

· 现代果树科学集论 ·



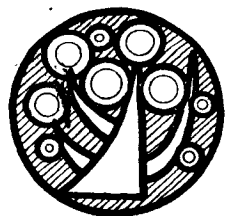
果树生长与结实

杨文衡 陈景新 编著

上海科学技术出版社

· 现代果树科学集论 ·

孙云蔚 杨文衡 主编



果树生长与结实

■ 文衡 陈景新 编著

上海科学技术出版社

内 容 提 要

本书共分四个问题来说明果树生长结果现象的发生和发展, 它的理论基础和实践意义。介绍了我国果树工作者的大量研究工作和生产经验以及提高果品产量和品质的途径。

本书可供果树专业研究生、教学人员、科技工作者和生产者参考。

本书是《现代果树科学集论》丛书之一, 这部集论以理论阐述为重点, 结合介绍先进技术经验, 分册陆续出版。

·现代果树科学集论·

孙云蔚 杨文衡 主编

果 树 生 长 与 结 实

杨文衡 景新 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 上海东滩印刷厂印刷

开本 850×1156 1/32 印张 7.75 字数 200 000

1986年2月第1版 1986年2月第1次印刷

印数 10,000

统一书号 16119 852

·定价: 1.95元

《现代果树科学集论》

序 言

我国果树栽培的历史悠久,在古书《诗经》中,已有关于栽培果树和野生果树的记载。

我国是世界果树发源中心之一,果树种质资源极其丰富。现在,全国栽培的和野生重要的果树种类多达 50 余种。世界各国栽培的主要果树,很多原产于我国,并由我国传出。

早在两千多年以前,我国西北原产的桃和杏,已经通过历史上著名的“丝绸之路”传入伊朗;此后,又由伊朗传至欧洲各国。当时,这条“丝绸之路”成为我国和欧洲之间果树种质资源相互传播的重要通道。

大约在两千多年以前,我国的枣、栗、梨以及柑橘等果树,已有大面积的专业栽培,而且选育了不少优良品种和稀有品种。例如,在《尔雅》中,已经记述了“冬桃”(“旌”,冬桃。注:子冬熟)。冬桃在冬季十二月成熟,现在陕西、河南都有分布。该书还记述了“无核枣”(“晰”,无实枣。注:不著子者)。无核枣(空心枣)产于山东乐陵,是我国著名的优良品种。在北魏贾思勰所著的《齐民要术》中,关于果树品种、选种、栽植、繁殖、加工、贮藏,以及病虫害防治等方面的经验已有相当详细的记载,特别是在果树嫁接方面,介绍了不少卓有成效的方法,还论述了“接穗”与“砧木”的亲合关系。此外,书中还谈到环剥、纵伤、疏花、防霜等技术,大都符合科学原理。可见果树栽培在我国古代就很受重视,并已相当发达。我国有广大的山区、丘陵、沙荒、沙滩,都可因地制宜发展果树。

新中国建立以来,我国的果树生产和科学研究工作都有很大发展,各地区都取得了不少成果。当然,在生产和科学研究上上还

存在着问题,有待于今后继续深入探讨和改进。

国外,近几十年来,对于果树的科学研究,进展极快。

我国实现果树生产现代化,首先要大力发展果树科学技术,特别是要大量培养果树科学技术人才,这是最根本的问题。

为了对我国果树生产和果树科学研究的提高略尽绵薄,我们与有关各农业院校和科研单位协作,编辑这部《现代果树科学集论》,计划编写26册,有:果树分类,果树生理,果树生态,果树科学实验法,果树生长与结实,果树繁殖,果园建立,果树整形与修剪,果园土壤管理,果品加工与贮藏,果树病虫害防治,果园机械,以及果树遗传育种原理,果树引种驯化,果树组织培养,果树杂交育种;还有:寒地果树,热带亚热带果树,果树矮化密植,植物激素与果树生产,以及国外果树生产与科学研究等,将分册陆续出版。

《现代果树科学集论》各册内容,有所侧重,但均以阐述基础理论为主,在理论与实践相结合的原则下,广泛吸收国外的先进科学研究成果和技术经验。

《现代果树科学集论》主要是供高等农业院校果树专业的研究生,进修教师,以及果树科技人员参考之用;同时,也可供果树专业的学生作为课外阅读资料。

本书在编辑出版过程中,蒙上海科学技术出版社、有关农业院校和科研单位的大力支持,在此谨致谢意。

孙云蔚 杨文衡

1981年7月

编写说明

我国的果树资源丰富,有悠久的栽培历史和丰富的栽培经验。但在旧社会不被重视,每年向国外进口大量水果。新中国建立后,果树生产和科学技术得到了重视和发展。刚有起色,又逢十年动乱,毁树甚多,科学技术受害不少,以致重陷落后的局面。

近几年来,特别是党的十一届三中全会以来,果树栽培正以全民、集体、个人等多渠道普遍推广,果树科学技术方兴未艾。我们果树工作者有责任把这些年来国内外的科研成就和生产经验系统地介绍给读者,以促进我国果树科学研究的发展和果品产量及质量的提高。

但是由于时间仓卒,水平有限,恐怕达不到目的,还可能有错误之处。衷心地希望读者批评指正。

本书在编写过程承皇甫中泗和李万军同志绘制部分图表和抄写,谨此致谢。

编 著 者

1983 年于保定

目 录

序 言

编写说明

第一章 果树的生长

一、种子的休眠与萌发	2
二、芽的休眠与萌发	6
三、根的生长	11
(一) 根的加长生长和加粗生长	11
(二) 根在年周期内生长动态	13
1. 苹果 2. 葡萄 3. 柿树 4. 板栗 5. 枇杷 6. 柑橘	
7. 龙眼 8. 山楂	
(三) 根系生长特性	19
(四) 根系分布特点	22
(五) 根生长与产量的关系	28
四、枝的生长	29
(一) 加长生长	30
(二) 加粗生长	30
(三) 新梢的年周期生长动态	32
(四) 新梢生长与产量的关系	38
(五) 新梢停长期与果实品质的关系	39
(六) 砧木对新梢生长的影响	40
(七) 枝条组织解剖结构与生长的关系	41
(八) 枝条着生角度与生长的关系	41
(九) 光对新梢生长的影响	43
(十) 新梢生长习性的突变	44
(十一) 树干生长与产量的关系	45

五、叶的生长及叶幕形成	49
(一) 叶的年周期生长动态	50
(二) 叶内叶绿素含量的周期变化	53
(三) 叶生长率的分析	55
(四) 叶的同化能力	56
(五) 特定叶重的变化动态及其意义	58
(六) 叶幕形成的特点	59
(七) 叶面积指数	59
(八) 叶幕结构及其功能	61

第二章 果树的结实

一、花芽分化	65
(一) 花芽的类型	66
(二) 花器分化前芽内构造的变化	66
(三) 花发生的控制机理	69
1. 碳氮比学说 2. 激素学说 3. 遗传物质学说	
(四) 各类果树的花芽分化特点	72
1. 苹果 2. 梨 3. 柑橘 4. 葡萄 5. 桃 6. 山楂 7. 枣	
8. 柿 9. 核桃 10. 板栗 11. 龙眼 12. 杨梅 13. 草莓	
二、开花	88
(一) 温度与开花的关系	88
(二) 开花习性	91
(三) 花期控制	92
(四) 花器退化现象	93
三、花粉发育	94
(一) 花粉粒的形成	94
(二) 花粉母细胞减数分裂时期与芽形态的标志	95
(三) 花粉量与花粉粒饱满度	97
(四) 温度对花粉发育的影响	98
(五) 花粉败育与雄性不育	98
(六) 花粉贮藏	99
四、授粉	101

(一) 花粉的传播	102
(二) 花粉发芽	102
(三) 授粉的亲和性	105
(四) 花粉直感	107
(五) 人工授粉	109
五、受精	111
(一) 受精能力	111
(三) 温度对受精的影响	112
(三) 不受精现象(雌能败育)	113
(四) 单性结实	114
(五) 无融合生殖	116
(六) 多胚现象	117
六、种子发育	118
(一) 胚的发育	118
(二) 胚乳的发育	119
(三) 种子的生长	121
七、果实发育	121
(一) 果实发育的动态	122
(二) 各种果树的果实发育过程	124
(三) 果实的增大	127
(四) 果实发育过程中的生理生化变化	129
(五) 生理落果及其机制	149
(六) 果树大小年结果的现象、原因及其对策	170

第三章 果树生长结实与生态因子的关系

一、光照对果树生长结实的影响	181
(一) 光照强度对树体生长的影响	182
(二) 光照强度与花芽形成和结果的关系	183
(三) 光照强度对果实品质的影响	186
二、温度对果树生长结实的影响	188
(一) 温度与果树的生长	188
(二) 温度与花芽形成和结果	191

(三) 温度对果实品质的影响	193
(四) 高温和低温对果树生长结实的影响	196
三、水分对果树生长结实的影响	199
(一) 水分过多对果树生长结实的影响	199
(二) 水分不足对果树生长结实的影响	202
四、土壤对果树生长结实的影响	203
(一) 土壤质地的影响	203
(二) 土壤酸碱度和有害盐类的影响	205
五、小地形、海拔高度、坡度、坡向和风对果树生长结实的影响	207
六、环境污染对果树生长结实的影响	210

第四章 果树各器官生长发育的相关性

一、地下部根系与地上部枝叶生长发育的相关	213
二、营养器官与生殖器官生长发育的相关	218
三、各器官间的相关	220
(一) 枝量和叶面积的相关	220
(二) 枝条生长与花芽分化的相关	220
(三) 叶面积与果实的相关	221
(四) 花芽分化与果实生长的相关	221
(五) 果实着生的位置与花芽分化的相关	222
(六) 其他相关的表现	225

第一章 果树的生长

果树生长的定义可理解为树体在量上的增大。显然，这是果树细胞分裂与增殖的综合表现。这里包括着细胞量的增加（通过细胞分裂）以及细胞壁以内的容积进行不可逆的增大。在不同部位的组织中，细胞都遵循着来自遗传基因的指令而分裂增殖，进而建成具有特定形态的器官。随着机体在量上的增长，在外界的光、热、水、气和无机营养的促进下，体内出现一系列复杂的生物化学过程，产生与派生出一系列高分子的活性物质，从而导致在机体体质上出现明显的变化。因此，细胞的生长不仅有着量的增多与体积的增大，而且也有着质的变化。这是细胞内各种代谢和其他生理过程综合功能的结果。众所周知，在植物体内进行着很多代谢与生理过程，这些过程都或多或少和生长有关，但却不能找出一个或几个过程可以用来单独解释生长的。

在植物生理学领域中，生长与发育这两个术语已久为人们所熟知。习惯上，人们将植物体量的增大称之为生长，而将质的变化称之为发育。也就是人为地将植物体积和重量的不可逆增长叫作生长，而把器官的建成叫做发育。事实上，生长与发育两者从来都是相伴随而进行的，很难截然加以区分。例如，童龄阶段(juvenile phase)的苹果树，植株逐年逐月地加大生长，不同类型的芽(侧芽、顶芽)和枝(发育枝和着生在多年生枝轴上的短枝与中枝)也在陆续不断地形成；而在它的体内物质代谢过程中，碳素营养水平与氮素营养水平以及生长调节物质的分布动态也随之发生着变化。其实，那种着生在枝轴上的短枝与中枝，即是预备着的结果枝，一旦体内代谢物质达到一定水平，这些预备果枝的顶芽即形成花芽，而开始具备了结实功能。这时，在同一株苹果树上，既有营养器官的生长，也有生殖器官的生长。这就意味着植株从此进入了成龄阶段

(adult phase), 或者说在质上有了变化。因此, 也有人主张把营养器官的生长叫做生长, 而把生殖器官的生长叫做发育。对于成龄阶段的果树来说, 这样区分是不切实际的, 因为很难找出一种明确的指标可以作为二者的界线标志。只是在由童龄阶段向成龄阶段转换的短暂时期内, 这个概念似乎多少有其可取之处, 但实用意义并不大。看来, 生长是一个非常普遍的概念, 在不同水平和不同内容的现象中我们都使用着这个术语。因此, 我们认为: 在大多数情况下, 生长以包含着生长与发育两者的广泛含义更为恰当。

一、种子的休眠与萌发

如果把种子的萌发看作是一个植物新生命的开始, 那么, 这也是生长的开始。虽然大多数果树是无性繁殖的, 但有些果树如核桃和板栗, 还部分地采用播种繁殖。此外, 大部分果树的实生砧木繁育以及有性杂交育种时种子的播种育苗, 都是从播种种子开始的。

不同的果树种类各有其不同的萌发特性。大多数落叶果树, 如苹果、梨、桃、李、杏、栗等, 种子在离开母体的当年就进行常规播种, 是不能发芽生长的, 而必须在一定的湿度与空气条件下给以一定时期的低温处理, 才能发芽生长。因此, 对于这类果树的种子, 如果不能满足它对低温的要求, 就不能保证种子的正常萌发。事实上, 多数落叶果树的种子, 对萌发条件都有严格的要求。对外界环境条件的要求主要是一定的温度、湿度和氧气供给量; 而内在因素则是必要的酶活性和生长抑制物质的减少或消失。在未达到这个发芽条件之前, 种子保持着极为微弱或甚至难以测出的生命活动, 这种状态一般称之为种子的休眠。几乎每种落叶果树种子都有休眠现象, 但休眠程度的深浅以及导致休眠的原因却因树种不同而各异。可是, 大多数常绿果树和少数喜温果树(如柿和葡萄等)的种子是没有休眠或休眠期很短的, 从果实中取出种子后即可播种, 并且很快即能发芽生长。

落叶果树种子的休眠特性,决定着发芽的成败。因此,了解休眠的原因是打破种子休眠以取得播种成功的关键。实际上,所谓休眠,只是未能满足种子萌发所需要的水、热、气要求而已。因为,种子的吸水膨胀,胚乳营养物质的转化与输导,内源激素的消长,以及上下胚轴先端分生组织中的细胞分裂,都对温度、湿度和氧气有一定的要求,一旦达到了所要求的条件,胚与胚乳的活动就旺盛起来,最终导致发芽的实现。

一般情况下,在萌发条件中,温度是个主要因素。萌发的关键主要在于保证给予一定时期的低温条件。在正常的湿度与供氧条件下,苹果和梨的种子在 $0\sim 10^{\circ}\text{C}$ 的低温中渡过 $2\sim 3$ 个月之后就能具有发芽能力。中华猕猴桃种子在 $0\sim 5^{\circ}\text{C}$ 中有 $1\sim 2$ 个月就够了,过长反而会抑制发芽(王俊儒等, 1978)。而桃、李、杏、梅、樱桃以及红果、红枣和核桃等的种子,种仁都固封在坚硬的核壳之内,水、气通透不良,如果是干种子,得先保证其对湿度和气的要求,然后再给予低温条件是必要的。这类种子在 $0\sim 5^{\circ}\text{C}$ 上下的低温中,至少有3个月左右的时间才能满足需要。但常因品种不同,对低温贮藏(层积处理)的要求也有所不同。例如,甜樱桃(*Prunus avium* L.)种子的低温处理时期要求有 $90\sim 135$ 天,以Drogan's Yellow和Dönissen Yellow品种需时最短,而Ohrid Black品种则需时最长(Duric等, 1974)。在李子中,欧洲种李子需时 $84\sim 112$ 天,美洲种李子则要150天(Gourloy与Howlett, 1941)。

在同属植物中,因种的不同,层积贮藏所需的时间和要求的温度也不相同。阎振茏等(1965)研究苹果属果树砧木种子的发芽时发现花叶海棠(*Malus transitoria* Schneid.)和山定子[*M. baccata* (L.) Borkh.],所需的层积日数短,要求的温度低;花红[*M. asiatica* Nakai]、海棠果(*M. prunifolia* Borkh.)和海棠花(*M. spectabilis* Borkh.)次之;三叶海棠(*M. sieboldii* Rehd.)和河南海棠(*M. honanensis* Rehd.)种子的层积日数较长,要求的温度较高。不同果树种子层积贮藏所要求的温度与时期可参考表1-1。

苹果、梨、桃、葡萄等果树中的极早熟品种,在果实成熟时种子

表 1-1 不同果树种子打破休眠所需的层积温度和时间

种 类	层 积 温 度 (℃)	层 积 时 间 (天)
苹 果	5	70~80
葡 萄	5	90~100
桃	5	60~100
酸 樱 桃	7	120~150
马哈利酸樱桃	7	70~90
甜 樱 桃	3	180~200

往往尚未成熟。对于这类种子,即使满足了上述要求,也不能发芽的,需要进行种子的后熟处理或胚的培养。为此,必须将果实和鲜种子置于低温恒湿的条件下进行长期贮存,留至翌春播种,或进行离体胚的人工培养。

在种子经受着相当时期低温处理的阶段中,内部生理过程随之发生着一系列变化。淀粉、脂肪和蛋白物质等养分转化为糖及各种氨基酸,同时酶的活性增强了,内含的激素也有了明显的消长。例如,Barthe 与 Bulard(1977)曾研究过休眠中的以及解除休眠的金冠(Golden Delicious)苹果种子内脱落酸(ABA)含量的变化。在休眠胚和特别是在子叶中有大量的游离脱落酸和极微的束缚脱落酸,但在解除休眠的种子中,仅在子叶内察觉有游离脱落酸的痕迹,而束缚脱落酸却有了明显的增加。在冷冻处理中,核桃和桃的种子中脱落酸活性都有降低。但是种子在休眠过程中内源激素的变化除脱落酸外,赤霉素(GA)的消长也很明显。许多试验证明GA可以打破休眠。在冷冻贮藏中,GA水平逐渐增高,胚轴中的含量比子叶中可高100倍。细胞分裂素(CK)也能打破某些种子的休眠。此外,波兰学者Kepczgnski(1977)证明乙烯对苹果种胚的后熟和萌发有密切关系。

显然,在低温层积贮藏过程中,种子内部的生理过程有了变化。其结果是为种子的发芽生长创造了内在条件,生长抑制物的减少或消失,导致胚生长点分生细胞的苏醒。同时,在温度与水分的辅助作用下,促进了多种酶过程的进行,提高了某些酶的活性,

增强了胚乳内可溶性物质的转化，从而为胚生长点分生细胞的分裂增殖创造了条件，最终导致萌发现象的产生。

除了生物化学方面的因素外，种性遗传因素也与种子的萌发有关。原产黑龙江、辽宁、甘肃、河北等省的苹果属果树种子，在北京地区播种，表现萌发较早，发芽所需积温较低；而原产山东、陕西、河南等省的种子，则表现萌发较迟，发芽所需积温较高(阎振芜等，1965)。显然，这与各个种在原产地的长期系统发育和类型演化过程中形成的生态特性要求有关。

当萌发条件具备时，种子很快就能萌芽，也就是胚恢复了它的生长。并且，很快就扩展成为一株独立的幼苗。从种子到产生幼苗这个阶段的完成，在种子的生理过程中，至少进行着八个方面的生理活动：①通过外种皮与内种皮的吸胀功能，种子吸水膨胀；②胚芽和子叶中酶的活性增强，酶谱出现明显消长，并导致胚乳内的营养物质转化；③胚生长点分生细胞的分裂与增殖；④胚芽、胚根和子叶细胞分裂的加盛以及细胞的增大；⑤胚乳中经水解作用转化的营养物质，通过输导组织源源不断地向生长部位运送；⑥胚芽和胚根的细胞分化，导致根、茎器官的建成和各种新生组织的形成；⑦新根的出现，产生了从土壤中吸收水分和矿质元素的功能；以及⑧嫩茎、子叶与(或)幼叶的出土，呼吸作用与同化作用更为增强。这些生理活动过程的顺利进行与完成，促进了不同组织与器官的产生与建成，使幼苗有了相当的根系与地上部分。当幼苗有了自己的较强吸收根群和足够的光合面积，能确保自身生长与发育所需的营养，而不再依赖胚乳内的剩余贮存物时，种子的萌发过程就告完成。此后，存在的就是一株能独立生活的幼小植物了。

关于种子萌发过程中的各项生理活动，很难确切肯定其顺序的先后。但是，应该肯定的是：在完成了后熟或满足了对低温要求的种子，吸水膨胀作用应该是首要的。因为，水的存在，可使种皮软化，随着胚的胀大而使种皮开裂，从而有利胚根的下扎。并且，水的存在，可促进胚生长点的细胞分裂与增殖，释放出生长调节物，改变酶谱成分和增强了某些酶的活性，为萌发打下基础。

种子在萌发过程中的形态变化，在不同种类的树种中是有所不同的，但都大同小异。以苹果的种子萌发为例，最早是胚根的伸长，出了种皮之后，向下扎入土内，并很快分生出侧根。随之，胚轴逐渐向上弓起，将子叶带上地面。胚轴出土后，依光照的强弱，决定下胚轴生长的长短。光照不足时，下胚轴细长，色泽浅绿，子叶离地高，导致幼苗软弱，且易罹猝倒病；光照充足时，下胚轴粗短，色泽紫红，子叶离地矮，幼苗壮实，长势良好。待子叶展开后，种皮即行脱落，光合作用转盛。此时，上胚轴很快生长，由胚芽发育成新茎，并陆续形成真叶，成为一株新生的幼苗。果树中，这种子叶出土的萌发方式，除苹果外，梨、桃、杏、樱桃、葡萄等，也都是子叶出土的。这类果树的种子，在胚的早期生长发育时，随着胚根的向下伸长，下胚轴则向上伸长，将子叶带出土后，再是上胚轴的伸长。但有些果树种子如板栗、榛子、核桃等，却不是这种萌发方式。这类果树的种子，在胚根向下伸长时，下胚轴不伸长，因而不见子叶出土。在大多数情况下，子叶仍留在种皮内。而是在胚根突出种皮向下伸长时，仅上胚轴伸出种皮，向上伸长，出土后，直接发育成地上茎和真叶。

二、芽的休眠与萌发

对于落叶果树来说，每年初冬一到，树叶就会转黄(或转红)掉落，整个树冠光秃无叶，进入了冬态。被层层鳞片包裹着的芽，活动节奏逐步降低，进入了休眠阶段。随着外界环境条件转冷，休眠深度也逐渐加深。显然，落叶果树的休眠，是其适应外界环境条件的一种有效的生物学状态。

导致芽休眠的因素很多，诸如温度的高低，日照的长短，水分和养分的多少，甚至光质和光量的不同，都能引起芽的休眠。但是，应该明确芽的活力衰退或不活动与休眠的本质区别。事实上，外界环境条件的恶化是一种诱因，因此而引起树体内某些生长抑制物质的积聚，最后导致落叶，使芽逐渐减弱了它的活动，则是一

种内因。因此,休眠是内外因素的综合作用下,产生落叶、停长,以适应冬季条件的一种表现。

对于几乎全部落叶果树来说,落叶是休眠的重要标志,而落叶则是由于秋末冬初季节的日照长度已不能满足于叶片生长与发育的要求而引起的。这是一种光周期现象。随着日照的缩短,日平均气温亦在逐日下降。显然,短日照和低温,是引起落叶果树芽休眠的主要诱因。而在此时促进果树落叶的内源激素脱落酸,对促进休眠也起着重大作用。

在果树从落叶后开始进入休眠状态,至翌年解除休眠的整个过程中,其休眠深度经历了一个抛物线形的变化。因休眠深度的不同,可分三个休眠时期:①休眠前期:从落叶后开始,时期处于晚秋至初冬季节。此时,芽器官和枝梢的保护性组织尚未完善,处于初休眠状态,尚保持一定的生理活动机能。这时期的休眠,“被迫”的因素很大,主要受变化着的内外条件所影响。最常见的是华北和西北地区的苹果树,多数品种在11月上中旬时尚不能正常落叶,最后受霜打而干枯脱落,被迫进入休眠。特别是在秋雨多的年份,由于休眠程度不深,一遇酷寒,枝芽和皮层均易遭冻害。②休眠中期:华北的季节处于仲冬至晚冬,时期在12月末至1月末。此时各器官的保护组织已经完善,器官经受了前期的锻炼与考验,对变化了的环境有了高度的适应能力,体内的生理活动功能下降到最低点,自发地进入了真正的休眠阶段。在此期间,休眠程度最深,机体对严酷的外界条件具备最大的忍耐力。③休眠后期:晚冬之后,北半球日照逐渐加强,气温有所回升,器官内部组织的生理功能开始复苏并逐渐加强。虽然从外部形态上还不能察觉,但内部组织已处于休眠后期状态。特别是在乍暖犹寒的华北、西北气候条件下,日间的春暖,很易引起果树分生组织的复苏,使休眠深度变浅。但夜间的严寒,又迫使其继续休眠。在此期间内,分生组织的过早复苏,加上风大失水过多常是引起幼树灼条和大树冻芽的主要原因。

由此看来,落叶果树芽的休眠,既是适应温带环境的一种技