

植物生理學講義

上 冊

北京農業大學出版

在土地改革以前的中國勞動人民經過四千年封建地主官僚和帝國主義的慘酷剝削與壓迫，而仍然能夠維持一個以農業為經濟基礎的國家，是我國農民刻苦耐勞聰明智慧的具體表現。中國的農業是他們辛勤的勞動果實。他們是中國實際的植物生理學家，也是我們的米邱林式的工作者。我們並不隱諱，用科學眼光來看，中國農民是比較不夠現代化的。但是，其原因並非他們主觀上不願進步，而是反動勢力剝奪了他們前進的機會。我們須要向他們學習。同時，我們有責任應當綜合他們豐富的經驗，用科學的原理與方法加以提高，幫助他們在科學上進步。在這個意義上，中國的植物生理學家同廣大的勞動人民結合起來，並肩前進，向自然作進一步的鬥爭，在生產建設上提高一步，向祖國光輝燦爛的前途邁進。

湯保松謹識

序

這本植物生理學講義是兩年來我們在北京農業大學教授這門課程的講稿。我們之所以將這樣一本初稿付印是爲了解決目前沒有適當的中文教本的困難。雖然我們認爲這本講義是很不成熟的東西，許多地方還不能令人滿意，但是爲了解決同學們迫切的需要，不得不把它印出來。不滿意的地方只有在講授工作中隨時加以補充及修正。

這門課程是爲農藝、園藝、土壤、森林、植物病理及農業化學系開的。前三系是二年級學生修習，後三系是在三年級時修習。全年課程每週講演二小時，實驗一次三小時。因爲選修本課程的是農業學生，所以這本講義的編寫是從下面兩點出發的：（1）取材着重於高等綠色植物，特別是農作物，但並不是說對其他低等植物如細菌真菌一概不提；（2）理論與方法並重的介紹，而盡量求其簡明。基於以上兩個出發點，我們在編寫的方式上就採取了 Maximov 氏教本所用的體裁，但並不與其完全相同。

教科書是重點介紹關於某一門學科的工作經驗與結果，是總結許多人的經驗而寫出來的，因此應當是一種編寫而不是著作，在國內國外任何一種學科的教本都是如此，而目前在我國的植物生理學方面更是這樣。國內雖然有少數植物生理學工作者，但是我們的工作是近二十年來開始的，工作還極少。我們寫這本書的一個主要任務是想盡量介紹本國的材料，以結合中國的農業實際，但是由於我們的工作還不夠多，大多數例證還不得不取之於國外的書籍與雜誌。這雖是一般編寫教本所用的方式，但在我國則特別顯著，這也是不得已的。這個重要的工作還得我國植物生理學的每位工作者努力。

植物生理學的名詞過去從未有過統一，因此在各種著作中的名詞非常紊亂，最近在政務院文化教育委員會的領導下，中國科學院會同國內專家作了初步審查，印出植物生理學名詞草案。特廣泛徵求全國植物生理學工作者的意見後，即可正式決定。我們暫先根據草案上的名詞用於本書的寫作，等到名詞決定之後再加以修改。

最後我們要提出的是本書有許多地方是不成熟及不完全的，特別是關於本國教材搜集的不夠。我們希望看到本書的先生和同學多多予以指正。我們誠懇地希望得到大家的幫助集體地寫作一本以中國勞動人民——農民——的實際經驗爲基礎，經過科學研究提高的植物生理學教本。

一九五一年國慶節

北京農業大學

湯佩松 婁成後 薛應龍

閻龍飛 韓碧文

植物生理學文獻

爲了教學及學習方便起見，我們在這裏摘要介紹一些植物生理學教科書。這些書籍都屬於一般性的教材，至於專門書籍我們在每章後面列出。我們的目的是爲了介紹參考資料，同時用歷史的發展排列，也可以大略表示這門學科的沿革，代表作品，作家及地域的發展。爲了達到這個目的我們將參考書籍分爲兩部分，第一部分介紹 1926 年以前的舊教科書，按照發行的年代排列次序。這個書單是根據 Livingston 所譯俄文的 Palladin 氏植物生理學（第六版）中的一個詳細書單摘選出來的，這些書名及作者盡量用原文寫出，由此約略可以看出植物生理學的歷史及在各地的發展。

第二部分是 1926 年以後比較新而常用的教科書，我們分爲五類：第一類是普通的植物生理學，適於理學院教學之用；第二類是適合農學院教學用的；第三類是實驗指導；第四類是中日文書籍；第五類是幾本常用而較新的關於植物生理的生物化學教科書。

關於植物生理學的雜誌，國外出版的很多，不在此列舉，國內現在還沒有。不過在各種科學，農業及生物學雜誌上也時常有關於植物生理的論著發表，我們在這裏列出這些雜誌，也許對於初學這門課程的同學會有幫助的。

教科書選輯

第一部：歷史性的

1. 1830 Pfeffer, W. Pflanzen Physiologie. (德文) 有 E. J. Ewart 英譯本，三卷，1906 牛津大學出版。
2. 1836 Vines, Sydney Howard Lectures on the Physiology of Plants (英文)，劍橋大學出版。
3. 1907 Jost, Ludwig. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (德文) R. J. H. Gibson 自德文第一版譯爲英文，牛津大學出版。
4. 1908 MacDougal, D. T. Practical Textbook of Plant Physiology. (英文)，紐約 Longmans Green 公司出版。
5. 1911 Sablon, Leclerc du, Traite de Physiologie Vegetale et Agricole (法文)，巴黎 J. B. Billeire et Fils 出版。
6. 1912 Timiriazev, K. A. The Life of the Plant. Anna Cheremeteff 自俄文第七版譯爲英文，倫敦 Longmans Green 公司出版。
7. 1913 Bose, J. C. Researches on the Irritability of Plants. (英文) 倫敦 Longmans Green 公司出版。
8. 1924 Benecke, Wilhelm und Jost, Ludwig Pflanzenphysiologie. (德文) 4te umgearb. Aufl. von Jost: Vorlesungen über Pflanzen Physiologie. 德國耶拿 G. Fischer 公司出版。
9. 1926 Kostychew, S. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie Bd. I. Chemische Physiologie (德文)，柏林 J. Springer 公司出版。
10. 1926 Palladin, V. I. Plant Physiology. (俄文) 英文本係 B. E. Livingston 自俄文第六版之德文譯本及俄文第七版譯爲英文，美國 Philadelphia Blakiston 公司出版。

第二部：常用的

第一類：普通植物生理學

1. Barton-Wright, E. C. General Plant Physiology (英文) 1937 倫敦出版
4. Stiles, Walter. An Introduction to the Principles of Plant Physiology (英文) 1950 第二版, 倫敦 Methuen 公司出版。
3. Thomas, Meirion. Plant Physiology (英文) 1949 第三版, 倫敦 Churchill 公司出版。
2. Meyer, B.S. 與 Anderson, D. B. Plant Physiology (英文) 1939 紐約 Van Nostrand 公司出版。

第二類：農學院適用的

1. Maximov, N. A. 植物生理學簡明教程 (俄文) 1943 莫斯科出版。
2. Maximov, N. A. Plant Physiology (英文) Harvey 與 Murneek 主編 I.V. Krassovsky 自俄文譯為英文, 1938 第二版 紐約 Mc Graw-Hill 書局出版。
3. Miller, E. C. Plant Physiology (英文) 1938 第二版 紐約 Mc Graw-Hill 書局出版。
4. Curtis, O. F. 與 Clark, D. G. An Introduction to Plant Physiology (英文) 1950 紐約 Mc Graw-Hill 書局出版。

第三類：實驗指導

1. Loomis, W. E. 與 Shull, C. A. Methods in Plant Physiology (英文) 1937 紐約 Mc Graw-Hill 書局出版。
2. Meyer, B.S. 與 Andersen, D. B. Laboratory Plant Physiology (英文) 1948 第二版 紐約 Nostrand 公司出版。
3. 湯佩松, 葉成俊, 蘇應龍, 閻龍飛與韓碧文 植物生理學實驗 (中文) 1951 商務印書館出版

第四類：中日文教本

1. 劉毅然譯 植物生理學 (Raber 著) 1935 北京出版
2. 蔣芸生與鄧廣華 植物生理學 1949 上海新農出版社出版。
3. 中國科學院 植物生理學名詞草案 1951 中國科學院編印。
4. 鈴木梅太郎 植物生理化學 (日文) 東京朝倉書店出版。
5. 細瀨理一郎 生理植物學 (日文) 東京明文堂出版。
6. 安田貞雄 植物生理學的栽培學訊論 陶秉貞譯 1948 上海新農公司出版。

第五類：生物化學

1. Gortner, R. A. Outlines of Biochemistry (英文) 1948 第三版, 紐約 John Wiley 公司出版
2. Bonner, J. Plant Biochemistry (英文) 1950 紐約出版。

雜誌

中國科學	專門論著	中國科學院出版
科學通報	一般論著	中國科學院出版
科學記錄 (Science Record)	專門論著 (西文)	中國科學院出版
自然科學	通俗	中華全國自然科學專門學會聯合會出版
中國植物學雜誌	通俗	中國植物學會出版
中國生理學雜誌	專門論著 (中文及西文)	中國生理學會出版
中國實驗生物學雜誌	專門論著 (西文)	中國科學院出版
北京生物科學學會年報	專門論著	中國科學院出版
中國農業研究	專門論著	華北農業科學研究所出版

植物生理學講義

上册目錄

序.....	2
植物生理學文獻.....	3
第一章 概論.....	1
第二章 植物的物理化學性質.....	4
第三章 植物的化學成分及其代謝作用.....	25
第四章 植物的呼吸作用.....	44
第五章 光合作用.....	64
第六章 氮素同化作用.....	85
第七章 植物的礦質營養.....	97
第八章 植物與水分的關係.....	116

第一章 概 論

植物生理學的範圍

綠色植物一般說是人類食物的最後來源，農業生產的一個主要目標就是利用科學方法去培養對人類有用的植物以滿足人們的生活需要。要達到這個目標，我們必須對植物的性質、功能、生活狀態和生活條件先有充分的瞭解，祇有對植物有了深刻的認識以後，我們才能掌握植物生長和發育的規律，才能進一步對它們加以科學的控制。這就是植物生理學的任務。要完成這個任務，我們須要從三方面去研究植物：

(一) 從形態學方面出發去觀察植物的整體，以及個別的器官如根、莖、葉、花、果實、種子等；去觀察構成這些器官的組織，如導管、木質部、韌皮部、柔膜組織等；以及組成這些組織的基本單位——細胞。細胞本身又包括細胞壁、細胞質、細胞核、小核等。這些構造，有的我們用肉眼就可以清楚地看到，有的則必須仰仗顯微鏡作仔細的觀察。我們對植物的形態有了正確的認識，才奠定了研究植物生理學的基礎。

(二) 從化學方面出發去研究植物的化學成分、性質和變化。如果我們把植物作化學分析，就可得出各種無機物和有機物。除去水，植物的大部分是由有機物構成的，拿一顆大樹來說，我們從外表上所能看見的，主要是樹幹和枝葉；但在化學成分上，它却包含了纖維素、木質、果膠質、軟木質以及鞣酸、樹脂、樹膠、乳汁、植物鹼等複雜的有機物。

果實或其他儲藏器官內，含有澱粉、半纖維素、糖類，有機酸、糖苷、皂甙、蠟、脂肪、果膠質、油及蛋白質等。花和葉內，含有各種色素及芳香油類，如葉綠素、葉黃素、胡蘿蔔素、花青素、花黃素、尤加利油、玫瑰油、柑橘油等。而生活細胞中則含有核蛋白、酶、激素及各種維生素。植物中所含的這些化合物，不但解決了我們日常生活上的需要，並且有些還是化學工業和醫藥上的重要原料。

(三) 從物理學方面出發去測定植物所受環境條件的影響。我們都知道植物的生活是和環境不可分離的，而環境對於植物的影響主要是由水分、溫度、濕度、光能、電流、滲透壓、地心引力等物理條件所產生的，因此，在植物的生活過程中，這些條件的衡量、記錄或探討，我們都需要借重物理學方面的知識。

根據上面這些事實，植物生理學的範圍是多方面的，主要包括植物學、化學和物理學。但植物生理學並不是這三門科學的單純綜合，而是應用它們的原理和方法去研究植物在生命過程中的各種活動。

植物生理學研究的對象，不僅僅是生活着的植物，並且是生活在環境中的植物，研究的方法則建立在物理學和化學的基礎上，因此，它是一門辯證的、唯物的科學。

植物生理學的內容

我們在上面已經說過，植物生理學研究的對象是生活在環境中的植物。因此我們先就一個植物的發展過程，生活史來介紹植物生理學的內容。這裡我們祇偏重談高等植物，必要時才個別地涉及低等植物。低等植物如細菌、真菌等在病理學，土壤學和化學工業上都有相當的重要性，它們的生理另有

專章敘述。

植物種子脫離親本後，壽命的長短有顯著的差別。柳樹種子的壽命短到三四天，小麥種子可以活到十六年，豆類的種子，一般可以保持八九十年不死，但大豆又祇有九年。壽命最長的大概是蓮子，有人估計可活一百二十到四百年。當然這些數字祇是一個約略的估計，真正壽命的長短，不但隨植物種類有差別，也隨環境條件有變化。

有的種子一旦成熟，就可以萌發；有的種子必須經過一個相當長的後熟或休眠才能萌發；還有的種子在普通環境下很難萌發。現在就讓我們從種子的萌發開始來瞻望一下植物生理學的內容。

把一個成熟的種子，放在適宜的環境條件下，它就吸水萌發，這個生理過程是休眠植物胚的繼續生長。因此種子的萌發也可說是生長的一部分。但由於種子已經離開親本而獨立生活，同時由於萌發現象在農業上的重要性，有時就特別提出來作為討論的重點。

一個高等植物的生長，最普通、最明顯的表現是面積、體積和重量的增加。我們在這裡要特別指出的是生長過程看起來平凡而簡單，但實際上是很複雜的，其中至少包括：（1）細胞數目由於分裂而增加，（2）細胞由於吸水而伸長，及（3）組織與分化等三個步驟。整個過程是量的變化多於質的變化。

植物在整個或部分，生長到某種程度後，有些組織因分化、特化而形成特殊的器官時（例如開花結實），就不祇限於量的變化，而是質多於量的變化了。這類現象就是植物的發育。生長與發育既不能混為一談，也不能截然分開，它們是兩個互相銜接的生理過程。在有些環境條件下，植物祇有體積和重量的增加，沒有特化的現象。相反地，在適當的環境條件下，一棵植物在生長過程尚未達到極端的時候就可以開花結果，這種情形，在一般植物中，尤其在農作物中是常見的。

過去在生理學方面研究發育現象的較少，而且研究的人多數祇從形態學上着手。近年來，由於農業科學的需要和進展，許多學者，尤其是蘇聯的植物學者和農業生物學者，把植物的發育生理作為主要的研究對象之一，才使我們在這方面有了較多的認識。

當一個植物達到完全或一定程度的成熟時，繼續着發育的生理過程就有生殖的功能，從一個親本上產生一個乃至多數的子代。這就是植物的繁殖。植物的生殖或繁殖可分為兩類：一類是無性繁殖，例如草莓的壓條，馬鈴薯的塊莖栽培，果樹的嫁接，以及各種樹木的插枝等。這些繁殖的方法，在園藝、農藝和森林的工作中都佔有重要的地位。另一類是有性生殖，是一般高等植物的正常繁殖方法，包括授粉、受精和結實的過程。

植物一生在其生命活動過程中的各階段，都普遍地存在着運動和激動的現象。植物的運動可分為向性、感性及趨性三大類。形成這些運動的機構和原因有生理的、也有機械的。它們的特點則在於和環境中某個因子彼此間關係的密切性，特殊性，時間性，週期性和方向性。

上面是就一個植物的發展過程來談植物生理學的內容，它們祇是偏重於一般日常生活經驗中易於觀察到的，比較明顯的，植物個體的形態變異。因此，這些內容是植物生命過程中的形態表現。

植物之所以能够生活、生長、發育、生殖和運動是建立在一個重要的基本原則上，即需要原動力來推動。植物從外界環境中吸收各種無機物如水、空氣、礦質鹽類等，經過生理化學的變化而形成有機物。其中一部分立即氧化，成為生命過程中所需要的能的來源；一部分儲藏在植物體內，例如種子和儲藏器官內的澱粉、脂肪和蛋白質等以備不時之需；另一部分則用作植物生長和生殖的建設原料。很明顯的，這個原動力的獲得是依賴着新陳代謝的生理過程。因此，植物生理學的另一部分內容是建立在新陳代謝作用的基礎上的。

新陳代謝的觀點，是一個動的觀點，並且是有組織、有步驟、有方向的動的觀點，它是植物與環境間物質的交換，並伴以物質和能量的質與量的變化。

我們在這裡所用的新陳代謝的定義是廣義的，把植物體內水分的吸收、運輸及放散也包括進去；

這樣，蒸騰作用及其類似的現象也都羅列在代謝作用之內了。這一點與一般的看法不盡相同，我們認為這種看法比較更合理些，因為植物的生活與水是分不開的，一切在生物中的化學作用都是在水溶液中進行的。同時，水又是碳酸水化物及許多有機物的主要成分。除了水分的代謝，這裡包括礦物質和有機營養，酶化學和消化作用。至於光合作用，呼吸作用和氮素同化作用，因為在生理上的地位比較重要，所以分章敘述。但它們和水的代謝，無機物的營養及酶的作用等，在化學上有着密切的關係，我們如果深入地去看，它們都是生理氧化與還原的個別表現。

無論代謝作用所產生的化合物是用來立即消耗成為生命活動所需要的能，是用來作構建新植物體的原料，還是用來儲藏在特別的細胞或器官中以備必要時的利用，它們形成的地點和利用或儲藏的地點是不在一起的。從形成的地點轉移到儲藏的地點，再從儲藏的地點轉移到利用的地點要經過一個物質運輸的過程。植物體內物質的運輸包括有機物與無機物；前者主要是分解代謝（Catabolism）和儲藏過程的前奏，後者則主要是組成代謝（Anabolism）的序曲。物質在植物體內的運輸不是簡單的地位轉移，而伴隨着的是能量和性質的改變。因此，它們不祇是一個配合新陳代謝的過程，其本身也就是新陳代謝的一部分。

總結起來，植物生理學的內容可以分為兩大方面：

- (一) 從植物生活的表現方面出發，目的在說明植物的整體或器官與時間的諧調關係。
- (二) 從推動這些表現的原動力方面出發，目的在申述植物個體與環境的動力（Dynamic）的關係。

根據這兩大方面的內容，植物個體的發展，運動及新陳代謝原動力的統一，就具體地表現於植物在環境中的整個生活過程。我們可以簡單地說，植物生理學是把一個生活在環境中的植物作為具體的研究對象，從而去了解一切自然的規律。

由於寫作和敘述的方便，以及許多具體條件的限制，我們不得不把植物生理學的內容分章寫出。但是我們學習的觀點必須建立在動的，關聯的、和統一的原則上。我們不但需要知道細胞、組織、器官的彼此間以及器官與整體間的關係，並且需要時刻注意每個物理與化學過程間以及物理化學過程與整個植物間的關係。同時我們更要領會到植物與環境間的連續性。關於最後一點，我們在這裡申述一下：存在空氣中的氧氣，在沒有被植物吸收到體內時，它是環境中的一個無機物，一旦被植物吸入後，把植物體內的物質氧化成各種氧化物而形成植物體的構成物質時，它就成為植物生活物質的一部分，而不再是環境中的無機物了。但當這氧氣更進一步變成二氧化碳或其他氧化物而排出體外時，它又成了環境中的一個無機物。水也是如此，在環境中是無機物，被植物吸入體內變成碳酸水化物或細胞中的膠體水時，就成為植物生活物質的一部分，如再被排出體外，則又成了環境中的一個無機物。這兩個例子充分說明植物和環境，生物與非生物間的連續性。它的產生則是從新陳代謝及時間的發展而來的。

第二章 植物細胞的物理化學性質

一個生活着的植物有它的化學成分，物理性質及生物的構造。在作觀察與分析的工作中，由於方法與工具的限制，我們不得不從化學、物理學及生物學三方面分別着手；但是主要的觀點是把由分析得到的資料綜合起來，才能結合到生活着的植物所表現的生理現象上去。這個整體的觀念與動的觀念是生理學的主要觀點，我們在第一章概論中已經講過。

植物的種類很多，構造也極複雜。我們爲了照顧全面，祇能把重點放在一個簡單而又能代表生物特性的植物上。從這方面看，用單細胞來作討論的對象，是比較方便的。本章介紹植物細胞的化學及物理性質，從細胞的物理及化學的一般性質，我們可以應用到各別的植物上去。

植物的細胞

植物細胞的形狀不一，大小也不同，常見的有多角形，圓形或長圓形，要看它是單獨存在，還是和其他許多細胞共同存在，看它所在的地位，組織以及細胞的老幼等而決定。一般植物細胞的直徑是在 10μ 至 100μ ($\mu=10^{-4}\text{cm.}$)之間，但有的比這個範圍還小，有的還大得多。例如單細胞的車軸藻 (Chara) 有15cm.長，而韃皮部的纖維細胞 (Bast fiber) 可長到55 cm.，另有一種單細胞海藻 (Valonia) 則和一個小雞蛋一樣大，不過這樣特長、特大的細胞，究竟是很少見的例外。

從生理學的出發點來說，一個細胞有下列的基本構造：

一、細胞壁 (Cell wall) ——細胞的外層有細胞壁，它的主要成分是纖維素 (Cellulose) 及少量的果膠質 (Pectin)。較老的細胞又有木質 (Lignin)。細胞壁的主要作用是維持細胞的緊張度 (Rigidity)，它雖有收縮性，但比起細胞其他部分來要小得多。各種物質，如氣體及以水爲主的液體和溶液 (包括溶質和溶劑) 都很容易透過細胞壁。

二、原生質 (Protoplasm) ——細胞的主要成分是原生質，它是一切生活物質的基本構造。“原生質”這個名詞是籠統的，代表一個形狀的單位。從物理、化學及生理學上來說，它是一個不均一系統 (Heterogeneous system)，並具有下列各種性質：

- (1) 不溶於水，也不易溶解於任何溶劑。
- (2) 滯性 (Viscosity) 約等於水的二至六倍。
- (3) 容易凝固 (Coagulate)，在強酸，強鹼及高溫的情形下尤其容易。
- (4) 彈性 (Elasticity) 及伸縮性。
- (5) 透明性 (Transparency 及 Translucency)。
- (6) 滲透性。

從物理性質來說，原生質是一個典型的膠體，是一個多相的分子所組成的系統，具有膠體化學的各種性格。(詳見膠體的性質一節)

從化學性質來說，它不是一個單純的化合物，是由蛋白質，脂質及其他有機物，無機物所組成的，而主要的成分則是蛋白質。(見植物細胞的組織化學一節)

從生理機能看來，則原生質在基本上應分作細胞質 (Cytoplasm) 和細胞核 (Nucleus)。細胞核是一個球狀體，雖有核膜與周圍的細胞質分開，但它們之間的關係是極密切的。核內有核液，網狀體及小核 (Nucleolus)。細胞質有胞間連絲 (Plasmodesma) 與鄰近的細胞互相聯繫，細胞質內含

有各種質體 (Plastids)，及其他物質如線粒體 (Condriosome) 等；其外尚有一層極薄的細胞膜，厚度約為 10^{-6} cm。

三、液胞 (Vacuole) ——細胞在幼嫩時，其中充滿原生質，當細胞的年齡較長，原生質中就漸漸生出液胞。細胞愈老，液胞的體積也愈大，有時幾乎佔據整個細胞。液胞內充滿細胞液 (Cell sap)，液內則含有很多種可溶物如無機鹽，炭水化物及蛋白質分解物等。此外還有膠體懸液 (Colloidal suspension)，偶然也有固體的結晶物。

原生質的化學成分

我們已經說過原生質是細胞的主要構成者，它是一個包含多種化合物的膠體。Lepeschkin 把黏菌 (Myxomycetes) 的原生質作過分析。黏菌是一種低等的菌類植物，它的營養體稱為原質團 (Plasmodium)，幾乎完全是原生質，沒有細胞壁。用作分析的材料，再適宜不過了。分析的結果，原生質所含成分有如下表：

表一、原生質 (黏菌的原質團) 的化學成分

(甲) 有機物質	乾重百分率
(一) 水溶性的：	
單醣類 (Monosaccharides)	14.2
蛋白質 (Protein)	2.2
氨基酸及天冬醯胺 (Amino acids & Asparagine)	24.3
(二) 不溶於水的：	
核蛋白 (Nucleoprotein)	32.3
核酸 (Nucleic acid)	2.5
脂蛋白 (Lipoprotein)	4.8
球蛋白 (Globulin)	0.5
中性脂肪 (Neutral fat)	6.8
植物固醇 (Phytosterol)	3.2
磷脂 (Phosphatide)	1.3
其他有機物質	3.5
(乙) 無機礦物質	4.4

我們從表一中知道原生質的成分除水外，主要的是蛋白質及其分解物氨基酸，而蛋白質又以核蛋白為骨幹。當然這僅是一個例子，各種生物中的原生質成分，在質和量上都不一定和上表所列的一樣。即使在同一種生物的不同個體內，或同一個體由於環境的變化，其成分也可以完全不相同。儘管如此，這個例子依然能給我們一個概念，原生質中含有些什麼化合物。

膠體的性質

我們鑒於膠體物質在生物體中的重要，因此在這裏重點地介紹一些膠體化學的現象。一般在化學和物理上所講的物質性能，若非限制在極小的分子範圍之內，就是排拒於大的物體如結晶體，礦物及生物等範圍以外。在小的一方面，我們可以用化學的方法去了解分子的化學性質及其活動規律。在大的方面，則我們可以用物理學的方法去追究物質的性質及其活動情形。我們也可以用生物學的方法去觀察及體會生物的各種性能。在這兩個範圍內的物質，我們可以用上述這些方法去作系統的敘述和探討。可是介乎這兩端之間，還有許多物質，比一般的化學分子大，又比最小的微生物小，它們的大

小是在 $1\text{ m}\mu(10^{-7}\text{ cm.})$ 與 $100\text{ m}\mu(10^{-5}\text{ cm.})$ 之間。從一個最簡單的蛋白質(分子量約27,000)或一個極小的金屬顆粒起(約 $1\text{ m}\mu$) 到高倍顯微鏡可能觀察的最高限度止(約 $100\text{ m}\mu$)，其中存在著許多有機物 and 無機物，由於它們體積大小的特殊，產生了许多物理學，化學上的特性。這類特性既不能完全用分子化學的規律，又不能根據晶體化學及物理學的現象去表示。我們稱這類物質為膠體物(Colloid)。我們必需指出這裡所用『特殊』二字，僅指膠體物質體積的大小，介乎分子與晶體之間而言的。在本質上膠體物比起其他化學物質和晶體物質來並沒有什麼特殊，若把它看成分子物質和晶體物質的連接物質，似更為恰當。我們認為這類物質的概念用『巨分子』(Macro-molecule)表示比用『膠體物』尤其來得顯明。(參閱湯佩猷：巨分子與微生物：論生物與非生物的連續性)

我們為了說明巨分子或膠體物與一般化學分子和晶體物的連續性及分子量的比較，把幾種日常容易體會的分子的重量和大小列成下表。

表二、幾種物質的分子量和大小的比較

物 質	分 子 量	直徑(m μ)	長度(m μ)	附 註
H	1			分子 電子顯微鏡可見 限度為 $2.5\text{ m}\mu$
H ₂	2	0.2		
H ₂ O	18			
氯化鈉	58.5	0.4		
葡萄糖	180.0			
蔗糖	342.0	0.5	1.0	
葉綠素	902.5			巨分子(膠體物) 普通顯微鏡可見 限度為 $100\text{ m}\mu$ 。
麩蛋白	27,000.0			
蛋白	44,000.0	4.8		
菸草花葉病毒	60,000,000.0	123.0	430.0	
大腸菌	173,000,000.0	750.0	1000.0	微生物
紅血球	173,000,000,000.0	7500.0		

從上面表中，我們很容易理解巨分子在物質間的地位，及其承上啓下的關係。由於巨分子質量的特殊，膠體物有下列特性：

(一) 分子量特別大，通常以萬，百萬計。因此膠體物不是一個單純的均一系統(Homogeneous system)，它是一個不均一系統，可以有九種不同的結合形式：

- (1) 固體在固體的膠態結合
- (2) 固體在液體的膠態結合
- (3) 固體在氣體的膠態結合
- (4) 液體在固體的膠態結合
- (5) 液體在液體的膠態結合

- (6) 液體在氣體的膠態結合
- (7) 氣體在固體的膠態結合
- (8) 氣體在液體的膠態結合
- (9) 氣體在氣體的膠態結合

上面除第九種在普通情形下不存在外，其餘的都可在自然界中找到實例。我們在這裡祇偏重討論與生理比較密切的兩個系統，即固體在液體和液體在液體的系統。

液體與液體的結合稱為乳膠體 (Emulsion)，生物界中以油點懸在水液中最普遍。常見的例子有豆漿，乳汁 (Latex)，牛乳等。從乳膠體的油粒大小來看 (500μ 左右)，似乎超出了膠體的範圍，但根據性質，它確實是一個標準的膠體。乳膠體能透過普通的濾紙，因此用濾紙過濾不能澄清。乳膠體有相當的穩定性，因為油粒的周圍被一層真正膠體的蛋白質所包圍，我們稱後者為穩定劑或保護劑。如果我們加電解質，或脫水物消除了油粒外圍的保護劑，則乳膠體內的懸浮物立即沉澱下來。這個現象稱為沉澱 (Precipitation) 或凝固 (Coagulation)。在適當條件下，一個油點懸在水內的乳膠體，可以轉變成水點懸在油內的乳膠體，這個現象稱為相變 (Phase reversal)。

固體與液體的結合稱為懸膠體 (Suspensoid)。懸膠體可分為兩類。一類在生物中比較少見，但與生物有密切的關係，包括無機物質的微細顆粒，如細泥顆粒懸在水中。這一類稱為疏水溶膠 (Hydrophobic sols)，通常在顆粒上帶電荷 (一般說是負電荷)，而且在周圍有穩定物存在。因此加進電解質如 NaCl, K_2SO_4 等，包括氯離子在內，極易把這類懸膠體上的電荷抵消而使之沉澱，這個現象也稱雲集 (Flocculation)。

另一類懸膠體在生物中廣泛存在，它是生物體的形成物質或儲藏物質，如蛋白質，澱粉，瓊膠，動物膠等。它們具有容易吸水的特性，因此屬於親水的 (Hydrophilic) 膠體系統。這類溶膠雖也帶有電荷，但比較穩定，因在膠體的表面有一層吸附水，祇有加入較強的電解質或使之脫水，才能引起沉澱，而加熱並不能使之沉澱。

由於它們的滯性較高，故在一定濃度與適當溫度下，這類溶膠就可能從流體轉變成固體而成凝膠 (Gel)。這個現象稱為膠凝作用 (Gelation)。瓊膠與藕粉的凝固是最好的例子。凝膠已具有初步的組織，它是網狀的堆集體，在網狀的空間充滿水分，這些水分是被束縛而不能流動的。凝膠擱置相當時日後，自己會排出水分，這個現象稱為凝滲 (Syneresis)。凝膠烘乾後放在水中能吸水，稱為吸漲作用 (Imbibition)。

上述兩類懸膠體內共同性質是：它們都是兩相系統，混濁不清，在黑暗處，光如從側面射來時，呈 Tyndall 氏效應，即散光現象。很像我們在夜晚看到天空中很多閃爍的星星一般。懸膠體的混濁不能用普通過濾的方法澄清，但如果用火棉袋 (Collodion bag) 或其他極細的過濾器，則由於膠體的不能通過，可以與水分開。懸膠體所產生的滲透壓極低。它的滯性也不大，僅稍高於清水，但在凝固後滯性特別高。懸膠體中的顆粒帶有電荷，除少數金屬氯化物或氫氧化物外，均帶負荷。所以在電極間顆粒一般都向陽極移動。這個現象稱為電泳 (Electrophoresis)。移動的程度與電位差及懸膠體中的酸度有關，在一定 pH 時，電泳停止，此時就達到膠體的等電點 (Isoelectric point)。懸膠體由於加入電解質而使膠體上的電荷中和抵消，所以有沉澱或雲集的現象。我們可以想見，各種電解質因電荷，原子價等的不同，膠體沉澱的程度也會有很大的區別。

上面是我們根據固體在液體的親水和疏水膠體的性質，簡單地說明了在生物界中常見的許多膠體現象。詳細的敘述要參考膠體化學專書。下面我們再重點地介紹一下吸附作用 (Adsorption) 及 Donnan 氏平衡。

(二) 吸附作用：我們如用一個廣口瓶，把少量的油和較多的水攪拌在一起，經過相當時候，油粒會集合而浮出水面，成為一層。這是一個很普通的現象，但說明了：任何一個物質，如把溶液的表

面張力降低時，它本身將密集於溶液的表面。我們試想像一下，如果把油層漸漸去掉而不震動水面，則最後會祇剩下一層單分子的油層（Monomolecular layer）。這層油分子是不易去掉的，因它與水表面的一層水分子有結構及化學上的關係。它的排列很像釘子，釘頭露在外面，形成油層的表面，而釘腳却都伸入水分子層中。釘頭是分子中的油溶部分，而釘腳則是水溶部分。這個比喻可以粗略地代表油層吸附在水表面的情形，也就是不互溶液體間的吸附作用。

冬天天冷的時候，外面空氣的溫度比室內低得多，我們常見室內的玻璃表面被水氣遮滿，以致不能看見外面的景物，如果我們把玻璃面的水氣拭去，則眼界就可以一清。這證明玻璃上確有水分存在。這個例子，大體上代表了液體在固體上的吸附現象。不過我們所拭去的水分祇是多餘的水分，真正的吸附水非輕易所能拭掉，因這層吸附水是單分子層或最多是幾個單分子層，並不影響光線的透過，因此騙過了我們的視覺。如果我們用精密的稱量方法，把玻璃秤過，然後放在適當的溫度下經烘乾後再秤，就可發現重量減輕了，這就因為吸附水由於烘乾而逸出的緣故。這一個現象，不但代表液體分子在固體表面的吸附作用，同時也可代表氣體在固體上的吸附作用。因在較高的溫度下，固體表面上的水分是以水蒸氣分子而存在的，而且在任何情形下，空氣總是吸附在玻璃或其他固體上的，祇是我們的經驗不易體會罷了。

在製糖工業中，糖液中的不潔顏色，我們可用活性炭去掉，這代表了固體與固體的吸附作用。因為糖液中顏色的產生是由於色素或其他有機物，這些物質的分子很小，當它們與較大的炭顆粒接觸時，就密集到這個大的物體面上隨之下沉。我們如用人，房屋及一切生物的存在於地球的表面上，很可以比喻出固體吸附於固體的現象。

上面所舉吸附作用的例子，在日常經驗中是存在的。在膠體物中，因其大小的特殊，它的表面與體積的比例之大特別顯著。生物體的構造物質如原生質，主要的是膠體物，因此我們可以想見，吸附作用在生物中地位的重要。酶的活動就是靠着吸附作用而進行的。

一個膠體物吸附一種化合物，有兩個特殊的性格，第一是吸附量與被吸附物質的濃度有一定的關係，即根據 Freundlich 氏的公式：

$$\frac{x}{m} = aC^b$$

x = 被吸附物的重量（以克計）

m = 吸附劑的重量（以克計）

C = 平衡時溶液的濃度

a, b ，為常數，與吸附劑及被吸附物有關係。

上列公式可以寫成：

$$\log \frac{x}{m} = \log a + b \log c$$

如果把 $\log \frac{x}{m}$ 作為縱坐標， $\log c$ 為橫坐標，這個吸附平衡可以成為一條直線，直線的交點（Intercept）為 $\log a$ ，斜度為 $\log b$ 。

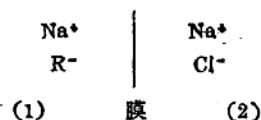
吸附作用的第二性格是溫度愈高，吸附力愈低，亦即公式中的平衡常數 b 愈小。

因此我們如果要知道一個生物的活動性是否由吸附作用所產生，這兩項性格可用作初步的指示。根據這兩個性格，我們還能計算吸附作用的進度。

（三）Donnan 氏平衡：——最後我們討論由膠體性質而產生的 Donnan 氏平衡。假使一個膜界於溶液中，一面是極易滲透膜的普通離子，如 Na^+ 和 Cl^- ；另一面是一個膠體物，例如蛋白質（ NaR ），當 NaR 解離成 Na^+ 及 R^- 時，我們知道 Na^+ 是極易透過膜的，但蛋白質離子 R^- 則不能，在這種情形下，膜內外 Na^+ 及 Cl^- 離子的移動與平衡，顯然要受到不滲透的 R^- 離子的影響

，因此膜內外 Na^+ 及 Cl^- 離子的濃度得到一個特殊的平衡，這個現象就是 **Donnan 氏平衡**。下面就是它的機構。

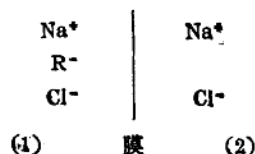
在開始時，膜內(1)及膜外(2)的離子分佈：



最初解離的結果是：

$$[\text{Na}^+]_1 = [\text{R}^-]_1, [\text{Na}^+]_2 = [\text{Cl}^-]_2$$

但由於(1)中原來的 $[\text{Cl}^-] = 0$ ，所以 Cl^- 就由(2)擴散入(1)，當每一個 Cl^- 從(1)進到(2)時，必然有一個 Na^+ 同時過去，否則(2)內的電位就要有差異。可是另一方面(1)內的 R^- 不能跑到(2)來，因此(1)內的 Na^+ 也被牽率在內。在這種情況下等到(1)與(2)平衡後，它們的離子分佈就成了：



這個平衡的達到是由於

$$[\text{Na}^+]_1, [\text{Cl}^-]_1 = [\text{Na}^+]_2, [\text{Cl}^-]_2$$

而 $[\text{Na}^+]_1 = [\text{Cl}^-]_1$

所以 $[\text{Na}^+]_1, [\text{Cl}^-]_1 = [(\text{Cl}^-)_1]$

或 $[\text{Na}^+]_1, [\text{Cl}^-]_1 = [(\text{Na}^+)_2]$

Donnan 氏平衡指出，在上述離子的滲透與擴散情形下，由於不滲透的 R^- 離子的存在，膜內外 Na^+ 及 Cl^- 離子的平衡條件是：

$$[\text{Na}^+]_1, [\text{Cl}^-]_1 = [\text{Na}^+]_2, [\text{Cl}^-]_2$$

而不是

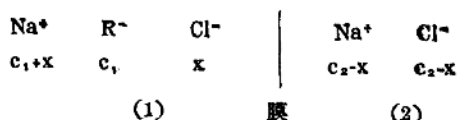
$$[\text{Na}^+]_1 = [\text{Na}^+]_2 \text{ 或 } [\text{Cl}^-]_1 = [\text{Cl}^-]_2$$

因此就 Cl^- 來說，在 **Donnan 氏平衡**狀態下，膜內的 Cl^- 濃度可能與膜外的 Cl^- 濃度有顯著的差異，同理我們可以得到離子反濃度差異而流動的現象。

我們如以 c_1 代表膜內(1)的離子初期濃度(以克分子濃度計)， c_2 代表膜外(2)的離子初期濃度，同時假定有 x 分子的 NaCl 由(2)滲入(1)，則開始時為：



到平衡時變為：



下面是利用 **Donnan 氏平衡公式**的計算方法：

$$[\text{Na}^+]_1, [\text{Cl}^-]_1 = [(\text{Na}^+)_2] \text{ 或 } [(\text{Cl}^-)_2]$$

$$\text{或} \quad (c_1 + x) x = (c_2 - x)^2$$

$$x = \frac{(c_2)^2}{c_1 + 2c_2}$$

$$\frac{x}{c_2} = \frac{c_2}{c_1 + 2c_2}$$

$$\text{或} \quad \frac{c_2 - x}{x} = \frac{c_1 + c_2}{c_2}$$

在這部 $\frac{x}{c_2}$ 乘以 100 就等於 NaCl 由 (2) 進入 (1) 的百分率。

$\frac{c_2 - x}{x}$ 爲 NaCl 在膜外 (2) 及在膜內 (1) 數量的比例。

用上述計算方法所得的結果，可從表三中得到說明。

表 三

(1) 中 NaR 的原始濃度 c_1	(2) 中 NaCl 的原始濃度 c_2	NaR 與 NaCl 的原始比率 c_1/c_2	NaCl 由 (1) 進入 (2) 的百分率 $100x/c_2$	NaCl 在 (2) 與 (1) 間的比率 $c_2 - x/x$
0.01	1.00	0.01	49.7	1.01
0.10	1.00	0.10	47.6	1.01
1.00	1.00	1.00	33.0	2.00
1.00	0.10	10.00	8.3	11.00
1.00	0.01	100.00	1.0	99.00

上面的數字告訴我們，雖然 NaCl 很容易透過此膜，但由於 NaR 的存在，對 NaCl 的出入起了抑制作用。此外如果把 NaCl 加到有 NaR 的一面去，不滲透的 R^- 能使 NaCl 排出膜外，即使膜外的 NaCl 濃度比膜內高也是如此。所以，本來沒有選擇性的膜，因有了不滲透的 R^- 存在，就能形成一個具有選擇性的滲透膜。同時也產生了膜內外離子分佈的不均勻現象。這種現象也能幫助我們去瞭解細胞膜的滲透性。

由於篇幅的限制，我們不能把膠體化學的現象介紹得太周詳。現在讓我們再回來討論植物細胞的其他性質。

細胞的酸鹼度

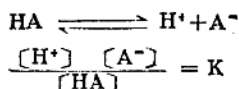
前面表一告訴我們細胞質中有各種有機酸和無機鹽，我們也知道細胞內的絕大部分是水；細胞的酸鹼度很明顯的要受各種不同溶質的影響。植物細胞的反應大體上是中性而略偏於酸性，它的壓榨液的 pH 值常在 3—7 之間。在完整的細胞內，細胞質的 pH 值比較固定，一般是在 6.8—7 之間。胞液的 pH 值則有很大的變化，要看所含物質的質與量而定，但通常都比細胞質更偏於酸性些，大約在 pH 5.2—6.2 之間。這是就一般的情形而論，個別的細胞與胞液的 pH 值有到 0.9 的，也有大於 7 而呈鹼性反應的。

細胞中的酸鹼度雖被溶液中的氫離子和氫氧離子所決定，但在正常細胞內酸鹼度的變化，並不像在純水中那樣敏感，這是因為細胞與胞液中有各種溶質存在，對於酸鹼度的變更起着緩衝作用的緣故。

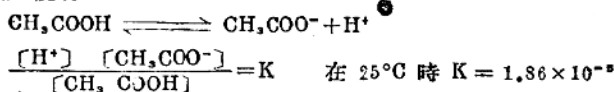
這裏我們先把酸鹼度，pH 值及緩衝液的意義說明一下。從生物化學的觀點看來，一個溶液的酸

、鹼濃度，可用兩種方法表示；一種是單純地看它的濃度，用當量濃度（Normality）代表之。一種是用溶液裏所含的氫離子或氫氧離子的濃度代表之。當然，我們從純化學方面看，祇要知道了它們相互間的關係，電離常數（Ionization constant），用任何方式代表都是一樣的。

假設有一種酸 HA，我們可用下列反應式表示：

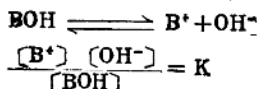


祇要知道電離常數 K 的數值， $[\text{H}^+]$ 與 $[\text{HA}]$ 的濃度就可以由這個關係計算出來，我們試舉醋酸溶液的例子來加以說明。



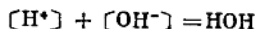
如果我們有一個當量的鹽酸溶液和一個當量的醋酸溶液，前者所含的氫離子數目要比後者大得多，因此我們說鹽酸是強酸，醋酸是弱酸。在日常生活經驗中，我們也很能體會 IN 醋酸是調味劑，而 IN 的鹽酸則是毒物。在生理上的影響， H^+ 的濃度也比總含酸量的作用重要得多。

同樣的，如果我們有一個鹼溶液，則可用 BOH 來表示：



從生理上的影響說，一個溶液鹼性的強弱，也是決定於氫氧離子的多少而不在于 BOH 的總含量。

因此我們知道，一個溶液酸鹼度的主要決定因素是 $[\text{H}^+]$ 或 $[\text{OH}^-]$ 的量，而



恰好是水的解離程度，這就是為什麼我們說水既是酸又是鹼的道理。同時，因為水內 $[\text{H}^+] = [\text{OH}^-]$ ，所以我們又說水是中性的。從上面水的解離方式，我們用質量定律（mass law）可以得到：

$$\frac{[\text{H}^+][\text{OH}^-]}{[\text{HOH}]} = K$$

因為在水中，K 的數值非常小，我們可以把 (HOH) 作為常數，合併到 K 裏， $K[\text{HOH}] = K_w = 10^{-14}$ （在 20°C 時）。這就是說在水中 $[\text{H}^+] \times [\text{OH}^-]$ 和未解離的水分子是 10^{-14} 比 1 的比例，即每五億五千萬個水分子中祇有一個分離了的 $[\text{H}^+]$ 或 $[\text{OH}^-]$ ，這個比例的差別，大到不易令人體會。由於水的濃度太大，我們可以把它算作不變的，不拿 $[\text{HOH}]$ 放在計算之內。這樣我們就可以得到：

$$[\text{H}^+][\text{OH}^-] = K_w = 10^{-14}$$

如果用對數表示則

$$\log [\text{H}^+] + \log [\text{OH}^-] = -14$$

$$\text{即 } \log \frac{1}{[\text{H}^+]} + \log \frac{1}{[\text{OH}^-]} = 14$$

在中性的水中

$$\log \frac{1}{[\text{H}^+]} = \log \frac{1}{[\text{OH}^-]}$$

$$\text{所以 } \log \frac{1}{[\text{H}^+]} = 14 - \log \frac{1}{[\text{OH}^-]} = 7$$