

甜菜生理学

金旺 蔡葆 张家骅 编著



甜 菜 生 理 学

邵金旺 蔡 葆 张家骅 编著

农 业 出 版 社

甜 菜 生 理 学

邵金旺 蔡葆 张家骅 编著

* * *

责任编辑 范 林

农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)

新华书店北京发行所发行 通县向阳印刷厂印刷

850×1168mm 32 开本 12.75印张 319千字

1991 年12月第1版 1991 年12月北京第1次印刷

印数 1—1290 册 定价12.20元

ISBN 7-109-02059-2/S·1354

前 言

甜菜是世界第二大糖料作物，据联合国粮农组织统计，1984—1986年全世界种植面积为8679—8821kha，平均每公顷产量32.6—33.5t；最高产国家希腊，平均每公顷产量达61.1—61.7t；我国甜菜种植面积502—560kha，平均每公顷产量为15.6—16.5t，仅为世界平均产量的一半，为希腊的四分之一。可见，如何提高我国甜菜单产和含糖率，就成为农业生产发展中急待解决的问题。

甜菜是以收获其块根并从中榨取糖分为主的糖料作物，产量和含糖率的高低，与气候条件、品种和栽培技术等密切相关。在特定的地区和品种条件下，后者是增产增糖的关键因素。因此，采用适合甜菜品种本身需要的栽培措施，真正做到合理化，充分发挥其生产性能，便可达到丰产、高糖的目的。

甜菜生理学，是甜菜栽培技术合理化的理论基础。它从甜菜丰产高糖的角度研究有关生理问题；反过来又从生理观点去分析、综合和解决甜菜栽培有关的生产问题。因此，甜菜生理学科，是现代植物生理学和甜菜栽培学相互渗透、密切结合的一门应用理论科学，是直接为指导甜菜生产服务的。本书正依据此观点，重点阐述了在栽培条件下，甜菜群体的生育代谢规律、各种生理性能、无机营养代谢等与提高光合性能从而获得丰产高糖的关系，为合理栽种、经济有效用水、合理施肥以及促进甜菜合理群体结构的发展，提供了理论基础；并力图阐明甜菜生理特性同我国生态环境条件和栽培特点的相互关系，以及甜菜生长发育特点与良种繁育、甜菜保藏生理基础等，对指导甜菜生产具有一定的

理论意义和实践价值。

甜菜生理研究，在我国起步较晚，基础较薄弱。本书的编著，是建立在作者较系统地完成了甜菜基础理论、应用理论和应用技术以及丰产高糖栽培技术推广三项重大课题，同时结合开展甜菜不同类型品种生理机制、生理选种、低产低糖的生理原因等诸方面的研究基础上，综合国内外有关成就和总结生产实践而形成的。并提出了甜菜丰产高糖栽培技术措施的生理基础，即：①甜菜生育前期，以促进根系发育和叶丛长势为主；中期以控制叶丛徒长，使生长中心适期转移和增大吸收性能为主；后期以防止早衰和提高光合性能为主。②改善甜菜营养代谢，促进根系发育，增进机能，控制其群体结构的合理发展，防止生理早衰，提高光合性能及其产物的合理分配。③从提高经济产量系数出发，充分发挥肥效在块根形成与增长中的作用，从而达到增产增糖和节省肥料的目的。用这些理论指导生产实践，甜菜增产增糖十分显著。

限于编著者的水平和实践经验，加之时间仓促，书中定有不妥及错误之处，欢迎读者批评、指正。

编著者

1988年12月

目 录

前言

第一章 甜菜生育代谢的一般规律	1
一、甜菜营养生长阶段的划分与特点	1
(一)块根分化形成期	2
(二)叶丛快速生长期	3
(三)块根及糖分增长期	4
(四)糖分积累期	5
二、甜菜种子萌发过程的生理变化	6
(一)种子结构的特点及其化学成分	7
(二)萌发过程中的生理生化特点	9
(三)种子萌发的生理变化与环境条件的关系	14
三、甜菜叶丛、块根及其糖分的生长	16
(一)叶丛的生长	16
(二)块根增长及其糖分累积	20
(三)植株内部糖分含量和干物质的变化	23
四、覆膜甜菜生育代谢的特点	26
(一)覆膜甜菜生育的特点	26
(二)覆膜甜菜物质代谢的特点	31
(三)覆膜甜菜块根增长和糖分含量变化的特点	33
五、蔗糖的合成与运转	37
(一)蔗糖合成的机制	37
(二)蔗糖的运输	38
(三)甜菜体内蔗糖的合成及运输的研究经历	47
第二章 甜菜不同类型品种的生理性能	55
一、物质代谢	55
(一)块根增长与糖代谢差异	55

(二) 氮素代谢的差异	57
(三) 氨基酸代谢的差异	61
(四) 核酸代谢的差异	66
(五) 磷素代谢的差异	68
(六) 光合性能与物质分配的差异	71
二、叶器官有关性状及超微结构	76
(一) 子叶气孔密度和有关特性的差异	76
(二) 子叶叶绿体的超微结构	79
(三) 真叶气孔密度	80
三、块根内部结构及酶活性	82
(一) 块根内维管束环密度	82
(二) 过氧化物酶同工酶活性	82
第三章 甜菜的光合作用	89
一、光合作用的过程及产物	89
二、甜菜对光能的利用	93
(一) 光能利用率的理论值	94
(二) 甜菜产量的高限	95
(三) 目前光能利用率低的原因	96
三、甜菜光合性能的分析	98
(一) 光合面积	99
(二) 光合能力	100
(三) 光合时间	108
(四) 光合产物的消耗	108
(五) 光合产物的分配利用	109
(六) 光合性能在甜菜生产上的利用	111
四、甜菜丰产高糖的群体结构	114
(一) 甜菜群体结构的发展	114
(二) 丰产高糖群体结构的生理指标	116
五、甜菜不同类型品种光合作用的研究进展	123
(一) 色素的含量与功能及其与光合速率的关系	123
(二) 叶片的生理生态及形态解剖特性	124
(三) 净同化率与同化物的分配关系	126
(四) 光合速率与产量和含糖率的关系	126

(五) 叶绿体的超微结构与功能	126
第四章 甜菜的水分代谢	131
一、水分在甜菜生命活动中的作用	131
(一) 水的物理化学性质	131
(二) 水分对甜菜的生理作用	132
二、水分的吸收、利用、运转和散失	133
(一) 水分的吸收利用	133
(二) 水分的运输	135
(三) 水分的散失	135
三、甜菜的需水规律	137
(一) 甜菜的总耗水量	137
(二) 甜菜各生育期的需水规律	138
(三) 甜菜不同品种的水分状况	140
四、合理灌溉的生理基础	142
(一) 水分状况对甜菜生长发育的影响	142
(二) 合理蹲苗对甜菜生长发育的影响	155
(三) 合理灌溉的指标	158
第五章 甜菜的矿质营养	162
一、主要矿质元素的生理作用	162
(一) 甜菜矿质营养的一般概况	162
(二) 主要矿质元素的生理作用	164
二、甜菜的氮素代谢	179
(一) 氮素的吸收和转化过程	179
(二) 甜菜氮素代谢的特点	182
三、甜菜的磷素代谢	187
(一) 磷素的吸收与同化	187
(二) 磷素代谢与块根增长和糖分累积的关系	189
四、甜菜的钾素代谢	191
(一) 钾素的吸收和运转	191
(二) 甜菜钾素代谢的特点	191
五、其它矿质元素的代谢	194
(一) 代谢特点	194
(二) 植株中阴离子和阳离子间的平衡	195

(三) 品种特性	197
六、甜菜合理施肥的生理基础	198
(一) 甜菜营养生长期的需肥规律	198
(二) 施肥对物质代谢的影响	200
(三) 施肥对甜菜体内化学成分的影响	203
(四) 施肥对无机营养的吸收和利用的影响	205
(五) 施肥对甜菜生育的影响	211
(六) 施肥对甜菜块根产量及其含糖率的影响	215
七、甜菜的营养诊断	220
(一) 甜菜的氮素营养诊断	221
(二) 甜菜的磷素营养诊断	226
(三) 甜菜的钾素营养诊断	228
(四) 甜菜的其它元素营养诊断	229
(五) 甜菜营养元素的缺乏症状	232
第六章 甜菜的抗逆生理	241
一、抗逆性的一般概念	241
二、低温、冰冻对甜菜的影响	243
(一) 抗冷性与抗寒性的一般概念	243
(二) 温度对甜菜生理代谢的影响	243
(三) 冷害与冻害机理	247
三、甜菜的抗旱性	249
(一) 抗旱性的一般概念	249
(二) 干旱对甜菜生育的影响	249
(三) 抗旱性的机理	256
四、甜菜的抗盐生理	257
(一) 抗盐性的一般概念	257
(二) 盐分过多时对甜菜生育的危害	257
(三) 耐盐的机理	265
第七章 甜菜生长与环境条件	268
一、甜菜的地理	268
(一) 甜菜的分布	268
(二) 地理位置与甜菜	270
二、土壤与甜菜生长	273

(一) 土壤类型	272
(二) 土壤质地	274
(三) 土壤透气性	275
(四) 土壤透水性	277
(五) 土壤pH值(酸碱值)	277
三、气象环境与甜菜生长	279
(一) 温度与甜菜生长	279
(二) 水分与甜菜生长	284
(三) 光与甜菜生长	288
第八章 甜菜种株的生物学基础	292
一、甜菜的发育特性	292
(一) 甜菜的春化现象	292
(二) 光周期效应	296
(三) 激素及光温对甜菜发育的影响	299
(四) 当年抽薹植株及顽固植株	301
二、甜菜种株的生长与生态条件	303
(一) 种株的生长	303
(二) 种株开花的生物学特性	305
(三) 授粉和受精	306
(四) 种子的成熟	308
(五) 种株的营养及需水	311
三、甜菜种株的栽培	314
(一) 甜菜窖藏越冬采种	314
(二) 甜菜露地越冬采种	321
第九章 甜菜保藏生理	337
一、原料甜菜保藏	337
(一) 甜菜保藏中有关生物物理和生理生化特性的变化	337
(二) 甜菜保藏中微生物的作用	342
(三) 保藏过程中甜菜化学成分和工艺品质的变化	343
(四) 甜菜块根的质量与保藏的关系	344
(五) 保藏环境与调控	348
二、甜菜母根的保藏	350
(一) 保藏期母根的一些生理变化	350

(二) 保藏与环境条件	353
三、甜菜种子的保藏	355
(一) 水分	355
(二) 温度	357
(三) 空气	357
附：甜菜生理生化测定方法	358
一、叶面积的测定	358
(一) 求积仪法	358
(二) 方格纸法	358
(三) 重量换算法	358
二、叶面积系数的测定	358
(一) 叶面积系数	358
(二) 光合面积系数	358
三、光合生产率的测定	359
四、光能利用率的测定	359
五、光合强度的测定	360
(一) 称重法	360
(二) GH—Ⅱ型光合仪测定法	360
六、呼吸强度的测定	362
(一) 称重法	362
(二) 瓦氏微量测压法	362
七、甜菜鲜重、干重及含水率的测定	365
八、甜菜(块根或茎叶)全磷量的测定(钼蓝比色法)	366
九、甜菜块根中核酸(包括RNA及DNA)含量的测定	
(定核酸磷——钼蓝法)	368
十、甜菜茎叶中可溶性糖和还原糖含量的测定(砷钼酸比色法)	370
十一、块根中还原糖和可溶性糖的测定	372
十二、蔗糖的测定	373
十三、淀粉的测定	74
十四、甜菜组织中全氮量的测定	375
十五、非蛋白氮(可溶性氮)的测定	378

十六、植株中全硼的测定（姜黄素比色法）	379
十七、植株中总铁量的测定（硫氰化物法）	380
十八、植株中铜的测定	381
十九、植株中锰含量的测定	383
二十、植株中总铝量的测定	384
二十一、聚丙烯酰胺凝胶电泳分离鉴定同工酶	385
二十二、氧电极法测定过氧化氢酶活性	388
二十三、甜菜植株中蔗糖磷酸合成酶活性的测定	390
二十四、甜菜植株中转化酶活性的测定	392

第一章 甜菜生育代谢的一般规律

甜菜的块根增长和糖分累积，一方面与生育代谢状况有关；另一方面受栽培技术措施和外界条件的影响，后者又是通过前者起作用。因此，了解和掌握甜菜生育代谢的一般规律与其产量和糖分累积的关系，对采取合理措施，获得丰产高糖有重要意义。

一、甜菜营养生长阶段的划分与特点

甜菜营养生长阶段，仅有地上部与地下部之别和营养体（叶丛与块根）的大小或繁茂与衰退现象；其新叶发生和老叶衰亡交替出现，贯穿于甜菜生长的始终。这些特点就造成了从外形上划分生长期的困难。目前，国内外对甜菜营养生长阶段生育期的划分，绝大多数是按其生育进程、长势和特点（有的结合工艺要求）划分为若干期，如生育前、中、后期；或幼苗期、繁茂期和成熟期；或同化表面积（叶和根）的发育、根面积的增加和根中糖分的贮存，但每个时期的始末和特点又有所不同。这就说明，以上种种划分原则或依据是不同的。

甜菜是以收获其块根并提取其糖分为主要的经济作物。某一品种在其生育过程中，糖分累积的强度和结果，主要由叶片和块根的积极代谢活动所决定。块根的良好发育，是糖分累积的基础，而块根增长和糖分的累积，又与叶片的生长及其功能密切相关。在根、叶器官的形态建成（或衰退）和糖分累积的相关性中，物质代谢强度的变化是一个重要的制约因素；而生长中心的转移和营养物质的运转和分配，又是涉及相关性中的中心问题。因此，

内蒙古农牧学院甜菜生理研究室提出了以块根、叶丛增长和糖分累积的规律为基础，以物质代谢变化和生长中心（物质分配中心）的转移为主要指标的划分原则。按照这种划分原则，将甜菜营养生长阶段划分为四个时期：块根分化形成期、叶丛快速生长期、块根及糖分增长期和糖分积累期。

之所以用块根分化形成期代替“苗期”（或幼苗期）的概念，因为苗期是一个统称，适用于所有作物，它是从生育期的开端和个体发育的大小出发而命名的，而不能反映甜菜作物的特殊性。用“块根分化形成期”正是表达了甜菜根的分生组织在该期活跃性的重要性，一方面说明块根的形成是经过一个分化的特殊过程，另一方面表明此期是甜菜生育过程中块根增长和糖分累积的基础。故采用这种划分的概念，不仅符合甜菜的生育特点，而且对采取相应的栽培措施更为明确。至于改“叶丛繁茂期”为“叶丛快速生长期”，是因为“繁茂”表示一种状态，只能反映生育的结果，而不能表示其生育进程。用“快速生长”既能说明叶丛的生长和代谢情况，又能反映出该期叶丛繁茂状态。

现将甜菜营养生长阶段各生育期生育代谢的特点分述如下：

（一）块根分化形成期

从生育进程看，由出苗（子叶露出地面）至根的初生皮层脱落三生构造已形成，苗龄35日左右，叶序由对生转为互生，植株6—8片叶。当第八片真叶形成时，子叶开始失去同化作用的能力，逐渐变黄。其叶子的发生是：在子叶出土后约经10天左右开始出现第一对真叶，以后整个生长期中平均约每两天形成一对真叶。此期长出的叶片形小，叶脉少，柄细长，生活时期较短（40天左右）。其主要特点是，根细胞分裂和伸长活动加强，使下胚轴和主根逐渐分化成主根，并以向下延长为主，主根可深达30cm以上。根的氮、磷和核酸代谢活动皆旺盛，这些物质代谢活动的加强，是保证块根的分生组织不断进行分裂和增长的物质基础。块根增长和糖分累积量虽甚小，但块根含糖率在5月下旬

达到5%左右，每株每昼夜含糖率可增加0.15%左右，这都与该期旺盛的代谢活动有关。其净光合率也较高（表1-1）。

表1-1 甜菜净光合率（干物质·g/m²/株）的变化
（内蒙5号，呼和浩特地区）

测 期 年 份 (月/旬)	5/下—6/上	6/上—6/中	7/中—8/中	8/中—9/中
1972	11.00	8.55	7.80	3.25
1973	10.51	9.40	4.58	0.50
1979	8.64	7.74	5.54	1.29
1980	10.95	8.90	4.67	1.49
平 均	10.85	8.65	5.65	1.63

（二）叶丛快速生长期

外形上看自根的初生皮层脱落（6—8片叶）至第28叶形成，即脱皮结束至封垄阶段。苗龄35—65天，从5月下旬（或6月上旬）至7月上旬。这个时期主要有三方面特点：①叶丛生长速度最快，尤以6月中下旬最为明显，单株叶面积增长速度，在适宜条件下，每昼夜可达100m²以上。从外观上也是叶的长势旺盛时期；②根的组织分化的速度最快，形成层活动已大大减弱，额外形成层的产生与分裂活动最为频繁。在此期间，大约每长2.6片叶产生一个额外形成层环，当第28片叶展开之后，根的额外形成层已达九环之多。每个额外形成层环向外分裂达到8—9层薄壁细胞时，就组成了一个完整的薄壁组织环。当薄壁组织环形成之后，此额外形成层环才在一定位点上开始向内分裂出三生木质部的细胞，向外分裂出三生韧皮部的细胞，这样由三生木质部、三生韧皮部及二者之间的额外形成层组成了三生维管束。一般情况下，当此额外形成层分化出三生维管束的同时，新的额外形成层相继在此额外形成层之外

的薄壁组织环的外缘产生，其后各额外形成层均由前额外形成层所衍生之薄壁组织环的外缘形成。由于该期额外形成层的形成与分裂活动，基本上形成了甜菜块根内部结构的雏形，为块根的增大从而获得丰产奠定了基础；③其物质代谢活动以氮代谢为主，叶丛中全氮量可占干重的3%左右，占全株总氮量的85—90%以上。植株中氨基酸总量较多(表1-2)。同时，磷素累积的总量有2/3左右分配在叶丛中。生长中心皆以叶丛为主，叶丛干物质增长量大于块根，占全株干物质重量的55%以上，光合性能较高。该期含糖量变化较大，这与甜菜植株的生长、消耗和物质累积三者相关性有关。

表1-2 甜菜植株中氨基酸总量变化情况 (占干重%)

器官	时 期 (月/日)	6/23	7/25	8/23
	品 种			
叶 片	内蒙5号	25.11	16.49	14.73
	工农3号	24.87	18.85	16.24
	公范1号	24.47	18.13	15.33
块 根	内蒙5号	7.12	4.40	3.70
	工农3号	7.44	3.99	3.54
	公范1号	6.85	3.66	3.12

(三) 块根及糖分增长期

自封垄至单株总叶面积达到最大到开始下降的时期，苗龄65—100天(7月中旬至8月中旬)，该期的末期其根/冠比值(干重基础)达到1以上。该期是块根增长(膨大)和糖分累积最快的时期，块根日增长量可达10g左右、含糖量日增1.5g左右(内蒙5号品种)。其代谢活动以氮、碳为主，8月上旬以前，块根和叶丛的氮代谢活动皆旺盛，叶面积继续增加，根的吸收性能较强，但生长中心由叶丛逐渐转到块根，生长速度、物质积累以及有机物质运输方向，由叶丛占优势逐渐转到块根为主，干物质累积量占生育期全株总增量的一半以上，其中块根增长量大大超过

叶丛，约占全株增长量的56—77%。

(四) 糖分积累期

从叶丛的总干重开始下降至收获，苗龄100天以后（8月下旬至10月上中旬）。这个时期主要以碳代谢为主。进入这个时期后，氮素吸收减少，植株中全氮量降低，分解活动大于合成，磷素含量随着糖分累积的增加，大部分积存于块根中。叶片中的糖分含量较多。此外，中外层叶片停止生长或逐渐枯黄，块根增长量减缓，净光合率降低。但光合产物以及贮存在叶丛中的糖分，90%以上运往块根，使块根成为主要的物质分配和运输中心。因此，该期是块根中糖分累积的重要时期，也是争取提高含糖率和增加产糖量的主要时期。故维持叶的功能期、提高光合性能和促进物质的运转，对提高含糖率和增加产糖量具有特殊的意义。

综上所述，将甜菜营养生长的进程及其各期的生育代谢特点简结于示意表1-3和表1-4。

在甜菜生育代谢过程中，任何一种促进根的分生组织的活性、加强物质代谢活动、促进其生长势的基础上，控制生长中心适期转移、提高光合性能、增加物质积累以及合理分配等措施，都对提高甜菜产量和含糖率具有重要作用。

表1-3 甜菜营养生长期进程示意表

(内蒙古自治区)

呼和浩特地区	块根分化形成				叶丛快速生长				块根及糖分增长				糖分积累					
旬/月	下	上	中	下	上	中	下	上	中	下	上	中	下	上	中	下	上	中
	4	5			6			7			8			9			10	
东部区（呼、哲盟等、赤峰市）	块根分化形成				叶丛快速生长				块根及糖分增长				糖分积累					