

果樹光同化產物之運移與調節

張致盛

摘要

探討光同化產物運移之目的在改善其分配以提高作物生產力，提高作物總生質量(biomass)。以光合成生理的方法提高作物產量有增加葉片截取的光量、提高所截取的光能轉換為光合成產物之效率及促進光合成產物運移至有助於增加產量之器官等三種途徑。植物參與光同化產物運移組織包括木質部及韌皮部。果樹韌皮部運移之物質包括醣類(非還原醣及糖醇)、胺基酸及無基鹽類等，醣類以蔗糖為主，其他篩管中運移的醣類還包括棉實糖(raffinose)、水蘇糖(stachyose)等非還原醣。此外糖醇為薔薇科中蘋果亞科(Pomoideae)及李亞科(Prunoideae)等果樹光同化產物運移醣類的主要形式，其中又以山梨糖醇(sorbitol)為主。韌皮部運移機制為壓力流(pressure-flow)假說，此假說認為溶液在篩管細胞之流動，於供源至積貯間係經由滲透勢(osmotically)產生的壓力梯度所驅動。本文以葡萄為例說明光同化產物之分配(allocation)與分佈(partitioning)，包括利用(utilization)、貯藏(storage)和運輸(transport)。瞭解光同化產物之運移及分配，將有助於生產者對於果樹栽培及生理特性間作適當的調節。

前言

提高農作物產量的途徑有很多，對果樹而言，所謂的產量係指生產果實之收穫量。以光合成生理的方法提高作物產量有增加葉片截取的光量、提高所截取的光能轉換為光合成產物之效率及促進光同化產物運移至增加產量之器官等三種途徑。探討光同化產物運移之目的在改善其分配以提高作物生產力，除可提高作物總生質量(biomass)外，亦促進光同化產物運移至作物可收穫部份；此外並能在生產過程中利用栽培技術或其他管理方法調節生產，則對於生產季之中不同的生育時期，器官與器官之間對光合成產物競爭等，作合理之操作。

內容

一、光同化產物之運移

(一) 光同化產物運移之組織

植物參與運移組織包括木質部及韌皮部，木質部由根部運輸水分及礦物營養至地上部，韌皮部則運輸光同化產物由成熟的葉片至生長或貯藏之部位。一般韌皮部位於初生及次生維管組織外側，運輸醣類及有機物至植物體各部位，被子植

物韌皮部包括篩管細胞(sieve-tube members)、伴細胞(companion cell)及薄壁細胞等，但僅篩管直接參與運輸。每一個篩管細胞連接一個或多個伴細胞，彼此間有原生質聯絡絲(plasmodesmata)相連接，伴細胞可合成蛋白質、供應ATP至篩管細胞，有時光同化產物可經伴細胞至篩管細胞(Taiz and Zeiger, 2006)。

(二) 果樹運移的同化產物之型式

韌皮部運移之物質包括醣類(非還原醣及醣醇)、胺基酸及無基鹽類等(Taiz and Zeiger, 2006)，果樹韌皮部液之醣類以蔗糖為主；蔗糖屬電中性，易溶於水，為光合成產物醣類中運移最主要形式，其他篩管中運移的醣類還包括由蔗糖結合一個或多個半乳糖分子形成之棉實糖(raffinose)、水蘇糖(stachyose)及verbascose等非還原醣。此外，糖醇為薔薇科中蘋果亞科(Pomoideae)及李亞科(Prunoideae)等多種落葉果樹光同化產物運移的主要形式，亦為細胞貯藏的主要可溶性碳水化合物，其中又以山梨糖醇(sorbitol)為主。

(三) 光同化產物之運移途徑

光同化產物之運移途徑包括供源葉片內之運移、葉片細胞至韌皮部之裝載、韌皮部之運移、積貯器官之卸載等。

1. 供源葉片內之運移

提高葉片光合成速率可增加由供源運移光合成產物的量，唯實際上植物所固定之碳轉運至貯池量會受其他過程影響。光同化產物形成蔗糖後之步驟為：蔗糖在細胞質合成→釋放磷→磷由細胞質與葉綠體三碳磷酸交換→在葉綠體中可供合成澱粉的三碳磷酸量降低。蔗糖的合成可使三碳磷酸偏離合成澱粉與貯藏之途徑，但蔗糖合成量仍受到限制，尤其對於以澱粉形式貯藏的植物而言(Taiz and Zeiger, 2006)。

2. 葉片細胞至韌皮部之裝載

光同化產物由葉綠體細胞至成熟葉片之篩管細胞包括幾個運移的步驟：首先以蔗糖為運移形式之植物，形成三碳磷酸後由葉綠體送至細胞質，再轉變為蔗糖。其次蔗糖由葉肉細胞移至鄰近最細的葉脈中的篩管細胞，此途徑通常只有二個或三個細胞直徑的距離，為短距離(short-distance)運輸途徑。最後進行韌皮部裝載，蔗糖主動運送至篩管細胞(Taiz and Zeiger, 2006)。

3. 光同化產物裝載

包括細胞內(symplastic)運輸途徑及細胞間隙(apoplastic)運輸途徑，細胞內運輸途徑係蔗糖經原生質連絡絲從一個細胞運到另一細胞，因而使蔗糖從葉肉細胞運到篩管單位。而apoplastic運輸途徑為蔗糖在某些位點可進入細胞間隙，例如圖中所示蔗糖在靠近篩管單位—伴細胞複合體處進行apoplastic運輸。但也有可能它們進入整個葉肉細胞之質外體，然後移動到細脈。在任何情況，蔗糖都由質外體主動地被裝載而進入伴細胞和篩管分子內，被裝載到伴細胞之蔗糖可經由原生質連絡絲而輸入篩管單位(Taiz and ziger, 2006)。

4. 在積貯細胞光同化產物之卸載

光同化產物由供源葉片輸出以後，沿韌皮部軸向路徑卸載，卸載的位置在調節溶質運移與積貯器官分佈扮演關鍵的角色，因此韌皮部之卸載可視為決定植物生長及作物產量的關鍵(Chang, 2001)。積貯細胞形態決定卸載之途徑：在根尖營養生長的頂端為細胞間隙卸載；柑橘及葡萄韌皮部卸載是經由細胞間隙之途徑；細胞內與細胞間隙可能共同作用：原生質聯絡絲提供的傳導途徑係由篩管細胞/伴細胞複合體連結至葉肉，但有部份輸入之蔗糖似乎滲漏至葉片的細胞間隙，再送回細胞內(Chang, 2001)。

(四) 光合成產物之運移機制

韌皮部運移機制為Munch在1930年代提出的壓力流(pressure-flow)假說，此假說認為溶液在篩管細胞之流動，於供源至積貯間係經由滲透勢(osmotically)產生的壓力梯度所驅動。此壓力梯度是供源韌皮部裝載與積貯韌皮部卸載產生之結果，當植物耗費能量在韌皮部進行光同化產物的裝載，因而在供源組織的篩管細胞內產生較高滲透壓，水分潛勢劇降，致使水分進入篩管細胞後膨壓增加，而在運移途徑的末端，韌皮部進行卸載後會降低積貯組織的滲透潛勢，當韌皮部水分潛勢升到高木質部時，水分由韌皮部進入木質部，使積貯器官的韌皮部篩管細胞膨壓再度降低(Taiz and Zeiger, 2006)。

二、光同化產物之分配與調節

對葡萄光同化產物而言，供源(source)是指成熟的葉片、其他含葉綠素的組織如穗、果實、新梢。而積貯器官(sink)包括生長中的營養組織，光何合產物不夠本身需要之葉片、根尖)、貯藏器官如枝幹和根、生殖器官如花、果實及種子等(Keller 2010)。

以葡萄為例說明光同化產物之分配(allocation)與分佈(partitioning)相關之生理調節。

(一) 分配(allocation)：係指葉片調節光同化產物到葉片內不同代謝途徑之過程，包括利用(utilization)、貯藏(storage)和運輸(transport)等。

1. 利用(utilization)：葉片固定的碳利用在呼吸作用，用於buliding blocks 以產生其他細胞代謝和生長的成分如胺基酸等。
2. 貯藏(storage)：葉片所固定的碳在日間轉變為澱粉並貯藏在葉綠體，做為夜間或環境限制光合作用時可再移動至適當的貯藏器官。
3. 運輸(transport)：固定的碳轉變為蔗糖暫時貯藏在液泡或輸出至積貯器官，供給後續生長發育之所需。

(二) 分佈(partitioning)：輸出同化產物經由篩管細胞間不同膨壓梯度在不同之器官間稱之，包括近軸(proximity)、連接(connection)、干擾(interference)、交流(communication)、競爭(competition)及發育(development)等生理現象及過程都會影響光同化產物之分佈。

1. 近軸(proximity)：靠近基頂成熟葉片輸出同化產物到生長點，較基部供應葡萄果穗及永久的組織，中間葉片則向基部或頂端生長點二個方向輸出。

2. 連接(connection)：光同化產物供應直接連接的維管束，諸如葉片合成之同化產物將供應葡萄枝梢同側的果實和花。
3. 干擾(interference)：正常的運移途徑受到受傷或修剪等操作的影響，造成運移途徑之改變，而此時維管束間相互連結(interconnection)提供替代的途徑。田間栽培管理之園藝操作如樹冠的管理及去頂、果實採收、環狀剝皮等均會影響植株光同化產物正常運移之途徑。
4. 交流(communication)：果樹的營養與生殖生長之間需要互相平衡，同一植株不同營養生長之間，諸如枝梢和根生長亦需平衡。不同器官間會受壓力梯度、營養及植物荷爾蒙調節相互影響，例如去頂減少auxin之合成及訊息傳導，可促進同化產物輸送到果穗。
5. 競爭(competition)：快速生長積貯器官具有競爭光同化產物的能力，積貯器官的數量也會影響同化產物之運移。增加枝、果實的數量限制果實的擴展，栽培的操作利用植物生長調節劑如處理GA可增加果實競爭同化產物的能力。
6. 發育(development)：植物不同發育階段積貯器官會改變，初期為枝梢生長點。開花前花穗非重要積貯器官，摘心及環狀剝皮改善著果。著果後果實成為主要的積貯器官，葡萄果粒硬核期後轉變，基部的葉片光同化產物輸出到基部等，都是光同化產物運移受發育影響之結果。

結語

果樹生產是以收穫果實為目的，能瞭解光同化產物之運移及分配，將有助於生產者對於其作物相關栽培及生理特性間作明智的決定。如果生產過程中利用栽培技術或其他管理方法調節生產，則對於生產季之中不同的生育時期，器官與器官之間對光同化產物競爭等，都應作適當的考量，以達到最大的經濟生產量與最大之收益。

參考文獻

1. 張致盛。2001。落葉果樹光合成產物之運移。興大園藝26(1): 1-13。
2. Keller, M. 2010. Partitioning of assimilates. In: The Science of Grapevines. Anatomy and Physiology. pp:125-158. Elsevier Press. London.
3. Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. Translocation in the Phloem. In : Plant Physiology. pp.222-252. Fourth edition. The Benjamin/Cumming Publishing Company Inc., California.
4. Yamaki, S. 2010. Metabolism and accumulation of sugars translocated to fruit and their regulation. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 79(1): 1-15.