

TIANCAIKUAIGENDE
SHENGJIHUODONG
YUZHUCANGFANGFA

甜菜块根的生理活动 与贮藏方法

苏联 P. 中·普罗茨柯 丘·丘尔恰尼 斯卡亚 编著



66.3
64
病

轻工业出版社

内 容 提 要

这是一本探讨甜菜块根的呼吸作用和萌发的生理学问题的新书。作者根据有关的文献资料和科学研究成果论述了荷尔蒙对萌发过程的调节作用，论述了品种特性、块根的成熟度、甜菜的栽培和外界条件等对贮藏的影响。作者提出了一系列在糖厂中长期贮藏甜菜的方法，比较并评价了这些方法在控制甜菜块根的呼吸和萌发作用，增强对植物病原体的抗性以及减少糖分损失中的作用。

本书可供甜菜糖厂农务人员、甜菜生产和科研的技术人员阅读，也可供有关的高等院校的师生参考。

Прорастание корнеплодов сахарной
свеклы и проблемы еехранения

Р.Ф Процко В.Б.Варшавская

本书系根据苏联《科学与杜姆卡》出版社1980年版本译出

甜菜块根的生长活力与贮藏方法

(苏) Р.Ф.Процко В.Б.Варшавская 编著

赵宛榕 译

轻工业出版社出版

(北京广安门南滨河路25号)

重庆新华印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行

各地新华书店经售

*

787×1092毫米1/32 印张：5 字数：105千字

1987年4月第一版第一次印刷

印数：1—1,300 定价：1.25元

统一书号：15042·2088

前　　言

甜菜块根属于储藏营养物质(蔗糖)的器官，它是甜菜在抵御秋冬时期不利的生存条件影响中长期适应环境的产物。在贮藏期中，块根仍然保持着活力。当春季将块根移栽到田间时，它又立即恢复旺盛的生命活动，这就是块根的生物学功能。在贮藏期间甜菜的新陈代谢只局限于水解分离过程。但是块根的酶系统仍保持合成生物聚合物的能力，这种合成是生长的基础。在适宜的温度和湿度条件下，块根中消耗蔗糖的呼吸作用开始激化，芽就萌发了。

在呼吸过程中，蔗糖被氧化分解并转化成代谢产物。首先是转化糖，这是贮藏甜菜损失糖分的基本因素。当甜菜感染植物病原体——窖藏腐烂菌时，蔗糖将遭到严重破坏。窖中经常产生的萌发是损失糖分的另一因素。因此，研究这些生理过程对解决甜菜贮藏问题具有重要意义。苏联每年都贮藏40~50Mt甜菜，贮藏期达120天或者更长。贮藏优良工艺品质的原料，减少从收获到加工甜菜这一过程中的糖分损失，是个具有重大国民经济意义的任务。在这方面，苏联学者从事了大量研究工作。A. И. 奥帕林、Б. Н. 卢宾和М. З. 赫列姆斯基等人为糖厂拟定长期贮藏大宗原料的方法提供了理论根据，并在一系列专著中，总结了在贮藏实践和理论方面所取得的成就。

近年来，随着甜菜收获和装载的广泛机械化，进厂的原料质量有所下降：混杂率增高，受机械损伤的块根增多。这些因子对糖的生产过程都产生不良的影响，增加了贮藏困难

和窖中糖分的损失。

只有深入地掌握块根的生理学，研究甜菜对贮藏条件的要求，才可能制定有效而又可靠的贮藏措施。苏联和其他国家的专家都极其关注收获后甜菜块根的新陈代谢，特别是碳水化合物的转化，研究温度、空气湿度、块根的弹性和其他因子对呼吸的影响，以及与呼吸作用相关的糖分损失，测定贮藏原料工艺品质的变化。

目前对收获后甜菜块根的生理学的研究还很不深入。应当强调，它属于生长生理学。至今，在文献中还见不到一个充分的理由能够说明，甜菜块根的休眠是抑制休眠或者是熟休眠。还没有人撰写有关根头芽萌发和发育的规律性，甚至对于在贮藏过程中块根萌发作用的意义也需要进行专题研究：因为一些作者证实，萌发是损失糖分的一个因子，而另外一些作者却认为，微弱的萌发能增强甜菜对窖藏腐烂菌的抵抗力，因而它是个有益的因子。

现代科学开拓了借助于生理活性物质调节生长过程的可能性。为了抑制甜菜块根的萌发，减少糖分损失以及抑制一系列与损失糖分相关的现象，阐明利用这些生理活性物质的前途是极其重要的。从普通生理学观点和解决贮藏甜菜的实际任务的观点出发，研究甜菜块根的萌发是大有益处的。在乌克兰科学院Н. Г. 赫罗德尼植物研究所工作的乌克兰科学院院士К. М. 特尼克的指导下，我们曾从事作物生理学和生物化学研究工作。在1973~1978年间，研究了某些内因和外因对萌发过程的影响；研究了萌发对糖分损失及其对原料工艺品质的影响；探讨了在长期贮藏甜菜时，抑制萌发和减少糖分损失的方法。在全苏制糖工业科学研究所(ВНИИСП)М.З.赫列姆斯基积极的指导下，B.B. 瓦尔沙夫斯

卡娅在更早些时期开展了这方面的研究工作。

我们将上述研究成果总结在本专著中。其中“甜菜块根的结构及其生理-生物化学特性”和“休眠的内在调节和甜菜块根的萌发”是由 P. Φ. 普罗茨柯撰写的；“甜菜块根的萌发”和“减少贮藏甜菜的糖分损失及其抑制萌发的方法”两章是由 P. Φ. 普罗茨柯和 B. Б. 瓦尔沙夫斯卡娅撰写的。

我们对乌克兰科学院院士 K. M. 特尼克的科学指导和他为构成撰写本文基础的试验研究的经常关怀表示衷心的感谢，对参与了我们的试验并帮助撰写该著作的同事们同样表示感谢。

目 录

第一章 甜菜块根的结构及其生理-生物化学特征	(1)
一、块根类型甜菜的发生史和块根结构	(1)
二、积累糖分是甜菜块根的特殊功能	(3)
三、收获后甜菜工艺品质变化的生物化学基础	(10)
四、原料甜菜在贮藏时期的糖分损失	(22)
第二章 甜菜块根的萌发作用	(30)
一、芽的解剖学构造	(30)
二、在营养生长的块根上芽的萌发规律	(37)
三、贮藏甜菜的萌发	(41)
四、影响萌发的因子	(49)
(一) 品种特性	(49)
(二) 块根的成熟度	(56)
(三) 营养条件	(60)
(四) 贮藏的温度条件	(64)
(五) 甜菜块根的休眠特性	(67)
第三章 甜菜休眠的内部调节和萌发	(75)
一、休眠的基本生物化学机制和萌发	(75)
二、天然的生长调节剂对甜菜块根休眠状态的 作用	(80)
(一) 植物生长素和抑制剂	(80)
(二) 细胞激动素和赤霉素	(96)

第四章 抑制贮藏中原料甜菜的萌发及减少糖分损失的方法	(102)
一、以物理因子为基础的贮藏方法	(105)
(一) 有效通风	(105)
(二) 天然冷藏	(106)
(三) γ 辐射	(108)
二、应用化学试剂防止贮藏甜菜的糖分损失	(116)
(一) 顺丁烯二酸酰肼	(116)
(二) 2, 4-二氯氧化酚二酸 (2, 4-D)	(120)
(三) 乙烯利	(121)
(四) 酚抑制剂	(130)
(五) 石灰	(132)
(六) 碳氮络合物	(134)
(七) 脱叶-干燥剂	(137)
结论	(146)
文献	(略)

第一章 甜菜块根的结构及其 生理-生物化学特征

一、块根类型甜菜的发生史 和块根结构

糖用甜菜与饲用、食用、叶用以及野生甜菜一样，都属于藜科(Var Saccharifere Alef)BeTa L属，普通甜菜系(Vulgaris Tran)，块根甜菜种(Beta vulgaris)，欧洲亚种(ssp. europea)。糖用甜菜为二年生(在一定的条件下为多年生)草本块根作物，在生长的第一年里，它生成膨大的具有根出叶的块根。最古老的块根类型甜菜产生于公元前4~6世纪，在中亚和小亚细亚该类型一直延续繁殖到今天。

在生长期长，光照充足，作物营养丰富，土壤湿度适宜，植株生长稀疏这些促使根膨大的栽培环境条件下，对叶用甜菜进行选择的结果产生了块根类型甜菜。地中海国家还有底格里斯河和幼发拉底河流域具有高耕作栽培水平的古老国家是块根类型甜菜的发源地。在13~14世纪，块根甜菜移植到西欧。俄国早期(11~16世纪)广泛地栽培蔬菜用叶用甜菜。块根类型甜菜出现得晚一些(17世纪)，主要是栽培红颜色的食用甜菜，也栽培饲用甜菜。18世纪末，经分析，发现饲用甜菜根中的含糖率较高，于是开始了对块根的改良工作。从此甜菜才开始用作熬糖。只有到19世纪，在块根甜菜的利用中，才形成了食用、饲用和糖用甜菜三种类型。B. II. 佐西莫维奇(1968)认为，在叶用和块根类型甜菜杂交后代中进行的

改良选择，对现代糖用甜菜的产生，起到了重要的作用。

甜菜块根分为根头、根颈和本根三部分。块根顶端圆锥体或塔顶形部位称为根头。着生叶的根头是变态茎，与根头相邻的部分称作根颈，根颈上既没有着生叶，也没有着生侧根。从根颈往下顺延是膨大的本根(或者称为根体)，本根由初生根和部分子叶下轴构成。在本根的两个相反方向上有两条着生侧根的纵沟。连接根体的根尾——中央主根深入地下约两米，有时还要更深一些。

甜菜块根结构的特点是维管束环和具有储存蔗糖功能的、厚实的薄壁组织的相互更替。这种结构是块根加粗的独特的功能——借助于几个顺序发生形成层的参与形成的。其他科作物，比如伞形科、十字花科作物只依靠一层形成层的功能作用加粗。初生形成层呈两个弧状，分布于薄壁组织中间层——初生木质部和初生韧皮部之间。初生形成层活动的结果形成次生构成物的综合体，一般称作“星状区”，包括导管、筛管和薄壁组织。其终极直径为块根直径的二十分之一。块根的进一步加粗生长，依靠在前一新环的韧皮部的作用下生成的分生组织。周边部位在木栓层下的组织始终处于生命的萌动状态，在形成新叶时，将成为疏导组织和新的储藏组织新环束的原始体。

疏导组织、环的分生组织、弧或贯穿根体的束的螺旋形成层的发育都与叶的生成相关联：每个新叶都导致新疏导成分中轴组织的形成，每个叶都发育在疏导束的轴组织之中，叶和植株总疏导系统的连接部位称作“叶痕”。根据A.A.塔宾茨斯基(1968)的研究得知，由叶向块根过渡时，甜菜“叶痕”的单线联系消失，它散布到各分枝中，在环束的切面上可见，它们相互交错，形成密聚的、保证块根体营养物质供应的网束。

二、积累糖分是甜菜块根的特殊功能

在成熟的甜菜根中，70%的干物质是糖分，其中大约十分之九是蔗糖。蔗糖含量与品种特性和栽培条件有关，一般变动在14~21%的范围内，在个别情况下达23~24%。甜菜叶中蔗糖含量不超过糖分总量的三分之一，低于鲜重的百分之一。

将上述资料加以简单的比较，即可证实甜菜块根是适宜进行储存蔗糖功能的专门器官。蔗糖由叶子到块根，并顺筛管纵向转移到薄壁组织，停滞在块根根体中。只有极少部分蔗糖达到细小的幼根，与幼根生长和从土壤中吸收无机营养物质相关，这部分蔗糖参与转化的新陈代谢。A. П. 库尔萨诺夫(1976)写道：“位于蔗糖由叶向根吸收区转运途中的膨大根，好象一个捕捉器，它截获绝大部分蔗糖并将其作为长期贮备保存着。在块根的根颈基部和根体中积累量最大，而在根头和根尾中的蔗糖的百分含量最小”。

维兹涅尔和德弗里兹早已对蔗糖在块根组织中的分布情况进行了研究，他们的研究表明，围绕着维管束、被称作“糖套”的薄壁组织的小细胞中含糖分最多。E. Φ. 沃特昌尔(1934)和A. C. 奥卡年柯(1940)经过进一步探讨，能够较详尽地描述块根的糖分分布图。他们发现中央部位的维管束和薄壁组织间的含糖率差异很大，“星状区”的含糖率高于块根的平均值，“星状区”的薄壁组织蔗糖含量最低。从圆心计起，第一、第二、第三环中，维管束环中的蔗糖含量同样高于薄壁组织。继续向块根的外围方向推移，这一差别已不明显，而位于周边环的维管束部位的含糖率甚至还低于相邻的薄壁

组织。围绕块根中轴的部位，即第三、第四和第五环中的蔗糖浓度最高。

蔗糖积累于细胞的液泡中。应用新方法研究细胞中物质的分布时，得知大约14%的蔗糖位于自由空间中，约16%在细胞质中（新陈代谢资源）。其最大量——约70%进入液泡（贮备资源）。

蔗糖不经中间分解，而直接进行扩散，完成活跃的传递。借助于具有蛋白质特性的传递者，克服细胞膜的阻碍，蔗糖由韧皮部转入自由空间，进而完成由自由空间到细胞质，从细胞质到薄壁组织细胞液泡中的转移。

蛋白质传递者在糖分转移中的重要作用以及蔗糖运输与能量的相关性都证实，块根中进行的生理-生物化学过程，对实现其储藏器官的功能作用具有重要意义。

A. C. 奥卡年柯认为，根积累糖分不是被动的蔗糖积存过程，而是一个受根自身特性制约的主动过程。他是根据所获得的事实而得出这一结论的。即，第一，蔗糖的液流仅仅来自未从茎上剪下来的叶片；第二，在生长始期，作者完成了糖用、食用和饲用甜菜的嫁接试验，结果，嫁接株块根的含糖率始终保持砧木自身的水平。

E. Φ. 沃特昌尔（1934）在很久以前，第一个发现不同组织，甚至同一组织相邻的细胞中的蔗糖含量也不相同。他认为，该现象是糖分积累与细胞生命活动（在该活动中实现糖分的积累）相关性的一个证明，其中包括糖分积累与块根生长强度的相关性。虽然干物质的积累与蔗糖的积累不总是绝对的呈正相关，然而，从试验站对甜菜产量形成的多年观察得知，在块根旺盛生长期，糖分的增大量也最大，米罗诺夫试验育种站的资料可作为例证，H. И. 奥尔洛夫斯基

曾在自己的著作中引用了这些资料(1952) (图1)。

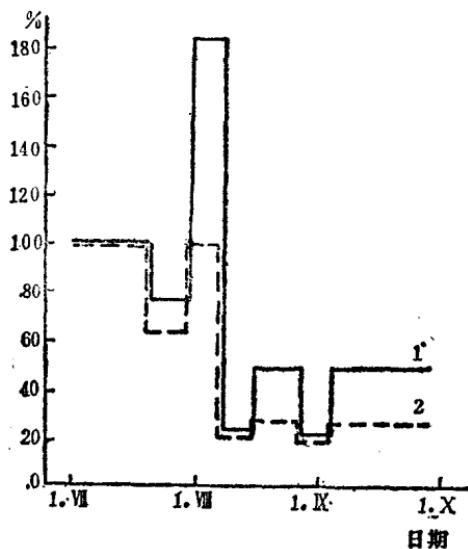


图1 米罗诺夫试验育种站在生育期间甜菜块根平均昼夜增长量和含糖率的动态

1—含糖率的平均昼夜增长量
2—块根重量的平均昼夜增长量

在应用顺丁烯二酸酰肼极大地抑制块根生长并相应地限制糖分积累的试验中，同样证实了生长与糖分积累间的直接关系。利用组织摄象法揭示，由叶片进入块根的C¹⁴同化物首先积累于生长着的薄壁细胞中。

只有在生长过程中，块根才能旺盛地积累糖分。看来，借助于植物生长素和细胞激动素及其对生长细胞的调节作用，产生使同化物由叶子输进的需求。

关于块根中的植物激素对糖分积累发生作用的观点，解释了这些化合物具有使同化物液流加强的能力。

专家们曾对栽培在不同气候条件下、不同营养环境里的块根的解剖-生态学特性进行过多年的研究。当对比这些特性与甜菜含糖率的关系时证实，生长过程和糖分积累间的关系极其复杂。比如，A. C. 奥卡年柯(1968)获得一系列与上述实验相反的结果，即块根生长活动性和糖分积累间存在着反比关系。

比如，生长初期干旱，环间的薄壁组织细胞的生长将受到抑制，但是，输导组织的生长和蔗糖的输送受到的影响较小，其结果是块根的含糖率，特别是薄壁组织的含糖率增高；

高温度和营养丰富的环境对环间薄壁组织增长的促进比对维管束的促进作用大，因此，糖分积累的速度落后于生长速度，组织的含糖率降低；

营养成分不足，特别是氮营养不足，将明显地减弱块根的生长，同时观察到甜菜含糖率的增高。

由此可见，虽然块根生长细胞是经输送转收来的蔗糖的“贮备库”，但是，蔗糖消耗于生长或积累于贮备状态中的数量分配比可能不一样，因为这两个过程为取得同一来源的同化物而竞争。

A. II. 库尔萨诺夫(1976)经多年的专题研究获得了有关同化物运输问题的新观点。其中包括对甜菜糖分积累过程的深入探讨。他极详尽地研究了甜菜中碳水化合物的运输特性，同时根据其新的观点解决了蔗糖的合成部位以及糖分的输送类型的作用问题；研究了甜菜块根中的蔗糖代谢；块根中的核苷酸的组成，并且证实了核苷酸参加糖的转化。发现了促使糖分积累功能得以实现的储藏薄壁细胞的亚显微结构特征。

如O. A. 帕夫里诺娃(1976)指出的，甜菜根中含有两种类型的酶，即高等作物的催化蔗糖分解的转化酶(β -D-呋喃果糖昔-果糖水解酶H. F. 3. 2. 1.26)和蔗糖合成酶(D-果糖酶-2-葡萄糖转移酶H. F. 2. 4. 1. 13)。

适于pH 4.0~5.3的转化酶(酸性转化酶)只存在于细胞壁内，在这个部位，如对甘蔗的研究所证实的，转化酶的水解，将转移到细胞中的蔗糖转化成单糖。酸性转化酶可能成为可溶性的，分布于细胞内的类型。在植株中同样含有适于pH在7.0~7.8的中性或者碱性转化酶，它们多存在于细胞质中。在甜菜幼苗的根中发现了转化酶，这是酸性转化酶，主要呈可溶状态。胚根中酶的活性最高，它接近叶片的转化酶的活性。随株龄增长，酸性转化酶的活性减低。尽管承担吸收功能的幼根的转化酶的活性仍很高。但有人在45~70天植株的块根中已经不能发现酸性转化酶。幼苗的酸性转化酶活性高，并且单糖的含量高，是和蔗糖的低浓度有关；转化酶的消失与单糖含量的下降和生长块根中蔗糖的积累相适应。

当分析这些材料时，O. A. 帕夫里诺娃(1976)这样地评价了转化酶在甜菜根中的作用：“酶的活性存在于这一时期，即根暂时仍起着根的吸收水分和无机盐的功能，还没有行使作为蔗糖储藏器官的功能作用的时期”。

在块根的早期发育阶段，为保证维持幼根生长所必需的六碳糖的需要，转化酶的高活性是必要的条件。过渡到糖分积累阶段，即器官生理功能的转变时期，转化酶的活性则降低。在糖分积累时期，甜菜块根组织分离蛋白质-抑制剂，它减弱了转化酶的活性，在玻璃试管中的试验中发现抑制剂的活性，它的抑制作用表现出对转化酶的专一性，而对碳水

化合物代谢的其他酶不产生影响。据推测，它能切断细胞中已有的转化酶分子，并与这些分子形成不活跃的综合体。这个过程大概是可逆的，因为在遭到冻害或者机械损伤的成熟的块根中，转化酶的活性增高。有人将根用水冲洗20小时，或者将其置于有充足空气条件的湿润环境之后，发现块根的转化酶活性得以恢复。

甜菜块根的脱分化的愈伤组织的酸性转化酶的活性同样很高。P. 波列西认为，在细胞的遗传器官的参与下，转化酶得以恢复，是特殊的蛋白酶再合成的结果，它们水解蛋白抑制剂，从不活跃的综合体中释放转化酶。在糖分积累时期，甜菜块根中转化酶活性的减小证明，蔗糖是经过薄膜转移到储藏薄壁组织细胞的液泡之中，而没有在转移前水解成单糖。在甜菜块根这一具有积累糖分功能的极专一的器官中，磷酸糖酯合成酶的活性极低(H. Φ. 2. 4. I. 14.)。磷酸糖酯合成酶本是在高等植物组织中实现蔗糖合成的基本酶，该酶的低活性提供依据，证实蔗糖不是在块根中合成，而是以其蔗糖分子的状态进入其中的。

在所有的运输过程中，从韧皮部到块根储藏薄壁组织的液泡，都没有蔗糖的水解终产物，这是甜菜的显著特点，它区别于另一个已知的糖分积累者——甘蔗，后者蔗糖的积累与水解和再合成同时发生。

在甜菜根的一定发育阶段中，转化酶活性受到抑制，使得进入块根的蔗糖贮备得以积累。但是，对C¹⁴蔗糖的吸收和分布的试验得知，大约25~30%的蔗糖消耗于块根的自身需要(帕夫里诺娃，1976)，首先消耗在生长过程中，蔗糖是生长过程中的能量和可塑性材料的来源。

在块根的新陈代谢中，借助于蔗糖合成酶的作用积累蔗

糖。1966年有人曾从甜菜块根中分离出这种酶，该酶的催化反应如下： $\text{UDP}-\text{葡萄糖} + \text{果糖} \rightleftharpoons \text{蔗糖} + \text{UDP}$ 。

蔗糖分解的适宜pH值为6.3，而酶合成作用的最佳pH值为7.4。现已证实，合成酶的活性随转化酶活性的降低而增高，至块根旺盛生长的8月份达最高值（帕夫里诺娃、波拉索洛娃，1972）。试验证实，在生长块根中，蔗糖合成酶主要起分解蔗糖的作用，所形成的尿苷二磷酸葡萄糖是直接形成纤维的产物，由 UDP-葡萄糖形成的另外一些糖为：UDP-半乳糖、UDP-木糖，还有 UDP-葡萄糖醛酸和半乳糖醛酸，能合成半维素和果胶物质。UDP-葡萄糖较其他六碳糖或蔗糖更容易合成细胞壁的高糖类：当将甜菜根组织置入作标记的 UDP-葡萄糖液中时，经过两个半小时，有70% 强的放射性出现在细胞壁的多糖成分中，与此同时，其余被标记的六碳糖和蔗糖仍停留在糖液之中（帕里夫诺娃，1971）。

在蔗糖合成酶的水解作用下产生的 UDP-葡萄糖和果糖的一部分，经克列布斯循环，被吸收到能量交换中（在甜菜根的输导束中发现了特殊的果糖激酶）。

未被充分利用的蔗糖分解产物，可能在蔗糖合成酶的参与下得到再利用。

由此可见，A. П. 库尔萨诺夫的研究成果提供了根据。可以肯定，甜菜的蔗糖合成酶是个关键性酶，它调节转移到根中的蔗糖，决定蔗糖进入代谢（用于生长和呼吸）或积累于贮备的分配方向。

近年来，研究人员指出了与这些细胞积累糖分相关的块根的储藏薄壁组织细胞的亚显微结构特征。已经发现，幼根储藏薄壁细胞的原生质，已开始极大程度地被液泡所占据。同时，两个薄壁——原生质膜和液泡膜形成波浪状或褶形凹

进的液泡腔。细胞膜同样呈凹进状，并且着生厚壁层。原生质凸进液泡。在旺盛的积累糖分时期，膜在很多部位靠近，甚至完全把原生质挤向一处，原生质凸进液泡腔，呈内陷或袋状，其壁由两个相互贴紧的膜（原生质膜和液泡膜）组成，或者由于两膜相互融合形成一个五层膜（库尔萨诺夫，1976）。据分析，储藏细胞这种结构与其积累糖分功能相适应，因为这种结构，加大了细胞与自由空间的接触表面。糖分从韧皮部通过自由空间进入薄壁组织。膜的表面也加大，蔗糖通过膜渗入原生质，进一步渗入到液泡。

当块根成熟并完成了糖分积累过程时，薄壁组织细胞的细胞质结构退化：这时，膜已不再呈凹凸状或内陷，原生质呈薄层，靠近饱含蔗糖的大液泡的细胞壁。在液泡膜的内侧，形成了电子保护层，当春季块根恢复生长时该层消失。A. П. 库尔萨诺夫认为，上述保护层具有阻止蔗糖从液泡外溢到细胞质的作用（库尔萨诺夫，1976）。

三、收获后甜菜工艺品质 变化的生物化学基础

众所周知，自从生产甜菜糖起，在原料贮藏过程中，就出现甜菜块根萎蔫、减重、含糖率降低、工艺品质变劣等现象。随贮期延长，块根的这些变化逐渐发展。E. A. 卢宾早在1927年就指出，经3个月贮藏，甜菜的状态将发生严重的变化，加工这样的甜菜已不能获利，甚至还要亏损。

在贮藏中原料工艺品质发生变化是制糖工业遇到的首要问题。生产利益提出了对收获后甜菜块根进行生物学研究的必要性。早在前一个世纪，已经开始探讨贮期中甜菜损失糖