

940011

全国高等农业院校教学参考书

当代科技重要著作·农业领域

S66
8070



果树专业适用

果树生理学

曾 骧 主 编

北京农业大学出版社

全国高等农业院校教学参考书

果 树 生 理 学

曾 驥 主 编

果 树 专 业 适 用

北京农业大学出版社

(京) 第164号

果 树 生 理 学

主 编 曾 骤

责任编辑 张启福

封面设计 郑 川

北 京 农 业 大 学 出 版 社 出 版
(北京市海淀区圆明园西路二号)
北京农业大学出版社印刷厂印刷
新华书店北京发行所发行

850×1168毫米 32开本 17.25印张 428千字
1992年5月第1版 1992年5月第1次印刷
印数: 1—3500

ISBN 7-81002-327-6/S·328

定 价: 5.30 元

主 编 曾 骧 (北京农业大学)

编写人 曾 骧 (北京农业大学)

第一、二、三、四、五、九、十、十二章

李港丽 (北京农业大学)

第七章

黄辉白 (华南农业大学)

第六、八、十一章

审稿人 王业遴 (南京农业大学)

洪建源 (沈阳农业大学)

内 容 简 介

本书以理论论述为主,包括果树生理学中五大部分:①发育生理:论述种子和芽的休眠,枝条顶端优势、延伸和加粗生长,树冠大小的控制,根系生长,花的分化及继续发育,座果和果实发育成熟的调控机理;②营养生理:矿质营养的作用、吸收、运转和分配规律,营养诊断的原理和应用;果树光合作用和碳素营养,氮化合物的代谢、运输和循环利用;③次生物质在果树生长发育、产量、品质形成和生态环境中的作用;④水分生理;⑤果树寒害和抗寒生理。内容反映了有关问题近代国内外新成就、新观点和新理论。以落叶果树为主,兼顾常绿树种。

2AC23/12

前 言

“果树生理学”是果树学与植物生理学意义的边缘科学，它既是果树学的一个重要领域，也是植物生理学的一个应用分支。其内容反映近代和当前果树生理领域的系统研究成果，学科前沿动态，并努力与植物生理生化及果树栽培学适当衔接。本书着重阐述果树发育生理、营养生理及逆境生理中的主要理论问题。其中次生物质部分，因为植物生理生化课中很少涉及果树，而它在果树生态生理、个体发育、产量和品质中有其重要作用，故单列一章。本书特别注意我国近年有关研究成果，包括青年果树科学工作者研究成果的引用。对不同的观点、结果、尽量客观地加以介绍评述。阐述形式服从内容需要。在问题的讨论中以落叶果树为主，兼顾常绿果树。本书可供果树专业本科生及研究生的果树生理专题课作教学参考书，也可供植物生理生化专业本科生及果树研究人员参考。虽然本书编者均从事本课程教学及研究多年，但由于果树生理学毕竟还是新学科，限于水平、时间和篇幅，编写中的错误、遗漏处尚请同行惠予指正。

本书出版前承蒙南京农业大学王业遴教授、沈阳农业大学洪建源教授审阅，并得到沈阳农业大学景士西教授指正，本书编写过程中林业出版社陈利同志也曾予以支持，谨致衷心的感谢！

曾 骧

1990年9月

目 录

第一章 种子和芽的休眠.....	1
一.种子的休眠.....	1
(一) 果 树 种子休眠的类型.....	1
(二) 胚 休 眠的开始.....	3
(三) 胚在 后熟 期内的变化.....	4
(四) 后熟期的 不同阶段.....	7
(五) 环境条件对生 理休 眠的胚脱离休眠的作用.....	8
(六) 其它因素对生理休眠的胚脱离休眠的 作用.....	11
(七) 诱 导 次生休眠的条件.....	12
(八) 胚生理休 眠 的机理.....	13
二、芽 的 休眠.....	20
(一) 果树芽 休 眠的阶段.....	20
(二) 芽真休眠期的开始和结 束 的鉴定方法.....	22
(三) 诱 导 芽进入休眠的条件.....	24
(四) 温 度 在打破真休眠中的作用.....	24
(五) 影响芽低 温需 要量的因素.....	34
(六) 控制芽休眠的内 因.....	39
第二章 根的生长.....	51
一、果树根先端的的形态和单根 的生 长过程.....	51
(一) 果树根 先端 的形态.....	51
(二) 单根 生 长过程.....	53
二、果树根 的吸 收功能.....	54
(一) 不同类型根的 吸 收能力.....	54
(二) 木栓化根保有一定吸 收 力 的原因.....	55
三、影响根系生长的 环境因素.....	57
(一) 土壤 紧 实度.....	57

(二) 温 度.....	58
(三) 水分和湿度.....	62
(四) 土壤通气状况.....	64
(五) 矿质营养.....	64
(六) 光 照.....	66
(七) 其它因素.....	66
四、根系在年周期内的生长动态.....	66
(一) 根系在年周期内的生长动态.....	66
(二) 生长期吸收根和叶面积的比率.....	70
五、果树根系的分布密度和影响分布的因素.....	71
(一) 果树根系的密度.....	71
(二) 影响根量和根系分布的田间因子.....	72
六、根际问题.....	73
第三章 枝条生长.....	77
一、顶端优势.....	77
(一) 影响顶端优势表现的因素.....	77
(二) 顶端优势的机理.....	78
二、新梢生长.....	86
(一) 影响新梢生长的因素.....	86
(二) 新梢生长的调节因素.....	91
三、萌蘖枝的发生.....	96
四、修剪对枝梢内源激素的影响.....	97
(一) 冬 剪.....	97
(二) 夏季反复短剪.....	99
(三) 摘心.....	100
(四) 环剥与环割.....	100
(五) 拉枝和曲枝.....	101
五、果树枝条生长的化学调节.....	101
第四章 树体矮化.....	108
一、矮生品种.....	108
(一) 影响树体高矮的一些生物学特性.....	108

(二) 基因控制.....	110
(三) 内源激素的调节.....	111
(四) 矮生树解剖结构上的特点.....	116
(五) 病毒致矮.....	118
二、嫁接树的矮化	118
(一) 解剖结构上的影响.....	119
(二) 对水分和养分的吸收.....	120
(三) 养分和激素的输导能力.....	121
(四) 生长调节物质的作用.....	124
三、人工矮化和化学控制.....	127
(一) 高负载量.....	127
(二) 控水.....	128
(三) 修剪.....	129
(四) 植物生长调节剂.....	129
第五章 花的形成	134
一、果树的童期.....	134
(一) 童期的特点.....	134
(二) 影响童期长短的因子.....	135
(三) 控制童期向成年期转变的机理.....	136
(四) 成年期有稳定性状的原因.....	138
(五) 缩短童期的方法.....	139
二、成年期树花的形成.....	140
(一) 花的形成过程和生长点内的变化.....	140
(二) 植株各器官的相互作用和花的分化.....	143
(三) 营养条件.....	148
(四) 激素.....	152
(五) 非激素调节物质.....	166
(六) 环境条件.....	167
(七) 影响果树花的发端的机制小结.....	170
三、花的继续发育.....	172
(一) 营养条件.....	172

(二) 激素平衡	173
(三) 环境条件	175
(四) 开始分化后 可否逆转	175
四、花的 性别控制	176
第六章 座果与果实发育成熟	186
一、授粉受精	186
(一) 自交与 异交的亲和性	186
(二) 受精的影响因子	189
二、座果	192
(一) 授粉受精在 座果中的生理作用	192
(二) 果实脱落的 规律与机理	194
(三) 器官之间的 竞争在座果中的作用	199
三、无籽果、单性果和细籽果	201
四、果实的生长	207
(一) 生长型与发育时期	207
(二) 果实生长的昼夜节奏	213
(三) 果实生长的要素	214
(四) 相关现象	219
(五) 叶片在果实发育中的作用	221
(六) 激素在果实生长中的作用	222
(七) 双S型果实生长的机理	231
五、果实的成熟	234
(一) 果实的成长、成熟与衰老	234
(二) 跃变型与非跃变型果实	237
(三) 果实成熟的机理	241
(四) 果实成熟的激素调节	244
六、果实成熟期间的物理与生理生化变化	249
第七章 矿质营养	274
一、矿质营养元素与果树生长发育、产量和品质的关系	274
(一) 必需元素的生理功能、一些基本定律和概念	274
(二) 元素之间的相互作用	283

(三) 果树的矿质营养特点	285
(四) 果树对矿物营养的需要——元素的年吸收量及在各器官中的浓度	288
(五) 元素的短缺或过量对果树产量和品质的影响	291
二、果树对矿质元素的吸收和运输	291
(一) 根对养分的吸收	291
(二) 元素由根向地上部的运输	307
(三) 养分吸收的季节周期性及其在树体内的分配	309
三、果树营养诊断的原理及其实际应用	312
(一) 树体生长发育的外观诊断	312
(二) 叶分析的原理	314
(三) 叶分析的主要技术环节	325
(四) 营养诊断中其它植物器官的分析	326
(五) 生理、生化及组织化学分析	327
(六) 土壤分析在果园营养诊断中的意义	331
第八章 碳素营养	336
一、果树的种与品种间光合速率的差异	336
二、光合作用的日变化	338
三、光合作用的季节变化	340
四、阳生叶与阴生叶	343
五、果实存在对光合作用的影响	345
六、环境因子及栽培技术对光合作用的影响	347
(一) 光照	347
(二) 温度	352
(三) 水分	354
(四) CO_2	359
(五) 空气污染物	359
(六) 农药	361
七、果树群体对光能的利用	362
八、光合产物的运转、分配和贮藏	365
(一) 利用、分配的模式与动态	365

(二) 光合产物的运输	367
(三) “库”与“源”关系在光合产物运输、分配中的作用	368
(四) 光合产物分配的区域性和分带性	371
第九章 氮化物的代谢、运贮和循环	377
一、含氮化合物的种类、分布和季相变化	377
(一) 氮化物的种类	377
(二) 氮素在树体内的分布和季相变化	378
二、树体中几种含氮化合物的代谢变化	378
(一) 硝酸的还原	378
(二) 铵的同化	381
(三) 尿素的吸收代谢	383
(四) 氨基酸的代谢	384
三、氮素在树体内的向上运输及分配	389
(一) 运输的途径	389
(二) 向上运输的氮化物的形态	391
(三) 向上运输的N的分配	392
四、氮素在树体内的贮藏	394
(一) 秋季叶衰老时氮的去向	394
(二) 秋冬时期N素贮藏部位	396
(三) 贮藏N的形态	397
五、贮藏N素的再利用	399
(一) 贮藏N早春的动员	399
(二) 贮藏N素对果树生长发育的影响	402
(三) 贮藏N素利用的时效	410
第十章 次生物质和果树的生长发育	418
一、次生物质的意义及形成途径	418
二、次生物质和天然的非激素调节物	420
(一) 脂肪酸的衍生物	420
(二) 多胺	421
(三) 酚类(包括酚、香豆素类、类黄酮及其它近似的化合物)	429
(四) 甾类化合物	434

(五) 其 它	434
(六) 非激素调节物质小结	436
三、次生物质和异株克生	437
(一) 异株克生的意义和异株相克物的产生途径	437
(二) 果树连作问题	437
(三) 果园覆盖和间作	441
(四) 果树对杂草和其它作物的抑制作用	441
(五) 果树病原致病和果树抗病性	442
四、次生物质和果树的矿质营养	443
(一) 矿质营养对形成次生物质的影响	443
(二) 次生物质对矿质营养的影响	443
五、次生物质与果实的品质	444
六、次生物质的其它生态作用	444
第十一章 果树的水分关系	451
一、作为土壤-植物-大气连续体的果树	451
二、根的吸水	453
三、枝干的水分运输	456
四、蒸腾作用	457
五、果树水分关系的动态与规律	462
(一) 叶水势(ψ_1)与叶导度(g_1)的昼夜与季节变化	462
(二) 果树的水分平衡	469
(三) 渗透调节	471
(四) 器官或组织之间的水分竞争	474
六、水分胁迫的生理学效应	476
(一) 果树的生理学响应	476
(二) 对生长与结果的影响	479
第十二章 果树抗寒性	488
一、寒害和抗寒性	188
二、冻害机理	490
三、果树抗寒性和体内水分适应性变化	492
(一) 过冷	492

(二) 细胞外结冰	505
(三) 积累亲水蛋白质, 提高束缚水含量	505
(四) 冰的玻璃态化	506
(五) 降低冰点	506
四、抗寒锻炼	507
(一) 抗寒锻炼的阶段	507
(二) 抗寒锻炼过程中细胞结构的适应性变化	510
(三) 抗寒锻炼过程中细胞生理生化的变化	514
(四) 影响抗寒锻炼的因素	520
五、激素和抗寒力	525
六、果树的越冬抽条	527
七、果树植物的冷害	528
(一) 冷害胁迫下植物的原发和继发反应	528
(二) 影响植物对冷温胁迫反应的生理因素	530
(三) 减轻冷害的处理	530

第一章 种子和芽的休眠

休眠是指任何含有分生组织的植物结构，其可见生长的暂时停止，它是相对现象，而非绝对地停止一切生命活动。它是许多植物发育中一个周期性时期，是以生长活动暂时停止为顶点的一系列积极的发育现象。在其机理上种子和芽的休眠有相似之处，但也各有特点，如种子发芽，首先是胚根的生长，而树木芽的休眠，主要是维梢的生长点或是指花或花序的原基。为此我们将分别论述。

关于休眠的概念所用术语及分类，Lang等（1987）曾提出分为内因休眠(endodormancy)、相关休眠(paradormancy)及生态休眠(ecodormancy)，但仍有争议(Junttila等 1988)。本章主要在芽的部分对照应用了Lang的见解。

一、种子的休眠

（一）果树种子休眠的类型

果树种子休眠有几种情况：一种是种皮或果皮结构上的障碍，由于种（果）皮坚硬、致密，不易透水透气，或机械阻碍种胚的生长。在自然条件下，要通过机械磨伤，冻融交替，土壤微生物的活动或通过鸟类、哺乳动物消化道软化。种皮也可能因其含有某种抑制物质可转移到胚而使胚处于休眠，或种皮不透性，使种胚含有的抑制物质不能通过种皮而被淋洗掉。第二种是种胚发育不全。如银杏种子脱落时种胚只有成熟胚的1/3大小，

采收后必须经过 4—5 个月的生长；常绿果树的油棕种胚则需要几年才生长到应有的大小（应为假休眠）。第三种是种胚生理上休眠。如苹果、梨、桃、樱桃等种子，虽然形态上已充分发育，但通常仍然需要在一定低温和湿度、通气条件下经过后熟，才能萌发生长。未充分后熟的胚，不能发芽，或即使发芽，生长也不正常。苹果和梨等休眠的离体胚在发芽时表现为发芽率低，在适温下经两周发芽率 < 30%，而通过休眠的 3 d 内发芽可达 95%—100%，未通过休眠的，两子叶变绿情况不对称，常只一个子叶，即在发芽皿内接近水的下部一片变绿，主根生长不正常，如表 1-1，随层积天数增加，发芽率、子叶变绿情况和主根生长趋于正常。而桃树种子未充分后熟的发芽后主要表现上胚轴或新梢休眠，这种状态如不经过低温，使在温室内生长，可长达十年节间也不伸长，形成所谓生理矮化苗，要再经过低温才可正常生长。还有一类种子胚常需要两个低温期，第一次低温使根通过休眠萌发，经过一个暖期生长后，再经低温使上胚轴通过休眠正常生长，称为双重休眠（double dormancy），山楂属此类型

表 1-1 不同层积时间的苹果种胚在 25℃ 下培养 9 d 后生长情况

(Lewak 等 1977)

层积周数	发芽 (%)	两子叶均变绿的胚	只一个子叶变绿的胚	主根平均长 (mm)
0	9	7	42	1.9
2	12	22	27	2.2
4	24	73	5	3.7
6	39	97	2	9.1
8	51	100	0	9.9
10	59	100	0	10.9
12	65	100	0	11.9
14	79	100	0	21.4

(Flemion 1931)。

种子的休眠又可分为原发休眠 (primary dormancy) 和

次生休眠 (secondary dormancy)，前者指种子在采收前或脱离母体前生理变化引起的休眠，后者是在采收后由于自然的或人为的原因引起的。诱发进入次生休眠的种子可以有部分的原发休眠（原发休眠已部分解除）或没有原发休眠。如苹果在低温层积期内原发休眠尚未完全解除，在25℃下中断20d即可进入次生休眠；榛子种子采下后有相当部分种子可以发芽，但经过干燥后进入次生休眠，需要用低温层积处理解除。

(二) 胚休眠的开始

具有生理休眠胚的种子，何时开始休眠，哪些因素可以影响它休眠深浅是一个不容易研究的问题，因为影响因子太多，首先受基因控制，不同种或品种休眠期长短不同。此外，如母株的营养水分状况，果实和种子的相互影响关系等都有影响。有报道种子成熟时的休眠程度和母本植物的原产地，采种年份的气候条件以及授粉品种有关 (côme及Thévenof 1982)。

一些观察研究指出，苹果种子休眠开始于种子成熟的初期，充分成熟时GAS下降，而且 $GA_7 : GA_4 = 1 : 10$ ，取出种子干燥后，这种比例颠倒过来。随种子成熟同时看到有ABA在种皮、胚轴和子叶内积累，种子发芽率下降。ABA可来自叶片，摘叶可以在一定程度上减少种皮、子叶和胚轴内ABA含量，但只是在后期时在胚轴和种皮内ABA含量才明显低于对照。然而这种差异对种子萌发率并无影响，即摘叶并未能增加萌发率，对照和处理均为0%。可能摘叶的虽然使ABA减少但仍在有效抑制生长范围内，或有其它抑制因素在玉米上已证明玉米种胚的ABA一是来自母体，一是来自种胚自身。果树上尚待研究证实。苹果种子成熟时还伴有一些酚类物质量的变化，进而影响IAA氧化酶活性，使种子中IAA水平下降，据认为是根皮苷可影响IAA水平。种子成熟后期各种代谢活动也变化，在种子形成初期，磷酸