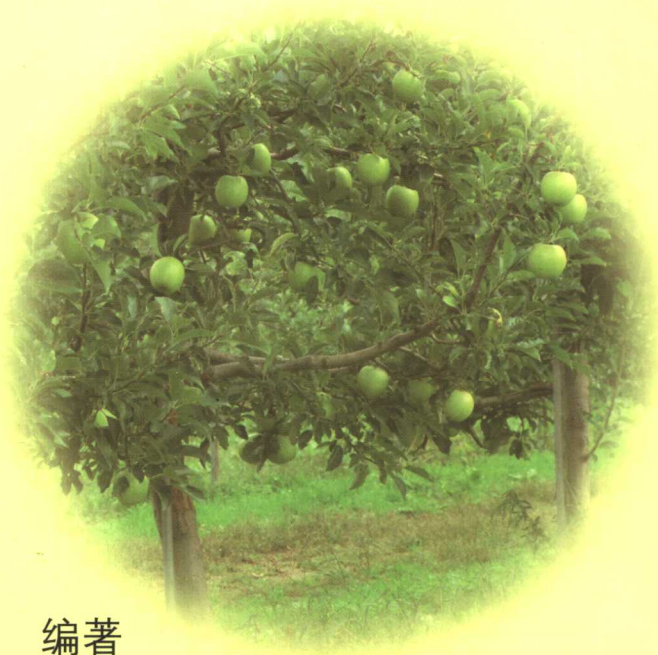


果树钙素营养与生理

Calcium Nutrition and Physiology of Fruit Trees



关军锋 Max Saure 编著



科学出版社
www.sciencep.com

果树钙素营养与生理

关军锋 Max Saure 编著

科学出版社

北 京

Calcium Nutrition and Physiology of Fruit Trees

Guan Junfeng and Max Saure

Science Press

Beijing

内 容 简 介

本书是针对目前我国果实品质下降和生理病害日趋严重的现实编写的。全书共分六章,比较详细地总结了果树缺钙症、果实钙素营养水平的调节, Ca^{2+} 在树体内的运转与分配规律,钙与花芽分化、花粉萌发和花粉管生长、结实及发育之间的关系,钙参与果实成熟衰老和抗逆性的调控机制,以及典型缺钙症——苹果苦痘病研究的评述等。

本书可作为大专院校和科研单位的果树学、植物生理学、植物营养学等相关专业人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

果树钙素营养与生理/关军锋, [德]索尔编著. —北京:科学出版社, 2005
ISBN 7-03-015313-8

I. 果… II. ①关…②索… III. 果树-钙-微量元素营养 IV. Q945.12
中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 027894 号

责任编辑:庞在堂/责任校对:鲁 素
责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

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>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005年7月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2005年7月第一次印刷 印张: 9 1/2

印数: 1—1 200 字数: 163 000

定价: 45.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈新欣〉)

序 言

钙是果树必需矿质营养中的一种大量元素，在果树生长发育中具有重要的作用。对于果树矿质营养的研究可以追溯到 20 世纪 20 年代。20 世纪 50 年代，果树学家开始以叶片分析来判断果树营养状况，由此逐渐取代了简单地依靠土壤营养分析的方法，到 20 世纪 60~70 年代叶片分析技术日臻完善，一度成为果树营养学研究的热点。但是，之后人们发现，叶片分析结果并不能完全反映树体营养状况，特别是叶片中矿质元素含量与果实品质及采后贮藏性能的相关性存在一定的局限。因此，人们逐渐认识到“靶”器官的重要性，进而发现果实分析具有无可替代的重要价值，其结果尤其在解析果实缺素或元素含量之间平衡关系方面更有说服力。已有的文献表明，果实钙水平的高低被认为是决定果实品质中最为重要的因素之一。缺钙是造成果实生理失调的主要因素，如典型的苹果苦痘病、鸭梨黑心病、樱桃裂果等，均与低钙水平有关。因此，如何提高果树钙素水平，特别是增加果实中钙含量，成为长久以来国际性的研究课题。现已发现，除树体本身生长发育状况以外，生态条件如温度、水分等均会影响到果实的钙水平。此外，果实采前采后人为增钙，可以有效控制生理病害发生，延缓果实衰老，在实际生产中发挥了重要作用。

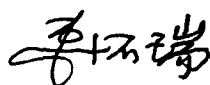
随着植物体内钙功能研究的逐步深入，20 世纪 70 年代人们发现细胞内 Ca^{2+} 还是重要的信号物质，尤其是钙调节蛋白 (CaM) 的发现，使人们对认识 Ca^{2+} 的功能前进了一步。目前人们相信 Ca^{2+} 是植物体内较为重要的信号转导物质，其意义在于与 Ca^{2+} 受体蛋白一起共同调节体内许多重要的生理生化过程。近年来的研究表明， Ca^{2+} -CaM 参与调节了果树花芽分化、花粉萌发、果实成熟和抗逆表达等，特别是对参与植物激素信号转导的机制研究更为深入。可以说，这些研究进展是对传统果树营养学新的补充与发展，进一步丰富了果树钙素营养生理的内涵。

虽然如此，但鉴于果树本身的生物学特性，目前尚无系统总结果树钙素营养与生理方面的专著，本书正是在上述背景下产生的。我国青年学者关军锋博士和德国果树学家 Max Saure 博士在收集大量文献的基础上，结合自身研究成果，比较详细地总结了果树钙素营养水平、运转及其调控，以及钙参与开花结果、果实

成熟衰老和抗逆性调控等有关方面的研究成果，基本反映了当前世界研究水平，具有一定的理论价值和学术意义。我相信，此书的出版，对于推动我国果树钙素生理学研究有参考意义，是一本难得的果树学专业著作；同时，作为二位博士多年来亲密合作的智慧结晶，侧面体现了中德两国人民之间的友谊，也是一件幸事。

祝贺此书的出版，是为序。

山东农业大学教授

A handwritten signature in black ink, appearing to read '孙守仁' (Sun Shouren), written in a cursive style.

2004年7月20日

前 言

近些年来, 现有果树的大面积增产给我国果树事业带来了新的机遇, 但是由于果实品质问题, 特别是果实采后的早衰、生理病害的屡屡发生, 因缺钙造成的苹果苦痘病、水心病、衰败等生理病害已相当严重, 使我们不得不深入思考现代果树生产如高产、套袋和保护地栽培带来的负效应, 加强果实品质的研究, 特别是深入分析果实生理病害的发生实质, 具有非常迫切的意义。近半个世纪的研究表明, 钙在果实品质形成与保持方面具有非常重要的作用。

钙是植物生长发育中的必需营养元素之一, 在植物体中钙能稳定细胞膜和细胞壁的结构并维持其功能, 还参与细胞内的第二信使传递, 刺激一些酶的活性。正常情况下植物生活细胞的细胞质中的游离钙离子浓度是非常低的 (约 10^{-7} mol/L 左右), 植物信号的表达与细胞内钙离子浓度的时空变化密切相关, 通常以胞质中钙浓度的瞬间升高作为胞外信号的应答反应; 而细胞内钙离子与其受体蛋白, 如钙调素 (CaM) 一起共同调节体内的生理生化反应过程, 钙信使几乎在植物细胞的所有信号转导途径中发挥重要作用。

对大多数的多年生果树来说, 钙发挥着不可估量的作用。由于钙元素在植株体内的移动性极差, 因此, 钙在不同器官的分配运输非常重要, 其规律明显有异于其他元素。果树中钙元素的缺乏, 特别是果实中钙含量的不足, 极易导致果实生理失调病害的发生。以苹果为例, 成年苹果树对钙素的需求显然高于对其他营养元素的需求; 就不同器官的钙占有量而言, 果实中占据的比例很大; 在影响苹果“苦痘病”发生率的采前因素中几乎都直接或间接与果实中的钙营养有关, 这些显示出钙在果树无机营养和生理上的重要性。因此, 可以说, 钙在延缓果实衰老、改善果实贮藏性能和参与果实品质调节方面的作用, 其他矿质元素无法替代, 这可能是果树钙素营养的研究一直受人关注的原因之一。近些年来, 特别是随着植物钙信使系统研究的日益深入, 基于有关研究方法与手段的突破, 使得果树的花芽分化、花粉萌发与授粉受精、果实成熟衰老和抗逆性等方面的研究取得了新的进展, 这些研究对全面认识钙在果树中的生理功能奠定了基础。

根据上述情况, 我们感觉非常有必要系统地整理果树钙素营养与生理方面的研究成果, 以有助于现代和将来果树科学的发展。21 世纪初, 我与德国的 Max

Saure 博士商定编辑一本有关这方面的著作，他欣然同意，并积极撰写了文稿，大大促成了本书的问世进程。Max Saure 博士曾以精锐的目光和独特的思维模式发表过相关的高水平论文，他在本书中论述的钙吸收运输以及苹果苦痘病研究（第Ⅱ、Ⅵ章），很有启发性。在其余的章节中则着重介绍了钙与果实品质、花芽分化、授粉受精、果实发育、成熟衰老和抗逆性方面的关系及其调控的进展。

本书是作者多年来收集文献并结合自身科研成果的基础上编写而成。书稿完成后，承蒙我的导师、中国工程院院士、山东农业大学教授束怀瑞先生仔细审阅，并推荐写序以支持本书的出版；应该说，正是在他老人家的培养和关心下，才使得我对果树钙素营养的研究保持着始终的热情，在此，致以衷心的感谢与崇高的敬意。同时，感谢在本书出版过程中给予热情帮助的朋友们。限于作者水平，不当之处，敬请批评指正。

关军锋

2004年8月

于石家庄

目 录

序 言 前 言

I 果树的钙素营养	1
1 钙的生理作用	2
1.1 细胞外钙的作用	2
1.1.1 胞外 Ca^{2+} 作为细胞内 Ca^{2+} 贮存库	2
1.1.2 Ca^{2+} 能调节细胞间隙的离子环境	3
1.2 细胞内钙的作用	3
2 果树叶片钙含量标准值与器官缺钙症	4
2.1 叶片钙含量标准值	4
2.2 器官缺钙反应	5
2.2.1 营养器官缺钙症状	5
2.2.2 果实缺钙症状	6
3 影响果树钙营养状况的因素	7
3.1 品种	7
3.2 砧木	8
3.3 树体因子	9
3.3.1 树势	9
3.3.2 树龄和结果枝龄	9
3.3.3 负载量	9
3.3.4 授粉与种子数目	9
3.4 灌水和施肥	10
3.5 修剪	12
3.6 套袋	12
3.7 生态因子	13
3.8 生长调节剂与除草剂	13
3.8.1 生长调节剂	13
3.8.2 除草剂	14
4 钙化合物使用技术	14
4.1 钙化合物种类	14

4.1.1 难溶性钙·····	14
4.1.2 可溶性无机态钙·····	14
4.1.3 可溶性有机态钙·····	15
4.2 钙处理技术·····	15
4.2.1 根施技术·····	15
4.2.2 采前喷钙技术·····	15
4.2.3 树干注射技术·····	17
4.2.4 采后处理技术·····	18
5 果实品质与生理失调的早期预测·····	19
5.1 叶片分析·····	19
5.2 果实分析·····	19
5.2.1 钙含量与果实采收品质的关系·····	19
5.2.2 钙含量与果实贮藏性的关系·····	19
6 结论与展望·····	22
II 果实对钙的吸收与运转 ·····	33
1 果实钙含量·····	33
1.1 果实发育期间 Ca 的积累·····	34
1.2 果实中 Ca 的定位·····	36
1.3 果实中 Ca 形态·····	37
1.4 果实中 Ca 含量的测定·····	37
2 影响果实 Ca 含量的因素·····	38
2.1 树体外在因素·····	38
2.1.1 土壤因素·····	39
2.1.2 气候·····	39
2.1.3 栽培措施·····	41
2.2 树体内在因素·····	41
2.2.1 枝条生长·····	41
2.2.2 负载量·····	42
2.2.3 结果部位·····	42
2.3 种子数量·····	43
3 果实 Ca 的来源·····	43
3.1 根系的吸收·····	43
3.2 果面的吸收·····	44
3.3 贮藏钙的移动·····	46
4 钙运输机理·····	46

4.1 运输通道	46
4.2 Ca 运输驱动力	47
4.2.1 蒸腾	47
4.2.2 离子交换	48
4.2.3 根压	49
5 钙分布的内在控制	49
5.1 控制 Ca 运输方向的因素	49
5.2 控制 Ca 移动的因素	50
6 结论	51
Ⅲ 钙与果树开花结果	61
1 钙与花芽分化	61
1.1 钙含量与花芽分化	61
1.2 草酸钙与花芽分化	63
1.3 顶生细胞 Ca^{2+} 水平与花芽分化	64
1.4 CaM 参与调节花芽分化	64
2 钙与果树花粉萌发和花粉管生长	65
2.1 Ca^{2+} 是花粉萌发的启动者和花粉管生长的调节者	65
2.2 Ca^{2+} 信号系统参与调控花粉萌发与花粉管生长	65
2.3 Ca^{2+} 参与生长调节剂对花粉萌发与花粉管生长的调控	67
3 钙与授粉受精	67
3.1 Ca^{2+} 参与授粉受精过程	67
3.2 授粉受精影响 Ca^{2+} 的吸收	68
4 钙与果实发育	70
4.1 幼果脱落期间离层细胞 Ca^{2+} 变化	70
4.2 幼果脱落与 Ca^{2+} 含量的关系	71
4.3 钙信使系统参与果实发育	73
4.3.1 钙信使系统参与幼果脱落	73
4.3.2 Ca^{2+} 与果实发育的关系	73
5 结论与展望	74
Ⅳ 钙与果实成熟衰老	79
1 钙在果实中的分布	80
1.1 果实不同部位的钙分布	80
1.2 果实细胞中 Ca^{2+} 的分布	80
1.3 Ca^{2+} -ATPase	81
1.4 钙形态	82

2 钙与呼吸作用	83
2.1 内源钙含量与果实呼吸速率	83
2.2 外源钙的作用	84
2.2.1 抑制果实的呼吸作用	84
2.2.2 不改变果实的呼吸速率	85
2.2.3 维持组织与线粒体的呼吸速率	85
3 钙与乙烯生成	86
3.1 果实内源钙含量与乙烯生成	86
3.2 外源钙的作用	86
3.2.1 抑制果实的乙烯生成	86
3.2.2 维持或促进果实乙烯生成	87
4 钙与酶系统	87
4.1 细胞壁水解酶	89
4.2 氧化酶	89
4.3 细胞内 Ca^{2+} 和 CaM 的调节	89
5 钙与蛋白质的代谢	90
5.1 蛋白质含量	90
5.2 蛋白质磷酸化作用	90
6 钙与细胞结构功能	91
6.1 细胞膜	91
6.1.1 低钙条件下, 膜系统衰退	92
6.1.2 钙能修饰膜结构, 降低膜透性	92
6.1.3 钙能调节与膜有关的生理生化过程	93
6.2 细胞壁	95
6.2.1 缺钙时, 细胞壁结构退化	96
6.2.2 外源钙维持细胞壁结构	96
6.2.3 钙参与细胞壁结构形成	96
7 钙调素的作用	97
7.1 CaM 含量变化	98
7.2 CaM 调节果实成熟衰老的机制	99
7.2.1 CaM 与乙烯生成的关系	99
7.2.2 CaM 与呼吸作用的关系	99
7.2.3 CaM 与其他生理生化关系	99
7.3 内源 CaM 抑制物质	100
7.4 果实生理病害	101

8 小结	101
V 钙对果树逆境伤害及其适应性的调节	113
1 逆境胁迫下果树器官钙水平与细胞内钙分布的变化	113
1.1 器官钙水平变化	113
1.2 细胞内的 Ca^{2+} 分布变化	114
2 钙提高果树抗逆性	114
2.1 增强抗旱能力	114
2.2 降低盐害及过量矿质元素毒害	115
2.3 提高耐寒性	116
2.4 增强抗病能力	116
3 钙与逆境信号转导	117
4 结论与展望	118
VI 苹果苦痘病: 一种与钙有关的生理失调症	123
1 与钙有关的生理失调症的特征	123
2 加速苦痘病发生的外在因素	124
3 苦痘病与缺钙的关系	125
3.1 缺钙是苦痘病发生的必要因子	125
3.2 缺钙不是苦痘病发生的原因	126
3.3 钙抵消赤霉素的作用	126
4 结论	127

Contents

Foreword

Preface

I Calcium Nutrition of Fruit Trees	1
1 The Physiological Role of Calcium	2
1.1 The Role of Extracellular Calcium	2
1.1.1 Extracellular Calcium Acts as Store Pool for Intracellular Calcium	2
1.1.2 Regulation of Ca^{2+} on Ion Environment of Intercellular Space	3
1.2 The Role of Intracellular Calcium	3
2 The Standard Normal Value of Calcium Content of Leaves and Calcium-Deficiency Symptom of Organs in Fruit Trees	4
2.1 The Standard Normal Value of Calcium in Leaves	4
2.2 Response of Organ Under Calcium Deficiency	5
2.2.1 Calcium-Deficiency Symptom of Vegetative Organs	5
2.2.2 Calcium-Deficiency Symptom of Fruits	6
3 Factors Influencing Ca Nutrition Status of Fruit Trees	7
3.1 Cultivar	7
3.2 Stock	8
3.3 Factors Inside Tree	9
3.3.1 Tree Vigor	9
3.3.2 Age of Tree and Fruit Spur	9
3.3.3 Fruit Yield	9
3.3.4 Pollination and Seed Number	9
3.4 Irrigation and Fertilization	10
3.5 Pruning	12
3.6 Bagging	12
3.7 Ecological Factor	13
3.8 Growth Regulator and Herbicide	13
3.8.1 Growth Regulator	13
3.8.2 Herbicide	14
4 The Application Technique of Calcium Compound	14

4.1	Kinds of Calcium Compound	14
4.1.1	Hardly Soluble Calcium Compound	14
4.1.2	Soluble Inorganic Calcium Compound	14
4.1.3	Soluble Organic Calcium Compound	15
4.2	Calcium Treatment Technique	15
4.2.1	Calcium Application to Root Zone	15
4.2.2	Preharvest Spraying Technique	15
4.2.3	Trunk Injection Technique	17
4.2.4	Postharvest Calcium Treatment Technique	18
5	The Early Prediction for Fruit Quality and Physiological Disorder	19
5.1	Leave Analysis	19
5.2	Fruit Analysis	19
5.2.1	Calcium Nutrition and Fruit Quality at Harvest	19
5.2.2	Calcium Nutrition and Fruit Storage Ability	19
6	Conclusion and Prospect	22
II	Uptake and Translocation of Calcium to Fruits	33
1	Calcium Content of Fruits	33
1.1	Calcium Accumulation in the Course of Fruit Development	34
1.2	Localization of Calcium in Fruit	36
1.3	Calcium Forms in Fruit	37
1.4	Determination of Calcium in Fruit	37
2	Factors Affecting the Calcium Content of Fruit	38
2.1	Factors Outside the Tree	38
2.1.1	Soil Factors	39
2.1.2	Climate	39
2.1.3	Cultural Practices	41
2.2	Factors Inside the Tree	41
2.2.1	Shoot Growth	41
2.2.2	Crop Load	42
2.2.3	Fruit Position	42
2.3	Seed Number	43
3	Origin of Fruit Calcium	43
3.1	Uptake by the Roots	43
3.2	Uptake via the Fruit Surface	44
3.3	Mobilization of Stored Calcium	46

4	Mechanism of Calcium Transport	46
4.1	Transport Channels	46
4.2	Driving Forces of Calcium Transport	47
4.2.1	Transpiration	47
4.2.2	Cation Exchange	48
4.2.3	Root Pressure	49
5	Endogenous Control of Calcium Distribution	49
5.1	Factors Controlling the Direction of Calcium Translocation	49
5.2	Factors Controlling the Mobility of Calcium	50
6	Conclusions	51
III	Correlation of Calcium With Flowering and Fruiting of Fruit Trees	61
1	Calcium and Flower Differentiation	61
1.1	Ca Content and Flower Differentiation	61
1.2	Calcium Oxalate and Flower Differentiation	63
1.3	Level of Calcium in the Cells of Apical Meristem and Flower Differentiation	64
1.4	CaM is Involved in the Regulation of Flower Differentiation	64
2	Calcium and Pollen Germination and Pollen Tube Growth	65
2.1	Ca ²⁺ is An Trigger of Pollen Germination and Regulator of Pollen Tube Growth	65
2.2	Ca ²⁺ Messenger System is Involved in the Regulation of Pollen Germination and Pollen Tube Growth	65
2.3	Ca ²⁺ is Involved in the Regulative Effect of Growth Regulator on Pollen Germination and Pollen Tube Growth	67
3	Calcium and Pollination and Fertilization	67
3.1	Ca ²⁺ is Involved in the Process of Pollination and Fertilization	67
3.2	Ca ²⁺ Uptake is Affected by Pollination and Fertilization	68
4	Calcium and Fruit Development	70
4.1	Changes of Ca ²⁺ Level in Cells of Abscission Layer During Fruit Drop	70
4.2	Fruitlet Abscission and Ca ²⁺ Content	71
4.3	Ca ²⁺ Messenger System is Involved in Fruit Development	73
4.3.1	Ca ²⁺ Messenger System is Involved in the Fruitlet Abscission	73
4.3.2	Ca ²⁺ and Fruit Development	73
5	Conclusion and Prospect	74

IV Correlation of Calcium with Fruit Ripening and Senescence	79
1 The Distribution of Calcium in Fruit	80
1.1 The Distribution of Calcium in Various Parts of Fruit	80
1.2 The Distribution of Ca^{2+} in Fruit Cells	80
1.3 Ca^{2+} -ATPase	81
1.4 Calcium Forms	82
2 Calcium and Respiration	83
2.1 Endogenous Calcium Content and Respiration Rate of Fruit	83
2.2 The Effect of Exogenous Calcium	84
2.2.1 Inhibiting Respiration Rate of Fruit	84
2.2.2 No Effects on Respiration Rate of Fruit	85
2.2.3 Maintaining Respiration Rate of Fruit Tissue and Mitochondria	85
3 Calcium and Ethylene Production	86
3.1 Endogenous Calcium Content and Ethylene Production	86
3.2 The Effect of Exogenous Calcium	86
3.2.1 Inhibiting the Ethylene Production of Fruit	86
3.2.2 Maintaining and Stimulating the Ethylene Production of Fruit	87
4 Calcium and Enzyme Systems	87
4.1 Cell Wall Hydrolase	89
4.2 Oxidase	89
4.3 The Regulation of Intracellular Ca^{2+} and CaM	89
5 Calcium and Protein Metabolism	90
5.1 Protein Content	90
5.2 Protein Phosphorylation	90
6 Calcium and Cell Structure and Function	91
6.1 Cell Membrane	91
6.1.1 Cell Membrane Deterioration Under Low Calcium Level	92
6.1.2 Modifying the Cell Membrane Structure, and Decreasing Membrane Permeability	92
6.1.3 Regulating the Related Phy-biochemical Process with Cell Membrane	93
6.2 Cell Wall	95
6.2.1 Cell Wall Structure Deterioration Under Calcium Deficiency	96
6.2.2 Maintaining the Cell Wall Structure by Exogenous Calcium	96
6.2.3 Calcium is Involved in the Formation of Cell Wall Structure	96
7 The Role of Calmodulin (CaM)	97