



# 果树译丛

(一)

农业出版社

# 果 树 译 丛

(一)

沈 隽 主编

《世界农业》丛刊

**果树译丛(一)**

沈 隼 主编

农业出版社出版(北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 天津市红旗印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 11 印张 257 千字  
1980 年10月第 1 版 1980 年10月天津第 1 次印刷  
印数 1—3,100 册  
统一书号 16144•2239 定价 1.15 元

## 前 言

《果树译丛》第一辑同读者见面了。

《果树译丛》的任务是根据我国的具体情况，介绍国外果树科研和生产的成就、先进经验和发展趋势，为实现果树生产和科学技术现代化提供参考资料。

为了很好地完成这个任务，要求译文准确，文笔流利。可以设想，即使译文中只有一处误译，它所造成的后果可能将是非常严重的。如果文笔生硬，将会使广大读者在阅读时遇到许多困难，甚至发生误解。在这两点上，编者应负主要责任，但也正是在这两点上，《果树译丛》第一辑存在着一定的缺陷，欢迎批评指正。

本辑刊出了28篇译文，其中译自英文的12篇，日文8篇，俄文8篇。显然，包括的面窄了一些，在今后的来稿中，欢迎德文、法文或其他文字的译稿，以便扩大科技情报的来源。

在编辑过程中，收到了许多果树科技工作者的来信和来稿，对本刊予以积极的支持和鼓励，这里，谨致诚挚的谢意。

由于编辑力量有限，经验也有待于逐步积累，因此要求惠寄稿件的同志们，共同把好译文质量这一关。

欢迎读者对如何办好这个译丛提出宝贵意见，并希望踊跃投稿，共同努力，把《果树译丛》办好。

编 者

# 目 录

## 述评

- 肉质果的发育..... B.G.Coombe ( 1 )  
果树的涝害..... R.N.Rowe等 ( 15 )  
对传粉作用的新认识..... J.Heslop-Harrison ( 33 )  
苹果树营养生长和开花的化学控制..... M. W. Williams ( 42 )  
气候因子与葡萄的结实力..... M. S. Buttrose ( 47 )

## 组织培养

### 苹果属组织的离体培养

- I. 由分离的茎尖来繁殖苹果植株..... A.J.Abbott等 ( 54 )  
关于柑桔类胚培养的研究 ( 第一报 )..... 堀内昭作等 ( 57 )  
对樱桃离体诱导生根的研究..... W.Feucht等 ( 66 )

## 矮化密植

- 营养面积和栽植方式对苹果幼树生长和结果的影响 ..... В.М.Тарасов等 ( 70 )  
棕榈叶形栽培的苹果结果树的根系..... В.П.Поликарпов等 ( 79 )

## 光合作用

- 果树光合作用的研究 ( 1 )  
——环境条件对光合强度的影响..... 天野胜司等 ( 82 )  
果树光合作用的研究 ( 2 )  
——光合强度的季节变化..... 日野昭等 ( 89 )  
施用铁、锰、锌营养液对柑桔实生苗光合速率和希尔反应  
的影响..... F.M.Basiouny等 ( 94 )

## 育种

- 朗·阿什顿试验站果树品种的突变诱导..... A.I.Campbell等 ( 99 )  
关于提高生食葡萄杂交种子的发芽率..... С.С.Хачатрян ( 103 )  
果树的幼年性和开花..... R.H. Zimmerman ( 106 )  
苹果近系繁殖对幼年期的生长势和时间长短的影响 ..... A.G.Brown ( 109 )

## 病害

- 梨黑星病..... 北岛博 ( 113 )  
桃炭疽病..... 北岛博 ( 118 )

## 其它

- 苹果果实产量和品质与土壤熟化程度的关系..... В.А.Колесников等 ( 124 )  
苹果果实的成熟 ( 第一报 )  
——成熟期的呼吸量、乙烯排出量与内部乙烯浓度的变化...加藤公道等 ( 131 )

光照强度、氮素浓度与土壤水分对温州蜜柑的叶色和果实品质

|                                  |                       |
|----------------------------------|-----------------------|
| 的影响 .....                        | 铃木铁男等 (140)           |
| 苹果不同砧木根系的再生 .....                | Ф.Н.Пильщиков 等 (146) |
| 论苹果木质部薄壁组织细胞的抗寒力及其冻害特性 .....     | О.А.Красавцев等 (150)  |
| 关于温州蜜柑着花情况的研究 .....              | 伊车秀夫等 (155)           |
| 果树的光照状况 .....                    | (163)                 |
| 2,4-D、赤霉酸和矮壮素对金诺桔果实生长模式的影响 ..... | R. N. Pal等 (165)      |
| 南斯拉夫的果树栽培 .....                  | В.К.Смыков (168)      |

# 肉质果的发育

B.G.Coombe

## 引言

与植物生长的其他方面相比,涉及果实生长发育基础理论问题的研究文章,其数量是微不足道的。这一领域的研究,进展缓慢而分散。因此毫不奇怪,本杂志在27年间仅仅刊载过两次有关这个问题的评论性文章(第一次在1953年,作者是J.P.尼奇;第二次是克兰在1964年发表的生长调节剂专述)。生理学家自然不大愿意研究这个课题,因为其研究材料要经历长期和复杂的生长过程,而又常常千变万化。另一方面,对采下的果实进行处理比较简单,对于采后生理业已作过相当多的研究,事实上仅仅本杂志就有四次刊载过这个课题的综述文章。

论述果实生长文献中的一个里程碑,是休姆编辑并于1970年和1971年出版的两卷果实生物化学著作。特别是博拉德和尼奇的两章果实生理写得中肯严谨。本文不带任何框框,这样我就可以对这一领域作一比较全面的概括。当然,我不会着重去谈种子的生长、落果和生长调节剂,而是集中谈温带和热带果树的果肉发育,进而谈谈有关控制机理问题。

## 果 肉

### 定义

果实是被子植物的花朵或花序有限生长的产物。布鲁克斯对果实下的定义是:果实即“成熟心皮,它有(或没有)附属结构和(或)种子”。尼奇认为,植物学家所下的定义不见得总是与常人对果实的理解相吻合。他强调说,其基本因素是生理学的,而且是与胚珠内发生的变化相联系的。因此,他的定义是:“果实是维持胚珠生长的一种组织,它的发育有赖于这些胚珠内所发生的活动”。这一定义有许多弊病。“fruit”(果实)一词是由拉丁文“fructus”(享受,生产)派生出来的。牛津英语辞典对果实所下的定义是:“植物或木本植物的可食性产品,它由种子及包被构成,当其多汁而柔软时,包被尤其不可缺少”。倘将“包被”作广义理解,而且不限于指外果皮,那末牛津英语辞典的定义适合于本综述。因此习惯认为,果实主要是指肉质的可食性果品。对诸如坚果、谷粒、蓇葖、瘦果等干果来说,种子是其主要产品。世界上多数果品(如葡萄、香蕉、番茄、柑桔、葫芦、仁果类、核果类、芒果)是肉质果,从而证明把重点放在果肉的生理学研究上是理所当然的。

## 果肉的起源

可演化为果肉的组织是极其多种多样的，这已为其他作者所指出。图 1 说明，某些树种整个花序结构的几乎所有部分都可发育成果肉。不可能将发育性状或成熟果肉中的任一变化都归于形态起源的差异。其共同点是，这些组织能积累水分和若干有机化合物，从而使其发育成多汁而美观的个体。这些组织是大块的薄壁组织（常为球形或圆柱形），而且没有硬层的约束。

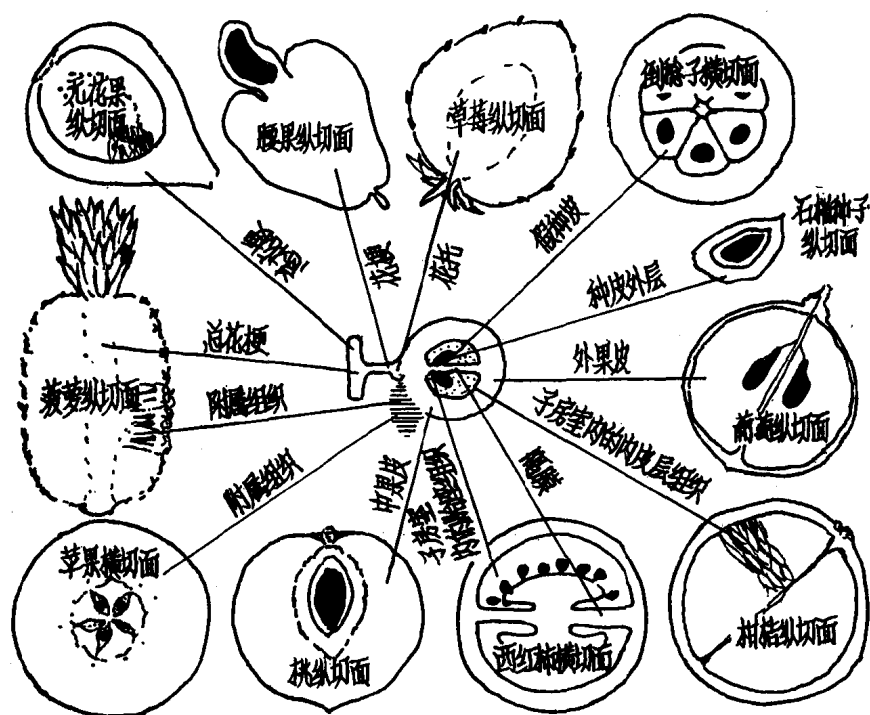


图1 11个种的果实切面图,表明多种多样的组织可发育为果肉

(某些图样根据乌尔里克的著作复制)

果实有充填子房室的趋势，除非子房内的细胞发生了重大变化以致抑制了分裂和膨大。花后在一个或多个子房室表面上，例如在胎座（番茄）、隔膜（香蕉、葡萄）及内皮层（香蕉、柑桔）的分生活动加剧时形成了子房室内的组织（果肉）。该组织然后借助于细胞增大而填满腔体并与邻近的果肉组织合而为一（除非该组织是转化为果肉的唯一组织如柑桔）。

## 果肉的“功能”

“但它的（果实的）美丽外观不过是为招徕鸟兽服务的，以便果实被吞食而使成熟种子得以传播”。达尔文在此解释了物种选优传代问题，由于它的种子覆有明显而吸引动物的种被，从而有助于传播。依照这一解释，果实表皮呈现出引人注目的色泽（红、紫、黄）以及生出甜而多汁的果肉来是不足为奇的。果肉组织还能保护种子及影响其周围环境（气体、水分、化学物质），但它不能像种子的组织那样为胚的生长提供养料。当人类尚处于狩猎和采集为生的时期，果实是其重要的食物来源，果类植物曾受人类的驯化和改良是不言而喻的。营养繁殖的应用促进了这一过程。



## 肉质果的发育模式

### 方法与解释

果实在经济上的重要地位及其发育过程的特殊性,引导人们去大力研究它的生长。可惜多数研究者都忽视了对果实的生长发育期间成分进行分析研究。单纯地测定果实的大小,其用途是有限的;若对不同成分进行浓度测定,则除了同时可获得果实大小(主要是鲜、干重)的资料外,在有关果实的积累方面,却并不能给予我们什么。倘若这种测定是针对果肉部分,而如果又知道果肉的细胞数量,那么就可以依据每个细胞的水分和干物质的组成成分两者积累的速度和持续时间来解释这些资料。

搜集这种资料的一般作法,是在生长期中每隔一定的时间采集果样。果样少会影响对群体进行估价的精确性,同时无法估计个体间发育的差异程度。为减少或避免这一弊病,可用三种方法:(1)选择的群体务须同时发育(需用一种客观的无破坏性的测定一致性的方法);(2)探索发育指标,并参照规定的指标分析数据(可用协方差分析);(3)应用非破坏性的方法测定某部位的个体果实。关于这一点,非破坏性测定应能同时测定果实大小、气体交换、果皮色泽、果实变形及其他性状。体积可以根据直径来估计,或通过液体排出量而直接测定;利用液体(例如水)有一些困难,可是用氮这样的惰性气体(它已应用于测定动物整体的体积),能保证调查研究正确进行。只要通过这类测量,获得对发育的了解,平均样品的有效性是可以得到大力改善的。

除测定问题外,还须对解释问题加以说明。其中某些问题可以根据,比如说,表明体积和时间的关系的双S形生长曲线加以解释。核果类与浆果类往往显示出这种曲线(图2)。把第一与第二迅速生长阶段称为“第Ⅰ期”与“第Ⅱ期”,其间的缓慢生长阶段称为“第Ⅲ期”,这已成为通例。可惜这些时期的界限是随意确定的;无论在累积曲线,还是在双峰速率曲线上,其精确位置都没有标明。一种确立曲线弯曲部位的方法已经设计出来(匡特的最大可能值方法),但它在果树文献中,即使有人应用也极为少见。

采用“三时期体系”在某些方面是不适当的,因为除了具有武断的性质之外,在逻辑上是不恰当的。对这些时期可以再细分一下,如“0期”、“第Ⅰ<sub>A</sub>期”和“第Ⅰ<sub>B</sub>期”(见图2)。从根本上说,两条连贯的S形曲线,各有其始点、加速期、最大生长速率点、减速期及终点。这些特性可由速率曲线(图2)或S形生长曲线衍生中的最高位点与最低位点加以确定。缓慢生长阶段(第Ⅲ期),包括第一

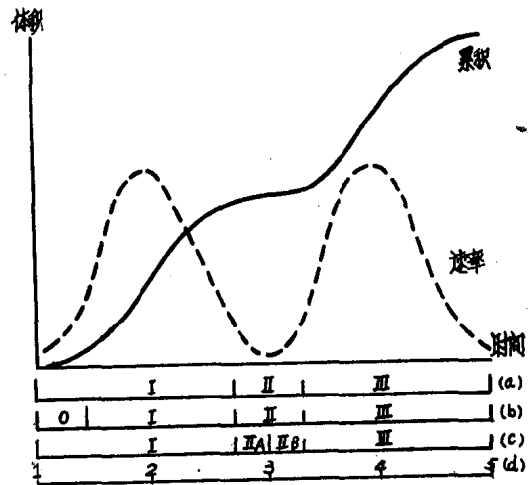


图2 相应时期的体积双S形生长曲线表示为累积和速率

为描述该曲线类型曾应用过若干方法:(a)康纳尔氏始于1914年的传统方法;(b)初始阶段的表示方法;(c)将停滞期分为两个部分;(d)根据生长速率的高峰和低谷划分阶段。

周期的最后减速部分和第二周期的开始加速部分（表示其回升）。两种方法都可用于确定其长度：倘使积累曲线是平滑的，应能计算出第二次衍生中的最高位点之间的间隔；但如果曲线有明显的弯曲，则其时期可用上面提到的匡特的方法加以确定。

解释中的另一个难点，是所用的实际关系问题。假使以不同基础（单位干重、鲜重、蛋白质、含水量、单个细胞等）来计算数据，或者如果依先前的参考数据求出速率，例如相对生长速率，或该数据通过其他途径加以转换，那么就会产生截然不同的解释。

### 发育模式

博拉德撰写的述评，精辟地描述了果实生长曲线的特性。其中具有单S形曲线的是：苹果、梨、棕枣、菠萝、香蕉、鳄梨、草莓、柑桔、番茄、甜瓜。具有双S形曲线的是：全部核果、无花果、黑醋栗、树莓、槲桔、葡萄及油橄榄。猕猴桃（*Actinidia chinensis*）果实的生长曲线被描述为三S形曲线。关于双S形生长曲线果实的资料，是根据不同果树种类三个阶段的生长持续期和生长速率汇集的。在一个种的范围内，早熟品种的果实有一个短暂的缓慢生长阶段。对三个葡萄品种作了比较，其全部生长阶段占28天至38天，例外的是一个早熟品种，其第Ⅰ期仅为5天；一个晚熟品种，其第Ⅲ期占51天。从白玫瑰香葡萄浆果生长曲线的对比中，发现第一个生长周期是相对稳定的，但缓慢生长期由于周围环境的不同，有8天到48天之别，不管花序是初生的还是次生的（指主梢上及副梢上的花序——校者）都如此。

对生长曲线的某些解释是值得怀疑的。例如荔枝，其生长数据（长度与直径）给人以单S形曲线的印象，但如果按体积计算，同时减去种子的体积，就可发现双S形曲线。标准的单S形曲线果实——苹果，在早期阶段对其进行一组测定即可发现其曲线是显著畸形的。类似的差异没有理由不会普遍发生。举例来说，通过对葡萄浆果就地进行的逐日测定，我们已证实第二迅速生长期的开始是明显的，短暂（一天）的，突发性的（Coombe和Bishop，未发表资料），这就证实了早先的设想。如果测定得精确，就可看出器官的生长曲线往往是不规则的，因此很难用简单的数学形式加以描述。

### 生长的组成部分

从开花到果实成熟的间隔期因种类而异，从3周（草莓）到60周（伏令夏橙 *Valencia orange*），但许多果树的间隔期为15周左右。在此期间，果实可增大增重数千倍。增长较著者为鳄梨（300,000倍），增长较小者是矮生南瓜（40倍）或科林斯葡萄（300倍）。据知，最大的果实（南瓜和西瓜），其单果体积可达30升以上，但它们不具有过度膨大的因子（实际上，与多数葡萄的4,000倍相比，没有更大的），因为它们的子房在花期就相当大。

成熟果实的果肉重量是通过细胞的数量、体积和密度加以测定的。成熟时期细胞的数量与体积，取决于花期细胞的数量与体积，此后又受细胞分裂与增大的速率和持续时间所影响。

### 细胞数量

正当花期时细胞没有什么分裂，可是此后，当果实积极吸取输入储藏养分或光合产物时，它的若干组织就变为分生组织而开始生长，即开始座果；而那些没有发生此类活动的果实，一般都要脱落。尼奇的述评很好地说明了花内发生的重要活动以及导致座果的发育刺激作用。

果肉内细胞的活跃分裂，通常只限于花后数周的开始阶段。然而，也有一些明显的例外情况：科林斯葡萄（Corinth grape）开花后，外果皮中不发生分裂，悬钩子属植物及某些茶藨子属也是如此。但对鳄梨来说，细胞分裂却贯穿于果实的整个生命过程。辛诺特对葫芦科植物果实生长和发育过程中细胞分裂和增大的有关作用作了大量综合分析。他对西葫芦的几个种进行了比较，从而发现，大果型的西葫芦比小果型的西葫芦具有较长的细胞分裂期，特别是果实的外部组织是如此；然后分裂停止，细胞进一步膨大。

开花期，一个苹果的果肉中有二百万个细胞，采收期有四千万个。要达到这一数量，花前需要21次倍增分裂，花后只需4.5次。同样，在花期，葡萄子房中有20万个细胞，四十天后是60万个。要达到这个数目，花前的倍增分裂数是17次，花后为1.5次。看来需有充分的发生变化的机会才能在花前增加细胞数。确实，哈里斯等曾指出，温室栽培的“无核白”葡萄浆果在花期和在40天后细胞分裂已停止时的果实细胞数，都只有田间栽培的二分之一，研究表明，这样大的差异完全是由于花前分裂造成的。可惜对这一类型以后就没有什么研究。Jackson等（1966）推测，早期细胞分裂的差异通常对果个变化有极大作用。从单个植株上成熟杏果实的大小、细胞数、细胞体积三者间的相互关系中得出的结论是：细胞数对果个变化是最重要的作用因子（倘在不同树之间进行比较，那么细胞数和细胞大小这两个因子对果实变化都有作用）。由早花发育而成的果实在成熟时之所以大，主要是由于细胞数较多。看来，这些差异是由花期细胞数的变化造成的。

不仅果肉不同部位细胞的分裂时机而且分裂方向（平周分裂、垂周分裂、随机分裂）以及二者与细胞膨大时机的相互作用，对细胞的最终形状、大小以及果肉的外观和质地都有影响。石榴的单层细胞（它可发育成种子周围的果肉），不会发生平周分裂，它的细胞壁很薄，同时组织是透明的。接骨木果实以垂周分裂占优势；而葡萄则以平周分裂占优势。在子房室内部组织中，看来以多种方向进行细胞分裂。必须着重指出，果实某些组织的细胞不同于果肉，它们具有与众不同的分裂时机和分裂方向。

### 细胞体积

尽管大家都认为细胞数量是果实发育的一个重要因子，而且它对果实大小的变化有影响，但无可怀疑的是：对大多数树种的个体果实说来，细胞体积的增加对果实总的膨大作用是最大的。葡萄浆果在花后的总膨大率（可归因于三种生长组成部分）是：细胞数量——2倍；细胞密度——4倍；细胞体积——300倍或更多。植物中可发现一些最大的细胞，它们产生于成熟果实的果肉内。细胞长度通常在100—150微米的范围内，有时可超过1毫米，而石榴种子周围果肉内的细胞，其长度往往超过2毫米。体积变动范围可到 $10^8$ 立方微米，一般是 $10^6$ — $10^7$ 立方微米。这些组织的细胞在花期的体积只有 $10^4$ 立方微米左右，足见其膨大率之高。

成熟果实中（如西葫芦），细胞的径向直径往往有一种梯度，它由中心向外递减。在杏的中果皮内已发现了同样的梯度，但细胞体积却没有这种趋势。根据推理，既然细胞体积不存在梯度，想必这梯度就是细胞形状的梯度；在分裂结束时，细胞是接近等直径的，如果在果皮的范围内，细胞全部发展到同等大小，那么应该认为这时细胞的形态已经确立。

果肉内细胞的膨大程度受以下因素的影响：细胞壁习性（细胞壁材料的可塑性及沉积作用，包括次生细胞壁的发育程度）、膨压（水的流量和细胞内外渗透压的差别），以及由果皮或其他保护层对果肉施加影响的紧张状态。其中每一组成部分都可能单独地受诸如生长调节剂和环境等因子的影响。

已发现体细胞多倍性发生于果肉细胞内，这很可能是一种共性。布雷德利十分注意细胞核体积和细胞体积之间的直接关系。其倍性程度是值得考虑的。它随果肉年龄而增长。布雷德利与克兰成功地揭示了杏在第Ⅰ期的果肉细胞平均是10倍体，而成熟前一周平均是14倍体，直到测得64倍体。在第Ⅰ期末用生长素（2,4,5-T）对杏进行处理，使第Ⅰ期的倍性增加了30%，成熟期的倍性增加了90%；果实细胞和果实相应较大。他们指出，倍性的增长率先于细胞体积的增长率，同时指出，它可能受激素梯度的控制。

### 细胞密度

果肉内积聚着大量的各种有机化合物，其浓度与日俱增。然而，显然不能把浓度的增加视为果实干物质大量增加的原因；这应更多地归因于细胞体积（和水分）的大量增加，从而为溶质的积累提供了基质。这一论点将在后面讨论。

在果实的个体发育过程中细胞密度与干重率是平行变化的。在葡萄的外果皮中，由于酒石酸盐的浓度大，还可能由于细胞具有大量原生质，故在花期的干重率很高。干重率随着葡萄的发育而下降，大约在第一个生长波的最快生长期达最低限。此后，先是由于苹果酸盐和酒石酸盐的积累，而后由于葡萄糖和果糖的积累，其数值上升。许多水果都表现有类似倾向，但“金皇后”桃却比较复杂，因为鲜重与干重的双峰曲线是不协调的（同时在每一生长周期中），水的输入先于干物质的输入。

据说，以单果为基础，即使具有双S形体积曲线的果类，其干重的增长也随着时间的进展而表现为单S形曲线，但这是有争论的。葡萄和桃的单果干重曲线显然是双峰的，尽管第二生长波的范围比第一生长波要大得多。

简而言之，花前的细胞分裂和花后的细胞膨大，看来应是肉质果鲜重增长的主要因子。花后的细胞分裂和溶质浓度的增加可使鲜重稍微增加。单果干重的增加同样也取决于这些因子。

### 果实的成熟过程

除了生长调节剂效应的研究外，果实生理单方面的研究主要集中于果实的成熟过程。这是改善采后果实处理的需要，也是了解呼吸作用的机理和控制呼吸作用的需要，因此果实成了人们感兴趣的试验材料，因为呼吸有跃变现象。这种研究仅在最近才朝着了解果实发育生理的目标前进。

成熟是一个阶段，处于该阶段的果实口味最佳；而成熟过程是以成熟告终的一系列活动的综合。多数肉质果的成熟过程包括软化、上色、变甜等过程，一般都伴随酸涩味的下降及芳香化合物的增加。往往还有其他的一些活动应包括进去，诸如呼吸率及乙烯产生率的增高、叶绿素的消失以及细胞的继续膨大等。由于这些活动的数量和时机因树种而异，故而术语是个问题。虽然多数人赞成果实发育的这一部分内容可列为衰老，而有一些人却喜欢把这一词局限于过熟期。“maturation”（成熟）一词经常被用于导致果实最终成熟的活动。这里的疑难在于，有人可能把“maturation”（成熟）用于

多数生长周期的较后阶段，包括果实马上就要进入成熟之前的阶段，而“ripening”（成熟过程）一词明显地是对果实而言的。

罗兹曾建议，“climacteric”（跃变期）一词的定义应扩大到包括一切成熟变化的起始点，这与基德及韦斯特最初描述果实个体发育的这一临界期，用法上是严致的。从这一意义上说，这个建议是有价值的。可惜“nonclimacteric”（非跃变期）的概念已经发展了，它是指不表现呼吸率急剧上升等特性的果类。罗兹论述说，当对所谓非跃变期果实进行比较仔细的研究时，可能发现它们具有跃变期果实的性状，虽然时间范畴不同。很可能这个意见是错误的，因而笔者宁愿用“成熟过程的开始”、“成熟阶段”、“成熟”、“成熟的”等词语来表达。

发育过程的成熟阶段是果实由开花时的组织到发育得相当大时才开始。在达到一定的准备状态之前，要刺激果实按照成熟模式进行发育是困难的。对早先在成熟过程的某些阶段进行过刺激处理（例如用乙烯或乙基磷处理）的，其产生的果实风味不佳。成熟过程看来是发育过程（包括一系列酶的活动）的一个阶段，它与前一阶段是不同的。其激发过程将在下面讨论。

据说，具有呼吸高峰的果品，例如苹果、香蕉、梨、甜瓜、鳄梨，其成熟阶段是明显的；而无呼吸高峰的果品，诸如柑桔、葡萄、草莓、菠萝，其成熟阶段是不明显的。不过，葡萄浆果成熟的开始却是十分明显的，这叫“Veraison”，它是开始糖积累、酸消失、果实软化、表皮着色及细胞重新膨大的标志。在果实开始发育的较早时期，它与苹果和桃的成熟过程是不相同的。

导致桃子成熟的这个过程，到底在何时开始，最近已作了重新调查，并获得了一些有益的结果。在这个阶段中，当干物质的积累还很少时，尽管中果皮对外源乙烯敏感，但果实产生的乙烯却很少。随后，几个过程同时开始：中果皮细胞开始更快地积累干物质，乙烯产量增多，与内果皮相邻的果肉开始发黄。通常被认为与干物质同时增加的水分积累（细胞膨大）速率的增长，在金皇后桃内提早数周开始，并显然是独立控制的。

进一步考察组织内部成熟的起因定然有所得益，因为它会有助于弄清机理。葡萄似乎与桃相反，它可能由外向内成熟，因为在开始成熟时，在果皮中的积累过程比果肉更强。蔗糖的水平表明，棕枣的成熟过程以果实末端进行得较快。然而，尽管开始的时间和部位有这些差异，但果肉的大多数细胞都以同样方式经历同样过程；而邻近组织的细胞，例如花梗则不然。

## 果 肉 的 组 成

果肉的鲜明特征是，它能膨大并变得多汁、味甜和有色。果实中，水分占最大比重，同时还积存有大量的其他化合物，其中许多是水溶性的。这些化合物包括糖（特别是葡萄糖、果糖、蔗糖）、酸（苹果酸盐、酒石酸盐、草酸盐、柠檬酸盐、琥珀酸盐）、质子及其他离子（特别是 $K^+$ 、 $Cl^-$ 、 $SO_4^{2-}$ 、磷酸盐、 $Ca^{++}$ 、 $Mg^{++}$ ）、乙醇（包括环己醇）、酯类、类黄酮和糖苷（包括多种色素）、酚类、氨基酸、酰胺、蛋白质、维生素、生物碱、萜烯、类脂化合物以及其他多种成分。在某些细胞中有大批的树脂、丹宁或晶体。多糖（例如淀粉）在某些果品中占优势，但在果实接近成熟时往往被水解。

浓度大小，以葡萄汁液中11种最常见化合物的平均值(以克分子为单位)列举如下：葡萄糖 0.61M，果糖 0.55M，钾 0.05M，酒石酸盐 0.03M，苹果酸盐 0.02M， $Mg^{++}$  0.007M，磷酸盐 0.004M， $Ca^{++}$ 、环己六醇、脯氨酸、精氨酸 0.003M，总克分子浓度为 1.3 无可怀疑，即在大多数的果品中，水分和糖是主要成分。图 3 所示的55种不同果品，其成熟的可食果肉的含水量和糖浓度(以鲜重为基础)都可说明这一点。对角线表示纯的糖溶液(以每百分水为基础折算)。从此线到每一特定果品的垂直距离，系指其非糖固体部分。可以看出，除所谓的菜用果实(vegetable—fruit)及主要蓄存类脂(鳄梨、油橄榄)、酸(柠檬)、淀粉(榴莲果)等类果品外，都以水分和糖占优势。

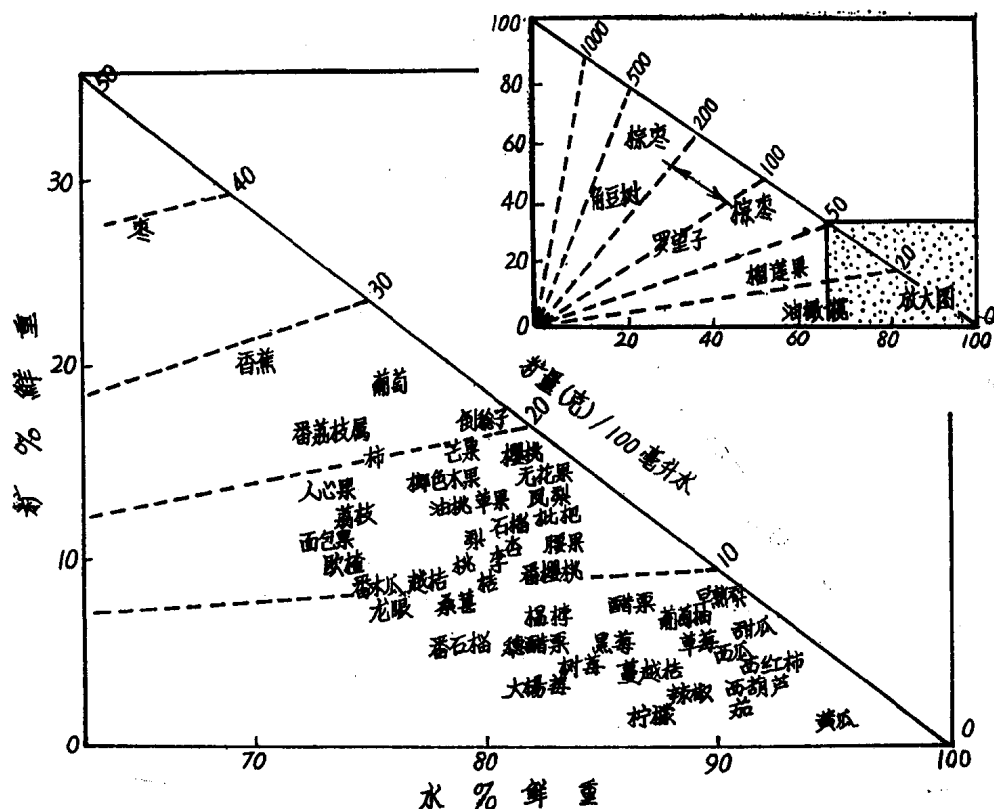


图 3 55种果树的成熟可食部分依鲜重计算的糖与水分含量。这些数值的幅度是可估算的，但所示的值可以认为是一种合理的平均值

多数商品水果(如葡萄、香蕉、柑桔、苹果)含有9—20%的糖。葡萄可达到的糖分浓度要高得多。据笔者测定，“科林斯”小粒葡萄的含糖量占鲜重的25%以上(干重的80%以上)，己糖克分子浓度相当于1.6。这样高的糖浓度是不是通过溶质的积累，或通过溶媒(水分)的丧失而获得，这还是个问题。赖格获得的棕枣资料表明，个别果种确实是有失水现象。不过，这些果品以单果为基础同时积累蔗糖。由此看来，积累与脱水两者都有助于最终浓度的确立。要确定这两个过程的相对浓度是困难的。不过，在“树体成熟过程”的最后阶段到来之前，测得糖浓度是37%(相当于0.9M的蔗糖和0.4M的己糖)；在最后成熟过程中(此时造成的浓度在60%以上，相当于2M)，脱水很可能

起极大作用。成熟角豆树的果肉中及罗望子果肉中，溶质的高浓度（前者的糖为鲜重的43%，后者的糖及酒石酸盐分别占鲜重的33%和17%），很可能是由脱水以及积累造成的。大体说来，果实到了熟透的时候和果肉细胞紧胀的时候，浓度的增加通常完全是由脱水造成的。然而笔者发现，葡萄每个果实（亦即每个细胞）的糖的重量，至少在这个阶段的第一周是继续增加的。

尽管出现了上述的例外情况，只要果肉细胞在膨大，多数果品的溶质浓度就会增高，这一点似乎是确凿无疑的。这就意味着，水分和溶质两者都在同时积累，只是溶质的积累速率较大而已。果实的体积越大，它的干重也越大。

诸如淀粉和贮藏蛋白质这样的大分子量化合物的积累，对多种果树来说，并非是其果肉的主要成分，这与种子相反。从进化论的观点看，很可能反映着它们的相应作用：种子滋养幼苗，而果肉则是有助于种子的传播。从广义的形态发生学观点看，其差异很可能反映着它们的相应形态：种子很快就被坚硬组织所限制或抑制，而果肉则往往在种子外部，相对而言是不受抑制的。干物质在种子内积累的那些果品没有什么渗透效应（例如油橄榄和鳄梨内的油微滴），其成熟的果肉细胞是微小的。

认为器官的自然限制会影响这些器官的发育，这种见解在某些方面与威廉斯的论点是相似的，后者认为，茎尖会影响叶的生长速率和叶形。

## 水分和溶质的积累

水分与溶质主要积累于果肉细胞的液泡内。尽管两者积累在一起，但在细胞膨大过程和溶质积累过程之间有什么联系（如果有的话），对此还没有什么试验成果。1960年笔者曾提出这样一个假定：在第二个生长期中，葡萄外果皮细胞的膨大是由于糖在液泡中积累后由水分渗透而引起的。后来有两点发现否定了这一假设。第一，在第二生长周期开始时，生长速率的迅速增长与糖度积累的类似增长不相称；在这方面，葡萄与桃相类似。第二，当葡萄浆果与可塑外膜相适应而阻止果实膨大时，果实则不能积累糖分；剥离外膜后，糖分积累与果实体积均有增加。这一结果提出了相反的假定——溶质的积累依赖于膨大。但这不是这两种过程的因果关系的实质；它们只不过可能在大约同一时间发生于这些组织中。

### 溶质的供应途径

贮存于果肉中的有机化合物，无疑主要来源于近期的光合产物。可能大树中的贮藏养分也有所助益。里德及比拉斯基指出，杏树很可能就是如此，因为山梨糖醇（在韧皮内运转的主要碳水化合物）虽然能由成熟杏的果肉引起代谢变化，但是很困难。他们还指出，果实积累的蔗糖可能来源于树体的贮存养分。只要计算一下它们的相对数量，就可看出这未必是唯一的来源，因为从其数据看，在成熟前两天的时间内，杏果实蔗糖的单果积累量是1克，这就意味着一棵丰产杏树每天输入果实的蔗糖量在1公斤以上。一棵杏树的养分贮备量有多少不得而知，但根据桃树类推，2—3天的时间未必就能满足这样大的需求量。由此类推，当桃果实的积累量最大时，桃树叶片的光合强度就会增至高水平。但这不是说贮藏养分无所助益；开花前就已落叶的葡萄树还能成功地结出少量的成熟果实。

在花期和花后不久，子房有微弱的摄取养分的能力，即微弱的吸收作用。正因如此，在开始座果时期，子房的养分供应似乎有赖于植株总体的营养。这一现象通过葡萄和单性结实的苹果的座果得到了说明。果实一旦开始生长，它的摄取养分的能力就会不断增大，继之，各种限制积累的因子也开始起作用。Crane (1969) 和 Nitsch (1970) 曾提到，由种子和果实合成的各种激素，具有调动养分的能力。

韧皮部是果实最可靠的输导途径，而细胞壁则是果肉液泡的输导途径。糖分可能有大的浓度梯度，这是引人注目的，因为这涉及到机理问题。但新近研究指出，糖分可能产生于贮藏组织的细胞壁溶体中，这可能意味着糖分是沿着从叶片到果实液泡的通道而集中的，出现的波动比想像的要小。也有人提出，在细叶脉中，糖分是从叶绿体经由细胞壁向韧皮部输送的，虽然经由质体的途径也有某种作用。

从概念上考虑，糖从叶片到果肉的输送途中，要注意两个障碍：第一个障碍在叶内的韧皮部（或其他来源）；第二个障碍是在包围果肉细胞液泡的膜上。如此看来，正常的途径可能是：在叶绿体内进行光合作用，糖扩散到叶的韧皮部，主动地“填进”韧皮部，沿着韧皮部由多到少输送到果肉的维管束，然后透过果肉细胞的外层间隙而扩散，最后，积极地“填入”果肉细胞的液泡中。

詹纳对小麦胚乳输入和积累碳水化合物问题的分析，有可能为了解果实细胞的类似过程提供有益的参考。需要注意的是，在逐渐膨大的液泡中不是积累淀粉粒，而是积累液态的单糖。还有另外两种研究途径，即研究液泡和液泡膜的特性及溶酶体假说，研究甘蔗节间薄壁组织积累糖分的机理，也有助于解决果肉液泡的溶质积累问题。

### 液泡的特性

在论述植物细胞结构的文献中很少谈及液泡问题。新近有一本参考书勉强提到它们，但“液泡膜”和“液泡”二词却未列入索引。这种状况实在可叹，但从其缺少内部结构和试验上存在的困难来看，这是可以理解的。我们对液泡的动态特性的许多认识是来自于对离子流动的研究（特别在根细胞中）。

有人说，液泡可为溶质提供储存空间。再则，由于溶质和水分的存在以及原生质膜和（或）液泡膜有渗透性，液泡是作用于细胞壁并导致紧胀和组织强化的压力来源。液泡的内含物包括水分、水溶性离子和分子、各种不溶性内含物。从具有大量液泡的组织中榨出的汁液，占压倒优势的是液泡溶液。

液泡汁液的渗透压变化于3.5—150巴之间，而成熟果肉液泡的渗透压波动在20—40巴之间，其pH值始终不超过7。果肉内，由于酸性化合物的积累，pH值往往在4以下。液泡膜是一种单一的膜，其渗透性不同于原生质膜。

果肉液泡的内含物有若干不同类型，晶体和非晶体的都有。虽然这些晶体是特殊的化合物，例如草酸钙和酒石酸氢钾，但它们却有众多的形态。非晶体是一些集合的或聚合的化合物，例如单宁和树脂。含有这些物体的细胞常常遍布于果肉中。业已证实，柿子果肉内的单宁细胞，随着果实的成熟，不但能增大体积，而且数量也有增加。可以推测，含有液泡内含物的细胞，其特定化合物的浓度要比邻近细胞的高。这就意味着，在液泡间化合物的分布是不平衡的。这一现象清晰地表现于葡萄果皮的横断面中，在某些发育阶段，由于细胞间色素（花青素）的含量不同而出现镶嵌现象。

### 液泡——溶酶体



有一个极好的例证说明，溶酶体（即含有水解酶的膜束缚细胞器）可产生于植物细胞中，就如可产生于动物细胞中一样。马太尔指出，液泡是内分泌极为发达的植物溶酶体的一个类型；因而它们会大大地膨胀，并成为植物学家所熟知的组织。已有办法从酵母细胞中分离出液泡，从高等植物的器官（例如玉蜀黍的根尖）中也能分离出液泡；几种酸性水解酶的强烈的恒具活性同其有关系。自然，小液泡也能获得同样结果，但目前的直接证明是来源于一种单细胞藻类植物细胞的大液泡内直接流出的汁液，发现其中有酸性水解酶。当涉及生物化学活动时，马太尔爱用“溶酶体”一词，而涉及形态学结构，则爱用“液泡”一词。他指出，溶酶体可能由粗内质网状结构发展为带有核糖体的细胞器。来源于高尔基体的泡囊可能潜入这些细胞器，进而合入酶类和基质。因此，液泡/溶酶体的发育不仅可见于酶抑制，而且可见于内分泌抑制。尤其是，马太尔着重指出，液泡通过囊泡化和吞噬作用，具有分离胞质材料的能力。这些过程提供了一种获取逆转和控制逆转的机理，而逆转现象已由代谢研究充分证实。

衰老被认为包括吞噬活动和细胞质数量减退，虽然合成蛋白质的能力仍保持着。果肉的成熟被认为是衰老（见上）的一种类型，但很难设想，溶质大量而迅速地进入果肉液泡是一种吞噬过程。要是说作用机理与液泡膜上（或液泡膜内）的载体和酶有关，倒有几分道理。对完整液泡的细胞化学分析和对微量沉淀物的解析分析，结果都证明酸性水解酶可能与液泡膜有关。对微量沉淀物的分析表明，酶与液泡膜的内表面有关。还证明，酵母液泡（它被公认为能积累高浓度的精氨酸）拥有专门的输导精氨酸的系统；这个系统的性能（诸如明显的活化力，它的能动性和专一性）业已确定。据推测，它就在液泡膜上起作用。

还需考查的是，上述对液泡的研究，如何与成熟果肉中液泡的表现相关联。这些概念与用来解释甘蔗节间细胞累积糖分的说法是不一致的（见下节）。还有可能，细胞之间液泡成分（见上节末）的差异，可以用它们的酶补充不同来解释，后者是由于每个大的中心液泡发育变化不定而引起的。

### 甘蔗节间的糖分积累

有无酶的活动及其活动部位和变化，是某一组织代谢能力的一项指标，虽然它们不能证明作用的具体途径。至于谈到成熟果实，已有若干发现表明酶活动的重大变化与成熟活动有关。迪雷提供了一个很好的简要情报：参与果实发育的酶约有24类。但因未提到酶在细胞内的位置，同时果实组织内与酶有关的其他若干资料也不可靠，因此，这一情报的实用价值颇为有限。但作者描述了参与碳水化合物代谢的其他酶类，同时也描述了葡萄浆果中蔗糖磷酸盐合成酶和蔗糖合成酶，因而对这项研究作了重要补充。这些酶和甘蔗节间细胞正在积累糖分时所产生的那些酶相似。甘蔗组织中不存在与果肉相关的那许多问题，而且对糖分贮存机理的认识方面已获得了颇大进展。这项情报是值得密切注意的，因为它可作为研究果肉积累糖分的借鉴。

当甘蔗节间薄壁细胞正在伸长时，其积累机理似乎是：细胞壁溶液中的蔗糖为一种可溶性的酸转化酶所水解；葡萄糖和果糖借助于分离和能量结合机理通过原生质膜，在代谢层（细胞质）中，己糖被磷酸化而合成蔗糖磷酸盐；蔗糖磷酸盐的蔗糖部分借助于能量结合机理被输送通过液泡膜。这一过程可按浓度梯度相逆地进行（即由低浓度区域向高浓度区域运动——校者注）。液泡中的转化酶能将蔗糖转化为葡萄糖和果糖。在延长