

庄 晚 芳 主 编

茶 树 生 理

农 业 出 版 社

茶 树 生 理

庄晚芳 主编

农 业 出 版 社

茶 树 生 理

庄晚芳 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 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 32 开本 10.26 印张 235 千字
1984 年 5 月第 1 版 1984 年 5 月北京第 1 次印刷
印数 1—4,100 册

统一书号 16144·2767 定价 1.60 元

前 言

为了加速茶树生理的研究，更好地为茶树栽培提供理论依据，我们把许多分散的研究资料进行了系统整理，并结合国内外近年来有关研究进展情况，撰写了《茶树生理》一书，希望它能使茶叶科技理论的研究有所提高，对生产能起到一定的指导作用。

本书共分八章。在一般植物生理的基础上，探讨茶树光合作用和呼吸作用的特点，物质的形成和运转规律；茶树繁殖、施肥、修剪和采摘等技术措施的科学依据。

本书由浙江农业大学茶叶系庄晚芳、童启庆和中国农业科学院茶叶研究所庄雪岚、王立分章编写。在编写过程中得到了有关方面的支持，在此深表谢意。

1982年10月

目 录

绪论.....	1
第一章 茶树光合作用.....	5
一、光合作用的意义及其研究进展	5
二、茶树光合作用的基本规律	9
(一) 茶树光合作用的日变化	10
(二) 茶树光合作用的年周期变化	13
(三) 叶片和新梢生育过程的光合效率	14
(四) 环境因子对茶树光合作用的影响	18
四、群体条件下茶树的光合作用	25
(一) 茶树群体光合作用与光照温度关系	26
(二) 茶树群体的叶面积指数	31
(三) 茶树光合产物的运转、分配和累积	35
五、茶树经济产量界限与增产途径	47
(一) 通过栽培技术的增产途径	48
(二) 高光效育种	62
第二章 茶树呼吸作用.....	69
一、呼吸作用与茶叶生产	70
(一) 呼吸作用与茶树栽培	70
(二) 呼吸作用与产量	71
(三) 呼吸作用与品质	74
(四) 呼吸作用与病虫害	78
二、茶树生育过程中及品种间的呼吸强度	79
(一) 茶树品种间的呼吸强度	80
(二) 茶树不同部位的呼吸强度	81
(三) 茶树新梢生育过程中的呼吸强度	82

(四) 茶籽萌发过程中的呼吸强度	85
(五) 茶树根系的呼吸强度	87
(六) 芽叶采下以后的呼吸变化	89
三、呼吸作用与生态因素	91
(一) 外界条件对茶树呼吸作用的影响	91
(二) 内部因素对茶树呼吸作用的影响	100
四、呼吸作用机理概述	101
五、呼吸作用与光合作用的关系	106
第三章 茶树水分生理	109
一、茶树水分生理的重要意义和研究概况	109
二、茶叶高产优质与水分	113
三、茶树各器官水分的分布状况	116
四、吸收水分的机理	117
五、水分输运和影响吸水的条件	120
六、茶树水分的蒸腾作用	122
七、茶树灌水的生理指标	130
(一) 茶树的阶段需水规律	131
(二) 合理灌溉的指标	133
第四章 茶树营养生理	137
一、茶树体内的矿质元素	137
二、茶树必需的矿质元素及其生理功能	141
(一) 氮素营养	141
(二) 磷素营养	152
(三) 钾素营养	159
(四) 钙和镁	162
三、茶树体内微量元素及其生理功能	166
四、茶树施肥的主要生理依据	173
五、茶树根外营养的生理效应和技术	181
六、贮藏营养与新梢生育	184
第五章 茶树的生长发育	189
一、生长发育的概念	189
二、茶树生长发育的规律性	191

(一) 阶段性.....	191
(二) 周期性.....	194
三、茶树的生长关系	217
(一) 地上部与地下部的生长关系.....	218
(二) 营养生长和生殖生长的关系.....	223
(三) 个体与群体生长的关系.....	231
四、茶树生长发育与丰产栽培	237
(一) 培养健壮的树冠	237
(二) 扩大茶园覆盖度, 控制叶面积指数.....	238
(三) 调节生长关系	239
第六章 茶树繁殖的生理特点	242
一、茶籽的一般生理特征	242
(一) 茶籽发育过程中的生理状况.....	242
(二) 茶籽有机物质的组成和转化.....	243
(三) 茶籽含水量的变化	247
(四) 茶籽的休眠与后熟	248
(五) 促进茶籽发芽的生理原因.....	251
二、茶籽萌发时的物质转化	253
(一) 水分变化.....	253
(二) 贮藏淀粉的变化	255
(三) 蛋白质和有机酸的转化.....	256
(四) 脂肪的变化	258
(五) 茶多酚和酶活性的变化.....	259
三、营养繁殖发根过程的生理特性	261
(一) 营养繁殖的意义	261
(二) 根再生的生理原因	263
(三) 营养繁殖的发根过程	264
(四) 影响发根的生理因子	265
第七章 茶树剪、采的生理作用	273
一、剪、采的生物学效应	272
(一) 剪、采对新梢生育的影响	272
(二) 剪、采对根系生长的影响	274

(三) 剪、采对茶树生殖生长的作用	276
(四) 剪、采后化学成分的变化	277
二、剪、采后茶树生理变化的原因	281
(一) 顶端优势与优势转移	282
(二) 芽的异质性	284
(三) 抑制生殖生长	285
三、合理剪、采能使茶树增产的原因	286
第八章 植物激素在茶叶生产上的应用	290
一、诱导茶树器官分化	292
二、促进插枝生根	293
三、打破种子休眠	298
四、调节茶树发芽期	299
五、加速新梢生育	303
六、控制花果形成	308
七、避免灾害性天气	309
八、防除茶园杂草	310

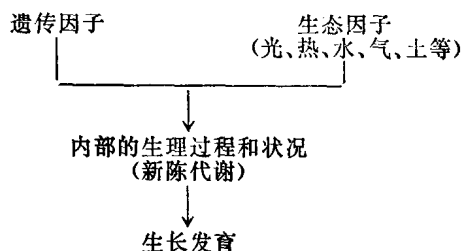
绪 论

茶树是多年生长寿树木，在我国云南西双版纳还存有八百多年树龄的“茶树王”。它一生所经历的生育全过程，除受着固有的遗传因子所控制外，很大程度受着外界生态条件，即光、热、水、气、土等因子的影响。因此，研究茶树生理过程以及生理作用存有较大的复杂性，也具相当的难度。茶树生理是属于植物生理学的范畴，与一般树木生理有共同之处，也有其特殊性。这里主要是在植物生理的共同内容上着重研究茶树的特殊性。

植物生理学是研究植物生命活动的规律及其机理的科学。它的内容包括呼吸作用、光合作用、物质代谢、水分代谢、生长发育和抗性等，归纳起来有三方面的基本内容，就是物质转化、能量转化和形态转化（即器官形成），这三方面是同期相互作用、相互促进的辩证关系，不能截然分开。为了研究的方便，依着生理过程的主次，分别加以叙述。

自从人类栽培植物以来，人们累积了不少的生产经验，在长期劳动中加深了对植物的认识，同时也不断地改善了它的本性。随着科学的进展，便产生了植物生理学的独立学科。它研究的内容最主要的是新陈代谢的生理活动。新陈代谢一方面进行物质同化作用，把环境中的简单无机物质吸收后形成为体内复杂有机物，并累积了能量；另一方面是异化作用，把体内有机物质分解成为简单物质并释放出能量。在新陈代谢统一过程

中形成各种生命活动，体内贮藏了生活所必需的营养物质和能量，促进了个体的生长，在生长过程中又产生了质的变化，即发育过程。所以说植物的生长发育是新陈代谢的结果。新陈代谢是生长发育的基本动力。它们之间的关系可扼要图示于下：



茶树生理的研究历史很短暂。如对茶树叶子内在物质的特殊性研究，不过一百多年的历史，自从十八、十九世纪茶叶相继传入世界各国之后，才引起了国外科学家的注意和研究。最早是探讨茶叶中所含的物质，分析了解叶和各种成茶的化学成分；继而深入研究化学成分的结构，以及叶片的组成解剖和细胞状况等，对于茶树新陈代谢的生理研究则不多见。到了二十世纪初期才注意到光照条件和土壤条件对于茶叶品质影响的研究。二十世纪五十年代开始，日本、印度、斯里兰卡和苏联等才开始从事茶叶物质的形成和转化的研究，嗣后对茶树光合作用、呼吸作用、水分代谢和矿物质营养生理方面的研究才逐渐开展起来。

在1840—1850年间，莫特(Muldes)，皮里伍特(Peligot)和罗契里特(Rochledes)等人先后进行分析成茶的成分，罗氏开始发现茶叶中含有单宁，分析出一种草酸和没食子酸的混合物，称为“武夷酸”。1860—1890年的三十年间马邻(Malin)等进一步分析没食子酸，因此，对茶叶中的各种化学成分有了

初步了解。勃里奇 (Blyth)、祁鲁尼 (Kellnes) 和柯赛 (Kosai) 等又进行研究在冬季新鲜芽叶化学成分的变化, 嗣后孟配 (Bambes) 又在印度分析各种不同茶叶的成分, 专门著有《茶的化学与农艺》一书。1910年以后对于茶叶内部生理生化的研究就逐渐多起来, 如笃斯 (Deuss) 分析茶单宁, 史巴塔 (Shibata) 研究光照对茶叶品质的影响, 孟恩 (Mann) 研究茶园土壤与茶化学的关系。以后因第一次世界大战对茶树的研究受到影响, 到第二次大战受了更大的摧残破坏, 许多研究无形停止。到了二十世纪五十年代初期, 苏联、日本和东非诸国家又逐渐开展研究。在苏联巴赫 (Baxo) 生化研究所进行茶单宁形成与转化的研究以及茶叶各种维生素的研究; 日本注意于茶蛋白质、氨基酸和茶香气的研究, 都取得很大成果。此外, 苏联又特别注意茶树水分生理的研究, 日本进行抗寒性的研究, 东非产茶国家对光照、修剪、施肥与生理的关系也有所研究。总之, 近二十多年来对茶树生理生化的研究有所进展, 累积了一些理论基础的资料, 但很大部分是关于茶叶成品的分析, 以及加工过程的生化变化, 而对于茶树生活过程所需物质的形成、转化, 同时与各种生态条件的关系就较缺少, 而且多偏重于个体生理, 对群体生态生理还注意不够。因此, 对茶叶生产上应采取农业技术措施, 从生理原因出发, 树立有系统的理论基础, 乃是有待今后进一步努力研究的问题。

我国对茶树生理的研究, 如从实践经验的认识来说都是很早的事情。早在第八世纪唐代陆羽《茶经》中, 曾经指明了茶树生命活动与生态条件的关系, 如“其地, 上者生烂石, 中者生砾壤, 下者生黄土”, 说明了茶树适宜生长的土壤, 以何者为宜, 至今仍是符合科学的。十二世纪宋代《大观茶论》也谈及种茶地点和土壤问题, 指出种茶应先用“阴阳相济, 土性相宜”

为好，同时认为要使茶树生长良好，必须天时地利相配合，对茶树生态因子的分析，确有独到之处。但从内部的生理原因，科学地探讨的论述却不多，甚至没有。真正有计划地进行科学研究，还是新中国成立以后才逐渐开展起来的。

在1934—1936年，上海商品检验局，为了确定出口茶叶的检验标准，对我国许多成品茶做了大量的分析工作，初步了解我国各类茶叶的品质特点。解放后我国为了恢复和发展茶叶生产，各产茶省的茶叶试验研究机构有系统地开展了茶叶三大成分的分析，同时对茶树在不同生态下和采用不同技术措施的作用下所产生的特征特性也有所研究。1958年中国农业科学院茶叶研究所成立以后，内设置生理生化研究室，与浙江农业大学茶叶系协作，有组织有计划地研究茶树各种生理活动。如光合作用、呼吸作用、水分生理、种子生理、矿质营养的吸收与转化，以及根系与地上部的生长关系等问题，初步积累了一些研究资料，也取得一定成果。

大家知道，掌握植物生理基本知识，是为了更好地掌握农业技术，发展生产。发展茶叶生产，应具备茶树生理知识。发展茶叶生产的主要任务是为了取得高产优质的制茶原料，制成能适应国内外消费要求的各种商品茶，以增加经济收益，提高人民生活水平，支援社会主义建设。因此，在发展茶叶生产过程中，如何运用先进的经验和技術，如何运用生理学知识，总结经验，分析高产优质的原因和效果，进而指导生产，不断提高生产水平，实为不可缺少的基础理论。

(庄晚芳)

第一章 茶树光合作用*

一、光合作用的意义及其研究进展

植物的光合作用就是把太阳能变为可贮存的化学能，把无机物质通过太阳光能合成为有机物质，从而为人类创造出类别繁多的生活必需品，无论是粮食、蔬菜，或者鱼、肉、禽、蛋等等都直接或间接来源于植物的光合作用；在工业上许多原料，如棉、麻、木材、油脂等，也都是光合作用的产物以及生产和生活所需的能源，包括石油、煤炭、柴薪、沼气和天然气等，无一不是近代或古代光合作用产物的积累和演变而来的。所以说人类的生存，乃至地球上所有生物的生存，归根到底均有赖于植物的光合作用。

根据科学家计算，地球上每年通过光合作用由 CO_2 转变为有机物质的碳素总量约为 2×10^{11} 吨，而大气中约有 6×10^{11} 吨碳素呈 CO_2 形态，这个数字相当于每年光合作用所固定的碳素总量的 250 倍，换句话说，就是地球表面存在着足以供应 250 年光合作用所需的 CO_2 ，但实际上光合作用的利用率是很低的。据殷宏章（1978）计算，光合作用只用去照射到地球上太阳光能的千分之一，只利用大气中碳源的千分之四。所以光合作用资源丰富，潜力很大，如何提高农作物的光能利用率，使之为

* 本章有关试验资料由中国农业科学院茶叶研究所生理生化室同志们共同进行研究的。

人类提供更丰富的食品和各种物质，这就是农业科技工作者面临的重大任务，也是茶叶科学中一个重大的基本理论课题。

长期以来，人们认为植物体内所含的碳素是从土壤中的腐殖质来的，十八世纪末叶，人们才逐渐理解到植物体内的碳素，是从自然界的大气中摄取的。早在 1772 年，英国人 Priestly 的实验，把生长良好植物放入经蜡烛燃烧或动物呼吸所污染的空气中，发现空气再次恢复新鲜的现象，说明动植物生活之间有着密切关系，其后七年（1779）荷兰人 Ingen-Housz 发现，植物之所以具有净化空气的功能，乃是由于太阳光对植物影响的结果，而执行此功能者仅是植物的绿色部分。嗣后，瑞士人 Senebier (1782) 的研究，证明了二氧化碳是这净化空气功能作用过程所必需的因素。到十九世纪，法国人 de Saussure (1804) 在植物营养上应用重量法进一步证实了除二氧化碳外，水也是光合作用过程中形成有机物质所必需的因素。这样，

光合作用的过程可理解为： $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \xrightarrow{\text{植物体}} \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$ 的阶段。1842 年德国人 Mayer 创立了著名的能量守恒定律，并于 1845 年证明植物能把太阳光能转变为化学能，并加以贮藏，于是确立了光合作用的基本理论概念，即：

植物体

二氧化碳 + 水 + 光能 $\longrightarrow$ 有机物质 + 氧气 + 化学能

二十世纪以来，光合作用的研究进展很快，从目前已了解的情况看，光合作用大致可分为三个阶段，即原初反应、电子传递与光合磷酸化（合称同化力的形成）以及碳素同化作用。其全过程非常错综复杂，如 Kamen (1963) 的模式图（图 1—1）所示，其全过程实际上是连续发生的一连串阶段所组成的，其中包含有物理、化学和生理的综合过程，而整个过程中许多变

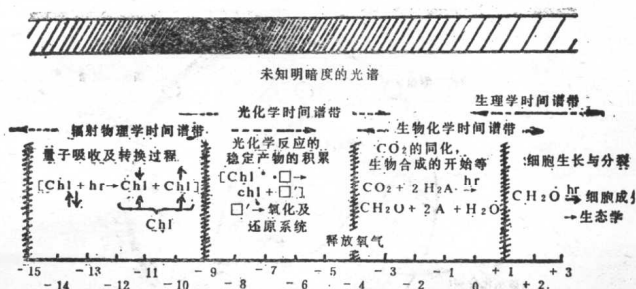


图 1—1 光合作用的时间谱带(Kamen 1963)

化的细节至今还不很清楚，图1—1所示光合作用时间谱带中的明暗程度就是人们了解的程度。谱带两端较明亮部分，人们了解较多，而中间较暗部分的过程，了解就较肤浅。尽管如此，研究进展还是比较快的。本世纪二十年代时，虽然知道光合作用至少有两个步骤：光反应和暗反应，但两个过程经过什么变化，如何变化还不清楚。至四十年代，由于同位素的应用和离体叶绿体的研究，使光合作用研究获得较大突破，基本探明了二氧化碳进入植物体后如何一步步转化成有机物质和在什么酶作用下才能形成，这就构成了光合碳循环，即卡尔文 (Calvin) 循环，使光合作用研究从细胞水平进入细胞器水平。五十年代中，发现了光合磷酸化和量子效应，使光合作用研究更进一步推向分子水平。六十年代以来，植物的光合作用除了卡尔文循环以外，还发现了另一条新的途径，即 C_4 -途径，又称哈奇-斯莱克 (Hatch-Slack) 循环。二氧化碳的同化和 C_4 -循环图示如图1—2、1—3。

从图1—2、1—3可以看出，二氧化碳的同化途径是很复杂的，它的转变线路纵横交错，不仅可以形成蔗糖，而且许多支路，能使一些光合中间产物直接转化为磷酸果糖和有机酸等，

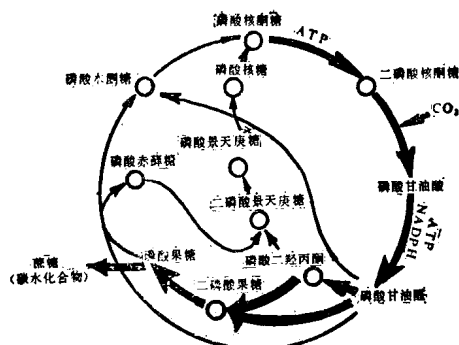


图 1—2 光合作用中二氧化碳的同化
图中粗黑线箭头表示二氧化碳转化成蔗糖的途径，箭头旁标明
ATP、NADPH 之处表示它们参与这个循环的部位

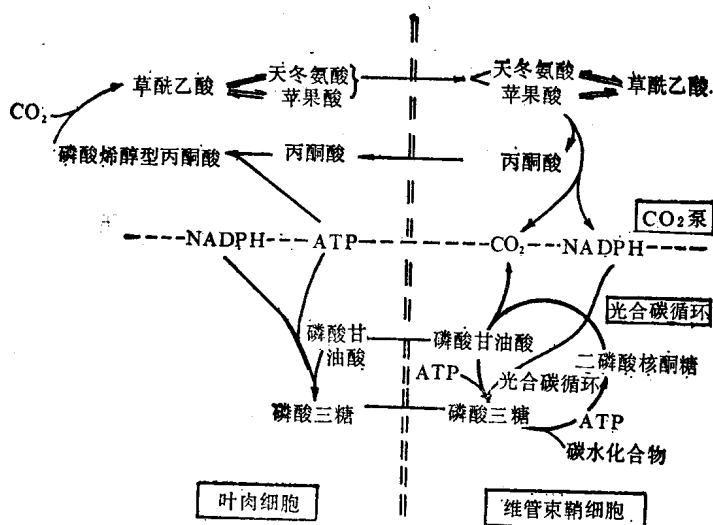


图 1—3 四碳植物中二氧化碳转变途径

从而进一步转化为淀粉、蛋白质和脂肪等。虽然这些过程中的许多细节和机理性问题，尚待进一步探索研究。

近代农学家注意从农学角度研究作物叶片的生理学反应，和以个体或群体（或群落）为对象，研究其在不同环境条件下物质生产的有关问题，从而使光合作用的研究更紧密地联系到作物的栽培管理、遗传育种、资源利用以及产量、品质等许多方面，更广泛地联系到大田生产实际，成为科学种田的重要基础理论。正因为如此，人们对于植物光合作用知识的需求更加迫切，对它的奥秘就更加努力地去探索研究，以期进一步掌握它的变化规律，更好地使之造福于人类。

茶树光合功能比一般大田作物更为复杂，研究方法也较困难，因此在自本世纪五十年代初期才开展茶树光合作用的研究。先从研究测定方法入手，进而研究环境因子的影响，不同栽培措施下光合效率的比较和光合产物的积累、运转与分配。随着近年来同位素示踪技术的引入和红外二氧化碳分析仪的应用，促使研究有所加强，涉及到细胞生理、群体生理和光合作用的机理问题，并取得了一定的成绩。因此，茶树光合作用的研究已日益引起茶叶界的重视。

二、茶树光合作用的基本规律

光合作用是茶树物质和能量的来源，茶树通过光合作用不断生产和积累有机物质——糖、淀粉、蛋白质、有机酸、脂肪等，这些物质通过茶树体内一系列的氧化还原作用，分解、合成或转化为各种组成茶树体不同器官的结构物质和决定茶叶品质优劣的一些物质，并在代谢过程不断释放光合过程贮藏的能量，以供茶树生命活动的需要。所以茶树的光合作用，并不是一个