

全国高等农业院校教学参考书



全国高等农业院校
教材指导委员会审定
茶学专业用

茶树栽培生理学

施嘉璠 主编

农业出版社

527.151
9.14

全国高等农业院校教学参考书

茶 树 栽 培 生 理 学

施嘉璠 主编

茶 学 专 业 用

农 业 出 版 社

(京)新登字060号

S571.101

9-14

全国高等农业院校教学参考书

茶 树 栽 培 生 理 学

施嘉璠 主编

* * *

责任编辑 李世君

农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm16开本 16.75印张 395千字

1992年10月第1版 1992年10月北京第1次印刷

印数 1—2,000册 定价6.05元

ISBN 7-109-02149-1/S·1414

前 言

我国是世界茶叶的发源地，世界上近50个产茶国无一不是从中国直接或间接地引种种植茶树。我国是茶树的原产地，茶树品种、茶类产品之多为世界之冠，种质资源之丰富为世界之最。茶树栽培历史悠久，古代书籍中有许多记载着栽茶、制茶、品茗的宝贵经验，各国“茶道”均源于中国。我国茶学科研机构、科研人员、高等院校茶学教师队伍的素质均是其他产茶国无与伦比的，科研成果和教学水平均为世人瞩目。近二百年来的殖民地、半殖民地、半封建的统治给中国人民带来的灾难，使茶业凋敝，产、质俱下。新中国成立以来，茶业振兴，产量质量均有上升，科研教学得以恢复发展，茶树栽培领域成果累累，尤其是小面积高产优质水平居于世界领先地位，当前已进入到以生理生化理论论述茶树栽培技术的水平，《茶树栽培生理学》正是应此应运而生之书。

《茶树栽培生理学》共十一章。第一、二、三章阐明茶树光合作用、呼吸作用及细胞生理活动的特点，为茶园物质生产奠定理论基础；第四、五、六、七、八章分别阐述茶树修剪、营养生理、水分生理、种苗生理、正确耕锄等技术的理论和科研结果，为制订准确的栽培技术措施提供理论依据；第九章讲述茶叶采摘和留养的辩证关系和技术要点；第十章对实现茶园优质高产的单项措施的配套和环境因素的调控进行综合分析；第十一章对植物激素的性质和茶叶生产上使用效果作了简介。每章开篇之前，均有本章提要，以开宗明义，每章章尾均有学习本章知识应参阅之文献，以加深理解。总之，本书是以茶园优质高产为目的，以栽培技术的综合应用为方法的理论联系实际的教材，志在深化茶树栽培应用技术的理论，对栽培领域进行拓宽和加深。

本书编写的框架和素材以《茶树栽培生理专辑》（施嘉璠，1989）为基础，参考《茶树生理》（庄晚芳等，1985）、《茶树栽培生理》（潘根生等，1987）等书籍，选取国内外近代科研成果的论文结论和数据，编著成书。第一、二章由陶汉之编写，第三章由严学成编写，第四、六、七章由潘根生编写，第五章由唐明德编写，第八、九、十、十一章由施嘉璠编写。参加编写工作的还有骆跃平、唐茜等同志。

本书成稿后，由庄晚芳教授主审，端木道、王侯恒教授参审。1990年5月审稿会议时，陈宗道、施兆鹏教授提供了宝贵的改稿意见，在此一并致谢。

还应特别指出的是，1983年在浙江农业大学授课时，在庄晚芳教授的鼓励和悉心指导下，对茶学专业本科生和研究生开设了《茶树栽培生理》课程，当时此课在国内还是首次开设，由此伊始，逐渐丰富书稿内容，至今终于成书。所以，对此书能以高校教学参考书问世，应向庄老表示特别感谢。

限于作者水平，书中错漏在所难免，望读者批评指正，以便再版时更正。

主 编

1990年6月

目 录

第一章 茶树的光合作用	1
第一节 茶树的叶色与色素	1
第二节 茶树光合作用机理研究概况	4
第三节 茶树光合作用的生理生态	10
第四节 茶树光合日变化和季节变化	18
第五节 茶树群体生产力和光能利用	22
第二章 茶树的呼吸作用	26
第一节 呼吸作用的基本过程	26
第二节 茶树呼吸速率的变化	32
第三节 影响茶树呼吸速率的外界条件	37
第四节 呼吸作用与茶叶生产	42
第三章 茶树的微观研究	48
第一节 茶树的细胞和酶	48
第二节 茶树器官的微观观察	51
第三节 茶树染色体的结构与组型分析	59
第四章 茶树修剪生理	61
第一节 定型修剪	61
第二节 青壮年茶树的修剪	69
第三节 茶树的重修剪、台刈	73
第四节 高产优质树冠培养与修剪	76
第五节 逐步建立我国茶区的修剪制度	85
第五章 茶树的营养生理	91
第一节 茶树体内主要矿质元素及其生理功能	92
第二节 茶树对矿质元素的吸收利用	117
第三节 土壤条件与矿质元素的吸收利用	124
第四节 三要素的动态消长	131
第五节 茶园生态系统的养分循环与施肥策略	137
第六章 茶园水分管理的生理基础	143
第一节 水分与茶树生长发育	143
第二节 水分对主要品质成分的影响	147
第三节 茶树对水分的吸收和传导	149
第四节 茶园水分管理	152
第七章 茶树种苗生理	158
第一节 茶籽的形成	158
第二节 茶籽的采收和贮藏	161

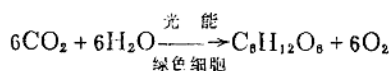
第三节	茶籽萌发生理	166
第四节	茶树扦插的生理基础	173
第五节	茶树组织培养	177
第六节	茶树种植生理	181
第八章	茶园耕作与茶树根系生理	186
第一节	茶树根系生长发育的特性	186
第二节	耕作对根系生理的影响	194
第三节	耕作与改土、施肥	196
第四节	正确的耕作	200
第九章	茶叶采摘生理	203
第一节	新梢培育	203
第二节	茶叶采摘对新梢培育的影响	210
第三节	留养生理	213
第四节	采摘生理	216
第十章	优质高产茶园的生理因素分析	223
第一节	优质高产茶园建造的实践经验	223
第二节	高产优质的一些相关问题	226
第三节	生态与茶叶优质高产	233
第四节	优质高产茶园的要点	240
第十一章	植物激素及其在茶树上的应用	243
第一节	与茶叶生产关系密切的几种植物激素	243
第二节	植物激素在茶叶生产上的应用	252
主要参考文献		257

第一章 茶树的光合作用

提 要

本章从茶树叶片色泽和形成色泽的色素开始，逐步深入地探讨茶树光合作用和光呼吸的关系，阐述光合的生理、生态条件和茶树光合作用的内外因素，光合的规律、特点，进而论述茶树群体光合能力和茶叶产量构成的关系。

光合作用是绿色植物利用光能将其所吸收的二氧化碳和水同化为有机物质，并释放氧气的过程。用下式表示光合作用的总反应：



茶树光合作用形成的有机物质主要是碳水化合物。茶树的干物质中有90—95%是有机物质，如糖类、脂肪、蛋白质、核酸、氨基酸、茶多酚和咖啡碱等等，它们基本上是从光合产物衍生而来的。而干物质中有5—10%是由土壤及肥料提供的无机物。所以，光合作用是茶树有机营养的根本途径，是茶叶产量的来源。研究茶树的光合作用及光能利用，对于茶树栽培措施合理化和提高茶叶产量、品质具有重要意义。

第一节 茶树的叶色与色素

茶树叶片是光合作用的器官，而叶片中叶绿体是光合作用的重要细胞器。叶绿体的色素都具有收集光能的作用，只有少数不同状态的叶绿素a分子有将光能转换为电能的作用。叶绿体中的色素含量随茶树品种、叶龄、栽培管理水平不同而异。色素含量的高低，影响着茶树的光能利用。

一、茶树叶绿体和色素

叶绿体是一种细胞质体，含有色素。呈椭圆盘碟状，由双层膜包被着。不同茶树品种的叶绿体结构有异（表1—1）。叶绿体内一般含有10—60个基粒。叶绿体具有许多片层组成的片层系统，每个片层由自身闭合的双层薄片组成，呈压扁的包裹状，称为类囊体。每个基粒由许多类囊体垛叠而成，这些片层称为基粒片层（基粒类囊体）。由表1—1看出，云南大叶茶基粒类囊体较多，有的多达102个，小叶茶较少。连接基粒之间的片层叫间质片层（间质类囊体）。在两类囊体周围的介质称为间质。光合色素主要分布在片层上，基粒片层的色素含量高，光合作用的光反应是在基粒和间质片层上进行的，而暗反应是在间质中进行的。叶绿体片层结构增加可更有效地利用光能，加强光合。云南大叶茶的叶绿体中基粒片层较多，因此，光合速率较高。

叶绿体中含有75%左右的水分，在干物质中有30—45%的蛋白质（色素蛋白、酶蛋白

表 1—1 不同茶树品种叶绿体超微结构

(严学成, 1980)

品 种	基 粒 数	基粒片层数	基粒片层	亲核颗粒含量	核糖体含量
云南大叶茶	20—60	26—64(102)	很多	少 量	丰富
凤凰水仙茶	10—40	12—42	稀疏	丰 富	丰富
乐昌白毛茶	10—20	10—30	很少	少 量	丰富
小 叶 茶	± 20	20—32	很少	较丰富	少量

等), 18—37%的拟脂, 5—10%的色素, 其中叶绿素约占5.6%。另外含有细胞色素、质体菁、质体醌、生育醌、生育酚和维生素K等。核酸约占0.3—3.5%, 糖类占10—20%, 灰分占10%左右。叶绿体中还含有多种酶类, 如光合磷酸化酶系, CO_2 固定和还原酶系等。

叶绿体是由原质体 (proplastids) 发育而成, 原质体具有双层被膜。当茎端分生组织形成叶原基时, 原质体的内膜内凸形成管状结构, 随着原质体的发育, 这些小管逐渐形成原片层体 (prolamellar body) 照光后原片层体进一步形成类囊体, 并合成叶绿素。所以茶树幼叶色素含量低, 随叶片伸展, 色素含量增加。茶树叶绿体中色素主要有两类 (表1—2): 叶绿素, 包括叶绿素a、叶绿素b, 类胡萝卜素, 包括胡萝卜素 (α -、 β -、 γ -胡萝卜素, 其中以 β -胡萝卜素在茶树内的含量最多), 叶黄素, 茺黄质 (violaxanthin), 新黄质等。在茶梢中已检出14种类胡萝卜素 (tirimanna 等, 1965)。

表 1—2 叶绿体中的主要色素

色素名称	分 子 式	分 子 量	颜 色	吸 收 高 峰
叶绿素 a	$\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_6\text{N}_4\text{Mg}$	893	蓝绿色	红光和蓝紫光
叶绿素 b	$\text{C}_{55}\text{H}_{70}\text{O}_6\text{N}_4\text{Mg}$	907	黄绿色	
胡萝卜素	$\text{C}_{40}\text{H}_{56}$	533	橙黄色	蓝紫光
叶黄素	$\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_2$	568	黄 色	

二、茶叶叶色的变化

茶叶叶色的变化, 主要决定于叶绿素和类胡萝卜素之间的比例。一般说, 正常叶子的叶绿素和类胡萝卜素的比例约为3:1, 叶黄素和胡萝卜素约为2:1, 所以正常叶片呈现绿色。茶叶色素含量和比例还随品种、生育期、叶位、叶龄和外界条件而发生变化。例如

表 1—3 不同芽叶色与叶绿素含量 (%)

(阮宇成, 1982)

叶 绿 素	深 绿 芽 叶	黄 绿 芽 叶	紫 色 芽 叶
叶 绿 素 a	0.584	0.480	0.454
叶 绿 素 b	0.333	0.266	0.324
总 量	0.917	0.746	0.778

TV₁ (中国种)、TV₁₅ (阿萨姆种) 和 TV₁₈ (柬埔寨种) 三个无性系茶树的采摘新梢叶绿素含量分别为 0.236%、0.239% 和 0.243% (Dev, choudhury, MN 等, 1980)。不同叶色, 其叶绿素的组成是不同的 (表1—3), 并对儿茶素的含量与组成也有影响 (阮宇成, 1982)。新梢上不同部位的叶绿素含量, 从芽到第 9 叶呈现有规律的增加, 除芽之外, 叶绿素a和叶绿素b之间的比值约 2 比 1 (Хоперия РМ, 1983)。在适度遮荫条件下, 皖北茶区茶树叶绿素含量高于不遮荫茶树。氮肥对茶树叶绿素形成影响颇大。在氮肥中, NH₄—N (50%) 和 NO₃—N (50%) 处理的叶绿素含量高于 NH₄—N 处理, NH₄—N 处理又高于 NO₃—N 的 (石坦幸三 1981)。在 NK (对照) 基础上施磷肥, 叶绿素含量提高, 例如施 NK 肥叶绿素含量为 0.05—0.15%; 而连年施磷肥 (NK + P₁₂₀) 的增至 0.1—0.25% (Сапуквадзе М. М., 1983)。但是, 单施 PK 肥, 而缺乏 N 素, 叶绿素含量明显降低。

不同茶树品种和叶位各种类胡萝卜素含量有显著差异 (表1—4)。总的看来, 茶芽中类胡萝卜素含量最低, 第二叶类胡萝卜素含量较高。前者的 β -胡萝卜素高于叶黄素, 后者相反。中国种新梢中类胡萝卜素含量比中国杂种无性系高。遮荫茶树类胡萝卜素含量提高 (川上美智子等, 1981), 在氮肥基础上施磷肥, 类胡萝卜素含量与施磷量呈正相关 (Магарава Б. Д., 1981)。

表 1—4 茶树不同叶位类胡萝卜素含量

(M. R. Ullah, 1979)

($\mu\text{g/g}$ 干重)

品 种、叶 位	中 国 杂 交 种			大 吉 岭 地 区 中 国 种		
	芽	第 一 叶	第 二 叶	芽	第 一 叶	第 二 叶
β -胡萝卜素	9.7	60.5	72.0	57.6	184.1	271.0
叶 黄 素	8.9	93.6	129.0	28.5	367.6	723.1
黄 质	4.0	15.3	54.8	16.1	115.2	21.8
新 黄 素	2.5	13.7	42.7	13.5	23.5	17.6
总 值	25.1	187.6	298.5	115.7	590.4	1033.5

幼嫩芽叶色素含量低, 成长叶色素含量高, 以后随叶龄增加, 含量降低。叶绿素和黄色素的含量在春夏期间最高, 秋冬季节较低。在茶树年发育期中, 叶色明显地变化是在 2 月下旬以后。这个时期从外观上可以看到叶色变黄, 然后随新芽生长逐渐恢复, 至第二轮芽即将萌发后, 开始再度减少 (青木智, 1980)。对福鼎大白茶一芽第二、三叶测定 (11 月 16 日) 表明, 春叶叶绿素a含量为 0.282%, 叶绿素b为 0.08%; 秋叶叶绿素a为 0.382%, 叶绿素b为 0.131%。翌年 3 月中旬后则分别为 0.161% 和 0.062% (陶汉之, 1984)。

三、色素的性质和叶绿素形成

叶绿素和类胡萝卜素都不溶于水, 易溶于有机溶剂, 如酒精、丙酮、石油醚等。叶绿素是叶绿酸的酯, 叶绿酸是双羧酸, 其羧基分别被甲醇和叶绿醇所酯化, 故叶绿素可发生皂化反应。皂化叶绿素溶于水。叶绿素用酸处理, 叶绿素分子中的镁原子被氢原子取代, 称为去镁叶绿素, 呈褐色。在红茶制作过程中, 鲜叶萎凋期间, 由于叶绿素酶的作用, 部分叶绿素分解成脱植基叶绿素, 在发酵和烘干中, 叶绿素的衍生物则是脱镁叶绿素和脱镁叶

绿酸 (Dev Choudhury, 1980)。

叶绿素a和叶绿素b的吸收光谱相近,二者最强的吸收区在红光部分(640—660nm)和蓝紫光部分(430—450nm)。但与叶绿素b相比较,叶绿素a在红光部分的吸收带偏向长波光方面,而在蓝紫光部分则偏向短光波方面。

叶绿体内主要有两类胡萝卜素。胡萝卜素是一类不饱和的碳氢化合物。叶黄素是胡萝卜素的衍生物,含有氧,也称胡萝卜醇。

胡萝卜素和叶黄素的吸收光谱的最大吸收区在蓝紫光部分。茶叶 β -胡萝卜素在石油醚的吸收光谱最大波长为425—470nm,高峰在450nm,叶黄素在乙醇的吸收光谱中,最大波长为420—475nm,高峰在450nm (Ullah 1980)。

叶绿素生物合成的起始物质是琥珀酰 CoA 和甘氨酸。经一系列酶作用,形成原叶绿酸酯,经光还原形成叶绿素酸酯,后者再为叶绿醇酯化形成叶绿素a,而叶绿素b则由叶绿素a氧化而成。

光是影响叶绿素形成的主要条件,没有光照,原叶绿酸酯不能形成叶绿酸酯。叶绿素合成需要一系列酶参与,低温抑制酶活性,使叶绿素不能形成。叶绿素形成的最适温度约为25—30℃。春季茶芽萌发时,遇低温天气,新芽明显淡黄,则与低温抑制叶绿素形成有关。氮和镁是叶绿素分子中的成分,铁、锰、铜、锌等可能是叶绿素形成过程中某些酶的活化剂或起其它间接作用,缺乏这些元素都会引起缺绿病,尤以氮素的影响最大。水分不足,抑制叶绿素形成,并能使已形成的叶绿素加速分解。叶绿素在体内是与蛋白质相结合的,缺水时,使叶绿体中蛋白质合成受阻,根内细胞分裂素不能及时运至芽梢,也会影响叶绿素。

第二节 茶树光合作用机理研究概况

光合作用是茶树的能量和物质来源。茶叶产量主要来自光合作用。世界主要产茶国家先后开展了茶树光合作用研究。主要研究环境因子、不同栽培措施与光合作用的关系,继而研究茶树光合产物的积累、运转与分配。近代,随着实验技术的发展,同位素示踪技术和红外线 CO₂分析仪的应用,已从群体、器官、组织水平深入到细胞,亚显微结构以至分子水平的光合作用的机理。

一、光合作用的基本过程

光合作用可分为光反应和暗反应两大步骤,光反应是在基粒片层中进行的,需要光,不受温度的影响;暗反应是在基质中进行,受温度影响,在光、暗中都可进行。近代研究,光合作用机理包括原初反应、光合电子传递和光合磷酸化作用以及碳同化。

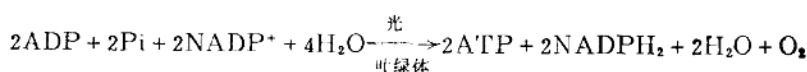
(一) 光能转变化学能 主要概述原初反应(光能的吸收、传递与转换)、光合电子传递和光合磷酸化作用。

叶绿体色素都能吸收光能,把能量以诱导共振的方式传递给少数特殊状态的叶绿素a,它具有光化学反应活性,将光能转换为电能,这种叶绿素a分子称为反应中心色素分子。其余色素分子称聚光色素,它们只起吸收、传递光能的作用。

反应中心色素分子已知有两种,即P700和P680。由反应中心色素分子及其原初电子

受体与原初电子供体组成反应中心。聚光色素吸收光能并传递到反应中心，反应中心色素分子处于激发状态，放出电子给原初电子受体，色素分子被氧化，它可从原初电子供体得电子被还原。这样不断地氧化还原（电荷分离），完成了原初反应。

近代研究，光合作用有两个光化学反应，称之为光反应Ⅰ和光反应Ⅱ，分别通过两个不同色素系统进行：色素系统Ⅰ（PSⅠ），色素系统Ⅱ（PSⅡ）。在PSⅠ和PSⅡ中都有聚光色素和反应中心色素，每一个色素系统具有特殊的色素复合体及一些物质，两者的组成成分也有不同。PSⅠ的反应中心色素是 P_{700} ，PSⅡ的反应中心色素是 P_{680} 。光反应Ⅰ的作用特点主要是 $NADP^+$ 的还原；光反应Ⅱ的作用特点主要是水的光解放氧。在两个光反应中，光能由两个色素系统吸收，集中到两个反应中心，引起电子传递，在PSⅠ和PSⅡ之间有一系列电子传递体，它们被PSⅡ还原，被PSⅠ氧化。在PSⅠ一端的最终电子受体是 $NADP^+$ ，PSⅡ一端的最初电子供体是水，它陆续放出4个电子、4个质子和1分子氧。在电子传递链中偶联着磷酸化部位，使ADP和 H_3PO_4 形成ATP。非环式光合磷酸化作用需要PSⅠ和PSⅡ共同参与，引起水的光解放氧、ATP和 $NADPH_2$ 的形成：



ATP和 $NADPH_2$ 用于“暗反应”中的 CO_2 同化，因此称为“同化力”。

（二） CO_2 同化 G. R. Roberts等（1978）用 $^{14}CO_2$ 饲喂，放射自显技术和液体闪烁技术等研究茶树光合作用的生化过程，用红外线 CO_2 分析仪测定茶树光合和光呼吸速率。将叶室内茶树叶片暴露在 $^{14}CO_2$ （340vpm，13.5 $\mu Ci/\mu mol$ （1Ci = 3.7×10^{10} Bq），中20秒（气流速度为0.1L/min），然后移去叶室，让叶片在空气中进行光合作用。结果表明， $^{14}CO_2$ 大多进入3-磷酸甘油酸（3-PGA），磷酸糖中，随时间延长， ^{14}C 进入甘氨酸、丝氨酸和蔗糖增加（表1—5）。青木智（1984）用 ^{14}C 标志，研究了茶树叶片在前照射暗固定反应的产物主要是3-磷酸甘油酸，照光60秒的，在 C_1 （羧基）上的放射强度占97%以上。说明茶树光合作用的 CO_2 同化是按卡尔文（M. Calvin）循环进行的。该循环中的 CO_2 接受体是1,5-二磷酸核酮糖（RuDP）在RuDP羧化酶（RuDPcase）催化下，RuDP和 CO_2 起反应，形成2分子3-PGA，因最初产物是三碳化合物，故称 C_3 途径。3-PGA在光

表1—5 茶树光合初期产物的 ^{14}C 放射性强度（占总 ^{14}C 的%）

（G. R. Roberts等，1978）

处 理	乙醇酸	丙氨酸	甘油酸	甘氨酸	丝氨酸	蔗糖	3-磷酸甘油酸	磷酸糖类
在 $^{14}CO_2$ 中20s	10	3	11	10	14	9	22	21
$^{14}CO_2$ 中20s + 空气中20s	16	2	3	15	11	15	9	18
$^{14}CO_2$ 中20s + 空气中40s	15	2	8	17	30	15	9	22
$^{14}CO_2$ 中20s + 空气中60s	5	1	10	13	23	24	4	16

注，RuBP, RuDP均为缩写，原文是Ribulose Biphosphate, Ribulose Diphosphate, 前者是拉丁文“bi”，后者是希腊文“di”，均含双倍之意，中文名称是核酮糖二磷酸或1,5二磷酸核酮糖。在植物生理书籍中多用缩写RuBP，在生物化学书籍中多用RuDP，本书中涉及此词处多为阐述生物化学现象，所以使用RuDP缩写。

反应中形成的同化力的作用下，经酶的催化而还原成3-磷酸甘油醛（GAP）（图1—1）。

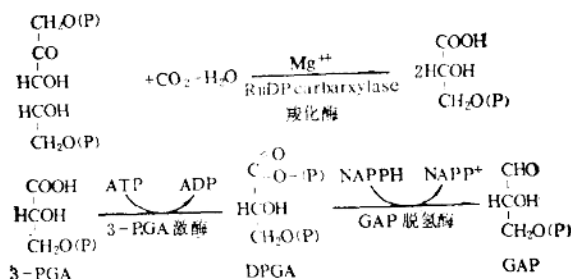


图1—1 GAP合成

3-磷酸甘油醛经一系列酶催化，转化成各种糖，最后又再生 RuDP，又开始另一次循环，周而复始进行。整个卡尔文循环如图1—2。按照这个途径进行光合作用的植物，称 C₃植物。茶树是 C₃植物。

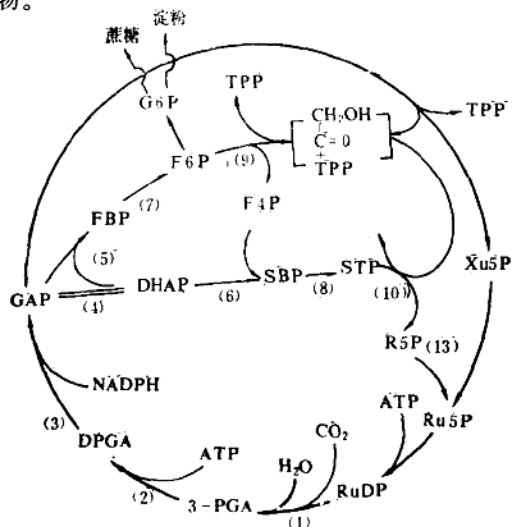


图1—2 茶树光合作用卡尔文循环图

(1)RuBP 羧化酶 (2)3-PGA 激酶 (3)NADP-磷酸甘油醛脱氢酶 (4)磷酸丙糖异构酶 (5)(6)醛缩酶 (7)FBP 磷酸酯酶 (8)SBP 磷酸酯酶 (9)(10)(11)转酮醇酶 (12)(13)磷酸戊糖异构酶 (14)Ru5P 激酶 (RuBP—1,5二磷酸核酮糖 3-PGA—3-磷酸甘油醛 DPGA—1,3-二磷酸甘油醛 GAP—3-磷酸甘油醛 DHAP—磷酸二羟丙酮 FBP—果糖-1,6-二磷酸 F6P—果糖-6-磷酸 G6P—葡萄糖-6-磷酸 F4P—4-磷酸赤藓糖 SBP—1,7-二磷酸景天庚糖 S7P—7-磷酸景天庚糖 R5P—5-磷酸核糖 Xu5P—5-磷酸木酮糖 Ru5P—5-磷酸核酮糖 TPP—焦磷酸硫胺素

过去将光合作用的过程分为光反应和暗反应两部分。实际上，在光反应中，光作为能量来源，只参与光合作用原初反应；而暗反应中，所需的“同化力”是通过光合磷酸化提供的，且有几种光调节酶是受光所活化的酶。如 RuDP 羧化酶、NADP-磷酸甘油醛脱氢酶、FDP磷酸酯酶、SDP磷酸酯酶和 Ru5P 激酶。所以整个循环在光下才能运转。

在卡尔文循环中的糖都是糖的磷酸酯，在叶绿体形成的磷酸丙糖可转移到细胞质，经一系列酶催化合成蔗糖，所以在光合作用中最先形成的游离糖是蔗糖。

二、茶树的光呼吸作用

根据表1—5中放射性乙醇酸、甘氨酸和丝氨酸的迅速形成,证明茶树光合时存在光呼吸途径。光呼吸是指绿叶在光下进行光合作用时,伴随着吸收氧和放出二氧化碳的过程。光

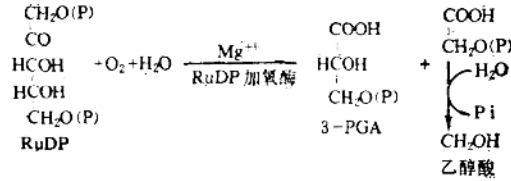


图1—3 光呼吸形成乙醇酸

呼吸底物是乙醇酸。乙醇酸的形成主要通过RuDP羧化酶加氧酶的作用。该酶有双重催化功能,在高CO₂及低O₂浓度下,起羧化酶的作用,促进光合作用;在低CO₂及高O₂浓度下,起加氧酶的作用,促进光呼吸。反应如图1—3。

在叶绿体中形成乙醇酸进入过氧化体,被氧化成乙醛酸,进而经转氨酶催化形成甘氨酸,后者转入到线粒体,2分子甘氨酸转变为1分子丝氨酸,放出CO₂。丝氨酸再回到过氧化体,经转氨酶作用而转变成羟基丙酮酸,它再还原成甘油酸,甘油酸从过氧化体转移到叶绿体,经甘油酸激酶催化转变为3-PGA进入C₃途径。由于光呼吸底物乙醇酸、氧化产物乙醛酸及其经转氨酶作用形成甘氨酸都是C₂化合物,故光呼吸途径又称为C₂循环,在生化上这两个循环密切联系(图1—4)。

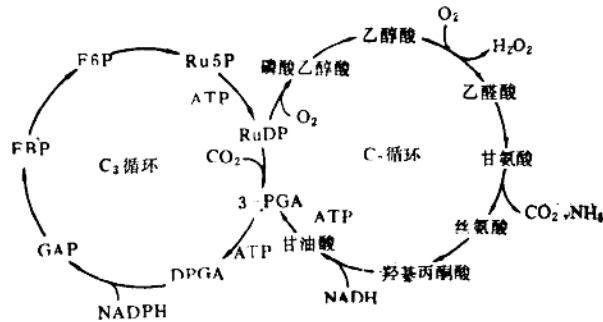


图1—4 C₃循环和C₂循环的联系

整个光呼吸途径发生在三种细胞器中,在叶绿体和过氧化体有O₂的吸收;在线粒体有CO₂的释放。通过光呼吸将光合作用已固定20—40%的碳又变成CO₂被释放。

G. R. Roberts等(1978)将茶树叶片分别置于O₂浓度2%、21%、55%条件下(CO₂浓度均为340vpm),叶温26—27℃,气体流速0.45l/min,叶室最大面积为39—40cm²,光合有效辐射为1200微爱因斯坦/m²·时,以测定净光合速率,同时测定不同CO₂浓度下的净光合速率,用无CO₂的空气测定叶片的CO₂释放量,以测定光呼吸速率,结果表明:净光合速率随O₂浓度的增加而降低,而光呼吸速率随氧浓度的增加而提高(表1—6)。CO₂补偿点也随O₂浓度的增加而升高,分别为39±7vpm、60±10vpm、129±6vpm。由于光呼吸的存在,净光合速率较低。从茶叶产量角度看是很不经济的,光呼吸消耗了大量光合已

固定的碳，也消耗了能量。但光呼吸过程中也产生氨基酸如甘氨酸、丝氨酸，并形成ATP。当水分不足，茶树气孔关闭时，光呼吸能保持叶内 CO_2 而再度被固定。人为地通过一定途径控制光呼吸，就能提高净光合速率，增加光合产物。

表 1—6 茶树叶片在不同 O_2 浓度中的净光合和光呼吸速率

(G.R.Roberts等, 1978)

(单位: $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)

O_2 浓度	2 %	21 %	55 %
测定次数	7	10	6
净光合速率	10.0 ± 0.9	8.3 ± 0.7	3.6 ± 0.5
光呼吸速率	0.3 ± 0.1	1.6 ± 0.1	2.5 ± 0.4

三、茶树光呼吸速率及影响条件

(一) 茶树光呼吸与光强的关系 茶树光呼吸作用除受高 O_2 、低 CO_2 浓度影响外，还受到光、温等条件的影响。

氧对茶树光合作用具有明显的阻碍效应，这一效应称之为 Warburg 效应。现已证明：2% O_2 浓度下，对光合作用具有促进作用，而对暗呼吸也无抑制的影响，只是对光呼吸起了限制的效应。Hesketh (1967) 比较了许多种牧草在 21% 及 2% O_2 浓度下的光合数值，结果表明，低 O_2 浓度下的促进作用只在 C_3 植物上才能看到。在 21% 及 2% O_2 浓度 (CO_2 浓度均为 330ppm) 下比较茶树叶净光合速率变化 (图 1—5) 表明，净光合速率随光强度增加而提高，大约在 40klx 处达到饱和，在低氧 (2% O_2) 浓度下净光合速率都大于在空气 (21% O_2) 中的。这显然是光呼吸受抑而净光合速率增加的结果。而光呼吸随光强度变化的曲线几乎与光合作用——光强曲线平行，只是斜率较小，说明两者是个密切伴随的过程。光合作用增强，光呼吸提高；光合受抑，光呼吸也相应降低。同时还表明，在强光下，氧对光合作用抑制效应更显著，这是因为氧促进了加氧酶的活性以及光反应为光呼吸提供了充分的能量，使光呼吸得以充分发展 (高煜珠等, 1982)。

(二) 茶树光呼吸与温度的关系 温度与光呼吸和氧阻碍光合作用的关系如图 1—6。图 1—6 表明，25—30℃ 时净光合速率最

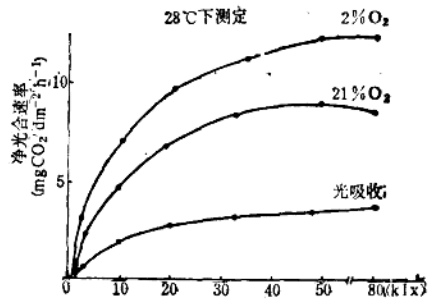


图 1—5 茶树净光合和光呼吸速率与光强度的关系 (陶汉之等, 1985)

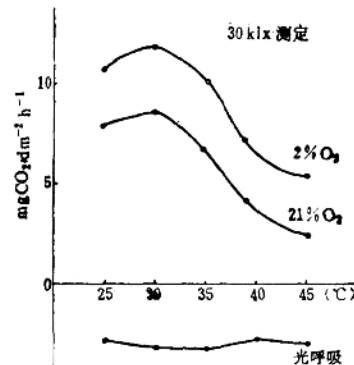


图 1—6 茶树净光合和呼吸速率与温度的关系 (陶汉之, 1985)

高, 35℃时净光合速率开始下降, 而光呼吸速率达最大值, 在40℃以上时, 光呼吸速率略有降低。说明夏季茶树光呼吸最适温为35℃左右。光呼吸在一定范围内与暗呼吸的 Q_{10} 一样, 都是随温度提高而增加的生化反应。光呼吸最适温如同暗呼吸一样, 高于光合作用最适温。

(三) 茶树光合作用的滞后期 植物的光合作用与光呼吸都需要经过一个光诱导后才能达到最大值并趋向稳定的过程 (高煜珠和王忠, 1982, 1983)。从照光开始到光合强度达最大值这段时间称为光合滞后期。滞后期的机理可用酶的光活化与碳同化的自动催化作用来解释。长期以来, 把 CO_2 固定称为不需要光的暗反应的概念是不够妥当的。高煜珠等 (1985) 认为, 滞后期时间是由两方面因素组成的。一是光诱导酶活化与中间产物增生的时间, 称为“诱导滞后期”, 另一是由气体传导所引起的滞后期。用红外线 CO_2 气体分析法测定叶片光合强度, 应以吸收 CO_2 量达最大值时为测定值; 如果用氧电极法测定叶碎片光合放氧, 可采用更换反应液方法来测定照光第10分钟时的光合放氧速率作为光合强度的衡量。样品预照光不一, 不注意光合滞后期对光合强度的影响, 测定值很难准确。

图1—7是茶树单叶在25klx, 26.5℃条件下, 2% O_2 和 21% O_2 浓度 (CO_2 浓度为 330 ppm) 时光合速率变化的自动记录图。可以看出, 茶树光合作用和光呼吸速率要经过一段时间的照光之后才能达到最大值, 茶树叶片的光合滞后期约45分钟左右。青木智 (1981) 用氧电极测定茶树叶小片光合强度, 将 2 枚圆片 (0.95cm²) 飘浮在蒸馏水中, 用2klx光照 1 小时, 然后用刀片将 2 枚圆片纵横各隔 1.4mm 分 8 等分切成小片, 放入盛有缓冲液的反应杯中搅拌, 用 80klx 光照 6 分钟后, 再从瓶盖的小孔中加入 400mmol $NaHCO_3$ 和 1mg/ml 浓度的磷酸酐酶各 0.1ml, 才开始测定光合强度。G. R. Roberts 等 (1978) 测定茶树叶片净光合速率提出, 叶片在叶室中至少照明30秒钟后, 其光合速率才稳定。经过了滞后期的叶片进行短时间(2分钟)

断光再照光, 可即刻恢复到断光前的光合水平。从图1—7还看出, 在 21% O_2 和 2% O_2 浓度下的光合速率不因氧浓度的交替变化而发生改交, 即氧对光合作用的阻碍是可逆的。因为氧和二氧化碳对光合作用是一种竞争效应, O_2 及 CO_2 相互竞争底物 RuDP 和酶, 所以氧对光合作用抑制应该是可以解除的。此外, 由图1—7还明显地反映了光呼吸与光合作用的平行变化关系。

从茶树光呼吸与环境因素的关系来看, 茶树光呼吸速率占总光合的比值约为22%, 在 28℃, 30klx 时, 为25.3%, 光强升至 80klx 时, 则比值增至 30%, 在35—45℃, 则光呼吸占总光合比值增至35—50% (陶汉之等, 1985)。强光、高温、高氧、低二氧化碳浓度都促进光呼吸。控制光呼吸底物形成的主要因素是 CO_2/O_2 的比值。补充茶园中的 CO_2 浓度, 不仅提供碳源, 也可使加氧酶受抑, 羧化酶活性及 C_3 循环的运转加强, 降低光呼吸/光合比值。所以增施有机肥料对增强光合作用、抑制光呼吸有重要意义。光呼吸还可通过化学手段加以控制。

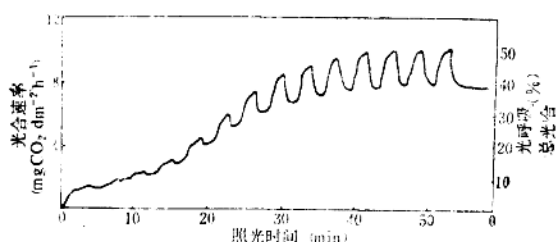


图1—7 照光时间变化与茶树光合、光呼吸
(陶汉之, 1985)

第三节 茶树光合作用的生理生态

茶树光合作用受内外因素的影响,特别是各种外界因子的相互作用对光合作用发生的综合影响。研究茶树光合的机理和特点,目的在于通过环境条件对光合作用加以调控,为茶树高产优质栽培提供有效的措施。

一、茶树光合速率及测定方法

茶树光合作用常用的指标是光合速率(光合强度),以单位时间、单位面积吸收 CO_2 量(或释放 O_2 量)或积累的干物质量表示。一般测定光合作用的方法都没有把叶片的呼吸作用考虑在内,所以测定的结果实际是光合减去呼吸作用的差数,称净光合速率(或表观光合强度)。总光合速率为净光合速率加上同时测定的呼吸速率之和。光合作用另一指标是光合生产率,指较长时间(如一昼夜或一周)的净光合速率。它又称净同化率。光合生产率比短期测得的净光合速率低。茶树净光合速率范围约 $3.6\text{--}30\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$,少数茶树高于 $30\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ 。

光合速率测定方法目前常用的有改良半叶法、氧电极法和红外线 CO_2 分析仪法等。这些方法也可测定呼吸速率。常用的光呼吸测定方法:测定无 CO_2 空气中的释放量。在光下通入无 CO_2 的气流至叶室,然后测定叶片的 CO_2 释放量。也可用 $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂,先使叶片在光下同化 $^{14}\text{CO}_2$ 一段时间,然后通入无 CO_2 的气流,并测定叶片放出的 $^{14}\text{CO}_2$ 量,用光下放出 $^{14}\text{CO}_2$ 量和暗中释放的 $^{14}\text{CO}_2$ 量的比值表示;利用Warburg效应,从氧对 CO_2 的抑制测定光呼吸,当大气中含氧量从21%降至1—3%时, C_3 植物净光合速率增高30—50%,增加的部分代表在高氧下光呼吸的消耗。

茶树光合速率测定,可用连体单叶、茶梢、整株茶树,也可用离体单细胞、叶圆片、单叶或茶梢。日本提出剪枝的时间以头天傍晚或当天早晨剪取存放暗处待测较宜。有时根据研究目的,立即取样测定。据Aoki(1980)研究。离体细胞在42和68小时能分别保持其最初光合能力的75%和50%。在4—25℃条件下,离体6小时后仍能保持50%的光合能力。在25℃下,叶圆片在24小时和48小时后分别保持其最初光合能力的80%和70%。据陶汉之研究(1983—1985),在冬季离体带枝叶片插入水中置于室内漫射光下,10天左右还能保持其最初光合能力;在秋季能保持3—5天;在夏季能保持2—3天。

二、影响茶树光合的内部因素

(一) 茶树品种和树龄 茶树品种间光合速率不一。Green(1971)在全日照下测定不同茶树的净同化率,结果发现种间差异达40%以上。龙井种光合速率高于鸠坑种(庄雪岚,1962);高桥中小叶种与引进的云南大叶种、紫阳楮叶种比较,以云南大叶种最高(湖南);浙农12号高于福鼎大白茶(刘祖生,1981);蕻北种高于朝霞种(酒井慎介,1959);无性系柯尔希达高于杂种16号(Шатилов,1980);梅占茶高于龙井43,龙井43高于黄叶早(王立,1982)。同品种壮龄茶树净光合速率一般高于幼龄和老龄茶树。

(二) 茶树叶龄和叶位 茶树单叶光合速率变化,一般规律是叶片初展时,光合速率很低,随叶片生长,光合速率提高,叶片定型时,光合速率最高,维持一段时间后,随叶

片衰老, 光合速率降低。在一定范围内叶绿素含量高, 光合速率提高, 特别是光合速率随叶龄的变化与RuDPcase活性常是一致的。

小西葛雨对一芽四叶和老叶饲喂 $^{14}\text{CO}_2$ 证明, 新叶光合能力比老叶高, 阳生叶比阴叶高, 上层叶比下层叶高。据Barun (1960) 研究, 叶片生长量达到最大值的一半时光合速率最高, 维持6个月后, 随叶老化而减弱。Aoki (1980) 研究认为, 未成熟叶片细胞光合速率约为成熟叶片的3倍。别之上弘子、酒井慎介等认为叶片光合速率的大小与计算方法和其它条件有关, 以单位叶面积计算, 成熟叶光合速率大于幼叶, 按单位重量计算, 则幼叶大于成熟叶。青木智 (1980) 将定植3年的蕺北种茶树在头年秋整枝至60cm高度, 让其自然生长, 翌年取二轮新梢叶片测定光合速率 (半叶法)、叶绿素和可溶性蛋白质含量表明, 光合速率随叶生长而增强, 至叶面积停止扩大时达最大值, 以后逐渐减弱; 叶绿素含量也随叶龄而增加, 成熟之后达最大值 ($6\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}$), 在叶未成熟时可溶性蛋白质含量少, 叶面积停止扩大期增加最快, 叶成熟后逐渐减少。叶未成熟时光合速率和叶绿素含量呈正相关 ($r=0.955$), 和可溶性蛋白质含量呈负相关 ($r=-0.966$), 叶片成熟后光合速率和可溶性蛋白质含量呈正相关 ($r=0.956$)。

在新梢中, 以中部叶片光合速率最高, 图1—8可以看出, 由越冬芽萌发的春、夏、秋梢 (I) 定型叶净光合速率变化大体呈三个峰值, 以春梢的峰值最大。

而萌发的夏秋梢 (II) 或秋梢 (III), 在夏秋季节叶片净光合速率的变化趋势与 (I) 的该梢段相似。从平均值看, $3 > 2 > 1$ 。说明采摘或修剪增进茶树新梢叶片的光合能力 (唐明德, 1987)。

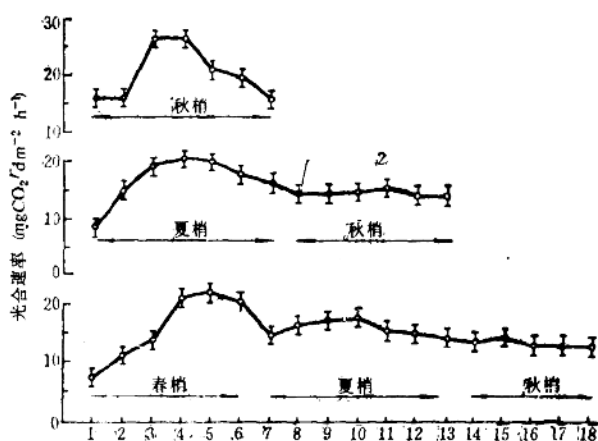


图1—8 茶树自然生长与采摘对叶片光合速率的影响
(唐明德, 1987)

三、影响茶树光合的外界条件

(一) 光照条件 光是光合作用的能量来源, 在一定光强度范围内, 光合强度随光强度增加而提高, 至某一光强度时, 光合强度就不再增加, 光合强度不再增加时的光照强度, 称为光饱和点。不同季节, 茶树光饱和点是有差异的 (图1—9)。夏、秋、冬、春季, 茶树叶片光饱和点分别为300—400, 300、150、300 Wm^{-2} , 光强高于700 Wm^{-2} 时, 茶树叶片净光合速率都有下降趋势。光饱和点也不是固定的, 在一定范围内, 增强 CO_2 浓度和提高温度, 则光饱和点亦会提高。

茶树叶单细胞和小圆片光饱和点不同。在 NaHCO_3 饱和状态下, 单细胞光饱和点在40klx, 而叶子圆片在30klx, 其光合适温约为30—35℃ (Aoki S. 1980)。青木智 (1981)