

· 现代果树科学集论 ·

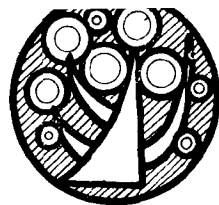


果树生理

吕 忠 恕 编 著

上海科学技术出版社

· 现代果树科学集论 ·



理

上海科学技术出版社

·现代果树科学集论·

孙云蔚 杨文新 主编

果 树 生 理

吕 志 恕 编 著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 江苏扬中印刷厂印刷

开本850×1156 1/32 印张11.5 字数299,000

1982年6月第1版 1982年6月第1次印刷

印数: 1—8,700

统一书号: 16119.740 定价: (科五) 1.40元

内 容 提 要

本书根据教学、科研成果并参考国内外有关资料编写而成,着重论述果树生理的基本理论及指导生产的原理原则。

本书共分八章,第一章论述光合反应、碳素同化过程、光呼吸、内因外因和栽培技术对果树光合作用的影响等;第二章论述碳水化合物、氮化合物的代谢、利用与贮藏以及脂肪代谢等;第三章主要论述呼吸代谢的研究方法,果树的呼吸强度、呼吸作用的调节与控制及其影响因素;第四章论述矿质元素的生理功能、缺素症状、同化作用,果树矿质营养的诊断方法等;第五章论述果树的水分生理,如蒸腾作用、吸水作用、水分对果树生理活动的影响等;第六章主要论述果树细胞、木质部、韧皮部的物质运转以及树体内的物质分配;第七章论述果树生长的周期性与休眠现象,相关效应,环境因子对果树生长的影响等;第八章论述果树的发育阶段,开花、结果生理,果实的发育、成熟生理。

本书是《现代果树科学集论》之一。这部集论以理论阐述为重点,结合介绍先进技术经验,现分 26 册陆续出版。

本书主要供果树专业的研究生、进修教师,以及果树科技人员参考。

《现代果树科学集论》

序 言

我国果树栽培历史悠久,在古书《诗经》中,已有关于栽培果树和野生果树的记载。

我国是世界果树发源中心之一,果树种质资源极其丰富。现在,全国栽培的和野生的重要果树种类多达 500 余种。世界各国栽培的主要果树,很多原产于我国,并由我国传出。

早在两千多年以前,我国西北原产的桃和杏,已经通过历史上著名的“丝绸之路”传入伊朗;此后,又由伊朗传至欧洲各国。当时,这条“丝绸之路”成为我国和欧洲之间果树种质资源相互传播的重要通道。

大约在两千多年以前,我国的枣、栗、梨,以及柑桔等果树,已有大面积的专业栽培,而且选育了不少优良品种和稀有品种。例如,在《尔雅》中,已经记述了“冬桃”(“庵”,冬桃。注:子冬熟)。冬桃在冬季十二月成熟,现在陕西、河南都有分布。该书还记述了“无核枣”(“晰”,无实枣。注:不著子者)。无核枣(空心枣)产于山东乐陵,是我国著名的优良品种。在北魏贾思勰所著的《齐民要术》中,关于果树品种、选种、栽植、繁殖、加工、贮藏,以及病虫害防治等方面的经验已有相当详细的记载,特别是在果树嫁接方面,介绍了不少卓有成效的方法,还论述了“接穗”与“砧木”的亲合关系。此外,书中还讲到环剥、纵伤、疏花、防霜等技术,大都符合科学原理。可见果树栽培在我国古代就很受重视,并已相当发达。我国有广大的山区、丘陵、沙荒、沙滩,都可因地制宜发展果树。

新中国建立以来,我国的果树生产和科学研究工作都有很大发展,各地区都取得了不少成果。当然,在生产和科学研究上也还

存在着问题,有待于今后继续深入探讨和改进。

国外,近几十年来,对于果树的科学研究,进展极快。

我国实现果树生产现代化,首先要大力发展果树科学技术,特别是要大量培养果树科学技术人才,这是最根本的问题。

为了对我国果树生产和果树科学研究的提高略尽绵薄,我们与有关各农业院校和科学研究单位协作,编辑这部《现代果树科学集论》,计划编写 26 册,有:果树分类,果树生理,果树生态,果树科学实验法,果树生长与结实,果树繁殖,果园建立,果树整形与修剪,果园土壤管理,果品加工与贮藏,果树病虫害防治,果园机械,以及果树遗传育种原理,果树引种驯化,果树组织培养,果树杂交育种;还有:寒地果树,热带亚热带果树,果树矮化密植,植物激素与果树生产,以及国外果树生产与科学研究等,将分册陆续出版。

《现代果树科学集论》各册内容,有所侧重,但均以阐述基础理论为主,在理论与实践相结合的原则下,广泛吸收国外的先进科学研究成果和技术经验。

《现代果树科学集论》主要是供高等农业院校果树专业的研究生、进修教师,以及果树科学技术人员参考之用;同时,也可供果树专业的学生作为课外阅读资料。

本书在编辑出版过程中,蒙上海科学技术出版社、有关农业院校和科学研究单位的大力支持,在此谨致谢意。

孙云蔚 杨文衡

1981 年 7 月

目 录

序 言

第一章 果树的光合作用

一、光合作用器官——叶绿体·····	2
二、光合作用的原初反应·····	9
三、光合作用的电子传递·····	11
四、光合作用的碳素同化过程·····	15
五、果实的光合作用·····	20
六、光呼吸作用·····	22
七、内部因素对光合作用的调节·····	25
八、环境因素对果树光合作用的影响·····	32
九、栽培因素对果树光合作用的影响·····	41
十、果树的光合速率及其变化·····	47
一般参考读物·····	50
参考文献·····	51

第二章 有机物质的代谢、转化与贮存

一、酶·····	53
二、碳水化合物的代谢、利用与贮藏·····	59
三、氮化物的代谢、利用与贮藏·····	81
四、脂肪代谢·····	91
一般参考读物·····	99
参考文献·····	100

第三章 果树的呼吸作用

一、呼吸代谢的研究方法	102
二、线粒体的结构与功能	103
三、呼吸作用中糖分的分解过程	105
四、电子传递与氧化磷酸化	109
五、电子传递的其他途径	118
六、果树的呼吸强度	124
七、果树呼吸作用的调节与控制	133
八、影响果树呼吸作用的因素	135
一般参考读物	140
参考文献	141

第四章 果树的矿质营养

一、矿质元素的必要性	143
二、矿质元素的生理功能	147
三、果树矿质营养的诊断方法	160
四、果树对矿质元素的吸收	164
五、矿质元素的同化作用	180
一般参考读物	186
参考文献	187

第五章 果树的水分生理

一、果树组织中水分存在状态及其运动规律	189
二、果树的蒸腾作用	200
三、果树的吸水作用	213
四、果树中水分的上升	218
五、水分胁迫对果树生理活动的影响	221
一般参考读物	228
参考文献	228

第六章 果树的物质运转

一、细胞间的物质运转	230
二、木质部运输	238
三、韧皮部运输	240
四、维管束运输的机理	246
五、影响维管束运输的因素	248
六、果树体内物质的分配	253
一般参考读物	260
参考文献	260

第七章 果树的生长作用

一、果树细胞的生长及生长的动力学	262
二、果树生长的周期性与休眠现象	265
三、果树生长的相关效应	276
四、环境因子对果树生长的影响	282
一般参考读物	290
参考文献	291

第八章 果树的生殖作用

一、果树的发育阶段	292
二、果树的开花生理	298
三、果树的结果生理	313
四、果实的发育生理	326
五、果实的成熟生理	340
一般参考读物	354
参考文献	355

第一章 果树的光合作用

光合作用是绿色植物在太阳光下利用 CO_2 和水合成有机物质并放出 O_2 气的过程。光合作用对于地球上整个有机界来说,都是最重要的过程。所有的生物为了维持自己的生命并进行生长,都需要不断地供给能量,但是只有绿色植物能够直接由太阳光截获能量,并利用它合成有机物质。动物和大部分的微生物都不能直接利用日光能,而是依靠植物或其他动物作为食物,来获得能量的,因此绿色植物是宇宙间有机体能量供应的最终来源,没有了绿色植物,整个有机界都将不能存在。据估计,每年通过光合作用固定的能量相当于 3×10^{21} 焦耳 (j), 这些能量都是从太阳辐射中得来的。绿色植物能将辐射能转变为化学键能,增加了生物圈中可利用的能量,保证了有机体生命的进行与延续。生物圈中能量的流动途径是: 光能通过光合转换为化学能,然后再变成推动生命过程的各种自由能,最后变为热能损失。如果没有光合作用不断地输入能量,上述能流途径就要中断,整个有机界也要灭亡。

光合作用放出的氧气,对于一切好氧性生物来说,也是必不可少的。地球上大气中的氧气,由于生物的呼吸,燃烧,以及各种非生物性的氧化作用,不断在消耗之中。据估计地球上每秒钟要消耗 10,000 吨的 O_2 。但由于光合作用的存在,平衡了 O_2 的损失。否则大气中的 O_2 有一天会被用尽,一切好氧生物也都要消灭。

光合作用对于果树来说也是必要的。果树能进行光合作用。果树的一切生命活动,都是在光合产物的物质基础上进行的。果树上果实产量的高低,最终决定于光合作用。实际上,果实的产量和品质都和光合作用有密切关系,例如果树每年结果数量的多少,果实生长的大小,以及果实中精酸含量的高低,果实色彩与香气的

强弱等，都和光合作用有直接或间接的关系。因此历来的果树学者都对光合作用给以极大的重视。

在农业上，人类为了提高农作物的产量，已经同自然斗争了几千年，但斗争的成绩仍然是有限的。直到最近才认识到，限制作物产量的最主要的因素是光合效率。在最理想的条件下，作物只能利用落到叶面上的光能的极小一部分。因此提高作物的光合效率是进一步提高产量的关键之一。近年来在不同种类作物上获得的光合效率的巨大差异，说明了提高光合效率的可能性与潜在力量。在果树上也同样存在着高产与低产果园的巨大差别，这需要我们从事光合上研究产量差别的原因。

从本世纪三十年代起，人们开始研究果树的光合作用。但是由于果树的体积高大以及其他技术上的困难，研究的成就始终不大。自从六十年代以来，由于研究方法上的进步，果树光合作用的研究，又进入了新的兴盛时期，特别在英、美、澳、日、丹麦、波兰等几个国家，都开展了大量的系统的果树生理研究工作。

下面对光合作用所包含的主要过程以及影响光合的条件进行叙述。

一、光合作用器官——叶绿体

（一）叶绿体是光合作用机器

在1937年希尔反应第一次证明了离体的叶绿体在光下可以还原生理的电子受体并放出 O_2 ，但当时认为叶绿体是一个不完全的光合机器，它缺乏 CO_2 还原所需要的H载体或酶体系。1954年以后，Arnon与Whatley利用离体叶绿体，逐步证实了在光下不但能使NADP(烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸，辅酶II)还原并进行光合磷酸化，而且能使 CO_2 还原并得到一系列的光合产物。但是 CO_2 的固定率很低，因为叶绿体的膜多已破坏。后来Walker改进了分离技术，得到了完整的叶绿体制备物，其光合速率可达到活体内的80%。充分证明叶绿体是完全的光合机器。

叶绿体不只能进行全部的光合作用，而且在遗传上也有相当大的自主性。叶绿体含有核酸，能合成自己的蛋白质与酶。由于叶绿体中有各种酶存在，才决定了光合产物的多样性：淀粉、蔗糖、氨基酸、有机酸及脂类等。

叶绿体是生物圈中唯一能将电磁辐射转换为化学能的原初转换器。为什么叶绿体具有这样奇妙的功能呢？回答这一问题，首先要了解它的结构。

(二) 叶绿体的结构

叶绿体一般是椭圆形的碟状体，直径约 5~10 微米，厚 2~3 微米。每一光合细胞中含 20~100 个叶绿体。叶绿体的外面包有一层双层膜的外套。叶绿体的内部结构，极为细致而复杂。在内部充满了液态的间质 (stroma)，间质中悬浮着很多膜体系，这些膜体系可形成囊

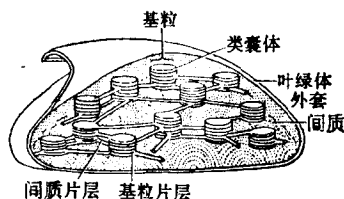


图 1-1 叶绿体的主体结构

状的类囊体 (thylakoid)，或称片层，多数类囊体堆迭在一起就构成了基粒 (grana)。基粒为直径 0.3~2.0 微米的绿色颗粒。每一基粒由 10~100 个类囊体构成，称为基粒类囊体。有的间粒类囊体可以延伸到间质中，并且可与其他基粒相连，这些通过间质的类囊体称为间质类囊体，有时一个类囊体可以在几个基粒中环绕成螺旋状，将它们联系起来形成一立体的网状构造，这样的类囊体称作回纹结构 (图 1-1)。

关于类囊体的结构已经得到初步的了解，根据近代利用电镜、冰冻蚀刻、免疫标记以及生化方法等研究的结果，现已知道类囊体膜包括有四个表面，在这些表面上分布着大小不等的蛋白质颗粒，这些颗粒部分地或全部地浸埋在脂类的间质之中，而且它们的分布是不对称的 (图 1-2)。叶绿素存在于基粒内，光合作用的光反应及电子传递链都定位在片层结构上；间质中含有 CO_2 还原过程的各种酶类，是暗反应进行的场所。

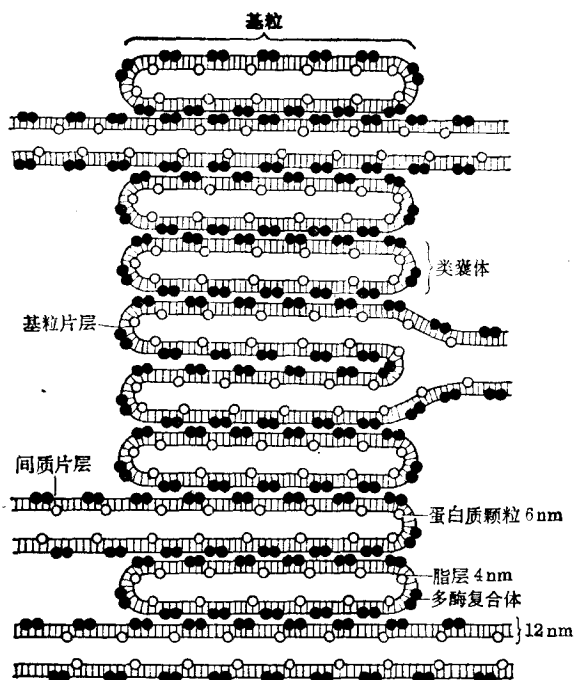


图 1-2 叶绿体基粒结构详图

(三) 叶绿体的化学成分

除去水分以后，叶绿体中含量最多的成分是蛋白质、脂类、色素和无机盐类。叶绿体中的脂类物质种类很多，除了各种色素之外，还有糖脂、磷脂与硫脂等。糖脂中有半乳糖与甘油双酯形成的单半乳糖甘油双酯与双半乳糖甘油双酯等。硫脂是糖脂又被硫酸酯化的，如葡萄糖硫脂。磷脂中以磷脂酰甘油为主。这些脂类在膜层中都具有重要作用。膜中的另一类脂类化合物是质体醌，它是苯醌的衍生物，具有一个由异戊二烯组成的长链。质体醌在光合作用的电子传递中具有重要作用。

在叶绿体的膜体系中，蛋白质的种类很多，通常可分为外周蛋白质与内嵌蛋白质两大类。各种蛋白质在膜中的分布并不对称，有的蛋白质部分地浸埋在脂层中，有的则全部浸埋在膜内，有的附

着在膜的表面。由于膜的结构是流动的，因此蛋白质在膜中的位置也是变化的。目前已经鉴定出来的蛋白质有偶联因子(CF_1)，铁氧还素，铁氧还素还原物质，NADP-铁氧还素还原酶，羧基歧化酶、质体普与细胞色素 f 等。此外还有叶绿素与蛋白质结合的复合物，如光体系 I (PS I) 与光体系 II (PS II)。基粒类囊体含有 PS I 与 PS II 二者，而间质类囊体只有 PS I 与 CF_1 。因此间质类囊体只能进行循环式光合磷酸化，而基粒类囊体则循环式与非循环式光合磷酸化都能进行。不同的蛋白质在类囊体膜结构上的定位，保证了电子与质子的传递以及光合磷酸化有效地进行。

叶绿体间质中也含有许多蛋白质，它们是催化光合作用中各种反应的酶类，其中含量最多的是二磷酸核酮糖羧化酶(RUDP羧化酶)，约占间质蛋白质的一半。在基粒中另一类重要成分各种能够吸收光能的色素。

(四) 光合作用的色素系统

1. 色素的结构与吸收光谱

光合作用开始于叶绿体内色素对光能的吸收。所有绿色高等

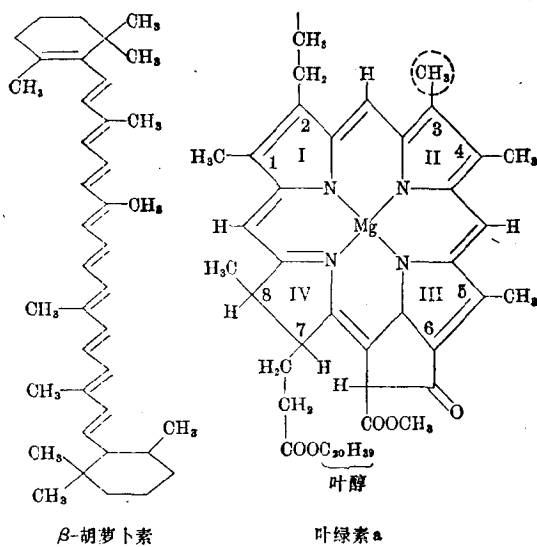


图 1-3 叶绿素 a 与 β -胡萝卜素的结构式

植物都含有叶绿素 a 与叶绿素 b, 此外还有胡萝卜素与叶黄素。叶绿素 a 的化学结构见图 1-3。它的分子中含着一个由 4 个吡咯环构成的卟啉环, 环的中心有一个镁原子, 镁与 4 个 N 原子形成配位键。叶绿素 b 与 a 的不同之处即在于第 II 环第 3 个 C 原子上的甲基为醛基(CHO)所代替。叶绿素可看作是双羧酸的酯, 其中一个羧基为甲基酯化, 另一个羧基为叶醇酯化。卟啉环是亲水性的, 而叶醇长链则是亲脂性的。叶绿素的两性性质决定了它在膜中的方向。

叶绿体中的另一重要色素是胡萝卜素, 它们是由 8 个异戊二烯组成的长链, 其结构见图 1-3。

所有的叶绿素与胡萝卜素都能吸收光能。不同的叶绿素吸收高峰的位置也不一样, 叶绿素 a 在有机液剂中的吸收光谱有两个高峰, 一个在蓝光区的 420 毫微米, 一个在红光区的 660 毫微米; 叶绿素 b 的两个吸收高峰分别在 453 毫微米与 643 毫微米 (图 1-4)。

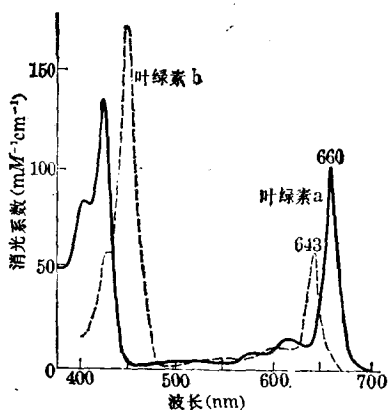


图 1-4 叶绿素的吸收光谱(丙酮提取液)
(Zscheile 与 Comar, 1941)

α -胡萝卜素的吸收光谱有三个高峰, 分别在 425 毫微米, 450 毫微米与 480 毫微米上(图 1-5)。

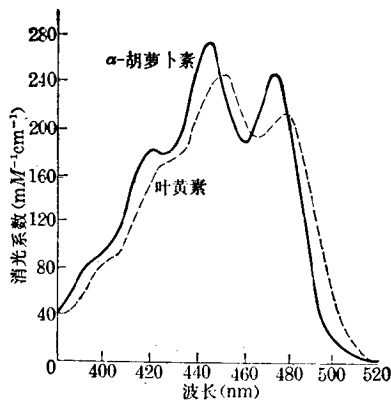


图 1-5 α -胡萝卜素与叶黄素的吸收光谱

光合作用的作用光谱与叶绿体内各种色素的总吸收光谱密切平行, 说明各种色素吸收的辐射能都可以被光合所利用。实验证明, 各种色素虽然都能吸收辐射能量, 但只有叶绿素 a 分子能引起光化学反应, 其他色素吸收能量后, 必须传递给叶绿素 a 分子, 才能被光合利用。因此对于叶绿素 a 以外的各种色素, 通常称作辅助色素、集光色素或天线色素, 如叶绿素 b 与胡萝卜素等。

2. 光合单位

许多事实证明色素分子是聚合在一起而起作用的, 这一色素集体称为光合单位。一个光合单位就是一组色素分子与其他分子相结合, 利用激发能的传递机理, 使反应中心与采集光能的天线色素沟通起来, 从而引起电子的移动, 如图 1-6 所表示的。每一光合

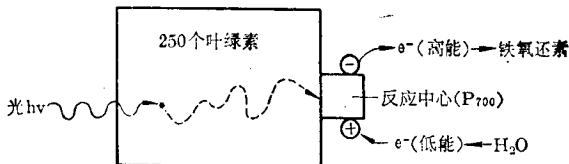


图 1-6 光合单位示意图

一个光子与含有一个 P700 反应中心的 250 个叶绿素分子相作用

单位包括 250 个左右的叶绿素分子，这 250 个分子中任何一个在吸收一个量子后，都可以传递到反应中心，引起一个电子的传递。每一光合单位只有一个反应中心，反应中心的叶绿素由膜层的脂相伸出到液相内，在那里与电子受体相作用，将电子传递给受体，这种叶绿素叫作反应中心叶绿素。在叶绿体中每 200~300 个叶绿素分子有 1 分子的细胞色素 f (电子受体之一) 及 1 分子的 P_{700} (一种反应中心色素)。叶绿体内色素分子间的能量传递的效率很高，大于荧光发射与热散失等过程。由于光合单位包括了这样多的色素分子，就保证了在阴天的情况下，能量的传递也能全速进行；在晴天时，吸收的量子就远远超过反应中心的加工能力，多余的能量即通过其他途径散失。

3. 双光体系

双光体系的发现是近代光合研究中的一大进展。早在 1957 年爱默生等研究小绿藻的量子效率时，即发现在远红光区 (680 毫微米) 的量子效率有突然下降现象 (红降)，加进辅助的单色短波光 (650 毫微米) 照射后，则可抵销这种降低，而且使量子效率显著提高。实际上，在红光加远红光的作用之下，总的光合速率比两种光波单独存在下的光合速率之和还要大，称为双光增益效应。根据这些以及其他证据，逐渐确定了光合作用包含有两个光体系的概念，即 PS I 与 PS II。它们分别由不同的色素体系组成，在光反应中起着不同的作用。光体系 I 的荧光较弱，含叶绿素 b 较低，含有三种叶绿素 a，即 a_{670} 、 a_{680} 与 a_{695} ，同时在反应中心含有一种能量“陷阱” P_{700} ，它是叶绿素 a 的特殊形式，吸收高峰在 700 毫微米。由于 P_{700} 的存在，就可以将能量捕获并用于原初光化学反应中。光可驱使电子由 P_{700} 移出，到一受体上，同时由细胞色素 f 上接受 1 个电子。PS II 的荧光较强，含叶绿素 b 较高，并含有两种叶绿素 a，即 a_{670} 与 a_{680} 。它的反应中心色素可能是 P_{680} 。在光合作用中这两个光体系分别由不同的光波活化，PS I 为长波光 (大于 685 毫微米) 所活化，而 PS II 则为短波光 (650 毫微米) 所活化。在光化反应中，它们互相串联，共同起作用，推动了光合作用的前进。