

园林植物开花生理与控制

黄蕾 编著

农业出版社

需要全本请访问 www.ertongbook.com

园林植物开花生理与控制

黄蓉 编著

J4410?





404148

农业出版社

2000·1·6

园林植物开花生理与控制

黄 蓉 编著

* * *

责任编辑 梁汝雄

农业出版社出版（北京朝阳区麦苗路）

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168mm 32开本 5.875印张 151千字

1990年2月第1版 1990年2月北京第1次印刷

印数 1—1,455册 定价 3.95元

ISBN 7-109-00743-X/Q·28

40414-x

前　言

我国花卉植物资源丰富，名花繁多，如牡丹、梅花、蜡梅、桂花、山茶、杜鹃、菊花、兰花等，不仅栽培历史悠久，并且有独特的栽培经验。

近年来，随着园林绿化事业的发展，以及人们对于环境美化与家庭养花兴趣的日趋浓厚，必然会引起越来越多的人去研究和注视花卉植物开花的问题，探讨植物生长和发育的理论。因此，介绍植物开花方面的理论是很必要的。本书从植物生理角度，以园林花卉植物为例，较系统地介绍了植物成花、开花、花色、花香和落花等方面的机理及某些控制原理。同时还介绍了不同类型花卉植物成花的特点与控制花期的生产技术措施。

编写本书的目的是为提高园林工作者对于植物成花、开花、落花等生理理论的系统认识，以及进一步了解人工控制这些过程的原理，并获得一些有关的栽培技术，以利在生产中参考应用，推动生产，适应日益发展的园林绿化事业的需要。本书也可作为花卉研究工作者、研究植物发育生理及其他作物栽培的科技人员的参考书。同时，在提高广大读者对植物开花习性的认识方面，也有一定的裨益。

本书经李曙轩教授、姚毓璆高级工程师、金逸民教授提出宝贵建议，在此表示感谢。

编著者

内 容 提 要

本书较全面地介绍了有关昆虫生态学的数学分析方法。内容分为五大部分：首先从实态调查及数学测定的基本知识入手，然后从昆虫生态学的角度，围绕生态学中空间、时间和数量的概念，作了数学方法论的介绍，最后针对田间试验，介绍了进一步掌握昆虫种群特征的数学分析方法。因此本书是一部比较全面的方法论的理论和实用书籍，其中所采用的例子，绝大多数都是昆虫生态和植物保护研究中的实例，或考虑了病虫害资料的数学特征，大多数是生产实践中所常遇到的，因此容易明了，可供昆虫科学研究工作者、植保工作者、病虫预测预报站以及高等院校生物、植保等专业的参考。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

目　录

一　休眠与控制生理 …… 1
（一）休眠的器官 …… 1
（二）休眠的类型 …… 3
（三）休眠的阶段 …… 4
（四）休眠诱导与解除的影响因素 …… 5
（五）休眠的生理变化与机理 …… 13
（六）休眠的人工控制 …… 22
二　成花生理 …… 30
（一）花芽分化的诱导因素 …… 30
（二）花芽分化的时期与过程 …… 65
（三）花器官的发育 …… 74
三　开花生理 …… 84
（一）花朵开放的条件 …… 84
（二）花色生理 …… 93
（三）花香生理 …… 100
四　落花与控制生理 …… 105
（一）落花生理 …… 105
（二）落花的控制 …… 119
五　草本和木本植物成花比较与花期控制 …… 126
（一）一年生草本植物 …… 127
（二）二年生草本植物 …… 131
（三）多年生草本植物 …… 136
（四）木本植物 …… 147
附录 …… 176

（一）本书内园林植物名称和学名对照 …… 176
（二）本书内激素类药剂缩写名称与商品名称 …… 179
参考文献 …… 181
附言 …… 183

植物的一生，经历着不同的生长与发育时期，最初是进行细胞、组织和器官数量的增加与体积的增大过程，这时期植物不断长高、长粗，称营养生长；当转向花芽形成，植物开始进入生殖生长阶段，进行着开花、传粉及果实和种子的发育。

人们栽培植物的目的，是利用其营养体茎与叶，或是收获其花、果、种子，而栽培园林植物，则是观赏其花叶或树形。因此，植物成花与开花的问题，在农业与园艺生产中都有极其重要的意义。

植物生长和开花，是受植物体本身遗传特性所控制，也受环境条件的影响。由于植物种类繁多，差别很大，因此在这方面的机理是比较错综复杂的。

研究植物的开花，显然不能脱离植物赖以生存的环境。植物生长环境中的光照、温度、雨量等气候因素是随季节而变化的。植物在这种季节性气候的长期影响下，使植物生长、开花、休眠等过程形成了按一定季节出现的内在规律，因此表现为生长、开花和休眠的交替现象。但在低纬度地区，这种节律表现得不十分明显。由此可知，要探索植物开花的机理，尤其是多年生植物，除了研究在生长季节内植物生长、成花与开花的特点外，还需了解在休眠期植物体所发生的生长或成花的微小变化与特点，后者不仅变化缓慢，而且时期较长。

一　休眠与控制生理

植物的生长和开花两个发育阶段一般易于从外形上识别。而休眠期内芽的发育与变化往往不易引起重视。实际上，休眠芽是处于生长的某阶段，或是处于成花的某阶段。从发育观点看，休眠芽是处于继续生长或处于成花的准备阶段，或是正处于成花的过程中。这样，对于休眠期是处于成花阶段的植物，休眠期内的环境条件和休眠期的长短，对成花和开花时期是有相当大的影响的。尤其是落叶树，通常从花芽分化到开花之间有休眠现象，这些树种的休眠状况对春季萌芽、开花或花器的发育，以致正常受精和落花都有很大影响。

由此认为，在很大程度上控制花期是与控制休眠有关。这样，我们必须对休眠和休眠控制有所认识，才有利于进一步了解植物成花与掌握花期。

休眠，是指在一年中当不良季节来临时，多年生草本及木本植物为了适应生存的环境，表现出生长速度下降并出现保护性结构，或是形成贮藏养分的“贮藏器官”，以利植物抵御外界干旱、低温或高温危害的一种状态。

（一）休眠的器官

休眠的器官，可以是种子，也可以是营养体（种子休眠在此不作介绍）。关于营养体的休眠，可分以下两种情况：

1. 芽休眠　植物体当遇不良环境，表现节间缩短、芽停止抽

生，而在芽的外层出现有“芽鳞”的保护性结构，用以安全渡过低温或干旱的环境。当外界低温或干旱阶段结束后，芽鳞便脱落，新芽伸展，叶芽抽生枝、叶或者花芽开放为花。可见，枝、叶与花是以原始体“芽”的形式通过休眠期。

2.贮藏器官的休眠 一些具有块茎、鳞茎、球茎和块根类贮藏器官的多年生草本，当遇外界低温或高温干旱季节便形成变态的地下贮藏器官，如块茎、鳞茎、球茎和块根类，进行休眠。

贮藏器官内，具有休眠芽，贮藏的大量养分供应休眠期内维持休眠器官生命活动的需要。

（二）休眠的类型

休眠是个相对的概念，因为休眠期内植物体的生命活动并未停止。休眠，按其深度与阶段可分为两种类型。

1.深休眠（熟休眠） 是一种自发的休眠，往往出现在植物休眠的中期，也就是冬季温度最低时期。这时植物体的生长活动接近最低点，原生质含水量极低，此时如供给适宜生长的环境条件，也不会萌发，似乎是受一种内部的控制系统支配。例如，某些刚成熟的种子或是已进入休眠的落叶树枝条或是贮藏器官，即使是将它们移入适宜于生长的环境，也始终不会萌发、生长。

2.强迫休眠（相对休眠） 是一种被迫的休眠状态，是植物在生长期内当遇到低温或干旱条件，这些不良因素限制了植物的继续生长，迫使植物的生长趋于缓慢或停顿的状况。如在此时给它创造适宜生长的条件，植株便又萌发抽枝，恢复生长。常见原产于热带、亚热带的常绿树种，它们的休眠始终是处于“强迫休眠”或称“相对休眠”状态。相对休眠期内，植物体内部仍进行着缓慢的细胞分裂和体积的变化，或是进行着花芽分化。只是在外表上细胞变化不十分显著，因此不易觉察或往往不引起重视。

（三）休眠的阶段

在冬季气温明显偏低或是夏季炎热干旱地区生长的植物，它们在系统发育过程中，已经形成“冬休眠”或“夏休眠”的特性，因为植物的休眠是与原产地的生态环境密切相关。

具有深休眠的植物，休眠的过渡是经过几个阶段完成的。以冬休眠为例：

1.前休眠 前休眠又称休眠早期，是指当外界环境由适宜生长而逐步转变为不利生长的情况下，如日照变短，气温下降，也就是各种外界条件的适宜范围逐渐缩小，此时植物体的生命活动也作相应的减弱。这种由植物本身内部变化引起的生长活性逐步下降能与环境因子的逐步变化相协调，这就是深休眠植物的前休眠特征。这些植物，当冬季来临，植物体内由于已早作了适应低温的各种生理和外形上的准备，因此能安全渡过不良季节。是植物长期适应不良季节的一种表现。

强迫休眠的植物，与此情况稍有不同。因为常绿树的强迫休眠，是随着不利环境的出现，植物体内的代谢活动状况呈骤然的下降。

2.真正休眠 真正休眠，通常是指深休眠植物休眠的中期。这阶段的特点是，当时外界气温下降到使植物生长接近于停止的程度，这时植物体代谢极度缓慢，已达到最低水平，植物体处于完全深休眠状态，如在这时提供适宜生长的气温条件，也不能打破植物体的休眠状态。

3.后休眠 深休眠植物休眠后期，称“后休眠”。休眠后期，外界气温开始回升，日照转长，冬季开始结束，此时植物体便从“真正休眠”转入“相对休眠”。由于植物体经过一定时期的真正休眠，休眠器官内部便已有了开始生长的准备。当外界气温回

需要全本请访问 www.ertongbook.com

升到一定程度，植物体的生长就明显减退，休眠便逐渐结束，从而进入生长阶段。在后休眠阶段，植物可以接受环境条件变化的诱导。因此，通过人为打破或延长休眠，就可以改变这个阶段的长短。

前休眠和后休眠，植物是处于一种相对的休眠状态，是一种过渡阶段，而休眠中期，才是真正休眠。但是某些植物品种似乎没有休眠中期，直接由休眠前期过渡到休眠后期，这种植物对休眠的要求，往往是不严格的。

4.二次休眠与诱发 当植物体渡过真正休眠以后，尚处于后休眠阶段，此时既有可能随外界条件的好转休眠逐步结束转入生长阶段，但也可能又遇到不利的外界条件，会再转回真正休眠阶段。例如，某些植物在休眠解除前，当遇到不良气候，可以出现第二次休眠。二次休眠可以人工诱发，如预先创造不良环境使植物进入强迫休眠，接着当植株渡过深休眠已转入相对休眠后，便又通过人工措施，促使它进入第二次真正休眠。

（四）休眠诱导与解除的影响因素

植物体进入休眠或是结束休眠，是直接受外界气候条件的影响，也受内在激素水平与营养状况以及某些外加药物的影响。其中气象因子对休眠影响最大，也是目前研究最多的，如光照、温度等。

1.光照与休眠

（1）休眠诱导与光照 休眠的进入与光照有关。多数植物遇长日照，能促进营养体生长；而遇短日照却能抑制伸长和促进休眠芽的形成。而且这种长、短日照的信号，同成花的光周期反应一样，是通过植物体内光敏色素一类的物质来接收的。例如，增加[illegible]可以起到抑制生长和促进休眠的作用。而

在夜晚，如供给红光照射，就如同增加日照时数的“长日照条件”一样，能促进生长而抑制休眠。同样，当在夜晚以红光间断黑暗以后，再给予远红光照射，则可抵消红光的效应，起到抑制生长和促进休眠的作用。

促进休眠的短日照时数，必须是小于某临界日长*。各种植物有它最适宜的时数。据Downs和Borthwick（1956）研究，许多树种在8小时的短日照下，只要4周就足以使植物生长停止。如美国鹅掌楸需要8小时的短日照约10天，就能停止生长；而湿地槭却需要8周；美国榆需要20周；锦带花则要12小时的短日照2周。但是，短日照诱导休眠与诱导成花不同，因为促进休眠要求的临界日长，并不十分严格。

秋季光照的缩短，能阻止植物枝条节间的伸长和叶片的开展，使展开的叶片数、节间的长度和节数均为减少，从而使植株的增高缓慢，有时叶片呈丛生状，甚至顶端生长点枯死，而在叶腋处出现不萌发的休眠芽来代替它，常见为一些合轴分枝的植物，如桃、梅、樱等。而一些单轴分枝的植物，则形成顶生休眠芽，如松柏类植物。

某些植物种类，对短日照反应比较迟钝，如梨、苹果、桃、月桂、枳、长山核桃等植物。

还有一些树木，需要长日照引起休眠，例如山毛榉（*Fagus sylvatica*）。

贮藏器官进行休眠的植物，多数情况也是短日照有利于地下贮藏器官的形成，如多年生草本花卉唐菖蒲、美人蕉、晚香玉、大丽花、荷花。而那些原产于夏季干旱地区的多年生草本花卉，则是在夏季的长日照条件下促进夏休眠，例如水仙、百合、仙客来、郁金香。

---

* 临界日长，是指日照长度的临界时数，大于此值与小于此值有截然相反的生理效应。

（2）休眠解除与光照　休眠的解除，就是打破植物的休眠状态。长日照是解除植物冬休眠的因素之一。对于那些休眠芽不具有深休眠阶段的植物，它们的芽是处在相对休眠状态，在休眠期内，当提供适宜的温度和长日照条件，就可以解除休眠。也就是说处于半休眠状态的植物，是比较容易诱导解除休眠的。某些常绿树种，如含笑、茶花等植物便是这样。

此外，相对休眠也常不采用改变光照条件，而采用摘叶法，去掉植物体接受短光照影响的器官“叶”，来解除休眠状况。

有些树种，在休眠期内必须满足适当的低温时数以后，才能在长日照和适温下解除休眠，如桃树。

一些植物，长日照促进生长和短日照促进休眠的特点，还受到植物体营养状况的限制。这种例子很多。如在秋后短日照条件下，一些生长在土壤肥力、水分条件良好的环境中的植株，仍然不断抽生徒长枝和萌蘖，继续其旺盛生长，推迟休眠。而相反，有些树种，常常在6—7月的长日照条件下，便已开始停止生长，提早形成休眠芽。这说明，在植物体内那些具有充足养分和水分供应的代谢活跃的生长点，它们对短日照能促进休眠的影响是具有一定的抵制作用。

综上所述，光照对植株进入休眠或解除休眠是有作用的。只有当短日照的影响使植物生长活性下降的程度大到足以使芽内代谢过程转到使生长停止的方向时，短日照才能对生长的停止起决定性作用，植物体才进入休眠。同样，也只有当长日照对“芽”的直接作用大到足以消除植物体内当时存在的阻碍生长的抑制力量时，此时长日照或是连续光照的作用，才能保证植株维持原生长状态或是打破休眠。

对于夏休眠植物，长日照有诱导休眠，短日照能有解除休眠的作用。

（3）光照的感受部位　植物体能接受光周期诱导休眠的部位，仅局限于叶片。此特点是与植物成花的光周期诱导的部位是一致的。都是由叶片通过内在的光敏色素，来接受外界短日照或长日照的影响，从而通过植物体内某一复杂的生理变化，最后诱导植物进入休眠。

某些树种，在没有叶的情况下，芽或是茎的顶端分生组织，也能接受光周期的诱导，而使植物进入休眠。

Erez 等人（1966）证明，没有叶的桃树休眠枝，可以感受光刺激。如毛桦（*Betula pubescens*），它的芽能直接分辨日照长度。

关于光照长度对休眠诱导和解除的实质，多数人认为，短日诱导休眠，是因为在短日条件下，叶内产生抑制性的物质，而这种物质从光照感受的部位转移至生长点，从而抑制芽的抽生，而最终决定休眠与否，是由这种物质抑制性的强弱与生长点本身生长活性的大小而定。如果抑制物活性高于生长活性，植物便进入休眠。反之，植物仍维持生长状态。同样原理，在长日照条件下，芽休眠的解除，却是决定于休眠芽内抑制物的抑制作用与叶片或枝条感受长日照后产生的生长促进物的促进作用力量之比。如果促进作用占优势，芽休眠便解除，植物转入生长。

但是，冬休眠植物的叶片，在长日照条件下能产生促进生长的物质，目前尚是一种假设。

某些树种，休眠芽的形成，对长、短日照不甚敏感，如梨、苹果、樱及木犀科的一些植物。因此，休眠与光照的关系，情况还比较复杂。

2.温度与休眠　在自然条件下，低温和短日照是相随出现的。已经知道，多数植物冬季休眠的诱导因子是短日照，而植物体整个休眠期是在冬季低温下通过的。因此低温与休眠的过渡是密切相关的。许多事实证明，休眠期内低温的程度对休眠的过渡，是

加深或是延长，都有决定性的作用。

（1）休眠期的低温需要量　植物通过休眠，对低温有一定的要求。这种要求随植物原产地冬季低温条件的不同而不同。那些长期适应北方寒冷地区的植物，其休眠期低温需要量较多；而南方生长的植物，休眠期低温需要量偏少。有人观察桃树的休眠指出，多数品种通过休眠时，如低温以7.2℃计算，花芽需要经历750—1150个低温时数（表1—1）。同时还发现，叶芽所需时数为750—1250个，略比花芽多，侧芽又比顶芽还多的特点。

如果遇到冬季气温不能满足休眠芽所要求的低温需要量时，植物体便以延长休眠时数来弥补低温的不足，因此往往出现休眠期延长的情况。例如，从寒冷地区移向南方种植的植物，由于南方冬季气温偏高，则休眠期普遍延长。就是在同一地区，当遇冬季气温偏低的年份，次年春芽萌发就提早；而遇冬季气温偏高的年份，次年春芽萌发又会推迟。可见植物体能自动调节休眠期长短，以适应不断变化的环境。但也有例外，如某些耐寒而休眠期低温需要量较少的植物，如山荆子，为原产我国东北的一种苹果砧木，它们在冬季寒冷地区的生长情况，是处在持续的低温环境下，而它们休眠期低温需要量被满足以后，环境低温状况又尚未改变时，植株便又转入被迫休眠状态。这种情况也说明，原产于寒冷地区的树种，未必都需要很长时间的低温，而且有些类型的植物，在休眠期长短上可塑性较大。

（2）高温能加深休眠　冬季最冷月份，某些植物正处于深休眠阶段，此时如出现约20℃以上的高温，能使休眠程度加深。而且，休眠期内高温出现的次数越多，结束休眠也越迟，次年春芽萌发或是春季开花的时期也均延迟。这就是为什么每遇到冬季晴天多的年份，树木的休眠期要长一些的原因。因而在冬季对树木进行遮荫措施，也有助于缩短休眠的天数。

关于休眠期内遇到高温能加深休眠或延长休眠的机理，至今

表 1—1　落叶果树为结束自然休眠对低温的要求量

〔45°F(7.2°C)以下的累计小时〕

树种名称	Avery(1947) 加利福尼亚、马里兰州	Eggert(1951) 纽约州	高马 (1953) 长野、京都
扁桃	500	—	—
李	—	—	1128
桃	1000	—	816—1276
甜樱桃	1440	2007—2272	—
酸樱桃	—	2560—2787	—
苹果	1400	2322—3684	1440—1632
日本梨	—	—	1344—1440
洋梨	—	2272—2560	1632
柿	—	—	816—1032
栗	—	—	1440
核桃	—	—	1632—1920
葡萄	200	3401—3580	1848—2064
醋栗	—	2560	1152
红树莓	—	1180	—
黑刺莓	—	2007	—
越桔	800—1000	3891	—

注　葡萄：1000—1200(Magoon, Dix, 1943)

1000—2000（黑井，1973）

（引自〔日〕中川昌一，果树园艺原论）

还不甚清楚。不过从植物休眠期的低温需要量这一特点看，也可以简要说明这一点。

（3）被迫休眠的解除与温度的关系　相对休眠的植物，休眠期内始终是处于被迫休眠的状态。而深休眠植物，仅休眠的前期与后期是处于被迫休眠状态，休眠的中期却是处于深休眠状态。处于被迫休眠时期的植物，内部的代谢活动仍在微弱进行，至于休眠的提早或延迟，也只有当植株是处于这个休眠阶段，才可以随环境而适当左右，人为进行休眠期的控制也是在这个时期进行。例如，要提早解除植物的休眠，通常在休眠后期，通过提高温度的方法进行。但是，也必须是在植物通过深休眠以后，满足了休眠期对低温需要量的基础上，才能进行。

需要全本请访问 www.ertongbook.com