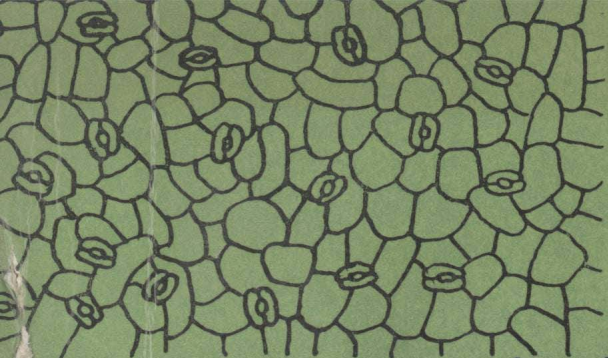


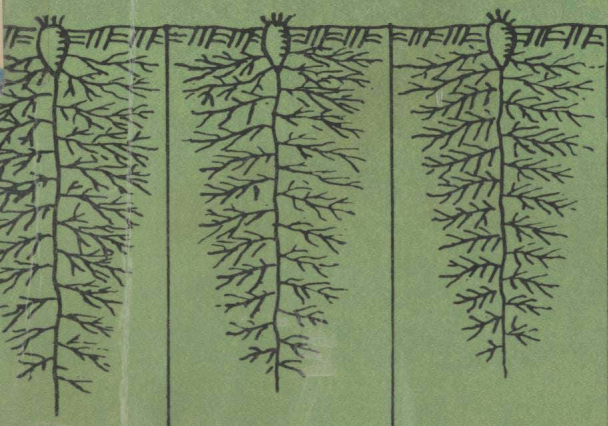


甜菜生理学

曲文章 编著



黑龙江科学技术出版社



甜 菜 生 理 学

曲文章 编著

黑龙江科学技术出版社

责任编辑：常 藻 莲
封面设计：连 生

甜 菜 生 理 学

曲 文 章 编著

黑龙江科学技术出版社出版

(哈尔滨市南岗区建设街 35 号)

东北农学院印刷厂印刷

850×1168 毫米 32 开本 14.5 印张 350千字

1990 年 11 月第 1 版·1990 年 11 月第 1 次印刷

印数：1—1 000 册 定价：6.50 元

ISBN 7-5388-1391-8/S·112

前 言

甜菜是我国及世界的主要糖料作物之一。甜菜糖的产量仅次于甘蔗，占世界蔗糖总产量的40%左右。随着甜菜栽培面积不断扩大，对甜菜的研究也日益广泛。近年来，国际上开始重视甜菜生理的研究，并取得了显著成绩。植物生理学是作物栽培的重要理论基础，作物栽培中的大部分增产措施，是在植物生理学理论指导下提出来的。因此，专门论述一种作物的生理学对提高作物的栽培技术是极为重要的。

为适应甜菜科学研究和指导生产的需要，本人根据国内外有关甜菜生理的文献和专著，以及最近几年有关甜菜生理的一些研究成果，编著了《甜菜生理学》，以期为我国甜菜生理的发展，提供一些参考资料，为制定甜菜高产优质栽培措施，提供一定的理论依据。

全书以甜菜生长发育与环境的关系为主线，重点阐述了甜菜种子的萌发生理及其所要求的条件，块根解剖构造特点与含糖率的关系，根、叶增长与糖分积累规律，甜菜的光合作用机理、物质生产与分配、蔗糖的生物合成与运转及提高光能利用率的途径，甜菜需要的主要营养元素及其生理作用、吸收和运转，氮磷钾三要素与甜菜产量和品质的关系，甜菜需水规律与合理灌溉，以及水对块根产量和含糖率的影响，甜菜质量与贮藏中蔗糖酶的活动特点，甜菜种株生长发育规律及种子形成的生理基础。本书对从事甜菜科学研究和指导甜菜生产的农业科技工作者，具有一定的参考价值。

书中引用了许多专家撰写的专著和论文中的资料和图表，除在正文中和参考文献中注明外，在此向他们深表谢忱。

由于水平所限，书中难免有错误和不妥之处，敬希读者批评指正。

曲文章 1990年4月

目 录

第一章 甜菜起源与分类	(1)
一、甜菜的起源.....	(1)
二、甜菜的分类.....	(4)
第二章 甜菜种子生理	(11)
一、种子构造与化学成分.....	(11)
二、种子寿命及影响其寿命的因素.....	(17)
三、种子的萌发.....	(21)
第三章 甜菜块根生物学	(31)
一、块根组织的发生.....	(31)
二、块根的形态解剖构造.....	(36)
三、块根与叶的输导组织.....	(42)
四、根细胞与经济性状.....	(45)
五、根中糖分的分布.....	(49)
六、块根的化学成分及其性质.....	(54)
第四章 甜菜的生长	(77)
一、营养生长期生育时期的划分.....	(77)
二、根系的发育.....	(79)
三、胚轴部下移与畸形根的形成.....	(85)
四、叶的生长.....	(87)
五、叶、根生长与糖分积累.....	(111)
六、从干物质生产分析甜菜的生育.....	(131)
七、叶片伤损对根重和糖分的影响.....	(142)
第五章 甜菜的光合作用	(146)
一、光合作用的概念和意义.....	(146)
二、叶绿体是光合作用的器官.....	(147)

三、甜菜的光合作用机理	(150)
四、影响甜菜光合作用的因素	(158)
五、光合势与净同化率	(175)
六、单叶和群体的光合作用	(179)
七、甜菜对光能的利用	(186)
八、干物质生产与分配	(192)
九、甜菜的糖代谢	(205)
十、提高甜菜对光能的利用率	(234)
十一、甜菜的呼吸作用	(240)
第六章 甜菜的营养生理	(253)
一、甜菜的营养元素	(253)
二、甜菜对矿质元素的吸收	(255)
三、影响甜菜吸收养料的环境因素	(258)
四、甜菜主要矿质营养元素的代谢	(260)
五、矿质营养元素的积累规律	(265)
六、矿质营养与甜菜产量的形成	(278)
七、甜菜的缺素症状	(347)
八、甜菜合理施肥的生理基础	(349)
第七章 甜菜的水分生理	(352)
一、水在甜菜生活中的意义	(352)
二、根系对水分的吸收	(354)
三、影响甜菜根系吸水的外界条件	(356)
四、体内水分的散失	(359)
五、水对产量形成的作用	(360)
六、甜菜合理灌溉的生理基础	(365)
第八章 气象条件与甜菜产量的形成	(370)
一、甜菜与降水量	(370)
二、甜菜与温度	(374)

三、甜菜与光照	(382)
第九章 甜菜贮藏生理	(385)
一、块根质量与贮藏中的生理活动	(385)
二、环境因素与母根贮藏质量的关系	(390)
第十章 种株的生长发育规律	(395)
一、种株生育期和生育时期	(395)
二、甜菜的阶段发育	(396)
三、种株的生长特性	(407)
第十一章 开花生物学与种子的形成	(420)
一、花的构造及其雄性不育性	(420)
二、开花特性	(427)
三、授粉受精作用与种子形成	(431)
四、环境条件对种子形成的影响	(434)
五、种子的成熟及其外部特征	(438)
六、种子产量及其播种品质	(440)
主要参考文献	

第一章 甜菜起源与分类

一、甜菜的起源

(一) 甜菜的起源与发展

甜菜是开发较晚的糖料作物，但作为食用植物栽培，亦可称为古老的作物。约4 000年前，在美索布达米亚，第一个叶用甜菜原始类型便被作为作物栽培了。

甜菜野生种，生长在不同海拔高度（由几米至2 700米或更高）和不同降水量（180~2 700毫米/年）的沿海和山地地区。它们生长在有轻微碱性反应（pH 8~9）的含有石灰等的土壤上，也常常生长在由氯化物和硫酸盐引起的盐渍化的冲积土壤上。

野生甜菜地理分布很广，从东南向西北延伸于南纬8°和北纬60°的广阔地域间，即包括印度、中亚细亚和前亚细亚、地中海沿岸地区、非洲大西洋沿岸和欧洲（卓西莫维奇，1968）。

野生甜菜生活条件的多样性，部分地决定了甜菜栽培品种的特殊生态可塑性，因此该作物在世界得到广泛种植。

栽培甜菜是发源于地中海地区还是西亚，尚有争议。B. II. 卓西莫维奇指出，甜菜大约是在公元前1 500~2 000年，于底格里斯河和幼发拉底河流域的古老的灌溉农业条件下，从杂草中培育出来的，并开始种植。以后从叙利亚和巴比伦才将栽培甜菜传到其他西方和东方国家。但亦有人认为西欧是甜菜的发源地。

在古代，甜菜作为蔬菜和药用植物进行栽培，主要食其叶。亚洲发现根用甜菜较晚。有人指出，根用甜菜是在公元前5~4世纪波斯统治时期传入西亚细亚。

B. II. 卓西莫维奇（1968）认为，甜菜起源于野生种，是经

欧洲风选驯化的前亚细亚的根用甜菜与起源于西欧的叶用甜菜间的杂种。此杂种甜菜兴于18世纪末和19世纪初。至19世纪中期又与叶用甜菜杂交再次进行了改良，并采用了提高含糖率的一些选择方法和促进表现出这一重要性状的农业技术，使其经济性状逐渐得到提高。

甜菜能成为制糖原料，首先应归功于德国化学家马格拉夫，他于1747年在甜菜属植物中，发现了与甘蔗含有同样蔗糖的事实。当时根中含糖率约为鲜重的1.56%。继续这一发现的研究，是由他的弟子、作为今天甜菜糖业之父而广泛传喻的阿哈尔德所继承。他在马格拉夫研究的基础上，不仅研究了甜菜根中糖的制取，还研究了植物含有物中糖分含量的提高，即进行了育种。经阿哈尔德的工作，终于育成了称为今天所有甜菜之母的西里西亚甜菜品种，含糖率为7%左右。1802年在德国库莱尔建立了糖厂，开始发展甜菜制糖工业。

长期的甜菜育种工作，从本质上改变了它的特性。19世纪初，块根含糖率为6~7%，到1860年增加到10%，至20世纪30年代则增至18~20%，苏联育成的部分品种达21~22%。

20世纪开始了向高糖型(Z)、标准型(N)和丰产型(E)方向培育品种工作。相继育出了丰产、高糖型品种和单果型品种，以及具有杂种优势的高产三倍体品种。

目前全世界有42个国家种植甜菜，播种面积达800万公顷以上，所产糖占世界产糖量的40%。

(二) 我国甜菜栽培简史

我国甜菜栽培有着悠久的历史。据我国文献记载：叶用甜菜(*Beta Vulgaris* Var. *Cicla*L)，俗称莙苣菜、牛皮菜或厚皮菜，与根用甜菜、饲用甜菜、糖用甜菜系同种为藜科植物，原产欧洲南部，地中海沿岸尚有野生者。我国最早记载甜菜这一作物为南

北朝时（公元6世纪），梁人陶弘景所著《名医别录》一书，曰：“苳菜味甘苦、大寒。主治时行壮热，解风热毒；时行壮热初得，捣汁次之便差。”又曰：“即今以作酢蒸者，苳作甜音，亦作苳。”（南朝梁郢为建康，即南京）可见当时在长江流域，甜菜已作为蔬菜和药用。

唐《新修本草》（公元659年）记载：“苳菜叶似升麻苗，南人蒸藿食之，大香美。”说明当时将甜菜视为佳肴。元《王祯农书》（1313年）和明徐光启《农政全书》（1639年）均有：“或作蔬、或作羔、或作菜干，无不可之。”

明李时珍《本草纲目》（1603年）记载：“苳菜即苳苳也，苳与甜通，因其味也，苳苳义未详。苗高三四尺茎有细棱，夏盛冬枯。……夏月以菜作粥食解热。煎汤饮开胃通心膈，宜妇人补中下气，理脾气，去头风，利五脏。”

随着蔬菜品种增多，甜菜地位相形下降。王世懋在《学圃杂疏》（1587年）中说：“若苳苳俗称甜菜者，菜斯为下矣。”清代吴其琚在其《植物名实图考》（1848年）中说：“苳菜味甜而不正，品最劣，易种易肥，老圃之惰藊者植之。”

关于甜菜栽培方法，元《农桑辑要》（1286）记：“苳苳作畦下种，如萝卜法，春二月种之，夏四月移栽，园枯则食，如欲出子，留食不尽者，地冻时，出於暖处收藏，来年春透可栽种。”明邝璠在《便民图纂》（1502）中曾记载：“甜菜即苳苳，八月下种，十月治畦分栽，频用粪水浇之。”

我国《蔬菜栽培学》（1957、1961年）均介绍：叶用甜菜俗称苳苳菜，我国栽培已久，其叶片肥厚，叶部发达，叶柄粗长，抗寒力强，且可耐酷暑，可不断播种采食幼株，亦可栽植一次连续采食叶片，以炒食为主，似菠菜；供应时期长，为农村大众蔬菜。福建、四川等地有栽培用作养猪清凉饲料。我国栽培的品种类型有绿甜菜、红甜菜、牛皮菜、苳苳菜等，尚有观尝甜菜，叶

紫红艳丽。

我国远在 1400 年前已栽培甜菜作为蔬菜和药用，我国栽培的甜菜是伊朗通过阿拉伯人传入的，其种植区域由长江流域扩展至黄河流域，栽培种类以叶用甜菜为主，其根多作家畜饲料。

我国栽培糖用甜菜历史较短，1906 年引种试种，1908 年我国第一座甜菜糖厂——黑龙江省阿城糖厂开机投产，从此揭开我国甜菜制糖史的第一页。但解放前，由于社会黑暗，甜菜生产发展迟缓；建国后，在党和政府的领导下，甜菜生产得到了迅速恢复和发展。种植面积由建国初的 23 万多亩，已发展到 700~800 万亩，产糖量达 80~90 万吨。随着现代制糖工业的发展，甜菜的科学技术和生产将有更大的发展。

二、甜菜的分类

甜菜 (*Beta Vulgaris* L) 属于藜科 (*Chenopodiaceae*) 甜菜属 (*Beta*)。甜菜属在分类学上的位置如表 1 所示。

表 1 甜菜属在分类学上的位置

Division	门	Chlorophyta (绿色植物门)
Subdivision	亚门	Tracheophyta (维管束植物亚门)
Class	纲	Angiospermae (被子植物纲)
Subclass	亚纲	Dicotyledoneae (双子叶植物亚纲)
Order	目	Chenopodiales (藜目)
Family	科	Chenopodiaceae (藜科)
Subfamily	亚科	Betoideae (甜菜亚科)
Tribe	族	Beteae (甜菜族)
Genus	属	Beta (甜菜属)

由于分类方法上的不同，甜菜属中，种的数目亦不尽相同。甜菜栽培者通常利用 B. II. 卓西莫维奇 (1940、1968) 的分类，

他基于 B.A. 特兰谢里 (1927) 分类法将 *Beta*. L 属分为三个类群, 包括 14 个野生种和 1 个栽培种。

加内里甜菜 (*Patellaris* Transch) 类群: 维比纳甜菜——*B. webbiana* Mog. (1840); 平伏甜菜——*B. procumbens* Chr. Sm. (1815); 碗状甜菜——*B. patellaris* Mog. (1849)。

山地甜菜 (*Corollinae* Transch) 类群: 大根甜菜——*B. macrorhiza* Stev. (1812); 花边果甜菜——*B. lomatozona* F. et M. (1838); 中间型甜菜——*B. intermedia* Bunge. (1879); 三蕊甜菜——*B. trigyna* Wald. et Kit (1802); 冠状花甜菜——*B. corolliflora* Zoss (1940); 矮生甜菜——*B. nana* Boiss et H. (1846)。

普通甜菜 (*Vulgares* Transch) 类群: 普通甜菜——*B. vulgaris* L. (1753); 叉根甜菜——*B. patula* (Boland) Alef. (1789); 藜叶甜菜——*B. atriplicifolia* Roy (1883); 大果甜菜——*B. macrocarpa* Guss (1827); 多年生甜菜——*B. perennis* Hal. (1940); 沿海甜菜——*B. maritima* L. (1762)。

所有栽培型甜菜均属于 *Beta vulgaris* L. 种, 即甜菜栽培种。E. knapp (1958年) 根据栽培种的用途, 将其分类如下:

叶用甜菜 *B. vulgaris* cicla. (Swiss chard, Spinachbeet, leaf beet)。

根用甜菜 (根菜用甜菜) *B. vulgaris* cruenta (garden beet.)。

根用甜菜 (根菜用甜菜) *B. vulgaris* esculenta (table beet.)。

饲用甜菜 *B. vulgaris* rapa (fodder beet, mangel, mangold, field beet)。

糖用甜菜 *B. vulgaris* saccharifera (Sugar beet)。

叶用甜菜亦称做不断草、唐苣或恭菜。本亚种的特点是根部

不发达，全株无毛，1~2年生。根出叶长5~20厘米，叶较宽具有较长的叶柄，卵形，钝头，较厚，绿色或淡绿色。叶柄因变种及品种不同而呈现不同的色泽。根据叶柄的色泽而分为以下4个变种：

1. *Var. viridis* Mog. 叶柄绿色。
2. *Var. argentens* Mog. 叶柄银白色。
3. *Var. purpurascens* Mog. 叶柄紫色。
4. *Var. flarescens* Mog. 叶柄黄色。

根菜用的甜菜通常称为火焰菜，根呈球形或倒圆锥形，1~2年生。全株平滑，根出叶较长，卵形或长椭圆形。根多为红色，因变种或品种不同，间有白色或黄色的。叶脉色常与根色相一致。这一亚种常因根色不同而分为以下7个变种：

1. *Var. alba* Mog. 根白色。
2. *Var. lutea* DC. 根黄色。
3. *Var. atrorubra* Mog. 根深红色。
4. *Var. aurantia* Mog. 根橙黄色。
5. *Var. rubidus* Mog. 根红色。
6. *Var. rirescens* Mog. 根绿色。
7. *Var. rosea* Mog. 根玫瑰色。

饲用甜菜的根肥大，富含汁液，但含糖量低，其根在各类甜菜中为最大。最大根重可达5~10公斤。因根色不同而分为以下6个变种：

1. *Var. virescens* Mog. 根绿色。
2. *Var. lutea* DC. 根黄色。
3. *Var. aurantia* Mog. 根橙黄色。
4. *Var. rosea* Mog. 根玫瑰色。
5. *Var. rubidus* Mog. 根红色。
6. *Var. alba* Mog. 根白色。

糖用甜菜根据根色可分为以下两个变种：

1. Var. alba DC. 根白色。
2. Var. aувantic Mog. 根橙黄色。

在我国栽培的甜菜中，以糖用甜菜（简称甜菜）栽培面积最大，其次是饲用甜菜，叶用甜菜栽培甚少。根菜用甜菜虽在各地略有栽培，但亦未列入常食的食谱中。

各个野生种甜菜的生物学特性大不相同，然而具有一些有价值特性，有的富有强大的抗逆性，如三蕊甜菜 (*Beta trigyna* Wald et Kit) 的抗寒性颇强，平伏甜菜 (*Beta Procrumbens* chr) 抗旱兼抗线虫病，小碗状花甜菜 (*Beta Patellaris* Mog) 抗根腐病较强，玛利列玛甜菜 (*Beta Marilima* L.) 抗褐斑病特强，也有的野生甜菜具有单果种实性。14个野生种中有6个形成单果实；滨藜叶甜菜 ($2n=18$)，花边果甜菜 ($2n=18.36$)，矮生甜菜 ($2n=18.72$) 和加内里甜菜 (*Patellares*) 组的3个种，其中平伏甜菜具有果实光滑，几乎呈球状的特点。花边果甜菜 (*B. lomalogona* F. et M) 具有自身可育性高的特点。大根甜菜 (*B. macrorhiza* Stev.) 含有的染色体最大，能形成大种球并可发育成重达10公斤的块根。尽管种间杂交困难（染色体异质性、杂种的不育性），但上述特点已成为野生种越来越被遗传和育种家们所注意的原因。

据近25年来，甜菜在形态、细胞与遗传学特性上所出现的明显差异，可将其作如下区分。

二倍体复果型甜菜 一般体细胞中含有18个染色体，性细胞中含有9个染色体。两性花，具有发育好的花药和花粉粒，由2~3或更多个花合生形成团聚花序。受精和发育成种子后，花序转变成聚花果（种球）。复果甜菜的发芽率（按100个种球计）通常很高。但生物学发芽率（按100个种球中含有的果实数计），复果甜菜并不高于单果甜菜的。

复果性状是机械化栽培甜菜的主要障碍。现在复果品种逐渐为单果品种所取代，但复果型甜菜在育种基因库中仍占据主导地位，并正被广泛用作可育与不育基础的单果二倍体和多倍体杂种的成分。

二倍体单果型甜菜 在体、性细胞中亦分别含有18和9个染色体。也是两性花，与复果甜菜的根本区别在于，种球是由一朵花形成的单生果实，内含一粒种子。

当复果与单果甜菜杂交时，第一代通常具有复果种球，第二代分离出单果植株，这说明单果性状由隐性基因控制。因此，在育种工作中甚致偶然落上复果甜菜花粉粒，亦会使多年努力创造的高单果性（95%和更高）的品种废于一旦。

除单果性状外，对单果种甜菜来说种子的发芽率有特殊的意义。近年来国外在此方面亦取得良好结果，但单果品种的发芽率问题尚未完全解决。

四倍体复果型甜菜 与复果型二倍体不同处，在于细胞中染色体数目。其体细胞中有36个染色体，性细胞中有18个染色体。此外，四倍体的叶柄、叶、花枝、花粉粒、种子和种球比二倍体的粗、厚、大。四倍体通常发育的慢些，晚熟，较不抗旱。由于非整倍体染色体数的不平衡现象（超倍体 $2n=37$ 、 38 和 39 等，亚倍体 $2n=35$ 、 34 、 33 、 29 等），使花粉粒萌发力低，受精和种子发育速度慢，致使四倍体的种子发芽率比二倍体的低，种子发出的幼苗较少（100个复果种球为120~140个）。

四倍体单果型甜菜 其体、性细胞中亦分别含有36和18个染色体。在花枝上以单花形成单果种球。由于非整倍性，花粉粒生活力低，受精缓慢，单果四倍体甜菜的发芽率是比单果二倍体更难解决的问题。单果四倍体甜菜正以母本成分在杂种优势育种中被利用着。

细胞质雄性不育类型甜菜 上述甜菜类型（单、复果型和

二、四倍体甜菜) 中存在细胞质雄性不育性的植株。该性状是由于花药发育异常和不形成性细胞, 或退化的花粉粒在柱头上失去萌发能力而在形态学上的表现。具有花粉不育性的植株, 实质上是单性的, 功能为雌性。它们易接受另一些植株——授粉者的花粉, 形成杂种的种子。

细胞质雄性不育的遗传性状, 是由特殊基因 X 与 Z 和同普通细胞质 N 有区别的细胞质 S 结合起来控制的。完全不育基因型以 S_{xxzz} (基因 X 与 Z 处于隐性状态) 来表示, 不育性保持者 (保持系) 以 N_{xxzz} (仅细胞质不同) 表示。亦存在其他的花粉不育类型。

根据甜菜类型的多样性, 目前在亚种 *B. vulgaris* L. *saccharifera* Alef 中可分为以下甜菜变种: 复果型二倍体 ($2n=18$), 花粉可育; 单果型二倍体 ($2n=18$), 花粉可育; 复果型四倍体 ($2n=36$), 花粉可育; 单果型四倍体 ($2n=36$), 花粉可育; 细胞质雄性不育的复果型二倍体 ($2n=18$); 细胞质雄性不育的单果型二倍体 ($2n=18$); 细胞质雄性不育的复果型四倍体 ($2n=36$); 细胞质雄性不育的单果型四倍体 ($2n=36$)。后 4 个变种花粉均全不育, 仅在具有可育相似系下才能存在, 因而是属于有条件的独立变种。

И. Я. 巴尔科夫建议, 将甜菜变种性进行如下分类:

Var. *digamocarpa* m. ——二倍体 ($2n=18$)、复果、花粉可育甜菜;

Var. *dichoricarpa* m. ——二倍体 ($2n=18$)、单果、花粉可育甜菜;

Var. *tetragamocarpa* m. ——四倍体 ($2n=36$)、复果、花粉可育甜菜;

Var. *tetrachoricarpa* m. ——四倍体 ($2n=36$)、单果、花粉可育甜菜。

基于上述甜菜的分类情况，甜菜品种类型可分为：复果二倍体品种；单果二倍体品种；复果多倍体品种；单果多倍体品种。

按经济性状甜菜品种类型可分为：丰产型品种（E）、高糖型品种（Z）和标准型品种（N）。

丰产型品种 叶色深绿、叶数多、新叶形成块、叶片寿命较短。块根形成力强，尤其是生育前期块根生长快。块根粗大，根楔形，根部含糖中等。丰产类型品种成熟期较晚，适于在生育期长、气候温暖、日照充足、雨量充沛的优良环境条件下和土壤肥力较高的疏松土壤上栽培。

高糖型品种 性状与丰产类型相反，适于在生育期较短的地区种植，要求肥沃、含水充足的土壤，对农业技术敏感，最适高肥足水、精耕细作。

准标型品种 为丰产和高糖品种的中间类型，其性状特点及对自然条件与栽培技术的要求，均处于二者之间。

近年来国外在品种的经济性状方面，丰产型和丰产偏高糖型品种已居主导地位，如苏联占90%以上，其高糖型品种仅为1.5%左右。