

甜菜生理学

〔苏〕И. Ф. 布扎诺夫主编 赵宛榕译

IANCAISHENGLI



农业出版社

甜 菜 生 理 学

〔苏〕И.Ф.布扎诺夫 主编

赵宛榕 译

农 业 出 版 社

封面设计 姬小农

И.Ф.БУЗАНОВ
Биология и Селекция
САХАРНОЙ СВЕКЛЫ
ИЗДАТЕЛЬСТВО «КОЛОС» Москва 1968

甜 菜 生 理 学
〔苏〕И.Ф.布扎诺夫 主编
赵宛榕 译

农业出版社出版
(北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 张掖地区印刷厂印刷

787×1092毫米32开本 10印张 224千字
1984年4月第1版 1984年4月甘肃第1次印刷
印数 1—1,950册

统一书号 16144·2737 定价1.60元

内 容 提 要

这是一本有参考价值的甜菜基础理论著作。由苏联乌克兰科学院通讯院士、生物学博士A.C.奥卡年柯教授等五人编著。全书共分五章，即甜菜的生长、甜菜的发育、甜菜的糖、甜菜的水分状况和甜菜的化学成分。

作者引用了大量的文献资料，系统而全面地叙述了甜菜的生长、发育和营养等规律，介绍了各部分的研究进程和科学成果，其中包括作者多年的科学研究成就和著作。

本书可供从事甜菜研究及生产的科技人员使用，也可供农业高等院校的师生参考。

译 者 的 话

植物生理学是农业科学的基础。从德国化学家马尔格拉弗在1747年发现甜菜中含有蔗糖以来，作为制糖原料的甜菜栽培史，充分地证实了生理学和生物化学对甜菜生产起到的促进作用。甜菜生产和制糖工业的创始人阿哈尔德最早选出的西列奇甜菜根，含糖率只有4~6%，然而经过200年的实践——不断地探讨甜菜的生命活动规律，进而认识和控制其生命活动过程，已获得了含糖率达18~20%的现代甜菜。与此相联系的，迅速发展起来的甜菜制糖工业在很多国家的国民经济中占有重要地位，世界甜菜糖产量已达到3500多万吨。甜菜生产和制糖工业促进了甜菜生理学的发展，同时又给生理学提出了更新的研究课题和任务。

1940年苏联出版了篇幅极大的《甜菜栽培学》一书，其中生理学部分由A.A.塔宾茨基和A.C.奥卡年柯等教授撰写，是早期系统而全面地论述甜菜生理学的著作。

该书出版后的二十多年来，甜菜生产和科学理论都有很大的进展，诸如甜菜单产的大幅度提高，甜菜多倍体和单粒种品种的推广以及雄性不育的利用等等。与此同时，甜菜生理学也得到了相应的发展。鉴于生产和科研的需要，全苏甜菜科学研究所和其他科研单位又一次组织编写《甜菜生物学与育种》专著。

本书译了其中甜菜的生长（由农学博士H.H.奥尔洛夫

斯基教授编写)、甜菜的发育(由生物学博士H.A.聂戈夫斯基教授编写)、甜菜的糖(由乌克兰科学院通讯院士、生物学博士A.C.奥卡年柯教授编写)、甜菜的水分状况(由H.И.奥尔洛夫斯基、A.C.奥卡年柯和生物学副博士A.Φ.马林奇克编写)、甜菜的化学成分(由农学副博士A.E.马克西莫维奇编写)等章节,书题定为《甜菜生理学》。在这些章节中,作者引用了大量的文献资料,系统而全面地叙述了甜菜的生长、发育和营养等规律;介绍了各部分的研究进程;总结和归纳了历来的甜菜生理的研究成果,并列举了生产和育种实践中的问题,验证这些成果的应用价值。

甜菜生理与甜菜生产紧密相关,但还有其学科的范畴。植物生理学的一般规律,指导甜菜的生理研究,并解决着甜菜生产实践中提出的问题;而甜菜生理学的研究成果,也都被吸收来丰富植物生理学。由于甜菜自然特性的一系列特点,吸引国外学者经常选用甜菜作研究对象,探讨一些有价值的生理学理论问题,因此促进了甜菜生理学的深入发展。

本书可供从事甜菜研究及生产的科技人员使用,也可供农业高等院校的师生参考。

1982年

目 录

第一章 甜菜的生长	1
一、 种苗的发育	1
二、 根和叶的生长	3
三、 第一年甜菜生长的规律性	26
四、 甜菜种株的生长特点	27
五、 甜菜的成熟度	33
第二章 甜菜的发育	37
一、 甜菜的发育周期	37
二、 温度状况	41
三、 光照状况	47
四、 甜菜的阶段发育	52
第三章 甜菜的糖	69
一、 在生长期甜菜不同器官中的糖和其他碳水化合物	70
二、 在各生长期中糖的昼夜动态	81
三、 叶和根在糖分积累中的作用	90
四、 提高含糖率的生理基础	123
第四章 甜菜的水分状况	139
一、 不同生长期的水分消耗	147
二、 甜菜种株水分状况的特点	152
三、 不同甜菜品种的水分状况	153
四、 无机营养对甜菜水分状况的影响	163

第五章 甜菜植株的化学成分	178
一、 甜菜种子的化学成分	178
二、 甜菜叶片化学成分的年龄变化	186
三、 根营养元素的积累动态	191
四、 关于植株中阳离子和阴离子积累的规律性	199
五、 根营养元素在地上部和根部的分布	205
六、 氮物质含量的动态	208
七、 营养物质进入作物的机理	215
八、 根营养元素的生理意义	220
九、 离子的作用	237
十、 微量元素	244
十一、供甜菜用的混合营养剂	247
十二、甜菜根的化学成分	249
十三、标志甜菜质量的指标	258
十四、外界某些环境因子对甜菜质量的影响	263
十五、营养物质的浓度对甜菜根产质量的影响	270
十六、在冬季贮藏期间甜菜中碳水化合物和氮物质的转化	276
十七、第二年甜菜中物质的变化	287

第一章 甜菜的生长

生长这一概念包括一系列复杂的、多种多样的现象和过程：体积加大，重量增加，细胞数量增多，细胞生殖和分化。可见，原生质的合成，细胞的形成、延长和分化，并与其相适应的总重量的增加，以及通常有机体或它的某部分体积的增长是生长的基本范畴。这种有机体的增加是不可逆的。可逆的体积的增加，例如常见到的种子或淀粉在水中的吸胀，不叫做生长。合成是生长的基础。上述生长的定义（量的增加）适用于大部分情形，块根和种子的萌发除外；由于呼吸作用的消耗，萌发的种子和块根的重量经常可能低于原材料的重量。然而，同样有理由将萌发列入生长过程，况且胚芽和胚根体积加大，重量增加。因而，对生长应当理解为重量和体积的增加，并与其增加相联系的有机体结构成分的新生成。

一、种苗的发育

研究甜菜的生长过程当然从最早阶段开始。这里所指的，不仅是物理的，而且是生物学过程的种球吸胀、种子萌发以及紧接着的，它的茎部分伸出地面前幼苗的发育。种子从吸收水分时起，其生命过程已经开始。

表面着生于枯而柔软的萼片组织的种球，吸收大量水分

——达种球重的120%，有时甚至达170%。首先是上述柔软组织吸收水分，以后是厚壁组织吸水。C.A.尼科利斯基(1913)曾试图弄清，水分是否经过连接处进入种子。他在果盖和果实腔的连接处涂上石蜡，使水分不能通过。实验表明，在其他条件相同的情况下，无论是涂了石蜡的，或者是没有涂石蜡的种球，萌发都一样的迅速。由此得出结论，水分不通过连接处进入种球。

然而，在甜菜种球里没有寻找到某种固定的渗水途径；大概，水分是通过果皮的整个表面渗入的。

把甜菜种子从聚合果腔中取出，其吸胀和萌发要快得多。在这种情况下，种子萌发所需水分较少——40%左右(A.C.奥卡年科)。看来，着生果皮的种球吸收大量水分，仅仅是使果皮饱和，保存着水分。胚根是萌动生长的第一个机体，它以生长尖顶起种球盖并伸出表面，胚的其余部分——子叶仍在果实腔里发育一段时间。

外界条件对种苗发育的影响 子叶从果腔中伸出时起，种苗自行生长发育及其进一步的生长，主要取决于周围的条件。假如整地细致，土壤疏松、湿润，以及播种深度适宜时，种苗可以较快地伸出地面，因为在这种情况下，土壤的机械阻力很小，子叶下轴通过的土层也不厚。还由于土壤湿润，可保证种苗细胞的供水，使其始终处于较好的膨压状态。这样，种苗将正常地生长，伸出地面。在整地不好的土壤里，播种过深时，种苗伸到地面之前，它不得不绕过障碍。这样，子叶下轴极度伸延，因而导致大量营养物质的消耗。假如此时土壤干旱，那么组织的膨压降低，因此生长能力降低，种苗将变得纤弱。

土壤板结对甜菜种子的萌发产生不利的影响。在这种情

况下，种苗穿过土壤硬壳需要克服很大的阻力；此外，由于土壤通气不良，对根系不利（根窒息）。在缺氧的时候，作为渗透系统的根完全停止工作。

二、根和叶的生长

叶器官增长和干缩动态 子叶露出地面并呈现绿色后，甜菜植株已经利用日光能和空气中的二氧化碳提供营养，这样一来，甜菜植株转向靠自身生命活动摄取营养。幼苗的根系从土壤中吸收水分和必需的矿物质。

甜菜植株从出苗到呈现第一对真叶（也就是展现子叶状态）叫做分丫期。这个时期，植株是由两片子叶、根以及子叶和根之间的茎（子叶下轴）组成。

随后，进入第一对真叶（叶簇）期。真叶由位于子叶之间的芽发育而成。进而出现第二对、第三对真叶，以及其它。

可见，甜菜植株的早期发育，分为萌发期、分丫期，然后第一对真叶期，以至第二对、第三对、第四对和第五对真叶期。此后，叶子不再成对，而是分开的、单个的生长，因而生长时期不再用上述的以叶子对数命名了。偶而发现有三个子叶的甜菜植株。

在比较适宜的温度和土壤湿度条件下，播种后一般经过8~10天子叶就露出地面，其面积是不大的。子叶呈长椭圆形，宽0.5~1厘米，长2~3厘米。它们的生长期15~20天，并且在第三和第四对真叶发育后，逐渐地死亡。第一批叶簇同样是不太大的（表1），但比子叶大得多，而且外形也与子叶有明显的差别。

表 1 乌拉多夫和亚纳什品种各叶片的生物学特性

叶 片 顺 序 号	茎 叶 形 成 强 度		叶 生 长 时 期 (天)		生 长 叶 的 寿 命 (天)		叶 片 平 均 总 寿 命 (天)		叶 片 干 缩 日 期		各叶片生 长的面积 (平方厘米)			
			播种—叶 片出现的 天数		亚纳什		乌拉多夫		亚纳什			乌拉多夫		
	乌拉多夫	亚 纳 什	乌拉多夫	亚纳什	乌拉多夫	亚纳什	乌拉多夫	亚纳什	乌拉多夫	亚纳什		乌拉多夫	亚纳什	
1	5月8日	5月8日	16	16	19	19	6	7	25	26	6月4日	6月3日	31	21
3	5月12日	5月12日	20	20	22	23	13	14	31	37	6月16日	6月18日	52	45
5	5月17日	5月18日	25	26	23	28	19	18	37	46	6月28日	7月3日	94	120
10	5月29日	5月29日	37	37	34	36	25	24	56	60	7月22日	7月28日	279	288
15	6月10日	6月13日	49	52	36	36	25	24	59	60	8月9日	8月12日	304	294
20	6月21日	6月21日	60	60	29	32	37	31	65	63	8月26日	8月23日	233	255
25	6月30日	7月1日	69	70	29	31	36	30	64	61	9月3日	8月31日	208	195
30	7月10日	7月10日	79	79	28	30	33	30	63	60	9月9日	9月8日	148	166
35	7月18日	7月18日	87	87	27	31	27	26	57	57	9月10日	9月14日	134	140
40	7月26日	7月29日	95	98	27	28	25	24	52	52	9月16日	9月19日	128	104

必须指出，正如很多研究者的工作所证实，甜菜茎和叶片的变异（大小、表面特性、寿命和其他）是很大的（H. И. 奥尔洛夫斯基，1926、1931；И. Е. 亚罗谢夫斯基，1931），虽然子叶和第一对真叶的面积小，但是它们在光合作用，以及日后在茎叶和块根增长上所起的作用是很大的。因此，必须注意保护，使其不受损伤。

在田间条件下，第一对真叶通常在播后18~20天，也就是在子叶出现后第8天形成。以后的叶片，都是在前一个叶片形成之后，平均每经两天形成另一个叶片。在整个生长进程中，其长势有某些区别，例如：从第一片到第10片叶，平均每经过两天半相继形成。也就是说，第一和第二片叶，以及第三和第四片叶，是成对展现，一个接另一个呈现越来越快。从第11片到第20片叶，每经一天半出现；从第21片到第30片叶，每经两天出现；从第31片叶以后，大约经过两天半。可见，生长中期茎叶形成更为旺盛（表1）。

在整个生长期间（150~170天），甜菜植株生成50~60片叶子，在某些植株中可达到90片甚至更多。据我们的观察，丰产型品种较高糖型品种叶片的形成更旺盛些，特别是在生长的前半期。

每个叶片在其生存的一段时间里增长着，当达到一定的极限后，它在成龄状态下继续发挥功能作用，然后开始干缩。到晚期，叶片在甜菜收获时被削掉。

应当指出，各叶片的生长持续性和动态，无论是在绝对值（天数）方面，或者是在生长期与处于成龄状态（即达到最大的界限）生存期之间的比例方面都相差悬殊。生长期最短的（20天左右）为第一对真叶，但也可能是最后的10片叶子；生长期最长的（40~50天）为第11到第22片叶子（H.

И. 奥尔洛夫斯基, 1931)。叶片增长强度极弱是第一对真叶和最后10片叶子的特征。第5到第15片叶子生长最旺盛, 它们的生长速度超过第一对真叶生长速度的 4~6 倍(图 1)。

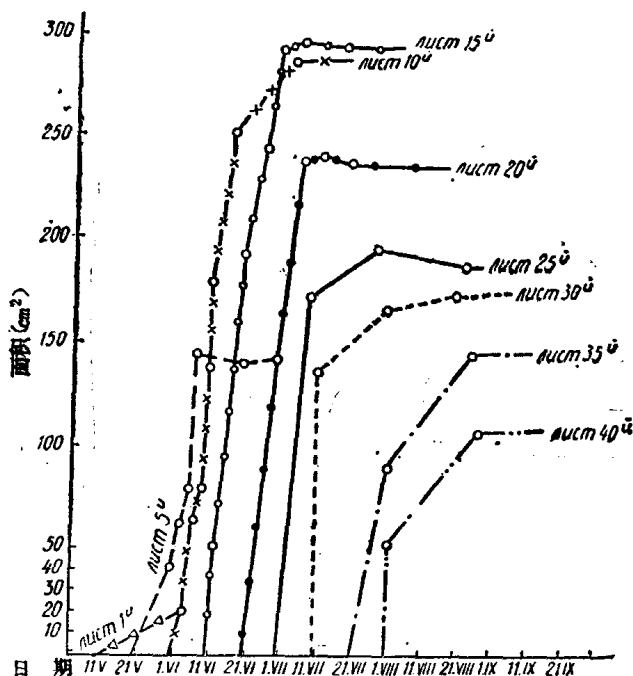


图 1 不同叶片的生长速度

可见, 6~7 月份叶子的增长速度最快, 也就是在一年中最暖和的时期。至于叶片生长持续时期和它的成龄状态持续期的比例, 应当指出, 第一对真叶生长期占它全部生存时间的 60~70%, 而相继长出以及更晚些长出的叶子, 生长时期仅仅占全部生存时间的 30~40%; 其余时间为叶片在成龄状态存在的时期(图 2)。B. C. 波德鲍尔诺夫(1959)发

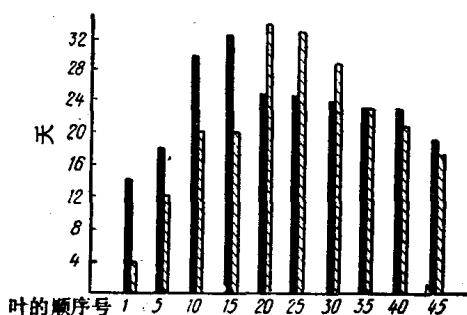


图 2 叶生长持续时期（黑柱）和结束生长叶的生活期（细线柱）

现，在非黑土地带叶子的形成和干缩更为缓慢。

应当指出，丰产型品种叶片长到最大面积要比高糖型品种快，但是后者的叶片在成熟状态下持续更久。从 6 月份起，较老的叶片逐渐干缩。叶子的寿命，因其出现的顺序不同，变动的幅度较大：在田间栽培条件下为 25~70 天，在容器栽培条件下变动幅度为 25~105 天。第一对真叶生存期最短，第 15~25 片叶生存期最长。丰产型品种的叶子生存期较高糖型品种叶子生存期短。终止生长的叶子生存时间的变动幅度同样很大：在田间条件下为 6~40 天，在容器栽培条件下为 6~60 天（H. И. 奥尔洛夫斯基，1931）。生存期最短的是第一批形成和最后形成的叶子，生存期最长的是第 11~22 片叶子，即第二个十片叶子（表 1）。

在生长末期，叶子的干缩强度明显地增强，其中头十片叶子每隔 5~7 天相继枯萎；以后的叶子干缩速度加快；到生长末期，最后十片叶子每隔 1~2 天就相继干缩，而且丰产型品种的叶子较高糖型品种的叶子干缩得更快（表 1）。

两个不同类型的甜菜品种其叶子的干缩动态可以用下列资料说明（表 2）。

表2 不同类型品种各叶片干缩强度

品 种	叶 片 相 继 干 缩 相 隔 天 数			
	叶 片 顺 序			
	1~10	11~20	21~30	31~40
乌拉多夫 E	5.2	2.8	1.2	0.7
亚纳什 ZZ	5.6	2.8	1.6	1.1

很明显，与一系列外界条件相联系（干旱或其他）以及在农业技术的影响下，个别年份整个动态在一定程度上或多或少的被破坏。其中，在优良的农业技术和良好的土壤水分条件下，叶子的死亡通常较缓慢。在个别甜菜栽培区里，还可能观察到叶子死亡的特殊情况。在南方，比如在库班，当不进行灌溉时，叶子干缩的速度更快；在北方，比如在波罗的海则相反，速度更缓慢。

不同叶片成龄期的叶表面积差别极大（表3）。头两片叶的叶表面积最小。排列到最后的一些叶片的表面积也不太大。叶表面积最大的是从第8片到第20片叶子——200~400平方厘米，在个别情况下还更大。

表1和表3列举了详细的田间试验资料。这些资料反映了两种不同类型品种的各叶片的大小、寿命和干缩特点。

И. Ф. 布扎诺夫指出，虽然在南部地区叶子死亡较在北部地区更严重，然而在南部生成的茎叶多。B. C. 波德鲍尔诺夫也指出了这一点（1959）。

为了举例说明不同的甜菜品种叶器官的一系列生物学特

表3 叶片面积(平方厘米)

叶片 顺 序 号	品 种	计 量 叶 面 积 的 日 期									
		6月2日	6月4日	6月8日	6月11日	6月16日	6月20日	6月28日	7月13日	7月31日	8月29日
1	乌拉多夫 亚纳什	33 23	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
5	乌拉多夫 亚纳什	49 43	75 60	86 75	90 103	99 144	96 142	96 140	- -	- -	- -
10	乌拉多夫 亚纳什	23 12	32 23	59 65	102 75	146 131	206 188	277 254	277 288	- -	- -
15	乌拉多夫 亚纳什	- -	- -	- -	40 -	105 54	150 104	197 195	305 296	300 290	- -
20	乌拉多夫 亚纳什	- -	- -	- -	- -	- -	- -	116 70	218 243	215 240	- -