

设施植物栽培学

钟凤林 林义章 主编



科学出版社

设施植物栽培学

钟凤林 林义章 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

设施农业是包含生物、环境和工程的新兴学科,是现代农业高素质人才培养的核心领域。本书根据设施农业科学与工程发展的需要,聚焦设施植物栽培领域的新理论和新技术,主要内容包括绪论,设施植物的生长发育,设施植物栽培的类型、结构与性能,设施环境与设施植物,设施植物育苗,设施蔬菜栽培,设施花卉栽培,设施果树栽培,设施药用植物栽培。本书理论联系实际,充分体现了园艺学、农业工程学、环境工程学等多个学科交叉渗透,以及先进、实用和高效的特点。

本书既可作为高等院校设施农业、园艺、植物生产类和农学类学生的教材,又可作为广大设施农业生产、科研、推广和农业相关部门技术、管理人员的实用参考书。

图书在版编目(CIP)数据

设施植物栽培学 / 钟凤林, 林义章主编. —北京: 科学出版社, 2018.8
ISBN 978-7-03-057534-0

I. ①设… II. ①钟… ②林… III. ①设施农业-教材 IV. ①S62

中国版本图书馆CIP数据核字(2018)第110320号

责任编辑: 王玉时 韩书云 / 责任校对: 彭珍珍

责任印制: 吴兆东 / 封面设计: 迷底书装

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京中石油彩色印刷有限责任公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018年8月第 一 版 开本: 889×1194 1/16

2018年8月第一次印刷 印张: 18 1/2

字数: 600 000

定价: 69.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

《设施植物栽培学》编写委员会

主 编 钟凤林 林义章

副主编 郑阳霞 王吉庆

编 者 (按单位、姓氏笔画排序)

山西农业大学

张 毅

广东省中药研究所

曾庆钱

石河子大学

徐 巍

四川农业大学

郑阳霞

华南农业大学

宋世威 张轶婷

河南农业大学

王吉庆 简在海

泉州师范学院

冯 莹

福建农林大学

申宝营 刘 爽 许 茹

林义章 林碧英 钟凤林

侯毛毛 黄玉吉 潘腾飞

福建农业职业技术学院

王会全 欧高政

前 言

设施农业是一个综合概念，首先要有一个配套的技术体系做支撑，其次还必须能产生效益。这就要求设施设备、选用的品种和管理技术等紧密地联系在一起。设施农业是一个新的生产技术体系。设施农业在我国大规模推广，规模的不断扩大促进设施农业质的突破，我国设施农业技术水平越来越接近世界先进水平。设施农业高新技术不断得到突破，无土栽培技术、生物防治技术和自动控制技术在全国得到普遍应用；设施农业装备技术如温室节能技术、温室环保技术、温室智能化技术等不断改善，为我国设施农业的发展提供了技术保障。同时，各地政府加大资金、技术等扶持力度，采取多种措施支持和鼓励设施农业建设，设施农业规模迅速扩大，设施栽培作物的总产和单产大幅度上升。设施栽培作物的品种不断扩大和丰富，不仅提高了经济效益，也促进了农民增收。

本书注重基本概念、基本理论和基本技术的知识传授，强调知识与技能的结合、理论与实践的结合，注重教材结构的完整性，文、图、表并用，是农业战线管理干部学习和了解设施农业的指南。

本书的编写分工如下：第一章由林义章、钟凤林编写，第二章由王吉庆、侯毛毛编写，第三章由宋世威、张轶婷编写，第四章由张毅、申宝营、王会全编写，第五章由徐巍、林碧英编写，第六章由林义章、钟凤林、刘爽、郑阳霞、黄玉吉、许茹编写，第七章由申宝营、冯莹编写，第八章由潘腾飞、简在海、欧高政编写，第九章由曾庆钱编写。全书由钟凤林、林义章、黄玉吉、郑阳霞、许茹审稿。

本书的编写参阅或引用了许多学者的教材、著作和研究文献。在此，向他们对知识传播和人才培养的贡献表示崇高的敬意和最衷心的感谢！

欢迎参加教学的老师和广大的学生、读者随时提出对本书的批评指正意见，不吝赐教，非常感谢。

编 者

2017年10月谨识于福州

目 录

前言	
第一章 绪论	1
第二章 设施植物的生长发育	5
第一节 设施植物的生理代谢	5
第二节 植物的生长发育	13
第三章 设施植物栽培的类型、结构与性能	29
第一节 设施植物栽培的类型	29
第二节 设施栽培介质的类型与固体栽培基质	41
第三节 设施植物栽培的茬口安排	45
第四节 设施植物立体栽培	51
第四章 设施环境与设施植物	56
第一节 温度环境与设施植物	56
第二节 光照环境与设施植物	63
第三节 土壤环境与设施植物	69
第四节 湿度环境与设施植物	74
第五节 气体环境与设施植物	78
第六节 设施环境综合调控技术	82
第五章 设施植物育苗	84
第一节 设施植物的繁殖方式与技术	84
第二节 穴盘育苗	90
第三节 工厂化育苗	94
第四节 嫁接育苗	102
第五节 水培育苗	110
第六章 设施蔬菜栽培	113
第一节 概论	113
第二节 设施茄果类栽培	115
第三节 设施瓜类蔬菜栽培	131
第四节 设施绿叶菜类蔬菜栽培	147
第五节 设施豆类蔬菜栽培	162
第六节 设施芽苗类蔬菜栽培	173
第七节 设施水生蔬菜栽培	179
第七章 设施花卉栽培	184
第一节 概论	184
第二节 设施切花栽培	186
第三节 设施兰科植物栽培	203
第四节 设施盆栽花卉栽培	218
第八章 设施果树栽培	231
第一节 概论	231
第二节 设施葡萄栽培	234
第三节 设施草莓栽培	244
第四节 设施柑橘栽培	253
第五节 设施枇杷栽培	258
第六节 设施桃、樱桃、杏和李栽培	262
第九章 设施药用植物栽培	273
第一节 概论	273
第二节 设施北虫草栽培	277
第三节 设施灵芝栽培	279
第四节 设施铁皮石斛栽培	282
第五节 设施三七栽培	285
主要参考文献	289

一、设施农业的基本概念

(一) 设施农业的含义和内容

农业生产是指依靠动植物的自然繁殖机能及生长发育功能来完成的一个特殊的生产过程,因而农业历来是一个受自然因素影响最大的产业。随着社会经济和科技的发展,农业这一传统产业正经历着翻天覆地的变化。近年来,国内外兴起的设施农业就是一种人类利用现代物质文明和科学技术向大自然“挑战”的结果。设施农业是指具有一定的设施,能在局部范围改善或创造环境气象因素,为动植物的生长发育提供良好的环境条件而进行的有效生产的农业。

设施农业包括以下两类。

(1) 设施栽培 目前主要是蔬菜、花卉、瓜果类的设施栽培,主要设施有各类塑料棚、温室和人工气候室(箱)。

(2) 设施养殖 目前主要是畜禽、水产品和特种动物的设施养殖,主要设施有各类保温、遮阴棚舍和现代集约化饲养畜禽舍及配套的设施设备。

设施农业是利用人工建造的设施,使传统农业逐步摆脱自然的束缚,走向现代工厂化农业生产的必由之路;同时也是农产品打破传统农业的季节性,实现农产品的反季节上市,进一步满足多元化、多层次消费需求的有效方法。设施农业在农林牧副渔业所占的比例标志着农业的进化程度,是农业产业升级的重要标志。

设施农业是一个综合概念,首先要有一个配套的技术体系做支撑,其次还必须能产生效益。这就要求设施设备、选用的品种和管理技术等紧密联系在一起。因此,设施农业必须作为一个工程问题综合考虑,这样才能取得很好的效果和整体效益。设施农业是一个新的生产技术体系,它不等于大田栽培技术的移用。它采用必要的设施设备,同时选择适宜的品种和相应的栽培技术。设施农业属于高投入、高产出,资金、技术和劳动力密集型的产业。

设施农业是农业工程学科最典型的分支学科,

是依靠科技进步形成的高新技术产业,是当今世界最具活力的产业之一,也是世界各国用以提供鲜活农产品的重要技术措施。

(二) 设施农业的生产和经营特点

1. 设施农业属于高投入、高产出,资金、技术和劳动力密集型的产业

设施农业可以因地制宜,以相对少的投入取得相对高的产出。例如,日光温室就是具有鲜明中国特色的独特技术,但由于它的投入与常规技术的投入相比相对较高,因此,要千方百计取得高的产出,包括适宜品种的选择、相应的栽培技术及茬口搭配等。要取得高的产出,不外乎提高产量或在淡季上市提高产值。茬口的安排也很重要,因为设施设备投资出去了,如果做不好,空着就是损失。例如,荷兰一家生产生菜的公司,自动化水培(其中采收、包装靠人工),一栋大温室几公顷,上午采收,下一茬下午就栽下去了,不让温室空着。

2. 设施农业是一个新的生产技术体系

设施农业不等于大田栽培技术和传统饲养技术的移植。因为首先要有必要的设施设备,同时选择适宜的品种和相应的栽培技术。如果要种黄瓜,国内最好的品种 667 m² 面积可以收获 10 000~15 000 kg,一般品种在 5000 kg 左右。如果选用荷兰、以色列的栽培品种和技术,10 个月采收期,667 m² 面积可以达到 25 000~35 000 kg 的产量,当然对设施也提出了更高的要求。

如果是投资鸡和猪的设施饲养,也必须选择适宜的品种和相应的饲养管理技术才能达到在保证料肉比要求的前提下,肉鸡 54 d、肉猪 120 d 出栏并达到相应的标准(活鸡 2~2.5 kg/只、肉猪超过 90 kg/头)。

3. 设施农业的作用和意义

设施农业在整个农业中的比例并不是很大,如设施蔬菜栽培,全国只有 175 万 hm²,蔬菜种植总面积则将近 1600 多万公顷,而全国耕地面积达 1.4 亿 hm²。但它所起的作用和意义十分重大,与每个人的生活水平和生活质量都有直接关系,也涉及社

会的稳定、经济的繁荣等。因此,从上到下都明确,省长要抓“米袋子”,市长要抓“菜篮子”。

二、国外设施农业的现状与发展趋势

(一) 发达国家设施农业的基本情况

自第二次世界大战后的几十年来,世界形势相对比较平稳,各国都在致力于自身经济的发展。因此,经济的迅速恢复和快速发展、人民生活质量的大幅度提高,对农产品提出了更高的要求,设施农业在全球迅速崛起。

自20世纪50年代以来,设施农业的发展取得了巨大的进步。设施栽培的设施设备、专用品种、栽培和管理技术形成了完整的技术体系,克服了严寒、炎热等不利气候的影响,实现了周年生产、均衡上市,而且使产量成倍增长、品质大幅度提高;设施养殖实现了大规模、集约化、工厂化生产,从设施设备、专用品种,到全价配合饲料、防疫、饲养管理等全套的技术体系,实现了革命性的变革。以肉鸡生产为例,40多年来,大体上饲料消耗下降了一半、饲养周期缩短了一半[料肉比(1.8~2.2):1,饲养周期54 d]。

目前,发达国家的设施农业已形成成套的技术、完备的设施设备,生产规范,产量的可靠性与质量的保证性强,并在向高层次、高科技、自动化、智能化方向发展,将形成全新的技术体系。

荷兰是一个土地资源非常紧缺的国家,靠围海造田等手段扩大耕地,人均耕地1000 m²。全国有13 000多公顷的玻璃温室,并大力发展设施养殖和畜产品深加工,设施园艺高新技术和畜产品使农业迅猛发展,设施园艺已成为国民经济的支柱产业,农产品出口值高达450亿美元,成为仅次于美、法的世界第三大农产品出口国。荷兰的花卉产业十分发达,主要靠设施栽培,是世界第一大花卉出口国,是世界花卉贸易中心。从荷兰拍卖市场出口的鲜切花占世界贸易出口额的70%,其中荷兰自身生产的占60%(我国仅占1%),因此荷兰市场花卉的成交价被作为国际价格动向的指标。

日本是一个岛国,人均耕地资源低于我国,然而自20世纪60年代以来,其高速发展蔬菜、花卉的设施园艺生产,实现了产品的高品质、多样化和周年均衡上市,80年代大体上就能达到每天上市的品种在14个以上。日本的栽培设施主要是塑料(塑料薄膜)大棚和临时采暖的塑料温室,也有一些玻璃温室,设施装备比较落后,夏季通风降温有一定的问题。日本的设施栽培主要是蔬菜和花卉,也有

一些瓜果类,如网纹甜瓜、草莓、葡萄等。

法国、西班牙等国,由于气候条件较好,冬天不太冷、夏天不太热,因此主要是建造塑料温室。

以色列的设施栽培发展得很快,由于其干旱、沙漠气候和地理因素,其节水灌溉技术先进,利用光热资源的优势和节水灌溉技术,主要生产花卉和高档蔬菜,采用大型塑料温室,全自动控制,花卉生产温室1800 hm²,年产10.7亿支鲜切花,出口量居世界第三位。

美国设施农业的指导思想是进行适地栽培。由于其国土横跨几个气候带,有条件进行适地栽培,通过公路和空运实现均衡上市,对设施栽培不重视。但近几年来,随着人们生活质量的提高,对蔬菜、花卉等产品的品质和新鲜度提出了更高的要求,因此设施栽培发展较快。另外,美国对设施栽培尖端技术的研究非常重视,如在太空中的设施生产问题,已有成套的、全部机械手操作的全自动设施栽培技术。

另外,像韩国、哥伦比亚及一些非洲国家也都在加快发展设施农业生产。

(二) 世界设施农业发展的现状

设施农业的发展在欧洲已经有100多年的历史。荷兰农民从19世纪末就开始把玻璃盆覆盖在植物上用于透光和保温,但大规模的现代化设施农业是近年来随着农业环境工程技术的突破而迅速发展起来的一种集约化程度很高的农业生产技术。随着现代工业向农业的渗透和微电子技术的应用,集约型设施农业在美国、荷兰、日本等一些发达国家得到迅速发展,并形成了一个强大的支柱产业。

由于设施农业摆脱了传统农业生产条件下的自然气候和季节的制约,不仅使单位面积产量及畜禽个体生产量大幅度增长,而且保证了农牧产品供应,尤其是蔬菜、瓜果和肉、蛋、奶的全年均衡供应。近年来,世界各国发展的设施农业主要包括以下内容。

1. 作物设施(保护地)栽培技术

(1) 地膜覆盖栽培 目前世界上大多数国家的大田所用的塑料薄膜一般为厚0.2~0.3 mm的聚乙烯(PE)透明薄膜(只用1季)。用地膜覆盖农田,可以提高地温,保持土壤水分,促进有机质的分解,提高作物产量。应用地膜覆盖可使喜温作物向北推移2~4个纬度,即延长无霜期10~15 d,提高旱地水分利用率30%~50%;在中、轻盐碱地上,配合营养钵育苗移栽,使棉花、玉米的保苗率达80%~90%。现已研制出吸光、抑制杂草滋生的塑料地膜,同时正在用生物技术研制可降解、无公害的生物地膜。另外,配合地膜覆盖栽培研制出了铺

设各种型号地膜的覆盖机具。

(2) 园艺作物的温室栽培 近代园艺作物的温室栽培主要包括塑料大棚温室栽培和现代化玻璃温室栽培两类。目前,世界上应用塑料大棚最多的国家是中国、意大利、西班牙、法国、日本等;现代化玻璃温室的应用主要以荷兰、日本、英国、法国、德国等最多。由于这种温室可以自动控制室内的温度、湿度、灌溉、通风、 CO_2 浓度和光照,故每平方米温室一年可产番茄 30~50 kg、黄瓜 40 kg 或月季花 180 枚,相当于露地栽培产量的 10 倍以上。当前,现代化温室发展的主要问题是能源消耗大、成本高。因此,近年来一些发达国家大力研究节能措施。例如,室内采用保温帘、双层玻璃、多层覆盖和利用太阳能等技术措施,可以节省 50% 左右的能源。另外,有些国家,如美国、日本、意大利等开始把温室建在适于喜温作物生长的温暖地区,也减少了能源消耗。

(3) 温室无土栽培技术 无土栽培技术是随着温室生产发展而研究采用的一种最新栽培方式。由于它所用的基质营养液或无基质营养液中完全具有、甚至超过了土壤所供给的各种营养物质,因此更有利于各类作物的生长发育。目前世界上已有 100 多个国家将无土栽培技术用于温室生产。

(4) 植物工厂 植物工厂是继温室栽培之后发展的一种高度专业化、现代化的设施农业。它与温室生产的不同点在于,完全摆脱了大田生产条件下自然条件和气候的制约,应用近代先进设备,完全由人工控制环境条件,全年均衡供应农产品。目前,高效益的植物工厂在某些发达国家发展迅速,初步实现了工厂化生产蔬菜、食用菌和名贵花木等。美国正在研究利用植物工厂种植小麦、水稻,以及进行植物组织培养和快繁、脱毒的技术。由于这种植物工厂的作物生产环境不受外界气候等条件的影响,故蔬菜如生菜种苗移栽 2 周后,即可收获,全年收获产品在 20 茬以上,蔬菜年产量是露地栽培的数十倍,是温室栽培的 10 倍以上。此外,在植物工厂可实现无土栽培、不用农药、能生产无污染的蔬菜等。目前,世界上只有 28 个植物工厂,由于设备投资大、耗电多(占生产成本的一半以上),因此降低成本是今后主要的研究课题。

2. 畜禽环境工程和设施技术

(1) 工厂化养畜禽技术 工厂化养畜禽的实质是为畜禽舍创造最适宜的卫生环境和小气候,以机械、电器代替手工劳动,以先进的畜牧业技术(包括饲料配合、现代饲养管理方式及先进的繁殖技术)改善生产流程,从而取得高的劳动生产率、良

好的饲养效率、最大的经济效益,达到高产、高效、优质、低耗的目标。工厂化养畜禽自 20 世纪 70 年代兴起,现在已发展到工厂化养鸡、养猪、养肉羊和养奶牛等生产领域。其中以工厂化养鸡规模最大、效益最高,现被广泛采用。

(2) 塑料暖棚养畜禽技术 在寒冷地区,冬季用塑料暖棚养畜禽,因成本低廉,近年也应用较多,一般用厚度为 300 mm 的两层薄膜,中间用聚苯乙烯填充保温,内壁膜一般用白色或银色以反射光和热,外层多用黑色塑料膜以增加热量吸入,目前主要用于养鸡、猪、羊等。

(3) 草地围栏及供水系统 太阳能、电围栏及放牧场防冻供水系统是现代化草地建设最基本的措施,美国、澳大利亚等已普遍采用。

(4) 其他畜牧业的设施 目前国外研制出的畜牧业设施还有比较先进的装卸和运输家畜(禽)的装置和设备;保护畜禽免受气候、疾病和应急因素影响的设施;饲料贮藏、调制加工的装置和设备;有效地处理和利用畜禽粪便的装置等。

(三) 世界设施栽培发展的六大趋势

根据有关方面的调查研究资料(国家科技部、农业部)及有关专家的分析,近期及未来全球设施农业发展的趋势可归为以下 6 个方向。

1. 无土栽培发展迅速

在发达国家的设施农业中,荷兰无土栽培与温室面积的比例超过 70%,加拿大超过 50%,比利时达 50%;美、日、英、法等国的无土栽培面积均达到 250~400 hm^2 。

2. 覆盖材料的多样化

北欧国家多用玻璃,法国等南欧国家多用塑料,日本应用聚氯乙烯(PVC)膜,美国多用聚乙烯膜双层覆盖。覆盖材料的保温、透光、遮阳和光谱选择性能渐趋完善。

3. 温室生物防治技术得到进一步发展

为防治温室内部的化学物质污染,发达国家重视在温室内减少农药的使用量,大力发展生物防治技术。例如,荷兰温室的甜椒,其生物防治的商品率已经达到 80%~90%。

4. 广泛建立和应用喷灌、滴灌系统

以往,发达国家灌溉是以土壤含水量或水位为依据进行喷灌管理,现在世界上正在研究以作物需水信息为依据的自动化灌溉系统。

5. 向大型化方向发展

有关资料显示,目前农业技术先进的国家,每栋温室的面积基本上都在 0.5 hm^2 以上。连栋温室得

到普遍推广,温室的栋高在4.5 m以上,玻璃面积有所增大。温室空间扩大后,可进行立体栽培,且便于机械化作业。

6. 向机械化、自动化方向发展

设施内部环境因素(如温度、湿度、光照强度、CO₂浓度等)的调控由过去的单因子控制向利用环境、计算机多因子动态控制系统发展。发达国家的温室作物栽培,已普遍实现了播种、育苗、定植、管理、收获、包装、运输等作业的机械化、自动化。

三、我国设施栽培的发展

(一) 我国设施农业的发展简史

我国是世界上应用设施农业技术历史最悠久的国家之一,最早的文字记载见于《汉书·召信臣传》中:“太官园种冬生葱韭菜茹,覆以屋庑,昼夜燃蕴火,待温气乃生……”到了唐代(7~9世纪),中国的设施栽培技术又有了进一步的发展,大历十年(公元775年)王建在描述宫廷琐事的《宫前早春》中写道:“酒幔高楼一百家,宫前杨柳寺前花,内园分得温汤水,二月中旬已进瓜。”说明1200多年前,西安都城已用天然温泉水在早春季节种植瓜类蔬菜。至明嘉靖年间(1522~1566年),王世懋在其所著的《学圃杂疏》中记载:“王瓜出燕京者最佳,其地人种之火室中,逼生花叶,二月初即结小实,中官取之上供。”说明明朝北京的温室暖窖栽培已具相当的水平,经过明、清、民国近400年,以西安、北京等古都为中心的劳动人民,在创造中国特有的单斜面暖窖土温室黄瓜等蔬菜的冬春茬栽培方面积累了丰富的实践经验,但限于当时的社会条件和科学技术的落后,设施栽培发展缓慢,且其产品始终为极少数封建官僚统治阶级所享用,直到新中国成立后,随着社会生产力和经济建设的发展,以及人民生活水平的提高,设施园艺才得到了迅速发展。

(二) 我国设施农业的现状存在的问题

近年来,我国设施农业也以超时令、反季节的设施园艺作物生产为主迅猛发展。截至2017年底,全国设施园艺总面积已达370万hm²,居世界第一位,约占世界设施园艺总面积的80.43%。我国在设施园艺研究领域也取得了一定的进展,不仅试验研究出比较适合我国气候条件与国情的园艺设施,而且在保护地栽培、节水灌溉、机械化育苗及蔬菜花卉无土栽培等方面的研究也取得了很大成就,有些研究成果已逐步在生产实践中得到广泛应用与推广。

我国的设施栽培虽然有了长足的进步,但与发达国家相比,还有较大的差距,主要表现在以下几个方面。

1) 我国设施农业的面积虽居世界第一位,但是以简易的类型为主,设施环境的可控程度与水平低,抗御自然灾害的能力差,遇灾害性天气和年份生产没有保障,农民遭受损失,市场供应出现波动。

2) 设施农业工程科技含量低,无论设施本身还是栽培管理,多以传统经验为主,缺乏量化指标和成套技术,不符合农业现代化的要求;与发达国家相比差距很大,尤其表现在作物的产量水平,尽管我国也有高产典型,但很不普遍,大面积平均单产与发达国家相距甚远。

3) 我国设施农业的生产经营方式以个体农户为主,劳动生产率很低,只相当于发达国家的1/10,甚至1/100;规模化、产业化的水平更低,小农经济的生产和经营与日益发展的市场经济矛盾越来越突出,更难以走出国门与国际市场接轨。

4) 发达国家的设施农用工程已形成独立的产业体系,我国还是分散的,以小型的乡镇企业为主,工艺水平较低;尤其在环境控制设备的研究和制造方面,是薄弱环节,限制了栽培水平的提高。近年来,随着外国温室公司不断涌入我国,他们的产品虽然价格很高,但因质量好、工艺精湛,还是受到欢迎,使我国原本就不太发达的相关产业受到较大的冲击。

无论是设施栽培, 还是露天栽培, 种植者最关心的是如何调控作物的生长速度, 以便取得最适宜、最经济的作物生长效果, 并使作物的生长向更有利

于产品器官形成的方向发展, 最终实现优质、高效栽培的目的, 而这些都需要了解有关作物生长发育的过程。

第一节 设施植物的生理代谢

一、植物的光合作用

光合作用 (photosynthesis) 是指绿色植物利用太阳光的能量把水和大气中的 CO_2 固定成有机化合物并释放出氧气的过程, 光合作用为作物的生长提供了物质和能量基础, 是涉及植物生长最重要的生理代谢过程。呼吸作用是指把光合作用产生的有机物转化为植物生长能够利用的能量和生长发育必需的各种有机物的过程。光合作用和呼吸作用使植物的生长过程成为可能, 二者之间的平衡导致了植物的生长。必须强调的是, 生长发生在整个植物体不同的组织和器官中, 涉及一系列化学过程。

(一) 太阳辐射光谱与能量

太阳光不是单一波长的光, 地表观测的光的波长在 300~2600 nm, 对光合作用有效的可见光的波长在 390~770 nm。当太阳光束通过三棱镜后, 白光分为红、橙、黄、绿、青、蓝、紫 7 色连续光谱, 这就是太阳光的连续光谱 (图 2-1)。

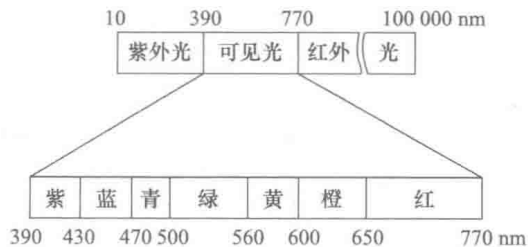


图 2-1 太阳的光谱

光波是一种电磁波, 同时又是运动着的粒子流, 这些粒子称为光子或光量子 (也称为量子)。光子携

带的能量和光的波长成反比, 不同波长的光, 每个爱因斯坦单位所持的能量是不同的 (表 2-1)。长光波 (如红光) 的量子比短光波 (如蓝紫光) 的量子所持的能量少。按照光化学定律, 每吸收一个量子, 会使一个反应物分子激发。在有效波长 390~770 nm 中, 红光量子所持能量最少, 但也可满足光合作用反应的要求。因此, 在有效波长范围内各种波长的量子对光合反应的激发效能是一致的。

表 2-1 不同波长的光子所持的能量

光质	λ/nm	$E/(\text{kJ/mol})$
紫	<400	297
紫外	400~425	289
蓝	425~490	259
绿	490~560	222
黄	560~580	209
橙	580~640	197
红	640~740	172

(二) 叶绿素的光学特性

1. 光合色素的种类

叶片是进行光合作用的主要器官, 叶绿体 (chloroplast) 是进行光合作用的主要细胞器。植物在进行光合作用时, 叶绿体中的光合色素对光能的吸收和利用起着重要作用。光合色素有 3 类: 叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素。叶绿素是最重要的光合色素, 叶绿素有叶绿素 a、叶绿素 b 两种类型。绝大部分叶绿素 a 分子和全部叶绿素 b 分子具有收集

光能的作用,少数特殊状态的叶绿素 a 分子有将光能转换为电能的作用。叶绿体中的类胡萝卜素有两种,即胡萝卜素和叶黄素(或胡萝卜醇),类胡萝卜素除了有收集光能的作用外,还有防强光照伤害叶绿素的功能。藻胆素是某些藻类进行光合作用的主要色素。

2. 光合色素的吸收光谱

叶绿素吸收光的能力极强,如果把叶绿素溶液放在光源和分光镜的中间,可以看到光谱中有些波长的光被吸收了,在光谱上出现黑线或暗带,这种光谱称为吸收光谱。叶绿素吸收光谱的最强吸收区有两个:一个在波长为 640~660 nm 的红光部分,另一个在波长为 430~450 nm 的蓝光部分(图 2-2)。此外,在光谱的橙光、黄光和绿光部分只有不明显的吸收带,其中尤以对绿光的吸收最少。由于叶绿素对绿光的吸收最少,所以叶绿素的溶液呈绿色。叶绿素 a 和叶绿素 b 的吸收光谱很相似,但也略有不同:叶绿素 a 在红光部分的吸收带宽些,在蓝紫光部分窄些;叶绿素 b 在红光部分的吸收带窄些,而在蓝紫光部分宽些。在设施栽培条件下,散射光的特点明显,散射光中蓝紫光的比例大于直射光,故阴天不仅光照强度弱,而且蓝光和绿光的成分增多。由于叶绿素 b 对蓝紫光的吸收能力比叶绿素 a 强,所以作物叶片叶绿素 a/b 值较小的能更好地吸收利用散射光,在阴天条件下光合强度也会高些。

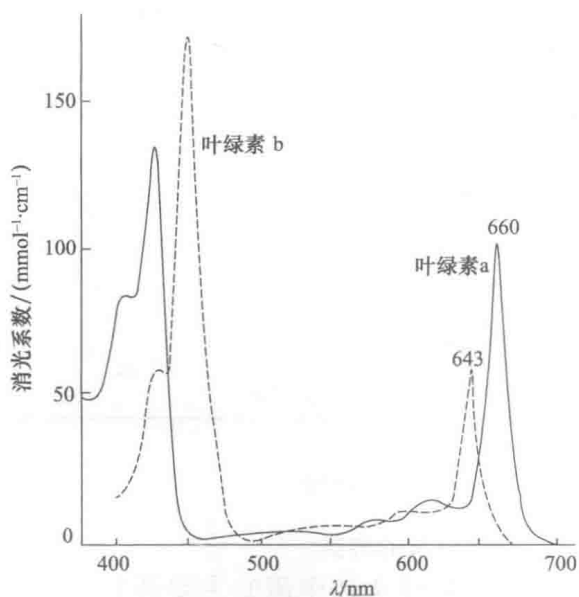


图 2-2 叶绿素 a 和叶绿素 b 在乙醚溶液中的吸收光谱

胡萝卜素和叶黄素的吸收光谱与叶绿素不同,它们的最大吸收带在蓝紫光部分,不吸收红光等长波的光。藻胆素的吸收光谱刚好与类胡萝卜素相反,它主要吸收绿、橙光。具体来说,藻蓝蛋白的吸收

光谱最大值是在橙红光部分,藻红蛋白是在绿光和黄光部分。

3. 叶绿素的荧光现象

叶绿素溶液在透射光下呈绿色,而在反射光下呈红色(叶绿素 a 为血红光,叶绿素 b 为棕红光),这种现象称为荧光现象。叶绿素溶液的荧光可达吸收光的 10% 左右,而鲜叶的荧光程度较低,只占其吸收光的 0.1%~1%。叶绿素除了在光照时能辐射出荧光外,当去掉光源后,还能继续辐射出极微弱的红光,这种光称为磷光。

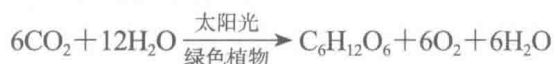
叶绿素荧光作为光合作用研究的探针,得到了广泛的研究和应用。叶绿素荧光不仅能反映光能吸收、激发能传递和光化学反应等光合作用的原初反应过程,而且与电子传递、质子梯度的建立及腺苷三磷酸(ATP)合成和 CO₂ 固定等过程有关。几乎所有光合作用过程的变化均可通过叶绿素荧光反映出来,而荧光测定技术不需破碎细胞,不伤害生物体,是间接研究光合作用变化的一种简便、快捷、可靠的方法。目前,叶绿素荧光在光合作用、植物胁迫生理学、水生生物学方面得到了广泛的应用。

(三) CO₂ 的固定途径

CO₂ 同化是光合作用过程中的一个重要方面,从能量转换角度来看,碳同化是将 ATP 和还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)中活跃的化学能转换为稳定的化学能,并贮存在糖类中的过程,贮存的化学能能够在较长时间内满足植物生命活动的需要。从物质生产的角度来看,占植物体干重 90% 以上的有机物质,都是通过碳同化转化而成的。

高等植物固定 CO₂ 的生化途径有 3 条:卡尔文循环、C₄ 途径和景天科酸代谢途径。其中以卡尔文循环为最基本的途径,同时,也只有这条途径才具备合成淀粉等产物的能力;而其他两条途径不普遍(特别是第 3 条),且只能起固定、运转 CO₂ 的作用,不能形成淀粉等产物。

光合作用总的化学反应式如下:



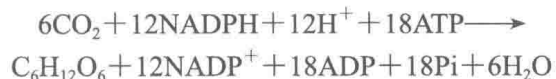
光合反应在叶绿体的基质中进行,有多种酶参与反应,CO₂ 来源于空气,水来自土壤。这个看似简单的方程式实际上包含了生成葡萄糖的两个不同阶段:第一阶段——“光反应”阶段,此阶段把水裂解为氢和氧;第二阶段——“暗反应”阶段,此阶段把氢与 CO₂ 结合生成葡萄糖。其实,“暗反应”的进行并不是不需要光,只是不直接需要光。因为“暗反应”需要的 ATP 和 NADP 是依赖“光反应”

阶段产生的,这两种产物在细胞内并不积累,而是产生后很快被利用,随着光照的终止,CO₂的固定也就很快停止了。“暗反应”是CO₂固定反应,也称为碳固定反应。

1. 卡尔文循环

由卡尔文(M. Calvin)研究发现而命名,故称为卡尔文循环。在这个循环中,CO₂受体是一种戊糖(核酮糖二磷酸),故又称为还原戊糖磷酸途径。由于在这个循环中CO₂固定的最初产物是一种三碳化合物,故又称为C₃途径。这种具有C₃途径光合特点的植物,称为C₃植物。在这个循环中,CO₂进入叶绿体后,在核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(RuBP carboxylase)的作用下,与核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)的受体结合,形成2分子的3-磷酸甘油酸(PGA);3-磷酸甘油酸被ATP磷酸化,在3-磷酸甘油酸激酶的催化下,形成1,3-二磷酸甘油酸(BPG),然后在3-磷酸甘油醛脱氢酶的作用下被NADPH+H⁺还原,形成3-磷酸甘油醛(PGAL),即完成储能过程。卡尔文循环是所有植物光合作

碳同化的基本途径,全部过程可以用如下的反应式表示。



在上述方程式中,中间产物为3-磷酸甘油醛,反应产物以葡萄糖表示。事实上,在光合作用的细胞内固定的CO₂仅有少量以葡萄糖形式存在,绝大部分或者转化为蔗糖,或者以淀粉的形式储存。

2. C₄途径

已知不少植物固定CO₂的最初产物是四碳化合物,这种途径也被称为C₄途径;具有这种光合特性的植物,称为C₄植物。该途径首先由一个CO₂分子与叶肉细胞细胞质中的磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)受体结合,然后在磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)的催化下固定HCO₃⁻(CO₂溶解于水),最后生成草酰乙酸(OAA)。草酰乙酸是含4个碳原子的二羧酸,所以这个反应途径又称为四碳双羧酸途径,也称为C₄光合碳同化(PCA)环,简称C₄途径(图2-3)。

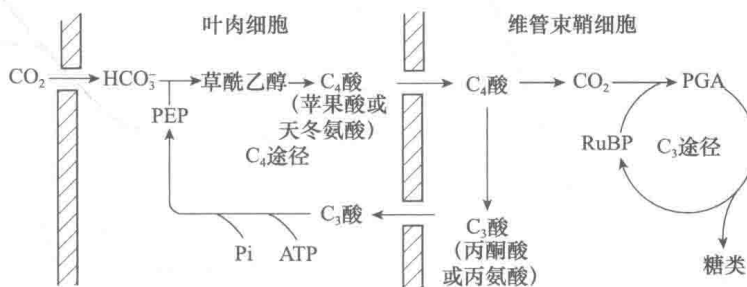


图 2-3 C₄途径的基本反应在各部位进行的示意图

就固定CO₂需求的能量而言,C₄植物固定一分子CO₂需要5个ATP,而C₃植物只需要3个,故C₄植物的效率是低于C₃植物的。然而,C₄植物的光合速率远高于C₃植物,一方面是因为在高温、强光条件下,C₄植物叶片在部分气孔关闭时仍具有高效利用CO₂的功能,而C₃植物则不能(图2-4);

另一方面是因为C₃植物具有明显的光呼吸现象,光呼吸是一个氧化过程,被氧化的底物是乙醇酸,光呼吸往往将光合作用固定的20%~40%的碳变成CO₂释放出,故从碳素角度来看,C₃植物的光呼吸是一种“浪费”,而C₄植物的光呼吸消耗很少,甚至测不出来。还有就是C₃植物和C₄植物的叶片结

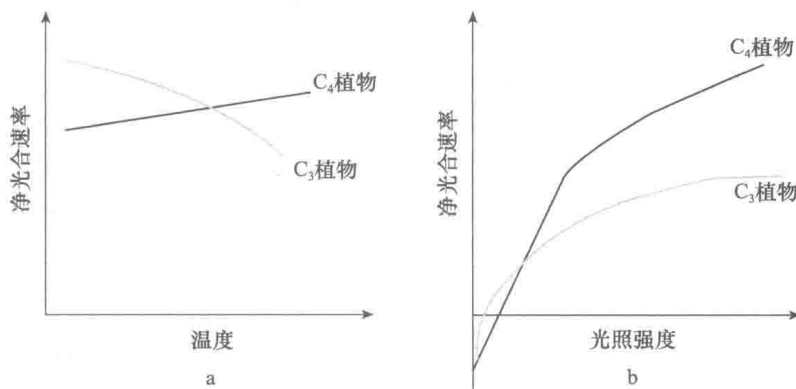


图 2-4 温度和光照强度对C₃和C₄植物光合速率的影响

a. 不同温度下; b. 不同光照强度下

构也不同， C_3 植物叶片的维管束鞘细胞含有的叶绿体小，不具有光合功能，光合作用只在叶肉细胞中进行；而 C_4 植物叶片的维管束鞘细胞含有大而多的叶绿体，这些叶绿体能进行卡尔文循环，叶肉细胞表现为 C_4 途径。

3. 景天科酸代谢

景天科 (Crassulaceae) 植物如景天、落地生根等的叶子具有特殊的 CO_2 固定方式。即晚上气孔开放，吸进 CO_2 后与 PEP 结合，在 PEP 羧化酶的作用下，形成 OAA，进一步还原为苹果酸，积累于液泡中；白天气孔关闭，液泡中的苹果酸便运到细胞质，在 NADP 苹果酸酶的作用下，氧化脱羧放出 CO_2 ，参与卡尔文循环，形成淀粉等。植物体在晚上有机酸含量高，糖类含量低，白天有机酸下降，而糖分增多，具这种有机酸合成日变化的代谢类型，称为景天科酸代谢 (crassulacean acid metabolism, CAM) (图 2-5)，具有该代谢类型的植物通称为景天科酸代谢植物 (CAM plant)。

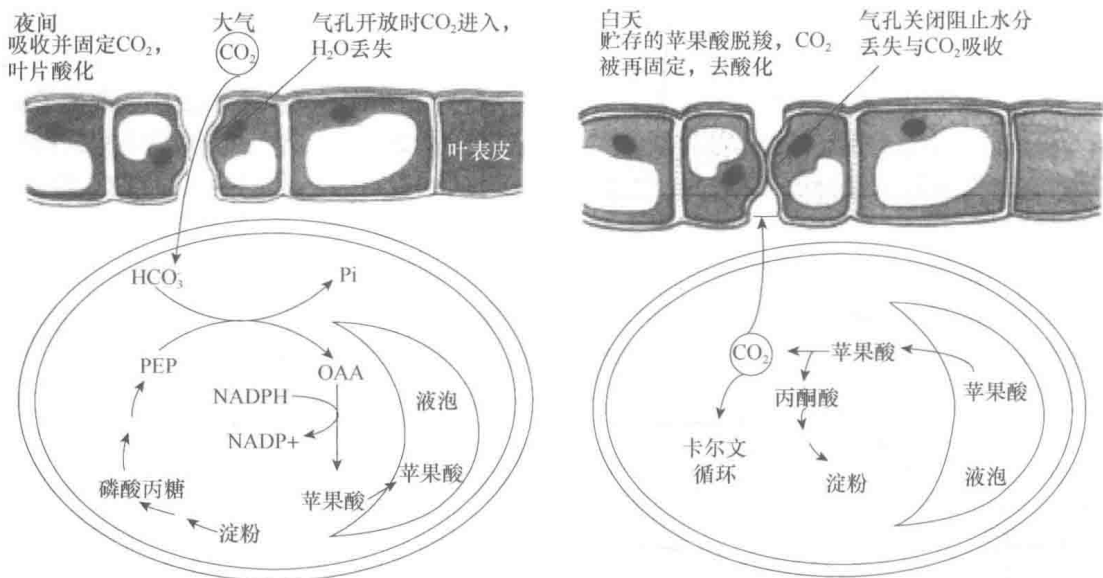


图 2-5 CMA 代谢途径：夜间吸收 CO_2 ；白天脱羧 CO_2 被再固定 (Taiz & Zeiger, 1998)

CAM 植物多起源于热带，往往分布于干旱的环境中，多为肉质植物 (succulent plant)，但肉质植物不一定是景天科酸代谢植物，常见的 CAM 植物有菠萝、剑麻、兰花、百合、仙人掌等。与 C_3 和 C_4 植物相比，CAM 植物的生长速度一般较缓慢，因为该类植物倾向于保持水分，白天大部分时间气孔处于关闭状态，限制了 CO_2 的吸收与固定。

(四) 影响光合作用的环境因素

光合速率受诸多因素的影响，包括光照强度、 CO_2 浓度、温度、水分、日照时间、叶片寿命等。

1. 光照强度

光对生产 ATP 和 NADPH 是重要的，因此光合速率是随着光照强度的增减而增减的。白天随着光照的增强，植物开始吸收 CO_2 进行光合作用，同时进行呼吸放出 CO_2 。同一叶片在单位时间内，在光合过程中吸收的 CO_2 和在呼吸过程中放出的 CO_2 等量时的光照强度，称为光补偿点 (light compensation point) (图 2-6)。植物在光补偿点时，有机物的形成和消耗相等，不能积累干物质，而夜间呼吸还要消耗干物

作用下，形成 OAA，进一步还原为苹果酸，积累于液泡中；白天气孔关闭，液泡中的苹果酸便运到细胞质，在 NADP 苹果酸酶的作用下，氧化脱羧放出 CO_2 ，参与卡尔文循环，形成淀粉等。植物体在晚上有机酸含量高，糖类含量低，白天有机酸下降，而糖分增多，具这种有机酸合成日变化的代谢类型，称为景天科酸代谢 (crassulacean acid metabolism, CAM) (图 2-5)，具有该代谢类型的植物通称为景天科酸代谢植物 (CAM plant)。

质，因此从全天来看，植物所需的最低光照强度，必须高于光补偿点，才能使植物表现出生长状态。一般

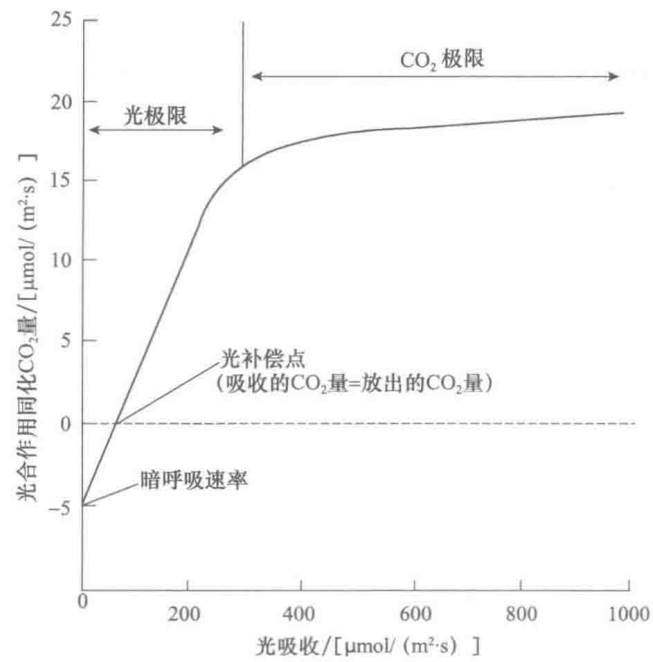


图 2-6 光照强度与光合速率的关系

来说,喜光植物的光补偿点为 $9\sim 18\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,耐阴植物则小于 $9\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。如光辐射继续加强超过一定范围之后,光合速率的增加变得逐渐缓慢,当达到某一光照强度时,光合速率就不再增加了,这种现象称为光饱和(light saturation)。一般认为光饱和是 CO_2 代谢不能与吸收光能同步,受 CO_2 的浓度限制而引起的,出现光饱和时,如果增加环境的 CO_2 浓度,通常光合速率还会继续增加。

植物的饱和光强与品种、叶片厚薄、单位叶面积、叶绿素含量等有关。喜光植物单叶片的光饱和点大多在 $360\sim 450\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 或更高,耐阴植物的光饱和点多为 $90\sim 180\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。单叶片的光饱和点不能代表群体,因为群体枝叶繁茂,当外部光照很强,达到单叶片光饱和点以上时,群体内部由于层层叶片对光的消减,其光照强度仍在单叶片光饱和点以下,因群体中、下层叶片仍能利用透射光和反射光进行光合作用,此时群体对光能的利用率会更高,故群体的光饱和点通常大于单叶片的光饱和点。在设施栽培条件下,要达到相同的补光效果,光源设置于植物冠层顶部的补光强度通常要高于植株间冠层内的补光强度。

2. CO_2 浓度

CO_2 是光合作用的原料,对光合速率的影响很大。在通风不良、群体郁闭或设施通风不及时条件下,随着光合作用的进行,群体内 CO_2 的浓度会下降到较低水平,光合速率相应急剧降低。当植物光合吸收的 CO_2 量等于呼吸放出的 CO_2 量时,此时的 CO_2 浓度称为 CO_2 补偿点(CO_2 compensation point),植物的不同种类、同种植物的不同品种,其 CO_2 补偿点也不相同。空气中 CO_2 的浓度一般占空气体积的0.036%,由于 C_3 植物有较高的 CO_2 补偿点,故空气中 CO_2 的浓度对 C_3 植物的光合作用来说是比较低的,增加 CO_2 的浓度对提高 C_3 植物的光合速率有明显的效果。国外一些温室种植者在种植兰花、康乃馨和玫瑰时,通常采用液态 CO_2 或燃烧甲烷、丙烷的方法进行 CO_2 施肥(carbon dioxide fertilization)。冬季晴朗天气时,在密闭的温室中 CO_2 的浓度会降低到影响光合作用的程度,故进行 CO_2 施肥是必要的。经常通风的温室冬季 CO_2 的浓度很容易得到恢复,如果不是为了增产,没有必要进行 CO_2 施肥。

3. 温度

光合过程中的暗反应是酶所催化的化学反应,温度直接影响酶的活性,因此温度对光合作用的影响也很大。当光照是限制光合作用的因素时,温度对光合作用的影响较小;当光照充足时,温度每增加 10°C ,光合速率就成倍增加。因此,在设施栽培条件下,当

光照条件适宜时,维持适宜的温度条件对采收期和产量的影响很大。我国北方冬春设施栽培时,在风速较大的晴天即使设施放风口的大小与平时相同,设施内的温度通常也低于作物生长的适温,呈现出光照适宜、温度偏低的问题,应注意避免。

喜温植物的光合作用在 $25\sim 30^\circ\text{C}$ 适宜,在 35°C 以上时光合作用就开始下降, $40\sim 50^\circ\text{C}$ 时则完全停止。在高温条件下,由于呼吸速率增加,光合速率降低,常导致如西瓜、甜瓜果实的含糖量下降,品质降低。高温限制光合作用的原因,一方面是高温破坏了叶绿体和细胞质的结构,并使叶绿体的酶钝化;另一方面是在高温时,呼吸速率大于光合速率,光合速率实际上表现为下降。在低温条件下,酶活性降低,酶促反应速率下降,故低温限制了光合作用的进行。

4. 水分

水分是光合作用的原料,缺乏时可使光合速率下降。土壤干旱、干热风导致蒸腾加剧;缺水使光合作用相关酶类的活性降低,使叶片的气孔关闭,影响 CO_2 进入叶内,使叶片的淀粉水解加强,糖类堆积,光合产物输出缓慢,这些都会使光合速率下降。我国北方温室设施夏季通常会出现 35°C 的高温,采用水肥一体化栽培,虽然能够满足作物根系对水分吸收的要求,但根际外的大行因不进行灌溉,土壤水分含量低、蒸发量小,往往导致环境温度高而空气相对湿度过低,从而影响作物的生长,应该引起栽培者的注意。

5. 日照时间

植物的光合作用随日照时间的延长而延长,在长日照条件下作物光合时间长,生长速度也快。冬季光照弱、日照时间短,采用适宜的光照强度对温室种植作物进行人工补光更容易获得成功。

6. 叶片寿命

一般来说,叶片的生长发育阶段也影响光合速率。例如,一个尚未完全伸展的幼龄叶片,其光合速率小于完全展开的叶片;另外,当植物叶片开始衰老时,叶片的光合速率又开始下降,甚至最终停止。在中原地区冬春季节进行喜光作物的设施栽培,低温寡照是典型的气候特点,及时打去老叶、病叶,对高产、防病具有双重意义。

其他影响光合作用的因素包括营养因素,如叶绿素需求的氮素和镁的缺乏也会降低光合速率。造成环境污染的臭氧、硫化物会破坏植物叶片的叶绿素,减少光合面积,最终影响光合速率。

(五) 改善光合性能、提高光能利用率的途径

1. 光合性能的概念及其与产量的关系

光合产物的多少取决于光合面积、光合能力与

光合时间三大因素,而能否积累或积累的多少与光合产物的消耗有关,至于产品器官所占的比例,即经济产量的高低,还要看光合产物的分配情形,对此可用经济系数来表示。经济产量与光合作用的关系可用下式表示。

$$\text{经济产量} = [(\text{光合时间} \times \text{光合面积} \times \text{光合能力}) - \text{消耗量}] \times \text{经济系数}$$

由此可知,作物的经济产量主要取决于5个方面,即光合面积、光合能力、光合时间、光合产物的消耗和光合产物的分配利用,这5个方面称为光合系统的生产性能或光合性能。一般凡是光合面积适当大、光合能力较强、光合时间较长、光合产物的消耗较少、分配利用较合理的就能获得较高的产量。一切增产措施,归根到底主要是通过改善光合性能、提高光能利用率而起作用的。

2. 改善光合性能、提高光能利用率的途径

提高光能利用率,可以通过增加光合面积、延长光合时间和提高光合能力、减少呼吸消耗等途径来实现。

(1) 增加光合面积 光合面积即植物的绿色面积,主要是指叶面积。叶片是光合的主要器官,叶面积过小肯定不会获得高产;但叶面积过大,特别是种植密度较大时,必然会导致株间光照条件变差,反过来影响光合能力,这样产量也不会很高。合理密植是提高光能利用率的主要措施之一。在设施栽培条件下,合理密植要考虑品种特性、土壤肥力、整枝方式、架型、栽培季节,以及设施内不同部位的光照差异等因素。蔓生植物采用搭架栽培;一二年生的植物,苗期生长较慢而时间较长,前期叶面积过小,可采用间作、套种等措施。此外,育苗移栽、选用大粒种子播种,以及施种肥、苗肥等也是明显有效的措施。但在设施果菜类栽培中,发棵期叶面积增长过快,容易导致叶片大、叶片薄、易感病、结果推迟的问题。

(2) 延长光合时间 提高复种指数是延长光合时间的有效措施,复种指数是指全年内作物的收获面积与耕地面积之比。一年内在同一块土地上通过轮作、间作、套种,多次种植收获作物,延长单位土地面积上作物的光合时间,可缩短田地的空闲时间,减少漏光率,从时间上和空间上更好地利用光能。

在设施栽培条件下补充人工光照也是延长光合时间的途径。当阳光不足或日照时间过短时,可用人工光照补充,但人工光照能耗大,多用于育苗补光,或者通过补光调控花卉植物的花期,果菜类人工补光栽培应用得还不广泛。在北方温室生产中,冬季重视对保温覆盖材料的早揭晚盖也是延长光合

时间经济而有效的措施。

(3) 提高光合能力 光合能力的强弱一般以光合速率和光合生产率为指标。光合速率通常用单位叶面积在单位时间内同化 CO_2 的数量 $[\text{mg CO}_2 / (\text{dm}^2 \cdot \text{h})]$ 来表示。光合生产率也称为净同化率,通常用每平方米叶面积在较长时间内(一昼夜或一周)增加干重的克数 $[\text{g} / (\text{m}^2 \cdot \text{d})]$ 表示。影响光合作用的环境因素都影响光合能力,包括光照强度、 CO_2 浓度、温度、水分、叶片生长发育状态、矿质营养等。在设施栽培条件下,针对影响光合能力的因素采取的相应调控措施包括:①选用透光率高的防雾、防尘塑料薄膜,及时清扫,保持透明覆盖材料洁净,及时打杈,避免架面郁闭;②采用宽窄行排架栽培,减小群体上下层光强消减幅度和群体上下层 CO_2 浓度梯度;③增施有机肥,提高环境 CO_2 浓度,进行 CO_2 施肥;④创造适宜的光合温度条件,防止低温高湿、高温低湿对光合作用的影响;⑤提供适宜的水分条件,避免水分胁迫;⑥及时摘除老叶;⑦进行平衡施肥,防止由施肥不当引起的有害气体危害。

(4) 减少呼吸消耗 植物通过呼吸作用消耗有机物,把有机物中贮存的能量以有效的方式转入 ATP 中,再用到物质合成、转化和生长发育等各种耗能的生命活动中去,因此正常的呼吸消耗不仅是不可避免的,而且也是必要的。除了正常呼吸之外, C_3 植物的光呼吸消耗有机物,不形成 ATP,可以说也是一种“无效呼吸”。降低光呼吸的措施包括:①利用光呼吸抑制剂抑制光呼吸,提高光合效率,如环羟基磺酸、亚硫酸氢钠、氧丙酸等能抑制乙醇酸变成乙醛酸;②改变环境气体成分,尤其是增加 CO_2 的浓度,使核酮糖二磷酸羧化酶/氧化酶的羧化反应占优势,增加碳固定,同时减少其氧化反应的比例以减少光呼吸。此外,由于光呼吸强弱除受遗传性决定外,与环境条件也有一定关系,而强光、高温促进光呼吸,因此调控环境也不能忽视。

二、植物的呼吸作用

(一) 呼吸作用的概念及意义

呼吸作用(respiration)是指将植物体内复杂的有机物分解为简单的化合物,同时把贮藏在有机物中的化学能释放出来的过程。光合作用是将 CO_2 和水转变成有机物,把日光能转化为可贮藏在植物体内的化学能的过程。但是,光合作用贮藏在碳水化合物中的能量并不能直接被植物利用,而必须通过呼吸作用将其逐步氧化,释放出自由能并以 ATP 的形式满足植物体各种生命活动的需要。呼吸作用的首要功能是为植

物体各种生命活动提供所需的能量,用于细胞分裂和细胞内多种化学反应。在呼吸作用过程中被氧化分解的有机物称为呼吸底物,呼吸底物的降解是经过一系列酶促反应逐步进行的,在逐步进行中会产生一系列的中间产物;这些中间产物也为植物生长需要的其他有机化合物,如纤维素、蛋白质及各种酶的合成提供了原料,这是呼吸作用的另一个作用。另外,呼吸作用把光合作用形成的碳水化合物分解为 CO_2 和 H_2O ,维持了大气 CO_2 的平衡。

(二) 呼吸作用的类型

呼吸作用包括有氧呼吸 (aerobic respiration) 和无氧呼吸 (anaerobic respiration) 两大类型。

1. 有氧呼吸

有氧呼吸是指细胞在 O_2 的参与下,把某些有机物质彻底氧化分解,放出 CO_2 并形成水,同时释放能量的过程。一般来说,葡萄糖是植物细胞呼吸最常利用的物质,因此,呼吸作用反应式如下。



有氧呼吸是高等植物进行呼吸的主要形式,通常所说的呼吸作用就是指有氧呼吸,甚至把呼吸看成有氧呼吸的同义词。

2. 无氧呼吸

无氧呼吸一般是指在无氧条件下,细胞把某些有机物分解成为不彻底的氧化产物,同时释放能量的过程。这个过程用于高等植物,习惯上称为无氧呼吸,如应用于微生物,则惯称为发酵 (fermentation)。高等植物无氧呼吸可产生乙醇,其过程与乙醇发酵是相同的,反应如下。



除了乙醇以外,高等植物的无氧呼吸也可以产生乳酸。例如,马铃薯块茎、甜菜块根、胡萝卜和玉米胚在进行无氧呼吸时,就能产生乳酸。

从发展的观点来看,有氧呼吸是由无氧呼吸进化而来的。现今高等植物的呼吸类型主要是有氧呼吸,但仍保留无氧呼吸的能力。例如,在缺氧的情况下(如水淹),高等陆生植物可进行短期的无氧呼吸,以适应不利的环境;水稻等沼泽植物具有较强烈的无氧呼吸系统。在无氧呼吸条件下,由于呼吸底物没有被彻底氧化成为 H_2O 和 CO_2 ,不但释放的能量少,而且随着无氧呼吸时间的延长及乙醇或乳酸的积累,还会导致植物组织和器官的中毒腐败继而死亡。

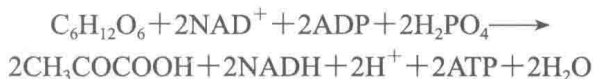
(三) 呼吸代谢的途径

植物体内含量最丰富的碳水化合物、蛋白质及脂类都可作为呼吸底物,但不同植物或不同组织和器官

中的呼吸底物有所不同。例如,种子萌发时淀粉类种子以糖类为主要的呼吸底物,而油料种子则以脂类为主要的呼吸底物。但在大多数植物中,光合作用产生的葡萄糖是呼吸代谢的主要底物,有时己糖磷酸也可作为呼吸底物。糖在植物体内的主要呼吸代谢途径有糖酵解、三羧酸循环和戊糖磷酸途径。

1. 糖酵解

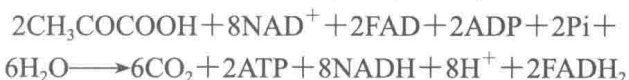
葡萄糖在一系列酶的作用下逐步降解氧化形成丙酮酸的过程,称为糖酵解。糖酵解多以淀粉、葡萄糖或果糖为底物,在一系列酶的参与下,形成 2 摩尔丙酮酸,并使 NAD^+ 还原为 NADH 。在无氧条件下,丙酮酸脱羧形成乙醛,再被还原成乙醇(酒精),称为乙醇发酵;而形成的丙酮酸也可在乳酸脱氢酶作用下被还原成乳酸,称为乳酸发酵。糖酵解在细胞质中进行,参与糖酵解各反应的酶都存在于细胞质中。糖酵解的反应式可归纳为



2. 三羧酸循环

糖酵解形成的丙酮酸必须跨过线粒体膜进入线粒体基质内,在有氧的条件下进一步氧化分解。丙酮酸先经氧化脱羧形成乙酰辅酶 A,后者与草酰乙酸缩合形成柠檬酸,然后逐步脱氢、脱羧,最后又形成草酰乙酸,形成一个循环。因循环中的酸如柠檬酸具有 3 个羧基 ($-\text{COOH}$),故称三羧酸循环 (tricarboxylic acid cycle)。1 摩尔丙酮酸经过三羧酸循环释放出 3 摩尔 CO_2 。循环中有 5 个步骤脱氢,脱下的氢被烟酰胺腺嘌呤二核苷酸 (NAD) 和黄素腺嘌呤二核苷酸 (FAD) 受体所接受,还原成 NADH 和 FADH_2 ,二者经氧化磷酸化作用,将电子及质子传与分子氧形成水,逐步氧化过程中所释放的能量使 ADP 与 P_i 形成 ATP 。三羧酸循环是在细胞中的线粒体内进行的,线粒体具有三羧酸循环各反应的全部酶。

由于糖酵解中 1 摩尔葡萄糖产生 2 摩尔丙酮酸,所以三羧酸循环反应可写成下列方程式。



三羧酸循环过程中产生的中间产物可用于合成其他有机物质。例如,乙酰辅酶 A 可用于合成脂肪酸,丙酮酸、 α -酮戊二酸和草酰乙酸可用于合成氨基酸。释放的能量保存于 ATP 、 NADH 及 FADH_2 中,它们通过呼吸链又形成更多的 ATP ,保存了更多的能量。

3. 戊糖磷酸途径

戊糖磷酸途径 (pentose phosphate pathway, PPP)