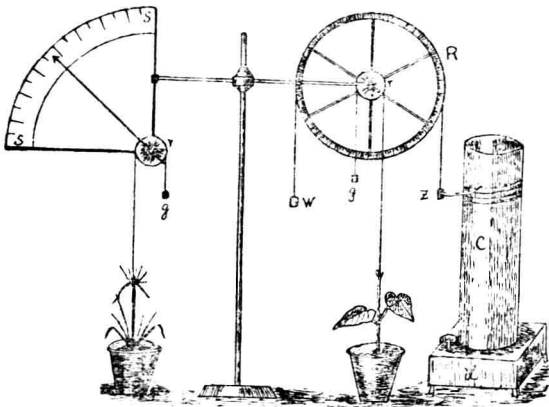
植物之生長測定法有多種，主要者如下：

a. 直接法 此爲最簡單之法，卽於每隔一定時間後量其高度，驗其增加

之數而計其生長之程度(Rate)。

b. 顯微鏡法 較精確之法則可用水平顯微鏡(Horizontal microscope)及顯微尺(Micrometer),先對準一定部分,若干時後,更測之即可由顯微尺中測定其生長長度。此種測定以植物之先端最為便利。

c. 生長計法 可用生長計測之,當植物生長時,輪即轉動,其邊緣之指針即指出其生長度。更佳之法可用自記生長計(Auxanometer),此計之一側有一自轉之圓筒及一隨植物之生長而上下之針,由針在筒上留下刻紋,即可詳示其生長經過情形。最近 Bose 氏創製一種新儀器,稱為 Crescograph,能將生長率放大至 1,000—10,000 倍,故可藉此以測定每分或每秒鐘之生長情形。



用生長計測定
植物生長之狀
左:Sachs氏生
長指針計
右:Pfeffer氏
自記生長計

d. 分格法 當測定某一器官之生長情形時可用分格法,將墨汁在測定部分劃成一定距離之橫線,過相當時後即可觀察其生長情形。此法於測定根及莖之生長時常用之,至測定葉時常劃成小方格。

e. 攝影法 近年來對於植物生長之測定亦有應用攝影(Photograph)者,每隔一定時間攝取一影,而後即在此相片上測之。此外,更有攝成電影(Moving picture)者。此法之優點在毫不接觸測定部分,故不致發生任何影響,惟攝影時必須有光,故欲去除光之作用時,須在紅光下攝之,蓋紅光對植物之生長影響甚微也。

三、植物生長之情形

植物生長之情形頗為複雜,細胞之生長、器官之生長以及整個植株之生長,各有特徵,每不一致,殊難一概而論,茲分述之。

1. 細胞之生長

植物細胞之生長可分為三階段：

A. 形成期 Formative stage 此期間之工作為由原有細胞之分裂而形成新細胞。在高等植物中，此形成新細胞之工作限於一定部分，即所謂分裂組織(Meristems)是也。如根、莖先端之生長點(Growing point)及形成層(Cambium)等均是。

分裂組織細胞對於蛋白質之合成能力極強，故能造成多量之原形質，而碳水化合物之合成力則甚弱。待原形質增大至一相當程度後，細胞分裂即隨之而起。惟據 Priestley 氏研究，原形質之形成必須在細胞周圍液體中之氫游子濃度與細胞組成中主要蛋白質之等電點(Isoelectric point)相近時始能進行。

因分裂而新形成之細胞體積甚小，原形質甚濃厚而無液胞(Vacuole)，惟細胞核(Nucleus)則與其他細胞同大。各細胞聚合一處，故成多角形，無細胞隙(Intercellular space)，細胞膜甚薄，Priestley 氏以為此時原形質亦能通過。

據 MacDougal 氏精密多次研究之結果，證明生長之第一步為原形質之水化(Hydration)而增大其體積，故一器官之生長受阻，有時即因其膠體之水量較少之故。因生長之初步僅為原形質水分之增加，故氏證明此時之植物乾燥量不增重。

B. 延長期 Elongating stage 當一新細胞業已形成後，其原形質即進而合成碳水化合物，故細胞膜增厚，原形質中並有澱粉粒之出現。同時細胞吸收大量水分而形成液胞，使細胞體積增大數百倍，特別增加其長度；惟原形質之增加則極少。

C. 分化期 Differentiation stage 當細胞將達其最大限度時，即開始分化而成為某種特殊細胞；或成厚膜細胞，或成薄膜細胞，或成篩管，或成導管，或成其他種種細胞以組成一植物體，各隨其地位及內外部因子而異。當細胞一旦分化後，則大多終身不再變更。

在細胞之生長中，其形成、分化二期體積甚少變化，惟有延長期生長甚速，最易注意，故特稱為大生長期(Grand period of growth)，如以曲線示之，則成一 S 形。

2. 器官之生長

植物既由細胞所組成，則其各部分之生長自亦與細胞之生長具類似情形。當其生長初期必甚緩慢，待至細胞延長期則增大甚速而成大生長期，其後則又減緩，以迄成熟而停止生長。Raber 氏曾測定蠶豆根之生長部分，結果如下表：

日數	生長率(耗)	日數	生長率(耗)
1	2	6	14
2	4	7	7
3	18	8	4
4	18	9	0
5	17		

可見最初二日生長極緩，其後三日則生長達最高點，過此又迅形減弱，終於停止。

同一器官中各部分組織之生長率並不一致，故在組織中常發生一種組織張力(Tissue tension)；其中某部被牽伸(Stretched)，而某部則被壓縮(Compressed)。種組織張力有縱(Longitudinal)及橫(Transverse)二種：前者如蒲公英、芹菜之葉柄(Petiole)，當將其縱剖為二時，則立即向外彎曲，可見其在正常生長中髓部(Pith)被壓縮而皮層(Cortex)被牽伸；後者如一般木本樹木，因其木質部之生長大於皮層，致木質部常受壓縮而皮層則受牽伸，故當將其皮部剝下一圈時，再行合上時，兩端即難相合矣。

高等植物在其一生中均繼續生長各種器官如根、莖、葉、花、實等，而其產生之器官並無定數，此與動物不同。雖一年生植物之生長限於一年，但多年生植物則能終生繼續生長。

3. 生長區域

高等植物之生長常限於一定之區域，特稱為生長點(Growing point)，此因其部位及植物種類而略有不同。

根之生長區域限於先端。生長於空氣中之氣根(Aerial root)無土壤之阻礙，其生長範圍較大，可至5種或以上；但普通生長於土中之根，其生長部分常局限於尖端數耗處。Raber氏曾將豇豆根尖劃成多格，每格相距1耗，24小時後，測其生長情形，則見僅尖端3耗處生長最大，有如下表：

格數	生長率(耗)	格數	生長率(耗)
1	1.4	6	1.1
2	5.9	7	0.4
3	8.1	8	0.3
4	3.7	9	0.2
5	1.4	10	0.1

莖部之生長區域亦多限於先端，惟因阻力較少，故遠較根部為長，雖依植物種類而有不同，但大多尖端5—8節均能生長，其長可達數榧。

多數植物之葉，其各部生長甚為平均，惟基部之生長率較他部微大，試將初展之葉在其上劃成小方格，二日後更測之，即可見各格幾平均擴大，惟基部各格略大。

單子葉植物 (Monocotyledons) 中之禾本科 (Gramineae) 在其節間 (Internode)、葉片 (Blade) 及葉鞘 (Leaf sheath) 之基部具有分裂能力，故亦能生長，特稱基部生長 (Basal growth)。

裸子植物 (Gymnospermae) 及雙子葉植物 (Dicotyledons) 中之多年生木本植物，其根、莖中有形成層之組織，故能繼續產生新木質部與韌皮部而造成肥大生長 (Thickening)。因夏季生長速於秋季，故有年輪 (Annual ring) 之發生。

4. 植物之生長週期

植物生長之緩速各有定期，在一定時期內週而復始，謂之生長週期 (Periodicity of growth)。一般溫帶植物，春發夏茂秋衰冬枯，以年為單位，是為年生長週期 (Annual periodicity of growth)。而植物於一日之間，其生長亦有遲有速，是以日為單位，則稱日生長週期 (Daily periodicity of growth)。

一般植物之生長週期現象大多隨環境而轉移，然亦有不隨環境而變化者。例如蘋果、梨、櫟及山毛櫸移植於亞熱帶或熱帶區域後，雖冬季之氣候適於生長，但仍行休眠，可見其生長週期不受環境之影響，顯由內部因子所控制。惟如桃等，當移植至熱帶後，第一年即近於常綠樹，至第二年已全成常綠性矣，是其生長週期完全受環境之支配，故吾人常見冬季氣候特暖時桃常盛開，即以此也。

根部生長亦現週期，但與地上部並不一致。據 Barker 氏研究，蘋果幼樹之根部生長開始早於新梢，至地上部生長旺盛時已趨衰弱，但至七月地上部生長漸弱時又轉趨旺盛；即以有多量同化物質輸入根部時生長最盛。

至於一日間植物之生長情形，顯然黑夜之生長率大於白晝，蓋光有抑制生長之能力也。普通以日將落時生長最緩，日將出前生長最速。

5. 植物各部生長之相關

植物各部分之生長常有相互關係，是為生長之相關 (Correlation of growth)。例如營養器官繁茂時，生殖器官多發育不良；又如頂芽萌發時，其下部之腋芽生長

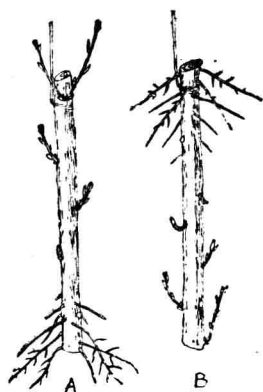
即受抑制。凡此均屬常見者。此外更有二種器官之生長成正相關者，如枝葉繁茂之植物，其根部亦多發育良好是也。此種關係農業上常加利用，以果實或種子為目的之作物，常須適當抑制其營養器官之生長，繁茂不實之果樹每行根部修剪以促結果，即為一例。

植物各部之生長常互相配合，當其中某一部分因故缺少時，每由另一部分起而代之。當頂芽除去後，其下之側芽即代之向上生長，此為常見之事實，而 **Raber** 氏更稱如將馬鈴薯之地上莖割去時，則其地下莖即穿出土面向上生長而生枝葉；如將地下莖切除，則在地上莖之基部產生薯塊，設將莖之頂端遮黑，則薯塊亦能生於端部。此種現象，頗具興趣。吾人園藝上常用之無性繁殖法即為利用此種現象及植物之再生能力者。當待後詳述之。

至於此種關係之原因，或由於各器官相互間養分之供求關係，或由於某種內分泌之作用。頂芽之所以能抑制側芽之生長，據稱即因頂芽能產生某種生長抑制素 (**Growth-inhibiting substance**) 之故。

6. 植物之極性

一般植物上部之莖均背地心生長而下部之根則向地心生長，此種生長習性不隨環境而轉變。設剪取柳枝一段，置於潮濕空氣中，則不久下端發生新根而上端則發芽生枝。若將枝條切成數段，則各段之上端均生枝，下端均發根。**Vöchting** 氏曾將柳枝倒懸，然結果仍為原下端處生根而原屬上端處發枝，有如下圖：



柳莖之極性

A. 正常狀態

B. 顛倒狀態

易言之，即不論枝之位置如何，端部（即近先端處）必向上生枝葉，而基部（即近根一端）必向下生根，此種現象，稱為極性（Polarity）。

關於植物具有極性之理由。Sachs 氏以為在植物體內分別產生形成根或芽之物質，前者向基部集中而生根，後者流向端部而發枝。Loeb 氏則以為此種物質為植物之內分泌。Lund 氏更證明植物體中具有電流（Electric current），常向一定方向而流動，故極性之發生似與此種電流有關。

四、 影 響 植 物 生 長 之 因 子

影響植物生長之因子頗多，主要可歸納內在因子與外在因子二大類。惟此二類彼此間常有密切之關係而能互相影響於植物之生長。若徒有優良之內在條件而無適合之環境，則自難發揮其優良之本質；但環境適合而本質不良，亦不能得良好之生長。蓋天下任何事物之表現於外者，必同受本質與環境二者之影響，固不僅植物之生長為然也。惟為便於敘述計，仍分述之。

I. 內 在 因 子

1. 遺傳性質

影響生長之內在因子中最重要者當為遺傳（Heredity）。一切生物之生長習性與形態主要均受遺傳因子之支配，雖可因環境而多少變化，但其相差之程度實極有限。故向日葵絕不能大於櫟樹，花草亦必小於喬木；細菌大僅 1μ ，紅木（Redwood）則高及 300 呎，而某種褐藻有長達 600 呎者。此種生長程度之相差若是巨大，固非但何環境因子所能左右，實均由於遺傳之關係也。

2. 年齡及生活力

凡年衰力邁之植物，其生長必不及年輕力壯者。弱小之苗，不論管理如何周密，日後生長必不能及壯健者。

3. 細胞之膨壓

植物之生長必須在有充足水分時。當細胞能吸水而呈膨脹狀態後，始得達其最大之程度。

4. 積聚之養分

植物生長時須消耗養分，故養分之聚積多者生長必較盛。據多數學者研究結果，均謂重大種子所生之幼苗生長較為強盛。Kisselbach氏曾歸納各種穀類作物種子大小對於產量之影響，結論謂：(a)如株距充足可使充分生長時，則由大粒子實所生之植株，產量可高於小粒子實所生者 19%；(b)在同一面積內栽植同一株數，則每英畝產量小粒子實少於大粒者 11%；(c)當用同一重量之子實播種時，則每英畝產量之相差較少，小粒者僅少 3%。氏謂大粒子實之產量高，主要由於貯存養料較多，致其初期生長較盛之故。Rudolfs 氏用豆實作試驗，亦得類似之結果，並發現溫度之增高更能促進大粒種子之生長。氏謂小粒種子之溫度係數較正常者為小，而大粒種子則屬正常。故種子中積聚之養分量對於初期生長似甚為重要也。

5. 內分泌

根據最近之研究，植物之生長常受各種內分泌 (Hormones) 之支配，近且已有利用此類物質以控制植物之生長者。其詳當待後節細述之。

II. 外在因子

所謂外在因子，即環境是也。因易由人力控制之，故在農業上甚為重要。

1. 溫度

植物之生長，亦如其他生活作用，與溫度具有密切之關係。在 0—35°C 之範圍內，溫度對於生長之影響亦受 Van't Hoff 氏定律之支配，即每增 10°C 生長率約可增加一倍。但超過 35—40°C 後則減退甚速。

植物生長對於溫度之關係亦有三限度，即最高、最低與最適是也。據 Raber 氏稱，一般植物之最低溫度為 5°C，最高為 45°C，而以 30°C 為最適。然此亦因植物種類之不同而差異極大，Maximov 氏曾示各普通植物之幼苗生長溫度如下表：

植 物 種 類	最低溫度	最適溫度	最高溫度
大麥、小麥、燕麥、黑麥	0—5°C	25—31°C	31—37°C
蕎麥	0—5	25—31	37—44
大麻	0—5	37—44	44—50
向日葵	5—10	31—37	37—44
玉蜀黍	5—10	37—44	44—50
南瓜	10—15	37—44	44—50
甜瓜、胡瓜	15—18	31—37	44—50

一般熱帶植物，最低溫度需有 $10-15^{\circ}\text{C}$ ，而溫帶植物則大多為 $5-10^{\circ}\text{C}$ 。生長於北極區之植物，則有 $5-10^{\circ}\text{C}$ 已可生長優良，其最低溫度近於冰點；反之，生長於溫泉中之藻類，能忍受 80°C 之高溫，當溫度降至 40°C 以下即不能生殖。然此均屬特例而非常情也。

當植物體在乾燥狀態下，能耐較高或較低之溫度而無害。向日葵種子可忍受 $140-145^{\circ}\text{C}$ 之高溫，乾燥之孢子 (Spore) 及種子可耐 125°C 5 分鐘及在液態氫中 (-210°C) 二星期，而 Becquerel 氏曾以小麥、芥菜等種子為試驗，結果謂可在液態氮 (-269°C) 中 10 小時而無害其發芽云。

普通所示之最高最低溫度乃對生長而言，過此限度植物即停止生長，至於致死溫度 (Lethal temperature) 則當更在此限度之外。蓋植物生長實為多種生理作用之聯合現象，當達生長溫度之極限時，各作用間之和諧 (Harmony) 已被破壞，故植物停止生長，然各種作用實仍在進行。惟各種生理作用對於溫度之感應不同，例如呼吸作用須至致死溫度後始停止，其最適溫度亦較高，而同化作用則甚早即已減弱，故當超過同化作用之最適溫度後，消耗多於合成，植物遂終至死亡。

植物生長之最適溫度有異於植物發育之最適溫度。蓋所謂生長最適溫度係在此種溫度下植物之生長最速，但生長最速時常不能得一強健之植株而成所謂徒長狀態，農業栽培家常見在較高溫度下生長者每較略低溫度下者為柔弱，即以此也。故在純粹生理學上所謂最適溫度僅指發育最速之溫度，當與產生健全植株之最適溫度略有區別。

植物之最適溫度隨其發育程度而不同，惟一般一年生植物其早期所需溫度常較晚期為低，此與自然界之溫度變化適相符合。在生長初期溫度過高，每致發育不良而產量減低，遲播之作物每如此。

某種植物特別需要低溫。如冬季作物之禾穀類於秋季播種，經一長期之冬季，乃於春季開花結實。如於春季播種，則當年不能結實，但在其生長初期予以低溫處理後，則亦能抽穗。Lysenko 氏所創之生長促短法 (Vernalization) 即以此也。

植物發育至某一階段，常須有一定之熱量，故甚多學者曾研究各種植物之積溫。然植物之生長發育，不但與環境因子有關，內部情形亦有影響，故欲求得一定之積溫實屬難能。

溫度對於植物之形態亦能發生影響。生長於中等溫度之植物，若移至山巔，該處之溫度遠較原處為低，尤其夜間低落更甚，則形態即起變化。此亦可在實驗室中測之，將植物於夜間圍冰冷之，日間則處於常溫下，如此即可成一典型之高山型：生長受阻，葉強韌，節間短，而開花早。甘藍之形態與溫度亦有關係，據 Miller 氏研究，如始終處於 70°F 下者，能繼續營養生長 (Vegetative growth)，至第二年可高達 7 呎，外觀與正常生長者完全不同。Walster 氏亦謂大麥之生長於 20°C 下者，植株高大，柔弱而散開，且不能開花。醋酸細菌 (*B. pasteurianum*) 之培養於常溫 (30—35°C) 下者，成短桿形而連成鏈狀，但如生長於 40°C 時，則細胞變成細長之線形，大於原長達 100—150 倍云。

2. 光

光與植物生長之關係頗為玄妙。植物生長必須養分，光為光合作用之主要因子，自與生長具密切之關係，但同時對生長却具有抑制之作用。

光對植物生長似非必需，實際上各種植物均能在黑暗中生長，而某種植物如細菌及多種黴菌，更能在絕對黑暗中完成其正常生活。但高等植物之在黑暗中者，尤其綠色部分，形態上常呈顯著之差異，莖細長柔弱，葉細小如鱗片，缺少綠色，此種現象，特稱黃化 (Etiolation)。黃化植物生長特速，但因不能製造養分，故當貯藏物質用罄後，即停止生長。

吾人知多數植物在夜間生長較盛；森林中之樹葉，其生長於有蔭蔽之處者常較大；仙人掌之生長於陽光中者每較生長於蔭處者小而硬。凡此均證明光照較弱之處生長較盛。故在園藝上有所謂半蔭法 (Half shade system) 者，即用稀薄之布 (Cheesecloth) 將作物遮蔽以減去一部之陽光，可使萵苣、花椰菜等蔬菜作物柔嫩多汁而有適度之香味，品質可大為增進。我國栽培之薑及日本之玉露茶亦用棚架遮蔭，以改進品質。歐美栽植菸草每行半蔭法以減弱光線 20—40%，如此可獲品質較高之產品，葉大可信於常產者，而組織亦較細緻。

據 Brotherton 及 Bartless 二氏之研究，細胞分裂在黑暗中進行較盛，故在有光處之生長大多為細胞之增大而非細胞數之增多。同時光能使氣孔開張，故有助於蒸散而減低膨壓，似亦不利於生長。強光具有化學作用，尤其波長較短之藍色一端作用更著，光之殺菌能力即由於此。強光並能阻止某種酵素之作用，對糖化酵素

之作用尤為顯著，故養料雖於日間造成，而轉移及生長主要在於夜間，即以此也。

據最近研究，光對於植物生長之影響由於內分泌之作用。據 Maximov 氏稱，黃化植物如每日用弱光照射 5—10 分鐘，雖未能改善呼吸作用，且葉綠素形成極少，故亦未能促進同化作用，但已能使其發育成一正常形態。據氏之解釋，以為光能使植物體內形成某種類似內分泌之物質，可以改變植物莖、葉生長之特性，故紫色光及紫外線之作用最大，而紅光部分雖能增進同化及呼吸作用，但對改正植物形態之功用則反小也。近且證明光能阻止生長素之下降。

植物幼苗對於光之感應亦甚有興味，當其出土後一見光線，生長即受抑制，且此種影響能同時傳達於土中其他部分。可見在光之影響下，顯然在其先端產生某種抑制生長之刺激素 (Growth-inhibiting stimulus)，由其轉移而影響於地下部分。學者有以為此種刺激素為一種抑制生長之內分泌，但亦有以為光之作用在阻止生長促進物質之形成。

短波長之藍紫色光雖有抑制生長之作用，但據 Shirley 氏研究，無此植物不能得正常之生長。且光為高等植物生活能力之源，同化生成之有機養料即由光所促成，故間接實有助於植物之生長。吾人常見生長於良好光照處之植物，其發育每較生於陰暗處者為佳，即為明證。惟各種植物所需光之強度略有不同，故有陽性植物與陰性植物之別(參閱 83 頁)。

偏極化光(Polarized light)似有利於植物之生長，此已為 Macht 氏及其他學者所證明。氏發現 *Lupinus albus* 之種子，如置於偏極化光下，則較諸置於普通光下者發芽速而幼苗生長強盛。據某數學者之解釋，以為此乃由於能影響光合作用之故，Macht 氏並發現對於加水分解作用亦有利，則偏極化光似能促進植物之代謝作用，是以能有利於植物之生長。月光中大部為偏極化光，故學者以為許多植物在月光下能促進生長者即由此故。

使植物發育至某一程度常需一定量之光單位(Light unit)，此依植物種類不同而異。在某一限度內，如光為限制因子而二氧化碳供量充足時，光之強弱似無關重要；弱光照射較長時間，與強光照射較短時間，其結果同。Bailey 氏且謂黑暗對植物之生育似非必需，氏利用人造光(Artificial light)於夜間加長光照時間，謂可使萵苣提早二星期成熟。白熱光(Incandescent light)較水銀蒸氣光(Mercury

vapor light) 爲優，因其含紅光較多也。但其後據 Garner 及 Allard 二氏之精密研究，各種植物所需之光單位必須在適當之光暗交替下，始能促其發育至某一程度，如將此交替情形變更，則其開花及生殖亦隨之而起變化，故調節光照即可控制植物之生殖及營養生長。氏等更指出日長 (Length of day) 對於生長之效果並非單純之能力 (Energy) 問題，二短期光照之效果並不能與一長期者相同。據氏等試驗，將光照時間縮短至 12 小時以下能減弱生長，而以每分鐘光暗交替一次者生長最差，幾與長期黑暗相似，植物呈黃萎 (Chlorotic)；但光暗更替之時間減爲 15 秒者，生長增進，而更短至 5 秒者則幾與繼續光照相同。

光對於植物形態之影響亦甚爲顯著。在苔蘚植物 (Bryophytes) 及蕨類植物 (Pteriophytes) 中，光對其早期發育任重要作用。木賊 (Equisetum) 孢子 (Spore) 之第一橫膜 (Cross wall) 必與射入光成直角；地錢 (Marchantia) 孢芽 (Gemmae) 之假根 (Rhizoids) 常生於日陰一側；在蕨類之原葉體 (Prothalia) 其性器官生於腹面，亦受光之作用所致。在高等植物中光對葉之構造具有極大關係。生於強光處之植物，其葉之柵欄細胞 (Palisade cells) 有數層，但生於蔭處者僅一層。鳶尾 (Iris) 之直生葉 (Erect leaf) 兩面受光相等，故二側均有柵欄組織。風鈴草 (Campanula rotundifolia) 下部之葉受蔭蔽，呈心臟形而具長柄，其上部之葉則受光，呈長形而柄甚短；但如將此具有二種葉形之植物移至光線暗淡處，則在莖上部之芽，原當產生生長形葉者，亦能發生長柄心臟形之新葉。高山上植物大多短小，即以高處富於紫外線之故；據 Bonnier 氏研究，普通生長於山谷之蒲公英或 *Betonica* 如移至高山後，即能表現高山植物之特徵，主要即受光之作用也。

據最近學者研究，以爲光對植物生長之關係主要乃由於其影響於植物生長素 (Auxin) 之故。Galston 及 Hand 二氏 (1949) 歸納各學者研究結果如下：

A. 光對於植物體中生長素分佈之影響：(1) 光能增加生長素之合成；(2) 一側光照使生長素流向陰暗方面，而使發生向光彎曲；(3) 強光能使生長素不活動而致生長減弱；(4) 光能影響於游離態 (Free) 與結合態 (Bound) 生長素間之平衡；(5) 光能減少某種呆化吲哚乙酸 (一種生長素) 之酵素之產生，或減弱其活動性。此點能增加生長光中植物之生長素含量，似與 (1) 有連帶關係。

B. 光能使細胞對生長素之反應起變化：(1) 光能使細胞膜各層中之電性改

變而減少其張力；(2)光能減少生長素以外之生長必需物質之活動性，因而使生長素之作用亦以減弱；(3)光能促成某種反生長素((Anti-auxin)或生長抑制素。

在上列各種作用中，有彼此互相衝突者，故使光對生長之影響更為複雜。

3. 水分

水分對於植物之重要前已言之。植物體中各種化學變化無不直接間接與水具有重大關係，而以生長需水最多。細胞之分裂固需原形質含有充足之水分，而當其延長時尤須吸收多量之水以維持其膨壓。

水分對於植物生長之重要可於種子發芽時見之。氣乾種子之含水量10—12%者，能維持多年而並不發芽，但當一經浸水後，如其他環境適合，即行發芽而生長。

根據植物需水之多寡，可將植物分為三大類，即水生植物 (Hydrophytes)、中生植物 (Mesophytes) 及旱生植物 (Xerophytes) 是也。水生植物如蓮及藻類等，均須有大量水分以供其生長。中生植物需水量中等，一般植物多屬之。旱生植物能在水分稀少處生長，如仙人掌類、絲蘭 (Yucca) 及其他沙漠植物均是。後者常具有特殊之保水構造。在中生植物中，實際尚包含所謂變生植物 (Tropophytes)，即在春夏多水時似水生植物，而在秋冬乾旱時則成旱生植物。此外更有所謂生理旱生植物 (Physiological xerophytes) 者，亦稱鹽生植物 (Halophytes)，多生於鹽沼 (Salt marsh) 或鹼土 (Alkali soil) 中，雖生長處所水分充足，但因含鹽過濃，不易吸收，故常呈與旱生植物相似之形態。

Walter 氏曾研究空氣中水分飽和程度對於植物生長之關係。氏謂下等植物之細胞裸露而無保護，故對水分之關係尤大，多數微菌在相對濕度 98% 時生長已受妨礙，當至 95% 生長即完全停止，僅抵抗力最大者能在 90% 或 85% 時仍繼續生長。在高等植物中，根之生長點並無掩護物，故僅在土中含有充足水分時始能生長，此時其周圍空氣中實為水蒸氣所飽和；如土壤較乾時，大多植物之根不能生長，僅數種沙漠植物之根具有保護組織者方能穿入乾土中。至於植物之地上部分大多生於較乾燥之空氣中，在中午時濕度常僅 40—50%，有時更低，此等器官之生長，乃因其生長點為許多幼葉所包被，而其下之延長部分則有表皮被覆，可阻止水分之蒸散，葉面亦同具表皮，故在生活細胞隣近之細胞間隙中，濕度仍常在 98—99% 間也。

細胞液濃度增加時，則原形質中水分減少，故能影響生長，此於樹枝之生長中甚為明顯。當春季時，根部吸收大量水分，而此時之蒸發極少，故細胞液之濃度低，新枝之生長甚盛；但當葉面積增加後，蒸散之水分多於吸收者，於是細胞液濃度增高，生長便形減弱，繼即停止。

在一年生之禾穀類中，如小麥、大麥、黑麥、燕麥等，其分裂組織在莖之各節基部，故必須待各節間、花序(Inflorescence)全部形成後，始行伸長，是為抽穗。在此期間，植物所需之水量最大，而對缺水之感應亦最靈敏。據田間觀察，如在抽穗期直前雨量不足，穀實之產量即大為減少。

對於生長最適之條件為在發育期間土中及空氣中之水量均極充足，故一般在溫暖潮濕之熱帶地方生長最為強盛而迅速。

在乾燥區域(Arid regions)行灌溉(Irrigation)對植物生長影響甚大，灌溉作物遠較不灌溉者為高，而葉面積亦大，故能增加產量。據 Maximov 氏稱，植物細胞液之滲透壓於灌溉後即顯著降低。

植物在結果期間驟得多量水分時，每因吸收水分過多而破裂，致不能出售。水在授粉(Pollination)期間對許多植物有害，因花粉粒富含糖分，故吸水力甚大，致吸水過多而破裂，失其授粉能力。果樹常因此而致受甚大之損失。

水分對於植物之形態，亦具甚大之關係。兩棲植物(Amphibious plants)如 *Proserpinaca*，一部生於水中而一部生空氣中，其生於水中之葉細裂，而生於空氣中者則扁平而不分裂。氣生葉之長度隨水位之高低而變易，節間之長度亦以水中者較長。*Sempervivum* 之生長於乾燥空氣中者，莖縮短而成葉簇(Rosette)，葉多汁；但生長於潮濕空氣而多給水分時，則莖伸長而葉亦近正常。大爪草(*Spergula arvensis*)生長濕處者無毛，而生於乾處者則有毛。又如蘋果之生於乾燥地方者果實較扁而組織堅硬，生於濕潤處者則圓而柔軟。

4. 創傷

早在十九世紀，Darwin 氏已注意及根之受傷者，尖端微向健全一側彎曲，當時以為植物有意避免傷害之故。實則似因受微傷後，能促進呼吸及刺激活動，故受傷處生長較盛，以致彎曲。但如受傷過重，則傷處生長反受阻，故根向受傷一側彎曲矣。

植物之受蟲害者，每形成特殊之蟲癭 (Insect gall)，即因該處受傷後細胞分裂特盛所致，如五倍子即為著例。其因菌類之侵害而成者為菌癭 (Bacterial gall)，如豆科植物之根瘤即是。蔬菜中茭白之食用部分，亦係受一種黑穗病菌 (*Ustilago esculenta*) 之寄生而使組織特別肥大而成。另有受菌類之傷害而形成所謂天狗巢病 (Witches' brooms) 者。

植物受傷後之生長情形在種系發生史 (Phylogeny) 上甚有興趣，蓋創傷能使其發生返祖現象 (Atavism)，故可以藉此測知其祖先之形態也。例如一種黃鸚菜 (*Crepis biennis*) 受蟲 (Mite) 之侵害後，其原來之頭狀花序 (Head) 變成繖形花序 (Umbel)；一種女婁菜 (*Melandryum album*) 原為雌雄異株 (Dioecius)，但受黑穗病菌 (*Ustilago*) 之傷害後能產生完全花 (Perfect flower)；樅 (*Abies*) 受傷後能產生樹脂管 (Resin canal)。凡此種種均屬回返其祖先形態者。

5. 電

近數十年來，研究電 (Electricity) 對於植物生長及產量之影響者頗多。Blackman、Legg 及 Gregory 三氏曾將大麥幼苗之芽鞘 (Coleoptile) 置於一具陽電荷 10,000 volts 之尖端下 2 釐處，使其放電而發生 0.5×10^{-10} amp. 之電流 (Current) 而經過此芽鞘，如此處理 1—3 小時，結果發現在第一小時內，生長率可較正常時增加 4%，如繼續放電時，生長仍能隨之增進，至第三小時末，生長率可增至 5%。當電流停止後，能發生明顯之後作用 (After-effect)，故生長率能繼續增加，至少達 4 小時之久。此種後作用之效力且較直接作用 (Direct effect) 為大，當至第 5 小時時，生長率增至 12.6%。在開始放電後第五小時之後作用，以處理 1 小時者為最大。氏等又使尖端具陰電荷而試驗，電流強度同前，結果見在第一小時內生長率亦能增進，但至其後二小時內則反見減弱，故至第三小時末，其生長率已與不處理者相近似。至其後作用亦不如陽電荷之明顯。氏等之試驗結果曾經 Gregory 及 Batten 二氏用統計方法計算，證明差異顯著 (Significant)。

Jorgensen、Priestley、Stites 諸氏曾將電利用於田間作物，而 Blackman 氏之試驗更為精密。氏用春播燕麥、大麥、及冬小麥與車軸草 (Clover) 為材料，在其上 7 呎處張以三條絕緣 (Insulated) 之鐵線，使其具 40,000—80,000 volts 之電壓，而每英畝放出之電為 0.5—1.0 milliamp.，每天清晨及午後各放電一次，每次 3 小

時。結果在燕麥及大麥之 18 個試驗中，14 個曾得優良結果，增產達 10—50%，4 個則反減少產量，但均不超過 10%。惟對於小麥及車軸草之作用不顯著。氏同時用盆栽幼嫩穀類作物作試驗，使上懸之鐵線可調節其高下，而使電流之強度隨以變化，結果謂植物對於極弱之電流均能感應，當電流僅 1×10^{-10} amp. 時，乾燥量即有增加，而其最適之強度則為 1×10^{-8} amp. 云。

Musso 氏曾於地面 50—150 厘米處張鐵絲網而通以電流，在其下栽植燕麥、蘿蔔、菠菜、萵苣、蠶豆等，結果均得增收之效；菠菜增收可達 25—50%，而萵苣則達 100%。

日人澁澤氏曾以高壓交流、高壓直流及高周波作試驗。結果高壓交流使蕎麥增收 8.03—9.8%；高壓直流使菸草增收 20%，但對蕎麥無效；高周波對蕎麥在十餘回實驗中，最後增收 12.55%。惟玉蜀黍對三種處理均無大影響。安田貞雄氏謂：梅、白楊、桃、楓、連翹、銀杏、瑞木等植物之冬芽均能由放電以促其發芽。

最近意大利 Riccioni 氏用二或二以上具有不同電力之電場同時迅速作用於種子胚胎所含之無數電荷上，使其原有之平衡發生變化而得一更適合之新平衡，並增加其能量。據試驗結果，凡受處理之小麥，抽穗數較多而每穗子實數亦多，故產量較高。氏之處理分為 R10、R21、L16 等數種，茲示 1938 年在意大利各地試驗結果於下：

試驗地	小麥品種	每公頃平均產量(公擔)		
		對照	R10	R21
Littoria	Nontano	20.39	26.30	—
Perugia	Frassineto	15.40	20.79	30.20
Parma	Damiano	18.70	25.50	25.10
Cremona	Damiano	41.22	43.85	43.95

以上各學者試驗結果，均證明電似能刺激生長，常能收增產之效。但 Hendrick 氏經 4 年之實驗，結果並未見效，Briggs、Campbell、Heald、Flint 諸氏經 8 年試驗，亦未能證實電對增產之功效，蓋其差異均在試驗機誤 (Experimental error) 之限度內也。

關於用電處理之適當方法究當如何，目下所知尚感不足，故其對於植物生長及產量是否有確實之影響，尚有待於今後之繼續研究也。

至於電流之能增產者究起若何作用亦尙未明。Blackman 氏曾報告處理植物有時較對照者具有較深之綠色。Miller 氏則稱電之作用當爲刺激，因其增加之能量僅及得自太陽者千分之一而已。

6. 化學物質

植物之生長實爲各種物理作用與化學作用之綜合表現，則化學物質之能影響於生長自不待言。各種重要元素及鹽類對於生長之關係已詳見前述(參閱 47—52 頁)，栽培學上之施肥即爲補充重要物質以助植物之生長者。茲更述其他化學物質對於生長之影響。

A. 氧 氧爲植物營養上所必需，且爲正常呼吸所不可或缺者，故其對於植物生長自具有極大之關係。Jaccard 氏曾注意氧氣壓力(Oxygen pressure)較正常爲大或小時，能刺激生長，但變化過大或爲時過久時則反減弱生長。植物之形態亦常受氧之影響，尤於下等之隱花植物(Cryptogams)中更爲顯著。普通之白黴菌(Mucor)之菌絲(Hyphae)在氧氣不足時斷裂成酵母菌似之短細胞，特稱之爲白黴酵母(Mucor-yeasts)。

B. 酸度 酸度對於植物生長亦有關係，然此依植物種類而不同，Powers 氏曾報告：紫苜蓿(Alfalfa)之最適酸度爲 pH5.6—6.0，一種大巢菜(Hungarian vetch)爲 pH5.3，薄荷(Mint)爲 pH6.0，愛爾賽車軸草(Alsike clover)爲 pH 5.5—6.0，均適於微酸性者。在吾人常見之作物中，耐酸力最強者(即需要酸性土壤者)有水稻、陸稻、燕麥、草蓐等；耐酸力次強者有玉蜀黍、粟、黑麥、蕎麥、胡蘿蔔、蘿蔔、花生、大豆、豌豆、豇豆、蘊豆、西瓜、胡瓜、南瓜、番茄、芋、甘藷及馬鈴薯等；耐酸力中等者有大麥、小麥、油菜、白菜、蠶豆等；耐酸力較弱者(即在酸性土壤中生長不良者)有茄子、番椒、裸大麥等；耐酸力較弱者(即需要鹼性土者)有紫雲英、苜蓿、甘藍、花椰菜、甜菜、菠菜、芹菜、韭等。

C. 毒素及麻醉劑 各種毒素及麻醉劑能阻止植物之生長，甚者致死，此類物質，如重金屬銅、鉛、銀、汞等之鹽類以及有機物中如醚、氯仿、甲苯等均是。生物產生之某種代謝作用產生物亦常有毒，主要爲有機酸及生物鹼。然此類物質當其爲量極微時，不但不阻止生長，且更有促進生長之效。據 Maximov 氏稱：如以 100,000 研水中含有此類物質 1 克分子作爲一單位，則石炭酸(Phenol)濃度至

100—200 單位時能阻止水液培養中植物之生長，但在 4—8 單位時則有刺激功用；具有微毒之乙醇，在 25—75 單位時刺激生長，但至 2,700—7,500 單位時則阻止生長；常作種子消毒用之汞劑亦同樣具有刺激作用云。故氏以爲一般所謂毒物者，其作用與普通之無機鹽相差無幾，其毒性在於量而不在於質；濃度高時固有害，但量少時反能刺激生長也。僅濃度極低亦能阻止生長之物質方可視爲真正毒素。

據 Maximov 氏稱，毒素之作用常隨植物生長處培養基 (Medium) 之不同而異。許多毒素之毒性在細砂培養時每較水液培養時爲小，而在土壤中時則其忍受力可大於水液中者達數百倍，據氏之解釋，以爲此乃因砂粒及土粒之吸着力 (Absorptive capacity) 所致，而以黏土 (Clay) 部分吸着力尤強；毒素被吸着於粒子之表面，故能減少其爲害之能力。

D. 氣體 許多氣體 (Gases) 對植物生長能發生有害影響，而以煤氣 (Illuminating gas) 及其主要成分之乙烯 (Ethylene) 及乙炔 (acetylene) 更甚。

在 1908 年，Crocker 及 Knight 二氏發現香石竹 (Carnation) 之花對於微量之煤氣感應甚敏。當其濃度佔空氣 1/40,000 時能殺死其幼芽，並阻止已現花瓣者繼續開放；濃度爲 1/80,000 時，置於此空氣中 12 小時能使已開之花重行閉合。因乙烯氣在 1/1,000,000 時阻止花芽之開放，1/2,000,000 時可使已開之花於 12 小時後閉合，故氏等以爲煤氣之毒性即由於其含有乙烯之故。其後二氏發現菸草之煙濃度在 1,000ppm 時，能減弱甜豌豆 (Sweet pea) 之生長，至 500ppm 時則能完全阻止其生長，氏等謂此乃煙中含有乙烯之故。

在煉鑛工廠中所放出之煙中，常含有二氧化硫 (SO₂)，此對於植物極有害，據 Hedgecock 氏研究，雖遠達 50 英里尚能受害。Wieler 氏謂此種煙害乃由於亞硫酸將土中鈣質奪去所致，故施用石灰可去除此害，但據鈴木氏實驗則未見盡然。

E. 種子用化學物質刺激後對於生長之影響 據最近 Popoff 氏之研究，以爲當植物種子發芽時予以刺激，即可促進其後之生育，不必在其生育期間繼續予以刺激。氏用 3% 之氯化鎂、硫酸鎂、硫酸錳、硝酸錳、與上列各鹽之混合物，以及各種有機物，將種子浸於此種溶液中數小時，而後如常播種。植物種子之經過處理者，生長大爲促進，植株增大，產量亦能常隨之大增。氏於 1920 年用 3% (有時用 1—2%) 之 MgCl₂、MgCl₂ + MgSO₄、MgSO₄ + MnSO₄ 及 MgCl₂ + Mn(NO₃)₂ 溶

液浸玉蜀黍 4 小時，小麥 6—8 小時，大麥 8 小時，黑麥 5—7 小時，燕麥 10 小時，粟 8 小時，大麻 2 小時，及芥子、穀等，浸後即播之。結果處理者生育較爲強健。處理之效果顯現於 2—4 週後；生長初期與標準區相似，但後即超過之，在場圃試驗時差異更爲顯著。由處理種子所生之植株呈濃綠色，莖大，根尤發達，生育佳良，結實亦早，如處理之玉蜀黍及粟，當其種子完熟時，標準者尚在乳熟期也。處理株所生種子較重大，細胞亦大。據 Popoff 氏之意，以爲鎂及錳之游子與氧具有強大之親和力，成爲供給氧氣於生活分子之媒介或傳遞者，故能促進氧化作用；同時因蛋白質分解所生之毒物，亦由氧化而去除，植物生長之得以促進，卽以此也。氏又將穀及大小麥等種子浸於 0.1—0.5 % 之單甯液中 48—96 小時，結果亦能促進生育，尤以稻所得之成績最佳。小麥種子經鎂鹽處理後，復用醚之蒸氣處理 30 分鐘，生育甚爲良好。據氏各種實驗中，大多均具優良效果，有時增產可達 50—100% 云。

其後 Gleisberg 氏以六種蘿蔔種子浸於 15% $MgCl_2$ 及 $MgSO_4$ 中 2—3 小時，謂收量顯然增多。不處理者收量爲 62 克餘，而處理之六品種平均收量爲 226 克餘。Linsbauer 氏謂浸於 0.3% 之 Uspulun 溶液中 2 小時之赤蕪菁可增收 17%，馬鈴薯增收 47.4%；豌豆浸 1 小時者增收 66%。

Popoff 氏之實驗對農學家頗感興趣，以其勞費小而收效大也，然據許多學者之試驗，大多未能證實其確實功效，尤以在田間爲然，故日後能否見諸實用，尙有待於繼續研究也。

最近有人曾用秋水仙素 (Colchicine) 處理種子以誘致多元體植物 (Polyploid plant) 者。此種植物形狀變大，組織脆弱，如所用之酒精溶液濃度不高時，則有促進生長之作用，發芽速而生長佳。

F. 施刺激物於土壤之效果 關於施刺激物於土壤中以求增產之方法，研究者頗多。Popoff 氏曾施用鎂鹽及錳鹽於小麥、大麥、黑麥、玉蜀黍、黍、飼料蘿蔔、草棉等而獲得增收之效果。Gleisberg 氏亦曾有蘿蔔施用硫酸鎂、氯化鎂而增加收量之記載。內山氏謂茶園中除普通肥料外，每一町步 (約 99 公畝) 用 37.5 公斤硫酸錳分三回施予，則葉之收量可增加 29%；同面積之蕎麥加施硫酸錳 20 公斤作爲基肥，子實收量可增 10%，作爲追肥時可增 17%；同量之硫酸錳施於蘿蔔時，根增收 35%，葉增收 24%。施用錳鹽之效果雖因土質、肥料及植物種類而異，但適當施

予顯可增加收量。

施消毒劑於土壤中，數週後栽植作物，生育上便有顯著之效果。據內山氏稱，施二硫化碳(CS_2)於土中，稍稍壓迫，注水防其揮發，經四週後，播種茶子或栽植桑苗，至秋季測定幼苗之重量，則茶可增加 100%，桑增加 27%。竹內氏報告，1 平方呎施用 400 克之二硫化碳，30 日後可播種稻，則全收量可增加 40.47%，子實增收 30.93%。施用蟻醛或用高溫消毒亦有促進生育之效。據 Molisch 氏之意，以為此與土中微生物有關，消毒後能抑制有害微生物之繁殖，並將其屍體供作植物之養料；同時可促有益細菌之發育，增加土中之養分，故似為間接作用。惟對根部具有刺激作用，亦未可知。

Nobbe 氏謂除二硫化碳外，施用醚、氯仿、苯及過氧化氫等於土中，亦能旺盛植物之生育，促進根瘤菌之發育。氏以盆栽植物為試驗，於施用數週後播種燕麥，則各物處理後均能增收，醚增收 31%，氯仿 42%，苯 56%，二硫化碳 58%。

Loew 氏用漂白粉於土壤殺菌，結果謂可刺激作物之生育而增加收量。氏於每平方呎施用 200 克，二個月後種植 *Brassica esculenta*、萵菜及馬鈴薯等，結果均見增收，有如下表：

作物種類	標準區收量	漂白粉區收量
Brassica (6 平方呎收量)	10.4 公斤	13.6 公斤
萵菜 (6 平方呎收量)	33.0	54.8
馬鈴薯 (9 平方呎收量)	13.9	23.2
馬鈴薯 (9 平方呎收量)	12.1	21.3

7. 物理刺激

各種物理刺激對於植物生長之影響亦甚大，主要者除溫度、光線與電外，尚有下列數項：

A. 機械刺激 壓力(Pressure)能妨礙植物之生長。將豆之根部納於石膏模型中約一月，則不但增大全被阻止，且能於根尖 2 耗以內生成螺旋紋及孔紋導管(Spiral and pitted vessels)，此等導管在正常情形下必須在根尖 3 耗以上始能生成也。若將 2 耗處作橫切面察之，則見其與正常生長者 30 耗處之構造相同。

接觸刺激亦能影響某種器官發生之地位，攀緣植物(Climbing plants)之根及卷鬚(Tendrils)之着生常隨其與支持物(Support)接觸之地位而轉移，而兔絲子

(*Cuscuta*)之吸根(*Haustoria*)必待與寄主接觸後始行發生，均著例也。

張力(Tension)最初能妨礙生長，但最多不過一天，即轉成促進生長；輕微之張力可增進生長20%。張力並能使形態上發生變化，通常使導管產生螺旋形之增厚，並增加器官之強度，此種變化對其生存無疑具有極大之價值也。

B. 空氣 氣壓之變化亦能影響植物之生育。據 Jaccard 氏實驗，將氣壓提高或降低時可以促進植物生長之速度。

空氣活動時所生之風亦與植物有關。和風，輕風能助植物之蒸散，加速空氣之流通，故有利於植物之生長；但強風則每使植物傷害，而影響其生育，故一般受強風處之樹木常較不受風處者矮小。強風並能影響於植物之形態，例如生長於山頂或海濱等常受強風處之樹木，常呈屈曲，如風之方向有定，則樹向一方歪曲，海岸松林常向陸地傾斜，即以此也。至其內部亦常呈偏心生長之現象。

C. 放射性物質 物質之具放射性(Radiation)者每能刺激植物之生長。Stoklasa 氏謂鐳(Radium)能促進植物之生長及代謝作用。氏將豌豆、蠶豆之種子浸於鐳之礦水中，見發芽力顯著增加，又在胡瓜、薄荷及菸草之生育期中，用 β 及 γ 線向葉上放射，結果產量能顯著增加，有如下表(10株收量，單位克)：

處 理	胡 瓜	薄 荷	菸 草
標 準	689	396	316
經鐳放射	1243	527	684

惟對富於鉀質之製糖蘿蔔，則鐳反能抑制其生長，此或因富鉀部分對鐳特別敏感之故。據 Slose 氏稱，鐳之 γ 線能造成蟻醛，癌細胞經鐳照射而死亡，似因其含有許多碳水化合物，受 γ 線之照射而變成蟻醛，致將細胞殺死。如此，則製糖蘿蔔對蟻抵抗力極弱，或因其含有糖類之故。

鐳之放射且能引起植物內部生理上之變化，故能誘致突變(Mutation)。Cager 氏曾使某種待宵草突變而成功。

D. X 光 據 Williams 氏稱，X 光能使植物細胞質之流動加速，在某種程度內，X 光愈強，流動愈速，終於收縮凝固。小室氏謂 X 光對於一般種子之發芽與生育有害，惟對豌豆及稻之氣乾種子則能促進發芽。Kornicke 氏謂 X 光對小麥及燕麥種子無影響，但對蠶豆稍能刺激其發芽。Shull 氏等使 X 光通過鋁板而處理小

麥、玉蜀黍、燕麥等種子，謂可刺激生長，使株長、分蘖、莖粗等增大。惟亦有試驗結果反有害者。要之，X 光對於植物生長之影響亦依其強度、環境及植物之種類而有不同，在某種情形下能刺激生長，但在另一場合下則或阻害其生育。

小室氏對生長中之植物組織照以 X 光。能使發生腫瘍，發達成一種病組織，與動物之癌相似。

利用 X 光亦能引起突變，近來美國已在果園中放射 X 光使發生優良之芽條變異(Bud mutation)。

E. 超短電波 Hirdebrand 氏曾用波長 1—28 厘米之超短電波(Ultra short electric wave)處理已發芽之種子 15 秒鐘，即得驚人之成績。氏以葉菜類、根菜類、蠶豆、南瓜、番茄、向日葵等為材料，經超短電波處理後播於砂質瘠土中，結果，不經處理之蘿蔔 4 週後尚未充分生育，而經處理者，則至 2 週後即已達可食程度；經處理之向日葵 6 週後已達完全生長，而不處理者，則尚不及前者之半。可見發芽種子經超短電波之處理後，約可縮短植物之生長日數達一半之多。Messadrol 及 Wareton 二氏用長 2—3 厘米之超短電波處理蠶豆、豌豆、玉蜀黍、草棉等種子，成績亦極良好。氏等並發現糖化酵素之活動力亦受超短電波之刺激而得促進。笹田及原二氏用洋葱之鱗莖在 3.6 厘米之電波中曝露 5、15、30 分鐘後置於溫室內，見其芽顯因處理而促進。

8. 植物間之相互關係

一種植物能對其周圍之同種或異類植物之生長發生影響，早為已知之事實。此種影響，有時由於養料之競爭，然主要乃由於此植物能產生一種化合物，對於其他植物有抑制作用或毒性作用之故，此早為 Pickering 及 Bedford 等氏所發現。Schreiner 氏等曾在土中分離得某種有毒物質，認為乃由植物所生。其後 Davis 氏曾注意黑胡桃(Black walnut)對他種植物有害，而於其根及殼(Shull)中提出一種 Juglone，證實其對於紫苜蓿及番茄有毒。最近據 Proebsting 及 Gilmore 二氏(1940)之研究，謂桃園中重植桃樹不能正常生長，並非由於養料之不足或疾病之故，而係由於有毒物質。氏等證實將桃樹之根及其酒精抽出液加入水中時，能阻止桃樹幼苗之生長。Benedict 氏(1941)謂乾燥之匈牙利燕麥草(Brome grass)根對細砂培養中之同一植物有阻止生長之作用，故氏謂原來生長甚茂之匈牙利燕麥

草，數年後驟形衰弱者，即因其根中含有某種阻止生長物質之故。Myers 及 Anderson 二氏(1942)謂加入硫酸銨 (Ammonium sulphate) 僅能部分克服此種影響。Bonner、Galston 二氏(1944)及 Bonner 氏(1946)發現水或培養液與生長中 Guayule plants 之根相接觸者，對於 Guayule 幼苗之生長有害，在此種有毒溶液中曾分離得反苯丙烯酸(Transcinnamic acid)之結晶體，當其濃度為每研中含 30 毫克時能使生長抑制 50%。Bode 氏(1939)及 Funke 氏(1943)指出洋艾(Artemisia Absinthium)對於生長於其附近之 18 種植物有害；相距在 100 厘米以內時受害甚烈，甚有死者。氏等以為其毒作用乃由於一種生物鹼名 Absinthin 者所致，此種物質乃其腺狀毛(Glandular hairs)所分泌，為雨水沖至附近植物上而為害。在沙漠地帶，灌木(Shrubs)附近常有許多一年生植物圍生周圍，然 Encelia farinosa 之周圍植物較少，Gray 及 Bonner 二氏(1949)乃加研究，證明亦由於含有毒物所致。在氏等實驗中，發現其葉能阻止番茄等植物之生長，其水或醚之抽出液對番茄亦有害，甚或致死。其乾葉不論懸於樹上或落於地面，仍能保持其毒性達數月之久。故氏等謂雨水助此種毒素之散布而阻止其周圍植物之發芽與生長。

然植物彼此間亦有互相助益者，豆科植物與根瘤菌之共生狀態即為一例。又如豆科植物能分泌某種含氮物質，能供其鄰近植物之利用，前亦已有提及(參閱 96 頁)，據 Virlian 氏等之研究，此種含氮分泌物主要為氨基酸，惟其分泌情形則隨植物及細菌之種類、根瘤之數目以及其他種種因子而異。又據 Lipman 氏研究，證明此種物質可於分泌時立即被非豆科植物所吸收，故有利於後者之生長，而於瘠土中功效尤著。其後 Papadakis 氏即根據此點而創小麥與豆科植物混作法，據氏 1938 年之試驗結果，小麥收量單作者為 1380 公斤，混作者 1365 公斤，二者相近，惟後者可增收豆實 455 公斤。氏於次年在二種處理之跡地上栽植小麥，則見前作亦為小麥者兩年產量共為 2297 公斤，而前作為小麥與扁豆混作者，則小麥之兩年產量達 2662 公斤及扁豆 455 公斤。氏又於同年在七處同時舉行試驗，結果小麥在混作中之產量雖均較單作時為低，但混作之總產量則均高於單作者；土壤愈瘠，此種差異亦愈著。故氏謂在瘠薄土壤中，以其採用穀類單作或穀類與一年生豆科輪作，不如以穀類與一年生豆科混作之為愈；如能選擇適當之豆類，則二種作物可同播同收，工作亦頗方便。惟欲得優良之結果，則對作物種類之選擇以及二者混合之

比例必須詳加研究確定，方能有成。

五、內分泌與生長之關係

內分泌(Hormone)一名，為1905年動物生理學家Starling氏所創用，乃指一類由特殊腺體(Special gland)所產生之物質，由淋巴液(Lymph)或血液(Blood)攜至其他部分，其量極微，而其作用則極大，各種生活作用幾無不受其控制者。其活動力之強與酵素相類似，然較後者為穩定，不易受熱及其他有害因子之作用而遭破壞。依上述定義，則植物中當亦有內分泌之存在，雖不似動物之得藉血液等以運輸，然其自某一器官產生而在另一部分發生作用之情形則正相似；且植物無神經系統，各部分之連繫全恃此類物質，故內分泌在植物生理上尤覺其重要也。

關於植物之內分泌，已知者有數種，然研究最詳者，則為生長內分泌(Growth hormone)，即通常所稱之生長素是也。

I. 生長素

1. 生長素之發現

Sachs氏在1882年即曾憶測植物具有生長素；氏對植物極性之解釋以為乃由於某種形成莖或根物質之故。然得真正實驗之證據則為近二十年事。

關於生長素之發現，最初始於屈動性(Tropism)之研究。吾人知植物之莖葉常向光而生長，是為屈光性(Phototropism)，此種現象，在1880年Darwin氏曾加研究，並經證明此種屈動性之感應在於莖之尖端，但可傳遞至其略下部分而使之彎曲。如將先端用紙遮黑，而使其稍下部分受光，不生彎曲；但如先端之一側受光，則其稍下部分雖經遮黑，仍能彎曲，由此可見先端似有一種能力傳導至其下部，而使發生反應。禾本科植物之芽鞘(Coleoptile)，當將其尖端切去後生長即形停止，但Boysen-Jensen氏(1910)發現如將此切下之尖端重行用水或膠黏附時則仍恢復其生長能力；但如在其間隔一薄層之雲母(Mica)或錫片(Tin foil)，則即不能生長矣。故氏結論謂芽鞘之尖端分泌一種特殊物質，能促進生長，此種物質可通過水或膠質，但不能通過雲母或錫片。如將此切下之尖端置於已去頂芽鞘之一側時，則此側所得之生長促進素(Growth-promoting substance)較他側為多，故其生長較

盛而向對方發生彎曲。植物之屈光性，據 Went 氏(1926)之解釋，乃因光能阻止生長物質之下降，故尖端之生長素自背光一面下降，致使此側生長較速而彎向光強一側也。

關於植物生長內分泌之研究，至近年而益盛。荷蘭生理學家 Went 氏曾設法提取此種促進生長之物質。氏用燕麥及玉蜀黍之芽鞘(此二植物之尖端最爲活動)將其尖端切下而置於去頂之芽鞘上即可恢復其生長。蘇聯學者 Cholodny 氏發現向日葵及羽扇豆胚莖(Hypocotyl)之韌皮部中亦有此種物質之產生，如設法將已去頂端之幼苗之中心柱(Central cylinder)挖去，則生長即被阻止，但若將玉蜀黍芽鞘之尖端切下而置入此空莖中，則其莖之生長即又被促進。由此實驗，可見生長內分泌實彼此相同，故玉蜀黍芽鞘尖端所分泌之物質可以增進向日葵或羽扇豆莖部之生長，而蒲公英之頭狀花序(Head)亦能促進虞美人之花梗(Peduncle)或燕麥芽鞘之生長也。

更有進者，此種生長促進素不但產生於植物體中，且亦發現動物之分泌物中，如唾液(Saliva)即含有之。但自荷蘭化學家 Kög1 氏(1933)自人及動物尿(Urine)中提出此種植物內分泌後，對其化學性質始得作詳盡之研究，氏特名之爲生長素(Auxin)。後又自麥芽及玉蜀黍油中提出極相類之物質，亦有促進植物生長之效，因命名爲生長素 B(Auxin b)，而名前者爲生長素 A。再後氏等又在人尿中提得另一種生長素，其化學名稱應爲吲哚乙酸(Indole-3-acetic acid)，因當時在植物體中尚未發現此物，故名之爲擬生長素(Heteroauxin)，然今則已知在黴菌及高等植物中均含有此物質，且已能由人工合成矣。

由於生長素之化學性質日漸明瞭，最近學者會用人工合成各種化性類似之物質以刺激植物之生長，曾經試用者不下百餘種，其中有效者亦有一二十種，而功效最著且已能供實際利用者則有吲哚乙酸、吲哚丁酸(Indole-3-butyric acid)， α -萘乙酸(α -naphthalene-acetic acid) 2,4-D (2,4-dichlorophenoxyacetic acid)等數種。其效有時且較天然生長素爲佳，今已在園藝上廣爲應用矣。

此類人造物質，爲求別於植物自身所產者，故均稱之爲擬生長素(Heteroauxin)，或則稱之爲生長促進素(Growth-promoting substances)，然以其有時亦能妨礙生長，故改稱生長調節素(Growth-regulating substances)較爲確當。惟亦

具下列四個條件：

- a. 具有一個羧基(Carboxyl group, 即 COOH);
- b. 具有一個環構造(Ring system), 或為五碳原子環如生長素 A 及 B, 或為六碳原子環或更複雜之環, 如萘、吲哚等;
- c. 環中具有一雙鍵(Double bond);
- d. 環與羧基須有相當距離, 至少隔一原子, 直接相連者無效。

上列四點雖為生長素所必具之條件, 但並非具備此四點後即可具有植物生長素之效能, 蓋尚有其他之關係也。例如苯丙烯酸(Cinnamic acid)有二同分異性體(Isomers), 其順列者(Cis-form)效力甚大, 而反列者(Trans-form)則無效; 又如萘乙酸之 α 型者效較 β 型者為大, 但相近之萘氧乙酸(Naphthoxy-acetic acid)則 β 型之效大於 α 型。於此可知化學構造與生理效能間具有微妙之關係, 一時尚難澈底明瞭。由於生長素之研究日益進步, 新發現之生長調節素亦時有增加, 例如上述各種酸類之酯或鹽有時亦有效, 故其性質將愈見複雜矣。

因對於生長素之化學性質尚未十分明瞭, 故對其在植物體中如何產生亦多未知, 僅知其於植物尖端及幼芽幼葉中存在較多, 且與光之有無大有關係, 目下所可言者, 僅知吲哚乙酸可能由 Tryptamine 變化而來, 其過程似與酵素有關。

至於動物尿中所以含有植物生長素者, Maximov 氏以為可能由於其食用植物之故, 當其消耗大量植物油時含量尤多。惟在消化道中之細菌或亦有助於生長素之形成, 因在各種微生物中, 尤其細菌與黴菌, 已發現在其生活作用之產生物中含有類似生長素之物質也。

3. 生長素之提取及其測定

提取植物中生長素之方法已有多種。據 Went 氏試驗, 切下燕麥或玉蜀黍芽鞘之尖端約 1—2 耗長, 而後置於洋菜凝膠之薄片上約 1 小時, 則生長素即已滲入洋菜中。此法雖簡, 但不能將生長素全部提出, 因此許多學者主張用溶劑提取法(Solvent extraction), 所用溶劑有水、酒精、氯仿、醚等。例如 Kögl 氏即會利用生長素溶於醚、不溶於苯、遇鈣成可溶性鹽而遇鉛成不溶性鹽之性質, 設法提煉得 250 毫克之純淨結晶體。惟此種方法亦不能完全令人滿意, 故最近有人利用酵素分解以助生長素之提取, 然至今仍未有一完善之提取法也。

至於生長素效力之測定法普通有三種：

a. 最簡單之法，即將供試之生長素溶於水中，而後將植物一小段（普通用燕麥之芽鞘）加入，而後於相當時間後測其增加之長度。但此法較不精確，故不常用。

b. 豌豆測定法 *Pea test* 切取豌豆幼苗之莖一小段，劈成二半，而後置於含有生長素之溶液內，視其彎曲之程度而推知其濃度之高低。

c. 燕麥測定法 *Avena test* 此法為 *Went* 氏所創。法將生長素溶入洋菜中，而後切成小塊，將其貼附於已去尖端之燕麥芽鞘之一側，使其發生彎曲，凡生長素之量能使發生 10° 之彎曲者稱之為一燕麥單位 (*Oat unit*)。此法甚為精確，雖生長素之量極微，甚或少至十億分之一克，亦能明顯測知，此為普通化學測定法所不可能者，故迄今學者仍樂用之。惟此法必須有適當之環境，須在暗室內舉行，且須有適宜之溫濕度，而燕麥苗之培養亦須有一定之標準，方能準確。

據用 *Went* 氏燕麥法測定之結果，玉蜀黍芽鞘之尖端中約含有 7 燕麥單位之生長素，而純淨結晶之生長素，則效力尤強，每 1 毫克約合 5000 萬單位云。

4. 生長素對於植物生長之關係

植物生長素之作用在於引起植物之生長。雖影響植物生長之因子甚多，然如缺少生長素則其他條件即使均甚適合，亦必不能生長，故生長素可稱為控制植物生長之最主要因子。

吾人已知細胞之生長可分為三期：即形成期、延長期、與分化期是也。形成、分化二期主為內部之變化，外形上不易察知，惟有延長期能使細胞體積增大至數千百倍，故其變化最為顯著，生長素所影響者即為此延長期。雖亦有學者證明生長素亦能刺激細胞之分裂，但此僅於用量較大時始有之，似非正常現象，故生長素之主要效用當為助細胞之延伸。

關於細胞之延伸，已有許多實驗之證明，乃由於水分之吸收所致。然細胞外具有彈性甚小之細胞膜，故當其吸水至相當量後，即受細胞膜之束縛而阻其繼續吸收，因此其體積之膨大遂亦受限制。欲使細胞之體積能增大，必須使細胞液之滲透壓增高以克細胞膜之張力，或則使細胞膜之張力減小以減輕其束縛力。據學者之實驗，在細胞生長最速時其滲透壓並無顯著之增加，則細胞之生長當由於細胞膜束縛力減小，故 *Went* 氏曾謂生長素之作用即在使細胞膜變軟而易於膨大。惟對

此目下亦尚未有確實之證據，且生長素如何能使細胞膜鬆軟一點亦尚未明。

據近數十年來之研究，知細胞膜之主要部分為纖維素(Cellulose)。纖維素為一種細長之分子，在細胞膜中排列甚有規則，多數分子集成小束，更由多數小束互相堆積而成為細胞膜之骨骼，其間則填以其他物質。此種堆積之方式，各種植物不同，在生長較速之細胞中，大多成橫列，當細胞伸長時，或將其拉開，使其排列變為疏鬆，或則加入新材料。然據試驗證明，細胞生長後其乾燥量並不立即增加，則生長之效用似在使其排列變鬆而已。惟此種假說，係由推斷而得，尚未有實驗以確切證明；且生長素如何使纖維素排列變更亦非一簡單問題，因生長素對於死細胞或已被麻醉之細胞均不能發生影響，而生長素之量又極微少，似難直接與大量之纖維素起作用，故其影響似亦為間接者。

植物矮生之習性往往亦為生長素之關係。例如Bonner氏稱，穀類中有名Nana者，其莖甚短，故葉集生成葉簇(Rosette)，據學者研究，其產生之生長素雖與正常植物相同，但因其氧化酵素之活動力大於正常植物者，故其生長素迅速遭氧化而受破壞。致感生長素之不足而成矮生現象。高山植物之矮化，據Bonner氏稱，亦因生長素受紫外線之破壞所致。

植物生長素對不同之器官常有不同之反應。據稱根之尖端分泌一種物質，但非促進根之生長而為抑制其生長。然據Cholodny氏實驗，如將根尖切下而加於去頂之莖上，則能促進莖之生長；但如切下莖之尖端而加於去頭之根上時，則能阻止根之伸長，僅使其增大直徑。可見此種生長素似為同一物質，其作用之不同，不在於物質本身之性質，而在於細胞之特性。又如頂芽(Terminal bud)生長時，能分泌生長素以阻止側芽(Lateral bud)之生長，如將頂芽切除，則其下之側芽即起而代之，然如於切去頂芽後，在切口塗以生長素，則側芽仍不能生長，可見生長素有時固能阻止某部分之生長也。

生長素量之多寡亦能影響於植物生長之不同。據Swarbrick氏稱，吡啶乙酸可作發根劑或發枝劑，視其用量不同而異。將向日葵幼苗之第一節間切取一吋，再切成短片而後放於含有生長素之洋菜片上，如濃度甚低(十億分之一)，則在切片之下側生根，但濃度高時(百萬分之一)，則在上端發芽而不生根。又如普通促進細胞延長之生長素，如用量較多，則能引起細胞之反常分裂，而致發生腫脹或癭瘤，自然界

中因病蟲之侵害而生成小瘤，據稱即以此等生物促生大量生長素之故。如用量過多，則不但不能促進生育，且反破壞生理而阻止生長，近年來利用生長素以除草即以此也。如能處理適當，則可利用生長素之刺激以促植物之反常生長，而得形成癒合組織(Callus)、無子果實(Seedless fruit)或多元體植物(Polyploid plant)等。

最近經 Skoog 氏等(1942, 1944)多年研究，發現生長素之作用能受與生長素構造近似之物質所抑制，氏在菸草之組織培養(Tissue culture)中，如於培養液中加入吲哚乙酸或萘乙酸，則能阻止其芽之形成(Bud formation)，由於此種結果，可知生長素對於生長之作用，可視為整個反應系統(Reaction system)中之一份子，而其作用之結果則依其濃度而異；然並非單指其本身之濃度，而係指其與同一系統中其他份子之比例而言。據氏等最近之研究(1948)，證明菸草組織之芽的形成可用化學物質以誘致之。腺鹼(Adenine)及其衍生物為其所需之特殊物質，猶之生長素對於根之形成然。生長素含量較高時引起細胞分裂及根之形成，而腺鹼含量較高時則引起芽之形成，當二者近平衡時似利於細胞之分裂，但並無器官之形成。萘乙酸刺激生長及根之形成，但阻止芽之形成，增加磷酸鹽及蔗糖能增加芽之形成，同時對於萘乙酸之阻止器官形成之作用則能減弱之。故依氏等之實驗，植物組織生長之情形及其器官之形成，在某種限度內，似可用化學方法控制之。

據近來實驗證明，生長素亦能影響於植物之呼吸作用。

生長素在植物體中之流動常有一定之方向，均自先端向基部移動，絕無由下而上者。據 Cholodny 氏之解釋，以為此乃與其莖中之電位(Electric potentials)有關，尖端具陰電荷而基部則具陽電荷，故生長素(為一種弱酸)之陰游子必向基部陽極移動。氏之假說因下列實驗而得證明之。設將燕麥之芽鞘垂直置於二電極(Electrode)之間，而使此二極間之電位相差極大，則此芽鞘即向陽極一方彎曲，此乃因此側受陽極之感應(Induction)而具陰電荷，故生長素即流至其反對一側而促其生長，遂致彎向陽極方也。

5. 生長素之利用

關於植物生長素之研究雖為近二十年事，然其進步之速，與乎應用之廣，為植物學上所僅見，茲將各種重要利用法述於下：

A. 促進發根 生長調節素之最初應用於農業者為插條發根之促進。早在

1880年, Sachs 即謂插條之發根乃由於某種生根物質(Root-forming substance)之故,但至 1929年 Went 氏發現其能由葉柄擴散入水中,氏設法提取之,名為生根內分泌(Root-forming hormone)。其後經學者證明,此種生根內分泌即為生長素。

插枝(Cutting)為植物營養繁殖法中重要者,園藝上常應用之。然各種植物插條之發根能力因種類而有甚大之差異,如柳等極易發根,而有則甚難,甚有不能發根者。此種難發根之植物,如以生長素處理之,則可促其發根。Thimann 及 Koepfli 二氏發現吲哚乙酸能使豌豆之切枝發根。Went 氏曾用黃化無生長素之柳枝作材料,而以各種生長調節素處理之,結果如下表:

生 長 調 節 素	濃度(毫克/磅)					
	1000	300	100	30	10	3
Indole acetic acid	100	149	35	6	4	3
Indole propionic acid	40	122	68	4	6	—
Indole butyric acid	48	161	61	20	1	5
Indole valeric acid	0	28	14	6	—	—
Anthracene acetic acid	—	86	7	1	0	—
Naphthalene acetic acid	—	83	5	3	5	—
Phenyl acetic acid	1	1	3	2	—	—

(標準——水,1.7)

由此可見柳枝經生長調節素處理後,發根大多能促進,而以吲哚乙酸之效為最大,而各種濃度中則以 0.03% 為最適。其他學者之試驗,亦均證明確有促進發根之效。我國李揚漢氏將受猝倒病而腰折之南瓜幼苗,削去其受病部分,而後以吲哚乙酸浸 24 小時,乃插入潮濕土中,二日後檢而視之,見其斷面四周已滿生新根,其濃度以最高之 0.2 mg/cc 發根最多。胡敬篤氏亦曾用吲哚乙酸、吲哚丁酸、萘乙酸處理白臘、烏柏、女貞、桃、石榴、桑、白楊、膏桐等插條,結果如下表:(濃度為 mg/cc)

插條	最佳生長素及其濃度	處理時間	處理溫度	生根所需日數	生根%	平均根數	淨水插發根%	根數
白臘	NAA 5/100,000	24小時	23°C	40日	88	30	0	0
烏柏	IBA 1/10,000	24	25	48	83	17	0	0
女貞	IAA 4/10,000	24	24	46	80	11	0	0
桃	NAA 5/100,000	24	23	26	66	6	0	0
	IAA 2/10,000	24	23	26	66	12	0	0
石榴	NAA 5/100,000	24	24	36	75	25	0	0
	IBA 1/10,000	24	24	36	75	21	0	0
桑	IBA 2/100,000	24	23	21	88	—	0	0
白楊	IAA 2/10,000	24	18	14	100	—	40	—
膏桐	IAA 8/10,000	24	23	21	75	6	0	0

生長調節素何以能促進發根，尙難解答。據 Cooper 氏之意，以爲生長調節素之作用僅在使由莖葉產生之發根刺激素 (Rhizocaine) 下降較速，而非其本身能直接促進發根。氏以檸檬之枝條用吡啶乙酸處理，謂能促進發根，但如於處理後切去浸漬部分即不見有發根之刺激，如於切去後再行處理，亦不再見效，氏謂即因發根刺激素已失去之故。惟據 Zimmerman 氏報告，將番茄頂端切去後，再用擬生長素塗於切口上，則能使切口上發根，有如植物倒立然，則此種物質似有直接予該部分以發根之刺激，若依 Cooper 氏之說，則發根刺激素能向上移動矣，此又與其他學者所稱生長素僅能向下移動之說不符也。

關於促進發根之處理方法有數種：

a. 水溶液 此法最爲普通，即將生長調節素溶於水中作成溶液，乃將插枝基部浸入約 1—2 種，經過 24 小時，取出插植。溶液之濃度因所用之生長調節素及植物之種類而異，普通吡啶乙酸約爲萬分之一至五，萘乙酸至多爲萬分之一。

b. 酒精溶液 將生長調節素溶於 50% 之酒精中作成甚濃之溶液，用時將插條基部在液中一蘸，約一二秒鐘，即可取出插植，甚爲迅速便利。此液可繼續使用多次，不似水溶液之不能持久。

c. 油膏 將生長調節素溶於羊毛脂 (Lanolin) 中而後塗於切口上，通常濃度爲千分之一至百分之一。

d. 粉劑 將生長調節素混入於滑石粉 (Talc) 中使成千分之一至百分之一。應用時將插枝基部蘸此粉末，即有一部附着切口上，故當時即可插植。

e. 薰蒸 用生長調節素之蒸氣以薰蒸插條，據稱亦有效果，但不適於大規模之應用。

利用生長調節素以促進幼苗之發根亦爲可能之事。近藤及五十嵐二氏 (1941) 曾剪除稻苗根部後在 Heteroxin 及萘乙酸鉀 0.00001% 液中浸 12 小時，則發根甚佳。安田貞雄氏曾用萘乙酸鉀之稀液注於菸草苗床中，再行移植，則植傷較少。井上氏 (1941) 於番茄移植時，將根暫時浸於 0.0001% 之擬生長素液中，結果亦佳。此種研究，大有實用價值，今後恐將大有發展。

B. 產生無子果實 甚早即有人擬用人爲方法，以促成單性結實 (Parthenocarpy) 而產生無子果實，但迄未成功。第一成功者當爲 Yasuda (安田) 氏 (1934)，

氏用蘭之花粉及其抽出液施於去雄之番茄及胡瓜之花上而得結成果實。然最初使用生長調節素以促成無子果實產生者則為 Gustafson 氏 (1936)。氏用吡嗪乙酸及 α -萘乙酸混入羊毛脂中而塗於切斷之柱頭 (Stigma) 上，結果使番茄、茄子、番椒、胡瓜等產生無子果實。其後 Gardner 及 Marth 二氏 (1937) 用噴霧法 (Spraying) 處理美國冬青 (American holly) 等，亦得成功。我國黃昌賢氏於 1938—1939 年間在美國試驗，結果造成西瓜、胡瓜、番椒等，之無子果實。日人寺田及益田二氏 (1938, 1940) 以 0.1% 之擬生長素水溶液撒布於西瓜柱頭，而得 25—30% 之單性結實，淺見氏 (1941) 用 0.05% 之萘乙酸水溶液撒布於富有柿柱頭上，亦得 84% 之單性結實。

最近最奇特的應用化學物質以大規模產生無子果實者為 Overbeek 氏 (1946) 對鳳梨 (Pineapple) 之工作。氏用 α -萘乙酸及 2,4-D 於某種通常不易結實之品種，能使其在年內任何時期內均可開花結實。其法先使植株生長至有足夠之葉以維持一相當大之果實時，乃將 α -萘乙酸溶液數滴加於植株之頂端即成。氏曾發現葉面積與果實大小之關係，故調節處理之時期即可得一定大小之果實。應用此法可完全控制果實之大小及收穫期，而使在全年中不斷生產。

關於能促成單性結實之生長調節素種類甚多，Hitchcock 及 Zimmerman 二氏 (1944) 曾列示 31 種物質，謂具有各種程度之功效，但適於商業上應用者僅吡嗪乙酸、 β -naphthoxyacetic acid 及 4-chlorophenoxyacetic acid 等數種。

C. 防止落果 將生長調節素之溶液噴射於植物體上，可以阻止離層 (Abscission layer) 之生成，故可防止果實及枝葉之脫落，目下已廣被應用於防止採收期前落果 (Preharvest fruit drop)。用於此方面之物質，經試過者雖甚多，但切於實用者僅 α -萘乙酸及 2,4-D 二種，而以前者應用尤廣。Gardner 氏等 (1940) 曾用稀薄水溶液撒布於蘋果果實上，謂對防止落果功效顯著。佐藤氏 (1941) 亦曾用以防止福原甜橙之後期落果，據稱所用溶液濃度為 0.005% 者可減少落果 60%，而 0.001% 者亦可減少 40% 云。

α -萘乙酸對大部品種均有效，其效力約可維持至 21 日之久，但對某種品種則效頗小。據最近 Batjer 及 Marth 二氏 (1945) 之研究，2,4-D 之適用濃度範圍雖甚狹，但其有效期間則較 α -萘乙酸為長；某些品種對後者無效者，2,4-D 亦能見

效，且其侵入植物體及其在植物體中之運行亦較速云。

D. 防除雜草 過去已有利用藥物對於不同植物之不同作用，而以之作選擇性除草(Selective weeding)者，但此類藥物如硫酸、硫酸銅等，大多具有毒性，致未能普遍推行。直至 1940 年，乃有利用生長調節素以防除雜草者。

目下適於大規模除草用之生長調節素僅二種：一為源於英國之 **Methoxone** (2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid)，一為源於美國之 **2,4-D**。此類物質對於幼小細胞能發生作用，其選擇作用基於下列各點：(a)適當施用期，(b)肥用量及濃度，(c)處理植物之構造。亞麻過去以為與雜草同易受害，但 **Slade** 氏指出如在 3 吋高時施用，即能得良好除草成績。又如 **Golden Rod** 對 **2,4-D** 具有極大抵抗力，但在其形成地下莖時則極易奏效。**2,4-D** 似能侵入植物體至生長部分以破壞其組織，尤其在分裂組織上，能滲透表皮而至形成層及維管束，再達根部，使細胞分裂受刺激而反常，致成瘤狀或彎曲，養分運輸因以受阻，終於至死亡。雙子葉植物之形成層大多離莖周圍皮部不遠，故受害較單子葉植物為易。木本植物幼嫩細胞比例較少，故抵抗力較強，但如施用期適當，亦可防除，據 **Hamner** 及 **Tukery** 二氏(1946)試驗，用 0.2% 之水溶液，對於榆及葡萄等極易見效，惟高大樹木則須注射於形成層。凡柔嫩之草本而正在發育茂盛時最易受害。單子葉植物反應較小，尤其禾本科植物，其生長部分藏於葉鞘中，不易受害，故在麥田及草地上施用生長調節素以除雜草可無害於作物。惟對於禾本科雜草，如施期適當，亦可防除。關於適用濃度及用量乃因植物種類而異，須加試驗，方能確定。然一般言之，草本雜草可用 0.1% 者，木本植物常用 0.2% 者。

據最近研究，尚有數種類似物發現，其功效在某種特殊情形下能超過 **2,4-D**。其中較著者 **2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid** 及 **H.E-1**、**H.E-2** (為 **2,4-D** 之酯類)等。

E. 刺激生長 **Greenfield** 氏(1937)將紫蘿蘭花播種於有 1050 克土壤之花盆中，予以 3—6 毫克之擬生長素，則生長良好；但用量過多時反起抑制作用。**Tang** 及 **Loo** 二氏(1940)將白芥種子於稀薄之擬生長素液中浸 24 小時，謂可刺激葉之生長。

因生長之被促進，產量亦往往增加，**袴田** 氏(1941)曾將茄之種子在 0.02% 之

Hoteroxin 溶液中浸 3 小時，或將苗在 0.005% 液中浸 10 分鐘，可促進根部之發育，因而增加果實之收量。野口及管原二氏(1941)將馬鈴薯之種薯浸於 0.00265% 之擬生長素及其鉀鹽水溶液中一二日，而後種植，可以增加收量。Amlong 氏(1938)將甜菜種子用擬生長素處理，謂可增加根之收量達五成左右。

F. 調節發芽 植物之發芽可因生長調節素之處理而被促進。Bennett 及 Skoog 二氏(1938)以一年生之洋梨、蘋果、桃等為材料，在溫室內栽培，除去頂芽，自切口注入擬生長素等數種刺激生長物質，結果注入酵母抽出液及擬生長素者發芽甚佳，而無處理區則幾不發芽。

馬鈴薯及其他根菜類之發芽能用化學物質以阻止之， α -萘乙酸及其各種化合物均具有此種作用。此已在美國及荷蘭大規模應用，可使馬鈴薯在較高溫度下仍不發芽保持六七月之久。 α -萘乙酸須與芽接觸方發生作用，應用較困難，故常用其揮發性之甲基(Methyl)、乙基(Ethyl)或戊基(Amyl)之酯，將其溶於溶劑中作成噴氣劑(Aerosol)，或則浸入包紙中以之包裹薯塊。大戰期間，德國曾用 3% 之 α -naphthyl-dimethyl-ether 混和滑石粉或矽藻土(Diatomaceous earth)以防止馬鈴薯之發芽。

延遲發芽亦可用於樹木以避免晚霜之害。Hitchcock 及 Zimmerman 二氏謂用 25—100 ppm 之 α -萘乙酸於開花前三星期噴射頗有效，但據 Swarbrick 氏試驗則或效或不效。Mitchell 及 Cullinan 二氏則謂萘乙酸對葉芽較花芽為有效。

G. 促進開花 Amlong 及 Naudorf 二氏(1938)用 N/1,000 之萘乙酸及吡啶乙酸之溶液或羊毛脂劑處理紫丁香，經一週之處理者，謂可提早開花 13—16 天。Cholodny 氏(1936)曾將燕麥、玉蜀黍浸於擬生長素液中以促進其開花。澁谷氏(1939)曾將棉子浸於 0.02% 之擬生長素液中 24 小時而使提早開花。井上氏(1941)曾用 1/1,000 之萘乙酸粉劑 15 毫克與番茄種子 50 粒在瓶中用力搖和，使附於種子表面，而行播種，謂可促進番茄之開花云。

H. 協助接木之癒合 廣瀨氏(1939)在梨及柿之枝接接合部分塗以擬生長素與羊毛脂之混合物，癒合組織能迅速生成，活着良好。後氏(1941)用萘乙酸鉀處理梅、櫻桃等，而後檢查其癒合情形，結果以 0.1% 左右為最適，又單用萘乙酸混入羊毛脂，塗於樹上，亦可促進癒合組織之發生。

I. 造成多元體 據 Greenleaf 氏(1938)試驗,用吡啶乙酸與羊毛脂之混合劑塗於菸草雜種之切斷面上,經 4—6 週後,即產生多數之不定芽,分化為四元體(Tetraploid),有如下表:

種	類	生成四元體植株之枝條數														合計	發生枝條數
		枝數 0	1	2	3	4	5	6	7	9	10	12	14	15			
N. sylvestris × N. tomentosiformis	F ₁ 株數	5	9	9	3	2	2	2	1	—	1	—	1	—	35	97	
N. sylvestris × N. tomentosa	F ₁ 株數	—	25	13	6	5	4	4	5	1	6	2	—	2	71	291	

關於生長素之應用,目下尙在不斷發展中,日後如何,甚難預料。因其研究之日益詳明,對於植物之生長或有完全能用人力控制之一日也。

II. 維他命及其他

依前述之定義,凡植物體內產生之物質,數量雖微而作用極大,顯非用作營養物,然為生活作用所必需者,此類物質,稱為內分泌。則維他命(Vitamin)一物,在動物雖主要得自食物,然植物則多為自製,其對於植物生理上之關係固多未明,惟據多數學者之意見,以為此類物質多存在於生長旺盛之處,則當與植物之生長具有某種重要關係,事實上今已知維他命 B₁ 為根部生長所必需,似已證實此種假設之準確性。根據此種事實,則維他命一物,對植物本身言,實亦為一種內分泌也。

關於維他命 B₁ 對於根部生長之關係, Bonner 氏(1938)敘述最詳。據氏稱,切取豌豆根一段,培養於培養液中,則此根能在游離狀態下繼續生長,每日能伸長 1 種以上,此種速度且較真正植物之生長為高。但經數日後,再切其根端而培養之,則見生長已甚微,如再行第三次割取而培養於新鮮培養液中,則毫不生長。可見分離之根中原來必含有某種生長必需之物質,故能繼續生長,待此種物質用盡後,雖仍供以營養物,亦難伸長矣,然若將微量之酵母水溶液抽出劑,加入根之培養液中,約 0.01%, 則此游離根能以每日伸長 1 種餘之速度繼續生長至數月之久,如每隔一星期將根端切下而養於含酵母抽出物之新鮮培養液中,則能同樣繼續生長。可見酵母抽出液中必含有根生長必需之物質明矣。此種物質後經證明即為種子中富含之維他命 B₁。

維他命 B₁ 對根生長之作用，經在顯微鏡下觀察之結果，知其與細胞分裂有關。缺少此物之根，細胞絕少分裂，惟其延長及分化則與正常者同。更經實驗，得知不但豌豆根之生長須有維他命 B₁，其他植物皆然。惟根部生長所需維他命 B₁ 之量實甚微，在正常豌豆根尖內含量不過千萬分之一克，若僅使植物發生可見效果時，則1拚中含 1×10^{-11} 克已足。

植物之插枝為園藝上重要營養繁殖法之一，據實驗證明，插枝之生根必須有來自葉或芽中之某種物質，庶能誘起根胚 (Embryonic roots) 之形成，然尚須另一種源於葉中之物質以促進根胚之生長。後經測定前者即為生長素，而後者則為維他命 B₁。在不適當時期切下之插枝，雖經生長素處理，仍不能發根，即以其缺少維他命 B₁ 也。

此種關係已可應用於實際植物繁殖方面，據許多實驗證明，即最難發根之插枝如山茶等，如以生長素處理處之，則數日後即可發生根胚，再浸以維他命 B₁，24小時後根胚即開始生長，更數日後已有許多生根矣。經此二度處理後，在昔認為不能用插枝法繁殖之植物，今已能令其在四星期內健全生根矣。且用此雙重處理後，對於插枝切取之時期已無關重要。蓋不同時期切取之枝條，其發根所以有難易者，即因其枝內生長素與維他命 B₁ 之含量有不同故也。

不但插枝可用上述方法以促其發根，即完整植物亦得藉維他命 B₁ 以助其根之生長。由實驗證明，在培養液中加以維他命 B₁，能加速植物之生長，因維他命 B₁ 能促進根之生長，結果莖葉之生長亦以改善。又據用大豆胚(自種子中取其胚)培養之結果，至1.5厘米高時即停止生長，但如於培養液中加入維他命 B₁，則根之生長增加甚大，同時莖之生長亦改進甚多。但維他命 B₁ 對游離之莖無甚影響，故知其對於莖生長之影響乃間接由於促進根部生長所致。

植物之生長甚為複雜，故控制植物生長之因子亦非簡單，則影響生長之內分泌當不限於生長素及維他命 B₁ 自可斷言。Haberlandt 氏曾謂植物受傷部分細胞分裂特盛而生癒合組織，乃因此部細胞之受傷或死亡而產生傷害內分泌 (Wound hormone) 或死滅內分泌 (Necrohormone) 以刺激細胞分裂之故。Fitting 氏用蘭科植物之花粉浸出液塗於植頭上，則見花早萎，子房多少膨大，與受精後情形類似，可見花粉中當有某種刺激物質之存在，氏稱之為花粉內分泌 (Pollen hormone)。果

實之形狀、色澤、品質等常有直接受花粉之影響者，則稱為果實直感 (*Metaxenia*) *Swingle* 氏以為此乃由於受花粉影響之胚或胚乳能產生某種內分泌以作用於果實所致。*Went* 氏 (1939) 稱植物根之形成當由於一種發根刺激素 (*Rhizocalin*) 所左右，此物形成於葉，故與生長素之產生於莖者不同，*Cooper* 氏 (1938) 亦證明生長素對於插枝發根之影響僅在加速發根刺激素之下降而已。惟對此類物質之性質研究未詳，大多均係假設，是否確有特殊物質亦仍難確定，甚有原以為二物而實則即為一物者。如 *Laibach* 氏等曾用花粉浸出物刺激燕麥芽鞘之生長，又用生長素誘致蘭科植物之花粉作用，乃經證明所謂花粉內分泌實與生長素為同一物質。又如植物之癒合組織目下亦能用生長素以誘致之，則植物是否另有產生所謂傷害或死滅內分泌亦難確言。然不論如何，植物體內必尚有其他內分泌以左右生長當無疑義。植物同化生成物中作用未明者尚甚多，其中一部現已證明其與生長有關，例如維他命 C 及 *Pantothenic acid* 等已在胚芽培養中證其能促進生長。由於植物內分泌之不斷研究，諒終將有大白之一日也。

六. 植物之休眠

1. 休眠之定義

植物在某一期間，其整個植物體或其某一部分完全停止生長，是為休眠 (*Dormancy*)。一般植物中，僅原產潮濕之熱帶區者能週年繼續生長，故適於溫室栽培，其餘溫帶植物大多至冬季均停止生長，脫落其葉，有時並及其枝，而入於休眠狀態。

植物休眠之時間依種類而不同，一般木本植物之休眠大多始於夏末，但如番紅花 (*Crocus*)、風信子 (*Hyacinth*)、鬱金香 (*Tulip*) 等，則至春季即行死亡，其鱗莖 (*Bulbs*) 之休眠始自初夏，在秋季前絕不恢復生長。

在植物休眠期間，除生長完全停止外，其他生活作用實仍繼續進行。例如樹木之芽及草本植物之地下根莖等，即在休眠中仍有呼吸作用，而植物體內物質之轉變亦未中斷，如樹木之芽及枝中，澱粉逐漸減少而變成糖分及脂肪，致增強其耐寒力，而當將至春季時，體內貯藏物質亦漸起轉變。惟在休眠期間，不論環境如何適合，生長絕不恢復。馬鈴薯在九十月間，雖溫濕甚為適宜，但絕不發芽，而至春季時，即在乾冷室中亦能發芽矣。

在休眠中之植物器官或組織，因其含水較少而貯藏物質較多，且其原形質之膠體性質亦有變化，故其對於不良環境之抵抗，尤其對於霜害與乾旱，遠較生長旺盛部分為大。即在穀類作物抽穗前，其生殖器官亦尚在休止狀態中，對於乾旱之抵抗力亦大於莖穗伸長後。故植物之休眠似可視為對於不良環境之適應方法一種。

Moshkov 氏曾謂在 Leningrad 地方易受凍害之南方植物例如刺槐、胡桃、杏等，如縮短日照以提早其休眠，則雖毫無防寒設備，亦能安全越冬。Volga 南部冬季溫度雖較 Leningrad 尤低，但以其日照較短，故刺槐能在該處越冬而不受損害。

大部種子須經一相當休眠期後方能發芽。據 Howard 氏研究，在 76 種種子中，能在三星期內發芽者僅 23.6%，其中 39.4% 須至秋季或明春方發芽，而 37% 則終其試驗期仍未見發芽。至種子之休眠期，可能較其他器官為更長。據 Duvel 氏及 Goss 氏先後實驗，在埋藏之 107 種種子中，有 50 種在 20 年後仍能發芽，其發芽率自 1—100%。Ohga 氏曾在鐵道下土層中檢得蓮之子實，據估計當已達 120—400 年之久，但剝去其種皮後仍能發芽云。

2. 休眠之原因

關於植物休眠之原因說者不一。Crocker 氏謂休眠乃因各種有關生長之作用受各種因子之抑制所致。Howard 氏謂許多植物之休眠乃受環境之影響，氏將 283 種木本植物於十一月及一月移入溫室中，其中有一半以上在二星期以內恢復生長而無須其他處理。多種植物之休眠乃由於不良外界環境所誘致，如將環境改善，即能重行生長。如桃即屬此類，其休眠期較短，當冬季氣候一旦回暖時，即回復活動，致使花芽易受凍害而遭殺死。其他學者或主由於環境所引起，或則謂乃受遺傳之決定，要之，此二者當均有關係而能互相影響者。

在木本植物休眠時常有落葉隨之而起，此乃由產生離層 (Abscission layer) 之故。至離層之所以發生目下尚未十分明瞭，惟當非由於霜害，因雖在溫室中仍能落葉也。據 Garner 及 Allard 二氏研究，謂此與秋季日照漸短有莫大關係。氏等曾於夏秋用人工縮短其日照時間，結果多種樹木甚早即行落葉。其後 Moshkov 氏研究更詳，氏謂縮短日照不但能使葉產生離層，而且能引起一切所謂秋季成熟現象 (Autumnal maturation)，如生長之停止、頂芽之休眠、木栓層之形成、皮部中貯藏物質之聚積等均能隨之而起。如能利用此種關係，則對植物開始休眠之時間在

一甚大限度內均能控制之。

至於種子休眠之原因曾經詳盡之研究。據 Crocker 氏稱，當由於下列各種因子之一或其聯合作用所致：

a. 具有厚而硬之種皮，致阻止水分之吸收，有時氧氣亦不能透入。如各種豆科（花生例外）及數種蓮之種子常如此，此為種子休眠之最普通原因。有時種皮雖能吸水，但甚堅韌，至胚無力破裂而出，如澤瀉（*Alisma plantago*）及西風古（*Amaranthus retroflexus*）等種子之不能發芽即以此故。

b. 種皮阻止氧氣之通過。莨耳（*Xanthium*）之種子即如此。

c. 胚未成熟。如銀杏（*Ginkgo biloba*）、車前葉山慈姑（*Erythronium dens-canis*）、毛茛一種（*Ranunculus ficaria*）及 *Gnetum gnemon* 等種子，當脫離母體後，常須經數星期或數月之久方能發育完全而發芽。

d. 胚雖似業已成熟，但在發芽前尚須完成某項變化。如大部薔薇科（*Rosaceae*）植物，包括桃、蘋果、櫻桃、梅等，其種子必須經後熟作用（*After-ripening*），方能發芽。

據 Maximov 氏稱，種子之不發芽有時乃受種皮不能通氣以致二氧化碳聚積而妨礙胚之生長之故。此類種子雖能吸水而膨大，但仍能經多年而不發芽。許多野草種子，如繁縷（*Chickweed*）、芭蕉（*Plantain*）、野燕麥（*Wild oat*）等，僅將種皮破傷尚嫌不足，必須將其劈開，使二氧化碳能逸出而氧能進入方得發芽，種子之埋於深厚土層下者，亦常有同樣情形。

當種子漸趨成熟時，種皮之不透性亦逐漸增加，故許多野草種子之未熟者，其發芽常較成熟種子為良好而迅速。未熟種子易於發芽，或由於其休眠程度較淺，故較易打破也。

3. 休眠之剋制

A. 莖、塊莖、鱗莖等之剋制法 植物休眠之剋制，方法甚多。對於枝莖及薯塊鱗莖等，主要方法有：(a)提高溫度，(b)降低溫度，(c)用氣體或蒸氣處理，(d)浸於化學物質溶液中等。

植物之純因環境不適而休眠者，常得藉增加溫度法即可恢復其生長，如前述 Howard 氏之試驗是。然較佳之法則為 Molisch 之溫浴法（*Warm-bath method*）。

氏將植物體浸於 30—35°C 之溫湯中 9—12 小時，而後移植於適於生長之環境下，即能促其發芽而提早開花。例如於十一月初切取榛 (*Corylus*) 及紫丁香 (*Lilac*) 之嫩枝，在 30°C 溫湯中浸 9—12 小時，乃插於水瓶中而置於 15—18°C 之溫室內受日光處，結果榛在 8 日後芽伸長 2.5—7 種，且現花芽，紫丁香經溫浴後立刻現花，14 日後花即盛開，而未經處理者均毫無變化。鈴木氏用山椒一年生苗縛成一束，用濕苔包其根部，乃顛倒之而將莖部浸入 40°C 之溫湯中 10 小時，再移植溫床，結果發芽早而收量多。關於溫浴能打破休眠之理由，據 Boresch 氏稱，乃由於使植物體內產生乙醛 (*Acetaldehyde*) 以刺激發芽之故；掛下氏則謂溫浴能引起酒精發酵，其中間物或與此有關物質能影響發芽也。

冷凍 (*Chilling*) 有時亦能用以剋制休眠。過去以為植物之休眠即因寒冷之故，至春季溫暖後乃回復生長，但 Coville 氏證其不確。氏謂植物在寒冷之前已入休眠，一旦進入休眠狀態之植物，如僅予以高溫，未必即能恢復生長；冷凍有時實為必需，而有促進生長之功用，故冬期溫暖，明春生長每延遲或不正常。氏謂覆盆子 (*Blueberry*) 及其他木本植物，如不經冷凍，則春季即難獲得正常生長。休眠植物之不受冷凍者，其恢復生長之時期遠較曾經寒冷者為遲。氏將草莓於春季移入溫室，生長旺盛，但於秋季即移入者發育不良。氏曾將梅、鬱金香、風信子、櫻草、芍藥等，使於夏季即受低溫處理，作人工越冬，則於初秋即能發芽，梅可在十一月初旬開花。Thurgau-Muller 氏將馬鈴薯置於冷藏庫中 14 日，得促進發芽之結果，麝香百合在 0°C 之低溫中保藏 3—4 週，亦能促進發芽。凡此種種，均可證明低溫能打破休眠。至於低溫所以能促進發芽之理由，據 Coville 氏以為植物經冷凍後，澱粉變成糖分，不僅可供生長之用，且能增加細胞之滲透壓而助其吸收水分，遂以萌芽。或謂植物受冷凍後，一部細胞受傷而產生內分泌，故能刺激細胞之分裂也。

利用氣體或蒸氣以刺激休眠植物之發芽者亦甚多，主要有 Johansen 氏之醚處理法。氏用紫丁香之花枝及鈴蘭 (*Lily of the valley*) 之根狀莖 (*Rhizome*) 置於密閉之木箱中，同時置入少量之乙醚 (*Ethyl ether*)，用量為每畝容積用醚 0.5cc。如此靜置 24—48 小時，而後移入暖室中。不久，經處理之植物即發芽而開花，而未經處理者則仍在休眠狀態中。氯仿亦可同樣應用，惟其用量可較少。

Howard 氏發現打破 65 種草本多年生植物之休眠，最有效方法為冷凍、乾燥

及醚之蒸氣；對於木本植物，則先行冷凍 8 日，而後繼以醚處理之，即能使其迅速生長。

2-氯乙醇 [1] (Ethylene chlorohydrin) 之氣體亦有效，將休眠之紫丁香、海棠、杜鵑等入密閉之箱中，對內容 100 磅注入此物之 40 % 溶液 10cc，密閉 24 小時後，據稱可提早花期二星期以上。

Gassner 及 Hassebrauk 氏等曾用氰酸氣以促進種子、樹木及馬鈴薯之發芽。氏等用 33% 之硫酸與氰酸鈉使生氰酸氣。據稱薔薇在 3°C 時置於 0.5—1% 之氰酸氣中 2 小時，即能甚早抽芽；未熟之小麥種子在 5% 之氣體中處理 4 小時，發芽最佳；對馬鈴薯之結果亦甚良好。為求使用便利計，Gassner 及 Rabien 二氏主用氰酸鈣，將其鋪於箱底或溫室地面，即可使其自行發生氣體，安田貞雄氏曾用此法以刺激馬鈴薯之發芽。

用化學物溶液以打破休眠之前例甚多。Popoff 氏認為用氯化鎂、氯化鎂與氯化鈉之混合物，氯化錳、及醚等注射於紫丁香休眠體中，能提早生長。Richter 氏曾用菩提樹及七葉樹之枝條在濃硫酸中浸 10—20 秒，用水洗淨後置入溫室，謂效較溫浴為大。

最近 Guthru 氏曾報告用 Glutathione 50 毫克可使休眠之梨芽恢復生長，其後 Bennett 及 Skoog 二氏發現 Glutathione 為酵母抽出液中之活動成分，能打破桃、梨、蘋果等之休眠。惟後經 Bennett、Oserkowsky 及 Jacobson 三氏 (1940) 之進一步研究，以為酵母抽出液之具有打破休眠之能力，並非由於 Glutathione 之功，因純粹之 Glutathione 對於促進發芽之功效極微也。

近來對於馬鈴薯塊莖發芽之促進研究甚多，因在南部地帶，生長季節甚長，可栽二次，但馬鈴薯於收穫後非經數月不能發芽，故有處理之必要。Appleman 氏用醚及氯仿處理，謂可較正常者提早發芽 3—6 星期。增加氧之供給亦能縮短其休眠期，故在薯塊上加以刻傷或剝去其皮亦有效；或以棉吸收過氧化氫而包於薯塊外，則過氧化氫能為薯塊所吸收，再受接觸酵素之作用而放出其氧，故亦有縮短休眠期之效。Denny 氏曾用各種化學物質如硫尿素 (Thiourea)、硫代氰酸鈉 (Sodium thiocyanate)、或 α -氯乙醇 [1] 等處理，能使新收穫之塊莖立即發芽。在此類物質中，以 α -氯乙醇 [1] 為最合實用，以其價廉而易於使用也。處理時將薯塊浸於其稀

液中數分鐘，而後取出淋乾後密閉 24 小時，即可種植。此物目下在蘇聯亦已廣被應用。馬鈴薯之經 α -氯乙醇[1]處理者，不但能打破休眠，促進發芽，且能使新薯塊之形成亦以提早。

除上述各法外，植物之休眠亦能用各種揮發性物質打破之，如丙酮、乙烯、煤氣、菸草等。在 Puerto Rico 地方，常在鳳梨田中薰煙以促其開花。他如生長素之應用，芽之刻傷，水或鹽液之注射，以及 X 光之照射等等，亦均有促進發芽之效。

各種處理所生之作用常僅限於受處理部分。如將紫丁香一部之枝浸入溫浴中而一部分則不加處理，則數日後僅處理部分發芽開花，而不處理部分仍休眠如前。Coville 氏曾將一株覆盆子之一部分露於窗外使經嚴冬，而一部則留於室內，結果受冷凍部分至翌春開始發葉，而不經冷凍部分則否。Denny 及 Stanton 二氏用各種化學物質以處理紫丁香之芽，亦見僅受處理之芽能開放。

關於各種處理能打破休眠之理由目下尙未明。學者有謂由於原形質透性之增加，因而引起生長；有則以爲乃由於促進細胞之氧化作用，故能刺激其生活作用。Johannsen 氏曾研究醚在秋冬間不同時期所生之影響，結論謂醚之作用隨時期不同而異。氏分休眠爲三階段：即休眼前期(Preliminary rest stage)、深眠期(Deep rest stage)及強迫休眠期(Enforced rest stage)是。此爲植物休眠之自然過程，循序而進。芽之休眼前期大多在夏季，此時祇須摘去其葉，即極易恢復生長。在許多樹木中，如槲及榆等，雖無特殊刺激，其芽有時亦能於夏季自然開放而作二次生長。至秋季落葉後，芽已入深眠期，此時非有強烈之刺激不能促其萌發。待至暮冬及早春，芽又漸行復蘇，如環境適於生長，芽即自然開放無須經任何處理。此期中生長之不能恢復，乃純由於環境不適之故，當與內部因子無關。在此期中，普通刺激劑並不能促其發芽。

B. 種子休眠之剋制法 關於打破種子休眠之方法，主要不外破壞種皮、層積(Scarification)、化學處理、變溫、凍與融、貯藏、及置於適當環境下以促其後熟等數法。

種子休眠之原因主要由於種皮之限制以及內部之未能完全成熟，故剋制之法當亦自此二方面着眼。關於後者當設法促其後熟，將於下節詳論之。至於種皮之限制者，如硬實等，則主要在去除種皮之束縛，或增加其透性，其法不外下列數種：

(1) 破傷法 Rose 氏謂豆科、萵苣、芥子、黃秋葵 (Okra)、金魚草 (Snap-dragon) 等之硬實，如將其吹於針尖以破傷之，則發芽可大為增速。Jones 氏發現西洋蓮 (*Nelumbo lutea*) 之種子，在溫室下浸於水中 18 個月並不吸水，但如破裂其種皮而不傷其胚，則即能迅速發芽。Nobbe 氏將粗砂礫與豆科牧草種子混置袋中而用棒擊之，謂能促進硬實之發芽。據德國 Hohenheim 試驗場之試驗，六種豆科種子之平均，不處理者發芽率為 31.2%，硬實佔 56.3%；而破傷者發芽率增至 70.1%，硬實減為 20.0% 云。紫雲英之種子，據近藤萬太郎氏稱，可於去淨雜物後，混以等量之砂，踏擦 5 分鐘，則種皮易於破傷，至秋即可將此混合物播於田間。

(2) 濃硫酸法 此法為 Rostrup 氏所創。氏曾將山豆 (Lathyrus sylvestris) 種子浸於硫酸中 1 分鐘，得 100% 之發芽率，而不浸者則僅 76%。其後更經甚多學者之試驗，均得良好之結果。車軸草浸 15 分鐘，合歡浸 8 小時，草棉浸 1 小時，均能促進其種子之發芽。Jones 氏曾將西洋蓮種子浸於濃硫酸中 5 小時，用水洗淨乾燥之，以促進發芽而作為商品云。

(3) 熱水法 美人蕉 (*Canna*) 及椰子之種實，皮頗堅硬，如浸於 75—80°C 之熱水中，待其漸次冷卻，至 24 小時，即能迅速發芽。又甜菜種實，浸於 45°C 之水中，使自然冷至 25°C，而後取出播之，則發芽良好。Buchinger 氏謂車軸草種子浸於熱水中亦可減少硬實。惟 Stiles 氏及 Dellow 氏將野豌豆 (*Lathyrus maritimus*) 之種子浸於 70°C 之熱水中 1—3 小時，雖已吸水，而種子已死。故此法之效果依種類而異，當加注意。

(4) 加壓法 De Vries 氏因待宵草 (*Oenothera cockerelli*) 之種子發芽困難，乃浸於水中，加以 6—8 氣壓之壓力 2—3 日，見種子吸水膨大，且發芽齊一；不加壓力者 5 日間發芽僅 2%，而加壓者 3 日即發芽 72% 云。其後 Davies 氏將紫苜蓿種子於 18°C 時加壓 2000 氣壓 1、2、5、或 10 分鐘，然後於即時、30 日後、6 個月後及 10 個月後分別使之發芽。結果於處理後用日光乾燥而至 30 日或 6 個月後發芽者，其發芽率高於無處理者達 50%。又用同法處理草木犀 (*Melilotus*) 種子 5、10、15、20、及 30 分鐘，將處理 5 至 20 分鐘者乾燥之而於 30 日後發芽，可高於對照者 20%，6 及 10 個月後則高 15%。又以上列二種種子用 500 氣壓處理 5 及 8 小時，結果較差，故以高壓短時處理為優。又在 0°C 時加壓，效亦較劣云。

(5) 乾濕與凍融 使種子忽乾忽濕,或使溫度交互變化,則種皮能生裂痕,亦可減少硬實。種子長時期貯藏後之所以能減少硬實者即以此也。普通可將種子埋於土中,使受嚴冬之凍融作用,亦能促其發芽;又如具硬殼之核果類種子,亦可用此法以助其殼之破裂而利發芽。

4. 後熟作用

所謂後熟作用(After-ripening),據 Jones 之意,乃指植物體或其某一部分內所發生之一聯串理化變化以完成其休眠而使恢復其生長之作用也。

關於後熟作用中植物體內所生之變化研究者頗多。Howard 氏以為各種打破木本植物休眠之作用均由於對酵素之刺激所致。氏謂糖化酵素、蛋白質分解酵素、脂肪分解酵素及氧化酵素均受此等刺激物之影響而增強其活動。

Appleman 氏研究馬鈴薯塊莖之後熟作用,氏謂糖化酵素及轉化酵素之含量,以及蛋白質、類脂體、有機抽出物、無機磷等之成分,在發芽前均維持一定,此類物質之變化乃隨發芽同時而猝然發生者。塊莖在休眠期末所榨得之汁液,其對於沒食子酚(Pyrogallol)之氧化能力遠較取自未熟塊莖中者為高。Appleman 及 Miller 二氏謂未熟薯塊在貯藏期間能繼續完成其成熟作用,故至休眠期末,其組成與充分成熟後採收而貯於同一環境下者完全相同。

Coville 氏曾謂冷凍能使休眠枝中之澱粉變為糖,當冬季進行中,澱粉量逐漸減少而糖量逐漸增多。氏以為糖化酵素原為生活細胞之膜所隔離而不能與澱粉接觸,但受冷凍後,膜之活力減弱,使酵素得以通過,遂使澱粉受分解而成糖。

種子在後熟作用中所生之變化研究較詳,據 Eckerson 就山楂(Hawthorne)、Rose 氏就菩提樹(Tilia)及 Jones 氏就糖楓(Sugar maple)等種子研究之結果,均證明在後熟中酸性、保水力及接醣酵素與氧化酵素之活動力均有增加。而 Pack 氏對檜屬(Juniperus)種子之胚之後成熟作用研究尤詳。氏謂在後熟中所生之變化如下:(a)最初現迅速而完全之浸潤作用,隨後含水量逐漸減少,直至發芽;(b)胚中氫游子濃度增加,可滴定之酸量亦增加;(c)貯藏脂肪之分散程度(Degree of dispersion)逐漸增加;(d)貯藏脂肪及蛋白質減少而糖量增加;(e)胚乳中之養分以脂肪或脂肪酸之形態而移入胚中;(f)氨基酸量增加七倍;(g)貯藏蛋白質顯受加水分解,可溶性蛋白質大為增加;(h)呼吸微見增進;(i)呼吸率亦見增加;(j)分

子間呼吸減低；(k)接觸酵素之活動力增加二倍；(l)胚微見生長；(m)種子生活力增加，對菌類之抵抗力亦增大云。

種子因後熟未完成而不發芽之現象，與受種皮束縛等障礙而不能發芽之現象完全不同；蓋前者為胚未成熟或內部某種變化未完成所致，一待其內部作用完成後，即能於任何時間發芽；但後者則胚已成熟，乃因種皮之構造或其他障礙而不能發芽，此種障礙不除，則始終不能發芽也。

須經後熟之種子，如予以必要之時間，則亦能自然進行，惟亦能由人力以促進之。Davis 及 Rose 二氏將山楂之種子作試驗，如將心皮(Carpel)剝去，保持甚濕，而置於 5—6°C 之低溫中，則休眠期可縮短至 2.5—3 個月，如更將外種皮(Testa)除去而將其胚如上處理，則休眠期更可縮短至 30 日。其後 Davis 氏研究豕草屬一種(Ambrosia trifida)瘦果之後熟，氏謂在乾燥貯藏中後熟緩慢，然在濕潤狀態而保持於 0—10°C 低溫下，則後熟迅速而更完全。氰酸氣薰蒸亦有效，惟 Gassner 及 Hassebrauk 二氏曾以 4—5% 之氰酸氣處理後熟不完全之穀類 4—5 小時，即可使之在高溫下發芽。惟發芽溫度如為 10—12°C 之低溫時則處理反有害。低溫貯藏亦能促進發芽，Barton 氏謂一般松柏科之種子，藏於 5°C 之濕潤酸性泥炭中二月後播種之，則發芽迅速而幼苗亦健全。此外如置於零下 17—32°C 2—4 小時，待冷凍後，立即移置於 60°C 之高溫處，以及乾燥等亦均有效云。

目下對於果蔬之人工促熟及催色(Artificial ripening and coloring)亦屬促進後熟法之應用，今已廣用於柑橘、香蕉、棕棗(Date)、柿、鳳梨、一種甜瓜(Cantaloupe)、番茄、芹菜及其他等。最初時用煤油爐(Kerosene stove)置於車中或倉庫中以促熟，當時以為其作用由於溫度之關係，待後乃知實由於其所生之氣體所致。其後經 Denny 氏研究，得知檸檬之變色乃由於某種不飽和碳氫化合物(Unsaturated hydrocarbon compound)之作用。氏試用乙烯而得迅速完善之着色，此物今已廣用於果蔬促熟矣。據 Harvey 氏稱，應用此法遠較舊法為佳，因其需時短，損壞少而色香均佳也。處理時最適溫度為 65—70°F，濃度可用 0.1%，處理時間因種類及成熟度而異，然普通有 48 小時已足使最青之果實達於成熟。

乙烯能促進成熟之原因，Harvey 氏以為乃由於增進酵素之活動力而使消化澱粉為糖及使酸與單寧氧化所致。氏見經處理之芹菜葉柄，其糖之含量高於不處

理者20—30%。在處理之番茄及香蕉中亦見有糖分之增加。Regeimbal 及Harvey 二氏謂受處理之鳳梨味較甜，其蛋白質分解酵素之活動力亦較強。然其他學者如 Chace 與 Church 二氏以及 Hibbard 氏等，則謂果蔬之經乙烯處理者並未見有碳水化合物之增加。Harvey 氏以爲所用氣體之強度或與含糖量之變化有關。

第七章 植物之感應與運動

一、植物之感應

一切生物對於環境之改變均甚敏感。各種環境因子能使生物之生長發育發生變化者謂之刺激(Stimulus)，生物本身因刺激而發生變化謂之反應(Response)，生物能對刺激起反應以調節其本身使能適應其環境之能力則稱為感應(Irritability)。植物為生物之一，則其同具感應，當無疑義；事實上各種外界因子確對植物生長發育發生極大影響，已詳前述，而植物之運動亦正為其感應之另一表現。惟以植物不似動物之具有神經系統，故其對於刺激之傳達不若動物之速，因此其所生之反應遂亦遲緩而較不顯著。

證明植物具有感應之最佳例子為含羞草(Mimosa pudica)。含羞草為一種豆科植物，具有二重複葉(Twice compound leaf)，其葉柄(Petiole)及莖中之皮層(Cortex)異常發達，致不與木質部及髓成比例。在葉柄及其小葉柄(Petiolule)基部之維管組織(Vascular tissue)外有一層特別大之柔軟組織(Parenchymatous tissue)，致此部外形膨脹，是為葉褥(Pulvinus)。葉褥細胞異常巨大，富於水分，其間有甚多之細胞間隙。當其小葉(Leaflet)受壓力、熱、麻醉劑等之刺激後，即行下垂。此小葉所受之刺激能以每秒鐘1—3種之速度傳遞至葉柄基部之大葉褥，而使整葉下垂。此刺激有時且能沿莖而傳至上下鄰近。此下垂之葉經相當時後仍恢復原狀。因含羞草對於刺激之傳達特速，故其感應甚為靈敏，特稱之為感覺植物(Sensitive plant)。

含羞草葉之所以能下垂乃由於葉褥組織之變化。葉褥下半部細胞膜較上半部者為薄，而其細胞間隙亦較多。如將下半部加以割傷使直至維管組織處，則葉即永久下垂而不能復起；但將上半部割傷，則葉反向上舉，可見葉之運動主要為下半部之關係。至上半部割傷後所以上舉者，乃因其膜較厚之細胞失其張力之故。在正常情形下，當葉受到刺激後，葉褥細胞之水分滲出至細胞間隙中，因此失其膨壓而致下垂。待水分重行吸入細胞中後，即恢復原狀。細胞之透性何以能生變化，目下尙未能明瞭，惟其下垂並非單純由於重力(Gravity)所致，葉褥上半部細胞之張力實為主要原因，故如將植物倒置時，其葉能因張力而被迫反向上舉也。

含羞草之感應現象會引起許多學者之注意，而詳加研究，研究之興趣集中於 (a) 傳遞刺激之路徑，(b) 生活細胞之有無作用，及 (c) 刺激之性質。Haberlandt 氏謂刺激乃由韌皮部延長細胞中之水波 (Water wave) 所傳遞。Ricca 氏發現在莖部行 6 吋寬之環狀剝皮或用熱殺死後，刺激仍能通過莖部而傳達至他處，故氏以為刺激當由木質部而傳導。當將莖切成二段而中間用玻管盛水以連接之，則見下部之莖流出一種帶綠色之物質，經過玻管而使上部之莖發生反應。Snow 氏則以為刺激在莖部經由木質部，但至葉褥後則轉入韌皮部。Ball 氏發現傳導有二種方式：一在木質部中，傳達較慢 (每分鐘 20 種)，另一在髓部，傳導甚速 (每分鐘 200 種)。在後一情形中，其刺激似隨髓細胞之萎縮而傳遞，當一部細胞萎縮後，似放出一種物質使其鄰近細胞亦同起萎縮。根據此種事實與理論，似有某種內分泌隨蒸散流 (Transpiration stream) 而轉移，惟刺激能向上下傳遞，且其速度速於蒸散流，故亦有未合。Bose 氏經多次精密實驗後，謂其傳導途徑當為韌皮部，其作用則與動物之神經相似。其後 Molish 氏亦同意 Bose 之說。Raber 氏綜合各家之說而作一假說，以為刺激在莖中可能大部由木質部及髓而傳遞，但至葉柄後則轉入韌皮部，內分泌在葉柄中之轉移或與有機物在韌皮部中轉移之情形相類似也。

二、 植物之運動

1. 植物運動之意義及種類

運動 (Movement) 實為生物因感應而發生之現象，雖受其他物質之衝擊時亦能被動移動，如受風吹而擺動是，然吾人通常並不視之為運動，因此種現象即在無生物中亦有發生也。高等植物雖固着而不能如動物之自由活動，然固亦能感應而運動，前述之含羞草即為著例，而其他一切植物亦無不多少具有活動之能力也。

植物運動之方式有種種，Raber 氏曾詳分如下：

一. 自動運動

I. 內部運動

- | | |
|-----------------------|-----------------------|
| 1. 轉流運動 (Circulation) | 2. 迴轉運動 (Rotation) |
| 3. 對流運動 (Streaming) | 4. 定向運動 (Orientation) |

II. 外部運動

1. 變更位置者
 - A. 由生長而起之運動
 - B. 自由運動(趨動性 Taxies)
 - a. 變形蟲式運動
 - b. 纖毛運動
 - c. 排泄運動
2. 不變更位置者
 - A. 因浸潤作用而起之運動
 - B. 因膨脹而起之運動
 - a. 自發者
 - (1) 回旋運動
 - (2) 偏傾運動
 - b. 誘發者
 - (1) 偏傾運動
 - (2) 屈縮運動
 - C. 因生長而起之運動
 - a. 自發者
 - (1) 回旋運動
 - (2) 偏傾運動
 - b. 誘發者——屈動性(Tropism)

二. 被動運動

Raber 氏所稱被動運動，乃指受外物之衝擊如風吹等而起之移動，茲不具論。

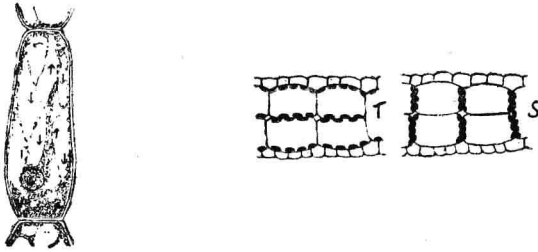
2. 內部運動

細胞之內部運動為生活細胞之特徵，可於顯微鏡下察見之。原形質之運動普通有二種方式：一種之方向無定，有時流向此方，有時則流向彼方，是為轉流運動(Circulation)；另一種則循一定方向而流動，循環不已，稱為迴轉運動(Rotation)。轉流運動在原形質層及液胞中之原形質線均能發生，而迴轉運動則僅限於細胞內之原形質層而已。轉流運動在陸生植物中甚為普通，於紫鴨跖草(Tradescantia)之雄蕊毛中尤易見之，而迴轉運動則常見於水生植物。此類運動亦能因特殊環境而引起，Rusk 氏及 Seifriz 氏曾先後證明鋅及鎳之鹽類，能使原形質起甚速之轉流運動及迴轉運動。

在甚大之細胞或共字羣體(Coenocyte)中，如粘菌(Myxomycetes)、白黴菌中之 Rhizopus 及無節藻(Vaucheria)等，其原形質能自中央向下流而自邊沿轉

向上流，是為對流運動(Streaming)，能助細胞內養料及其他物質之分布。

細胞中某一部分，如核或色素體(Plastid)，常能受外界之刺激而作一定方向之運動，是為定向運動(Orientation)。如葉綠體常在強光時移向兩側，使與光成平行，以免受傷，但在弱光下則移至與光成直角處以利吸收，有如附圖：



紫鴨跖草(*Tradescantia virginia*)雄
蕊毛中細胞內運動，箭頭示運動方向。

萍(*Spirodela palyrhiza*)細胞內葉
綠體因光之強弱而變更其位置情形。

3. 外部運動

A. 變更位置者

a. 由生長而起之運動 作此種運動之植物大多具有地下莖，與地面相平行，向下生根而向上發枝葉。當生長進行時，其老莖常死亡，故其植株隨其先端之生長而徐徐前進。蕨類常能依此方式而移動，每年約可移動5呎。他如鳶尾、睡蓮等亦能作此種方式之運動。

b. 自由運動 此僅見於下等植物中。其方式有三：

(1) 變形蟲式之運動 Amoeboid movement 作此種運動者主要為粘菌之變形體(Plasmodium)，此種變形體為一裸露之原形質塊，多生於潮濕處或着生於腐木或濕葉等場所。當其起運動時，先在一側伸出偽足(Pseudopods)，於是原形質即漸移入其中，全體因以移進。

(2) 纖毛運動 Ciliary movement 細菌、下等植物之游走孢子(Zoospore)及裸子植物之精子(Sperm)等，每藉其纖毛(Cilia)或鞭毛(Flagella)而游動。纖毛為原形質之向外延伸物，能鼓動周圍之水而使本身推進。Fuligo之游走孢子每秒鐘能游動1呎之距離，較其本身長60倍，而世界100呎賽跑之最高紀錄為10秒，即每秒10呎，約為其本身長之5倍而已。

(3) 排泄運動 *Excretory movement* 此種運動最為奇特，可見於鼓藻類 (*Desmids*) 及矽藻類 (*Diatoms*)。此類植物雖無纖毛，但能迅速行動，其行動之方法雖尚未完全明瞭，似由於其排泄一種粘液狀物質而使本身推進。惟 Müller 氏則以為或由於其原形質突出而將其本身推進者。顫藻 (*Oscillatoria*) 之行動似亦由於分泌某種物質以推動之故。

凡能自由運動之植物體，每因外界刺激之強弱而表現趨避，是為趨動性 (*Taxies*)。主要之趨動性有下列數種：

(1) 趨光性 *Phototaxy* 團藻 (*Volvox*) 或其他藻類之游走孢子，如於其一側照以適度之光，則即游向光源處，是為正趨光性；但如照以強光，則避向離光最遠處，是為負趨光性。藍光較紅光更為有效。

(2) 趨化性 *Chemotaxy* 生物對於各種不同物質常生不同之反應，或則趨之，或則避之，然亦有不生作用者。能引起趨化性所需之濃度常甚低，例如 0.001% 之蘋果酸已能吸引蕨類之精子，而刺激一精子所需之量僅其本身重百萬分之一已足矣。植物之趨化性亦能因其所需物質之量不同而生變化，故有將其另立為趨稠性 (*Pototaxy*) 者。又趨氣性 (*Aerotaxy*) 及趨水性 (*Hydrotaxy*) 實為趨化性之一。

(3) 趨流性 *Rheotaxy* 此為生物對水流刺激而起之感應。許多能自由游動之生物常逆流而上，是為負趨流性。

(4) 趨觸性 *Thigmotaxy* 此為能游動之生物趨向一物體而與之接觸之運動也。石衣藻 (*Fucus*) 之精子遇卵子時，即在其周圍游泳，終於鑽入卵子內而受精。此或由於卵子分泌某種物質以吸引精子之故，則當屬於趨化性矣。

(5) 趨地性 *Geotaxy* 游動生物中或喜集於水之表層，或則喜居底部，常各有一定之深淺，是為趨地性。

(6) 趨熱性 *Thermotaxy* 生物對於熱之感應甚易觀測。如在低溫之水中，於其一側加溫，則游動之生物即羣趨其處，但當溫度過高時，則又趨避之。

對於此種趨動性現象之發生，Loeb 氏曾根據對稱 (*Symmetry*) 以解釋之。以趨熱性為例，如在容器之一側加熱，則二側對稱之生物所受之溫熱左右不等，為求使二側所受刺激相等，於是將頭向熱源處而趨近熱源，或則反其向而避離之，因而發生趨動性。此說固可解釋許多現象，但對於何以能由正趨動性而變為負趨動性

一點則未能解釋之。

B. 不變更位置者 此亦稱屈曲運動(Curvature movements), 主要原因不外三種。

a. 由於浸潤作用而起者 此純為物理作用。當其吸水時, 水分滲入細胞膜之粒子間, 而使其體積脹大, 當其失水時則各粒子間之距離較近而體積縮小, 如二側之吸水或失水不平衡時則生彎曲。例如牻牛兒(Erodium)之果實具有細長之喙, 潤濕時喙直出, 但當乾燥時, 因一側失水較速, 致起扭轉(Torsion)而成螺旋形。莢果(Pod) 乾燥時之裂開亦以失水不平均而生扭轉之故。木賊(Equisetum)之彈絲(Elater)以及菊科植物(Compositae)之苞(Bract)均以同一原理而運動。蕨類植物之孢子囊(Sporangium)亦係藉浸潤作用而運動者。當其漸形乾燥時, 胞囊環(Annulus)漸行縮短, 致在細胞膜較薄一側發生裂痕, 更因表面張力之故而將胞囊環向後彎曲, 終將孢子放出。花藥(Anther)被膜之破裂亦係類似情形。

b. 由於膨壓而起之運動 此種運動係受細胞中水分含量之影響而發生者。可分為自發與誘發二類, 惟有時其間亦頗難區分。

(1) 自發者 **Autonomic** 此類運動較少, 且大都限於葉及其變形物而已。在豆科、酢漿草科(Oxalidaceae)及其他少數科屬中之植物, 在葉柄基部形成一膨大之葉褥。當其膨壓發生變化時, 能使葉起一種回旋成圓形或橢圓形之運動, 是為回旋運動(Nutation)。此種運動大多甚慢, 故大多須用特種儀器以測定之, 但在舞草(Desmodium gyrans)則不然, 其小葉之尖端能作長橢圓形之轉動, 其移動距離則達數耗, 即肉眼亦能見之。其運動有時甚平均, 但成間歇(Intermittent)。在室溫下約 3—5 分鐘回旋一次, 但溫度增高時可於半分鐘內完成之。

另有所謂偏傾運動(Nastic movement)者, 係在同一平面上所作之運動, 如普通之紅花車軸草(Red clover), 其小葉徐徐上舉而又回下, 每 1—4 小時完成一次。

(2) 誘發者 **Paratonic** 此類運動中又可分為偏傾運動及屈觸運動二種。在誘發之偏傾運動而源於膨壓之變化者主要有二: 一為由於光所誘發, 一則為溫度所誘致。

由光誘發者稱為光偏傾運動(Photonasty), 普通常稱為睡眠運動。如蒲公英

及其他頭狀花序均白天開展而晚間閉合，又如許多豆科植物之葉，夜間多下垂而疊合；而夜間開花之植物，如待宵草及捕蟲罌粟屬之一種(*Silene noctiflora*)等，則適相反。此種運動在黎明及薄暮時最為顯著，故可於此等時間內觀察之。

由溫度而誘發者稱為熱偏傾運動(Thermonasty)，多見於花被(Perianth)。而於許多百合科植物(Liliaceae)中更為顯著。當溫度升高時，花瓣基部之內側特行生長而膨大，遂使花開放。番紅花及鬱金香自室外移入溫度高於外界 15°C 之室內，能於3分鐘內即行開花。加茂巖氏曾將水稻於清晨移入室內，發現能於短時間即能開花吐藥而並不散出花粉，故可利用於育種工作上。據氏之研究，此亦主要由於溫度變化之故。氏用 35°C 、 40°C 、 50°C 分別處理之，則見 35°C 者無促進開花之效， 40°C 略有效， 50°C 者能於處理後數分鐘內即可迫其開花云。番紅花及龍胆屬一種(*Gentiana ciliata*)對 $0.2-0.5^{\circ}\text{C}$ 之差即能感應，而鬱金香則能感 $1-3^{\circ}\text{C}$ 之差。當溫度降低時，此等花即重行閉合。

屈觸運動(Shock movement or seismonasty)為受觸動而起之運動。最著者莫如含羞草。他如小檗(*Barberry*)之雄蕊，當在成熟時於其基部觸之，即向上移動而趨近柱頭處。Cynareae中數種植物，其花絲受觸動後即行縮短，當藥在柱頭處滑過時即散出花粉。Newcombe氏謂*Tecoma stans*、*Diplacus glutinosus*及*Crescentia cujete*等植物之柱頭受觸後即行閉合。他如捕蠅草(*Dionaea*)葉上具有毛茸，當被蟲觸及時，葉片即行迅速閉合而將蟲捕獲。

c. 由於生長而起之運動 此乃由於生長不平均所致，多屬永久性質，因其所生之彎曲不能復原也。此亦可分自發與誘發二類：

(1) 自發者 因生長而起之自發回旋運動曾為Darwin氏所發現與敘述。氏謂許多植物之莖並不完全直生，因其各方面之生長不平均，常使尖端向各方面彎曲，致莖生長成圓形或向上螺旋形之旋曲。如纏繞莖(Twining stem)即為著例。

因生長而起之自發偏傾運動可以芽之開放為例。當芽之原始體(Primordium)已發育至適當階段後，鱗片(Scales)之上半部生長速於下半部，於是即行張開。花之開放情形亦相類似。

(2) 誘發者 因誘發而起之生長運動，主要為屈動性(Tropism)，此與偏傾運動不同，因其彎曲之方向全視刺激來源之方向而異，且其運動亦並不限於同一

平面也。因屈動性為隨生長而起之運動，故必在迅速生長部分，至少在生長尚未完全停止之器官方能發生。茲述其重要者於下：

(a) 屈地性 **Geotropism** 植物根、莖之主軸常垂直生長，而其分枝則與主軸成一定之角度，至葉則多少成水平生長。設一旦變更其位置，如為風吹倒後，則植物即自動起而矯正之：或全身徐徐豎起，如倒伏之禾穀類；或則其新生部分彎曲而調準其位置。此種保持垂直生長之性質自與某種永久垂直之刺激有關，是即地心引力或重力(**Gravity**)是也。植物因重力而生曲動之能力謂之屈地性。屈地性可分三種：如根之向地心生長者為向地性(**Positive geotropism**)，莖之背地心生長者為背地性(**Negative geotropism**)，葉之近水平生長者為橫地性(**Diageotropism**)。

引起屈地性之主因為重力，在十九世紀初已由 **Knight** 氏加以證明。氏將各種植物幼苗置於一小輪上，此輪依一水平之軸而轉動，使苗所受之重力甚為平均，如此則已脫離重力之影響，故雖橫放輪上，仍不生彎曲，而能使之向任何方向生長。其後 **Sachs** 氏創製一種迴轉器(**Clinostat**)，主要部分為一強力之鐘錶機器，能使附着之軸徐徐迴轉。將盆栽植物橫置軸之端部，即能以每小時1—10轉之速度自動迴轉。據稱此種速度已足消除重力之影響，水平放置之植物並不起彎曲。但如在迴轉器轉動前橫放數分鐘，則在迴轉器上莖漸屈向未轉動前向上一側，而根則曲向其下側。根據此種實驗，可見重力對於植物上下二側所生刺激不平均，當經一相當時間後，內部已生反應，故其後雖設法去除其影響，仍能發生彎曲也。使發生可見彎曲所需之時間甚短，最敏感之植物，如向日葵之莖，則僅需2—3分鐘，至其發生反應之時間則約需45—60分鐘，有時須至數小時。惟此與其所受刺激之強弱有關，因植物橫置時受重力之作用最大，而直立時最小，故刺激之強弱與垂直線及植物體偏斜線二者間所成角度之正弦(**Sine**)成比例，是為正弦定律。此角之正弦與所需刺激之時間二者乘積常相等，即刺激弱時作用時間須長，而強時則可短，其所得刺激之量常相等，是為刺激量定律。不但屈地性如此，其他作用莫不均然。

指證重力為屈地性原因之另一方法可以其他引力代之而觀其感應情形。將植物垂直放於一水平轉動之輪上，當其轉動甚速時，則其產生之離心力(**Centrifugal force**)遠大於重力，故植物莖部即成水平而向中心生長，根則向外生長。如將轉動減緩而使離心力與重力相等時，則莖作 45° 而斜生。可見主軸之生長方向受二者合

力之影響也明矣。

重力刺激能生作用之部分常有一定。據 Darwin 氏研究根之結果，僅根尖1—2 耗處能起感應，如將尖端切去，則根即作水平生長矣。禾穀類幼苗之感應部分為芽鞘之先端，而大多數雙子葉植物之莖則在其生長帶。

關於植物能感應重力之原因久成懸案，自最近發現各種器官能感應重力之部分每與產生生長素部分有關，此問題乃漸得端倪。據 Cholodny 氏實驗，如將根尖端切去後重行黏附時，或用玉蜀黍芽鞘之尖端黏附於切口時，均能使其感應重力之能力重行恢復；羽扇豆莖部之挖去輸導組織者亦失其屈地性，但如將芽鞘置入以供給生長素後則又能感應如前。凡此均可證植物因屈地性而發生彎曲即由於生長素之存在及其分佈不同之故。據 Browner 氏稱：當植物橫置時，下其側具陰電荷，故生長素流向下側遂使上下側之生長發生差異。由於 Cholodny 氏之研究，對於何以莖向上而根向下生長之問題亦得藉生長素以解釋之。氏謂生長素能促進莖之生長，但對根則反有抑制作用，此可於實驗中證明之，故莖之所以示背地性而根之所以示向地性者，即以莖之下側受生長素之刺激而加速生長，而根之下側則反延緩生長故也。

植物屈地性之感應亦能因外在或內在條件而生變化。在低溫時，莖之背地性每能變成橫地性，此可見於許多春季植物，當其尚在嚴寒中時，常匍匐地面，直至後期始行向上生長。植物受氣體作用時亦能生變化，而以乙烯及乙炔之影響最著。據 Neljubov 氏研究，在1 呎之空氣中如含有 0.002cc 之乙烯，即能使豌豆或大巢菜之幼苗向橫生長。有時屈地性之改變乃由於內在因子之關係。許多根狀莖在夏季作水平生長，但至翌春即向上發生新枝；虞美人之花梗在開花前向下，但至開花時則轉而向上；花生於開花後花梗即向下生長而穿入土中。凡此均屬於內因而改變其習性，惟其原因究何在則尚未明。

(b) 屈光性 Phototropism 植物對光所起感應之能力謂之屈光性，亦有向光性、背光性與橫光性之別。一般言之，腹背不同之器官，如莖及地錢之葉狀體 (Thallus) 等為橫地性，四周相似之軸狀器官則大多呈向光性或背光性。惟植物各種器官中僅地上部分具屈光性，至於地下部分如根及根狀莖等，則除少數如芥菜及其他十字花科之根呈背光性外，大多不生作用。而同一器官對光所生之反應亦

常隨光之強弱而異，如光太強時，則原為向光性者常變為背光性矣。

光對植物生理具有重大作用，故需光最切之葉常排列成一種能充分接受陽光之方式，其表面更常與光成垂直，俾得吸收多量之能。植物之花有時亦呈強烈之向光性，如向日葵、水蘭 (*Hieracium*) 及婆羅門參 (*Tragopogon*) 等之頭狀花序，夜間直立，至日出前即向東彎曲，待日出後，花即開放，而後即隨日之移動而變更其地位，至晚已向西矣。

植物對光感應力之強弱常依其所受光照之多少而異。一般言之，受光愈多者感應力愈弱，故屈光性現象在生長於室內或陰處之植物每較生於曠野者為明顯，而生長於完全黑暗中者感應最為靈敏。至其發生感應之部分亦有一定，一般接受刺激者為生長之尖端，而發生反應者則為其稍下之延長部分。以粟之幼苗作實驗，將其栽於暗盒中而使一側開孔以露光，則見其即傾向有光一側生長而於胚莖部發生明顯之彎曲。然如用不透光之黑紙帽罩於尖端上使整個芽鞘全被套住，則胚莖雖仍受光照，並無彎曲發生；反之，將胚莖遮住而僅使芽鞘受光，則胚莖仍能彎曲，與全體受光時無異。可見雖由胚莖發生反應，而接受刺激之部分則為芽鞘也。

至於屈光性發生之原因不解甚久。因光能延緩生長，故 *De Candolle* 氏曾以為乃光之直接作用，其後學者多從之，然據上述之試驗結果，顯然光能使接受刺激部分產生某種物質，下降至生長部分而發生反應。最近自生長素發現後，已知其確為生長素之關係，光僅能影響生長素之產生與分佈而已。*Went* 氏曾證明光能減少尖端所生生長素之量，此可解釋何以光能抑制生長一問題。至於生長素之分佈亦受光之影響，據稱一側光照能使細胞發生電性；受光一側呈陰性而背光一側則呈陽性，故生長素流至陰面，使此側之細胞生長加速而終於發生彎曲之現象。惟各種光線對屈光性之作用大有不同，一般言之，紅光效最微，漸向藍光而漸強，而以 465μ 部分之效最大云。

(c) 屈化性 *Chemotropism* 此乃由於某種化學物質分佈不平均而起之曲動，此於菌類及腐生與寄生植物中甚為重要，使其菌絲及吸器屈向有營養物處。屈化性亦有正負二種：對於養料常屈向之而對酸、鹼及重金屬之鹽類等則常避離之。

花粉曾在花柱中向胚囊 (*Embryo sac*) 而生長，此當與胚珠 (*Ovule*) 分泌之物質有關，故亦為一種屈化性。如將胚珠取出而置於一滴水中，同時放入花粉數粒，則

見花紛管向胚珠而生長，花紛管對糖之感應亦甚敏，常伸向有糖處。

根毛對養料及毒物之感應均極為靈敏；遇養料則趨近之，遇毒物質則遠避之。Porodko 氏曾精密研究根之屈化性，結論稱非電解質 (Nonelectrolytes) 對根不生作用，電解質 (Electrolytes) 之陽游子一般多呈負屈化性，而陰游子則大多呈正屈化性；一種鹽類之作用即為其陰陽二游子作用之和。

植物對於各種化學物質之反應每因其濃度而異，濃度過高者，常使正屈化性變成負屈化性。

植物根部每屈向水分較多之處，是為屈水性 (Hydrotropism)；其生長於低濕之處者則常伸至通氣處，是為屈氣性 (Aerotropism)。惟此二者亦可視為屈化性之一種。

(c) 其他 溫度分配不平均時能使植物發生屈熱性 (Thermotropism) 現象，根及地上部均有此作用。當溫度低於其最適限度時，則呈正屈熱性；反之，如高於最適溫度時則呈負屈熱性而屈向較冷之處。

屈觸性 (Thigmotropism) 亦為常見之現象，纏繞莖及卷鬚即為著例。當其與支持物接觸時，即起不平均生長而將其繞住。其最初之彎曲可能因膨壓變化所致，但隨後生長亦生變化。如纏繞莖最初因膨壓之變化而起自發之回旋運動，但當與支持體接觸後即成生長之變化矣。惟此與光及重力亦有關係，故較為複雜。

植物體受傷後，生長即起變化而生彎曲，是為屈傷性 (Traumatropism)。Darwin 氏曾發現當根尖之一側受割傷或被酸炙傷後，即能使延長部發生感應而屈向其反對一側。此可使根在生長時避免阻礙物。地上部分亦有此現象，而以幼苗為更著，惟其彎曲方向則與根相反。

第三篇

生殖

Reproduction

高等植物之生活史，與其他生物相類似，始於受精卵之分裂，而終於個體之死亡。在其間之過程中，初期為生長與發育，待生育至相當程度後，便進入生殖階段，以產生新個體而繁衍其種族。至此生活似已達於最高潮，之後由燦爛而漸趨平淡，植物乃入衰老期而終至死亡。

據最近學者之研究，植物之發育過程已能部分由人為方法調節之，主要為光期處理及生長促短處理，今已廣用於農業界矣。

第 八 章 植 物 之 生 殖

一、 生 殖 之 意 義

生物體一切器官及其作用之結果不外二種：一爲維持個體本身之生存，一爲維持種族之延續；屬於前一作用之構造稱爲營養器官(Vegetative organs)，屬於後者稱爲生殖器官(Reproductive organs)。以植物言，根、莖、葉一般供營養之用，而花與果實、種子則應生殖之需。

所謂生殖普通具有三種意義：(1)必須與母體分離後而成爲一獨立之新個體，(2)應具有返老還童之能力，及(3)個體數之增加。惟第三點較不重要，例如細菌之祇生一個孢子者，其個體數並不增加，矽藻之由二個合併成一孢子者，其個體反形減少矣。一般言之，由生殖而產生之新個體均能獨立營生，其所含之原形質確已更新而富於活力，至生殖所能增殖之數字有時尤屬驚人，一株白楊能在一年中產生25,000,000之種子，而菌類亦能產生數百萬之孢子，設均能生存，則其後果將不堪設想，幸受自然界種之限制，故能長成者僅絕少數而已。

種子植物(Seed plants)之生殖作用始於花器之形成，故通常均將生殖與開花混爲一談。雖此處所謂開花乃指生殖器官之形成而非指花被之開放，然嚴格言之，生殖作用並不止於花之形成，其主要作用在於受精及胚之發育，而開花後或並不能受精結子，未能完成其生殖作用，故二者實不相等也。惟廣義言之，則開花可作爲生殖作用之徵象，普通即以之代表生殖，似亦尚無不合也。

二、 植 物 生 殖 之 種 類

植物之生殖可分爲二類，即有性生殖與無性生殖是也。

1. 植物之無性生殖

植物之能由母體分離後直接發育成新個體而無須經接合或受精者，謂之無性生殖(Asexual reproduction)。在無性生殖中，亦有並不產生特殊之性器官者可稱爲營養生殖(Vegetative reproduction)。無性生殖大多見於下等植物中，如細菌及藍綠藻即由其營養細胞分裂爲二以增殖，是爲分生法(Fission)。又如酵母菌能在其營養細胞上生芽體以增殖，是爲芽殖法(Budding)。但多數菌類則藉特殊

之生殖體——孢子(Spore)以增殖，在苔蘚植物及蕨類植物中亦有孢子之形成。除極少數之下等植物外，大多兼營有性生殖。

在高等植物中，常藉特殊之營養器官以供繁殖之用，例如洋蔥之鱗莖(Bulb)、芋之球莖(Corm)、馬鈴薯之塊莖(Tuber)與蓮之根狀莖(Rhizome)、草莓之匍匐莖(Runner)以及甘藷之塊根等，當其母體死亡後，即能由此等器官發芽生長而成多數新個體。許多野草常如此繁殖，以致甚難根除。

在植物之無性生殖中，又有所謂單性生殖(Apomixis)者，此為與兩性生殖(Amphimixis 即有性生殖)相對之名稱，乃雌雄配子不經結合而即開始分裂以產生新個體之現象也。其中又包含下列數種：

較普通者有所謂孤雌生殖(Parthenogenesis)，即未受精之卵發育而成新個體之現象也。下等植物中之中肋藻、無節水綿、輪藻等及高等植物中之蒲公英、黃瓜菜、雁皮、韭、女菀等均有之。其卵通常不行減數分裂，故有倍數之染色體(Diploid chromosomes)。植物之單性生殖亦得由人工促成之，如中肋藻之卵受脂肪酸之作用後，能不經受精而發育；月見草之卵細胞用針刺之，亦即能開始分裂云。

童貞生殖(Merogony)為雄性孢子繼續發育而成個體之現象也。惟孤雌生殖乃由雌性配子單獨發芽而成者，而童貞生殖則雌核必須與卵細胞不含核之細胞質(Cytoplasm)相合始能發育，亦即為雌核代替卵核而成者。

此外又有所謂無配生殖(Apogamy)與無子生殖(Apospory)者，前者為配子以外之配子體(Gametophyte)細胞(例如原葉體細胞及胚囊內卵以外之細胞等)不經接合而生新植物之現象，可於蕨類及韭、薯等植物中見之；後者為孢子以外之孢子體(Sporophyte)細胞分裂而生孢子體之現象，可於蕨類中見之。

在某種立場言之，人為之藉營養器官以供繁殖之方法，如插枝(Cutting)、壓條(Layering)、接木(Grafting)等，亦得稱之為無性生殖之一種，因其與前述之生殖意義相符也，惟必須藉人力為之助而已。

2. 植物之有性生殖

在有性生殖(Sexual reproduction)中，必須經二配子(Gametes)之結合始能發育而成新個體。其中又可分為接合(Conjugation)與受精(Fertilization)二種方式：凡二配子相似而難別雌雄者稱為接合，而雌雄配子已分化為卵與精子則稱

稱爲受精。其中最主要之步驟爲雌雄二配子之核的結合。在生物進化中，有性生殖之發展並非突然產生而係逐步演進者。其最初之形式甚爲簡單，以綠藻中之水綿(*Spirogyra*)爲例，二配子並非特殊之細胞，而係由二營養細胞變成，二者互相接合而成一接合孢子(*Zygospore*)。此種配子形態完全相似，惟性質微有不同，其一(雌性)處於被動地位，而靜處細胞中；另一(雄性)則經接合管(*Conjugation tube*)而移至其處。在黑黴(*Rhizopus nigricans*)中，其二配子不但外形相似，即行動亦相同；二者在接合管之中央會合。但 *Blakeslee* 氏以爲亦有雌雄二系(*Strain*)之別，必須性別不同者相遇始能接合。植物進化之程度愈高，則其性器官亦愈形分化，高等植物中之絕大多固莫不以有性生殖爲主也。

植物行有性生殖有二大利益：(1)細胞之分裂能力久而漸弱，受精能予以適當之刺激，增加其活力而恢復其分裂能力，故雜交一代種生長特強，主要即由於此；(2)行有性生殖時，由於性質不同之遺傳因子相結合，故能產生許多變異，此於種族進化上非常重要。

三、植物性器官之演化

水綿之配子爲營養細胞之變體，而黑黴之配子亦爲自營養菌絲上分生之單細胞體。但在另一綠藻——無節藻(*Vaucheria*)中，已有特殊之性器官出現，配子藏於其中。在此屬中，其不同性器官生於同一植株上，大部菌藻植物(*Phallophytes*)均如此；但在苔蘚植物中如地錢等，其性器官分生於不同植物上，一生雌性器官，內藏精子，一生雌性器官，內藏卵子。在較進化之蕨類植物中，其孢子有大小之別；因而產生此種孢子之孢子葉(*Sporophyll*)遂亦有大孢子葉(*Mega-sporophyll*)與小孢子葉(*Micro-sporophyll*)之分，種子植物之雌蕊(*Pistil*)與雄蕊(*Stamen*)蓋即由此演進而成者。在高等植物中，雌雄蕊大多同在一花中，是爲完全花(*Perfect flower*)；但如松、櫟、胡桃、玉蜀黍以及瓜類等，雌雄蕊不在同一花中，而在同一植株上，是爲雌雄同株(*Monoecious*)；又如白楊、柳、蛇麻等，其雌雄花生於不同植株上，是爲雌雄異株(*Diocious*)。就性之進化上言，雌雄異株實爲最進步者。

植物性器官之分化常受環境之影響。如蕨類植物之原葉體(*Prothallium*)之營養不足，則其藏精器(*Antheridium*)之相對數目(*Relative number*)即見增加。

Klebs 氏曾研究一種無節藻 (*Vaucheria repens*)，此種植物原本產生同數之藏精器與藏卵器 (Oögonium)，但如受高溫之刺激或減低氣壓時，則藏卵器數減少而藏精器數增加，有時能在一處產生五個藏精器而並無一個藏卵器者。Tiedjens 氏證實增強日光能減少胡瓜雌花之相對數。Schaffner 氏亦謂玉蜀黍雄花穗 (Tassel) 之性別 (Sexuality) 能因光量而生變化。

在雌雄異株植物中，如柳、大麻、桑等，有時能生完全花，可見雌雄二性原均具有，僅在普通情況表現一性而已。Giessler 氏且曾見柳之雄花可變為雌花。一種楊梅 (*Myrica gale*) 原為雌雄異株植物，但可在其上見到各種變化：有時在同一枝上同時着生雌花及雄花，有時則一枝今年開雄花而翌年開雌花。在同一枝上，上部者有成雌性之傾向，此實與營養有關。在 *Arisaema triphyllum* 之一對並生雄花中，Schaffner 氏曾以調節營養方法而使其中之一變成雌花。Maekawa 氏曾發現一種日本天南星 (*Arisaema*) 之球莖，當其生長漸老時由雄性變成雌性，但在其已變雌性後，如將其栽於瘠土中或去其球莖或葉之一部時則又變成雄性。植物性別之為相對性更可藉 *Ectocarpus* (一種藻類) 而得一絕好之說明。Hartmann 氏謂此藻之配子固可分為雌雄二性，但可依其大小而別其力 (Intensity) 為數級，如將屬於同一性別而其力不等之二個配子置於一處，則較弱之配子能生變化，而呈另一性別之性質。Schaffner 氏亦謂某種水綿之同一線體，能對某一線體似雄性，而對另一線體則似雌性。根據此種事實，可知性別實為一種量之關係而非質之區別也。其顯示某一性別之傾向固隨染色體而遺傳，但此種傾向之表現則能隨環境而變化也。

四、植物生殖作用之過程

下等植物之生殖作用甚為簡單，姑不具論。高等植物之有性生殖過程較為繁複，約可分為三階段述之。

1. 性器官之形成

此可分為花粉之發育及胚珠之發育二方面言之。

A. 花粉之發育 在花藥 (Anther) 生長之早期，其幼小之花粉囊 (Pollen sac) 中產生圓形之花粉母細胞 (Pollen mother cells)。每一母細胞經過二次之分裂而產生四個花粉粒 (Pollon)，其第一次分裂為減數分裂 (Reduction division)，

染色體數由 $2n$ 減為 n ，惟第二次之分裂不減數，故花粉粒之細胞核中具有 n 數之染色體。當花粉成熟時，其核又行有絲分裂 (Mitosis) 而分為二，一為生殖核 (Generative nucleus)，一為管核 (Tube nucleus)。二核間並無細胞膜間隔，但包圍生殖核四週之細胞質與花粉粒內其他之細胞質分化甚為明顯。

B. 胚珠之發育 胚珠 (Ovule) 着生於胎座 (Placenta)，初時僅為細小之突起物，斯時胚珠僅有珠心 (Nucellus)，珠被 (Integument) 尚未發育。待胚珠繼續發育後，乃自基部生珠被，漸次發育而包圍珠心。珠被形成之孔謂之珠孔 (Micro-pyle)。珠心內各細胞幼時彼此相似，各核皆含有 $2n$ 數之染色體，待其繼續增長時，其中有一細胞發育特大，是為胚囊母細胞 (Embryo sac mother cell)，此細胞經二次連續之分裂，產生四細胞，排列為一行。其第一次分裂為減數分裂，故四核皆有 n 數之染色體。

此時四細胞中之基部細胞 (即離珠孔最遠者) 生長最為迅速，其他之細胞則相繼消失。此唯一存留有 n 數染色體之細胞繼續增大其體積，佔有珠心之大部，其核分裂為二子核，各移向相對之一端。此時之胚囊稱為二核胚囊 (2 nucleated embryo sac)。二子核又經過二次連續之分裂，各產生四核；四核位於珠孔一端，四核位於胚囊基部。二端各有一核移向中央，互相緊依，是為極核 (Polar nuclei)。其後二端之六核各於其周圍生細胞膜而成六細胞；其在近於珠孔一端者，成為一卵細胞 (Egg cell) 及二輔助細胞 (Synerids)，而在另一端者則成三反足細胞 (Antipodal cells)。

2. 受精作用

此可分為二步驟：

A. 花粉之發芽 當雌雄器成熟後，花粉粒藉風力、水力或動物之助而達於雌蕊之柱頭 (Stigma) 上，花粉之原形質乃吸水而膨大，終於破外膜而伸出，是為發芽。多數植物之花粉粒可用人工置於適度之糖液中而使之發芽，但亦有在水中即能萌發者。在外膜破裂處伸出之原形質成一管形，稱花粉管 (Pollen tube)，由其穿入柱頭經花柱 (Style) 入子房 (Ovary) 而與胚囊中之卵核相結合。少數植物之花柱中空，故花粉管可無須穿過花柱之組織；但大多數之花柱中實，故花粉管常分泌一種酵素以溶化花柱之組織而使本身得以前進。至花粉管之長度因花柱之長

短而不同；如甜菜等柱頭至子房間相距僅 2—3 釐，故花粉管亦可甚短，但如玉蜀黍之花柱長達 45 釐，則花粉管自不能不隨之增長。

花粉管伸長之速度差異甚大。秋水仙 (*Colchicum autumnale*) 之花粉管須經六個月之久，始能貫穿長僅數釐之花柱，櫟樹之花粉管須經一年始能伸長二三釐；但番紅花之花粉管能在 2—3 日之內穿過 10 釐之花柱而達子房。花粉管伸長之速度亦受種種因子而變異，例如安田貞雄氏曾用秋海棠 (*Begonia*) 之花使行自花授粉及交雜授粉，於 24 小時後從柱頭 1—1.5 釐處切斷，以觀其已否通過此部；結果，自花授粉者顯因花柱切斷而害及受精，但交雜授粉者則幾不受影響，可見後者之花粉管生長速度大於前者。

花粉管發育時所需之物質均早已貯於花粉粒中；花粉管生長之長度最初即受此種物質之多寡而異，惟花柱似亦供給其一部之營養。此外，花粉管之生長似尚須有某種特殊之內分泌或維他命，此種物質由花柱所生者。在許多例證中，花粉僅能在同種植物之柱頭上方能發芽；如遇他種植物時，則雖能發芽，其花粉管之生長極慢，致永不能達其胚珠。反之，某些植物之必須他家受精 (*Cross-fertilization*) 者，則在自身之柱頭上生長不良，但在同種而異品種之柱頭上則發育良好，此種情形在果樹中常見之，故有混植之必要。

花粉管發芽時之溫度能影響其授粉 (*Pollination*) 之能否成功。花粉管之生長常有一定之適宜溫度，且其最低溫度亦相當高，故開花時溫度過低，常對結果不利。大雨、濃霧亦有害，因花粉粒內滲透壓甚高，故能吸水破裂而損傷，同時且能洗去柱頭上之糖分及其他物質，而此類物質為花粉發芽所必需者，故花期多雨，則結實每不良。

因花粉為雄性配子體 (*Gametophyte*) 之休眠體，故其發芽力自能保持一相當時期。惟此期之長短因植物之特性及保存之情形而不同，一般以乾燥、涼冷、黑暗為宜。有些植物之花粉貯於乾燥器 (*Desiccator*) 者可保持其活力達數月之久。佐佐木氏曾用數十種植物之花粉作試驗，或貯於不密閉之器中而藏於室內，或貯於硫酸乾燥器內，或則貯於盛水之器中而不密閉，時時測定其發芽力，結果以貯於硫酸乾燥器者生存最久。惟絕對乾燥亦有害，故長期貯藏以較乾燥為良，而短期保存則以貯於不密閉器中者發芽率較高。田口氏曾自美國輸送 *Grape fruit* 及 *Tangelos*

之花粉至日本，貯於玻璃瓶而封於暗箱中，航海中分乾燥冷藏及不冷藏二法，結果以前法為佳，如管理適當，可保存其生活力達 40 日以上。

花粉之貯藏對於光照亦有影響，野口及濱田二氏謂以暗處為宜；花粉之貯於乾燥器者，以在暗處保持活力較久。

保存花粉雖一般以較乾燥為宜，但在禾穀類作物及其他多種植物則乾燥反有害，因其膜極易透水，故在乾燥空氣中即甚速乾枯而死亡。佐佐木氏曾比較多種植物花粉在室中及在乾燥器中之活力保存日數，結果穀類之花粉在乾燥器中反見縮短，有如下表：

作物	室內	乾燥器內	作物	室內	乾燥器內
牽牛	1日	1日	茄子	2	5日
蘿蔔	14	18	西洋甜瓜	5	41
蠶豆	20	31	大麥	1	15小時以下
棉	41	47	玉蜀黍	1	19小時
茶	12	52	葱	4	32日以上
柿	2	2			

據 Nowlton 氏實驗，玉蜀黍花粉之活力僅 1—2 天，主因為水分不足而原形質起變化之故。佐佐木氏就大麥及玉蜀黍之花粉分成絕對乾燥及濕度 20%、30%、40%、50%、60%、70%、80% 等八種處理以貯藏之，結果知大麥以 40%、玉蜀黍以 50% 之濕度為最適宜。氏用一種大麥行實驗，保持 40% 濕度者五日後尚有 29.3% 之授精率，而濕度為 80% 者三日即失去授精力，絕對乾燥者則一天後已幾無授精力矣。川上氏研究小麥花粉之貯藏，謂以 30% 之濕度為最適。關於水稻花粉之貯藏，據野口及濱田二氏研究，謂不論絕對乾燥、室內濕度或在濕室內，多數在極短時間內死滅，僅存者其生命亦不出 50 小時；惟短期貯藏則以 70—80% 之高濕為較佳。

經乾燥貯藏之花粉，如於發芽時使其迅速吸水，則有損其發芽力。木原氏曾將貯於氯化鈣乾燥器中之花粉，立刻放於發芽床上，則不見發芽；如用紙包好，置於蒸發皿而浮於水面，上罩玻璃鐘，待 15—30 分鐘後，再置於發芽床上，即能良好發芽云。

B. 受精 當花粉管發育時，其原形質內產生液胞，而其生殖核亦分裂而成

二核，是為精核或雄核(Sperm nuclei or male nuclei)。精核及管核均隨花粉管之伸長而移至管之尖端。及其達到子房時，即向一胚珠進伸，通常由珠孔經珠心而入胚囊，但亦有穿破珠被或胚珠之基部而達胚囊者。既入胚囊後，花粉管之頂端破裂，其內之細胞質及其三核全入囊內，二精核之一移向卵細胞，隨即與卵核結合而產生一結合核，是為受精。另一精核則至胚囊之中央而與二極核結合，是為重複受精(Double fertilization)。其後管核髓即消失。結合核之染色體數為 $2n$ ，連同卵細胞之細胞質稱為接合子(Zygote)，將來發育而成胚(Embryo)。

受精似為一種化學反應。卵之吸引精子常為純化學作用，卵或其性器官分泌一種有機酸如蘋果酸等，此種酸類對精子具有極大之影響而吸引之，以達受精之目的。

一般卵子之未受精者常不能起分裂，可見在卵子成熟後，似有某種抑制作用以阻其繼續發育，而受精則似能除去此種有害作用。至於此種抑制作用究屬何物，而受精何以能去除之，目下均尚未明。然由於實驗之結果，得知用各種化學刺激後，尤其某種無機鹽類，能使某種動物及藻類之卵細胞不經受精而起分裂，以致造成人為孤雌生殖，可見高等植物花粉中之生殖核似能產生某種化學刺激以促進卵核之繼續發育也。故 Lillie 曾創受精素(Fertilizin)之說，以為精子帶給卵子以受精素，胚之發育遂以開始。

植物之受精亦能由某種特殊物質以促進之。Whitaker 及 Pryos 二氏(1946)曾發現甜瓜之經昆蟲傳粉者極易結實，但用人工授粉者則結子不超過 $1/3$ ，可見昆蟲似有某種促進作用。經氏等試用各種生長調節素以助其受精，雖大多無效，但發現用 4-chlorophenoxyacetic acid 者能使結實率自 27% 增至 59% 云。

在植物中，常有所謂自家不和合(Self incompatibility)者，即同品種之花粉不能受精之現象也。此種現象於果樹中常見之而成為一嚴重之問題。自家不和合亦有種種程度之不同：或在柱頭上不能發芽，或雖發芽而在花柱內停止生長，或則在花柱內雖能正常生長，但將達子房時驟遭抑制。此種情形即於同一材料中亦能見之。據安田貞雄氏之研究，以為乃由於胎座部分產生某種物質抑制自家花粉之發芽及花粉管之生長所致。此種物質由子房逐漸上昇，如在授粉前已達柱頭，則花粉之發芽即受妨礙；如僅昇至花柱，則花粉雖能發芽，然花粉管之生長在花柱內被

抑制；如尚留於子房，則花粉管可順利經過花柱，但終被阻於子房外。但當此植物營養不良、年齡衰老或溫度下降時，則有時仍能自家受精(Self fertilization)，此乃因抑制物質在此等情形下產生較少之故。又自家不和合之植物在花蕾時每能起自家受精，據稱由於此時抑制物質尚未產生也。

品種間相互行雜交時，有易受精，有不易受精，此因親和力(Affinity)之不同也，在園藝上及育種上關係均甚重大。至於親和力之所以有大小，一般學者以爲主要用於遺傳因子之故。一般言之，凡親緣近者親和力恆較強。

受精雖爲正常生殖所必需，然在特殊植物中，亦有能不經受精而行單性殖生者，今且能用人爲方法以促成之矣。

3. 胚之發育及種子之形成

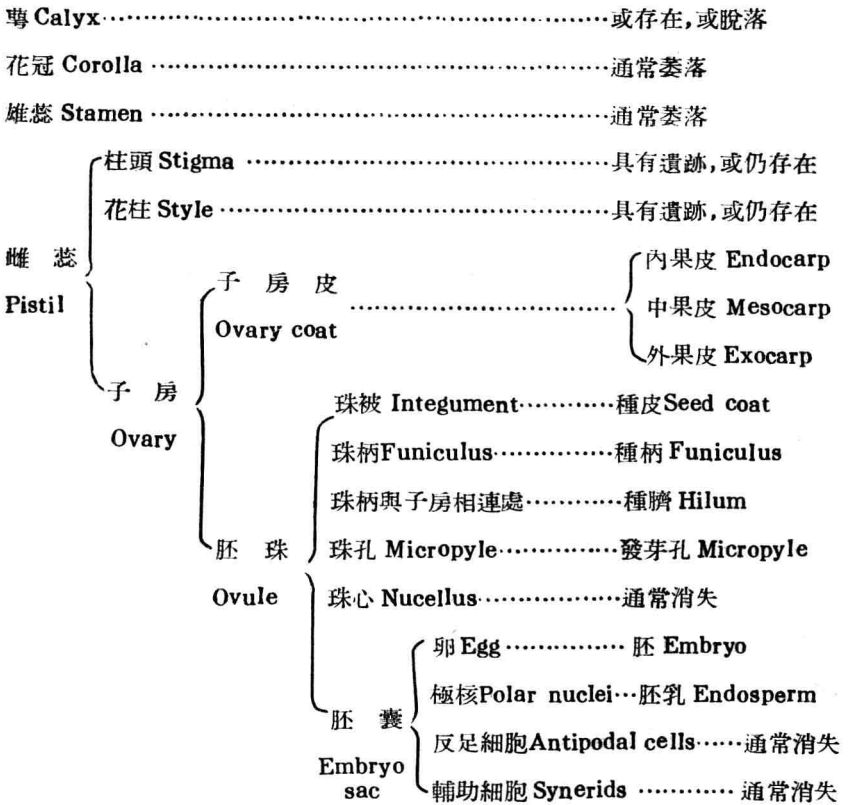
卵在受精後，接合子即爲細胞膜所包圍，其後經連續之分裂而形成一團細胞，乃漸次發育而成胚。同時胚囊中央之二極核與一精核結合後，成爲胚乳核(Endosperm nucleus)，隨即亦經多次之分裂而增殖，胚囊中之細胞質亦自胚珠組織內取得養分而增大其體積，二者幾佔胚珠全部，待後胚乳核周圍生細胞膜而形成胚乳(Endosperm)。

當花粉管進入胚囊時，輔助細胞大多即形破壞而消失，但反足細胞尚能生存一相當時期，甚或反形增殖以助胚囊自胚珠吸取養分者，惟其最後亦必歸於消滅。

胚囊受受精作用之刺激後，其外部細胞亦隨之大爲增長，致使胚珠之體積大爲增加，可達受精前數百倍。珠被之細胞數亦大增，其細胞膜之性質及厚度亦大起變化，終於發達成種皮(Seed coat)。至珠心通常在種子發育未完成前即已開始消滅，惟在某種蓮，其種子之大部爲珠心所構成。在種子發育之早期，胚乳之生長最爲活躍，豆類植物之胚乳在種子未成熟前即已爲胚完全利用，故在成熟種子中僅有一胚，但在穀類子實中則胚乳始終存在，以供種子發芽時營養之用，吾人食用之部分主要即此。

高等植物之生殖器官外有花器之保護，此等構造於受精後及種子發育中亦隨之而起極大之變化，花冠(Corolla)及雄蕊均萎落，萼(Calyx)及花柱或存或落，而子房則大多發育而成果實。

茲詳示花器與子實之組織比較如下：



4. 種子之成熟

A. 種子成熟時之生理變化 在形態上言, 種子之成熟代表胚由受精卵發育而成幼小植物之過程, 同時貯藏養料亦開始聚積。易於溶解或較活動之物質, 如六碳糖及氨基酸等, 輸入種子而變成不溶或幾不溶性之較大分子, 如澱粉、脂肪及蛋白質等。種子成熟時其乾燥量增重甚速, 但水分則相反繼續減少。當至成熟期末, 水分之損失或超過乾物質之增加, 故種子之重量有時反見減輕。Novacky 氏曾研究小麥種實在成熟期間之變化, 結果如下: (100 粒子實重量, 單位克)

發育程度	全重	乾燥量	水分
乳熟期開始	5.89	2.86	3.03
乳熟期末	7.23	3.58	3.65
糊熟期	5.65	4.19	1.46
完熟期	4.59	4.22	0.37

在澱粉質種子中，單糖類甚速即變成澱粉，故即在其發育初期，種子中糖分含量不超過1—2%。在油質種子中，因碳水化合物變成脂肪較為複雜，故在其成熟之初，種子中不但含有單糖類，且亦含有澱粉，此等物質隨成熟程度之進行而逐漸變成脂肪。據 Ivanov 氏研究，在種子成熟期間，油之性質亦起變化；在初期多為飽和脂肪酸；其後，不飽和脂肪酸之比例逐漸增高；待至成熟時，種子中充滿大部由不飽和脂肪酸組成之中性脂肪。

據 Thatcher 氏研究，種子成熟時灰分亦逐漸聚積，而其各元素含量之比例亦起變化；鉀質減少，而鎂與磷則增加，尤以磷之增加更著，故磷肥對於穀實之產量具有重大影響，於此可見。

B. 環境對於種子成熟時變化之影響 穀實之充實程度受成熟期內環境之影響甚大。高溫乾燥而多風使蘇聯東南部及東部各省以及美國大平原之穀實不能充實。二三天甚或數小時之乾風每使穀粒未及成長已先成熟，充實不良而生乾縮(Shrinkage)，以致產量銳減至 1/2 至 1/3。此種現象之最大原因為妨礙集中養料輸入成熟之種實中，蓋植物體各器官，尤其葉部，須有足夠膨壓，養分方能順利運輸也。當膨壓受乾風之影響而降低時，養分即停止輸入種實中，同時水分之轉移亦受阻，以致穀粒乾縮，雖未長成，即先成熟矣。植物一經發生此種影響，其後乾風雖已停止，仍不能恢復其正常作用，似已在植物體中發生某種不可逆變化，惟究屬何種變化，則目下尚未明瞭。

銹病(Rust)及其他菌類之寄生能奪取寄主之養料而阻止其輸入子實中，故亦能引起乾縮現象。高等植物之營寄生者，如列當(Orobanché)，寄生於向日葵根上，以及害蟲之侵害而減少葉面積者，均可致同樣結果。

植物之受乾風影響而致未長成先成熟者，其穀粒之化學組織亦起變化。因其在發育早期已乾燥，故可溶性碳水化合物變成澱粉之作用不能完成，結果細胞中澱粉粒為糊精所膠合而成為角質之塊，斷面呈玻璃質。但蛋白質之減少不若碳水化合物之甚，故此種穀粒中蛋白質之比例較高，惟其絕對量則仍遠少於正常充實之子實。

在乾燥區域，尤其微帶鹽性之土壤(Slightly saline soil)，水分供給不充分，故即在最佳年成，穀粒不能充實，較諸生於潮濕區域者，澱粉之比例較小而蛋白質之比例較大。此種性質特適於烘焙麵包或製造通心粉(Macaroni)之用。乾燥區域

之小麥，如加以灌溉後，可使其蛋白質之含量降低而澱粉量則較多，且子實亦較充實。惟因空氣仍屬乾燥，故其蛋白質量終多於濕潤區域者。如於將近成熟時於灌溉水中加入氮肥，則其蛋白質量仍可維持一較高之比例。

氣候情形對於大麥之影響亦相類似。S. L. Ivanov 氏研究油質種子對於氣候之關係，亦謂能隨環境而起變化，氏謂某種亞麻之生長於 Moscow 區域者，因其富含不飽和脂肪酸，故能產生優良之乾燥性油；但生長於 Turkestan 者，其不飽和脂肪酸之含量較少，故製成之油乾燥性不良。在種子成熟期間，如溫度較低，且晝夜溫度之變化較大者，多生不飽和脂肪酸；反之，如溫度較高而晝夜之差異較小者，則多生飽和脂肪酸。高山區域之影響與北方區域相近似，故欲得優良之乾燥性油，似當栽植於高山或北方也。

當種子完成其發育後，便進入休眠狀態中。

五、開花與結實

在高等植物之生殖過程中，常有開花與結實現象隨之而生。蓋在所謂顯花植物 (Phanerogamia) 之被子植物 (Angiospemeae) 中，胚珠均藏於子房中，其外更有花被 (Perianth) 以圍護之。當生殖器官成熟後，大多必須將花被開放以利授粉，是為開花 (Blooming)。待其受精後，子房常隨之而發育膨大，終成果實，是為結實 (Fruiting)。此二者雖為生殖之附帶現象，但在實用上之價值殊不小於真正生殖作用，尤為園藝家所重視。普通對高等植物所稱之生殖作用，常包括此二者而言也。

1. 植物之開花

A. 開花時之生理作用 自植物形態學之研究上，吾人得知花實為枝之變態以行生殖作用者。在花之外側部分，主要為萼片，其變更較小，故在其發育初期，亦能因其含有葉綠素而行光合作用，花冠有時亦如此。然自開花之時起，此種作用即漸減退，而呼吸作用則趨旺盛。在大型花中，如玉蓮 (*Victoria regia*) 等，能因其迅速之氧化作用而增高甚多溫度。因開花時呼吸作用旺盛，故對於有機物之消耗亦增，許多學者曾見植物在生長期內聚積之乾物質，於開花期間顯著減少；同時此時之營養生長停止，而光合作用亦見減弱，致使植物之整個體重亦隨之減輕。在二年生之禾草類及木本植物中，大多於春季開花，而將上年夏季貯積之養料逐漸耗

去；即在一年生植物中，莖葉中之貯藏養分亦於開花時被消耗殆盡。此養分之減少以在果實及種子成熟時達最高點。故調製乾草時至遲必須在開花前割取牧草，否則養分必大受損失。

當花開放之際，生長迅速增進，不但各部普遍增大，且能因不平均生長而造成偏傾運動，花瓣乃以展開。許多植物之花常有於清晨開放而於夜間閉合者，或則反之。此種現象主要乃受溫度或光線之刺激而使膨壓發生變化之故（參閱運動章）。

B. 開花之促進 植物之開花亦能用人為方法以促進之，此點於作物育種（Plant breeding）上甚為重要。因在高等植物中，生殖器官之主要部分均包於花被之內，必須將其撥開，方能施行授粉，然在小型之花，操作時極易受傷，尤其禾穀類作物，其花有穎（Glume）鉤合，更難處理，故如何能設法促其開放，為雜交技術上一重要問題。Ramiah 氏曾發現若用人工方法以增高溫度，可促水稻之穎開放。Dumont 氏報告用黑紙袋套於水稻穗上，亦能增高溫度而使穗吸收足量之熱以引起其開花。Poggendorff 氏亦曾得相似結果，惟據 Jodon 氏曾於 Luisiana 試驗，則謂並無效果。有人謂將穎加以輕輕摩擦亦能促其開花云。

Jodon 氏曾於 1934 年試用 0—50°C 之水浸漬稻穗，而得促進開花及殺死花粉之效。溫度以 0—6°C 及 40—44°C 為有效，尤以高溫之效果更佳，浸漬時間以 10 分鐘為宜。其後潘簡良及龔弼二氏在湖南作試驗，成效亦卓著。用溫湯處理後，成熟之花因受溫度突變之刺激而自動開放，而未熟者則仍不展開，此點對於育種上亦殊有利。

加茂巖氏曾發現水稻在正常開花 2—3 小時前（午前七時左右）移入室內，則能使已成熟之花於數分鐘內即行開放，而無花粉散出之虞，據氏研究，乃由於溫度與光照刺激之故。氏更用溫度處理以觀其效，結果凡受 50°C 處理者，能在處理後數分鐘內即有少數花開放，後暫停止，直至平常開花時再行開放；40°C 者效較差，而 35°C 者則無效。在午前七時用黑布覆蓋稻株 5 分鐘，結果亦能使立即開花。氏又用摩擦法，將乾布在稻穗自下向上拭之，結果亦有促進開花之效。

由於上述各學者研究之結果，植物之開花能受外因之刺激而促進已無疑問。蓋植物之開花受內外二大因子之支配，當內在條件具備後，則在適當環境下，即能自然開放，無須人為之刺激；但如內在條件尚未具備而相差不大時，則用人為方法

以增強其刺激亦得促其開花，其與完熟相差之程度愈近，則其所需之刺激當亦愈小。故用上述各法促進開花時，未成熟之花每不受影響，即以此也。

於此有當注意者，即此處所述開花之促進乃指促其花被之開放而言，與其主要之生殖作用無關，純屬使膨壓起變化而引起偏傾運動之現象，故與普通所指促進花之形成者不同。

2. 植物之結實

A. 結實之原因 當植物完成其受精作用後，胚與胚乳即開發育，隨之同時而起者則為花器中某些部分之萎落，如花冠雄蕊等，而子房則常發育而膨大，有時花托 (Receptacle) 亦能肥大，最後結成果實。此種現象當由於胚所分泌之某種物質所致，此種物質逐漸擴散至其周圍之組織中而產生某種化學刺激，以助其生長，或促其衰老。

在某些植物中，花冠之枯萎在受精前或花粉管穿入柱頭組織時即已發生，此種現象在蘭科植物 (Orchids) 中尤為顯著；當花粉傳至柱頭後花即迅速凋萎，而未授粉者則能繼續開放一相當長時期。據 Fitting 氏實驗，即使所用之花粉並不能引起受精，但此種作用仍能發生，可見花粉中似能分泌某種特殊物質以速花之凋萎也。

B. 單性結實 子房之發育為果實，有時亦能由化學刺激以引起之。胚未經受精，胚珠亦並未發育，然子房仍能單獨發展，結果則產生無子果實 (Seedless fruit)，如香蕉及某些品種之葡萄、柑橘、蘋果、梨、柿、胡瓜等即如此。此種現象稱為單為結果或單性結實 (Parthenocarpy)。此種現象在園藝上甚有價值，故此種研究亦多偏於此方面。

植物之單性結實可以分為二種：一為營養或自動的單性結實 (Vegetative or autonomic parthenocarpy)，乃不必受精，亦無須授粉之刺激而能每年自然產生無子果實者，如香蕉、華盛頓臍橙及日本御所柿等是也；一為刺激或他動的單性結實 (Stimulative or aitonomic parthenocarpy)，胚不必受精，但必須經授粉或其他之刺激果實始能良好發育者，例如葡萄中之有名無核種 *Saltanina* (Thompson's seedless)，據大井上康氏之實驗，乃因雌蕊不完全而不受精，但配以花粉者果實之發育較為良好，結果如下：

處	理	熟果%	果粒大小(耗)
開花前去雄套袋以防授粉		25	10.0 × 6.2
開花前去雄而配以 Alamon 花粉		92	24.3 × 18.0
開花前套袋行使授粉者		97	24.0 × 15.0

單性結實之原因頗為複雜，或由於外因，或由於內因，因刺激而產生之單性結實顯屬於外因者；然營養單性結實當屬於內因矣。惟所謂內因者究屬何物，尙多未明。據定盛氏研究柿之結果，謂其單性結實隨樹之衰老而加盛，是當與內部營養有關係也。

植物之單性結實，亦能用人為方法以誘致之。Müller-Thurgau 氏謂葡萄在其開花前八日於花束上行環狀剝皮能促其生無子果實。蘋果受樹蝨 (Plant lice) 之刺吸後亦能使其起單性結實。Fitting 氏用蘭科植物之花粉浸出物塗於柱頭上，見子房能膨大。其後自生長素發現後，知植物之單性結實可用生長調節素以簡易促成之，今日已廣被應用於園藝界矣。(參閱179頁)

植物之受精或接受其他刺激以結成果實，常有一定之期限，普通以在其花盛開時為最適當時期，當其花期已過，則一般均已不能再起作用矣。然據 Swarbrick 氏最近實驗，發現去雄之番茄花，在花瓣萎落後三星期尙能受生長調節素之刺激而重行活潑生長。在另一不結實株之處理中，噴以生長調節素後，不但能促其結果，且能使開花已過 50 日者同樣結實。氏謂此種花穗，性質與休眠芽相似，當經適當刺激後，仍能恢復其生長，此在學理上頗具興趣。

C. 落果 植物所結之果實中不能全部成熟，常有一大部分停止發育而脫落。此種現象於果樹及棉中最高為常見。有時已將近成熟而仍然落果。落果主要原因為結實太多，以致養料迅速消耗而感不足。許多作物常開過量之花而結過量之果，以致本身不能負擔，於是互起競爭。最初脫落者為含種子較少或其種子較弱者，或生於不易得養分處者，故落果實為一種活潑之生理作用。因落果常在養料用盡後，故其發生常遲，而使養料大受損失，故在集約之園藝上常設法行除花疏果等操作以避免之。生長特盛之發育枝亦為養分消耗者，欲求果實之營養充足，此等枝亦當除去；玉蜀黍之除蘗及果樹之剪除徒長枝即以此也。為求果實之巨大，有時僅酌留少數果實，俾得充分發育，此於果樹及果菜之栽培上常用之。

在氣候乾燥之區，落果常因缺水所致；土中水分用盡後而給水太少，或受乾風之侵襲而致水分不足，均可得同樣結果。此種情形在棉之栽培中尤為常見，當在夏季充分灌溉，使開花甚盛，但其後則長期不灌溉，或受嚴重之旱害時，即能引起棉鈴之脫落。

要之，任何能使生長突生變化之因子，尤其不利於生長而發生於結實期間者，每致引起落果，故在此期內必須注意以避免之。然如桃、梅、蘋果、梨等果樹，每有一時期脫去其未熟果實，此似與其遺傳性質有關，則非栽培方法所能避免矣。

至果實之所以能脫落，乃因果梗部 (Peduncle) 發生離層所致。而離層之生成則受種種因子之影響。據許多學者對於果樹研究之結果，知其關係如下：(a) 果實中種子含量多者不易生離層；(b) 生於強壯之枝上者亦不易脫落；(c) 在氮素不足之處，如生長於草地 (Sod) 者，在開花前 2—3 星期施以速效性氮肥，則幼果離層之生成可大為減少；(d) 在開花前短期內行環狀剝皮可減少離層之發生，不論氮素充足與否均有效；(e) 不論其由於蒸散過烈或由於水分供給不足，如水分過少，幾能使全部果實發生離層；(f) 在春季開花前行修剪 (Pruning) 亦能減少離層之生成。

D. 果實之成熟 肉質果實成熟之際養分亦見累積，主要為糖類、果膠化食物、澱粉、有機酸、及有香味之酯，故使果實甚為適口。果實之成熟常與種子之成熟期相伴進行，當種子尚未成熟時，果肉常酸而有澀味，因其富含有機酸與單寧也。但當其成熟後，則此類物質即轉變而成糖。果實成熟時其物理性質亦起重大變化，原因果膠之黏結而堅硬者，今則受酵素之作用使果膠溶解而變軟，外形亦變圓潤。

在蘋果或其他多汁果實之發育初期，由葉輸入之糖類至果肉中變為澱粉，故其時之組織較硬而無甜味，待其後逐漸成熟時，此貯積之澱粉又迅變為糖類。然在所謂冬季種 (Winter varieties) 中，此種變化必須在果實採下後貯藏期間方始發生。

當貯藏過久時，果肉細胞即呈過熟 (Overripening) 而死亡，蛋白質分解酵素之活動力增強，於是開始發生自身分解 (Autolysis) 之現象。細胞間之連繫失去，果肉成一軟塊。此種過熟之果實，極易受黴菌及細菌之侵襲。

在成熟之自然過程中，澱粉之變為糖類及有機酸與單寧之氧化進行頗緩，然此此可用人為方法予以特殊刺激而促進之。美國 Harvey 氏曾用乙炔氣以處理未熟之香蕉及番茄而成功，目下已廣被應用於果實之促熟矣。其法將處理之果實密封

於含 1/1000 乙烯之室中 2—3 日即成。處理溫度須維持 18—21°C，而濕度則不能低於 90—95%。乙烯處理之作用在於促進酵素之活動及增進原形質之透性，如此可促進氧化而使有機酸及單甯迅起變化，並助澱粉果膠等消化，而使果實甜軟適口。除乙烯外，丙烯(Propylene)及乙炔亦有相當效果。

人工促熟之果實，其變化似僅限於果肉細胞中，故其內部之種子並不能隨之而促進發育，此與自然成熟者不同。

果實之成熟亦受氣候情形之影響。溫度低而多雲時，則成熟較慢，且有機酸與單甯較多而糖分較少；但如氣候溫暖而陽光充足時，則果實富於糖分。

六、 影 響 植 物 生 殖 作 用 之 因 子

影響植物生殖作用之因子甚多，可大別為內因、外因二類，然此二者間實具有密切之連繫，蓋植物之內部情形常隨外界環境而變異，而外部因子之作用主要在引起內部之變化後始能發生作用也。一切生理作用莫不如是。惟為便於敘述計，仍分列之：

1. 影響植物生殖作用之內因

A. 遺傳性質 植物之生殖作用主要受遺傳性質之控制，故其生殖之年齡每有一定；或則較早，或則較遲。在一般草本植物中，大多於當年或第二年即開花，待結實後多枯萎死亡。在木本植物中，或須 5—10 年方始開花，如一般果樹；或須 25—30 年方開花，如楓(Maple)、落葉松(Larch)及菩提樹(Linden)等；而櫟、榆、栗等則須至 40—60 年始行生殖者。雖園藝上能在某種程度內用人為方法以促進開花結實，但至今仍未有確實有效之方法以完全控制植物之生殖作用。

B. 營養狀況 植物之生殖作用雖受制於遺傳因子，然在某種限度內則可因營養情形如何而變更之。吾人常見生長過盛之植物每不能開花結實，是為徒長。有時某一部分枝條徒長者，雖其他部分仍能開花，但此部枝條始終處於營養生長狀態下，此種情形為果樹園藝家所熟知者。一般言之，特別適於營養生長之情形每不適於生殖，故生殖每在營養生長受相當抑制時始發生。惟生長過於衰弱者亦不能花實。可見植物之生殖作用有關於營養狀況者至大。

Klebs 氏在研究光對於生殖作用之影響後，發現植物貯積相當量之有機物後，

則雖在黑暗之中亦能開花，尤以碳水化合物量關係最大，如風信子及其他鱗莖類均為適例。又如將植物一枝置於暗室而其餘部分則受強光照射，則前者能由後者取得養分，故雖在暗室，亦能開花。氏根據此種事實，而謂影響植物之開花者主要即為碳水化合物之聚積。惟氏以為氮素之量亦有關係。

Klebs 氏之說後經 Kraus 及 Kraybill 二氏之研究而更詳明。據二氏用番茄為材料而研究之結果，發現植物之生長及生殖與其體中碳水化合物及氮素、水分之含量比例具有密切之關係。當氮素及水分充足而碳水化合物之生成及積蓄較少時，生長旺盛，但不能開花；氮素水分充足而碳水化合物亦多時，生長盛，但仍難着花，即能開花，亦多不結實；氮素與水分之吸收較少，而光合作用甚強，能積聚相當量之碳水化合物，則後者之量可略多於前者，此時生長雖較緩，但着花甚多，結實亦繁；至於氮素水分過於不足，而聚積多量之碳水化合物時，雖能着花，結實不良。簡言之，凡氮素及水分多於碳水化合物，或二者均多時，大多引起旺盛生長而不能花實；如碳水化合物含量多而氮素水分不足時，雖能着花，而結實不良；必須氮素水分含有適量而碳水化合物之含量略多時，則不但開花多，而結實亦多，能充分完成其生殖作用。此種關係，稱為碳氮比率(C/N ratio)。可見影響植物之開花者為碳水化合物之含量，必須有相當之積蓄，方能引起開花；但欲順利完成其生殖作用而使種子果實充分發育，則氮素亦屬必需，惟如氮素量過多，則生長過於旺盛而反妨礙生殖作用之進行。同時可見植物之生殖必須在生長稍受抑制時方能發生也。

碳氮比率之關係證之實際大多相符。以果樹為例，發育期之果樹光合作用盛而吸收亦盛，碳水化合物與氮素均多，故生長盛而不結實；結果盛期者生長略受抑制，故其碳水化合物量當略多於氮；至入衰老期者，因吸收作用弱，致氮素含量不足，故多花而不實。又如多施氮肥之作物，生長旺盛而生殖則受障礙，即以氮素過多也。一般植物在夏季雖有碳水化合物之聚積，但並不能形成花器，必待夏末後環境漸不適於生長，於是吸收作用漸形減弱，生殖器官乃以形成，證諸 Kraus 及 Kraybill 二氏之說，亦相吻合。利用此種關係，吾人已能用人為方法在某種範圍內左右植物之開花結實，此在農業上已廣被應用，而於果樹栽培利用尤多。例如徒長之枝加以抑制，可促花芽之形成，而生長過盛之株，每行剪根以抑制其生長，可促結果；老年果樹每行強度修剪，亦所以調整其碳氮比率也。在德國常用薄鋅片圍於果樹莖部，而

用鐵線緊縛之，以阻養分之下降，使上部碳水化合物得以積蓄，對於結實每收促進之效，且當不需要時可以去除而無傷於樹之組織，甚為便利。接木(Grafting)之所以能促進結果，至少有部分原因亦以養分下輸受阻所致。

碳氮比率且能影響於器官之形成。據 Reid 氏等之研究，氮能阻止根之形成，而碳水化合物則促根之發育。Starring 氏發現番茄插枝之含氮高而含碳低者，僅能生長 0.05 種；反之，如含碳高而含氮低者，則生長達 19.7 種。植物之極性(參閱 153 頁)據 Hicks 氏稱，亦多少與碳氮比率有關；比率高處生根，而低處發枝。上林氏謂甘藷插枝之含碳水化合物較多者，發根佳，收量增多，故謂育苗時當節制氮肥。又與石井氏將插條及接穗用砂糖浸漬以增其碳水化合物含量，謂能增加其活着率云。

C. 內分泌 生物之一切生理作用大多受制於內分泌，此為已知之事實，植物之生殖作用當亦如是。早在 1883 年，Sachs 氏即已有此種觀念。氏自正在開花之株上剪取枝條而行插枝，不久此枝即行開花；但取自不開花株上者則久而不花。氏謂當開花時植物體內必聚有某種開花必需之物質，故取自開花株上者能不久即花也。其後 Cajlachjan 氏研究光期(Photoperiod)對於植物開花之關係後，亦謂在某種光期下，植物體內產生某種促進開花之內分泌，此種內分泌能在植物體內移動而促花器之發生與發育。而最近 Hamner 及 Bonner 二氏(1938)對一種莨耳屬植物(*Xanthium pennsylvanicum*)作詳盡研究後，得同樣之結論。據氏等實驗之結果，此種植物之一部受短光照處理後，能使其他受長光照部分亦生花芽，此種作用且能藉接木而傳遞至他株，如在合處夾入一種 Lens paper，僅使可溶性物質能通過，則二者雖不癒合，亦能使受長光照處理者同樣發生花芽。由此可證其必有某種物質存在也。氏等更證明此等物質與生長素不同。惟氏等用各種溶劑設法提取未能成功，故此等內分泌究為何物仍未明瞭。雖經其他學者證實大豆、菊及大波斯菊(*Cosmos*)等植物之反應均局限於受處理部分，殊難測知其開花是否由於內分泌之促進，但至少有多數植之開花確受內分泌之控制則已證實矣。

2. 影響植物生殖作用之外因

A. 光 Klebs 氏曾發現光之強度為影響植物生殖之主要因子，一種植物雖有一切適合之條件以遂其生育，但如光照不足，則其開花大為延遲，甚或竟不開花。氏以連錢草(*Glechoma hederacea*)為材料，見其在弱光下者，能繼續作營養

生長達數年之久；但當使其受強光照射後，則不久即行開花。小林氏稱，稻若遮斷日光，則開花即被阻止，開花狀態現不規則；如用電燈以代日光，即可促進其開花。Riede 氏謂在德國某一地帶，因冬季光線不足，故雖將秋海棠栽於溫室，仍不能開花；但若用 150—300 watt 之電燈照射時，則開花甚為良好。最近 Withrow 氏發表各種花卉對於加照電光之反應，謂可分為三類：一類無明顯之反應，或雖有而功效極微，致得不償失者，如薔薇、香石竹等；一類反應良好，能提早開花或增加花數者，如翠菊、三色堇等；一類為增長光照後反能延遲花期者，如菊花等是。

各種植物開花所需光之強度因種類而不同。據安田貞雄氏稱，青莧及藜之開花須有強光，穀類祇需中等者，而南瓜、金蓮花及蕎麥等則弱光亦無妨；至如鬱金香、風信子等，即在黑暗中亦能開花。

至於光照影響開花之原因，據 Klebs 氏研究，乃由於其促進碳水化合物聚積之故。鱗莖類植物雖在黑暗中亦能開花，即以其已有多量碳水化合物之聚積也。如使植物生長於光帶之不同部分，則結果生於紅光下者極易開花，與在白光下同，而藍光則能延遲開花。據分析結果，知生長於紅光下之植物其碳水化合物之含量較多於藍光下者。由此可證植物之生殖因與碳水化合物有關，而光之強度僅為間接作用而已。

據最近研究，光照時間之長短及其與黑暗之交替情形影響於植物之生殖作用者至大且切，是即所謂光期感應 (Photoperiodism) 是也，當於後章詳述之。

B. 溫度 溫度對於植物生殖作用之關係較為複雜。普通生殖時所需溫度較營養生長時為高，將植物長期置於低溫下有不開花之可能；但短期受低溫之刺激則反能促進生殖而提早開花。冬小麥如行春播，則第一年僅行營養生長而不開花，必須經冬期低溫之刺激後，至翌年始能開花結實；但普通之行秋播者，因當年冬季已經冷凍，故明春即能開花。Thompson 氏就芹菜、Miller 氏就甘藍作試驗，在早春播種或在冷床育苗，幼時置於比較低之溫度下，則易抽花苔，花期亦早。星加氏亦證明蘿蔔及蕪菁在幼小時受低溫刺激能提早開花。Gassner 氏將二年生植物於幼時以低溫處理之，則能使其在第一年即開花。

植物對於低溫之感應以在幼苗時較為靈敏，至已長成者則感應甚為遲鈍。例如蘿蔔之幼苗在 4°C 左右之溫度中放置 15 日左右便可提早開花，而成長植株則受同樣溫度 40 日仍無效果。據 Lysenko 氏研究，在種子將發芽時予以低溫或高

溫之刺激，則其後之生育大可促進而開花結實因以提早，是即有名之生長促進法 (Vernalization) 也。其詳當述於後章。

溫度過高時常能阻止開花，故溫帶植物之移植於熱帶者每有不花之現象。

C. 水分 水分亦能影於植物之開花結實。乾燥空氣有利於結實，而濕度高則能延遲甚或阻止之。但土壤水分則適相反，過於乾燥不若濕潤之有利，最適於開花結實之條件，當為氣候乾燥而有充分之灌溉，天氣晴朗，日光充足，如美國之 California 及中亞細亞等是。在此種環境下，果樹之產量常極豐。

D. 養料 植物之營養既為左右生殖之重要因子，則養料之供給情形自必能影響其開花與結實。據學者研究，各種礦物質及含氮化合物之量對於結實大有關係。吾人早知氮肥能促進植物之營養生長而妨礙其生殖作用，而磷肥則有利於其開花與結果。故如何利用施肥以調節植物之生長而促其結實，為果樹栽培家之重要課題也。

E. 化學刺激 少量之化學物質每能刺激植物之生殖作用。植物生長調節素有時亦能促進開花，已見前述 (參閱 182 頁)。近據比利時 Brussels 大學教授 Havas 氏研究，三甲胺 (Trimethyl amine) 之稀薄溶液 (二萬五千分之一至六萬分之一) 能促進動植物之生殖作用。將此溶液注入蛙體，可使交尾期已過三月之久者仍起交尾行動；而注入馬鈴薯之莖內者可增加 22% 之花數。最近 Zimmerman 及 Hitchcock 二氏發現 2,3,5-三碘苯甲酸 (2,3,5-tri-iodo-benzoic acid) 為一種促進花器形成之物質；用此物小量使揮發於空氣中，可使番茄原生枝葉之處發生花穗。由於近來植物內分泌研究之日漸發達，日後必能如生長素而發現各種控制植物生殖之刺激物質也。

第九章 植物之生活史及其發育之控制

一、植物之生活史

高等植物之生活史，與其他生物相同，開始於受精卵之分裂，而終於個體之死亡。在其生活史之早期中主要為生長及營養器官之發育，其後隨之以生殖，而最後則為衰老與死亡。

植物生命之長短相差極大。在高等植物中，有生命極短者，如繁縷 (*Stellaria media*)，能在數星期之內完成其發育；而許多大樹則能生存數百年之久，而美國 California 州之 *Sequoia* 則已有數千年之壽命。惟此處須注意者，植物與動物不同：動物全體各部分之組織與器官幾與本身同一壽命；而植物則不然，在一千年之老樹，其活着部分，如葉、芽、根與枝之生長部分等，均僅生存極短之時間，其後即為新生者起而代之，僅樹幹之最內死亡部分方為長存者。

一般樹本及其他多年生植物具有每年更新之能力，故其生命實際上無一定之年限。某些部分每年死亡而重生，千年老樹生長部分之細胞與一年生者同其年輕，在任何方面言，均不能發現其有何種衰老之徵象。故植物生活史之特徵似不在其生命延續之時期，而在其營養生長與生殖間之關係。由此種觀點言之，植物似可分為二大類：一類僅能結實一次，而另一類則能重複結實者。

屬於第一類者主要為一年生植物，此種植物能在一生長季節中完成其生活史。為便利起見，可以種子發芽為其生命之開端，而於胚之形成暫置不論。種子發芽後，幼苗迅速生長而發育其營養器官，於是開花結果，最後各器官衰老而迅速死亡，終於植株乾枯。因其枯萎常在秋季，故普通以為植物之死亡與外界環境有關，實則完全受制於內部因子，例如許多甚早成熟之一年生植物，在生長季節未盡之前早已枯死，而於短命植物 (*Ephemerals*) 更為顯著，可見其並非由於外界因子所致也。

開花結實有時並不於一年內完成，而常見於第二年，是為二年生植物，如胡蘆薈及甜菜等均是。此類植物以休眠狀態越冬，至翌春而重又恢復生長。但在其結實後亦隨即死亡。此外另有許多植物，在其多年之生長期中僅能產生營養器官，待其達相當大後，乃行開花，然花後亦仍繼之以枯死。龍舌蘭 (*Agave*) 即屬此類，在其原產地墨西哥，常至 8—10 年後始開花，而在較不適於發育之環境下，如在地中海沿

岸或溫室中，則須 20—50 年始能開花。某種椰子樹 (*Corypha umbra culifera*) 亦示此種現象。

植物結實後內部發生何種作用而使植株死亡現尚未明，但生殖與死亡二者間密切之關係，則已由許多實驗證明之。甚多植物之生命可因除去花芽以阻止其結實而大為延長之。例如 Molisch 氏曾用此種方法使一年生之木犀草 (*Mignonette*) 生存二三年，而致形成一小灌木。反之，二年生植物如因某種關係而於第一年即產生種子者，則其營養器官即迅見枯死。

另一類植物能每年開花結實，而並不死亡，如一般之多年生木本植物均屬此類。在其生殖後仍能繼續其營養生長，故其生命實際上並無限制。究有何種內部因子使能於結實後繼續生存現亦未明。在某些植物中，如番茄及瓜類，結實與生長似互相交替而輪流發生，Murneek 氏以為在此種植物中，果實似能控制生長之情形。

植物之生長與發育雖為隨伴發生之現象，然二者實完全不同。生長主要為體積之增大及營養器官如根、莖、葉等之形成，此種營養器官之作用在於養料之製造與聚積，而發育則為轉向生殖之質的變化也。此種質之變化，據 Lysenko 氏研究，乃為漸進者，其間須經過數個階段之發育，在某一範圍內，已能用人為方法加以控制矣。

二、 植物之光期感應

1. 光期之意義及其重要

自然界中白晝黑夜之交替情形稱為光期 (Photoperiod)，而植物對於晝夜長短之反應稱為光期感應 (Photoperiodism)。據 Garner 及 Allard 二氏 (1920) 之研究，白天與黑夜之長短比例為決定植物開花時期之重要因子。依植物對於光期反應之不同，可將植物分為二大類。某種植物，如棉、大豆、水稻、高粱、粟等，在白天短而黑夜長情形下開花較早。在自然環境中，此類植物須在秋季日長 (Length of day) 漸短時始行開花。惟如用人為方法將其閉於暗室中，或用不透光布遮覆之以減少其光照時間，則能使其在初夏即行開花。類此者稱為短日性植物 (Short day plants)。此類植物大多原產於南緯度 (Southern latitudes) 地區。另一類植物如小麥、燕麥等須在晝長夜短情形下開花較早，在自然情形下於春季日漸長時開花，惟如用人工於夜間加長光照時間，則可提早其開花時期，是為長日性植物 (Long

day plants)。此類植物多在北緯度處，其生長期較短，在繼續光照下發育最速。惟亦有許多植物對光期無甚反應者，特稱之為中間性植物(Intermediate plants)。

各種植物之光期感應大多一定。如光期不適，則雖其他條件均適宜，仍不能引起生殖作用；反之，如用人為方法調整光期，則在某一限度內可左右植物之開花期。

光期感應對於植物之分佈關係甚大，故於引種時不能不注意及之。長日性植物如小麥等，若移至北方，則其發育不致受阻，因此緯度之日長較長，反能促進其發育也。故此類植物在北方栽培較易，雖其夏季較短，但可因日長而補償之。惟短日性植物移植北方則甚困難，不但夏季較短，且因白晝較長而延長其生長期。故此類作物北移時，當慎擇品種，務選對光期之反應較小者，以便能適應環境。此種知識在農業上甚為重要也。

2. 植物對於光期之反應

植物對於光期之反應常隨其原產地而異，一般熱帶植物多屬短日性，而溫帶植物則多屬長日性。故溫帶植物移植熱帶時每多不能開花。有時雖屬同一種植物，因其各品種產地不同，對於光期之反應亦異。例如王綬氏曾自各地收集大豆品種而栽於南京，結果見來自南京以南者花期較本地種為遲，而來自北方者則較早。原產地愈北，則生育期愈短。蓋南方夏期日長較北方為短，而大豆為短日性植物，故由北而南者能提早開花，由南而北者則反是。惟原產地過於北方者，因成熟過早，生育期間太短，不及充分生長，致養分缺乏，未及開花而死亡。茲示其結果如下：

原產地	嘉興	南京	宜昌	魯南	豫南	北平	山西	哈爾濱
下種至開花 平均日數	70.0	68.5	65.1	60.8	50.5	47.0	45.2	—
備攷	枝葉茂 成熟晚	枝葉茂	枝葉茂	結實少	結實少	開花 後死	開花 後死	未開 花死

同一種類之植物，因其品種之不同，其對光期之反應每亦有別。例如大豆原屬短日性植物，但其中某些品種之反應至不一律。Biloxi 品種在光照延長時，發育大受阻礙，光照 16 小時者其生長期倍於 12 小時者；但 Mandarin 品種則對此反應甚小而能同時開花。吉井及近藤二氏稱，稻之早生種幾為中間性，愈屬晚生種其短日性愈顯著。又據近藤氏稱，日本北海道之稻極早生而現中間性，台灣之某種稻則極晚生而為顯著之短日性。在長日性植物中亦有類似情形，如小麥即是，此與各品種

原產地之不同有關，北方小麥移至南方短日環境下發育大為延遲，但某些品種則對光照之縮短無甚不同反應。

由於光期感應之研究，得知品種之成熟早晚實為相對者。例大豆中 *Biloxi* 及 *Mandarin* 二品種，在較短之日照情形下，二者同時成熟，但前者對於光照延長之反應敏於後者，故當其生長於北方時，*Biloxi* 種之成熟晚於 *Mandarin*，但在更南方生長時，則 *Biloxi* 之成熟期反較早矣。

各種樹木之光期作用亦有地域之關係。南方種類北移後，因長日而發育延遲，其枝生長較大，但不能及時成熟，故易受霜害，而北方種則在長日下枝老熟正常。

據日人江口氏研究，同一植物在不同之生長期中，其對光期之反應亦有差異。氏將植物生活史分為花芽分化前及分化後二期，而分別測定其光期感應，據稱各種植物可依此分為九類：

花芽分化前	花芽分化後	記號	植 物 例
短 日 性	長 日 性	SL	草 苺、櫻草、白妙菊
長 日 性	長 日 性	LL	菠 菜
長 日 性	短 日 性	LS	Boltonia
短 日 性	短 日 性	SS	大波斯菊、牽牛、大豆
短 日 性	中 間 性	SI	晚生水稻(神力、旭)
中 間 性	短 日 性	IS	小濱菊
長 日 性	中 間 性	LI	草夾竹桃
中 間 性	長 日 性	IL	小麥(安達、赤皮赤)
中 間 性	中 間 性	II	番 椒

3. 光期對於植物生理之作用

光期對於植物之生理作用雖主要為影響其發育而左右其開花時期，但對營養生長亦有關係，故可分為二方面言之。

A. 光期對於植物開花之影響 對短日性植物縮短其光照，或對長日性植物延長其光照，均能促其發育而提早其開花期。反之，延長短日性植物之光照，或減縮長日性植物之光照，則均阻礙其發育，使生長期加長而開花期延遲，前已言之。**Garner** 及 **Allard** 二氏曾以 *Biloxi* 品種之大豆為試驗，當其日照時間為 12 小時時，自發芽至開花需 110 日，但使每日日照減為 5 小時，則 27 日即能開花。菸草之受 12 小時日照者需 157 日而開花，但受 5 小時日照者則可減至 58 日即開花。日

人福家氏用短日法處理水稻，使每日日照時數縮為8小時，結果全期處理之早稻於七月二十三日抽穗，而對照組之不經處理者至八月二十一日始抽穗，相差達一月之多。但增加光照時間以行長日法者則能延遲稻之抽穗，尤以中晚稻為更甚。又據近藤、岡村、一色、笠原諸氏實驗，用16小時之長日法處理水稻，結果或延遲抽穗，或竟全不開花，若日夜行連續光照者，則歷時三載而仍不出穗，但使其恢復正常光照後，則不久即出穗。至用8小時短日法處理者，於播種後39日即見抽穗矣。我國趙連芳氏，潘簡良氏及林成耀陳希凱二氏等試驗，亦得類似之結果。如調節其受光時數，可能使早中晚稻同時開花云。

B. 光期對於植物生長之影響 日照長短不但對於開花期之決定甚為重要，即於營養器官之發育亦有極大關係。例如延長短日性植物之光照時，葉甚大而營養器官之生長甚為強盛。此類植物栽於北方雖難成熟，但因其莖葉繁茂，頗適於作乾草(Hay)或青飼(Silage)之原料。至於其莖葉所以能繁茂者，乃因開花被阻止，故所有養料集中莖葉生長之故。Redington氏曾對豌豆、草棉、玉蜀黍等多數植物行18小時之長日處理，見一般細胞分裂旺盛，原形質量增加；如縮短光照而提早開花時，則能減輕其子實之重量。長日性植物之受短日處理者，雖因光照時間減少而光合作用受限制，致養分之產生亦較少，但以其能集中於營養器官之生長，故莖葉仍能較為繁茂也。惟光照過短時，如每日為6小時或更少，則生長亦受妨礙。

日長關係對於塊莖鱗莖及其他地下貯藏器官之發育亦有重大之影響。許多植物如洋蔥等，長日能促進其鱗莖之形成，而短日則刺激葉之發生。許多熱帶植物，以野生種馬鈴薯為例，在南美熱帶區域能發揮其原有特性而產生許多塊莖，但至中歐後，因夏季日長而全無薯塊之產生，惟如將日照減至12小時後，即能恢復其多生塊莖之特性。栽培種馬鈴薯對長日並不影響於薯塊之產生，即在北極仍可得好之收穫，而該處在中夏並不落日也。此時關係最大者為土壤溫度，馬鈴薯之原產於高緯度處者，以在低溫處發育較佳，增高土溫22—25%能阻止塊莖之形成。惟據Tincker與Darbishire二氏以及Garner氏報告，短日處理可增加馬鈴薯之收量，是其塊莖之發育亦以短日為良。Shull及Plitt二氏用二十日蘿蔔作試驗，結果謂在20°C時以行7.5小時之短日處理最適於根之肥大云。

4. 光期處理之方法及其與效果之關係

對植物之光期處理不外短日、長日二法，均甚簡單。短日法乃於清晨或傍晚用不透光之布或紙遮覆植物以減少光照時間即成。較大植物可用三夾板製成之罩裝於輪上，以便推動；較小植物之行盆栽者，最好載於車上，以便需要時可推入暗室中。不透光布常用以遮覆室外及溫室之畦栽植物，美國常用之。至於長日法可於日出前或日沒後用電燈以延長光照時間即可。雖燈光之性質不同於日光，然其效果仍同。

光期處理之方法雖甚簡單，然仍有許多技術上問題值得研究，例如處理之適當時期、處理部分、光之強度、光暗交替之長短以及與其他因子之關係莫不與效果大有關係也。茲分論之：

A. 光期處理之適當時期 光期處理不必於全生長期中繼續行之，僅於發育初期予以 15—20 日之處理即可發生作用。據 Garner 及 Allard 二氏及其他許多學者研究之結果，均謂植物受光期處理後具有顯著之後作用 (After effect)；一旦反應已完成後，其後即處於相反之光照情形下仍能發生應起之作用。Eghis 氏謂短日性植物曝於短日下若干日，則其後雖在長日下仍能完成其生殖作用。Dolgushin 氏曾用短日性之粟行試驗，將 24 盆分為二組，第一組處於正常之日夜交替環境下，第二組則在日夜繼續之光照下，在每第三日自二組各取一盆互易其位置，最後得受 3、6、9、……至 30 日之正常日照之植物，而後察其抽穗情形，結果如下表：

受正常日照之日數	0	3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	全期
抽穗期	—	—	—	—	22/8	21/8	18/8	20/8	23/8	22/8	22/8	20/8
自發芽至抽穗日數	—	—	—	—	24	23	20	22	25	24	24	22

可見粟受正常日照 12 日後，則不論其後日照情形如何，殆均能與全期正常日照者同時開花。惟受正常日照在 9 日以下者，其反應未能完成，故其後處於繼續光照下即不能開花。Hamner 及 Bonner 二氏就 *Xanthium pennsylvanicum* 作研究，謂在長光照下移至短光照下 5 日後即有花之原始體 (Primordium) 生成，待此原始體生成後，則其後雖在繼續光照下仍能繼續發育而開花結實。凡此均證明植物受光期處理後具有顯著之後作用，故僅須於某一時期內予以適當之處理即可誘發其開花，無須長期處理。惟據 Borthwick 及 Parker 二氏就某種大豆研究之結果，謂花之原始體在短日下形成後，如移至長光照下則不能繼續發育，則又與上不同矣。

據 Lysenko 氏之研究(參閱下節),植物之發育可分為二期,即感溫期與感光期是也,光期感應為第二期中之主要作用。因發育與生長不同,可於早期內先行完成,故光期感應亦得在種子發芽時完成之,至少短日性作物如此。種子之經此種處理者,則其後即在任何日長下亦能迅即開花。惟各種植物並非均能在種子發芽時完成其光期感應,否則對於作物開花之控制定可獲得不少便利也。

一般植物光期處理之適當時期究在何時,亦不乏研究。榎本氏謂大麥在發芽 30 日間最為敏感。近藤氏對稻行 15 日之短日處理,如處理過早,則此時已達某程度之生育狀態者出穗受促進,此後分蘖者出穗仍遲而未受影響。故行短日法以提早抽穗時,有行相常長時期處理之必要。至行長日法以延遲稻之抽穗者,福家氏以為應在出穗前 40 日左右行處理,丁氏則以為在出穗前 30 日左右為有效。安田真雄氏參攷各家研究結果後稱:行光期處理以促進開花,應在植物生育已達某種程度後,略見生殖器官發育之前便行某期間之處理,若已見開花準備後再行操作即無效果。至用光期處理以延遲開花者,氏以為在幼期處理無效,但已有開花準備後再行處理,效果已微,或亦無效云。

B. 光期處理之部位 據 Garner 及 Allard 二氏實驗,將一株大波斯菊上下二段受 10 小時之短日處理,而中段則行長日處理,結果上下不久開花,但中段則始終不着花。近藤氏將一株稻之地上部分為二部,一方行 8 小時之短日法,一方則處於日夜光照下,結果前者較正常早一月抽穗,而後者則始終未見抽穗。其他植物亦有類似情形,可見植物對於光期之反應每限於受刺激部分而不能傳達於他部者。故操作時自必當將目的部全予處理,方能見效。

惟最近據 Hamner 及 Bonner 二氏就 *Xanthium pennsylvanicum* 研究之結果,與上述情形完全不同。當其一枝受短日處理後,能使其餘部分同被促進開花,雖受長日照之枝亦然,並證明接受刺激之部分為葉。有葉之枝受處理 11 日後即有花芽形成,而去葉者則三星期後仍未見花芽。又在一枝上使一葉受短光照,餘受長光照,經 18 日後,各部均有花芽,而無處理者則無之。於此可見葉受處理後能將刺激上下左右自由移動而傳達於芽及其他部分也。惟如於受長光照枝上去其嫩葉而僅留成長之葉,則刺激即不能傳達而花芽僅現於受處理部分矣。此種結果與其他植物不同,其故何在,尚有待於繼續研究也。

C. 光照之強度 關於光期處理中所用之人工光照最常用者即為電燈，其光質雖與日光不同，但效果甚大。惟據學者研究，植物光期感應中所需之光質甚微弱，即弱至 5—10 呎燭光已能足可引起植物之反應。Tincker 氏對二三種觀賞植物用 2—5 燭光之電燈處理之，不但能促進開花，即地下莖之發育亦受影響。Withrow 氏曾以小於 1 呎燭光至 100 呎燭光之光度加照翠菊 (*Aster*)，結果受 100 呎燭光者與受 0.3 呎燭光者，其間開花之差異極微，即受 0.1 呎燭光者亦能開花。此種光度僅強於晴朗冬夜月光二倍而已。蓋植物之光期感應與能量無關，長日法並非在能之增加，短日法亦非由於能之減少。Garner 及 Allard 二氏以菸草用布遮光使其強度減弱至 1/3，並未見短日效果。吉井氏稱用蚊帳、蒲席等減弱光度，對牽牛開花期亦無影響。佐藤及弓山二氏用透涼羅遮光而栽培大麥，對出穗亦無關係云。

D. 光暗之長短 吾人通常以光照期長於 12 小時者為長日照，短於 12 小時者為短日照，但此種關係，據學者精密之實驗，並不如此簡單。例如近藤氏等對稻行光照與黑暗各 24 小時而見長日之效果。Garner 及 Allard 二氏曾以大豆為實驗，以 48 小時為週期，照明 15 小時而黑暗 33 小時，便能見短日效果。是則所謂短日者似不在照明時數之長短，而與光暗之比例有關係。惟據 Hamner 及 Bonner 二氏就 *Xanthium pennsylvanicum* 研究結果，此植物在光照短於 15.5 小時即能形成花芽，而以光照 8 小時黑暗 16 小時時花之形成最盛。然依此比例而改為黑暗 8 小時光照 4 小時，則不見花芽形成，若為黑暗 32 小時光照 16 小時，則有花芽形成。另一試驗，短黑暗與短光照，無花，如黑暗期長，則不論光照期長短均能開花。故二氏以短日處理之作用不在光照期之長短，亦非二者之比例，而實為黑暗期之長短也。然對近藤氏等之結果則未能解釋也。

光期處理中交替時間之長短亦能發生效果上之差異。例如安田貞雄氏稱短日法行 8 小時光照有效者，如其明暗數回相間，雖光照時數總計仍為 8 小時，然已不見有短日效果。Garner 及 Allard 二氏用大波斯菊作試驗，分為二組，一組明暗時間各為 12 小時，另一組則依下列時間而更迭其明暗，計 1 小時、30 分、15 分、5 分、1 分、15 秒及 5 秒。結果自 12 小時至 1 分鐘之間歇，植物之大小、高度、重量均遞減，而黃化程度則遞增。但若明暗交替之時間更短於 1 分鐘，則一般外形與生長又顯著改善，所有受光時間在 1 小時以下者對開花均不利。然長日性之飛燕草 (*Rocket*

larkspur) 對較短之更迭期並無阻礙開花之表示，雖其一般生長反應與短日性植物相類似。此種情形，頗具趣味，惟目下尙難充分解釋之。

E. 光期處理與溫度之關係 據 Adams 氏稱，光期與溫度之間，在某限度內有互換可能性。Garner 氏曾將材料中途移入溫室，與開始即在溫室行短日處理者得同一效果。吉井氏對牽牛亦見同樣情形，故低溫似與短日處理有並行之關係。

Gilbert 氏曾用短日性之蕁耳為材料，將其分植冷暖二室，而後行長日法與短日法處理，結果溫度高者短日組開花較早，而溫度低時則短日組開花反較遲。

植物種類不同，對溫度及光期之反應亦異。Annie 氏曾用冬小麥及春小麥處於不同溫度下而行光期處理，結果二者均以光期愈長開花愈早，但春小麥於高溫環境下開花更早，而冬小麥則反是。茲示其開花期於下：

作物種類	溫度	光 期 長 短		
		8 小時	自然日照 (9—12 小時)	17 小時
春 小 麥	12°C	9/5	13/4	19/2
	21	25/4	18/3	13/1
冬 小 麥	12	8/6	16/5	13/4
	21	未開花	未開花	未開花

5. 光期感應之原因

光為光合作用之原動力，而碳水化合物又為植物生殖作用所必需，故有學者以為光期感應當與 C/N 比率有關。Auchter 及 Harley 二氏指出長日性及短日性植物開花時均有較高之 C/N 比率。Zimmerman 及 Hitchcock 二氏發現大理花之長日性品種具有纖維根(碳水化合物含量少)，且無硝酸鹽之聚積；而短日性品種則具肉質根(富含碳水化合物)，莖葉中亦貯有大量之硝酸鹽。此種結果指出植物之光期感應似與 C/N 比率有關。然光期感應有時在極微弱之光照下亦能發生，而此種光線之強度遠在補償點以下(參閱 84 頁)，呼吸作用大於光合作用，是碳水化合物不但無積聚，且反減少矣。又如在日中時將植物閉於暗室數小時，僅能減少有機物之聚積而不能影響其開花時期。凡此種種，均可證光期感應與光合作用並無直接關係也。

此外又有謂光期能使植物體內有機酸量起變化，而致影響於其開花。Garner

及 Allard 二氏曾指出大波斯菊、大豆、蘿蔔、向日葵等受光期處理後其酸量即發生變化，以爲各種植物各有其適於開花之酸度，光期處理僅使其較爲適合而已。惟酸度究對植物之開花具有若何關係迄今未有明確解答，故光期之促進開花是否由於酸度之影響亦正難言也。

由於 Lysenko 氏於種子發芽時加以溫度與光暗處理而促進其發育業已成功，光期之後作用爲一普遍之現象，而 Hamner 及 Bonner 二氏更證明光期感應能傳遞之事實，更配以目下植物內分泌研究之日益進展，則植物對於光期之感應似亦可以內分泌解釋之。惟植物之生殖作用甚爲複雜，影響因子自亦繁多，其間當有種種錯綜之關係，光期感應之確實原因，似尙有待於今後之繼續研究也。

6. 光期感應之利用

A. 栽培法之改良 自然界之日照時間不斷變化，而其狀態又常因地域而不同，利用植物光期感應之知識，可調節作物之播種時期，使其生育所需之光期能與自然情形相配合，自能得優良之收穫。若遇不適於生育之情形，則可利用光期處理之方法加以調節。例如台灣之水稻，在日本內地不出穗時，可用短日法使其抽穗。

B. 開花時期之控制 都市附近之花卉栽培等，可用此法以變更其開花期，使能產不時之花朵而獲意外之厚利。須藤氏曾以一種圓葉蔦蘿爲實驗，在短日區較自然狀態早開花 45 日，而晝夜光照者則遲開花 41 日。

作物育種行雜交時，光期處理更爲有利，能使花期各異之親本得於同時開花；此對於遺傳研究亦多便利。例如日本農林省農事試驗場曾使九月十五左右出穗之九洲八號水稻，因促進抽穗而得與七月二十日左右出穗之走坊主相交配，卽爲著例。惟據河野氏稱，用短日法促進之開花，其花藥每不正常，故以使父本在自然狀態下而調節母本之出穗期爲宜。

三、 生長促短法

1. 生長促短法之意義及其發現

生長促短法 (Vernalization or yarovisation) 爲蘇聯名學者 Lysenko 氏於 1932 年所發表之一種新方法，乃於種子將發芽時加以處理以促進其發育而使縮短其生長期者也。

生長促短法之原理甚為簡單。根據 Lysenko 氏之意，當種子初發芽時，能接受外界某種之刺激而促進某種生理作用，使其迅速轉變入生殖期。此法最初乃由於研究冬季穀類作物如何變成春季作物而起，即如何設法刺激春播之冬季作物使於同年內抽穗，結果即發現此新方法。其主要處理法為使經一相當長之低溫期。

據 Lysenko 氏研究，冬季作物行春播之所以不能結實者，乃因在此類作物之某一發育期內，需經 20—50 日之低溫期，方能完成其步驟，此低溫須低於 10°C ，而以 $2-0^{\circ}\text{C}$ 為最適。冬季作物之行秋播者，因在田間自然環境下，能受到足夠之低溫刺激，故不再需要其他處理即已可完成其發育；但如行春播時，則不能受到必需之低溫刺激，故未能轉變入生殖期，而遂致不克抽穗，全夏期中繼續營養生長，分蘖盛而不抽莖。若於其發芽時用人為方法使受相當長期之低溫，則其發育即可順利完成，故雖行春播，仍可及時抽穗也。

自 Lysenko 氏發表後，曾引起各國學者極大之興趣，羣起研究實施，尤其蘇聯各試驗場業已廣為採用矣。

2. 生長促短法之理論根據

據 Lysenko 氏研究，植物之生長 (Growth) 與發育 (Development) 為二不同之現象；生長為體積之增大而並不涉及生長部分質之改變，而發育則為趨向生殖途中各不同階段之轉變，主要為質之改變而無關於量之增加，故有時外觀上並無若何跡象可見。生長與發育二者所需之環境因子之種類與程度各不同，故在同一時期內，二者進行之速度亦不盡一致，例如幼苗期生長速而發育慢，將成熟時則發育速而生長慢，至生育期中則二者約相等。

發育為質之變化，然其變化為漸進者，故可分為數階段，循序而進。而各階段之發育亦有其一定之環境因子，設有不適，則發育即受阻止而永不能達於成熟。惟此種因子亦可以人力補足之。Lysenko 氏以為植物之發育主要可分感溫感光二期，感溫期 (Thermo-stage or stage of yarovisation) 中影響最大之因子為溫度，而感光期 (Photo-stage) 則以光照之關係最大。二者互相緊接，感光期緊接於感溫期後，如感溫期之發育尚未完成，感光期之發育即無從進行；反之，如感溫期發育已完成而感光期未得適當之環境，則植物仍不能達於生殖。惟據 Lysenko 氏研究，植物發育時質之變化為一種不可逆反應，此種反應發生於細胞之原形質中，主要在分裂

組織部分。當感溫期發育已受處理而完成後，雖感光期發育未能同時完成，但如其後生育期間遇適宜之環境而得補足後，即可達於生殖階段。故冬小麥春播者，如於發芽時予以低溫處理以完成其感溫期之發育後，雖未予以光期處理，但在自然環境下，其日照情形能適合其感光期之發育，故其發育仍能順利完成而開花結實矣。

關於 Lysenko 氏之理論，其後多少經其他學者之修正。例如 Kravoi 及 Kiričenko 二氏曾指出植物之發育經前述二期外，尚須經第三期。植物之感溫感光二期處理後，雖能抽穗開花，但花粉及配子之形成不全，故結實不良，必須更經第三期後始能完全發育。此期所需之因子亦為光，但所需時日遠較第二期為短。二氏以小麥為材料，見第二期發育需時一月，而第三期則有 2—4 日足矣。由此推論，恐 Lysenko 氏所謂感溫感光二期似尚可各分為數小期 (Substage) 也。其後 Ljubimenko 氏亦曾對 Lysenko 學說有所修正。氏謂生長促短處理之作用非漸進而為可逆者。如小麥經 20 日之曝光後即可完成其感光期質之變化而開花結實，但如於曝光處理後加以遮光，則仍不能完成其發育，即因其作用為可逆之故。是以氏謂一植物經溫度與光照處理後，對於此二者影響即或為次要，然並非絕無關係，且此二者之影響為暫時性而可中止者。Botvinovskii 氏用荏 (Perilla ocymoides) 行一月之短日處理，如每日日照為 10 小時，則發芽後 48 天即可開花，但開至 13 天即止，其後隔 28 天而又花；如每日照明時間減為 7 小時，則發芽後 34 日即開花，開至 28 日而止，再 40 日而復花。至未經處理者則須至 88 日始開花。可見短日處理後確能提早開花，且曝光愈短提早愈多。至於開花所以中止而後復開者，Ljubimenko 氏以為即由於發育中止之故。蓋因處理時間有限，處理後即置於尋常長日環境下，以是發育中止，此後形成之細胞與原來無異，僅有一部細胞已完成質之變化，故開花十數日後即行停止，而其他細胞必待環境適合時始能發育而開花也。據氏稱，植物之幼小細胞均有一定之時期，在此期間所受之變化為可逆性，過此則其變化可成永久性。植物之行生長促短處理而無效者，雖原因甚為複雜，但恐有一部乃由於其變化可逆之故。Tolmačev 氏謂用 X 光照射亦可反逆其變化。

至於生長促短處理如何能在種子發芽時完成其發育刺激一點，Lysenko 氏以為在種子將發芽時，其各部已開始分化，故於此時予以刺激，可使各部細胞完成其發育上必經之變化。而 Ljubimenko 氏則以為與內分泌有關。

3. 生長促短處理之方法

Lysenko 氏之處理方法乃於種子發芽時予以適當之刺激而完成其發育。但為抑制長期處理時種子之生長，僅給予發芽所需水分之 50%，如此可不致因發芽過長而難於操作。至於溫度及光照之情形則依植物種類甚或品種而異，大概長日性植物需低溫與長期光照，而短日性者則需高溫（20—30°C）及長期黑暗之處理。

茲示小麥之處理如下：先用 1/3 子實重之清水分三次注入種子堆中，務使完全吸收，乃將種子平展地面，厚 20—25 種，溫度約 10—12°C，每隔 8 小時上下翻動一次，至 24 小時後，幼根微露，發芽工作完成，乃移至 3°C 之低溫下經 10—15 天，即可完成其感溫期之發育，以之播種，即可收早熟之效。亦可乾燥貯藏，隨時作種用。

至於短日性作物，需要黑暗高溫，茲列表示數例於下：

作物	發芽時所需水分 (佔子實重之%)	環境 溫度°C	刺 激 光 照	所需時日
玉蜀黍	30	20—30	完全黑暗	10—15日
粟	26	25—30	完全黑暗	5
高粱	26	25—30	完全黑暗	8—10
大豆	75	20—25	完全黑暗	10—15
蘇丹草	26	25—30	完全黑暗	8—10

4. 生長促短法之應用

生長促短法之實用價值甚多，茲示數例於下：

A. 促進發育 作物之分佈常受環境之限制，應用生長促短法後，雖在不甚適合之環境下，仍能完成其發育，此於良種之推廣上甚為重要。例如在北方夏季較短，對於小麥、燕麥及其他作物之遲熟品種，不經處理，即難得良好之成績，而對於粟、玉蜀黍、棉等高溫作物之栽於北方者，此種處理亦甚重要。蘇聯曾應用此種處理法使許多作物能生長於日照極長之北極，即為著例。

關於處理後促進發育之成例甚多。Kostov 氏發現在大麥 3830 品種中，冬型及中間型在標準區下不出穗者，予以 35 日 5°C 之低溫處理，即可全部出穗。松村氏亦曾對大麥行 5°C 之處理 20—45 日，結果謂能促進開花。Bell 氏對秋播小麥予以一 4 週之操作，短期操作用 1°C，長期用 3°C，據稱亦有效果。Maximov 氏將燕麥及藤草之一種在發芽時予以 0—5°C 之低溫 10—20 日，開花大為促進。山本氏用二十日蘿藦使受 3°C 低溫 10、15、20 日，顯能促進開花。Civinskii 氏對棉子予以 30% 之水分，在 25—30°C 下保持 5—20 日，每日在桌上擴散一次，使通空氣，結果發芽雖

較劣，但開花可促進。Stets 亦會對棉子加以處理，則謂發芽強健，且生長亦早。山本氏用黍在 30°C 下保持 8—11 日，見能促進抽穗。柿崎、木戶二氏將水稻種子浸水 2 耗左右，發芽時移入 37°C 之定溫器中保持 1—10 晝夜，結果可提早出穗 3—4 天云。

B. 增加產量 生長促短法不但能促進發育，且能增加產量。蓋受處理之種子甚早即發生作用，故其幼苗生長速而整齊，獲益甚大，不但在寒冷或乾旱地區可因此而增產，即在任何地方均可得優良成績也。據蘇聯各集體農場 1934 年成績，經處理之小麥每公頃 (Hectare) 約可平均增收 1.13 cwt (每 cwt 為 112 磅)，有達 2—3 cwt，而最高者則增加 9cwt 之多。

C. 避免乾旱 縮短生長期後能避免晚夏之乾旱期，此在蘇聯之中部平原及南部與東南部甚為重要。此等地區將至秋季時土壤甚為乾燥，在生長促短法未發現以前，僅能栽培價值較小之早熟種，而今則已可栽植價值較大之晚熟種，蓋處理後可使在乾旱季節未至前即行成熟也。據烏克蘭平原實驗，用二晚熟種小麥及一本地種之 Girko 早熟小麥同於四月十一日播種，結果如下表，經處理之晚熟種不但抽穗提早，產量亦較本地種為豐。

品 種	處 理	抽穗期	每公頃產量 (百磅)	較 Girko 種 產量增減%
Erythrospermum 534/1	經處理	5/6	7.4	+11.7%
	未處理	1/7	0.3	-95.3
Ferrugineum 1316/8	經處理	12/6	8.9	+41.1
	未處理	1/7	0.5	-92.1
Odessa Girko 0274	未處理	14/6	6.3	—

D. 便利育種 在吾人選種之時，常須注意品種之為春季種抑為冬季種，如能利用生長促短法之原理即能甚速分別之。法將種子播於暖室中而後使生長於繼續光照下，則春季種受高溫及長光照之刺激，即能迅速抽穗，而冬季種則因未受低溫之刺激，故始終在營養生長中。

品種之早熟性亦為隨環境因子而變更之相對性質，故選擇之時，不當僅注意其在自然環境下之成熟早晚為已足，據 Lysenko 氏之意，以為當用較短之感溫與感光期處理以決定其是否確屬早熟性，而後使之雜交，則可能在自然情況下原為晚熟之品種中育成極端早熟之新品種。

據最近蘇聯研究，已能利用生長促短處理法，予以連續之特殊處理而變更其遺傳性質，因而使原為冬季作物之品種竟能一變而為春季作物之新品種云。