

梨樹之營養動態

張林仁 林嘉興 林信山

台灣省台中區農業改良場

摘 要

梨樹與其他落葉果樹相同，每年只進行一次花芽分化，於適當時期開花，經由授粉、授精後發育成為果實。是否能夠維持每年結果的穩定性，關鍵在於樹體營養生長與生殖生長是否能適度的平衡。影響梨樹營養與生殖生長之因素相當多，內在因子如：樹齡、植株生理、營養狀態、內生荷爾蒙等；外在因子如：溫度、雨量、日照、土壤條件等。除天然氣候無法克服之外，大多數可應用果園管理技術調整樹體營養，以充分發揮果樹生殖生長特性及延長經濟結果年限。本文內容是綜合國內外有關文獻資料，如梨樹營養方面，樹體碳水化合物、胺基酸、蛋白質、糖類等內在因子對樹體各器官之變化；光週期、施肥與無機養分的吸收等外在因子對結果性及果實品質的影響，加以陳述及檢討，希望對提高本省梨樹之生產力及減少梨樹之生理障害有所助益。

內 容

一、植物體內無機養分的動態

植物體中之氮及其他礦物質養分含量在生長過程中以幼嫩期最高，隨新梢及葉片成熟而使澱粉、纖維素及纖維聚集。種子形成期間，氮、磷、鎂與硫等元素移向種子聚集，大部份之鈣與鉀則殘留在莖葉片中⁽³⁾。各種果樹之營養生理特性不同，對各種無機養分之吸收有顯著的差異。一般果樹自根部吸收無機養分移行到各部位，或經葉片利用太陽能製造光合成產物分配到植物體各部位供生長之需，使枝葉生長與果實經濟產量達到適當的平衡。而無機養分之氮素與碳素之有機化合物對樹體內之動態影響最大⁽⁵⁾。土壤中主要的氮素形態為氨態氮(NH₄⁺)或硝酸態氮(NO₃⁻)，而氨態氮容易被土壤固定或因揮發而失去效用，另一部份則在土壤中經消化作用轉變成硝酸態氮。根部吸收硝酸態氮輸導至葉肉細胞，進入葉綠體還原成氨態氮，或轉換為麩胺酸(glutamic acid)及天門冬胺酸(aspartic acid)，再向樹體各部移行⁽⁹⁾。氮素在植物體內以非結構性(葉綠素、酵素)或結構性(細胞膜)狀態存在，從細胞質進入葉綠體後進行氨同化作用還原成NH₄⁺，需經過光合作用ATP與NADPH直接影響，並由 α -ketoglutarate光合作用產物分解。在此代謝過程中任何一步驟被阻礙，均可能造成硝酸氮或亞硝酸氮之累積，因此，光合作用能量的大小將影二者在樹體內之累積。

植物體組織內水溶性氮化合物之區分甚為複雜，無機態氮化合物之硝酸、低分子之胺基酸與醃胺(amid)及較高分子之水溶性蛋白質化合物等各季節含量不同，秋季含量高而春季低⁽⁵⁾。水性氮素以新葉最高，其次為細根、果實等；展葉開始低分子水溶性氮比例高，高分子之蛋白質逐次下降；夏季之春葉高分子氮化合物比例高於其他器官，入秋後減少，到冬季水溶性氮及全氮量之比例緩慢增加，以低分子氮較多⁽⁵⁾。細根之水溶性氮素含量與葉片有顯著差異，高分子之蛋白質含量低，低分子之氮素比例高；水性氮素含量情形與葉片同時增加，其增加速度較葉片顯著；低分子水溶性氮在果實增加比例高。

梨樹體內氮素蓄積量的變化在各器官有顯著的差異，由於新器官對氮素之反應特別敏感

，根部吸收後可顯著增加新梢、細根、新梢等之生長量⁽⁵⁾。萌芽初期葉片保持一定的氮素蓄積量，其他各部位則有下降的趨勢，經一個月後葉片氮素蓄積量急速上升，其他器官在6月間開始增加，到7月間新梢停止生長期各器官全氮蓄積趨緩，有助於枝條成熟及碳水化合物之累積。此期間，新梢及葉片含氮量高時，枝條將持續生長，碳水化合物含量低時，新梢不充實，影響花芽形成與果實的肥大。9月以後，葉片氮素逐漸轉移至其他各器官蓄積，至秋末（11月），葉片含氮量減少而其他器官含氮量則增加，尤其是移行至新梢之量最高。

落葉果樹在春季萌芽初期所需之養分大部份依靠樹體內所貯藏之養分轉移而來，上年度貯藏在枝梢中之蛋白質態氮素在萌芽之際轉換成麩胺酸及天門冬胺酸形態移行，使枝中之游離胺基酸含量減少，早春施肥後到夏季約在2/3之量移行到地上部，轉換成其他養分蓄積於果實及其他各器官，新葉及地下部之殘留量低。初夏為葉片活動旺盛期，氮素施用後流入新葉比例最高，氮素可分散到各主枝、亞主枝間，對翌年再移行至各部位及果實的利用率高⁽⁵⁾。但施用過量的夏肥將引起枝條再生長而與果實競爭養分，且果實流入過量的氮素後將導致果周回青現象，成熟延遲，並影響肉質及果汁等品質。

氮素在樹體內的分佈，各器官之皮部較木質部高三倍，主幹附近部位含量低，距主幹愈遠之新葉或細根含量愈高，新葉高於皮部1/3~2/3。久保田等⁽⁵⁾調查氮肥施用時期與其他元素之關係，發現春夏季追肥增施氮素時將使新葉及細根中之磷含量呈降低的趨勢，而秋季增施氮素後細根中之磷含量提高，晚秋施用氮素雖然不影響根部吸收速度，但在樹體內非水溶性變成水溶性速度緩慢，在樹體內移行較鈍感，到冬季仍可持續移行到各部位。鉀肥在全生育期均可持續吸收，夏季地上部含量較地下部高，其中以葉片蓄積量最高，秋季則逐漸移行到根部蓄積，使細根中鉀含量提高，枝條皮質部較木質部低。鎂在樹體內含量變化與鉀類似，各器官中以果實、新梢、細根及葉片均有高水準的含量，新葉較老葉含量高，2~3年生以下新枝高於樹幹、老枝，地下部近基部低於遠離樹體之中細根。夏季葉片鎂含量高，入秋之後蓄積在細根中，但夏季提高氮肥施用量後將會引起葉片與根部之鎂含量降低，秋季增施氮素對鎂含量則無明顯的差異⁽⁵⁾。

二、梨樹體內休眠期營養成分之變化

(一)碳水化合物的變化

梨樹各器官之碳水化合物隨著週年生育過程的利用、轉移和貯藏，在含量上發生很大的變化。生育期葉片（或葉綠體）在白天進行光合作用反應和夜間暗反應等過程後，從空氣中所固定的碳素逐漸被轉化為碳水化合物，主要成分為糖類和澱粉。葉片內合成之糖類頗為複雜，一般以蔗糖最高，其次為六碳糖（葡萄糖和果糖），蔗糖為葉片光合產物輸出最主要的成分。澱粉累積在葉綠體中之含量約佔光合作用所固定二氧化碳總量之30~50%。梨樹在芽體自發休眠期(spontaneous dormancy)，葉片合成之光合產物向樹體及根部大量聚集，此期間可溶性糖類大部份轉換為澱粉貯藏於樹體各部位。一般而言，韌皮部含有較高量的可溶性碳水化合物及半乳糖醛酸(galaturonic acid)；木質部含有大量的澱粉及合成細胞壁的多醣類如纖維素(cellulose)與木糖(xylose)⁽²⁾。當芽體進入自發休眠最深期（10月下旬~11月上旬），澱粉含量達到最高峰。自發休眠結束進入他發休眠期(dormant period)，可溶性糖類增加，澱粉含量逐漸下降⁽¹¹⁾。此期間樹體內之可溶性糖類以山梨醇(sorbitol)含量最高，其他糖類依次為葡萄糖(glucose)，果糖(fructose)及蔗糖(sucrose)⁽⁸⁾。

洋野等⁽⁸⁾測定梨樹可溶性糖類，發現在果實採收後，新梢及根部中山梨醇及果糖之含

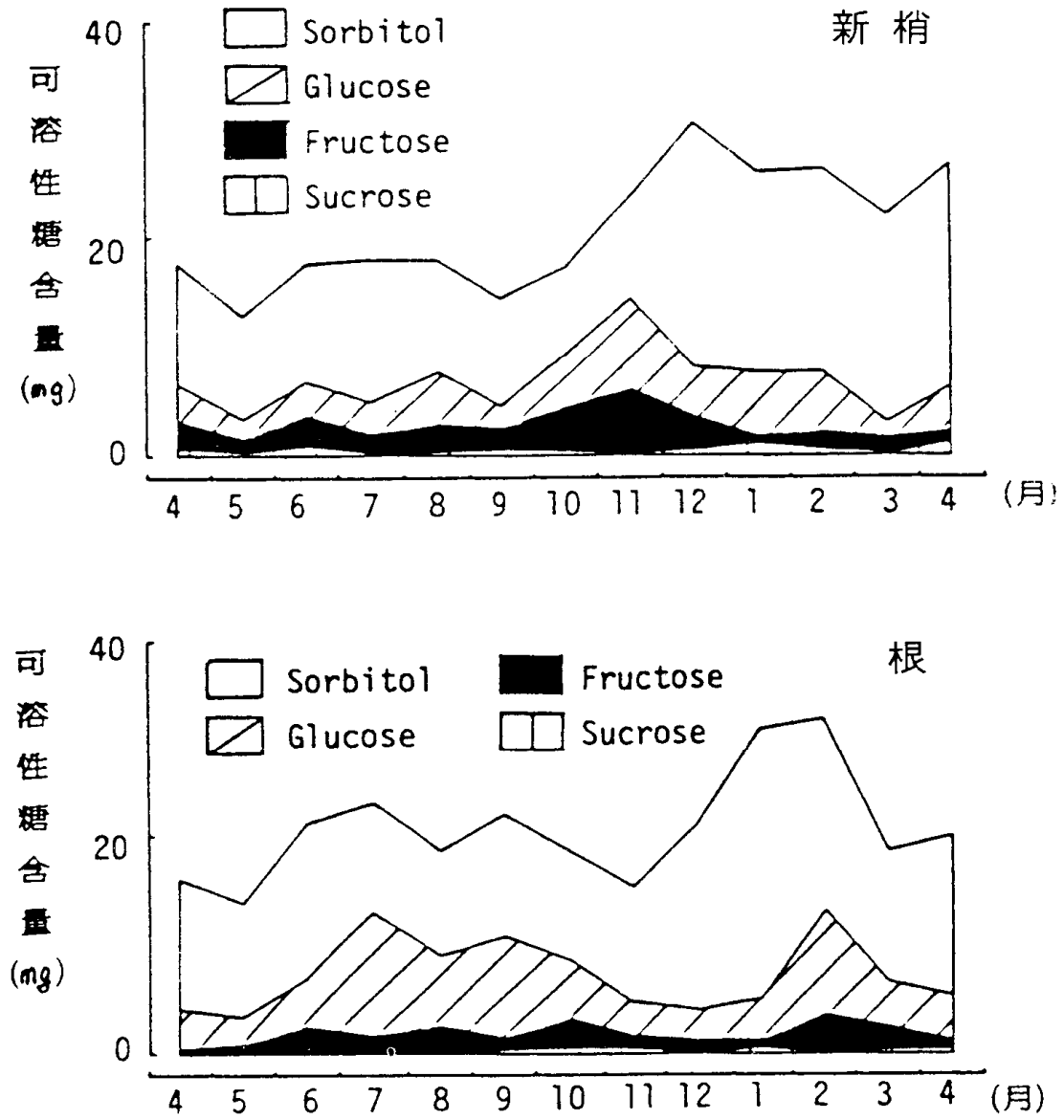


圖 1 二十世紀梨新梢及根部中可溶性糖類含量之變化

Fig. 1. The changes of soluble carbohydrates contents in shoots and roots of twenty century pear.

量急速上升(圖1),根部於11月~12月間達到最高量以後再下降;新梢內之山梨醣醇急速上升期在10月中旬,較根部提早一個月,但在1~2月低溫才到達最高。果糖含量在12月中旬上升,於2月達最高量,之後兩種糖類同時下降,到3月萌芽前保持在相同水準;在開花前根部中兩種糖類略為增加,之後進入開花期。低溫休眠期間芽體內新陳代謝活性高,澱粉逐漸分解為可溶性糖類;早春萌芽前可溶性碳水化合物含量快速增加,澱粉含量相對降低。休眠期貯藏於樹體之澱粉並非直接供給春季萌芽及根部生長利用的養分,貯藏型的澱粉需先經過生化反應轉換為可溶性糖類轉移至新梢及根部⁽¹¹⁾。春天新芽快速生長期,可溶性碳水化合物與澱粉的含量同時下降。樹體內營養成分的改變可能基於貯藏性物質轉移至新生長所需新陳代謝之能源,而使營養生長快速期之貯藏養分隨著減少。

梨樹越冬期間碳水化合物含量的高低直接影響萌芽期花芽之發育與耐寒力⁽⁴⁾,樹體內碳水化合物含量高時對溫度較鈍感,並可提高遭遇到不良天候時的忍耐力⁽¹²⁾。枝梢中貯藏養分含量較低時,腋花芽內之小花蕾遭受凍害的比例高,且將會延遲新根生長始期及翌年新梢的生長量⁽⁴⁾,開花及著果率低^(10,11)。

導致樹體內貯藏養分含量低之主要因素為上年結果過量、枝梢不充實、土壤理化性差、肥培管理不當、夏秋季土壤過濕或乾旱、發生病蟲害等,均會引起葉片早期黃化或落葉,在正常落葉前無法利用秋高氣爽而且光合產物合成量最高的時段製造養分至各器官聚集與貯藏,因此發生翌春開花、萌芽不整齊、花柄短小或細長、著果率低等不良現象^(10,11)。目前本省平地栽培之橫山梨樹因早期落葉後枝條不充實或貯藏養分不足,而產生開花不整齊(亂花)及著果率低等現象,在各產區梨園發現,開花期更易受到寒流或不良天候的影響,為導致著果不穩定及生產力低之主要因素,因此,如何調整枝梢生育及促進養分貯藏有待加強探討研究。

(二)休眠期營養成分的變化

梨樹在果實採收後,葉片合成之碳水化合物向枝梢及根部移行,至秋冬季樹體內累積大量的貯藏養分以備翌年萌芽之需,冬季落葉期在外觀上呈現休眠狀態,但樹體內部組織之生化反應相當活躍且複雜⁽¹¹⁾。芽體之休眠期較樹體早,一般在雌雄蕊分化完成後即進入休眠狀態,其休眠可能是受到某些特殊新陳代謝產物所阻礙或是基因受到壓制(*gene repression*),而呈現不能合成蛋白質,使芽體外觀處於不活動狀態⁽¹⁾,樹體之休眠則受到外界環境因素所影響。在休眠結束至萌芽前,生化反應轉變為活躍,可能是攝入尿嘧啶(*uracil*)及纈胺酸(*valine*)於核酸及蛋白質中或是在花芽中之多核醣體(*polysomes*)及細胞外(*cellfree system*)攝取苯基丙氨酸(*phenylalanine*)的活性高,使開花期生體中之蛋白質的合成速率高於休眠期之13倍⁽¹⁾,因此加速新陳代謝作用而促進萌芽及開花。落葉果樹之花芽從休眠轉換為活躍生長期,蛋白質、多胺(*polyamin*)、DNA、RNA、SAM(*sadenosylmethionine*)、ACC(*1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid*)、MACC[*1-(malonylamino)cyclo-propane-1-carboxylic acid*]和乙烯的含量大為增加為其特徵⁽¹⁾。SAM是多胺的生化合成物,SAM及ACC為乙烯合成的直接先驅物的共同基質。在櫻桃,花中之多胺、SAM、ACC、及MACC等濃度在芽體膨脹期增加,在初期膨脹及花部發育開始後這些成分含量減少,花芽發育時多胺和乙烯的生化產物似乎並不競爭他們的共同基質(SAM),乙烯的產生則隨芽的生長而增加⁽¹⁾。

果樹花芽發育過程中各時期均能發現多胺(*polyamine*),亞精胺(*spermidine*)及精胺(*spermine*)存在,在休眠狀態時含量較低,芽生長始期多胺急速增加,新陳代謝開始活躍時而結束休眠⁽¹⁾。休眠之花芽內含之DNA、RNA及蛋白質較非休眠期低,萌芽時可溶性氮、酯態磷、蛋白質、DNA及RNA態磷之濃度顯著增加,在寒冷的季節核酸濃度增加達到一定的起點

就結束休眠，休眠完成期之DNA及RNA重新合成，花芽中含有多量的核酸(RNA)，或是經由根莖中之貯藏性蛋白質分解後輸入⁽¹⁾。春季萌芽前，樹皮組織中蛋白質含量急速減少，枝梢中胺基酸含量增加，兩者呈負相關，萌芽後芽體內之DNA、RNA及蛋白質含量快速下降表示發育始期之生長極需要胺基酸態氮，使游離胺基酸伴隨萌芽及芽的發育而增加⁽⁹⁾，此乃可能從樹皮組織中之貯藏性蛋白質大量分解變成胺基酸移行至新芽，以支持新梢初期的生長。

春天生長前，枝梢中胺基酸之含量在蛋白質含量減少之前增先加，為重新生長早期營養成分重新分配的開始。貯藏在枝梢中之蛋白質態氮素，在萌芽之際轉換成麩胺酸、天門冬胺酸形態移行，使枝梢中之游離胺基酸及天門冬胺酸含量減少⁽⁵⁾。此時期花芽含有高量的脯胺酸(proline)、絲胺酸(serine)與麩胺酸，相對地，丙胺酸(alanine)、天門冬胺酸(aspartic acid)和精胺酸(arginine)等濃度較低⁽¹⁾。休眠期芽體、鱗片及莖軸都含有蘋果酸(malic acid)、奎寧酸(quinic acid)、檸檬酸(citric acid)與琥珀酸(succinic acid)，莖軸比鱗片含較多量的有機酸，休眠期以檸檬酸、蘋果酸及奎寧酸較高，其次為琥珀酸，但其含量在較低水平之範圍⁽¹⁾。萌芽及發育時，蘋果酸、奎寧酸、檸檬酸、琥珀酸及全酸均提高，其中以蘋果酸增加速率最大，依次為奎寧酸、檸檬酸、琥珀酸。快速生長期，蘋果酸為主要酸類，檸檬酸與奎寧酸的量相近，約等於蘋果酸的半量，琥珀酸只佔全有機酸之小部份。生長中，芽體組織中之有機酸增加時碳水化合物含量減少，兩者的含量呈逆相關⁽¹⁾，顯示萌芽時利用碳水化合物並改變有機酸含量以供發育。

(三)休眠期荷爾蒙與營養之關係

梨樹休眠期間，各種荷爾蒙含量伴隨營養成分而變化。梨樹芽體進入自發休眠期最末期（10月中），日照時數減少，離層酸(ABA)含量伴隨澱粉含量增加^(11,13)，勃激素(gibberellin)隨可溶性糖類減少，離層酸含量提高後同時會抑制生長素(auxin)的活性。到自發休眠覺醒期ABA含量減少，勃激素含量相對上升。澱粉含量之變化趨勢與離層酸類似，可溶性糖類則與勃激素相似。乙烯(ethylene)在芽體萌發後才產生，並非在芽體內引發乙烯後才萌芽，故使用各種乙烯或ethephon處理對打破芽之休眠均屬無效⁽¹⁾。梨樹的覺醒作用並非完全依靠澱粉轉換成可溶性糖類新誘發，必須配合樹體內各種荷爾蒙的變化及其他外在環境因素之條件，使樹體內各類物質之活性化產生動力能源⁽¹¹⁾，引發根部生長及地上部的萌芽同步進行，才能充分發揮另一生長週期活力。

三、梨樹生育期之營養

(一)碳水化合物與無機養分之關係

梨樹在覺醒期後，樹體內之營養受到溫度及水分等因素左右，而影響開花與新梢生長。在萌芽初期，樹體內若含有豐富的碳水化合物及水分時，萌芽早；枝梢不充實之梨樹碳水化合物蓄積量低，將造成萌芽延遲，開花、受精及著果率低⁽¹¹⁾。在新梢生長快速期，除碳水化合物含量有關外，枝梢內無機養分之氮素影響最大，新梢含高量氮素狀態下生長量大，但碳水化合物相對降低。平田⁽¹¹⁾sK

高，枝葉生長停止期氮素利用率低。此期間若氮素較低時蛋白質合成量同時降低，將會引起新梢提早停心，雖可提早果實成熟期，但葉果比不足將會阻礙果實後期發育，故於施肥時必須注意氮素成分施用量，使新梢生育能保持適當的氮素與碳水化合物的平衡⁽¹¹⁾。梨樹萌芽前根部就開始活躍逐漸形成新根，萌芽後一個月左右為枝葉生長最高峰時期，此期間樹體養分含量與氮素施用量為決定往後梨樹生育的主要關鍵期⁽¹¹⁾。由於各地梨園之氣候、環境與立地之天然供給養分量不同，若依據梨種植年代或樹體大小計算施肥量甚為困難，並且被認

為不切實際的方法。目前大都依據往年施肥量，分析各成分對新梢生育、停心期早晚、果實生長量、成熟期及品質等之影響，作成綜合判斷做為施肥之基準，並於萌芽期觀察外觀生育，判斷新梢之碳氮比高低，當做調整生育施肥之依據。以廿世紀梨為例，萌芽後一週左右新梢葉片帶紅色者為碳水化合物含量高，新梢生育容易控制有助於果實生長；氮素過量則在展葉後即轉綠，但著果率低且易引起生理落果。

(二)枝梢及葉片中蛋白質與胺基酸含量之季節性變化

但梨樹內之氮素與碳水化合物之比例直接關係到蛋白質的合成量，據平田⁽¹¹⁾指出梨樹生長期樹體內碳水化合物含量高時氮素含量低、蛋白質之合成量隨之降低，將會導致新梢生長期停心過早，葉數不足而影響果實的生長；反之，氮素含量高時，碳氮比值低，雖然可藉此促進植株營養生長，但不利於生殖生長。故必須依生育期之需要情形調整氮素量，使其達到適當的碳氮比，以維持梨樹營養生長與生殖生長之平衡⁽⁵⁾。松井等⁽⁹⁾研究一般果樹葉片及枝梢蛋白質與胺基酸含量的變化，結果如圖2，蘋果樹在萌芽前二年生枝條樹皮中蛋白質含量急速減少，胺基酸則快速增加；萌芽後到6月間葉片與新梢樹皮之蛋白質與胺基酸同時減少；6月到6月間，葉片與新梢樹皮中的蛋白質緩慢增加，9月以後快速升高，落葉前葉片中蛋白質的含量略為減少；胺基酸含量在6~10月間保持相同的水平，到11月枝梢樹皮中含量稍為增加。夏季葉片蓄積多量的蛋白質，到落葉前分解為胺基酸移行至枝梢，再轉換為貯藏型的蛋白質越冬，以備翌年開花及萌芽利用，故休眠期樹皮中蛋白質含量的高低，影響翌年再生長時之萌芽、開花及結果⁽⁹⁾。

一般果樹之葉片及枝梢內蛋白質與胺基酸含量呈季節性變化，葉片光合產物隨各生育期之溫度、日照等外界環境及內部之需求、運移及積貯而不同。松井等⁽⁹⁾研究指出，生育期之溫度及植物生長調節物質會改變葉片及枝梢內之蛋白質、胺基酸含量；溫度在30°C之高溫時樹皮中蛋白質迅速分解，含量急速降低，但對胺基酸含量增加率低；溫度控制在20°C，蛋白質分解緩慢，但胺基酸含量相對增加；顯示蛋白質在高溫快速分解後無法完全轉換為胺基酸供樹體利用。除了溫度會改變蛋白質與胺基酸含量之外，生長調節劑也是影響樹體內氮素化合物的主要因子。據松井等⁽⁹⁾之研究結果，在萌芽期以各種生長調節劑理離體枝，經15日後調查蛋白質與胺基酸的含量，ABA、GA4+7、NAA三種荷爾蒙具有促進蛋白質提高胺基酸含量的效果最顯著，其他依次為ABA、GA3、NAA等處理均可增加葉片及枝梢內胺基酸濃度。由上可知，果樹在各季節間各貯藏部位之蛋白質含量不同，翌春萌芽期間內生荷爾蒙含量對蛋白質的分解也有顯著的差異，為萌芽生長期之營養條件的主要控制因子。本省梨樹在生長期使用植物生長調節劑種類甚為複雜，且許多混合劑含有各類之化學物質，是否會因此而改變蛋白質或胺基酸的含量，有待探討。

(三)梨樹枝梢內蛋白質與氨基酸含量對花芽形成之關係

關於梨的花芽分化，過去文獻報告大都數強調枝梢內碳氮比之關係，近年有許多以日本梨施用氮肥可促進花芽形成的研究，而否定過分強調碳氮比對花芽形成效果的說法⁽⁷⁾。據村井等⁽⁷⁾試驗結果，無結果枝在生理花芽分化始期枝梢中之蛋白質含量急速增加，花芽分化期間下降至原來含量。徒長枝的基部與頂端葉片之蛋白質含量亦有差異，在枝梢停止生長期後頂部葉片含量蛋白質較基部高，花芽分化始期有同樣趨勢，花芽分化期間頂葉蛋白質下降率較低者花芽形成良好，基葉在花芽分化期間蛋白質下降率高者無法形成花芽。枝梢基部及葉片中氨基酸含量在花芽分化始期較快速下降，頂端葉片下降率較低，但枝梢頂部的氨基酸含量則急速上昇到花芽分化盛期以後才下降（圖3）。因此村井等⁽⁷⁾推測梨樹枝梢花芽分化前葉片需要較高的蛋白質含量，使花芽分化期分解為氨基酸移行到新梢內，以提高枝梢花芽形成

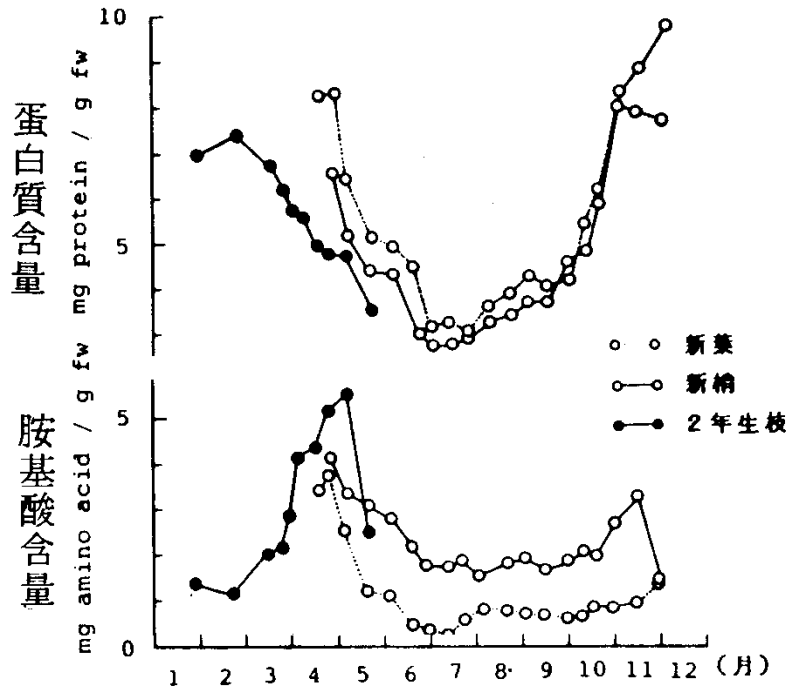


圖 2 蘋果葉片及枝梢樹皮中蛋白質及胺基酸含量的變化

Fig. 2. The changes of protein and amino acid contents in leaf and shoot of apple.

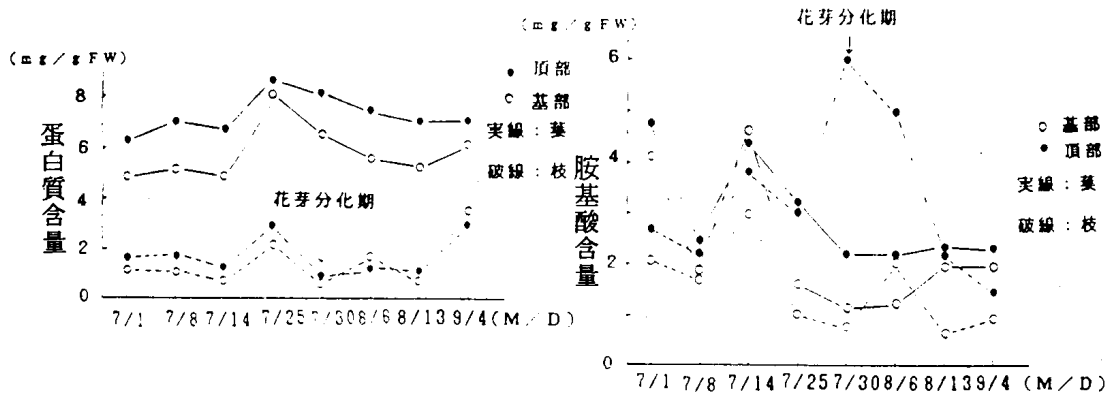


圖 3 日本梨徒長枝中蛋白質及胺基酸含量的變化

Fig. 3. The changes of protein and amino acid contents in water shoot of Japanese pear.

率。由於各種間樹體內氮素化合物之形態各異，但提高枝梢中可溶性蛋白質可促進日本梨系之花芽分化，對翌年開花率有顯著的效果。

(四)葉片光合產物與果實發育之關係

果實自發育始期至成熟期間所增加的乾物重均源自葉片光合產物的移行。梨樹從萌芽生長至成葉後，葉片合成之碳水化合物除供應新梢生長外，另一部份移行到果實及其他器官。此期間，葉數持續增加的狀況下雖然可提高同化器官量，但新梢生長與果實同時競爭養分，在枝葉擴大期葉片光合產物養分移行至新梢比例高，導致果實生長停滯或影響果實之品質，故於果實生長期間必須要有適當的葉果比，才能兼顧營養與生殖生長達到平衡。通常每果必要之葉片數，西洋梨為20~30葉，東方梨（日本梨）為10~15葉⁽⁴⁾。果實生長期並需注意葉片生長部位，以著果附近之短果枝或生育枝葉數而有不同，短果枝萌芽後葉片數即固定，果實生長期不會發生競爭養分的問題，但需考慮葉片光照度決定量葉數。生育枝末端持續生長之時間長短對果實肥大與糖度累積之影響較大，其停心時期遲早或二次生長所引起競爭養分的問題均為決定每果留葉數之主要因素。

實際栽培上，每果所需要的葉片數以20~30葉較適當，其葉面積指數為2.5~3.0為適當範圍⁽¹¹⁾。葉面積指數超過3.0以上雖然可提高光合產物量，但易引起生育枝停心時期延遲或造成二次生長現象，使葉片合成之光合產物無法移行至果實蓄積，影響果實生長與糖度之累積。葉面積指數在2.5以下時易造成樹勢衰弱，光合作用能力低⁽¹¹⁾。故結果量高之年必需提高氮素的施肥量，以促進光合作用能力，據平田⁽¹¹⁾指出，梨樹氮素與光合產物量有直接關係，氮肥施用量增加時光合產物量伴隨上昇；尤其在葉片呈黃色有缺氮現象時施用標準量二倍，具有提高光合作用的效果，氮素量若超過標準量4倍以上則引起濃度障害，並造成枝梢徒長及短果枝日照量不足，在遮光部位之葉片光合作用量較高氮處理區減少。故施用氮肥雖然可促進葉片光合作用，但遇到不良天候時期同化量較低氮區低，故於果實生長期必須調整枝梢生育，使其達到適當葉果比，以充分發揮葉片光合作用能力，為提高梨樹生產力及品質兩者兼顧最有效的方法⁽¹¹⁾。

四、梨樹栽培環境與碳水化合物之關係

(一)光度與同化產物之關係

梨樹葉片之葉綠素進行碳素同化作用與光度有密切關係⁽⁴⁾。光合作用期、光週期、光強度和波長等因子是直接或間接控制葉片光合成產物合成量的主要條件。葉片光合產物的分配隨植株原有積貯量與各生育期之需求而改變，進而影響光合產物的運移與積貯，因此，葉片光合產物之供給、需求和運移三者的平衡，可能為決定葉片光合產物分配的主要因素⁽²⁾。葉片同化物質或碳素的分配是經過轉換為可溶性糖類，從葉片輸出到各器官，而葉片澱粉的累積是為了限制糖類的輸出；當光合產物供給大於需求或運轉能力時，多餘的光合產物可轉化為澱粉累積在葉綠體中，使葉片內澱粉累積量增加。葉片內蔗糖與澱粉之含量分配比例主要受到SPS酵素（磷酸蔗糖合成酵素，sucrose phosphate synthetase）影響；另外PGA/Pi的比值對澱粉代謝至為重要，PGA（磷酸甘油酸，3-phosphoglycerate）的功能主要在促進晝間葉片澱粉合成與抑制夜間澱粉分解，Pi（磷酸，orthophosphate）則具相反作用，因此，PGA/Pi比值大小可控制葉綠體內澱粉的合成與分解，進而影響葉片光合產物的分配⁽²⁾。

坡地梨園栽培的方位不同，梨樹日照時數差距很大，葉片合成光合產物量與其分配有很大的差異。葉片合成之光合產物一部份被呼吸作用所消耗，另一部份移行至植株各器官構成生體重及被呼吸作用所消耗，其生體重增加量受到光合產物與呼吸量之差異而定，但日照時數與光強度會影響碳水化合物合成量⁽⁴⁾。日照時數的長短和光週期處理對作物光合產物的分

配有顯著的差異；短日處理會增加葉片澱粉的累積，而澱粉在夜間可以分解，運轉供莖葉生長，長日處理則有相反效果，以人為長日或短日處理可改變植株莖葉／根乾重的比值。一般短日處理植株葉片輸出碳素至莖葉比例高，而分配至根部碳素的比例減少，莖葉／根之乾重比值高於長日處理植株⁽²⁾。日夜間週期變化也可影響葉片光合產物分配於莖葉與根部的比值，白天葉片進行光合作用產生蔗糖和澱粉，其中澱粉顆粒大，不利於運轉而累積在葉綠體中，蔗糖可經由葉片運移至積儲部位；夜間葉片內澱粉供給呼吸作用消耗之能量外，還可分解成蔗糖自葉片輸出，其運轉速率約為白天的25~50%。但葉片內澱粉分解後運轉的積儲部位與白天不同，葉片所累積的澱粉在夜間分解後優先利用於莖葉生長，因此，白天葉片蔗糖與澱粉比例可能是影響莖葉和根生長的決定因素⁽²⁾。

在不同光週期條件下，葉片的澱粉含量以長日積儲較短日低，將植株從長日（14小時）移至短日（7小時）處理，葉片澱粉含量有逐日增加的趨勢，顯見縮短光合作用期可提高澱粉含量，但長期在相同條件下葉片澱粉含量並無顯著差異，應用中斷暗期可降低葉內澱粉累積速率，故適當的光照時數比總光照時數更為重要⁽²⁾。日長與光週期處理和某些基因的交互作用，可調節碳素積儲部位，將葉片光合產物分配於營養生長和生殖生長；長日處理之葉片可輸出較高百分比之碳素至果實，而短日處理輸出較高百分比之碳素至頂芽，具有延遲頂芽老化作用。頂芽中之碳素分配可改變為花芽與葉芽之形成，在長日狀態下有利於花芽形成；短日則有助於幼葉生長，故被認為長日可增加生長的積儲強度，短日則增強營養生長趨勢⁽²⁾。本省梨樹之短果枝及生育枝之頂芽首先於6~9月間花芽分化，正值高溫長日照期間可正常花芽分化，而秋花處理後之新梢在低溫短日期間生長，新梢大都無法形成花芽，是否與葉片輸出至芽體之碳素比例有關，目前仍無試驗資料可查，有待進一步探討。

葉片光合產物之供、需和運移三種因素相互關連，蔗糖運轉速率隨光強度而改變，在一定範圍內增加光強度可以提高光合作用，葉內澱粉及蔗糖相對增加，葉內同化物質輸出和呼吸作用也同時增加。平田⁽¹¹⁾指出以夏季晴天日光照度以100klux為基準時，梨光合作用之光強度要求量在30~40klux以上，光強度增加其同化量伴隨增加。梨樹在展葉初期所需之光飽和點約為成葉之1/3，光合成量為1/4，幼葉較成葉之光飽和點低，葉片成熟後必需達到30~40klux的光飽和點，以促進葉片光合作用及提高同化產物。但實際栽培條件下梨樹重疊葉很多，尤其是整枝誘引不當或施肥過量造成枝幹上萌生大量徒長枝或及生育枝過密，短果枝上之葉片日照量減少，雖可利用反射光進行光合作用，但由於枝條過密基部短果枝葉片無法達到30~40klux之光飽和點，而阻礙光合作用機能⁽¹¹⁾。一般重疊葉日照量減少18%時同化量降低27%，下部枝梢日照量在30%時其同化量減少60%⁽⁴⁾。尤其是無修剪樹之內部枝梢約為樹冠邊緣光照量之1~10%，葉片合成之光合產物量不足以供應呼吸作用的消耗量，將影響果實的肥大與品質，故每年必須進行適當的修剪、整枝及間伐作業，改善樹冠內部枝梢之光照量，以利葉片光合產之進行⁽⁴⁾。

(二)溫度與同化作用、呼吸作用之關係

梨樹碳素同化作用合成碳水化合物，另一方面以呼吸作用氧化分率同化產物，兩種性質不同作用能平衡進行為維持樹體正常生長之動力能源。在栽培管理上必須調整到有利於生產力的平衡，才能維持果樹長期結果的穩定性。然而，兩種作用各有一定的適溫條件，據平田⁽¹¹⁾指出日本梨系統最適合光合成之溫度為24~26℃，超過此溫度以上光合成能力逐漸降低，溫度超過32~34℃以上或低於15℃以下時光合能力急速下降，故一般氣溫在20~30℃為適合梨樹光合作用適當的範圍。高溫促進呼吸作用，低溫能提高同化量為一般長期果樹共通的特性，據小林⁽⁴⁾指出當溫度高達45~50℃時呼吸作用最旺盛，而同化作用的適溫條件則在20~30℃，兩者互相消長曲線在溫度38~40℃時為同化量與呼吸量相抵消之補償點，在此溫度以

上陷入飢餓狀態無法增加乾物生長量。據統計各年6~8月間之氣溫，每月平均最高氣溫高時同化量低，平均最高氣溫低時同化量高且乾物重增加。果實生長期間，夜間溫度的高低亦影響同化量的累積，由於夜溫過高時呼吸作用旺盛，白天合成的同化產物被呼吸作用分解消耗；反之，夜溫低時會抑制呼吸量而減少同化產物的分解，使光合產物累積在各器官內而增加生體重，有利於果樹生產。各種果樹或品種間之補償點各不同，一般適宜寒帶或溫帶栽培品種補償點較低，在亞熱帶或熱帶地區應選育補償點較高的品種栽培。

梨樹栽培園之地溫與根部呼吸活性及光合作用有密切關係，內野等⁽⁶⁾利用盆栽一年生幸水梨放在簡易塑膠布室內，進行不同地溫處理，測量其根部呼吸量，不同地溫處理者呼吸量在生育期逐漸上升到6月間為高峰期，以後逐漸減少，8月下旬以後根部活性又上升，到10月到達高峰期，各處理之間以低地溫組（平均10.2℃）之呼吸量最高，高溫處理組（平均23.4℃）最低。同時，光照度在45klux的條件下，7月上旬測定室外地組（對照，平均21.5℃）之光合成速率(mgCO₂/dm²/hr)為16.43，低地溫組為14.48，高地溫組為12.27；9月中旬分別為15.46，11.00及12.66，高、低地溫處理組之光合成速度均較對照組差；在同一環境下9月較7月降低25%左右。因此推測在低地溫的條件下，若能維持根部高的呼吸率對光合成速度影響不大，根部活性低時生分成速度隨之降低。由於根部的活性與土壤水分含量有直接關係，土壤水分過多或過少均會影響光合作用能力，平田⁽¹¹⁾指出梨樹光合作用最適當土壤水分為18~25%之間，土壤水分若低於15~10%之下或高於30%以上光合作用能力急速減少。因此，改良梨園土壤物理性，並保持土壤適當土壤水分避免急速變化，維持根部生長活力，可減少環境因子影響光合作用能力，是促進碳水化合物累積的主要途徑之一。

結 語

綜合以上所述，影響梨樹營養與生殖生長之因素相當多，內在因子如：樹齡、植株生理、營養狀態、內生荷爾蒙等；外在因子如：溫度、雨量、日照、土壤條件等。除天然氣候無法克服之外，大多數可應用果園管理技術調整樹體營養，以充分發揮果樹生殖生長特性及延長經濟結果年限。但本省天然氣候及地理條件並非很適合梨樹的種，在栽培管理上稍有疏忽就可能導致失敗，因此，如何調整枝梢生育及促進養分貯藏有待加強探討研究。

引用文獻

1. 林信山、李金龍、林金和 1988 落葉果樹之花朵綻放生理 中國園藝 34(2): 85-98。
2. 林智良、朱德民 1989 光對作物光合產物分配的影響 科學農業 37(5-6): 132-139。
3. 張仲民(譯) 1986 土壤與肥料 徐氏基金會。
4. 小林章 1960 果樹 營養生理 朝昌書店。
5. 千葉勉 1985 果樹 土壤管理 施肥技術 博友社。
6. 內野浩二、弘間洋、大垣智昭 1987 “幸水” 地溫制御下 光合成・根 活性及簡易被覆樹 冬芽 觀察 日本園藝學會昭和62年度春季大會研究發表要旨 P. 76-77。
7. 村井泰廣、湯田英二、松井弘之、中川昌一 1987 2~3果樹 枝梢內 質， 酸含量 花芽形成 關連 日本園藝學會昭和62年度春季大會研究發表要旨 p. 80-81。
8. 伴野潔、林真二、田邊賢二 1986 幼木 樣體內養分 動向 日本園藝學會昭和61年度春季大會研究發表要旨 p. 78-79。

9. 松井弘之、足立浩代、湯田英二、中川昌一 1987 果樹 葉及 枝梢中 質 · 酸含量 季節的消長 日本園藝學會昭和62年度春季大會研究發表要旨 p. 82-83。
10. 豬瀨敏郎 1967 栽培新書 養賢堂。
11. 農山漁村文化協會 1982 梨 農業技術大系 果樹編(2)。
12. 農山漁村文化協會 1985 果樹共通技術。
13. 鷹見敏彥、伴野潔、田邊賢二、林真二 1988 芽 休眠 內生生長調節物質，特 ABA 關係 日本園藝學會昭和63年度春季大會研究發表要旨 p. 144-145。

THE NUTRITION IN PEAR TREES

Lin-Ren Chang, Jia-Hsing Lin and Hsin-Shan Lin

Taichung District Agricultural Improvement Station

ABSTRACT

Flower buds of pear tree only initiated once in each year, then flowers open and after pollination followed by the development of fruits. The maintenance of stable fruit production each year is depend on the balance between vegetative and reproductive growth of the tree. There are many factors that affecting the vegetative and reproductive growth of pear tree, the endogenous factors are: tree age, physiological status, nutritional level, hormone content; the exogenous factors are: temperature, rainfall, photoperiod and soil conditions. A well management of orchard could regulate the tree nutrition status to enhance the reproductive growth of tree and extend the economical production period. This paper discussed the effects of endogenous factors, such as: carbohydrate, amino acid, protein and sugar on the growth of pear tree; and the effects of exogenous factors, such as: photoperiod, fertilizer and organic matter on fruit setting and quality.