



全国高等农业院校教材



果树栽培生理学

● 束怀瑞 主编

● 果树专业用



农业出版社

全国高等农业院校教材

果树栽培生理学

束怀瑞 主编

农业出版社

主 编 束怀瑞 (山东农业大学)
编 者 罗新书 (山东农业大学)
吴光林 (浙江农业大学)
周 恩 (东北农学院)
李正之 (山东农业大学)
顾曼如 (山东农业大学)
主 审 洪建源 (沈阳农业大学)
审 稿 者 王业遵 (南京农业大学)

前 言

《果树栽培生理学》是植物生理学与果树栽培学结合起来的边缘科学。主要内容侧重于讨论果树高产、稳产、优质、低消耗的生理基础，以及针对果树生产中存在的实际问题进行有关生理问题的研究。本书按照果树器官发生；营养物质的吸收、运转、分配；调节物质的调控三个体系为主题进行编写。并介绍了根据果树特点的实验技术。

本书以各作者多年科研实践所取得的成果为主，并参考国内外近十年有关果树生理研究资料编写而成。实验技术部分是以果树为试材，积多年实验工作的经验编成，是其特色之一，对某些问题提出了自己的见解，注意避免与国内目前已出版的果树生理类似著作的重复，在选题和内容上有所侧重。但由于各作者研究内容的局限性，因而在编写体系的系统性与材料收集的完整性方面存有较多不足之处。

本书是果树专业学生、果树科技工作者的参考书。

参加本书编写的主要作者为束怀瑞、罗新书、吴光林、周恩教授与李正之、顾曼如副教授。程来亮、翟衡等同志在资料收集做了部分工作，此外黄化诚、何承顺、姜远茂、阮勇凌等同志参加了实验技术部分的编写。

本书承蒙沈阳农业大学洪建源教授、南京农业大学王业遑教授审阅，并得到沈阳农业大学景士西教授指正，谨致衷心的感谢！

编 者

目 录

前言

第一章 果树光合生产	1
第一节 果树的光合器官	1
一、叶龄	1
二、叶质	3
三、果实与光合成	5
四、树种、品种、砧木	5
第二节 叶片光合作用的进程	6
一、净光合的日变化	6
二、季节变化	8
三、果树整株的光合作用	9
第三节 环境因素对光合作用的影响	10
一、光照	10
二、温度	15
三、土壤水分	16
四、CO ₂	17
五、矿质养分	18
第四节 影响光合生产力的栽培因素	18
一、结果的作用	19
二、光合生产力的叶面积需求	19
三、库强性质的变化	20
四、果树对碳素的利用	20
五、暗呼吸	21
六、叶伤害对光合作用的影响	22
七、树体大小对生产效率的影响	22
八、光合作用与产量的关系	23
第五节 果树光合作用的数学和统计模拟	23
一、单个叶光合作用的光响应	23
二、果树群体光合作用的光响应	29
三、果树光合作用的时间动态	32
第二章 果树碳素营养	36
第一节 果树碳素同化物质的代谢	36
一、营养器官中碳素同化物质的形态与转化	36
二、果实中碳素同化物质的代谢	38

第二节 碳水化合物的运输、分配	41
一、果树碳素同化物的分配习性	42
二、碳水化合物的周年分配	48
三、不同节位叶片碳素同化物运输分配特点	49
四、植株类型与枝条类型对碳素同化物分配的影响	51
第三节 果树碳素贮藏营养	52
一、果树碳素营养物质的贮备	53
二、碳素贮藏营养物质的再利用	53
三、碳素贮藏营养水平与果树生长发育	55
四、改善果树碳素贮藏营养的途径	56
第三章 果树的矿质营养	59
第一节 概述	59
一、果树营养的概念	59
二、果树的必要元素	59
三、矿质营养研究概况与今后的发展方向	60
第二节 矿质元素的吸收与主要元素的生理功能	61
一、根系与吸收	61
二、地上部不同器官对养分的吸收能力	66
三、元素的功能与缺乏	67
第三节 氮素营养与施氮技术	71
一、氮素营养与产量、品质的关系	72
二、果树氮素营养特性	74
三、氮素的吸收、运转、分配特性	80
四、施氮技术分析	90
第四节 钙素营养与调钙技术	94
一、钙与果实品质的关系	94
二、钙的吸收、运转特性	95
三、调钙技术	98
第五节 营养诊断	100
一、植物组织分析诊断	100
二、树相诊断	106
三、叶片质量的调查	109
四、根外喷肥与浸泡诊断	109
五、土壤诊断	109
第四章 果树与水分的关系及其调节	111
第一节 果树水分生理基础	111
一、水分的生理作用	111
二、水分的吸收、传导和散失	112
第二节 干旱胁迫及抗旱栽培	118
一、干旱胁迫对果树的影响	118
二、果树对干旱的生态和生理适应特性	131

三、果树抗旱栽培途径	135
第三节 水涝对果树的影响	137
一、水涝对土壤理化特性的影响	138
二、水涝对果树生理活性的影响	141
三、果树的耐水机理	147
四、克服水涝的途径	148
第五章 果树植株生长发育规律及其调节	152
第一节 枝条的发生及功能	152
一、生长锥分化	152
二、枝梢类型	154
三、枝条生长调节	155
四、秋梢及其功能	157
第二节 叶片发生与功能	157
一、叶原分化	158
二、叶的展开	159
三、叶幕形成	160
四、叶片质量	160
五、叶片的衰老与脱落	160
第三节 果树根系	162
一、根在生产中的中心作用	162
二、根的组成与建造	163
三、根系功能	165
四、影响根系生长的土壤因素	166
第四节 花芽分化、开花与座果	167
一、花芽发生	167
二、开花	169
三、座果	171
第五节 果实的生长发育	176
一、果实组成部分的演化	176
二、果实的生长	179
三、果实成熟	186
第六节 果实品质因素的生长变化	189
一、果实的色泽发育	189
二、果实的质地(硬度)	192
三、果实的风味	193
四、影响果实品质和耐贮性的外部条件	195
第七节 果树植株生长发育的进程模式与结构相关	197
一、年周期的节奏模式	197
二、植物类型	199
三、植株器官相关	199
第六章 树体结构与修剪调节	207

第一节 果园树体结构的分析	207
一、果园群体结构	207
二、树体结构	210
第二节 果树的修剪调节	215
一、修剪的一般作用	215
二、修剪的时期和程度	222
三、修剪方法	225
第七章 果树抗寒生理及冻害防御	241
第一节 冻害机制	241
一、低温冰冻对植物细胞的伤害	241
二、化冻对植物细胞的伤害	245
三、对于冻害机制各种假说的评价	245
第二节 抗冻机制	246
一、避免组织内结冰	246
二、忍耐组织内结冰	249
三、低温锻炼	259
四、启动抗寒基因合成新蛋白质诱发抗寒性	260
五、植物休眠与抗寒性的关系	261
第三节 低温冷害	263
一、低温冷害的概念	263
二、低温冷害的类型	263
三、低温冷害的生理机制	263
四、抗冷锻炼与药剂处理	268
第四节 鉴定果树抗寒性的方法	268
一、根据起源地和分布区的生态环境加以判断	268
二、根据生长发育规律和形态特征进行判断	269
三、根据组织细胞结构特性进行鉴定	269
四、根据生理生化指标进行鉴定	270
五、生长法和组织褐变法	272
六、控制低温冷冻法	273
第五节 冻害的类型及防御途径	273
一、冻害与环境的关系	273
二、耐寒力与果树生长发育的关系	276
三、冻害的类型及其表现	278
四、防御冻害的途径	281
附：实验技术	285
实验一 果树叶片内叶绿素含量的测定	285
实验二 果树 ¹⁴ C示踪实验	286
实验三 电感耦合等离子体发射光谱法(ICP—AES)测定植株中十二种矿质元素	288
实验四 果树植株贮藏养分——淀粉的测定	290
实验五 果树根系活力的测定	292

实验六	果树植株内游离氨基酸的纸层分析法	295
实验七	果实中有机酸的测定——HPLC法	296
实验八	果实中糖分的测定——薄层层析法	297
实验九	反相液相色谱法测定果树中ABA、IAA和Zeatin	298
实验十	薄层荧光法测定果树中的GA ₃	300
实验十一	果树 ¹⁵ N示踪实验	301
实验十二	膜脂脂肪酸成分和含量测定	303

第一章 果树光合生产

果树干物质的90%以上来源于叶片的光合作用，通过光合作用形成碳水化合物是产量形成的主要物质基础，因此，研究果树的光合生产对于揭示产量形成的规律具有重要的意义。

果树光合生产依赖许多因素，有些因素与一般植物一样，而有些因素则是果树等木本植物特有的。这些因素可分为内因和外因两个方面，内因包括叶片结构、叶绿素含量、叶矿质养分的含量、叶龄、叶质、“库”“源”关系、导水力、渗透调节和果实着生状况等；外因，即环境因素包括光的有效性和温度及水分的有效性等。高温可以影响光合作用，特别是对暗呼吸的影响，使碳水化合物大量消耗。而水分的有效性则和空气、湿度（水气压差）一起决定着气孔开放，明显地影响二氧化碳的同化。除这些复杂的作用外，植株经历也影响着光合生产力。

1935年A. Heinicke和N. Childers测定了苹果整株的全年总光合生产。结果表明，在生长季节开始，损失能量，以后随叶面积的成长，光合生产缓慢增加，随叶片衰老而光合速率下降。在整个生长季节中，影响净光合速率（ P_n ）的主要因素是光水平。在辐射度强的白天， P_n 高；相反，在辐射度弱的白天， P_n 只有晴天的25%。整个生产季中光合作用是波动的，因此，为获得最大产量的光合生产率应以年度为基础来考虑。

由光合产量的形成到经济产量（果实）的形成，是按照果树种与品种的形态发生规律，在具体条件下，发生的十分复杂的过程。有了良好的光合物质生产，还得有最佳的形态建造结构模式的分配利用和良好的物质代谢过程才能达到丰产优质的目的。

第一节 果树的光合器官

叶片是光合作用的主要器官，其它含有叶绿素的果实、新梢、花瓣、卷须等都有光合能力。叶片的光合能力与叶龄、叶质有密切关系，果实的有无及树种、品种、砧木的因素也有很大影响。

一、叶 龄

果树展叶所需养分依靠贮藏营养，展叶开始即有光合成，但因呼吸速率高而使净光合生成成为负值，负值期长短因树种而不同，除桃外，其它落叶果树在萌芽后10—14天，桃仅5天。柑桔负值期长达20天。平田（1976）用梨试验，测得幼叶的光饱和点是成叶的1/3，

在低光强下就达饱和点。幼叶的光合速率仅是成叶的1/4。幼叶光合速率低的原因是幼叶中叶绿素含量少，叶构造中海绵组织尚未分化完成，CO₂扩散阻力大，向叶绿体供给CO₂水平低。

Sams和Flore (1982) 发现酸樱桃叶面积由最终大小的25%增至80%的过程中，光合速率增加4—5倍，达最大值，维持约4周，以后逐渐降低。Slack (1974) 曾报道苹果叶片的气孔需要6周才能发育完善，实际上通过气孔进行的气体交换要早得多。Kennedy和Johnson (1981) 的研究表明 (图1—1)，在苹果叶片发育的早期，随叶面积的迅速扩大和叶绿素的大量合成，叶片羧化速率、光合速率迅速提高，在LPI (Leaf Plastochron Index——叶片间隔期指数*) = 10时达最大值，气孔阻力、蒸腾比

率、CO₂补偿点和叶肉阻力降低。随着叶龄的增大光呼吸降低 (图1—2)。程来亮等 (1990) 的试验表明，秋季苹果秋梢叶CO₂的同化量明显高于春梢叶，而一天中春梢叶细胞间隙CO₂浓度略高于秋梢叶，说明春梢叶由于衰老，叶肉同化能力降低 (表1—1)。

苹果短枝叶在完全展开后，于适宜的条件下光合速率4个月内无明显变化，之后随叶衰老呈下降趋势 (Porpiglia和Barden, 1980)。夏、秋施氮可明显延缓叶片衰老，并维持较高的光合速率 (Heinicke, 1934)。夏季修剪可延缓苹果 (Myers和Ferree, 1983)、桃 (Rom和Ferree, 1985)、樱桃 (Flore, 1982) 叶片的衰老，维持较高的光合速率。结果过多、土壤干旱、积水、矿质元素缺乏、较低的气温都会加快叶片的衰老进程而影响光合作用。

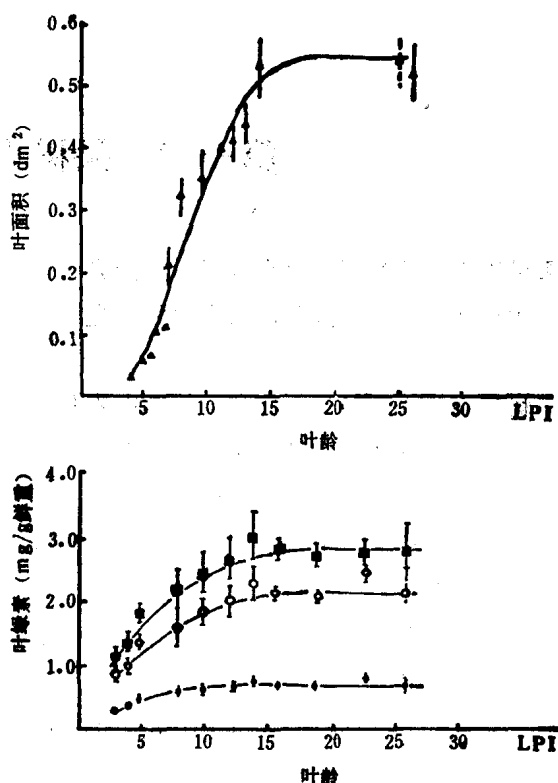


图1—1 苹果叶龄与叶绿素含量和叶面积
(Kennedy, 1981)

$$PI = n + \frac{\lg L_n - \lg L^0}{\lg L_n - \lg L_{n+1}}$$

$$LPI = PI - a$$

PI, 间隔期指数 (即以间隔期表示的枝梢或植株的龄期)

n, 从新梢基部计算的长度刚好大于10mm的叶片序数

L_n, 第n片叶长度 (mm)

L_{n+1}, 第n+1片叶长度, 该叶刚好短于10mm

a, 待确定叶龄的叶片序数

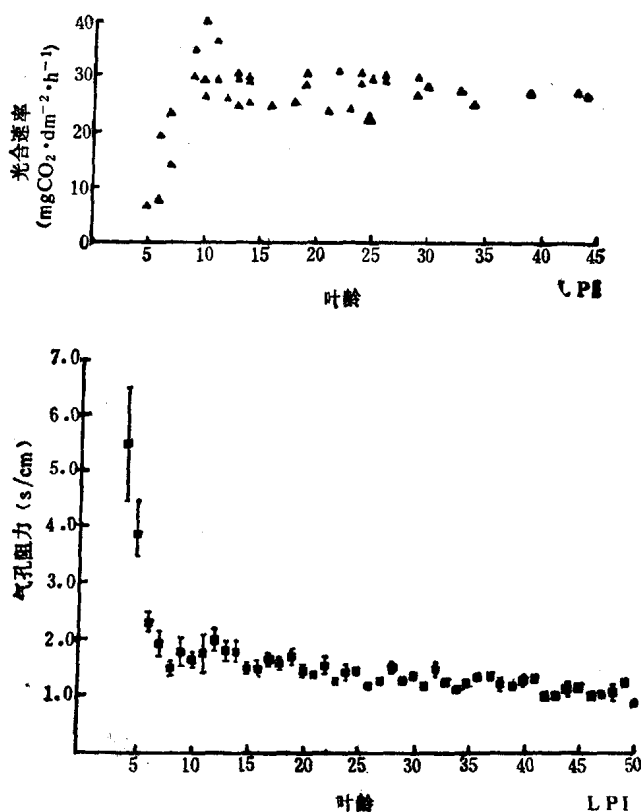


图1—2 苹果叶龄与净光合速率(P_n)、气孔阻力(R_s)的关系

表 1—1 秋季春梢叶与秋梢叶日光合、蒸腾量比较

叶 类	CO_2 日同化量 ($mg \cdot dm^{-2} \cdot d^{-1}$)	水分日蒸腾量 ($g \cdot dm^{-2} \cdot d^{-1}$)	水分利用效率 ($mg CO_2 \cdot g^{-1} H_2O$)
秋 梢 叶	210.895a	65.646a	3.2126a
春 梢 叶	160.583b	61.757a	2.6002b

注：表中字母表示 $P < 0.05$ 显著性差异。

二、叶 质

叶片质量是决定叶片光合能力的重要因素,它包括叶片的解剖特征、比叶重 (SLW) 等。

SLW是描述叶片质量的常用指标, Barden (1977、1978) 在研究遮荫对苹果叶片光合速率和SLW影响时发现, SLW与光合速率直线相关 (图1—3)。DeJong(1982、1985) 在桃子上的试验表明: SLW与叶片光合速率、叶肉导度高度相关。SLW与叶片结构有密切关系, 苹果叶片SLW与叶厚、栅栏组织厚度直线相关 (Wooge和Barden, 1987) (图1—4)。

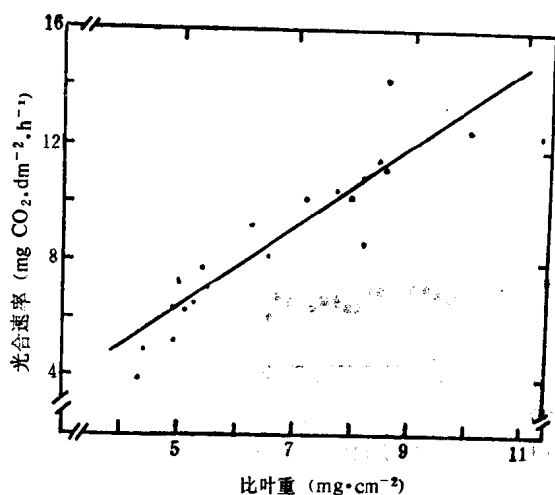


图 1—3 苹果叶片净光合速率(P_n)与比叶重 (SLW)的关系

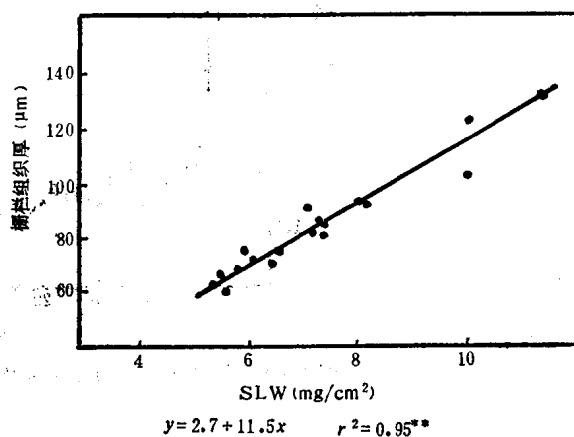
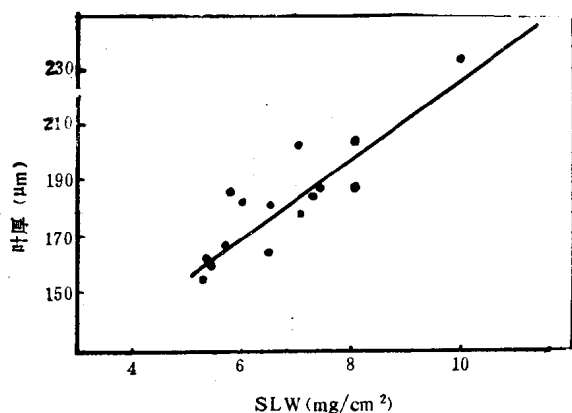


图 1—4 苹果叶片比叶重 (SLW) 与叶厚、
栅栏组织厚度的关系

叶片形成过程中的光照状况对叶质及其光合特性有决定性影响,在强光下形成的叶片厚,SLW大栅栏组织层数多,保护组织发达,气孔密度大,光补偿点、饱和点高,光合功能强。在遮荫状态下发育的叶片,叶绿素含量增加,叶片变薄,SLW小,叶片大,气孔密度低,角质层薄,光补偿点、饱和点低,光合速率低(表1—2)。

表 1—2 晒阳及叶所在位置对苹果叶结构的影响

	厚 度 (μm)		
	叶	栅 栏 组 织	海 绵 组 织
晒阳无果短枝	195	87	81
晒阳有果短枝	189	85	79
遮荫无果短枝	148	54	68
晒 阳 新 梢	204	93	86

果树叶片解剖结构受叶位和照光情况影响较大，一般来说，叶厚由新梢基部向上呈增加趋势（表1—3）。

表 1—3 旭苹果叶的特征

	从 基 部 向 上 叶 位		
	第 3 节叶片	第 8 节叶片	第17节叶片
栅栏组织厚度 (μm)	100	107	123
海绵组织厚度 (μm)	124	88	84
叶肉细胞间隙 (%)	28	21	14
叶厚度 (μm)	252	220	232
叶面积 (cm^2)	12	36	25
气孔频数 (mm^2)	284	396	556

叶位越高，栅栏组织细胞变得越长，栅栏层越紧凑，轮廓分明，并且有较大的叶肉百分比，叶肉变得相对紧密，气孔频数随叶位向上而增加，然而气孔频数也是品种特征，如君袖就几乎比旭和元帅多30%。

叶片形成过程中的养分，细胞分裂素的供应对叶质也有重要影响，早春补氮可显著提高苹果、桃、杏早出叶的质量（杨兴洪，1989），覆膜、覆草效果更明显。

三、果实与光合成

有关果实自身光合成能力的研究甚多（可以暗固定成有机酸），尽管果实自身固定 CO_2 的能力（光合成 = 光固定 + 暗固定）比叶片差得远，但其同化物质留在果实内，对果实发育起着重要的生理作用。

松井（1984）做过各种果实的光、暗固定季节变化测定，日本梨、桃、柑桔在发育中期，光、暗固定使果实内有机酸形成增长峰，在成熟时峰低下。其能力柑桔>桃>日本梨，葡萄幼果期和成熟期形成高峰，在成熟期固定的 $^{14}\text{CO}_2$ 可急速增多果实中的糖，并相应地促进有机酸合成。

树上有无果实对叶片光合速率与产物分配影响很大。高桥（1983）测得葡萄，着果树平均光合速率为 $8.07\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ，无果树为 $5.7\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 。小野（1985）在柑桔上测试结果，无果树为 $4.9\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ，着果树为 $12.6\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

果实速长期对光合产物有强的竞争力，能促进光合产物的运出速率，可以减少光合产物在叶片中的积累，避免可溶性碳水化合物累积对光合作用的反馈抑制（Azcon-Bieto, 1983）。避免淀粉的积累对叶绿体结构的破坏（Nafziger et Roller, 1976; Schaffer 等, 1986），从而促进光合生产。

四、树种、品种、砧木

果树树种之间光合潜力有明显差异。DeJong（1983）对五种核果类果树的研究表明，

在适宜的环境条件下，樱桃、桃、李的最大光合速率、叶片羧化效率相近，扁桃最高，杏子最低。以前普遍认为苹果是落叶果树中光合潜力最高的树种，最近Flore和Lakso (1989) 对近十余年来研究报告中主要果树树种的最大光合速率值进行统计，认为在温带落叶果树中，酸樱桃、油桃、甜樱桃的光合速率最高，苹果、桃、越桔、扁桃、草莓居中，杏子最低（表1—4）。柑桔类果树的光合速率明显低于苹果等落叶果树，果树叶片的光合速率除受种性影响外，还受测定条件、方法等许多因素的影响，因此，根据不同的研究报告来比较树种间光合速率的高低所得出的结论有待于在相同条件下的对比试验来证实。

表 1—4 果树各树种的最大光合速率

(据 Flore 和 Lakso, 1989)

单位: $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

树 种	光合速率	文 献 数	树 种	光合速率	文 献 数
苹 果	15.7 ± 5.6	51	葡 萄	12.4 ± 1.4	8
梨	20.2	1	草 莓	13.9 ± 2.9	5
桃	13.3 ± 3.8	13	美洲山核桃	14.5 ± 2.1	3
油 桃	23.9	1	柑 桔	9.9 ± 1.6	5
杏	7.0 ± 0.1	3	柠 檬	4.4	1
李	26.2	1	越 桔	12.7 ± 7.4	4
酸 樱 桃	21.5 ± 6.2	3	葡 萄 柚	9.6 ± 1.5	3
甜 樱 桃	17.9 ± 5.3	3	油 梨	4.8 ± 2.4	2
扁 桃	18.0	1			

苹果短枝型品种的光合速率比普通型高10—20% (杨万鎰, 1983; 杨万鎰和张志云, 1988; Looney, 1968), 这可能与其叶片较厚、叶绿素含量较高有关 (杨万鎰和张志云, 1988; Westwood和Zielinski, 1966)。但Ferree和Barden (1971)发现, 尽管短枝型品种的光合速率有高于普通型的趋势, 但无明显差异。Marro和Cereghini (1976)发现, Richard Delicious/m9叶片的光合速率明显高于Richard Delicious/实生苗; Титова和Шишкану (1976)也发现, 矮砧叶片的光合速率比实生砧高, 但Ferree和Barden (1971)、Brown (1975)未发现砧木对接穗品种的光合速率有明显影响, 矮砧通过控制树体大小改善树冠的光照状况, 提高了整株的光合生产, 但对接穗品种单叶光合速率影响较小,

第二节 叶片光合作用的进程

一、净光合的日变化

各种果树叶片在自然条件下, 最大光合速率多出现在上午, 中午有效辐射水平最高时光合速率反而下降, 下午又稍有提高。Lakso和Seeley (1978)指出日变化原因。中午下降可能由于在低水势、高水气压差 (VPD) 和高温下气孔关闭, 使 P_n 低下。然而, 各种果树在不同的条件下 P_n 并不完全服从这个趋向。例如甜樱桃在果实生长二、三阶段, 中午

P_n 值没有大的下降 (Roper, 1986)。一般果园情况下, 苹果中午 P_n 少有下降 (Land Sherg等, 1975), 在较适宜稳定的温度和湿度条件下, 并不闭合同化流系统 (Lakso和 Seeley, 1978)。在多数情况下 P_n 与气孔导度 (G_s) 的日变化一致, 其变化主要取决于非气孔因素。短期土壤缺水, 引起苹果叶片 P_n 下降, 先是表现为气孔限制, 以后则表现为非气孔限制。Chaves等 (1987) 发现, 葡萄叶片羧化效率在9:00—17:00时之间明显降低, 证明叶肉因素的改变是 P_n 降低的主要原因。Downton (1987) 推测光合产物的积累和内源激素变化可能是引起一天中叶肉因素变化的原因。Loveys (1984) 发现葡萄叶片ABA含量从早晨开始增加, 中午达高峰, ABA的积累是中午叶片气孔关闭的原因。程来亮等 (1989) 用外源ABA处理, 明显改变了苹果叶片 P_n 、 G_s 的日变化过程, 在 P_n 日最大值出现之前处理, 叶片 P_n 、 G_s 同步下降。中午之前处理可诱导叶片产生“午休”。强烈的蒸腾可能会使ABA在叶片表皮细胞内壁和保卫细胞积累 (Raschke和Rescmann, 1986), 土壤干旱可使叶片水势、膨压降低, 叶片ABA合成增强 (Mansfield, 1987)。可使根系ABA合成增强, 上运至叶片直接控制气体交换 (Davies et al, 1987)。

在全日照下, 气孔开放与晒阳之后经历的时间有良好的相关 (Lakso, 1986)。

Хромченко (1984) 测定了普通安东诺夫卡苹果树净光合速率的日变化, 结果如图1—5和图1—6。从图1—5中可以看出, 在上午辐照度较低, 中午温度较低, 空气相对湿度较高的晴天里, 苹果叶净光合速率的变化大体吻合辐照度的变化相。而在全天高光照下, 叶的净光合速率日变化相则不同于辐照度的日变化相。在9:00—13:00时, 辐照度出现高

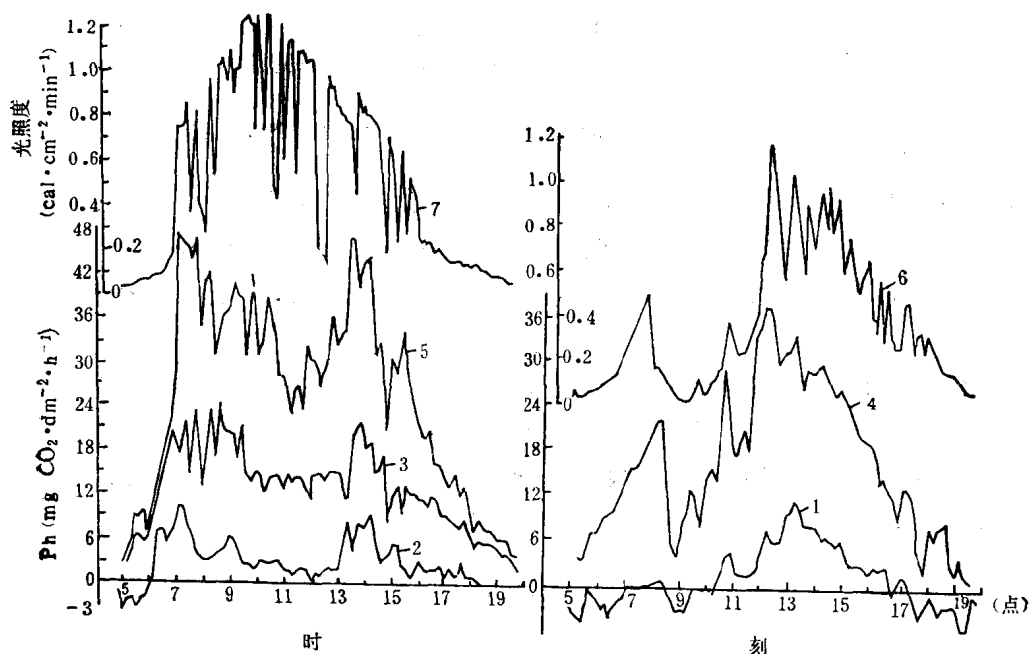


图1—5 不同日龄的普通安东诺夫卡苹果新梢叶的净光合速率与太阳总辐照度的关系

1. 3日龄顶端叶 2. 4日龄顶端叶 3. 16日龄顶端叶 4. 14日龄基部叶 5. 35日龄基部叶 6. 上午低辐照的太阳总辐照度日变化曲线 7. 全天高光照的太阳总辐照度日变化曲线

峰，而净光合速率则恰在这时出现低谷，在7:00—9:00和13:00—15:00时辐照度不太高的时候，净光合速率却出现了高峰。图1—6是含叶绿素多的绿色叶和含叶绿素少的黄色叶的光合速率与辐照度的关系。绿色叶光合活动日进程大体与辐照度日进程一致，而黄色叶则表现相关性较差。

Славчева (1980) 在葡萄上看到，在多数日子里，净光合作用的日进程是双峰的，只有秋天有时出现单峰的。Lange (1979) 在葡萄上也看到，春天，净光合速率的日变化相多呈单峰曲线，以后则是双峰的，6月末，最大峰值在12:00时以前出现。Grews等 (1975) 在结果的桃树上看到，一天内的净光合速率最大值出现于10:00—12:00时，约达 $10\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ，以后很快下降到 $8.6\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。Шишкану (1973) 在田间

栽培的苹果、梨、杏和李的各品种上多年测定的结果表明，在绝大部分日子里，这些果树光合速率的日进程都是双峰曲线，中午低谷可持续3—4h。Шатковский (1977) 也看到了叶的净光合速率的日变化相为双峰曲线，最高峰值在9:00—10:00时，17:00时左右出现次高峰。

在包括绝大部分果树种在内的C₃植物上，于晴天中午的强光下，即使其它生境因素保持最佳状态，光合速率也明显低下来。造成这一现象的主要原因看来不大可能是气温和二氧化碳浓度的改变，也不大可能是气孔导度和光呼吸的变化；更多的事实说明，是强光的光抑制。这时，如果遮去一半左右的光照，这一现象往往就没有了。

二、季节变化

果树叶片P_n的季节变化是叶片光合能力与季节变化的环境条件综合作用的结果。叶片光合能力受植株生长发育时期、库源关系、叶片年龄、叶片质量和生存条件等因素的影响。Fujii和Kennedy (1985) 对苹果离体短梢叶片P_n季节变化研究表明，从萌芽开始叶片

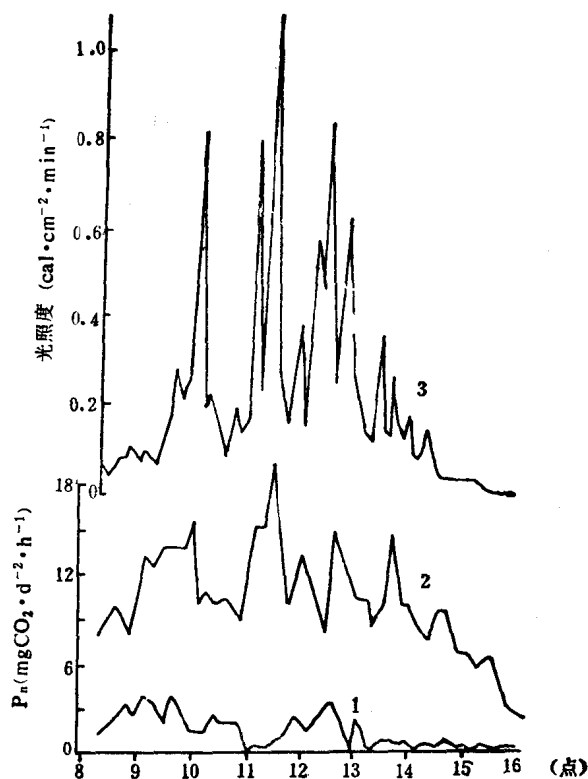


图1—6 普通安东诺夫卡苹果中果枝上叶的净光合速率与太阳总辐照度的关系 (1981年10月20日测定)

1. 从枝顶往下第四片正在变黄的叶 2. 枝顶上的绿叶 3. 辐照度