

# 柑桔业 (第二卷)

## 柑桔生产

W. 鲁 瑟

[美] L. D. 巴 切 勒 主编

H. J. 韦 伯

胥 洱 译  
孔 焱

吴 龙 涛 校

农 业 出 版 社

# 柑 桔 业 (第二卷)

## 柑 桔 生 产

【美】W. 鲁瑟 L. D. 巴特勒 H. J. 韦伯 主编

胥汭 孔焱 译 吴龙涛 校

## The Citrus Industry

### Vol. II

Edited by,

Walter Reuther

Leon Dexter Batchelor

Herbert John Webber

With the Collaboration of,

Henry Schneider • Louis C. Erickson

Homer D. Chapman • Howard B. Frost

Robert K. Soost • James W. Cameron

Charles W. Coggins, Jr. • Henry Z. Hield

Printed in the United State of America 1968

## 柑 桔 业 (第二卷)

### 柑 桔 生 产

【美】W. 鲁瑟 L. D. 巴特勒 H. J. 韦伯 主编

胥洱 孔焱 译 吴龙涛 校

农业出版社出版 (北京朝阳大街 130 号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787 × 1092 毫米 16 开本 23 印张 569 千字

1983 年 3 月第 1 版 1985 年 3 月北京第 1 次印刷

印数 1—2,700 册

统一书号 16144·2831 定价 4.70 元

## 绪 言

由于经过修订的、新的四卷本《柑桔业》每一卷都是完整的，因此每一卷都需要将总的情况重新阐述一遍。修订版第一卷：柑桔的历史、在世界上的分布、植物学和品种，1967年已由加利福尼亚大学农业科学处出版。本卷二解剖、生理、遗传和繁殖，包括形态学、解剖学、矿质营养、遗传、育种、种子繁殖和生长调节剂。其余两卷为生产技术、生物学与病虫害防治。

第一版的《柑桔业》出版了两卷，作为全世界柑桔生物学和栽培学的经典参考著作，经历了二十余年。第一卷历史、植物学和育种，由H. J. Webber和L. D. Batchelor主编，1943年由加利福尼亚大学出版社出版，其后重印两次。第二卷印刷量较大，为L. D. Batchelor和H. J. Webber主编的柑桔生产，于1948年由加利福尼亚大学出版社出版。六十年代，由于技术的进展以及原来版本中只是粗浅谈及或尚未考虑进去的新的基础知识的增加，原来两卷中的许多章节显然已经过时。

在A. M. Boyce院长和其他同事的催促之下，我应允承担新的修订版主编。1961年7月21日开始将《柑桔业》修订列为柑桔研究中心和农业试验站2015计划方案。由于内容大有扩充，原来头版第一卷所涉及的内容有必要分成两卷。这样，本卷就包括了原著第一卷所出版的许多主要内容。同时，本卷大多数章节，都按该章节的主题重新论述。反映了从第二次世界大战以来的几十年中，随着柑桔研究的进展，各位作者所获得的更多的经验与情报。

本卷各章的作者都是里佛赛德加利福尼亚大学的教师，与里佛赛德的柑桔研究中心和农业试验站关系密切。因此，对问题的论述偶尔会带有地区性观点的倾向，尽管在过去几十年中改善了的交通和运输条件，使柑桔研究者可能比原著作者更多地了解到其他国家的柑桔发展。

新版《柑桔业》企图向广泛的读者：研究人员、管理人员、教师、学生和有文化的栽培者，介绍柑桔业各方面的综合观点。提供的材料力求明确而又科学，以便使理解力强的读者对此能够理解。然而，编者认为作为各种实践的基础的科学原则有必要进行解释。因此，本卷的某些部分可能介绍专家所最关心的具有高度技术性的资料。本卷大多数章节所引用的文献基本上截止到1966年，虽然在校对员校样期间还允许某些作者补充重要的新资料。

初版中普通形态学、组织学和生理学放在一章内论述。本卷把解剖学和生理学分别列入最前面的两章内。

第一章Henry Scheider的“柑桔解剖学”所包括的解剖学材料大有扩充。作者进行了许多第一手的研究，并提供了全部新的有图解的资料，尽可能详尽地阐述了形态学和每种植物器官的发生解剖学。

第二章Louis C. Erickson的“柑桔普通生理学”，首先着重于影响叶片和果实生理学和新陈代谢因素的讨论。关于柑桔的一些生理失调，包括象空气污染引起毒害的新问题，也予以特有的重视。

第三章“柑桔的矿质营养”，比较初版中Homer D. Chapman原来的题目，讨论的范围大有扩充。Chapman增加了一大批最新文献的重要实验，增进了我们对某些矿质营养不足或过量影响柑桔生理学和果实品质的了解。此外，简要地概述了控制营养失调的方法。

第四章为Howard B. Frost的原来种子繁殖一章的修订。Robert K. Soost在柑桔属种子繁殖基础生物学的评论中，增添了许多花的生物学、胚的发育、细胞学和种子发芽等新资料。

原版中的两章，James W. Cameron 合并为第五章“遗传、育种和珠心胚”。遗传和育种以及芽变和选种在初版中系分别介绍。芽变并入遗传一章，在品种改良方面做到了更有系统的论述。Cameron也追述了美国农业部早期开始柑桔育种活动的历史和进展，并且指出了在柑桔品种改良中珠心胚研究的效果。

C. W. Coggin, Jr. 和H. Z. Hield审阅了第六章“植物生长调节剂”。关于生长调节剂及其在柑桔生理上的作用，虽然多数仍处于理论上的，但作者评述了这门知识和研究的状况，并讨论了目前植物生长调节剂的应用及其在将来的潜力。

编者对各章作者的通力协作以及在本卷编写过程中耐心工作深感赞赏。许多作者也得到他们的同事百忙中安排时间帮助编写有关章节。

对涉及到有关专业和研究方面参加协助审稿者也深表感谢！审稿者名单如下：第一章，Katherine Esau, W. W. Thomson, L. C. Erickson, E. S. Ford 和 Shirley C. Tucker；第二章，W. W. Jones, Walton B. Sinclair 和 Franklin C. Turrell；第三章，Paul Smith 和 T. W. Embleton；第四章，James W. Cameron, Henry Schneider 和 Philip C. Reece；第五章，J. R. Furr, William C. Cooper, Philip C. Reece 和 Robert K. Soost；第六章，William C. Cooper, L. N. Lewis, L. P. Batjer 和 C. H. Hendershott。

我也衷心地感谢农业出版社经理William W. Paul和出版人员Lucy G. Lawrence协助有关编辑和出版问题。

Walter Reuther

加利福尼亚州，里佛赛德 1968年7月

# 目 录

|                          |    |
|--------------------------|----|
| <b>第一章 柑桔解剖学</b> .....   | 1  |
| 枝条.....                  | 2  |
| 茎.....                   | 2  |
| 叶片.....                  | 6  |
| 根.....                   | 8  |
| 花.....                   | 11 |
| 果实.....                  | 14 |
| 汁胞 (瓢囊).....             | 14 |
| 种子.....                  | 16 |
| 果皮.....                  | 17 |
| 隔膜和中心轴 (中心柱).....        | 18 |
| 花序梗、花托、萼片和蜜盘.....        | 18 |
| 实生苗.....                 | 19 |
| 芽愈合.....                 | 19 |
| 普通解剖学概念.....             | 20 |
| 致谢.....                  | 21 |
| <b>第二章 柑桔普通生理学</b> ..... | 53 |
| 叶片.....                  | 53 |
| 叶面积.....                 | 53 |
| 落叶.....                  | 55 |
| 气孔和蒸腾作用.....             | 56 |
| 光合作用和呼吸作用.....           | 58 |
| 叶片成分.....                | 59 |
| 果实发育和生理学.....            | 64 |
| 开花和结果.....               | 64 |
| 果实生长.....                | 66 |
| 果实成分.....                | 68 |
| 光合作用.....                | 79 |
| 成熟.....                  | 81 |
| 果实的生理失调.....             | 83 |
| 裂果.....                  | 83 |
| 粒化.....                  | 84 |
| 顶枯病.....                 | 85 |
| 皱皮病.....                 | 87 |
| 空气污染中毒.....              | 88 |

|                          |     |
|--------------------------|-----|
| <b>第三章 柑桔的矿质营养</b>       | 89  |
| 柑桔矿物成分                   | 89  |
| 铝 (Al)                   | 98  |
| 砷 (As)                   | 99  |
| 硼 (B)                    | 100 |
| 钙 (Ca)                   | 109 |
| 铜 (Cu)                   | 113 |
| 氟 (F)                    | 118 |
| 铁 (Fe)                   | 122 |
| 锂 (Li)                   | 132 |
| 镁 (Mg)                   | 133 |
| 锰 (Mn)                   | 138 |
| 钼 (Mo)                   | 143 |
| 氮 (N)                    | 147 |
| 磷 (P)                    | 160 |
| 钾 (K)                    | 171 |
| 硫 (S)                    | 184 |
| 锌 (Zn)                   | 190 |
| 盐碱度                      | 200 |
| 土壤反应: 酸碱度 (pH)           | 222 |
| 需氧和土壤通气                  | 225 |
| <b>第四章 种子繁殖: 配子和胚的发育</b> | 231 |
| 胚囊和雌配子的发育                | 231 |
| 心皮和胎座                    | 231 |
| 胚珠                       | 232 |
| 孢原组织和胚囊母细胞               | 232 |
| 减数分裂和大孢子                 | 232 |
| 胚囊和卵细胞                   | 232 |
| 花粉和雄配子的发育                | 234 |
| 花药的发育和开裂                 | 234 |
| 孢原组织和花粉母细胞               | 234 |
| 二倍体的减数分裂和小孢子             | 234 |
| 多倍体的减数分裂                 | 235 |
| 四倍体类型的减数分裂               | 237 |
| 三倍体杂种的减数分裂               | 237 |
| 非整倍体                     | 238 |
| 花粉粒和精细胞 (雄配子)            | 238 |
| 授粉和受精                    | 238 |
| 自交和杂交                    | 238 |
| 授粉的因素                    | 239 |

|                            |     |
|----------------------------|-----|
| 授粉与座果的关系.....              | 239 |
| 单性结实(无籽果实).....            | 239 |
| 授粉和果实产量.....               | 239 |
| 授粉和果实大小.....               | 240 |
| 花粉管.....                   | 241 |
| 受精.....                    | 241 |
| <b>胚和胚乳的发育</b> .....       | 241 |
| 配子胚.....                   | 241 |
| 珠心胚.....                   | 242 |
| 胚乳.....                    | 242 |
| 胚培养.....                   | 242 |
| <b>多胚</b> .....            | 243 |
| 多个合子胚.....                 | 243 |
| 珠心胚.....                   | 243 |
| 两类胚的相互关系.....              | 244 |
| 胚和苗的数目.....                | 247 |
| <b>种子</b> .....            | 249 |
| 胚.....                     | 249 |
| 种皮.....                    | 250 |
| 种子颜色.....                  | 250 |
| 种子的形状和大小.....              | 251 |
| 萌发.....                    | 251 |
| 实生苗(珠心苗和合子苗)类型的鉴定.....     | 251 |
| <b>不育性</b> .....           | 252 |
| 栽培品种的无核性程度.....            | 252 |
| 有性不育的种类.....               | 253 |
| 胚败育.....                   | 257 |
| 珠心胚对不育性的关系.....            | 257 |
| 二倍体第一代杂种的不育性.....          | 258 |
| 不育性在园艺上的重要性.....           | 258 |
| <b>柑桔属的细胞学方法</b> .....     | 259 |
| <b>第五章 遗传、育种和珠心胚</b> ..... | 260 |
| 柑桔变异的一般情况.....             | 260 |
| 树龄引起的变异.....               | 261 |
| 普通生物学概念.....               | 261 |
| 柑桔中与年龄有关的变化.....           | 262 |
| 品系衰老问题.....                | 266 |
| 珠心胚现象与柑桔品种改良.....          | 266 |
| 遗传性变异.....                 | 266 |
| 一般原理.....                  | 266 |
| 基因和染色体.....                | 267 |
| 杂交、杂种优势和近亲交配.....          | 267 |

|                          |            |
|--------------------------|------------|
| 柑桔进化中的珠心胚现象和杂合现象.....    | 268        |
| 柑桔的遗传特点.....             | 270        |
| 突变.....                  | 272        |
| 嵌合体.....                 | 277        |
| 多倍体.....                 | 285        |
| 柑桔育种.....                | 291        |
| 柑桔育种的问题和需要.....          | 291        |
| 柑桔的育种程序.....             | 291        |
| 柑桔育种的历史和进展.....          | 293        |
| <b>第六章 植物生长调节剂 .....</b> | <b>300</b> |
| 果实脱落.....                | 301        |
| 果实大小 .....               | 303        |
| 提高座果 .....               | 304        |
| 隔年结果和疏花疏果 .....          | 305        |
| 果实成熟 .....               | 306        |
| 果实贮藏 .....               | 310        |
| 开花 .....                 | 311        |
| 生长效应 .....               | 312        |
| 植物生长调节剂的残留量.....         | 313        |
| 参考文献 .....               | 315        |
| 索引 .....                 | 346        |

# 第一章 柑桔解剖学

Henry Schneider

成熟的柑桔植株是一个变化的活体。带有叶的枝条、根以及连接它们的维管组织周期性地延伸、增长和代谢。在新形成的组织达到成熟后，随之而来的是老化过程、饰变和衰退。在典型的亚热带气候条件下，大多数柑桔开花、结果每年只有一次。在热带地区，开花和结果或多或少是一个连续的过程，这取决于降雨量的分布和其他因素的影响。本章论述的组织发育和衰老的解剖情况主要以在亚热带加利福尼亚（以下简称加州）所搜集的植物材料为依据。

现代大多数商业柑桔树为单干整枝，主枝通常距地面 60—120 厘米处分叉。树干呈圆柱形，但老树干在大根的上方和大枝的下方可形成棱脊。在柠檬中这些棱脊往往比其他柑桔更为常见。

柑桔栽培品种的一般分枝系统使树顶或树冠多少呈圆球形。树形在栽培条件下随修剪方法而有一定变化。甜橙和葡萄柚小枝多，枝条密集，而柠檬枝条较开张，枝少而粗。柠檬大的侧枝有一种偏心生长的特性，故枝条扁平。枝条下部的形成层活动比较强（向地生长），因而生长年轮显然是偏心的。甜橙、葡萄柚和其他柑桔的侧枝也表现偏心生长，但无柠檬明显。这种偏心生长的枝条，下部的伤口愈合能力也大大强于上部。在接近于水平生长的枝条，向地生长非常显著。

播种床中的柑桔植株有一条主根。连根拔起的较老柑桔树经常观察到两条或两条以上主根，这是由于扦插、或是从播种床或苗床移植时原来的主根截断所致。

在地中海型气候（如像加州亚热带气候）的影响下，商业栽培的柑桔种类（除柠檬外）于冬季休眠，但不落叶。在 1 月和 2 月气候温暖期间，腋芽开始萌动，但新梢直到 2 月底或 3 月才迅速生长。腋芽大部分都生长了，特别是新梢先端的腋芽（图 1—1，C）。抽发的春梢主要为开花结果枝，但枝梢类型不同（Reece, 1945）。开花结果枝似乎像聚伞花序，带有花和退化叶（图 1—1，C，新梢 3 和 6）；或者带有花，有些叶退化而有些叶发育完全（图 1—1，C，新梢 4 和 5）；另外还有带顶花和几朵或很多腋生花的有叶花枝（图 1—1，B）；不开花的营养枝（图 1—1，A）。在成龄树上结果枝占优势，幼树上营养枝占优势。

开花结果枝长约 8 节，有叶开花结果枝和营养枝的节间长而横切面呈三角形。叶片退化的枝条则节间短，横切面呈圆形，其节间也可能少于 8 节。在有些情况下，尤其是在柠檬中，开花结果枝的营养状况竟退化到只具单顶花的花柄。这种枝条短而圆，它的退化叶几乎看不出。甜橙在春季开花很多，但大多数的花像发育不完全的叶那样，败育而脱落。如果所有的叶片和果实都脱落，通常小枝便枯死。

在春梢抽发期间，形成层开始活动，并向树的基部延伸，在芽底下的形成层开始活动后一个月左右到达树干（Cameron 和 Schroeder, 1945; Schneider, 1952）。

根的伸长和枝梢萌发一样,而有些研究者认为枝梢的生长能激发根的生长(Reed和Mac Dougal, 1937; Schneider, 1952)。

在亚热带柑桔栽培地区,甜橙的夏梢和秋梢不同于春梢。一般来说,夏、秋梢无花,叶大,枝梢长,有时长达几英尺,萌发新梢的数量较少。

本章主要叙述每一种器官的形态学和描述其发育解剖学。由于很多已经发表的解剖学研究没有完整的叙述各器官,为了填补这些空白,作者又作了一些第一手的研究。很多解剖研究都是与甜橙[*Citrus sinensis* (L.) Osbeck]有关的,由此所得的大多数结论应用于所有普通的柑桔栽培种上。反之,其他种的研究结果亦推而用之于甜橙。除指明是其他的种外,关于未发表的研究据作者所了解都系对甜橙的研究。只涉及个体发生学和传统解剖学的一些普通柑桔解剖概念在本章的后段予以论述。由于Hayward和Long(1942); Ford(1942); Scott, Schroeder和Turrell(1948); Bartholomew和Reed(1948)详述过柑桔解剖学的文献,所以本章未作全面的评论。

## 枝 条

叶片、腋芽、刺、花和果都是在柑桔的茎上产生的。叶片围绕茎螺旋排列,甜橙叶螺旋状绕茎3圈之后,第8片叶正好位于图1—1, A标记n的叶片上方。换言之,叶序是3/8。按向顶叶片的计算,螺旋的方向既可左旋,又可右旋。随每组新梢的抽生,螺旋方向就反过来(Schroeder, 1953)。

Schroeder(1953)报道加利福尼亚大学在洛杉矶的果园中,柑桔属以下各种的叶序是3/8:枸橼(*C. medica* L.),柠檬[*C. limon* (L.) Burm. f.],宽皮柑桔(*C. reticulata* Blanco),柚[*C. grandis* (L.) Osbeck],葡萄柚(*C. paradisi* Macf.),来檬[*C. aurantifolia* (Christm) Swing.],甜橙[*C. sinensis* (L.) Osbeck],酸橙(*C. aurantium* L.),宜昌橙(*C. ichangensis* Swing.)和马蜂柑(*C. hystrix* DC.)。Schroeder也发现枳[*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.]和罗浮[*Fortunella margarita* (Lour.) Swing.]的叶序也是3/8。Banerji(1952)则报道柚(*C. grandis*)的叶序是2/5,在加利福尼亚大学柑桔研究中心,作者也发现柚和葡萄柚(*C. paradisi*)的叶序是2/5。

在柑桔的每一叶腋中产生包括几片先出叶(芽鳞)的腋芽(图1—2, B)。腋芽就像正在生长的茎尖那样,由顶端分生组织和叶原基构成。在先出叶的腋间发生副芽,因此柑桔叶腋中出现复芽(图1—2, B)。腋生的刺可能包在芽内如图1—3, F所示(West和Barnard, 1935),在第1片先出叶的相对方向产生的。如果螺旋方向是左旋,则刺在腋芽的左方,右旋则在腋芽的右方(Schroeder, 1953)。

每次抽梢都可以从梢的开始和最后部位的节间短而膨大来区别。此外,由于每一次梢都是从腋芽抽出,因此它与原来的老枝有一定角度。随着茎的直径加粗,这种曲折的方式就模糊了(Schroeder, 1953)。

## 茎

新梢嫩绿,带有突出的棱脊,这些棱脊从叶柄基部向下延伸几厘米(图1—1, A)。棱脊使新梢的横切面呈三角形,但次生生长出现后,三角形的横切面就不复存在。在每一节的棱脊内有一个大的中央叶迹和两个小的侧叶迹(图1—1, E),另外还有腋芽迹和刺迹(图

1—3, A—F)。当维管柱向基发生时,中央叶迹在第8片叶子下部的侧叶迹与一部份侧芽迹之间穿过,因此迹的排列似乎与3/8的叶序有关(见图1—3, A—F的叶迹5)。

每片叶下面的茎内,叶片、腋芽和刺的各种维管迹在横切面上呈U—形,从立体看呈垂直的槽形(图1—3, F, 迹13)。这种U—形结构也包含从上面第8片叶的中央痕迹联合在一起的复合迹(图1—3, A, 原基5和图1—3, B—E中的迹)。中央叶迹及其侧迹是从比芽迹和刺迹较低部位的维管柱分支而成。分支后,每一组叶迹形成一个小的圆柱体。侧叶维管束与叶片基部上部中央维管束合并并在叶柄中形成一个单一的维管束(图1—3, C和D, 叶13)。在叶维管束分支部位的上部, U—形结构的两个臂的每一个横切面上看来变成了半圆形,它们各端相联形成腋芽维管柱和刺维管柱(图1—3, C和D)。

茎端——正在延长的新梢先端是穹状的顶端分生组织(图1—2, A),单层的原套包在原体外面,原体似由一团随机分裂的细胞组成,而Frost和Krug(1942)发现原体有两层遗传成分不同的细胞组成。叶原基绕先端圆顶螺旋发生。当然,越接近圆顶先端的叶原基越幼嫩(图1—2, A和1—3)。叶原基是先端圆顶派生而来,兼有原套和原体细胞。

叶原基是茎端的组成部分,但随着叶身、叶柄和离层的分化,叶片就比较清楚的被看作附属物。即使如此,在以后的章节中考虑叶的解剖时都应记住叶和茎的连续性(图1—1, E和1—2, A)。

原形成层束形成期间的茎——原形成层束与下列器官同时产生:(1)叶原基;(2)腋芽和(3)刺或花原部分,如果其中有一个存在的话。每一个束都是由产生它们的原基结构内部产生的连续分离的整体,一直向下延伸到原维管束柱(图1—2, A)。正如前述,由原形成层束发育而来的中央叶迹单独分开向基延伸到8个以上的节间。每一个原形成层束不管是否(1)在其整个长度同时形成;(2)从新形成的原基向基发育进入维管束;还是(3)在茎上部的某些点分化成新形成的原基结构,所有这些在柑桔中仍然没有研究过。每年加厚的木质部分子可以在第3片最小的叶原基的基部形成(Scott等, 1948; 图1—2, A),从这里木质部的分化过程向基和向顶两者俱有。但显而易见,成熟是向顶发生的(图1—2, C和D)。另外,筛管是向顶发生和成熟的。因此在原维管柱中某些生长现象是向基和向顶同时发生的。

正在增大的原维管柱的横切面略呈三角形,3个叶片的中央迹形成三角形的角(图1—3, B和C),幼茎在任何一个特定水平上的每一个迹都是处于不同的发育阶段,每一个迹的发育程度取决于所产生的叶的分化程度。

基本分生组织位于原表皮层和原维管柱之间,最后,皮层由此分化出来(图1—4, A)。基本分生组织的细胞比其相邻的分生组织为大,在其外部分化出油胞。基本分生组织周围是原表皮层(图1—3, B和1—4, A),原表皮层与顶端圆穹的原套相连(图1—2, A),原表皮层的角质层是一层延伸的薄膜。在它覆盖到的相邻细胞的凹陷处,角质层加厚并挤进细胞之间(图1—4, A),在此阶段无明显地角化,因为不能被苏丹IV染色,在350毫微米波长的光下不发生荧光。从原表皮层而来的细胞分化为表皮(图1—4, B—D)。表皮由一厚的蜡角质层覆盖,并含有气孔(图1—5, D—G)。

最初的原生木质部管状分子在原形成层内缘形成后,在原形成层束的外部分化最初的原生韧皮部筛管(图1—2, C和D)。另外的原生韧皮部筛管从最早形成的筛管内发育,而木质部导管则从最初形成的导管向外发育。同时,原生木质部和原生韧皮部之间的原形成层产

生次生木质部和次生韧皮部的母细胞，一旦从原形成层束发育成木质部和韧皮部，组合在一起的组织就称之为维管束。维管束可以是一个迹（叶、芽或花迹）或者是复合迹的组合。

初生韧皮部——正如前述，原生韧皮部的筛管部分是由原形成层细胞分化而来，筛管部分与原生韧皮部薄壁细胞的形状和大小相同，但由于它们有明显的内含物而不同（Schneider, 1955）。在末端的壁上产生的筛板，多少是朝横向的。如果有伴胞的话，尚未与原生韧皮部的薄壁细胞相区别。

随着节间延长，虽然原生韧皮部的筛管随着拉长而瓦解，但为原形成层产生的后生韧皮部的筛管所取代。当后生韧皮部具有功能时，从原生韧皮部的薄壁细胞形成原生韧皮部纤维，此纤维通过侵入生长而伸长，然后形成了木化的次生壁（图1—6，B和C）。在几个维管束中产生了中央叶迹的初生韧皮部，其横切面呈椭圆形。这些维管束彼此被大的薄壁细胞所隔离（图1—6，B）。维管束呈椭圆形似乎是由于围绕一个或几个中心细胞的细胞平周分裂的结果（图1—6，D）。最后，某些原形成层细胞分化成薄壁细胞，使后生韧皮部与后生木质部及其原形成层细胞相隔离（图1—6，B）。

原生木质部——早在第3片叶原基阶段，在原形成层束内侧上就开始分化为管状分子（图1—2，A）。从叶原基的基部开始分化，向基扩展到茎，向顶延伸到叶。另外的原生韧皮部筛管是由最初形成的原生韧皮部筛管向侧部和远轴处分化的（图1—6，D）。叶原基中最早形成的管状分子较短、呈纺锤形、并有明显的环纹状加厚（图1—6，A，Scott等, 1948）。以后管状分子具螺旋加厚，长达500微米，末端渐细，覆盖在其他分子上。最后形成的管状分子中，加厚呈梯纹状。薄壁细胞位于导管分子之间。随着茎的延伸，最初形成的原生木质部分子垂直拉长而瓦解（图1—6，A）。后生木质部从原形成层衍生物分化成放射状排列，原形成层衍生物与原形成层变为形成层状（图1—6，B）。具有梯纹状加厚的后生木质部导管以放射状排列的方式发生，其先端壁为横穿孔的。放射线内每一个后来生长的导管的横切面都大于原来的导管。薄壁细胞发生于导管的放射线之间。

从初生木质部向次生木质部过渡不易辨别，次生木质部的放射线上发生的导管比后生木质部的少。纤维是次生木质部的一个明显部分。

成熟的初生茎——随着形成层活动的开始，初生生长向次生生长过渡。前面已述，后生木质部是从类似于形成层的原形成层而形成的（图1—6，B），原形成层后来起了形成层的作用，因而次生木质部形成的严格起始时间是不清楚的。然而初生韧皮部维管束与次生韧皮部之间有一大的薄壁细胞层使分界明显。随着次生韧皮部开始形成，发生了次生生长。

初生生长完成后，皮层由两个明显不同的区域所构成（图1—4，B）。内皮层由大而高度液泡化的细胞组成，细胞质薄，壁厚；外皮层的细胞小而壁薄，并有含叶绿体的厚层的细胞质（图1—5，F）。紧接表皮内侧的皮层细胞含有氧化钙的结晶，极为明显。这些细胞比相邻的皮层细胞大几倍，并且侵入表皮层（图1—5，F）。随着晶体的增长，细胞壁变厚，原生质体最后退化。

在初生生长完成后，表皮含有非特化的表皮细胞、保卫细胞和油胞盖细胞（图1—5，D—G）。非特化的薄片表皮细胞在切向切面上看到的形状不规则，在一段时间内保持切向生长伸长的能力和分裂以调节茎周增大的能力。

形成层的起源——随着初生茎的生长，原形成层形成后生木质部的部分（称之后生木质部原形成层）具有形成层的特点，此形成层在放射线上隔开了后生木质部原始细胞。后生韧

皮部的原形成层与后生木质部的原形成层为大的薄壁细胞所分开。随后生木质部形成的完成，后生韧皮部的原形成层的残余细胞分化为后生韧皮部细胞。另外，后生木质部的原形成层转化为形成层，这是当次生韧皮部原始细胞被切除后完成的。

将细胞增加到垂直系统去的形成层细胞称作纺锤状原始细胞，但是它们不是真正的纺锤形。纺锤状原始细胞相当小，横切面呈长方形。在切向切面上它大大伸长，其径向壁始终与长度相平行，各端都会聚成一个楔。径向壁带有显著的纹孔（图1—7，C），切向壁略呈长方形，末端为三角形。

射线原始细胞和它们新产生的细胞在形成层失去活性时分化成射线细胞。相反地，纺锤状原始细胞和它们直接产生的细胞在形成层失去活性期间不分化成木质部和韧皮部。

次生韧皮部——韧皮部具有功能的（或输导的）部分是一个湿润、柔软而发亮的，厚1毫米以下位于树皮内侧的半透明组织层。除了功能韧皮部外，还有3个另外性质稍不同的组织层，即发育韧皮部、退化韧皮部和非功能韧皮部。

发育韧皮部紧邻形成层部位，在性质上是暂时的，只在韧皮部形成期存在。在该组织内，由形成层带韧皮部原始细胞衍化而来的韧皮部母细胞，以后转化成为筛管分子、伴胞、薄壁细胞、含晶异细胞和韧皮纤维（图1—7，A—D）。薄壁细胞是纺锤状韧皮部母细胞横向分裂而成（图1—7，D）。在筛管分子和伴胞的形成中，韧皮部母细胞纵壁分裂，形成长而狭的伴胞和筛管分子（图1—7，D）。伴胞通常与射线相邻接。筛板由几个筛域组成，筛域发生在筛管分子的每一端的两个聚集径向壁中的一个上，可参见图1—7，D（Schneider，1952）。核和粘液体发生于正在分化的筛管分子中，但是两者在成熟时则分离。至少在有些例子中，当形成层的活动暂时停止时形成纤维。主要生长期结束时形成了纤维染色带，并在其余时间内定期地形成纤维染色带（Schneider，1952）。由于纤维的形成是不规律的，又因为一段时间内会形成几个染色带，所以这些染色带不能用来检查年轮。估计功能韧皮部最老的部分是两年或两年以上——大概与最老的叶片同龄。在冬季，休眠胼胝质不附着在筛域上。

衰退韧皮部的环发生在功能韧皮部的外缘上。筛管开始衰老的最早迹象是在筛域上出现胼胝质，这可用 lacmoid 胼胝质染色法来证实。附着胼胝质以后，筛管内含物减退，壁瓦解。在有些植物中附着相当厚的胼胝质，通常存在于功能筛管的筛板上，但是在柑桔韧皮部中的胼胝质很薄，只能用荧光染料来证实。

非功能韧皮部广泛出现在树干和较老的枝条中，和各个纤维层，活的薄壁细胞和死的、已瓦解了的筛管以及伴胞中（图1—5，B）。

次生木质部——柑桔的浅黄色木材是散孔材；至少，在亚热带气候下辨别年轮可能有某种程度的准确性（图1—8）。在甜橙中，形成层从小枝开始活动与抽生新梢有关，并向基部扩至主枝、树干和根系。在加州的里佛赛德，成龄甜橙树干的形成层大约从5月初至7月中有一个活动的旺盛期（Schneider，1952）。在这个时期产生由射线、导管、薄壁细胞、纤维和含晶异细胞构成的木质部（图1—8；Devilliers，1939）。导管被活的薄壁细胞包住，有的是傍管细胞，而有的是射线细胞（图1—7和1—8，C）。

在夏季，形成层的活动是不规则的，切向排列的间位薄壁细胞带在导管附近或导管之间形成，如图1—8，A所示（Webber 和 Fawcett，1935；Schneider，1952）。秋季气候寒冷时抽生的新梢，形成一条小的轮界薄壁细胞带，中间可能有少数小的导管（图1—8，A）。

轮界薄壁细胞带有着早材和晚材性质上的差异，可利用这种特征来辨别年轮。然而，在有些实样中，间位薄壁细胞带的形状与轮界薄壁细胞极其相似。这样的薄壁细胞带后产生像早材那样的木质部厚环只是一种假环。

正常的导管不含侵填体和伤胶，然而，由于毒害和病害导管会充满伤胶 (Bitancout, Fawcett和Wallace, 1943)。

皮层和非功能韧皮部对次生生长的反应——在对次生长反应方面，树皮的初生组织虽遭受严重的破坏和某些退化病，仍不脱落 (图1—4, B—D和1—5, A; Schneider, 1955)。当次生长一经开始，内皮层的一些细胞就衰退和死亡 (图1—4, C)，而其他则切向伸长。初生韧皮部纤维维管束之间的薄壁细胞，及其外围的皮层细胞都切向伸长，并为垂周壁分裂 (图1—4, D)。在这样的情况下，角质层，而且常常还有表皮壁的破裂，使茎上出现纵裂 (图1—9, A和B)。在这些裂缝下的皮层细胞中开始形成周皮，并扩展至表皮层 (图1—9, C和D)。在较老的茎中，皮层和韧皮部的扩张完全呈间隔排列，分生组织片从次生韧皮部射线延伸至木栓形成层，称为扩张分生组织 (图1—5, B; Schneider, 1955)。从扩张分生组织的衍生物中分化出薄壁细胞和石细胞 (图1—10, A和B)。

周皮——次生长开始以后，周皮逐渐取代表皮层。周皮是由木栓和栓内层组成 (图1—9, F和1—10, C和D)，而木栓和栓内层则是由短暂性的木栓形成层衍生而成 (图1—9, D和E)。木栓是由木栓细胞层、薄壁细胞和拟木栓细胞层组合而成，保护树皮免于干燥；拟木栓细胞系似骰子形的厚壁细胞 (图1—9, D—G)。栓内层是由类似外皮层壁薄的薄壁细胞组成。

随着位于扩张分生组织的产生，木栓形成层也同时产生 (图1—10, C)，新的周皮局限于在对面的垂直带中形成，两个分生组织的横切面呈“T”形。是否整个树皮在形成季节的任何时期都有木栓形成层形成尚不清楚。在每一个活动时期，从栓内层薄壁细胞的外侧形成一层新的木栓形成层 (图1—9, E)；当木栓形成层的活动停止时，木栓形成层细胞分化成薄壁细胞或木栓细胞。

### 叶片

柑桔叶片具单身复叶，叶脉为羽状网脉 (图1—11, A)。小叶和叶柄之间，叶柄和茎之间都有脱离区 (图1—1, D)。大多数的柑桔种，叶柄具有翼叶：葡萄柚 (*C. paradis; Macf.*) 和柚 [*C. grandis* (L.) Osbeck] 的翼叶较大，甜橙的翼叶较小，而柠檬的叶柄不具翼叶。叶片脱落通常发生在叶柄基部的脱离区处，但是受过某种类型的伤害，特别是严重干风引起的为害使叶片和叶柄在联结处分离 (图1—1, D)。甜橙和柠檬的叶片呈广椭圆形至长圆形，成熟叶片的正面暗绿色，背面浅黄绿色，可以存留两年或两年以上。

叶片的维管系统是由凸出的中脉组成，由于分出主侧脉、亚侧脉之故，向叶端则愈益细小。接近叶缘主侧脉分支极多，并呈Y型，且每一个分支都与另一个主侧脉的分支网结。因此，大的叶区上主侧脉之间呈闭合状 (图1—11, A)。这些大面区域包含少数从主侧脉和中脉分出来的中等大小的叶脉。在一个大的叶区之内这些叶脉与另一些叶脉网结相互形成几个小区。在形成的叶肉区的内部，进一步分支，再分支，形成叶脉的网结。形成的网状细脉包围着叶肉小的脉间区，其中极细的细脉可能不网结 (图1—11, B)。在芸香科中，特殊油胞有7种叶脉型。柑桔属在分类上被作为简单相关的脉型 (Dede, 1962)。油胞位于网隙之内，维管束不在油胞的上方或下方。

叶片的生长——新形成的叶原基为圆柱状，并向上面圆顶弯曲（图1—2，A）。在新梢横切面中，由于它们的弯曲性状，最嫩的叶原基剖面不对称（图1—3，A，叶原基2和3）。随着叶原基的增大而直立，其后逐渐离轴反折生长。

叶原基的表面覆盖着一层分生细胞（原表皮层）。随着膜被的伸展而长成为表皮层（图1—2，A和1—3，A和B）。在原表皮层下方的细胞层是从顶端分生组织体衍生而来，并分化为原形成层和基本分生组织。从原形成层衍生出维管组织，以及从基本分生组织衍生出叶肉。

每个圆柱状叶原基分化成叶柄和小叶。从原基两侧的边缘分生组织长成叶柄的翼叶和小叶的两侧（图1—3，A）。原基的圆柱状部分变成中脉。在叶柄和叶片相联结的收缩处形成叶片——叶柄脱离区。叶片发育初期在基本分生组织中分化出油胞。沿叶缘的油胞特别明显，以及在叶片的先端出现一个大的油胞（图1—2，A；Scott等，1948）。油胞的分布在靠近叶片正面比背面为多。

表皮层——成熟叶片的上表皮层是由一层厚的角质层覆盖着的板状薄壁细胞组成（图1—12，A、B和D）。缺少气孔。在栅栏层中产生大的、含草酸钙的细胞，并伸入表皮层内（图1—12，A、B和D）。覆盖油胞的薄壁表皮细胞，排列起来在覆盖细胞的中心有两、三个细胞，其他表皮细胞集中排列在它们的周围（图1—13，C）。

下表皮层是由散布着气孔的板状薄壁细胞组成如图1—12，C和F所示（Turrell，1947）。叶片和茎的气孔结构是一样的（图1—5，D和E和1—12，C、E和F），并由一个孔和两个保卫细胞组成。正如平皮切面所见，两个肾状的保卫细胞呈一个典型的口状孔。气孔下室系由疏松排列的具有臂状物的细胞所构成，它们间有大的空隙。气孔开口突出的角质层棱的位置构成了气孔外室（图1—5，D和1—12，C）。在这个外室中（图1—5，E）可能形成含树脂的堵塞物，阻碍从气孔透入的水分（Turrell，1947）。覆盖油胞的表皮细胞（图1—12，B），如同上表皮细胞排列。

叶肉——栅栏薄壁细胞呈圆柱状，密集成2或3层（图1—12，A、B和D）。具3层排列的叶片中，其第3层的细胞较第1层和第2层的短，其间并有空隙。

叶肉的海绵组织约有8层厚，有大量的细胞间隙（图1—11，B和C和1—12，A）。海绵细胞呈囊状，具突出的臂与邻近细胞的臂相接连（图1—11，C和1—12，A）。下表皮附近的海绵细胞较小，除气孔上方的细胞外均不具臂（图1—12，E）。不具臂的细胞以近似圆球状密集。密集细胞的层数受到生长条件的影响。田间栽培植株的叶片有几个这样的细胞层，而温室栽培的仅有一层（图1—12，A）。

叶脉的结构——叶片维管束的结构与茎内叶迹维管束的结构相似（图1—3）。在叶内，维管束是被套在维管束鞘细胞内，维管束鞘细胞略像海绵状薄壁细胞（图1—11，B—D和1—12，A）。在中脉和主脉内发生次生长，但较小的细脉并不发生次生长。当细脉分支再分支时，就减少了导管和筛管的数量。脉梢可能由单管胞或为维管束鞘包着的一组延长的薄壁细胞所组成。

离区和叶柄——离区发生于叶片与叶柄之间以及叶柄与茎之间（图1—1，A和D；1—13，A和B；Hodgson，1918；Scott等，1949）。就某些方面而言，叶柄的结构以及叶片基部中脉的结构与茎的结构相似。或多或少的完全维管柱是被类似皮层的基本组织所环绕着（图1—13，B），与近轴表皮相联结的组织层是栅栏状的（图1—13，A）。

在叶片与叶柄之间的深处形成离区，深沟处的角质层极薄，只能在荧光显微镜下检测

到。离区不能产生初生韧皮纤维，木质纤维大多数不存在。整个离区所形成导管和筛管呈“Z”字形排列，所以纵切面呈横向或斜向的纹理（图1—13，A）。皮层区圆球形的薄壁组织具有厚的、非木化的、明显纹孔对的细胞壁（Hodgson, 1918）。

## 根

根系——种子发芽时，初生根是首先出现的器官（见图1—31，C—E），初生根是粗大的、白色的，在某些栽培条件下，可能披有根毛。初生根的原生木质部束典型地为8个（Hayward和Long, 1942）。在深厚的土壤中，如果初生根移植时不被弄断，则笔直向下生长并变成主根。次生侧根有两种类型：大的侧根和纤细的须根群（图1—14B）。

最早的根较粗，通过一再分支，它和主根形成了根系的骨架。新萌发的侧根比新萌发的须根粗（图1—14，A）。侧根中所观察到的原生木质部束由初生根的8束减到5束左右。次生维管大量加厚。

在实生幼苗的主根上和较大植株的侧根上，其小根群中所发生的须根长20—30厘米（图1—14，B）。须根群中，主须根的分支粗细一致，较主根细。第1分支上的亚分支进一步变细，其粗度也一致。再进一步的分支更细，最小根的直径小于0.5毫米。新根的加长与许多根尖的生长同时发生。最新萌发的新根是在早先生长的根停止生长处，继续重新生长（图1—14，C）。第2级和第3级分支的根，其原生木质束的数量从5束减少到3束乃至2束。

在主须根上发生了大量的次生维管组织，较小的主须根则少发生或不发生（图1—14，D和E）。皮层长期存在于须根中。须根群中的主须根特别重要，因为所有的物质通过它进入或积聚的多余物质要通过它排出。

茎和根结构的比较——初生根的结构在许多方面与初生茎不同。根的顶端为根冠所覆盖（图1—14，C；1—15，B），而茎端则无。茎尖产生叶原基并具节和节间，根则两者俱无。侧根是从中柱鞘中形成的顶端分生组织中发生（Hayward和Long, 1942），而不是由其余腋芽发生的，腋芽依次直接从茎顶端分生组织中形成。根为向下生长的，而茎则向上生长。

从解剖学上也能看出差异。根中无油胞。根表皮细胞的表面覆盖有粘液（Schneider和Baines, 1964），而幼茎表皮细胞的表面覆盖着角质。根上有时可见表皮毛，茎上通常不具毛；茎的表皮可见气孔，根则无气孔。根有外皮层和内皮层，在柑桔的茎中两种组织均无。根表皮细胞壁可能含有伤胶和软木脂，在茎的表皮中未含有这种成分（Crossman, 1939）。根的原生木质部和原生韧皮部以交错的射线状排列，而不是象茎那样并行排列。

次生长开始以后，在根的中柱鞘或内皮层中可能形成周皮，它使根的皮肤脱落，而茎的周皮是在外皮层形成的，并在楔形扩张组织之间有少许皮层残屑滞留。根的韧皮部无拟木栓细胞和薄壁细胞，茎的韧皮部有这两种细胞。

根端——在伏令夏橙初生根尖个体发育详细的、解释完善的描述中，Hayward和Long（1942）报道了根顶端分生组织包括3层类型的组织原根据Hanstein的Ⅲ型排列，他们发现Penzig在柠檬根尖的研究中给予了类似的解释。组织原包括形成中柱的中柱原；形成皮层的皮层原以及形成表皮和根冠的表皮——根冠原。在初生根的根端，Hayward和Long虽然能区别中柱原和皮层原，但是在皮层原和表皮——根冠原之间就难以区别。在纤细的须