

几种热带作物生态生理论文集

福建省亚热带植物研究所图书资料情报室

一九八一年十月

目 录

第一章 菠 萝.....	(1)
一、菠萝生长的外界环境	(1)
二、植物解剖学和形态学	(4)
三、碳素同化作用	(7)
四、关于水份方面	(12)
五、关于生态方面	(15)
六、开花生理	(22)
七、外界环境条件对生长周期、果实产量 及品质的影响	(25)
八、虫害与病害	(27)
第二章 可 可.....	(30)
一、引言	(30)
二、原产地及分布	(30)
三、气候	(31)
四、土壤	(36)
五、产量的生理学指标	(39)
六、环境因素对生长和开花的影响	(44)
第三章 咖 啡.....	(53)
一、引言	(53)
二、影响咖啡分布的气候因子	(53)
三、光合作用与生产率	(55)
四、营养生长	(61)
五、生殖生长	(70)
六、结论	(73)

第四章 橡 胶.....	(75)
一、引言	(75)
二、土壤条件与根的生长	(76)
三、气候条件	(78)
四、枝条的生长	(80)
五、开花	(83)
六、排胶	(83)
七、产量	(86)
第五章 油 棕.....	(87)
一、引言	(87)
二、地理因素	(91)
三、天气和气候	(92)
四、土壤	(102)
五、生物因子	(108)
六、摘要	(111)
第六章 椰 子.....	(112)
一、引言	(112)
二、气候条件	(112)
三、土壤	(119)
四、生长生理学	(120)
五、矿质营养	(125)
六、生态生理病害	(129)
七、闪电	(131)
第七章 腰 果.....	(132)
一、引言	(132)
二、植物学特征	(133)
三、生长和生态因子的关系	(134)
四、生殖生长	(137)
五、作物品种的改良	(140)

菠 蘿

D.P.Bartholomew 和 S.B.Kadzimin

一、 菠萝生长的外界环境

作物品种与气候之间的关系是相当重要的，许多一年生作物的育种更侧重考虑适应于当地特殊的温度和日照条件。例如，在美国大陆温带的纬度内，有数百个玉米和大豆品种的选育记录，是根据一个特定的光周期之内，植株达到成熟所需的热量。甚至在亚热带地区及热带地区，已发现相当数量的某些作物品种，能适应于特殊的气候区。譬如，在夏威夷，已分别筛选出适应于不需要灌溉的高海拔、高雨量地区和需要灌溉的低海拔地区栽培的甘蔗品种。

菠萝 [*Ananas comosus* (L.) Merr] 的育种问题更难处理，因为不难发现单一品种分布在地球上广泛的地区。菠萝栽培品种无刺卡因就是这个作物的范例。纵使，已公认菠萝有3—5个类群(Collins, 1960; Py与Tisseau, 1965; Samuels, 1969)，同时，每个类群又有许多亚群。依据栽培面积和纬度范围两方面，可以认为无刺卡因是栽培最广的品种。大田栽培的最北位置在北纬 $30^{\circ}45'$ 的印度阿萨姆邦 (Hayes, 1960)。而Strauss (1960) 所列举的最南位置在南纬 $33^{\circ}45'$ 的南非伊丽莎白港。其各栽培区的纬度范围及气候要素列于表1。尽管太阳辐射对于菠萝生长发育的重要性，早年就认识到了 (Nightingale, 1942)，但是有关太阳辐射的报导却甚罕见。虽然，Anonymous (1962—1964) 已测定了菠萝实际的蒸发量，但资料仍然是不足的。

绝大多数的菠萝是栽培在沿海或靠近沿岸和岛屿上，这些地区的气候近似于海洋性，其极端温度和湿度的变化，不及相似纬度的大陆性气候那么剧烈。然而，在菠萝商品性栽培的不同地区，其年平均温度差异甚大。最低年平均温度为南非的伊丽莎白港 (17.2°C)，而最高年平均温度在南越西贡 (26.9°C) (Tkatchenko, 1947)。对于热带多年生植物如菠萝，年平均极端温度是相当重要的。它难于忍受较长时间近 0°C 的低温。此外，高温伴随着强烈曝晒会导致果实和叶片的温度高达 50°C (Nighting-

gala, 1942; Aubert与Bartholomew, 1973), 使得果、叶均有发生日灼的危险。在南非、南澳大利亚和中国台湾等地都有对菠萝生长极端不利的温度并出现果实日灼和冻伤 (Collins, 1960; Strauss, 1960; Su, 1969), 有人报道过菠萝最适的昼、夜温度分别为30°C和20°C左右 (Neild与Boshell, 1976)。

不同地区年平均降雨量的范围, 从夏威夷莫洛凯岛的565毫米 (Noffsinger, 1961b), 到西印度群岛的瓜德罗普岛纳夫夏托地区的3550毫米 (Py等, 1968)。最适雨量为1000—1500毫米 (Collins, 1960; Teiwes与Grüneberg, 1963; Py与Tisseau, 1965)。而降雨量少的地区 (如夏威夷的莫洛凯岛), 需要年雨量分布较为均匀, 而且要求有良好的保水措施 (诸如采用塑料和枯枝落叶作为复盖层), 才能种得成功 (Ekern, 1967; Py, 1968; Su, 1969)。至于降雨量大的地区, 排水良好却是重要的, 因为菠萝根系对积水极为敏感 (Collins, 1960; Teiwes与Grüneberg, 1963)。然而, 在夏威夷及其他地方, 与土壤积水有关的植株衰亡常常是由于根部寄生真菌的缘故 (Py与Tisseau, 1965)。

长期以来人们认为, 太阳辐射对菠萝的生长是一个重要因素 (Nightingala, 1942), 但是, 因为缺乏适宜且廉价的仪器, 使得太阳辐射大规模的测定工作难于开展。在夏威夷的Wahiawa, 太阳辐射强度6年月平均值为338—583 Ly/日, 而年平均值为460 Ly/日 (根据Ekern, 1965b计算)。在Wahiawa, 11年期间, 月平均总日照时数为127—200小时, 而年总日照时数则为1931小时 (根据1960年Collins的资料计算)。最近, Aubert等 (1973) 报道, 在喀麦隆三个地点, 采用Campbell—Stocks测定仪, 观测得出每年日照时数为852—1577.5小时。然而, 这些有限的资料, 通常是难于提出太阳辐射对菠萝生长和产量的影响与温度效应无关的判断。可供参考的资料将在后面有关节中加以讨论。

菠萝对土壤的适应性较强。栽培菠萝的土壤, 在马来西亚为泥炭土, 澳大利亚、非洲、中国台湾为石英砂土, 而在夏威夷、热带美洲、东南亚以及非洲和印度的部分地区, 则是由高岭土和铁、铝氧化物组成的高度风化的粘土 (Collins, 1960; Py与Tisseau, 1965; Teiwes与Grüneberg, 1963)。菠萝种植区的土壤酸度范围, 从马来西亚泥炭土pH 3.3, 到其他地区接近pH 6.0, 据报道以4.5—5.5为最适 (Collins, 1960; Py与Tisseau, 1965; Teiwes与Grüneberg, 1963)。大体上, 在pH值4.5—5.5, 而排水良好的任何土壤均适宜于菠萝的栽培。与涉及到作物栽培管理的水平相比, 土壤类型还不是一个很重要的因素。

表 1

世界若干菠萝产区的气候特征

地 区	纬 度	海拔 (米)	温 度 (°C)			雨 量 (毫米)	蒸发量☆ (毫米)	备 注
			平均	最高	最低			
喀 麦 隆, Nyombe	4.5°N	70				3000		Gaillard, 1970
马来西亚, 柔佛	1°39'N	5	26.9	35	18.9	2583	1742(p) 1742(a)	
新 加 坡	1°22'N	10	26.6			2881	1723(p) 1723(a)	Tkatchenko, 1947
哥斯达黎加, 布宜诺斯艾利斯	9°10'N		23	32	19.9	3078		Romero等, 1973
波多黎各, 里奥彼德拉斯	18°23'N	23	24.8			1866	1466(p) 1466(a)	Pico, 1974
波多黎各, 阿雷西博	18°23'N	15	25.3			2190	1473(p) 1431(a)	Pico, 1974
澳大利亚, 罗克汉普顿	23°26'S	11.3	22.7	27.2	16.7	1002	1236(p) 1002(a)	
澳大利到亚, 布里斯班	27°28'S	42	20.5	25.5	9.5	1143	1054(p) 1044(a)	Tkatchenko, 1947
夏威夷瓦胡岛, Wahiawa	21°20'N	200	22.6	30.1	14.3	1062	1850(a)	
中国台湾 Touliu试验站	23°44'N	48				1984		Su, 1969
中国台湾 Karenko	23°58'N	19	22.2	27.1	17.3	1907	1242(p) 1196(a)	Tkatchenko, 1947
肯尼亚, Thika	1°01'S	1463	20.5	> 35	5.5	803	887(p) 787(a)	Lebedev, 1970
南非, 东伦敦	33°02'S	125	18.6	22.8	14.4	824	858(p) 824(a)	Strauss, 1960
南 非, 伊丽莎白港	35°58'S	55	17.2	21.2	13.3	577	839(p) 579(a)	Tkatchenko, 1947
斯威士兰, Malkerns	26°30'S		16.8	28	4	955		Dodson, 1968

☆潜在 (P) 或实际 (a) 蒸发量数值及某些雨量数值系引自 Thornthwaite, C.W (发表于新泽西森特敦气候学)

二、植物解剖学和形态学

(一) 概 述

菠萝为多年生的单子叶草本植物,其果实是由顶生花序形成的聚花果,茎短而粗(花芽分化期在夏威夷大约为定植后的14个月),其长度可达35厘米,节间1—10毫米,直径为6—7厘米。叶片是按5/13或3.5的叶序呈螺旋式排列(Collins, 1960; Ekern, 1968; Kerns等, 1936)。每第13叶直接位于第1叶之上,形成13片叶绕茎5周的排列式。植株生长期间叶片不会脱落,同时,在定植后,叶片的叶绿素和膨压可以保持数月之久。12—14月龄的植株具有60—80片充分发育、紧密排列的叶片,其最长叶片约为100厘米。一般叶片为半硬质、近轴呈凹形,叶片同植株轴的夹角,从植株基部的近90°(与地表平行)到顶部的0°(Aubert与Bartholomew, 1973)。叶片排列形式被说成是一种柔软的叠覆状,其效应足以降低菠萝植株群体对光的反射能力(Ekern, 1965a)。

从作物管理的观点来看,菠萝植株最重要的叶轮是D叶。这组(群)叶片是最年幼、生理上成熟的叶轮,通常是植株上离地平面最高的叶片,也是最长的叶片,这些叶片至少得在定植后8—12个月才出现。Sideris等(1938)、Krauss(1949)、Py(1959)相当详尽地描述了这种代表性叶片。Nightingale(1942)首先应用D叶供作判断菠萝植株营养水平的指示叶。其他研究人员(Sanford, (1964); Gaillard, (1970); Su, (1969)也相继采用这些叶片供营养诊断,此外, D叶还可作为评价外界环境条件对植株水份状况及植株发育的影响(Gaillard, 1970; Su, 1969; py等, 1968; Aubert等, 1973)据研究, D叶重量与植株全重有明显的相关性。

(二) 叶片解剖学

1、表皮毛状体 菠萝叶片解剖学的若干方面,在栽培植物中是独特的。近轴的(上表面)和远轴的(下表面)叶表面是由大的盾状表皮毛状体所复盖(Krauss, 1949)(图1从略)。表皮毛状体顶端交错重叠在气孔上面形成一个稠密的盖复。当叶片充分展开时,伞状表皮毛状体顶部的细胞则失去活性,但基部的柄细胞却保持它们的胞质胞器(Krauss, 1949)。推测表皮毛状体的可能的生理机能,包括对水份和营养

液的吸收等。毫无疑问,菠萝叶片会吸收养份,然而,尚缺乏研究以证明菠萝可以通过表皮毛状体吸收养份。大多数的水溶液喷布,主要是接触叶片末端3/4的上表皮,同时,由于气孔位于叶片下表皮,即为气孔下生的叶片,故唯一的吸收途径是角质层和表皮毛状体。近基部叶片的两个叶表面的表皮毛状体(此处叶片覆盖茎部),几乎经常能同那些沿着槽形叶片汇集向下流至叶片基部的水份和营养液接触。这样,位于叶基的表皮毛状体,有充分的机会吸收养份和水份。

叶下表皮盖覆的表皮毛状体可以阻止水蒸汽通过气孔的散失。Benzing与Renfrow(1971)研究发现,抗旱力最强的Tillandsia种,叶片厚,且覆盖着稠密的表皮毛状体。我们还不可能观测表皮毛状体在阻止叶片水蒸汽扩散中的作用(Bartholomew, 1975)。全叶中占如此小部分的表皮毛状体所具有的阻力,其作用被气孔的高度阻力所掩盖是可能的。表皮毛状体的功能是增强了叶片的反射能力,因而可减少强烈太阳辐射条件下的热量负荷(Krauss, 1949)。基于上述外界环境,叶片温度可能比空气温度高3—20°C(Aubert与Bartholomew, 1973; Noffsinger, 1961a)。对单一叶片来说,表皮毛状体会增强反射能力,但是Ekern(1965a)报道,由于叶片排列模式的关系,全植株反射能力是不高的。

2、表皮层和下皮层 叶片表皮细胞有波状侧壁,使得这些细胞具有刚性。它保护了细胞,不致于因为干旱,表皮下的水份贮存组织因缺水而皱缩(Nightingala, 1942; Sanford, 1962)。象其他旱生植物一样,紧接着表皮层之下为下皮层,它与具有厚内壁的表皮层一道,提供保护以抵御水份的损失(Krauss, 1949)。Johnson(1935)描述了表皮层之下一层细胞,它含有红色的花青甙色素,同时许多菠萝品种中,对同上述相似的细胞作了观察。人们假定,这层细胞好像一片筛子滤去过多的光照。

3、气孔 凤梨科的一个共同特征,是叶片仅仅在下表皮才有气孔(Krauss, 1949)。叶片下表皮具有纵向的凹槽,成为互相平行的沟与脊。而气孔则仅仅位于沟里。气孔在这些沟里呈不规则排列(图2从略),但是均平行于叶片的长轴。上述的表皮毛状体覆盖物完全覆盖着这些沟。叶片之间每单位面积气孔数目的变化,大都受整个植株生长状况的影响。Krauss(1949)研究指出,经过若干年对充分发育叶片的中央部位的统计,平均每平方毫米具有70—85个气孔。气孔器官小,其平均大小为:垂直径26.5微米,平行于孔的长轴24.6微米,其孔长约为7—8微米(Bartholomew, 1975)。Solereeder与Meyer(1929)所报道的结果与上述相似。与玉米比,Zelitch(1971)报道其气孔孔径约为20微米。菠萝气孔的深度以及由此形成的扩散路径是相

当长的，从20微米至40微米(Aubert与Parcevaux, 1969)。

4、水份贮存组织 水份贮存组织为无色、半透明。位于叶上表面，且与其下部具叶绿素的叶肉组织呈明显对照(Krauss, 1949; 图3从略)。有关水份贮存组织的总数因叶片年龄、荫蔽状况、定植密度、温度、大气蒸发状况而异(Nightingala, 1936; Krauss, 1949)，同时也因叶片着生位置有所变化。水份贮存组织的厚度约为叶片横切面的 $1/4$ 至 $2/3$ ，因此可以预见，通常叶尖没有水份贮存组织。对栽培在控制外界环境条件的无刺卡因品种植株的观察数据表明，叶尖和基部之间中段的水份贮存组织显示出不受温度高低所影响。然而，在一个 30°C 的光周期中，观察到当夜温从 30°C 下降至 26°C 或 22°C 时，叶片的厚度及膨压随着增加(D. Bartholomew, 未发表)。栽培在夏威夷瓦胡岛低海拔较温暖的地区，比栽培在较高海拔地区的菠萝，其叶片的膨压较低(W.G. Sanford与J.C. Fo, 私人通讯, 1975)。1962年，Black研究指出，从水分贮存组织厚度的变化，以及种植在澳大利亚的菠萝植株，在整个作物生长周期中干物质的比率，大体上说明了叶片含水量的变幅很大。

水份贮存组织的一个重要机能是，提供了植株水份的补充贮存库。该组织也可保护下面的同化组织，以抵御过多的光照，同时当细胞膨胀时，可使叶片变硬。当该组织水分损失时，叶片的硬度则有所减少，同时叶片边缘向内卷曲。

(三) 根 系

栽培在夏威夷的菠萝通常具有两种根系，即地下根和“腋生”根(Krauss, 1948)。地下根系是从茎上发出的不定根，此根系的水平分布可达1—2米，垂直分布深达85厘米(Krauss, 1948)。根据水平根系吸收土壤施用的 ^{32}P 的估算表明，当正常地进行土壤耕作和防治线虫时，根系可以吸收离它远至3米处的养分(H.Y. Young, 私人通讯, 1975)。地面以上，从叶腋里发育的不定根形成为腋生根系，可能是对露水、雨水或喷灌水在叶片的基部水份积累的反应。当老叶衰亡并腐烂后，靠近地面的腋生根则伸入土壤中。而较高位原始的腋生根在叶腋之间延长，并且围绕着茎部伸长至若干厘米。1969年，Su研究报道，当 ^{32}P 放置在成长叶片的叶腋中和施入土壤中，菠萝植株能更明显地吸收叶腋中的 ^{32}P 。夏威夷的研究工作表明，叶片和腋生根系，均为吸收根外喷布营养溶液的重要途径(H.Y. Young, 私人通讯, 1975)。

第一次果实(母株的)采收之后，根系是否仍有活力的问题，现尚未得到解答。Su(1969)指出，对于宿根株(第二次收果，从原来植株发出的新株)来说，施放在

叶腋里的肥料比土壤施肥更为有益，因为“母株上的根系已经衰老”。在夏威夷，植株较高处所抽生的吸芽一般需生长出自己的根系。此外，母株采收之后土壤熏蒸是有益的，从而支持了以下争论中的论点：至少在夏威夷，宿根株的发育依赖于母株根系的活力。实践表明，高产的母株可能出现低产的宿根株，而低产的母株极难产生高产的宿根株。

三、 碳素同化作用

菠萝是极少数商品性栽培作物中具有景天酸代谢(CAM)的一种植物。关于景天酸代谢的问题在许多综述中已作过充分的阐述(Ranson与Thomas, 1960; Ting等, 1972; Queiroz, 1974), 但是, 对于菠萝特有代谢方面则尚未充分加以讨论。具有景天酸代谢的植物其叶片中的有机酸(主要是苹果酸)有明显的昼夜变化特性。在黑暗中, 出现了有机酸的积累, 同时与 CO_2 的异养型同化作用有关。1948年, Sideris等首先证明了菠萝具有景天酸代谢(图4)。继而, 1957年Seshagiri与Suryanarayanamurthy又证实了这个结果。前已述及夜间黑暗中, 菠萝叶片有机酸积累, 而白天有机酸含量下降, 并伴随着糖的增加。Sideris等(1948)提出, 糖是有机酸积累的预兆, 他们还阐明了低光照会使有机酸含量降低。

二十世纪初, Shreve (1916)观测到沙漠植物的一个特征——气体交换的反常型式(白天蒸腾作用暂停)。1930年, Krauss对菠萝的研究, 也提出与上述相似的结果。1963年, Nishida首次观测了直接涉及到植物气孔气体交换的反常节律, 发现了所研究的植物是属于景天酸代谢类型。此后, 许多报道进一步证明, 大多数肉质植物和旱生植物表现出气孔开张的一种反常型式(Ehrler, 1969; Neales等, 1968; Szarek等, 1973; Coutinho, 1969)。对菠萝叶片水蒸汽传导扩散阻力的测定(Aubert, 1970, 1971; Neales等, 1968; Bartholomew, 1975; Bartholomew与Kadzimin, 1976), 也证明了菠萝植株的这种反常的气孔节律。然而, 清晨菠萝叶片气体扩散阻力小, 继而不断地增加到最大值, 而可滴定酸却降至近于最小值(图5)(Aubert, 1971; Neales等1968)。1971年, Aubert及1976年, Bartholomew与Kadzimin研究表明白天叶片气体扩散阻力的最大值受上一夜苹果酸积累数量及主要气候因素所影响。反常的气孔节律对于菠萝来说, 具有对环境条件明显适应性, 因而它可生长在年降雨量很少的地区。

主要的温度周期明显地影响所观察的景天酸代谢植物气孔开张的型式。Ting等

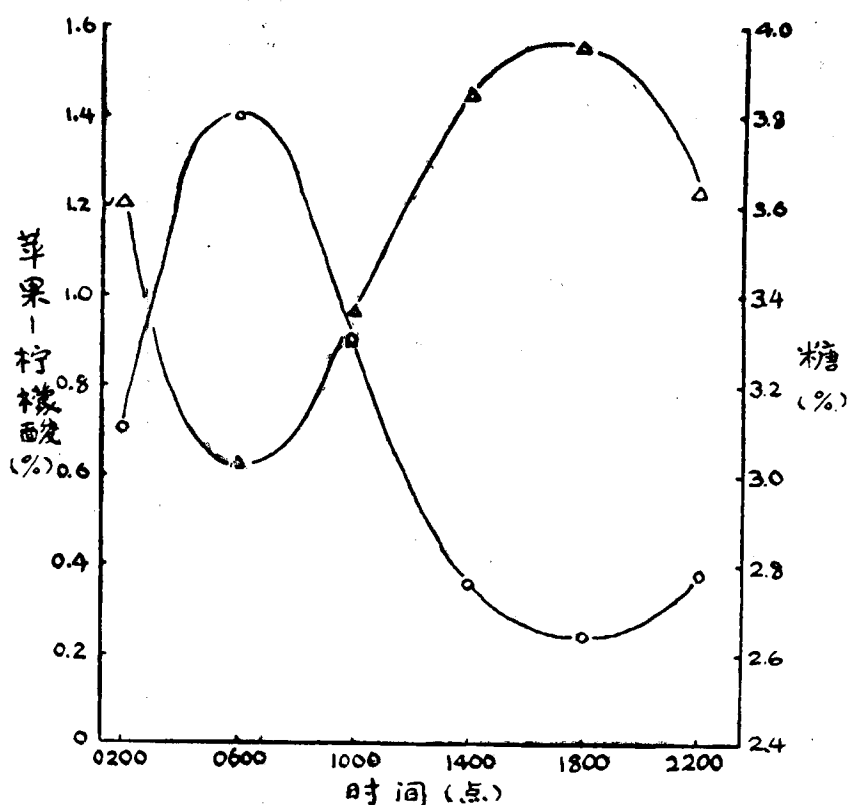


图4 菠萝D叶中苹果-柠檬酸(O)和糖(Δ)含量的日变化(Sideris等,1948)

(1967)报道,控制 *Kalanchoe blossfeldiana* 植物在不同温周期条件下,当白天温度从15°C增至30°C时,晚上温度稳定保持15°C,气孔开张型式从白天正常开张到夜晚仍明显开张。Yoder(1969)及Yoder与Bartholomew(1969)研究发现,菠萝的蒸腾速率显著地受温周期的影响。日温为25—30°C和低于或等于夜温的条件下出现最高的蒸腾速率。当夜温下降到低于昼温的5°C、10°C或15°C,晚上的蒸腾速率保持稳定,而白天则逐渐降低。蒸发量因夜温下降而减少,植株蒸腾作用却几乎保持恒定,因此可以认为,当昼夜温差增大时,夜晚气孔的阻力减少。

1965年, Joshi等人最早对菠萝的CO₂ 同化作用进行了研究,证明其日吸收节律同Sideris等(1948)所观测到的有机酸日变化相类似。虽然,未测定其叶片中可滴定酸,但异养型的CO₂ 同化作用与黑暗中苹果酸盐积累之间存在的相关性却有很好的证明(Ransom与Thomas, 1960; Bruinsma, 1958; Ting与Dugger, 1968)。他们所报道的速率很低,约为6—7毫克CO₂ /分米² /24小时;最近报道的结

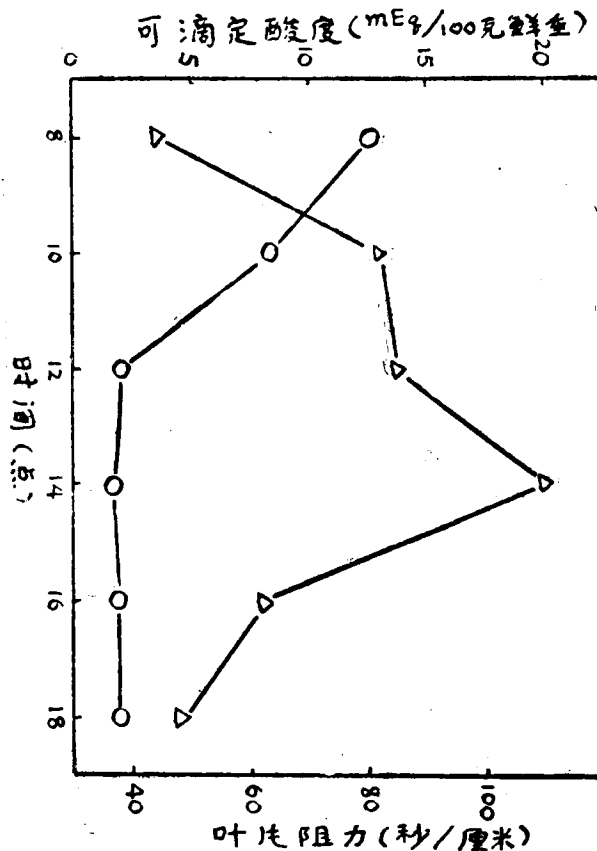


图5 菠萝D叶中可滴定酸(O)和叶片扩散阻力的日变化

果略高些,但量值同上述相近(Neales等,1968; Connolly与Bartholomew, 1971; Connolly,1972)。景天酸代谢植物的 CO_2 同化作用的生物化学与这个讨论有关,因为菠萝 CO_2 同化作用之生理节奏规律的独特性有重要的生态学内容。1973年,Black评述了此类植物光合碳素固定的问题。依据光合作用或暗羧化作用最初产物,植物同化 CO_2 可有: C_3 (卡尔文循环), C_4 (二羧酸循环)或景天酸代谢途径。 C_3 植物主要的羧化酶是1,5—二磷酸核酮糖(RuDP)羧化酶,同时可检测出的最初 CO_2 同化作用产物是3—磷酸甘油酸(一种三碳化合物)。而 C_4 植物主要的羧化酶是烯醇式磷酸丙酮酸(PEP)羧化酶,同时可检测出的最初产物,依据不同催化酶的作用有苹果酸或天冬氨酸。已经提出, C_4 植物的苹果酸盐(或天冬氨酸盐)是从固定于叶肉细胞的部位转移到维管束鞘细胞,在此发生4—碳酸的脱羧作用。然后,脱羧放出的 CO_2 通过 C_3 途径被再同化,最终生成淀粉。景天酸代谢植物在黑暗中固定 CO_2 是通过PEP羧化酶的催化作用,像 C_4 植物一样,可检测出的最初产物是苹果酸盐。

最新形成的苹果酸盐转移到闭合库中(Closed pool) (Ting, 1971; Kluge, 1969) 菠萝植株叶组织中, 苹果酸盐的积累可高达1%的水平(鲜重) [H.Y. Young, 私人通讯]。在光照条件下, 或许是经光的活化作用, 苹果酸盐又从贮库中转移出来(Kluge, 1971a; Queiroz, 1974) 转化成草酰乙酸, 同时通过PEP羧激酶进行脱羧作用(Dittrich等, 1973) 脱羧放出的 CO_2 通过 C_3 循环被再同化(Dittrich等, 1973)。经脱羧作用最终的三碳残留物尚未充分阐明, 但已指出, 它可能通过三羧酸循环而被氧化, 或直接转变为淀粉(Dittrich等, 1973)。

C_3 、 C_4 和CAM植物的其他两个代谢特征, 即 CO_2 补偿点(在密封室内, 没有提供另外 CO_2 , 照光的植物叶片和周围大气之间达到平衡的 CO_2 浓度) 及植株组织中同位素碳的构成有所不同。这些证明了外界环境条件影响碳素同化作用, 以及最终对植株的发育也有影响。

在最适温度下, C_4 植物的 CO_2 补偿点达到或接近于零, 而 C_3 植物接近50ppm。 C_3 植物 CO_2 同化作用的最适温度约为 25°C 或 25°C 以下, 而且其 CO_2 补偿点随着从最适温度之上的增加而上升。

有关CAM植物 CO_2 补偿点的资料甚少。Jones与Mansfield(1972)及Connelly(1972)研究发现, 在光照下, CAM植物的 CO_2 补偿点有明显的变化, 但在黑暗下却接近于恒定。在黑暗中, 所检测到的 CO_2 补偿点不会超过一定的限度。然而, 在密封室内, 我们采用菠萝的 CO_2 补偿点来表示叶片及其外界环境间平衡的 CO_2 浓度, 同时标明测定的条件是在黑暗或光照之中。Jones与Mansfield(1972)及Connelly(1972)研究还表明, 当植株处于黑暗之中(菠萝于 20°C 或低于 20°C), CO_2 同化作用较强时, *Bryophyllum fedtschenkoi*和菠萝的 CO_2 补偿点分别达到或近于0ppm。昼/夜温度从 $35^\circ\text{C}/20^\circ\text{C}$ 增至 $35^\circ\text{C}/30^\circ\text{C}$ 时, 处于黑暗中的菠萝植物, 其 CO_2 补偿点的最大值相当高。因为夜温高, 会抑制PEP羧化酶的活性, 增加呼吸作用(或两者兼有), 从而明显地影响 CO_2 补偿点。在黑暗中, 并稳定在 30°C 的条件下, 未检测到净 CO_2 的吸收, 且菠萝的 CO_2 补偿点大致为50ppm(Connelly, 1972)。

在光照下, CO_2 补偿点将受到光照强度(Jones与Mansfield, 1972)及温度(Connelly, 1972)的影响。菠萝在黑暗中, 一定数量的 CO_2 被同化, 那么在光照下, 则可测定到 CO_2 补偿点的最高值。当夜温 20°C , 而昼温从 35°C 降为 25°C 时, 白天的 CO_2 补偿点最高值, 可从500ppm(CO_2)左右降至60ppm(CO_2)(Connelly, 1972)。当夜温 30°C 昼温 35°C 时的 CO_2 补偿点为200ppm。夜温高, 致使在黑暗中被同

化的 CO_2 量极少,而且其 CO_2 补偿点的最高值为40ppm(CO_2)。同时还发现在光照下(光照后约1小时接通检测), CO_2 补偿点接近0ppm,由此认定,这是通过 C_4 途径同化 CO_2 。然而,随着时间的延长(光照后约4小时接通检测), CO_2 补偿点达最高值。一种可能的解释是,由于光照活化,苹果酸盐从贮藏库输送到细胞质中,并在此处发生脱羧作用,因而抑制了PEP羧化酶(Kluge,1971;Querioz,1968,1974)。

苹果酸盐贮藏库耗尽之后的一些时间,气孔阻力下降(图5, Aubert,1971)。然后通过 C_3 途径开始自养型 CO_2 同化作用。通过 C_3 途径进行自养型 CO_2 同化作用是在光照停止时,释放排出 CO_2 (Connelly,1972;Crews等,1975)。1973年,wynn等人也报道过其他CAM植物与上述相似的结果。当菠萝叶片暴露在低氧压之下, CO_2 的释放则消失(Crews等,1975)。此种 CO_2 释放对 O_2 的敏感性表明了光呼吸作用(zelitch,1971)。通过一种测定技术已证明这种过程主要是发生在 C_3 植物中,白天,菠萝 CO_2 补偿点的高值及光照终期 CO_2 的释放,表明了菠萝在光照下是通过 C_3 途径进行碳素同化的。Kluge(1971a)的研究表明,在光照下,Bryophyllum植物的苹果酸盐贮藏库一旦被耗尽时,这些苹果酸盐的碳大量标记在 $^{14}\text{CO}_2$ 中,因而可以认为,当积累的苹果酸盐被脱羧时,则开始 C_4 光合作用。1973年,Osmond等人应用Kalanchoe daigremontiana植物,进行 $^{14}\text{CO}_2$ 脉冲—示踪试验,指出在光照下,产生二磷酸核酮糖的直接羧化作用,因此,提供了在光照条件下, C_3 途径作用的其他证据。许多研究工作者的研究结果表明了,一些具有CAM的植物(包括菠萝),随着外界环境条件变化,而通过 C_3 或 C_4 光合作用途径进行 CO_2 同化。

1972年Connelly及1973年Neales研究指出,菠萝在光照下或在黑暗中,温周期对 CO_2 同化作用的短期效应是值得注意的。当夜温 20°C 或低于 20°C 时, CO_2 的暗圈定达最高值,而光照下, CO_2 吸收明显下降或完全消失。稳定在 25°C 或 30°C 时,在光照下, CO_2 的吸收及吸收总量明显增加。现有可供参考的资料表明,当夜温升至 20°C 以上,同时昼夜温差缩小,菠萝在光照下,碳素同化的比率增大了(大致按 C_3 途径)。Crews等(1976)最近对Aloevera植物的研究也获得类似的结果,其植株也是通过PEP羧激酶进行脱羧积累有机酸。Aloevera的数据表明,当夜温高,景天酸代谢活性低时,PEP羧化酶,尤其是PEP羧激酶的活性也是低的;当景天酸代谢高度活性占优势时,羧化酶和脱羧酶的活性也随着增加。

同位碳素分辨率已应用作为区别具有 C_3 或 C_4 光合作用途径植物的一个鉴定标准。 C_3 植物比 C_4 植物对 ^{13}C 具有一个较高的分辨率,因此,在大气中, C_3 植物的同位碳

素构成是颇为不同,而 C_4 植物却更为相近(Smith与Epstein,1971)新近资料表明,CAM型植物在同类植物中,可能有一种变异的同位碳素构成(Allaway等,1974;Bender等,1973;Lerman等,1974)而且,同位碳素构成还会随着外界环境条件而变化(Bender等,1973;Crews等,1976;Osmond等,1972)。温度、光照强度、日照长度以及水分应力等均会引起同位碳素构成发生改变。对菠萝碳素同化研究所得的结果(Connelly,1972;Neales,1973;Neales等,1968;D.P.Bartholomew,未发表),以及引用上述CAM植物(除菠萝外)的同位碳素构成,支持了以下假说,即夜温较低,水分缺乏时,黑暗条件下 CO_2 同化占优势,致使CAM型植物基本上按 C_4 光合作用的形式进行;而夜温较高的条件下,促进了自养型 CO_2 同化作用,且使得这些CAM植物的机能更接近于 C_3 植物。新近(Kluge,1976;Osmond,1976)发表了CAM植物研究的其它评述,同时提出了许多调节CAM的模式。迄今,似乎尚无一种模式可以解释所有的研究资料。

四、 关于水份方面

长期以来,已明确菠萝可以在半旱条件下栽培,早曾记载(Sideris与Krauss,1928),在干旱情况下,其抗性接近仙人掌。菠萝是极少数栽培作物中的一种按生理学上分类应属于真正的旱生植物。该作物能生长在许多缺乏灌溉条件的地区,其年雨量约为1000毫米或更少(表1),而热带、亚热带地区的潜在蒸发量常远超过上述降雨量。在夏威夷Wahiawa地区,采用蒸发器所观测的蒸发量年平均值为1850毫米(Ekern,1965b),而年降雨量仅为1000毫米(Noffsinger,1961b)。对于多年生中生植物型作物来说,上述状况易导致年水份的亏缺。此种水份亏缺,还会因雨量季节性分布表现得更为突出。在夏威夷,夏季干旱有4个月(平均月降雨量为25毫米),此时很可能限制植株的生长。雨量的季节性分布可能限制菠萝生育,甚至在湿润气候地区也是这样(Py等,1957;Py与Tisseau,1965)。干旱月份能够生长,可能同以下因素有关:植株叶片螺旋状半直立至直立排列,提供了有效收集细雨和露水的机制(Ekern,1965c);此外,由于叶片较大量地贮存水份,使得在开始缺水之后,黑暗中的 CO_2 同化作用得以继续且未减弱(Neales等,1968)。当水份亏缺时贮存水份的组织收缩,而水分再度呈有效性时,则水份贮存组织又呈膨胀状态(Nightingale,1942;Collins,1960;Sanford,1962)。

水份缺乏与植株生长之间的关系,以及对检测植株水份缺乏方法的评价受到人们的重视(Kozlowski,1968a,b,1972,1976;Wiebe等,1971;Hsiao,1973)。菠萝

水份缺乏的指标,可根据最年幼、生理上成熟叶片(D叶)中水份贮存组织的厚度,以及根系中明显白色根尖的百分率(Sanford, 1962)表示。上述两种观测法,均属于对植株水份状况的可见测定,当植株因缺水可能受害时,所检测出的可见缺水状况会导致生长减弱。近年,曾对菠萝植株组织中的水势(Ψ_p)进行了测定(Wambiji与El-Swaify, 1974; Kadzimin, 1975),并采用了染色技术(Barrs, 1968)。菠萝植株组织中的水势正常值为-4至-8巴,此值同其他植物所测得的数值相类似(Hsiao, 1973)。菠萝植株生长在不同盐渍度的土壤(Wambiji El-Swaify, 1974),或者土壤干旱达到-15巴以下时(Kadzimin, 1975),会导致植株组织中的水势下降为-20至-30巴。对于菠萝植株组织中水势与生长之间的关系尚未明瞭。

关于水份供应与菠萝生长、产量间的数量关系已有一些报告.Py与Tisseau(1965)指出,在几内亚干旱季节时,每月供以60毫米灌溉水可以满足植株对水份的需求。然而,尚缺少通过任何数据预测在菠萝植株发育时,因土壤水份亏缺所导致的生长和产量的减少。

盛产菠萝的地区,虽其潜在蒸发量比年降雨量大得多,但菠萝与中生植物相比,对于水份的消耗量却很低(图6)(Ekern, 1965c)。菠萝的蒸腾率可达0.075克/分米²/小时(Joshi等, 1965; Neales等, 1968; Yoder, 1969),大约为中生植物蒸腾率的1/10至1/25(Neales等, 1968; Boyer, 1969)。在完全复盖下,阳光照射部分,每一菠萝株冠的蒸发率为0.08—0.28(Ekern, 1965c);处于相同条件下的狗牙根草皮则为0.6—0.8(Ekern, 1966)。

任何植株叶片水份散失直接与叶片角质层和表皮特征(包括气孔)有关。本文第二节已描述了菠萝叶片形态和解剖上所具有低蒸腾率的特征。植株叶片水份散失仅通过气孔进行调节,随着大气蒸发高峰,其气孔开张与蒸发高峰是否一致,主要应通过植株蒸腾率来测定。菠萝气孔节律的逆转致使缺乏此种一致性,对菠萝的观测结果表明,上述现象与植株水份的低消耗有一定关系(Ekern, 1965c; Joshi等, 1965; Neales等, 1968)。除了气孔节律逆转之外,还因菠萝是景天酸代谢型植物,故当气孔开放时(此时大气蒸发量较高)也具有低蒸腾率的特征(见图6)。此现象是由于叶片角质层对水蒸气扩散具有很大的阻力,且其气孔也有较大的扩散阻力。我们采用一种特殊的设计和检测扩散作用的气孔计(Bartholomew与Kadzimin, 1976)进行测定,一般角质层的阻力超过800秒/厘米。菠萝植株缺水时,其水份散失可能几乎完全停止,这可以从分别处理的菠萝营养株鲜重的损失得到证实,在数周至数月之中,其数值通常不超过60%(Sideris

与Krauss, 1928, 1955)。1969年, Kramer检测了普通营养体的角质层阻力为10—80秒/厘米。与中生植物相比, 菠萝植株气孔的扩散阻力也较高, 其最小阻力为7—10秒/厘米(Aubert, 1970, 1971; Bartholomew, 1975), 最大阻力可能超过300秒/厘米(Neales等, 1968; Kadzimin, 1975)。而中生植物的气孔阻力较低, 其幅度从1或低于1秒/厘米至20—30秒/厘米(Holmgren等, 1965; Whitman与Koller, 1967)栽培菠萝缺水的地区(但尚未有显著干旱), 经测定, 中午最大的扩散阻力往往超过600秒/厘米(Kadzimin, 1975)。其中午扩散阻力大, 也可以预测到下表皮角质层的阻力, 从而有趣地说明了具有气孔的叶片下表皮扩散阻力是略低的。

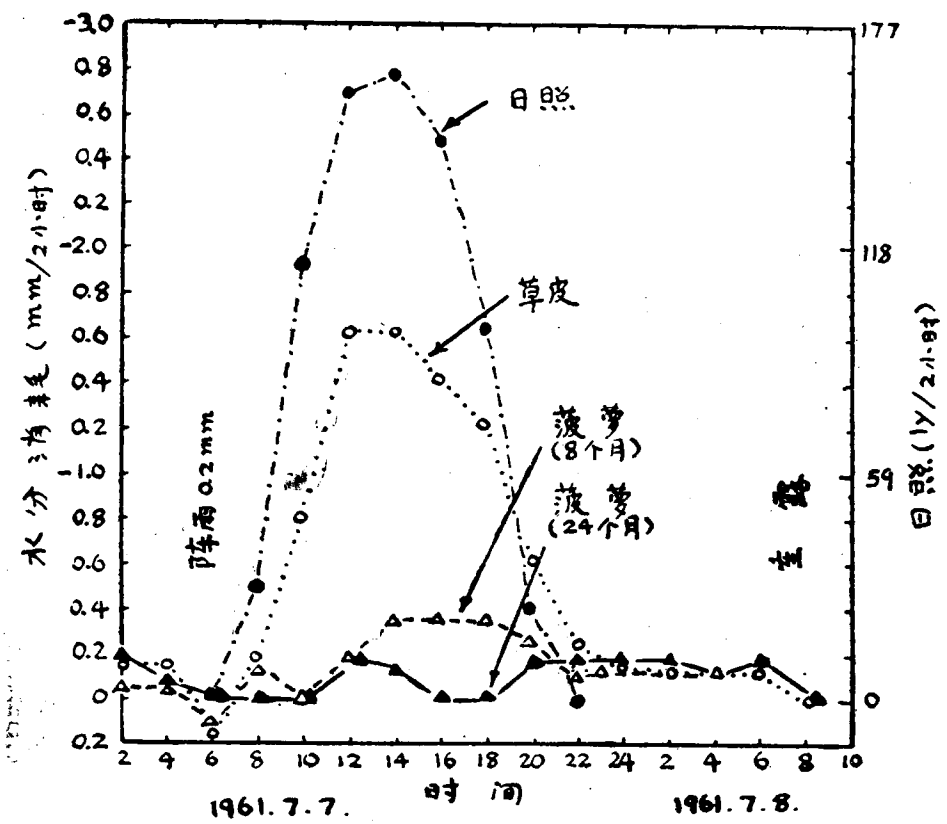


图6 日照(O)与植株水份消耗的关系〔狗牙根草皮(O); 菠萝定植后8个月(△); 菠萝定植后24个月(▲)] (Ekern, 1965c)

当水份供应可能限制植株生产率时, 菠萝植株利用其水份而产生干物质的效率具有