

落花落果与落葉

李 曙 軒 著

科 学 出 版 社

落花落果与落葉

李 曙 軒 著

(浙江农学院)

科 学 出 版 社

1957年9月

內容提要

本書內容以果樹及蔬菜植物的落花、落果與落葉為主。綜合地敘述植物的落花、落果與落葉的事實。討論器官脫落的生理原因，離層形成的生物化學及解剖的變化。外界環境，尤其是溫度、光線與水分，對於離層形成的影响。

本書的內容着重討論應用生長刺激劑防止蔬菜的落花，形成無子果實，防止果樹采前落果及蔬菜在貯藏期中的脫葉，以增加產量及減低損失。

落花落果与落葉

著者 李 曜 軒

出版者 科 學 出 版 社

北京朝陽門大街117號

北京市書刊出版業營業許可證出字第061號

印刷者 上海 大众文化印刷厂

總經售 新 华 書 店

1957年9月第一版 庫號：0670 印張：2 13/16

1957年9月第一次印刷 开本：850×1168 1/32

(單) 0001—2146 字數：67,000

定价：(10) 0.55 元

目 录

第一章 緒言	1
第二章 器官的脱落与离层的形成	4
第一节 植物离层的特性	4
一. 叶柄的离层	5
二. 花柄及果柄的离层	7
三. 枝条的离层	8
第二节 离层形成的解剖学及化学的变化	8
第三节 离层形成与环境条件的关系	11
第三章 落花与落果	13
第一节 落蕾	14
一. 落蕾的事例	14
二. 棉花的落鈴落蕾	14
三. 防止棉花落鈴落蕾的方法	15
第二节 落花	18
一. 花器構造的缺憾	18
二. 没有授粉或受精	19
三. 胚珠退化	21
四. 土壤水分的缺乏	21
五. 温度与落花	22
六. 光照与落花	28
七. 其他	30
第三节 落果	32
一. 果树落果的事例	32
二. 早期落果	33
三. 采前落果	36
第四节 植物生長素与落花	38

一. 生長素防止落花的机制.....	38
二. 应用生長刺激剂防止番茄落花的效果.....	39
三. 应用生長刺激剂防止茄子落花的效果.....	44
四. 应用生長刺激剂防止落花的方法.....	46
五. 生長刺激剂使用的时期.....	48
六. 生長刺激剂的种类及其濃度.....	49
七. 生長刺激剂处理对果实品質的影响.....	51
八. 生長刺激剂的药害問題.....	52
第五节 生長刺激剂防止果树的采前落果.....	53
一. 不同药剂对苹果落果的影响.....	54
二. 濃度的影响.....	55
三. 气候环境的影响.....	55
四. 生長刺激剂的有效时期与处理次数.....	55
五. 使用的方法和用量.....	56
六. 品种間的差异.....	57
第四章 落叶問題.....	60
第一节 落叶的事例.....	60
第二节 落叶的生理特性.....	63
第三节 脱叶剂的生理特性.....	66
第四节 应用生長刺激剂防止蔬菜在貯藏期中的脱叶.....	67
一. 防止大白菜在貯藏期中的脱叶.....	68
二. 防止花椰菜在貯藏期中的脱叶.....	70
三. 防止甘藍在貯藏期中的脱叶.....	73
四. 防止落叶与叶序的关系.....	73
第五章 总結.....	76
参考文献.....	83

第一章 緒 言

高等植物的許多器官，不論是叶、蕾、花、果实甚至枝条，在生長发育的过程中，常常有自然脱落的現象。这些器官脱离母体以后，在母体的表面，又形成一层木栓层，保护暴露面水分的过分蒸發，及微生物的侵害。

按照一般情况，器官的脱落，是一种正常的生理現象，不是什么稀奇的事情。每年到了秋天，一陣大风，会把公园里的白楊，梧桐的叶子全部吹落。而許多我們称为常綠树的叶子，其实也是会脱落的。不过落叶树叶子的脱落，通常集中在一个时期；常綠树的叶子是陆续的脱落，生长期較長而不集中在同一时期罢了。

植物落花的現象也很普遍，一株达到結果旺季的桃树，每年春天总要开数千朵花，但是能够結成果实的，不过数百朵而已。其余大多数的花，都在开花期間，或开花以后脱落了。現在以我国目前的一些主要农作物及果树蔬菜为例子，來說明由于过度的落花、落果及落叶所造成的經濟上的損失。

在果树方面，主要的是落花及落果問題。开花以后，由于沒有授粉，或气候不适宜，往往引起大量的落花。北方的苹果，葡萄和梨；南方的柑橘，荔枝，在采收以前，果实还没有成熟的时候，常有大量落果的現象。这是將來要討論的所謂“采前落果”問題。因此有一部分农民，不得不在这些果实尚未成熟的时候进行采收。热河及辽宁西部的一些梨树，就是因为采前落果过多，农民們就在果实还没有完全成熟的时候进行采收。这样，不适当的提前采收对于果实的品質和产量都有很大的影响。据許多試驗的統計，一般苹果的品种，只有 10% 左右的花，才能結成果实。桃子的結实率一般只到 10—20%。一般柑橘类只有 5—20% 的花能够結实。桃

杷、荔枝及龙眼只有 1—2% 的花才能结实。而在果树生产上，象这样的落花率，就算是不坏的了。

其次，如苹果及梨，桃等的过早的落叶，及柑橘等常绿果树的大量落叶，也严重的影响了枝叶的生长及果实的产量。浙江黄岩的柑橘中，有一个品种叫做“慢”的，在冬天 11—12 月间，有时就会大量落叶。叶子脱落以后，要到明年春天才重新发出叶子来。这就造成减低产量及隔年结果的主要原因之一。

在蔬菜方面的器官脱落问题，主要的是茄类和瓜类的早期落花和落果。番茄的花，当温度过高及过低的时候，都会引起脱落；茄子和辣椒也有类似的情形；菜豆在高温下的落花，也很严重，因而江南各地，在早春及盛夏的季节，这些蔬菜都不易结实。只有少数的种类，才有 50% 以上的结实率。每一朵花都能结成果实而不脱落的种类，是很少有的。西瓜和黄瓜的雌花，也不是每朵都能结成果实的。豆子，茄子的花，果及叶子其实也是会脱落的，不过由于它们的生长期短，到全株植物死亡的时候，还留有大部分的叶子罢了。事实上，落花，落果的现象，仍然是非常普遍的。

大白菜和甘蓝（洋白菜）等，在采收以后的贮藏期中，也有大量脱叶（或称“脱帮”）的情形。我国北方的大白菜，在立冬、小雪间收获以后，都贮藏在白菜窖里。但在贮藏期中，叶球的叶子由于脱落的损失是惊人的。甘蓝和花椰菜，也有相类似的問題。菜豆，毛豆等在干旱的季节中，也会大量的落叶，因而大大地减低产量。

在农作物的脱落问题中，比较突出的，是棉花的落铃、落蕾，以及大豆的落花、落英。据吉林省农业试验场的报导，大豆的花，最低的仅有 26.8% 能够结实，最高的也只有 58% 能够结成豆荚。其他的花都脱落了。而且这些豆荚中，有的仅有 62% 能够获得成熟的种子。

棉花的落铃落蕾，也是生产上的一个大问题，在华东地区雨季可达 45%，以至 70%。这几年来，国内许多研究机关都在研究落

鉛、落蕾的原因及其防止的方法。

从上面的例子，可以了解，植物的落花、落果与落叶，是一种普遍存在的事实，要把所有有关器官脱落的例子都举出来是不可能的。仅就这些例子，已足以說明問題的普遍性和在生产上的严重了。

上面所說脫落的器官的种类很多，但从生理学及解剖学的角度来看，这个現象，具有共同的性質。簡單的說，不論是落花，落果或落叶，都是通过果柄，花柄及叶柄的离层的形成，而不是机械的脱落。离层的形成，又是植物生理活动的結果。

許多外界环境的条件，能够影响植物机能的，都会影响离层的形成，尤其是能够影响脱落部分的生理机能的环境与离层的关系更大。因而这些外界条件，就会直接或簡接影响到落花，落果与落叶的程度。近年以来，应用植物生長刺激剂的处理来防止器官的脱落，效果很好，在許多作物中已成为生产上不可缺少的一項措施。

本書的內容，是以果树及蔬菜的落花、落果与落叶为主。除了討論器官脱落与离层形成的关系以外，并比較詳細地來討論落花落果及落叶的原因及其与外界环境的关系，进而应用植物生長刺激剂来防止这些器官脱落的方法与效果，以及器官脱落与生長素的关系。

第二章 器官的脱落与離层的形成

第一节 植物离层的特性

离层的特性，因植物的种类及器官的年龄而有很大的变异。認識离层的特性及其形成的解剖过程及生理过程，是防止落花，落果与落叶的主要关键。无论是落花，落果与落叶，甚至于花瓣、雄蕊、种子或枝条都会脱落。当这些器官脱离其原来着生的組織，而又不损伤其原来着生的組織，同时又可以保护这些暴露的組織不致干燥及微生物的侵害的时候，都要成一层离层。离层的形成，基本上就具有上面所說的作用。

在外表上，有许多叶柄及果柄的基部（如番茄的花柄及果柄），将来脱落的地方具有一条縫痕。柑橘类的叶柄离层的位置，縫痕更加明显。当然也有些器官的离层位置，在外表上不易分別的。花柄及果柄的离层，往往在花柄及果柄的基部。花的着生方式之为單花者，花梗直接着生在枝条上，只有一离层；而当許多花着生在一个花序上时，那就可以在每一朵花的小花梗基部有离层，同时也可在整个花序的基部，又有离层。有些核果类的果实它的第一次离层在果实的基部，第二次离层在果柄的基部，而第三次离层在短果枝的基部。

叶子离层的产生，也可以有各种不同的形式。一般單叶的叶柄，只有一个离层；而在复叶上面，则每一小叶的叶柄基部有离层，而在整个复叶的基部，也可以有离层。如豆类的复叶中在每一小叶片的叶柄基部有离层，而在复叶的叶柄与莖之間，又有离层。而且，这两个离层形成的时期，及其对外界环境条件的反应亦有差异。

枝条的每年自行脱落者，也有离层的产生。不过这种現象比

較的不普遍罢了。果树中的枳椇棗子以及杉木；它們的一年生的小枝条每到秋末冬初，都要脱落。脱落的机構，也是靠着这些枝条基部离层的形成。

其实，严格地講，花瓣、雄蕊的掉落，种子与果实的分离，都有离层。种子与果实分离的地方，就是种臍。种臍的大小，形狀及表面的高低等的不一致，均与該种植物的离层特性有关。因此种臍的形态也成为每一种类，甚至每一品种的特性。

叶柄脱落以后，在枝条上所形成的“叶痕”也与离层形成有关，而叶痕的大小形狀，成为落叶树木冬态的最主要特征之一。利用这个特征，可以辨别植物的种类。核桃的叶痕，特別突出，而法国梧桐的叶痕成为环狀。这些叶痕的表面，均有一层保护功用的周皮层。

从上面的事实，可以看出：离层的特性，是多种多样的。离层产生的位置，差不多是每一种类的特性。但是，这些离层形成的迟早，也就是形成的时期，则可以相差很大。

落叶树木，每年都有一一定的落叶期。花和果实的掉落，亦按照一定的位置而分离。离层形成和一般机械的损伤和折断，有基本不同的地方。因为离层的形成，是一种生理的过程，通过生理机能的活动互相分离；而机械的折断，沒有通过生理的过程。

叶柄的离层与花柄及果柄的离层的特性，亦有不同。今分述于后。

一、叶柄的离层

許多一、二年生草本植物，它們的叶子，在整株植物枯死时，并不完全脱落。因而这些植物的叶子，就沒有离层。但是裸子植物及木本的双子叶植物的叶子，往往在植株枯死以前，利用叶柄基部在組織構造上的改变，形成离层，而与母体組織分离。

虽然分离的詳細情况变化很多，但是这些脱落的叶柄的基部，都具有狭窄的一层离帶，这层离帶在構造上与它上下部的組織都

不同。在这离带里面，于落叶前数天甚至数星期以前，就产生一层显明的“分离层”。这层分离层在解剖上是落叶的直接原因。当离层的组织在落叶以后，暴露面上形成保护层，保护叶子或果实脱落以后，免过于干燥，或其他微生物的侵害。保护层有两种来源的方式，(1)初生保护层，为初生的来源；而(2)后生保护层(相当于周皮层)为后生的来源(图 1)。

离带在构造上是叶柄组织中最弱的部分。当叶子一成熟时就有了的。在这“离带”里，除了维管束外，主要的是薄壁细胞。就在维管束组织中，其木质部细胞可以仅仅是管胞分子所构成。维管束的直径缩小，而厚壁组织亦减弱或缺乏，没有厚角组织。离带中有些薄壁细胞，比叶柄的其他部分，具有浓厚的细胞质(图 2)。

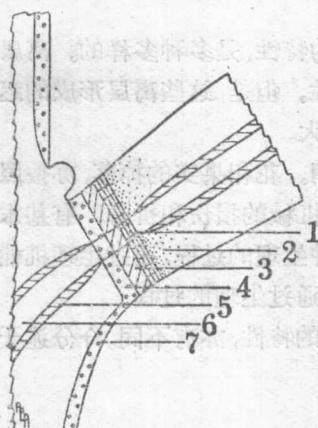


图 1 叶柄基部的图解，以表示离层各层的构造

1. 离层；2. 木栓层；3. 初生保护层；4. 次生保护层；
5. 纤维；6. 维管束；7. 周皮层。(Addicott, 1954)

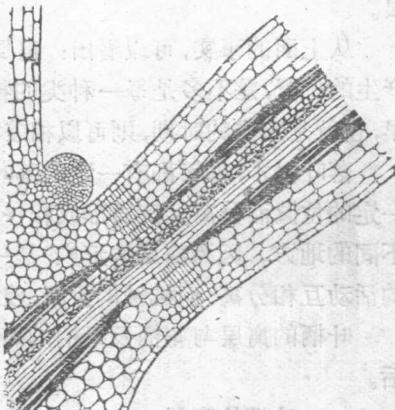


图 2 叶柄基部的离带。注意在离带的细胞较小，而无纤维。(Addicott, 1954)

离层中直接引起分离的是“分离层”。分离层最少具有两层细胞，这些细胞较它的周围的细胞为小，形状也不同，具有很多的淀

粉粒及浓厚的细胞质，而它的细胞壁的染色的性质亦不同。分离的步骤，起初常常在叶柄的周围，而后向中心分离，在落叶不久以前，分离层细胞的中胶层以及这层细胞的外壁膨大，而后成为胶状。到最后，在脱落以前，则溶解而破裂。有些植物，细胞的内壁常常亦大部溶解，而仅有一层薄的纤维质留在原生质的外围。最后，这些细胞才互相分离。分离层的所有薄壁细胞，包括维管束内的薄壁细胞，都是这样的变化，因而叶子在脱落以前，仅仅留有维管束的分子所支持。维管束则因叶子本身的重力或风力的吹袭而掉落。

与分离层形成的同时，也形成保护层，保护层可以起源于初生及次生，也可以仅仅是次生。落叶或落果以后的暴露面的保护，有两种情况：(1)痕的形成，及(2)在痕下形成周皮层。在保护层下所形成的周皮层与茎的周皮层相联。形成一个保护的整体。痕的基本情况是有物质堆积在这新的暴露面上面。这些堆积的物质均聚集在分离层的下面，距分离层数层细胞远的地方，这许多层细胞共同构成离带的保护层。所以叶柄离层的解剖上的特性，因品种甚至同品种的不同时期亦可以不同。

二、花柄及果柄的离层

显花植物中的花器，包括花萼，花冠，雄蕊及其他附属部分，都可由于离层的形成而脱落。而这些部分的脱落与草本植物叶的脱落无大差异。在每一片花瓣或一枚雄蕊的基部，都可以产生离层。

有些花梗离层的位置，并不固定，最显著的例子是在苹果的花梗的分离层，在花梗基部的任何地方都可以形成。花柄分离层细胞的变化与叶柄离层中所讲的相似。这种仅有一层分离层所形成的简单离层的方式，可以在花及幼果以及茎端的顶芽的脱落过程中找到。

果柄的离层是花柄离层的扩大。在一果序当中，常常在两三处都可发生分离层。首先果实脱落，而后果穗的中轴部分脱落。有

些植物如榆树、柳树、白楊、梨及洋槐等則果实与果柄一同脱落。

三. 枝条的离层

除了叶及花、果等以外，有些植物的莖或当年生的小枝条，亦可由于离层的形成而脱落。这些脱落的部分可以是未成熟木本植物的枝条，也可以是草本植物的莖。这些容易脱落的莖在構造上的特点，是很少坚硬的維管束組織或厚壁組織；但也可以具有成熟的木質的坚硬組織。前者的例子，如在花及幼果的構造一样；而后的例子，如白楊及榆树等的枝条，以及苹果、梨、李、胡桃等的成熟的果柄。

从上面的討論，足見各种不同器管的脱落及其离层形成的方式是多种多样的。外界环境对它們影响的反应也是多种多样的。

第二节 离层形成的解剖学及化学的变化

我們討論了各种不同器官脱落的方式，及离层的类型以后，要进一步的來討論，这些离层是怎样形成的。在形成过程中，在解剖上及化学上又是怎样变化的。現在先談解剖上的变化。

許多研究結果均指出：离层的形成的主要过程是分离层細胞的中膠层的溶解，致使相鄰近的两个細胞互相分离。很久以前，Sampson (1918)就報告說，叶柄中离层的中膠层的溶解是彩叶草 (*Coleus Blumei*) 落叶的構造上的直接原因。Feher (1925) 找出許多木本植物的成熟果实的脱落，是通过細胞分裂的活动所形成的分离层而引起的。所以高等植物的落叶，或落花的直接机構主要是由于分离层細胞的外壁或中膠层的溶解，但也可以是一层細胞的完全溶解。

所以从解剖学的观点来看，离层形成的过程可以分为三种类型(图 3)。

(1)仅是在离帶中的兩行細胞中間的中膠层的溶解。 分离以后，初生細胞壁仍然保留：

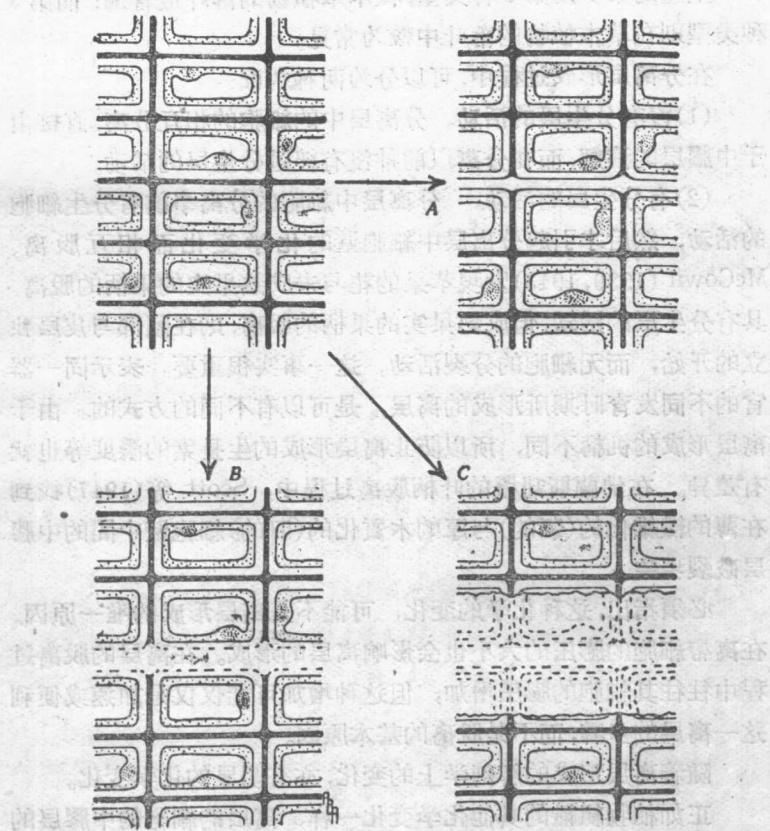


图 3 离带部分细胞的图解, 表示三种离层溶解分离的结果

A. 仅中胶层的溶解; B. 中胶层及初生细胞壁溶解;
C. 整个细胞的溶解。(Addicott, 1954)

(2)是中胶层及初生细胞壁都溶解。而不仅仅是中胶层的溶解;

(3)整个一层细胞的溶解。这是真正的细胞的溶解。包括原生质与细胞壁的溶解。

上述的第 1 及第 2 种类型，在木本植物的落叶最普遍；而第 3 种类型则在草本植物的落叶中较为常见。

在分离层形成过程中，可以分为两种情况：

(1) 没有分生层的活动。分离层中的细胞的相互分离，直接由于中胶层的溶解，而在分离以前并没有经过分生层的活动。

(2) 有分生层的活动。分离层中细胞的分离事前有分生细胞的活动，然后才引起分离层中细胞壁的化学变化而相互脱离。McCown (1939, 1943) 发现苹果的花与未成熟果实的果柄的脱离，具有分生层的活动，但成熟果实的果柄的脱离，则在髓部与皮层独立的开始，而无细胞的分裂活动。这一事实很重要。表示同一器官的不同发育时期所形成的离层，是可以有不同的方式的。由于离层形成的机构不同，所以防止离层形成的生长素的浓度等也就有差异。在佛兰斯甜橙的叶柄脱离过程中，Scott 等(1947)找到在薄的纤维化的(新的)与厚的木质化的(旧的)细胞壁中间的中胶层破裂现象。

必须指出，这种化学的变化，可能不是离层形成的唯一原因。在离带细胞的膨压的大小也会影响离层的形成。在离层的脱离过程中往往其细胞的膨压增加，但这种增加可能仅仅是加速或便利这一离层的步骤，而不是脱离的基本原因。

随着离层形成的解剖学上的变化，亦有明显的化学变化。

正如植物组织的其他化学变化一样，离层的细胞的中胶层的溶解，继而整个叶柄与母株的脱离是一种生理活动。

Sampson(1918) 用化学微量分析法，指出在彩叶草中，叶柄脱离的化学过程是由于纤维转化为原果胶，而由原果胶再转化为果胶及果胶酸。这样，就会导致果胶酸的量超过足以维持离层细胞中胶层的凝固性的钙量。

许多茄科植物花的脱离过程中，细胞的分离是由于中胶层的水解及跟随着而来的溶解，也许包括初生细胞壁或部分的次生细

胞壁。而引起细胞壁水解的原因可能是一种酶。在苹果离层的细胞分离过程中，也找到同样的化学变化。

Sampson(1918)在彩叶草的叶子中也找到还原糖及氧化酶的活动都增加，而可溶性的钙在离层形成过程中消失了。这些变化可能由于氧化酶的活动而加速。在紫茉莉的叶柄离层中，Lloyd(1916)发现在离层细胞中的淀粉含量在脱离过程中逐渐减少，一直到差不多完全消失为止。这样淀粉的消失，可以被认为是由分离过程中的能的来源。

由于离层的细胞壁的化学变化，当然也可以引起这些细胞的其他部分的生理变化。如细胞质，细胞核，及核仁均有很大的生理活动，在分离时是正常地生活着的。

我們(1949)研究花椰菜的叶柄离层的生物化学变化时，認為許多与离层有关联的以及由于离层的形成而引起的生物化学的变化，都可能与酶系統的作用有密切关系。

第三节 离层形成与环境条件的关系

如前面所說的，离层的形成，不是离层细胞的机械的破裂，而是一种生理活动或生理活动的结果，使离层的细胞壁引起了化学变化，相互分离。因此任何內在的或外在的条件，凡足以阻碍或加速生理活动的速度的，都会自然地影响离层的形成。

影响离层形成的外界条件很多，主要的如光線的强弱，水分的多少，溫度的高低，低濃度的麻醉剂，有毒害濃度的酸或鹽类，乙稀气体，及叶片的损伤等等。彩叶草的叶子因为乙稀的处理，叶片的破坏，以及土壤干燥以后，繼之以大量水分的供給等，都足以引起叶柄离层的形成。茄科植物的花柄及果柄的离层，可以由于尼古丁气体的处理，花器的损坏，溫度的忽然升高，甚至土壤条件的突然改变等而引起。

在果树里，Hoffman (1940)指出苹果品种“旭”在生長季节的

后半期，由于施用氮肥过多，而致引起采收前的落果。Heinicke 等(1942)更发现“旭”苹果的大量的采收前落果与硼的缺乏有关。MacDaniels (1936)研究苹果花与果实的离层，认为离带断裂的速度受该组织内碳氮比例的影响。当碳的含量比氮多的时候，就会形成更多的木质组织，使离层不易形成。

知道了促进离层形成的环境条件，因而可人为地控制这些条件，来延迟或加速离层的形成，在农业生产上具有非常重要的意义。

由于生长素在叶片中或受精卵或花粉中，可以形成，而除去叶片或子房，或者没有受精，都会引起叶及花的脱落 Wetmore 等(1953)更直接证明彩叶草的叶柄离层的形成与该叶片中的生长素的含量有关。除去叶片而代之以合成生长物质，可以抑制离层的形成。

Beal 和 Whiting(1945)报告说紫茉莉的枝条去顶以后，在切面上涂上 2% 的吲哚乙酸的羊毛脂合剂，节间可以继续生长，而且在节间基部没有离层。由此可见，离层的形成与生长素有关。应用生长刺激剂或生长素来防止离层的形成，已普遍地应用。但是，一般而言，用以阻止叶柄离层的形成的生长物质的浓度，须要比用来阻止成熟果实的脱落所用的浓度大得多。这个结论在应用上很重要，其中原因可能与这些器官离层形成的机构不同有关。十多年来，应用植物生长素或生长刺激剂来防止叶柄，花柄，或果柄离层的形成，已成为农业生产上的一项重要的措施了。

必须指出，生长刺激剂对离层作用的大小与生长刺激剂的种类，浓度，及作用器官的生理机能的不同而异。同时也要根据叶子及果实的成熟度，处理时的温度，湿度，施用的方法，甚至于同一品种的不同植株，或同一植株的不同枝条，都与生长刺激剂的效果有关。这些关系，都将在有关章节中加以讨论。