

ZHI WU QI GUAN
TUO LUO SHENG LI



植物器官 脱落生理

黄维玉 编著

陕西师范大学出版社

前 言

植物器官的脱落是一种普遍的生物学规律，秋叶凋落和自然疏花疏果都是常见的现象。然而非适量的脱落将影响农业产量，如棉花蕾铃脱落、果树落花落果和豆类落花落荚都是生产中令人关切的问题。器官脱落的机理研究一直受到人们的重视，国内外发表的有关论文颇多，在实践中也有了控制脱落的丰富经验。

1964年，汤玉玮等先生编著的《棉花蕾铃脱落生理》一书给我们以启迪。然而，该书只侧重于棉花脱落方面，且时隔20多年，学科领域的研究工作有了日新月异的进展。目前，国内尚缺乏系统阐述植物器官脱落的专门书籍。作者结合科研工作，搜集和翻译了大量国内外文献资料和专著，加上自己在这方面的一些实验结果整理出来。本书共分五章。首先阐述了脱落的生物学规律，外界环境因素对脱落的影响，以及离区的解剖学特征。然后重点讨论了脱落的生理生化本质和植物激素对它的调节作用。最后介绍了生产中控制脱落的方法和途径。争取能较系统而扼要地表达其基础理论研究的发展情况和目前的研究动态，力图反映该领域的最新成就。在理论探讨的基础上总结的生产经验对实践工作者亦将有所裨益。本书可供大专院校生物系和农林院校有关专业师生、植物生理和农林科技工作者参考。

本书初稿成后，承桂美祥教授审阅并提出宝贵意见，特

致谢忱。由于本人的水平和资料所限，内容的取舍和对问题的管见，都难免有欠妥甚至谬误之处，欢迎读者提出宝贵的意见。

黄维玉

1988年于西安

目 录

绪 论	(1)
第一章 植物器官脱落的生物学规律	(6)
第一节 器官脱落的一般规律	(6)
一、叶片的脱落	(6)
二、芽和枝条的脱落	(10)
三、生殖器官的脱落	(11)
第二节 环境条件对脱落的影响	(14)
一、光照条件	(14)
二、温度	(17)
三、水分状况	(18)
四、土壤因子	(20)
五、大气污染	(22)
六、生物因子	(24)
第二章 离区的解剖学特征	(26)
一、离区的结构	(26)
二、离层	(29)
三、保护层	(30)
四、果实的开裂	(32)
五、机械因素对脱落和开裂的影响	(33)
第三章 器官脱落的生理基础	(35)

第一节 脱落的一般生理学	(35)
一、研究脱落生理的方法	(35)
二、脱落的进程	(41)
三、温度效应	(42)
四、氧气供应是脱落过程所必需的条件	(42)
五、呼吸作用	(43)
第二节 有机营养与器官脱落	(47)
一、有机物质的合成	(47)
二、有机物质的运转	(51)
第三节 植物激素与器官脱落	(55)
一、激素作用的一般概念	(55)
二、各类激素对脱落的效应	(57)
三、激素作用总结	(95)
第四章 器官脱落的生物化学和细胞学	(100)
第一节 脱落的生物化学	(100)
一、基本概念	(100)
二、纤维素酶	(102)
三、果胶酶	(108)
四、过氧化物酶	(110)
五、木聚糖酶和其它酶类	(114)
第二节 离区的细胞学和超微结构变化	(115)
一、与脱落过程有关的细胞结构成分	(115)
二、离区分离时细胞器的动态	(119)
三、细胞壁的变化	(126)
第五章 器官脱落与农业生产	(128)

第一节	果树落花落果及其控制.....	(128)
第二节	棉花蕾铃脱落及其控制.....	(133)
第三节	未受精子房的脱落与单性结实.....	(153)
第四节	花器官凋落与切花保鲜.....	(160)
第五节	叶片脱落的调节.....	(162)
第六节	大气乙烯污染与器官脱落.....	(164)
参考文献		(167)

绪 论

植物器官脱落是一种普遍的生物学现象。许多器官，如叶片、花、果、枝、芽，甚至低等植物的菌丝和孢子，在一定的条件下都会脱落。适当的脱落是植物自我调节的结果，是器官相关性的表现。例如，通过脱落，淘汰掉一部分衰弱的营养器官和败育的花果，使植物保持一定的株型和合适的叶果量；温带地区阔叶树的秋季落叶，有利于植株度过严寒的冬季。然而，过量的和非适时的脱落，往往会严重的影响作物的产量。例如，棉花蕾铃脱落率一般为60~70%，可高达80%以上；苹果的花果脱落率为80~90%。设法减少它们的脱落，提高座果率是增产的一种有效途径。因此，掌握器官脱落的规律，探索脱落的生理本质，进而控制脱落过程，不仅在理论上而且在生产实践中都有重要的价值。

引起脱落的环境因素很多，除病虫害和机械损伤外，造成生理脱落的主要外界因子是光照、温度、水分和矿质营养等条件不适。这些外界因子改变了体内一系列的生理过程，引起一定的代谢失调而最终导致某一器官的脱落。关于脱落的机理，许多研究者从不同角度提出了一些见解。报导最多的是有机营养及其运输分配的理论和植物激素学说。它们都有许多实验根据，但迄今尚无一种见解被公认是真正揭露了脱落的生理本质。

植物体内，生殖器官和营养器官之间，同类器官（如大果与小果、老叶与新叶）之间，为争夺阳光和营养而发生竞

争。生命力旺盛的组织往往成为强有力的代谢库，在竞争中居优势而得以生存和发展，而那些衰弱的器官则有可能在竞争中被淘汰而脱落。所以，脱落是植株“自我修剪”的一种手段。一般而言，脱落是与衰老相伴随的过程，如衰老的叶片最后“落叶归根”，果实的“瓜熟蒂落”都是常见的例子。衰老和脱落有许多相似的生理生化变化，但二者并不完全相同。脱落的生理变化主要集中在器官基部的离区中。器官分离时，离区的代谢活动不是在逐渐衰弱，相反而是更加活跃。在器官分化的初期，离区即已产生，但这些细胞长期处于不活跃的潜伏状态。直到脱落发端之时，它们开始活化，细胞分裂，与细胞分离有关的酶类的合成和分泌加速。相应地，离区细胞超微结构亦发生显著的变化。所以，它与衰老过程有关系，但也有一定的区别。

对器官脱落的研究，一般认为是从1860年德国人Von Mohl的工作开始的，他清楚地将脱落时离区的组织分离与保护过程分开来。其实，早在1848年，英国人T·Inman在利物浦的文学与哲学学会上以题为《决定叶片脱落的原因》的短文中，描述了他用简易显微镜的观察：叶柄脱落区、保护层的发育、脱落之前淀粉的沉积和细胞的最后分离。但和许多先驱者的工作一样，它的研究长期被人们忽视了。19世纪后半叶的研究，德国人作得比较多，较为突出的有1880年Von Höhnelt对树木枝条脱落的解剖观察、1880年Von Bretfeld对叶片脱落时保护层的研究和1885年C·Reiche对花被脱落的解剖分析。接着，1900年A·Tison在法国和1911年E·Lee在英国也都发表了对叶片，特别是对木本植物的叶片脱落的研究论文。早期的解剖学多用新鲜材料在显微镜

下进行直接观察。随着切片技术的发展,以后的研究都改用经过固定和包埋的石蜡切片进行,使研究工作向前推进了一步。关于脱落的生态学、生理学和生物化学现代概念的建立起源于J·Wiesner (1871—1905)的工作。他注意了温度、水分和光照在脱落中的作用。1886年,H·Molisch报导了他的初步生理实验,提出了水分和温度与脱落的关系,是他第一次指出脱落过程对氧气的需要和证明在细胞壁上有一种与细胞分离有关的酶。1897年,K·Goebel提出了植物相关性的概念,为脱落是一个相关现象的现代概念奠定了基础。进入20世纪,生理实验增加,值得提出的有1911年H·Fitting对花瓣脱落的研究,F·W·Neger对松针脱落时水分关系的分析等。1916年,E·Kuster发表了关于光合作用在脱落中的作用的论文,在其研究中首次采用了去掉叶片的叶柄作材料。以后这种离区外植体技术逐渐成为研究脱落生理的基本手段。到30年代,F·Laibach等发现生长素可以延缓脱落,并很快地应用到防止苹果的采前落果上去。随着化学药品控制脱落成功,吸引了大量研究者。关于研究工作的现代成就将在有关章节中详加讨论。

本书共分五章。为了更好地讨论脱落生理,第一章先阐述了器官脱落的生物学规律和外界环境对脱落的影响。植株上的不同器官,以及在不同植株上的同一器官,它们的脱落习性差异甚大。其差别一方面取决于它们的遗传学特性,也与外界环境条件以及内在的生理状态有直接关系。外界环境中,光照条件不良是导致脱落的主要原因。田间密度过大或没能很好的控制株型,以致枝叶荫蔽、透光不良将造成大量花果脱落。除光照强度外,光周期长短也会影响脱落,阔叶

树秋季落叶的环境信号主要是日照缩短。温度过高过低、水分亏缺和矿质营养失调都会加速脱落。诸环境因素往往相互作用，综合地控制着植物的生长和发育，也就决定了脱落的部位和程度。

第二章介绍了离区的解剖学特征。叶柄和花柄（以后的果柄）基部都有离区，离区由离层和保护层组成。前者是器官脱落的直接部位，细胞的分离通常在离层的远轴端进行；后者是分离后暴露面所形成的一层保护组织。

第三章在前面两章的基础上，较详细地讨论了器官脱落的生理本质。有机养料的合成和分配是控制脱落的重要因素。由于各种原因使植株的有机合成受阻或因为器官间的竞争而导致某一器官的有机营养匮乏，都会加速它的衰老和脱落。另外，植物激素，特别是其中的生长素和乙烯起着重要的调节作用。生长素可以阻止脱落，其生理效应随处理部位、时间和浓度而有显著差异。离区两端的生长素梯度起着支配作用。乙烯可以诱导脱落，其效果受控于组织对乙烯的敏感性。尽管外加乙烯的效应是显著的，但内源乙烯增加并非脱落的必需条件。至于有机养料供应和激素控制二者之中谁是导致脱落的主导和发端的因素，许多研究者根据自己的实验结果而持不同观点。其实，两种学说并非截然对立的。在植株内，有机营养供应情况左右着脱落过程。它是器官正常发育的物质基础，而植物激素对有机物的合成和分配起着调控作用；反过来，营养水平又影响着各种激素的消长和它们之间的平衡。所以，二者之间存在着相辅相成的关系。

第四章的主要内容是器官脱落的生物化学和细胞超微结构的变化。分离的主要生化活动是离区细胞加速合成和分泌

各种与脱落有关的水解酶。在这些酶的作用下，细胞壁和胞间层被降解而细胞分离。在水解酶中，纤维素酶和果胶酶与脱落的关系最密切。随着分离的发端，离区细胞的超微结构也发生变化，最突出的表现是内膜系统。这时，高尔基体膨润，内质网增大，小囊泡加多。这些变化是与酶类合成和分泌加速相一致的。

最后一章讨论了器官脱落与农业生产。本章搜集了广大群众在长期的生产实践中总结出来的经验。我国幅员辽阔，农业生产注重精耕细作，在果树保花保果和疏花疏果，以及棉花防止蕾铃脱落等方面都积累了丰富的经验。整理和推广这些经验是我们义不容辞的工作。

第一章 植物器官脱落的生物学规律

植物的各种器官均按其固有的方式完成自己的生活周期。许多器官随着它的成熟和衰老，最后脱落以结束其生命。而有的植物则利用脱落作为繁殖的手段。脱落受控于内在的生理状况，也受外界环境条件的影响。它是一种自然现象，也可以根据人们的需要而进行调节。为了研究其生理学、进而在生产中应用，首先必须掌握其生物学规律。

第一节 器官脱落的一般规律

一、叶片的脱落

叶片是植物进行光合作用制造有机物的主要器官。叶片从叶原基发育成幼叶，它的组织急剧生长和不断分化，通过尚在分化的叶脉获得所需的各种营养物质。这时它是同化产物的接受者，是代谢库（sink）。等到叶片长到最终大小的 $\frac{1}{3}$ 时，开始进行光合作用，并向外输出同化产物，逐渐成为代谢源（source）。随着叶片的衰老，同化能力减弱，异化加强。最终它的细胞内含物也被动员外运，供给正在生长发育的组织消耗。叶片终至脱落。

人们根据许多产量水平与作物干物质累积量的分析得出一个结论，即干物质累积数量的多少主要决定于群体的叶面积以及叶面积的持续时间。至于单位叶面积的同化速率则

相差不大。所以，在一定范围内，增加叶面积、防止叶片早衰脱落是提高作物产量的重要途径。

叶片的寿命有的可长达数年，甚至数十年，而有的只有几星期就结束了。根据植物的种类和生活条件的不同，其寿命长短差异很大。一般而言，脱落是与衰老相联系的过程。如棉花的种子萌发后四星期左右，落去其子叶。随着植株的发育，下面的老叶逐渐失去竞争性，植株生长四个月后，进入花季节末期，除最上层的叶片外，几乎大部分主叶和分枝上的叶片都已落完，只剩下最上层的一些嫩叶。常绿树（如柑桔）的叶片一般可生活几年，松树的针叶就更长寿些。有的种类（如*Pinus Longueva*）的针叶，寿命可长达25—35年，甚至超过40年之久（Addicott 1982）。

落叶的乔木和灌木，在短期内落去全部或大部分叶片。这种习性往往是植物对不良气候条件的适应性反应。它可使个体顺利地度过逆境。其落叶方式有下列几种类型：

第一类是北温带地区秋季落叶的种类，如杨、柳、梧桐等。秋季落叶可减少水分的损失和避免寒害。它们的落叶是对强烈的季节变化的反应，光周期缩短是触发秋季落叶的主要环境信号。维持长光周期是延缓或阻止其落叶的主要途径。然而，如果秋季落叶仅是受光周期所控制的话，那么，落叶就应该严格地在每年的同一日期发生。其实不然，每年落叶的时期并不完全相同。它还受湿度的影响。干旱能助长短光周期的效应。例如，加里福尼亚州1972年和1977年比较干旱，加州七叶树比往年提早3—4星期落叶。寒冷是引起秋季落叶的另一个重要环境因素，在一定条件下，它可能成为触发因子。另外一些因素，如矿质营养等也会改变落叶的时

期。

第二种类型是春季落叶的种类：它们经常发生在亚热带和温带地区的阔叶常绿树。春季落叶的高潮通常与芽的绽发有关。它们包括常绿树部分叶片的脱落和所有叶子在春季全部脱落以及凋存叶片脱落等类型。

随着春季叶芽的萌发，许多常绿树有一个老叶脱落高峰期，例如，云杉、浆果云杉和锦熟黄杨，在短期内落去其老叶的10—65%。许多热带树木也有类似习性。其脱落与叶芽萌发和枝条生长有关。许多常绿树，如洋玉兰、栓皮栎，在春天落掉全部老叶，其脱落发生在营养芽或花芽绽发和新叶出现之时，新叶生长的高潮发生在老叶凋落之前。

春季落叶的突出特点是，脱落发生在生长季节的开始而不象秋季落叶是在生长季节之末期。所以，引起落叶的生态因子是基本相反的。春季叶落与气温升高和日照长度增加有关。触发秋季落叶的主要变化来自叶片。它的生命力下降和激素水平变化至某一临界值，则脱落发生了。春季落叶时，老叶生命力下降的情况也与秋季落叶时相类似，但有些种类，其老叶的生命力下降显然并未达到足以启动脱落的程度。而是由于气温升高和日照长度增加，使萌动的嫩芽内代谢活动增加，从而导致促进生长的激素，如生长素、赤霉素和细胞分裂素加速合成。它们向基性移动，加强了老叶和茎之间的激素梯度，近轴端高于远轴端，也就加速了老叶凋落。

有少数植物种类，如山毛榉和栎树，它们的叶片在深秋已经凋萎，但不立即脱落。保留其凋而不落的叶片越过严冬，直到春天才脱落。实际上，其叶片和大部分叶柄在秋季都已死亡，但叶柄基部组织，包括离区在内，尚有一定的生

命力。可能离区的活动在秋天已开始，但启动较慢，与脱落有关的生理活动被随之而来的严寒所阻止。当春季气候回升时，这些代谢过程得以恢复，才导致叶片脱落。也可能春季萌动的嫩芽有助于凋存叶子的脱落。

第三类是干旱性（或夏季）落叶：它是干旱或半干旱地区一些木本植物的习性。该地区每年有一个干旱而炎热的夏季。水分亏缺是诱导脱落的主要环境信号。它经常包括土壤干旱和大气干旱。各地区的旱季长短不一。在地中海地区旱季可延续六个月。而有些地区，旱季和雨季交替没有明显的规律。在干旱地区的许多植物，旱季落叶，雨季又发出新叶，叶片可保持到下一个旱季来临。一般而言，植物这种有叶和无叶的变化一年循环一次，而有时根据旱季和雨季交替周期的长短，一年可循环几次。另外一些树木，包括许多常绿树（如桉树和松树），很少落掉全部叶子，只在干旱和炎热的夏季之后，落去部分老叶（Murashige 1966）。

具有复叶的植物，其复叶上小叶的脱落，经常在叶轴（主轴）脱落之前发生。甚至只有一片小叶的复叶（如菜豆和柑桔的复叶）也是如此。它们在小叶和叶轴之间以及叶轴和枝条之间都有离区。所以，一片复叶有一个以上的离区。像金合欢和相思树这些高度分裂的复叶，其离区则多不胜数。

双子叶植物的子叶，脱落方式基本上和叶片脱落的特点一致。人们常将棉花子叶柄离区作为研究器官脱落的材料。由于子叶在形态和功能上的区别，其脱落行为也相应的不同。留土萌发（如蚕豆）的子叶，不露出地面，而出土萌发（如菜豆、松树、黄瓜等）的子叶，因下胚轴伸长而将其带出地面。其中有的子叶展开后执行叶片的功能（如棉花），

而另一些种类（如菜豆），其子叶出土后保持原来的形态结构，当其中的贮藏物质消耗后，这些子叶便开始萎缩。这两类出土萌发的子叶都在出土后很短时间内脱落。

景天科植物的叶片脱落是营养繁殖的一种方式。其叶片肉质化，离区相当薄弱，很容易脱落。而落下的叶片中含有大量的水分和营养物质，以供新的幼体萌发之用。

二、芽和枝条的脱落

（一）芽的脱落

大多数木本植物茎的生长是一个间断的过程。根据一年中季节的变化，旺盛的生长和休眠交替地进行着。到秋天，茎尖发育较慢，且常形成芽鳞以保护幼嫩的茎尖度过恶劣的冬季气候。随着春季气温回升，茎尖又恢复了生长。这种茎的生长方式属单轴生长。而另一些植物，其枝条的发育总是伴随着茎尖的败育和脱落。如柑桔树，其顶芽长到几厘米长就停止生长，产生离区而脱落。随之，靠近顶端的腋芽发育

起来而形成枝条的新顶芽(图1—1)。

这种茎发育的方式称为合轴生长。

合轴生长也可以由于茎尖是一朵花或花序而引起。如夹竹桃和茉莉，当它们的花或果实凋落后，花梗或果实柄



图1—1 柑桔败育茎尖的脱落

的腋芽发育成新枝条。顶端的败育和脱落，对这些植物的形态建成起着一定的作用。

有的植物，如落地生根，产生不定芽。这些不定芽执行着营养繁殖的功能。它们很容易脱落，落下来的不定芽遇到合适的环境即可发育成新的个体。

（二）枝条的脱落

枝条脱落常以带叶小枝、桠杈，甚至几厘米粗的枝条脱落的方式进行。带叶小枝脱落是针叶树的特点。假如每年所有小枝在冬季都落掉，这种树是落叶树，如只落掉一部分则是常绿树。许多树经常淘汰掉小而弱的枝条，以完成“自我修剪”的任务。倘若枝条的脱落总是发生在树干的下部，最后株型变得茎干粗直，树冠呈扁平伞状，如松树、杨树和棕榈等。在茂密的森林中，下部枝条更容易脱落。

在草原和荒漠上，有一类特殊的植物，叫做风滚植物。当这些草本植物的植株衰老时，在根茎相联的根颈处形成离区，整个地上部分脱落，随风在地上滚动，以完成传播繁殖的功能。猪毛菜属和丝石竹属中有这类植物。

三、生殖器官的脱落

生殖器官（花、果和种子）的脱落也和其它器官一样，其方式是多种多样的。有的花冠在开花当天即凋萎脱落，而有些植物的花可保存许多天。有的花即使已凋萎也不脱落。

玉兰花的凋落过程是比较典型的。它最初脱落的是紧紧裹在花外面的苞片。苞片在开花之前就裂开脱掉。开花后几天，雌蕊和花瓣陆续落去，果实成熟而形成蓇葖果。蓇葖果开裂后，种子从果实中分离。最后从花序梗基部产生离区，