

果实生理



现代植物生理学丛书

李明启 编著

科学出版社



现代植物生理学丛书

果实生理

李明启 编著

内 容 简 介

本书为《现代植物生理学丛书》之一。

书中以果实为对象,论述果实从形成开始,直至采收后贮藏期间为止的各个时期内的生理生化变化。全书共分七章,分别论述果实的生长、果实发育过程中的生理生化变化、果实的脱落、果实的成熟、果实的化学成分及果实的采后生理等。对上述各方面既从理论加以阐述,又介绍了实际应用方面的最新进展,同时对果实生理的各方面从历史发展及近代新进展方面都作了较详细的介绍。本书为果树栽培及果品贮藏方面的基础理论读物。

本书可供园艺工作者及中、高等农业院校师生参考。

现代植物生理学丛书

果 实 生 理

李明启 编著

责任编辑 梁淑文

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1989年11月第一版 开本:850×1168 1/32

1989年11月第一次印刷 印张:7 7/8

印数:0001—8000 字数:206 000

ISBN 7-03-001207-0/Q·181

定价:10.10 元

后皇嘉树，橘徕服兮。受命不迁，
生南国兮；深固难徙，更壹志兮。绿叶素
荣，纷其可喜兮。曾枝剌棘，圆果抟兮。
青黄杂糅，文章烂兮。精色内白，类可任
兮。纷缊宜修，姱而不丑兮。

嗟尔幼志，有以异兮。独立不迁，岂
不可喜兮。深固难徙，廓其无求兮。苏
世独立，横而不流兮。闭心自慎，终不失
过兮。秉德无私，参天地兮。愿岁并谢，
与长友兮。淑离不淫，梗其有理兮。年
岁虽少，可师长兮。行比伯夷，置以为
像兮。

屈 原 《橘颂》

致 谢

本书原稿承兰州大学吕志恕教授审阅。在编写过程中,承华南农业大学黄晓钰老师协助校对原稿,李莉萍同志(现在广州黄埔区工作)协助搜集中文资料,徐祥浩和黄辉白二位教授订正一些果实名称,在此一并表示衷心的感谢。

• • •

目 录

第一章 绪论.....	1
1.1 果实的定义	1
1.2 果实的种类	2
1.3 果实的生活史	4
1.4 果实在国民经济中的重要性	6
第二章 果实的生长.....	9
2.1 果实生长的测量	9
2.2 果实生长的速率	11
2.3 果实生长的组成要素	12
2.4 果实生长的极性和畸形生长	21
2.5 果实的生长曲线	22
2.6 果实生长的昼夜变化	35
2.7 果实生长过程中的形态结构变化	35
2.8 激素与果实生长	41
2.9 抑制物质与果实生长	50
2.10 种子与果实生长.....	52
2.11 单性结实.....	55
2.12 果实生长的竞争现象.....	57
2.13 叶/果比与果实生长	58
2.14 外界因子对果实生长的影响.....	59
第三章 果实发育过程中的生理生化变化.....	67
3.1 光合作用	67
3.2 呼吸作用	69
3.3 果实发育过程中有机物的积累和转化	75
3.4 影响果实发育过程中有机物积累的因子	100
3.5 果实发育过程中矿物质含量的变化	101
第四章 果实的脱落.....	105

4.1	分离层的形成	105
4.2	器官脱落的生化变化	108
4.3	细胞壁的变化	109
4.4	激素与脱落的关系	110
4.5	内外因子对果实脱落的影响	119
第五章	果实的成熟	125
5.1	果实成熟的定义	125
5.2	果实成熟的特征	129
5.3	果实成熟的过程	131
5.4	果实成熟的准备	131
5.5	果实成熟的调节——激素的作用	132
5.6	果实成熟的调节——生化调节	147
5.7	果实成熟时的呼吸作用	151
5.8	果实成熟过程中的有机成分变化	170
第六章	果实的化学成分	191
6.1	碳水化合物	192
6.2	有机酸	197
6.3	维生素	201
6.4	色素	204
6.5	挥发性物质	207
6.6	氨基酸和蛋白质	208
6.7	酶	209
6.8	脂类	213
6.9	酚类化合物	214
6.10	萜烯类及甾醇化合物	218
6.11	灰分成分	221
第七章	果实的采后生理	223
7.1	衰老的一般特征	224
7.2	果实衰老时细胞的亚显微结构变化	224
7.3	呼吸作用	227
7.4	果实采收后的成分变化	234
索引		239

第一章 绪 论

奇果标南土，芳林对此堂。素华春漠漠，丹实夏煌煌。叶捧低垂户，枝擎重压墙。始因风弄色，渐与日争光。夕讶条悬火，朝惊树点妆。深于红踯躅，大校白槟榔。星缀连心朵，珠排耀眼房。紫罗裁傀儡，白玉裹填瓤。早岁曾闻说，今朝始摘尝。嚼疑天上味，嗅异世间香。润胜莲生水，鲜逾橘得霜。胭脂掌中颗，甘露舌头浆。物少尤珍重，天高苦渺茫。已教生暑月，又使阻遐方。粹液灵难驻，妍姿嫩易伤。近南光景热，向北道途长。不得充王赋，无由寄帝乡。唯君堪掷赠，面白似潘郎。

白居易：《题郡中荔枝诗十八

韵兼寄万州杨八使君》

1.1 果实的定义

什么是果实？要给果实下一个确切的定义是不容易的。在本书的开始，我们先来讨论果实的定义问题。

“果”在篆文中作。汉许慎著《说文解字》解释说：“木实也，从木，象果形在木之上。”就是说，“果”字是象形字，象一个果子长在一棵树上。虽然这个定义并不十分严格，但却是恰当的。

在植物学上，果实的定义是：

“果实是由花的子房发育而来的。在开花的时候，子房很小，传粉与受精以后，子房壁便逐渐发育成果皮，胚珠发育成种子，便形成了果实。成熟的果实，有时仅为子房部分所形成，如桃、李、棉

花、辣椒等；有些植物除子房以外，还带有与子房壁愈合的花部分，如苹果、梨等。”(据南京农学院等编的《植物学》)。

这是从果实的来源和形态来下定义的。按照这个定义，果实包括的范围很广。我们在下节中将要谈到，一般习惯上称为种子的麦粒、稻谷等，实际上也应属于果实(颖果)。如果从其生理特征和功能来看，这些果实和其他的种子更为相近，而与苹果、柑桔等果实则显著不同。因此，在研究果实的生理过程时，便不应该把这两类只在形态结构和来源上相同的果实混同起来。

法国的植物生理学家 Nitsch (1971) 从生理的角度出发，提出：“果实是由支持胚珠的组织组成的，而且这些组织的发育有赖于在这些胚珠内发生的生理变化。”他认为，这便可以把多种在形态上不同的果实，如无花果、菠萝、苹果等，从其基本生理功能上统一起来。这个定义也包括无子果实，因为在无子果实中在开始时也是有胚珠的。他在这里强调果实的基本生理功能即作为胚珠的支持物。按照这个定义，则稻谷、麦粒等仍属于果实。

Coombe (1976) 根据英文的果实 (fruit) 一字来源于拉丁文 “*fructus*” [原意为享受 (enjoy) 和生产 (produce)]，并引用牛津英文字典的定义：“一株植物或树木的可供食用的产品，由种子及其包被组成，特别是指后者是多汁的和肉质的。”认为如果把定义中的“包被” (envelope) 一词就其广义的意义来解释，而不是局限于指果皮 (pericarp)，则此定义是适用于他这篇评论的。所以果实主要是用以指可供食用的肉质果实。而干果如坚果、颖果、蓇葖、瘦果等的主要食用部分则是种子。虽然 Coombe 的这个关于果实的概念是比较笼统的，并不如植物学上的定义那么严格，但它所指的果实却具有共同的生理特征，所以我们在本书中也采用这个定义。

1.2 果实的种类

按照果实的形态学上的定义，果实包括的种类很多。在植物

学上,根据构成雌蕊的心皮数和离合情况的不同,以及果皮性质的不同而分为不同类型的果实。兹将南京农学院等编的《植物学》中关于果实类型的描述扼要转录于下:

(一) 单果 单果由一朵花中单生的单雌蕊、复雌蕊或雌蕊和花的其他部分共同发育而成。

1. 肉果 果皮肉质多浆,中果皮肥厚,成熟时颜色鲜艳,果实中多积累糖分。包括下列5种:

(1) 核果 核果为单心皮雌蕊或合生的多心皮雌蕊发育而成,外果皮较薄,中果皮肉质,内果皮坚硬,如桃、李、杏、樱桃、枣、橄榄、杨梅等。

(2) 浆果 心皮类似核果,外果皮较薄,中果皮肉质,内果皮也常为肉质,如葡萄、柿子、番茄、香蕉等。

(3) 柑果 果实由合生的多心皮雌蕊发育而成,外果皮和中果皮结合在一起,呈革质,内果皮呈囊状,易分离,内果皮壁上的表皮毛为肉质,如柑、桔、柚子、柠檬等。

(4) 瓠果 果实由合生雌蕊发育而成,花托和外果皮贴生,中果皮与内果皮组成果实的肉质部分,如南瓜、西瓜、黄瓜等。

(5) 梨果(或称仁果) 其肉质部分大部分由环状花托形成,极少的一部分由心皮形成,如梨、苹果、山楂、枇杷等。

2. 干果 果实成熟时果皮干燥,具不同程度的坚硬性、又分为裂果和闭果二类:

(1) 裂果 果实成熟后果皮干燥开裂,包括荚果(如蚕豆、大豆等)、蓇葖(如牡丹、飞燕草等)、角果(如油菜、萝卜等)、蒴果(如棉花、茶等)。

(2) 闭果 成熟时果皮不开裂,包括瘦果(如向日葵、荞麦等)、颖果(如稻、麦等)、翅果(如槭、榆等)、坚果(如板栗、橡子等)、双悬果(如胡萝卜、芹菜等)。

(二) 聚心皮果(聚合果) 由一朵具有多数群生的单雌蕊的花所形成,每雌蕊形成一小果,集生于一个花托上,如草莓、莲等。

(三) 聚花果(复果) 果实由整个花序发育成,如菠萝、无花果等。

在园艺学上,也常常根据果实的形态构造而进行分类。例如在《中国果树栽培学》一书中便把果实分为仁果(即梨果)类、核果类、浆果类、柑桔类、坚果类、复果类等六类。这里的头四类实即上述的单果中的肉果,但排除了瓠果,因为在园艺学上后者通常是不包括在果树内而是归入蔬菜中的。第五类坚果(如核桃、板栗等)是干果,通常亦包括在果树园艺学内,但其供食部分是种子,与上述的肉果不同。

如果按照上文所采用的定义,则在本书中所讨论的果实,实际上是包括单果中的各种肉果,以及聚心皮果(如草莓等)和聚花果(如菠萝、无花果等)。这些果实的共同特征是在成熟时含有大量水分,其贮藏物主要是可溶性糖、有机酸等,其供食部分是成长的心皮及其附属部分,由于这些果实在成熟时仍含有大量水分,所以仍保持旺盛的代谢过程,如呼吸作用、有机物转化等。而其他的果实如各种干果则在成熟时含水分很少,贮藏物也是以不溶性的淀粉和脂肪为主,其供食部分是种子。这些果实在成熟后由于水分减少,代谢过程较弱,处于休眠状态。

由于这两类果实的代谢过程有很大的差异,便不能混合在一起讨论。在本书中,我们将以前一类的果实,也就是通常称为水果的,作为讨论对象。这些果实也就是园艺学上的大多数的果树产品;也包括一部分蔬菜产品,如各种瓜类和番茄、辣椒、茄子等。

1.3 果实的生活史

果实作为植物的一个延存器官,有其本身的形成、发育、衰老和死亡的过程,也就是说,有它的生活史。一般地说,果实是在果树开花后座果形成的。但实际上,在开花之前已形成果实的前身,即雌蕊的子房及其附属部分。所以严格地说,果实的生活史,应起

始于花芽分化时雌蕊的形成。

Nitsch (1953, 1971) 将果实的生活史分为下列四个阶段:

1. 果实组织的发端 这一阶段包括花原基的发端以及花的各部分在花原基内的分化。

2. 开花前的发育 在形成花原基后, 子房原基与花的其他部分同时发育。许多研究者发现, 子房的生长主要是由于细胞数目的增多, 例如瓜类、番茄、樱桃、苹果等均是如此。至开花时, 细胞分裂逐渐停止, 以后果实的增大是由细胞增大引起的。但这也不是没有例外的。关于这个问题留待在第二章详细讨论。

3. 开花后的生长 开花是果实发育的一个关键。开花时, 发生传粉和受精作用。传粉和受精一方面抑制离层的形成, 防止花的脱落, 另一方面则刺激果实生长。此外, 在发生受精作用后, 胚珠发育成为种子, 而种子的发育对果实的生长起着重要的控制作用。

4. 成熟与衰老 这是果实生活的最后阶段。

Nitsch 又把这四个阶段分为两个时期, 即以细胞分裂为主的开花前时期和以细胞增大为主的受精后时期, 开花则是果实生活史中的转折点。

果实的生长(体积增大)主要是在开花座果以后发生的。本书将以后一时期(第3、4阶段)为重点, 着重讨论从座果以后果实的生长以至成长、成熟, 最后达到衰老、死亡的过程中的生理生化变化。间亦涉及开花前子房发育问题, 但将不详细讨论。至于花的发端问题, 已超出本书范围, 不拟加以讨论。

最后还应指出, 高等植物的果实在成熟以后, 便从母株上脱落, 所以据此又可以分为留在母株上和离开母株后的二个时期。在自然状况下, 大多数植物的果实在脱离母株后不久即行腐烂, 留下种子在土壤中, 以后发芽生成新的植株。但对于供作食用的栽培果实来说, 则是在成长以至成熟阶段进行采摘, 以后在被食用之前, 是在人为的条件下(在运输、贮藏期间)度过其生活史的最后阶段的。因此这些果实又可以分为采前和采后二个时期。从实用的

观点出发,果实的采收可作为这二个时期的分界,所以有所谓“采后生理”(postharvest physiology)。但采收只是一个人为的生产措施,不但不同的果实采收时期不同,即使同一种果实其采收时间也并不固定。所以这样的划分,是不能真正反映果实的生理状态的。由于目前“采后生理”一词在国外已习用,所以本书最后一章仍用它作为章名。

1.4 果实在国民经济中的重要性

果实在我国国民经济中占有重要的位置。

首先,果实是人类食物的重要组成部分。果实中含有糖分和有机酸,可提供一定的热量;而更重要的是,果实中含有丰富的维生素,特别是维生素C,所以水果和蔬菜是人类食物中的维生素的主要来源。此外,在果实中含有相当多的纤维素。医学研究证明,人类虽然不能消化吸收纤维素,但食物中的纤维素对人的健康有很大的补益。随着我国社会主义经济建设的发展,人民的生活越来越好,人们的食物成分也逐渐发生变化,不再满足于吃饱肚子,而要求提高营养水平,增加肉类食物。而食物中肉类成分的增多,又要求适当的水果蔬菜配合,才能获得平衡的营养。因此,果实的生产在农业生产中的位置将显得越来越重要。而且,果实的生产不仅供国内人民消费之用,还可以出口进入国际市场,以换取外汇。我国幅员广大,地域辽阔,从北方温带以至南方的热带、亚热带果树,种类繁多,许多水果如北方的哈密瓜和南方的荔枝均是驰誉全球的。随着我国果树栽培选种和采收包装贮运技术的改进,我国生产的水果必将在世界市场中占有重要的席位,赚回大笔外汇,支援国家建设,改善人民的生活。

其次,果实也是重要的工业原料。在食品工业中,各种干果、蜜饯糖果、果酱、果冻、果汁饮料,以及酒类如葡萄酒和其他果汁酒均以果实为原料。从果实中还可以制取果胶、香料。此外,从番木瓜、菠萝、无花果中制取的蛋白酶,在食品、医药、制革、纺织、日用

化妆品等多项工业中均有广泛的用途。这些酶制剂在世界市场上亦有很好的销路。

我国栽培果树已有数千年的历史,劳动人民创造了大量优良果树品种。发展我国的果树生产,不但有优越的地理条件,也有优越的历史条件。随着我国社会主义四化建设的发展,果树业也必将大大发展。为要提高我国的果树生产,必须提高果树科学技术水平。本书以果实为对象,讨论其生长、发育和成熟衰老等生理问题,以供广大的果树工作者参考。

参 考 文 献

许慎《说文解字》,第118页下,中华书局,1963年版。

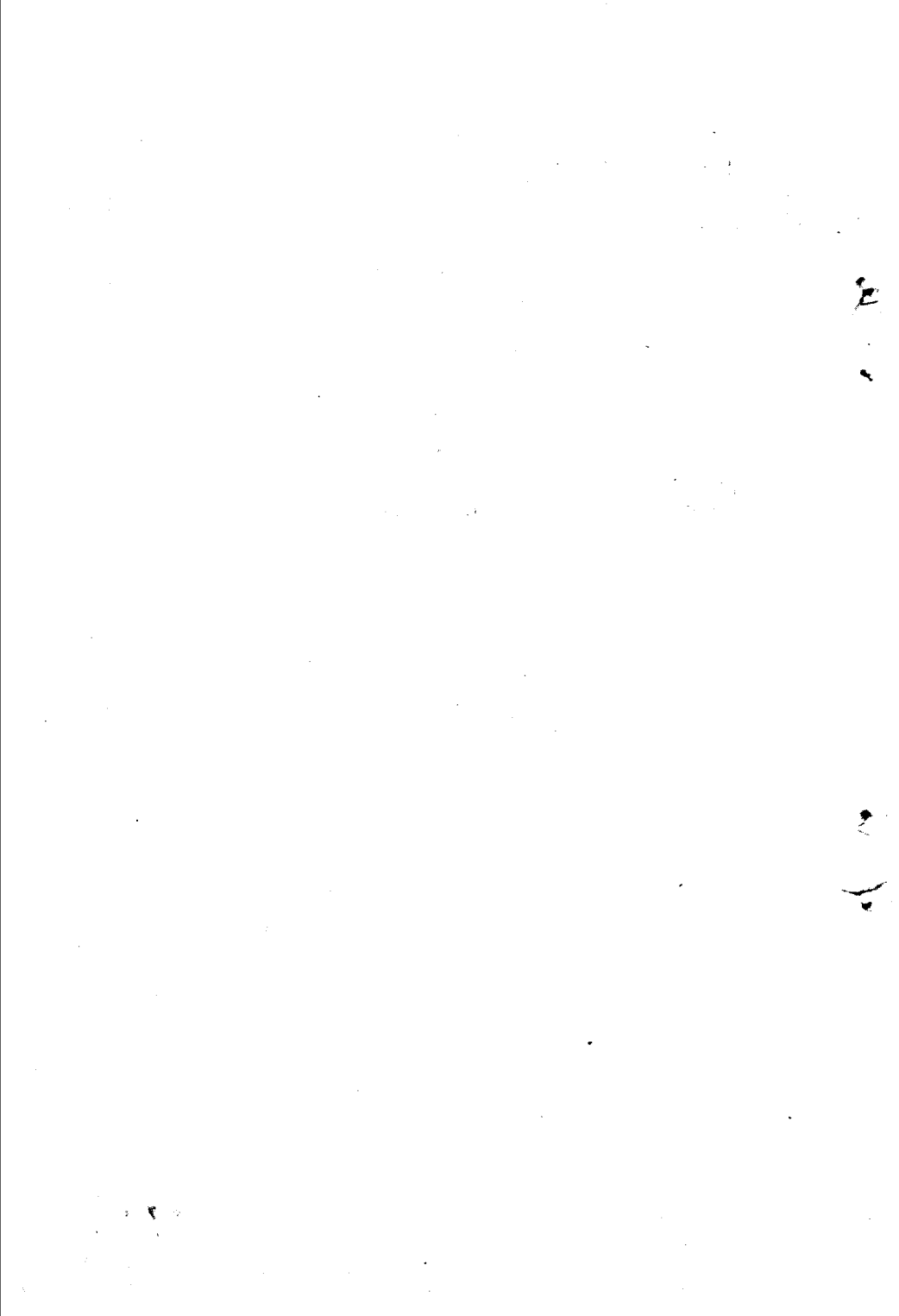
中国农业科学院果树研究所主编(1959)中国果树栽培学,第一卷,第58—62页,农业出版社。

南京农学院等编(1960)植物学,第256—259页,人民教育出版社。

Coombe, B. G. (1976) The development of fleshy fruits. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 27: 507—28.

Nitsch, J. P. (1953) The physiology of fruit growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 4: 199—236.

Nitsch, J. P. (1971) Perennation through seeds and other structures: fruit development. In Steward, F. C. (ed.) *Plant Physiology, A Treatise*, Vol. VIA, pp. 413—501. Academic Press, New York.



第二章 果实的生长

江陵种橘，尚比封侯贵。何况江涛转千里！带
天香，含洞乳，宜入春盘，红荔子，驰驿风流仅比。齿
疏潘令老，怯咀冰霜，十颗金芭侵分遣。觞前须细
认，别有余甘，从今去，枉却栽桃种李。想相如酒渴
对文君，迥不是人间等闲风味。

晁补之 《洞仙歌·柑》

在植物生理学上，生长是指植物或其器官的体积的不可逆的和永久性的增加，这个体积的增加同时伴随着细胞数目的增多、细胞体积的增大及以后的分化。这样，果实的生长，便是指果实由于构成果实的细胞进行分裂、增大、分化而使果实体积增大的过程。果实的生长有时也叫果实的发育，或果实的生长发育。但发育一词常比生长有更广泛的含义，虽然这二者常常是不可分割的。为避免混淆起见，我们在本章中采用生长一词，用以指果实体积的增大。虽然如上文指出的，果实的生活史起始于花芽分化时雌蕊的形成，但在实际应用上，关于果实生长的研究，均是从开花座果后开始。所以在本章中所讨论的果实的生长，便从开花座果开始，至生长成为充分成长的果实为止。

2.1 果实生长的测量

可以用多种方法测量植物的生长，但不是所有的方法均适用于果实。对果实生长的测量，最早和最常用的方法是测量体积的

变化。可以用排水的方法测定体积。如果果实在增大过程中形状不发生变化,则可以测量其横径或高度。这方法比测体积简单,而且可以保持果实在树上不用采下,对同一果实定期连续进行测定。但如果果实在生长过程中形状发生变化,则只测定横径所得到的数据便不够准确,与果实体积的实际变化有出入,也就不能反映出果实生长的真实情况。这时,如果同时测定果实的纵径和横径,则较为准确。但还应注意,无论是纵径或横径均不能真正表示出果实体积的增长。如果果实是圆球形的,则根据球体积 $=4/3\pi R^3$ 的公式,当半径(R)由0.5cm增至1.5cm时,体积由 0.52cm^3 增至 14.14cm^3 ,只增加了 13.62cm^3 。但当半径由3cm增加至4cm时,体积即由 113.1cm^3 增加至 268.1cm^3 ,即增加了 155cm^3 。由此不难看出,虽然半径同样是增加1cm,但后者的体积增加比前者多得多。所以为要准确地表示出果实生长情况,应以测量果实体积变化较为适宜。

也可以测定果实的鲜重或干重。测鲜重的方法简单易行,但需要采下果实才能称量,因此应注意样本的代表性。测干重的方法比较麻烦,但可以测知果实内干物质的积累情况。由于果实不同生长时期的含水量是不同的,所以测鲜重和测干重的变化趋势不会完全一致。

需要指出,所有上述方法所测得的均是果实和种子生长的总和,而不是单纯的果实生长,这一点往往为人所忽视。

在测量果实生长时必须注意采样方法。选取的果树必须生长正常,具有代表性。由于在同一株树上不同位置的果实生长速度不一样,所以必须注意在不同方向和位置多点采样。由于果树一般是在一段时间内延续开花座果的,所以要注意所选取的样本均是在同一发育程度,这在用破坏性(摘果)的方法进行测量时尤为重要。可于开花时选定标准果,作为以后采果的标准,以后即按标准果大小进行采样。