

果樹生理與栽培

劉熙編著

五洲出版社 印行

出版登記證局版台業字第〇九三九號
中華民國七十四年十月出版

果樹生理與栽培

特價：新台幣 380 元

編著者：劉

發行人：丁

發行所：五

廼

庶

熙

洲出版社

所有權
必究翻印

地址：台北市重慶南路一段八十六號
郵政劃撥帳號：〇〇〇二五三八一七
電話：3318630・3813990・3512521

台北經銷處：恒生圖書公司

地址：台北市重慶南路一段五十五號
電話：3711341・3711343・3711345

海外總經銷：東亞圖書公司

地址：香港干諾道西二二一號二樓

序 言

我國歷史悠久，「以農立國」大約起於公元前兩千餘年的夏代。其時夏代的文化，已經進入「銅器時代」。我們從夏禹的「治水」、「興農」、「朝萬國」、「定傳子」之局，建「貢賦之制」，劃「九州」，鑄「九鼎」，說明他從披荊斬棘的奮鬥工作，到完成建立一個泱泱大國，這是我們中華民族在歷史上真正以農業建國的開端；從那時起，我們有一個版圖，我們的祖先才免於猛獸、洪水之患，安定的生活下來，才能建立一個全面的農業社會。

我國歷代政府的農業，大多採「重農抑商」政策，帝王后妃親自鼓勵農民耕種，如「勸農詔」、「文帝議佐百姓詔」；一般士大夫知識份子，也以「耕讀傳家」、「半耕半讀」自許，如諸葛亮：「……臣本布衣，躬耕於南陽，苟全性命於亂世……」、「陶淵明：「歸去來兮！田園將蕪胡不歸？既自以心爲形役……」；歷代的軍國大計，都是悠關於農業政策的「土地問題」、「田賦政策」、「兵農制度」、「移民實邊」等等都與農業有密切的關係；而農民在完糧納稅之外，而在社會的地位在工、商、兵之上，過著山高皇帝遠，帝王於我何有哉的逍遙生活，所以農業的進步，與日俱增，自不待言。因之我國農業的進步，比公元前兩千餘年的歐洲羅馬的農業，尚在萌芽時代，自不能同日而語了。

我國歷代農事活動的文字資料，早期的可見於殷墟卜辭。農學和農業文獻在春秋戰國期間，特別是戰國，在私家講學、私人著述風行一時之際，出現「重農之聲」和「爲神農之言」的「農學家」一如許行等，其著作如《神農書》、《野老書》等，雖是一鱗半爪，而致散失；其後雖嬴秦暴政，而焚書坑儒，然「所不去者，醫藥、卜筮、種樹之書」，仍傳於後世。

在農業文獻中，現在保留下來，較完整的有以下各書，茲簡介如次：

一、《禁藏篇》作者管仲大致在公元前五世紀所作——

—《禁藏篇》裡說：「人之所生，衣與食也；衣食所生，水與土也」，由這句話已經認識在農業生產中，要把握土、水兩個決定性的因素。

—管子的《地員篇》是我國最早的土壤分類文獻，它將土壤分為五種、三等十八級，還對各種土壤適宜生長的農作物、草類、樹木……等等加以區分。

—書中對於施肥的重視，由相「土宜」到改良土壤，認識逐步深化，概念日益積累，春秋戰國期間，就形成有比較系統的土壤知識。

二、《呂氏春秋》中《上農》等四篇——

—一般認為是秦相呂不韋的門下客，在呂氏的領導下，集體撰寫編纂而成的。書成於秦王政八年（公元前二三九年）。第一篇《上農》是農業政策性文字；其他三篇為「任地」、「辨土」、「審時」是被論農業科學技術與土壤的問題。

三、《齊民要術》——

—作者賈思勰——這部書的成書年代大約在六世紀三十至四十年代之間，研究我國古代農業，中外農業科學技術史工作者沒有不知道這一部農學巨著——《齊民要術》的。

—《齊民要術》全書正文計分十卷，九十二篇，將近十二萬字。

—其中卷四，計十四篇，專述果樹，內容以：圓籬、栽樹、種棗（諸法附出）、種桃柰、種李、種梅杏（杏李麩附出）、種梨、種栗、柰林檎、種柿、安石榴、種木瓜、種椒、種茱萸等十四篇，大多都與土壤有關。

四、《陳旉》農書——

一收編在清代著名的《四庫全書》中，推算作者的出生是在北宋熙寧九年（公元一〇七六年）全書只不過一萬多字，分上、中、下三卷。

一此書和在它以前的一些農學名著，如《汜勝之書》、《四民月令》、《齊民要術》、《四時纂要》等相比，它顯然是「別開生面，體出新裁」，而全書在《四庫全書》的《總目提要》的評語是：「事實多而虛論少」。其中，有符合一定科學道理的技術原理，原則，有切實可行的具體技術措施，還有比較切合實際而周詳的土地利用「規劃」，讀起如嚼橄欖，越嚼越甘。

五、《農政全書》作者是傑出的近代科學先驅者徐光啓——

一《農政全書》是徐氏農業科學著述的一部，但也是他一生中最主要的一部代表作。全書六十卷，五十六萬多字，計分為十二大部份，其中以第六部份——「樹藝」，第九部份——「種植」與果樹有關。

一第六部份「樹藝」內：計列有「內穀部（上、下）穀名攷暨二十種作物）、蓏部（種瓜法暨十八種作物）、蔬部（二十八種作物）、果部（上、下）計三十九種果樹）」，共六卷。

一第九部份「種植」：計列有「內種法、木部（二十八種樹木）、雜種（上、下）計二十二種植物）」，共四卷。

一《農政全書》在作者幾十年之中，不斷地搜集資料，整理研究，除了注意歷史文獻資料之外，也重視實地的調查訪問，生產實務和試驗研究工作，本書在我國，是一份極為珍貴的農學遺產。

六、其它如《甘薯疏》、《吉貝疏》（徐光啓）、《務本新書》（宋·作者不詳）、《知本提綱》（楊屺）、《授時通考》（清·包世臣）、《農言著實》（清·楊秀沅）等，難以一

一、列舉。

所以我國在將近四千年的有文字可攷的歷史，是世界上著名農業古國，對世界文明作了不少貢獻，歷代有關農業生產知識的書籍，大大小小數以千計，留下了相當豐富的農業遺產。

縱觀我國農業中的果樹，在夏、商、周三朝早已有栽種的文字紀錄，歷經春秋戰國、秦、漢時代的農業著作更如雨後春筍。司馬遷謂：「安邑千樹棗，淮北滎南河濟之間千樹梨，燕秦千樹栗，蜀漢江陵千樹橘，其人皆與千戶侯等。」關於果樹栽培的專著，如《橘錄》（宋·韓彥直）、《荔枝譜》（宋·蔡襄）、《本草綱目》中的「柰」（明·李時珍），唐、宋時代的果園，其大者有萬株以上的荔枝園，這一切的一切都可證明我國的農業歷史，比西方早兩千餘年，其果樹園藝當然也遙遙領先兩千餘年，直到清末民初近百年來，以國事蠅蟄，民不聊生，技術滯留不進，我們卻反睦乎其後了。

本社有鑒於此，應乎當前需要，特編輯更新科技果樹栽培叢書，本書為本社果樹栽培系列之一，用之以嚮讀者，為果樹生產和科學研究的提高，略盡棉力。

本書共分八章，其內容如次：

第一章—論述光合反應、碳素同化過程、光呼吸、內因外因和栽培技術對果樹光合作用的影響。

第二章—論述碳水化合物、氮化合物的代謝、利用與貯藏以及脂肪代謝等。

第三章—主要論述呼吸代謝的研究方法，果樹的呼吸強度、呼吸作用的調節與控制及其影響因素。

第四章—論述礦質元素的生理功能、缺素症狀、同化作用，果礦質營養診斷方法等。

第五章—論述果樹的水分生理，如蒸騰作用、吸水作用、水分對果樹生理活動的影響等。

第六章—主要論述果樹細胞、木質部、韌皮部的物質運轉以及體內的物質分配。

第七章—論述果樹生長的周期性與休眠現象，相關效應，環境因子對果樹生長的影響等。

第八章—論述果樹發育階段，開花、結果生理，果實的發育、成熟生理。

本書着重於論述果樹生理的基本理論，與指導生產技術的原理原則為主，栽培技術為輔。因限於篇幅缺失之處實多，而魯魚亥豕亦在所難免，敬祈高明者不吝教正是幸！

民國七十四年八月劉熙於台北市

目 錄

第一章 果樹的光合作用

第一節	光合作用器官——葉綠素	2
第二節	光合作用的原初反應	10
第三節	光合作用的電子傳遞	13
第四節	光合作用的碳素同化過程	18
第五節	果實的光合作用	23
第六節	光呼吸作用	26
第七節	內部因素對光合作用的調節	29
第八節	環境因素對果樹光合作用的影響	38
第九節	栽培因素對果樹光合作用的影響	48
第十節	果樹的光合速率及其變化	56
	一般參考讀物	59
	參考文獻	60

第二章 有機物質的代謝、轉化與貯存

第一節	酶	62
第二節	碳水化合物的代謝、利用與貯藏	70
第三節	氮化物的代謝、利用與貯藏	96
第四節	脂肪代謝	108
	一般參考讀物	117
	參考文獻	118

第三章 果樹的呼吸作用

第一節	呼吸代謝的研究方法	121
-----	-----------	-----

第二節	綫粒體的結構與功能	122
第三節	呼吸作用中糖分的分解過程	125
第四節	電子傳遞與氧化磷酸化	131
第五節	電子傳遞的其他途徑	140
第六節	果樹的呼吸強度	148
第七節	果樹呼吸作用的調節與控制	159
第八節	影響果樹呼吸作用的因素	162
	一般參考讀物	168
	參考文獻	169

第四章 果樹的礦質營養

第一節	礦質元素的必要性	172
第二節	礦質元素的生理功能	176
第三節	果樹礦質營養的診斷方法	192
第四節	果樹對礦質元素的吸收	197
第五節	礦質元素的同化作用	217
	一般參考讀物	224
	參考文獻	225

第五章 果樹的水分生理

第一節	果樹組織中水分存在狀態及其運動規律	227
第二節	果樹的蒸騰作用	241
第三節	果樹的吸水作用	257
第四節	果樹中水分的上升	263
第五節	水分脅迫對果樹生理活動的影響	267
	一般參考讀物	276
	參考文獻	277

第六章 果樹的物質運轉

第一節	細胞間的物質運轉	279
第二節	木質部運輸	287
第三節	韌皮部運輸	291
第四節	維管束運輸的機理	297
第五節	影響維管束運輸的因素	301
第六節	果樹體內物質的分配	306
一般參考讀物		316
參考文獻		316

第七章 果樹的生長作用

第一節	果樹細胞的生長及生長的動力學	317
第二節	果樹生長的周期性與休眠現象	321
第三節	果樹生長的相關效應	335
第四節	環境因子對果樹生長的影響	342
一般參考讀物		352
參考文獻		353

第八章 果樹的生殖作用

第一節	果樹的發育階段	354
第二節	果樹的開花生理	362
第三節	果樹的結果生理	381
第四節	果實的發育生理	397
第五節	果實的成熟生理	416
一般參考讀物		432
參考文獻		433

第一章 果樹的光合作用

光合作用是綠色植物在太陽光下利用 CO_2 和水合成有機物質並放出 O_2 氣的過程。光合作用對於地球上整個有機界來說，都是最重要的過程。

所有的生物爲了維持自己的生命並進行生長，都需要不斷地供給能量，但是只有綠色植物能夠直接由太陽光截獲能量，並利用它合成有機物質。

動物和大部分的微生物都不能直接利用日光能，而是依靠植物或其他動物作爲食物，來獲得能量的，因此綠色植物是宇宙間有機體能量供應的最終來源，沒有了綠色植物，整個有機界都將不能存在。

據估計，每年通過光合作用固定的能量相當於 3×10^{21} 焦耳 (j)，這些能量都是從太陽輻射中得來的。

綠色植物能將輻射能轉變爲化學鍵能，增加了生物圈中可利用的能量，保持了有機體生命的進行與延續。

生物圈中能量的流動途徑是：光能通過光合轉換爲化學能，然後再變成推動生命過程的各種自由能，最後變爲熱能損失。如果沒有光合作用不斷地輸入能量，上述能流途徑就要中斷，整個有機界也要滅亡。

光合作用放出的氧氣，對於一切好氧性生物來說，也是必不可少的。地球上大氣中的氧氣，由於生物的呼吸，燃燒，以及各種非生物性的氧化作用，不斷在消耗之中。

據估計地球上每秒鐘要消耗 10,000 噸的 O_2 。但由於光合作用的存在，平衡了 O_2 的損失。否則大氣中的 O_2 有一天會被用盡，一切好氧生物也都要消滅。

光合作用對於果樹來說也是必要的。果樹能進行光合作用。

2 果樹生理與栽培

果樹的一切生命活動，都是在光合產物的物質基礎上進行的。

果樹上果實產量的高低，最終決定於光合作用。

實際上，果實的產量和品質都和光合作用有密切關係，例如果樹每年結果數量的多少，果實生長的大小，以及果實中糖酸含量的高低，果實色彩與香氣的強弱等，都和光合作用有直接或間接的關係。因此歷來的果樹學者都對光合作用給以極大的重視。

在農業上，人類爲了提高農作物的產量，已經是「人同天爭」了幾千年，但是「人同天爭」的成績仍然是有限的。

直到最近才認識到，限制作物產量的最主要的因素是光合效率。在最理想的條件下，作物只能利用落到葉面上的光能的極小一部分。

因此提高作物的光合效率是進一步提高產量的關鍵之一。近年來在不同種類作物上獲得的光合效率的巨大差異，說明了提高光合效率的可能性與潛在力量。

在果樹上也同樣存在着高產與低產果園的巨大差別，這需要我們從光合上研究產量差別的原因。

從本世紀三十年代起，人們開始研究果樹的光合作用。但是由於果樹的體積高大以及其他技術上的困難，研究的成就始終不大。

自從六十年代以來，由於研究方法上的進步，果樹光合作用的研究，又進入了新的興盛時期，特別在英、美、澳、日、丹麥、波蘭等幾個國家，都開展了大量的系統的果樹生理研究工作。

下面對光合作用所包含的主要過程以及影響光合的條件進行敘述。

第一節 光合作用器官——葉綠素

一、【葉綠體是光合作用機器】

在1937年希爾反應第一次證明了離體的葉綠體在光下可以還

原生理的電子受體並放出 O_2 ，但當時認為葉綠體是一個不完全的光合機器，它缺乏 CO_2 還原所需要的H載體或酶體系。

1954年以後，Arnon與Whatley利用離體葉綠體，逐步證實了在光下不但能使NADP（烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸，輔酶Ⅱ）還原並進行光合磷酸化，而且能使 CO_2 還原並得到一系列的光合產物。

但是 CO_2 的固定率很低，因為葉綠體的膜多已破壞。

後來Walker改進了分離技術，得到了完整的葉綠體制備物，其光合速率可達到活體內的80%。充分證明葉綠體是完全的光合機器。

葉綠體不只能進行全部的光合作用，而且在遺傳上也有相當大的自主性。葉綠體含有核酸，能合成自己的蛋白質與酶。

由於葉綠體中有各種酶存在，才決定了光合產物的多樣性：澱粉、蔗糖、氨基酸、有機酸及脂類等。

葉綠體是生物圈中唯一能將電磁輻射轉換為化學能的原初換能器。為什麼葉綠體具有這樣奇妙的功能呢？回答這一問題，首先要了解它的結構。

二【葉綠體的結構】

葉綠體一般是橢圓形的碟狀體，直徑約5~10微米，厚2~3微米。每一光合細胞中含20~100個葉綠體。葉綠體的外面包有一層雙層膜的外套。

葉綠體的內部結構，極為細緻而複雜。在內部充滿了液態的間質（stroma），間質中懸浮着很多膜體系，這些膜體系可形成囊狀的類囊體（thylakoid），或稱片層，多數類囊體堆疊在一起就構成了基粒（grana）。基粒為直徑0.3~2.0微米的綠色顆粒。

每一基粒由10~100個類囊體構成，稱為基粒類囊體。有的間粒類囊體可以延伸到間質中，並且可與其他的基粒相連，這些

4 果樹生理與栽培

通過間質的類囊體稱為間質類囊體，有時一個類囊體可以在幾個基粒中環繞成螺旋狀，將它們聯繫起來形成一立體的網狀構造，這樣的類囊體稱作回紋結構（圖 1-1）。

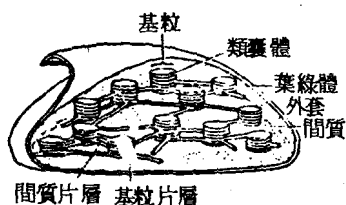


圖 1-1 葉綠體的主體結構

關於類囊體的結構已經得到初步的了解，根據近代利用電鏡、冰凍蝕刻、免疫標記以及生化方法等研究的結果，現已知道類囊體膜包括有四個表面，在這些表面上分布着大小不等的蛋白質顆粒，這些顆粒部分地或全部地浸埋在脂類的間質之中，而且它們的分布是不對稱的（圖 1-2）。

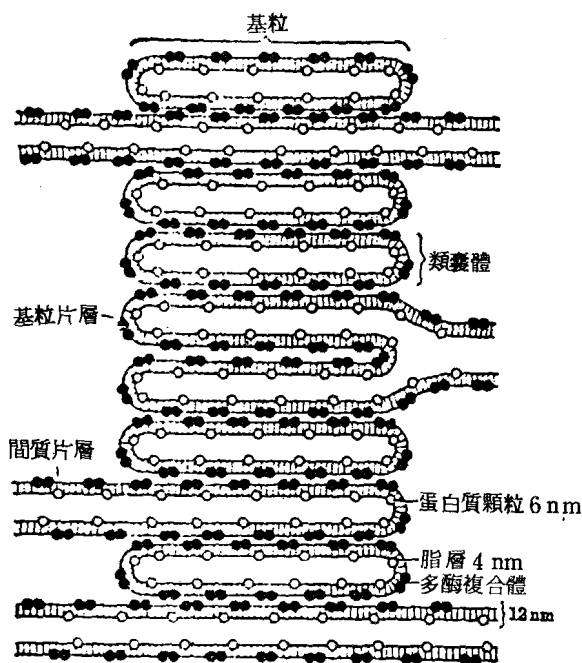


圖 1-2 葉綠體基粒結構詳圖

葉綠素存在於基粒內，光合作用的光反應及電子傳遞鏈都定在片層結構上；間質中含有 CO_2 還原過程的各種酶類，是暗反應進行的場所。

三【葉綠體的化學成分】

除去水分以後，葉綠體中含量最多的成分是蛋白質、脂類、色素和無機鹽類。葉綠體中的脂類物質種類很多，除了各種色素之外，還有糖脂、磷脂與硫脂等。

糖脂中有半乳糖與甘油雙酯形成的單半乳糖甘油雙酯與雙半乳糖甘油雙酯等。

硫脂是糖脂又被硫酸酯化的，如葡萄糖硫脂。磷脂中以磷脂酰甘油為主。

這些脂類在膜層中都具有重要作用。膜中的另一類脂類化合物是質體醌，它是苯醌的衍生物，具有一個由異戊二烯組成的長鏈。質體醌在光合作用的電子傳遞中具有重要作用。

在葉綠體的膜體系中，蛋白質的種類很多，通常可分為外周蛋白質與內嵌蛋白質兩大類。

各種蛋白質在膜中的分布並不對稱，有的蛋白質部分地浸埋在脂層中，有的則全部浸埋在膜內，有的附着在膜的表面。

由於膜的結構是流動的，因此蛋白質在膜中的位置也是變化的。目前已經鑒定出來的蛋白質有偶聯因子(CF_1)，鐵氧還素，鐵氧還素還原物質， NADP -鐵氧還素還原酶，羧基歧化酶、質體菁與細胞色素 f 等。

此外還有葉綠素與蛋白質結合的複合物，如光體系 I(PSI)與光體系 II(PSII)。基粒類囊體含有 PSI 與 PSII 二者，而間質類囊體只有 PSI 與 CF_1 。

因此間質類囊體只能進行循環式光合磷酸化，而基粒類囊體則循環式與非循環式光合磷酸化都能進行。

不同的蛋白質在類囊體膜結構上的定位，保證了電子與質子

的傳遞以及光合磷酸化有效地進行。

葉綠體間質中也含有許多蛋白質，它們是催化光合作用中各種反應的酶類，其中含量最多的是二磷酸核酮糖羧化酶（RUDP羧化酶），約占間質蛋白質的一半。

在基粒中另一類重要成分是各種能夠吸收光能的色素。

四【光合作用的色素系統】

(一)色素的結構與吸收光譜

光合作用開始於葉綠體內色素對光能的吸收。所有綠色高等植物都含有葉綠素 a 與葉綠素 b，此外還有胡蘿蔔素與葉黃素。葉綠素 a 的化學結構見圖 1-3。

它的分子中含着一個由 4 個吡咯環構成的卟啉環，環的中心有一個鎂原子，鎂與 4 個 N 原子形成配位鍵。

葉綠素 b 與 a 的不同之處即在於第 II 環第 3 個 C 原子上的甲

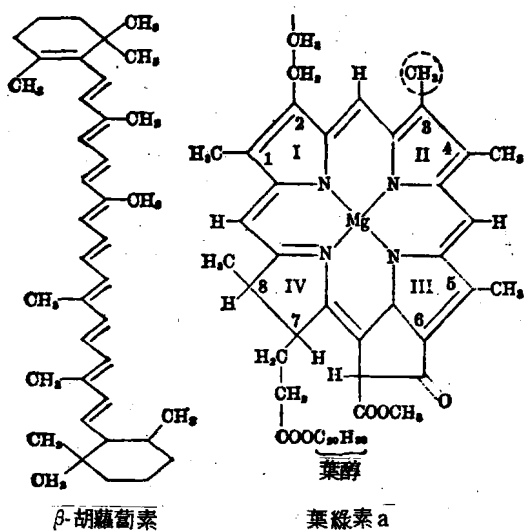


圖 1-3 葉綠素 a 與 β -胡蘿蔔素的結構式